



Universidade Federal de Pernambuco

Centro de Biociências

Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal

FLÁVIA ROBERTA SANTOS ANDRADE

**ANÁLISE DA ESTRUTURA E DIVERSIDADE GENÉTICA DO TUBARÃO
TIGRE (*GALEOCERDO CUVIER*, PÉRON & LESUEUR, 1822) NA COSTA
DE PERNAMBUCO E NO ARQUIPÉLAGO DE FERNANDO DE
NORONHA**

Recife
2017

FLÁVIA ROBERTA SANTOS ANDRADE

**ANÁLISE DA ESTRUTURA E DIVERSIDADE GENÉTICA DO TUBARÃO
TIGRE (*GALEOCERDO CUVIER*, PÉRON & LESUEUR, 1822) NA COSTA
DE PERNAMBUCO E NO ARQUIPÉLAGO DE FERNANDO DE
NORONHA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Centro de Biociências, da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Biologia Animal.

Orientador: Prof. Dr. Rodrigo A. Torres

Recife
2017

Catálogo na fonte
Elaine Barroso
CRB 1728

Andrade, Flávia Roberta Santos

Análise da estrutura e diversidade genética do tubarão-tigre (*Galeocerdo cuvier*, Péron & Lesueur, 1822) na Costa de Pernambuco e no Arquipélago de Fernando de Noronha / Flávia Roberta Santos Andrade- Recife: O Autor, 2017.

76 folhas: il., fig., tab.

Orientador: Rodrigo A. Torres

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco.

Centro de Biociências. Biologia Animal, 2017.

Inclui referências

- 1. Tubarão (peixe) 2. Genética 3. Pernambuco I. Torres, Rodrigo
A. (orientador) II. Título**

597.3

CDD (22.ed.)

UFPE/CB-2017-185

FLÁVIA ROBERTA SANTOS ANDRADE

**ANÁLISE DA ESTRUTURA E DIVERSIDADE GENÉTICA DO TUBARÃO
TIGRE (*GALEOCERDO CUVIER*, PÉRON & LESUEUR, 1822) NA COSTA
DE PERNAMBUCO E NO ARQUIPÉLAGO DE FERNANDO DE
NORONHA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Centro de Biociências, da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Biologia Animal.

Aprovada em: 13/02/2017

COMISSÃO EXAMINADORA

Dr. Rodrigo Augusto Torres (Orientador)
Universidade Federal de Pernambuco

Dr. Rosangela Paula Teixeira Lessa (Examinador Interno)
Universidade Federal Rural de Pernambuco

Dr. Sergio Maia Queiroz Lima (Examinador Externo)
Universidade Federal do Rio Grande do Norte

Dr. Flavia Lucena Frédou (Examinador Externo)
Universidade Federal Rural de Pernambuco

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus, por me permitir existir, proteger e guiar.

A minha família. Agradeço pelo amor, incentivo, apoio/suporte e pelos ensinamentos.

Ao meu Orientador Dr. Rodrigo A. Torres. Agradeço pela confiança, ensinamentos, orientação e por me ajudar a crescer intelectualmente.

Aos pesquisadores Fabio Hazin, André Afonso e Fernando Mendonça que forneceram as amostras teciduais para o desenvolvimento deste estudo. Muito obrigada.

Aos meus colegas de Laboratório. Agradeço pelos ensinamentos, pelas discussões científicas, pelos dias que nos encontramos para aprender a rodar uma análise, pela paciência e pela troca de experiências. Agradeço principalmente a Dani, Emilly, Gabi, Tainá e Simone, sem esquecer das minhas “estagiarias”/ companheiras Melina e Marina.

Agradeço a todas as pessoas que estiveram comigo nessa etapa da minha vida e a todos aqueles que contribuíram diretamente ou indiretamente para meu crescimento.

Aos membros da banca, Rodrigo Torres, Rosangela Lessa, Flávia Frédou, Rosangela Lessa e Sergio Lima e membros suplentes Luciano Naka e João Lucas Feitosa.

A Universidade Federal de Pernambuco e ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal.

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa concedida.

Este estudo é uma contribuição do INCTAmbTropic - Instituto Nacional em Ciência e Tecnologia em Ambiente Marinhos Tropicais CNPq/Fapesb 565054/2010-4 e 8936/2011 - Grupo de Trabalho GT2.3 - Genômica Marinha & Biodiversidade.

We are not afraid of predators, we're transfixed by them, prone to weave stories and fables and chatter endlessly about them, because fascination creates preparedness, and preparedness, survival. In a deeply tribal way, we love our monsters...

E.O. Wilson, sociobiologist.

RESUMO

O conhecimento da estrutura dos estoques de uma espécie é de grande importância para o manejo e conservação, principalmente em tubarões. O tubarão tigre, *Galeocerdo cuvier* (Péron & Lesueur, 1822), é um dos principais protagonistas dos ataques de tubarão no Brasil e no Mundo. A estrutura genética do tubarão tigre foi investigada na costa da Região Metropolitana do Recife (Pernambuco, Brasil), no arquipélago oceânico de Fernando de Noronha e no Mundo. Os dados obtidos mostram índices de diversidade de moderado a alto, sendo possível argumentar em favor de que *G. cuvier* é uma espécie com boa resiliência em termos ecológicos. Os testes bayesianos e amova ($0,02519 p > 0.05 p/ CR$), indicam que Fernando de Noronha (FN) e a Região metropolitana do Recife (MRR) são geneticamente semelhantes, formando uma população coesa. Essa evidência é favorável as ações de mitigação dos ataques a humanos na MRR, uma vez que favorecem a manutenção de uma população historicamente consolidada. Os testes de estruturação confirmaram a distinção da espécie globalmente em duas linhagens ($K = 2$), sendo uma do Indo-pacífico e a outra do Atlântico Norte. E essas linhagens compartilham haplótipos com o Brasil (Atlântico Sul). Esses dados, são favoráveis a possibilidade do Atlântico Sul como uma zona de agregação de *G. cuvier*.

Palavras-chave: Tubarão tigre. Pernambuco. Estrutura genética da população. Conectividade global.

ABSTRACT

The knowledge of stock structure of a species is of great importance for management and conservation of species, especially in sharks. The tiger shark, *Galeocerdo cuvier* (Péron & Lesueur, 1822), is one of the main protagonists of shark attacks in Brazil and in the world. The tiger shark's genetic structure was investigated in the Metropolitan Region of Recife, oceanic archipelago of Fernando de Noronha (Pernambuco state, Brazil) and in the world. The data show moderate to high diversity indexes, and it is possible to argue in favor of *G. cuvier* as species with good resilience in ecological terms. The bayesian and amova tests indicate that Fernando de Noronha (FN) and Metropolitan Region of Recife (MRR) are similar genetic, forming a cohesive population. This evidence is favorable of mitigation actions of shark attack to humans in MRR, since it is favor the maintenance of a historically consolidated population. The structure tests corroborate the distinction of the specie in two lineages ($K = 2$), one from Indo-Pacific and other from North Atlantic. These lineages share haplotypes with Brazil (South Atlantic). The data are favorable to the possibility South Atlantic as tiger shark's zone of aggregation.

Keywords: *G. cuvier*. Pernambuco. Genetic population structure. Global connectivity.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- FIGURA 1** – Localidades amostradas de *Galeocerdo cuvier*. Coletadas no presente estudo; Fernando de Noronha, Brasil (FN/ NEBr), Região Metropolitana do Recife, Brasil (MRR/ NEBr), Sul do Brasil (WSA/ SEBr). Pirog et al. 2015; Ilha da Reunião (RI). Bernard et al. 2016; Costa Leste da Flórida (FLE), Oceano Pacífico Central (CP), Golfo do México (GOM), Bahamas (BAH), Ilhas Virgens Americanas (USVI), Oeste do sul da Índia (WSI), Mar de Andaman (AS), Leste do Oceano Índico Sul (ESI), Oeste do Pacífico Sul (WSP).....58
- FIGURA 2** – Rede de haplótipos global, baseada em dados da CR. Os traços entre os haplótipos simbolizam a quantidade de passos mutacionais e o diâmetro do círculo a frequência do haplótipo.....59
- FIGURA 3** – Rede de variantes, baseada nos dados nucleares do Íntron lactato desidrogenase A (a) e ITS-2 (b). Os traços entre as variantes simbolizam a quantidade de passos mutacionais e o diâmetro do círculo é proporcional a frequência das variantes.....60
- FIGURA 4** – Topologia de Inferencia bayesiana para a Região controle usando modelo HKY + G, perante 10 MCMC. Evidenciando a estruturação em 2 grandes linhagens. Os valores acima dos nós representam os valores mínimo – máximo de divergência (média) e os valores abaixo representam a probabilidade posterior.61
- FIGURA 5** – *Bayesian Analyses of Population Structure (BAPS)* para *mtCR* (a), *LDHA* (b) e *ITS-2* (c)62
- FIGURA 6** – Geneland para CR+LDHA (a1) e CR+ITS-2 (a2) para dados de MRR x FN, CR: NE x SE (c) e Global (d).....63
- FIGURA 7** – Gráfico de distribuição mismatch. Para FN (a), MRR (b), FN + MRR (c), global (d) perante dados da região controle, FN + MRR (e), MRR (f), FN (g), perante dados do Íntron lactato desidrogenase A e FN + MRR (h), MRR (i), FN (j) perante dados do internal transcribed spacer locus 2.66
- FIGURA 8** – Gráfico de Bayesian skyline plot (BSP) para Região controle (taxa de mutação de 0.55% de divergência entre linhagens por milhão de anos) para MRR + FN (a), MRR (b), FN (c) e global (d).....67
- FIGURA 9**– Padrão de posicionamento anual da Corrente do Brasil (CB; em branco) e do eixo Sul da Corrente Equatorial (CES) na costa do Brasil. As setas indicam o fluxo das correntes: CB na orientação Sul e CES na orientação Norte à partir da latitude 12oS. Em (a), (b), (c), e (d) são indicados respectivamente Janeiro, Fevereiro e Março, Abril, Maio e Junho, Julho, Agosto e Setembro e Outubro, Novembro e Dezembro. A barra em gradiente abaixo indica temperaturas mais frias (azul mais intenso) e mais quentes (laranja mais intenso). Modificado de Bichof et al. (2004) (<http://oceancurrents.rsmas.miami.edu/atlantic/brazil.html>)......68

LISTA DE TABELAS

TABELA 1 – Síntese das informações de diversidade genética e dos testes de neutralidade para *Galeocерdo cuvier* perante os dados da CR, íntron da LDHA (LD), ITS-2.....56

TABELA 2 – Amova (FST) par-à-par perante os dados da CR de *Galeocерdo cuvier*.....57

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

AMOVA	– Análise de Variância Molecular
AtlNO	– Atlântico Norte
BSP	– <i>Bayesian skyline plot</i>
CB	– Corrente do Brasil
CR	– Região Controle
FN	– Arquipélago de Fernando de Noronha
IB	– Inferência bayesiana
ITS-2	– <i>Internal Transcribed Spacer Locus 2</i>
IUCN	– <i>The International Union for Conservation of Nature and Natural Resources</i> –
LDHA	– Íntron lactato desidrogenase A
MRR	– região metropolitana da cidade do Recife
mtCR	– <i>Mitochondrial Control Region</i>
mtDNA	– DNA mitocondrial
NCBI	– <i>National Center for Biotechnology Information</i>
DNA	– DNA nuclear
PCR	– Reação em cadeia da polimerase
pb	– pares de bases
Rg	– <i>Raggedness test</i>
SEBr	– Sudeste do Brasil
SSD	– Sum of Squared Deviations

SUMÁRIO

1 REFERENCIAL TEÓRICO.....	11
1.1 TUBARÕES.....	11
1.1.1 Características e classificação.....	11
1.1.2 Importância ecológica.....	11
1.1.3 Ameaças a biodiversidade de tubarões e a pesca.....	12
1.1.3.1 Perda de diversidade animal.....	12
1.1.4 Importância econômica e a pesca de tubarões.....	13
1.1.5 Ataques a humanos.....	13
1.1.6 Tubarão tigre.....	14
1.2 GENÉTICA.....	16
1.2.1 O DNA mitocondrial (mtDNA).....	19
2 ARTIGO – POPULATION HISTORY AND SPECIMEN TRANSLOCATIONS CAN MITIGATE SHARK ATTACKS: THE CASE OF THE APEX PREDATOR GALEOCERDO CUVIER.....	21
3 CONCLUSÃO GERAL.....	37
REFERÊNCIAS.....	38
APÊNDICE A – LISTA DE TABELAS.....	56
APÊNDICE B – LISTA DE ILUSTRAÇÕES.....	58
APÊNDICE C – SUMARIO DE INFORMAÇÕES BÁSICAS DE DIVERSIDADE.....	69
APÊNDICE D – TOPOLOGIA DE INFERENCIA BAYSIANA PARA A LDHA.....	74
APÊNDICE E – TOPOLOGIA DE INFERENCIA BAYSIANA PARA A ITS-2.....	75
ANEXO A - DECLARAÇÃO SOBRE PLÁGIO.....	76

1 REFERENCIAL TEÓRICO

1.1 TUBARÕES

1.1.1 Características e classificação

Os Chondrichthyes, também conhecidos como peixes cartilaginosos que correspondem aos tubarões, raias e quimeras (Compagno *et al.* 1990), são um dos grupos vivos mais antigo de vertebrados com mandíbula, que divergiram de um ancestral comum dos peixes ósseos, no período Siluriano (Paleozóico) (Benton *et al.* 2009; Brazeau & Friedman 2015; Inoue *et al.* 2010; Santini *et al.* 2011; Venkatesh *et al.* 2014). Esse grupo é dividido em duas subclasses; a Holocephali que engloba as quimeras e a Elasmobranchii, que compreende os tubarões e raias. O grupo dos elasmobrânquios (Elasmobranchii) apresenta entre 954 e 1125 espécies vivas, divididas em pelo menos 9 ordens, 57 famílias, 182 gêneros. E dentro desse grupo, os tubarões são agrupados em 8 ordens, 34 famílias e 106 gêneros com cerca de 500 espécies (Compagno *et al.* 2005).

Os tubarões, geralmente tem uma baixa resiliência contra as pressões antrópicas, pois apresentam diversas características de k-estrategistas, tal como maturação tardia, período de gestação longo, baixa fecundidade, alto nível de investimento materno (um dos mais altos do reino animal, pois os filhotes nascem completamente desenvolvidos), crescimento lento, alta taxa de sobrevivência para todas as idades e alta longevidade (Cortés 2000; Hoenig & Gruber 1990; Stevens *et al.* 2000). Essa baixa resiliência pode ocasionar o declínio das populações e do nível de variabilidade genética das mesmas (Ferrette *et al.* 2015). Isso vem sendo mostrado para algumas populações de tubarões, inclusive de grandes tubarões, em diversas regiões do Atlântico (Baum *et al.* 2003; Burgess *et al.* 2005; Myers *et al.* 2007). Devido a esses fatores e a importância ecológica desse grupo, a conservação dos tubarões é de grande relevância.

1.1.2 Importância ecológica

Os tubarões compreendem um grupo ecologicamente diverso e importante, contendo alguns dos maiores predadores dos oceanos, assim ocupando os níveis mais altos da cadeia alimentar (Cortés 1999; Velez-zuazo & Agnarsson 2011). Esses animais desempenham um papel de grande relevância na estrutura e função dos ecossistemas marinhos (Ferretti *et al.* 2010; Heithaus *et al.* 2012; Stevens *et al.* 2000), contribuindo para a manutenção da diversidade, podendo afetar a composição da comunidade (Paine, 1966). Desse modo, o declínio de populações de tubarões pode ter consequências graves (Stevens *et al.* 2000), sendo

capaz de influenciar outras espécies, como por exemplo por meio de cascata trófica (Cortés 1999; Myers *et al.* 2007; Randhawa *et al.* 2014). O tubarão tigre, *Galeocerdo cuvier* Péron & Lesueur, 1822, por exemplo, é responsável pelo controle do tamanho populacional de diversos animais, como as aves marinhas (Heithaus 2005), golfinhos nariz de garrafa (*Tursiops aduncus* Ehrenberg, 1833) (Heithaus & Dill 2002, 2006; Wirsing *et al.* 2007b), dugongos (*Dugong dugon* Müller, 1776) (Heithaus *et al.* 2002; Wirsing *et al.* 2007a,b), tartarugas verde (*Chelonia mydas* Linnaeus, 1758) (Heithaus *et al.* 2007; Wirsing *et al.* 2007b) e diversas espécies de tubarões de recifes (*Carcharhinus* spp.) e raias (Stevens *et al.* 2000), provocando consequências nas populações desses animais através de um efeito de controle *top-down* em diversos ecossistemas (Ferretti *et al.* 2010; Myers *et al.* 2007; Stevens *et al.* 2000). A ausência desse predador do ambiente, pode causar um aumento na abundância das populações de tartarugas marinhas, tubarões de recife e aves marinha, e esse aumento pode afetar a abundancia de outros organismos por interação trófica, modificando o ambiente (Stevens *et al.* 2000).

1.1.3 Ameaças a biodiversidade de tubarões e a pesca

1.1.3.1 Perda de diversidade animal

A Biodiversidade representa a variação de ecossistemas, comunidade, espécies, populações e a também a variabilidade genética presente entre e dentro de populações (Frankham *et al.* 2008). Uma das principais ameaças a biodiversidade é a intensificação e aumento dos estresses antropogênicos, como poluição, invasão de espécies, e a caça, a qual pode ocasionar a perda dessa variação (Gallagher *et al.* 2012). Segundo a *The International Union for Conservation of Nature and Natural Resources – Red list of Threatened Species* (lista vermelha de espécies ameaçadas da União Internacional para a Conservação da Natureza – IUCN *red list*) (2016), mais de $\frac{1}{5}$ da biodiversidade animal está enquadrada em algum risco de ameaça à extinção. Os elasmobrânquios apresentam aproximadamente 25% da biodiversidade ameaçada (Dulvy *et al.* 2014), principalmente devido a pesca, perda e degradação de habitat, mudanças climáticas e poluição (Bornatowski *et al.* 2014; Dulvy *et al.* 2014; García-Núñez 2008; Rosa & Menezes 1996; Stevens *et al.* 2005). Entre essas, a pesca de forma intensiva é uma das maiores ameaças aos tubarões, podendo reduzir a abundância das populações (Baum *et al.* 2003; Dulvy *et al.* 2008; Worm *et al.* 2013) pela captura de fêmeas reprodutoras (reduzindo o número de futuros neonatos) ou pela captura de neonatos e juvenis (reduzindo o número de novas fêmeas reprodutoras) (Vooren & Klippel 2005). O

controle da pesca com intuito de que sobrevivam indivíduos (adultos e neonatos) suficientes para a manutenção de uma população, é essencial para um programa de conservação e manejo eficiente (Vooren e Klippel 2005).

1.1.4 Importância econômica e a pesca de tubarões

A pesca de tubarões e raias vêm se intensificando mundialmente, para obtenção de carne, a qual apresenta elevado valor nutritivo e alto teor proteico, e de barbatanas, das quais se obtém fibras de colágeno utilizadas na culinária oriental (Dent & Clark 2015; Mattos & Hazin 1997; Musick & Bonfil 2005; Vooren & Klippel 2005). Outros subprodutos do tubarão são visados secundariamente como; a cartilagem (utilizada como alimento), a pele (muito utilizada como alimento e na produção de couro por ser muito espessa e resistente), os dentes (uso artesanal), o fígado (usado como alimento estando fresco ou salgado), e o óleo do fígado (usado na produção de lubrificantes e como fonte de vitamina A) (Andrade & Boas 2012; García-Núñez 2008; Jit *et al.* 2014; Musick & Bonfil 2005; Musick & Musick 2011; Tull 2009; Vooren & Klippel 2005).

No Brasil, a pesca de tubarões é focada para a comercialização das barbatanas e de sua carne (Rodrigues-Filho *et al.* 2009) e na última década, o mercado de carne de tubarões tem crescido rapidamente, transformando o Brasil tanto em dos principais mercados como um dos maiores produtores do mundo (Dent & Clark 2015). Segundo esses autores, o Brasil está entre os maiores produtores de tubarões do mundo, ocupando a 11ª posição, com uma média de captura anual de quase 21 000 toneladas entre 2000 e 2011.

1.1.5 Ataques a humanos

Os tubarões têm grande repercussão social negativa, sendo considerados “assassinos do mar”, apesar da baixa ocorrência de ataques de tubarões (cerca de 64 ataques ao ano, no mundo). Segundo o arquivo internacional de ataques de tubarão (*International Shark Attack File – ISAF* 2016a), produzido pelo museu de história natural da Florida (<https://www.flmnh.ufl.edu/fish/isaf/home/>), entre 1580 e 2016 foram registrados cerca de 2866 ataques de tubarões não provocados. Desse montante, a grande maioria (aproximadamente 80%) ocorre em apenas 4 regiões; Estados Unidos, Austrália, África do Sul e Brasil. Esses ataques são provocados principalmente pelo tubarão branco – *Carcharodon carcharias* Linnaeus, 1758,

tubarão tigre – *Galeocerdo cuvier* e tubarão cabeça chata – *Carcharhinus leucas* Müller & Henle, 1839 (Dudley 1997; ISAF 2016b).

O Brasil, ocupa a 4ª posição no ranking de ataques de tubarões, com cerca de 3,6% dos ataques registrados no mundo, e mais da metade desse montante ocorreu no estado de Pernambuco (ISAF, 2016c). A prevalência dos ataques nesse estado é por duas espécies: o tubarão tigre (*G. cuvier*) e o tubarão cabeça-chata (*C. leucas*), sendo possível o envolvimento de outras espécies, tal como o tubarão galha-preta (*Carcharhinus limbatus* Müller & Henle, 1839) (Hazin *et al.* 2008).

Recife, capital do estado de Pernambuco, tem uma população de cerca de 1,6 milhões (cerca de 4 milhões na Região Metropolitana do Recife – MRR) (Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística; www.ibge.gov.br; Acesso em 20 de julho de 2016) e um litoral de aproximadamente 10km de praias de águas quentes, de temperatura entre 24 °C e 30 °C (Hazin *et al.* 2000), atraindo muitos turistas. O turismo em Pernambuco é historicamente importante para a economia da região e em Recife, os ataques de tubarões afetam negativamente o turismo por reduzir o número de turistas.

Os ataques de tubarão em Pernambuco são concentrados no trecho entre as cidades irmãs Recife e Jaboatão dos Guararapes, que segue da Praia do Pina até da praia Paiva, sendo os maiores índices de ataques registrados nas praias de Boa Viagem e Piedade (Comitê Estadual de Monitoramento de Incidentes com Tubarões – CEMIT, 2016). Buscando reduzir o número de ataques de tubarão no estado, o governo do estado de Pernambuco criou em maio de 2004 o Comitê Estadual de Monitoramento de Incidentes com Tubarões (CEMIT).

O programa de mitigação de ataques de tubarões criado para Pernambuco se baseia em retirar os indivíduos de espécies perigosas da área de risco as pessoas e liberá-los numa área mais distante da costa (Hazin & Afonso 2014; Hazin comunicação pessoal). Segundo Hazin & Afonso (2014) esse programa de monitoramento se mostrou efetivo, uma vez que reduziu em 97% os índices de ataques de tubarão na região metropolitana do Recife e apresentou uma baixa taxa de mortalidade para as espécies em geral, inclusive para o potencialmente agressivo e causador de ataques na região, o tubarão tigre.

1.6 Tubarão tigre

O tubarão tigre, *Galeocerdo cuvier*, também popularmente conhecido como tubarão tintureira e tubarão jaguara, ocorre em oceanos temperados e tropicais (Compagno 1984;

Randall 1992). Segundo Randall (1992), essa espécie tem uma ampla distribuição, ocorrendo no Atlântico ocidental, de Cape Cod até o Uruguai, no sudoeste do Atlântico, de Marrocos até Angola; e ao longo de todo Indo-Pacífico.

O tubarão tigre pertence à família Carcharhinidae, representando os maiores tubarões da família e além disso, é o único na família com reprodução vivípara lecitotrófica (Alves 1977; Compagno 1984; Gadig 2001). As fêmeas dessa espécie geralmente atingem a maturidade sexual com tamanho entre 250-350cm, enquanto os machos entre 226-290 cm, podendo atingir um tamanho total de mais de 5,5 m (Compagno 1984; Randall 1992). Sobre a reprodução da espécie, o acasalamento deve ocorrer principalmente quando os adultos se encontram em regiões de águas insulares, entre o final do inverno e início da primavera (Lea *et al.* 2015) e o tempo de gestação é estimado em pouco mais que um ano, de 13 a 16 meses (Alves 1977; Clark & von Schmidt 1965; Whitney *et al.* 2007), com o ciclo reprodutivo trienal (Whitney *et al.* 2007). A espécie tem uma alta taxa de fecundidade produzindo cerca de 10–82 filhotes por ninhada (Randall 1992), com uma média de 32,6 filhotes por ninhada (Whitney *et al.* 2007) que nascem com tamanho variados, sendo entre 51 e 90 cm (Compagno 1984; Randall 1992; Whitney *et al.* 2007).

O *G. cuvier* é um grande predador generalista, apresentando uma dieta bastante diversa, que inclui desde invertebrados como crustáceos e moluscos, a vertebrados como peixes teleósteos, elasmobrânquios, aves, tartarugas e mamíferos marinhos (Lowe *et al.* 1996; Pickard *et al.* 2016; Randall 1992; Shibuya *et al.* 2005; Simpfendorfer *et al.* 2001). Essa espécie apresenta um importante papel ecológico, sendo capaz de influenciar o tamanho das populações e até mesmo o comportamento das suas presas, o que pode resultar em cascata trófica (Heithaus & Dill 2006; Heithaus *et al.* 2007; Wirsing *et al.* 2007a, b). De acordo com a IUCN *Red List* e com o Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade, o tubarão tigre é considerado “quase ameaçada” (“*Near Threatened – NT*”) (ICMBio, 2016; Simpfendorfer, 2009). Além disso, em certas regiões, como América do Norte (Myers *et al.* 2007) e Austrália (Holmes *et al.* 2012), a espécie exhibe sinais de declínio populacional. Esse cenário, para esse importante predador, ressalta a necessidade de estudos sobre a espécie, como por exemplo de genética populacional.

Estudos genéticos têm mostrado que o tubarão tigre apresenta um cariótipo de $2n = 86$ (40 cromossomos Meta-submetacêntrico e 46 cromossomos Subtelo-acrocêntrico) com um número fundamental (FN) de 126 (Asahida *et al.* 1995), e não apresenta cromossomos

heteromórficos (Maddock & Schwartz 1996). Como exemplos gerais, a abordagem genética no nível moléculas pôde atestar se a fidelidade local encontrada para Austrália (Holmes *et al.* 2014), mar de coral da Nova Caledônia (Werry *et al.* 2014), Ilhas do Hawaii (Papastamatiou *et al.* 2013) e Recife de coral do Caribe (Lea *et al.* 2015), teve efeito de estruturar essas populações. Bernard *et al.* (2016), utilizou de marcadores genéticos mitocondriais (Região controle e citocromo oxidase subunidade 1) e nucleares (mcrossatelites) para estudar a dinâmica e as populações globais do tubarão tigre, encontraram dois clados genéticos para a espécie, sendo um compreendido quase exclusivamente por indivíduos do Atlântico Ocidental e o outro por espécimes do Indo-Pacífico. Com isso, é possível o incremento na elaboração de medidas de mitigação de ataques à humanos, como a translocação de espécimes, que não prejudique as populações da espécie, pela mistura de linhagens genéticas estruturadas ou drástica redução das mesmas.

1.2 GENÉTICA

Nos últimos anos, os avanços na genética têm reduzido o custo da ferramenta molecular, tornando-a mais acessível e viável, uma vez que requerem apenas uma pequena amostra de tecido que pode ser coletado do animal vivo ou morto, geralmente em qualquer idade, para realizar as análises. Assim, as técnicas moleculares (análises de DNA) têm sido amplamente utilizadas, tornando-se uma ferramenta poderosa para ampliar o conhecimento a cerca de uma espécie, permitindo avaliar a diversidade genética (DiBatista *et al.* 2008; Larson *et al.* 2015), fluxo gênico das espécies (Gubili *et al.* 2015; Pereyra *et al.* 2010), eventos históricos que modelam a dinâmica das espécies (Portnoy *et al.* 2014), filogenia de dos grupos (Bustamante *et al.* 2016; Caira *et al.* 2014; Naylor *et al.* 2012), filogeografia de uma espécie (Clark *et al.* 2015; Cunha *et al.* 2012; Daly-Engel *et al.* 2012) e permite identificar espécies, subespécies, populações, linhagens e indivíduos (Caballero *et al.* 2012; Cardenosa *et al.* 2014; Chapman *et al.* 2009; Griffiths *et al.* 2010; Jabado *et al.* 2015).

Embora as técnicas moleculares tenham se tornado mais populares e exista um bom número de espécies de tubarões, apenas poucas espécies têm sido investigadas em detalhes a respeito de sua filogeografia, diversidade e estrutura genética (*eg.* Chabot & Allen 2009; Chapman *et al.* 2009; Dudgeon *et al.* 2009; Giles *et al.* 2016; Keeney & Heist 2006; Larson *et al.* 2015; Portnoy *et al.* 2010; Stow *et al.* 2006; Vignaud *et al.* 2014). O tubarão martelo *Sphyrna lewini* Griffith & Smith, 1834 é um tubarão amplamente estudado do ponto de vista genético e diversos trabalhos estudaram a filogeografia da espécie. Esses estudos mostraram

uma diferenciação genética entre as populações do Atlântico e Indo-Pacífico (Duncan *et al.* 2006; Quattro *et al.* 2006) e identificam o Indo-Pacífico leste como possível centro de origem (Daly-Engel *et al.* 2012) com radiação tardia no Pacífico central (Hawaii) e Pacífico oriental (América Central). Além de indicarem a África do Sul como sendo uma via para o intercâmbio entre oceanos (Duncan *et al.* 2006) e indicarem a presença de espécies crípticas, ainda não reconhecidas, de tubarão-martelo (*Sphyrna*) no sudeste do Estados Unidos da América (Quattro *et al.* 2006).

Recentemente, uma abordagem que vem se tornando cada vez mais comum é uso conjunto dos marcadores mitocondriais (mtDNA) e nucleares (nDNA) ao invés de apenas um deles (Blower *et al.* 2012; Cunha *et al.* 2012; Ferrette *et al.* 2015; Karl *et al.* 2011; Portnoy *et al.* 2014). A combinação desses marcadores com herança distinta (mtDNA tem herança materna e nDNA materna e paterna) permite obter informação mais precisas, sendo utilizados para obter informações mais acuradas sobre a estrutura das populações (Dudgeon *et al.* 2012; Quintanilla *et al.* 2015) e eventos que modelam as espécies (Portnoy *et al.* 2015; Portnoy *et al.* 2014; Schultz *et al.* 2008). Além disso, são utilizados para identificar comportamentos associados ao gênero como fidelidade a uma área específica (filopatria) (Feldheim *et al.* 2002; Portnoy *et al.* 2015; Schultz *et al.* 2008) e identificar híbridos (Morgan *et al.* 2012).

Portnoy *et al.* (2014), por exemplo, utilizou da combinação de marcadores mitocondriais (região controle-mtDNA; CR) e nucleares de loci microssatélites (nDNA), buscando entender a filogeografia do *Carcharhinus acronotus* Poey, 1860. O estudo encontrou 5 populações genéticas para a espécie que divergiram durante a última glaciação (Costa Sudoeste do Atlântico, Golfo do México Oriental e Ocidental, Baía de Campeche no Golfo do México Oriental e Bahamas). Além disso, esses autores detectaram, com exceção das Bahamas, que todas aquelas populações experimentaram expansão pós glaciação. A diferença encontrada entre o Golfo do México Ocidental e Oriental parece ser associação com um isolamento devido a pluma do Rio Mississippi e o Golfo do México Oriental serve como refúgio da espécie contra a glaciação e é fonte de expansão.

Karl *et al.* (2011), utilizou de mtDNA CR e loci microssatélites (nDNA) para investigar a estrutura do tubarão cabeça chata (*Carcharhinus leucas*) com o objetivo de inferir filogeografia e estratégias de conservação para a espécie. Perante a variação da região controle (mtDNA), os autores descobriram uma estruturação significativa entre o Brasil e outras localidades do Norte do Atlântico Ocidental (Oeste). Além disso, a ausência de

estruturação perante os loci microssatélites, sugeriu um comportamento de fidelidade das fêmeas a esses locais (filopatria feminina). Também foi encontrada uma baixa diversidade genética para o mtDNA, que deve ser levada em consideração na conservação da espécie, a qual requer estratégias locais, regionais e internacionais de conservação.

O desenvolvimento de planos de conservação, manejo e gestão das populações e de espécies ameaçadas, tem sido muito beneficiado pelas informações genéticas (Reiss *et al.* 2009), uma vez que para proteção e conservação eficaz da diversidade animal, é essencial que se tenha conhecimento acerca da biologia das espécies e da correta classificação taxonômica da biodiversidade, tanto no nível de espécies como também no caso de populações geneticamente distintas (Gippoliti & Amori 2007; Mace 2004; Peterson 2006). Nesse contexto, as técnicas moleculares ajudam, pois podem ser usadas para detectar endogamia (Frankham *et al.* 2008) e perda de diversidade genética (Chapman *et al.* 2009; Dudgeon *et al.* 2009; Karl *et al.* 2012; Vignaud *et al.* 2014b), caracterizar a estrutura das populações (Ahonen *et al.* 2009; Ferrette *et al.* 2015; Karl *et al.* 2011), identificar populações em risco (Cardenosa *et al.* 2014; Giles *et al.* 2016; Mendonça *et al.* 2013; Volkman *et al.* 2014), resolver incertezas taxonômicas (Durand & Borsa 2015; Meier *et al.* 2006; Torres *et al.* 2015; Xia *et al.* 2016) e melhoram o entendimento das espécies (Allendorf *et al.* 2010; Ferrette *et al.* 2015; Frankham *et al.* 2008; Volkman *et al.* 2014).

O tubarão baleia *Rhincodon typus* Smith, 1828, por exemplo, o maior peixe vivo do mundo, uma espécie de tubarão cosmopolita de águas tropicais e temperadas, considerada ameaçada (“EN” –*Endangered*) pela IUCN *red list* (Pierce & Norman 2016) e vulnerável pelo ICMBio (2016) e listada no apêndice II do *Convention on International Trade in Endangered Species* (CITES 2016), foi estudada geneticamente por alguns autores (Castro *et al.* 2007; Ramirez-Macias *et al.* 2007; Schmidt *et al.* 2009). Esses estudos buscaram averiguar a diversidade genética e a estruturação das populações dessa espécie, encontrando como resultado uma alta diversidade genética e a ausência de diferenciação genética para a espécie ao redor do mundo. Esses dados indicaram alto fluxo gênico histórico e que as barreiras oceânicas não impedem a dispersão Índico-Pacífico. Diante dessas informações, os planos de manejo e conservação dessa espécie devem focar em proteção internacional, através da cooperação entre governos de países de diferentes oceanos.

Um outro tubarão ameaçado que foi estudado do ponto de vista genético foi o tubarão lixa (*Ginglymostoma cirratum* Bonnaterre, 1788). Karl *et al.* (2012) encontraram uma forte

divisão genética ($d = 1,9 \%$) entre a Pacífico leste e o Atlântico e sugeriram a possibilidade de uma espécie críptica ou espécie irmã. Esses resultados ajudam na conservação da espécie, indicando uma diferença entre essas localidades e apontando para necessidade de um manejo diferenciado dessas populações. A diferenciação genética das populações é um processo fundamental para a evolução, podendo levar a especiação em certas condições (Leng & Zhang 2011). Portanto, a diversidade genética é importante para a manutenção do potencial evolutivo de longo prazo para as espécies e deve ser preservada (Allendorf *et al.* 2007).

1.2.1 O DNA mitocondrial (mtDNA)

Muitos estudos de genética da conservação têm usado informações de sequências de DNA mitocondrial (mtDNA) devido as vantagens que esse marcador apresenta, como facilidade de manipulação e isolamento, falta de recombinação, alto número de cópias por célula e taxa de mutação mais rápida que a do genoma nuclear (cerca de 5 a 10 vezes mais rápida) (Avice 1994; Freeland 2005; Meyer 1993). O mtDNA é potencialmente mais poderoso que o nuclear, uma vez que apresenta $\frac{1}{4}$ do tamanho efetivo da população que o DNA nuclear apresenta (Musick & Bonfil 2005). O genoma mitocondrial animal compreende um cromossomo circular (única volta de DNA de cadeia dupla) com cerca de 36 genes; 2 para rRNAs, 22 para tRNAs e 12 para subunidades de proteínas multiméricas da membrana mitocondrial interna (codificadores de proteína) (Arif *et al.* 2011). Elasmobrânquios e outros peixes apresentam aproximadamente 16 500 pares de bases (pb) de mtDNA (Billington 2003).

Embora as taxas evolutivas do mtDNA em tubarões sejam baixas quando comparadas a outros vertebrados (Martin *et al.* 1992), estudos recentes têm mostrado altos níveis de diversidade do mtDNA. Região controle para alguns tubarões (Bernard *et al.* 2016; Cunha *et al.* 2012; Mendonça *et al.* 2009; Ovenden *et al.* 2009). Trabalhos utilizando sequências da região controle de tubarão branco *Carcharodon carcharias* (Linnaeus, 1758), detectaram diferença significativa entre populações da África do Sul e Austrália/Nova Zelândia, Nordeste do Pacífico (*Southern California Bight* e *Bahía Vizcaíno*) e *New South Wales* e *Queensland* (Austrália) (Blower *et al.* 2012; Gubili *et al.* 2010; Oñate-González *et al.* 2015; Pardini *et al.* 2001). Esses dados mostram um alto nível de diversidade que é comparável a outras espécies marinhas pelágicas de ampla distribuição. Em contraste, o tubarão elefante *Cetorhinus maximus* (Gunnerus, 1765), que assim como o *C. carcharias* também é uma espécie pelágica de ampla distribuição e com status de vulnerável (VU) pelo IUCN *red list* desde 1996 (Compagno 1984; Fergusson *et al.* 2009; Fowler 2005), apresenta nível de diversidade, para o mesmo marcador (CR), abaixo do esperado para uma espécie pelágica (Hoelzel *et al.* 2006).

A região controle, é uma região não-codificante do genoma mitocondrial que é altamente variável (Meyer 1993), sendo um setor muito utilizado em estudos com vertebrados, incluindo peixe osseos (McKenzie & Bremer 2017; Verma *et al.* 2016; Waters & Wallis, 2000), aves (Craig *et al.* 2016; Hailer *et al.* 2015; Kirchman & Franklin 2007), mamíferos (Johnson *et al.* 2015; Power *et al.* 2015; Schneider *et al.* 2016), reptéis (Dutton *et al.* 2014; Proietti *et al.* 2014; Vargas *et al.* 2008) e anfíbios (Guarnizo & Cannatella 2015; Matsui *et al.* 2007; Richmond *et al.* 2014). Em elasmobrânquios, a CR é uma das regiões mais úteis para analisar estrutura dos estoques (Musick & Bonfil 2005), sendo comumente utilizado para avaliar as populações em nível intraespecífico (Benavides *et al.* 2011; Camargo *et al.* 2016; Feutry *et al.* 2014; Gubili *et al.* 2015; Keeney *et al.* 2003; Mendonça *et al.* 2009; Ramirez-macias *et al.* 2007).

Population history and specimen translocations can mitigate shark attacks: the case of the apex predator *Galeocerdo cuvier*

Andrade, F.R.S.; Afonso, A.; Hazin, F. I.; Mendonça, F. F.; Torres, R. A.

INTRODUÇÃO

O discernimento da estrutura das populações de uma espécie é de grande importância para seu manejo e conservação (Bellafronte *et al.* 2013; Castro *et al.* 2007; Chapman *et al.* 2015; Dudgeon *et al.* 2012; Quintanilla *et al.* 2015; Reiss *et al.* 2009; Sigsgaard *et al.* 2016), uma vez que revela informações sobre a delimitação de populações/estoques, caracterização da biodiversidade e identificação das unidades evolutivas e unidades de manejo (Chapman *et al.* 2009; Dudgeon *et al.* 2012; Giles *et al.* 2016; King *et al.* 2015; Larson *et al.* 2015). Já os estudos sobre os níveis de variação genética das espécies podem indicar maior/menor vulnerabilidade, sobretudo naquelas exploráveis no ambiente aquático, uma vez que a pesca pode ocasionar o declínio de populações e a redução da variabilidade genética nas espécies e suas populações (Allendorff *et al.* 2014; Ferrette *et al.* 2015; Pinsky & Palumbi 2014).

Em tubarões, o conhecimento dessa estrutura é de grande relevância para a conservação do grupo, visto que linhagens evolutivas podem estar mascaradas pela morfologia externa conservada (Gaither *et al.* 2016) e que estudos reportam um esgotamento dos estoques naturais de diversas espécies ao longo do mundo (Baum *et al.* 2003; Burgess *et al.* 2005; Davidson *et al.* 2016; Dulvy *et al.* 2008; Myers *et al.* 2007). Desse modo, a genética de populações vem sendo investigada para diversas espécies de tubarões, como o tubarão-galha-preta *Carcharhinus limbatus* (Keeney *et al.* 2005, Keeney & Heist 2006), tubarão mako *Isurus oxyrinchus* (Schrey & Heist 2003), tubarão baleia *Rhincodon typus* (Castro *et al.* 2007; Ramirez-Macias *et al.* 2007; Schmidt *et al.* 2009) e o tubarão branco *Carcharodon carcharias* (Blower *et al.* 2012; Gubili *et al.* 2010, 2015; Jorgensen *et al.* 2010; Pardini *et al.* 2001). Esse último, apresenta uma grande repercussão social negativa por ser uma das espécies associada a ataques a banhistas (ISAF, 2016a).

Segundo o arquivo internacional de ataques de tubarão (*International Shark Attack File – ISAF, 2016a*), os ataques de tubarões no mundo são provocados majoritariamente por

três espécies, o tubarão cabeça chata (*Carcharhinus leucas*), tubarão tigre (*Galeocerdo cuvier*) e o tubarão branco (*C. carcharias*). No Brasil, o estado de Pernambuco (costa Nordeste) é aquele que figura com maior número de ataques (ISAF, 2016b). Tais ataques têm como protagonistas duas espécies: o tubarão tigre e o tubarão cabeça-chata. É possível que outras espécies, como o tubarão galha-preta (*Carcharhinus limbatus*), também respondam por alguns dos incidentes (Hazin *et al.* 2008).

De acordo com a IUCN *Red List* e o Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade, o tubarão tigre é globalmente e regionalmente considerado “quase ameaçada” (“*Near Threatened – NT*”) (ICMBio, 2016; Simpfendorfer, 2009). Segundo alguns autores, apresenta sinais de declínio populacional em certas regiões da América do Norte (Myers *et al.* 2007), Austrália (Holmes *et al.* 2012). Dados de diversidade genética reforçam os sinais de declínio observados para animais do Havaí (Bernard *et al.* 2015). Porém, dados genéticos de *G. cuvier* oriundo de diversos oceanos do mundo têm revelado uma melhor condição da espécie em termos adaptativos, tendo em vista os valores de diversidade genética observados em regiões mitocondriais e também nucleares (Bernard *et al.* 2016).

No aspecto relativo à mitigação de ataques no Brasil, se tem utilizado da translocação de exemplares vivos de *G. cuvier* para zonas marinhas mais distantes da costa, além do monitoramento destes espécimes por telemetria (Hazin & Affonso 2013). O monitoramento tem sugerido uma rota de deslocamentos sob a orientação Sul-Norte (Hazin *et al.* 2013). Tais evidências sugerem que possivelmente os tubarões tigre que vivem ao largo do Arquipélago de Fernando de Noronha podem vir da região mais costeira de Pernambuco, onde os ataques são muito mais frequentes.

Apesar da existência de algumas evidências genéticas sobre o tubarão tigre em termos locais (Bernard *et al.* 2015) e globais (Bernard *et al.* 2016), pouco ainda se sabe sobre a história populacional da espécie em águas do Atlântico tropical. Portanto, tendo em vista os aspectos relativos ao status de conservação de *G. cuvier*, sob o ponto de vista do potencial evolutivo (variação genética) da espécie, bem como aqueles outros sobre as estratégias de mitigação dos ataques na costa Nordeste do Brasil, esse trabalho utilizou de três marcadores genéticos (um mitocondrial e dois nucleares) para atender aos seguintes objetivos principais: (a) testar o patamar de variação genética da espécie como medida de inspeção vulnerabilidade da espécie e (b) averiguar a estrutura populacional da espécie entre a região mais costeira do estado de Pernambuco e as adjacências do Arquipélago de Fernando de Noronha. Em termos ainda mais específicos, este último objetivo pretendeu oferecer evidências que suportem que a

estratégia de mitigação de ataques de tubarão, por translocação de espécimes das zonas mais costeiras da cidade do Recife para zonas mais distantes da costa, não modifica as populações naturais da espécie. Além disso e, tendo em vista os dados disponibilizados pela literatura mais recente, este estudo ainda se focou nos seguintes objetivos: (c) testar a coesão populacional de *G. cuvier* dentro do Atlântico tropical e (d) testar a hipótese mais atual de conectividade histórica global da espécie, reanalizando os dados da região controle do mtDNA, incluindo os dados aqui produzidos.

MATERIAL E MÉTODO

Um total de 76 espécimes de tubarão tigre foram amostrados em duas áreas da costa Nordeste do Brasil, sendo 43 exemplares das praias na região metropolitana da cidade do Recife (MRR) e outros 33 de um ambiente insular ao largo do Arquipélago de Fernando de Noronha (FN; Fig. 1). Os tecidos foram conservados em etanol 96% a -20 °C. O DNA total foi extraído utilizando o kit de extração *DNeasy Blood & Tissue* (QIAGEN ®) seguindo instrução do fabricante.

Os procedimentos moleculares se concentraram na amplificação via PCR de 3 regiões genéticas: a região controle do mtDNA (CR), um íntron nuclear do gene da lactato desidrogenase A (LDHA6) e um espaçador da unidade ribossomal nuclear (ITS-2).

A amplificação da PCR foi realizada utilizando os primers Elasmocr15642F (5-TTGGCTCCCAAAGCCAARATTCTG-3) e Elasmocr16638R (5-CCCTCGTTTTWGGGG- 3) para a Região Controle (CR), ElasmocrLDHAF1 (5-GCTTATGARGTGATWAACTGAA-3), ElasmocrLDHA6F2 (5-GGGWTGTCTGTGGCAGACCTCGC-3) e ElasmocrLDHAR1 (5-GAARACCTCRTTYTYWATRCCATA-3) para o sexto íntron do locus LDHA (LDHA6) (Stoner *et al.* 2003) e os primers universais de tubarões FISH5.8SF (5-TTAGCGGTGGATCACTCGGCTCGT-3) e FISH28SR (5-CCTCCGCTTAGTAATATGCTTAAATTCAGC- 3) para o ITS-2 (Pank *et al.* 2001). A solução de PCR continha um volume final de 25 µL e consistia em 12,5 µL de 2X taq Master Mix (Vivantis ® - 0.05u/ul Taq polimerase 2X ViBuffer A (100mM KCL, 20mM Tris-HCl pH 9.1 à 20°C , 0.02% Triton™ X-100, 0.4mM dNTPs e 3.0 mM MgCl₂), 15-20mM de cada primer, 0.5 µL de Taq Polimerase (Invitrogen), 1 µL de MgCl₂ (50mM), 70 a 150ng de DNA genômico e água ultrapura suficiente para completar 25 µL. As reações de PCR foram realizadas em termociclador *Applied Biosystems*® 2720 (Life Technologies), seguindo as condições de ciclagem sugeridas por Stoner *et al.* (2003) e Pinhal *et al.* (2012).

As amplificações do LDHA6 foram feitas por PCR *hemi-nested* (ver Stoner *et al.* 2003). A primeira etapa de PCR foi realizada usando, os primers ElasmocrLDHAF1 e ElasmocrLDHAR1 e a segunda etapa usando os primers ElasmocrLDHA6F2 e ElasmocrLDHAR1. A solução da segunda etapa de PCR utiliza 1-2 µL do produto da primeira PCR.

Todos os produtos das PCRs foram enzimaticamente purificados, através da ExoSap-IT® (Affymetrix), seguindo instruções do fabricante. As sequencias foram obtidas no sequenciador Modelo ABI 3130 – *Applied Biosystems*, utilizando do Kit “*Big Dye™ Terminator v 3.1 (Applied Biosystems)*).

A análise de todos os dados seguiu a mesma rotina. Cabe mencionar que o conjunto de dados da CR foi incrementado com a adição de mais 28 sequencias de tubarão tigre, de diversas áreas, disponibilizadas por Bernard *et al.* (2016) e Pirog *et al.* (2015) (no. acesso genbank: KP317128 - KP317132; KU847364 - KU847386).

As sequencias obtidas foram alinhadas utilizando o programa Clustal W (Thompson *et al.* 1994) implementado no Bioedit (Hall 1999), editadas visualmente e os gaps foram tratados como dados perdidos.

Os dados de diversidade genética como número de haplótipos, número de sítios polimórficos, diversidades haplotípica e nucleotídica foram calculadas pelo DNAsp v5 (Librado & Rozas, 2009). Para testar as hipóteses de neutralidade da variação genética, foram realizados os testes de distribuição dos sítios segregantes (D de Tajima, Tajima, 1989 e R^2 , Ramos-Onsins & Rozas 2002), distribuição dos haplótipos (F_s de Fu, Fu, 1997) e de diferença pareada de sequencias (Raggedness – R_g , Harpendings, 1994 e *sum of squared deviations* – SSD) com significância perante 1000 permutações segundo DNAsp v5 (Librado & Rozas, 2009) e Arlequin (Excoffier & Lischer 2010). O índice de significância (p) utilizado foi de 5%, com exceção do teste F_s , cuja significância foi de 2%. A história demográfica da espécie foi examinada pelo DnaSP, para cada um dos três conjuntos de dados, pela construção de histogramas de diferença par-a-par de nucleotídeos (distribuição *mismatch*). As mudanças na história demográfica da *G. cuvier* ao longo do tempo foram estimadas, perante os dados da CR, por meio de *Bayesian skyline plot* (BSP) no BEAST 1.8 (Drummond *et al.* 2012) e Tracer 1.5 (Rambaut *et al.* 2014) perante 7 – 20 milhões de gerações de MCMC. Foi adotada uma média de taxa mutacional da CR de 0,55% por milhão de anos, que foi calculada pela média das taxas mutacionais reportadas para outras espécies de tubarões de 0.43% para *Carcharhinus limbatus* (Keeney & Heist 2006), 0.67% para *Negaprion brevirostris*, (Schultz *et al.* 2008), e 0.54% para *Ginglymostoma cirratum* (Karl *et al.* 2012).

O relacionamento entre os haplótipos CR e das variantes das regiões nucleares foi avaliada por meio do software PopArt 1.7 (Leigh, 2016). Os modelos evolutivos que melhor explicam da variância dos sítios de todos os três conjuntos de dados foram obtidos pelo

Modeltest 2.1.7 (Felsenstein, 2005; Posada, 2008; Darriba, 2012) usando o critério de informação de Akaike (AIC) (Akaike, 1973, 1983).

As análises filogenéticas foram obtidas por Inferência Bayesiana (IB) usando o software BEAUti e BEAST 1.8 (Drummond *et al.* 2012). As análises foram conduzidas para todas as regiões genéticas (CR, íntron LDHA e ITS-2) em 10 milhões de gerações de cadeias de Markov (MCMC). As análises, para cada um dos conjuntos de dados, contaram, como grupos externo as espécies *Cetorhinus maximus* (KF597303.1, NC_023266.1), *Sphyrna lewini* (DQ168930.1) e *Sphyrna tiburo* (DQ168933.1) e *Sphyrna lewini* (JF899239.1 - JF899241.1). As topologias de consenso de maioria foram obtidas a partir do descarte (*burnin*) de 10% das gerações MCMC.

A Análise de Variância Molecular (amova) foi realizada para testar estruturação genético-evolutiva (Excoffier *et al.* 1992) computando as estatísticas convencionais de θ (theta) dos dados de frequência de haplotipos com 1000 permutações utilizando do software Arlequin. Tal método foi aplicado de forma a calcular o índice de fixação da variação genética (Φ_{ST} e F_{ST}) global e par-à-par. Estes índices foram computados em termos regionais usando os três conjuntos de dados na comparação entre MRR e FN e apenas os dados da CR para a comparação entre a variação genética observada no Nordeste e aquela do Sudeste do Brasil segundo Bernard *et al.* (2016). Foram ainda computados os índices de fixação perante uma análise global, analisando os dados aqui obtidos em conjunto com os aqueles disponibilizados pela literatura para a CR, em uma comparação par-a-par. Nesta abordagem, os grupos a serem comparados foram designados como Nordeste do Brasil, Sudeste do Brasil, Atlântico Norte e Indo-Pacífico.

A estrutura da população de *G. cuvier* em termos regionais e globais foi ainda testada pela análise de designação bayesiana usando o software BAPS v3.1 (*Bayesian Analyses of Population Structure* (Corander *et al.* 2003; Corander & Marttinen 2006). O número de populações (k) foi estimado perante 10 réplicas com k máximo de 10. A estrutura da população foi ainda avaliada pelo teste de designação bayesiano com a inclusão das informações geográficas usando o software Geneland (Guillot *et al.* 2005a,b) em termos regionais usando dois conjunto de dados entre CR+ITS-2 e CR+íntron da LDH, na comparação entre MRR e FN. Já, para a comparação entre a variação genética observada no Nordeste e aquela do Sudeste do Brasil, bem como a análise global, segundo Bernard *et al.* (2016) foi utilizado um conjunto de dados apenas da CR.

RESULTADOS

A análise das 88 sequências parciais da região controle (entre sequências produzidas e do banco de dados), produziu um alinhamento de 672pb. Foi encontrado um total de 29 sítios foram polimórficos que caracterizaram 29 haplótipos no total. Os valores médios de diversidade haplotídica (H_d) foram de 0,905 e 0,005 de nucleotídica (π) (Tabela 1). Para as análises nucleares, as sequências parciais do íntron da LDHA produziram um alinhamento de 206pb e as sequências parciais do ITS-2 geraram um alinhamento final de 352pb. Foram encontrados um total de 21 sítios polimórficos para o LDHA e 14 para ITS-2, resultando em 11 e 10 variantes, respectivamente. Os índices de diversidade gerais do íntron da LDHA foram de 0,805 e 0,018, respectivamente (Tabela 1). E para ITS-2, os índices de diversidade gerais foram de 0,198 e 0,00178, respectivamente (Tabela 1).

Dos 29 haplótipos da CR, foram observados 19 privados e 10 haplótipos compartilhados na análise global. Três dos haplótipos são compartilhados entre Atlântico norte, Região Metropolitana de Recife (MRR) e Fernando de Noronha, 3 entre Fernando de Noronha e Atlântico norte, 1 entre o Brasil (FN, MRR e SEBr), 1 compartilhado entre indivíduos do indo-Pacífico, 1 entre Indo-Pacífico, Brasil e MRR e 1 entre Indo-Pacífico, Fernando de Noronha e Atlântico norte (Fig. 2).

A rede de variantes do íntron da LDHA (Fig. 3a) apresentou 9 haplótipos privados e apenas 2 haplótipos compartilhados entre MRR e FN. Já a rede de variantes de ITS-2 (Fig. 3b) é formada por um haplótipo central com 89,6% de frequência, além de 9 haplótipos privados entre MRR e FN.

Os modelos evolutivos que mais se adequaram aos dados foram HKY + G (CR), HKY + G (íntron LDHA6) e TN93 (ITS-2). E a inferência bayesiana (IB) da mtCR (Fig. 4) mostrou a presença de dois clados distintos, suportados pelas AMOVA ($\Phi_{ST} = 0.429$, $P < 0.05$). Esses dois clados têm distribuição diferenciada, sendo uma encontrada no Atlântico e a outra encontrada no Indo-Pacífico e Atlântico Sul (Brasil). Esses, tendo se diferenciado entre 30.000 e 60.000 anos atrás.

Os dados de inferência bayesiana para o íntron LDHA revelam a separação em dois clados (Fig. A1), significativamente diferente entre si ($\Phi_{ST} = 0.27$, $P < 0.05$). Os dados da IB de ITS, revelam 3 clados distintos (Fig. B1).

ESTRUTURA POPULACIONAL

A amova, perante os dados da CR revelou, na comparação regional entre MRR e FN um Φ_{ST} geral de 0,02519 ($p > 0.05$). A comparação entre a variação genética observada no Nordeste e aquela do Sudeste do Brasil foi observado o F_{ST} de 0,038 ($p > 0.05$). Na análise global a amova revelou um Φ_{ST} de 0,31151 ($p < 0.05$). Na comparação par-à-par foram observados valores de F_{ST} variando entre -0,0256 (Atlântico Norte e o Sudeste do Brasil; $p > 0.05$) e 0,136 (Indo-Pacífico e Nordeste do Brasil; $p < 0.05$) (Tabela 2).

A análise de estrutura bayesiana do BAPs revelou, perante os dados globais da CR a existência de um $k=3$ (Figura 5). Na análise regional foi observado um perfil genético similar entre os exemplares da MRR e FN perante os dados da CR. Os dados do íntron da LDHA (Figura 5b) e do ITS-2 (Figura 5c) apresentaram ambos o mesmo padrão daquele revelado pela CR. Já a comparação regional entre a variação genética do Nordeste (MRR+FN) e do Sudeste do Brasil (SEBr) mostrou uma modificação do perfil genético (Figura 5a). Na análise global, perante os dados da CR, foi observada uma clara distinção do perfil genético entre a população do Indo-Pacífico e os restante das áreas. Observou-se também uma modificação do perfil genético entre as populações de *G. cuvier* do Atlântico Norte (AtlNO) e Sudeste do Brasil (SEBr). Já entre as populações do Atlântico se observa uma relativa similaridade genética entre as áreas (Figura 5a).

A análise de designação populacional bayesiana do Geneland (Figura 6) mostrou a existência de uma única população ($k=1$) de *G. cuvier* em Pernambuco (NEBr= MRR+FN; 6a) e a ocorrência de duas populações ($k=2$) na comparação entre NEBr e SEBr, na análise regional (6b). Já a análise global (6c) mostrou a existência de duas populações ($k=2$), que compreendeu a variação genética do Atlântico em relação ao restante das áreas estudadas.

HISTÓRIA DEMOGRÁFICA

As análises de distribuição *mismatch* (Fig. 7) demonstraram um padrão de distribuição bimodal ou multimodal para a grande maioria dos gráficos (Fig. 7 b – g), indicando um tamanho populacional constante ou contato secundário. Os gráficos de *mismatch* para ITS-2 apresentaram distribuição unimodal (Fig. 7 h – j).

Os valores dos testes de neutralidade estão representados na Tabela 1. Os índices demográficos de Raggedness (Rg) e SSD apresentaram valores baixos e não significativos, com exceção do Rg para o ITS-2 que apresentou valores altos e não significativos. Os testes de neutralidade de D de Tajima e F_s de Fu foram negativos, porém para a grande maioria não

significativos ($p > 0.05$). O teste D de Tajima foi significativo para a localidade FN e a geral (FN + MRR) perante dados de ITS-2. Os valores de F_s encontrados para FN perante os dados da CR, e MRR perante os dados de ITS-2 e íntron LDHA foram significativos. O teste de R_2 (Ramos-Onsins and Rozas, 2002) apresentou valores baixos.

As análises da *Bayesian Skyline Plot* (Fig 8) mostraram evidências ausência de flutuações no tamanho populacional para o tubarão tigre globalmente, indicando estabilidade (Fig. 8d). Contudo, a população de Pernambuco apresentou sinais de crescimento populacional (Fig. 8a,c).

DISCUSSÃO

VARIAÇÃO GENÉTICA, DEMOGRAFIA HISTÓRICA E STATUS DE CONSERVAÇÃO

Segundo os dados da IUCN (*International Union for Conservation of Nature*) *G. cuvier* é uma espécie “quase ameaçada” (Simpfendorfer 2009). Os dados obtidos mostraram uma diversidade haplotípica de moderada a alta e alta diversidade nucleotídica tanto na CR quanto no íntron da LDH. Espécies de tubarões costeiros e associadas a recifes, tendem valores de diversidade genética menores que espécies pelágicas (Karl *et al.* 2011). Espécies costeiras ou associadas a recifes, tendem a apresentar valores de diversidade para a região controle baixos como em *Carcharias taurus* (Ahone *et al.* 2009) e *Negaprion brevirostris* (Schultz *et al.* 2008), à moderado como em *Carcharhinus limbatus* (Keeney & Heist, 2006). Tubarões pelágicos tendem a apresentar valores de diversidade de moderado a alto variando como em *Cetorhinus maximus* (Hoelzel *et al.* 2006), *Carcharodon carcharias* (Jorgensen *et al.* 2010) e *Rhincodon typus* (Castro *et al.* 2007). A comparação desses dados sugere *G. cuvier* como uma espécie mais similar com espécies pelágicas do que àquelas que frequentam habitats mais rasos, em termos de diversidade genética. Essas informações permitem ainda sugerir que o patamar de variação genética aqui observado condiz com o seu status de conservação. Tal observação se sustenta no fato da espécie não apresentar nem baixos níveis de diversidade e nem tampouco variação genética muito elevada. Por essa combinação de diagnósticos é possível argumentar em favor de que *G. cuvier* é uma espécie com boa resiliência em termos ecológicos.

A história demográfica das espécies é uma das evidências de maior importância na conservação das espécies, uma vez que oscilações históricas nos tamanhos populacionais e nos seus tamanhos efetivos (N_e) delineiam a trajetória de persistência ou não das espécies ao longo do tempo (Frankham *et al.* 2008). Na abordagem regional [FN, MRR e NEBr (MRR+FN)] os testes de neutralidade (D de Tajima, FS de Fu, R_2 , SSD, Rg) e distribuições *mismatch* sugerem o mesmo padrão demográfico de uma expansão seguida de um gargalo populacional perante todos os loci inspecionados. De forma similar, as redes de haplótipos e de variantes nucleares reforçam essa hipótese devido à existência de poucos haplótipos e alelos com alta frequência. Parte dessa história (expansão) recebeu apoio adicional pela análise de oscilações do tamanho populacional efetivo (N_e) somente para os exemplares do NEBr e FN. Os gráficos BSP indicam eventos graduais de aumento do tamanho populacional

efetivo no NEBr, iniciando por volta de 1500 ($1,5 \times 10^{-3}$) anos atrás. Já em FN um fenômeno abrupto de aumento Ne foi observado por volta 2750 ($2,75 \times 10^{-3}$) de anos atrás.

Eventos de aumento de temperatura globais são indicados durante o Holoceno (11.300 anos até os dias atuais) nas zonas tropicais (Morcot *et al.* 2013) com influência direta na deglaciação e no aumento do nível médio dos oceanos em uma taxa de cerca 15mm/ano nos últimos 8.000 anos (Lambeck *et al.* 2002). Os efeitos da oscilação do nível do mar sobre a estrutura genética de espécies de peixes na costa do Brasil vêm sendo bastante documentadas, inclusive naquelas cujas drenagens costeiras de água doce também receberam remodelação (Baggio *et al.* 2017; Lima *et al.* 2016; Machado *et al.* 2017; Torres & Ribeiro 2009). Tais evidências estão diretamente ligadas à pulsos de diversidade ligados a alternativas de colonização de novos habitats, sejam esses pulsos geradores de variações microevolutivas (unidades de manejo/unidades evolutivamente significativas) ou mais profundas no nível de especiação críptica. Portanto, a associação dessas informações sugere que os tubarões tigre no Brasil parecem manter uma história de colonização na orientação Sul-Norte e reforça as evidências mais atuais sobre movimentação horizontal (Afonso 2013). Além disso, as evidências da história demográfica na abordagem regional reforçam a validade da prática de mitigação dos ataques à humanos na MRR, pela transposição de indivíduos, que parece manter essa rota histórica deslocamento de *G. cuvier* (Hazin & Affonso 2013; Hazin *et al.* 2013). Na abordagem global pelos dados da CR, a análise de expansão demográfica pelas distribuições *mismatch* e de oscilações do Ne pela BSP se apoiaram relativamente. *Galeocerdo cuvier* segue globalmente o padrão observado na abordagem regional (MRR+FN) de súbita expansão seguida de retração populacional. Já BSP recuperou uma grande estabilidade demográfica, que reforça aquilo reportado para a espécie localmente costa leste da Austrália (Simpfendorfer 1992) e África do Sul (Dudley & Simpfendorfer 2006). Contudo a BSP também sugeriu uma redução drástica do Ne, porém em um intervalo de tempo muito recente. Tendo em vista as evidências pouco ajustadas é necessário o acúmulo de novos dados para uma hipótese mais conclusiva sobre a história demográfica da espécie no âmbito global.

CONECTIVIDADE REGIONAL

Esse estudo revelou a estrutura genético-populacional do *G. cuvier* em Pernambuco fornece informações importantes para auxiliar nas medidas de mitigação de ataques de tubarões a humanos. Os parâmetros de genética populacional, como os índices de fixação Φ_{ST} , o relacionamento entre as variantes genéticas observadas e os testes de estruturação

populacional bayesianos revelaram que os indivíduos amostrados em Fernando de Noronha (FN) e Região Metropolitana do Recife (MRR) são geneticamente bem semelhantes, perante os dados mitocondriais (CR) e nucleares (íntron LDHA e ITS-2). Apesar de uma preferência por ambientes rasos (Heithaus *et al.* 2002; Heithaus *et al.* 2006) o tubarão tigre também é uma espécie com muita mobilidade horizontal (Afonso 2013; Afonso & Hazin 2015; Hammershlag *et al.* 2015; Holmes *et al.* 2014; Meyer 2010). Além disso, entre MRR e FN existe a Contra Corrente Norte do Brasil (CCNB) que também sob influência da Corrente Sul Equatorial no seu ramo Norte (CSEqN), favorece uma rota em direção a FN. Portanto, a combinação dos atributos ecológicos da espécie, com a dinâmica de correntes e com os dados genéticos que sugerem alto fluxo gênico entre FN e MRR, sustenta a existência uma população panmítica entre as áreas amostradas.

Contudo, a análise detalhada dos dados da amova mostraram que existe uma diferença estatisticamente significativa entre os espécimes da MRR e FN perante os dados da CR, apesar do grau de diferenciação (Φ_{ST}) ser muito baixo. Tubarões tigre apresentam uma tendência à residência em águas rasas (Ferreira *et al.* 2015; Randall 1992), apesar das evidências menos frequentes de exemplares muito vágéis (> 1000kms de deslocamento; Holmes *et al.* 2014; Meyer *et al.* 2010; Werry *et al.* 2014). Além disso, fêmeas de *G. cuvier* em diferentes estágios de desenvolvimento parecem dominar ambientes rasos (Sulikowski *et al.* 2016). Tendo em vista a diferença genética observada e as evidências sobre o comportamento mais residente da espécie, é possível sugerir que as fêmeas de ambos os locais amostrados (MRR e FN) sejam mediadoras de um comportamento residente (filopátrico) da espécie. Essa hipótese se sustenta no fato da diferença, apesar de baixa, ter sido observada no genoma mitocondrial, cuja herança é materna. Assim, se as fêmeas são mais residentes, ao longo do tempo existe uma tendência da detecção de uma estruturação populacional mediada por fêmeas. Já os dados nucleares sugerem que machos sejam o sexo mediador da miscigenação das populações, tendo em vista a ausência de estrutura pelos dados do íntron da LDHA e ITS-2. Esses resultados devem ser analisados com cautela, pois o DNA mitocondrial (mtDNA) é haploide e uniparental, apresentando tamanho efetivo da população (N_e) quatro vezes menor e uma taxa de deriva genética mais rápida que o nDNA, o que faz com que o mtDNA apresente maiores índices de estruturação genética (Birky *et al.* 1983, 1989; Birky, 2001).

Em princípio, a existência de uma população coesa entre MRR e FN era esperado, uma vez que corrobora um padrão geral de alta conectividade da espécie em termos globais

(Bernard *et al.* 2016). Porém, é possível aplicar tal informação no incremento das ações de mitigação dos ataques a humanos na MRR. A estratégia inicialmente utilizada pelo Comitê Estadual de Monitoramento de Incidentes com Tubarões (CEMIT) no estado de Pernambuco para mitigar os ataques, foi a translocação de exemplares vivos de *G. cuvier* das regiões praianas (área de risco) para aquelas mais afastadas da costa (Hazin & Affonso 2013). O monitoramento de *G. cuvier* na região tem sugerido uma rota de deslocamentos da espécie sob a orientação Sul-Norte (Hazin *et al.* 2013). A questão aqui envolvida era a ausência de suporte científico de validação dessa estratégia, uma vez que isso poderia favorecer o contato entre populações historicamente disjuntas. A mistura de populações evolutivamente isoladas é considerada como péssima conduta em termos da preservação da diversidade biológica (Candall *et al.* 2000; Moritz 2002). Contudo, as evidências genético-evolutivas aqui obtidas apoiam a estratégia de translocação de indivíduos das zonas mais costeiras da cidade do Recife para zonas mais distantes da costa, como medida válida de mitigação de ataques na MRR, uma vez que favorece a manutenção de uma população historicamente consolidada.

Outra abordagem interessante acerca da conectividade regional é a comparação entre a variação genética observada no Nordeste (MRR+FN) e aquela do Sudeste do Brasil (Bernard *et al.* 2016). Os dados da CR aqui obtidos permitem tal comparação e os índices de fixação Φ_{ST} sugerem a ausência de estruturação entre as regiões. Contudo, o teste de designação bayesiano de indivíduos a populações (BAPS) aponta para uma modificação na estrutura genética da espécie entre as áreas. A identificação bayesiana de populações (Geneland) reforçou essa evidência sugerindo duas paisagens genéticas distintas nestas áreas. Tais evidências sugerem que tais populações sejam consideradas como unidades de manejo diferentes em termos de conservação da diversidade genético-evolutiva da espécie. Em geral, os ambientes marinhos costeiros em ambas as regiões são claramente diferentes e o gradiente de temperatura e turbidez da água é uma evidência suporte para isso. No NEBr a água é homogeneamente mais quente e mais clara ao longo ano, do que aquela observada no SEBr (Fig. 9).

Provavelmente tal diversidade na paisagem marinha recebe influência do posicionamento da Corrente do Brasil (CB) a partir de latitude 12°S (Peterson & Stramma, 1991; Stramma *et al.* 1990). Na orientação Norte, a CB se encontra afastada da costa na região Nordeste, dando espaço ao fluxo Norte do eixo Sul da Corrente Equatorial (CE). Portanto, é provável que as duas populações de *G. cuvier* aqui detectadas venham assim se estabelecendo mais como consequência de um modelo IBE (*Isolation by Environment*) do que

aquele por distância (IBD) (Orsini *et al.* 2013). Este último se torna menos robusto como explicação da estrutura genética distinta nas regiões, dada a exímia capacidade de movimentação horizontal dos tubarões tigre por regiões costeiras, de águas rasas e mais quentes (Afonso 2013). Todas essas evidências combinadas parecem não apoiar a ideia de que *G. cuvier* é uma espécie completamente plástica ecologicamente em termos de alta tolerância à diferentes habitats marinhos (Compagno 1984), com ampla variação de temperatura e profundidade como anteriormente suposto (Afonso & Hazin 2015; Ferreira *et al.* 2015; Holmes *et al.* 2014). A figura 9, mostra que ocorre um padrão de isolamento geográfico intermitente ao longo do ano entre NEBr e SEBr, provavelmente mediado pela temperatura e sendo mais pronunciado nos meses de Julho, Agosto e Setembro. Neste período o avanço de uma massa de águas frias no rumo Norte, resultado da combinação da Corrente Circumpolar Antártica (CCA) e a Corrente das Malvinas muda drasticamente a paisagem adaptativa das zonas mais costeiras no SEBr. O fluxo gênico potencialmente interrompido em parte do ciclo e vida anual da espécie pode explicar a detecção de uma estrutura populacional incipiente na espécie entre NEBr e SEBr.

A influência dessas correntes sobre a estrutura genético-populacional de espécies de peixes marinhos costeiros, ósseos (Benevides *et al.* 2014) e cartilaginosos (Mendonça *et al.* 2011) já foi demonstrada e pode ainda melhor explicar a descontinuidade evolutiva de outros peixes com mesmo padrão de distribuição (Machado *et al.* 2017). Assim, a união dos dados genético-evolutivos aqui oferecidos com a abordagem sobre as correntes da costa brasileira permite sugerir que *G. cuvier* reúne plasticidade adaptativa (medida pela alta mobilidade), desde que os ambientes sejam costeiros de águas rasas e mais quentes.

CONECTIVIDADE GLOBAL

Uma estruturação significativa foi detectada para a espécie globalmente segundo o índice de fixação da variação genética (Φ_{ST}). Naylor *et al.* (2012) reportaram uma diferenciação genética entre espécimes do Atlântico e Indo-Pacífico e propôs a existência de duas espécies alopátricas. Em contrapartida, Bernard *et al.* (2016) usando dados mtDNA e nDNA (microsatélite) desvendaram que o Brasil compartilha haplótipos com essas duas linhagens, que tem separação recente (<1 milhão de anos), rejeitando a hipótese de espécies diferentes e alopátricas. A separação entre o Atlântico e o Indo-Pacífico tem sido reportada para várias espécies de tubarões, como *Sphyrna lewini* (Quattro *et al.* 2005), *Carcharodon carcharias* (Dudgeon *et al.* 2012; Gubili *et al.* 2010) e *Rhincodon typus* (Castro *et al.* 2007;

Sigsgaard *et al.* 2016). A topologia bayesiana aqui obtida pelos dados da CR corroborou a diferenciação entre os exemplares de ambas as províncias e o tempo de diferenciação, além de recuperar o compartilhando de haplótipos do Brasil com ambas as linhagens. A análise de designação populacional bayesiana (Geneland) reforçou $K=2$ populações, mas também sugeriu os exemplares do Pacífico Oeste como uma terceira população, perante a probabilidade posterior para $K=3$. A divisão genético-evolutiva entre o Pacífico Leste e a bacia Atlântica já vem sendo reportada em espécies animais (Craig *et al.* 2009; Ceballos *et al.* 2016). Assim, a inclusão de dados de mais exemplares do Brasil mostrou o Atlântico Sul com uma zona de agregação dessas linhagens, fortalecendo aquilo já indicado pela literatura (Bernard *et al.* 2016). Fenômenos de agregação vem sendo francamente documentado para várias espécies de tubarões com claro comportamento de movimentação horizontal e sinais de preferências por águas rasas (Dudgeon *et al.* 2008; Speed *et al.* 2011; Sigsgaard *et al.* 2016), inclusive o tubarão tigre (Werry *et al.* 2014). Apesar da necessidade de mais investigação, os dados unidos sugerem duas hipóteses: a possibilidade do Atlântico Sul como uma zona de agregação de *G. cuvier* com alguma função ecológica e/ou o Atlântico Sul como a área da população fundadora no Atlântico, já que reúne toda a variabilidade genética desse Oceano, como já sutilmente indicada pela literatura (Bernard *et al.* 2016). Esta última conclusão sugere o Atlântico Sul como uma zona de acumulação da diversidade genética de *G. cuvier* e, portanto, merece atenção para fins de conservação da espécie nessa bacia oceânica.

A análise bayesiana de designação de indivíduos à populações (BAPS) revelou a existência de 3 linhagens genéticas ($K=3$) para o *G. cuvier*, compreendendo respectivamente Indo-Pacífico (IndPac)/Atlântico Norte (AtlNo)+MRR+FN/SEBr. Tal evidência apoiou a topologia bayesiana obtida no presente estudo. Estes dados indicam o isolamento dos exemplares do IndPac, porém com uma maior similaridade com a região SEBr. Essa relação implica na maior conectividade entre as áreas. Isso também reforça a habilidade de movimentação horizontal de *G. cuvier*, mesmo ao longo do Atlântico Sul que abriga barreiras de dispersão para muitos peixes (Floeter *et al.* 2008; Joyeux *et al.* 2001; Rocha 2013) como a Barreira de Benguela e a Barreira Central do Atlântico. Porém, alguns atributos ecológicos têm sido reportados como a razão para peixes do Atlântico tornarem aquelas barreiras permeáveis, favorecendo o fluxo gênico entre grandes bacias oceânicas (Luiz *et al.* 2012). Portanto, a maior similaridade genética entre os exemplares de *G. cuvier* do IndPac e aqueles do SEBr pode ser explicada pelos os atributos ecológicos (capacidade de deslocamentos rápidos por zonas profundas; desenvolvimento ontogenético mais acelerado) observados por Afonso & Hazin (2015). Tal ecologia habilita a espécie a ultrapassar as barreiras

mencionadas, favorecendo a miscigenação genética entre os exemplares das bacias oceânicas avaliadas. Esta hipótese recebe suporte adicional dos dados do índice de fixação (F_{ST}) par-à-par aqui obtidos, que revelou que inexistência de diferenças genético-evolutivas estatisticamente significativas entre a variação genética do IndPac com SEBr e este último com o NEBr. Assim, isso permitem sugerir que a região Sudeste do Brasil seria um vetor de comunicação entre as zonas equatoriais do Atlântico Sul com a bacia do Indo-Pacífico.

A análise pormenorizada da figura 5a revelou ainda uma mudança quanti-qualitativa no perfil genético da bacia atlântica. Há uma mudança na estrutura genética com uma predominância local de feições genéticas, a depender da região observada. A principal mudança é observada nos exemplares da SEBr com ausência de uma das feições genéticas observadas no NEBr e AtlNO. Isso sugere que espécie apresenta estruturação genética ao longo da bacia atlântica na sua orientação Norte-Sul.

Concluindo, em face de todo o conjunto de evidências e hipóteses aqui oferecidas é possível reforçar que *Galeocerdo cuvier* é resiliente regionalmente e globalmente pelo patamar de moderado à alto dos índices de diversidade genética. Isso se ajusta bem ao seu status de conservação segundo a IUCN. A sua história demográfica reforça a validade das ações mitigadoras dos ataques à humanos na MRR, tendo em vista a orientação histórica Sul-Norte na ocupação dos habitats vem sendo preservadas por tais ações. Os padrões de conectividade regional sugeriram a falta de estruturação entre MRR e FN pela abordagem multiloci. Isto sustentou uma única população coesa entre as áreas, o que também argumenta em favor da estratégia de translocação de exemplares vivos a regiões mais distantes da costa Nordeste Oriental do Brasil. Já a conectividade com exemplares da região SEBr sugeriu estruturação genética da espécie nesta região, provavelmente mediada pela dinâmica de correntes, como a Corrente Equatorial.

Os padrões de estruturação global reforçam a separação do Atlântico e do Indo-Pacífico, sugerindo também a possibilidade de exemplares do Pacífico Oeste comporem uma terceira população. Além de indicar uma maior similaridade dos indivíduos do Sudeste do Brasil com os do Indo-Pacífico, sugerindo que o SEBr seria um vetor de comunicação entre as zonas equatoriais do Atlântico Sul com a bacia do Indo-Pacífico. Esses padrões também sugerem duas hipóteses: o Atlântico Sul com uma zona de agregação e/ou o Atlântico Sul como a área da população fundadora no Atlântico. Embora sejam necessárias mais investigações, essas hipóteses apontam para a necessidade de destaque da espécie no Atlântico Sul para fins de conservação.

3 CONCLUSÃO GERAL

Esse estudo permitiu acessar a estrutura genético-populacional do *G. cuvier* no Nordeste do Brasil e fornecer informações importantes para auxiliar nas medidas de mitigação de ataques de tubarões a humanos por translocação de indivíduos das zonas mais costeiras da cidade do Recife para zonas mais distantes da costa. Pois, apoiam a estratégia utilizada em Pernambuco, Brasil, como medida válida de mitigação de ataques na região, uma vez FN e MRR tem estrutura genética semelhante, sustentando a existência de uma população panmítica. Além disso, o estudo permitiu atestar o status de conservação da espécie regionalmente (MRR + FN).

Este estudo permitiu avaliar a espécie globalmente com a inclusão de mais exemplares do Brasil, fortalecendo a hipótese do Brasil como zona de agregação para o tubarão tigre, destacando o Atlântico Sul para fins de conservação. Sugerindo que as populações do Nordeste e Sudeste do Brasil sejam consideradas como unidades de manejo diferentes em termos de conservação da diversidade genético-evolutiva da espécie.

REFERÊNCIAS

- AFONSO, A. S. Bioecology and movement patterns of sharks off Recife, Brazil: applications in the mitigation of shark attack hazard. PhD thesis, University of Algarve, Faro. <http://hdl.handle.net/10400.1/2872> (Acesso em 19.01.16). 2013
- AFONSO, A.S., HAZIN, F. H. V., Vertical Movement Patterns and Ontogenetic Niche Expansion in the Tiger Shark, *Galeocerdo cuvier*. **PLOS ONE**, v. 10, e0116720. 2015.
- AHONEN, H.; HARCOURT, R.G.; STOW, J. Nuclear and mitochondrial DNA reveals isolation of imperilled grey nurse shark populations (*Carcharias taurus*). **Molecular Ecology**, v.18, p. 4409–4421. 2009.
- ALLENDORF, F. W.; LUIKART, G. H.; AITKEN, S. N. **Conservation and the genetics of populations**. Blackwell Publishing, 2007.
- ALLENDORF, F. W.; HOHENLOHE, P. A.; LUIKART, G. Genomics and the future of conservation genetics. **Nature Reviews Genetics**, v. 11, p. 697–709. 2010.
- ALLENDORF, F. W.; BERRY, O.; RYMAN, N. So long to genetic diversity, and thanks for all the fish. **Molecular Ecology**, v. 23, p. 23–25. 2014.
- ALVES, M. I. M. Algumas considerações sobre a reprodução do cação jaguara, *Galeocerdo cuvieri* (LE SUEUR, 1822) (Selachii: Carcharhinidae). **Arquivos de Ciências do Mar**, v. 17, p. 121–125. 1997.
- ANDRADE, D. L.; BOAS, D. S. V. Análise in silico de similaridade entre tubarões da ordem Carcharhiniformes usando DNA mitocondrial. **Revista Ceciliana**, v. 4, p. 68–71. ISSN 2175-7224. 2012.
- ARIF, I. A.; *et al.* DNA marker technology for wildlife conservation. **Saudi Journal of Biological Sciences**, v. 18, p. 219–225. 2011.
- ASAHIDA, T.; IDA, H.; HAYASHIZAKI, K-I. Karyotypes and Cellular DNA contents of some sharks in the order carcharhiniformes. **Japanese Journal of Ichthyology**, v. 42, p. 21–26, 1995.
- AVISE, J. C. **Molecular markers, natural history and evolution**. Chapman and Hall, New York. 511pp. 1994.
- BAGGIO, R. A.; STOIEV, S. B.; SPACH, H. L.; BOEGER, W. A. Opportunity and taxon pulse: the central influence of coastal geomorphology on genetic diversification and endemism of strict estuarine species. **Journal of Biogeography**, DOI: 10.1111/jbi.129342017. 2017.
- BANDELT, H-J.; FORSTER, P.; SYKES, B. C.; RICHARDS, M. B. Mitochondrial portraits of human populations using median networks. **Genetics**, v. 141, p. 743-753. 1995.
- BAUM, J. K.; *et al.* Collapse and conservation of shark populations in the Northwest Atlantic. **Science**, v. 299, p. 389–392. 2003.

BELLAFRONTE, E.; *et al.* DNA barcode of Parodontidae species from the La Plata river basin - applying new data to clarify taxonomic problems. **Neotropical Ichthyology**, v. 11, p. 497–506. 2013.

BENAVIDES, M. T.; *et al.* Phylogeography of the copper shark (*Carcharhinus brachyurus*) in the southern hemisphere: implications for the conservation of a coastal apex predator. **Marine and Freshwater Research**, v. 62, p.861–869, 2011.

BENEVIDES, E.A.; *et al.* When physical oceanography meets population genetics: The case study of the genetic/evolutionary discontinuity in the endangered goliath grouper (*Epinephelus itajara*; Perciformes: Epinephelidae) with comments on the conservation of the species. **Biochemical Systematics and Ecology**, v. 56, p. 255–266. 2014.

BENTON, M. J.; DONOGHUE, P. C. J.; ASHER, R. J. Calibrating and constraining molecular clocks. In: Hedges, S.B., Kumar, S. (Eds.), **Timetree of life**. Oxford: Oxford University Press, 2009. pp. 35–86.

BERNARD, A. M. FELDHEIM, K. A.; SHIVJI, M. S. Isolation and characterization of polymorphic microsatellite markers from a globally distributed marine apex predator, the tiger shark (*Galeocerdo cuvier*). **Conservation Genetics Resources**, v. 7, p. 509–511. 2015.

BERNARD, A. M.; *et al.* Global Population Genetic Dynamics of a Highly Migratory, Apex Predator Shark. **Molecular Ecology**, v.25, p. 5312–5329. 2016.

BILLINGTON, N. Mitochondrial DNA. In Hallerman, E.M. (Eds.), **Population genetics: principles and applications for Fisheries Scientists**. American Fisheries Society, Bethesda, MD, 2003. pp. 59–100.

BIRKY, C. W.; MARUYAMA, T.; FUERST, P. An approach to population and evolutionary genetic theory for genes in mitochondria and chloroplasts, and some results. **Genetics**, v. 103, p. 513–527. 1983.

BIRKY, C. W. Jr.; FUERST, P.; MARUYAMA, T. Organelle gene diversity under migration, mutation, and drift: equilibrium expectations, approach to equilibrium, effects of heteroplasmic cells, and comparison to nuclear genes. **Genetics**, v. 121, p. 613–627. 1989.

BIRKY, C.W. Jr. The inheritance of genes in mitochondria and chloroplasts: laws, mechanisms, and models. **Annual Review of Genetics**, v. 35, p. 125–148. 2001.

BLOWER, D. C.; *et al.* Population genetics of Australian white sharks reveals fine-scale spatial structure, transoceanic dispersal events and low effective population sizes. **Marine Ecology Progress Series**, v. 455, p. 229–244. 2012.

BRAZEAU, M. D.; FRIEDMAN, M. The origin and early phylogenetic history of jawed vertebrates. **Nature**, v. 520, p. 490–497. 2015.

BUSTAMANTE, C.; BENNETT, M. B.; OVENDEN, J. R. Genotype and phylogenomic position of the frilled shark *Chlamydoselachus anguineus* inferred from the mitochondrial genome. **Mitochondrial DNA Part B**, v. 1, p. 18-20. 2016.

BURGESS, G. L.; *et al.* Is the collapse of shark populations in the Northwest Atlantic Ocean and Gulf of Mexico real? **Fisheries**, v. 30, p. 19–26. 2005.

BURGESS, G. H.; *et al.* Factors contributing to shark attacks on humans: a Volusia County, Florida, case study. In: CARRIER, J. C.; MUSICK, J. A.; HEITHAUS, M. R. (Eds.), **Sharks and their relatives II: biodiversity, adaptive physiology, and conservation**. 1st edn. 2010. pp. 541–566. ISBN: 978-1-4200-8047-6.

CABALLERO, S.; CARDENOSA, D.; SOLER, G.; HYDE, J. Application of multiplex PCR approaches for shark molecular identification: feasibility and applications for fisheries management and conservation in the Eastern Tropical Pacific. **Molecular Ecology Resources**, v.12, p. 233–237. 2012.

CAIRA, J. N.; *et al.* Orders out of chaos – molecular phylogenetics reveals the complexity of shark and stingray tapeworm relationships. **International Journal for Parasitology**, v. 44, p. 55–73. 2014.

CAMARGO, S. M.; *et al.* Structure and Genetic Variability of the Oceanic Whitetip Shark, *Carcharhinus longimanus*, Determined Using Mitochondrial DNA. **PLOS ONE**, v. 11, e0155623. 2016.

CARDENOSA, D.; HYDE, J.; CABALLERO, S. Genetic Diversity and Population Structure of the Pelagic Thresher Shark (*Alopias pelagicus*) in the Pacific Ocean: Evidence for Two Evolutionarily Significant Units. **PLOS ONE**, v. 9, e110193. 2014.

CASTRO, A. L.; *et al.* Population genetic structure of Earth's largest fish, the whale shark (*Rhincodon typus*). **Molecular Ecology**, v. 16, p. 5183–5192. 2007.

CEBALLOS, S. G.; LESSA, E. P.; LICANDEO, R.; FERNÁNDEZ, D. A. Genetic relationships between Atlantic and Pacific populations of the notothenioid fish *Eleginops maclovinus*: the footprints of Quaternary glaciations in Patagonia. **Heredity**, v. 116, p. 372–377. 2016.

CHABOT, C. L.; ALLEN, L. G. Global population structure of the tope (*Caleorhinus galeus*) inferred by mitochondrial control region sequence data. **Molecular Ecology**, v. 18, p. 545–552. 2009.

CHAPMAN, D. D.; PINHAL, D.; SHIVJI, M. S. Tracking the fin trade: genetic stock identification in western Atlantic scalloped hammerhead sharks *Sphyrna lewini*. **Endangered Species Research**, v. 9, p. 221–228. 2009.

CHAPMAN, D. D.; FELDHEIM, K. A.; PAPASTAMATIOU, Y.A.; HUETER, R. E. 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**, v. 7, p. 547–70. 2015.

CLARK, E.; VON SCHMIDT, K. Sharks of the central Gulf coast of Florida. *Bulletin of Marine Science*, v. 15, p. 13–83. 1965.

CLARKE, C. R.; *et al.* Global mitochondrial DNA phylogeography and population structure of the silky shark, *Carcharhinus falciformis*. **Marine Biology**, v. 162, p. 945. 2015.

Comitê Estadual de Monitoramento de Incidentes com Tubarões. Disponível em: <<http://www.portaisgoverno.pe.gov.br/web/sds/cemit1>>. Acesso em 15 Dez. 2016.

COMPAGNO, L. J. V., FAO Species Catalogue, Vol. 4. **Sharks of the world**. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Part 1 – Hexanchiformes to Lamniformes. FAO Fish. Synop. 125 (4/1). Rome: FAO. (Ref. 247), 1984. pp. 1–249.

COMPAGNO, L. J. V. Alternative life-history styles of cartilaginous fishes in time and space. **Environmental Biology of Fishes**, v. 28, p. 33–75. 1990.

COMPAGNO, L. J. V.; DIDIER, D. A.; BURGESS, G. H. Classification of Chondrichthyan Fish. In: FOWLER, S. L.; *et al.* (Comp. and Eds.), **Sharks, Rays and Chimaeras: The Status of the Chondrichthyan Fishes**. Status Survey. IUCN/ SSC Shark Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK, 2005. pp. 4–11.

CORTÉS, E. Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. **ICES Journal of Marine Science**, v. 56, p. 707–717. 1999.

CORTÉS, E. Life history patterns and correlations in sharks. **Reviews in Fisheries Science**, v. 8, p. 299–344. 2000.

Conventional on International Trade in Endangered Species: Appendices I, II and III. Disponível em: <<https://cites.org/eng/app/appendices.php>>. Acesso em: 13 Out. 2016.

CRAIG, E. H.; *et al.* Nuclear and Mitochondrial DNA Analyses of Golden Eagles (*Aquila Chrysaetos canadensis*) from Three Areas in Western North America; Initial Results and Conservation Implications. **PLOS ONE**, v. 11, e0164248. 2016.

CUNHA, R. L. Ancient Divergence in the Trans-Oceanic Deep-Sea Shark *Centroscymnus crepidater*. **PLOS ONE**, v. 7: e49196. 2012.

CORANDER, J.; WALDMANN, P.; SILLANPÄÄ, M. J. Bayesian analysis of genetic differentiation between populations. **Genetics**, v. 163, p. 367–374. 2003.

CORANDER, J.; MARTTINEN, P., Bayesian identification of admixture events using multilocus molecular markers. **Molecular Ecology**, v. 15, p. 2833–2843. 2006.

DARRIBA, D.; TABOADA, G. L.; DOALLO, R.; POUSADA, D. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. **Nature Methods**, v. 9, p. 772. 2012.

DAVIDSON, L. N. K.; KRAWCHUK, M. A.; DULVY, N. K. Why have global shark and ray landings declined: improved management or overfishing? **Fish and Fisheries**, v.17, p. 438–458. 2016.

DALY-ENGEL, T. S.; *et al.* Global Phylogeography with Mixed-Marker Analysis Reveals Male-Mediated Dispersal in the Endangered Scalloped Hammerhead Shark (*Sphyrna lewini*). **PLOS ONE**, v. 7, e29986. 2012.

DENT, F.; CLARKE, S. State of the global market for shark products. In: **FAO Fisheries Technical Paper (FAO)**, no. 190/FAO, Rome (Italy). Fishery Industries Division, 2015. 186p.

DIBATTISTA, J. D.; FELDHEIM, K. A.; GRUBER, S. H.; HENDRY, A. P. Are indirect genetic benefits associated with polyandry? Testing predictions in a natural population of lemon sharks. **Molecular Ecology**, v. 17, p. 783–795. 2008.

DRUMMOND, A. J.; SUCHARD, M. A.; XIE, D.; RAMBAUT A. Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. **Molecular Biology and Evolution**, v. 29, p. 1969–1973. 2012.

DUDGEON, C. L.; BRODERICK, D.; OVENDEN, J. R. IUCN classification zones concord with, but underestimate, the population genetic structure of the zebra shark *Stegostoma fasciatum* in the Indo-West Pacific. **Molecular Ecology**, v. 18, p. 248–261. 2009.

DUDGEON, C. L.; *et al.* 2012. A review of the application of molecular genetics for fisheries management and conservation of sharks and rays. **Journal of Fish Biology**, v. 80, p. 1789–1843.

DUDLEY, S. F. J.; SIMPFENDORFER, C. A. Population status of 14 shark species caught in the protective gillnets off Kwa-Zulu Natal beaches, South Africa, 1978–2003. **Marine and Freshwater Research**, v. 57, p. 225–240. 2006.

DUDLEY, S. F. J. A comparison of the shark control programs of New South Wales and Queensland (Australia) and KwaZulu-Natal (South Africa). **Ocean & Coastal Management**, v. 34, p. 1-27. 1997.

DULVY, N. K.; *et al.* You can swim but you can't hide: the global status and conservation of oceanic pelagic sharks and rays. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, v. 18, p. 459–482. 2008.

DULVY, N. K.; *et al.* Extinction risk and conservation of the world's sharks and rays. **eLife**, v. 3, e00590. 2014.

DUNCAN, K. M.; MARTIN, A. P.; BOWEN, B. W.; DE COUET, H. G. Global phylogeography of the scalloped hammerhead shark (*Sphyrna lewini*). **Molecular Ecology**, v. 15, p. 2239–2251. 2006.

DURAND, J.D.; BORSA, P. Mitochondrial phylogeny of grey mullets (Acanthopterygii: Mugilidae) suggests high proportion of cryptic species. **Comptes Rendus Biologies**, v. 338.4, p. 266–277. 2015.

DUTTON, P.H.; *et al.* Genetic Stock Structure of Green Turtle (*Chelonia mydas*) Nesting Populations Across the Pacific Islands. **Pacific Science**, v. 68, p. 451-464. 2014.

EXCOFFIER, L.; SMOUSE, P. E.; QUATTRO, J. M. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes application to human mitochondrial-DNA restriction data. **Genetics**, v. 131, p. 479–491. 1992.

EXCOFFIER, L.; LISCHER, H. E. L. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. **Molecular Ecology Resources**, v. 10, p. 564–567. 2010.

FELDHEIM, K. A.; GRUBER, S. H.; ASHLEY, M. V. The breeding biology of lemon sharks at a tropical nursery lagoon. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 269, p. 1655–1661. 2002.

FELSENSTEIN, J. **PHYLIP**. (Phylogeny Inference Package) version 3.6. Distributed by the author. Department of Genome Sciences, University of Washington, Seattle (USA). Disponível em: <<http://evolution.genetics.washington.edu/phylip.html>>. Acesso em 20 Dez. 2016. 2005.

FERGUSON, I.; COMPAGNO, L. J. V.; MARKS, M. **Carcharodon carcharias**. The IUCN Red List of Threatened Species, e.T3855A10133872. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2009-2.RLTS.T3855A10133872.en>>. Acesso em 15 Agos. 2016. 2009.

FERREIRA, L. C.; *et al.* Crossing Latitudes – Long-Distance Tracking of an Apex Predator. **PLOS ONE**, v. 10, e0116916. 2015

FERRETTE, B. L. S.; *et al.* High Connectivity of the Crocodile Shark between the Atlantic and Southwest Indian Oceans: Highlights for Conservation. **PLOS ONE**, v. 10, e0117549. 2015

FERRETTI, F.; *et al.* 2010. Patterns and ecosystem consequences of shark declines in the ocean. **Ecology Letters**, v. 13, p. 1055–1071.

FLOETER, S. R.; *et al.* 2008. Atlantic reef fish biogeography and Evolution. **Journal of Biogeography**, v. 35, p. 22–47.

FEUTRY, P.; *et al.* Mitogenomics of the Speartooth Shark challenges ten years of control region sequencing. **BMC Evolutionary Biology**, v. 14, p. 232. 2014.

FOWLER, S. L. **Cetorhinus maximus**. The IUCN Red List of Threatened Species, e.T4292A10763893. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2005.RLTS.T4292A10763893.en>>. Acesso em 27 Julh. 2016. 2005.

FRANKHAM, R.; BALLOU, J.D.; BRISCOE, D.A. **Fundamentos da Genética da Conservação**. Sociedade Brasileira de Genética. 2008. 262p.

FREELAND, J. R. **Molecular Ecology**. John Wiley & Sons Ltd, West Sussex, 2005. 388 p.

FU, Y-X. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection. **Genetics**, v. 147, p. 915–925. 1997.

GADIG, O. B. F. **Tubarões da Costa Brasileira**. Dissertação de Doutorado. Universidade Estadual Paulista –Unesp, Instituto de Biociências, Rio Claro, 2001. 343 pp. Disponível em:

<https://www.researchgate.net/publication/34244521_Tubaroes_da_costa_brasileira>. Acesso em 20 fev. 2017.

GAITHER, M. R.; BOWEN, B. W.; ROCHA, L. A.; BRIGGS, J. C. Fishes that rule the world: circumtropical distributions revisited. **Fish and Fisheries**, v. 17, p. 664–679. 2016.

GALLAGHER, A. J.; KYNE, P. K.; HAMMERSCHLAG, N. Ecological risk assessment and its application to elasmobranch conservation and management. **Journal of Fish Biology**, v. 80, p. 1727–1748. 2012.

GARCÍA-NÚÑEZ, N. E. **Sharks: Conservation, Fishing and International Trade**. Bilingual edition. Dirección General para la Biodiversidad. Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino, Madrid. 2008. 111 p.

GILES, J. L.; *et al.* Genetic and phenotypic diversity in the wedgefish *Rhynchobatus australiae*, a threatened ray of high value in the shark fin trade. **Marine Ecology Progress Series**, v. 548, p. 165–180. 2016.

GIPPOLITI, S.; AMORI, G. The problem of subspecies and biased taxonomy in conservation lists: the case of mammals. **Folia Zoologica**, v. 56, p. 113–117. 2007.

GUARNIZO, C.E.; CANNATELLA, D.C. Geographic Determinants of Gene Flow in Two Sister Species of Tropical Andean Frogs. **Journal of Heredity**, v. 105, p. 216–225. 2014.

GUBILI, C.; *et al.* Antipodean white sharks on a Mediterranean walkabout? Historical dispersal leads to genetic discontinuity and an endangered anomalous population. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 278, p. 1679–1686. 2010.

GUBILI, C.; *et al.* DNA from historical and trophy samples provides insights into white shark population origins and genetic diversity. **Endangered Species Research**, v. 27, p. 233–241. 2015.

GUILLOT, G.; MORTIER, F.; ESTOUP, A. Geneland: a computer package for landscape genetics. **Molecular Ecology Notes**, v. 5, p. 712–715. 2005a

GUILLOT, G.; ESTOUP, A.; MORTIER, F.; COSSON, J. F. A spatial statistical model for landscape genetics. **Genetics**, v. 170, p. 1261–80. 2005b.

HAILER, F.; *et al.* Distinct and extinct: Genetic differentiation of the Hawaiian eagle. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 83, p. 40–43. 2015.

HALL, T. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. **Nucleic Acids Symposium Series**, v. 41, p. 95–98. 1999.

HAMMERSCHLAG, N.; *et al.* Don't bite the hand that feeds: behavioral impacts of provisioning ecotourism on an apex marine predator. **Functional Ecology**, v. 26, p. 567–576. 2012.

HARPENDING, H. C. Signature of ancient population growth in a low resolution mitochondrial DNA mismatch distribution. **Human Biology**, v. 66, p. 591–600. 1994.

- HAZIN, F. H. V.; AFONSO, A. S. A green strategy for shark attack mitigation off Recife, Brazil. **Animal Conservation**, v. 17, p. 287–296. 2014.
- HAZIN, F. H.; WANDERLEY JÚNIOR, J. A. M.; MATTOS, S. M. C., 2000. Distribuição e abundância relativa de tubarões no litoral do Estado de Pernambuco, Brasil. **Arquivos de Ciências do Mar**, 33: 33–42. 2000.
- HAZIN, F. H. V.; BURGESS, G. H.; CARVALHO, F. C. A shark attack outbreak off Recife, Pernambuco, Brasil: 1992-2006. **Bulletin of Marine Science**, v. 82, p. 199–212. 2008.
- HAZIN, F. H. V.; *et al.* Regional movements of the tiger shark, *Galeocerdo cuvier*, off northeastern Brazil: inferences regarding shark attack hazard. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 85, p. 1053-1062. 2013
- HEITHAUS, M. R.; DILL, L. M. Food availability and tiger shark predation risk influence bottlenose dolphin habitat use. **Ecology**, v. 83, p. 480–491. 2002.
- HEITHAUS, M. R.; DILL, L. M. Does tiger shark predation risk influence foraging habitat use by bottlenose dolphins at multiple spatial scales? **Oikos**, v. 114, p. 257–264. 2006.
- HEITHAUS, M. R.; DILL, L. M.; MARSHALL, G. J.; BUHLEIER, B. Habitat use and foraging behavior of tiger sharks (*Galeocerdo cuvier*) in a seagrass ecosystem. **Marine Biology**, v. 140, p. 237 – 248. 2002.
- HEITHAUS, M. R. Habitat use and group size of pied cormorants (*Phalacrocorax varius*) in a seagrass ecosystem: possible effects of food abundance and predation risk. **Marine Biology**, v. 147, p. 27–35. 2005.
- HEITHAUS, M. R.; WIRSING, A.J.; DILL, L.M.; HEITHAUS, L.I. Long-term movements of tiger sharks satellite-tagged in Shark Bay, Western Australia. **Marine Biology**, v. 151, p. 1455–1461. 2007.
- HEITHAUS, M. R.; WIRSING, A. J.; DILL, L.M. The ecological importance of intact top-predator populations: a synthesis of 15 years of research in a seagrass ecosystem. **Marine and Freshwater Research**, v. 63, p. 1039–1050. 2002.
- HEITHAUS, M. R.; HAMILTON, I. M.; WIRSING, A. J.; DILL, L. M. Validation of a randomization procedure to assess animal-habitat preferences: microhabitat use of tiger sharks in-a seagrass ecosystem. **Journal of Animal Ecology**, v. 75, p. 666–676. 2006.
- HEWITT, G. M. Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological**, v. 359, p. 183–195. 2004.
- HOELZEL, A. R.; SHIVJI, M. S.; MAGNUSSEN, J.; FRANCIS, M. P. Low worldwide genetic diversity in the basking shark (*Cetorhinus maximus*). **Biology Letters**, v. 2, p. 639–642. 2006.
- HOENIG, J.; GRUBER, S. H. Life-history patterns in the elasmobranchs: implications for fisheries management. In: Pratt, H.L., Gruber, S.H., Taniuchi, T. (Eds.), **Elasmobranchs as**

living resources: advances in the biology, ecology, systematics, and the status of the fisheries: NOAA Technical Report. NMFS 90, 1990. pp. 1–15.

HOLMES, B.J.; *et al.* Declining trends in annual catch rates of the tiger shark (*Galeocerdo cuvier*) in Queensland, Australia. **Fisheries Research**, v. 129–130, p. 38–45. 2012.

HOLMES, B.J.; *et al.* Tiger shark (*Galeocerdo cuvier*) movement patterns and habitat use determined by satellite tagging in eastern Australian waters. **Marine Biology**, v. 16, p. 2645–2658. 2014.

Instituto Chico Mendes. **Avaliação do risco de extinção dos elasmobrânquis e quimeras no Brasil:** 2010-2012. Disponível em: <http://www.icmbio.gov.br/cepsul/images/stories/biblioteca/download/trabalhos_tecnicos/pub_2016_avaliacao_elasmo_2010_2012.pdf>. Acesso em 20 fev. 2017.

IGLÉSIAS, S. P.; LECOINTRE, G.; SELLOS, D.Y. Extensive paraphyly within sharks of the order Carcharhiniformes inferred from nuclear mitochondrial genes. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 34, p. 569–583. 2005.

INOUE, J. G., *et al.* Evolutionary origin and phylogeny of the modern holocephalans (Chondrichthyes: Chimaeriformes): A mitogenomic perspective. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 27, p. 2576–2586. 2010.

International Shark Attack File. **ISAF statistics for the world locations with the highest shark attack activity (2000–2011).** Disponível em: <<http://www.flmnh.ufl.edu/fish/sharks/statistics/statsw.htm>>. Acesso em: 02 out. 2016. 2016a.

International Shark Attack File. **Species of shark implicated in confirmed unprovoked attacks around the world 1580–2016 (N=828).** Disponível em: <<https://www.flmnh.ufl.edu/fish/isaf/contributing-factors/species-implicated-attacks/>>. Acesso em 15 agos. 2016b.

International Shark Attack File. **1931–2016 map of Brazil's confirmed unprovoked shark attacks (N = 101).** Disponível em: <<https://www.flmnh.ufl.edu/fish/isaf/shark-attacks-maps-data/south-america/brazil/>>. Acesso em 15 agos. 2016. 2016c

International Union for Conservation of Nature. **IUCN red list.** Disponível em: <<http://www.iucnredlist.org/>>. Acesso em 22 out. 2016.

JABADO, R. W.; *et al.* The trade in sharks and their products in the United Arab Emirates. **Biological Conservation**, v. 181, p. 190–198. 2015.

JIT, R.B.; *et al.* Shark Fisheries exploitation, trade, conservation and management in the bay of Bengal of Bangladesh region. **International Journal of Research – GRANTHAALAYAH**, v. 2, p. 69–83. ISSN- 2350-0530. 2014.

JOHNSON, L. N. L.; *et al.* Population Genetic Structure Within and among Seasonal Site Types in the Little Brown Bat (*Myotis lucifugus*) and the Northern Long-Eared Bat (*M. septentrionalis*). **PLOS ONE**, v. 10, e0126309. 2015.

JORGENSEN, S. J.; *et al.* Philopatry and migration of Pacific white sharks. **Proceedings of the Royal Society of London B**, v. 277, p. 679–688. 2010.

JOYEUX, J. C.; FLOETER, S. R.; FERREIRA, C. E. L.; GASPARINI, J. L. Biogeography of tropical reef fishes: the South Atlantic puzzle. **Journal of Biogeography**, v. 28, p. 831–841. 2001.

KARL, S. A.; *et al.* Phylogeography and conservation of the bull shark (*Carcharhinus leucas*) inferred from mitochondrial and microsatellite DNA. **Conservation Genetics**, v. 12, p. 371. 2011.

KARL, S. A.; CASTRO, A. L. F.; GARLA, R. C. Population genetics of the nurse shark (*Ginglymostoma cirratum*) in the western Atlantic. **Marine Biology**, v. 159, p. 489–498. 2012.

KEENEY, D. B.; HEIST, E. J. Worldwide phylogeography of the blacktip shark (*Carcharhinus limbatus*) inferred from mitochondrial DNA reveals isolation of western Atlantic populations coupled with recent Pacific dispersal. **Molecular Ecology**, v. 15, p. 3669–3679. 2006.

KEENEY, D. B.; HEUPEL, M.; HUETER, R. E.; HEIST, E. J. Genetic heterogeneity among blacktip shark, *Carcharhinus limbatus*, continental nurseries along the U.S. Atlantic and Gulf of Mexico. **Marine Biology**, v. 143, p. 1039–1046. 2003.

KEENEY, D.; HEUPEL, M.; HUETER, R.; HEIST, E. 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**, v. 14, p. 1911–1923. 2005.

KEITH, A.; *et al.* Considering evolutionary processes in conservation biology. **Trends in Ecology & Evolution**, v.15, p. 290–295. 2000.

KING, J. R.; *et al.* Genetic analysis of stock structure of blue shark (*Prionace glauca*) in the north Pacific ocean. **Fisheries Research**, v. 172, p. 181–189. 2015.

KIRCHMAN, J. J.; FRANKLIN, J. D. Comparative phylogeography and genetic structure of Vanuatu birds: Control region variation in a rail, a dove, and a passerine. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 43, p. 14–23. 2007.

LAMBECK, K.; YOKOYAMA, Y.; PURCELL, T. Into and out of the Last Glacial Maximum: sea-level change during Oxygen Isotope Stages 3 and 2. **Quaternary Science Reviews**, v. 21, p. 343–360. 2002.

LARSON, S.; FARRER, D.; LOWRY, D.; EBERT, D. A. Preliminary Observations of Population Genetics and Relatedness of the Broadnose Sevengill Shark, *Notorynchus cepedianus*, in Two Northeast Pacific Estuaries. **PLOS ONE**, v. 10, e0129278. 2015.

LEA, J. S. E.; *et al.* Repeated, long-distance migrations by a philopatric predator targeting highly contrasting ecosystems. **Scientific Reports**, v. 5, p. 11202. 2015.

Leigh, J. W. **PopART** (Population Analysis with Reticulate Trees). Disponível em: <<http://popart.otago.ac.nz>>. Acesso em 15 agos. 2016.

LENG, L.; ZHANG, D-X. Measuring population differentiation using GST or D? A simulation study with microsatellite DNA markers under a finite island model and nonequilibrium conditions. **Molecular Ecology**, v. 20, p. 2494–2509. 2011.

LIBRADO, P.; ROZAS, J. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. **Bioinformatics**, v. 25, p. 1451–1452. 2009.

LIMA, S. M. Q.; *et al.* Effects of Pleistocene climatic and geomorphological changes on the population structure of the restricted-range catfish *Trichogenes longipinnis* (Siluriformes: Trichomycteridae), **Systematics and Biodiversity**, v. 1, p. 1-16. 2016.

LOWE, C. G.; WETHERBEE, B. M.; CROW, G. L.; TESTER, A. L. Ontogenetic dietary shifts and feeding behavior of the tiger shark, *Galeocerdo cuvier*, in Hawaiian Waters. **Environmental Biology of Fishes**, v. 47, p. 203-211. 1996.

LUIZ, O. J.; *et al.* Ecological traits influencing range expansion across large oceanic dispersal barriers: insights from tropical Atlantic reef fishes. **Proceedings of the Royal Society of London B**, v. 279, p. 1033–1040. 2012.

MACE, G. M. The role of taxonomy in species conservation. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 359, p. 711–719. 2004.

MACHADO, K. F.; *et al.* Population genetic structure and demographic history of the spadefish, *Chaetodipterus faber* (Ephippidae) from Southwestern Atlantic. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 487, p. 45–52. 2017

MADDOCK, M. B.; SCHWARTZ, F. J. Elasmobranch cytogenetics: methods and sex chromosomes. **Bulletin of Marine Science**, v. 58, p. 147–155. 1996.

MARCOTT, S. A; SHAKUN, J. D.; CLARK, P. U.; MIX, A. C. A Reconstruction of Regional and Global Temperature for the Past 11,300 Years. **Science**, v. 339, p. 1198 – 1201. 2013.

MARTIN, A. P.; NAYLOR, G. J. P.; PALUMBI, S. R. Rates of mitochondrial DNA evolution in sharks are slow compared with mammals. **Nature**, v. 356, p. 153–155. 1992.

MATSUI, M.; *et al.* Phylogenetic relationships and phylogeography of *Hynobius tokyoensis* (Amphibia: Caudata) using complete sequences of cytochrome b and control region genes of mitochondrial DNA. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 44, p. 204–216. 2007.

MATTOS, S. M. G.; HAZIN, F. H. V. Análise de viabilidade econômica da pesca de tubarão no litoral do estado de Pernambuco. **Boletim Técnico Científico CEPENE**, Tamandaré, 5. 1997.

MENDES, N. J.; *et al.* Microsatellite loci in the tiger shark and cross-species amplification using pyrosequencing technology. **Peer J**, v. 4, e2205. DOI 10.7717/peerj.22052016. 2016.

MCKENZIE, J. L.; BREMER, J. R. A. Genetic identification of istiophorid larvae from the Gulf of Mexico based on the analysis of mitochondrial DNA control region sequences. **Journal of Fish Biology**, v. 90, p. 1070–1079. 2017. doi: 10.1111/jfb.13212.

MEIER, R.; SHIYANG, K.; VAIDYA, G.; NG, P.K.L. DNA barcoding and taxonomy in Diptera: a tale of high intraspecific variability and low identification success. **Systematic Biology**, v. 55, p. 715–728. 2006.

MENDONÇA, F. F.; *et al.* Populations analysis of the Brazilian Sharpnose Shark *Rhizoprionodon lalandii* (Chondrichthyes: Carcharhinidae) on the São Paulo coast, Southern Brazil: inferences from mt DNA sequences. **Neotropical Ichthyology**, v. 7, p. 213–216. 2009.

MENDONÇA, F. F.; OLIVEIRA, C.; GADIG, O. B. F.; FORESTI, F. Phylogeography and genetic population structure of Caribbean sharpnose shark *Rhizoprionodon porosus*. **Reviews in Fish Biology and Fisheries**, v. 21, p. 799–814. 2011.

MENDONÇA, F. F.; OLIVEIRA, C.; GADIG, O. B. M.; FORESTI, F. Diversity and genetic population structure of the Brazilian sharpnose shark *Rhizoprionodon lalandii*. **Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems**, v. 23, p. 850–857. 2013.

MEYER, A. Evolution of mitochondrial DNA in fishes. In: HOCHACHKA, P. W.; MOMMSEN, T. P. (eds) **Biochemistry and molecular biology of fishes**, vol II. Elsevier, New York, 1993. pp 1–38.

MEYER, C. G.; PAPASTAMATIOU, Y. P.; HOLLAND, K. N. A multiple instrument approach to quantifying the movement patterns and habitat use of tiger (*Galeocerdo cuvier*) and Galapagos sharks (*Carcharhinus galapagensis*) at French Frigate Shoals, Hawaii. **Marine Biology**, v. 157, p. 1857–1868. 2010.

MORGAN, J. A. *et al.* Detection of interspecies hybridisation in Chondrichthyes: hybrids and hybrid offspring between Australian (*Carcharhinus tilstoni*) and common (*C. limbatus*) blacktip shark found in an Australian fishery. **Conservation Genetics**, v. 13, p. 455–463. 2012.

MORITZ, C. Strategies to protect biological diversity and the evolutionary processes that sustain it. **Systematic Biology**, v. 51, p. 238–254. 2002.

MUSICK, J. A.; BONFIL, R. Management techniques for elasmobranch fisheries (English) In: **FAO Fisheries Technical Paper (FAO)**, n. 474/FAO, Rome (Italy). Fishery Industries Division, 2005. 251 p.

MUSICK, J.A.; MUSICK, S. **Sharks**. FAO Fisheries and Aquaculture Reviews and Studies. Rome, FAO. [Online] 2011. 13p.

MYERS, R. A.; *et al.* Cascading effects of the loss of apex predatory sharks from a coastal ocean. **Science**, v. 315, p. 1846–1850. 2007.

NAYLOR, G. J. P.; *et al.* A DNA Sequence–Based Approach To the Identification of Shark and Ray Species and Its Implications for Global Elasmobranch Diversity and Parasitology. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 367, p. 1–262. 2012.

OÑATE-GONZÁLEZ, E. C.; *et al.* Mitochondrial Genetic Structure and Matrilineal Origin of White Sharks, *Carcharodon carcharias*, in the Northeastern Pacific: Implications for Their Conservation. **Journal of Heredity**, v. 106, p. 347-54. 2015.

ORSINI, L.; *et al.* Drivers of population genetic differentiation in the wild: isolation by dispersal limitation, isolation by adaptation and isolation by colonization. **Molecular Ecology**, v. 22, p. 5983–5999. 2013.

OVENDEN, J.R.; *et al.* The extent of population genetic subdivision differs among four co-distributed shark species in the Indo-Australian archipelago. **BMC Evolutionary Biology**, v. 9, p. 40. 2009.

PAINE, R.T. Food web complexity and species diversity. **American Naturalist**, v. 100, p. 65–75. 1966.

PANK, M.; *et al.* Rapid and simultaneous identification of body parts from the morphologically similar sharks *Carcharhinus obscurus* and *Carcharhinus plumbeus* (Carcharhinidae) using multiplex PCR. **Marine Biotechnology**, v. 3, p. 231–240. 2001.

PAPASTAMATIOU, Y.P.; *et al.* Telemetry and random-walk models reveal complex patterns of partial migration in a large marine predator. **Ecology**, v. 94, p. 2595–2606. 2013.

PARDINI, A.T; *et al.* Sex-biased dispersal of great white sharks. **Nature**, v. 412, p. 139–140. 2001.

PEREYRA, S.; *et al.* Low genetic diversity and population structure of the narrownose shark (*Mustelus schmitti*). **Fisheries Research**, v. 106, p. 468-473. 2010.

PETERSON, A. T. Taxonomy is important in conservation: a preliminary reassessment of Philippine species-level bird taxonomy. **Bird Conservation International**, v. 16, p. 155–173. 2006.

PETERSON, R. G.; STRAMMA, L. Upper-level circulation in the South Atlantic Ocean. **Progress in Oceanography**, v. 26, p. 1-73. 1990.

PICKARD, A. E.; *et al.* Comparative Use of a Caribbean Mesophotic Coral Ecosystem and Association with Fish Spawning Aggregations by Three Species of Shark. **PLOS ONE**, v. 11, e0151221. doi:10.1371/journal.pone.0151221. 2016.

PIERCE, S. J.; NORMAN, B. *Rhincodon typus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T19488A2365291. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T19488A2365291.en>>. Acesso em 14 julh. 2016.

PINHAL, D.; *et al.* A Streamlined DNA Tool for Global Identification of Heavily Exploited Coastal Shark Species (Genus *Rhizoprionodon*). **PLOS ONE**, v. 7, e34797. 2012.

- PINSKY, M. L.; PALUMBI, S. R. Meta-analysis reveals lower genetic diversity in overfished populations. **Molecular Ecology**, v. 23, p. 29–39. 2014.
- PIROG, A.; *et al.* Isolation and characterization of 20 microsatellite markers from *Carcharhinus leucas* (bull shark) and cross-amplification in *Galeocerdo cuvier* (tiger shark), *Carcharhinus obscurus* (dusky shark) and *Carcharhinus plumbeus* (sandbar shark). **Conservation Genetics Resources**, v. 7, p. 121–124. 2015.
- POSADA, D. jModelTest: Phylogenetic Model Averaging. **Molecular Biology and Evolution**, v. 25, p. 1253–1256. 2008.
- PORTNOY, D. S.; *et al.* World phylogeography and male-mediated gene flow in the sandbar shark, *Carcharhinus plumbeus*. **Molecular Ecology**, v. 19, p. 1994–2010. 2010.
- PORTNOY, D. S.; *et al.* Contemporary population structure and postglacial genetic demography in a migratory marine species, the blacknose shark, *Carcharhinus acronotus*. **Molecular Ecology**, v. 23, p. 5480–5495. 2014.
- PORTNOY, D. S.; HEIST, E. J. Selection and sex-biased dispersal in a coastal shark: the influence of philopatry on adaptive variation. **Molecular Ecology**, v. 24, p. 5877–5885. 2015.
- POWER, J. W. B.; *et al.* Spatial Genetic and Body-Size Trends in Atlantic Canada *Canis latrans* (Coyote) Populations. **Northeastern Naturalist**, v. 22, p. 598–612. 2015.
- PROIETTI, M. C.; *et al.* Genetic Structure and Natal Origins of Immature Hawksbill Turtles (*Eretmochelys imbricata*) in Brazilian Waters. **PLOS ONE**, v. 9, e88746. 2014.
- QUATTRO, J. M.; *et al.* Genetic evidence of cryptic speciation within hammerhead sharks (Genus *Sphyrna*). **Marine Biology**, v. 148, p. 1143–1155. 2006.
- QUINTANILLA, S.; *et al.* Conservation Genetics of the Scalloped Hammerhead Shark in the Pacific Coast of Colombia. **Journal of Heredity**, v. 106, p. 448–458. Symposium Article, Special Issue. 2015.
- RAMÍREZ-MACÍAS, D.; VÁZQUEZ-JUÁREZ, R.; GALVÁN-MAGAÑA, F.; MUNGUÍA-VEGA, A. Variations of the mitochondrial control region sequence in whale sharks (*Rhincodon typus*) from the Gulf of California, Mexico. **Fisheries Research**, v. 84, p. 87–95. 2007.
- RAMBAUT, A.; SUCHARD, M. A. XIE, D.; DRUMMOND, A. J. **Tracer v1.6**. Disponível em: <<http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>>. Acesso em 20 jul. 2016. 2014.
- RAMOS-ONSINS, S. E.; ROZAS, J. Statistical properties of new neutrality tests against population growth. **Molecular Biology and Evolution**, v. 19, p. 2092–2100. 2002.
- RANDALL, J. E. Review of the biology of the tiger shark (*Galeocerdo cuvier*). **Australian Journal of Marine & Freshwater Research**, v. 43, p. 21–31. 1992.

- RANDHAWA, H.; POULIN, R.; KRKOSEK, M. Increasing rate of species discovery in sharks coincides with sharp population declines: implications for biodiversity. **Ecography**, v. 37, p. 001–012. 2014.
- REISS, H.; HOARAU, G.; DICKEY-COLLAS, M.; WOLFF, W. J. Genetic population structure of marine fish: mismatch between biological and fisheries management units. **Fish and Fisheries**, v. 10, p. 361–395. 2009.
- RICHMOND, J. Q. *et al.* Population declines lead to replicate patterns of internal range structure at the tips of the distribution of the California red-legged frog (*Rana draytonii*). **Biological Conservation**, v. 172, p. 128–137. 2014.
- ROCHA, L. A. Patterns of distribution and processes of speciation in Brazilian reef fishes. **Journal of Biogeography**, v. 30, p. 1161–1171. 2003
- RODRIGUES-FILHO, L.; *et al.* Identification and phylogenetic inferences on stocks of sharks affected by the fishing industry off the Northern coast of Brazil. **Genetics and Molecular Biology**, v. 32, p. 405–413. 2009.
- ROSA, R. S.; MENEZES, N. A. Relação preliminar das espécies de peixes (Pisces, Elasmobranchii, Actinopterygii) Ameaçadas no Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 13, p. 647–667. ISSN 0101-8175. 1996.
- ROZAS, J.; ROZAS, R. DnaSP version 4.0: an integrated program for molecular population genetics and molecular evolution analysis. **Bioinformatics**, v. 15, p. 174–175. 1999.
- SANTINI, F.; HARMON, L. J.; CARNEVALE, G.; ALFARO, M. E. Did genome duplication drive the origin of teleosts? A comparative study of diversification in ray-finned fishes. **BMC Evolutionary Biology**, v. 9, p. 194. 2009.
- SCHMIDT, J. V.; *et al.* Low Genetic Differentiation across Three Major Ocean Populations of the Whale Shark, *Rhincodon typus*. **PLOS ONE**, v. 4, e4988. 2009.
- SCHNEIDER, T. C.; KAPPELER, P. M.; POZZI, L. Genetic population structure and relatedness in the narrow-striped mongoose (*Mungotictis decemlineata*), a social Malagasy carnivore with sexual segregation. **Ecology and Evolution**, .v. 6, p. 3734–3749. 2016.
- SCHREY, A. W.; HEIST, E. J. Microsatellite analysis of population structure in shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*). **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, v. 60, p. 670–675. 2003.
- SCHULTZ, J. K.; *et al.* Global phylogeography and seascape genetics of the lemon shark (genus *Negaprion*). **Molecular Ecology**, v. 17, p. 5336–5348. 2008.
- SHIBUYA, A.; ROSA, R. S.; GADIG, O. B. F. Stomach contents of *Galeocerdo cuvier* and *Carcharhinus plumbeus* (Elasmobranchii: Carcharhinidae) caught off Paraíba State, Brazil. **Arquivos de Ciências do Mar**, v. 38, p. 105–107. 2005.

SIGSGAARD, E. E.; *et al.* Population characteristics of a large whale shark aggregation inferred from seawater environmental DNA. **Nature Ecology & Evolution**, v. 1, p. 0004. 2016.

SHIVJI, M. S.; Chapman, D. D.; Pikitch, E. K.; Raymond, P. W. Genetic profiling reveals illegal international trade in fins of the great white shark, *Carcharodon carcharias*. **Conservation Genetics**, v. 6, p. 1035–1039. 2005.

SIMPFENDORFER, C. Biology of tiger sharks (*Galeocerdo cuvier*) caught by the Queensland shark meshing program off Townsville, Australia. **Australian Journal of Marine & Freshwater Research**, v. 43, p. 33–43. 1992

SIMPFENDORFER, C. *Galeocerdo cuvier*. The IUCN Red List of Threatened Species, e.T39378A10220026. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2009-.RLTS.T39378A10220026.en>>. Acesso em 04 abr. 2016. 2009.

SIMPFENDORFER, C. A.; GOODREID, A. B.; MCAULEY, R. B. Size, sex and geographic variation in the diet of the tiger shark, *Galeocerdo cuvier*, from Western Australian waters. **Environmental Biology of Fishes**, v. 61, p. 37–46. 2001.

SPEED, C. W.; *et al.* Spatial and temporal movement patterns of a multi-species coastal reef shark aggregation. **Marine Ecology Progress Series**, v. 429, p. 261–275. 2011.

STEVENS, J. D.; Bonfil, R.; Dulvy, N. K.; Walker, P. A. The effects of fishing on sharks, rays and chimaeras (chondrichthyans), and the implications on marine ecosystems. **ICES Journal of Marine Science**, v. 57, p. 476–494. 2000.

STEVENS, J. D.; *et al.* Threats faced by chondrichthyan fish. In Fowler, S.L. (Eds.), **Sharks, Rays and Chimaeras: The Status of the Chondrichthyan Fishes**. Status Survey. IUCN/SSC Shark Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK x + 2005. 461 p.

STONER, D. S.; GRADY, J. M.; PRIEDEL, K. A.; QUATTRO, J. M. Amplification primers for the mitochondrial control region and sixth intron of the nuclear-encoded lactate dehydrogenase: A gene in elasmobranch fishes. **Conservation Genetics**, v. 4, p. 805–808. 2003.

STRAMMA, L.; IKEDA, Y.; PETERSON, R. G. Geostrophic transport in the Brazil Current region north of 20°S. **Deep-Sea Research**, v. 37, p. 1875–1886. 1990

SULIKOWSKI, J. A.; *et al.* Seasonal and life-stage variation in the reproductive ecology of a marine apex predator, the tiger shark *Galeocerdo cuvier*, at a protected female-dominated site. **Aquatic Biology**, v. 24, p. 175–184. 2016.

TAJIMA F. Statistical methods for testing the neutral mutation hypothesis for DNA polymorphism. **Genetics**, v. 123, p. 585–595. 1989.

THOMPSON, J. D.; HIGGINS, D. G.; GIBSON, T. J. CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-

specific gap penalties and weight matrix choice. **Nucleic Acids Research**, v. 22, p. 4673–4680. 1994.

TORRES, R. A.; RIBEIRO, J. The remarkable species complex *Mimagoniates microlepis* (Characiformes: Glandulocaudinae) from the Southern Atlantic Rain forest (Brazil) as revealed by molecular systematic and population genetic analyses. **Hydrobiologia**, v. 617, p. 157–170. 2009.

TORRES, R. A.; *et al.* Disentangling the controversial identity of the halfbeak stock (*Hemiramphus brasiliensis* and *H. balao*) from northeastern Brazil using multilocus DNA markers. **Reviews in Fish Biology and Fisheries**, v. 25, p. 379–394. 2015

TULL, M. **The History of Shark Fishing in Indonesia**: A HMAP Asia Project Paper. Associate Professor Malcolm Tull, Murdoch Business School and Asia Research Centre, Murdoch University. 2009. Disponível em: < https://www.murdoch.edu.au/Research-capabilities/Asia-Research-Centre/_document/working-papers/wp158.pdf>. Acesso em 04 jan. 2017.

VARGAS, S. M.; *et al.* Genetic Diversity and Origin of Leatherback Turtles (*Dermochelys coriacea*) from the Brazilian Coast. **Journal of Heredity**, v. 99, p. 215–220. 2008.

Vaudo, J. J.; *et al.* Intraspecific variation in vertical habitat use by tiger sharks (*Galeocerdo cuvier*) in the western North Atlantic. **Ecology and Evolution**, v. 4, p. 1768–1786. 2014

VÉLEZ-ZUAZO, X.; AGNARSSON, I. Shark tales: A molecular species-level phylogeny of sharks (Selachimorpha, Chondrichthyes). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 58, p. 207–217. 2010.

VENKATESH, B.; *et al.* Elephant shark genome provides unique insights into gnathostome evolution. **Nature**, v. 505, p. 174–179. 2014.

VERMA, R.; SINGH, M.; KUMAR, S. Unraveling the Limits of Mitochondrial Control Region to Estimate the Fine Scale Population Genetic Differentiation in Anadromous Fish *Tenualosa ilisha*. **Scientifica, Cairo**, v. 2016, p. 2035240. 2016.

VIGNAUD, T. M.; *et al.* Genetic structure of populations of whale sharks among ocean basins and evidence for their historic rise and recent decline. **Molecular Ecology**, v. 23, p. 2590–2601. 2014.

VOOREN, C. M.; KLIPPEL, S. Diretrizes para a conservação de espécies ameaçadas de elasmobrânquios. In: VOOREN, C. M.; KLIPPEL, S. (eds.) **Ações para a conservação de tubarões e raias no sul do Brasil**. Porto Alegre: Igaré, 2005. ISBN 85–99751–01–8. 2005. 262 p.

WATERS, J. M.; WALLIS, G. P. Across the Southern Alps by river capture? Freshwater fish phylogeography in South Island, New Zealand. **Molecular Ecology**, v. 9, p. 1577–1582. 2000.

WERRY, J.M.; *et al.* Reef-Fidelity and Migration of Tiger Sharks, *Galeocerdo cuvier*, across the Coral Sea. **PLOS ONE**, v. 9, e83249. 2014.

WHITNEY, N. M.; CROW, G. L. Reproductive biology of the tiger shark (*Galeocerdo cuvier*) in Hawaii. **Marine Biology**, v. 151, p. 63–70. 2007.

WIRSING, A. J.; HEITHAUS, M. R.; DILL, L. M. Fear factor: do dugongs (*Dugong dugon*) trade food for safety from tiger sharks (*Galeocerdo cuvier*)? **Oecologia**, v. 153, p. 1031–1040. 2007a

WIRSING, A. J.; HEITHAUS, M. R.; DILL, L. M. Can measures of prey availability improve our ability to predict the abundance of large marine predators? **Oecologia**, v. 153, p. 563–568. 2007b

WORM, B.; *et al.* Global catches, exploitation rates, and rebuilding options for sharks. **Marine Policy**, v. 40, p. 194–204. 2013.

XIA, R.; DURAND, D. J.; FU, C. Multilocus resolution of Mugilidae phylogeny (Teleostei: Mugiliformes): Implications for the family's taxonomy." **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 96, p. 161–177. 2016.

APÊNDICE A – LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Síntese das informações de diversidade genética e dos testes de neutralidade para *Galeocerdo cuvier* perante os dados da CR, íntron da LDHA (LD), ITS-2.

	CR				Ld			ITS		
	Geral	FN	MRR	NEBr	Geral	FN	MRR	Geral	FN	MRR
N	88	32	27	59	20	5	15	48	23	25
h	29	18	8	22	11	3	10	10	7	4
Hd	0.905	0.919	0.715	0.849	0.805	0.7	0.857	0.198	0.283	0.118
π	0.005	0.005	0.004	0.005	0.018	0.0098	0.021	0.0017	0.003	0.0005
D	-0.48	-1.37	-0.52	-1.39	-1.23	0.27	-0.87	-2.1**	-1.8*	-1.764
Fs	-3.48	-8.9**	-0.59	-4.76	-2.17	-0.58	-3.77*	-2.45	-1.89	-3.01*
Rg	0.09	0.01	0.12	0.06	0.058	0.07	0.046	0.49	0.33	0.65
SSD	0.02	0.001	0.043	0.022	0.148	0.0148	0.015	0.003	0.001	0.005
R₂	0.06	0.067	0.106	0.056	0.115	0.25	0.131	0.023	0.04	0.07

n, número amostral; h, número de haplótipos; Hd, diversidade haplotípica; π , diversidade nucleotídica; D, D de tajima; FS, FS de FU; SSD, *sum of squared deviations*; Rg, Raggedness.

* p < 5%.

** p < 2%.

Fonte: Andrade (2017)

Tabela 2. Amova (F_{ST}) par-à-par perante os dados da CR de *Galeocerdo cuvier*.

	NEBr	SEBr	AtlNO	IndPac
NEBr	-			
SEBr	0,038 ^{ns}	-		
AtlNO	0,034 ^{ns}	-0,0256 ^{ns}	-	
IndPac	0,136**	0,033 ^{ns}	0,024 ^{ns}	-

NEBr, Nordeste do Brasil; SEBr, Sudeste do Brasil; AtlNO, Atlântico Norte; IndPac, Indo-Pacífico.

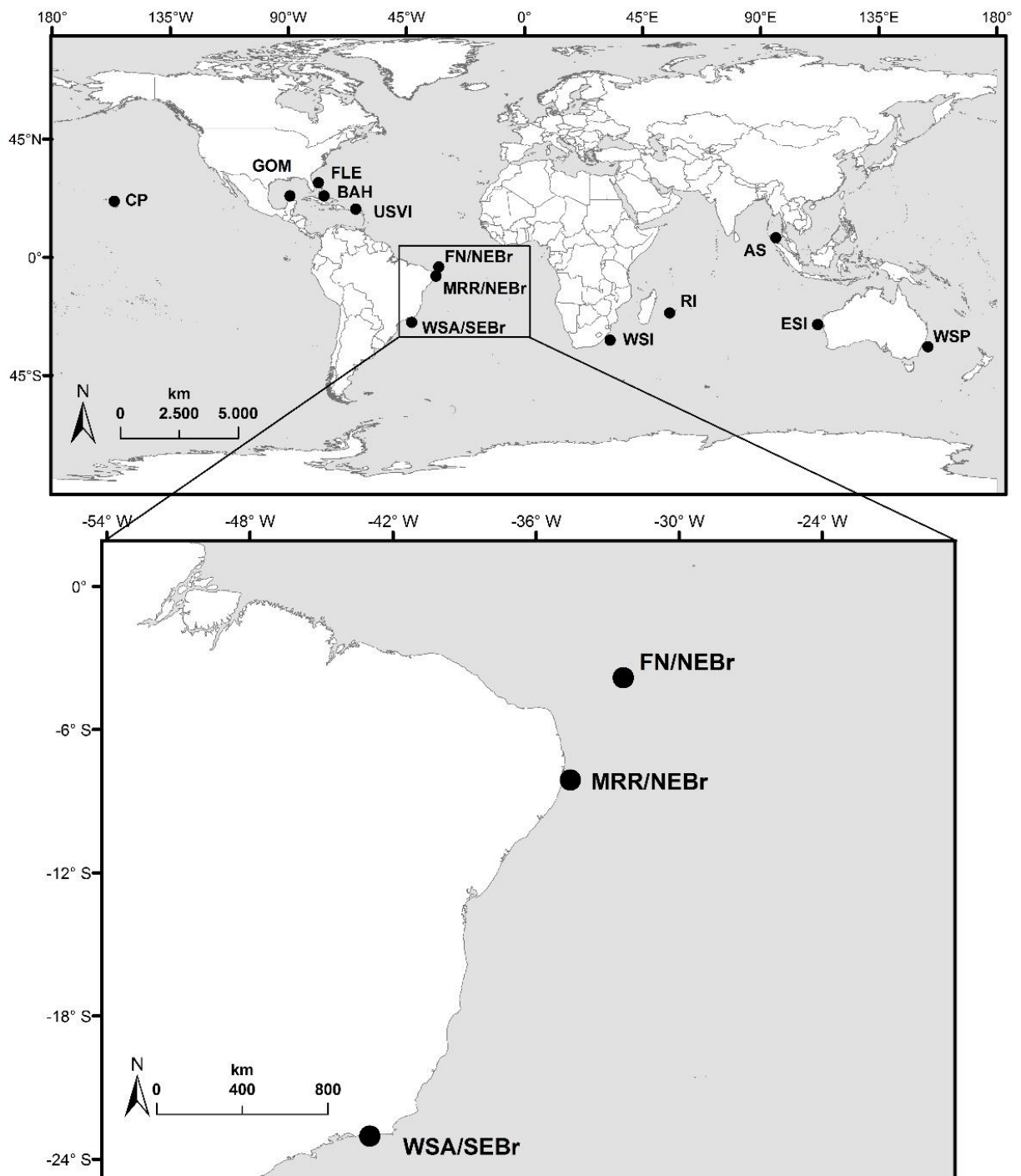
** $p < 1\%$.

ns, não significativo.

Fonte: Andrade (2017)

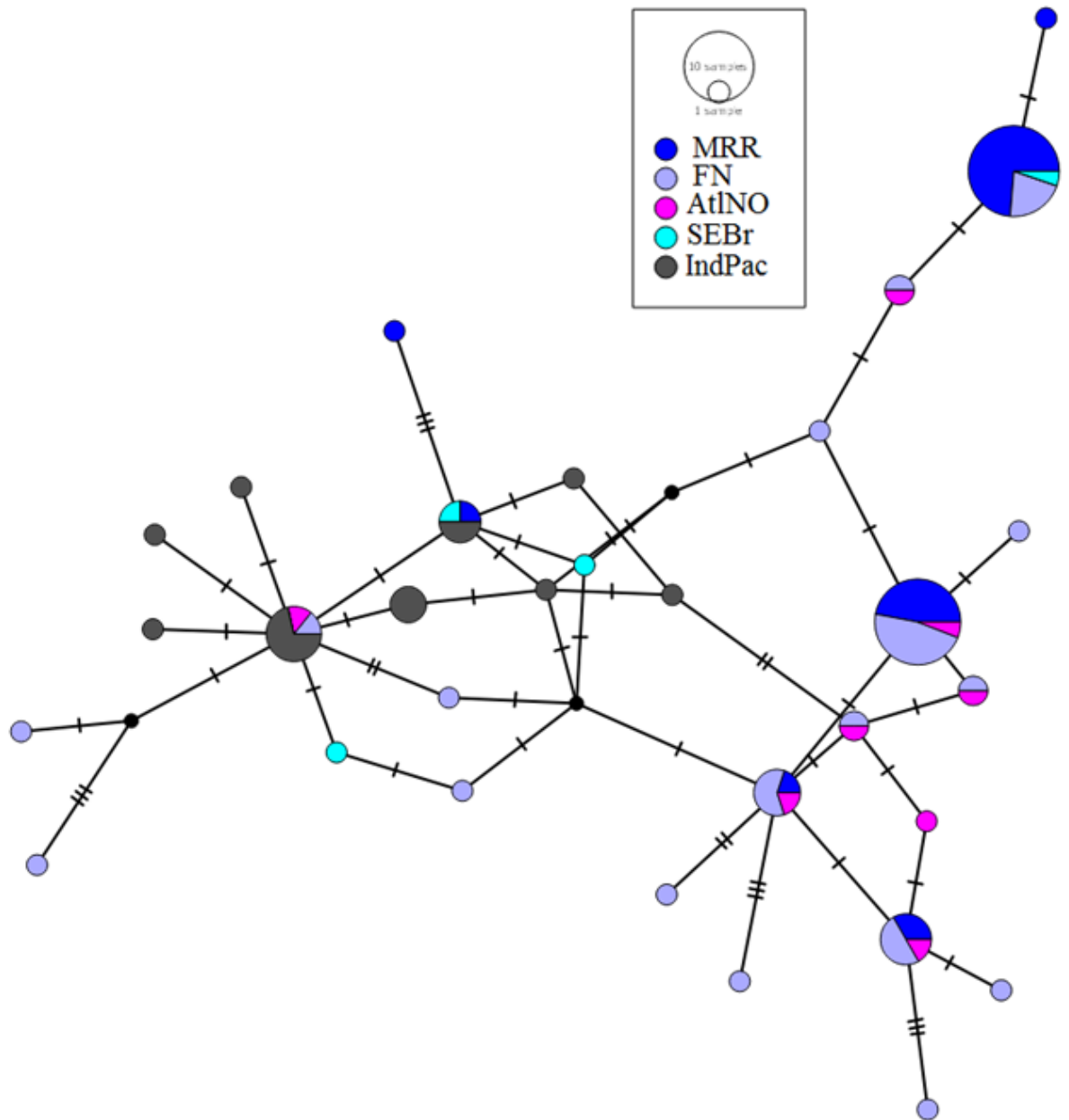
APÊNDICE B – LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1. Localidades amostradas de *Galeocерdo cuvier*. Coletadas no presente estudo; Fernando de Noronha, Brasil (FN/ NEBr), Região Metropolitana do Recife, Brasil (MRR/ NEBr), Sul do Brasil (WSA/ SEBr). Pirog *et al.* 2015; Ilha da Reunião (RI). Bernard *et al.* 2016; Costa Leste da Flórida (FLE), Oceano Pacífico Central (CP), Golfo do México (GOM), Bahamas (BAH), Ilhas Virgens Americanas (USVI), Oeste do sul da Índia (WSI), Mar de Andaman (AS), Leste do Oceano Índico Sul (ESI), Oeste do Pacífico Sul (WSP).



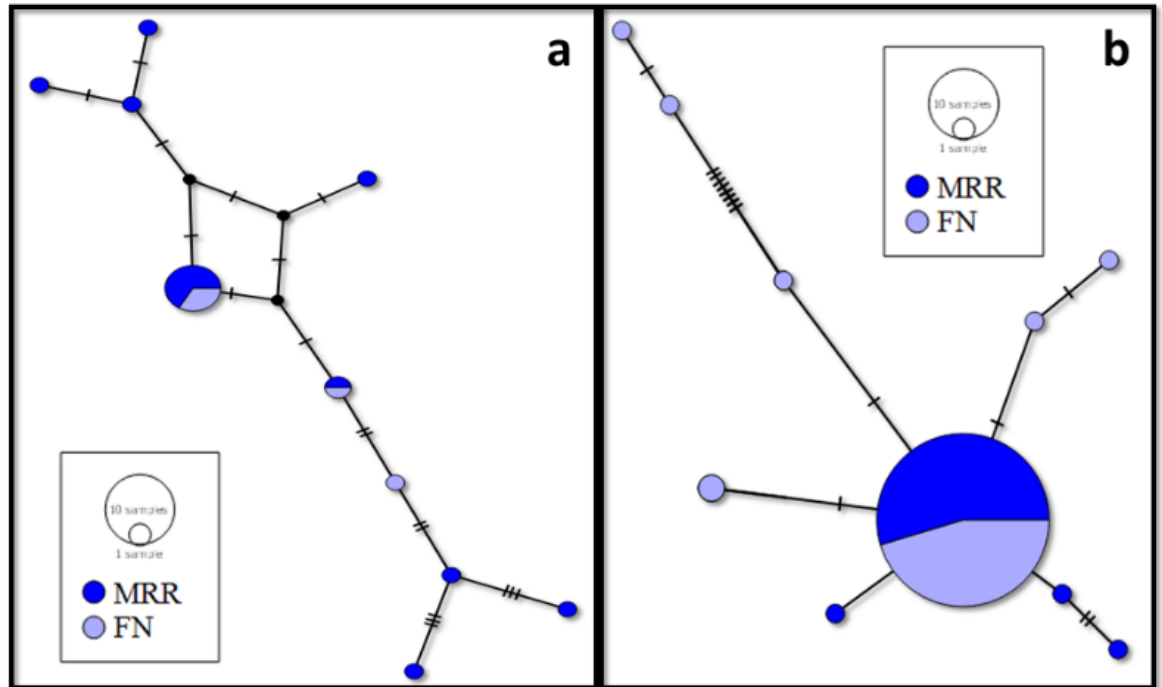
Fonte: Barros Neto (2017)

Figura 2. Rede de haplótipos global, baseada em dados da CR. Os traços entre os haplótipos simbolizam a quantidade de passos mutacionais e o diâmetro do círculo a frequência do haplótipo.



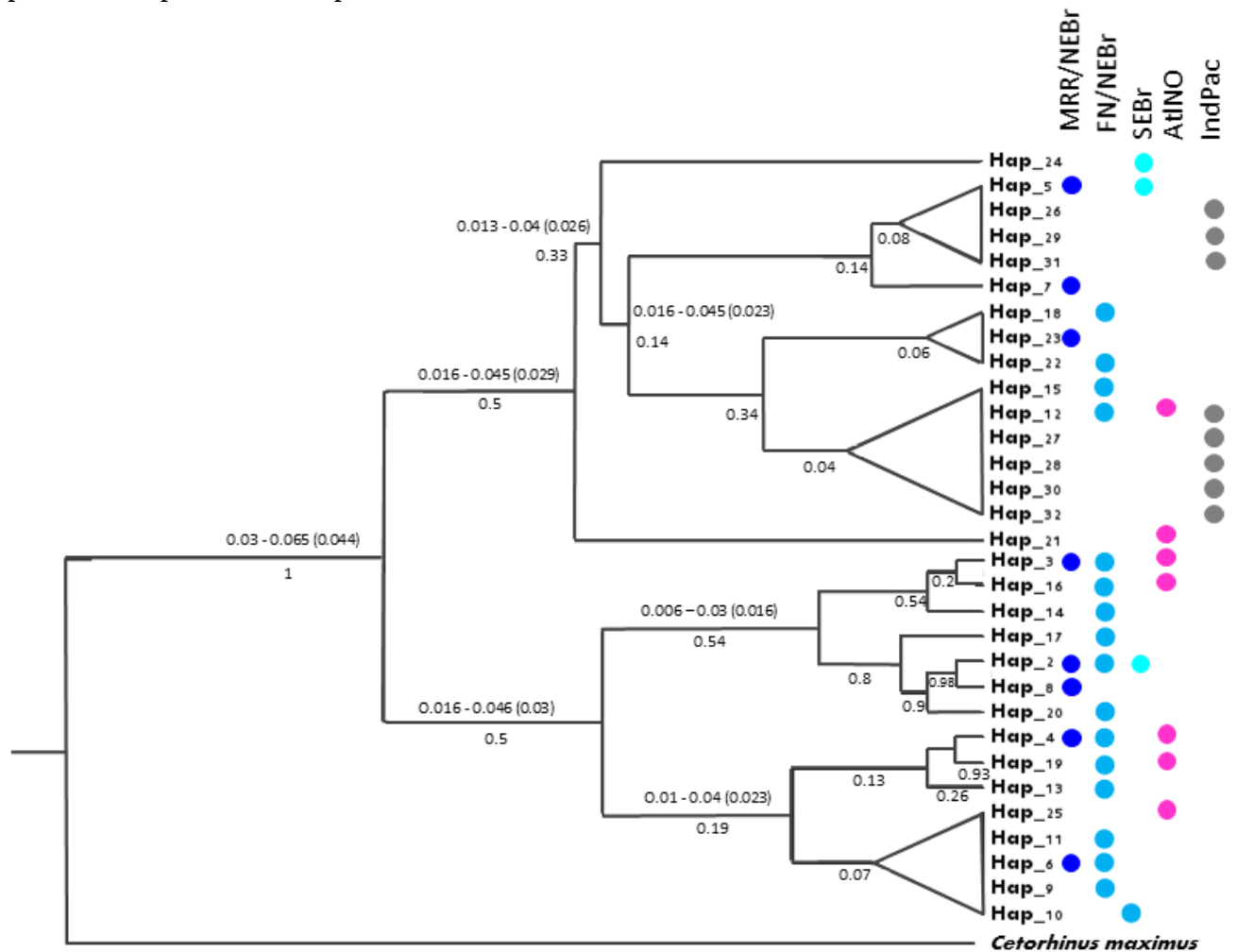
Fonte: Andrade (2017)

Figura 3. Rede de variantes, baseada nos dados nucleares do Íntron lactato desidrogenase A (a) e ITS-2 (b). Os traços entre as variantes simbolizam a quantidade de passos mutacionais e o diâmetro do círculo é proporcional a frequência das variantes.



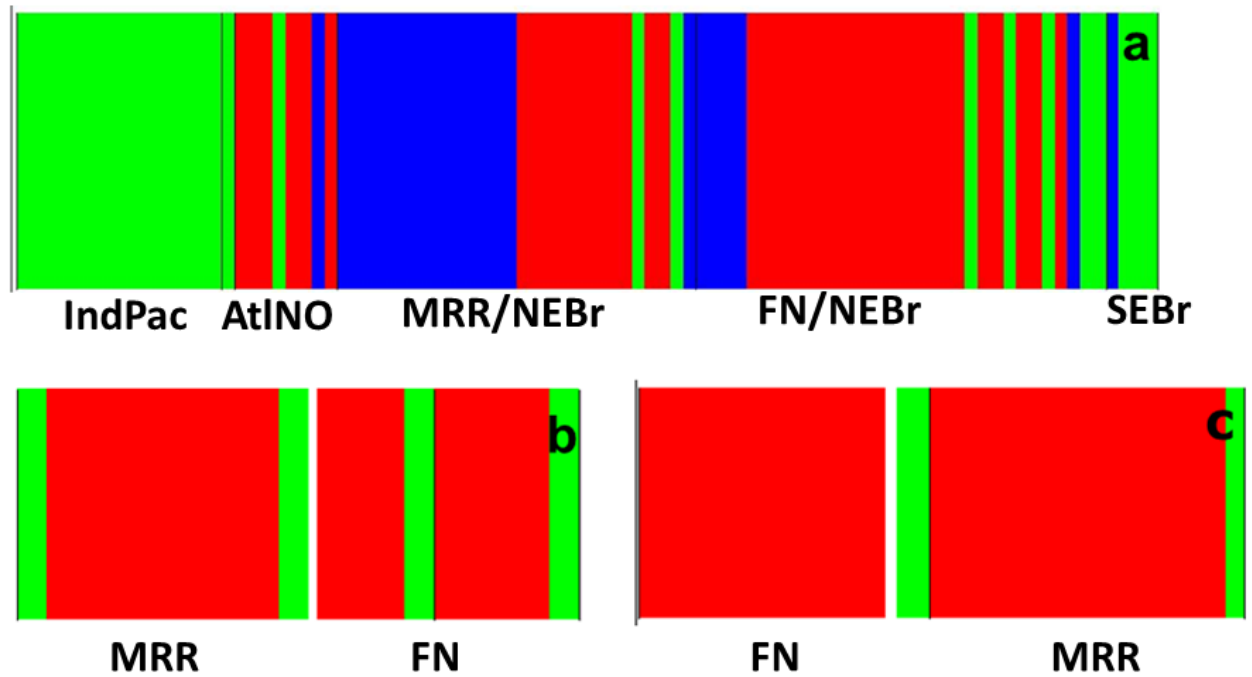
Fonte: Andrade (2017)

Figura 4. Topologia de Inferencia bayssiana para a Região controle usando modelo HKY + G, perante 10 MCMC. Evidenciando a estruturação em 2 grandes linhagens. Os valores acima dos nós representam os valores mínimo – máximo de divergência (média) e os valores abaixo representam a probabilidade posterior.



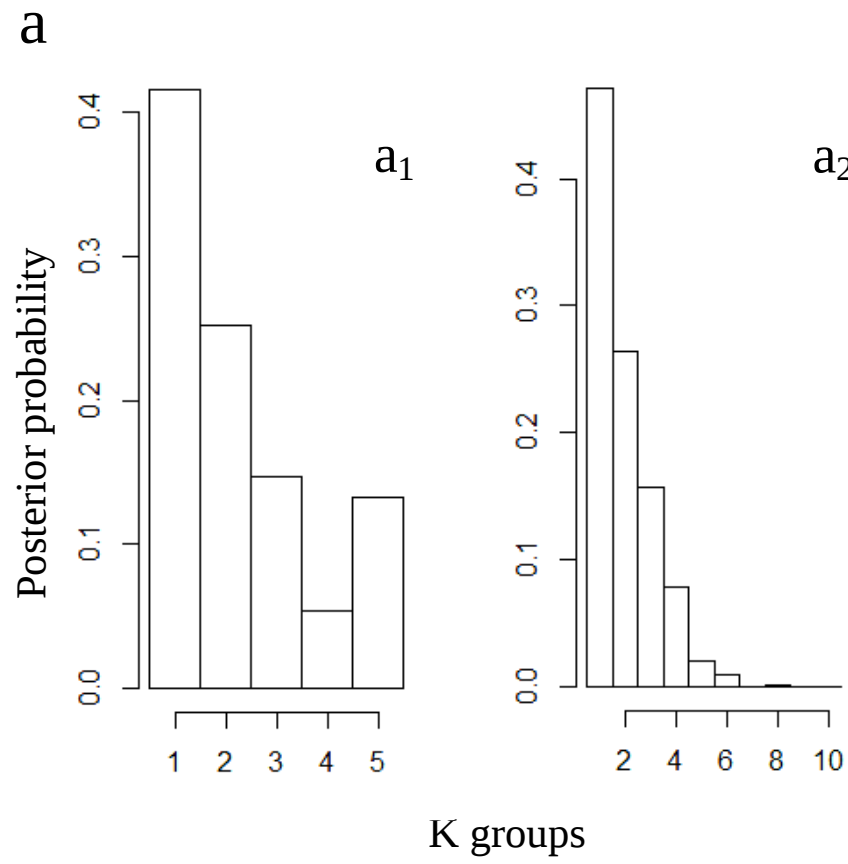
Fonte: Andrade (2017)

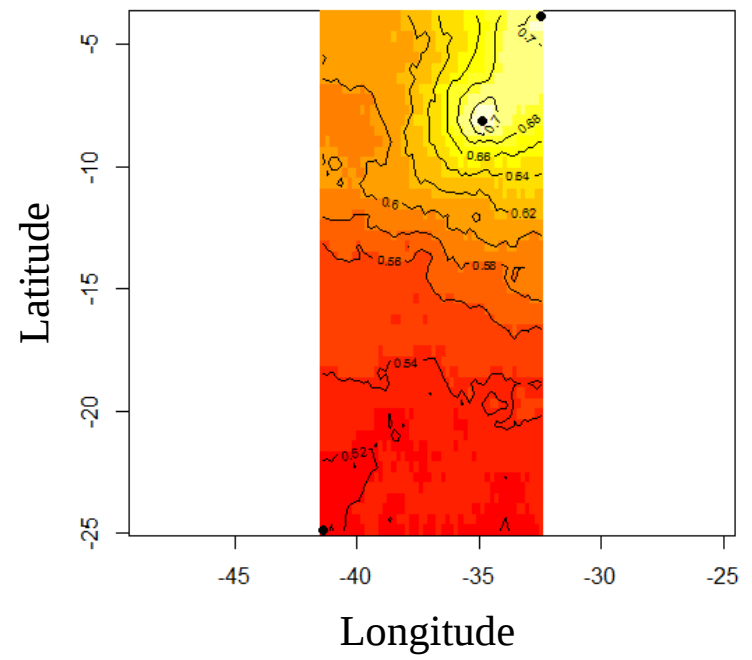
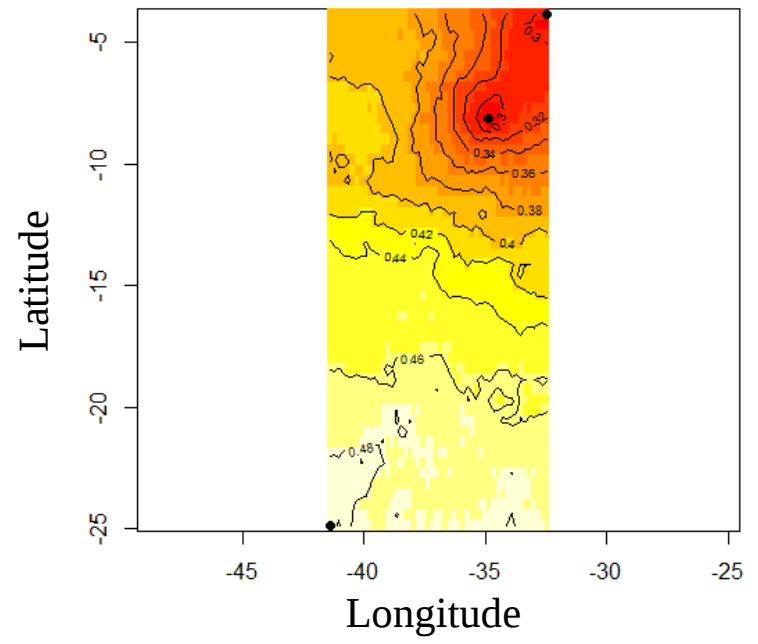
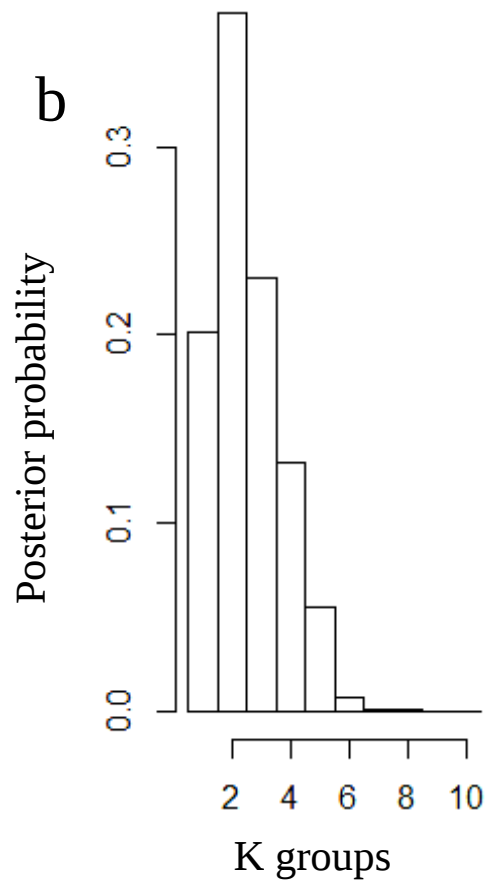
Figura 5. *Bayesian Analyses of Population Structure* (BAPS) para mtCR (a), LDHA (b) e ITS-2 (c).

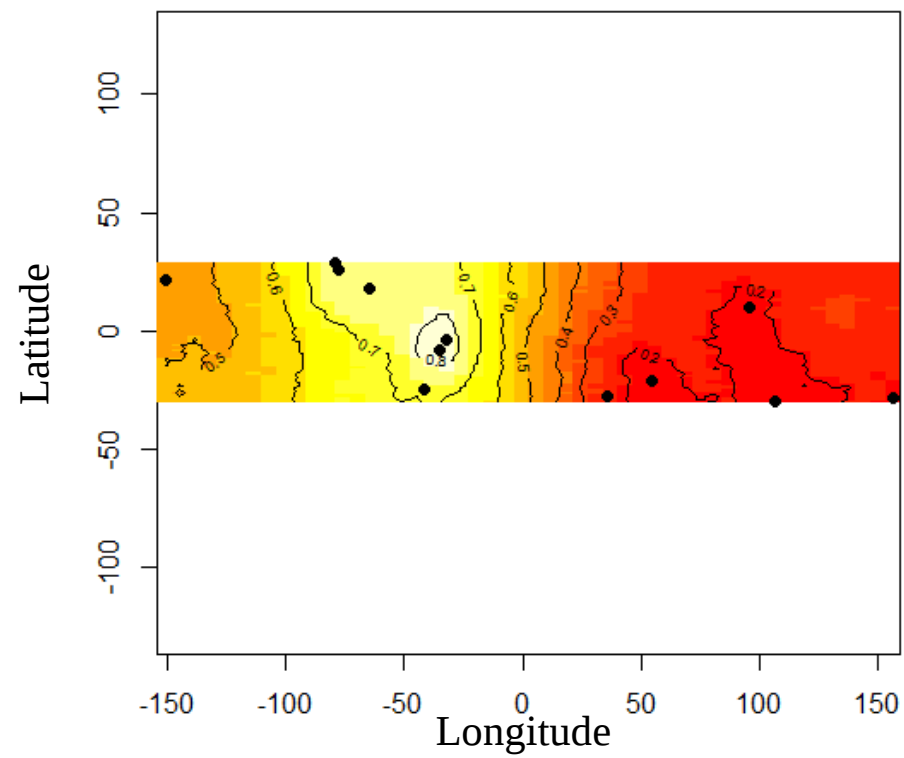
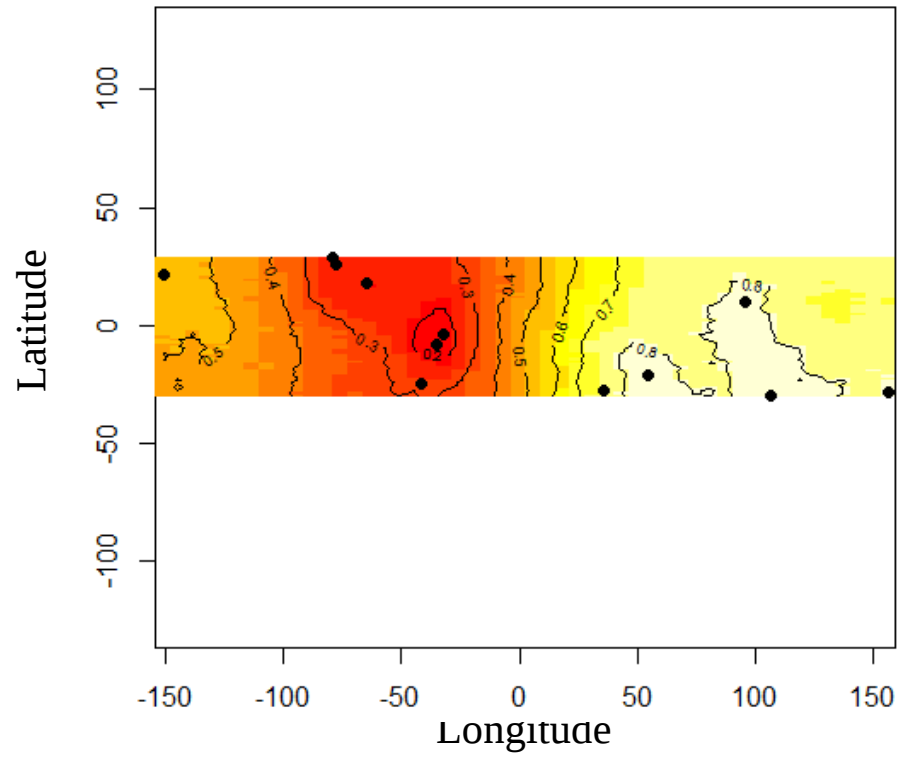
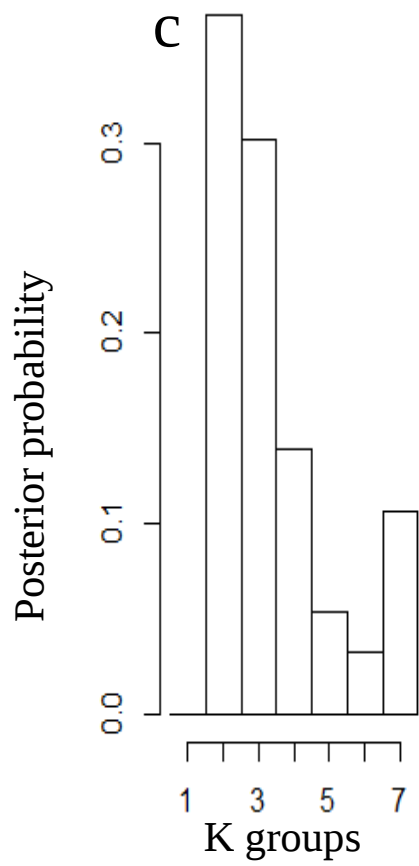


Fonte: Andrade (2017)

Figura 6. Geneland para CR+LDHA (a_1) e CR+ITS-2 (a_2) para dados de MRR x FN, CR: NE x SE (c) e Global (d).

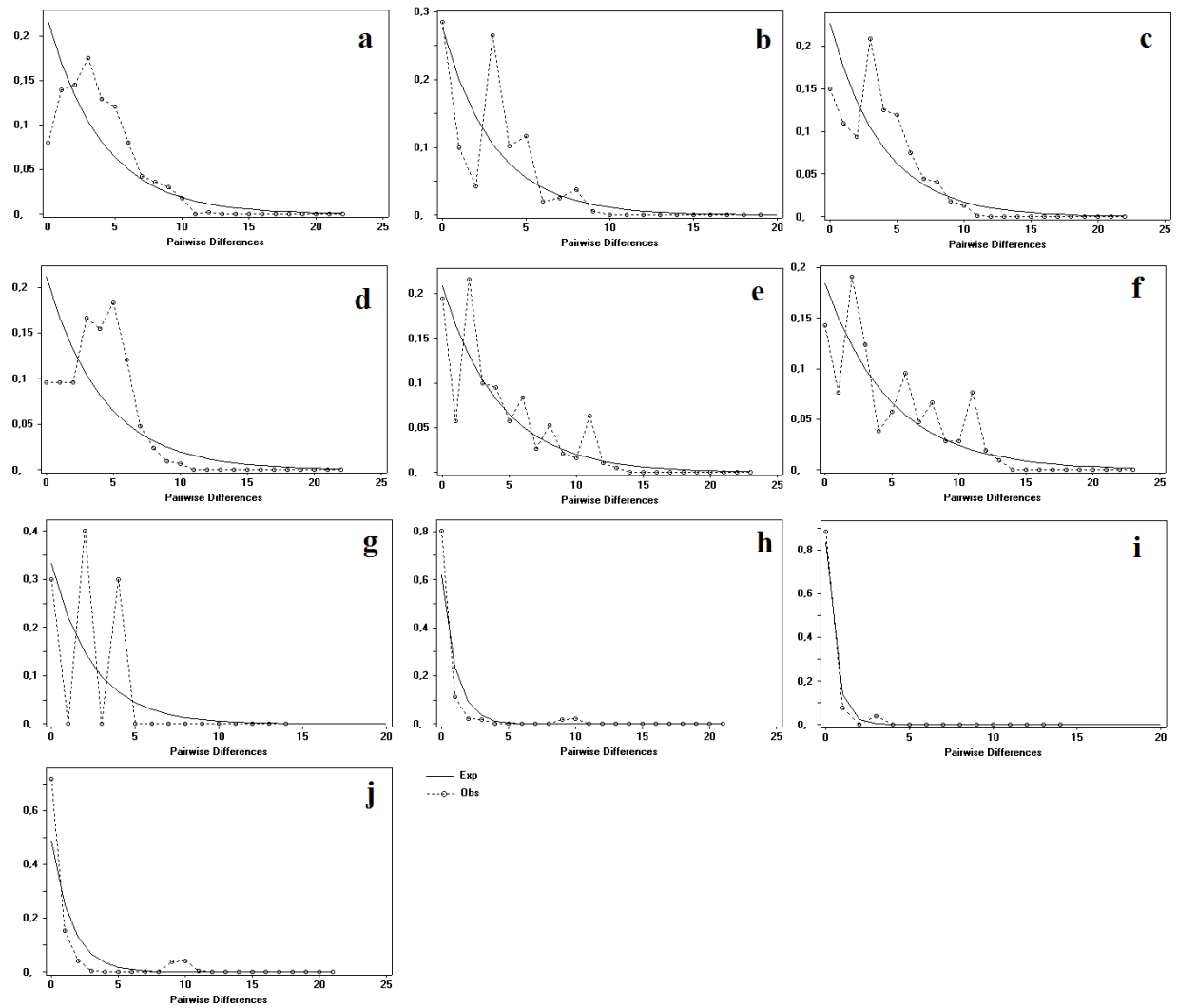






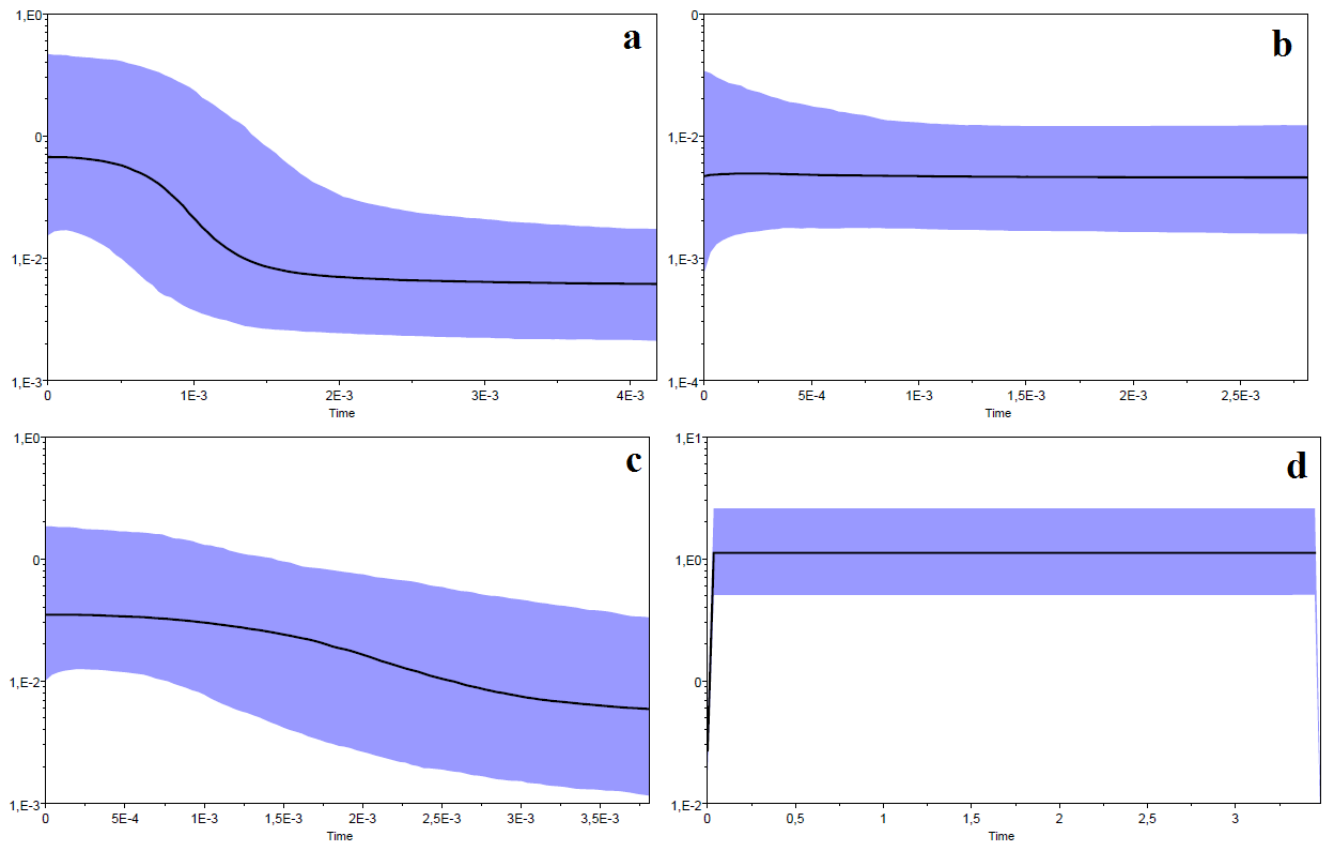
Fonte: Andrade (2017)

Figura 7. Gráfico de distribuição mismatch. Para FN (a), MRR (b), FN + MRR (c), global (d) perante dados da região controle, FN + MRR (e), MRR (f), FN (g), perante dados do Íntron lactato desidrogenase A e FN + MRR (h), MRR (i), FN (j) perante dados do *internal transcribed spacer locus 2*.



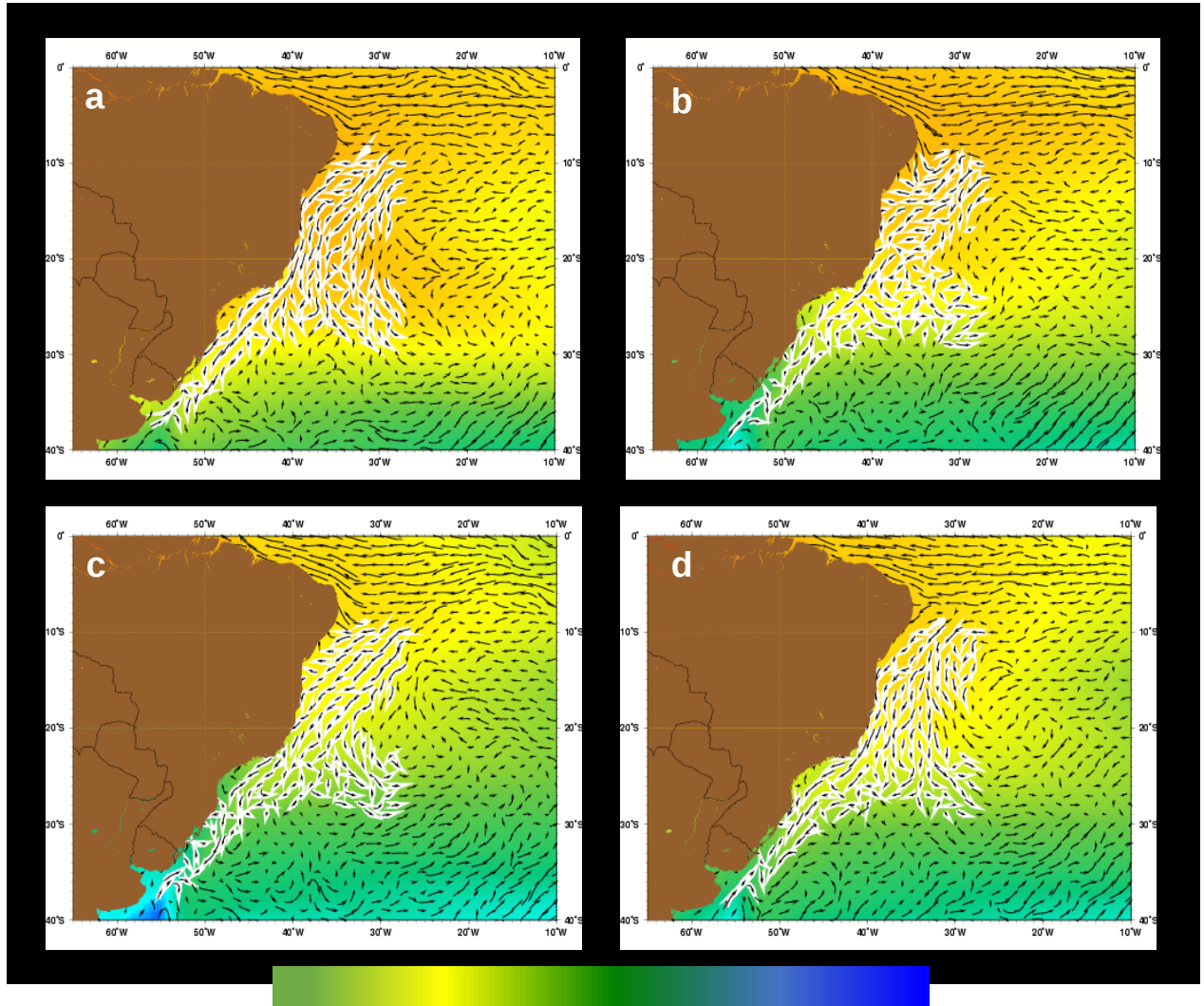
Fonte: Andrade (2017)

Figura 8. Gráfico de *Bayesian skyline plot* (BSP) para Região controle (taxa de mutação de 0.55% de divergência entre linhagens por milhão de anos) para MRR + FN (a), MRR (b), FN (c) e global (d).



Fonte: Andrade (2017)

Figura 9. Padrão de posicionamento anual da Corrente do Brasil (CB; em branco) e do eixo Sul da Corrente Equatorial (CES) na costa do Brasil. As setas indicam o fluxo das correntes: CB na orientação Sul e CES na orientação Norte à partir da latitude 12°S. Em (a), (b), (c), e (d) são indicados respectivamente Janeiro, Fevereiro e Março, Abril, Maio e Junho, Julho, Agosto e Setembro e Outubro, Novembro e Dezembro. A barra em gradiente abaixo indica temperaturas mais frias (azul mais intenso) e mais quentes (laranja mais intenso). Modificado de Bichof *et al.* (2004) (<http://oceancurrents.rsmas.miami.edu/atlantic/brazil.html>.)



Fonte: Torres (2017), modificado de Bichof *et al.* (2004)

<i>Carcharodon carcharias</i>	59	20.0	0.79	0.13 ± 0.09	P	Jorgensen <i>et al.</i> 2010
<i>Carcharodon carcharias</i>	10	3	0.70	0.411	P	Gubili <i>et al.</i> 2015
<i>Carcharodon carcharias</i>	54	45	0.99 ± 0.0075	2.23 ± 1.10	P	Gubili <i>et al.</i> 2010
<i>Carcharodon carcharias</i>	94	14	0.87 ± 0.015	0.85 ± 0.45	P	Blower <i>et al.</i> 2012
Cetorhinidae						
<i>Cetorhinus maximus</i>	62	6	0.72 ± 0.03	0.13 ± 0.09	P	Hoelzel <i>et al.</i> 2006
Odontaspidae						
<i>Carcharias taurus</i>	193	9	0.72 ± 0.002	0.4 ± 0.003	R	Ahone <i>et al.</i> 2009
<i>Carcharias taurus</i>	61	5	0.39 ± 0.36	0.20 ± 0.18	R	Stow <i>et al.</i> 2006
Pseudocarchariidae						
<i>Pseudocarcharias kamoharai</i>	255	31	0.627	0.167	P	Ferrette <i>et al.</i> 2015
Orectolobiformes						
Rhincodontidae						
<i>Rhincodon typus</i>	70	44	0.97 ± 0.008	1.1 ± 0.6	P	Castro <i>et al.</i> 2007
<i>Rhincodon typus</i>	36	14	0.78 ± 0.25	1.67 ± 0.58	P	Ramirez-Macias <i>et al.</i> 2007
Stegostomatidae						
<i>Stegostoma fasciatum</i>	20	3	0.48 ± 0.11	0.089 ± 0.086	R	Dudgeon <i>et al.</i> 2009
Ginglymostomatidae						
<i>Ginglymostoma cirratum</i>	146	12	0.48 ± 0.05	0.08 ± 0.06	R	Karl <i>et al.</i> 2012
Squaliformes						
Somniosidae						
<i>Centroscygnus crepidater</i>	92	45	0.94 ± 0.013	1.1 ± 0.6	O	Cunha <i>et al.</i> 2012

N, número de espécimes; h, número de haplotipos; Hd, diversidade haplotípica; π , diversidade nucleotídica; R, associado a recife; P, pelágico ou bentopelágico; O, outros.

Fonte: Andrade (2017)

REFERÊNCIAS

AHONEN, H.; HARCOURT, R.G.; STOW, J. Nuclear and mitochondrial DNA reveals isolation of imperilled grey nurse shark populations (*Carcharias taurus*). **Molecular Ecology**, v.18, p. 4409–4421. 2009.

BERNARD, A. M.; *et al.* Global Population Genetic Dynamics of a Highly Migratory, Apex Predator Shark. **Molecular Ecology**, v.25, p. 5312–5329. 2016.

BENAVIDES, M. T.; *et al.* Phylogeography of the copper shark (*Carcharhinus brachyurus*) in the southern hemisphere: implications for the conservation of a coastal apex predator. **Marine and Freshwater Research**, v. 62, p. 861–869, 2011.

BLOWER, D. C.; *et al.* Population genetics of Australian white sharks reveals fine-scale spatial structure, transoceanic dispersal events and low effective population sizes. **Marine Ecology Progress Series**, v. 455, p. 229–244. 2012.

CASTRO, A. L.; *et al.* Population genetic structure of Earth's largest fish, the whale shark (*Rhincodon typus*). **Molecular Ecology**, v. 16, p. 5183–5192. 2007.

CAMARGO, S. M.; *et al.* Structure and Genetic Variability of the Oceanic Whitetip Shark, *Carcharhinus longimanus*, Determined Using Mitochondrial DNA. **PLOS ONE**, v. 11, e0155623. 2016.

CHAPMAN, D. D.; PINHAL, D.; SHIVJI, M. S. Tracking the fin trade: genetic stock identification in western Atlantic scalloped hammerhead sharks *Sphyrna lewini*. **Endangered Species Research**, v. 9, p. 221–228. 2009.

CUNHA, R. L. Ancient Divergence in the Trans-Oceanic Deep-Sea Shark *Centroscymnus crepidater*. **PLOS ONE**, 7: e49196. 2012.

DUDGEON, C. L.; BRODERICK, D.; OVENDEN, J. R. IUCN classification zones concord with, but underestimate, the population genetic structure of the zebra shark *Stegostoma fasciatum* in the Indo-West Pacific. **Molecular Ecology**, v. 18, p. 248–261. 2009.

DUNCAN, K. M.; *et al.* 2006. Global phylogeography of the scalloped hammerhead shark (*Sphyrna lewini*). **Molecular Ecology**, v. 15, p. 2239–2251. 2006.

FERRETTE, B. L. S.; *et al.* High Connectivity of the Crocodile Shark between the Atlantic and Southwest Indian Oceans: Highlights for Conservation. **PLOS ONE**, v. 10, e0117549. 2015

FIELDS, A. T.; *et al.* Population structure and cryptic speciation in bonnethead sharks *Sphyrna tiburo* in the south-eastern U.S.A. and Caribbean. **Journal of Fish Biology**, v. 89, p. 2219–2233. 2016.

GUBILI, C.; *et al.* Antipodean white sharks on a Mediterranean walkabout? Historical dispersal leads to genetic discontinuity and an endangered anomalous population. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 278, p. 1679–1686. 2010.

GUBILI, C.; *et al.* DNA from historical and trophy samples provides insights into white shark population origins and genetic diversity. **Endangered Species Research**, v. 27, p. 233–241. 2015.

HOELZEL, A. R.; SHIVJI, M. S.; MAGNUSSEN, J.; FRANCIS, M. P. Low worldwide genetic diversity in the basking shark (*Cetorhinus maximus*). **Biology Letters**, v. 2, p. 639–642. 2006.

JORGENSEN, S. J.; *et al.* Philopatry and migration of Pacific white sharks. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 277, p. 679–688. 2010.

KARL, S. A.; *et al.* Phylogeography and conservation of the bull shark (*Carcharhinus leucas*) inferred from mitochondrial and microsatellite DNA. **Conservation Genetics**, v. 12, p. 371. 2011.

KARL, S. A.; CASTRO, A. L. F.; GARLA, R. C. Population genetics of the nurse shark (*Ginglymostoma cirratum*) in the western Atlantic. **Marine Biology**, v. 159, p. 489–498. 2012.

KEENEY, D. B.; HEIST, E. J. Worldwide phylogeography of the blacktip shark (*Carcharhinus limbatus*) inferred from mitochondrial DNA reveals isolation of western Atlantic populations coupled with recent Pacific dispersal. **Molecular Ecology**, v. 15, p. 3669–3679. 2006.

KEENEY, D. B.; HEUPEL, M.; HUETER, R. E.; HEIST, E. J. Genetic heterogeneity among blacktip shark, *Carcharhinus limbatus*, continental nurseries along the U.S. Atlantic and Gulf of Mexico. **Marine Biology**, v. 143, p. 1039–1046. 2003.

KEENEY, D.; HEUPEL, M.; HUETER, R.; HEIST, E. 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**, v. 14, p. 1911–1923. 2005.

QUINTANILLA, S.; *et al.* Conservation Genetics of the Scalloped Hammerhead Shark in the Pacific Coast of Colombia. **Journal of Heredity**, v. 106, p. 448–458. Symposium Article, Special Issue. 2015.

MENDONÇA, F. F.; *et al.* Species delimitation in sharpnose sharks (genus *Rhizoprionodon*) in the western Atlantic Ocean using mitochondrial DNA. **Conservation Genetics**, v. 12, p. 193–200. 2011

MENDONÇA, F. F.; *et al.* Populations analysis of the Brazilian Sharpnose Shark *Rhizoprionodon lalandii* (Chondrichthyes: Carcharhinidae) on the São Paulo coast, Southern Brazil: inferences from mt DNA sequences. **Neotropical Ichthyology**, v. 7, p. 213–216. 2009.

OVENDEN, J.R.; *et al.* The extent of population genetic subdivision differs among four co-distributed shark species in the Indo-Australian archipelago. **BMC Evolutionary Biology**, v. 9, p. 40. 2009.

PIROG, A.; *et al.* Isolation and characterization of eight microsatellite loci from *Galeocerdo cuvier* (tiger shark) and cross-amplification in *Carcharhinus leucas*, *Carcharhinus brevipinna*, *Carcharhinus plumbeus* and *Sphyrna lewini*. **Peer. J.**, v. 4, e2041.

PORTNOY, D. S.; *et al.* Contemporary population structure and postglacial genetic demography in a migratory marine species, the blacknose shark, *Carcharhinus acronotus*. **Molecular Ecology**, v. 23, p. 5480–5495. 2014.

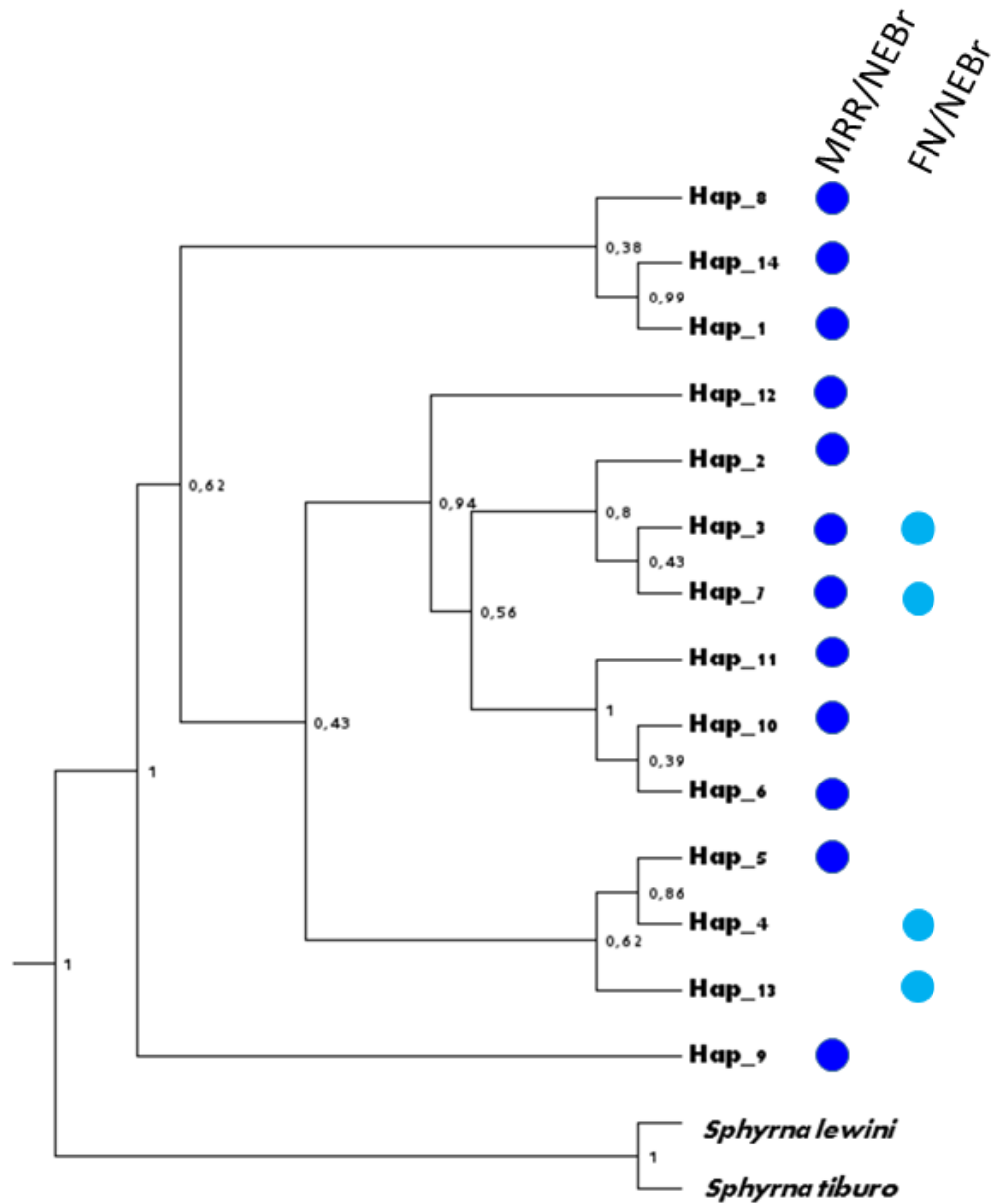
RAMÍREZ-MACÍAS, D.; VÁZQUEZ-JUÁREZ, R.; GALVÁN-MAGAÑA, F.; MUNGUÍA-VEGA, A. Variations of the mitochondrial control region sequence in whale sharks (*Rhincodon typus*) from the Gulf of California, Mexico. **Fisheries Research**, v. 84, p. 87–95. 2007.

SCHULTZ, J. K.; *et al.* 2008. Global phylogeography and seascape genetics of the lemon shark (genus *Negaprion*). **Molecular Ecology**, v. 17, p. 5336–5348. 2008.

STOW, A.; *et al.* Isolation and genetic diversity of endangered grey nurse shark (*Carcharias taurus*) Populations. **Biology letters**, v. 2, p. 308–311. 2006.

APÊNDICE D – TOPOLOGIA DE INFERENCIA BAYSIANA PARA A LDHA

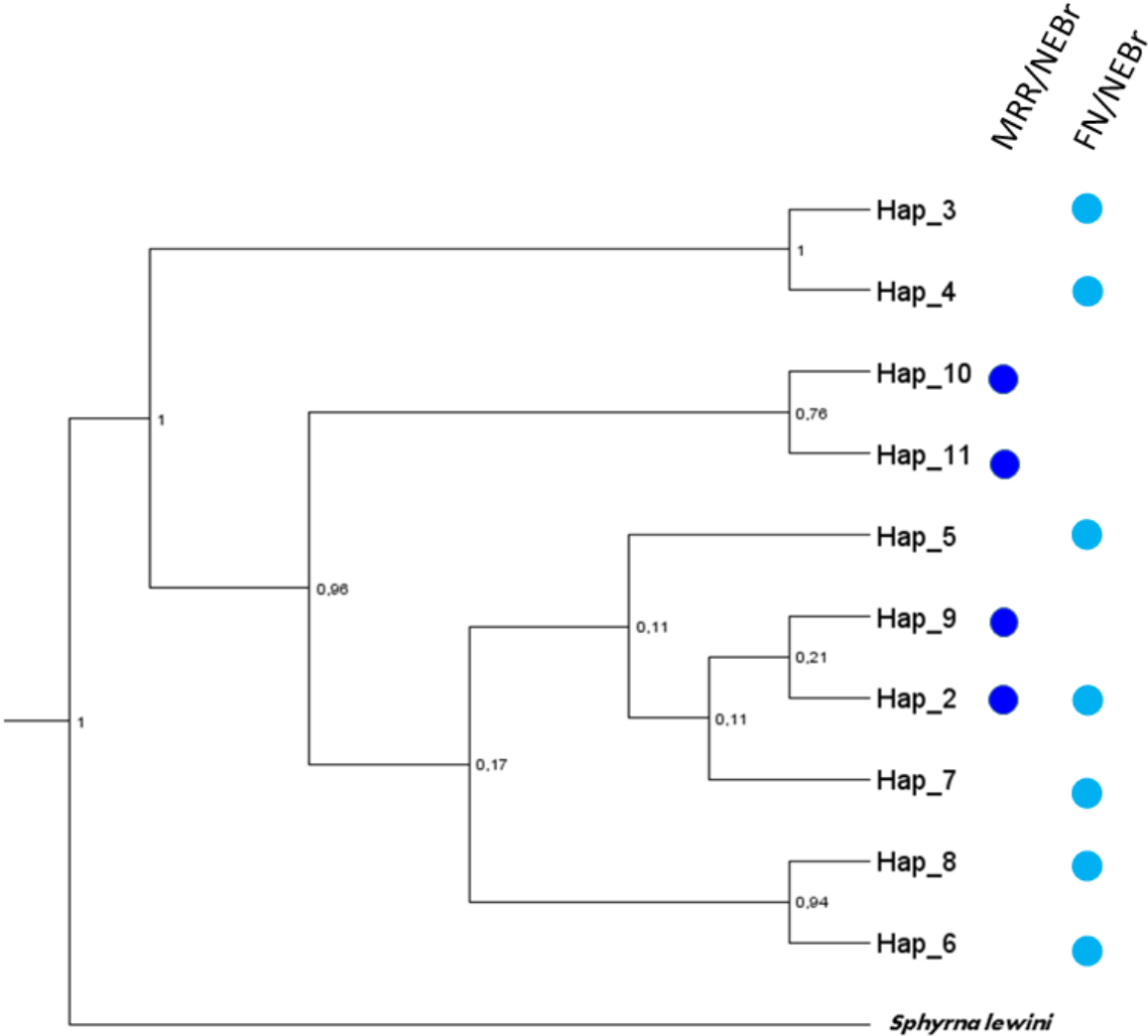
Fig. A1 Topologia de Inferencia bayisiana para a LDHA usando modelo HKY + G, perante 10 MCMC. Valores ao lado dos nós representam a probabilidade posterior.



Fonte: Andrade (2017)

APÊNDICE E – TOPOLOGIA DE INFERENCIA BAYSIANA PARA A ITS-2

Fig. B1 Topologia de Inferencia baysiana para a ITS-2 usando modelo TN93, perante 10 MCMC. Valores ao lado do raro representam a probabilidade posterior.



Fonte: Andrade (2017)

ANEXO A - DECLARAÇÃO SOBRE PLÁGIO

Eu, Flávia Roberta Santos Andrade, autor da dissertação intitulada " ANÁLISE DA ESTRUTURA E DIVERSIDADE GENÉTICA DO TUBARÃO TIGRE (*GALEOCERDO CUVIER*, PÉRON & LESUEUR, 1822) NA COSTA DE PERNAMBUCO E NO ARQUIPÉLAGO DE FERNANDO DE NORONHA" a ser defendida 13 de fevereiro de 2017, através do Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal da Universidade Federal de Pernambuco, declaro que:

1. A pesquisa apresentada nesta dissertação, exceto onde especificado, representa minha pesquisa original.
2. Esta dissertação não foi submetida anteriormente para obtenção de nenhum grau em nenhuma outra instituição de ensino e pesquisa do país ou do exterior.
3. Esta dissertação não contém dados de terceiros, nem figuras, gráficos ou outras informações, a menos que devidamente especificado e devidamente creditado como sendo fornecido por outra pessoa.
4. Esta dissertação não contém material escrito por terceiros, a menos que devidamente especificado e creditado como sendo fornecido por outros pesquisadores. Onde material escrito por terceiros foi usado, eu:
 - 4.1. Re-escrevi o texto, mas a informação passada foi devidamente referenciada.
 - 4.2. Onde palavras exatas escritas por terceiros foram usadas, as mesmas foram marcadas no texto em *itálico* ou entre aspas e devidamente referenciadas.
5. Esta dissertação não contém texto, gráficos ou tabelas copiadas e coladas da internet, a menos que especificamente creditado, e a fonte original devidamente referenciada e datada na sessão de Referências Bibliográficas.

Recife, 13 de fevereiro de 2017.

Flávia Roberta Santos Andrade