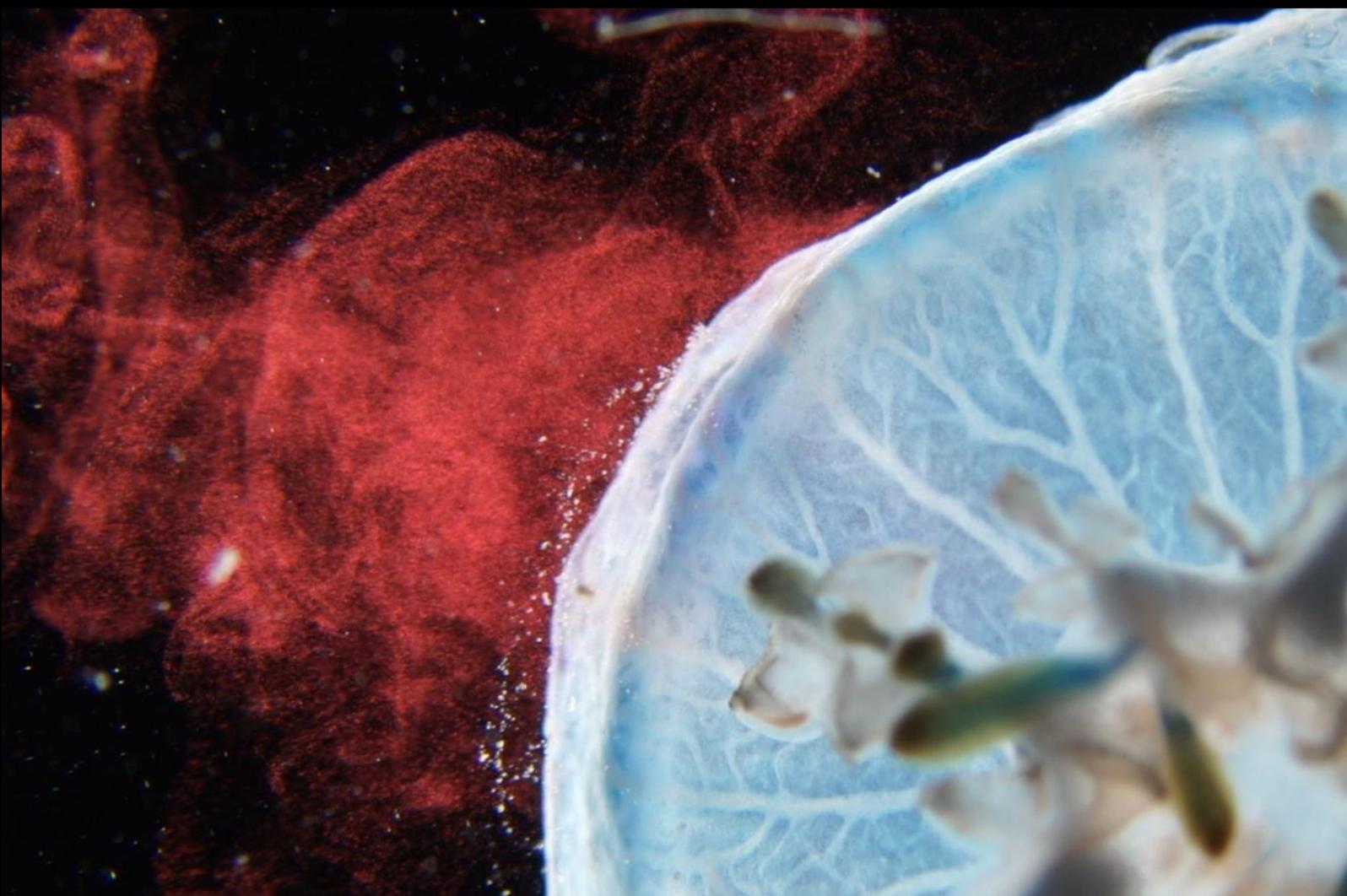


Mayara de Almeida Jordano

**Ciliação epidérmica em medusas Scyphozoa: coleta de  
partículas alimentares e interações animal-fluido**



São Paulo

Novembro 2023

Mayara de Almeida Jordano

**Ciliação epidérmica em medusas Scyphozoa: coleta de  
partículas alimentares e interações animal-fluido**

The ciliated epidermis in Scyphomedusae: fluid interactions and  
collection of particles

Tese (versão corrigida) apresentada ao  
Instituto de Biociências da Universidade de  
São Paulo, para a obtenção de Título de  
Doutora em Ciências, na Área de Zoologia.

Orientador: Prof. Dr. André Carrara  
Morandini

Co-orientador: Prof. Dr. Renato Mitsuo  
Nagata

**São Paulo  
Novembro de 2023**

Jordano, Mayara de Almeida

Ciliação epidérmica em medusas Scyphozoa: coleta de partículas alimentares e interações animal-fluido

153 páginas

Tese (Doutorado), versão corrigida – Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Zoologia.

1. Biomecânica 2. Microscopia eletrônica 3. Águas-vivas. 4. Epiderme ciliar

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

## Comissão Julgadora:

---

Prof. Dr. Alvaro E. Migotto  
Centro de Biologia Marinha, USP

Prof. Dr. Sergio N. Stampar  
Faculdade de Ciências, Bauru, UNESP

---

Prof. Dr. Alberto Lindner  
Centro de Ciências Biológicas, UFSC



*André Carrara Morandini*  
Professor Titular  
Departamento de Zoologia  
Instituto de Biociências-USP  
Nº USP: 348505

---

Prof. Dr. André C. Morandini (orientador)  
Instituto de Biociências, USP

## Resumo

A alimentação por suspensão é amplamente difundida entre os organismos marinhos. Muitos mecanismos da alimentação por suspensão envolvem cílios que criam correntes de alimentação e propiciam a coleta de partículas. A morfologia da estrutura coletora, o efeito da camada limite (região de desaceleração da velocidade de fluxo próxima às superfícies) e o número de Reynolds ( $Re$ , razão entre as forças inerciais e viscosas) determinam a performance dos mecanismos alimentares envolvidos. Os mecanismos alimentares de captura reconhecidos em Cnidaria não envolvem os cílios. Mesmo que a presença de epiderme ciliada seja amplamente difundida nos cnidários, aspectos específicos de sua função são pouco conhecidos e frequentemente ignorados. Em estudos de biomecânica da alimentação de medusas, maior ênfase é dada à formação de correntes alimentares pela pulsação umbrelar e é amplamente aceito que a captura de alimento é realizada somente pelos nematocistos. No entanto, epiderme ciliar com função alimentar foi observada em medusas de Scyphozoa. Neste contexto, os objetivos deste trabalho foram: *i.* revisar os mecanismos alimentares em cifomedusas; *ii.* caracterizar a morfologia da epiderme ciliar nestas medusas (por meio de técnicas de microscopia); *iii.* acompanhar o caminho das partículas capturadas pela ação ciliar. *iv.* descrever características do fluxo ciliar (por meio de filmagens em alta velocidade de aquisição de imagens); *v.* descrever a interação entre os fluxos produzidos e a epiderme ciliada (cálculo de velocidade). Foram encontrados 6 tipos de cílios em éfiras e medusas, dentre eles, os cílios móveis. Os cílios móveis criaram fluxos que capturam partículas, diferentemente do afirmado pela literatura. Portanto, propomos uma reinterpretação do nicho trófico de medusas, incluindo, juntamente com os nematocistos, a captura de partículas menores por ação ciliar. Além disso, os fluxos ciliares teriam influência na troca de gases e na natação desses animais devido ao aumento de velocidade de fluxo, e, portanto, do  $Re$  e diminuição do efeito da camada limite próxima à epiderme. Ressalta-se a importância de trabalhos futuros que elaborem modelos sobre os processos eco e fisiológicos considerando o papel da ciliação e sua influência na biomecânica de fluidos em medusas Scyphozoa. A análise da biomecânica de fluidos de águas-vivas é importante para compreender como esses animais se adaptaram ao ambiente aquático e como podem ser utilizados como modelos para a elaboração de projetos de sistemas de propulsão subaquáticos e para a criação de tecnologias inspiradas na ação ciliar.

Palavras-chave: biomecânica, microscopia eletrônica, águas-vivas, epiderme ciliar.

## **Abstract**

Suspension feeding is widespread among marine organisms. Many suspension feeding mechanisms involve cilia that create feeding currents and collect particles. The morphology of the collecting structure, the effect of the boundary layer (region of deceleration of flow velocity near surfaces) and the Reynolds number ( $Re$ , ratio between inertial and viscous forces) determine the performance of the feeding mechanisms involved. The food capture mechanisms recognized in Cnidaria do not involve cilia. Even though the presence of ciliated epidermis is widespread in cnidarians, specific aspects of its function are little known and often ignored. In studies of the biomechanics of jellyfish feeding, greater emphasis is placed on the formation of food chains by umbrella pulsation and it is widely accepted that food capture is carried out only by nematocysts. However, ciliary epidermis with a feeding function has been observed in Scyphozoa jellyfish. In this context, the objectives of this work were: i. to review the feeding mechanisms in scyphozoans; ii. to characterize the morphology of the ciliary epidermis in these jellyfish (using microscopy techniques); iii. to follow the path of the particles captured by the ciliary action; iv. to describe the characteristics of the ciliary flow (using high-speed image acquisition); v. describe the interaction between the flows produced and the ciliated epidermis (velocity calculation). Six types of cilia were found in ephyrae and jellyfish, including motile cilia. The motile cilia created flows that capture particles, contrary to what is stated in the literature. Therefore, we propose a reinterpretation of the trophic niche of jellyfish, including, along with nematocysts, the capture of smaller particles by ciliary action. In addition, ciliary flows would have an influence on gas exchange and the swimming of these animals due to the increase in flow velocity, and therefore the  $Re$  and decrease in the effect of the boundary layer close to the epidermis. It is important that future studies develop models of eco-physiological processes taking into account the role of ciliation and its influence on fluid biomechanics in Scyphozoa jellyfish. Analyzing the fluid biomechanics of jellyfish is important for understanding how these animals have adapted to the aquatic environment and how they can be used as models for designing underwater propulsion systems and for creating technologies inspired by ciliary action.

Keywords: biomechanics, electron microscopy, jellyfish, ciliary epidermis.

## INTRODUÇÃO GERAL

O filo Cnidaria compreende animais (águas-vivas, anêmonas-do-mar, corais) que possuem organelas intracelulares denominadas cnidas (Morandini et al. 2015). A classe Scyphozoa (~230 spp.) é composta por animais exclusivamente marinhos que geralmente exibem ciclo de vida metagenético, onde os pólipos bentônicos produzem éfiras (cifomedusa jovem) através de um mecanismo único de reprodução assexuada denominado estrobilização (brotamento na região apical e oral por fissões transversais). Estas éfiras crescem e se desenvolvem em medusas adultas. A classe é atualmente subdividida em três ordens: Coronatae, “Semaestomeae” e Rhizostomeae (Bayha *et al.* 2010, Gómez-Daglio & Dawson 2017).

Cifomedusas possuem o sistema locomotor e alimentar acoplados (Costello 1992; Costello & Colin 1994). Isso acontece, pois, as pulsações umbrelares contínuas, além de promoverem a propulsão para a natação do animal, também conduzem as partículas de alimento para as estruturas de captura de alimento (e.g. tentáculos e braços orais) aumentando as taxas de encontro entre predador e presas. Medusas das ordens Coronatae e “Semaestomeae” possuem tentáculos e braços orais como estruturas de captura de presas, mas as de Rhizostomeae possuem somente braços orais, embora em maior número (Nagata *et al.*, 2016, Bezio *et al.*, 2018). Independente do tipo e morfologia dessas estruturas de captura, todas são providas de nematocistos que imobilizam e retêm as presas antes destas serem levadas para a boca (Nagata *et al.* 2016). As presas são, principalmente, integrantes do zooplâncton (e.g. copépodes e larvas véligers). No entanto, quantificações sobre o valor energético dos recursos fornecidos por essa dieta não foram suficientes para suprir o gasto energético dessas medusas (Larson 1991, Nagata & Morandini 2018). Dessa forma, é possível que, além da captura de presas zooplânctônicas através da ação dos nematocistos, outras fontes nutricionais (e.g. pequenas partículas, bactérias, matéria orgânica dissolvida e particulada) possam ser também ingeridas através de distintos mecanismos alimentares, como a captura por ação ciliar.

### **Cílios em medusas**

A presença de cílios epidérmicos é uma característica amplamente difundida em grupos de metazoários que os utilizam como mecanismos de locomoção e alimentação por suspensão (e.g. Porifera, Ctenophora, Bryozoa, Mollusca Bivalvia, Annelida Polychaeta) (Nielsen 1987, Riisgård & Larsen 2010). A alimentação por suspensão é um

processo que afeta as assembléias planctônicas e pode mediar os fluxos verticais de carbono para o fundo dos oceanos (Gili & Coma 1998).

Dentro de Cnidaria a presença de epiderme ciliada é amplamente difundida (Smith 1936, Southward 1949, 1955, Mackie *et al.* 1989, Larson 1997, Colin *et al.* 2005, Shapiro *et al.* 2014, Nagata *et al.* 2016). Dessa forma, esse grupo pode ser um bom modelo para o estudo da função ciliar ao longo de suas diversas linhagens. No entanto, a presença dessa epiderme e aspectos funcionais específicos são pouco conhecidos no grupo e muitas vezes negligenciados. Em estudos biomecânicos, poucos trabalhos consideraram o papel da ciliação (*e.g.* Mackie *et al.* 1989 e Colin *et al.* 2005 para Hydrozoa e Shapiro *et al.* 2014 para Anthozoa). Para Scyphozoa, o conhecimento sobre a mecânica alimentar considera geralmente apenas a produção de correntes alimentares pela contração umbrelar (Costello & Colin 1994, Dabiri *et al.* 2007, Costello *et al.* 2008, Colin *et al.* 2013). Além disso, é amplamente aceito que o mecanismo de captura de alimento se baseia apenas na captura de presas por meio dos nematocistos (Arai 1997, Riisgård & Larsen 2010). No entanto, como mencionado, as taxas de ingestão de presas, quantificadas através da análise de conteúdos estomacais, não suprem as exigências mínimas de carbono de algumas espécies de cifomedusas (Larson 1991; Nagata & Morandini 2018). Dessa forma, é possível que outros recursos nutricionais não quantificados, como bactérias e material orgânico particulado possam compor a dieta desses organismos. A presença de cílios móveis que criam fluxos e capturam partículas é frequentemente ignorada em Cnidaria (Nielsen 1987) e também em Medusozoa (Shapiro *et al.* 2014). No entanto, epidermes ciliares com função alimentar ocorrem em espécies de cifomedusas (Southward 1955; Nagata *et al.* 2016, Jordano 2020). Dessa forma se mostra necessário o estudo da distribuição, estrutura e função dos cílios em medusas.

## OBJETIVOS

O objetivo geral da presente tese é caracterizar, em uma perspectiva funcional, o papel das epidermes ciliadas no processo de alimentação em medusas Scyphozoa.

Mais especificamente: *i.* revisar os mecanismos alimentares de cifomedusas; *ii.* caracterizar a distribuição e estrutura da epiderme ciliar utilizando microscopia eletrônica de transmissão (MET) e de varredura (MEV); *iii.* acompanhar o caminho das partículas capturadas pela ação ciliar; *iv.* descrever características dos fluxos (sentido e direção) gerados pelos cílios e o papel dessa ciliação na produção de correntes alimentares utilizando filmagens de alta frequência de aquisição de imagens; *v.* descrever a interação

entre os fluxos produzidos e epiderme ciliada (calcular a velocidade das partículas transportadas e medir a espessura da camada de água que os cílios conseguem mover ao redor da epiderme).

Devido a utilização de espécies que representam diferentes linhagens dentro de Scyphozoa, todos os objetivos de caráter morfofuncional foram realizados sob uma perspectiva evolutiva, buscando uma melhor compreensão da diversificação funcional e trófica neste importante grupo de organismos marinhos.

As seguintes questões nortearam a realização desta tese:

- 1) Os cílios epidérmicos criam fluxo que atua na captura de partículas em medusas? Esse foi o principal questionamento, e em torno dele surgiram questões subjacentes. Ao estudar a biomecânica de medusas, deparou-se com fluxos promovidos por cílios e foi questionado se esse fluxo teria alguma influência na biomecânica e na alimentação destes animais. No entanto, estudos de biomecânica não consideram a ação ciliar, ou ainda afirmam que medusas não possuem cílios móveis que promovem fluxo. Por sua vez, estudos de alimentação por suspensão, quando confirmavam a existência de cílios móveis, indicavam que estes cílios não estavam relacionados com a coleta de partículas.

Seguem as questões subjacentes:

- 2) Como se dão as fases de alimentação e quais são os mecanismos alimentares utilizados em medusas (capítulo 1)?

Para entendimento de uma possível atuação dos cílios na coleta de partículas, se buscou entender como se dá a alimentação por suspensão em medusas e quais são os mecanismos alimentares reconhecidos para esses animais. Para isso, primeiramente, procurou-se compreender quais são as fases da alimentação por suspensão e seus mecanismos em invertebrados marinhos. No entanto, apesar desse tema ser muito estudado, percebeu-se que a distinção dos mecanismos de cada fase e suas características ainda não eram totalmente claros. Com isso, em um primeiro momento se estudou as fases da alimentação por suspensão e seus mecanismos, e posteriormente este conhecimento foi aplicado para a alimentação em medusas.

- 3) Quais os tipos de cílios presentes em medusas e qual é a relação deles com a alimentação por suspensão (capítulo 2)?

Na literatura os cílios somente promovem o encontro de partículas (*i.e.*, fase 1 da alimentação por suspensão) e as levam até a boca (*i.e.*, fase 3). A fase 2, captura de partículas se daria somente por nematocistos ou muco. No entanto, conforme análise de conteúdo estomacal de algumas cífomedusas, a quantidade de carbono fornecida pelas presas não seria suficiente para suprir a demanda mínima necessária. Desta forma, pressupõem-se que deva existir outra fonte carbono. Como foram observados cílios que promovem fluxo, é hipotetizado que o fluxo poderia capturar partículas muito pequenas, que não seriam capturadas pelos nematocistos e contribuir com a fonte de carbono necessária. Para isso, primeiramente, estudou-se a presença, tipos, estrutura e distribuição dos cílios em medusas, por meio de microscopia eletrônica, para depois entender as suas funções.

- 4) Quais as funções dos cílios móveis e como poderiam influenciar na biomecânica das medusas (capítulo 3)?

Finalmente, para averiguar se os cílios móveis capturam partículas, e se teriam outras funções, principalmente influenciando a biomecânica de natação e alimentação das medusas, foram analisados vídeos nos quais as medusas estavam anestesiadas, impedindo ou minimizando a contração muscular, mas mantendo o batimento ciliar. Esta abordagem visava investigar a captura de partículas e as características do fluxo promovido pelos cílios.

- 5) Existe diferença entre os tipos, distribuição e funções dos cílios entre éfiras e medusas (capítulo 3)?

Como as éfiras ainda não possuem sua umbrela e estruturas de captura (*e.g.*, tentáculos e braços orais) de alimento totalmente desenvolvidas, além de serem muito pequenas em relação ao meio viscoso, questionou-se se haveria diferenças entre a epiderme ciliar e sua função entre éfiras e medusas.

Sendo assim esta tese é organizada em três capítulos. O primeiro é uma revisão sobre a alimentação por suspensão e suas fases, atuação dos cílios na alimentação por suspensão e sobre os modos de coleta de partículas em Cnidaria com foco em medusas. O segundo é um trabalho descritivo, que apresenta uma análise morfológica comparativa das epidermes ciliares das diversas espécies de medusas da classe Scyphozoa, usando técnicas de microscopia. O terceiro capítulo também possui caráter descritivo, mas mostrando a real atuação dos cílios móveis na captura de alimento e na biomecânica de

cifomedusas. Neste capítulo complementou-se a caracterização morfológica com uma caracterização funcional comparativa dos fluxos promovidos pela ação ciliar e o acompanhamento de partículas.

## DISCUSSÃO E CONCLUSÃO GERAL

Ao contrário do descrito na literatura (Shapiro *et al.*, 2014), éfiras e medusas da classe Scyphozoa possuem cílios móveis em todas as regiões do corpo. O fluxo promovido por cílios pode ser um mecanismo de captura de alimento que age conjuntamente com a amplamente conhecida captura de presas por cnidócitos (*i.e.*, fase 2 da alimentação por suspensão). Portanto, podemos reinterpretar o nicho trófico de medusas, que não ficaria limitado somente a captura de partículas alimentares maiores (*i.e.* micro e mesozooplâncton) por meio da ação dos nematocistos nos braços orais e/ou tentáculos, como atualmente se entende.

O fluxo promovido pelos cílios não só atua como mecanismo alimentar, como pode ter implicações na biomecânica de fluidos desses animais por criar fluxos a favor do fluxo gerado pelas contrações umbrelares, ajudando a aumentar o  $Re$  diminuir o efeito da camada limite próximo à epiderme. Esse papel pode ser ainda mais importante para éfiras, já que devido ao seu pequeno tamanho, vivem em ambiente fluido sob baixos  $Re$  (Butterfield, 2018). Sendo assim, outras funções da epiderme ciliar, além da alimentação podem ser investigadas futuramente, como a influência sobre a locomoção e trocas gasosas.

Por fim, ressaltamos que este trabalho não só mostrou a relevância de se estudar conjuntamente a morfologia, o comportamento e a mecânica de fluidos para se compreender os mecanismos subjacentes à ecologia alimentar de cifomedusas, como pode ser um modelo para um entendimento biomecânico e sobre a coevolução dos sistemas locomotor e alimentar neste grupo de medusas. Com esses resultados, outras questões poderão ser propostas, como: qual a importância nutricional da coleta de partículas através da ação ciliar para suprir os requerimentos energéticos dessas medusas? Existe um balanço entre a importância da ação ciliar e da captura de nematocistos que pode mudar ao longo do desenvolvimento ontogenético?

## 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.
- Bezio N., Costello J.H., Perry E., Colin S.P.** (2018) Effects of capture surface morphology on feeding success of scyphomedusae: a comparative study. *Marine Ecology Progress Series*, 596, 83-93.
- 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.
- Colin S.P., Costello J.H., Katija K., Seymour J., Kiefer K.** (2013) Propulsion in cubomedusae: mechanisms and utility. *PloS one*, 8(2), e56393.
- Costello J.H.** (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., Dabiri J.O.** (2008) Medusan morphospace: phylogenetic constraints, biomechanical solutions, and ecological consequences. *Invertebrate Biology*, 127(3), 265-290.
- 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.
- Gili J.M. & Coma R.** (1998) Benthic suspension feeders: their paramount role in littoral marine food webs. *Trends in ecology & evolution*, 13(8), 316-321.
- 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.
- Jordano M. D. A., Morandini A. C., & Nagata R. M.** (2020) Is phenotypic plasticity determined by temperature and fluid regime in filter-feeding gelatinous organisms?. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 522, 151238.

**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

**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.

**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. & Morandini A.C.** (2018) Diet, prey selection, and individual feeding rates of the jellyfish *Lychnorhiza lucerna* (Scyphozoa, Rhizostomeae). *Marine Biology*, 165: 187.

**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.

**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.

**Shapiro O.H., Fernandez V.I., Garren M., Guasto J.S., Debaillon-Vesque F.P., Kramarsky-Winter E., Vardi A., 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, 201–216.