



UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ
INSTITUTO DE ESTUDOS COSTEIROS
FACULDADE DE BIOLOGIA

ANDRÉ LUCAS ALVES NUNES

Dinâmica de Especiação e Expansão Populacional em *Ucides: Insights* a partir da
Análise Genética de *Ucides occidentalis* (Ortmann, 1897) e *Ucides cordatus*
(Linnaeus, 1763) (Decapoda, Brachyura)

Este artigo será submetido ao periódico *Journal of Crustacean Biology*

BRAGANÇA-PA

2023



UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ
INSTITUTO DE ESTUDOS COSTEIROS
FACULDADE DE BIOLOGIA

ANDRÉ LUCAS ALVES NUNES

Dinâmica de Especiação e Expansão Populacional em *Ucides: Insights* a partir da
Análise Genética de *Ucides occidentalis* (Ortmann, 1897) e *Ucides cordatus*
(Linnaeus, 1763) (Decapoda, Brachyura)

Trabalho de Conclusão de Curso, apresentado à
Faculdade de Biologia, do Campus Universitário
de Bragança, da Universidade Federal do Pará
como requisito parcial para obtenção de grau em
Licenciatura em Ciências Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Adam Rick Bessa da Silva

BRAGANÇA-PA

2023

ANDRÉ LUCAS ALVES NUNES

Dinâmica de Especiação e Expansão Populacional em *Ucides*: Insights a partir da Análise Genética de *Ucides occidentalis* (Ortmann, 1897) e *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763) (Decapoda, Brachyura)

Banca examinadora:

Dr. Adam Rick Bessa da Silva (Orientador) – IECOS, UFPA

Dr. Rodrigo Petry Corrêa de Sousa (Titular) – IECOS, UFPA

M.a. Carla Denise Bessa de Brito (Titular) – PPBA, UFPA

BRAGANÇA-PA

2023

AGRADECIMENTOS

Dedico esse trabalho a minha mãe Ana Nívia Santana Alves, meu pai João Ismael Nunes Junior e minha irmã Ana Beatriz Alves Nunes.

Aos amigos que a universidade me deu, agradeço em especial à, Juliana Oliveira, Hanna Santiago, Marcos Brito, Mônica Rodrigues, Gabriel Saldanha, Vinicius Oliveira, Glória Reis, Dhayna Fonseca, Beatriz Oliveira, Alina Farias, Hévila Mariano, Bruna Cardoso e Iasmin Mufarrej.

RESUMO

O gênero *Ucides*, composto pelas espécies *Ucides occidentalis* e *Ucides cordatus*, é distribuído amplamente pelas costas do Atlântico e Pacífico na América Central e do Sul. Essas espécies são fundamentais para estudar a evolução e distribuição histórica de organismos costeiros. Sua distribuição geográfica indica um evento de vicariância, possivelmente devido a alterações geológicas e climáticas, que teriam separado uma população ancestral e levado à especiação. Este estudo analisou 116 sequências genéticas (46 de *U. occidentalis* e 70 de *U. cordatus*), usando o gene *COI* para confirmar o *status* taxonômico das subespécies de *Ucides*. A divergência genética entre as linhagens variou de 0.152 a 0.192% na distância *p-distance*, com uma estimativa de divergência temporal de cerca de 2.7 milhões de anos. Não foram encontradas subestruturas significativas dentro de cada grupo, indicando populações panmíticas para ambas espécies. Análises de *BSP* mostraram um crescimento populacional que começou há cerca de 15 mil anos, para ambas as espécies. A expansão demográfica recente está relacionada ao fim do Último Máximo Glacial e à expansão dos manguezais, o que destaca a importância destes resultados para entender a evolução, dinâmica populacional e conservação destas espécies.

Palavras-chave: *Ucides occidentalis* - *Ucides cordatus* – Região Neotropical – Manguezais – Conservação

ABSTRACT

The genus *Ucides*, consisting of the species *Ucides occidentalis* and *Ucides cordatus*, is widely distributed along the Atlantic and Pacific coasts of Central and South America. These species are crucial for studying the evolution and historical distribution of coastal organisms. Their geographical distribution suggests a vicariance event, possibly due to geological and climatic changes, which would have separated an ancestral population and led to speciation. This study analyzed 116 genetic sequences (46 from *U. occidentalis* and 70 from *U. cordatus*), using the *COI* gene to confirm the taxonomic status of the *Ucides* subspecies. The genetic divergence between the lineages varied from 0.152 to 0.192% in p-distance, with a temporal divergence estimate of about 2.7 million years. No significant substructures were found within each group, indicating panmictic populations for both species. BSP analyses showed a population growth that began about 15,000 years ago, for both species. The recent demographic expansion is related to the end of the Last Glacial Maximum and the expansion of mangroves, highlighting the importance of these findings for understanding the evolution, population dynamics, and conservation of these species.

Keywords: *Ucides occidentalis* - *Ucides cordatus* – Neotropical Region – Mangroves – Conservation

SUMÁRIO

Introdução	7
Material e Métodos	9
Coleta de Dados	9
Estratégia de Busca e Extração de Dados	9
Implementação do Script em Python	9
Análises Moleculares	9
Resultados	11
Discussão	14
Referências	17

APRESENTAÇÃO

Este Trabalho de Conclusão de Curso, intitulado “Dinâmica de Especiação e Expansão Populacional em *Ucides*: Insights a partir da Análise Genética de *Ucides occidentalis* e *Ucides cordatus* (Decapoda, Brachyura)”, foi desenvolvido sob a orientação do Prof. Dr. Adam Bessa e será submetido ao *Journal of Crustacean Biology*. A ideia para este estudo surgiu durante as discussões na disciplina de Evolução e Biogeografia, ministrada pelo Prof. Bessa. O trabalho nasceu de um interesse crescente em compreender a história evolutiva e as relações filogenéticas das espécies, especificamente no contexto dos caranguejos-uçá (*Ucides occidentalis* e *Ucides cordatus*).

Este estudo aborda questões relacionadas à distribuição dessas espécies nos oceanos Pacífico e Atlântico, e busca compreender como a história biogeográfica pode influenciar o padrão de variação genética observado. A pesquisa foca na análise de problemáticas acerca da distribuição e genética desses caranguejos, contribuindo assim para um melhor entendimento de sua dinâmica evolutiva e expansão populacional.

INTRODUÇÃO

A análise da trajetória evolutiva e a biogeografia das espécies é fundamental para compreender a variedade e distribuição de formas de vida na Terra (McDowall, 2004). Especificamente, o gênero *Ucides*, que compreende as espécies *Ucides occidentalis* e *Ucides cordatus*, apresenta uma distribuição extensa ao longo das costas do Atlântico e Pacífico da América Central e América do Sul (Hartnoll, 1988), tornando-as espécies modelo para estudos das mudanças históricas na evolução e distribuição de organismos costeiros (Magalhães et al., 2007). *Ucides occidentalis* ocorre desde o golfo da Califórnia (México) até San Pedro de Vice (Perú) (Alemán & Ordinola, 2017). *Ucides cordatus* ocorre desde a Flórida (Estados Unidos) até Santa Catarina (Brasil) (Conceição, 2017). A ocorrência dessas espécies em habitats distintos, juntamente com as diferenças genéticas observadas, levanta questões intrigantes sobre o momento e os mecanismos responsáveis por essa separação (Avisé, 2000).

Embora a investigação sobre o padrão de distribuição da variação genética nestas espécies seja ainda incipiente, alguns estudos destacam que estas espécies apresentam um padrão espacial de variação genética bastante homogêneo (Sandrini-Neto & Lana, 2012; Vianna, 2013), ou seja, estes crustáceos parecem apresentar um padrão panmítico de distribuição (Ewers-Saucedo & Wares, 2020). Esta questão é intrigante, uma vez que suas respectivas distribuições são amplas e geralmente submetidas a variações locais nos manguezais, que, ao menos em teoria, poderiam levar a variações genéticas adaptativas.

A distribuição geográfica dessas espécies sugere um evento de vicariância, no qual uma população ancestral pode ter sido separada por mudanças geológicas e climáticas, resultando em especiação (O’Dea, 2016). Embora os estudos genéticos sejam limitados, eles indicam uma separação evolutiva significativa entre *Ucides occidentalis* e *Ucides cordatus*, reforçando a hipótese de que as diferenças ambientais entre os manguezais do Atlântico e do Pacífico foram cruciais na sua evolução (Jimenez, 1992). As adaptações morfológicas e comportamentais observadas em cada espécie refletem as condições específicas de seus respectivos habitats, ressaltando a complexidade dessas adaptações (Rivera-Monroy et al., 2017). Essas pesquisas sublinham a importância dos manguezais não apenas como ecossistemas ricos em biodiversidade, mas também como locais essenciais para compreender a evolução e biogeografia de espécies como *Ucides occidentalis* e *Ucides cordatus* (Jimenez, 1992; Lacerda et al., 2002; Rivera-Monroy et

al., 2017). Contudo, muitos aspectos evolutivos, incluindo as áreas de origem, tempo de divergência e dinâmica demográfica, ainda permanecem escassos para essas espécies.

Assim, este estudo tem como foco investigar a biogeografia histórica das espécies *Ucides occidentalis* e *Ucides cordatus*, explorando seu padrão de variação genética. A pesquisa aborda também a hipótese de vicariância, que pode ter sido um fator determinante na especiação e na divergência evolutiva dessas espécies. Por meio desta análise, pretendemos elucidar aspectos evolutivos fundamentais, incluindo a dinâmica demográfica dessas espécies, enfatizando a importância dos manguezais como ecossistemas chave para entender a evolução e biogeografia.

MATERIAL E MÉTODOS

Coleta de Dados

Para o desenvolvimento deste estudo, focamos na análise de sequências de DNA do Citocromo C oxidase I mitocondrial (*COI*) para as espécies *U. occidentalis* e *U. cordatus*. Todas as sequências foram adquiridas exclusivamente do *GenBank* (*National Center for Biotechnology Information - NCBI*).

Estratégia de Busca e Extração de Dados

Utilizamos um *script* em *Python* (<https://github.com/AdamBessa>), desenvolvido para este estudo, com o objetivo de executar uma busca detalhada e sistemática das sequências de interesse. O *script* foi desenvolvido para filtrar e extrair não apenas as sequências de DNA, mas também as informações geográficas associadas, oferecendo *insights* valiosos sobre a distribuição geográfica e a variabilidade genética da espécie em diferentes localidades.

Implementação do *Script* em *Python*

O código foi implementado utilizando a biblioteca *Biopython*, uma ferramenta poderosa para a manipulação e análise de dados biológicos. O *script* foi otimizado para interagir com a interface de programação de aplicativos (API) do *GenBank*, permitindo a busca automatizada e a extração de sequências específicas do gene mitocondrial *COI* de *Ucides cordatus*.

Análises Moleculares

As sequências foram alinhadas automaticamente utilizando o software ClustalW (Thompson et al., 1994) no GENEIOUS 9.0.5 (<https://www.geneious.com>). As relações filogenéticas foram realizadas usando Inferência Bayesiana (IB) e a abordagem de Máxima Verossimilhança (ML). A abordagem IB foi executada no software *BEAST baseado em coalescente MCMC (Método de Monte Carlo via Cadeias de Markov) Bayesian (Bouckaert et al., 2014), conforme implementado na plataforma para análise evolutiva bayesiana BEAST2 2.0.3 (Bouckaert et al., 2014).

A análise *BEAST foi realizada sob um relógio relaxado lognormal e um modelo de especiação Yule (Drummond et al., 2006). Realizamos três cadeias de 5×10^8 passos, amostradas a cada 5×10^4 passos, e aplicamos 10% de burn-in. Avaliamos a convergência

da cadeia com TRACER 1.6.0 (Bouckaert et al., 2014), garantindo que todos os parâmetros ESS acima de 200. As árvores foram sumarizadas usando a máxima credibilidade de clado em TREEANNOTATOR 1.8.0. Os modelos de substituição foram escolhidos com PARTITIONFINDER 2 (Lanfear et al., 2016), usando a seleção de modelo BIC. A análise ML foi realizada usando o modelo GTRGAMMA, e a confiança dos ramos da melhor árvore foi analisada com base na análise de 1000 réplicas de bootstrap. As árvores foram editadas usando o FigTree 1.4.3 (Rambaut, 2017). A análise do TMRCA (Tempo do Ancestral Comum Mais Recente) foi implementada no *BEAST 2.2. O TMRCA foi estimado com base na taxa de mutação de $1,17 \times 10^{-8}$ para *COI* (Yin et., 2009).

A investigação das variações no tamanho efetivo da população (N_e) ao longo do tempo foi realizada utilizando o gráfico Bayesian Skyline (BSP) usando o BEAST 2.2, sob o modelo de relógio molecular estrito com uma taxa de mutação de 0,06 por milhão de anos (Myr^{-1}). A análise foi conduzida por 10 milhões de gerações, com amostragem de parâmetros log a cada 1.000 gerações. O Tracer v 1.6 foi utilizado para estimar o tamanho efetivo da população ao longo do tempo. A mesma taxa de mutação mencionada acima foi utilizada nesta análise.

Padrões de estrutura genética foram examinados em STRUCTURE 2.3.4 (Pritchard et al., 2000), com base nas sequências de *COI*. As sequências foram convertidas para o formato de arquivo de entrada do STRUCTURE usando Fasta2Structure (<https://github.com/AdamBessa/Fasta2Structure>). O STRUCTURE foi executado permitindo ancestralidade mista e frequências alélicas correlacionadas, com 10 réplicas independentes para cada K (1–10), usando 1×10^6 iterações de Cadeia de Markov Monte Carlo (MCMC), e descartando as primeiras 5×10^4 como período de aquecimento. O número ótimo de K (clusters) foi selecionado com base nos valores mais altos da probabilidade logarítmica posterior dos dados [$\ln P(D)$] (Pritchard et al., 2000), e pelo método ΔK (Evanno et al., 2005), usando o software online STRUCTURE HARVESTER 6.0 (Earl e vonHoldt, 2012). Os programas CLUMPP 1.1.2 (Jakobsson e Rosenberg, 2007) e DISTRUCT 1.1 (Rosenberg, 2004) foram usados para alinhar os coeficientes de pertencimento das múltiplas réplicas independentes geradas pelo STRUCTURE e para exibí-los graficamente, respectivamente. A distância genética entre os grupos foi calculada como o número de substituições nucleotídicas líquidas por sítio (Da; Nei, 1987, equação 10.21) e com a distância *p-distance* no software DNAsp (Rozas et al., 2017).

RESULTADOS

A nossa busca no GeneBank recuperou um total de 116 sequências, das quais 46 pertencem a *U. occidentalis* e 70 de *U. cordatus*. As análises moleculares utilizando o gene *COI* confirmaram o status taxonômico das subespécies do gênero *Ucides* (ver Fig. 1). A divergência entre as linhagens foi de 0.152 a 0.192% para *Da* distância *p-distance*, respectivamente. Baseado nos resultados recuperados pelo *BEAST, tempo de divergência estimado entre as duas unidades genéticas foi de aproximadamente 2.7 milhões de anos (95% HPD = 1.597–2.801).

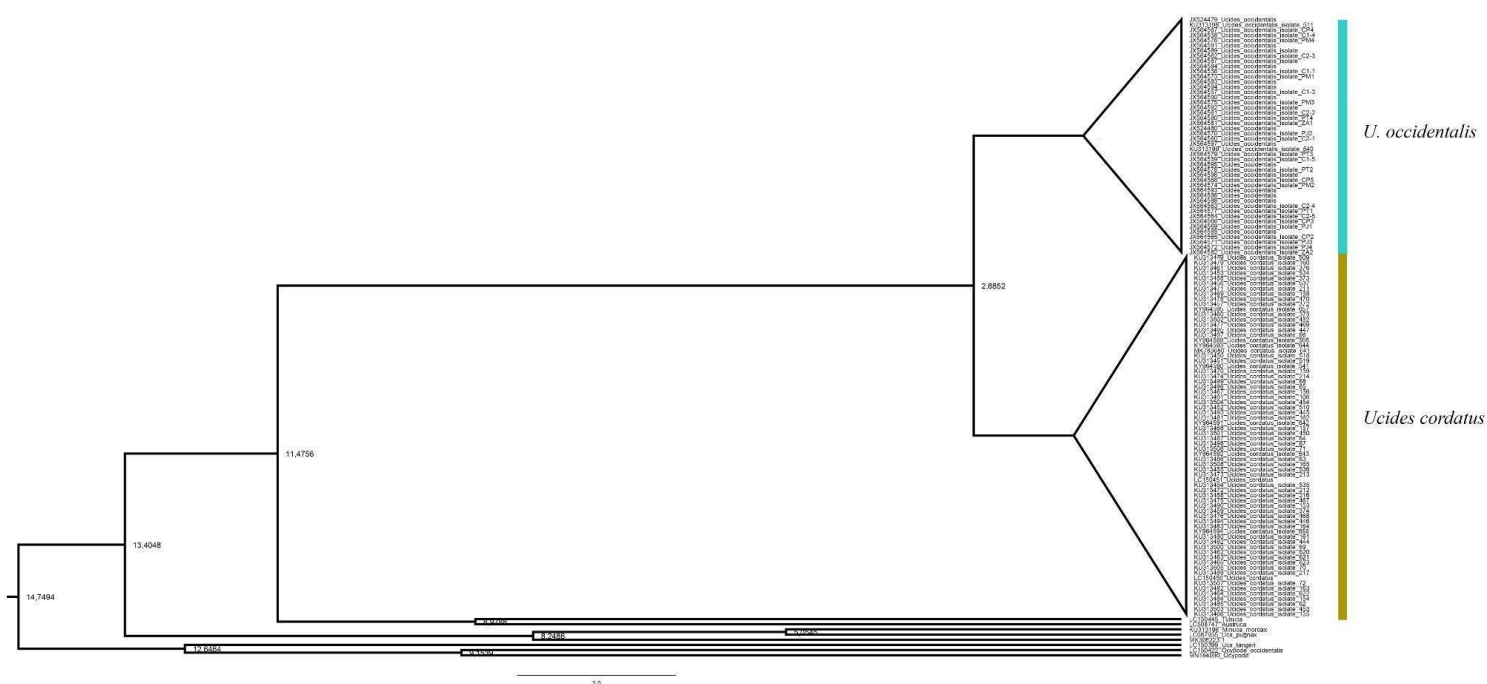


Figura 1: Inferência bayesiana baseada em 619 pb do gene *COI* no *BEAST. Todas as probabilidades posteriores nas análises foram > 0.95. Os valores em cada nó correspondem às médias do tempo de divergência.

Os resultados obtidos através do programa STRUCTURE, utilizando um modelo Bayesiano para analisar os padrões de agrupamento (K), indicaram melhor ajuste para K=2, conforme evidenciado pelas variações de Ln P(D) e pela pontuação ΔK (Fig 2A). Este resultado também suporta a distinção genética significativa entre as amostras de *U. occidentalis* e *U. cordatus*.

Adicionalmente, ao realizar uma análise hierárquica, isto é, investigando as amostras de cada espécie de forma isolada, não detectamos subestruturas dentro de cada grupo. Este resultado revela que ambas as espécies exibem padrões similares na distribuição de seus componentes genéticos, sugerindo uma distribuição panmítica ao longo de suas áreas de ocorrência.

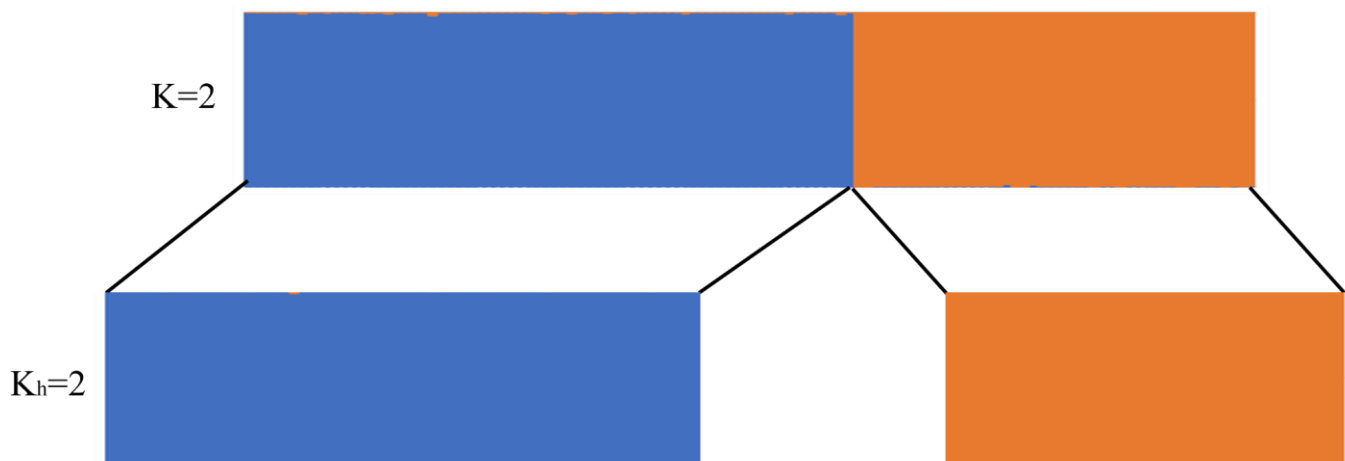


Figura 2: Resultados do agrupamento Bayesiano na análise STRUCTURE. Cada indivíduo é representado por uma linha vertical, dividida em segmentos coloridos correspondentes a K , onde o comprimento de cada segmento é proporcional ao coeficiente de pertencimento estimado do indivíduo. O termo “ K ” representa a análise realizada com todas as amostras de ambas as espécies. “ K_h ” refere-se à análise executada especificamente para amostras de cada espécie

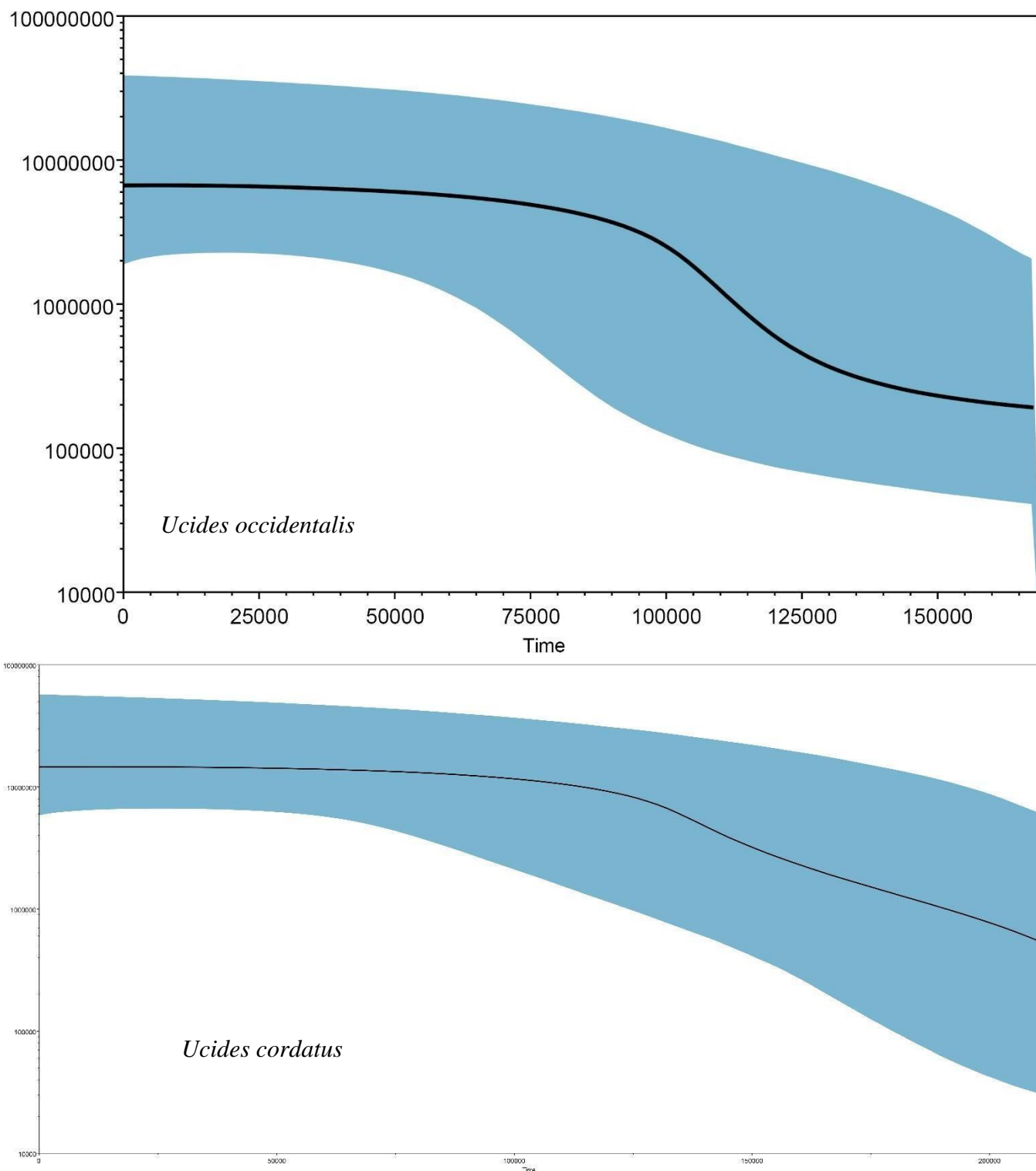


Figura 3: Gráficos Bayesianos de linha do tempo (BSP) para as duas espécies estimadas no BEAST 2.2 (Drummond & Rambaut, 2007). Os gráficos são logarítmicos lineares, e o eixo x está em unidades mutacionais. Linhas pretas retratam o valor mediano para H ($\frac{1}{2}N$ e t , eixo vertical à direita), e áreas em azul retratam os intervalos de confiança de 95% (CIs).

DISCUSSÃO

Os dados genéticos apresentados neste estudo reforçam os *status* taxonômicos de subespécies para *U. occidentalis* e *U. cordatus* (Fig 1; Fig 2A). As diferenças morfológicas e geográficas anteriormente observadas entre essas subespécies são corroboradas por variações genéticas significativas. Esta congruência entre dados morfológicos e genéticos sustenta a validade da classificação taxonômica das subespécies, enfatizando a importância de considerar tanto características físicas quanto genéticas no estudo da biodiversidade e evolução dessas espécies nos ecossistemas de manguezais. Estes resultados são cruciais para compreender a evolução e a distribuição dessas espécies, e pode ser um indicativo de adaptações a nichos ecológicos específicos.

Os manguezais da costa do Pacífico apresentam diferentes cenários ambientais em relação aos da costa do Atlântico, onde condições oceanográficas resultam em um clima árido, alta salinidade do solo, pouca conectividade de água doce advinda do continente (Lacerda et al, 2002). Tendo em vista essas diferenças no habitat, estudos anteriores explicam como tais fatores físico-químicos impactam em adaptações morfológicas entre as espécies em diferentes estágios de vida, seja larval ou adulto, distinguindo *U. occidentalis* e *U. cordatus* e evidenciando a especiação entre elas (Rodrigues & Hebling, 1989; Diele & Simith, 2007; Schuiteman et al., 2019).

A análise hierárquica de nossas amostras revelou um aspecto interessante da genética populacional de *Ucides occidentalis* e *Ucides cordatus*: a ausência de subestruturas genéticas significativas dentro de cada espécie (Fig 2B). Este achado é particularmente notável, pois sugere um padrão de distribuição populacional panmítico em ambas as espécies (Ordinola-Zapata et al., 2018; Buranelli et al., 2019). Em termos evolutivos, isso indica que as populações de cada espécie mantêm um fluxo gênico suficiente para prevenir a formação de grupos genéticos (Bohonak, 1999).

Essa uniformidade genética nas espécies *U. occidentalis* e *U. cordatus* pode ser atribuída a vários fatores. Primeiramente, a mobilidade das espécies, que é facilitada por correntes marítimas ou comportamentos migratórios específicos, pode permitir um intercâmbio genético regular entre populações distantes (D'Aloia, 2015). No entanto, é importante notar que, para estas espécies, a fase adulta é inteiramente dependente dos manguezais, indicando que o padrão de dispersão pode ocorrer principalmente através da dispersão larval (Ewers-Saucedo & Wares, 2020). Levando este fato em consideração,

estudos têm evidenciado que o transporte eficiente de larvas é um fator chave na manutenção da baixa variação genética entre populações de *U. occidentalis* e *U. cordatus*, onde estágios larvais iniciais se afastam para o alto mar permanecendo tempo o suficiente para que correntes marítimas os desloquem por milhares de quilômetros de distância ao longo da costa sugerindo um papel fundamental da dispersão larval na conectividade populacional (Diele & Simith, 2006; Britto et al., 2018; Ordinola et al., 2020).

De fato, a alta taxa de migração encontrada entre localidades parece ser a principal força atuando para sustentar a distribuição da diversidade genética de *U. Occidentalis* e *U. cordatus* (Buranelli et al., 2019; Ordinola et al., 2020). Isso indica que a ocorrência do fluxo gênico é capaz de contrabalançar os impactos da deriva genética, seleção natural e/ou influência humana. Esses *insights* são cruciais não apenas para compreender a dinâmica populacional dessas espécies, mas também para discernir as implicações relacionadas à conservação e à implementação de práticas de gestão (Britto, 2018).

Outra questão relevante diz respeito à ausência de barreiras físicas significativas nos entre as diferentes regiões de ocorrência dessas espécies. Esse padrão panmítico indica que, ao longo do tempo, as populações dessas espécies foram capazes de manter uma conectividade genética robusta, um fator crucial para sua resiliência e adaptabilidade em face de mudanças ambientais (Wieman, 2014)

A análise das *Skyline Plots Bayesianas (BSP)* revelou um padrão de crescimento populacional recente para ambas as espécies de *Ucides*, que se iniciou há aproximadamente 15 mil anos. Este período de crescimento coincide notavelmente com o término do Último Máximo Glacial (UMG), um evento global cujo impacto profundo na distribuição e demografia de diversas espécies foi amplamente documentado na literatura científica (Clapperton, 1993; Clark et al., 2009; Sandoval-Castro, 2014; Cohen et al., 2020). Esta expansão demográfica em *Ucides* pode ser atribuída a uma combinação de fatores ecológicos e evolutivos, particularmente associados à expansão dos manguezais no período pós-glacial (Lacerda et al., 2002). Isto posto, estudos têm sugerido que o aumento da temperatura terrestre após o Último Máximo Glacial favoreceu a expansão dos manguezais, e, conseqüentemente, pode ser favorecido a expansão demográfica das espécies de *Ucides* em uma direção ao Sul, acompanhando a ampliação territorial de ecossistemas de manguezal (Oliveira-Neto et al., 2007; Buranelli et al., 2019; Cohen et al., 2020). Este fenômeno de expansão de habitat durante períodos de

transição climática tem implicações importantes para a compreensão da história natural destas espécies e sugere que as mudanças climáticas históricas desempenharam um papel significativo na modelagem de suas trajetórias evolutivas e nos padrões atuais de distribuição (Parmesan, 2006).

Assim, podemos dizer que os resultados do trabalho juntos com estudos anteriores reforçam o *status* taxonômico de subespécies *U. occidentalis* e *Ucides cordatus*. Além disso, a homogeneidade genética/falta de subestruturas de população se dá principalmente pelo comportamento migratório do estágio larval e por ausência de barreiras físicas significativas, ambos fatores mantendo conectividade genética populacional. Esta homogeneidade genética pode ainda ter sido potencializada pela recente expansão populacional, com período do crescimento congruente com a última máxima glacial (~15 mil anos), indicando que esse crescimento acompanhou a expansão dos manguezais em direção mais ao Sul.

Estas informações são cruciais para uma compreensão aprofundada da história evolutiva do gênero *Ucides*, especialmente ao considerar uma amostragem mais extensa e uma cobertura genética mais abrangente. Isso é fundamental para determinar com maior precisão a história biogeográfica das espécies.

REFERÊNCIAS

- Alemán, S. & Ordinola, E. 2017. Ampliación de la distribución sur de *Ucides occidentalis* (Decapoda: Ucididae) y *Cardisoma crassum* (Decapoda: Gecarcinidae). *Revista peruana de biología*, 24: 107-110.
- Avice, J. C. 2000. *Phylogeography: the history and formation of species*. Harvard university press, Cambridge, USA.
- Bohonak, A. J. 1999. Dispersal, gene flow, and population structure. *The Quarterly review of biology*, 74: 21-45.
- Bouckaert, R., Heled, J., Kühnert, D., Vaughan, T., Wu, C.H., Xie, D., Suchard, M.A., Rambaut, A. & Drummond, A.J. 2014. BEAST 2: a software platform for Bayesian evolutionary analysis. *PLoS computational biology*, 10: e1003537.
- Britto, F. B., Schmidt, A. J., Carvalho, A. M., Vasconcelos, C. C., Farias, A. M., Bentzen, P., & Diniz, F. M. 2018. Population connectivity and larval dispersal of the exploited mangrove crab *Ucides cordatus* along the Brazilian coast. *PeerJ*, 6: e4702.
- Buranelli, R. C., Felder, D. L., Mantelatto, F. L. 2019. Genetic diversity among populations of the Western Atlantic mangrove crab *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763) (Decapoda: Brachyura: Ocypodidae): evidence for panmixia and useful data for future management and conservation. *Journal of Crustacean Biology*, 39: 386-395.
- Clapperton, C.M. 1993. Nature of environmental changes in South America at the Last Glacial Maximum. *Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology*, 101: 189-208.
- Clark, P.U., Dyke, A.S., Shakun, J.D., Carlson, A.E., Clark, J., Wohlfarth, B., Mitrovica, J.X., Hostetler, S.W. & McCabe, A.M. 2009. The last glacial maximum. *science*, 325: 710-714.
- Cohen, M.C.L., Rodrigues, E., Rocha, D.O.S., Freitas, J., Fontes, N.A., Pessenda, L.C.R., Souza, A.V., Gomes, V.L.P., França, M.C., Bonotto, D.M. & Bendassolli, J.A. 2020. Southward migration of the austral limit of mangroves in South America. *Catena*, 195: 104775.

- Conceição, R.N.L., Marinho, R.A., Sampaio, T.L.M. 2019. Caracterização da pesca do caranguejo *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763) na região do estuário do rio Mundaú, Trairi, CE. *Revista Brasileira de Higiene e Sanidade Animal*, Fortaleza. 13: 338 – 347.
- Diele K. & Simith D.J.B. 2006. Salinity tolerance of northern Brazilian mangrove crab larvae, *Ucides cordatus* (Ocypodidae): necessity for larval export?. *Estuarine, Coast and Shelf Science*. 68: 600–800.
- Diele, K. & Simith, D.J.B. 2007. Effects of substrata and conspecific odour on the metamorphosis of mangrove crab megalopae, *Ucides cordatus* (Ocypodidae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 348: 174–182.
- D'Aloia, C.C., Bogdanowicz, S.M., Francis, R.K., Majoris, J.E., Harrison, R.G. & Buston, P.M. 2015. Patterns, causes, and consequences of marine larval dispersal. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112: 13940-13945.
- Drummond, A.J., Ho, S.Y.W., Phillips, M.J. & Rambaut, A. 2006. Relaxed phylogenetics and dating with confidence. *PLoS biology*, 4: e88.
- Earl, D.A. & VonHoldt, B.M., 2012. STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conserv. Genet. Resour.*, 4: 359 – 361.
- Evanno, G., Regnaut, S. & Goudet, J. 2005. Detecting the number of clusters using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular Ecology*, 14: 2611–2620.
- Ewers-Saucedo, C. & Wares, J.P. 2020. Population Connectivity and Phylogeography of Crustaceans. In: *Evolution and Biogeography* (M. Thiel & G.C.B. Poore, eds.), pp. 440-463. Oxford University Press, New York, USA.
- GENEIOUS 9.0.5: Geneious 3.2 (<https://www.geneious.com>).
- Hartnoll, R.G. 1988. Evolution, systematics, and geographical distribution. In: *Biology of the Land Crabs* (W.W. Burggren & B.R. McMahon, eds.), pp. 42. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Jakobsson, M. & Rosenberg, N.A. 2007. CLUMPP: a cluster matching and permutation program for dealing with label switching and multimodality in analysis of population structure. *Bioinformatics*, 23: 1801–1806.

Jiménez, J.A. 1992. Mangrove forests of the Pacific coast of Central America. In: *Coastal plant communities of Latin America* (U. Seeliger, ed.), pp. 259-267. Academic Press, California, USA.

Lacerda, L.D., Conde, J.E., Kjerfve, B., Alvarez-León, R., Alarcón, C. & Polania, J. 2002. American Mangroves. In: *Mangrove ecosystems: function and management* (L.D. Lacerda, ed.), pp. 1-61. Springer Science & Business Media, Niterói, RJ, Brasil.

Lanfear R., Frandsen P.B., Wright A.M., Senfeld T. & Calcott B. 2016. PartitionFinder 2: New Methods for Selecting Partitioned Models of Evolution for Molecular and Morphological Phylogenetic Analyses. *Mol Biol Evol.*

Magalhães, A.C., Costa, R.M., Silva, R. & Pereira, L.C.C. 2007. The role of women in the mangrove crab (*Ucides cordatus*, Ocypodidae) production process in North Brazil (Amazon region, Pará). *Ecological economics*, 61: 559-565.

McDowall, R.M. 2004. What biogeography is: a place for process. *Journal of Biogeography*, 31: 345-351.

Schuiteman, M., Pozo-Cajas, M., Dominguez-Granda, L. & Jarrin, J.M. 2019. A description of *Ucides occidentalis* Ortmann, 1897 (Crustacea : Decapoda : Ocypodidae) zoea I., *Journal of Natural History*, 53: 1255-1261.

O’Dea, A., Lessios, H.A., Coates, A.G., Eytan, R.I., Restrepo-Moreno, S.A., Cione, A.L., Collins, L.S., Queiroz, A., Farris, D.W., Norris, R.D., Stallard, R.F., Woodburne, M.O., Aguilera, O., Aubry, M., Berggren, W.A., Budd, A.F., Cozzuol, M.A., Coppard, S.E., Duque-Caro, H., Finnegan, S., Gasparini, G.M., Grossman, E.L., Johnson, K.G., Keigwin, L.D., Knowlton, N., Leigh, E.G., Leonard-Pingel, J.S., Marko, P.B., Pyenson, N.D., Rachello-Dolmen, P.G., Soibelzon, L., Todd, J.A., Vermeij, G.J. & Jackson, J.B. C. 2016. Formation of the Isthmus of Panama. *Science advances*, 2: e1600883.

Oliveira-Neto, J.F., Pie, M.R., Boeger, W.A., Ostrensky, A. & Baggio, R.A. 2007. Population genetics and evolutionary demography of *Ucides cordatus* (Decapoda: Ocypodidae). *Marine Ecology*, 28: 460-469.

Ordinola-Zapata, A., Vieyra-Peña, E.G., Ramírez-Segura, B.E. & Saavedra-Olivos, K.Y. 2018. Diversidad genética de *Ucides occidentalis* (Ortmann 1897)(Crustacea: Decapoda:

- Brachiura) basada en el gen 16S ARNr en Tumbes, Perú. *Scientia Agropecuaria*, 9: 259-267.
- Ordinola-Zapata, A., Vieyra-Peña, E.G., Ramírez-Segura, B.E. & Saavedra-Olivos, K.Y. 2020. Diversidad genética y estructura poblacional del cangrejo del manglar (*Ucides occidentalis*) en Tumbes, Perú. *Revista veterinaria*, 31: 33-37.
- Parnesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37: 637-669.
- Pritchard, J.K., Stephens, M. & Donnelly, P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155: 945-959.
- Rambaut, A. 2017. FigTree-version 1.4. 3, a graphical viewer of phylogenetic trees. *Computer program distributed by the author, website: <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree>.*
- Rivera-Monroy, V.H., Osland, M.J., Day, J.W., Ray, S., Rovai, A., Day, R.H. & Mukherjee, J. 2017. Advancing Mangrove Macroecology. In: *Mangrove ecosystems: a global biogeographic perspective* (V.H. Rivera-Monroy, S.Y. Lee, E. Kristensen & R.R. Twilley, eds.), pp. 347-381. Springer Nature, Cham, Switzerland.
- Rodrigues, M.D. & Hebling, N.J. 1989. *Ucides cordatus cordatus* (Linnaeus, 1763)(Crustacea, Decapoda): Complete larval development under laboratory conditions and its systematic position. *Revista Brasileira de Zoologia*, 6: 147-166.
- Rozas, J., Ferrer-Mata, A., Sánchez-DelBarrio, J.C., Guirao-Rico, S., Librado, P., Ramos-Onsins, S.E. & Sánchez-Gracia, A. 2017. DnaSP 6: DNA sequence polymorphism analysis of large data sets. *Molecular biology and evolution*, 34: 3299-3302.
- Rosenberg, N. A. 2004. DISTRUCT: a program for the graphical display of population structure. *Molecular ecology notes*, 4: 137-138.
- Sandoval-Castro, E., Dodd, R.S., Riosmena-Rodríguez, R., Enríquez-Paredes, L.M., Tovilla-Hernández, C., López-Vivas, J.M., Aguilar-May, B. & Muñoz-Salazar, R. 2014. Post-glacial expansion and population genetic divergence of mangrove species *Avicennia germinans* (L.) Stearn and *Rhizophora mangle* L. along the Mexican coast. *PLoS One*, 9: e93358.

Sandrini-Neto, L. & Lana, P.C. 2012. Distribution patterns of the crab *Ucides cordatus* (Brachyura, Ucididae) at different spatial scales in subtropical mangroves of Paranaguá Bay (southern Brazil). *Helgoland Marine Research*, 66: 167-174.

Thompson J.D., Higgins D.G. & Gibson T.J. 1994. CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Research*, 22: 4673-4680.

Vianna, L.A. 2013. Estrutura genética e demográfica do caranguejo-uçá (*Ucides cordatus*) na costa do Brasil. Vitória, ES.

Wieman, A.C., Berendzen, P.B., Hampton, K.R., Jang, J., Hopkins, M.J., Jurgenson, J., McNamara, J.C. & Thurman, C.L. 2014. A panmictic fiddler crab from the coast of Brazil? Impact of divergent ocean currents and larval dispersal potential on genetic and morphological variation in *Uca maracoani*. *Marine Biology*, 161: 173-185.

Yin W., Fu C., Guo L., He Q., Li J., Jin B., Wu Q., Li B. 2009. Species delimitation and historical biogeography in the genus *Helice* (Brachyura: Varunidae) in the Northwestern Pacific. *Zoological Science*, 26: 467-475.