

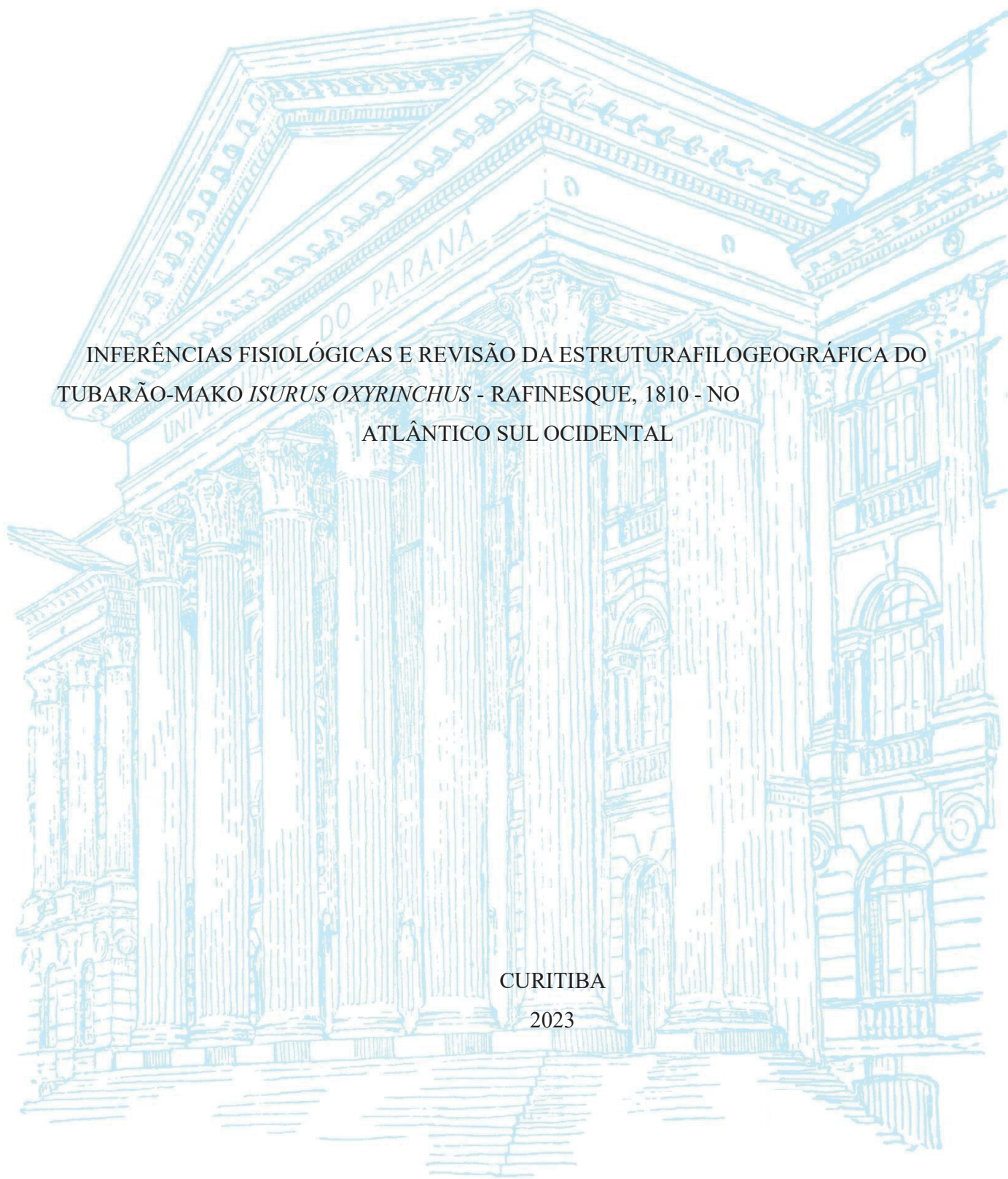
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

EDUARDO RUFINO DE SENNA GASTAL

INFERÊNCIAS FISIOLÓGICAS E REVISÃO DA ESTRUTURAFILOGEOGRÁFICA DO
TUBARÃO-MAKO *ISURUS OXYRINCHUS* - RAFINESQUE, 1810 - NO
ATLÂNTICO SUL OCIDENTAL

CURITIBA

2023



EDUARDO RUFINO DE SENNA GASTAL

INFERÊNCIAS FISIOLÓGICAS E REVISÃO DA ESTRUTURA FILOGEOGRÁFICA DO
TUBARÃO-MAKO *ISURUS OXYRINCHUS* - RAFINESQUE, 1810 - NO ATLÂNTICO SUL OCIDENTAL

Dissertação de mestrado apresentada como requisito parcial à obtenção
do grau de Mestre em Zoologia, no Programa de Pós-Graduação em Zoologia,
Setor de Ciências Biológicas, da Universidade Federal do Paraná.

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Natascha Wosnick
Coorientador: Prof. Dr. João Bráullio de Luna Sales

CURITIBA

2023

DADOS INTERNACIONAIS DE CATALOGAÇÃO NA PUBLICAÇÃO (CIP)
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
SISTEMA DE BIBLIOTECAS – BIBLIOTECA DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Gastal, Eduardo Rufino de Senna

Inferências fisiológicas e revisão da estrutura filogeográfica do tubarão-mako *Isurus oxyrinchus* – Rafinesque, 1810 – no Atlântico Sul Ocidental / Eduardo Rufino de Senna Gastal. – Curitiba, 2023.
1 recurso on-line : PDF.

Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Zoologia.

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Natascha Wosnick.
Coorientador: Prof. Dr. João Bráullio de Luna Sales.

1. Pesca. 2. Tubarão (Peixe). 3. Estresse (Fisiologia). 4. Biodiversidade (Conservação). I. Wosnick, Natascha. II. Sales, João Bráullio de Luna. III. Universidade Federal do Paraná. Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Zoologia. IV. Título.

Bibliotecária: Giana Mara Seniski Silva CRB-9/1406



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
SETOR DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO ZOOLOGIA -
40001016008P4

TERMO DE APROVAÇÃO

Os membros da Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-Graduação ZOOLOGIA da Universidade Federal do Paraná foram convocados para realizar a arguição da Dissertação de Mestrado de **EDUARDO RUFINO DE SENNA GASTAL** intitulada: **INFERÊNCIAS FISIOLÓGICAS E REVISÃO DA ESTRUTURA FILOGEOGRÁFICA DO TUBARÃO-MAKO ISURUS OXYRINCHUS (RAFINESQUE, 1810) NO ATLÂNTICO SUL OCIDENTAL**, sob orientação da Profa. Dra. NATASCHA WOSNICK, que após terem inquirido o aluno e realizada a avaliação do trabalho, são de parecer pela sua APROVAÇÃO no rito de defesa.

A outorga do título de mestre está sujeita à homologação pelo colegiado, ao atendimento de todas as indicações e correções solicitadas pela banca e ao pleno atendimento das demandas regimentais do Programa de Pós-Graduação.

CURITIBA, 27 de Fevereiro de 2023.

Assinatura Eletrônica
28/02/2023 09:49:58.0

NATASCHA WOSNICK
Presidente da Banca Examinadora

Assinatura Eletrônica
28/02/2023 08:54:57.0

PATRICIA CHARVET
Avaliador Externo (UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ)

Assinatura Eletrônica
27/02/2023 13:43:20.0

RENATA DALDIN LEITE
Avaliador Externo (UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ)

Assinatura Eletrônica

27/02/2023 13:32:16.0
JOÃO BRÁULLIO DE LUNA SALES
Coorientador(a) (15001016)

Avenida Cel Francisco H Santos, s/n - CURITIBA - Paraná - Brasil

CEP 81531-980 - Tel: (41) 3361-1641 - E-mail: pgzoo@ufpr.br

Documento assinado eletronicamente de acordo com o disposto na legislação federal Decreto 8539 de 08 de outubro de 2015.

Gerado e autenticado pelo SIGA-UFPR, com a seguinte identificação única: 259306

Para autenticar este documento/assinatura, acesse <https://www.prppg.ufpr.br/siga/visitante/autenticacaoassinaturas.jsp> e insira o código 259306

Dedico este trabalho à minha mãe que foi minha maior apoiadora durante todo este processo, à minha vó, Dona Carmem (*in memorian*), que não poderá ver a finalização desta etapa, mas me ensinou a sempre viver a vida de maneira feliz e confiante de nós mesmos, e, principalmente ao meu pai, Cláudio Gastal (*in memorian*), meu colega de profissão. No percorrer desta etapa, não houve um único dia em que não desejei poder ter teus conselhos, teu direcionamento e teu amparo, mas nós dois, como biólogos, sabemos que a morte faz parte do ciclo natural das coisas vivas. Espero um dia ser um biólogo tão bom quanto tu, até melhor, como tu mesmo me encorajaria a ser. Amo vocês.

AGRADECIMENTOS

Agradeço à minha família, meu porto seguro, este bando de malucos que se amam e que me apoiaram sempre e sempre, principalmente à minha mãe, que me deu as melhores condições, afeto e suporte por toda essa grande jornada.

À Nata, a Boss, que me convidou para tentar seguir este caminho com ela, o que foi uma luz em um dos meus momentos mais sombrios dos últimos anos e que foi uma grande mentora e parceira, que na verdade, praticamente me orienta desde 2016 e sem ela eu não estaria onde estou hoje.

Ao Bráullio por ter aceitado que eu tomasse frente neste projeto quando ainda não me conhecia direito e que foi um parceiro no desenvolvimento deste trabalho sempre com bom humor.

Aos membros da banca examinadora por terem aceitado meu convite para avaliarem este trabalho. Sua competência, conhecimentos, comentários e críticas serão essenciais para o desenvolvimento do melhor trabalho possível e de minha formação como pesquisador.

Aos meus amigos de fé, da esgrima, do Discord, do colégio, da graduação, da vida. Vocês seguiram comigo e sempre me deram forças para seguir em frente.

A todo pessoal da Zoo que entrou e sofreu comigo nas disciplinas, sempre apoiando uns aos outros, mesmo que devido a pandemia nos vimos em pessoa muito pouco, formamos laços. Em especial, para a minha panelinha do RS, Douglas e Claudiele.

Aos meus amigos e companheiros de pós-graduação espalhados pelo Brasil e mundo, com os quais dividi sofrimentos e conquistas com grande solidariedade.

À Aline, Daniel e Valkiria que foram meus pontos de descanso e convívio social no Paraná e nas jornadas até Curitiba.

À Magali pelo treinamento físico, mental e emocional, tão necessário neste período.

A alguns amigos mais do que especiais, que merecem mais um agradecimento por terem acompanhado tão de perto as felicidades, dificuldades, lutas, sofrimentos e conquistas que foram esses últimos dois anos. Vocês tiveram uma importância sem igual para que eu pudesse permanecer firme durante tudo isso então, muitíssimo obrigado Guto, Mala, Jero, Gabi, Rolinha, Rigotti, Jess, Rita, Mok, Grunha, Júlio, Léo, Amanda, Rafa, Joana, Juju, Be e todo pessoal do Disc.

Ao meu super e maravilhoso Shark Squad: Nata, Re, Elo, Ana, Samuka, Thomaz, Léo, Pati e Rachel. Da costa de Matinhos até a Espanha, vocês são simplesmente incríveis, um grupo que dá gosto de trabalhar junto e conviver. Vocês são uma inspiração para mim e espero que ainda venham muitos trabalhos, campos e congressos juntos.

Ao Osmar, Nato, Seu Ângelo, Dona Sandra, Marquinhos, Joel, Lu, Tego, Mari e demais pescadores e filetadores da comunidade de pescadores de Matinhos pela amizade e troca de conhecimentos que deixaram os momentos em campo tão divertidos e também pela parceria, sem a qual esse trabalho e muitos outros não seria possível.

À UFPR e o Programa de Pós-Graduação em Zoologia pela oportunidade, infraestrutura e recursos para que fosse possível realizar essa pesquisa.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior pela bolsa concedida.

À minha avó, Dona Carmem (*in memoriam*), a pessoa mais cheia de vida e autoestima que eu já conheci.

Ao meu pai, Professor Doutor Cláudio Vinícius de Senna Gastal Júnior (*in memoriam*), o maior e melhor biólogo e pai que eu já conheci. Se não fosse por tua influência direta desde que eu era pequeno, eu não teria esse grande amor pela natureza e ciência e não estaria onde estou hoje. Obrigado por tudo.

Agradeço a todas aquelas pessoas que de alguma maneira contribuíram no desenvolvimento deste trabalho e na minha vida neste período.

E por fim, agradeço ao meu eu destes últimos três difíceis anos por, apesar de todas decepções, dores e obstáculos, em nenhum momento cogitou desistir de nada.

“O que fazemos na vida ecoa pela eternidade”

Maximus - Gladiador

“[...] but no matter how much it hurts, how dark it gets or no matter how far you fall, you are never out of the fight.”

Marcus Luttrell – O Grande Herói

RESUMO

O tubarão-mako (*Isurus oxyrinchus*) é um predador pelágico muito ativo, de hábito oceânico-costeiro. A espécie é comumente capturada por frotas industriais de pescaria de espinhel e muito visada na pesca esportiva. Também pode ser capturada mais próxima da costa por pescarias artesanais. A espécie encontra-se classificada como “Em Perigo” pela União Internacional para a Conservação da Natureza (IUCN) e é categorizada como “Criticamente em Perigo” na Lista Nacional de Espécies Ameaçadas de Extinção por conta dos preocupantes declínios populacionais nos últimos anos e a contínua sobre-exploração em várias regiões do planeta. Perante este cenário crítico, são essenciais estudos sobre as características biológicas e ecológicas desta espécie, assim como suas respostas às ações antrópicas desde o nível de indivíduos até o nível populacional, em diferentes escalas temporais. Tendo isto em mente, o presente trabalho buscou, através da utilização de ferramentas fisiológicas e genéticas, elucidar algumas destas questões. Para isso, o capítulo 1 desta dissertação analisou as concentrações e correlações de marcadores de estresse e energéticos em indivíduos de *I. oxyrinchus* mortos capturados em rede de emalhe no litoral do Paraná. Os resultados mostraram valores elevados para a maioria dos marcadores, bem como algumas correlações interessantes. Também, somados as comparações realizadas, concluiu-se que a rede de emalhe é um método de captura potencialmente letal para a espécie. Já o capítulo 2 efetuou análises de variabilidade genética e filogeografia, utilizando o gene citocromo oxidase subunidade I (COI), de amostras de diversos países e regiões do globo de *I. oxyrinchus* publicadas em banco de dados, com o intuito de avaliar a diversidade genética e a estruturação populacional a nível global da espécie. Foi verificado que a diversidade genética da espécie, mundialmente, é relativamente alta e não há, aparentemente, estruturação populacional. Trata-se de uma única população homogeneizada e com fluxo gênico entre si. No entanto, algumas regiões podem, por algum fator, estar presenciando o início de um processo de estruturação. Assim sendo, este trabalho demonstra que é vital a elaboração de medidas mitigatórias efetivas para as diversas modalidades de pesca que afetam esta espécie e a necessidade de um manejo colaborativo internacional adequado, bem como esforços significativos regionais e locais para a conservação desta tão explorada espécie.

Palavras-chave: conservação; panmixia; fisiologia; pesca; estresse de captura.

ABSTRACT

The shortfin-mako shark (*Isurus oxyrinchus*) is a highly active pelagic predator with an oceanic-coastal habitat. This species is frequently caught by industrial longline fisheries and is also a popular target for sport fishing. It can also be captured by artisanal fisheries closer to the coast. The International Union for Conservation of Nature (IUCN) has classified the species as "Endangered," while Brazil's National List of Endangered Species categorizes it as "Critically Endangered" due to alarming population declines in recent years and ongoing overexploitation in various regions of the world. Given this critical situation, it is necessary to conduct studies on the biological and ecological characteristics of this species, including its responses to human-induced changes at both the individual and population levels over different time scales. With this in mind, the objective of this study was to use physiological and genetic tools to shed light on some of these questions. Chapter 1 of this dissertation analyzed the concentrations and correlations of stress and energetic markers in deceased individuals of *I. oxyrinchus* captured in gillnets off the coast of Paraná. The results revealed elevated values for most of the markers and highlighted some interesting correlations. Additionally, it was concluded that gill nets pose a significant threat to the species, as evidenced by the lethal capture rates. In Chapter 2, we conducted analyses of genetic variability and phylogeography using the cytochrome oxidase subunit I (COI) gene. We examined *I. oxyrinchus* samples from different countries and regions worldwide, utilizing data from a published database. The aim was to evaluate the genetic diversity and global population structure of the species. The findings indicated relatively high genetic diversity throughout the species' range, suggesting a single, homogenized population with gene flow. However, certain regions may be showing signs of an incipient structuring process. These results underscore the need for effective mitigation measures across various fishing methods impacting this species, as well as the importance of international collaborative management and concerted regional and local efforts for its conservation. Overall, this work highlights the urgency of addressing the conservation of this heavily exploited species through comprehensive measures, while emphasizing the significance of international cooperation and regional/local conservation initiatives.

Keywords: conservation; panmixia; physiology; fisheries; capture stress.

LISTA DE FIGURAS
INTRODUÇÃO GERAL

Figura 1. Localização do estado do Paraná no Brasil (verde). Em destaque, o litoraldo estado (vermelho) e o local onde as amostras utilizadas no capítulo 1 foram obtidas (triângulo preto) 16

Figura 2. Tubarão-mako (*Isurus oxyrinchus*). Ilustração por Marc Dando 18

Figura 3. Desenho esquemático indicando os órgãos relacionados aos marcadores do presente estudo e sua posição relativa em um tubarão: A, coração; B, fígado; C rim. 20

Figura 4. Desenho esquemático indicando parte da musculatura longitudinal de um tubarão. 21

Figura 5. Desenho esquemático indicando a posição das brânquias em um tubarão. 23

CAPÍTULO 1 – ANÁLISE COMPARATIVA DO ESTRESSE DE CAPTURA EM *ISURUS OXYRINCHUS* (RAFINESQUE, 1810): EFEITOS DE PESCA ARTESANAL EM UM PREDADOR DE TOPO PELÁGICO E ENDOTÉRMICO

Figura 1 Concentrações médias de fósforo, lactato e ureia no soro de tubarões-mako capturados com redes de emalhe por frotas artesanais 49

Figura 2. Concentrações médias de colesterol total, glicose e triglicerídeos no soro de tubarões-mako capturados com redes de emalhe por frotas artesanais 50

Figura 3. Correlação entre o biomarcador lactato e o biomarcador energético colesterol total para a espécie *Isurus oxyrinchus*. Coeficiente de correlação representado por R². 50

Figura 4. Correlação entre o biomarcador lactato e o biomarcador energético glicose para a espécie *Isurus oxyrinchus*. Coeficiente de correlação representado por R² 51

Figura 5. Correlação entre o biomarcador fósforo e o biomarcador energético triglicerídeos para a espécie *Isurus oxyrinchus*. Coeficiente de correlação representado por R² 51

CAPÍTULO 2 – ESTRUTURAÇÃO POPULACIONAL DE UM PREDADOR DE TOPO COM AMPLA DISTRIBUIÇÃO E ALTA CAPACIDADE DE DESLOCAMENTO: *ISURUS OXYRINCHUS* (RAFINESQUE, 1810), UM ÚNICO ESTOQUE?

Figura 1 Rede de haplótipos construída a partir de uma porção do gene COI com base em uma árvore de máxima verossimilhança gerada utilizando-se o modelo evolutivo de K80+G. As cores representando cada localidade utilizada no presente estudo bem como a proporção de cada haplótipo é indicada na imagem. As letras correspondem às seguintes populações. A: Atlântico Norte (EUA)+Canadá; B: México; C: Cabo Verde; D: África do Sul; E: Pará; F: São Paulo; G: Santa Catarina; H: Rio Grande do Sul; I: Peru; J: Omã; K: Indonésia; L: Índia; M: Taiwan; N: Turquia; O: Malta; P: Itália; Q: Austrália; R: Nova Zelândia; 75

Figura 2. Mapa de locais onde foram amostradas as sequências utilizadas neste trabalho (pontos vermelhos). Pontos em terra (cinza) quando não especificado onde no país ou cidade, ou, quando a amostra foi retirada de algum ponto comercial em terra. Brasil

em destaque (verde). Mapa elaborado utilizando o programa QGIS (QGIS Development Team, 2023).....	76
--	----

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1 – ANÁLISE COMPARATIVA DO ESTRESSE DE CAPTURA EM *ISURUS OXYRINCHUS* (RAFINESQUE, 1810): EFEITOS DE PESCA ARTESANAL EM UM PREDADOR DE TOPO PELÁGICO E ENDOTÉRMICO

Table 1. Marcadores de sangue avaliados no presente estudo, juntamente com dados publicados anteriormente sobre *Isurus oxyrinchus*. ^a Wells et al. 1986; ^b Hight et al. 2007; ^c Marshall et al. 2012. ^d French et al. 2015; ^e Otway 2020 48

CAPÍTULO 2 – ESTRUTURAÇÃO POPULACIONAL DE UM PREDADOR DE TOPO COM AMPLA DISTRIBUIÇÃO E ALTA CAPACIDADE DE DESLOCAMENTO: *ISURUS OXYRINCHUS* (RAFINESQUE, 1810), UM ÚNICO ESTOQUE?

Tabela 1. Índices de diversidade genética de uma porção do gene mitocondrial COI de *Isurus oxyrinchus* para cada região amostrada e total: N, número de amostras de cada região; Hap, número de haplótipos presentes em cada região; H, diversidade de haplótipos; sd, desvio padrão; π , diversidade nucleotídica; D de Tajima (Tajima, 1989); *F_s* de Fu (Fu, 1997). Valor de significância P<0.05 76

Tabela 2. Comparação par a par das regiões amostradas da estatística Fst. Em negrito, valores significativos (P<0.01) 78

Tabela 3. Valor de AMOVA das populações de *Isurus oxyrinchus*, referentes às 18 localidades disponíveis no Genbank 79

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO GERAL	14
1.1 ELASMOBRÂNQUIOS E A PESCA COMERCIAL.....	14
1.2 CARACTERIZAÇÃO DA PESCA ARTESANAL DO PARANÁ	15
1.3 O TUBARÃO-MAKO (<i>ISURUS OXYRUNCUS</i>).....	17
1.4 FISIOLOGIA E SUA APLICABILIDADE PARA O MANEJO PESQUEIRO ...	19
1.3.1 Ureia.....	20
1.3.2 Lactato.....	20
1.3.3 Fósforo	21
1.3.4 Glicose	22
1.3.5 Colesterol	22
1.3.6 Triglicerídeos	23
1.5 FERRAMENTAS MOLECULARES PARA A CONSERVAÇÃO	23
1.4.1 DNA mitocondrial (<i>mtDNA</i>)	25
1.6 OBJETIVOS	26
1.7 JUSTIFICATIVA.....	26
REFERENCIAS	29
CAPÍTULO1: ANÁLISE COMPARATIVA DO ESTRESSE DE CAPTURA EM <i>ISURUS OXYRINCHUS</i> (RAFINESQUE, 1810): EFEITOS DE PESCA ARTESANAL EM UM PREDADOR DE TOPO PELÁGICO E ENDOTÉRMICO	41
RESUMO	42
ABSTRACT	43
1 INTRODUÇÃO	44
2 MATERIAIS E MÉTODOS	46
2.1 COLETA E PROCESSAMENTO DE AMOSTRAS.....	46
2.2 ANÁLISES FISIOLÓGICAS	47
2.3 ANÁLISES ESTATÍSTICAS	47
3 RESULTADOS	47
3.1 COMPARAÇÃO COM OUTROS ESTUDOS.....	47
3.2 FÓSFORO, LACTATO E UREIA	48
3.3 COLESTEROL TOTAL, GLICOSE E TRIGLICERÍDEOS.....	49
3.4 CORRELAÇÕES ENTRE OS MARCADORES ANALISADOS.....	50
4 DISCUSSÃO	52
4.1 FÓSFORO, LACTATO E UREIA	52
4.2 COLESTEROL TOTAL, GLICOSE E TRIGLICERÍDEOS.....	55
4.3 CORRELAÇÕES ENTRE OS MARCADORES	56
5 CONCLUSÃO	59
REFERÊNCIAS	60

CAPÍTULO 2: ESTRUTURAÇÃO POPULACIONAL DE UM PREDADOR DE TOPO COM AMPLA DISTRIBUIÇÃO E ALTA CAPACIDADE DE DESLOCAMENTO: *ISURUS OXYRINCHUS* RAFINESQUE, 1810, UM ÚNICO ESTOQUE? 68

RESUMO	69
ABSTRACT	70
1 INTRODUÇÃO.....	71
2 MATERIAIS E MÉTODOS.....	74
2.1 CONSTRUÇÃO DO BANCO DE DADOS	74
2.2 ANÁLISES MOLECULARES.....	74
3 RESULTADOS	74
4 DISCUSSÃO.....	79
5 CONCLUSÃO.....	82
REFERÊNCIAS.....	84
CONSIDERAÇÕES FINAIS	93
REFERÊNCIAS.....	94

1 INTRODUÇÃO GERAL

1.1 ELASMOBRÂNQUIOS E A PESCA COMERCIAL

A classe dos Chondrichthyes, também chamados de peixes cartilaginosos, têm como principal característica um esqueleto formado por cartilagem, diferenciando-se dos demais peixes e vertebrados. Dentro desta classe, há uma divisão em duas subclasses: Holocephali, grupo composto pelas quimeras, e Elasmobranchii, formada pelos tubarões e raias. Dentro dos elasmobrânquios (membros da subclasse Elasmobranchii), os tubarões (Selachii) se diferem das raias por apresentarem, em sua maioria, um corpo cilíndrico ou “em formato de torpedo” (alguns grupos porém, de menor número, podem apresentar um corpo achatado dorso-ventralmente como por exemplos os animais da ordem Squatiniformes), com a presença de 5 a 7 aberturas branquiais nas laterais da cabeça e nadadeiras peitorais não fusionadas à cabeça, como é característico das raias. Existem aproximadamente 536 espécies de tubarões descritas, distribuídas em nove ordens: Hexanchiformes, Echinorhiniformes, Squaliformes, Pristiophoriformes, Squatiniformes, Heterodontiformes, Orectolobiformes, Lamniformes e Carcharhiniformes (Ebert et al., 2021).

Os Condrictes (tubarões, raias e quimeras) são o segundo grupo de vertebrados mais ameaçado globalmente (Hoffmann et al., 2010), atrás somente dos anfíbios. Atualmente, 391 (37,5%) das espécies do grupo se enquadram em algum grau de ameaça segundo a União Internacional para a Conservação da Natureza (IUCN) (Dulvy et al., 2021). A maior ameaça a esses animais é a sobrepesca, seja ela direcionada ou incidental, e espécies costeiras sofrem uma exposição maior à pesca e perda de habitat. Aliado a sobrepesca, outro fator que pode acarretar diminuição dos estoques são as características biológicas *K*-estrategistas, que tornam estes animais mais vulneráveis para os efeitos destas ameaças, resultando assim, em severas reduções populacionais para muitas espécies nas últimas décadas (Stevens et al., 2000; Dulvy et al., 2014; 2021).

Desde 1970, a abundância global de tubarões oceânicos diminuiu mais de 70% devido a um aumento de 18 vezes da pressão pesqueira nestes estoques. Tal pressão resultou em um cenário onde mais de 75% das espécies pelágicas de elasmobrânquios são atualmente listadas em alguma categoria de ameaça de extinção (Pacoureaux et al., 2021). Apesar dos avanços na conservação de espécies pelágicas em anos recentes, muitos dos países que exploram estes animais possuem poucas ou nenhuma medida para manejar de forma eficiente seus estoques (Davidson et al., 2016). Além disso, esforços do setor pesqueiro em propor a exploração sustentável de tubarões pelágicos foram

insuficientes, indicando uma dificuldade em garantir a recuperação das populações afetadas (Dulvy et al., 2008).

No Oceano Atlântico Sul, Barreto et al. (2016) analisaram os registros da atividade pesqueira industrial entre 1979 e 2012, sendo constatado um aumento substancial nas capturas da maioria das espécies de tubarões no período de 1979 a 1997. Um aumento nas capturas de oito vezes foi observado para o tubarão-mako (*Isurus oxyrinchus* (Rafinesque, 1810)) neste período. Entre 1998 e 2007, todas as espécies, exceto o tubarão-raposa (*Alopias superciliosus*, Lowe, 1841) apresentaram um declínio na sua captura. A redução mais expressiva foi para o tubarão-lombo-preto (*Carcharhinus falciformis* (Bibron, 1839)), cerca de 90% em comparação ao período anterior. No caso de *I. oxyrinchus*, a redução foi de aproximadamente 55%. No período final considerado pelos autores (2008 a 2010), houve um novo aumento nas capturas para a maioria das espécies analisadas, porém significativamente menos expressivo. Por exemplo, para *I. oxyrinchus*, este aumento foi de apenas cerca de 1,3%. Tomados juntos, os resultados coincidem com a enorme expansão da exploração pesqueira na região e, possivelmente, indicam um declínio populacional acentuado para os tubarões pelágicos na região (Barreto et al., 2016).

A pesca de elasmobrânquios oceânicos é realizada majoritariamente por frotas industriais (Pacoureaux et al., 2021), que, teoricamente, por legislação, devem fornecer informações sobre as espécies e volumes capturados (Bornatowski et al., 2018). O manejo pesqueiro em mar aberto é gerenciado pelas organizações regionais de gestão de pesca, com foco nos atuns e mais recentemente nos tubarões. Apesar da importância destas agências de controle, os limites de pesca para tubarões de importância comercial têm sido amplamente inadequados no que diz respeito ao adequamento aos dados científicos disponíveis (Pacoureaux et al., 2021). Desta forma, o manejo pesqueiro de tubarões pelágicos é problemático, considerando a falta de legislação adequada, bem como a adesão por parte das frotas às recomendações propostas. A situação é ainda mais delicada para espécies costeiras que são capturadas por embarcações de pequeno e médio porte, principalmente artesanais. Visto que dados de desembarques artesanais são raros ou inexistentes, tendência de declínios populacionais e taxas de captura representam uma lacuna de conhecimento que dificulta ou até mesmo impossibilita o manejo dos estoques explorados por estas modalidades de pesca (Bornatowski et al., 2018).

1.2 CARACTERIZAÇÃO DA PESCA ARTESANAL DO PARANÁ

No Brasil, a pesca de pequena escala possui grande importância socioeconômica, gerando renda para milhões de brasileiros (Vasconcellos et al., 2011). A zona costeira do estado do Paraná

tem seu desenvolvimento significativamente relacionado às práticas pesqueiras mais rudimentares (Noernberg et al., 2008; Afonso & Chaves, 2021). O litoral paranaense (Figura 1) é composto por uma costa de aproximadamente 105 quilômetros de extensão, configurando um dos menores litorais da costa brasileira (Noernberg et al., 2008; Andriquetto-Filho et al., 2009). Ainda assim, são cerca de 70 comunidades pesqueiras paranaenses que atuam na região (Noernberg et al., 2008; Afonso & Chaves, 2021), além de embarcações industriais e frotas artesanais oriundas dos estados vizinhos (Costa & Chaves, 2006; Andriquetto-Filho et al., 2009; Chaves et al., 2019; Afonso & Chaves, 2021).

Na cidade de Matinhos, localiza-se uma das maiores comunidades de pescadores comerciais do estado (Chaves et al., 2019). A comunidade é composta inteiramente por pescadores artesanais, cujas principais atividades são a pesca de arrasto visando a captura de camarões e a pesca utilizando redes de emalhe, direcionada para teleósteos e alguns elasmobrânquios (Andriquetto-Filho et al., 2009). Tais artes tendem a variar a espécie-alvo de forma sazonal e, na pesca de emalhe especificamente, diferentes técnicas bem como tamanhos de malha são empregados (Costa & Chaves, 2006; Robert, 2012; Chaves et al., 2019). Na região, os elasmobrânquios são capturados tanto de forma direcionada como acidentalmente (Robert, 2012), sendo os tubarões majoritariamente capturados em redes emalhe de superfície, e secundariamente em redes de fundo (Robert, 2012).

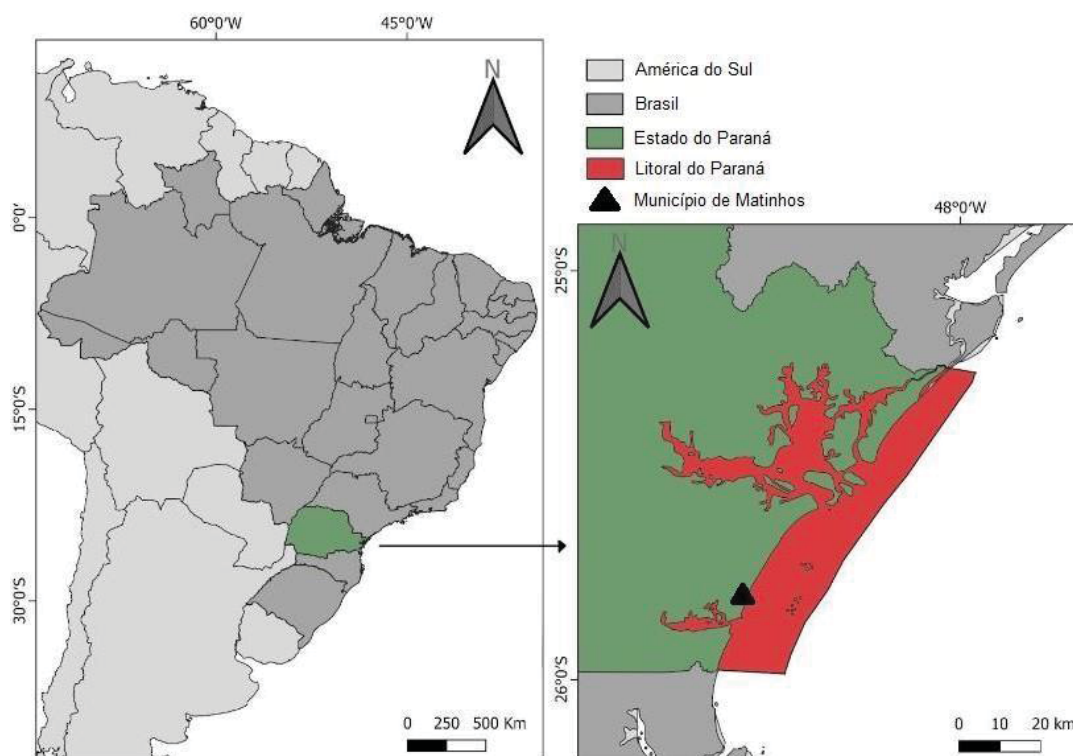


Figura 1. Localização do estado do Paraná no Brasil (verde). Em destaque, o litoral do estado (vermelho) e o local onde as amostras utilizadas no capítulo 1 foram obtidas (triângulo preto).

Apesar do volume de captura inferior quando em comparação aos peixes ósseos, a quantidade de elasmobrânquios capturados, tanto em número quanto em biomassa, é significativa, como o registrado por Chaves et al. (2019), onde num período de 12 meses foram desembarcados cerca de 4941 indivíduos, totalizando mais de 6 toneladas. Além disso, muitos dos indivíduos capturados são neonatos e juvenis, afetando drasticamente o recrutamento nas populações na região (Costa & Chaves, 2006; Chaves et al., 2019). Paiva (1997, apud Costa & Chaves, 2006), comenta que, já nas décadas de 80 e 90, os elasmobrânquios representavam uma porção significativa das espécies capturadas pela pesca artesanal paranaense. Chaves et al. (2019) relataram para o período de 12 meses de duração de seu estudo, 3,68 toneladas desembarcadas, representando cerca de 2508 tubarões capturados. Apesar da variação sazonal e das espécies capturadas, Costa & Chaves (2006) também constataram que os elasmobrânquios capturados eram predominantemente indivíduos pequenos ou que ainda não tinham atingido a maturidade sexual.

1.3 O TUBARÃO-MAKO (*ISURUS OXYRINCHUS*)

A ordem Lamniformes é composta por 8 famílias e 15 espécies de tubarões (Ebert et al., 2021). O tubarão-mako (*Isurus oxyrinchus*) (Figura 2) pertence à esta ordem e à família Lamnidae, conhecida por sua endotermia regional, especialmente nos músculos longitudinais ligados à movimentação, situados mais ao centro do dorso, próximo à coluna vertebral (Abel & Grubbs, 2020). Uma irrigação sanguínea em contracorrente chamada *retia mirabilia*, permite que a musculatura se aqueça e não perca calor para o meio tão facilmente (Abel & Grubbs, 2020; Ebert et al., 2021). Este tipo de endotermia também ocorre no crânio e nas vísceras do animal. Sendo assim, estes animais possuem uma série de adaptações fisiológicas que lhes conferem grande potência natatória, também permitindo com que muitos dos lamniformes expandissem sua distribuição para águas mais frias, até mesmo zonas subpolares (Carey et al., 1981; Stevens, 2008; Watanabe et al., 2015). Assim, como as demais espécies da família, o tubarão-mako é um animal muito ativo e possivelmente o mais rápido dos tubarões (Stevens, 2008; Ebert et al., 2021). É uma espécie pelágica oceânica que ocorre por todo o planeta em regiões tropicais, subtropicais e temperadas, podendo chegar mais próximo da plataforma continental sazonalmente (Ebert et al., 2021).



Figura 2. Tubarão-mako (*Isurus oxyrinchus*). Fonte: Unsplash.

Quanto ao tamanho total dos indivíduos, há dimorfismo sexual, com os machos sendo comumente menores do que as fêmeas e atingindo a maturidade sexual anos antes (Pratt Jr. & Casey, 1983; Campana et al., 2005; Barreto et al., 2016b; Rigby et al., 2019). O tamanho no qual estes animais atingem a maturidade sexual, bem como parâmetros de crescimento variam regionalmente (Pratt Jr & Casey, 1983; Francis & Duffy, 2005; Cerna & Licandeo, 2009; Doño et al., 2015; Barreto et al., 2016b; Varghese et al., 2016; Ebert et al., 2021), se fazendo necessários estudos específicos para cada região de ocorrência. Sua reprodução se dá de maneira vivípara aplacentária, onde os embriões se alimentam de óvulos não-fertilizados (Snelson et al., 2008; Ebert et al., 2021). Em geral, o tamanho da prole varia de 10 a 18 filhotes (podendo chegar a até 30) por gestação, que dura em torno de 15 a 18 meses (Mollet et al., 2000; Rigby et al., 2019; Ebert et al., 2021).

Atualmente, o tubarão-mako encontra-se categorizado globalmente como “Em Perigo” segundo os critérios da IUCN (Rigby et al., 2019), porém, este status varia de acordo com subpopulações de diferentes oceanos. Recentemente, a espécie foi incluída na Lista Nacional de Espécies Ameaçadas de Extinção, pela portaria GM/MMA nº 300, de 13 de Dezembro de 2022, onde seu status agora consta como “Críticamente em Perigo”, entrando em vigor em 180 dias a partir da data da publicação da portaria (Brasil, 2022). No entanto, ela não consta no Livro Vermelho da Fauna Ameaçada do Paraná (Mikich & Bérnils, 2004). A categorização da espécie como ameaçada pela IUCN se dá com base no critério “A2bd”. Tal critério diz “*Redução populacional observada, estimada, inferida ou suspeita no passado onde as causas de redução podem não ter cessado ou podem não ser compreendido ou pode não ser reversível, igual ao maior do que 50%, baseado em um índice de abundância apropriado para o táxon e níveis reais ou*

potenciais de exploração” (IUCN, 2012). Assim, segundo este critério, houve uma redução de 50% ou mais dos indivíduos de *I. oxyrinchus* e que há um declínio contínuo e exploração destas populações.

A espécie é comumente capturada em pescarias industriais de espinhel pelágico direcionada para ela e outros tubarões, como o tubarão-azul (*Prionace glauca*, Lineu, 1758) (Stevens, 2008), ou como fauna acompanhante, principalmente em pescarias direcionadas ao atum e peixes de bico (Camhi et al., 2008). Além disso, é amplamente visada pela pesca esportiva por apresentar grande “combate” quando fisgado (Skoomal, 2007; Stevens, 2008). Porém, no litoral do Paraná, a espécie também é capturada pela frota artesanal, com rede de emalhe, mais próxima da costa (observação pessoal).

1.4 FISILOGIA E SUA APLICABILIDADE PARA O MANEJO PESQUEIRO

Os elasmobrânquios apresentam diferenças fisiológicas em relação aos peixes ósseos (Speers-Roesch & Treberg, 2010; Shuttleworth, 2012; Ballantyne, 2015). Alguns exemplos são a ausência do cortisol como hormônio relacionado ao estresse, mas sim a presença da 1 α -hidroxicorticosterona (Idler & Truscott, 1967; Truscott & Idler, 1972) e a excreção de ureia ao invés de amônia (Kirschner, 1993; Ebert et al., 2021). Apesar de existirem inúmeros estudos das respostas fisiológicas ao estresse antropogênico para teleósteos, ainda se fazem necessários mais estudos para elasmobrânquios, bem como estudos espécie-específicos, já que tais respostas também o são (Manire et al., 2001; Skomal & Mandelman, 2012).

Uma das ações mais promissoras visando a conservação dos elasmobrânquios é a soltura de animais vivos a fim de reduzir a mortalidade, especialmente para espécies capturadas de forma incidental (*bycatch*) (Wosnick et al., 2022). No entanto, o estresse causado pela captura e manejo, independente do equipamento empregado, pode ter efeitos danosos no indivíduo, como ferimentos corporais internos e externos e consequências fisiológicas (Skomal & Mandelman, 2012; Ellis et al., 2017; Wosnick et al., 2023). Estes, inclusive, podem não causar a morte imediata do animal, mas levar a um óbito subsequente, não observado nem reportado (Hueter et al., 2006; Ellis et al., 2017). Além disso, efeitos sub-letais podem ocorrer, como redução da fertilidade e comprometimento do potencial reprodutivo (Wheeler et al., 2020). Assim, é de suma importância que saibamos as consequências e limiares de letalidade de tais efeitos em elasmobrânquios afetados pelas atividades humanas para que seja possível melhor direcionar ações de conservação e medidas mitigatórias de fato efetivas.

Alguns marcadores fisiológicos são comumente empregados para avaliar o estresse causado pela captura em tubarões, e estes serão apresentados com mais detalhes abaixo.

1.3.1 Ureia

A ureia é um osmólito sintetizado no fígado dos elasmobrânquios (Figura 3), principalmente através do ciclo ornitina-ureia e é o principal soluto envolvido na osmorregulação destes animais (Anderson, 1991; Kirschner, 1993; Ballantyne 1997; Ballantyne, 2016; Abel & Grubbs, 2020). Tamanha a importância da ureia para raias e tubarões, que este osmólito é considerado um fator evolutivo determinante em linhagens de água doce (Ballantyne & Robinson, 2010). Devido a importância deste composto para o equilíbrio osmoiônico em elasmobrânquios, alterações na sua concentração sanguínea podem indicar perturbações na capacidade homeostática do animal (Wosnick et al., 2017).

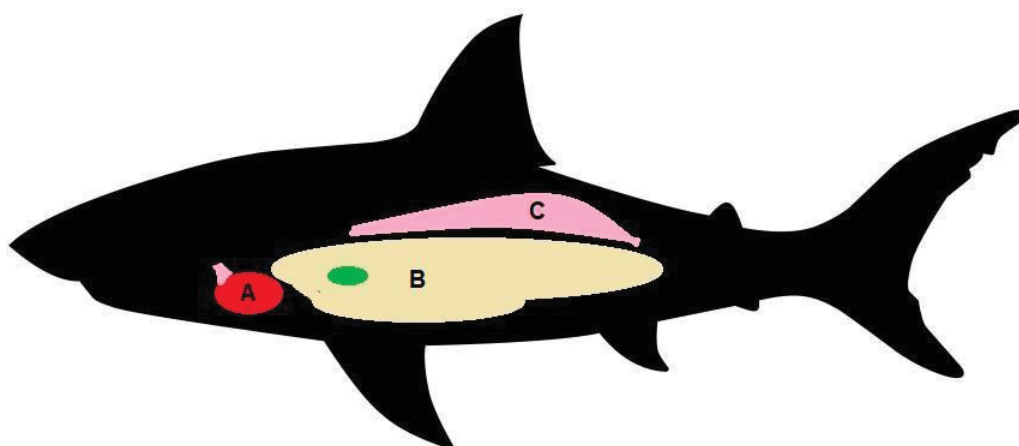


Figura 3. Desenho esquemático indicando os órgãos relacionados aos marcadores do presente estudo e sua posição relativa em um tubarão: A, coração; B, fígado; C rim.

1.3.2 Lactato

Quando emalhadados na rede, os elasmobrânquios tendem a lutar vigorosamente para se soltar (Wood, 1991; Manire et al., 2001; Skoomal & Mandelman, 2012). Na realização de exercício intenso, há um aumento substancial na demanda energética desses animais, principalmente pela musculatura (Figura 4) branca responsável pelo movimento rápido de natação (Bone, 1988; Wardle, 1981 *apud* Smith, 1992; Manire et al., 2001;). Esta demanda é suprida pelo metabolismo anaeróbico

das células destas fibras musculares que produz ácido láctico que por sua vez, é dissociado em lactato e H^+ (Bone, 1988; Botteon, 2012). No entanto, o lactato acumulado nestas células não é difundido rapidamente na corrente sanguínea (Bone, 1988), além disso, estes produtos colaboram para a acidificação tanto do meio intracelular quanto do sangue (Manire et al., 2001). O lactato é o marcador de estresse mais confiável para elasmobrânquios com grande validação do seu uso na literatura e, frente ao estresse de captura sua concentração irá aumentar (Manire et al., 2001; Skomal & Mandelman, 2012; Marshall et al., 2012).

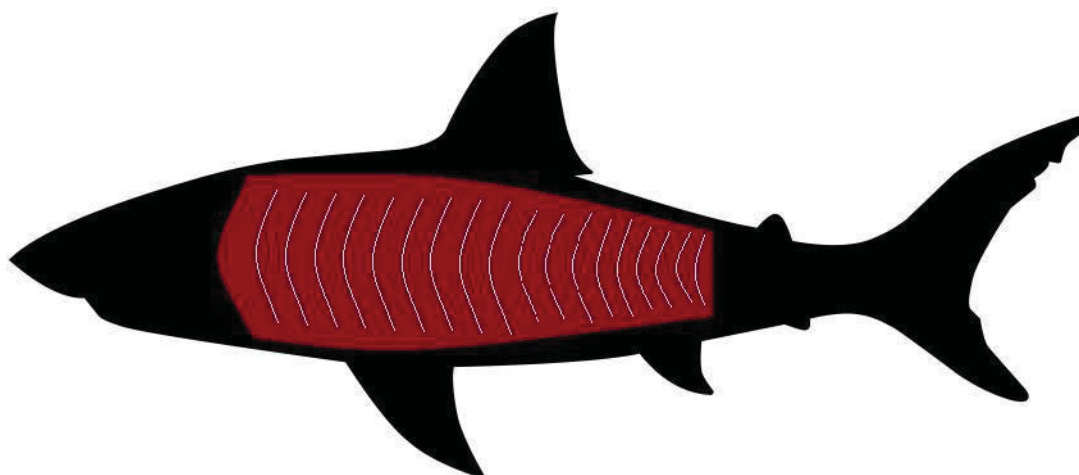


Figura 4. Desenho esquemático indicando parte da musculatura longitudinal de um tubarão.

1.3.3 Fósforo

O fósforo é um íon de suma importância intracelular, envolvido em diversas funções como crescimento e diferenciação celular e formação das membranas celulares (Wosnick et al., 2017). Este composto também apresenta participação significativa na capacidade de tamponamento das células da musculatura branca de peixes (Okuma & Abe, 1992). Além disto, a concentração muito elevada de fósforo no sangue, hiperfosfatemia, pode comprometer o funcionamento dos rins, causar calcificação vascular e hipertrofia da musculatura cardíaca (Figura 3) (Neves et al., 2004). Altas concentrações de fósforo no sangue de elasmobrânquios podem ser indicativos de rompimento de membrana celular, mostrando a eficácia deste marcador para indicação fisiológica de estresse de captura (Wosnick et al., 2017).

1.3.4 Glicose

Diferente de grande parte dos vertebrados, a glicose não é a principal fonte de combustível tecidual dos elasmobrânquios, mas sim os corpos cetônicos (Romero & Butler, 2007; Speers-Roesch & Treberg, 2010; Ballantyne, 2015). Apesar disso, existem estudos de resposta ao estresse com algumas espécies onde tubarões moribundos ou mortos apresentaram hipoglicemia (e.g., *Sphyrna tiburo* (Linnaeus, 1758), *Carcharhinus limbatus* (Valenciennes, 1839), *C. leucas* (Valenciennes, 1839), *Carcharhinus obscurus* (Lesueur, 1818), *Galeocerdo cuvier* (Péron & Lesueur, 1822) em Cliff & Thurman (1984), Manire et al. (2001) e Wosnick et al. (2017)). Entretanto, a hiperglicemia também pode indicar resposta ao estresse, visto que a mobilização energética secundária deste combustível metabólico pode ocorrer quando há esgotamento dos estoques de corpos cetônicos (Wosnick et al., *in prep.*). É necessária extrema cautela ao utilizar a glicose como indicador de estresse em elasmobrânquios, pois não existe padrão claro na resposta desde metabólito frente à estressores. Além disso, a glicose apresenta grande variação interespecífica e até mesmo entre indivíduos, além da possível influência de diversas outras variáveis (Manire et al., 2001; Wosnick et al., 2017), configurando um marcador de baixa confiabilidade, sendo necessário aliar outros marcadores energéticos para elucidar o comportamento da glicose frente ao estresse imposto.

1.3.5 Colesterol

O colesterol é um lipídio multifuncional de suma importância. Em elasmobrânquios, é obtido principalmente a partir da dieta carnívora (Gallagher et al., 2017; Zampelas & Magriplis, 2019). Ele é necessário na síntese da membrana celular, transporte de outros lipídeos e também é um precursor de esteróides (Gallagher et al., 2017). Além disso, ele também está presente em grande quantidade na membrana das células epiteliais das brânquias dos elasmobrânquios (Figura 5), reduzindo a permeabilidade para a ureia sem que se perca a permeabilidade gasosa (Fines et al., 2001). Além disto, também é uma das principais reservas de energia proveniente de lipídios e que tem papel energético significativo durante o período reprodutivo (Garcia-Garrido et al., 1990; Pethybridge et al., 2014; Wosnick et al., 2022b). Níveis elevados de colesterol na corrente sanguínea pode ser um indicativo de catabolismo tecidual (Gallagher et al., 2017), de mobilização de reservas energéticas (Wosnick et al., 2022b) ou de alterações nutricionais e metabólicas (Wosnick et al., 2021). Adicionalmente, níveis circulantes altos frente à captura podem indicar

ruptura de membrana celular, especialmente quando associados ao aumento de íons predominantemente intracelulares na circulação (e.g., fósforo) (Leite et al., *in prep.*)

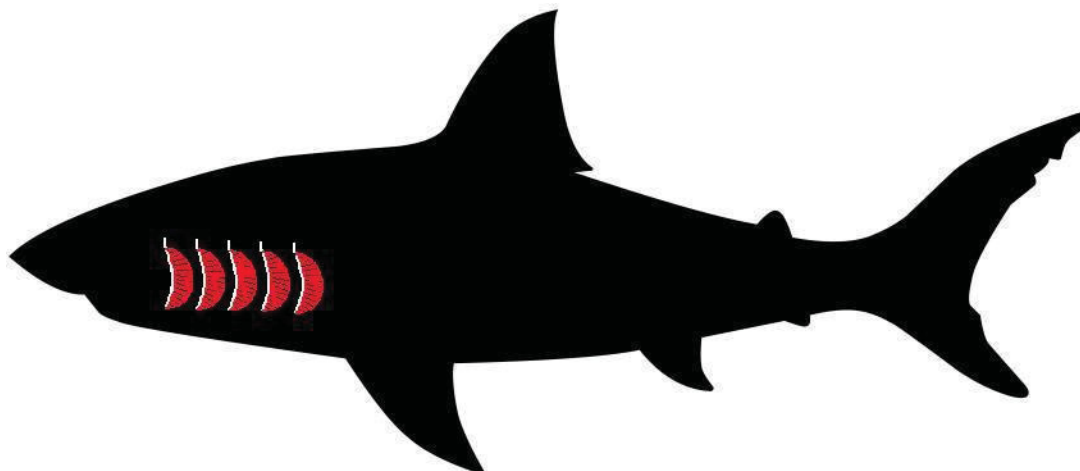


Figura 5. Desenho esquemático indicando a posição das brânquias em um tubarão.

1.3.6 Triglicerídeos

Uma das principais formas de armazenamento de lipídios em elasmobrânquios é a formação dos compostos triglicerídeos, sintetizados no fígado e intestino (Sargent et al., 1972; Ballantyne, 2015) e também obtidos através da alimentação (Gallagher et al., 2014). Estas e as demais formas são primariamente armazenadas no fígado destes animais, representando reservas energéticas capazes de fornecer corpos cetônicos a outros tecidos, além da liberação direta deste metabólito na corrente sanguínea frente a situações de luta ou fuga. Os triglicerídeos armazenados no fígado também são em parte responsáveis por sua flutuabilidade (Ballantyne 2015). Ainda, altas concentrações circulantes em fêmeas prenhes parecem estar associadas ao processo de vitelogênese (Wosnick et al., 2022b). Mesmo que elasmobrânquios apresentem concentrações menores de triglicerídeos na corrente sanguínea do que teleósteos (Larsson, Å. & Fänge, R., 1977), estudos sugerem a utilização destes compostos como indicadores de condição corporal, nutrição e saúde sistêmica em elasmobrânquios (Gallagher et al., 2014; Gallagher et al., 2017).

1.5 FERRAMENTAS MOLECULARES PARA A CONSERVAÇÃO

Atualmente, estudos voltados à conservação incluem em seu escopo a genética (Amos & Balmford, 2001). Os problemas a nível molecular, resultantes de declínios populacionais como a perda de potencial evolutivo e a susceptibilidade a doenças, entre outros, são cada vez mais levados

em consideração (Amos & Balmford, 2001). A manutenção da variabilidade genética dentro e entre populações é imprescindível para a perpetuação das mesmas e das espécies (Carvalho, 1993; Kenchington, 2003).

Um estoque pesqueiro é a unidade de manejo para um recurso local que é extraído para finalidade econômica. Um manejo pesqueiro efetivo, a curto prazo, deve buscar um meio de fazer uso do recurso local sem que haja sobreexploração (Carvalho & Hauser, 1994). Ao mesmo tempo tem de, a longo prazo, preservar a diversidade dos animais que são explorados (Carvalho & Hauser, 1994). Parte desta diversidade é intraespecífica: a diversidade genética dentro e entre populações de uma espécie (Féral, 2002). O manejo pesqueiro efetivo, portanto, deve considerar esta diversidade como parte do estoque (Carvalho & Hauser, 1994). Além da importância evolutiva, a distinção genética de espécies marinhas comumente está ligada à capacidade de recrutamento e mortalidade da espécie (Carvalho & Hauser, 1994). Assim, reforça-se a importância de identificar as características genéticas de um estoque sob intensa exploração.

Diferentes populações ao longo da distribuição de uma mesma espécie podem estar separadas em diferentes graus (ou até completamente isoladas) por conta de diversos fatores (Palumbi, 1994). Estes fatores podem ser barreiras físicas, climáticas, ambientais ou características biológicas e reprodutivas da espécie em questão (Hedgecock, 1986; Palumbi, 1994; Clarke et al., 2015). No entanto, também pode ocorrer o oposto, como é mais comum em espécies maiores, com maior capacidade de locomoção ou migratórias: a população é a mesma ao longo de toda ou grande parte da sua distribuição (Hauser & Ward, 1998; Castro et al., 2007). Quando a distribuição de determinada população ocorre dentro do território (i.e., Zona Econômica Exclusiva) de diferentes países, uma série de entraves para a conservação podem ocorrer, incluindo diferentes categorias de ameaças em cada país. Com o cenário de escassez de recursos/ferramentas voltadas para a conservação das espécies e o constante avanço das ações antrópicas que as ameaçam, se torna crítica a definição de prioridades (Ryman et al., 1995; Castro et al., 2007; Dulvy et al., 2017).

Neste contexto, a genética da conservação se mostra uma ferramenta muito promissora, pois permite um melhor entendimento da estruturação dos estoques pesqueiros, visando criar soluções de gerenciamento em micro ou macro escala. De fato, entender a estruturação genética de uma espécie ao longo da sua área de distribuição é imperativo, especialmente para espécies com ampla distribuição ou altamente migratórias, pois a manutenção da diversidade genética através da cooperação além de fronteiras políticas pode ser o segredo para o manejo efetivo destes animais.

Alguns marcadores genéticos são comumente empregados para avaliar a condição de estoques pesqueiros, e estes serão apresentados com mais detalhes abaixo.

1.4.1 DNA mitocondrial (*mtDNA*)

A mitocôndria possivelmente por sua origem de uma bactéria simbiote, possui DNA próprio, diferente da célula da qual faz parte. O DNA mitocondrial (mtDNA) da maioria dos vertebrados e equinodermos é uma molécula pequena e circular, sendo composta por cerca de 16 a 20 mil pares de bases, altamente compactada, com cerca de 37 genes: 13 codificadores de RNA mensageiro, 2 de RNA ribossomal e 22 de RNA transportador (Awise, 1987; Wan et al., 2004). Além destes genes, há a região controle, também chamada de “*D-loop*”, que controla a transcrição de RNA e a replicação do mtDNA (Awise, 1987; Wan et al., 2004). A organização destes genes no mtDNA aparenta ser constante dentro de certos níveis e categorias taxonômicas. Porém, a taxa de evolução pode ser até 10 vezes mais rápida do que a do DNA nuclear da célula, com as alterações em sua grande maioria sendo de simples substituições de base (Awise, 1987; Wan et al., 2004).

O DNA mitocondrial dos animais possui vantagens, como herança predominantemente materna, baixo polimorfismo, ausência de recombinações gênicas e baixa taxa de mutação, sendo uma ferramenta eficaz para estudos taxonômicos, filogenéticos e de genética de populações (Hebert et al., 2003; Ward et al., 2005). A partir da sequência obtida de uma determinada espécie, seus dados são armazenados em um banco de vida online, o *Barcode of Life Data Systems* (BOLD) (Hebert et al., 2003b) ou na plataforma do GenBank, disponível no endereço eletrônico (www.ncbi.nlm.nih.gov). Com esse banco de dados, é possível comparar a sequência da espécie que está sendo investigada com a sua biblioteca. Se caso a sequência apresentar uma similaridade considerável com a base de dados, pode-se concluir que a espécie foi identificada. Caso contrário, é possível que esta seja uma nova espécie. A introdução do código de barras de *DNA* é uma adição natural para a era pós-genômica, em que o genoma completo fornece uma grande quantidade de informações de sequência de um número limitado de espécies (Hajibabaei et al., 2007).

1.4.1.1 Citocromo oxidase I mitocondrial (COI)

O gene citocromo c oxidase I, (COI), faz parte do DNA mitocondrial e é um codificador de proteínas. Este gene tem sido amplamente utilizado para diferentes tipos de estudos genéticos, como por exemplo estudos com *DNA-barcoding* (i.e., Bucklin et al., 2011) e filogeografia (i.e., Stelbrink et al., 2010) (Bucklin et al., 2011). Algumas características desta região do mtDNA a tornam um excelente marcador. Este gene possui primers universais capazes de alinhar com sua extremidade 5' para possivelmente todos os filos animais (Hebert et al., 2003), uma alta taxa de substituição de bases nucleotídicas, o que lhe confere uma taxa de evolução de até três vezes mais

rápida do que genes ribossomais (Mardulyn & Whitfield 1999; Hebert et al., 2003), fácil alinhamento e comparação devido a rara ocorrência de inserções e deleções (*indels*) (Mardulyn & Whitfield 1999; Hebert et al., 2003). Tais características, especialmente sua rápida evolução e consequente capacidade de alta resolução taxonômica e até mesmo filogeográfica intraespecífica tornaram esse marcador genético uma das principais ferramentas moleculares em estudos de conservação (Hebert et al., 2003; Bucklin et al., 2011).

Com o avanço e maior implementação de ferramentas de DNA para estudos de conservação com elasmobrânquios, barreiras à distribuição de espécies antes desconhecidas vêm sendo descritas (Sales et al., 2019). Adicionalmente, cresce o número de evidências que uma espécie anteriormente explorada como um único estoque, na verdade compreende mais de uma linhagem evolutiva, tendo o Brasil, alguns indícios recentemente publicados (Sodré et al., 2012; Pinhal et al., 2012; Petean et al., 2020; Costa et al., 2022). Desta forma, para espécies que apresentam grandes potenciais migratórios e são extremamente exploradas por atividades antrópicas, como *I. oxyrinchus*, investigações sobre variabilidade genética e possíveis estruturas populacionais são essenciais para o manejo otimizado dos estoques.

1.6 OBJETIVOS

Este trabalho teve como objetivo geral:

- Avaliar aspectos fisiológicos e genéticos de tubarões-mako com a finalidade de obter-se informações que subsidiem futuros estudos e ações de manejo e conservação.

Para atingir tal objetivo, também foram delimitados os seguintes objetivos específicos:

- Analisar os níveis de marcadores fisiológicos pré-definidos (fósforo, lactato, ureia, colesterol total, glicose e triglicerídeos) para verificar o estresse de captura frente a pesca com rede de emalhe;
- Investigar, através da comparação do gene mitocondrial COI, os índices de diversidade genética das populações de tubarão-mako, com o intuito de verificar possíveis índices de estruturação genética entre as populações.

1.7 JUSTIFICATIVA

Nota-se um crescente entendimento que o manejo pesqueiro necessita de uma abordagem multidisciplinar, visando aumentar a efetividade das medidas sugeridas. O conhecimento das características da história de vida é cada vez mais reconhecido como um critério importante para

uma gestão e conservação eficazes. Compreender a ligação entre fisiologia e história de vida (provenientes do genótipo) é um componente importante desse conhecimento (Young et al., 2006). Adicionalmente, a compreensão espécie-específica sobre as habilidades e tolerâncias fisiológicas pode ajudar a melhorar as avaliações dos estoques (Horodysky et al., 2015). Assim, é possível desenvolver estratégias eficazes de redução de capturas acessórias, prever taxas de mortalidade pós-soltura e prever os efeitos populacionais de exposição a estressores (Horodysky et al., 2015). A genética também representa uma valiosa ferramenta, visto que estudos de genética populacional têm o poder de informar a situação dos estoques (Dudgeon et al., 2012). Ainda, as análises populacionais baseadas na avaliação da variação genética neutra e adaptativa permitem a identificação e priorização de unidades de manejo locais (i.e., *unit stocks*), facilitando o manejo direcionado e planos de conservação em nível de espécie e população.

Uma vez que, segundo o conceito de Bradshaw & Hardwick (1989), estresse pode ser definido como qualquer alteração que reduza o crescimento ou o desempenho, se houver variabilidade genética apropriada, mudanças evolutivas clássicas nas populações são esperadas em qualquer situação em que o estresse crônico esteja presente. Assim, respostas fenotípicas específicas, tanto morfológicas quanto fisiológicas, podem ser observadas frente a diferentes estressores, operando em uma ampla gama de escalas temporais. Esses sistemas de resposta estão sob controle genético, sendo produtos de processos evolutivos naturais (Arnoldini et al., 2012). Entretanto, quando ocorre redução da variabilidade genética mediada por pressões antrópicas (e.g., sobreexploração), são esperadas mudanças concomitantes no fenótipo das populações afetadas. Por exemplo, espera-se que as pescarias direcionadas a indivíduos grandes selecionem a maturação precoce em tamanhos menores, levando à redução da fecundidade e, portanto, também à redução do rendimento da pesca (Kuparinen & Merilä, 2007). Efeitos fisiológicos também são esperados, resultando em maior vulnerabilidade à captura e menores taxas de sobrevivência pós-soltura. Tais mudanças fenotípicas já foram observadas em vários estoques de peixes, entretanto, ainda é um grande desafio comprovar que tais mudanças são reflexo da redução genotípica mediada pela pesca e não meras respostas evolutivas a estressores ambientais (Heino, M et al., 2015).

Neste contexto, considerando a pressão pesqueira exercida sobre o tubarão-mako em nível global e as crescentes evidências que espécies pelágicas devem ser gerenciadas em micro-escala com o intuito de preservar material genético único (Mamoozadeh et al., 2020), esta dissertação teve como objetivo avaliar aspectos fisiológicos e genéticos do tubarão-mako, *I. oxyrinchus*. A dissertação foi estruturada em dois capítulos. O primeiro capítulo tem como objetivo avaliar a resposta ao estresse em *I. oxyrinchus* capturados com redes de emalhe, sendo estes dados inéditos para a espécie, visto que até o momento, todos os dados disponíveis na literatura são de animais

capturados em espinhel por frotas industriais ou com vara em práticas esportivas. Assim, este capítulo traz uma abordagem comparativa da resposta ao estresse considerando diferentes aparatos de pesca, abordagem reconhecidamente promissora para delinear de forma mais efetiva medidas de manejo baseadas nas peculiaridades de cada modalidade de pesca.

O segundo capítulo objetivou realizar uma inferência genética populacional utilizando sequências do gene citocromo oxidase subunidade I (COI) de *I. oxyrinchus* disponíveis no portal público Genbank para uma avaliação de índices de variabilidade genética e estruturação populacional a nível global. Devido a característica pelágica da espécie, sendo capaz de realizar grandes deslocamentos, a investigação de eventuais barreiras ao fluxo gênico é vital. Assim, se faz necessário averiguar a estruturação a nível global e conseqüentemente a necessidade de um olhar global para conservação desta espécie.

REFERENCIAS

Abel, D.C., Grubbs, R.D. (2020). *Shark Biology and Conservation: Essentials for Educators, Students, and Enthusiasts*. Johns Hopkins University Press.

Afonso, M. G., & da Cunha Chaves, P. D. T. (2021). A pesca de emalhe costeiro de pequena escala no litoral do Paraná: um estudo de caso para a conservação. *Revista CEPSUL-Biodiversidade e Conservação Marinha*, 10, e2021001-e2021001. Amos, W., & Balmford, A. (2001). When does conservation genetics matter?. *Heredity*, 87(3), 257-265.

Amos, W., & Balmford, A. (2001). When does conservation genetics matter?. *Heredity*, 87(3), 257-265.

Anderson, P.M. (1991). Glutamine-dependent urea synthesis in elasmobranch fishes. *Biochemistry and cell biology*, 69(5-6), 317-319. <https://doi.org/10.1139/o91-049>

Andriguetto-Filho, J.M., Krul, R., Feitosa, S. (2009). Analysis of natural and social dynamics of fishery production systems in Paraná, Brazil: implications for management and sustainability. *Journal of Applied Ichthyology*, 25(3), 277-286. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2009.01273.x>

Arnoldini, M., Mostowy, R., Bonhoeffer, S., Ackermann, M. (2012). Evolution of stress response in the face of unreliable environmental signals. *PLoS Computational Biology* 8(8), e1002627. doi:10.1371/journal.pcbi.1002627

Awise, J. C., Arnold, J., Ball, R. M., Bermingham, E., Lamb, T., Neigel, J. E., ... & Saunders, N. C. (1987). Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual review of ecology and systematics*, 18(1), 489-522.

Ballantyne, J.S. (1997). Jaws: the inside story. The metabolism of elasmobranch fishes. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 118(4), 703-742. [https://doi.org/10.1016/S0305-0491\(97\)00272-1](https://doi.org/10.1016/S0305-0491(97)00272-1)

Ballantyne J.S. (2015). Jaws II: metabolism of elasmobranchs. In: Shadwick R.E., Farrell, A.P., Brauner C.J. (editor). *Physiology of elasmobranch fishes: internal processes*, 1st edition Academic Press, United States, 395–456.

Ballantyne, J.S. (2016). Some of the most interesting things we know, and don't know, about the biochemistry and physiology of elasmobranch fishes (sharks, skates and rays). *Comparative*

Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology, 199, 21-28.
<https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2016.03.005>

Ballantyne, J.S., Robinson, J.W. (2010). Freshwater elasmobranchs: a review of their physiology and biochemistry. *Journal of Comparative Physiology B*, 180(4), 475 -493.
<https://doi.org/10.1007/s00360-010-0447-0>

Barreto, R., Ferretti, F., Flemming, J.M., Amorim, A., Andrade, H., Worm, B., Lessa, R. (2016). Trends in the exploitation of South Atlantic shark populations. *Conservation biology*, 30(4), 792-804. <https://doi.org/10.1111/cobi.12663>

Barreto, R.R., de Farias, W.K., Andrade, H., Santana, F.M., Lessa, R. (2016b). Age, growth and spatial distribution of the life stages of the Shortfin Mako, *Isurus oxyrinchus* (Rafinesque, 1810) caught in the Western and Central Atlantic. *PLoS One*, 11(4), e0153062.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0153062>

Bone, Q. (1988). Muscles and Locomotion. *Physiology of Elasmobranch Fishes*, 99–141.
doi:10.1007/978-3-642-73336-9_4

Bornatowski, H. & Abilhoa, V. (2012). Tubarões e raias capturados pela pesca artesanal no Paraná: guia de identificação. Curitiba: Hori Consultoria Ambiental.

Bornatowski, H., Braga, R.R., Barreto, R.P. (2018). Elasmobranchs Consumption in Brazil: Impacts and Consequences. In: Rossi-Santos, M., Finkl, C. (editors) *Advances in Marine Vertebrate Research in Latin America*. Coastal Research Library, vol 22. Springer, Cham.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-56985-7_10

Botteon, P.D.T.L. (2012). Lactato na medicina veterinária - atualização conceitual. *Revista Brasileira de Medicina Veterinária*, 34, 283-287.

Bradshaw, A.D. & Hardwick, K. (1989). Evolution and stress—genotypic and phenotypic components. *Biological Journal of the Linnean Society* 37(1-2), 137-155.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1989.tb02099.x>

Brasil, Ministério do Meio Ambiente. Portaria GM/MMA nº 300, de 13 de dezembro de 2022. DOU Nº 234 Seção 1, 14 de dezembro de 2022. p. 74. Disponível em: <<https://www.in.gov.br/en/web/dou/-/portaria-gm/mma-n-300-de-13-de-dezembro-de-2022-450425464>>. Acesso em: 6 fev. 2023.

Bucklin, A., Steinke, D., & Blanco-Bercial, L. (2011). DNA barcoding of marine metazoa. *Annual review of marine science*, 3, 471-508.

Camhi, M.D., Pikitch, E.K., Babcock, E.A. (editors). (2008). *Sharks of the Open Ocean: Biology, Fisheries and Conservation*. Blackwell Publishing, Oxford, UK.

Campana, S.E., Joyce, W., Fowler, M., Showell, M. (2016). Discards, hooking, and post-release mortality of porbeagle (*Lamna nasus*), shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*), and blue shark (*Prionace glauca*) in the Canadian pelagic longline fishery. *ICES Journal of Marine Science*, 73(2), 520–528. doi: 10.1093/icesjms/fsv234.

Campana, S. E., Marks, L., & Joyce, W. (2005). The biology and fishery of shortfin mako sharks (*Isurus oxyrinchus*) in Atlantic Canadian waters. *Fisheries Research*, 73(3), 341-352.

Carey, F.G., Teal, J.M., Kanwisher, J.W. (1981). The Visceral Temperatures of Mackerel Sharks (Lamnidae). *Physiological Zoology*, 54(3), 334–344. doi:10.1086/physzool.54.3.30159948

Carvalho, G. R. (1993). Evolutionary aspects of fish distribution: genetic variability and adaptation. *Journal of Fish Biology*, 43, 53-73.

Carvalho, G. R., & Hauser, L. (1994). Molecular genetics and the stock concept in fisheries. *Reviews in fish biology and fisheries*, 4, 326-350.

Castro, A. L. F., Stewart, B. S., Wilson, S. G., Hueter, R. E., Meekan, M. G., Motta, P. J., Bowen, B.W. & Karl, S. A. (2007). Population genetic structure of Earth's largest fish, the whale shark (*Rhincodon typus*). *Molecular Ecology*, 16(24), 5183-5192.

Cerna, F. & Licandeo, R. (2009). Age and growth of the shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) in the south-eastern Pacific off Chile. *Marine and Freshwater Research*, 60(5), 394-403. <https://doi.org/10.1071/MF08125>

Chaves, P.T.C., Almeida, M.P.D., Platner, M. (2019). Tubarões e raias como captura incidental na pesca artesanal do litoral do Paraná: condição reprodutiva e variações sazonais em composição e abundância. *Arquivos de Ciências do Mar*, 52(2), 7-23. <https://doi.org/10.32360/acmar.v52i2.39966>

Clarke, C. R., Karl, S. A., Horn, R. L., Bernard, A. M., Lea, J. S., Hazin, F. H., Prodöhl, P.A. & Shivji, M. S. (2015). Global mitochondrial DNA phylogeography and population structure of the silky shark, *Carcharhinus falciformis*. *Marine Biology*, 162, 945-955.

Cliff, G., Thurman, G.D. (1984). Pathological and physiological effects of stress during capture and transport in the juvenile dusky shark, *Carcharhinus obscurus*. Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology, 78(1), 167-173.

Costa, L. & Chaves, P.T.C. (2006). Elasmobrânquios capturados pela pesca artesanal na costa sul do Paraná e norte de Santa Catarina, Brasil. Biota Neotropica, 6. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032006000300007>

Costa, T. L., Petean, F. F., Berbel-Filho, W. M., Solé-Cava, A. M., Mendes, L. F., & Lima, S. M. (2022). Molecular testing of the São Francisco River as an ecological filter for the Brazilian large-eyed stingray *Hypanus marianae* (Dasyatidae, Myliobatiformes). Hydrobiologia, 849(11), 2435-2448.

Davidson, L. N., Krawchuk, M. A., & Dulvy, N. K. (2016). Why have global shark and ray landings declined: improved management or overfishing?. Fish and Fisheries, 17(2), 438-458.

Doño, F., Montealegre-Quijano, S., Domingo, A., Kinas, P.G. (2015). Bayesian age and growth analysis of the shortfin mako shark *Isurus oxyrinchus* in the Western South Atlantic Ocean using a flexible model. Environmental Biology of Fishes, 98(2), 517-533. doi: 10.1007/s10641-014-0284-1

Dudgeon, C.L., Blower, D.C., Broderick, D., Giles, J.L., Holmes, B.J., Kashiwagi, T., Krück, N.C., Morgan, J.A.T., Tillet, B.J., Ovenden, J. R. (2012). A review of the application of molecular genetics for fisheries management and conservation of sharks and rays. Journal of fish biology 80(5), 1789-1843. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2012.03265.x>

Dulvy, N. K., Baum, J. K., Clarke, S., Compagno, L. J., Cortés, E., Domingo, A., Fordham, S., Fowler, S., Francis, M.P., Gibson, C., Martínez, J., Musick, J.A., Soldo, A., Stevens, J.D. & Valenti, S. (2008). You can swim but you can't hide: the global status and conservation of oceanic pelagic sharks and rays. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems, 18(5), 459 - 482.

Dulvy, N.K., Fowler, S.L., Musick, J.A., Cavanagh, R.D., Kyne, P.M., Harrison, L.R., Carlson, J.K., Davidson, L.N.K., Fordham, S.V., Francis, M.P., Pollock, C.M., Simpfendorfer, C.A., Burgess, G.H., Carpenter, K.E., Compagno, L.J.V., Ebert, D.A., Gibson, C., Heupel, M.R., Livingston, S.R., Sanciangco, J.C., Stevens, J.D., Valenti, S. & White, W.T. (2014). Extinction risk

and conservation of the world's sharks and rays. *elife*, 3, e00590. <https://doi.org/10.7554/eLife.00590>

Dulvy, N.K., Pacoureau, N., Rigby, C.L., Pollom, R.A., Jabado, R.W., Ebert, D.A., Finucci, B., Pollock, C.M., Cheok, J., Derrick, D.H., Herman, K.B., Sherman, C.S., VanderWright, W.J., Lawson, J.M., Walls, R.H.L., Carlson, J.K., Charvet, P., Bineesh, K.K, Fernando, D., Raplh, G.M., Matsushiba, J.H., Hilton-Taylor, C., Fordham, S.V. & Simpfendorfer, C.A. (2021). Overfishing drives over one-third of all sharks and rays toward a global extinction crisis. *Current Biology*, 31(21), 4773-4787. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.08.062>

Dulvy, N. K., Simpfendorfer, C. A., Davidson, L. N., Fordham, S. V., Bräutigam, A., Sant, G., & Welch, D. J. (2017). Challenges and priorities in shark and ray conservation. *Current Biology*, 27(11), R565-R572.

Ebert, D.A., Dando, M. & Fowler, S. (2021). *Sharks of the world: a complete guide*. Princeton University Press.

Ellis, J.R., McCully Phillips & S.R., Poisson, F. (2017). A review of capture and post-release mortality of elasmobranchs. *Journal of Fish Biology*, 90(3), 653-722. <https://doi.org/10.1111/jfb.13197>

Féral, J. P. (2002). How useful are the genetic markers in attempts to understand and manage marine biodiversity?. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 268(2), 121-145.

Fines, G.A., Ballantyne, J.S. & Wright, P.A. (2001). Active urea transport and an unusual 559 basolateral membrane composition in the gills of a marine elasmobranch. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 280, R16–R24. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.2001.280.1.R16>

Francis, M.P. & Duffy, C. (2005). Length at maturity in three pelagic sharks (*Lamna nasus*, *Isurus oxyrinchus*, and *Prionace glauca*) from New Zealand. *Fishery Bulletin*, 103(3), 489-500. Disponível em: <<http://hdl.handle.net/1834/26212>>. Acesso em: 9 out. 2022.

Gallagher, A.J., Skubel, R.A., Pethybridge, H.R., Hammerschlag, N. (2017). Energy metabolism in mobile, wild-sampled sharks inferred by plasma lipids. *Conservation Physiology* 5 (1). <https://doi.org/10.1093/conphys/cox002>

Gallagher A.J., Wagner D.N., Irschick D.J., Hammerschlag N. (2014). Body condition predicts energy stores in apex predatory sharks. *Conservation Physiology* 2: cou022. doi:10.1093/conphys/cou022.

García-Garrido, L., Muñoz-Chapuli, R., De Andres, A.V. (1990). Serum Cholesterol and Triglyceride Levels in *Scyliorhinus canicula* (L.) During Sexual Maturation. *Journal of Fish Biology* 36 (4), 499–509. doi:10.1111/j.1095-8649.1990.tb03552.x

Hajibabaei, M., Singer, G. A., Hebert, P. D., & Hickey, D. A. (2007). DNA barcoding: how it complements taxonomy, molecular phylogenetics and population genetics. *TRENDS in Genetics*, 23(4), 167-172.

Hauser, L., & Ward, R. D. (1998). Population identification in pelagic fish: the limits of molecular markers. *NATO ASI Series a Life Sciences*, 306, 191-224.

Hebert, P. D., Cywinska, A., Ball, S. L., & DeWaard, J. R. (2003). Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(1512), 313-321.

Hebert, P. D., Ratnasingham, S., & De Waard, J. R. (2003b). Barcoding animal life: cytochrome c oxidase subunit 1 divergences among closely related species. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(suppl_1), S96-S99.

Hedgecock, D. (1986). Is gene flow from pelagic larval dispersal important in the adaptation and evolution of marine invertebrates?. *Bulletin of marine science*, 39(2), 550-564.

Heino, M., Díaz Pauli, B., & Dieckmann, U. (2015). Fisheries-induced evolution. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 46, 461-480.

Hoffmann, M., Hilton-Taylor, C., Angulo, A., Böhm, M., Brooks, T. M., Butchart, S. H., ... & Veloso, A. (2010). The impact of conservation on the status of the world's vertebrates. *science*, 330(6010), 1503-1509. /doi/10.1126/sciadv.abn2927

Horodysky, A.Z., Cooke, S.J., Brill, R.W. (2015). Physiology in the service of fisheries science: why thinking mechanistically matters. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 25(3) 425 - 447. <https://doi.org/10.1007/s11160-015-9393-y>

Hueter, R.E., Manire, C.A., Tyminski, J.P., Hoenig, J.M., Hepworth, D.A. (2006). Assessing mortality of released or discarded fish using a logistic model of relative survival derived

from tagging data. *Transactions of the American Fisheries Society*, 135(2), 500-508.
<https://doi.org/10.1577/T05-065.1>

Idler, D.R. & Truscott, B. (1967). 1α -hydroxycorticosterone: synthesis *in vitro* and properties of an interrenal steroid in the blood of cartilaginous fish (Genus *Raja*). *Steroids*, 9(5), 457-477. [https://doi.org/10.1016/0039-128X\(67\)90100-6](https://doi.org/10.1016/0039-128X(67)90100-6)

IUCN. (2012). IUCN Red List categories and criteria version 3.1, second edition. Gland and Cambridge, 32p.

Kenchington, E. L. (2003). 14 The Effects of Fishing on Species and Genetic Diversity. *Responsible fisheries in the marine ecosystem*, 235.

Kirschner, L.B. (1993). The energetics of osmotic regulation in ureotelic and hypoosmotic fishes. *Journal of Experimental Zoology*, 267(1), 19-26. <https://doi.org/10.1002/jez.1402670104>

Kuparinen, A. & Merilä, J. (2007). Detecting and managing fisheries-induced evolution. *Trends in ecology & evolution*, 22(12) 652-659. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.08.011>

Larsson, Å., & Fänge, R. (1977). Cholesterol and free fatty acids (FFA) in the blood of marine fish. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry*, 57(3), 191-196.

Mamoozadeh, N.R., Graves, J.E., & McDowell, J.R. (2020). Genome-wide SNPs resolve spatiotemporal patterns of connectivity within striped marlin (*Kajikia audax*), a broadly distributed and highly migratory pelagic species. *Evolutionary applications* 13(4), 677-698. <https://doi.org/10.1111/eva.12892>

Manire, C., Hueter, R., Hull, E., Spieler, R. (2001). Serological changes associated with gill-net capture and restraint in three species of sharks. *Transactions of the American Fisheries Society*, 130(6), 1038-1048. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(2001\)130%3C1038:SCAWGN%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(2001)130%3C1038:SCAWGN%3E2.0.CO;2)

Mardulyn, P., & Whitfield, J. B. (1999). Phylogenetic signal in the COI, 16S, and 28S genes for inferring relationships among genera of Microgastrinae (Hymenoptera; Braconidae): evidence of a high diversification rate in this group of parasitoids. *Molecular phylogenetics and evolution*, 12(3), 282-294.

Marshall, H., Field, L., Afiadata, A., Sepulveda, C., Skomal, G., Bernal, D. (2012). Hematological indicators of stress in longline-captured sharks. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 162(2), 121-129. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2012.02.008>

Mikich, S.B. & Bérnils, R.S. (2004). Livro Vermelho da Fauna Ameaçada no Estado do Paraná. Curitiba: Instituto Ambiental do Paraná. CD-ROM.

Mollet, H.F., Cliff, G., Pratt Jr, H.L., Stevens, J. (2000). Reproductive biology of the female shortfin mako, *Isurus oxyrinchus* Rafinesque, 1810, with comments on the embryonic development of lamnoids. *Fishery Bulletin*, (2).

Neves, K.R., Gracioli, F.G., Dos Reis, L.M., Pasqualucci, C.A., Moyses, R.M., Jorgetti, V. (2004). Adverse effects of hyperphosphatemia on myocardial hypertrophy, renal function, and bone in rats with renal failure. *Kidney international*, 66(6), 2237-2244. doi: 10.1111/j.1523-1755.2004.66013.x

Noernberg, M.A., Angelotti, R., Caldeira, G.A., de Sousa, A.F.R. (2008). Determinação da sensibilidade do litoral paranaense à contaminação por óleo. *Brazilian Journal of Aquatic Science and Technology*, 12(2), 49-59. Disponível em: <<https://silo.tips/download/determinacao-da-sensibilidade-do-litoral-paranaense-a-contaminacao-por-oleo>>. Acesso em: 2 e out. 2022.

Okuma, E. & Abe, H. (1992). Major buffering constituents in animal muscle. *Comparative Biochemistry and physiology. Comparative Physiology*, 102(1), 37-41. doi: 10.1016/0300-9629(92)90008-e

Pacoureau, N., Rigby, C.L., Kyne, P.M., Sherley, R.B., Winker, H., Carlson, J.K., Fordham, S.V., Barreto, R., Fernando, D., Francis, M.P., Jabado, R.W., Herman, K.B., Liu, K., Marshall, A.D., Pollom, R.A., Romanov, E.V., Simpfendorfer, C.A., Yin, J.S., Kindsvater, H.K. & Dulvy, N.K. (2021). Half a century of global decline in oceanic sharks and rays. *Nature*, 589(7843), 567-571. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-03173-9>

Paiva, M.P. (1997). Recursos pesqueiros estuarinos e marinhos do Brasil. Fortaleza: EUFC. 278p. In: Costa, L., Chaves, P.T.C. (2006). Elasmobrânquios capturados pela pesca artesanal na costa sul do Paraná e norte de Santa Catarina, Brasil. *Biota Neotropica*, 6. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032006000300007>

- Palumbi, S. R. (1994). Genetic divergence, reproductive isolation, and marine speciation. *Annual review of ecology and systematics*, 25(1), 547-572.
- Petean, F. F., Naylor, G. J., & Lima, S. M. (2020). Integrative taxonomy identifies a new stingray species of the genus *Hypanus* Rafinesque, 1818 (Dasyatidae, Myliobatiformes), from the Tropical Southwestern Atlantic. *Journal of Fish Biology*, 97(4), 1120-1142.
- Pethybridge, H.R., Parrish, C.C., Bruce, B.D., Young, J.W., Nichols, P.D. (2014). Lipid, Fatty Acid and Energy Density Profiles of White Sharks: Insights into the Feeding Ecology and Ecophysiology of a Complex top Predator. *PLoS One* 9 (5), e97877. doi:10.1371/journal.pone.0097877
- Pinhal, D., Shivji, M. S., Vallinoto, M., Chapman, D. D., Gadig, O. B. F., & Martins, C. (2012). Cryptic hammerhead shark lineage occurrence in the western South Atlantic revealed by DNA analysis. *Marine Biology*, 159, 829-836.
- Pratt Jr, H.L. & Casey, J.G. (1983). Age and growth of the shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, using four methods. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 40(11), 1944 -1957. <https://doi.org/10.1139/f83-224>
- Rigby, C.L., Barreto, R., Carlson, J., Fernando, D., Fordham, S., Francis, M.P., Jabado, R.W., Liu, K.M., Marshall, A., Pacoureau, N., Romanov, E., Sherley, R.B., Winker, H. (2019). *Isurus oxyrinchus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T39341A2903170. Disponível em: <<https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-1.RLTS.T39341A2903170.en>>. Acesso em: 4 nov. 2022.
- Robert, M.C. (2012). A captura de elasmobrânquios no litoral paranaense. In: Bornatowski, H., Abilhoa, V. Tubarões e raias capturados pela pesca artesanal no Paraná: guia de identificação. Curitiba: Hori Consultoria Ambiental, 2012, 27-34.
- Romero, M.L. & Butler, L.K. (2007). Endocrinology of stress. *International Journal of Comparative Psychology*, 20(2), 89-95
- Ryman, N., Utter, F., & Laikre, L. (1995). Protection of intraspecific biodiversity of exploited fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 5, 417-446.
- Sales, J. B. L., de Oliveira, C. N., dos Santos, W. C. R., Rotundo, M. M., Ferreira, Y., Ready, J., Sampaio, I., Oliveira, C., Cruz, V.P., Lara-Mendoza, R.E. & da Silva Rodrigues-Filho, L. F.

(2019). Phylogeography of eagle rays of the genus *Aetobatus*: *Aetobatus narinari* is restricted to the continental western Atlantic Ocean. *Hydrobiologia*, 836, 169-183.

Sargent, J.R., Gatten, R.R. & McIntosh, R. (1972). The metabolism of neutral lipids in the spur dogfish, *Squalus acanthias*. *Lipids* 7, 240–245. <https://doi.org/10.1007/BF02533220>

Shuttleworth, T.J. (editor). (2012). *Physiology of elasmobranch fishes*. Springer Science & Business Media.

Skomal, G.B. (2007). Evaluating the physiological and physical consequences of capture on post-release survivorship in large pelagic fishes. *Fisheries Management and Ecology*, 14(2), 81-89. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2007.00528.x>

Skomal, G.B. & Mandelman, J.W. (2012). The physiological response to anthropogenic stressors in marine elasmobranch fishes: a review with a focus on the secondary response. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 162(2), 146-155. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2011.10.002>

Snelson Jr., F.F., Roman, B.L. & Burgess, G.H. (2008). The reproductive biology of pelagic elasmobranchs. In: Camhi, M.D., Pikitch, E.K., Babcock, E.A. (editors). (2008). *Sharks of the Open Ocean: Biology, Fisheries and Conservation*. Blackwell Publishing, Oxford, UK, 24-53.

Sodré, D., Rodrigues-Filho, L. F., Souza, R. F., Rêgo, P. S., Schneider, H., Sampaio, I., & Vallinoto, M. (2012). Inclusion of South American samples reveals new population structuring of the blacktip shark (*Carcharhinus limbatus*) in the western Atlantic. *Genetics and Molecular Biology*, 35, 752-760.

Speers-Roesch, B. & Treberg, J.R. (2010). The unusual energy metabolism of elasmobranch fishes. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 155(4), 417–434. [doi:10.1016/j.cbpa.2009.09.031](https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2009.09.031)

Stelbrink, B., von Rintelen, T., Cliff, G., Kriwet, J. (2010). Molecular systematics and global phylogeography of angel sharks (genus *Squatina*). *Molecular phylogenetics and evolution*, 54(2), 395-404.

Stevens, J.D. (2008). The biology and ecology of the shortfin mako shark, *Isurus oxyrinchus*. In: Camhi, M.D., Pikitch, E.K., Babcock, E.A. (editors). (2008). *Sharks of the Open Ocean: Biology, Fisheries and Conservation*. Blackwell Publishing, Oxford, UK, 87-94.

Stevens, J.D., Bonfil, R., Dulvy, N.K., Walker, P.A. (2000). The effects of fishing on sharks, rays, and chimaeras (chondrichthyans), and the implications for marine ecosystems. *ICES Journal of Marine Science*, 57(3), 476-494. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2000.0724>

Truscott, B. & Idler, D.R. (1972). Corticosteroids in plasma of elasmobranchs. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 42(1), 41-50. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(72\)90364-7](https://doi.org/10.1016/0300-9629(72)90364-7)

Varghese, S.P., Unnikrishnan, N., Gulati, D.K., Ayoob, A.E. (2017). Size, sex and reproductive biology of seven pelagic sharks in the eastern Arabian Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 97(1), 181-196. doi:10.1017/S0025315416000217

Vasconcellos, M., Diegues, A.C. & Kalikoski, D.C. (2011). Coastal fisheries of Brazil. In: Salas, S., Chuenpagdee, R., Charles, A., Seijo, J.C. (editors). *Coastal fisheries of Latin America and the Caribbean*, Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome. 73-116.

Wan, Q. H., Wu, H., Fujihara, T., & Fang, S. G. (2004). Which genetic marker for which conservation genetics issue?. *Electrophoresis*, 25(14), 2165-2176.

Ward, R. D., Zemlak, T. S., Innes, B. H., Last, P. R., & Hebert, P. D. (2005). DNA barcoding Australia's fish species. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 360(1462), 1847-1857.

Wardle, C. S., 1981. Physiological stress in captive fish. In: Hawkins, A.D. (editor). *Aquarium Systems*, Academic Press/Harcourt Brace Jovanovich: London. 403 -14. In: Smith, M.F.,1992. Capture and transportation of elasmobranchs, with emphasis on the grey nurse shark (*Carcharias taurus*). *Marine and Freshwater Research*, 43(1), 325-343. <https://doi.org/10.1071/MF9920325>

Watanabe, Y.Y., Goldman, K.J., Caselle, J.E., Chapman, D.D., Papastamatiou, Y.P. (2015). Comparative analyses of animal-tracking data reveal ecological significance of endothermy in fishes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(19), 6104-6109. <https://doi.org/10.1073/pnas.1500316112>

Wheeler, C.R., Gervais, C.R., Johnson, M.S., Vance, S., Rosa, R., Mandelman, J. W., Rummer, J.L. (2020). Anthropogenic stressors influence reproduction and development in elasmobranch fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 30(2), 373-386. <https://doi.org/10.1007/s11160-020-09604-0>

Wood, C.M. (1991). Acid-base and ion balance, metabolism, and their interactions, after exhaustive exercise in fish. *Journal of Experimental Biology*, 160(1), 285-308. <https://doi.org/10.1242/jeb.160.1.285>

Wosnick, N., Bornatowski, H., Ferraz, C., Afonso, A., Rangel, B.S., Hazin, F.H.V., Freire, C.A. (2017). Talking to the dead: using post-mortem data in the assessment of stress in tiger sharks (*Galeocerdo cuvier*)(Péron and Lesueur, 1822). *Fish physiology and biochemistry*, 43(1), 165-178. <https://doi.org/10.1007/s10695-016-0276-5>

Wosnick, N., Awruch, C.A., Adams, K.R., Gutierre, S.M.M., Bornatowski, H., Prado, A.C., Freire, C.A. (2019). Impacts of fisheries on elasmobranch reproduction: high rates of abortion and subsequent maternal mortality in the shortnose guitarfish. *Animal Conservation*, 22(2), 198 -206. <https://doi.org/10.1111/acv.12458>

Wosnick, N., Niella, Y., Hammerschlag, N., Chaves, A. P., Hauser-Davis, R. A., da Rocha, R. C. C., Jorge, M.B., de Oliveira, R.W.S. & Nunes, J. L. S. (2021). Negative metal bioaccumulation impacts on systemic shark health and homeostatic balance. *Marine pollution bulletin*, 168, 112398. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2021.112398>

Wosnick, N., Giareta, E.P., Leite, R.D., Hyrycena, I., Charvet, P. (2022). An overview on elasmobranch release as a bycatch mitigation strategy. *ICES Journal of Marine Science*, fsac164. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsac164>

Wosnick, N., Leite, R. D., Giareta, E. P., Morick, D., & Hauser-Davis, R. A. (2022b). Unraveling Metabolite Provisioning to Offspring Through Parental Fluids: A Case Study of the Brazilian Guitarfish, *Pseudobatos horkelii*. *Frontiers in Physiology*, 1123.

Wosnick, N., Leite, R. D., Balanin, S., Chaves, A. P., de Senna Gastal, E. R., Hauser-Davis, R. A., & Giareta, E. P. (2023). Behavioral and visual stress-induced proxies in elasmobranchs. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 33(1), 175-199.

Young, J.L., Bornik, Z.B., Marcotte, M.L., Charlie, K.N., Wagner, G.N., Hinch, S.G., Cooke, S.J. (2006). Integrating physiology and life history to improve fisheries management and conservation. *Fish and Fisheries* 7(4), 262-283. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2006.00225.x>

Zampelas, A., Magriplis, E. (2019). New Insights into Cholesterol Functions: A Friend or an Enemy? *Nutrients* 11 (7), 1645. doi:10.3390/nu11071645

CAPÍTULO I

**ANÁLISE COMPARATIVA DO ESTRESSE DE CAPTURA EM *ISURUS OXYRINCHUS*
(RAFINESQUE, 1810): EFEITOS DE PESCA ARTESANAL EM UM PREDADOR DE
TOPO PELÁGICO E ENDOTÉRMICO**

RESUMO

Isurus oxyrinchus é uma espécie pelágica de tubarão que costuma habitar águas mais oceânicas na sua fase adulta e mais costeiras enquanto ainda não atingiu a maturidade sexual. Este tubarão é regularmente capturado como espécie alvo ou como fauna acompanhante em pescarias industriais de espinhel, longe da costa. Porém, no Paraná, contrariando a tendência de exploração da espécie, foram capturados com rede de emalhe por pescadores artesanais da comunidade tradicional local, em uma região mais próxima da costa. A fim de saber mais sobre os processos fisiológicos desencadeados pela captura por esse aparato que podem resultar no óbito dos indivíduos desta espécie, foram verificadas as concentrações sorológicas de marcadores fisiológicos, assim como as correlações entre os marcadores, dada a ausência de dados deste tipo para esta modalidade de captura para a espécie. Em seguida, os valores resultantes foram comparados com os encontrados em estudos prévios, com a intenção de contrastar as diferenças entre as diversas modalidades de pesca nas quais este animal é capturado. A elevada concentração de lactato aqui encontrados indicam uma forte acidose metabólica, derivada de um grande esforço muscular em uma situação anaeróbia. Somada a isto, valores elevados de fósforo, que também apresentaram correlação positiva com o lactato, sugerem histológico e ruptura das membranas celulares. Os marcadores energéticos apresentaram resultados cuja causa não foi possível ser determinada com certeza. Ademais, as concentrações dos marcadores de estresse lactato, fósforo e ureia foram mais elevadas neste estudo do que nos estudos comparados, denotando que a captura por rede de emalhe é substancialmente mais danosa aos sistemas fisiológico destes animais e potencialmente mais letal.

Palavras chave: Tubarão-mako; fisiologia; *post-mortem*; rede de emalhe.

ABSTRACT

Isurus oxyrinchus is a pelagic shark species that typically inhabits oceanic waters during its adult phase and coastal waters before reaching sexual maturity. This species is often caught either intentionally or incidentally in industrial longline fisheries, which operate far from the coast. However, in Paraná, contrary to the general exploitation pattern, these sharks are caught using gillnets by local traditional artisanal fishermen in a region closer to the coast. In order to gain a better understanding of the physiological processes triggered by capture in this gear, which can lead to the death of individuals, the serum concentrations of physiological markers were examined. Additionally, correlations between these markers were investigated, as there is a lack of data regarding this capture method for the species. Subsequently, the resulting values were compared with those from previous studies, aiming to highlight the differences between various fishing methods employed to catch this species. The high concentration of lactate observed indicates a significant metabolic acidosis resulting from intense muscular effort under anaerobic conditions. Moreover, elevated levels of phosphorus, which exhibited a positive correlation with lactate, suggest histological damage and cell membrane rupture. The findings related to energy markers did not allow for a definitive cause to be determined. In conclusion, in addition to the comparative analysis conducted, it was determined that gillnets pose a potentially more harmful to the species, compared to other capture methods.

Keywords: Shortfin mako shark; physiology; *post-mortem*; gillnet.

1 INTRODUÇÃO

Elasmobrânquios estão, indiscutivelmente, entre os animais mais ameaçados da atualidade, com declínios populacionais de até 90% em algumas regiões para algumas espécies (Dulvy et al., 2014; Dulvy et al., 2021). Estima-se que cerca de 31,2% das espécies de tubarão e 36% das espécies de raia atualmente descritas enfrentam algum nível de ameaça (Dulvy et al., 2021). Devido à sua história de vida, os tubarões e as raias são particularmente vulneráveis às atividades antrópicas, dentre elas a poluição, degradação de habitat, e principalmente, a sobre-exploração (Dulvy et al., 2014, 2021; Pacoureaux et al., 2021). De acordo com especialistas da IUCN, 99,6% das espécies atualmente descritas são ameaçadas pela sobrepesca, principalmente devido à captura incidental (*bycatch*). A pesca em grande escala é a principal ameaça, seja por si só (como uma ameaça única) ou em combinação com outras pescarias, sendo esta ameaça muitas vezes agravada por capturas incidentais na pesca de pequena escala (Dulvy et al., 2021). O nível elevado de capturas vem gerando preocupação em nível mundial em relação à prática da pesca de elasmobrânquios sem que ocorra um derradeiro esgotamento dos estoques (Dent & Clarke, 2015; Simpfendorfer & Dulvy, 2017). Entretanto, a maioria dos países que sobreexploram populações locais possuem escassos, com falhas de implementação e fiscalização de seu cumprimento, ou nenhum plano de manejo para o grupo (Dent & Clarke, 2015). Adicionalmente, alguns tubarões possuem comportamento altamente migratório, fator que, associado à ausência de legislação e/ou contraditoriedade nas regulamentações entre as áreas conectadas, dificulta de forma significativa o aprimoramento dos planos de manejo para a maioria das espécies (Compagno, 2001; Hammerschlag et al., 2011). Assim, o manejo dos estoques de tubarões em nível mundial se torna prioritário, sendo foco de planos de ação nacionais e internacionais (e.g. PAN-tubarões - ICMBio; IPOA-sharks – FAO).

A utilização de práticas compensatórias é debatida na maioria dos planos de gerenciamento, sendo a soltura de animais com vida apontada como uma ferramenta promissora para a redução dos impactos da pesca, sobretudo para espécies providas da captura acessória, endêmicas e/ou ameaçadas de extinção (IPOA-Sharks; FAO, 2000). Estima-se que cerca de 95% das espécies comumente capturadas no setor industrial são embarcadas ainda com vida (Moyes et al., 2006), sendo a sobrevivência pós-captura extremamente alta (Moyes et al., 2006; Braccini, 2012; Gallagher et al., 2014), reforçando assim a eficiência da soltura imediata. Tal análise é inexistente para o setor artesanal. Porém, mesmo para os animais que são capturados com vida e imediatamente liberados, a eficiência das práticas compensatórias pode ser reduzida pelas disrupções fisiológicas e/ou injúrias provocadas pelo aparato de pesca e manejo feito pelos pescadores, com consequente elevação das taxas de mortalidade e/ou dos efeitos subletais (Davis, 2002; Skomal, 2007; Skomal

& Mandelman, 2012; Guida et al., 2017; Adams et al., 2018; Rodrigues et al., 2018). Desta forma, estimativas de mortalidade, sobrevivência pós-captura/soltura e determinação dos mecanismos fisiológicos relacionados ao estresse de captura são imperativos para a criação e aprimoramento de metas de gestão e conservação para o grupo (Davis, 2002; Parker et al., 2003; Suski & Cooke, 2007).

O uso de ferramentas fisiológicas permite uma compreensão mais profunda de como organismos, populações e ecossistemas respondem a mudanças ambientais e estressores, facilitando desta forma a caracterização de desafios na conservação (Cooke et al., 2013). Este ramo científico vai além da descrição de padrões, tendo como objetivo a compreensão de mecanismos fisiológicos letais e/ou subletais que atualmente comprometem os esforços e a efetividade dos planos de manejo de espécies selvagens (Stevenson et al., 2005). Uma vez que a influência antrópica e as alterações ambientais vêm crescendo exponencialmente, a compreensão de quais aspectos desencadeiam respostas de estresse é imperativa para o desenvolvimento de contramedidas efetivas (Wikelski & Cooke, 2006; Cooke et al., 2021). Entretanto, estudos dos efeitos fisiológicos da pesca são ainda escassos para o setor artesanal, configurando uma grande lacuna de conhecimento que impõe barreiras para o aprimoramento das medidas de manejo desta modalidade de pesca tão representativa em nosso país.

O tubarão-mako (*Isurus oxyrinchus*) é capturado globalmente como alvo e captura acessória, principalmente por frotas pelágicas industriais (Camhi et al., 2008). A espécie é geralmente retida pela carne e nadadeiras (Dent & Clarke 2015; Fields et al., 2017). A espécie também é altamente valorizada por pescadores recreativos e, embora muitos pratiquem o pesque e solte, a mortalidade pós-soltura pode chegar a 10% (French et al., 2015). Já a mortalidade na pesca comercial pode chegar a 33% (Campana et al. 2016). É uma espécie endotérmica, com uma das maiores taxas metabólicas registradas para qualquer tubarão pelágico (Carlson et al., 2004). Isso implica em um alto alcance aeróbico, que pode ser uma vantagem quando se trata de distúrbios fisiológicos (Sepulveda et al., 2007), o que poderia explicar as relativamente altas taxas de sobrevivência, mesmo em pescarias comerciais. Adicionalmente, tubarões endotérmicos também tendem a ter tamanhos corporais maiores do que os tubarões ectotérmicos, tornando-os mais resilientes aos estressores (Gilman et al., 2022).

A captura de tubarões-mako em áreas mais costeiras por frotas artesanais utilizando redes de emalhe é rara e, até o momento, dados de estresse de captura para a espécie são exclusivamente provindos de pescarias industriais, utilizando espinhel pelágicos (Camhi et al., 2008). Além da necessidade de estudos de estresse em nível espécie-específico, se reconhece a urgente necessidade

de dados mais detalhados, com o intuito de elucidar a influência do aparato de pesca, por exemplo, na resposta observada.

Desta forma, o presente estudo teve como objetivo avaliar a resposta ao estresse de captura por redes de emalhe em tubarões-mako visando preencher lacunas com dados necessários para o manejo desta espécie baseado na soltura compensatória por frotas artesanais. Para isso, cinco perguntas específicas foram feitas: (1) como é a resposta ao estresse nestes animais? (2) como os marcadores de estresse secundário se comportam frente à captura por redes? (3) como os marcadores energéticos se comportam frente à captura por redes? (4) existe correlação entre os marcadores analisados, indicando interação entre as funções fisiológicas? e (5) existe diferença na resposta ao estresse entre rede de emalhe, espinhel e pesca de vara?

2 MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 COLETA E PROCESSAMENTO DE AMOSTRAS

Vinte e oito tubarões-mako capturados de forma incidental pela frota artesanal do Município de Matinhos entre os meses de Novembro de 2021 e Janeiro de 2022 foram desembarcados no mercado de peixe e amostrados oportunisticamente para este estudo. Os tubarões foram capturados com redes de emalhe de espera, malhas de 16-22 centímetros entre nós, em campanhas de pesca que duraram cerca de 24 horas. A identificação em nível de espécie foi feita de acordo com Ebert et al. (2021).

Após à chegada dos animais no local de desembarque, para avaliar o estresse imposto pela captura com redes de emalhe, amostras de sangue (2-3 ml) foram obtidas por punção venosa caudal usando seringas (5 ml) equipadas com agulhas de 26,5G e imediatamente transferido para tubos de microcentrífuga de polipropileno ultrapuro (2 ml). As amostras de sangue foram imediatamente armazenadas em caixa de isopor com gelo e levadas ao laboratório. Na chegada, as amostras de sangue foram centrifugadas por 7 min à temperatura ambiente (20°C) a 2.000 g. As amostras de soro foram então separadas e congeladas a -20°C até a análise.

A abordagem *post-mortem* usada no presente estudo teve como objetivo estabelecer limites letais de captura para fins de controle/referência (Wosnick et al., 2017). Para evitar grandes alterações nos parâmetros analisados após a morte dos animais, apenas tubarões mortos recentemente foram amostrados (Wosnick et al., 2021) (pontuação 1 para todas as categorias), utilizando um índice de frescor, considerando as seguintes variáveis: cor geral das brânquias (1 para coloração avermelhada e 0 para coloração rósea ou esbranquiçada), nível de retração ocular (1

para não retraído e brilhante e 0 para retraído e opaco), coagulação do sangue (1 para não coagulado e 0 para parcialmente ou totalmente coagulado) e *rigor-mortis* (1 para ausência completa e 0 para presença parcial ou completa).

As coletas foram aprovadas pelo Ministério brasileiro do Meio Ambiente (IBAMA/ICMBio-SISBIO nº 70981-3). Visto que apenas animais mortos providos da pesca comercial foram utilizados no presente estudo, a licença do comitê de ética em experimentação e manipulação animal não foi necessária.

2.2 ANÁLISES FISIOLÓGICAS

Com o intuito de avaliar a capacidade osmorregulatória e a manutenção da homeostase frente ao estresse imposto pela captura, concentrações de fósforo e ureia foram determinadas no soro. Os níveis séricos de lactato foram medidos para avaliar o equilíbrio ácido-base.

Também foram verificadas as concentrações de colesterol total, glicose e triglicerídeos no soro, a fim de avaliar a influência de marcadores energéticos nas reações ao estresse de captura.

Fósforo (catálogo nº 42; comprimento de onda 650 nm), lactato (catálogo nº 138-1/50; comprimento de onda 550 nm), ureia (Labtest, Brasil, catálogo n. 27; comprimento de onda 600 nm), colesterol total (catálogo n. 76; comprimento de onda 500 nm), glicose (catálogo nº 113; comprimento de onda 505 nm) e triglicerídeos (catálogo n. 87; comprimento de onda 505 nm), foram determinados a partir de amostras de soro seguindo rigorosamente os protocolos estabelecidos pelo fabricante (Labtest Diagnostica S.A., Brasil). Todos os marcadores foram quantificados colorimetricamente (Espectrofotômetro Kasuaki IL-120 UV-Vis).

2.3 ANÁLISES ESTATÍSTICAS

Com o objetivo de testar se existem correlações entre os biomarcadores analisados foram realizadas correlações de Spearman ou Pearson seguindo as premissas de normalidade e homogeneidade dos dados. Os testes estatísticos foram realizados no ambiente R, com nível de significância $p < 0,05$ (R Development Core Team, 2021).

3 RESULTADOS

3.1 COMPARAÇÃO COM OUTROS ESTUDOS

Foi elaborada uma tabela compilando os resultados de outros cinco estudos prévios com fisiologia do estresse de captura em tubarões-mako que utilizaram um ou mais dos marcadores desta dissertação (Tabela 1). Estes estudos apresentaram diferentes métodos de captura fornecendo, assim, uma base para comparação entre as técnicas de pesca empregadas.

Parâmetros Avaliados	Capturados com rede e emalhe	Capturados com linha e anzol ^a	Vivos capturados com espinhel ^b	Moribundos capturados com espinhel ^b	Vivos capturados com espinhel ^c	Moribundos capturados com espinhel (n=3) ^c	Capturados com monofilamento e anzol ^d	Vivos capturados com vara e molinete ^e	Vivos capturados com vara e molinete, com aparente lesão renal ^d
Fósforo (mmol/L)	17,23	5	-	-	-	-	-	6	10,6
Lactato (mmol/L)	68,93	13	18	20	16,7	34,3	8,4	27,2	44,4
Ureia (mmol/L)	373,83	322	-	-	-	-	353,1	360	325
Colesterol (mmol/L)	0,63	2	-	-	-	-	-	0,8	1
Glicose (mmol/L)	1,34	7,8	-	-	6,7	-	6	3,5	2,1
Triglicerídeos (mmol/L)	0,91	-	-	-	-	-	-	0,5	0,6

Tabela 1. Marcadores de sangue avaliados no presente estudo, juntamente com dados publicados anteriormente sobre *Isurus oxyrinchus*. ^a Wells et al. 1986; ^b Hight et al. 2007; ^c Marshall et al. 2012. ^d French et al. 2015; ^e Otway 2020.

3.2 FÓSFORO, LACTATO E UREIA

As concentrações de fósforo variaram de 2,07 até 52,57 mmol/L (média 17,23 mmol/L). As concentrações de lactato no soro variaram de 34,03 até 114,26 mmol/L (média 68,93 mmol/L). Já as concentrações de ureia circulante, variaram de 170,78 até 655,10 mmol/L (média 373,83 mmol/L) (Figura 1).

Biomarcadores Estresse

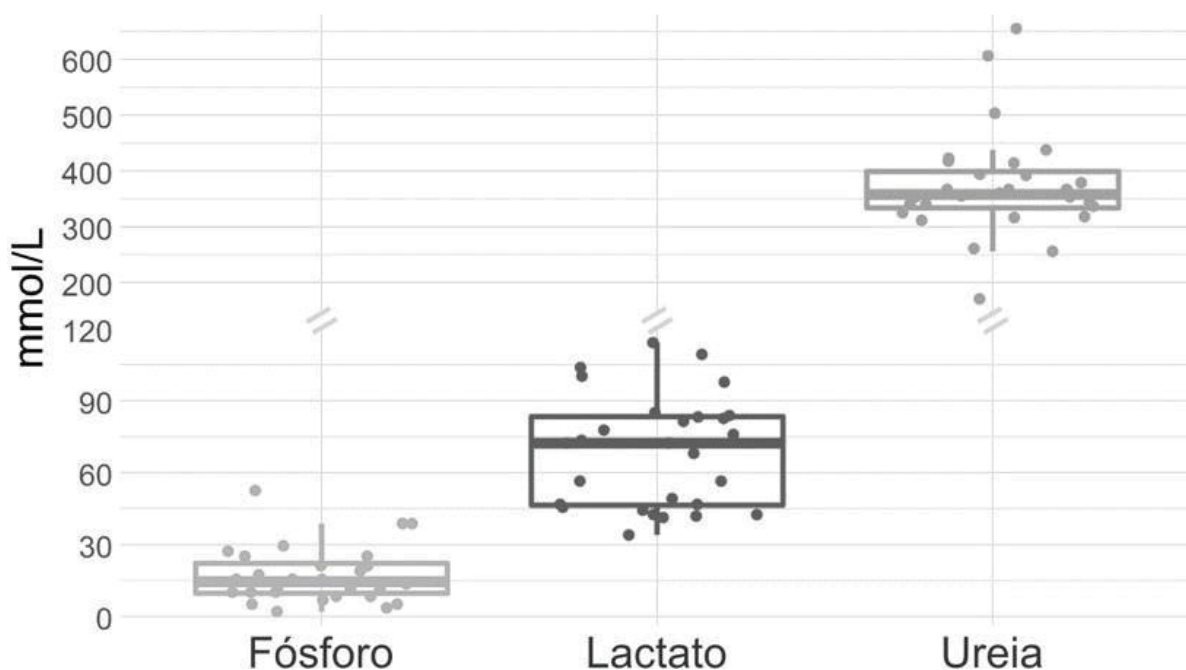


Figura 1. Concentrações medianas de fósforo, lactato e ureia no soro de tubarões-mako capturados com redes de emalhe por frotas artesanais.

3.3 COLESTEROL TOTAL, GLICOSE E TRIGLICERÍDEOS

As concentrações de colesterol total variaram de não detectável até 5,04 mmol/L (média 0,63 mmol/L). As concentrações de glicose no soro variaram de 0,39 até 7,05 mmol/L (média 1,34 mmol/L). Já as concentrações de triglicerídeos circulantes, variaram de 0,1 até 1,81 mmol/L (média 0,91 mmol/L) (Figura 2).

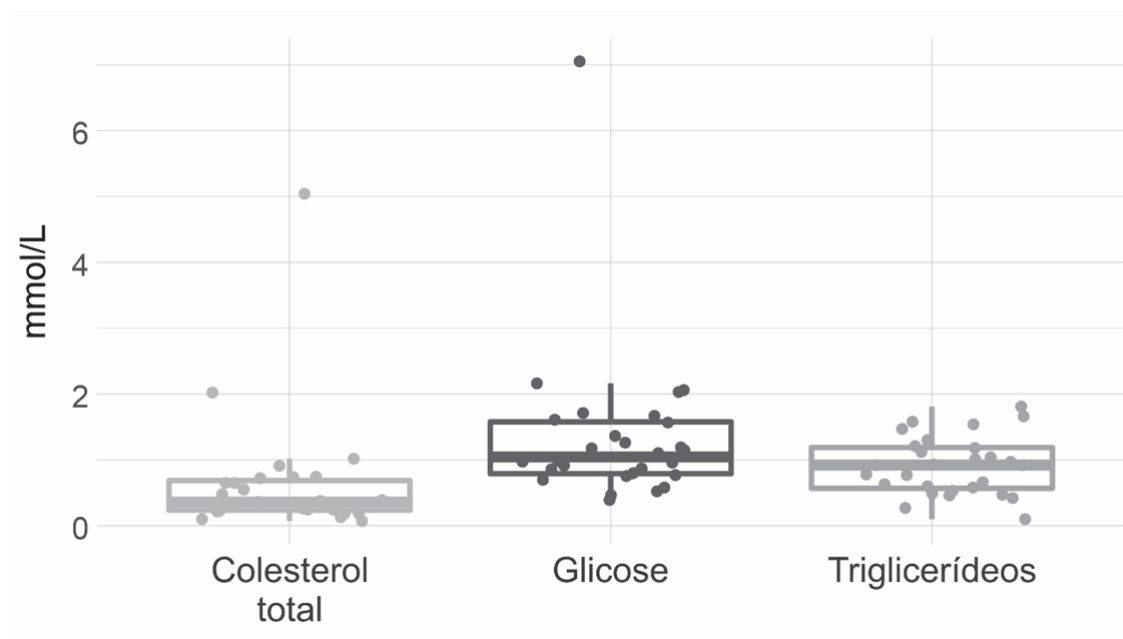


Figura 2. Concentrações medianas de colesterol total, glicose e triglicerídeos no soro de tubarões-mako capturados com redes de emalhe por frotas artesanais.

3.4 CORRELAÇÕES ENTRE OS MARCADORES ANALISADOS

Foi verificada uma correlação negativa ($R^2 = -0,40$ e $p = 0,03$) entre o lactato e o colesterol total. Quanto maiores os valores de lactato, menores são os valores de colesterol total (Figura 3).

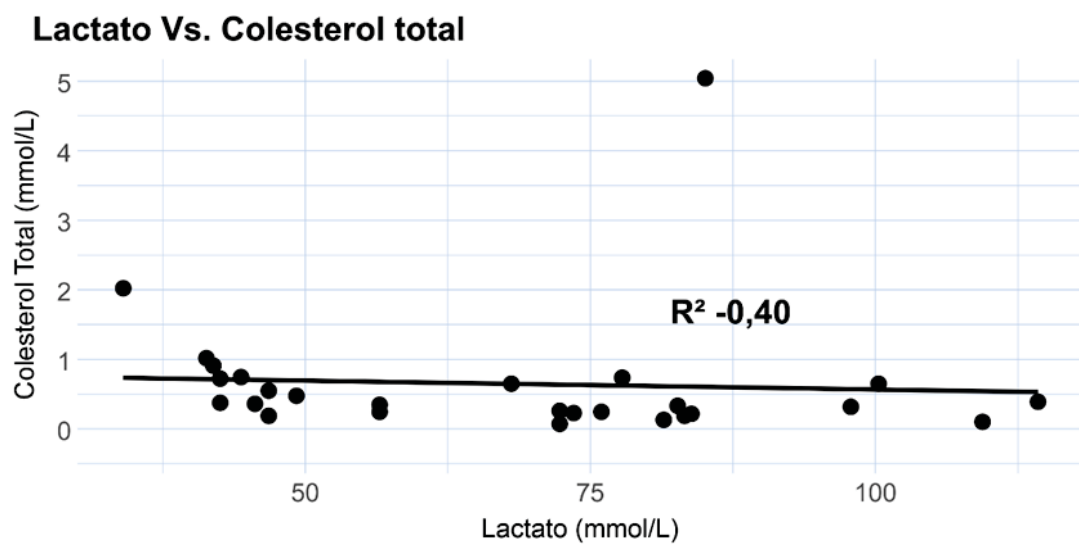


Figura 3. Correlação entre o biomarcador lactato e o biomarcador energético colesterol total para a espécie *Isurus oxyrinchus*. Coeficiente de correlação representado por R^2 .

Também foi evidenciada uma correlação positiva ($R^2 = 0,62$ e $p = 0,004$) entre o lactato e a glicose (Figura 4), indicando que frente ao aumento dos níveis circulantes de lactato, um aumento concomitante nas concentrações de glicose foi observado.

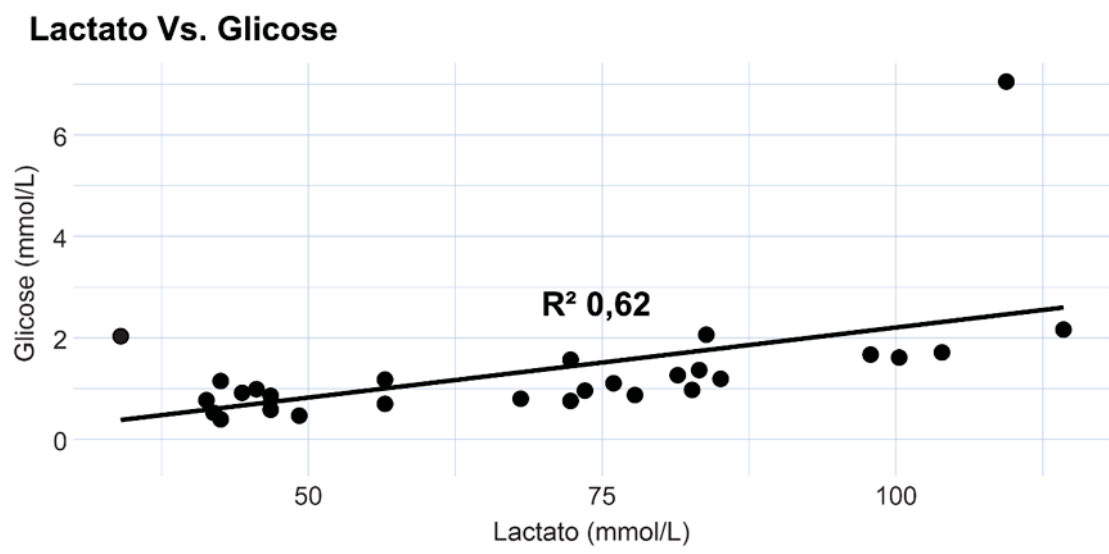


Figura 4. Correlação entre o biomarcador lactato e o biomarcador energético glicose para a espécie *Isurus oxyrinchus*. Coeficiente de correlação representado por R^2 .

Uma correlação positiva ($R^2 = 0,48$ e $p = 0,009$) entre o fósforo e triglicerídeos foi evidenciada (Figura 5). Conforme os níveis de concentração de fósforo foram aumentando, os níveis de triglicerídeos também se elevavam.

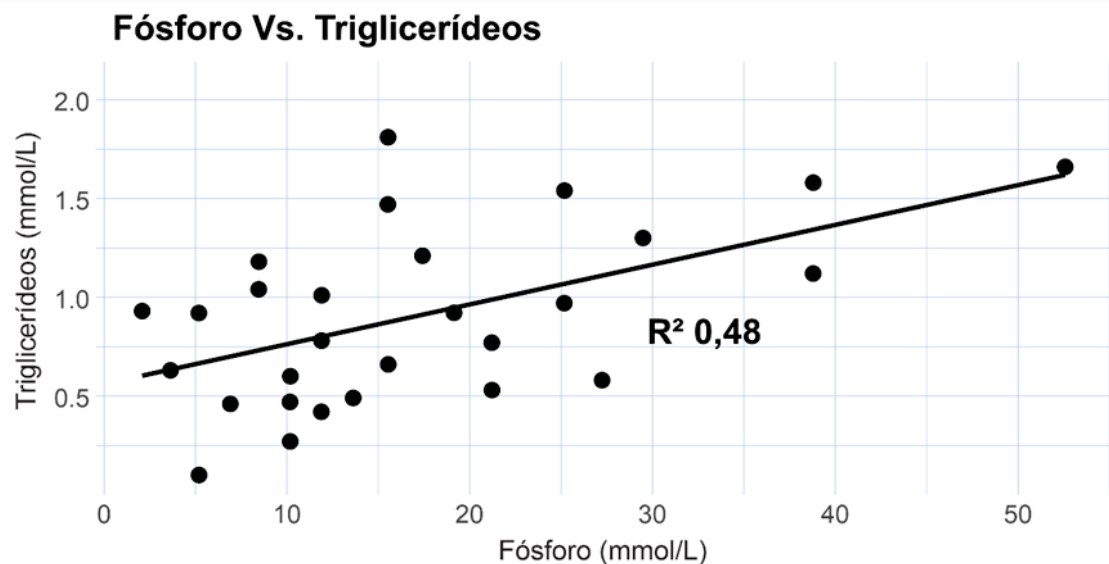


Figura 5. Correlação entre o biomarcador fósforo e o biomarcador energético triglicerídeos para a espécie *Isurus oxyrinchus*. Coeficiente de correlação representado por R^2 .

4 DISCUSSÃO

O fósforo desempenha um papel importante nos processos metabólicos e atua como buffer na dinâmica osmorregulatória (Ferreira & Baldisserotto, 2007), tornando-se um marcador promissor quando são observados aumentos nos níveis circulantes, indicando sobrecarga alostática e/ou ruptura de membranas celulares (Wosnick et al., 2017; 2020). Os tubarões são ureotélicos e a uréia desempenha um papel fundamental na osmorregulação (Ballantyne & Robinson, 2010). Quando ocorre sobrecarga alostática e perda do equilíbrio homeostático, observam-se alterações nas concentrações de uréia (Wosnick et al., 2017). Conseqüentemente, este osmólito torna-se uma ferramenta valiosa para avaliar os efeitos fisiológicos de estressores extrínsecos. A acidose láctica é uma condição fisiológica na qual o excesso de lactato circulante causa uma redução significativa no pH plasmático (Skomal & Bernal, 2010). Esta condição está relacionada a reduções na oferta de oxigênio e/ou absorção e pode indicar níveis alarmantes de estresse metabólico (Robergs et al., 2004).

O colesterol desempenha um papel crucial no metabolismo de vertebrados e na síntese de hormônios esteróides (Gallagher et al., 2017). Portanto, o aumento das concentrações circulantes são importantes indicativos de alterações nutricionais e metabólicas (Wosnick et al., 2017). A glicose é o monossacarídeo mais abundante em seres vivos, sendo armazenada como glicogênio. É uma fonte onipresente de energia que alimenta a respiração celular aeróbica e anaeróbica em invertebrados e vertebrados (Gerich, 2000). Entretanto, é importante enfatizar que seu papel como combustível metabólico em tubarões ainda não está claro, sendo necessário cautela nas conclusões desenhadas, bem como em sua utilização como marcador energético único. Por fim, os triglicerídeos são uma importante fonte de energia metabólica e indicativo de condição nutricional e saúde sistêmica em tubarões (Gallagher et al., 2017; Wosnick et al., 2021).

4.1 FÓSFORO, LACTATO E UREIA

Em nossas análises, as concentrações de fósforo no soro dos tubarões-mako capturados por redes de emalhe variaram entre 2,07 até 52,57 mmol/L, com uma média de 17,23 mmol/L. Wells et al. (1986) investigaram diversos parâmetros fisiológicos de estresse, dentre eles, o fósforo, na pesca com linha e anzol (Tabela 1). Nos indivíduos de *I. oxyrinchus* capturados, a concentração média de fósforo circulante foi de 5 mmol/L e, apesar de um número amostral baixo (n=2), os autores discutiram que os valores de fósforo para todas as espécies foram elevados em relação ao esperado de animais não estressados. Otway (2020) analisou vários marcadores bioquímicos de

tubarões-mako capturados com vara e molinete na pesca esportiva, analisando separadamente aqueles que se apresentaram saudáveis de indivíduos que aparentavam dano renal (i.e., urina escurecida, marrom-avermelhada) (Tabela 1). As concentrações de fósforo em indivíduos saudáveis (média de 6 mmol/L) oscilaram entre valores normais e acima do valor de referência proposto pelo autor (entre 1,7 e 2,0 mmol/L). Já para indivíduos com lesão renal, a média foi de 10,6 mmol/L, valores que, segundo o autor, configuram hiperfosfatemia.

As concentrações de fósforo dos tubarões-mako do presente estudo são, em geral, entre 1,5 a 3 vezes maiores do que de outros trabalhos publicados (Wells et al., 1986; Otway, 2020), indicando dano ao equilíbrio iônico compatível com sobrecarga alostática. De fato, em tubarões presos em aparato de pesca que apresentam comportamento de luta e fuga muito intenso, aumentos nos níveis circulantes de fósforo também podem indicar ruptura de membranas celulares (Wosnick et al., 2017). Considerando que as concentrações apresentadas por animais mortos capturados em redes de emalhe foram mais altas que em animais vivos capturados na pesca esportiva, é possível hipotetizar que houve uma grande reação de ruptura da membrana nas células destes animais, e que isto seria uma das causas do óbito destes animais.

A concentração média de lactato em *I. oxyrinchus* capturados por rede de emalhe foi de 68,93 mmol/L, com valor mínimo de 34,03 e máximo de 114,26 mmol/L. Alguns estudos prévios também analisaram as concentrações de lactato no sangue de indivíduos capturados em diferentes modalidades de pesca (Tabela 1). No trabalho de Wells et al. (1986), a concentração média de lactato em *I. oxyrinchus* vivos capturados com linha e anzol foi de 13 mmol/L. Hight et al. (2007) analisaram as concentrações em tubarões-mako vivos e moribundos capturados em espinhel de deriva, com valores médios de 18 e 20 mmol/L, respectivamente. Os autores discutem que estes valores são elevados, especialmente considerando que os indivíduos se mostraram “aparentemente bem” após a captura. Marshall et al. (2012) examinaram as concentrações de lactato em *I. oxyrinchus* capturados por espinhel. Neste estudo, a média da concentração de lactato em tubarões-mako tidos como “em boas condições” ao serem trazidos a bordo foi de 16,7 mmol/L, enquanto para animais moribundos foi de 34,3 mmol/L. Já French et al. (2015) investigaram os níveis de lactato para tubarões-mako capturados na pesca esportiva com linha e anzol, encontrando uma média de 8,4 mmol/L, com valores individuais variando de 0,6 até 33,8 mmol/L. Otway (2020), encontrou uma concentração média de 27,2 mmol/L em indivíduos tidos como saudáveis e 44,4 mmol/L nos indivíduos com dano renal.

É possível perceber que os demais estudos realizados encontraram concentrações mais baixas de lactato do que as observadas no presente estudo, que encontrou valores quase dobrados. Isso levanta a hipótese de que animais capturados neste aparato realizam uma atividade muscular

muito mais intensa ao tentar se desvencilhar do que aqueles capturados por aparatos com linha e anzóis (e.g., vara e molinete, espinhéis). Esta atividade exacerbada, além de dano tecidual, gera um grande acúmulo de lactato nas células musculares que, eventualmente, é difundido na corrente sanguínea, resultando em acidose celular e sanguínea (Moyes et al., 2006). Assim, torna-se claro que a captura em redes é muito mais danosa para a espécie, possivelmente reduzindo de forma muito significativa as chances de sobrevivência, mesmo nos casos onde os indivíduos são capturados de forma incidental e são liberados. É importante enfatizar que os tubarões-mako são RAM-ventiladores, e por este motivo precisam nadar constantemente para manter taxas ventilatórias adequadas. Assim, qualquer situação que contenha a natação tem o potencial de se tornar rapidamente letal.

Quanto à ureia, o valor mínimo foi de 170,78 e o máximo de 655,10 mmol/L, com uma média de 373,83 mmol/L. Wells et al. (1986) indicam uma concentração média de ureia 322 mmol/L em tubarões-mako capturados com vara e anzol, valor médio semelhante ao observado no presente estudo (Tabela 1). O valor elevado deste componente orgânico se deve particularmente ao perfil osmorregulatório dos elasmobrânquios, configurando a ureia como principal osmólito (Anderson, 1991; Kirschner, 1993; Ballantyne 1997; Ballantyne, 2016; Abel & Grubbs, 2020). French et al., (2015) encontraram um nível médio de ureia plasmática de 353,10 mmol/L. Valores observados semelhantes ao de Wells et al. (1986), ambos analisando tubarões-mako capturados na pesca com anzol e linha (Tabela 1). Em ambos os casos, nenhuma correlação entre este osmólito e o estresse imposto pela captura foi notado. No estudo realizado por Otway (2020), os animais tidos como saudáveis exibiram, concentrações médias de 360 mmol/L, ao passo que os tubarões com lesão renal, 325 mmol/L (Tabela 1). A diferença entre os dois grupos foi significativa, assim, os autores associaram esta queda nos níveis de ureia plasmática com a existência de lesão renal.

O valor médio da concentração de ureia encontrado nos tubarões-mako capturados em rede de emalhe no presente estudo foi um pouco mais elevado do que as concentrações previamente descritas na literatura. Além disso, é notável a ocorrência de indivíduos com concentrações acima de 400 mmol/L, chegando a até 655,10 mmol/L. Aparentemente, não há um padrão claro das concentrações de ureia frente ao estresse de captura, no entanto, estas concentrações bem elevadas (acima de 400 mmol/L) podem ajudar a indicar níveis incompatíveis com a homeostasia. Visto que valores do presente estudo divergem dos encontrados na literatura para indivíduos vivos capturados por outras modalidades de pesca, é seguro afirmar que a captura por redes de emalhe gere sobrecarga alostática e subsequente perda da capacidade de regulação da uréia. É também possível que as altas concentrações observadas sejam um reflexo de falha/disrupção renal e branquial, principais órgãos de regulação desta molécula (Wosnick et al., 2017).

4.2 COLESTEROL TOTAL, GLICOSE E TRIGLICERÍDEOS

No presente trabalho, a média do colesterol no soro foi de 0,63 mmol/L. Wells et al. (1986) encontraram uma média de 2 mmol/L em dois indivíduos de *I oxyrinchus*, porém, os autores não relacionam este valor a nenhum fator ou ao estresse de captura (Tabela 1). No trabalho de Otway et al. (2020), foram encontrados valores similares em indivíduos saudáveis e indivíduos com problemas renais: 0,8 e 1,0 mmol/L, respectivamente (Tabela 1).

A média do colesterol circulante no presente estudo foi mais baixa do que nos estudos disponíveis para a espécie. Visto que o colesterol possui diversas funções fisiológicas, sua associação com o estresse de captura ainda é incerta. Entretanto, é esperado um aumento dos níveis circulantes considerando seu papel de molécula carreadora de lipídeos, além da sua presença nas membranas celulares (Leite et al., *in prep.*). Assim, em situações de luta ou fuga, um aumento nas concentrações pode indicar maior mobilização energética para tentar sobreviver, ou dano às membranas celulares causados pela luta. No presente estudo, visto que as concentrações foram baixas, é possível que a mobilização tenha sido insuficiente, resultando em óbito. Entretanto, considerando que o colesterol é um precursor de hormônios esteróides (Anderson, 2012), é também possível que as concentrações baixas sejam um reflexo do estágio de vida dos tubarões analisados (todos juvenis) (Otway, 2020).

As concentrações de glicose no soro dos animais do presente estudo variaram de 0,39 a 7,05 mmol/L, com uma média de 1,34 mmol/L. Na análise realizada por Wells et al. (1986), os dois indivíduos amostrados apresentaram uma concentração média de glicose de 7,8 mmol/L (Tabela 1). Este estudo corrobora a afirmação de Cliff & Thurman (1984), de que há um aumento da glicemia como resposta inicial ao estresse. Essa mobilização de glicose na corrente sanguínea seria estimulada pelo aumento do nível de catecolaminas no sangue dos animais (deRoos & deRoos, 1978). Marshall et al. (2012), por sua vez, encontraram uma concentração média de glicose de 6,7 mmol/L nos tubarões-mako capturados por espinhel trazidos a bordo vivos (Tabela 1). O estudo de French et al. (2015) também analisou os níveis de glicose no sangue de *I. oxyrinchus*, com uma concentração média de 6,0 mmol/L (Tabela 1). Estes valores podem estar relacionados com fatores ambientais, com a glicemia aumentando conforme mais alta a temperatura da superfície da água. O estudo realizado por Otway (2020) verificou concentrações médias de 3,5 mmol/L para os animais saudáveis, e 2,1 mmol/L nos animais com aparente lesão renal (Tabela 1). O valor médio dos indivíduos com urina marrom-avermelhada foi significativamente menor, podendo indicar uma possível hipoglicemia causada pelo estresse constante e grande esforço ao passar muito tempo

lutando ao ser fígado na pesca, o que pode levar à morte do animal (Cliff & Thurman, 1984; Manire et al., 2001). No entanto, também há grande variação nos valores de glicemia destes animais a nível individual, o que o leva a afirmar que a glicose pode não ser um indicador de estresse tão eficaz em elasmobrânquios, corroborando a afirmação de Wosnick et al. (2016).

A concentração média de glicose sanguínea encontrada no presente estudo foi inferior aos valores encontrados nos estudos prévios citados acima. Levando em consideração que os indivíduos aqui amostrados estavam mortos quando o sangue foi coletado, é possível que a hipoglicemia tenha relação com o exercício exaustivo, causando depleção completa dos estoques deste metabólito seguida de óbito. Apesar de estudos relatarem uma elevação nos níveis de glicose frente ao estresse de captura (Cliff & Thurman, 1984; Wells et al., 1986; Marshall et al., 2012; Otway 2020), o estresse crônico ou eventos de hiperatividade podem resultar em concentrações reduzidas, possivelmente causando hipoglicemia aguda e levando o animal a óbito (Cliff & Thurman, 1984; Manire et al., 2001). Assim, considerando o comportamento imprevisível deste marcador, aliado às grandes variações intraespecíficas frente ao estresse de captura, muita cautela ao delinear conclusões é necessária (Wosnick et al., 2017; Otway, 2020), sendo imperativa a análise de outros marcadores energéticos em conjunto.

Nos tubarões-mako do presente estudo, os níveis circulantes de triglicerídeos variaram de 0,1 mmol/L a 1,81 mmol/L, com média de 0,91 mmol/L. Otway (2020) encontrou concentrações médias de 0,5 mmol/L para os animais saudáveis e de 0,6 mmol/L para os animais com dano renal (Tabela 1). O autor constatou que não houve diferença significativa entre os valores médios dos dois grupos. Ele ainda ressaltara que a variação individual do nível de triglicerídeos na corrente sanguínea pode se dar por diferentes razões, como estágio de vida, período reprodutivo, sexo ou estado nutricional dos animais. Como atestado por Otway (2020), é possível que as variações observadas no presente estudo também tenham sido influenciadas por outros fatores.

4.3 CORRELAÇÕES ENTRE OS MARCADORES

Este estudo constatou uma correlação positiva ($R^2 = 0,48$ e $p = 0,009$) entre os valores de fósforo e triglicerídeos circulantes, o que significa que o aumento nas concentrações de fósforo é acompanhado de um aumento nas concentrações de triglicerídeos. Como citado anteriormente, elevação de níveis plasmáticos de fósforo pode ser um indicativo de ruptura de membrana celular (Wosnick et al., 2017). Considerando os demais indicativos, a captura por rede de emalhe é uma

situação de estresse elevado para os elasmobrânquios capturados. Os níveis de triglicerídeos aqui encontrados também foram relativamente elevados, porém variados e sem possível explicação única, como em Otway (2020). Gallagher et al. (2014b), concluíram que valores elevados de triglicerídeos estão relacionados à boa condição corporal em tubarões-tigre (*Galeocerdo cuvier* (Péron & Lesueur, 1822)). Em um experimento com ratos de laboratório, Tanaka et al. (2013) encontraram uma correlação negativa entre fosfato inorgânico e os níveis de outro lipídio, o colesterol. Estudando humanos com hipotireoidismo, Al-Tonsi et al. (2004) traz a hiperfosfatemia como possível acompanhante de distúrbios na regulação de lipídios, podendo levar a níveis preocupantemente elevados de lipídios na corrente sanguínea. A ausência de estudos prévios que tratem da correlação encontrada no presente trabalho somada a resultados variados em estudos com mamíferos e as diversas possíveis causas exógenas ou endógenas de variação no nível de triglicerídeos em elasmobrânquios tornam difícil que se chegue a uma possível explicação para este resultado. É possível que tal correlação seja um resultado do dano celular e mobilização de reservas lipídicas de energia como resposta ao estresse de captura. No entanto, a impossibilidade de sexagem metodológica e verificação do conteúdo estomacal dos indivíduos impossibilitam que se chegue a uma conclusão concreta e mais estudos são necessários para avaliar esta correlação.

Foi verificada uma correlação negativa ($R^2 = -0,40$ e $p = 0,03$) entre o lactato e o colesterol total. Mais especificamente, quanto maiores os valores de lactato, menores foram os valores de colesterol total. Até o momento, não existem estudos que correlacionem as concentrações séricas de lactato e colesterol em animais. Entretanto, em um estudo realizado com humanos, notou-se a correlação negativa entre estes marcadores, com níveis circulantes altos de lactato concomitantes à níveis baixos de colesterol como preditores de mortalidade por falência cardíaca (Desmoulin et al., 2013). Obviamente, conclusões a partir de estudos com humanos para tubarões devem ser feitas com cautela, entretanto, considerando a natureza altamente conservativa de ambas as moléculas entre as linhagens de vertebrados, é possível inferir que a correlação observada no presente estudo possa ser um indicativo de acidose láctica causando alterações cardíacas que podem ter causado a morte dos animais analisados.

Também foi observada uma correlação positiva ($R^2 = 0,62$ e $p = 0,004$) entre as concentrações de lactato e glicose no soro dos tubarões-mako capturados com rede de emalhe. Como dito anteriormente, o acúmulo excessivo de lactato é um grande indicador de exercício físico intenso. No caso de animais capturados, é fruto do comportamento de luta ou fuga. Esta correlação pode ser explicada pelo fato de que, frente a esta situação de luta ou fuga, há uma demanda de mobilização das reservas energéticas, resultando em uma descarga elevada de glicose na corrente sanguínea (deRoos & deRoos, 1978; Romero & Butler, 2007). Apesar do aumento de glicose frente

ao estresse de captura não ser observado em todas as espécies, ou mesmo em todos os indivíduos expostos ao mesmo estressor, a correlação positiva entre estes metabólitos pode indicar que o aumento da glicose circulante ocorre apenas quando o metabolismo anaeróbico é ativado, e não como uma resposta primária padrão imediata como comumente disseminado.

Até o momento nenhuma análise estatística para testar as possíveis correlações entre os marcadores fisiológicos de estresse em tubarões-mako foi realizada, o que pode ter mascarado resultados importantes para o entendimento do estresse na espécie. De fato, a abordagem estatística utilizada no presente estudo visando esclarecer correlações entre marcadores fisiológicos é recente (Leite et al., *in prep*), e tem grande potencial em elucidar aspectos críticos para o manejo pesqueiro.

Em suma, considerando as perguntas específicas feitas, a resposta ao estresse nos tubarões-mako capturados com redes segue o padrão já descrito para outras modalidades de pesca, entretanto, com alterações fisiológicas exacerbadas quando comparadas a outros aparatos de pesca. No caso da captura por redes de emalhe, é observado aumento de grande magnitude do lactato circulante, compatível com acidose láctica causada por exercício intenso durante comportamento de luta e fuga; é observado aumento significativo nas concentrações circulantes de fósforo, indicando ruptura de membranas e/ou desfosforilação da creatina muscular, como esperado para situações de exercício intenso em vertebrados; as concentrações de ureia circulante também foram mais altas quando comparadas com tubarões-makos capturados por outros aparatos de pesca, podendo indicar perda do equilíbrio homeostático frente ao estresse imposto pela captura. Em relação aos marcadores energéticos, notou-se uma mobilização frente ao estresse, porém, possivelmente insuficiente para que a sobrecarga alostática fosse evitada, resultando na mortalidade dos animais antes que a utilização dos combustíveis energéticos pudesse ser satisfatória para reverter os danos deletérios aos processos fisiológicos vitais. Correlações muito interessantes foram observadas, indicando o papel primário do aumento do lactato em processos deletérios em tubarões-mako, e enfatizando a importância desta abordagem em estudos futuros.

Apesar de terem sido obtidos dados e resultados relevantes, é necessária reflexão quanto às limitações do presente trabalho. Por conta da amostragem totalmente dependente da pesca, onde muitas vezes a amostragem tinha de ser feita da maneira mais rápida possível, muitos dados relevantes como sexo e estágio de vida foram perdidos. Assim, análises mais detalhadas sobre o estresse imposto pela captura em ambos os sexos ou diferentes fases de vida não foram realizadas. Desta forma, estudos futuros devem se concentrar em preencher essas lacunas, visando responder se existem diferenças nas respostas ao estresse entre machos e fêmeas, fases de vida ou até mesmo entre o mesmo sexo mas em períodos de vida diferentes (e.g., dentro e fora do período reprodutivo). O número amostral do presente estudo também foi relativamente baixo, nos impedindo de realizar

análises estatísticas mais robustas. Assim, estudos futuros podem se beneficiar se um maior número de indivíduos e possivelmente indivíduos capturados em diferentes épocas do ano, forem coletados.

Também não foi possível avaliar o conteúdo estomacal dos indivíduos analisados, o que seria importante para melhor elucidar alguns dos resultados obtidos, principalmente em relação aos marcadores energéticos (colesterol total, triglicerídeos e glicose). Ademais, este estudo contou apenas com amostras provindas de tubarões mortos, impossibilitando a comparação da resposta ao estresse de uma forma mais abrangente (grupo controle com animais capturados com vida) para a modalidade de pesca avaliada. No entanto, reforça-se a importância de estudos *post-mortem* a fim de se obter informações de valores letais que podem ser utilizados como controle negativo (Wosnick et al., 2017). Assim, estudos futuros podem se beneficiar se animais vivos capturados com redes de emalhe forem amostrados, permitindo um entendimento mais amplo dos processos fisiológicos de estresse nesta modalidade de pesca.

5 CONCLUSÃO

Tomados juntos, os resultados do presente estudo indicam que a captura por redes de emalhe parece ser mais danosa aos tubarões-mako do que outras modalidades de pesca previamente estudadas. Assim, é possível que medidas de manejo baseadas na soltura sejam menos eficientes nestes casos, dado que o desemalhe dos animais é comumente feito, no mínimo, após 12 horas da rede ser posta na água e os danos fisiológicos são potencialmente letais em resposta ao estresse da captura.

Frente às limitações encontradas por este estudo, se tornam necessários estudos contínuos com esta espécie e modalidade de pesca para que se possa obter novas informações. Adicionalmente, estudos de sobrevivência pós-captura para redes de emalhe são urgentes, visando direcionar medidas de manejo baseadas na soltura de tubarões capturados de forma incidental. Por fim, é imprescindível a participação dos pescadores artesanais nos estudos e ações de manejo para a espécie, especialmente considerando o cenário peculiar e oportunidades únicas de estudo da captura de tubarões-mako por frotas artesanais próximo à costa. Além disso, a participação dos pescadores é essencial para que se tenha um melhor acordo entre as partes envolvidas e que medidas mitigatórias como a soltura de animais vivos comecem a ser adotadas e difundidas na comunidade, bem como a elaboração de um manual de boas práticas que englobe ações específicas para a espécie e a realidade da pesca artesanal.

REFERÊNCIAS

- Abel, D.C., Grubbs, R.D. (2020). Shark Biology and Conservation: Essentials for Educators, Students, and Enthusiasts. Johns Hopkins University Press.
- Adams, K.R., Fetterplace, L.C., Davis, A.R., Taylor, M.D., Knott, N.A. (2018). Sharks, rays and abortion: The prevalence of capture-induced parturition in elasmobranchs. *Biological Conservation*, 217, 11-27. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.10.010>
- Al-Tonsi, A. A., Abdel-Gayoum, A. A., & Saad, M. (2004). The secondary dyslipidemia and deranged serum phosphate concentration in thyroid disorders. *Experimental and molecular pathology*, 76(2), 182-187.
- Anderson, P.M. (1991). Glutamine-dependent urea synthesis in elasmobranch fishes. *Biochemistry and cell biology*, 69(5-6), 317-319. <https://doi.org/10.1139/o91-049>
- Arthur, P.G., West, T.G., Brill, R.W., Schulte, P.M., Hochachka, P.W. (1992). Recovery metabolism of skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*) white muscle: rapid and parallel changes in lactate and phosphocreatine after exercise. *Canadian Journal of Zoology*, 70(6), 1230-1239. <https://doi.org/10.1139/z92-170>
- Ballantyne, J.S. (1997). Jaws: the inside story. The metabolism of elasmobranch fishes. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 118(4), 703-742. [https://doi.org/10.1016/S0305-0491\(97\)00272-1](https://doi.org/10.1016/S0305-0491(97)00272-1)
- Ballantyne, J.S. (2016). Some of the most interesting things we know, and don't know, about the biochemistry and physiology of elasmobranch fishes (sharks, skates and rays). *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 199, 21-28. <https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2016.03.005>
- Ballantyne, J.S., Robinson, J.W. (2010). Freshwater elasmobranchs: a review of their physiology and biochemistry. *Journal of Comparative Physiology B*, 180(4), 475-493. <https://doi.org/10.1007/s00360-010-0447-0>
- Braccini, M., Van Rijn, J., Frick, L. (2012). High post-capture survival for sharks, rays and chimaeras discarded in the main shark fishery of Australia?. *PloS one*, 7(2), e32547. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0032547>

Busch, D.S., Hayward, L.S. (2009). Stress in a conservation context: a discussion of glucocorticoid actions and how levels change with conservation-relevant variables. *Biological Conservation*, 142(12), 2844-2853. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.08.013>

Camhi, M.D., Pikitch, E.K., Babcock, E.A. (editors). (2008). *Sharks of the Open Ocean: Biology, Fisheries and Conservation*. Blackwell Publishing, Oxford, UK.

Campana, S.E., Joyce, W., Fowler, M., Showell, M. (2016). Discards, hooking, and post-release mortality of porbeagle (*Lamna nasus*), shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*), and blue shark (*Prionace glauca*) in the Canadian pelagic longline fishery. *ICES Journal of Marine Science*, 73(2), 520–528. doi: 10.1093/icesjms/fsv234.

Carlson, J.K., Goldman, K.J., Lowe, C.G. (2004). Metabolism, energetic demand, and endothermy. *Biology of sharks and their relatives*, 10, 269-286.

Cliff, G., Thurman, G.D. (1984). Pathological and physiological effects of stress during capture and transport in the juvenile dusky shark, *Carcharhinus obscurus*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 78(1), 167-173.

Compagno, L.J.V. (2001). *Sharks of The World: An Annotated and Illustrated Catalogue of Shark Species Known to Date*. Vol. 2. No. 1. Food Agriculture Org.

Cooke, S.J., Sack, L., Franklin, C.E., Farrell, A.P., Beardall, J., Wikelski, M., Chown, S.L. (2013). What is conservation physiology? Perspectives on an increasingly integrated and essential science. *Conservation Physiology*, 1(1), 001. <https://doi.org/10.1093/conphys/cot001>

Cooke, S.J., Bergman, J.N., Madliger, C.L., Cramp, R.L., Beardall, J., Burness, G., Clark, T.D., Dantzer, B., de la Barrera, E., Fanguie, N.A., Franklin, C.E., Fuller, A., Hawkes, L.A., Hultine, K.R., Hunt, K.E., Love, O.P., MacMillan, H.A., Mandelman, J.W., Mark, F.C., Martin, L.B., Newman, A.E.M., Nicotra, A.B., Raby, G.D., Robinson, S.A., Ropert-Coudert, Y., Rummer, J.L., Seebacher, F., Todgham, A.E., Tomlinson, S. & Chown, S. L. (2021). One hundred research questions in conservation physiology for generating actionable evidence to inform conservation policy and practice. *Conservation Physiology*, 9(1), coab009. <https://doi.org/10.1093/conphys/coab009>

Davis, M. W. (2002). Key principles for understanding fish bycatch discard mortality. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59(11), 1834-1843. <https://doi.org/10.1139/f02-139>

Dent, F., Clarke, S. (2015). State of the global market for shark products. *FAO Fisheries and Aquaculture technical paper*, (590), I.

Desmoulin, F., Galinier, M., Trouillet, C., Berry, M., Delmas, C., Turkieh, A., Massabuau, P., Taegtmeier, H., Smih, F. & Rouet, P. (2013). Metabonomics analysis of plasma reveals the lactate to cholesterol ratio as an independent prognostic factor of short-term mortality in acute heart failure. *PLoS One*, 8(4), e60737. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0060737>

Dulvy, N.K., Fowler, S.L., Musick, J.A., Cavanagh, R.D., Kyne, P.M., Harrison, L.R., Carlson, J.K., Davidson, L.N.K., Fordham, S.V., Francis, M.P., Pollock, C.M., Simpfendorfer, C.A., Burgess, G.H., Carpenter, K.E., Compagno, L.J.V., Ebert, D.A., Gibson, C., Heupel, M.R., Livingston, S.R., Sanciangco, J.C., Stevens, J.D., Valenti, S. & White, W.T. (2014). Extinction risk and conservation of the world's sharks and rays. *elife*, 3, e00590. <https://doi.org/10.7554/eLife.00590>

Dulvy, N.K., Pacoureau, N., Rigby, C.L., Pollom, R.A., Jabado, R.W., Ebert, D.A., Finucci, B., Pollock, C.M., Cheok, J., Derrick, D.H., Herman, K.B., Sherman, C.S., VanderWright, W.J., Lawson, J.M., Walls, R.H.L., Carlson, J.K., Charvet, P., Bineesh, K.K, Fernando, D., Raplh, G.M., Matsushiba, J.H., Hilton-Taylor, C., Fordham, S.V. & Simpfendorfer, C.A. (2021). Overfishing drives over one-third of all sharks and rays toward a global extinction crisis. *Current Biology*, 31(21), 4773-4787. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.08.062>

Ebert, D.A., Dando, M., Fowler, S. (2021). *Sharks of the world: a complete guide*. Princeton University Press.

FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations). (2000). *Fisheries management. 1. Conservation and Management of Sharks*. FAO Technical Guidelines for Responsible Fisheries. No. 4, Suppl. 1. Rome, FAO. 37p.

Ferreira, F.W., Baldisserotto, B. (2019). Diet and osmoregulation. In: Baldisserotto, B. (editor). (2019). *Fish osmoregulation*, CRC Press, 67-83.

Fields, A.T., Fischer, G.A., Shea, S.K.H., Zhang, H., Abercrombie, D.L., Feldheim, K.A., Babcock, E.A., Chapman, D.D. (2017). Species composition of the international shark fin trade assessed through retail-market survey in Hong Kong. *Conservation Biology* 32(2): 376–389. <https://doi.org/10.1111/cobi.13043>

French, R.P., Lyle, J., Tracey, S., Currie, S. Semmens, J.M. (2015). High survivorship after catch-and-release fishing suggests physiological resilience in the endothermic shortfin mako shark (*Isurus oxyrinchus*). *Conservation Physiology* 3(1): 1-15. <https://doi.org/10.1093/conphys/cov044>

Gallagher, A., Serafy, J., Cooke, S., Hammerschlag, N. (2014). Physiological stress response, reflex impairment, and survival of five sympatric shark species following experimental capture and release. *Marine Ecology Progress Series*, 496, 207-218. <https://doi.org/10.3354/meps10490>

Gallagher, A. J., Wagner, D. N., Irschick, D. J., & Hammerschlag, N. (2014b). Body condition predicts energy stores in apex predatory sharks. *Conservation Physiology*, 2(1), cou022.

Gallagher, A.J., Skubel, R.A., Pethybridge, H.R., Hammerschlag, N. (2017). Energy metabolism in mobile, wild-sampled sharks inferred by plasma lipids. *Conservation Physiology* 5 (1). <https://doi.org/10.1093/conphys/cox002>

Gerich, J.E. (2000). Physiology of glucose homeostasis. *Diabetes, Obesity and Metabolism*, 2(6), 345–350. doi:10.1046/j.1463-1326.2000.00085.x

Gilman, E., Chaloupka, M., Benaka, L.R., Bowlby, H., Fitchett, M., Kaiser, M., Musyl, M. (2022). Phylogeny explains capture mortality of sharks and rays in pelagic longline fisheries: a global meta-analytic synthesis. *Scientific Reports*, 12(1), 1-14. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-21976-w>

Guida, L., Awruch, C., Walker, T.I., Reina, R.D. (2017). Prenatal stress from trawl capture affects mothers and neonates: a case study using the southern fiddler ray (*Trygonorrhina dumerilii*). *Scientific Reports*, 7. release. *Marine Ecology Progress Series*, 496, 207-218. <https://doi.org/10.1038/srep46300>

Hammerschlag, N., Gallagher, A.J., Lazarre, D.M. (2011). A review of shark satellite tagging studies. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 398(1), 1-8. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2010.12.012>

Hight, B.V., Holts, D., Graham, J.B., Kennedy, B.P., Taylor, V., Sepulveda, C.A., Bernal, D., Ramon, D., Rasmussen, R. & Lai, N.C. (2007). Plasma catecholamine levels as indicators of the post-release survivorship of juvenile pelagic sharks caught on experimental drift longlines in the Southern California Bight. *Marine and Freshwater Research*, 58(1), 145-151. <https://doi.org/10.1071/MF05260>

Kirschner, L.B. (1993). The energetics of osmotic regulation in ureotelic and hypoosmotic fishes. *Journal of Experimental Zoology*, 267(1), 19-26. <https://doi.org/10.1002/jez.1402670104>

Manire, C., Hueter, R., Hull, E., Spieler, R. (2001). Serological changes associated with gill-net capture and restraint in three species of sharks. *Transactions of the American Fisheries Society*, 130(6), 1038-1048. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(2001\)130%3C1038:SCAWGN%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(2001)130%3C1038:SCAWGN%3E2.0.CO;2)

Marshall, H., Field, L., Afiadata, A., Sepulveda, C., Skomal, G., Bernal, D. (2012). Hematological indicators of stress in longline-captured sharks. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 162(2), 121-129. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2012.02.008>

Moyes, C.D., Fragoso, N., Musyl, M.K., Brill, R.W. (2006). Predicting post release survival in large pelagic fish. *Transactions of the American Fisheries Society*, 135(5), 1389 -1397. <https://doi.org/10.1577/T05-224.1>

Otway, N.M. (2020). Capture-induced exertional rhabdomyolysis in the Shortfin Mako Shark, *Isurus oxyrinchus*. *Veterinary Clinical Pathology*, 49(1), 23-41. <https://doi.org/10.1111/vcp.12824>

Pacoureau, N., Rigby, C.L., Kyne, P.M., Sherley, R.B., Winker, H., Carlson, J.K., Fordham, S.V., Barreto, R., Fernando, D., Francis, M.P., Jabado, R.W., Herman, K.B., Liu, K., Marshall, A.D., Pollom, R.A., Romanov, E.V., Simpfendorfer, C.A., Yin, J.S., Kindsvater, H.K. & Dulvy, N.K. (2021). Half a century of global decline in oceanic sharks and rays. *Nature*, 589(7843), 567 - 571. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-03173-9>

Parker, S.J., Rankin, P.S., Hannah, R.W., Scherck, C.B. (2003). Discard mortality of trawl-caught lingcod in relation to tow duration and time on deck. *North American Journal of Fisheries Management*, 23(2), 530-542. [https://doi.org/10.1577/1548-8675\(2003\)023%3C0530:DMOTCL%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8675(2003)023%3C0530:DMOTCL%3E2.0.CO;2)

Robergs, R.A., Ghiasvand, F., Parker, D. (2004). Biochemistry of exercise-induced metabolic acidosis. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.00114.2004>

Rodrigues, A.F.S., Rangel, B.S., Wosnick, N., Bornatowski, H., Santos, J.L., Moreira, R.G., de Amorim, A. F. (2018). Report of injuries in batoids caught in small-scale fisheries: implications for management plans. *Oecologia Australis*, 23(1). <https://doi.org/10.4257/oeco.2019.2301.07>

Romero, M.L., Butler, L.K. (2007). Endocrinology of stress. *International Journal of Comparative Psychology*, 20(2), 89-95

deRoos, R., deRoos, C.C. (1978). Elevation of plasma glucose levels by catecholamines in elasmobranch fish. *General and comparative endocrinology*, 34(4), 447-452. [https://doi.org/10.1016/0016-6480\(78\)90285-X](https://doi.org/10.1016/0016-6480(78)90285-X)

Sepulveda, C.A., Graham, J.B., Bernal D. (2007). Aerobic metabolic rates of swimming juvenile mako sharks, *Isurus oxyrinchus*. *Marine Biology*, 152: 1087–1094. <https://doi.org/10.1007/s00227-007-0757-2>

Simpfendorfer, C.A., Dulvy, N.K. (2017). Bright spots of sustainable shark fishing. *Current Biology*, 27(3), R97-R98. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.12.017>

Skomal, G.B. (2007). Evaluating the physiological and physical consequences of capture on post-release survivorship in large pelagic fishes. *Fisheries Management and Ecology*, 14(2), 81-89. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2007.00528.x>

Skomal, G., Bernal, D. (2010). Physiological responses to stress in sharks. In: Carrier, J.C., Musick, J.A., Heithaus, M.R. (editors). (2010). *Sharks and their relatives II*, CRC Press, 475-506.

Skomal, G.B., Mandelman, J.W. (2012). The physiological response to anthropogenic stressors in marine elasmobranch fishes: a review with a focus on the secondary response. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 162(2), 146-155. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2011.10.002>

Stevenson, R.D., Tuberty, S.R., Wingfield, J.C. (2005). Ecophysiology and conservation: the contribution of endocrinology and immunology—introduction to the symposium. *Integrative and Comparative Biology*, 45(1), 1-3. <https://doi.org/10.1093/icb/45.1.1>

Suski, C.D., Cooke, S.J. (2007). Conservation of aquatic resources through the use of freshwater protected areas: opportunities and challenges. *Biodiversity and Conservation*, 16(7), 2015-2029. <https://doi.org/10.1007/s10531-006-9060-7>

Tanaka, S., Yamamoto, H., Nakahashi, O., Kagawa, T., Ishiguro, M., Masuda, M., Kozai, M., Ikeda, S., Taketani, Y. & Takeda, E. (2013). Dietary phosphate restriction induces hepatic lipid accumulation through dysregulation of cholesterol metabolism in mice. *Nutrition Research*, 33(7), 586-593.

Team, R.C. (2021). R: A language and environment for statistical computing. r foundation for statistical computing (Vienna, Austria: The R development core team).

Wells, R.M.G., McIntyre, R.H., Morgan, A.K., Davie, P.S. (1986). Physiological stress responses in big gamefish after capture: observations on plasma chemistry and blood factors. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 84(3), 565-571. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(86\)90366-X](https://doi.org/10.1016/0300-9629(86)90366-X)

Wikelski, M., Cooke, S.J. (2006). Conservation physiology. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(1), 38-46. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.10.018>

Wosnick, N., Awruch, C.A., Adams, K.R., Gutierre, S.M.M., Bornatowski, H., Prado, A.C., Freire, C.A. (2018). Impacts of fisheries on elasmobranch reproduction: high rates of abortion and subsequent maternal mortality in the shortnose guitarfish. *Animal Conservation*, 22(2), 198 -206. <https://doi.org/10.1111/acv.12458>

Wosnick, N., Bornatowski, H., Ferraz, C., Afonso, A., Rangel, B.S., Hazin, F.H.V., Freire, C.A. (2017). Talking to the dead: using post-mortem data in the assessment of stress in tiger sharks (*Galeocerdo cuvier*)(Péron and Lesueur, 1822). *Fish physiology and biochemistry*, 43(1), 165-178. <https://doi.org/10.1007/s10695-016-0276-5>

Wosnick, N., Chaves, A.P., Niella, Y.V., Takatsuka, V., Hazin, F.H.V., Nunes, J.L.S., Morick, D. (2020). Physiological impairment as a result of bile accumulation in an apex predator, the tiger shark (*Galeocerdo cuvier* Péron & Lesueur, 1822). *Animals*, 10(11), 2030. <https://doi.org/10.3390/ani10112030>

Wosnick, N., Niella, Y., Hammerschlag, N., Chaves, A. P., Hauser-Davis, R. A., da Rocha, R. C. C., Jorge, M.B., de Oliveira, R.W.S. & Nunes, J. L. S. (2021). Negative metal

bioaccumulation impacts on systemic shark health and homeostatic balance. *Marine pollution bulletin*, 168, 112398. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2021.112398>

Wosnick, N., Giaretta, E.P., Leite, R.D., Hyrcena, I., Charvet, P. (2022). An overview on elasmobranch release as a bycatch mitigation strategy. *ICES Journal of Marine Science*. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsac164>

CAPÍTULO II

**ESTRUTURAÇÃO POPULACIONAL DE UM PREDADOR DE TOPO COM
AMPLA DISTRIBUIÇÃO E ALTA CAPACIDADE DE DESLOCAMENTO: *ISURUS*
OXYRINCHUS RAFINESQUE, 1810, UM ÚNICO ESTOQUE?**

RESUMO

Grandes animais marinhos pelágicos, capazes de realizarem deslocamentos por enormes distâncias tendem a ter menor diferenciação evolutiva dentro de sua área de ocorrência no Oceano. O tubarão-mako (*Isurus oxyrinchus*) é um peixe que possui estas características. Esta espécie também é altamente explorada pela pesca industrial oceânica e artesanal mais localizada, com enormes declínios populacionais ocorrendo desde as últimas décadas e que, em muitas regiões, continuam a ocorrer. Para que se possa melhor realizar o manejo das populações de animais explorados, é fundamental que os estoques sejam bem definidos, sendo assim tratados como uma unidade. Tratando-se de um animal pelágico e muito móvel, a população global do tubarão-mako potencialmente compreende uma única população panmítica. Com a finalidade de fornecer informações relevantes quanto à estruturação populacional desta espécie ao longo de toda sua distribuição, foram utilizadas 145 sequências do gene citocromo oxidase subunidade I (COI) disponíveis no banco de dados Genbank, de diversas regiões dentro da extensa área de ocorrência da espécie, para realizar análises de diversidade genética e filogeografia. Os resultados mostraram uma diversidade haplotípica relativamente alta (0,855) e uma diversidade nucleotídica dentro do esperado (0,006) para espécies similares de animais marinhos. Além disso, também verificou-se a ausência de estruturação populacional entre as regiões amostradas, e a Análise de Variância Molecular (AMOVA) mostrou que a maior parte da variância encontrada é advinda majoritariamente de dentro das populações (85,47%). Apesar de aparentar tratar-se de uma única população global, algumas poucas regiões apresentaram possíveis indícios de uma limitada estruturação. Sendo assim, pode-se concluir que a fim de se conservar o tubarão-mako, são necessários empenhos multinacionais, como também medidas de manejo a nível de pescarias locais.

Palavras chave: Tubarão-mako; estruturação genética; conservação; panmixia.

ABSTRACT

Large pelagic marine animals, capable of moving over enormous distances, tend to have less evolutionary differentiation within their area of occurrence in the ocean. The shortfin mako shark (*Isurus oxyrinchus*) is a fish that exhibits these characteristics. However, this species is highly exploited by industrial oceanic fisheries and localized artisanal fishing. Consequently, there have been significant population declines over the past few decades, with ongoing declines in many regions. To effectively manage populations of exploited animals, it is crucial to establish well-defined stocks and treat them as a unit. As a pelagic and highly mobile animal, the global population of shortfin mako sharks potentially forms a single panmictic population. To gain insights into the population structure of this species across its entire distribution, we analyzed 145 cytochrome oxidase subunit I (COI) gene sequences from shortfin mako sharks available in the Genbank database. These sequences were obtained from different regions within the species' extensive range. The analysis of genetic diversity and phylogeography revealed a relatively high haplotype diversity (0.855) and nucleotide diversity within the expected range (0.006) for similar marine species. Furthermore, we found no evidence of population structure among the sampled regions. The Molecular Variance Analysis (AMOVA) indicated that most of the observed variance originates from within the populations (85.47%). Although the shortfin mako shark population appears to be a single global population, there were some indications of limited structure in a few regions. In conclusion, conserving the shortfin mako shark requires multinational efforts and management measures at the local fisheries level. While the species demonstrates a high degree of genetic connectivity, a few regions show potential signs of distinctiveness. Therefore, a comprehensive conservation approach is necessary to protect this species effectively.

Keywords: Shortfin mako shark; genetic structuration; conservation; panmixia.

1 INTRODUÇÃO

Tubarões pelágicos apresentam declínios populacionais alarmantes resultantes da sobreexploração por frotas pesqueiras industriais em todos os oceanos (Dulvy et al., 2008; Pacoureau et al., 2021). Como resultado, atualmente, cerca de 75% das espécies de elasmobrânquios oceânicos encontram-se listados em alguma categoria de ameaça de extinção (Pacoureau et al., 2021), configurando um imenso desafio para a conservação deste grupo em particular. Diferente das frotas de pequeno e médio porte, as pescarias realizadas por frotas industriais capturam um número muito expressivo de indivíduos por operação de pesca, em sua maioria adultos sexualmente ativos (Musyl & Gilman 2018; Wosnick et al., 2022). A retirada de biomassa parental em grandes volumes torna-se um grande desafio para o manejo adequado de espécies com características biológicas *K*-estrategistas, como é o caso dos tubarões.

Desta forma, medidas de manejo efetivo devem considerar uma abordagem holística, na qual ferramentas de diferentes áreas de conhecimento são empregadas com o intuito de otimizar estratégias de conservação em médio e longo prazo. Por muitos anos (entre as décadas de 60 e 70), tubarões oceânicos foram capturados por frotas atuneiras em mar aberto de forma incidental, sem nenhum interesse oficialmente declarado em seu comércio (Barreto et al., 2016). Entretanto, com o crescente interesse do mercado asiático nas nadadeiras destes animais, capturas antes incidentais passaram lentamente a ser o foco, especialmente considerando os declínios concomitantes observados para os atuns e outros peixes ósseos de grande valor comercial (Camhi et al., 2008; Dulvy et al., 2008; Pacoureau et al., 2021). Neste momento, diversas frotas direcionaram suas atividades para a captura de tubarões, com foco especial na retirada das barbatanas e pouco ou nenhum aproveitamento de outros subprodutos (Clarke et al., 2007; Camhi et al., 2008; Pacoureau et al., 2021).

Com o passar dos anos, por volta dos anos 80, e a concomitante redução das capturas em detrimento do esforço de pesca crescente, a comunidade acadêmica e governos passam a se preocupar com a sustentabilidade da pesca e comercialização de tubarões (Thorson, 1987). Isso se deu pelos fortes indícios de declínios populacionais para muitas espécies, enfatizando a necessidade de medidas de manejo direcionadas para estes animais. Diante deste cenário, as organizações regionais para o ordenamento pesqueiro passaram a regular também as capturas comerciais de tubarões oceânicos, representando um importante avanço para espécies de interesse comercial. Dentre os

desafios para a gestão pesqueira de espécies de interesse comercial, está o fato de que a constante pressão de pesca pode selecionar artificialmente certas características fenotípicas da população explorada (Kuparinen & Merilä, 2007; Heino et al., 2015). A retirada exacerbada de indivíduos de uma população também pode reduzir drasticamente sua variabilidade genética, além de extinguir certos alelos, genes ou até mesmo linhagens evolutivas (Ryman et al., 1995; Amos & Balmford, 2001; Pinsky & Palumbi, 2013). Deste modo, a exploração predatória das espécies tidas como recurso pesqueiro pode extirpar não somente a diversidade de espécies, como também a diversidade genética-evolutiva intraespecífica (Ryman et al., 1995; Pinsky & Palumbi, 2013).

Nos últimos anos, o avanço da identificação a nível molecular das espécies vem auxiliando a taxonomia de grupos problemáticos, permitindo a identificação de espécies novas de elasmobrânquios (Pinhal et al., 2012; Ruocco et al., 2012; Arlyza et al., 2013; White et al., 2013). Tradicionalmente, a descrição e a identificação das espécies são feitas com base em traços morfológicos e são restritas a uma pequena parcela de pesquisadores (Palmeira et al., 2013). Além disso, estes especialistas muitas vezes estão presentes em número insuficiente dada a grande diversidade de espécies, especialmente para regiões mega-diversas como o Atlântico Sul Ocidental (Palmeira et al., 2013). No entanto, apenas a abordagem morfológica muitas vezes não consegue chegar a uma descrição precisa de determinada espécie, e por haverem certas limitações que ocultam a real posição sistemática das espécies (e.g. complexos de espécies), a ação dos taxônomos pode ser limitada (Hajibabaei et al., 2007).

Uma outra aplicação das ferramentas de DNA envolve a observação e descrição da variabilidade genética de estoques pesqueiros, para geração de dados importantes para nortear políticas de espécies-alvo. O entendimento de que os haplótipos de mtDNA de populações de muitas espécies têm sua distribuição limitada geograficamente introduziu uma dimensão filogenética nas discussões sobre a estrutura das populações, levando à proposição do termo “filogeografia” (Avice et al. 1987). Desse modo, com base na distribuição geográfica dos haplótipos de mtDNA e no grau de divergência de sequências entre eles, Avice (2000) propõe e discute categorias filogeográficas. Estas categorias podem caracterizar áreas de ocupação, distribuição de populações, existência de barreiras ao fluxo gênico ou extinção de genótipos intermediários, ocorrência de zonas híbridas, taxas de migração e inferências cladísticas.

A caracterização de unidades evolutivas relativamente distintas, é um dos fatores que garante aos estoques pesqueiros a manutenção da sua variabilidade genética (Avice,

2000). Estas unidades evolutivas distintas, muitas vezes podem ser encontradas ao longo de ambientes heterogêneos, os quais propiciam características ecológicas distintas, como disponibilidade de presas, ou até mesmo menor pressão pesqueira. Tubarões com ampla distribuição podem, ao longo do seus ciclos de vida habitar diferentes ambientes, como regiões mais costeiras e posteriormente, com início da maturação sexual, migrarem para áreas mais oceânicas atravessando assim, diferentes condições ecológicas e ambientais (Feldheim et al., 2001; Castro et al., 2007). Quaisquer características geofísicas que impeçam ou tornem a migração destas espécies mais difícil, podem propiciar uma quebra de fluxo gênico, o que conseqüentemente podem ocasionar diferenças na estrutura genética populacional de uma dada espécie (Chabot et al., 2015; Clark et al., 2015; Carmo et al., 2019). Dispersão, e subsequente reprodução são fatores que sustentam a troca e manutenção da variabilidade genética entre populações de uma espécie, fazendo com que esta consiga sobreviver ao longo do tempo (Slatkin, 1987).

O tubarão-mako é uma espécie de distribuição circunglobal de águas tropicais a subpolares (Stevens, 2008; Ebert et al., 2021), majoritariamente oceânica e pelágica, especialmente na fase adulta (Stevens, 2008). Na sua fase adulta, esse animal é vulnerável principalmente à pesca oceânica de espinhel (Stevens, 2008). Já os neonatos e juvenis são vulneráveis a modalidades de pesca realizadas mais próximas da costa e plataforma continental (Stevens, 2008; Kabasakal, 2015). Esta espécie também possui capacidade de deslocar-se por grandes distâncias (Heist et al., 1996; Stevens, 2008; Ebert et al., 2021). Desta maneira, é esperado que não haja grande estruturação populacional regional, mas sim uma grande conectividade como é o caso de outros grandes pelágicos (i.e.: tubarão-peregrino *Cetorhinus maximus* (Gunnerus, 1765) e tubarão-baleia *Rhincodon typus* Smith, 1828 (Rus Hoebel et al., 2006; Castro et al., 2007). No entanto, é importante ressaltar que por não possuir um estágio larval planctônico, a dispersão dos elasmobrânquios depende da movimentação ativa de indivíduos adultos e juvenis (Whitney et al., 2012; Chabot et al., 2015; Domingues et al., 2018). Assim, além de barreiras naturais, a retirada de possíveis migrantes da natureza pode ter impacto significativo na conectividade entre as regiões de distribuição de uma espécie (Chapman et al., 2012).

Desta forma, o presente estudo tem como objetivo fornecer evidências genéticas sobre o atual status da variabilidade genética das populações de *I. oxyrinchus* através das sequências disponíveis na literatura do gene citocromo oxidase subunidade I (COI) fornecendo assim dados para conservação e manejo dos estoques genéticos da espécie.

2 MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 CONSTRUÇÃO DO BANCO DE DADOS

Com o intuito de verificar possíveis estruturações nas populações de *I. oxyrinchus*, foram baixadas todas as sequências disponíveis desta espécie para o gene COI na plataforma Genbank. Este banco total, teve um número final de 145 sequências provenientes de várias regiões do mundo (tabela suplementar 1). As sequências foram alinhadas automaticamente utilizando-se a ferramenta ClustalW (Thompson et al., 1997) implementada no programa BioEdit v. 7.0.4 (Hall, 1999). Posteriormente, o alinhamento foi verificado de forma visual para correção de eventuais erros de alinhamento.

2.2 ANÁLISES MOLECULARES

O melhor modelo evolutivo que se adeque às taxas de evolução do fragmento do gene COI utilizado, foi inferido no programa jModelTest 2 (Darriba et al., 2012). Este modelo foi utilizado na construção da rede de haplótipos no programa Haploviewer (Salzburger et al., 2011). Os índices de diversidade genética como número de haplótipos (Hap), diversidade de haplótipos (H) e diversidade nucleotídica (π) foram estimados utilizando-se o programa Arlequin 3.01 (Excoffier et al., 2005). Um teste de neutralidade foi realizado para detecção de possíveis sinais de expansão populacional, utilizando os índices de D de Tajima (Tajima, 1989) e F_s de Fu (Fu, 1997) com os seus respectivos valores de P baseados em 1000 simulações de coalescência. Os índices de F_{st} (Weir & Cockerham, 1984) e Análise de Variância Molecular (AMOVA; Excoffier et al., 1992) também foram implementados para testar a diferenciação genética entre as populações de áreas diferentes. Ambos os índices também foram estimados no programa Arlequin 3.01 (Excoffier et al., 2005).

3 RESULTADOS

Do total de 145 amostras, foram encontrados 30 haplótipos (Hap) diferentes (Figura 1) ao longo de 18 regiões (Figura 2). A rede de haplótipos gerada no presente estudo indicou um formato do tipo "estrela", sendo o haplótipo 8 o mais frequente (48 sequências), estando ausente apenas em populações da América do Norte e da Nova Zelândia. Adicionalmente, a população da Índia apresentou a maior quantidade de haplótipos únicos, em relação ao N populacional utilizado para a criação da rede de

haplótipos (Figura 1, Letra K). Adicionalmente, a rede de haplótipos não sugere nenhum particionamento ou estruturação geográfica dentro das populações analisadas.

A diversidade total de haplótipos (H) foi de 0,855 (Tabela 1). As regiões com maior número de haplótipos únicos foram Indonésia (Hap = 11), seguida do Peru (Hap = 9). Estas regiões também apresentaram alta diversidade haplotípica 0,911 (sd = 0,042) e 0,978 (sd = 0,054), respectivamente (Tabela 1). Já a região do Omã apresentou a menor diversidade haplotípica (0,340), bem como a menor diversidade nucleotídica, 0,003 (sd = 0,000), embora seja uma das áreas com maior número de sequências disponíveis, possuindo apenas 4 haplótipos. Adicionalmente, considerando os valores dos testes de neutralidade das populações inferidas, destacamos os valores de F_s significativos para as populações do Peru e Indonésia, indicando expansão populacional (Tabela 1).

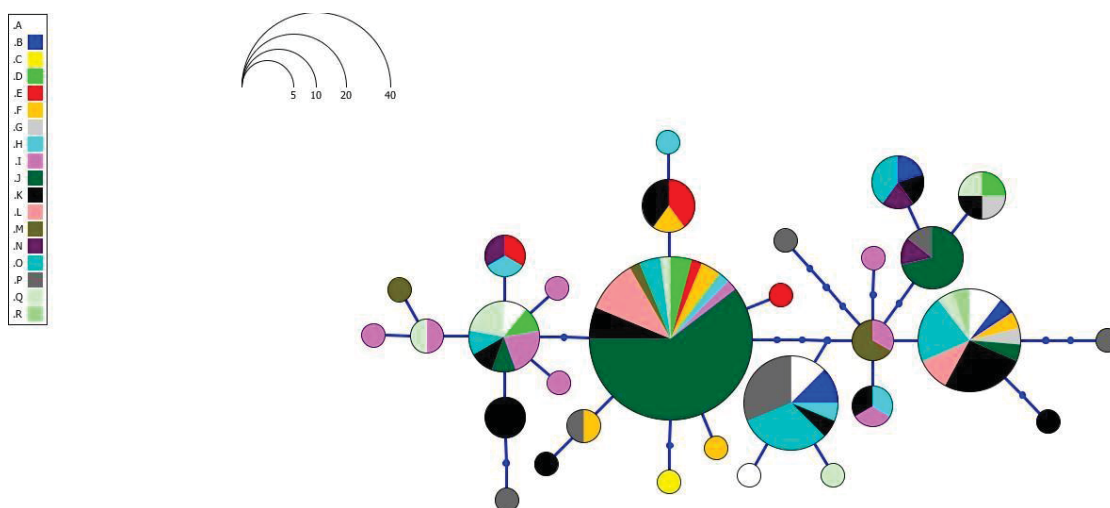


Figura 1. Rede de haplótipos construída a partir de uma porção do gene COI com base em uma árvore de máxima verossimilhança gerada utilizando-se o modelo evolutivo de K80+G. As cores representando cada localidade utilizada no presente estudo bem como a proporção de cada haplótipo é indicada na imagem. As letras correspondem às seguintes populações. A: Atlântico Norte (EUA)+Canadá; B: México; C: Cabo Verde; D: África do Sul; E: Pará; F: São Paulo; G: Santa Catarina; H: Rio Grande do Sul; I: Peru; J: Omã; K: Indonésia; L: Índia; M: Taiwan; N: Turquia; O: Malta; P: Itália; Q: Austrália; R: Nova Zelândia.

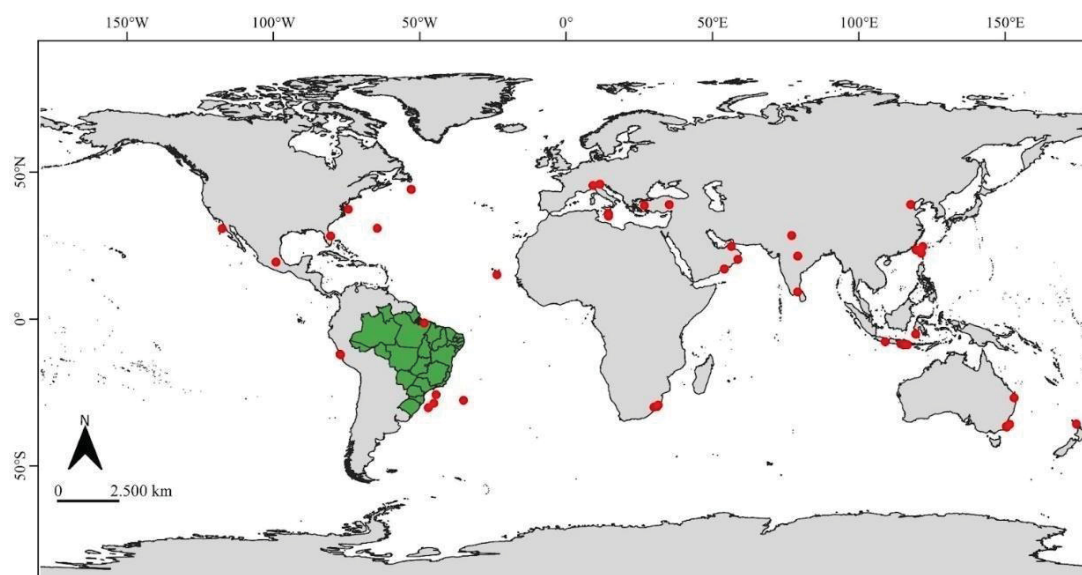


Figura 2. Mapa de locais onde foram amostradas as seqüências utilizadas neste trabalho (pontos vermelhos). Pontos em terra quando não especificado onde no país ou cidade, ou, quando a amostra foi retirada de algum ponto comercial em terra. Brasil em destaque (verde). Mapa elaborado utilizando o programa QGIS (QGIS Development Team, 2023).

População	N	Hap	(<i>H</i>) (sd)	(π) (sd)	<i>D</i> Tajima <i>P</i>	<i>F_s</i> <i>F_u</i> <i>P</i>
Atlântico Norte	6	4	0,867 (0,129)	0,006 (0,001)	-0,415	0,600
México	4	3	0,833 (0,222)	0,005 (0,001)	0,179	0,888
Cabo Verde	1	-	-	-	-	-
África do Sul	4	3	0,900 (0,161)	0,007 (0,002)	-1,199	0,286
Pará	5	4	0,900 (0,163)	0,003 (0,001)	-0,561	-0,848
São Paulo	6	6	0,933 (0,122)	0,004 (0,001)	-1,408	-1,515
Santa Catarina	2	2	1,000 (0,500)	0,006 (0,003)	-	-
Rio Grande do Sul	5	5	1,000 (0,126)	0,008 (0,001)	0,000	-1,411
Peru	10	9	0,978 (0,054)	0,007 (0,001)	-0,020	-4,180
Omã	36	4	0,340 (0,093)	0,003 (0,000)	-0,507	2,347
Indonésia	20	11	0,911 (0,042)	0,008 (0,000)	-0,234	-1,906
Índia	7	2	0,476 (0,171)	0,004 (0,001)	0,825	3,754
Taiwan	4	3	0,833 (0,222)	0,007 (0,002)	0,686	1,399
Turquia	3	3	1,000 (0,272)	0,010 (0,004)	-	-
Malta	14	5	0,802 (0,069)	0,006 (0,000)	0,115	1,616
Itália	10	6	0,778 (0,137)	0,008 (0,002)	-0,885	0,461
Austrália	7	6	0,952 (0,096)	0,009 (0,001)	-0,021	-1,019
Nova Zelândia	1	-	-	-	-	-
Total	145	30	0,855 (0,000)	0,006 (0,000)	-1,235	-10,411

Tabela 1. Índices de diversidade genética de uma porção do gene mitocondrial COI de *Isurus oxyrinchus* para cada região amostrada e total: N, número de amostras de cada região; Hap, número de haplótipos presentes em cada região; *H*, diversidade de haplótipos; sd, desvio padrão; π , diversidade nucleotídica; *D* de Tajima (Tajima, 1989); *F_s* de *F_u* (Fu, 1997). Valor de significância $P < 0.05$.

Tendo em vista que, o banco de dados utilizado no presente estudo possui seqüências provenientes de 5 regiões distintas e bem demarcadas, para a geração dos índices de AMOVA, Φ_{st} , as populações foram configuradas como: 1 - América (Atlântico Norte + Canadá + México + Pará + São Paulo + Santa Catarina + Rio Grande

do Sul + Peru), 2 - África (África do Sul + Cabo Verde), 3 - Mediterrâneo (Malta + Itália + Turquia), 4 - Indo-Ásia (Omã + Indonésia + Índia + Taiwan) e 5-Oceania (Austrália + Nova Zelândia).

As análises genéticas de F_{st} entre as populações indicaram que não há uma estruturação significativa aparente entre a maioria das populações investigadas. Porém, resultados significativos foram encontrados quando comparadas às populações do Atlântico Ocidental e Ásia ($F_{st} = 0.000$ e 0.002 para Atlântico Norte x Omã e México x Omã, respectivamente), Atlântico Ocidental e Mediterrâneo ($F_{st}=0.002$ e 0.006 para Pará x Malta e Pará x Itália, respectivamente), Pacífico Sul X Ásia ($F_{st}=0.000$ Peru x Omã), Pacífico Sul e Mediterrâneo ($F_{st}=0.003$ e 0.006 para Peru X Malta e Peru X Itália, respectivamente), dentro da Ásia ($F_{st}=0.002$ para Omã x Indonésia), entre Ásia e Mediterrâneo ($F_{st}= 0.008, 0.000$ e 0.002 para Omã X Turquia/Malta/Itália, respectivamente) e finalmente, dentro do Atlântico Ocidental ($F_{st}=0.007$ entre Pará e México) (Tabela 2).

População	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
1-Atlântico Norte	-																	
2-México	0,999	-																
3-Cabo Verde	0,999	0,999	-															
4-África do Sul	0,145	0,127	0,602	-														
5-Pará	0,020	0,007	0,368	0,542	-													
6-São Paulo	0,073	0,033	0,271	0,664	0,537	-												
7-Santa Catarina	0,553	0,453	0,339	0,408	0,048	0,097	-											
8-Rio Grande do Sul	0,285	0,151	0,849	0,999	0,595	0,429	0,181	-										
9-Peru	0,027	0,037	0,282	0,557	0,082	0,068	0,037	0,449	-									
10-Omã	0,000	0,002	0,239	0,583	0,100	0,588	0,031	0,054	0,000	-								
11-Indonésia	0,219	0,169	0,362	0,649	0,089	0,252	0,350	0,631	0,085	0,002	-							
12-Índia	0,086	0,058	0,362	0,556	0,166	0,602	0,168	0,359	0,103	0,339	0,455	-						
13-Taiwan	0,375	0,435	0,395	0,999	0,253	0,274	0,120	0,916	0,391	0,096	0,870	0,265	-					
14-Turquia	0,159	0,342	0,448	0,521	0,105	0,024	0,768	0,296	0,190	0,008	0,315	0,038	0,486	-				
15-Malta	0,830	0,924	0,142	0,115	0,002	0,024	0,352	0,163	0,003	0,000	0,149	0,061	0,323	0,243	-			
16-Itália	0,902	0,978	0,341	0,120	0,006	0,030	0,337	0,219	0,006	0,001	0,064	0,031	0,407	0,217	0,619	-		
17-Austrália	0,247	0,208	0,502	0,999	0,150	0,196	0,371	0,911	0,585	0,042	0,678	0,358	0,977	0,428	0,149	0,149	-	
18-Nova Zelândia	0,999	0,999	0,999	0,999	0,999	0,999	0,999	0,999	0,999	0,999	0,999	0,999	0,999	0,999	0,999	0,999	0,999	-

Tabela 2. Comparação par a par das regiões amostradas da estatística Fst. Em negrito, valores significativos (P<0,01).

Os resultados da Análise de Variância Molecular (AMOVA) (Tabela 3) mostraram que a % da variação encontrada provém majoritariamente de dentro das populações (85,47%), enquanto a variação entre as populações foi extremamente baixa (0,84%). O baixo valor da estatística Φ_{ST} encontrado ($\Phi_{ST} = 0.14529$) também aponta para uma baixa estruturação populacional.

Fonte da variação	% da Variação	Φ_{st}
Entre Populações	0,84	0,14529
Entre Populações dentro de grupos	13,69	
Dentro de Populações	85,47	

Tabela 3. Valor de AMOVA das populações de *Isurus oxyrinchus*, referentes às 18 localidades disponíveis no Genbank.

4 DISCUSSÃO

Nos últimos anos, algumas revisões moleculares investigando a estrutura populacional de *I. oxyrinchus* foram realizadas (Schrey & Heist, 2003; Taguchi et al., 2011; Corrigan et al., 2018). Porém, nenhuma destas havia incluído amostras de representantes populacionais do Brasil. A priori, a ausência de estruturação entre as populações inferidas no presente estudo, poderia ter como provável causa a utilização de uma porção do gene COI. Porém, este não é o caso. Estudos anteriores utilizando marcadores microssatélites, que são muito mais informativos para inferências populacionais, já haviam demonstrado estruturação fraca entre populações do Atlântico Norte e Norte do Pacífico bem como, ausência de estruturação ao longo da extensão do Pacífico, além da região da Australásia (Schrey & Heist, 2003; Taguchi et al., 2011; Corrigan et al., 2018). Desta forma, o presente estudo fornece evidências que o estoque desta espécie é formado por apenas uma única população global. Assim, os dados aqui obtidos estão de acordo com estudos anteriores realizados para a mesma espécie, o quais apontam uma única linhagem evolutiva contida em *I. oxyrinchus* (Ward et al., 2008). Dentre as populações analisadas, há indícios de considerável variabilidade molecular, especialmente o índice de diversidade haplotípica, resultado este, também já recuperado para a espécie previamente (Heist et al., 1996; Michaud et al., 2011; Taguchi et al., 2011). Baixos índices de diversidade nucleotídicas são relativamente comuns para estudos realizados com DNA mitocondrial de espécies de tubarões pelágicos como *Carcharias taurus*, Rafinesque, 1810, *Galeorhinus galeus* (Linnaeus, 1758) e *Carcharhinus limbatus*, o que confirma hipóteses anteriores sobre tubarões pelágicos apresentarem baixos índices

de diversidade nucleotídica em relação a espécies costeiras (Keeney & Heist, 2006; Ahonen et al., 2009; Chabot & Allen, 2009; Morales, 2012; Corrigan et al., 2018).

Mesmo havendo resultados de F_{st} significativos entre algumas populações no presente estudo, a relevância biológica do significado dos índices de fixação deve ser interpretada de forma cautelosa, devido a magnitude do tamanho amostral discrepante entre as populações inferidas. O F_{st} fornece uma estimativa do efeito do fluxo gênico em relação a diferenciação populacional, sendo influenciado tanto pelo tamanho populacional, quanto pela taxa de migração (Weir & Cockerham 1984). Os valores de F_{st} decaem de forma não linear com aumento da taxa de migração, ocasionando desta forma índices não relevantes ou de fraca intensidade de estruturação gerados com base em sinais moleculares de panmixia (Avise, 2000). O mesmo ocorre quando a população de uma determinada espécie é grande mas suficientemente independente para garantir manejo de forma independente (Waples & Gaggiotti, 2006; Waples et al., 2008; Gagnaire et al., 2015), como é o caso de *I. oxyrinchus*.

A rede de haplótipos contendo as sequências das populações analisadas apontam um padrão em estrela, sugerindo um de evento de gargalo de garrafa (*bottleneck*) recente. Um dos eventos mais relacionados a ocorrência de gargalos de garrafa em peixes marinhos correspondem às glaciações do Pleistoceno, tendo suas influências na estruturação populacional e rápida expansão populacional, também já descritas para espécies de elasmobrânquios (Beheregaray et al., 2002; Grunwald et al., 2002; Richards et al., 2009; Sodr e et al 2012; Sales et al., 2019; Richards et al., 2018).

Mesmo que os dados indiquem que *I. oxyrinchus* apresenta apenas um grande estoque populacional, o manejo pesqueiro n o pode ser feito de forma  nica. O compartilhamento de haplótipos entre todas as populações amostradas nos cinco continentes, sugere, em se tratando de DNA mitocondrial, a exist ncia de subpopulações de origem materna como indicado pelos valores de F_{st} entre o Atl ntico Americano e a  sia. Isso indica que, embora a esp cie consiga realizar migrações trans-equatoriais, estas n o ocorrem com alta frequ ncia. De fato, tal padr o de movimentação e uso de habitat j  foi descrito atrav s de estudos de telemetria, assim como a perman ncia tempor ria dentro de  guas sob jurisdição de um  nico pa s (Corrigan et al., 2018). Dado que existe um grande compartilhamento global de haplótipos dentro da esp cie,   poss vel inferir que os indiv duos s o expostos a uma grande variedade de condições abi ticas e bi ticas (e.g., distintos gradientes de salinidade, temperatura, oxig nio dissolvido, disponibilidade de presas e competiç o). Neste sentido, diferentemente da deriva gen tica, a seleç o

natural age como força balanceadora em relação ao efeito de homogeneização do fluxo gênico de forma mais eficiente em populações grandes, como é o caso do tubarão-mako (Mayr, 1942; Avise, 2000). Ademais, os indícios da existência de subpopulações, fornece elementos para que o manejo dos estoques nestas subpopulações também seja coordenado de forma independente, mesmo para casos onde hajam população com níveis elevados de conectividade genética (Allendorf et al., 2015; Jost et al 2017).

Considerando a distribuição e conectividade global de *I. oxyrinchus*, se ressalta a necessidade de um olhar visando a conservação em macroescala. Felizmente, algumas iniciativas com este objetivo já vêm entrando em ação. A CITES (Convenção Sobre Comércio Internacional de Espécies Selvagens de Fauna e Flora Ameaçadas) listou a espécie em seu anexo II (CITES, 2023). Este anexo se refere a espécies que podem ainda não estar necessariamente ameaçadas, mas podem vir a se tornar caso sua exploração não seja regulamentada (CITES, [s.d.]). Também se torna necessária uma licença específica para o comércio e exportação das espécies listadas (CITES, [s.d.]). A Comissão Internacional para a Conservação do Atum Atlântico (ICCAT) já possuía recomendações que visam a conservação do tubarão-mako, como a devolução de indivíduos à água, presença de um observador de bordo para embarcações grandes (maiores de 12 metros), e o requerimento de que as empresas informem o número de indivíduos capturados e descartados mortos e descartados vivos (ICCAT, 2014). Em 2022, a ICCAT trouxe novas resoluções visando a conservação do tubarão-mako no Atlântico Sul, onde as recomendações de 2014 para o Atlântico Norte passam a valer também, para a região Sul (ICCAT, 2022). Ademais, para o Atlântico Norte, já havia entrado em vigência a proibição temporária da retenção de indivíduos desta espécie, assim como uma redução significativa, entre 40% a 60% dependendo da cotação prévia do país, da cota de desembarque permitido para esta espécie (ICCAT, 2019). Em 2022, a Comissão decidiu adotar a proposta submetida pela União Europeia e Reino Unido, onde as normas vigentes para o Atlântico Norte passaram a valer, do mesmo modo, para o Atlântico Sul (ICCAT, 2022). A exceção foi do banimento de retenção que foi objetado pela Namíbia e África do Sul (Shark Project, 2022; Shark Trust, 2022). Estas iniciativas, ainda que haja obstáculos e seja necessária uma forte fiscalização do seu cumprimento, são importantes passos para um empenho mundial na conservação do tubarão-mako.

Por outro lado, como citado anteriormente, é imprescindível que haja concomitantemente um esforço regional para conservação da espécie. O certo nível de estruturação populacional em algumas regiões de ocorrência, a possibilidade de

ocorrência de subpopulações maternas e possíveis regiões de berçário e o padrão de permanência em Zonas Economicamente Exclusivas (EEZ) demonstram que é essencial um manejo em microescala (Corrigan et al., 2018). A Administração Nacional Oceânica e Atmosférica (NOAA) dos Estados Unidos, por exemplo, possui regulamentações diferentes para a conservação de diferentes estoques do tubarão-mako (Pacífico Norte e Atlântico Norte), levando em consideração o *status* de exploração e ameaça de extinção específico de cada região (NOAA Fisheries, 2023; 2023b). No Brasil, até pouco tempo atrás não havia dados sobre o status de ameaça desta espécie. Somente em dezembro de 2022 a espécie foi listada na Lista Nacional de Espécies Ameaçadas de Extinção, categorizada como “ criticamente em Perigo”, evidenciando a falta de manejo pesqueiro e estratégias para a conservação no país (Brasil, 2022). Isso demonstra a importância e necessidade do estudo e delimitação de estoques regionais, para que seja possível a realização de um manejo efetivo em microescala, a fim de se proteger efetivamente as subpopulações locais e a abundância e diversidade intraespecífica da população global.

5 CONCLUSÃO

Os resultados do presente estudo trazem mais evidências de que há conectividade genética dentro de toda a distribuição global de *I. oxyrinchus*, corroborando estudos pretéritos quanto à estruturação populacional desta espécie. Porém, também ressaltam a possibilidade de estruturação a certo nível regional. A situação de *I. oxyrinchus* é um exemplo claro da necessidade de um manejo efetivo tanto à grande quanto pequena escala. Isto para se preservar a abundância e diversidade intrínseca das populações e para que também seja possibilite a manutenção e recuperação da espécie a longo prazo. Além disso, é importante que não se perda a variabilidade genética, relativamente elevada para uma espécie pelágica de elasmobrânquio.

Os exemplos aqui citados de instituições regulamentadoras da pesca a nível nacional e internacional nos mostram o potencial de medidas efetivas, contanto que devidamente fiscalizadas. No entanto, no Brasil, até o final do ano passado a espécie estava negligenciada, sem ter uma avaliação de status de ameaça. A ICCAT, que atua no Atlântico, também não tinha uma regulamentação em efeito para o Atlântico Sul até por volta do mesmo período, com restrições mais fortes sendo barradas por países da região, neste caso, África do Sul e Namíbia. Isso evidencia a urgência de mais estudos que informem a situação do tubarão-mako na região Sul do Atlântico e que se desenvolva

uma regulamentação conservadora para as diversas e variadas modalidades de pesca desta espécie ao longo de sua distribuição.

REFERÊNCIAS

- Ahonen, H., Harcourt, R. G., & Stow, A. J. (2009). Nuclear and mitochondrial DNA reveals isolation of imperilled grey nurse shark populations (*Carcharias taurus*). *Molecular Ecology*, 18(21), 4409-4421.
- Allendorf, F. W., Hohenloe, P. A., and Luikart, G. (2015). Genomics and the future of conservation genetics. *Nature Reviews Genetics*, 11, 697–709. doi: 10.1038/nrg2844
- Amos, W., & Balmford, A. (2001). When does conservation genetics matter?. *Heredity*, 87(3), 257-265.
- Arlyza, I. S., Shen, K. N., Solihin, D. D., Soedharma, D., Berrebi, P., & Borsa, P. (2013). Species boundaries in the *Himantura uarnak* species complex (Myliobatiformes: Dasyatidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 66(1), 429-435.
- Avise, J. C. (2000). *Phylogeography: the history and formation of species*. Harvard university press.
- Avise, J. C., Arnold, J., Ball, R. M., Bermingham, E., Lamb, T., Neigel, J. E., Reeb, C.A. & Saunders, N. C. (1987). Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual review of ecology and systematics*, 18(1), 489-522.
- Barreto, R., Ferretti, F., Flemming, J.M., Amorim, A., Andrade, H., Worm, B., Lessa, R. (2016). Trends in the exploitation of South Atlantic shark populations. *Conservation biology*, 30(4), 792-804. <https://doi.org/10.1111/cobi.12663>
- Beheregaray, L. B., Sunnucks, P., & Briscoe, D. A. (2002). A rapid fish radiation associated with the last sea-level changes in southern Brazil: the silverside *Odontesthes perugiae* complex. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269(1486), 65-73.
- Brasil, Ministério do Meio Ambiente. Portaria GM/MMA nº 300, de 13 de dezembro de 2022. DOU N° 234 Seção 1, 14 de dezembro de 202. p. 74. Disponível em: <<https://www.in.gov.br/en/web/dou/-/portaria-gm/mma-n-300-de-13-de-dezembro-de-2022-450425464>>. Acesso em: 6 fev. 2023.

Carmo, C. B., Ferrette, B. L., Camargo, S. M., Roxo, F. F., Coelho, R., Garla, R. C., Oliveira, C., Piercy, A.N., Bornatowski, H., Foresti, F., Burgess, G.H. & Mendonca, F. F. (2019). A new map of the tiger shark (*Galeocerdo cuvier*) genetic population structure in the western Atlantic Ocean: hypothesis of an equatorial convergence centre. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 29(5), 760-772.

Castro, A. L. F., Stewart, B. S., Wilson, S. G., Hueter, R. E., Meekan, M. G., Motta, P. J., Bowen, B.W. & Karl, S. A. (2007). Population genetic structure of Earth's largest fish, the whale shark (*Rhincodon typus*). *Molecular Ecology*, 16(24), 5183-5192.

Chabot, C. L., & Allen, L. G. (2009). Global population structure of the tope (*Galeorhinus galeus*) inferred by mitochondrial control region sequence data. *Molecular Ecology*, 18(3), 545-552.

Chabot, C. L., Espinoza, M., Mascareñas-Osorio, I., & Rocha-Olivares, A. (2015). The effect of biogeographic and phylogeographic barriers on gene flow in the brown smoothhound shark, *Mustelus henlei*, in the northeastern Pacific. *Ecology and Evolution*, 5(8), 1585-1600.

Chapman, B. B., Hulthén, K., Brodersen, J., Nilsson, P. A., Skov, C., Hansson, L. A., & Brönmark, C. (2012). Partial migration in fishes: causes and consequences. *Journal of fish biology*, 81(2), 456-478.

Clarke, C. R., Karl, S. A., Horn, R. L., Bernard, A. M., Lea, J. S., Hazin, F. H., Prodöhl, P.A. & Shivji, M. S. (2015). Global mitochondrial DNA phylogeography and population structure of the silky shark, *Carcharhinus falciformis*. *Marine Biology*, 162, 945-955.

Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora. 2023. Appendices I, II and III. Disponível em: <<https://cites.org/sites/default/files/eng/app/2023/E-Appendices-2023-01-11.pdf>>. Acesso em: 6 fev. 2023.

Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora. [s.d.]. The CITES Appendices. Disponível em: <<https://cites.org/eng/app/index.php>>. Acesso em: 6 fev. 2023.

Corrigan, S., Lowther, A. D., Beheregaray, L. B., Bruce, B. D., Cliff, G., Duffy, C. A., Foulis, A., Francis, M.P., Goldsworthy, S.D., Hyde, J.R., Jabado, R.W., Kacev, D., Marshall, L., Mucientes, G.R., Naylor, G.J.P., Pepperell, J.G., Queiroz, N., White, W.T., Wintner, S.P. & Rogers, P. J. (2018). Population connectivity of the highly migratory shortfin mako (*Isurus oxyrinchus* Rafinesque 1810) and implications for management in the Southern Hemisphere. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 6, 187.

Darriba, D., Taboada, G., Doallo, R. Posada, D. (2012). jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nat Methods* 9, 772. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2109>

Domingues, R. R., Hilsdorf, A. W. S., & Gadig, O. B. F. (2018). The importance of considering genetic diversity in shark and ray conservation policies. *Conservation Genetics*, 19, 501-525.

Dulvy, N. K., Baum, J. K., Clarke, S., Compagno, L. J., Cortés, E., Domingo, A., Fordham, S., Fowler, S., Francis, M.P., Gibson, C., Martínez, J., Musick, J.A., Soldo, A., Stevens, J.D. & Valenti, S. (2008). You can swim but you can't hide: the global status and conservation of oceanic pelagic sharks and rays. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 18(5), 459-482.

Ebert, D.A., Dando, M., Fowler, S. (2021). *Sharks of the world: a complete guide*. Princeton University Press.

Excoffier, L., Laval, G., Schneider, F. (2005). Arlequin, v. 3.11. An integrated software package for population genetic data analysis. *Evol. Bioinf. Online*, 1, 47–50.

Excoffier, L., Smouse, P. E., Quattro, M. (1992). Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: Application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics*, 131, 479–491.

Feldheim, K. A., Gruber, S. H., & Ashley, M. V. (2001). Population genetic structure of the lemon shark (*Negaprion brevirostris*) in the western Atlantic: DNA microsatellite variation. *Molecular Ecology*, 10(2), 295-303.

Fu, Y. X. (1997). Statistical tests of neutrality of mutations against population growth hitchhiking and background selection. *Genetics*, 147, 915–925.

Gagnaire, P. A., Broquet, T., Aurelle, D., Viard, F., Souissi, A., Bonhomme, F., Arnaud-Haond, S. & Bierne, N. (2015). Using neutral, selected, and hitchhiker loci to assess connectivity of marine populations in the genomic era. *Evolutionary Applications*, 8, 769–786. doi: 10.1111/eva.12288

Grunwald, C., Stabile, J., Waldman, J.R., Gross, R. & Wirgin, I. (2002) Population genetics of shortnose sturgeon *Acipenser brevirostrum* based on mitochondrial DNA control region sequences. *Molecular Ecology* 11(10): 1885-1898.

Hall, T. A. (1999). BioEdit: A User-Friendly Biological Sequence Alignment Editor and Analysis Program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series*, 41; 95-98.

Heino, M., Díaz Pauli, B., & Dieckmann, U. (2015). Fisheries-induced evolution. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 46, 461-480.

Heist, E. J., Musick, J. A., & Graves, J. E. (1996). Genetic population structure of the shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) inferred from restriction fragment length polymorphism analysis of mitochondrial DNA. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53(3), 583-588.

International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas. 2014. RECOMMENDATION BY ICCAT ON SHORTFIN MAKO CAUGHT IN ASSOCIATION WITH ICCAT FISHERIES. Disponível em: <<https://www.iccat.int/Documents/Recs/compendiopdf-e/2014-06-e.pdf>>. Acesso em: 6 fev. 2023.

International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas. 2019. RECOMMENDATION BY ICCAT ON THE CONSERVATION OF NORTH ATLANTIC STOCK OF SHORTFIN MAKO CAUGHT IN ASSOCIATION WITH ICCAT FISHERIES. Disponível em: <<https://www.iccat.int/Documents/Recs/compendiopdf-e/2019-06-e.pdf>>. Acesso em: 6 fev. 2023.

International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas. 2022. Draft Recommendation by ICCAT on the conservation of the South Atlantic stock of shortfin mako caught in association with ICCAT fisheries. Disponível em:

<https://www.iccat.int/com2022/ENG/PA4_804_ENG_SPONS_1.pdf>. Acesso em: 6 fev. 2023.

Jost, L., Archer, F., Flanagan, S., Gaggiotti, O., Hoban, S., and Latch, E. (2017). Differentiation measures for conservation genetics. *Evolutionary Applications*, 11, 1139–1148. doi: 10.1111/eva.12590

Kabasakal, H. (2015). Occurrence of shortfin mako shark, *Isurus oxyrinchus* Rafinesque, 1810, off Turkey's coast. *Marine Biodiversity Records*, 8, e134.

Keeney, D. B., & Heist, E. J. (2006). Worldwide phylogeography of the blacktip shark (*Carcharhinus limbatus*) inferred from mitochondrial DNA reveals isolation of western Atlantic populations coupled with recent Pacific dispersal. *Molecular Ecology*, 15(12), 3669-3679.

Kuparinen, A., & Merilä, J. (2007). Detecting and managing fisheries-induced evolution. *Trends in ecology & evolution*, 22(12), 652-659.

Mayr, E. (1942). *Systematics and the Origin of Species, From the Viewpoint of a Zoologist*, Columbia University Press.

Michaud, A., Hyde, J. R., Kohin, S., & Vetter, R. (2011). Mitochondrial DNA sequence data reveals barriers to dispersal in the highly migratory shortfin mako shark (*Isurus oxyrinchus*), in Report of the Shark Working Group Workshop. Annex 4. International Scientific Committee for Tuna and Tuna-like Species in the North Pacific Ocean. (La Jolla, CA), 38.

Morales, M.J.A. (2012) Análise genética do tubarão raposa *Alopias superciliosus* no Oceano Atlântico, utilizando a região controle do DNA mitocondrial. Dissertação (mestrado). 46pp. UNESP/Botucatu.

Musyl, M. K., & Gilman, E. L. (2018). Post-release fishing mortality of blue (*Prionace glauca*) and silky shark (*Carcharhinus falciformis*) from a Palauan-based commercial longline fishery. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 28(3), 567-586.

National Oceanic and Atmospheric Administration Fisheries. Species Directory Atlantic Shortfin Mako Shark. 2023. Disponível em:

<<https://www.fisheries.noaa.gov/species/atlantic-shortfin-mako-shark>>. Acesso em: 6 fev. 2023.

National Oceanic and Atmospheric Administration Fisheries. Species Directory Pacific Shortfin Mako Shark. 2023. Disponível em: <<https://www.fisheries.noaa.gov/species/pacific-shortfin-mako-shark>>. Acesso em: 6 fev. 2023.

Pacoureau, N., Rigby, C.L., Kyne, P.M., Sherley, R.B., Winker, H., Carlson, J.K., Fordham, S.V., Barreto, R., Fernando, D., Francis, M.P., Jabado, R.W., Herman, K.B., Liu, K., Marshall, A.D., Pollom, R.A., Romanov, E.V., Simpfendorfer, C.A., Yin, J.S., Kindsvater, H.K. & Dulvy, N.K. (2021). Half a century of global decline in oceanic sharks and rays. *Nature*, 589(7843), 567-571. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-03173-9>

Palmeira, C. A. M., da Silva Rodrigues-Filho, L. F., de Luna Sales, J. B., Vallinoto, M., Schneider, H., & Sampaio, I. (2013). Commercialization of a critically endangered species (largetooth sawfish, *Pristis perotteti*) in fish markets of northern Brazil: authenticity by DNA analysis. *Food Control*, 34(1), 249-252.

Pinhal, D., Shivji, M. S., Vallinoto, M., Chapman, D. D., Gadig, O. B. F., & Martins, C. (2012). Cryptic hammerhead shark lineage occurrence in the western South Atlantic revealed by DNA analysis. *Marine Biology*, 159, 829-836.

QGIS Development Team. 2023. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. https://qgis.org/pt_BR/site/

Richards, V. P., DeBiase, M. B., & Shivji, M. (2019). Deep mitochondrial lineage divergence among populations of the southern stingray (*Hypanus americanus* (Hildebrand & Schroeder, 1928)) throughout the Southeastern United States and Caribbean. *Marine Biodiversity*, 49, 1627-1634.

Richards, V. P., Henning, M., Witzell, W., & Shivji, M. S. (2009). Species delineation and evolutionary history of the globally distributed spotted eagle ray (*Aetobatus narinari*). *Journal of Heredity*, 100(3), 273-283.

Ruocco, N. L., Lucifora, L. O., de Astarloa, J. D., Mabragaña, E., & Delpiani, S. M. (2012). Morphology and DNA barcoding reveal a new species of eagle ray from the

southwestern Atlantic: *Myliobatis ridens* sp. nov. (Chondrichthyes: Myliobatiformes: Myliobatidae). *Zoological Studies*, 51(6), 862-873.

Rus Hoelzel, A., Shivji, M. S., Magnussen, J., & Francis, M. P. (2006). Low worldwide genetic diversity in the basking shark (*Cetorhinus maximus*). *Biology letters*, 2(4), 639-642.

Ryman, N., Utter, F., & Laikre, L. (1995). Protection of intraspecific biodiversity of exploited fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 5, 417-446.

Sales, J. B. L., de Oliveira, C. N., dos Santos, W. C. R., Rotundo, M. M., Ferreira, Y., Ready, J., Sampaio, I., Oliveira, C., Cruz, V.P., Lara-Mendoza, R.E. & da Silva Rodrigues-Filho, L. F. (2019). Phylogeography of eagle rays of the genus *Aetobatus*: *Aetobatus narinari* is restricted to the continental western Atlantic Ocean. *Hydrobiologia*, 836, 169-183.

Salzburger, W., Ewing, G. B. von Haesler, A. (2011). The performance of phylogenetic algorithms in estimating haplotype genealogies with migration. *Molecular Ecology* 20, 1952–1963.

Schrey, A. W., and Heist, E. J. (2003). Microsatellite analysis of population structure in the shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 60, 670–675. doi: 10.1139/f03-064

Shark Project. CONSERVATION OF SHORTFIN MAKO EXTENDED TO THE SOUTH ATLANTIC. 2022. Disponível em: <<https://www.sharkproject.org/en/press/press-releases/2022/2022-11-22-conservation-of-shortfin-mako-extended-to-the-south-atlantic/>>. Acesso em: 6 fev. 2023.

Shark Trust. First International Mako Shark Quota Adopted. 2022. Disponível em: <<https://www.sharktrust.org/news/mako-shark-quota-adopted>>. Acesso em: 6 fev. 2023

Slatkin, M. (1987). Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science*, 236, 787–792.

Sodré, D., Rodrigues-Filho, L. F., Souza, R. F., Rêgo, P. S., Schneider, H., Sampaio, I., & Vallinoto, M. (2012). Inclusion of South American samples reveals new

population structuring of the blacktip shark (*Carcharhinus limbatus*) in the western Atlantic. *Genetics and Molecular Biology*, 35, 752-760.

Stevens, J. D. (2008). The biology and ecology of the shortfin mako shark, *Isurus oxyrinchus*. *Sharks of the open ocean: biology, fisheries and conservation*, 87-94.

Taguchi, M., Kitamura, T., & Yokawa, K. (2011). Genetic population structure of shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) inferred from mitochondrial DNA on inter-oceanic scale. National Research Institute of Far Seas Fisheries, Japan.

Tajima, F. (1989). Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA Polymorphism. *Genetics*, 123, 585-595.

Thompson, J. D; Gibson, T. J.; Plewniak, F.; Jeanmougin, F., Higgins, D. G. (1997). The CLUSTAL_X windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucleic acids research*, 25; 4876-4882. 1997.

Thorson, T. B. (1987). Human impacts on shark populations. *Sharks: an inquiry into biology, behavior, fisheries and use*, 31-37.

Waples, R. S. & Gaggiotti, O. (2006). What is a population? An empirical evaluation of some genetic methods for identifying the number of gene pools and their degree of connectivity. *Mol. Ecol.* 15, 1419-1439. doi: 10.1111/j.1365-294X.2006.02890.x

Waples, R. S., Punt, A. E., and Cope, J. M. (2008). Integrating genetic data into management of marine resources: how can we do it better? *Fish and Fisheries* 9, 423-449. doi: 10.1111/j.1467-2979.2008.00303.x

Ward, R. D., Costa, F. O., Holmes, B. H., & Steinke, D. (2008). DNA barcoding of shared fish species from the North Atlantic and Australasia: minimal divergence for most taxa, but *Zeus faber* and *Lepidopus caudatus* each probably constitute two species. *Aquatic Biology*, 3(1), 71-78.

Weir, B. S., Cockerham, C. C. (1984). Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, 38, 1358-1370.

White, W. T., Furumitsu, K., & Yamaguchi, A. (2013). A new species of eagle ray *Aetobatus narutobiei* from the Northwest Pacific: an example of the critical role taxonomy plays in fisheries and ecological sciences. *PLoS One*, 8(12), e83785.

Whitney, N. M., Robbins, W. D., Schultz, J. K., Bowen, B. W., & Holland, K. N. (2012). Oceanic dispersal in a sedentary reef shark (*Triaenodon obesus*): genetic evidence for extensive connectivity without a pelagic larval stage. *Journal of Biogeography*, 39(6), 1144-1156.

Wosnick, N., Giaretta, E. P., Leite, R. D., Hyrcena, I., & Charvet, P. (2022). An overview on elasmobranch release as a bycatch mitigation strategy. *ICES Journal of Marine Science*.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Como visto ao longo deste trabalho, a literatura reforça a aplicabilidade e a importância da fisiologia e da genética na conservação de elasmobrânquios. Através do uso dessas ferramentas, podemos responder perguntas importantes para o manejo destes animais como até onde uma população ainda é a mesma e as consequências da captura por diferentes técnicas de pesca, podendo tornar medidas adotadas mais bem direcionadas e efetivas.

O tubarão-mako (*Isurus oxyrinchus* (Rafinesque, 1810)) é uma espécie que necessita urgentemente de mais estudos. Atualmente a espécie está sendo sobreexplorada potencialmente a níveis irreversíveis, tornando impreterível que se conheça mais os impactos das diversas modalidades de pesca que capturam a espécie, assim como informações ecológicas importantes para sua conservação, como zonas de berçário, agregações reprodutivas e padrões migratórios.

Vale ressaltar que a captura de tubarões-mako pela pesca artesanal no Paraná não é comum. O ano de 2021 foi atípico pois houve esta ocorrência de mais de 20 indivíduos sendo capturados. Isto mostra que, ainda que incomum na região, esta espécie pode estar sujeita a captura pela pesca de pequena escala.

Os resultados do presente estudo reportaram que a captura em pequena escala, mais próxima da costa, pode ser danosa aos estoques desta espécie, pois quase em totalidade apenas indivíduos imaturos, prejudicando o recrutamento de novos indivíduos e potenciais migrantes e reprodutores. Além disso, a captura por rede de emalhe torna ainda mais difícil que medidas para reduzir a mortalidade da espécie, como a soltura de indivíduos, sejam aplicadas, dado que foi evidenciado que o dano fisiológico do estresse de captura por esse aparato é potencialmente letal para os indivíduos. Ademais, este trabalho também corrobora estudos pretéritos quanto a existência de uma única população global de tubarões-mako conectada geneticamente, mas que grandes migrações entre hemisférios não é algo comum, e, em algumas regiões, pode estar iniciando-se o processo de estruturação populacional. Tais resultados levantam a demanda de esforços multinacionais/regionais juntamente com medidas locais para a proteção e conservação desta tão ameaçada espécie.

REFERÊNCIAS

Abel, D.C., Grubbs, R.D. (2020). *Shark Biology and Conservation: Essentials for Educators, Students, and Enthusiasts*. Johns Hopkins University Press.

Adams, K.R., Fetterplace, L.C., Davis, A.R., Taylor, M.D., Knott, N.A. (2018). Sharks, rays and abortion: The prevalence of capture-induced parturition in elasmobranchs. *Biological Conservation*, 217, 11-27. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.10.010>

Afonso, M. G., & da Cunha Chaves, P. D. T. (2021). A pesca de emalhe costeiro de pequena escala no litoral do Paraná: um estudo de caso para a conservação. *Revista CEPISUL-Biodiversidade e Conservação Marinha*, 10, e2021001-e2021001. Amos, W., & Balmford, A. (2001). When does conservation genetics matter?. *Heredity*, 87(3), 257-265.

Ahonen, H., Harcourt, R. G., & Stow, A. J. (2009). Nuclear and mitochondrial DNA reveals isolation of imperilled grey nurse shark populations (*Carcharias taurus*). *Molecular Ecology*, 18(21), 4409-4421.

Allendorf, F. W., Hohenloe, P. A., and Luikart, G. (2015). Genomics and the future of conservation genetics. *Nature Reviews Genetics*, 11, 697–709. doi: 10.1038/nrg2844

Al-Tonsi, A. A., Abdel-Gayoum, A. A., & Saad, M. (2004). The secondary dyslipidemia and deranged serum phosphate concentration in thyroid disorders. *Experimental and molecular pathology*, 76(2), 182-187.

Amos, W., & Balmford, A. (2001). When does conservation genetics matter?. *Heredity*, 87(3), 257-265.

Anderson, P.M. (1991). Glutamine-dependent urea synthesis in elasmobranch fishes. *Biochemistry and cell biology*, 69(5-6), 317-319. <https://doi.org/10.1139/o91-049>

Andriguetto-Filho, J.M., Krul, R., Feitosa, S. (2009). Analysis of natural and social dynamics of fishery production systems in Paraná, Brazil: implications for management and sustainability. *Journal of Applied Ichthyology*, 25(3), 277-286. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2009.01273.x>

Arlyza, I. S., Shen, K. N., Solihin, D. D., Soedharma, D., Berrebi, P., & Borsa, P. (2013). Species boundaries in the *Himantura uarnak* species complex (Myliobatiformes: Dasyatidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 66(1), 429-435.

Arnoldini, M., Mostowy, R., Bonhoeffer, S., Ackermann, M. (2012). Evolution of stress response in the face of unreliable environmental signals. *PLoS Computational Biology* 8(8), e1002627. doi:10.1371/journal.pcbi.1002627

Arthur, P.G., West, T.G., Brill, R.W., Schulte, P.M., Hochachka, P.W. (1992). Recovery metabolism of skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*) white muscle: rapid and parallel changes in lactate and phosphocreatine after exercise. *Canadian Journal of Zoology*, 70(6), 1230-1239. <https://doi.org/10.1139/z92-170>

Avise, J. C. (2000). *Phylogeography: the history and formation of species*. Harvard university press.

Avise, J. C., Arnold, J., Ball, R. M., Bermingham, E., Lamb, T., Neigel, J. E., ... & Saunders, N. C. (1987). Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual review of ecology and systematics*, 18(1), 489-522.

Ballantyne, J.S. (1997). Jaws: the inside story. The metabolism of elasmobranch fishes. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 118(4), 703-742. [https://doi.org/10.1016/S0305-0491\(97\)00272-1](https://doi.org/10.1016/S0305-0491(97)00272-1)

Ballantyne J.S. (2015). Jaws II: metabolism of elasmobranchs. In: Shadwick R.E., Farrell, A.P., Brauner C.J. (editor). *Physiology of elasmobranch fishes: internal processes*, 1st edition Academic Press, United States, 395–456.

Ballantyne, J.S. (2016). Some of the most interesting things we know, and don't know, about the biochemistry and physiology of elasmobranch fishes (sharks, skates and rays). *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 199, 21-28. <https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2016.03.005>

Ballantyne, J.S., Robinson, J.W. (2010). Freshwater elasmobranchs: a review of their physiology and biochemistry. *Journal of Comparative Physiology Biology*, 180(4), 475-493. <https://doi.org/10.1007/s00360-010-0447-0>

Barreto, R., Ferretti, F., Flemming, J.M., Amorim, A., Andrade, H., Worm, B., Lessa, R. (2016). Trends in the exploitation of South Atlantic shark populations. *Conservation biology*, 30(4), 792-804. <https://doi.org/10.1111/cobi.12663>

Barreto, R.R., de Farias, W.K., Andrade, H., Santana, F.M., Lessa, R. (2016b). Age, growth and spatial distribution of the life stages of the Shortfin Mako, *Isurus oxyrinchus* (Rafinesque, 1810) caught in the Western and Central Atlantic. *PLoS One*, 11(4), e0153062. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0153062>

Beheregaray, L. B., Sunnucks, P., & Briscoe, D. A. (2002). A rapid fish radiation associated with the last sea-level changes in southern Brazil: the silverside *Odontesthes perugiae* complex. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269(1486), 65-73.

Bone, Q. (1988). Muscles and Locomotion. *Physiology of Elasmobranch Fishes*, 99–141. doi:10.1007/978-3-642-73336-9_4

Bornatowski, H. & Abilhoa, V. (2012). Tubarões e raias capturados pela pesca artesanal no Paraná: guia de identificação. Curitiba: Hori Consultoria Ambiental.

Bornatowski, H., Braga, R.R., Barreto, R.P. (2018). Elasmobranchs Consumption in Brazil: Impacts and Consequences. In: Rossi-Santos, M., Finkl, C. (editors) *Advances in Marine Vertebrate Research in Latin America*. Coastal Research Library, vol 22. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-56985-7_10

Botteon, P.D.T.L. (2012). Lactato na medicina veterinária - atualização conceitual. *Revista Brasileira de Medicina Veterinária*, 34, 283-287.

Braccini, M., Van Rijn, J., Frick, L. (2012). High post-capture survival for sharks, rays and chimaeras discarded in the main shark fishery of Australia?. *PloS one*, 7(2), e32547. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0032547>

Bradshaw, A.D. & Hardwick, K. (1989). Evolution and stress—genotypic and phenotypic components. *Biological Journal of the Linnean Society* 37(1-2), 137-155. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1989.tb02099.x>

Brasil, Ministério do Meio Ambiente. Portaria GM/MMA nº 300, de 13 de dezembro de 2022. DOU Nº 234 Seção 1, 14 de dezembro de 202. p. 74. Disponível em:

<<https://www.in.gov.br/en/web/dou/-/portaria-gm/mma-n-300-de-13-de-dezembro-de-2022-450425464>>. Acesso em: 6 fev. 2023.

Bucklin, A., Steinke, D., & Blanco-Bercial, L. (2011). DNA barcoding of marine metazoa. *Annual review of marine science*, 3, 471-508.

Busch, D.S. & Hayward, L.S. (2009). Stress in a conservation context: a discussion of glucocorticoid actions and how levels change with conservation-relevant variables. *Biological Conservation*, 142(12), 2844-2853. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.08.013>

Camhi, M.D., Pikitch, E.K., Babcock, E.A. (editors). (2008). *Sharks of the Open Ocean: Biology, Fisheries and Conservation*. Blackwell Publishing, Oxford, UK.

Campana, S.E., Joyce, W., Fowler, M., Showell, M. (2016). Discards, hooking, and post-release mortality of porbeagle (*Lamna nasus*), shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*), and blue shark (*Prionace glauca*) in the Canadian pelagic longline fishery. *ICES Journal of Marine Science*, 73(2), 520–528. doi: 10.1093/icesjms/fsv234.

Campana, S. E., Marks, L., & Joyce, W. (2005). The biology and fishery of shortfin mako sharks (*Isurus oxyrinchus*) in Atlantic Canadian waters. *Fisheries Research*, 73(3), 341-352.

Carey, F.G., Teal, J.M., Kanwisher, J.W. (1981). The Visceral Temperatures of Mackerel Sharks (Lamnidae). *Physiological Zoology*, 54(3), 334–344. doi:10.1086/physzool.54.3.30159948

Carlson, J.K., Goldman, K.J., Lowe, C.G. (2004). Metabolism, energetic demand, and endothermy. *Biology of sharks and their relatives*, 10, 269-286.

Carmo, C. B., Ferrette, B. L., Camargo, S. M., Roxo, F. F., Coelho, R., Garla, R. C., Oliveira, C., Piercy, A.N., Bornatowski, H., Foresti, F., Burgess, G.H. & Mendonca, F. F. (2019). A new map of the tiger shark (*Galeocerdo cuvier*) genetic population structure in the western Atlantic Ocean: hypothesis of an equatorial convergence centre. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 29(5), 760-772.

Carvalho, G. R. (1993). Evolutionary aspects of fish distribution: genetic variability and adaptation. *Journal of Fish Biology*, 43, 53-73.

Carvalho, G. R., & Hauser, L. (1994). Molecular genetics and the stock concept in fisheries. *Reviews in fish biology and fisheries*, 4, 326-350.

Castro, A. L. F., Stewart, B. S., Wilson, S. G., Hueter, R. E., Meekan, M. G., Motta, P. J., Bowen, B.W. & Karl, S. A. (2007). Population genetic structure of Earth's largest fish, the whale shark (*Rhincodon typus*). *Molecular Ecology*, 16(24), 5183-5192.

Cerna, F. & Licandeo, R. (2009). Age and growth of the shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) in the south-eastern Pacific off Chile. *Marine and Freshwater Research*, 60(5), 394-403. <https://doi.org/10.1071/MF08125>

Chabot, C. L., & Allen, L. G. (2009). Global population structure of the tope (*Galeorhinus galeus*) inferred by mitochondrial control region sequence data. *Molecular Ecology*, 18(3), 545-552.

Chabot, C. L., Espinoza, M., Mascareñas-Osorio, I., & Rocha-Olivares, A. (2015). The effect of biogeographic and phylogeographic barriers on gene flow in the brown smoothhound shark, *Mustelus henlei*, in the northeastern Pacific. *Ecology and Evolution*, 5(8), 1585-1600.

Chapman, B. B., Hulthén, K., Brodersen, J., Nilsson, P. A., Skov, C., Hansson, L. A., & Brönmark, C. (2012). Partial migration in fishes: causes and consequences. *Journal of fish biology*, 81(2), 456-478.

Chaves, P.T.C., Almeida, M.P.D., Platner, M. (2019). Tubarões e raias como captura incidental na pesca artesanal do litoral do Paraná: condição reprodutiva e variações sazonais em composição e abundância. *Arquivos de Ciências do Mar*, 52(2), 7 - 23. <https://doi.org/10.32360/acmar.v52i2.39966>

Clarke, C. R., Karl, S. A., Horn, R. L., Bernard, A. M., Lea, J. S., Hazin, F. H., Prodöhl, P.A. & Shivji, M. S. (2015). Global mitochondrial DNA phylogeography and population structure of the silky shark, *Carcharhinus falciformis*. *Marine Biology*, 162, 945-955.

Cliff, G. & Thurman, G.D. (1984). Pathological and physiological effects of stress during capture and transport in the juvenile dusky shark, *Carcharhinus obscurus*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 78(1), 167-173.

Compagno, L.J.V. (2001). Sharks of The World: An Annotated and Illustrated Catalogue of Shark Species Known to Date. Vol. 2. No. 1. Food Agriculture Org.

Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora. 2023. Appendices I, II and III. Disponível em: <<https://cites.org/sites/default/files/eng/app/2023/E-Appendices-2023-01-11.pdf>>. Acesso em: 6 fev. 2023.

Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora. [s.d.]. The CITES Appendices. Disponível em: <<https://cites.org/eng/app/index.php>>. Acesso em: 6 fev. 2023.

Cooke, S.J., Sack, L., Franklin, C.E., Farrell, A.P., Beardall, J., Wikelski, M., Chown, S.L. (2013). What is conservation physiology? Perspectives on an increasingly integrated and essential science. *Conservation Physiology*, 1(1), 001. <https://doi.org/10.1093/conphys/cot001>

Cooke, S.J., Bergman, J.N., Madliger, C.L., Cramp, R.L., Beardall, J., Burness, G., Clark, T.D., Dantzer, B., de la Barrera, E., Fangué, N.A., Franklin, C.E., Fuller, A., Hawkes, L.A., Hultine, K.R., Hunt, K.E., Love, O.P., MacMillan, H.A., Mandelman, J.W., Mark, F.C., Martin, L.B., Newman, A.E.M., Nicotra, A.B., Raby, G.D., Robinson, S.A., Ropert-Coudert, Y., Rummer, J.L., Seebacher, F., Todgham, A.E., Tomlinson, S. & Chown, S. L. (2021). One hundred research questions in conservation physiology for generating actionable evidence to inform conservation policy and practice. *Conservation Physiology*, 9(1), coab009. <https://doi.org/10.1093/conphys/coab009>

Corrigan, S., Lowther, A. D., Beheregaray, L. B., Bruce, B. D., Cliff, G., Duffy, C. A., Foulis, A., Francis, M.P., Goldsworthy, S.D., Hyde, J.R., Jabado, R.W., Kacev, D., Marshall, L., Mucientes, G.R., Naylor, G.J.P., Pepperell, J.G., Queiroz, N., White, W.T., Wintner, S.P. & Rogers, P. J. (2018). Population connectivity of the highly migratory shortfin mako (*Isurus oxyrinchus* Rafinesque 1810) and implications for management in the Southern Hemisphere. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 6, 187.

Costa, L. & Chaves, P.T.C. (2006). Elasmobrânquios capturados pela pesca artesanal na costa sul do Paraná e norte de Santa Catarina, Brasil. *Biota Neotropica*, 6. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032006000300007>

Costa, T. L., Petean, F. F., Berbel-Filho, W. M., Solé-Cava, A. M., Mendes, L. F., & Lima, S. M. (2022). Molecular testing of the São Francisco River as an ecological filter for the Brazilian large-eyed stingray *Hypanus marianae* (Dasyatidae, Myliobatiformes). *Hydrobiologia*, 849(11), 2435-2448.

Darriba, D., Taboada, G., Doallo, R. Posada, D. (2012). jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nat Methods* 9, 772. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2109>

Davidson, L. N., Krawchuk, M. A., & Dulvy, N. K. (2016). Why have global shark and ray landings declined: improved management or overfishing?. *Fish and Fisheries*, 17(2), 438-458.

Davis, M. W. (2002). Key principles for understanding fish bycatch discard mortality. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59(11), 1834-1843. <https://doi.org/10.1139/f02-139>

Desmoulin, F., Galinier, M., Trouillet, C., Berry, M., Delmas, C., Turkieh, A., Massabuau, P., Taegtmeier, H., Smih, F. & Rouet, P. (2013). Metabonomics analysis of plasma reveals the lactate to cholesterol ratio as an independent prognostic factor of short-term mortality in acute heart failure. *PLoS One*, 8(4), e60737. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0060737>

Domingues, R. R., Hilsdorf, A. W. S., & Gadig, O. B. F. (2018). The importance of considering genetic diversity in shark and ray conservation policies. *Conservation Genetics*, 19, 501-525.

Doño, F., Montealegre-Quijano, S., Domingo, A., Kinas, P.G. (2015). Bayesian age and growth analysis of the shortfin mako shark *Isurus oxyrinchus* in the Western South Atlantic Ocean using a flexible model. *Environmental Biology of Fishes*, 98(2), 517-533. doi: 10.1007/s10641-014-0284-1

Dudgeon, C.L., Blower, D.C., Broderick, D., Giles, J.L., Holmes, B.J., Kashiwagi, T., Krück, N.C., Morgan, J.A.T., Tillet, B.J., Ovenden, J. R. (2012). A review of the application of molecular genetics for fisheries management and conservation of sharks and rays. *Journal of fish biology* 80(5), 1789-1843. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2012.03265.x>

Dulvy, N. K., Baum, J. K., Clarke, S., Compagno, L. J., Cortés, E., Domingo, A., Fordham, S., Fowler, S., Francis, M.P., Gibson, C., Martínez, J., Musick, J.A., Soldo, A., Stevens, J.D. & Valenti, S. (2008). You can swim but you can't hide: the global status and conservation of oceanic pelagic sharks and rays. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 18(5), 459-482.

Dulvy, N.K., Fowler, S.L., Musick, J.A., Cavanagh, R.D., Kyne, P.M., Harrison, L.R., Carlson, J.K., Davidson, L.N.K., Fordham, S.V., Francis, M.P., Pollock, C.M., Simpfendorfer, C.A., Burgess, G.H., Carpenter, K.E., Compagno, L.J.V., Ebert, D.A., Gibson, C., Heupel, M.R., Livingston, S.R., Sanciangco, J.C., Stevens, J.D., Valenti, S. & White, W.T. (2014). Extinction risk and conservation of the world's sharks and rays. *eLife*, 3, e00590. <https://doi.org/10.7554/eLife.00590>

Dulvy, N.K., Pacoureau, N., Rigby, C.L., Pollom, R.A., Jabado, R.W., Ebert, D.A., Finucci, B., Pollock, C.M., Cheok, J., Derrick, D.H., Herman, K.B., Sherman, C.S., VanderWright, W.J., Lawson, J.M., Walls, R.H.L., Carlson, J.K., Charvet, P., Bineesh, K.K, Fernando, D., Raplh, G.M., Matsushiba, J.H., Hilton-Taylor, C., Fordham, S.V. & Simpfendorfer, C.A. (2021). Overfishing drives over one-third of all sharks and rays toward a global extinction crisis. *Current Biology*, 31(21), 4773-4787. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.08.062>

Dulvy, N. K., Simpfendorfer, C. A., Davidson, L. N., Fordham, S. V., Bräutigam, A., Sant, G., & Welch, D. J. (2017). Challenges and priorities in shark and ray conservation. *Current Biology*, 27(11), R565-R572.

Ebert, D.A., Dando, M. & Fowler, S. (2021). *Sharks of the world: a complete guide*. Princeton University Press.

Ellis, J.R., McCully Phillips & S.R., Poisson, F. (2017). A review of capture and post-release mortality of elasmobranchs. *Journal of Fish Biology*, 90(3), 653-722. <https://doi.org/10.1111/jfb.13197>

Excoffier, L., Laval, G., Schneider, F. (2005). Arlequin, v. 3.11. An integrated software package for population genetic data analysis. *Evol. Bioinf. Online*, 1, 47–50.

Excoffier, L., Smouse, P. E., Quattro, M. (1992). Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: Application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics*, 131, 479–491.

FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations). (2000). Fisheries management. 1. Conservation and Management of Sharks. FAO Technical Guidelines for Responsible Fisheries. No. 4, Suppl. 1. Rome, FAO. 37p.

Feldheim, K. A., Gruber, S. H., & Ashley, M. V. (2001). Population genetic structure of the lemon shark (*Negaprion brevirostris*) in the western Atlantic: DNA microsatellite variation. *Molecular Ecology*, 10(2), 295-303.

Féral, J. P. (2002). How useful are the genetic markers in attempts to understand and manage marine biodiversity?. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 268(2), 121-145.

Ferreira, F.W., Baldisserotto, B. (2019). Diet and osmoregulation. In: Baldisserotto, B. (editor). (2019). *Fish osmoregulation*, CRC Press, 67-83.

Fields, A.T., Fischer, G.A., Shea, S.K.H., Zhang, H., Abercrombie, D.L., Feldheim, K.A., Babcock, E.A., Chapman, D.D. (2017). Species composition of the international shark fin trade assessed through retail-market survey in Hong Kong. *Conservation Biology* 32(2): 376–389. <https://doi.org/10.1111/cobi.13043>

Fines, G.A., Ballantyne, J.S. & Wright, P.A. (2001). Active urea transport and an unusual 559 basolateral membrane composition in the gills of a marine elasmobranch. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 280, R16–R24. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.2001.280.1.R16>

Francis, M.P. & Duffy, C. (2005). Length at maturity in three pelagic sharks (*Lamna nasus*, *Isurus oxyrinchus*, and *Prionace glauca*) from New Zealand. *Fishery Bulletin*, 103(3), 489-500. Disponível em: <<http://hdl.handle.net/1834/26212>>. Acesso em: 9 out. 2022.

French, R.P., Lyle, J., Tracey, S., Currie, S. Semmens, J.M. (2015). High survivorship after catch-and-release fishing suggests physiological resilience in the

endothermic shortfin mako shark (*Isurus oxyrinchus*). Conservation Physiology 3(1): 1-15. <https://doi.org/10.1093/conphys/cov044>

Fu, Y. X. (1997). Statistical tests of neutrality of mutations against population growth hitchhiking and background selection. Genetics, 147, 915–925.

Gagnaire, P. A., Broquet, T., Aurelle, D., Viard, F., Souissi, A., Bonhomme, F., Arnaud-Haond, S. & Bierne, N. (2015). Using neutral, selected, and hitchhiker loci to assess connectivity of marine populations in the genomic era. Evolutionary Applications. 8, 769–786. doi: 10.1111/eva.12288

Gallagher, A.J., Skubel, R.A., Pethybridge, H.R., Hammerschlag, N. (2017). Energy metabolism in mobile, wild-sampled sharks inferred by plasma lipids. Conservation Physiology 5 (1). <https://doi.org/10.1093/conphys/cox002>

Gallagher, A., Serafy, J., Cooke, S., Hammerschlag, N. (2014). Physiological stress response, reflex impairment, and survival of five sympatric shark species following experimental capture and release. Marine Ecology Progress Series, 496, 207-218. <https://doi.org/10.3354/meps10490>

Gallagher A.J., Wagner D.N., Irschick D.J., Hammerschlag N. (2014b). Body condition predicts energy stores in apex predatory sharks. Conservation Physiology 2: cou022. doi:10.1093/conphys/cou022.

García-Garrido, L., Muñoz-Chapuli, R., De Andres, A.V. (1990). Serum Cholesterol and Triglyceride Levels in *Scyliorhinus canicula* (L.) During Sexual Maturation. Journal of Fish Biology 36 (4), 499–509. doi:10.1111/j.1095-8649.1990.tb03552.x

Gerich, J.E. (2000). Physiology of glucose homeostasis. Diabetes, Obesity and Metabolism, 2(6), 345–350. doi:10.1046/j.1463-1326.2000.00085.x

Gilman, E., Chaloupka, M., Benaka, L.R., Bowlby, H., Fitchett, M., Kaiser, M., Musyl, M. (2022). Phylogeny explains capture mortality of sharks and rays in pelagic longline fisheries: a global meta-analytic synthesis. Scientific Reports, 12(1), 1-14. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-21976-w>

Grunwald, C., Stabile, J., Waldman, J.R., Gross, R. & Wirgin, I. (2002) Population genetics of shortnose sturgeon *Acipenser brevirostrum* based on mitochondrial DNA control region sequences. *Molecular Ecology* 11(10): 1885-1898.

Guida, L., Awruch, C., Walker, T.I., Reina, R.D. (2017). Prenatal stress from trawl capture affects mothers and neonates: a case study using the southern fiddler ray (*Trygonorrhina dumerilii*). *Scientific Reports*, 7. release. *Marine Ecology Progress Series*, 496, 207-218. <https://doi.org/10.1038/srep46300>

Hajibabaei, M., Singer, G. A., Hebert, P. D., & Hickey, D. A. (2007). DNA barcoding: how it complements taxonomy, molecular phylogenetics and population genetics. *TRENDS in Genetics*, 23(4), 167-172.

Hall, T. A. (1999). BioEdit: A User-Friendly Biological Sequence Alignment Editor and Analysis Program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series*, 41; 95-98.

Hammerschlag, N., Gallagher, A.J., Lazarre, D.M. (2011). A review of shark satellite tagging studies. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 398(1), 1-8. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2010.12.012>

Hauser, L., & Ward, R. D. (1998). Population identification in pelagic fish: the limits of molecular markers. *NATO ASI Series a Life Sciences*, 306, 191-224.

Hebert, P. D., Cywinska, A., Ball, S. L., & DeWaard, J. R. (2003). Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(1512), 313-321.

Hebert, P. D., Ratnasingham, S., & De Waard, J. R. (2003b). Barcoding animal life: cytochrome c oxidase subunit 1 divergences among closely related species. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(suppl_1), S96-S99.

Hedgecock, D. (1986). Is gene flow from pelagic larval dispersal important in the adaptation and evolution of marine invertebrates?. *Bulletin of marine science*, 39(2), 550-564.

Heino, M., Díaz Pauli, B., & Dieckmann, U. (2015). Fisheries-induced evolution. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 46, 461-480.

Heist, E. J., Musick, J. A., & Graves, J. E. (1996). Genetic population structure of the shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) inferred from restriction fragment length polymorphism analysis of mitochondrial DNA. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53(3), 583-588.

Hight, B.V., Holts, D., Graham, J.B., Kennedy, B.P., Taylor, V., Sepulveda, C.A., Bernal, D., Ramon, D., Rasmussen, R. & Lai, N.C. (2007). Plasma catecholamine levels as indicators of the post-release survivorship of juvenile pelagic sharks caught on experimental drift longlines in the Southern California Bight. *Marine and Freshwater Research*, 58(1), 145-151. <https://doi.org/10.1071/MF05260>

Hoffmann, M., Hilton-Taylor, C., Angulo, A., Böhm, M., Brooks, T. M., Butchart, S. H., ... & Veloso, A. (2010). The impact of conservation on the status of the world's vertebrates. *science*, 330(6010), 1503-1509. /doi/10.1126/sciadv.abn2927

Horodysky, A.Z., Cooke, S.J., Brill, R.W. (2015). Physiology in the service of fisheries science: why thinking mechanistically matters. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 25(3) 425-447. <https://doi.org/10.1007/s11160-015-9393-y>

Hueter, R.E., Manire, C.A., Tyminski, J.P., Hoenig, J.M., Hepworth, D.A. (2006). Assessing mortality of released or discarded fish using a logistic model of relative survival derived from tagging data. *Transactions of the American Fisheries Society*, 135(2), 500-508. <https://doi.org/10.1577/T05-065.1>

Idler, D.R. & Truscott, B. (1967). 1α -hydroxycorticosterone: synthesis *in vitro* and properties of an interrenal steroid in the blood of cartilaginous fish (Genus *Raja*). *Steroids*, 9(5), 457-477. [https://doi.org/10.1016/0039-128X\(67\)90100-6](https://doi.org/10.1016/0039-128X(67)90100-6)

International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas. 2014. RECOMMENDATION BY ICCAT ON SHORTFIN MAKO CAUGHT IN ASSOCIATION WITH ICCAT FISHERIES. Disponível em: <<https://www.iccat.int/Documents/Recs/compendiopdf-e/2014-06-e.pdf>>. Acesso em: 6 fev. 2023.

International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas. 2019. RECOMMENDATION BY ICCAT ON THE CONSERVATION OF NORTH ATLANTIC STOCK OF SHORTFIN MAKO CAUGHT IN ASSOCIATION WITH ICCAT FISHERIES. Disponível em: <<https://www.iccat.int/Documents/Recs/compendiopdf-e/2019-06-e.pdf>>. Acesso em: 6 fev. 2023.

International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas. 2022. Draft Recommendation by ICCAT on the conservation of the South Atlantic stock of shortfin mako caught in association with ICCAT fisheries. Disponível em: <https://www.iccat.int/com2022/ENG/PA4_804_ENG_SPONS_1.pdf>. Acesso em: 6 fev. 2023.

IUCN. (2012). IUCN Red List categories and criteria version 3.1, second edition. Gland and Cambridge, 32p.

Jost, L., Archer, F., Flanagan, S., Gaggiotti, O., Hoban, S., and Latch, E. (2017). Differentiation measures for conservation genetics. *Evolutionary Applications*, 11, 1139–1148. doi: 10.1111/eva.12590

Kabasakal, H. (2015). Occurrence of shortfin mako shark, *Isurus oxyrinchus* Rafinesque, 1810, off Turkey's coast. *Marine Biodiversity Records*, 8, e134.

Keeney, D. B., & Heist, E. J. (2006). Worldwide phylogeography of the blacktip shark (*Carcharhinus limbatus*) inferred from mitochondrial DNA reveals isolation of western Atlantic populations coupled with recent Pacific dispersal. *Molecular Ecology*, 15(12), 3669-3679.

Kenchington, E. L. (2003). 14 The Effects of Fishing on Species and Genetic Diversity. *Responsible fisheries in the marine ecosystem*, 235.

Kirschner, L.B. (1993). The energetics of osmotic regulation in ureotelic and hypoosmotic fishes. *Journal of Experimental Zoology*, 267(1), 19-26. <https://doi.org/10.1002/jez.1402670104>

Kuparinen, A. & Merilä, J. (2007). Detecting and managing fisheries-induced evolution. *Trends in ecology & evolution*, 22(12) 652-659. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.08.011>

Larsson, Å., & Fänge, R. (1977). Cholesterol and free fatty acids (FFA) in the blood of marine fish. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry*, 57(3), 191-196.

Mamoozadeh, N.R., Graves, J.E., & McDowell, J.R. (2020). Genome-wide SNPs resolve spatiotemporal patterns of connectivity within striped marlin (*Kajikia audax*), a broadly distributed and highly migratory pelagic species. *Evolutionary applications* 13(4), 677-698. <https://doi.org/10.1111/eva.12892>

Manire, C., Hueter, R., Hull, E., Spieler, R. (2001). Serological changes associated with gill-net capture and restraint in three species of sharks. *Transactions of the American Fisheries Society*, 130(6), 1038-1048. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(2001\)130%3C1038:SCAWGN%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(2001)130%3C1038:SCAWGN%3E2.0.CO;2)

Mardulyn, P., & Whitfield, J. B. (1999). Phylogenetic signal in the COI, 16S, and 28S genes for inferring relationships among genera of Microgastrinae (Hymenoptera; Braconidae): evidence of a high diversification rate in this group of parasitoids. *Molecular phylogenetics and evolution*, 12(3), 282-294.

Marshall, H., Field, L., Afiadata, A., Sepulveda, C., Skomal, G., Bernal, D. (2012). Hematological indicators of stress in longline-captured sharks. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 162(2), 121-129. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2012.02.008>

Mayr, E. (1942). *Systematics and the Origin of Species, From the Viewpoint of a Zoologist*, Columbia University Press.

Michaud, A., Hyde, J. R., Kohin, S., & Vetter, R. (2011). Mitochondrial DNA sequence data reveals barriers to dispersal in the highly migratory shortfin mako shark (*Isurus oxyrinchus*), in Report of the Shark Working Group Workshop. Annex 4. International Scientific Committee for Tuna and Tuna-like Species in the North Pacific Ocean. (La Jolla, CA), 38.

Mikich, S.B. & Bérnils, R.S. (2004). Livro Vermelho da Fauna Ameaçada no Estado do Paraná. Curitiba: Instituto Ambiental do Paraná. CD-ROM.

Mollet, H.F., Cliff, G., Pratt Jr, H.L., Stevens, J. (2000). Reproductive biology of the female shortfin mako, *Isurus oxyrinchus* Rafinesque, 1810, with comments on the embryonic development of lamnoids. Fishery Bulletin, (2).

Morales, M.J.A. (2012) Análise genética do tubarão raposa *Alopias superciliosus* no Oceano Atlântico, utilizando a região controle do DNA mitocondrial. Dissertação (mestrado). 46pp. UNESP/Botucatu.

Moyes, C.D., Fragoso, N., Musyl, M.K., Brill, R.W. (2006). Predicting post release survival in large pelagic fish. Transactions of the American Fisheries Society, 135(5), 1389-1397. <https://doi.org/10.1577/T05-224.1>

Musyl, M. K., & Gilman, E. L. (2018). Post-release fishing mortality of blue (*Prionace glauca*) and silky shark (*Carcharhinus falciformis*) from a Palauan-based commercial longline fishery. Reviews in Fish Biology and Fisheries, 28(3), 567-586.

National Oceanic and Atmospheric Administration Fisheries. Species Directory Atlantic Shortfin Mako Shark. 2023. Disponível em: <<https://www.fisheries.noaa.gov/species/atlantic-shortfin-mako-shark>>. Acesso em: 6 fev. 2023.

National Oceanic and Atmospheric Administration Fisheries. Species Directory Pacific Shortfin Mako Shark. 2023. Disponível em: <<https://www.fisheries.noaa.gov/species/pacific-shortfin-mako-shark>>. Acesso em: 6 fev. 2023.

Neves, K.R., Gracioli, F.G., Dos Reis, L.M., Pasqualucci, C.A., Moyses, R.M., Jorgetti, V. (2004). Adverse effects of hyperphosphatemia on myocardial hypertrophy, renal function, and bone in rats with renal failure. Kidney international, 66(6), 2237-2244. doi: 10.1111/j.1523-1755.2004.66013.x

Noernberg, M.A., Angelotti, R., Caldeira, G.A., de Sousa, A.F.R. (2008). Determinação da sensibilidade do litoral paranaense à contaminação por óleo. Brazilian Journal of Aquatic Science and Technology, 12(2), 49-59. Disponível em:

<<https://silo.tips/download/determinacao-da-sensibilidade-do-litoral-paranaense-a-contaminao-por-oleo>>. Acesso em: 2 e out. 2022.

Okuma, E. & Abe, H. (1992). Major buffering constituents in animal muscle. *Comparative Biochemistry and physiology. Comparative Physiology*, 102(1), 37-41. doi: 10.1016/0300-9629(92)90008-e

Otway, N.M. (2020). Capture-induced exertional rhabdomyolysis in the Shortfin Mako Shark, *Isurus oxyrinchus*. *Veterinary Clinical Pathology*, 49(1), 23-41. <https://doi.org/10.1111/vcp.12824>

Pacoureau, N., Rigby, C.L., Kyne, P.M., Sherley, R.B., Winker, H., Carlson, J.K., Fordham, S.V., Barreto, R., Fernando, D., Francis, M.P., Jabado, R.W., Herman, K.B., Liu, K., Marshall, A.D., Pollom, R.A., Romanov, E.V., Simpfendorfer, C.A., Yin, J.S., Kindsvater, H.K. & Dulvy, N.K. (2021). Half a century of global decline in oceanic sharks and rays. *Nature*, 589(7843), 567-571. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-03173-9>

Palmeira, C. A. M., da Silva Rodrigues-Filho, L. F., de Luna Sales, J. B., Vallinoto, M., Schneider, H., & Sampaio, I. (2013). Commercialization of a critically endangered species (largetooth sawfish, *Pristis perotteti*) in fish markets of northern Brazil: authenticity by DNA analysis. *Food Control*, 34(1), 249-252.

Paiva, M.P. (1997). Recursos pesqueiros estuarinos e marinhos do Brasil. Fortaleza: EUFC. 278p. In: Costa, L., Chaves, P.T.C. (2006). Elasmobrânquios capturados pela pesca artesanal na costa sul do Paraná e norte de Santa Catarina, Brasil. *Biota Neotropica*, 6. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032006000300007>

Palumbi, S. R. (1994). Genetic divergence, reproductive isolation, and marine speciation. *Annual review of ecology and systematics*, 25(1), 547-572.

Parker, S.J., Rankin, P.S., Hannah, R.W., Scherck, C.B. (2003). Discard mortality of trawl-caught lingcod in relation to tow duration and time on deck. *North American Journal of Fisheries Management*, 23(2), 530-542. [https://doi.org/10.1577/1548-8675\(2003\)023%3C0530:DMOTCL%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8675(2003)023%3C0530:DMOTCL%3E2.0.CO;2)

Petean, F. F., Naylor, G. J., & Lima, S. M. (2020). Integrative taxonomy identifies a new stingray species of the genus *Hypanus* Rafinesque, 1818 (Dasyatidae,

Myliobatiformes), from the Tropical Southwestern Atlantic. *Journal of Fish Biology*, 97(4), 1120-1142.

Pethybridge, H.R., Parrish, C.C., Bruce, B.D., Young, J.W., Nichols, P.D. (2014). Lipid, Fatty Acid and Energy Density Profiles of White Sharks: Insights into the Feeding Ecology and Ecophysiology of a Complex top Predator. *PLoS One* 9 (5), e97877. doi:10.1371/journal.pone.0097877

Pinhal, D., Shivji, M. S., Vallinoto, M., Chapman, D. D., Gadig, O. B. F., & Martins, C. (2012). Cryptic hammerhead shark lineage occurrence in the western South Atlantic revealed by DNA analysis. *Marine Biology*, 159, 829-836.

Pratt Jr, H.L. & Casey, J.G. (1983). Age and growth of the shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, using four methods. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 40(11), 1944-1957. <https://doi.org/10.1139/f83-224>

QGIS Development Team. 2023. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. https://qgis.org/pt_BR/site/

Richards, V. P., DeBiase, M. B., & Shivji, M. (2019). Deep mitochondrial lineage divergence among populations of the southern stingray (*Hypanus americanus* (Hildebrand & Schroeder, 1928)) throughout the Southeastern United States and Caribbean. *Marine Biodiversity*, 49, 1627-1634.

Richards, V. P., Henning, M., Witzell, W., & Shivji, M. S. (2009). Species delineation and evolutionary history of the globally distributed spotted eagle ray (*Aetobatus narinari*). *Journal of heredity*, 100(3), 273-283.

Rigby, C.L., Barreto, R., Carlson, J., Fernando, D., Fordham, S., Francis, M.P., Jabado, R.W., Liu, K.M., Marshall, A., Pacoureaux, N., Romanov, E., Sherley, R.B., Winker, H. (2019). *Isurus oxyrinchus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T39341A2903170. Disponível em: <<https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-1.RLTS.T39341A2903170.en>>. Acesso em: 4 nov. 2022.

Robergs, R.A., Ghiasvand, F., Parker, D. (2004). Biochemistry of exercise-induced metabolic acidosis. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.00114.2004>

Robert, M.C. (2012). A captura de elasmobrânquios no litoral paranaense. In: Bornatowski, H., Abilhoa, V. Tubarões e raias capturados pela pesca artesanal no Paraná: guia de identificação. Curitiba: Hori Consultoria Ambiental, 2012, 27-34.

Rodrigues, A.F.S., Rangel, B.S., Wosnick, N., Bornatowski, H., Santos, J.L., Moreira, R.G., de Amorim, A. F. (2018). Report of injuries in batoids caught in small-scale fisheries: implications for management plans. *Oecologia Australis*, 23(1). <https://doi.org/10.4257/oeco.2019.2301.07>

Romero, M.L. & Butler, L.K. (2007). Endocrinology of stress. *International Journal of Comparative Psychology*, 20(2), 89-95

deRoos, R., deRoos, C.C. (1978). Elevation of plasma glucose levels by catecholamines in elasmobranch fish. *General and comparative endocrinology*, 34(4), 447-452. [https://doi.org/10.1016/0016-6480\(78\)90285-X](https://doi.org/10.1016/0016-6480(78)90285-X)

Ruocco, N. L., Lucifora, L. O., de Astarloa, J. D., Mabrugaña, E., & Delpiani, S. M. (2012). Morphology and DNA barcoding reveal a new species of eagle ray from the southwestern Atlantic: *Myliobatis ridens* sp. nov. (Chondrichthyes: Myliobatiformes: Myliobatidae). *Zoological Studies*, 51(6), 862-873.

Rus Hoelzel, A., Shivji, M. S., Magnussen, J., & Francis, M. P. (2006). Low worldwide genetic diversity in the basking shark (*Cetorhinus maximus*). *Biology letters*, 2(4), 639-642.

Ryman, N., Utter, F., & Laikre, L. (1995). Protection of intraspecific biodiversity of exploited fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 5, 417-446.

Sales, J. B. L., de Oliveira, C. N., dos Santos, W. C. R., Rotundo, M. M., Ferreira, Y., Ready, J., Sampaio, I., Oliveira, C., Cruz, V.P., Lara-Mendoza, R.E. & da Silva Rodrigues-Filho, L. F. (2019). Phylogeography of eagle rays of the genus *Aetobatus*: *Aetobatus narinari* is restricted to the continental western Atlantic Ocean. *Hydrobiologia*, 836, 169-183.

Salzburger, W., Ewing, G. B. von Haesler, A. (2011). The performance of phylogenetic algorithms in estimating haplotype genealogies with migration. *Molecular Ecology* 20, 1952–1963.

Sargent, J.R., Gatten, R.R. & McIntosh, R. (1972). The metabolism of neutral lipids in the spur dogfish, *Squalus acanthias*. *Lipids* 7, 240–245. <https://doi.org/10.1007/BF02533220>

Schrey, A. W., and Heist, E. J. (2003). Microsatellite analysis of population structure in the shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 60, 670–675. doi: 10.1139/f03-064

Sepulveda, C.A., Graham, J.B., Bernal, D. (2007). Aerobic metabolic rates of swimming juvenile mako sharks, *Isurus oxyrinchus*. *Marine Biology*, 152: 1087–1094. <https://doi.org/10.1007/s00227-007-0757-2>

Shark Project. CONSERVATION OF SHORTFIN MAKO EXTENDED TO THE SOUTH ATLANTIC. 2022. Disponível em: <<https://www.sharkproject.org/en/press/press-releases/2022/2022-11-22-conservation-of-shortfin-mako-extended-to-the-south-atlantic/>>. Acesso em: 6 fev. 2023.

Shark Trust. First International Mako Shark Quota Adopted. 2022. Disponível em: <<https://www.sharktrust.org/news/mako-shark-quota-adopted>>. Acesso em: 6 fev. 2023

Shuttleworth, T.J. (editor). (2012). *Physiology of elasmobranch fishes*. Springer Science & Business Media.

Simpfendorfer, C.A. & Dulvy, N.K. (2017). Bright spots of sustainable shark fishing. *Current Biology*, 27(3), R97-R98. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.12.017>

Skomal, G.B. (2007). Evaluating the physiological and physical consequences of capture on post-release survivorship in large pelagic fishes. *Fisheries Management and Ecology*, 14(2), 81-89. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2007.00528.x>

Skomal, G. & Bernal, D. (2010). Physiological responses to stress in sharks. In: Carrier, J.C., Musick, J.A., Heithaus, M.R. (editors). (2010). *Sharks and their relatives II*, CRC Press, 475-506.

Skomal, G.B. & Mandelman, J.W. (2012). The physiological response to anthropogenic stressors in marine elasmobranch fishes: a review with a focus on the secondary response. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 162(2), 146-155. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2011.10.002>

Slatkin, M. (1987). Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science*, 236, 787–792.

Snelson Jr., F.F., Roman, B.L. & Burgess, G.H. (2008). The reproductive biology of pelagic elasmobranchs. In: Camhi, M.D., Pikitch, E.K., Babcock, E.A. (editors). (2008). *Sharks of the Open Ocean: Biology, Fisheries and Conservation*. Blackwell Publishing, Oxford, UK, 24-53.

Sodré, D., Rodrigues-Filho, L. F., Souza, R. F., Rêgo, P. S., Schneider, H., Sampaio, I., & Vallinoto, M. (2012). Inclusion of South American samples reveals new population structuring of the blacktip shark (*Carcharhinus limbatus*) in the western Atlantic. *Genetics and Molecular Biology*, 35, 752-760.

Speers-Roesch, B. & Treberg, J.R. (2010). The unusual energy metabolism of elasmobranch fishes. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 155(4), 417–434. doi:10.1016/j.cbpa.2009.09.031

Stelbrink, B., von Rintelen, T., Cliff, G., Kriwet, J. (2010). Molecular systematics and global phylogeography of angel sharks (genus *Squatina*). *Molecular phylogenetics and evolution*, 54(2), 395-404.

Stevens, J.D. (2008). The biology and ecology of the shortfin mako shark, *Isurus oxyrinchus*. In: Camhi, M.D., Pikitch, E.K., Babcock, E.A. (editors). (2008). *Sharks of the Open Ocean: Biology, Fisheries and Conservation*. Blackwell Publishing, Oxford, UK, 87-94.

Stevens, J.D., Bonfil, R., Dulvy, N.K., Walker, P.A. (2000). The effects of fishing on sharks, rays, and chimaeras (chondrichthyans), and the implications for marine ecosystems. *ICES Journal of Marine Science*, 57(3), 476-494. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2000.0724>

Stevenson, R.D., Tuberty, S.R., Wingfield, J.C. (2005). Ecophysiology and conservation: the contribution of endocrinology and immunology—introduction to the symposium. *Integrative and Comparative Biology*, 45(1), 1 -3. <https://doi.org/10.1093/icb/45.1.1>

Suski, C.D., Cooke, S.J. (2007). Conservation of aquatic resources through the use of freshwater protected areas: opportunities and challenges. *Biodiversity and Conservation*, 16(7), 2015-2029. <https://doi.org/10.1007/s10531-006-9060-7>

Taguchi, M., Kitamura, T., & Yokawa, K. (2011). Genetic population structure of shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) inferred from mitochondrial DNA on inter-oceanic scale. National Research Institute of Far Seas Fisheries, Japan.

Tajima, F. (1989). Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA Polymorphism. *Genetics*, 123, 585–595.

Tanaka, S., Yamamoto, H., Nakahashi, O., Kagawa, T., Ishiguro, M., Masuda, M., Kozai, M., Ikeda, S., Taketani, Y. & Takeda, E. (2013). Dietary phosphate restriction induces hepatic lipid accumulation through dysregulation of cholesterol metabolism in mice. *Nutrition Research*, 33(7), 586-593.

Team, R.C. (2021). R: A language and environment for statistical computing. r foundation for statistical computing (Vienna, Austria: The R development core team).

Thompson, J. D; Gibson, T. J.; Plewniak, F.; Jeanmougin, F., Higgins, D. G. (1997). The CLUSTAL_X windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucleic acids research*, 25; 4876–4882. 1997.

Thorson, T. B. (1987). Human impacts on shark populations. *Sharks: an inquiry into biology, behavior, fisheries and use*, 31-37.

Truscott, B. & Idler, D.R. (1972). Corticosteroids in plasma of elasmobranchs. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 42(1), 41-50. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(72\)90364-7](https://doi.org/10.1016/0300-9629(72)90364-7)

Varghese, S.P., Unnikrishnan, N., Gulati, D.K., Ayoob, A.E. (2017). Size, sex and reproductive biology of seven pelagic sharks in the eastern Arabian Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 97(1), 181-196. doi:10.1017/S0025315416000217

Vasconcellos, M., Diegues, A.C. & Kalikoski, D.C. (2011). Coastal fisheries of Brazil. In: Salas, S., Chuenpagdee, R., Charles, A., Seijo, J.C. (editors). *Coastal fisheries*

of Latin America and the Caribbean, Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome. 73-116.

Wan, Q. H., Wu, H., Fujihara, T., & Fang, S. G. (2004). Which genetic marker for which conservation genetics issue?. *Electrophoresis*, 25(14), 2165-2176.

Waples, R. S. & Gaggiotti, O. (2006). What is a population? An empirical evaluation of some genetic methods for identifying the number of gene pools and their degree of connectivity. *Mol. Ecol.* 15, 1419–1439. doi: 10.1111/j.1365-294X.2006.02890.x

Waples, R. S., Punt, A. E., and Cope, J. M. (2008). Integrating genetic data into management of marine resources: how can we do it better? *Fish and Fisheries* 9, 423–449. doi: 10.1111/j.1467-2979.2008. 00303.x

Ward, R. D., Costa, F. O., Holmes, B. H., & Steinke, D. (2008). DNA barcoding of shared fish species from the North Atlantic and Australasia: minimal divergence for most taxa, but *Zeus faber* and *Lepidopus caudatus* each probably constitute two species. *Aquatic Biology*, 3(1), 71-78.

Ward, R. D., Zemlak, T. S., Innes, B. H., Last, P. R., & Hebert, P. D. (2005). DNA barcoding Australia's fish species. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 360(1462), 1847-1857.

Wardle, C. S., 1981. Physiological stress in captive fish. In: Hawkins, A.D. (editor). *Aquarium Systems*, Academic Press/Harcourt Brace Jovanovich: London. 403-14. In: Smith, M.F.,1992. Capture and transportation of elasmobranchs, with emphasis on the grey nurse shark (*Carcharias taurus*). *Marine and Freshwater Research*, 43(1), 325-343. <https://doi.org/10.1071/MF9920325>

Watanabe, Y.Y., Goldman, K.J., Caselle, J.E., Chapman, D.D., Papastamatiou, Y.P. (2015). Comparative analyses of animal-tracking data reveal ecological significance of endothermy in fishes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(19), 6104-6109. <https://doi.org/10.1073/pnas.1500316112>

Weir, B. S., Cockerham, C. C. (1984). Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, 38, 1358–1370.

Wells, R.M.G., McIntyre, R.H., Morgan, A.K., Davie, P.S. (1986). Physiological stress responses in big gamefish after capture: observations on plasma chemistry and blood factors. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 84(3), 565-571. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(86\)90366-X](https://doi.org/10.1016/0300-9629(86)90366-X)

White, W. T., Furumitsu, K., & Yamaguchi, A. (2013). A new species of eagle ray *Aetobatus narutobiei* from the Northwest Pacific: an example of the critical role taxonomy plays in fisheries and ecological sciences. *PLoS One*, 8(12), e83785.

Whitney, N. M., Robbins, W. D., Schultz, J. K., Bowen, B. W., & Holland, K. N. (2012). Oceanic dispersal in a sedentary reef shark (*Triaenodon obesus*): genetic evidence for extensive connectivity without a pelagic larval stage. *Journal of Biogeography*, 39(6), 1144-1156.

Wikelski, M., Cooke, S.J. (2006). Conservation physiology. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(1), 38-46. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.10.018>

Wheeler, C.R., Gervais, C.R., Johnson, M.S., Vance, S., Rosa, R., Mandelman, J. W., Rummer, J.L. (2020). Anthropogenic stressors influence reproduction and development in elasmobranch fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 30(2), 373-386. <https://doi.org/10.1007/s11160-020-09604-0>

Wood, C.M. (1991). Acid-base and ion balance, metabolism, and their interactions, after exhaustive exercise in fish. *Journal of Experimental Biology*, 160(1), 285-308. <https://doi.org/10.1242/jeb.160.1.285>

Wosnick, N., Bornatowski, H., Ferraz, C., Afonso, A., Rangel, B.S., Hazin, F.H.V., Freire, C.A. (2017). Talking to the dead: using post-mortem data in the assessment of stress in tiger sharks (*Galeocerdo cuvier*)(Péron and Lesueur, 1822). *Fish physiology and biochemistry*, 43(1), 165-178. <https://doi.org/10.1007/s10695-016-0276-5>

Wosnick, N., Awruch, C.A., Adams, K.R., Gutierre, S.M.M., Bornatowski, H., Prado, A.C., Freire, C.A. (2019). Impacts of fisheries on elasmobranch reproduction: high rates of abortion and subsequent maternal mortality in the shortnose guitarfish. *Animal Conservation*, 22(2), 198-206. <https://doi.org/10.1111/acv.12458>

Wosnick, N., Chaves, A.P., Niella, Y.V., Takatsuka, V., Hazin, F.H.V., Nunes, J.L.S., Morick, D. (2020). Physiological impairment as a result of bile accumulation in an apex predator, the tiger shark (*Galeocerdo cuvier* Péron & Lesueur, 1822). *Animals*, 10(11), 2030. <https://doi.org/10.3390/ani10112030>

Wosnick, N., Niella, Y., Hammerschlag, N., Chaves, A. P., Hauser-Davis, R. A., da Rocha, R. C. C., Jorge, M.B., de Oliveira, R.W.S. & Nunes, J. L. S. (2021). Negative metal bioaccumulation impacts on systemic shark health and homeostatic balance. *Marine pollution bulletin*, 168, 112398. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2021.112398>

Wosnick, N., Giaretta, E.P., Leite, R.D., Hyrcena, I., Charvet, P. (2022). An overview on elasmobranch release as a bycatch mitigation strategy. *ICES Journal of Marine Science*, fsac164. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsac164>

Wosnick, N., Leite, R. D., Giaretta, E. P., Morick, D., & Hauser-Davis, R. A. (2022b). Unraveling Metabolite Provisioning to Offspring Through Parental Fluids: A Case Study of the Brazilian Guitarfish, *Pseudobatos horkelii*. *Frontiers in Physiology*, 1123.

Wosnick, N., Leite, R. D., Balanin, S., Chaves, A. P., de Senna Gastal, E. R., Hauser-Davis, R. A., & Giaretta, E. P. (2023). Behavioral and visual stress-induced proxies in elasmobranchs. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 33(1), 175-199.

Young, J.L., Bornik, Z.B., Marcotte, M.L., Charlie, K.N., Wagner, G.N., Hinch, S.G., Cooke, S.J. (2006). Integrating physiology and life history to improve fisheries management and conservation. *Fish and Fisheries* 7(4), 262-283. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2006.00225.x>

Zampelas, A., Magriplis, E. (2019). New Insights into Cholesterol Functions: A Friend or an Enemy? *Nutrients* 11 (7), 1645. doi:10.3390/nu11071645