

Estrutura Genética de População da Pescada-Gó, *Macrodon ancylodon* (Sciaenidae), na costa Atlântica da América do Sul: Grandes Divergências Genéticas sem Mudanças Morfológicas.

Simôni Santos¹, Tomas Hrbek², Izeni P. Farias³, Horacio Schneider¹ e Iracilda Sampaio¹

¹ – Universidade Federal do Pará, Campus de Bragança ; ² Universidade de Porto Rico-Rio Pedras, Porto Rico, ³ Universidade Federal do Amazonas, ICB, Manaus, Amazonas .

RESUMO

Padrões filogeográficos em *Macrodon ancylodon* amostrados de 12 locais ao longo de toda a área de distribuição da espécie foram investigados utilizando seqüências do citocromo *b*, e analisados juntamente com padrões de diferenciação morfométrica. Populações que habitam áreas influenciadas pelos sistemas de correntes marinhas do Norte do Brasil e corrente do Brasil, que possuem águas quentes, formam um clado (clado tropical) separado por 23 mutações fixadas das populações que habitam regiões de águas frias influenciadas pela corrente do Brasil e corrente das Malvinas (clado subtropical). Não há fluxo gênico entre os cladogramas, e provavelmente também entre os dois grupos do clado tropical. A distribuição desses cladogramas e grupos está relacionado ao fluxo das correntes e suas temperaturas, e é facilitada pela retenção larval e baixa capacidade de migração do adulto. Apesar da diferenciação a nível molecular, os peixes dos cladogramas tropical e subtropical não apresentam diferenças morfológicas significativas. Ao longo de seu alcance *M. ancylodon* habita o mesmo nicho, ou nichos muito similares; desta forma, a seleção estabilizadora provavelmente promove a retenção de características morfológicas altamente conservadas apesar das grandes divergências genéticas ao nível do citocromo *b*.

Palavras chave: Costa Atlântica, citocromo *b*, *Macrodon ancylodon*, análises morfométricas, estrutura de população, Sciaenidae

INTRODUÇÃO

Diferenciação e especiação em organismos marinhos são pouco documentadas; contudo, existe um crescente reconhecimento de que processos que levam a padrões de diferenciação biológica no ambiente marinho deve ser diferente daqueles que ocorrem em água doce (Palumbi, 1992; Knowlton, 2000). Dados da literatura sugerem que em ambientes marinhos a estrutura genética populacional é influenciada por requerimentos ecológicos espécie-específicos e história de vida e, também é altamente influenciada pela capacidade de dispersão das espécies (Ramsey and Wakeman, 1987; Planes *et al.*,

2001). O tamanho e continuidade dos habitats marinhos e o alto potencial para dispersão das espécies tem sido apontados como os principais fatores que influenciam os diferentes processos de especiação nos sistemas marinhos .

A família Sciaenidae contém cerca de 57 espécies que ocorrem no Atlântico sul. A pescada-gó, *Macrodon ancylodon*, é um cianídeo economicamente importante devido sua abundância e ampla aceitação no mercado (Cervigón, 1993). *M. ancylodon* é um peixe demersal que se distribui em uma ampla área geográfica ao longo da costa atlântica da América do Sul, do Golfo de Paria na Venezuela até Bahía Blanca na Argentina. Esta espécie tem hábito migratório restrito e habita águas costeiras e estuarinas, onde ocorre à desova e os estuários servem de berçário e abrigo para os juvenis até estes alcançarem à maturidade sexual (Camargo-Zorro, 1999).

Santos *et al.* (2003) utilizaram os genes mitocondriais rRNA 16S e citocromo *b* para analisar a diferenciação genética de *M. ancylodon* ao longo de sua distribuição. Os autores encontraram duas linhagens evolucionárias distintas, que foram denominadas de grupos tropical e subtropical. O grupo tropical incluiu populações da Venezuela a Pernambuco (nordeste do Brasil), enquanto que o subtropical incluiu as populações de São Paulo (sudeste do Brasil) até a Argentina. As divergências nucleotídicas observadas entre os grupos foram similares àquelas verificadas em comparações intragenéricas em outros grupos de peixes. Devido a grande diferenciação genética entre os grupos tropical e subtropical, os autores sugeriram a presença de duas espécies de *Macrodon* no Atlântico sul ocidental. Contudo, o pequeno tamanho amostral e a lacuna amostral, entre Pernambuco e São Paulo, impossibilitaram os autores a avaliarem a estrutura genética populacional de *Macrodon*, e conseqüentemente obter conclusões mais robustas sobre o *status* de espécie de *Macrodon* ao longo da costa sulamericana.

O presente trabalho teve como objetivo realizar um estudo filogeográfico e genético populacional de *M. ancylodon* ao longo de sua área de distribuição. Além dos dados do citocromo *b*, este estudo também incorporou análises morfométricas quantitativas da forma do corpo, conhecidas por estarem associadas a diferenças adaptativas, e fatores ambientais incluindo a temperatura marinha superficial dos diferentes locais analisados. Nós usamos estas informações em conjunto para verificar quais os processos responsáveis pela estrutura genética populacional de *M. ancylodon* nas águas costeiras da América do Sul, e discutir as implicações dos resultados para o manejo e conservação desta espécie.

MATERIAIS E MÉTODOS

Foram coletados 130 indivíduos de 12 locais, incluindo amostras do extremo norte de distribuição da espécie na Costa da Venezuela, as águas costeiras de dez estados brasileiros (Amapá, Pará, Maranhão, Pernambuco, Bahia, Espírito Santo, São Paulo, Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul) e do limite sul da distribuição da espécie, a costa da Argentina. Um total de 53 seqüências utilizadas neste estudo foi publicado em Santos *et al.* (2003). Os espécimes foram identificados e tecido muscular foi coletado e utilizado para a extração do DNA pelo método de extração com fenol-clorofórmio.

Um fragmento do citocromo *b* foi amplificado via PCR utilizando os iniciadores e programas de amplificação descritos em Santos *et al.* (2003). Em seguida foi realizada a purificação das PCR's e o sequenciamento das mesmas pelo método di-desoxi terminal no ABI 377.

Análises Filogenéticas e Populacionais

As seqüências foram editadas e alinhadas no Bioedit. Uma rede de haplótipos foi construída através do método de parcimônia estatística no TCS. A rede de haplótipos foi manualmente agrupada em clados inclusivos em ordem hierárquica para a análise de clados inseridos (NCA). A interpretação dos resultados foi realizada mediante a utilização da chave de inferências disponível no site: http://darwin.uvigo.es/download/geodisKey_14Jul04.pdf.

A diversidade genética dentro das populações foi estimada utilizando-se os índices de diversidades haplotípica e nucleotídica usando o programa Dna SP.

Para as outras análises populacionais foi utilizado o programa Arlequin. A diferenciação genética entre os pares de populações foi avaliada utilizando-se o índice de Fixação (F_{ST}), e a significância do F_{ST} foi obtida através de 10.000 permutações randômicas. A análise de variância molecular (AMOVA) foi realizada para verificar a proporção da variação genética dentro e entre populações de *M. ancylodon*. O teste de Mantel foi realizado para verificar se há associação significativa entre distância genética e geográfica entre as populações.

A história demográfica de *M. ancylodon* foi avaliada utilizando-se o teste de distribuição da diferenças genéticas par-a-par entre os pares de haplótipos de acordo com o modelo de expansão súbita (*Mismatch distributions*). Através do método dos mínimos quadrados foram estimados os parâmetros de mutação antes (μ_0) e após (μ_1) a expansão e o estimador de tempo para a expansão (t), o qual foi utilizado para estimar o provável tempo de expansão das populações. O índice de *raggedness* e a soma dos desvios quadrados (SSD) entre a distribuição *mismatch* observada e esperada foram calculados

como testes estatísticos para validar o modelo de expansão estimado. A significância do teste SSD foi obtida por *bootstrap* paramétrico.

Foram realizados os testes de neutralidade seletiva de Tajima (D) e de Fu (F_s) para verificar desvios da neutralidade nas populações avaliadas bem como para fazer inferências sobre a história demográfica das mesmas.

Análises Morfométricas

Um total de 20 medidas lineares foi obtido entre 17 pontos homólogos do lado esquerdo de cada exemplar como descrito em Parsons *et al.* (2003). Para evitar os efeitos de alometria os dados foram transformados em resíduos através da regressão dos mínimos quadrados. Testes de normalidade e de homocedasticidade das variâncias foram realizados. Os resíduos morfométricos foram analisados através do Modelo Linear Geral no programa SYSTAT 10.2.05 onde os locais amostrais foram as variáveis independentes e as medidas morfométricas as variáveis dependentes. Foram realizadas análises univariadas e multivariadas dos dados, sendo que nas análises univariadas foram aplicadas as correções de Bonferroni para múltiplas comparações. Análises de componentes principais (PCA) foram realizadas para estimar a variação da forma sem levar em consideração o tamanho do corpo.

RESULTADOS

Análises Filogenéticas e Populacionais

Um total de 782 pb do citocromo *b* foram seqüenciados em 130 espécimes de *M. ancylodon* de 12 locais revelando 43 haplótipos distintos e 59 sítios polimórficos. Vinte destes haplótipos foram registrados por Santos *et al.* (2003).

A diversidade nucleotídica dentro das populações variou de 0.0010 a 0.0030. A diversidade haplotípica dentro de cada população variou de moderada como observado na população do Espírito Santo ($h= 0,52$), a elevada como verificado na população de São Paulo ($h= 0,91$).

A rede de haplótipos separa as populações analisadas em dois clados, tropical (populações da Venezuela até a Bahia) e subtropical (populações do Espírito Santo até a Argentina), que não podem ser conectados parcimoniosamente (Figura 1). A NCA sugere a existência de fluxo gênico restrito com isolamento por distância dentro dos clados tropical e subtropical. A NCA comparando os clados tropical e subtropical também foi significativa ($X^2 = 130.000$, $P < 0.001$); contudo não foi possível fazer qualquer inferência sobre a significativa diferença entre os grupos.

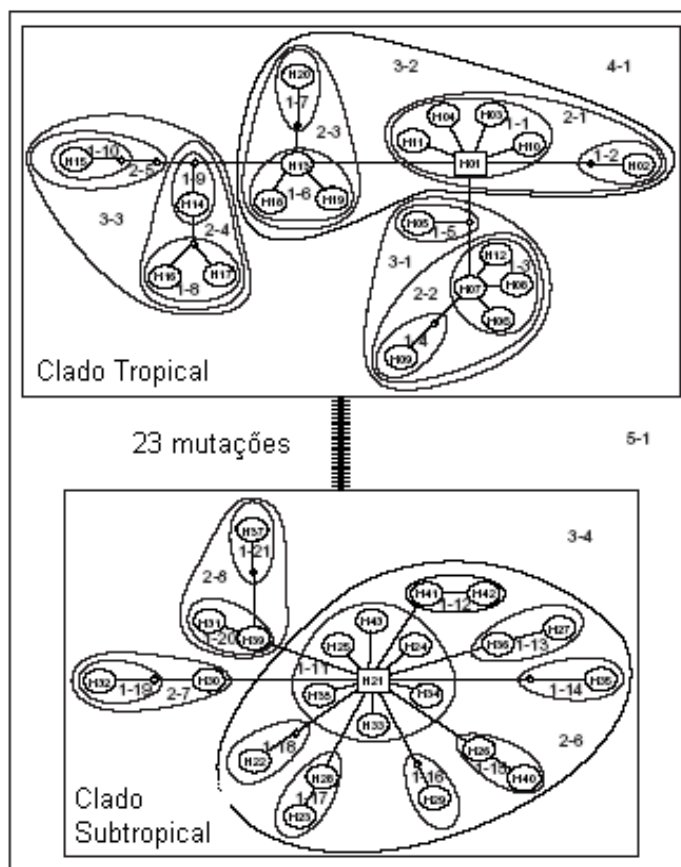


Figura 1 – Rede de haplótipos de *M. ancylodon* e o *design* dos clados inseridos a partir do qual as inferências da NCA foram baseadas.

A AMOVA mostrou que 93,09% da variância total dos dados é resultado da diferenciação entre os dois clados ($F_{CT} = 0.931$, $P < 0.005$) (Tabela 1). Dentro do clado tropical 53,84% da variância genética foi atribuída às diferenças dentro das populações ($F_{ST} = 0.462$, $P < 0.001$), com 44,54% da variância genética sendo atribuída a diferenças entre populações influenciadas pelas correntes Norte do Brasil (Venezuela, Amapá, Pará e Maranhão) e do Brasil (Pernambuco e Bahia) ($F_{CT} = 0.445$, $P = 0.072$). Dentro do clado subtropical 86,38 % da variância foram atribuídas às diferenças dentro das populações ($F_{ST} = 0.136$, $P < 0.001$) (Tabela 1).

Os valores de F_{ST} entre as populações dos clados tropical e subtropical aproximam-se de um (Tabela 2) e sugerem a ausência de fluxo gênico mediado por fêmeas entre estes clados. Dentro do clado tropical, F_{ST} entre as populações variaram de -0,058 a 0.464 (Tabela 2) e a diferenciação significativa entre pares de populações sugerem a existência de dois grupos, um com as populações que ocorrem da Venezuela ao Maranhão e outro com aquelas distribuídas em Pernambuco e Bahia. De forma similar, os valores de F_{ST} entre as populações do grupo subtropical alcançaram de -0.094 a 0.285.

As significantes diferenças neste grupo sugerem a existência de três grupos: um composto pela população do Espírito Santo, ou tro por São Paulo e Paraná, e um terceiro grupo com as populações de Santa Catarina, Rio Grande do Sul e Argentina (Tabela 2). O teste de Mantel foi realizado para avaliar a significância entre as distâncias genética e geográfica das populações dentro dos clados e a correlações, apesar de positivas, não foram significativas ($P = 0,06$ e $0,18$).

Tabela 1 – AMOVA para os haplótipos de *Macrodon ancylodon* analisados. Em “Todas as Populações”, as populações foram agrupadas em clados tropical e subtropical. Em “Clado Tropical”, as populações foram agrupadas em dois grupos, um com populações da Venezuela ao Maranhão e outro com populações de Pernambuco e Bahia. Em “Clado Subtropical” todas as populações foram avaliadas como um único grupo.

Fonte de Variação	Componentes de Variância	Porcentagem de Variância	F/ -estatístico	P
Todas as Populações				
Entre Grupos	12.701	93.09	F/ $_{CT} = 0.931$	< 0.004
Entre Populações Dentro dos Grupos	0.210	1.54	F/ $_{SC} = 0.222$	< 0.001
Dentro das Populações	0.733	5.38	F/ $_{ST} = 0.946$	< 0.001
Clado Tropical				
Entre Grupos	0.631	44.54	F/ $_{CT} = 0.445$	= 0.072
Entre Populações Dentro dos Grupos	0.023	1.63	F/ $_{SC} = 0.029$	= 0.171
Dentro das Populações	0.763	53.84	F/ $_{ST} = 0.462$	< 0.001
Clado Subtropical				
Entre Populações Dentro dos Grupos	0.111	13.62	F/ $_{ST} = 0.136$	<0.001
Dentro das Populações	0.707	86.38		

Tabela 2 – Índice de Fixação (F_{ST}) entre os pares de populações de *Macrodon ancylodon*. Valores significativos de P são indicados com asterístico. * $P < 0.01$; ** $P < 0.05$

	Venezuela	Amapá	Pará	Maranhão	Pernambuco	Bahia	Espírito Santo	São Paulo	Paraná	Santa Catarina	Rio Grande do Sul
Amapá	0.159**										
Pará	0.090	-0.051	-								
Maranhão	0.147**	-0.058	-0.048	-							
Pernambuco	0.452*	0.451*	0.426*	0.445*	-						
Bahia	0.464*	0.447*	0.407*	0.428*	0.020	-					
Espírito Santo	0.968*	0.961*	0.958*	0.960*	0.952*	0.963*	-				
São Paulo	0.941*	0.932*	0.930*	0.936*	0.922*	0.930*	0.058**	-			
Paraná	0.959*	0.951*	0.947*	0.951*	0.938*	0.951*	0.106*	-0.037	-		
Santa Catarina	0.947*	0.938*	0.935*	0.941*	0.925*	0.934*	0.218*	0.130*	0.207*	-	
Rio Grande do Sul	0.954*	0.944*	0.940*	0.946*	0.930*	0.942*	0.285*	0.164*	0.280*	-0.094	-
Argentina	0.962*	0.954*	0.950*	0.954*	0.942*	0.954*	0.230*	0.140*	0.247*	0.006	0.005

Os dois clados mostraram *mismatch distribution* unimodal apoiando o modelo de expansão súbita (dados não mostrados). Os testes de SSD ($P = 0,857$ e $0,309$ para os

clados tropical e subtropical respectivamente) e de *raggedness* (Ragged.= 0.017, $P=0.973$; Ragged.= 0.60, $P=0.263$ para os clados tropical e subtropical respectivamente) não rejeitam a hipótese de expansão. Para o clado tropical foi estimado que a expansão populacional ocorreu aproximadamente de 138 a 345 mil anos, enquanto que para o clado subtropical este tempo foi estimado entre 86 a 216 mil anos. Os dois clados exibiram valores negativos e significativos de D (-1,822 e -2,068, para os clados tropical e subtropical respectivamente, $P < 0.05$) e F_S (-12,86 e -21,22, para os clados tropical e subtropical respectivamente, $P < 0.05$).

Os dados morfométricos não desviaram significativamente da normalidade, desta forma não foram logaritmizados antes das análises. As análises multivariadas e univariadas dos dados morfométricos não mostraram padrões de diferenciação conclusivos entre as regiões (Wilks' Lambda = 0,111, $F = 1,211$, $df = 57, 63$, $P = 0,228$). Apenas o comprimento da maxila inferior foi significativamente diferente entre as regiões ($F = 7.582$, $P < 0.001$). A análise de PCA não pôde diferenciar os grupos de *Macrodon*.

DISCUSSÃO

Todas as populações mostraram moderados a altos níveis de diversidade haplotípica, sendo que a diversidade nucleotídica dentro das populações foi baixa quando comparada a de outros peixes marinhos (Planes *et al.*, 2001; Stepien *et al.*, 2001). Este padrão de diversidade genética pode ser atribuído à expansão populacional após um período de pequeno tamanho efetivo causado por gargalo de garrafa ou efeito de fundador (Grant and Bowen, 1998). A rede de haplótipos em forma de estrela detectada nas populações de *M. ancylodon* é consistente com tal explicação (Figura 1). A *mismatch distribution* também apóia uma expansão populacional, para os clados (dados não mostrados). Testes de Tajima (D) e de Fu (F_S) apresentam valores negativos e significativos para os clados tropical e subtropical o que é mais um indicativo de que estes grupos sofreram expansão populacional recente.

O presente estudo apóia a hipótese de que as populações dos grupos tropical e subtropical são reciprocamente monofiléticas como sugerido por Santos *et al.* (2003). Estes clados são separados por 23 mutações e na NCA eles não podem ser conectados parcimoniosamente. A separação dos clados tropical e subtropical sugere um padrão de diferenciação alopátrica, característico do padrão filogeográfico tipo I de Avise (2000), definido como um conjunto de linhagens alopátricas, altamente divergentes separadas por uma barreira efetiva ao fluxo gênico.

As causas de diferenciação de organismos marinhos não são bem compreendidas. Um forte candidato a barreira ao fluxo gênico entre os clados tropical (Venezuela a Bahia) e subtropical (Espírito Santo a Argentina) de *M. ancylodon* é a diferença de temperatura superficial marinha determinada pelos padrões de circulação oceânica no oeste do Atlântico Sul. Os estados da Bahia (12° S) e Espírito Santo (20° S) definem o limite de distribuição dos grupos. As populações do clado tropical habitam áreas influenciadas pela corrente Norte do Brasil e Correntes do Brasil que transportam águas quentes (a média de temperatura em 12° S é de 26° C no inverno e 28,5° C no verão) (Casey and Cornillon, 1999). O clado subtropical habita regiões sob influência da Corrente do Brasil que são fortemente influenciadas pelas águas frias da Corrente das Malvinas e das Águas Centrais do Atlântico Sul (originada na Convergência Subtropical) que flui por debaixo da Corrente do Brasil e pode chegar à superfície (principalmente no verão austral) devido as ressurgências no sudeste e sul da costa brasileira, reduzindo a temperatura superficial marinha nessas regiões (a média de temperatura marinha a 20° S é 23,5° C no inverno e 28° C no verão) (Casey and Cornillon, 1999).

A diferença nas temperaturas marinhas e a forte correlação dessas diferenças com a distribuição dos haplótipos sugerem uma adaptação dos grupos de *Macrodon* aos regimes de temperaturas locais. Lowe-McConnell (1999) sugere que a temperatura da água é um dos principais fatores que afetam a distribuição dos peixes marinhos, e estudos genéticos realizados em peixes na costa leste dos Estados Unidos, mostraram diferenças entre as populações as quais são atribuídas a adaptações locais às condições termais do ambiente marinho (Schulte, 2001; B. Turner, com. pess.).

A estrutura genética populacional verificada no clado tropical onde dois grupos, um constituído por populações da Venezuela até Maranhão, e outro com populações de Pernambuco e Bahia, são significativamente diferenciados pelo F_{ST} pode ser devido aos fatores ambientais como a divergência entre as correntes Norte do Brasil e do Brasil na altura de Pernambuco, o que poderia estar dificultando a migração de adultos e a dispersão larval e, desta forma, isolando estes grupos de *Macrodon*.

O clado subtropical possui pelo menos três grupos moderadamente diferenciados, como verificado pelos valores de F_{ST} e pelos dados de NCA que sugerem fluxo gênico restrito ou dispersão por longas distâncias. Fatores relacionados com o hábito de vida da espécie, tal como o hábito de realizar pequenas migrações e a presença de diferentes locais de desova para *Macrodon ancylodon* do sudeste e sul do Brasil (Yamaguti, 1979) podem explicar o padrão genético observado neste clado. Por outro lado a hipótese de dispersão por longas distâncias pode ser explicada pelo fato de que *Macrodon* é uma

espécie de origem tropical e que pode ter expandido seu alcance para áreas subtropicais por sucessivas radiações adaptativas durante os períodos interglaciais quando a temperatura da água tornou-se mais elevada naquela região (Yamaguti, 1979). Portanto, se as diferenças entre as populações do grupo subtropical estão refletindo eventos históricos de colonização ou são conseqüências de história de vida ainda precisam ser definidas.

Em geral as análises morfométricas não puderam diferenciar os peixes de diferentes regiões. Apesar da grande divergência genética, *M. aencylodon* parece habitar o mesmo nicho ou nichos muito similares (Yamaguti, 1979; Camargo -Zorro, 1999) através de sua área geográfica o que pode explicar a falta de diferenciação morfométrica ao longo das regiões geográficas. Isso tem sido observado em *Aulostomus* (Bowen *et al.*, 2001).

Diferenciação genética é geralmente observada em espécies que apresentam hábito migratório restrito, ausência de estágio larval pelágico, e mecanismos de retenção larval (Planes *et al.*, 2001; Stepien *et al.*, 2001). Estudos na costa brasileira mostram que *Macrodon* não realiza grandes migrações (Yamaguti, 1979). Essas características biológicas associadas a diferenças no período reprodutivo dos clados tropical e subtropical (Camargo-Zorro, 1999; Juras and Yamaguti, 1989) podem ser fatores que contribuem com a estruturação genética de *Macrodon* ao longo de sua distribuição.

Em conclusão, nossos resultados mostram a ausência de fluxo gênico entre os grupos de *Macrodon* ao nível do mtDNA, os quais são reciprocamente monofiléticos, indicando que estes são espécie diferentes de acordo com o conceito filogenético de espécie. Considerando estes resultados, esforços de conservação são necessários para garantir a integridade genética desses estoques distintos. Contudo, para uma rigorosa avaliação do *status* de espécie de *Macrodon aencylodon* é necessário que se analisem marcadores multilocus do DNA nuclear e isso será realizado em estudos posteriores.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Avice JC (2000) *Phylogeography: The History and Formation of Species*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Bowen BW, Bass AL, Rocha LA, Grant WS and Robertson DR (2001) Phylogeography of the trumpetfishes (*Aulostomus*): ring species complex on a global scale. *Evolution* 55:1029-1039.
- Camargo-Zorro M (1999) *Biologia e estrutura populacional das espécies da família Sciaenidae (Pisces: Perciformes), no estuário do rio Caeté município de Bragança, Pará - Brasil*. M.Sc. Thesis, Universidade Federal do Pará.

- Casey KS and Cornillon P (1999) A comparison of satellite and in situ-based sea surface temperature climatologies. *J Clim* 12:1848–1863.
- Cervigón F (1993) *Los Peces Marinos de Venezuela, V II*, 2nd edn. Fundación Científica Los Roques, Caracas, Venezuela.
- Grant WS and Bowen BW (1998) Shallow population histories in deep evolutionary lineages of marine fishes: insights from sardines and anchovies and lessons for conservation. *J Hered* 89:415-426.
- Juras AA and Yamaguti N (1989) Sexual maturity, spawning and fecundity of King weakfish *Macrodon ancylodon*, caught off Rio Grande do Sul state (southern coast of Brazil). *Bolm Inst Oceanogr, São Paulo* 37 :51-58.
- Knowlton N (2000) Molecular genetic analyses of species boundaries in the sea. *Hydrobiologia* 420:73-90.
- Lowe-McConnell RH (1999) *Estudos Ecológicos de Comunidades de Peixes Tropicais*. Edusp, São Paulo, Brazil.
- Palumbi SR (1992) Marine speciation on a small planet. *Trends Ecol Evol* 7 :114-118.
- Parsons K, Robinson B and Hrbek T (2003) Getting into shape: an empirical comparison of several traditional truss-based and a newer geometric morphometric method. *Environ Biol Fishes* 67:417-431.
- Planes S, Doherty PJ and Bernardi G (2001) Strong genetic divergence among populations of a marine fish with limited dispersal, *Acanthochromis polyacanthus*, within the great barrier reef and the coral sea. *Evolution* 55 :2263-2273.
- Ramsey PR and Wakeman JM (1987) Population structure of *Sciaenops ocellatus* and *Cynoscion nebulosus* (Pisces: Sciaenidae): biochemical variation, genetic subdivision and dispersal. *Copeia* 3:682-695.
- Santos S, Schneider H and Sampaio I (2003) Genetic differentiation of *Macrodon ancylodon* (Sciaenidae, Perciformes) populations in Atlantic coastal waters of South America as revealed by mtDNA analysis. *Genet Mol Biol* 26 :151-161.
- Schulte PM (2001) Environmental adaptations as windows on molecular evolution. *Comp Biochem Physiol B Biochem Mol Biol* 128:597-611.
- Stepien CA, Rosenblatt RH and Bargmeyer BA (2001) Phylogeography of the spotted sand bass, *Paralabrax maculatofasciatus*: divergence of Gulf of California and Pacific coast populations. *Evolution* 55:1852-1862.
- Yamaguti N (1979) Diferenciação geográfica de *Macrodon ancylodon* (Bloch & Schneider, 1801) na costa Brasileira entre as latitudes 18° 36S e 32°10S, etapa I. *Bol m Inst Oceanogr, São Paulo* 28:53-118.