



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA CATARINA
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AQUICULTURA

João Paulo Ramos Ferreira

Taxonomia integrativa do gênero *Crassostrea* (Sacco, 1897) como ferramenta na identificação de ostras e sua importância para o desenvolvimento de tecnologias de cultivo

Florianópolis
2024

João Paulo Ramos Ferreira

Taxonomia integrativa do gênero *Crassostrea* (Sacco, 1897) como ferramenta na identificação de ostras e sua importância para o desenvolvimento de tecnologias de cultivo

Tese submetida ao Programa de Pós-Graduação em Aquicultura da Universidade Federal de Santa Catarina como requisito parcial para a obtenção do título de Doutor em Aquicultura

Orientador: Prof. Dr. Claudio Manoel Rodrigues de Melo
Coorientadora: Prof. Dra. Simone Sühnel

Florianópolis

2024

Ficha catalográfica gerada por meio de sistema automatizado gerenciado pela BU/UFSC.
Dados inseridos pelo próprio autor.

Ferreira, João Paulo Ramos
Taxonomia integrativa do gênero *Crassostrea* (Sacco, 1897) como ferramenta na identificação de ostras e sua importância para o desenvolvimento de tecnologias de cultivo / João Paulo Ramos Ferreira ; orientador, Claudio Manoel Rodrigues de Melo, coorientador, Simone Sühnel, 2024.

139 p.

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Santa Catarina, Centro de Ciências Agrárias, Programa de Pós Graduação em Aquicultura, Florianópolis, 2024.

Inclui referências.

1. Aquicultura. 2. Ostreicultura. 3. *Crassostrea*. 4. Identidade Molecular. I. Melo, Claudio Manoel Rodrigues de . II. Sühnel, Simone . III. Universidade Federal de Santa Catarina. Programa de Pós-Graduação em Aquicultura. IV. Título.

João Paulo Ramos Ferreira

Taxonomia integrativa do gênero *Crassostrea* (Sacco, 1897) como ferramenta na identificação de ostras e sua importância para o desenvolvimento de tecnologias de cultivo

O presente trabalho em nível de Doutorado foi avaliado e aprovado, em 26 de março de 2024, pela banca examinadora composta pelos seguintes membros:

Prof. Claudio Manoel Rodrigues de Melo, Dr.
Universidade Federal de Santa Catarina

Profa. Flávia Lucena Zacchi, Dra.
Universidade Federal de Santa Catarina

Prof. Antônio Mateo Solé-Cava, Dr.
Universidade Federal do Rio de Janeiro

Jefferson Francisco Alves Legat, Dr.
Embrapa Meio Norte

Certificamos que esta é a versão original e final do trabalho de conclusão que foi julgado adequado para obtenção do título de Doutor em Aquicultura.

Insira neste espaço a
assinatura digital

Coordenação do Programa de Pós-Graduação

Insira neste espaço a
assinatura digital

Prof. Claudio Manoel Rodrigues de Melo, Dr.
Orientador

Florianópolis, 2024.

AGRADECIMENTOS

Gostaria primeiramente de agradecer a Deus, que me deu um caminho cheio de obstáculos e desafios para que ao trilhar eu adquirisse força e a sabedoria para chegar bem, aonde cheguei.

Agradeço aos meus pais, Izair Euripedes Ferreira e Ana Cláudia Soares Ramos Ferreira, pelo amor, apoio nos tempos bons ou difíceis, além do incentivo incondicional. Ao meu irmão Luiz Eduardo Ramos Ferreira pela fraternidade. Também ao meu avô materno Alex Ramos.

Agradeço ao meu orientador, Claudio Manoel Rodrigues de Melo, por sua orientação, paciência e dedicação com a presente tese de doutorado.

Dedico especial agradecimentos aos meus colegas de pesquisa pelo companheirismo, parceria e ensinamento. Tanto aos meus colegas antigos de trabalho como o Gustavo Hassemer e Luis Adriano Funez que me ensinaram a trabalhar como um grupo de pesquisa responsável e coeso capaz de grandes conquistas.

Da mesma forma que meus parceiros mais recentes: a Simone Sühnel, o Francisco José Lagreze Squella, a Angela Puchnik Legat, a Flávia Lucena Zacchi, o Cristiano Lazoski, a Bianca Maria Scaranto, a Graziela Cleuza Vieira e ao Carlos Henrique Araujo de Miranda Gomes que muito contribuíram para a linha investigativa da tese, ou para ajudas metodológicas.

Em especial a todos os que me ajudaram, agradeço a Thais Brito Freire que além de compor o grupo de trabalho de campo tanto ao Norte como ao Sul do país, auxiliou-me nas análises estatísticas do Rstudio e passou muitas horas analisando todas as amostras conchológicas e anatômicas das ostras para que pudéssemos compor dados mais robustos para esse trabalho. Obrigado pelas risadas, companheirismo e profissionalismo exemplar.

Aos demais colegas de trabalho: Wellington Danilo dos Santos, Lucas, Felipe Staroski, Richard, Alexandre, Aninha, Josué, Itamar José Goulart, Mônica Pissato, Francisco Carlos da Silva, Carlos Manoel Espírito Santo, Claudio Blacher, Juan Jethro, Jaqueline Araújo e Alexandra Inês que “seguraram minhas pontas” e contribuíram de alguma forma durante esse período entre o doutorado e o trabalho ocorrendo em concomitância.

Agradeço também aos alunos do grupo de pesquisa do LMM, bem como aos alunos bolsistas pelas conversas engraçadas, troca de ideias, discussões científicas, cafés, festas e pela celebração conjunta durante essa etapa de muito sufoco.

Agradeço ao Programa de Pós-Graduação em Aquicultura da UFSC e ao Laboratório de Moluscos Marinhos, pela oportunidade de realizar este trabalho. O programa e a instituição me proporcionaram uma formação de excelência e me permitiu desenvolver minhas habilidades e competências, culminando no feitiço dessa obra.

E, por fim, agradeço a todos que contribuíram de alguma forma para a realização deste trabalho. Sem o apoio e a colaboração de todos, não seria possível chegar até aqui.

*“Toda a sabedoria pelo conhecimento
é limitada, até que alguém surge no
final de um caminho e nos inspira a
desbravar mais uma trilha”*
Valdir Gomes - pensador.

RESUMO

A definição e compreensão da identidade de espécies de ostras de mangue do gênero *Crassostrea* tem papel importante tanto na definição de diretrizes para realização da ostreicultura de uma dada espécie, uma vez que informações de base e intercâmbios de conhecimento serão tratadas em torno do seu nome científico, bem como para o fomento de banco de dados com finalidades de preservação e gestão dessas espécies. Fundamentalmente, a delimitação de espécies de ostras no Brasil se dá pela identidade molecular dos indivíduos, os quais reconhecem as duas espécies: *C. gasar* e *C. rhizophorae*. Porém, há controvérsias quanto a aplicação de outros nomes científicos com base em nomes sugeridos por banco de dados internacional ou por postulações de grupo de taxonomistas que intentam nomes científicos ainda mais dispares. A falta de uma coesão de nomes científicos para as *Crassostrea* nativas brasileiras gera citações disruptivas entre estudos que no fundo podem estar somente delimitado as duas espécies citadas anteriormente. Resultados dessa desorganização taxonomica denotam um compilado complexo de registros envolvendo *C. brasiliiana*, *C. gasar*, *C. mangle*, *C. praia*, *C. rhizophorae* e *C. tulipa* cujo cada qual representa um conceito de espécies distinto e icomunicável entre eles. O objetivo do estudo foi determinar os nomes corretos das espécies utilizando uma taxonomia histórica e integrativa das espécies do gênero *Crassostrea* mencionadas para o Brasil. Foram analisados todos os protocolos, relatos históricos e trabalhos científicos para circunscrever a identidade, morfologia e distribuição de espécies de ostras *a priori*, sendo que as análises morfométricas de ostras e a aplicação de identidade foram determinadas a partir dos métodos diagnósticos do gene 16S rDNA. Dessa forma, houve a confirmação de apenas duas espécies para o Brasil: *C. rhizophorae*, tendo como sinônimos *C. mangle* e *C. praia*, com ampla distribuição nos ambientes estuarinos e costeiros desde Florida/EUA até o Uruguai, e *C. gasar*, tendo como sinônimos *C. brasiliiana*, ocorrendo na desde a Guiana Francesa ao Rio Grande do Sul (América) e da Mauritânia até Angola (África). *C. tulipa* foi considerada um nome científico que não deve ser aplicado tanto a *C. rhizophorae* como a *C. gasar*.

Palavras-chave: Aquicultura, Ostreicultura, *Crassostrea*, Identidade Molecular

ABSTRACT

The definition and understanding of the identity of mangrove oyster species of the genus *Crassostrea* plays an important role both in defining guidelines for carrying out oyster farming, since the gathering of information and knowledge exchanges between countries for the promotion of this activity is circumscribed around scientific name used. Also, the correct identity of oysters promote a database for the purposes of preserving and managing these species. Fundamentally, the delimitation of oyster species in Brazil is based on the molecular identity of the individuals, which there is a recognition of two species: *C. gasar* and *C. rhizophorae*. However, there is controversy regarding the application of other scientific names suggested by an international database or by postulations from a group of taxonomists who propose other scientific names, enhancing complexity around mangrove oysters. The lack of cohesion of scientific names for the native Brazilian *Crassostrea* generates disruptive citations between studies, while substantiable data only point out there are only two species. Results of this taxonomic disorganization denote a complex compilation of records involving *C. brasiliiana*, *C. gasar*, *C. mangle*, *C. praia*, *C. rhizophorae* and *C. tulipa*, each of which represents a distinct and incommunicable species concept between them. The objective of the study was to determine the correct names of the species using a historical and integrative taxonomy of the species of the genus *Crassostrea* mentioned for Brazil. All protocols, historical reports and scientific works were analyzed to circumscribe the identity, morphology and distribution of oyster species *a priori*, and the morphometric analyzes of oysters and the application of identity were determined using diagnostic methods of the 16S rDNA gene. Thus, only two species were confirmed for Brazil: *C. rhizophorae*, (syn. *C. mangle* and *C. praia*) with wide distribution in estuarine and coastal environments from Florida/USA to Uruguay, and *C. gasar* (syn. *C. brasiliiana*) occurring from French Guiana to Rio Grande do Sul (America) and from Mauritania to Angola (Africa). *C. tulipa* was considered a scientific name that should not be applied to both *C. rhizophorae* and *C. gasar*.

Keywords: Aquaculture, Ostreculture, *Crassostrea*, Molecular Identity

SUMÁRIO

| | | |
|---------------|--|----|
| 1. | INTRODUÇÃO GERAL DA TESE | 11 |
| 1.1. | OSTREICULTURA BRASILEIRA E OS PROBLEMAS COM BANCO DE DADOS PARA O GERENCIAMENTO E O DESENVOLVIMENTO DA MARICULTURA NACIONAL | 11 |
| 1.2. | CONCEITOS PROBLEMÁTICOS E HISTORIOGRAFIA DAS DITAS “OSTRAS DE MANGUE” DO GÊNERO <i>CRASSOSTREA</i> | 13 |
| 1.3. | ORIGEM DAS DITAS “OSTRAS DE MANGUE” | 16 |
| 1.4. | DIFERENÇAS E IMPLICAÇÕES AO DESENVOLVIMENTO DE TECNOLOGIAS DE CULTIVO DAS ESPÉCIES DE OSTRAS DE MANGUE | 20 |
| 1.5. | SISTEMA DE CULTIVOS E FORMAS DE EXTRAÇÃO APLICADOS AS ESPÉCIES DE OSTRAS DE MANGUE | 23 |
| 1.6. | SÍNTESE FINAL | 26 |
| 2. | OBJETIVOS | 27 |
| 2.1. | OBJETIVO GERAL..... | 27 |
| 2.2. | OBJETIVOS ESPECÍFICOS..... | 27 |
| 3. | CAPÍTULO II – RELATO TAXONÔMICO HISTÓRICO E INTEGRATIVO DAS ESPÉCIES DE OSTRAS DE MANGUE NATIVAS DA COSTA AMERICANA DO ATLÂNTICO: UMA REAVALIAÇÃO DAS ESPÉCIES BRASILEIRAS DO GÊNERO <i>CRASSOSTREA</i> | 28 |
| 3.1. | INTRODUÇÃO..... | 29 |
| 3.2. | MATERIAL E MÉTODOS | 31 |
| 3.2.1. | Amostras de ostras | 31 |
| 3.2.2. | Análises morfológicas | 32 |
| 3.2.3 | Análises moleculares | 35 |
| 3.3. | RESULTADOS | 37 |
| 3.3.1. | Análise PCR-RFLP | 37 |
| 3.3.2. | Análise de sequenciamento de DNA | 37 |
| 3.3.3. | Dados morfológicos | 38 |
| 3.3.4. | Tratamento taxonômico | 45 |
| 3.3.5. | Descrição das espécies | 47 |
| 3.3.5.1. | <i>Crassostrea gasar</i> Dillwyn, 1817 | 47 |
| 3.3.5.2. | <i>Crassostrea rhizophorae</i> Guilding, 1828 | 55 |

| | | |
|----------|---|-----|
| 3.4. | DISCUSSÃO | 61 |
| 3.4.1. | Plasticidade morfológica e identidade genética das espécies | 61 |
| 3.4.2. | Identidade da <i>Crassostrea gasar</i> | 63 |
| 3.4.2.1. | <i>Revisão histórica e taxonômica</i> | 63 |
| 3.4.2.2. | <i>São <i>C. tulipa</i> e <i>C. gasar</i> de fato conespecíficos?</i> | 66 |
| 3.4.2.3. | <i>Táxons brasileiros (<i>C. brasiliana</i>, <i>C. parahibanensis</i>) e sua relação com <i>C. gasar</i></i> | 68 |
| 3.4.2.4. | <i>Revisão morfológica e distributiva</i> | 72 |
| 3.4.3. | Identidade de <i>Crassostrea rhizophorae</i> | 75 |
| 3.4.3.1. | <i>Revisão histórica e taxonômica</i> | 75 |
| 3.4.3.2. | <i>Revisão morfológica e distributiva</i> | 76 |
| 3.4.4. | Espécie <i>Incertae sedis</i>: <i>Crassostrea praia</i> | 83 |
| 3.5. | CONCLUSÃO | 84 |
| | REFERÊNCIAS | 86 |
| 4. | CAPÍTULO III – IDENTIDADE DE <i>CRASSOSTREA PRAIA</i> (IHERING, 1907) E OUTRAS OSTRAS DO RIO GRANDE DO SUL, BRASIL | 98 |
| 4.1. | INTRODUÇÃO | 99 |
| 4.2. | MATERIAIS E MÉTODOS | 100 |
| 4.2.1. | Coleta de amostras | 100 |
| 4.2.2. | Análises moleculares | 100 |
| 4.2.3. | Análises anatômicas | 102 |
| 4.2.4. | Análises estatísticas | 107 |
| 4.3. | RESULTADOS | 107 |
| 4.3.1. | Análises moleculares | 107 |
| 4.3.2. | Análises anatômicas | 109 |
| 4.4. | DISCUSSÃO | 111 |
| 4.5. | CONCLUSÃO | 116 |
| | REFERÊNCIAS | 115 |
| 5. | CONSIDERAÇÕES FINAIS DA TESE | 121 |
| | REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS DA INTRODUÇÃO GERAL DA TESE | 122 |
| | ANEXOS | 134 |

ESTRUTURA DA TESE

A presente tese está dividida em três capítulos:

CAPÍTULO I: Introdução geral da tese

CAPÍTULO II:

Artigo 1: **Relato taxonômico histórico e integrativo das espécies de ostras de mangue nativas da costa americana do Atlântico: uma reavaliação das espécies brasileiras de *Crassostrea***, aceito e publicado na revista *Zoologischer Anzeiger* em 17 de junho de 2023.

CAPÍTULO III:

Artigo 2: **Identidade de *Crassostrea praia* (Ihering, 1907) e outras ostras do Rio Grande do Sul, Brasil**, a ser submetido na revista *Journal of Molluscan Studies*.

CAPÍTULO IV: Considerações finais da tese

1. INTRODUÇÃO GERAL DA TESE

1.1 OSTREICULTURA BRASILEIRA E OS PROBLEMAS COM BANCO DE DADOS PARA O GERENCIAMENTO E O DESENVOLVIMENTO DA MARICULTURA NACIONAL

A atividade de aquicultura, ao qual produziu um total de 87,5 milhões de toneladas, vem gradativamente crescendo ao redor do globo quase atingindo as mesmas taxas da atividade pesqueira (90,3 milhões de toneladas) (FAO, 2022), demonstrando-se ser a via mais sustentável para produção de alimento proveniente da utilização de organismos aquáticos. Segundo a mesma organização, a aquicultura baseada em moluscos é, mundialmente, responsável por cerca de 17,5 milhões de toneladas.

No ano de 2022, o Brasil foi responsável pela produção de quase 9 mil toneladas de moluscos bivalves, com o envolvimento de todos os estados costeiros, contribuindo em maior ou menor quantidade para o incremento na produção nacional (VALENTI *et al.*, 2021), sendo, Santa Catarina o estado produtor com a maior fração da produção: 94,86% da aquicultura advinda de moluscos (IBGE, 2023).

A ostreicultura é marcante principalmente nos municípios de Florianópolis, São José e Palhoça (EPAGRI, 2022), sendo *Magallana gigas* Thunberg (1793), originária do Pacífico, a espécie predominantemente cultivada devido ao seu rápido crescimento perante as espécies nativas de ostras (POLI, 2004).

O cultivo de ostras nativas, porém, segue o mesmo padrão de domesticação de espécies tropicais, cujo desenvolvimento das tecnologias associadas ao fomento da atividade de ostreicultura são limitadas ao âmbito regional, com pouca amplitude de áreas cultivadas, assim como majoritariamente apresenta baixo volume total de produção quando comparada as espécies mais tradicionais (WURMANN, 2017). O desenvolvimento do cultivo de espécies nativas, embora tenha aumentado ao longo dos anos, transfigurando-se entre os pequenos sucessos temporários na diversificação na produção de aquicultura (CAI *et al.*, 2023), ainda carece de pesquisas, programas de desenvolvimento da atividade, profissionais especializados para manutenção da atividade (WURMANN; ROUTLEDGE, 2016).

Essa condição de uma produção muito aquém das ostras nativas *C. gigas* decorre dos mesmos problemas de muitas espécies novas para aquicultura, em que o desenvolvimento dessa atividade está muito moldada as poucas intencionalidades governamentais para o fomento de políticas e programas de desenvolvimento de tecnologias para a domesticação das espécies

(FONTAINE *et al.*, 2009). Outro problema para a produção das ostras nativas do Brasil está também atrelado a falta de coesão quanto a quantidade de nomes específicos e o conceito de espécies que incorporam as ostras nativas brasileiras. Na falta de um consenso, há grandes limitações quanto ao intercâmbio entre países, a transferência de tecnologias de cultivo entre países que supostamente compartilham das mesmas espécies de ostras nativas do gênero *Crassostrea*, assim como descritas para outras espécies com interesse de aquicultura nos ambientes tropicais (WURMANN; ROUTLEDGE, 2016).

Consequência plausível da inabilidade de convergência entre os países que contém essas espécies de ostras nativas para o desenvolvimento de tecnologias para a produção de ostreicultura ainda aos moldes artesanais descritos por Angell (1986) que são, por muitas vezes, praticados por comunidades de pesca de baixa renda em várias áreas de manguezais (IITEMBU *et al.*, 2023). Ademais, a conservação dessas espécies torna-se ineficiente (GARNETT; CHRISTIDIS, 2017; MACE, 2004), com grandes imprecisões também sobre a gestão de recursos pesqueiros (LENAT; RESH, 2001), frente a inabilidade de traçar indicadores confiáveis pois eles estão maculados com nomes científicos de ostras de mangue do gênero *Crassostrea* que não formam uma unidade de espécie própria uniformemente reconhecida por grande parte dos pesquisadores para uma correta aplicação de medidas nesses aspectos.

Diferentemente das espécies que apresentam certo endemismo quanto a sua distribuição, as ostras nativas brasileiras de interesse comercial pleno estão no grupo de espécies com amplas distribuições nas costas atlânticas tropicais, compreendendo tanto as espécies de ocorrência transatlântica (LAPÈGUE *et al.*, 2002), como as de ocorrência nas Américas (desde a Flórida – USA ao Uruguai (RÍOS, 2009)). Porém, o grande polimorfismo das ostras - fato continuamente reportado desde as obras mais clássicas (i.e. GUNTER, 1951; LAMY, 1925; SEKINO; YAMASHITA, 2016; WANG; XU; GUO, 2004) - faz com que nenhum conjunto de atributos possa especificar com segurança todas as relações possíveis entre organismos intra e interespecíficos, fato reportado para diversos grupos taxonômicos complexos (ELLIS, 2011; HEY, 2001).

As duas espécies nativas brasileiras do gênero *Crassostrea*, convencionalmente denominadas *C. gasar* (DAUTZENBERG, 1891) e a *C. rhizophorae* (GUILDING, 1828), possuem identidade confirmadas através de análises moleculares (BOEHS; LUZ; DE ANDRADE, 2019; DE MELO *et al.*, 2010a, 2010b; GALVÃO; PEREIRA; HILSDORF, 2013; IGNACIO *et al.*, 2000; LAZOSKI *et al.*, 2011; LOPES *et al.*, 2018; VARELA *et al.*, 2007). Porém, devido às recorrentes revisões regionais, diversos nomes lhes foram atribuídos, seja a partir de visão ecomorfológica, distributiva ou de regras de nomenclatura zoológica, tais como:

C. brasiliiana (LAMARCK, 1819), *C. tulipa* (LAMARCK, 1819), *C. praia* (AMARAL; SIMONE, 2014), e *C. mangle* (AMARAL; SIMONE, 2014).

Comumente, estudos de desenvolvimento de cultivo dessas espécies optam pela utilização de um nome científico que convém a cada grupo de pesquisa. Espécies sinônimas escolhidas por cada pesquisador(es) (*C. brasiliiana*, *C. gasar* ou *C. tulipa*, assim como *C. mangle* ou *C. rhizophorae*) trabalham suas argumentações dentro do universo do nome científico escolhido, ignorando por muitas vezes informações atreladas aos demais sinônimos, pois nem todas as pessoas que trabalham com o cultivo de ostras de mangue do gênero *Crassostrea* conhece as particularidades desse complexo taxonômico. Assim, uma avaliação profunda desse complexo taxonômico e atribuição de nomes coerentes são necessários para facilitar o acesso a informação de pesquisadores e produtores sobre aspectos da biologia e cultivo de cada espécie.

1.2. CONCEITOS PROBLEMÁTICOS E HISTORIOGRAFIA DAS DITAS “OSTRAS DE MANGUE” DO GÊNERO *CRASSOSTREA*

A complexidade para definição de identidade das ostras *Crassostrea* no Atlântico está atrelada tanto à associação de nomes científicos ao termo subjetivo “ostras de mangue” e seus possíveis desdobramentos interpretativos, quanto aos regionalismos baseados na disjunção geográfica de espécimes.

Para o caso da associação do termo subjetivo “ostras de mangue” a algum nome científico, as ostras nativas brasileiras são reduzidas a um pequeno conjunto de fatores identitários putativos (distribuição, nicho ecológico ou morfologia, dados moleculares) separando-as ou juntando-as de acordo com crenças implícitas de grupos de taxonomistas, fato que exemplifica uma condição muito recorrente e reportada na taxonomia de *Crassostreinae* (SPENCER *et al.*, 2022).

Atualmente, a maior problemática na percepção das espécies de ostras sob termo subjetivo “ostras de mangue” é aquela que se baseia em morfologia e nicho ecológico sob a ótica do senso comum (eximindo-se do embasamento em tipos nomenclaturais e *opus principes*) (**Tabela 1**). Tal conceito constitui opinião generalizada que se apropria da ideia de tradição empírica, cujo tempo e a repetição lhe concederam foros de verdade (ARISTOTLE, 2006).

Tabela 1 – Conjunto de formas e tipos associados as ditas “ostras de mangue do gênero *Crassostrea* e suas características descritivas mais preponderantes

| Interpretação de “ostras do mangue” baseadas em distribuição e endemismo | | |
|--|--|--|
| <p>Forma de distinção de espécies de ostras é baseada em segregação regional de espécies. Anteriormente a confirmação genética da identidade de ostras no Brasil, houve a distinção entre bloco de “ostras do mangue” entre Caribe e Brasil proposta por Ranson (1967):</p> | | |
| <p><i>C. rhizophorae</i> vs. <i>C. brasiliana</i> Caribe // Brasil</p> | | |
| <p>Embora com o advento da identificação molecular essa visão tenha sido abandonada, nova revisão do gênero para o Brasil trouxe, de forma muito discreta, essa visão de endemismo de táxons brasileiros, mesmo sendo contrários aos dados filogenéticos (AMARAL; SIMONE, 2014):</p> | | |
| <p>“ostras do mangue menores” <i>C. rhizophorae</i> vs. <i>C. mangle</i> Caribe // Brasil</p> | <p>“ostras do mangue maiores” <i>C. gasar</i> (ou <i>C. tulipa</i> em Yankson(1999)) vs. <i>C. brasiliana</i> Oeste Africano // Brasil</p> | |
| Interpretação de “ostras do mangue” baseadas em ecologia e nicho | | |
| <p>Essa é uma visão pouco documentada, porém muito difundida subjetivamente entre taxonomistas de ostras do Brasil. A visão de que ecomorfotipos clássicos das ostras do Brasil apresentam uma certa identidade morfológica relacionada ao tipo de habitat em que os indivíduos se encontram. A partir dessa experiência sobre a vivência de ostras, houve o condicionamento pelos mesmos revisores do gênero a incorporação, em até certo ponto, dos tipos de ostras apontadas por R. Ihering (1940) e Salvador (1629):</p> | | |
| <p>“ostras de mangue” (ostras menores do mangue) <i>C. mangle</i></p> | <p>“ostras de fundo” (ostras maiores do mangue) <i>C. brasiliana</i> (<i>C. parahibanensis</i>)</p> | <p>“ostras da pedra” (ostras de ambiente de praia) <i>C. praia</i></p> |

A outra problemática que se verifica na identificação de ostras de mangue é aquela elencada na distribuição geográfica de espécimes como o fator mais determinante de distinção de táxons (**Tabela 1**). Nesses casos verifica-se que grupos de taxonomistas indicam, a partir de suas vivências, que as espécies constituídas dentro do seu domínio geográfico de atuação apresentam características distintas, e sugerem uma ideia de endemismo, segregando-as da identidade de suas espécies originárias.

A revisão de Ranson (1967), por exemplo, tentou fomentar na morfologia a distinção das ostras *Crassostrea*, mas fatalmente imbuíu categorias mais restritivas quanto a distribuição de suas espécies do que quaisquer outros critérios de distinção de espécies, aos quais considerou *C. rhizophorae* restrita a região do Caribe, *C. guyanensis nom. nudum* restritas do Nordeste

brasileiro até as Guianas, e *C. brasiliensis* no restante do litoral brasileiro austral até Santa Catarina. Pesquisadores posteriores simplesmente citam assumir tal conceito de espécies (*i.e.* AKABOSHI; PEREIRA, 1981; FERNANDES, 1975, que aqui considerou o nome *C. rhizophorae* para as ostras do nordeste em virtude de *C. guyanensis* não ser um nome possível), reconhecendo a dificuldade de criar outras abordagens.

De forma similar, há também pesquisadores recentes que supõem a ideia de uma possível segregação de espécies entre populações de *C. gasar* (OLUFEMI; BANGURA, 2019), com um apontamento intencional de separação distribucional, e possivelmente morfológica, entre *C. gasar* (atribuída para a região da Gâmbia) e *C. tulipa* (atribuída a região de Ghana) para a região do oeste africano (DIYIE *et al.*, 2023). Divergentemente, há indícios confirmativos de uma similaridade genética de 99,5% entre populações de *C. gasar* brasileiras e nigerianas com pequenas diferenças entre essas populações (AKINJOGUNLA; SOYINKA; PEDRO, 2023).

Mesmo que a definição atual das duas espécies de ostras brasileiras (*C. gasar* e *C. rhizophorae*) com ampla distribuição transcontinental seja proveniente de informações moleculares, e que até apresentam certas associações em maior ou menor grau com seu nicho ecológico (BOEHS; LUZ; DE ANDRADE, 2019; GALVÃO; PEREIRA; HILSDORF, 2013; IGNACIO *et al.*, 2000; LAZOSKI *et al.*, 2011), ainda se verifica o apego as definições problemáticas de espécies por taxonomistas.

Em revisão mais recente do gênero *Crassostrea* para o Brasil proposta por AMARAL; SIMONE (2014), embora os métodos e argumentos tentem apontar uma definição morfológica das espécies, suas conclusões apontam uma simples distinção de espécies através de apetrechos ecomorfológicos de senso comum. Nesse caso, os autores tratam suas definições através de uma seleção restrita de teorias sobre a plasticidade de cada espécie nativa de “ostra de mangue”, configurando *C. mangle* as ostras de mangue de menor tamanho, *C. brasiliana* as ostras de mangue de maior tamanho, e *C. praia* as ostras longas de regiões de praia ao sul do Brasil). Enquanto, para espécimes estrangeiros com conespecificidade genética com as espécies brasileiras confirmadas por filogenistas, prevaleceu a ideia de endemismo dos táxons brasileiros (*C. brasiliana* – Brasil vs. *C. gasar* – África; *C. mangle* – Brasil vs. *C. rhizophorae* - Caribe). Porém, argumentos morfológicos justificantes para essa última condição estão ausentes ou incompletos dada a falta de uma avaliação vasta envolvendo espécimes em diversas localidades externas ao Brasil, além da devida análise de publicações de estudos dessas localidades antes de se chegar a uma possível conclusão a respeito da sinonimização das espécies pelos critérios da morfologia ou da separação geográfica.

Embora haja o reconhecimento dessas incongruências na taxonomia de ostras por parte dos filogenistas, que apontam as análises genéticas como determinantes para estabelecimento confiável de identidade específica e suas relações interespecíficas (SALVI *et al.*, 2022; SALVI; MARIOTTINI, 2021), isso, por muitas vezes, não se fazem suficientes para que se tenha coesão entre pesquisadores malacólogos e de outras áreas afins que utilizam de outros critérios (morfologia, geografia ou nicho ecológico) para identificar e nominar espécies.

Aos taxonomistas discordantes de uma aplicação de nomes científicos apontados na filogenia do gênero *Crassostrea*, há sempre uma expectativa com relação identidade da ostra conforme sua forma, distribuição, gradiente de habitat que se apoiam em suas próprias convicções e que carregam consigo fragmentos relacionados as percepções de naturalistas anteriores que teorizavam explicações elementos da natureza sob visões utilitarista dos animais. E este é um problema, pois, tais elementos na construção da identidade de táxons são dados não cabíveis de uma descrição plenamente coesa e impassíveis de análise comparativa de espécies (SOKAL; SNEATH, 1963). Dessa forma, alguns dados provenientes de filogenistas ainda são por ora ignorados por insistência desses taxonomistas discordantes, mas também, por tais estudos não abordarem questões íntimas das quais se tratam as origens e fragilidades das concepções subjetivas que taxonomistas discordantes concebem, através de fenomenologia histórica com base nas observações naturais das ostras, a identidade e o conceito de espécies aplicados as ostras do gênero *Crassostrea* no Brasil. Surpreendentemente, os elementos que tratam da essencialidade histórica de observações naturalistas de ostras muito condicionam como os taxonomistas brasileiros interpretam as espécies de “ostras de mangue” ainda hoje.

1.3. ORIGEM DAS DITAS “OSTRAS DE MANGUE”

A melhor definição de ostras, sob a ótica de uma unidade de grupo natural, consiste no gênero de animais conchados neutros (atribuídos ao grupo Testacea; Bivalves por ARISTOTLE, 2006), imóveis, de conchas variáveis escabrosas a ásperas por fora, com aspecto pétreo (BUONANNI, 1681), lisas internamente, inequivalves e portadoras de carne substancial (ALDROVANDI, 1606; GESSNER, 1604; RONDELETTI, 1555).

Muito dos grandes naturalistas, embora pudessem visualmente identificar ostras, perdiam-se na transfiguração de suas observações à descrição biológica do animal devido à dificuldade em encontrar elementos traços para tal. Isso sucedeu principalmente na percepção da alta variabilidade das ostras, ao qual, para cada localidade, a população local atribuía uma condição sociológica associada um traço variante distinto ao qual lhes conferia alguma

identidade, constituindo, tais obras, grandes compilados de registros culturais. Algumas poucas observações atentavam sobre alguma distinção a nível biológico das ostras, e quando aparecem, estão maculados sobre a visão utilitarista das espécies quanto aos aspectos do seu habitat, cor e palatabilidade (BOSTOCK; RILEY, 1855; GALLO; GESSNER, 1611; MATON; RACKETT, 1804).

Retirando-se todas as denominações que apresentam fundamentos fenomenológicos de aspecto social das ostras, as primeiras distinções que retratam a caracterização inerentes do animal foram efetuadas a respeito de considerações de cunho ambiental ou nicho ecológico. Na obra de Plínio, por exemplo, ostras apresentavam critérios de separação conforme o habitat de ocupação: lodoso, arenoso ou rochoso (BELLOVACENSIS, 1624; BOSTOCK; RILEY, 1855). Outras denominações sob o quesito ecomorfológico apareceram posteriormente, em que se verificou a distinção das ostras de ambiente estuarinos aos quais naturalistas nomearam-na *Limnostrea* daquelas de ambientes marinhos sejam de concha lisa ou áspera (GESSNER, 1604; RONDELETII, 1555), além daquelas que viviam conjuntamente aos elementos vegetais (*Ostraceae annexa baculo* em ALDROVANDI, 1606; sendo que estas fomentaram a ideia da concepção de *Ostrea arborea* de Martin Lister em HUDDSFORD; LISTER, 1770).

A partir dessa valoração dos aspectos ambientais para a identidade das ostras, exploradores e naturalistas do Novo Mundo começaram a descrever, mesmo que inconscientes a tal condicionamento, as ostras brasileiras sob essa ótica.

Os primeiros relatos no Brasil já apresentavam a observação de ostras sob três categorias: aquelas que crescem no mangue, outras em rochas, e aquelas que crescem no lodo (em estuários) aos quais são maiores (SALVADOR, 1629). Ademais, essa visão sobre as ostras não era somente mera distinção das espécies, ela carregava consigo valores culturais, aos quais exploradores contavam que os indígenas lhes ensinaram a se alimentar de ostras de mangue aos quais crescem no galho das árvores evitando-se as graúdas do mar por apresentar melhor sabor e por não gerar doenças (LERY, 1585; PLATZMANN, 1872; THEVET, 1944). Mesmas observações quanto a melhor palatabilidade das ostras que crescem no mangue também foram relatadas para as Antilhas (Caribe) (DU TERTRE, 1667; LABAT, 1724), o que demonstra certa convergência na transferência de experiência entre naturalistas.

Invariavelmente, tais percepções também foram inconscientemente mantidas aos estudos mais modernos efetuados por taxonomistas clássicos. Embora não houvesse uma indicação correlata entre ostras de diferentes ambientes e nomes científicos, pois todas estavam sob o nome *Ostrea parasitica* (GMELIN, 1791) - nome proposto por H. IHERING (1907) às ostras brasileiras - R. IHERING (1940), sob a mesma visão dos antigos naturalistas, indicou a

percepção ecológica das ostras aos quais poderiam ser nomeadas de acordo com a localidade: “ostras de mangue”, “ostras da pedra” e “ostras de fundo (lodo)”. Ainda na mesma obra, R. IHERING (1940) indicou sugestivamente o nome *C. brasiliiana* àquelas ostras maiores de fundo lodoso, embora tenha tratado todas sob o nome *O. parasítica*.

Há de convir sobre a obra de R. IHERING (1940) a dubiedade conflituosa entre a percepção da vivência humana sobre a forma e utilidade na conceituação de espécies das ostras brasileiras de um lado, e, do outro, a visão taxonômica estanque que se baseia na indistinção morfológica plena das ostras, empenhando a ideia de um único grande táxon.

Elementos da percepção de que as ostras aparentemente carregam consigo identidades distintas baseada na vivência cultural das pessoas não foram transferidas através de conceitos metodológicos na qual perpassam a taxonomia morfológica. Tais elementos da taxonomia morfológica se atentam às avaliações de tipos nomenclaturais, *opus principes*, além de coleções próprias somadas àquelas depositadas em coleções históricas a procura de uma coesão material para suas postulações (MAYR, 1969), que na concepção da taxonomia do gênero *Crassostrea* no Brasil, alguns pesquisadores não propuseram essa forma de abordagem científica. E, a esses mesmos pesquisadores modernos convictos dessa visão cultural, não lhes foram ensinados essa postura com base em preceito de teorias consagradas, ao passo que sequer foram descritas em literatura para que, a qualquer tempo, sob a necessidade de confirmar suas convicções sobre a identidade das ostras, pudesse ser consultado materialmente e testado sob condições científicas. Julga-se possível que tais percepções de separação de táxons de ostras brasileiras por categoria ecológica advém da subjetividade fenomenológica dos taxonomistas de vanguarda que perpetuam a transferência dessa visão aos pupilos sob uma visão relacionada a autoridade científica, fazendo-os acreditar que as convicções de origem sobre a delimitação de táxons são plenamente empíricas. Essa transmissão do dito saber empírico proveniente desses especialistas são maculadas por suas próprias noções preconcebidas sobre a natureza de saber (BEJERANO *et al.*, 2023), que incluí nesse caso a concepção da vivência individual do sobre o saber relacionado às “ostras do mangue”, e podem estar distanciando novos pesquisadores de uma correspondência com a entidade de espécie de ostras no sentido real do que seria uma espécie válida conceitualmente.

Verifica-se que alguns malacólogos brasileiros subsequentes, de forma pulverizada e independente, consideraram essa separação de ostras em distintas espécies de acordo com o habitat e morfotipos. A divisão mais acentuada se verificou na tentativa da separação das ostras de mangue maiores (fundo) com aquelas menores (mangue) (MORRETES, 1949; SINGARAJAH, 1980), enquanto que a separação trina em “ostras de mangue”, “ostras de

fundo” e “ostras da pedra” (FAIRBRIDGE, 1976) é pouco documentada. Há de reconhecer, também, que, nessa época progressa a genética na distinção de espécies, ocorriam discussões entre esses taxonomistas e taxonomistas centralizadores a uma única unidade das ostras brasileiras (seguindo os conceitos de “lumpers” de acordo com FAURBY; EISERHARDT; SVENNING, 2016), cujo interesse era determinar se ostras brasileiras constituíam um ou mais espécies (ALVES, 2004).

O fato é que a reaproximação a esse posicionamento a respeito da identidade de ostras do gênero *Crassostrea* no Brasil por AMARAL; SIMONE (2014) que retratam a distinção de táxons mediadas por convicções de vivência com as ostras (“ostras de mangue” – *C. mangle*; “ostras de mangue (fundo)” – *C. brasiliiana*; “ostras da praia/pedra” – *C. praiia*) sequer constitui uma forma, por se tratar de uma idealização de táxons. Dessa forma, espécimes foram agrupados por critérios de semelhança morfológica e geográfica, acreditando que as categorias formadas representam diferentes espécies biológicas, assumindo um clássico conflito exemplificativo ao qual seria melhor tratado a nível de distinção de ecomorfotipos, uma categoria que não explicita uma identidade de espécie, mas um reconhecimento dos padrões formas, ao seguirmos os conceitos propostos por MAYR (1999). Essa subestimação da importância do conhecimento do polimorfismo para a circunscrição da espécie e a desconsideração de estudos genéticos para identidade de ostras abre condições para que estejamos identificando espécimes e não espécies propriamente ditas, remetendo a um dos clássicos erros na aplicação da taxonomia (BICUDO, 2004).

Normalmente, esses vícios relacionados à taxonomia de ostras seriam meramente ignorados, como as proposições de ORTON (1934) que realizou a descrição de *Monoeciostrea* e *Dioeciostrea*, além de aplicar epítetos específicos diferente de suas espécies originárias, ou LAWRENCE (1995) que em seu tempo propôs sinonimizar todas as espécies atualmente lotadas nos clados Crassostreinae, Saccostreinae e Striostreinae em *Crassostrea*. Fato é que resultados da revisão de AMARAL; SIMONE (2014) até meados de 2023 eram respaldados pela classificação autoritária e catálogo de espécies marinhas WORMS (MOLLUSCABASE, 2022), obrigando grupos de pesquisa a alterar o nome científico para conseguir publicar em periódicos, perpetuando conceitos errôneos a respeito das espécies de ostras envolvidas, sem a possibilidade de debate claro e plausível entre pesquisadores.

Essa posição fomenta dúvidas quanto a prospecção da atividade de ostreicultura e busca de parcerias tanto para grupos de pesquisa institucionais nacionais e internacionais (universidades), empresas públicas de direito privado afins (EPAGRI, EMBRAPA e outras), como para órgãos internacionais relacionados a produção de alimentos (FAO). Há inclusive um

reconhecimento de que não há uma base de dados concisa para a identificação de quais espécies de ostras compõem-se dentro dos recursos naturais dos mangues americanos, tão qual no oeste africano (CARNEY, 2016). Ademais, outros problemas estão vinculados aos muitos periódicos científicos e bancos de dados que assumem postura fidedigna a plataforma WORMS, contribuindo ainda mais para a segregação injustificada de espécies.

1.4. DIFERENÇAS E IMPLICAÇÕES AO DESENVOLVIMENTO DE TECNOLOGIAS DE CULTIVO DAS ESPÉCIES DE OSTRAS DE MANGUE

A identificação correta das espécies de ostras do mangue (*Crassostrea*) do Atlântico tem impacto direto no emprego de esforços e tecnologias apropriadas para a espécie alvo em cultivo, seja aquelas tradicionalmente identificadas como *C. rhizophorae* ou aquelas identificadas como *C. gasar*.

No Brasil, em que há ocorrência confirmada das duas espécies de ostras do mangue (*C. gasar* e *C. rhizophorae*), há uma notória preferência para o cultivo da espécie *C. gasar* a *C. rhizophorae* em virtude da sua maior taxa de crescimento e ao seu maior ganho em produção animal (LEGAT *et al.*, 2017b).

Porém, a falta de uma identificação molecular em estudos anteriores que abordavam o cultivo de *C. rhizophorae* (ou sinônimos), podiam estar se tratando de *C. gasar*. Muitas das suspeitas estão voltadas ao fato desses estudos tratarem ostras muito grandes (altura média das conchas > 60 mm) (BRANDÃO; BOEHS; SILVA, 2013; LIMA; VAZZOLER, 1963; NASCIMENTO; PEREIRA; SOUZA, 1980; SABRY; MAGALHÃES, 2005), pelo reconhecimento de dois padrões de crescimento distintos (lento e rápido) (PEREIRA; HENRIQUES; MACHADO, 2003), que incute a ideia de um cultivo das duas espécies de ostras de mangue em conjunto, ou pelo fato de não ter uma confirmação da espécie estudada (CARDOSO JUNIOR *et al.*, 2012).

Fato é que ambas as espécies de ostras de mangue do gênero *Crassostrea* exibem características fisiológicas distintas.

Reconhecidamente, *C. rhizophorae* é uma espécie de ocorrência preponderante e de recrutamento nas zonas intertidais mais salinas tanto no Caribe (BETANZOS-VEGA *et al.*, 2016; SIUNG, 1976 apud LITTLEWOOD, 1988; MATTOX, 1949) como no Brasil (BOEHS; LUZ; DE ANDRADE, 2019; GALVÃO; PEREIRA; HILSDORF, 2013; IGNACIO *et al.*, 2000). *C. rhizophorae*, embora tenha importância econômica limitada no Brasil, é uma espécie de bivalve tradicionalmente consumida no Caribe, apresentando mercado regional que reflete a

venda desse produto em Cuba e Jamaica, sendo também explorada por extrativismo em outras partes do Caribe como Venezuela, Colômbia e República Dominicana (LOVATELLI; SARKIS, 2011).

Houve por muito tempo a especulação do melhor método de cultivo de *C. rhizophorae* com o intuito de garantir maior rendimento no menor tempo possível, uma vez que práticas de cultivos em condições intertidais (entre variação de maré) e subtidais (sempre submersa) e eram deliberadamente aplicadas para essa espécie (LITTLEWOOD, 1988).

A partir dos resultados de teste de comparação de cultivo de *C. rhizophorae* em zonas intertidais e subtidais, evidenciou-se o melhor desempenho do cultivo dessa espécie para as zonas intertidais com tempos médios de exposição ao ar (LITTLEWOOD, 1988), sendo que é verificado grandes taxas de mortalidades em casos de submersão contínua e ininterrupta (NUÑEZ *et al.*, 2010).

O caso da espécie *C. rhizophorae* há uma correlação direta do gradiente vertical no local de cultivo e seu impacto quanto a suas taxas de assentamento e crescimento, sendo que a exposição ao ar por algumas horas do dia em zonas intertidais por influência da maré são fundamentais para o melhor desenvolvimento e produção da espécies, de forma análoga ao que foi verificado para o cultivo intertidal de *C. sikamea* (WANG *et al.*, 2020).

A outra espécie *C. gasar* (ou *C. tulipa*) é uma espécie tipicamente encontradas nas zonas subtidais dos mangues e estuários menos salinos, com ocorrência simpátrica com *C. rhizophorae* nos ambientes intertidais (BOEHS; LUZ; DE ANDRADE, 2019; GALVÃO; PEREIRA; HILSDORF, 2013) desde a Venezuela até o sul do Brasil (LAPÈGUE *et al.*, 2002) e, no caso da África ocidental, da Mauritânia até a Angola (CARPENTER; DE ANGELIS, 2016). A importância do cultivo dessa espécie é verificada no ambiente tropical do Brasil, onde cultivos ocorrem difusamente do Pará até Santa Catarina (LEGAT *et al.*, 2008) com fomento de projetos universitários (ver DE ANDRADE, 2016; MARTINS *et al.*, 2019; SAMPAIO *et al.*, 2019), pesquisas de empresas públicas do setor agropecuário e da pesca (ver LEGAT *et al.*, 2021; SUPPLY, 2022), por empresas privadas (IGARASHI, 2018; PEREIRA; KAFENSZTOK, 2020) e cooperativas e associações de produtores (CORRÊA; MÜLLER, 2016 - sendo neste caso um pouco mais direcionado ao cultivo de *M. gigas*; SAMPAIO *et al.*, 2019).

C. gasar na África Ocidental é uma espécie de importância econômica regional bem reconhecida (ZABI; LE LÉUEFF, 1992), sendo adequada para cultivo em massa em condições ambientais favoráveis em diversos países: Bênin (ADITE; SONON; GBEDJISSI, 2013), Congo (CAYRÉ, 1981), Gâmbia (MACFADYEN *et al.*, 2023); Ghana (CHUKU *et al.*, 2020), Nigéria

(ANSA, 2009), Senegal (DIADHIOU; NDOUR, 2017) e Serra Leoa (OLUFEMI; BANGURA, 2019). Apesar da procura do mercado e do potencial cultural das ostras, o seu cultivo quando este ocorre em alguns países costeiros da África Ocidental, a produção é em pequena escala (OSEI; YANKSON; OBODAI, 2022).

O cultivo de *C. gasar* é bem caracterizado e apresenta plasticidades associadas a possibilidade de cultivos tanto em ambientes estuarinos como também em locais tipicamente marinhos (BRUNETTO *et al.*, 2020; CAYRÉ, 1981; LOPES *et al.*, 2013). Evidentemente, por ser uma espécie mais bem associada aos climas equatoriais (RANSON, 1948), taxas de crescimento de *C. gasar* são maiores nos estuários amazônicos aos cultivos executados na região sul e sudeste (DAS CHAGAS *et al.*, 2021). Particularidades envolvendo o efeito da salinidade no crescimento dessa espécie são evidenciados principalmente nas fases iniciais de cultivo em que uma condição mais salina propicia um crescimento mais rápido das sementes e juvenis (DAS CHAGAS *et al.*, 2021; LOPES *et al.*, 2013). Algumas considerações para a região amazônica, onde estações secas e chuvosas são bem definidas, nos períodos chuvosos o incremento no crescimento das ostras é menor (DAS CHAGAS *et al.*, 2022) e isso pode estar ligado tanto a menor taxa de clareamento em salinidades mais baixas (SUTTON; YANKSON; WUBAH, 2012), como também a uma mudança fisiológica uma indução a maturação de indivíduos (PAIXÃO *et al.*, 2013).

Porém, como a espécie é preferencialmente de ocorrência em zonas subtidais, a escolha de técnicas e formas de cultivo de *C. gasar* impactam significativamente o seu crescimento. O cultivo de *C. gasar*, quando efetuado em sistemas flutuantes que sintetizam condições subtidais –desde que seja *off-bottom* (OSEI; YANKSON; OBODAI, 2022), seu desempenho é superior àqueles cultivados sob sistemas de cultivo caracteristicamente intertidais (LEGAT *et al.*, 2017a; MACEDO *et al.*, 2020).

No caso de *C. gasar*, vemos que, assim como analogamente descrito para outras ostras do gênero *Crassostrea* com maior eficiência de crescimento em cultivos totalmente imersos (KINGSLEY-SMITH; LUCKENBACH, 2008), a influência da exposição ao ar por um período de tempo pode limitar o seu crescimento como, em alguns casos, afetar taxa de sobrevivência de espécimes.

Independente das condições verificáveis para cada espécie de ostra de mangue (nesse estudo, delimitado entre *C. gasar* e *C. rhizophorae*, bem como seus respectivos sinônimos) sistemas de cultivo aplicados são diversos e não necessariamente são aplicados de acordo com as condições biológicas de cada espécie.

1.5. SISTEMA DE CULTIVOS E FORMAS DE EXTRAÇÃO APLICADOS AS ESPÉCIES DE OSTRAS DE MANGUE

Tradicionalmente, a exploração direta de bancos naturais para extração de ostras de mangue adultas pronta para venda ocorre em quase todas as ocupações costeiras do Atlântico como forma de conseguir uma proteína de origem animal e uma fonte de renda para populações ribeirinhas (BRUNETTO *et al.*, 2020; LOVATELLI; SARKIS, 2011; NASCIMENTO; PEREIRA; SOUZA, 1980; PEREIRA *et al.*, 2001; RAMOS; FERREIRA; DE MELO, 2013; SAMPAIO *et al.*, 2019), sendo que essa atividade na África ocidental é particularmente feita por mulheres (ANSA; BASHIR, 2007; DIAS; VASCONCELOS; CATARINO, 2022; MACFADYEN *et al.*, 2023; OLUFEMI; BANGURA, 2019; OSEI; YANKSON; OBODAI, 2020).

O cultivo de ostras de mangue do gênero *Crassostrea* depende da forma de obtenção de sementes que serão cultivadas nos sistemas de aquicultura. A forma mais barata de obtenção se dá através de coletores artificiais aos quais são amplamente utilizados na maioria dos países do Caribe e da África ocidental que possuem somente uma das espécies de ostra de mangue sem muitas preocupações (BAYONA; DAZA; OCHOA, 2007; BROWN, 2011; DIADHIOU; NDOUR, 2017; MAZÓN-SUÁSTEGUI *et al.*, 2017; WADE *et al.*, 1981).

Já a maioria dos cultivos brasileiros da ostra de mangue no ambiente tropical ocorre em áreas estuarinas e ainda depende da obtenção de sementes de ostras no ambiente natural por assentamento em coletores artificiais (CHRISTO *et al.*, 2016; FUNO *et al.*, 2015; GARDUNHO *et al.*, 2012; NALESSO *et al.*, 2008; OLIVEIRA *et al.*, 2018). Nesse caso, como existe a possibilidade de assentamento de outras espécies de ostras que não são alvo de cultivo intensivo como *C. rhizophorae* e *Talanostrea talonata*, esforços estão voltados na colocação de coletores em regiões de menor salinidade estuários entre a transição dos manguezais a mata atlântica/amazônica (CASTILHO-WESTPHAL, 2012) e no tempo do ano correto para obtenção de *C. gasar* (FUNO *et al.*, 2019; TURECK *et al.*, 2020). Dessa forma, estudos foram realizados no Brasil no intuito de verificar a distribuição das espécies ostras de mangue do gênero *Crassostrea* no ecossistema estuarino na possível determinação também de zonas de ocorrência exclusivas de *C. gasar* (BOEHS; LUZ; DE ANDRADE, 2019; FUNO *et al.*, 2019; GALVÃO; PEREIRA; HILSDORF, 2013; LOPES *et al.*, 2018; TURECK *et al.*, 2020). Uma das zonas conhecidas de captura exclusiva de sementes de *C. gasar* em coletores artificiais ocorre no município de Curuçá – PA (FUNO *et al.*, 2015), ao qual tem importância fundamental para a ostreicultura regional nos ambientes amazônicos (SAMPAIO *et al.*, 2019).

A obtenção de sementes de ostras de mangue *C. gasar* também pode ser feita através de produção em hatchery utilizando diversos sistemas de produção (indução a reprodução, larvicultura e assentamento em sistemas estáticos ou fluidizados), sendo essa tecnologia desempenhada tanto no Laboratório de Moluscos Marinhos da UFSC (SILVEIRA *et al.*, 2011; SUPLICY, 2022) como também na PRIMAR (RN) (IITEMBU *et al.*, 2023; PEREIRA; KAFENSZTOK, 2020).

No caso de *C. rhizophorae* a tecnologia para a produção de sementes de ostras é conhecida para alguns países caribenhos como Colômbia (BAYONA; DAZA; OCHOA, 2007), Cuba (RODRÍGUEZ; FRÍAS, 1992) e Trindade y Tobago (RAMPERSAD; AMMONS, 1992), sendo que nesses casos, não há certeza de uma continuidade dessa atividade. No caso da Venezuela, a produção em hatchery de sementes de *C. rhizophorae* ainda está presente na baía Mochima (GLEM *et al.*, 2020). O conhecimento quanto à produção de sementes de *C. rhizophorae* no Brasil é conhecida, porém somente aplicada a nível de desenvolvimento de estudos científicos (GOMES, 2019).

Quanto a produção em aquicultura das espécies de ostras de mangue, existem muitos sistemas de cultura utilizados nos mares do Atlântico que admitem diferentes níveis de interação entre os animais em cultivo e seu ecossistema circundante, e que por consequência apresenta vantagens ou desvantagens de acordo com a espécie alvo em cultivo (STRAND *et al.*, 2022). Os cultivos relacionados as ostras do gênero *Crassostrea s.s.* têm sido tradicionalmente associados a sistemas de cultivo no ambiente natural, sendo os principais aqueles denominados de suspensos fixos e flutuantes de superfície (STRAND *et al.*, 2022). Nesse presente estudo, utilizamos a classificação dos tipos de sistemas de cultivo de ostras de acordo com QUAYLE (1980).

O cultivo em sistemas flutuantes (raft) *long-line* para as ostras do mangue são aplicados em ambientes fundos com muita predominância no estado de Santa Catarina, seguindo etapas definidas de cultivo desde a utilização de caixas berçários, cestos de ostras e lanternas (BRUNETTO *et al.*, 2020). Outros sistemas envolvem travesseiros flutuantes também é bastante difundido para a produção de juvenis, tanto em Santa Catarina como em Sergipe (SUPLICY, 2022), além de sistema de mesas flutuantes realocáveis que propiciam melhores condições para a sobrevivência de animais em cultivo, sendo este sistema empregado nos estuários maranhenses (LEGAT *et al.*, 2021).

O cultivo fixos em mesas ou tabuleiro e racks com cordas, são um meio de cultivo simples utilizados em ambientes intertidais, sendo de baixo custo e bastante aplicado ao longo do Caribe (ANGELL, 1986; BAYONA; DAZA; OCHOA, 2007; BETANZOS-VEGA;

RIVERO-SUÁREZ; MAZÓN-SUÁSTEGUI, 2014; BROWN, 2011; LODEIROS *et al.*, 2011). Em diversos estuários tropicais do Brasil desde São Paulo até o Pará, a utilização sistemas fixos de mesas ou tabuleiros é bastante difundida (GALVÃO *et al.*, 2009; SAMPAIO *et al.*, 2019; STRAND *et al.*, 2022; SUPLICY, 2022), enquanto que nos países da África ocidental, verifica-se a utilização de racks com cordas na Gambia e em Ghana (CHUKU *et al.*, 2020; MACFADYEN *et al.*, 2023). No Pará, se verifica que algumas comunidades fazem a aplicação conjunta entre diversas formas de cultivo, utilizando-se mesa ou tabuleiro em ambientes mais rasos e lanternas flutuantes em *long-line* (SAMPALIO *et al.*, 2019).

O cultivo de fundo é pouco explorado para as ostras de mangue, sendo somente realizado em sedimento areno-lodoso na Ilha Rasa no Complexo Estuarino de Paranaguá (STRAND *et al.*, 2022; SUPLICY, 2022).

Em poucos casos verifica-se a construção de viveiros para a produção de ostras. Um destes casos ocorre na PRIMAR em um sistema de modelo integrado multitrófico (STRAND *et al.*, 2022) em que as ostras *C. gasar* são colocadas em travesseiros flutuantes atrelados ao *long-line* (BRABO *et al.*, 2017). Outro sistema de cultivo em viveiro é verificado próximo a laguna Nokoué em Benin em que as ostras *C. gasar* são acomodada em sistemas de tabuleiros em três profundidades distintas (AKÉLÉ *et al.*, 2022).

Esse panorama geral de como o cultivo tanto de *C. gasar* como de *C. rhizophorae* (e seus respectivos sinônimos) ocorre nessas regiões podem ser continuamente melhorados com as aplicações de tecnologias mais eficientes para o cultivo no ambiente de acordo com a particularidade de cada espécie de ostra de mangue e com as condições governamentais e sócio-econômicas possíveis.

Sugere-se também que estudos futuros, após o estabelecimento da identidade específica das ostras de mangue do gênero *Crassostrea*, visem calcular o índice de aptabilidade de habitat com base no conhecimento ecológico e fisiológico de cada espécie para que tenhamos uma indicação de locais propícios para uma gestão e produção eficiente para ostreicultura. A escolha por esses locais que promoverão maiores taxas de crescimento e sobrevivência das ostras devem levar em consideração fatores como temperatura, disponibilidade de alimento, salinidade, taxa de oxigênio dissolvido, concentração de sedimentos suspensos, e hidrodinâmica local (CHO *et al.*, 2012; SUPLICY, 2022).

1.6. SÍNTESE FINAL

Compreendendo a necessidade de uma determinação mais fidedignas dos táxons que compõem as ostras de mangue do Atlântico, faz-se necessário uma avaliação integrativa das ostras de mangue *Crassostrea* que envolvem as regiões dos Neotrópicos e da África ocidental. Dessa forma foi executada a análise de todas as facetas como: morfologia, ecologia, genética e taxonomia histórica, para que se gerem subsídios completivos aos trabalhos já realizados de filogenia das ostras *Crassostrea* e culminem no ajuste de nomes científicos e que disso convirjam diretrizes conjuntas na busca uma gestão condizente com a preservação desenvolvimento da ostreicultura dessas ostras.

2. OBJETIVOS

2.1. OBJETIVO GERAL:

Fazer uma avaliação integrativa das ostras de mangue do Atlântico envolvendo facetas como: morfologia, ecologia, genética e taxonomia histórica, para que se gerem subsídios aos trabalhos já realizados de filogenia das ostras *Crassostrea* e culminem no ajuste de nomes científicos encontrados no Brasil (*C. brasiliiana*, *C. gasar*, *C. mangle*, *C. parahibanensis*, *C. praia*, *C. rhizophorae*, *C. sp. sensu* Singarajah (1980), *C. tulipa*)

2.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS:

- Traçar a identidade das ostras *Crassostrea* que estão diretamente envolvidos com os ambientes de mangue, avaliando-se sua identidade molecular, ecologia, conchologia, anatomia e elementos históricos;
- Avaliar a identidade de *C. praia* e sua condição perante as demais ostras de mangue do gênero *Crassostrea*.

3. CAPÍTULO II - RELATO TAXONÔMICO HISTÓRICO E INTEGRATIVO DAS ESPÉCIES DE OSTRAS DE MANGUE NATIVAS DA COSTA AMERICANA DO ATLÂNTICO: UMA REAVALIAÇÃO DAS ESPÉCIES BRASILEIRAS DE *CRASSOSTREA*

Artigo publicado e no formato da revista Zoologischer Anzeiger, Volume 305, 17 de junho de 2023, 52-81. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2023.06.002>

Relato taxonômico histórico e integrativo das espécies de ostras de mangue nativas da costa americana do Atlântico: uma reavaliação das espécies brasileiras de *Crassostrea*

João Paulo Ramos Ferreira¹, Angela Puchnick Legat², Cristiano Lazoski³, Thais Brito Freire¹, Carlos Henrique Araújo de Miranda Gomes¹, Claudio Manoel Rodrigues de Melo¹

¹Laboratório de Moluscos Marinhos, Departamento de Aquicultura, Universidade Federal de Santa Catarina, Servidão Beco dos Coroas, 503, Barra da Lagoa, Florianópolis, Brasil.

²Embrapa Tabuleiros Costeiros, Avenida Beira Mar, 3250, Bairro Jardins, 49025-040, Aracaju, Sergipe, Brasil.

³Laboratório de Biodiversidade Genômica – Departamento de Genética, Instituto de Biologia, UFRJ, CCS, Bloco A, sala A2-103B, Ilha do Fundão, 21941-490, Rio de Janeiro, Brasil.

Correspondence: J.P.R. Ferreira; e-mail: joaopauloramosf@gmail.com

Resumo

A identificação de espécies nativas de ostras do gênero *Crassostrea* no Brasil é uma questão recorrente para especialistas. Estudos reconhecem a presença de duas espécies na zona litoral: *C. rhizophorae* e *C. gasar*. No entanto, outros nomes podem ser usados, como *C. mangle* para *C. rhizophorae* e *C. brasiliana* ou *C. tulipa* para *C. gasar*. Sabe-se que a identificação de táxons requer avaliação genética para a sua determinação precisa. Porém, as revisões anteriores propuseram algumas características morfológicas pelas quais cada espécie poderia ser identificada com precisão, levando a uma série de debates sobre o melhor modelo para a identidade das espécies. O objetivo deste estudo foi aplicar uma abordagem taxonômica integrativa às espécies nativas de manguezais de *Crassostrea* na costa brasileira para afirmar

os nomes corretos de espécies e construir descrições concisas. O rastreamento molecular das amostras cultivadas, juntamente com espécimes selvagens de *Crassostrea* coletados da costa brasileira, foi usado para confirmar a identidade morfológica dos táxons. As amostras selvagens foram tentativamente identificadas como *C. gasar* ou *C. rhizophorae* com base em revisões morfológicas anteriores. As análises de PCR-RFLP e DNA do rDNA mitocondrial do gene 16S mitocondrial de espécimes selvagens foram usadas para confirmar os táxons e reavaliar limites morfológicos e descrições das espécies. Por esse processo, confirmamos dois padrões nas análises de RFLP e sequência: *C. gasar* e *C. rhizophorae*. Avaliações morfológicas e anatômicas de 1.006 espécimes identificados confirmaram o polimorfismo inerente entre as espécies nativas, impedindo a identificação confiável da espécie pela morfologia unicamente. Uma exceção clara, no entanto, é encontrada para espécimes cuja altura da concha é superior a 110 mm com vista interna das válvulas de cor branca e sem uma cavidade umbonal, aos quais se ajustam a descrição de *C. paraibanensis*, sinônimo de *C. gasar*. As espécies *C. brasiliana* e *C. mangle* constituem-se sinônimos de *C. gasar* e *C. rhizophorae*, respectivamente. *C. tulipa* representa uma espécie desconectada de qualquer espécie de ostras descrita de mangue dos mares do Atlântico. Descrições conchológicas e anatômicas de ambas as espécies foram aprimoradas para incluir a variabilidade encontrada.

Palavras-chave: polimorfismo da concha, taxonomia integrativa, marcador de DNA mitocondrial 16S, PCR-RFLP.

3.1. INTRODUÇÃO

O gênero *Crassostrea* foi descrito pela primeira vez por (Sacco, 1897). Atualmente, compreende nove espécies (Moluscabase, 2022) distribuídas dos trópicos aos subtropicais dos mares marinhos ou salobros do Atlântico. O gênero é marcadamente caracterizado pela ausência de denticões próximos ao umbo, uma característica morfológica compartilhada com os táxons de origem indo-pacífica aninhados em *Magallana* Salvi e Mariottini (2017) ou *Talanostrea* Li e Qi (1994), compreendendo a subfamília Crassostreinae.

Atualmente, uma classificação sistemática de Crassostreinae está em discussão. Análise filogenética de Ostreidae, envolvendo uma combinação de conjuntos de dados de DNA mitocondrial e nuclear, demonstrou *Crassostrea s.l.* como parafilético desde que *Talanostrea* foi aninhado dentro dele (Salvi e Mariottini, 2017). Segregação do gênero em *Crassostrea s.s.* (Clade Atlântico) e *Magallana* Salvi e Mariottini (2017) (clado indo-pacífico) foram propostos para refletir a monofilia do grupo e representar a diversidade evolutiva de Crassostreinae (Salvi e Mariottini, 2021). Esses três gêneros filogeneticamente distintos não podem ser morfológicamente separados do gênero mais amplo *Crassostrea* (+ *Talanostrea*), que levou os especialistas em ostras a argumentar a favor da manutenção de *Crassostrea s.l.* em seu status conservado como gênero monofilético (Backeljau, 2018; Bayne et al., 2019, 2017; Li et al., 2021). Uma classificação subgenérica de *Crassostrea s.l.* foi proposta como uma tentativa de manter o

aspecto conservador mais amplo do gênero, refletindo sua divergência evolutiva filogenética, evitando assim quaisquer "mudanças disruptivas" na taxonomia (Sigwart et al., 2021). No entanto, embora a maioria dos táxons de ostras não possa ser identificada apenas com base na morfologia, levando à identificação incorreta até o nível da subfamília (Salvi e Mariottini, 2021), o gênero *Magallana* está bem enraizado em uma base científica e cumpre todos os critérios de nomeação taxonômica propostos (Salvi et al., 2022; Spencer et al., 2022; Willan, 2021).

No Brasil, duas espécies nativas de ostras de mangue pertencentes a *Crassostrea*, *C. rhizophorae* e *C. brasiliana*, foram confirmadas por análise molecular (Ignacio et al., 2000). No entanto, desde a confirmação genética de conspecificidade entre *C. brasiliana* Lamarck (1819) e *C. gasar* Dautzenberg (1891) – espécie do oeste africano - (Lapègue et al., 2002; Lazoski et al., 2011), estudos brasileiros recorrem deliberadamente a escolha de um desses nomes científicos com ou sem base em critérios taxonômicos.

Um padrão semelhante ocorre com a identidade das espécies de ostras de mangue da África Ocidental, *C. tulipa* Lamarck (1819) e *C. gasar* (ver Tabela 1 de Yankson, 1999), criando um complexo que inclui ambos os nomes e *C. brasiliana* (ver Tabela 1 de Sekino et al., 2015). A primeira aparição de *C. tulipa* como nome correto na designação de espécimes da Costa Atlântica de ambos os continentes ocorreu apenas no compêndio de bivalves (Huber, 2015). Uma citação posterior de *C. tulipa* na zona costeira da Amazônia brasileira (Das Chagas et al., 2019) apenas gerou ainda mais complexidade à identificação de espécies de ostras na costa atlântica devido à falta de consistência nos nomes de espécies.

Um guia de revisão para o gênero *Crassostrea* no Brasil foi feito por Amaral e Simone (2014) baseando-se apenas em dados morfológicos e anatômicos conceituais de ostras sem identificação molecular prévia. No entanto, como a delimitação de espécies no gênero ocorre quase exclusivamente na interface da genética populacional e filogenia (Reece et al., 2008), a identificação de espécies de *Crassostrea* através apenas da morfologia é propensa a erro. Nessa revisão, os autores identificaram quatro espécies em *Crassostrea*: *C. brasiliana* (uma espécie considerada à parte de *C. gasar*), *C. mangle* Amaral e Simone (2014), uma espécie segregada de *C. rhizophorae* (Guilding, 1828), com distribuição apenas no Brasil, *C. gigas* Thunberg (1793) e *C. praia* Ihering (1907).

Como consequência da atribuição nomenclatural dos nomes de espécies por todos os autores anteriores, as ostras dos manguezais do Atlântico parecem compreender um grupo de cinco espécies (*C. brasiliana*, *C. gasar*, *C. mangle*, *C. rhizophorae* e *C. tulipa*), resultando em um complexo nomenclatural. Assim, é necessário reavaliar as características históricas, morfológicas e moleculares dessas espécies com base em seus nomes sob os preceitos de uma

taxonomia integrativa (Padial et al., 2010) para estabelecer uma afirmação confiável sobre sua identidade.

Neste estudo, pretendemos avaliar espécimes identificadas geneticamente do gênero *Crassostrea*, tanto coletadas ao longo da costa brasileira, como provenientes de cultivo para o estabelecimento de uma descrição concisa de espécies, abrangendo maior espectro das conformações morfológicas da concha possível. Além disso, avaliaremos a identidade de *C. tulipa* em relação à taxonomia de *C. gasar*, bem como à identidade de *C. mangle* em relação à taxonomia de *C. rhizophorae*, para determinar a correlação real entre os táxons e certificar o nome mais preciso para as espécies de ostras de mangue do Atlântico.

3.2. MATERIAIS E MÉTODOS

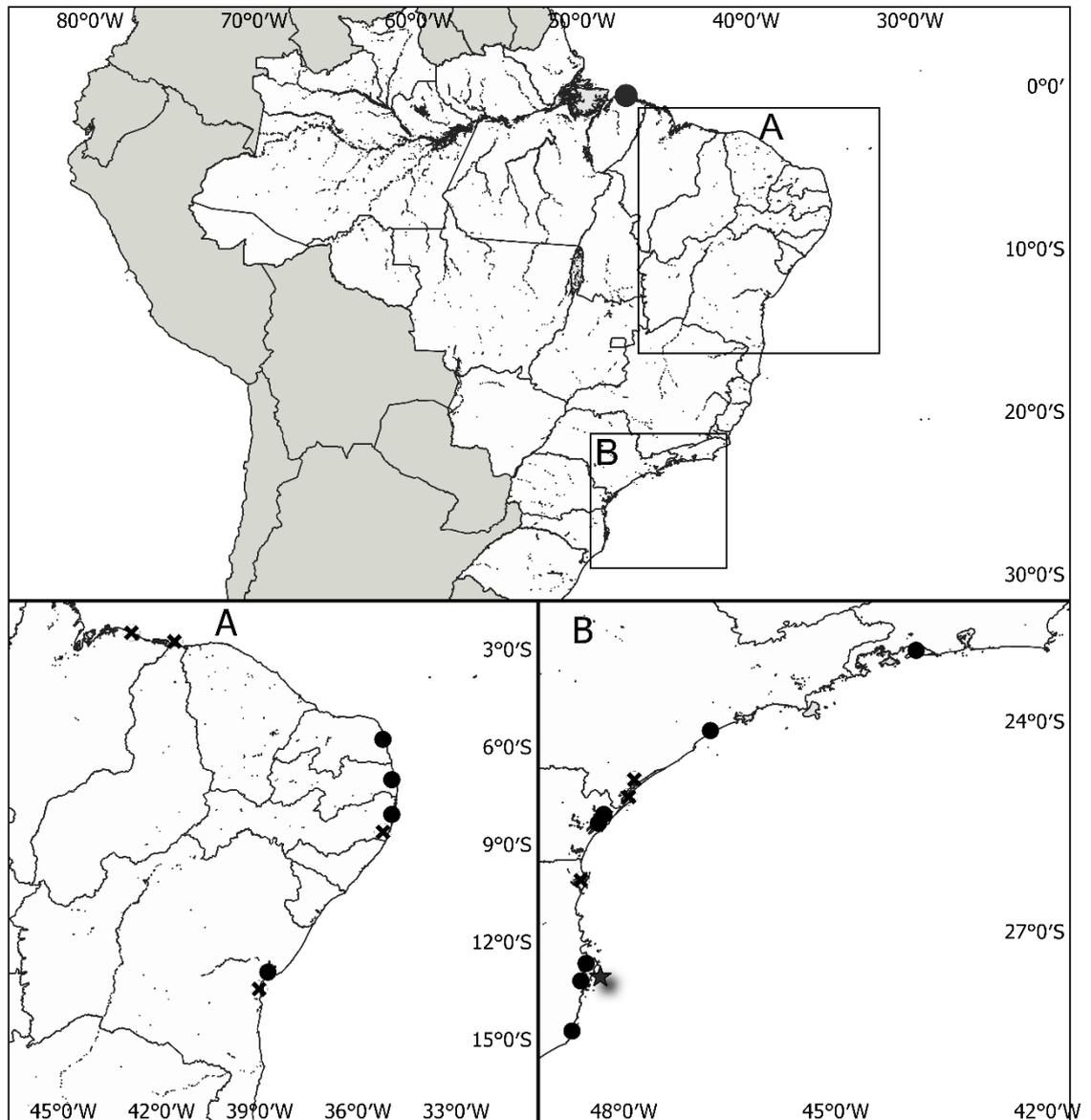
3.2.1. Amostras de ostras

A avaliação taxonômica do gênero *Crassostrea* foi realizada usando espécimes cuja identificação genética foi realizada em estudos anteriores por Ignacio et al. (2000), Melo et al. (2010) e Lazoski et al. (2011) (n = 460), bem como amostras cultivadas do Laboratório de Moluscos Marinhos (LMM) (n = 124). Além disso, as ostras selvagens de *C. gasar* e *C. rhizophorae* com altura mínima da concha de 20 mm foram amostrados ao longo das áreas de mangue brasileiras (**Tabela 1, Figura. 1**).

Tabela 1 – Amostras de ostras de mangue nativas avaliadas no presente estudo e suas origens, juntamente com métodos aplicados para confirmar a identidade das espécies. Todos os espécimes foram submetidos a uma análise conchológica. *= conjunto de amostras analisadas anatomicamente. LMM = Laboratório de Moluscos Marinhos.

| Origem das ostras | Localização avaliada (n) | Método de identificação |
|---------------------------------|---|---|
| Coleção de cultivo | Santa Catarina, LMM (n=124) * | Espécimes já são geneticamente identificados, pois compõem o banco de reprodutores do LMM |
| Registros de estudos anteriores | Pará (n=12), Rio Grande do Norte (n=60), Paraíba (n=70), Pernambuco (n=24), Bahia (n=20), Rio de Janeiro (n=45), São Paulo (n=14), Paraná (n=201), Santa Catarina: Sambaqui, Caieira e Molhes de Laguna (n=34). | Ostras foram previamente sequenciadas nos trabalhos de Ignacio et al. (2000), Melo et al. (2010) e Lazoski et al. (2011). |
| Presente estudo | Maranhão (n=87), Piauí (n=57), Pernambuco (n=140), Bahia (n=50), São Paulo (n=3), Santa Catarina: São Francisco e Araquari (n=65). | Identificadas a partir de diagnose PCR-RFLP proposta por Pie et al. (2006), além de validação por sequenciamento efetuado por Melo et al. (2010) e Lazoski et al. (2011). |

Figura 1 - Mapa indicando áreas de amostragem de ostras: círculo preto - ostras de mangue de estudos anteriores; X – ostras manguezais coletadas para este estudo; Estrela - coleção cultivada do LMM.



Todas as amostras foram identificadas usando critérios morfológicos e submetidas a uma análise de identificação de espécies moleculares para avaliar a aptidão de caracteres morfológicos na delimitação das espécies de *Crassostrea*, bem como na descrição da espécie.

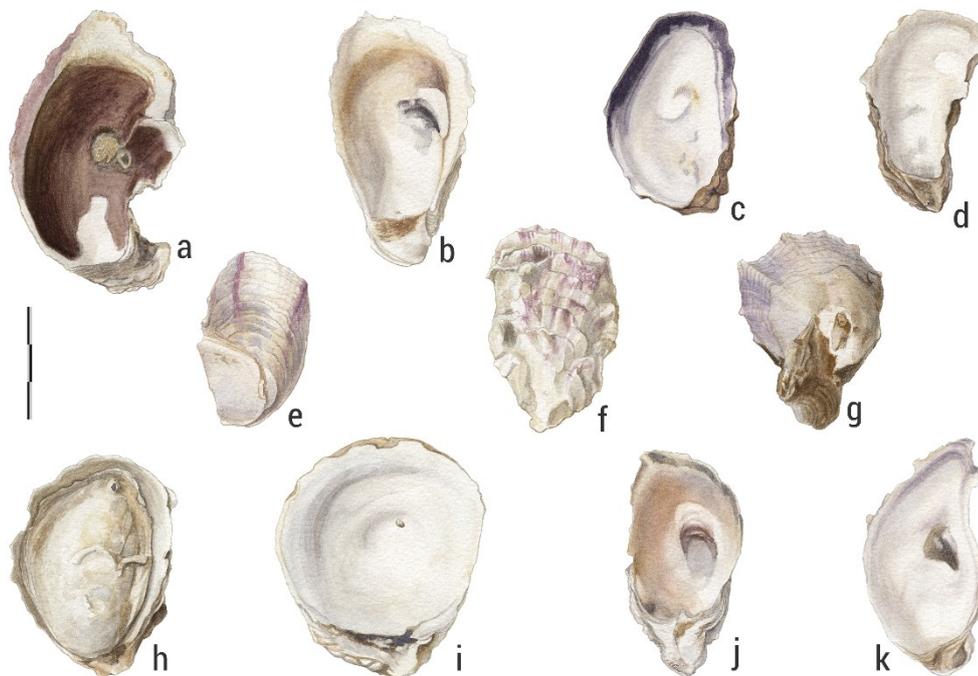
3.2.2. Análise morfológicas

Todas as amostras de *Crassostrea* selvagens foram tentativamente identificadas como *C. gasar* (= *C. brasiliiana*) e *C. rhizophorae* s.l. (*C. rhizophorae* e *C. mangle*) com base nos critérios de Amaral e Simone (2014) e na descrição macroscópica das conchas.

Medições de conchas de ostras com ambas as valvas ajustadas foram realizadas para avaliar a altura (SH), o comprimento (SL) e a largura (SW), de acordo com Galtsoff (1964). A

altura da valva da concha direita (RVH) e a altura do Branchitellum (BR; **Figura 2**) foram medidas, enquanto que na valva esquerda, a altura da cicatriz muscular (MSH), o comprimento da cicatriz muscular (MSL), a altura de umbo (UH), o comprimento umbo (UL), a altura de cavidade umbonal (UCH), a profundidade da cavidade umbonal (UCD) foram medidos. As razões SH/SL, RVH/SH, UH/SH e UCD/UH também foram avaliados. A terminologia usada para medições de conchas foi adaptada de Carter et al. (2012) e as conchas foram medidas usando uma pinça digital com uma precisão de 0,1 mm.

Figura 2 - Aspectos concológicos da valva esquerda. Cor interna: A - (roxa), B - (levemente pigmentado), C e D - (branco); Cor da margem interna: C - (roxo), D - (branco); Ornamentação externa das conchas: E e G - (escalas mescladas, "G" com costas longitudinais), F - (escalas imbricadas); Projeção conspícua da valva da esquerda: H - (Branchitellum). Cor da cicatriz muscular adutor: I - (branco), J - (levemente pigmentado), K - (roxo). Escala; 10 mm. Ilustração baseada em ostras de mangue coletadas neste estudo, executada por Leandro Lopes de Souza.



As conchas foram separadas de acordo com seu formato (SF): alongado, elipsóide, obovado e circular (**Figura 3**). A forma da valva direita (RVF) foi dividida em três categorias: cimbiforme, tortuosa ou plana. As medidas de BR foram atribuídas em quatro categorias: Ausente (Br = 0 mm), breve ($Br/Sh \leq 0,10$), evidente ($0,10 < Br/Sh < 0,18$), proeminente ($Br/Sh > 0,18$). As cores da concha de ambas as válvulas (cor da valva direita, RVC; cor da valva esquerda, LVC) foram analisadas e atribuídas a certas cores categóricas (valva direita: esbranquiçado, amarelado e acastanhado; valva esquerda: esbranquiçado, branco com listras roxas, amarelado, e acastanhado; **Tabela 2, Figura 4**). A categoria de cavidade umbonal (UCC) foi considerada rasa ($UCD/UH < 0,4$) ou profunda ($UCD/UH \geq 0,4$), adaptado de Amaral e

Simone (2014). As ornamentações externas da concha (SOO) foram classificadas de acordo com suas projeções do periostraco (escalas mescladas e escalas imbricadas; **Figura 2**). A cor interna das conchas (cor interna: IC; cor da margem interna: IMC) foi adaptada de Amaral e Simone (2014: interna: branca, levemente pigmentada e roxa; margens: branco e roxo; **Figura 2**), bem como a forma da cicatriz do músculo adutor (MSF: alongada, ovada e reniforme) e cor (MSC: branca, fracamente pigmentada e roxa; **Figura 2**).

Figura 3 - Formatos de concha: a - (circular), b - (obovado), c - (elipsóide), d - (alongado). Escala: 10 mm. Ilustração de Leandro Lopes de Souza.

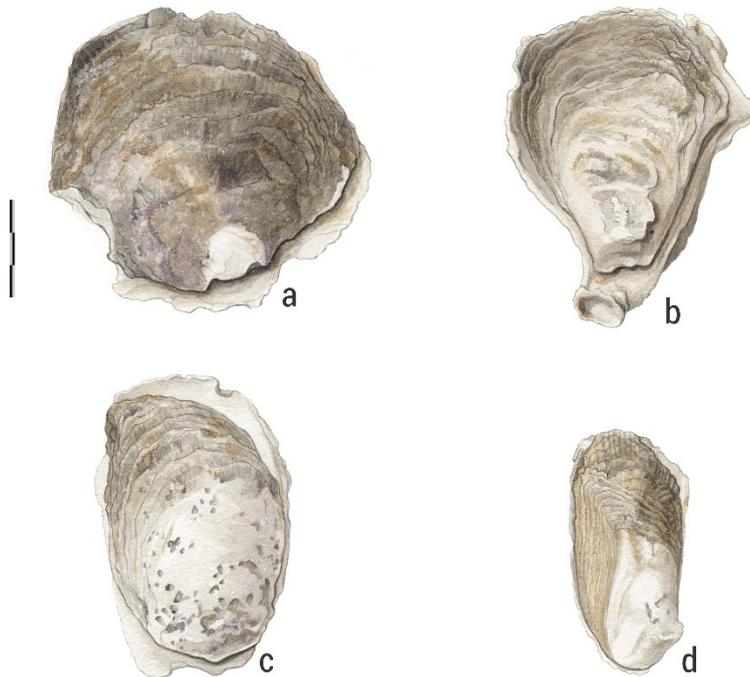
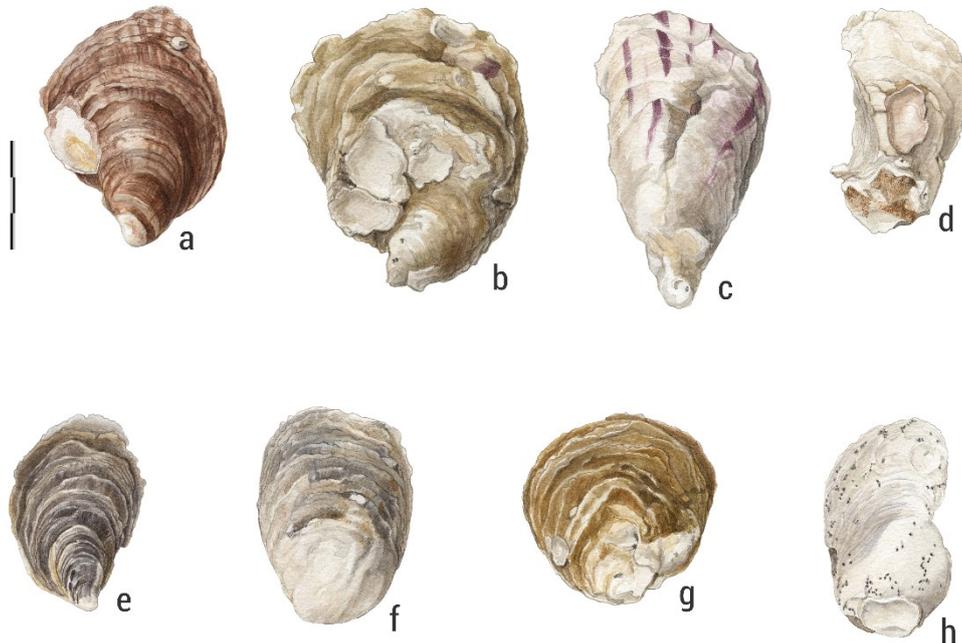


Tabela 2 - Caracterização de cores de conchas avaliadas para as espécies de ostras de mangue coletadas no Brasil.

| Coloração de concha | Esbranquiçado | Branco com listras roxas | Amarelado | Acastanhado |
|---------------------|---|---|---|---|
| RVC | 1.Wht – Branco puro ou com algumas manchas ou listras roxas | --- | 2.Ylw – amarelo, bege ou ouro, às vezes com manchas roxas (Cor mencionada na <i>opus principes</i> de <i>C. rhizophorae</i>) | 3.Bwn – marrom claro a escuro, às vezes esbranquiçado perto do umbo |
| LVC | 1.Wht – Branco puro | 2.WP - Cor mencionada na <i>opus principes</i> de <i>C. rhizophorae</i> | 3.Ylw | 4.Bwn |

Figura 4 - Faixa de cores da concha. Valva esquerda: a - (acastanhado; Bwn), b - (amarelado; Ylw), c - (branco com listras roxas; WP), d - (esbranquiçado; Wht); Valva direita: E e F - (acastanhado; Bwn), G - (amarelado; Ylw), H - (esbranquiçado; Wht). Escala: 10 mm. Ilustração de Leandro Lopes de Souza.



Um teste t de permutação não paramétrico ($p < 0,05$) foi aplicado a toda a concha (SH, SL, SW, SH/SL, RVH/SL, SF, RVF E SOO), umbo (UH, UL, UCD, UCC, UCD/UH e UH/SH), cicatriz do músculo adutor (MSH, MSL e MSL/SL) e medições do Branchitellum. A associação de cores conchológicas para *C. gasar* e *C. rhizophorae* foram visualizadas usando um gráfico em mosaico com sombreamento residual. A independência condicional entre espécies, LVC e RVC; espécies, MSF e MSC; espécies, IC e IMC foram submetidas a um teste do qui-quadrado para independência com base na distribuição de permutação ($p < 0,05$) usando o pacote *vcd* (Meyer et al., 2006). Todas as análises foram realizadas usando o software RSTUDIO (RSTUDIO Team, 2022).

Estruturas anatômicas com relevância taxonômica (arranjo de tentáculos, coração acessório e reto) foram descritas de acordo com Carreon (1969), Evseev et al. (1996) e Amaral e Simone (2014).

Fotografias das amostras de ambas as espécies foram tiradas para demonstrar sua variabilidade morfológica e gama de formatos.

3.2.3. Análises moleculares

O tecido muscular adutor foi extraído de ostras selvagens frescas usando uma faca e armazenadas em microtubos contendo 95% de álcool até que as análises moleculares fossem

realizadas. O DNA total foi purificado usando um protocolo CTAB modificado (C. M. R. Melo et al., 2010).

A amplificação de uma região de 530 pbp do gene 16S rDNA foi realizada usando os iniciadores 16.ar (5' - CGC CTG TTT ATC AAA AAC AT - 3') e 16s.br (5' - CCG GTC TGA ACT ATC ACG T - 3') (Kessing et al., 1989). A reação em cadeia da polimerase (PCR) foi realizada em um termociclador (Sprint), de acordo com Melo et al. (2010). As reações de PCR utilizaram 10 ng de DNA de modelo, 1 unidade de polimerase Taq (GE Life Sciences), 200 µm de cada um dos quatro DNTPs, 200 nm de cada iniciador e 1,5 mm de mgcl2 em 20 µl de 1 x pCR (500 MM KCl, 15 mm mgcl2, 100 mm Tris HCl, pH 9,0, GE Life Sciences).

O produto 16S rDNA PCR foi digerido com HAEIII (Gibco-BRL) para revelar padrões de RFLP específicos de espécies. As reações de restrição foram realizadas a 37 ° C por 4 h, conforme recomendado pelo fornecedor, usando 5 µl de produto de PCR. Fragmentos de RFLP de amostras de ostras selvagens e amostras de controle para *C. gasar* e *C. rhizophorae*, bem como a escada de DNA de 100 pb, foram visualizados em géis de agarose a 2% manchados com brometo de etídio sob luz UV e gravados com uma câmera digital. A diferenciação de espécies de crassostrea foi realizada usando um sistema de diagnóstico PCR-RFLP proposto por Pie et al. (2006).

Os procedimentos de amplificação e sequenciamento de DNA foram descritos em Melo et al. (2010) e Lazoski et al. (2011) em cinco amostras de ostras correspondentes a 3 *C. gasar* (*C. gasar* de conchas de complexos de *Crassostrea*, *C. parahibanensis*, *C. sp. sensu* Singajah (1980)) e 2 *C. rhizophorae* (*C. rhizophorae* e *C. mangle* com morfologia de acordo com Amaral e Simone (2014)). As seqüências foram depositadas no GenBank. Além disso, oito amostras de ostras analisadas neste estudo foram sequenciadas em estudos anteriores (quatro *C. rhizophorae* e quatro *C. gasar*: números de acesso FJ717606-FJ717607, Lazoski et al., 2011; FJ478027-FJ478032, C. M. R. Melo et al., 2010). Além disso, seqüências de *C. rhizophorae*, *C. gasar/brasiliiana*, *C. virginica*, e as espécies de grupos externos *Magallana gigas* e *Talonostrea talonata* foram obtidos do GenBank e incluídos em análises filogenéticas (números de acesso AJ312937, AJ312938, Lapègue et al., 2002; DQ839413, DQ839414, DQ839415, Pie et al. (2006); KC429253, Sharma et al., 2013; EF473271, EF473279, EF473280, Varela et al., 2007).

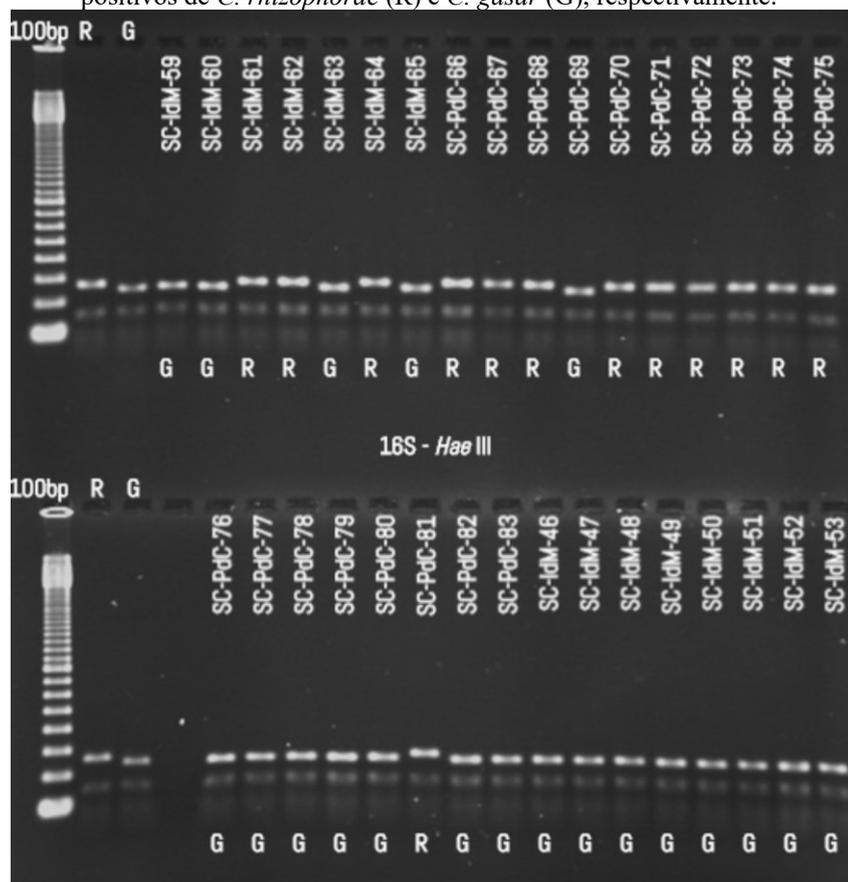
As seqüências foram alinhadas usando o programa de alinhamento múltiplo BIOEDIT Versão 7.2.5 (Hall, 1999), e os alinhamentos foram confirmados através da inspeção visual. As análises filogenéticas foram realizadas usando o software Mega 11 (Tamura et al., 2021). Para análise de união de vizinhos (NJ) (Saitou e Nei, 1987), a divergência da seqüência entre pares de populações foi calculada usando distâncias de 2 parâmetros de Kimura (Kimura, 1980).

3.3. RESULTADOS

3.3.1 Análise PCR-RFLP

Foram avaliados 1,006 espécimes de *Crassostrea* no presente estudo, 437 indivíduos de *C. gasar* e 569 de *C. rhizophorae*. As amostras de ostras de mangue selvagem testadas para PCR-RFLP (n = 402) mostraram aproximadamente 230 pb, correspondentes a *C. gasar* (n = 194) e 260 pb, correspondentes a *C. rhizophorae* (n = 208) (**Figura 5; Material Suplementar 1**).

Figura 5 - Padrões de comprimento de fragmento de restrição de espécies de ostras de mangue de *Crassostrea* do Brasil baseado na digestão de HaeIII de fragmentos 16S rDNA. Pista 1: escada de DNA de 100 pb. Pista 2 e 3: Controles positivos de *C. rhizophorae* (R) e *C. gasar* (G), respectivamente.

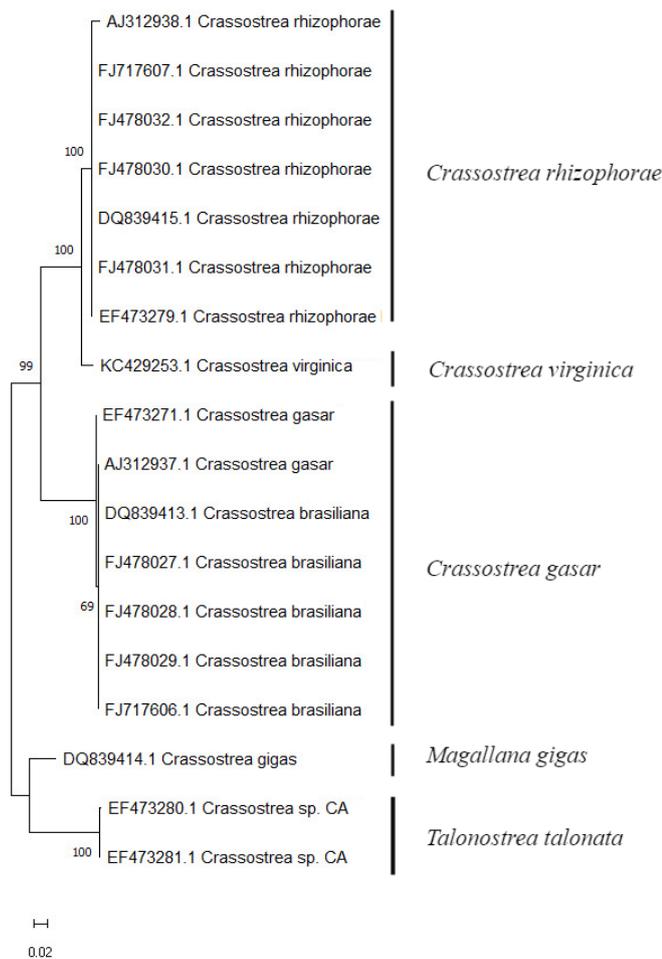


3.3.2. Análise de sequenciamento de DNA

A árvore filogenética de NJ mostrou a monofilia das três principais espécies de *Crassostrea* correspondentes a *C. gasar*, *C. rhizophorae* e *C. virginica*. Espécimes de *C.*

rhizophorae analisados neste estudo mostram correspondência de sequência de 99 a 100% com a sequência de *C. rhizophorae* obtida no Genbank. Os espécimes de *C. gasar* analisados neste estudo mostraram 100% de correspondência com a sequência de *C. gasar/brasiliana* obtida do GenBank (**Figura 6**). O suporte nodal foi avaliado através de 1.000 réplicas de bootstrap.

Figura 6 - Cladograma do método de união de vizinhos para o gênero *Crassostrea* baseado no 16S rRNA, usando *Magallana gigas* e *Talonostrea talonata* como grupos externos. Ostras usadas neste e estudos anteriores foram identificadas por números de acesso do GenBank.



3.3.3 Dados morfológicos

A revisão anterior do gênero utilizou aspectos morfológicos de conchas e anatomia de espécimes de ostras (Amaral e Simone, 2014), incluindo a cavidade umbonal, a cor interna das valvas e suas margens, formas de cicatriz, cor e coração acessório. No entanto, isso não resultou na identificação confiável dos táxons. Espécimes de *C. gasar* e *C. rhizophorae* identificadas pelos métodos anteriores exibiram um contínuo que abrange todos os estados de caracteres para todos os aspectos morfológicos usados para identificação de espécies.

Assim, foi realizada uma abordagem taxonômica integrativa, utilizando critérios moleculares para identificação de espécies com análise morfológica adicional de amostras de ostras de mangue para descrever seus aspectos biológicos e ecológicos.

Embora a simples identificação de espécies permaneça difícil, com algumas exceções apresentadas na chave de identificação, o padrão das morfologias conchológicas de *C. gasar* e *C. rhizophorae* são claramente diferentes. *C. gasar* constitui a maior ostra nos estoques naturais, refletido nos valores mais altos de SH, SL, SW, sendo mais redondos que *C. rhizophorae*, apresentando valores mais baixos na proporção SH/SL, mesmo que SF de espécimes seja amplamente distribuído entre as espécies de ostras de mangue (**Figura 7**). Todos os aspectos da cor da concha foram encontrados em ambas as espécies. Porém, houve uma correlação positiva entre o RVC acastanhado com LVC esbranquiçado ou acastanhado para *C. gasar*, e, no caso de *C. rhizophorae*, fortes correlações positivas foram encontradas para o RVC amarelado e o LVC branco com faixas roxas ou amarelado, ou ainda entre RVC e LVC esbranquiçados (**Figura 8**).

Figura 7 - Média (\pm desvio padrão) das medições conchológicas (SH: altura das conchas, SL: comprimento das conchas, SW: profundidade das conchas, SH/SL: razão entre altura e comprimento das conchas, RVH/SH: razão entre a altura da valva direita e a altura da concha) das espécies de ostra *Crassostrea*. Frequência de indivíduos de *C. gasar* e *C. rhizophorae* para cada categoria de SF ($p < 0,05$).

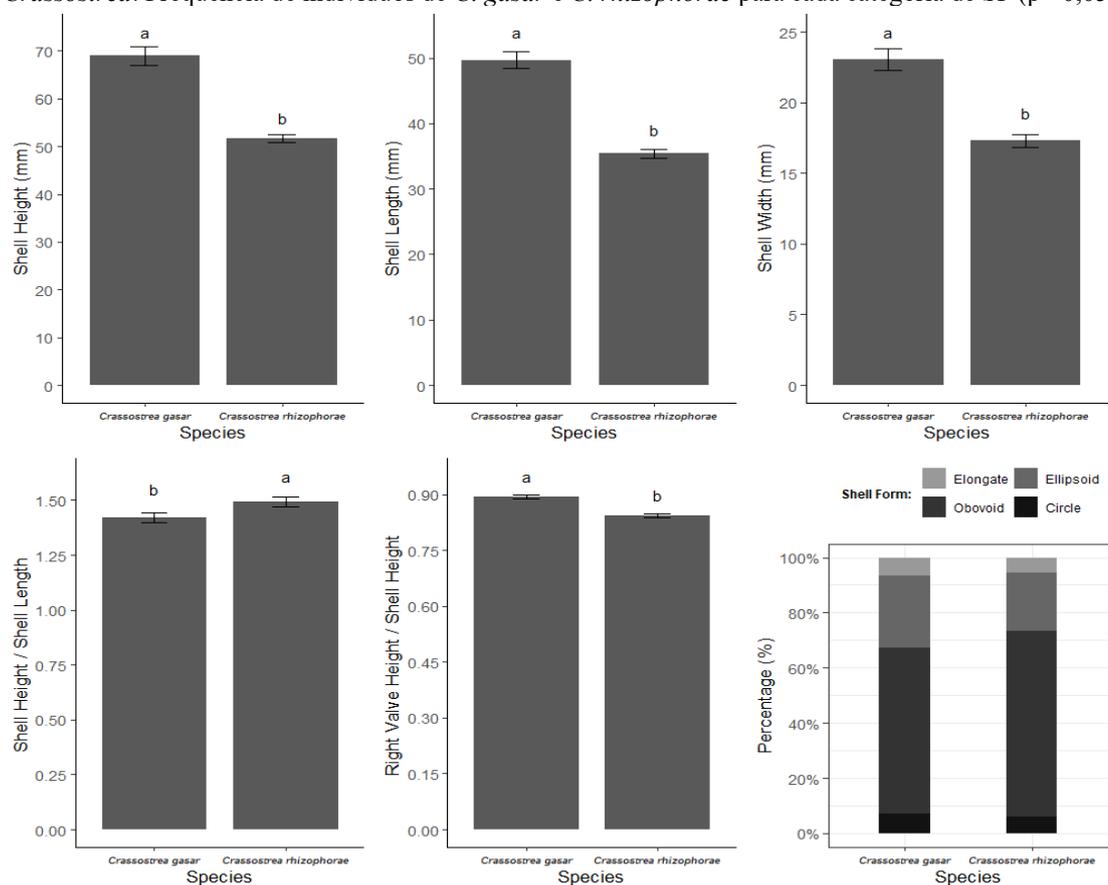
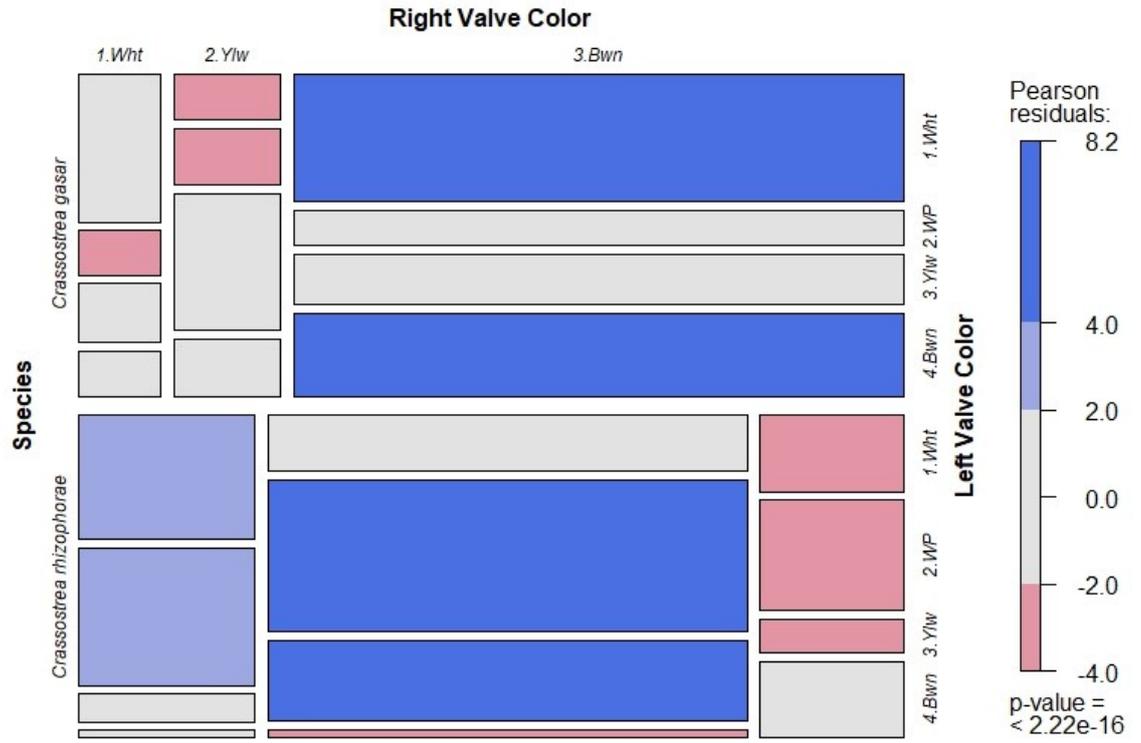
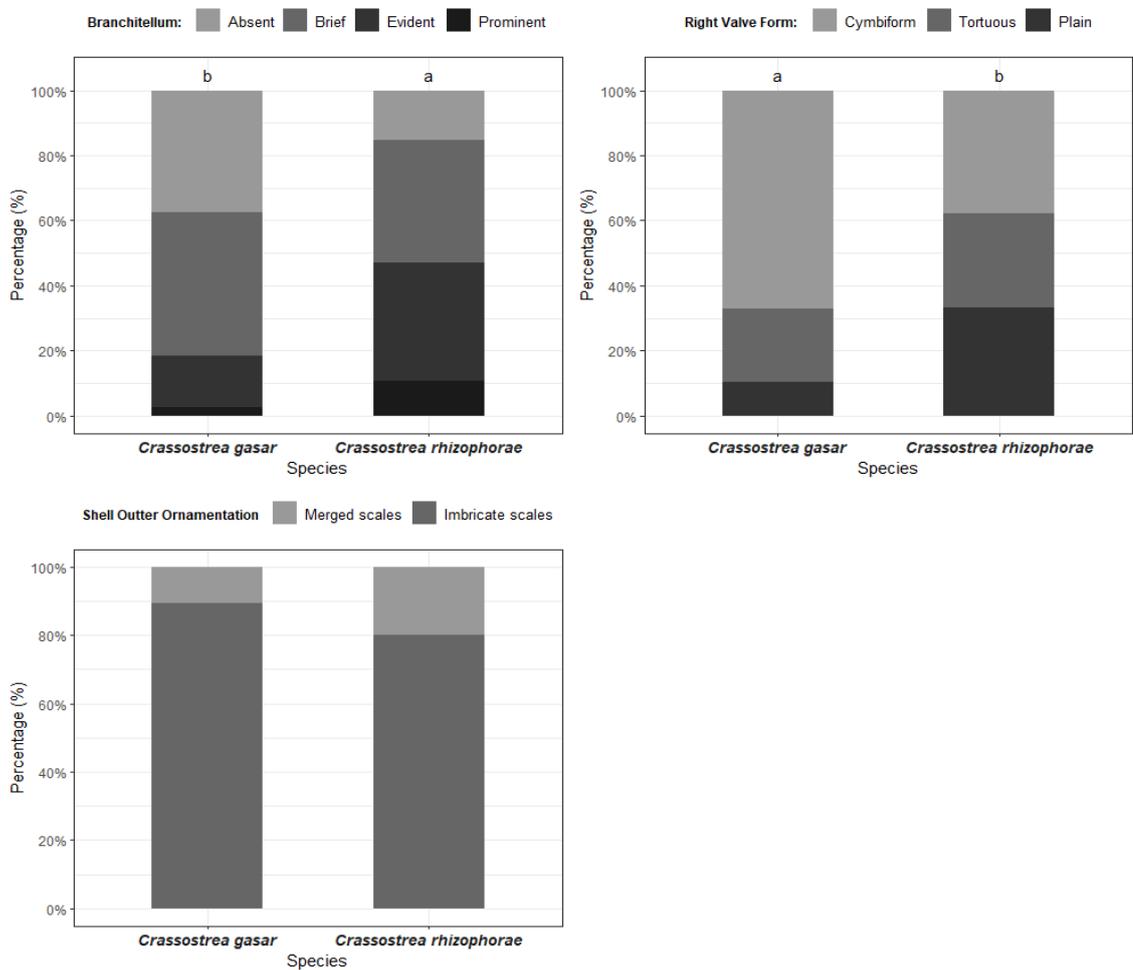


Figura 8 - O teste do qui-quadrado de independência entre espécies, RVC (coloração da valva direita) e LVC (coloração da valva esquerda), com base na distribuição de permutação.



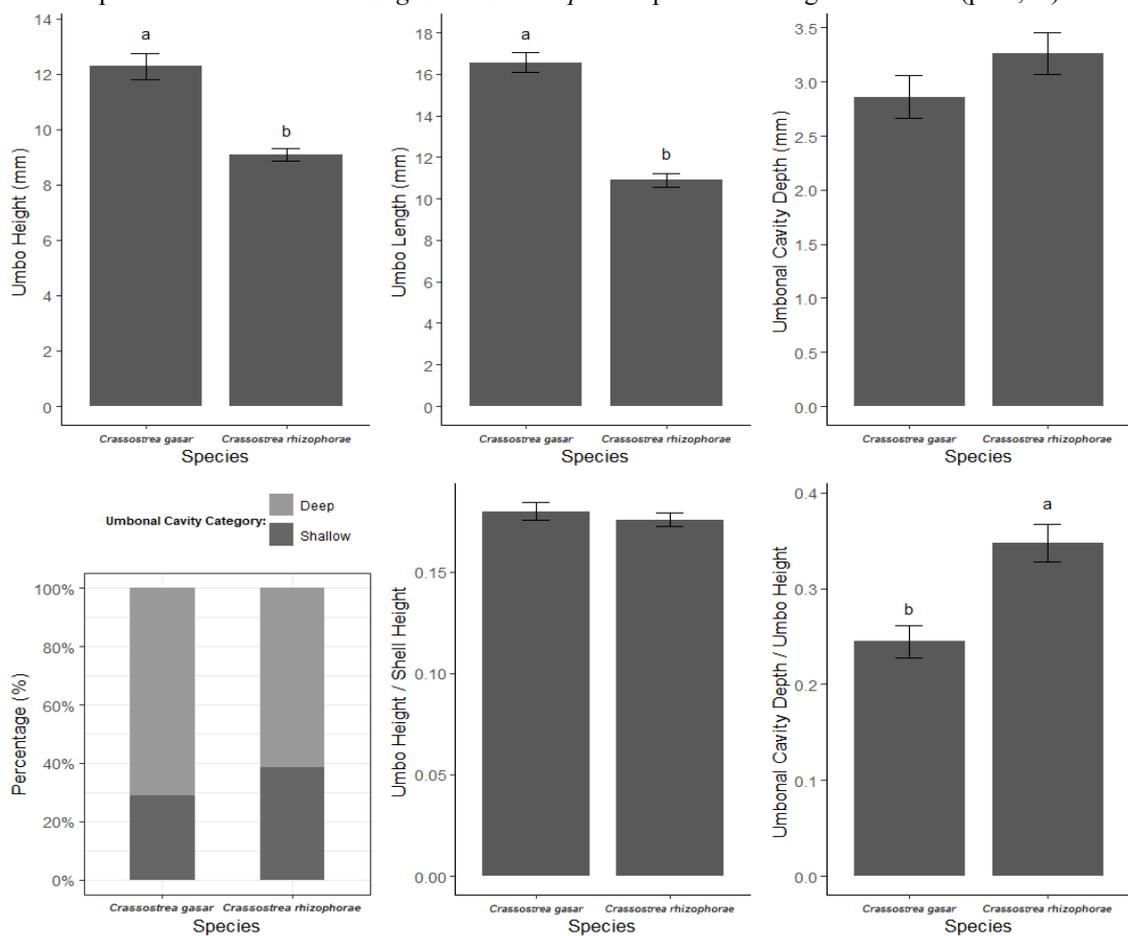
Em relação a outros aspectos externos das conchas, o OSS demonstrou que ambas as espécies tinham uma taxa bastante semelhante de indivíduos com escamas mescladas (erodidas) e imbricadas. Foram observadas diferenças no tamanho da valva direita. *C. rhizophorae* possui mais indivíduos com uma forma plana e tamanho menor da valva direita em comparação com o SH (RVH/SH), em algum momento contribuindo para mais amostras com Br proeminente (**Figura 9**).

Figura 9 - Frequência de indivíduos de *C. gasar* e *C. rhizophorae* para cada categoria de Br (Branchitellum), RVF (formato da valva direita), SOO (ornamentação da face externa das conchas) ($p < 0,05$).



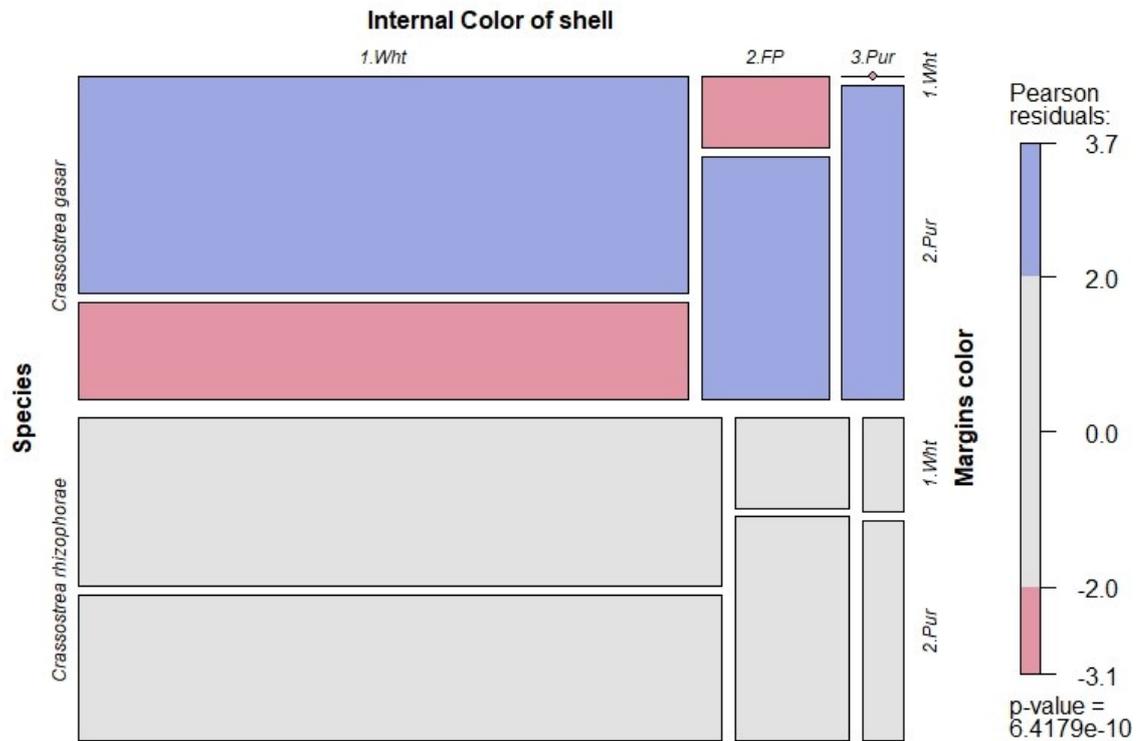
O umbo de *C. gasar* é claramente maior que o de *C. rhizophorae*, com maiores valores de UH e UL, sendo o tamanho da UH relacionado diretamente com SH. No entanto, a cavidade umbonal demonstrou que ambas as espécies tinham UCD semelhante e tinham o mesmo número de indivíduos com cavidade umbonal rasa e profunda (UCC), embora *C. gasar* teve uma menor razão UCD/UH (Figura 10).

Figura 10 - Média (\pm desvio padrão) das medições relacionadas ao umbo (UH: altura do umbo, UL: comprimento do umbo, UCD: profundidade da cavidade umbonal, UH/SH: razão entre a altura do umbo e altura das conchas, UCD/UH: razão entre a profundidade da cavidade umbonal e altura do umbo).
Frequência de indivíduos de *C. gasar* e *C. rhizophorae* para cada categoria de UCC ($p < 0,05$).



A cor interna da concha, que foi baseada na intensidade da pigmentação, foi amplamente distribuída em ambas as espécies. No entanto, *C. gasar* teve uma correlação positiva para a cor interna completamente não pigmentada (IC e IMC brancas) ou completamente pigmentada (IC e IMC fracamente pigmentado a roxo) (Figura 11).

Figura 11 - O teste do qui-quadrado de independência entre espécies, IC (coloração interna das conchas) e IMC (coloração das margens internas das conchas), com base na distribuição de permutação.



A cicatriz do músculo adutor era mais larga em *C. gasar* do que em *C. rhizophorae*, apresentando maior relação MSH, MSL e MSL/SL (**Figura 12**). Os padrões de MSF e MSC foram bastante distribuídos entre as espécies, embora houvesse uma correlação positiva entre *C. gasar* e uma cicatriz muscular reniforme pigmentada roxa, enquanto que *C. rhizophorae* apresentou uma correlação positiva com a cicatriz muscular ovada fracamente pigmentada (**Figura 13**).

Figura 12 - Média (\pm desvio padrão) das medições relacionadas a cicatriz do músculo adutor (MSH: altura da cicatriz do musculo adutor, MSL: comprimento da cicatriz do musculo adutor, MSL/SL: razão entre o comprimento da cicatriz do musculo adutor e o comprimento das conchas) ($p < 0,05$).

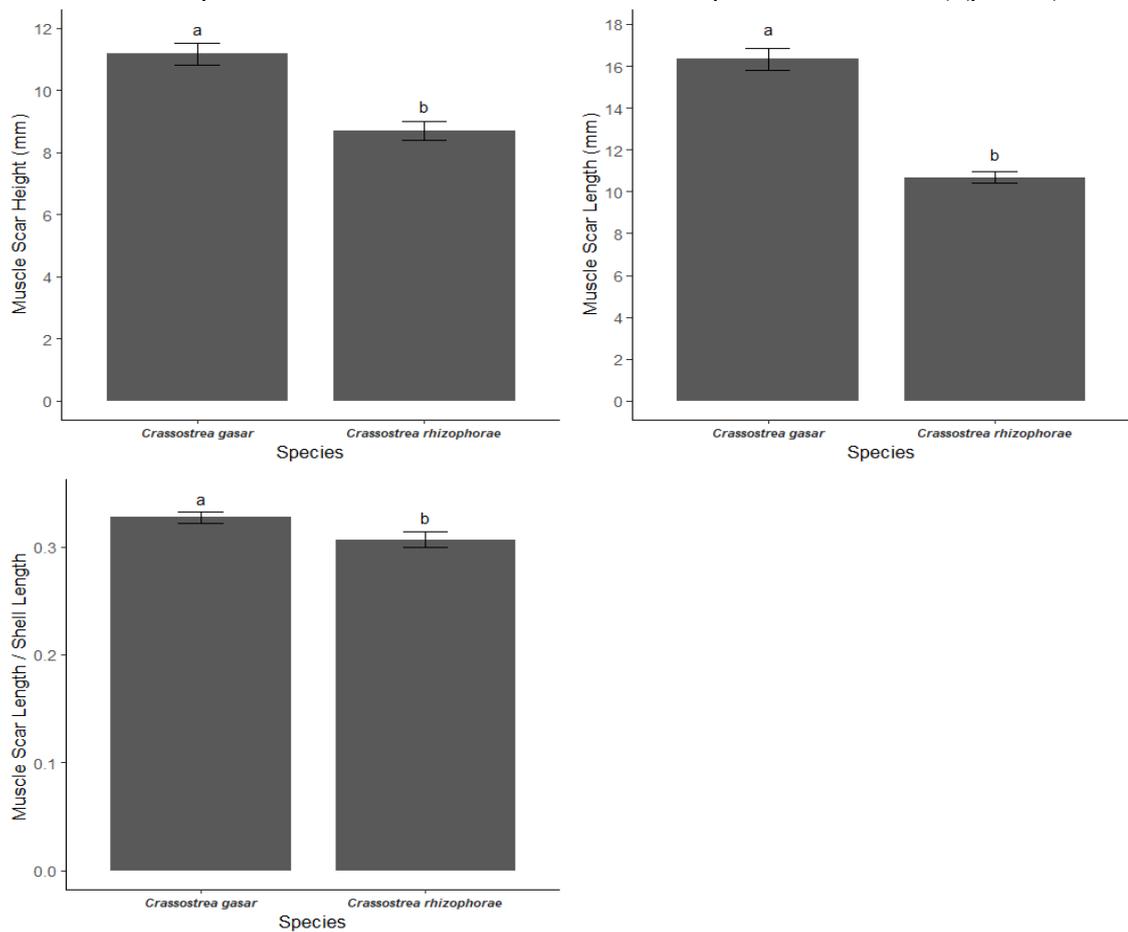
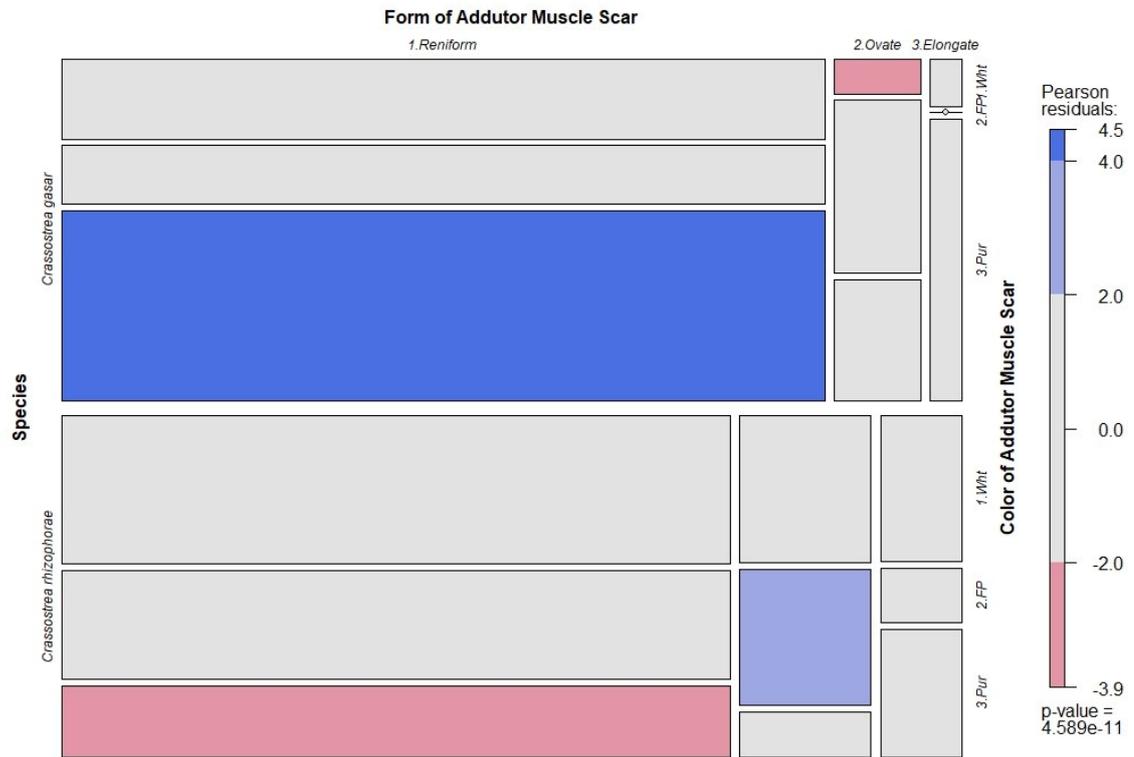


Figura 13 - O teste do qui-quadrado de independência entre espécies, MSF (formato da cicatriz do musculo adutor) e MSC (coloração da cicatriz do musculo adutor), com base na distribuição de permutação.



3.3.4. Tratamento taxonômico

Uma avaliação histórica e taxonômica de nomes para espécies de ostras de mangue do Atlântico sugere a sinonimização de *C. brasiliiana* e *C. mangle*, além do fato de *C. tulipa* representar uma espécie separada de *C. gasar* por razões a serem discutidas adiante. Este estudo elaborou o tratamento taxonômico de espécies de ostras de mangue sob os nomes *C. gasar* e *C. rhizophorae*.

Chave de identificação para as espécies de Crassostreinae do Brasil

1. Altura da concha superior a 100 mm, largura da concha geralmente superior a 40 mm; Face externa da valva direita marrom a marrom escuro, vista interna da valva esquerda e suas margens predominantemente de cor branca, cavidade umbonal sempre ausente, ocorre na zona subtidal2
 2. Formato da concha elipsóide (SH/SL superior a 1,35), altura da concha maior que 140 mm..... 3
 3. Espécies distribuídas ao longo de zonas estuarinas da Paraíba ao estado de Santa Catarina, valva direita geralmente marrom a marrom escuro (**Figura 17**).....*C. gasar* em parte (morfortipo *C. paraibanensis*)
 - 3'. Espécies com distribuição adventícia no estado de Santa Catarina, a válvula direita geralmente marrom claro (as amostras cultivadas têm uma ondulação perceptiva e projeção periostracum na valva esquerda, sua coloração pode variar: branco, amarelado, marrom-acastanhado, arroxeadado a preto, apresentando ou não listras roxas) (**Material suplementar 2**)..... *M. gigas*
 - 2'. Formato de concha de circular (SH/SL inferior a 1.15) (**Figura 15A**), a valva esquerda geralmente muito bem presa a superfícies rochosas
 -*C. gasar* em parte (morfortipo *C. bicolor* ou *C. sp.* sensu Singarajah (1980))
- 1'. Altura da concha inferior a 100 mm, largura da concha inferior a 40 mm; Face externa da valva direita branca, amarelada ou marrom a marrom escuro, às vezes acompanhado por manchas roxas; Vista interna da valva esquerda e de suas margens com colorações brancas a roxas, cavidade umbonal ausente ou medindo até 16 mm 4
 4. Altura da concha 20–50 mm; válvula esquerda de conchas com 3-6 (-7) costas longitudinais, acompanhadas de nodosidades semelhantes a espinhos hiotos 5
 5. Ostras muito planas (largura da concha raramente maior que 6 mm); margens do ápice da concha às vezes em projeções de digitadas; As projeções das asas de ambos os lados do umbo podem estar presentes; As costas podem ser um tanto discretas, mas as nodosidades estão sempre presentes; A cor da concha varia de esbranquiçado, amarelado, acastanhado a rosado (**Material Suplementar 3**)*T. talonata*
 - 5'. Largura da ostra maior que 10 mm; margens do ápice da concha semicircular; projeções de asa ausentes; costas e nodosidades evidentes; A cor da concha varia de esbranquiçado, amarelado, acastanhado*C. rhizophorae* em parte
 - 4' Altura da concha de 20 a 70 mm; Valva esquerda com escama mescladas a imbricadas, mas sem costas longitudinais.....complexo *Crassostrea* (*C. gasar* ou *C. rhizophorae*)

3.3.5. Descrição das espécies

3.3.5.1. *Crassostrea gasar* Dillwyn, 1817

Figuras. 14a-e, 15, 16, 17

Ostreum gasar Adanson (1757): 196, pl. Xiv, fig. I, tipo localidade “Senegal”; Primeira descrição morfológica; Nome não aceito

Ostrea parasitica parte β . Gmelin (1791): 3336, indicação de forma

Ostrea arborea var. *gasar* Dillwyn (1817): 278-279, combinação original, descrição da variedade com base apenas em *Ostreum gasar* de Adanson;

[*Crassostrea*] *brasiliiana* Lamarck (1819): 205, Localidade do tipo “Brasil”; sinônimo

Ostrea gallina Lamarck (1819): 204-205, Localidade do tipo “Oceano Atlântico?”; sinônimo

Ostrea bicolor Hanley (1846): 107, Localidade do tipo “Senegal?”; pl. II, Fig 2 em Hanley (1854); sinônimo

Ostrea webbi Récluz (1851): 251, pl. 8, fig. 1-2, Localidade do tipo “Costa Ocidental da África”; sinônimo

Ostrea gasar Dautzenberg (1891): 54; sinônimo

Ostrea adansonii Rochebrune (1904): 195; sinônimo

Ostrea morenasii Rochebrune (1904): 194; sinônimo

Ostrea parasitica Gmelin *sensu* Dautzenberg (1910): 110; sinônimo

Ostrea tulipa Lamarck (1819) *sensu* Lamy (1924a): 99; sinônimo

Crassostrea paraibanensis Singarajah (1980): 833-847, fig. 2-3, localidade do tipo “Salinas e Livramento no estuário do rio Paraíba, Brasil”; sinônimo

Figura 14- A-E Morfologia anatômica de *C. gasar*. A: Animal adulto com um coração acessório “V” (C. Gomes LB105); B: arranjo de tentáculos (C. Gomes LB101); C: ânus (C. Gomes LB105); D: Coração acessório simples (C. Gomes LB101); E: Coração acessório em “Y” (C. Gomes LB105). F-K Morfologia anatômica de *C. rhizophorae*. F: Animal adulto com um coração acessório “Y” (C. Gomes LRH08); G-H: arranjo de tentáculos (C. Gomes LRH10); I: ânus (C. gomes LRH08); J: Vista para fusão do manto posterior ventral de ambos os lobos do manto, cada um contendo um simples coração de acessório (C. Gomes LRH08); K: Coração de acessório “Y” em forma (C. Gomes LRH10). (ah = Coração de acessório, lah = Coração acessório esquerdo, rah = Coração acessório direito).

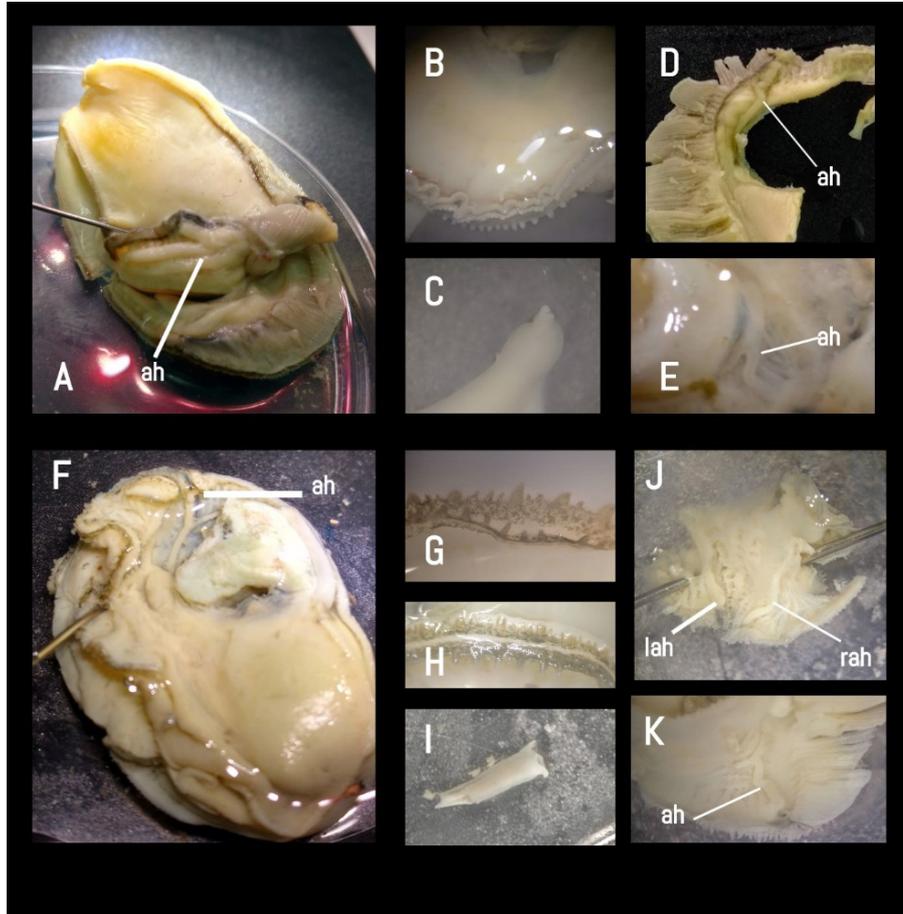


Figura 15 – A-O Variação morfológica de *Crassostrea gasar*. Espécimes: A: C. Tureck Her-04; B-C: Angela P. Legat 195-16; D: Alfredo O. Gálvez Pea2-108; E: Angela P. Legat 204^a-01; F-G: Angela P. Legat 204b-13; H-I C. Tureck IdM-46; J-K: Alfredo O. Gálvez LSb4-70; L-M: Alfredo O. Gálvez LSb2-84; N-O: Alfredo O. Gálvez Pea1-101. Foto por João Paulo Ramos Ferreira.

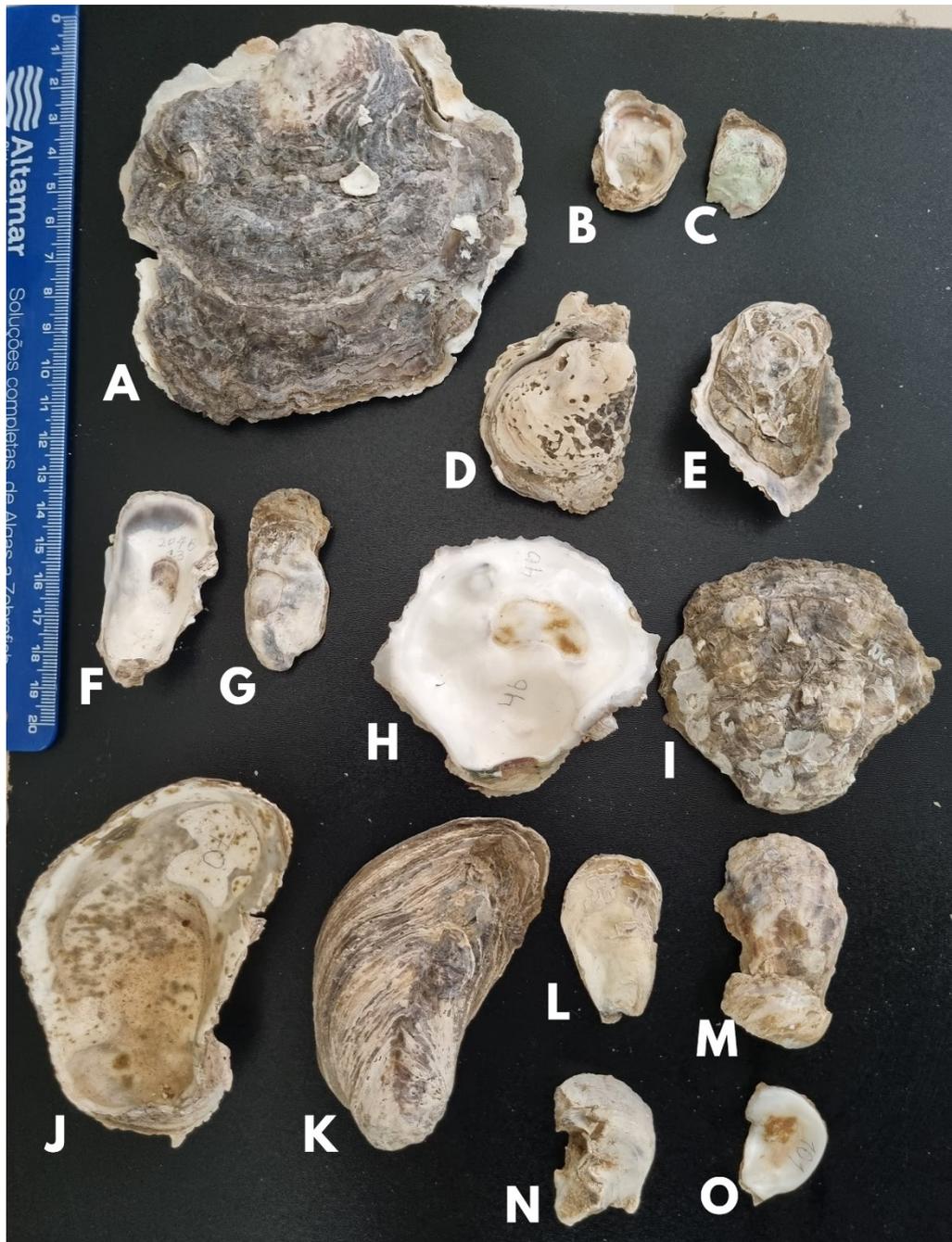


Figura 16 – A-O Variação morfológica de *Crassostrea gasar* (continuidade) Espécimes: A: Miguel Accioly Zsa3-17; B: Miguel Accioly Zsa1-30; C: C. Tureck PdC-79; D-E: Angela P. Legat 205^a-03; F: Angela P. Legat 194^a-03; G: C. Melo LAG-15; H: Angela P. Legat 204b-09; I: Galvão SP-63; J-K: Cultivar bicolor 01; L-M: Cultivar dourado 02; N: Cultivar dourado 01; O-P: Cultivar escuro 01. Foto por João Paulo Ramos Ferreira.

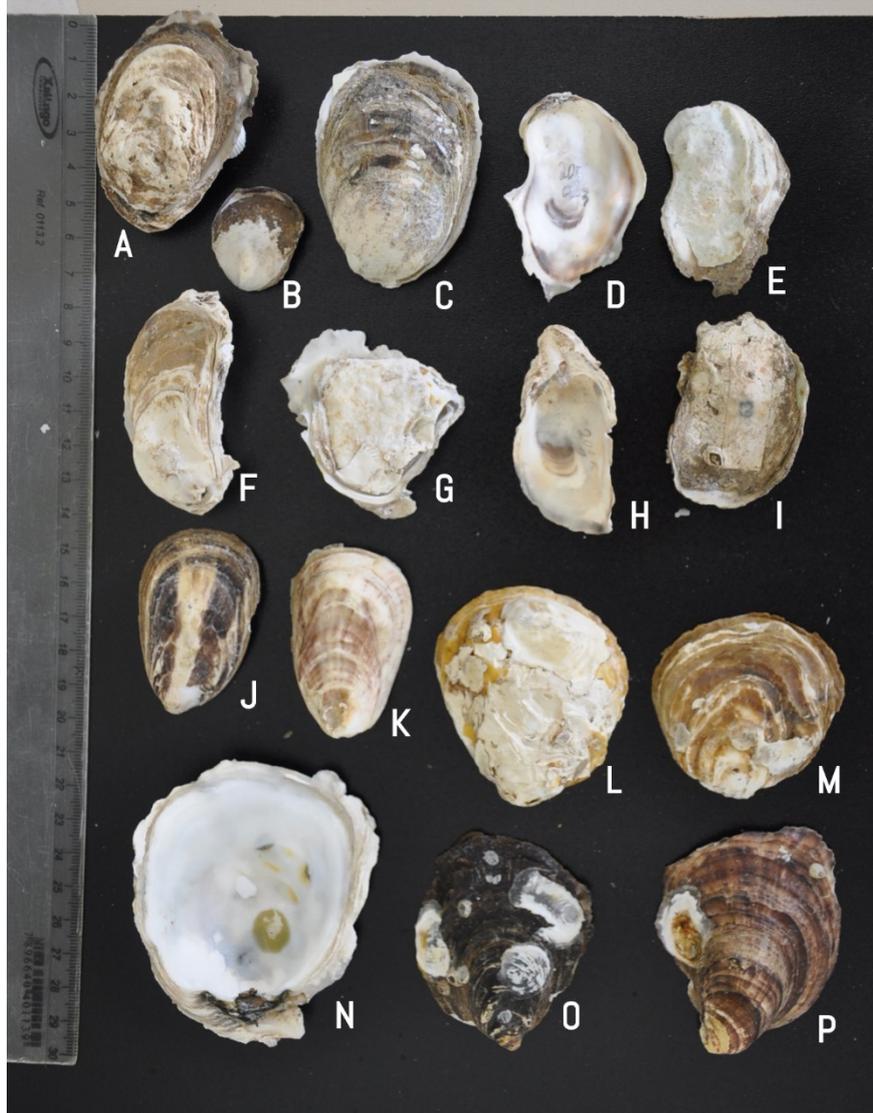


Figura 17 – A-F Espécies de *Crassostrea gasar* morfotipo *C. paraibanensis*. A-F: C. Gomes 2022-03 (n4, n12, n15, n18). Foto por João Paulo Ramos Ferreira.



Descrição conchológica

As conchas podem ser obovóides, ovóides, menos comumente elipsóides ou arredondadas, e às vezes o ápice é curvado; altura 30–215 mm, comprimento 23–127 mm, largura 8–77 mm; ápice do umbo é contínuo com o corpo da concha ou apresenta uma constrição; margens laterais são divergentes em um ângulo de 30 ° -130 °. A cavidade da valva esquerda era em forma de taça, cimiforme ou plana, às vezes apresentando uma extensão de Branchitellum de 2 a 10 mm de comprimento. A vista externa da valva esquerda com escamas radiais imbricadas raramente era

mesclada ou lisa; costas longitudinais são ausentes; A superfície pode ser esbranquiçada, branca com bege, branca com marrom, bege a marrom, às vezes com manchas roxas ou linhas longitudinais ou de cor dourada. O crenulações marginais são ausente. A vista interna da valva esquerda é branca, às vezes arroxeadada ou iridescente, as margens geralmente eram brancas, menos comumente arroxeadas ou laranja. A valva direita raramente era do tamanho da valva esquerda, geralmente representando 3/4 a 9/10 do seu tamanho, de formato plano, sinuosa, ou cimiforme. A vista externa da válvula direita apresenta escamas imbricada, mesclada ou raramente lisa; superfície variável esbranquiçada, branca a bege com manchas roxas ou linhas longitudinais, branco com bege, branco com marrom, branco a marrom com margens pretas, marrom, preto, bege com uma linha longitudinal preta, marrom a preto com uma linha longitudinal branca, ou dourada. A vista interna da válvula direita era branca, às vezes apresentava margens roxas ou laranja. A altura do umbo varia de 3 a 60 mm de comprimento; o bourret tem 2 a 13 mm de largura; o resilifer tinha 1 a 18 mm de largura; A cavidade umbonal estava ausente ou presente com 2 a 16 mm de altura, e 1 a 10 mm de profundidade. A cicatriz muscular é reniforme, menos comumente oval ou alongada, com altura de 3 a 34 mm, comprimento 7-44 mm e de cor roxa, branca ou marrom.

Descrição anatômica

O manto apresenta altura de 22 a 55 mm e comprimento de 11 a 32 mm. Brânquias compreendem três quartos do tamanho do manto; palpos labiais sagitados e compreendem um quarto do tamanho do manto. A linha circumpalial direita da superfície do manto voltada para a concha é bege, laranja, dourada, marrom, cinza a preto. As bordas do manto contendo os tentáculos são bifurcadas, e apresentam uma borda externa de manto liso, cobrindo parcialmente as duas fileiras de tentáculos. O arranjo de tentáculos mais externos apresentam pequena projeção circular justaposta, com a mesma cor que o manto. O arranjo de tentáculos na dobra do manto interno tinha grandes tentáculos digitados, espaçados um do outro pelo tamanho do tentáculo, e apresentam a mesma cor que o manto. O coração acessório desenvolve-se em um ramo simples no lobo esquerdo ou com trifido, em tamanho igual, começando do lado esquerdo da fusão posterior do manto, formando um 'y' ou um 'v' em ambos os lobos, com ramo basal bifurcando perto do músculo adutor, sendo um ramo se estendendo em direção ao ânus e outro para a câmara epibranchial. O reto geralmente se estende ao longo de todo lado dorsal do músculo adutor, com uma pequena constrição em relação à porção anal; As dobras de anal são bilabiadas.

Material examinado

BRAZIL, Pará, Belém, mangue 01°25'S 48°28'W, 05.08.1996, M. Klautau PA-1, PA-2, PA-3, PA-4, PA-5, PA-6, PA-7, PA-8, PA-9, PA-10, PA-11, PA-12. Maranhão, Araiões, Carnaubeiras, Delta do rio Parnaíba, salinidade 4 g.L⁻¹, 2°49'06"S 41°57'53"W, s.d., Angela P. Legat 194^a-01, 194^a-02, 194^a-03, 194^a-04, 194^a-05, 194b-01, 194b-02, 194b-03, 194b-04, 194b-05, 194b-07, 194b-09, 194b-10, 194b-11, 194b-13, 194b-15, 194c-01, 194c-02, 194c-04, 194c-05; 2°49'53"S 41°57'22"W, s.d., Angela P. Legat 195-01, 195-05, 195-07, 195-10, 195-13, 195-22, 195-25; 2°50'01"S 41°57'W, s.d., Angela P. Legat 196-05, 196-06, 196-10, 196-17, 196-18, 196-21; 2°49'49"S 41°57'34"W, s.d., Angela P. Legat 197-05, 197-07, 197-08, 197-19, 197-23, 197-24, 197-25; 2°50'36"S 41°56'33"W, s.d., Angela P. Legat 204^a-03, 204^a-12, 204^a-13, 204^a-16, 204^a-17, 204^a-18, 204^a-20, 204^a-21, 204^a-24, 204^a-25, 204b-03, 204b-09, 204b-11, 204b-13, 204b-14; 2°50'32"S 41°56'44"W, s.d., Angela P. Legat 205^a-01, 205^a-02, 205^a-03, 205^a-04, 205^a-05, 205^a-07, 205^a-09, 205^a-11, 205^a-15, 205^a-16, 205^a-17, 205^a-18, 205^a-19, 205^a-21, 205^a-23, 205b-02, 205b-04, 205b-06, 205b-12. Paraíba, Mamanguape, mangues e rochas 07°06'S 34°54'W, 14.08.1997, T. M. Absher MF-1, MF-2, MF-3, MF-4, MF-5, MF-6, MF-7, MF-8, MF-9, MF-10, MF-11, MF-12, MF-13, MF-14, MF-15, MF-16, MF-17, MF-18, MF-19, MF-20, MF-21, MR1, MR5, MR6, MR7, MR12, MR16, MR24. Pernambuco, Rio Formoso, salinidade 21 g.L⁻¹, 8°40'14.0"S 35°07'32.0"W, s.d., Alfredo O. Gálvez LSb5-68, LSb3-69, LSb4-70, LSb3-71, LSb3-73, LSb3-75, LSb2-76, LSb3-78, LSb4-80, LSb3-81, LSb3-82, LSb2-84, LSb6-85, LSb5-86; salinidade 12 g.L⁻¹, 8°40'10"S 35°08'07"W, s.d., Alfredo O. Gálvez Pea3-87, Pea3-88, Pea3-89, Pea3-90, Pea3-91, Pea3-92, Pea3-94, Pea2-97, Pea3-99, Pea1-101, Pea3-103, Pea2-105, Pea2-106, Pea3-107, Pea2-108, Pea1-110, Pea3-111, Pea1-113, Pea1-114, Pea2-116; 8°39'56.0"S 35°08'23.0"W, s.d., Alfredo O. Gálvez Zea3-117, Zea4-121, Zea2-125. Recife, mangue 08°04'S 34°53'W, 03.11.1999, C. Lazoski OR1, OR2, OR3, OR4, OR5, OR6, OR7, OR8, OR9, OR10, OR11, OR12, OR13, OR14, OR15, OR17, OR18, OR19, OR20, OR21, OR22, OR23, OR24, OR25. Bahia, Cairu, fazenda, 13°29'S 38°58'W, 03.10.2009, Miguel Accioly Zea4-23, Zea3-24, Zea2-25, Zea1-26, Zsa4-27, Zsa3-28, Zsa2-29, Zsa1-30; Ilha da Garça, 13°27'43"S 38°59'43"W, 03.10.2009, Miguel Accioly Psa4-31, Psa3-32, Psa2-33; Salvador, pedras, 13°00'S 38°26'W, 25.06.1996, C. Lazoski B151, B152, B153, B154, B155, B156, B157, B158, B159, B160, B161, B162, B163, B164, B165, B166, B167, B168, B169, B170; Taperoá, Ponte Taperoá, 13°32'30"S 39°05'53"W, 02.10.2009, Miguel Accioly Pea2-13, Pea3-14, Pea4-15; fazenda, 13°32'30"S 39°05'53"W, 02.10.2009, Miguel Accioly Zsa4-16, Zsa3-17, Zsa2-18, Zsa1-19; Quizamba perto de cultivo, 13°32'30"S

39°05'53"W, 02.10.2009, Miguel Accioly Zea1-20, Zea2-21, Zea3-22; Valença, Ponte Valença, 13°22'19"S 39°04'30"W, 18.09.2009, Miguel Accioly Psa2-01, Psa3-02, Psa4-03. São Paulo, Cananéia, Taquari, 25°03'54"S 48°02'47"W, s.d., Galvão SP-61; Maruja, 25°12'47"S 47°59'56"W, s.d., Galvão SP-62, SP-63; Itanhaém, mangue 24°11'S 46°47'W, 21.01.1997, B. Ignacio SP1, SP2, SP3, SP4. Paraná, Guaraqueçaba, Ilha das Peças, pedras, 25°28'S 48°19'W, 28.11.2000, T. M. Absher PR1-1, PR1-2, PR1-3, PR1-4, PR1-5, PR1-6, PR1-7, PR1-8, PR1-9, PR1-10, PR1-11, PR1-12, PR1-13, PR1-14, PR1-15, PR1-16, PR1-17, PR1-18, PR1-19, PR1-20, PR1-21, PR1-22, PR1-23, PR1-24, PR1-25, PR1-26, PR1-27, PR1-28, PR1-29, PR1-30, PR1-31, PR1-32; Paranaguá, pedras, 25°32'S 48°22'W, 18.01.1996, C. Lazoski PR4, PR5, PR6, PR42, PR43, PR44, PR45, PR46, PR47, PR48, PR49, PR50, PR51, PR52, PR53, PR54, PR55, PR56, PR57, PR58, PR59, PR60, PR61, PR62, PR63, PR64, PR65, PR66; Santa Catarina, Araquari, Ilha do Mel, 26°17'44.0"S 48°44'45.6"W, 02.11.2006, C. Tureck IdM-46, IdM-47, IdM-48, IdM-49, IdM-50, IdM-51, IdM-52, IdM-53, IdM-57, IdM-59, IdM-60, IdM-63, IdM-65; Florianópolis, Barra da Lagoa, banco de reprodutores do LMM, 06.01.2018, C. Gomes LB101 (2); 07.04.2018, C. Gomes LB101 (3); 24.04.2018, C. Gomes LB101 (4); 08.06.2018, C. Gomes LB101 (4); 13.07.2018, C. Gomes LB101 (4); 16.08.2018, C. Gomes LB101 (4); 17.08.2018, C. Gomes "Bicolor" (4), "Escuro" (4), "Dourada" (4); 10.10.2018, C. Gomes LB101 (4); 12.11.2018, C. Gomes LB101 (4); 16.12.2018, C. Gomes LB101 (3); 13.03.2019, C. Gomes LB101 (3); 26.09.2019, C. Gomes LB101 (3); 27.09.2019, C. Gomes LB105 (3); 25.10.2019, C. Gomes lanterna 787965, LB105 (3), lanterna 787970, LB 105 (3), lanterna 282919, LB105 (3); 14.09.2020, C. Gomes "Dourada" (3); Sambaqui, mangue, salinidade 30 g.L⁻¹, 27°28'17"S 48°31'56"W, 06.02.2006, C. Melo SBQ-06, SBQ-07, SBQ-08; Laguna, Molhes da praia da Brava, região estuarina, em pedras, salinidade 33 g.L⁻¹, 28°29'51"S 48°45'41"W, 06.02.2006, C. Melo LAG-14, LAG-15; Lago do Noca, 28°30'18"S 48°45'48"W, 03.2022, C. Gomes 2022-03 (20); São Francisco do Sul, Vila da Glória, Ilha dos Herdeiros, 26°15'06"S 48°41'03"W, 02.11.2006, C. Tureck Her-03, Her-04, Her-15, Her-17, Her-19, Her-21, Her-22, Her-23; Rio Parati, 26°16'07"S 48°42'26"W, 02.11.2006, C. Tureck Rpa-26, Rpa-27, Rpa-28, Rpa-29, Rpa-30, Rpa-34, Rpa-35; Paranaguamirim, Ilha dos Barcos, 26°20'12"S 48°43'09"W, 02.11.2006, C. Tureck IdB-36, IdB-37, IdB-38, IdB-39, IdB-40, IdB-41, IdB-42, IdB-43, IdB-44; Larangeiras, Ponta da Cruz, 26°16'15"S 48°39'39"W, 02.11.2006, C. Tureck PdC-69, PdC-76, PdC-77, PdC-78, PdC-79, PdC-80, PdC-82, PdC-83.

3.3.5.2. *Crassostrea rhizophorae* Guilding, 1828

Figuras. 14F-K, 18, 19

Ostrea arborea Chemnitz *sensu* Calonne e Humphreys (1797): 53.

Ostrea rhizophorae Guilding (1828): 541-542, combinação original.

Ostrea parasitica Linneaus *sensu* von Cuvier e Voight (1834): 439-440, autor incorreto.

Ostrea arborea Chemnitz *sensu* Mörch (1853): 62.

Ostrea parasitica Gmelin *sensu* Hanley (1856): 298, em parte.

Ostrea adsociata Philippi (1893): 14, guia. II, Fig. 1., sinônimo.

Ostrea sp. *sensu* von Martens (1901): 595.

Ostrea virginica Gmelin *sensu* Dall e Simpson (1902): 463.

Crassostrea mangle Amaral e Simone (2014): 811-836, fig. 1-2., sinônimo.

Figura 18 – A-M Variação morfológica de *Crassostrea rhizophorae*. Espécimes: A: Alfredo O. Gálvez PEa4-95; B-C: Alfredo O. Gálvez LSb4-79; D-E: C. Melo SBQ-04; F: C. Tureck PdC-68; G: Alfredo O. Gálvez ZEa2-126; H-I: Alfredo O. Gálvez PEa3-96; J: Alfredo O. Gálvez ZEa2-129; K-L: Alfredo O. Gálvez PEa3-98; M: C. Tureck PdC-66. Foto por João Paulo Ramos Ferreira.

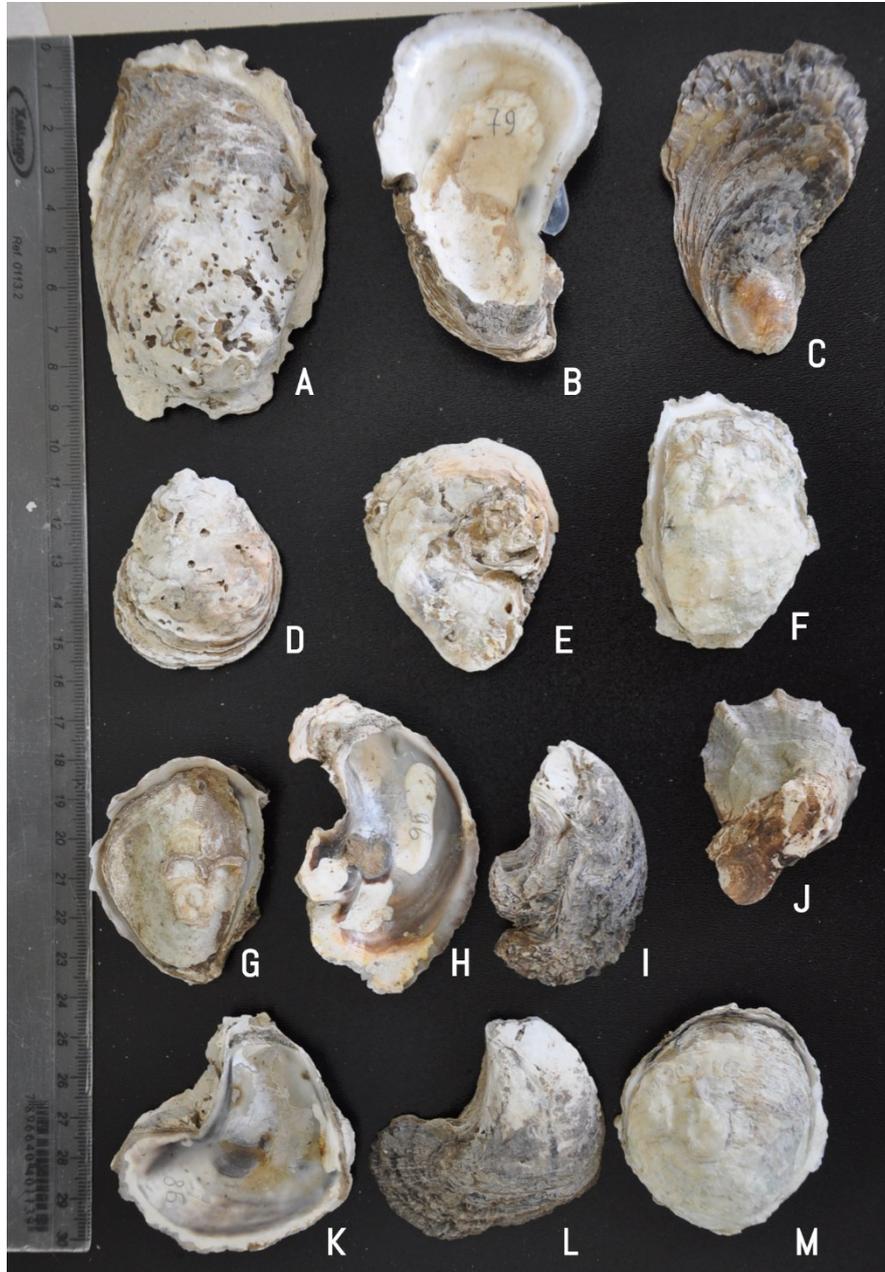


Figura 19 – A-P Variação morfológica de *Crassostrea rhizophorae* (continuidade).
 Espécimes: A: C. Tureck IdM-58; B: C. Tureck PdC-81; C: Alfredo O. Gálvez LSb3-77; D-E: Angela P. Legat 189a-02; F: Alfredo O. Gálvez ZEa2-119; G: Alfredo O. Gálvez ZEc2-14; H: Miguel Accioly ZSc2-05; I: C. Tureck IdM-61; J: Miguel Accioly PEa3-39; K: Angela P. 193c-04; L-M: Angela P. Legat 189-08; N: Miguel Accioly PEa1-40; O: Miguel Accioly ZEa1-45; P: Angela P. Legat 190-04; Q: Espécimes cultivar 01. Foto por João Paulo Ramos Ferreira.



Descrição conchológica

As conchas são elipsóides, obovóides, ovóides, menos comumente alongadas ou arredondadas, e às vezes o ápice é curvado; as dimensões são: altura 11–90 mm, comprimento 9-66 mm, largura 7-40 mm; O bico do umbo é contínuo com o corpo da concha ou apresenta uma constrição; As margens laterais foram divergentes em um ângulo de 30 ° a 90 °. A cavidade da

valva esquerda tinha uma forma cimbiforme ou plana, comumente apresentando branchitellum de 2 a 13 mm de comprimento. A vista externa da valva esquerda apresenta escalas radiais imbricadas, raramente mescladas; costas longitudinais geralmente estavam ausentes ou quando presentes estavam em número de 3 a 6 dobras, às vezes com nodosidades, raramente com espinhos hiotas; A sua superfície externa é esbranquiçada, branca com bege, às vezes com manchas roxas ou marrons ou linhas longitudinais. Suas margens não apresentam crenulações. A vista interna da válvula esquerda é branca, às vezes arroxeadas ou iridescente, com margens geralmente brancas, menos comumente arroxeadas, cinza ou laranja. A valva direita raramente é do tamanho da valva esquerda, geralmente constituindo 7/10 a 9/10 do seu tamanho, com uma forma plana, sinuosa, ou cimbiforme. A vista externa da valva direita apresentava escamas radiais, imbricadas, mescladas ou lisas; A superfície é variavelmente esbranquiçada, branca a bege com manchas roxas ou linhas longitudinais, branco com bege, branco com marrom, bege para marrom com margens pretas, ou somente marrom. A vista interna da valva direita é roxa ou branca, às vezes com margens roxas ou laranja. O umbo apresenta altura de 3 a 20 mm de comprimento; o bourret tem de 2 a 10 mm de largura; e o resilifer tem de 1 a 10 mm de largura; A cavidade umbonal é ausente ou presente com 2 a 10 mm de altura e 1 a 11 mm de profundidade. A cicatriz muscular era reniforme, menos comumente oval ou alongada, com uma altura de 2 a 27 mm e um comprimento de 4 a 20 mm, e sendo de cor roxa, branca ou marrom.

Descrição anatômica

O manto possui altura de 20 a 36 mm e comprimento de 12 a 22 mm. As brânquias compreendem três quartos do tamanho do manto; palpos labiais sagitados e compreendem um quarto do tamanho do manto. A linha circumpalial direita da superfície do manto voltada para a concha era bege, laranja, marrom a cinza. As bordas do manto contendo os tentáculos foram bifurcadas, com uma projeção externa de manto liso, cobrindo parcialmente as duas fileiras de tentáculos. O arranjo de tentáculos voltadas a dobra do manto externo tem um grande tentáculo de acuminado alternando com um pequeno tentáculo pontudo, um tentáculo agudo médio e um pequeno tentáculo pontudo com a mesma cor que o manto. O arranjo de tentáculos na dobra do manto interno apresentava tentáculos mais longos, espaçados um do outro pelo tamanho do tentáculo, às vezes com tentáculos menores semelhantes a dedos entre eles; apresentando a mesma coloração da linha circumpalial do manto. Os corações acessórios em ambos os lados da fusão do manto posterior desenvolvidos em um ramo simples cada um ou com três galhos, igual em tamanho ou com um ramo reduzido em tamanho, começando do lado esquerdo da

fusão do manto posterior, formando um 'y', bifurcando perto do músculo adutor, com um ramo se estendendo em direção ao ânus, e outro em direção à câmara epibrânquial; às vezes, o coração do acessório é reduzido no lobo direito. O reto geralmente não ultrapassava todo o lado dorsal do músculo adutor e era igual em espessura ao longo de todo o seu comprimento; dobras do ânus são recurvadas para baixo.

Material examinado

BRASIL, Piauí, Cajueiro da Praia, Barra Grande, salinidade 26 g.L⁻¹, 2°55'15"S 41°25'15"W, s.d., Angela P. Legat 188-01, 188-02, 188-03 188-05, 188-06, 188-07, 188-08, 188-09, 188-10, 188-11, 189a-01, 189a-02, 189a-03, 189a-04, 189a-05, 189a-06, 189b-07, 189b-08, 189b-11, 189b-12, 189b-13, 189b-14, 190-01, 190-02, 190-04, 190-06, 190-07, 190-08, 190-09, 190-10, 190-12, 191-01, 191-02, 191-06, 191-07, 191-11, 191-12, 192-05, 192-08, 192-09, 192-10, 192-12, 192-13, 192-14, 193a-01, 193a-02, 193a-05, 193a-06, 193a-07, 193a-08, 193b-01, 193b-03, 193b-04, 193b-05, 193a-06, 193c-04. Rio Grande do Norte, Natal, Ponta Negra, pedras, 05°52'S 35°09'W, 24.02.2001, C. Lazoski RN2-1, RN2-2, RN2-3, RN2-4, RN2-5, RN2-6, RN2-7, RN2-8, RN2-9, RN2-10, RN2-11, RN2-12, RN2-13, RN2-14, RN2-15, RN2-16, RN2-17, RN2-18, RN2-19, RN2-20; Praia do Forte, 05°45'S 35°11'W, 25.02.2001, C. Lazoski RN1-1, RN1-2, RN1-3, RN1-4, RN1-5, RN1-6, RN1-7, RN1-8, RN1-9, RN1-10, RN1-11, RN1-12, RN1-13, RN1-14, RN1-15, RN1-16, RN1-17, RN1-18, RN1-19, RN1-20, RN1-21, RN1-22, RN1-23, RN1-24, RN1-25, RN1-26, RN1-27, RN1-28, RN1-29, RN1-30, RN1-31, RN1-32, RN1-33, RN1-34, RN1-35, RN1-36, RN1-37, RN1-38, RN1-39, RN1-40. Paraíba, João Pessoa, Cabo Branco, mangue, 07°07'S 33°49'W, 14.08.1997, T. M. Absher CB1, CB2, CB3, CB4, CB5, CB6, CB7, CB8, CB9, CB10, CB11, CB12, CB13, CB14, CB15, CB16, CB17, CB18, CB19, CB20, CB21, CB22, CB23, CB24, CB25; Mamanguape, mangue, 07°06'S 34°54'W, 14.08.1997, T. M. Absher MR2, MR3, MR4, MR8, MR9, MR10, MR11, MR13, MR14, MR15, MR17, MR18, MR19, MR20, MR21, MR22, MR23. Pernambuco, Paulista, Poty, salinidade 35 g.L⁻¹, 7°52'08"S 34°50'59"W, s.d., Alfredo O. Gálvez ZEc2-01, ZEc2-02, ZEc2-03, ZEc2-04, ZEc2-05, ZEc2-06, ZEc1-07, ZEc1-08, ZEc1-09, ZEc2-10, ZEc1-11, ZEc1-12; 7°52'10"S 34°51'03"W, s.d., Alfredo O. Gálvez ZEc2-13, ZEc3-14, ZEc3-15, ZEc2-16, ZEc2-17, ZEc3-18, ZEc2-19, ZEc2-20, ZEc2-21, ZEc2-22, ZEc2-23, ZEc2-24, ZEc2-25, ZEc2-26, ZEc2-27, ZEc2-28, ZEc2-29, ZEc2-30, ZEc2-31, ZEc1-32; Marinha Farinha, salinidade 33 g.L⁻¹, 7°51'42"S 34°50'23"W, s.d., Alfredo O. Gálvez ZEc2-33, ZEc2-34, ZEc1-36, ZEc2-37, ZEc2-38, ZEc2-39, ZEc2-40, ZEc2-41, ZEc1-42, ZEc2-43, ZEc2-44, ZEc2-45, ZEc2-46, ZEc2-47, ZEc2-48, ZEc1-49, ZEc2-50, ZEc2-51, ZEc2-52; 7°51'29"S 34°50'24"W,

s.d., Alfredo O. Gálvez PEc2-53, PEc2-54, PEc2-55, PEc2-56, PEc2-57, PEc2-58, PEc2-59, PEc2-60, PEc2-61, PEc2-62, PEc2-63, PEc2-64, PEc2-65, Pec1-66, Pec1-67; Rio Formoso, salinidade 21 g.L⁻¹, 8°40'14.0"S 35°07'32.0"W, s.d., Alfredo O. Gálvez LSb4-72, LSb1-74, LSb3-77, LSb4-79, LSb3-83; salinidade 12 g.L⁻¹, 8°40'10"S 35°08'07"W, s.d., Alfredo O. Gálvez PEa3-93, PEa4-95, PEa3-96, PEa3-98, PEa1-100, PEa2-102, PEa1-104, PEa1-109, PEa3-112, PEa3-115; 8°39'56.0"S 35°08'23.0"W, s.d., Alfredo O. Gálvez ZEa2-118, ZEa2-119, ZEa2-120, ZEa2-122, ZEa2-123, ZEa2-124, ZEa2-126, ZEa2-127, ZEa2-128, ZEa2-129, ZEa2-130, ZEa2-131, ZEa2-132, ZEa2-133, ZEa2-134, ZEa2-135, ZEa2-136, ZEa3-137, ZEa2-138, ZEa2-139, ZEa2-140, ZEa2-141. Bahia, Cairu, assentadas em coletor artificial no estuário Galeão, 13°24'06"S 39°02'21"W, 19.10.2009, Miguel Accioly ZEa1-42, ZEa3-43, ZEa3-44, ZEa1-45, ZEa2-46, ZEa3-47, ZEa1-48, ZEa2-49, ZEa3-50; Simões Filho, Santa Luzia, 12°46'52"S 38°26'19"W, 13.10.2009, Miguel Accioly ZEa1-34, ZEa2-35, ZEa3-36, PEa1-37, PEa2-38, PEa3-39, PEa1-40, PEa2-41; Taperoá, Ponte Taperoá, 13°32'30"S 39°05'53"W, 02.10.2009, Miguel Accioly PEa1-12; Valença, em fazenda, 13°23'40"S 39°01'W, 18.09.2009, Miguel Accioly ZSa2-04, ZSc2-05, ZSc1-06; Quizamba próximo ao cultivo, 13°23'30"S 39°01'W, 19.09.2009, Miguel Accioly ZEc2-07, ZEc1-08, ZEc3-09; Ponte Galeão, 13°24'04"S 39°02'06"W, 19.09.2009, Miguel Accioly PEc1-10, PEc2-11. Rio de Janeiro, Mangaratiba, Itacuruçá, em pedras, 22°56'S 43°54'W, 08.01.1996, A. M. Solé-Cava RJ2-1, RJ2-2, RJ2-3, RJ2-4, RJ2-5, RJ2-6, RJ2-13, RJ2-14, RJ2-15, RJ2-16, RJ2-17, RJ2-18, RJ2-25, RJ2-26, RJ2-27, RJ2-28, RJ2-29, RJ2-30, RJ2-37, RJ2-38, RJ2-39, RJ2-40, RJ2-41, RJ2-42; Rio de Janeiro, Guaratiba, mangue, 22°58'S 43°40'W, 23.03.1996, C. Lazoski RJ2-7, RJ2-8, RJ2-9, RJ2-10, RJ2-11, RJ2-12, RJ2-19, RJ2-20, RJ2-21, RJ2-22, RJ2-23, RJ2-24, RJ2-31, RJ2-32, RJ2-33, RJ2-34, RJ2-35, RJ2-36, RJ2-43, RJ2-44, RJ2-45, RJ2-46, RJ2-47, RJ2-48; Sepetiba, em pedras, 22°58'S 43°42'W, 12.11.1998, M. Rebelo RJ1-1, RJ1-2, RJ1-3, RJ1-4, RJ1-5, RJ1-6, RJ1-7, RJ1-8, RJ1-9, RJ1-10, RJ1-11, RJ1-12, RJ1-13, RJ1-14, RJ1-15, RJ1-16, RJ1-17, RJ1-18, RJ1-19, RJ1-20. São Paulo, Cananéia, Taquari, 25°03'54"S 48°02'47"W, s.d., Galvão SP-61; Ubatuba, Picinguaba, pedras, 23°22'S 44°50'W, 19.04.2002, C. Zilberberg SP1-1, SP1-2, SP1-3, SP1-4, SP1-5, SP1-6, SP1-7, SP1-8, SP1-9, SP1-16. Paraná, Guaraqueçaba, Ilha das Peças, em pedras, 25°28'S 48°19'W, 28.11.2000, T. M. Absher PR1-1, PR1-2, PR1-3, PR1-4, PR1-5, PR1-6, PR1-7, PR1-8, PR1-9, PR1-10, PR1-11, PR1-12, PR1-13, PR1-14, PR1-15, PR1-16, PR1-17, PR1-18, PR1-19; Guaratuba, em pedras 25°51'S 48°35'W, 20.01.1996, C. Lazoski PR2-1, PR2-2, PR2-3, PR2-4, PR2-5, PR2-6, PR2-7, PR2-8, PR2-9, PR2-10, PR2-11, PR2-12, PR2-13, PR2-14, PR2-15, PR2-16, PR2-17, PR2-18, PR2-19, PR2-20, PR2-21, PR2-22, PR2-23, PR2-24, PR2-25, PR2-26, PR2-27, PR2-28, PR2-29,

PR2-30, PR2-31, PR2-32, PR2-33; 20.11.2003, T. M. Absher PR2-1, PR2-2, PR2-3, PR2-4, PR2-5, PR2-6, PR2-7, PR2-8, PR2-9, PR2-10, PR2-11, PR2-12, PR2-13, PR2-14, PR2-15, PR2-16, PR2-17, PR2-18, PR2-19, PR2-20, PR2-21, PR2-22, PR2-23, PR2-24, PR2-25, PR2-26, PR2-27, PR2-28, PR2-29, PR2-30, PR2-31, PR2-32, PR2-33, PR2-34, PR2-35, PR2-36, PR2-37, PR2-38, PR2-39, PR2-40, PR2-41, PR2-42, PR2-43, PR2-44, PR2-45, PR2-46, PR2-47, PR2-48, PR2-49, PR2-50, PR2-51, PR2-52, PR2-53, PR2-54, PR2-55, PR2-56, PR2-57, PR2-58; Paranaguá, em pedras, 25°32'S 48°22'W, 18.01.1996, C. Lazoski PR3, PR7, PR8, PR9, PR10, PR11, PR12, PR13, PR14, PR15, PR16, PR17, PR18, PR19, PR20, PR21, PR22, PR23, PR24, PR25, PR26, PR27, PR28, PR29, PR30, PR31, PR32, PR33, PR34, PR35, PR36; Santa Catarina, Araquari, Ilha do Mel, 26°17'44.0"S 48°44'45.6"W, 02.11.2006, C. Tureck, IdM-56, IdM-58, IdM-61, IdM-62, IdM-64; Florianópolis, Barra da Lagoa, coleção de reprodutores do LMM, 07.04.2018, C. Gomes LRH08 (4), 24.04.2018, C. Gomes LRH08 (3), 21.05.2018, C. Gomes LRH08 (3), 18.06.2018, C. Gomes LRH08 (3), 13.07.2018, C. Gomes LRH08 (3), 16.08.2018, C. Gomes LRH08 (3), 17.08.2018, C. Gomes “espécime cultivar” (5), 06.09.2018, C. Gomes LRH08 (3), 10.10.2018, C. Gomes LRH08 (3), 18.12.2018, C. Gomes LRH08 (3), 13.03.2019, C. Gomes LRH10 (3), 26.09.2019, C. Gomes LRH10 (3), 27.09.2019, C. Gomes LRH10 (3), 19.08.2020, C. Gomes LRH10 (3); Caieira da Barra do Sul, costões rochosos, salinidade 32 g.L⁻¹, 27°47'53"S 48°33'57"W, 14.02.2006, C. Melo CBS-25, CBS-26, CBS-27, CBS-28; Sambaqui, mangue, salinidade 30 g.L⁻¹, 27°28'17"S 48°31'56"W, 06.02.2006, C. Melo SBQ-01, SBQ-02, SBQ-03, SBQ-04, SBQ-05; São Francisco do Sul, Vila da Glória, Ilha dos Herdeiros, 26°15'06"S 48°41'03"W, 02.11.2006, C. Tureck Her-14, Her-16, Her-18, Her-20, Her-24; Larangeiras, Ponta da Cruz, 26°16'15"S 48°39'39"W, 02.11.2006, C. Tureck PdC-66, PdC-67, PdC-68, PdC-70, PdC-71, PdC-72, PdC-73, PdC-74, PdC-75, PdC-81.

3.4. DISCUSSÃO

3.4.1. Plasticidade morfológica e identidade genética das espécies

As identidades de ambas as espécies de ostras de mangue, *C. gasar* e *C. rhizophorae*, foram discutidas, especialmente após os primeiros estudos moleculares sobre a divergência molecular e ecológica entre as populações naturais das áreas litorâneas do Brasil. Os dados moleculares obtidos neste estudo e de estudos anteriores são conclusivos para separar as espécies de ostras de mangue nativas em *C. gasar* e *C. rhizophorae*.

Além disso, os resultados dos sistemas de diagnóstico de PCR-RFLP de Pie et al. (2006) consistem em uma ferramenta confiável para a identificação de espécies de *Crassostrea* para

amostras no Brasil, sendo covalidada com a árvore 16S rDNA NJ, de acordo com estudos anteriores (Boehs et al., 2019; C. M. R. Melo et al., 2010).

No entanto, em termos de taxonomia, os especialistas especulam sobre a morfologia conchológica esperada para ambas as espécies. E, de fato *C. gasar* é frequentemente descrito como a maior ostra nos estoques naturais, enquanto *C. rhizophorae* consiste em ostras menores e mais planas (Nascimento, 1991), que foi confirmado por nossa análise morfológica de conchas.

Até certo ponto, a descrição do habitat e nicho de ambas as espécies, que considera *C. rhizophorae* como habitante das zonas mais salinas de entre-marés (Buroker, 1983; Kennedy e Newell, 1996) e *C. gasar* como indivíduos mais plásticos e habitando as zonas intertidal e subtidal (Boehs et al., 2019; Galvão et al., 2013; Ignacio et al., 2000), reforçam esses possíveis estereótipos da morfologia da concha. Sabe-se que vários fatores influenciam a morfologia das conchas de ostras, como o tipo de substrato no qual elas crescem, grau de aglomeração e vários parâmetros físico-químicos (Galtsoff, 1964). A maioria das amostras na ocorrência simpática dessas espécies tende a convergir em atributos conchológicos, formando as ditas conchas de complexo *Crassostrea*, na qual a identificação de espécies através da morfologia não é confiável. Apenas alguns espécimes identificados têm características marcantes na concha que permitem distinção morfológica entre *C. rhizophorae* e *C. gasar* (ver a chave de identificação).

A forma e a cor das conchas, juntamente com a distribuição de espécies, eram aspectos fundamentais dos quais as espécies obtiveram sua identidade clássica. Uma concha circular mais ampla em suas dimensões era a principal característica de identificação de *C. gasar* (Deshayes, 1831; Dillwyn, 1817; = *Ostrea bicolor* em Hanley, 1846). A forma obovóide foi descrita para *C. gasar* (Adanson, 1757; Récluz, 1851 no caso da *Ostrea webbi*) e *C. rhizophorae* (Hanley, 1854, PL I Figs. 1,4; Sowerby, 1870, pl. Ix Fig. 17a). Além de que o formato de concha mais linguliforme (elipsóide a alongada) foi alocado ao conceito de entidade de *O. parasitica* (ver o item revisão histórica). No entanto, todos esses SF são igualmente distribuídos entre *C. gasar* e *C. rhizophorae*.

A coloração externa das valvas é geralmente negligenciada para fins taxonômicos devido à sua plasticidade na população de ostras. A valva direita mais branca ou amarelada complementada com listras roxas esbranquiçadas na válvula esquerda é descrita classicamente para *C. rhizophorae* (Guilding, 1828; Hanley, 1854; Sowerby, 1870), e nossos resultados demonstram essa correlação positiva com a população de *C. rhizophorae* estudadas aqui. *C. gasar* tem uma correlação positiva ligada principalmente a uma valva direita acastanhada e, embora isso não tenha sido formalmente mencionado na literatura, ela é comumente exibida

em fotos e ilustrações (ver Huber, 2010, Fig. *Crassostrea tulipa*; Zabi e Le Lœuff, 1992, Fig. 27).

Várias características da concha, como o umbo, a coloração interna, além do coração acessório, adquiriram relevância taxonômica na revisão de *Crassostrea* no Brasil. Por exemplo, foi determinado que uma cavidade umbonal "mais profunda" e uma configuração do coração acessório em três ramos eram capazes de separar as ostras de mangue brasileiras da população do Caribe de *C. rhizophorae*. Além disso, a condição de pigmento das margens internas da concha sugere a diferenciação das duas espécies de ostras de mangue no Brasil (Amaral e Simone, 2014). Esses recursos são plásticos entre as amostras independente de sua identificação. No presente estudo, a cavidade umbonal pode estar ausente ou ter mais de 50% do tamanho da UH, assim como a cor interna de *C. rhizophorae* e *C. gasar* podem variar em pigmentação, sendo totalmente pigmentada, pigmentada apenas nas margens, ou mesmo brancas. O coração acessório é um pouco variável e sua configuração em um ramo em ambos os lobos pode ocorrer, também em espécimes de *C. rhizophorae* brasileiras. Dessa forma, as identidades morfológicas de ambas as espécies serão tratadas com mais detalhes para cada espécie, utilizando-se também de informações históricas.

3.4.2. Identidade da *Crassostrea gasar*

3.4.2.1. Revisão histórica e taxonômica

O primeiro relato de *C. gasar* apareceu no relatório de viagem de Adanson sobre o Senegal, no qual ele descreveu essas ostras afixadas em raízes, chamando-as de *Ostreum gasar* (Adanson, 1757). A entidade em si teve uma definição clara de características morfológicas, uma descrição completa dos caracteres conchológicos e anatômicos, determinação do habitat, além de informações relativas à importância etnológica da espécie entre as populações nativas (Adanson, 1757). No entanto, essa entidade é considerada um nome não aceito para a designação de espécies de ostras devido à data pré-Linneana de sua publicação (Art. No 3.2 da ICZN, 1999).

Gmelin (1791) incluiu a identidade de *Ostreum gasar* como parte β no táxon complexo *Ostrea parasitica* Gmelin (1791). Gmelin também incluiu informações sobre *O. parasitica* Chemnitz (1786), às quais ele atribuiu a parte γ de *O. parasitica*, bem como outras amostras de ostras não incluídas em nenhuma variedade, como Rumphius (1705), Petiver (1713), Klein (1753) e *Ostrea arborea* Chemnitz (1785), combinando diversos espécimes de ostras de mangue a um único táxon.

O. parasitica emergiu como conceito para unir amostras de ostras com uma preferência pelo assentamento nas raízes das árvores de mangue (especialmente *Rhizophora sensu* Linneaus (1754, p.442)), como Gmelin detalha: “Arborum litoral paefertium mangiferae radicibus affixa, forma et magnitudine varians”. Esses diversos nomes de ostras unidos em *O. parasitica* podem ser vistos como uma tentativa de organizar táxons de ostras de mangue descritos no primeiro meio século da padronização de espécies pelo sistema Linneano. Essa conformação de *O. parasitica*, com várias entidades, provocou discussões posteriores sobre sua falta de coesão morfológica e distributiva.

Para muitos escritores de Testaceólogos franceses do início de 1800, a *Ostrea parasitica* apresentou uma síntese confusa, reconhecida como uma ostra da vernacularmente senegal chamada de "Huître Gasar" (Blainville, 1821; Bosc, 1802; Clerc, 1828; Pasquier, 1818) em plena aceitação da entidade descrita por Adanson, mas contendo sua a distribuição do Atlântico ao Oceano Indo-Pacífico, de acordo com informações propostas por Gmelin.

Dillwyn (1817), em uma tentativa de elucidar as espécies de ostras descritas na edição de Gmelin de “Systema Naturae”, reorganizou a *O. parasitica* como sinônimo de *O. arborea* e atribuiu a concepção do *Ostreum gasar* de Adanson (representado por Adanson (1757, Pp. 200, T.14-1) e a ilustração copiada encontrada em Bruguière (1792, t. 178, figs 1-2)) a uma nova variedade: *O. arborea* var. *gasar* Dillwyn (1817). E esse deve ser considerado o arranjo nomenclatural mais antigo para as espécies de ostras de mangue de Adanson e não deve ser interpretado como uma entidade igual a *O. arborea nom. dubitum* (ver detalhes na revisão histórica e taxonômica de *C. rhizophorae*). Tendo elevado a entidade a uma categoria de espécies e reorganizado seu gênero, *Crassostrea gasar* Dillwyn (1817) é o nome correto e o autor da representação dessa espécie, pois é mais antigo que a aparição formal de *O. gasar* Dautzenberg (1891), *O. brasiliana* Lamarck (1819) ou *O. tulipa* Lamarck (1819).

No entanto, estudos posteriores preferiram manter a espécie de Adanson em meio a *Ostrea parasitica* de Gmelin e deixaram de lado o uso de *O. arborea* var. *gasar* de Dillwyn. O reconhecimento de *Ostrea gasar* como uma espécie distinta do *O. parasitica* conceitual já era realmente verificado por esses autores, embora nenhum outro nome tenha sido sugerido para ele naquele momento (Rochebrune, 1904). De fato, autores anteriores deram muita credibilidade ao hábito da *O. parasitica*, o que os levou a colocar todas as ostras que se prendem às raízes dos manguezais sob o mesmo nome específico, confundindo assim várias espécies diferentes (Deshayes e Milne-Edwards, 1836). Como resultado, surgiram diferentes formas de lidar com essa incongruidade, incluindo tanto o desaparecimento discreto do status de distribuição de *Ostrea gasar* de *O. parasitica* (Lamarck, 1819), como a redefinição do espécime

de Adanson como tendo conchas redondas, enquanto *O. parasitica* é linguiforme (Deshayes, 1831), em concordância com a interpretação de Dillwyn (1817). O uso formal do nome *O. gasar* para abordar as espécies de ostras do Atlântico da África Ocidental só apareceria muito mais tarde em Dautzenberg (1891), que estabilizou o nome dessa entidade.

Apesar desses problemas nomenclaturais, *Crassostrea gasar* manteve seu status de ostra de mangue da África Ocidental até 2000, com uma preferência por águas de baixa salinidade em áreas estuarinas equatoriais (Ranson, 1948).

Como as espécies de ostras dos manguezais no Atlântico Sul (África Ocidental e Oriental da América do Sul) são biologicamente e economicamente importantes, o status taxonômico e a distribuição de *C. gasar*, *C. rhizophorae* e *C. brasiliana* requereram maior esclarecimento. Com base no 16S rDNA, Lapègue et al. (2002) indicaram dois conjuntos de sequências: o haplótipo "A", encontrado na África Ocidental, no Brasil (Paranaguá-PR, Cananéia-Sp Bays) e Guiana Francesa, e o haplótipo "B", encontrado na Martinica e no Brasil (Paranaguá -PR, Salvador-BA). Como *C. gasar* foi anteriormente distribuída na África Ocidental e, como algumas áreas do Brasil têm o mesmo haplótipo de espécies de ostras de mangue, os resultados indicaram uma distribuição transatlântica de *C. gasar*, levantando-se a possibilidade de *C. gasar* e *C. brasiliana* constituírem uma única espécie.

Mais tarde, várias amostras foram coletadas ao longo da costa brasileira para identificação das espécies de *Crassostrea* no Brasil. Além disso, amostras brasileiras e africanas de Lapègue et al. (2002) foram reavaliadas. Os resultados do conjunto de análises envolvendo 16S rDNA, COI, ITS-2 e várias alozimas confirmaram que *C. brasiliana* e *C. gasar* são, de fato, a mesma espécie (Lazoski et al., 2011).

A aceitação de *C. gasar* como o nome para designar essa espécie transatlântica começou principalmente em estudos moleculares (ver Baldez et al., 2016; Cavaleiro et al., 2013; Lazoski et al., 2011; A. G. C. De Melo et al., 2010; Melo et al., 2012; Raith et al., 2015; Varela et al., 2007; Xia et al., 2014), embora *C. brasiliana* fosse um nome muito comumente usado em estudos ecológicos para abordar sobre as espécies de ostras brasileiras em manguezais que ocorre em simpatria com *C. rhizophorae*. Em alguns estudos, *C. gasar* e *C. brasiliana* são mantidos e discutidos como prováveis sinônimos (ver Salvi et al., 2014; Salvi e Mariottini, 2017). Recentemente, o nome *C. tulipa* apareceu em alguns estudos da América do Sul (ver Brunetto et al., 2020; Das Chagas et al., 2019), que é uma adequação ao registro mundial de dados de dados de espécies marinhas. Da mesma forma, alguns estudos da África Ocidental historicamente usaram *C. tulipa* ou *C. gasar* para identificar espécies de ostras de mangue nessa

região (ver Yankson, 1999, Tabela 1), com estudos mais recentes aplicando somente o nome *C. tulipa* (Ver Chuku et al., 2020; Osei et al., 2022).

A conspecificidade entre *C. gasar* e *C. tulipa* foi sugerida nas Notes Sur Les Espèces Lamarckiennes d'Ostrea (Lamy, 1924a) com base na aproximação morfológica da espécie. Garantir que o nome *C. tulipa* possa ser aplicado a qualquer espécie de ostra de mangue é a principal preocupação neste estudo.

3.4.2.2. São *C. tulipa* e *C. gasar* de fato conspecíficos?

Fundamentalmente, a *Crassostrea tulipa* foi mal descrita sem nenhuma referência à localidade do tipo. Os caracteres conchológicos foram restritos a conchas tortuosas oval-oblongas, violáceas na valva direita e com linhas longitudinais vermelhas na valva esquerda (Lamarck, 1819), que podem ser aplicadas tanto a *C. gasar* ou *C. rhizophorae* neste estudo.

Estudos anteriores não tentaram estabelecer a distribuição geográfica de *C. tulipa*, em vez disso inferiram uma aproximação taxonômica a *Ostrea mytiloides* (Deshayes e Milne-Edwards, 1836). Dessa alguma forma, *C. tulipa* também foi aproximado a *O. parasitica*, já que Deshayes e Edwards (1836) consideraram *O. mytiloides* uma ostra menor tamanho com todos os caracteres da concha que foram mencionados para a região das Molucas (Petiver, 1713; Rumphius, 1705), cujo Lamarck (1819) já as tinham nomeado sob *O. parasitica*.

Após uma nova interpretação de *Crassostrea tulipa* por Hanley (1856), essa espécie foi associada a *C. rhizophorae*, especialmente aos espécimes hondurenhos, que têm um padrão de cor semelhante ao holótipo de *C. tulipa*, implicando sua distribuição nos mares do oeste. *Ostrea parasitica* e *O. arborea* também foram associados a *C. rhizophorae* no mesmo catálogo de Hanley, que sugeriu uma aproximação de ambas as entidades a *O. tulipa*. No entanto, as duas primeiras espécies já exibem uma ampla gama de distribuição, conforme documentado em seus protólogos. Estudos mencionaram frequentemente *O. parasitica* nos mares indo-pacíficos (ver Deshayes, 1831; Deshayes e Milne-Edwards, 1836; Lamarck, 1819). E, embora a origem de *O. arborea* não tenha sido indicada, ela também foi atribuída à Libéria-Oeste da África (Büttikofer, 1885), bem como, ao Indo-Pacífico em associação com *O. mytiloides* (Dautzenberg, 1911; Weber, 1890), ou com uma clara aproximação a *O. rivularis* Gould (1851) (Lischke, 1869).

A monografia de *Ostrea* assumiu *O. tulipa* como uma espécie da América Central com base nas informações fornecidas por Hanley (1856) sobre *O. rhizophorae*. Além disso, a *Ostrea aequatorialis* d'Orbigny (1847), uma espécie que ocorre em águas salobras do Peru ao Equador (Oceano Pacífico), foi cautelosamente considerado um sinônimo de *O. tulipa*, aumentando a complexidade dessa espécie (Sowerby, 1870).

Na organização taxonômica de ostras de mangue proposta por Lamy (1929a, 1924a), *Ostrea parasitica sensu* Sowerby (1870), Hanley (1856) e Mörch (1853) e *O. mytiloides* foram considerados espécies localizadas nos mares Indo-Pacíficos. *O. arborea* e *O. rhizophorae* foram atribuídos às Antilhas, enquanto *O. tulipa* não foi aplicado aos táxons indo-pacíficos (Deshayes e Milne-Edwards, 1836) nem aos táxons antilianos, como sugerido anteriormente por Hanley (1856) e Sowerby (1870). Em vez disso, *O. tulipa* foi correlacionado com *O. gasar* como uma ostra de mangue da costa da África Ocidental (1929a, 1924a). O autor também atribuiu a identidade de *O. aequatorialis* (*O. tulipa* parte pl. XVIII, Fig. 39 de Sowerby (1870)) a *Crassostrea columbiensis* Hanley (1846), outra espécie aplicada aos mares americanos do Pacífico.

A justificativa de Lamy (1924a) em sinônimizar *O. gasar* à *O. tulipa* foi baseado na comparação de holótipos, e no fato que essas ostras se afixam a árvores, embora Hanley (1856) também tenha aproximado *O. rhizophorae* à *O. tulipa* sob as mesmas circunstâncias. A falta de uma característica marcante para a identificação de espécies, mas principalmente a falta de um local de holótipo para *C. tulipa*, torna a sinonimização desses táxons imprecisos.

Além disso, todas as bases taxonômicas fornecidas para construir uma representação de *O. gasar* foram repassadas inadvertidamente para *O. tulipa*. A substituição de *C. gasar* por *C. tulipa* complicou ainda mais nossa compreensão dessa entidade. *C. gasar* tem uma referência clara à localidade, descrição detalhada (Adanson, 1757, sendo validada como *Ostrea arborea* var. *gasar* Dillwyn (1817)), bem como relatórios históricos, etnológicos, distributivos e comerciais (Gravel, 1913; Lamy, 1922). *C. tulipa*, no entanto, foi considerada uma espécie com identidade duvidosa em toda a sua história taxonômica. Sua localização holótipo ainda é desconhecida, pois muitos conchologistas o abordam questionavelmente a diferentes partes do mundo (Mollucas em Deshayes e Milne-Edwards, 1836; Honduras em Hanley, 1856; Senegal em Lamy, 1924a; nas costas das Américas Central e do Sul em Sowerby, 1870), a descrição morfológica em seu prólogo alude indistintamente a muitas outras espécies de *Crassostrea*. Até o momento, qualquer questão sobre a identidade de *C. tulipa* é completamente baseada em referências de *C. gasar*.

O primeiro registro do nome *Crassostrea tulipa* em uma assembleia zoológica na África Ocidental é datado por volta da última metade do século XX por Nicklès (1950) e Collignon et al. (1957), em uma clara associação desse táxon com *C. gasar*. No entanto, dados todos os problemas intrínsecos à falta de informações coesas sobre a identidade de *C. tulipa*, nenhuma indicação consistente desse nome para *C. rhizophorae*, *C. gasar* ou qualquer outra espécie pode ser feita. Portanto, *C. tulipa* deve ser desassociado de qualquer referência direcionada a outra ostra de mangue, pois estas representam entidades consistentes.

3.4.2.3. Táxons brasileiros (*C. brasiliiana*, *C. parahibanensis*) e sua relação com *C. gasar*

Os dois táxons brasileiros sinônimos de *C. gasar*, cuja importância taxonômica é relevante para a compreensão de sua identidade e ecologia, são *C. brasiliiana* e *C. parahibanensis*.

C. brasiliiana é uma pequena ostra elipsóide com uma valva direita amarelada e esbranquiçada com listras roxas na valva esquerda (de acordo com a descrição de Lamarck, 1819) localizada na costa do Brasil. Foi aproximado de *O. parasitica* (interpretado como um táxon de ostra de mangue das Antilhas em von Cuvier e Voight, 1834), e possui o mesmo padrão de cor descritas no protólogo de *C. rhizophorae*, o que dificulta a real compreensão da espécie.

Esta espécie foi negligenciada por um longo período e foi interpretada como sinônimo de *O. parasitica* (Ihering, 1907) ou *C. rhizophorae* (Lamy, 1924b). A visão alternativa de *C. brasiliiana* como uma ostra grande subtidal surgiu no popular livro “Dicionário de animais do Brasil (Ihering, 1940)” (consulte a **Tabela 3** para uma revisão da interpretação de espécies no Brasil) e ainda é subconscientemente mantida em alguns estudos, quando os autores consideraram duas ou mais ostras de mangue nativas no Brasil (veja em Fairbridge, 1976; Nascimento, 1991). No entanto, essa perspectiva não se baseia em dados de protólogo ou holótipo.

A separação de espécies de mangue em espécies intertidal e subtidal exigiu uma abordagem diferente. A ostra intertidal menor, que habita estuarina e é mais amplamente distribuída ao longo da costa brasileira foi identificada como *C. brasiliiana*, sendo *C. rhizophorae* seu sinônimo (Singarajah, 1979). O holótipo de *C. brasiliiana* tem um pequeno tamanho e morfologia de concha convergente, que pode ser interpretada como juvenis de *C. rhizophorae* (Singarajah, 1980). A ostra grande subtidal foi descrita sob o nome de *C. parahibanensis*, habitando o fundo estuarino lamacento do nordeste do Brasil, além da alegação de uma possível ostra de grande formato de circular perto da boca do rio do Rio de Janeiro foi sugerida como uma terceira espécie no Brasil (Singarajah, 1980, 1979).

Um estudo posterior sobre a população de ostras de mangue encontrou, de fato, elementos uma correlação entre a ecologia gradiente da área estuarina e os dados moleculares que justificam sua separação específica. A ostra intertidal, mais adaptada ao gradiente de solução salina, foi identificada como *C. rhizophorae*, e a ostra subtidal alocada a áreas hiposalinas foi identificada como *C. brasiliiana* (Absher, 1989; Ignacio et al., 2000), estabelecendo duas espécies ostras do Brasil.

Tabela 3. Revisão histórica de espécies de ostras de mangue nativos ao longo dos anos

| Interpretação taxonômica cronológica | Considerações históricas dos estudos | Espécies de ostra reconhecida → nome atual |
|--|---|---|
| Primeiros tratamentos de espécies de ostras de mangue no Brasil | O primeiro exame das espécies de ostras de mangue no Brasil foi feito por Ihering (1907). Ele identificou a ostra como <i>O. parasitica</i> (= <i>O. arborea</i> , <i>O. brasiliiana</i>), que vive de preferência em partes da costa ocupadas por manguezais, embora duvidosamente apontou a ocorrência de <i>O. virginica</i> no norte do Brasil (Pernambuco). Lamy (1924a) também confirma uma espécie de mangue no Brasil, embora adote o nome <i>O. rhizophorae</i> (= <i>O. arborea</i> , <i>O. brasiliiana</i>). | <i>O. parasitica</i> , <i>O. arborea</i> , <i>O. rhizophorae</i> → <i>C. rhizophorae</i> (+ <i>O. brasiliiana</i> → <i>C. gasar</i>) |
| Suposição de uma segunda espécie de ostras de manguezais | Ihering (1940) ainda assume <i>O. parasitica</i> como as espécies altamente polimórficas de ostras comestíveis do Brasil e, dependendo do meio ambiente, uma ostra receberia um nome vernacular correspondente: “ostras de fundo”, “ostras de mangue” ou “ostras da pedra”. No entanto, o autor implica os maiores “ostras de fundo” de Iguape - São Paulo (com uma avaliação de depoimento baseada no espécime zma.moll 415059 [ver https://medialib.naturalis.nl/file/id/zma.moll.415059/format/large]), como um conjunto único de espécies que podem não se encaixar na <i>O. parasitica</i> conceitual, ao qual ele refere na literatura às menores “ostras de mangue” e “ostras da pedra”. Com relação ao item "Gurerí" (que alude aos espécimes exclusivos de ostras de fundo), é observado uma insinuação discreta do nome <i>O. brasiliiana</i> referente a eles. | <i>O. parasitica</i> <i>C. rhizophorae</i> (+ <i>O. brasiliiana</i> "Gurerí" “ostra de fundo” → <i>C. gasar</i>) |
| Primeira indicação de duas espécies de ostras de manguezais | De Morretes (1949) reconheceu uma espécie de mangue menor, <i>O. arborea</i> , e uma ostra de mangue maior muito mais distribuída (São Paulo a Santa Catarina) que, em vez de usar o nome sugestivo <i>O. brasiliiana</i> de Ihering (1940) para esse ecomorfotipo, ele o identificou como <i>O. virginica</i> . Essa expansão da distribuição sugestiva de <i>O. virginica</i> no Brasil para as áreas de manguezais do sul do Brasil não foi adotada em estudos posteriores. | <i>O. arborea</i> → <i>C. rhizophorae</i> <i>O. virginica</i> → <i>C. gasar</i> |
| Unificação de variantes da ostra de mangue em <i>O. arborea</i> ,... | <i>O. arborea</i> foi um nome especialmente encontrado nos primeiros estudos retratando aspectos de cultivo de ostras no Brasil, antes da década de 1970, como Lima e Vazzoler (1963) e Antunes e Ito (1968). As amostras de ostras de mangue das áreas estuarinas de Paraná e São Paulo foram identificadas pelo zoológico Dr. Hugo de Souza Lopes do Museu Nacional do Rio de Janeiro. Ele concebeu | <i>O. arborea</i> em parte → <i>C. rhizophorae</i> <i>O. arborea</i> em parte → <i>C. gasar</i> |

| | | |
|---|---|---|
| | a aplicação de <i>O. arborea</i> , restabelecendo uma noção de grandes variedades ecológicas unidas a um nome de uma única espécie. | |
| ... <i>C. brasiliana</i> ,... | Ranson (1967) revisou o estágio adulto e larval de ostras e reconheceu uma única espécie, <i>C. brasiliana</i> , para o Brasil, ocorrendo de Pernambuco a Santa Catarina e Uruguai, enquanto <i>C. rhizophorae</i> ficou restrito à região do Caribe. Alguns estudos posteriores, como Wakamatsu (1973) e Akaboshi e Pereira (1981), identificaram espécimes de ostras em São Paulo como <i>C. brasiliana</i> com base no trabalho de Ranson. Mesmo após a distinção genética das espécies de <i>Crassostrea</i> , especialmente no início de 2000, <i>C. brasiliana</i> continuou a ser deliberadamente usada por pesquisadores que conduzem estudos em São Paulo. | <i>C. brasiliana</i> em parte → <i>C. gasar</i> <i>C. brasiliana</i> em parte → <i>C. rhizophorae</i> |
| ..ou <i>C. rhizophorae</i> | Rios (1970) reatribuiu as espécies <i>C. rhizophorae</i> para o Brasil, constituindo <i>C. brasiliana</i> como sinônimo e implicando sua distribuição dos mares do Caribe para Santa Catarina. Avaliações adicionais do mesmo autor (Rios, 2009, 1985) mantiveram as espécies como são, indicando uma lista mais ampla de sinônimos (+ <i>O. arborea</i> , <i>O. parasitica</i> var. <i>praia</i> , <i>C. paraibanensis</i>). Essa abordagem sistemática das ostras dos manguezais foi discutida por pesquisadores (Fernandes, 1975, Iracema A. Nascimento, A. Fernandes da Costa) e, como consequência, ostras de Pernambuco e Bahia (norte do Brasil) adquiriram a identidade de <i>C. rhizophorae</i> . Da mesma forma, <i>C. rhizophorae</i> continuou sendo usado em estudos subsequentes, especialmente na Bahia, antes da distinção genética de espécies. | <i>O. parasitica</i> , <i>O. arborea</i> → <i>C. rhizophorae</i> (+ <i>C. brasiliana</i> , <i>C. paraibanensis</i> → <i>C. gasar</i>) |
| Definição ecológica de espécies de ostras | Uma certa especulação sobre a atribuição de um nome de espécie diferente a cada ecomorfotipo de ostras no Brasil foi postulado por Fairbridge (1976), que estudou o hábito alimentar dos índios sambaqueiros no litoral sul. Com base nos restos de ostras, o autor indicou duas ostras de mangue: <i>O. arborea</i> na raiz do substrato do tipo <i>Rhizophora</i> e a ostra de lama ou banco (<i>O. brasiliana</i>), ostra maior no gradiente subtidal. Nesse caso é observada uma convergência à percepção de Ihering (1940) sobre as espécies de ostras de mangue. Uma terceira espécie menor de ostras de rocha (<i>Ostrea</i>) foi especulada na zona entre marés de mares abertos. | <i>O. arborea</i> → <i>C. rhizophorae</i> (+ <i>Ostrea</i> sp. em parte) <i>O. brasiliana</i> → <i>C. gasar</i> (+ <i>Ostrea</i> sp. em parte) |
| Sinonimização das ostras de mangue e a descrição de | Singarajah (1980, 1979) avaliou a identidade de <i>C. brasiliana</i> com base em sua análise de holótipos e, devido ao seu tamanho menor e morfologia de concha convergente, a considerou igual a pequenas amostras de <i>C. rhizophorae</i> . Na sua opinião, <i>C. brasiliana</i> , <i>C. rhizophorae</i> e <i>O. arborea</i> eram sinônimos, sendo atribuídos a | <i>C. paraibanensis</i> → <i>C. gasar</i> |

| | | |
|---|--|--|
| uma nova espécie. | espécimes menores e médios encontrados no Brasil amplamente distribuídos em ecossistemas salobro-salinos, enquanto as maiores amostras de ostras estuarinas localizadas nas zonas de fundo e hiposalinas do rio Paraíba foram identificadas como <i>C. paraibanensis</i> . Outras espécies maiores de ostras subtidais salinas do Rio de Janeiro (<i>Crassostrea</i> sp.) pareciam também ser uma espécie diferente da <i>C. brasiliana</i> conceitual. | <i>C. brasiliana</i> → <i>C. gasar</i> (+ <i>O. arborea</i> , <i>C. rhizophorae</i> → <i>C. rhizophorae</i>) |
| Unificação dos táxons em <i>C. virginica</i> | Harry (1985) unificou todos os táxons <i>Crassostrea</i> do Atlântico Ocidental sob <i>C. virginica</i> . O autor também aplicou a distribuição de <i>C. virginica</i> ao litoral norte do Brasil, semelhante ao inferido por Ihering (1907; 1940). <i>C. rhizophorae</i> tornou -se um sinônimo júnior de <i>C. virginica</i> , uma posição também verificada em Abbot (1954) para as conchas do mar americano. | <i>C. virginica</i> em parte → <i>C. gasar</i> <i>C. virginica</i> em parte → <i>C. rhizophorae</i> |
| Confirmação genética de duas ostras de mangue no Brasil no Brasil | Absher (1989) avaliou uma população de ostras de mangue nas áreas estuarinas de Paraná e evidenciou duas espécies com um certo grau de separação baseado em isoenzimas e gradientes ambientais. Ignacio et al. (2000) também confirmou esse padrão no qual <i>C. rhizophorae</i> geralmente representaria o mangue menor e a ostra de rocha entre marés, com conchas mais finas e compactadas e uma menor taxa de crescimento (Nascimento, 1991), enquanto <i>C. brasiliana</i> invariavelmente constitui a grande ostra subtidal. Tais resultados reafirmam em parte a especulação anterior sobre uma distinção ecomorfológica em espécies de ostras de mangue (ver Ihering 1940; Fairbridge, 1976). Os estudos posteriores confirmaram esse mesmo padrão de duas espécies de ostras de mangue nativas através da análise genética na zona estuarina de São Paulo (Galvão et al., 2013) e na zona litoral nordeste do Brasil (Boehs et al., 2019; Lopes et al. 2018) com um continuum ecomorfológico mais consistente entre as espécies, ampliando a ideia de <i>C. gasar</i> ser também uma espécie de ocorrência de zonas intertidais. Esta é a percepção atualmente aceita das espécies de ostras de mangue nativos no Brasil. | <i>C. rhizophorae</i> <i>C. brasiliana</i> → <i>C. gasar</i> |

A conspecificidade entre os táxons brasileiros *C. brasiliana*, *C. paraibanensis* com a África Ocidental *C. gasar* foi confirmada através da análise molecular por Lazoski et al. (2011) e Lopes et al. (2018), justificando uma união de táxons. Além disso, a adição de novas sequências de *C. gasar* coletadas no Brasil, com base na análise filogenética envolvendo sequências africanas de *C. gasar*, da ainda mais sustentação a conspecificação dos táxons (ver Boehs et al., 2019; Galvão et al., 2013).

A revisão morfológica de *Crassostrea* no Brasil proposta por Amaral e Simone (2014) contestou os dados moleculares de estudos filogenéticos. Esses autores consideraram os espécimes africanos de *C. gasar* utilizados em estudos filogenéticos como dados não confiáveis para confirmar a aproximação entre essa espécie e *C. brasiliana*, e estabelecem que ambas as espécies são distintas. Os autores afirmaram que as amostras brasileiras de *C. gasar* formam uma entidade morfológicamente diferente de *C. gasar* africana, descartando assim a conspecificidade, embora as semelhanças da sequência de DNA entre espécimes coletadas em ambos os locais tenham sido confirmadas por Lapègue et al. (2002) e Lazoski et al. (2011). Infelizmente, em sua revisão, Amaral e Simone (2014) não incluíram uma lista de espécimes africanos de *C. gasar* avaliados morfológicamente, uma figura formal dessas espécies ou que conjunto de características lhes permitiu a diferenciação de *C. gasar* de *C. brasiliana*.

A morfologia esperada de *C. gasar* e *C. brasiliana* em termos de cores, textura ou forma e cores das cicatrizes não é particularmente semelhante, impulsionando muitos especialistas em Ostreidae a evitar a união de táxons (Huber, 2015).

No entanto, como os dados genéticos ainda confirmam a conspecificidade sem dúvidas razoáveis, o debate sobre a possível desassociação entre as amostras do Atlântico Sudoeste e do Sudeste do Atlântico por morfologia simples sequer deveria ter muita relevância.

3.4.2.4. Revisão morfológica e de distributiva

A plasticidade morfológica de *C. gasar* foi maior que a encontrada em *C. rhizophorae*. Embora a distinção morfológica entre espécimes de pequeno e médio porte (altura da concha <100 mm) seja impraticável para a identificação de espécies, alguns ecomorfotipos maiores foram verificados para *C. gasar* (**Material Suplementar 4**).

Um ecomorfótipo abrange a descrição de *C. paraibanensis*, um sinônimo de *C. gasar*, que é composto por um conjunto específico de ostras. A altura da concha é superior a 100 mm, tendo uma visão interna das valvas direito e esquerdo em uma coloração branca e a ausência de uma cavidade umbonal, ocorrendo apenas em zonas subtidais profundas (**Figura 6**). Geralmente, esse ecomorfótipo era relatado apenas no Rio Paraíba, no nordeste do Brasil; No entanto, parece ter a mesma distribuição ampla que a de *C. gasar*, pois temos uma coleção dos mesmos espécimes semelhantes a *C. paraibanensis* no município de Laguna, Estado de Santa Catarina, na atual distribuição fronteira austral de *C. gasar*. A falta de registro de amostras semelhantes a *C. paraibanensis* resulta da dificuldade na amostragem de mergulho em estuários de alta turbidez, que não são comumente realizados em pesquisas.

Outro ecomorfótipo reconhecido para *C. gasar* pertence a espécimes coletados em substratos rochosos perto das bocas do rio em mais áreas salinas do estuário. Geralmente, essas ostras estão tão ligadas ao substrato, que a remoção completa sem danificar a integridade da concha é um trabalho difícil. A morfologia dessa ostra em particular envolve o tamanho maior de SH e SL, ambos maiores que 100 mm, com um SF circular, criando uma maior aproximação ao *Crassostrea* sp. mencionado em Singarajah (Singarajah, 1980, 1979), bem como *O. bicolor* (Hanley, 1846).

Além desses dois morfotipos, qualquer outro aspecto da concha para *C. gasar* deve ser considerado sob os preceitos das conchas do complexo *Crassostrea*, nas quais a identificação só é possível com dados moleculares, e isso abrange a maior parte da população de ostras. No entanto, em revisão anterior por Amaral e Simone (2014), *C. gasar* (= *C. brasiliiana*) é caracterizada principalmente por conchas sem ondulação externa, cavidade umbonal profunda e margem da superfície interna da valva esquerda pigmentada, ocorrendo com mais frequência nas costas rochosas e na localização subtidal das áreas de mangue. Anatomicamente, essas ostras teriam um coração acessório em uma conformação de três ramificações apenas no lobo do manto direito.

Nossas amostras de *C. gasar* identificadas geneticamente exibiram diferentes conformações de conchas que abrangem características não encontradas por Amaral e Simone (2014). Alguns espécimes que analisamos tiveram uma cavidade umbonal quase inexistente (**Figs. 16d; 17**), que é uma característica variante notável observada entre as amostras (Carpenter e De Angelis, 2016). Os sítipos de *C. brasiliiana* também atestam a falta de uma cavidade umbonal distinta (Amaral e Simone, 2014, Fig. 11e; Singarajah, 1980, Fig. 4).

Além disso, as conchas que analisamos podem ter cicatriz muscular alongada (**Figura 16H**) ou ondulações externas (**Figura 15E, M**), conforme descrito por Nickès (1950). Alguns espécimes analisados tinham uma cor branca na borda da superfície interna da valva esquerda (**Figura 15h, 16n, 17**; Huber, 2010, Fig. *Crassostrea brasiliiana*). Esse padrão também é descrito para *Crassostrea paraibanensis*, referindo-se como uma borda “branca e brilhante” na superfície interna da concha, bem como no protólogo de *C. brasiliiana* (Singarajah, 1980), que o deveria moldar a caracterização dessa estrutura como não pigmentada. Amaral e Simone (2014) examinaram o material holótipo de ambas as espécies em questão, mas sua descrição contradiz os protólogos de *C. paraibanensis* e *C. brasiliiana* sem nenhuma discussão sobre o assunto.

A *Crassostrea brasiliiana* foi considerada morfologicamente uma pequena amostra de *C. rhizophorae* pela maioria dos conchologistas, antes da existência de um perfil molecular de

espécies de *Crassostrea* do Brasil, apresentando sintipos de tamanhos menores que medem 22 × 18 mm e 18 × 15 mm (Lamy, 1924b; Singuarajá, 1980). A descrição de *C. brasiliiana* por Amaral e Simone (2014) foi feita em ostras com mais de 60 mm de altura, o que não inclui a identidade total das espécies em questão.

Nossas amostras de *C. gasar* apresentaram conchas com mais plasticidade morfológica que os espécimes de *C. brasiliiana* descritas por Amaral e Simone (2014). Isso destaca a importância fundamental da identificação genética das espécies antes de sua descrição morfoanatômica e distinção taxonômica.

Os caracteres anatômicos são de considerável relevância na taxonomia. As bordas do manto que contêm tentáculos em *C. gasar* são bifurcadas e geralmente têm uma projeção externa de manto suave, cobrindo parcialmente as duas fileiras de tentáculos (Amaral e Simone, 2014). Quanto ao arranjo de tentáculos de *C. gasar*, nossos espécimes tiveram uma configuração diferente em comparação com a de *C. rhizophorae*. Embora as características de papilas não sejam consideradas espécie-específicas (Evseev et al., 1996; Harry, 1985), estudos anteriores usaram arranjos de tentáculos para identificação de espécies (Carreon, 1969; Castillo-Rodriguez e García-Cubas, 1984). Nossos espécimes possuíam um arranjo de tentáculos com uma dobra externa do manto em uma pequena projeção circular justaposta, enquanto a dobra do manto interno possuía grandes tentáculos semelhantes aos dedos espaçados pelo tamanho do tentáculo (**Figura 14b**). Em contraste, amostras de *C. gasar* de Amaral e Simone (2014, Figs. 5F, 6b) teriam um arranjo de tentáculos na parte intermediária da margem do manto composta por tentáculos longos semelhantes aos dedos, espaçados entre si por uma série de dois a quatro médios ou curtos. Os tentáculos, na margem do manto interno teriam tentáculos longos semelhantes aos dedos, espaçados um do outro pelo tamanho do tentáculo, que é mais semelhante aos espécimes analisados de *C. rhizophorae* (**Figura 14G**).

A descrição do reto de *C. gasar* por Amaral e Simone (2014) é semelhante à nossa descrição de *C. rhizophorae* (**Figura 14i**). O reto de *C. gasar* analisado em nosso estudo (**Figura 14C**) teriam uma pequena constrição em relação à parte anal, com dobras anal bilabiais, enquanto as amostras de Amaral e Simone (2014, Fig. 5K) foram descritas como tendo um reto igual em espessura ao longo de todo o comprimento com dobras anais recurvadas para baixo.

O coração acessório é comumente usado para identificação de espécies (Evseev et al., 1996) e consiste em vasos proeminentes ao longo das superfícies internas das dobras do manto, a partir da margem do manto, ligeiramente para a frente do septo que conecta os dois lóbulos do manto, e aos quais as extremidades posteriores das brânquias são anexadas (Hopkins, 1934). Amaral e Simone (2014) descreveram o coração acessório de *C. gasar* contendo três ramos em

uma configuração "Y" no lobo direito e uma redução no lobo esquerdo. No entanto, observamos que essa característica era bastante plástica entre os espécimes analisados no presente estudo, que apresentaram um ramo longo simples no lobo esquerdo (**Figura 14D**) ou com três ramos de tamanho igual, formando um 'y' (**Figura 14e**) ou um 'V' (**Figura 14a**) em ambos os lobos.

C. gasar distribui-se em todo o Oceano Atlântico Americano, desde a Guiana francesa até estado de Santa Catarina, Brasil (Lapègue et al., 2002; Lazoski et al., 2011) em raízes de mangue na zona intertidal, junto com *C. rhizophorae*. No entanto, rochas subtidais e substratos enlameados em águas menos salinas também fazem parte dos nichos predominantes dessa espécie (Almeida et al., 2014; Boehs et al., 2019; Galvão et al., 2013; Legat et al., 2008; Silva, 2015). *C. gasar* também pode ser encontrado em costeiras rochosas (Amaral e Simone, 2014; Lopes et al., 2018), mais ou menos associadas a bocas estuarinas. Neste estudo, apenas duas amostras de *C. gasar* foram encontradas perto das margens da praia na área litoral de rocha salina de “Praia da Barra”, no município de Laguna (coletado por C. M. R. Melo et al., 2010).

3.4.3. Identidade de *Crassostrea rhizophorae*

3.4.3.1. Revisão histórica e taxonômica

Crassostrea rhizophorae é uma espécie concisa bem conhecida. No entanto, estudos anteriores de ostras propuseram outros nomes controversos para abordar essa entidade, como *Ostrea arborea* e *O. parasitica*. O nome *O. arborea* foi considerado sinônimo de *C. rhizophorae* por um longo tempo, mas agora é considerado um *nom. dubitum* (Huber, 2010).

Ostrea arborea foi incluído como uma espécie de ostra de mangue da América Central, mais tarde aliada a *O. rhizophorae*, em uma avaliação de espécimes de ostras de Guadalupe e Santo Domingo por Calonne e Humphreys (1797). Essa decisão foi motivada principalmente pela necessidade de indicar um nome científico a um grupo negligenciado de ostras de mangue da ilha de Guadalupe relatadas por vários escritores franceses, aos quais descreviam-nas sob os seguintes nomes "Huitres des paletuviers", "Huitres d'Arbres" ou "Huitres des mangoves" (Beaurieu, 1764; D'Herbigny, 1775; Dávila, 1767; Du Tertre, 1667; Lundy, 1667; Montcervelle, 1780; Poynz, 1753).

No entanto, a conceituação de espécies de ostras de mangue de Chemnitz refletiu uma abordagem ecológica das espécies. Grande parte de sua percepção de espécies de ostras é baseada em Martini (1774), seu antecessor em conchologia. Para a organização hierárquica desse táxon, todas as ostras de árvores foram agrupadas em uma identidade pela preferência do

local de assentamento em plantas, independentemente de quaisquer diferenças distributivas e morfológicas. A ostra de árvore de Martini abrangiu ostras de mangue antilhanos, ostras de árvores européias (Beaurieu, 1764, Hebenstreit, 1743, cuja referência de espécie é baseada na placa de Martin Lister 175 de Huddesford 1770, que corresponde à *Ostrea parasitica* Turton (1819) = *O. edulis* Linnaeus (1758); ostras de mangue africano (Adanson, 1757); e ostras do mangue do Indo-Pacífico (Klein, 1753; Petiver, 1713; Rumphius, 1705; Smith, 1751). Conseqüentemente, *O. arborea* praticamente reuniu todas as ostras relatadas anteriormente em árvores, compreendendo o mesmo complexo variabilidade morfológica já verificada em *O. parasitica* de Gmelin (Lischke, 1869).

Quando *Ostrea rhizophorae* foi descrito como uma ostra de mangue do Caribe, a espécie recebeu uma descrição morfológica, localidade do tipo e árvore de hospedeiro específica de mangue (*Rhizophora mangle*) (Guilding, 1828). A sugestão de que ambos os nomes se referem à mesma entidade é tendenciosa.

Outras considerações históricas foram baseadas no pressuposto de que *C. rhizophorae* era uma variante ecológica de *C. virginica* (Ahmed, 1976; Harry, 1985) sendo uma possível subespécie (Abbot, 1954) restrita à região do Caribe (Arakawa, 1990; Gunter, 1951; Warmke e Abbott, 1975). *C. virginica* e *C. rhizophorae* foram posteriormente considerados espécies separadas, mas uma segregação entre as ostras dos manguezais do Caribe (*C. rhizophorae*) e do Brasil (*C. brasiliensis*) do Brasil feita por Ranson (1967) teve algumas implicações na identidade de espécies no Brasil (Consulte o item 3.4.2.3). Tais critérios distributivos foram considerados inapropriados ao reconsiderar *C. rhizophorae* somente para essa região do Atlântico.

A reaplicação desse critério de distribuição, com a adição de algumas supostas características concológicas e anatômicas confiáveis, foi feita na revisão de *Crassostrea* no Brasil. *C. mangle* foi descrito com a intenção de identificar espécimes intertidais um pouco mais convergentes para “*C. rhizophorae*” localizada no Brasil (Amaral e Simone, 2014). Assim, é questão recorrente a discussão sobre a identidade de espécies relacionada a *C. rhizophorae*.

2.4.3.2. Revisão morfológica e distributiva

Os espécimes de *C. rhizophorae* estão atualmente no rol das ostras pequenas e médias (altura da concha <100 mm) com a maioria de sua população se encaixando no complexo *Crassostrea*. Existem algumas amostras incomuns com costas longitudinais irradiantes com

algumas nodosidades (**Figuras 18J, 19F**) (com mais de 10 mm de largura), que constituem um padrão único para *C. rhizophorae*, na qual é possível diferenciá-los de *C. gasar*.

Embora a morfologia da concha das espécies de ostras de mangue seja polimórfica, para a identificação total de espécies, Amaral e Simone (2014) propôs uma nova espécie, *C. mangle*, para separar os espécimes brasileiros de *C. rhizophorae* dos da região do Caribe. A avaliação morfológica foi realizada com base na comparação de 50 espécimes do local do holótipo (Ilha Carriacou, Granada) com espécimes coletados no Brasil. Assumimos que *C. mangle* é uma espécie inapropriada, sendo detentora de muitas questões não resolvidas para serem consideradas uma espécie coesa para abordar as amostras brasileiras de *C. rhizophorae*. Discordamos da visão desses autores e trataremos de realizar nossa argumentação por conseguinte.

Primeiramente, toda a definição morfológica de *C. rhizophorae sensu* Amaral e Simone (2014) (a seguir nomeado como *C. rhizophorae* Caribenha) carece de profunda conexão com estudos anteriores do Caribe que relatam sua identidade morfológica completa nas Índias Ocidentais. Além disso, a distinção entre *C. rhizophorae s.l.* (*C. rhizophorae* e *C. mangle*) e *C. gasar* (*C. brasiliiana* em Amaral e Simone (2014)) são problemáticos, pois os autores não estabeleceram quais estudos taxonômicos na literatura relatam a identidade morfológica dessas espécies de *Crassostrea* que foram utilizados como referência para sua própria delimitação morfológica das espécies.

No Brasil, os taxonomistas debatiam a condição de reconhecer uma ou duas espécies nativas de *Crassostrea* antes da análise molecular definitiva (Ignacio et al., 2000) (ver revisão no item 3.4.2.3 e na **Tabela 3**). A confirmação da configuração das duas espécies de *Crassostrea* foi baseado pela primeira vez em evidências genéticas fornecidas por Absher (1989) e Ignacio et al. (2000). Amaral e Simone (2014) usaram evidências genéticas anteriores para confirmar a presença de duas espécies nativas no Brasil e não uma delimitação morfológica e anatômica clássica de ambas as espécies, já que não existem esses critérios claros. Sem um critério morfológico coeso baseado em espécimes de *Crassostrea* identificados geneticamente, as descrições conchológicas e anatômicas das espécies se tornam artificiais. Estabelecer uma delimitação morfológica entre *C. rhizophorae s.l.* e *C. gasar* nessas condições já é improvável. Cumulativamente, averiguar a separação de *C. rhizophorae* Caribenha e Brasileira com base em uma descrição morfológica não confiável de *C. rhizophorae s.l.* demonstra ainda mais desordem.

Segundo, a informação conchológica que Amaral e Simone (2014) apresentaram na Tabela 1 para *C. gigas*, *C. rhizophorae* Caribenha e *C. virginica* usados como critério para a delimitação de espécies é muito semelhante à interpretação morfológica de Arakawa (1990) a

estas espécie de ostras. A mesma condição ocorre quando comparamos as informações conchológicas de *C. brasiliiana* da Tabela 1 de Amaral e Simone (2014) com *C. brasiliiana* da Tabela 1 de Singarajah (1980). É uma prática comum para os autores citarem um estudo ou revisão usada como base fundamental para a interpretação de suas espécies, pois ajuda a entender o ponto de vista do revisor, especialmente em grupos taxonômicos complicados, como o *Crassostrea*.

Amaral e Simone (2014) estabeleceram a cor da superfície interna das conchas, incluindo sua margem, o aspecto de ondulação externa das conchas e a cor da cicatriz muscular de *C. gigas*, *C. rhizophorae* Caribenha, *C. virginica* e *C. brasiliiana* de acordo com a interpretação das espécies de Arakawa e Singarajah, respectivamente.

A abordagem morfológica de Amaral e Simone (2014) sobre a interpretação morfológica dos dois autores levantou duas questões. Primeiro, Arakawa (1990) não realizou uma revisão taxonômica e não ofereceu uma lista de espécimes examinados, tornando impossível confirmar a morfologia das amostras de ostras usadas no seu estudo. Além disso, a descrição de *C. brasiliiana sensu* Singajah (1980) interpreta *C. rhizophorae* brasileiro como um sinônimo da primeira espécie e *C. paraibanensis* como uma espécie distinta de *C. brasiliiana*, o que contradiz os achados moleculares posteriores. Portanto, os critérios morfológicos estabelecidos para a delimitação de espécies podem não representar a natureza real das espécies de ostras encontradas no Brasil.

Terceiro, a descrição de *C. rhizophorae* do Caribe adotada por Amaral e Simone (2014) é imprecisa. Os autores tentaram averiguar a morfologia das espécies com base no tipo de material; No entanto, devido à ausência de material holótipo depositado no Museu de História Natural de Londres (NHMUK), eles realizaram trabalho de campo no local tipo da espécie para resgatar uma referência morfológica. Hanley (1854) criou uma ilustração (Pl. I, Fig. 1,4) desta espécie baseada no holótipo da Guilding e não corresponde morfológicamente com as amostras mostradas em Amaral e Simone (2014, Figs. 3-4). Essa ilustração de Hanley da espécie apresenta as valvas superiores da concha mais ou menos achatadas, tornando-se mais ampla e escamosa em direção à borda ventral. Ele também mostra as valvas superiores em um fundo amarelado sujo com linhas irradiadas ou manchas de roxo acastanhado. A valva inferior possui lamelas concêntricas e algumas rugas radiantes amplamente espaçadas, com linhas de irradiação roxa.

Além disso, a descrição de *C. rhizophorae* Caribenha inclui apenas espécimes de Granada, que não representam todas as variantes na região do Caribe, pois têm polimorfismo de concha devido à diversidade ambiental de seu hábitat (Dall e Simpson, 1902; Gunter, 1950;

Wakamatsu, 1973). A distribuição de *C. rhizophorae* na região do Caribe é ampla e inclui espécimes localizados em Belize (Ellison e Farnsworth, 1992), Honduras (Hanley, 1856), Martinique (Lamy, 1929b), St. Croix (Nowell-Pusticke, 1959), Antígua e Barbuda, Colômbia, Costa Rica, Cuba, Dominica, Guiana Francesa, Guadalupe, Golfo do México, Haiti, Jamaica, Panamá, Porto Rico, St. Lucia, Suriname, Estado da Flórida (EUA), Trinidad e Tobago, Venezuela e as Ilhas Virgens (McLean, 1941; Newkirk, 1991), que os autores não incluíram sequer parcialmente em sua revisão.

Quarto, os caracteres usados para separar espécies na chave de identificação são influenciados pelo viés dos autores. Por exemplo, as amostras de *C. rhizophorae* Caribenha têm uma cavidade umbonal "rasa", enquanto *C. gasar* (sub *C. brasiliana*) e os *C. rhizophorae* brasileiros têm uma cavidade umbonal "profunda". A profundidade da cavidade umbonal é um atributo quantitativo, mas nenhuma afirmação numérica foi feita pelos autores para confirmar se essa característica é diferente entre as espécies.

A taxonomia moderna tende a evitar características intuitivas, especialmente nas chaves de identificação, porque elas precisam ser práticas para uso. Algumas características subjetivamente apreciadas que são importantes para diagnósticas em organismos são difíceis de circunscrever (Kendrick, 1964). No entanto, na prática, muitos taxonomistas não são particularmente rigorosos quando se trata de transformar dados contínuos em caracteres discretos e escolhem arbitrariamente pontos de corte entre os intervalos (Sokal e Sneath, 1963). As formas de amostra atípicas são geralmente excluídas das comparações porque as diferenças entre indivíduos em uma população são, em geral, leves (Quicke, 1993).

Quinto, ao analisar estudos taxonômicos anteriores envolvendo os *Crassostrea rhizophorae*, descobrimos que alguns relatos morfológicos que contradizem os achados dos autores foram negligenciados.

C. rhizophorae Caribenhos foram definidos como ostras com cavidades umbonais rasas, mas para espécimes porto-riquenhos (sub-erroneamente nominado sob *C. virginica* Gmelin, 1791), a "valva inferior tem um bico forte, geralmente alongado, seu umbo contendo amplo canal" (Dall e Simpson, 1902), que mais certamente os enquadram no caráter "profundo" para cavidade umbonal. Os espécimes venezuelanos também exibiram as cavidades umbonais profundas (Ahmed, 1976, Fig. 7).

As impressões de cicatrizes musculares em *C. rhizophorae* Caribenha são principalmente ovais e reniformes, mas também podem ser alongadas, como percebidas em espécimes da Flórida (Galtsoff, 1964, Fig. 5; Huber, 2010, Fig. *Crassostrea rhizophorae*) e pode ser pigmentado de forma independente (Castillo-Rodriguez e García-Cubas, 1984;

Weisbord, 1964). A cor da valva interna do *C. rhizophorae* Caribenha na localização do holótipo, que deveria ser roxo e nebulosamente submargaritáceo, de acordo com seu protólogo (Guilding, 1828), foi descrito como predominantemente branco com pouco brilho o que vai em acordo com *C. rhizophorae* Caribenha coletado em outros lugares (ver Betanzos-Vega et al., 2016; Sowerby, 1870; Weisbord, 1964) ou com os espécimes de *C. rhizophorae* brasileiros (ver Absher et al., 2015; Ríos, 2009).

A borda da superfície interna da valva esquerda da *C. rhizophorae* Caribenha é predominantemente branca, e Amaral e Simone (2014, Tabela 1) incluem a possibilidade de uma pigmentação roxa. Espécimes *C. rhizophorae* brasileiro também apresentam essa plásticidade, com pigmentação roxa (Lamy, 1928) ou branca (Absher et al., 2015; Amaral e Simone, 2014; Ríos, 2009). Curiosamente, a história por trás da cor da margem da concha interna parece estar espalhada entre as populações de ostras. Nos tempos antigos, uma ostra em camas de ostras com uma margem roxa interna era considerada superior em qualidade, sendo denominadas como "Calliblephara" ou ostras com lindas sobrelhas (Bostock e Riley, 1855; Philpots, 1890). Além disso, a pigmentação na impressão da cicatriz muscular ou na valva interna é composta de melanina, e sua intensidade está associada, em um grau maior ou menor, com respostas antioxidantes do músculo adutor e do manto da ostra (Hao et al., 2015); assim, é uma característica não confiável para a distinção de espécies.

A descrição do *C. rhizophorae* Caribenha alude a espécimes cujo tamanho da concha é estimado em até 80 mm de altura na descrição da espécie, porém em até 60 mm ao longo da discussão do trabalho de Amaral e Simone (2014), mas espécimes na região do Caribe podem atingir aproximadamente 150 mm de altura (Humphrey, 1975; Warmke e Abbott, 1975), com a maioria dos indivíduos adultos variando de 60 a 110 mm de altura na região do Caribe (Yoo e Ryu, 1984). Por outro lado, as amostras brasileiras de *C. rhizophorae* identificadas geneticamente raramente atingem 90 mm (Lazoski et al., 2011), enquanto Amaral e Simone (2014) estimaram o tamanho máximo de grupo de indivíduos em 120 mm.

Amaral e Simone (2014) implicam que as conchas de *C. rhizophorae s.l.* não têm ondulações externas, portanto, poderiam ser distinguidas de *C. virginica*. No entanto, vários estudos taxonômicos mostraram perspectiva diferente. As conchas de *C. rhizophorae s.l.*, na verdade, são menos plicadas do que as de *C. virginica* (Castillo-Rodriguez e García-Cubas, 1984; Galtsoff, 1964; Gunter, 1951; Mattox, 1949; Vélez, 1991; Weisbord, 1964), refletindo um estado de caráter preponderante, e não de distinção exclusivo. Alguns espécimes de *C. virginica*, embora incomuns, têm ornamentação suave (Ahmed, 1976, Fig. 6, 42; Huber, 2010, Fig. *C. virginica*) (este estudo, **Figura 20**).

Os primeiros relatos sobre espécimes brasileiros de *C. rhizophorae* mostraram descrições convergentes com *C. rhizophorae* Caribenha (Ihering, 1907; Lamy, 1928), juntamente com as ilustrações de Hanley (1854, Pl. I, Figs. 1,4) e, conseqüentemente, com o protólogo da espécie.

Sexto, nossa análise de sequência, bem como outros estudos usando espécimes Caribenhos (Lapègue et al., 2002; Lazoski et al., 2011; Lohan et al., 2015) e espécimes brasileiros de *C. rhizophorae* mostraram um alto grau de correlação genética entre eles, indicando que a separação de ambas as espécies é injustificada.

Sétimo, *C. rhizophorae s.l.* nem sempre está associado a manguezais, como Amaral e Simone (2014) mencionam, embora isso possa ser considerado como seu hábito normal (Sowerby, 1870). Assim, a espécie também é encontrada nas costas rochosas e em outras zonas salinas entre marés, conforme relatado em vários estudos (Absher, 1989; Ahmed, 1976; Boehs et al., 2019; Galvão et al., 2013; Gunter, 1951; Ignacio et al., 2000; Lopes et al., 2018; Nascimento, 1991; Weisbord, 1964). De fato, este estudo observou que *C. rhizophorae* possui uma ampla gama de habitats e áreas de ocorrência, de manguezais e estuários a costas rochosas, afixadas em raízes de manguezais ou rochas e em zonas entre marés, onde a salinidade da água varia entre 12-35 g.l⁻¹.

A sugestão de que as áreas de mangue são o único habitat possível para ostras de mangue é reducionista, com vista para a ampla gama de locais costeiros em que essas ostras ocorrem (Bacon, 1986).

Oitavo, nossas amostras geneticamente determinadas de *Crassostrea* cobrem uma faixa mais polimórfica do que o esperado, refletindo o continuum morfológico apresentado na Figura 2 de Lazoski et al. (2011). A avaliação de amostras de ostras de coleções zoológicas pode não ser suficiente para cobrir todas as variações entre as mesmas espécies de *Crassostrea*, especialmente devido à falta de identificação genética, juntamente com a identificação putativa de espécies baseadas apenas na morfologia.

Os espécimes brasileiros de *C. rhizophorae* foram definidos por Amaral e Simone (2014) como conchas sem ondulações externas e ornamentação, uma cavidade umbonal profunda e uma superfície interna não pigmentada da valva esquerda. No entanto, nossas amostras brasileiras de *C. rhizophorae* geneticamente identificadas cobriram uma ampla gama de variações morfológicas, como ostras com ondulações externas em ambas as valvas (**Figuras 18C, i, J, L; 19f**), cavidade umbonal rasa (**Figuras 18K; 19N, O**) e bordas pigmentadas na superfície interna da valva esquerda (**Figura 18h, k**).

Figura 20 - Representantes de *Crassostrea virginica* sem ondulações características da margem externa. Foto fornecida por Jessica Moss Small, coordenadora de pesquisa do Instituto de Ciências Marinhas da Virgínia.



Nono, do ponto de vista anatômico, *C. rhizophorae* Caribenho foi separado de *C. rhizophorae* brasileiro devido à conformação do coração acessório. Enquanto os espécimes caribenhos apresentam ambos os lobos com coração acessório de uma ramificação, os espécimes brasileiros apresentam apenas o lobo direito com coração acessório de três ramificações (Amaral e Simone, 2014). No entanto, com base no material identificado geneticamente, o coração acessório em nossos espécimes de *C. rhizophorae* demonstrou conformações diferentes, variando de ambos os lobos com coração acessório contendo uma

ramificação (**Figura 14J**) a ambos os lobos com três ramificações (**Figura 14F, K**), formando em 'Y', e às vezes com coração acessório reduzido no lobo direito.

Considerando todos os argumentos sobre a imprecisão morfológica de *Crassostrea mangle*, juntamente com uma alta correlação genética entre *C. rhizophorae* do Caribe e do Brasil, desencorajamos o uso de *C. mangle* para abordar os espécimes brasileiros de *C. rhizophorae*.

3.4.4 Espécie *Incertae sedis*: *Crassostrea praia*

C. praia é uma espécie atualmente reconhecida na revisão de *Crassostrea* do Brasil, sendo uma elevação de *O. parasitica* subsp. *praia* a uma categoria de espécie. A espécie é conhecida principalmente por seu holótipo (apenas a valva esquerda, Amaral e Simone, 2014, Fig. 11 A-B), que é definido morfológicamente principalmente por seu SF e MSF alongados e UCC profundo. O conceito inicial deste táxon, entretanto, foi desenvolvido por Ihering e carregava mais uma abordagem ecológica das espécies do que uma abordagem morfológica.

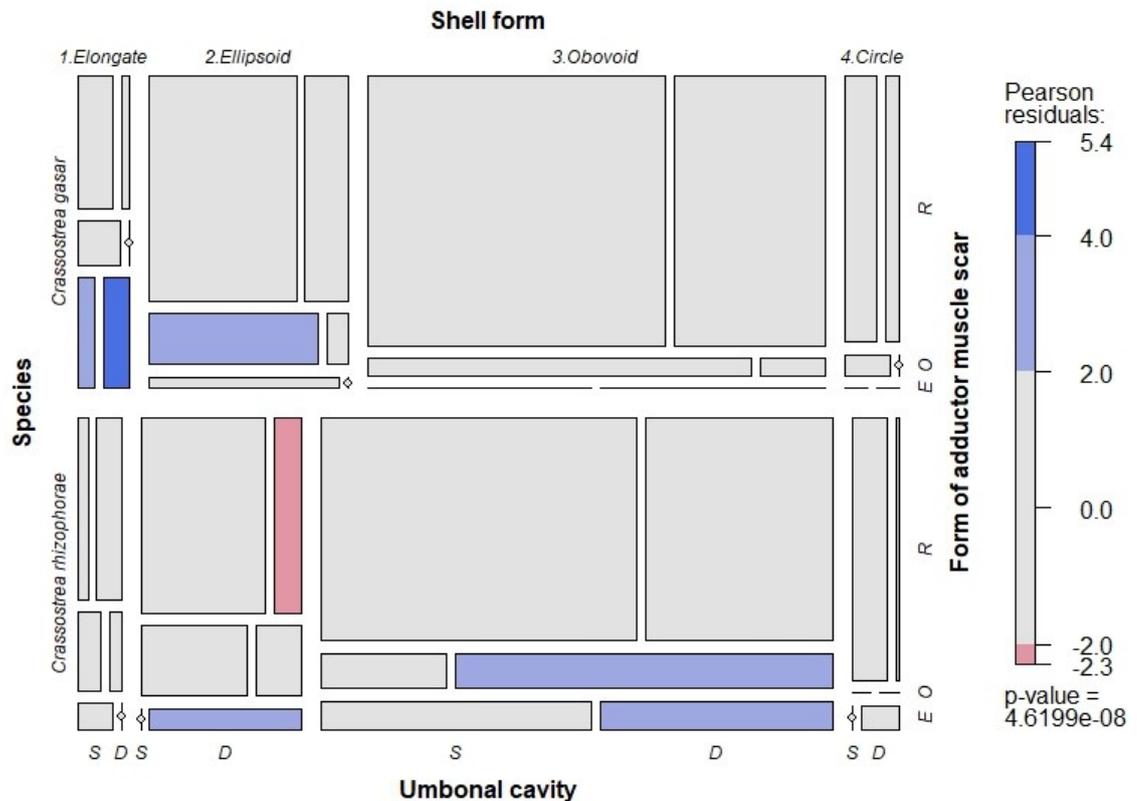
Quando *O. parasitica* era a única espécie reconhecida no Brasil (ver Tabela 3), a visão conceitual desta entidade incluía espécies que ocorrem na vegetação de mangue. Um grupo de ostras nativas do Brasil (dentro do gênero *Crassostrea*) foi encontrado no estado do Rio Grande do Sul, onde não há vegetação de mangue. A fronteira do manguezal está localizada no município de Laguna, estado de Santa Catarina, Brasil. Ihering (1907) destacou que os espécimes de *O. parasitica* que ocorrem além da borda sul da vegetação do mangue deveriam ser denominados *O. parasitica* subsp. *praia* Ihering (1907) (Lamy, 1928).

Estudos anteriores interpretaram *O. parasitica* sub *praia* como sinônimo de *C. rhizophorae*, com distribuição que vai dos EUA ao Uruguai (Huber, 2010; Ríos, 2009), uma vez que a espécie não estaria limitada a áreas de mangue (ver nosso sétimo ponto em subseção 4.3.2).

De acordo com sua morfologia, alguns espécimes de *C. gasar* apresentam a mesma conformação de concha descrita para *C. praia* (SF alongado, MSF e UCC profundo), com forte correlação entre esta configuração de conchas e *C. gasar* em vez de *C. rhizophorae* (**Figura 21**).

Como o presente estudo não inclui espécimes amostrados com esta morfologia de concha coletados fora das áreas de mangue, não podemos descartar com segurança *C. praia* como espécie. Mais estudos são necessários para determinar a identidade deste táxon.

Figura 21 - Teste de qui-quadrado de independência entre espécie, SF, MSF e UCC, baseado na distribuição de permutação. Legendas para MSF (E – Alongado, O – Ovado, R – Reniforme) e UCC (S – Rasa, D – Profunda).



3.5. CONCLUSÃO

O relato taxonômico histórico das espécies de ostras nativas de mangue relatadas no Brasil, com uma conchologia comparativa e detalhada e análise anatômica das espécies geneticamente identificadas de *Crassostrea rhizophorae* e *C. gasar*, nos permitiu concluir que:

1. Espécimes de *Crassostrea rhizophorae* e *C. gasar* geneticamente identificados exibiram um continuum morfológico entre caracteres concológicos (complexo *Crassostrea*) e anatômicos, dificultando a possibilidade de separação de ambas as espécies através da taxonomia clássica. Somente ostras com ecomorfotipo semelhante a *C. paraibanensis* e semelhante a *C. bicolor* podem ser atribuídas com segurança a *C. gasar*, enquanto pequenos espécimes com costas longitudinais radiantes podem ser atribuídos a *C. rhizophorae*.
2. *Crassostrea gasar* e *C. brasiliana* devem ser interpretadas como sinônimos, uma vez que a coespecificidade entre ostras de manguezal africanas e brasileiras já foi previamente comprovada, além do fato de não haver um estudo morfológico envolvendo ambas as espécies justificando tal separação.

3. *Crassostrea gasar* (Dillwyn, 1817) é o autor correto e o ano de publicação desta espécie sob o basônimo *Ostrea arborea* var. *gasar*, sendo mais antigo que *O. gasar* Dautzenberg (1891), *O. brasiliana* Lamarck (1819) e *O. tulipa* Lamarck (1819). O basônimo não se enquadra no conceito de *nom. dubitum*, pois indubitavelmente circunscreve as espécies de ostras de mangue descritas, coletadas e ilustradas apenas do Senegal por Adanson (1757).
4. *Crassostrea tulipa* foi uma espécie pobremente descrita e sem origem adequada historicamente, atribuída a *C. rhizophorae* e mais recentemente a *C. gasar*. Como nenhuma característica conclusiva pode afirmar a identidade de *C. tulipa* com qualquer espécie referenciada, ela não deve ser atribuída a nenhuma das espécies de ostras do mangue atlântico, pois elas constituem entidades consistentes.
5. Alguns espécimes brasileiros de *C. rhizophorae* (= *C. mangle*) geneticamente identificados exibiram padrões concológicos e anatômicos semelhantes aos de *C. rhizophorae* caribenhos. O mesmo se aplica a alguns estudos anteriores envolvendo *C. rhizophorae* caribenhas, que também relataram padrões concológicos semelhantes para *C. rhizophorae* brasileiro e vice versa, invalidando a proposição de separação morfológica das espécies.
6. Estudos moleculares anteriores envolvendo espécimes de *C. rhizophorae* mostraram uma alta correlação entre espécimes brasileiros e caribenhos para serem interpretados sob o mesmo nome de espécie.
7. A distribuição de *C. gasar* nos mares da atlânticos americanos foi relatada desde a Guiana Francesa até o estado de Santa Catarina/Brasil em zonas intertidais e subtidais de manguezais, ou menos comumente em litorais rochosos, enquanto *C. rhizophorae* é encontrado na Flórida (EUA) às costas rochosas do Uruguai em zonas entremarés de manguezais, bem como em costas rochosas.

Reconhecimento

Os autores desejam agradecer o apoio financeiro recebido da Financiadora de Estudos e Projetos (FINEP), do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES). Os autores agradecem ao PPGAQI-UFSC por fornecer as condições para o desenvolvimento do presente estudo. Agradecemos também a Claudio Tureck (Univille) e aos colaboradores da EMBRAPA Meio Norte: Alfredo O. Galvez (UFRPE) e Miguel Accioly (UFBA) pelos espécimes de *Crassostrea* coletados na Baía da

Babitonga, estado de Santa Catarina e litoral Nordeste do Brasil, respectivamente; Jessica Moss Small e Blaine Schoolfield pelo apoio no fornecimento de uma foto de *C. virginica* usada em nossa figura 20; Augusto Ferreira Jr. pela disponibilização da tese de Theresinha M. Absher.

REFERÊNCIAS

- Abbot, R.T., 1954. American Seashells. D. Van Nostrad Company, New York.
- Absher, T.M., 1989. Populações natutais de ostras do gênero *Crassostrea* do litoral do Paraná - Desenvolvimento larval, recrutamento e crescimento. Universidade de São Paulo.
- Absher, T.M., Ferreira-Junior, A.L., Christo, S.W., 2015. Conchas de Moluscos Marinhos do Paraná. Publiki, Rio de Janeiro.
- Adanson, M., 1757. Histoire naturelle du Sénégal : coquillages : avec la relation abrégée d'un voyage fait en ce pays, pendant les années 1749, 50, 51, 52 & 53. Chez Claude-Jean-Baptiste Bauche, A Paris : <https://doi.org/10.5962/bhl.title.39621>
- Ahmed, M., 1976. Speciation in Living Oysters. *Adv. Mar. Biol.* 13, 357–397. [https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(08\)60283-7](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(08)60283-7)
- Almeida, D.D., Ribeiro, R.O., Araújo, E.D., A., F.M.H., Lopes, A.C.M., 2014. Identificação molecular de ostras *Crassostrea* spp. (Mollusca: Bivalvia) dos dois maiores estuários do estado de Sergipe por PCR/RFLP. *Interfaces Científicas - Saúde e Ambient.* 2, 31–36. <https://doi.org/10.17564/2316-3798.2014v2n2p31-36>
- Amaral, V.S., Simone, L.R.L., 2014. Revision of genus *Crassostrea* (Bivalvia: Ostreidae) of Brazil. *J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom* 94, 811–836. <https://doi.org/10.1017/S0025315414000058>
- Arakawa, K.Y., 1990. Commercially important species of oysters in the world. *Mar. Behav. Physiol.* 17, 1–13. <https://doi.org/10.1080/10236249009378756>
- Backeljau, T., 2018. *Crassostrea gigas* or *Magallana gigas*: A Community-based Scientific Response. *Natl. Shellfish. Assoc. Q. Newsl.* 2018, 3.
- Baldez, R. do S.C., Melo, M.A.D., Sampaio, I., Tagliaro, C.H., 2016. Novel Microsatellite Markers for Brazilian Mangrove Oysters (*Crassostrea gasar*) and their Cross-Amplification in *Crassostrea rhizophorae*. *Brazilian Arch. Biol. Technol.* 59. <https://doi.org/10.1590/1678-4324-2016160071>
- Bayne, B., Anglès d'Auriac, M., Backeljau, T., Beninger, P., Boudry, P., Carnegie, R., Davis, J., Guo, X., Hedgecock, D., Krause, M., Langdon, C., Lapègue, S., Manahan, D., Mann, R., Powell, E., Shumway, S., 2019. A scientific name for Pacific oysters. *Aquaculture*. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2018.08.048>

Bayne, B.L., Ahrens, M., Allen, S.K., D'auriac, M.A., Backeljau, T., Beninger, P., Bohn, R., Boudry, P., Davis, J., Green, T., Guo, X., Hedgecock, D., Ibarra, A., Kingsley-Smith, P., Krause, M., Langdon, C., Lapègue, S., Li, C., Manahan, D., Mann, R., Perez-Paralle, L., Powell, E.N., Rawson, P.D., Speiser, D., Sanchez, J.-L., Shumway, S., Wang, H., 2017. The Proposed Dropping of the Genus *Crassostrea* for All Pacific Cupped Oysters and Its Replacement by a New Genus *Magallana*: A Dissenting View. *J. Shellfish Res.* 36, 545–547. <https://doi.org/10.2983/035.036.0301>

Beaurieu, G.G. de, 1764. *Abrégé de l'histoire des insectes: dédié aux jeunes personnes.* C.J. Panckoucke, Paris. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.49970>

Betanzos-Vega, A., Lodeiros, C., Espinosa-Sáez, J., Mazón-Suástegui, J.M., 2016. Identificación del ostión americano *Crassostrea virginica* (Mollusca: Bivalvia: Ostreidae) como recurso natural en las Antillas Mayores: Cuba. *Rev. Mex. Biodivers.* 87, 1342–1347. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.09.005>

Blainville, M. de, 1821. Mollusques, in: *Dictionnaire Des Sciences Naturelles.* F.G. Levrault, Strasbourg, pp. 1–36.

Boehs, G., Luz, M.D.S.A., De Andrade, V.R.D., 2019. Molecular identification of cryptic species of oysters (genus *Crassostrea* Sacco, 1897) in the northeast atlantic coast of Brazil. *Bol. do Inst. Pesca* 45, 2–7. <https://doi.org/10.20950/1678-2305.2019.45.2.446>

Bosc, L.A.G., 1802. *Histoire naturelle des coquilles : contenant leur description, les moeurs des animaux qui les habitent et leurs usages : avec figures dessinées d'après nature.* De l'imprimerie de Crapelet, a Paris chez Deterville, Paris : <https://doi.org/10.5962/bhl.title.11584>

Bostock, J., Riley, H.T., 1855. *The natural history of Pliny.*, Vol. 6. ed, *The natural history of Pliny.* Bohn, H.G., London. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.56616>

Bruguière, J.G., 1792. *Tableau encyclopédique et méthodique des trois règnes de la nature, vers, coquilles, mollusques et polypiers.* Chez Panckoucke, imprimeur-libraire, A Paris : <https://doi.org/10.5962/bhl.title.8638>

Brunetto, L.J., Gomes, C.H.A. de M., Ramos, C. de O., da Silva, F.C., Ferreira, J.P.R., Vieira, G.C., De Melo, C.M.R., 2020. The effect of density on the cultivation of the native mangrove oyster *Crassostrea tulipa* (Lamarck, 1819). *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 48, 855–868. <https://doi.org/10.3856/vol48-issue5-fulltext-2446>

Buroker, N.E., 1983. Population genetics of the American oyster *Crassostrea virginica* along the Atlantic coast and the Gulf of Mexico. *Mar. Biol.* 75, 99–112.

Büttikofer, J., 1885. *Zoological researches in Liberia. A list of Birds, collected by J. Büttikofer and C. F. Sala in Western Liberia, with biological observations.* Notes from Leyden Museum 7, 129–255. <https://doi.org/10.1038/030389a0>

Calonne, C.A. de, Humphreys, G., 1797. *Museum Calonnianum : specification of the various articles which compose the magnificent museum of natural history /.* [s.n.], London : <https://doi.org/10.5962/bhl.title.82544>

- Carpenter, K.E., De Angelis, N., 2016. The living marine resources of the Central Eastern Atlantic. Volume 2 Bivalves, gastropods, hagfishes, sharks, batoid fishes and chimaeras. FAO Species Identification Guide for Fishery Purposes, Rome.
- Carreon, J.A., 1969. The Malacology of Philippine oysters of the genus *Crassostrea* and a review of their shell characters. *Proc. Natl. Shellfish. Assoc.* 59, 104–115.
- Carter, J.G., Harries, P.J., Malchus, N., Sartori, A.F., Anderson, L.C., Bieler, R., Bogan, A.E., Coan, E. V, W Cope, J.C., Cragg, S.M., García-March, J.R., Hylleberg, J., Kelley, P., Kleemann, K., Kříž, J., McRoberts, C., Mikkelsen, P.M., Pojeta, J., Skelton, P.W., Tëmkin, I., Yancey, T., Zieritz, A., 2012. Illustrated Glossary of the Bivalvia. *Treatise Online* 48, 1–209.
- Castillo-Rodriguez, Z.G., García-Cubas, A., 1984. Taxonomía y anatomía comparada de las ostras en las costas de México. *An. del Inst. Ciencias del Mar y Limnol.* 11, 484.
- Cavaleiro, N.P., Solé-Cava, A.M., Lazoski, C., Cunha, H.A., 2013. Polymorphic microsatellite loci for two Atlantic oyster species: *Crassostrea rhizophorae* and *C. gasar*. *Mol. Biol. Rep.* 40, 7039–7043. <https://doi.org/10.1007/s11033-013-2823-9>
- Chemnitz, J.H., 1786. *Neues systematisches Conchylien-Cabinet / Vol. 9.* Bey Gabriel Nicolaus Raspe, Nürnberg : <https://doi.org/10.5962/bhl.title.123892>
- Chemnitz, J.H., 1785. *Neues systematisches Conchylien-Cabinet / Vol. 8.* Bey Gabriel Nicolaus Raspe, Nürnberg : <https://doi.org/10.5962/bhl.title.120065>
- Chuku, E.O., Yankson, K., Obodai, E.A., Acheampong, E., Boahemaa-Kobil, E.E., 2020. Effectiveness of different substrates for collecting wild spat of the oyster *Crassostrea tulipa* along the coast of Ghana. *Aquac. Reports* 18, 100493. <https://doi.org/10.1016/j.aqrep.2020.100493>
- Clerc, L., 1828. *Manuel de l'amateur d'huîtres, ou l'art de les pêcher.* Chez L'Éditeur, Paris.
- Collignon, M.J., Rossignol, M., Roux, C., 1957. *Mollusques, crustacés, poissons marins des côtes d'A.E.F en collection au Centre d'Océanographie de l'Institut d'Etudes Centrafricaines de Pointe-Noire.* Ministère de la France d'Outre-mer, Paris.
- D'Herbigny, F., 1775. *Dictionnaire d'histoire naturelle, qui concerne les testacées ou les coquillages de mer, de terre & d'eau-douce.* Chez Bleuet, A Paris : <https://doi.org/10.5962/bhl.title.15707>
- D'Orbigny, A.D., 1847. *Voyage dans l'Amérique Méridionale : (le Brésil, la république orientale de l'Uruguay, la République argentine, la Patagonie, la république du Chili, la république de Bolivia, la républiquedu Pérou), exécuté pendant les années 1826, 1827, 1828, 1829, 1830.* Chez Pitois-Levrault et c.e, Paris. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.85973>
- Dall, W.H., Simpson, C.T., 1902. The molluscs of Puerto Rico. *Bull. United States Fish Comm.* 22, 351–521. <https://doi.org/10.1038/033038a0>
- das Chagas, R.A., da Silva, R.E.O., dos Passos, T.A.F., de Assis, A.S., de Abreu, V.S., dos Santos, W.C.R., Barros, M.R.F., Herrmann, M., 2019. Análise biomorfológica da ostra-do-mangue cultivada no litoral amazônico. *Sci. Plena* 15, 1–12. <https://doi.org/10.14808/sci.plena.2019.107401>

- Dautzenberg, P., 1911. A propôs du Gasar d'Adanson. *J. Conchyliol.* 59, 52–54.
- Dautzenberg, P., 1910. Contribution à la faune malacologique de l'Afrique occidentale. Y. Cadoret, Bordeaux : <https://doi.org/10.5962/bhl.title.13108>
- Dautzenberg, P., 1891. Voyage de la Goelette Melita aux Canaries et au Sénégal, 1889-1890. Mollusques Testacés. *Mem. la Soc. Zool. Fr.* 4, 16–65.
- Dávila, P.F., 1767. Catalogue systématique et raisonné des curiosités de la nature et de l'art, qui composent le cabinet de M. Davila. Chez Briasson, Paris, .
<https://doi.org/10.5962/bhl.title.77519>
- Deshayes, G.P., 1831. Description de coquilles caractéristiques des terrains /. F.G. Levrault, Paris : <https://doi.org/10.5962/bhl.title.137014>
- Deshayes, G.P., Milne-Edwards, H., 1836. Histoire naturelle des animaux sans vertèbres : présentant les caractères généraux et particuliers de ces animaux, leur distribution, leurs classes, leurs familles, leurs genres, et la citation des principales espèces qui s'y rapportent : précédée. J.B. Baillière, Londres : <https://doi.org/10.5962/bhl.title.63986>
- Dillwyn, L.W., 1817. A descriptive catalogue of recent shells : arranged according to the Linnæan method ; with particular attention to the synonymy. Printed for J. and A. Arch, London. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.10437>
- Du Tertre, J.B., 1667. Histoire generale des Antilles habitées par les François. Chez Thomas Iolly, au palais, en la salle des merciers, à la palme, & aux armes d'Hollande., Paris.
<https://doi.org/10.5962/bhl.title.119250>
- Ellison, A.M., Farnsworth, E.J., 1992. The ecology of Belizean mangrove-root fouling communities: patterns of epibiont distribution and abundance, and effects on root growth. *Hydrobiologia* 247, 87–98.
- Evseev, G.A., Yakovlev, Y.M., Li, X., 1996. The Anatomy of the Pacific Oyster, *Crassostrea gigas* (Thurnberg) (Bivalvia : Ostreidae). *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* 37, 239–255.
<https://doi.org/10.5134/176265>
- Fairbridge, R.W., 1976. Shellfish-Eating Preceramic Indians in Coastal Brazil. *Science* (80-.). 191, 353–359.
- Galtsoff, P.S., 1964. The American oyster *Crassostrea virginica* Gmelin. *Fish. Bull. United States Fish Wildl. Serv.* 64, 21–82.
- Galvão, M.S.N., Pereira, O.M., Hilsdorf, A.W.S., 2013. Molecular identification and distribution of mangrove oysters (*Crassostrea*) in an estuarine ecosystem in southeast Brazil: Implications for aquaculture and fisheries management. *Aquac. Res.* 44, 1589–1601.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2012.03166.x>
- Gmelin, J.F., 1791. *Systema naturae per regna tria naturae: secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis.* Impensis Georg. Emanuel. Beer., Lipsiae [Leipzig]. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.545>

- Gould, A.A., 1851. Descriptions of shells collected by the North Pacific Exploring Expedition. Proc. Bost. Soc. Nat. Hist. 3, 14–40.
- Gruvel, A., 1913. Les principaux Mollusques comestibles ou industriels. Ann. l'Institut océanographique 5, 132–146.
- Guilding, L., 1828. Observations on the zoology of the Caribbean Islands. Zool. J. 3, 542.
- Gunter, G., 1951. The Species of Oysters of the Gulf, Caribbean and West Indian Region. Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb. 1, 40–45.
- Gunter, G., 1950. The Generic Status of Living Oysters and the Scientific Name of the Common American Species. Am. Midl. Nat. 43, 438–449.
- Hall, T.A., 1999. BioEdit: a user friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. Nucleic Acids Symp. Ser. 41, 95–98.
- Hanley, S., 1856. An illustrated and descriptive catalogue of recent bivalve shells. Williams and Norgate, London : <https://doi.org/10.5962/bhl.title.59804>
- Hanley, S., 1854. The conchological miscellany of Sylvanus Hanley: illustrative of Pandora, Amphidesma, Ostrea, Melo, the Melaniadæ, Ampullaria, and Cyclostoma, in forty plates. Williams and Norgate, London : <https://doi.org/10.5962/bhl.title.63200>
- Hanley, S., 1846. A Description of new species of Ostrea, in the collection of H. Cuming. Proc. Zool. Soc. London 13, 105–107. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1833.tb06418.x>
- Hao, S., Hou, X., Wei, L., Li, J., Li, Z., Wang, X., 2015. Extraction and identification of the pigment in the adductor muscle scar of pacific oyster *Crassostrea gigas*. PLoS One 10, 1–7. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0142439>
- Harry, H.W., 1985. Synopsis of the Supraspecific Classification of Living Oysters (Bivalvia: Gryphaeidae and Ostreidae). The Veliger 28, 121–158.
- Hebenstreit, I.E., 1743. Museum Richterianum continens Fossilia Animalia Vegetabilia Mar. Caspar Fritsch, Lipsiae.
- Hopkins, A.E., 1934. Accessory Hearts in the Oyster, *Ostrea gigas*. Biol. Bull. 67, 346–355.
- Huber, 2010. Compendium of bivalves. A full-color guide to 3,300 of the world's marine bivalves. A status on Bivalvia after 250 years of research. ConchBooks, Hackenheim.
- Huber, M., 2015. Compendium of bivalves 2. ConchBooks, Harxheim.
- Huddesford, W., 1770. Martini Lister Historiæ sive synopsis methodicæ conchyliorum et tabularum anatomicarum. E typographeo Clarendoniano, Oxonii : <https://doi.org/10.5962/bhl.title.99743>
- Humphrey, M., 1975. Sea Shells of the West Indies: A Guide to the Marine Molluscs of the Caribbean. Taplinger Publishing Company, London.

- ICZN, 1999. International Code of Zoological Nomenclature., fourth. ed. International Trust for Zoological Nomenclature, c/o The Natural History Museum, London.
<https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1952.tb01868.x>
- Ignacio, B.L., Absher, T.M., Lazoski, C., Solé-Cava, A.M., 2000. Genetic evidence of the presence of two species of *Crassostrea* (Bivalvia: Ostreidae) on the coast of Brazil. *Mar. Biol.* 136, 987–991.
- Ihering, H., 1907. Les mollusques fossiles du Tertiaire et du Crétacé Supérieur de l'Argentine. *An. del Mus. Nac. Buenos Aires* 7, 1–611.
- Ihering, R. von, 1940. Dicionário dos animais do Brasil. Secretaria de Agricultura do Estado de São Paulo, São Paulo. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.103823>
- Kendrick, W.B., 1964. Quantitative Characters in Computer Taxonomy. *Syst. Assoc. Publ.* 6, 105–114.
- Kennedy, V.S., Newell, R.I.E., 1996. The Eastern Oyster *Crassostrea virginica*. Maryland Sea Grant College, Maryland.
- Kessing, B., Martin, A., McIntosh, C., Owen, M., Palumbi, S., 1989. The Simple Fool's Guide To PCR. Department of Zoology, University of Hawaii, Hawaii.
- Kimura, M., 1980. A Simple Method for Estimating Evolutionary Rates of Base Substitutions Through Comparative Studies of Nucleotide Sequence. *J. Mol. Evol.* 16, 111–120.
<https://doi.org/10.1007/BF01731581>
- Klein, J.T., 1753. Tentamen methodi ostracologicae. Apud Georg. Jac. Wishoff, Lugduni Batavorum [Leiden]. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.117134>
- Lamarck, J.P.B.M., 1819. Histoire naturelle des animaux sans vertèbres. Chez l'Auteur, Paris.
- Lamy, E., 1928. Les Huîtres de la République Argentine. *Bull. du Museum Natl. d'histoire Nat.* 1, 101–104.
- Lamy, E.P., 1929a. Révision des *Ostrea* vivants du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris. *J. Conchylol.* 73, 1–70.
- Lamy, E.P., 1929b. Notes sur quelques Lamellibranches de la Martinique. *Bull. du Muséum Natl. d'histoire Nat.* 2, 201–208.
- Lamy, E.P., 1924a. Notes sur les espèces Lamarckiennes d'*Ostrea*. *Bull. du Museum Natl. d'histoire Nat.* 30, 151–158.
- Lamy, E.P., 1924b. Notes sur les espèces Lamarckiennes d'*Ostrea*. *Bull. du Museum Natl. d'histoire Nat.* 30, 230–238.
- Lamy, E.P., 1922. Campagne du Sylvana (février-juin 1913) [Mission du comte Jean de Polignac et de M. Louis Gain]. - Mollusques testacés. *Comptes rendus du Congrès des sociétés savantes Paris des départements. Sect. des Sci.* 22–37.

- Lapègue, S., Boutet, I., Leitão, A., Heurtebise, S., Garcia, P., Thiriot-Quiévreux, C., Boudry, P., 2002. Trans-atlantic distribution of a mangrove oyster species revealed by 16S mtDNA and karyological analyses. *Biol. Bull.* 202, 232–242. <https://doi.org/10.2307/1543473>
- Lazoski, C., Gusmão, J., Boudry, P., Solé-Cava, A.M., 2011. Phylogeny and phylogeography of Atlantic oyster species: Evolutionary history, limited genetic connectivity and isolation by distance. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 426, 197–212. <https://doi.org/10.3354/meps09035>
- Legat, J.F.A., Pereira, A.M.L., Puchnick-Legat, A., Fogaça, F.H. dos S., 2008. Programa de Cultivo de Moluscos Bivalves da Embrapa Meio-Norte. Embrapa Meio-Norte, Teresina.
- Li, C., Kou, Q., Zhang, Z., Hu, L., Huang, W., Cui, Z., Liu, Y., Ma, P., Wang, H., 2021. Reconstruction of the evolutionary biogeography reveal the origins and diversification of oysters (*Bivalvia: Ostreidae*). *Mol. Phylogenet. Evol.* 164, 107268. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2021.107268>
- Li, X., Qi, Z., 1994. Studies on the comparative anatomy, systematic classification and evolution of Chinese oysters. *Stud. Mar. Sin.* 35, 143–173.
- Linnaeus, C. von, 1758. *Systema naturae per regna tria naturae. Impensis Direct. Laurentii Salvii, Holmiae.* <https://doi.org/10.5962/bhl.title.542>
- Linnaeus, C. von, 1754. *Herbarium Amboinense. Exc. L.M. Højer, Upsaliae.* <https://doi.org/10.5962/bhl.title.78821>
- Lischke, C.E., 1869. *Japanische Meeres-Conchylien. Ein Beitrag zur Kenntniss der Mollusken Japan's mit besonderer Rücksicht auf die geographische Verbreitung derselben.* T. Fischer, Cassel. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.10275>
- Lohan, K.M.P., Hill-Spanik, K.M., Torchin, M.E., Strong, E.E., Fleischer, R.C., Ruiz, G.M., 2015. Molecular phylogenetics reveals first record and invasion of *Saccostrea* species in the Caribbean. *Mar. Biol.* 162, 957–968. <https://doi.org/10.1007/s00227-015-2637-5>
- Lopes, R.G.P.S., Antonio, Í.G., Tchaika, L., Barros, M.C., Fraga, E., 2018. Molecular identification of native oysters on the coast of Maranhão, Brazil. *Bol. do Inst. Pesca* 44, e377. <https://doi.org/10.20950/1678-2305.2018.44.4.377>
- Lundy, D., 1667. *Histoire Generale des Antilles habitées par les François, compofée par le P. du Tertre Iacobin. Le J. des Sçavans a Col.* 1–2, 167–177.
- Martini, F.H.W., 1774. *Auftern. Barkenauftern.*, in: *Allgemeine Geschichte Der Natur.* Pauli, Berlin, pp. 409–414.
- Mattox, N.T., 1949. *Studies on the Biology of the Edible Oyster, Ostrea rhizophorae Guilding, in Puerto Rico, Source: Ecological Monographs.*
- McLean, R.A., 1941. The oysters of the Western Atlantic. *Not. Naturae* 67, 1–10.
- Melo, C.M.R., Silva, F.C., Gomes, C.H.A.M., Solé-Cava, A.M., Lazoski, C., 2010. *Crassostrea gigas* in natural oyster banks in southern Brazil. *Biol. Invasions* 12, 441–449. <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9475-7>

Melo, A.G.C. de, Varela, E.S., Beasley, C.R., Schneider, H., Sampaio, I., Gaffney, P.M., Reece, K.S., Tagliaro, C.H., 2010. Molecular identification, phylogeny and geographic distribution of Brazilian mangrove oysters (*Crassostrea*). *Genet. Mol. Biol.* 33, 564–572.

Melo, M.A.D., da Silva, A.R.B., Varela, E.S., Sampaio, I., Tagliaro, C.H., 2012. Development and characterization of ten microsatellite markers for population studies of the native Brazilian oyster *Crassostrea gasar*. *Conserv. Genet. Resour.* 4, 583–586.
<https://doi.org/10.1007/s12686-011-9597-y>

Meyer, D., Zeileis, A., Hornik, K., 2006. The strucplot framework: Visualizing multi-way contingency tables with vcd. *J. Stat. Softw.* 17, 1–48. <https://doi.org/10.18637/jss.v017.i03>

MolluscaBase, 2022. *Crassostrea Sacco, 1897* [WWW Document]. World Regist. Mar. Species. URL <https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=138297> (accessed 12.22.22).

Montcervelle, F. de, 1780. *La conchyliologie, ou, Histoire naturelle des coquilles de mer, d'eau douce, terrestres et fossiles.*, t. 3 [Plate. ed. Chez Guillaume de Bure fils aine, libraire, Paris. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.35757>

Mörch, O.A.L., 1853. *Catalogus conchyliorum quae reliquit D. Alphonso d'Aguirra & Gadea, comes de Yoldi. Typis Ludovici Kleini, Hafniae.* <https://doi.org/10.5962/bhl.title.12921>

Nascimento, I.A., 1991. *Crassostrea rhizophorae* (Guilding) and *C. brasiliiana* (Lamarck) in South and Central America, in: Menzel, A. (Ed.), *Estuarine and Marine Bivalve Mollusk Culture*. CRC Press, Boston, pp. 125–134. <https://doi.org/10.1201/9781351071918-10>

Newkirk, G.F., 1991. Introduction, in: Newkirk, G.F., Bayne, B.L. (Eds.), *Oyster Culture in the Caribbean*. Mollusc Culture Network, Ottawa, pp. vii–ix.

Nicklès, M., 1950. *Mollusques testacés marins de la côte occidentale d'Afrique*. P. Lechavalier, Paris.

Nowell-Usticke, G.W., 1959. *A Checklist of the Marine Shells of St. Croix, U.S. Virgin Islands*. Lane Press, Vermont.

Osei, I.K., Yankson, K., Obodai, E.A., 2022. Comparative analysis of growth performance and survival of the West African mangrove oyster, *Crassostrea tulipa* (Lamarck, 1819) cultivated by suspension and bottom culture methods in the Densu Estuary, Ghana. *Aquac. Fish Fish.* 2, 233–242. <https://doi.org/10.1002/aff2.43>

Padial, J.M., Miralles, A., De La Riva, I., Vences, M., 2010. The integrative future of taxonomy. *Front. Zool.* 7, 1–14.

Pasquier, J.P.A., 1818. *Essai médical sur les huîtres*. Didot le jeune, Paris : <https://doi.org/10.5962/bhl.title.14947>

Petiver, J., 1713. *Aquatilium Animalium Amboinae, etc.* Apothecary, London.

Philippi, R.A., 1893. *Description de algunos fósiles terciarios de la República Argentina*. *An. del Mus. Nac. Chile, Geol Paleont* 3, 1–15.

- Philpots, J.R., 1890. Oysters, and all about them : being a complete history of the titular subject, exhaustive on all points of necessary and curious information from the earliest writers to those of the present time, with numerous additions, facts, a by John R. Philpots., 2nd ed. J. Richardson, London : <https://doi.org/10.5962/bhl.title.1566>
- Pie, M.R., Ribeiro, R.O., Boeger, W.A., Ostrensky, A., Falleiros, R.M., Angelo, L., 2006. A simple PCR-RFLP method for the discrimination of native and introduced oyster species (*Crassostrea brasiliiana*, *C. rhizophorae* and *C. gigas*; Bivalvia: Ostreidae) cultured in Southern Brazil. *Aquac. Res.* 37, 1598–1600. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2006.01591.x>
- Poyntz, J., 1753. Naturgeschichte der Insel Tobago, in: Hamburgisches Magazin, Oder, Gesammlete Schriften, Aus Der Naturforschung Und Den Angenehmen Wissenschaften Überhaupt. C.G. Grund, Hamburg, pp. 193–214.
- Quicke, D.L.J., 1993. Principles and Techniques of Contemporary Taxonomy. Blackie Academic & Professional, London.
- Raith, M., Zacherl, D.C., Pilgrim, E.M., Eernisse, D.J., 2015. Phylogeny and Species Diversity of Gulf of California Oysters (Ostreidae) Inferred from Mitochondrial DNA. *Am. Malacol. Bull.* 33, 263. <https://doi.org/10.4003/006.033.0206>
- Ranson, G., 1967. Les especes d’huitres vivant actuellement dans monde, définies par leus conquilles larvaires ou prodissoconques. Étude des collections de quelques-uns des grands musées d’histoire naturelle (suite). *Rev Trav Inst Pêches Mar* 31, 127–199.
- Ranson, G., 1948. Ecologie et répartition géographique des Ostréidés vivants. *Rev. Sci.* 86, 469–473.
- Récluz, M.C., 1851. Description de coquilles nouvelles. *J. Conchyliol.* 2, 256–259.
- Reece, K.S., Cordes, J.F., Stubbs, J.B., Hudson, K.L., Francis, E.A., 2008. Molecular phylogenies help resolve taxonomic confusion with Asian *Crassostrea* oyster species. *Mar. Biol.* 153, 709–721. <https://doi.org/10.1007/s00227-007-0846-2>
- Ríos, E.C., 2009. Compendium of Brazilian Sea Shells. Evangraf., Rio Grande.
- Rochebrune, D.A.T., 1904. Recherches sur un groupe d’*Ostrea* das cotes de la Sénégambie. *Mem. la Soc. Zool. Fr.* 17, 191–201.
- RStudio Team, 2022. RStudio : Integrated Development Environment for R [WWW Document]. RStudio, PBC, Boston, MA. URL www.rstudio.com
- Rumphius, G.E., 1705. D’Amboinsche rariteitkamer. Gedrukt by François Halma, boekverkoper in Konstantijn den Grooten, T’ Amsterdam. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.70350>
- Sacco, F., 1897. I molluschi dei terreni terziarii del Piemonte e della Liguria / descritti da Luigi Bellardi. Stamperia Reale, Torino : <https://doi.org/10.5962/bhl.title.12269>
- Saitou, N., Nei, M., 1987. The Neighbor-joining Method : A New Method for Reconstructing Phylogenetic Trees. *Mol. Biol. Evol.* 4, 406–425.

- Salvi, D., Bertsch, H., Cáceres-Martínez, J., Cruz-Flores, R., Del Rio-Portilla, M.A., Eernisse, D.J., Healy, J.M., Lafarga-De La Cruz, F., Londoño-Cruz, E., McDougall, C., Oliver, G.P., Oliverio, M., Paniagua, C., Willan, R.C., Zacherl, D.C., Mariottini, P., 2022. Taxonomic discussion on scientific names for Pacific oysters requires evidence-based arguments and pluralism. *Aquaculture* 546, 2021–2023. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2021.737298>
- Salvi, D., Macali, A., Mariottini, P., 2014. Molecular phylogenetics and systematics of the bivalve family Ostreidae based on rRNA sequence-structure models and multilocus species tree. *PLoS One* 9. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0108696>
- Salvi, D., Mariottini, P., 2021. Revision shock in Pacific oysters taxonomy: The genus *Magallana* (formerly *Crassostrea* in part) is well-founded and necessary. *Zool. J. Linn. Soc.* 192, 43–58. <https://doi.org/10.1093/zoolinnea/zlaa112>
- Salvi, D., Mariottini, P., 2017. Molecular taxonomy in 2D: A novel ITS2 rRNA sequencestructure approach guides the description of the oysters' subfamily Saccostreinae and the genus *Magallana* (Bivalvia: Ostreidae). *Zool. J. Linn. Soc.* 179, 263–276. <https://doi.org/10.1111/zoj.12455>
- Sekino, M., Ishikawa, H., Fujiwara, A., Doyola-Solis, E.F.C., Lebata-Ramos, M.J.H., Yamashita, H., 2015. The first record of a cupped oyster species *Crassostrea dianbaiensis* in the waters of Japan. *Fish. Sci.* 81, 267–281. <https://doi.org/10.1007/s12562-014-0838-3>
- Sharma, P.P., Zardus, J.D., Boyle, E.E., González, V.L., Jennings, R.M., McIntyre, E., Wheeler, W.C., Etter, R.J., Giribet, G., 2013. Molecular Phylogenetics and Evolution Into the deep : A phylogenetic approach to the bivalve subclass Protobranchia. *Mol. Phylogenet. Evol.* 69, 188–204. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2013.05.018>
- Sigwart, J.D., Wong, N.L.W.S., Esa, Y., 2021. Global controversy in oyster systematics and a newly described species from SE Asia (Bivalvia: Ostreidae: Crassostreinae). *Mar. Biodivers.* 51, 1–16. <https://doi.org/10.1007/s12526-021-01203-x>
- Silva, T.F., 2015. Identidade e diversidade genética de espécies de ostras nativas no estado de sergipe. Universidade Federal de Sergipe.
- Singarajah, K. V, 1980. On the taxonomy, ecology and physiology of a giant oyster, *Crassostrea paraibensis*, new species. *Bull. Mar. Sci.* 30, 833–847.
- Singarajah, K. V, 1979. Phylogenetic significance, taxonomic status and the scientific names of the Brazilian oysters. *Rev. Nord. Biol.* 2, 11-20.
- Smith, G., 1751. *Nouveau Voyage de Guinée*, 2nd ed. Chez Durant & Pissot, Paris.
- Sokal, R.R., Sneath, P.H.A., 1963. Taxonomic Evidence: Characters and Taxa, in: Sokal, R.R., Sneath, P.H.A. (Eds.), *The Principles of Numerical Taxonomy*. W.H. Freeman, London, pp. 61–122.
- Sowerby, G.B., 1870. *Monograph of the genus Ostraea*, 18th ed, *Conchologia iconica*; or, illustrations of the shells of molluscous animals. Reeve, Brothers, London: <https://doi.org/10.5962/bhl.title.8129>

- Spencer, H.G., Willan, R.C., Mariottini, P., Salvi, D., 2022. Taxonomic consistency and nomenclatural rules within oysters: Comment on Li et al. (2021). *Mol. Phylogenet. Evol.* 170, 2021–2023. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2022.107437>
- Tamura, K., Stecher, G., Kumar, S., 2021. MEGA11: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 11. *Mol. Biol. Evol.* 38, 3022–3027. <https://doi.org/10.1093/molbev/msab120>
- Thunberg, C.P., 1793. Tekning och Beskrifning på en stor Ostronsort ifrån Japan. *Kongliga Sven. vetenskaps-akademiens Handl.* 14, 140–142.
- Turton, W., 1819. A conchological dictionary of the British Islands. By William Turton, M. D., assisted by his daughter. J. Booth, London. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.29692>
- Varela, E.S., Beasley, C.R., Schneider, H., Sampaio, I., Marques-Silva, N.D.S., Tagliaro, C.H., 2007. Molecular phylogeny of mangrove oysters (*Crassostrea*) from Brazil. *J. Molluscan Stud.* 73, 229–234. <https://doi.org/10.1093/mollus/eym018>
- Vélez, A., 1991. Biology and culture of the Caribbean or the mangrove oyster, *Crassostrea rhizophorae* Guilding, in the Caribbean and South America., in: Menzel, R.W. (Ed.), *Estuarine and Marine Bivalve Mollusk Culture*. CRC Press, Boca Raton, FL, pp. 117–124.
- von Cuvier, G., Voight, F.S., 1834. *Das Thierreich, geordnet nach seiner Organisation: als Grundlage der Naturgeschichte der Thiere und Einleitung in die vergleichende Anatomie*. F.A. Brockhaus, Leipzig: <https://doi.org/10.5962/bhl.title.39933>
- von Martens, E., 1901. *Biologia Centrali-Americana: zoology, botany and archaeology / Land and Freshwater Mollusca*. R. H. Porter, London.
- Wakamatsu, T., 1973. *A ostra de Cananéia e seu cultivo*. SUDELPA, São Paulo.
- Warmke, G.L.C., Abbott, R.T., 1975. *Caribbean seashells: A guide to the marine mollusks of Puerto Rico and other West Indian islands, Bermuda and the lower Florida Keys*, Dover Publ. ed. Dover Publications, New York.
- Weber, M., 1890. *Zoologische Ergebnisse einer reise in Niederländisch Ost-Indien*, 1st ed. Brill, E.J., Amsterdam.
- Weisbord, N.E., 1964. Late Cenozoic Pelecypods from Northern Venezuela. *Bull. Am. Paleontol.* 45, 5–564.
- Willan, R.C., 2021. Magallana or mayhem? *Molluscan Res.* 41, 75–79. <https://doi.org/10.1080/13235818.2020.1865514>
- Xia, J., Wua, X., Xiao, S., Yu, Z., 2014. Mitochondrial DNA and morphological identification of a new cupped oyster species *Crassostrea dianbaiensis* (Bivalvia: Ostreidae) in the South China Sea. *Aquat. Living Resour.* 27, 41–48. <https://doi.org/10.1051/alr/2014004>
- Yankson, K., 1999. A note of the nomenclature of the West African mangrove oyster. *Ghana Sci. Assoc. - Proc. 17TM Bienn. Conf.* 109–112.

Yoo, S.K., Ryu, H.Y., 1984. Comparative Morphological Characteristics of Mangrove Oysters. *Bull. Korean Fish Soc.* 17, 321–326.

Zabi, S.F., Le Lœuff, P., 1992. Revue des connaissances sur la faune benthique des milieux margine-littoraux d'Afrique de l'Ouest. *Rev. Biol. Trop. (Int. J. Trop. Biol. ISSN 25)*, 209–251.

4. CAPÍTULO III - IDENTIDADE DE *CRASSOSTREA PRAIA* (IHERING, 1907) E OUTRAS OSTRAS DO RIO GRANDE DO SUL, BRASIL

Este manuscrito em formato de artigo será submetido na revista *Journal of Molluscan Studies*

Identidade de *Crassostrea praia* (Ihering, 1907) e outras ostras do Rio Grande do Sul, Brasil

João Paulo Ramos Ferreira¹, Carlos Henrique Araujo de Miranda Gomes¹, Thais Brito Freire¹, Bianca Maria Soares Scaranto¹, Flávia Lucena Zacchi¹ e Claudio Manoel Rodrigues de Melo¹

¹Laboratório de Moluscos Marinhos, Departamento de Aquicultura, Universidade Federal de Santa Catarina, Servidão Beco dos Coroas, 503, Barra da Lagoa, Florianópolis, Brasil.

Resumo

O estudo teve como objetivo a identificação de espécies do gênero *Crassostrea* do Rio Grande do Sul, além de traçar a identidade de *C. praia*, espécie reconhecida sob preceitos concológicos ou distributivos de espécies de ostras nativas ocorrendo em um gradiente ecológico além da vegetação de mangue. Para isso, ostras foram coletadas na região mais austral do Brasil (RS) para sua identificação molecular e verificação da identidade de *C. praia*. Os espécimes foram submetidos a análises de PCR-RFLP e sequenciamento do rDNA mitocondrial do gene 16S para identificação da espécie. A partir da identidade molecular dos espécimes foi feita uma avaliação anatômica comparada envolvendo tamanho do manto, tamanho dos palpos labiais, formato do coração acessório, formato do coração, formato do ânus, padrão dos tentáculos da borda do manto. Os resultados moleculares mostram que duas espécies ocorrem no Rio Grande do Sul: *C. rhizophorae* e *C. gasar*, sendo este último uma nova ocorrência para regiões além da vegetação de mangue. *C. praia* demonstrou-se conespecífico com *C. rhizophorae*, sendo seu sinônimo. Dados relacionados a anatomia das espécies constituem plásticos e incapazes de gerar critérios de espécie para identificação entre *C. gasar* e *C. rhizophorae*. Com relação aos critérios utilizados para fomentar a construção da entidade *C. praia* estão profundamente relacionados com as condições ambientais e efeito de densidade populacional nos seus caracteres concológicos, uma vez que dados sua identidade molecular apontam que esta espécie é sinônima de *C. rhizophorae*.

Palavras-chave: Ostras de mangue, taxonomia, filogenia, anatomia, 16S rDNA.

4.1. INTRODUÇÃO

Estudos envolvendo a família Ostreidae no Brasil indicam a presença de dois gêneros mais frequentes nas regiões costeiras e estuarinas: *Crassostrea* (Sacco, 1897) e *Ostrea* (Linneaus, 1758). O gênero *Crassostrea* apresenta uma condição especial em que o número de espécies e nomes aceitos estão em constante debate entre os especialistas brasileiros. No entanto, pelo menos quatro entidades estão consolidadas entre as costas litorais: *C. gasar* (Dillwyn, 1817), *C. rhizophorae* (Guilding, 1828), *C. talonata* (Li e Qi, 1994) e *C. gigas* (Thunberg, 1793). Enquanto o gênero *Ostrea* é representado por duas espécies: *O. equestris* (Say, 1834) e *O. puelchana* (D'Orbigny, 1842).

O status atual da identidade ecológica e distribuição das ostras brasileiras foi verificado em estudos recentes para diferentes locais ao longo da costa litorânea (i.e. A. G. C. de Melo et al., 2010; Lazoski et al., 2011 - ostras de mangue do Pará a Santa Catarina). Especialmente onde se reconhece os dados etnológicos ou interesses econômicos dessas ostras (i.e. Absher, 1989 - Paraná; Boehs et al., 2019 - Bahia; C. M. R. de Melo et al., 2010 - Santa Catarina; Galvão et al., 2013 - São Paulo; Lopes et al., 2018 - Maranhão).

No estado do Rio Grande do Sul (RS), os estudos envolvendo abordagem identitária são escassos, embora o status das espécies de *Crassostrea* seja particularmente incerto para essa localidade. O primeiro estudo tratando de ostras nesta região reconhece *O. parasitica* subsp. *praia* (Ihering, 1907) como uma variedade expansiva de espécies de ostras de mangue que ocorrem além da fronteira tropical sul da vegetação de mangue. Esta designação de espécie foi posteriormente sinonimizada em *C. rhizophorae*, e expandida para sua distribuição austral até o Uruguai (Ríos, 2009, 1985). Posteriormente, Amaral e Simone (2014) avaliaram o material holótipo associado a esta entidade coletado no RS e elevaram seu status a espécie, atualmente denominada *C. praia* (Ihering, 1907).

A aplicação atual do nome desta espécie no RS é duvidosa, embora seja considerada uma espécie aceita no WOrMS (MolluscaBase, 2022). A identidade de *C. praia* flutua; a descrição original abrange as ostras que ocorrem além da vegetação de mangue, por se tratar de uma variedade à parte do status de “*O. parasitica*” que não se instala em árvores de mangue, constituindo uma interpretação ecológica dos táxons; a descrição dos revisores, porém, alude a uma espécie definida pela morfologia e distribuição.

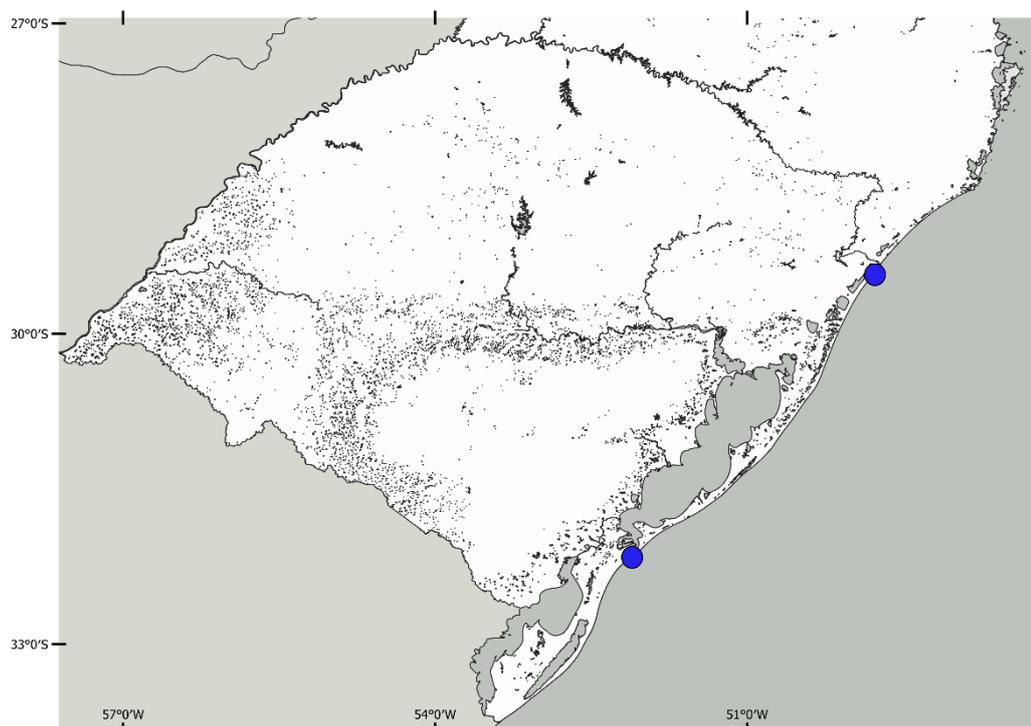
A necessidade de uma abordagem para reconstituir a realidade das espécies de ostreídeos nesta região criou uma oportunidade para avaliar a identidade das espécies nativas de *Crassostrea* do RS. Neste estudo é proposta uma avaliação da identidade de *C. praia*, bem como de demais ostreídeos coletadas no litoral do RS.

4.2. MATERIAIS E MÉTODOS

4.2.2. Coleta de amostras

A avaliação taxonômica dos espécimes de ostras do gênero *Crassostrea* foi realizada por meio de coletas de ostras selvagens amostradas ao longo dos costões rochosos dispostos no litoral do Rio Grande do Sul que constituem dois pontos (Praia da Gurita, e Moles do Rio Grande; **Figura 1**), entre os períodos de março/2022 a março/2023. Para uma melhor avaliação das ostras que se encaixam morfologicamente na identidade de *C. praia*, outras amostras de ostras que apresentam conformidade conchológica com *C. praia* de acordo com Amaral e Simone (2014) foram coletadas em Santa Catarina e incluídas nas análises posteriores. Todos os espécimes armazenados em caixas de transportes frescas (entre 2° – 10° C) e foram levados ao Laboratório de Moluscos Marinhos (LMM) para posterior análise molecular e anatômica.

Figura 1 – Mapa contendo as localidades de coletas de ostras *Crassostrea* realizadas no estado do RS, Brasil



4.2.2. Análises moleculares

Antes da descrição taxonômica e avaliação morfológica comparativa entre os táxons identificados nesse estudo os animais foram identificados através de análises moleculares. Os tecidos musculares adutores foram extraídos de ostras selvagens frescas com auxílio de uma faca e armazenados em microtubos contendo álcool 95% até as análises moleculares.

O DNA genômico (gDNA) foi extraído de acordo com o método de extração *Salting Out*, com pequenas modificações protocolares (Miller, Dykes e Polesky, 1988).

A purificação total do DNA foi realizada utilizando protocolo CTAB modificado (C. M. R. de Melo et al., 2010). Adicionalmente espécimes correspondentes a diversos morfotipos de espécies nativas de *Crassostrea* (*C. gasar*, *C. rhizophorae* brasileiro e caribenho, *C. sp. sensu* Singarajah (1980)) também foram amostradas.

A amplificação de uma região de 530 pb do gene 16S rDNA foi realizada utilizando os primers 16S.AR (5' - CGC CTG TTT ATC AAA AAC AT - 3') e 16S.BR (5' - CCG GTC TGA ACT CAG ATC ACG T - 3') (Palumbi et al., 2002). A reação em cadeia da polimerase (PCR) foi realizada em termociclador (Sprint), segundo C. M. R. Melo et al. (2010). As reações de PCR utilizaram 10 ng de DNA modelo, 1 unidade de Taq polimerase (GE Life Sciences), 200 µM de cada um dos quatro dNTPs, 200 nM de cada primer e 1,5 mM de MgCl₂ em 20 µL de 1 x tampão de PCR (500 KCl mM, MgCl₂ 15 mM, Tris HCl 100 mM, pH 9,0, GE Life Sciences).

O produto de PCR 16S foi digerido com enzima de restrição HaeIII (Gibco-BRL) para revelar padrões de RFLP específicos da espécie. As reações de restrição foram conduzidas a 37°C por 4 h, conforme recomendação do fornecedor, utilizando 5 µL de reação PCR. Fragmentos RFLP de amostras de ostras selvagens e amostras de controle para *C. gasar* e *C. rhizophorae*, bem como a escada de DNA de 100 pb, foram visualizados em géis de agarose a 2% corados com brometo de etídio sob luz UV e gravados com uma câmera digital. A diferenciação das espécies de *Crassostrea* foi obtida utilizando um sistema de diagnóstico PCR-RFLP, conforme proposto por Pie et al. (2006).

A confirmação dos fragmentos de rDNA 16S obtidos nas reações foi realizada através do sequenciamento individual dos produtos da PCR, seguidos de purificação com *ExoSAP-IT™ PCR Product Cleanup Reagent* (Applied Biosystems), seguindo as orientações do fabricante.

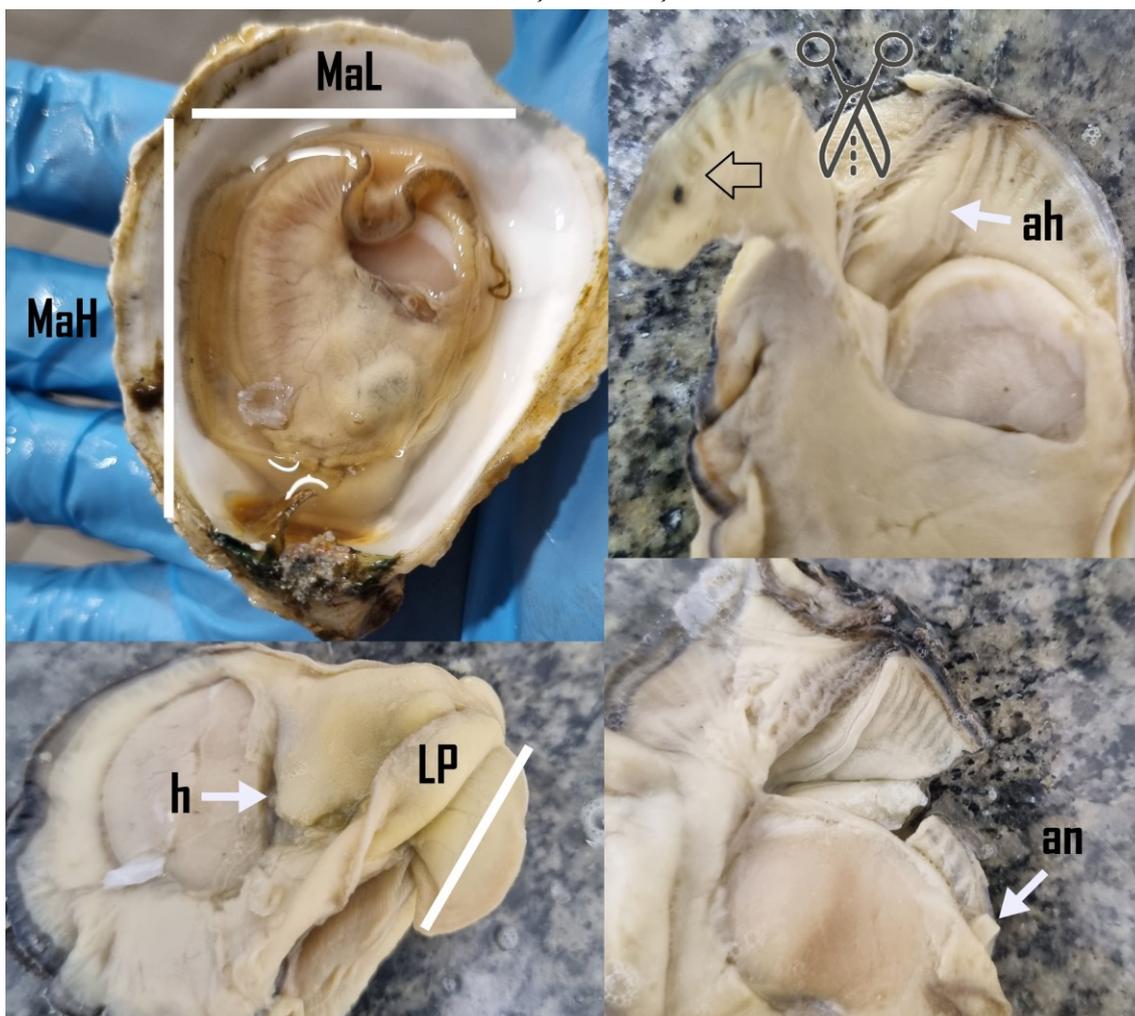
Os procedimentos de sequenciamento foram conduzidos de acordo com de Melo et al. (2010). Sequenciamos diretamente seis fragmentos de rDNA 16S de espécies de *Crassostrea*. As seqüências foram depositadas no GenBank (números de acesso a submeter). Além disso, seqüências de *Crassostrea*, *Magallana*, *Ostrea*, *Saccostrea* e *Talanostrea* do GenBank foram incluídas em nossas análises filogenéticas (números de acesso AB748914.1 (Sekino e Yamashita, 2013); AB972008.1 (Sekino et al., 2015); AJ312937, AJ312938 (Lapègue et al., 2002); AJ553914.2 (Boudry et al., 2003); AY632549.1 (Wang et al., 2004); DQ839413, DQ839414, DQ839415, (Pie et al., 2006); EF473271, EF473279, EF473280, (Varela et al., 2007); FJ717606-FJ717607 (Lazoski et al., 2011); FJ478027-FJ478032, (C. M. R. Melo et al., 2010); FJ743504.1 (Jung et al. 2008); KC429253 (Sharma et al., 2013); KT317198.1 (Raith et al., 2015)).

As sequências foram alinhadas usando o programa de alinhamento múltiplo BioEdit versão 7.2.5 (Hall, 1999), e os alinhamentos foram confirmados através de inspeção visual. As análises moleculares foram realizadas utilizando o software MEGA 11 (Tamura et al., 2021). Para análise de junção de vizinhos (NJ) (Saitou e Nei, 1987), a divergência de sequência entre pares foi calculada usando distâncias de 2 parâmetros de Kimura (Kimura, 1980).

4.2.3. Análise anatômicas

Um total de 30 animais de cada espécie encontrada foram submetidos à análise anatômica após sua identificação molecular. As medidas anatômicas da amostra levaram em consideração a altura do manto (MaH), comprimento do manto (MaL) e altura dos palpos labiais (LP) (Figura 2).

Figura 2 – Fotos das macroestruturas anatômicas avaliadas nesse estudo. Foram aferidos a altura do manto (MaH), comprimento do manto (MaL) e altura dos palpos labiais (LP). Apontamentos em setas marcam a localização de outras estruturas anatômicas avaliadas nesse estudo, ah: coração acessório, an: ânus, h: localização do coração.



Fotos por João Paulo Ramos Ferreira.

Outras estruturas anatômicas com relevância taxonômica também foram avaliadas. As dobras na margem do manto seguem a classificação proposta por Tëmkin et al. (2006) para espécies de ostreídeos abrangendo a dobra externa (OF-1), desprovida de tentáculos, a dobra intermediária (IF-1) e a dobra interna (IF-2) (**Fig. 3**; exemplos em **Fig. 4**). O padrão de tentáculos do IF-1 foi classificado como semelhante a *Saccostrea*, semelhante a *Gryphaeidae*, semelhante a *Magallana*, semelhante a *Crassostrea* (**Fig. 5**). Os corações acessórios (ah) foram classificados em simples ou ramificados em Y (**Fig. 6**). O apêndice anal foi classificado como simples ou expandido (em projeções lanceoladas ou revolutas), com base em Carreon (1969) (**Fig. 7**). O formato do coração foi avaliado com base no formato do átrio (alongado, lanceolado, oval) e formato do ventrículo (cordado, alongado, oval) (**Fig. 8**).

Figura 3 – Foto do esquema anatômico da borda do manto tríptico das ostras do gênero *Crassostrea*. Da esquerda para direita: a dobra externa (OF-1) desprovida de tentáculos, a dobra intermediária (IF-1) e a dobra interna (IF-2).

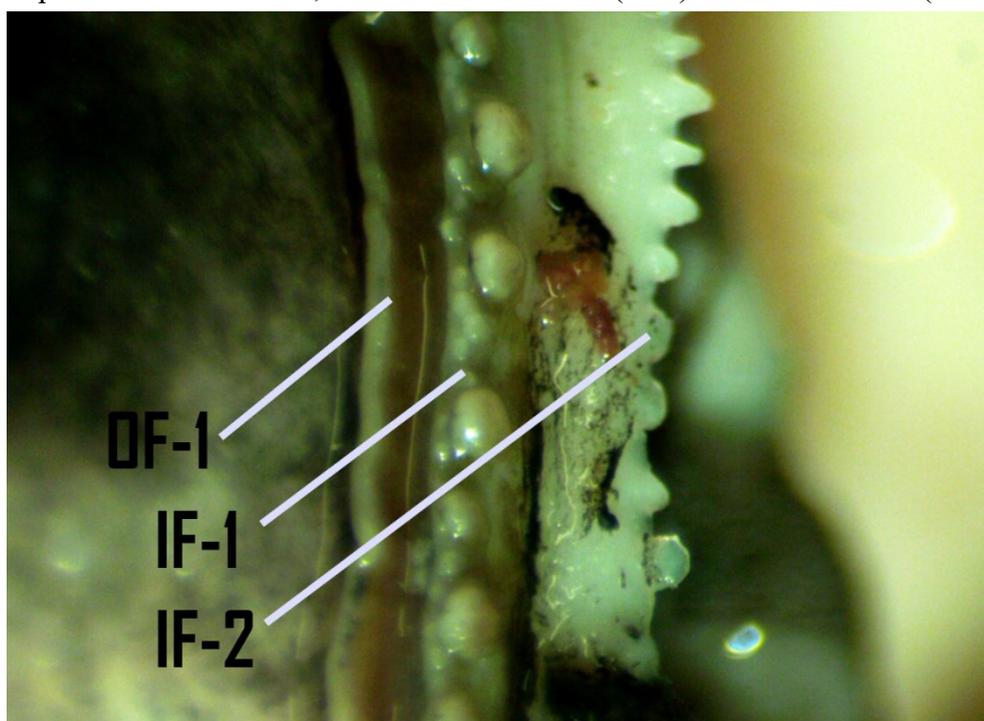
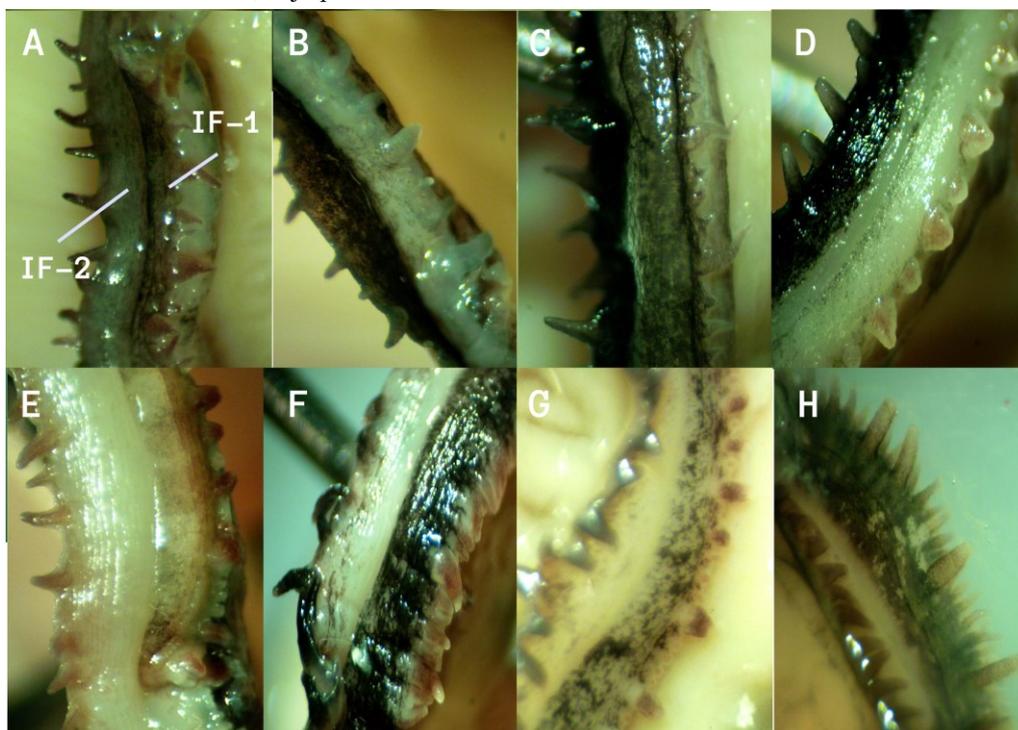


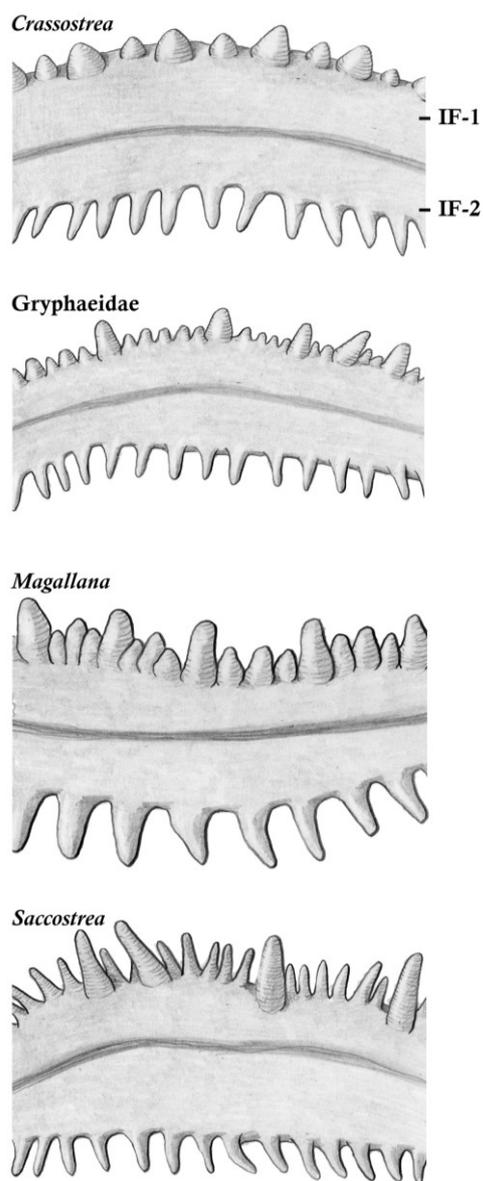
Foto por João Paulo Ramos Ferreira.

Figura 4 – Foto representando a plasticidade morfológica da borda interna do manto (IF) de espécimes de ostras do gênero *Crassostrea*. A borda do manto voltada a esquerda de todos os exemplos mostrados representam a IF-2, enquanto que a borda do manto a direita representa a IF-1, cujo padrão de tentáculos foi analisado neste estudo.



Fotos por João Paulo Ramos Ferreira.

Figura 5 – Desenho esquemático da borda do manto IF-1 e IF-2. Os padrões de tentáculos da IF-1 seguem na sequência de cima para baixo: tipo *Crassostrea*, tipo *Gryphaeidae*, tipo *Magallana*, tipo *Saccostrea*.



Ilustrações por Leandro Lopes de Souza.

Figura 6 – Desenho esquemático da face interna do lobo do manto esquerdo, mostrando os padrões de coração acessório localizado entre a união do manto entre as brânquias (**Gills**) e a borda posterior do manto da ostra (**pmm**). **A**: padrão do coração acessório (**ah**) em “Y”; **B**: padrão do coração acessório e linear, simples, sem ramificações; **am**: músculo adutor, **amm**: borda anterior do manto da ostra. Ilustrações por Leandro Lopes de Souza.

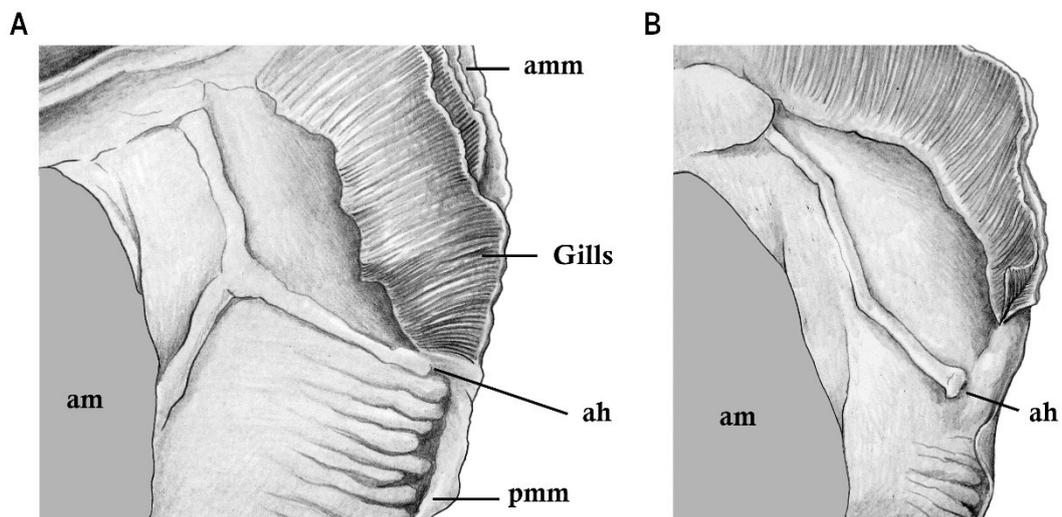


Figura 7 – Desenho esquemático mostrando o apêndice anal das ostras. **A**: padrão do apêndice anal simples, **B, C**: padrão do apêndice anal expandido ou revoluto. Ilustrações por Leandro Lopes de Souza.

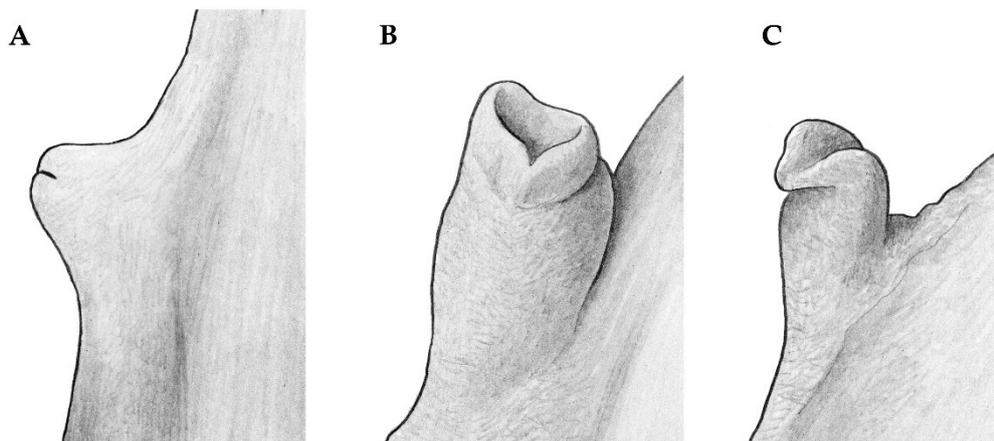
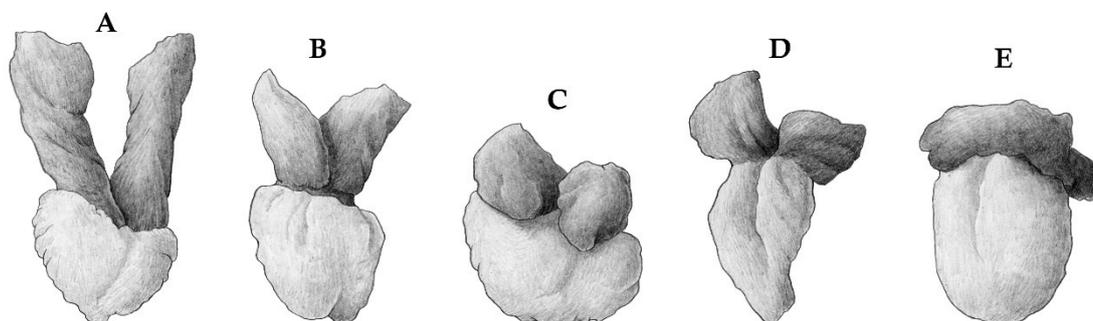


Figura 8 – Desenho esquemático dos tipos de corações de ostra do mangue. **A:** coração apresenta o átrio alongado e o ventrículo cordado, **B:** apresenta o átrio lanceolado e ventrículo cordado, **C:** apresenta o átrio oval e o ventrículo cordado, **D:** apresenta o átrio oval e o ventrículo alongado, **E:** apresenta o átrio alongado e o ventrículo oval. Ilustrações por Leandro Lopes de Souza.



4.2.4. Análises estatísticas

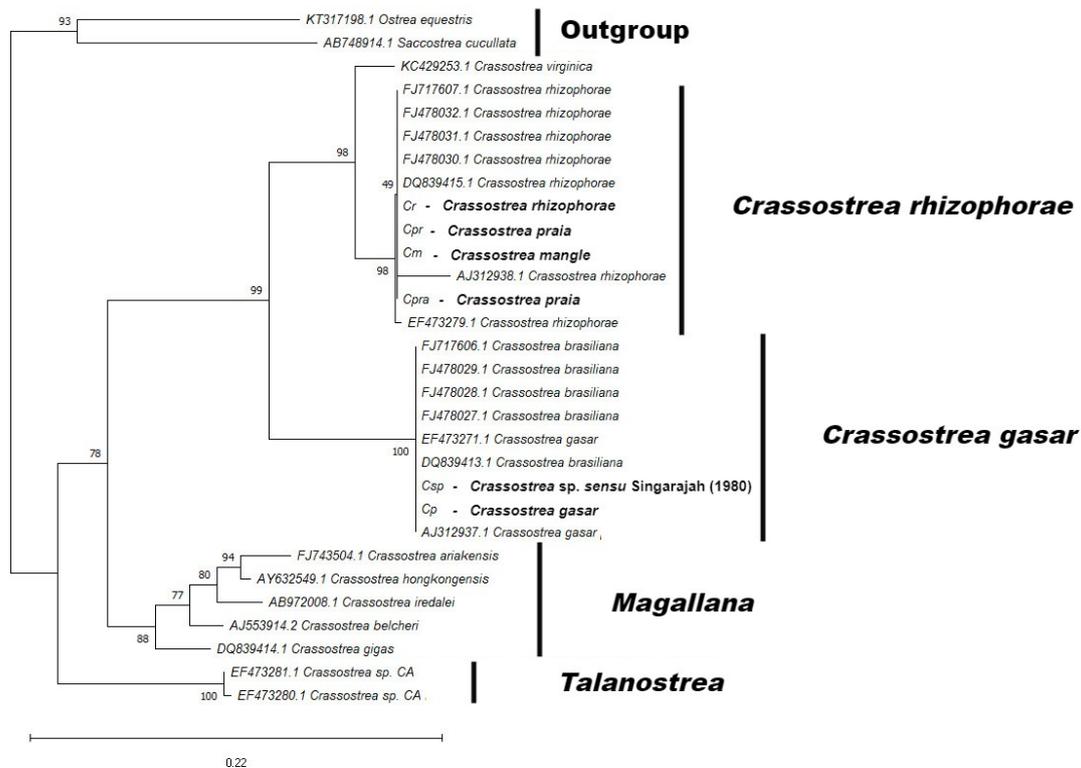
O teste t de permutação ($p < 0,05$) foi aplicado a todos os caracteres anatômicos (MaH, MaL e LP). O teste qui-quadrado foi aplicado para avaliar o padrão das dobras do tentáculo médio (IF-1) das margens do manto, formato do coração acessório (ah) e formato do apêndice anal. A associação do formato categórico do coração (ventrículo e átrio) com as espécies foi visualizada por meio de um gráfico em mosaico com sombreamento baseado em resíduos. Essa independência condicional foi submetida ao teste qui-quadrado para independência baseado na distribuição de permutação ($p < 0,05$) utilizando o pacote vcd (Meyer et al., 2006). Todas as análises foram realizadas no software RStudio (RStudio Team, 2022).

4.3. RESULTADOS

4.3.1. Análises moleculares

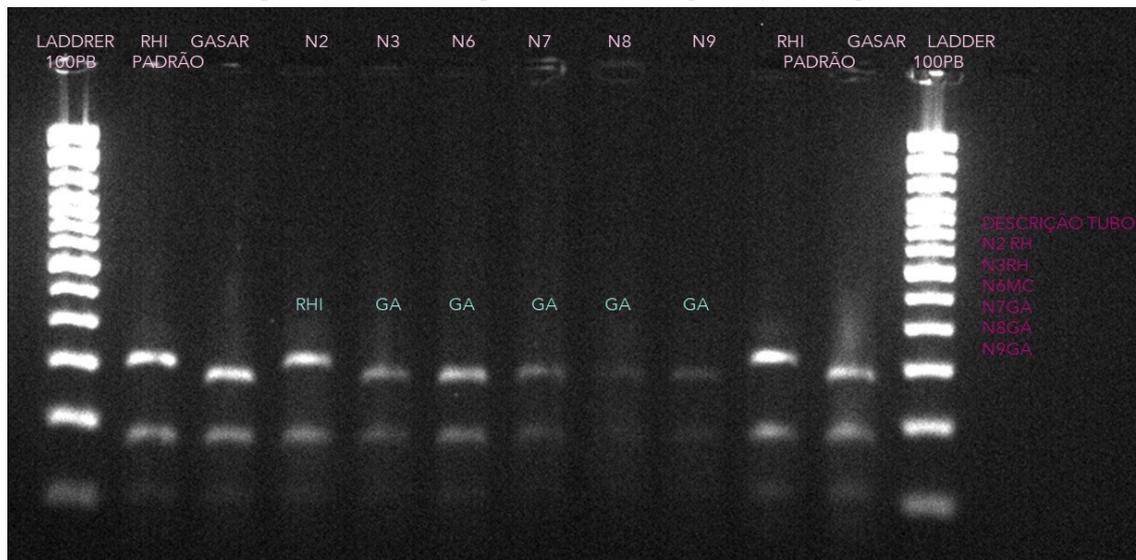
A identificação das espécies de *Crassostrea* do RS com características de *C. praia* por meio de análise sequencial demonstrou sua conespecificidade com *C. rhizophorae*. A árvore NJ apresentou apenas três clados principais de *Crassostrea* correspondentes a *C. gasar*, *C. rhizophorae* e *C. virginica*. Os espécimes de *C. praia* analisados neste estudo apresentam 100% de identidade de sequência com a sequência de *C. rhizophorae* utilizada neste estudo e as obtidas no GenBank. Os espécimes de *C. gasar* analisados neste estudo apresentaram 100% de identidade de sequência com a sequência de *C. gasar/C. brasiliiana* obtida no GenBank (**Figura 9**). O suporte nodal foi avaliado através de 1000 réplicas de bootstrap.

Figura 9 - Cladograma do método de união de vizinhos para o gênero *Crassostrea* baseado no 16S rRNA, usando *Magallana* e *Talanostrea* (antigamente inseridas sob o gênero *Crassostrea*), *Saccostrea cucullata* e *Ostrea edulis* como grupos externos. Ostras usadas neste e estudos anteriores foram identificadas por números de acesso do GenBank.



A PCR-RFLP dos espécimes de ostras selvagens de mangue apresentou bandas com aproximadamente 230 pb, correspondentes a *C. gasar*, e 260 pb, correspondentes a *C. rhizophorae* (**Figura 10**), confirmando também os resultados realizados pela análise de sequência.

Figura 10 - Padrões de comprimento de fragmento de restrição de espécies de *Crassostrea* do RS baseado na digestão de HAEIII de fragmentos 16S rDNA. Pista 1: escada de DNA de 100 pb. Pista 2 e 3: Controles positivos de *C. rhizophorae* (RHI) e *C. gasar* (GA), respectivamente.



4.3.2. Análises anatômicas

O tamanho de MaH, MaL e LP são maiores em *C. gasar* do que em *C. rhizophorae*. A preponderância da projeção do ânus expandido é mais presente em *C. rhizophorae* do que em *C. gasar* (**Figura 11**). O padrão dos tentáculos do IF-1 é bastante diferente entre as espécies com tendência ao padrão Gryphaeidae dos tentáculos serem pertencentes aos indivíduos de *C. gasar*, enquanto o padrão *Magallana* é para *C. rhizophorae*. O padrão *Saccostrea* e *Crassostrea* de tentáculos mostraram-se exclusivo de *C. gasar* e *C. rhizophorae*, respectivamente. Nenhuma diferença estatística foi encontrada no formato AC de ambas as espécies (**Figura 12**).

Figura 11 - Média (\pm desvio padrão) das medições relacionadas as estruturas anatômicas (MaH, MaL e LP). Frequência de indivíduos de *C. gasar* e *C. rhizophorae* para cada categoria de apêndice do ânus ($p < 0,05$).

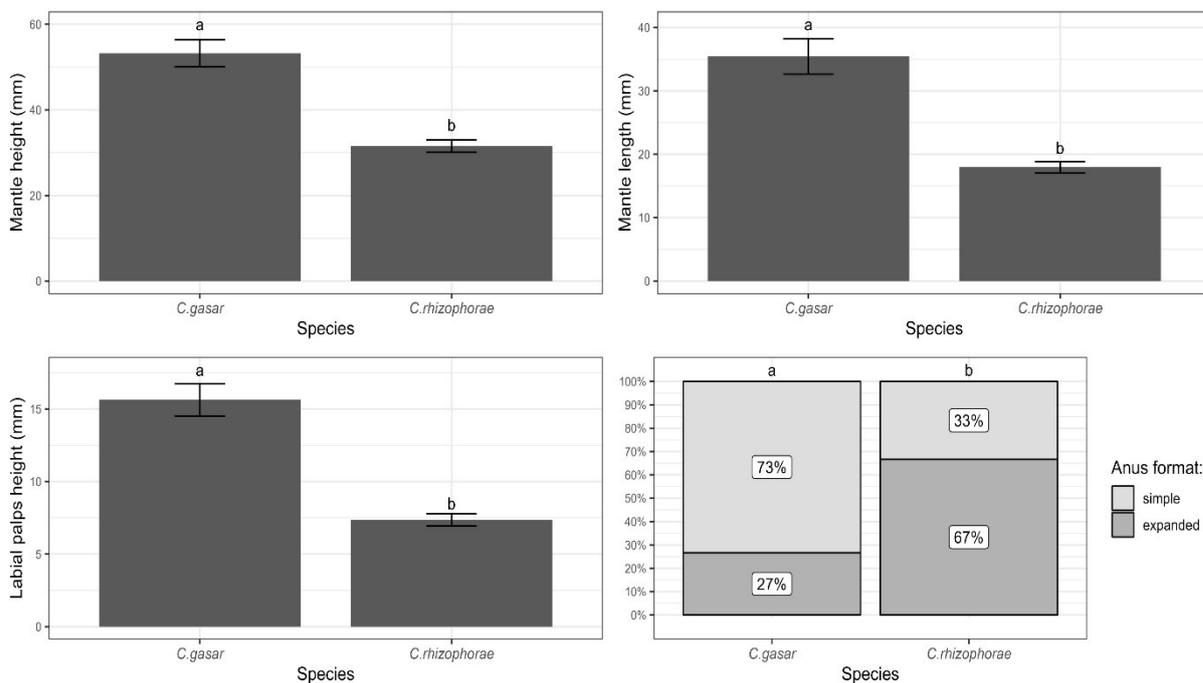
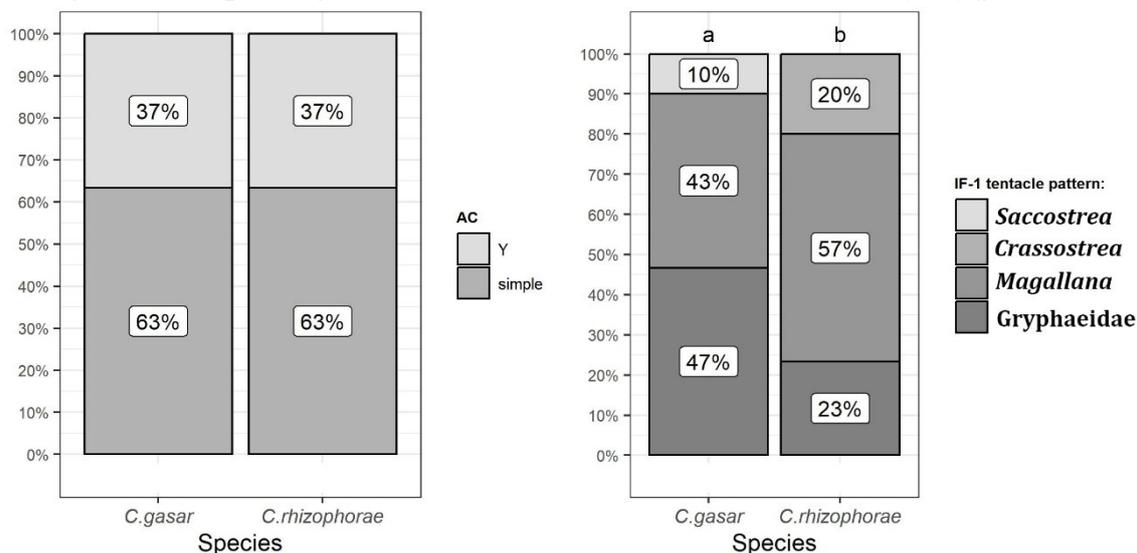
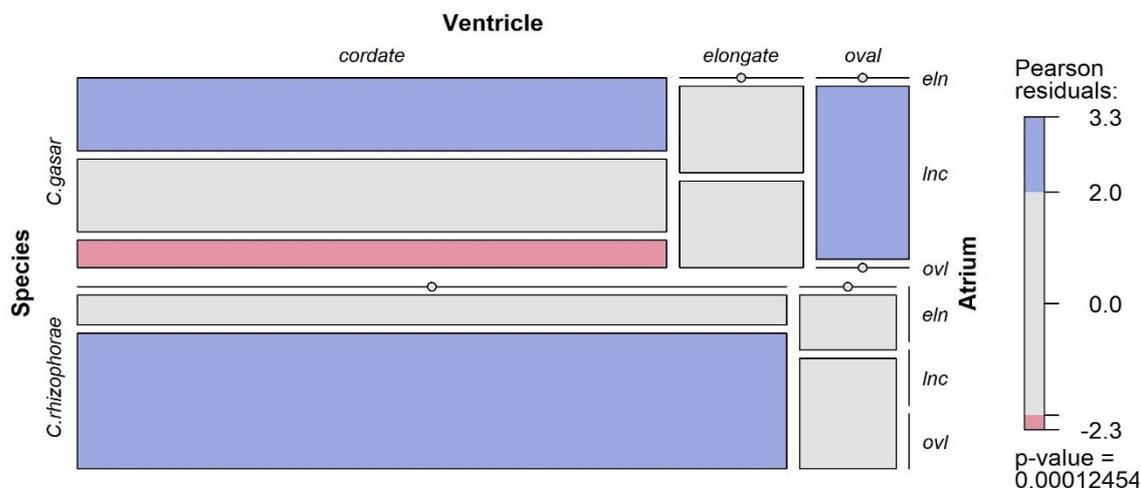


Figura 12 - Frequência de indivíduos de *C. gasar* e *C. rhizophorae* para cada formato do coração acessório (ah) e para cada categoria de padrão de tentáculos da borda do manto intermediária (IF-1) ($p < 0,05$, $n = 60$).



O formato do ventrículo do coração de ostra é preferencialmente cordado para ambas as espécies, com correlação positiva entre *C. gasar* e átrio alongado, enquanto foi observada correlação positiva entre *C. rhizophorae* e átrio oval. O formato do ventrículo oval foi observado apenas em *C. gasar* (**Figura 13**).

Figura 13 - O teste do qui-quadrado de independência entre espécies, forma do ventrículo e forma do átrio, com base na distribuição de permutação (n = 60).



4.4. DISCUSSÃO

A análise genética realizada para determinar a identidade de *Crassostrea praia* confirma uma conespecificidade com *C. rhizophorae*, sem dúvidas razoáveis. A avaliação de dados morfológicos e distributivos aplicados a *C. praia* que serviu para circunscrever a sua identidade, embora possa levantar algumas considerações sobre sua singularidade, quando se trata de uma abordagem profunda sobre o assunto, pode-se observar certa integração com as ostras de mangue.

Não há dúvida de que *C. praia* representava uma entidade de ostras *Crassostrea* que ocorria além da vegetação de mangal – que é um habitat preferível para *C. gasar* e *C. rhizophorae* – embora os seus limites a respeito de características identitárias atuais sejam bastante diferentes da sua concepção. Uma abordagem essencialista primal de *C. praia* enfatiza um gradiente ecológico para uma separação de subespécies de *O. parasitica*, que naquela época se circundava como a identidade de todas as espécies de ostras de mangue no Brasil (Ihering, 1907).

Estudo posterior acrescentou observações morfológicas para esta variedade, descrevendo-a como uma concha quase estreitamente alongada, oca na margem superior, sendo a valva inferior adornada com grandes manchas avermelhadas, ornamentação longitudinal e nodosidades (Lamy, 1928). Essas características concológicas também foram percebidas na revisão de *Crassostrea* de Amaral e Simone (2014), com acréscimo de impressão de músculo adutor alongado da valva esquerda, e restrição de sua distribuição como endêmico da restinga da Lagoa dos Patos, RS.

Esse conjunto de características deu uma falsa premissa de singularidade por “não ser vista” entre ostras de mangue de áreas tropicais do Brasil. Muito dessa condição ocorre porque os estudos limitam o alcance da observação às ostras em regiões de mangue ou estuarinas, onde os estoques naturais estão mais disponíveis e os usos etnológicos das ostras são preponderantes entre as comunidades tradicionais (Boehs et al., 2019; Martins et al., 2019; Pereira et al., 2019; Martins et al., 2019; Pereira et al., 2001; Ramos et al., 2013; Sampaio et al., 2020).

Compreender o padrão de crescimento da concha é a melhor maneira de descobrir a natureza desta estrutura. A projeção da costa na valva esquerda nas ostras comumente apresenta uma conformação antimarginal, na qual a porção do manto responsável por secretar novas projeções de concha durante um ciclo de crescimento não mantém seu alinhamento durante a fase de retração do manto, assumindo favoravelmente uma nova conformação, durante a fase de repouso, antes de um novo ciclo de crescimento (Checa e Jiménez-Jiménez, 2003). Segundo os mesmos autores, a forma das costelas antimarginais está fortemente ligada às propriedades mecânicas do manto (espessura e viscosidade) e às condições ambientais (substrato, densidade de indivíduos), permitindo assim uma elevada variabilidade e irregularidade dos padrões das nervuras das ostras. A formação de costas em alguns indivíduos, que é uma morfologia notável para *C. praia* (Amaral e Simone, 2014; Lamy, 1928), é resultado do alongamento alométrico devido às ostras densamente compactadas, forçando os indivíduos a extrusar o manto através da região ventral junto à margem para um rápido crescimento da concha acima, a fim de manter uma área de filtragem eficaz (Checa e Jiménez-Jiménez, 2003).

A concha de *C. praia* é atualmente alongada o que mostra uma conversão entre o fator condicional para formação de costas e sua presença no material do holótipo, que é o único material testemunhal da espécie, além de um material duvidoso relatado em Lopes et al. (2021). O conjunto de caracteres conquilógicos utilizados para formar a identidade de *C. praia* pode ser encontrado em poucos exemplares de *C. gasar* em Ferreira et al. (2023), além de que esses atributos se encontram dispersos entre indivíduos de *C. rhizophorae* que apresentam costas e cicatriz muscular alongada (Galtsoff, 1964), constituindo vestígios remanescentes de rápido crescimento. O padrão de concha em *C. praia* também é encontrado em exemplares localizados em áreas mais salinas de Santa Catarina (**Figura 14**), o que endossa uma formação mais ecomorfotípica da espécie *C. rhizophorae*.

Figura 14 – A-K Representantes de supostos morfotipos de *Crassostrea praia* de ocorrência em zonas tropicais de SC, além de ostras *Crassostrea* localizadas no RS. A-C Vestígios de ostras em SC que apresentam morfologia de concha similar a descrição de *C. praia*. D-E *C. rhizophorae* coletado em SC identificado através de análise genética cuja morfologia é similar a descrição de *C. praia*. F-H; K *C. gasar* coletado no litoral de RS. I-J *C. rhizophorae* coletado em RS cuja morfologia é similar a descrição de *C. praia*. Foto por João Paulo Ramos Ferreira.



A análise PCR-RFLP mostrou ambas as “ostras de mangue” (*C. gasar* e *C. rhizophorae*) ocorrendo no RS. *C. rhizophorae* era uma espécie esperada, uma vez que foi relatado para o Uruguai como a distribuição mais austral (Huber, 2010; Ríos, 2009, 1985). *C. gasar*, por outro lado, sempre foi considerada uma espécie mais restrita aos manguezais e áreas estuarinas das áreas tropicais e equatoriais do Brasil e da África Ocidental (Carpenter e de Angelis, 2016; Ignacio et al., 2000; Nascimento, 1991; Ranson, 1948). Sua ocorrência nas regiões de águas mais frias do sul do RS demonstra que a espécie apresenta tolerância fisiológica a altas variações de temperatura ambiente. Avançando neste assunto, *C. gasar* mostra-se de fato uma espécie interessante quando se trata de ajustes fisiológicos para adaptação ao ambiente. A espécie demonstra de forma convergente uma tolerância a uma alta faixa de espectro de

salinidade (Funio et al., 2015; Horodesky et al., 2019) e a gradientes de habitat (subtidal, intertidal) (Boehs et al., 2019; Galvão et al., 2013).

A avaliação de características anatômicas é uma prática comum quando se trata de encontrar critérios morfológicos para separação entre os diversos grupos de bivalves e possível correlação com a evolução (Kellogg, 1892; Tëmkin, 2006). Neste estudo, esta avaliação de *Crassostrea* foi realizada para encontrar uma possível característica marcante para a distinção de espécies caso a análise molecular viesse a validar *C. prai*a como uma espécie aceita. Como os espécimes no RS foram identificados como *C. gasar* ou *C. rhizophorae*, apesar da morfologia de suas conchas, as características anatômicas foram avaliadas de acordo com sua identidade molecular.

O coração acessório do gênero *Crassostrea* foi considerado sem ramificações (ou simples), sendo uma característica gênero-específica para a separação de gêneros aliados como *Ostrea* (Harry, 1985). Posteriormente, a conformação simples e em “y” do coração acessório foi considerada um critério para separação de espécies no Brasil (Amaral e Simone, 2014), ampliando a possibilidade de corações acessórios possuírem tributários em ostras maiores. Além disso, as espécies *Saccostrea* exibiram uma conformação “y” preferencial para coração acessório, com exceção de *S. echinata*, demonstrando sua natureza plenamente variável (Amaral e Simone, 2016). Neste estudo, a conformação simples e em “y” dos corações acessórios estão igualmente dispersas entre duas espécies de ostras.

O padrão de tentáculos do IF-1 mostrou bastante plasticidade entre a população de ostras, embora estudos promovam tal característica como espécie-específica (Carreon, 1969; Castillo-Rodriguez e García-Cubas, 1984; Evseev et al., 1996). A variação morfológica nos tentáculos é mais expressiva entre grandes grupos de bivalves (Audino e Marian, 2020; Tëmkin, 2006), sendo que os tentáculos IF-1 de *Crassostrea* estão dispostos submarginalmente e são bastante semelhantes aos tentáculos de IF-2 (Audino et al., 2021). Um arranjo especial constituído por um tentáculo maior separado por vários tentáculos diminutos (padrão Gryphaeidae), presente tanto em *C. rhizophorae* quanto em *C. gasar*, também é reportado para *C. virginica* (Eble e Scro, 1996; Nelson, 1938), bem como em *Spondylus* (Audino e Marian, 2020) e *Hyotissa* (Simone et al., 2015). Um padrão de tentáculo denso (padrão *Saccostrea*), assim como padrão *Magallana* para IF-1, estes encontrados em alguns espécimes neste estudo, são bastante semelhantes a *Saccostrea echinata* e *M. iredalei* (Carreon, 1969, Plate II, Fig. 6 e Fig. 1, respectivamente), o que pode aumentar a possibilidade de que as formas de tentáculos incorporam respostas das condições ambientais.

A forma do coração possui ampla conformação e exuberância, embora sua morfologia seja pouco avaliada em estudos. É comumente esperado que os ventrículos exibam formato cordado, enquanto átrios grandes (alongados) são associados a um maior tamanho do animal observado em *C. gasar*, um átrio menor (oval) é verificado em animais menores pertencentes a *C. rhizophorae*. Carreon (1969) ilustrou diversas formas de corações, porém tentou estabelecer possíveis diferenças entre os ostreídeos avaliados em relação ao tamanho da fusão dos átrios. Os espécimes avaliados neste estudo, porém, possuem aspectos de átrio não fundido.

Foi relatado que o apêndice anal expandido ocorre em espécimes de *Crassostrea*, sendo uma condição apomórfica para o gênero (Tëmkin, 2006). No presente estudo, porém, o formato do anus simples ou expandido mostrou-se muito plástico entre os espécimes tratados neste estudo, assim como foi verificado também entre várias espécies de ostreídeos dos mares Indo-Pacífico (Carreon, 1969). Isso demonstra que certas descrições propostas para ostreídeos podem estar maculadas sob a perspectiva da utilização de um espécime modelo ideal na descrição de caracteres espécie-específico, sendo que a totalidade de caracteres anatômicos avaliados demonstram um total continuum entre as espécies desse grupo taxonômico.

4.5. CONCLUSÃO

A espécie *C. praia* constitui sinônimo de *C. rhizophorae*, o que é confirmado por dados genéticos, totalizando somente duas espécies nativas de *Crassostrea* no Brasil: *C. gasar* e *C. rhizophorae*. Os aspectos relacionados à sua distribuição, ecologia e morfologia concológica da suposta espécie *C. praia* são reflexo de um gradiente ecológico, constituindo um ecomorfotipo, e não uma espécie válida (Mayr, 1999).

Os dados anatômicos, comumente usados para afirmar a identidade das espécies em espécies de *Crassostrea*, possuem ainda mais plasticidade entre as espécies do que a morfologia concológica tratada em Ferreira et al. (2023), confirmando que a identidade das espécies em ostras depende intrinsecamente de critérios genéticos (Lazoski et al., 2011; Reece et al., 2008).

REFERÊNCIAS

Absher, T.M., 1989. Populações natutais de ostras do gênero *Crassostrea* do litoral do Paraná - Desenvolvimento larval, recrutamento e crescimento. Universidade de São Paulo.

Amaral, V.S., Simone, L.R.L., 2016. Comparative anatomy of five species of *Saccostrea* Dollfus and Dautzenberg, 1920 (Bivalvia: Ostreidae) from the Pacific Ocean. *Nautilus* (Philadelphia). 130, 53–71.

Amaral, V.S., Simone, L.R.L., 2014. Revision of genus *Crassostrea* (Bivalvia: Ostreidae) of Brazil. *J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom* 94, 811–836.
<https://doi.org/10.1017/S0025315414000058>

Audino, J.A., Marian, J.E.A.R., 2020. Form and function of tentacles in pteriomorphian bivalves. *J. Morphol.* 281, 33–46. <https://doi.org/10.1002/jmor.21077>

Audino, J.A., Serb, J.M., Marian, J.E.A.R., 2021. Untangling the diversity and evolution of tentacles in scallops, oysters, and their relatives (Bivalvia: Pteriomorphia). *Org. Divers. Evol.* 21, 145–160. <https://doi.org/10.1007/s13127-021-00482-3>

Boehs, G., Luz, M.D.S.A., De Andrade, V.R.D., 2019. Molecular identification of cryptic species of oysters (genus *Crassostrea* Sacco, 1897) in the northeast atlantic coast of Brazil. *Bol. do Inst. Pesca* 45, 2–7. <https://doi.org/10.20950/1678-2305.2019.45.2.446>

Boudry, P., Heurtebise, S., Lapègue, S., 2003. Mitochondrial and nuclear DNA sequence variation of presumed *Crassostrea gigas* and *Crassostrea angulata* specimens: A new oyster species in Hong Kong? *Aquaculture* 228, 15–25. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(03\)00443-5](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(03)00443-5)

Carpenter, K.E., de Angelis, N., 2016. The living marine resources of the Central Eastern Atlantic. Volume 2 Bivalves, gastropods, hagfishes, sharks, batoid fishes and chimaeras. FAO Species Identification Guide for Fishery Purposes, Rome.

Carreon, J.A., 1969. The Malacology of Philippine oysters of the genus *Crassostrea* and a review of their shell characters. *Proc. Natl. Shellfish. Assoc.* 59, 104–115.

Castillo-Rodriguez, Z.G., García-Cubas, A., 1984. Taxonomía y anatomía comparada de las ostras en las costas de México. *An. del Inst. Ciencias del Mar y Limnol.* 11, 484.

Checa, A.G., Jiménez-Jiménez, A.P., 2003. Rib fabrication in Ostreoida and Plicatuloidea (Bivalvia, Pteriomorphia) and its evolutionary significance. *Zoomorphology* 122, 145–159.
<https://doi.org/10.1007/s00435-003-0080-5>

d'Orbigny, A., 1842. Voyage dans l'Amérique méridionale : (le Brésil, la république orientale de l'Uruguay, la République argentine, la Patagonie, la république du Chili, la république de Bolivie, la république du Pérou. P. Bertrand, Paris.

de Melo, A.G.C., Varela, E.S., Beasley, C.R., Schneider, H., Sampaio, I., Gaffney, P.M., Reece, K.S., Tagliaro, C.H., 2010. Molecular identification, phylogeny and geographic distribution of Brazilian mangrove oysters (*Crassostrea*). *Genet. Mol. Biol.* 33, 564–572.

de Melo, C.M.R., Silva, F.C., Gomes, C.H.A.M., Solé-Cava, A.M., Lazoski, C., 2010. *Crassostrea gigas* in natural oyster banks in southern Brazil. *Biol. Invasions* 12, 441–449.
<https://doi.org/10.1007/s10530-009-9475-7>

Dillwyn, L.W., 1817. A descriptive catalogue of recent shells : arranged according to the Linnæan method ; with particular attention to the synonymy. Printed for J. and A. Arch, London. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.10437>

Eble, A.F., Scro, R., 1996. General Anatomy, in: Kennedy, V.S., Newell, R.I.E. (Eds.), The Eastern Oyster *Crassostrea Virginica*. Maryland Sea Grant College, Maryland, pp. 19–73.

Evseev, G.A., Yakovlev, Y.M., Li, X., 1996. The Anatomy of the Pacific Oyster, *Crassostrea gigas* (Thurnberg) (Bivalvia : Ostreidae). Publ. Seto Mar. Biol. Lab. 37, 239–255. <https://doi.org/10.5134/176265>

Ferreira, J.P.R., Legat, A.P., Lazoski, C., Freire, T.B., Gomes, C.H.A. de M., de Melo, C.R.M., 2023. A historical and integrative taxonomic account of mangrove oyster species native to the Atlantic American coast: A re-evaluation of Brazilian *Crassostrea* species. Zool. Anz. 305, 52–81. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2023.06.002>

Funo, I.C. da S.A., Antonio, Í.G., Marinho, Y.F., Galvez, A.O., 2015. Influência da salinidade sobre a sobrevivência e crescimento *Crassostrea gasar*. Bol. do Inst. Pesca 41, 837–847.
Galtsoff, P.S., 1964. The American oyster *Crassostrea virginica* Gmelin. Fish. Bull. United States Fish Wildl. Serv. 64, 21–82.

Galvão, M.S.N., Pereira, O.M., Hilsdorf, A.W.S., 2013. Molecular identification and distribution of mangrove oysters (*Crassostrea*) in an estuarine ecosystem in southeast Brazil: Implications for aquaculture and fisheries management. Aquac. Res. 44, 1589–1601. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2012.03166.x>

Guilding, L., 1828. Observations on the zoology of the Caribbean Islands. Zool. J. 3, 542.
Hall, T.A., 1999. BioEdit: a user friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. Nucleic Acids Symp. Ser. 41, 95–98.

Harry, H.W., 1985. Synopsis of the Supraspecific Classification of Living Oysters (Bivalvia: Gryphaeidae and Ostreidae). The Veliger 28, 121–158.

Horodesky, A., Castilho-Westphal, G.G., Cozer, N., Rossi, V.G., Ostrensky, A., 2019. Effects of salinity on the survival and histology of oysters *Crassostrea gasar* (Adanson, 1757). Biosci. J. 35, 586–597. <https://doi.org/10.14393/BJ-v35n2a2019-42099>

Huber, 2010. Compendium of bivalves. A full-color guide to 3,300 of the world's marine bivalves. A status on Bivalvia after 250 years of research. ConchBooks, Hackenheim.

Ignacio, B.L., Absher, T.M., Lazoski, C., Solé-Cava, A.M., 2000. Genetic evidence of the presence of two species of *Crassostrea* (Bivalvia: Ostreidae) on the coast of Brazil. Mar. Biol. 136, 987–991.

Ihering, H., 1907. Les mollusques fossiles du Tertiaire et du Crétacé Supérieur de l'Argentine. An. del Mus. Nac. Buenos Aires 7, 1–611.

Jung, H., Eyun, S., Kim, W.-J., 2008. Inferring Korean oyster phylogenies, including the east Asian oyster (*Crassostrea ariakensis*) and its population structure infer. J. Shellfish Res. 27, 1018–1019. [https://doi.org/10.2983/0730-8000\(2008\)27\[985:aotppa\]2.0.co;2](https://doi.org/10.2983/0730-8000(2008)27[985:aotppa]2.0.co;2)

Kellogg, J.L., 1892. A contribution to our knowledge of the morphology of Lamellibranchiate mollusks. Bull. United States Fish Comm. 10, 389–436.

Kimura, M., 1980. A Simple Method for Estimating Evolutionary Rates of Base Substitutions Through Comparative Studies of Nucleotide Sequence. J. Mol. Evol. 16, 111–120.

<https://doi.org/10.1007/BF01731581>

Lamy, E., 1928. Les Huîtres de la République Argentine. Bull. du Museum Natl. d'histoire Nat. 1, 101–104.

Lazoski, C., Gusmão, J., Boudry, P., Solé-Cava, A.M., 2011. Phylogeny and phylogeography of Atlantic oyster species: Evolutionary history, limited genetic connectivity and isolation by distance. Mar. Ecol. Prog. Ser. 426, 197–212. <https://doi.org/10.3354/meps09035>

Li, X., Qi, Z., 1994. Studies on the comparative anatomy, systematic classification and evolution of Chinese oysters. Stud. Mar. Sin. 35, 143–173.

Linnaeus, C. von, 1758. Systema naturae per regna tria naturae. Impensis Direct. Laurentii Salvii, Holmiae. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.542>

Lopes, R.G.P.S., Antonio, Í.G., Tchaika, L., Barros, M.C., Fraga, E., 2018. Molecular identification of native oysters on the coast of Maranhão, Brazil. Bol. do Inst. Pesca 44, e377. <https://doi.org/10.20950/1678-2305.2018.44.4.377>

Lopes, R.P., Pereira, J.C., Caron, F., Ritter, M. do N., Souza, M.S. De, Dillenburg, S.R., Barboza, E.G., Tatumi, S.H., Yee, M., Kinoshita, A., Baffa, O., Hatsue, S., 2021. Late Pleistocene-Holocene fossils from Mirim Lake, southern Brazil, and their paleoenvironmental significance: II – Mollusks. J. South Am. Earth Sci. 112, 103546. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2021.103546>

Martins, D.S.M., Monteles, J.S., Jesus, P.P. de, Marinho, Y.F., Antônio, Í.G., Funo, I.C. da S.A., 2019. Transferência tecnológica da ostreicultura em comunidade de marisqueiros do município de Raposa, Maranhão, in: Zuffo, A.M. (Ed.), Aquicultura e Pesca: Adversidades e Resultados. Atena Editora, Ponta Grossa, pp. 160–173. <https://doi.org/10.22533/at.ed.27219290322>

Mayr, E., 1999. Systematic and the origin of species / Ernst Mayr: with a new introduction by the author. Harvard University Press, London.

Miller, S. A., Dykes, D. D., Polesky, H. F. 1988. A simple salting out procedure for extracting DNA from human nucleated cells. Nucleic Acids Research, v. 16, p. 1215.

MolluscaBase, 2022. *Crassostrea* Sacco, 1897 [WWW Document]. World Regist. Mar. Species.

Nascimento, I.A., 1991. *Crassostrea rhizophorae* (Guilding) and *C. brasiliiana* (Lamarck) in South and Central America, in: Menzel, A. (Ed.), Estuarine and Marine Bivalve Mollusk Culture. CRC Press, Boston, pp. 125–134. <https://doi.org/10.1201/9781351071918-10>

- Nelson, T.C., 1938. The feeding mechanism of the oyster. I. On the pallium and the branchial chambers of *Ostrea virginica*, *O. edulis* and *O. angulata*, with comparisons with other species of the genus. J. Morphol. 63, 1–61. <https://doi.org/10.1002/jmor.1050630102>
- Palumbi, S., Martin, A., Romano, S., McMillan, W.O., Stice, L., Grabowski, G., 2002. The simple fool's guide to PCR. University of Hawaii, Honolulu.
- Pereira, O.M., Machado, I.C., Henriques, M.B., Yamanaka, N., 2001. Crescimento da ostra *Crassostrea brasiliana* semeada sobre tabuleiro em diferentes densidades na região estuarina-lagunar de Cananéia-SP (25oS, 48oW). Bol. do Inst. Pesca 27, 163–174.
- Pie, M.R., Ribeiro, R.O., Boeger, W.A., Ostrensky, A., Falleiros, R.M., Angelo, L., 2006. A simple PCR-RFLP method for the discrimination of native and introduced oyster species (*Crassostrea brasiliana*, *C. rhizophorae* and *C. gigas*; Bivalvia: Ostreidae) cultured in Southern Brazil. Aquac. Res. 37, 1598–1600. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2006.01591.x>
- Raith, M., Zacherl, D.C., Pilgrim, E.M., Eernisse, D.J., 2015. Phylogeny and Species Diversity of Gulf of California Oysters (Ostreidae) Inferred from Mitochondrial DNA. Am. Malacol. Bull. 33, 263. <https://doi.org/10.4003/006.033.0206>
- Ramos, C. de O., Ferreira, J.F., de Melo, C.M.R., 2013. Maturação da ostra nativa *Crassostrea gasar* submetida a diferentes dietas em laboratório. Bol. do Inst. Pesca 39, 107–120.
- Ranson, G., 1948. Ecologie et répartition géographique des Ostréidés vivants. Rev. Sci. 86, 469–473.
- Reece, K.S., Cordes, J.F., Stubbs, J.B., Hudson, K.L., Francis, E.A., 2008. Molecular phylogenies help resolve taxonomic confusion with Asian *Crassostrea* oyster species. Mar. Biol. 153, 709–721. <https://doi.org/10.1007/s00227-007-0846-2>
- Ríos, E.C., 2009. Compendium of Brazilian Sea Shells. Evangraf., Rio Grande.
- Ríos, E.C., 1985. Seashells of Brazil. Fundação Cidade do Rio Grande, Rio Grande.
- Sacco, F., 1897. I molluschi dei terreni terziarii del Piemonte e della Liguria / descritti da Luigi Bellardi. Stamperia Reale, Torino : <https://doi.org/10.5962/bhl.title.12269>
- Saitou, N., Nei, M., 1987. The Neighbor-joining Method : A New Method for Reconstructing Phylogenetic Trees. Mol. Biol. Evol. 4, 406–425.
- Sampaio, D. de S., Santos, M. de L.S., Tagliaro, C.H., Beasley, C.R., 2020. Variation in environmental characteristics of waters among amazon coast oyster culture units. Acta Amaz. 50, 295–304. <https://doi.org/10.1590/1809-43922020000250>
- Say, T., 1834. American Conchology, or descriptions of the shells of North America. Illustrated by coloured figures from original drawings executed from nature. School Press, New Harmony, Indiana.

- Sekino, M., Ishikawa, H., Fujiwara, A., Doyola-Solis, E.F.C., Lebata-Ramos, M.J.H., Yamashita, H., 2015. The first record of a cupped oyster species *Crassostrea dianbaiensis* in the waters of Japan. *Fish. Sci.* 81, 267–281. <https://doi.org/10.1007/s12562-014-0838-3>
- Sekino, M., Yamashita, H., 2013. Mitochondrial DNA barcoding for Okinawan oysters: A cryptic population of the Portuguese oyster *Crassostrea angulata* in Japanese waters. *Fish. Sci.* 79, 61–76. <https://doi.org/10.1007/s12562-012-0577-2>
- Simone, L.R.L., Mikkelsen, P.M., Bieler, R., 2015. Comparative anatomy of selected marine bivalves from the Florida keys, with notes on Brazilian congeners (Mollusca: Bivalvia), *Malacologia*. <https://doi.org/10.4002/040.058.0201>
- Singarajah, K. V., 1980. On the taxonomy, ecology and physiology of a giant oyster, *Crassostrea paraibensis*, new species. *Bull. Mar. Sci.* 30, 833–847.
- Tamura, K., Stecher, G., Kumar, S., 2021. MEGA11: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 11. *Mol. Biol. Evol.* 38, 3022–3027. <https://doi.org/10.1093/molbev/msab120>
- Tëmkin, I., 2006. Morphological perspective on the classification and evolution of Recent Pterioidea (Mollusca: Bivalvia). *Zool. J. Linn. Soc.* 148, 253–312. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2006.00257.x>
- Thunberg, C.P., 1793. *Tekning och Beskrifning på en stor Ostronsort ifrån Japan*. Kongliga Sven. vetenskaps-akademiens *Handl.* 14, 140–142.
- Wang, H., Guo, X., Zhang, G., Zhang, F., 2004. Classification of jinjiang oysters *Crassostrea rivularis* (Gould, 1861) from China, based on morphology and phylogenetic analysis. *Aquaculture* 242, 137–155. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2004.09.014>

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS DA TESE

A partir dos resultados conclui-se que as espécies de ostras de mangue do Atlântico nativas do Brasil compõem *C. rhizophorae* (Guilding, 1828) e *C. gasar* (Dillwyn, 1817). Ambas as espécies, embora apresentem alta similaridade conchológica e anatômicas e distribucionais, são geneticamente distintas entre si, conespecíficas com *C. rhizophorae* Caribenhas e *C. gasar/tulipa* do oeste africano, respectivamente, não sustentando, até o presente momento, a distinção entre espécimes restritamente brasileiros com as provenientes dessas regiões. Dessa forma, espécies ecomorfóticas brasileiras *C. praia* e *C. mangle* são necessariamente sinônimas de *C. rhizophorae*, assim como *C. brasiliana*, *C. parahibanensis* e *C. sp. sensu* Singarajah (1980) são sinônimas de *C. gasar* (Dillwyn, 1817).

Resultados presentes nessa tese servirão de suporte a fomentação de banco de dados das espécies a nível nacional e internacional de forma confiável, levando em conta todas as ferramentas disponíveis para a fomentação de identidade das espécies atual. Tais conjuntos de ferramentas se baseiam na compreensão da história da concepção das espécies de ostras de mangue e seus desdobramentos convergentes ou disruptivos, análises morfológicas, análises anatômicas, análises distribucionais associadas a bibliografias, além da sua co-correspondência com dados moleculares e filogenéticos. Dessa forma, planejamentos associados ao fomento de atividades de conservação e produção de aquicultura das espécies poderão ser melhor direcionados e eficazes, inclusive a possível cooperação internacional para tais propósitos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS DA INTRODUÇÃO GERAL DA TESE

- ADITE, A.; SONON, S. P.; GBEDJISSI, G. L. Feeding ecology of the mangrove oyster, *Crassostrea gasar* (Dautzenberg, 1891) in traditional farming at the coastal zone of Benin, West Africa. **Natural Science**, v. 05, n. 12, p. 1238–1248, 2013.
- AKABOSHI, S.; PEREIRA, O. M. Ostricultura na região lagunar-estuarina de Cananeia Sao Paulo Brasil - I Captação de larvas de ostras *Crassostrea brasiliiana* em ambiente natural. **Boletim do Instituto de Pesca**, v. 8, p. 87–104, 1981.
- AKÉLÉ, D. G.; BAGLO, I. S.; ZANNOU, M.; MONTCHOWUI, E.; LALÈYÈ, P. Survival and growth of mangrove oyster *Crassostrea gasar* (Dautzenberg, 1891) reared at different depths in ponds in Benin (West Africa). **International Journal of Fisheries and Aquatic Studies**, v. 10, n. 4, p. 234–243, 2022.
- AKINJOGUNLA, V. F.; SOYINKA, O. O.; PEDRO, S. L. Molecular Analysis of the Mangrove Oysters (Mollusca: Bivalvia) in Lagos Lagoon, Nigeria Based on Mitochondrial Genome. **Journal of Genetic Resources**, v. 9, n. 2, p. 166–173, 2023. Disponível em: <https://sc.journals.umz.ac.ir/article_1658.htmlhttp://sc.journals.umz.ac.ir/article_4516.html>0Ahttps://sc.journals.umz.ac.ir/article_4516_ba4504fa4e5565fd5947c5bd0a7eb2a5.pdf>.
- ALDROVANDI, U. **Vlyssis Aldrouandi philosophi, et medici Bononiensis De reliquis animalibus exanguibus libri quatuor : post mortem eius editi : nempe de mollibus, crustaceis, testaceis, et zoophytis**. Bononiae: Baptistam Bellagambam, 1606.
- ALVES, R. **Estudo taxonômico de ostras do gênero *Crassostrea* Sacco, 1897, da região da Grande Florianópolis – Brasil**. 2004. Universidade Federal de Santa Catarina, 2004.
- AMARAL, V. S.; SIMONE, L. R. L. Revision of genus *Crassostrea* (Bivalvia: Ostreidae) of Brazil. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 94, n. 4, p. 811–836, 2014.
- ANGELL, C. L. The Biology and Culture of Tropical Oysters. **ICLARM STUDIES AND REVIEW**, v. 13, p. 1–42, 1986.
- ANSA, E. J. Sustainable production of mangrove oyster *Crassostrea gasar* (Adanson, 1757) in Rivers state, Nigeria. In: Annual Conference of the Fisheries Society of Nigeria (FISON), 24th., 2009, [...]. 2009. p. 134–137.
- ANSA, E. J.; BASHIR, R. M. Fishery and culture potentials of the mangrove oyster (*Crassostrea gasar*) in Nigeria. **Research Journal of Biological Sciences**, v. 2, n. 4, p. 392–394, 2007.
- ARISTOTLE. **História Dos Animais Livros I-VI. (in Portuguese; Translated from greek by M. F. SOUSA E SILVA. Revised by P. LOBO)**. Lisboa: Impr. Nacional-Casa da Moeda, 2006.
- BAYONA, A. L. L.; DAZA, P. V.; OCHOA, A. I. S. **La ostra del Caribe *Crassostrea rhizophorae*: una alternativa de maricultura**. Bogotá: INCODER, 2007. 7–111 p.
- BEJERANO, M. J. M.; RADA, B. G.; TABIOLO, C. D. L.; CAJOCON, C. H. C.;

CANTONJOS-MAGLENTE, M. S.; POLINAR, D. O. Exploring the Connections between Epistemological Beliefs, Worldviews, and Psychological Self-Efficacy of Preservice Science Teachers. **Journal for ReAttach Therapy and Developmental Diversities**, v. 6, n. 8, p. 438–451, 2023.

BELLOVACENSIS, V. **Speculum maius, Speculum Naturale – Lib. XVII Caput LXXVI - De orbe et ostrea**. Douai: Balthazar Bellerus, 1624. 216 p.

BETANZOS-VEGA, A.; LODEIROS, C.; ESPINOSA-SÁEZ, J.; MAZÓN-SUÁSTEGUI, J. M. Identificación del ostión americano *Crassostrea virginica* (Mollusca: Bivalvia: Ostreidae) como recurso natural en las Antillas Mayores: Cuba. **Revista Mexicana de Biodiversidad**, v. 87, n. 4, p. 1342–1347, 1 dez. 2016.

BETANZOS-VEGA, A.; RIVERO-SUÁREZ, S. E.; MAZÓN-SUÁSTEGUI, J. M. Factibilidad económico-ambiental para el cultivo sostenible de ostión de mangle *Crassostrea rhizophorae* (Güilding, 1828), en Cuba. **Latin American Journal of Aquatic Research**, v. 42, n. 5, p. 1148–1158, 2014.

BICUDO, C. E. de M. Taxonomia. **Biota Neotropica**, v. 4, n. 1, p. I–II, 2004. Disponível em: <http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1676-06032004000100001&lng=pt&tlng=pt>.

BOEHS, G.; LUZ, M. D. S. A.; DE ANDRADE, V. R. D. Molecular identification of cryptic species of oysters (genus *Crassostrea* Sacco, 1897) in the northeast atlantic coast of Brazil. **Boletim do Instituto de Pesca**, v. 45, n. 2, p. 2–7, 2019.

BOSTOCK, J.; RILEY, H. T. **The natural history of Pliny**. London: Bohn, H.G., 1855.

BRABO, M. F.; SARAIVA, C. M. C.; REIS, JOSINALDO REIS DO NASCIMENTO, T. da S.; CAMPELO, D. A. V.; VERAS, G. C. Piscicultura Orgânica na Amazônia Brasileira: limitações e possibilidades. **Informações econômicas, SP**, v. 47, n. 3, p. 16–26, 2017.

BRANDÃO, R. P.; BOEHS, G.; SILVA, P. M. da. Health assessment of the oyster *Crassostrea rhizophorae* on the southern coast of Bahia, northeastern Brazil TT -. **Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária**, v. 22, n. 1, p. 84–91, 2013. Disponível em: <http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1984-29612013000100084>.

BROWN, D. D. D. Past and current oyster culture in Jamaica. *In*: LOVATELLI, A.; SARKIS, S. **A regional shellfish hatchery for the Wider Caribbean: Assessing its feasibility and sustainability**. **FAO Regional Technical Workshop. 18–21 October 2010, Kingston, Jamaica**. Rome: FAO Fisheries and Aquaculture Proceedings 19, 2011. p. 89–94.

BRUNETTO, L. J.; GOMES, C. H. A. de M.; RAMOS, C. de O.; DA SILVA, F. C.; FERREIRA, J. P. R.; VIEIRA, G. C.; DE MELO, C. M. R. The effect of density on the cultivation of the native mangrove oyster *Crassostrea tulipa* (Lamarck, 1819). **Latin American Journal of Aquatic Research**, v. 48, n. 5, p. 855–868, 2020.

BUONANNI, F. **Ricreatione dell’occhio e della mente nell’osseruation’ delle Chiocciole : proposta a’ curiosi delle opere della natura**. Roma: Per il Varese, a spesi di Felice Cesaretti, 1681.

CAI, J.; CHAN, H. L.; YAN, X.; LEUNG, P. S. A global assessment of species

diversification in aquaculture. **Aquaculture**, v. 576, n. June, p. 739837, 2023. Disponível em: <<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2023.739837>>.

CARDOSO JUNIOR, L. de O.; LAVANDER, H. D.; SILVA NETO, S. R. da; SOUZA, A. B. de; SILVA, L. O. B. da; GÁLVEZ, A. O. Crescimento da ostra *Crassostrea rhizophorae* cultivada em diferentes densidades de estocagem no Litoral Norte de Pernambuco. **Pesquisa Agropecuária Pernambucana**, v. 17, n. 1, p. 10–14, 2012.

CARNEY, J. A. Between land and sea: Mangroves and mollusks along Brazil's mangal coast. **Fronteiras**, v. 5, n. 3, p. 14–38, 2016.

CARPENTER, K. E.; DE ANGELIS, N. **The living marine resources of the Central Eastern Atlantic. Volume 2 Bivalves, gastropods, hagfishes, sharks, batoid fishes and chimaeras**. Rome: FAO Species Identification Guide for Fishery Purposes, 2016.

CASTILHO-WESTPHAL, G. G. **Ecologia da ostra do mangue *Crassostrea brasiliiana* (Lamarck , 1819) em manguezais da baía de Guaratuba-PR**. 2012. UFPR, 2012.

CAYRÉ, P. Stocks de mollusques bivalves. In: FONTANA, A. **Milieu marin et ressources halieutiques de la République populaire du Congo**. Paris: O.R.S.T.O.M., 1981. p. 313–322.

CHO, Y.; LEE, W. C.; HONG, S.; KIM, H. C.; KIM, J. B. GIS-based suitable site selection using habitat suitability index for oyster farms in Geoje-Hansan Bay, Korea. **Ocean and Coastal Management**, v. 56, p. 10–16, 2012. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2011.10.009>>.

CHRISTO, S. W.; FERREIRA, A. L.; CRUZ-KALED, A. C.; ABSHER, T. M. Recruitment of oysters of *Crassostrea* genus (Bivalvia, Ostreidae) in Guaratuba Bay, PR, Brazil. **Pan-American Journal of Aquatic Sciences**, v. 11, n. 4, p. 301–308, 2016.

CHUKU, E. O.; YANKSON, K.; OBODAI, E. A.; ACHEAMPONG, E.; BOAHEMAA-KOBIL, E. E. Effectiveness of different substrates for collecting wild spat of the oyster *Crassostrea tulipa* along the coast of Ghana. **Aquaculture Reports**, v. 18, p. 100493, 2020. Disponível em: <<https://doi.org/10.1016/j.aqrep.2020.100493>>.

CORRÊA, A. J.; MÜLLER, S. G. A influência da ostra na origem, formação e manutenção da via gastronômica do Ribeirão da Ilha – Rota das Ostras – Florianópolis-SC. **Ágora**, v. 18, n. 1, p. 119, 2016.

DAS CHAGAS, R. A.; BARROS, M. R. F.; DE ABREU, V. S.; DA SILVA, R. E. O.; DE ALMEIDA, M. S.; DOS SANTOS, W. C. R.; HERRMANN, M. Growth Performance of the Mangrove Oyster Cultivated on the Amazon Coast. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 64, p. 1–12, 2021.

DAS CHAGAS, R. A.; RIBEIRO, A. C. F.; DOS SANTOS, W. C. R.; BARROS, M. R. F.; DOS SANTOS, W. J. P.; HERRMANN, M. Efeito da sazonalidade amazônica no crescimento de ostras cultivadas. **Pesquisa Agropecuária Pernambucana**, v. 27, n. 1, p. e2661272022, 2022.

DAUTZENBERG, P. Voyage de la Goelette Melita aux Canaries et au Sénégal, 1889-1890. Mollusques Testacés. **Memoires de la Societe zoologique de France**, v. 4, p. 16–65, 1891.

Disponível em:

<<http://www.biodiversitylibrary.org/bibliography/94854,1891:http://www.biodiversitylibrary.org/item/38546http://www.biodiversitylibrary.org/pdf4/068968100038546>>.

DE ANDRADE, G. J. P. O. Maricultura em Santa Catarina: a cadeia produtiva gerada pelo esforço coordenado de pesquisa, extensão e desenvolvimento tecnológico. **Extensio: Revista Eletrônica de Extensão**, v. 13, n. 24, p. 204, 2016.

DE MELO, A. G. C.; VARELA, E. S.; BEASLEY, C. R.; SCHNEIDER, H.; SAMPAIO, I.; GAFFNEY, P. M.; REECE, K. S.; TAGLIARO, C. H. Molecular identification, phylogeny and geographic distribution of Brazilian mangrove oysters (*Crassostrea*). **Genetics and Molecular Biology**, v. 33, n. 3, p. 564–572, 2010a.

DE MELO, C. M. R.; SILVA, F. C.; GOMES, C. H. A. M.; SOLÉ-CAVA, A. M.; LAZOSKI, C. *Crassostrea gigas* in natural oyster banks in southern Brazil. **Biological Invasions**, v. 12, n. 3, p. 441–449, mar. 2010b.

DIADHIOU, H. D.; NDOUR, I. Artificial capture of mangrove oyster spat *Crassostrea gasar* (Mollusca, Bivalvia) in Casamance estuary (Senegal). **AAFL Bioflux**, v. 10, n. 1, p. 48–55, 2017.

DIAS, G. A.; VASCONCELOS, M. J.; CATARINO, L. Examining the Socioeconomic Benefits of Oysters: A Provisioning Ecosystem Service from the Mangroves of Guinea-Bissau, West Africa. **Journal of Coastal Research**, v. 38, n. 2, p. 355–360, 2022.

DIYIE, R. L.; ADDO, S.; ARMAH, E.; BOATENG, C. M.; OPPONG, M.; OSEI-ATWENEBOANA, M. Y. Genetic evidence of the unique identity of the West African Mangrove Oyster (*Crassostrea tulipa*) from the Gulf of Guinea. **Regional Studies in Marine Science**, v. 67, n. September, p. 103205, 2023. Disponível em: <<https://doi.org/10.1016/j.rsma.2023.103205>>.

DU TERTRE, J. B. **Histoire generale des Antilles habitées par les François**. Paris: Chez Thomas Iolly, au palais, en la salle des merciers, à la palme, & aux armes d’Hollande., 1667.

ELLIS, M. W. The problem with the species problem. **History and Philosophy of the Life Sciences**, v. 33, n. 3, p. 343–363, 2011.

EPAGRI. **Produção de Moluscos**. Disponível em:

<<https://app.powerbi.com/view?r=eyJrIjoiN2I1YzhiNzQtYzNiNS00MjVmLTg0N2UtNTM1YWJhYWFiODgyIiwidCI6ImExN2QwM2ZjLTRiYWVtNGI2OC1iZDY4LWUzOTYzYTJlYzRlNiJ9>>. Acesso em: 19 abr. 2023.

FAIRBRIDGE, R. W. Shellfish-Eating Pre-ceramic Indians in Coastal Brazil. **Science**, v. 191, n. 4225, p. 353–359, 1976.

FAO. **The States of World Fisheries and Aquaculture 2022. Towards Blue Transformation**. Rome: FAO, 2022. 266 p.

FAURBY, S.; EISERHARDT, W. L.; SVENNING, J. C. Strong effects of variation in taxonomic opinion on diversification analyses. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 7, n. 1, p. 4–13, 2016.

FERNANDES, L. M. B. **Aspectos fisio-econômicos do cultivo da ostra-de-mangue - *Crassostrea rhizophorae* (Guilding, 1828). Influência da salinidade.** 1975. Universidade de São Paulo, 1975.

FONTAINE, P.; LEGENDRE, M.; VANDEPUTTE, M.; FOSTIER, A. Domestication de nouvelles espèces et développement durable de la pisciculture. **Cahiers Agricultures**, v. 18, n. 2, p. 119–124, 2009.

FUNO, I. C. da S. A.; ANTONIO, Í. G.; MARINHO, Y. F.; GALVEZ, A. O. Influência da salinidade sobre a sobrevivência e crescimento *Crassostrea gasar*. **Boletim do Instituto de Pesca**, v. 41, n. 4, p. 837–847, 2015. Disponível em: <<https://www.researchgate.net/publication/303864189>>.

FUNO, I. C. da S. A.; ANTONIO, Í. G.; MARINHO, Y. F.; MONTELES, J. S.; LOPES, R. G. P. S.; GÁLVEZ, A. O. Recruitment of oyster in artificial collectors on the Amazon macrotidal mangrove coast. **Ciencia Rural**, v. 49, n. 3, p. 1–12, 2019.

GALLO, P. G.; GESSNER, C. **Claudii Æliani, de Animalium, natura libris XVII.** Zurich: Apud Joann Tornaesioium, 1611.

GALVÃO, M. S. N.; PEREIRA, O. M.; HILSDORF, A. W. S. Molecular identification and distribution of mangrove oysters (*Crassostrea*) in an estuarine ecosystem in southeast Brazil: Implications for aquaculture and fisheries management. **Aquaculture Research**, v. 44, n. 10, p. 1589–1601, set. 2013.

GALVÃO, M. S. N.; PEREIRA, O. M.; MACHADO, INGRID CABRAL PIMENTEL, C. M. M.; HENRIQUES, M. B.; BARBOSA, M. Desempenho da Criação da Ostra de Mangue *Crassostrea* sp. a partir da fase juvenil, em sistema suspenso, no estuário de Cananéia e no Mar de Ubatuba (SP, Brasil). **Boletim do Instituto de Pesca**, v. 35, n. 3, p. 401–411, 2009.

GARDUNHO, D. C. L.; GOMES, C. P.; TAGLIARO, C. H.; BEASLEY, C. R. Settlement of an unidentified oyster (*Crassostrea*) and other epibenthos on plastic substrates at a northern Brazilian mangrove island. **Brazilian Journal of Aquatic Science and Technology**, v. 16, n. 1, p. 41–51, 2012.

GARNETT, S. T.; CHRISTIDIS, L. Taxonomy anarchy hampers conservation. **Nature**, v. 546, p. 25–27, 2017.

GESSNER, C. **Conradi Gesneri medici Tigurini Historiae animalium liber primus de quadrupedibus viuiparis : opus philosophis, medicis, grammaticis, philologis, poëtis, & omnibus rerum linguarumque variarum studiosis, vtilissimum simul iucundissimumque futurum.** Francofurti: Bibliopolio Cambieriano, 1604.

GLEM, M.; FREITES, L.; GUEVARA, M.; MARQUEZ, A.; LODEIROS, C. Evaluation of microalgae diets for the spat of mangrove oyster *Crassostrea rhizophorae* (Guilding , 1828) and its growth in outdoor conditions. **AquaTechnica: Revista Iberoamericana de Acuicultura**, v. 2, n. 2, p. 107–122, 2020.

GMELIN, J. F. **Systema naturae per regna tria naturae: secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis.** Lipsiae [Leipzig]: Impensis Georg. Emanuel. Beer., 1791.

GOMES, C. H. A. de M. **Crescimento e reprodução de duas espécies de ostras do gênero *Crassostrea* no litoral catarinense**. 2019. Universidade Federal de Santa Catarina, 2019.

GUILDING, L. Observations on the zoology of the Caribbean Islands. **The Zoological journal**, v. 3, p. 542, 1828. Disponível em:
<<https://www.biodiversitylibrary.org/bibliography/39584>>.

GUNTER, G. The Species of Oysters of the Gulf, Caribbean and West Indian Region. **Bulletin of Marine Science of the Gulf and Caribbean**, v. 1, n. 1, p. 40–45, 1951.

HEY, J. The mind of the species problem. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 16, n. 7, p. 326–329, 2001.

HUDDSFORD, W.; LISTER, M. **Martini Lister Historiæ sive synopsis methodicæ conchyliorum et tabularum anatomicarum**. Oxonii : E typographeo Clarendoniano, 1770.

IBGE. **Produção da aquicultura: Ostras, vieiras e mexilhões**. Disponível em:
<<https://sidra.ibge.gov.br/pesquisa/ppm/quadros>>. Acesso em: 11 out. 2023.

IGARASHI, M. A. Aspectos do desenvolvimento tecnológico do cultivo de ostra no Sul do Brasil. **Revista Semiárido De Visu**, v. 8, n. 1, p. 28–44, 2018.

IGNACIO, B. L.; ABSHER, T. M.; LAZOSKI, C.; SOLÉ-CAVA, A. M. Genetic evidence of the presence of two species of *Crassostrea* (Bivalvia: Ostreidae) on the coast of Brazil. **Marine Biology**, v. 136, p. 987–991, 2000.

IHERING, H. Les mollusques fossiles du Tertiaire et du Crétacé Supérieur de l'Argentine. **Anales del Museo Nacional de Buenos Aires**, v. 7, p. 1–611, 1907.

IHERING, R. von. **Dicionário dos animais do Brasil**. São Paulo: Secretaria de Agricultura do Estado de São Paulo, 1940.

ITEMBU, J. A.; FITZGERALD, D.; ALTINTZOGLU, T.; BOUDRY, P.; BRITZ, P.; BYRON, C. J.; DELAGO, D.; GIRARD, S.; HANNON, C.; KAFENSZTOK, M.; LAGREZE, F.; LEGAT, J. F. A.; LEGAT, A. P.; MICHAELIS, A. K.; PLEYM, I. E.; SÜHNEL, S.; WALTON, W.; STRAND, Å. Comparative Description and Analysis of Oyster Aquaculture in Selected Atlantic Regions: Production, Market Dynamics, and Consumption Patterns. **Fishes**, v. 8, n. 12, p. 584, 29 nov. 2023. Disponível em:
<<https://www.mdpi.com/2410-3888/8/12/584>>.

KINGSLEY-SMITH, P. R.; LUCKENBACH, M. W. Post-settlement survival and growth of the suminoe oyster, *Crassostrea ariakensis*, exposed to simulated emersion regimes. **Journal of Shellfish Research**, v. 27, n. 3, p. 609–618, 2008.

LABAT, J.-B. **Nouveau voyage aux isles de l'Amérique**. Paris: Chez Pierre Husson, Thomas Johnson, Pierre Gosse, Jean van Duren, Rutgert Alberts, Charles le Vier, 1724.

LAMARCK, J. P. B. M. **Histoire naturelle des animaux sans vertèbres**. Paris: Chez l'Auteur, 1819.

LAMY, E. P. Les Huîtres de la mer Rouge (d'après les matériaux recueillis par le Dr Jousseume). **Bulletin du Museum national d'histoire naturelle**, v. 31, p. 190–196, 1925.

Disponível em: <<http://www.biodiversitylibrary.org/bibliography/5943t.31>>.

LAPÈGUE, S.; BOUTET, I.; LEITÃO, A.; HEURTEBISE, S.; GARCIA, P.; THIRIOT-QUIÉVREUX, C.; BOUDRY, P. Trans-atlantic distribution of a mangrove oyster species revealed by 16S mtDNA and karyological analyses. **Biological Bulletin**, v. 202, n. 3, p. 232–242, 2002.

LAWRENCE, D. R. Diagnosis of the genus *Crassostrea* (Bivalvia, Ostreidae). **Malacologia**, v. 36, n. 1–2, p. 185–202, 1995. Disponível em: <<http://www.biodiversitylibrary.org/bibliography/12920v.36>>.

LAZOSKI, C.; GUSMÃO, J.; BOUDRY, P.; SOLÉ-CAVA, A. M. Phylogeny and phylogeography of Atlantic oyster species: Evolutionary history, limited genetic connectivity and isolation by distance. **Marine Ecology Progress Series**, v. 426, p. 197–212, 28 mar. 2011.

LEGAT, J. F. A.; LEGAT, A. P.; GÓES, J. M. de; SÜHNEL, S.; SQUELLA, F. J. L.; SOUZA, K. L. A. de; LIMA, N. de J. F. Uso de estruturas flutuantes realocáveis para o cultivo de ostras em áreas sujeitas a grandes. **EMBRAPA (comunicado técnico)**, v. 247, p. 1–8, 2021.

LEGAT, J. F. A.; PEREIRA, A. M. L.; PUCHNICK-LEGAT, A.; FOGAÇA, F. H. dos S. **Programa de Cultivo de Moluscos Bivalves da Embrapa Meio-Norte**. Teresina: Embrapa Meio-Norte, 2008.

LEGAT, J. F. A.; PUCHNICK-LEGAT, A.; FOGAÇA, F. H. dos S.; TURECK, C. R.; SÜHNEL, S.; DE MELO, C. M. R. Crescimento e sobrevivência da ostra de fundo, *Crassostrea gasar*, cultivada no nordeste e sul do Brasil. **Boletim do Instituto de Pesca**, v. 43, n. 2, p. 172–184, 2017a.

LEGAT, J. F. A.; PUCHNICK-LEGAT, A.; GOMES, C. H. A. de M.; SÜHNEL, S.; MELO, C. M. R. de. Effects of salinity on fertilization and larviculture of the mangrove oyster, *Crassostrea gasar* in the laboratory. **Aquaculture**, v. 468, p. 545–548, 2017b. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.aquaculture.2016.11.016>>.

LENAT, D. R. .; RESH, V. H. . Taxonomy and stream ecology — The benefits of genus- and species-level identifications. **Journal of the North American Benthological Society**, v. 20, n. 2, p. 287–298, 2001.

LERY, J. de. **Histoire d'un voyage fait en la Terre du Bresil, autrement dite Amerique**. Bourgoigne: pour Antoine Chuppin, 1585.

LIMA, F. R.; VAZZOLER, A. E. A. de M. Sobre o desenvolvimento das ostras e possibilidades da ostreicultura nos arredores de Santos. **Boletim do Instituto Oceanográfico**, v. 13, n. 2, p. 03–20, 1963.

LITTLEWOOD, D. T. J. Subtidal versus intertidal cultivation of *Crassostrea rhizophorae*. **Aquaculture**, v. 72, n. 1–2, p. 59–71, 1988.

LODEIROS, C.; FREITES, L.; GRAZIANI, C.; ALIÓ, J. Cultivation of bivalve molluscs in Venezuela: diversity, potential and infrastructure for seed production. *In*: LOVATELLI, A.; SARKIS, S. **A regional shellfish hatchery for the Wider Caribbean: Assessing its**

feasibility and sustainability. FAO Regional Technical Workshop. 18–21 October 2010, Kingston, Jamaica. Rome: FAO, 2011. p. 161–170.

LOPES, G. R.; GOMES, C. H. A. de M.; TURECK, C. R.; DE MELO, C. M. R. Growth of *Crassostrea gasar* cultured in marine and estuary environments in brazilian waters. **Pesquisa Agropecuaria Brasileira**, v. 48, n. 8, p. 975–982, 2013.

LOPES, R. G. P. S.; ANTONIO, Í. G.; TCHAIKA, L.; BARROS, M. C.; FRAGA, E. Molecular identification of native oysters on the coast of Maranhão, Brazil. **Boletim do Instituto de Pesca**, v. 44, n. 4, p. e377, 2018.

LOVATELLI, A.; SARKIS, S. **A regional shellfish hatchery for the Wider Caribbean. Assessing its feasibility and sustainability. FAO Regional Technical Workshop. 18–21 October 2010, Kingston, Jamaica.** Rome: FAO, 2011. v. October 264 p.

MACE, G. M. The role of taxonomy in species conservation. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 359, n. 1444, p. 711–719, 2004.

MACEDO, A. R. G.; DA SILVA, A. dos S.; SOUSA, N. da C.; DA SILVA, F. N. L.; BARROS, F. A. L.; SUHNEL, S. Crescimento e viabilidade econômica da ostra nativa *Crassostrea gasar* (Adanson, 1757) cultivadas em dois sistemas. **Custos e @agronegocio online**, v. 16, p. 282–312, 2020. Disponível em: <www.custoseagronegocioonline.com.br>.

MACFADYEN, G.; VILELA LÓPEZ, B.; THIAO, D.; WARD, A. **The mangrove oyster value chain in the Gambia: Summary analysis and design report.** Rome: FAO, 2023. 35 p.

MARTINS, D. S. M.; MONTELES, J. S.; JESUS, P. P. de; MARINHO, Y. F.; ANTÔNIO, Í. G.; FUNO, I. C. da S. A. Transferência tecnológica da ostreicultura em comunidade de marisqueiros do município de Raposa, Maranhão. *In*: ZUFFO, A. M. **Aquicultura e Pesca: Adversidades e Resultados.** Ponta Grossa: Atena Editora, 2019. p. 160–173.

MATON, W. G.; RACKETT, T. An historical account of testaceological writers. **Transactions of the Linnean Society of London**, v. 7, p. 119–214, 1804. Disponível em: <<http://www.biodiversitylibrary.org/bibliography/10470Item:http://www.biodiversitylibrary.org/item/41357http://www.biodiversitylibrary.org/pdf4/070185000041357>>.

MATTOX, N. T. **Studies on the Biology of the Edible Oyster, *Ostrea rhizophorae* Guilding, in Puerto Rico** Source: **Ecological Monographs**. [s.l.: s.n.].

MAYR, E. **Principles of Systematic Zoology.** Jodhpur: United Book Prints, 1969.

MAYR, E. **Systematic and the origin of species / Ernst Mayr: with a new introduction by the author.** London: Harvard University Press, 1999.

MAZÓN-SUÁSTEGUI, J. M.; RIVERO-SUÁREZ, S. E.; BETANZOS-VEGA, A.; SAUCEDO, P. E.; RODRÍGUEZ-JARAMILLO, C.; ACOSTA-SALMÓN, H. Potential of sites in northern Cuba for developing an industry of the native mangrove oyster (*Crassostrea rhizophorae*). **Latin American Journal of Aquatic Research**, v. 45, n. 1, p. 218–222, 2017.

MOLLUSCABASE. ***Crassostrea Sacco, 1897.*** Disponível em: <<https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=138297>>. Acesso em: 22 dez.

2022.

MORRETES, F. L. de. Ensaio de Catálogo dos moluscos do Brasil. **Arquivos do Museu Paranaense**, v. 7, p. 5–216, 1949.

NALESSO, R. C.; PARESQUE, K.; PIUMBINI, P. P.; TONINI, J. F. R.; ALMEIDA, L. G.; NÍCKEL, V. M. Oyster spat recruitment in Espírito Santo State, Brazil, using recycled materials. **Brazilian Journal of Oceanography**, v. 56, n. 4, p. 281–288, 2008.

NASCIMENTO, I. A.; PEREIRA, S. A.; SOUZA, R. C. E. **Determination of the optimum commercial size for the mangrove oyster (*Crassostrea rhizophorae*) in Todos os Santos Bay, Brazil** *Aquaculture* 1980.

NUÑEZ, M. P.; LODEIROS, C.; RAMIREZ, E.; NARVÁEZ, N.; GRAZIANI, C. Crecimiento y sobrevivencia de la ostra de mangle *Crassostrea rhizophorae* bajo condición de cultivo intermareal y submareal. **Zootecnia Tropical**, v. 28, n. 2, p. 239–254, 2010.

OLIVEIRA, L. F. S.; FERREIRA, M. A. P.; JUEN, L.; NUNES, Z. M. P.; PANTOJA, J. C. D.; PAIXÃO, L. F. da; LIMA, M. de N. B. de; ROCHA, R. M. da. Influence of the proximity to the ocean and seasonality on the growth performance of farmed mangrove oysters (*Crassostrea gasar*) in tropical environments. **Aquaculture**, v. 495, n. August 2017, p. 661–667, 2018. Disponível em: <<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2018.06.049>>.

OLUFEMI, J. O.; BANGURA, H. The Fishery and Culture Potential of the Mangrove Oyster (*Crassostrea tulipa* - Lamarck 1819) in Selected Coastal Communities of Sierra Leone. **World Journal of Fish and Marine Sciences**, v. 11, n. 4, p. 35–40, 2019.

ORTON, J. H. The Dominant Species of *Ostrea*. **Nature**, v. 121, n. 3044, p. 320–321, 1934.

OSEI, I. K.; YANKSON, K.; OBODAI, E. A. Comparative analysis of growth performance and survival of the West African mangrove oyster, *Crassostrea tulipa* (Lamarck, 1819) cultivated by suspension and bottom culture methods in the Densu Estuary, Ghana. **Aquaculture, Fish and Fisheries**, v. 2, n. 3, p. 233–242, 2022.

OSEI, I.; YANKSON, K.; OBODAI, E. Demographic and profitability analyses of the West African mangrove oyster (*Crassostrea tulipa*) fishery in the Densu delta, Ghana. **Journal of Fisheries and Coastal Management**, v. 2, n. 1, p. 12, 2020.

PAIXÃO, L.; FERREIRA, M. A.; NUNES, Z.; FONSECA-SIZO, F.; ROCHA, R. Effects of salinity and rainfall on the reproductive biology of the mangrove oyster (*Crassostrea gasar*): Implications for the collection of broodstock oysters. **Aquaculture**, v. 380–383, p. 6–12, 4 mar. 2013.

PEREIRA, O. M.; HENRIQUES, M. B.; MACHADO, I. C. Estimativa da curva de crescimento da ostra *Crassostrea brasiliensis* em bosques de mangue e proposta para sua extração ordenada no estuário de Cananéia, SP, Brasil. **Boletim do Instituto de Pesca**, v. 29, n. 1, p. 19–28, 2003.

PEREIRA, O. M.; MACHADO, I. C.; HENRIQUES, M. B.; YAMANAKA, N. Crescimento da ostra *Crassostrea brasiliensis* semeada sobre tabuleiro em diferentes densidades na região estuarina-lagunar de Cananéia-SP (25°S, 48°W). **Boletim do Instituto de Pesca**, v. 27, n. 2, p. 163–174, 2001.

PEREIRA, P. A.; KAFENSZTOK, M. Do berço ao prato : Fechando o ciclo do cultivo da ostra nativa *Crassostrea gasar* em viveiros. **Aquaculture Brasil**, v. 19, p. 29–34, 2020.

PLATZMANN, J. **Aus der Bai von Paranaguá**. Leipzig: Druck und Verlag von B. G. Teubner, 1872.

POLI, C. R. Cultivo de ostras do Pacífico (*Crassostrea gigas*, 1852). In: POLI, C. R.; POLI, A.; ANDREATTA, E.; BELTRAME, E. **Aquicultura: Experiências Brasileiras**. Florianópolis: Ed. Multitarefa, 2004. p. 251–266.

QUAYLE, D. B. **Tropical oysters: culture and methods**. Ottawa: International Development Research Centre, 1980. 80 p.

RAMOS, C. de O.; FERREIRA, J. F.; DE MELO, C. M. R. Maturação da ostra nativa *Crassostrea gasar* submetida a diferentes dietas em laboratório. **Boletim do Instituto de Pesca**, v. 39, n. 2, p. 107–120, 2013.

RAMPERSAD, J. N.; AMMONS, D. R. Production of *Crassostrea rhizophorae* (Guilding) spat from hatchery-reared larvae. **Aquaculture**, v. 106, n. 3–4, p. 253–260, 1992.

RANSON, G. Ecologie et répartition géographique des Ostréidés vivants. **Revue scientifique**, v. 86, p. 469–473, 1948.

RANSON, G. Les especes d’huitres vivant actuellement dans monde, définies par leus conquilles larvaires ou prodissoconques. Étude des collections de quelques-uns des grands musées d’histoire naturelle (suite). **Rev Trav Inst Pêches Mar**, v. 31, n. 2, p. 127–199, 1967.

RÍOS, E. C. **Compendium of Brazilian Sea Shells**. Rio Grande: Evangraf., 2009.

RODRÍGUEZ, J.; FRÍAS, J. A. Tropical mangrove oyster production from hatchery-raised seed in Cuba. **Journal of Shellfish Research**, v. 11, n. 2, p. 455–460, 1992.

RONDELETTI, G. **Universae aquatilium Historiae**. Montpellier: Matthiam Bonhomme, 1555.

SABRY, R. C.; MAGALHÃES, R. M. A. Parasitas em ostras de cultivo (*Crassostrea rhizophorae* e *Crassostrea gigas*) da Ponta do Sambaqui, Florianópolis, SC. **Arq. Bras. Med. Vet. Zootec.**, v. 57, n. 2, p. 194–203, 2005.

SALVADOR, V. do. **História do brasil 1500-1627**. São Paulo e Rio: Weiszflog Irmãos, 1629.

SALVI, D.; BERTSCH, H.; CÁCERES-MARTÍNEZ, J.; CRUZ-FLORES, R.; DEL RIO-PORTILLA, M. A.; EERNISSE, D. J.; HEALY, J. M.; LAFARGA-DE LA CRUZ, F.; LONDOÑO-CRUZ, E.; MCDOUGALL, C.; OLIVER, G. P.; OLIVERIO, M.; PANIAGUA, C.; WILLAN, R. C.; ZACHERL, D. C.; MARIOTTINI, P. Taxonomic discussion on scientific names for Pacific oysters requires evidence-based arguments and pluralism. **Aquaculture**, v. 546, p. 2021–2023, 2022.

SALVI, D.; MARIOTTINI, P. Revision shock in Pacific oysters taxonomy: The genus *Magallana* (formerly *Crassostrea* in part) is well-founded and necessary. **Zoological Journal**

of the **Linnean Society**, v. 192, n. 1, p. 43–58, 2021.

SAMPAIO, D. de S.; TAGLIARO, C. H.; SCHNEIDER, H.; BEASLEY, C. R. Oyster culture on the Amazon mangrove coast: asymmetries and advances in an emerging sector. **Reviews in Aquaculture**, v. 11, n. 1, p. 88–104, 2019.

SEKINO, M.; YAMASHITA, H. Mitochondrial and nuclear DNA analyses of *Saccostrea* oysters in Japan highlight the confused taxonomy of the genus. **Journal of Molluscan Studies**, v. 82, p. 492–506, 1 nov. 2016.

SILVEIRA, R.; SILVA, F.; GOMES, C.; FERREIRA, J.; MELO, C. Larval settlement and spat recovery rates of the oyster *Crassostrea brasiliiana* (Lamarck, 1819) using different systems to induce metamorphosis. **Brazilian Journal of Biology**, v. 71, n. 2, p. 557–562, maio 2011. Disponível em: <http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1519-69842011000300029&lng=en&tlng=en>. Acesso em: 15 jul. 2020.

SINGARAJAH, K. V. On the taxonomy, ecology and physiology of a giant oyster, *Crassostrea paraibensis*, new species. **Bulletin of Marine Science**, v. 30, n. 4, p. 833–847, 1980.

SOKAL, R. R.; SNEATH, P. H. A. Taxonomic Evidence: Characters and Taxa. In: SOKAL, R. R.; SNEATH, P. H. A. **The principles of numerical taxonomy**. London: W.H. Freeman, 1963. p. 61–122.

SPENCER, H. G.; WILLAN, R. C.; MARIOTTINI, P.; SALVI, D. Taxonomic consistency and nomenclatural rules within oysters: Comment on Li et al. (2021). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 170, n. December 2021, p. 2021–2023, 2022.

STRAND, Å.; BAILEY, J.; RYDSTEDT, A.; JAMES, P.; LEGAT, J.; JAMES, P. **Overview of culture systems for low trophic species**. Tromsø: AquaVitae, 2022. 62 p.

SUPLICY, F. M. (Org. . **Manual de cultivo de ostra**. Florianópolis: EPAGRI, 2022. 256 p.

SUTTON, A. E.; YANKSON, K.; WUBAH, D. A. The Effect of Salinity on Particle Filtration Rates of the West African Mangrove Oyster. **Journal of Young Investigators**, v. 24, n. 4, p. 55–59, 2012.

THEVET, A. **Singularidades da França Antártica, a que outros chamam de America. (Translate book of Andre Thevet (1558) from French to Portuguese)**. São Paulo: Brasileira Biblioteca Pedagógica Brasileira, 1944. 503 p.

THUNBERG, C. P. Tekning och Beskrifning på en stor Ostronsort ifrån Japan. **Kongliga Svenska vetenskaps-akademiens handlingar**, v. 14, n. (4-6), p. 140–142, 1793.

TURECK, C. R.; MELO, C. M. R. de; GOMES, C. H. A. de M.; LAZOSKI, C.; MARENZI, A. W. C.; FERREIRA, J. P. R.; FERREIRA, J. F. Use of artificial collectors to obtain oyster seeds in Babitonga Bay, Santa Catarina, Brazil. **Boletim do Instituto de Pesca**, v. 46, n. 1, p. in press, 2020.

VALENTI, W. C.; BARROS, H. P.; MORAES-VALENTI, P.; BUENO, G. W.; CAVALLI, R. O. Aquaculture in Brazil: past, present and future. **Aquaculture Reports**, v. 19, n. December 2020, p. 100611, 2021. Disponível em:

<<https://doi.org/10.1016/j.aqrep.2021.100611>>.

VARELA, E. S.; BEASLEY, C. R.; SCHNEIDER, H.; SAMPAIO, I.; MARQUES-SILVA, N. D. S.; TAGLIARO, C. H. Molecular phylogeny of mangrove oysters (*Crassostrea*) from Brazil. **Journal of Molluscan Studies**, v. 73, n. 3, p. 229–234, ago. 2007.

WADE, B.; BROWN, R.; HANSON, C.; ALEXANDER, L.; HUBBARD, R.; LOPEZ, B. The development of a low-technology oysterculture industry in Jamaica. In: Proceedings of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute 33, 1981, [...]. 1981. p. 6–18.

WANG, T.; FAN, R.; CHENG, Q.; SUN, Z.; FAN, X.; LI, N.; LI, X.; QUAN, W. Intertidal Zonation of the Suminoe Oyster *Crassostrea ariakensis* and the Kumamoto Oyster *Crassostrea sikamea* on the Coast of the Northern East China Sea. **Journal of Shellfish Research**, v. 39, n. 1, p. 31–41, 2020.

WANG, Y.; XU, Z.; GUO, X. Differences in the rDNA-Bearing Chromosome Divide the Asian-Pacific and Atlantic Species of *Crassostrea* (Bivalvia, Mollusca). **Biological Bulletin**, v. 206, n. 1, p. 46–54, 2004.

WURMANN, C. **Regional Review on Status and Trends in Aquaculture Development in Latin America and the Caribbean - 2015**. Rome: FAO, 2017. v. 149 p.

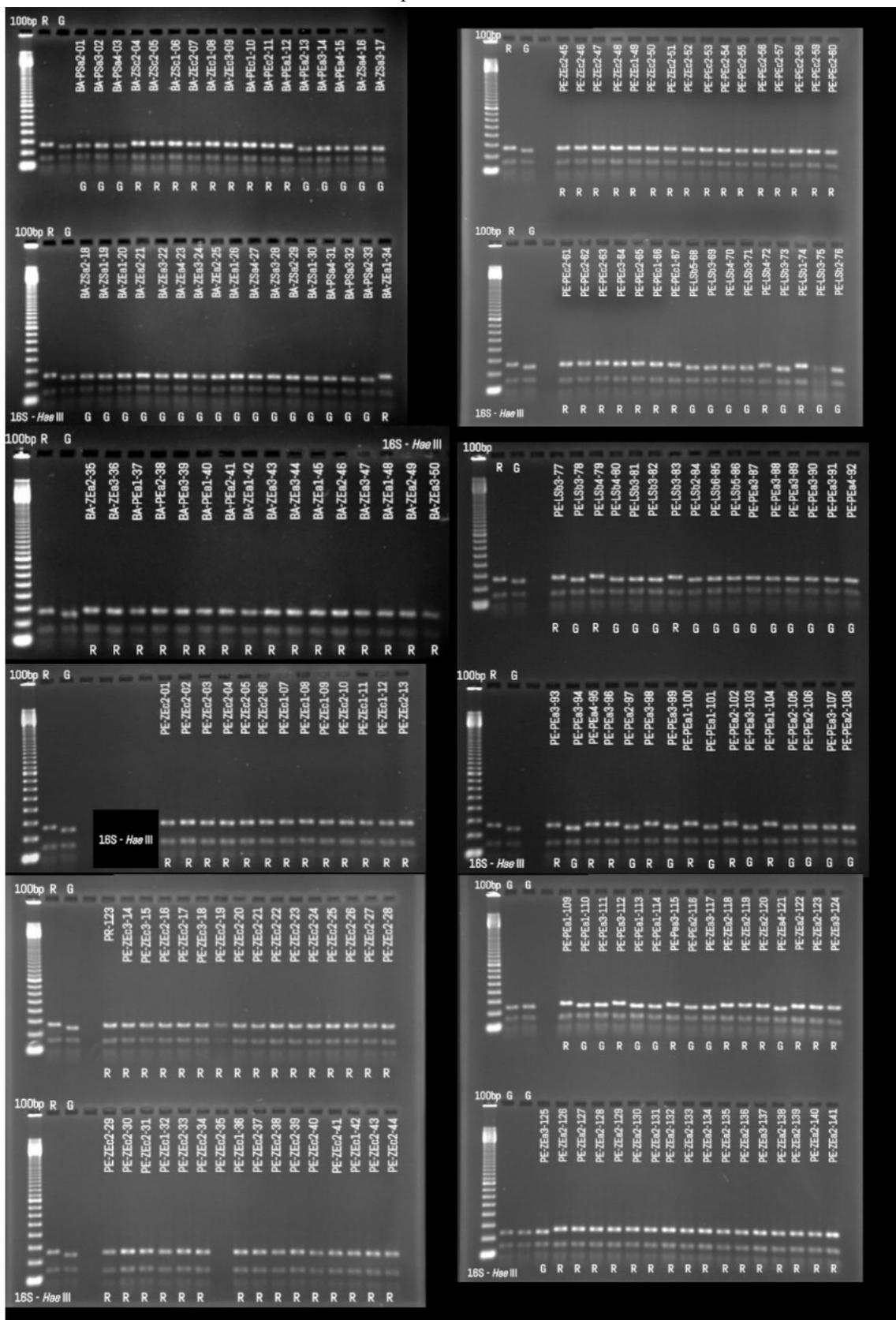
WURMANN, C.; ROUTLEDGE, E. A. B. Aquaculture Diversification in South America: General views and facts and case studies of the Republic of Chile and Federative Republic of Brazil. **FAO Fisheries and Aquaculture Proceedings**, v. 47, p. 51–91, 2016.

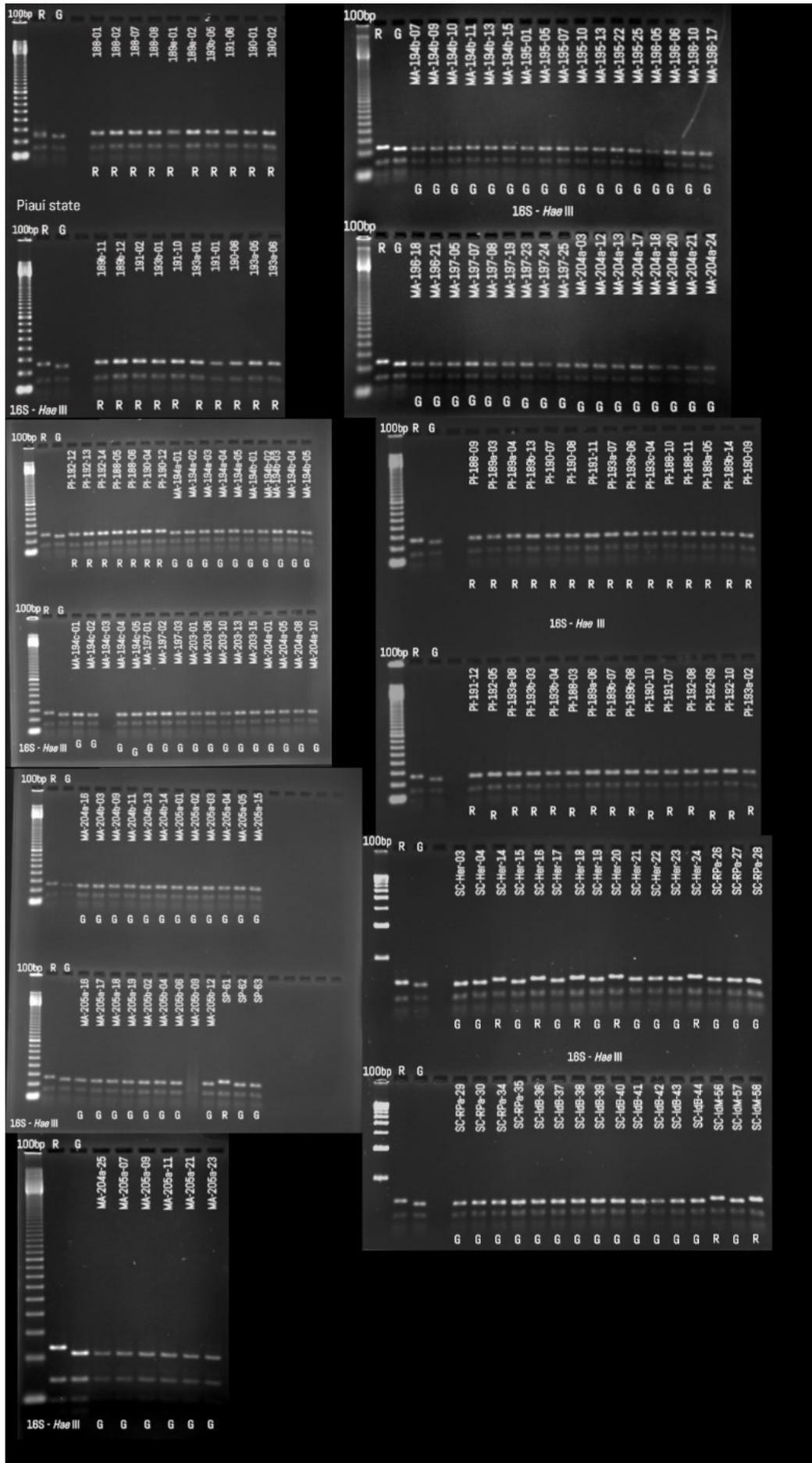
YANKSON, K. A note of the nomenclature of the West African mangrove oyster. **Ghana SCIENCE ASSOCIATION - PROCEEDINGS OF THE 17TH BIENNIAL CONFERENCE**, p. 109–112, 1999.

ZABI, S. F.; LE LŒUFF, P. Revue des connaissances sur la faune benthique des milieux margine-littoraux d’Afrique de l’Ouest. **Rev. Biol. Trop. (Int. J. Trop. Biol. ISSN)**, v. 25, n. 3, p. 209–251, 1992.

ANEXOS

Material Suplementar 1 - Padrões de comprimento de fragmento de restrição de espécies de ostras de manguezais da base da base do Brasil na digestão de *Hae*III de fragmentos 16S rDNA (cont.). Pista 1: escada de DNA de 100 pb. Pista 2 e 3: Controles positivos de *C. rhizophorae* (R) e *C. gasar* (G), respectivamente.





Material Suplementar 2 - A-L - Alguns aspectos morfológicos de *Magallana gigas* no Brasil. A-D- Espécimes de *M. gigas* com morfologia confluyente de *C. gasar* (*C. paraibanensis*). E-L-Cores do padrão de concha e ornamentação encontradas em amostras cultivadas de *M. gigas*.



Material Suplementar 3 - A -I - Alguns aspectos morfológicos da *Talonostrea talonata* no Brasil. A, C, D, F - Espécimes de *T. talonata* com costas longitudinais irradiantes, uma característica exclusiva encontrada apenas em *C. rhizophorae*; B, E - ostras com margens do ápice da concha contendo projeções digitadas; I - concha com projeções de asa nos dois lados do umbo.



Material Suplementar 4 - A -B - Espécimes maiores de ostras *Crassostrea gasar*. A-Espécime de *C. gasar* (tipo *C. parahibanensis*) geralmente encontrado em fundo lamacento profundo; B-Espécime de *C. gasar* (*C. bicolor* ou *C. sp. sensu Singarajah* (1980)) geralmente encontrado aderido às zonas rochosas mais salinas do estuário. Esses eco-morfotipos compõem os espécimes de *C. gasar* que podem ser identificados pela morfologia.

