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**

Resumo

A diversidade 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. No entanto poucos estudos descrevem o desenvolvimento inicial das estruturas de captura e sua interação com o ambiente fluido (*i.e.*, número de Reynolds, *Re*). Em vista disso, o objetivo deste trabalho foi descrever os estágios 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 (capítulo 1); testar a hipótese de que diferentes temperaturas durante o crescimento geram desenvolvimento diferenciado da umbrela e dos braços orais, que compensariam o efeito da camada limite sob baixas temperaturas (*i.e.*, baixo *Re*) para o funcionamento efetivo dessas estruturas como filtros coletores (capítulo 2); caracterizar a distribuição da epiderme ciliada e os fluxos produzidos em éfiras e medusas jovens de *Lychnorhiza lucerna*, medir a espessura da camada de água que os cílios conseguem mover e calcular o *Re* em torno dos digitata coberto por cílios (capítulo 3). Para isso as éfiras foram submetidas a tratamentos específicos e fotografadas até completarem 35 dias de idade e foi filmado o transporte de partículas pela epiderme ciliar. Concluímos que a caracterização do desenvolvimento inicial de distintas linhagens de éfiras de Scyphozoa possibilitou o conhecimento da morfologia das medusas, *i.e.*, de suas estruturas natatórias e alimentares, propiciando, assim o entendimento de suas funções. Por sua vez, cifomedusas se mostraram resilientes às variações de temperatura, exibindo um crescimento diferenciado que deve garantir a manutenção das funções das estruturas natatórias e alimentares. A epiderme ciliar está presente ao longo de toda a medusa e moveu uma camada de água de até 0,28 mm. O batimento ciliar colabora com o mecanismo alimentar com o transporte de partículas e atua na dinâmica de mecânica de fluidos por criar fluxos na mesma direção do fluxo gerado pelas contrações umbrelares, ajudando a diminuir o efeito da camada limite. 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.

Palavras chave: medusas, braços orais, plasticidade fenotípica, biomecânica.

Abstract

The 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. However, few studies describe the capture structures initial development and their interaction with the fluid environment (*i.e.*, Reynolds number, Re). The objective of this work was to describe the development stages 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 (chapter 1); to test the hypothesis that different temperatures during growth generate a differentiated development of the bell and oral arms, which would compensate for the boundary layer effect under low temperatures (*i.e.*, low Re) for the effective functioning of these structures as collector filters (Chapter 2); to characterize the distribution of the ciliated epidermis and the flows produced in ephyrae and young jellyfish of *Lychnorhiza lucerna*, to measure the water layer thickness that the cilia can move and to calculate the Re around the digitata covered by cilia (Chapter 3). For this, the ephyrae were submitted to specific treatments and photographed until they were 35 days old and the transport of particles through the ciliary epidermis was filmed. We conclude that the initial development characterization of different strains of Scyphozoa ephyrae makes it possible to know the morphology of jellyfish, *i.e.*, their swimming and feeding structures, thus providing an understanding of their functions. On the other hand, scyphomedusa showed to be resilient to the temperature variations, exhibiting a differentiated growth that must guarantee the maintenance of the swimming and food structures functions. The ciliary epidermis is present throughout the jellyfish and has moved a layer of water up to 0.28 mm. The ciliary stroke collaborates with the food mechanism with the transport of particles and acts on the dynamics of fluid mechanics by creating flows in the same direction of the flow generated by the bell contractions, helping to diminish the effect of the boundary layer. Finally, we highlight that this work showed the relevance of jointly studying the morphological development, behavior and fluid mechanics to comprehend in a complementary way the mechanisms underlying the food ecology of important marine predators such as Scyphozoa jellyfish.

Key words: jellyfish, oral arms, phenotypic plasticity, biomechanics.

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 cifistomas (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, cifistomas 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.

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.*, braços 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, Rhizostomae), edible jellyfish in Korea. *Ocean and Polar Research*, 37(4), 287-293.