

UNIVERSIDADE FEDERAL DE ALAGOAS – UFAL
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Conservação nos
Trópicos/PPG-DIBICT

MARIA CAROLINA LIMA FARIAS

**REVELANDO DIVERSIDADE CRÍPTICA COM DNA BARCODE EM
CAMARÕES DA TRIBO PENAEINI (DECAPODA, PENAEIDAE)**

MACEIÓ - AL
Abril/2021

UNIVERSIDADE FEDERAL DE ALAGOAS – UFAL
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Conservação nos
Trópicos/PPG-DIBICT

MARIA CAROLINA LIMA FARIAS

**REVELANDO DIVERSIDADE CRÍPTICA COM DNA BARCODE EM
CAMARÕES DA TRIBO PENAEINI (DECAPODA, PENAEIDAE)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós- Graduação em Diversidade Biológica e Conservação nos Trópicos, Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde. Universidade Federal de Alagoas, como requisito para obtenção do título de Mestre em CIÊNCIAS BIOLÓGICAS, área de concentração em Biodiversidade.

**Orientador: Dr. Uedson Pereira
Jacobina**

**Coorientador: Dr. Petrônio A.
Coelho Filho**

MACEIÓ - AL
Abril/2021

Catálogo na fonte
Universidade Federal de Alagoas
Biblioteca Central
Divisão de Tratamento Técnico

F224r Farias, Maria Carolina Lima.
Revelando diversidade críptica com dna barcode em camarões da tribo penaeini (decapoda, penaeidae) / Maria Carolina Lima Farias. – 2021.
67 f. : il. col.

Orientadora: Prof. Dr. Uedson Pereira Jacobina
Coorientador: Dr. Petrônio A. Coelho Filho
Dissertação (Mestrado em Diversidade Biológica e Conservação nos Trópicos) – Universidade Federal de Alagoas. Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde. Maceió, 2021.

Bibliografia: f. 54 - 63.

1. Decapoda. 2. Diversidade Críptica. 3. Delimitação de Espécies. 4. DNA. I. Título.

CDU: 577.21:639.512

DEDICATÓRIA

*Dedico esta dissertação a minha
família por me ensinarem a perseverar
diante da adversidade.*

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus, por ter me concedido esta oportunidade de conhecimento e consequente crescimento pessoal e profissional.

A minha mãe Lucécia Lima da Silva por todo incentivo, mesmo sem entender o que estava fazendo. Pelos ensinamentos, apoio, companheirismo, exemplo de vida e educação.

A todos os meus familiares, em especial à minha irmã, Lucélia Lima Farias, por ceder seu ouvido por horas, e por sempre me fazer acreditar que daria certo.

Ao meu noivo, Eclevisson Duarte por todo carinho e dedicação. Por ter me dado suporte emocional e espiritual nos momentos difíceis dessa etapa, que não foram poucos.

Aos amigos de laboratório Leandro Santos, Ewerton Vieira e Alany Nascimento por transferirem com paciência seus conhecimentos a mim. Por todo estímulo, força e ajuda. Pelas madrugadas me ouvindo falar sobre Penaeini, muito obrigada Chefinha.

Ao meu querido orientador Prof. Dr. Uedson Pereira Jacobina, pela confiança em mim, pela amizade, por ter me acolhido em seu laboratório e me proporcionado constantes momentos de aprendizagem os quais levarei comigo por toda vida.

Ao Prof. Dr. Petrônio Coelho Filho, meu coorientador, pela contribuição e ajuda desde o início desta jornada, por toda preocupação, muito obrigada.

A todos os professores do Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Conservação nos Trópicos (PPG-DIBICT) da Universidade Federal de Alagoas, por todo conhecimento repassado.

Um obrigado muito especial a Ju (secretária do PPG), que desde o início me auxiliou e com toda paciência do mundo conseguiu resolver todos os problemas burocráticos.

Agradeço!

“Então Samuel pegou uma pedra e a ergueu entre Mispá e Sem; e deu-lhe o nome de Ebenézer, dizendo: Até aqui o Senhor nos ajudou.” 1 Samuel 7:12

RESUMO

A incapacidade de identificação de espécies biológicas impacta diretamente, nos esforços para conservação, principalmente entre aquelas de grande interesse comercial, como é o caso dos camarões da família Penaeidae. Os peneídeos representam mais da metade da pesca mundial de crustáceos, e exercem valioso papel funcional nos ecossistemas, sendo, portanto, objeto de pesquisa biológica e genética pelas últimas décadas. Dentre os peneídeos, a Tribo Penaeini se destaca pela sua grande diversidade de espécies e alto valor econômico. Estudos sistemáticos recentes têm sugerido que a diversidade de táxons dentro de Penaeini tem sido subestimada, com classificações taxonômicas e relações filogenéticas controversas. Nesse sentido, acessamos todas as sequências de COI presentes no BOLD Systems para tribo Penaeini de modo a avaliar a diversidade genética e filogenética da tribo. Ao todo 1680 sequências de COI foram utilizadas para 24 dos 35 representantes de Penaeini. Nossos dados revelaram a ocorrência de erros de identificação e misturas envolvendo as espécies do antigo gênero *Penaeus*. Além disso, análises populacionais (BPEC) e filogenéticas, através métodos de delimitação de espécies (BINs, bPTP e GMYC) revelaram alta diversidade críptica para a Tribo, principalmente entre as espécies de grande interesse comercial. Constatamos a existência de populações altamente estruturadas ao longo de várias ecorregiões dos oceanos Atlântico (19), Índico (16) e Pacífico (10) em sua maioria concentradas na região das províncias do Indo-Oeste do Pacífico. Nesse contexto, discutimos padrões e processos biogeográficos que podem ter moldado a história evolutiva desse grupo. Nossos dados fornecem, portanto, importantes informações para subsidiar ações de manejo que visam garantir a manutenção dessas linhagens e seus estoques em longo prazo.

Palavras-chave: Decapoda, Diversidade Críptica, Delimitação de Espécies, mtDNA.

ABSTRACT

The inability to identify biological species directly impacts conservation efforts, which is especially true among those species of great commercial interest, as is the case with shrimps of the Penaeidae family. Penaeidae accounts for more than half of the world's crustacean fisheries and plays a valuable functional role in ecosystems and, therefore, has been the subject of biological and genetic research in recent decades. Among the penaeids, the Penaeini Tribe stands out for its great diversity of species and high economic value. Recent systematic studies have suggested that the diversity of taxa within Penaeini has been underestimated, with controversial taxonomic classifications and phylogenetic relationships. In this sense, we access all COI sequences present in the BOLD Systems for the Penaeini tribe in order to assess the genetic and phylogenetic diversity of the tribe. In total, 1680 COI sequences were used for 24 of the 35 representatives of Penaeini. Our data revealed the occurrence of misidentification and mixtures involving the species of the old genus *Penaeus*. In addition, population and phylogenetic analyzes, using species delimitation methods (BINs, bPTP and GMYC) revealed high cryptic diversity within the Tribe, especially among species of great commercial interest. We detected the existence of highly structured populations along several ecoregions of the Atlantic (19), Indian (16) and Pacific (10) oceans, mostly concentrated in the region of the Indo-West Pacific provinces. In this context, we discuss patterns and biogeographical processes that may have shaped the evolutionary history of this group. Thus, our data provide important information to support management actions that aim to guarantee the maintenance of these lineages and their stocks in the long term.

Key-word: Decapoda, Cryptic Diversity, Species Delimitation, mtDNA.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Fluxo metodológico utilizado no presente estudo envolvendo todas as etapas analíticas, desde filtragem, edição e alinhamento de sequências para posterior análise estatística dos dados, envolvendo análise de distâncias genéticas (MEGA X e BINs), filogenéticas (bPTP e GMYC) e filogeográficas (BPEC).....34
- Figura 2.** Ocorrência de erros de depósito registrados na plataforma BOLD para integrantes de Penaeini. O eixo X representa os BINs para os quais foram verificadas discrepâncias, enquanto no eixo Y observamos os valores em porcentagem relacionados à quantidade de sequências discrepantes dentro dos BINs. Os nomes das espécies seguem as nomeclaturas utilizadas no BOLD..... 34
- Figura 3.** Limite potencial de treshold de 1.8% inferido para os representantes da tribo Penaeini a partir da função LocalMínima.34
- Figura 4.** Representação das maiores distâncias genéticas intraespecíficas (MDR) calculadas para cada representante da Tribo. No eixo X são apresentados os sete gêneros analisados e no eixo Y estão os valores de distância correspondentes. Os violin plots representam a quantidade de espécies do gênero numa determinada faixa de valores. Quanto mais largo o violin plot maior a quantidade de espécies para aquela distância.....37
- Figura 5.** Representação das análises filogenéticas realizadas para Penaeini, análises populacionais no BPEC e os métodos de delimitação (BIN, bPTP e GMYC), representados pelos retângulos fora dos mapas. Os números em cada nó da topologia referem-se aos valores de probabilidade posterior. Clados de uma mesma espécie com suporte abaixo de 0,98 foram colapsados. As cores dos ramos na árvore são congruentes as cores de cada círculo no mapa, os quais simbolizam as populações. Espécies com ramos em preto não foram representadas pelo BPEC. Os círculos que acompanham linhas tracejadas indicam a ocorrência de uma população em mais de uma província biogeográfica.38

LISTA DE TABELAS

- Tabela S1.** Representação dos erros de depósito e sinônimos encontrados no BOLD para espécies da tribo Penaeini. A tabela ilustra como as informações são encontradas na plataforma dentro de cada BIN que representa as MOTUs.....51
- Tabela S3.** Distância genética de espécies de camarão Penaeini58

SUMÁRIO

1	Apresentação.....	13
2	Revisão de Literatura.....	14
2.1	Déficit Linneano e a Crise da Biodiversidade.....	14
2.2	Diversidade Genética e suas Implicações para a Conservação.....	14
2.3	Delimitação de Espécies: Uma abordagem com DNA Barcode.....	15
2.4	Relações Sistemáticas em Camarões Penaeídeos: Um Enfoque na Tribo Penaeini	16
	Referências.....	18
3.	Dna Barcode Revela Alta Diversidade Críptica na Importante Tribo Comercial de Camarões Penaeini (Decapoda, Penaeidae).....	21
3.1.	Introdução.....	22
3.2.	Material e Métodos.....	24
3.2.1.	Amostragem.....	24
3.2.2.	Análise Estatística dos Dados.....	25
3.2.3.	Delimitação das Espécies.....	25
3.3.	Resultados.....	27
3.4.	Discussão.....	32
	Considerações Finais.....	35
	Referências.....	36
	Conclusão.....	41
	Material Suplementar.....	42

1 Apresentação

A presente dissertação visa contribuir para um melhor entendimento sobre a diversidade genética e filogenética de uma das principais tribos de camarão marinho, Penaeini. Esse grupo, formado por organismos de ampla distribuição e presente em todos os oceanos, desempenha um importante papel ecológico e funcional nos ecossistemas sendo, ainda de grande interesse para a pesca e aquicultura mundial. Sob esse âmbito para alguns penaeídeos já se tem demonstrado drásticos declínios populacionais em seus estoques naturais, devido principalmente à pesca exploratória e a introdução de espécies exóticas. Tais acontecimentos afetam radicalmente os níveis de variabilidade genética do grupo, que por abrigar grande quantidade de espécies crípticas, precisa ser taxonômicamente revisto e ter suas espécies efetivamente descritas. Todos esses fatores dificultam estratégias de manejo e conservação para essas espécies.

Nesse contexto, optamos em dividir esta dissertação em duas partes. A princípio trazemos uma breve revisão literária, onde são abordados aspectos conceituais sobre déficit linneano, crise da biodiversidade, diversidade genética e suas implicações para a conservação, o uso do DNA barcode, além de aspectos sobre a família Penaeidae, com enfoque na tribo Penaeini e suas relações sistemáticas, Além disso, também discutimos planos de manejo e conservação para os estoques de penaeídeos em todo o mundo.

Em seguida apresentamos o único capítulo deste trabalho que corresponde ao artigo fruto desta dissertação, que tem como objetivo fornecer uma visão geral sobre as informações que existem no BOLD para Penaeini, estimar a quantidade de linhagens presentes no grupo e avaliar a diversidade genética e filogenética dentro da tribo de modo a ajudar na resolução de confusões taxonômicas perpetuadas. O artigo será submetido à *Zoologischer Anzeiger*.

2 Revisão de Literatura

2.1 Déficit Linneano e a Crise da Biodiversidade

O conhecimento acerca da biodiversidade é um grande ponto de partida para estudos básicos ou aplicados, relacionados às ciências da vida, pois a incapacidade de identificação das espécies se reflete, diretamente, na dificuldade de esforços em prol da conservação (Bickford et al., 2006; Fiser, 2017).

Estima-se hoje que existam aproximadamente 9 milhões de espécies no planeta, das quais apenas 30% foram descritas por taxonomistas ao redor do mundo (Costello et al., 2013; Neto e Loyola, 2015). Esse déficit de conhecimento acerca da existência das espécies é denominado déficit Linneano, e implica diretamente em planejamentos com vistas para a conservação, uma vez que decisões associadas à seleção de locais prioritários costumam levar em consideração o número e a distribuição das espécies, assim como seu grau de endemismo (Brown e Lomolino, 1998; Costello et al., 2013; Neto e Loyola, 2015).

Já foi constatado que uma das melhores formas de reduzir as lacunas de conhecimento sobre a biodiversidade está na melhor representatividade dos organismos no espaço geográfico, entretanto inúmeros vieses implicam no insucesso dessa alegação (Brooks, Da Fonseca e Rodrigues, 2004). No ambiente marinho, por exemplo, a identificação das espécies é prejudicada pela falta de acesso dos taxonomistas aos organismos em seu ambiente natural (Knowton, 2000). Além disso, existem diversos táxons fenotipicamente similares que geralmente dependem de sinais químicos para reconhecimento de gametas e seleção sexual, de modo que a alta incidência de variações interespecíficas sem levar a um traço morfológico visível é comum e torna sua identificação uma dura tarefa (Palumbi, 1994; Stanhope, 1992). Nesse cenário, encontram-se diversos grupos de crustáceos decápodes, que tem a maior parte da sua identificação baseada em levantamentos de caracteres morfológicos, muitas vezes a partir de espécimes já preservados (McLaughlin et al., 1982; Stanhope et al., 1992; Palumbi, 1994; Tsoi et al., 2014; Tavares e

Gusmão, 2016; Delrieu-Trottin et al., 2018; Carvalho-Batista et al., 2019).

Em diversas espécies marinhas, o fato de serem morfológicamente idênticas e com caracteres morfológicos sobrepostos dificulta ainda mais a sua identificação, embora já sejam reprodutivamente isoladas e muito frequentemente vivendo em simpatria, o que recebe a denominação de espécies crípticas (Bickford et al., 2006). A ocorrência e, conseqüentemente, dificuldade de identificação destas espécies pode está relacionada a eventos cladogenéticos antigos, que levaram a divergências genéticas profundas, porém sem alterações aparentes em atributos morfológicos (Bickford et al., 2006). Todavia, esse mecanismo de divergência recente não seja necessariamente um padrão generalizado, pois táxons com divergências antigas podem ter mantido grande similaridade fenética por estase morfológica (Colborn et al., 2001; Rocha-Olivares et al., 2001; Léfubere et al., 2006).

Nos últimos anos, estudos demonstraram que linhagens crípticas podem ser uniformemente distribuídas em grandes regiões geográficas entre os mais altos níveis de classificação hierárquica, bem como espécies consideradas de ampla distribuição podem, na verdade constituir um complexo de espécies regionais (Trontelj e Fiser, 2009, Eme et al., 2017). Tais informações desafiam a compreensão científica, sobre padrões e processos em larga escala que moldam a biodiversidade, contribuindo para o acúmulo de lacunas de conhecimento das espécies (Hebert et al., 2004; Blair et al., 2005; Stireman et al., 2005; Santos et al., 2014). Além do citado, a sobre-exploração e redução dos estoques tem levado ao colapso das populações causando maior probabilidade de extinção das espécies (Suzuki e Nam, 2018). Soma-se a isso o fato de organismos alvos da pesca considerados como de baixo risco e ampla distribuição podem, na realidade, compor um complexo de espécies distintas, raras e/ou ameaçadas (Leakey et al., 1995; Primack, 2002). Conseqüentemente, estudos que visam esclarecer a diversidade de grupos de importância comercial têm sido amplamente incentivados (Palumbi, 1994; Molbo et al., 2003; Carvalho-Batista et al., 2019)

Outra situação que afeta diretamente a diversidade nos ecossistemas marinhos é a introdução de espécies exóticas, apontada como forte causador da perda de biodiversidade e diversidade genética, podendo, nos casos mais

graves, levar à extinção de espécies nativas presentes no habitat (Perez et al., 2003; Ates et al., 2013; Simbine et al., 2016). Esta perda surge como consequência da competição entre espécies invasoras e nativas, da predação e da hibridação, resultando na substituição de espécies naturais e diminuição de seus estoques (Pimentel, 2002, Simbine et al., 2016). Logo, a incorreta identificação dos organismos pode gerar uma equivocada interpretação dos dados em áreas onde há sobreposição de espécies (Gusmão et al., 2013). Nesse contexto, parte da diversidade genética é perdida, reduzindo o potencial evolutivo, que em curto prazo, conduz a redução de reprodução e sobrevivência e, em longo prazo, diminui a capacidade das populações evoluírem em resposta às mudanças ambientais (Leakey & Lewi, 1995; Frankham et al., 2002).

2.2 Diversidade Genética e suas Implicações para a Conservação

O conhecimento sobre a diversidade genética pode ser explicado pela existência de diferentes genótipos em uma população (Robinson, 1998), nesse sentido, níveis de variabilidade, constituem um elemento importante que confere a um grupo a habilidade para adaptação frente às alterações ambientais (Leakey e Lewi, 1995; Frankham et al., 2002). Nesse contexto, entender o fluxo gênico e os níveis de estruturação entre populações é fundamental para garantir a conservação da variabilidade genética, tanto a curto quanto a longo prazo, pois esta representa o nível primário da biodiversidade (Hillis et al., 1996).

Apesar desse entendimento, a manutenção da diversidade genética das espécies nem sempre é possível. Ao longo dos anos, mudanças geradas a partir de atividades antrópicas ocasionaram impactos nos ecossistemas marinhos num nível que inviabilizou a persistência evolutiva de algumas espécies como, por exemplo, da foca-monge-do-Caribe (*Monachus tropicalis*), mamífero que costumava habitar o mar do Caribe, mas devido à caça foi considerada extinta em 2008, ou ainda o tubarão-lagarto (*Schroederichthys bivius*), extinto desde 1988 devido à poluição dos oceanos e o tráfico intenso de navios em seus locais de reprodução (Leakey & Lewi, 1995; Frankham et

al., 2002; Bornatowski et al., 2014; Bornatowski, Braga e Barreto, 2017). É notável que a perda de diversidade genética decorrente das diversas alterações pode ser ilustrada pelo de unidades populacionais de fundo, de modo que o declínio populacional geradopode estar culminando na alta incidência de endogamia de ambientes marinhos, causando, com isso, um aumento na frequência de homozigotos (Hartl e Clark, 1997), expressão de alelos deletérios recessivos, ou ainda a modificação de características reprodutivas (Keller, 1998; Bean et al. , 2004; Weeks et al., 2009).

Em decápodes, a situação é semelhante a de vertebrados marinhos, pois para ambos, o crescimento recente de esforços e tecnologias de captura, devido à industrialização da pesca, acarretou em uma forte pressão sobre os seus estoques naturais, conduzindo a drásticas reduções populacionais (Simbine et al., 2016). Consequentemente, grupos menores se tornam mais susceptíveis a fatores estocásticos (demográficos e ambientais), pela pesca exploratória, aumentando exponencialmente seu risco à extinção (Frankham et al., 2002). Diante disso, a elaboração de planos de manejo específicos que visem manter um tamanho de estoque suficiente e com alta diversidade genética se faz necessária.

A correta identificação das espécies deve ser efetivamente aplicada no monitoramento das populações, sobretudo as de grande valor econômico, a fim de promover o desenvolvimento sustentável da pesca, bem como da aquicultura com base na escolha exata dos locais e períodos de defeso (Lavery et al., 2004; Ma et al., 2011; Rajakumaran et al., 2014). Historicamente, órgãos gestores não levam em consideração a diversidade genética dos estoques o que origina incertezas sobre como a sobreexploração tem afetado esses organismos (Pinsky e Palumbi, 2014).

2.3 Delimitação de Espécies: Uma abordagem com DNA Barcode

A identificação precisa das espécies e a quantificação da sua real diversidade no planeta, se tornou o principal desafio dos pesquisadores deste século, tendo em vistas a grande perda de espécies, em um curto espaço de tempo por conta das atividades antrópicas. Por isso, estudos de delimitação

de espécies têm sido cada vez mais utilizados na elucidação e classificação de novos organismos (Pons et al., 2006; Lukhtano, 2019).

Os métodos de delimitação consistem na atribuição de limites entre as espécies de modo a agilizar processos de descrição e contribuir para o descobrimento de diversidade críptica anteriormente difícil ou até mesmo impossível de ser identificada (Eme et al., 2017; Lukhtano, 2019). Atualmente, os métodos de delimitação podem ser enquadrados em dois grandes grupos: 1. Baseados em caracteres morfológicos, cujo foco principal se dá na forma das espécies agrupando-as conforme similaridade morfológica (Flot, 2015); 2. Métodos moleculares, que podem ser baseados em: a) distância, supondo que a variação genética dentro das espécies é menor que a variação entre elas (Wiemers e Fiedler, 2007; Puillandre et al., 2012); b) filogenética, para o qual unidades taxonômicas são agrupadas em árvores enraizadas e interpretadas taxonomicamente, a fim de verificar taxas de ramificação, que devem ser maiores entre as espécies; ou c) baseados no compartilhamento de alelos, partindo do pressuposto que o fluxo gênico é maior dentro das espécies (Flot et al., 2015; Eme et al., 2017).

Nas últimas décadas, para otimização de técnicas de delimitação molecular foi estabelecido o código de barras de DNA (COI), um fragmento de 658 pb de comprimento conhecido popularmente como DNA barcode (Hebert et al., 2003). Este marcador tem sido o mais comumente utilizado em delimitação de espécies animais, principalmente entre táxons marinhos (Waugh, 2007; Zhang e Hanner, 2011; Cheng et al., 2015; Carvalho-Batista, 2019) para os quais, na maioria dos casos, seu uso contribui com a correção de classificações taxonômicas (Gusmão et al., 2016; Timm et al., 2019; Carvalho-Batista, 2019). Apesar de todas as suas vantagens, como fácil amplificação independentemente do estágio de vida dos animais, evolução rápida, ausência de introns, herança haplotípica (Tresbach et al., 2014); existe o perigo de obter resultados falso-positivos ou falso-negativos, uma vez que sequências de COI podem produzir agrupamentos diferentes estatisticamente significativos na ausência de espécies diferentes (Ritter et al., 2013), ou ainda não apresentar diferenciação quando espécies distintas são comparadas, por exemplo em casos onde a análise se dá para grupos evolutivamente recentes

(Toews e Brelsford, 2012). No entanto, a análise comparativa desse fragmento produz agrupamentos de espécimes em plataformas de domínio público, como o BOLD Systems, em BINs (*Barcode Index Numbers*), que podem ser interpretados como Unidades Taxonômicas Operacionais Moleculares (MOTUs), e servir de hipóteses taxonômicas preliminares para estudos sistemáticos e filogenéticos (Hebert e Ratnasingham, 2003; Ratnasingham e Hebert, 2013).

Os BINs são atribuídos pelo algoritmo *Refined Single Linkage Analysis* (RESL), usando um limiar de variação intra para interespecífico de 2,2% considerando que divergências genéticas do gene COI raramente excedem 2% entre indivíduos de uma mesma espécie (Gibbs, 2018). As MOTUs previamente delimitadas são em seguida refinadas usando uma análise gráfica de agrupamento de Markov, podendo atribuir ainda as sequências a quatro categorias (MATCH, SPLIT, MERGE, MIXTURE) sinalizando, com isso, a ocorrência de possíveis sinonímias e espécies crípticas (Hebert e Ratnasingham, 2003; Ratnasingham e Hebert, 2013) Hoje mais de 300 mil páginas de BINs estão disponíveis no BOLD criando um recurso para rápida rápida resolução de problemáticas taxonômicas. Entretanto, vale ressaltar que os BINs por si só não constituem base para decisões taxonômicas, sendo úteis apenas como hipóteses preliminares, devendo portanto, ser vinculados a outros dados ecológicos, filogeográficos e até mesmo a outros métodos de delimitação para discriminação das espécies (Gibbs, 2018; Lukhtanov et al., 2019).

Hoje em dia, existem diferentes algoritmos para o reconhecimento de MOTUS que permitem a análise de dados de sequência de grupos com pouca investigação taxonômica (Page, 2011). Por exemplo, Puillandre e colaboradores (2012), desenvolveram o método *Automatic Barcode Gap Discovery* (ABGD), que propõe uma definição padrão de lacuna do código de barras, considerando as distâncias genéticas entre as sequências alinhadas. Pelo ABGD vários esquemas possíveis de particionamento são produzidos, entretanto é difícil selecionar qual resultado recupera a verdadeira diversidade sem a presença de um conhecimento prévio de contagem das espécies, o que inviabiliza seu uso para analisar espécies com tempo de especiação muito

curto (Puillandre et al., 2012; Ratnasingham e Hebert, 2013). Para esses casos, algoritmos de delimitação baseados em árvores filogenéticas são mais indicados, um exemplo disso é o General Mixed Yule Coalescent (GMYC) (Pons et al., 2006).

O GMYC detecta padrões de transição de ramificações em uma árvore filogenética a partir do modelo Yule, considerando processos coalescentes neutros (Pons et al., 2006; Esselstyn et al., 2012; Ratnasingham e Hebert, 2013). Uma desvantagem de sua implementação é a dependência de uma árvore ultramétrica geralmente advinda de um processo intensivo de computação que é potencialmente sujeito a erros. Visando resolver esta dependência Zhang e colaboradores (2013) elaboraram o *Bayesian Implementation of Poisson Tree Process* (bPTP), que não requer uma árvore de entrada ultramétrica, nem um limite de similaridade de sequência como entrada. Este algoritmo consiste em uma versão atualizada do PTP de máxima verossimilhança original, com o acréscimo de valores de suporte Bayesiano (BS) para espécies delimitadas na árvore de entrada. Um valor de BS mais alto em um nó indica que todos os descendentes desse nó são mais prováveis de ser de uma espécie (Zhang et al., 2013). Porém, assim como todas as abordagens de locus único aqui já citadas (BINs, ABGD, GMYC), o bPTP também sofre com as incertezas de conclusões taxonômicas, devendo portanto ser interpretado como hipótese preliminar e requerendo o acréscimo de dados adicionais como caracteres morfológicos e dados de sequência multigênica (Ence e Carstens, 2011), em um contexto taxonômico integrativo (Padial et al., 2010; Sauer e Hausdorf, 2012). Aliado às delimitações de espécies, outros métodos de identificação de grupos geneticamente diferentes, como o uso de ferramentas filogeográficas, podem ser combinados para revelar a estruturação geográfica; como exemplo temos o BPEC, que consiste em um Agrupamento Filogeográfico e Ecológico Bayesiano que permite aliar essas estruturações a fatores ambientais e fenotípicos (Manolopoulou, 2011; Eme et al., 2017).

2.4 Relações Sistemáticas em Camarões Peneídeos: Um enfoque na Tribo Peneini

Dentre as espécies de grande interesse comercial, destaca-se a família não monofilética, Penaeidae (Dall et al., 2009; Cheng et al., 2018; Hurzaid et al., 2020), composta por camarões amplamente distribuídos em todos os oceanos (Baldwing et al., 1998; Boss et al., 2016). Seus integrantes representam mais da metade da pesca mundial de crustáceos, com cerca de US\$ 5 bilhões de toneladas/ano (FAO, 2018, 2019). Além disso, exercem importante papel funcional nos ecossistemas contribuindo para reciclagem dos nutrientes, e atuando como base nutricional de grandes mamíferos marinhos e numerosos peixes (Burkenroad, 1963; Santos et al., 2017).

O grupo de camarões desta família foi inicialmente agrupado em 14 gêneros e três grandes tribos: Parapenaeini (*Parapenaeus*, *Artemesia*, *Penaeopsis* e *Metapenaeopsis*), Penaeini (*Penaeus* lato sensu + *Funchalia* + *Heteropenaeus*) e Trachypenaeini (*Penaeus* sensu stricto, *Metapenaeus*, *Macropetasma*, *Trachypenaeopsis*, *Atypopenaeus*, *Protrachypenis*, *Tripypenaenus* e *Xiphopenaeus*) (Burkenroad, 1983). Desde então, estudos morfológicos e moleculares lançaram luz sobre a validação taxonômica, assim como, tentaram entender as relações filogenéticas existentes entre as tribos (Voloach, et al., 2009; Hurzaid et al., 2020). Nesse sentido, Dall e colaboradores (1990) estimaram que houvesse mais de 200 espécies de peneídeos, e as reclassificaram em 17 gêneros. Sete anos depois, Pérez-Farfante & Kensley (1997), revisaram de forma abrangente os caracteres morfológicos utilizados em estudos anteriores e propuseram uma nova taxonomia para o grupo, reconhecendo a existência de 217 espécies e 26 gêneros de modo que os antigos *Penaeus*, Fabricius, 1798, e *Trachypenaeus*, Alcock, 1901, fossem subdivididos em seis e quatro gêneros, respectivamente (*Litopenaeus*, *Farfantepenaeus*, *Fenneropenaeus*, *Marsupenaeus*, *Melicertus* e *Penaeus* sensu stricto; *Trachypenaeus* s. l., *Megokris*, *Rimapenaeus* e *Trachysalambria*) (Chan et al., 2008, Ma et al., 2011, Simbine, 2018).

Pesquisas apontam para uma alta diversidade críptica em penaeídeos, como por exemplo, *Parapenaeopsis* que foi recentemente subdividido em oito novos gêneros (Sakai e Shinomiya, 2011, Chanda, 2016). Além disso, os gêneros monotípicos *Xiphopenaeus* e *Marsupenaeus* ganharam novos

integrantes (Carvalho-Batista et al., 2019, 2020; Tsoi 2005, 2014). A família Penaeidae agora conta com 32 gêneros reconhecidos e mais de 224 espécies (Gusmão et al. 2006; Ma, Chan e Chu, 2011; Tavares e Gusmão, 2016; Timm et al., 2019; Carvalho-Batista et al., 2019, 2020; França et al., 2020; Hallim et al., 2021).

Dentre os grupos de penaeídeos, a tribo Penaeini tem sido mais intensamente retratada em estudos filogenéticos da família especialmente por apresentar distâncias genéticas elevadas (Ma et al., 2009, 2011; Cheng et al., 2018; Hurzaid et al., 2020). Esta tribo, composta por oito gêneros (*Farfantepenaeus*, *Fenneropenaeus*, *Funchalia*, *Heteropenaeus*, *Litopenaeus*, *Marsupenaeus*, *Melicertus* e *Penaeus*) e 35 espécies, surgiu há cerca de 57 milhões de anos (MYA) (Voloch, Freire, & Russo, 2009), e apresenta grande quantidade de casos de diversidade críptica, como por exemplo, *Penaeus semisulcatus*, *Fenneropenaeus indicus* ou *Penaeus monodom* para os quais pelo menos quatro linhagens diferentes já foram observadas (Alam et al., 2016; Sajela et al., 2019; Hallim et al., 2021). Apesar disso, pouco se discute sobre os processos que podem ter moldado a diversidade genética dentro dessa tribo.

Atualmente, sua classificação taxonômica e filogenética ainda não é totalmente estabelecida, principalmente devido a incongruências entre dados morfológicos e moleculares (Timm et al., 2019; França et al., 2020; Hallim et al., 2021). Embora a morfologia seja fundamental para classificação taxonômica, as diferenças sutis entre os táxons podem influenciar na elaboração de esquemas de classificação fazendo com que a obtenção de informações filogenéticas seja limitada, levando em consideração apenas atributos morfológicos (Avice, Nelson, e Sibley, 1994; Tassanakajon et al., 2006; Hurzaid et al., 2020). Consequentemente, o trabalho taxonômico para a maioria dos camarões penaeídeos é, às vezes, mal sucedido e ambíguo, levando a erros na classificação das espécies (Hebert et al., 2003).

A utilização de ferramentas de delimitação de espécies a partir de caracteres moleculares, a fim de estimar a diversidade dentro de Penaeidae tem sido pouco frequente (Sakai e Shinomiya, 2011, Chanda, 2016). Estudos recentes com estas análises verificaram a ocorrência de espécies crípticas em

Xiphopenaeus e *Marsupenaeus* de modo que as espécies destes gêneros foram redescritas e sua classificação taxonômica foi modificada (Carvalho-Batista et al., 2019, 2020; Tsoi, 2005, 2014). Hoje, são conhecidas duas formas distintas de *Marsupenaeus*, a primeira confinada ao mar da China Oriental (*M. japonicus*) e a segunda amplamente distribuída no Indo-Pacífico (*M. pulchricaudatus*) (Vinay et al., 2019). Por sua vez, para *Xiphopenaeus*, após décadas de intensa discussão (Perez-Farfante, 1970; Dall et al. 1990; Perez-Farfante & Kensley, 1997; Gusmão e Solé-Cava, 2002; Voloch e Solé-Cava, 2005; Gusmão et al., 2006; Pierjorge et al., 2014, Carvalho-Batista, 2019), já se tem bem estabelecida a presença de duas linhagens para o Atlântico, *Xiphopenaeus dincao* e *Xiphopenaeus baueri*, e uma no Pacífico, *Xiphopenaeus riveti* (Carvalho-Batista et al., 2019, 2020).

O conhecimento sobre a biodiversidade de Penaeini ainda é limitado, o que dificulta a resolução de seu status taxonômico, bem como a elaboração de estratégias de manejo eficazes. Logo, informações moleculares poderiam ser utilizadas para aprofundar o conhecimento sobre a diversidade de espécies, assim como avaliar os níveis de estruturação populacional desses camarões. Todas essas informações são de suma importância para contribuir essencialmente na conservação desses recursos pesqueiros.

Referências

- Alam, M. M. M.; Cross, M. D. S. T.; Pálson, S. (2016). Mitochondrial DNA variation reveals distinct lineages in *Penaeus semisulcatus* (Decapoda, Penaeidae) from the Indo-West Pacific Ocean. **Marine Ecology**, v. 38, p.12406.
- Alves, A. S. et al. (2013). Exotic crustaceans of the Turkish coast. **Arthropods**, v. 2, n. 1, p. 20-25.
- Avise, J. C., Nelson, W. S., Sibley, C. G. (1994). Why One-Kilobase Sequences from Mitochondrial DNA Fail to Solve the Hoatzin Phylogenetic Enigma. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 3, n. 2, p. 175-184.
- Baldwin, J. D. et al. (1998). Molecular phylogeny and biogeography of the marine shrimp *Penaeus*. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 10, n. 3, p. 399-407.
- Bickford, D., et al. (2007). Cryptic species as a window on diversity and conservation. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 22, p. 148-155.

- Blair, C.P. et al. (2005) Cryptic speciation and host-race formation in a purportedly generalist tumbling flower beetle. **Evolution**, v. 59, p. 304-316.
- Bean, K. et al. (2004). Patterns of parental relatedness and pup survival in the grey seal (*Halichoerus grypus*). **Molecular Ecology**, v. 13, p. 2365-2370.
- Boos, H. et al. (2016). **Avaliação dos Camarões Peneídeos (Decapoda: Penaeidae)**. Cap. 23, p. 300-317.
- Bornatowski, H. et al. (2014). Ocorrência do tubarão-gato *Schroederichthys bivius* (Chondrichthyes: Scyliorhinidae) no sul do Brasil. **Registros de biodiversidade marinha**, 7. ed., p. 12.
- Bornatowski, H., Braga, R. R., e Barreto, R. P. (2017). Elasmobranchs Consumption in Brazil: Impacts and Consequences. **Coastal Research Library**, p. 251-262.
- Brown, J. H., Lomolino, M. V. (2006). **Biogeografia**. 2. ed. Ribeirão Preto, SP: FUNPEC.
- Brooks, T., Da Fonseca, G. A. B., e Rodrigues, A. S. L. (2004). Species, Data, and Conservation Planning. **Conservation Biology**, v. 18, n. 6, p. 1682-1688.
- Burkenroad, M.D. (1983). Natural classification of Dendrobranchiata, with a key to recent genera. In: S.chram, F.R. (Ed), Crustacean Issues I. **Crustacean Phylogeny**. A.A. Balkema, Rotterdam, pp. 279-290.
- Burkenroad, M. D. (1963). "The evolution of the Eucarida (Crustacea, Eumalacostraca), in relation to the fossil record". **Tulane Studies in Geology**, v. 2, n. 1, p. 1-17.
- Carvalho-Batista A. et al. (2019). A multigene and morphological analysis expands the diversity of the seabod shrimp *Xiphopenaeus* Smith, 1869 (Decapoda: Penaeidae), with descriptions of two new species. **Scientific Reports**, v. 22, n. 10, p. 1263.
- Carvalho-Batista A. et al. (2020). Validation of *Xiphopenaeus dincao* Carvalho-Batista, Terossi, Zara, Mantelatto & Costa and *Xiphopenaeus baueri* Carvalho-Batista, Terossi, Zara, Mantelatto & Costa (Decapoda: Penaeidae) from western Atlantic. **Zootaxa**, v. 4772, n. 3, p. 597-599.
- Chan, T.Y. et al. (2008) Phylogenetic relationships among the genera of the Penaeidae (Crustacea: Decapoda) revealed by mitochondrial 16S rRNA gene sequences. **Zootaxa**, v. 1694, n. 38, p. 50-62.
- Chanda, A. (2016). A Study on Newly Described Genera *Alcockpenaeopsis*, *Batepenaeopsis*, *Helleropenaeopsis*, *Kishinouyepenaeopsis* and *Parapenaeopsis* from Indian Water. **Poultry, Fisheries & Wildlife Sciences**, v. 4, n. 1, p. 252.
- Cheng, J., Sha, Z., Liu, R. (2015). DNA barcoding of genus *Metapenaeopsis* (Decapoda: Penaeidae) and molecular phylogeny inferred from mitochondrial and nuclear DNA sequences. **Biochemical Systematics and Ecology**, v. 61, p. 376-384.
- Cheng, J. et al. (2018). Mitochondrial phylogenomics reveals insights into taxonomy and evolution of Penaeoidea (Crustacea: Decapoda). **Zoologica Scripta**, v. 47, n. 5, p. 582-594.
- Colborn, J. et al. (2001). The evolutionary enigma of bonefishes (*Albula* spp.): cryptic species and ancient separations in a globally distributed shorefish. **Evolution**, v. 55, n. 4, p. 807-820.

- Costello, M. J. et al. (2013). Can We Name Earth's Species Before They Go Extinct? **Science**, v. 339, n. 6118, p. 413-416.
- Dall, W. et al. (1990). The biology of the Penaeidae. In: Blaxter, J.H.S.; Southward, A.J. (Eds.). **Advances in Marine Biology**. San Diego: Academic Press, San Diego, v. 27, p.1-489.
- Delrieu-Trottin, E. et al. (2018). Evidence of cryptic species nocomplexo de espécies de Blenniid Cirripectes alboapicalis, com implicações zoogeográficas para o Pacífico sul. **Zookeys**, v. 810, p. 127-138.
- Diniz-Filho, J. A. et al. (2009). Partitioning and mapping uncertainties in ensembles forecasts of species turnover under climate changes. **Ecography**, v. 32, p. 897-906.
- Eme, D. et al. (2017). Do cryptic species matter in macroecology? Sequencing European groundwater crustaceans yields smaller ranges but does not challenge biodiversity determinants. **Ecography**, v. 1, p.13.
- Esselstyn, J. A. et al. (2012). Single-locus species delimitation: a test of the mixed Yule-coalescent model, with an empirical application to Philippine round-leaf bats. **Proceedings: Biological Sciences**, v. 279, p. 3678-3686
- FAO (2018). The state of World fisheries and aquaculture. Food and Agriculture Organization Of The United Nations – Fao. Rome: FAO, 17. Available from: <http://www.fao.org/in-action/globefish/market-reports/resource-detail/en/c/1155754/>.
- FAO (2019). Fisheries and Aquaculture Department. Statistics. Food and Agriculture Organization Of The United Nations – FAO. Rome. Disponível em: <http://www.fao.org/faostat/es/#data> Acesso em: 24 de agosto de 2020.
- França, N. F. C. et al. (2019). *Farfantepenaeus subtilis* (Pérez-Farfante, 1967) and *F. brasiliensis* (Latreille, 1817) (Decapoda, Penaeidae): Ontogenetic comparison using the combined analysis of secondary sexual characters and molecular markers. **Fisheries Research**, v. 216, p. 89-95.
- França, N. F. C. et al. (2020). Filling biogeographic gaps about the shrimp *Farfantepenaeus isabellae* Tavares & Gusmão, 2016 (Decapoda: Penaeidae) in South America. **Zootaxa**, v. 4718, n. 4, p. 497-508.
- Fiser, C., Zagamajster, M. (2009). Cryptic species from cryptic space: the case of *Niphargus fongi* sp. n. (Amphipoda, Niphargidae). **Crustaceana**, v. 82, n. 59, p. 593-614.
- Fiser, C., Robinson, C. T., Malard, F. (2017). Cryptic species as a window into the paradigm shift of the species concept. **Molecular Ecology**, v. 27, n. 3, p. 613-635.
- Flot, J. F. (2015). Species delimitation's coming of age. **Systematic Biology**, v. 64, n. 6, p. 897-899.
- Frankham, R., Ballou, J. D., Briscoe, D. A. (2002). **Introduction to Conservation Genetics**. Cambridge University Press, UK.
- Gusmão, J., Sole-Cava, A. M. (2002). Um sistema de diagnóstico molecular para a identificação de espécies comerciais de camarões marinhos brasileiros. In: Blas I (Ed) CIVA 2002: Comunicaciones y Foros de Discusion. Primer Congreso Iberoamericano Virtual de Acuicultura. (<http://www.civa2002.org>). **Zaragoza**, v. 149, p. 491-502.

- Gusmão, J. et al. (2006). Cryptic species and population structuring of the Atlantic and Pacific seabob shrimp species, *Xiphopenaeus kroyeri* and *Xiphopenaeus rivetii*. **Marine Biology**, v. 149, p. 491-502.
- Gusmão, J., Pierjorge, R.M., Tavares, C. (2013). The contribution of genetics in the study of the sea-bob shrimp populations from the Brazilian coast. **Boletim do Instituto de Pesca**, v. 39, n. 3, p. 323-338.
- Hallim, S. A. A. A., Othman, A. S., Nor, S. A. M. (2021). Mitochondrial Markers Identify a Genetic Boundary of the Green Tiger Prawn (*Penaeus semisulcatus*) in the Indo-Pacific Ocean. **Zoological Studies**. 60, 0.
- Hartl, D. L., Clark, A. G. (1997). **Principles of population genetics**. Sunderland: Sinauer Associates.
- Hebert, P. D. N. et al. (2003). Biological identifications through DNA barcodes. **Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences**, v. 270, p. 313-321.
- Hillis, D.M., Mable, B.K., Moritz, C. (1996). **Molecular Systematics**. Sinauer Associates, Sunderland, 655 pp.
- Hooper, D. U. et al. (2005). Effects of Biodiversity on Ecosystem Functioning: A Consensus of Current Knowledge. **Ecological Monographs**, v. 75, n. 1, p. 3-35.
- Hurzaid, A. et al. (2020). Molecular phylogeny and diversity of penaeid shrimps (Crustacea: Decapoda) from South-East Asian Waters. **Zoologica Scripta**, v. 7, p. 1-18.
- Hutchings, J. A. (2000). Collapse And Recovery Of Marine Fishes. **Nature**, v. 406, n. 6798, p. 882-885.
- Keller, L. F., Reid, J. M. e Arcese, P. (2008). Testing evolutionary models of senescence in a natural population: effects of age and inbreeding on fitness components in song sparrows. **Proceedings of the Royal Society of London**, v. 275, p. 597-604.
- Knowlton, N. (2000). Molecular genetic analyses of species boundaries in the sea. **Hydrobiologia**, v. 420, n. 2, p. 73-90.
- Lavery, S., et al. (2004). Phylogenetic relationships and evolutionary history of the shrimp genus *Penaeus* s.l. derived from mitochondrial DNA. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 31, p. 39-49.
- Leakey, R., Lewin, R. (1995). **The Sixth Extinction: Biodiversity and its Survival**. Phoenix, London. Account of the biodiversity crisis written for a general audience.
- Lefébure, T. et al. (2006). Phylogeography of a subterranean amphipod reveals cryptic diversity and dynamic evolution in extreme environments. **Molecular Ecology**, v. 15, p. 1797-1806.
- Lukhtano, V. A. (2019). Species Delimitation and Analysis of Cryptic Species Diversity in the XXI Century. **Entomological Review**, v. 99, n. 4, p. 463-472.
- Ma, K. Y., Chan, T. Y., & Chu, K. H. (2009). Phylogeny of penaeoid shrimps (Decapoda: Penaeoidea) inferred from nuclear protein-coding genes. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 53, n. 1, p. 45-55.

- Ma, K. Y., Chan, T. Y., Chu, K. H. (2011). Refuting the six-genus classification of *Penaeus s.l.* (Dendrobranchiata, Penaeidae): a combined analysis of mitochondrial and nuclear genes. **Zoologica Scripta**, v. 40, p. 498-508.
- Molbo, D. et al. (2003). Cryptic species of fig-pollinating wasps: Implications for the evolution of the fig–wasp mutualism, sex allocation, and precision of adaptation. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 100, p. 5867-5872.
- Neto, P. e Loyola, R. (2015). **Biogeografia da América do Sul: analisando espaço, tempo e forma**. 2. ed. Capítulo: 11 Editora: ROCA.
- Palumbi, S., Benzie, J. (1991). Large mitochondrial DNA differences between morphologically similar penaeid shrimp. **Molecular Marine Biology and Biotechnology**, v. 1, n. 1, p. 27-34.
- Palumbi, S.R. (1994). Genetic divergence, reproductive isolation, and marine speciation. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, v. 25, p. 547-572.
- Pérez-Farfante, I. (1970). A key to the American Pacific shrimps of the genus *Trachypenaeus* (Decapoda, Penaeidae), with the description of a new species. **Fishery Bulletin**, v. 69, n. 3, p. 635-646.
- Pérez-Farfante, I., B. Kensley, (1997). **Penaeoid and sergestoid shrimps and prawns of the world**. Keys and diagnoses for the families and genera.—Mémoires du Muséum National d’Histoire naturelle, v. 175, p. 1-233.
- Perez, J. E. et al. (2003). The Introduction of exotic species in aquaculture a solution or part of the problem? **Ensaio. Interciencia**, v. 28, n. 4.
- Pierjorge, R.M. et al. (2014). Haplotype-specific singlelocus multiplex PCR assay for molecular identification of sea-bob shrimp, *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862), cryptic species from the Southwest Atlantic using a DNA pooling strategy for simultaneous identification of multiple samples. **Biochemical Systematics and Ecology**, v. 54, p. 348-353.
- Pinsky, M. L., Palumbi, S. R. (2013). Meta-analysis reveals lower genetic diversity in overfished populations. **Molecular Ecology**, v. 23, n. 1, p. 29-39.
- Pimentel, D. (2002). **Biological invasions: economic and environmental costs of alien plant, animal, and microbe species**. New York: Cornell University. 384.
- Pons J. (2006). Sequence-Based Species Delimitation for the DNA Taxonomy of Undescribed Insects. **Systematic Biology**, v. 55, n. 4, p. 595-609, <https://doi.org/10.1080/10635150600852011>
- Primack, R. B. (2002). **Essentials of Conservation Biology**, 3rd edn. Sinauer, Sunderland, MA. Basic textbook in conservation biology with a good, but limited coverage of genetic issues.
- Puillandre, N. et al. (2012). Automatic Barcode Gap Discovery for primary species delimitation. **Molecular Ecology**, v. 21, n. 8, p.1864-1877.
- Rajakumar, P. et al. (2014). Conformation of phylogenetic relationship of Penaeidae shrimp based on morphometric and molecular investigations. **Cytology and Genetics**. v. 48, n. 6, 357-363.
- Ratnasingham, S., Hebert, P. D. N. (2013). A DNA-Based Registry for All Animal Species: The Barcode Index Number (BIN) System. **PLoS ONE**, v. 8, n. 7, p. 66213.

- Robinson, I. P. Aloenzimas na genética de populações de plantas. In: Alfenas, A. C. (1998). **Eletroforese de isoenzimas e proteínas afins: Fundamentos e aplicações em plantas e microorganismos**. Viçosa: Ed. UFV, Universidade Federal de Viçosa. p. 329-380.
- Rocha-Olivares, A. et al. (2001) Decoupling of molecular and morphological evolution in deep lineages of a meiobenthic harpacticoid copepod. **Molecular Biology Education**, v.18, p. 1088-1102.
- Sajeela, K.A et al. (2019). New insights from nuclear and mitochondrial markers on the genetic diversity and structure of the Indian white shrimp *Fenneropenaeus indicus* among the marginal seas in the Indian Ocean. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 136, p. 53-64.
- Sakai, K., Shinomiya S. (2011). Preliminary Report On Eight New Genera Formerly Attributed To *Parapenaeopsis* Alcock, 1901, Sensu Lato (Decapoda, Penaeidae). **Crustaceana**, v. 84, n. 4, p. 491-504.
- Santos, H. et al. (2014). Influences of ecology and biogeography on shaping the distributions of cryptic species: three bat tale in Iberia. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 112, n. 1, p. 150-162.
- Santos, R. C. et al. (2017). Evaluation of the Management Plan for Penaeid Shrimps In the Continental Shelf of Sergipe, Brazil. **Boletim do Instituto de Pesca**, v. 43, n. 3, p. 308-321.
- Simbine, L. et al. (2018). *Metapenaeus dobsoni* (Miers, 1878), an alien Penaeidae in Mozambican coastal waters: confirmation by mtDNA and morphology analyses. **WIO Journal of Marine Science**, v. 17, n. 1, p.1-12.
- Stanhope, M.J., Connelly, M. M., Hartwick, B. (1992). Evolution of a crustacean chemical communication channel: behavioral and ecological genetic evidence for a habitat-modified, race-specific pheromone. **Journal of Chemical Ecology**, v. 18, p. 1871-1887.
- Stireman, J.O. et al. (2005) Host-associated genetic differentiation in phytophagous insects: general phenomenon or isolated exceptions? Evidence from a goldenrod-insect community. **Evolution**, v. 59, p. 2573-2587.
- Suzuki, A., Nam, V. H. (2018). Better management practices and their outcomes in shrimp farming: evidence from small-scale shrimp farmers in Southern Vietnam. **Aquaculture International**, v. 26, p. 469-486.
- Tassanakajon, A. et al. (2006). *Penaeus monodon* gene discovery project: the generation of an EST collection and establishment of a database. **Gene**, v. 384, p. 104-112.
- Tavares, C. e Gusmão, J. (2016) Description of a new Penaeidae (Decapoda: Dendrobranchiata) species, *Farfantepenaeus isabelae* sp. nov. **Zootaxa**, v. 4171, n. 3, p. 505-516.
- Timm, L. et al. (2019) A tree money grows on: the first inclusive molecular phylogeny of the economically important pink shrimp (Decapoda: *Farfantepenaeus*) reveals cryptic diversity. **Invertebrate Systematics**, v. 33, p. 488-500.
- Tsoi, K. H., Wang, Z. Y., Chu, K. H. (2005). Genetic divergence between two morphologically similar varieties of the kuruma shrimp *Penaeus japonicus*. **Marine Biology**, v. 147, p. 367-379.

- Tsoi, K. et al. (2014). Verification of the cryptic species *Penaeus pulchricaudatus* in the commercially important kuruma shrimp *P. japonicus* (Decapoda: Penaeidae) using molecular taxonomy. **Invertebrate Systematics**, v. 28, n. 5, p. 476-490.
- Trontelj, P. et al. (2009). A molecular test for cryptic diversity in ground water: how large are the ranges of macro-stygobionts? **Freshwater Biology**, v. 54, n. 4, p. 727-744.
- Vinay, T.N. et al. (2019). Mitochondrial DNA study reveals the cryptic species *Penaeus japonicus* (form-II) in Indian waters. In: Jithendran, K.P.; Saraswathy, R.; Balasubramanian, C.P.; Kumaraguru Vasagam, K.P.; Jayasankar, V.; Raghavan, R.; Alavandi, S.V., and Vijayan, K.K. (2019). World Brackishwater Aquaculture Conference. **Journal of Coastal Research, Special Issue**, v. 86, p. 149-155.
- Voloch, C., Solé-Cava, A.M. (2005). Genetic structure of the sea-bob shrimp (*Xiphopenaeus kroyeri* Heller, 1862; Decapoda, Penaeidae) along the Brazilian southeastern coast. **Genetics and Molecular Biology**, v. 28, n. 2, p. 254-257.
- Voloch, C.M., Freire, P.R. & Russo, C.A.M. (2009) Molecular phylogeny and divergence time estimates of Penaeid Shrimp Lineages (Decapoda: Penaeidae). **Zootaxa**, v. 2107, p. 41-52.
- Wang, P. et al. (2020). Fine-Scale Population Genetic Structure and Parapatric Cryptic Species of Kuruma Shrimp (*Marsupenaeus japonicus*), Along the Northwestern Pacific Coast of China. **Frontiers in Genetics**, v. 1, p. 118.
- Waugh, J. (2007). DNA barcoding in animal species: progress, potential and pitfalls. **BioEssays**, v. 29, n. 2, p. 188-197.
- Weeks, S. C. Reed, S. K., Ott, D. W., Scanabissi, F. (2009). Inbreeding effects on sperm production in clam shrimp (*Eulimnadia texana*). **Evolutionary Ecology Research**, v. 11, p.125-134.
- Wiemers, M., Fiedler, K. (2007). Does the DNA Barcoding Gap Exist? – A Case Study in Blue Butterflies (Lepidoptera: Lycaenidae). **Frontiers in Zoology**, v. 4, n. 8.
- Zhang, J., Hanner, R. (2012). Molecular Approach to the Identification of Fish in the South China Sea. **PLoS ONE**, v. 7, n. 2, p. 30621.
- Zhang, Z.-Q. (2013). Animal Biodiversity: an Outline of Higher-Level Classification and Survey of Taxonomic Richness (Addenda 2013). **Zootaxa**, v. 3703, n. 1, p. 82.

3. Dna Barcode Revela Alta Diversidade Críptica na Importante Tribo Comercial de Camarões Penaeini (Decapoda, Penaeidae)

Maria Carolina Lima Farias¹, Petrônio Coelho Filho², Alany Itala Pontes¹ Nascimento¹ & Uedson Pereira Jacobina¹

- 1- Laboratório de Sistemática Integrativa Molecular, Campus-Penedo/ Universidade Federal de Alagoas, Avenida Beira Rio s/n, Penedo CEP 57200-000, Alagoas, Brasil, Phone/Fax: +55823551- 2784;
- 2- Laboratório de Carcinologia, Campus-Penedo/ Universidade Federal de Alagoas, Avenida Beira Rio s/n, Penedo CEP 57200-000, Alagoas, Brasil, Phone/Fax: +55823551- 2784;

Resumo

A incapacidade de identificação de espécies biológicas se reflete, diretamente, nos esforços para conservação. Isso é visto principalmente em grupos de grande interesse comercial, como é o caso dos representantes da tribo Penaeini, que contribuem com mais da metade da pesca mundial de crustáceos e exercem valoroso papel funcional nos ecossistemas. Entretanto, estudos sistemáticos recentes sugerem que a diversidade de táxons dentro de Penaeini esteja subestimada, com classificações taxonômicas controversas. No presente estudo, utilizamos abordagens filogenéticas e filogeográficas para avaliar a diversidade em representantes da tribo Penaeini, com o uso do gene mitocondrial Citocromo C Oxidase Subunidade I. Ao todo, 1680 sequências de 24 espécies foram acessadas na plataforma Bold Systems. Nossos resultados detectaram diversos erros de identificação e sinonímias em 15 táxons da tribo, principalmente envolvendo o antigo gênero *Penaeus*. A partir das análises filogeográficas, pode-se verificar a existência de populações altamente estruturadas ao longo de várias ecorregiões dos oceanos Atlântico (19), Índico (16) e Pacífico (10), para as quais os métodos de delimitação (GMYC, bPTB e BINs) sugerem se tratar de espécies crípticas, como visto em *Fenneropenaeus indicus* (3 MOTUs), *Litopenaeus vannamei* (3 MOTUs), *Penaeus monodon* (4 MOTUs) e *P. semisulcatus* (4 MOTUs). A maior concentração de diversidade críptica foi verificada na região do Indo-Oeste do Pacífico. Nossos dados fornecem importantes informações que ajudam a subsidiar ações de manejo e garantir a manutenção das linhagens e seus estoques em longo prazo.

Palavras-chave: Decapoda, Diversidade Críptica, Delimitação de Espécies, mtDNA

3.1. Introdução

Nos últimos anos, a alta incidência de espécies ameaçadas nos ecossistemas aquáticos pela perda de habitat, sobre-exploração, introdução de espécies exóticas e poluição tem contribuído para o aumento nas taxas de extinção em ordem de grandeza três vezes maior que a estimada por registros fósseis (Mora e Zapata, 2013, Birben, 2019). Somado a isso, a ausência de informações genéticas para a maioria das espécies nativas, constitui uma das principais limitações de ações conservacionistas e de manejo (Frankham et al., 2002). Nesse contexto, mais estudos voltados à genética da conservação têm sido elaborados, visando a identificação precisa das espécies, assim como, a avaliação dos níveis de variabilidade genética, de modo a reduzir os riscos de extinção, principalmente daquelas espécies mal catalogadas e de alto valor para o comércio mundial (Barrett e Charlesworth, 1991; Frankham et al., 2002).

No ambiente marinho, já foi demonstrado que grande parte da diversidade é subestimada, devido à existência de grupos de espécies morfologicamente semelhantes e geneticamente diferentes, conhecidas como espécies crípticas (Carvalho-Batista, 2019). Esses organismos são advindos de especiação, cujas variações interespecíficas em características fisiológicas, sexuais, comportamentais ou ecológicas não levaram ao surgimento de traços morfológicos diferenciais visíveis (Stanhope et al., 1992; Palumbi, 1994). Isso ocorre porque taxas de divergência genética e morfológica não são necessariamente correlacionadas, podendo existir variações genéticas sem a presença de modificações morfológicas, ou ainda modificações morfológicas sem variação genética (Stanhope et al., 1992; Palumbi, 1994; Candek e Kuntner, 2015). Entre os decápodes marinhos, casos interessantes de especiação críptica têm sido documentados para camarões da família Penaeidae, como por exemplo *Farfantepenaeus* (*F. isabellae* e *F. subtilis*), *Marsupenaeus* (*M. japonicus* e *M. pulchricaudatus*) e *Xiphopenaeus* (*X. baueri*, *X. dincao*, *X. kroyeri* e *X. riveti*) (Tsoi 2005, 2014; Gusmão et al., 2006; Tavares e Gusmão, 2016; Carvalho-Batista et al., 2019, 2020). Estes estudos revelaram características comportamentais peculiares, bem como esclareceram a existência de diferentes padrões de distribuição geográfica, o que sinalizou

para a necessidade de revisões taxonômicas.

As espécies de Penaeidae representam hoje mais da metade da pesca mundial de crustáceos, exercendo também valoroso papel funcional nos ecossistemas (Dall, et al., 1990; Pérez Farfante & Kensley, 1997). Inicialmente, essas espécies foram separadas em 14 gêneros, com base em caracteres morfológicos, e agrupadas em três grandes tribos: Parapeneini (*Artemesia*, *Metapeneopsis*, *Parapeneus* e *Penaeopsis*), Penaeini (*Funchalia*, *Heteropeneus* e *Penaeus lato sensu*) e Trachypeneini (*Atypopeneus*, *Macropetasma*, *Metapeneus*, *Penaeus sensu stricto*, *Protrachypenis*, *Trachypeneopsis*, *Triypeneanaus* e *Xiphopeneus*) (Burkenroad, 1983). Posteriormente, Dall et al. (1990) estimaram que havia 200 espécies de peneídeos e então reclassificaram o grupo com a validação de 17 gêneros. Em seguida, Pérez Farfante e Kensley (1997) revisaram a taxonomia do grupo com base em novos caracteres e aspectos ecológicos, passando a reconhecer a ocorrência de 217 espécies para o grupo, dividindo, assim, os gêneros anteriormente definidos como *Penaeus sensu lato* Fabricius, 1798, e *Trachypeneus sensu lato* Alcock, 1901, em seis e quatro novos gêneros, respectivamente. Atualmente, o grupo conta com mais de 30 gêneros e 224 espécies, entretanto, modificações em sua classificação ainda são intensamente incentivadas devido ao acúmulo de erros de identificação gerado por discrepâncias entre estudos morfológicos e moleculares, principalmente para os integrantes da tribo Penaeini (Dall et al., 1990; Pérez-Farfante & Kensley, 1997; Yang et al., 2015; Tavares & Gusmão, 2016; Timm et al., 2019; França, 2019, 2020).

Nos últimos anos, a tribo Penaeini tem ganhado destaque devido aos indícios de subestimação da diversidade de suas espécies (Tsoi, 2005, 2014; Gusmão et al., 2006; Tavares e Gusmão, 2016; Hurzaid et al., 2020). Penaeini é composta por oito gêneros e 35 espécies validas, ocorrendo em uma grande diversidade de habitats, incluindo águas rasas e costeiras (*Farfantepeneus*, *Fenneropeneus*, *Litopeneus*, *Marsupeneus*, *Melicertus* e *Penaeus*), pelágicas (*Funchalia*) e recifais (*Heteropeneus*), distribuídas em regiões tropicais e subtropicais do globo (Dall et al., 1990). Os últimos estudos para o grupo sinalizaram a existência de espécies morfológicamente idênticas e

geneticamente diferentes, como, por exemplo, dentro de *Penaeus monodon* no Atlântico, onde foram detectadas quatro linhagens (You et al., 2008; Waqairatu et al., 2012; Abdul - Aziz et al., 2015), e *Fenneropenaeus indicus* na região do Indo-Oeste do Pacífico, com três linhagens (Alam et al., 2014). Além disso, erros de identificação e depósitos de sequências moleculares têm sido acumuladas cada vez mais em plataformas de domínio público, como o BOLD (*Barcode of Life Data System*), que tem como finalidade o auxílio na identificação da biodiversidade de forma rápida e precisa, com a utilização do marcador mitocondrial Citocromo C Oxidase Subunidade I (COI), conhecido como DNA Barcode.

O DNA Barcode tem sido efetivamente empregado na identificação de estruturação dentro de espécies, na diferenciação de espécies irmãs, bem como, para o entendimento das relações genealógicas no espaço e no tempo, auxiliando na identificação de espécies crípticas (Cheng et al., 2015; Jacobina et al., 2018; Carvalho-Batista, 2019). Aliado a esse marcador, métodos de delimitação de espécies baseados em distâncias (BINs, ABGD) e probabilísticos (GMYC e bPTP) também têm sido diagnósticos para desvendar a diversidade críptica em grupos complexos, como é o caso da família Penaeidae (Rousseeuw, 1987; Ward et al., 2005; Hurzaid et al., 2020). Todas essas informações têm servido como hipóteses taxonômicas preliminares para estudos sistemáticos e filogenéticos (Hebert e Ratnasingham, 2003; Page, 2011; Ratnasingham e Hebert, 2013).

No que diz respeito à plataforma BOLD, a utilização dos BINs (Barcode Index Numbers) tem sido atribuída pelo algoritmo Refined Single Linkage Analysis (RESL), que utiliza um limiar de variação intra para interespecífica de 2.2% considerando que divergências genéticas do gene COI raramente excedem 2% entre indivíduos de uma mesma espécie (Gibbs, 2018). As MOTUs (Unidades Taxonômicas Operacionais Moleculares) previamente delimitadas são em seguida refinadas usando uma análise gráfica de agrupamento de Markov, podendo atribuir as sequências em quatro categorias (MATCH, SPLIT, MERGE, MIXTURE) sinalizando através dessas informações para a ocorrência de possíveis sinonímias e/ou espécies crípticas (Hebert e Ratnasingham, 2003; Ratnasingham e Hebert, 2013).

Sabe-se que uma grande quantidade de sequências do gene COI, com informações georreferenciadas, tem sido depositadas e disponibilizadas na plataforma de domínio público Bold Systems ao decorrer das últimas décadas (Alam et al., 2014; Wong et al., 2015; Zhong e Zhang, 2018; Sajeela et al., 2019; Spielman, 2019), o que permite avaliar os níveis de variabilidade genética e a coesão evolutiva entre representantes de camarões Penaeini, uma tribo de grande importância na carcinicultura mundial. Neste contexto, utilizamos abordagens filogenéticas e filogeográficas para avaliar a diversidade genética e filogenética dentro da tribo Penaeini e verificar os limites entre espécies. Nossos principais objetivos foram atestar o número de linhagens e esclarecer as relações sistemáticas do grupo, visando esclarecer as confusões taxonômicas perpetuadas na tribo. Além disso, discutimos os possíveis processos biogeográficos que moldaram a sua diversidade, fornecendo informações para futuros planos de conservação dessas espécies.

3.2. Material e Métodos

3.2.1. Aquisição dos Dados e Filtragem das Sequências

As sequências do gene mitocondrial Citocromo C Oxidase I (COI) foram acessadas na plataforma de domínio público do BOLD Systems para 24 representantes da tribo Penaeini. Essas sequências acessadas para cada táxon passaram a priori por diferentes etapas de edição e filtragem para posteriormente serem realizadas as análises genéticas e filogenéticas (ver Figura 1).

Na etapa de edição, foi constatado que algumas sequências haviam sido amplificadas com primers universais diferentes (Folmer, 1994; Palumbi, 1991). As amplificadas segundo Folmer (1994) possuíam, em sua maior parte, fragmentos curtos (cerca de 250 pb) ou pequenos fragmentos de outros genes. Estas incongruências também foram apontadas em outro estudo (Huzard et al., 2020). Esses fragmentos menores foram então removidos, sendo utilizadas apenas sequências COI de maior tamanho e maior representatividade, ou seja, os amplificadas segundo os primers de Palumbi (1991). Em seguida, foram

realizadas edições e alinhamentos preliminares para cada espécie no software BioEdit v.7.0.5 (Hall, 1999). Sequências de má qualidade, com fragmentos curtos (menor que 400 pb) ou contendo inserções e deleções foram removidas do conjunto de dados, uma vez que foi assumido que se tratava de sequenciamento de baixa qualidade, amplificação errônea ou contaminação laboratorial. Outras sequências desalinhadas foram blastadas, usando a ferramenta de pesquisa de alinhamento local básico — Nucleotídeo (BLASTn) (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>). As sequências não pertencentes à espécie daquele alinhamento foram realocadas para o seu devido conjunto de dados, sendo estas informações tabuladas e consideradas ‘erros de depósito’.

Como etapa final de filtragem, foi verificado o nome científico de cada espécie, visando avaliar possíveis erros taxonômicos ou ‘sinônimos’, que foram posteriormente tabulados como possíveis erros de depósitos de sequência.

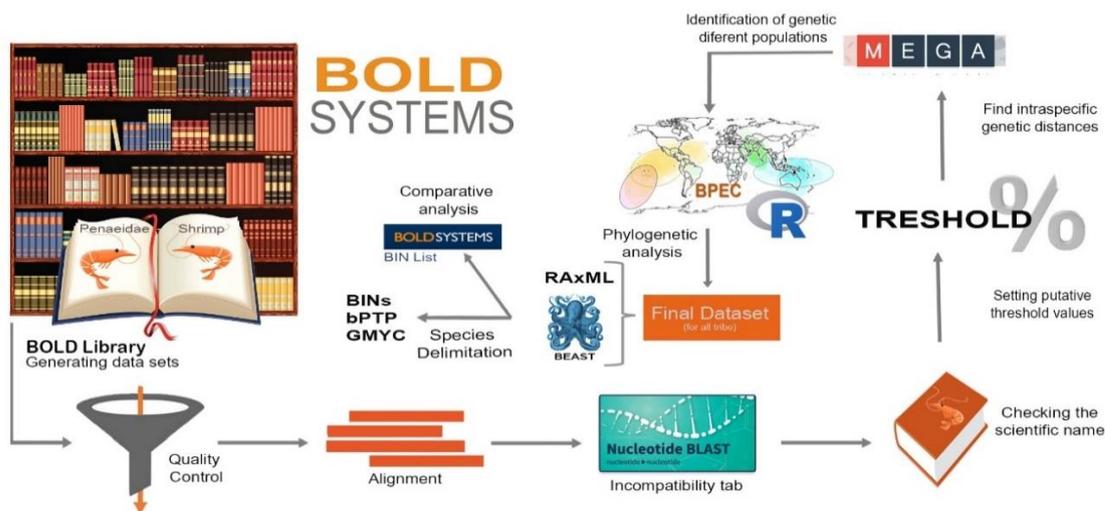


Figura 1. Fluxo metodológico utilizado no presente estudo envolvendo todas as etapas analíticas, desde filtragem, edição e alinhamento de sequências para posterior análise estatística dos dados, envolvendo análise distâncias genéticas (MEGA X e BINs), filogenéticas (bPTP e GMYC) e filogeográficas (BPEC).

3.2.2. *Análise Estatística dos Dados*

Para cada espécie, foram calculadas distâncias genéticas intraespecíficas utilizando o software MEGA X (Tamura et al, 2013), com o modelo evolutivo Kimura 2 parâmetros (K2P), seguindo a rotina analítica do

BOLD (www.boldsystems.org.com), (Hebert et al, 2003). Os valores de distância genética foram visualizados em um gráfico de violim. A partir das distâncias genéticas entre as espécies, foi construída uma matriz de distância usando o modelo K2P com a função `sppDistMatrix` (Brown et al., 2012). Em seguida com base nesta matriz, foi criado um objeto de densidade com a função 'localMínima' no pacote R Spider v1.3-0 (Brown et al., 2012), desconsiderando qualquer conhecimento prévio sobre a identidade das espécies, visando detectar limites potenciais para inferência de níveis de variação intra e interespecífica (treshold) (Brown et al., 2012; Jacobina et al. 2020; Bianchi et al, 2021).

Análises populacionais também foram realizadas em espécies que apresentavam mais de 10 sequências por localidade, utilizado o Agrupamento Filogeográfico e Ecológico Bayesiano (BPEC; Manolopoulou, 2011) na plataforma R (R Team, 2019). O principal objetivo foi avaliar a existência de grupos geográficos geneticamente distintos. Para isso, foram usados os parâmetros $ds = 0$, número máximo de migrações = 5 e 10 milhões de etapas em MCMC.

Para as análises filogenéticas, foram utilizadas como grupo externo as espécies *Sicyonia lancifer* e *Callinectes bocourti*, conforme outros estudos (Ma et al. 2009; Hurzaid et al. 2020). Além disso, para os 24 representantes de Penaeini, foram selecionados três representantes de cada população discriminada pelas análises filogeográficas do BPEC (Manolopoulou, 2011). Esses representantes foram selecionados usando o critério de máxima distância genética par a par realizado no Mega X (Kumar et al., 2018). O dataset final foi utilizado para a realização das análises filogenéticas sob os critérios de Inferência Bayesiana (BI) e Máxima Verossimilhança (ML).

O melhor modelo de ajuste de substituição de nucleotídeos foi HKY + I, de acordo com o Akaike Information Criterion (AIC) no Mega X (Kumar et al., 2018). A análise de ML foi realizada no RAxML v.8 com 1000 pseudoréplicas de bootstrap (Stamatakis et al., 2014), enquanto a BI foi conduzida no software BEAST 1.8.4 (Drummond, Rambaut, 2007) para gerar árvores ultramétricas, com modelo Yule Speciation, relógio molecular relaxado e uma distribuição lognormal. A busca por árvores foi produzida por 20 milhões gerações,

amostrando a cada 2 mil gerações. A convergência das cadeias de Markov foi inspecionada no Tracer 1.6 (Drummond et al., 2012). Todos os valores de tamanho efetivo da amostra (ESS) estavam acima de 200. Aplicamos, ainda, um burn-in de 10% e utilizamos o restante das árvores para obter uma árvore de credibilidade máxima do clado. O suporte foi baseado nos valores de probabilidade posterior. As árvores então foram visualizadas na FigTree v1.4.1 (Rambaut, 2009).

3.2.3. Delimitação das Espécies

Métodos de delimitação foram implementados a partir do *Bayesian Implementation of Poisson Tree Process* (bPTP, Zhang et al., 2013) e do *General Mixed Yule Coalescent Model* (GMYC, Fujisawa, & Barraclough, 2013). O bPTP é um algoritmo que delimita espécies usando árvores não ultramétricas, uma vez que a taxa de especiação é modelada diretamente pelo número de substituições de nucleotídeos. Uma vez que o bPTP assume um número de substituições entre as espécies maior do que o número de substituições dentro das espécies utilizamos utilizamos uma árvore com tamanho de ramo, anteriormente gerada no RaxML (Stamatakis et al., 2014). O método de bPTP foi conduzido através de um servidor online (<http://species.h-its.org/ptp/>), utilizando 500.000 gerações com amostragem a cada 500 gerações e 10% de burn-in.

O GMYC, entretanto, por consistir num método de probabilidade que delimita espécies ajustando modelos de ramificação intra e interespecífico ao gene reconstruído por árvores foi implementando no servidor (<http://species.h-its.org/gmyc/>) com amostragem a cada 500 gerações e 10% de burn-in a partir de uma árvore ultramétrica obtida no BEAST (Drummond et al., 2012) utilizando no servidor a função 'single threshold'.

Por fim, todas as sequências de COI foram analisadas pelo sistema Barcode Index Number (BIN) disponível no BOLD, a fim de comparar os resultados das delimitações com os dados de agrupamento sinalizados pela plataforma. Esta abordagem agrupa as sequências utilizando algoritmos bem estabelecidos para revelar Unidades Taxonômicas Operacionais Moleculares

(MOTUs) a partir de agrupamentos de Markov, de modo a atribuir às sequências um agrupamento específico, sem classificação a priori em espécies (Ratnasingham e Hebert, 2013).

4. Resultados

Nosso dataset final, após a remoção de sequências anômalas, consistiu em 1.680 sequências do gene mitocondrial COI para 24 espécies de Penaeini. Todas as sequências que correspondiam às espécies *Fenneropenaeus chinensis*, *Funchalia woodwardi*, *Melicerus hathor* e *Penaeus silasi* foram removidas, por se tratarem de amplificações de regiões curtas obtidas com o uso de primers diferentes.

No que diz respeito aos erros de identificação verificados a partir da ferramenta BLAST – NCBI, constatamos a ocorrência de informações discrepantes para 14 das 24 espécies analisadas. Estes erros também podem ser observados através dos BINs encontrados no BOLD. Ao todo, nove dos 34 BINs da tribo apresentaram mistura de espécies diferentes em um mesmo cluster. Em sua maior parte estes erros envolveram a espécie *F. indicus* (sinônimo de *P. indicus*) pertencente ao BIN ACB5891, para o qual 20% das sequências eram intituladas como *P. monodom*, além de ACH6846 (*F. indicus* e *F. merguiensis*) e ACR5428, AEB3277, ACH6355, AAA5460 com, respectivamente, *M. hathor* e *P. latisulcatus* (sinônimo de *M. latisulcatus*); *M. japonicus* e *M. pulrichaudatus*; e *F. notialis* e *F. duorarum*, para os quais a mesma relação foi observada (para maiores detalhes ver Figura 2).

A partir da verificação dos nomes das espécies observamos a ocorrência de nove casos de nomes utilizados como sinônimos (Tabela S1, Material Suplementar) dentro da Tribo todos eles envolvendo os integrantes do antigo gênero *Penaeus* (*Fenneropenaeus*, *Farfantepenaes*, *Marsupenaes*, *Litopenaeus* e *Melicertus*), não foram observados erros de grafia no nome das espécies depositadas na plataforma.

O limite potencial de variação intra e interespecífico detectado com a função LocalMínima para os representantes da Tribo Penaeini foi de 1.8% (Figura 3). Este valor foi resolutivo para a Tribo, uma vez que sequências com

distância global acima de 1.8% foram recuperadas como MOTUs distintas.

A Figura 4 apresenta as análises de distância intraespecíficas calculadas para as espécies de Penaeini a partir das quais verificou-se a existência de variação genética entre 0 – 28.5%, sendo a maior distância global encontrada em *P. semisulcatus*. Divergências genéticas profundas (>2%) também foram observadas em *F. brasiliensis*, *F. indicus*, *F. merguiensis*, *F. notialis*, *F. villosa*, *F. penicillatus*, *L. vannamei*, *M. japonicus*, *M. kerathurus*, *M. latisulcatus*, *M. plebejus* e *P. monodom*. Divergência genética menor que 2% e maior que 1% foi observada em *F. subtilis* (1,42%). Além disso, valores menores que um foram observados para os outros 9 táxons (Tabela S2, Material Suplementar).

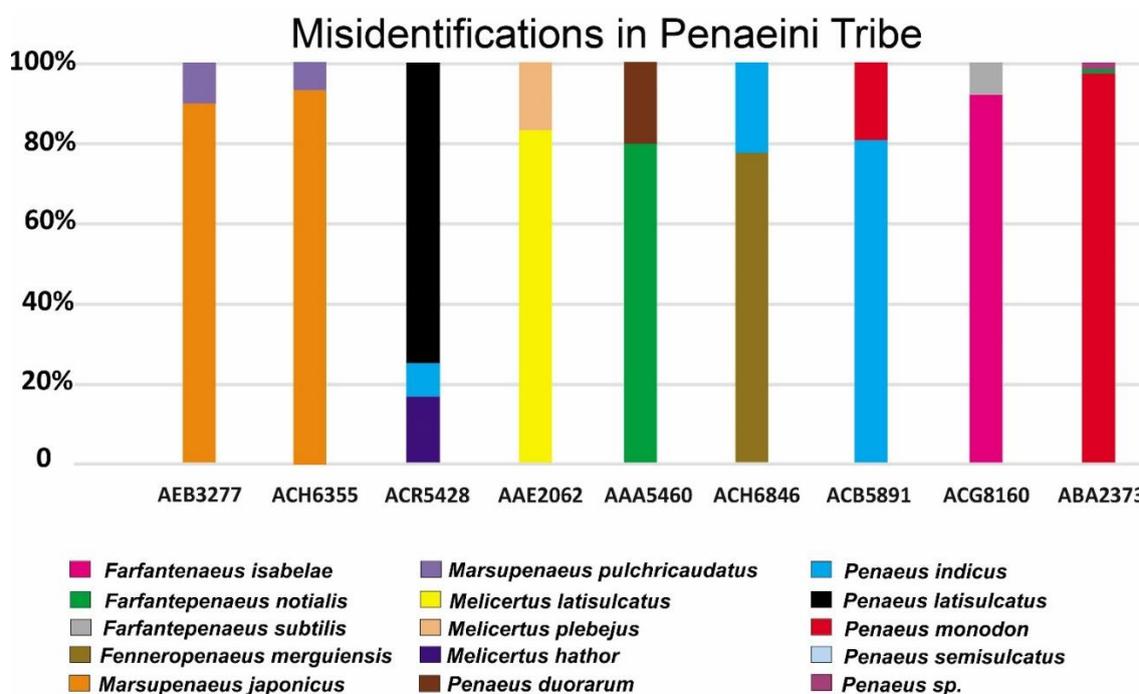


Figura 2. Ocorrência de erros de depósito registrados na plataforma BOLD para integrantes de Penaeini. O eixo X representa os BINs para os quais foram verificadas discrepâncias, enquanto que no eixo Y observamos os valores em porcentagem relacionados a quantidade de sequências discrepantes dentro dos BINs. Os nomes das espécies seguem as nomenclaturas utilizadas no BOLD.

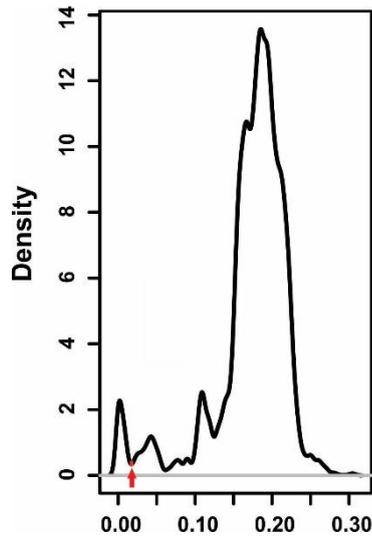


Figura 3. Limite potencial de treshold de 1.8% inferido para os representantes da tribo Penaeini a partir da função LocalMínima.

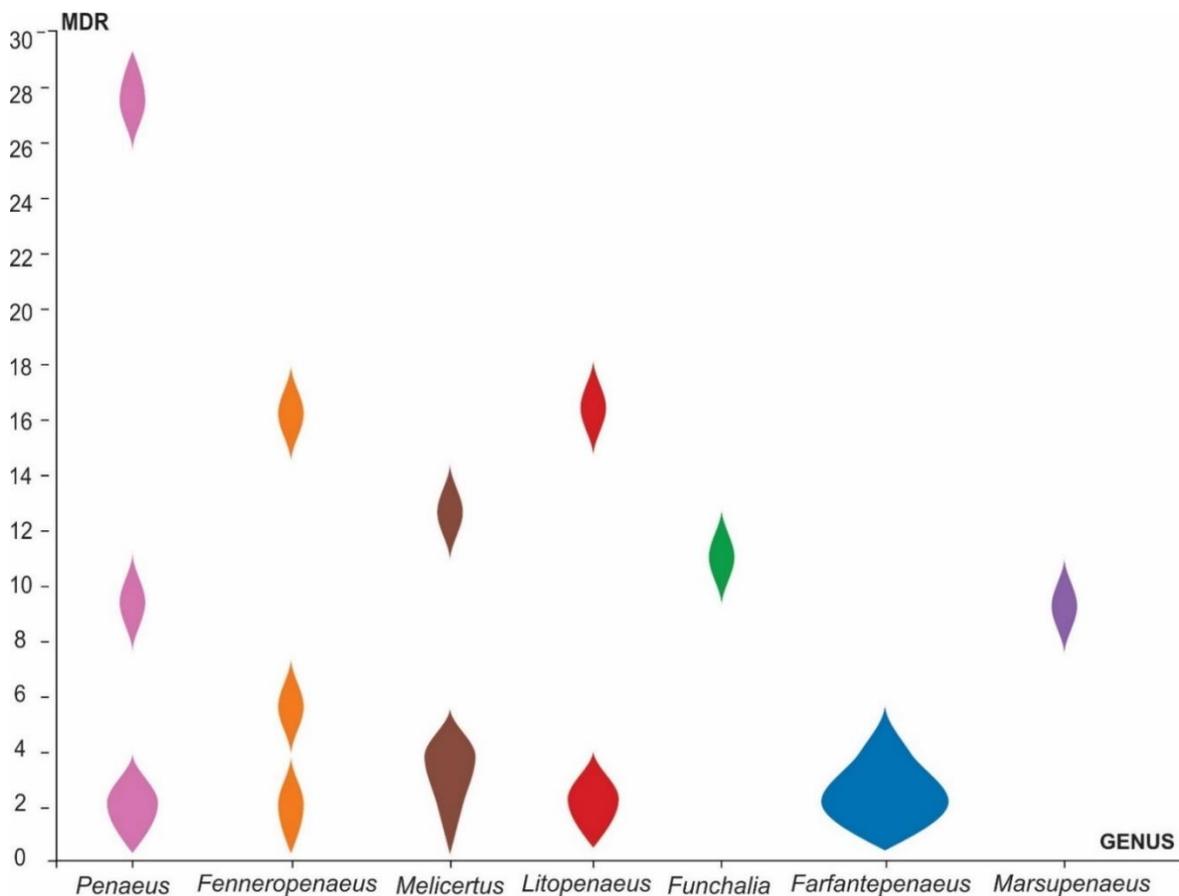


Figura 4. Representação das maiores distâncias genéticas intraespecíficas (MDR) calculadas para cada representante da Tribo Penaeini. No eixo X são apresentados os sete gêneros analisados, enquanto no eixo Y estão presentes os valores de distância correspondentes. Os violin plots representam a quantidade de espécies dos

gêneros numa determinada faixa de valores. Quanto mais largo o violin plot maior a quantidade de espécies para aquela distância.

A partir da análise de agrupamentos bayesianos realizada para identificação de grupos populacionais geneticamente distintos, verificamos a ocorrência de diferentes populações em Penaeini estruturadas nos oceanos Atlântico, Índico e Pacífico (Figura 5). Ilustramos a incidência de duas populações distintas em *F. aztecus*, *F. brasiliensis*, *F. isabelae*, *F. paulensis*, *F. notialis*, *L. setiferus*, *M. plebejus* e *M. kerathurus*; três em *F. indicus*, *M. japonicus* e *M. latisulcatus*; além de quatro populações em *F. merguiensis*, *L. vannamei*, *P. monodon* e *P. semisulcatus*. A maior parte delas encontra-se fortemente concentrada na região das províncias do Pacífico-Indo-Oeste (Figura 5).

Após a escolha das sequências que representavam cada população, o dataset final consistiu em 110 sequências com 550 pb. As análises filogenéticas em comparação com os métodos de delimitação identificaram de forma consistente 37 MOTUs para Penaeini com alto suporte filogenético (Figura 5). Verificamos que quatro dos sete gêneros analisados formavam clados monofiléticos, são eles: *Farfantepenaeus*, *Fenneropenaeus*, *Funchalia* e *Litopenaeus*, com suporte de PP = 1. Além disso, observamos que *Marsupenaeus* e *Melicertus* são possivelmente parafiléticos, enquanto *Penaeus stricto sensu* (*P. semisulcatus*, *P. monodon* e *P. sp.*) é claramente polifilético.

Os algoritmos implementados, GMYC e bPTP, produziram resultados contrastantes quando comparados ao sistema de identificação do BOLD, BIN, bem como quando comparados com a análise populacional realizada no BPEC. Porém, foram congruentes às relações de distância intraespecíficas e limiar de threshold calculados. Nesse sentido, populações estruturadas sinalizadas pelo BPEC que apresentaram distância genética acima do limiar de variação (1,8%) foram recuperadas pelos métodos de delimitação como MOTUs distintas, exceto para *F. notialis* e *F. duorarum*, as quais só apresentaram distância acima de zero quando avaliadas juntas conforme seguindo o padrão sugerido pelos BINs. Estas verificações sinalizam para

ocorrência de possíveis espécies crípticas entre diferentes espécies. Além de populações estruturadas como *F. paulensis* ou *M. latisulcatus*, que possuíam distância genética inferior ao limiar passando a agrupar único clado na topologia.

Os dois métodos de delimitação implementados apontam para incidência de grande subestimação da diversidade de espécies em Penaeini. Os dados sinalizam para possível ocorrência diversidade críptica em *Farfantepenaeus basiliensis* (2 MOTUs), *Farfantepenaeus notialis* (2 MOTUs), *Fenneropenaeus indicus* (4 MOTUs), *Fenneropenaeus merguensis* (2 MOTUs), *Litopenaeus vannamei* (3 MOTUs), *Marsupenaeus japonicus* (3 MOTUs), *Melicertus latisulcatus* (2 MOTUs), *Penaeus monodom* (3 MOTUs), *Penaeus semisulcatus* (4 MOTUs), (Figura 5).

0,98 foram colapsados. As cores dos ramos na árvore são congruentes as cores de cada círculo no mapa, os quais simbolizam as populações. Espécies com ramos em preto não foram representadas pelo BPEC. Os círculos que acompanham linhas tracejadas indicam a ocorrência de uma população em mais de uma província biogeográfica.

5. Discussão

5.1 Erros de Identificação e as Relações Sistemáticas da tribo

Este estudo representa o primeiro mapeamento genético global comparativo entre os representantes da tribo com um dos maiores potenciais econômicos para carcinicultura mundial. Ao avaliarmos os dados presentes no BOLD podemos constatar um alto número de sequências associadas com identificação potencialmente incorreta, 15 dos 24 táxons verificados, em sua maior parte envolvendo espécies amplamente comercializadas no mundo, como *F. merguensis*, *F. indicus* e *P. monodom*. Os dados chamam a atenção para a ocorrência de incongruências entre espécies filogeneticamente distantes (*F. indicus* e *P. monodom*) para as quais caracteres sobrepostos não são esperados (Perez-Farfante, 1969; Ma et al., 2011; Tsoi et al., 2014). Esta nova informação sugere que alguns fatores podem estar atuando na identificação errônea desse grupo, dentre eles, podemos elencar a utilização de chaves taxonômicas arbitrárias ou, principalmente a ausência de caracteres diagnósticos resolutivos para os diferentes estágios de vida no grupo (Lefébure et al., 2006; Ma et al., 2009; Cheng et al., 2018; Timm et al., 2019; França et al., 2019, 2020).

A identificação de espécies e linhagens, certamente tem acelerado as investigações sobre a padronização da biodiversidade a partir do sistema BIN vinculado a plataforma BOLD. Esta ferramenta que sinaliza para existência de erros de identificação, também possibilita a identificação casos de sinonímia e de espécies crípticas, por meio da categorização das sequências em MATCH, SPLIT, MERGE, MIXTURE (Hebert e Ratnasingham, 2003; Ratnasingham e Hebert, 2013). Sobre esse enfoque, uma mesma espécie que recebe nomes diferentes são agrupadas num mesmo BIN (MIXTURE) e, por isso, entendidas como espécies sinônimas. Assim como uma mesma espécie atribuída a BINs

diferentes (SPLIT) é apontada como detentora de uma possível espécie críptica, ou ainda espécies diferentes atribuídas a um mesmo BIN (MERGE) sinalizam erros de depósito ou identificação (Ratnasingham e Hebert, 2013). Nos nossos dados, verificamos a existência de diferentes MERGEs para Penaeini entre os integrantes do antigo gênero *Penaeus*, fato que tem refletido na difícil autenticação desses táxons (Hedges e Maxson, 1996; Lefébure et al., 2006). Nossas análises evidenciam que um acúmulo de registros equivocados, bem como, a presença de sinonímias, tem sido perpetuados dentro do grupo, conseqüentemente, levando a erros de registro nos bancos de dados de domínio público.

No que diz respeito aos aspectos filogenéticos, para os gêneros examinados, quatro formaram clados monofiléticos: *Farfantepenaeus*, *Fenneropenaeus*, *Funchalia* e *Litopenaeus* com altos valores de suporte (PP=1). *Marsupenaeus* e *Melicertus*, foram possivelmente parafiléticos e *Penaeus stricto sensu* (*P. semisulcatus*, *P. monodon* e *P. sp.*) foi considerado polifilético. Estes resultados estão em conformidade com estudos filogenéticos anteriores realizados com marcadores nucleares e mitocondriais (Maggioni et al., 2001; Lavery, 2004; Chan et al, 2008; Voloch et al., 2009; Ma et al., 2011; Cheng, 2018), exceto no que se refere ao parafiletismo de *Melicertus* e *Marsupenaeus* (Hurzaid et al., 2020). Em geral, a divisão de *Penaeus s.l.*, em dois clados (*Melicertus* + *Marsupenaeus* e *Fenneropenaeus* + *Farfantepenaeus* + *Litopenaeus* + *Penaeus s. s.*) e a condição não monofilética de *Penaeus s. s.* são sempre suportados (Maggioni et al., 2001; Lavery 2004, Chan et al, 2008; Voloch et al., 2009; Ma et al., 2011; Cheng, 2018, Hurzaid et al., 2020).

5.2 Diversidade Críptica da Tribo

Esta é a primeira vez que um valor limite é avaliado com base em dados empíricos para Penaeini. A partir da função LocalMínima o valor de threshold calculado para a tribo foi de 1.8% abaixo dos 2% comumente utilizados para discriminar espécies marinhas ou ainda dos 2,2% utilizados pelo BOLD para a diferenciação de linhagens, o que sinaliza para existência de uma elevada

subestimação da diversidade da tribo (Ward, 2005; Puckridge et al., 2013; Ratnasingham e Hebert, 2013). A validação de um limiar específico para cada grupo é importante devido às diferentes características entre os organismos e suas histórias evolutivas (Hebert et al., 2003). Em trabalhos com decápodes marinhos, é comum que as distâncias intraespecíficas para o gene COI permaneçam em até 2%, enquanto as distâncias interespecíficas para espécies congêneras sejam superiores a 5% podendo chegar até mais de 20% em alguns casos (Costa et al., 2007, Cheng et al., 2015; Carvalho-Batista, 2019). Para peneídeos a distância entre as espécies pode variar de 2,7% até mais de 28.5%, embora na maior parte, uma avaliação comparativa entre seus congêneres ajuda na definição de um melhor threshold (Lavery et al., 2004; Chan et al., 2008; Ma et al., 2009, 2011; Cheng et al., 2018, Hallim et al., 2021). Sob esse âmbito, encontramos distâncias genéticas consistentes com intervalos interespecíficos para decápodes penaeídeos (Cheng et al., 2018; Hurzaid et al., 2020; Halim et al., 2021).

A avaliação da diversidade de espécies a partir das análises populacionais, e dos métodos de delimitação revelou a incidência de uma alta diversidade críptica para a tribo Penaeini com 37 MOTU's detectadas. As possíveis espécies crípticas observadas envolveram diversos táxons (*Farfantepenaeus brasiliensis*, *Farfantepenaeus notialis*, *Fenneropenaeus indicus*, *Litopenaeus vannamei*, *Marsupenaeus japonicus*, *Melicertus latisulcatus*, *Penaeus monodon* e *P. semisulcatus*) extensamente distribuídos em todos os oceanos.

Uma correlação positiva entre o threshold, distâncias genéticas e a análise populacional feita no BPEC, pode ser observada entre os representantes dessa tribo. Nesse sentido, espécies com distância genética acima do limiar de 1,8% apresentaram grupos geográficos geneticamente distintos. *P. semisulcatus*, por exemplo, foi a que apresentou o maior valor de distância (28,5%), sendo subdividido em quatro populações que sinalizaram para a existência de quatro MOTU's pelos diferentes métodos de delimitação de espécies diferentes (com distância de 6,25% a 15,77% entre elas). Ademais, duas populações diferentes foram observadas para *F. brasiliensis* e *M. latisulcatus*; e três para *F. indicus*, *F. merguensis*, *L. vannamei*, *M.*

japonicus e *P. monodom*. Ao utilizarmos os métodos de delimitação para avaliar a diversidade deste grupo, constatamos a existência de espécies diferentes, evidenciando a alta ocorrência de diversidade críptica na tribo. Além disso, podemos destacar casos de paralelismos envolvendo MOTUs de *F. merguensis* e *F. indicus*.

Recentemente, Hurzaid e colaboradores (2020), usando genes mitocondriais e nucleares para 71 morfoespécies da família Penaeidae, revelaram 92 MOTU's de penaeídeos, distribuídas no Sudoeste Asiático. Nesse mesmo estudo, os autores indicaram haver grande subestimação de biodiversidade para estes organismos e uma alta incidência de espécies crípticas em *L. vannamei* e *P. monodom*. Nossos resultados confirmam as verificações de Hurzaid et al. (2020), mas ainda amplia os achados, considerando a nível mundial a ocorrência de outras linhagens crípticas, envolvendo *M. kerathurus* e *M. latisulcatus*, nunca antes detectada.

De modo geral, os métodos de delimitação de espécies (GMYC, bPTP e BINs), aliados a uma análise filogeográfica (BPEC), conseguiram capturar diferentes sinais, desde possíveis estruturações populacionais até sinalizar possíveis processos de especiação críptica. Estes algoritmos foram congruentes para a maior parte das espécies da tribo, no entanto espécies como *L. vannamei* e *P. semisulcatus* apresentaram muito mais MOTUs de acordo com o sistema do BOLD (BIN). Isso pode estar relacionado a diferentes regiões amplificadas que conseqüentemente podem gerar clusters diferentes (Ratnasingham e Hebert, 2013). Sob essa âmbito, a utilização integrada de diferentes metodologias como as aqui demonstradas pode ser uma alternativa poderosa para estudos que objetivam detectar, diversidade críptica, avaliar os níveis de variação genética dentro de grupos complexos com extensos bancos de dados (Hallim et al., 2021).

5.3 Distintos Padrões Biogeográficos de Penaeini

A região COI apresenta taxa de mutação relativamente mais lenta quando comparada a outros marcadores, nucleares (ex. microssatélites) e mitocondriais (ex. CytB, Dloop). Apesar disso, investigações com esse

marcador têm sido amplamente utilizadas no diagnóstico taxonômico de espécies e identificação de possíveis sinais de estruturação populacional (Timm et al., 2019; Hurzaid et al., 2020; Hallim et al., 2021). No presente estudo, pudemos constatar que as espécies de Penaeini distribuem-se em uma grande quantidade de populações mundialmente estruturadas, sendo 69% delas encontradas na região das províncias do Pacífico Indo-Oeste (IWP).

Muitas são as discussões a respeito dos processos que podem ter levado a grande diversidade de espécies na região do IWP (Hall 1998; Wilson e Rosen 1998; Briggs 1999; Crame e Rosen 2002; Mora et al. 2003). Para camarões penaeini estudos demonstraram que pontes terrestres e litorais comuns no IPW, formadas durante os períodos de resfriamento global e redução do nível do mar, permitiram que estes organismos ocupassem novas áreas, com subsequente isolamento das suas populações (Benzie et al. 2002; Waqairatu et al., 2012). Waqairatu et al (2012), verificaram a partir de sequências de microssatélites de *P. monodom* que as expansões populacionais na região datavam de 20.000 a 165.000 anos atrás, atravessando assim o período da era glacial do Pleistoceno. Tal descoberta corrobora com diversos outros estudos com decápodos, como para o camarão kumura *Penaeus japonicus* (Tsoi et al., 2005, 2007), camarão gigante de água doce *Macrobrachium rosenbergii* (Hurwood et al., 2014), caranguejo da lama *Scylla serrata* (Forsk. 1775) (Gopurenko et al., 1999) e, camarão mantis *Haptosquilla pulchella* (Miers 1880) para os quais populações estruturadas que compartilham sinais do Pleistoceno são observadas.

Semelhantemente, distintos padrões de estruturação populacional puderam ser sinalizados a partir de nossas análises do BPEC a Norte, Sul, Leste e Oeste do Pacífico Indo-Oeste. Estes padrões sinalizam que as espécies em Penaeini podem também compartilhar sinais de processos biogeográficos semelhantes ao das espécies até então estudadas. De modo que estes eventos podem ter contribuído para moldar a diversidade do grupo e permitir a formação de diferentes populações em *F. indicus* (3), *F. merguensis* (4), *L. vannamei* (4), *M. japonicus* (3), *M. latisulcatus* (3), *P. monodom* (4), *P. semisulcatus* (6) nas províncias do Pacífico (Bellwood et al., 2004; Barber and Bellwood, 2005; Allan, 2016; Hallin et al., 2021).

Verificamos que 31% dos táxons contemplados, ocorrem entre as províncias do Atlântico compreendendo as espécies *F. brasiliensis*, *F. isabelae*, *F. paulensis*, *F. subtilis* e *F. notialis*. Atualmente, as principais barreiras ao fluxo de espécies no Atlântico no sentido Norte e Sul são a plumas de água doce formadas pelas descargas dos rios Amazonas e Orinoco (Muller-Karger et al., 1988), as quais marcam a divisão das províncias biogeográficas do Caribe e do Brasil, e contribuem para formação de espécies irmãs (Briggs & Bowen, 2013; Tonnen et al., 2016). Estudos recentes têm revelado que esse filtro atuou em eventos cladogenéticos para diferentes táxons, como ouriços do mar dos gêneros *Echinometra*, (McCartney et al., 2000), e peixes recifais como o *Acanthurus coeruleus* (Rocha, 2002), assim como, em camarões peneídeos (*X. kroyeri*, Carvalho-Batista et al., 2019).

Além disso, também pudemos observar a ocorrência de duas populações de *L. setiferus* no Atlântico Norte Ocidental, por não apresentar distância genética acima do limiar de 1,8%, de modo que consideramos que estas duas populações tratavam-se de populações estruturadas. Segundo Ball e Chapman (2003) as grandes populações de *L. setiferus* provavelmente estiveram em contato recentemente e por isso, ainda não produziram diferenciações acentuadas. Em contra partida, para *F. notialis* e *F. duorarum* juntos apresentaram divergência genética elevada (2,4%), entretando a análise separada dessas espécies não apresentou nenhum sinal populacional. Timm e colaboradores (2019) verificaram a partir da análise dos genes 12 S, 16S e COI, a formação de uma única MOTU para *F. notialis* e *F. duorarum*, de modo a não conseguir diferenciar essas duas espécies em seu estudo, o que levaram os autores a considerarem a atuação da Corrente de Loop (“loop corrent”), do golfo do México até a Flórida, na mistura de *F. notialis* com *F. duorarum* no limite de suas respectivas cadeias do sul e do norte no Golfo do México dificultando, com isso a separação dessas espécies (Ordóñez-López 2006, Timm et al., 2019). Além disso, sugerem que a ruptura entre *F. notialis* e *F. duorarum* pode não ser verdadeira, o que explicaria o acúmulo de confusões taxonômicas, inclusive o fato das duas serem pouco diferenciadas na plataforma BOLD (Timm et al., 2019).

Por fim, constatamos a presença de populações estruturadas em *F.*

isabellae, *F. paulensis* e *F. subtilis* na província do Brasil, Atlântico Sul,. Nossos resultados estão em conformidade com outros estudos (Gusmão et al., 2005; Teodoro et al., 2016), que também observaram a ocorrência de diferentes populações para Penaeini localizadas no litoral sul e sudeste brasileiro, as quais podem ser explicadas, pela existência de difentes barreiras biogeográficas marinhas, como direção de correntes marinhas, gradientes de temperatura, áreas de ressurgência, diferentes formações geológicas, assim como, isolamentos por distância, que podem ter moldado a diversidade desse grupo levando à estruturação de suas populações (Teodoro, 2016).

5.4 Implicações para o Manejo e Conservação

Observamos uma grande subestimação da diversidade entre os representantes da tribo Penaeini, principalmente para espécie de elevado valor comercial o que implica diretamente no manejo desses organismos, uma vez que, por possuírem grande similaridade fenotípica, podem estar sofrendo declínios populacionais nos mais diversos níveis, através da sobrepesca e introdução de espécies exóticas. Além disso, a ausência de conhecimento sobre a divergência genética em nível intra e inrerespecífico, dificulta manejos efetivos e o estabelecimento de estratégias de defeso, que possam nortear e subsidiar tomadas de decisão em relação ao estado taxonômico e conservação dessas espécies (Costa et al., 2007, Barbieri et al., 2016; Simbine et al., 2018).

Verificamos a ocorrência de várias espécies fora de seus limites de distribuição natural, por exemplo, *L. vannamei*, nativa do Pacífico oriental e *P. monodom* e *P. semisulcatus* que têm sua origem e distribuição atrelada ao Indo-Pacífico. Isso acontece devido ao fato destes organismos serem globalmente utilizados em programas de melhoramento da aquicultura. No entanto, tal utilização se torna alvo de preocupação diante de um cenário de alta diversidade críptica, devido, até o momento, pouco se saber dos níveis de diferenciação genética entre estoques nativos e cativos (Alam, 2015). Isso pode acarretar em diversas consequências, tanto em populações naturais, uma vez que, se organismos cultivados ao interagirem com a fauna local podem levar a redução da biodiversidade em função da competição, que pode

levar a extinção ou hibridização, levando a um processo de fusão. (Sousa, 2018; Tahim, Damaceno e Araújo, 2019).

A existência de espécies crípticas entre organismos tão valorizados, constitui um risco exponencial para a produção mundial, uma vez que casos de introdução de espécies exóticas que dizimam a fauna local, já são documentados para crustáceos comerciais em várias localidades (Baht e Singh, 2014; Tiwari, 2015; Simbine et al., 2018). Uma vez introduzida acidental ou deliberadamente, as espécies podem trazer patógenos, competir com as nativas pelos mesmos recursos, além da contaminação genética por possíveis processos de hibridização (Chame, 2009; Barbieri, Coa, Rezende, 2016). Registros da captura de camarões penaeídeos nativos da costa do Sol em Moçambique, mostraram que a ocorrência da espécie exótica introduzida *M. dobsoni* tem gerado diminuição nas capturas de espécimes de *F. indicus*, em todas as artes de pesca artesanal (Simbine et al., 2018).

Nossos resultados, portanto, constituem uma base fundamental de informação sobre o conhecimento da diversidade genética de Penaeini, podendo nortear a elaboração de estratégias para estudos futuros, nos mais diversos níveis (taxonômicos, filogenéticos e conservacionistas) que podem nortear a carcinicultura desse grupo mundialmente. Acessar a correta identificação das espécies e seus níveis de variabilidade genética, torna-se o alicerce central para a confecção de unidades de manejo, gestão e conservação não só para esse grupo, mas também para outras espécies que desempenham papéis funcionais e econômicos como Penaini (Hallim et al., 2021).

5.5 Considerações Finais

Ao acessarmos a diversidade genética e filogenética através de um mapeamento genético global de representantes da Tribo Penaini conseguimos fornecer uma visão geral das informações disponíveis para Penaeini na plataforma BOLD além de diagnosticar uma grande diversidade oculta e possíveis estoques estruturados em várias províncias e ecorregiões

biogeográficas do mundo. Nossos resultados podem ser utilizados para mitigar o déficit Linneano - a lacuna de conhecimento - entre as espécies formalmente descritas e o número de espécies existentes. Além disso, verificamos que o uso de métodos de delimitação de espécies (GMYC, bPTP e BINs), aliados a ferramentas filogeográficas como o BPEC e a análise de distâncias genéticas podem capturar diferentes sinais, de estruturação populacional, e sinalizar processos de especiação críptica. Assim, sugerimos que abordagens integradas podem ser uma poderosa ferramenta para estudos que objetivam detectar níveis de variação genética dentro da tribo. Nossos resultados ressaltam também a necessidade de revisões taxonômicas para o grupo, principalmente utilizando ferramentas integrativas, para que possam servir de alicerces no gerenciamento desses estoques de forma efetiva, uma vez que são altamente explorados mundialmente.

Referências

- Abbas, E. M.; Geba, K. M.; Sharawy, Z. Z. (2018). Molecular and biometric characterizations of the Western king prawn *Melicertus latisulcatus* (Kishinouye, 1896) in the Egyptian Red Sea. **Egyptian Journal of Aquatic Biology & Fisheries Zoology**, v. 22, n. 1, p. 1-14.
- Abdul-Aziz, M. A. et al. (2015). Population structure of the Indonesian giant tiger shrimp *Penaeus monodon*: a window into evolutionary similarities between paralogous mitochondrial DNA sequences and their genomes. **Ecology and Evolution**, v. 5, n. 17, p. 3570–3584
- Alam, M. M.; Westfall, K. M.; Pálsson, S. (2015). Mitochondrial DNA variation reveals cryptic species in *Fenneropenaeus indicus*. **Bull Mar Sci.** 91:1, 15–31.
- Alam, M. M. M.; Cross, M. D. S. T.; Pálson, S. (2016). Mitochondrial DNA variation reveals distinct lineages in *Penaeus semisulcatus* (Decapoda, Penaeidae) from the Indo-West Pacific Ocean. **Marine Ecology**, v. 38, n. 124, p.06.
- Alves, A. S. et al. (2013). Exotic crustaceans of the Turkish coast. **Arthropods**, v. 2, n. 1, p. 20-25.
- Baldwin, J. D. et al. (1998). Molecular phylogeny and biogeography of the marine shrimp *Penaeus*. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 10, n. 3, p. 399–407.
- Ball, A. O. & Chapman R. W. (2003). Population genetic analysis of white shrimp, *Litopenaeus setiferus*, using microsatellite genetic markers. **Molecular Ecology**, v. 12, p. 2319–2330.
- Barbieri, E., Coa, F., Rezende, K. F. O. (2016). The Exotic Species *Litopenaeus vannamei* (Boone, 1931) Occurrence in Cananeia, Iguape and Ilha Comprida Lagoon Estuary Complex. **Boletim do Instituto de Pesca**, v. 42, n. 2, p. 479-485.
- Barrett, S., Charlesworth, D. (2019). Efeitos de uma mudança no nível de

- endogamia na carga genética. **Nature**, v. 352, p. 522-524.
- Benzie, J. A. H. et al. (2002). Mitochondrial DNA variation in Indo-Pacific populations of the giant tiger prawn, *Penaeus monodon*. **Molecular Ecology**, v. 11, p. 2553–2569.
- Bhattacharya, S. et al. (2015). Outbreak of Methicillin Resistant Staphylococcus aureus in Neonatal Intensive Care Unit in a Tertiary Care Hospital in Kolkata. **IOSR Journal of Dental and Medical Sciences**, v. 13, n. 4, p. 63-67.
- Bhat, V., Singh, T. (2014). **Introduction of Exotic Aquatic Species for Aquaculture in India: Some Perspectives**. book: Aquaculture: New Possibilities and Concerns Edition.
- Birben, U. (2019). The effectiveness of Protected Areas in Biodiversity Conservation: The Case of Turkey. **CERNE**, v. 25, n. 4, p. 424-438.
- Burkenroad, M.D. (1983) Natural classification of Dendrobranchiata, with a key to recent genera. In: Schram, F.R. (Ed), Crustacean Issues I. **Crustacean Phylogeny**. A.A. Balkema, Rotterdam, pp. 279–290.
- Burkenroad, M. D. (1963). "The evolution of the Eucarida (Crustacea, Eumalacostraca), in relation to the fossil record". **Tulane Studies in Geology**, v. 2, n. 1, p. 1–17.
- Brandão M. C. et al. (2016). Estimating diversity of crabs (Decapoda: Brachyura) in a no-take marine protected area of the SW Atlantic coast through DNA barcoding of larvae. **Systematics and Biodiversity**, v. 14, n. 3, p. 123-130.
- Briggs, J. C. (1995). **Global biogeography**, p. 455. Elsevier, Amsterdam.
- Briggs, J. C. (1999). Coincident biogeographic patterns: Indo-western Pacific Ocean. **Evolution**, v. 53, p. 326–335.
- Briggs, J. C.; Bowen, B. W. (2013). Marine shelf habitat: biogeography and evolution. **Journal of Biogeography**, v. 40, n. 6, p. 1023-1035
- Brown, S.D.J. et al. (2012). Spider: an R package for the analysis of species identity and evolution, with particular reference to DNA barcoding. **Molecular Ecology Resources**.
- Camargo, T. R. Et al. (2017). Sperm ultrastructure of shrimp from family Penaeidae (Crustacea: Dendrobranchiata) in a phylogenetic context. **Arthropod Structure & Development** xxx. 1:13.
- Čandek, K., & Kuntner, M. (2014). DNA barcoding gap: reliable species identification over morphological and geographical scales. **Molecular Ecology Resources**, v. 15, n. 2, p. 268–277.
- Carvalho-Batista A. et al. (2019). A multigene and morphological analysis expands the diversity of the seabod shrimp *Xiphopenaeus* Smith, 1869 (Decapoda: Penaeidae), with descriptions of two new species. **Scientific Reports**, v. 22, n. 10, p. 1263.
- Carvalho-Batista A. et al. (2020). Validation of *Xiphopenaeus dincao* Carvalho-Batista, Terossi, Zara, Mantelatto & Costa and *Xiphopenaeus baueri* Carvalho-Batista, Terossi, Zara, Mantelatto & Costa (Decapoda: Penaeidae) from western Atlantic. **Zootaxa**, v. 4772, n. 3, p. 597–599.
- Chame, M. (2009). Espécies Exóticas Invasoras que Afetam a Saúde Humana. **Ciência e Cultura**, v. 61, n. 1, p. 1234.
- Chan, T.Y. et al. (2008) Phylogenetic relationships among the genera of the Penaeidae (Crustacea:Decapoda) revealed by mitochondrial 16S rRNA gene sequences. **Zootaxa**, v. 1694, n. 38, p. 50.
- Cheng, J. Sha, Z. & Liu, R. (2015). DNA barcoding of genus *Metapenaeopsis* (Decapoda: Penaeidae) and molecular phylogeny inferred from mitochondrial and nuclear DNA sequences. **Biochemical Systematics and Ecology**, v. 61, p. 376–384.
- Cheng, J. et al. (2018). Mitochondrial phylogenomics reveals insights into

- taxonomy and evolution of Penaeoidea (Crustacea: Decapoda). **Zoologica Scripta**, v. 47, n. 5, p. 582–594.
- Coates, A. G. (1992). Closure of the Isthmus of Panama: The near-shore marine record of Costa Rica and western Panama. **Bulletin of the Geological Society of America**, v. 104, p. 814-828.
- Costa, R.C. et al. (2007). Abundance and ecological distribution of the shrimp *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862) (Decapoda: Penaeidae) in the northern Coast of São Paulo State, Brazil. **Gulf and Caribbean Research**, v. 19, p. 33-41.
- Dall, W., Hill, B. J., Rothlisberg, N. W., Staples, D. J. (1990). **The biology of the Penaeidae**. San Diego: Academic Press, (Advances in marine biology, v. 27, p. 504.
- De Croos, M. D. S., & Pálsson, S. (2010). Mitochondrial DNA variation and population genetic structure of white shrimp *Fenneropenaeus indicus* along the coastal belt of Sri Lanka. **Aquatic Living Resources**, v. 23, n. 3, p. 315–323.
- Drummond, A. J., Rambaut, A. (2007). BEAST: Bayesian Evolutionary Analysis by Sampling Trees. **BMC. Evolutionary Biology**, v. 7, n.1, p. 214.
- Drummond A. J. et al. (2012). Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. **Molecular Biology and Evolution**, v. 22, n. 8, p. 1185-1192.
- FAO (2018). The state of World fisheries and aquaculture. Food And Agriculture Organization Of The United Nations – Fao. Rome: FAO, 17. Available from: <http://www.fao.org/in-action/globefish/market-reports/resource-detail/en/c/1155754/>.
- FAO (2018). El estado mundial de la pesca y la acuicultura 2018. Cumplir los objetivos de desarrollo sostenible. Roma. Licencia: CC BY-NC-SA 3.0 IGO.
- FAO (2019). Fisheries and Aquaculture Department. Statistics. Organização Das Nações Unidas Para Alimentação E A Agricultura. Faostat. Dados. Disponível em <<http://www.fao.org/faostat/es/#data>> Acesso em: 24 de agosto de 2020.
- Folmer, O., Black, M. B., ..., Vrijenhoek, R. C. (1994). DNA primers for amplification of mitochondrial Cytochrome C oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. **Molecular marine biology and biotechnology**, v. 3, n. 5, p. 294-9.
- Frankham, R., Ballou, J. D., Briscoe, D. A. (2002). **Introduction to Conservation Genetics**. Cambridge University Press, UK.
- Frankham, R., Ballou, J. D., Briscoe, D. A. (2004). **A primer of conservation genetics**. Cambridge, UK Cambridge Univ. Press, 617p.
- França, N. F. C. et al. (2019). *Farfantepeneaeus subtilis* (Pérez-Farfante, 1967) and *F. brasiliensis* (Latreille, 1817) (Decapoda, Penaeidae): Ontogenetic comparison using the combined analysis of secondary sexual characters and molecular markers. **Fisheries Research**, v. 216, p. 89–95.
- França, N. F. C., Moraes, A. B., Carvalho-Batistab, A., Melo, M. C. R. B., López-Grecoc, L., Mantelattod, F. L., Freire, F. A. M. (2020). Filling biogeographic gaps about the shrimp *Farfantepeneaeus isabelae* Tavares & Gusmão, 2016 (Decapoda: Penaeidae) in South America. **Zootaxa**, 4718: 4: 497–508.
- Fujisawa, T., & Barraclough, T. G. (2013). Delimiting Species Using Single-Locus Data and the Generalized Mixed Yule Coalescent Approach: A Revised Method and Evaluation on Simulated Data Sets. **Systematic Biology**, v. 62, n.5, p. 707–724
- Galal-Khallaf A., Ardura A., Mohammed-Geba K. Borrell Y.J. & Garcia-Vazquez E., (2014). DNA barcoding reveals a high level of mislabeling in Egyptian fish filets. **Food Control**, v. 46, p. 441–445.
- Hall, TA (1999). BioEdit: um editor de alinhamento de sequência biológica amigável

- e programa de análise para Windows 95/98 / NT. **Nucleic Acids Symp. Ser.**, v. 41, p. 95–98.
- Hendrickx, M.E. (1995). Checklist of brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda) from the eastern tropical Pacific. **Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Biologie**, v. 65, p. 125-150.
- Hebert, P. D. N. et al. (2003). Biological identifications through DNA barcodes. **Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences**, v. 270, p. 313–321.
- Hedges, S. B., Maxson, L. R. (1996). RE: Molecules and morphology in amniote phylogeny. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 6, p. 312–314.
- Hinckerson, M.J. et al. (2010). Phylogeography's past, present and future: 10 years after Avise, 2000. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 54, p. 291-301.
- Hillis, D. M., Moritz, C. & Mable, B. K. (eds.). (1996). **Molecular systematics**. 2^a ed. Sinauer, Sunderland, MA, EUA.
- Huelsenbeck, J. P. et al. (2001). Bayesian inference of phylogenetic trees. **Bioinformatics**, v. 17, n. 8, p. 754–755.
- Hurzaid, A. et al. (2020). Molecular phylogeny and diversity of penaeid shrimps (Crustacea: Decapoda) from South-East Asian Waters. **Zoologica Scripta**, v. 20, p. 1–18.
- Jacobina, U. P. et al. (2018). DNA barcode sheds light on systematics and evolution of neotropical freshwater trahiras. **Genetica**, v. 146, n. 6, p. 505-515
- Kubo, I. (1949). Studies on penaeids of Japan and its adjacent waters. **Journal of the Tokyo University of Fisheries**, v. 36, p. 178–192.
- Kumar, A. et al. (2018). Effect of salinity and alkalinity on responses of halophytic grasses *Sporobolus marginatus* and *Urochondra setulosa*. **Indian Journal of Agricultural Sciences**, v. 88, n. 8, p. 149-157
- Lavery, S. et al. (2004) Phylogenetic relationships and evolutionary history of the shrimp genus *Penaeus s.l.* derived from mitochondrial DNA. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 31, p. 39–49.
- Lanfear, R. et al. (2012). Partition Finder: combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses. **Molecular Biology and Evolution**, v. 29, n. 6, p. 1695–1701.
- Lanfear, R., Frandsen, P.B., Wright, A.M., Senfeld, T. & Calcott, B. (2016) Partition Finder 2: new methods for selecting partitioned models of evolution for molecular and morphological phylogenetic analyses. **Molecular Biology and Evolution**, v. 34, p. 772–773.
- Leakey, R. & R. Lewin. (1995). **The Sixth Extinction: Biodiversity and its Survival**. Phoenix, London. Account of the biodiversity crisis written for a general audience.
- Leigh, J. W.; Bryant, D. (2015). Popart: full-feature software for haplotype network construction. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 6, n. 9, p. 1110–1116.
- Lefébure, T. et al. (2006). Phylogeography of a subterranean amphipod reveals cryptic diversity and dynamic evolution in extreme environments. **Molecular Ecology**, v. 15, p. 1797–1806.
- Liao, P., et al. (2010). Historical spatial range expansion and a very recent bottleneck of *Cinnamomum kanehirae* Hay. (Lauraceae) in Taiwan inferred from nuclear genes. **BMC Evolutionary Biology**, v. 10, n. 1, p. 124.
- Ma, K. Y., Chan, T. Y., & Chu, K. H. (2009). Phylogeny of penaeoid shrimps (Decapoda: Penaeoidea) inferred from nuclear protein-coding genes. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 53, n. 1, p. 45–55.
- Ma, K. Y., Chan, T. Y., Chu, K. H. (2011). Refuting the six-genus classification of *Penaeus s.l.* (Dendrobranchiata, Penaeidae): a combined analysis of

- mitochondrial and nuclear genes. **Zoologica Scripta**, v. 40, p. 498–508.
- Maggioni, R., Rogers, A.D. & Maclean, N. (2000). Evolutionary Genetics of Brazilian *Farfantepenaeus* and *Litopenaeus*. Unpublished. Nei, M. & Kumar, S. **Molecular evolution and phylogenetics**. Oxford University Press, Oxford, 333 pp.
- Maggioni, R., Rogers, A.R., Maclean, N. & D’Incao, F. (2001) Molecular phylogeny of western Atlantic *Farfantepenaeus* and *Litopenaeus* shrimp based on mitochondrial 16 rRNA partial sequences. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 18, p. 66–73.
- Maggioni A. P. (2013). Are hospitalized or ambulatory patients with heart failure treated in accordance with European Society of Cardiology guidelines? Evidence from 12,440 patients of the ESC Heart Failure Long-Term Registry. **Eur J Heart Fail**, v. 15, n. 10, p. 1173-1184.
- Manolopoulou, I. et al. (2011). A Bayesian approach to phylogeographic clustering. **Interface focus**, v. 1, p. 909-921.
- Mao et al. (2016). Sequencing of complete mitochondrial genome of sword prawn *Parapenaeopsis hardwickii* (Miers) (Crustacea, Decapoda, Penaeidae). **Mitochondrial DNA Part B**, v. 1, n. 1, p. 259-260.
- Martins et al. (2018). Phylogenetic structure of communities between temperate and tropical regions: Exploring patterns through literature datasets. **Acta Oecologica**, v. 91, p. 30–34.
- Mayr, E. (1963). **Animal Species and Evolution**. Harvard University Press, Cambridge, 797pp.
- May-Kú, M. A., and Ordóñez-López, U. (2006). Spatial patterns of density and size structure of penaeid shrimps *Farfantepenaeus brasiliensis* and *Farfantepenaeus notialis* in a hypersaline lagoon in the Yucatán Peninsula, Mexico. **Bulletin of Marine Science**, v. 79, p. 259–271.
- McCartney, M.A., Keller, G., Lessios, H.A. (2000). Dispersal barriers in tropical oceans and speciation of Atlantic and eastern Pacific *Echinometra* sea urchins. **Molecular Ecology**, v. 9, n. 9, p. 1391–1400.
- Mondal, D.; Mandal, N. (2020). Molecular phylogeny of mitochondrial DNA: Shrimp species identification by multiplex and real-time PCR. **Food Control**, v. 108, p. 106868.
- Mora, C. & Zapata, F. A. (2013). **The Balance of Nature and Human Impact** (ed. K. Rohde) 239–257.
- Muller-Karger, F.E., McClain, C.R., Richardson, P.L. (1988). The dispersal of the Amazon’s water. **Nature**, v. 6168, p. 56–59.
- Negri, M., Lemaitre, R., Mantelatto, F.L. (2014). Molecular and morphological resurrection of *Clibanarius symmetricus* (Randall, 1840), a cryptic species hiding under the name for the “thin stripe” hermit crab *C. vittatus* (Bosc, 1802) (Decapoda: Anomura: Diogenidae). **Journal of Crustacean Biology**, v. 34, n. 6, p. 848-861.
- Orme, D. et al. (2013). The caper package: comparative analysis of phylogenetics and evolution in R. **R package version**, v. 5, n. 2, p. 1–36.
- Oey, L-Y.; Ezer, T.; Lee, H.C. (2005). **Loop Current, rings and related circulation in the Gulf of Mexico: A review of numerical models and future challenges**. In: Sturges, W.; Lugo-Fernandez, A. (Eds.). **Circulation in the Gulf of Mexico: Observations and Models**. Washington, DC, American Geophysical Union. Geophysical Monograph Series, v. 161, p. 31-56.
- Pérez-Farfante, I. (1967). A new species and two new subspecies of shrimp of the genus *Penaeus* from western Atlantic. **Proceedings of the Biological Society of Washington**, v. 80, p. 83–100.
- Pérez-Farfante, I. (1969). Western Atlantic shrimps of the genus *Penaeus*. **Fishery**

- Bulletin**, v. 67, p. 461-591.
- Pérez-Farfante, I. & Kensley, B. (1997). **Penaoid and sergestoid shrimps and prawns of the world. Keys and diagnoses for the families and genera.** Memories of the Muséum Nationale d'Histoire Naturelle, Paris, vol175.
- Pérez-Castañeda, R., and Defeo, O. (2000). Population structure of the penaeid shrimp *Farfantepenaeus notialis* in its new range. **Bulletin of Marine Science**, v. 67, p. 1069–1074.
- Palumbi, S., & Benzie, J. (1991). Large mitochondrial DNA differences between morphologically similar penaeid shrimp. **Molecular Marine Biology and Biotechnology**, v. 1, n. 1, p. 27–34.
- Palumbi, S.R. (1994). Genetic divergence, reproductive isolation, and marine speciation. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, v. 25, p. 547–572.
- Pons, J.; et al. (2006). P. Sequence-based species delimitation for the DNA taxonomy of undescribed insects. **Systematic biology**, v. 55, n. 4, p. 595–609.
- Primack, R. B. (2002). **Essentials of Conservation Biology**, 3. ed. Sinauer, Sunderland, MA.
- Puckridge, M., et al. (2012). Cryptic diversity in flathead fishes (Scorpaeniformes: Platycephalidae) across the Indo-West Pacific uncovered by DNA barcoding. **Molecular Ecology Resources**, v. 13, n. 1, p. 32–42.
- Puillandre, N. et al. (2012). Automatic Barcode Gap Discovery for primary species delimitation. **Molecular Ecology**, v. 21, n. 8, p. 1864–1877.
- Quan, J. et al. (2001). Note: Low genetic variation of *Penaeus chinensis* as revealed by mitochondrial COI and 16S rRNA gene sequences. **Biochemical Genetics**, v. 39, p. 279–284.
- Rambaut A. (2009). **FigTree versão 1.3.1**. Disponível em: <http://tree.bio.ed.ac.uk/>
- Ratnasingham, S., Hebert, P. D. N. (2007). BARCODING, BOLD : The Barcode of Life Data System (www.barcodinglife.org). **Molecular Ecology Notes**, v. 7, p. 355–364.
- Ratnasingham, S., Hebert, P. D. N. (2013). A DNA-Based Registry for All Animal Species: The Barcode Index Number (BIN) System. **PLoS ONE**, v. 8, n. 8, p. 66213.
- Rocha, L.A. et al. (2002). Adult habitat preferences, larval dispersal, and the comparative phylogeography of three Atlantic surgeonfishes (Teleostei: Acanthuridae). **Molecular Ecology**, v. 11, n. 2, p. 243–252.
- Rodriguez-Rey, G. T., Hartnoll R. G.; Solé-Cava, A. M. (2016). Genetic structure and diversity of the island-restricted endangered land crab, *Johngarthia lagostoma* (H. Milne Edwards, 1837). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 474, p. 204–209.
- Rousseeuw, P. J. (1987). Silhouettes: A Graphical Aid to the Interpretation and Validation of Cluster Analysis. *Comput. Appl. Matematic*. 20, 53-65.
- Revell, L. J. (2012). phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). **Methods in Ecology and Evolution**, v. 3, n. 2, p. 217–223.
- Sakai, K. & Shinomiya S. (2011). Preliminary Report On Eight New Genera Formerly Attributed To *Parapenaeopsis* Alcock, 1901, Sensu Lato (Decapoda, Penaeidae). **Crustacean**, v. 84, n. 4, p. 491-504.
- Sajeela, K.A. et al. (2019). New insights from nuclear and mitochondrial markers on the genetic diversity and structure of the Indian white shrimp *Fenneropenaeus indicus* among the marginal seas in the Indian Ocean. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 136, p. 53–64.
- Santos, R. C. et al. (2017). Evaluation of the Management Plan for Penaeid

- Shrimps In the Continental Shelf of Sergipe, Brazil. **B. Inst. Pesca**, v. 43, n. 3, p. 308 – 321.
- Schlotterer, C. (2004). The evolution of molecular markers: just a matter of fashion? **Nature Reviews Genetics**, v. 5, p. 63-9.
- Simões, S. M. (2012) **Estrutura da comunidade e biologia reprodutiva dos camarões marinhos (Penaeidea e Caridea), no Complexo Baía-Estuário de Santos e São Vicente/SP, Brasil**. Tese de Doutorado Universidade Estadual Paulista – UNESP.
- Simbine, L. et al. (2018). *Metapenaeus dobsoni* (Miers, 1878), an alien Penaeidae in Mozambican coastal waters: confirmation by mtDNA and morphology analyses. **WIO. Journal of Marine Science**, v. 17, n. 1, p. 1-12.
- Spielmann, G. et al. (2018). Comparison of three DNA marker regions for identification of food relevant crustaceans of the order Decapoda. **European Food Research and Technology**, v. 18, p. 3199.
- Souza, R. N. (2018). **Densidade de Estocagem do Camarão Marinho (Litopenaeus vannamei) em Viveiros Escavados em Águas Oligohalinas**. Monografia apresentada ao Curso de Zootecnia no Centro de Ciências Agrárias da Universidade Federal da Paraíba.
- Stamatakis, A. (2014). RAxML version 8: A tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. **Bioinformatics**, v. 30, n. 9, p. 1312–1313.
- Stanhope, M.J.; Connelly, M.M.; Hartwick, B. (1992). Evolution of a crustacean chemical communication channel: behavioral and ecological genetic evidence for a habitat-modified, race-specific pheromone. **Journal of Chemical Ecology**, v. 18, p. 1871–1887.
- Stewart, J. R. et al. (2010). Refugia revisited: Individualistic responses of species in space and time. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biology Sciences**, v. 277, n. 1682, p. 661–671.
- Sunnucks P. (2000). Efficient genetic markers for population biology. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 15, n. 5, p. 199-203.
- Tahim, E. F., Damaceno, M. N., Araújo, I. F. (2019). Trajetória Tecnológica e Sustentabilidade Ambiental na Cadeia de Produção da Carcinicultura no Brasil. **Revista de Economia e Sociologia Rural**, v. 57, n. 1.
- Tamura, K. et al. (2013). MEGA6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. **Molecular Biology and Evolution**, v. 30, n. 12, p. 2725–2729.
- Tavares, C., Gusmão, J., (2016). Description of a new Penaeidae (Decapoda: Dendrobranchiata) species, *Farfantepenaeus isabelae* sp. nov. **Zootaxa**, 4171, 505–516.
- Team, R. C. (2019) **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Templeton, A.R.; Boerwinkle, E.; Sing, C.F. (1987). A cladistic analysis of phenotypic associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping. I. Basic theory and an analysis of alcohol deshydrogenase activity in *Drosophila*. **Genetics**, v. 117, p. 343-351.
- Teodoro S.S.A., Terossi, M., Mantelatto, F.L., Costa, R.C. (2016). Discordance in the identification of juvenile pink shrimp (*Farfantepenaeus brasiliensis* and *F. paulensis*: Family Penaeidae): An integrative approach using morphology, morphometry and barcoding. **Fisheries Research**, v. 183, p. 244–253
- Timm et al. (2019) A tree money grows on: the first inclusive molecular phylogeny of the economically important pink shrimp (Decapoda: *Farfantepenaeus*) reveals cryptic diversity. **Invertebrate Systematics**, v. 33, p. 488–500.
- Titus, B. M., Daly, M., & Exton, D. A. (2015). Do reef fish habituate to diver presence? Evidence from two reef sites with contrasting historical levels of

- SCUBA intensity in the Bay Islands, Honduras. **PloS One**, v. 10, n. 3, p. 145.
- Tiwari, S. (2000). Introduction of exotic species of shrimp in shrimp culture potential of India. **Marine Science**, v. 14, n. 003.
- Toonen, R.J. et al. (2016) Biogeography, Marine. In: Kliman, R.M. (ed.), **Encyclopedia of Evolutionary Biology**, v. 1, p. 166–178.
- Thorne, J. L. & Kishino, H. (2002). Divergence time and evolutionary rate estimation with multilocus data. **Systematic Biology**, v. 51, n. 5, p. 689-702.
- Tong, J.G., Chan, T.Y. & Chu, K.H. (2000) A preliminary phylogenetic analysis of *Metapenaeopsis* (Decapoda: Penaeidae) based on mitochondrial DNA sequences of selected species from the Indo-West Pacific. **Journal of Crustacean Biology**, v. 20, p. 541–549.
- Tsang, L. M. et al. (2012). Zoogeography of intertidal communities in the west Indian Ocean as determined by ocean circulation systems: Patterns from the *Tetraclita* barnacles. **PLoS ONE**, v. 7, n. 9, p. 120.
- Tsoi, K. H., Wang, Z. Y., and Chu, K. H. (2005). Genetic divergence between two morphologically similar varieties of the kuruma shrimp *Penaeus japonicus*. **Marine Biology**, v. 147, p. 367–379.
- Tsoi, K. H., Chan, T. Y., and Chu, K. H. (2007). Molecular population structure of the kuruma shrimp *Penaeus japonicus* species complex in western Pacif. **Marine Biology**, v. 150, p. 1345–1364.
- Tsoi, K. et al. (2014). Verification of the cryptic species *Penaeus pulchricaudatus* in the commercially important kuruma shrimp *P. japonicus* (Decapoda: Penaeidae) using molecular taxonomy. **Invertebrate Systematics**, v. 28, n. 5, p. 476-490.
- Voloch, C., Solé-Cava, A.M. (2005). Genetic structure of the sea-bob shrimp (*Xiphopenaeus kroyeri* Heller, 1862; Decapoda, Penaeidae) along the Brazilian southeastern coast. **Genetics and Molecular Biology**, v. 28, n. 2, p. 254-257.
- Voloch, C.M., Freire, P.R. & Russo, C.A.M. (2009) Molecular phylogeny and divergence time estimates of Penaeid Shrimp Lineages (Decapoda: Penaeidae). **Zootaxa**, v. 2107, p. 41–52.
- Voris, H. K. (2000). Maps of Pleistocene sea levels in Southeast Asia: Shorelines, river systems and time durations. **Journal of Biogeography**, v. 27, n. 5, p. 1153–1167.
- Wang, P. et al. (2020). Fine-Scale Population Genetic Structure and Parapatric Cryptic Species of Kuruma Shrimp (*Marsupenaeus japonicus*), Along the Northwestern Pacific Coast of China. **Front Genet**, v. 1, p. 118.
- Ward, R. D. et al. (2005). DNA barcoding Australia's fish species. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 360, n. 1462, p. 1847–1857.
- Waugh, J. (2007). DNA barcoding in animal species: progress, potential and pitfalls. **Bio Essays**, v. 29, n. 2, p. 188–197.
- Waqairatu, S. S. et al. (2012). Genetic analysis of Black Tiger shrimp (*Penaeus monodon*) across its natural distribution range reveals more recent colonization of Fiji and other South Pacific islands. **Ecology and Evolution**, v. 2, n. 8, p. 2057–2071
- Yang, C-H., Cha, Z., Chan, T., Liu, R. (2014). Molecular phylogeny of the deep-sea penaeid shrimp genus *Parapenaeus* (Crustacea: Decapoda: Dendrobranchiata). **Zoologica Scripta**, 00, 000–000.
- Yokoyama, Y. et al. (2000). Timing of the Last Glacial Maximum from observed sea-level minima. **Nature**, v. 406, p. 713–716.
- Yoo H. S. et al. (2006). DNA barcoding Korean birds. **Molecules and Cells**, v. 22, n. 3, p. 323–327.

- You, E.-M., et al. (2008). Microsatellite and mitochondrial haplotype diversity reveals population differentiation in the tiger shrimp (*Penaeus monodon*) in the Indo-Pacific region. **Animal Genetics**, v. 39, n. 3, p. 267–277.
- Zhao, L. et al. (2018). New Insights into the Changes of the Proteome and Microbiome of Shrimp (*Litopenaeus vannamei*) Stored in Acidic Electrolyzed Water Ice. **Journal of Agricultural and Food Chemistry**, v. 66, n. 19, p. 4966-76, 2018.
- Zhang, J. et al. (2013). A general species delimitation method with applications to phylogenetic placements. **Bioinformatics**, v. 29, n. 22, p. 2869–2876.
- Zhong, S., Zhao, Y., Zhang, G. (2018). The first complete mitochondrial genome of *Melicertus* from *M. latisulcatus* (Decapoda: Penaeidae). **Mitochondrial Dna Part B: Resources**, v. 3, n. 2, p. 788–789.
- Zhong, S., Zhao, Y., Zhang, G. (2019). The complete mitochondrial genome of *Metapenaeopsis mogiensis* (Decapoda: Penaeidae). **Mitochondrial DNA Part B**, v. 4, n. 1, p. 35-36.

Conclusão

De modo geral encontra-se depositada no BOLD uma grande quantidade de informações para camarões da tribo Penaeini. Nossas análises apontam para um alto número de sequências associadas a uma identificação potencialmente incorreta, bem como para existência de sinônimos entre as espécies depositadas na plataforma. Além disso, observamos a possibilidade de haver uma alta diversidade críptica em *Farfantepenaeus brasiliensis* (2 MOTUS), *Fenneropenaeus indicus* (3 MOTUS), *Fenneropenaeus merguensis* (3 MOTUS), *Litopenaeus vannamei* (3 MOTUS), *Penaeus monodon* (4 MOTUS) e *P. semisulcatus* (4 MOTUS) ou ainda a ocorrência de populações estruturadas nos diferentes oceanos ao redor do mundo. A partir destes resultados destacamos a importância de mais estudos genéticos, que utilizem ferramentas analíticas para a discriminação de espécies complexas, acrescentando a eles outros marcadores e metodologias de análise populacional. Também sugerimos a confecção de novas chaves taxonômicas para o grupo levando em conta abordagens genéticas e estudos de cunho taxonômico para avaliação morfológica e molecular. Esperamos que esses resultados possam ser fontes valiosas de informações no desenvolvimento de medidas de conservação que visem a manutenção desses estoques genéticos altamente explorados mundialmente.

Material Suplementar

Tabela S1: Representação dos erros de depósito e sinônimos encontrados no BOLD para espécies da tribo Penaeini. A tabela ilustra como as informações são encontradas na plataforma dentro de cada BIN que representa as MOTUs.

BIN	GENUS	SPECIES	IDENTIFICATION
ACD1635, ADE1047	<i>Farfantepenaeus</i>	<i>Farfantepenaeus brasiliensis</i> ; <i>Penaeus brasiliensis</i>	Synonymys
AAF7078	<i>Farfantepenaeus</i>	<i>Farfantepenaeus californiensis</i> ; <i>Penaeus californiensis</i>	Synonymys
AAA5460	<i>Farfantepenaeus</i>	<i>Farfantepenaeus notialis</i> ; <i>Penaeus duorarum</i> ; <i>Penaeus notialis</i> ; <i>Penaeus nr. notialis</i> LT-2018	Deposit Error
AAM8135	<i>Farfantepenaeus</i>	<i>Farfantepenaeus aztecus</i> ; <i>Penaeus aztecus</i>	Synonymys
ACS3877	<i>Farfantepenaeus</i>	<i>Penaeus subtilis</i> ; <i>Penaeus subtilis complex sp. morfotipo II</i> ; <i>Farfantepenaeus subtilis</i>	Synonymys
ACG8160	<i>Farfantepenaeus</i>	<i>Penaeus isabelae</i> ; <i>Penaeus subtilis complex sp. morfotipo I</i>	Deposit Error
ACH6846	<i>Fenneropenaeus</i>	<i>Fenneropenaeus merguiensis</i> ; <i>Penaeus indicus</i> ; <i>Penaeus merguiensis</i> ; <i>F. aff. merguiensis</i> CIFEFGB-D-026	Deposit Error
AAD3903	<i>Fenneropenaeus</i>	<i>Fenneropenaeus merguiensis</i> ; <i>Penaeus merguiensis</i>	Synonymys
ACB5891	<i>Fenneropenaeus</i>	<i>Fenneropenaeus indicus</i> ; <i>Penaeus indicus</i> ; <i>Fenneropenaeus merguiensis</i> ; <i>Penaeus monodon</i>	Deposit Error
ACC3635	<i>Litopenaeus</i>	<i>Penaeus setiferus</i> ; <i>Litopenaeus setiferus</i>	Synonymys
ADC8547	<i>Litopenaeus</i>	<i>Penaeus stylirostris</i> ; <i>Litopenaeus stylirostris</i>	Synonymys
AAF0656	<i>Marsupenaeus</i>	<i>Marsupenaeus japonicus</i> ; <i>Penaeus japonicus</i>	Synonymys
ACH6355	<i>Marsupenaeus</i>	<i>Penaeus japonicus</i> ; <i>Marsupenaeus japonicus</i> ; <i>Penaeus pulchricaudatus</i>	Deposit Error

AEB3277				
AAB4142	<i>Melicertus</i>	<i>Melicertus kerathurus</i> ; <i>Penaeus kerathurus</i>	Synonymys	
ACR5428	<i>Melicertus</i>	<i>Penaeus latisulcatus</i> ; <i>Penaeus hathor</i> ; <i>Melicertus latisulcatus</i> ; <i>Penaeus japonicus</i>	Deposit Error	
AAE2062	<i>Melicertus</i>	<i>Melicertus plebejus</i> ; <i>Melicertus latisulcatus</i> ; <i>Penaeus latisulcatus</i>	Deposit Error	
ABA2373	<i>Penaeus</i>	<i>Penaeus monodon</i> ; <i>Penaeus sp.</i> ; <i>Penaeus aff. monodon CIFEFGB-D-027</i> ; <i>Penaeus semisulcatus</i> ; <i>Penaeus aff. monodon CIFEFGB-D-024</i>	Deposit Error	

Tabela S2: Distâncias genéticas de espécies de camarão Penaeini.

GENUS	SPECIES	SEQ	PB	MDR	DMG
<i>Funchalia</i>	<i>F. villosa</i>	5	618	10,1	4,1
<i>Farfantepenaeus</i>	<i>F. aztecus</i> *	11	606	0,3	0,1
<i>Farfantepenaeus</i>	<i>F. brasiliensis</i> *	84	548	3,2	1,1
<i>Farfantepenaeus</i>	<i>F. californiensis</i>	4	672	0,2	0,1
<i>Farfantepenaeus</i>	<i>F. isabelae</i> *	12	540	0,1	0,1
<i>Farfantepenaeus</i>	<i>F. notialis/duorarum</i> *	47	565	2,4	0,7
<i>Farfantepenaeus</i>	<i>F. paulensis</i> *	47	565	0,7	0,4
<i>Farfantepenaeus</i>	<i>F. subtilis</i> *	28	560	1,47	0,2
<i>Fenneropenaeus</i>	<i>F. indicus</i> *	200	581	16,5	6,5
<i>Fenneropenaeus</i>	<i>F. merguensis</i> *	61	557	5,4	2,5
<i>Fenneropenaeus</i>	<i>F. penicillatus</i>	4	764	1,2	0,6
<i>Litopenaeus</i>	<i>L. setiferus</i> *	50	652	0,4	0,1
<i>Litopenaeus</i>	<i>L. stylirostris</i>	2	560	0,0	0,0
<i>Litopenaeus</i>	<i>L. vannamei</i> *	143	618	17,2	2,1
<i>Marsupenaeus</i>	<i>M. japonicus</i> *	54	504	8,3	4,1
<i>Melicertus</i>	<i>M. kerathurus</i> *	98	493	2,05	0,1
<i>Melicertus</i>	<i>M. latisulcatus</i> *	16	594	13,3	5,1
<i>Melicertus</i>	<i>M. longistylus</i>	7	632	0,1	0,04
<i>Melicertus</i>	<i>M. plebejus</i> *	12	602	2,7	1,2
<i>Penaeus</i>	<i>P. monodon</i> *	103	609	19,8	5,5

<i>Penaeus</i>	<i>P. semisulcatus</i> *	199	512	28,5	25,1
<i>Penaeus</i>	<i>P. esculentus</i>	5	653	0,3	0,1
<i>Penaeus</i>	<i>Penaeus sp.</i>	6	657	0,9	0,4

PB = Pares de Base; SEQ = Quantidade de Sequências; DMG = Distância Média Global; MDR = Maiores Distâncias entre Regiões, * Espécies consideradas para as Análises Populacionais.