

Mayara de Almeida Jordano

Desenvolvimento de éfiras de Scyphozoa  
(Cnidaria, Medusozoa) e sua interação com  
o ambiente fluido



São Paulo

Julho 2018

Capa: *Lychnorhiza lucerna*, Alvaro E. Migotto. Cifozoário. Banco de imagens Cifonauta. Disponível em: <http://cifonauta.cebimar.usp.br/photo/3521/>  
Acesso em: 2018-07-06.

*Cassiopea andromeda*, retirado de Seaphotos.com. Disponível em:  
<https://br.pinterest.com/pin/339881103106735830/>  
Acesso em: 2018-07-06.

Mayara de Almeida Jordano

**Desenvolvimento de éfiras de Scyphozoa (Cnidaria,  
Medusozoa) e sua interação com o ambiente fluido**

Development of scyphozoan ephyrae (Cnidaria, Medusozoa) and  
their interaction with the fluid environment

Dissertação apresentada ao Instituto de  
Biociências da Universidade de São Paulo,  
para a obtenção de Título de Mestre em  
Ciências, na Área de Zoologia.

Orientador: Prof. Dr. André Carrara  
Morandini

Co-orientador: Prof. Dr. Renato Mitsuo  
Nagata

**São Paulo  
Julho 2018**

Jordano, Mayara de Almeida

Desenvolvimento de éfiras de Scyphozoa (Cnidaria, Medusozoa) e sua interação com o ambiente fluido

178 páginas

Dissertação (Mestrado) – Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Zoologia.

1. Medusas 2. Braços orais 3. Plasticidade Fenotípica. 4. Biomecânica

Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Zoologia

## Comissão Julgadora:

---

Prof(a). Dr(a).

---

Prof(a). Dr(a).

---

Prof(a). Dr(a).

---

Prof(a). Dr(a).

---

Prof(a). Dr(a). Orientador(a)

## Epígrafe

---

“A tarefa não é tanto ver aquilo que ninguém viu, mas pensar o que ninguém ainda pensou sobre aquilo que todo mundo vê.”

(Arthur Schopenhauer)

## Agradecimentos

---

Aos meus orientadores, Dr. André Carrara Morandini e Dr. Renato Mitsuo Nagata, por acreditarem em mim e me ajudarem a seguir esta caminhada, que me proporcionou grande crescimento profissional e pessoal.

À minha família, por ter me apoiado e dado o suporte para eu seguir os meus sonhos.

Aos meus amigos, Vitor, Augusto e Ester, que por tantas vezes me ouviram e me deram força para continuar, que entenderam minha ausência em momentos em que eu gostaria de estar com eles. E claro, eu não poderia deixar de agradecer ao Augusto, por me fazer perder medo do “R”.

Aos meus colegas de laboratório, Jonathan, Gisele, Edgar, Max, Clarissa e Anabelle, também grandes amigos, pelas conversas durante o almoço, pelas experiências trocadas, pela ajuda e pelo sentimento de união do Laboratório de Cultivo e Estudos de Cnidaria.

Ao Prof. Dr. Alvaro E. Migotto, por dispor de seu tempo e me ajudar com vídeos de *Lychnorhiza lucerna*.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), pela concessão da bolsa e do estágio de mestrado no exterior (BEPE).

Ao Dr. Hiroshi Miyake e a todos os alunos do laboratório de Biologia Marinha da Kitasato University (Japão), por terem me recebido de forma tão gentil e me proporcionado uma grande experiência profissional e de vida.

E a todos que em algum momento me ajudaram, seja por troca de conhecimento, apoio ou incentivo.

## Sumário

Introdução Geral .....	9
Objetivos.....	13
Referências .....	15
CAPÍTULO 1:.....	17
Análise comparativa e caracterização do desenvolvimento inicial de éfiras de Scyphozoa (Discomedusae) com ênfase em Rhizostomeae .....	17
Resumo.....	18
Abstract .....	19
1 – Introdução.....	20
1.2 – Objetivo .....	23
2 – Materiais e métodos .....	23
3 – Resultados .....	29
4 – Discussão e Conclusão .....	74
Referências .....	80
Anexo .....	83
CAPÍTULO 2:.....	94
Padrões de desenvolvimento são determinados pela temperatura e o regime de fluidos em éfiras de Scyphozoa .....	94
Resumo.....	95
Abstract .....	96
1 – Introdução.....	97
1.2 – Objetivo .....	100
2 – Materiais e métodos.....	101
3 – Resultados .....	105
4 – Discussão.....	113
5 – Conclusão .....	118
Referências .....	119
Anexo .....	121
CAPÍTULO 3:.....	148
Influência da epiderme ciliada na interação com fluidos e no transporte de partículas em éfiras de <i>Lychnorhiza lucerna</i> (Cnidaria, Scyphozoa).....	148
Resumo.....	149
Abstract .....	150
1 – Introdução.....	151

1.2 – Objetivo.....	153
2 – Materiais e métodos .....	153
3 – Resultados .....	154
4 – Discussão.....	157
5 – Conclusão.....	161
Referências .....	162
Anexo .....	163
Discussão e conclusão geral .....	176
Referências .....	178



# Introdução Geral

## Medusas Scyphozoa e seu desenvolvimento morfológico inicial

O filo Cnidaria Verrill, 1865 é um conjunto morfológicamente diverso que inclui as águas-vivas, anêmonas-do-mar, corais, entre outros animais, que possuem organelas intracelulares com substâncias urticantes denominadas cnidas (Daly *et al.* 2007, Morandini *et al.* 2015). O grupo é subdividido em dois subfilos: Anthozoa Ehrenberg, 1834 (~7.500 spp.) apenas com formas polipoides e Medusozoa Petersen, 1979 (~3.800 spp.) em que também é expressa a forma de medusa (Daly *et al.* 2007).

Espécies de Medusozoa possuem primariamente um ciclo de vida metagenético, incluindo uma larva plânula que se desenvolve em um pólipó, que por sua vez produz, assexuadamente, medusas que se reproduzem sexuadamente (Arai 1997). Medusozoa é dividido em quatro classes: Cubozoa Werner, 1973 (36 spp.), Hydrozoa Owen, 1843 (~3.500 spp.), Scyphozoa Goette, 1887 (~230 spp.) e Staurozoa Marques & Collins, 2004 (~50 spp.) (Marques & Collins 2004, Daly *et al.* 2007).

Os cifozoários (classe Scyphozoa) são animais exclusivamente marinhos cujos pólipos são milimétricos, denominados cifístomas (Jarms 2010). De maneira geral, o estágio medusóide é mais conspícuo, representado pelas grandes águas-vivas, que podem atingir até 2 metros de diâmetro umbrelar em espécies do gênero *Cyanea* e *Nemopilema* (Arai 1997, Kawahara *et al.* 2006). No ciclo de vida metagenético, cifístomas produzem éfiras também milimétricas (cifomedusa jovem) através de um mecanismo de reprodução assexuada chamado de estrobilização (brotamento na região apical e oral por fissões transversais). Medusas adultas são encontradas em diferentes habitats pelágicos, desde a superfície até águas profundas (Mianzan & Cornelius 1999). Os pólipos por sua vez são encontrados sobre uma grande variedade de substratos (Arai, 1997). A classe Scyphozoa é tradicionalmente dividida em três ordens: Coronatae Vanhöffen, 1892 (59 spp.), Semaestomeae L. Agassiz, 1862 (84 spp.) e Rhizostomeae Cuvier, 1800 (88 spp.) (Jarms & Morandini *in press*), porém a ordem Semaestomeae é considerada como um grupo não monofilético em relação a Rhizostomeae (Collins *et al.* 2006, Bayha *et al.* 2010, Gómez-Daglio & Dawson 2017).

Ao longo do seu desenvolvimento as éfiras sofrem inúmeras transformações até atingirem a morfologia adulta. Entre essas transformações estão o preenchimento do espaço entre os lobos marginais e alterações morfológicas orais com o desenvolvimento de estruturas alimentares (Uchida 1926, Sugiura 1966, Holst *et al.* 2007).

Em medusas de Coronatae, a boca sofre modificações menores em relação ao formato da boca da éfira, que consiste em uma estrutura tubular (manúbrio) com uma abertura bucal ampla (Jarms *et al.* 2002). Em “Semaestomeae”, os lábios da boca da éfira se desenvolvem em quatro braços orais de formato foliáceo, com um sulco alimentar em forma de V e bordas mais ou menos franjadas. Já medusas de Rhizostomeae possuem um aparato bucal altamente modificado em relação ao plano básico de uma cifomedusa (Russell 1970, Larson 1991, Lee *et al.* 2008). Nessas medusas, os lábios da boca da éfira se desenvolvem lateralmente formando projeções que originam os oito braços orais ao longo dos primeiros ~2 meses de desenvolvimento (Uchida 1926, Nagata *et al.* 2016). Esses braços orais se expandem e possuem um sistema de canais internos que se conectam ao meio externo através de inúmeras aberturas bucais milimétricas (Lee *et al.* 2008). Esse desenvolvimento inicial, leva à formação do mecanismo de captura alimentar dos adultos (Nagata *et al.* 2016). Acompanhar o desenvolvimento morfológico inicial de espécies representando diferentes linhagens de Scyphozoa pode ser de grande relevância para a compreensão da evolução do plano corporal no grupo.

### **Efeitos de variações ambientais sobre interações animal-fluido em cifomedusas**

O mecanismo de natação e alimentação de medusas de Scyphozoa são processos interligados (Costello & Colin 1995). O mecanismo de alimentação é baseado na produção e no uso de vórtices gerados pela constante pulsação umbrelar, que leva o fluido em direção aos tentáculos e/ou braços orais onde as presas são retidas (Costello & Colin 1994, 1995, Dabiri *et al.* 2005). Diferentemente das outras cifomedusas, medusas Rhizostomeae não possuem tentáculos marginais e a captura de presas ocorre somente nos braços orais (Costello & Colin 1995).

O desenvolvimento da éfira em medusas adultas requer uma série de transformações e surgimento de estruturas umbrelares e alimentares (Uchida 1926, Sugiura 1966, Holst *et al.* 2007). Esse desenvolvimento é influenciado pelo ambiente fluido (*e.g.* temperatura e viscosidade), podendo resultar em alterações morfológicas dessas estruturas (plasticidade fenotípica) (Nawroth *et al.* 2010). E por consequência a performance de natação e de captura de alimento vai depender da interação dessas estruturas com a água ao redor delas (*i.e.*, Número de Reynolds, *Re* e camada limite) (Koehl 1998, Nawroth *et al.* 2010). Essa plasticidade fenotípica pode ser benéfica para as espécies de cifomedusas que estão submetidas a grandes variações de temperatura

provocadas por mudanças climáticas (Nawroth *et al.* 2010).

Como a locomoção e alimentação são sistemas interligados, mudanças morfológicas decorrentes de alterações no meio irão impactar diretamente esses sistemas. De que forma mudanças da temperatura da água, e, portanto, da viscosidade afetariam os processos de alimentação e natação desses animais?

### **A influência das ações antropogênicas no desenvolvimento de medusas**

Tem se especulado que distúrbios causados por ações antropogênicas como a sobrepesca, eutrofização, introdução de espécies não nativas, mudanças climáticas (aquecimento global) e aumento da sanidade da água, estão relacionadas de forma direta ou indireta com *blooms* de águas vivas (Fig. 1) (Brodeur *et al.* 2008, Mills 2001, Purcell 2012). *Blooms* podem ser definidos como um aumento rápido do número de indivíduos de populações de águas-vivas (Graham *et al.* 2001, Mills 2001). Apesar de que grandes agregações de águas-vivas ocorrerem naturalmente (Russell 1970), a observação do aumento desses eventos nas últimas décadas tem colocado em dúvida se esse aumento seria natural ou se estaria relacionado aos impactos ambientais causados pelo homem (Mills 2001, Condon *et al.* 2012). Estudos têm sido feitos para entender melhor a relação entre esses fatores antropogênicos, respostas específicas a variabilidade ambiental e os *blooms* (Purcell 2012).

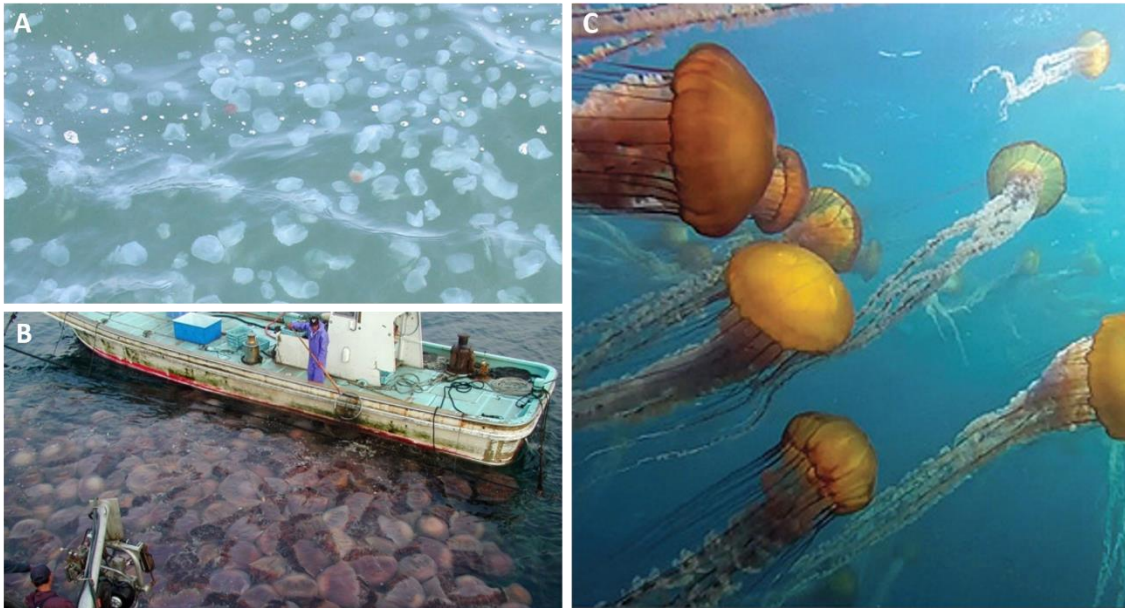
Os *blooms* de medusas podem trazer consequências negativas como: prejuízo no turismo, devido ao fechamento de praias; prejuízos em usinas de energia, devido ao bloqueio das entradas de refrigeração; prejuízo às operações pesqueiras, devido aos danos e obstrução de redes de pesca; prejuízo à produção pesqueira, devido à competição por alimento e predação de peixes; entre outras (Brodeur *et al.* 2008, 2011, Shoji *et al.* 2009). Os *blooms* afetam drasticamente o ecossistema, devido ao aumento da taxa de predação sobre outras populações (Behrends & Schneider 1995) provocando uma cascata de consequências desencadeadas por alterações nas assembleias planctônicas (Pitt *et al.* 2007, Brodeur *et al.* 2008).

Apesar de se ter observado a diminuição das populações fitoplanctônicas na maioria dos oceanos devido ao aquecimento da superfície da água e aumento da estratificação da coluna de água, as populações de medusas não foram afetadas (Purcell 2012). Isso se deve a: (1) esses efeitos serem menos pronunciados nas áreas litorâneas, já que a população humana libera nutrientes no litoral, o que reabastece o mar, e, portanto, não limita a produção de medusas nas regiões costeiras; (2) as medusas terem

características que lhes conferem uma fácil adaptação às mudanças ambientais nos ecossistemas marinhos (plasticidade fenotípica). Possuem dieta ampla, rápida taxa de crescimento, capacidade de diminuir de tamanho em períodos de escassez de alimento, capacidade de fragmentação e regeneração e de tolerar hipóxia (Richardson *et al.* 2009);

Foi verificado que o aquecimento global pode favorecer algumas espécies de medusas (Mills 2001, Richardson *et al.* 2009, Purcell 2012). O aumento da temperatura da água pode acelerar o desenvolvimento das medusas e a liberação de éfiras (Purcell 2007). Exemplos são: *C. quinquecirrha* na baía de Chesapeake (Decker *et al.* 2007); *A. aurita* e *Cyanea* spp. no Mar do Norte a oeste da Dinamarca (Lynam *et al.* 2010) e na parte sul do Mar do Norte e no Mar da Irlanda (Lynam *et al.* 2010, 2011); *Pelagia noctiluca*, *A. aurita* e *Rhizostoma pulmo* no Norte do Mar Adriático (Kogovsek *et al.* 2010); e *Chrysaora melanaster* na plataforma oriental do Mar de Bering durante a década de 1990 (Brodeur *et al.* 2002).

A falta de dados populacionais e ecológicos sobre medusas é um empecilho para entendermos se esses eventos são realmente naturais (Mills 2001). Apesar de não existirem evidências diretas que relacionem os *blooms* aos distúrbios mencionados anteriormente, há evidências/indícios que sugerem conexões (Purcell 2012). Devido a sua importância no ecossistema e as consequências negativas para atividades econômicas é necessário entender se esses aumentos dos *blooms* são eventos causados por ações antropogênicas (Purcell 2012). Portanto, é fundamental o desenvolvimento de modelos que simulem esses agentes estressores (*e.g.* sobrepesca, eutrofização e aquecimento global) para, não só, entender a conexão entre eles e os *blooms*, mas, também, como as medusas reagem a esses estressores e as consequências disso para o ecossistema (Richardson *et al.* 2009). Dentre os estressores, o aumento de temperatura tem o efeito mais forte na maioria dos estudos (Purcell 2005, 2012, Purcell *et al.* 2012). Sendo assim, o conhecimento do impacto de diferentes temperaturas no desenvolvimento das medusas é crucial.



**Figura 1.** (A) Bloom de *Aurelia aurita* (Japão) (Crédito: Dr. Steve Haddock, retirado de livescience.com). (B) *Nemopilema nomurai* obstruindo redes de pesca em Niu, Prefeitura de Fukui (Japão), outubro de 2003 (Crédito: Dr. Shin-Ichi Uye, retirado de livescience.com). (C) Bloom de medusas *Chrysaora fuscescens* próximo da superfície na Baía de Monterey. Esses blooms ocorrem periodicamente ao longo da costa da Califórnia. Esta imagem foi feita por uma câmera de vídeo montada no veículo subaquático autônomo de longo alcance da MBARI. Imagem © 2010 MBARI.

## Objetivos

O objetivo geral dessa dissertação é entender o desenvolvimento inicial de éfiras de Scyphozoa e se o mesmo pode ser condicionado por alterações no ambiente fluido. Essa interação poderá influenciar a natação e alimentação dessas medusas. Para isso foram feitos experimentos para verificar a influência da temperatura e uma caracterização morfológica do desenvolvimento de éfiras de diversas espécies de medusas de Scyphozoa. Além disso, foram utilizadas técnicas videográficas para melhorar a compreensão sobre a mecânica da ação ciliar no mecanismo de filtração dos braços orais. As seguintes questões norteiam a realização desta tese:

- 1) Como ocorre o desenvolvimento inicial de éfiras de Scyphozoa, com ênfase nos braços orais?

A falta de conhecimento sobre a morfologia do desenvolvimento inicial de éfiras, principalmente dos braços orais motivou esse estudo. Esse desconhecimento é um fato curioso já que conhecer o desenvolvimento dos braços orais é extremamente

importante para se entender sua ecologia alimentar e a evolução do plano corporal neste grupo de águas-vivas. Por isso, éfiras de diferentes espécies de Rhizostomeae e “Semaestomeae” foram acompanhadas e caracterizadas de forma comparativa. Esse estudo comparativo foi conduzido tendo já em mente que algumas espécies de medusas desses dois grupos compartilham algumas características.

2) Qual a influência da temperatura no desenvolvimento de éfiras de Scyphozoa?

Uma vez que a viscosidade da água está diretamente ligada a camada limite e a temperatura determina a viscosidade da água, a temperatura vai afetar a espessura da camada limite. Quanto menor a temperatura (e menor número de Reynolds), maior a espessura da camada limite, ao passo que quanto maior a temperatura (e maior número de Reynolds), menor a espessura da camada limite. Diante disso, hipotetizamos que, a temperatura da água, e por consequência, a espessura da camada limite, irá influenciar o fluxo de água entre as estruturas adjacentes, acarretando mudanças na alimentação e natação das medusas. Para averiguar essa hipótese foi realizado um experimento onde o desenvolvimento de diferentes espécies foi acompanhado sob diferentes temperaturas.

Além disso, uma outra pergunta foi adicionada aos objetivos principais:

1) Onde localiza-se e qual o papel da epiderme ciliada, e qual a direção do fluxo criado por esses cílios encontrados nas medusas da espécie *Lychnorhiza lucerna* (Cnidaria, Rhizostomeae)?

Por meio de técnicas videográficas notamos a presença de cílios ao longo da superfície do corpo da medusa. Com isso nos questionamos se e como essa ciliação afetaria a interação animal-fluido, e por consequência a natação e alimentação dessa espécie de medusa.

## Referências

- Arai M.N.** (1997) A functional biology of Scyphozoa, London: Chapman & Hall.
- Bayha K.M., Dawson M.N., Collins A.G., Barbeitos M.S., Haddock S.H.D.** (2010) Evolutionary relationships among scyphozoan jellyfish families based on complete taxon sampling and phylogenetic analyses of 18S and 28S ribosomal DNA. *Integrative and Comparative Biology*, 50, 436-455
- Behrends G., Schneider G.** (1995) Impact of *Aurelia aurita* medusae (Cnidaria, Scyphozoa) on the standing stock and community composition of mesozooplankton in the Kiel Bight (western Baltic Sea). *Marine Ecology Progress Series*, 127, 39-45.
- Brodeur R.D., Ruzicka J.J., Steele J.H.** (2011) Investigating alternate trophic pathways through gelatinous zooplankton and planktivorous fishes in an upwelling ecosystem Using end-to-end models. In: Omori K., Guo X., Yoshie N., Fujii N., Handoh I.C., Isobe A., Tanabe S. (eds) *Inter disciplinary studies on environmental chemistry: marine environmental modeling and analysis*. TERRAPUB, Tokyo, p 57–63.
- Brodeur R.D., Suchman C.L., Reese D.C., Miller T.W., Daly E.A.** (2008) Spatial overlap and trophic interactions between pelagic fish and large jellyfish in the northern California. *Marine Biology* 154: 649–659.
- Brodeur R.D., Sugisaki H., Hunt Jr. G.L.** (2002) Increases in jellyfish biomass in the Bering Sea: implications for the ecosystem. *Marine Ecology Progress Series* 233, 89–103.
- Calder D.R.** (2009) Cubozoan and Scyphozoan jellyfishes of the Carolinian biogeographic province, southeastern USA. *Royal Ontario Museum Contributions in Science*, 3, 1-58.
- Condon R.H., Graham W.M., Duarte C.M., Pitt K.A., Lucas C.H., Haddock S.H., Sutherland K.R., Robinson K.L., Dawson M.N., Decker M.B., Mills C.E., Purcell J.E., Malej A., Mianzan H., Uye S., Madin, L.P.** (2012) Questioning the rise of gelatinous zooplankton in the world's oceans. *BioScience*, 62(2), 160-169.
- Costello J.H., Colin S.P.** (1994) Morphology, fluid motion and predation by the scyphomedusa *Aurelia aurita*. *Marine Biology*, 121, 327-334.
- Costello J.H., Colin S.P.** (1995) Flow and feeding by swimming scyphomedusae. *Marine Biology* 124: 399–406.
- Collins A.G., Schuchert P., Marques A.C., Jankowski T., Medina M., Schierwater B.** (2006) Cnidarian phylogeny and character evolution clarified by new large and small subunit rDNA data and an assessment of the utility of phylogenetic mixture models. *Systematic Biology* 55(1), 97-115.
- Dabiri J.O., Colin S.P., Costello J.H., Gharib M.** (2005) Flow patterns generated by oblate medusan jellyfish: field measurements and laboratory analyses. *Journal of Experimental Biology* 208:1257–1265.
- Daly M., Brugler M.R., Cartwright P., Collins A.G., Dawson M.N., Fautin D.G., France S.C., McFadden C.S., Opresko D. M., Rodriguez E., Romano S.L., Stake J.L.** (2007) The Phylum Cnidaria: A Review of Phylogenetic Patterns and Diversity 300 Years After Linnaeus. *Zootaxa*, 1668, 127–182.
- Decker M.B., Brown C.W., Hood R.R., Purcell J.E., Gross T.F., Matanoski J.C., Bannon R.O., Setzler-Hamilton E.M.** (2007) Development of habitat models for predicting the distribution of the scyphomedusa, *Chrysaora quinquecirrha*, in Chesapeake Bay. *Marine Ecology Progress Series* 329: 99–113.
- Gómez-Daglio L. & Dawson M.N.** (2017) Species richness of jellyfishes (Scyphozoa: Discomedusae) in the Tropical Eastern Pacific: missed taxa, molecules, and morphology match in a biodiversity hotspot. *Invertebrate Systematics*, 31, 635-663.
- Graham W.M., Pagès F., Hamner W.M.** (2001) A physical context for gelatinous zooplankton aggregations: a review. In *Jellyfish Blooms: Ecological and Societal Importance* (pp. 199-212). Springer, Dordrecht.
- Jarms G.** (2001) The life cycle of *Nausithoe hagenbecki* sp. nov. (Scyphozoa, Coronatae). *Mitteilungen aus dem Hamburgischen Zoologischen Museum und Institut*, 98, 13-22.
- Jarms G. & Morandini A.C.** (*in press*). *World Atlas of Jellyfish*. *Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg*.
- Kawahara M., Uye S., Ohtsu K., Iizumi H.** (2006) Unusual population explosion of the giant jellyfish *Nemopilema nomurai* (Scyphozoa: Rhizostomeae) in East Asian waters. *Marine Ecology Progress Series* 307, 161–173.
- Koehl M.A.R.** 1998. Small-scale hydrodynamics of feeding appendages of marine animals. *Oceanography*, 11, 10–12.
- Kogovsek T., Bogunovic B., Malej A.** (2010) Recurrence of bloom-forming scyphomedusae: wavelet analysis of a 200-year time-series. *Hydrobiologia*, 645, 81–96.
- Larson R.J.** (1991) Diet, prey selection and daily ration of *Stomolophus meleagris*, a filter-feeding scyphomedusa from the NE Gulf of Mexico. *Estuarine Coastal Shelf Science*, 32, 511–525.
- Lee H.E., Yoon W.D., Lim D.** (2008) Description of Feeding Apparatus and Mechanism in *Nemopilema nomurai* Kishinouye (Scyphozoa: Rhizostomeae). *Ocean Science Journal*, 43, 61-65.

- Lynam C.P., Attrill M.J., Skogen M.D.** (2010) Climatic and oceanic influences on the abundance of gelatinous zooplankton in the North Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 90, 1153–59.
- Lynam C.P., Lilley M.K.S., Bastian T., Doyle T.K., Beggs S.E., Hays G.C.** (2011) Have jellyfish in the Irish Sea from climate change and overfishing? *Global Change Biology* 17, 767–782.
- Marques A.C. and Collins A.G.** (2004) Cladistic analysis of Medusozoa and cnidarian evolution. *Invertebrate Biology*, 123(1), 23–42.
- Mianzan H.W. and Cornelius P.F.S.** (1999). Cubomedusae and Scyphomedusae. Pp. 513–559 in Boltovskoy, D. (Ed.), *South Atlantic Zooplankton*, vol. 1. Backhuys Publishers, Leiden.
- Mills C.E.** (2001) Jellyfish blooms: Are populations increasing globally in response to changing ocean conditions? *Hydrobiologia*, 451, 55–68.
- Morandini A.C., Marques A.C., Custódio M.R.** (2015) Phylum Porifera and Cnidaria. In: Gopalakrishnakone P (Ed.) *Tonixology – Marine and freshwater toxins*. Springer.
- Nagata R.M., Costello J.H., Colin S.P., Migotto A.E., Morandini A.C.** (2016) Transitions in morphology and fluid environment lead to the development of feeding mechanism in a rhizostomeae medusa. *Marine Ecology Progress Series*, 557, 145–159.
- Nawroth J.C., Feitl, K.E., Colin, S.P., Costello, J.H. & Dabiri, J.O.** (2010) Phenotypic plasticity in juvenile jellyfish medusae facilitates effective animal–fluid interaction. *Biology Letters*, 6, 389–393.
- Pitt K.A., Kingsford M., Rissik D., Koop, K.** (2007) Jellyfish modify the response of planktonic assemblages to nutrient pulses. *Marine Ecology Progress Series*, 351, 1–13.
- Purcell J.E.** (2005) Climate effects on formation of jellyfish and ctenophore blooms: a review. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 85: 461–476.
- Purcell J.E.** (2012) Jellyfish and ctenophore blooms coincide with human proliferations and environmental perturbations. *Annual Review of Marine Science* 4: 209–235.
- Purcell J.E., Fuentes V., Atienza D., Olariaga A. and others** (2012) Temperature effects on asexual reproduction rates of scyphozoan polyps from the NW Mediterranean Sea. *Hydrobiologia* 690: 169–180.
- Purcell J.E., Uye S. I., Lo W.T.** (2007) Anthropogenic causes of jellyfish blooms and their direct consequences for humans: a review. *Marine Ecology Progress Series*, 350, 153–174.
- Richardson A.J., Bakun A., Hays G.C., Gibbons M.J.** (2009) The jellyfish joyride: causes, consequences and management responses to a more gelatinous future. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(6), 312–322.
- Russell F.S.** (1970) *The Medusae of British Isles*, volume II: *Pelagic Scyphozoa*. Cambridge University Press, 283.
- Shoji J., Mizuno K.I., Yamamoto M., Miller T.W., Hamaoka H., Omori K.** (2009) Spatial distribution and dietary overlap between Japanese anchovy *Engraulis japonicus* and moon jellyfish *Aurelia aurita* in the Seto Inland Sea, Japan. *Scientia Marina*, 73, 191–198.
- Sugiura Y.** (1966) On the life-history of rhizostome medusae IV. *Cephea cephea*. *Embryologia*, 9, 105–122.
- Uchida T.** (1926) The anatomy and development of a rhizostome medusa, *Mastigias papua* L. Agassiz, with observations on the phylogeny of Rhizostomeae. I. *Journal of the Faculty of Science, Imperial University of Tokyo (Section VI, Zoology)*, 1, 45–95.



**CAPÍTULO 1:**  
**Caracterização do desenvolvimento inicial de éfiras de**  
**Scyphozoa (Discomedusae) com ênfase em**  
**Rhizostomeae**

## Resumo

A diversidade morfológica de estruturas de captura de presas (tentáculos e braços orais) em medusas adultas está associada a diferentes mecanismos de captura e hábitos alimentares. O entendimento do desenvolvimento dessas estruturas pode esclarecer a mecânica da alimentação e, conseqüentemente, aumentar o conhecimento sobre as conseqüências tróficas dos recorrentes *blooms* de cifomedusas. Além disso, ao descrever a formação dessas estruturas durante a diferenciação de éfiras para a medusa adulta, importantes informações funcionais e evolutivas podem ser reveladas. O objetivo deste trabalho foi descrever comparativamente os estágios iniciais de desenvolvimento em espécies de Rhizostomeae (*Mastigias papua*, *Cassiopea* sp., *Cotylorhiza tuberculata*, *Catostylus townsendi*, *Catostylus mosaicus*, *Lychnorhiza lucerna*, *Phyllorhiza punctata* e *Rhopilema esculentum*) e “Semaestomeae” (*Chrysaora plocamia* e *Aurelia* cf. sp. 4), com foco na umbrela e nos braços orais. Indivíduos foram cultivados e fotografados desde éfiras recém liberadas até atingirem a morfologia de medusas jovens. Medimos a área e o diâmetro umbrelar, a área dos espaços inter-lobares e o comprimento dos braços orais. Calculamos a porcentagem da área umbrelar potencial composta por tecido (BC%) para avaliar padrões de crescimento e preenchimento dos espaços inter-lobares, e a razão entre o raio umbrelar e o comprimento dos braços (R/O) para descrever os padrões de desenvolvimento dos braços orais. No geral, o desenvolvimento inicial e morfologia observada foram semelhantes ao descrito na literatura. Além disso, dois padrões de preenchimento dos espaços inter-lobares foram observados: *i*- pequenos lobos semelhantes aos lobos ropaliares se desenvolveram; ou *ii*- uma faixa de tecido contínua se desenvolveu, preenchendo os espaços inter-lobares, mas sem a forma de um lobo. Os lobos desenvolveram bordas lisas ou serrilhadas. Depois de totalmente formados, os lobos velares foram classificados em: diferenciados, quando fáceis de distinguir e contar; ou não diferenciados, quando a delimitação entre eles era imprecisa. Além disso, nós criamos uma definição morfológica para o estágio de desenvolvimento dos braços orais, usando características pontuais, e uma definição funcional, que considera a capacidade de manipulação do alimento. Foram encontrados alguns padrões de desenvolvimento consistentes com hipóteses filogenéticas de Scyphozoa. No geral, éfiras de Rhizostomeae possuem desenvolvimento mais rápido do que as de Semaestomeae. Dentro de Rhizostomeae, espécies de Kolpophorae possuem éfiras com lóbulos velares e morfologia lisa, enquanto as de Daktyliophorae, possuem morfologia serrilhada.

**Palavras chave:** Cnidaria, macromedusas, morfologia funcional, *digitata*, crescimento

## Abstract

The morphological diversity of prey capture structures (tentacles and oral arms) in adult jellyfish is associated with different capture mechanisms and feeding habits. The understanding of these structures development can clarify the feeding mechanics and, consequently, increase the knowledge about the trophic consequences of the recurrent jellyfish blooms. In addition, in describing the formation of these structures during the differentiation from ephyra to the young medusa important functional and evolutionary information can be revealed. The main goal was to describe the initial stages developmental in Rhizostomeae (*Mastigias papua*, *Cassiopea* sp., *Cotylorhiza tuberculata*, *Catostylus townsendi*, *Catostylus mosaicus*, *Lychnorhiza lucerna*, *Phyllorhiza punctata* and *Rhopilema esculentum*) and Semaestomeae (*Chrysaora plocamia* and *Aurelia* cf. sp. 4) species, focusing on the bell and oral arms. Individuals were cultivated and photographed from newly released ephyrae until they reach the young medusa morphology. We measured the bell area and diameter, the area of interlobular spaces and the oral arms length. We calculated the potential bell area percentage composed of tissue (BC%) to evaluate patterns of growth and fulfillment of interlobular spaces, and the ratio bell radius/oral arms length (R/O) to describe patterns of oral arms development. In general, the initial development and morphology observed were similar to those described in the literature. In addition, two patterns of filling of the inter-lobular spaces were observed: *i* - small lobes like the ropaliar lobes developed; or *ii*- a continuous web of tissue developed, filling the interlobar spaces, but without the shape of a lobe. The lobes developed smooth or serrated edge. Once fully formed, velar lobes were classified into: differentiated, easy to distinguish and count, or undifferentiated, when the delimitation between them was imprecise. In addition, we created a morphological definition for the developmental stage of the oral arms using punctual characteristics and a functional definition, which considers the handling capacity of the food. Some development patterns consistent with Scyphozoa phylogenetic hypotheses were found. In general, Rhizostomeae ephyrae develop faster than Semaestomeae. Within Rhizostomeae, Kolpophorae species possess velar lobes with smooth morphology, while those of Daktyliophorae, have serrated morphology.

**Key words:** Cnidaria, macro medusae, functional morphology, *digitata*, growth

## 1 – Introdução

Em todos os cifozoários com ciclos de vida metagenéticos conhecidos (49 ciclos conhecidos de 231 spp descritas), os estágios de pólip, éfira e plânula são inconspícuos e, muitas vezes negligenciados em estudos taxonômicos e de ciclo de vida (Straehler-Pohl & Jarms 2010). Somente uma pequena fração desses estudos incluem descrições detalhadas dos estágios de éfira e seu desenvolvimento inicial como Silveira & Morandini (1997) e Jarms (2001) para Coronatae; Uchida (1926), Avian (1986) e Pitt (2000), para Rhizostomeae; Calder (1972), Gershwin & Collins (2002), Morandini *et al.* (2004) e Straehler-Pohl *et al.* (2011) para "Semaestomeae".

Éfiras possuem um plano corporal muito similar entre as distintas linhagens de Scyphozoa, enquanto as medusas adultas desenvolvem uma grande diversidade de formas (Russell 1970). O crescimento inicial da éfira inclui uma rápida transição em escala de tamanho e de morfologia, que leva ao desenvolvimento de adultos com estratégia de alimentação especializada (Uchida 1926, Russell 1970; Costello *et al.* 2008, Nagata *et al.* 2016). A diversidade morfológica de medusas adultas, principalmente relacionada às estruturas de captura de presas (*e.g.*, tentáculos, braços orais e os diferentes tipos de apêndices orais) está associada a diferentes modos de predação e à diversidade dos hábitos alimentares (Purcell 1990, Sötje *et al.* 2007).

Os fenômenos conhecidos como *blooms* de águas-vivas (grandes agregações de medusas que se formam rapidamente em áreas costeiras) aparentemente se tornaram mais frequentes nas últimas três décadas em algumas regiões (*e.g.* Mills 2001, Pitt *et al.* 2013). Esses *blooms* podem trazer severas consequências para os ecossistemas, uma vez que grandes populações de medusas exercem um intenso impacto predatório sobre outras populações planctônicas (Behrends & Schneider 1995), o que, por sua vez, pode desencadear consequências em cascata sobre as comunidades pelágicas (Pitt *et al.* 2007, Brodeur *et al.* 2008b).

Apesar da óbvia importância ecológica das medusas, pouco se sabe sobre sua biologia de alimentação e conseqüentemente, como os animais respondem aos impactos que levam aos *blooms* (Mills 2001). A morfologia do animal pode revelar características importantes de seus mecanismos de alimentação (Purcell 1990, Sötje *et al.* 2007; Nagata *et al.* 2016). Assim, a compreensão do desenvolvimento das estruturas de alimentação, pode melhorar o conhecimento da mecânica funcional, especialização de nicho e, conseqüentemente, sobre as consequências tróficas desses *blooms* para os ecossistemas.

Pouco se sabe sobre as mudanças morfológicas sequenciais que levam ao desenvolvimento do plano corporal adulto, devido à falta de estudos sobre o desenvolvimento inicial de éfiras de medusas de Rhizostomeae. Para entender esse desenvolvimento inicial, é necessário monitorar os indivíduos ao longo de sua diferenciação e crescimento desde éfira até a medusa adulta (ou estabilização do padrão corporal adulto). Entre as mudanças morfológicas iniciais, destaca-se a morfogênese sequencial da boca simples e tubular da éfira, para as complexas estruturas de alimentação (*i.e.*, braços orais e apêndices) presentes na medusa adulta. Em medusas Rhizostomeae, os braços orais de indivíduos adultos são altamente modificados em comparação com a boca da éfira (Russell 1970, Lee *et al.* 2008). Os quatro lábios da boca da éfira se desenvolvem distalmente e se dividem formando oito braços orais perradiais durante os dois primeiros meses de desenvolvimento (Uchida 1926, Nagata *et al.* 2016). Estes braços orais se expandem e um sistema de canais internos é formado, por meio do qual a cavidade gastrovascular interna da umbrela se conecta ao ambiente externo, através de inúmeras aberturas bucais (Lee *et al.*, 2008). Este processo foi brevemente descrito para poucas espécies: Uchida (1926) para *Mastigias papua*; Sugiura (1966) para *Cephea cephea*; e Holst *et al.* (2007) para *Rhizostoma octopus*.

A comparação de padrões de desenvolvimento dos braços orais entre diferentes espécies de medusas pode revelar possíveis diferenças ontogenéticas indetectáveis pela análise de adultos, o que proporcionará suporte para a compreensão das relações filogenéticas em uma abordagem inédita para o grupo. O registro fóssil em Scyphozoa, e particularmente em medusas Rhizostomeae, é raro (Young & Hagadorn 2010) e não informativo sobre a evolução de seu plano corporal altamente modificado. Hipóteses sobre relações filogenéticas de linhagens de Scyphozoa indicam que entre os grupos de "Semaestomeae", a família Ulmaridae é provavelmente grupo irmão de Rhizostomeae (Uchida 1926, Collins *et al.* 2006, Bayha *et al.* 2010). Além disso, medusas de *Aurelia* (Ulmaridae, Semaestomeae) compartilham certas características morfológicas das estruturas orais com medusas de Rhizostomeae, como pequenos tentáculos orais (*digitata*) (Kramp 1961, Mianzam & Cornelius 1999). Inclusive, a espécie *Aurosa furcata* (Haeckel 1880) (Ulmaridae, Semaestomeae) é sugerida como uma forma intermediária entre Semaestomeae e Rhizostomeae (Uchida 1934). Isso porque possui quatro braços orais bifurcados perradiais e sistema de canais umbrelares similar ao de Rhizostomeae (Uchida 1934). Entretanto essa espécie foi registrada apenas uma vez por Haeckel (1890). Contudo, Uchida (1934) estudou medusas de *Aurelia limbata* (Brandt 1835) (Ulmaridae,

Semaeostomeae) e apontou que essas medusas possuem algumas características que se assemelham mais as medusas Rhizostomeae do que as outras Ulmaridae. Sugeriu que essa espécie poderia, também, ser um intermediário entre Rhizostomeae e Ulmaridae. Além de possuir sistema de canais umbrelares complexo, semelhante à Rhizostomeae, a boca central da medusa é fechada por quatro lamelas gelatinosas (extensões dos braços orais) que se sobrepõem (diferente das outras Semaeostomeae, que possuem boca central aberta). Por isso, a cavidade gastrovascular se comunica com os sulcos presentes ao longo das bordas dos braços orais. Esses sulcos são formados pelas dobras de duas asas dos braços orais, e deles partem canais com sentido para fora. As aberturas desses canais são cercadas por pequenos tentáculos (*digitata*) e lembram as inúmeras aberturas bucais de Rhizostomeae. Além disso, a massa gelatinosa espessa, sob os braços orais, possui forma similar ao disco oral de Rhizostomeae. No entanto, Uchida ressalta que ainda não se tem certeza sobre qual grupo dentro de Rhizostomeae (Dactyliophorae e Kolpophorae), essa espécie seria filogeneticamente mais próxima. A julgar pelo desenvolvimento de seus canais, característica principal que separa esses dois grupos de Rhizostomeae, Dactyliophorae seria mais próximo a Ulmaridae. Sendo assim, estudos que comparam o desenvolvimento de *Aurelia* em relação à medusa Rhizostomeae são de especial interesse.

Portanto, a descrição do desenvolvimento morfológico inicial de espécies que representam linhagens distintas de Scyphozoa é de grande relevância para entender a evolução do plano corporal especializado do grupo.

Aquários públicos e privados em diferentes partes do mundo possuem medusas de diversas espécies em suas exposições. Estas atraem um público muito grande por conta de sua beleza inerente, delicadeza de movimentos e, também, pela curiosidade sobre os acidentes que as mesmas podem causar em humanos. A parceria destes aquários com institutos de pesquisa e universidades permite o estudo das medusas poupando um grande investimento em manutenção de tanques para muitas espécies. A parceria de nosso laboratório na USP com colaboradores japoneses permitiu que avançássemos no conhecimento das metodologias de cultivo em cativeiro e tivéssemos acesso a mais espécies de cifomedusas. Neste sentido, a manutenção de espécies de diferentes regiões do mundo na Kitasato University School of Marine Biosciences (KUSMB) e no Aquário de Enoshima (EA) (Japão) oferece uma oportunidade única para a realização de estudos de desenvolvimento.

## 1.2 – Objetivo

Para entender a ecologia alimentar e compreender a evolução do plano corporal em medusas Rhizostomeae é preciso gerar conhecimento sobre a morfologia e o desenvolvimento umbrelar e dos braços orais. Desta forma, o objetivo principal deste estudo foi descrever comparativamente o crescimento de éfiras de diferentes espécies de medusas, buscando verificar a possível existência de padrões de desenvolvimento. Atenção especial foi dada ao desenvolvimento da estrutura filtradora dos braços orais, um tópico raramente discutido em estudos de Scyphozoa. No total foram observadas 10 espécies de cifomedusas: 8 Rhizostomeae (*Cotylorhiza tuberculata*, *Mastigias papua*, *Phyllorhiza punctata*, *Cassiopea* sp., *Rhopilema esculentum*, *Catostylus mosaicus*, *Catostylus townsendi* e *Lychnorhiza lucerna*) e 2 espécies de "Semaestomeae" (*Aurelia* cf. sp. 4 e *Chrysaora plocamia*).

## 2 – Materiais e métodos

### Espécies estudadas

As seguintes espécies de Rhizostomeae foram estudadas: *Cotylorhiza tuberculata* (Macri 1778) (Cepheidae), presente em grande abundância nas áreas costeiras do Mar Mediterrâneo e com ciclo de vida conhecido (Kikinger 1992); *Rhopilema esculentum* (Kishinouye 1891) (Rhizostomatidae), com distribuição no Japão, na China e no Vietnã (Omori & Kitamura 2004, Kimatura & Omori 2010, Ullah *et al.* 2015) com descrição (Omori & Kitamura, 2004) e ciclo de vida conhecido (Dong *et al.* 2009); *Lychnorhiza lucerna* (Haeckel 1880) (Lychnorhizidae), com distribuição ao longo de toda a costa brasileira e norte da Argentina (Mianzan & Cornelius 1999) e com ciclo de vida conhecido (Schiariti *et al.* 2008); *Mastigias papua* (Lesson 1830) (Mastigiidae) é encontrada ao longo da costa do Pacífico do Japão e com anatomia e desenvolvimento descrito (Uchida 1926); *Catostylus townsendi* (Mayer 1915) (Catostylidae) da Tailândia, foi descrito Stiasny (1921); *Catostylus mosaicus* (Quoy & Gaimard 1824) (Catostylidae) encontrada na Austrália e nas Filipinas (Pitt 2000, Boco *et al.* 2014) com ciclo de vida conhecido (Pitt 2000); *Phyllorhiza punctata* (von Lendenfeld 1884) (Mastigiidae) com distribuição no Indo-Pacífico tropical (Austrália, Filipinas, Japão), Golfo do México, Atlântico Sul (Brasil), Mediterrâneo (Morandini *et al.* 2005) e com ciclo de vida conhecido no laboratório (Lange & Kaiser 1995); *Cassiopea* sp. (Cassiopeidae) da

Tailândia, esta família tem um estilo de vida peculiar em relação a outras cifomedusas, uma vez que têm hábito bentônico, com a umbrela virada para baixo (Bayha & Graham 2016). Estas duas últimas são conhecidas espécies invasoras comuns em muitas regiões costeiras tropicais e subtropicais (Bayha & Graham 2016).

Também observamos espécies de "Semaestomeae" visando uma comparação do desenvolvimento: *Chrysaora plocamia* (Lesson 1830) (Pelagiidae) originária de Ilo (Peru), e *Aurelia* cf. sp. 4 (Dawson & Jacobs 2001) (Ulmaridae) originárias de Okinawa (Japão) e Filipinas. As medusas do gênero *Aurelia* são provavelmente as cifomedusas mais estudadas, sendo um modelo para Scyphozoa em estudos sobre alimentação (Southward 1955, Bamstedt *et al.* 2001), reprodução (Willcox *et al.* 2007), natação (Costello & Colin 1994), e desenvolvimento (Mayorova *et al.* 2012). *Aurelia* cf. sp. 4 tem ocorrências geográficas em Pulau Kakaban (Indonésia), Palau e Havaí. *Chrysaora plocamia* é importante para servir de modelo onde não há diferenciação oral e é economicamente importante em águas costeiras da costa oeste da América do Sul, por causar prejuízos as indústrias (devido aos *blooms*) (Mianzan *et al.* 2014).

#### Cultivo e coleta de dados

Foram realizados experimentos no Brasil (USP) e no Japão (KUSMB e EA). Cifomedusas das espécies citadas tiveram seu crescimento quantificado por fotos dos distintos estágios de desenvolvimento (Tabela 1). Os indivíduos foram observados desde o dia da liberação das éfiras pelo estróbilo até trinta e cinco dias de vida.

No Japão as éfiras foram alimentadas diariamente com náuplios de *Artemia* sp. até o quinto dia, e depois disso, foram alimentadas todos os dias ou em dias alternados. Os náuplios recém liberados foram concentrados, macerados e depois diluídos em água do mar para serem oferecidos às medusas (Anexo 1). Os exemplares eram mantidos em frascos de 100 ml dentro das câmaras de cultivo, sem aeração, ou em pequenos aquários com aeração (*Aurelia* cf. sp. 4) (Anexo 1). No Brasil, as éfiras de *Lychnorhiza lucerna* foram mantidas em erlenmeyers de 500 e 1000ml e eram alimentadas todos os dias com náuplios de *Artemia* sp. não macerados.

Nem todos os indivíduos fotografados foram cultivados desde a sua liberação; alguns exemplares foram fornecidos por estudantes da KUSMB e outros pela equipe do EA. Tentamos fotografar o maior número de indivíduos por espécie possível. Os indivíduos fornecidos pelos alunos do KUSMB foram fotografados apenas uma vez, já



que não foi possível separá-los e cultivá-los individualmente. As medusas jovens em estágio avançado que vieram do EA foram fotografadas e mantidas nas mesmas condições dos demais indivíduos. A maioria das espécies era do sudeste e leste da Ásia, com duas espécies originárias da América do Sul (Tabela 1). Os animais foram fotografados usando uma câmera digital (Canon DS126371) acoplada a um estereomicroscópio (Olympus SZX2-TR30) diariamente durante os primeiros 10 dias, e depois disso, a cada 5 dias (15, 20, 25, 30 e 35). Apenas para *Lychnorhiza lucerna* e para a Figura 3C, foi utilizada a câmera digital (Nikon DS-Ri1) acoplada a um estereomicroscópio (Nikon SMZ1000).

O número de indivíduos cultivados e fotografados por espécie variou e são apresentados abaixo (com n inicial entre parênteses):

*Cotylorhiza tuberculata* (n=11), dos quais 6 foram cultivados (mas apenas 3 foram acompanhados até o final do experimento), 3 foram fornecidos pelo EA, com aproximadamente 30 dias e 2 foram fornecidos por estudantes da KUSMB, com aproximadamente 60 dias;

*Mastigias papua* (n=24), dos quais 17 foram cultivados e outros 7 foram fornecidos por estudantes da KUSMB;

*Phyllorhiza punctata* (n=11), dos quais 10 foram fornecidos pelos estudantes da KUSMB entre 15-20 dias de idade, e 1, fornecido pelo EA com 60 dias de idade;

*Cassiopea* sp. (n=4) todos fornecidos pelo EA, com 7 dias de idade dos quais somente 2 puderam ser utilizados 11 dias após o início do cultivo, enquanto os outros não estavam em boas condições.

*Rhopilema esculentum* (n=9), somente 1 foi cultivado até o 25º dia de experimento (24 dias de idade) enquanto 8 foram fornecidos pelos estudantes da KUSMB, com idade entre 5-30 dias;

*Catostylus mosaicus* (n=4), dos quais 1 foi cultivado (com sucesso apenas até o 15º dia de experimento) e 3 foram fornecidos pelo EA, entre 30-40 dias de idade;

*Catostylus townsendi* (n=15), dos quais 4 foram cultivados (mas apenas 2 foram acompanhados até o final do experimento), 9 foram fornecidos pelos alunos da KUSMB com idade entre 25-40 dias e 2 fornecidos pelo EA com aproximadamente 45 dias;

*Lychnorhiza lucerna* (n=33), dos quais 14 foram cultivados (4 mantiveram a morfologia esperada até o 6º dia de experimento e 5, até o 9º dia) e 19 foram fornecidos por uma aluna do Laboratório de Cultivo e Estudos de Cnidaria (Departamento de Zoologia do IB-USP), com 1, 10 e 24 dias de idade.

*Aurelia* cf. sp. 4 (n=21), todos fornecidos pelos alunos da KUSMB, com idade entre recém liberada e 15-30 dias (Filipinas, n=12), e recém liberada e 20-40 dias (Okinawa, n=9). Os indivíduos fornecidos por Lawley (jun/2018) (Okinawa e Filipinas) foram utilizados apenas para comparações morfológicas para confirmar a espécie. Não foram, portanto, incluídos, nos dados de caracterização.

*Chrysaora plocamia* (n=18) todos os indivíduos fornecidos pelos alunos da KUSMB, com idade entre 15-30 dias.

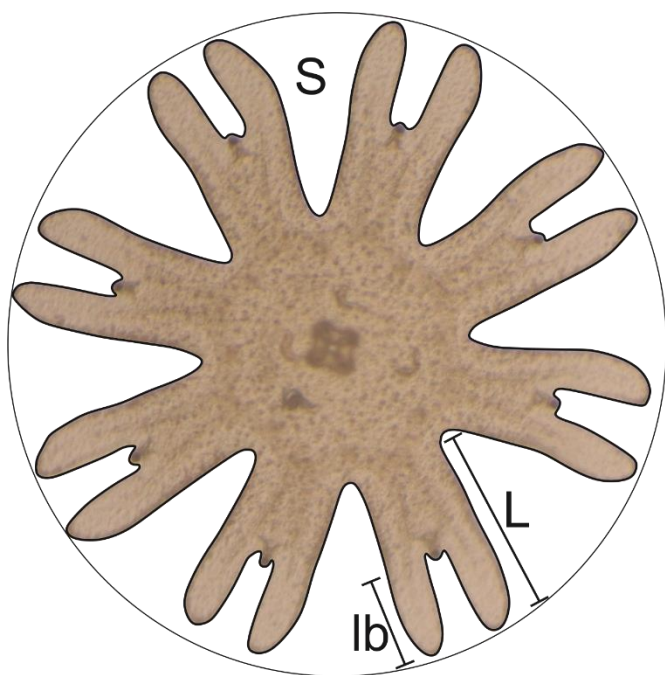
Para os indivíduos fornecidos, as idades são aproximadas e as éfiras recém liberadas variaram de 0 a 3 dias de idade, aproximadamente.

**Tabela 1.** Espécies de cifomedusas cultivadas em laboratório, com a respectiva família entre parênteses. Local de origem, temperatura de manutenção e número de indivíduos cultivados a partir da libertação da éfira, aqueles fornecidos por colaboradores e número total final de indivíduos. \* Indivíduos fornecidos pela equipe do EA, que, embora tenham começado a ser observados com 7 dias de vida, foram cultivados como os outros indivíduos.

Ordem	Espécies (família)	Local de origem	Temperatura	N (cultivado)	N (fornecido)	N (final)
Rhizostomeae	<i>Cotylorhiza tuberculata</i> (Cepheidae)	Mediterrâneo	24°C	6	5	8
	<i>Mastigias papua</i> (Mastiigidae)	Japão (Ishikawa)	24, 28°C	17	7	24
	<i>Phyllorhiza punctata</i> (Mastigiidae)	Tailândia	20, 28°C	0	11	11
	<i>Cassiopea</i> sp. (Cassiopeidae)	Tailândia	24°C	*4	*0	4
	<i>Rhopilema esculentum</i> (Rhizostomatidae)	Japão	23, 24°C	1	8	9
	<i>Catostylus mosaicus</i> (Catostylidae)	Filipinas	24, 28°C	1	3	4
	<i>Catostylus townsendi</i> (Catostylidae)	Tailândia	24, 28, 30°C	4	11	13
	<i>Lychnorhiza lucerna</i> (Lychnorhizidae)	Argentina	20-24°C	14	19	33
“Semaestomeae”	<i>Aurelia</i> cf. sp. 4 (Ulmaridae)	Japão (Okinawa)	24°C	0	9	21
		Filipinas	30°C	0	12	
	<i>Chrysaora plocamia</i> (Pelagiidae)	Peru (Ilo)	11, 15°C	0	18	18

## Variáveis morfométricas e análise de dados

As características morfológicas observadas foram: padrão de cor, forma umbrelar, número de ropálios, número de lobos e lóbulos marginais (Fig. 1) e formação de braços orais (e suas estruturas). Foi medida a área (área real e potencial (A), ver Fig. 1) e diâmetro umbrelar (da ponta de um lóbulo ropaliar a ponta do lóbulo ropaliar oposto), área dos espaços inter-lobares (S) (Fig. 1) e comprimento dos braços orais (Fig. 1) (Anexo 2-11). A e S foram usadas apenas para calcular a porcentagem de área umbrelar potencial composta por tecido, *bell continuity* (BC%) (segundo Nawroth *et al.* 2010):  $BC\% = ((A_{mm^2} - \Sigma S) / A_{mm^2}) * 100$ . A BC% foi calculada para documentar o crescimento da medusa e a redução ou preenchimento do espaço inter-lobar. A relação raio umbrelar/comprimento dos braços orais (R/O) foi calculada para estabelecer o desenvolvimento dos braços orais (Uchida 1926, Gohar & Eisawy 1960). Para calcular R/O, utilizou-se a fórmula =  $((\text{diâmetro}/2) / \text{média do comprimento dos braços orais})$ . Esperava-se que quanto maior a medusa, menor a razão R/O, uma vez que medusas maiores teriam maior média de comprimento dos braços orais.



**Figura 1.** Esquema de uma éfira recém liberada de Discomedusae com espaço (S) entre os lobos (mm<sup>2</sup>). Cada lobo (L) possui dois lóbulos (lb). O círculo corresponde a área potencial umbrelar (A) (mm<sup>2</sup>). A linha do contorno da éfira corresponde a área real (mm<sup>2</sup>).

Para testar se o desenvolvimento (*i.e.*, a idade em dias) ou alterações no tamanho do corpo da medusa (como o diâmetro umbrelar) estariam relacionados a mudanças nas variáveis morfométricas (*e.g.*, área umbrelar, BC%, R/O), estes últimos foram usados como variáveis dependentes em relação ao diâmetro umbrelar ou à idade das medusas em análises de regressões lineares e não-lineares. Os gráficos com dados dessa análise de regressão foram elaborados no programa Sigmaplot 10 somente quando  $r^2 > 0,4$ .

### 3 – Resultados

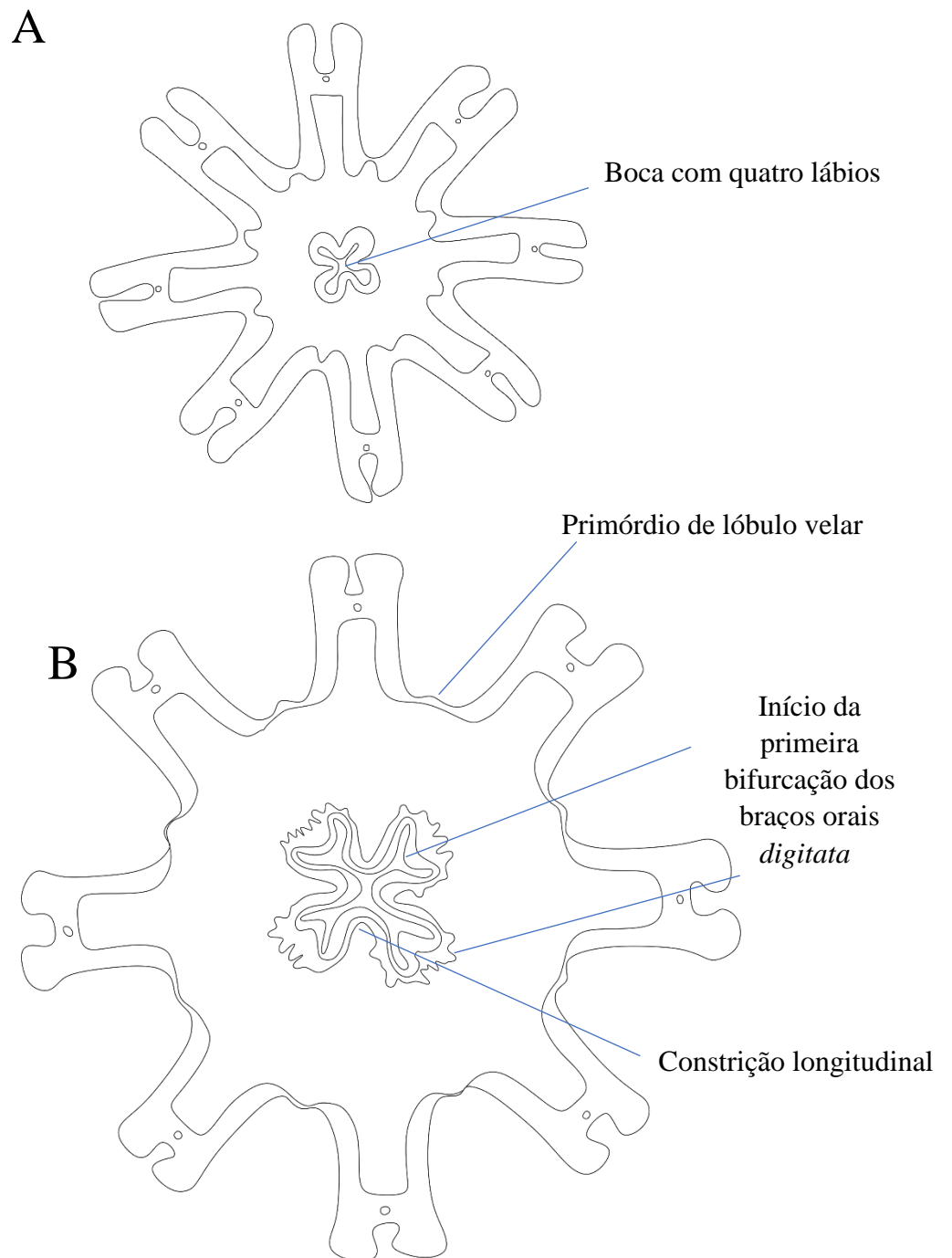
Observou-se a modificação das estruturais bucais das éfiras em braços orais no decorrer do desenvolvimento: o manúbrio (conexão tecidual entre o epitélio da subumbrela e a boca cruciforme) se alonga; os lábios da boca cruciforme aumentam de tamanho, surgindo 4 contrações longitudinais (entre os lábios), e assim são formados os 4 braços orais (Fig. 2A-B).

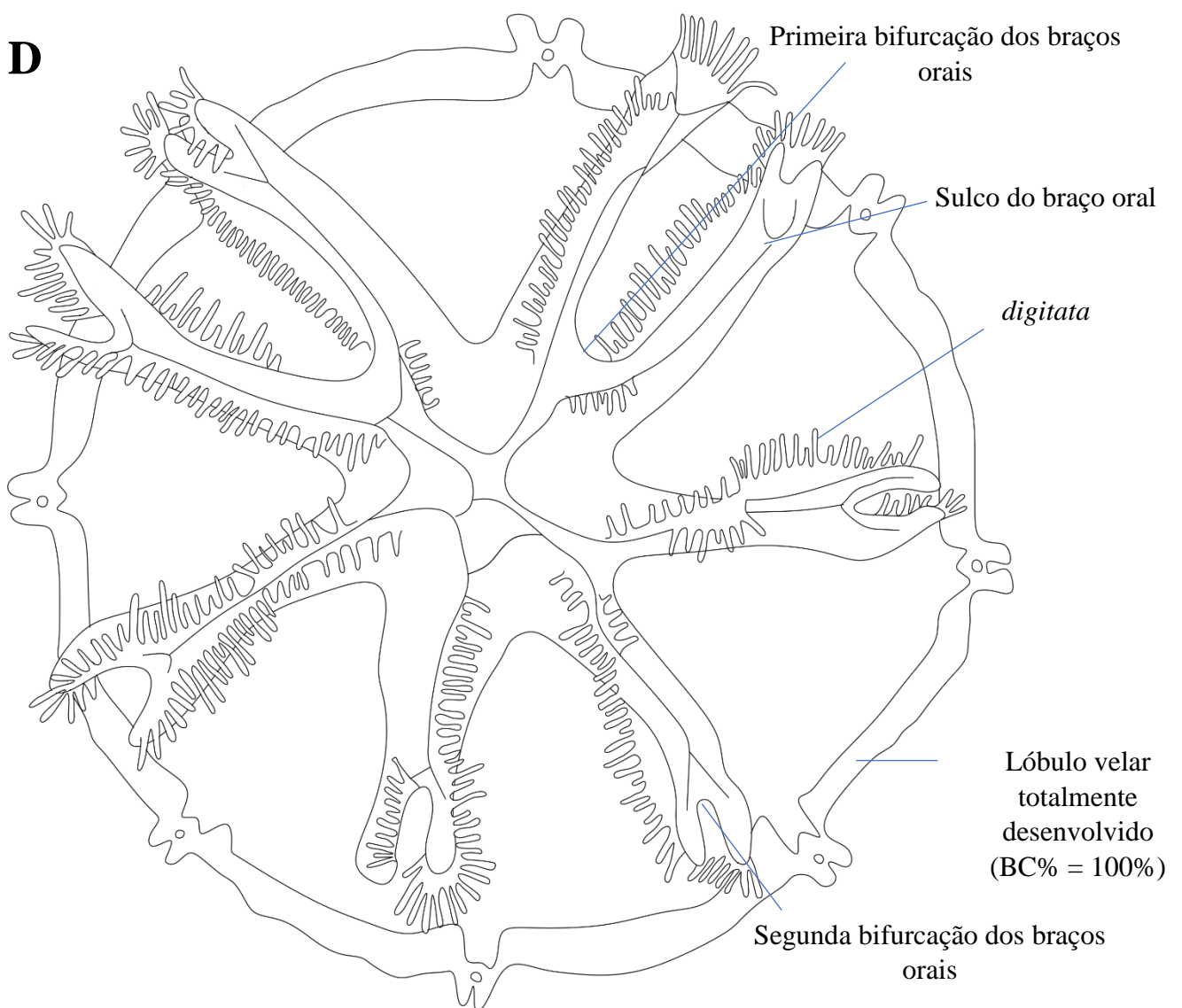
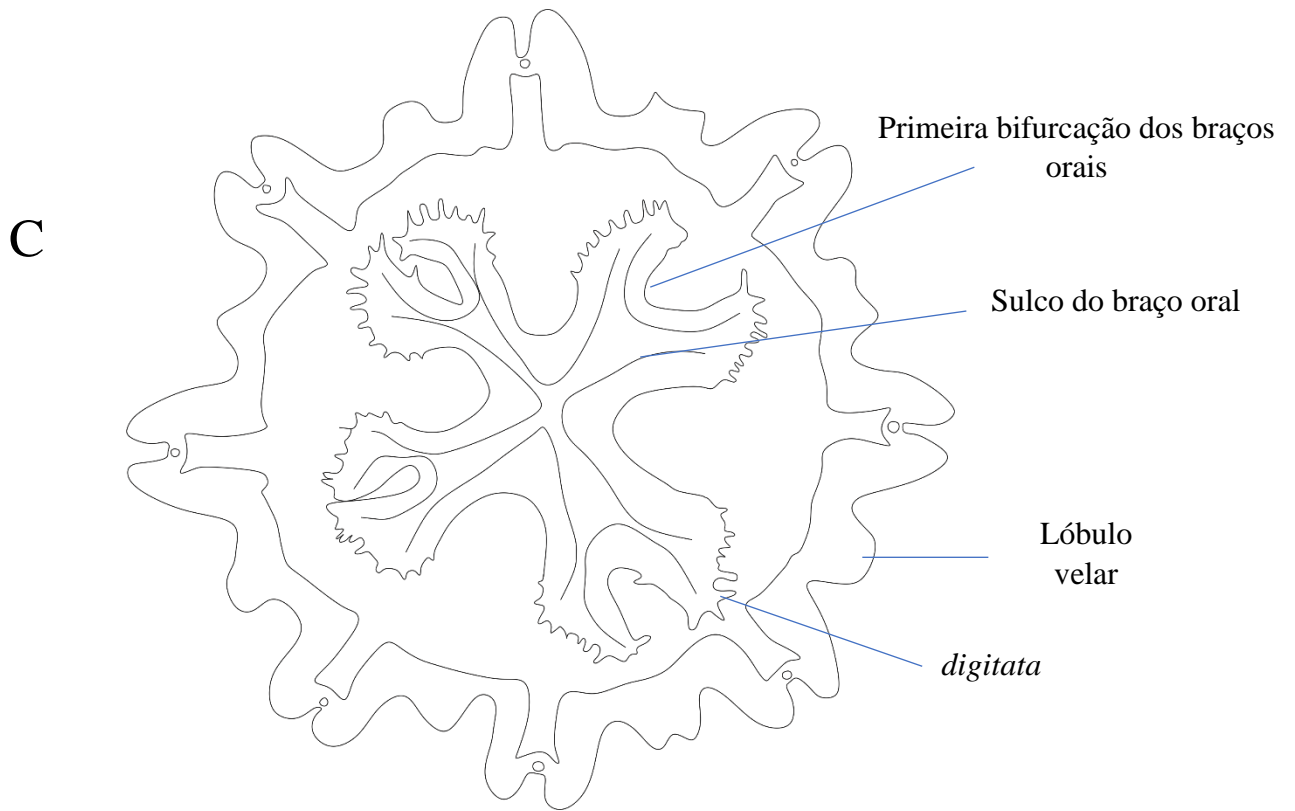
Em medusas de “Semaestomeae” esses braços apenas aumentam de tamanho com o tempo. Porém, ao longo do desenvolvimento das medusas de Rhizostomeae, esses 4 braços sofrem uma bifurcação adicional (*i.e.*, bifurcação primária, termo utilizado por Kikinger, 1992) formando assim 8 braços orais (Fig. 2C-D).

Foram estabelecidos alguns parâmetros para definir/reconhecer a presença dos braços orais nos indivíduos analisados. Desta forma considerou-se que a éfira possui 4 braços orais quando a boca está dividida em 4 projeções laterais com constrição longitudinal avançada, apresentando mobilidade e capacidade de manipulação dos alimentos; reconhece-se a presença de *digitata* (somente para Rhizostomeae e Ulmaridae). Para os indivíduos de Rhizostomeae, definiu-se que os mesmos possuem 8 braços orais quando se reconhece a primeira bifurcação do braço oral pronunciada e sulco dos braços orais (Fig. 2).

Em relação ao desenvolvimento umbrelar, observamos que éfiras e medusas jovens podem possuir padrões: os lóbulos marginais (*i.e.* lóbulos ropaliare e velares) podem ter contorno liso ou serrilhado; e, ao surgirem, os lóbulos velares podem ser semelhantes aos lóbulos ropaliare ou surgirem como uma faixa de tecido (o que dificulta especificar o exato momento que começaram a surgir); na medusa jovem, os lóbulos velares podem ser diferenciados, quando é possível contabilizar o número de lóbulos velares entre os ropaliare, ou não diferenciados, quando não é possível distinguir exatamente a separação entre lóbulos velares adjacente e tampouco determinar o número

de lóbulos com precisão. Consideramos que a éfira atingiu o estágio de medusa jovem quando os lóbulos velares já estavam desenvolvidos (Fig. 2C-D).





**Figura 2.** Sequência esquemática de desenvolvimento dos braços orais em medusas de Rhizostomeae. **(A)** éfira recém liberada com quatro lábios. **(B)** Éfira com quatro braços orais. **(C)** e **(D)** medusa jovem com oito braços orais.

A seguir são descritas as modificações observadas em cada uma das espécies estudadas.

### “Semaestomeae”

#### ***Aurelia* cf. sp. 4**

Apesar das duas espécies de *Aurelia* serem de localidades diferentes, foram consideradas como uma única espécie com base em dados moleculares de sequências nucleares e mitocondriais (comunicação pessoal, MSc. J. Lawley jun/2018). Além disso, são morfologicamente semelhantes (Fig. 3A-C).

#### Coloração

Éfiras transparentes com tons amarronzados/amarelados. Medusas jovens translúcidas/transparentes (Fig. 3).

#### Umbrela

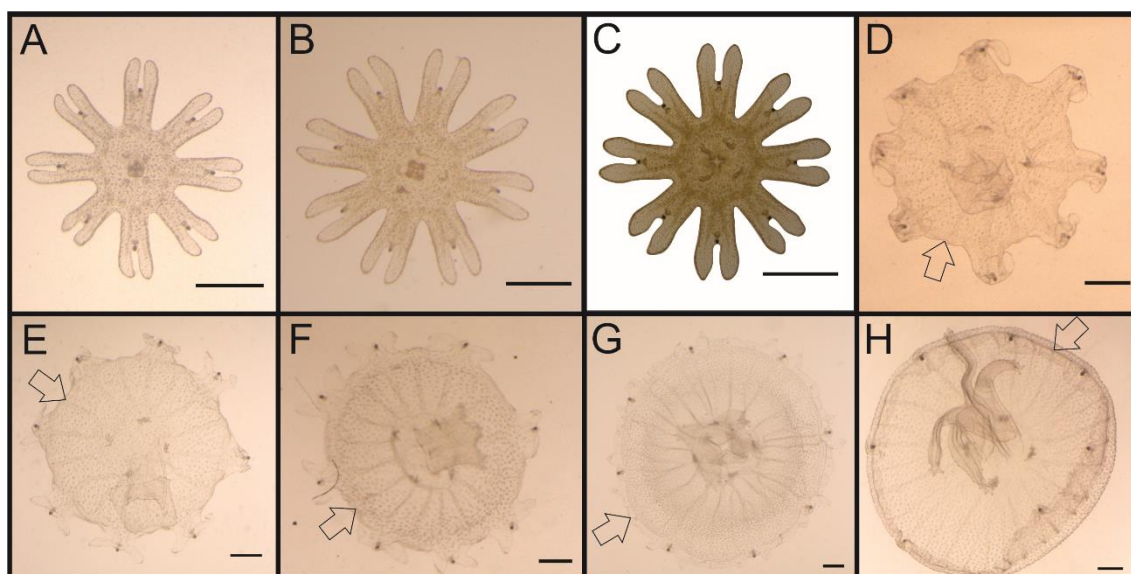
Éfiras recém liberadas com umbrela recortada (com espaços inter-lobares) e uma morfologia plana (Fig. 3A-B). Éfiras tipicamente com oito lobos ropaliare, com dois lóbulos e um ropálio em cada lobo. Os lóbulos velares surgiram entre os lobos ropaliare como uma faixa de tecido (3D-H). Em medusas jovens, os lóbulos velares eram não diferenciados.

Éfiras com 2,94-3,74mm de diâmetro, 3,66-6,51 mm<sup>2</sup> de área umbrelar e 59,95-68,40% de BC% estavam morfologicamente semelhantes, apenas com pequenas diferenças de tamanho umbrelar (Fig. 3A-B). Com 6,64 mm de diâmetro e 18,96 mm<sup>2</sup> de área de umbrelar tinha 63,65% de BC% (Fig. 3D). A partir destas medidas a umbrela já estava côncava. Medusas com diâmetro umbrelar de 7,80-7,87mm e 32,13-39,17mm<sup>2</sup> de área de área umbrelar atingiram 77,01-83,90% de BC% (Fig. 3E-F).

Apesar de serem da mesma espécie, os pólipos e as éfiras foram cultivados em diferentes temperaturas. A linhagem de Okinawa (cultivada sob 24°C) atingiu uma BC% de 100% com maior diâmetro e área umbrelar do que a linhagem das Filipinas (cultivada sob 30°C) (Fig. 5B). A medusa jovem de Okinawa com 11,73mm de diâmetro e 91,53mm<sup>2</sup> de área umbrelar atingiu 88,37% de BC% (Fig. 3G). A partir de 12,06mm de



diâmetro e 103,85 mm<sup>2</sup> de área umbrelar, não havia mais espaços inter-lobares, *i.e.*, BC% chegou a 100%. As maiores medusas dessa localidade, sem espaços inter-lobulares, possuíam 12,26, 12,42 e 13,22mm de diâmetro e 111,13, 119,94 e 138,86mm<sup>2</sup> de área umbrelar, respectivamente (Figs. 3H e 5A). Já, a medusa das Filipinas com 8,21mm de diâmetro e 55,75mm<sup>2</sup> de área umbrelar, atingiu uma BC% de 100%. As maiores medusas dessa localidade, sem espaços inter-lobares, apresentaram 9,41, 12,14, 13,07, 15,14, 17,14, 17,21mm de diâmetro umbrelar e 62,17, 112,05, 127,55, 130,02, 231,51 e 241,76mm<sup>2</sup> de área umbrelar, respectivamente (Fig. 5A).

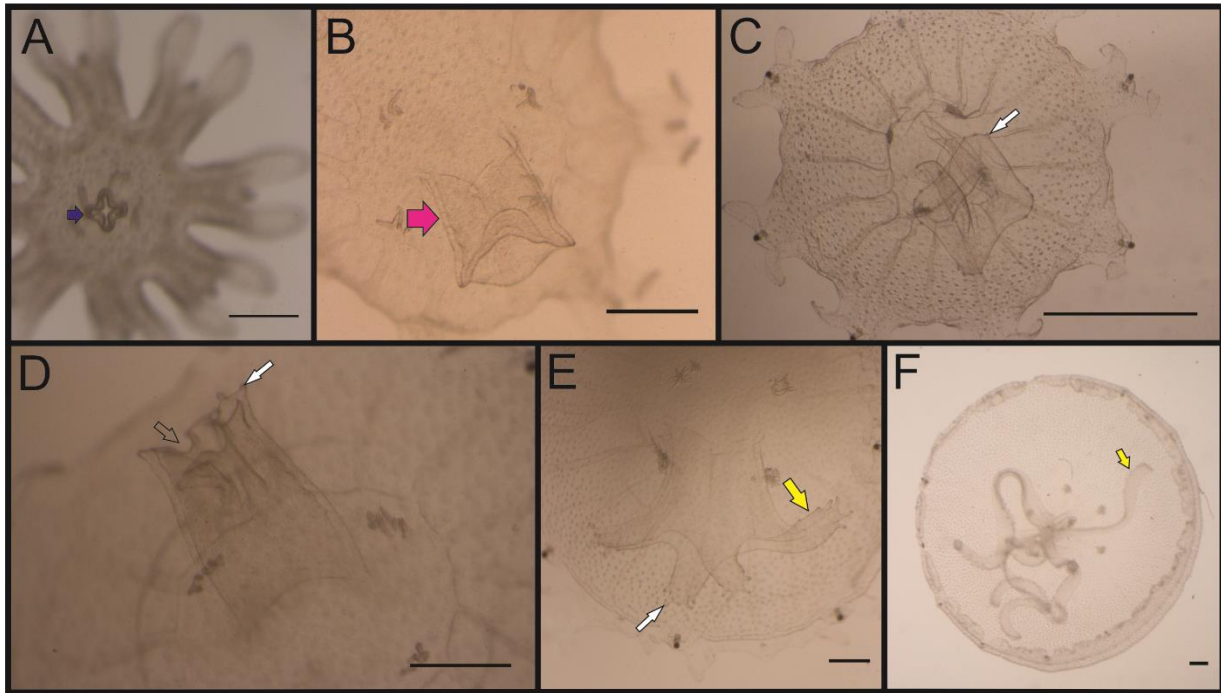


**Figura 3.** Desenvolvimento umbrelar de *Aurelia* cf. sp. 4. **(A)** Éfira recém liberada de Okinawa. **(B)** Éfira recém liberada das Filipinas. **(C)** Éfira recém liberada das Filipinas fornecida por Lawley (jun/2018). **(D-H)** Medusas jovens com 20-40 dias de vida. Setas = lóbulos velares. Escala: A-B, D-H = 1mm; C = 0,5mm.

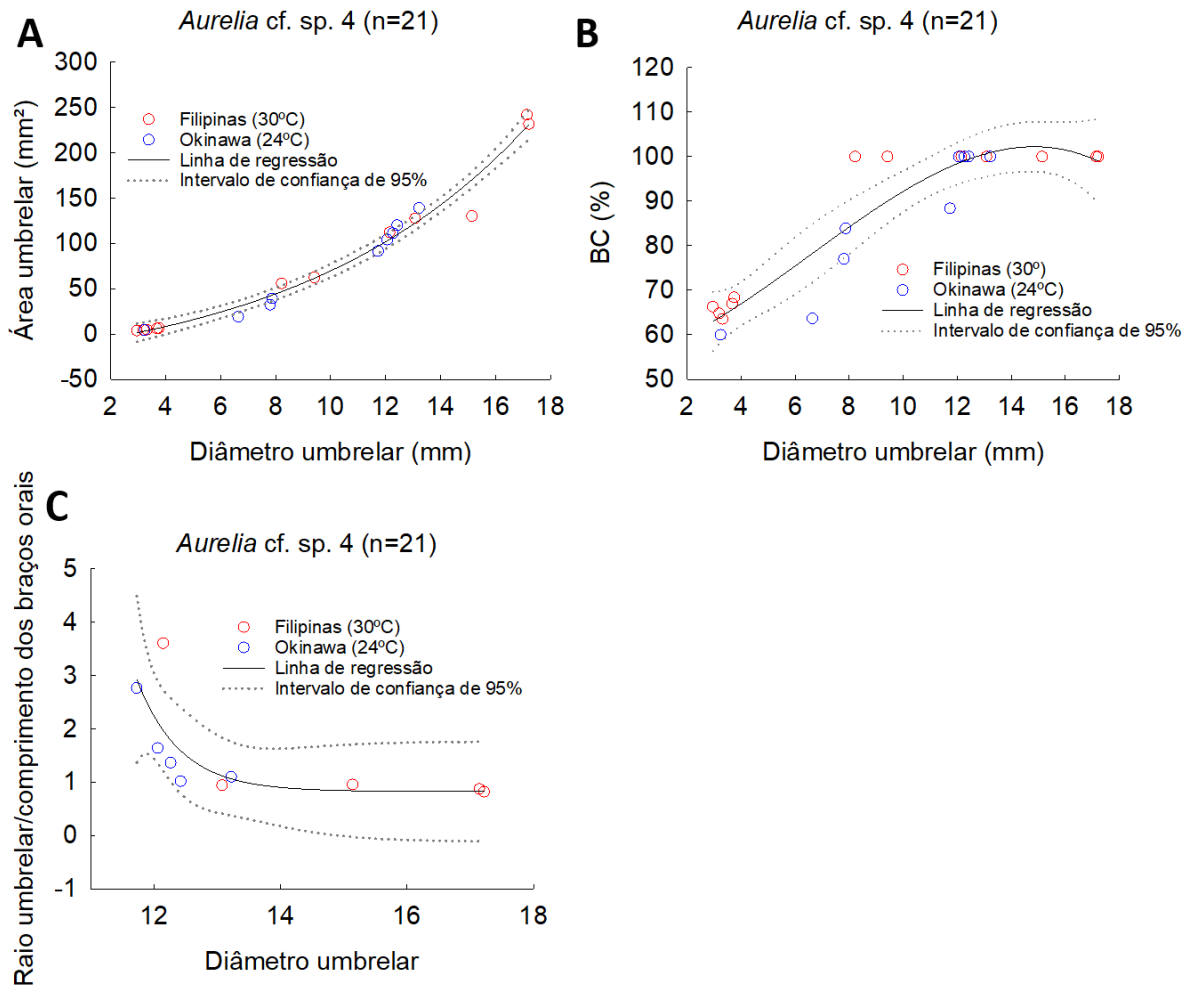
#### Desenvolvimento da boca da éfira em braços orais

As éfiras possuem boca cruciforme com 4 lábios (Fig. 4A) (2,94-3,74mm de diâmetro e 3,66-6,51mm<sup>2</sup> de área umbrelar). Quanto maior o diâmetro umbrelar, menor R/O (Fig. 5C). A medusa com 6,64mm diâmetro e 18,96mm<sup>2</sup> de área umbrelar possuía manúbrio alongado, sem *digitata* (Fig. 4B). A medusa com 7,80mm de diâmetro e 32,13mm<sup>2</sup> de área umbrelar apresentou pequenas saliências/protuberâncias, primórdios de *digitata*, nas quatro extremidades dos lábios (Fig. 4C). As medusas com 7,86-8,21mm de diâmetro e 39,17-55,75mm<sup>2</sup> de área umbrelar tinha manúbrio alongado com início das contrações longitudinais e projeções dos lábios, futuros braços orais (Fig. 4D). Quatro

pequenos braços orais com *digitata* estavam presentes nas medusas com 11,72-12,14mm de diâmetro e 91,53-112,05mm<sup>2</sup> de área umbrelar (Fig. 4E). A relação R/O foi de 3,60-2,76 e a média de comprimento dos braços orais foi de 1,68-2,12mm. Medusas com 12,06-17,22mm de diâmetro e 103,85-241,767mm<sup>2</sup> de área umbrelar tinham 4 longos e finos braços orais, com *digitata* (Fig. 4F). A relação R/O foi 1,63-0,81 e a média de comprimento dos braços orais foi de 3,68-10,54mm.



**Figura 4.** Desenvolvimento dos braços orais de *Aurelia* cf. sp. 4. **(B-G)** Indivíduos com 15-40 dias de idade. **(A)** Éfira recém liberada com boca e quatro lábios (seta azul). **(B)** Medusa com manúbrio alongado (seta rosa). **(C)** Medusa com primórdios de *digitata* nas extremidades dos lábios (seta branca). **(D)** Medusa com início das contrações longitudinais (seta transparente) e projeções dos lábios com pequenos *digitata* (seta branca). **(E-F)** Medusa com quatro braços orais (seta amarela) e *digitata* (seta branca). Escala: A = 0,5mm e B-F = 1mm.



**Figura 5.** (A) Área umbrelar e (B) BC% (C) R/O por diâmetro de *Aurelia cf. sp. 4*. Somente dados de indivíduos fornecidos. Linhas pontilhadas: intervalos de confiança, IC, de 95% para as regressões. As equações das regressões ( $\pm$ IC de 95% entre parênteses) são: (A) Área umbrelar =  $-51,7876(\pm 19,2763) + 37,6343(\pm 13,0533) \times \exp[0,1172(\pm 0,0173) \times \text{Diâmetro umbrelar}]$  ( $r^2=0,97$ ,  $p<0,0001$ ), (B) BC% =  $54,9190(\pm 14,3313) + 1,6953(\pm 5,8397) \times \text{Diâmetro umbrelar} + 0,4158(\pm 0,6457) \times \text{Diâmetro umbrelar}^2 + -0,0212(\pm 0,0211) \times \text{Diâmetro umbrelar}^3$  ( $r^2=0,87$ ,  $p<0,0001$ ) e (C) R/O =  $0,8229(\pm 0,3977) + 57755912,5663(\pm 709145991,2906) \times \exp[-1,4602(\pm 1,0400) \times \text{Diâmetro umbrelar}]$  ( $r^2=0,55$ ,  $p<0,0001$ ).

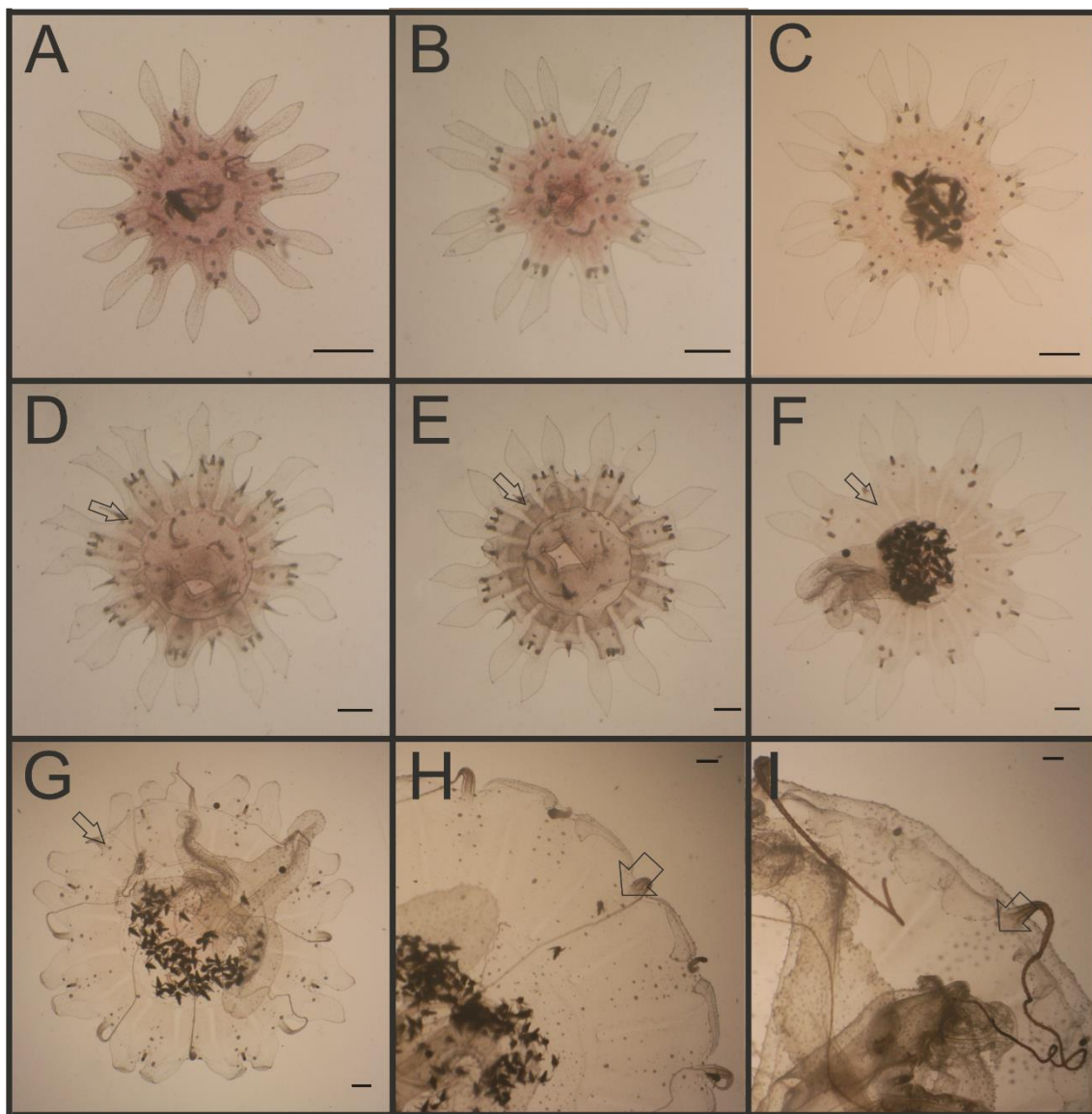
## *Chrysaora plocamia*

### Coloração

Éfiras rosadas com pontos escuros. Centro umbrelar e base dos lobos mais escuros que extremidades dos lobos. À medida que a éfira se desenvolveu, os lobos e a umbrela tornaram-se mais claros, apenas o centro da umbrela permaneceu rosa escuro. O centro umbrelar tornou-se cada vez mais pálido, ficando alaranjado com o avançar dos dias (Fig. 6).

### Umbrela

Éfiras recém liberadas com umbrela plana e recortada, com espaços entre os lobos consecutivos (Fig. 6A-B). A diminuição desses espaços durante o crescimento pode ser observada nas figuras 6 e 8B. Medusas jovens com 16 lobos marginais. 8 lobos ropaliares, com um ropálio e dois lóbulos cada, e 8 lobos velares diferenciados. Lóbulos velares surgiram semelhantes aos lóbulos ropaliares (Fig. 6). Lóbulos velares com tentáculos (Fig. 6D-I). A menor éfira tinha 5,048mm de diâmetro e 10,494mm<sup>2</sup> de área umbrelar (Fig. 8A) e atingiu 69,58% de tecido de umbrelar (BC%) (Fig. 6A). A éfira com diâmetro de 6,446mm e 15,632mm<sup>2</sup> de área umbrelar atingiu 58,075% de BC% (Fig. 6B). Éfiras com 6,8-7,85mm de diâmetro e 20,617-25,71mm<sup>2</sup> de área umbrelar atingiram 63,90-63,24% de BC% (Fig. 6C). Medusas com 9,063-11,121mm de diâmetro e 37,788-59,474mm<sup>2</sup> de área umbrelar atingiram 70-71,61% de BC%. A partir desse tamanho, os indivíduos desenvolveram lóbulos velares e primórdios tentaculares, ou pequenos tentáculos nos lóbulos velares (Fig. 6D-E). A medusa com 12,92mm de diâmetro e 79,08mm<sup>2</sup> de área umbrelar atingiu 67,68% de BC%. Nessa fase de desenvolvimento, os lóbulos velares estavam mais desenvolvidos (Fig. 6F). Medusas com 12,46-21,46mm de diâmetro e 91,84-315,68mm<sup>2</sup> de área umbrelar estavam praticamente sem espaços interlobares e com tentáculos e lóbulos velares bem desenvolvidos. A partir deste estágio de desenvolvimento a umbrela estava côncava (Fig. 6G). Medusas com 25,20-26,41mm de diâmetro e 315,68-689,12mm<sup>2</sup> de área umbrelar tinham tentáculos bem desenvolvidos e BC 100% (Fig. 6H). A maior medusa atingiu um diâmetro de 44,80mm e 1465,42mm<sup>2</sup> de área umbrelar (Fig. 6I).



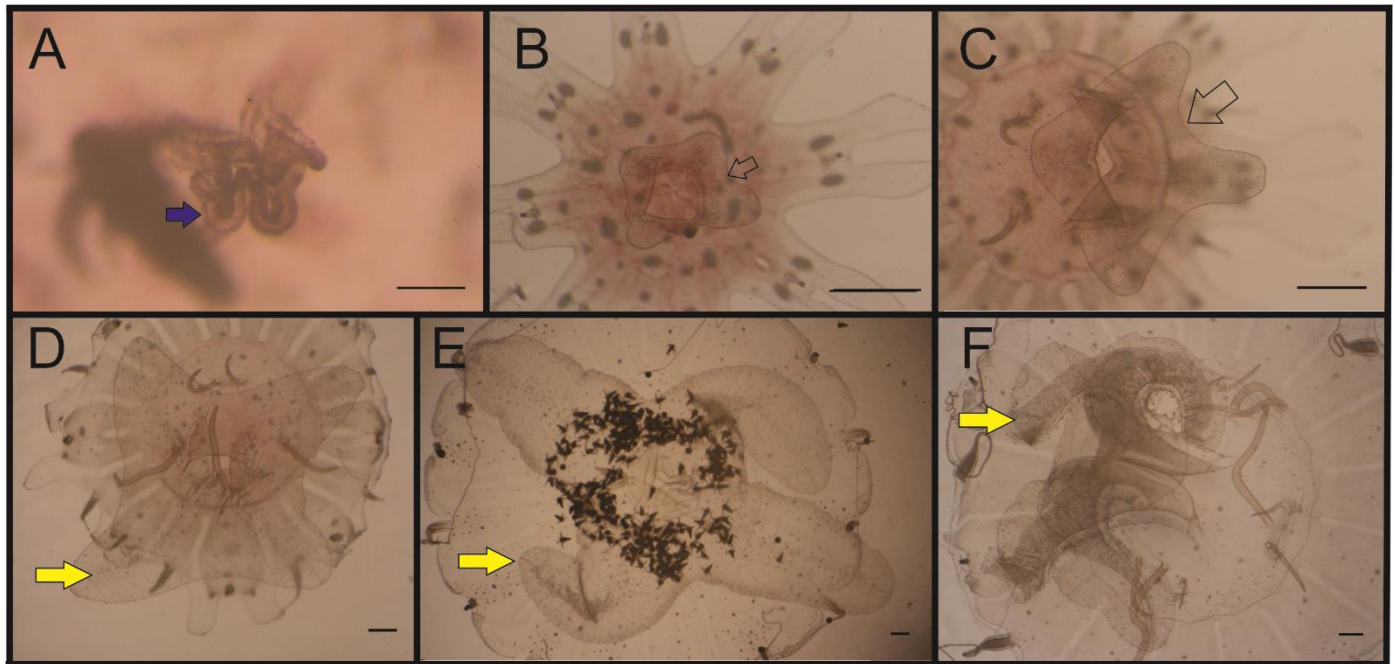
**Figura 6.** Desenvolvimento umbrelar de *Chrysaora plocamia*. (A-I) Indivíduos com 15-30 dias de idade. Setas =lóbulos velares. Escala: 1mm.

#### Desenvolvimento da boca da éfira em braços orais

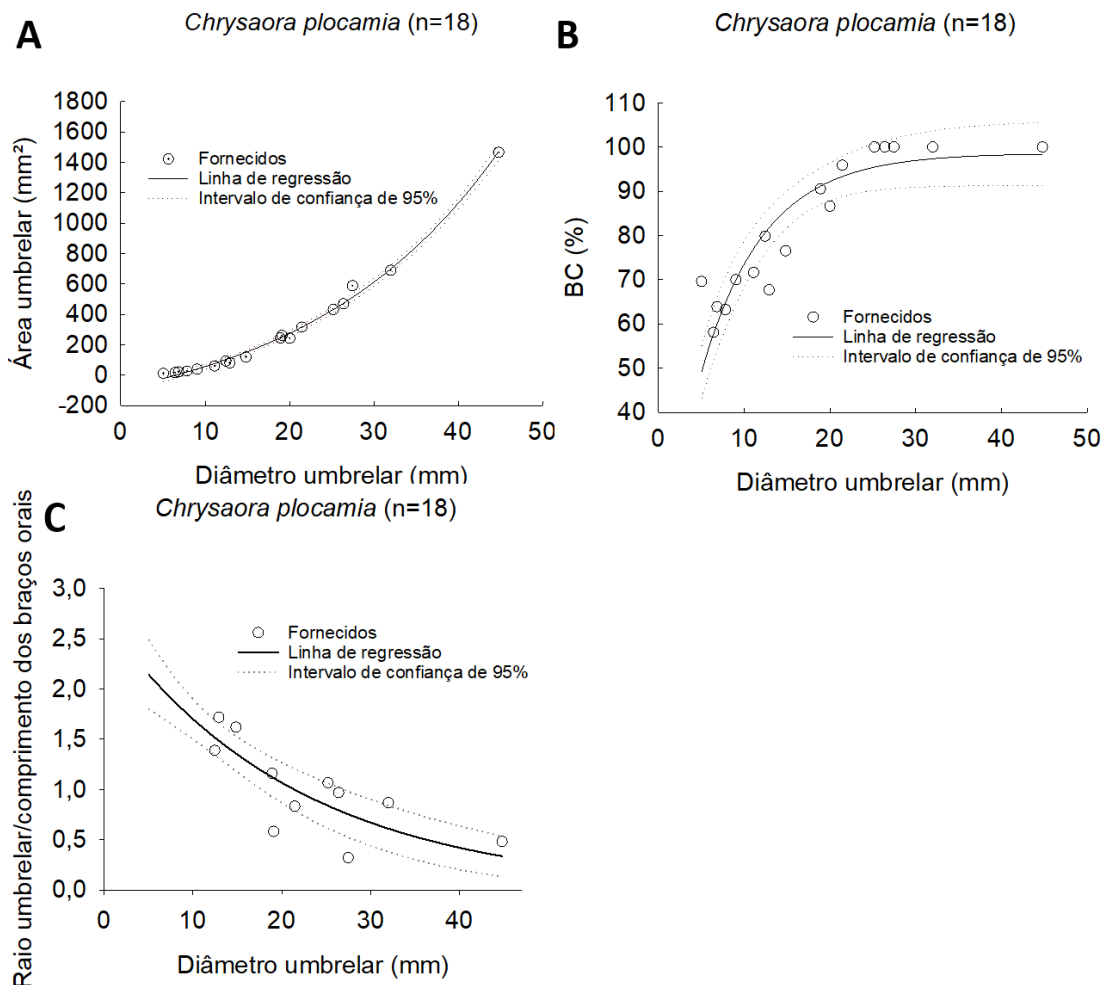
A éfira mais jovem tinha boca com quatro lábios (Fig. 7A). Em geral, durante o desenvolvimento, a razão R/O diminuiu à medida que as medusas se desenvolveram (Fig. 8C). Indivíduos com diâmetro de 6,446-11,12 e 15,63-59,47mm<sup>2</sup> de área umbrelar tinham um manúbrio alongado e boca quadrangular (Fig. 7B-C). Os lábios estavam maiores e com início das constrições longitudinais (Fig. 7B-C). Indivíduos com 12,46-14,85mm de diâmetro e 79,08-118,17mm<sup>2</sup> de área umbrelar tinham 4 pequenos braços orais petalóides com rugosidades na margem (Fig. 7D). A relação R/O foi 1,71-1,38 e o comprimento médio dos braços orais foi de 3,76-4,58mm. Indivíduos com 18,91-44,80mm de diâmetro e 243,11-1465,42mm<sup>2</sup> de área umbrelar tinham 4 grandes braços orais petalóides ou



grandes braços foliáceos com rugosidades marginais (Fig. 7E). A relação R/O foi de 1,16-0,32 e a média de comprimento dos braços orais foi de 8,14-46,39. Indivíduos com 25,20-32,00mm de diâmetro e 431,72-689,12 mm<sup>2</sup> de área umbrelar tinham 4 braços orais tentaculiformes com rugosidades (Fig. 7F). A relação R/O foi de 1,06-0,86 e a média de comprimento dos braços orais foi de 11,81-18,42mm.



**Figura 7.** Desenvolvimento dos braços orais de *Chrysaora plocamia*. Indivíduos com 15-30 dias de idade (A) éfiras com quatro lábios orais (seta azul). (B-C) éfiras com boca quadrangular com início das constrictões longitudinais (setas transparentes). (D) éfiras com 4 braços orais (seta amarela). (E-F) medusa com 4 grandes braços orais (setas amarelas). Escala: A= 0,2–mm, B-F=1,0mm.



**Figura 8.** (A) Área umbrelar, (B) BC% e (C) R/O por diâmetro de *Chrysaora plocamia*. Somente dados de indivíduos fornecidos. Linhas pontilhadas: intervalos de confiança, IC, de 95% para as regressões. As equações das regressões ( $\pm$ IC de 95% entre parênteses) são: (A) Área umbrelar =  $-349,48(\pm 52,84) + 263,74(\pm 38,60) \times \exp[0,04(\pm 0,003) \times$  Diâmetro umbrelar ( $r^2=0,99$ ,  $p<0,0001$ ), (B) BC% =  $98,61(\pm 3,48) \times \{1 - \exp[-0,13(\pm 0,01) \times$  Diâmetro umbrelar] $\}$  ( $r^2=0,77$ ,  $p<0,0001$ ) e (C) R/O =  $1,66(\pm 0,11) \times \exp[-0,0015(\pm 0,0004) \times$  Diâmetro umbrelar] ( $r^2=0,60$ ,  $p=0,005$ ).

## Rhizostomeae

### *Cotylorhiza tuberculata*

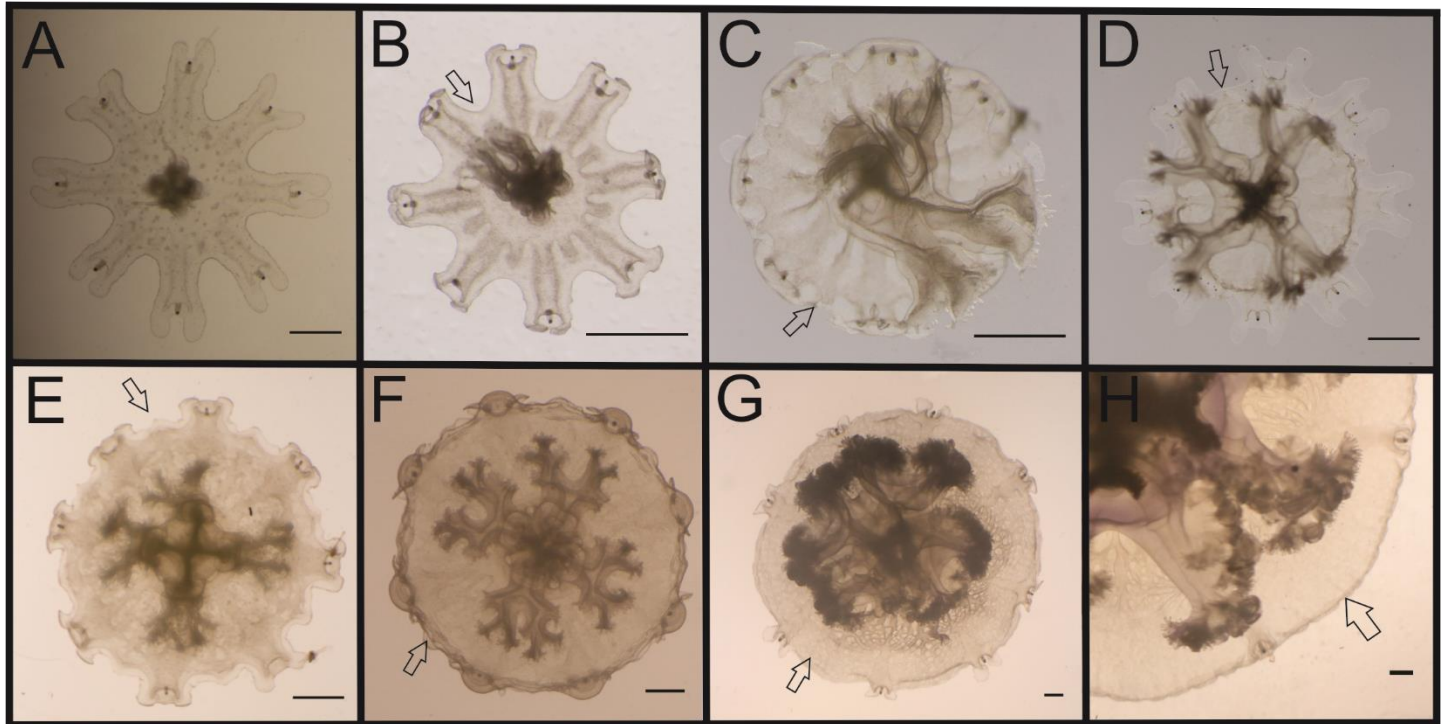
#### Coloração

Éfiras recém liberadas com coloração amarronzada, devido a presença de zooxantelas. Medusas maiores que 14mm de diâmetro (30º dia) com umbrela esbranquiçada, braços orais amarelados no centro e com extremidades e apêndices arroxeados (Fig. 10).

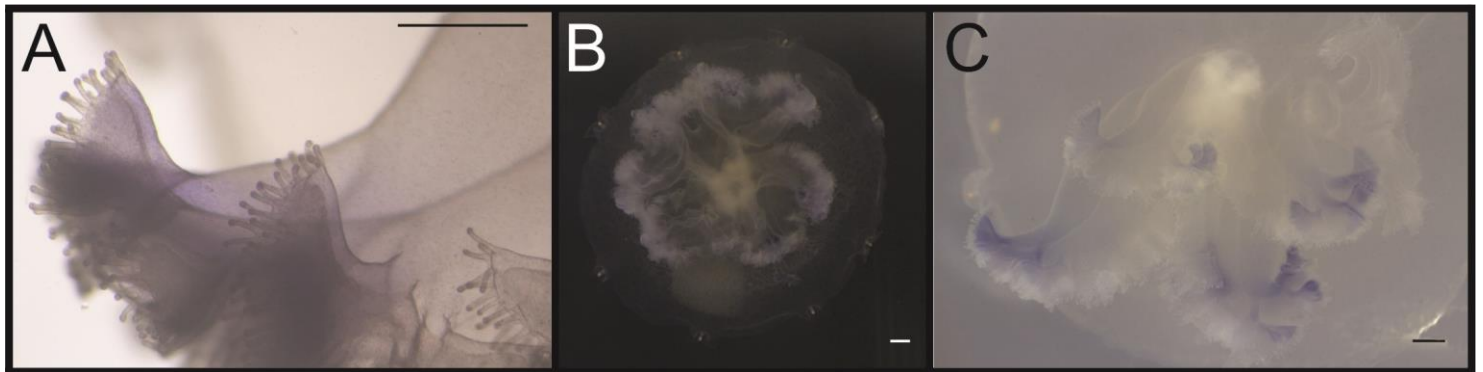
#### Umbrela

Éfiras recém liberadas com 1,91-2,88mm de diâmetro. Éfiras possuíam 8 ou 6 lobos ropaliare, com espaços entre eles. Cada lobo com dois lóbulos e um ropálio (Fig. 9A). Medusas jovens mantiveram o número de lobos ropaliare, mas os espaços entre eles foram preenchidos por tecido (lóbulos velaes) (Fig. 9H). A redução desses espaços e o desenvolvimento umbrelar pode ser observado na figura 9. Nas medusas jovens os lóbulos velaes eram não diferenciados. No dia da liberação, a porcentagem de tecido umbrelar (BC%) medida foi de 63,61-76,15% (1,91-2,88mm de diâmetro e 1,61-3,9mm<sup>2</sup> de área umbrelar) (Fig. 9A). Após 5 dias até o 30º. dia, BC% variou de 63,40 a 80,02% (2,38-14,38 mm de diâmetro e 1,36-97.75mm<sup>2</sup> de área umbrelar) (Figs. 9B-F e 12A-C). No 20º dia, a umbrela das medusas começou a tornar-se côncava (Fig. 9E). A partir do 35º dia, a maioria das medusas atingiu uma BC% de 100%. Porém, com 35 dias, todas as medusas estavam em condição fisiológica precária e diminuíram de tamanho (6,31-13,15mm de diâmetro e 20,24-83,63mm<sup>2</sup> de área umbrelar). As medusas maiores, entre 40-50 dias, atingiram 14,65 a 19,11mm de diâmetro e 14,70-247,04mm<sup>2</sup> de área de umbrelar (Fig. 9G). A medusa com aproximadamente 60 dias de idade atingiu 25,97mm de diâmetro e 529,47 mm<sup>2</sup> de área umbrelar (Fig. 9H).





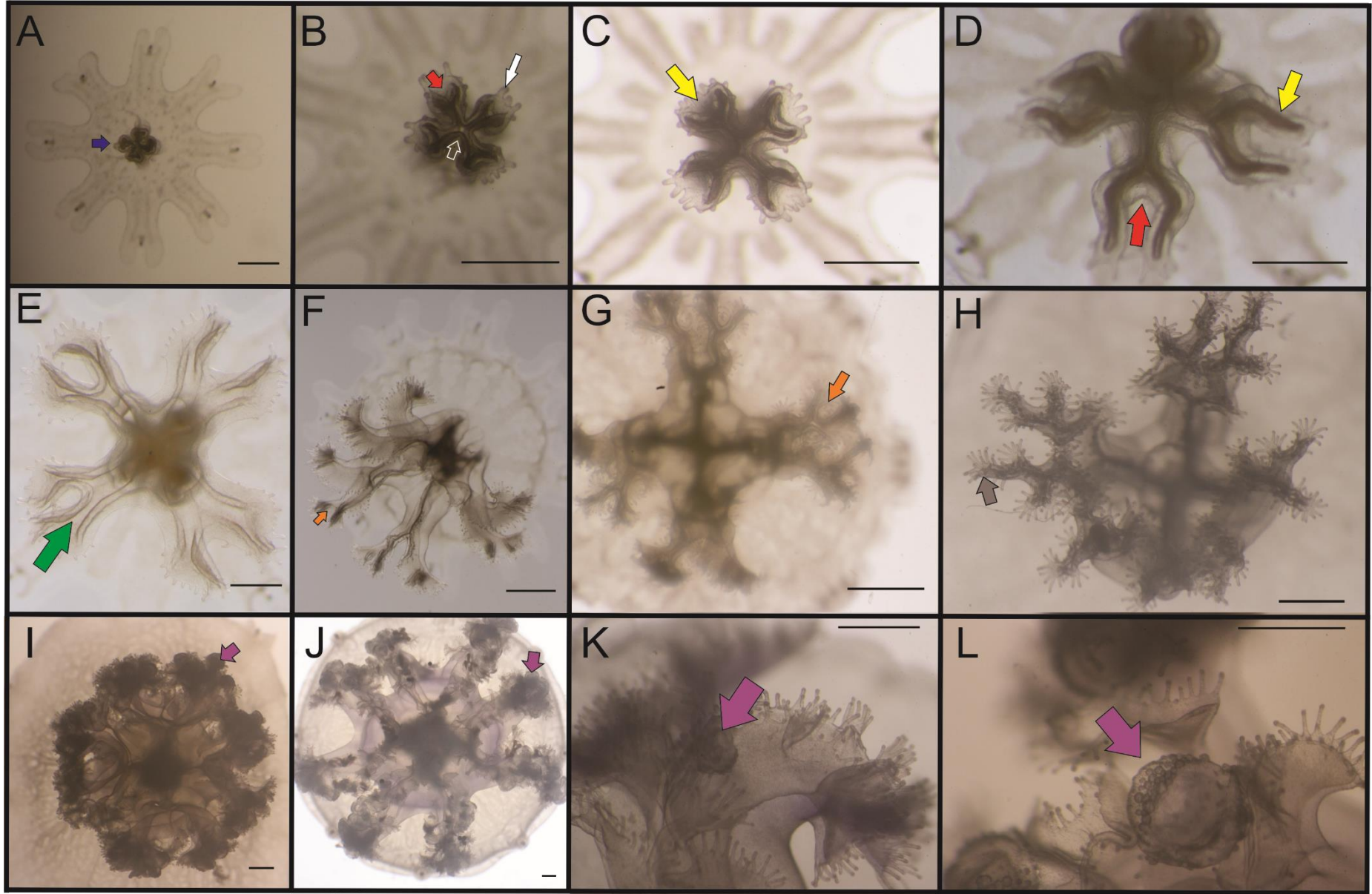
**Figura 9.** Desenvolvimento umbrelar *Cotylorhiza tuberculata*. (A) Éfira recém liberada. (B) Éfira com 5 dias de idade. (C) Medusa com 10 dias de idade. (D) Medusa com 15 dias de idade. (E) Medusa com 20 dias de idade. (F) Medusa com 30 dias de idade. (G) Medusa com 40-45 dias de idade. (H) Medusa com 60 dias de idade. Setas= lóbulos velares. Escala: 1mm.



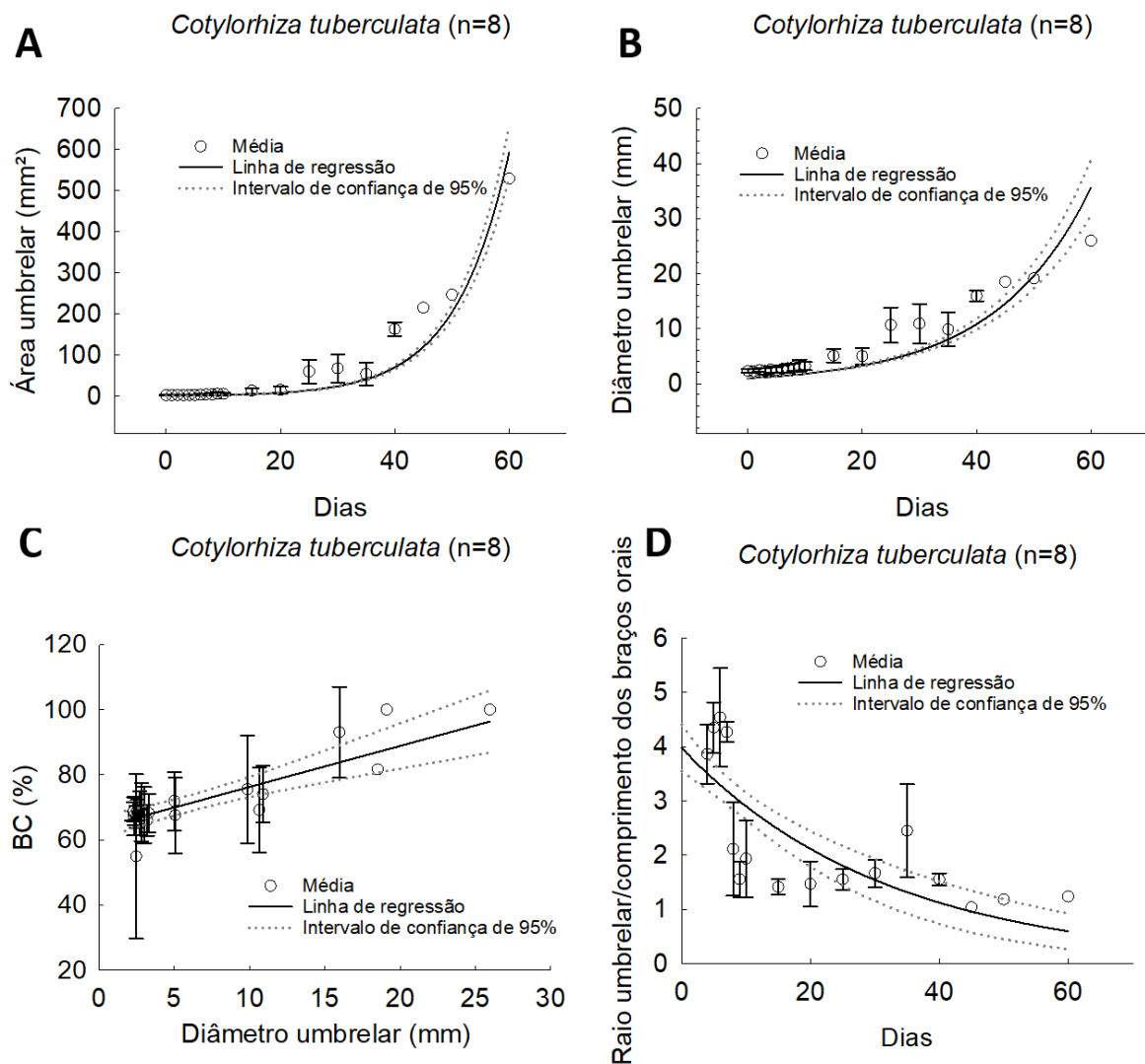
**Figura 10.** Coloração dos braços orais de *Cotylorhiza tuberculata*. (A-C) Medusas com 40-45 dias de idade. Escala: 1mm.

### Desenvolvimento da boca da éfira em braços orais

As éfiras possuíam boca cruciforme com 4 lábios (Fig. 11A). Em geral, durante o desenvolvimento, a razão R/O diminuiu à medida que as medusas se desenvolveram (Fig. 12D). No primeiro dia após a liberação já era possível notar a presença de *digitata*, o espessamento dos lábios, o início da constrição longitudinal e o início da primeira bifurcação, constrição que origina os oito braços orais (Fig. 11B). Com 4 dias, a boca estava dividida em quatro braços orais com mobilidade (Fig. 11C). A relação R/O foi de 4,39-3,30 e a média de comprimento dos braços orais foi de 0,27-0,43mm. Com 8 dias, a boca já estava dividida em oito braços orais (Figura 11D). Com 9 dias, os oito braços estavam maiores (Fig. 11E). No 15º dia, os oito braços orais estavam maiores e com o início da segunda bifurcação. A primeira bifurcação e o sulco oral estavam mais desenvolvidos, e além dos *digitata* estarem cada vez maiores, estes também estavam presentes ao longo de todo o braço e não apenas nas extremidades (Fig. 11F). Vinte dias após a liberação da éfira os oito braços orais estavam com a segunda bifurcação avançada (Figura 11G). Vinte e cinco dias após a liberação, os oito braços orais apresentavam de dois a três ramos cada, *i.e.*, dobras laterais (termo retirado de Nagata *et al.* 2016) (Figura 11H). Entre 40-50 dias, as medusas possuíam oito braços orais robustos, inúmeros *digitata* e vesículas (apêndices orais) (Fig. 11I, K). A medusa com aproximadamente 60 dias tinha braços orais maiores, com muitos *digitata*, dobras laterais e vesículas (Fig. 11J, L). A relação R/O foi de 1,23 e a média de comprimento dos braços orais foi de 10,51mm.



**Figura 11.** Desenvolvimento dos braços orais em *Cotylorhiza tuberculata*. **(A)** Éfira recém liberada, com boca cruciforme com quatro lábios orais (seta azul). **(B)** éfira com 1 dia com boca com início da primeira bifurcação do braço oral (seta vermelha), constrição longitudinal (seta transparente) e *digitata* (seta branca). **(C)** Éfira com 4 dias de idade com quatro braços orais (seta amarela). **(D)** Éfira com 8 dias de idade com primeira bifurcação em um estágio mais avançado (seta vermelha) e oito braços orais (seta amarela). **(E)** Éfira com 9 dias de idade com sulco do braço oral (seta verde). **(F)** Medusa com 15 de dias de idade com oito braços orais com segunda bifurcação (seta laranja). **(G)** Medusa com 20 dias de idade, com oito braços orais e com segunda bifurcação em um estágio mais avançado (seta laranja). **(H)** Medusas com 25 dias, com oito braços orais com dobras laterais (seta marrom). **(I)** Medusas com 40-50 dias com oito braços orais bem desenvolvidos e vesículas (seta roxa). **(J)** Medusas com 60 dias com braços orais com grandes vesículas (seta roxa). **(K)** Vesículas nas medusas com 45 dias e **(L)** 60 dias de idade. Escala: A-E: 0.5mm, F-L: 1mm.



**Figura 12.** Variáveis morfométricas durante o desenvolvimento de *Cotylorhiza tuberculata* **(A)** Média ( $\pm$  desvio padrão) da área umbrelar durante os primeiros 60 dias depois de liberada **(B)** Média ( $\pm$  desvio padrão) do diâmetro umbrelar durante os primeiros 60 dias depois de liberada **(C)** Média ( $\pm$  desvio padrão) de BC% e diâmetro umbrelar. **(D)** Média ( $\pm$  desvio padrão) da razão R/O e diâmetro umbrelar. Linhas pontilhadas: intervalos de confiança, IC, de 95% para as regressões. As equações das regressões ( $\pm$ IC de 95% entre parênteses) são: **(A)** Área umbrelar= $\exp[0,106(\pm 0,0009) \times \text{Dias}]$  ( $r^2=0,83$ ,  $p<0,0001$ ), **(B)** Diâmetro umbrelar =  $\exp[0,059(\pm 0,0012) \times \text{Dias}]$  ( $r^2=0,64$ ,  $p<0,0001$ ), **(C)** BC% =  $63,99(\pm 1,81) + 1,26(\pm 0,2299) \times \text{Diâmetro umbrelar}$  ( $r^2=0,30$ ,  $p<0,0001$ ) e **(D)** R/O= $3,97(\pm 0,23) \times \exp[-0,03(\pm 0,0051) \times \text{Dias}]$  ( $r^2=0,4055$ ,  $p<0,001$ ).

### ***Mastigias papua***

#### Coloração

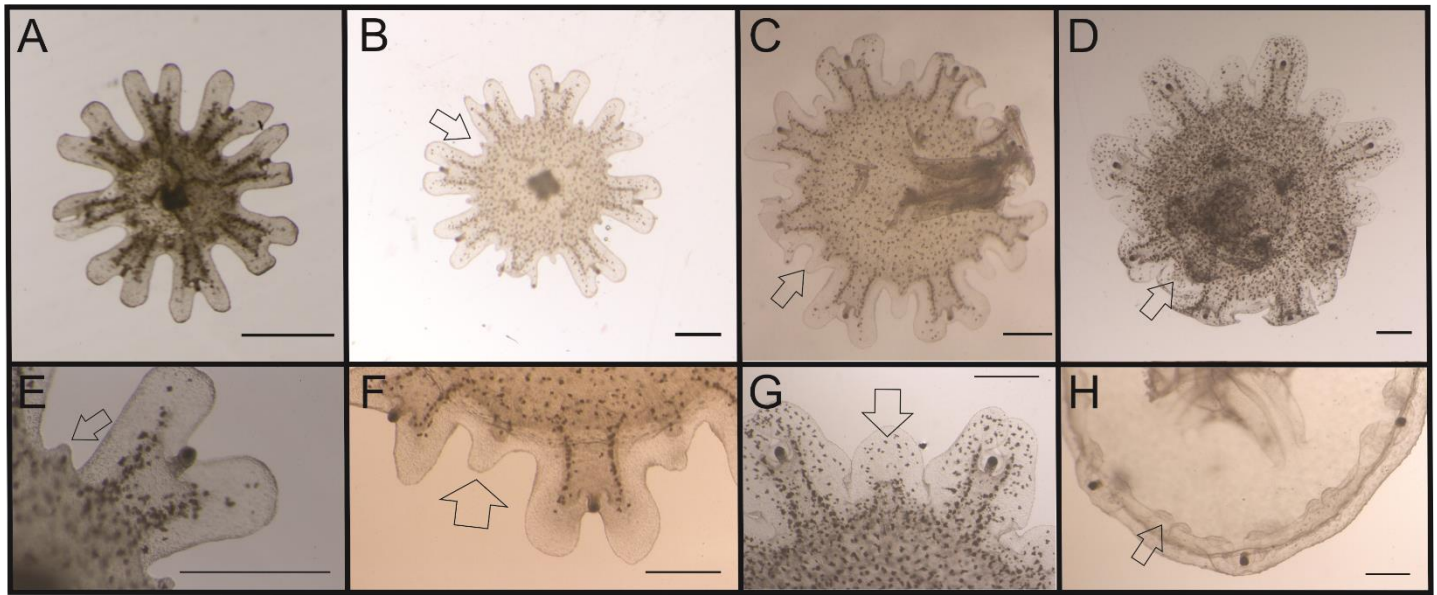
As éfiras de *M. papua* eram marrons claras com pontos marrons escuros distribuídos na exumbrela (zooxantelas) (Fig. 13). Porção central do disco umbrelar mais escura que a margem e lóbulos; essa diferença diminuiu durante o desenvolvimento da medusa (Fig. 13H).

#### Umbrela

Éfiras recém liberadas tinham 1,8 a 2,42mm de diâmetro e geralmente possuíam oito lobos ropaliareos – cada lobo com dois lóbulos e um ropálio (Fig. 13A). 5 dias após a liberação da éfira, surgiram, entre os lobos ropaliareos, primórdios de lóbulos velares (um lóbulo velar por octante), semelhante aos ropaliareos (Fig. 13B e E). No entanto, uma das maiores medusas (10,58mm de diâmetro) tinha dois lóbulos velares por octante (Fig. 13H). Nas medusas jovens, os lóbulos velares eram diferenciados.

Entre 9-10 dias, os lóbulos velares já estavam desenvolvidos (Fig. 13C e F). Após 20 dias, os lóbulos velares já estavam mais desenvolvidos e a umbrela tornou-se côncava (Fig. 13D e G). As maiores medusas (com 35 dias) atingiram de 10,49-13,49mm de diâmetro e área umbrelar de 70,47-99,06mm<sup>2</sup> (Fig.15A-B). A medusa jovem com 10,58mm de diâmetro, tinha os espaços inter-lobares completamente preenchidos (*i.e.*, BC% 100%) e lóbulos velares com o mesmo tamanho que dos ropaliareos (Fig. 13H e 15C).



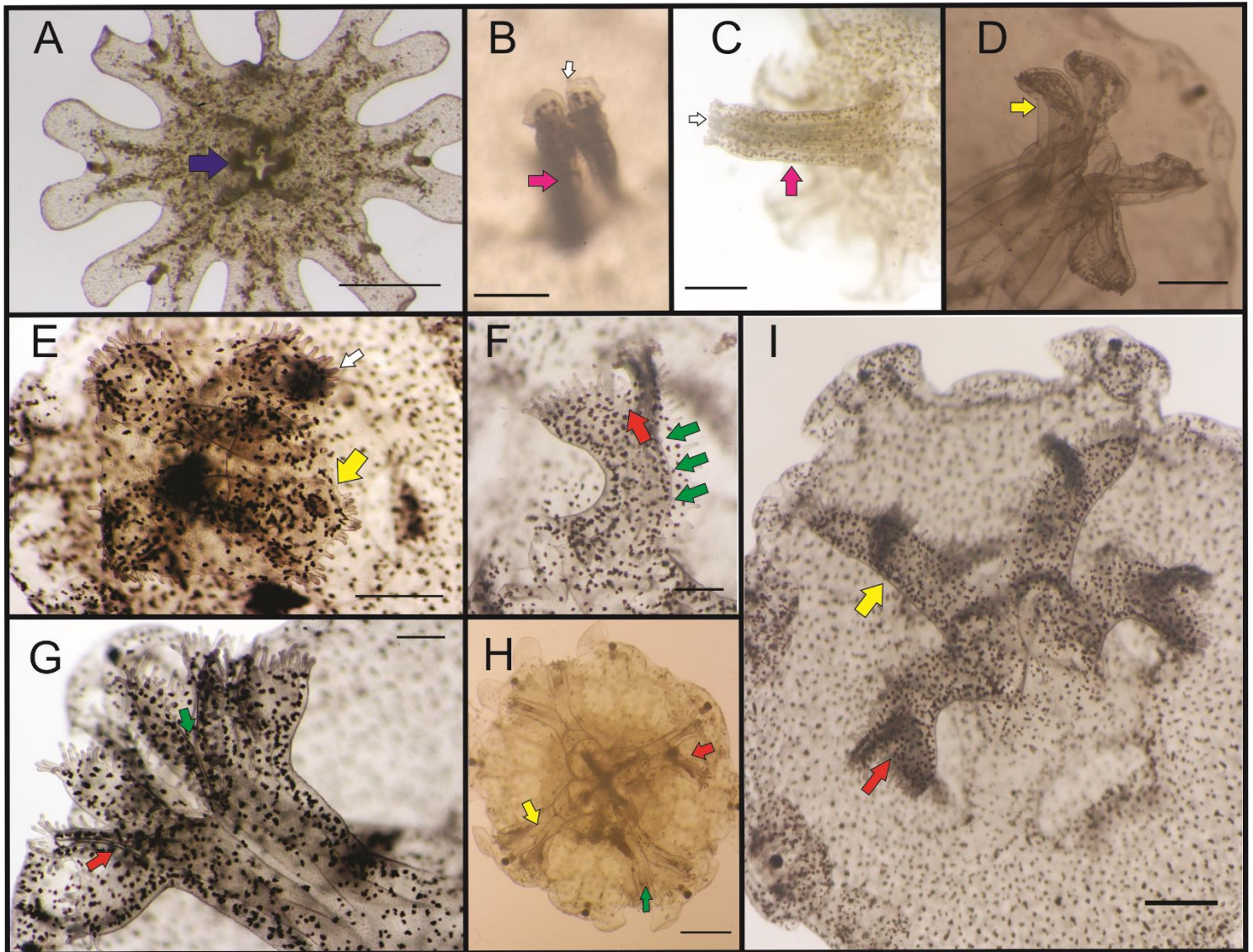


**Figura 13.** Desenvolvimento umbrelar de *Mastigias papua*. **(A)** Éfira recém liberada. **(B)** Éfira com 5 dias de idade. **(C)** Éfira com 9 dias de idade. **(D)** Medusa com 25 dias de idade. Lóbulos em detalhe: **(E)** Éfira com 5 dias de idade. **(F)** Éfira com 10 dias de idade. **(G)** Medusas com 25 dias de idade. **(H)** Medusa com 10mm de diâmetro. Setas=lóbulos velares. Escala: 1mm.

#### Desenvolvimento da boca da éfira em braços orais

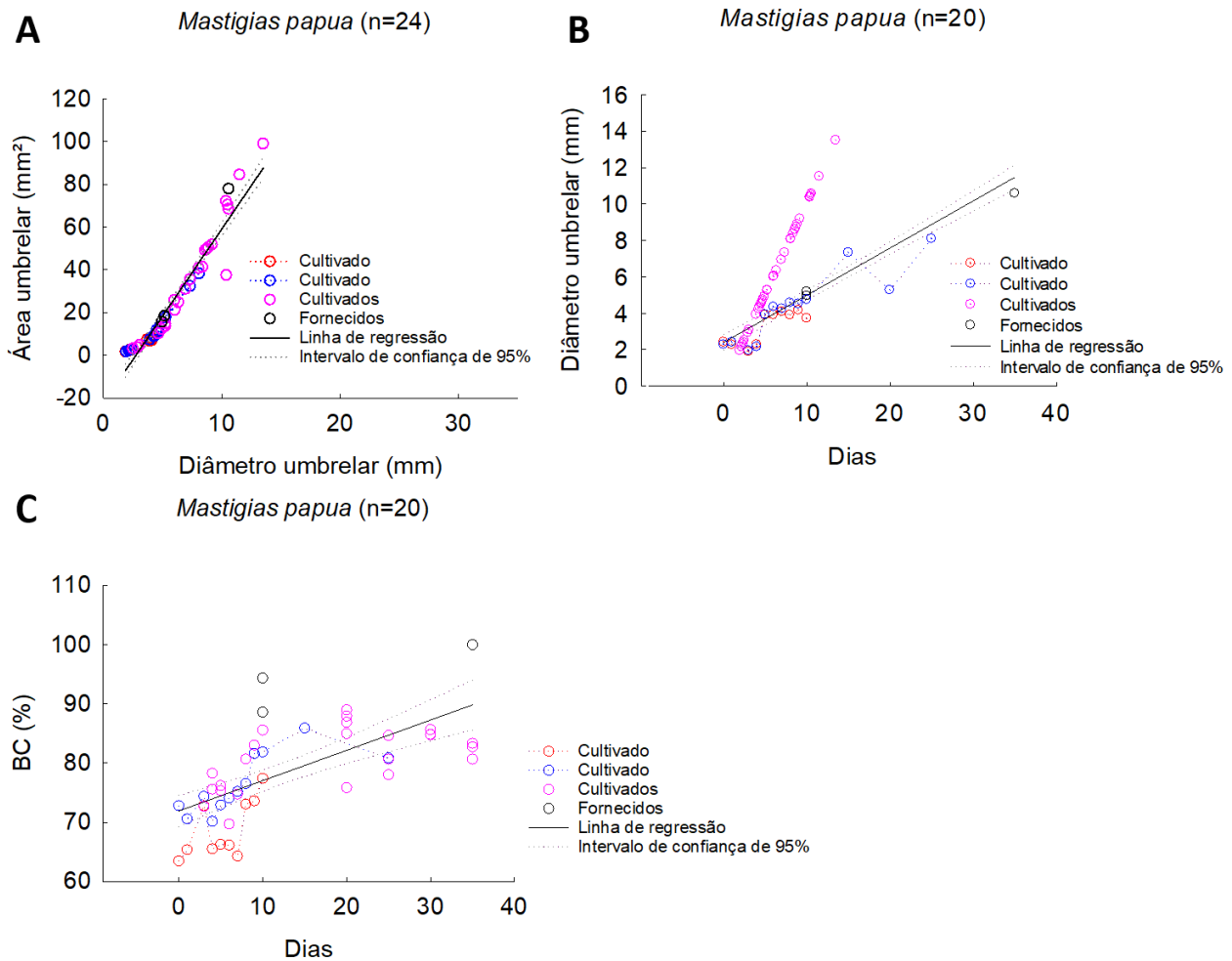
Éfira com boca cruciforme com quatro lábios (Fig. 14A). Não houve correlação significativa entre a área umbrelar e a relação R/O durante o desenvolvimento ( $r^2 < 0,4$ ,  $p > 0,05$ ), portanto, nenhum gráfico é apresentado. Oito dias após a liberação, o manúbrio estava alongado, e pequenas projeções apareceram nos lábios (primórdios dos *digitata*) (Fig. 14B). De 10-20 dias, o manúbrio estava mais longo e com poucos *digitata*, que aumentaram continuamente em número (Fig. 14C). As medusas fornecidas com 4,09-7,9mm de diâmetro, diferentemente dos exemplares cultivados, já apresentavam quatro braços orais. A medusa com 6,8mm de diâmetro tinha sulco do braço oral e início da primeira bifurcação, porém os braços ainda estavam conectados (Fig. 14H). A relação R/O foi de 1,47 e média de comprimento dos braços orais foi de 2,33mm. Em 25 dias, a boca estava dividida em quatro pequenos braços orais (Fig. 14E). A relação R/O foi de 2,8-1,52 e média de comprimento dos braços orais foi de 1,5-2,65mm. Em 30 dias, os quatro braços orais estavam com início da primeira bifurcação e com o sulco dos braços orais (Fig. 14G). A relação R/O foi de 1,53-1,14 e a média de comprimento dos braços orais foi de 3,37-4,26mm. No 35º. dia, a medusa jovem ainda possuía apenas quatro

braços orais, mas com um maior número de *digitata* e primeira bifurcação mais avançada (Fig. 14F e I). A relação R/O foi de 1,88-1,06 e média de comprimento dos braços orais foi de 3,5-4,9mm. A medusa fornecida, com 9,31mm de diâmetro tinha apenas quatro braços orais (Fig. 14D). A relação R/O foi de 1,88-1,06 e média de comprimento dos braços orais foi de 3,5-4,9mm.



**Figura 14.** Desenvolvimento dos braços orais de *Mastigias papua*. (A) Éfira recém liberada com boca cruciforme com quatro lábios (seta azul). (B) Éfira com 8 dias de vida com longo manúbrio (seta rosa) e primórdio de *digitata* (seta branca). (C) Éfira com 20 dias de idade com longo manúbrio (seta rosa) e *digitata* (seta branca). (D) Medusa com 9,31mm de diâmetro umbrelar com quatro braços orais (seta amarela) (indivíduo fornecido, mantido em 28°C). (E) Medusa com 25 dias de idade com quatro braços orais (seta amarela) com *digitata* (seta branca). (F) Braço oral da medusa com 35 dias em detalhe, com sulco do braço oral (seta verde) e primeira bifurcação (seta vermelha). (G) Medusa com 30 dias de idade com quatro braços orais com início da primeira bifurcação

(seta vermelha) e sulco dos braços orais (seta verde). **(H)** Medusa com 6,86mm de diâmetro com 4 braços orais (seta amarela) com primeira bifurcação em um estágio inicial (seta vermelha) (indivíduo fornecido, mantido em 28°C). **(I)** Medusa com 35 dias de idade com quatro grandes braços orais (seta amarela) e primeira bifurcação ainda não avançada (seta vermelha). Escala: A-B = 0,5mm, C-I = 1mm



**Figura 15.** **(A)** Área umbrelar, **(B)** Diâmetro umbrelar e **(C)** BC% de *Mastigias papua*. As diferentes cores representam os diferentes tipos de indivíduos: cultivados (azul e vermelho com pontilhados são indivíduos cultivados individualmente. Na cor rosa temos dados de vários indivíduos que foram cultivados juntos no mesmo frasco) e fornecidos. Linhas pontilhadas: intervalos de confiança, IC, de 95% para as regressões. As equações das regressões ( $\pm$ IC de 95% entre parênteses) são: **(A)** Área umbrelar=  $-22,57(\pm 2,01) + 8,15(\pm 0,30) \times \text{Dias}$  ( $r^2=0,93$ ,  $p<0,0001$ ), **(B)** Diâmetro umbrelar=  $2,40(\pm 0,21) + 0,25(\pm 0,01) \times \text{Dias}$  ( $r^2=0,87$ ,  $p<0,0001$ ) e **(C)** BC%=  $71,85(\pm 1,23) + 0,48(\pm 0,07) \times \text{Dias}$  ( $r^2=0,43$ ,  $p<0,0001$ ).



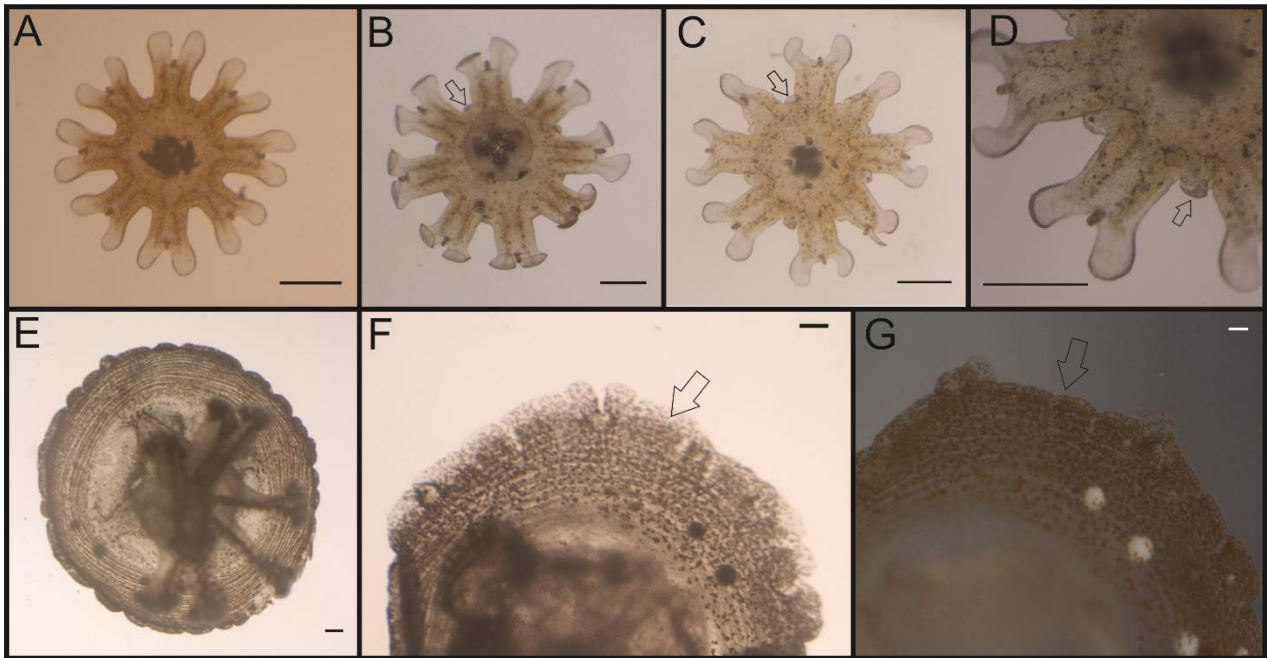
## *Phyllorhiza punctata*

### Coloração

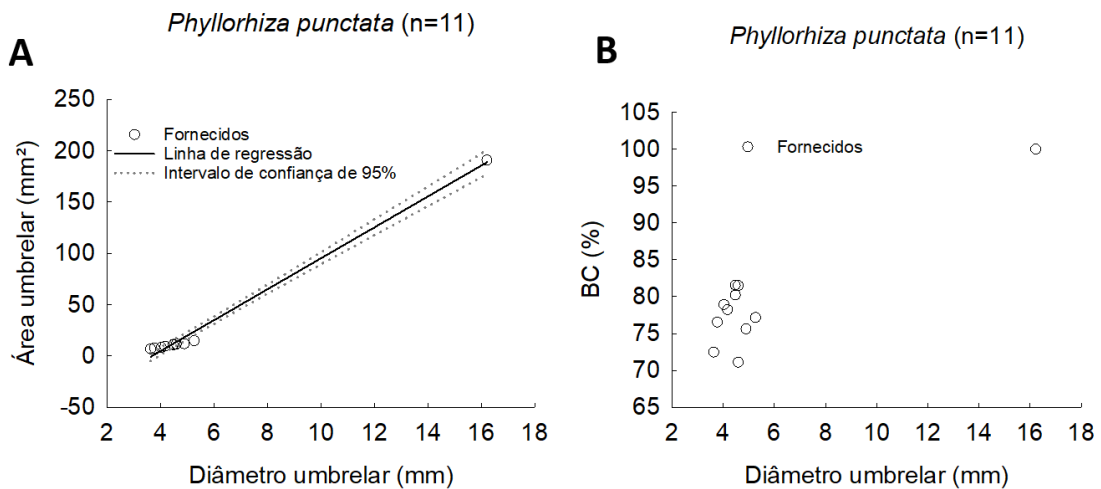
Éfiras de coloração laranja à amarronzada com lóbulos transparentes. Adultos laranja escuro, com pontos brancos em alguns locais da umbrela e ao longo das extremidades dos braços orais. Parte mais periférica da umbrela com bandas de musculatura circulares, formada por vários pontos laranja muito próximos uns dos outros, que se alternam com bandas sem cor. Região central da umbrela, próxima aos braços orais, transparente ou incolor, apenas com manchas laranjas (Fig. 16).

### Umbrela

Éfiras com umbrela plana e recortada com espaços entre os lobos (Fig. 16A). A redução desses espaços ao longo dos dias pode ser observada nas Figs. 16 e 17B. Todas as éfiras tinham 8 lobos ropaliares, com dois lóbulos e um ropálio. Os diâmetros e áreas das menores éfiras (aproximadamente 15-25 dias) variaram entre 3,62mm-4,89mm e 6,88mm<sup>2</sup>-11,76mm<sup>2</sup>, respectivamente (Fig. 17A). BC% variou de 72,46-81,55% (Fig. 17B). A maior éfira, com aproximadamente 30 dias, tinha 5,26mm de diâmetro, 14,90mm<sup>2</sup> de área umbrelar e 77,17% de BC%. Nas éfiras com 4,58-5,26mm de diâmetro umbrelar e 10,47-14,9mm<sup>2</sup> de área, começaram a aparecer os primórdios de lóbulos velares semelhantes aos lóbulos ropaliares (Fig. 16B-D). A medusa jovem, com cerca de 60 dias de idade, tinha 16,22mm de diâmetro, BC=100% e com todos os lóbulos (não diferenciados) já totalmente formados (Fig. 16E-G).



**Figura 16.** Desenvolvimento umbrelar de *Phyllorhiza punctata*. (A) Éfira recém liberada. (B) Primórdio de lóbulos velares. (C) Éfira com lóbulos velares em um estágio mais avançado. (D) Lóbulos em detalhe. (E-G) Medusa com lóbulos totalmente formados. Setas= lóbulos velares. Escala: 1mm.

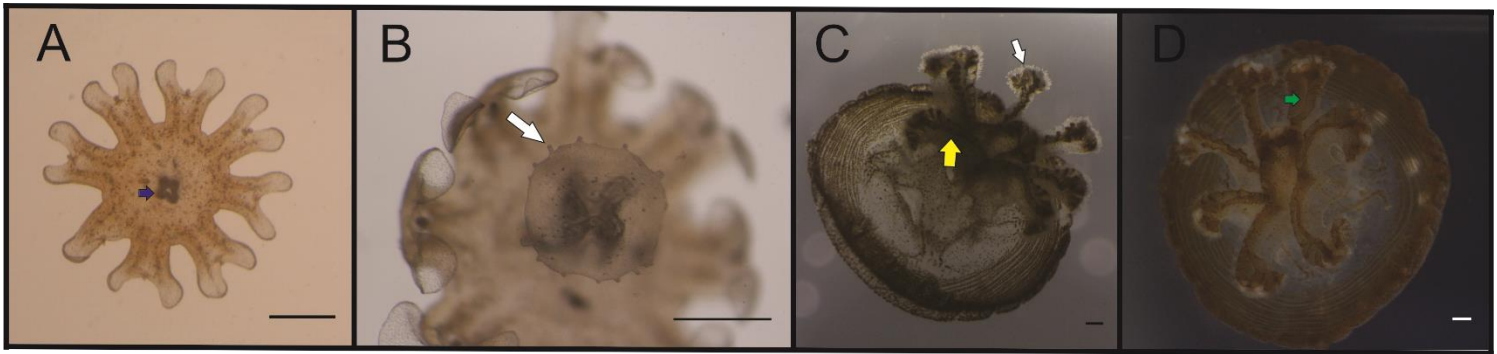


**Figura 17.** (A) Área e (B) BC% umbrelar de *Phyllorhiza punctata*. Somente indivíduos fornecidos. Linhas pontilhadas: intervalos de confiança, IC, de 95% para as regressões. As equações das regressões ( $\pm$ IC de 95% entre parênteses) são: (A) Área umbrelar =  $-55,35(\pm 2,98) + 15,05(\pm 0,46) \times$  Diâmetro umbrelar ( $r^2=0,99$ ,  $p<0,0001$ ).

#### Desenvolvimento da boca da éfira em braços orais

Éfiras recém liberadas com boca cruciforme com quatro lábios (Fig. 18A). Éfiras com aproximadamente 25 dias ainda não tinham braços orais, porém possuíam pequenos *digitata* na boca (Fig. 18B). Somente a medusa jovem tinha braços orais (Fig. 18C-D).

Oito braços orais grandes em forma de J com vários *digitata*. O comprimento médio dos braços foi de 6,10mm e a razão R/O foi de 1,32.



**Figura 18.** Desenvolvimento dos braços orais em *Phyllorhiza punctata*. (A) Éfira recém liberada com boca cruciforme e quatro lábios (seta azul). (B) Éfira com primórdio de *digitata* (seta branca). (C-D) Medusa com oito braços orais (seta amarela). Seta verde= sulco do braço oral. Escala: 1mm.

### ***Cassiopea* sp.**

#### Coloração

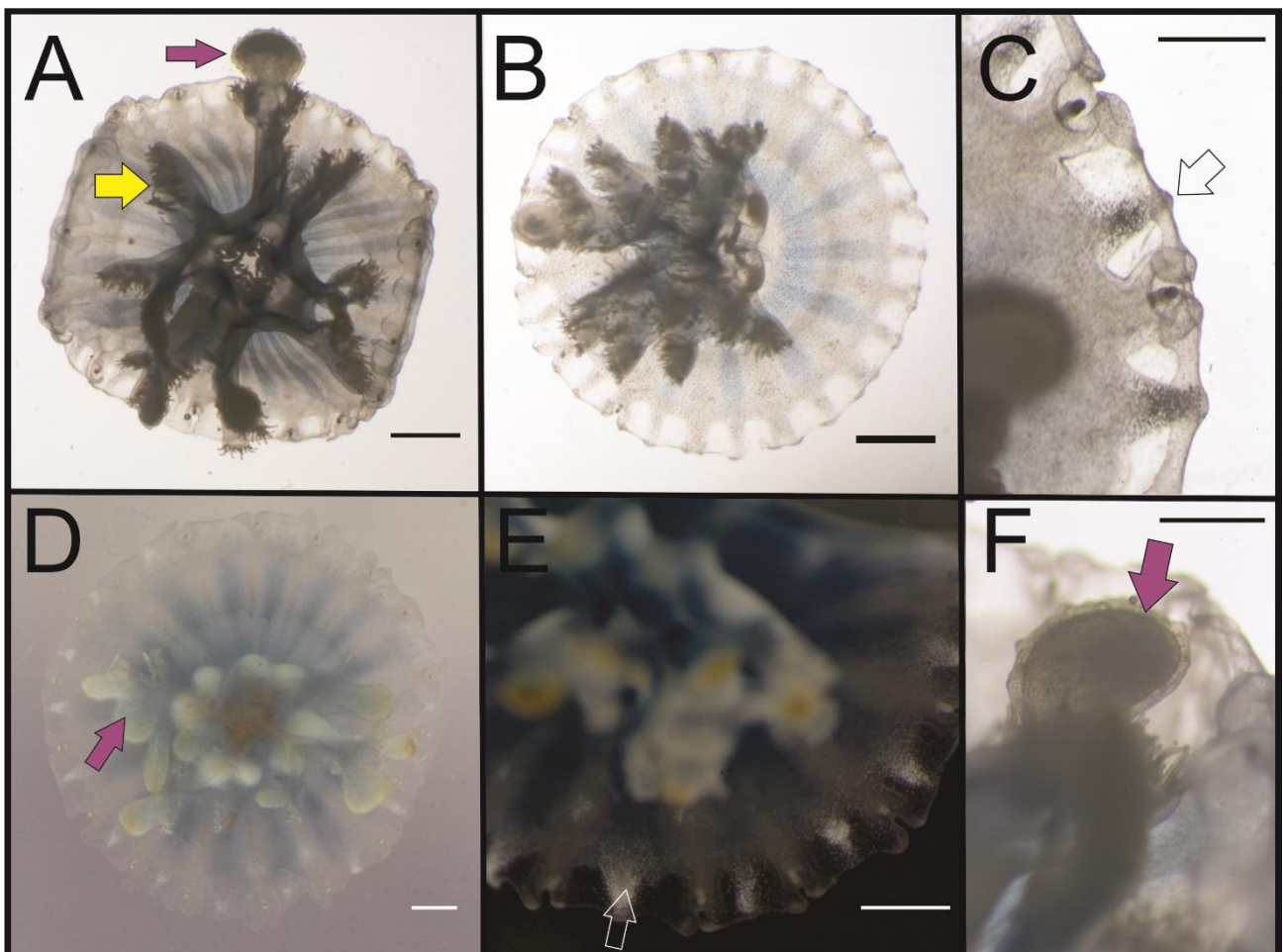
Éfiras e adultos com o mesmo padrão de coloração: umbrela com faixas alternadas esverdeadas/amareladas e azuis. Braços orais azulados com extremidades esverdeadas/amareladas (Fig. 19D-E).

#### Umbrela

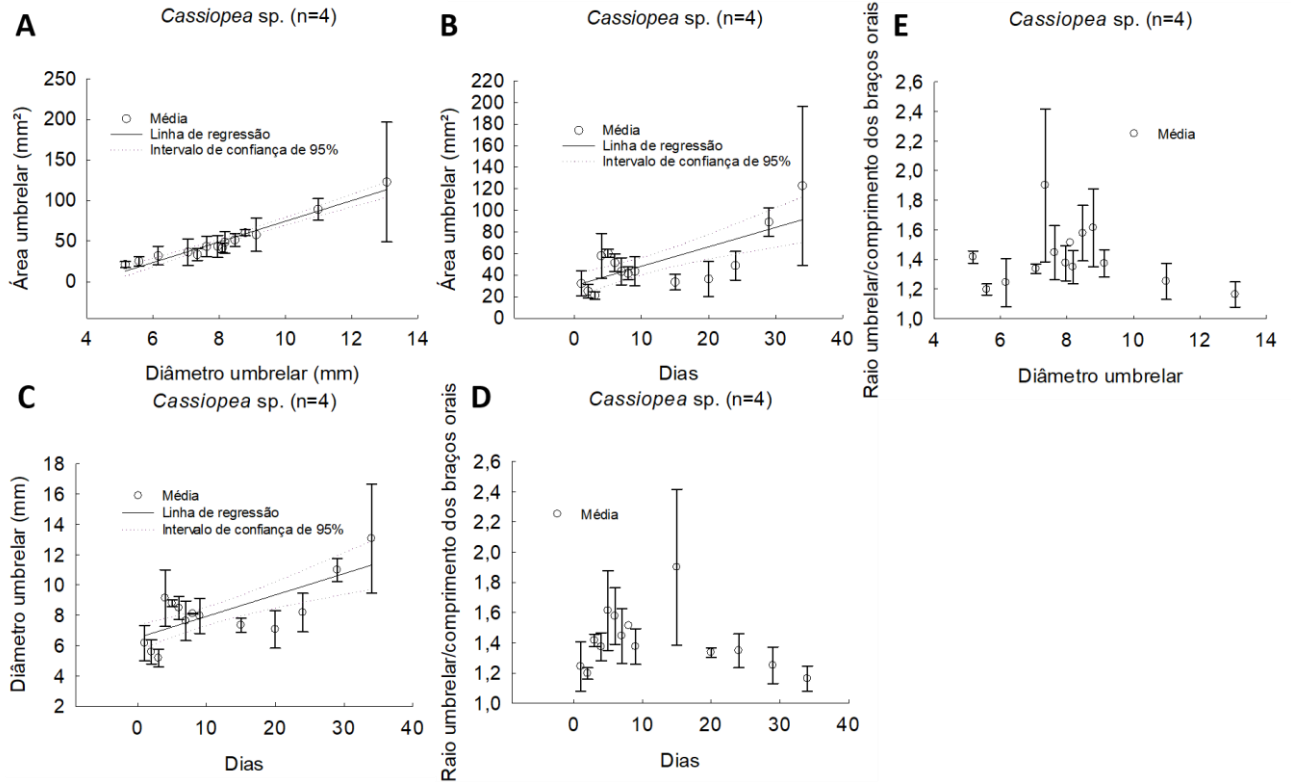
Éfiras e medusas jovens com umbrela plana e sem espaços inter-lobares (*i.e.* BC% 100%) (Fig. 19). Cada lobo ropaliar com dois lóbulos (Fig. 19C), porém o número de ropálios (18, 18, 5 e 10) e lobos ropaliares (18, 18, 14 e 12) não eram os mesmos nos quatro indivíduos analisados. Medusas com um lóbulo velar entre dois lobos ropaliares (Fig. 19C e E). Lóbulos velares diferenciados. No primeiro dia de observação, as éfiras fornecidas pelo EA estavam aproximadamente com 7 dias de idade, tinham de 5,20 a 7,77mm de diâmetro e 21,035 a 48, 25mm<sup>2</sup> de área umbrelar. Ao final do experimento, a maior medusa estava com 15,62mm de diâmetro e 174,93mm<sup>2</sup> de área de umbrelar.

### Desenvolvimento da boca da éfira em braços orais

No primeiro dia de observação, todas as éfiras (com aproximadamente 7 dias) já possuíam 8 grandes braços orais com numerosos *digitata* e apêndices arredondados (vesículas) (Fig. 19A-B e F). O padrão da razão R/O durante o experimento não foi claro ( $r^2 < 0,4$ ,  $p > 0,05$ ) (Fig. 20D-E). No primeiro dia, a razão R/O foi 1,39, 1,05, 1,16 e 1,36 (seguindo a ordem das medidas umbrelares) e a média de comprimento dos braços orais foi de 1,85, 2,55, 2,70 e 2,85mm, respectivamente. No último dia, apenas o segundo e terceiro indivíduo, citados acima, foram fotografados, já que os outros dois não estavam em boas condições. A relação R/O foi de 1,22 e 1,10 e a média de comprimento dos braços orais foi de 4,30 e 7,08 mm. R/O não diminuiu ao longo do desenvolvimento (Fig. 20D-E). Porém, a partir de próximo de 9mm de diâmetro R/O tendeu a diminuir. Isso provavelmente se deve ao fato de que entre o 5º e 10º dia de experimento as medusas não estavam em boas condições, e tinham regredido seu desenvolvimento. No entanto, após alguns dias elas voltaram a se desenvolver normalmente, e por isso, observamos uma redução de R/O após o 10º dia de experimento (Fig. 20D-E).



**Figura 19.** Desenvolvimento umbrelar e dos braços orais de *Cassiopea* sp.. (A-C e F) Éfiras com aproximadamente 7 dias de idade. (D) Medusa com 30 dias de idade. (E) Medusa com 21 dias de idade. Seta amarela=braços orais. Seta transparente=lóbulo velar. Seta roxa= vesículas. Escala: A-E = 1mm, F = 0,5mm.



**Figura 20.** (A) Média da área por diâmetro, (B) Média da área por dia, (C) Média de diâmetro por dias, (D) Média da razão raio/comprimento dos braços orais por dia e (E) Média da razão raio/comprimento dos braços orais por diâmetro de *Cassiopea* sp.. Linhas pontilhadas: intervalos de confiança, IC, de 95% para as regressões. As equações das regressões ( $\pm$ IC de 95% entre parênteses) são: (A) Diâmetro umbrelar= - 52,6897( $\pm$ 6,8741) + 12,7148( $\pm$ 0,8226) x Diâmetro umbrelar ( $r^2=0,9522$ ,  $p<0,0001$ ), (B) Área umbrelar=30,2787( $\pm$ 5,5564) + 1,7967( $\pm$ 0,3977) x Dias ( $r^2=0,3789$ ,  $p<0,0001$ ) e (C) Diâmetro umbrelar=6,5133( $\pm$ 0,4221) + 0,1414( $\pm$ 0,0302) x Dias ( $r^2=0,3956$ ,  $p<0,0001$ ).

### *Rhopilema esculentum*

#### Coloração

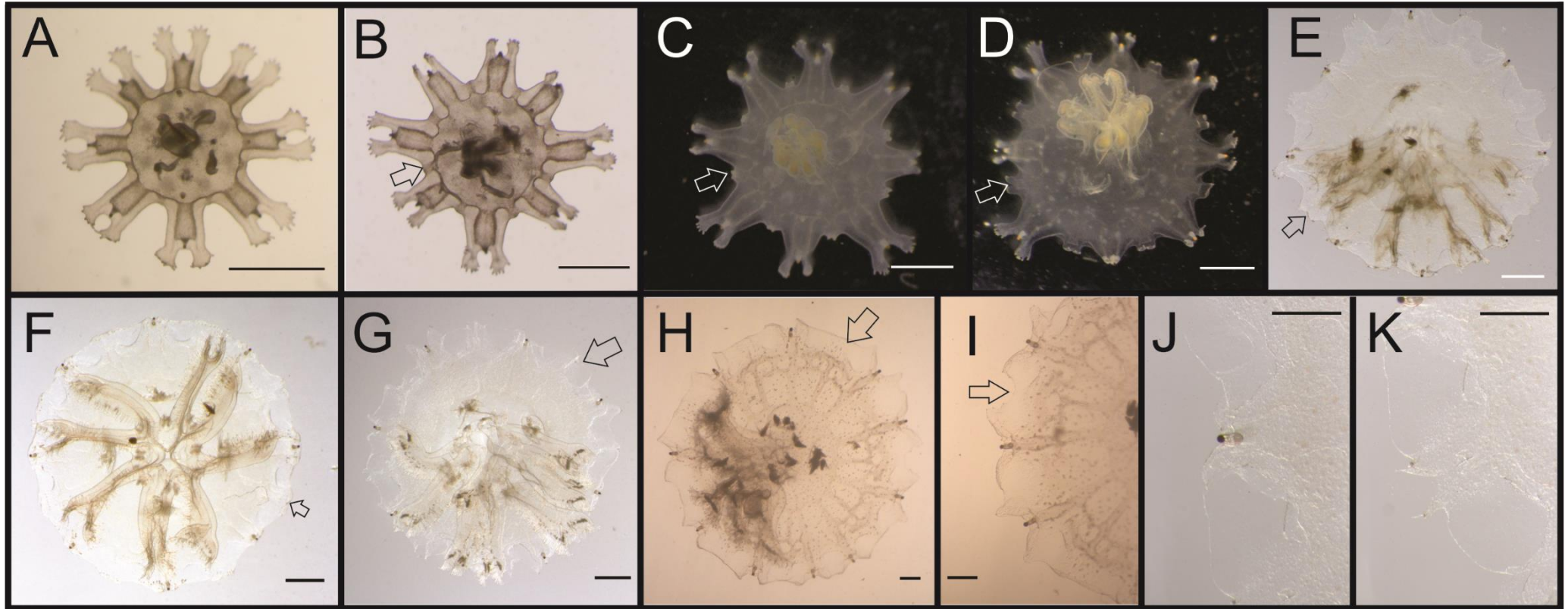
Éfiras marrom translúcido. Canais umbrelares e boca marrom escuro. Adultos marrom claros, com canais umbrelares mais escuros (Fig. 21).

#### Umbrela

Éfira recém liberada tinha 2,6mm de diâmetro. Éfiras em geral com oito lobos ropaliare, cada lobo com dois lóbulos e um ropálio (Fig. 21A). Lóbulos velaes surgiram semelhantes aos ropaliare. A redução dos espaços inter-lobare, pelo surgimento dos

velares, pode ser observada nas Figs 21 e 23C. Medusas jovens desenvolveram 16 lóbulos velares diferenciados (Fig. 21) e serrilhados (Fig. 21C). No dia da liberação da éfira, BC% era de 69,48%. Com 3 dias após a liberação, era possível notar um aumento da faixa de tecido entre os lobos ropaliareos (Fig. 21B). Em 5 dias, os pequenos lóbulos velares eram visíveis (Fig. 21C). Em 6 dias, os lóbulos velares estavam maiores (Fig. 21D). Em 9 dias, os lóbulos velares eram de tamanho semelhante aos ropaliareos, mas ainda havia espaço entre eles (Fig. 21E). Após 10 dias, BC% atingiu 100% (Fig. 21F). No 15º dia, a medusa estava bem desenvolvida, com 7,408mm de diâmetro e 38,30mm<sup>2</sup> de área umbrelar (Fig. 21G e J-K). A maior medusa, com cerca de 30 dias ou mais, tinha 13,46mm de diâmetro e 120,416mm<sup>2</sup> de área de umbrelar (Figs. 21J-K e 23A-B).



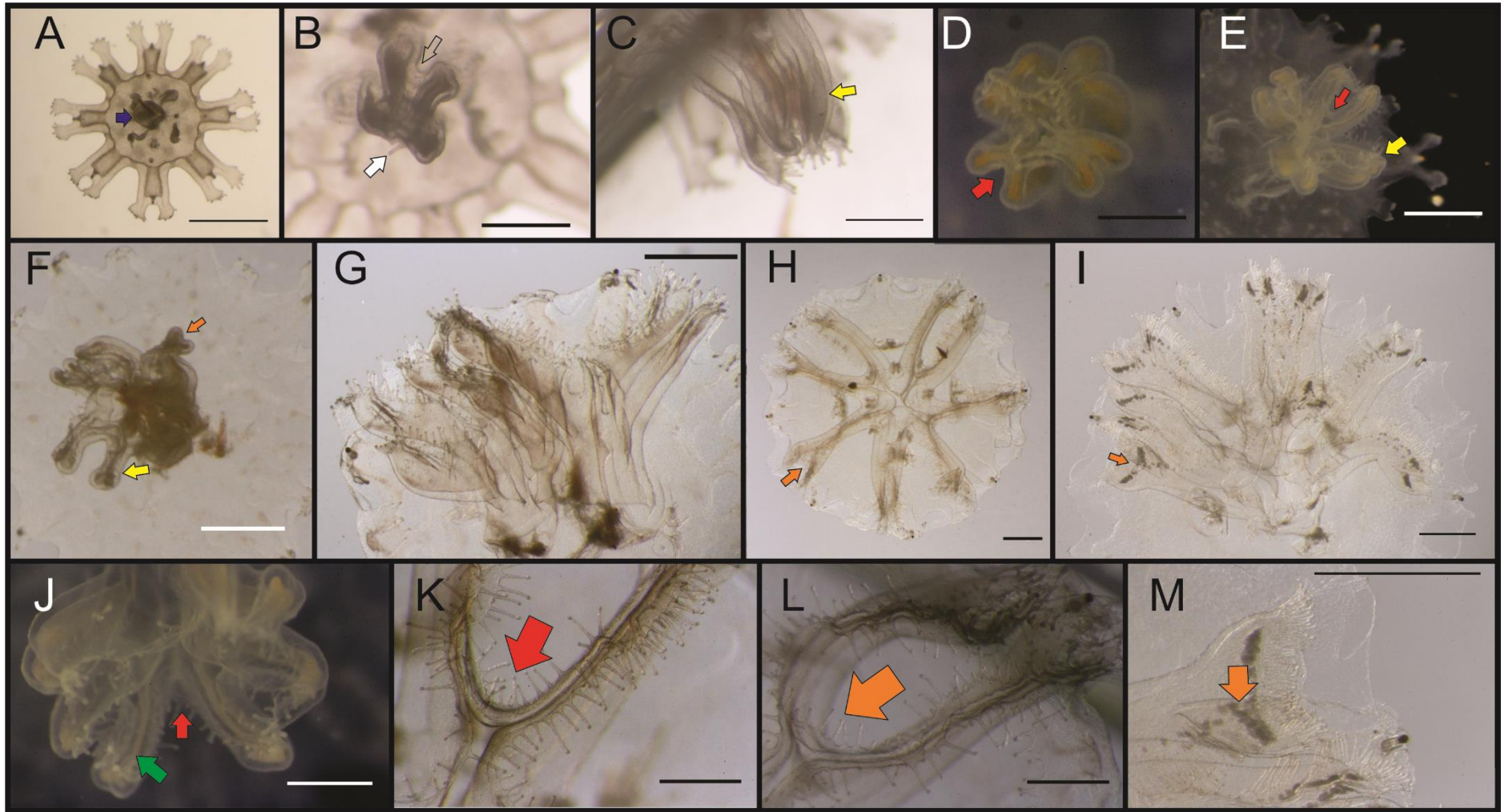


**Figura 21.** Desenvolvimento umbrelar de *Rhopilema esculentum*. (A) Éfira recém liberada. (B) Éfira com 3 dias de vida. (C) Éfira com 5 dias de vida. (D) Éfira com 6 dias de vida. (E) Medusa com 9 dias de vida. (F) Medusa com 10 dias de vida. (G) Medusa com 15 dias de vida. (H) Medusa com 25 dias de vida ou mais. Lóbulos em detalhe: (I) Medusa com 25 dias de vida. (J) e (K) Medusa com 15 dias. Setas=lóbulos velares. Escala: A-I = 1mm. J-K = 0,5mm.

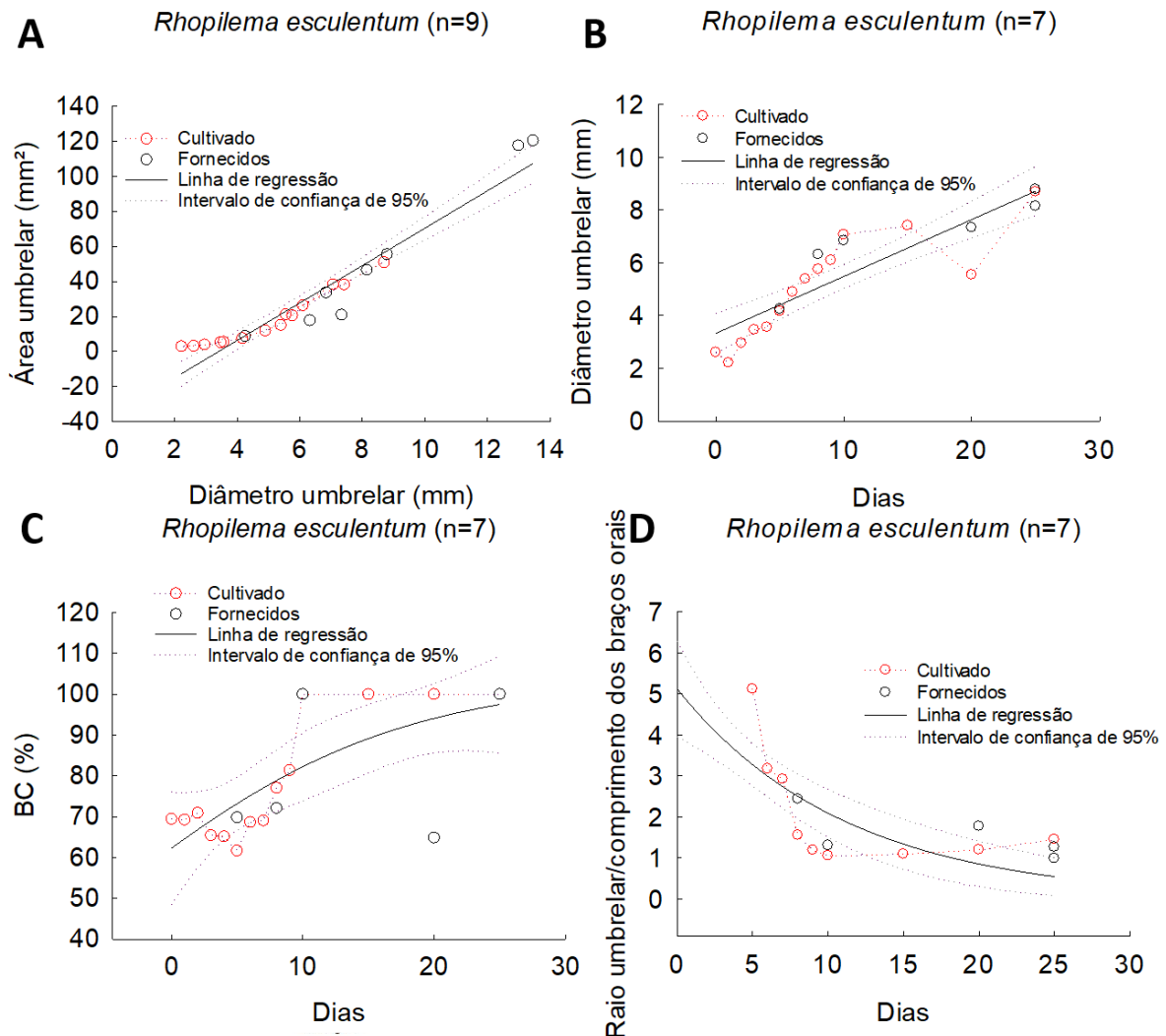
### Desenvolvimento da boca da éfira em braços orais

Éfiras recém liberadas com boca portando quatro lábios (Fig. 22A). Durante o desenvolvimento, a razão R/O diminuiu à medida que as medusas se desenvolveram (Fig. 23D). Em 3 dias, a boca estava começando a se contrair longitudinalmente em quatro pontos e já apresentava *digitata* (Fig. 22B). Com 4 dias, essa constrição estava mais pronunciada e a boca estava dividida em quatro pequenos braços orais e o número de *digitata* era maior (Fig. 22C) (relação R/O foi de 2,20 e média de comprimento dos braços orais de 0,80mm). Em 5 dias, era possível perceber o início da primeira bifurcação, constrição que dá origem aos oito braços orais (Fig. 22D). Em 6 dias, a éfira desenvolveu oito braços orais (Fig. 22E e J). Com 7 dias, os oito braços estavam com início da segunda bifurcação (Fig. 22F). Oito dias após a liberação, os oito braços orais eram maiores, com mais *digitata* e a segunda bifurcação mais pronunciada (Fig. 22G). Com 9-10 dias, os oito braços orais estavam maiores, com muitos *digitata* e com a segunda bifurcação completa (Fig. 22H e K-L). Após 15 dias, a medusa apresentava oito braços orais robustos com segunda bifurcação e numerosos *digitata* (Fig. 22I e M). Medusas maiores, entre 30-35 dias, tinham R/O de 1,72-1,5 e média de comprimento dos braços orais de 3,91-4,35mm.





**Figura 22.** Desenvolvimento dos braços orais de *Rhopilema esculentum*. **(A)** Éfira recém liberada com boca e quatro lábios (seta azul). **(B)** Éfira com 3 dias de vida com boca com *digitata* (seta branca). **(C)** Éfiras com 4 dias com quatro braços orais (seta amarela) e *digitata* (seta branca). **(D)** Éfira com 5 dias com primeira bifurcação do braço oral (seta vermelha). **(E)** Éfira com 6 dias com oito braços orais (seta amarela) e primeira bifurcação (seta vermelha). **(F)** Medusa com 7 dias com início da segunda bifurcação (seta laranja). **(G)** Medusa com 8 dias apresentando oito braços orais (seta amarela). **(H-I)** Medusas com 10 e 15 dias com grandes braços orais com segunda bifurcação (seta laranja). Braços orais em detalhe: **(J)** Braços orais com sulco do braço oral (seta verde) e primeira bifurcação (seta vermelha) (medusa com 6 dias de vida). **(K)** Primeira bifurcação do braço oral (seta vermelha) (medusa com 10 dias de vida). **(L)** Segunda bifurcação do braço oral (seta laranja) (medusa com 9 dias). **(M)** Segunda bifurcação do braço oral (seta laranja) (medusa com 15 dias de vida). Escala: B-D e J-L = 0,5mm; A, E-J e M = 1mm.



**Figura 23.** (A) Área umbrelar, (B) Diâmetro umbrelar (C) BC% e (D) Média da razão raio/comprimento dos braços orais por diâmetro de *Rhopilema esculentum*. A diferença de cor representa os diferentes tipos de indivíduo: cultivado ou fornecidos. Linhas pontilhadas: intervalos de confiança, IC, de 95% para as regressões. As equações das regressões ( $\pm$ IC de 95% entre parênteses) são: (A) Área umbrelar =  $-36,07(\pm 4,65) + 10,64(\pm 0,67) \times$  Diâmetro umbrelar ( $r^2=0,92$ ,  $p<0,0001$ ), (B) Diâmetro umbrelar =  $3,33(\pm 0,35) + 0,21(\pm 0,02) \times$  Days ( $r^2=0,78$ ,  $p<0,0001$ ), (C) BC% =  $103,76(\pm 16,96) / \{1 + \exp[-(\text{Dias} - (-4,35)(\pm 3,44)) / 10,70(\pm 8,37)]\}$  ( $r^2= 0,53$ ,  $p=0,0014$ ) e (D) R/O =  $512(\pm 0,53) \times \exp[-0,08(\pm 0,02) \times \text{Dias}]$  ( $r^2= 0,44$ ,  $p=0,0095$ ).

### *Catostylus mosaicus*

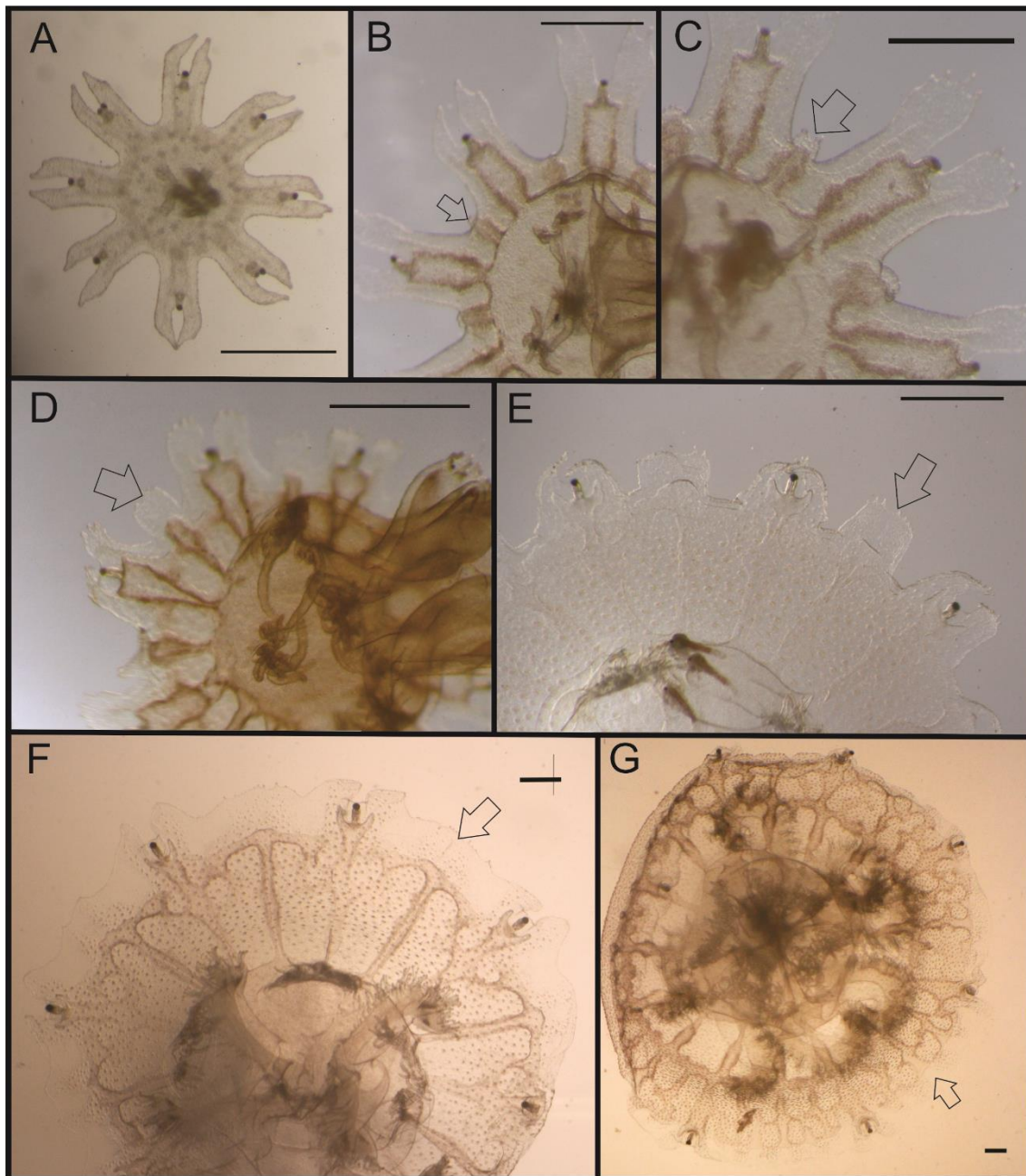
#### Coloração

Éfiras marrom claras, com disco umbrelar com pontos marrom escuros (Fig. 24A). Medusas jovens marrom claro com canais umbrelares escuros (Fig. 24).

#### Umbrela

Éfira recém liberada tinha 1,4mm de diâmetro e oito lobos ropaliare (Fig. 24A). 8 lóbulos velares surgiram semelhantes aos ropaliare. Lóbulos marginais serrilhados (Fig. 24E). No dia da liberação, BC% foi de 59,63% e atingiu 82,13% no 15º dia (6,03 mm de diâmetro e 24,37 mm<sup>2</sup> de área de umbrelar) (Fig. 24A-E e 26A-D). No 7º dia, foi possível notar pequenas protuberâncias que aparecem entre os lobos ropaliare, que originaram os lóbulos velares (Fig. 24B). A partir do 8º dia, a umbrela da éfira começou a tornar-se côncava e as protuberâncias lobulares eram maiores (Fig. 24C). Com 10 dias, havia pequenos lóbulos velares (Fig. 24D). No 15º dia, os lóbulos velares estavam maiores, mas ainda havia espaço entre os lobos marginais (Fig. 24E). Quando a éfira atingiu 13,98mm de diâmetro (132,037mm<sup>2</sup> de área umbrelar), aproximadamente entre 30-40 dias, BC% atingiu 100% (Fig. 24F-G e 26A-D). Depois de totalmente formados, os lóbulos velares eram claramente diferenciados, com um, três ou quatro lóbulos entre cada lobo ropaliar (Fig. 24F-G).



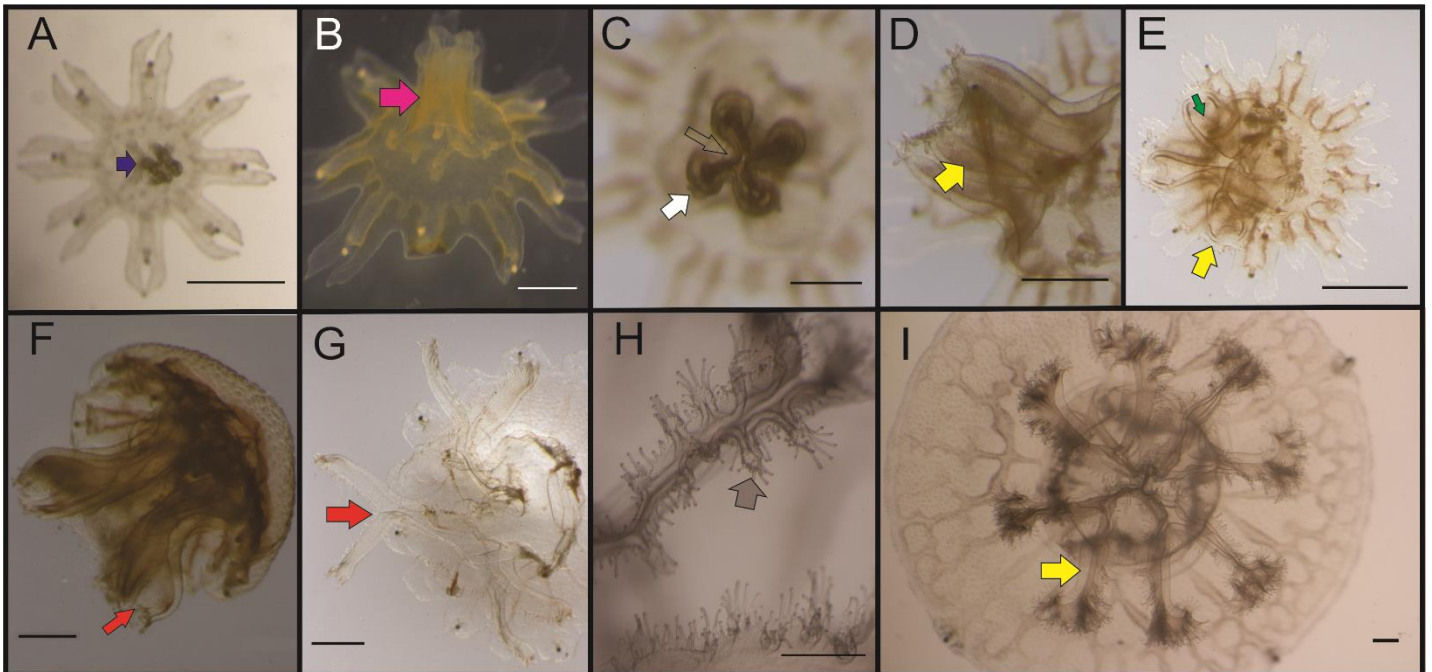


**Figura 24.** Desenvolvimento umbrelar de *Catostylus mosaicus*. (A) Éfira recém liberada. (B) Éfira com 7 dias. (C) Éfira com 8 dias. (D) Éfira com 10 dias. (E) Medusa com 15 dias. (F-G) Medusa com 30-40 dias. setas = lóbulos velares. Escala: A-C = 0,5mm. D-G = 1mm.

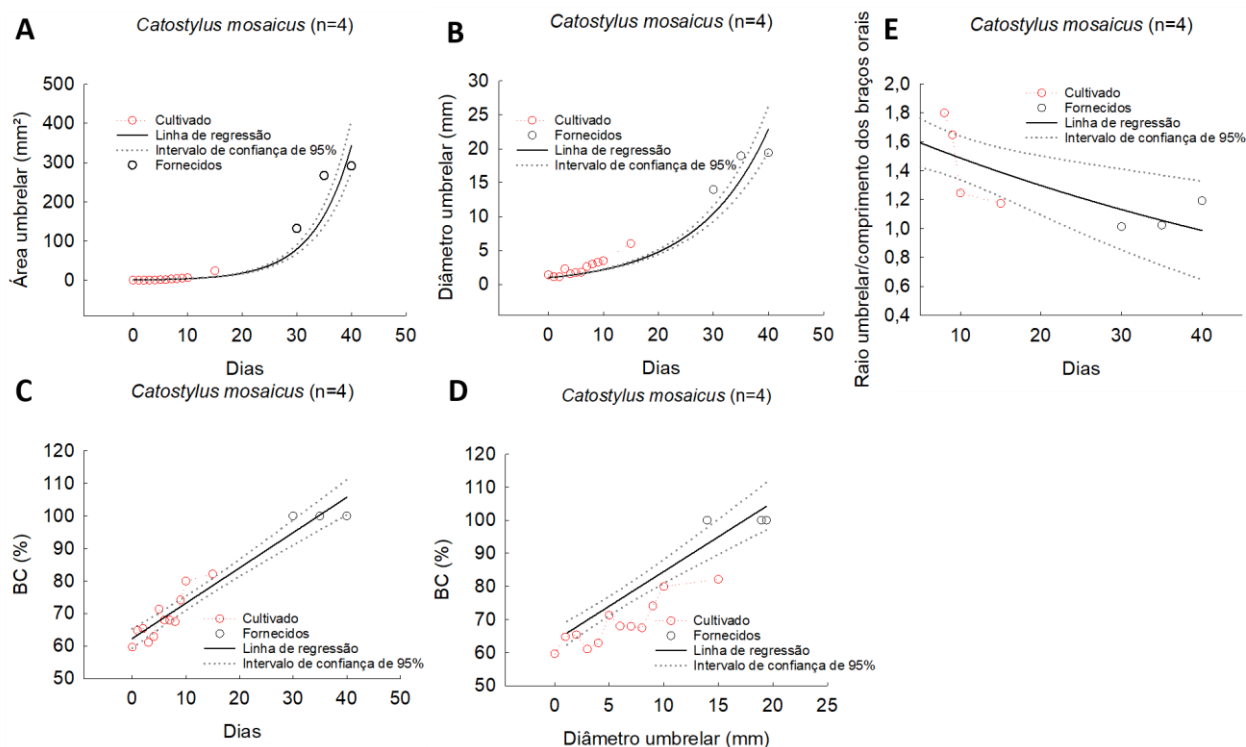
#### Desenvolvimento da boca da éfira em braços orais

Éfiras recém liberadas com boca cruciforme portando quatro lábios (Fig. 25A). No geral, durante o desenvolvimento, a razão R/O diminuiu à medida que as medusas se desenvolveram (Fig. 26E). Com 5 dias, a éfira estava com um manúbrío alongado (Fig. 25B). A boca de éfiras com 7 dias estava começando a se contrair longitudinalmente em quatro regiões e pequenos *digitata* estavam começando a surgir (Fig. 25C). Éfiras com 8

dias de idade já tinham quatro pequenos braços orais em estágio inicial com manúbrio alongado e poucos *digitata* (Fig. 25D). A relação R/O foi de 1,79 e a média de comprimento dos braços orais foi de 0,82mm. Com 9 dias, os braços orais eram maiores e com mais *digitata*, embora ainda estivessem conectados e era possível notar o sulco dos braços orais (Fig. 25E). Com 10 dias, a primeira bifurcação dos braços orais estava no início (Fig. 25F). Com 15 dias, a primeira bifurcação estava avançada; oito braços orais surgiram com muitos *digitata* (Fig. 25G). A maior medusa (19,41mm de diâmetro e 291,20mm<sup>2</sup> de área umbrelar), com aproximadamente entre 30-40 dias, tinha oito braços orais com vários ramos em cada braço, *i.e.*, dobras laterais (*lateral folds*). Atingiu 1,19 de R/O e 8,14mm de média de comprimento dos braços orais (Fig. 25H-I).



**Figura 25.** Desenvolvimento dos braços orais de *Catostylus mosaicus*. (A) Éfira recém liberada com boca tendo quatro lábios (seta azul). (B) Éfira com 5 dias de idade com manúbrio alongado (seta rosa). (C) Éfira com 7 dias de idade com constrição longitudinal (seta vazada) e *digitata* (seta branca). (D) Éfira de 8 dias com quatro braços orais (seta amarela). (E) Éfira com 9 dias com sulco do braço oral (seta verde). (F) Medusa com 10 dias de idade com início da primeira bifurcação dos braços orais (seta amarela). (G) Medusa com 15 dias de idade com oito braços orais e primeira bifurcação mais avançada (seta vermelha). (H) Medusa com 30-40 dias de idade com braços orais com dobras laterais (seta marrom). (I) Medusa com 30-40 dias de idade com oito braços orais (seta amarela). Escala: A, D, F = 0,5mm; B-C = 0,3mm; E, G-I = 1mm.



**Figura 26.** (A) Área umbrelar, (B) Diâmetro umbrelar (C) BC% por dia, (D) BC% por diâmetro e (E) Média da razão raio/comprimento dos braços orais de *Catostylus mosaicus*. A diferença de cor representa os diferentes tipos de indivíduos: cultivado e fornecido. Linhas pontilhadas: intervalos de confiança, IC de 95% para as regressões. As equações das regressões ( $\pm$ IC de 95% entre parênteses) são: (A) Área umbrelar =  $\exp[0,14(\pm 0,0022) \times \text{Dias}$  ( $r^2=0,88$ ), (B) Diâmetro umbrelar =  $\exp[0,08(\pm 0,0017) \times \text{Dias}$  ( $r^2=0,91$ ), (C) BC% =  $62,32(\pm 1,3771) + 1,08(\pm 0,0810) \times \text{Dias}$  ( $r^2= 0,93$ ,  $p<0,0001$ ), (D) BC% =  $63,564(\pm 1,78) + 2,09(\pm 0,21) \times \text{Diâmetro umbrelar}$  ( $r^2=0,87$ ,  $p<0,0001$ ) e (E) R/O =  $1,70(\pm 0,88) \times \exp[-0,01 \times \text{Dias}]$  ( $r^2=0,54$ ,  $p=0,05$ ).

### *Catostylus townsendi*

#### Coloração

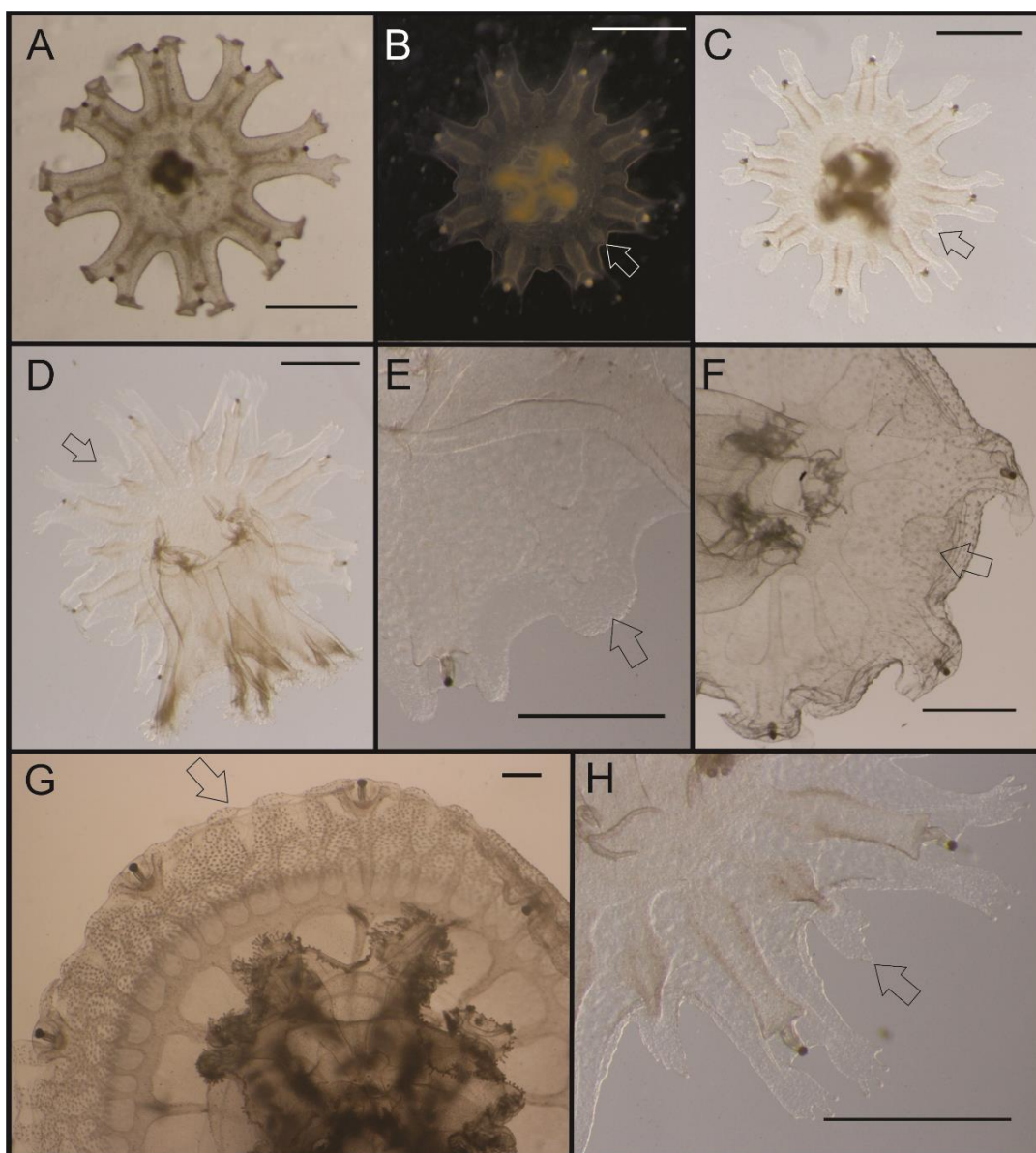
Éfiras e medusas adultas castanho claro. Éfiras tinham pontos mais escuros no centro do seu disco umbrelar (provavelmente, concentrações de nematocistos), enquanto medusas jovens tinham esses pontos ao longo da umbrela inteira (Fig. 27).

#### Umbrela

Éfiras recém liberadas medindo 1,73-1,91mm de diâmetro, e possuíam oito lobos ropaliareos (Fig. 27A). 8 lobúlos velares surgiram semelhantes ao ropaliareos. Lóbulo marginais serrilhados (Fig. 27H). Depois de totalmente formados, a maioria das medusas tinham lobos velares diferenciados, em número de três, quatro (maioria), ou cinco por octante (Fig. 27G). Alguns espécimes tinham lóbulo não diferenciados. No dia da



liberação, BC% foi de 62,22%-67,20% (Fig. 27A e 29C). Os primórdios de lóbulos velares começaram a aparecer seis dias após a liberação (Fig. 27B). Em sete dias, os pequenos lóbulos velares eram visíveis (Fig. 27C). Entre nove e dez dias, éfiras com lóbulos velares maiores e umbrela côncava (Fig. 27D e H). Em quinze dias, os lóbulos velares estavam maiores (Fig. 27E). Com vinte dias os lóbulos velares estavam bem desenvolvidos, mas ainda havia espaço entre eles e os ropaliáres (Fig. 27F). As medusas maiores (fornecidas) com no mínimo de 8,41mm de diâmetro e 52,17mm<sup>2</sup> de área umbrelar (25-45 dias de idade) já não possuíam espaços inter-lobares, *i.e.*, tinham uma BC% de 100% (Fig. 27G). A maior medusa atingiu 18,53mm de diâmetro e 262,86mm<sup>2</sup> de área umbrelar (Fig.29A-B).



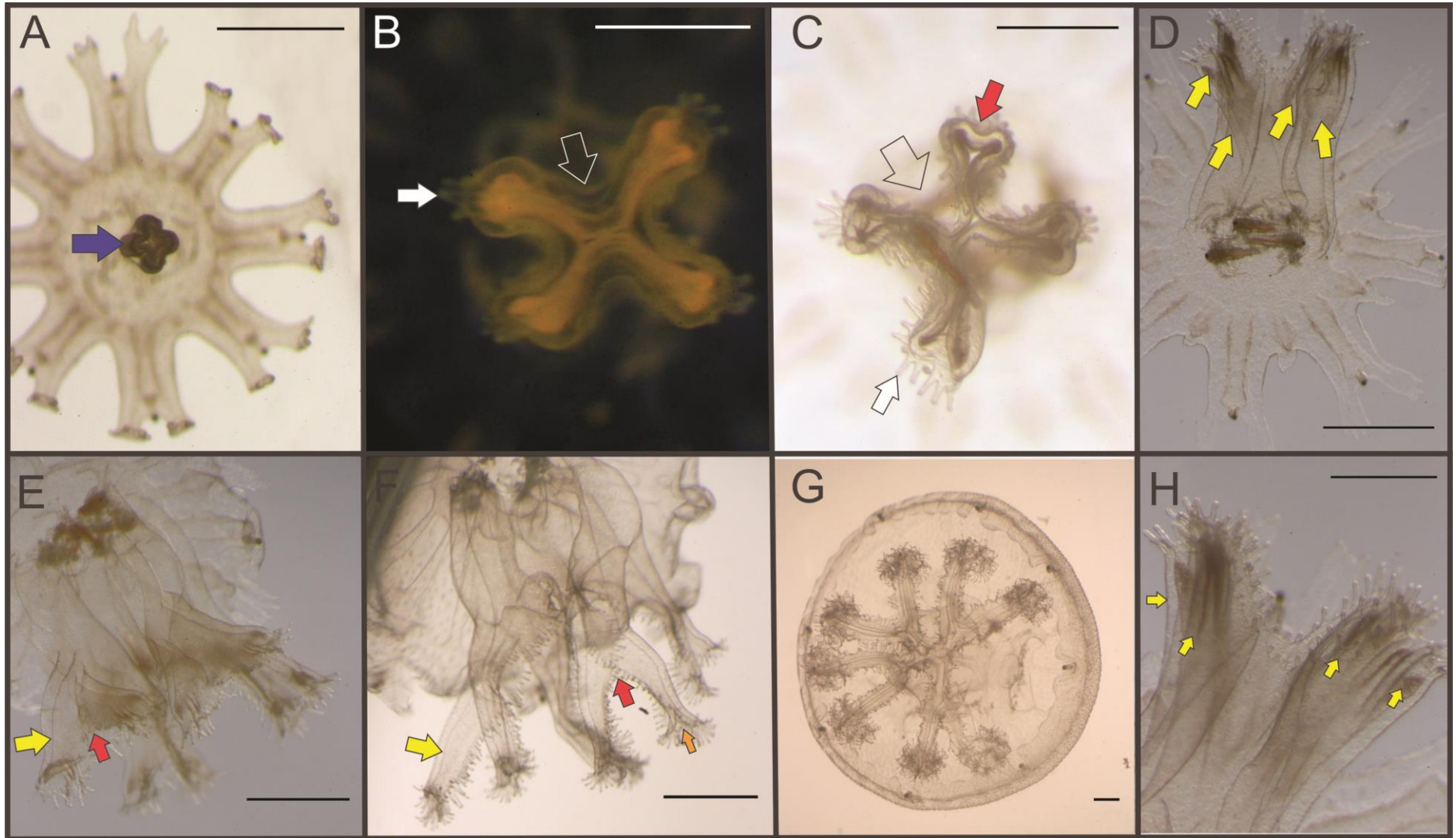
**Figura 27.** Desenvolvimento umbrelar de *Catostylus townsendi*. (A) Éfira recém liberada. (B) Éfira com 6 dias. (C) Éfira com 7 dias. (D) Éfira com 9 dias. (E) Medusa

com 15 dias. **(F)** Medusa com 20 dias. **(G)** Medusa com 35 mais dias. **(H)** lóbulos em detalhe, éfira com 9 dias. Setas= lóbulos velares. Escala: A = 0,5mm. B-I = 1mm.

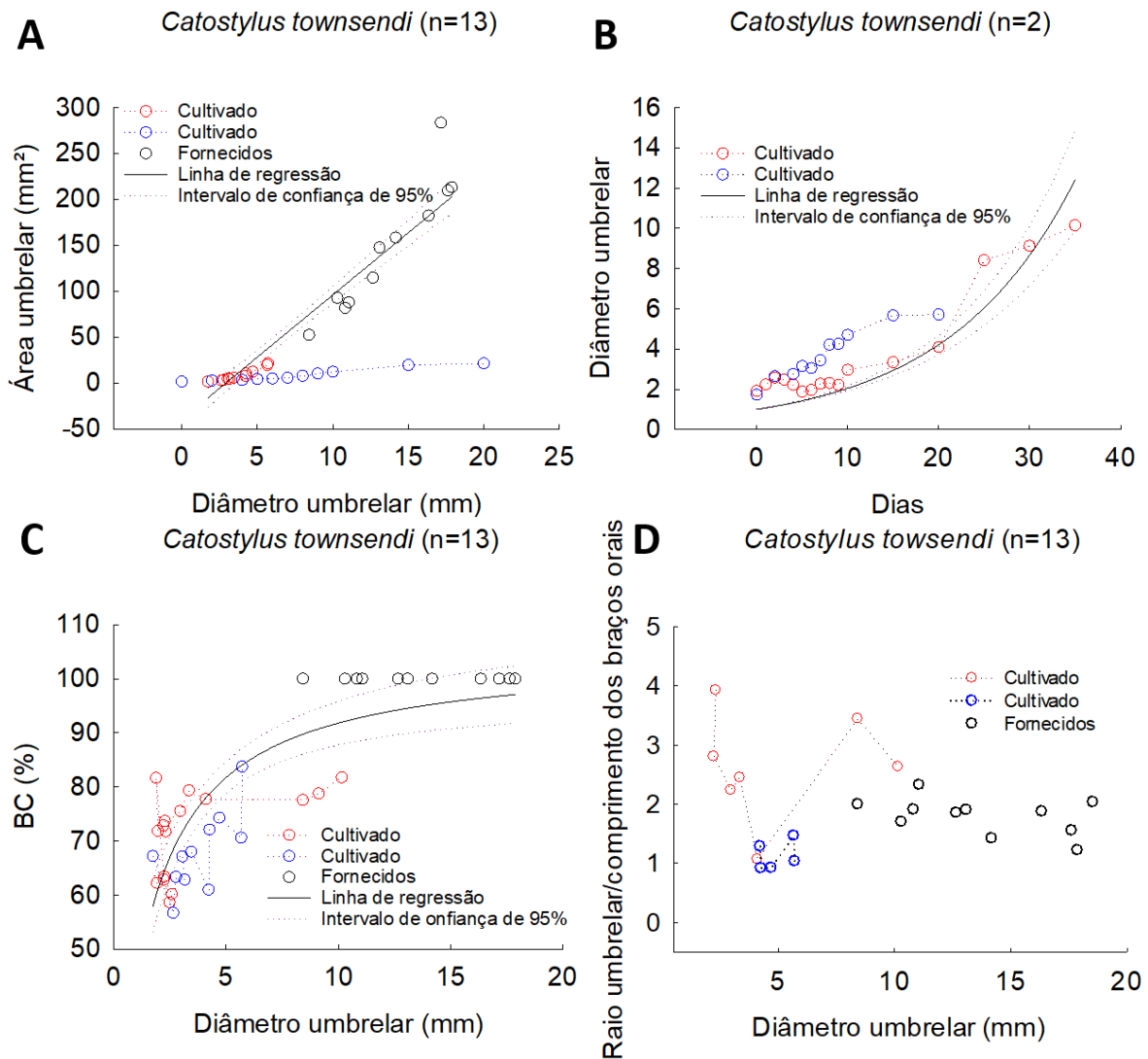
#### Desenvolvimento da boca da éfira em braços orais

Éfiras recém liberadas com boca cruciforme tendo quatro lábios (Fig. 28A). O padrão da razão R/O durante o experimento não foi claro ( $r^2 < 0.4$ ,  $p > 0.05$ ) (Fig. 29D). Porém, ressalta-se que a razão R/O dos braços orais dos indivíduos cultivados diminuiu até 5mm de diâmetro e atingiu valores próximos aos dos indivíduos fornecidos quando chegou perto de 10mm. Com três dias, as éfiras já possuíam quatro lábios com poucos *digitata*. De 5-7 dias após a liberação, a boca estava começando a se contrair longitudinalmente em quatro regiões, e já apresentava o início da primeira bifurcação e sulcos dos futuros braços orais (Fig. 28B-C). Com 8 dias, a constrição estava mais pronunciada e as éfiras desenvolveram quatro braços orais (Fig. 28D e H). A relação R/O foi de 3,93-1,28 e a média de comprimento dos braços orais foi de 0,30-1,63mm. Com 10 dias, medusas jovens desenvolveram oito braços orais, com a primeira bifurcação dos braços orais em um estágio mais avançado (Fig. 28E). A relação R/O foi de 2,24-0,92 e a média de comprimento dos braços foi de 0,66-2,54mm. Com 20 dias, as medusas jovens tinham oito braços orais com vários *digitata*, primeira bifurcação completa e início da segunda bifurcação (Fig. 28F). A relação R/O foi de 1,07-1,03 e a média de comprimento dos braços foi de 1,91-2,75mm. Todas as medusas maiores (8,41-18,53mm de diâmetro) tinham oito braços orais alongados com muitos *digitata* (Fig. 28G), com média de comprimento dos braços orais de 2,10-7,30mm e relação R/O de 2,3-1,2.





**Figura 28.** Desenvolvimento dos braços orais de *Catostylus townsendi*. **(A)** Éfira recém liberada com boca tendo quatro lábios (seta azul). **(B)** Éfira com 6 dias com *digitata* (seta branca) e constrição longitudinal (seta vazada). **(C)** Éfira com 7 dias com primeira bifurcação em um estágio inicial (seta vermelha), constrição longitudinal (seta transparente) e *digitata* (seta branca). **(D)** Éfira com 8 dias com quatro braços orais (seta amarela). **(E)** Medusa com 10 dias com oito braços orais (setas amarelas) e primeira bifurcação (seta vermelha). **(F)** Medusa de 20 dias com oito braços orais (seta amarela) com primeira (seta vermelha) e segunda bifurcação (seta laranja). **(G)** Medusa, com aproximadamente 45 dias, com oito braços orais. **(H)** Detalhe dos quatro braços orais da éfira com 8 dias de idade. Escala: A, D-G = 1; B-C, H = 0,5mm.



**Figura 29.** (A) Área umbrelar, (B) Diâmetro umbrelar (C) BC%, (D) Razão raio/comprimento dos braços orais de *Catostylus townsendi*. As diferentes cores representam os diferentes tipos de indivíduos: cultivado e fornecido. Linhas pontilhadas: intervalos de confiança, IC, de 95% para as regressões. As equações das regressões ( $\pm$ IC de 95% entre parênteses) são: (A) Área umbrelar =  $-39,60(\pm 5,97) + 13,55 \times$  Diâmetro umbrelar ( $r^2=0,90$ ,  $p<0,0001$ ), (B) Diâmetro umbrelar =  $\exp[0,07(\pm 0,0028) \times$  Dias ( $r^2=0,54$ ) e (C) BC% =  $104,6926(\pm 3,75) \times$  Diâmetro umbrelar /  $[1,40(\pm 0,21) +$  Diâmetro umbrelar] ( $r^2=0,67$ ,  $p<0,0001$ ).

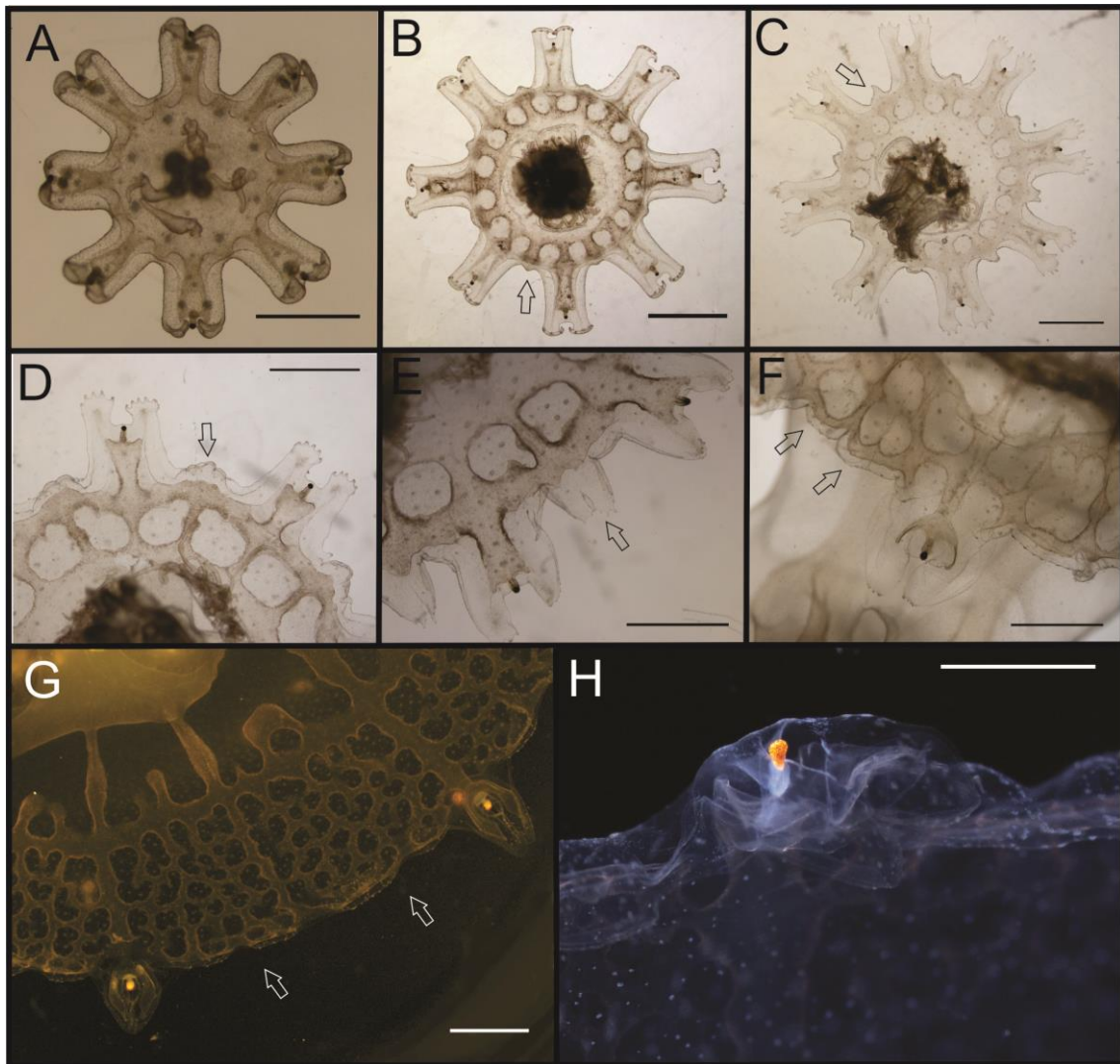
## *Lychnorhiza lucerna*

### Coloração

Éfiras translúcidas, mas após a ingestão de náuplios de *Artemia* sp, se tornaram laranja claro.

### Umbrela

Éfiras recém liberadas tinham aproximadamente 1,64 a 2,72mm de diâmetro (Fig. 30A), com oito lobos ropaliares (Fig. 30F-H). 8 lóbulos velares surgiram semelhantes aos ropaliares. A diminuição dos espaços inter-lobares ao longo dos dias pode ser observada nas Figs. 32 e 34C. Medusas jovens desenvolveram 8 lóbulos velares diferenciados (Fig. 30), estes eram serrilhados e em pares (Fig. 30D-E). No dia da liberação, BC% era de 63,04-78,01%. Os primórdios de lóbulos velares começaram a aparecer 5 dias após a liberação (Fig. 30B). Em 6 dias, os pequenos lóbulos velares eram visíveis (Fig. 30C). Após 8 dias, os lóbulos velares estavam maiores e serrilhados (Fig. 30D). Entre 9-10 dias, as umbrelas das medusas jovens começaram a ficar côncavas. Entre 10-11 dias, os lóbulos velares estavam bem desenvolvidos, mas ainda havia espaço entre eles e os ropaliares (Fig. 30E). Após 15 dias, a BC% atingiu 100% (7,48-16 mm de diâmetro e 40,12-200,96 mm<sup>2</sup> de área umbrelar) (Fig. 30F). De 20-25 dias as medusas jovens estavam bem desenvolvidas com diâmetros de 11,12-32,00 mm e 97-803,84mm<sup>2</sup> (32A-B). Com 30-35 dias tinham diâmetros de 25-35mm e 490,62- 1589,62mm<sup>2</sup>de área umbrelar (Fig. 30G-H, 32A-B).



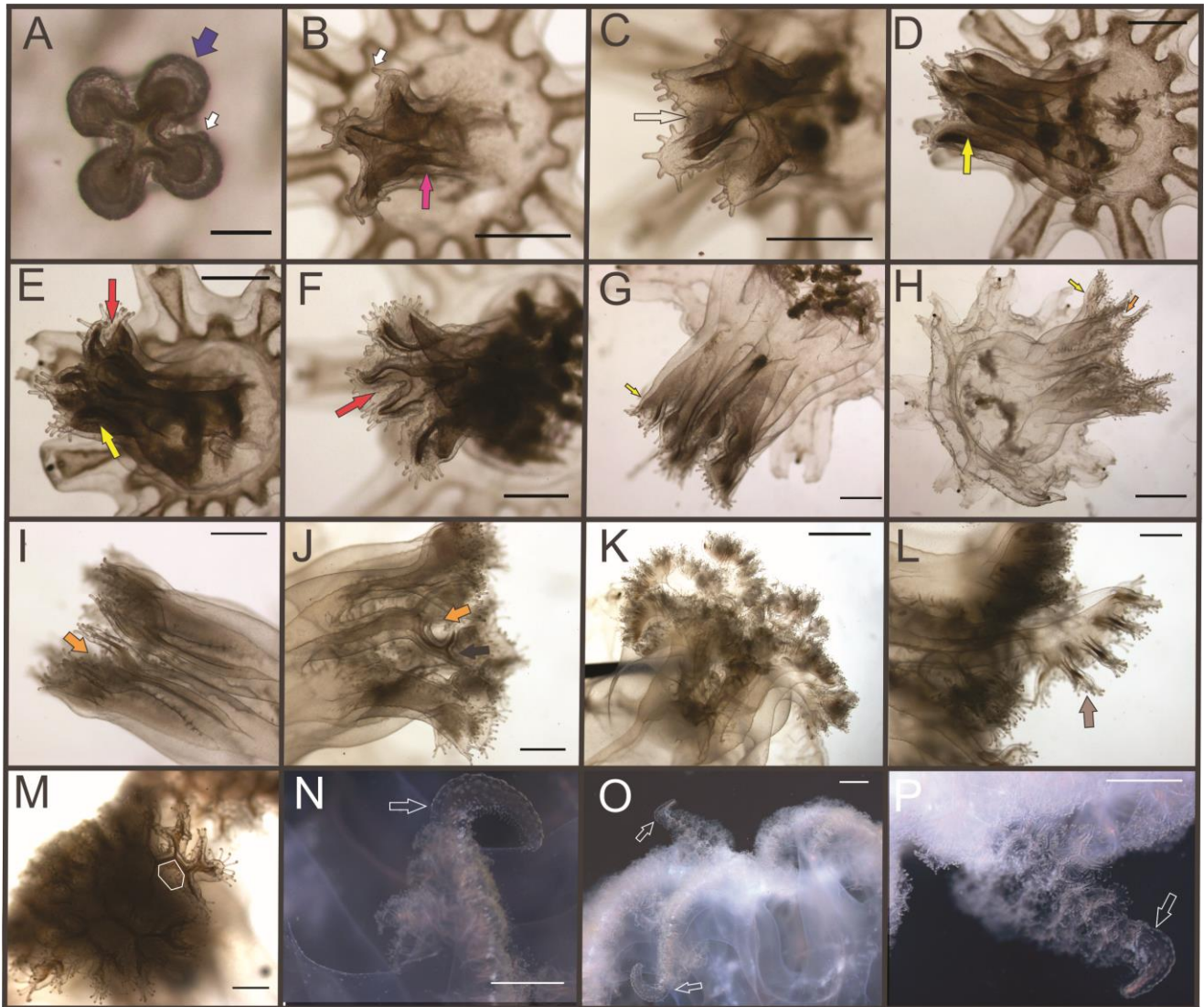
**Figura 30.** Desenvolvimento umbrelar de *Lychnorhiza lucerna*. (A) Éfira recém liberada. (B) Éfira com 5 dias. (C) Éfira com 6 dias. (D) Éfira com 8 dias. (E) Éfira com 10 dias. (F) Medusa com 15 dias. (G) Medusa com 30 dias. (H) lobo ropaliar em detalhe (medusa com 30 dias). Setas= lóbulos velares. Escala: A = 0,5mm. B-F e H = 1mm. G = 1,5mm.

#### Desenvolvimento da boca da éfira em braços orais

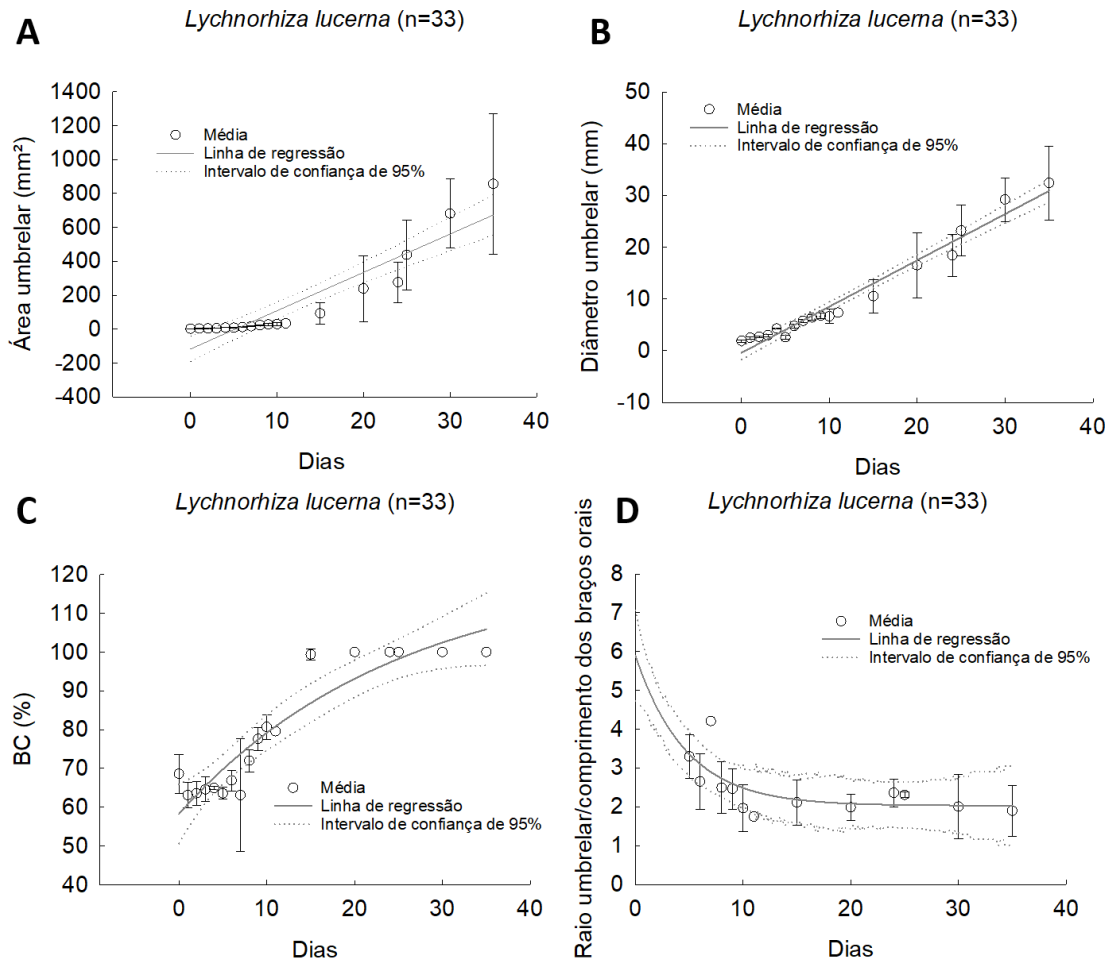
Éfiras recém liberadas com boca portando quatro lábios (Fig. 31A). A razão R/O diminuiu à medida que as medusas se desenvolveram (Fig. 32D). Quando liberadas, algumas éfiras já tinham primórdios de *digitata* (Fig. 31A). Com 2 dias, o manúbrio estava mais alongado e com *digitata* (Fig. 33B). Com 3 dias, a boca estava começando a se contrair longitudinalmente em quatro regiões (Fig. 31C). Com 4 dias, essa constrição estava mais pronunciada e a boca estava dividida em quatro pequenos braços orais (relação R/O foi de 3,77-3,75 e média de comprimento dos braços orais de 0,55-0,58). Já

era possível perceber o início da primeira bifurcação em alguns indivíduos, constrição que dá origem aos oito braços orais (Fig. 31D-E). Em 5 dias, a primeira bifurcação do braço oral estava presente em um estágio um pouco mais avançado (Fig. 31F). Com 6-7 dias, as éfiras desenvolveram oito braços orais, com primeira bifurcação mais avançada e sulco do braço oral presente (Fig. 31G). Com 8 dias, os oito braços orais estavam com início da segunda bifurcação, antes mesmo da primeira estar completa (Fig. 31H-I). Entre 9-11 dias, os braços orais estavam com a primeira bifurcação completa, segunda bifurcação mais avançada e, muitos, já com inícios de divisões adicionais (Fig. 31J). Após 15 dias, as medusas jovens tinham oito braços orais robustos e divididos, com numerosos *digitata* e vários ramos em cada braço, *i.e.*, dobras laterais (Fig. 31K-L). Medusas jovens com 25 dias, já possuíam aberturas poligonais (Fig. 31M). Com 30-35 dias, algumas medusas já possuíam filamentos (apêndices orais) nos braços orais (31N-P). Tinham R/O de 3,33-1,25 e média de comprimento dos braços orais de 4,57-15mm.



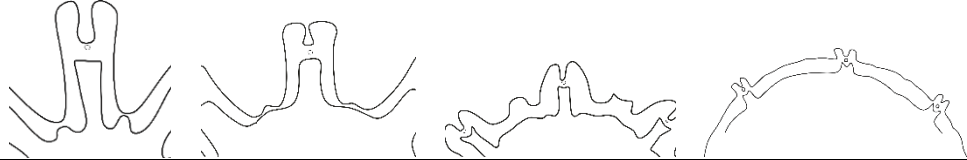


**Figura 31.** Desenvolvimento dos braços orais de *Lychnorhiza lucerna*. **(A)** Éfira recém liberada com boca tendo quatro lábios (seta azul) com primórdio de *digitata* (seta branca). **(B)** Éfira com 2 dias com manúbrio alongado (seta rosa) e *digitata* (seta branca) e constrição longitudinal (seta vazada). **(C)** Éfira com 3 dias com constrição longitudinal (seta vazada) e *digitata* (branca). **(D)** e **(E)** Éfira com 4 dias com quatro braços orais (seta amarela) e início da primeira bifurcação (seta vermelha). **(F)** Éfira com 5 dias com primeira bifurcação do braço oral em estágio inicial. **(G)** Medusa com 6 dias com oito braços orais (seta amarela). **(H-I)** Medusa com oito dias com oito braços orais com segunda bifurcação (seta laranja). **(J)** Medusa com 9 dias com oito braços orais com segunda bifurcação (seta laranja) e divisão adicional (seta preta). **(K-L)** Medusa com 15 dias com oito braços orais com dobra laterais (seta marrom). **(M)** Medusa com 25 dias com espaços poligonais (em branco). **(N-P)** Medusa com 30 dias com filamentos nos braços orais (setas vazadas). Escala: A, H, N-P = 1mm; B-G, I-J, L-M = 0,5mm. K = 1,5mm.



**Figura 32.** (A) Área umbrelar, (B) Diâmetro umbrelar (C) BC%, (D) Razão raio/comprimento dos braços orais de *Lychnorhiza lucerna*. Linhas pontilhadas: intervalos de confiança, IC, de 95% para as regressões. As equações das regressões ( $\pm$ IC de 95% entre parênteses) são: (A) Área umbrelar =  $[-116,97(\pm 35,21) + 22,57(\pm 2,23) \times \text{Dias}]$  ( $r^2=0,86$ ,  $p<0,0001$ ), (B) Diâmetro umbrelar =  $[-0,42(\pm 0,63) + 0,90(\pm 0,04) \times \text{Dias}]$  ( $r^2=0,96$ ,  $p<0,0001$ ), (C) BC% =  $[58,25(\pm 3,58) + 62,95(\pm 18,71) \times (1 - \exp(-0,04(\pm 0,023) \times \text{Dias}))]$  ( $r^2=0,67$ ,  $p<0,0001$ ) (D) R/O =  $[3,00(\pm 0,17) - 0,55(\pm 0,03) \times \text{Dias} + 0,018(\pm 0,0002) \times \text{Dias}^2] / [1 - 0,16(\pm 0,009) \times \text{Dias} + 0,002(\pm 0,001) \times \text{Dias}^2 + 0,0001(\pm 0,00) \times \text{Dias}^3]$  ( $r^2=0,83$ ,  $p<0,0001$ ).

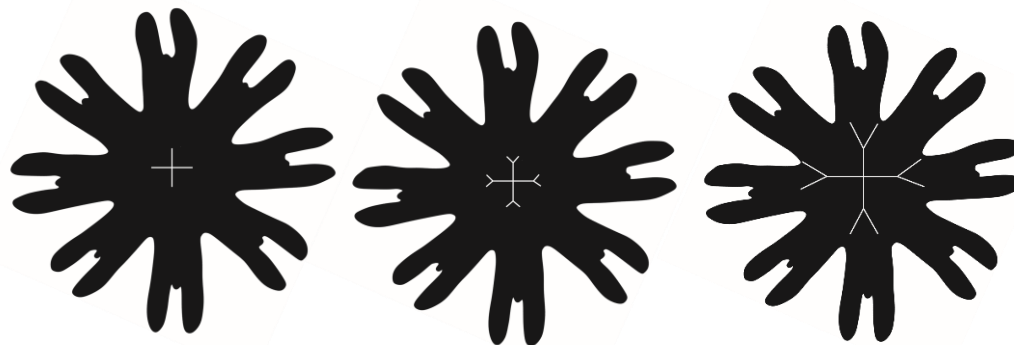
**Tabela 2.** Informações sobre morfologia, tamanho e tempo de desenvolvimento dos lóbulos velares em éfiras das espécies estudadas. Tempo indicado em dias (d) após a liberação das éfiras. Diâmetro umbrelar em mm. \* indica o menor diâmetro umbrelar observado nesse estágio de desenvolvimento (apenas para indivíduos fornecidos). NOb = não observado; Nd = não diferenciado; A = espaço inter-lobular ausente. Para “lóbulos éfira” usar a legenda: L = contorno liso, S = contorno serrilhado, lap = lóbulo, igu = lóbulo velar formado similar ao ropaliar na éfira recém liberada, dif = lóbulo velar formado diferente do ropaliar na éfira recém liberada (faixa de tecido).



Espécie					lóbulos éfira	lóbulos medusa jovem
<i>Aurelia</i> cf. sp. 4	2,94*	NOb	NOb	8,21*	L, Nd, dif	Nd
<i>Chrysaora plocamia</i>	5,048*	9,06-11,12*	12,92*	25,20*	L, 1lap, igu	1 velar
<i>Cotylorhiza tuberculata</i>	1,91-2,88	NOb	NOb	6,31-13,1 (35d)	L, Nd, dif	Nd
<i>Mastigias papua</i>	1,8-2,42	3,89-3,92 (5d)	6,04 (8d)	10,58	L, 1lap, igu	1-2 velares
<i>Phyllorhiza punctata</i>	3,62*	4,58-5,26*	NOb	NOb	L, 1lap, igu	Nd
<i>Rhopilema esculentum</i>	2,6	3,46 (3d)	4,88 (6d)	7,06 (10d)	S, 1lap, igu	1 velar
<i>Catostylus mosaicus</i>	1,4	2,61 (7d)	3,26 (9d)	13,98 (30-40d)	S, 1lap, igu	1, 3 ou 4 velares
<i>Catostylus townsendi</i>	1,73-1,91	1,96-3,04 (6d)	4,22 (8d)	8,41 (25d)	S, 1lap, igu	3-5 velares ou Nd
<i>Lychnorhiza lucerna</i>	1,64-2,17	3,56-4,46 (5d)	4,35-5,30 (6d)	7,48-16 (15d)	S, 2lap, igu	2 velares
<i>Cassiopea</i> sp.	A	A	A	A	L, 1lap, igu	1 velar



**Tabela 3.** Tempo de desenvolvimento dos braços orais e *digitata* em dias (d) após a liberação da éfira e diâmetro umbrelar (em mm). \* Indivíduos fornecidos. \*\* Menor diâmetro umbrelar observado nesse estágio de desenvolvimento (indivíduos fornecidos). NA = não aplicável, ND = sem dados, p = primórdio de *digitata*.



Espécie	Boca com 4 lábios	Boca com 4 braços orais	Boca com 8 braços orais	Surgimento dos <i>digitata</i>
<i>Aurelia</i> cf. sp. 4	2,94**	11,72**	NA	7,8p /11,72**
<i>Chrysaora plocamia</i>	5,048**	12,46**	NA	NA
<i>Cotylorhiza tuberculata</i>	1,91-2,88 (0d)	2,38-3,18 (4d)	3,09-3,63 (8d)	1,93-2,6 (1d)
<i>Mastigias papua</i>	1,8-2,42 (0d)	8,09-10,39 (25d) *4,95-5,92	ND	4,56-6,42p (8d); 4,75-6,94 (10-20d)
<i>Phyllorhiza punctata</i>	3,62**	ND	ND	4,585-4,588p**
<i>Cassiopea</i> sp.	NA	NA	Éfira já com 8 braços orais	Éfira já com <i>digitata</i>
<i>Rhopilema esculentum</i>	2,6 (0d)	3,56 (4d)	4,90 (6d)	2,95p (2d); 3,46 (3d)
<i>Catostylus mosaicus</i>	1,4 (0d)	2,98 (8d)	6,03 (15d)	2,61p (7d); 2,98 (8d)
<i>Catostylus townsendi</i>	1,73-1,91 (0d)	2,31-4,22 (8d)	4,09-7,9 (20d)	2,57-2,64 p (2d); 2,476 (3d)
<i>Lychnorhiza lucerna</i>	1,30-2,24 (0d)	4,2-4,35 (4d)	4-6,3 (6-7d)	1,64-2,24p (0d); 1,72-2,71 (0-1d)

#### 4 – Discussão e Conclusão

##### Aspectos gerais das éfiras

A morfologia e coloração observadas nas éfiras e medusas jovens das espécies *M. papua*, *C. tuberculata*, *L. lucerna*, *C. mosaicus*, *P. punctata* e *R. esculentum* foram semelhantes às descritas na literatura (e.g., Uchida, 1926; Kikinger, 1992; Schiariti *et al*, 2008; Straehler-Pohl & Jarms, 2010). Os ciclos de vida das espécies *Catostylus townsendi*, *Chrysaora plocamia*, *A. cf. sp. 4* e *Cassiopea sp.* (Tailândia) ainda não foram descritos e por isso não existe literatura disponível para comparação. Todas as espécies (exceto *Cassiopea sp.*) apresentavam éfiras planas, com espaço entre os 8 lobos ropaliares e cada lobo ropaliar com dois lóbulos, e boca cruciforme. As éfiras da espécie *Cassiopea sp.* apresentavam de 12-18 lobos ropaliares, um pouco diferente da espécie *Cassiopea andromeda* observada por Straehler-Pohl & Jarms (2010) que possuía 17-23 lobos. Os indivíduos de *Aurelia cf. sp. 4* de diferentes localidades e diferentes temperaturas apresentaram diferentes valores mínimos de diâmetros quando atingiram BC% 100%. Assim como observado por Chiaverano & Graham (2017) e Nawroth *et al* (2010), éfiras de *Aurelia* cultivados sob altas temperaturas apresentaram menores espaços inter-lobares, *i.e.*, maiores valores de BC%. Éfiras tinham coloração similar à observada por Lawley (jun/2018, comunicação pessoal). As medusas jovens tinham coloração translúcida/transparente assim como observado por Dawson (2003).

As éfiras e medusas jovens de *Chrysaora plocamia* apresentavam a exumbrela granulada. Essas granulações são concentrações de nematocistos e as éfiras da espécie possuem um padrão característico do gênero *Chrysaora* e distinto dos demais gêneros da família Pelagiidae como constatado por Morandini & Marques (2010).

A reprodução e ciclo de vida da espécie *Cotylorhiza tuberculata* foram estudados por Kikinger (1992); a forma e coloração das éfiras e medusas por nós observadas foram similares ao descrito por esse autor. As éfiras recém liberadas apresentavam 1,91-2,88mm de diâmetro umbrelar, semelhante ao observado por Kikinger (1992) (1,5-2mm). A maior medusa cultivada (~60dias) atingiu 25,97mm de diâmetro, muito semelhante às medusas de 8-10 semanas (30mm de diâmetro) do estudo de Kikinger (1992).

Uchida (1926) estudou o desenvolvimento de éfiras de *Mastigias papua*. O autor observou o mesmo padrão de coloração, mas descreve os pontos distribuídos na exumbrela (zooxantelas) como marrom claro. O autor também menciona que observou que medusas adultas tinham 80 lóbulos marginais, 16 ropaliares (éfirais) e 64 velares; diferente do que observamos nas medusas cultivadas que desenvolveram 16 lóbulos

ropaliares e 8 ou 16 velares, ou seja, 24 ou lóbulos marginais. Talvez essa diferença seja decorrente de as medusas cultivadas ainda não estarem adultas.

As observações sobre a espécie *Phyllorhiza punctata* (coloração laranja escuro, com pontos brancos em alguns locais da umbrela, oito braços orais em forma de J) estão em concordância com o descrito por Morandini *et al.* (2005).

A éfira cultivada de *Rhopilema esculentum* atingiu 7,40mm de diâmetro umbrelar em 15 dias, um pouco diferente do observado por Dong *et al.* (2009) cujas éfiras tinham em torno de 20mm em 15 dias. No entanto, ressalta-se que apenas 1 exemplar foi observado.

A éfira de *Catostylus mosaicus* foi a que mais demorou para desenvolver braços orais. Apesar disso, o desenvolvimento foi semelhante ao dos indivíduos descritos por Pitt (2000). A éfira cultivada desenvolveu quatro braços orais com 8 dias (2,98mm de diâmetro), enquanto os indivíduos cultivados por Pitt (2000) demoraram 18 dias (~3mm de diâmetro); após 10 dias (3,48mm de diâmetro), notou-se a primeira bifurcação que origina os oito braços orais, enquanto os indivíduos cultivados por Pitt (2000) demoraram 21 dias (um pouco mais de 3mm de diâmetro) para os quatro braços começarem a se dividir em oito. Apesar da diferença de idade, os indivíduos cultivados neste trabalho e por Pitt (2000) tinham diâmetros umbrelares próximos quando desenvolveram os quatro e oito braços orais.

A maioria das medusas de *Catostylus townsendi* desenvolveram quatro lóbulos velares por octante semelhante ao descrito por Stiasny (1921). Alguns exemplares tinham lóbulos fracamente diferenciados, impossibilitando a contagem exata semelhante ao descrito por Mayer (1915).

Éfiras recém liberadas de *Lychnorhiza lucerna* possuíam 1,64-2,717mm de diâmetro, semelhante ao observado por Schiariti *et al.* (2008; 1,4-1,9mm de diâmetro). Assim como observado pelos autores, as éfiras cultivadas eram translúcidas, mas após a ingestão de náuplios de *Artemia* adquiriam uma coloração alaranjada. Lóbulos velares surgiram quando as éfiras cultivadas atingiram 3,56-4,46mm de diâmetro (5 dias após a liberação da éfira) – semelhante ao observado por Schiariti *et al.* (2008) que verificaram lóbulos velares com 3-4mm de diâmetro. As éfiras cultivadas atingiram BC% de 100% 15 dias após a liberação (7,48-16mm de diâmetro); e com 20 dias atingiram 11,11-17mm de diâmetro. Já as medusas descritas por Schiariti *et al.* (2008) não tinham mais espaços inter-lobares com 7-12 dias após a liberação (6-8mm de diâmetro); com 20 dias, as medusas tinham 14mm de diâmetro.

No geral, as éfiras cultivadas das diferentes espécies tiveram desenvolvimento semelhante ao descrito. Com exceção de *Rhopilema esculentum*, que não apresentou o desenvolvimento esperado (*i.e.*, baixos valores de diâmetro e área umbrelar) ao longo dos dias. Provavelmente esta observação é devido ao pequeno número amostral. Reforçamos que é de grande relevância dar continuidade a este trabalho para não só caracterizar o desenvolvimento inicial de outras espécies de medusas, como também obter um número maior de indivíduos de diferentes espécies que apresentaram baixo n amostral.

### Umbrela

O desenvolvimento de uma éfira (forma estrelada) em uma medusa jovem (mais arredondada) depende principalmente do aumento de tamanho. Este incremento corporal é acompanhado pela produção de mesogléia (não verificada neste estudo) e no preenchimento do espaço inter-lobar (com formação e crescimento dos lóbulos velares). Foram observados dois padrões diferentes de preenchimento dos espaços inter-lobares, *i.e.*, o surgimento dos lóbulos velares.

Para as espécies *Chrysaora plocamia*, *Mastigias papua*, *Phyllorhiza punctata*, *Rhopilema esculentum*, *Catostylus mosaicus*, *Catostylus townsendi* e *Lychnorhiza lucerna*, os lóbulos velares surgiram como pequenas projeções da margem, semelhantes aos lóbulos ropaliare. Por outro lado, para as espécies *Cotylorhiza tuberculata*, *Aurelia* cf. sp. 4, os lóbulos velares surgiram como um tecido contínuo que preenche os espaços inter-lobares à medida que o animal cresce, mas sem qualquer tipo de projeção lobular diferenciada. A espécie *Cassiopea* sp. é uma exceção, pois já apresentava lóbulos velares quando recém-liberada, provavelmente uma decorrência do maior tempo de desenvolvimento da éfira no estróbilo e da liberação tardia (Tabela 2).

Durante o crescimento pode-se observar nas medusas jovens dois padrões de formato dos lóbulos velares: não diferenciados e diferenciados. Nas espécies *Chrysaora plocamia*, *Mastigias papua*, *Rhopilema esculentum*, *Catostylus mosaicus*, *Lychnorhiza lucerna* e *Cassiopea* sp., os lóbulos velares eram diferenciados. Nas espécies *Phyllorhiza punctata*, *Cotylorhiza tuberculata* e *Aurelia* cf. sp. 4, os lóbulos velares eram não diferenciados. Curiosamente, a espécie *Catostylus townsendi* apresentou indivíduos com lóbulos velares diferenciados e outros com lóbulos não diferenciados (Tabela 2).

### Braços Orais

Embora a definição de braços orais pareça ser um conceito amplo e generalizado na morfologia de cifomedusas adultas, a literatura não apresenta claramente uma

caracterização do surgimento dessas estruturas ao longo do desenvolvimento das éfiras. Além disso, existem definições divergentes sobre o número de braços orais no momento de sua diferenciação em Rhizostomeae: que podem ser quatro (e.g., Sugiura 1966, Pitt 2000, Morandini *et al.* 2005, Kawahara *et al.* 2006, Schiariti *et al.* 2008) ou oito (e.g., Uchida 1926, Kikinger 1992, Holst *et al.* 2007, Nagata *et al.* 2016). Entretanto, a maioria dos autores define braços orais a partir da perspectiva do adulto, *i.e.*, quando estes braços já estão completamente formados sem considerar aspectos do desenvolvimento dessa estrutura. A descrição do desenvolvimento dos braços orais e sua morfogênese na literatura é superficial, pois normalmente não mencionam quais características podem ser utilizadas para definir quando os lábios da boca se transformam em braços orais (e.g. Pitt 2000, Kawahara *et al.* 2006, Schiariti *et al.* 2008, Ullah *et al.* 2015).

Neste estudo é proposta uma definição mais específica utilizando o surgimento de estruturas para diferenciar os braços orais. Além disso, utilizou-se também uma definição funcional, que considera a capacidade de manipulação do alimento. Observou-se em éfiras de Rhizostomeae que a boca se divide em quatro braços e, estes, posteriormente se dividem novamente formando oito braços. Com exceção de *Cassiopea* sp. (que já é liberada com oito braços diferenciados) todas as espécies estudadas desenvolveram quatro braços em algum momento ao longo do desenvolvimento. O fator tempo foi o único diferencial entre as espécies (Tabela 3). Éfiras de *Cotylorhiza tuberculata*, *Rhopilema esculentum* e *Lychnorhiza lucerna* desenvolveram quatro e depois oito braços em pouco dias, com pequeno diâmetro umbrelar. Já espécies *Catostylus mosaicus* e *Catostylus townsendi* demoraram para desenvolver os quatro braços orais e, conseqüentemente, para diferenciar os oito. No caso da espécie *Mastigias papua*, as éfiras e medusas não chegaram a desenvolver oito braços durante o período de observações. Além disso, cabe ressaltar que o surgimento dos braços orais é um processo contínuo, o que dificulta indicar o exato momento de seu surgimento. No caso das espécies do grupo “Semaestomeae” (*Chrysaora plocamia* e *Aurelia* cf. sp. 4), os quatro braços orais surgiram quando as medusas tinham medidas similares de diâmetro umbrelar.

A divergência na literatura quanto ao número de braços orais em jovens de Rhizostomeae é possivelmente decorrente da grande diferença no tempo para o surgimento dos braços. Também não se pode deixar de mencionar fatores que não puderam ser controlados durante o desenvolvimento das diferentes espécies em condições laboratoriais. Um deles, e talvez o principal, é a alimentação tanto em quantidade quanto em qualidade. Apesar de os exemplares terem sido mantidos em condições similares, a

quantidade de alimento oferecido não pode ser padronizada. Além disso, uma dieta variada incluindo diferentes fontes nutricionais deve ser mais rica e promover um crescimento mais efetivo do que apenas a utilização de náuplios de *Artemia*. É importante lembrar que outros fatores também podem influenciar no crescimento: número de indivíduos por recipiente, padrões de circulação da água, malformações congênitas, etc. Não obstante, é sabido que cifomedusas podem regredir e crescer novamente em condições de jejum (Lilley *et al.*, 2014); apesar da escala temporal aqui utilizada ser menor, esse é um aspecto da biologia das medusas que deve ser considerado.

### Filogenia

Tradicionalmente as cifomedusas são divididas em 3 grupos: Coronatae, Semaestomeae e Rhizostomeae (Kramp, 1961; Calder, 2009). Neste estudo apenas abordamos as Discomedusae (Semaestomeae + Rhizostomeae).

Como Rhizostomeae e Semaestomeae apresentam diferentes modos de interação com fluidos, apesar de estratégias similares de natação (Nagata *et al.*, 2016), era esperado que o crescimento ou o tempo para o fechamento umbrelar pudessem ser diferentes entre os grupos. De uma maneira geral, éfiras de Rhizostomeae e Semaestomeae apresentaram diferentes padrões de medidas de diâmetro umbrelar e tempos para o surgimento de lóbulos velares. Os lóbulos velares de éfiras de Rhizostomeae surgiram de forma semelhante (pequenas projeções da margem, semelhantes aos lóbulos ropaliare) (com exceção de *C. tuberculata*) e com baixos valores de diâmetro umbrelar (Tabela 2). Entre as Semaestomeae, um grupo não-monofilético (Bayha *et al.*, 2010), observamos apenas exemplares das famílias Ulmaridae e Pelagiidae. Na espécie *A. cf. sp. 4* (Ulmaridae), os espaços inter-lobares foram preenchidos por faixa de tecido à medida que o animal cresceu. No entanto, para a espécie *C. plocamia* (Pelagiidae) observou-se que os lóbulos velares surgiram semelhantes aos ropaliare, assim como em Rhizostomeae. Entretanto, o diâmetro umbrelar era muito maior que o das espécies de Rhizostomeae quando surgiram os lóbulos velares (Tabela 2).

Dentro de Semaestomeae, pelos autores (Bayha *et al.*, 2010) considerado um grupo não-monofilético, observamos apenas exemplares das famílias Ulmaridae e Pelagiidae. Na espécie *A. cf. sp. 4* (Ulmaridae), os espaços inter-lobares foram preenchidos por faixa de tecido à medida que o animal cresceu. No entanto, para a espécie *C. plocamia* (Pelagiidae) observou-se que os lóbulos velares surgiram semelhantes aos ropaliare,

assim como em Rhizostomeae. Entretanto, apresentou diâmetro umbrelar muito maior que o das espécies de Rhizostomeae quando surgiram os lóbulos velares (Tabela 2).

O surgimento dos *digitata* e braços orais seguiu o mesmo padrão: éfiras de Rhizostomeae desenvolveram *digitata* e quatro braços orais com diâmetros umbrelares menores que os das éfiras de Semaestomeae (Tabela 3). Apesar de Nagata *et al.* (2016) ter constatado que espécies de Rhizostomeae tinham dimensões e espaçamento dos *digitata* semelhantes, o tempo de surgimento dessas estruturas variou dentro do grupo (Tabela 3).

Essas observações indicam um padrão: medusas Rhizostomeae possuem desenvolvimento de estruturas umbrelares e orais, com menor diâmetro umbrelar do que as Semaestomeae, *i.e.*, possuem um desenvolvimento mais rápido. No entanto, ressalta-se que o número de espécies de Semaestomeae foi muito restrito (uma espécie Ulmaridae e uma Pelagiidae). Portanto, sugere-se que mais espécies de outros grupos de Semaestomeae sejam analisadas para verificar o padrão encontrado.

Para avaliarmos o valor evolutivo dessas observações sobre o desenvolvimento das éfiras de Discomedusae, utilizamos uma das filogenias disponíveis para o grupo (Bayha *et al.*, 2010). Esta hipótese foi escolhida pois apresenta um elevado refinamento, indicando membros das diferentes famílias de Scyphozoa. Dessa forma, a presente filogenia foi utilizada para verificar a existência de algum padrão de formação dos braços orais, bem como do desenvolvimento umbrelar. Considerando-se os subgrupos de Rhizostomeae, Kolpophorae (famílias Cassiopeidae, Cepheidae, Leptobrachidae, Mastigiidae, Versurigiidae) e Daktyliophorae (famílias Catostylidae, Lobonematidae, Lychnorhizidae, Rhizostomatidae, Stomolophidae), pudemos constatar um padrão distinto entre eles de morfologia dos lóbulos velares das éfiras. Em Kolpophorae (*C. tuberculata*, *M. papua*, *P. punctata* e *Cassiopea* sp.) as éfiras apresentavam lóbulos com a margem lisa e em Daktyliophorae (*R. esculentum*, *C. mosaicus*, *C. townsendi* e *L. lucerna*) as éfiras apresentavam lóbulos com a margem serrilhadas (Tabela 2).

#### Outras considerações

Ter realizado a descrição de mudanças morfológicas de espécies distintas da KUSMB e EA, aumentou a diversidade de espécies incluídas em nosso estudo comparativo realizado no Brasil, proporcionando uma comparação mais ampla, que melhorou a compreensão da relação entre desenvolvimento morfológico, ecologia alimentar e evolução do plano corporal.



## Referências

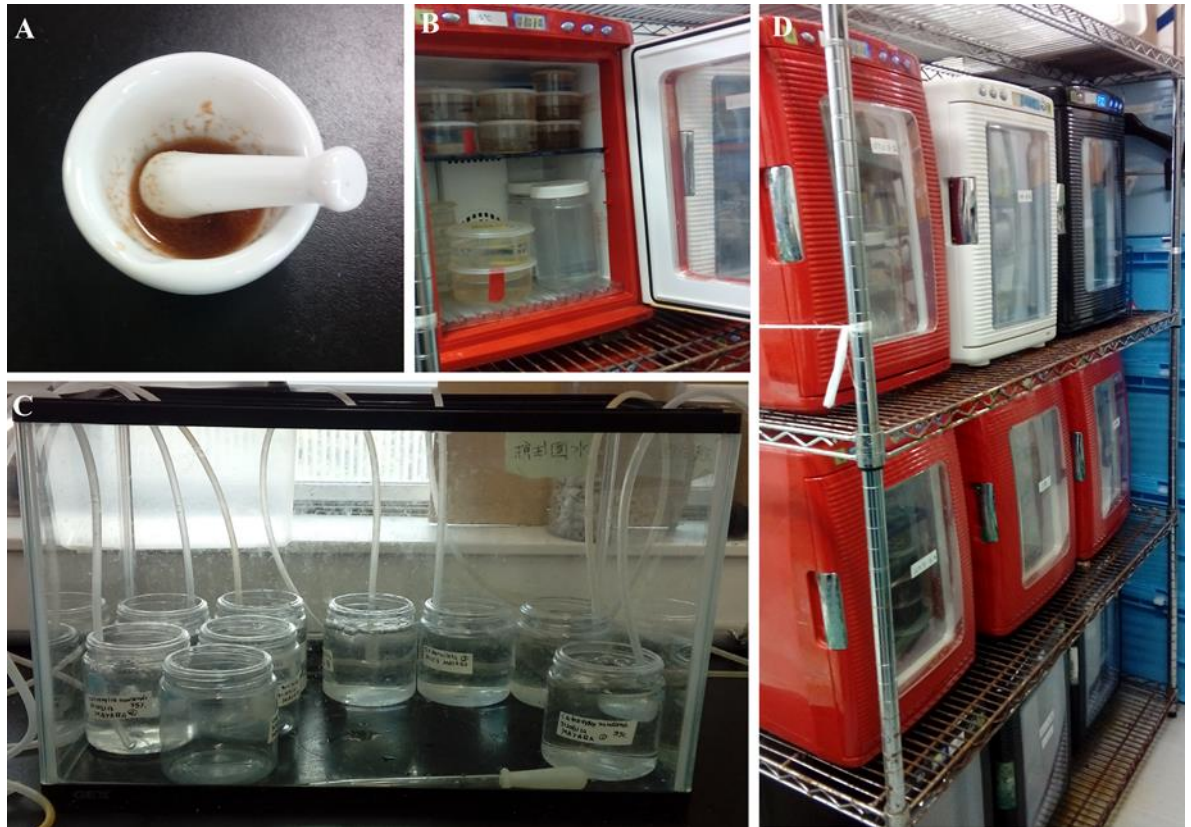
- Avian M.** (1986) Biological cycle of *Cotylorhiza tuberculata* (Macri 1778): morphological aspects of the development from ephyra to young medusa. *Nova Thalassia*, 8(suppl. 2), 47-58.
- Båmstedt U., Wild B., Martinussen M.** (2001) Significance of food type for growth of ephyrae *Aurelia aurita* (Scyphozoa). *Marine Biology*, 139(4), 641-650.
- Bayha K.M., Dawson M.N., Collins A. G., Barbeitos M. S., Haddock S. H. D.** (2010) Evolutionary relationships among scyphozoan jellyfish families based on complete taxon sampling and phylogenetic analyses of 18S and 28S ribosomal DNA. *Integrative and Comparative Biology*, 50, 436-455.
- Behrends G. & Schneider G.** (1995) Impact of *Aurelia aurita* medusae (Cnidaria, Scyphozoa) on the standing stock and community composition of mesozooplankton in the Kiel Bight (western Baltic Sea). *Marine Ecology Progress Series*, 127, 39-45.
- Boco S.R., Metillo E.B., Papa R.D.S.** (2014) Abundance, size and Symbionts of *Catostylus* sp. medusae (Scyphozoa, Rhizostomeae) in Panguil bay, northern mindanao, Philippines. *Philippine Journal of Systematic Biology*, 8, 63-81
- Brodeur R.D., Decker M.B., Ciannelli L., Purcell J. E., Bond N.A., Stabeno P.J., Acuna E., Hunt G. L.** (2008) Rise and fall of jellyfish in the eastern Bering Sea in relation to climate regime shifts. *Progress in Oceanography*, 77(2), 103-111.
- Calder D.R.** (1972) Development of the sea nettle *Chrysaora quinquecirrha* (Scyphozoa, Semaestomeae). *Chesapeake Science*, 13(1), 40-44.
- Calder D.R.** (2009) Cubozoan and Scyphozoan jellyfishes of the Carolinian biogeographic province, southeastern USA. *Royal Ontario Museum Contributions in Science*, 3, 1-58.
- Chiaverano L.M. & Graham W.M.** (2017) Morphological plasticity in *Aurelia* polyps, with subsequent effects on asexual fecundity and morphology of young medusae. *Marine Ecology Progress Series*, 582, 79-92.
- Collins A.G., Schuchert P., Marques A.C., Jankowski T., Medina M., Schierwater B.** (2006) Cnidarian phylogeny and character evolution clarified by new large and small subunit rDNA data and an assessment of the utility of phylogenetic mixture models. *Systematic Biology* 55(1), 97-115.
- Costello J.H., Colin S.P.** (1994) Morphology, fluid motion and predation by the scyphomedusa *Aurelia aurita*. *Marine Biology*, 121, 327-334.
- Costello J.H., Colin S.P., Dabiri J.O.** (2008) Medusan morphospace: phylogenetic constraints, biomechanical solutions, and ecological consequences. *Invertebrate Biology*, 127, 265-290.
- Dawson M.N.** (2003) Macro-morphological variation among cryptic species of the moon jellyfish, *Aurelia* (Cnidaria: Scyphozoa). *Marine Biology*, 143(2), 369-379.
- Dawson M.N. & Jacobs D.K.** (2001). Molecular evidence for cryptic species of *Aurelia aurita* (Cnidaria, Scyphozoa). *The Biological Bulletin*, 200(1), 92-96.
- Dong J., Jiang L. X., Tan K. F., Liu H. Y., Purcell J. E., Li P. J., Ye C. C.** (2009) Stock enhancement of the edible jellyfish (*Rhopilema esculentum* Kishinouye) in Liaodong Bay, China: a review. *Hydrobiologia*, 616(1), 113-118.
- Gershwin L. & Collins A.G.** (2002) A preliminary phylogeny of Pelagiidae (Cnidaria, Scyphozoa), with new observations of *Chrysaora colorata* comb. nov. *Journal of Natural History*, 36(2), 127-148.
- Gohar H. A. F., Eisawy A. M.** (1960) The biology of *Cassiopea andromeda* (from the Red Sea) (With a note on the species problem). *Marine Biology Stat Ghardaqa*, 11, 3-39.
- Gómez-Daglio, L. & Dawson, M.N.** (2017) Species richness of jellyfishes (Scyphozoa: Discomedusae) in the Tropical Eastern Pacific: missed taxa, molecules, and morphology match in a biodiversity hotspot. *Invertebrate Systematics*, 31, 635-663.
- Holst S., Sotje I., Tiemann H.** (2007) Life cycle of the rhizostome jellyfish *Rhizostoma octopus* (L.) (Scyphozoa, Rhizostomeae), with studies on cnidocysts and statoliths. *Marine Biology* 151, 1695-1710.
- Jarms G.** (2001) The life cycle of *Nausithoe hagenbecki* sp. nov. (Scyphozoa, Coronatae). *Mitteilungen aus dem Hamburgischen Zoologischen Museum und Institut*, 98, 13-22.
- Jarms G.** (2010) The early life history of Scyphozoa with emphasis on Coronatae. A review with a list of described life cycles. *Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg*, 45, 1731.
- Jarms, G. & Morandini, A.C.** (in press) World Atlas of Jellyfish. *Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg*.
- Kawahara M., Uye S. I., Ohtsu K., Iizumi H.** (2006) Unusual population explosion of the giant jellyfish *Nemopilema nomurai* (Scyphozoa: Rhizostomeae) in East Asian waters. *Marine Ecology Progress Series*, 307, 161-173.
- Kramp P.L.** (1961) Synopsis of the medusae of the world. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 40, 1-469.

- Kikinger R.** (1992) *Cotylorhiza tuberculata* (Cnidaria: Scyphozoa)- life history of a stationary population. PSZN I Marine Ecology 13, 333–362.
- Kitamura M. & Omori M.** (2010) Synopsis of edible jellyfishes collected from Southeast Asia, with notes on jellyfish fisheries. Plankton and Benthos Research, 5(3), 106-118.
- Lange, J. & R. Kaiser.** (1995) The maintenance of pelagic jellyfish in the Zoo-Aquarium Berlin. Int. Zoo Yb. 34: 59–64.
- Lawley J.W.** (jun/2018) Personal communication.
- Lee H.E., Yoon W.D., Lim D.** (2008) Description of Feeding Apparatus and Mechanism in *Nemopilema nomurai* Kishinouye (Scyphozoa: Rhizostomeae). Ocean Science Journal, 43, 61-65.
- Lilley M.K.S., Elineau A., Ferraris M., Thiéry A., Stemmann L., Gorsky G., et al.** (2014) Individual shrinking to enhance population survival: quantifying the reproductive and metabolic expenditures of a starving jellyfish, *Pelagia noctiluca*. Journal of Plankton Research, 36, 1585-1597.
- Mayer A.G.** (1915) Medusae of the Philippines and of Torres Straits. Being a report on the Scyphomedusae collected by the U.S. Fisheries Bureau steamer ‘Albatross’ in the Philippine Islands and Malay Archipelago, 1907–1910, and upon the medusae collected by the expedition of the Carnegie Institution of Washington to Torres Straits, Australia, in 1913. Papers of the Tortugas Laboratory, 8, 157–202, pls. 1–3
- Mayorova T.D., Kosevich I.A., Melekhova O.P.** (2012) On Some Features of Embryonic Development and Metamorphosis of *Aurelia aurita* (Cnidaria, Scyphozoa). Russian Journal of Developmental Biology, 43, 271–285.
- Mianzan H.W. & Cornelius P.F.S.** (1999) Cubomedusae and Scyphomedusae. Pp. 513–559 in Boltovskoy, D. (Ed.), South Atlantic Zooplankton, vol. 1. Backhuys Publishers, Leiden.
- Mianzan H.W., Quiñones J., Palma S., Schiariti A., Acha M., Robinson K.L., Graham W.M.** (2014) *Chrysaora plocamia*: a poorly understood jellyfish from South American Waters. In: Pitt, K.A. & C.H. Lucas (eds), *Jellyfish blooms*, Springer, Dordrecht, 219-236.
- Mills C. E.** (2001) Jellyfish blooms: are populations increasing globally in response to changing ocean conditions?. Hydrobiologia, 451(1), 55-68.
- Morandini A.C., Ascher D., Stampar S.N., Ferreira J.F.** (2005) Cubozoa e Scyphozoa (Cnidaria: Medusozoa) de águas costeiras do Brasil. *Iheringia*, Série Zoológica, 95(3):281-294.
- Morandini A.C., & Marques A.C.** (2010) Revision of the genus *Chrysaora* Péron & Lesueur, 1810 (Cnidaria: Scyphozoa). Zootaxa, 2464, 1-97.
- Morandini A.C., Silveira F.L. da, Jarms G.** (2004) The life cycle of *Chrysaora lactea* Eschscholtz, 1829 (Cnidaria, Scyphozoa, Discomedusae, Semaestomeae, Pelagiidae) with notes on the scyphistoma stage of three other species. Hydrobiologia, 530/531, 347–354.
- Nagata R.M., Costello J.H., Colin S.P., Migotto A.E., Morandini A.C.** (2016) Transitions in morphology and fluid environment lead to the development of feeding mechanism in a rhizostomeae medusa. Marine Ecology Progress Series, 557, 145-159.
- Nawroth J.C., Feitl K.E., Colin S.P., Costello J.H., Dabiri J.O.** (2010) Phenotypic plasticity in juvenile jellyfish medusae facilitates effective animal–fluid interaction. Biology Letters, 6, 389-393.
- Omori M., & Kitamura M.** (2004) Taxonomic review of three Japanese species of edible jellyfish (Scyphozoa: Rhizostomeae). Plankton Biology and Ecology, 51(1), 36-51.
- Pitt K.A.** (2000) Life history and settlement preferences of the edible jellyfish *Catostylus mosaicus* (Scyphozoa: Rhizostomeae). Marine Biology, 136, 269-279.
- Pitt K.A., Duarte C.M., Lucas C.H., Sutherland K.R., Condon R.H., et al.** (2013) Jellyfish Body Plans Provide Allometric Advantages beyond Low Carbon Content. Plos One 8(8): e72683.
- Pitt K. A., Kingsford M., Rissik D., Koop K.** (2007) Jellyfish modify the response of planktonic assemblages to nutrient pulses. Marine Ecology Progress Series, 351, 1-13.
- Purcell J.E.** (1990) Soft-bodied zooplankton predators and competitors of larval herring (*Clupea harengus pallasii*) at herring spawning grounds in British Columbia. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 47: 505–515.
- Russell F.S.** (1970) The Medusae of British Isles, volume II: Pelagic Scyphozoa. Cambridge University Press, 283.
- Schiariti A., Kawahara M., Uye S., Mianzan H. W.** (2008). Life cycle of the jellyfish *Lychnorhiza lucerna* (Scyphozoa: Rhizostomeae). Marine Biology, 156(1), 1.
- Silveira F.L. and Morandini A.C.** (1997) *Nausithoe aurea* n. sp. (Scyphozoa, Coronatae, Nausithoidae), a species with two pathways of reproduction after strobilation: sexual and asexual. Contributions to Zoology, 66(4), 235-246.
- Sötje I., Tiemann H., Båmstedt U.** (2007) Trophic ecology and the related functional morphology of the deep water medusa *Periphylla periphylla* (Scyphozoa, Coronatae). Marine Biology, 150, 329–343.
- Southward A.J.** (1955) Observations on the ciliary currents of the jelly-fish *Aurelia aurita* L. J. Mar. Biol. Assn. U. K. 34, 201–216.

- Stiasny G.** (1921) Studien über Rhizostomeen mit besonderer berücksichtigung der Fauna des Malaiischen Archipels nebst einer revision des Systems. *Capita Zool.* 1:1-179.
- Straehler-Pohl I. & Jarms G.** (2010) Identification key for young ephyrae: a first step for early detection of jellyfish blooms. *Hydrobiologia*, 645, 3-21.
- Straehler-Pohl I., Widmer C.L., Morandini A.C.** (2011) Characterizations of juvenile stages of some sennaeostome Scyphozoa (Cnidaria), with recognition of a new family (Phacellophoridae). *Zootaxa*, 2741, 1-37.
- Sugiura Y.** (1966) On the life-history of rhizostome medusae IV. *Cephea cephea*. *Embryologia*, 9, 105-122.
- Uchida T.** (1926) The anatomy and development of a rhizostome medusa, *Mastigias papua* L. Agassiz, with observations on the phylogeny of Rhizostomeae. I. *Journal of the Faculty of Science, Imperial University of Tokyo (Section VI, Zoology.)* 1, 45-95.
- Ullah M.S., Min G.S., Dong J., Yoon W.D., Choi J.K.** (2015) First record of *Rhopilema esculentum* (Scyphozoa, Rhizostomae), edible jellyfish in Korea. *Ocean and Polar Research*, 37(4), 287-293.
- Willcox S., Moltschanivskyj N.A., Crawford C.** (2007) Asexual reproduction in scyphistomae of *Aurelia* sp.: Effects of temperature and salinity in an experimental study. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 353, 107-114.
- Young G.A. & Hagadorn J.W.** (2010) The fossil record of cnidarian medusae. *Palaeoworld*, 19, 212-221.]

## Anexo

**Anexo 1.** (A) Cadinho com náuplios de *Artemia* sp. macerados. (B) e (D) câmaras incubadoras com medusas na Kitasato University School of Marine Biosciences (KUSMB). (C) Recipientes de cultivo de medusas mantidas por alunos da KUSMB.



**Anexo 2.** Tabela com medidas de área e diâmetro umbrelar, porcentagem de tecido umbrelar (BC%), média do comprimento dos braços orais e razão raio/braços orais de *Mastigias papua*. Cultiv = medusas cultivadas. \* (cultiv) = indivíduos que foram cultivados no mesmo frasco pela autora, diferente dos outros que foram cultivados separadamente. Lab = medusas cultivadas pelos estudantes da Kitasato University School of Marine Biosciences (KUSMB) laboratory. "-" = braços orais ausentes. NA = valor não obtido. O restante dos valores dos indivíduos "1 (cultiv), 2 (cultiv) e 5 (cultiv)" não foram apresentados porque as medusas morreram. As idades dos indivíduos "Lab" são aproximados.

Indivíduo	Idade (dias)	Temperatura (°C)	Área (mm <sup>2</sup> )	Diâmetro (mm)	BC%	Média braços orais (mm)	Raio/braços orais
1 (cultiv)	0	24°C	2.625	2.42	63.47632537	-	-
1 (cultiv)	1	24°C	2.546	2.263	65.36973345	-	-
1 (cultiv)	2	24°C	NA	NA	NA	NA	NA
1 (cultiv)	3	24°C	1.722	1.888	72.80491971	-	-
1 (cultiv)	4	24°C	2.277	2.288	65.51380941	-	-
1 (cultiv)	5	24°C	7.123	3.899	66.28322094	-	-
1 (cultiv)	6	24°C	6.791	3.916	66.14825459	-	-
1 (cultiv)	7	24°C	6.93	4.091	64.29799875	-	-
1 (cultiv)	8	24°C	7.46	3.904	73.06477767	-	-
1 (cultiv)	9	24°C	7.905	4.168	73.61070701	-	-
1 (cultiv)	10	24°C	7.37	3.721	77.42119256	-	-
2 (cultiv)	0	24°C	1.761	1.828	75.03654971	-	-
2 (cultiv)	1	24°C	1.801	1.874	72.28552279	-	-
2 (cultiv)	2	24°C	1.981	2.064	70.32967033	-	-
2 (cultiv)	3	24°C	1.818	1.992	72.46794872	-	-
2 (cultiv)	4	24°C	1.703	1.86	70.54208274	-	-
2 (cultiv)	5	24°C	4.944	3.06	70.54829618	-	-
2 (cultiv)	6	24°C	5.019	3.286	70.87697929	-	-
2 (cultiv)	7	24°C	5.074	3.23	70.41746641	-	-
2 (cultiv)	8	24°C	3.829	2.731	72.24983433	-	-
2 (cultiv)	9	24°C	3.815	2.702	69.39217319	-	-
2 (cultiv)	10	24°C	3.63	2.736	68.59847227	-	-
2 (cultiv)	15	24°C	2.861	2.437	66.79966401	-	-
5 (cultiv)	0	24°C	2.502	2.279	72.82407407	-	-
5 (cultiv)	1	24°C	2.613	2.405	70.56521739	-	-
5 (cultiv)	2	24°C	NA	NA	NA	-	-
5 (cultiv)	3	24°C	1.762	1.953	74.38619774	-	-
5 (cultiv)	4	24°C	2.221	2.148	70.17313746	-	-
5 (cultiv)	5	24°C	7.337	3.922	72.93089754	-	-
5 (cultiv)	6	24°C	9.022	4.342	74.11318369	-	-
5 (cultiv)	7	24°C	8.876	4.238	75.18975002	-	-
5 (cultiv)	8	24°C	10.703	4.568	76.54663518	-	-
5 (cultiv)	9	24°C	11.795	4.507	81.60331244	-	-
5 (cultiv)	10	24°C	13.237	4.75	81.89437931	-	-
5 (cultiv)	15	24°C	32.336	7.332	85.90708363	-	-
5 (cultiv)	20	24°C	17.802	5.274	100	-	-
5 (cultiv)	25	24°C	38.278	8.093	80.86553202	2.653	1.525254429
*(cultiv)	0	24°C	NA	NA	NA	NA	NA
*(cultiv)	1	24°C	NA	NA	NA	NA	NA
*(cultiv)	2	24°C	NA	NA	NA	NA	NA

*(cultiv)	3	24°C	3.724	2.921	72.69405058	-	-
*(cultiv)	4	24°C	3.185	2.517	75.60581583	-	-
*(cultiv)	4	24°C	4.775	3.07	78.28460039	-	-
*(cultiv)	5	24°C	12.235	4.917	75.34995056	-	-
*(cultiv)	5	24°C	14.815	5.247	76.20366706	-	-
*(cultiv)	6	24°C	10.203	4.665	69.71455366	-	-
*(cultiv)	7	24°C	13.622	5.25	74.75818206	-	-
*(cultiv)	8	24°C	21.206	6.042	80.68442347	-	-
*(cultiv)	9	24°C	24.749	6.34	83.02640405	-	-
*(cultiv)	10	24°C	40.832	8.066	85.57690495	-	-
*(cultiv)	15	24°C	NA	NA	NA	-	-
*(cultiv)	20	24°C	31.018	6.94	86.89100443	-	-
*(cultiv)	20	24°C	25.885	6.005	88.99082569	-	-
*(cultiv)	20	24°C	41.379	8.371	75.84294947	-	-
*(cultiv)	20	24°C	35.624	7.33	87.93303934	-	-
*(cultiv)	20	24°C	50.512	8.87	84.98092934	-	-
*(cultiv)	25	24°C	37.495	10.398	78.03961091	2.5575	2.032844575
*(cultiv)	25	24°C	49.739	8.739	84.65895755	1.864	2.344152361
*(cultiv)	25	24°C	51.801	9.18	80.67333364	1.5905	2.885884942
*(cultiv)	30	24°C	72.188	10.362	84.78449351	3.37175	1.536591
*(cultiv)	30	24°C	68.522	10.567	85.65002196	4.261	1.239967144
*(cultiv)	30	24°C	49.205	8.592	84.86111313	3.755	1.144074567
*(cultiv)	35	24°C	70.472	10.498	80.67571835	4.9205	1.066761508
*(cultiv)	35	24°C	99.065	13.492	82.7466253	3.5695	1.889900546
*(cultiv)	35	24°C	84.539	11.507	83.34557354	4.242	1.356317775
Lab	10	28°C	15.721	4.954	88.60441499	2.73725	0.904922824
Lab	10	28°C	18.458	5.182	94.35458437	1.322625	1.958983083
Lab	15-20	28°C	28.404	6.868	88.46562287	2.33525	1.47050637
Lab	20-25	28°C	42.844	7.924	88.58722038	2.7885	1.420835575
Lab	20-25	28°C	42.842	8.291	84.11439558	4.523	0.916537696
Lab	20-25	28°C	47.452	9.319	88.32308448	1.757	2.651963574
Lab	35	28°C	77.93	10.587	100	2.22875	2.375098149

**Anexo 3.** Tabela com medidas de área, diâmetro, porcentagem de tecido umbrelar (BC%), média do comprimento dos braços orais e razão raio/braços orais de *Cotylorhiza tuberculata*. Cultiv = medusas cultivadas. EA = medusas oriundas de Enoshima Aquarium. Lab = medusas cultivadas pelos estudantes da Kitasato University School of Marine Biosciences (KUSMB). "-" = braços orais ausentes. NA = valor não obtido. A idade dos indivíduos "LAB" e "EA" são aproximadas.

Indivíduo	Idade (dias)	Temperatura (°C)	Área (mm <sup>2</sup> )	Diâmetro (mm)	BC%	Média braços orais (mm)	Raio/braços orais
2 (cultiv)	0	24°C	3.909	2.884	63.61161525	-	-
2 (cultiv)	1	24°C	3.339	2.604	68.38145232	-	-
2 (cultiv)	2	24°C	3.789	2.873	25.93043055	-	-
2 (cultiv)	3	24°C	4.465	3.087	64.9544112	-	-
2 (cultiv)	4	24°C	4.740	3.181	64.57070707	0.408	3.898284314
2 (cultiv)	5	24°C	4.456	2.916	70.8102594	0.33475	4.355489171
2 (cultiv)	6	24°C	5.804	3.185	77.02945651	0.45625	3.490410959
2 (cultiv)	7	24°C	7.561	3.614	80.38847706	0.40325	4.481091135
2 (cultiv)	8	24°C	7.769	3.631	77.87445037	0.667625	2.719340947
2 (cultiv)	9	24°C	12.05	4.704	75.10763653	1.3985	1.681801931
2 (cultiv)	10	24°C	NA	NA	NA	NA	NA
2 (cultiv)	15	24°C	20.605	5.872	81.54387199	2.134375	1.375578331
2 (cultiv)	20	24°C	24.357	6.132	85.05225201	1.960375	1.563986482
2 (cultiv)	25	24°C	65.092	10.442	83.49090474	3.522375	1.482238546
2 (cultiv)	30	24°C	51.283	9.379	80.02177858	2.796	1.677217454
2 (cultiv)	35	24°C	42.876	8.350	100	1.639625	2.546313944
3 (cultiv)	0	24°C	2.403	2.299	65.31905594	-	-
3 (cultiv)	1	24°C	2	2.063	66.10308154	-	-
3 (cultiv)	2	24°C	2.2	2.246	66.89987937	-	-
3 (cultiv)	3	24°C	1.767	2.051	66.99230314	-	-
3 (cultiv)	4	24°C	2.485	2.38	69.65261088	0.271	4.391143911
3 (cultiv)	5	24°C	2.512	2.386	63.39573919	0.24775	4.815338042
3 (cultiv)	6	24°C	2.69	2.498	61.83965196	0.2505	4.986027944
3 (cultiv)	7	24°C	2.958	2.536	59.68300237	0.307	4.13029316
3 (cultiv)	8	24°C	3.937	3.094	59.04656045	0.62075	2.492146597
3 (cultiv)	9	24°C	4.373	3.175	62.08132493	0.879666667	1.804660856
3 (cultiv)	10	24°C	4.392	3.089	68.22406742	1.077	1.434076137
3 (cultiv)	15	24°C	11.964	5.07	64.14078098	1.59075	1.59358793
3 (cultiv)	20	24°C	19.84	6.122	66.68750391	2.472857143	1.237839399
3 (cultiv)	25	24°C	93.519	13.719	60.05532466	4.880875	1.405383256
3 (cultiv)	30	24°C	95.832	13.231	71.40506302	3.647875	1.813521571
3 (cultiv)	35	24°C	71.33	11.613	68.33963904	2.56825	2.26087803
5 (cultiv)	0	24°C	1.613	1.918	64.1426146	-	-
5 (cultiv)	1	24°C	1.604	1.937	67.2605042	-	-
5 (cultiv)	2	24°C	NA	NA	NA	-	-
5 (cultiv)	3	24°C	1.516	1.762	68.45767298	-	-
5 (cultiv)	4	24°C	1.458	1.715	71.75669928	-	-
5 (cultiv)	5	24°C	1.363	1.728	65.199674	-	-
5 (cultiv)	6	24°C	1.451	1.829	64.06989443	-	-
5 (cultiv)	7	24°C	1.556	1.916	64.0625	-	-
5 (cultiv)	8	24°C	1.741	2.006	62.06683168	-	-
5 (cultiv)	9	24°C	1.823	2.049	64.95925495	-	-
5 (cultiv)	10	24°C	2.006	2.171	60.6100447	-	-
5 (cultiv)	15	24°C	4.403	3.381	53.80299924	1.351	1.251295337



5 (cultiv)	20	24°C	5.955	3.113	65.81131251	1.467	1.061008862
5 (cultiv)	25	24°C	60.656	12.138	56.43592798	4.074	1.489690722
5 (cultiv)	30	24°C	97.749	14.389	62.96926166	5.50225	1.307556
5 (cultiv)	35	24°C	83.636	13.15	63.41551337	4.524375	1.453239398
5 (cultiv)	40	24°C	142.701	16.144	72.11522995	5.73525	1.407436467
5 (cultiv)	45	24°C	215.383	18.507	81.63714671	8.912625	1.038246308
5 (cultiv)	50	24°C	247.04	19.113	100	8.07275	1.183797343
6 (cultiv)	0	24°C	2.135	2.143	76.15877081	-	-
6 (cultiv)	1	24°C	2.681	2.443	72.73493468	-	-
6 (cultiv)	2	24°C	2.32	2.258	71.97339246	-	-
6 (cultiv)	3	24°C	2.554	2.312	74.76675148	-	-
6 (cultiv)	4	24°C	3.541	2.879	70.55295494	0.43575	3.303499713
6 (cultiv)	5	24°C	3.71	2.827	69.13821627	0.36475	3.875257025
6 (cultiv)	6	24°C	4.638	3.211	69.54692946	0.3125	5.1376
6 (cultiv)	7	24°C	4.556	3.122	70.05846498	0.372	4.196236559
6 (cultiv)	8	24°C	5.283	3.289	71.556019	1.46	1.126369863
6 (cultiv)	9	24°C	4.857	3.195	70.90088992	1.353	1.180709534
6 (cultiv)	10	24°C	6.758	3.944	69.18595242	0.8095	2.436071649
6 (cultiv)	15	24°C	16.749	5.937	70.86560528	2.079875	1.427249234
6 (cultiv)	20	24°C	10.934	4.609	70.16143031	1.148875	2.005875313
6 (cultiv)	25	24°C	21.743	6.266	76.65095842	1.712125	1.829889757
6 (cultiv)	30	24°C	26.808	6.552	82.03795239	1.74975	1.872267467
6 (cultiv)	35	24°C	20.241	6.313	70.45988587	0.893375	3.533230726
1 (EA)	40-45	25°C	160.567	14.656	100	4.7344	1.54782021
2 (EA)	40-45	25°C	166.97	16.246	100	4.812625	1.687852264
3 (EA)	40-45	25°C	183.117	16.809	100	5.365	1.566542404
1 (Lab)	60	24°C	529.4769	25.971	100	10.512375	1.235258445

**Anexo 4.** Tabela com medidas de área, diâmetro, porcentagem de tecido umbrelar (BC%), média do comprimento dos braços orais e razão raio/braços orais de *Cassiopea sp.*. EA= medusas oriundas de Enoshima Aquarium. NA = valor não obtido. Idade corresponde aos dias de acompanhamento e não aos dias após a liberação da éfira. Os valores restantes dos indivíduos 3 e 4 não foram mostrados porque eles não se recuperaram como outros.

Indivíduo	Idade (dias)	Temperatura (°C)	Área (mm <sup>2</sup> )	Diâmetro (mm)	Média braços orais (mm)	Raio/braços orais
1 (EA)	1	24°C	31.321	5.395	2.558375	1.05438022
1 (EA)	2	24°C	22.344	4.995	2.144625	1.164539255
1 (EA)	3	24°C	23.478	5.715	1.968	1.451981707
1 (EA)	4	24°C	62.52	10.187	3.436875	1.482014912
1 (EA)	5	24°C	57.5708	8.635	2.399	1.799708212
1 (EA)	6	24°C	45.447	8.359	2.48175	1.684093885
1 (EA)	7	24°C	40.391	7.962	2.708625	1.469749412
1 (EA)	8	24°C	37.568	8.086	2.671625	1.513311187
1 (EA)	9	24°C	38.992	8.232	2.821375	1.458863143
1 (EA)	15	24°C	28.287	7.011	2.282875	1.535563708
1 (EA)	20	24°C	24.806	6.186	2.35325	1.314352491
1 (EA)	24	24°C	39.327	7.277	2.549	1.427422519
1 (EA)	29	24°C	79.843	10.461	3.911375	1.337253523
1 (EA)	34	24°C	70.652	10.513	4.2994	1.222612458
2 (EA)	1	24°C	27.758	6.281	2.705	1.160998152
2 (EA)	2	24°C	27.219	6.352	2.68275	1.183859845
2 (EA)	3	24°C	22.818	5.226	1.83325	1.425337515
2 (EA)	4	24°C	82.505	10.943	3.861875	1.416798835
2 (EA)	5	24°C	62.99	8.947	3.134	1.427409062
2 (EA)	6	24°C	60.592	9.3	2.757875	1.686080769
2 (EA)	7	24°C	57.352	8.734	2.705875	1.61389569
2 (EA)	8	24°C	45.778	8.114	NA	NA
2 (EA)	9	24°C	58.816	8.964	NA	NA
2 (EA)	15	24°C	38.707	7.676	1.693875	2.265810641
2 (EA)	20	24°C	47.954	7.944	2.923	1.358877865
2 (EA)	24	24°C	58.138	9.078	3.57875	1.268319944
2 (EA)	29	24°C	98.436	11.521	4.943875	1.165179136
2 (EA)	34	24°C	174.935	15.618	7.080875	1.102829806
3 (EA)	1	24°C	21.035	5.19	1.857	1.397415186
3 (EA)	2	24°C	18.24	4.801	2.02075	1.187925275
3 (EA)	3	24°C	17.084	4.565	1.66475	1.371076738
3 (EA)	4	24°C	53.838	8.685	3.331125	1.303613644
3 (EA)	5	24°C	45.548	7.826	2.973	1.316178944
3 (EA)	6	24°C	29.828	5.587	1.8415	1.516969862
3 (EA)	7	24°C	18.765	4.132	1.372625	1.505145251
3 (EA)	8	24°C	15.665	4.447	1.34071	1.658444326
4 (EA)	1	24°C	48.255	7.776	2.85725	1.360748972
4 (EA)	2	24°C	32.641	6.178	2.46675	1.252254991
4 (EA)	3	24°C	19.222	5.094	2.011	1.266534063
4 (EA)	4	24°C	32.772	6.684	2.588375	1.29115758

**Anexo 5.** Tabela com medidas de área, diâmetro, porcentagem de tecido umbrelar (BC%), média do comprimento dos braços orais e razão raio/braços orais de *Catostylus townsendi*. Cultiv = medusas cultivadas. EA = jellyfish from the Enoshima Aquarium. Lab = jellyfish cultivated by students at the Kitasato University School of Marine Biosciences (KUSMB) laboratory. "-" = braços orais ausentes. NA = valor não obtido. Os valores restantes de "2 (cultiv)" não foram mostrados porque a medusa morreu. A idade dos indivíduos "Lab" e "EA" é aproximada.

Individuo	Idade (dias)	Temperatura (°C)	Área (mm <sup>2</sup> )	Diâmetro (mm)	BC%	Média braços orais (mm)	Raio/braços orais
1 (cultiv)	0	24°C	1.513	1.916	62.2192423	-	-
1 (cultiv)	1	24°C	2.235	2.24	63.3883539	-	-
1 (cultiv)	2	24°C	2.672	2.576	60.1380339	-	-
1 (cultiv)	3	24°C	2.405	2.476	58.6446213	-	-
1 (cultiv)	4	24°C	3.722	2.224	62.8387443	-	-
1 (cultiv)	5	24°C	1.685	1.878	81.656	-	-
1 (cultiv)	6	24°C	3.189	1.963	71.8309859	-	-
1 (cultiv)	7	24°C	2.585	2.273	73.6681530	-	-
1 (cultiv)	8	24°C	2.705	2.311	71.7442407	-	-
1 (cultiv)	9	24°C	2.746	2.214	72.8441224	0.40375	2.814860681
1 (cultiv)	10	24°C	4.356	2.958	75.5258899	0.294	3.930272109
1 (cultiv)	15	24°C	6.517	3.342	79.3592380	0.394	2.80964467
1 (cultiv)	20	24°C	10.07	4.097	77.7457257	0.6815	2.170212766
1 (cultiv)	25	24°C	39.30	8.41	77.5659455	1.911	0.874411303
1 (cultiv)	30	24°C	42.68	9.124	78.7549171	5.582666667	0.366939336
1 (cultiv)	35	24°C	53.866	10.148	81.7350463	1.219666667	3.447663296
2 (cultiv)	0	24°C	1.296	1.731	67.20901126	-	-
2 (cultiv)	1	24°C	NA	NA	NA	-	-
2 (cultiv)	2	24°C	2.592	2.64	56.69196275	-	-
2 (cultiv)	3	24°C	NA	NA	63.00970874	-	-
2 (cultiv)	4	24°C	3.147	2.76	63.34841629	-	-
2 (cultiv)	5	24°C	4.204	3.151	62.84987277	0.33775	4.66469282
2 (cultiv)	6	24°C	4.585	3.048	67.11382114	0.46775	3.258150722
2 (cultiv)	7	24°C	5.564	3.443	67.99374674	0.55725	3.089277703
2 (cultiv)	8	24°C	7.712	4.22	60.99593496	1.63825	1.287959713
2 (cultiv)	9	24°C	10.236	4.257	72.08131532	2.313333333	0.920100865
2 (cultiv)	10	24°C	12.181	4.699	74.28038229	2.54275	0.923999607
2 (cultiv)	15	24°C	19.342	5.666	70.5789435	1.928333333	1.469144339
2 (cultiv)	20	24°C	21.101	5.708	83.74946106	2.756	1.035558781
1 (LAB)		28°C	114.588	12.654	100	3.4095	0.049802036
2 (LAB)		28°C	92.732	10.293	100	3.02375	0.057578707
3 (LAB)		28°C	52.169	8.418	100	2.1046	0.074319313
4 (LAB)		28°C	158.084	14.171	100	4.978625	0.046788742
5 (LAB)		28°C	87.675	11.059	100	2.37475	0.060688376
6 (LAB)		28°C	81.639	10.816	100	2.832	0.063329235
7 (LAB)		28°C	147.492	13.088	100	3.435833333	0.040160051
8 (LAB)		28°C	182.032	16.336	100	4.34525	0.045618033
9 (LAB)		30°C	283.341	17.152	100	4.54975	0.031274045
1 (EA)		28°C	209.513	17.619	100	5.6565	0.043928454
2 (EA)		28°C	212.912	17.866	100	7.307875	0.036723686

**Anexo 6.** Tabela com medidas de área, diâmetro, porcentagem de tecido umbrelar (BC%), média do comprimento dos braços orais e razão raio/braços orais de *Catostylus mosaicus*. Cultiv = medusas cultivadas. EA = medusas oriundas de Enoshima Aquarium. “-” = braços orais ausentes. Os valores restantes dos indivíduos "2 (cultiv)" não foram mostrados porque a medusa morreu. A idade dos indivíduos "EA" é aproximada.

Indivíduo	Idade (dias)	Temperatura (°C)	Área (mm <sup>2</sup> )	Diâmetro (mm)	BC%	Média braços orais(mm)	Raio/braços orais
1 (cultiv)	0	24°C	0.701	1.404	59.63010204	-	-
1 (cultiv)	1	24°C	0.556	1.129	64.76635514	-	-
1 (cultiv)	2	24°C	0.584	1.133	65.38461538	-	-
1 (cultiv)	3	24°C	0.804	2.279	61.07023411	-	-
1 (cultiv)	4	24°C	1.056	1.564	62.91624622	-	-
1 (cultiv)	5	24°C	1.531	1.733	71.31654973	-	-
1 (cultiv)	6	24°C	1.548	1.794	68.01665405	-	-
1 (cultiv)	7	24°C	3.124	2.61	67.92171482	-	-
1 (cultiv)	8	24°C	4.151	2.984	67.49121574	0.8295	1.7986739
1 (cultiv)	9	24°C	5.74	3.267	74.10410058	0.99175	1.64708848
1 (cultiv)	10	24°C	6.781	3.48	79.95166429	1.39775	1.244857807
1 (cultiv)	15	24°C	24.37	6.03	82.13586433	2.568875	1.173665515
1 (EA)	30-40	28°C	132.03	13.98	100	6.89675	1.013448363
2 (EA)	30-40	28°C	266.91	18.95	100	9.265	1.022827847
3 (EA)	30-40	28°C	291.20	19.41	100	8.145	1.191467158

**Anexo 7.** Tabela com medidas de área, diâmetro, porcentagem de tecido umbrelar (BC%), média do comprimento dos braços orais e razão raio/braços orais de *Phyllorhiza punctata*. EA= medusas oriundas de Enoshima Aquarium. LAB = medusas cultivadas por estudantes da Kitasato University School of Marine Biosciences (KUSMB) “-” = braços orais ainda ausentes. A idade dos indivíduos "LAB" e "EA" é aproximada.

Indivíduo	Idade (dias)	Temperatura (°C)	Área (mm <sup>2</sup> )	Diâmetro (mm)	BC%	Média dos braços orais (mm)	Raio/braços orais
1 (LAB)	15-25	20°C	6.879	3.625	72.467677	-	-
2 (LAB)	15-25	20°C	7.593	3.769	76.549887	-	-
3 (LAB)	15-25	20°C	8.42	4.021	78.942914	-	-
4 (LAB)	15-25	20°C	9.521	4.165	78.248052	-	-
5 (LAB)	15-25	20°C	10.848	4.471	71.098198	-	-
6 (LAB)	15-25	20°C	11.153	4.467	80.225297	-	-
7 (LAB)	15-25	20°C	11.545	4.585	81.551807	-	-
8 (LAB)	15-25	20°C	11.688	4.588	75.622812	-	-
9 (LAB)	15-25	20°C	11.761	4.891	81.50676	-	-
10 (LAB)	15-25	20°C	14.894	5.261	77.17306	-	-
1 (EA)	60	28°C	190.724	16.219	100	6.107375	1.327820

**Anexo 8.** Tabela com medidas de área, diâmetro, porcentagem de tecido umbrelar (BC%), média do comprimento dos braços orais e razão raio/braços orais de *Rhopilema esculentum*. Cultiv = medusas cultivadas. LAB = medusas cultivadas por estudantes da Kitasato University School of Marine Biosciences (KUSMB). “-” = braços orais ainda ausentes. A idade dos indivíduos "LAB" é aproximada.

Indivíduo	Idade (dias)	Temperatura (°C)	Área (mm <sup>2</sup> )	Diâmetro (mm)	BC%	Média dos braços orais (mm)	Raio/braços orais
1 (cultiv)	0	24°C	3.300	2.598	69.48414082	-	-
1 (cultiv)	1	24°C	3.036	2.206	69.29881338	-	-
1 (cultiv)	2	24°C	4.008	2.95	70.9299039	-	-
1 (cultiv)	3	24°C	5.317	3.461	65.43606761	-	-
1 (cultiv)	4	24°C	5.64	3.559	65.19270155	-	-
1 (cultiv)	5	24°C	7.707	4.161	61.70345257	0.407	5.111793612
1 (cultiv)	6	24°C	12.088	4.889	68.70523696	0.7705	3.172615185
1 (cultiv)	7	24°C	15.223	5.384	69.09843487	0.923125	2.916181449
1 (cultiv)	8	24°C	20.645	5.754	77.10131598	1.8518	1.553623501
1 (cultiv)	9	24°C	26.494	6.094	81.37951774	2.564875	1.187972123
1 (cultiv)	10	24°C	38.405	7.061	100	3.355125	1.05227078
1 (cultiv)	15	24°C	38.298	7.408	100	3.379625	1.095979584
1 (cultiv)	20	24°C	21.295	5.545	100	2.314555556	1.19785416
1 (cultiv)	25	24°C	50.994	8.694	100	2.994111111	1.451849928
1 (LAB)	5	23°C	8.888	4.246	69.84461226	1.298	-
2 (LAB)	8	23°C	17.875	6.319	72.1173188	2.6185	2.43412943
3 (LAB)	10	23°C	33.704	6.84	100	2.07175	1.306091274
4 (LAB)	20	23°C	21.075	7.332	64.89257696	4.132142857	1.769518523
5 (LAB)	25	23°C	46.639	8.145	100	3.472166667	0.985566119
6 (LAB)	25	23°C	55.536	8.784	100	4.356875	1.264916239
7 (LAB)	<25	23°C	117.534	12.989	100	3.91475	1.490632621
8 (LAB)	<25	23°C	120.416	13.46	100	1.298	1.719139153

**Anexo 9.** Tabela com medidas de área, diâmetro, porcentagem de tecido umbrelar (BC%), média do comprimento dos braços orais e razão raio/braços orais de *Aurelia aurita*. LAB = medusas cultivadas pelos estudantes da Kitasato University School of Marine Biosciences (KUSMB). “-” = braços orais ausentes. A idade dos indivíduos é aproximadamente recém liberada até quarenta e cinco dias.

Indivíduo	Temperatura (°C)	Área (mm <sup>2</sup> )	Diâmetro (mm)	BC%	Média dos braços orais (mm)	Raio/braços orais
1 (LAB)	24°C	4.313	3.235	59.95612966	-	-
2 (LAB)	24°C	18.959	6.637	63.65913992	-	-
3 (LAB)	24°C	32.131	7.799	77.01601164	-	-
4 (LAB)	24°C	39.17	7.867	83.9057199	-	-
5 (LAB)	24°C	91.531	11.728	88.37886674	2.121	2.764733616
6 (LAB)	24°C	103.852	12.06	100	3.6815	1.637919326
7 (LAB)	24°C	111.126	12.265	100	4.497166667	1.363636364
8 (LAB)	24°C	119.94	12.422	100	6.12325	1.014330625
9 (LAB)	24°C	138.86	13.223	100	6.02775	1.096843764

**Anexo 10.** Tabela com medidas de área, diâmetro, porcentagem de tecido umbrelar (BC%), média do comprimento dos braços orais e razão raio/braços orais de *Aurelia* sp.. LAB = medusas cultivadas pelos estudantes da Kitasato University School of Marine Biosciences (KUSMB). “-” = braços orais ausentes. A idade dos indivíduos é aproximadamente entre quinze e trinta dias.

Indivíduo	Temperatura (°C)	Área (mm <sup>2</sup> )	Diâmetro (mm)	BC%	Média braços orais (mm)	Raio/braços orais
1 (LAB)	30°C	3.662	2.949	66.30434783	-	-
2 (LAB)	30°C	4.4	3.188	64.79008781	-	-
3 (LAB)	30°C	4.794	3.311	63.5288496	-	-
4 (LAB)	30°C	6.114	3.669	66.96729525	-	-
5 (LAB)	30°C	6.514	3.747	68.39222615	-	-
6 (LAB)	30°C	55.757	8.218	100	-	-
7 (LAB)	30°C	62.177	9.413	100	3.61375	1.302386717
8 (LAB)	30°C	112.051	12.147	100	1.685571429	3.603229087
9 (LAB)	30°C	127.554	13.076	100	6.95475	0.940076926
10 (LAB)	30°C	130.026	15.14	100	7.9425	0.953100409
11 (LAB)	30°C	241.767	17.143	100	9.85875	0.869430709
12 (LAB)	30°C	231.51	17.218	100	10.54625	0.816309115

**Anexo 11.** Tabela com medidas de área, diâmetro, porcentagem de tecido umbrelar (BC%), média do comprimento dos braços orais e razão raio/braços orais de *Chrysaora plocamia*. LAB = medusas cultivadas pelos estudantes da Kitasato University School of Marine Biosciences (KUSMB). “-” = braços orais ausentes. A idade dos indivíduos é aproximadamente entre quinze e trinta dias.

Indivíduo	Temperatura (°C)	Área (mm <sup>2</sup> )	Diâmetro (mm)	BC%	Média braços orais (mm)	Raio/braços orais
1 (LAB)	15°C	10.494	5.048	69.58855098	-	-
2 (LAB)	15°C	15.632	6.446	58.07521781	-	-
3 (LAB)	15°C	20.617	6.853	63.90622144	-	-
4 (LAB)	15°C	25.711	7.852	63.2488456	-	-
5 (LAB)	15°C	37.788	9.063	70.00434112	-	-
6 (LAB)	15°C	59.474	11.121	71.61780673	-	-
7 (LAB)	15°C	79.08	12.923	67.68090415	3.7625	1.717342193
8 (LAB)	15°C	91.846	12.467	79.82599728	4.48825	1.38884866
9 (LAB)	15°C	118.174	14.85	76.52849683	4.5835	1.619941093
10 (LAB)	15°C	243.755	18.917	90.53193972	8.14925	1.160658956
11 (LAB)	11°C	260.156	19.094	NA	16.374	0.583058507
12 (LAB)	15°C	243.116	20.028	86.61161871	NA	NA
13 (LAB)	11°C	315.68	21.465	95.89275561	12.89	0.832622188
14 (LAB)	15°C	431.72	25.204	100	11.81275	1.066813401
15 (LAB)	15°C	469.169	26.412	90.65219374	13.6195	0.96963912
16 (LAB)	11°C	588.618	27.475	98.05779608	42.76	0.321269878
17 (LAB)	15°C	689.122	32.003	100	18.427	0.868372497
18 (LAB)	11°C	1465.424	44.804	100	46.3965	0.482838145



**CAPÍTULO 2:**  
**Padrões de desenvolvimento são determinados pela  
temperatura e o regime de fluidos em éfiras de  
Scyphozoa**

## Resumo

Cifomedusas das espécies *Lychnorhiza lucerna* e *Cassiopea andromeda*, foram submetidas a diferentes temperaturas (15, 20 e 25°C) e fotografadas desde a fase de éfira recém liberada até atingirem a morfologia adulta (35 dias). Estruturas dos braços orais e da umbrela foram medidas e comparadas entre os tratamentos experimentais por meio de modelos lineares e lineares mistos. Foram medidas as áreas umbrelares e foi calculado o crescimento absoluto de éfiras de *Cassiopea andromeda*. Quanto à *L. lucerna*, foram medidos o diâmetro e calculada a porcentagem de tecido umbrelar (*Bell continuity*, BC%). Além disso foram medidas as dimensões dos *digitata* (estruturas filtradoras dos braços orais) de ambas espécies. A temperatura influenciou o desenvolvimento umbrelar e dos *digitata* ( $p < 0,001$ ). Éfiras cultivadas sob baixas temperaturas desenvolveram menores BC% e áreas umbrelares ao longo dos dias. *C. andromeda* desenvolveu *digitata* mais longos, já *L. lucerna* desenvolveu *digitata* mais espaçados e espessos. Sob temperaturas menores, ocorre o aumento da camada limite (*i.e. boundary layer*) ao redor dos *digitata* e lóbulos marginais da umbrela, devido a maior importância da viscosidade no ambiente fluido (*i.e. Reynolds number, Re*). Assim, sob baixo *Re* estruturas próximas podem funcionar como uma estrutura contínua, devido a sobreposição de suas camadas limite. Nos braços orais, essa sobreposição das camadas limites ao redor dos *digitata* poderia impedir o fluxo entre as estruturas coletoras e, conseqüentemente, dificultar a filtração de partículas. Diante disso, observamos o desenvolvimento de morfologias diferenciadas dos *digitata* sob as diferentes temperaturas que diminuem o efeito da sobreposição das camadas limite. Mudanças morfológicas, que diminuem ou aproveitam o efeito das camadas limite ao redor das estruturas corporais, tem conseqüências importantes para a alimentação e natação das medusas; já que o desempenho de animais marinhos depende da interação entre morfologia e os regimes de fluido (*Re*). Cifomedusas se mostraram resilientes às variações de temperatura, exibindo um crescimento diferenciado que deve garantir a manutenção das funções das estruturas natatórias e alimentares.

**Palavras chave:** macromedusas, Medusozoa, biomecânica, natação, filtração de partícula.

## Abstract

Scyphomedusae of the species *Lychnorhiza lucerna* and *Cassiopea andromeda* were submitted to different temperatures (15, 20 and 25°C) and photographed from the phase of newly released ephyra until reaching adult morphology (35 days). Structures of the oral arms and bell were measured and compared between experimental treatments using linear and mixed linear models. The bell area was measured and the absolute growth of *C. andromeda* ephyrae were calculated. As for *L. lucerna*, the diameter was measured and the percentage of umbrelar tissue (Bell continuity, BC%) was calculated. In addition, the dimensions of the digitata (filtering structures of the oral arms) of both species were measured. Temperature influenced the bell and digitata development ( $p < 0.001$ ). Ephyrae grown under low temperatures developed lower BC% and bell areas over the days. *C. andromeda* has developed longer digitata, since *L. lucerna* has developed digitata more spaced and thick. Under lower temperatures, the boundary layer increases around the digitata and bell's marginal lobes, because of the greater importance of the viscosity in the fluid environment (*i.e.* Reynolds number, Re). Thus, nearby structures can function as a continuous structure, due to overlapping their boundary layers. In the oral arms, this overlapping of the boundary layers around the digitata could impede the flow between the collecting structures and, consequently, hinder the filtration of particles. Therefore, we observed the development of differentiated morphologies of the digitata under the different temperatures that diminish the boundary layers overlapping effect. Morphological changes, which diminish or take advantage of the boundary layers effect around body structures, have important consequences for the feeding and swimming of jellyfish; since the performance of marine animals depends on the interaction between morphology and fluid regimes (Re). Scyphomedusae showed to be resilient to the temperature variations, exhibiting a differentiated growth that should guarantee the maintenance of the functions of the swimming and food structures.

**Key words:** macromedusae, Medusozoa, biomechanics, swimming, particle filtration

## 1 – Introdução

Medusas de Scyphozoa ocorrem naturalmente em grandes densidades (*blooms*) (Russell 1970). Porém, tem se especulado que esses fenômenos têm aumentado em frequência e magnitude nos oceanos ao redor do mundo (Mills 2001, Condon *et al.*, 2012). Tem sido sugerido que aumentos populacionais ao longo dos últimos 20 a 30 anos estejam relacionados a distúrbios como o aquecimento global, a pesca predatória e a eutrofização de regiões costeiras (Mills 2001, Purcell 2012). Os *blooms* podem ter grandes impactos ecológicos e sociais (Richardson *et al.* 2009), causando prejuízos ao turismo, pesca e produção de energia (Kawahara *et al.* 2006, Purcell *et al.* 2007, Nagata *et al.* 2009).

A temperatura tem se mostrado um importante fator desencadeador de *blooms* (aumento rápido do número de indivíduos das populações de medusas) de algumas populações (Purcell 2012). Dados experimentais mostram que o aumento da temperatura aumenta a produção assexuada de medusas (Purcell 2005, Schiariti *et al.* 2014) e aceleram o seu crescimento (Purcell *et al.* 2007). Surtos frequentes de medusas têm sido relatados em todo o mundo (Richardson *et al.* 2009). Gibbons & Richardson (2008) mostraram que as variações, com mais de 50 anos, na abundância de medusas no oceânico Atlântico Norte dependem da temperatura, com mais águas-vivas ocorrendo em anos mais quentes. Eventos climáticos como o *El Niño* também estão relacionados a maior biomassa de algumas medusas como *Chrysaora plocamia* (Quiñones *et al.* 2015). Além disso, muitas medusas, como *Cotylorhiza tuberculata* (Prieto *et al.* 2010), parecem ser sensíveis às mudanças climáticas, acelerando seu crescimento (Richardson *et al.* 2009). Apesar de que oscilações nas populações podem estar relacionadas a alterações climáticas, pouco se sabe sobre como tais alterações no ambiente marinho podem afetar aspectos funcionais e do desenvolvimento dessas espécies.

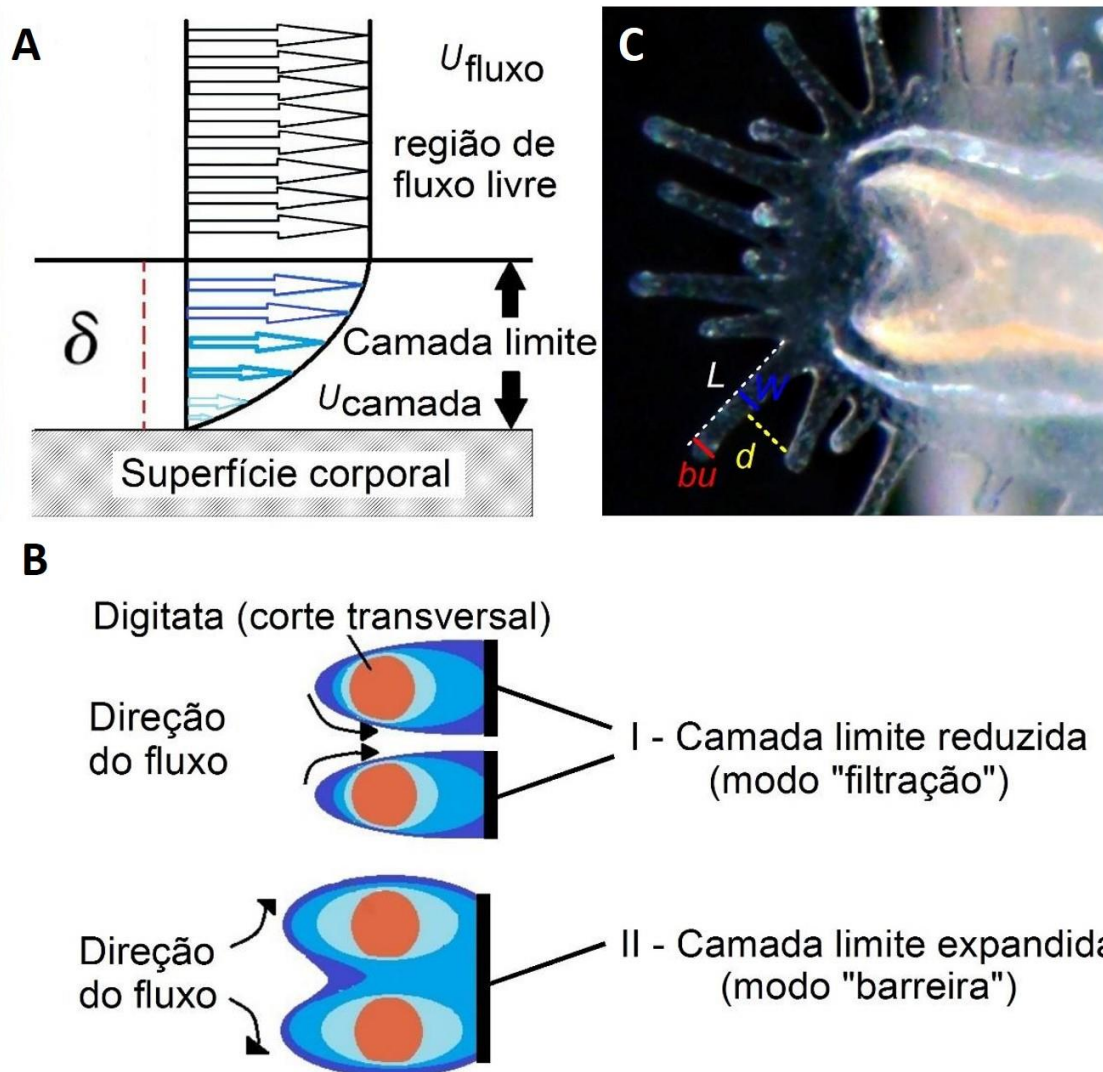
O desempenho de natação e alimentação de animais marinhos depende da interação entre o ambiente fluido e a morfologia corporal (Vogel 2003, Nawroth *et al.* 2010). Conhecer tais interações é de particular interesse em relação aos modos alimentares de organismos filtradores, que são conspícuos componentes tanto em ambientes bentônicos como pelágicos (Gili & Coma 1998, Humphries *et al.* 2009). Entre eles, as cifomedusas possuem um mecanismo particular de alimentação, que se baseia no aproveitamento de vórtices produzidos pelas constantes pulsações

umbrelares, os quais transportam fluidos em direção aos braços orais onde ocorre a retenção de presas (Costello 1992, Costello & Colin 1994). Dessa forma, essas pulsações operam tanto para a propulsão do animal, como também, para a alimentação, ao bombear fluidos e aumentar as taxas de encontro entre as medusas e suas presas. Embora recentes estudos têm descrito características biomecânicas da formação desses fluxos (Costello & Colin 1995, D’Ambra *et al.* 2001, Dabiri *et al.* 2005, Santhanakrishnan *et al.* 2012), pouco se sabe sobre como os braços orais retêm as partículas alimentares (*e.g.* Ford *et al.* 1997, Nagata *et al.* 2016). Devido ao desconhecimento sobre a mecânica de filtração, não se sabe se características do ambiente físico (*e.g.* temperatura e viscosidade) poderiam determinar formatos/dimensões funcionais das estruturas alimentares. Além disso, não se sabe se alterações nessas características físicas, que potencialmente afetariam a performance de filtração, poderiam desencadear nessas medusas mecanismos compensatórios para lidar com tais variações (*e.g.* Nawroth *et al.* 2010).

Organismos filtradores possuem estruturas que operam como coletores, os quais geralmente contém espaços ou poros de tamanhos determinados, que possibilitam a passagem do fluido e a retenção das partículas alimentares (Rubinstein & Koehl 1977, Shimeta & Jumars 1991, Vogel 2003, Humphries 2009). Quando a água passa por uma estrutura sólida, as camadas de água nas imediações da superfície corporal sofrem uma desaceleração devido ao atrito, formando um gradiente de velocidade, entre a superfície e a região de fluxo livre (Fig. 1A). Tal gradiente de velocidade é chamado de camada limite (*i.e.*, *boundary layer*) (Vogel 2003). Dependendo da distância entre elementos coletores consecutivos, bem como do regime de fluidos, uma eventual sobreposição das camadas limites de estruturas adjacentes poderia reduzir o fluxo através do poro/espaco filtrador, ou ainda, inibir esse fluxo, fazendo com que esta estrutura atue como uma barreira contínua (Rubinstein & Koehl 1977, Koehl 2004, Feitl *et al.* 2009, Nawroth *et al.* 2010) (Fig. 1B). Uma característica do ambiente fluido que afeta esse tipo de interação é a razão de importância entre as forças de viscosidade e as forças inerciais, expressa pelo número de Reynolds:  $Re = bU / \nu$ , onde  $\nu$  é o coeficiente de viscosidade cinemática da água,  $b$  é a espessura da estrutura corporal e  $U$  é a velocidade dos fluxos. Quanto menor o  $Re$ , maior a espessura da camada limite, ao passo que quanto maior o  $Re$ , as camadas limites recuam, o que pode aumentar o fluxo de água e conseqüentemente a performance de filtragem de partículas (Koehl 2004).

Embora alguns organismos possam compensar alterações no ambiente fluido (*i.e. Re*), através de respostas comportamentais ou morfológicas (Yen 2000, Nawroth *et al.* 2010, Gemmell *et al.* 2013) nada se sabe se organismos filtradores e suas respectivas estruturas filtradoras também poderiam responder a tais mudanças. Variações na temperatura alteram não somente as taxas metabólicas, mas também interações biomecânicas, uma vez que o *Re* e a viscosidade da água são dependentes da temperatura (Vogel 2003, Nawroth *et al.* 2010). Por exemplo, em éfiras que vivem em um ambiente onde a viscosidade é relativamente mais influente ( $Re < 50$ ), a margem umbrelar com espaços entre os lobos marginais adjacentes, opera de fato como uma superfície contínua, uma vez que a sobreposição de camadas limites desses lóbulos adjacentes impede fluxos de água por entre esses espaços (Higgins *et al.* 2008, Nawroth *et al.* 2010). Nawroth *et al.* (2010) demonstraram que em menores temperaturas ( $t = 13^{\circ}\text{C}$ ), onde a maior viscosidade da água aumenta a espessura da camada limite dos lobos, éfiras de *Aurelia* desenvolvem maiores espaços entre os lobos marginais. Já em maiores temperaturas ( $t = 21^{\circ}\text{C}$ ), onde as camadas limites regridem, essas éfiras desenvolvem espaços menores entre os lobos. Portanto, por meio de um crescimento diferencial, que compensa alterações na viscosidade dependentes da temperatura, o organismo pode se desenvolver sem comprometer sua eficiência natatória (Nawroth *et al.* 2010). Tal plasticidade fenotípica relacionada a alterações na viscosidade da água poderia também ser observada no desenvolvimento das estruturas filtradoras dos braços orais? Um estudo morfométrico ao longo do desenvolvimento inicial dessas estruturas alimentares em éfiras poderia revelar princípios básicos de organização do plano corporal dependentes de variações no ambiente físico.

Considerando a grande importância ecológica e social das cifomedusas, assim como o crescente interesse pela compreensão das possíveis causas e consequências dos *blooms* é necessário intensificar os esforços para uma compreensão morfofuncional de seu plano corporal. Tal compreensão poderia levar a diversas outras questões como quais as consequências de alterações na temperatura dos oceanos para a eficiência alimentar nesses organismos? Ou como essas alterações nas características físicas da água poderiam impor mudanças funcionais nos mecanismos de alimentação?



**Figura 1.** (A) Modelo de camada limite sobre uma superfície sólida. As setas representam as velocidades relativas a região de fluxo livre (*i.e.*  $U_{fluxo}$ ) e as velocidades reduzidas, na região da camada limite ( $U_{camada}$ ). A espessura da camada limite ( $\delta$ ) denota a distância da superfície sólida até o ponto onde  $U_{fluxo} = 0.99 * U_{camada}$ . (B) Ilustração esquemática de dois modos de operação dos *digitata*, que poderiam ser observados sob diferentes valores do número de Reynolds ( $Re$ ): I – modo de filtração (altos  $Re$ ), onde as camadas limite ao redor de *digitatas* não se sobrepõem, permitindo o fluxo pelo espaço entre *digitatas* adjacentes; II – modo barreira (baixos  $Re$ ), onde há completa sobreposição das camadas limites dos *digitatas* adjacentes, o qual reduz ou inibe o fluxo entre os *digitata*. (C) Detalhe dos *digitata* de braços orais de uma medusa de Rhizostomeae, com indicação das medições a serem tomadas  $L$ =comprimento do *digitata*,  $bu$ =diâmetro do bulbo,  $W$ = espessura do *digitata* e  $d$ =distância entre os *digitata*.

## 1.2 – Objetivo

O objetivo deste trabalho foi testar a hipótese de que diferentes temperaturas durante o crescimento geram desenvolvimento diferenciado dos braços orais, que



compensariam o efeito das variações na viscosidade ( $Re$ ) para o funcionamento efetivo dessas estruturas como filtros coletores. Esperava-se que sob menores temperaturas ( $t = 15^{\circ}\text{C}$ ), o regime de fluidos (menores  $Re$ ) impusesse uma necessidade de elementos filtradores (*digitatas*, Fig. 1C) com maior espaçamento, para permitir o fluxo através dos espaços filtradores. Já, sob maiores temperaturas ( $t = 25^{\circ}\text{C}$ ), onde as camadas limites são menores, os espaços filtradores poderiam ser menores e mesmo assim ainda permitir o fluxo por entre esses espaços.

Também foi testada a hipótese de que diferentes temperaturas durante o crescimento gerariam desenvolvimento umbrelar diferenciado, conforme o observado em *Aurelia* (Nawroth *et al.* 2010). Esperava-se era que sob maiores temperaturas ( $t = 25^{\circ}\text{C}$ ), onde as camadas limites são menores, éfiras desenvolvessem maior área ou porcentagem de cobertura do tecido umbrelar. Ao contrário, sob menores temperaturas ( $t = 15^{\circ}\text{C}$ ), esperava-se que a área ou porcentagem de cobertura do tecido umbrelar fosse menor, uma vez que uma camada limite mais espessa ao redor dos lobos marginais poderia permitir o funcionamento da umbrela recortada como uma superfície contínua durante a natação.

## 2 – Materiais e métodos

### Cultivo

Pólipos das espécies objeto de estudo foram mantidos em laboratório (Laboratório de Cultivo e Estudos de Cnidaria – IBUSP) seguindo os protocolos descritos por Jarms *et al.* (2002): manutenção em recipientes de acrílico de aproximadamente 200ml contendo água do mar filtrada, dentro de câmaras incubadoras, no escuro, alimentados semanalmente e com salinidade e temperatura controladas (Anexo 1A-B). Entre as espécies cultivadas, *Lychnorhiza lucerna* e *Cassiopea andromeda* são de fácil manutenção em laboratório e produzem éfiras com relativa frequência nas condições laboratoriais.

Éfiras e medusas jovens foram mantidas em frascos Erlenmeyer de 500 ml e alimentadas a cada dois dias com náuplios de *Artemia* sp., em concentração de 200 náuplios por éfira (Anexo 1C). Para se testar a hipótese de que diferentes temperaturas gerariam desenvolvimento diferenciado umbrelar e dos braços orais durante o crescimento, indivíduos foram mantidos em câmaras de cultivo sob as temperaturas 15, 20 (controle) e  $25^{\circ}\text{C}$ . O desenho experimental inicial foi composto de 10 indivíduos

(1 por Erlenmeyer) em cada uma das diferentes temperaturas. O período de acompanhamento das éfiras/medusas foi estipulado em 35 dias, dia 0 (dia da liberação) ao 34. Diversos pólipos foram isolados em recipientes de cultivo e acompanhados diariamente para verificar a produção de éfiras. Uma vez que as éfiras eram produzidas e liberadas se iniciavam os tratamentos.

O n amostral inicial foi de 10 indivíduos para cada espécie. O n mínimo aceito foi de 5 indivíduos. Ao longo dos experimentos alguns indivíduos morreram ou desenvolveram as estruturas umbrelares e/ou dos braços orais com deformações (impedindo a mensuração), ou ainda se obteve poucas éfiras. Por isso, o número de indivíduos por tratamento foi variado, conforme explicitado a seguir:

*L. lucerna*, n=5 a 15°C (3 indivíduos mortos, 2 não foram possíveis de se medir), n=5 a 20°C (1 indivíduo morto, 4 não foram possíveis de se medir), n=3 a 25°C (2 indivíduos mortos, 5 não foram possíveis de se medir) para o desenvolvimento umbrelar (Anexo 4). Em relação ao acompanhamento do desenvolvimento das estruturas dos braços orais (*digitata*), o número de indivíduos por tratamento foi de: n=5 a 15°C (3 indivíduos mortos, 2 não foram possíveis de se medir), n=9 a 20°C (1 indivíduo morto), n=4 a 25°C (2 indivíduos mortos, 4 não foram possíveis de se medir) (Anexo 5). Para *L. lucerna* sob 25°C, o experimento foi refeito, já que de 10 indivíduos apenas 3 apresentaram desenvolvimento umbrelar normal e 4 possuíam a morfologia esperada dos braços orais. No segundo experimento o n foi de 2 para o desenvolvimento umbrelar normal até o 35º dia, 1 para o desenvolvimento normal até 16º e 1 até o 22º dia. Totalizando 7 indivíduos combinando os dois experimentos, sendo que apenas 5 desses 7 apresentaram desenvolvimento umbrelar normal até o 35º dia. Para os *digitatas* no segundo experimento, n= 2 com desenvolvimento normal até o 35º dia, 1 até o 28º e 2 até o 22º dia após a liberação. Totalizando 9 indivíduos combinando os dois experimentos, sendo que apenas 6 dos 9 apresentaram desenvolvimento normal até o 35º dia.

*Cassiopea andromeda*, n=9 a 15°C (1 indivíduo morto), n=6 a 20°C (estrobilizaram apenas 6 indivíduos), n=5 a 25°C (estrobilizaram apenas 5 indivíduos) (Anexo 6). Para o desenvolvimento dos braços orais, n=7 a 15°C (1 indivíduo morto, 2 não foram possíveis de se medir), n=6 a 20°C (estrobilizaram apenas 6 indivíduos), n=5 a 25°C (estrobilizaram apenas 5 indivíduos) (Anexo 7).

## Análise morfológica/ Obtenção de dados

Estruturas da umbrela e dos braços orais foram medidas durante 35 dias, sob os diferentes tratamentos. Foram medidas as áreas umbrelares e foi calculado o crescimento absoluto (área final - área inicial) de éfiras de *Cassiopea andromeda* (Anexo 2A). Além disso, também foram medidos o diâmetro e área umbrelar potencial (A), área dos espaços inter-lobares (S) e calculada a porcentagem da área umbrelar potencial composta por tecido, *bell continuity* (BC%) de éfiras de *L. lucerna*, conforme Nawroth *et al.* 2010:  $BC\% = ((A_{mm^2} - \sum S)/A_{mm^2}) * 100$  (Anexo 2B). Não foi calculada BC% para *C. andromeda*, pois éfiras recém liberadas já possuem umbrela praticamente contínua, isto é, sem os espaços entre lobos como ocorre em *L. lucerna*.

Para a descrição do desenvolvimento das estruturas dos braços orais, foram medidas as distâncias entre os *digitatas* (*d*), além do comprimento (*L*), espessura (*W*) e diâmetro do bulbo de cada *digitata* (*bu*), conforme a Figura 1C, utilizando o software *Image J*. Foram feitas 30 medidas (ou no mínimo 15 para indivíduos no início do experimento) de cada dimensão dos *digitata* para cada dia em todos os indivíduos. Indivíduos com número de *digitatas* abaixo de 15 não tiveram essas estruturas medidas, sendo considerado como 0 (Anexo 5). Para isso, cada éfira foi transferida para uma placa de Petri e fotografada com uma câmera digital (Nikon DS-Ri1) acoplada a um microscópio estereoscópico (Nikon SMZ1000), usando o programa NIS-Elements BR. As imagens foram realizadas em dias alternados até o 10º dia após a estrobilização, e a cada seis dias até o 35º. dia de vida.

## Análise de dados

As análises estatísticas foram realizadas no Software R versão 3.5.0 ((2018-04-23) -- "Joy in Playing" Copyright (C) 2018 The R Foundation for Statistical Computing). As medidas umbrelares e dos *digitata* foram consideradas variáveis resposta quantitativas contínuas. Temperatura e idade foram consideradas variáveis preditoras categórica de três níveis (fator) e contínua (covariável), respectivamente, ambas de efeito fixo. Idade foi considerada como variável preditora de efeito aleatório. Sendo a variável idade ausente para crescimento absoluto de *C. andromeda*, as observações foram consideradas como independentes. Para as demais variáveis resposta, os dados eram não-independentes. Já que cada observação de um indivíduo era dependente da anterior. Como alguns indivíduos morreram, ou não apresentaram desenvolvimento ou ainda se obteve poucas éfiras, o projeto experimental foi não-balanceado. Foram construídos modelos de acordo com a

natureza dos dados. Modelos lineares mistos incorporam o fato dos meus dados estarem agrupados em indivíduos, a presença de efeitos aleatórios, controlam a não-independência entre as observações repetidas de cada indivíduo, a não uniformidade das observações e dados faltantes (Pinheiro & Bates 2000, Sockman *et al.* 2008). O crescimento absoluto de *C. andromeda* foi analisado por meio de um modelo linear simples (LM), com a função *lm*. O restante das medidas de crescimento umbrelar e dos digitata foram analisados através de um modelo linear misto (LMM), com a função *lmer* do pacote *lme4*.

Para verificar a influência da temperatura no modelo linear *lm*(crescimento absoluto ~ temperatura), foi feita uma ANOVA, seguida de um post-hoc TukeyHSD (para amostras não-balanceadas) para averiguar a diferença entre a temperaturas. Já para verificar a influência da temperatura no modelo linear misto, primeiramente, o modelo mais adequado foi selecionado por AICc (*Akaike Information Criterion* corrigido para pequenas amostras). No qual os modelos, desde o nulo (apenas com a influência da idade) até o saturado (interação entre idade e temperatura), foram contrastados e selecionados com base nos menores valores de AICc: modelo 1<- *lmer*(A ~ idade + (1|ind)); modelo 2 <- *lmer*(A ~ temperatura + (1|indivíduo)); modelo 3 <- *lmer*(A ~ temp + idade + (1|indivíduo)); modelo 4<- *lmer*(A ~ temp\*idade + (1|indivíduo)). Sendo “A” a variável resposta. Os pressupostos da normalidade dos resíduos foram verificados por meio do teste de normalidade de Shapiro-Wilks e visualmente por histograma de resíduos e gráfico de quantil-quantil da distribuição normal (*qqplot*), além do gráfico de resíduos versus valores ajustados para verificar a homocedasticidade dos resíduos. Quando esses pressupostos não foram atendidos, a não-normalidade foi corrigida com a função *log*.

Em seguida o melhor modelo (*i.e.*, com *dAICc* menor que 2) foi ajustado por máxima verossimilhança restrita (REML). Para verificar se o fator temperatura teve um efeito significativo sobre as variáveis resposta, foi feita uma ANOVA II (sem interação entre as variáveis) ou ANOVA III (com interação entre as variáveis) para medidas repetidas e não-independentes (pacote *car*), dependendo se o modelo selecionado era com interação entre idade das medusas e temperatura (modelo 4) ou não (modelo 3). Após verificada a influência da temperatura, se constatada interação entre idade e temperatura, foi realizada uma comparação múltipla post-hoc usando a matriz de contraste com a função *glht* (pacote *multcomp*), com correções de Bonferroni. Se temperatura apresentou significância como um dos fatores principais, mas não com interação, um post-hoc pareado com a função *glht* e *lsm* (pacote *lsmeans*) com correção de Bonferroni, foi realizado.

Os gráficos de diâmetro, BC%, área umbrelar, crescimento absoluto e dos digitata foram elaborados no software Sigmaplot 14.0. O termo ponto crítico (mm), momento no qual as medidas das dimensões dos *digitata* sob 15°C ultrapassaram as medidas sob 25°C, foi utilizado para facilitar análise visual dos gráficos.

### 3 – Resultados

#### Desenvolvimento umbrelar

##### *Lychnorhiza lucerna*

Para BC% o modelo 4 (idade das medusas com interação com a temperatura) foi selecionado por AICc e para o diâmetro umbrelar foi o modelo 3 (idade das medusas somado ao fator temperatura) (Tabela 1). O teste ANOVA foi significativo para influência da temperatura com interação com a idade para BC% ( $\chi^2 = 6,4886$ ,  $p = 0,03899$ ). Para diâmetro foi significativa a influência da temperatura como um dos fatores principais ( $\chi^2 = 10,547$ ,  $p = 0,005126$ ). O teste post-hoc mostrou diferença significativa apenas entre 15° e 25°C para BC% ( $p = 0,0328$ ) e diâmetro ( $p = 0,0159$ ). No entanto, como no último dia as medusas sob 25°C apresentaram uma regressão do desenvolvimento, com redução das medidas umbrelares (Fig. 2A-B), foi realizada, também, análise sem as medidas deste dia. Para BC%, o modelo 4 foi selecionado por AICc, e para diâmetro foram os modelos 4 e 3 (Tabela 1). O teste ANOVA foi significativo para influência da temperatura. Sendo significativa a interação com a idade para BC% ( $\chi^2 = 14,647$ ,  $p = 0,0006599$ ) e apenas como um dos fatores principais para diâmetro ( $\chi^2 = 11,929$ ,  $p = 0,002569$ ). O teste post-hoc para BC% mostrou diferença significativa entre 15°C e 25°C ( $p = 0,00048$ ) e entre 15°C e 20°C ( $p = 0,04207$ ), e para diâmetro foi entre 15°C e 25°C ( $p = 0,0106$ ).

A análise visual dos gráficos mostra que as medusas cultivadas sob maiores temperaturas desenvolveram maiores valores de diâmetro umbrelar e BC% (Fig. 2A-B). A média da BC% no tratamento de 15°C variou de 60%, aproximadamente, nos primeiros vinte dias, para 73% até o 35° dia. Já a média de BC% sob 20°C, variou de 68 a 69% nos primeiros oito dias. Atingiu um pouco mais de 70% no 10° dia. Do 10° ao 30° dia, a média de BC% se manteve crescente (~70% a 80%), com uma queda de 3% para o 34° dia (Fig. 2A). A média de BC% sob 25°C foi crescente até o 16° dia, passando de 63% para 92%. A partir do 16° dia diminuiu de 92 para 72% (Fig. 2A).

O diâmetro umbrelar médio de medusas cultivadas sob 15°C variou entre 1,14 e 2,16 mm nos dez primeiros dias, e a partir do 16º dia aumentou de 3,30 para 5,65 mm (Fig. 2B). Para medusas cultivadas sob 20°C, o diâmetro umbrelar aumentou de 1,66 a 4,40 mm (Fig. 2B). Do 16º ao último dia, o diâmetro umbrelar aumentou de 5,13 a 5,98 mm (Fig. 2B). Na temperatura de 25°C, o diâmetro umbrelar também foi crescente nos dez primeiros dias, de 1,76 a 6,36 mm (Fig. 2B). Do 16º ao 28º dia, aumentou de 7,24 a 7,86 mm (Fig. 2B). Do 28º ao último dia ocorreu uma queda de 7,86 a 6,30 mm (Fig. 2B).

Além disso, foi observado que sob maiores temperaturas as medusas cresceram mais rápido do que medusas sob temperaturas mais baixas. Medusas cultivadas a 25°C atingiram um diâmetro umbrelar de 6,36 mm e uma BC% de 90,70% no 10º dia, enquanto que medusas cultivadas a 20 e 15°C ainda mediam, respectivamente, 4,40 e cerca de 2 mm de diâmetro umbrelar; e atingiram BC% de 70,60 e 60,61%, respectivamente (Fig. 2A-B).

**Tabela 1.** Tabela de seleção de modelos por AICc das medidas umbrelares de *Lychnorhiza lucerna*. Acima: modelos com o 34º dia. Abaixo: Modelos sem o dia 34. dAICc= delta AICc. df = graus de liberdade/ número de parâmetros. weight = peso de evidência.

BC% de <i>L. lucerna</i>					Diâmetro de <i>L. lucerna</i>				
modelo	AICc	dAICc	df	weight	modelo	AICc	dAICc	df	weight
<b>4</b>	-398,7	0,0	8	0,74	<b>3</b>	678,3	0,0	6	0,785
<b>3</b>	-396,7	2,1	6	0,26	<b>4</b>	681,4	3,2	8	0,160
<b>1</b>	-378,2	20,5	4	<0,001	<b>1</b>	683,6	5,3	4	0,055
<b>2</b>	-300,9	97,8	5	<0,001	<b>2</b>	831,8	153,5	5	<0,001
<b>4</b>	-372,9	0,0	8	0,9924	<b>4</b>	608,7	0,0	8	0,496
<b>3</b>	-363,2	9,7	6	0,0076	<b>3</b>	608,8	0,1	6	0,482
<b>1</b>	-343,7	29,2	4	<0,001	<b>1</b>	615,0	6,3	4	0,021
<b>2</b>	-275,6	97,3	5	<0,001	<b>2</b>	762,2	153,5	5	<0,001

**Nota:** Os modelos de 1 a 4 estão ordenados conforme os valores de AICc (critério de Correção de Akaike corrigido para pequenas amostras), do menor para o maior valor. O modelo com dAICc de valor 0,0 é o mais significativo. Um segundo modelo pode ser aceito se os valores de dAICc entre o primeiro e o segundo modelo for igual ou menor a 2.

### *Cassiopea andromeda*

Para área umbrelar o modelo 4 (idade das medusas com interação com a temperatura) foi selecionado por AICc (Tabela 2). O teste ANOVA III foi significativo para temperatura com interação com a idade ( $\chi^2 = 47,833$ ,  $p = 4,104e-11$ ). O teste post-hoc foi significativo para diferença entre 20°C e 25°C ( $p = 2,23e-10$ ) e entre 15°C e

25°C ( $p = 2,94e-08$ ). Para o crescimento absoluto, o teste ANOVA foi significativo para a influência da temperatura ( $F = 23,23$ ,  $p = 1,372e-05$ ). O teste post-hoc mostrou diferença significativa entre 20°C e 25°C ( $p = 0,0013136$ ) e entre 15°C e 25°C ( $p = 0,0000087$ ).

A análise visual dos gráficos mostra que medusas cultivadas sob 25°C apresentaram maior crescimento absoluto, seguido de 20°C e 15°C (Fig. 3B). A média da área umbrelar a 15°C foi de 10 a 13,56 mm<sup>2</sup> nos primeiros 10 dias, e atingiu 43,28mm<sup>2</sup> no último dia (Fig. 3A). No tratamento de 20°C, a média de área umbrelar foi de 14 a 22 mm<sup>2</sup> nos 10 primeiros dias, e atingiu 67,67 mm<sup>2</sup> no último dia (Fig. 3A). No tratamento de 25°C, a média de área umbrelar foi de 13,54 a 30mm<sup>2</sup> nos primeiros 10 dias, e atingiu 110 mm<sup>2</sup> no último dia (Fig. 3A).

**Tabela 2.** Tabela de seleção de modelos por AICc da área umbrelar de *Cassiopea andromeda*. dAICc= delta AICc. df = graus de liberdade/ número de parâmetros. weight = peso de evidência.

Área de <i>C. andromeda</i>				
modelo	AICc	dAICc	df	weight
4	-48,4	0,0	8	1
3	-9,7	38,7	6	<0,001
1	19,8	68,2	4	<0,001
2	381,0	429,4	5	<0,001

**Nota:** Os modelos de 1 a 4 estão ordenados conforme os valores de AICc (critério de Correção de Akaike corrigido para pequenas amostras), do menor para o maior valor. O modelo com dAICc de valor 0,0 é o mais significativo. Um segundo modelo pode ser aceito se os valores de dAICc entre o primeiro e o segundo modelo for igual ou menor a 2.

## Desenvolvimento dos braços orais

### *Lychnorhiza lucerna*

O modelo 4 foi selecionado para todas as dimensões dos *digitata* (Tabela 3). O teste ANOVA III foi significativo para temperatura com interação com a idade para as dimensões: comprimento ( $\chi^2 = 22,765$ ,  $p = 1,14e-05$ ), distância ( $\chi^2 = 23,344$ ,  $p = 8,528e-06$ ), espessura ( $\chi^2 = 23,181$ ,  $p = 9,254e-06$ ) e espessura do bulbo ( $\chi^2 = 22,549$ ,  $p = 1,27e-05$ ). O teste post-hoc foi significativo para diferença entre 20°C e 25°C ( $p = 0,000436$ ) e entre 15°C e 25°C ( $p = 4,56e-05$ ) para comprimento do *digitata*. Para distância, a diferença entre 20°C e 25°C ( $p = 0,00051$ ) e 15°C e 25°C ( $p = 2,73e-05$ ) foi significativa. Para espessura, a diferença entre 20°C e 25°C ( $p = 0,000383$ ) e 15°C e



25°C ( $p = 3.78e-05$ ) foi significativa. Para a espessura do bulbo, a diferença entre 20°C e 25°C ( $p = 0,000452$ ) e entre 15°C e 25°C ( $p = 5,16e-05$ ) foi significativa.

A análise visual dos gráficos mostra que os *digitata* surgiram mais cedo nas medusas sob 25°C (2º dia), em seguida 20°C (4º dia) e 15°C (8º dia) (Fig. 2C-F). Isso significa que éfiras sob 25°C possuíam, no mínimo, 15 *digitata* já no terceiro dia de vida (2 dias após a liberação). Do primeiro ao 10º dia os *digitata* sob 25°C apresentaram maior comprimento, seguido de 20°C e 15°C (Fig. 2C). No entanto, a partir do 10º dia a média de comprimento sob 25°C sofreu oscilações. No 16º dia (ponto crítico) o comprimento sob 20°C e 15°C que estava crescente, ultrapassou a média de comprimento sob 25°C (Fig. 2C) (Tabela 4). Ao final do experimento as médias de comprimento de 25°C e 15°C estavam muito próximas, seguidas de 20°C (Fig. 2C).

Do primeiro ao 10º dia, medusas sob 25°C apresentaram maiores distâncias entre os *digitata*, seguido de 20°C e 15°C. Após o 10º dia, os *digitata* sob 15°C tinham maiores distâncias (Tabela 4), seguidos de 20°C e 25°C (Fig. 2D).

Do primeiro ao 10º dia, medusas sob 25°C desenvolveram *digitata* com maiores espessura e espessura do bulbo, seguidos de 20°C e 15°C. A partir do 16º dia (ponto crítico), os *digitata* sob 15°C estavam com maiores espessuras, seguidos 20°C e 25°C (Fig. 2E-F) (Tabela 4).

### *Cassiopea andromeda*

O modelo 4 foi selecionado para todas as dimensões dos *digitata* (Tabela 3). O teste ANOVA III foi significativo para temperatura com interação com a idade para todas as dimensões: comprimento ( $\chi^2 = 83,688$ ,  $p < 2,2e-16$ ), distância ( $\chi^2 = 29,282$ ,  $p = 4,381e-07$ ), espessura ( $\chi^2 = 25,0549$ ,  $p = 3,626e-06$ ) e espessura do bulbo ( $\chi^2 = 14,176$ ,  $p = 0,0008351$ ). O teste post-hoc foi significativo para diferença entre 20°C e 25°C ( $p = 0,0315$ ), entre 15°C e 25°C ( $p < 2e-16$ ) e entre 20°C e 15°C ( $p = 8,9e-10$ ) para comprimento do *digitata*. Para distância, a diferença entre 20°C e 25°C ( $p = 5,71e-07$ ) e 15°C e 25°C ( $p = 0,001$ ) foi significativa. Para espessura, a diferença entre 20°C e 25°C ( $p = 1,72e-06$ ) e 15°C e 25°C ( $p = 0,00855$ ) foi significativa. Para a espessura do bulbo, a diferença entre 20°C e 25°C ( $p = 0,000826$ ) e entre 20°C e 15°C ( $p = 0,022769$ ) foi significativa.

A análise visual dos gráficos mostra que do 2º ao 10º dia, medusas sob 15°C desenvolveram *digitata* mais curtos (Fig. 3C). Já a partir do 16º dia, os *digitata* de

medusas a 15°C desenvolveram *digitata* mais longos (ponto crítico) (Tabela 3B), seguidos de 20°C e 25°C (Fig. 3C).

Em relação à distância entre os *digitata*, estavam maiores sob 25°C até o 22º dia (Fig. 3D). Assim como sob 25°C, sob 20°C ocorrem oscilações de diminuição e aumento da distância média entre os *digitata*. Essa oscilação de espaçamento na temperatura de 20°C e 25°C ocorreu após o 4º dia, quando a média de distância diminuiu e após o 8º dia, quando distância entre essas estruturas aumentou. A média de distância entre os *digitata* sob 15°C se manteve crescente ao longo de todo o experimento e aumentou a partir do 28º dia (ponto crítico), enquanto que sob 25°C diminuiu (Fig. 3D) (Tabela 4).

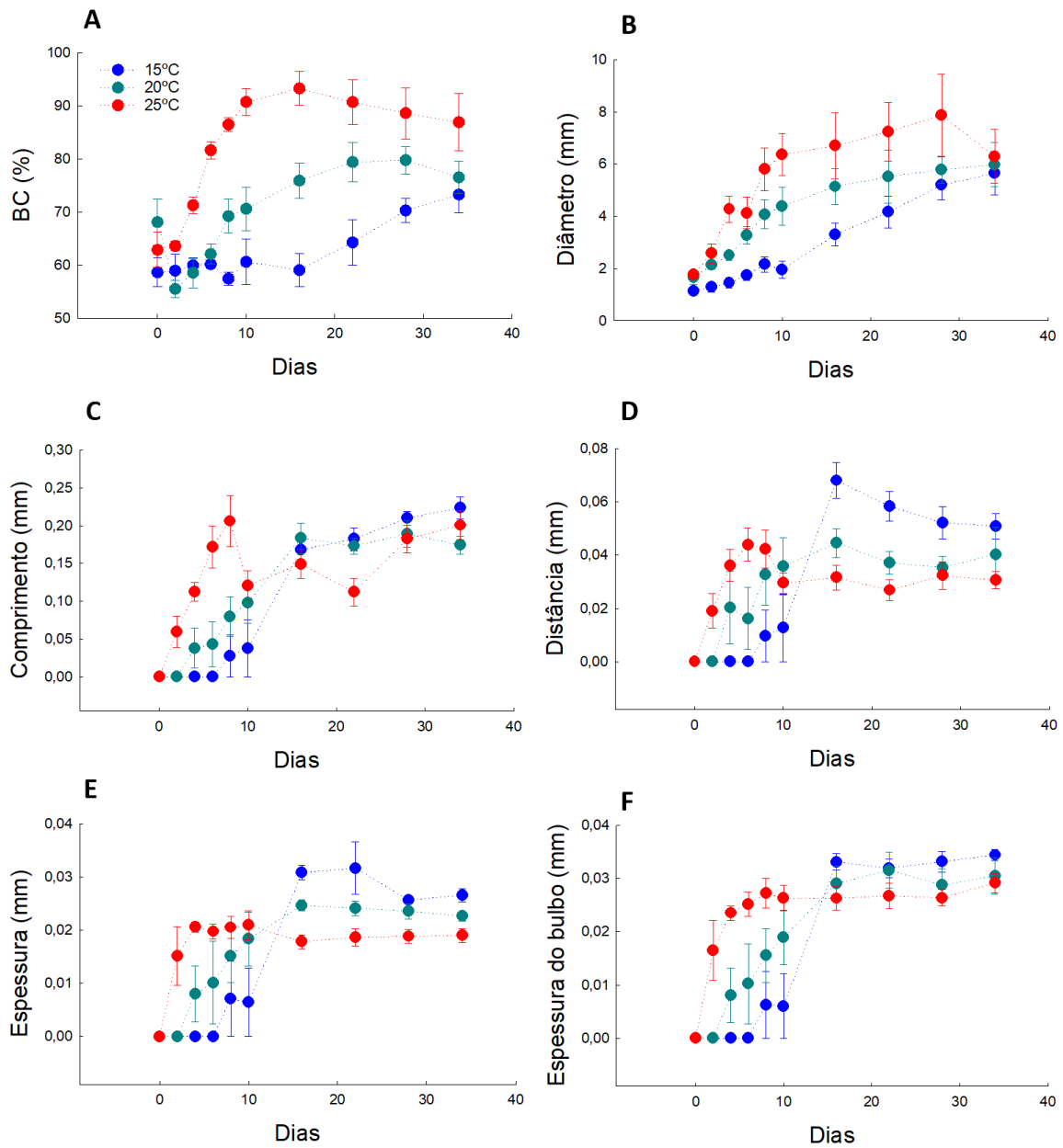
Em relação a espessura do corpo e do bulbo, o padrão observado foi semelhante (Fig. 3E-F). Do início do experimento ao 28º dia, *digitata* sob 15°C e 20°C tinham espessuras semelhantes. No início do experimento até o 10º dia, a média das espessuras sob 25°C diminuiu. O aumento da média sob 15°C e diminuição sob 25°C fica mais clara no gráfico de espessura (Fig. 3E), no qual *digitata* com média de espessura de 15°C e 25°C estão próximas no dia 0 (ainda não estavam sob a influência da temperatura do experimento, *i.e.* os tratamentos ainda não tinham sido iniciados) e a partir do 2º dia, a média de 15°C aumentou e a de 25°C diminuiu. A partir do 16º dia, a média das espessuras dos *digitata* sob 25°C aumentou e ultrapassou as demais (Fig. 3E-F). No último dia do experimento, os *digitata* sob 15°C e 25°C atingiram médias similares de espessuras (Fig. 3E-F). Para essas dimensões, apesar de haver um ponto crítico, no qual medidas de 15°C ultrapassam as de 25°C (Tabela 4), a média sob 25°C aumentou novamente. Além disso, os valores de ponto crítico são muito pequenos (Tabela 4) e ao final do experimento essas medidas ficaram muito próximas. Não sendo, portanto, considerados como ponto crítico.

**Tabela 3.** Seleção de modelos por AICc para as dimensões dos *digitata* de *L. lucerna* e *C. andromeda*. dAICc= delta AICc. df = graus de liberdade/número de parâmetros. weight = peso de evidência.

espécie	Comprimento do <i>digitata</i>					Distância entre os <i>digitata</i>					Espessura do <i>digitata</i>					Espessura do bulbo do <i>digitata</i>				
	modelo	AICc	dAICc	df	weight	modelo	AICc	dAICc	df	weight	modelo	AICc	dAICc	df	weight	modelo	AICc	dAICc	df	weight
<i>L. lucerna</i>	4	1303,1	0,0	8	1	4	1269,7	0,0	8	1	4	1247,2	0,0	8	1	4	1249,7	0,0	8	1
	3	1320,8	17,8	6	<0,001	3	1288,0	18,3	6	<0,001	3	1265,3	18,1	6	<0,001	3	1267,2	17,5	6	<0,001
	1	1346,7	43,7	4	<0,001	1	1312,6	42,8	4	<0,001	1	1290,5	43,3	4	<0,001	1	1293,4	43,8	4	<0,001
	2	1460,9	157,9	5	<0,001	2	1417,4	147,6	5	<0,001	2	1397,5	150,4	5	<0,001	2	1404,3	154,7	5	<0,001
<i>C. andromeda</i>	4	-617,2	0,0	8	1	4	-759,7	0,0	8	1	4	-257,9	0,0	8	1	4	-273,2	0,0	8	0,984
	1	-557,6	59,6	4	<0,001	3	-736,8	22,9	6	<0,001	1	-242,8	15,1	4	<0,001	1	-263,6	9,6	4	0,008
	3	-553,8	63,4	6	<0,001	1	-730,5	29,2	4	<0,001	3	-238,6	19,4	6	<0,001	3	-263,5	9,6	6	0,008
	2	-541,0	76,2	5	<0,001	2	-708,3	51,5	5	<0,001	2	-221,7	36,2	5	<0,001	2	-222,8	50,3	5	<0,001

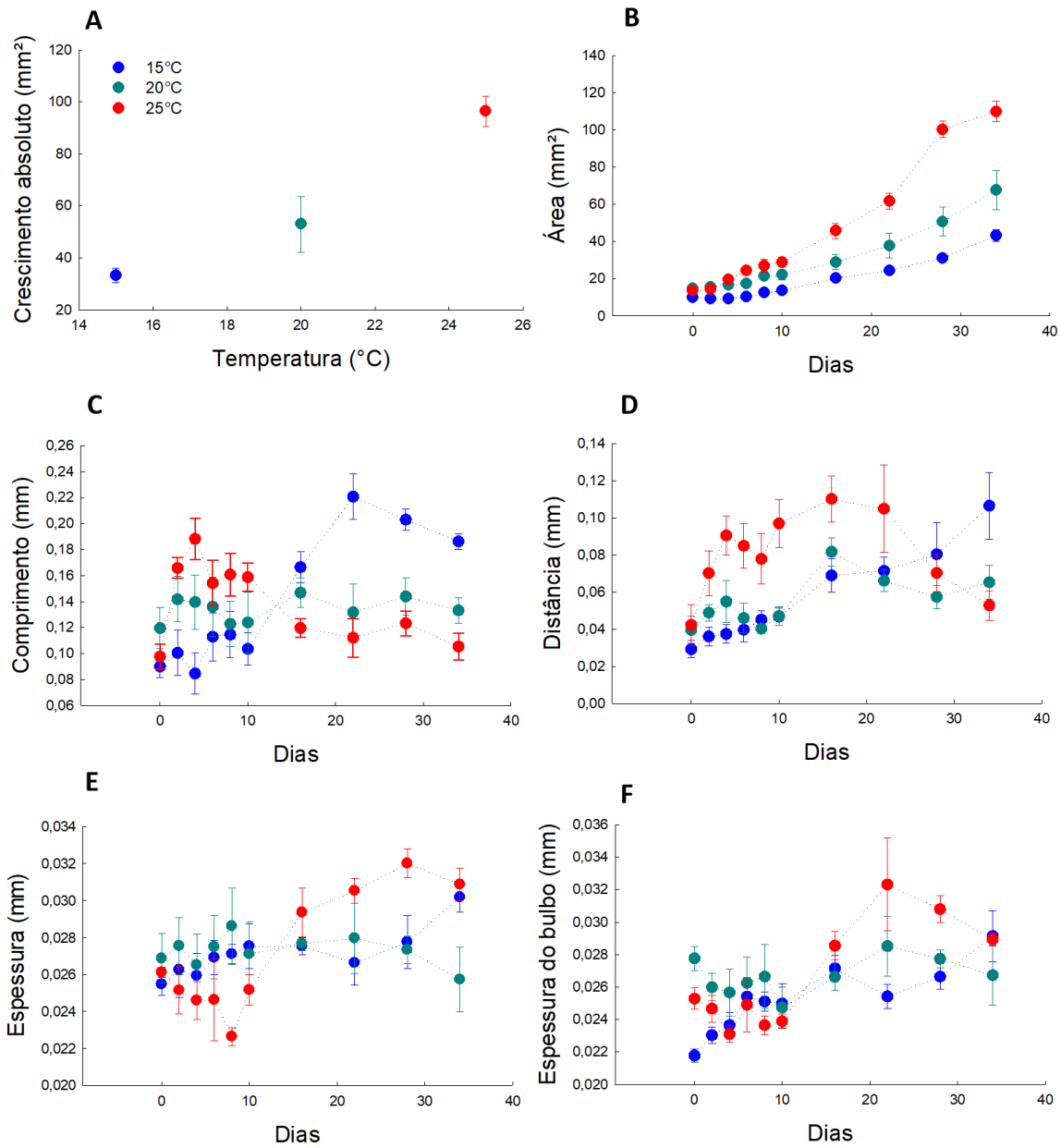
**Nota:** Os modelos de 1 a 4 estão ordenados conforme os valores de AICc (*Akaike Information Criteria* corrigido para pequenas amostras), do menor para o maior valor. O modelo com dAICc de valor 0,0 é o mais significativo. Um segundo modelo pode ser aceito se os valores de dAICc entre o primeiro e o segundo modelo for igual ou menor a 2.

*Lychnorhiza lucerna*



**Figura 2.** Medidas de *L. lucerna*. As diferentes cores indicam as diferentes temperaturas dos experimentos. Cada ponto indica a média das medidas e as barras, o erro padrão. **(A)** Porcentagem de tecido umbrelar (BC%): 15°C n=5, 20°C n=5, 25°C n=7. **(B)** Diâmetro umbrelar: 15°C n=5, 20°C n=5, 25°C n=7. **(C)** Média do comprimento dos *digitata*: 15°C n=5, 20°C n=9, 25°C n=9. **(D)** Média da distância entre os *digitata*: 15°C n=5, 20°C n=9, 25°C n=9. **(E)** Média da espessura dos *digitata*: 15°C n=5, 20°C n=9, 25°C n=9. **(F)** Média da espessura do bulbo dos *digitata*: 15°C n=5, 20°C n=9, 25°C n=9.

*Cassiopea Andromeda*



**Figura 3.** Medidas de *Cassiopea andromeda*. As diferentes cores indicam as diferentes temperaturas dos experimentos. Cada ponto indica a média das medidas tomadas para as diferentes temperaturas e as barras o erro padrão. **(A)** Média de crescimento absoluto: 15°C n=9, 20°C n=6, 25°C n=5. **(B)** Média da área umbrelar: 15°C n=9, 20°C n=6, 25°C n=5. **(C)** Média do comprimento dos *digitata*: 15°C n=7, 20°C n=6, 25°C n=5. **(D)** Média da distância entre os *digitata*: 15°C n=7, 20°C n=6, 25°C n=5. **(E)** Média da espessura dos *digitata*: 15°C n=7, 20°C n=6, 25°C n=5. **(F)** Média da espessura do bulbo dos *digitata*: 15°C n=7, 20°C n=6, 25°C n=5.

**Tabela 4.** Diferença entre as médias das dimensões dos *digitata* (dm) sob 25°C e 15°C ao longo dos dias. Acima: *Lychnorhiza lucerna*. Abaixo: *Cassiopea andromeda*. Ponto crítico em negrito (momento no qual as medidas das dimensões dos *digitata* sob 15°C ultrapassam as medidas sob 25°C).

		<b>Dimensões (dm25°C - dm15°C) (mm)</b>			
<b>Dias</b>		Comprimento	Distância	Espessura	Espessura do bulbo
<i>Lychnorhiza lucerna</i>	0	0	0	0	0
	2	0,059865	0,019016	0,015152	0,016496
	4	0,112508	0,036178	0,020611	0,023536
	6	0,171981	0,043947	0,019741	0,025204
	8	0,178412	0,032596	0,013447	0,020979
	10	0,082913	0,016737	0,014527	0,020246
	<b>16</b>	<b>-0,01857</b>	<b>-0,03647</b>	<b>-0,013</b>	<b>-0,00684</b>
	22	-0,07	-0,03144	-0,01299	-0,00515
	28	-0,02761	-0,01987	-0,00679	-0,00679
	34	-0,0228	-0,02022	-0,00756	-0,00529
<i>Cassiopea andromeda</i>	0	0,007602	0,013146	0,000636	0,003505
	2	0,065367	0,034148	-0,00111	0,001633
	4	0,103633	0,053087	-0,00133	-0,00055
	6	0,041296	0,045152	-0,00228	-0,0005
	8	0,046363	0,032684	-0,00446	-0,00146
	10	0,055347	0,050175	-0,00237	-0,00109
	16	<b>-0,04682</b>	0,041189	0,001816	0,0014
	22	-0,10853	0,033484	0,003896	0,006885
	28	-0,07975	<b>-0,01009</b>	0,004259	0,004152
	34	-0,08093	-0,05367	0,000695	-0,0002

#### 4 – Discussão

##### Desenvolvimento umbrelar

Éfiras de *L. lucerna* que se desenvolveram sob temperaturas mais elevadas (25°C) atingiram maiores valores de diâmetros umbrelares com menor idade. Assim como éfiras de *C. andromeda* cultivadas sob temperaturas mais altas desenvolveram maiores áreas umbrelares ao longo dos dias proporcionalmente quando comparadas com éfiras em temperaturas mais baixas (15°C). Estes resultados mostram que a temperatura influencia o desenvolvimento da umbrela de medusas. Tal fato era esperado, uma vez que temperaturas mais altas aceleram o crescimento de éfiras (Purcell *et al.* 2007). Essa diferença no desenvolvimento pode tanto indicar uma

plasticidade fenotípica em resposta a diferença de temperatura, que conferiria uma adaptação a mudança na viscosidade da água (Nawroth *et al.* 2010), como também refletir mudanças fisiológicas que alterariam as taxas de crescimento.

Os resultados obtidos demonstram que éfiras de *L. lucerna* cultivadas sob temperaturas mais baixas (15°C) desenvolveram uma proporção menor de tecido (*i.e.* maior espaço entre os lóbulos) quando comparadas com aquelas cultivadas sob temperaturas mais elevadas (25°C). Este efeito observado é atribuído ao aumento da camada limite (*i.e. boundary layer*) em torno dos lóbulos (o que acontece sob temperaturas mais baixas). Fato este que proporciona uma superfície de remada adicional, permitindo que a margem umbrelar, mesmo que descontínua, funcione como uma superfície única e contínua durante as contrações da umbrela. Este padrão de desenvolvimento dependente da temperatura, com resultados muito semelhantes, foi observado em éfiras de *Aurelia* sp. por Nawroth *et al.* (2010) e, desta forma, estes resultados indicam que isto pode ser considerado um padrão generalizado para o crescimento inicial em éfiras de Scyphozoa com morfologia semelhante (*i.e.* com espaço entre o lobos).

Diferente de *L. lucerna*, éfiras recém liberadas de *C. andromeda* já possuem disco umbrelar contínuo. Sob menores temperaturas, a camada limite ao redor da umbrela é maior, então o disco umbrelar da éfira funcionaria, na prática, como um disco maior, embora uma menor quantidade de tecido umbrelar tenha sido produzida. Tal padrão promove uma maior circulação de água pela pulsação umbrelar e, portanto, pode aumentar o volume de fluido transportado e as taxas de captura de presas. No entanto, sob temperaturas mais elevadas, em que a viscosidade é reduzida, o efeito da camada limite é menor. Tal efeito pode explicar o desenvolvimento de uma área umbrelar maior, no tratamento de maior temperatura, o que proporcionaria a manutenção do fluxo de água e o transporte eficiente de presas para as estruturas filtradoras dos braços orais.

#### Desenvolvimento dos *digitata*

Quando liberadas, éfiras de *C. andromeda* já possuem *digitata*. As medidas observadas no dia da liberação são referentes às medidas dos indivíduos sem a influência da temperatura do tratamento. O efeito da alta temperatura sobre o metabolismo estimula o crescimento da medusa (Richardson 2009, Laffoley & Baxter 2016) e, portanto, de suas estruturas. Atingindo, portanto, maior comprimento no início do experimento. Porém, com o passar dos dias o ambiente fluido de maior viscosidade



sob baixas temperaturas resultou no desenvolvimento de *digitata* com maiores comprimentos. O maior comprimento dos *digitata* poderia compensar o efeito da camada limite expandida, ao oferecer uma área de filtração adicional entre *digitata* adjacentes (Anexo 4A). A morfologia de *digitata* mais compridos sob baixas temperaturas é menos pronunciada em *L. lucerna*, *i.e.*, as diferenças entre os tratamentos são menos evidentes. Nesta espécie, a éfira recém liberada ainda não possui *digitata*. Altas temperaturas estimularam o surgimento dessas estruturas filtradoras mais cedo, quando comparadas com baixas temperaturas.

As oscilações de distância, anteriores ao ponto crítico, ocorreram devido ao aumento da distância entre os *digitata* seguido do preenchimento desses espaços por novos *digitata*. Como já mencionado, altas temperaturas aceleraram o desenvolvimento da medusa e de suas estruturas (Richardson 2009, Laffoley & Baxter 2016), desse modo, medusas sob maiores temperaturas tiveram maior média de distância entre os *digitata* antes do ponto crítico. Aumentando assim o número de *digitata* mais rapidamente. A partir do ponto crítico, as distâncias sob temperaturas mais baixas aumentaram. Isso porque o aumento da viscosidade sob baixas temperaturas (menores  $Re$ ), impõe uma necessidade de *digitata* com maior espaçamento, para permitir o fluxo através dos espaços filtradores. Já, em maiores temperaturas, onde as camadas limites são reduzidas, os espaços filtradores podem ser menores e mesmo assim ainda permitir o fluxo por entre esses espaços (Anexo 4B). Para *L. lucerna* esse efeito de aumento da distância entre os *digitata* foi mais pronunciado do que para *C. andromeda*, sendo observada somente ao final do experimento.

O aumento da espessura do *digitata* ( $b$ ) resulta no aumento do número de  $Re$  ao redor dessa estrutura. Em um ambiente fluido no qual as forças de viscosidade são relativamente mais importantes (baixas temperaturas) este aumento de  $b$  poderia compensar a maior influência da viscosidade, e, portanto, do aumento da camada limite ao redor *digitata*, proporcionando uma manutenção do fluxo entre os *digitata* e das taxas de filtração. Este efeito de aumento da espessura sob baixas temperaturas foi mais pronunciado para *L. lucerna*. É possível que a continuação do experimento por mais tempo em *C. andromeda* poderia resultar em maiores espessuras após 34<sup>o</sup> dia, pois, observamos uma tendência de aumento ao final do experimento.

As dimensões dos *digitata* se mostraram sensíveis às alterações de temperatura. No entanto, observamos diferenças entre as espécies estudadas. Para *L. lucerna* o efeito da redução da camada limite pelo aumento da distância foi mais pronunciado, já para

*C. andromeda* foi pelo aumento do comprimento. Por sua vez, éfiras de *L. lucerna* apresentaram diferenças mais significativas entre as médias de espessura sob as temperaturas extremas (15°C e 25°C). Essas diferenças entre as duas espécies podem se dar, possivelmente, pelo diferente estilo de vida e morfologia dessas medusas.

*C. andromeda* tem um estilo de vida bentônico enquanto *L. lucerna* é uma espécie planctônica (Hamlet *et al.* 2011, Nagata *et al.* 2016, Ohdera *et al.* 2018). Medusas de *C. andromeda* ficam sob o substrato com a face oral voltada para cima; são encontradas, normalmente, em bancos de gramas marinhas e manguezais que são caracterizados por baixas velocidades de fluxo (Hamlet *et al.* 2011, Ohdera *et al.* 2018). Além disso, comparada com outras medusas de Rhizostomeae, *C. andromeda* possui baixas taxas de pulsação (Larson *et al.* 1997) e a estrutura do braço oral compreende uma grande parte do corpo total do organismo (Dabiri *et al.* 2010, Hamlet *et al.* 2011). Em *L. lucerna* apenas a extremidade do vórtice gerado pelo batimento umbrelar entra em contato com os braços orais e em *C. andromeda* todo o vórtice entra em contato com essas estruturas (Nagata *et al.* 2016). Outra diferença é que enquanto *C. andromeda* já possui *digitata* quando a éfira é liberada, éfiras de *L. lucerna* desenvolvem *digitata* após sua liberação. Portanto, enquanto os *digitata* de *L. lucerna* se desenvolveram sob a influência da temperatura, *C. andromeda* já tinha *digitata* no início do experimento. Assim, não é surpreendente que haja diferenças de resposta das estruturas filtradoras entre essas espécies a distintas temperaturas.

Assim como esperado, alterações na viscosidade induzidas por diferentes temperaturas ao longo do desenvolvimento afetaram as dimensões dos *digitata* de ambas espécies. Tais resultados podem ser explicados sob a perspectiva da teoria da filtração em organismos aquáticos (Koehl 2004). No qual mudanças de *Re* induzem a mudanças morfológicas dos apêndices alimentares de copépodes. Com a diferença de que a plasticidade fenotípica desses animais em relação a mudanças de *Re* resulta não só em mudanças morfológicas como em mudanças no modo de captura (*i.e.* , semelhante a pá ou filtro). Já para as medusas, a plasticidade fenotípica se dá pela manutenção do mecanismo físico usado para a captura de partículas (filtração). A teoria da filtração se aplica a animais de carapaça, no entanto para animais de corpo mole com epiderme ciliada a resposta à variação do *Re* se mostrou ligeiramente diferente.

Apesar de concluirmos que as diferenças observadas nos padrões de desenvolvimento dos *digitata* podem ser explicadas porque diferentes temperaturas durante o crescimento geram desenvolvimento diferenciado dos braços orais. Tais

diferenças aparentemente estariam compensando o efeito das variações na viscosidade ( $Re$ ) para o funcionamento efetivo dessas estruturas como filtros coletores. Acreditamos que além da morfologia resultante dos diferentes valores de  $Re$ , outro fator importante que pode influenciar no tamanho da camada limite é a presença de cílios ao longo de toda medusa, inclusive nos *digitata* (Smith 1936, Nagata *et al.* 2016). O batimento ciliar geraria movimentação da água, o que poderia diminuir os efeitos da camada limite ao redor das superfícies ciliadas (Nagata *et al.* 2016).

#### Outras considerações

Medusas da espécie *L. lucerna* se mostraram mais sensíveis ao experimento do que as de *C. andromeda*. Isso porque sob os três tratamentos observamos indivíduos de *L. lucerna* que não se desenvolveram normalmente ou morreram. Já para *C. andromeda*, praticamente todos os indivíduos apresentaram desenvolvimento normal até o final do experimento. Este resultado não era esperado, já que medusas de *L. lucerna* são encontradas na natureza desde 12-15°C (Rio Grande, RS) (comunicação pessoal, Nagata jun/2018) a 25–26°C (Cananéia, SP) (Gonçalves *et al.* 2016). Inclusive na Argentina, local de origem dos pólipos do experimento, as medusas foram encontradas na faixa de temperatura 9-26,5°C (Schiariti 2008). Ou seja, as temperaturas do experimento estavam dentro da variação de temperatura normal para esta espécie.

Este resultado pode ter se dado por diferenças fisiológicas, de desenvolvimento e/ou comportamentais entre as espécies. Enquanto *L. lucerna* é planctônica, *C. andromeda* é bentônica, permanecendo sob o fundo do mar, com a face oral voltada para cima (Hamlet *et al.* 2011, Odhera *et al.* 2018). Apesar das medusas serem resilientes/resistentes a vários estressores ambientais (*e.g.* aquecimento global e eutrofização), podem ser sensíveis ao ambiente de laboratório, o qual pode expor esses organismos a uma variedade de fatores estressantes (Hansson 1997). Um deles seria o fato das medusas esbarrarem nas paredes ou no fundo dos recipientes de cultivo enquanto nadam. No entanto, devido ao diferente estilo de vida, isso afetaria apenas as medusas de *L. lucerna*. Uma vez que *C. andromeda* permanece no fundo dos recipientes de cultivo, sua exumbrela fica contra a superfície plana de vidro cercada por água, por isso, os distúrbios físicos devido ao encontro com as paredes do recipiente não eram frequentes.

Essa sensibilidade de *L. lucerna* se tornou mais evidente sob 25°C. Sob essa temperatura um menor número de indivíduos conseguiu se desenvolver normalmente até o 35º dia. E isso se repetiu no segundo experimento que foi refeito somente sob 25°C. Esse resultado pode ter se dado porque em altas temperaturas o metabolismo é mais acelerado, e as medusas precisariam de um maior número de náuplios de artêmia para apresentarem um desenvolvimento normal, quando comparado com as outras temperaturas. Limitação de alimento é sugerido como um fator determinante do tamanho de medusas no verão (Hansson 1997), período de águas com temperaturas mais elevadas. Outro motivo poderia ser em relação à concentração de oxigênio e materiais nitrogenados na água. A solubilidade do oxigênio em água diminui com o aumento da temperatura (Laffoley & Baxter 2016). O aumento da temperatura acarreta em um poder mais tóxico da amônia, além de aumentar a taxa de excreção deste composto nitrogenado (Burrows 1964, Leung *et al.* 1999), o que poderia afetar o desenvolvimento desses animais.

## 5 – Conclusão

Como o desempenho da natação e alimentação de animais marinhos depende da interação entre morfologia e os regimes de fluido (*Re*) (Nawroth *et al.* 2010). Mudanças no *Re* poderiam implicar em alterações morfológicas e, portanto, de desempenho. No entanto, as éfiras de Scyphozoa se mostraram resilientes às variações de temperatura ambiental, com plasticidade fenotípica dependente da temperatura (*i.e.*, camada limite). Apresentaram mudanças morfológicas que diminuíram ou aproveitaram o efeito da camada limite ao redor de suas estruturas corporais sem comprometer as funções natatórias e alimentares. Portanto, alterações na temperatura dos oceanos não resultariam em mudanças funcionais nos mecanismos de alimentação e, aparentemente, não afetariam a eficiência alimentar e natatória. Porém, ressaltamos que são necessários estudos experimentais complementares para verificar se estas mudanças morfológicas não afetam o desempenho de natação e alimentação. Estudos comparativos entre as diferentes temperaturas, *e.g.*, quantificação de taxas de filtração, velocidades de natação e de gastos energéticos.

## Referências

- Burrows R. E.** (1964). *Effects of accumulated excretory products on hatchery-reared salmonids*. Bureau of Sport Fisheries and Wildlife.
- Condon R.H., Graham W.M., Duarte C.M., Pitt K.A., Lucas C.H., Haddock S.H., Sutherland K.R., Robinson K.L., Dawson M.N., Decker M. B., Mills C.E., Purcell J.E., Malej A., Mianzan H., Uye S., Madin, L. P.** (2012) Questioning the rise of gelatinous zooplankton in the world's oceans. *BioScience*, 62(2), 160-169.
- Costello J.** (1992). Foraging mode and energetics of hydrozoan medusae. *Scientia Marina* 56(2), 185-191.
- Costello J.H., Colin S.P.** (1994) Morphology, fluid motion and predation by the scyphomedusa *Aurelia aurita*. *Marine Biology*, 121, 327-334.
- Costello J.H., Colin S.P.** (1995) Flow and feeding by swimming scyphomedusae. *Marine Biology* 124, 399-406.
- Dabiri J.O., Colin S.P., Costello J.H., Gharib M.** (2005) Flow patterns generated by oblate medusan jellyfish: field measurements and laboratory analyses. *Journal of experimental biology* 208: 1257–1265
- Dabiri, J. O., Colin, S. P., Katija, K., & Costello, J. H.** (2010). A wake-based correlate of swimming performance and foraging behavior in seven co-occurring jellyfish species. *Journal of experimental biology*, 213(8), 1217-1225.
- D’Ambra I, Costello J.H., Bentivegna F.** (2001) Flow and prey capture by the scyphomedusa *Phyllorhiza punctata* von Lendenfeld 1884. *Hydrobiologia* 451: 223–22
- Feitl K.E., Millett A.F., Colin S.P., Dabiri J.O., Costello J.H.** (2009) Functional morphology and fluid interactions during early development of the scyphomedusa *Aurelia aurita*. *Biol Bull (Woods Hole)* 217: 283–291
- Gemmell B.J., Costello J.H., Colin S.P., Stewart C.J., Dabiri J.O., Tafti D., Priya S.** (2013) Passive energy recapture in jellyfish contributes to propulsive advantage over other metazoans. *PNAS USA*. 110:17904-9 PMID:24101461
- Gibbons M.J. and Richardson A.J.** (2008) Patterns of pelagic cnidarian abundance in the North Atlantic. *Hydrobiologia* 616, 51-65.
- Gili J.M., Coma R.** (1998) Benthic suspension feeders: Their paramount role in littoral marine food webs. *Trends in Ecology and Evolution* 13(8), 316-321.
- Gonçalves G.R.L., Wolf M.R., da Costa R.C., Castilho A.L.** (2016) Decapod crustacean associations with scyphozoan jellyfish (Rhizostomeae: Pelagiidae) in the Southeastern Brazilian coast. *Symbiosis*, 69(3), 193-198.
- Hamlet C., Santhanakrishnan A., Miller L.A.** (2011) A numerical study of the effects of bell pulsation dynamics and oral arms on the exchange currents generated by the upside-down jellyfish *Cassiopea xamachana*. *Journal of Experimental Biology* 214, 1911-1921.
- Hansson L.J.** (1997) Effect of temperature on growth rate of *Aurelia aurita* (Cnidaria, Scyphozoa) from Gullmarsfjorden, Sweden. *Marine Ecology Progress Series*, 145-153.
- Higgins III J.E., Ford M.D. and Costello, J.H.** (2008) Transitions in morphology, nematocyst distribution, fluid motions, and prey capture during development of the scyphomedusa *Cyanea capillata*. *Biological Bulletin*, 214, 29-41.
- Humphries S.** (2009) Filter feeders and plankton increase particle encounter rates through flow regime control. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(19), 7882-7887.
- Jarms G., Morandini A.C., Silveira F.L.** (2002) Cultivation of polyps and medusae of Coronatae (Cnidaria, Scyphozoa) with a brief review of important characters. *Helgoland Marine Research* 56, 203-210.
- Kawahara M., Uye S. I., Ohtsu K., Iizumi H.** (2006) Unusual population explosion of the giant jellyfish *Nemopilema nomurai* (Scyphozoa: Rhizostomeae) in East Asian waters. *Marine Ecology Progress Series*, 307, 161-173.
- Koehl M.A.R.** (2004). Biomechanics of microscopic appendages: functional shifts caused by changes in speed. *Journal of biomechanics*, 37(6), 789-795.
- Laffoley D. and Baxter J. M.** (Eds.). (2016) *Explaining ocean warming: Causes, scale, effects and consequences*. IUCN.
- Larson R.J.** (1997) Feeding behaviour of Caribbean scyphomedusae: *Cassiopea frondosa* (Pallas) and *Cassiopea xamachana* Bigelow. *Studies on the Natural History of the Caribbean Region*, 73(1), 43-54.
- Leung K.M.Y., Chu J.C.W., Wu, R. S. S.** (1999) Effects of body weight, water temperature and ration size on ammonia excretion by the areolated grouper (*Epinephelus areolatus*) and mangrove snapper (*Lutjanus argentimaculatus*). *Aquaculture*, 170(3-4), 215-227.

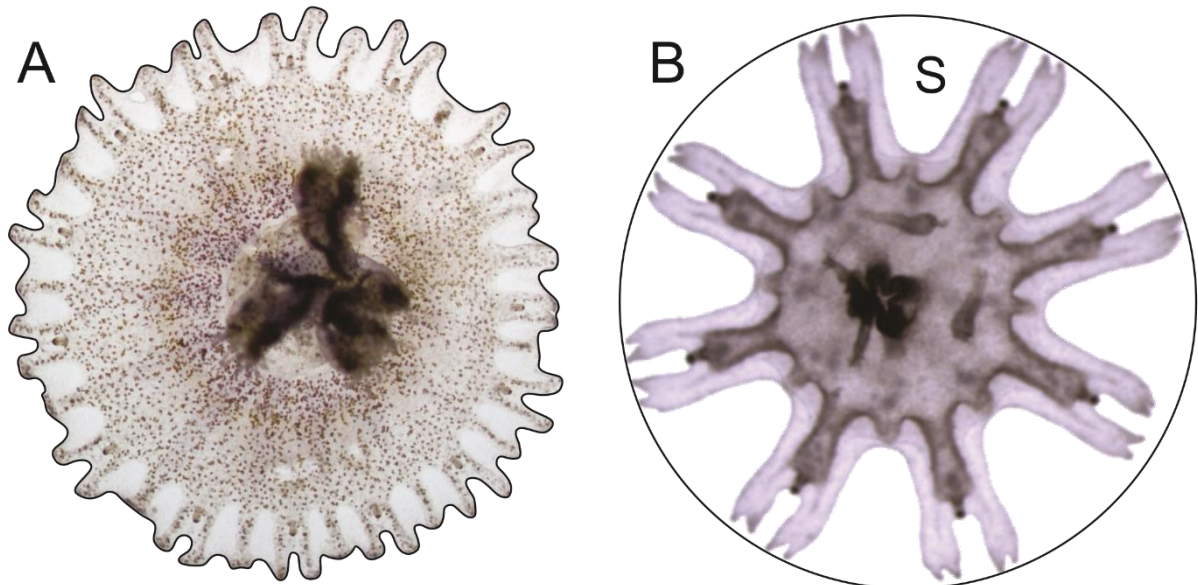
- Mills C. E.** (2001) Jellyfish blooms: are populations increasing globally in response to changing ocean conditions?. *Hydrobiologia*, 451(1), 55-68.
- Nagata R.M.** (jun/2018) Personal communication.
- Nagata R.M., Morandini A.C., Colin S.P., Migotto A.E., Costello J.H.** (2016) Transitions in morphology, fluid regimes, and feeding mechanisms during development of the medusa *Lychnorhiza lucerna*. *Marine Ecology Progress Series*, 557, 145-159.
- Nagata R.M., Haddad M.A., Nogueira Jr M.** (2009) The nuisance of medusae (Cnidaria, Medusozoa) to shrimp trawls in central part of southern Brazilian Bight, from the perspective of artisanal fishermen. *Pan- American Journal of Aquatic Sciences*, 4(3), 312-325.
- Navroth J.C., Feitl, K.E., Colin, S.P., Costello, J.H. & Dabiri, J.O.** (2010) Phenotypic plasticity in juvenile jellyfish medusae facilitates effective animal–fluid interaction. *Biology Letters*, 6, 389-393.
- Ohdera A. H., Abrams M. J., Ames C. L., Baker D. M., Suescún-Bolívar L. P., Collins A. G., ... & Jaimes-Becerra, A.** (2018) Upside-Down but Headed in the Right Direction: Review of the Highly Versatile *Cassiopea xamachana* System. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 6, 35.
- Pinheiro J.C. & D.M. Bates** (2000) Mixed-effects models in S and S-Plus. Springer, New York.
- Prieto L., Astorga D., Navarro G., Ruiz J.** (2010) Environmental control of phase transition and polyp survival of a massive-outbreaker jellyfish. *PloS one*, 5(11), e13793.
- Purcell J.E.** (2005) Climate effects on formation of jellyfish and ctenophore blooms: a review. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 85, 461-476.
- Purcell J.E.** (2012) Jellyfish and ctenophore blooms coincide with human proliferations and environmental perturbations. *Annual Review of Marine Science*, 4, 209-235.
- Purcell J.E., Uye S. I., Lo W.T.** (2007) Anthropogenic causes of jellyfish blooms and their direct consequences for humans: a review. *Marine Ecology-Progress Series*, 350, 153-174.
- Sockman K.W., J. Weiss M.S. Webster, V. Talbott, H. Schwabl** (2008) Sex-specific effects of yolk-androgens on growth of nestling American kestrels. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62: 617–625.
- Quiñones J., Mianzan H., Purca S., Robinson K. L., Adams G. D., Acha E. M.** (2015) Climate-driven population size fluctuations of jellyfish (*Chrysaora plocamia*) off Peru. *Marine Biology*, 162(12), 0.
- Richardson A.J., Bakun A., Hays G.C., Gibbons M.J.** (2009) The jellyfish joyride: causes, consequences and management responses to a more gelatinous future. *Trends in ecology & evolution*, 24(6), 312-322.
- Rubinstein D.I. & Koehl M.A.R.** (1977) The mechanisms of filter feeding: some theoretical considerations. *Am Nat* 111:981-994
- Russell F.S.** (1970) *The Medusae of British Isles, volume II: Pelagic Scyphozoa*. Cambridge University Press, 283p.
- Santhanakrishnan A., Dollinger M., Hamlet C.L., Colin S.P., Miller L.A.** (2012) Flow structure and transport characteristics of feeding and exchange currents generated by upside-down *Cassiopea* jellyfish. *Journal of Experimental Biology* 215, 2369-2381.
- Schiariti A.** (2008) Historia de vida y dinámica de poblaciones de *Lychnorhiza lucerna* (Scyphozoa)¿ Un recurso pesquero alternativo?
- Schiariti A., Morandini A.C., Jarms G., Paes R.G., Franke S., Mianzan H.** (2014) Asexual reproduction strategies and blooming potential in Scyphozoa. *Marine Ecology Progress Series*, 510, 241-253.
- Shimeta J., Jumars P.A.** (1991) Physical mechanisms and rates of particle capture by suspension feeders. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* 29, 191-257
- Smith H.G.** (1936) Contribution to the anatomy and physiology of *Cassiopea frondosa*. *Carnegie Institution of Washington, Papers from the Tortugas Laboratory* 31, 17-52.
- Vogel S.** (2003) *Comparative Biomechanics. Life's physical world*. Princeton: Princeton University Press, [2013]. 580p.
- Yen J.** (2000) Life in Transition: Balancing Inertial and Viscous Forces by Planktonic Copepods. *Biological Bulletin* 198, 213-224.
- Young G.A. and Hagadorn J.W.** (2010) The fossil record of cnidarian medusae. *Palaeoworld*, 19, 212-221.

## Anexo

**Anexo 1.** (A) Recipientes de cultivo de pólipos. (B) Pólipos de *Cassiopea andromeda*. (C) Vista interna de uma câmara de germinação, onde estava montado o sistema de cultivo de medusas com aeração.

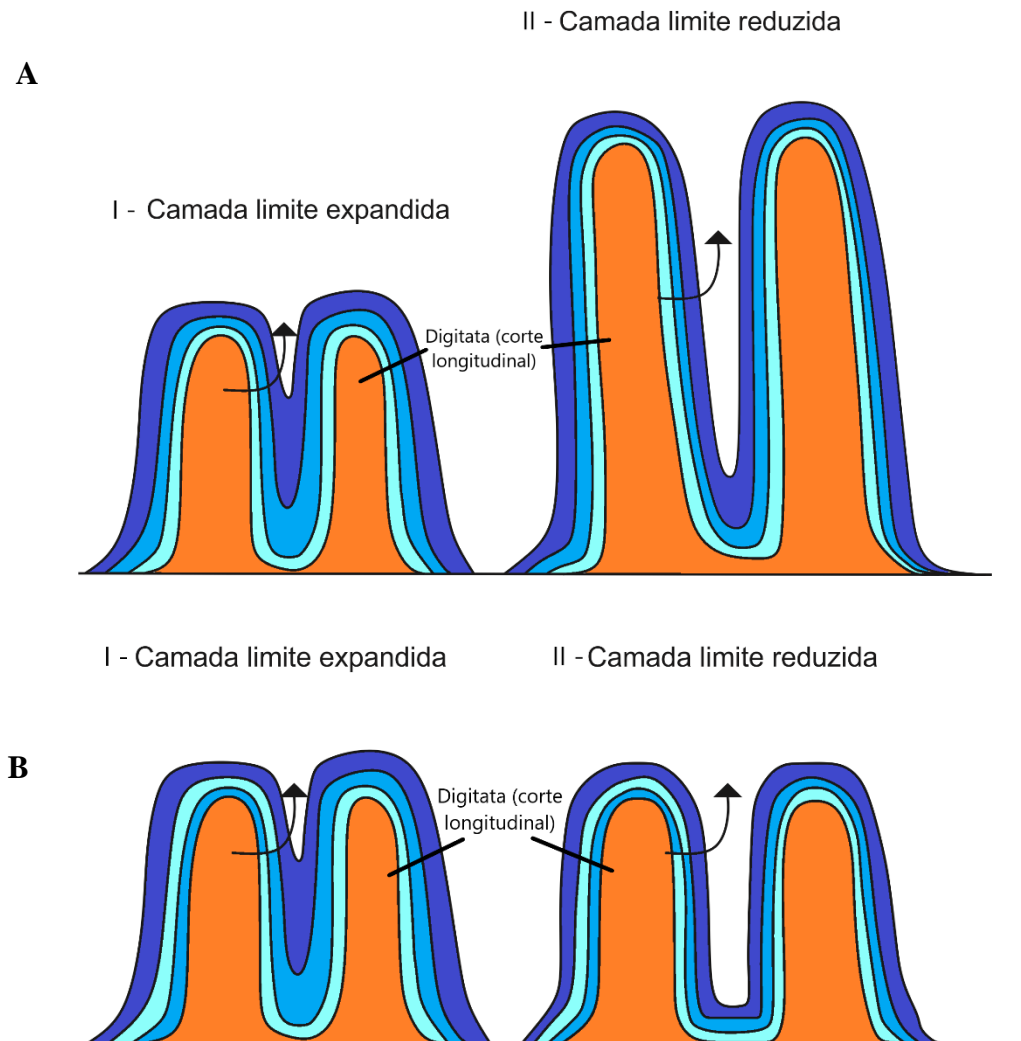


**Anexo 2.** (A) Esquema de cálculo da área umbrelar de *Cassiopea andromeda*. A linha que contorna a éfira corresponde a área (B) Esquema de cálculo de BC% em *L. lucerna*. O círculo corresponde a área potencial de tecido umbrelar. S = espaço entre os lobos.





**Anexo 3.** Ilustração esquemática de dois modos de operação dos digitata, que poderiam ser observados sob diferentes valores do número de Reynolds ( $Re$ ) por: I – modo barreira (baixos  $Re$ ), onde há maior sobreposição das camadas limites dos digitatas adjacentes, o qual reduz ou inibe o fluxo entre os digitata. II – modo de filtração (altos  $Re$ ), onde as camadas limite ao redor de digitatas não se sobrepõem, permitindo o fluxo pelo espaço entre digitatas adjacentes. **(A)** Aumento do comprimento dos digitata diminuem a sobreposição da camada limite (II). **(B)** Aumento da distância entre os digitata diminuiu o efeito da camada limite (II). Setas = sentido do fluxo de água.



**Anexo 4.** Medidas umbrelares de medusas *Lychnorhiza lucerna*.

Indivíduo	Temperatura (°C)	Idade (dias)	Diâmetro (mm)	BC (%)
1	15	34	7,29	79,06
1	15	28	6,71	77,76
1	15	22	5,13	74,23
1	15	16	5,055	72,11
1	15	10	2,52	68,29
1	15	8	2,81	60,34
1	15	6	2,14	59,9
1	15	4	1,65	58,76
1	15	2	0,98	68,57
1	15	0	1,24	57,63
2	15	34	6,72	80,07
2	15	28	6,765	77,365
2	15	22	5,69	73,55
2	15	16	4,82	70,345
2	15	10	1,77	68,97
2	15	8	2,54	54,68
2	15	6	1,65	60,17
2	15	4	1,44	60,28
2	15	2	0,97	61,79
2	15	0	0,98	61,93
3	15	34	5,55	76,23
3	15	28	4,475	67,12
3	15	22	3,42	53,82
3	15	16	1,7	53,995
3	15	10	1,39	46,11
3	15	8	1,22	54,75
3	15	6	1,09	62,22
3	15	4	0,96	60,73
3	15	2	1,19	54,48
3	15	0	0,92	51,98
4	15	34	2,55	61,76
4	15	28	2,335	65,855
4	15	22	2,34	56,27
4	15	16	2,06	47,54
4	15	10	1,19	63,93
4	15	8	1,79	60,29
4	15	6	1,73	60,85
4	15	4	1,13	63,9
4	15	2	1,25	59,06
4	15	0	0,9	67,24
5	15	34	6,15	69,24
5	15	28	5,67	63,325

5	15	22	4,21	63,52
5	15	16	4,265	56,335
5	15	10	2,91	55,79
5	15	8	2,45	57,19
5	15	6	2,05	57,68
5	15	4	2,1	56,03
5	15	2	2	50,85
5	15	0	1,66	54,45
6	20	34	8,52	75,52
6	20	28	8,395	85,185
6	20	22	8,36	83,85
6	20	16	7,885	82,485
6	20	10	5,92	78,5
6	20	8	4,99	67,31
6	20	6	3,61	63,16
6	20	4	2,07	66,2
6	20	2	2,01	60,86
6	20	0	1,02	79,93
7	20	34	4,44	76,61
7	20	28	4,145	72,48
7	20	22	4,21	73,45
7	20	16	4,285	79,54
7	20	10	4,82	63,92
7	20	8	4,5	71,61
7	20	6	3,13	57,91
7	20	4	2,2	52,04
7	20	2	1,8	56,9
7	20	0	NA	NA
8	20	34	5,71	71,33
8	20	28	5,555	79,17
8	20	22	7,4	82,31
8	20	16	7,275	75,79
8	20	10	5,4	71,59
8	20	8	4,55	67,79
8	20	6	3,22	62,98
8	20	4	2,96	53,38
8	20	2	1,92	51,85
8	20	0	1,21	75,66
9	20	34	4	71,13
9	20	28	4,38	70,965
9	20	22	2,86	68,4
9	20	16	2,26	57,96
9	20	10	1,71	58,84
9	20	8	1,87	59,92
9	20	6	2,19	58,24
9	20	4	2,27	56,99

9	20	2	2,16	52,41
9	20	0	2,55	62,11
10	20	34	7,24	87,93
10	20	28	6,45	90,94
10	20	22	4,78	88,92
10	20	16	4,27	83,705
10	20	10	4,08	80,17
10	20	8	4,47	79,44
10	20	6	4,22	68,13
10	20	4	2,98	64,17
10	20	2	2,78	56,01
10	20	0	1,91	66,57
11	25	34	5,5868	77,4086
11	25	28	5,218	77,85935
11	25	22	4,0496	79,8828
11	25	16	NA	80,6131
11	25	10	3,973	84,4217
11	25	8	3,7564	79,4622
11	25	6	3,1358	74,4044
11	25	4	1,8959	65,5787
11	25	2	1,0001	67,6215
11	25	0	1,2315	52,372
12	25	34	4,4137	78,8235
12	25	28	5,16515	85,1322
12	25	22	4,8429	80,43
12	25	16	4,65045	82,9193
12	25	10	4,6082	90,2356
12	25	8	4,0566	87,978
12	25	6	4,4917	84,7465
12	25	4	4,1219	76,7138
12	25	2	2,5201	61,1919
12	25	0	1,5908	55,4591
13	25	34	NA	NA
13	25	28	NA	NA
13	25	22	7,997	100
13	25	16	7,279	100
13	25	10	6,525	100
13	25	8	6,841	84,08506184
13	25	6	6,521	80,80345187
13	25	4	4,907	70,69314117
13	25	2	3,301	65,49110086
13	25	0	2,489	69,22152811
14	25	34	5,382	100
14	25	28	10,114	100
14	25	22	9,828	100
14	25	16	9,937	100

14	25	10	8,025	100
14	25	8	6,588	88,58296731
14	25	6	6,596	80,34079809
14	25	4	5,572	76,62988561
14	25	2	3,623	64,91244411
14	25	0	2,207	69,64520368
15	25	34	10,339	100
15	25	28	13	100
15	25	22	10,905	100
15	25	16	10,469	100
15	25	10	9,89	83,7425264
15	25	8	8,067	89,92268265
15	25	6	7,667	79,25366695
15	25	4	5,528	70,49515263
15	25	2	3,297	63,0813618
15	25	0	1,651	72,32297064
16	25	34	NA	100
16	25	28	NA	100
16	25	22	NA	100
16	25	16	8,591	90,7288
16	25	10	7,008	88,2461
16	25	8	6,289	87,911
16	25	6	4,323	83,7741
16	25	4	4,455	67,4148
16	25	2	2,716	61,1502
16	25	0	1,983	67,5676
17	25	34	5,7496	78,277
17	25	28	5,6196	80,01005
17	25	22	6,0541	83,7425
17	25	16	4,59595	85,8391
17	25	10	4,5484	88,2938
17	25	8	4,996	87,2162
17	25	6	4,7619	87,9385
17	25	4	3,3962	71,4503
17	25	2	1,5605	61,8562
17	25	0	1,2287	53,5315

**Anexo 5.** Medidas das dimensões dos *digitata* de medusas *Lychnorhiza lucerna*. “m\_” se refere à média de 30 medidas (mm). “dp\_” se refere ao desvio padrão da média de 30 medidas. NA= medida não obtida. m\_comprimento= média das medidas de comprimento dos *digitata*. dp\_comprimento= desvio padrão da média do comprimento dos *digitata*. m\_distância= média das medidas de distância entre os *digitata*. dp\_distância= desvio padrão da média da distância dos *digitata*. m\_espessura= média das medidas de espessura dos *digitata*. dp\_espessura= desvio padrão da média de espessura dos *digitata*. m\_bulbo= média das medidas de espessura do bulbo dos *digitata*. dp\_bulbo= desvio padrão da média da espessura do bulbo dos *digitata*.

Indivíduo	Temperatura (°C)	Idade (dias)	m_comprimento	dp_comprimento	m_distancia	dp_distancia	m_espessura	dp_espessura	m_bulbo	dp_bulbo
1	15	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	15	2	0	0	0	0	0	0	0	0
1	15	4	0	0	0	0	0	0	0	0
1	15	6	0	0	0	0	0	0	0	0
1	15	8	0.1382	0.040573001	0.0485	0.021147353	0.0353	0.00614817	0.0314	0.004309109
1	15	10	0.190380952	0.038779474	0.06365	0.024422326	0.03205	0.003748333	0.03025	0.004655218
1	15	16	0.15975	0.042258447	0.052	0.015771393	0.0263	0.00337327	0.02785	0.003587625
1	15	22	0.1839	0.05202722	0.0615	0.01433986	0.02425	0.002953588	0.02845	0.003170173
1	15	28	0.2241	0.054617233	0.0546	0.028779379	0.0253	0.002577228	0.03125	0.003552242
1	15	34	0.1702	0.064502632	0.05385	0.018178284	0.0259	0.003226535	0.03565	0.004344082
2	15	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	15	2	0	0	0	0	0	0	0	0
2	15	4	0	0	0	0	0	0	0	0
2	15	6	0	0	0	0	0	0	0	0
2	15	8	0	0	0	0	0	0	0	0
2	15	10	0	0	0	0	0	0	0	0
2	15	16	0.1286	0.042220474	0.06965	0.027303894	0.0325	0.003284733	0.03425	0.004191156
2	15	22	0.19245	0.049642379	0.04945	0.021840269	0.02695	0.003634267	0.031	0.004279695
2	15	28	0.2122	0.074684318	0.05215	0.017375951	0.0236	0.003118704	0.02965	0.004196176
2	15	34	0.2213	0.064274166	0.05395	0.017653015	0.0233	0.002473012	0.0333	0.00265766
3	15	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	15	2	0	0	0	0	0	0	0	0
3	15	4	0	0	0	0	0	0	0	0
3	15	6	0	0	0	0	0	0	0	0
3	15	8	0	0	0	0	0	0	0	0

3	15	10	0	0	0	0	0	0	0	0
3	15	16	0.21325	0.060496955	0.05705	0.024754532	0.0325	0.005394929	0.03385	0.003688888
3	15	22	0.1287	0.058421427	0.0424	0.017156861	0.02685	0.005565637	0.02985	0.00303098
3	15	28	0.20835	0.067388329	0.0297	0.006837205	0.0248	0.004685925	0.02925	0.003611021
3	15	34	0.24265	0.055231832	0.03185	0.010703049	0.02905	0.002874113	0.03745	0.003762348
3	15	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4	15	2	0	0	0	0	0	0	0	0
4	15	4	0	0	0	0	0	0	0	0
4	15	6	0	0	0	0	0	0	0	0
4	15	8	0	0	0	0	0	0	0	0
4	15	10	0	0	0	0	0	0	0	0
4	15	16	0.1464	0.048992373	0.09095	0.037177349	0.0339	0.003697795	0.03725	0.004951076
4	15	22	0.2206	0.062101276	0.074	0.018327431	0.02895	0.005031218	0.03175	0.00466651
4	15	28	0.1771	0.046321417	0.065	0.018267025	0.02745	0.002946452	0.0386	0.003965642
4	15	34	0.2532	0.054305762	0.0558	0.017086775	0.02475	0.001996708	0.03145	0.005266328
5	15	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5	15	2	0	0	0	0	0	0	0	0
5	15	4	0	0	0	0	0	0	0	0
5	15	6	0	0	0	0	0	0	0	0
5	15	8	0	0	0	0	0	0	0	0
5	15	10	0	0	0	0	0	0	0	0
5	15	16	0.192	0.041083996	0.07065	0.0326372	0.0289	0.004587167	0.0323	0.004835178
5	15	22	0.1857	0.041952479	0.0643	0.019692638	0.0512	0.089734462	0.0385	0.006134458
5	15	28	0.2279	0.069251563	0.05965	0.018977202	0.02695	0.003913203	0.03705	0.00389973
5	15	34	0.2295	0.042074495	0.0589	0.021872598	0.02965	0.00492336	0.03425	0.00376794
6	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6	20	2	0	0	0	0	0	0	0	0
6	20	4	0	0	0	0	0	0	0	0
6	20	6	0	0	0	0	0	0	0	0
6	20	8	0	0	0	0	0	0	0	0
6	20	10	0.105566667	0.039400406	0.035633333	0.019316749	0.0253	0.002680067	0.025033333	0.003079222

6	20	16	0.150033333	0.04201271	0.034066667	0.006051123	0.0244	0.002298425	0.030833333	0.00275535
6	20	22	0.134	0.02224472	0.043566667	0.014679762	0.026233333	0.004182751	0.031533333	0.002849481
6	20	28	0.168433333	0.031919817	0.036866667	0.014815494	0.024833333	0.004503511	0.0296	0.00486791
6	20	34	0.127633333	0.020024124	0.025966667	0.009035055	0.025233333	0.003556059	0.0326	0.005517246
7	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0
7	20	2	0	0	0	0	0	0	0	0
7	20	4	0	0	0	0	0	0	0	0
7	20	6	0	0	0	0	0	0	0	0
7	20	8	0.169333333	0.036711676	0.053166667	0.020483944	0.0303	0.003302559	0.0315	0.002417608
7	20	10	0.1757	0.045743777	0.078066667	0.029489838	0.0285	0.003370767	0.029633333	0.002266447
7	20	16	0.196	0.040476473	0.053833333	0.020301322	0.0248	0.002455114	0.028733333	0.002572177
7	20	22	0.169233333	0.04840895	0.0344	0.01289373	0.022866667	0.002344963	0.031233333	0.004005886
7	20	28	0.224633333	0.059264156	0.0374	0.00851611	0.0223	0.002756184	0.029166667	0.003384379
7	20	34	0.214	0.039578817	0.030833333	0.010432322	0.023466667	0.00322419	0.033	0.002888742
8	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0
8	20	2	0	0	0	0	0	0	0	0
8	20	4	0.2165	0.035285779	0.119366667	0.070040128	0.0383	0.002972866	0.039566667	0.005817236
8	20	6	0.143433333	0.024922893	0.036966667	0.015888585	0.0215	0.002300675	0.022066667	0.003139661
8	20	8	0.164533333	0.043575328	0.0567	0.048390046	0.028533333	0.004313038	0.032766667	0.002737773
8	20	10	0.218266667	0.046130948	0.065533333	0.021405338	0.024133333	0.002713101	0.027133333	0.002968029
8	20	16	0.281733333	0.077394169	0.0515	0.013379732	0.0198	0.003994824	0.030933333	0.003722562
8	20	22	0.2239	0.049066001	0.0351	0.007092249	0.018833333	0.002640315	0.032966667	0.012112927
8	20	28	0.252533333	0.081885426	0.0422	0.00940066	0.0321	0.017619249	0.032033333	0.004295012
8	20	34	0.168966667	0.040846629	0.0269	0.007028759	0.018733333	0.00199885	0.026466667	0.002374191
9	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0
9	20	2	0	0	0	0	0	0	0	0
9	20	4	0	0	0	0	0	0	0	0
9	20	6	0	0	0	0	0	0	0	0
9	20	8	0	0	0	0	0	0	0	0
9	20	10	0	0	0	0	0	0	0	0
9	20	16	0.133133333	0.032812669	0.0506	0.018696487	0.026	0.004143961	0.0282	0.004286305



9	20	22	0.173966667	0.039675827	0.0404	0.015142086	0.031	0.014219947	0.028833333	0.002972092
9	20	28	0.139866667	0.025069192	0.029733333	0.00624739	0.0238	0.002441029	0.027933333	0.00274092
9	20	34	0.179233333	0.02849281	0.038266667	0.008403338	0.024433333	0.002990598	0.024133333	0.002725782
10	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10	20	2	0	0	0	0	0	0	0	0
10	20	4	0.125888889	0.026669853	0.063266667	0.04375168	0.03375	0.003958668	0.03326087	0.004244969
10	20	6	0.2447	0.039381555	0.1092	0.050088473	0.069333333	0.008805693	0.070166667	0.008047631
10	20	8	0.118833333	0.028107041	0.057233333	0.020752538	0.0281	0.003781534	0.027666667	0.003735508
10	20	10	0.102066667	0.026647033	0.035833333	0.013992814	0.032066667	0.004877346	0.032066667	0.003675955
10	20	16	0.1008	0.017011963	0.043633333	0.020783752	0.024266667	0.00302784	0.027433333	0.003988633
10	20	22	0.127	0.027343284	0.033133333	0.010798254	0.0275	0.003739353	0.035066667	0.005483098
10	20	28	0.102333333	0.016150869	0.038333333	0.010276633	0.0289	0.005915205	0.030166667	0.002841604
10	20	34	0.126466667	0.048874035	0.029633333	0.013499638	0.023566667	0.003874615	0.030466667	0.003256117
11	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11	20	2	0	0	0	0	0	0	0	0
11	20	4	0	0	0	0	0	0	0	0
11	20	6	0	0	0	0	0	0	0	0
11	20	8	0.1230625	0.03697471	0.093266667	0.041956553	0.0304375	0.006642979	0.028	0.007131419
11	20	16	0.0871	0.023250287	0.0467	0.011986055	0.0376	0.014435588	0.028333333	0.004573788
11	20	22	0.192933333	0.051309697	0.039533333	0.016612694	0.022366667	0.003011281	0.0322	0.003763711
11	20	28	0.154266667	0.032585096	0.027033333	0.00778364	0.019233333	0.002514555	0.0246	0.003926919
11	20	34	0.154966667	0.043564841	0.028133333	0.012494781	0.021566667	0.003802752	0.028033333	0.004021351
12	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0
12	20	2	0	0	0	0	0	0	0	0
12	20	4	0	0	0	0	0	0	0	0
12	20	6	0	0	0	0	0	0	0	0
12	20	8	0	0	0	0	0	0	0	0
12	20	10	0	0	0	0	0	0	0	0
12	20	16	0.2727	0.050013205	0.027566667	0.013042856	0.024133333	0.003213477	0.034433333	0.003103761
12	20	22	0.2048	0.04603402	0.0272	0.007685185	0.0222	0.00291725	0.0318	0.00275931
12	20	28	0.265533333	0.054197425	0.0297	0.011730156	0.0207	0.002705677	0.028566667	0.003430928

12	20	34	0.2174	0.037171179	0.028533333	0.010314815	0.018533333	0.002622625	0.029833333	0.003384379
13	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0
13	20	2	0	0	0	0	0	0	0	0
13	20	4	0	0	0	0	0	0	0	0
13	20	6	0	0	0	0	0	0	0	0
13	20	8	0.1411	0.025473922	0.033666667	0.010310133	0.018433333	0.002045741	0.0201	0.001295882
13	20	14	0.1666	0.044937965	0.0525	0.026245197	0.024466667	0.004099902	0.031	0.003017192
13	20	20	0.1784	0.043413489	0.0394	0.014780229	0.0205	0.003256294	0.0315	0.004523883
13	20	26	0.217966667	0.036266716	0.034066667	0.010163943	0.018466667	0.002582879	0.027233333	0.003136914
13	20	32	0.211766667	0.036085801	0.035833333	0.012649338	0.021733333	0.002790789	0.032433333	0.003901223
14	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14	20	2	0	0	0	0	0	0	0	0
14	20	4	0	0	0	0	0	0	0	0
14	20	6	0	0	0	0	0	0	0	0
14	20	8	0	0	0	0	0	0	0	0
14	20	14	0.158066667	0.04679665	0.040833333	0.012833371	0.016266667	0.003666562	0.021866667	0.001907035
14	20	20	0.193	0.064682247	0.0412	0.013481533	0.025566667	0.003784572	0.028866667	0.002582879
14	20	26	0.176633333	0.042020917	0.043066667	0.011273813	0.0216	0.003317664	0.029733333	0.00347338
14	20	32	0.167233333	0.039746336	0.1187	0.045520098	0.0263	0.002866573	0.036966667	0.003934668
15	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15	25	2	0.125954545	0.035837566	0.0420625	0.014647819	0.027842105	0.003528279	0.032444444	0.003467664
15	25	4	0.145074074	0.048620133	0.044	0.021107948	0.022896552	0.002845357	0.025833333	0.004379288
15	25	6	0.2016	0.037497218	0.051366667	0.01630207	0.0194	0.002633995	0.025533333	0.002775923
15	25	8	0.240933333	0.050502942	0.043033333	0.022590024	0.0208	0.003111713	0.0294	0.003873874
15	25	10	0.183466667	0.040017008	0.034366667	0.013267755	0.021466667	0.003329423	0.0295	0.005302894
15	25	16	0.166933333	0.049725407	0.039	0.018439089	0.019633333	0.002834314	0.027766667	0.004336559
15	25	22	0.174166667	0.031892149	0.033533333	0.015633151	0.0182	0.002455114	0.029866667	0.004141742
15	25	28	0.183366667	0.049775692	0.026866667	0.007157024	0.0205	0.002751175	0.028566667	0.003400642
15	25	34	0.2192	0.065622431	0.029033333	0.008193704	0.0163	0.002830255	0.027466667	0.003954337
16	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16	25	2	0	0	0	0	0	0	0	0

16	25	4	0.165833333	0.043803703	0.049733333	0.028186489	0.0222	0.003661543	0.027866667	0.002897482
16	25	6	0.188366667	0.031682222	0.0504	0.011866667	0.0236	0.00232	0.026	0.002266667
16	25	8	0.2611	0.063250106	0.0665	0.044472192	0.029133333	0.004606841	0.041266667	0.005112077
16	25	10	0.041066667	0.005037332	0.041033333	0.005047931	0.040966667	0.005088753	0.0409	0.005155178
16	25	16	0.041066667	0.005037332	0.047433333	0.019390156	0.023766667	0.003058998	0.032766667	0.003811809
16	25	22	0.032766667	0.003811809	0.022733333	0.009013145	0.024966667	0.003709107	0.037733333	0.005860054
16	25	28	0.142966667	0.046349113	0.0495	0.020873593	0.020466667	0.002849481	0.0292	0.003397768
16	25	34	0.192866667	0.060762814	0.048566667	0.020500098	0.0206	0.003548676	0.034366667	0.002785224
17	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0
17	25	2	0	0	0	0	0	0	0	0
17	25	4	0.134766667	0.031982413	0.064333333	0.035104114	0.024	0.002626129	0.0269	0.00416347
17	25	6	0.240066667	0.047061173	0.0486	0.022988153	0.020033333	0.004131321	0.026766667	0.003892374
17	25	8	0.263533333	0.050676617	0.038966667	0.010649537	0.019133333	0.002713101	0.026533333	0.00247377
17	25	10	0.026533333	0.00247377	0.026533333	0.00247377	0.020633333	0.003800938	0.030866667	0.003202729
17	25	16	0.2367	0.065044892	0.040266667	0.021897777	0.0208	0.00299885	0.0339	0.004558811
17	25	22	0.188166667	0.042038638	0.0451	0.013076301	0.0189	0.003294196	0.027366667	0.005555261
17	25	28	0.2775	0.053203416	0.028533333	0.013200662	0.018533333	0.002932968	0.029133333	0.004150059
17	25	34	0.282766667	0.080180264	0.020766667	0.007180833	0.018333333	0.002590877	0.028	0.004616313
18	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0
18	25	2	0	0	0	0	0	0	0	0
18	25	4	0.094466667	0.025745642	0.039	0.0140102	0.024666667	0.004064949	0.027125	0.005327601
18	25	6	0.1564	0.02275143	0.056366667	0.022284189	0.019566667	0.002944116	0.026933333	0.003685323
18	25	8	0.1774	0.05298575	0.058966667	0.021309676	0.022966667	0.002760351	0.029666667	0.004700208
18	25	10	0.1603	0.039114465	0.0391	0.014278873	0.023433333	0.002674056	0.0301	0.004536062
18	25	16	0.201566667	0.039511398	0.0327	0.008875188	0.020333333	0.002892718	0.0336	0.005103075
18	25	22	0.0336	0.005103075	0.028566667	0.011035002	0.0282	0.004880644	0.0378	0.003942693
18	25	28	0.233366667	0.032998938	0.047633333	0.024262193	0.025766667	0.004376137	0.032133333	0.003794127
18	25	34	0.234666667	0.074775219	0.034666667	0.01623817	0.0255	0.004232469	0.035933333	0.005953459
19	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0
19	25	2	0	0	0	0	0	0	0	0
19	25	4	0.070966667	0.016112714	0.022066667	0.012142639	0.019966667	0.003890602	0.026833333	0.030971715

19	25	6	0.1104	0.030197739	0.022466667	0.010324839	0.0163	0.003018906	0.020233333	0.003988633
19	25	8	0.140833333	0.035743418	0.0233	0.008917824	0.013633333	0.002341284	0.018733333	0.002911728
19	25	10	0.122366667	0.02589033	0.015333333	0.00738747	0.0142	0.002578425	0.018	0.002363516
19	25	16	0.134233333	0.03054074	0.019733333	0.008893753	0.015066667	0.002362543	0.019466667	0.002687562
19	25	22	0.106533333	0.01465637	0.020833333	0.007051942	0.0142	0.001788854	0.018966667	0.002092406
19	25	28	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
19	25	34	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
20	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0
20	25	2	0.064633333	0.025806285	0.024103448	0.017923139	0.022607143	0.004049136	0.028066667	0.038243262
20	25	4	0.070533333	0.016859937	0.0223	0.008354846	0.019233333	0.00331853	0.0191	0.0031878
20	25	6	0.1159	0.023974627	0.029833333	0.007710643	0.015	0.002165561	0.019366667	0.002822121
20	25	8	0.133366667	0.028165133	0.027533333	0.008803343	0.015533333	0.002542512	0.019633333	0.002988291
20	25	10	0.120733333	0.032266063	0.028933333	0.010868916	0.0155	0.001870829	0.021533333	0.002750966
20	25	16	0.1258	0.029686175	0.024833333	0.008094627	0.016133333	0.002063364	0.022466667	0.002788317
20	25	22	0.150333333	0.043510865	0.024433333	0.008240704	0.016433333	0.002144493	0.025433333	0.003811809
20	25	28	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
20	25	34	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
21	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0
21	25	2	0.112933333	0.024472269	0.025058824	0.015935301	0.018933333	0.00272831	0.022178571	0.002969644
21	25	4	0.152866667	0.029352475	0.024133333	0.010823771	0.015466667	0.001814374	0.0193	0.002306662
21	25	6	0.3486	0.060157609	0.061633333	0.018138325	0.0292	0.004163884	0.041133333	0.004240545
21	25	8	0.4161	0.069348868	0.066	0.026029161	0.030666667	0.004104945	0.038533333	0.004826174
21	25	10	0.2006	0.025911787	0.0298	0.009600287	0.0154	0.002268221	0.019766667	0.001941974
21	25	16	0.153733333	0.022454449	0.024366667	0.006093996	0.015133333	0.002388671	0.020566667	0.00195965
21	25	22	0.131063333	0.030517315	0.020533333	0.007709078	0.013633333	0.002296674	0.020433333	0.00293238
21	25	28	0.166666667	0.039109337	0.0278	0.005616478	0.0145	0.001814691	0.020366667	0.002235811
21	25	34	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
22	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0
22	25	2	0.151233333	0.092080805	0.048117647	0.026626778	0.0465	0.005772654	0.04424	0.006022735
22	25	4	0.107133333	0.026715272	0.033033333	0.011648541	0.018366667	0.002498045	0.019266667	0.002765967
22	25	6	0.100233333	0.022771251	0.04436	0.025574857	0.0177	0.002534588	0.021033333	0.004114594

22	25	8	0.118533333	0.017810755	0.029533333	0.010880965	0.015733333	0.002288402	0.019833333	0.002829443
22	25	10	0.1028	0.025019165	0.025466667	0.007281215	0.0176	0.001830771	0.022633333	0.003285111
22	25	16	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
22	25	22	0.087033333	0.022484452	0.028966667	0.009532099	0.018566667	0.002284631	0.021833333	0.003130312
22	25	28	0.151133333	0.034642742	0.025666667	0.007539932	0.017333333	0.003155	0.025533333	0.003655259
22	25	34	0.118266667	0.034919546	0.0239	0.01152314	0.0189	0.003642186	0.028	0.002477485
23	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0
23	25	2	0.084033333	0.030625078	0.0318	0.021664209	0.020481481	0.00351229	0.021533333	0.002112905
23	25	4	0.070933333	0.01292	0.027	0.010497947	0.0187	0.003174793	0.0196	0.002633995
23	25	6	0.086266667	0.017842092	0.0305	0.011066414	0.016866667	0.001775957	0.019833333	0.002889736
23	25	8	0.102666667	0.019369961	0.026833333	0.009875373	0.016966667	0.003112636	0.021733333	0.002585548
23	25	10	0.131033333	0.02579693	0.024633333	0.008984597	0.019233333	0.002207875	0.023366667	0.003112636
23	25	16	0.135366667	0.020467777	0.0244	0.006178941	0.011666667	0.002106367	0.019566667	0.002176415
23	25	22	0.106733333	0.02659522	0.017266667	0.004101584	0.014766667	0.001695498	0.021433333	0.002192201
23	25	28	0.121266667	0.016025698	0.020466667	0.00608975	0.0147	0.002053592	0.019633333	0.002858542
23	25	34	0.155633333	0.035280632	0.026966667	0.006546825	0.0142	0.001710011	0.021033333	0.00193842

**Anexo 6.** Medidas da área umbrelar de medusas *Cassiopea andromeda*.

Indivíduo	Temperatura (°C)	Idade (dias)	Área umbrelar (mm <sup>2</sup> )
1	15	0	14.323
1	15	2	9.519
1	15	4	11.419
1	15	6	13.752
1	15	8	14.501
1	15	10	14.501
1	15	16	19.734
1	15	22	28.805
1	15	28	32.638
1	15	34	53.756
2	15	0	9.138
2	15	2	7.762
2	15	4	8.608
2	15	6	8.962
2	15	8	10.766
2	15	10	10.069
2	15	16	27.731
2	15	22	23.29
2	15	28	34.173
2	15	34	44.621
3	15	0	9.072
3	15	2	9.8
3	15	4	10.456
3	15	6	9.979
3	15	8	11.009
3	15	10	12.95
3	15	16	19.022
3	15	22	27.09
3	15	28	35.288
3	15	34	53.728
4	15	0	10.915
4	15	2	9.988
4	15	4	10.04
4	15	6	9.53
4	15	8	18.493
4	15	10	24.056
4	15	16	19.224
4	15	22	25.892

4	15	28	29.061
4	15	34	46.403
<hr/>			
5	15	0	9.936
5	15	2	8.528
5	15	4	8.476
5	15	6	9.476
5	15	8	11.446
5	15	10	12.115
5	15	16	17.144
5	15	22	19.228
5	15	28	27.682
5	15	34	46.797
<hr/>			
6	15	0	12.378
6	15	2	9.795
6	15	4	10.323
6	15	6	11.479
6	15	8	13.661
6	15	10	13.828
6	15	16	21.167
6	15	22	28.115
6	15	28	30.907
6	15	34	47.337
<hr/>			
7	15	0	11.242
7	15	2	9.766
7	15	4	7.946
7	15	6	9.144
7	15	8	11.076
7	15	10	11.441
7	15	16	16.21
7	15	22	17.743
7	15	28	33.054
7	15	34	41.223
<hr/>			
8	15	0	8.657
8	15	2	8.031
8	15	4	7.594
8	15	6	8.849
8	15	8	10.67
8	15	10	11.564
8	15	16	24.769
8	15	22	28.538
8	15	28	31.077
8	15	34	24.23

9	15	0	5.221
9	15	2	8.465
9	15	4	7.551
9	15	6	10.457
9	15	8	10.271
9	15	10	11.538
9	15	16	16.469
9	15	22	21.337
9	15	28	26.293
9	15	34	31.441
<hr/>			
1	20	0	13.435
1	20	2	17.352
1	20	4	18.865
1	20	6	18.606
1	20	8	23.305
1	20	10	25.397
1	20	16	36.951
1	20	22	51.981
1	20	28	50.265
1	20	34	80.531
<hr/>			
2	20	0	12.153
2	20	2	15.96
2	20	4	15.286
2	20	6	18.34
2	20	8	23.905
2	20	10	28.979
2	20	16	40.403
2	20	22	57.522
2	20	28	78.54
2	20	34	105.155
<hr/>			
3	20	0	19.014
3	20	2	17.042
3	20	4	16.786
3	20	6	20.448
3	20	8	19.742
3	20	10	20.243
3	20	16	28.358
3	20	22	39.812
3	20	28	56.745
3	20	34	69.397
<hr/>			
4	20	0	17.341
4	20	2	16.118



4	20	4	18.25
4	20	6	21.279
4	20	8	25.558
4	20	10	26.839
4	20	16	33.56
4	20	22	39.575
4	20	28	59.624
4	20	34	74.631
<hr/>			
5	20	0	13.922
5	20	2	12.341
5	20	4	13.2
5	20	6	14.334
5	20	8	15.653
5	20	10	18.041
5	20	16	20.04
5	20	22	16.75
5	20	28	25.814
5	20	34	33.03
<hr/>			
6	20	0	12.296
6	20	2	13.301
6	20	4	16.783
6	20	6	11.137
6	20	8	20.15
6	20	10	12.61
6	20	16	14.259
6	20	22	21.24
6	20	28	33.473
6	20	34	43.305
<hr/>			
1	25	0	15.549
1	25	2	14.411
1	25	4	17.443
1	25	6	21.175
1	25	8	23.094
1	25	10	26.285
1	25	16	33.343
1	25	22	73.426
1	25	28	107.237
1	25	34	123.840
<hr/>			
2	25	0	15.778
2	25	2	13.011
2	25	4	22.392
2	25	6	27.170

2	25	8	36.541
2	25	10	32.87
2	25	16	44.922
2	25	22	50.89
2	25	28	96.003
2	25	34	106.889
<hr/>			
3	25	0	8.245
3	25	2	17.141
3	25	4	22.838
3	25	6	28.941
3	25	8	32.217
3	25	10	34.094
3	25	16	55.672
3	25	22	58.874
3	25	28	111.127
3	25	34	120.743
<hr/>			
4	25	0	17.416
4	25	2	12.586
4	25	4	15.935
4	25	6	16.317
4	25	8	16.952
4	25	10	19.574
4	25	16	42.183
4	25	22	69.693
4	25	28	102.016
4	25	34	105.064
<hr/>			
5	25	0	10.711
5	25	2	14.104
5	25	4	18.725
5	25	6	27.422
5	25	8	26.22
5	25	10	31.897
5	25	16	52.147
5	25	22	56.367
5	25	28	85.406
5	25	34	93.347
<hr/>			

**Anexo 7.** Medidas das dimensões dos *digitata* de medusas de *Cassiopea andromeda*. “m\_” se refere à média de 30 medidas (mm). “dp\_” se refere ao desvio padrão da média de 30 medidas. NA= medida não obtida. m\_comprimento= média das medidas de comprimento dos *digitata*. dp\_comprimento= desvio padrão da média do comprimento dos *digitata*. m\_distância= média das medidas de distância entre os *digitata*. dp\_distância= desvio padrão da média da distância dos *digitata*. m\_espessura= média das medidas de espessura dos *digitata*. dp\_espessura= desvio padrão da média de espessura dos *digitata*. m\_bulbo= média das medidas de espessura do bulbo dos *digitata*. dp\_bulbo= desvio padrão da média da espessura do bulbo dos *digitata*.

Indivíduo	Temperatura (°C)	Idade (dias)	m_comprimento	dp_comprimento	m_distancia	dp_distancia	m_espessura	dp_espessura	m_bulbo	dp_bulbo
1	15	0	0.131566667	0.025250037	0.02985	0.016645768	0.025225806	0.003127402	0.001914854	0.023
1	15	2	0.06665	0.020095234	0.03076	0.018005277	0.031285714	0.005832177	0.023806452	0.003448858
1	15	4	0.0591	0.027140764	0.02	0.007356025	0.023733333	0.008382796	0.0248	0.005498589
1	15	6	0.098677419	0.023623981	0.027678571	0.017958911	0.026566667	0.004861413	0.027645161	0.003755426
1	15	8	0.0799375	0.016862063	0.0465	0.026861242	0.02665	0.003828907	0.026777778	0.003606458
1	15	10	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
1	15	16	0.1742	0.027654768	0.054333333	0.027148802	0.028033333	0.004106205	0.029333333	0.003020999
1	15	22	0.2689	0.045982268	0.080733333	0.04640967	0.024566667	0.004280536	0.0234	0.004287914
1	15	28	0.1738	0.046991122	0.025090909	0.007782209	0.031227273	0.005051467	0.029318182	0.00276692
1	15	34	0.1808	0.056486724	0.0958	0.055556278	0.03212	0.004095933	0.02788	0.003431715
2	15	0	0.096466667	0.030739992	0.0502	0.047016065	0.0258	0.002383854	0.021866667	0.002788317
2	15	2	0.052633333	0.015842943	0.0222	0.009374948	0.032266667	0.006464403	0.024133333	0.00537384
2	15	4	0.067366667	0.014716829	0.024366667	0.013220891	0.0318	0.005486032	0.0255	0.006251896
2	15	6	0.071878788	0.018143107	0.017233333	0.006961388	0.025677419	0.005461301	0.024454545	0.004704326
2	15	8	0.0563	0.017206955	0.0209	0.011946288	0.028566667	0.003883505	0.0233	0.002628098
2	15	10	0.070766667	0.017440902	0.0303	0.01234043	0.0283	0.003825054	0.024566667	0.003136914
2	15	16	0.116931034	0.026433111	0.039566667	0.020720943	0.0259	0.003304647	0.0242	0.003889863
2	15	22	0.199266667	0.033857647	0.0795	0.072487022	0.024833333	0.004807202	0.025866667	0.004240473

2	15	28	0.22903125	0.032849102	0.062677419	0.02907506	0.0259375	0.004655469	0.024	0.003680813	
2	15	34	0.1891	0.031975583	0.133433333	0.048053333	0.027166667	0.0042757	0.021033333	0.003438959	
3	15	0	0.084733333	0.02458193	0.0316	0.02065413	0.025233333	0.003470897	0.020666667	0.004543531	
3	15	2	0.114516129	0.042299623	0.028733333	0.015240448	0.023548387	0.003042353	0.022290323	0.002673245	
3	15	4	0.072766667	0.030213817	0.0367	0.022485474	0.027433333	0.00411627	0.022967742	0.004498028	
3	15	6	0.093757576	0.028464924	0.062090909	0.032504196	0.027575758	0.005788082	0.022666667	0.003559026	
3	15	8	0.116032258	0.029958286	0.051709677	0.026185484	0.025580645	0.003964629	0.023483871	0.003244184	
3	15	10	0.1042	0.021506667	0.0539	0.022980276	0.028333333	0.004146734	0.0248	0.002496895	
3	15	16	0.18809375	0.027139258	0.0855	0.035185224	0.02753125	0.002770634	0.0276875	0.003345073	
3	15	22	0.213969697	0.04726553	0.034428571	0.012221501	0.02296875	0.003728568	0.02446875	0.003999874	
3	15	28	0.1974	0.061049074	0.06395	0.048113326	0.02475	0.00410231	0.0261	0.003878415	
3	15	34	0.1983	0.049328224	0.10585	0.061394561	0.0276	0.003168928	0.0275	0.003284733	
4	15	0	0.0747	0.021051566	0.012611111	0.003852255	0.02795	0.003456116	0.022761905	0.003080662	
4	15	2	0.0581	0.023215013	0.0235	0.01171369	0.02415	0.003773523	0.0209	0.003041814	
4	15	4	0.047285714	0.013657023	0.04265	0.024717935	0.025380952	0.003584358	0.021380952	0.004067876	
4	15	6	0.077428571	0.02295119	0.056473684	0.024956336	0.0259	0.00378223	0.0243	0.003465621	
4	15	8	0.1255	0.034565727	0.05155	0.024797018	0.02855	0.00364872	0.0241	0.002770142	
4	15	10	0.09045	0.021456136	0.0382	0.027897557	0.0279	0.003242806	0.02295	0.003634267	
4	15	16	0.17735	0.035110765	0.05365	0.026254373	0.0278	0.002525658	0.0277	0.002451637	
4	15	22	0.13015	0.020160605	0.06045	0.021675781	0.0328	0.004807888	0.02705	0.003051747	
4	15	28	0.20025	0.056435221	0.0808	0.047113078	0.03485	0.005556172	0.0255	0.003516877	
4	15	34	0.21255	0.030229778	0.09235	0.037968512	0.0295	0.002259483	0.0305	0.004198997	
5	15	0		N	NA	NA	NA	NA	NA	NA	
5	15	2	0.0919	*	0.026853819	0.03988	0.016689118	0.0264	0.004064989	0.022733333	0.004827603
5	15	4		N A		NA	NA	NA	NA	NA	NA

5	15	6	0.0833	0.020125726	0.024866667	0.017868742	0.032033333	0.004286976	0.026566667	0.002595531
5	15	8	0.099433333	0.019859304	0.038466667	0.020955281	0.028347826	0.003352186	0.027333333	0.003933333
5	15	10	0.072933333	0.015793786	0.046566667	0.017165891	0.032566667	0.003738738	0.031166667	0.003504513
5	15	16	0.1767	0.033524206	0.087533333	0.047324801	0.0276	0.003058059	0.029733333	0.003463438
5	15	22	0.255433333	0.042383864	0.080233333	0.047592149	0.027033333	0.002413801	0.0289	0.004037326
5	15	28	0.2358	0.042567107	0.123666667	0.069143695	0.025033333	0.003736893	0.029366667	0.004262777
5	15	34	0.1871	0.023967435	0.120833333	0.066870479	0.0305	0.003857371	0.032466667	0.003766763
6	15	0	0.07255	0.010923056	0.0231	0.01310243	0.02575	0.002672964	0.0217	0.002389561
6	15	2	0.17335	0.033157162	0.0515	0.03085535	0.02255	0.004684521	0.02245	0.002837252
6	15	4	0.09905	0.015632204	0.05525	0.016848786	0.0233	0.004589462	0.0213	0.002921787
6	15	6	0.19015	0.032975709	0.0447	0.021228333	0.02615	0.003166851	0.02595	0.003153528
6	15	8	0.20615	0.037505473	0.05805	0.027995253	0.02655	0.004860962	0.02525	0.002731396
6	15	10	0.15235	0.039182804	0.06585	0.025988408	0.0247	0.0034504	0.02465	0.004475371
6	15	16	0.203	0.039985524	0.10665	0.055829887	0.02625	0.003306692	0.0252	0.003518373
6	15	22	0.22945	0.033298451	0.09705	0.065646161	0.0283	0.005410516	0.0244	0.00400526
6	15	28	0.1869	0.025362426	0.1551	0.058748259	0.0263	0.004130758	0.02715	0.003013566
6	15	34	0.17085	0.038783169	0.1761	0.0508	0.03225	0.005485627	0.03235	0.005751659
7	15	0	0.080566667	0.018834457	0.028066667	0.018558265	0.022866667	0.003683452	0.020666667	0.002233496
7	15	2	0.1463	0.03681468	0.055933333	0.028373049	0.023566667	0.002635086	0.024966667	0.002326509
7	15	4	0.162233333	0.045960015	0.045863636	0.025011037	0.0239	0.002986752	0.025966667	0.003011281
7	15	6	0.175133333	0.029859133	0.045285714	0.026378292	0.024433333	0.002860954	0.026333333	0.002745948
7	15	8	0.117882353	0.034115397	0.0491	0.016773726	0.0491	0.016773726	0.02556	0.002754995
7	15	10	0.130666667	0.036774554	0.046181818	0.021212387	0.023366667	0.004238439	0.021833333	0.002492518
7	15	16	0.1292	0.034051077	0.055766667	0.021845355	0.0296	0.00426372	0.026266667	0.003172439
7	15	22	0.247866667	0.060870543	0.067633333	0.034029889	0.0259	0.002720928	0.023933333	0.00299348

7	15	28	0.1982	0.048148048	0.051766667	0.022570477	0.026133333	0.00496007	0.0251	0.003100056
7	15	34	0.165633333	0.038979644	0.021133333	0.006735052	0.032066667	0.003403176	0.0323	0.004411193
1	20	0	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
1	20	2	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
1	20	4	0.079	0.020637985	0.291	0.007641989	0.033	0.00367658	0.0297	0.00295872
1	20	6	0.0804	0.017201844	0.0174	0.0056921	0.0323	0.003524789	0.0299	0.003542192
1	20	8	0.0975	0.024578763	0.0331	0.01492521	0.0294	0.003865705	0.0276	0.002485822
1	20	10	0.0567	0.016358379	0.0313	0.022793148	0.0328	0.003504513	0.024333	0.0021187
1	20	16	0.137433	0.025528461	0.087633	0.048313262	0.02783333	0.003374175	0.0265	0.002873782
1	20	22	0.1101	0.036449635	0.05086	0.032045854	0.026667	0.003453467	0.0268666	0.002991175
1	20	28	0.173333	0.040901339	0.0676	0.021466253	0.026966667	0.002484203	0.026533333	0.002161311
1	20	34	0.1267	0.038266894	0.070966667	0.025442949	0.019633333	0.002251181	0.0193	0.001725069
2	20	0	0.07995	0.014147624	0.030666667	0.016636943	0.031066667	0.010680092	0.030521739	0.003160402
2	20	2	0.133571429	0.190098809	0.032117647	0.015070179	0.02965	0.003297128	0.027090909	0.003393398
2	20	4	0.107233333	0.027681294	0.032913043	0.010983099	0.028166667	0.00336394	0.0273	0.004009902
2	20	6	0.122833333	0.025699971	0.045944444	0.031145715	0.028433333	0.003901223	0.0266	0.003838103
2	20	8	0.159222222	0.032576931	0.0376	0.034929135	0.025733333	0.003867935	0.025533333	0.003370596
2	20	10	0.127033333	0.029174249	0.06135	0.034496796	0.025	0.003600766	0.025666667	0.003122039
2	20	16	0.138966667	0.039123574	0.05	0.016237816	0.028233333	0.004107884	0.0265	0.003588776
2	20	22	0.1327	0.02749188	0.06273913	0.023996624	0.027266667	0.00527148	0.025066667	0.006324192
2	20	28	0.124333333	0.034639357	0.063333333	0.019863905	0.023866667	0.002648791	0.0259	0.002708225
2	20	34	0.1522	0.037321899	0.083566667	0.047619674	0.024966667	0.003357784	0.025866667	0.004280939
3	20	0	0.1626	0.05445441	0.040566667	0.012053568	0.025366667	0.002579539	0.0282	0.002412611
3	20	2	0.189233333	0.045884926	0.053633333	0.023176212	0.023966667	0.002539119	0.023866667	0.001814374
3	20	4	0.179033333	0.029824178	0.067733333	0.030014862	0.025333333	0.002604152	0.024333333	0.001625939

3	20	6	0.208266667	0.042464536	0.0573	0.029604461	0.0241	0.00421287	0.023666667	0.003283536
3	20	8	0.106366667	0.025271605	0.039434783	0.021387817	0.02856	0.003808762	0.023333333	0.00215492
3	20	10	0.179666667	0.039296691	0.050633333	0.023266793	0.0245	0.002751175	0.0227	0.003292101
3	20	16	0.177366667	0.037094923	0.083466667	0.054385427	0.0273	0.003152995	0.0244	0.002859949
3	20	22	0.183633333	0.057468122	0.080533333	0.046606003	0.0253	0.002842413	0.027033333	0.00346891
3	20	28	0.190533333	0.042505767	0.066466667	0.051587711	0.029033333	0.004012767	0.0294	0.002724094
3	20	34	0.144533333	0.03264198	0.092933333	0.075658914	0.0288	0.00308947	0.092933333	0.075658914
4	20	0	0.122066667	0.025702453	0.069866667	0.024789783	0.024433333	0.002737773	0.026266667	0.002585548
4	20	2	0.122	0.021951357	0.061	0.028523674	0.0276	0.003168814	0.025466667	0.002431593
4	20	4	0.2003	0.051101758	0.077166667	0.033457212	0.025533333	0.00331905	0.024233333	0.003058998
4	20	6	0.1844	0.048669611	0.0731875	0.021525857	0.023466667	0.004191398	0.023366667	0.001809617
4	20	8	0.1438	0.038841322	0.0482	0.025307255	0.0254	0.002594424	0.024533333	0.002388671
4	20	10	0.162733333	0.034049592	0.055636364	0.017578519	0.023566667	0.003549486	0.0235	0.002063643
4	20	16	0.1721	0.037518134	0.091611111	0.050305115	0.026333333	0.003853644	0.025766667	0.003729503
4	20	22	0.178333333	0.053138293	0.055133333	0.032760082	0.025066667	0.004067816	0.027233333	0.003147887
4	20	28	0.1608	0.05055035	0.03876	0.023918751	0.028133333	0.003607782	0.028666667	0.004245349
4	20	34	0.162933333	0.032806573	0.055533333	0.020528758	0.023333333	0.002590877	0.0318	0.036792428
5	20	0	0.153266667	0.033306242	0.033705882	0.011888885	0.023833333	0.004094431	0.0261	0.004253599
5	20	2	0.1789	0.055405309	0.052888889	0.023331092	0.0238	0.002426861	0.024566667	0.00264814
5	20	4	0.1753	0.04225632	0.090233333	0.162565357	0.0203	0.005627212	0.020033333	0.005391458
5	20	6	0.1517	0.03515792	0.030608696	0.015479427	0.024166667	0.003333046	0.022133333	0.003002681
5	20	8	0.1714	0.040517855	0.04724	0.034821306	0.024366667	0.004671877	0.023	0.002117253
5	20	10	0.167366667	0.044934039	0.050666667	0.029468081	0.024466667	0.003401149	0.0219	0.002482351
5	20	16	0.1088	0.031987498	0.095733333	0.049726794	0.028633333	0.003727654	0.03	0.005258819
5	20	22	0.053733333	0.027605555	0.081714286	0.053752179	0.036083333	0.009802211	0.0364375	0.005214962

5	20	28	0.105466667	0.027088276	0.071666667	0.05023123	0.0279	0.005280739	0.028033333	0.004004164
5	20	34	0.1066	0.031999569	0.05905	0.054943488	0.025533333	0.00387506	0.0262	0.002524364
6	20	0	0.080045455	0.016464904	0.02347619	0.011249974	0.029636364	0.003958661	0.027766667	0.002473073
6	20	2	0.085222222	0.025410518	0.045	0.017695843	0.032666667	0.00324037	0.029	0.00406761
6	20	4	0.09725	0.025243811	0.042142857	0.03228445	0.0266875	0.003961797	0.028461538	0.003071791
6	20	6	0.069117647	0.016124059	0.051875	0.057456661	0.032461538	0.005125352	0.031888889	0.003924117
6	20	8	0.0585	0.010903179	0.0365625	0.015933063	0.038217391	0.004990505	0.035928571	0.003770535
6	20	10	0.050166667	0.01005289	0.033666667	0.011324417	0.032272727	0.008125157	0.030375	0.003879433
6	20	16	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
6	20	22	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
6	20	28	0.109666667	0.034421659	0.036466667	0.017087469	0.0281	0.004894402	0.027933333	0.003247634
6	20	34	0.1062	0.01663482	0.0297	0.015879177	0.032066667	0.004042305	0.031	0.003814672
1	25	0	0.0876	0.025226696	0.033571429	0.015998661	0.0261	0.003661072	0.022833333	0.003238596
1	25	2	0.1711	0.048391614	0.0659	0.026549044	0.026266667	0.002935318	0.024566667	0.002416657
1	25	4	0.173466667	0.035620348	0.070466667	0.040705615	0.027733333	0.003289831	0.023933333	0.003619233
1	25	6	0.2098	0.043317911	0.113466667	0.065872255	0.025233333	0.004215598	0.0257	0.003007462
1	25	8	0.202433333	0.030260573	0.104833333	0.044874602	0.0216	0.002786668	0.022433333	0.002144493
1	25	10	0.1923	0.041513729	0.131466667	0.084818969	0.0252	0.004294343	0.022866667	0.002661777
1	25	16	0.123833333	0.034950293	0.1422	0.12744746	0.029433333	0.004832957	0.0289	0.003898275
1	25	22	0.1551	0.034787384	0.179633333	0.146376341	0.029166667	0.003343376	0.027733333	0.003867935
1	25	28	0.142866667	0.048469495	0.094866667	0.076247661	0.032433333	0.002486978	0.032233333	0.003549486
1	25	34	0.127066667	0.029976926	0.078833333	0.04877682	0.030733333	0.004168299	0.0302	0.003736124
2	25	0	0.089823529	0.017353801	0.026785714	0.013104189	0.025761905	0.002256208	0.0252	0.002006885
2	25	2	0.1834	0.043842665	0.062033333	0.026294727	0.0254	0.00393569	0.024133333	0.002112905
2	25	4	0.219066667	0.045022549	0.0942	0.041435783	0.0245	0.00329838	0.024033333	0.00212511



2	25	6	0.151066667	0.053553668	0.058133333	0.02415001	0.021433333	0.003158823	0.022133333	0.003308644
2	25	8	0.174566667	0.052507919	0.0995	0.074242729	0.022266667	0.002863966	0.0229	0.002411896
2	25	10	0.157766667	0.036579326	0.110133333	0.066577791	0.0231	0.002294671	0.024033333	0.002251181
2	25	16	0.109433333	0.019575994	0.113033333	0.062733417	0.029366667	0.004021351	0.028533333	0.003411273
2	25	22	0.07461	0.020226414	0.058433333	0.029580613	0.031266667	0.003964788	0.035933333	0.004638172
2	25	28	0.133966667	0.044011349	0.054966667	0.038421872	0.034	0.003227041	0.032466667	0.005042805
2	25	34	0.096	0.022811068	0.0498	0.022331978	0.0341	0.015367565	0.028066667	0.002391556
3	25	0	0.071708333	0.021563817	0.038095238	0.023032379	0.025238095	0.003374978	0.026566667	0.002812329
3	25	2	0.153366667	0.03895044	0.047133333	0.019188239	0.020633333	0.002251181	0.0223	0.001622046
3	25	4	0.137433333	0.039552395	0.06526087	0.044850476	0.021566667	0.003125902	0.0238	0.002746785
3	25	6	0.137633333	0.024888002	0.062266667	0.031784765	0.023033333	0.003764474	0.024366667	0.002511811
3	25	8	0.1149	0.035771642	0.0394	0.015652696	0.024166667	0.002877779	0.025233333	0.00328721
3	25	10	0.137066667	0.071051673	0.0675	0.028865622	0.024766667	0.003420862	0.0235	0.002788523
3	25	16	0.143133333	0.026246489	0.100233333	0.038027833	0.0289	0.002904812	0.027766667	0.002387949
3	25	22	0.105166667	0.015576471	0.098	0.040483287	0.0294	0.003577709	0.039433333	0.003766306
3	25	28	0.1277	0.023230702	0.076333333	0.055695808	0.030033333	0.003671731	0.0284	0.003606508
3	25	34	0.071233333	0.018051045	0.036066667	0.016619335	0.030866667	0.003839301	0.029433333	0.00275034
4	25	0	0.115766667	0.02229842	0.085966667	0.038041251	0.026766667	0.003440964	0.0258	0.002857537
4	25	2	0.179466667	0.033275997	0.116166667	0.058503217	0.028533333	0.003936858	0.027433333	0.003058998
4	25	4	0.223666667	0.046240998	0.123833333	0.074481696	0.0257	0.004639783	0.021666667	0.002397317
4	25	6	0.1042	0.029412299	0.1138	0.046250576	0.032925926	0.005022457	0.030863636	0.004074257
4	25	8	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
4	25	10	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
4	25	16	0.121241379	0.026121495	0.068842105	0.045039813	0.025333333	0.002601775	0.026136364	0.003576317
4	25	22	0.113866667	0.036615178	0.0836	0.03345053	0.032266667	0.005009875	0.026166667	0.004267627

4	25	28	0.124966667	0.041452493	0.0849	0.038952093	0.0303	0.004268166	0.029233333	0.004040172
4	25	34	0.121966667	0.021643639	0.0376	0.015718647	0.0291	0.002604373	0.0281	0.002202663
5	25	0	0.1236	0.034804853	0.0275	0.00212132	0.026666667	0.005882692	0.026066667	0.005257195
5	25	2	0.141966667	0.033943648	0.059866667	0.02448044	0.024866667	0.004141742	0.024933333	0.002132399
5	25	4	0.1877	0.040197058	0.099033333	0.056702784	0.023466667	0.003277229	0.0221	0.003055239
5	25	6	0.1683	0.047416096	0.0769	0.060209032	0.0205	0.002063643	0.0215	0.002529141
5	25	8	0.1514	0.045971955	0.067733333	0.032752924	0.022533333	0.001888866	0.024066667	0.00302784
5	25	10	0.1485	0.039728171	0.078933333	0.049158388	0.027566667	0.004438727	0.0252	0.004180414
5	25	16	0.100733333	0.023616086	0.126636364	0.072659378	0.0337	0.004260079	0.031466667	0.003910493
5	25	22	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
5	25	28	0.087	0.026178433	0.040666667	0.031449284	0.033266667	0.009085545	0.031666667	0.002856732
5	25	34	0.110733333	0.020018842	0.061833333	0.046114612	0.029533333	0.003202729	0.028933333	0.002863966

**CAPÍTULO 3:**  
**Influência da epiderme ciliada na interação com  
fluidos e no transporte de partículas em éfiras de  
*Lychnorhiza lucerna* (Cnidaria, Scyphozoa)**

## Resumo

Apesar da presença de cílios ser uma característica amplamente distribuída dentro de Metazoa, sua função é pouco estudada em estudos biomecânicos. Sob baixos valores de número de Reynolds ( $Re$ ), a ação ciliar influencia a interação fluido-estruturas corporais, modificando a extensão da camada limite. Dentro de Cnidaria, a presença de epiderme ciliada é amplamente difundida e o grupo pode ser um bom modelo para estudos evolutivos e funcionais. Sendo assim, os objetivos deste trabalho foram verificar como a ciliação está distribuída em éfiras e medusas jovens de *Lychnorhiza lucerna* (Scyphozoa, Rhizostomeae); qual o sentido e direção do fluxo gerado pelos cílios; qual o papel dessa ciliação na alimentação; qual o tamanho da camada de água que os cílios conseguem mover e o ( $Re$ ) em torno das estruturas filtradoras dos *digitata*, coberto por cílios. Para isso foi filmada a movimentação de partículas pela ação ciliar. Foram acompanhadas 30 partículas durante 20 quadros consecutivos. Foi verificado que a ciliação está presente ao longo de toda a superfície externa e parte da superfície interna das medusas. Assim como esperado, conforme aumentou a distância das partículas para o *digitata*, a velocidade da partícula transportada e o  $Re$  diminuíram. Os batimentos ciliares diminuem o efeito da camada limite próximo à superfície corporal, transportando partículas distantes de até 0,28 mm da epiderme da medusa. A faixa de distância com maiores velocidades variou de 0,001 a 0,04mm. Assim como observado em outros trabalhos, o sentido do fluxo é da umbrela para os braços orais, e para as pontas dos *digitata*. As partículas são capturadas pelos cílios, que batem na mesma direção do fluxo principal, e levadas até boca. Caracterizando um mecanismo alimentar *downstream collection*, com princípio de *cath-up*. Há dois sentidos de fluxo internos: depois que as partículas são ingeridas, são levadas por cílios até os cirros gástricos, e destes, partículas já digeridas são levadas para fora da medusa. Os dois fluxos são simultâneos. A distribuição das partículas para o sistema de canais marginais não foi verificada. Concluímos que a biomecânica ciliar de *L. lucerna* pode ser um modelo para animais filtradores ciliados. No entanto, nos questionamos se a direção de fluxo seria um padrão geral para as cifomedusas. Sendo assim, são necessários estudos futuros para o entendimento da ação ciliar para o grupo Scyphozoa, e identificar um possível padrão para o grupo.

**Palavras chave:** Biomecânica, morfologia funcional, mecânica de fluidos, alimentação, braços orais.

## Abstract

Although the presence of cilia is a widely distributed feature within Metazoa, its function is little addressed in biomechanical studies. Under low Reynolds numbers ( $Re$ ), the ciliary action influences the fluid-body interaction, modifying the extent of the boundary layer. Within Cnidaria, the presence of ciliated epidermis is widely diffused, and the group can be a good model for evolutionary and functional studies. Thus, the objectives of this work were to verify where the cilia are distributed along the body of young ephyra and jellyfish of *Lychnorhiza lucerna* (Scyphozoa, Rhizostomeae); what is the direction of the ciliary flow; what is the role of cilia in the feeding mechanisms; what is the size of the layer of water that cilia can move; and what is the  $Re$  around the filtering structures of the *digitata*, covered by cilia. For this, the movement of particles by the ciliary action was filmed. Thirty particles were monitored for 20 consecutive frames. The cilia are present along the entire outer surface and part of the inner surface of the jellyfish. As expected, as the distance from the particles to the *digitata* increased, the velocity of the transported particle and the  $Re$  decreased. The ciliary strokes decreased the boundary layer effect near the body surface, transporting particles distant up to 0.28 mm of the jellyfish epidermis. The distance range with higher velocities ranged from 0.001 to 0.04mm from the epidermis. As noted in other studies, the flow direction is from umbrella to the oral arms, and to the tips of the *digitata*. The particles are captured by the cilia, which stroke in the same direction as the main stream and are brought to the mouth. Featuring a downstream food collection mechanism, with cath-up principle. There are two internal flow directions: after particles were ingested, they were carried to the gastric cirri, and from these, digested particles were taken out of the jellyfish. The two flows were simultaneous. The distribution of particles by the ciliary epidermis to the peripheral canals of the bell margin was not verified. We conclude that the cilia biomechanics of *L. lucerna* may be a model for ciliated filtering animals. However, we argue whether such flow direction would be a general pattern for Scyphozoa. Therefore, future studies are needed in order to understand the role of the ciliary flows for scyphozoan jellyfish, and to identify a possible pattern for the group.

**Key words:** Biomechanics, functional morphology, fluid mechanics, feeding, oral arms.

## 1 – Introdução

A presença cílios epidérmicos é uma característica amplamente distribuída ao longo de grupos de metazoários que os utilizam mecanismos de locomoção e alimentação por filtração (*e.g.* Porifera, Ctenophora, Cnidaria, Bryozoa, Mollusca Bivalvia, Annelida Polychaeta, Sipuncula, Entoprocta, Phoronida, Brachiopoda, Rotifera, Echinodermata Crinoidea, Pterobranchia, Enteropneusta e Urochordata) (Nielsen 1987, Riisgård & Larsen 2010). As camadas epidérmicas ciliadas estão ausentes em artrópodes, no entanto, seus modos de alimentação são importantes modelos para a compreensão de mecanismos de filtração em invertebrados (Koehl, 2004).

Dentre os tipos de mecanismos de captura de alimento (*e.g.*, *collar sieving* em esponjas, *cirri trapping* em alguns bivalves, *ciliary sieving-upstream collecting* em “lofoforados”), a coleta ciliar a favor da corrente (*i.e.*, *downstream collection*) é comum em animais filtradores ciliados (*e.g.* larvas meroplantônicas de gastrópodes, bivalves e poliquetas) (Riisgård & Larsen 2010). Nesse mecanismo, a filtração ocorre pelo transporte de partículas suspensas, pelas faixas ciliares (que também criam corrente), seguindo o fluxo principal da corrente e depois são levadas em direção à boca. Sendo que o fluxo ciliar é o mesmo da corrente (*downstream collection*) (Riisgård et al. 2000, Riisgård & Larsen 2010). A captura de partículas se dá pelo princípio *catch-up* (Riisgård et al. 2000), no qual as partículas suspensas são capturadas pelos cílios compostos que agem como uma bomba, aceleram o transporte e puxam as partículas para a região ciliar, seguindo o fluxo principal da corrente. Na região ciliar, os mesmos cílios, levam as partículas, então as retiram do fluxo principal e as transferem para um sulco ou cavidade bucal (Riisgård et al. 2000). O tamanho da partícula que é retida vai depender do espaçamento entre os cílios e do comprimento dos cílios (Riisgård & Larsen 2010).

Além do tamanho da partícula e das dimensões ciliares, outro aspecto que influencia na filtração é a camada limite (*i.e.*, *boundary layer*). Região onde ocorre a desaceleração do fluxo das camadas de água nas imediações da superfície corporal devido ao atrito hidrodinâmico (Vogel 2003). A filtração pode ser prejudicada devido a sobreposição de camadas limites de elementos coletores adjacentes, atuando como uma barreira contínua (Rubinstein & Koehl 1977, Koehl 2004, Feitl et al 2009, Nawroth et al. 2010). Em ambientes mais viscosos (*i.e.*, sob baixos valores de número de Reynolds, *Re*) o efeito da camada limite é maior, em contrapartida, sob altos valores de número de Reynolds o efeito é reduzido (Nawroth et al. 2010). Sob baixos valores de *Re*, a ação ciliar pode influenciar na velocidade de fluidos, modificando a camada limite;

aumentando os volumes transportados, as taxas de trocas gasosas e de nutrientes com o ambiente (Shapiro *et al.* 2014).

Dentro de Cnidaria a presença de epiderme ciliada é amplamente difundida (Smith 1936, Southward 1949, 1955, Mackie *et al.* 1989, Larson *et al.* 1997, Colin *et al.* 2005, Shapiro *et al.* 2014, Nagata *et al.* 2016). Podendo, portanto, ser um grupo modelo para esse tipo de estudo. No entanto, a presença dessas epidermes e aspectos específicos da função da ciliação são muito pouco conhecidos entre no grupo e muitas vezes negligenciados. Em estudos biomecânicos, poucos trabalhos consideraram a ciliação (*e.g.* Mackie *et al.* 1989 e Colin *et al.* 2005 para Hydrozoa e Shapiro *et al.* 2014 para Anthozoa). Para Medusozoa, geralmente, é levado em conta apenas a biomecânica da contração umbrelar (Dabiri *et al.* 2007). Neste grupo, o sistema locomotor e alimentar são acoplados. Isso porque as contrações umbrelares, além de promoverem a propulsão para a natação, também conduzem as partículas de alimento para as estruturas alimentares (*e.g.* tentáculos e braços orais) aumentando as taxas de encontro entre predador e presas. Além disso, é amplamente aceito que o mecanismo de captura de alimento se baseia apenas na captura de presas por meio dos nematocistos (Riisgård & Larsen 2010), não sendo considerada a possível função filtradora da epiderme ciliar. Sendo, inclusive, sugerido que Cnidaria não possui bandas ciliares filtradoras (Nielsen 1987).

Dessa forma é necessário o desenvolvimento de modelos conceituais sobre a filtração, que considerem também a ação da movimentação da água gerada pelo batimento ciliar epidérmico. Já que as superfícies epidérmicas ciliadas estão amplamente presentes em diversos taxa de organismos filtradores.

Medusas Rhizostomeae são as nadadoras mais robustas dentro do grupo Scyphozoa (Nagata *et al.* 2016). Essas medusas possuem estruturas filtradoras nos braços orais, que portam um sistema de canais internos que se conectam ao meio externo através de inúmeras aberturas bucais milimétricas (Uchida 1926, Sugiura 1996). Esses canais internos são revestidos por elementos filtradores alongados e com cachos de nematocistos na ponta, chamados de *digitata*. As dimensões dos *digitata*, como espessura, comprimento e distância entre esses elementos vão influenciar o fluxo de fluido, e, portanto, na eficiência de filtração. *Lychnorhiza lucerna* Haeckel, 1880 (Scyphozoa, Rhizostomeae) é provavelmente a Rhizostomeae mais abundante no Brasil (Morandini *et al.* 2005, Nagata *et al.* 2016), ocorrendo ao longo de toda a costa brasileira e norte da Argentina (Mianzan & Cornelius 1999). Devido à similaridade das dimensões

dos seus *digitata* com os de outras Rhizostomeae, o transporte de fluidos para captura de presas desta espécie poderia ser aplicado para o grupo (Nagata *et al.* 2016) e faz desta espécie um bom modelo de estudo para mecânica de fluidos.

## 1.2 – Objetivo

O objetivo geral deste trabalho foi caracterizar a distribuição da epiderme ciliada e os fluxos produzidos em éfiras e medusas jovens de *Lychnorhiza lucerna*. Mais especificamente: *i*- descrever qual o sentido e direção do fluxo gerado pelos e o papel dessa ciliação na produção de correntes alimentares; *ii*- medir a espessura da camada de água que os cílios conseguem mover ao redor da epiderme; e *iii*- calcular o número de Reynolds ( $Re$ ) em torno das estruturas coletoras dos *digitata* coberto por cílios.

## 2 – Materiais e métodos

Éfiras de *Lychnorhiza lucerna* com três (n=2), quinze (n=2) e vinte e oito dias (n=1) foram anestesiadas com  $MgCl_2$  e filmadas com uma câmera de alta velocidade de aquisição de imagens NXCAN (Sonny), em frequências de aquisição de 30 e 480 quadros por segundo. A câmera foi acoplada a um microscópio Zeiss (Axioplan 2) e lupa Zeiss (Stemi SV 11). Foi utilizado  $MgCl_2$  para anestésiar as éfiras, que causa uma interrupção nas pulsações umbrelares, e facilita a observação dos animais sem interferir nos batimentos ciliares. Partículas do corante azul de metileno e alimento particulado para invertebrados marinhos (*Nutri/Cell encapsulated micro-feeder New Life Spectrum®*, com tamanho de 10-80 micrômetros) foram usados para filmar a ação ciliar sobre essas partículas ao redor da epiderme. Foram avaliados: o sentido do batimento ciliar, a direção do fluxo, a espessura da camada de água movida pelos cílios, foram calculadas a velocidade das partículas, camada limite e  $Re$  ao redor dos *digitata*. Para filmagem sob o microscópio, apenas um fragmento do braço oral com *digitata* foi cortado e colocado sobre a lâmina. Foi utilizada água do mar filtrada para não interferir na filmagem.

Foram selecionadas as melhores filmagens, e estas foram transformadas em fotos usando o programa Adobe Application Manager. O trajeto de trinta partículas foi acompanhado ao longo de 20 quadros consecutivos (Anexo 1). A distância percorrida pelas partículas  $m$  foi medida pela mudança na posição ao longo de quadros consecutivos. A posição final e a inicial das partículas ao longo de eixos  $X$  e  $Y$  foi medida, utilizando-se o software ImageJ (National Institutes of Health) e o seu deslocamento foi calculado



aplicando-se o teorema de Pitágoras:  $m = \sqrt{(X_f - X_i)^2 + (Y_f - Y_i)^2}$ , onde  $X_f$  e  $Y_f$  são as posições finais e  $X_i$  e  $Y_i$ , as posições iniciais ao longo de cada eixo. A velocidade das partículas  $u$ , foi estimada para os intervalos de tempo ( $t$ ), pela fórmula:  $u = m/t$ . Foram calculados os valores de número de Reynolds ( $Re$ ), ao redor das estruturas filtradoras dos *digitata* utilizando respectivamente, a fórmula  $Re = Ul/\nu$ , onde  $U$  é a velocidade do fluxo, neste caso a velocidade das partículas,  $l$  a espessura do *digitata* e  $\nu$  a viscosidade cinemática da água do mar a 23°C e 35 de salinidade. Para estes cálculos, apenas as filmagens das medusas de 15 e 28 dias foram utilizadas, por possuírem *digitata* desenvolvidos. Foram medidas também a distância das partículas em relação aos *digitatas* e a espessura da camada de água movimentada pela epiderme ciliar dos *digitata* e do manúbrio das éfiras de três dias. Os gráficos com velocidade e distância das partículas para os *digitata*,  $Re$  e camada limite foram elaborados no programa SigmaPlot 14.

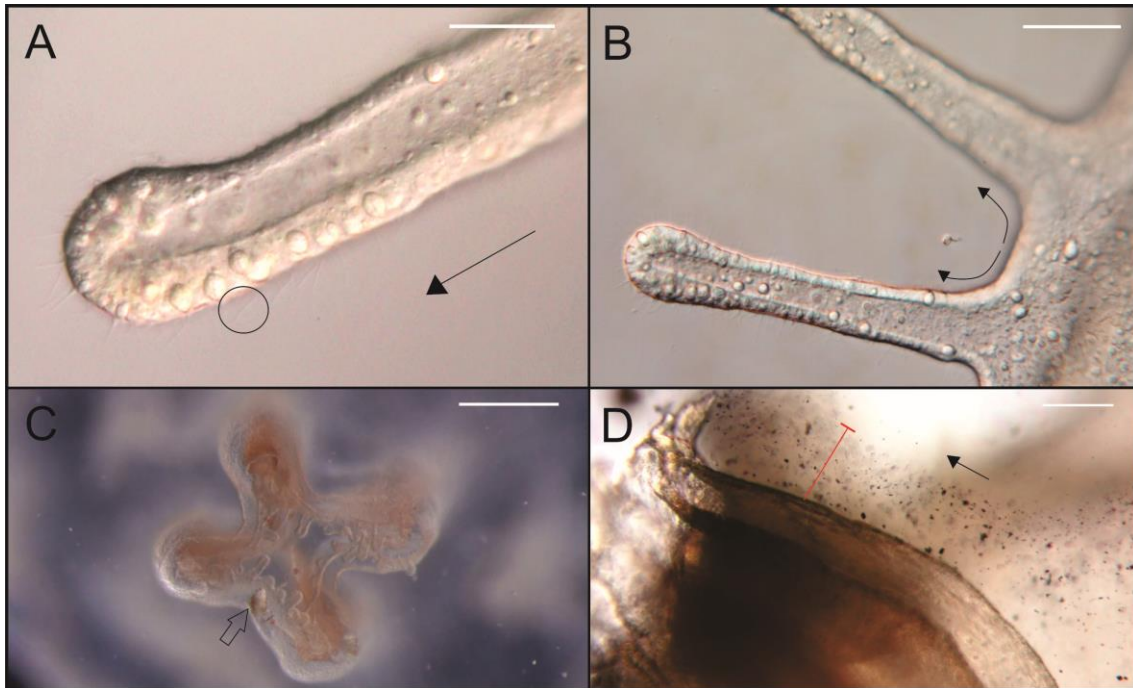
### 3 – Resultados

Foi encontrada ciliação ao longo de toda superfície da medusa. Desde de a exumbrela, a subumbrela, até os braços orais e suas estruturas (Fig. 1A). Além disso, internamente, foi observada a ciliação ao longo de vários pontos da cavidade gastrovascular. Aparentemente o batimento é contínuo e metacrônico. A ciliação presente na umbrela das medusas de 15 e 28 dias, bate em direção aos braços orais. Nos braços orais, a ciliação presente na coluna dos *digitata* bate em direção aos bulbos dessas estruturas, localizados em suas extremidades (Fig. 1A-B). Cílios entre dois *digitata* consecutivos batem na mesma direção (*i.e.*, em direção às extremidades dos *digitata*), porém, de forma espelhada (Fig. 1B).

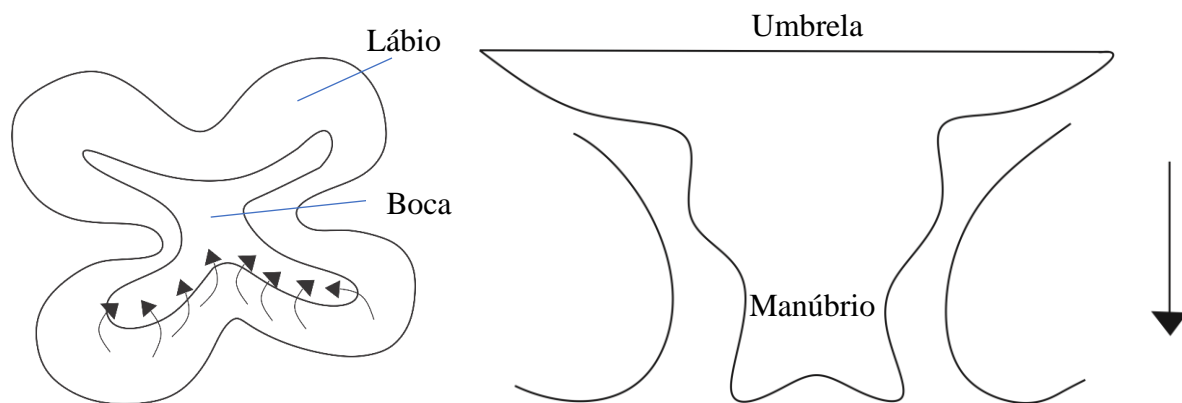
Observamos que a epiderme ciliar bate na mesma direção do fluxo principal (gerado pelo batimento umbrelar) (Fig. 2). Os cílios aceleraram esse fluxo e puxaram as partículas para a região ciliar. Nas medusas de 15 e 28 dias, as partículas foram levadas pelos cílios até os bulbos dos *digitata*. Para as éfiras de 3 dias, foi observado que as partículas em suspensão foram levadas da região subumbrelar, pela epiderme ciliada, para a extremidade do manúbrio (Fig. 1D e 2), seguindo o fluxo principal. Em seguida a ciliação retirou as partículas do fluxo principal e as levou até a boca. As partículas foram levadas para dentro da boca passando pelos lábios ou entre eles (Fig. 1C e 2). Existem dois sentidos de fluxo, direita e esquerda, que puxam as partículas para dentro da boca (Fig. 2). A presença dos dois sentidos ficou mais evidente quando partículas maiores não

foram levadas até a boca, e algumas dessas ficaram girando entre os lábios devido aos diferentes sentidos da ciliação (Fig. 1C).

Após ingeridas, as partículas foram levadas pelas paredes ciliadas dos canais do manúbrio até a cavidade gastrovascular cruciforme, que possui paredes pregueadas recobertas por cirros gástricos, onde ocorre a digestão. Partículas que saíram dos cirros foram levadas, no sentido contrário, para fora da medusa. O batimento ciliar era simultâneo para os dois sentidos.



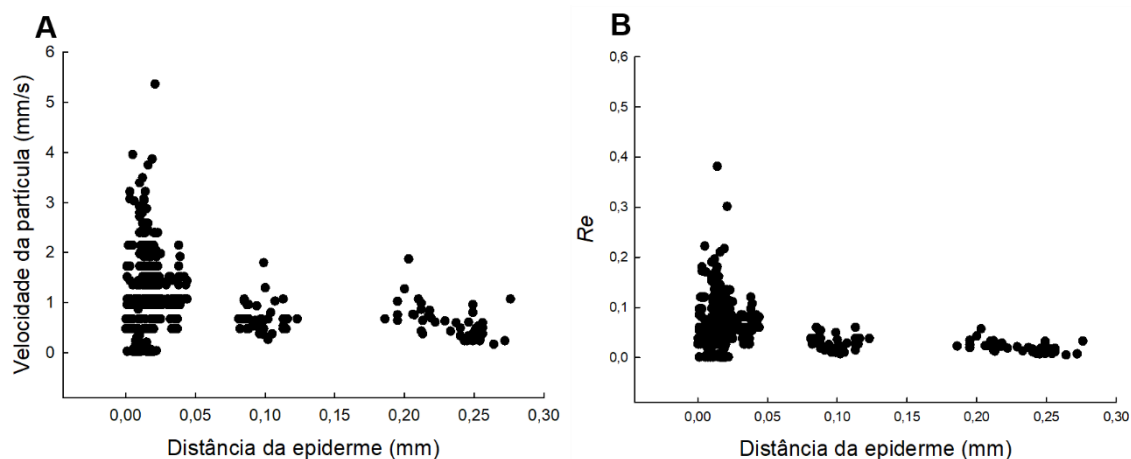
**Figura 1.** (A) Ciliação ao longo do *digitata*. Círculo mostra cílio batendo na direção do bulbo do *digitata* (B) Direção do batimento ciliar entre dois *digitata*. (C) Partícula grande (seta), “presa” devido aos dois fluxos de sentidos diferentes (direita e esquerda), entre dois lábios da éfira. (D) Camada de água movida pela epiderme ciliar ao longo do manúbrio da éfira. A barra corresponde à camada de água que se movimentava devido a ação ciliar. Setas pretas= sentido do fluxo. Escala: A = 0,03mm; B e D = 0,1mm; C = 0,3mm.



**Figura 2. Esquerda:** esquema do sentido do fluxo de partículas para a boca da éfira recém liberada (setas para direita e esquerda). A umbrela não foi representada. **Direita:** esquema do sentido de fluxo gerado pela contração umbrelar e epiderme ciliada (seta). As duas curvas ao redor do manúbrio mostram o fluxo principal da água com partículas: da subumbrela para o manúbrio.

A velocidade diminuiu conforme aumentou a distância entre a partícula e a superfície do *digitata* (Fig. 3A). A faixa de distância da superfície ciliar onde ocorreram as maiores velocidades de transporte (*i.e.*, de 2 até próximo de 4mm/s) foram, aproximadamente entre 0,001 a 0,04 mm da epiderme ciliada. Portanto, de maiores valores de  $Re$  (Fig. 3B). Nesta faixa de distância, embora se destaquem as partículas transportadas em maiores velocidades, também foram observadas partículas com velocidades baixas. Após essa faixa de distância a velocidade diminuiu (*i.e.*,  $Re$  diminuiu e camada limite aumentou) (Fig. 3A).

Nos indivíduos de 15 e 28 dias, ainda havia transporte de partículas, *i.e.*, movimentação da camada de água ao longo das colunas dos *digitata*, a 0,28mm de distância (Fig. 3A). Ao observamos os vídeos, notamos que a camada de água com partículas, de movimentação mais rápida foi de 0,039mm de distância da epiderme. Condizente com a faixa de maiores velocidades atingidas pelas partículas que foram acompanhadas (*i.e.*, 0,04mm). Já, a espessura da camada de água que se movimentava em relação ao manúbrio das éfira de três dias, foi de 0,074-0,234mm (Fig. 1D). Valores próximos aos da camada de água movida pela ciliação dos *digitata*.



**Figura 3.** Gráfico de todas as partículas. (A) Velocidade das partículas pela distância em relação aos *digitata*. (B) Número de Reynolds pela distância das partículas em relação aos *digitata*. N = 30 partículas.

#### 4 – Discussão

##### Ciliação e a mecânica de fluidos

No capítulo 2, observamos que sob menores temperaturas (*i.e.*, menores  $Re$ ) os lóbulos marginais adjacentes das éfiras funcionaram como uma estrutura única, como uma umbrela sem espaços entre os lóbulos devido a sobreposição das camadas limites. Sendo assim, medusas sob essas condições desenvolveram menores áreas ou porcentagem de tecido umbrelar (BC%), *i.e.*, o fechamento umbrelar ocorreu mais tarde do que em medusas sob  $Re$  mais altos. Já, em relação as estruturas filtradoras, medusas sob menores temperaturas desenvolveram *digitata* com maiores distâncias de espaçamento, maior espessura ou com maior comprimento. No entanto, com a observação da presença de cílios ao longo de toda a superfície da éfira nos questionamos se a ação ciliar minimizaria o efeito da camada limite. Sem a ação ciliar, esperava-se que a velocidade de fluxo aumentasse a medida que as partículas se afastassem da camada limite e se aproximassem da região de fluxo livre. Por outro lado, com a presença dos cílios, o esperado seria que haveria uma faixa na qual o batimento ciliar diminuiria o efeito da camada limite, e, portanto, que ocorresse uma região de maior velocidade de transporte muito próximo da epiderme. Assim como o esperado, em menores distâncias do corpo da medusa, foram observadas maiores velocidades de fluxo devido a ação ciliar. Portanto, os batimentos ciliares diminuem o efeito da camada limite próximo à superfície corporal ao mover um significativo volume de água, distante até 0,28 mm da superfície

ciliada. Já na distância onde os batimentos ciliares não causam o movimento dessas partículas, o efeito da camada limite deve ser maior. Após a região sob influência dos batimentos ciliares, na região de fluxo livre, a velocidade de fluxo tenderia a aumentar novamente, onde há fluxo induzido pelas pulsações da umbrela e pela natação do animal. No entanto, não acompanhamos o transporte de partículas na região de fluxo livre. Contudo, ainda que a movimentação ciliar diminua o efeito da camada limite (promovendo o fluxo e transportando partículas), sob baixas temperaturas (*i.e.*, menores  $Re$ ), o batimento ciliar por si só não seria suficiente para neutralizar o efeito da camada limite (Butterfield 2018), permitindo a filtração ocorrer normalmente. No entanto, a ação ciliar em conjunto de morfologias compensatórias, podem trazer dinâmicas de altos  $Re$  (Butterfield 2018). Sendo assim, ainda seria necessário o aumento das dimensões dos *digitata* para manter o processo de filtração eficiente em ambientes onde as forças de viscosidade são mais influentes (o que foi observado no capítulo 2, em temperaturas mais baixas).

Para as éfiras recém liberadas, a ação ciliar é crucial para a alimentação e movimentação das camadas de água, principalmente sob baixos  $Re$ . Já que essas ainda estão desenvolvendo os braços orais e suas estruturas. Além disso, na escala de tamanho das éfiras, as pulsações da umbrela ainda são ineficientes para se aumentar os fluxos na região dos *digitata*, devido a maior influência das forças de viscosidade. Com isso, os cílios desempenham um papel fundamental, aumentando os fluxos, levando as partículas em direção ao manúbrio e realizando o transporte para dentro da boca.

## Filtração

Assim como observado em outros trabalhos (*e.g.* Smith 1936, Southward 1949, Nagata *et al.* 2016), a ação ciliar promoveu o fluxo de partículas da exumbrela, em direção aos braços orais e até a extremidade dos *digitata*. Local este onde ocorre a captura de presas por nematocistos (Nagata *et al.* 2016). A direção do fluxo dos cílios é a mesma do batimento umbrelar (*i.e.*, empurra para baixo). Portanto, esse mecanismo de captura de alimento pode ser caracterizado como a favor da corrente (*i.e.*, *dowstream*) com princípio de *catch-up*, no qual as partículas são capturadas pelos cílios (que também geram fluxo) seguindo o fluxo da corrente, e levadas pelos cílios até os sulcos dos braços orais e boca. Embora esse mecanismo se aplique à animais com cílios compostos (*e.g.* larvas de anelídeos e moluscos) e Cnidaria possua células epidérmicas monociliadas (Nielsen 1987).

Quanto ao caminho percorrido pela partícula, devido à ação ciliar, tanto de fora para dentro quanto de dentro para fora da medusa, os resultados foram semelhantes aos descritos por Southward (1955) para *Aurelia aurita* e Larson (1997) para *Cassiopea* spp.. Com um sentido de batimento ciliar dos *digitata* promovendo fluxo para dentro da cavidade gastrovascular, e um fluxo, partindo de dentro da cavidade, para fora. A distribuição das partículas, pela epiderme ciliar, para a margem umbrelar não foi verificada.

Além da captura de partículas, como a ciliação presente nos *digitata* leva a um aumento de fluxo (aceleração), também aumenta a taxa de filtração dos braços orais, já que aumenta o encontro das partículas com a superfície dos *digitata* carregados de nematocistos.

Cabe ressaltar que o mecanismo de alimentação baseado no transporte ciliar difere do padrão de aquisição de alimento em cnidários, baseado apenas na captura de alimento por meio de nematocistos geralmente descrito para Cnidaria (Nielsen 1987, Riisgård 2000, Riisgård & Larsen 2010).

De acordo com Riisgård & Larsen (2010), a alimentação suspensívora acontece em três passos: (1) encontro da partícula com a estrutura de captura (pode se dar por interceptação direta, inércia, difusão ou deposição gravitacional); (2) retenção da partícula (por estrutura filtradora, por nematocistos, adesão ao muco ou atração eletrostática); (3) transporte de partículas para a boca (batimento ciliar ou movimentação do apêndice capturador de partículas). Como vimos, a pulsação umbrelar leva as partículas para baixo, no sentido do manúbrio (éfira) ou braços orais (medusa jovem). A ciliação também leva as partículas nesse mesmo sentido: ocorre a captura de partículas suspensas próximas a umbrela e manúbrio, e essas são levadas até a boca ou sulcos dos braços orais, onde há nematocistos. Em seguida, as partículas são levadas por ação ciliar até os cirros gástricos. Então os três passos para a filtração em *L. lucerna* seriam: (1) Interceptação direta. Já que as partículas entram em contato com os cílios por captura (*cath-up*); (2) retenção de partículas por cílios (estrutura filtradora) e nematocistos; (3) transporte de partículas até a boca pelo batimento ciliar.

A capacidade de transporte por batimento ciliar permite às medusas acesso a outros nichos alimentares, já que possibilita a coleta de pequenas partículas. Essas pequenas partículas poderiam não ser selecionadas, passando livremente entre os *digitata*, sem serem capturadas pelos nematocistos.

## Gasto energético

O batimento ciliar pode ser um modo econômico para organismos marinhos filtradores, já que há uma grande quantidade de partículas suspensas no meio. A dieta de organismos filtradores está relacionada ao tamanho do poro do filtro. Assim, dependendo do tamanho do animal, deve haver um arranjo de filtro ótimo que equilibre a energia usada no bombeamento ciliar contra a energia obtida do alimento capturado (Riisgård & Larsen 2010). Para medusas, a captura de presas por nematocistos requer gasto energético para a produção dessas organelas, além do gasto energético de contrações musculares umbrelares para induzir as correntes alimentares. Portanto, o mecanismo de coleta de partículas por cílios pode representar um modo mais econômico quando comparado com captura de presas baseado na ação de nematocistos e das contrações musculares.

## Outras possíveis funções da ciliação

Como o sistema locomotor e alimentar em medusas são acoplados, o aumento do fluxo da região umbrelar em direção aos braços orais, devido ao batimento ciliar, poderia diminuir o arrasto hidrodinâmico, e, portanto, colaborar na locomoção. O batimento ciliar por si só não seria responsável pela locomoção de medusas, mas como o sentido do batimento ciliar é o mesmo do sentido do fluxo da água gerado pela pulsação umbrelar, poderia contribuir com o mecanismo natatório. A função de locomoção pela ação ciliar não seria algo novo para o grupo, já que plânulas (larvas de cnidários) se locomovem pela ação ciliar (Chia *et al.* 1984). Além disso, a ação ciliar pode ser importante também para trocas gasosas (Shapiro *et al.* 2014). Futuros trabalhos devem investigar essas possíveis funções das epidermes ciliadas nesses organismos.

## Filogenia

Segundo a filogenia de Nielsen (1987) de metazoários com epitélio ciliar (Anexo 2), (seguindo a teoria de trochaea: ancestral hipotético dos trochozoa, a trochaea, foi caracterizado pela presença de um anel de cílios compostos, o arqueotrófico, ao redor da boca (blastóporo)) Cnidaria não teria ciliação com movimentos ondulatórios (caráter perdido), nem coleta ciliar *dowstream* (apesar de este tipo de mecanismo ser considerado apenas para animais com células ciliares compostas). Na verdade, as larvas e adultos do grupo não teriam mecanismo de filtração ciliar, salvo exceções: larva de *Fungia* (Anthozoa), que leva partículas para boca com movimentos ciliares. Portanto, apesar dos cnidários possuírem epiderme ciliada, não era previamente conferido a essa, uma função

alimentar. No entanto, pelos resultados do presente estudo observamos que *L. lucerna* não só possui ciliação com movimentos ondulatórios, como também mecanismo alimentar de filtração ciliar. Sendo assim, sugerimos que futuros estudos com outras espécies de medusas sejam feitos para verificar se esse seria um padrão para o grupo.

## 5 – Conclusão

Aqui resgatamos a presença de epiderme ciliar em Medusozoa de trabalhos antigos (e.g., Smith 1936, Southward 1955, Larson 1997) porém, esquecidas em estudos biomecânicos e de captura de alimento. *L. lucerna* possui coleta ciliar a favor da corrente (i.e., *ciliary downstream collecting*), mecanismo de captura de alimento que age conjuntamente com a captura de presas por cnidócitos.

A epiderme ciliar não só colabora com o mecanismo alimentar, como pode criar fluxos a favor do fluxo gerado pelas contrações umbrelares, ajudando a diminuir o efeito da camada limite. Tal papel deve ser fundamental para pequenos organismos, como as éfiras, que vivem em ambiente fluido de baixos *Re* (Butterfield 2018). A ação das epidermes ciliares pode, inclusive, ter relação com outras funções como a locomoção e trocas gasosas com meio.

Apesar de que os resultados de mecânica de fluidos, aqui encontrados podem servir como modelos de mecanismo de filtração para animais filtradores com epidermes ciliadas, nos questionamos se a direção de fluxo (i.e., o mecanismo de captura) seria um padrão geral para as cifomedusas. Haveria padrões diferentes para *Cassiopea* devido ao diferente estilo de vida bentônico? Haveria diferenças entre os grupos dentro de Scyphozoa? Southward (1955) menciona algumas diferenças na circulação interna de *Cyanea* e *Chrysaora* para *Aurelia* e medusas de Rhizostomeae. Devido os últimos, possuírem uma ampla cavidade gástrica central que se comunica livremente com os braços orais. Smith (1936) afirma que a direção do fluxo ciliar umbrelar de *Cassiopea* tem direção oposta à de *Aurelia*. Em *Cassiopea*, os cílios da margem umbrelar transportam os resíduos da subumbrela sobre os lóbulos para a exumbrela, onde são descartados. Isso porque devido ao diferente estilo de vida, no qual a medusa permanece com a região oral voltada para cima, poderia haver acúmulos de resíduos alimentares e metabólicos sobre a região subumbrelar, o que poderia resultar em auto-poluição do organismo. Sendo assim, são necessários trabalhos futuros para o entendimento da ação ciliar para o grupo de Scyphozoa, e se possível identificar o padrão para o grupo.



## Referências

- Butterfield N.J.** (2018) Oxygen, animals and aquatic bioturbation: An updated account. *Geobiology*, 16(1), 3-16.
- Chia F.S., Buckland-Nicks J., Young C.M.** (1984) Locomotion of marine invertebrate larvae: a review. *Canadian Journal of Zoology*, 62(7), 1205-1222.
- Colin S. P., Costello J. H., Graham W. M., Higgins III J.** (2005) Omnivory by the small cosmopolitan hydromedusa *Aglaura hemistoma*. *Limnology and Oceanography*, 50(4), 1264-1268.
- Dabiri J.O., Colin S.P., Costello J.H.** (2007) Morphological diversity of medusan lineages constrained by animal–fluid interactions. *Journal of Experimental Biology*, 210(11), 1868-1873.
- Feitl K.E., Millett A.F., Colin S.P., Dabiri J.O., Costello J.H.** (2009) Functional morphology and fluid interactions during early development of the scyphomedusa *Aurelia aurita*. *Biological Bulletin (Woods Hole)* 217, 283–291.
- Koehl M.A.R.** (2004) Biomechanics of microscopic appendages: functional shifts caused by changes in speed. *Journal of biomechanics*, 37(6), 789-795.
- Larson R.J.** (1997) Feeding behaviour of Caribbean scyphomedusae: *Cassiopea frondosa* (Pallas) and *Cassiopea xamachana* Bigelow. *Studies on the Natural History of the Caribbean Region*, 73(1), 43-54.
- Mackie G.O., Nielsen C., Singla C. L.** (1989) The tentacle cilia of *Aglantha digitale* (Hydrozoa: Trachylina) and their control. *Acta Zoologica*, 70(3), 133-141.
- Mianzan H.W. and Cornelius P.F.S.** (1999) Cubomedusae and Scyphomedusae. Pp. 513–559 in Boltovskoy, D. (Ed.), *South Atlantic Zooplankton*, vol. 1. Backhuys Publishers, Leiden.
- Morandini A.C., Ascher D., Stampar S.N., Ferreira J.F.** (2005) Cubozoa e Scyphozoa (Cnidaria: Medusozoa) de águas costeiras do Brasil. *Iheringia, Série Zoologia*, 95(3), 281-294.
- Nagata R.M., Morandini A.C., Colin S.P., Migotto A.E., Costello J.H.** (2016) Transitions in morphology, fluid regimes, and feeding mechanisms during development of the medusa *Lychnorhiza lucerna*. *Marine Ecology Progress Series*, 557, 145-159.
- Nawroth J.C., Feitl, K.E., Colin, S.P., Costello, J.H. & Dabiri, J.O.** (2010) Phenotypic plasticity in juvenile jellyfish medusae facilitates effective animal–fluid interaction. *Biology Letters*, 6, 389-393.
- Nielsen C.** (1987) Structure and function of metazoan ciliary bands and their phylogenetic significance. *Acta zoologica*, 68(4), 205-262.
- Riisgård H.U. & Larsen P.S.** (2010) Particle capture mechanisms in suspension-feeding invertebrates. *Marine Ecology Progress Series*, 418, 255-293.
- Riisgård H.U., Nielsen C., Larsen P.S.** (2000) Downstream collecting in ciliary suspension feeders: the catch-up principle. *Marine Ecology Progress Series*, 207, 33-51.
- Rubinstein D.I. & Koehl M.A.R.** (1977) The mechanisms of filter feeding: some theoretical considerations. *American Naturalist* 111, 981-994
- Shapiro O. H., Fernandez V. I., Garren M., Guasto J. S., Debaillon-Vesque F. P. Kramarsky-Winter, E. ..., Stocker, R.** (2014) Vortical ciliary flows actively enhance mass transport in reef corals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(37), 13391-13396.
- Smith H.G.** (1936) Contribution to the anatomy and physiology of *Cassiopea frondosa*. *Carnegie Institution of Washington, Papers from the Tortugas Laboratory* 31, 17-52.
- Southward A.J.** (1949) Ciliary mechanisms in *Aurelia aurita*. *Nature*, 163(4144), 536.
- Southward A.J.** (1955) Observations on the ciliary currents of the jelly-fish *Aurelia aurita* L. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 34(2), 201-216.
- Sugiura Y.** (1966) On the life-history of rhizostome medusae IV. *Cephea cephea*. *Embryologia*, 9, 105-122.
- Uchida T.** (1926) The anatomy and development of a rhizostome medusa, *Mastigias papua* L. Agassiz, with observations on the phylogeny of Rhizostomeae. I. *Journal of the Faculty of Science, Imperial University of Tokyo (Section VI, Zoology.)* 1, 45–95.
- Vogel S.** (2003) *Comparative Biomechanics. Life's physical world.* Princeton: Princeton University Press, [2013]. 580p.

## Anexo

**Anexo 1.** Medidas da velocidade, distância da partícula para o *digitata* e número de Reynolds (*Re*). Momentos nos quais não houve movimentação da partícula, *i.e.*, velocidade igual a zero (não mostrados abaixo), não foram inseridos nos cálculos de *Re* por questões matemáticas.

Partícula	Velocidade (mm/s)	Distância (mm)	Re
1	1,073312629	0,025	0,060298462
1	1,073312629	0,026	0,060298462
1	1,073312629	0,026	0,060298462
1	1,073312629	0,025	0,060298462
1	1,073312629	0,025	0,060298462
1	1,073312629	0,024	0,060298462
1	1,35764502	0,021	0,076272192
1	0,96	0,022	0,053932584
1	0,67882251	0,023	0,038136096
1	1,730664612	0,021	0,097228349
1	1,517893277	0,021	0,085274903
1	1,44	0,022	0,080898876
1	2,03646753	0,019	0,114408288
1	1,073312629	0,02	0,060298462
1	1,730664612	0,021	0,097228349
1	1,517893277	0,021	0,085274903
1	1,073312629	0,019	0,060298462
1	2,03646753	0,02	0,114408288
1	1,073312629	0,019	0,060298462
1	2,146625258	0,018	0,120596925
2	2,146625258	0,012	0,120596925
2	1,9790907	0,012	0,111184871
2	2,447529367	0,013	0,13750165
2	1,517893277	0,012	0,085274903
2	0,96	0,013	0,053932584
2	2,447529367	0,015	0,13750165
2	1,44	0,015	0,080898876
2	1,35764502	0,015	0,076272192
2	1,730664612	0,014	0,097228349
2	1,730664612	0,014	0,097228349
2	1,073312629	0,014	0,060298462
2	2,4	0,012	0,134831461
2	1,730664612	0,011	0,097228349
2	1,517893277	0,012	0,085274903
2	2,4	0,012	0,134831461
2	3,39411255	0,01	0,19068048
2	0,96	0,011	0,053932584
2	2,584879107	0,013	0,145217927
2	2,79885691	0,012	0,157239152

2	2,71529004	0,01	0,152544384
3	1,073312629	0,044	0,060298462
3	1,35764502	0,043	0,076272192
3	1,517893277	0,042	0,085274903
3	1,073312629	0,042	0,060298462
3	1,073312629	0,042	0,060298462
3	1,073312629	0,04	0,060298462
3	1,44	0,044	0,080898876
3	1,073312629	0,039	0,060298462
3	1,073312629	0,038	0,060298462
3	1,517893277	0,038	0,085274903
3	1,073312629	0,038	0,060298462
3	1,517893277	0,039	0,085274903
3	1,073312629	0,039	0,060298462
3	1,35764502	0,038	0,076272192
3	1,92	0,039	0,107865169
3	1,073312629	0,039	0,060298462
3	1,730664612	0,038	0,097228349
3	1,073312629	0,039	0,060298462
3	1,073312629	0,039	0,060298462
3	2,146625258	0,038	0,120596925
4	0,96	0,023	0,053932584
4	2,03646753	0,022	0,114408288
4	1,35764502	0,019	0,076272192
4	1,517893277	0,022	0,085274903
4	2,4	0,021	0,134831461
4	0,67882251	0,018	0,038136096
4	2,146625258	0,02	0,120596925
4	1,730664612	0,019	0,097228349
4	1,073312629	0,019	0,060298462
4	2,03646753	0,018	0,114408288
4	1,35764502	0,016	0,076272192
4	1,35764502	0,016	0,076272192
4	1,730664612	0,016	0,097228349
4	1,517893277	0,017	0,085274903
4	1,730664612	0,015	0,097228349
4	1,35764502	0,012	0,076272192
4	1,730664612	0,012	0,097228349
4	0,67882251	0,011	0,038136096
4	2,03646753	0,011	1,144082882
4	2,4	0,012	0,134831461
5	0,96	0,088	0,053932584
5	0,67882251	0,088	0,038136096
5	0,48	0,088	0,026966292
5	0,67882251	0,088	0,038136096
5	0,48	0,087	0,026966292
5	0,96	0,087	0,053932584

5	1,073312629	0,085	0,060298462
5	0,67882251	0,086	0,038136096
5	1,073312629	0,085	0,060298462
5	0,67882251	0,084	0,038136096
5	0,67882251	0,084	0,038136096
5	1,073312629	0,085	0,060298462
5	0,67882251	0,083	0,038136096
5	0,67882251	0,083	0,038136096
5	0,67882251	0,083	0,038136096
5	0,48	0,082	0,026966292
5	0,67882251	0,082	0,038136096
5	0,67882251	0,081	0,038136096
5	0,67882251	0,082	0,038136096
6	2,4	0,023	0,134831461
6	1,730664612	0,023	0,097228349
6	1,35764502	0,024	0,076272192
6	1,730664612	0,023	0,097228349
6	1,35764502	0,022	0,076272192
6	1,730664612	0,023	0,097228349
6	1,35764502	0,022	0,076272192
6	1,073312629	0,021	0,060298462
6	3,869883719	0,019	0,217409198
6	5,366563146	0,021	0,301492312
6	1,35764502	0,018	0,076272192
6	2,4	0,02	0,134831461
6	0,96	0,02	0,053932584
6	2,03646753	0,016	0,114408288
6	1,073312629	0,012	0,060298462
6	1,730664612	0,012	0,097228349
6	1,730664612	0,014	0,097228349
6	1,073312629	0,015	0,060298462
6	2,03646753	0,015	0,114408288
6	1,517893277	0,014	0,085274903
7	0,67882251	0,123	0,038136096
7	0,67882251	0,116	0,038136096
7	0,67882251	0,116	0,038136096
7	0,48	0,115	0,026966292
7	0,48	0,115	0,026966292
7	0,67882251	0,114	0,038136096
7	0,67882251	0,114	0,038136096
7	1,073312629	0,113	0,060298462
7	0,48	0,113	0,026966292
7	0,48	0,115	0,026966292
7	0,67882251	0,114	0,038136096
7	0,48	0,115	0,026966292
7	0,48	0,114	0,026966292
7	0,67882251	0,113	0,038136096

8	1,073312629	0,012	0,060298462
8	1,730664612	0,012	0,097228349
8	3,035786554	0,013	0,170549806
8	3,494452747	0,012	0,19631757
8	1,730664612	0,012	0,097228349
8	2,919726015	0,01	0,164029551
8	2,447529367	0,012	0,13750165
8	1,730664612	0,011	0,097228349
8	2,79885691	0,01	0,157239152
8	1,44	0,011	0,080898876
8	1,073312629	0,012	0,060298462
8	1,44	0,012	0,080898876
8	2,146625258	0,011	0,120596925
8	1,517893277	0,013	0,085274903
8	1,35764502	0,012	0,076272192
8	2,146625258	0,012	0,120596925
8	2,03646753	0,011	0,114408288
8	1,9790907	0,011	0,111184871
9	1,073312629	0,014	0,060298462
9	2,03646753	0,017	0,114408288
9	1,073312629	0,015	0,060298462
9	1,517893277	0,014	0,085274903
9	1,730664612	0,016	0,097228349
9	1,073312629	0,016	0,060298462
9	2,146625258	0,014	0,120596925
9	1,517893277	0,015	0,085274903
9	1,35764502	0,015	0,076272192
9	1,730664612	0,014	0,097228349
9	1,073312629	0,014	0,060298462
9	1,730664612	0,012	0,097228349
9	1,35764502	0,013	0,076272192
9	1,517893277	0,014	0,085274903
9	2,03646753	0,013	0,114408288
9	1,35764502	0,014	0,076272192
9	2,4	0,014	0,134831461
9	1,730664612	0,013	0,097228349
9	2,146625258	0,013	0,120596925
9	2,4	0,013	0,134831461
10	1,44	0,016	0,080898876
10	1,35764502	0,017	0,076272192
10	0,48	0,016	0,026966292
10	2,03646753	0,015	0,114408288
10	1,35764502	0,015	0,076272192
10	1,9790907	0,016	0,111184871
10	2,146625258	0,016	0,120596925
10	2,584879107	0,016	0,145217927
10	3,748919844	0,016	0,210613474

10	1,730664612	0,016	0,097228349
10	1,92	0,017	0,107865169
10	2,447529367	0,016	0,13750165
10	0,96	0,015	0,053932584
10	2,03646753	0,015	0,114408288
10	2,03646753	0,013	0,114408288
10	0,48	0,014	0,026966292
10	2,03646753	0,014	0,114408288
10	2,03646753	0,011	0,114408288
10	0,96	0,008	0,053932584
10	1,073312629	0,009	0,060298462
11	1,073312629	0,025	0,060298462
11	0,96	0,026	0,053932584
11	1,073312629	0,025	0,060298462
11	1,9790907	0,025	0,111184871
11	0,67882251	0,025	0,038136096
11	0,96	0,024	0,053932584
11	1,730664612	0,023	0,097228349
11	0,96	0,023	0,053932584
11	1,073312629	0,022	0,060298462
11	1,517893277	0,022	0,085274903
11	1,073312629	0,024	0,060298462
11	1,35764502	0,023	0,076272192
11	1,517893277	0,023	0,085274903
11	1,073312629	0,023	0,060298462
11	1,44	0,024	0,080898876
11	1,730664612	0,023	0,097228349
11	0,67882251	0,023	0,038136096
11	1,517893277	0,024	0,085274903
11	1,9790907	0,024	0,111184871
11	1,073312629	0,024	0,060298462
12	2,146625258	0,005	0,120596925
12	0,48	0,005	0,026966292
12	1,073312629	0,006	0,060298462
12	3,035786554	0,006	0,170549806
12	0,48	0,006	0,026966292
12	0,48	0,006	0,026966292
12	3,958181401	0,005	0,222369742
12	0,67882251	0,005	0,038136096
12	0,96	0,004	0,053932584
12	2,146625258	0,004	0,120596925
12	0,48	0,004	0,026966292
12	1,073312629	0,004	0,060298462
12	1,073312629	0,003	0,060298462
12	0,48	0,004	0,026966292
12	1,44	0,003	0,080898876
12	2,146625258	0,003	0,120596925

12	1,35764502	0,005	0,076272192
12	0,48	0,005	0,026966292
12	3,073499634	0,003	0,172668519
12	1,730664612	0,003	0,097228349
13	0,96	0,039	0,053932584
13	0,67882251	0,037	0,038136096
13	0,96	0,037	0,053932584
13	0,48	0,037	0,026966292
13	0,96	0,037	0,053932584
13	0,96	0,037	0,053932584
13	0,48	0,036	0,026966292
13	0,48	0,036	0,026966292
13	0,96	0,036	0,053932584
13	0,48	0,036	0,026966292
13	0,96	0,035	0,053932584
13	1,073312629	0,036	0,060298462
13	0,67882251	0,035	0,038136096
13	1,073312629	0,033	0,060298462
13	1,073312629	0,034	0,060298462
13	1,073312629	0,033	0,060298462
13	0,96	0,032	0,053932584
13	1,44	0,032	0,080898876
13	0,67882251	0,032	0,038136096
13	0,96	0,032	0,053932584
14	1,517893277	0,022	0,085274903
14	0,96	0,022	0,053932584
14	1,44	0,022	0,080898876
14	1,073312629	0,022	0,060298462
14	1,073312629	0,022	0,060298462
14	1,92	0,022	0,107865169
14	0,96	0,021	0,053932584
14	1,073312629	0,021	0,060298462
14	1,44	0,021	0,080898876
14	1,730664612	0,02	0,097228349
14	0,96	0,022	0,053932584
14	1,517893277	0,021	0,085274903
14	1,730664612	0,02	0,097228349
14	1,44	0,021	0,080898876
14	1,517893277	0,02	0,085274903
14	1,073312629	0,02	0,060298462
14	1,517893277	0,019	0,085274903
14	1,517893277	0,019	0,085274903
14	0,96	0,019	0,053932584
15	0,96	0,001	0,053932584
15	1,073312629	0,001	0,060298462
15	1,517893277	0,001	0,085274903
15	1,730664612	0,001	0,097228349

15	0,48	0,002	0,026966292
15	0,67882251	0,001	0,038136096
15	2,146625258	0,002	0,120596925
15	0,48	0,002	0,026966292
15	0,96	0,003	0,053932584
15	3,219937888	0,003	0,180895387
15	0,67882251	0,003	0,038136096
15	1,730664612	0,0007842	0,97228349
15	0,48	0,000142	0,026966292
15	0,67882251	0,0002245	0,038136096
15	0,48	0,000502	0,026966292
<hr/>			
16	0,96	0,022	0,053932584
16	1,517893277	0,021	0,085274903
16	0,67882251	0,021	0,038136096
16	0,96	0,021	0,053932584
16	2,146625258	0,019	0,120596925
16	0,48	0,02	0,026966292
16	1,517893277	0,02	0,085274903
16	2,146625258	0,019	0,120596925
16	0,67882251	0,019	0,038136096
16	1,730664612	0,019	0,097228349
16	1,9790907	0,019	0,111184871
16	1,730664612	0,018	0,097228349
16	1,44	0,018	0,080898876
16	0,48	0,018	0,026966292
16	1,92	0,018	0,107865169
16	1,073312629	0,018	0,060298462
16	0,96	0,018	0,053932584
16	1,9790907	0,017	0,111184871
16	1,073312629	0,016	0,060298462
16	1,44	0,017	0,080898876
<hr/>			
17	1,517893277	0,021	0,085274903
17	0,48	0,02	0,026966292
17	1,44	0,019	0,080898876
17	1,44	0,02	0,080898876
17	1,073312629	0,02	0,060298462
17	1,073312629	0,019	0,060298462
17	1,44	0,02	0,080898876
17	0,96	0,018	0,053932584
17	1,44	0,019	0,080898876
17	0,96	0,018	0,053932584
17	1,517893277	0,018	0,085274903
17	0,96	0,018	0,053932584
17	1,44	0,018	0,080898876
17	1,44	0,017	0,080898876
17	1,517893277	0,017	0,085274903
17	0,96	0,016	0,053932584



17	1,9790907	0,016	0,111184871
17	1,44	0,017	0,080898876
17	1,35764502	0,015	0,076272192
17	1,517893277	0,017	0,085274903
18	0,96	0,035	0,053932584
18	0,96	0,034	0,053932584
18	0,48	0,034	0,026966292
18	1,44	0,035	0,080898876
18	0,48	0,033	0,026966292
18	1,073312629	0,033	0,060298462
18	1,073312629	0,033	0,060298462
18	1,073312629	0,033	0,060298462
18	0,96	0,033	0,053932584
18	0,96	0,033	0,053932584
18	0,96	0,032	0,053932584
18	0,96	0,031	0,053932584
18	1,517893277	0,032	0,085274903
18	0,96	0,032	0,053932584
18	0,96	0,03	0,053932584
18	1,517893277	0,031	0,085274903
18	1,073312629	0,03	0,060298462
18	1,073312629	0,03	0,060298462
18	1,44	0,03	0,080898876
18	1,35764502	0,029	0,076272192
19	2,88	0,015	0,161797753
19	1,44	0,016	0,080898876
19	1,730664612	0,014	0,097228349
19	1,9790907	0,015	0,111184871
19	1,35764502	0,013	0,076272192
19	1,92	0,013	0,107865169
19	2,146625258	0,013	0,120596925
19	1,35764502	0,01	0,076272192
19	1,44	0,012	0,080898876
19	2,584879107	0,012	0,145217927
19	2,146625258	0,012	0,120596925
19	1,073312629	0,012	0,060298462
19	2,79885691	0,012	0,157239152
19	1,9790907	0,013	0,111184871
19	2,146625258	0,013	0,120596925
19	1,730664612	0,013	0,097228349
19	2,146625258	0,012	0,120596925
19	2,447529367	0,013	0,13750165
19	1,44	0,014	0,080898876
19	3,073499634	0,013	0,172668519
20	1,44	0,017	0,080898876
20	1,730664612	0,014	0,097228349
20	1,44	0,014	0,080898876

20	2,03646753	0,013	0,114408288
20	0,48	0,013	0,026966292
20	2,584879107	0,014	0,145217927
20	1,517893277	0,014	0,085274903
20	1,073312629	0,013	0,060298462
20	3,219937888	0,014	0,180895387
20	0,48	0,014	0,026966292
20	2,4	0,014	0,134831461
20	1,9790907	0,015	0,111184871
20	0,96	0,015	0,053932584
20	3,219937888	0,014	0,180895387
20	0,67882251	0,014	0,038136096
20	1,517893277	0,014	0,085274903
20	2,146625258	0,015	0,120596925
20	1,730664612	0,015	0,097228349
20	2,447529367	0,015	0,13750165
20	0,67882251	0,014	0,381360961
21	0,03	0,005	0,000949949
21	0,067082039	0,006	0,00212415
21	0,042426407	0,008	0,001343431
21	0,042426407	0,009	0,001343431
21	0,108166538	0,008	0,00342509
21	0,03	0,009	0,000949949
21	0,067082039	0,009	0,00212415
21	0,03	0,008	0,000949949
21	0,084852814	0,006	0,002686861
21	0,152970585	0,007	0,004843808
21	0,152970585	0,007	0,004843808
21	0,09	0,006	0,002849847
21	0,042426407	0,008	0,001343431
21	0,09486833	0,008	0,003004002
21	0,134164079	0,007	0,004248301
21	0,06	0,008	0,001899898
21	0,15	0,007	0,004749745
21	0,09	0,007	0,002849847
22	0,09486833	0,006	0,003004002
22	0,084852814	0,007	0,002686861
22	0,254558441	0,009	0,008060584
22	0,174928557	0,011	0,005539106
22	0,108166538	0,012	0,00342509
22	0,09	0,011	0,002849847
22	0,192093727	0,01	0,006082641
22	0,192093727	0,012	0,006082641
22	0,161554944	0,014	0,005115632
22	0,03	0,015	0,000949949
22	0,108166538	0,015	0,00342509
22	0,108166538	0,014	0,00342509

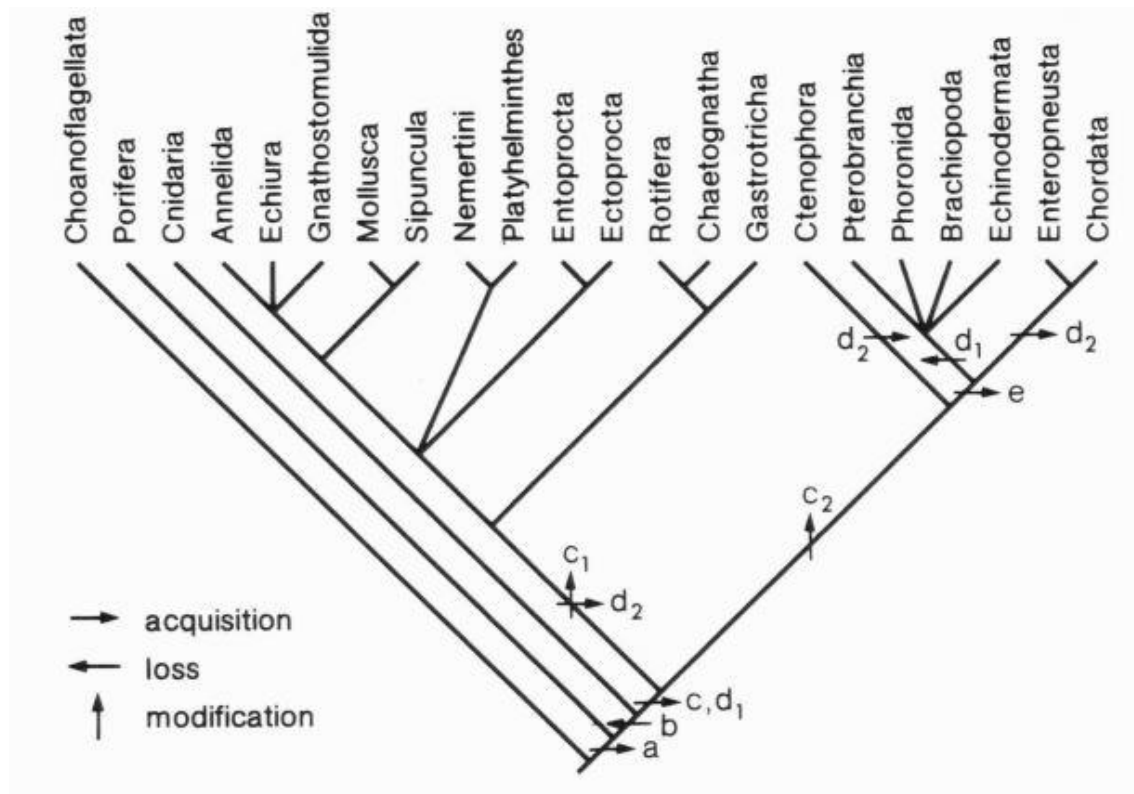
22	0,084852814	0,015	0,002686861
22	0,212132034	0,015	0,006717153
22	0,042426407	0,015	0,001343431
22	0,084852814	0,015	0,002686861
22	0,067082039	0,016	0,00212415
23	0,042426407	0,007	0,001343431
23	0,03	0,006	0,000949949
23	0,084852814	0,007	0,002686861
23	0,067082039	0,009	0,00212415
23	0,06	0,007	0,001899898
23	0,067082039	0,008	0,00212415
23	0,03	0,007	0,000949949
23	0,03	0,008	0,000949949
23	0,108166538	0,009	0,00342509
23	0,241867732	0,007	0,007658733
23	0,305941171	0,008	0,009687616
23	0,870517088	0,009	0,027564892
23	0,36	0,01	0,011399387
23	0,15	0,009	0,004749745
23	0,03	0,011	0,000949949
23	0,03	0,001	0,000949949
23	0,084852814	0,013	0,002686861
23	0,03	0,016	0,000949949
24	0,03	0,017	0,000949949
24	0,03	0,015	0,000949949
24	0,042426407	0,015	0,001343431
24	0,042426407	0,016	0,001343431
24	0,06	0,015	0,001899898
24	0,042426407	0,016	0,001343431
24	0,06	0,016	0,001899898
24	0,067082039	0,018	0,00212415
24	0,03	0,017	0,000949949
24	0,03	0,017	0,000949949
25	0,03	0,017	0,000888662
25	0,042426407	0,017	0,001256758
25	0,042426407	0,017	0,001256758
25	0,03	0,018	0,000888662
25	0,042426407	0,019	0,001256758
25	0,03	0,019	0,000888662
25	0,03	0,02	0,000888662
25	0,042426407	0,019	0,001256758
25	0,03	0,019	0,000888662
25	0,03	0,02	0,000888662
25	0,042426407	0,019	0,001256758
25	0,03	0,019	0,000888662
25	0,03	0,02	0,000888662
25	0,042426407	0,022	0,001256758

26	0,379473319	0,105	0,010465556
26	0,536656315	0,091	0,014800532
26	0,6	0,096	0,016547497
26	0,48	0,099	0,013237998
26	0,804984472	0,104	0,022200797
26	0,536656315	0,094	0,014800532
26	0,646219777	0,099	0,0178222
26	0,536656315	0,113	0,014800532
26	1,032279032	0,107	0,028469391
26	0,674166152	0,102	0,018592938
26	0,646219777	0,093	0,0178222
26	1,032279032	0,085	0,028469391
26	0,937229961	0,094	0,025848017
26	0,67882251	0,097	0,018721356
26	0,379473319	0,096	0,010465556
26	1,297998459	0,1	0,03579771
26	0,36	0,099	0,009928498
26	1,8	0,099	0,049642492
26	0,268328157	0,102	0,007400266
26	0,67882251	0,088	0,018721356
26	0,96747093	0,088	0,026682038
27	0,729931504	0,217	0,022367666
27	0,646219777	0,195	0,019802445
27	1,073312629	0,21	0,03289007
27	1,872778684	0,203	0,057388519
27	0,768374908	0,206	0,023545707
27	0,758946638	0,207	0,023256792
27	0,865332306	0,212	0,026516822
27	0,611882342	0,222	0,018750225
27	0,432666153	0,233	0,013258411
27	0,611882342	0,246	0,018750225
27	0,379473319	0,249	0,011628396
27	0,24	0,245	0,007354443
27	0,536656315	0,253	0,016445035
27	0,804984472	0,249	0,024667553
27	0,169705627	0,264	0,005200377
27	0,24	0,272	0,007354443
27	0,379473319	0,256	0,011628396
27	1,073312629	0,276	0,03289007
27	0,494772675	0,256	0,015161573
27	0,6	0,256	0,018386108
27	0,268328157	0,254	0,008222518
28	0,24	0,254	0,008089888
28	0,24	0,243	0,008089888
28	0,339411255	0,246	0,011440829
28	0,24	0,249	0,008089888
28	0,494772675	0,24	0,016677731

28	0,339411255	0,254	0,011440829
28	0,6	0,237	0,020224719
28	0,339411255	0,24	0,011440829
28	0,48	0,251	0,016179775
28	0,96	0,249	0,032359551
28	0,635688603	0,229	0,021427706
28	0,848528137	0,218	0,028602072
28	1,275617498	0,2	0,042998343
28	0,699714227	0,219	0,023585873
28	0,98954535	0,212	0,033355461
28	0,67882251	0,186	0,022881658
28	1,025280449	0,195	0,034560015
28	0,379473319	0,213	0,012791235
28	0,758946638	0,195	0,025582471
28	0,646219777	0,213	0,021782689
28	0,432666153	0,212	0,014584252
29	0,67882251	0,018	0,025655192
29	0,96	0,019	0,03628192
29	0,48	0,018	0,01814096
29	0,67882251	0,018	0,025655192
29	0,48	0,018	0,01814096
29	0,48	0,019	0,01814096
29	0,48	0,018	0,01814096
29	0,96	0,019	0,03628192
29	0,48	0,019	0,01814096
29	0,48	0,019	0,01814096
29	0,67882251	0,018	0,025655192
29	0,67882251	0,018	0,025655192
29	0,67882251	0,02	0,025655192
29	0,48	0,019	0,01814096
29	1,517893277	0,019	0,057366753
29	0,67882251	0,019	0,025655192
29	1,073312629	0,017	0,04056442
30	0,48	0,009	0,019611849
30	0,96	0,009	0,039223698
30	1,073312629	0,009	0,043853427
30	0,67882251	0,009	0,027735343
30	2,4	0,01	0,098059244
30	0,67882251	0,009	0,027735343
30	0,48	0,009	0,019611849
30	1,730664612	0,01	0,070711527
30	1,073312629	0,009	0,043853427
30	0,67882251	0,009	0,027735343
30	1,073312629	0,01	0,043853427
30	1,9790907	0,01	0,080861724
30	1,073312629	0,008	0,043853427
30	0,67882251	0,01	0,027735343

30	1,44	0,009	0,058835546
30	0,67882251	0,009	0,027735343
30	1,073312629	0,009	0,043853427
30	0,48	0,008	0,019611849
30	0,48	0,007	0,019611849
30	1,35764502	0,008	0,055470685

**Anexo 2.** Filogenia de Metazoa com epiderme ciliada. Alterações evolutivas dos epitélios ciliados de acordo com a teoria trochaea: *a*, cílios com batimento efetivo; *b*, cílios ondulatórios; *c*, archaeotrochio (sistema de coleta *downstream* com cílios compostos); *c1*, o arqueotrochio divide-se em prototrochio, metatrochio e telotrochio; *c2*, o arqueotrófico perde a função de coleta de partículas; *d*, células multiciladas (*d1* e *d2* representam hipóteses alternativas); *e*, neotrochio (sistema de coleta *upstream* com cílios separados em células monociliadas). Retirado de Nielsen (1987).



## Discussão e conclusão geral

Apesar do desenvolvimento inicial das éfiras de Scyphozoa ter sido semelhante ao descrito na bibliografia, poucos trabalhos enfatizaram o desenvolvimento dos braços orais e de suas estruturas filtradoras. A maioria dos trabalhos apenas descreve a morfologia dos braços orais em medusas com a morfologia adulta (*i.e.*, braço orais totalmente formados). Quando os autores descrevem o desenvolvimento, normalmente é incompleto, pois não mencionam quais características poderiam ser utilizadas para a definição da formação dos braços orais ao longo do desenvolvimento da éfira para uma medusa jovem (*e.g.*: Pitt, 2000; Kawahara *et al.*, 2006; Schiariti *et al.*, 2008; Ullah *et al.*, 2015). Neste trabalho, foi observado que os braços orais, surgem primeiramente em número de quatro, e depois (para Rhizostomeae) esses se dividem, resultando em oito braços orais. No entanto, o tempo de surgimento e diferenciação de quatro para oito braços orais difere entre as linhagens de Scyphozoa. Essa variação de tempo para o surgimento e diferenciação dos braços orais, provavelmente, levou à divergência na literatura quanto ao número de braços orais em jovens de Rhizostomeae. A caracterização do desenvolvimento inicial de éfiras representando distintas linhagens de Scyphozoa possibilitou o conhecimento da formação da morfologia das medusas adultas, *i.e.*, de suas estruturas natatórias e alimentares, propiciando, assim o entendimento de suas funções.

Variações na temperatura da água e, portanto, na influência das forças de viscosidade são fatores ambientais de grande influência para o desenvolvimento de organismos aquáticos. Isso porque o desempenho da natação e alimentação depende da interação entre morfologia e os regimes de fluido (*Re*) (Nawroth *et al.* 2010). Mudanças no *Re* poderiam implicar em alterações morfológicas e, portanto, de desempenho dos animais para tais funções. No entanto, as éfiras de Scyphozoa se mostraram resilientes às variações de temperatura ambiental, exibindo uma plasticidade fenotípica dependente da temperatura (*i.e.*, camada limite). Foram observadas mudanças morfológicas que diminuíram ou aproveitaram o efeito da camada limite ao redor das estruturas corporais sem comprometer as funções natatórias e alimentares. Portanto, alterações na temperatura dos oceanos não resultariam em mudanças funcionais nos mecanismos de alimentação e, aparentemente, não afetariam a eficiência alimentar e natatória das medusas. Essa plasticidade fenotípica poderia implicar em resiliência desses cnidários frente a um cenário de aumento de

temperatura dos oceanos e poderia até mesmo ajudar a explicar os aumentos populacionais recentes de medusas (*blooms*) observados em diversas regiões costeiras.

No entanto, além do desenvolvimento morfológico determinado por diferentes valores de  $Re$ , outro fator importante que influencia as interações animal-fluido como a extensão da camada limite é a presença de epidermes ciliadas em medusas, inclusive nas estruturas coletoras dos *digitata* (Smith 1936, Nagata *et al.* 2016). O batimento ciliar gera movimentação da água, promovendo fluxo ao redor das superfícies ciliadas (Nagata *et al.* 2016). Apesar da epiderme ciliada ser amplamente difundida dentro de Medusozoa (*e.g.*, Smith 1936, Southward 1955, Larson 1977), ela é levada em consideração em poucos estudos biomecânicos (*e.g.* Mackie *et al.* 1989, Colin *et al.* 2005) e frequentemente negligenciada em estudos de captura de alimento (Riisgård & Larsen 2010). Ao contrário do descrito na literatura (Riisgård & Larsen 2010; Shapiro *et al.* 2014), medusas de Scyphozoa como *L. lucerna* realizam a coleta ciliar a favor da corrente (*i.e.*, *ciliary downstream collecting*), um mecanismo de captura de alimento que age conjuntamente com a amplamente conhecida captura de presas por cnidócitos. A epiderme ciliar não só colabora com o mecanismo alimentar, como pode ter implicações diversas na dinâmica de fluidos desses animais por criar fluxos a favor do fluxo gerado pelas contrações umbrelares, ajudando a diminuir o efeito da camada limite. Esse papel pode ser ainda mais importante para pequenos organismos, como as éfiras, as quais vivem em ambiente fluido sob baixos  $Re$  (Butterfield 2017). Outros aspectos dessa interação como a influência sobre a locomoção e trocas gasosas com meio ainda devem ser investigados futuramente. Por fim, ressaltamos que este trabalho mostrou a relevância de se estudar conjuntamente o desenvolvimento morfológico, o comportamento e a mecânica de fluidos para se compreender de forma complementar os mecanismos subjacentes à ecologia alimentar de importantes predadores marinhos como as medusas de Scyphozoa.



## Referências

- Butterfield N.J.** (2018) Oxygen, animals and aquatic bioturbation: An updated account. *Geobiology*, 16(1), 3-16.
- Colin S. P., Costello J. H., Graham W. M., Higgins III J.** (2005) Omnivory by the small cosmopolitan hydromedusa *Aglaura hemistoma*. *Limnology and Oceanography*, 50(4), 1264-1268.
- Kawahara M., Uye S., Ohtsu K., Iizumi H.** (2006) Unusual population explosion of the giant jellyfish *Nemopilema nomurai* (Scyphozoa: Rhizostomeae) in East Asian waters. *Marine Ecology Progress Series* 307, 161–173.
- Larson R.J.** (1997) Feeding behaviour of Caribbean scyphomedusae: *Cassiopea frondosa* (Pallas) and *Cassiopea xamachana* Bigelow. *Studies on the Natural History of the Caribbean Region*, 73(1), 43-54.
- Mackie G.O., Nielsen C., Singla C. L.** (1989) The tentacle cilia of *Aglantha digitale* (Hydrozoa: Trachylina) and their control. *Acta Zoologica*, 70(3), 133-141.
- Nagata R.M., Morandini A.C., Colin S.P., Migotto A.E., Costello J.H.** (2016) Transitions in morphology, fluid regimes, and feeding mechanisms during development of the medusa *Lychnorhiza lucerna*. *Marine Ecology Progress Series*, 557, 145-159.
- Nawroth J.C., Feitl, K.E., Colin, S.P., Costello, J.H. & Dabiri, J.O.** (2010) Phenotypic plasticity in juvenile jellyfish medusae facilitates effective animal–fluid interaction. *Biology Letters*, 6, 389-393.
- Pitt K.A.** (2000) Life history and settlement preferences of the edible jellyfish *Catostylus mosaicus* (Scyphozoa: Rhizostomeae). *Marine Biology*, 136, 269-279.
- Riisgård H.U. & Larsen P.S.** (2010) Particle capture mechanisms in suspension-feeding invertebrates. *Marine Ecology Progress Series*, 418, 255-293.
- Schiariti A.** (2008) Historia de vida y dinámica de poblaciones de *Lychnorhiza lucerna* (Scyphozoa); Un recurso pesquero alternativo?
- Shapiro O. H., Fernandez V. I., Garren M., Guasto J. S., Debaillon-Vesque F. P. Kramarsky-Winter, E. ..., Stocker, R.** (2014) Vortical ciliary flows actively enhance mass transport in reef corals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(37), 13391-13396.
- Smith H.G.** (1936) Contribution to the anatomy and physiology of *Cassiopea frondosa*. Carnegie Institution of Washington, Papers from the Tortugas Laboratory 31, 17-52.
- Southward A.J.** (1955) Observations on the ciliary currents of the jelly-fish *Aurelia aurita* L. *J. Mar. Biol. Assn. U. K.* 34, 201–216.
- Ullah M.S., Min G.S., Dong J., Yoon W.D., Choi J.K.** (2015) First record of *Rhopilema esculentum* (Scyphozoa, Rhizostomeae), edible jellyfish in Korea. *Ocean and Polar Research*, 37(4), 287-293.