

**POSSÍVEIS ALTERAÇÕES CLIMÁTICAS PODERIAM INFLUENCIAR AS EXPLOSÕES  
POPULACIONAIS (BLOOMS) DE ÁGUAS-VIVAS (CNIDARIA, DISCOMEDUSAE)?**

**CAN CLIMATE CHANGE INFLUENCE JELLYFISH BLOOMS (CNIDARIA,  
DISCOMEDUSAE)?**

Anabelle Marques Klovrza

São Paulo

2023

**POSSÍVEIS ALTERAÇÕES CLIMÁTICAS PODERIAM INFLUENCIAR AS EXPLOSÕES  
POPULACIONAIS (BLOOMS) DE ÁGUAS-VIVAS (CNIDARIA, DISCOMEDUSAE)?**

**CAN CLIMATE CHANGE INFLUENCE JELLYFISH BLOOMS (CNIDARIA,  
DISCOMEDUSAE)?**

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: André C. Morandini

Anabelle Marques Kloverza

São Paulo

### **Ficha catalográfica**

Klovrza, Anabelle Marques

Possíveis Alterações Climáticas Poderiam Influenciar As Explosões  
Populacionais (*Blooms*) De Águas-vivas (Cnidaria, Discomedusae)?

131 páginas

Tese (Mestrado) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo.

Departamento de Zoologia.

1. *Blooms* 2. Cnidaria 3. Discomedusae

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

### **Comissão julgadora**

---

**Prof(a). Dr(a).**

---

**Prof(a). Dr(a).**

---

**Prof(a). Dr(a). André C. Morandini**  
**Orientador**

## **Dedicatória**

A todos aqueles  
que acreditam  
na ciência.

## Epígrafe

“Ten percent of the big fish still remain.  
There are still some blue whales.  
There are still some krill in Antarctica.  
There are a few oysters in the Chesapeake Bay.  
Half the coral reefs are still in pretty good shape,  
a jeweled belt around the middle of the planet.  
There's still time, but not a lot, to turn things around.”

Dra. Sylvia Earle

## Agradecimentos

Primeiramente, gostaria de agradecer à Universidade de São Paulo, especialmente ao Instituto de Biociências por ser a minha segunda casa desde a graduação, e ter continuado a me apoiar durante o meu mestrado. Por todos esses anos, pude vivenciar o melhor da universidade pública, e agradeço por todas as oportunidades e experiências nela vividas. Juntamente com a Universidade de São Paulo, gostaria de agradecer à CAPES por ter financiado a minha pesquisa, e acreditado que a ciência básica é importante para a sociedade e para o mundo. Sem o financiamento do órgão, não teria sido possível realizar nem 10% da pesquisa desta dissertação.

Gostaria de agradecer meu orientador, André C. Morandini, que sempre acreditou em mim como pesquisadora, sempre disponível para quaisquer esclarecimentos e dúvidas (não foram poucas). Todas as nossas conversas me ajudaram e melhoraram o meu ver sobre a ciência e sobre como nós podemos sempre aprimorar nossos conhecimentos. Como mentor, ele foi essencial para o meu crescimento acadêmico, e eu agradeço imensamente a oportunidade que ele me deu em 2016, quando perguntei se as águas-vivas realmente não queimavam em suas *umbrellas*. Desde aquele momento eu sabia que os cnidários e seu funcionamento iria fazer cada vez mais parte da minha vida como estudante e pesquisadora.

Também gostaria de agradecer imensamente à minha família, que sempre me apoiou em toda a minha trajetória, não só acadêmica mas também pessoal. Meus pais e minha irmã viram de perto como o cientista trabalhava antigamente, porque devido à pandemia da COVID-19, a nossa garagem se transformou em um laboratório, o que só foi possível porque eles acreditaram no meu potencial e permitiram que todo o experimento fosse realizado lá. E ter eles mais perto da minha pesquisa, do meu lado e me apoiando sempre acreditando no meu potencial (muitas vezes mais do que eu mesma) foi essencial para que eu não jogasse tudo para o alto. Realmente, 2020 não foi fácil, mas seria muito mais difícil e horrível se eu não tivesse esse apoio, não tenho nem palavras para agradecer à Simone Klovrza, Paulo Eduardo Gomes Klovrza e à Caroline Klovrza.

Além da minha família, não reservar um tempo para agradecer meus amigos seria loucura. Eles estavam lá do meu lado quando eu mais precisei, e posso dizer que eles são a minha segunda família. Agradeço em especial à Juliana W. W. Mendes, que mesmo a quilômetros de distância acompanhou os mais diversos surtos relacionados ao mestrado e também à minha vida pessoal que alguém poderia ter. Tenho muito orgulho de poder chamá-la de melhor amiga, e tenho certeza que essa ajuda mútua não se limita à pós-graduação, é algo para a vida toda. Também agradeço imensamente ao Victor Leite Jardim e ao Henrique D'Ambrosio Retti, que me ajudaram durante madrugadas e dias a realizar grande parte da análise estatística desta dissertação, além do apoio dado à minha vida pessoal. Se não fosse por eles, eu ainda estaria empacada no primeiro modelo estatístico! Por fim, agradeço todos os meus outros amigos, que me apoiaram e participaram da minha vida e trajetória acadêmica de algum jeito, seja me ajudando no laboratório, seja me ouvindo em algum momento: Ana Serva, Rafael Furlan, Nathália Caldeira, Carolina Badu, Sara Siwiecki, Kaden Muffett, Valentina Cardona Valencia, Daniele de Souza Santos, Lara Maleen Beckmann, entre outras pessoas que fizeram parte da minha vida de alguma forma.

Por fim, eu gostaria de agradecer aos meus suportes emocionais, Maui (meu gato), e à pessoa que acorda ao meu lado todos os dias, Leticia Marques Klovrza, que sempre acreditou e que eu sei que sempre acreditará em mim. À pessoa que eu quero viver pelo resto da minha vida junto, e que eu tenho a certeza de que quando eu estiver velhinha, ela ainda estará lá, segurando a minha mão. E eu sou eternamente grata a ela por isso.

## **ÍNDICE**

### **DEDICATÓRIA**

### **EPÍGRAFE**

### **AGRADECIMENTOS**

#### **Introdução Geral: SCYPHOZOA, MUDANÇAS CLIMÁTICAS E EXPLOSÕES POPULACIONAIS (*BLOOMS*) DE ÁGUAS-VIVAS.**

- 1. A classe Scyphozoa (Cnidaria)**
- 2. Mudanças climáticas**
  - a. Continentes e suas temperaturas**
  - b. Oceanos e suas temperaturas**
  - c. Eventos extremos**
- 3. *Blooms* de águas-vivas**
- 4. Referências**
- 5. Lista de figuras**

#### **Capítulo 1. QUAIS FATORES SÃO RESPONSÁVEIS POR EXPLOSÕES POPULACIONAIS DE (BLOOMS) DE ÁGUAS-VIVAS (CNIDARIA, DISCOMEDUSAE)? UMA REVISÃO.**

- 1. Resumo**
- 2. Abstract**
- 3. Introdução**
- 4. Objetivos**
- 5. Material e métodos**
- 6. Resultados**
  - a. Tipo de publicação**
  - b. Gêneros e espécies estudadas em cada publicação**
  - c. Localidades estudadas por cada publicação**
- 7. Discussão e conclusões**
- 8. Referências**
- 9. Lista de figuras**

#### **Capítulo 2. POSSÍVEIS ALTERAÇÕES CLIMÁTICAS PODERIAM INFLUENCIAR AS EXPLOSÕES POPULACIONAIS (BLOOMS) DE ÁGUAS-VIVAS (CNIDARIA, DISCOMEDUSAE)?**

- 1. Resumo**
- 2. Abstract**
- 3. Introdução**
- 4. Objetivos**

- 5. Material e métodos**
- 6. Resultados**
  - a. Estrobilização e produção de éfiras**
  - b. Outros tipos de reprodução assexuada**
  - c. Comparação entre as espécies**
  - d. Testes estatísticos**
    - d.1. Produção de éfiras**
    - d.2. Produção de pólipos**
    - d.3. Produção de estolões e produção de podocistos**
- 7. Discussão e conclusões**
  - a. Produção de éfiras por estrobilização**
  - b. Produção de pólipos por brotamentos laterais, estolões e podocistos**
- 8. Referências**
- 9. Lista de figuras**

### **Capítulo 3. CONSIDERAÇÕES FINAIS**

#### **RESUMO**

#### **ABSTRACT**

#### **APÊNDICES E ANEXOS**

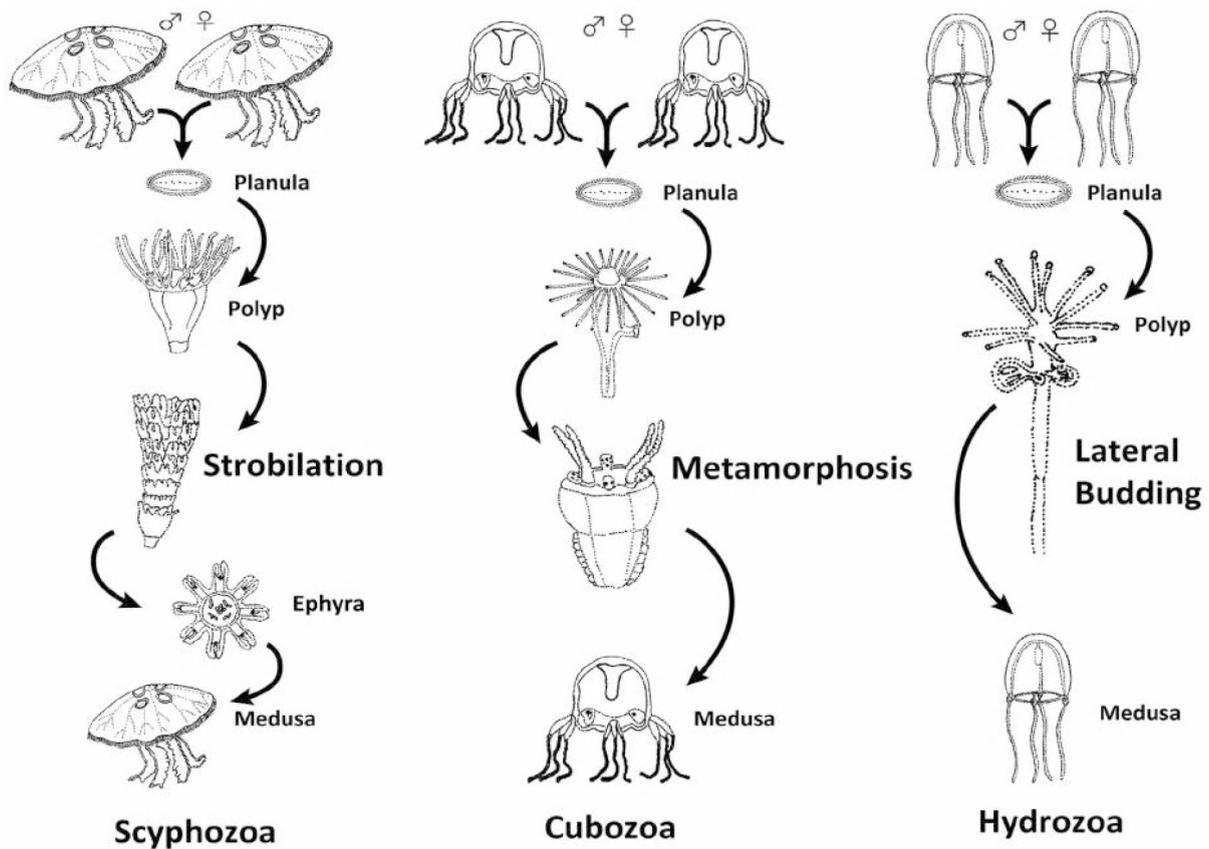
## **INTRODUÇÃO GERAL: SCYPHOZOA, MUDANÇAS CLIMÁTICAS E EXPLOSÕES POPULACIONAIS (*BLOOMS*) DE ÁGUAS-VIVAS.**

Dentro do filo Cnidaria, que é característico por apresentar *cnidas*, há seis classes de animais, os Anthozoa, Hydrozoa, Cubozoa, Staurozoa, Myxozoa e Scyphozoa, que serão apresentadas a seguir.

A classe Anthozoa é um grupo considerado basal na filogenia dos cnidários, e é bem estabelecido na comunidade científica, sendo dividido em 15 ordens e 3 subclasses, com relações evolutivas entre suas subclasses e ordens sendo bastante discutidas (e.g. Won *et al.*, 2001; Collins, 2009). Composta por animais que possuem apenas o estado bentônico, como por exemplo as anêmonas-do-mar, leques-do-mar e corais, podem ser encontrados na forma de colônias ou pólipos solitários, contendo mais de 6000 espécies descritas (Daly *et al.*, 2007). Possuem a capacidade de criar estruturas biogênicas enormes que suportam ecossistemas recifais inteiros, tanto em regiões rasas como em regiões mais profundas (McFadden *et al.* 2021).

A classe Myxozoa é formada por animais endoparasitas que possuem um ciclo de vida complexo e diverso, apresentando aproximadamente 2.600 espécies, majoritariamente descritas a partir de infecções de peixes (Okamura *et al.*, 2018). Apesar de serem parasitas, possuem uma grande similaridade em seus nematocistos, que retêm muitos caracteres morfológicos e moleculares comuns aos dos cnidários. Esse fato faz com que estejam incluídos no filo. Enquanto cnidários de vida livre utilizam este armamento celular para defesa, predação e adesão, os myxozoários o utilizam para se ancorar aos seus hospedeiros como primeiro passo na infecção (Americus *et al.*, 2020).

O subfilo Medusozoa é um grupo composto por quatro classes: Hydrozoa, Cubozoa, Staurozoa e o grupo foco desta dissertação, a classe Scyphozoa, apresentada com mais detalhe no próximo tópico deste capítulo. A produção de medusas dentro desse subfilo pode ser considerada uma característica sinapomórfica do grupo (apesar de alguma controvérsia na literatura), geralmente sendo produzidas a partir da reprodução assexuada de pólipos bentônicos (Gibbons *et al.* 2010), como observado na Figura 1.



**Figura 1.** Ciclo de vida de três classes do subfilo Medusozoa (Laffoley *et al.*, 2016).

A classe Hydrozoa possui ~3700 espécies descritas, e sua maioria é marinha, mas algumas espécies são de água continental, como as hidras. Podem possuir em seu ciclo de vida tanto a forma polipóide como a forma medusóide, variando de acordo com a espécie, e seus pólipos são em grande maioria coloniais (Barnes, 1996). Suas medusas são pequenas, variando de 0,5 a 6 centímetros de diâmetro, e possuem um véu, projeção da umbrela que pode ser considerada como sinapomorfia do grupo. São encontrados em todos os ambientes e possuem um vasto número de estratégias de reprodução em seu ciclo de vida (Bouillon *et al.*, 2006).

A classe Cubozoa possui medusas com características específicas, que não são encontradas nas outras classes de medusóides, como a metamorfose completa de pólipo para medusa, exumbrela em forma cúbica e ropálios com estruturas complexas, comparados muitas vezes a olhos (Werner, 1973), seus pólipos são pequenos, solitários, e não possuem exoesqueleto, produzindo medusas jovens a partir do processo de metamorfose (para alguns autores considerada uma estrobilização monodisco). O grupo é dividido em 2 ordens, Carybdeida com 5 famílias e Chirodripida com 3 famílias (Morandini & Jarms, 2019). Atualmente são encontradas ao redor do mundo apenas 48 espécies descritas, com distribuição geográfica em zonas neríticas, ou seja, em plataformas continentais, e em zonas subtropicais e tropicais (Barnes, 1996).

A classe Staurozoa é um grupo que possui 49 espécies descritas, organizadas em 11 gêneros, 6 famílias e 2 subordens, com uma distribuição em águas rasas, nas regiões intertidais e subtidais, mas há descrições de espécies a mais de 3000 metros de profundidade, como é o caso de espécies do gênero *Lucernaria* (Miranda *et al.* 2018). Apesar de as espécies da classe terem um ciclo de vida metagenético, a diferença entre o estágio polipóide e medusóide é muito sutil, quando comparada com as outras classes dentro do grupo (Collins *et al.* 2006), já que o processo de metamorfose pólipo-medusa apenas pode ser observado na região apical do animal, resultando em uma estauromedusa fixa no substrato por um pedúnculo (Miranda *et al.* 2018).

### 1. A Classe Scyphozoa (Cnidaria)

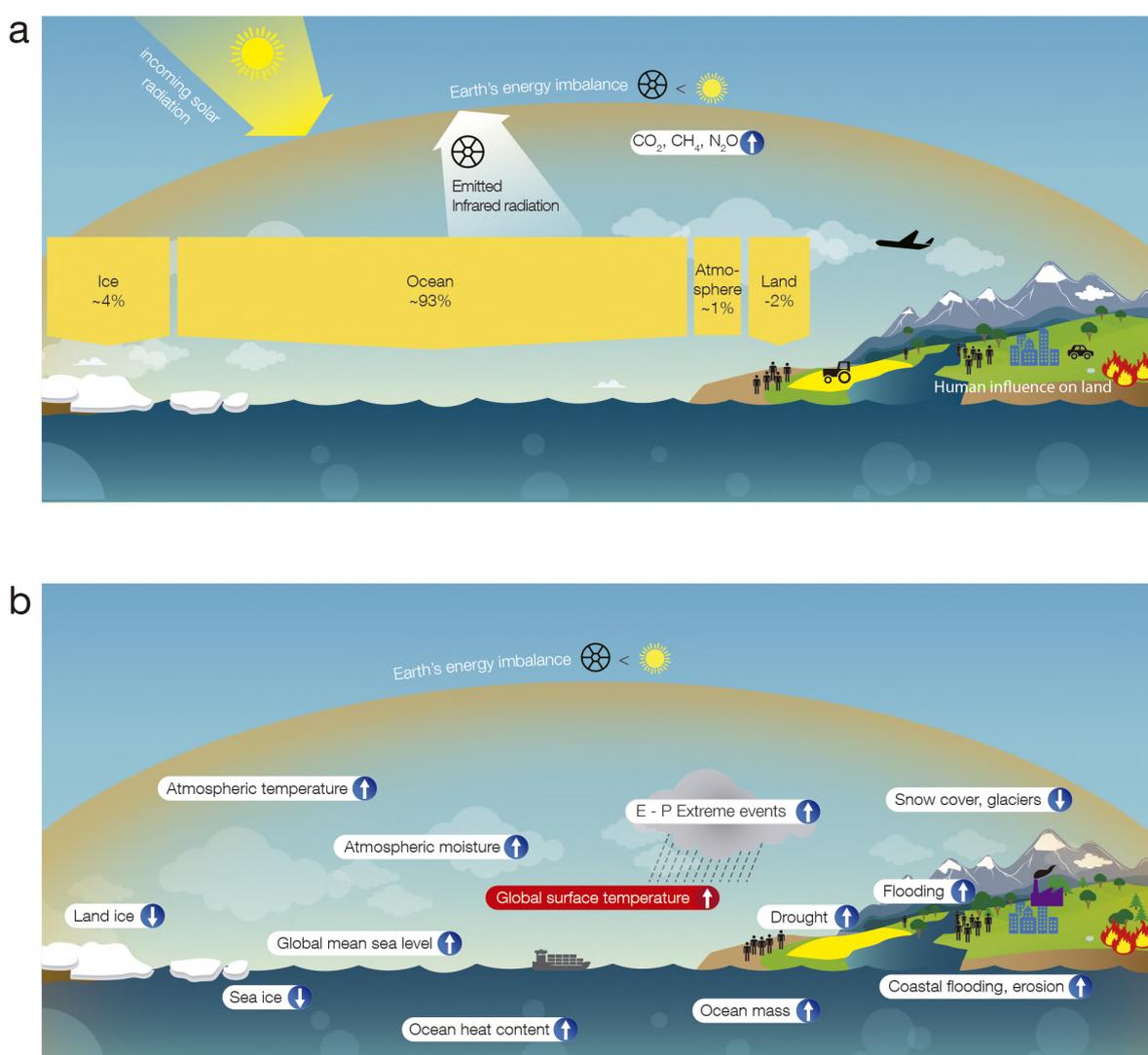
A classe Scyphozoa Goette, 1887, que está dentro do subfilo Medusozoa (Morandini *et al.*, 2016), é conhecida, em geral, por medusas de grande porte (Cornelius, 1997), que possuem caracteristicamente a margem do sino com reentrâncias e projeções (lóbulo) e são produzidas assexuadamente por estrobilização (Russell, 1970). A diversidade do grupo é estimada em mais de 260 espécies (Daly *et al.*, 2007; Jarms & Morandini, 2019), e menos de 25% das espécies de cifozoários tem seu ciclo de vida conhecido (Jarms, 2010). Caracteristicamente no ciclo de vida metagenético, a fase pelágica (medusa) se reproduz sexualmente e a fase sésil e bentônica (pólipo) se reproduz assexuadamente. No caso dos cifozoários, o ciclo começa com a fase sésil e assexuada de pólipo, que é responsável pela produção de éfiras (medusas jovens), e seu crescimento até medusas sexualmente maduras, liberando assim os gametas na água. Após a fecundação dos gametas, têm-se as larvas plânulas, que após seu assentamento se transformam em pólipos (Jarms, 2010).

A reprodução assexuada pode acontecer de diversas formas nos pólipos de cifozoários, como descrito por Adler & Jarms (2009). Existem diversos tipos de brotamento lateral, como o da parede do pólipo próxima à junção do cálice com o pedúnculo ou dos estolões, por exemplo. Pólipos também podem se desenvolver a partir de pequenos pedaços de tecidos perdidos, ou de cistos deixados pela base do pólipo, os podocistos. Planulóides podem se originar da coluna, das pontas ou de pedaços dos tentáculos dos pólipos. Outra maneira mais incomum de liberação de propágulos é a regeneração de pedaços de tecidos liberados da cavidade gástrica de um pólipo evertido. Pólipos podem originar outros indivíduos sofrendo fissão longitudinal, ou podem estrobilizar para produzir as éfiras, dando continuidade ao ciclo de vida metagenético (Adler & Jarms, 2009).

Essa capacidade variada de produção assexuada dos pólipos está relacionada com as explosões populacionais de medusas (*blooms*, em inglês). No entanto, ainda há muita discussão na literatura sobre os reais processos que levam à ocorrência desse fenômeno (Richardson *et al.*, 2009; Condon *et al.*, 2012), apesar dos grandes impactos sobre atividades humanas, que podem ter ligação com a maior ocorrência dos *blooms* (Purcell *et al.*, 2007; Uye, 2008).

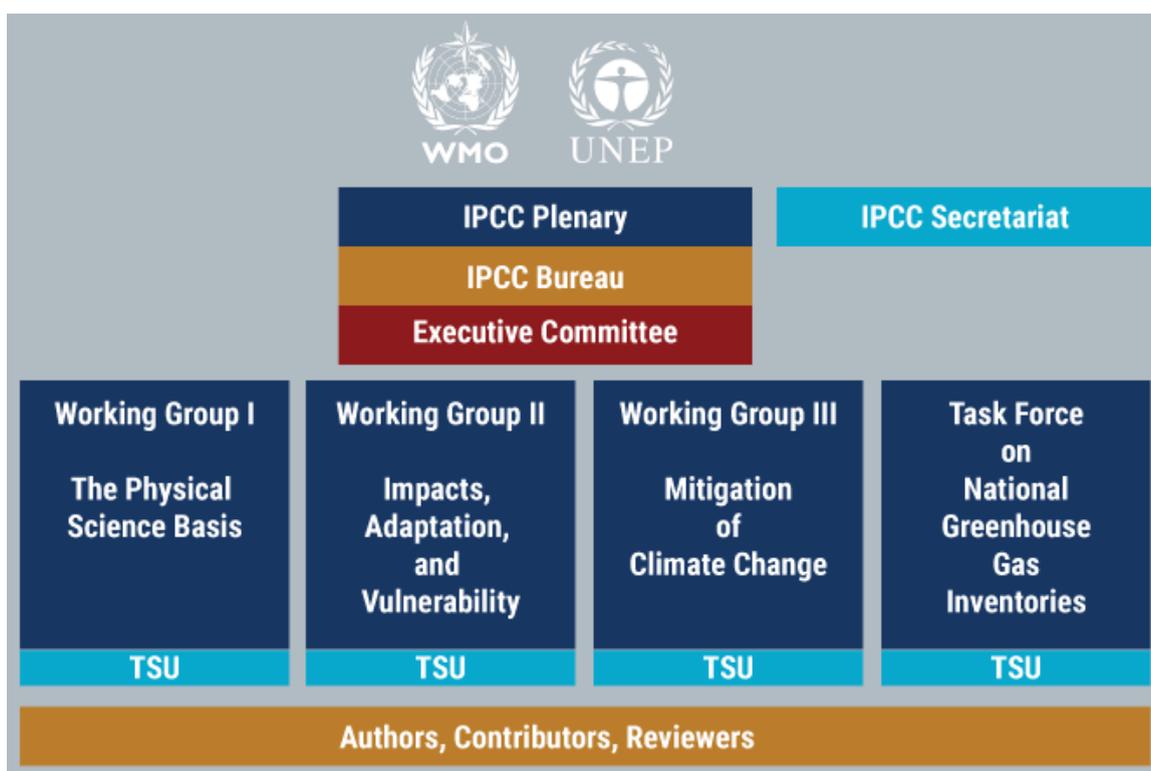
## 2. Mudanças climáticas

Durante toda a história do planeta Terra, houveram momentos de grandes variações climáticas, seja mudanças para temperaturas globais mais baixas como para mais altas. A atmosfera terrestre é composta por diversos gases em concentrações distintas, fazendo com que haja uma proteção da biosfera contra os raios solares que incidem no planeta. Dentre os gases atmosféricos, existem gases que contribuem para o efeito estufa (GEEs), que é um fenômeno natural, mas que foi intensificado pela atividade humana ao longo dos anos. Conforme a concentração desses gases aumenta na atmosfera, raios solares não são emitidos, ficando presos entre a atmosfera e a biosfera. Assim, há um aumento da temperatura da superfície do planeta, como podemos observar na Figura 2 (Laffoley *et al.*, 2016).



**Figura 2.** Representações esquemáticas do fluxo e armazenamento de energia no sistema climático da Terra. **Painel a)** Proporções do quanto de energia que é absorvida pelas diferentes regiões do planeta, com o oceano sendo o ambiente que mais absorve calor (aproximadamente 93%). **Painel b)** As consequências do desequilíbrio da energia global e do aquecimento global causado por atividades humanas e suas consequências. Redesenhado e modificado após von Schuckmann *et al.* (2016).

Em 1985 o IPCC (*Intergovernmental Panel on Climate Change*), uma iniciativa do Governo de Malta, foi apresentado no programa de meio ambiente das Nações Unidas (*United Nations Environment Programme*). Esse painel foi formalmente criado em 1988, com o objetivo de preparar uma revisão e recomendações que fossem compreensíveis a respeito da ciência das mudanças climáticas, do seu impacto social e econômico, e potenciais estratégias de resposta e elementos para a inclusão de uma futura convenção internacional quanto ao clima (IPCC, 2021). Desde 1988, foram realizados 6 relatórios e diversos relatórios especiais e complementares, de acordo com as necessidades e exigências de países em reuniões das Nações Unidas. O IPCC como um todo é composto por uma plenária (IPCC *plenary*) e seu secretariado (IPCC *secretariat*), escritório (IPCC *bureau*), comissão executiva (*executive committee*), três grupos de trabalho (*working groups*), uma força tarefa nos inventários de gases estufa (*task force on National greenhouses gas inventories*), e por fim autores, colaboradores e revisores (*authors, contributors, reviewers*), sendo 80 cientistas como autores e colaboradores, e 9 revisores para o último relatório, como visto na Figura 3.



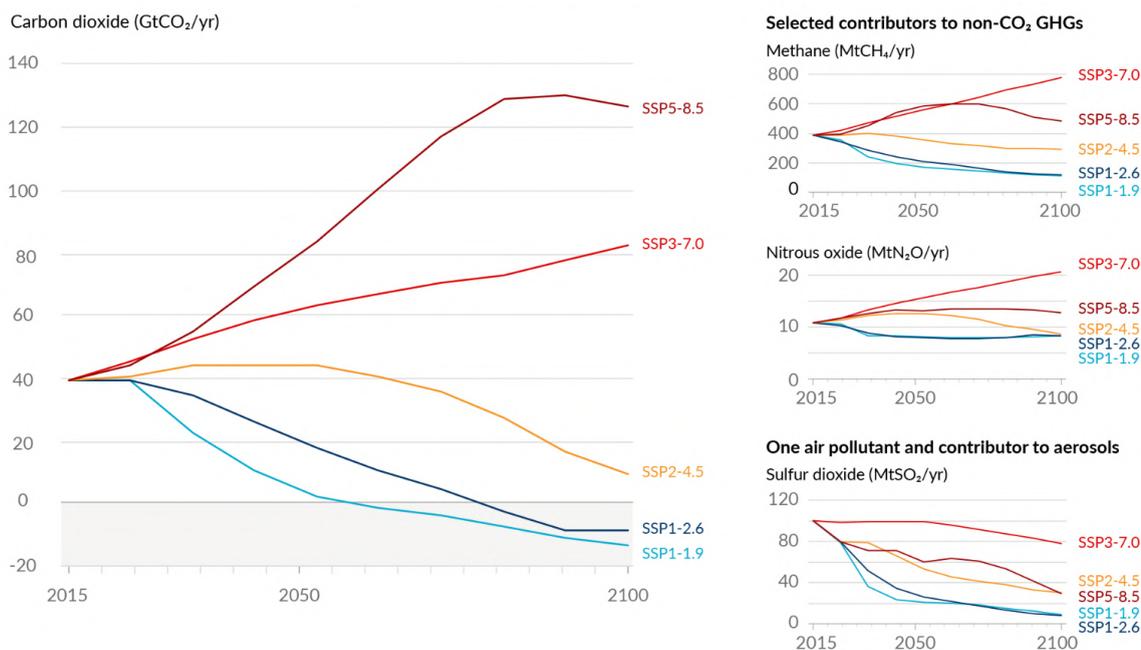
**Figura 3.** Estrutura do *Intergovernmental Panel on Climate Change* (IPCC). Retirado de: <https://www.ipcc.ch/about/structure/>

O painel monitora e explora nos relatórios, dentre outros fatores, a temperatura média global, terrestre e oceânica desde a década de 1750, e analisa diferentes cenários que podem vir a ocorrer, dependendo das políticas públicas dos países nos próximos anos (IPCC, 2021). O último relatório do IPCC foi publicado em 2021, com modelos que preveem aumentos de temperatura global, aumento do nível do mar, efeitos e magnitude de precipitações e secas, e outros pontos importantes que podem ser influenciados pelas mudanças climáticas, com previsões para 2100 e 2300 em alguns casos.

Foram produzidos 5 cenários diferentes, com modelos incluindo a concentração da emissão de CO<sub>2</sub>, metano, óxido nitroso, dióxido de enxofre na atmosfera, e a contribuição desses gases para diferentes consequências, como o aumento da temperatura da superfície global para cada cenário, como observado na Figura 4.

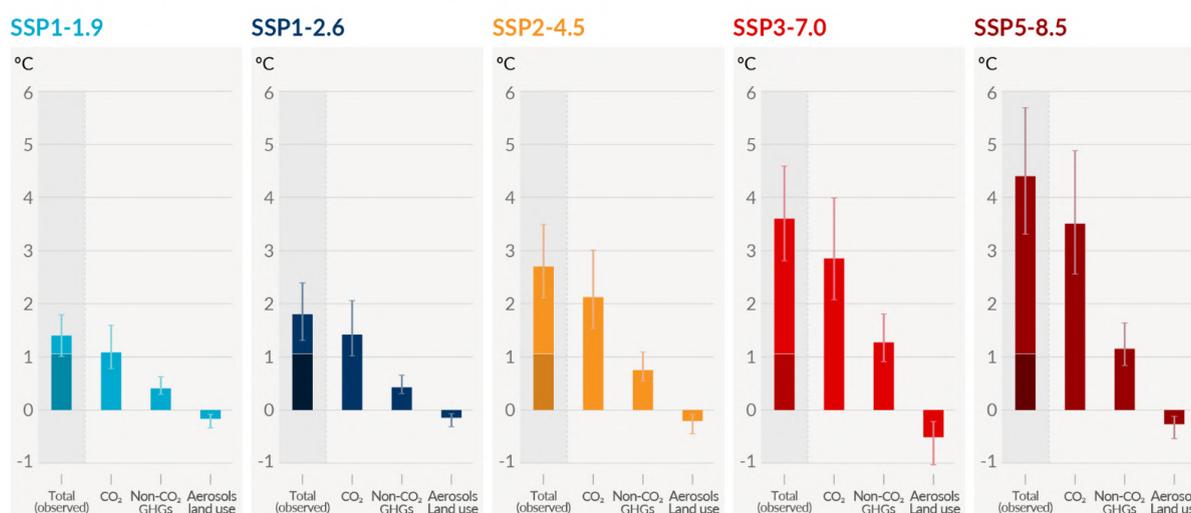
## Future emissions cause future additional warming, with total warming dominated by past and future CO<sub>2</sub> emissions

a) Future annual emissions of CO<sub>2</sub> (left) and of a subset of key non-CO<sub>2</sub> drivers (right), across five illustrative scenarios



b) Contribution to global surface temperature increase from different emissions, with a dominant role of CO<sub>2</sub> emissions

Change in global surface temperature in 2081-2100 relative to 1850-1900 (°C)



Total warming (observed warming to date in darker shade), warming from CO<sub>2</sub>, warming from non-CO<sub>2</sub> GHGs and cooling from changes in aerosols and land use

**Figura 4.** Futuras emissões antropogênicas dos principais gases responsáveis pelas mudanças climáticas e contribuições de aquecimento por grupos de gases para os cinco cenários modelados. Os cinco cenários são SSP1-1.9, SSP1-2.6, SSP2-4.5, SSP3-7.0 e SSP5-8.5. **Painel a)** Emissões antrópicas anuais (causadas pelo homem) durante o período de 2015 a 2100. São

mostradas as trajetórias de emissões de dióxido de carbono (CO<sub>2</sub>) de todos os setores (GtCO<sub>2</sub>/ano) (gráfico à esquerda) e para o subconjunto de três gases que não são CO<sub>2</sub> considerados nos cenários: metano (CH<sub>4</sub>, MtCH<sub>4</sub>/ano, gráfico superior direito), óxido nitroso (N<sub>2</sub>O, MtN<sub>2</sub>O/ano, gráfico do meio-direito) e dióxido de enxofre (SO<sub>2</sub>, MtSO<sub>2</sub>/ano, gráfico inferior direito, contribuindo para aerossóis antropogênicos no painel b). **Painel b)** As contribuições de aquecimento por grupos de fatores antropogênicos e por cenário são mostradas como mudança na temperatura da superfície global (°C) de 2081 a 2100 em relação à de 1850 a 1900, com indicação do aquecimento observado até o momento. Barras e linhas representam valores medianos e a faixa muito provável de aumento, respectivamente. Dentro de cada gráfico de barra do cenário, as barras representam o aquecimento global total (°C; barra total) e as contribuições de aquecimento (°C) de mudanças em CO<sub>2</sub> (barra de CO<sub>2</sub>), de gases de efeito estufa que não são CO<sub>2</sub> (compreendendo bem misturados gases de efeito estufa e ozônio) e resfriamento líquido de outros *drivers* antropogênicos (aerossóis e barra de uso da terra; aerossóis antropogênicos, mudanças na refletância devido ao uso da terra e mudanças de irrigação e rastros da aviação). A melhor estimativa para o aquecimento observado no intervalo de 2010 a 2019 em relação ao de 1850 a 1900 é indicada na coluna mais escura na barra total. Para as outras barras, a contribuição por grupos de *drivers* é calculada com um emulador de clima físico da temperatura da superfície global que se baseia em avaliações de sensibilidade climática e forçamento radiativo (IPCC, 2021).

O aumento da temperatura global de 2°C, considerado um aumento significativo para ter efeitos negativos sobre o planeta tanto para a fauna e flora como para a sociedade humana, é um marco de temperatura importante, quando analisamos os cenários de muito altas e altas emissões de GEEs (SSP5-8.5 e SSP3-7.0, respectivamente). Nesses cenários mais extremos de emissões de gases, esse marco seria excedido durante o século 21, resultando em um colapso climático do planeta. Quando analisamos um cenário intermediário (SSP2-4.5), esse marco provavelmente seria excedido, e sob os cenários de emissões de GEEs baixas e muito baixas (SSP1-1.9 e SSP1-2.6, respectivamente), o aumento de 2°C seria improvável e extremamente improvável de ser excedido, de acordo com a Tabela 1 (IPCC, 2021).

**Tabela 1.** Mudanças na temperatura da superfície global que são avaliadas com base em várias linhas de evidência, para períodos de 20 anos selecionados e os cinco cenários de emissões ilustrativos considerados.

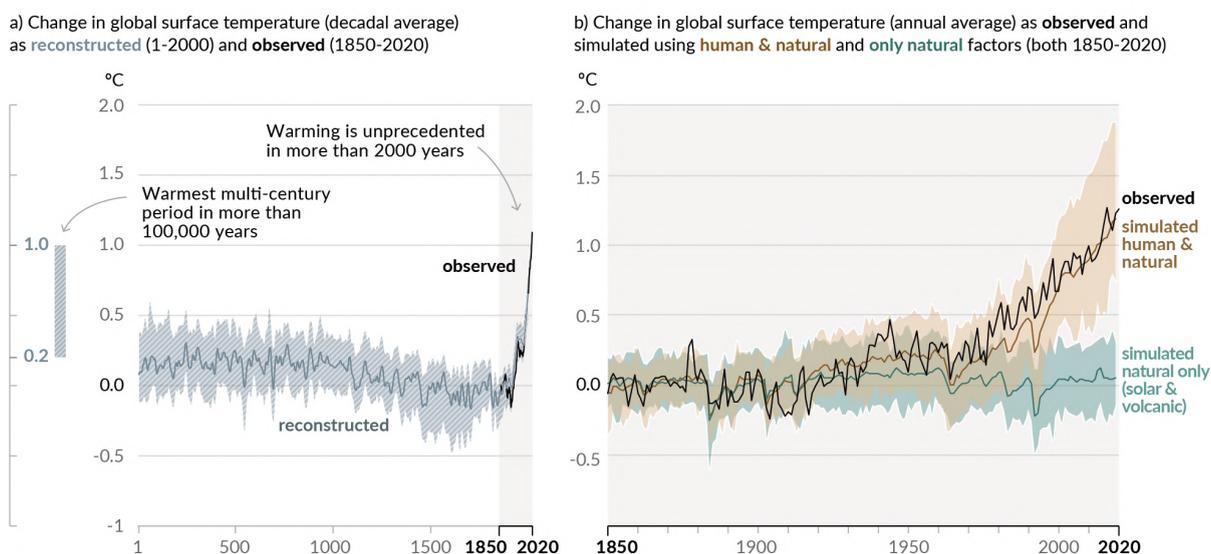
Scenario	Near term, 2021–2040		Mid-term, 2041–2060		Long term, 2081–2100	
	Best estimate (°C)	Very likely range (°C)	Best estimate (°C)	Very likely range (°C)	Best estimate (°C)	Very likely range (°C)
SSP1-1.9	1.5	1.2 to 1.7	1.6	1.2 to 2.0	1.4	1.0 to 1.8
SSP1-2.6	1.5	1.2 to 1.8	1.7	1.3 to 2.2	1.8	1.3 to 2.4
SSP2-4.5	1.5	1.2 to 1.8	2.0	1.6 to 2.5	2.7	2.1 to 3.5
SSP3-7.0	1.5	1.2 to 1.8	2.1	1.7 to 2.6	3.6	2.8 to 4.6
SSP5-8.5	1.6	1.3 to 1.9	2.4	1.9 to 3.0	4.4	3.3 to 5.7

De acordo com as informações descritas anteriormente, os aumentos observados nas concentrações de gases de efeito estufa (GEEs) desde a década de 1750 são causados por atividades humanas (IPCC, 2021). Desde 2011, foi analisado no quinto relatório do IPCC, publicado em 2019, que as concentrações continuaram a aumentar na atmosfera, atingindo médias anuais de 410 ppm para o dióxido de carbono (CO<sub>2</sub>), 1866 ppb para o gás metano (CH<sub>4</sub>) e 332 ppb para óxido nitroso (N<sub>2</sub>O). Isso significa que é necessária uma atenção especial para a emissão desses gases, e que as políticas públicas internacionais sejam voltadas para um controle dessas emissões, para que sejam evitadas as consequências descritas a seguir.

Uma das consequências da alta concentração de GEEs a longo prazo é o aumento da temperatura da superfície do planeta, que será discutida adiante. Existe uma faixa provável de aumento de temperatura que é induzida pelo ser humano, calculada pelo IPCC nos períodos de 1850-1900 a 2010-2019 é de 0.8-1.3°C, com uma melhor estimativa de aumento de 1.07°C. É provável que os GEEs contribuíssem com um aquecimento de 1.0-2.0°C, e outros fatores humanos (principalmente aerossóis) contribuíssem com um resfriamento de 0-0.8°C. Quando comparados com os fatores humanos, os naturais mudaram a temperatura global da superfície em -0.1 a 0.1°C (IPCC, 2021), como podemos observar na Figura 5.

## Human influence has warmed the climate at a rate that is unprecedented in at least the last 2000 years

### Changes in global surface temperature relative to 1850-1900

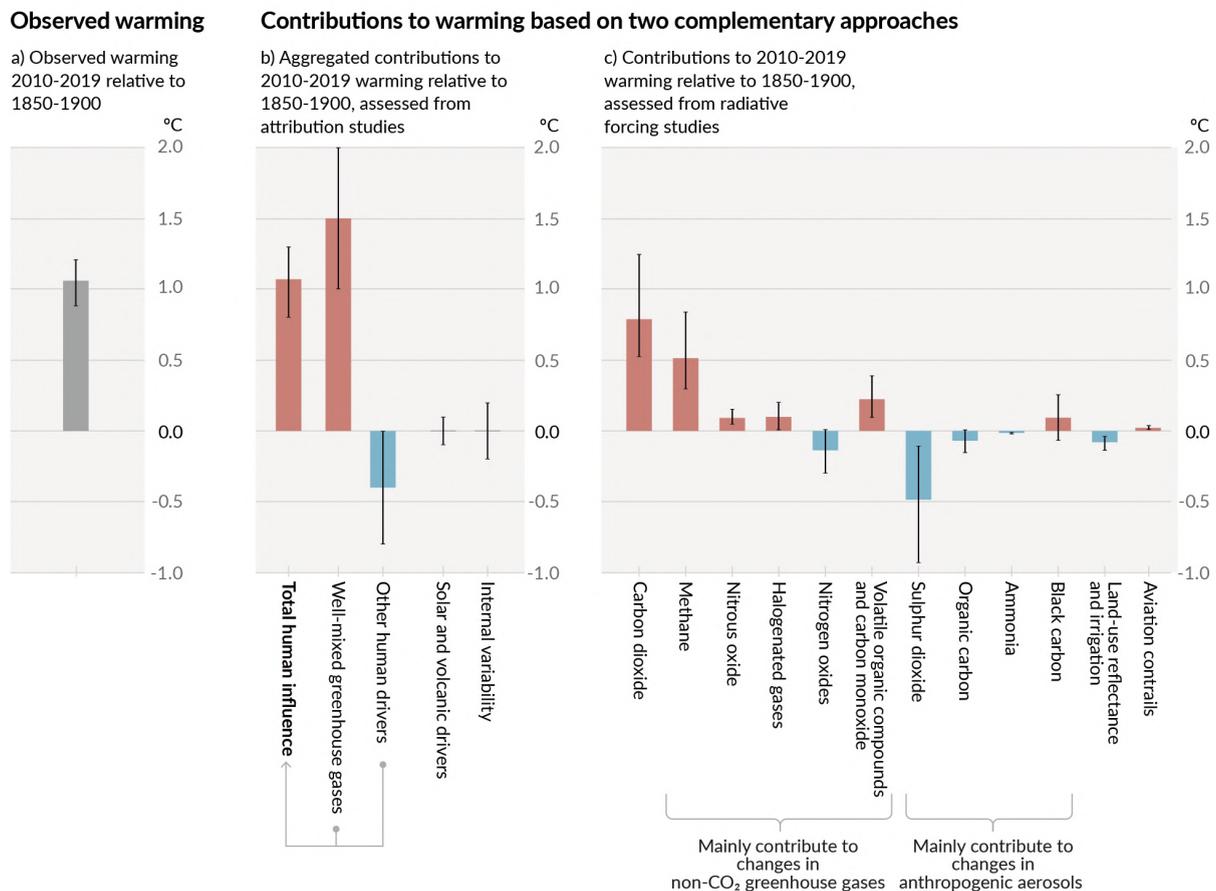


**Figura 5.** História da mudança da temperatura global recente. **Painel a)** Mudanças na temperatura global da superfície reconstruída a partir de arquivos paleoclimáticos (linha cinza sólida, 1 a 2000) e de observações diretas (linha preta sólida, de 1850 a 2020). A barra vertical à esquerda mostra a temperatura estimada durante o período mais quente de vários séculos nos últimos 100.000 anos. O sombreado cinza com linhas diagonais brancas mostra os intervalos muito prováveis para as reconstruções de temperatura. **Painel b)** Mudanças na temperatura global da superfície nos últimos 170 anos (linha preta), em comparação com simulações de modelo climático CMIP6 (*Coupled Model Intercomparison Project Phase 6* do *World Climate Research Programme*) da resposta da temperatura a fatores humanos somados dos naturais (marrom), e apenas para

fatores naturais (atividade solar e vulcânica, verde). As linhas de cores sólidas mostram a média do modelo múltiplo e as sombras coloridas mostram a faixa muito provável de simulações (IPCC, 2021).

Foi observado que o aumento da concentração dos GEEs fez com que cada uma das últimas quatro décadas fossem sucessivamente mais quentes do que qualquer década que as precederam desde 1850, gerando diferentes consequências globais desde esse período. De acordo com o sexto relatório do IPCC (2021), a temperatura da superfície global nas primeiras duas décadas do século 21 (2001 a 2020) foram 1.09°C (0.95-1.20°C) mais altas do que de 1850 a 1900. Além do aquecimento descrito anteriormente, desde o quinto relatório do IPCC em 2019, houve um aquecimento adicional observado no planeta de 2003 a 2012, de 0.19°C (0.16-0.22°C), como observado na Figura 6.

### Observed warming is driven by emissions from human activities, with greenhouse gas warming partly masked by aerosol cooling

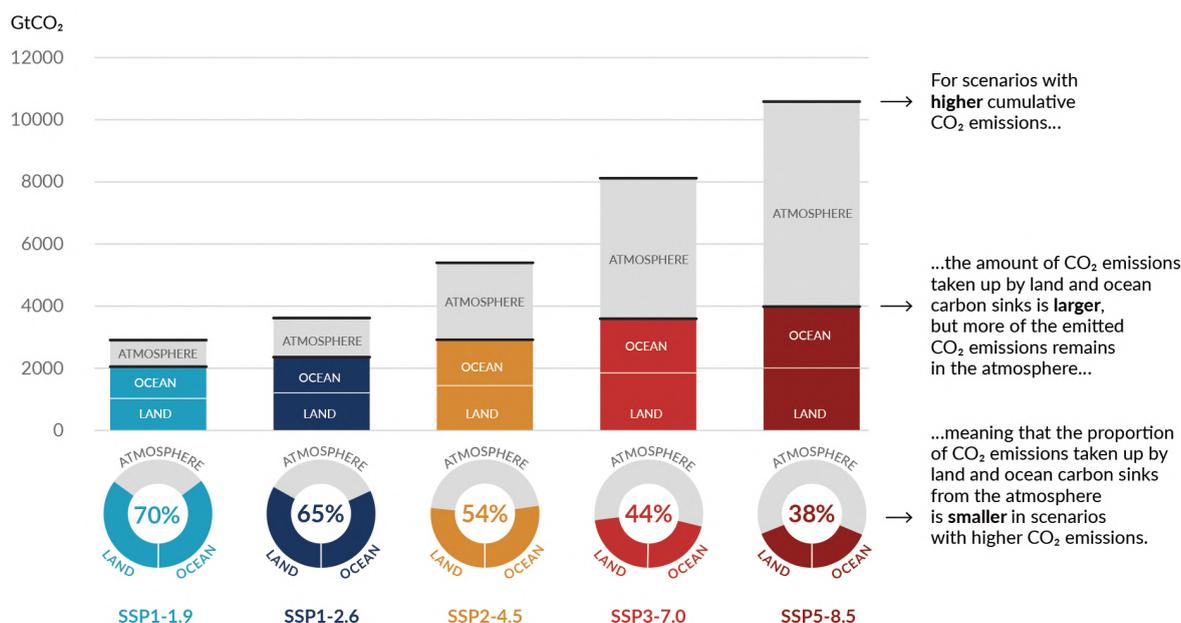


**Figura 6.** Contribuições de diferentes fatores para o aquecimento observado de 2010 a 2019 em relação ao período de 1850 a 1900. **Painel a)** Aquecimento global observado (aumento na temperatura da superfície global). **Painel b)** O painel mostra a mudança de temperatura atribuída à influência humana total, mudanças nas concentrações de gases de efeito estufa (GEEs), outros fatores humanos devido a aerossóis, ozônio e mudança no uso da terra (reflectância do uso da terra), fatores solares e vulcânicos e variabilidade climática interna. **Painel c)** O painel mostra mudanças de temperatura de componentes individuais da influência humana, incluindo emissões de gases de efeito estufa, aerossóis e seus precursores; mudanças no uso da terra (reflectância do uso da terra e irrigação); e rastros de aviação. As estimativas levam em consideração as emissões diretas para a atmosfera e seus efeitos, se houver, em outros fatores climáticos. Para aerossóis, os efeitos diretos (por meio de radiação) e indiretos (por meio de interações com nuvens) são considerados (IPCC, 2021).

Existem diferentes maneiras de diminuir as concentrações de GEEs como o CO<sub>2</sub> da atmosfera. Uma delas é o consumo de carbono por diferentes organismos, que utilizam o carbono para seu metabolismo energético. Em cenários com emissões crescentes de CO<sub>2</sub>, os consumidores de carbono dos oceanos e dos continentes são previstos para serem menos eficazes em desacelerar o acúmulo de CO<sub>2</sub> na atmosfera (IPCC, 2021). Isso significa que, pelo fato das emissões de CO<sub>2</sub> serem cumulativas ao decorrer do tempo, a proporção das emissões absorvidas pelos consumidores por m<sup>3</sup> de terreno e oceano diminui com esse aumento. Apesar dos consumidores naturais de carbono dos continentes e dos oceanos serem previstos para consumir, em termos absolutos, uma quantidade progressivamente maior de CO<sub>2</sub>, por conta da proporção absorvida em cenários de emissões mais altas em comparação com as mais baixas, eles se tornam menos eficazes (Figura 7).

## The proportion of CO<sub>2</sub> emissions taken up by land and ocean carbon sinks is smaller in scenarios with higher cumulative CO<sub>2</sub> emissions

Total cumulative CO<sub>2</sub> emissions **taken up by land and oceans** (colours) and remaining in the atmosphere (grey) under the five illustrative scenarios from 1850 to 2100



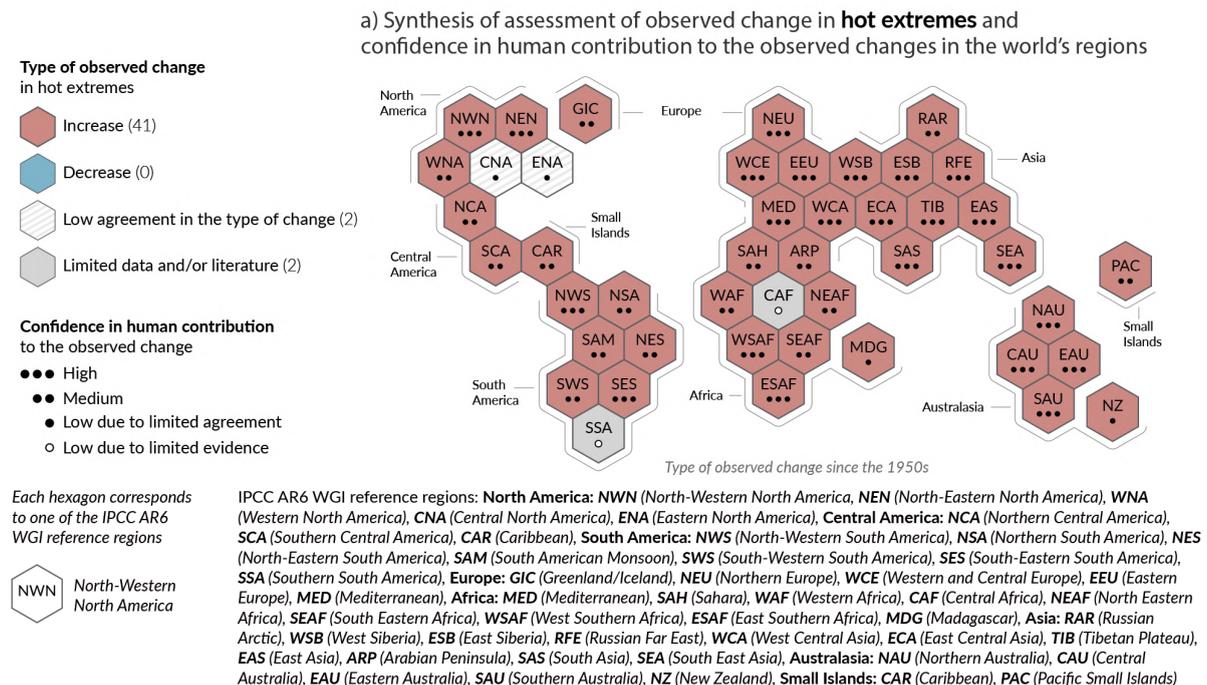
**Figura 7.** Emissões antrópicas cumulativas de CO<sub>2</sub> absorvidas por consumidores terrestres e oceânicos com previsões até 2100 nos cinco cenários (SSP1-1.9, SSP1-2.6, SSP2-4.5, SSP3-7.0 e SSP5-8.5). As simulações são feitas de 1850 a 2100 por modelos climáticos CMIP6 baseadas na concentração de CO<sub>2</sub>. Durante o período histórico (1850-2019), os consumidores de carbono terrestres e oceânicos observados absorveram 1430 GtCO<sub>2</sub> (59% das emissões). O gráfico de barras ilustra a quantidade projetada de emissões antropogênicas cumulativas de CO<sub>2</sub> (GtCO<sub>2</sub>) entre 1850 e 2100 na atmosfera (cinza) e absorvidas pelos continentes e oceanos (parte colorida) no ano de 2100. O gráfico de *donut* ilustra a proporção das emissões antropogênicas cumulativas de CO<sub>2</sub> absorvidas pelos consumidores e remanescentes na atmosfera no ano 2100. Os valores em porcentagem indicam a proporção das emissões antropogênicas cumulativas de CO<sub>2</sub> absorvidas pelos consumidores no ano 2100. As emissões antropogênicas gerais de carbono são calculadas adicionando as emissões globais líquidas do uso da terra do banco de dados do cenário CMIP6 às outras emissões setoriais calculadas a partir de modelos climáticos com concentrações de CO<sub>2</sub> prescritas. A absorção de CO<sub>2</sub> desde 1850 é calculada a partir da produtividade líquida do bioma em terra, corrigida para as perdas de CO<sub>2</sub> devido à mudança no uso da terra, adicionando as emissões da mudança no uso da terra e o fluxo líquido de CO<sub>2</sub> nos oceanos (IPCC, 2021).

### a. Continentes e suas temperaturas

De acordo com o IPCC, a temperatura média da superfície global aumentou mais rapidamente desde 1970 do que em qualquer outro período de 50 anos, nos últimos 2000 anos (IPCC, 2021). Pelo fato de não haver um efeito tampão em ambientes terrestres como há nos oceanos, devido às suas propriedades físicas e químicas, os aumentos de temperaturas da superfície são maiores nos continentes (1.59°C [1.34-1.83°C]), em relação ao aumento nos oceanos (0.88°C [0.68-1.01°C]), de acordo com o IPCC.

Pelo fato dos efeitos dos aumentos de temperatura serem maiores em regiões terrestres, os eventos extremos de calor (*heatwaves*) tornaram-se mais frequentes e mais intensos na maioria dessas regiões desde 1950 (Figura 8), enquanto extremos de frio (incluindo ondas de frio - *cold waves*) tornaram-se menos frequentes e menos severos, com uma alta confiança nos modelos de que o ser humano é o principal fator de indução dessas mudanças (IPCC, 2021).

## Climate change is already affecting every inhabited region across the globe with human influence contributing to many observed changes in weather and climate extremes



**Figura 8.** Síntese das mudanças regionais observadas em relação a eventos extremos. As regiões habitadas do IPCC AR6 WGI são exibidas como hexágonos com tamanho idêntico em sua localização geográfica aproximada. Todas as avaliações são feitas para cada região e para a década de 1950 até o presente. As cores em cada painel representam os quatro resultados da avaliação das mudanças observadas. Hexágonos listrados de branco e cinza claro são usados onde há baixa concordância no tipo de mudança para a região como um todo, e hexágonos cinza são usados quando há dados limitados e/ou literatura que impede uma avaliação da região como um todo. O nível de confiança para a influência humana nessas mudanças observadas é baseado na avaliação de detecção de tendência e atribuição e literatura de atribuição de evento, e é indicado pelo número de pontos: três pontos para alta confiança, dois pontos para confiança média e um ponto para baixa confiança (preenchido: concordância limitada; vazio: evidência limitada). **Painel a)** Evidência extraída de mudanças nas métricas com

base nas temperaturas máximas diárias; estudos regionais usando outros índices (duração da onda de calor, frequência e intensidade) são usados adicionalmente (IPCC, 2021).

## **b. Oceanos e suas temperaturas**

O oceano afeta o clima pois possui uma alta capacidade de absorção de calor em relação aos continentes e de transportar calor de um local para outro por meio de correntes oceânicas. Por esses motivos, as flutuações de temperatura diárias, sazonais e interanuais são mais moderadas quando comparamos com ambientes terrestres, que não possuem essas características (Clark *et al.*, 2002).

Quando observamos o padrão da estrutura termohalina das águas oceânicas, podemos afirmar que em profundidades maiores, há uma menor variação de temperatura e de outros fatores, como concentração de CO<sub>2</sub>, por exemplo. Apesar disso, dados recentes mostram que o oceano profundo está aquecendo, e que há uma previsão de que essas regiões continuem a aquecer por anos, como discutido mais à frente.

Assim, podemos afirmar que a parte superior do oceano global, de 0 a 700 m de profundidade aqueceu desde os anos 1970, sendo extremamente provável que a influência humana seja o principal impulsionador desse aumento, e que esse aquecimento, principalmente no último século é mais rápido do que o aquecimento que ocorreu no final da última transição deglacial (aproximadamente há 11.000 anos) (IPCC, 2021).

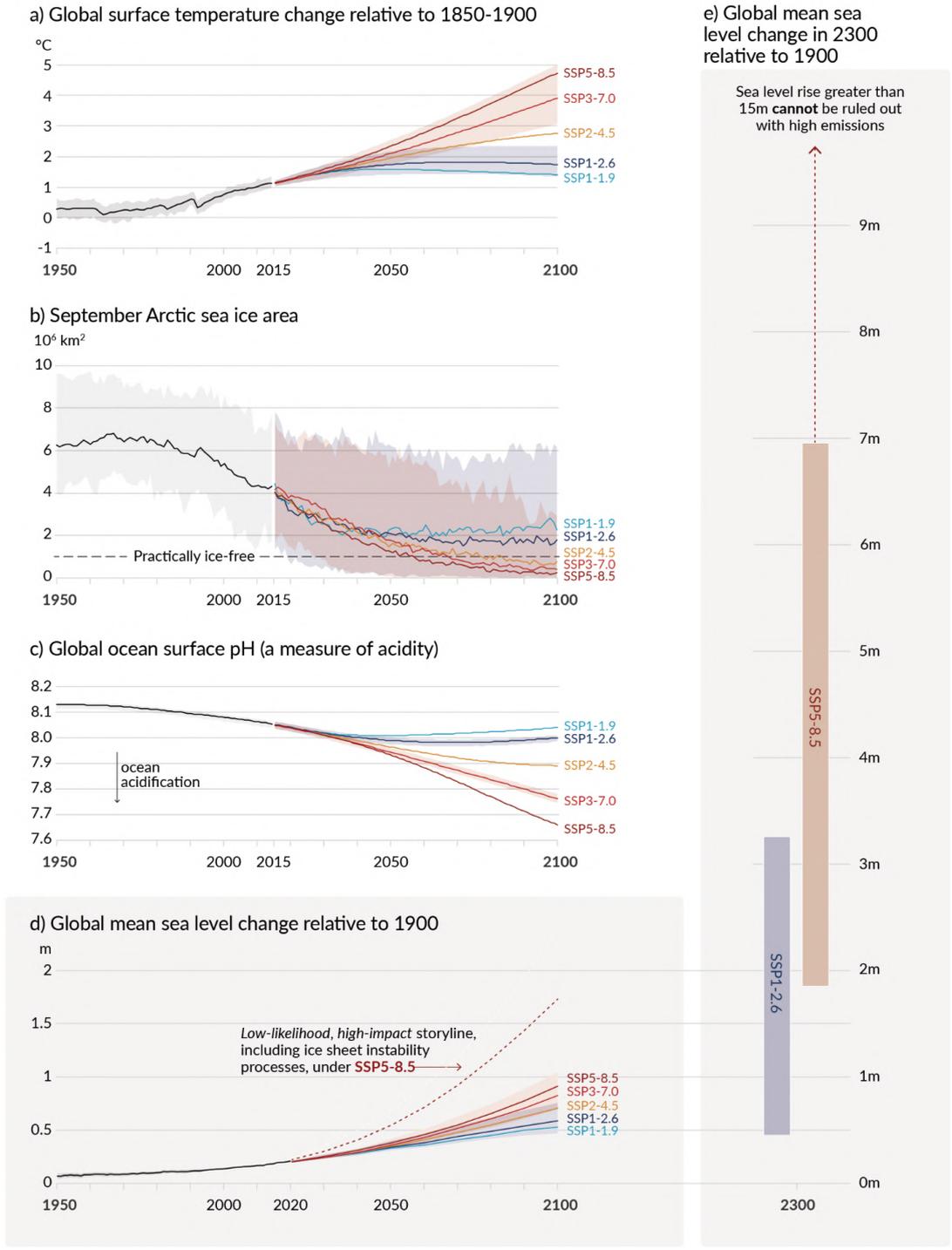
Além do aumento da temperatura dos oceanos, os níveis de oxigênio, a acidificação e o nível dos oceanos também são consequências das mudanças climáticas, e podemos afirmar que as emissões de CO<sub>2</sub> causadas pelo homem são o principal fator da atual acidificação oceânica global, quando observamos a superfície do oceano aberto. De acordo com os modelos realizados do IPCC, há uma alta confiança de que os níveis de oxigênio caíram em muitas regiões da superfície oceânica desde meados do século 20, e uma confiança média de que a influência humana contribuiu para essa queda.

Alguns extremos de calor recentes observados na última década teriam sido extremamente improváveis de ocorrer sem a influência humana no sistema climático. As ondas de calor marinhas (*marine heatwaves*) dobraram de frequência desde a década de 1980, e a influência humana muito provavelmente contribuiu para a maioria delas desde pelo menos 2006 (IPCC, 2021).

Em relação às previsões do IPCC, as emissões de GEEs desde 1750 comprometeram o oceano como um todo, influenciando o aquecimento futuro. Durante o resto do século 21, o aquecimento oceânico provável varia de 2-4 (SSP1-2.6) a 4-8 vezes (SSP5-8.5) a mudança que ocorreu no período de 1971 a 2018. A estratificação dos oceanos temperados, a acidificação e a desoxigenação dos oceanos continuarão a aumentar no século 21, e a magnitude das taxas de aumento dependerá de emissões futuras. As mudanças são irreversíveis nas escalas de tempo centenário e milenar em relação à temperatura global do oceano, acidificação dos oceanos profundos e desoxigenação (Figura 9).

Por fim, outra consequência das mudanças climáticas é o nível global médio dos oceanos, que aumentou mais rápido desde 1900 do que em qualquer século anterior, quando analisados os últimos 3.000 anos. Em relação ao período de 1995 a 2014, o aumento global médio do nível do mar até 2100 é de 0.28 a 0.55 m no cenário de emissões de GEEs muito baixas (SSP1-1.9), 0.32 a 0.62 m no cenário de baixas emissões de GEEs (SSP1-2.6), 0.44 a 0.76 m no cenário intermediário de emissões de GEEs (SSP2-4.5), e 0.63 a 1.01 m no cenário de emissões de GEEs muito altas (SSP5-8.5). Apesar de haver uma baixa confiança nos modelos do IPCC relacionados ao aumento médio global do nível do mar para 2100 e 2150 para o cenário de emissões muito altas de GEEs (SSP5-8.5), os valores de quase 2 m de aumento para 2100 e 5 m para 2150 não podem ser descartados, devido às incertezas nos processos de degelo que podem ocorrer futuramente (Figura 9).

# Human activities affect all the major climate system components, with some responding over decades and others over centuries



**Figura 9.** Indicadores de mudança climática global nos cinco cenários. As projeções para cada um dos cinco cenários são mostradas em cores. Os tons representam intervalos de incerteza. As curvas pretas representam as simulações históricas (painéis a, b, c) ou as observações (painel d). Os valores históricos são incluídos em todos os gráficos para fornecer contexto para as mudanças futuras projetadas. **Painel a)** Mudanças de temperatura global da superfície em °C em relação ao período de 1850 a 1900. Essas mudanças foram obtidas pela combinação de simulações do modelo CMIP6 com restrições observacionais baseadas no aquecimento simulado passado. Mudanças em relação ao período de 1850 a 1900 com base em períodos médios de 20 anos são calculadas adicionando 0.85°C (o aumento da temperatura da superfície global observada de 1850–1900 a 1995–2014) às mudanças simuladas em relação ao período de 1995 a 2014. Intervalos muito prováveis são

mostrados para SSP1-2.6 e SSP3-7.0. **Painel b)** Área de gelo marinho ártico em 106 km<sup>2</sup> com base em simulações do modelo CMIP6. Intervalos muito prováveis são mostrados para SSP1-2.6 e SSP3-7.0. O Ártico está projetado para ser praticamente sem gelo perto de meados do século em cenários de média e alta emissão de GEEs. **Painel c)** pH global da superfície dos oceanos com base em simulações do modelo CMIP6. Intervalos muito prováveis são mostrados para SSP1-2.6 e SSP3-7.0. **Painel d)** Mudança média global do nível do mar em metros em relação a 1900. As mudanças históricas são observadas, e as mudanças futuras são avaliadas de forma consistente com restrições observacionais com base na emulação de CMIP, manto de gelo e modelos de geleira. Intervalos prováveis são mostrados para SSP1-2.6 e SSP3-7.0. Mudanças em relação a 1900 são calculadas adicionando 0.158 m (aumento médio global do nível do mar observado de 1900 ao período de 1995 a 2014) às mudanças simuladas e observadas em relação ao período de 1995 a 2014. **Painel e)** Mudança média global do nível do mar em 2300 em metros em relação a 1900. Apenas SSP1-2.6 e SSP5-8.5 são projetados em 2300, pois as simulações que se estendem além de 2100 para os outros cenários são muito poucas para resultados robustos. Os **painéis b)** e **c)** são baseados em simulações únicas de cada modelo e, portanto, incluem um componente de variabilidade interna. Os **painéis a), d)** e **e)** são baseados em médias de longo prazo e, portanto, as contribuições da variabilidade interna são pequenas (IPCC, 2021).

Quando falamos em longo prazo, diversas consequências do aumento da temperatura global continuarão ocorrendo, pela estrutura de correntes marítimas presente nos oceanos, além do aquecimento contínuo do oceano profundo (IPCC, 2021). O nível do mar está comprometido a subir por séculos a milênios devido a esse aquecimento e derretimento das camadas de gelo, e permanecerá elevado por milhares de anos. As projeções de aumento do nível do mar médio global multi-milenar realizadas pelo IPCC são consistentes com os níveis reconstruídos durante os períodos de clima quente anteriores: provavelmente de 5 a 10 m mais alto do que hoje, cerca de 125.000 anos atrás, quando as temperaturas globais eram provavelmente 0,5°C a 1,5°C mais altas do que de 1850 a 1900; e muito provavelmente de 5 a 25 m mais alto, cerca de 3 milhões de anos atrás, quando as temperaturas globais eram 2,5°C a 4°C mais altas.

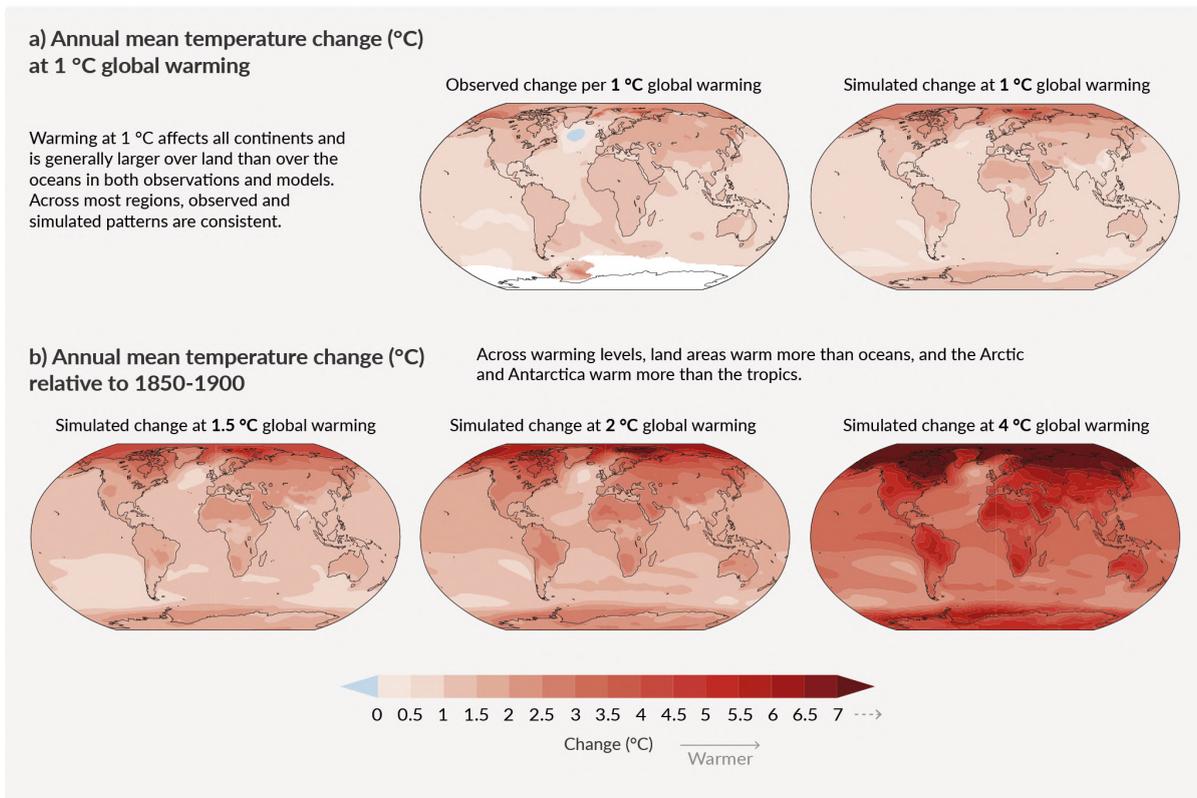
### c. Eventos extremos

Muitas mudanças no sistema climático tornam-se mais intensas e extremas quando há relação direta com o aumento da temperatura média do planeta. Elas incluem aumentos na frequência e intensidade de extremos de calor, tanto terrestres como marinhos, como descrito anteriormente, fortes precipitações e secas em algumas regiões e proporção de ciclones tropicais intensos, bem como reduções no gelo do mar Ártico, cobertura de neve e permafrost (IPCC, 2021).

Esses extremos climáticos e as consequentes mudanças climáticas têm ligação com atividades humanas. Evidências de mudanças extremas, como as *heatwaves* (ondas de calor), fortes precipitações, secas por períodos mais longos e ciclones tropicais tornaram-se mais frequentes e intensos desde o último relatório do IPCC, em 2019, e a influência humana aumentou as chances desses eventos ocorrerem desde a década de 1950.

De acordo com o IPCC, haverá uma ocorrência crescente de alguns eventos extremos sem precedentes no registro de observação com aumentos de temperatura adicionais, ou seja, acima do esperado pelos cenários modelados acima de 1,5°C de aumento. Pode-se observar na Figura 10 as mudanças nas médias de temperatura anual nos cenários de aquecimento de 1, 1.5, 2 e 4°C global:

## With every increment of global warming, changes get larger in regional mean temperature, precipitation and soil moisture



**Figura 10.** Mudanças na temperatura média anual da superfície, precipitação e umidade do solo. **Painel a)** Comparação da mudança de temperatura média anual de superfície observada e simulada. O mapa à esquerda mostra as mudanças observadas na temperatura média anual da superfície global no período de 1850–2020 por °C de aquecimento. Os dados de temperatura observados são de *Berkeley Earth*, o conjunto de dados com a maior cobertura e resolução horizontal mais alta. A regressão linear é aplicada a todos os anos para os quais os dados estão disponíveis. Branco indica áreas onde a cobertura de tempo foi de 100 anos ou menos e, portanto, muito curta para calcular uma regressão linear confiável. O mapa à direita mostra a simulação da mudança nas temperaturas médias anuais de múltiplos modelos para um aquecimento global de 1°C (mudança de temperatura média da superfície global em 20 anos em relação ao período de 1850 a 1900). Os triângulos em cada extremidade da barra de cores indicam valores fora dos limites, ou seja, valores acima ou abaixo dos limites fornecidos. **Painel b)** Mudança de temperatura média anual simulada (°C) (IPCC, 2021).

### 3. *Blooms* de águas-vivas

O zooplâncton gelatinoso, que é composto por diferentes grupos como medusas, sifonóforos, ctenóforos, radiolários, urocordados, moluscos, e diferentes vermes (Haddock, 2004), é conhecido por ter um ciclo de vida sazonal, aumentando suas populações no final da primavera e início do verão (Mills, 2001). Com um ciclo de vida metagenético (Jarms, 2010), cnidários tem sua população de medusas jovens aumentando normalmente nestas épocas do ano, o que indica uma periodicidade no ciclo de vida. Apesar disso, com uma maior atividade humana nos oceanos e suas consequências em relação às mudanças climáticas, os chamados *blooms* estão cada vez mais intensificados nas últimas décadas (Mills, 2001).

De acordo com Miranda *et al.* (2012), existem três categorias de *blooms* de medusas. O primeiro cenário é descrito quando há um rápido crescimento populacional de medusas onde o aumento de indivíduos ultrapasse os níveis normais, ou seja, o número de indivíduos que normalmente são encontrados em determinados períodos. Neste cenário, o evento é conhecido como *bloom* verdadeiro. Esta categoria de *bloom* ainda pode ser dividida em duas situações distintas: aquela quando o aumento populacional é sazonal e muitas vezes previsível, e aquela quando o aumento ocorre de maneira inesperada e imprevisível.

Miranda *et al.* (2012) também descrevem o evento quando uma população estável passa por uma redistribuição ou dispersão causada por um fator químico, físico ou comportamental, podendo ocorrer grandes agregações de indivíduos no local. Este cenário é chamado de *bloom* aparente, e por muitos cientistas não é considerado, de fato, um *bloom*. Por fim, existe uma terceira categoria de *blooms*, que consiste em ser considerado apenas se seu efeito for negativo para o homem, tanto em suas atividades econômicas quanto para sua saúde. Nesta categoria, *blooms* que ocorrem em ambientes sem ocorrência humana, mesmo que considerados *blooms* verdadeiros, não seriam considerados, por não resultarem em consequências negativas para a população humana.

Na maioria das vezes, populações de águas-vivas são conhecidas pelo seu efeito negativo e direto em diferentes setores da sociedade, como no turismo, causando possíveis acidentes em mergulhadores ao longo da costa; na pesca de rede de arrasto, pelo seu número elevado de indivíduos que acabam entupindo-as, além de prejudicar a venda de peixes, muitas vezes os danificando e entrando em suas brânquias; na aquicultura ao matar peixes que estão em tanques com acesso às águas costeiras; e até mesmo em usinas de energia, ao obstruir as telas de entrada de água de resfriamento (Purcell *et al.*, 2007). Além dos efeitos diretos na população humana, também há efeitos indiretos sobre a pesca, porque cnidários se alimentam de outros organismos do zooplâncton e também de pequenos peixes (ictioplâncton), sendo potenciais competidores de peixes que possuem os mesmos nichos ecológicos (Purcell *et al.*, 2007).

Os fatores ambientais que influenciam e resultam na ocorrência dos *blooms* de medusas são variados e estão complexamente interligados, apesar de serem independentes de ocorrerem uns dos outros (Laffoley *et al.*, 2016). Podemos citar a eutrofização dos mares com a presença humana mais intensa nas áreas costeiras, com seu crescimento não planejado e também o aumento da pesca em regiões oceânicas, alterando estoques pesqueiros e modificando a ecologia de comunidades marinhas; e as mudanças climáticas, discutidas anteriormente neste capítulo (Miranda *et al.*, 2012; Purcell *et al.*, 2007). Além dos pontos levantados, muitos cientistas acreditam que o aumento da pesca predatória (*overfishing*) e os aumentos de temperatura explicam uma grande parte do fenômeno dos *blooms* (Purcell *et al.*, 2007; Boero *et al.*, 2008; Richardson *et al.*, 2009; Duarte *et al.*, 2013).

Diferentes espécies de cnidários possuem diferentes tolerâncias de temperatura, sendo que tolerâncias mais brandas permitem que as populações permaneçam em locais que estão sofrendo com as mudanças de temperatura derivadas das mudanças climáticas, além de povoar novas localidades devido a transporte de plânulas e medusas por massas de água. Medusas que possuem uma alta taxa de resiliência em relação à temperatura, principalmente espécies de águas tropicais, mostram diferenças na capacidade de invasão de novas regiões (Laffoley *et al.*, 2016). Apesar disso, o aumento significativo de temperatura dos oceanos inevitavelmente causará a morte em massa de várias espécies bentônicas que não possuem tais características, como foi analisado no trabalho de Rivetti *et al.* (2014), para o Mar Mediterrâneo.

Espécies tropicais são geralmente estenotérmicas e não toleram desvios de suas faixas de temperatura ideais, não suportam temperaturas mais baixas e, portanto, estão restritas aos trópicos, mas também não toleram temperaturas muito altas, portanto quando falamos em mudanças climáticas, águas mais quentes facilitam a expansão de medusas que geralmente estão restritas a uma determinada faixa de temperatura em direção a latitudes mais altas, onde há águas com uma temperatura mais baixa do que nos trópicos, seguindo seu nicho térmico (Laffoley *et al.*, 2016).

Espécies adaptadas a latitudes elevadas também são afetadas negativamente pelos aumentos de temperatura, já que as medusas dessas espécies são sazonais, ou seja, com a estrobilização de seus pólipos ocorrendo no final da primavera e início do verão. Assim, o aumento das temperaturas faz com que o ciclo de vida dessas espécies não seja concretizado, ou acabe modificado, conforme documentado também para algumas medusas que são liberadas dos estróbilos nos meses mais frios do ano (Laffoley *et al.*, 2016; Lynam *et al.*, 2004).

Em várias regiões foram observadas populações crescentes de medusas (Figura 11) como resultado do aumento da temperatura da superfície de águas oceânicas, como visto anteriormente neste capítulo, como de condições hipóxicas mais persistentes, outra consequência de atividades humanas, como a eutrofização cultural, que pode aumentar devido ao aquecimento global (Laffoley *et al.*, 2016).



**Figura 11.** Bloom de medusas no Golfo do México. © Monty Graham, Dauphin Island Sea Lab (Laffoley *et al.*, 2016).

Além de ser um resultado da eutrofização, a hipóxia também pode ser reforçada pelos *blooms* de águas-vivas, criando um ciclo de *feedback* positivo em que grandes *blooms* podem morrer e se decompor, reduzindo ainda mais as concentrações de oxigênio dissolvido na água (Laffoley *et al.*, 2016; West *et al.*, 2009). No entanto, é importante observar que nem todas as medusas respondem à hipóxia da mesma maneira, como muitos hidróides que são sensíveis a baixas concentrações de oxigênio (Laffoley *et al.*, 2016).

Outro ponto considerado por Laffoley *et al.* (2016) foi a pesca excessiva de peixes, que pode favorecer o aumento das populações de águas-vivas diminuindo os estoques populacionais de peixes que são potenciais competidores e abrindo nichos tróficos para grandes medusas. As oportunidades de alimentação determinadas pela falta de competição provavelmente favorecem todas as espécies de medusas.

Os *blooms* de medusas vem ocorrendo há muito tempo, como explosões populacionais episódicas. Com a maior intensidade dos efeitos das mudanças climáticas favorecidas pelo ser humano, sua persistência e ocorrência são cada vez mais registradas, o que representa um sintoma de estresse climático ambiental que sugere uma mudança de cenário, de oceanos dominados por peixes para oceanos dominados por medusas, principalmente em latitudes intermediárias, onde há a maior frequência de aumento de temperatura das águas, e maior migração de medusas tropicais (Laffoley *et al.*, 2016).

Sabe-se que o aumento de temperatura da água está relacionado com um aumento na ingestão de presas e taxas de crescimento de medusas (Laffoley *et al.*, 2016), mas não há muitas informações sobre as taxas de alimentação e reprodução de pólipos, apesar dessa fase de vida ser essencial para a produção das medusas causadoras de *blooms*.

Por este fato, a presente dissertação tem como objetivo enfatizar a importância dos estudos de pólipos quando olhamos para os *blooms* e para as mudanças climáticas. No **capítulo 1** desta dissertação, haverá uma revisão bibliográfica sobre *blooms* e a relação de cnidários com as mudanças climáticas. No **capítulo 2**, serão abordados tipos de reprodução assexuada de pólipos de quatro espécies de cifozoários, relacionadas com mudanças de temperatura e de regime de alimentação.

#### 4. Referências

- Adler, L. & Jarms, G. (2009) **New insights into reproductive traits of scyphozoans: Special methods of propagation in *Sanderia Malayensis* GOETTE, 1886 (Pelagiidae, Semaestomeae) enable establishing a new classification of asexual reproduction in the class Scyphozoa.** *Marine Biology*, 156: 1411-1420. <https://doi.org/10.1007/s00227-009-1181-6>.
- Americus B., Lotan T., Bartholomew J. L., Atkinson S. D. (2020) **A comparison of the structure and function of nematocysts in free-living and parasitic cnidarians (Myxozoa).** *International Journal for Parasitology*, 50(10–11): 763-769. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2020.04.012>.
- Boero F, Bouillon J, Gravili C, Miglietta MP, Parsons TR, Piraino S. (2008). **Gelatinous plankton: irregularities rule the world (sometimes).** *Marine Ecology Progress Series*, 356: 299-310. <https://doi.org/10.3354/meps07368>.
- Bouillon, J.; Gravili, C.; Page's, F.; Gili, J.M. & Boero, F. (2006) **An introduction to Hydrozoa.** Publications Scientifique du Muséum, Paris, 591 p. (Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle; 194).
- Clark, P., Pisias, N., Stocker, T. & Weaver, A. J. (2002). **The role of the thermohaline circulation in abrupt climate change.** *Nature* 415, 863–869. <https://doi.org/10.1038/415863a>.
- Collins, A. G.; Schuchert, P.; Marques, A. C.; Jankowski, T.; Medina, M.; Schierwater, B. (2006) **Medusozoan phylogeny and character evolution clarified by large and small subunit rDNA data and an assessment of the utility of phylogenetic mixture models.** *Systematic Biology*, 55(1): 97–115. <https://doi.org/10.1080/10635150500433615>
- Collins, A.G. (2009) **Recent insights into cnidarian phylogeny.** *Smithsonian Contributions to the Marine Sciences* 38, 139-149.
- Condon, R. H., Graham, W. M., Duarte, C. M., Pitt, K. A., Lucas, C. H., Haddock, S. H. D., Sutherland, K.R., Robinson, K.L., Dawson, M.N., Decker, M.B., Mills, C.E., Purcell, J.E., Malej, A., Mianzan, H., Uye, S.-I., Gelcich, S. & Madin, L.P. (2012) **Questioning the rise of gelatinous zooplankton in the world's oceans.** *BioScience*, 62, 160-169.
- Cornelius, P.F.S. (1997) **Class Scyphozoa - jellyfish.** In: **Richmond, M.D. (Ed.) A guide to the seashores of eastern Africa and the western Indian Ocean islands.** SIDA/Department for Research Cooperation, SAREC 122-125.
- 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.

- Duarte C.M., Pitt K.A., Lucas C.H., Purcell J.E., Uye S., Robinson K., Brotz L., Decker M.B., Sutherland K.R., Malej A., et al. (2013). **Is global ocean sprawl a cause of jellyfish blooms?** *Frontiers in Ecology and the Environment*, 11: 91-97. <https://doi.org/10.1890/110246>.
- Gibbons, M.J.; Janson, L.A.; Ismail, A. and Samaai, T. (2010) **Life cycle strategy, species richness and distribution in marine Hydrozoa (Cnidaria: Medusozoa)**. *Journal of Biogeography*, 37: 441-448. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02226.x>.
- Haddock, S.H.D. (2004). **A golden age of gelata: past and future research on planktonic ctenophores and cnidarians**. *Hydrobiologia*, 530/531, 549-556. <https://doi.org/10.1007/s10750-004-2653-9>.
- IPCC, **2021: Summary for Policymakers**. In: **Climate Change 2021: The Physical Science Basis**. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [MassonDelmotte, V., P. Zhai, A. Pirani, S.L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M.I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J.B.R. Matthews, T.K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu, and B. Zhou (eds.)]. Cambridge University Press. In Press.
- IPCC, **2021: Climate Change 2021: The Physical Science Basis**. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Masson-Delmotte, V., P. Zhai, A. Pirani, S.L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M.I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J.B.R. Matthews, T.K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu, and B. Zhou (eds.)]. Cambridge University Press. In Press.
- Jarms, G. & Morandini, A. C. (2019) **World Atlas of Jellyfish**. *Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg*.
- Laffoley, D. & Baxter, J. M. (editors) (2016) **Explaining ocean warming: Causes, scale, effects and consequences**. Full report. Gland, Switzerland: IUCN. 456 pp. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.CH.2016.08.en>.
- Lynam CP, Hay SJ, Brierley AS. (2004). **Interannual variability in abundance of North Sea jellyfish and links to the North Atlantic Oscillation**. *Limnology and Oceanography* 49: 637-643. <https://doi.org/10.4319/lo.2004.49.3.0637>.
- Mcfadden, C. S.; Quattrini, A. M.; Brugler, M. R.; Cowman, P. F.; Dueñas, L. F.; Kitahara, M. V.; Paz-García, D. A.; Reimer, J. D.; & Rodríguez, E. (2021) **Phylogenomics, Origin, and Diversification of Anthozoans (Phylum Cnidaria)**. *Systematic Biology*, 70(4): 635–647. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syaa103>.
- Mills, C. E. (2001) **Jellyfish blooms: are populations increasing globally in response to changing ocean conditions?** *Hydrobiologia* 451, 55–68 . <https://doi.org/10.1023/A:1011888006302>.

- Miranda, L. S., Mills, C. E., Hirano, Y. M. et al. (2018) **A review of the global diversity and natural history of stalked jellyfishes (Cnidaria, Staurozoa)**. *Marine Biodiversity*, 48: 1695–1714 <https://doi.org/10.1007/s12526-017-0721-4>.
- Miranda, L. S., Morandini, A. C. & Marques, A. C. (2012) **Do Staurozoa bloom? A review of stauromedusan population biology**. *Hydrobiologia*, 690, 57-67. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1048-6>.
- Morandini, A.C., Custódio, M.R. & Marques, A.C. (2016) **Phylum Porifera and Cnidaria**. In: P. Gopalakrishnakone et al. (eds), *Marine and Freshwater Toxins*. Springer, Dordrecht, pp. 287-316.
- Okamura B., Hartigan A., Naldoni J. (2018) **Extensive Uncharted Biodiversity: The Parasite Dimension**. *Integrative and Comparative Biology*, 58(6): 1132–1145, <https://doi.org/10.1093/icb/icy039>.
- Purcell JE, Uye S, Lo W (2007) **Anthropogenic causes of jellyfish blooms and their direct consequences for humans: a review**. *Marine Ecology Progress Series* 350:153-174. <https://doi.org/10.3354/meps07093>.
- Richardson AJ. (2009) **In hot water: zooplankton and climate change**. *ICES Journal of Marine Science* 65: 279-295. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsn028>.
- 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 and Evolution*, 24, 312-322. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.01.010>.
- Rivetti I, Fraschetti S, Lionello P, Zambianchi E, Boero F. (2014) **Global warming and mass mortalities of benthic invertebrates in the Mediterranean Sea**. *PLoS ONE* 9 (12): e115655 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0115655>.
- Ruppert, E. & Barnes, R.D. (1996) **Zoologia dos Invertebrados**. 6ª ed., Roca Ed., São Paulo. 1029 p.
- Russell, F.S. (1970) **The medusae of the British Isles II. Pelagic Scyphozoa with a supplement to the first volume on hydromedusae**. Cambridge University Press, London, 1-12, 1-284 pp.
- Uye, S. (2008) **Blooms of the giant jellyfish *Nemopilema nomurai*: a threat to the fisheries sustainability of the East Asian Marginal Seas**. *Plankton & Benthos Research*, 3, 125-131. <https://doi.org/10.3800/pbr.3.125>.
- Werner, B. (1973) **New investigation on systematics and evolution of the class Scyphozoa and the phylum Cnidaria**. Publications of the Seto Marine Biological Laboratory. 20: 35-61.
- West EJ, Welsh DT, Pitt KA. (2009). **Influence of decomposing jellyfish on the sediment oxygen demand and nutrient dynamics**. *Hydrobiologia* 616: 151-160. <https://doi.org/10.1007/s10750-008-9586-7>.

Won, H. J., Rho, B. J. & Song, J. I. (2001) **A phylogenetic study of the Anthozoa (phylum Cnidaria) based on morphological and molecular characters.** *Coral Reefs* 20, 39–50  
<https://doi.org/10.1007/s003380000132>.

## **CAPÍTULO 1. QUAIS FATORES SÃO RESPONSÁVEIS POR EXPLOSÕES POPULACIONAIS DE (*BLOOMS*) DE ÁGUAS-VIVAS (CNIDARIA, DISCOMEDUSAE)? UMA REVISÃO.**

### **1. Abstract**

Members of the subphylum Medusozoa exhibit a metagenetic life cycle, and under specific conditions, certain species can increase their population to levels considered above the expected for the species being analyzed. These phenomena are known as jellyfish blooms or population explosions, which can be influenced by several factors, whether biological, chemical, or physical, that are closely and complexly interconnected. Jellyfish blooms have been occurring episodically and often seasonally over time. However, with the increasingly evident climate changes, this phenomenon starts to occur disorderly and unpredictably. This review sought to analyze scientific documents, whether articles or book chapters, that have as their main theme the environmental factors, either physical, chemical, or biological, that may have an influence on the occurrence of blooms, as well as to analyze which jellyfish genera and localities are more commonly detected. As a result, we've obtained 55 articles with this theme, analyzed in sets of subthemes, such as taxonomic information, space-time analysis, information on abiotic factors (temperature, salinity, oxygen availability, etc.), and biotic factors (food chain analysis, feeding, etc.).

### **2. Resumo**

Membros do subfilo Medusozoa exibem um ciclo de vida metagenético e algumas espécies podem, em condições específicas, aumentar sua população a níveis considerados acima do esperado para a espécie analisada. Esses fenômenos são conhecidos como explosões populacionais ou *blooms* de medusas, que podem ser influenciados por diversos fatores, sejam eles biológicos, químicos ou físicos, que estão íntima e complexamente interligados. Os *blooms* de medusas vem ocorrendo ao longo do tempo de forma episódica e muitas vezes de forma sazonal. Porém, com as mudanças climáticas que estão cada vez mais evidentes, esse fenômeno passa a ocorrer de forma desordenada e imprevisível. Esta revisão procurou analisar documentos científicos, sejam eles artigos ou capítulos de livros, que tem como tema os fatores ambientais, tanto físicos, químicos como biológicos que podem ter influência na ocorrência de *blooms* de cnidários, além de analisarmos quais gêneros de medusas e localidades são mais comumente encontrados. Como resultado, obtiveram-se 55 artigos com essa temática, analisados em conjuntos de subtemas, como informações taxonômicas, análise no espaço-tempo, informações sobre fatores abióticos (temperatura, salinidade, disponibilidade de oxigênio, etc) e bióticos (análise da cadeia alimentar, alimentação, etc).

### 3. Introdução

O filo Cnidaria é composto por dois subfilos: Anthozoa, com 15 classes e 3 subclasses (Won *et al.* 2001), compostas por animais que possuem apenas o estado bentônico, como por exemplo as anêmonas-do-mar, leques-do-mar e corais (Morandini *et al.*, 2016); e Medusozoa, composta por quatro classes: Hydrozoa, Cubozoa, Staurozoa e Scyphozoa. A produção de medusas dentro dessa classe é considerada uma característica sinapomórfica do grupo, geralmente sendo produzidas a partir da reprodução assexuada de pólipos bentônicos (Schuchert, 1993; Marques & Collins, 2004; Collins, 2009). Para alguns autores, pode existir um terceiro subfilo, o Endocnidozoa, possuindo a classe Myxozoa, contendo pequenos parasitas que possuem cnidas parecidas com as do resto dos cnidários (Americus *et al.*, 2020).

Pelo fato dos cnidários presentes no subfilo Medusozoa terem em sua maioria um ciclo de vida metagenético (Morandini *et al.*, 2016), em certas condições pode ocorrer um rápido crescimento populacional das medusas, que ultrapassa níveis esperados para a espécie analisada. Essa explosão populacional é conhecida como *bloom* verdadeiro, que pode ser categorizado em duas situações: quando o crescimento é sazonal e muitas vezes previsível; e quando esse aumento ocorre de maneira inesperada e sem razão aparente (Miranda *et al.*, 2012).

Existem diversos fatores ambientais, sejam eles biológicos, químicos ou físicos, que influenciam esses eventos de *blooms*, e eles estão íntima e complexamente interligados (Graham *et al.*, 2001). De acordo com Holst & Jarms (2010), os dois principais fatores que influenciam a distribuição de cnidários são a salinidade e a temperatura da água. Apesar de medusas e pólipos responderem diferentemente a variações do ambiente, por possuírem limites fisiológicos diferentes (Fitt & Costley, 1998), a sobrevivência das medusas no ambiente depende do desenvolvimento e da sobrevivência de seus pólipos (Holst & Jarms, 2010).

Com a atividade humana, diversos fatores físicos, químicos e biológicos dos ecossistemas terrestres e marinhos estão mudando, como por exemplo a temperatura superficial do planeta, desencadeando diversos efeitos negativos na fauna e flora globais. De acordo com o IPCC, 2021 (Climate Change 2021: The Physical Science Basis) o aumento de temperatura superficial oceânica (de 0 a 700 metros de profundidade), que foi analisado desde a década de 70, por exemplo, tem como principal impulsionador a influência humana nos ecossistemas.

Dentro das mudanças climáticas, o aumento da temperatura dos oceanos não é o único fator preocupante a ser considerado como possível fator influenciador dos *blooms* de cnidários. Fatores como níveis de oxigênio dissolvido, pH e salinidade da água também são consequências importantes que influenciam as populações existentes (Holst & Jarms, 2010; Purcell *et al.*, 1999).

Os *blooms* de medusas vem ocorrendo há muito tempo, como explosões populacionais episódicas (Hagadorn *et al.*, 2002). Com a presença das mudanças climáticas influenciadas

principalmente pelo ser humano, a persistência, intensidade e ocorrência dos *blooms* são cada vez mais frequentes e registradas, sendo interpretados como sintomas de estresse climático que sugere uma eventual mudança do cenário atual em que temos oceanos dominados por peixes para oceanos dominados por medusas (Laffoley *et al.*, 2016).

Nesta revisão procuramos analisar e discutir publicações que tem como tema os fatores ambientais, sejam eles físicos, químicos ou biológicos que podem ter influência na ocorrência de *blooms* de medusas, além de analisarmos quais gêneros e localidades são mais comuns para estas análises.

Com base nisso, além de reunirmos todas as informações de cada uma das publicações analisadas, discutimos sobre como cada um dos fatores mais descritos por diferentes autores pode afetar a produção de medusas (*blooms*) em diferentes lugares do mundo, comparando os resultados e comentários desses autores. Esse conjunto de dados produzidos por esta revisão é essencial para analisar e refletir em como o processo dos *blooms* pode ser realizado, e em como os animais reagem a diferentes estressores ambientais, gerando mais conhecimento sobre o tema.

#### **4. Objetivos**

Analisar publicações acadêmicas que tem como tema fatores ambientais (abióticos e bióticos) que podem ter influência na ocorrência de *blooms* de medusas.

#### **5. Material e métodos**

Foram analisadas publicações nas plataformas *Web of Science* e *Scopus*, com palavras-chaves semelhantes. Na plataforma *Web of Science*, foram utilizadas as palavras *bloom\** no título; e *change\**, *ocean\**, *jellyfish\** or *medusa\** nos tópicos, eliminando *algae or cyanobacteria or protist* nos mesmos, selecionando apenas artigos cujo objeto de estudo fossem animais gelatinosos. Foram analisados todos os anos da plataforma (até o ano de 2021), e as bases de dados WOS (*Web of Science*), CCC (*City College of Chicago*), DIIDW (*Derwent Innovation Index*), KJD (*Korean Journal Database*), RSCI (*Russian Science Citation Index*), SciELO (*Scientific Electronic Library Online*), ZOOREC (*Zoological Record*).

Para a plataforma *Scopus* (também até o ano de 2021), foram utilizadas as palavras chaves *bloom\* and jellyfish or medusa\** para o título, para o ABS (*abstract*) as palavras *jellyfish AND medusa\* AND change\* AND ocean\**, e para KEY (*keywords*), *jellyfish AND medusa\* AND change\* AND ocean\**, eliminando para TITLE-ABS-KEY (todas as categorias - título, resumo e palavras-chave) as palavras *algae OR bacterial OR protist\* OR cyanobacteria*, e para KEY (*keywords*) as palavras *algae OR bacterial OR protist\* OR cyanobacteria*.

Depois da primeira seleção em ambas as plataformas, foram eliminados artigos duplicados, os que não continham como principal objetivo analisar possíveis fatores e seus efeitos nos *blooms* em

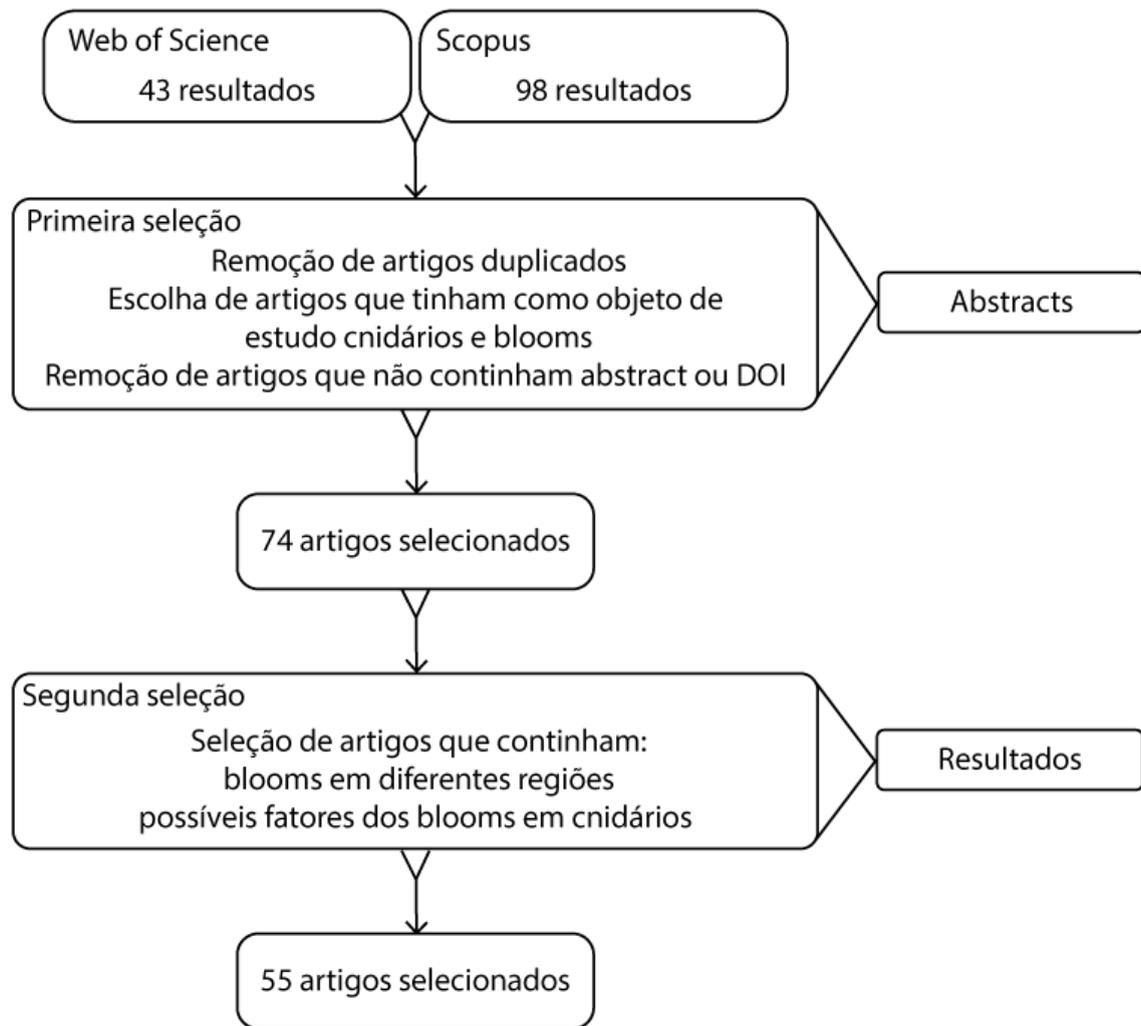
medusas, ou que continham causas dos *blooms* em outros organismos, como ctenóforos, por exemplo. Esta seleção foi feita apenas com informações dos *abstracts* de cada artigo. Artigos que não continham *abstract*, DOI, ou que apareceram na lista apenas por conta de apresentações em seminários e congressos, apenas contendo *abstract* e nada além disso também foram eliminados.

A segunda seleção se deu para os artigos que continham informações de ocorrências de *blooms* em diferentes regiões, e que discutiam principalmente os possíveis fatores causadores dos *blooms* em cnidários. A seleção foi realizada com informações principalmente dos resultados de cada artigo.

Por fim, foram analisadas características de cada artigo, agrupadas nas categorias: tipos de publicações; localidades estudadas; e gêneros e espécies estudados em cada publicação. Também foi feita uma análise do contexto mundial dos *blooms* na pesquisa, e como o assunto vem sendo abordado.

## **6. Resultados**

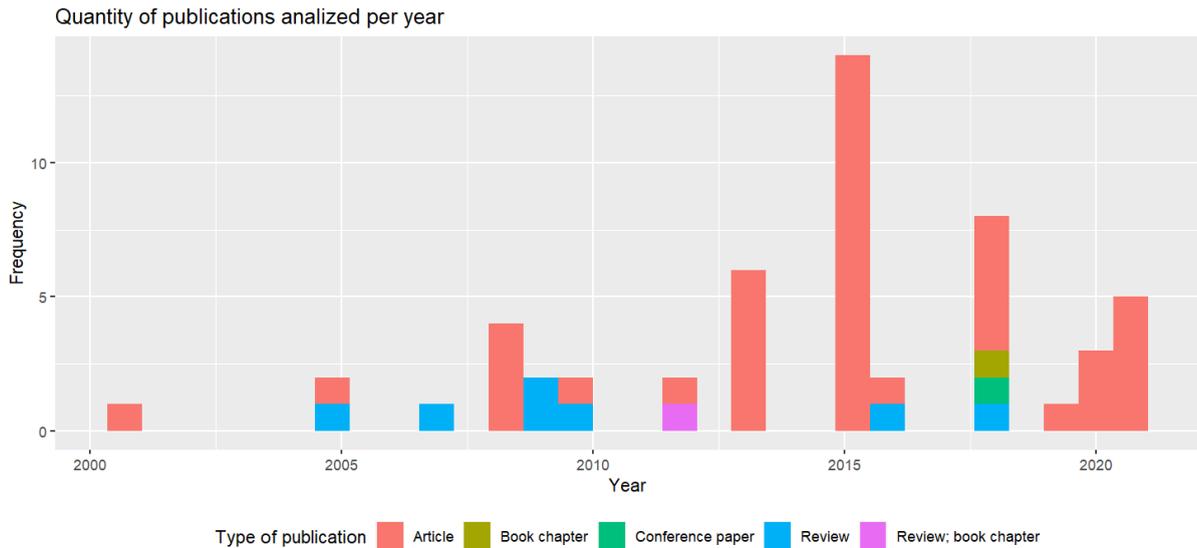
Para a primeira seleção, na plataforma *Web of Science* (até o ano de 2021) foram encontrados 43 resultados, e na *Scopus* (até o ano de 2021), 98. Do total de 141 resultados, foram selecionados 74 textos, respeitando os requisitos mencionados anteriormente. Para a segunda e última seleção, foram selecionados 55 artigos (Figura 1 e Tabela 1).



**Figura 1.** Fluxograma da dinâmica da seleção realizada com todos os artigos resultantes da busca nos indexadores *Web of Science* e *Scopus*, dependendo dos fatores-chave mencionados na Figura.

a. Tipo de publicação

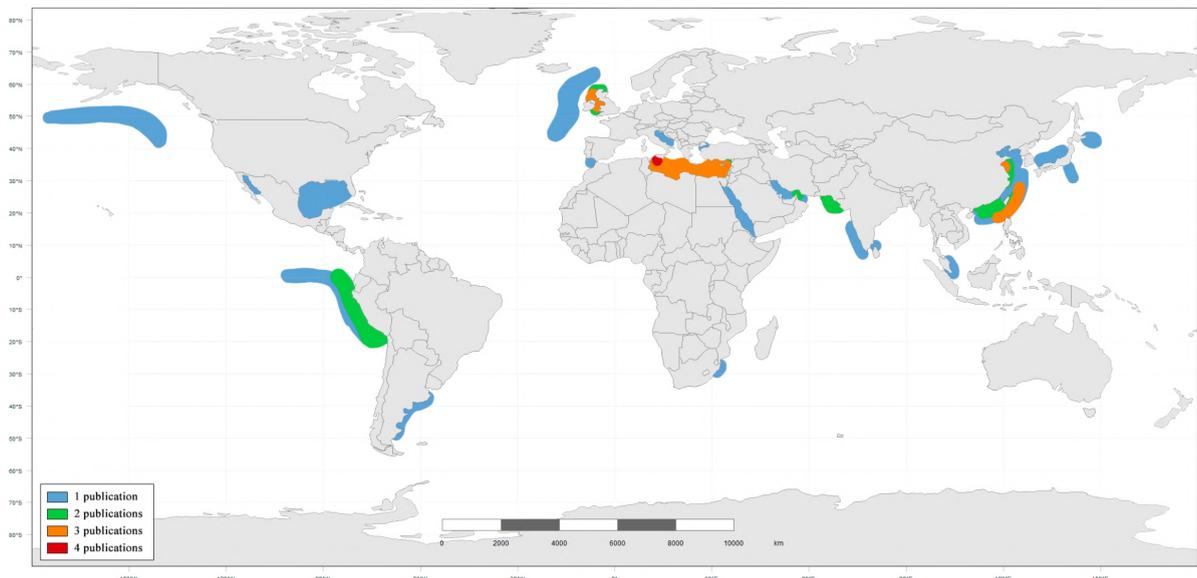
Das publicações selecionadas, a mais antiga é de 2001, sendo 46 artigos em periódicos, 1 trabalho de congresso, 7 revisões e 2 capítulos de livros (um dos capítulos de livros também sendo considerado uma revisão). Quando analisamos os tipos de publicações por ano, a maioria dos textos foram publicados de 2013 a 2017, principalmente em formato de artigos, mas no caso das revisões, o período em que houve mais publicações foi entre 2006 e 2014, de forma mais espaçada (Figura 2).



**Figura 2.** Frequência de publicações por ano considerando o tema *blooms* (utilizando os indexadores *Web of Science* e *Scopus*). Diferentes cores indicam diferentes tipos de publicação.

b. Localidades estudadas por cada publicação

Das publicações analisadas, o maior número encontra-se na região do Mar Mediterrâneo e nos mares ao redor da China, como no Mar Amarelo (*Yellow Sea*), por exemplo. Seguido por essas duas localidades, tem-se a costa do Japão de forma geral e o Mar da Irlanda (*Irish Sea*) com 3 publicações cada. Quando analisamos as publicações na América do Sul, sua maioria é localizada na costa Oeste, acompanhando a região de ocorrência dos fenômenos *El Niño* e *La Niña*, seguidos por uma publicação na costa da Argentina (Figura 3).



**Figura 3.** Distribuição global indicando as localidades das publicações sobre a temática de *blooms*. Cada cor indica uma quantidade de publicações. Publicações cujo local não foi especificado não se encontram na figura.

c. Gêneros e espécies estudadas em cada publicação

Dos textos resultantes da busca e analisados, a maioria foi publicada no ano de 2015, com 16 artigos publicados, e o ano com a maior diversidade de espécies e gêneros estudados foi 2013, com 7 artigos que mencionaram espécies diferentes (Tabela 1).

**Tabela 1.** Tabela com dados brutos do ano e tipo de publicação, com as espécies e gêneros mencionados.

Year	Title of the publication	Type of publication	Species	Genus	Order	Class	
	Scyphozoan jellyfish blooms and their relationship with environmental factors along the South-eastern Arabian Sea	Article	<i>Crambionella orsini</i>	<i>Crambionella</i>	Rhizostomeae	Scyphozoa	
			<i>Lychnorhiza malayensis</i>	<i>Lychnorhiza</i>			
			<i>Netrostoma coerulescens</i>	<i>Netrostoma</i>			
			<i>Chrysaora caliparea</i>	<i>Chrysaora</i>	Semaestomeae		
			<i>Cyanea nozakii</i>	<i>Cyanea</i>			
	Mapping habitats for the suitability of jellyfish blooms around the UK and Ireland	Article	<i>Aurelia aurita</i>	<i>Aurelia</i>	Semaestomeae	Scyphozoa	
			<i>Chrysaora hysoscella</i>	<i>Chrysaora</i>			
			<i>Cyanea capillata</i>	<i>Cyanea</i>			
			<i>Cyanea lamarckii</i>				
			<i>Pelagia noctiluca</i>	<i>Pelagia</i>	Rhizostomeae		
<i>Rhizostoma octopus</i>	<i>Rhizostoma</i>						
2021	Unfolding jellyfish bloom dynamics along the mediterranean basin by transnational citizen science initiatives	Article	<i>Rhizostoma pulmo</i>	<i>Rhizostoma</i>	Rhizostomeae	Scyphozoa	
			<i>Cotylorhiza tuberculata</i>	<i>Cotylorhiza</i>			
			<i>Pelagia noctiluca</i>	<i>Pelagia</i>			
			<i>Aurelia spp.</i>	<i>Aurelia</i>	Semaestomeae		
			<i>Chrysaora hysoscella</i>	<i>Chrysaora</i>			
			<i>Velella velella</i>	<i>Velella</i>	Anthoathecata		
			<i>Aequorea forskalea</i>	<i>Aequorea</i>	Leptothecata		Hydrozoa
			<i>Physalia physalis</i>	<i>Physalia</i>	Siphonophorae		
	Occurrence of a Scyphozoan jellyfish, <i>Pelagia noctiluca</i> (Forsk., 1775) bloom in the Gulf of Mannar Marine National Park, Southern India	Article	<i>Pelagia noctiluca</i>	<i>Pelagia</i>	Semaestomeae	Scyphozoa	
	Trophic ecology of a blooming jellyfish ( <i>Aurelia coerulea</i> ) in a Mediterranean coastal lagoon	Article	<i>Aurelia coerulea</i>	<i>Aurelia</i>	Semaestomeae	Scyphozoa	
2020	Assessment of scyphozoan diversity, distribution and blooms: Implications of jellyfish outbreaks to the environment and human welfare in Malaysia	Article	<i>Nausithoe sp.</i>	<i>Nausithoe</i>	Coronatae	Scyphozoa	
			<i>Linuche unguiculata</i>	<i>Linuche</i>			
			<i>Chrysaora chinensis</i>	<i>Chrysaora</i>	Semaestomeae		
			<i>Sanderia malayensis</i>	<i>Sanderia</i>			
			<i>Cyanea lamarcki</i>	<i>Cyanea</i>			
			<i>Aurelia aurita</i>	<i>Aurelia</i>			

			<i>Cassiopea andromeda</i>	<i>Cassiopea</i>		
			<i>Cephea octostyla</i>	<i>Cephea</i>		
			<i>Netrostoma dumokuroa</i>	<i>Netrostoma</i>		
			<i>Mastigias ocellatus</i>			
			<i>Mastigias papua</i>	<i>Mastigias</i>		
			<i>Mastigias siderea</i>			
			<i>Phyllorhiza punctata</i>	<i>Phyllorhiza</i>		
			<i>Versuriga anadyomene</i>	<i>Versuriga</i>		
			<i>Thysanostoma thysanura</i>			
			<i>Thysanostoma flagellatum</i>	<i>Thysanostoma</i>		Rhizostomeae
			<i>Thysanostoma loriferum</i>			
			<i>Acromitus flagellatus</i>			
			<i>Acromitus hardenberg</i>	<i>Acromitus</i>		
			<i>Catostylus mosaicus</i>			
			<i>Catostylus townsendi</i>	<i>Catostylus</i>		
			<i>Crambione mastigophora</i>	<i>Crambione</i>		
			<i>Lychnorhiza malayensis</i>	<i>Lychnorhiza</i>		
			<i>Rhopilema hispidum</i>			
			<i>Rhopilema esculentum</i>	<i>Rhopilema</i>		
			<i>Lobonemoides robustus</i>	<i>Lobonemoides</i>		
	Ecological drivers of jellyfish blooms - The complex life history of a 'well-known' medusa ( <i>Aurelia aurita</i> )	Article	<i>Aurelia aurita</i>	<i>Aurelia</i>	Semaeostomeae	Scyphozoa
	Insights on Bloom Forming Jellyfish (Class: Scyphozoa) in the Gulf of Mexico: Environmental Tolerance Ranges and Limits Suggest Differences in Habitat Preference and Resistance to Climate Change Among Congeners	Article	Not specified	<i>Aurelia</i>	Semaeostomeae	Scyphozoa
2019	Cryptic hydrozoan blooms pose risks to gill health in farmed North Atlantic salmon ( <i>Salmo salar</i> )	Article	<i>Obelia</i> sp. <i>Lizzia blondina</i>	<i>Obelia</i> <i>Lizzia</i>	Leptothecata Anthoathecata	Hydrozoa
	Winter river discharge may affect summer estuarine jellyfish blooms	Article	<i>Aurelia aurita</i>	<i>Aurelia</i>	Semaeostomeae	Scyphozoa
	Physical forces determine the annual bloom intensity of the giant jellyfish <i>Nemopilema nomurai</i> off the coast of Korea	Article	<i>Nemopilema nomurai</i>	<i>Nemopilema</i>	Rhizostomeae	Scyphozoa
2018	Reproductive and bloom patterns of <i>Pelagia noctiluca</i> in the Strait of Messina, Italy	Article	<i>Pelagia noctiluca</i>	<i>Pelagia</i>	Semaeostomeae	Scyphozoa
	Comparative ROV surveys reveal jellyfish blooming in a deep-sea caldera: The first report of <i>Earleria bruuni</i> from the Pacific Ocean	Conference paper	<i>Earleria bruuni</i>	<i>Earleria</i>	Leptothecata	Hydrozoa

	Claims That Anthropogenic Stressors Facilitate Jellyfish Blooms Have Been Amplified Beyond the Available Evidence: A Systematic Review	Review	<i>Aurelia aurita</i>	<i>Aurelia</i>	Semaeostomeae	Scyphozoa
	Boom and Bust: Life History, Environmental Noise, and the (un)Predictability of Jellyfish Blooms	Article	Not specified	Not specified	Not specified	Not specified
	Spatial patterns of large jellyfish <i>Chrysaora plocamia</i> blooms in the Northern Humboldt Upwelling System in relation to biological drivers and climate	Article	<i>Chrysaora plocamia</i>	<i>Chrysaora</i>	Semaeostomeae	Scyphozoa
				<i>Periphylla</i>	Coronatae	
				<i>Aurelia</i>		
				<i>Chrysaora</i>		
				<i>Sanderia</i>		
				<i>Phacellophora</i>	Semaeostomeae	
				<i>Pelagia</i>		
				<i>Cyanea</i>		
	A global estimate of genetic and geographic differentiation in macromedusae-implications for identifying the causes of jellyfish blooms	Article	Not specified	<i>Drymonema</i>		Scyphozoa
				<i>Phyllorhiza</i>		
				<i>Catostylus</i>		
				<i>Cassiopea</i>		
				<i>Stomolophus</i>	Rhizostomeae	
				<i>Rhizostoma</i>		
				<i>Lychnorhiza</i>		
				<i>Mastigias</i>		
	Blooms of the moon jellyfish <i>Aurelia</i> : Causes, consequences and controls	Book chapter	<i>Aurelia</i> sp.	<i>Aurelia</i>	Semaeostomeae	Scyphozoa
	A bloom of an edible scyphozoan jellyfish in the Red Sea	Article	<i>Cephea cephea</i>	<i>Cephea</i>	Rhizostomeae	Scyphozoa
2016	Bloom or bust: synchrony in jellyfish abundance, fish consumption, benthic scavenger abundance, and environmental drivers across a continental shelf	Review	Not specified	Not specified	Not specified	Not specified
	Population genetic analyses reveal distinct geographical blooms of the jellyfish <i>Rhizostoma octopus</i> (Scyphozoa)	Article	<i>Rhizostoma octopus</i>	<i>Rhizostoma</i>	Rhizostomeae	Scyphozoa
			<i>Aurelia aurita</i>	<i>Aurelia</i>	Semaeostomeae	
			<i>Chrysaora melanaster</i>	<i>Chrysaora</i>		
2015	Population-level perspectives on global change: genetic and demographic analyses indicate various scales, timing, and causes of scyphozoan jellyfish blooms	Article	<i>Catostylus mosaicus</i>	<i>Catostylus</i>		Scyphozoa
			<i>Mastigias papua</i>	<i>Mastigias</i>	Rhizostomeae	
			<i>Rhizostoma octopus</i>	<i>Rhizostoma</i>		
	On the conditions of the 2012 cannonball	Article	<i>Stomolophus meleagris</i>	<i>Stomolophus</i>	Rhizostomeae	Scyphozoa

	jellyfish ( <i>Stomolophus meleagris</i> ) bloom in Golfo de Santa Clara: A fishery opportunity?					
	Occurrence and temporal variation in the size-frequency distribution of 2 bloom-forming jellyfishes, <i>Catostylus perezii</i> (L. Agassiz, 1862) and <i>Rhizostoma pulmo</i> (Cuvier, 1800), in the Indus Delta along the coast of Sindh, Pakistan	Article	<i>Catostylus perezii</i> <i>Rhizostoma pulmo</i> *	<i>Catostylus</i> <i>Rhizostoma</i>	Rhizostomeae	Scyphozoa
	Effects of temperature regime and food supply on asexual reproduction in <i>Cyanea nozakii</i> and <i>Nemopilema nomurai</i>	Article	<i>Cyanea nozakii</i> <i>Nemopilema nomurai</i>	<i>Cyanea</i> <i>Nemopilema</i>	Semaeostomeae Rhizostomeae	Scyphozoa
	Effects of duration at low temperature on asexual reproduction in polyps of the scyphozoan <i>Nemopilema nomurai</i> (Scyphozoa: Rhizostomeae)	Article	<i>Nemopilema nomurai</i>	<i>Nemopilema</i>	Rhizostomeae	Scyphozoa
	Testing the influence of previous-year temperature and food supply on development of <i>Nemopilema nomurai</i> blooms	Article	<i>Nemopilema nomurai</i>	<i>Nemopilema</i>	Rhizostomeae	Scyphozoa
	Population dynamics of <i>Aurelia</i> sp.1 ephyrae and medusae in Jiaozhou Bay, China	Article	<i>Aurelia</i> sp.1	<i>Aurelia</i>	Semaeostomeae	Scyphozoa
	Effect of temperature and food type on asexual reproduction in <i>Aurelia</i> sp.1 polyps	Article	<i>Aurelia</i> sp.1	<i>Aurelia</i>	Semaeostomeae	Scyphozoa
	The effect of temperature and food supply on the growth and ontogeny of <i>Aurelia</i> sp. 1 ephyrae	Article	<i>Aurelia</i> sp. 1	<i>Aurelia</i>	Semaeostomeae	Scyphozoa
	Prey concentration and temperature effect on budding and strobilation of <i>Aurelia</i> sp. 1 polyps	Article	<i>Aurelia</i> sp. 1	<i>Aurelia</i>	Semaeostomeae	Scyphozoa
	Wild polyps of the blooming jellyfish <i>Aurelia limbata</i> (Brandt, 1838) (Cnidaria: Scyphozoa) found on deep-sea debris off Sanriku, Japan	Article	<i>Aurelia limbata</i>	<i>Aurelia</i>	Semaeostomeae	Scyphozoa
	Collapse of zooplankton stocks during <i>Liriope tetraphylla</i> (Hydromedusa) blooms and dense mucilaginous aggregations in a thermohaline stratified basin	Article	<i>Liriope tetraphylla</i>	<i>Liriope</i>	Limnomedusae	Hydrozoa
	Preface: Giant jellyfish blooms in Chinese waters	Article	<i>Nemopilema nomurai</i>	<i>Nemopilema</i>	Rhizostomeae	Scyphozoa
	Observations on the bloom-forming jellyfish <i>Crambionella stuhlmanni</i> (Chun, 1896) in the St Lucia Estuary, South Africa	Article	<i>Crambionella stuhlmanni</i>	<i>Crambionella</i>	Rhizostomeae	Scyphozoa
2013	Is global ocean sprawl a cause of jellyfish blooms?	Article	<i>Chrysaora quinquecirrha</i>	<i>Chrysaora</i>	Semaeostomeae	Scyphozoa
		Article	<i>Cotylorhiza tuberculata</i>	<i>Cotylorhiza</i>	Rhizostomeae	Scyphozoa
	Bloom or non-bloom in the giant jellyfish	Article	<i>Nemopilema nomurai</i>	<i>Nemopilema</i>	Rhizostomeae	Scyphozoa

<i>Nemopilema nomurai</i> (Scyphozoa: Rhizostomeae): Roles of dormant podocysts						
	Identification of genetically and oceanographically distinct blooms of jellyfish	Article	<i>Rhizostoma octopus</i>	<i>Rhizostoma</i>	Rhizostomeae	Scyphozoa
	Identifying potentially harmful jellyfish blooms using shoreline surveys	Article	<i>Pelagia noctiluca</i>	<i>Pelagia</i>	Semaeostomeae	Scyphozoa
	Recurrent jellyfish blooms are a consequence of global oscillations	Article	Not specified	Not specified	Not specified	Not specified
	Blooms and population dynamics of moon jellyfish in the northern Adriatic	Article	Not specified	<i>Aurelia</i>	Semaeostomeae	Scyphozoa
			<i>Ectopleura larynx</i>	<i>Ectopleura</i>	Anthoathecata	Hydrozoa
			<i>Periphylla periphylla</i>	<i>Periphylla</i>	Coronatae	
			<i>Pelagia noctiluca</i>	<i>Pelagia</i>		
			<i>Chrysaora plocamia</i>			
			<i>Chrysaora melanaster</i>	<i>Chrysaora</i>		
			<i>Chrysaora quinquecirrha</i>		Semaeostomeae	
			<i>Cyanea nozakii</i>	<i>Cyanea</i>		
2012	Jellyfish and Ctenophore Blooms Coincide with Human Proliferations and Environmental Perturbations	Review; Book Chapter	<i>Cyanea lamarckii</i>			
			<i>Aurelia aurita</i>	<i>Aurelia</i>		Scyphozoa
			<i>Rhopilema nomadica</i>	<i>Rhopilema</i>		
			<i>Rhopilema esculentum</i>			
			<i>Cassiopea andromeda</i>	<i>Cassiopea</i>		
			<i>Phyllorhiza punctata</i>	<i>Phyllorhiza</i>		
			<i>Rhizostoma octopus</i>	<i>Rhizostoma</i>	Rhizostomeae	
			<i>Cotylorhiza tuberculata</i>	<i>Cotylorhiza</i>		
			<i>Nemopilema nomurai</i>	<i>Nemopilema</i>		
			<i>Crambionella orsini</i>	<i>Crambionella</i>		
	A blooming jellyfish in the northeast Atlantic and Mediterranean	Article	<i>Pelagia noctiluca</i>	<i>Pelagia</i>	Semaeostomeae	
2010	Jellyfish blooms in China: Dominant species, causes and consequences	Review	<i>Aurelia aurita</i>	<i>Aurelia</i>	Semaeostomeae	Scyphozoa
			<i>Cyanea nozakii</i>	<i>Cyanea</i>		
			<i>Nemopilema nomurai</i>	<i>Nemopilema</i>	Rhizostomeae	
			<i>Alatina alata</i>	<i>Alatina</i>	Carybdeida	
			<i>Chironex fleckeri</i>	<i>Chironex</i>	Chirodropida	Cubozoa
			<i>Chiropsella bronzie</i>	<i>Chiropsella</i>	Chiropsalmus	
2009	A review and synthesis on the systematics and evolution of jellyfish blooms: advantageous aggregations and adaptive assemblages	Article	<i>Sarsia</i> sp.	<i>Sarsia</i>	Anthoathecata	
			<i>Rathkea octopunctata</i>	<i>Rathkea</i>		Hydrozoa
			<i>Aequorea</i> sp.	<i>Aequorea</i>	Leptothecata	

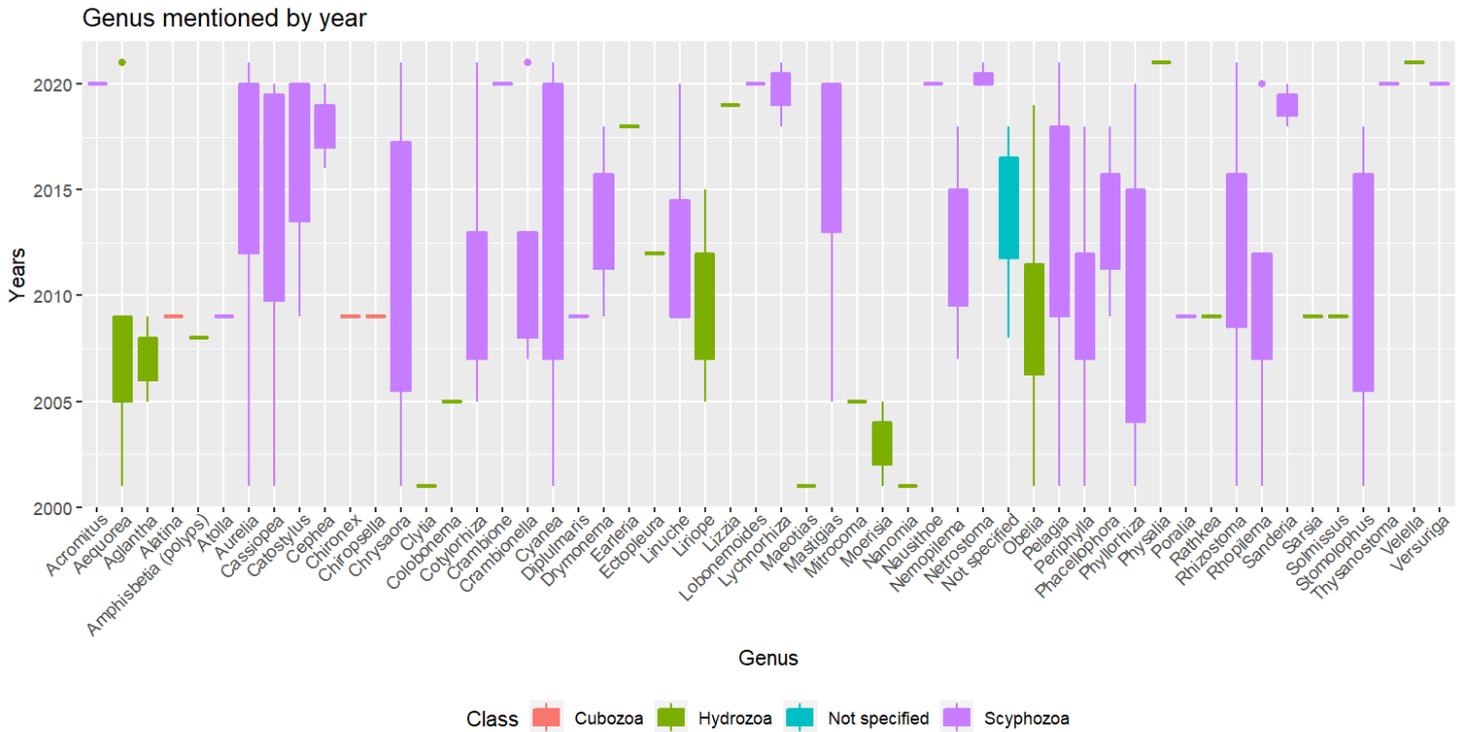
		<i>Obelia</i> sp.	<i>Obelia</i>			
		<i>Liriope tetraphylla</i>	<i>Liriope</i>	Limnomedusae		
		<i>Solmissus albescens</i>	<i>Solmissus</i>	Narcomedusae		
		<i>Aglantha digitale</i>	<i>Aglantha</i>	Trachymedusae		
		<i>Atolla chuni</i>	<i>Atolla</i>			
		<i>Atolla wyvillei</i>				
		<i>Periphylla periphylla</i>	<i>Periphylla</i>	Coronatae		
		<i>Linuche unguiculata</i>	<i>Linuche</i>			
		<i>Linuche aquila</i>				
		<i>Aurelia labiata</i>	<i>Aurelia</i>			
		<i>Cyanea capillata</i>	<i>Cyanea</i>			
		<i>Drymonema dalmatinum</i>	<i>Drymonema</i>			
		<i>Pelagia noctiluca</i>	<i>Pelagia</i>			
		<i>Chrysaora achlyos</i>	<i>Chrysaora</i>	Semaeostomeae		
		<i>Chrysaora fuscescens</i>				
		<i>Phacellophora camtschatica</i>	<i>Phacellophora</i>		Scyphozoa	
		<i>Diplulmaris antarctica</i>	<i>Diplulmaris</i>			
		<i>Poralia rufescens</i>	<i>Poralia</i>			
		<i>Pelagia colorata</i>	<i>Pelagia</i>			
		<i>Rhopilema nomadica</i>	<i>Rhopilema</i>			
		<i>Rhopilema esculenta</i>				
		<i>Cassiopea</i> sp.	<i>Cassiopea</i>			
		<i>Nemopilema nomurai</i>	<i>Nemopilema</i>	Rhizostomeae		
		<i>Catostylus mosaicus</i>	<i>Catostylus</i>			
		<i>Catostylus townsendi</i>				
		<i>Phyllorhiza punctata</i>	<i>Phyllorhiza</i>			
2008	Distribution, extent of inter-annual variability and diet of the bloom-forming jellyfish <i>Rhizostoma</i> in European waters	Review	<i>Rhizostoma</i> spp.	<i>Rhizostoma</i>	Rhizostomeae	Scyphozoa
	Jellyfish blooms: <i>Crambionella orsini</i> (Scyphozoa: Rhizostomeae) in the Gulf of Oman, Iran, 2002-2003	Article	<i>Crambionella orsini</i>	<i>Crambionella</i>	Rhizostomeae	Scyphozoa
	Blooms of the giant jellyfish <i>Nemopilema nomurai</i> : a threat to the fisheries sustainability of the East Asian Marginal Seas.	Article	<i>Nemopilema nomurai</i>	<i>Nemopilema</i>	Rhizostomeae	Scyphozoa
	Trophic controls of jellyfish blooms and links with fisheries in the East China Sea	Article	Not specified	Not specified	Not specified	Not specified
	On the occurrence of <i>Obelia</i> medusa blooms and empirical evidence of unusual massive	Article	Not specified	<i>Obelia</i>	Leptothecata	Hydrozoa

	accumulations of <i>Obelia</i> and <i>Amphisbetia</i> hydroids on the Argentina shoreline		<i>Amphisbetia</i> (polyps)	
			<i>Aurelia aurita</i>	<i>Aurelia</i>
			<i>Aurelia labiata</i>	<i>Aurelia</i>
			<i>Chrysaora melanaster</i>	<i>Chrysaora</i>
			<i>Chrysaora hysoscella</i>	<i>Chrysaora</i>
			<i>Chrysaora quinquecirrha</i>	<i>Chrysaora</i>
			<i>Cyanea capillata</i>	<i>Cyanea</i>
			<i>Cyanea lamarckii</i>	<i>Cyanea</i>
2007	Anthropogenic causes of jellyfish blooms and their direct consequences for humans: a review	Review	<i>Cotylorhiza tuberculata</i>	<i>Cotylorhiza</i>
			<i>Crambionella orsini</i>	<i>Crambionella</i>
			<i>Mastigias aurita</i>	<i>Mastigias</i>
			<i>Phyllorhiza punctata</i>	<i>Phyllorhiza</i>
			<i>Rhizostoma pulmo</i>	<i>Rhizostoma</i>
			<i>Rhopilema esculenta</i>	<i>Rhopilema</i>
			<i>Nemopilema nomurai</i>	<i>Nemopilema</i>
			<i>Stomolophus</i> sp.	<i>Stomolophus</i>
				Scyphozoa
			<i>Chrysaora hysoscella</i>	<i>Chrysaora</i>
			<i>Pelagia noctiluca</i>	<i>Pelagia</i>
			<i>Cotylorhiza tuberculata</i>	<i>Cotylorhiza</i>
			<i>Rhizostoma pulmo</i>	<i>Rhizostoma</i>
	"Jellyfish blooms. Les proliferacions de meduses."	Article		Semaeostomeae
				Scyphozoa
				Rhizostomeae
			<i>Moerisia lyonsi</i>	Moerisia
			<i>Aequorea victoria</i>	Aequorea
			<i>Mitrocoma cellularia</i>	Mitrocoma
			<i>Liriope tetraphylla</i>	Liriope
			<i>Aglantha digitale</i>	Aglantha
			<i>Colobonema sericeum</i>	Colobonema
2005	Climate effects on formation of jellyfish and ctenophore blooms: a review	Review	<i>Aurelia aurita</i>	<i>Aurelia</i>
			<i>Chrysaora quinquecirrha</i>	<i>Chrysaora</i>
			<i>Chrysaora melanaster</i>	<i>Chrysaora</i>
			<i>Cyanea lamarckii</i>	<i>Cyanea</i>
			<i>Cyanea capillata</i>	<i>Cyanea</i>
			<i>Pelagia noctiluca</i>	<i>Pelagia</i>
			<i>Mastigias</i> sp.	<i>Mastigias</i>
			<i>Rhopilema esculenta</i>	<i>Rhopilema</i>
				Rhizostomeae
				Semaeostomeae
				Scyphozoa
			<i>Moerisia lyonsi</i>	<i>Moerisia</i>
			<i>Aequorea aequorea</i>	<i>Aequorea</i>
			<i>Clytia linearis</i>	<i>Clytia</i>
2001	Jellyfish blooms: are populations increasing globally in response to changing ocean conditions?	Article		Anthoathecata
				Leptothecata
				Hydrozoa

<i>Obelia sp.</i>	<i>Obelia</i>	
<i>Maeotias marginata</i>	<i>Maeotias</i>	Limnomedusae
<i>Nanomia cara</i>	<i>Nanomia</i>	Siphonophorae
<i>Periphylla periphylla</i>	<i>Periphylla</i>	Coronatae
<i>Aurelia aurita</i>	<i>Aurelia</i>	
<i>Cyanea capillata</i>	<i>Cyanea</i>	
<i>Chrysaora melanaster</i>	<i>Chrysaora</i>	Semaestomeae
<i>Chrysaora hysoscella</i>	<i>Chrysaora</i>	
<i>Chrysaora quinquecirrha</i>	<i>Chrysaora</i>	
<i>Pelagia noctiluca</i>	<i>Pelagia</i>	Scyphozoa
<i>Cassiopea andromeda</i>	<i>Cassiopea</i>	
<i>Phyllorhiza punctata</i>	<i>Phyllorhiza</i>	Rhizostomeae
<i>Phyllorhiza punctata</i>	<i>Phyllorhiza</i>	
<i>Rhizostoma pulmo</i>	<i>Rhizostoma</i>	
<i>Rhopilema nomadica</i>	<i>Rhopilema</i>	
<i>Stomolophus nomurai</i>	<i>Stomolophus</i>	

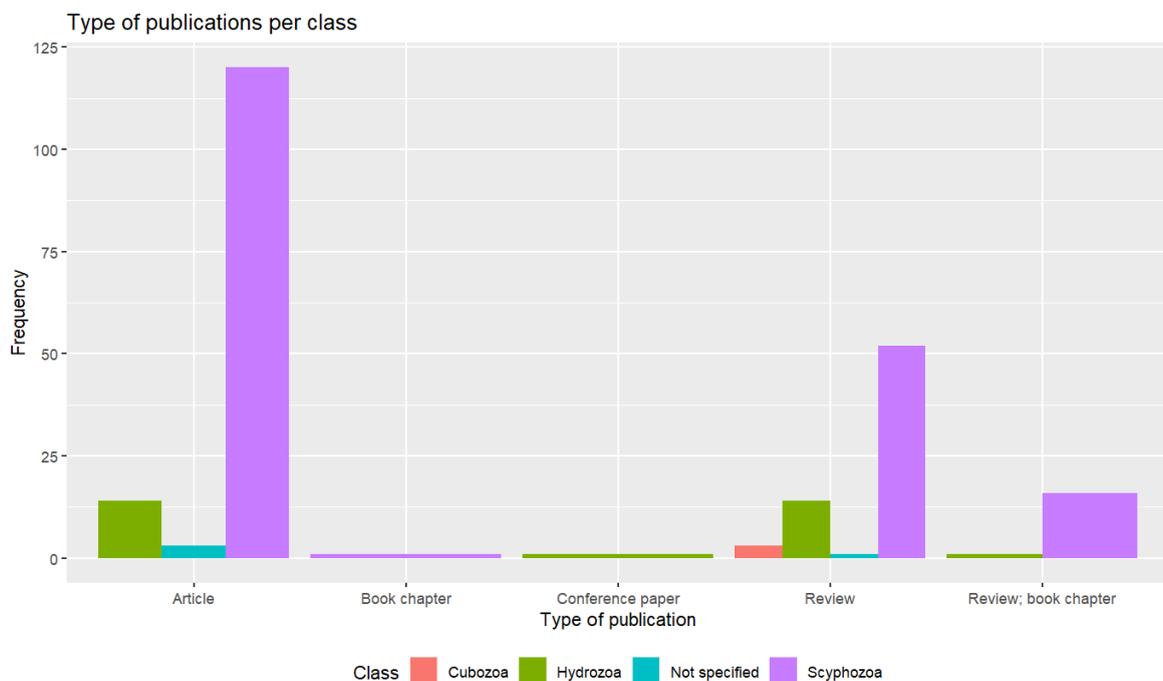
\* A identificação da espécie pode estar incorreta.

Das publicações selecionadas, 16 não focaram em um gênero específico, mencionando diversas espécies dentro do contexto dos *blooms*. A segunda grande parte focou no gênero *Aurelia*, seguido pelos gêneros *Pelagia* e *Chrysaora*. Os gêneros *Amphisbetia*, *Cassiopea*, *Cephea*, *Drymonema*, *Earleria*, *Liriope*, *Lizzia*, *Netrostoma*, *Periphylla*, *Phacellophora*, *Phyllorhiza* e *Sanderia* foram mencionados apenas uma vez na análise das publicações, em grande parte no ano de 2018 (Figura 4).



**Figura 4.** Boxplot do número de publicações que menciona cada gênero de medusozoários de acordo com seu ano de publicação. Além dos gêneros, há um boxplot de gênero não especificado, indicando revisões ou artigos mais generalistas.

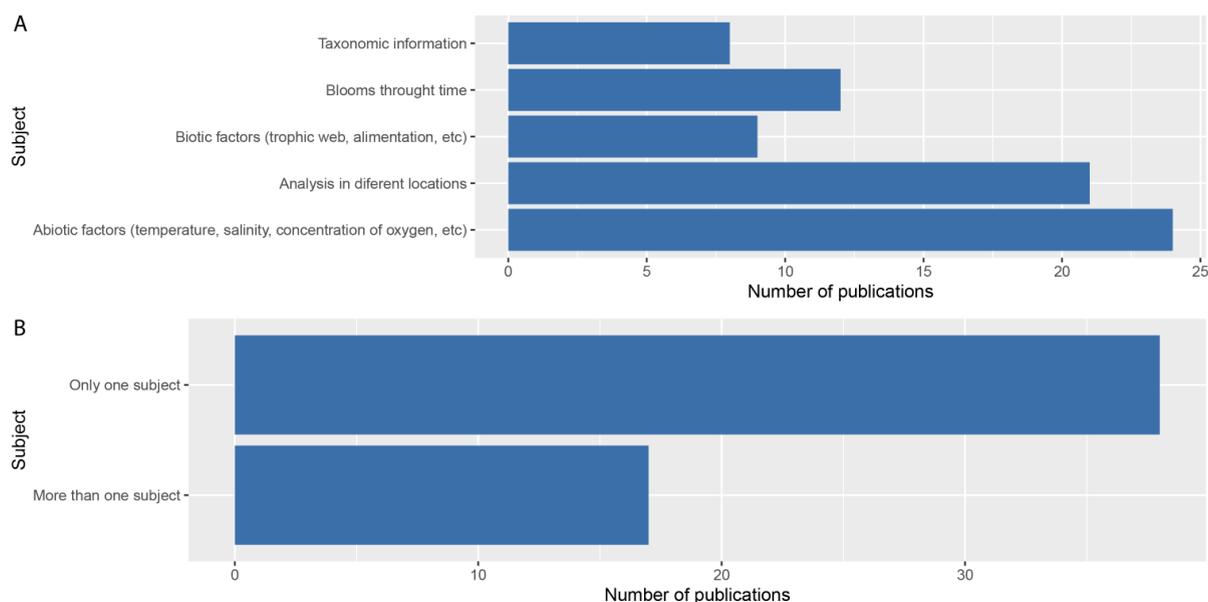
Pode-se observar que a classe mais mencionada nas publicações é a classe Scyphozoa, além do tipo de publicação mais observada ser o tipo de artigo científico. A publicação do tipo capítulo de livro e *paper* para conferência foram os tipos menos observados, sendo que um capítulo também foi publicado como uma revisão, como observado na Figura 5.



**Figura 5.** Frequência do tipo de publicação analisado por classes de cnidários.

#### d. Principais assuntos abordados

Das publicações analisadas, 17 mencionavam pelo menos um assunto, e o assunto que mais foi analisado nelas foram fatores abióticos, como experimentos com temperatura, salinidade, concentração de oxigênio, entre outros. Seguido desse assunto, o segundo mais mencionado foi a presença de *blooms* em localidades específicas, com análises muitas vezes espaço-temporais. O assunto menos mencionado nas publicações foi sobre informações taxonômicas, sendo que os textos que mencionaram tinham uma abordagem focada em análises moleculares (Figura 6).



**Figura 6.** Quantidade de assuntos abordados por cada publicação. No gráfico A, tipos de publicações são analisadas, e no gráfico B, a quantidade de publicações que mencionavam mais de um assunto ou que mencionavam apenas um assunto, dos analisados no gráfico A.

### 7. **Discussão e conclusões**

A discussão desta revisão focou nos tópicos analisados na Figura 5. Cada vez mais as mudanças climáticas estão em evidência, não só na literatura científica como em diferentes setores da sociedade em que podem causar algum impacto. Há diversos fatores que influenciam direta e indiretamente o fenômeno dos *blooms*, desde análises de temperatura e salinidade e sua influência em indivíduos e populações até análises de cadeias tróficas e suas comunidades em uma análise espaço-temporal.

#### a. Biotic (trophic web, alimentation, etc.) and abiotic factors (temperature, salinity, concentration of oxygen, etc.)

De acordo com Holst & Jarms (2010), a distribuição de medusas pode ser influenciada por dois principais fatores abióticos: temperatura e salinidade, influenciando a reprodução desses animais, seja ela sexuada, através de medusas, por exemplo, ou assexuada, através de pólipos, já que esses animais possuem um ciclo de vida metagenético, o que indica que espécies de um mesmo gênero

respondem e têm tolerâncias diferentes aos mesmos fatores, como foi observado por diversos autores ao longo do tempo, com o gênero *Aurelia* (Dong *et al.*, 2010; Malej *et al.*, 2012; Shibata *et al.*, 2015; Wang, Y. & Sun, 2015; Wang, Y. *et al.*, 2015; Wang, N. & Li, 2015; Wang, N. *et al.*, 2015; Amorim *et al.* 2018; Pitt *et al.*, 2018; Dong, 2018; Frolova & Miglietta, 2020) e com o gênero *Crambionella* sp. (Daryanabard *et al.*, 2008; Perissinotto *et al.*, 2013; Riyas *et al.*, 2021), por exemplo.

A temperatura pode ser o fator determinante para a estrobilização dos pólipos de cnidários, como observado para a espécie *Aurelia* sp. 1 (Wang *et al.*, 2015; Dong, 2018), tendo uma importância grande quando se trata do aparecimento de medusas em determinados locais. Para essa espécie, a concentração de alimento age conjuntamente com a temperatura ambiente, e em condições favoráveis faz com que os pólipos aumentem de tamanho, resultando em um maior número de éfiras ao final de cada estrobilização (Wang *et al.*, 2015). Marques *et al.* (2021), ao estudar a espécie *Aurelia coerulea* na lagoa Thau (França), constataram a presença de éfiras a partir de novembro, mas afirmam que a estrobilização dos pólipos presentes na lagoa continua até abril. Além disso, o conteúdo dos estômagos desses animais indica uma preferência por fitoplâncton, microzooplâncton (como rotíferos) e partículas orgânicas suspensas, entrando em concordância com Purcell (2012), Purcell *et al.* (2007) e Sun *et al.* (2015), que afirmam que as ações antrópicas têm uma influência nos blooms de medusas (discutido posteriormente neste trabalho).

Mas esses fatores não afetam apenas a classe Scyphozoa, mas também a classe Hydrozoa, com *blooms* de medusas dos gêneros *Obelia* e *Lizzia* ocorrendo principalmente no verão (Genzano *et al.*, 2008; Kintner & Brierley, 2019). Além disso, pólipos de Scyphozoa encontrados no Norte do Mar Adriático tiveram maior densidade em temperaturas mais quentes do ano (Malej *et al.*, 2012), além de Schiariti *et al.* (2014) terem observado uma maior taxa de reprodução assexuada para pólipos da mesma classe com maiores temperaturas e também taxas de alimentação, indicando que se a estrobilização dos pólipos ocorresse em meses mais quentes, teríamos por consequência um maior número de medusas em um mesmo local. Essa influência pode ser diferente dependendo da população e de sua distribuição geográfica, já que esses fatores mudam conforme sua localidade (Daryanabard *et al.*, 2008; Kintner & Brierley, 2019).

O aumento de temperatura influenciando espécies de cnidários não é o único fator analisado para os diferentes gêneros desses animais. Como visto no trabalho de Shibata *et al.* (2015), medusas da espécie *Aurelia limbata* foram produzidas a baixas temperaturas, indicando que *blooms* podem ser avistados ao longo do ano, e não apenas em momentos de aquecimento da água. Goldstein & Steiner (2020) afirmam que existe a necessidade de uma redução na temperatura para estimular a estrobilização em várias espécies de Scyphozoa, e que um aumento de temperatura no inverno pode influenciar os eventos de *blooms* principalmente em espécies de regiões temperadas, quando comparadas com as de regiões neotropicais, e que nestes casos, a disponibilidade de alimento seria um

fator mais importante do que a temperatura para que a estrobilização ocorresse. Pólipos de *Nemopilema nomurai*, por exemplo, pareceram entrar em um estado de dormência abaixo de 5°C, indicando uma alta tolerância a uma variação grande de temperatura (Sun *et al.*, 2015), aumentando a distribuição da espécie dentro de diferentes cenários.

Lilley *et al.* (2009) afirmam que há uma vasta, mas esporádica distribuição de medusas pela Europa, e ainda afirmam uma diminuição de sua abundância entre 2003 e 2005, indicando uma variabilidade inter-anual para as espécies *Rhizostoma octopus* e *Rhizostoma pulmo* nessas regiões, principalmente quando as temperaturas aumentam de 5-10°C para 10-15°C, e Schnedler-Meyer *et al.* (2018) afirmam que qualquer variabilidade ambiental pode conduzir a dinâmica de *blooms* de medusas típicas em ecossistemas temperados costeiros fechados ou semifechados, demonstrando em modelos de comunidades como *blooms* erráticos podem ser gerados por mudanças irregulares no ambiente, resultando em um ambiente dominado por medusas no início da temporada, favorecidas pela sazonalidade do local. Em relação à sazonalidade, Waryani *et al.* (2015) também discutem a distribuição de duas espécies de medusas, *C. perezii* e *R. pulmo* (esta uma possível identificação equivocada) em um ambiente estuarino, afirmando que a forte sazonalidade do local faz com que o aumento da população de medusas na região também siga o padrão sazonal, aumentando quando as águas estão mais quentes, e diminuindo quando as águas estão mais frias (reflexo do tempo de estrobilização dos pólipos).

Além disso, foi observado um aumento na frequência de *blooms* da espécie *Pelagia noctiluca* durante uma mudança de temperaturas mais baixas para temperaturas mais altas desde 1980, tendo uma frequência maior durante o inverno, aparecendo antes durante o ano e persistindo por mais tempo no ambiente (Licandro *et al.*, 2010). A distribuição de medusas pode variar também quando observamos eventos não previsíveis durante o decorrer do ano, como por exemplo a distribuição de medusas da espécie *C. plocamia* em anos com e sem o evento *El Niño*, que cobriu uma maior área em anos cuja temperatura foi mais alta e houve maior concentração de larvas de sardinha trazidas pelo evento (Quinones *et al.*, 2018).

Fora a temperatura, a salinidade é considerada um fator importante para influenciar os *blooms*, seja aumentando ou diminuindo a população de pólipos e conseqüentemente influenciando a população de medusas, seja em tipos de reprodução, como produção de podocistos, estrobilização e crescimento somático dos pólipos (Sun *et al.*, 2015; Amorim *et al.*, 2018). De acordo com Kawahara *et al.* (2013), os podocistos são responsáveis pela diferença de anos que ocorreram os *blooms* para anos em que o fenômeno não ocorreu, para a espécie *Nemopilema nomurai*. Seu encistamento foi raro em condições de temperaturas amenas (19°C), mas com o seu aumento para 27°C, o encistamento aumentou significativamente, mostrando que com o aumento de temperatura das águas, esse processo se torna mais intenso, resultando em mais pólipos e posteriormente mais medusas.

No caso das medusas, influenciando em sua alimentação, já que o diâmetro da umbrela das éfiras pode ser influenciado pela temperatura e salinidade da água, como visto por Wang & Li (2015) e Girón-Nava *et al.* (2015). Para cnidários da classe Hydrozoa, a salinidade não pareceu ter ligação direta com a reprodução dos pólipos e subsequente *blooms* nas localidades estudadas por Kintner & Brierley (2019) para os gêneros de *Obelia* e *Lizzia*, mas para o gênero *Liriope* a salinidade acima de 36 limitou sua distribuição, além do gênero não ser encontrado em salinidades muito baixas, fato que indica uma influência do fator na sobrevivência desses animais (Yilmaz, 2015). Sun *et al.* (2015) indicam que para salinidades abaixo de 10 e acima de 40 não há uma resistência de pólipos para sobreviverem nessas condições, enquanto que a sua reprodução foi observada a salinidades em torno de 2 a 27. Isso indica que pólipos de *Nemopilema nomurai* costumam crescer e se reproduzir em ambientes estuarinos. Esses fatores também podem determinar a distribuição espaço-temporal das medusas, como por exemplo a espécie *Crambionella orsini*, que teve uma maior abundância com uma salinidade maior, e uma menor abundância com o aumento de oxigênio dissolvido na água (Riyas *et al.*, 2021).

b. Analysis in different locations through time and taxonomic information

Ainda em relação à distribuição espaço-temporal de medusas, ao longo do tempo foram analisadas ocorrências de *blooms* em diferentes regiões do mundo, como as regiões com mais publicações, como a asiática, com foco no Japão (Uye, 2008; Mills, 2001; Duarte *et al.*, 2013), China (Uye, 2008; Choi *et al.*, 2018), Coreia (Choi *et al.*, 2018), Golfo de Mannar-Índia (Ramesh *et al.*, 2021), Malásia (Syazwan *et al.*, 2020), *Izu-Ogasawara Islands* (Hidaka-Umetsu *et al.*, 2018), Palau (Dawson *et al.*, 2015) e a europeia (Lilley *et al.*, 2009), com foco no Mediterrâneo (Mills, 2001; Milisenda *et al.*, 2018; Condon *et al.*, 2013; Marambio *et al.*, 2021; Gili & Pagés, 2005), Noruega (Mills, 2001), Entorno do Reino Unido (Duarte *et al.*, 2013; Lee *et al.*, 2013; Glynn *et al.*, 2015; Dawson *et al.*, 2015; Kennerley *et al.*, 2021), e Mar Menor (Duarte *et al.*, 2013).

Para a região das Américas, tem-se focos nos Estados Unidos da América (Mills, 2001; Dawson *et al.*, 2015; Smith *et al.*, 2016), costa do Peru (Quinones *et al.*, 2018). Na região australiana, com foco apenas no sudeste da Austrália (Dawson *et al.*, 2015) e africana, com foco no Mar Vermelho (Cruz-Rivera & El-Regal, 2016) e no sul da África (Mills, 2001) foram as regiões com menos publicações de avistamentos e distribuições de espécies que formam *blooms*. Isso pode indicar mais uma vez que a sazonalidade com a mudança de temperatura na época inverno-verão, bem explícita na Europa e região asiática, por exemplo, é um fator importante que influencia a reprodução de pólipos e medusas, como analisado por diversos autores (Schnedler-Meyer *et al.*, 2018; Riyas *et al.*, 2021), mas também pode indicar uma falta de estudos em outras regiões, resultando em dados com a tendência a este resultado.

As análises espaço-temporais de medusas em determinados locais não dizem respeito apenas à presença ou ausência desses animais no decorrer do tempo. Trabalhos como os de Uye (2008), Purcell (2005), Fleming *et al.* (2013), Quinones *et al.* (2018) e Riyas *et al.* (2021) associam a alta no número de medusas com a temperatura em determinadas épocas do ano, assim como Perissinotto *et al.* (2013) a associam com a mudança na salinidade das regiões estudadas, mostrando novamente a importância desses fatores para os eventos de *blooms*, mesmo estando em regiões diferentes do mundo. Cada classe de cnidários, assim como cada espécie podem ocorrer em diferentes partes do mundo, como discutido anteriormente. Além disso, cada espécie pode ter uma dinâmica populacional para realizarem *blooms* que são diferentes entre si, sendo capazes de realizar tanto *blooms* aparentes como verdadeiros, compostos de linhagens filogeneticamente distintas, compondo múltiplas metapopulações que podem variar de acordo com táxon, localidade, região e tempo (Abboud *et al.*, 2018).

Hamner & Dawson (2009) foram os únicos que além de revisarem informações taxonômicas sobre espécies de Scyphozoa, também analisaram espécies de Cubozoa e de Hydrozoa que também realizam *blooms*. Para a classe Cubozoa, há poucas referências de *blooms* na literatura, com algumas ocorrências no Indo-Pacífico, Havá e costa da Austrália; fazendo com que seja difícil uma generalização da ocorrência de *blooms* ou de fatores que influenciam o fenômeno para a classe. Uma justificativa para esses fatos é de que no ciclo de vida de espécies desta classe, quando um pólipô realiza estrobilização, há como resultado apenas uma medusa, tornando mais difícil um evento de *bloom* como resultado da reprodução (Hamner & Dawson, 2009).

Para a classe Hydrozoa, foram encontradas algumas ocorrências de *blooms* no noroeste do Pacífico, oeste do Atlântico Norte, e leste do Atlântico Sul (Purcell, 2005; Genzano *et al.*, 2008; Hamner & Dawson, 2009). Assim como para a classe Scyphozoa, a classe Hydrozoa pode ser encontrada em grandes concentrações sazonalmente, mas diferentemente da primeira classe, a segunda pode ter agregações de medusas tanto verticalmente quanto horizontalmente, agindo passiva ou ativamente, podendo nadar a grandes distâncias, como por exemplo a medusa da espécie *Solmissus albescens* (Hamner & Dawson, 2009).

As espécies da classe Scyphozoa mais comuns em águas costeiras no mundo pertencem ao gênero *Aurelia*, sendo extensamente distribuídas em águas subtropicais, temperadas e até mesmo boreais, com a presença de eventos de *blooms* em áreas costeiras da China, Coreia, Japão, Dinamarca, Inglaterra, Austrália e Estados Unidos (Dong, 2018). Com 27 espécies ou subespécies, apenas duas são consideradas cosmopolitas: *Aurelia aurita* e *Aurelia limbata*; tendo uma distribuição mais restrita quando olhamos para as outras espécies. Em relação a estas duas espécies serem cosmopolitas, de acordo com Lawley *et al.* (2021), que realizaram tanto análises morfológicas como moleculares de medusas de diferentes regiões, afirmam que muitas espécies foram sinonimizadas como *Aurelia aurita*

sem que houvesse uma distinção morfológica entre elas, resultando em uma ampla distribuição da espécie. De acordo com os mesmos autores, muitas espécies ainda não descritas (e.g. *Aurelia* sp. 7, *A.* sp. 12, *A.* sp. 13, *A.* sp. 14, etc) estavam no mesmo clado da espécie *Aurelia coerulea* (como *Aurelia* sp.), gerando o mesmo resultado, uma distribuição cosmopolita. Dong (2018) também analisa possíveis causas dos *blooms* do gênero, e assim como outros autores como Purcell *et al.* (2007) e Wan *et al.* (2015), apontando novamente a temperatura como fator determinante para a ocorrência desses eventos.

Como discutido anteriormente, eventos previsíveis ou não de *blooms* de medusas podem ter tanto influência abiótica como biótica, mas não podemos nos esquecer da influência humana nos ambientes marinhos, especialmente em ambientes costeiros, onde há uma maior atividade humana, como portos e maior quantidade de embarcações transitando no espaço, quando comparados a ambientes de mar aberto. Direta ou indiretamente, a sociedade humana contribui para que haja mudanças dos fatores discutidos, como a temperatura ou salinidade de ambientes marinhos.

Purcell *et al.* (2007), Purcell (2012) e Sun *et al.* (2015) afirmam que ações antrópicas como a eutrofização do ambiente marinho podem influenciar toda a cadeia alimentar, consequentemente aumentando a biomassa de níveis tróficos cujos consumidores são pólipos e medusas de cnidários. Assim, um aumento da quantidade de alimento disponível pode influenciar o crescimento de uma espécie, sua reprodução assexuada e sexuada, podendo assim favorecer os *blooms* de medusas, havendo em uma escala espaço-temporal a mudança de população de apenas pólipos para uma população dominada por medusas, não só em espécies do gênero *Crambionella*, mas também de *Aurelia*, *Lychnorhiza*, *Pelagia* entre outros (Purcell, 2012; Fleming *et al.*, 2013; Feng *et al.*, 2015; Wan *et al.*, 2015; Sun *et al.*, 2015; Wang *et al.*, 2015; Goldstein *et al.*, 2020).

Pitt *et al.* (2015) também afirmaram que estudos mostrando a percepção de que os *blooms* de medusas são causados por estressores antropogênicos estão cada vez mais frequentes, mas que muitos estudos são apenas empíricos, sem mostrar uma causalidade direta da ação humana nos *blooms*. Apesar disso, Purcell *et al.* (2007) e Dong *et al.* (2010) afirmam ainda que o provável aumento de atividade humana na costa terá como consequência o aumento de *blooms* nessas regiões, e que principalmente a costa da Ásia será uma região mais sensível a esses eventos. Goldstein & Steiner (2020) também afirmam que oceanos mais modificados pelo ser humano acarretam em uma quantidade maior de biomassa disponível para servir de alimento para os cnidários, sendo um fator chave para os eventos de *blooms* ocorrerem. Como medusas são além de predadores, competidores de recursos com peixes (Nagata *et al.* 2015), normalmente seu aumento de abundância é associado com o declínio de populações de peixes (Hong *et al.*, 2008), além de poder influenciar uma alta mortalidade em peixes que estão restritos à aquacultura (Fleming *et al.*, 2013). Em contraste a esses pesquisadores, Daryanabard *et al.* (2008) discutem como a distribuição de medusas acontece dependendo da

temperatura da superfície do mar, e em como ela parece ser um fator mais importante do que a degradação da costa por ações antropogênicas, por exemplo, indicando que os *blooms* ocorrem por conta de condições oceanográficas e de ecossistemas em larga escala, e não necessariamente por conta de ações antropogênicas.

Ainda na questão de estruturas e influências do ser humano no ambiente, Duarte *et al.* (2013) discutiram sobre como o aumento de estruturas artificiais associadas com navios, aquacultura e outros tipos de atividades humanas na costa possibilitam a fixação de pólipos de cnidários, podendo ter um papel importante no aumento dos números de *blooms* na costa. Por fim, Gili & Pagés (2005) e Dong *et al.* (2010) também discutiram que conforme os estoques pesqueiros são diminuídos pela indústria pesqueira e a sobrepesca, a baixa na biomassa desses animais pode vir a ser substituída por organismos gelatinosos, como cnidários e ctenóforos, fazendo com que os oceanos cheios de peixes que conhecemos hoje venham a ser substituídos por oceanos cheios de medusas, por exemplo.

Com a frequência dos *blooms* aumentando significativamente nos últimos anos, a ciência cidadã acaba sendo uma alternativa para ampliar e melhorar o monitoramento desses eventos pelo mundo. Marambio *et al.* (2021) apontam para campanhas de avistamento de medusas na Itália, Espanha, Malta e Tunísia, que começou em 2009, como monitoramentos com a participação do público e que foram bem sucedidos, com mais de 100 mil registros e mais de 25 mil avistamentos de espécies de cnidários entre os anos de 2009 e 2015. Além de ter um bom custo benefício, a ciência cidadã acaba ajudando em monitoramentos e conservação de diversas espécies (Marambio *et al.*, 2021), não somente de invertebrados, mas também de vertebrados marinhos, o que trás benefícios para a ciência e o meio ambiente. Porém é necessário que esses programas científicos sejam bem concebidos, implementados e avaliados, com participantes realmente empenhados e preparados para cada situação de avistamento, e que sejam realizados em diversos locais e países; somente assim será possível uma contribuição realmente significativa para ajudar a mitigar impactos dos *blooms* nas costas.

Conhecer os cenários possíveis que influenciam na reprodução desses animais é importante para, além de obter maior conhecimento sobre os eventos de *blooms*, criar possibilidades de manejo de pesca (Quinones *et al.*, 2018) e gerenciamento costeiro, para que seres humanos possam continuar suas atividades sem influenciar mais ainda as populações desses animais.

Com base na busca bibliográfica e na reunião de dados sobre os *blooms*, houve um resultado numeroso de publicações sobre o tema, além dos filtros impostos terem eliminado outros clados de animais e protistas que também são conhecidos por produzirem *blooms* ao longo do ano. Apesar disso, como a filtragem foi focada em fatores que podem influenciar os *blooms* de medusas, podem ter sido eliminadas outras publicações que têm como tópico os *blooms*, mas que não tem nenhum fator que possa influenciar esse fenômeno, diminuindo o número total de publicações analisadas. Além

disso, a busca não realizou um refinamento das revistas em que as publicações foram publicadas, resultando em alguns artigos que foram publicados em revistas pequenas e com menos impacto do que revistas maiores. Esse fato não significa que os artigos têm uma menor qualidade, mas que tem uma menor visibilidade dentro da academia.

Os *blooms* são de extrema importância para a sociedade humana, tendo em vista diversos incidentes com queimaduras de medusas em diferentes regiões do mundo, devido a este fenômeno. Conhecer fatores que podem levar aos *blooms* é de suma importância para que, no futuro, situações como uma alta concentração de medusas possam ser previstas ao longo das costas dos países. A revisão bibliográfica torna-se uma importante ferramenta para expandir esse conhecimento, analisando-o em diferentes níveis, como, por exemplo, a temperatura, pH e salinidade da água (fatores abióticos), e mudanças nas comunidades de animais (fatores bióticos) que podem influenciar nos *blooms*.

## 8. Referências

- Americus B., Lotan T., Bartholomew J. L., Atkinson S. D. (2020) **A comparison of the structure and function of nematocysts in free-living and parasitic cnidarians (Myxozoa).** International Journal for Parasitology, 50(10–11): 763-769. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2020.04.012>.
- Amorim, K.; Mattmuller, R.M.; Alguero-Muniz, M.; Meunier, C.L.; Alvarez-Fernandez, S.; Boersma, M.; Morais, P.; Teodosio, M.A. **Winter river discharge may affect summer estuarine jellyfish blooms.** Marine Ecology Progress Series, 591:253-265. <https://doi.org/10.3354/meps12356>.
- Abboud S.S., Daglio L.G., Dawson M.N. (2018) **A global estimate of genetic and geographic differentiation in macromedusae-implications for identifying the causes of jellyfish blooms.** Marine ecology progress series, 591:199-216. <https://doi.org/10.3354/meps12521>.
- Choi, J.G.; Jo, Y.H.; Moon, I.J.; Park, J.; Kim, D.W.; Lippmann, T.C. (2018) **Physical forces determine the annual bloom intensity of the giant jellyfish *Nemopilema nomurai* off the coast of Korea.** Regional Studies in Marine Science, 24: 55-65. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2018.07.003>.
- Cruz-Rivera E., El-Regal M.A. (2016) **A bloom of an edible scyphozoan jellyfish in the Red Sea.** Marine Biodiversity, 46: 515–519. <https://doi.org/10.1007/s12526-015-0381-1>.
- Collins, A. G. (2009) **Recent insights into cnidarian phylogeny.** Smithsonian Contributions to the Marine Sciences, 38: 139-149.
- Condon, R.H., Duarte, C.M., Pitt, K.A., Robinson, K.L., Lucas, C.H., Sutherland, K.R., Mianzan, H.W., Bogeberg, M., Purcell, J.E., Decker, M.B., Uye, S., Madin, L.P., Brodeur, R.D., Haddock, S.H.D., Malej, A., Parry, G.D., Eriksen, E., Quinones, J., Acha, M., Harvey, M., Arthur, J.M., Graham, W.M. (2013) **Recurrent jellyfish blooms are a consequence of global oscillations.** Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 110(03): 1000-1005. <https://doi.org/10.1073/pnas.1210920110>.
- Daryanabard, R; Dawson, MN. (2008) **Jellyfish blooms: *Crambionella orsini* (Scyphozoa : Rhizostomeae) in the Gulf of Oman, Iran, 2002-2003.** Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 88(3): 477-483. <https://doi.org/10.1017/S0025315408000945>.
- Dawson M.N., Ciciel K., Decker M.B., Hays G.C., Lucas C.H., Pitt K.A. (2015) **Population-level perspectives on global change: genetic and demographic analyses indicate various scales, timing, and causes of scyphozoan jellyfish blooms.** Biological Invasions, 17: 851–867. <https://doi.org/10.1007/s10530-014-0732-z>.

- Dong, Z. (2018) **Blooms of the moon jellyfish aurelia: Causes, consequences and controls.** Chapter 8. World Seas: an environmental evaluation Volume III: Ecological issues and environmental impacts, 3: 163-171. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-805052-1.00008-5>.
- Dong, Z.J.; Liu, D.Y.; Keesing, J.K. (2010) **Jellyfish blooms in China: Dominant species, causes and consequences.** Marine Pollution Bulletin, 60(7): 954-963. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2010.04.022>.
- Duarte C.M., Pitt K.A., Lucas C.H., Purcell J.E., Uye S., Robinson K., Brotz L., Decker M.B., Sutherland K.R., Malej A., Madin L., Hianzan H. (2013) **Is global ocean sprawl a cause of jellyfish blooms?** Frontiers in Ecology and the Environment, 11(2): 91-97. <https://doi.org/10.1890/110246>.
- Feng, S.; Zhang, G.; Sun, S.; Zhang, F.; Wang, S.; Liu, M. (2015) **Effects of temperature regime and food supply on asexual reproduction in *Cyanea nozakii* and *Nemopilema nomurai*.** Hydrobiologia, 754: 201–214. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2279-0>.
- Feng, S.; Zhang, F.; Sun, S.; Wang, S.; Li, C. (2015) **Effects of duration at low temperature on asexual reproduction in polyps of the scyphozoan *Nemopilema nomurai* (Scyphozoa: Rhizostomeae).** Hydrobiologia, 754: 97–111. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2173-9>.
- Fitt, W.K. & Costley, K. (1998) **The role of temperature in survival of the polyp stage of the tropical rhizostome jellyfish *Cassiopea xamachana*.** Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 222: 79-91. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(97\)00139-1](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(97)00139-1).
- Fleming N.E.C., Harrod C., Houghton J.D.R. (2013) **Identifying potentially harmful jellyfish blooms using shoreline surveys.** Aquaculture environmental interactions, 4: 263–272. <https://doi.org/10.3354/aei00086>.
- Frolova, A. & Miglietta, M. P. (2020) **Insights on Bloom Forming Jellyfish (Class: Scyphozoa) in the Gulf of Mexico: Environmental Tolerance Ranges and Limits Suggest Differences in Habitat Preference and Resistance to Climate Change Among Congeners.** Frontiers in Marine Science, 7. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00093>.
- Genzano G., Mianzan H., Diaz-Briz L., Rodriguez C. (2008) **On the occurrence of *Obelia* medusa blooms and empirical evidence of unusual massive accumulations of *Obelia* and *Amphisbetia* hydroids on the Argentina shoreline.** Latin American Journal of Aquatic Research, 36(2): 301-307. <https://doi.org/10.3856/vol36-issue2-fulltext-11>.
- Gibbons, M.J.; Janson, L.A.; Ismail, A. and Samaai, T. (2010) **Life cycle strategy, species richness and distribution in marine Hydrozoa (Cnidaria: Medusozoa).** Journal of Biogeography, 37: 441-448. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02226.x>.

- Gili, J. & Pages, F. (2005) **Jellyfish blooms. Les proliferacions de meduses.** Bolletí de la Societat d'Història Natural de les Balears, 48: 9-22. <https://raco.cat/index.php/BolletiSHNBalears/article/view/170002>.
- Girón-Nava A., López-Sagástegui C., Aburto-Oropeza O. (2015) **On the conditions of the 2012 cannonball jellyfish (*Stomolophus meleagris*) bloom in Golfo de Santa Clara: A fishery opportunity?** Fisheries Management and Ecology, 22(3): 261-264. <https://doi.org/10.1111/fme.12115>.
- Glynn F., Houghton J.D.R., Provan J. (2015) **Population genetic analyses reveal distinct geographical blooms of the jellyfish *Rhizostoma octopus* (Scyphozoa).** Biological Journal of the Linnean Society, 116(3): 582–592. <https://doi.org/10.1111/bij.12614>.
- Goldstein J. & Steiner U.K. (2020) **Ecological drivers of jellyfish blooms – The complex life history of a ‘well-known’ medusa (*Aurelia aurita*).** Journal of Animal Ecology, 89(3): 910-920. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13147>.
- Graham, W.M., Pagès, F. & Hamner, W.M. (2001) **A physical context for gelatinous zooplankton aggregations: a review.** Hydrobiologia, 451: 199-212.
- Hagadorn, J.W., Dott Jr., R.H. & Damrow, D. (2002) **Stranded on a late Cambrian shoreline: medusae from central Wisconsin.** Geology, 30: 147-150. [https://doi.org/10.1130/0091-7613\(2002\)030%3C0147:SOALCS%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1130/0091-7613(2002)030%3C0147:SOALCS%3E2.0.CO;2).
- Hamner, W. M.; Dawson, M.N. (2009) **A review and synthesis on the systematics and evolution of jellyfish blooms: advantageous aggregations and adaptive assemblages.** Hydrobiologia, 616: 161–191. <https://doi.org/10.1007/s10750-008-9620-9>.
- Hidaka-Umetsu M., Lindsay D.J. (2018) **Comparative ROV surveys reveal jellyfish blooming in a deep-sea caldera: The first report of *Earleria bruuni* from the Pacific Ocean.** Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 98(8): 2075-2085. <https://doi.org/10.1017/S0025315417001540>.
- Holst, S. & Jarms, G. (2010) **Effects of low salinity on settlement and strobilation of Scyphozoa (Cnidaria): Is the lion’s mane *Cyanea capillata* (L.) able to reproduce in the brackish Baltic Sea?** Hydrobiologia, 645: 53-68. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0214-y>.
- Hong J., He-Qina, C., Hai-Genb, X., Arregun-Sanchez, F., Zetina-Rejon, M.J., Lunac, P.D.M., Quesne, W. J. F. L. (2008) **Trophic controls of jellyfish blooms and links with fisheries in the East China Sea.** Ecological Modelling, 212(3–4): 492-503. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.10.048>.
- Kawahara M., Ohtsu K., Uye S.-I. (2013) **Bloom or non-bloom in the giant jellyfish *Nemopilema nomurai* (Scyphozoa: Rhizostomeae): Roles of dormant podocysts.** Journal of Plankton Research, 35(1): 213–217. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbs074>.

- Kennerley, A., Lorenzoni, I., Luisetti, T., Wood, L. E., Taylor, N. G. H. (2021) **Mapping habitats for the suitability of jellyfish blooms around the UK and Ireland.** *Hydrobiologia*, 848: 1535–1552. <https://doi.org/10.1007/s10750-021-04539-4>.
- Kintner, A. & Brierley, A.S. (2019) **Cryptic hydrozoan blooms pose risks to gill health in farmed North Atlantic salmon (*Salmo salar*).** *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 99(2): 539-550. <https://doi.org/10.1017/S002531541800022X>.
- Laffoley, D. & Baxter, J.M. (Eds) (2016) **Explaining Ocean Warming: Causes, scale, effects and consequences.** Full report. Gland, Switzerland: IUCN. 456 pp. Disponível em: [https://portals.iucn.org/library/sites/library/files/documents/2016-046\\_0.pdf](https://portals.iucn.org/library/sites/library/files/documents/2016-046_0.pdf).
- Lee Patricia L. M., Dawson Michael N, Neill Simon P., Robins Peter E., Houghton Jonathan D. R., Doyle Thomas K. and Hays Graeme C. (2013) **Identification of genetically and oceanographically distinct blooms of jellyfish.** *Journal of the Royal Society Interface*, 10: 20120920. <http://doi.org/10.1098/rsif.2012.0920>.
- Licandro, P.; Conway, D.V.P.; Yahia, M.N.D.; de Puellas, M.L.F.; Gasparini, S.; Hecq, J.H.; Tranter, P.; Kirby, R.R. (2010) **A blooming jellyfish in the northeast Atlantic and Mediterranean.** *Biology Letters*, 6: 688–691. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2010.0150>.
- Lilley, M. K. S., Houghton, J. D. R., Hays, G. C. (2009) **Distribution, extent of inter-annual variability and diet of the bloom-forming jellyfish *Rhizostoma* in European waters.** *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 89(1): 39-48. <https://doi.org/10.1017/S0025315408002439>.
- Malej, A.; Kogovsek, T; Ramsak, A; Catenacci, L. (2012) **Blooms and population dynamics of moon jellyfish in the northern Adriatic.** *Cahiers de Biologie Marine*, 53: 337-342.
- Marambio M., Canepa A., López L., Gauci A.A., Gueroun S.K.M., Zampardi S., Boero F., Yahia O.K., Yahia M.N.D., Fuentes V., Piraino S., Deidun A. (2021) **Unfolding jellyfish bloom dynamics along the mediterranean basin by transnational citizen science initiatives.** *Diversity*, 13(6): 274; <https://doi.org/10.3390/d13060274>.
- Marques, A. C. & Collins, A. G. (2004) **Cladistic analysis of Medusozoa and cnidarian evolution.** *Invertebrate Biology*, 123: 23-42. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7410.2004.tb00139.x>.
- Marques R., Bonnet D., Carré C., Roques C., Darnaude A.M. (2021) **Trophic ecology of a blooming jellyfish (*Aurelia coerulea*) in a Mediterranean coastal lagoon.** *Limnology and Oceanography*, 66(1): 141-157. <https://doi.org/10.1002/lno.11593>.
- Mills, C.E. (2001) **Jellyfish blooms: are populations increasing globally in response to changing ocean conditions?** *Hydrobiologia*, 451: 55–68. <https://doi.org/10.1023/A:1011888006302>.

- Miranda, L.S., Morandini, A.C. & Marques, A.C. (2012) **Do Staurozoa bloom? A review of stauromedusan population biology.** *Hydrobiologia*, 690: 57-67. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1048-6>.
- Milisenda, G., Martinez-Quintana, A., Fuentes, V. L., Bosch-Belmar, M., Aglieri, G., Boero, R. R., Piraino, S. (2018) **Reproductive and bloom patterns of *Pelagia noctiluca* in the Strait of Messina, Italy.** *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 201: 29-39. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2016.01.002>.
- Morandini, A.C., Custódio, M.R., Marques, A.C. (2016) **Phylum Porifera and Cnidaria.** In: Gopalakrishnakone, P., Haddad Jr, V., Kem, W.R., Tubaro, A., Kim, E. (Eds.), *Marine and Freshwater Toxins*. Springer, Dordrecht, pp. 287-316.
- Nagata, R. M., Moreira, M. Z., Pimentel, C. R. & Morandini, A. C. (2015) **Food web characterization based on  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  reveals isotopic niche partitioning between fish and jellyfish in a relatively pristine ecosystem.** *Marine Ecology Progress Series*, 519: 13-27. <https://doi.org/10.3354/meps11071>.
- Perissinotto R.; Taylor R.H.; Carrasco N.K.; Fox C. (2013) **Observations on the bloom-forming jellyfish *Crambionella stuhlmanni* (Chun, 1896) in the St Lucia Estuary, South Africa.** *African Invertebrates*, 54 (1): 161–170. <https://doi.org/10.10520/EJC136753>.
- Pitt, K.A.; Lucas, C.H.; Condon, R.H.; Duarte, C.M. and Stewart-Koster, B. (2018) **Claims That Anthropogenic Stressors Facilitate Jellyfish Blooms Have Been Amplified Beyond the Available Evidence: A Systematic Review.** *Frontiers In Marine Science*. 5: 451. <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00451>.
- 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(3): 461-476. <https://doi.org/10.1017/S0025315405011409>.
- Purcell, J. E. (2012) **Jellyfish and Ctenophore Blooms Coincide with Human Proliferations and Environmental Perturbations.** *Annual Review of Marine Science*, 4: 209-35. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-120709-142751>.
- Purcell, J.E.; Uye, S.; Lo, W.T. (2007) **Anthropogenic causes of jellyfish blooms and their direct consequences for humans: a review.** *Marine Ecology Progress Series*, 350: 153-174. <https://doi.org/10.3354/meps07093>.
- Purcell, J.E., White, J.R., Nemazie, D.A. & Wright, D.A. (1999) **Temperature, salinity and food effects on asexual reproduction and abundance of the scyphozoan *Chrysaora quinquecirrha*.** *Marine Ecology Progress Series*, 180: 187-196. <https://doi.org/10.3354/meps180187>.

- Quinones, J., Chiaverano, L. M., Ayón, P., Adams, G. S., Mianzan, H. W., and Acha, E. M. (2018) **Spatial patterns of large jellyfish *Chrysaora plocamia* blooms in the Northern Humboldt Upwelling System in relation to biological drivers and climate.** – ICES Journal of Marine Science, 75: 1405–1415. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsy004>.
- Ramesh C.H., Koushik S., Shunmugaraj T., Ramana Murthy M.V. (2021) **Occurrence of a Scyphozoan jellyfish, *Pelagia noctiluca* (Forsk., 1775) bloom in the Gulf of Mannar Marine National Park, Southern India.** Indian Journal of Geo-marine Sciences, 50 (02): 161-164. <https://doi.org/10.56042/ijms.v50i02.66097>.
- Riyas, A.; Dahanukar, N.; Krishnan, K.A.; Kumar, A.B. (2021) **Scyphozoan jellyfish blooms and their relationship with environmental factors along the South-eastern Arabian Sea.** Marine Biology Research, 17(2): 185–199. <https://doi.org/10.1080/17451000.2021.1916034>.
- Ruppert, E. & Barnes, R.D. (1996) **Zoologia dos Invertebrados.** 6<sup>a</sup> ed., Roca Ed., São Paulo. 1029 p.
- 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. <https://doi.org/10.3354/meps10798>.
- Schnedler-Meyer N.A., Kiørboe T., and Mariani P. (2018) **Boom and Bust: Life History, Environmental Noise, and the (un)Predictability of Jellyfish Blooms.** Front. Mar. Sci. 5:257. <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00257>.
- Schuchert, P. (1993) **Phylogenetic analysis of the Cnidaria.** Zeitschrift Fur Zoologische Systematik Und Evolutionsforschung, 31: 161-173. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.1993.tb00187.x>.
- Shibata, H., Miyake, H., Goto, T., Adachi, A. & Toshino, S. (2015) **Wild polyps of the blooming jellyfish *Aurelia limbata* (Brandt, 1838) (Cnidaria: Scyphozoa) found on deep-sea debris off Sanriku, Japan.** Plankton & Benthos Research, 10 (3): 133-140. <https://doi.org/10.3800/pbr.10.133>.
- Smith, B.E., Ford, M.D., Link, J.S. (2016) **Bloom or bust: synchrony in jellyfish abundance, fish consumption, benthic scavenger abundance, and environmental drivers across a continental shelf.** Fisheries Oceanography, 25(5): 471-554. <https://doi.org/10.1111/fog.12168>.
- Sun, M.; Dong, J.; Purcell, J. E.; Li, Y.; Duan, Y.; Wang, A.; Wang, B. (2015) **Testing the influence of previous-year temperature and food supply on development of *Nemopilema nomurai* blooms.** Hydrobiologia, 754: 85–96. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-2046-7>.
- Sun, S.; Sun, X.X.; Jenkinson, I.R. (2015) **Preface: Giant jellyfish blooms in Chinese waters.** Hydrobiologia, 754: 1–11. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2320-3>.
- Syazwan W.M., Rizman-Idid M., Low L.B., Then A.Y., Chong V.C. (2020) **Assessment of scyphozoan diversity, distribution and blooms: Implications of jellyfish outbreaks to the**

- environment and human welfare in Malaysia.** Regional Studies in Marine Science, 39: 101444. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2020.101444>.
- Wang, N.; Li, C. (2015) **The effect of temperature and food supply on the growth and ontogeny of *Aurelia* sp. 1 ephyrae.** Hydrobiologia, 754: 157–167. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-1981-7>.
- Wang, N.; Li, C.; Liang, Y.; Shi, Y.; Lu, J. (2015) **Prey concentration and temperature effect on budding and strobilation of *Aurelia* sp. 1 polyps.** Hydrobiologia, 754: 125–134. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-1978-2>.
- Wang, Y.; Sun, S. (2015) **Population dynamics of *Aurelia* sp.1 ephyrae and medusae in Jiaozhou Bay, China.** Hydrobiologia, 754: 147–155. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-2021-3>.
- Wang, Y.; Zheng, S.; Sun, S.; Zhang, F. (2015) **Effect of temperature and food type on asexual reproduction in *Aurelia* sp.1 polyps.** Hydrobiologia, 754: 169–178. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-2020-4>.
- Waryani B., Siddiqui G., Ayub Z., Khan S.H. (2014) **Occurrence and temporal variation in the size-frequency distribution of 2 bloom-forming jellyfishes, *Catostylus perezii* (L. Agassiz, 1862) and *Rhizostoma pulmo* (Cuvier, 1800), in the Indus Delta along the coast of Sindh, Pakistan.** Turkish Journal of Zoology, 39(1): 95-102. <https://doi.org/10.3906/zoo-1401-13>.
- Won, H. J., Rho, B. J. & Song, J. I. (2001) **A phylogenetic study of the Anthozoa (phylum Cnidaria) based on morphological and molecular characters.** Coral Reefs, 20: 39–50 <https://doi.org/10.1007/s003380000132>.
- Yilmaz, I.N. (2015) **Collapse of zooplankton stocks during *Liriope tetraphylla* (Hydromedusa) blooms and dense mucilaginous aggregations in a thermohaline stratified basin.** Marine Ecology - An Evolutionary Perspective, 36: 595-610. <https://doi.org/10.1111/maec.12166>.

## **CAPÍTULO 2. POSSÍVEIS ALTERAÇÕES CLIMÁTICAS PODERIAM INFLUENCIAR AS EXPLOSÕES POPULACIONAIS (*BLOOMS*) DE ÁGUAS-VIVAS (CNIDARIA, DISCOMEDUSAE)?**

### **1. Abstract**

Cnidaria is a group of animals that characteristically have cnidae, and approximately 1/3 of its species have a metagenetic life cycle, with polyp and medusa body forms. When these animals are in the polyp stage, there is asexual reproduction, which may be related to the jellyfish population explosions, known as blooms. The environmental factors that influence the formation of blooms are varied and intricately interconnected. Salinity and temperature changes are responsible for limiting the distribution of scyphozoans, and their variations alter the rate of asexual reproduction of polyps, which can occur in various ways. Under stressful conditions, such as higher temperatures, polyps spend more energy increasing their number asexually, and as a consequence, there might be an increase in jellyfish blooms. This project aims to identify the influence of temperature and feeding on the strobilation of four species of Scyphozoa: *Lychnorhiza lucerna*, *Aurelia coerulea*, *Sanderia malayensis*, and *Cotylorhiza tuberculata* aiming to acquire more subsidies for the understanding of blooms, as well as to identify the occurrence of various modes of asexual reproduction in the studied species. Results indicated that higher temperatures influence the production of polyps for the species *Aurelia coerulea*, *Cotylorhiza tuberculata*, and *Sanderia malayensis*, and for the species *Lychnorhiza lucerna*, this production is only significant in polyps that remained starved. For stolon production, the absence of feeding is a significant factor for both *Aurelia coerulea* and *Sanderia malayensis*. For *Aurelia coerulea*, it was observed a negative influence for stolon formation (lower temperatures), and a positive influence (higher temperatures). For the production of podocysts, no significance was observed, that is, there is no influence of either temperature or feeding regime for the species analyzed. Finally, regarding the production of ephyrae, both temperature and the absence of food influenced the strobilation of the species *Aurelia coerulea*, *Lychnorhiza lucerna* and *Sanderia malayensis*, with the production of ephyrae for the first species being much higher than for the other two. The species *Cotylorhiza tuberculata* did not strobilate at any temperature variation, and there was 100% mortality at lower temperature variations (10°C). The production of polyps was higher when compared to the production of ephyrae for the species analyzed during the experiments, indicating that the benthic phase is essential to analyze the population dynamics of Scyphozoa that have a metagenetic life cycle, and thus be able to predict and understand more accurately the phenomenon of blooms.

## 2. Resumo

O filo Cnidaria é característico por apresentar animais que possuem cnidas, e aproximadamente 1/3 de suas espécies possuem um ciclo de vida metagenético com formas corpóreas de pólipos e medusa. Quando estes animais encontram-se na fase de pólipos, há a reprodução assexuada, que pode estar relacionada com as explosões populacionais de medusas, conhecidas como *blooms*. As mudanças de salinidade e temperatura são responsáveis por limitar a distribuição de cifozoários, sendo que suas variações alteram a taxa de reprodução assexuada dos pólipos. Ao estarem em ambientes estressantes, como, por exemplo, de maior temperatura, os pólipos gastam mais energia aumentando seu número assexuadamente, e como consequência pode haver o aumento de medusas no ambiente (*blooms*). O presente projeto tem como objetivo identificar a influência da temperatura e alimentação na estrobilização de quatro espécies de cifozoários: *Lychnorhiza lucerna*, *Cotylorhiza tuberculata*, *Sanderia malayensis* e *Aurelia coerulea*, obtendo mais subsídios para o entendimento dos *blooms*, assim como identificar a ocorrência de diferentes modos de reprodução assexuada para as espécies em questão. Resultados indicaram que temperaturas mais altas influenciam a produção de pólipos para as espécies *Aurelia coerulea*, *Cotylorhiza tuberculata* e *Sanderia malayensis*, sendo que para a espécie *Lychnorhiza lucerna*, essa produção apenas é significativa em pólipos que permaneceram em jejum. Para a produção de estolões, a ausência de alimentação é um fator significativo tanto para a espécie *Aurelia coerulea* como para *Sanderia malayensis*. Para a espécie *Aurelia coerulea*, observou-se influência negativa para formação de estolões (em temperaturas mais baixas), e influência positiva (em temperaturas mais altas). Já para a produção de podocistos, não se observou significância, ou seja, não há influência nem da temperatura nem do regime de alimentação para as espécies analisadas. Por fim, em relação à produção de éfiras, tanto a temperatura como a ausência de alimentação influenciam a estrobilização das espécies *Aurelia coerulea*, *Lychnorhiza lucerna* e *Sanderia malayensis*, sendo que a produção de éfiras para a primeira espécie é muito maior do que para as outras duas. A espécie *Cotylorhiza tuberculata* não estrobilizou a nenhuma variação de temperatura, e houve mortalidade de 100% à variações de temperatura mais baixas (10°C). A produção de pólipos foi maior quando comparada à produção de éfiras para as espécies analisadas durante os experimentos, indicando que a fase bentônica é essencial para analisarmos a dinâmica populacional de cifozoários que possuem um ciclo de vida metagenético, e assim ser possível prever e entender com maior precisão o fenômeno dos *blooms*.

### 3. Introdução

O filo Cnidaria — representado pelas anêmonas-do-mar, corais, hidróides, medusas e caravelas — é característico por apresentar animais com um ciclo de vida metagenético, com duas formas corpóreas: pólipos e medusa (Morandini *et al.*, 2016). Os cnidários são atualmente divididos em dois subfilos: Anthozoa, caracterizado pelos animais que não possuem forma de medusa em seu ciclo de vida, e Medusozoa, caracterizado pelos animais que possuem a forma de medusa em seu ciclo de vida (Morandini *et al.*, 2016). Para alguns autores, um terceiro subfilo existe: o grupo dos Endocnidozoa, que possui a classe Myxozoa, formada por pequenos parasitas que possuem cnidas parecidas com as do resto dos cnidários (Americus *et al.*, 2020).

Ao longo do tempo, a população de medusas varia sazonalmente e isso é parte natural do seu ciclo de vida. No entanto, quando há um rápido crescimento da população, comparando-se com aumentos anteriores ao longo do tempo, e quando esse aumento é considerado incomum, ultrapassando níveis anteriores, esse evento é conhecido como *bloom* verdadeiro. Os *blooms* verdadeiros podem ser previsíveis, quando é um crescimento sazonal, ou imprevisíveis, quando não há nenhuma periodicidade para o mesmo. Há ainda *blooms* que não são considerados verdadeiros, mas sim *blooms* aparentes. Normalmente estes ocorrem quando uma população estável passa por uma redistribuição ou dispersão causada por um fator químico, físico ou comportamental, podendo ocorrer grandes agregações de indivíduos. Existe ainda um terceiro tipo de *bloom*, que consiste em ser considerado apenas se seu efeito for negativo para o homem, tanto em suas atividades econômicas quanto para sua saúde (Miranda *et al.*, 2012). Para todas as categorias de *blooms*, os fatores ambientais que influenciam sua ocorrência são variados e estão complexamente interligados, sendo alguns deles a eutrofização dos mares, as mudanças climáticas, o aumento da atividade humana nos oceanos e até mesmo invasões biológicas.

A distribuição dos cifozoários pode ser limitada por dois fatores importantes: a salinidade e a temperatura (Holst & Jarms, 2010). Suas variações geralmente acentuam ou diminuem a taxa de reprodução assexuada dos pólipos (Purcell *et al.*, 1999). Medusas e pólipos respondem diferentemente a variações em um ambiente, pois possuem limites fisiológicos diferentes (Fitt & Costley, 1998), porém a permanência de medusas em um ambiente depende do desenvolvimento e da sobrevivência de seus pólipos (Holst & Jarms, 2010). Em períodos menos favoráveis os pólipos dispendem mais energia aumentando o seu número assexuadamente, permitindo que espécies de cifozoários sobrevivam em ambientes com grande variabilidade de condições, como por exemplo, em mares temperados onde as condições no inverno e no verão podem ser bem contrastantes (Holst & Jarms, 2010). Estudos indicam que é necessário que os pólipos, quando cultivados em laboratório, passem por um decréscimo seguido de aumento da temperatura para que a estrobilização seja estimulada, podendo variar de acordo com as espécies escolhidas (Loeb, 1972).

De acordo com o IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change), a temperatura superficial dos oceanos aumentou significativamente nos últimos 30 anos em mais de 70% das áreas costeiras do mundo. Até 2100 tem-se a previsão de aumento da média de temperatura oceânica mundial de 1 a 4°C (Laffoley *et al.*, 2016; Abram *et al.*, 2019). As taxas de mudança desses ambientes são altamente heterogêneas tanto espacialmente como sazonalmente, e a taxa média de aquecimento é de  $0,18 \pm 0,16^\circ\text{C}$  por década (Lima & Wethey, 2012). Estes valores são maiores do que em mar aberto, onde a média de variação é de  $0,11^\circ\text{C} \pm 0,02^\circ\text{C}$  por década na superfície dos oceanos (75m de profundidade) durante o período 1971-2010 (Rhein, *et al.*, IPCC, 2014), sendo que 2015 foi o ano considerado mais quente dentro dos 136 anos de dados que reconstruíram a temperatura na superfície dos oceanos.

Há também eventos de ondas de calor (*marine heatwaves*), que são descritos como períodos de temperaturas extremas que persistem por dias ou meses, que podem se estender por centenas de quilômetros (Abram *et al.*, 2019). Esses eventos climáticos são, por definição, únicos, e suas ocorrências não são esperadas, empurrando o sistema para perto ou além das faixas normalmente observadas, e como consequência havendo perda de vidas e destruição do ecossistema em questão. Além da temperatura e salinidade, a disponibilidade de alimento também é um fator primordial para os diferentes tipos de reprodução assexuada que são expressos nos pólipos dos diferentes grupos de Scyphozoa (Schiariti *et al.*, 2014).

As medusas têm várias características que possibilitam seu desenvolvimento em diversos ambientes, se recuperando rapidamente quando as condições ambientais voltam a ser favoráveis, com uma dieta abrangente, a capacidade de se desenvolver em ambientes com baixo teor de oxigênio, com rápidas taxas de crescimento e a capacidade de se fragmentar e se regenerar. A maioria das pesquisas relacionadas aos *blooms* de cifozoários tem sido centralizada nos estágios de éfira e medusa. Porém recentemente reconheceu-se que estudos direcionados aos estágios bentônicos, ou seja, ao estágio polipóide, são necessários e importantes para entender o fenômeno (Arai, 2009). Assim como as medusas, os pólipos apresentam grande tolerância a baixas quantidades de oxigênio na água e podem se beneficiar dessa característica encontrando novos locais para seu crescimento (Purcell *et al.*, 2007).

O aumento de estruturas construídas nos mares, como plataformas de petróleo, por exemplo, leva a um incremento de superfícies para o assentamento das plânulas e o desenvolvimento dos pólipos, o que pode acarretar na sua proliferação e, conseqüentemente, a um aumento na abundância de medusas (Richardson *et al.*, 2009). Estudos demonstram que há um grande uso de estruturas artificiais pelos pólipos de espécies causadoras de *blooms* (Duarte *et al.*, 2012), porém para se adquirir um conhecimento mais vasto dos fatores causadores dos *blooms* serão necessários mais estudos relativos à ecologia dos pólipos (Purcell *et al.*, 2007).

A melhor compreensão dos fatores que induzem a produção de medusas pelos pólipos de Scyphozoa tem impacto direto sobre o entendimento dos *blooms* e em suas consequências nos ambientes costeiros. Como mencionado anteriormente, existem diversos fatores envolvidos, mas este projeto busca, através de experimentos laboratoriais, verificar a influência pontual da temperatura e alimentação na reprodução assexuada em pólipos de Scyphozoa.

### 3. Objetivos

O objetivo principal deste projeto foi identificar a influência da temperatura e da alimentação em diferentes tipos de reprodução assexuada de quatro espécies de cifozoários ao longo do tempo: *Lychnorhiza lucerna*, *Cotylorhiza tuberculata*, *Sanderia malayensis* e *Aurelia coerulea*. Secundariamente, buscou-se verificar o número de éfiras produzidas, número de estrobilizações, e a ocorrência de outros modos de reprodução assexuada nas espécies em estudo.

Como hipótese nula ( $H_0$ ), tem-se que a temperatura, alimentação e tempo não têm influência na estrobilização e na produção de éfiras e pólipos, e como hipótese alternativa ( $H_1$ ) tem-se que esses mesmos fatores têm influência nessas reproduções. Os resultados trarão mais subsídios para o entendimento dos fenômenos de *blooms*, auxiliando na compreensão dos diferentes fatores envolvidos no processo.

### 4. Material e métodos

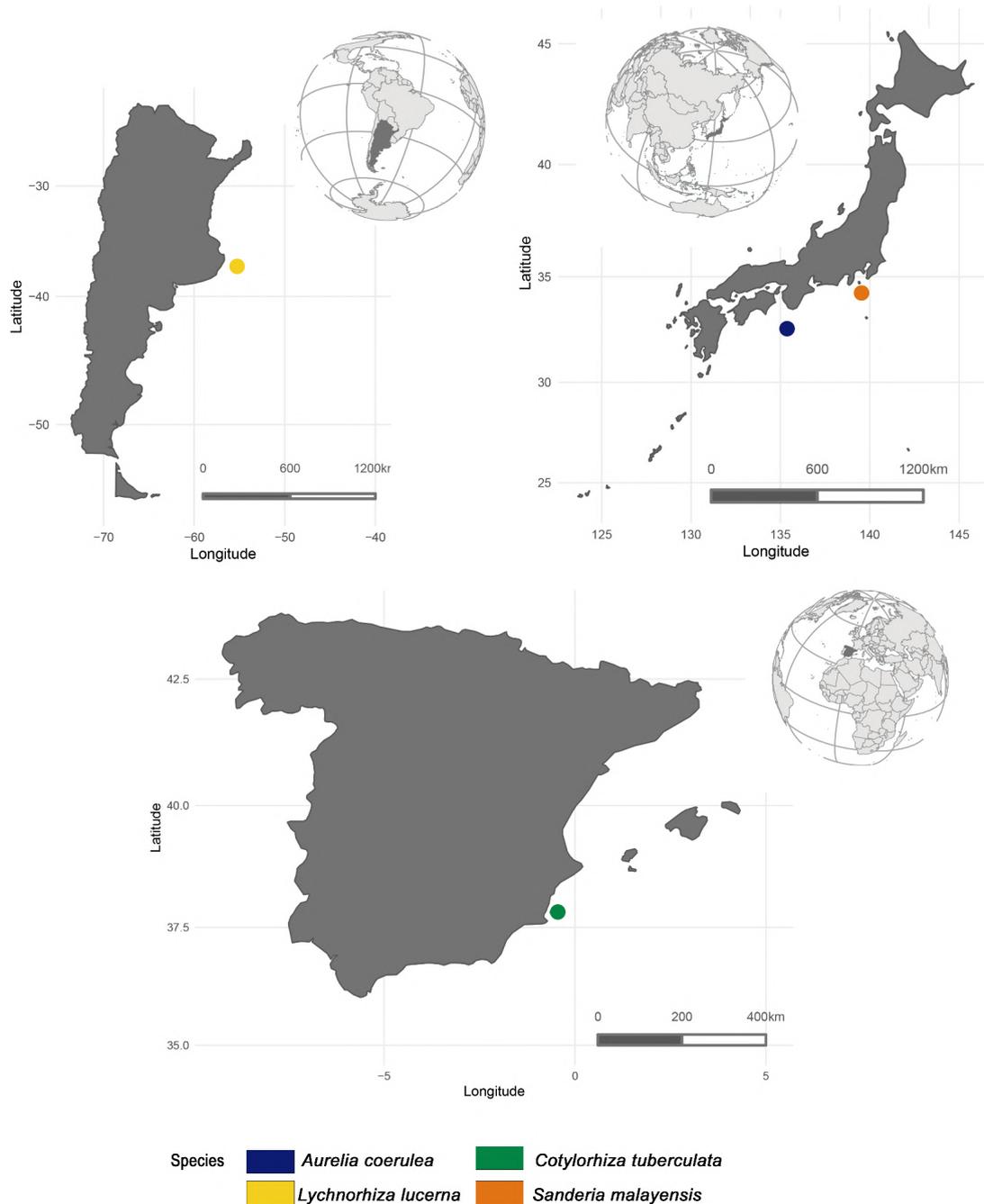
Devido à pandemia de COVID-19 e restrições de movimentação e acesso aos laboratórios na USP, o experimento foi realizado na própria residência da aluna, sendo dividido em 3 fases (Tabela 1). Esta divisão em fases foi necessária por conta da disponibilidade do equipamento utilizado para o controle e manutenção da temperatura.

A escolha das variações de temperatura utilizadas nos experimentos se deu buscando verificar a resposta das diferentes espécies aos fenômenos de oscilações de temperaturas evidenciando se alguma delas estaria influenciando a produção de medusas e, conseqüentemente, os *blooms*. Além disso, experimentos similares estão sendo conduzidos na Argentina (laboratório do Dr. Agustin Schiariti) e, dessa forma, facilitaria a comparação de resultados no futuro. Adicionalmente, procurou-se simular eventos de *heat-waves* e também de *cold-waves* e verificar a resposta dos animais nestas condições.

**Tabela 1.** Fases do experimento relacionadas com os tratamentos citados no projeto e suas respectivas temperaturas.

Fases	1	2	3		
Tratamentos	15-10-15°C	15-20-25°C	15-20-20°C	15-20-15°C	15-15-15°C

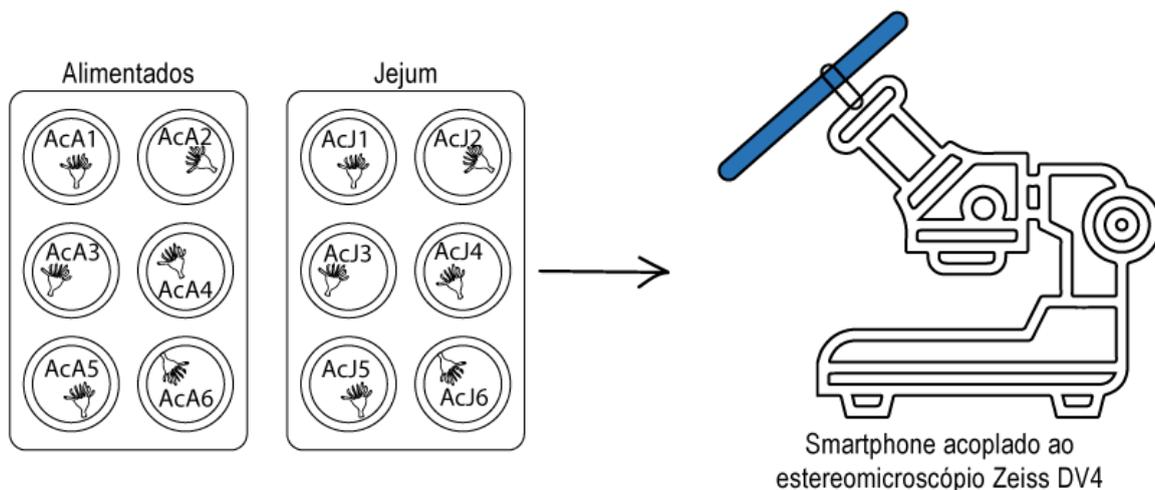
As espécies utilizadas foram *Lychnorhiza lucerna*, *Aurelia coerulea*, *Sanderia malayensis* e *Cotylorhiza tuberculata*, e todas elas encontravam-se disponíveis no laboratório. Tais espécies foram respectivamente coletadas nas localidades de San Clemente del Tuyu, Argentina em Março de 2006 (Dr A. Schiariti); Shirahama, Japão em Junho de 2013 (A.C. Morandini); Japão (Enoshima Aquarium) em Agosto de 2016 (equipe do aquário); e Espanha (Lagoa Mar Menor) em Setembro de 2006 (Dr G. Jarms), como observado na Figura 1 a seguir.



**Figura 1.** Localização dos pontos de coletas/origem das linhagens de pólipos utilizados no experimento. Em azul, tem-se a espécie *Aurelia coerulea*, em verde, *Cotylorhiza tuberculata*, em amarelo, *Lychnorhiza lucerna*, e em laranja, *Sanderia malayensis*.

Todas as espécies foram mantidas em culturas matrizes a 20°C ( $\pm 1$ ) com salinidade em torno de 33 ( $\pm 1$ ), e alimentadas semanalmente com náuplios de *Artemia* sp. Os recipientes experimentais e as culturas matrizes foram mantidos dentro de uma adega climatizada (marca *Midea*) para ter-se um certo controle e estabilidade da temperatura; além da marcação do aparelho, foram anotadas medidas adicionais por meio de um termômetro de precisão digital (idealmente os experimentos seriam realizados em laboratório, em incubadoras com temperatura controlada).

As observações dos pólipos foram realizadas utilizando um estereomicroscópio marca Zeiss DV4, e as imagens foram produzidas em um aumento de 25 vezes utilizando um *smartphone* acoplado à lente ocular da lupa. Os indivíduos (pólipos) foram transferidos dos recipientes das culturas matrizes e mantidos individualizados em placas *Kline* de 6 poços (Figura 2). Foi realizado o processo de identificação de cada pólipo dentro das placas, sendo Ac, Ct, Ll e Sm siglas para as espécies (*Aurelia coerulea*, *Cotylorhiza tuberculata*, *Lychnorhiza lucerna* e *Sanderia malayensis*, respectivamente), J e A para pólipos em jejum e alimentados, e a numeração de 1 a 6, para cada poço das placas. Assim, se um pólipo de *Aurelia coerulea* está alimentado e no primeiro poço, por exemplo, ele será identificado como AcA1 (Figura 2).



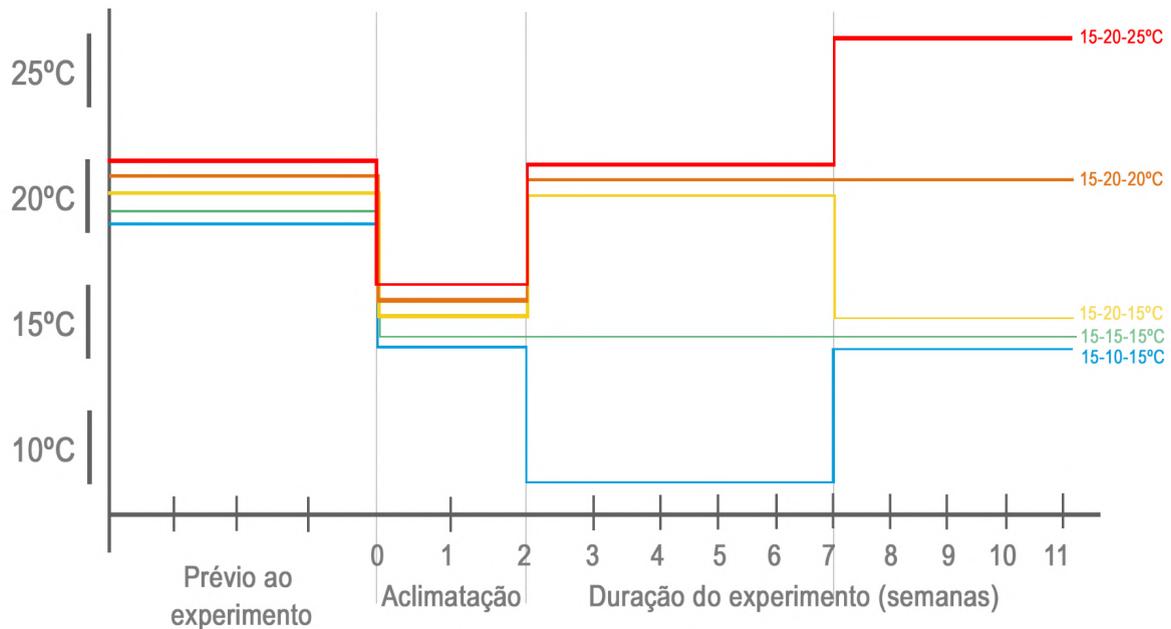
**Figura 2.** Esquema dos indivíduos de tamanho semelhante, sem nenhum indício de estrobilização ou outro tipo de reprodução assexuada já aderidos às placas *Kline* de 6 poços. Exemplo de identificação para a espécie *Aurelia coerulea* (processo também feito para as outras três espécies). À direita, tem-se o aparato utilizado para a produção das microfotografias utilizadas ao longo do estudo.

O experimento se iniciou após a fixação/adesão de todos os indivíduos nos novos recipientes (tempo que variou em média de 30 a 60 dias). As condições de temperatura e salinidade durante o período de fixação/adesão dos pólipos foram as mesmas das culturas matrizes.

O experimento foi realizado com seis réplicas para dois níveis de alimentação (sendo alimento à vontade = *ad libitum* X jejum) e níveis de variação de temperatura, com 12 unidades experimentais para cada espécie, totalizando 48 amostras para cada fase (240 amostras no total). Após a fixação/adesão de todos os pólipos nos recipientes, foi realizado um período de aclimação a 15°C

por duas semanas para que todos os indivíduos estivessem nas mesmas condições no início do experimento, recebendo a mesma quantidade de alimento, uma vez por semana. O experimento em si teve a duração total de 11 semanas, contando com o período de aclimação, como pode ser observado na Figura 3.

### Delineamento do experimento



**Figura 3.** Delineamento do experimento, contado por semanas. Cada etapa do experimento encontra-se com uma cor distinta.

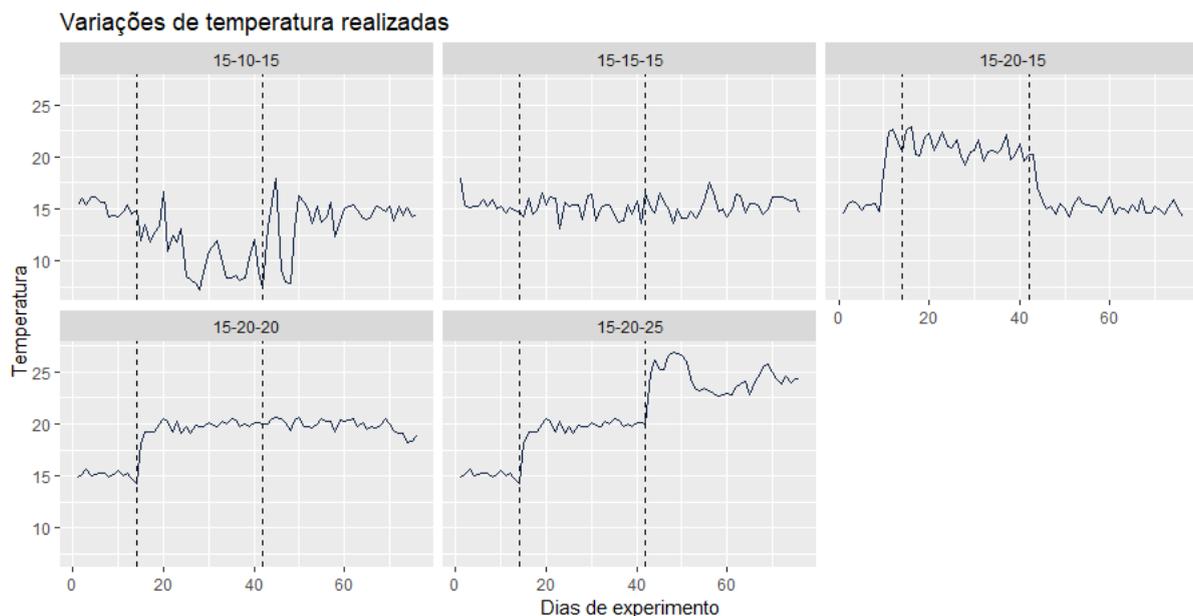
As observações dos indivíduos durante o experimento foram realizadas quatro vezes por semana, com fotomicrografias para cada indivíduo. Os pólipos foram alimentados com *Artemia* sp. com o uso de uma pipeta duas vezes na semana (terças e sextas-feiras, ~3 dias de intervalo entre alimentações sucessivas), e permaneceram duas horas com alimento nos recipientes. Após esse período, todos os recipientes tiveram sua água substituída por água previamente aclimatada nas temperaturas correspondentes ao tratamento. Mesmo pólipos no regime de jejum tiveram suas águas trocadas, para que os procedimentos fossem similares em todos os recipientes. As observações não excederam 15 minutos a fim de evitar mudanças na temperatura da água das amostras. Eventuais pólipos gerados por reprodução assexuada (brotamento, podocistos ou estolões) foram retirados dos recipientes, e os dados foram anotados para comparação.

Foram observados: (i) Número de estrobilizações realizadas, (ii) Número de éfiras produzidas por estrobilização, como também (iii) os outros tipos de reprodução assexuada, seja o desenvolvimento de podocistos, estolões ou algum outro mecanismo (segundo Adler & Jarms, 2009). A partir dos resultados do experimento, foram realizados modelos lineares generalizados (GLMs) para todas as espécies e variações de temperatura.

Além disso, foram analisados os tempos de duração de cada estrobilização, medido desde o primeiro indício de estrobilização até a liberação do último disco; e de recuperação que um pólipó necessitou para voltar a se alimentar (tempo entre a liberação do último disco e o momento em que o cone oral e os primeiros tentáculos se desenvolveram).

## 5. Resultados

Cada experimento foi realizado por um período de 76 dias após a fixação dos pólipó nas placas, com as duas semanas iniciais sendo de aclimatação, para cada variação de temperatura (Figura 4). Das quatro espécies que foram utilizadas durante os experimentos observou-se diferentes taxas de sobrevivência e mecanismos de reprodução assexuada.



**Figura 4.** Variações de temperatura de acordo com todas as etapas realizadas (medidas realizadas a cada dois dias). As linhas pontilhadas correspondem às mudanças de temperatura.

De acordo com a Tabela 2, a espécie *Cotylorhiza tuberculata* não sobreviveu para a variação de temperatura mais baixa (15-10-15°C), e para as temperaturas de 15-20-20°C e 15-20-25°C, todos os pólipó sobreviveram. Os pólipó de *Aurelia coerulea* sobreviveram a todas as variações de temperatura, com uma taxa de sobrevivência de 100%. Assim como os pólipó de *Aurelia coerulea*, os de *Sanderia malayensis* sobreviveram a todas as variações de temperatura, com uma taxa de sobrevivência menor para a variação de menores temperaturas (15-10-15°C) quando comparadas com variações de temperaturas mais altas. Por fim, para a espécie *Lychnorhiza lucerna*, para todas as variações de temperatura há morte de indivíduos, variando de 50% a 83% de pólipó sobreviventes.

**Tabela 2.** Informações do número de pólipos que sobreviveram ao final dos experimentos e suas respectivas taxas de sobrevivência.

Variação	Espécies	Número de pólipos que sobreviveram		Taxa de sobrevivência	
		Alimentados	Jejum	Alimentados	Jejum
15-20-25°C	<i>Aurelia coerulea</i>	6	6	100%	100%
	<i>Sanderia malayensis</i>	5	5	83.3%	83.3%
	<i>Lychnorhiza lucerna</i>	1*	6	16.6%*	100%
	<i>Cotylorhiza tuberculata</i>	6	5	100%	83.3%
15-20-20°C	<i>Aurelia coerulea</i>	6	6	100%	100%
	<i>Sanderia malayensis</i>	5	6	83.3%	100%
	<i>Lychnorhiza lucerna</i>	5	5	83.3%	83.3%
	<i>Cotylorhiza tuberculata</i>	6	6	100%	100%
15-20-15°C	<i>Aurelia coerulea</i>	6	6	100%	100%
	<i>Sanderia malayensis</i>	4	6	66.66%	100%
	<i>Lychnorhiza lucerna</i>	1*	5	16.6%*	83.3%
	<i>Cotylorhiza tuberculata</i>	5	4	83.3%	66.6%
15-15-15°C	<i>Aurelia coerulea</i>	6	6	100%	100%
	<i>Sanderia malayensis</i>	5	5	83.3%	83.3%
	<i>Lychnorhiza lucerna</i>	0*	4	0%*	66.6%
	<i>Cotylorhiza tuberculata</i>	4	5	66.66%	83.3%
15-10-15°C	<i>Aurelia coerulea</i>	6	6	100%	100%
	<i>Sanderia malayensis</i>	4	5	66,66%	83,3%
	<i>Lychnorhiza lucerna</i>	3	5	50%	83,3%
	<i>Cotylorhiza tuberculata</i>	0	0	0%	0%

\* Pólipos morreram após realizarem a estrobilização, não conseguindo se recuperar propriamente depois do fenômeno.

Os resultados a seguir foram separados em duas categorias: informações de estrobilização (número de estrobilizações, número de éfiras produzidas por estróbilo, e média de dias de estrobilização e de recuperação dos pólipos), com a produção de éfiras; e informações de outros mecanismos de reprodução assexuada (estolões, podocistos, brotamentos laterais e planulóides), com a produção de pólipos.

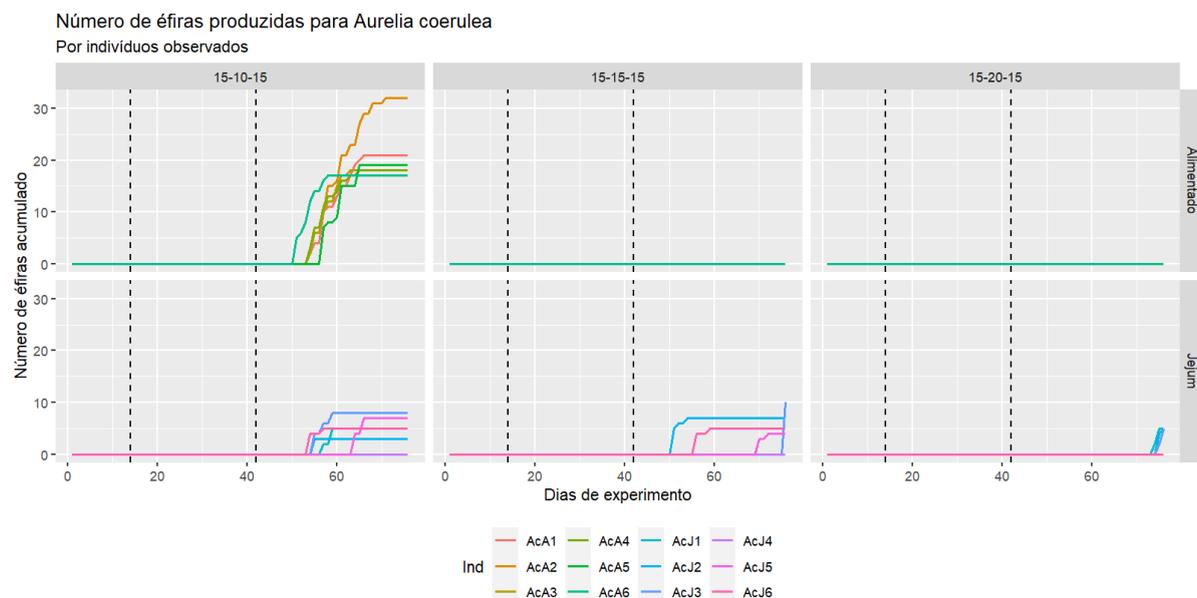
Dentro de cada categoria, há resultados detalhados de cada espécie individualmente, e depois uma comparação entre as espécies estudadas para todas as variações de temperatura. Por fim, são apresentadas todas as análises estatísticas de cada item descrito acima.

a. Estrobilização e produção de éfiras

Para a espécie *Aurelia coerulea*, houve um número elevado de éfiras produzidas para a variação de 15-10-15°C, principalmente para os pólipos que foram alimentados, mas esse padrão apenas pôde ser observado para esta variação. Para as variações 15-15-15°C e 15-20-15°C, apenas

houve estrobilização de pólipos que permaneceram em jejum, e para as variações de 15-20-20°C e 15-20-25°C não houve estrobilização para nenhum regime de alimentação.

Para todas as variações de temperatura a liberação de éfiras se deu após a segunda mudança de temperatura, menos no caso da variação 15-15-15°C, cuja temperatura permaneceu constante durante todo o tempo de experimento. Apesar disso, o tempo de liberação de éfiras foi semelhante aos tempos das outras variações de temperatura (Figura 5).



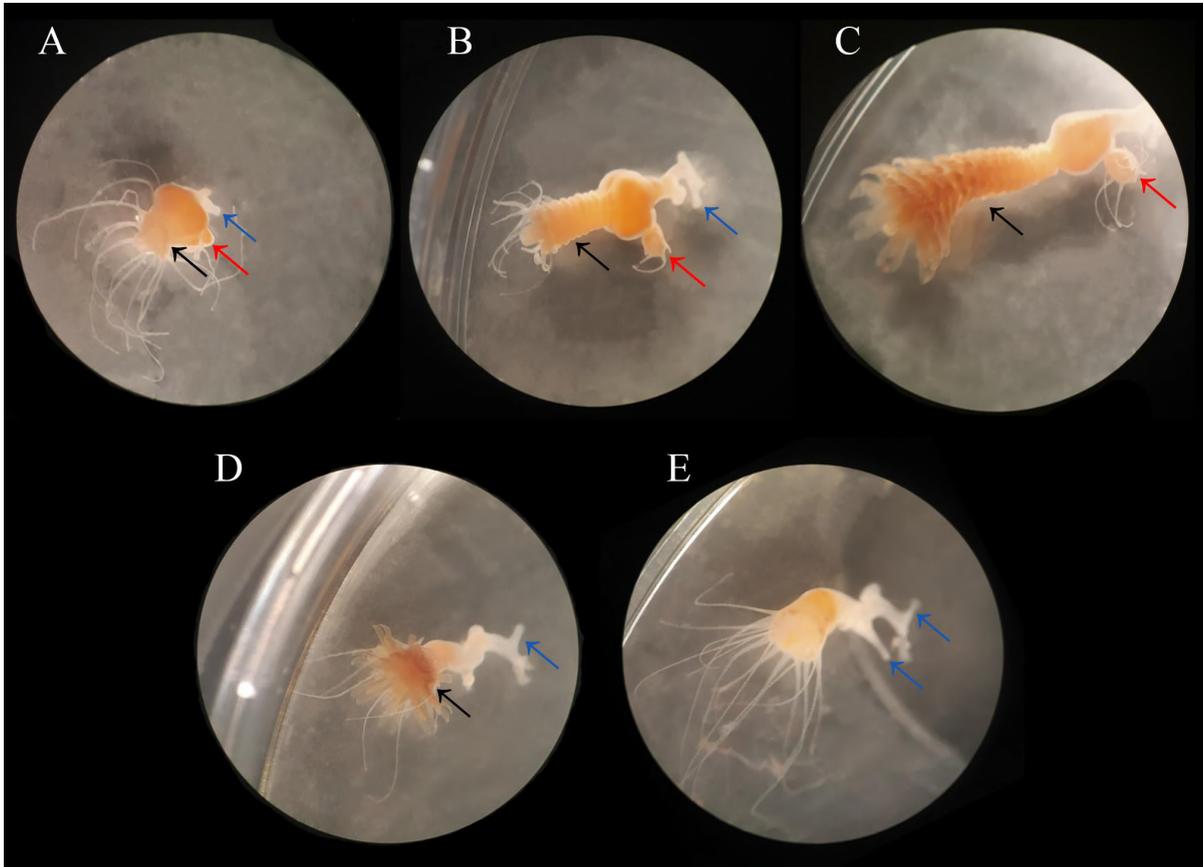
**Figura 5.** Número de éfiras produzidas para cada indivíduo observado da espécie *Aurelia coerulea* por dias de experimento. As diferentes cores de cada linha simbolizam os diferentes indivíduos observados ao longo do tempo de experimento, as linhas verticais pontilhadas representam o momento de mudança de temperatura. Não houve estrobilização nas variações de temperatura 15-20-20°C e 15-20-25°C.

Em relação aos tempos de estrobilização e recuperação dos pólipos, para a variação de temperatura mais baixa (15-10-15°C), houve uma média maior de tempo de estrobilização, quando comparada com as outras variações, mas não houve diferença na média de dias de recuperação dos pólipos para nenhuma variação onde se observou este tipo de reprodução. Apesar disso, para temperaturas maiores (15-15-15°C e 15-20-15°C), não houve diferença da média de dias de estrobilização para pólipos em jejum, uma vez que pólipos alimentados não realizaram estrobilização (Tabela 3).

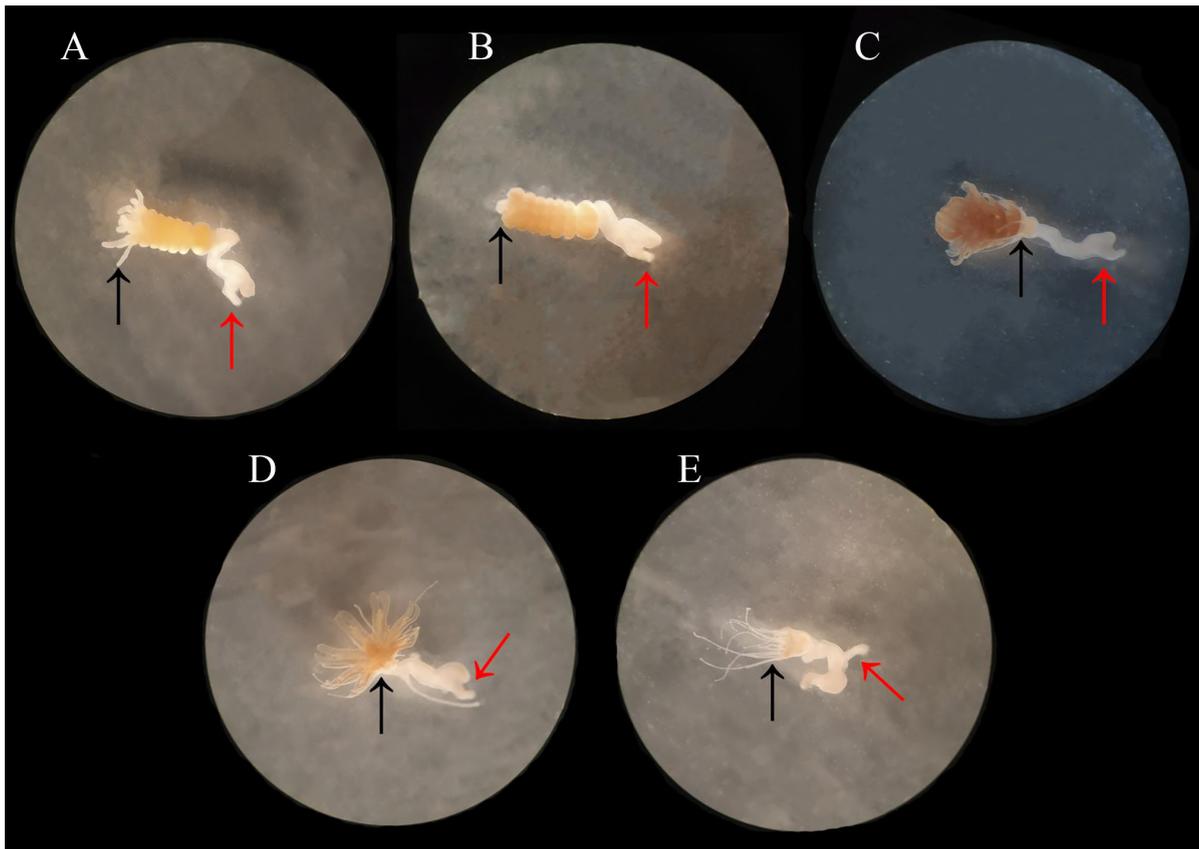
**Tabela 3.** Média de dias de estrobilização e recuperação de pólipos da espécie *Aurelia coerulea* que realizaram esse tipo de reprodução assexuada.

Variação de temperatura	Regime de alimentação	Média de dias de estrobilização	Média de dias de recuperação
15-10-15°C	Alimentados	29.83	1.5
	Jejum	16.4	1.6
15-15-15°C	Alimentados	-	-
	Jejum	13.25	1.6
15-20-15°C	Alimentados	-	-
	Jejum	12.3	1

Foram observadas diferenças no tamanho dos pólipos, quando comparadas as duas categorias de alimentação. As Figuras 6 e 7 demonstram todo o processo de estrobilização dos pólipos AcA6 e AcJ6 durante a variação 15-10-15°C. Além disso, pólipos que foram alimentados produziram um número maior de éfiras do que os pólipos que permaneceram em jejum.



**Figura 6.** Processo de estrobilização de pólipo de *Aurelia coerulea* no regime de alimentação *ad libitum*. Setas pretas indicam o começo do processo de estrobilização, setas vermelhas indicam brotamentos e setas azuis indicam estolões. **A.** Pólipo no começo do experimento (17/09/2020); **B.** Pólipo no segundo mês de experimento (01/10/2020); **C.** Pólipo dias antes da mudança de temperatura de 10°C para 15°C, ainda não havia liberado nenhuma éfira (08/10/2020); **D.** Pólipo após liberação da maioria das éfiras, já a 15°C (17/10/2020); **E.** Pólipo recuperado, após a estrobilização (22/10/2020). Aumento de 25x.



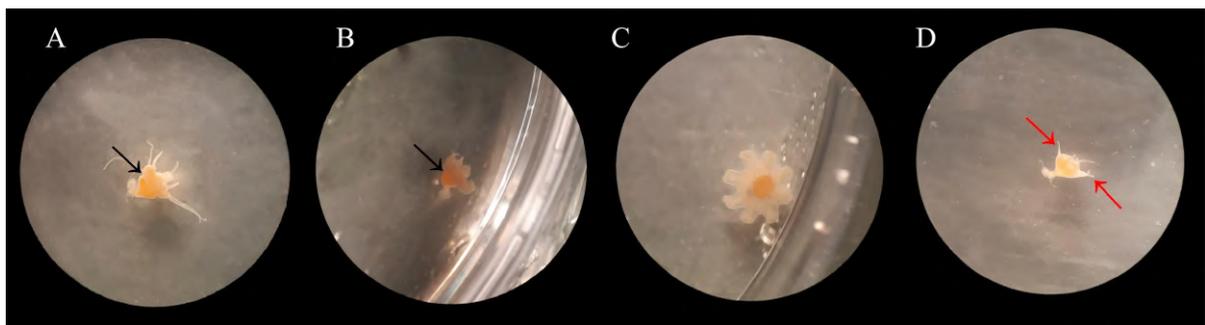
**Figura 7.** Processo de estobilização de pólipo de *Aurelia coerulea* no regime de jejum. Setas pretas indicam os tentáculos do pólipio durante o processo e setas vermelhas indicam estolões durante o processo. **A.** Pólipio no começo da estobilização (07/10/2020); **B.** Pólipio com tentáculos totalmente absorvidos (10/10/2020); **C.** Pólipio antes de liberar as éfiras (15/10/2020); **D.** Pólipio após liberar quase todas as éfiras (17/10/2020); **E.** Pólipio recuperado (19/10/2020). Aumento de 25x.

A espécie *Cotylorhiza tuberculata* não sofreu estobilização durante todos os períodos experimentais observados; os pólipos da espécie não se apresentavam bem com as reduções de temperatura abaixo de 15°C, como observadas na variação de temperatura 15-10-15°C, com uma taxa de mortalidade de 100% para esta variação. Apesar disso, os pólipos produziram brotos e chegaram a diferenciar novos pólipos em todas as variações de temperatura, mesmo antes de terem morrido na variação de temperatura mais fria (Figura 8).

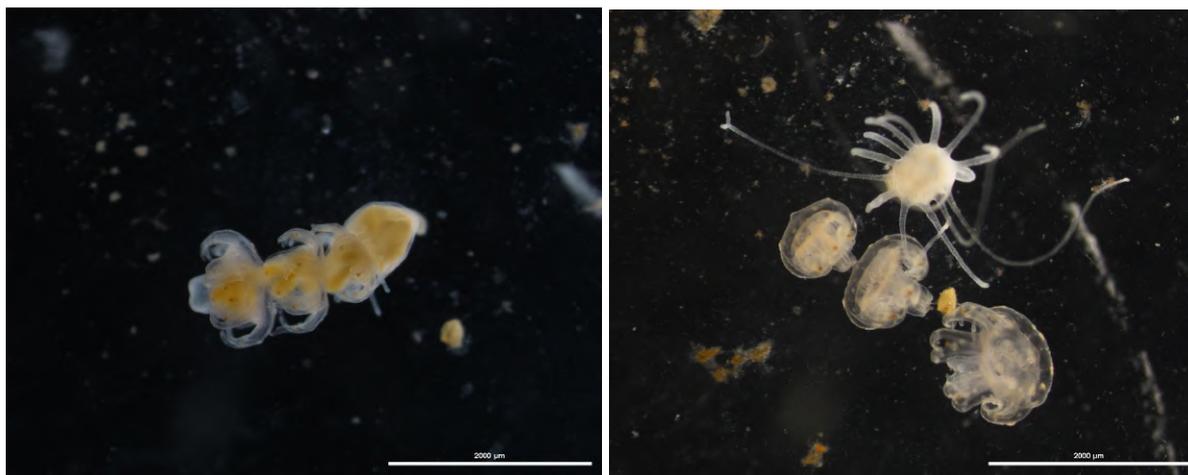


**Figura 8.** Pólipo CtA4 da espécie *Cotylorhiza tuberculata* no processo de produção de pólipos pela formação de um planulóide, na variação de temperatura 15-20-15°C. Neste caso, foram produzidos dois pólipos no fim do processo. Aumento de 25x.

Todos os pólipos que foram alimentados da espécie *Lychnorhiza lucerna* realizaram estrobilização, liberando tanto uma éfira por vez (15-10-15°C), como mostrado na Figura 9, como 3 éfiras por vez (15-20-25°C), como mostrado na Figura 10.

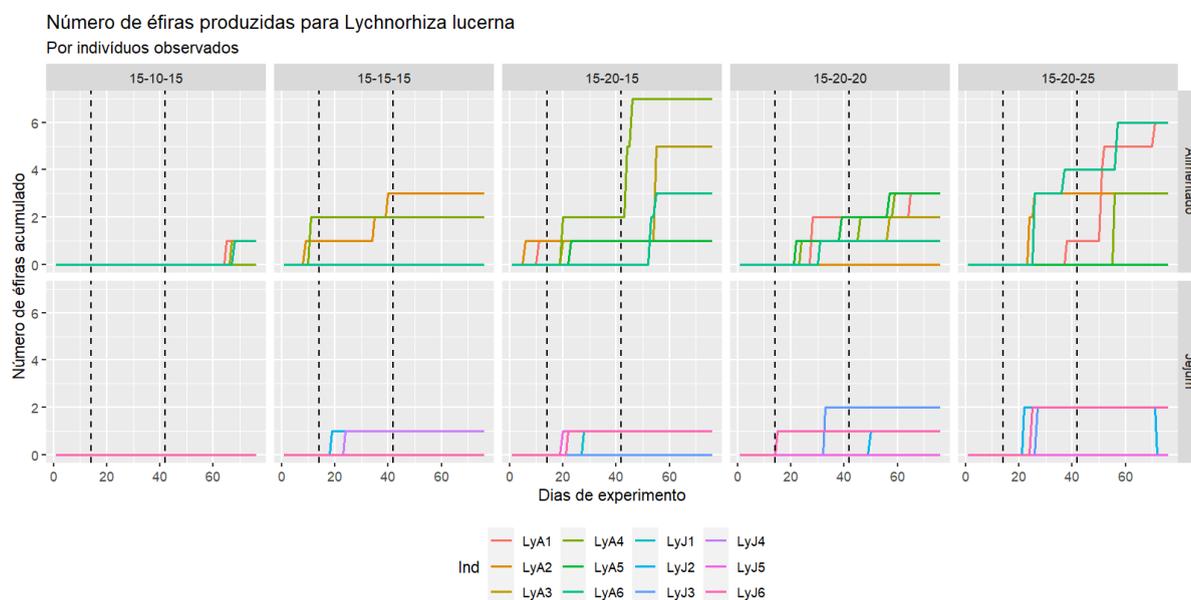


**Figura 9.** Processo de estrobilização de pólipo de *Lychnorhiza lucerna* no regime de alimentação *ad libitum* para a variação de temperatura de 15-10-15°C. Setas pretas indicam o começo da estrobilização e setas vermelhas tentáculos recém formados, depois do processo. **A.** Pólipo no começo da estrobilização (21/10/2020); **B.** Pólipo com éfira começando a se diferenciar (25/10/2020); **C.** Pólipo antes da liberação da éfira. Nota-se que o pólipo se desprende da placa (28/10/2020); **D.** Pólipo recuperado após liberação da éfira (31/10/2020). Aumento de 25x.



**Figura 10.** Processo de estrobilização de pólipos de *Lychnorhiza lucerna* no regime de alimentação *ad libitum* para a variação de temperatura de 15-20-25°C. **A.** Pólipo antes de liberar as éfiras, com novos tentáculos produzidos pelo que resta do pólipo e tecido das éfiras já diferenciado (04/03/2021); **B.** Pólipo recuperado após liberação das éfiras (07/03/2021)..

Nenhum pólipo em jejum estrobilizou para a variação de 15-10-15°C, indicando uma influência da alimentação sobre esse processo, mas para todas as outras variações de temperatura houve estrobilização. De acordo com a Figura 11, podemos notar que para uma temperatura maior, o número de éfiras produzidas também foi maior, mesmo os pólipos tendo o mesmo tamanho no começo do experimento, e que a liberação de éfiras ocorre mesmo antes da segunda mudança de temperatura, tanto para temperaturas mais baixas (15°C), como para temperaturas mais altas (20 e 25°C).



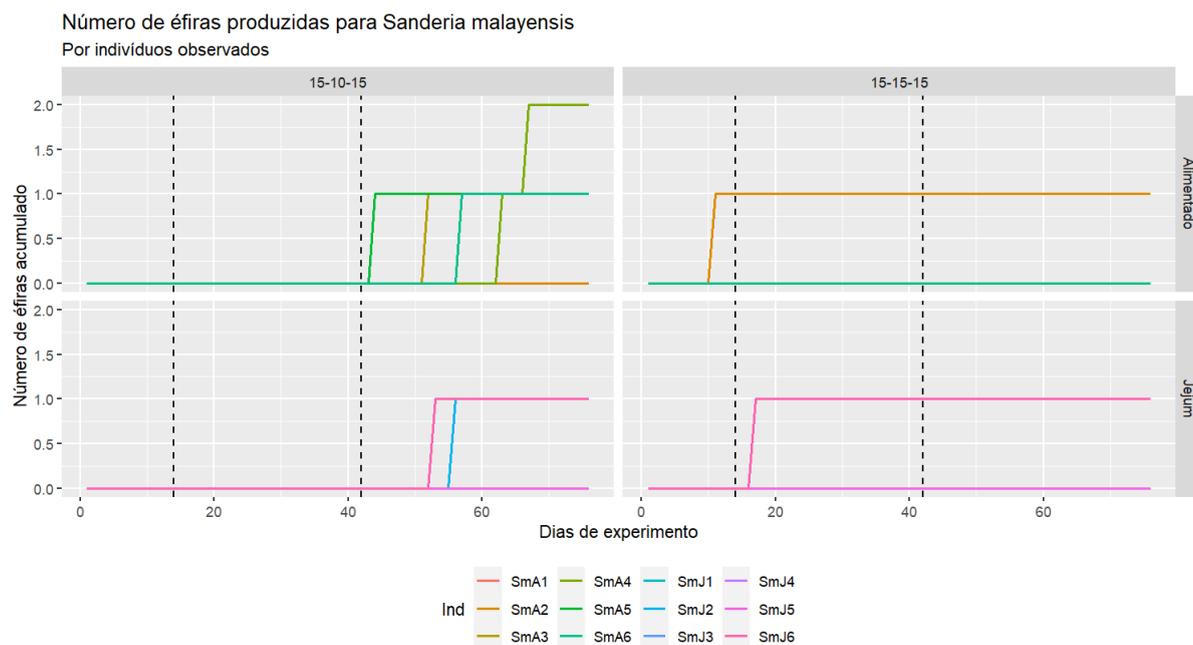
**Figura 11.** Número de éfiras produzidas para a espécie *Lychnorhiza lucerna* por dias de experimento. As diferentes linhas e cores simbolizam os diferentes indivíduos observados ao longo do experimento e as linhas verticais pontilhadas representam o momento de mudança de temperatura.

Em relação à duração da estrobilização dos pólipos, para todos os indivíduos observados o padrão foi semelhante. Para a variação de 15-10-15°C, dois dos 5 pólipos que estrobilizaram morreram antes de completar a recuperação de seus tentáculos. Em relação à variação de 15-15-15°C, dos pólipos que realizaram a estrobilização, um não conseguiu se recuperar e acabou morrendo, enquanto os outros morreram depois da recuperação, com uma média de 2 dias para os pólipos alimentados (Tabela 4).

**Tabela 4.** Média de dias de estrobilização e recuperação de pólipos da espécie *Lychnorhiza lucerna* que realizaram esse tipo de reprodução assexuada.

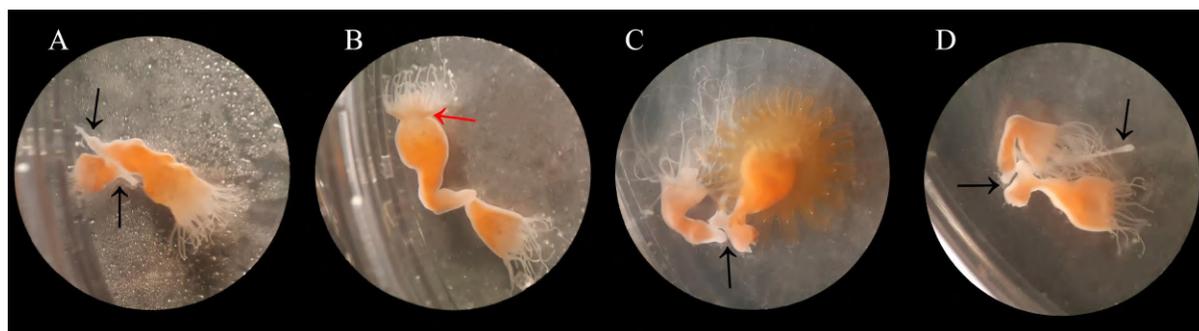
Variação de temperatura	Regime de alimentação	Média de dias de estrobilização	Média de dias de recuperação
15-10-15°C	Alimentados	8	3.33
	Jejum	-	-
15-15-15°C	Alimentados	8	2
	Jejum	8	5.5
15-20-15°C	Alimentados	5.87	2.83
	Jejum	3.75	2
15-20-20°C	Alimentados	6.08	4.12
	Jejum	7	3
15-20-25°C	Alimentados	6.8	3.87
	Jejum	7	2.67

Por fim, para os pólipos da espécie *Sanderia malayensis* houve estrobilização apenas para as variações de temperatura de 15-10-15°C e 15-15-15°C, sendo que para a primeira variação, dos que estrobilizaram e que estavam em jejum, um não sobreviveu até o final do experimento. Como observado na Figura 12, o padrão de liberação de éfiras é semelhante tanto para os pólipos que foram alimentados como para os que permaneceram em jejum, ambos liberando suas éfiras após a segunda variação de temperatura (para temperaturas maiores não ocorreu estrobilização). Em relação à magnitude do número de éfiras liberadas no total, o número para a segunda categoria (jejum) é menor, quando comparada com a primeira.



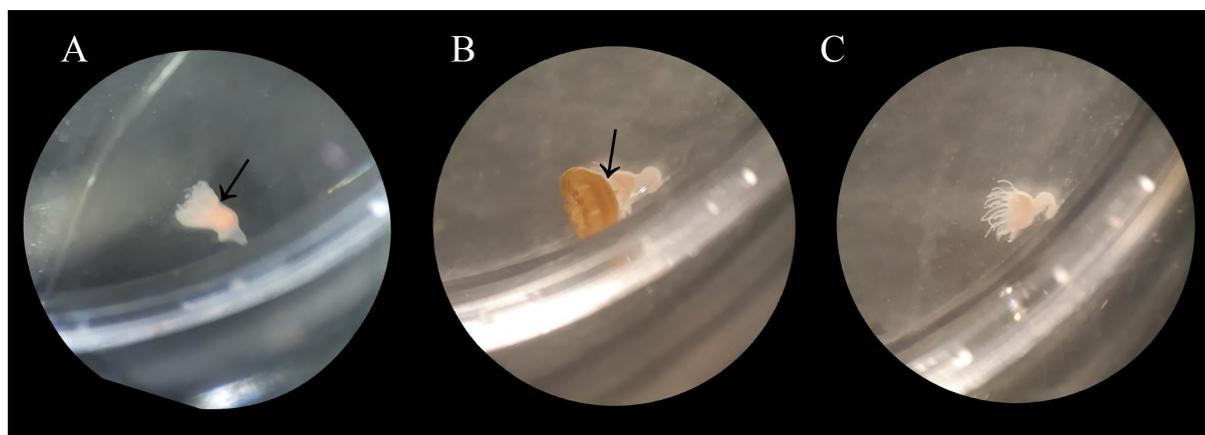
**Figura 12.** Número de éfiras produzidas para a espécie *Sanderia malayensis* por dias de experimento. As diferentes linhas e cores simbolizam os diferentes indivíduos observados ao longo do experimento e as linhas verticais pontilhadas representam o momento de mudança de temperatura.

Em todas as variações de temperatura, para os pólipos que foram alimentados houve um aumento do tamanho corporal em relação aos que permaneceram em jejum. Houveram outras formas de reprodução assexuada além da estrobilização ocorrendo ao mesmo tempo, como estolões e brotamentos (Figura 13).



**Figura 13.** Processo de estrobilização de pólipo de *Sanderia malayensis* no regime de alimentação *ad libitum*. Setas vermelhas indicam o começo de estrobilização, setas pretas indicam brotamentos e outros tipos de reprodução assexuada. **A.** Pólipo com brotamento formado (03/10/2020); **B.** Pólipo no começo da estrobilização (08/10/2020); **C.** Pólipo dias depois da mudança de temperatura de 10°C para 15°C, éfira pronta para ser liberada (17/10/2020); **D.** Pólipo recuperado após liberação da éfira (19/10/2020). Aumento de 25x.

Além do menor tamanho corporal em pólipos em jejum quando comparados com os alimentados, também houve um menor tamanho de éfiras liberadas, sem outros tipos de reprodução assexuada ocorrendo ao mesmo tempo (Figura 14).



**Figura 14.** Processo de estrobilização de pólipo de *Sanderia malayensis* no regime de jejum. Setas pretas indicam o começo da estrobilização e o limite da éfira-pólipo. **A.** Pólipo no começo da estrobilização (12/10/2020); **B.** Pólipo antes da liberação da éfira (17/10/2020); **C.** Pólipo recuperado após liberação da éfira (19/10/2020). Aumento de 25x.

Além da influência da alimentação no tamanho dos pólipos e na liberação de éfiras, a duração de cada estrobilização no caso dos pólipos alimentados é maior quando comparada com os em jejum, assim como o tempo de recuperação dos pólipos para a variação de temperaturas mais baixas (15-15-15°C). Quando a temperatura permanece a mesma, esse tempo é invertido, ou seja, é maior para pólipos em jejum quando comparado a pólipos alimentados (Tabela 5).

**Tabela 5.** Média de dias de estrobilização e recuperação de pólipos da espécie *Sanderia malayensis* que realizaram esse tipo de reprodução assexuada.

Varição de temperatura	Regime de alimentação	Média de dias de estrobilização	Média de dias de recuperação
15-10-15°C	Alimentados	14	4.2
	Jejum	9	1
15-15-15°C	Alimentados	4	2.5
	Jejum	10	3

#### b. Outros tipos de reprodução assexuada

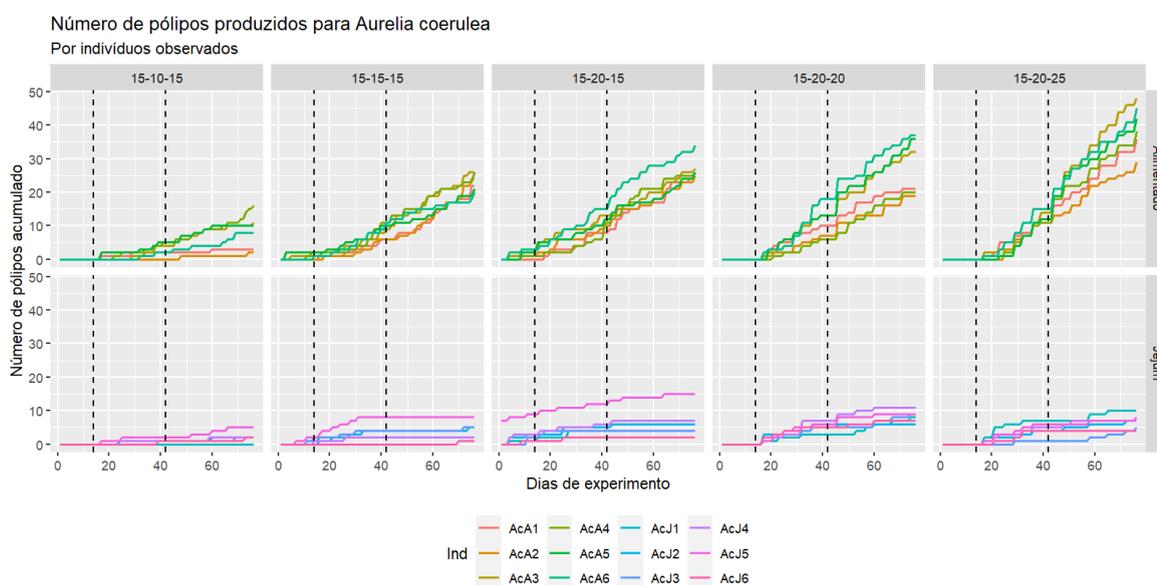
Pólipos de medusozoários realizam outros tipos de reprodução assexuada, como brotamentos, fissões laterais e podocistos além da estrobilização. Essas outras formas de reprodução têm como resultado a formação de novos pólipos. De acordo com a Tabela 6, pôde-se observar quais tipos de reprodução ocorreram de acordo com a variação de temperatura e com cada espécie observada.

**Tabela 6.** Tipos de reprodução assexuada presentes para cada espécie observada em cada tratamento de temperatura.

Espécie	15-10-15°C	15-15-15°C	15-20-15°C	15-20-20°C	15-20-25°C
	Tipos de reprodução realizados				
<i>Aurelia coerulea</i>	Estrobilização Estolões	Estrobilização Estolões	Estrobilização Estolões Podocistos	Estolões Podocistos	Estolões Podocistos
<i>Cotylorhiza tuberculata</i>	Houve a produção de planúlíde, com o resultado de um novo pólipó em todas as variações de temperatura.				
<i>Lychnorhiza lucerna</i>	Estrobilização	Estrobilização	Estrobilização Brotamentos	Estrobilização Podocistos	Estrobilização Podocistos
<i>Sanderia malayensis</i>	Estrobilização Estolões	Estrobilização Estolões	Estolões	Estolões	Estolões

Para a espécie *Aurelia coerulea*, pôde ser observado um aumento do número de pólipos produzidos conforme houve um aumento de temperatura. Esse padrão foi observado tanto para pólipos que foram alimentados como para os que permaneceram em jejum, sendo que o segundo obteve um aumento de pólipos menor quando comparado com o primeiro para variações de temperatura mais quentes. Essa produção pode ser observada desde antes da primeira mudança de temperatura, mas a partir dela, o aumento do número de pólipos produzidos foi mais rápido.

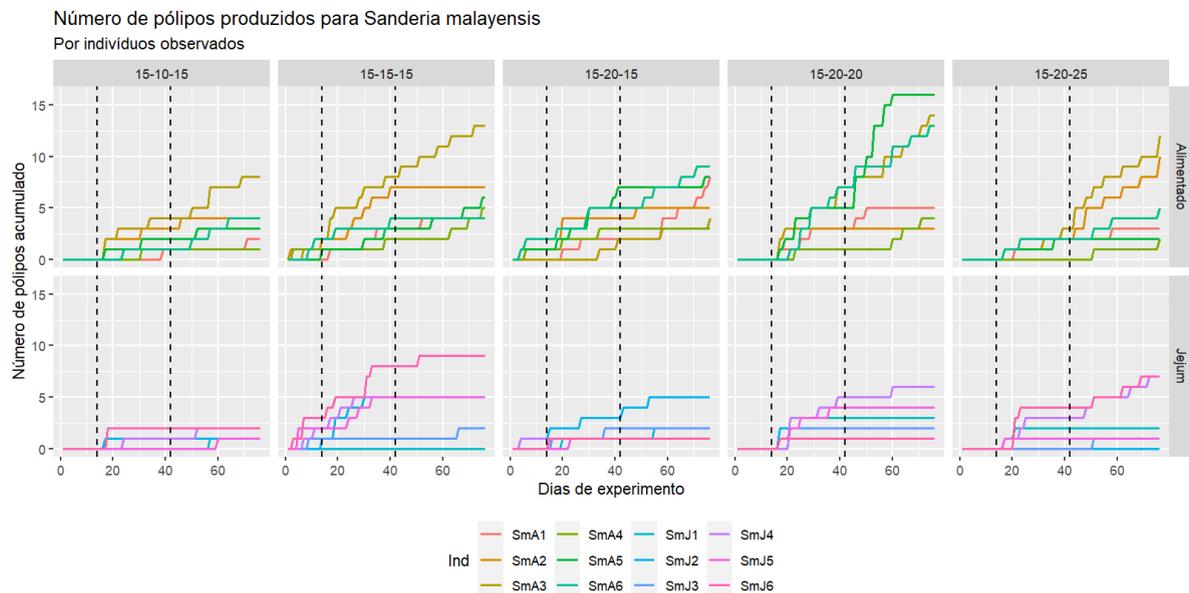
Em variações de maiores temperaturas como 15-20-25°C, pode ser observado um aumento mais rápido da população de pólipos a partir da segunda mudança de temperatura para pólipos que foram alimentados, padrão que não foi observado para pólipos que permaneceram em jejum, que continuaram o aumento da população de forma mais constante e lenta (Figura 15).



**Figura 15.** Número de pólipos produzidos para a espécie *Aurelia coerulea* por dias de experimento. As diferentes linhas e cores simbolizam os diferentes indivíduos observados ao longo do experimento e as linhas verticais pontilhadas representam o momento de mudança de temperatura.

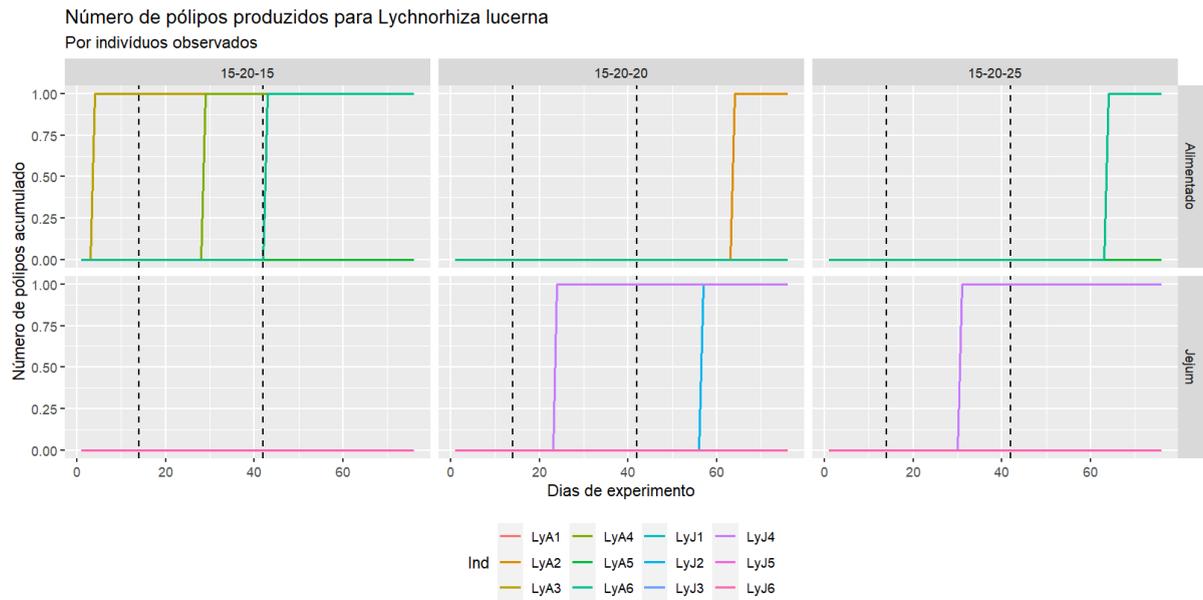
No caso da espécie *Sanderia malayensis*, observou-se o mesmo padrão que o observado para a espécie *Aurelia coerulea*, quando comparados pólipos que foram alimentados com os que permaneceram em jejum. Entretanto, houve uma produção de pólipos maior para a variação de temperatura de 15-20-20°C quando comparada com as outras variações, principalmente para os pólipos que receberam alimentação.

Seguindo o mesmo padrão da espécie *Aurelia coerulea*, os pólipos da espécie *Sanderia malayensis* começaram a produção de novos pólipos após a primeira mudança de temperatura, e para a variação 15-15-15°C o crescimento da população foi constante desde o início do experimento, assim como para a variação 15-20-15°C. A maior produção de pólipos foi para a variação 15-20-20°C, indicando uma melhor resposta dos pólipos a essa temperatura, quando relacionados a outras variações, como 15-20-25°C (Figura 16).



**Figura 16.** Número de pólipos produzidos para a espécie *Sanderia malayensis* por dias de experimento. As diferentes linhas e cores simbolizam os diferentes indivíduos observados durante o experimento e as linhas verticais pontilhadas representam o momento de mudança de temperatura.

Para a espécie *Lychnorhiza lucerna*, houve uma pequena produção de pólipos apenas para temperaturas mais altas. No caso dos indivíduos que permaneceram em jejum, houve produção de pólipos para temperaturas mais quentes (15-20-20°C e 15-20-25°C), através de podocistos. No caso da variação de temperatura de 15-20-15°C, a produção de pólipos foi realizada tanto por podocistos como por brotamento (Figura 17).



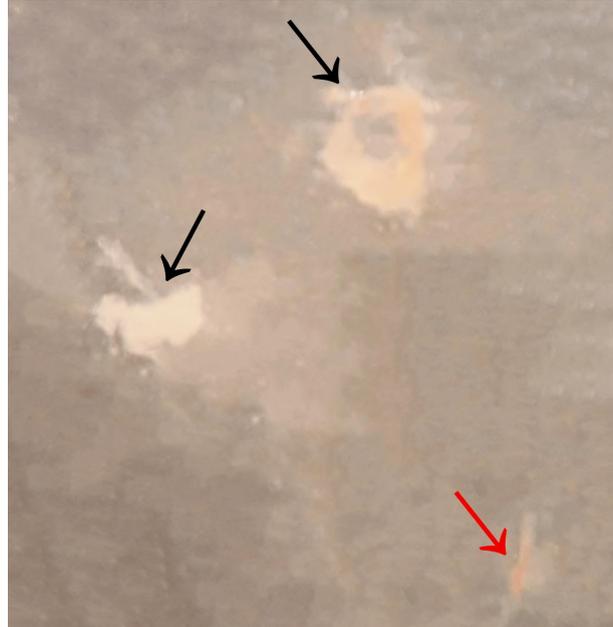
**Figura 17.** Número de pólipos produzidos para a espécie *Lychnorhiza lucerna* por dias de experimento. As diferentes linhas e cores simbolizam os diferentes indivíduos observados ao longo do experimento e as linhas verticais pontilhadas representam o momento de mudança de temperatura.

Por fim, para a espécie *Cotylorhiza tuberculata* houve a produção de planulóides e posterior desenvolvimento de pólipos como principal tipo de reprodução, resultando em produções de um a dois pólipos por evento para todas as variações de temperatura (Figura 18).



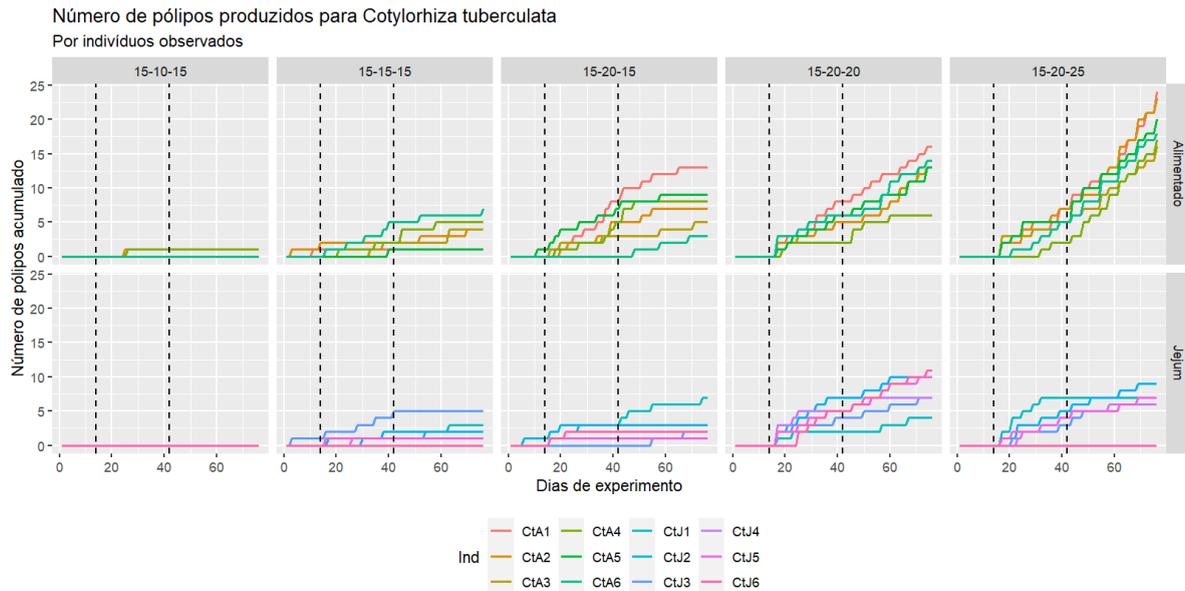
**Figura 18.** Pólipo CtA2 da espécie *Cotylorhiza tuberculata* no processo de produção de planulóide, resultando na produção de outro pólipo, na variação de temperatura de 15-20-25°C. Vale ressaltar que em certas situações, mesmo produzindo o planulóide, não há a produção de novos pólipos, fato que não foi observado no experimento, tendo em vista que todos os pólipos que produziram planulóides resultaram em novos pólipos.

Para a variação de temperatura de 15-10-15°C não houve sobreviventes. Como resultado, observou-se alguns restos e pedaços de tecido, sem nenhum desenvolvimento de tentáculos ou outras estruturas morfológicas (Figura 19). Esse padrão também foi encontrado para os pólipos que foram alimentados para as variações de 15-20-15°C e 15-15-15°C.



**Figura 19.** Pólipo de *Cotylorhiza tuberculata* (CtA4) já no processo de decomposição, após não ter resistido à mudança de temperatura de 15°C para 10°C (04/11/2020), indicado com as setas pretas. A seta vermelha indica um resquício de artêmia, derivada de outras alimentações durante o experimento.

Pode-se observar um aumento significativo da produção de pólipos da espécie a partir da variação de temperatura de 15-20-15°C, com seu máximo número de pólipos produzidos sendo para a variação de 15-20-25°C (Figura 20). O padrão da produção ser maior para os pólipos que foram alimentados em relação aos que permaneceram em jejum é o mesmo das espécies *Aurelia coerulea* e *Sanderia malayensis*.



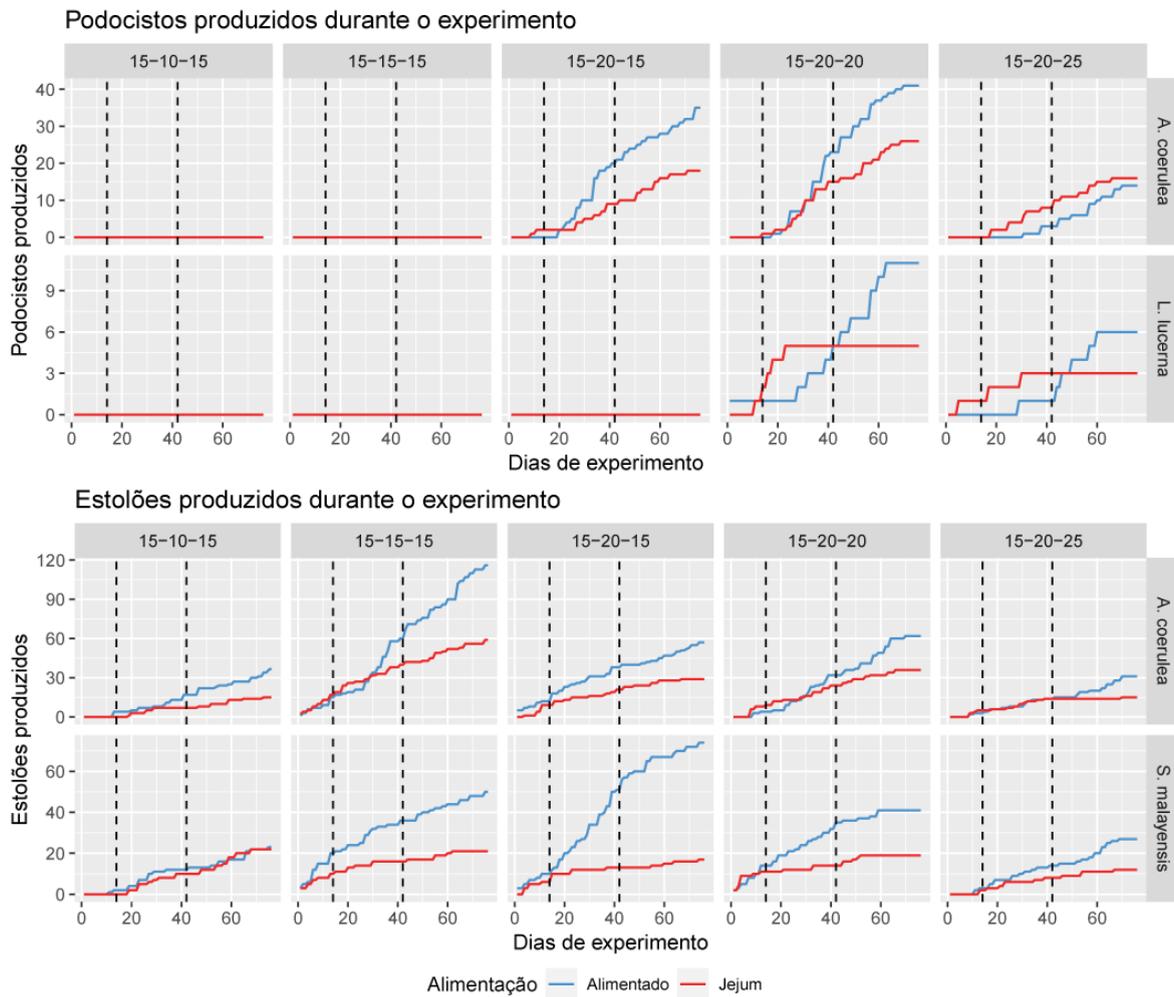
**Figura 20.** Número de pólipos produzidos para a espécie *Cotylorhiza tuberculata* por dias de experimento. As diferentes linhas e cores simbolizam os diferentes indivíduos observados ao longo do experimento e as linhas verticais pontilhadas representam o momento de mudança de temperatura.

Em relação a outros tipos de reprodução assexuada, como a produção de podocistos, apenas as espécies *Aurelia coerulea* e *Lychnorhiza lucerna* são capazes de produzi-los. Em variações de temperatura mais baixas, como em 15-10-15°C e 15-15-15°C, não houve produção de podocistos para nenhuma das duas espécies. Para a variação 15-20-15°C houve produção de podocistos apenas para a espécie *Aurelia coerulea*, e para as outras duas variações (15-20-20°C e 15-20-25°C) ambas as espécies produziram podocistos. Para as duas espécies, a produção de podocistos foi maior na variação de temperatura de 15-20-20°C do que a 15-20-25°C indicando que a atividade dos pólipos para esse tipo de reprodução assexuada é maior a temperaturas mais amenas, quando comparadas a temperaturas mais altas (25°C).

Quando observamos a produção de podocistos relacionados à alimentação, pólipos que foram alimentados produziram uma quantidade maior de podocistos do que os que permaneceram em jejum para as duas espécies. Porém, quando a temperatura é mais alta (15-20-25°C), os pólipos de *Aurelia coerulea* que permaneceram em jejum produziram mais podocistos do que os que permaneceram alimentados. Já para a espécie *Lychnorhiza lucerna*, os pólipos em jejum começaram a produzir podocistos antes dos alimentados, mas após a segunda mudança de temperatura, a produção se inverteu, resultando nos pólipos alimentados produzindo mais podocistos do que os em jejum (Figura 21).

Já no caso da produção de estolões, as espécies *Cotylorhiza tuberculata* e *Lychnorhiza lucerna* não produziram em nenhuma variação de temperatura. No caso das espécies *Aurelia coerulea* e *Sanderia malayensis*, houve a produção para todas as variações de temperatura, com maior produção à temperaturas mais baixas quando comparadas com temperaturas mais altas. Para a espécie *Aurelia*

*coerulea*, a maior produção se deu à temperatura constante de 15°C, e para a espécie *Sanderia malayensis*, à variação de 15-20-15°C, indicando uma maior atividade dos pólipos a essas temperaturas, quando comparadas à temperaturas mais extremas (10°C e 25°C) (Figura 21).



**Figura 21.** Produção de podocistos e estolões para as espécies que produziram essas estratégias de reprodução. As diferenças de cor indicam diferentes tipos de alimentação (alimentação X jejum). As linhas hachuradas indicam o momento da mudança de temperatura para cada variação.

Nem todos os podocistos de ambas as espécies resultaram em um novo pólipo, permanecendo nesta forma até o final do experimento, e os que resultaram em pólipos novos foram documentados até o final de cada experimento (Figuras 22 e 23).



**Figura 22.** Indivíduo AcA2 da espécie *Aurelia coerulea* que produziu podocistos (setas vermelhas) e estolões (setas azuis) na variação de temperatura de 15-20-20°C.

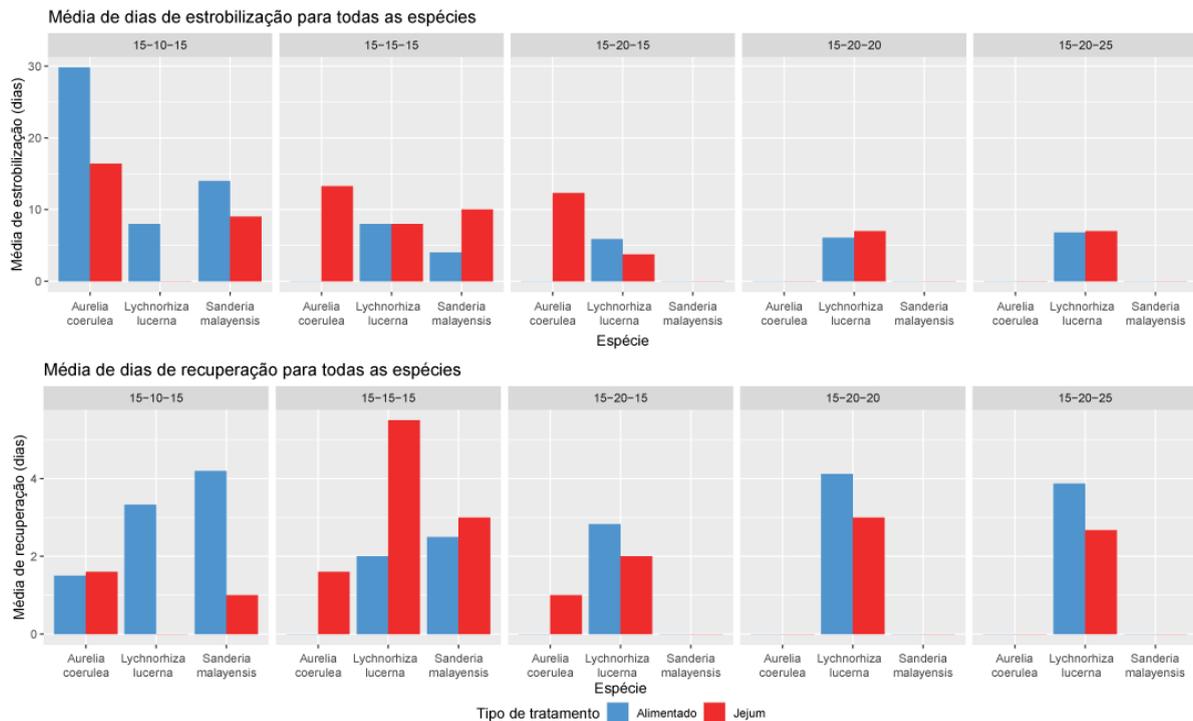


**Figura 23.** Indivíduo LyL5 da espécie *Lychnorhiza lucerna* que produziu podocistos (setas vermelhas) na variação de temperatura de 15-20-20°C.

### c. Comparação entre as espécies

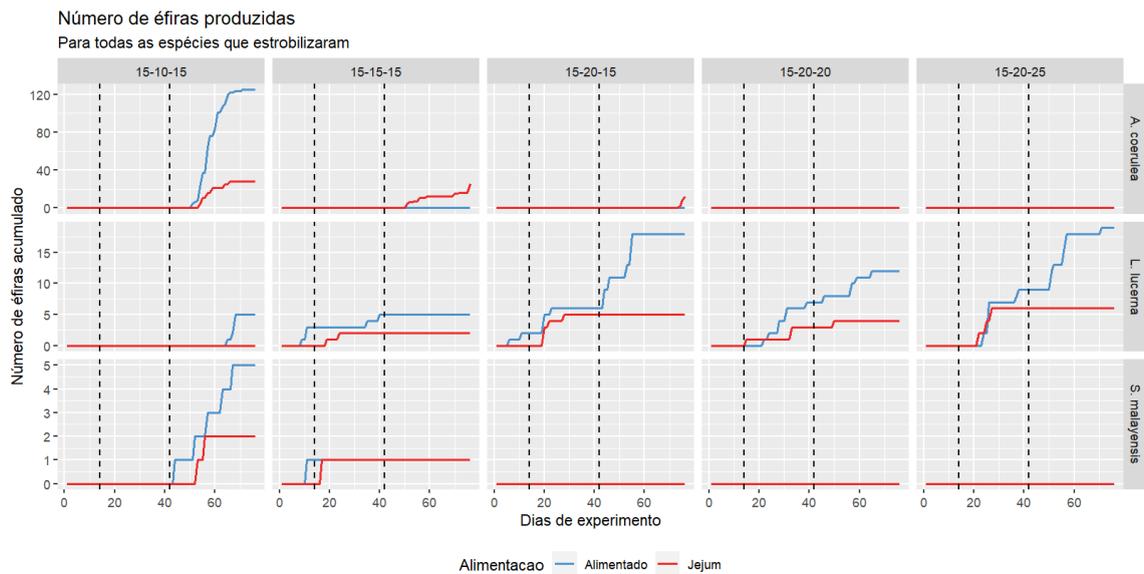
Quando comparadas as três espécies que estrobilizaram e produziram éfiras, foi observado um maior tempo de estrobilização em relação ao tempo de recuperação dos pólipos para todas, sendo *Aurelia coerulea* a espécie que teve uma maior média de dias de estrobilização, assim como uma liberação de um maior número de éfiras quando comparada com as outras espécies.

Em relação aos pólipos que foram alimentados com os que permaneceram em jejum, pode-se afirmar que para temperaturas mais frias a média de dias de estrobilização é maior para os que foram alimentados, mas quando há um aumento de temperatura, esse padrão é invertido, tendo como maior tempo de estrobilização pólipos que permaneceram em jejum. Esse padrão também é observado para o número de dias de recuperação, ou seja, conforme a temperatura da água fica maior, o tempo que os pólipos levam para se recuperarem depois da estrobilização também aumenta (Figura 24).



**Figura 24.** Médias dos tempos de duração da estrobilização e recuperação dos pólipos alimentados (azul) e em jejum (vermelho) de todas as espécies em que foi possível observar o processo.

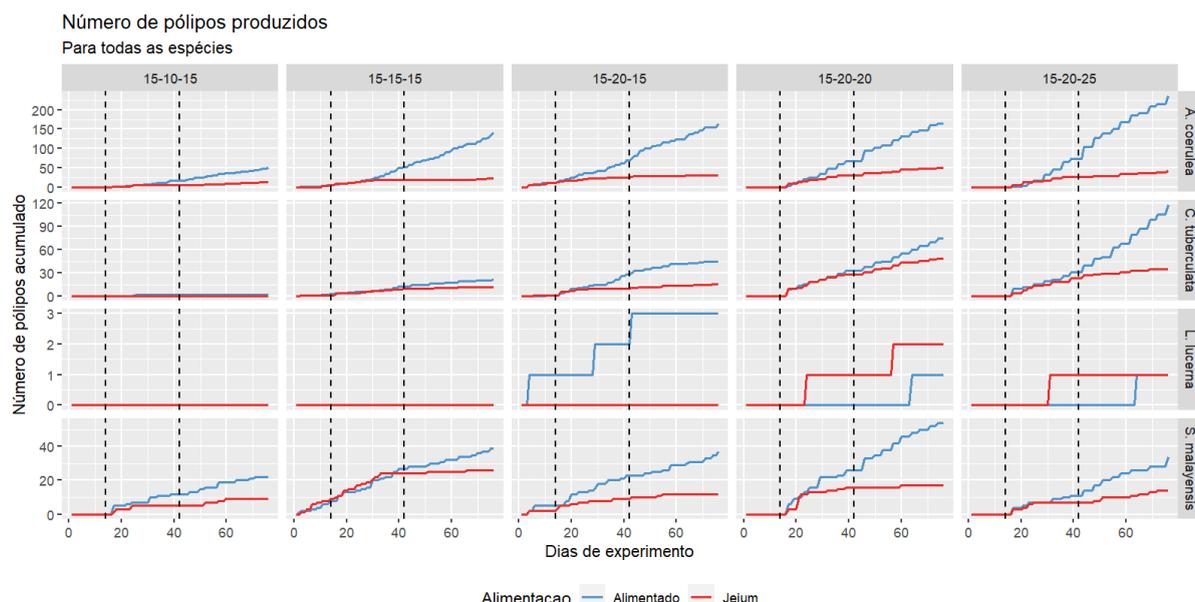
A espécie *Aurelia coerulea* produziu mais éfiras quando comparada às outras espécies, o que reflete o fato dessa espécie produzir um número maior de éfiras por estróbilo (uma média de 27 éfiras) quando comparada com a espécie *Sanderia malayensis*, que produz uma éfira por estróbilo, e também à espécie *Lychnorhiza lucerna*, que produziu durante as variações de temperaturas mais baixas apenas uma ou duas éfiras por estróbilo, enquanto que para uma variação de temperatura mais alta (15-20-15°C) a produção foi de 4 éfiras por estróbilo. Apesar disso, a espécie *Lychnorhiza lucerna* foi a única que produziu éfiras a variações de temperaturas mais altas, a partir de 20°C (Figura 25).



**Figura 25.** Número de éfiras produzidas para todas as espécies por dias de experimento. As diferentes cores simbolizam os diferentes tratamentos de alimentação, as linhas verticais pontilhadas representam o momento de mudança de temperatura e os pontos representam dados observados para cada variação de temperatura.

Em relação à produção de pólipos por espécie, pode-se observar um padrão diferente do encontrado para as éfiras para as espécies *Aurelia coerulea* e *Sanderia malayensis*. A espécie *Aurelia coerulea* foi a que apresentou uma produção maior de pólipos para todas as variações de temperatura, sendo que para a variação de temperaturas mais quentes, de 15-20-25°C, a produção foi maior, quando comparada com variações de temperaturas mais baixas.

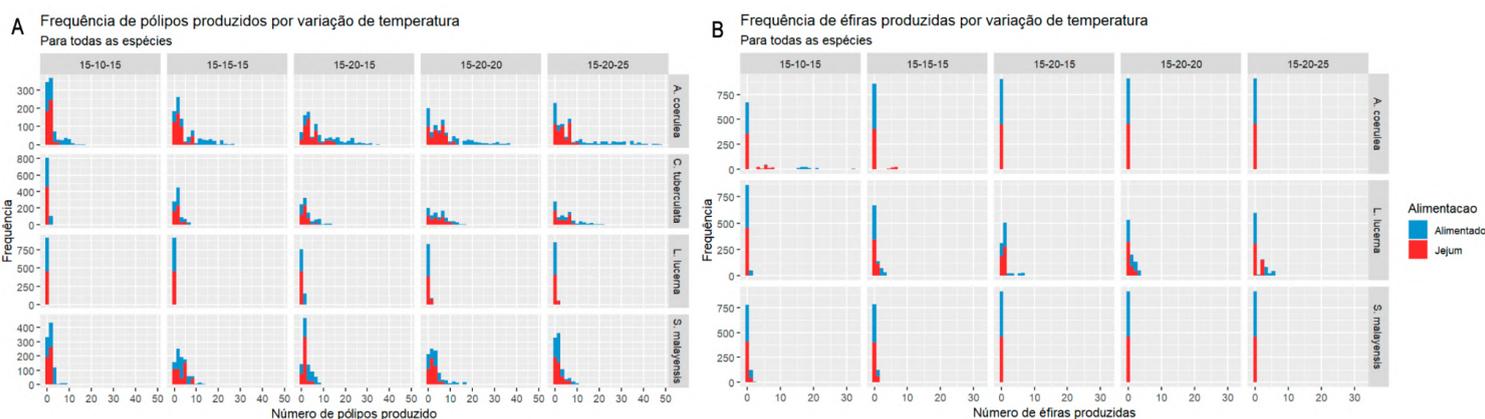
De todas as espécies observadas, a segunda que teve uma maior produção de pólipos seguindo o mesmo padrão da espécie *Aurelia coerulea* foi a espécie *Cotylorhiza tuberculata*, produzindo planulóides que depois se desenvolveram em pólipos. Em uma produção menor, tem-se a espécie *Sanderia malayensis* com sua maior produção de pólipos para a variação de temperatura 15-20-20°C, quando comparada com as outras variações, e por fim a espécie *Lychnorhiza lucerna* com a menor produção de pólipos quando comparada com as outras espécies, com uma maior produção para a variação 15-20-15°C (Figura 26).



**Figura 26.** Número de pólipos produzidos para todas as espécies por dias de experimento. As diferentes cores simbolizam os diferentes tratamentos de alimentação, e as linhas pontilhadas representam o momento de mudança de temperatura. Os pontos representam dados observados para cada variação de temperatura, e as linhas representam os modelos matemáticos com os valores preditos para cada modelo de variação de temperatura.

#### d. Análises estatísticas

Ao analisarmos os dados da formação de pólipos e éfiras de cada espécie ao longo do tempo em gráficos de frequência (Figura 27), podemos observar que a variável resposta é representada por meio de contagem, ou seja, a distribuição dos dados é do tipo *Poisson*. Esse tipo de distribuição é utilizada para avaliar o número de ocorrências de um certo fenômeno, como por exemplo o número de éfiras ou pólipos produzidos durante um intervalo específico de tempo, no caso o tempo total do experimento. Porém, análises mais detalhadas indicam uma alta dispersão dos dados (*overdispersion*), restando apenas a opção de realizar modelos binomiais negativos, que resolveram os problemas da alta dispersão, já que esse tipo de modelo possui ferramentas que normalizam a alta dispersão dos dados. Foram realizados modelos binomiais negativos para todas as variáveis resposta analisadas: *produção de éfiras*, *produção de pólipos*, *produção de estolões* e *produção de podocistos*, explicadas detalhadamente a seguir.



**Figura 27.** Frequência de pólipos produzidos (A) e éfiras produzidas (B) para todas as espécies observadas. Em azul tem-se pólipos que foram alimentados durante o experimento, e em vermelho, aqueles que permaneceram em jejum. Para as éfiras tem-se em azul as oriundas de pólipos alimentados e em vermelho as oriundas de pólipos em jejum.

#### d.1. produção de éfiras

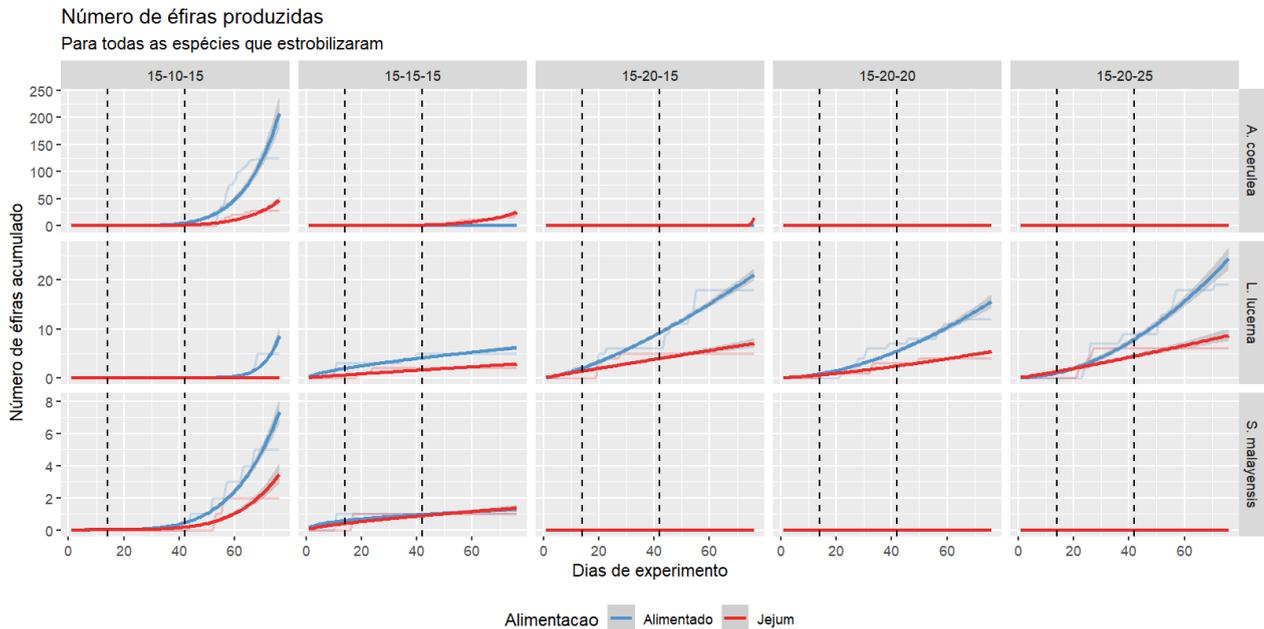
Para determinar se existe a influência da temperatura e do tempo (dias) na estrobilização de pólipos alimentados e em jejum para todas as espécies, foram realizados modelos lineares generalizados (GLMs) de todas as espécies e com todas as variações de temperatura dos experimentos. As tabelas contendo os sumários dos modelos individuais para cada espécie podem ser encontradas no Apêndice desta dissertação. Foi discutido apenas o modelo contendo todas as espécies como variável preditora, ou seja, um modelo que compara todas as espécies dentro de cada variação de temperatura.

Para analisar qual modelo melhor explica os dados observados, foram realizadas análises ANOVA com teste do qui quadrado (*Chisq*) e teste F, além de testes de *overdispersion* para uma melhor decisão de qual família o modelo precisou utilizar, seja *poisson*, *quasipoisson* ou binomial negativa. Os modelos analisados nesta dissertação são apenas os finais, e não todos os modelos que foram analisados.

No apêndice desta dissertação, podem ser observados modelos para cada espécie, em forma de gráficos. Para cada modelo, pode-se observar tanto os modelos (linhas) como os dados observados (pontos) para cada variação de temperatura e para cada espécie. Também encontra-se no apêndice desta dissertação gráficos dos resíduos de cada modelo final realizado, indicando que todos referem-se a uma curva normal, ou seja, estão dentro da normalidade dos dados, sendo bons modelos para a interpretação feita a seguir.

Quando há a comparação entre as espécies analisadas, os modelos para a produção de éfiras para a espécie *Lychnorhiza lucerna* foram os únicos com números crescentes de acordo com variações de temperatura mais quentes, baseados nos dados observados. Para as outras duas espécies em que houve a produção de éfiras (*Aurelia coerulea* e *Sanderia malayensis*), ambos modelos demonstraram

um alto número para a variação 10-15-10°C, sendo que para pólipos alimentados a predição de produção de éfiras seria maior do que a predição para pólipos em jejum (Figura 28).



**Figura 28.** Modelos GLMs (linhas mais fortes) para as espécies que realizaram estrobilização. Linhas mais fracas indicam dados observados e linhas hachuradas indicam as mudanças de temperatura para cada variação realizada.

Para o modelo final, tem-se o *número acumulado de éfiras produzidas* como variável resposta, e o *regime de alimentação*, as *espécies* e cada *variação de temperatura* como variáveis preditoras. Quando um valor estimado pelo modelo é negativo, isto quer dizer que a variável resposta é o valor do *Intercept* menos o seu valor. Por exemplo, para a espécie *Aurelia coerulea*, o fator da alimentação em jejum tem uma estimativa negativa. Isso significa que para pólipos alimentados para a variação de 15-10-15°C, a produção de éfiras é de 22,48 por pólipo, mas quando analisamos os pólipos em jejum, esse valor é de 22 éfiras por pólipo, ou seja, uma diminuição na ordem de 0,48 éfiras produzidas a cada pólipo acrescido.

A alimentação é um fator significativo para a produção de éfiras para todas as espécies analisadas, sendo que a espécie *Aurelia coerulea* produz éfiras 17 vezes mais do que a espécie *Lychnorhiza lucerna* e 4,5 vezes mais do que a espécie *Sanderia malayensis* quando os pólipos estão em jejum. Para os pólipos alimentados e em maiores temperaturas, não houve significância dos dados, pelo fato de não terem sido produzidas novas medusas no processo. Entretanto, para as variações de temperatura mais baixas (15-10-15°C, 15-15-15°C e 15-20-15°C) houve significância para todas as espécies analisadas (para a espécie *Sanderia malayensis* houve apenas para a variação de 15-10-15°C e 15-15-15°C), sendo que para a variação de 15-10-15°C a espécie *Aurelia coerulea* produziu cerca de 800 vezes mais éfiras do que a espécie *Lychnorhiza lucerna*, e cerca de 200 vezes mais do que a espécie *Sanderia malayensis*. Já em temperatura constante de 15°C, a espécie que mais produziu éfiras foi a espécie *Lychnorhiza lucerna*, com cerca de 51.000 vezes mais éfiras do que a espécie *Aurelia*

*coerulea* e 30 vezes mais do que a *Sanderia malayensis*. Por fim, para a variação de 15-20-15°C, essa diferença é ainda maior, com *Lychnorhiza lucerna* produzindo cerca de mais de 22 milhões de éfiras a mais do que a espécie *Aurelia coerulea*. Esse resultado pode ser explicado pelo fato da espécie *Aurelia coerulea* ter tido preferência na produção de pólipos ao invés da produção de medusas a essa variação de temperatura. Mesmo possuindo a maior taxa de produção de pólipos em jejum, para todas as espécies este tratamento tem uma influência negativa em todos os pólipos, ou seja, quando comparamos a produção de medusas em pólipos alimentados com os pólipos em jejum, o primeiro sempre produzirá uma quantidade maior de medusas do que o segundo.

Quando alimentados, os pólipos da espécie *Aurelia coerulea* que permaneceram nas variações de temperatura mais baixas (15-10-15°C, 15-15-15°C e 15-20-15°C) produziram significativamente mais éfiras que as outras espécies. Para a variação de temperatura mais baixa houve uma produção de éfiras 2.000 vezes maior quando comparada à temperatura constante de 15°C, que tem influência negativa sobre a produção de éfiras, e quase 29.000 vezes maior que a produção para a variação de 15-20-15°C, também com influência negativa sobre a produção. Já para os pólipos em jejum, todas as variações de temperatura tem uma influência positiva sobre a produção de éfiras, sendo a maior produção à variação de 15-20-25°C, com uma produção 1,18 vezes maior do que comparada à variação 15-20-20°C, 1,11 vez maior do que a 15-20-15°C, 1,36 vez maior do que a 15-15-15°C e 73 vezes maior do que a 15-10-15°C, indicando uma maior influência positiva para a produção de éfiras para temperaturas mais altas.

A espécie *Lychnorhiza lucerna* teve seus valores significativos para quase todas as temperaturas, exceto para a variação 15-20-20°C e 15-20-25°C, assim como há significância para o regime de alimentação realizado para essa espécie, indicando que tanto temperaturas mais baixas como o regime de alimentação influenciam nesse tipo de reprodução assexuada (estrobilização). Para pólipos alimentados na variação de 15-20-15°C, a produção de éfiras é 31 vezes maior quando comparada à variação 15-15-15°C, sendo que ambas as variações de temperatura têm influência positiva para a produção de pólipos. No caso da alimentação, apesar de ser um fator que é significativo para a produção de éfiras, não há uma diferença para a produção quando comparados os regimes de pólipos alimentados e pólipos que permaneceram em jejum (0.0278 e 0.0286, respectivamente).

Para a espécie *Sanderia malayensis* apenas variações de temperaturas mais frias (15-10-15°C e 15-15-15°C) foram significativas para a produção de éfiras com influência negativa para a variação mais fria, chegando a 10°C, e positiva para uma temperatura constante de 15°C. Comparando-se as duas temperaturas mais frias, a variação em que os pólipos permaneceram em temperatura constante produziram 175 vezes mais éfiras do que a variação de temperatura mais baixa. A espécie *Cotylorhiza*

*tuberculata* foi retirada do modelo pelo fato de não ter realizado estrobilização em nenhuma variação de temperatura (Tabela 7).

**Tabela 7.** Modelo linear generalizado (GLMs) realizado para o número de éfiras produzidas para todas as espécies que realizaram estrobilização em relação aos dias de experimento e a variação de temperatura.

glm.nb(formula = Nefirasacum ~ Alimentação + Experimento + Especies + Alimentação:Experimento + Alimentação:Especies + Experimento:Especies, data = Efiras, init.theta = 0.5325605179, link = log)

---

		Deviance Residuals:				
		Min	1Q	Median	3Q	Max
		-2.0030	-0.6357	0	0	4.7450

---

Variáveis preditoras	Estimate	Estimates convertidos	Std. Error	z value	Pr(> z )
<b>Intercept (<i>Aurelia coerulea</i>, alimentado, 15-10-15°C)</b>	<b>3.113e+00</b>	<b>22.48841</b>	<b>1.525e-01</b>	<b>20.421</b>	<b>&lt;2e-16***</b>
<b>Alimentação Jejum (<i>Aurelia coerulea</i>, 15-10-15°C)</b>	<b>-7.349e-01</b>	<b>0.4795534</b>	<b>2.069e-01</b>	<b>-3.551</b>	<b>0.000384***</b>
<b>Experimento 15-15-15°C (<i>Aurelia coerulea</i>, alimentado)</b>	<b>-4.517e+00</b>	<b>0.01092174</b>	<b>2.623e-01</b>	<b>-17.221</b>	<b>&lt;2e-16***</b>
<b>Experimento 15-20-15°C (<i>Aurelia coerulea</i>, alimentado)</b>	<b>-7.162e+00</b>	<b>0.000775502</b>	<b>4.506e-01</b>	<b>-15.893</b>	<b>&lt;2e-16***</b>
Experimento 15-20-20°C ( <i>Aurelia coerulea</i> , alimentado)	-4.058e+01	2.378647e-18	2.006e+06	0.000	0.999984
Experimento 15-20-25°C ( <i>Aurelia coerulea</i> , alimentado)	-4.006e+01	4.000949e-18	1.926e+06	0.000	0.999983
<b><i>Lychnorhiza lucerna</i> (alimentado, 15-10-15°C)</b>	<b>-3.581e+00</b>	<b>0.02784784</b>	<b>2.588e-01</b>	<b>-13.837</b>	<b>&lt;2e-16***</b>
<b><i>Sanderia malayensis</i> (alimentado, 15-10-15°C)</b>	<b>-2.233e+00</b>	<b>0.1072063</b>	<b>2.149e-01</b>	<b>-10.389</b>	<b>&lt;2e-16***</b>
<b>Alimentação Jejum:Experimento 15-15-15°C (<i>Aurelia coerulea</i>)</b>	<b>3.248e+00</b>	<b>25.73881</b>	<b>2.802e-01</b>	<b>11.592</b>	<b>&lt;2e-16***</b>
<b>Alimentação Jejum:Experimento 15-20-15°C (<i>Aurelia coerulea</i>)</b>	<b>3.452e+00</b>	<b>31.56346</b>	<b>4.044e-01</b>	<b>8.537</b>	<b>&lt;2e-16***</b>
<b>Alimentação Jejum:Experimento 15-20-20°C (<i>Aurelia coerulea</i>)</b>	<b>3.385e+00</b>	<b>29.51799</b>	<b>4.253e-01</b>	<b>7.960</b>	<b>1.72e-15***</b>
<b>Alimentação Jejum:Experimento 15-20-25°C (<i>Aurelia coerulea</i>)</b>	<b>3.558e+00</b>	<b>35.09294</b>	<b>4.215e-01</b>	<b>8.443</b>	<b>&lt;2e-16***</b>
<b>Alimentação Jejum:<i>Lychnorhiza lucerna</i> (15-10-15°C)</b>	<b>-3.554e+00</b>	<b>0.02860997</b>	<b>3.348e-01</b>	<b>-10.616</b>	<b>&lt;2e-16***</b>
<b>Alimentação Jejum:<i>Sanderia malayensis</i> (15-10-15°C)</b>	<b>-1.375e+00</b>	<b>0.2528396</b>	<b>2.868e-01</b>	<b>-4.795</b>	<b>1.63e-06***</b>
<b>Experimento 15-15-15°C:<i>Lychnorhiza lucerna</i> (alimentados)</b>	<b>6.341e+00</b>	<b>567.3634</b>	<b>3.639e-01</b>	<b>17.425</b>	<b>&lt;2e-16***</b>
<b>Experimento 15-20-15°C:<i>Lychnorhiza lucerna</i> (alimentados)</b>	<b>9.789e+00</b>	<b>17836.46</b>	<b>4.771e-01</b>	<b>20.519</b>	<b>&lt;2e-16***</b>
Experimento 15-20-20°C: <i>Lychnorhiza lucerna</i> (alimentados)	4.280e+01	3.870828e+18	2.006e+06	0.000	0.999983
Experimento 15-20-25°C: <i>Lychnorhiza lucerna</i> (alimentados)	4.268e+01	3.433116e+18	1.926e+06	0.000	0.999982
<b>Experimento 15-15-15°C:<i>Sanderia malayensis</i> (alimentados)</b>	<b>2.933e+00</b>	<b>18.7839</b>	<b>2.910e-01</b>	<b>10.082</b>	<b>&lt;2e-16***</b>
Experimento 15-20-15°C: <i>Sanderia malayensis</i> (alimentados)	-2.980e+01	1.142943e-13	2.166e+06	0.000	0.999989
Experimento 15-20-20°C: <i>Sanderia malayensis</i> (alimentados)	3.639e+00	38.05376	2.980e+06	0.000	0.999999
Experimento 15-20-25°C: <i>Sanderia malayensis</i> (alimentados)	3.010e+00	20.2874	2.901e+06	0.000	0.999999

Signif. codes: 0 ‘\*\*\*’ 0.001 ‘\*\*’ 0.01 ‘\*’ 0.05 ‘.’ 0.1 ‘ ’ 1

(Dispersion parameter for Negative Binomial (0.5326) family taken to be 1)

Null deviance: 4189.3 on 2279 degrees of freedom

Residual deviance: 1326.9 on 2258 degrees of freedom

AIC: 5698.1

Number of Fisher Scoring interactions: 1

Theta: 0.5326

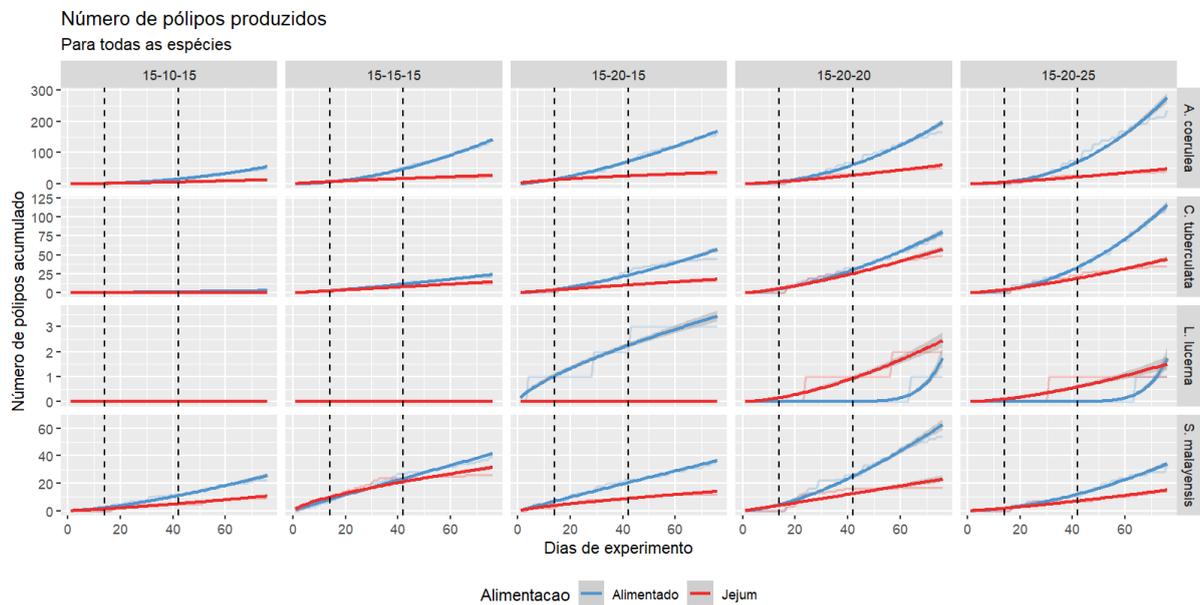
Std. Err.: 0.0297

2 x log-likelihood: -5652.1020

#### d.2. produção de pólipos

Em relação ao número de pólipos produzidos, todos os modelos indicaram um aumento com o aumento da temperatura para todas as espécies analisadas. Para variações de temperatura mais quentes, tem-se uma maior produção de pólipos a partir de indivíduos que foram alimentados quando comparados com os que permaneceram em jejum para as espécies *Aurelia coerulea* e *Cotylorhiza tuberculata*, exceto pela espécie *Lychnorhiza lucerna*, que tem um padrão contrário ao das outras

espécies. Para a espécie *Sanderia malayensis*, os modelos sinalizam uma maior produção de pólipos para a variação de temperatura 15-20-20°C, indicando que os pólipos utilizaram essa estratégia de reprodução a esta temperatura com maior intensidade (Figura 29).



**Figura 29.** Modelos GLMs (linhas mais fortes) para as espécies que realizaram a produção de pólipos. Linhas mais fracas indicam dados observados e linhas hachuradas indicam as mudanças de temperatura para cada variação realizada.

Como apresentado na Tabela 8, para a produção de pólipos, a falta de alimentação (jejum) foi significativa para todas as espécies, indicando sua influência na produção de pólipos. Diferente da análise para a produção de éfiras, a produção de pólipos para a espécie *Sanderia malayensis* foi a maior em jejum para os experimentos, sendo 0,25 vezes maior do que a produção para a espécie *Aurelia coerulea* e 12 vezes maior do que a produção para a espécie *Cotylorhiza tuberculata*. Não foi analisada a comparação das espécies com a espécie *Lychnorhiza lucerna* em jejum porque seus valores não foram significativos.

Para a espécie *Aurelia coerulea*, todas as variações de temperatura foram significativas para a produção de pólipos por indivíduos que foram alimentados, sendo que para a variação de temperatura de 15-10-15°C a produção é 10 vezes maior do que para a temperatura constante de 15°C, 5 vezes maior do que para a variação 15-20-15°C, 7 vezes maior do que para a variação 15-20-20°C e 6 vezes maior do que para a variação de temperatura 15-20-25°C. Para os pólipos que permaneceram em jejum, tanto a variação de 15-10-15°C como para a de 15-20-15°C os efeitos das temperaturas são negativos para a produção de pólipos. A maior produção de pólipos para a espécie na ausência de alimentação se dá na variação de 15-20-20°C, sendo 1,35 vez maior do que a variação de temperatura mais quente, 2,10 vezes maior do que a variação de 15-20-15°C, 1,08 vez maior do que a variação de 15-15-15°C e 9,21 vezes maior do que a variação de temperaturas mais baixas (15-10-15°C).

Para a espécie *Cotylorhiza tuberculata*, todos os fatores são significativos e possuem efeitos positivos sobre a produção de pólipos. Isto significa que para esta espécie, tanto o regime de alimentação como a variação de temperatura em que os pólipos estão inseridos tem influência sobre a reprodução assexuada que tem como resposta outro pólipo. Além disso, para os pólipos alimentados, a maior produção de pólipos se dá na variação de temperatura de 15-20-20°C, com uma taxa de produção de 12,54 pólipos produzidos. Essa taxa é apenas 1,04 vez maior do que para a variação de temperatura mais quente (15-20-25°C), 1,81 vez maior do que a variação 15-20-15°C, 2 vezes maior do que a produção à temperatura constante de 15°C e 294 vezes maior do que a produção para a variação de temperatura mais baixa (15-10-15°C).

Para a espécie *Lychnorhiza lucerna*, apenas a falta de alimentação é um fator significativo para a produção de pólipos, com uma influência positiva para a produção de pólipos, ou seja, apenas o jejum tem influência nesse tipo de reprodução para esta espécie. Para todas as variações de temperatura não houve significância. Também pode-se observar que, comparando esta espécie com as outras analisadas na mesma situação (jejum), a produção de pólipos da espécie *Lychnorhiza lucerna* é cerca de 12 vezes maior do que a espécie *Aurelia coerulea*, 0,43 vezes maior do que a espécie *Cotylorhiza tuberculata* e 1,55 vezes maior do que a espécie *Sanderia malayensis*.

Por fim, para a espécie *Sanderia malayensis*, apenas a variação de 15-15-15°C não é significativa para a produção de pólipos. Apesar disso, há significância para todas as outras variações de temperatura, com influência negativa sobre a produção de pólipos, e também para os regimes de alimentação, com o regime de jejum com uma influência positiva para a produção de pólipos. Quando comparamos o regime de alimentação, a produção de pólipos por indivíduos em jejum é mais de 3 vezes maior do que para os indivíduos alimentados. Quando analisamos cada tratamento de temperatura para os pólipos que foram alimentados, a produção de pólipos para todas as variações de temperatura que obtiveram resultados significativos é muito semelhante, sendo que a maior produção se dá na variação de 15-20-20°C. Essa produção é apenas 1,37 e 1,91 vezes maior do que para as variações de 15-20-15°C e 15-20-25°C, indicando que perturbações de temperatura para níveis mais baixos (de 20°C a 15°C) não tem tanto efeito negativo na produção de pólipos como as perturbações para níveis mais altos (de 20°C para 25°C). Quando a temperatura permanece a mesma, neste caso a 15°C, não há efeito significativo para a produção de pólipos, ou seja, não há influência da temperatura quando não há variação.

**Tabela 8.** Modelos lineares generalizados (GLMs) realizados para o número de pólipos produzidos para todas as espécies que produziram outros pólipos em relação aos dias de experimento e a variação de temperatura.

glm.nb(formula = Npoliposacum ~ Alimentação + Experimento + Especies + Alimentação:Experimento + Alimentação:Especies + Experimento:Especies, data = TUDO, init.theta = 1.045925419, link = log)

		Deviance Residuals:				
Min	1Q	Median	3Q	Max		
-2.9948	-0.8398	0	0.4077	1.4495		
Variáveis predictoras		Estimate	Estimates convertidos	Std. Error	z value	Pr(> z )
<b>Intercept (<i>Aurelia coerulea</i>, alimentado, 15-10-15°C)</b>		<b>3.066e+00</b>	<b>21.45591</b>	<b>1.016e-01</b>	<b>30.173</b>	<b>&lt;2e-16***</b>
<b>Alimentação Jejum (<i>Aurelia coerulea</i>, 15-10-15°C)</b>		<b>-1.517e+00</b>	<b>0.219369</b>	<b>1.230e-01</b>	<b>-12.329</b>	<b>&lt;2e-16***</b>
<b>Experimento 15-15-15°C (<i>Aurelia coerulea</i>, alimentado)</b>		<b>7.260e-01</b>	<b>2.066797</b>	<b>1.361e-01</b>	<b>5.336</b>	<b>9.49e-08***</b>
<b>Experimento 15-20-15°C (<i>Aurelia coerulea</i>, alimentado)</b>		<b>1.423e+00</b>	<b>4.14955</b>	<b>1.352e-01</b>	<b>10.526</b>	<b>&lt;2e-16***</b>
<b>Experimento 15-20-20°C (<i>Aurelia coerulea</i>, alimentado)</b>		<b>1.087e+00</b>	<b>2.965365</b>	<b>1.351e-01</b>	<b>8.047</b>	<b>8.50e-16***</b>
<b>Experimento 15-20-25°C (<i>Aurelia coerulea</i>, alimentado)</b>		<b>1.252e+00</b>	<b>3.497331</b>	<b>1.353e-01</b>	<b>9.256</b>	<b>&lt;2e-16***</b>
<b><i>Cotylorhiza tuberculata</i> (alimentado, 15-10-15°C)</b>		<b>-3.156e+00</b>	<b>0.04259578</b>	<b>1.648e-01</b>	<b>-19.144</b>	<b>&lt;2e-16***</b>
<i>Lychnorhiza lucerna</i> (alimentado, 15-10-15°C)		-3.212e+01	1.123211e-14	1.127e+05	0.000	0.999773
<b><i>Sanderia malayensis</i> (alimentado, 15-10-15°C)</b>		<b>-5.967e-01</b>	<b>0.5506257</b>	<b>1.293e-01</b>	<b>-4.615</b>	<b>3.93e-06***</b>
<b>Alimentação Jejum:Experimento 15-15-15°C (<i>Aurelia coerulea</i>)</b>		<b>6.188e-01</b>	<b>1.856699</b>	<b>1.4687e-01</b>	<b>4.216</b>	<b>2.48e-05***</b>
<b>Alimentação Jejum:Experimento 15-20-15°C (<i>Aurelia coerulea</i>)</b>		<b>-3.873e-02</b>	<b>0.9620104</b>	<b>1.444e-01</b>	<b>-0.268</b>	<b>0.788535</b>
<b>Alimentação Jejum:Experimento 15-20-20°C (<i>Aurelia coerulea</i>)</b>		<b>7.040e-01</b>	<b>2.021824</b>	<b>1.440e-01</b>	<b>4.890</b>	<b>1.01e-06***</b>
<b>Alimentação Jejum:Experimento 15-20-25°C (<i>Aurelia coerulea</i>)</b>		<b>4.027e-01</b>	<b>1.495858</b>	<b>1.448e-01</b>	<b>2.782</b>	<b>0.005404**</b>
<b>Alimentação Jejum:<i>Cotylorhiza tuberculata</i> (15-10-15°C)</b>		<b>4.124e-01</b>	<b>1.510438</b>	<b>1.081e-01</b>	<b>3.814</b>	<b>0.000137***</b>
<b>Alimentação Jejum:<i>Lychnorhiza lucerna</i> (15-10-15°C)</b>		<b>9.780e-01</b>	<b>2.659133</b>	<b>1.740e-01</b>	<b>5.621</b>	<b>1.90e-08***</b>
<b>Alimentação Jejum:<i>Sanderia malayensis</i> (15-10-15°C)</b>		<b>5.428e-01</b>	<b>1.720818</b>	<b>1.040e-01</b>	<b>5.222</b>	<b>1.77e-07***</b>
<b>Experimento 15-15-15°C:<i>Cotylorhiza tuberculata</i> (alimentados)</b>		<b>1.794e+00</b>	<b>6.013458</b>	<b>1.983e-01</b>	<b>9.047</b>	<b>&lt;2e-16***</b>
<b>Experimento 15-20-15°C:<i>Cotylorhiza tuberculata</i> (alimentados)</b>		<b>1.934e+00</b>	<b>6.917123</b>	<b>1.975e-01</b>	<b>9.793</b>	<b>&lt;2e-16***</b>
<b>Experimento 15-20-20°C:<i>Cotylorhiza tuberculata</i> (alimentados)</b>		<b>2.529e+00</b>	<b>12.54096</b>	<b>1.968e-01</b>	<b>12.854</b>	<b>&lt;2e-16***</b>
<b>Experimento 15-20-25°C:<i>Cotylorhiza tuberculata</i> (alimentados)</b>		<b>2.483e+00</b>	<b>11.97714</b>	<b>1.968e-01</b>	<b>12.613</b>	<b>&lt;2e-16***</b>
Experimento 15-15-15°C: <i>Lychnorhiza lucerna</i> (alimentados)		-9.832e-01	0.374112	1.587e+05	0.000	0.999995
Experimento 15-20-15°C: <i>Lychnorhiza lucerna</i> (alimentados)		2.780e+01	1.184095e+12	1.127e+05	0.000	0.999803
Experimento 15-20-20°C: <i>Lychnorhiza lucerna</i> (alimentados)		2.729e+01	711043893696	1.127e+05	0.000	0.999807
Experimento 15-20-25°C: <i>Lychnorhiza lucerna</i> (alimentados)		2.693e+01	496078491429	1.127e+05	0.000	0.999809
Experimento 15-15-15°C: <i>Sanderia malayensis</i> (alimentados)		-5.003e-03	0.9950095	1.660e-01	-0.030	0.975954
<b>Experimento 15-20-15°C:<i>Sanderia malayensis</i> (alimentados)</b>		<b>-8.746e-01</b>	<b>0.4170288</b>	<b>1.666e-01</b>	<b>-5.249</b>	<b>1.53e-07***</b>
<b>Experimento 15-20-20°C:<i>Sanderia malayensis</i> (alimentados)</b>		<b>-5.554e-01</b>	<b>0.5738427</b>	<b>1.659e-01</b>	<b>-3.348</b>	<b>0.000813***</b>
<b>Experimento 15-20-25°C:<i>Sanderia malayensis</i> (alimentados)</b>		<b>-1.203e+00</b>	<b>0.300292</b>	<b>1.669e-01</b>	<b>-7.204</b>	<b>5.85e-13***</b>

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for Negative Binomial (1.0459) family taken to be 1)

Null deviance: 8753.8 on 3039 degrees of freedom

Residual deviance: 3058.3 on 3012 degrees of freedom

AIC: 18157

Number of Fisher Scoring interactions: 1

Theta: 1.0459

Std. Err.: 0.0349

2 x log-likelihood: -18098.9550

### d.3. produção de estolões e produção de podocistos

Em relação a outros tipos de reprodução assexuada, foram analisadas as produções de estolões e de podocistos pelas espécies, sendo que para a primeira produção, apenas as espécies *Aurelia coerulea* e *Sanderia malayensis* foram analisadas, e para a segunda apenas *Aurelia coerulea* e *Lychnorhiza lucerna*. Tais mecanismos de reprodução não ocorrem em todas as espécies e, por isso, foram analisadas apenas essas espécies. Os gráficos dos resíduos dos modelos para esses tipos de reprodução também podem ser encontrados no apêndice desta dissertação.

Pode-se afirmar que a produção de estolões para a espécie *Aurelia coerulea* sofre influência significativa da disponibilidade de alimentação (tanto alimentação presente como em jejum), sendo que a produção de estolões para os pólipos que receberam alimentação é 16,98 vezes maior do que a produção para pólipos que permaneceram em jejum. Além disso, o regime de alimentação de jejum tem uma influência negativa sobre os pólipos, significando que a cada pólipo acrescido a esta temperatura, a produção de estolões é 71% menor do que pólipos que receberam alimento.

Em relação às variações de temperatura, a maior produção de estolões se dá à temperaturas mais baixas (15-10-15°C), sendo 2,66 vezes maior do que à temperaturas constantes (15°C), 4 vezes maior do que à variação de 15-20-15°C e 5,10 vezes maior do que à temperaturas mais altas, porém constantes (15-20-20°C). Para a variação de temperaturas mais quentes, 15-20-25°C, não houveram valores significativos, e para todas as variações experimentais realizadas para esta espécie, o efeito da temperatura é positivo para a produção de estolões.

Quando analisamos pólipos que permaneceram em jejum, tanto para temperaturas mais baixas (15-10-15°C) como para variações de temperatura de 15-20-15°C tem-se valores significativos e semelhantes, além de possuírem um efeito negativo sobre essa reprodução. Isso significa que a produção de estolões para pólipos em jejum a temperaturas mais baixas de até 10°C é 1,42 vez maior do que a de temperaturas mais altas (15-20-15°C). Para a espécie *Aurelia coerulea*, essa produção é, respectivamente, 71% e 60% mais baixas quando comparadas à produção de pólipos que receberam alimentação nessas mesmas temperaturas.

Para a espécie *Sanderia malayensis*, a ausência de alimentação é um fator significativo para a produção de estolões com uma influência negativa nesse número, e sua taxa de produção é ainda menor quando comparada à outra espécie que realizou esse tipo de reprodução. Em relação à temperatura, apenas a variação de 15-15-15°C foi dada como significativa, também com uma influência negativa acerca da produção de estolões, cerca de 9 vezes menor do que a produção para a espécie *Aurelia coerulea*, quando analisadas dentro da mesma variação de temperatura com o mesmo regime de alimentação (Tabela 9).

**Tabela 9.** Modelos lineares generalizados (GLMs) realizados para o número de estolões produzidos para todas as espécies que realizaram esse tipo de reprodução em relação aos dias de experimento e a variação de temperatura.

glm.nb(formula = Estolões ~ Alimentação + Experimento + Espécies + Alimentação:Experimento + Alimentação:Espécies + Experimento:Espécies, data = Estolões, init.theta = 2.063101894, link = log)

Variáveis predictoras	Deviance Residuals:				
	Min -3.3485	1Q -0.6904	Median 0.0325	3Q 0.4915	Max 1.8407
	Estimate	Estimates convertidos	Std. Error	z value	Pr(> z )
<b>Intercept (<i>Aurelia coerulea</i>, alimentado, 15-10-15°C)</b>	<b>2.50161</b>	<b>12.20212</b>	<b>0.07738</b>	<b>32.329</b>	<b>&lt; 2e-16***</b>
<b>Alimentação Jejum (<i>Aurelia coerulea</i>, 15-10-15°C)</b>	<b>-0.33069</b>	<b>0.7184278</b>	<b>0.09552</b>	<b>-3.462</b>	<b>0.000536***</b>
<b>Experimento 15-15-15°C (<i>Aurelia coerulea</i>, alimentado)</b>	<b>1.52004</b>	<b>4.572408</b>	<b>0.10327</b>	<b>14.719</b>	<b>&lt; 2e-16***</b>
<b>Experimento 15-20-15°C (<i>Aurelia coerulea</i>, alimentado)</b>	<b>1.10864</b>	<b>3.030234</b>	<b>0.10375</b>	<b>10.686</b>	<b>&lt; 2e-16***</b>
<b>Experimento 15-20-20°C (<i>Aurelia coerulea</i>, alimentado)</b>	<b>0.87157</b>	<b>2.390661</b>	<b>0.10397</b>	<b>8.383</b>	<b>&lt; 2e-16***</b>
Experimento 15-20-25°C ( <i>Aurelia coerulea</i> , alimentado)	0.12811	1.136678	0.10596	1.209	0.226622
<i>Sanderia malayensis</i> (alimentado, 15-10-15°C)	0.11188	1.118379	0.09494	1.178	0.238637
Alimentação Jejum:Experimento 15-15-15°C ( <i>Aurelia coerulea</i> )	-0.15289	0.8582241	0.12055	-1.268	0.204698
<b>Alimentação Jejum:Experimento 15-20-15°C (<i>Aurelia coerulea</i>)</b>	<b>-0.49490</b>	<b>0.6096319</b>	<b>0.12121</b>	<b>-4.083</b>	<b>4.44e-05***</b>
Alimentação Jejum:Experimento 15-20-20°C ( <i>Aurelia coerulea</i> )	-0.03597	0.9646692	0.12118	-0.297	0.766571
Alimentação Jejum:Experimento 15-20-25°C ( <i>Aurelia coerulea</i> )	-0.01106	0.9890009	0.12394	-0.089	0.928880
<b>Alimentação Jejum:<i>Sanderia malayensis</i> (15-10-15°C)</b>	<b>-0.22866</b>	<b>0.795599</b>	<b>0.07603</b>	<b>-3.007</b>	<b>0.002635**</b>
<b>Experimento 15-15-15°C:<i>Sanderia malayensis</i> (alimentados)</b>	<b>-0.68706</b>	<b>0.5030529</b>	<b>0.12051</b>	<b>-5.701</b>	<b>1.19e-08***</b>
Experimento 15-20-15°C: <i>Sanderia malayensis</i> (alimentados)	-0.08814	0.9156327	0.12112	-0.728	0.466787
Experimento 15-20-20°C: <i>Sanderia malayensis</i> (alimentados)	-0.19793	0.8204273	0.12112	-1.634	0.102231
Experimento 15-20-25°C: <i>Sanderia malayensis</i> (alimentados)	-0.21762	0.8044311	0.12386	-1.757	0.078920

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for Negative Binomial(2.0631) family taken to be 1)

Null deviance: 2794.6 on 1519 degrees of freedom

Residual deviance: 1850.2 on 1504 degrees of freedom

AIC: 11649

Number of Fisher Scoring interactions: 1

Theta: 2.0631

Std. Err.: 0.0910

2 x log-likelihood: -11614.5330

No caso da produção de podocistos, não houve significância para nenhuma variável preditora, o que indica que a hipótese alternativa, de que a temperatura e a alimentação influenciam a produção de podocistos é descartada, ou seja, não há influência da temperatura nem da disponibilidade de alimento para a produção de podocistos para as espécies *Aurelia coerulea* e *Lychnorhiza lucerna* (Tabela 10). Para esse tipo de reprodução, também podem ser analisados os gráficos dos resíduos do modelo realizado no apêndice desta dissertação.

**Tabela 10.** Modelos lineares generalizados (GLMs) realizados para o número de podocistos produzidos para todas as espécies que realizaram esse tipo de reprodução em relação aos dias de experimento e a variação de temperatura.

glm.nb(formula = Podocistos ~ Alimentação + Experimento + Espécies + Alimentação:Experimento + Experimento:Espécies, data = Podocistos, init.theta = 0.9992664179, link = log)

		Deviance Residuals:				
Min	1Q	Median	3Q	Max		
-2.42437	0	0	0.07583	1.14983		
Variáveis preditoras		Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z )	
Intercept ( <i>Aurelia coerulea</i> , alimentado, 15-10-15°C)		-2.630e+01	3.101e+04	-0.001	0.999	
Alimentação Jejum ( <i>Aurelia coerulea</i> , 15-10-15°C)		1.018e-06	3.581e+04	0.000	1.000	
Experimento 15-15-15°C ( <i>Aurelia coerulea</i> , alimentado)		-4.878e-07	4.386e+04	0.000	1.000	
Experimento 15-20-15°C ( <i>Aurelia coerulea</i> , alimentado)		2.906e+01	3.101e+04	0.001	0.999	
Experimento 15-20-20°C ( <i>Aurelia coerulea</i> , alimentado)		2.919e+01	3.101e+04	0.001	0.999	
Experimento 15-20-25°C ( <i>Aurelia coerulea</i> , alimentado)		2.792e+01	3.101e+04	0.001	0.999	
<i>Lychnorhiza lucerna</i> (alimentado, 15-10-15°C)		-1.311e-06	3.581e+04	0.000	1.000	
Alimentação Jejum:Experimento 15-15-15°C ( <i>Aurelia coerulea</i> )		-1.018e-06	5.064e+04	0.000	1.000	
Alimentação Jejum:Experimento 15-20-15°C ( <i>Aurelia coerulea</i> )		-6.547e-01	3.581e+04	0.000	1.000	
Alimentação Jejum:Experimento 15-20-20°C ( <i>Aurelia coerulea</i> )		-3.336e-01	3.581e+04	0.000	1.000	
Alimentação Jejum:Experimento 15-20-25°C ( <i>Aurelia coerulea</i> )		3.185e-01	3.581e+04	0.000	1.000	
Experimento 15-15-15°C: <i>Lychnorhiza lucerna</i> (alimentados)		1.311e-06	5.064e+04	0.000	1.000	
Experimento 15-20-15°C: <i>Lychnorhiza lucerna</i> (alimentados)		-2.872e+01	4.340e+04	-0.001	1.000	
Experimento 15-20-20°C: <i>Lychnorhiza lucerna</i> (alimentados)		-1.231e+00	3.581e+04	0.000	1.000	
Experimento 15-20-25°C: <i>Lychnorhiza lucerna</i> (alimentados)		-9.222e-01	3.581e+04	0.000	1.000	

(Dispersion parameter for Negative Binomial(0.9993) family taken to be 1)

Null deviance: 4035.74 on 1519 degrees of freedom

Residual deviance: 882.64 on 1505 degrees of freedom

AIC: 4507.7

Number of Fisher Scoring interactions: 1

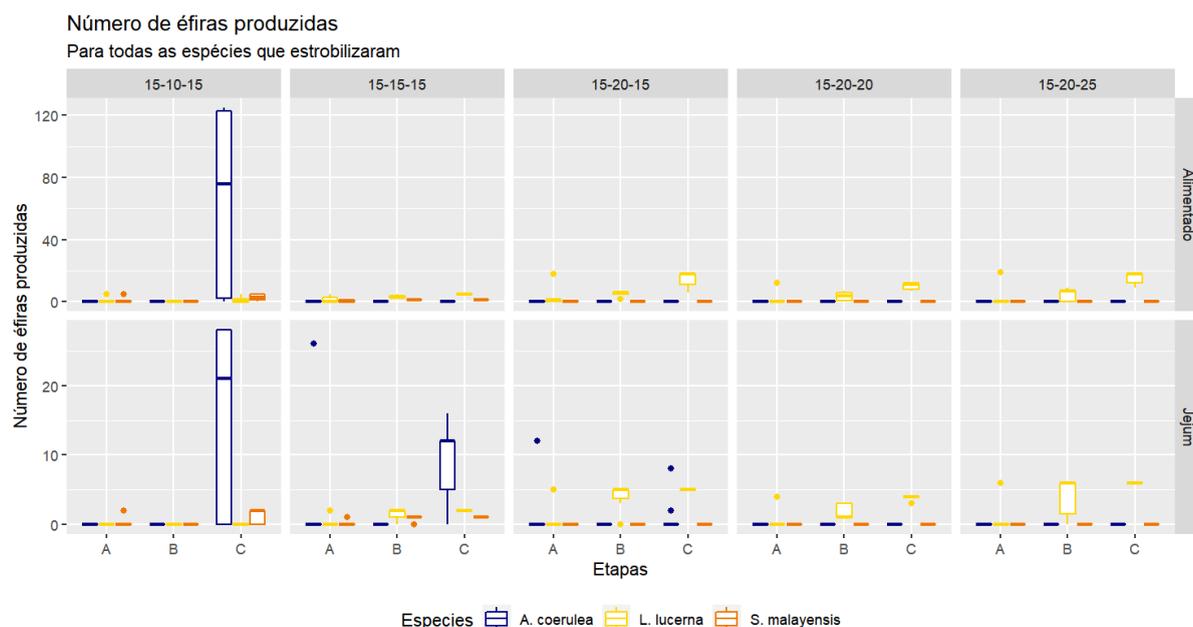
Theta: 0.9993

Std. Err.: 0.0651

2 x log-likelihood: -4475.6730

Para uma análise em relação à temperatura dentro de cada variação, foram utilizados gráficos do tipo *boxplots* do número de éfiras e pólipos produzidos por etapa de cada experimento, sendo a etapa A a de aclimação (para todos os experimentos corresponde à temperatura de 15°C); a etapa B a da primeira variação de temperatura, e a C para a segunda variação de temperatura.

Analisando o número produzido de éfiras para as espécies que realizaram a estrobilização, a maior quantidade foi liberada na etapa C para as espécies *Aurelia coerulea* e *Sanderia malayensis*, para todas as variações de temperatura em que houve esse tipo de reprodução, indicando que a estrobilização começou momentos antes desta etapa. Já para a espécie *Lychnorhiza lucerna*, podemos observar um aumento da produção de éfiras já na etapa B, indicando que a primeira variação de temperatura, após o período de aclimação, já foi suficiente para desencadear o processo de estrobilização (Figura 30).

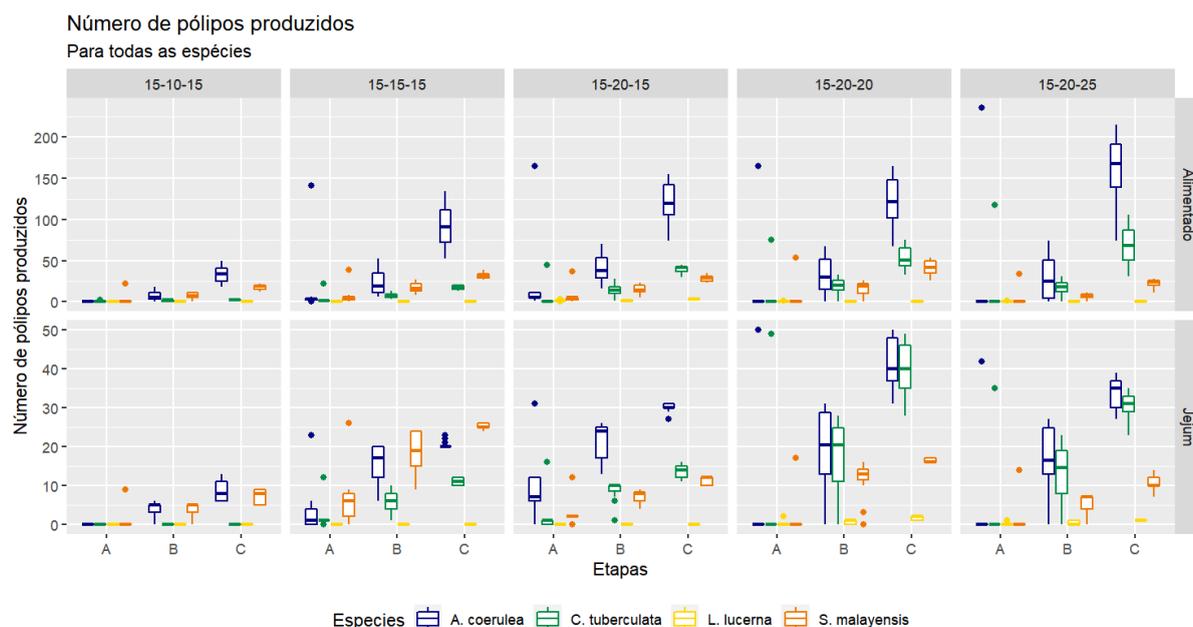


**Figura 30.** Distribuição (boxplots) do número de éfiras produzido para todas as espécies em todas as variações de temperatura. Cada cor indica uma espécie observada.

Não foi observado o mesmo padrão de produção de pólipos quando comparado com o padrão de liberação de éfiras para todas as espécies. Pode-se observar que há alguns pontos fora da curva (*outliers*) nos *boxplots* para a etapa A, para todas as variações de temperatura, indicando uma produção de pólipos já existente no período de aclimatação, a 15°C.

Ao compararmos os resultados de cada experimento (cada variação de temperatura), para variações de temperaturas mais altas há também um aumento gradativo da produção de pólipos para as espécies *Aurelia coerulea* e *Cotylorhiza tuberculata*, tanto para pólipos alimentados como para os que permaneceram em jejum. Não foi possível estabelecer um padrão de produção de pólipos para a espécie *Lychnorhiza lucerna*, pelo fato de não terem sido produzidos pólipos suficientes para esta análise.

Já para a espécie *Sanderia malayensis* o padrão não é tão claro quando comparada às espécies *Aurelia coerulea* e *Cotylorhiza tuberculata*, tendo uma quantidade de pólipos produzidos muito semelhante em todas as etapas restantes (B e C) para todas as variações de temperatura. Apesar disso, o padrão do número de pólipos produzidos ser maior para os que receberam alimento quando comparado com os que permaneceram em jejum é semelhante ao das outras espécies observadas (Figura 31).



**Figura 31.** Distribuição (boxplots) do número de éfiras produzido para todas as espécies em todas as variações de temperatura. Cada cor indica uma espécie observada.

## 6. Discussão e conclusões

Os medusozoários são conhecidos por terem ciclos de vida sazonais e naturalmente aumentarem suas populações de medusas ciclicamente, as águas-vivas, no final da primavera e início do verão (Kikinger, 1992; Marques *et al.*, 2021). Algumas espécies de cifozoários possuem um único modo de reprodução assexuada, chamadas de *mono-mode*. Já espécies que possuem mais de um modo de reprodução assexuada são chamadas de *multi-mode species*, e são mencionadas por Schiariti *et al.* (2014). A diversidade de reproduções assexuadas pode influenciar direta ou indiretamente no processo dos *blooms*.

Além disso, com as mudanças climáticas e fatores extremos influenciados por eventos humanos, o limite entre as estações do ano e a demarcada sazonalidade em regiões temperadas do globo estão mudando, e com essas mudanças, nas últimas décadas, pode-se observar um aumento na intensidade e frequência dos chamados *blooms* de animais gelatinosos (Mills, 2001).

Um dos fatores que podem influenciar o fenômeno dos *blooms* é a temperatura, amplamente analisada em diversos trabalhos científicos, como os de Wang *et al.* (2015) e Holst & Jarms (2010), por exemplo. Além de influenciar na estrobilização dos pólipos, também há influência da temperatura no brotamento de pólipos de diversas espécies, como por exemplo *Aurelia aurita* (Loveridge *et al.*, 2021), e também na sobrevivência destes pólipos, como na espécie *Cotylorhiza tuberculata*, que durante os experimentos apresentou mortalidade de 100% para temperaturas de 10°C, e manteve uma sobrevivência maior para temperaturas mais altas, especialmente acima de 15°C. Esse resultado também pode ser constatado no Mar Mediterrâneo, onde foi observada uma flutuação da população de medusas em temperaturas mais quentes e o colapso dos pólipos em temperaturas mais baixas

(inverno), com posterior aumento de número de indivíduos em anos com invernos mais curtos e verões mais longos (Ruiz *et al.*, 2012).

Neste trabalho, a produção de podocistos para as espécies *Aurelia coerulea* e *Lychnorhiza lucerna* foi maior na variação de temperatura de 15-20-20°C do que a 15-20-25°C, indicando que a atividade dos pólipos para esse tipo de reprodução assexuada é maior a temperaturas mais amenas e constantes, já que na etapa de 15-20-20°C os pólipos permaneceram a mais tempo na temperatura de 20°C, quando comparadas a temperaturas mais altas (25°C). Também observado no trabalho de Schiariti *et al.* (2014), em condições favoráveis algumas espécies tendem a aumentar seu número de pólipos através de diferentes modos de reprodução assexuada. Esse fato pode resultar em uma população maior de pólipos, conseqüentemente em uma maior população de medusas após o processo de estrobilização em uma situação de aumento de temperatura, por exemplo, desencadeando o evento de *bloom* de medusas.

Para a espécie *Aurelia coerulea* houve uma taxa de sobrevivência de 100% tanto para pólipos que foram alimentados como para os que permaneceram em jejum, além de terem sobrevivido para todas as variações de temperatura analisadas. Esses resultados também foram observados no trabalho de Xing *et al.* (2020) que analisou os efeitos da temperatura e salinidade em pólipos da mesma espécie, indicando uma alta tolerância dessa espécie tanto para um alcance extenso de temperaturas (de 10°C à 25°C), como para situações de jejum de mais de um mês de duração. O fato da espécie possuir uma alta resiliência indica que, apesar da temperatura ambiente estar mudando, a espécie é capaz de sobreviver mesmo a invernos e verões mais extensos, por exemplo. A permanência da espécie no ambiente pode influenciar a comunidade bentônica como um todo, visto que a espécie é encontrada em diversos lugares do mundo (Wang & Sun, 2015; Amorim *et al.*, 2018; Frolova & Miglietta, 2020).

No trabalho de Pereyra (2015), houve uma taxa de sobrevivência de 100% para todos os tratamentos de temperatura realizados com a espécie *Lychnorhiza lucerna*, o que não coincide com os resultados deste trabalho (50% para alimentados e 83,3% para pólipos em jejum para a variação de 15-10-15°C, 0% para alimentados e 66,6% para os em jejum para a variação de 15-15-15°C, 16,6% para alimentados e 83,3% para os em jejum para a variação de 15-20-15°C, 83,3% para ambos tratamentos de alimentação para a variação de temperatura de 15-20-20°C, e 16,6% para alimentados e 100% para os em jejum para a variação de temperatura de 15-20-25°C). Vale ressaltar que as porcentagens de sobrevivência baixas obtidas para esta espécie foram observadas após o fenômeno de estrobilização, ou seja, os pólipos não conseguiram se recuperar do processo, mesmo recebendo alimentação. O fato de a salinidade em que os pólipos eram mantidos ter sido em torno de 33 (neste experimento) e não em torno de 22 como no trabalho de Pereyra (2015) pode ser um fator adicional

para a sobrevivência dos animais, influenciando nos resultados obtidos, já que os pólipos utilizados são da mesma localidade.

Por fim, quando falamos sobre a sobrevivência dos pólipos, para a espécie *Sanderia malayensis* houve uma sobrevivência entre 66,66% à 100% para todas as variações de temperatura, sendo que para os pólipos que receberam alimento as taxas de sobrevivência foram menores do que para os que permaneceram em jejum. Isso pode indicar que pólipos que receberam alimento possuíam maior energia, realizando mais intensamente processos de reprodução, seja para resultar em pólipos ou éfiras. Como consequência, alguns dos pólipos que realizaram tais processos não foram aptos a se recuperar propriamente, resultando em morte. Outra hipótese é que, ao alimentar os pólipos em um ambiente em que não há circulação de água, algumas partículas de comida podem ter permanecido no recipiente, mesmo após limpeza, e interferiu na saúde dos pólipos, o que não ocorreu com pólipos em jejum simplesmente por estes não terem recebido alimento durante o experimento.

O aumento de temperatura influenciado por ações humanas pode estar relacionado ao fenômeno dos *blooms*, de acordo com Sun *et al.* (2015), Purcell *et al.* (2007); e Purcell (2012), especialmente com mudanças sazonais de temperatura ao longo do ano, amplamente observadas em países que possuem um clima temperado. Para diversas espécies de cifozoários, o tipo de reprodução assexuada que resulta em medusas, diretamente relacionadas com os *blooms*, é a estrobilização, que, de acordo com diversos autores (Genzano *et al.*, 2008; Wang *et al.*, 2015; Kintner & Brierley, 2019; e Marques *et al.*, 2021), ocorre em meses do ano em que a temperatura é mais amena, como no começo da primavera, ocorrendo a liberação de éfiras no ambiente no final da primavera e começo do verão, quando a temperatura da água está mais quente.

a. Produção de éfiras por estrobilização

A produção de éfiras se dá através do processo de estrobilização, que nada mais é do que um mecanismo de reprodução assexuada. A estrobilização é uma característica única dos cifozoários (Marques & Collins, 2004). Para as quatro espécies analisadas, apenas três foram capazes de produzir éfiras. A espécie *Cotylorhiza tuberculata* é uma espécie que possui zooxantelas como simbiontes em seus tecidos, tornando suas medusas potencialmente autotróficas (Kikinger, 1992), com a infecção ocorrendo ainda no estado de pólipos (Astorga *et al.*, 2012). Como para o presente trabalho os pólipos dessa espécie não tiveram contato direto com luz, apenas contato indireto, podemos inferir que a ausência de luz pode ter influenciado a estrobilização dos pólipos, já que independentemente da variação de temperatura, nenhum pólipo realizou a estrobilização. A literatura indica que algumas espécies de cifozoários são dependentes da luz para que a estrobilização aconteça, por exemplo *Mastigias papua* (Sugiura, 1964), *Cephea cephea* (Sugiura, 1969) e *Cassiopea andromeda* (Hofmann & Kremer, 1981) - estas espécies pertencem ao mesmo subgrupo que contém *Cotylorhiza tuberculata* e é bastante razoável pensar que o mesmo ocorre para esta espécie.

A espécie *Aurelia coerulea* foi, dentre as espécies estudadas, a que produziu mais éfiras e foi possível observar que a ausência de alimentação é um fator negativo para a espécie, ou seja, que a alimentação é um fator importante para a produção de medusas, influenciando conseqüentemente na formação dos *blooms*. Quando os pólipos permanecem em jejum, os únicos nutrientes que eles podem absorver são os presentes na água do mar - MOP (matéria orgânica particulada) como acontece com outros cifozoários (e.g. Stampar & Silveira, 2006). Por os pólipos estarem em um ambiente confinado e com reduzido volume de água, sugere-se que, no ambiente natural, por conta de correntes, há uma maior porcentagem de absorção de nutrientes (mas ressalta-se que mesmo nos recipientes que continham pólipos em jejum, a água era trocada regularmente).

Além disso, quando analisadas as variações de temperatura, pode-se afirmar que temperaturas mais baixas influenciam significativamente a produção de éfiras, e que essa produção é muito maior do que quando analisadas variações de temperatura mais altas, também observado por Lucas *et al.* (2012), que afirma que a melhor temperatura para a realização da estrobilização da espécie *Aurelia aurita* em regiões temperadas é de 13 a 15°C. Apesar de não influenciar na magnitude da produção de éfiras para esses pólipos, as temperaturas mais baixas têm uma influência negativa sobre eles, indicando que a produção de éfiras seria menor quando comparadas a variações mais altas de temperaturas. Infelizmente, para essas temperaturas, não houve significância, pelo fato de que nenhum dos pólipos alimentados estrobilizou em temperaturas mais altas. De acordo com Chi *et al.* (2022) além da temperatura, salinidade e alimento, a senescência dos pólipos pode ser um fator que influencia os tipos de reprodução, que será discutido mais à frente, analisando-se todas as espécies.

O maior número de éfiras liberadas e conseqüentemente o maior tempo de estrobilização dos pólipos para os que receberam alimento quando comparados com os que permaneceram em jejum indica uma maior energia disponível para realizar esse tipo de reprodução. Quando analisada a variação de temperatura de 15-10-15°C, a liberação de éfiras ocorreu apenas após o aumento de temperatura, mas a estrobilização começou ainda a 10°C para todos os pólipos, com exceção de um pólipo no regime de jejum. Fuchs *et al.* (2014) observaram que após 3 semanas a 10°C os pólipos de *Aurelia aurita* já mostraram sinais de estrobilização, padrão também observado para os pólipos de *Aurelia coerulea* deste estudo. Na natureza, os pólipos normalmente iniciam a estrobilização no inverno e começo da primavera, e após um período de temperaturas mais baixas seguidos de aumento de temperatura na primavera-verão, há a liberação das éfiras. O estudo de Fuchs *et al.* (2014) mostrou que a proteína CL390 age como a melhor candidata de indutor de estrobilização em pólipos de *Aurelia*, sendo acumulada no inverno e começo da primavera. Esse fato pode explicar os resultados deste estudo, em que a 10°C não houve liberação de nenhuma éfira, mas induzindo uma estrobilização, que começou antes do aumento de temperatura para 15°C.

Em trabalhos como os de Helm & Dunn (2017) e Wang *et al.* (2020) analisaram os efeitos de substâncias bioativas em pólipos de *Aurelia* spp. e observaram que derivados de indol (*indol derivatives*) eram indutores de estrobilização em diferentes espécies do gênero *Aurelia*, e Helm & Dunn (2017) ainda afirmaram que essas substâncias também induziram a metamorfose de pólipo para medusa em diferentes espécies de hidrozoários e cubozoários, com a exceção de pólipos do grupo Coronatae, onde não houve estrobilização. Em nota, Kuniyoshi *et al.* (2012) ainda afirmam que quanto maior a concentração de indometacina (*indomethacin*), mais rápido é o processo de estrobilização de pólipos de *Aurelia aurita*. Apesar disso, o tempo de liberação de éfiras permaneceu o mesmo, independente da concentração da substância, indicando que ela influenciou apenas no início da estrobilização do pólipo, e não no processo de segmentação posterior do pólipo e nem de liberação das éfiras.

Para Pereyra (2015), a autora afirma que observou estrobilização para a espécie *Lychnorhiza lucerna* em temperaturas constantes, principalmente acima de 20°C, o que não foi constatado nos experimentos. Variações altas de temperatura (15-20-20°C e 15-20-25°C) não foram consideradas fatores significativos para a produção de éfiras. Outro resultado contrário ao de Pereyra (2015) foi para pólipos alimentados à variação de 15-20-15°C, em que a produção de éfiras é maior quando comparada à temperatura constante de 15°C, indicando que uma variação de temperatura em que há algum tipo de distúrbio ambiental influencia na estrobilização dos pólipos, quando comparamos com uma variação em que a temperatura permanece constante. Como para a espécie *Lychnorhiza lucerna* houve liberação de éfiras, porém não houve produção de pólipos para a variação de temperatura mais fria, pode-se concluir que essa espécie priorizou o gasto de energia sob estresse de temperatura na estrobilização, e não em outros mecanismos de reprodução assexuada para esse regime de temperatura.

Quando a temperatura se mantém constante à 15°C, há uma influência positiva para a produção de éfiras para a espécie *Sanderia malayensis*, produzindo 175 vezes mais éfiras do que quando comparada a temperaturas mais frias, indicando que além da temperatura mais baixa, como a de 10°C visualizada no experimento, perturbações de temperatura influenciam negativamente na produção de éfiras para essa espécie, quando comparada à situação de constante temperatura.

No estudo de Avian *et al.* (2021), o período com mais estrobilizações foi observado quando a temperatura estava à 10°C, seguido de 15°C e 20°C, que foi correlacionado ao estresse da diminuição da temperatura de 20°C para 10°C, gerando o processo de “estrobilização precoce” nos pólipos analisados. Essa explicação também pode ser dada para o presente estudo, já que os pólipos estavam previamente a 20°C, e no período de aclimatação passaram para 15°C, com a diferença de que houve uma nova diminuição de temperatura para 10°C, indicando um estresse de maior duração para esses pólipos.

Quando analisamos a magnitude da produção de éfiras pelos pólipos de cada espécie, pelo fato da espécie *Aurelia coerulea* produzir mais de 8 éfiras a cada estrobilização, a produção é 4.5 vezes maior do que a produção da espécie *Sanderia malayensis* e 17 vezes maior do que para a espécie *Lychnorhiza lucerna*. Apesar da última espécie produzir normalmente entre 3 e 4 éfiras por estrobilização (Schiariti *et al.*, 2008), em muitas variações de temperatura essa produção foi de apenas uma éfira por estróbilo, o que justifica a menor taxa de produção de éfiras quando comparada com as outras espécies. Mesmo produzindo a mesma quantidade de éfiras por estróbilo que a espécie *Sanderia malayensis*, esta espécie produziu mais éfiras, indicando um tempo de estrobilização menor quando comparada com a *Lychnorhiza lucerna*.

b. Produção de pólipos por brotamentos laterais, estolões e podocistos

Há diversos tipos de reprodução assexuada dos pólipos que resultam em outros pólipos, como a produção de estolões, podocistos, brotamentos, entre outros (Adler & Jarms, 2009). Cada tipo de reprodução pode ser utilizada por diferentes espécies, sendo que a mesma espécie pode realizar mais de um tipo de reprodução, como por exemplo a espécie *Aurelia coerulea*, que durante o experimento produziu tanto podocistos como estolões, padrão de mais de um tipo de reprodução que foi observado também em Schiariti *et al.* (2014) (*multi-mode species*). Além disso, dependendo da temperatura ambiental, cada espécie exerce uma preferência de mecanismo de reprodução, como a espécie *Lychnorhiza lucerna* que em temperaturas mais frias apenas produziu éfiras e para temperaturas mais quentes passou a produzir podocistos. Outras espécies, como *Cotylorhiza tuberculata*, utilizou o mesmo tipo de reprodução para todas as variações de temperatura.

Xing *et al.* (2020) observaram um efeito significativo da temperatura nos brotamentos para a espécie *Aurelia coerulea*, tipo de reprodução que não foi observado no presente estudo em nenhuma variação de temperatura. Apesar disso, os resultados obtidos indicam que para uma das reproduções assexuadas cujos produtos são outros pólipos, chamada de produção de podocistos, tanto a alimentação como a temperatura não têm efeitos significativos sobre o processo. Isso indica que, independentemente da temperatura ou se os pólipos estão recebendo alimento ou em jejum há esse tipo de reprodução (*Aurelia coerulea* e *Lychnorhiza lucerna*). Assim, a produção de novos pólipos para essas espécies por meio desse tipo de reprodução não é afetada pelos fatores analisados (temperatura e regime de alimentação).

De acordo com Arai (2009), podocistos são cistos que possuem uma reserva de compostos orgânicos que são produzidos nos discos pedais dos pólipos de cifozoários da ordem Rhizostomeae. Além dessa ordem, os discos pedais também podem ser produzidos por pólipos de Semaestomeae, como observado para a espécie *Aurelia coerulea* neste trabalho. A sua produção foi amplamente descrita e pode ser realizada também quando o ambiente não está favorável ao pólipo, já que o podocisto em si contribui para uma sobrevivência dos pólipos quando há uma menor disponibilidade

de alimento, ou quando há uma alta taxa de predação no ambiente (Arai, 2009). Thein *et al.* (2012) afirmaram que a permanência de pólipos em jejum foi a primeira causa para a produção dos podocistos em pólipos de *Aurelia aurita*, assim como a temperatura, que aceleraram a taxa de formação desse tipo de reprodução. No presente estudo, os resultados não foram significativos para esse tipo de reprodução para nenhuma espécie observada que o realizou, não havendo essa distinção dos pólipos nem preferência para esse tipo de reprodução nas variações de temperatura e alimentação observadas.

A ausência de influência da temperatura e alimentação para a produção de podocistos não ocorre quando analisada a produção de novos pólipos a partir de estolões, realizado pelas espécies *Aurelia coerulea* e *Sanderia malayensis*, também observadas em Schiariti *et al.* (2014). Os resultados obtidos demonstram que para a espécie *Aurelia coerulea*, a produção de estolões é influenciada significativamente pelo regime de alimentação, e que para pólipos que recebem alimento essa produção é maior, indicando que esse tipo de reprodução gasta uma energia que, nas condições desse experimento, deve ser oriunda da alimentação. No caso da temperatura, o fato da produção ser maior à temperaturas mais baixas indica que há uma produção de mais pólipos em épocas do ano em que há uma menor temperatura ambiente, ou seja, em épocas de outono e inverno. Esse fato pode influenciar a população de pólipos, que aumenta no inverno e tem a capacidade de produzir mais éfiras no verão, influenciando em novos fenômenos de *blooms* (Kintner & Brierley, 2019; Marques *et al.*, 2021)

Já para a espécie *Sanderia malayensis*, a produção de estolões também sofre influência significativa do regime de alimentação, mas o fato do modelo não fornecer um valor significativo para a produção de estolões para pólipos que foram alimentados indica que apenas a falta de alimentação pode influenciar essa reprodução, ou seja, se os pólipos conseguem se alimentar muito ou pouco, para esse tipo de reprodução, não há diferença na produção de estolões. Avian *et al.* (2021) realizaram experimentos com a mesma espécie mas não focaram na importância da alimentação para esse tipo de reprodução, alimentando os pólipos apenas uma vez por semana durante o experimento inteiro - e dessa forma, podemos apenas fazer comparações mais grosseiras.

Avian *et al.* (2021) também observaram a taxa de estolões produzidos pela espécie à temperaturas constantes de 10, 15 e 20°C, com aumentos desse tipo de reprodução assexuada para as duas temperaturas mais altas, fato que não foi observado no presente estudo, no qual a espécie sofreu influência significativa e negativa apenas para temperatura constante (15°C). Esse fato indica que a constância da temperatura pode influenciar na produção de estolões de forma negativa, ou seja, a temperaturas constantes há uma menor produção de estolões por pólipos alimentados, diferente do que foi observado por Avian *et al.* (2021).

Apesar disso, não podemos afirmar que a influência negativa da temperatura se deu apenas por conta da temperatura constante, independente da temperatura, ou por conta da temperatura de

15°C especificamente. Além disso, não se pode afirmar com certeza que a variação de temperatura influencia esse tipo de reprodução, uma vez que não há para nenhuma outra variação de temperatura dados significativos dos modelos realizados, não havendo certeza suficiente para afirmar que diferentes épocas do ano, por exemplo, influenciam na população de pólipos dessa espécie.

Para a espécie *Cotylorhiza tuberculata*, houve a produção de novos pólipos por meio de brotamentos laterais, para todas as variações de temperatura analisadas. Como a espécie realizou apenas esse tipo de reprodução assexuada, analisamos essa produção a partir dos pólipos acumulados. Tanto a variação de temperatura como o regime de alimentação tiveram influência significativa na produção, mas para a variação de temperatura mais baixa (10°C) essa influência foi significativa, visto que a espécie não possui uma resiliência para temperaturas mais baixas (Ruiz *et al.*, 2012).

Quando comparamos as espécies que produziram pólipos sem especificar o tipo de reprodução assexuada, para os pólipos que permaneceram em jejum a espécie *Lychnorhiza lucerna* foi a única em que não houve significância, indicando que a ausência de alimento não influencia na produção de novos pólipos. Além disso, a espécie que mais produziu novos pólipos foi a espécie *Sanderia malayensis*, com uma produção muito semelhante à da espécie *Aurelia coerulea* (0,25 vezes maior do que a segunda espécie), e 12 vezes maior do que a espécie *Cotylorhiza tuberculata*, com efeito negativo da alimentação para a produção de pólipos em todas as espécies.

Quando comparamos as variações de temperatura para pólipos alimentados, a maior produção de pólipos da espécie *Aurelia coerulea* se dá a temperaturas mais baixas (15-10-15°C), fato que, quando comparado com a distribuição da espécie ao longo do ano, a maior produção de pólipos corresponderia ao começo do inverno, período em que pode haver uma pequena produção de éfiras, mas em maior quantidade a reprodução de pólipos (Chi *et al.*, 2022). Nesta situação, quando há temperaturas mais baixas e uma produção maior de pólipos, posteriormente quando há o aumento de temperatura (geralmente após o inverno e começo da primavera), as chances de haver mais éfiras no ambiente são maiores, relacionadas com o alto número de pólipos que foram produzidos no ambiente. Isso faz com que a fase de pólipo, ou seja, a fase bentônica dentro do ciclo de vida metagenético de cifozoários, seja a fase chave para o fenômeno dos *blooms* ocorrerem, regulando a dinâmica populacional destes animais (Chi *et al.*, 2022; Lucas *et al.*, 2012; Fuchs *et al.*, 2014).

Esse fato não é semelhante na espécie *Cotylorhiza tuberculata*, que possui a maior produção de pólipos em temperaturas mais altas e constantes (15-20-20°C). Quando comparamos a produção de pólipos para esta espécie nesta variação de temperatura com a variação de temperaturas mais baixas, essa produção é quase 300 vezes maior, indicando que os pólipos produzem mais indivíduos quando estão em temperaturas mais elevadas, porém sem muitos distúrbios, como na variação 15-20-20°C, quando comparada com a variação 15-20-25°C. Também indica que os pólipos dessa espécie não gastam energia a temperaturas mais baixas para realizarem qualquer tipo de reprodução assexuada

pelo fato da resistência deles ser muito baixa quando estão nessas condições, como visto em Ruiz *et al.* (2012).

Já para a espécie *Lychnorhiza lucerna*, quando analisada de forma geral, a produção dos pólipos apenas é significativa com uma influência positiva quando os pólipos permanecem em jejum, o que indica que independentemente da variação de temperatura, a produção de pólipos não é afetada. Como para todas as variações de temperatura não houve significância, não pode-se afirmar que a temperatura influencia a produção de pólipos, assim como quando analisada a produção de podocistos pela espécie (que segue o mesmo padrão observado para a produção de podocistos na espécie *Aurelia coerulea*). Já quando a espécie *Sanderia malayensis* está a uma temperatura constante (15°C), não há significância para a produção de novos pólipos, o que indica que, em uma faixa de temperatura constante, como observado nesta variação, a produção de pólipos não é afetada. Apesar disso, há significância com uma influência negativa para a produção de pólipos quando a espécie se encontra na presença de alimento a variações de temperatura mais quentes, como a 20°C e a 25°C. Entre essas variações, a produção de pólipos é muito semelhante, e surpreendentemente menor do que quando comparados aos pólipos que permaneceram em jejum, indicando que uma situação desfavorável como a ausência de alimentação pode influenciar o aumento da população para uma posterior estrobilização.

Por fim, analisando de forma geral a estrobilização e outras formas de reprodução assexuada a cada variação de temperatura por etapas, sendo a etapa A a de aclimação (15°C), B a primeira variação de temperatura e C a segunda variação, para a produção de éfiras, os dados obtidos indicam que a estrobilização é induzida pela redução e posterior aumento da temperatura. Comparando esse tipo de variação com regiões em que há uma sazonalidade anual, pólipos liberam suas éfiras no ambiente no final da primavera, quando as águas estão mais quentes, fato que é observado na natureza para diferentes espécies de cifozoários (Kintner & Brierley, 2019), mas começam a realizar a estrobilização antes, quando a água não está tão quente, mesmo padrão observado para as espécies que estrobilizaram.

Já a produção de pólipos deu-se sem muitas diferenças, quando analisadas as diferentes variações de temperatura. Isso indica que, para espécies em que já se observou fenômenos de *blooms* durante o ano, quanto maior a quantidade de pólipos no ambiente, maior a probabilidade de estrobilização dos mesmos, resultando em maiores quantidades de medusas (Chi *et al.*, 2022; Lucas *et al.*, 2012).

Durante os experimentos realizados nesta dissertação, foram utilizados pólipos de espécies que estavam disponíveis no laboratório. Estes animais passaram por diversos ciclos de diferentes tipos de reprodução assexuada, como a produção de podocistos, brotamentos laterais e estolões, portanto as populações utilizadas nos experimentos podem ser consideradas populações de pólipos adultos ou até mesmo senis.

Podemos considerar que a senescência dos pólipos utilizados para realizar o experimento pode ter influenciado os tipos de reprodução além da variação de temperatura e do regime de alimentação, e por este fato, espécies como *Aurelia coerulea* e *Sanderia malayensis* não conseguiram estrobilizar e produzir novas éfiras de forma eficaz, de acordo com as observações do experimento nas temperaturas acima de 15°C, assim como nas análises dos modelos GLM binomiais negativos com a mesma variável resposta (produção de éfiras), em que para temperaturas acima de 15°C não houve significância. Apesar disso, houve produção de pólipos por todas as espécies analisadas, indicando que a senescência não influenciou significativamente esse tipo de reprodução.

Em relação à senescência dos pólipos, Chi *et al.* (2022) investigaram 10 gerações produzidas por brotamentos e estrobilização, diferentes tipos de reprodução assexuada que resultam em novos pólipos e novas medusas, respectivamente, da espécie *Aurelia coerulea* para analisar a relação entre os efeitos de idade dos pólipos (transgeracionais) com a produção de brotamentos e estrobilização, resultando em uma redução de 32,82% na taxa de brotamentos. Também foram encontradas reduções nas taxas de estrobilização durante o experimento realizado. Comparando com este trabalho, não houve uma diferença na taxa de reproduções assexuadas como estolões ou brotamentos, mas há uma taxa baixa de estrobilização para as espécies analisadas, principalmente para variações mais altas de temperatura.

Para cnidários que possuem um ciclo de vida metagenético, ou seja, com a presença de medusas (fase pelágica) e pólipos (fase bentônica) (= medusozoários), a renovação da habilidade dos pólipos realizarem tipos de reprodução assexuada se dá através da reprodução sexuada entre suas formas pelágicas. Chi *et al.* (2022) analisaram apenas os efeitos da senescência na taxa de brotamentos e de estrobilização dos pólipos, não analisando outros tipos de reprodução como estolões e podocistos, ambas analisadas nesta dissertação, portanto não há dados para indicar se esse fator pode também influenciá-los. Apesar disso, é inevitável que a idade dos pólipos afete os tipos de reprodução, já que as populações presentes em laboratório possuem quase uma década de idade.

Entender a história de vida e características tanto morfológicas como ecológicas dos animais é essencial para prever a dinâmica populacional de cada espécie, e para os cnidários não seria diferente. É preciso compreender cada processo, em especial os tipos de reprodução que cada espécie realiza, para melhor compreendermos os fenômenos que as circundam, como os *blooms*.

Em suma, analisando as informações deste trabalho, fica evidenciado que a fase bentônica de cifozoários é essencial para analisar esse tipo de fenômeno, já que o que parece estar induzindo a estrobilização (mudança para a fase pelágica) é a variação de temperatura de um valor menor como o observado de 10°C, por exemplo, para um valor mediano de 15°C a 20°C, como visto neste trabalho, ao invés de uma oscilação mais quente, de um valor mediano, de 15°C a 20°C, por exemplo, para um muito alto, de 25°C. Neste caso de valores mais altos de temperatura, parece ser mais interessante para

a espécie usar alguma outra estratégia para aumentar apenas o número de pólipos (brotamento, estolão ou podocisto), consequentemente aumentando o número de sua população bentônica. Assim, quando houvesse uma nova variação de temperatura baixa para uma média, mais medusas seriam produzidas, formando o processo de *blooms*.

Esses resultados nos fazem, mais uma vez, pensar que a fase de pólipo, ou seja, a fase bentônica dentro do ciclo de vida metagenético de cifozoários, seja a fase chave e essencial para o fenômeno dos *blooms* ocorrerem, regulando a dinâmica populacional destes animais ao longo do mundo. Estudar esses animais e principalmente essa fase do ciclo de vida se torna uma tarefa essencial quando falamos em entender esse fenômeno como um todo.

## 7. Referências

- Abram, N., J.-P. Gattuso, A. Prakash, L. Cheng, M.P. Chidichimo, S. Crate, H. Enomoto, M. Garschagen, N. Gruber, S. Harper, E. Holland, R.M. Kudela, J. Rice, K. Steffen, and K. von Schuckmann (2019) **Framing and Context of the Report. In: IPCC Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate.** [H.-O. Pörtner, D.C. Roberts, V. Masson-Delmotte, P. Zhai, M. Tignor, E. Poloczanska, K. Mintenbeck, A. Alegría, M. Nicolai, A. Okem, J. Petzold, B. Rama, N.M. Weyer (eds.)].
- Adler, L. & Jarms, G. (2009). **New insights into reproductive traits of scyphozoans: Special methods of propagation in *Sanderia Malayensis* GOETTE, 1886 (Pelagiidae, Semaestomeae) enable establishing a new classification of asexual reproduction in the class Scyphozoa.** Marine Biology, 156, 1411-1420. <https://doi.org/10.1007/s00227-009-1181-6>.
- Amorim, K.; Mattmuller, R.M.; Alguero-Muniz, M.; Meunier, C.L.; Alvarez-Fernandez, S.; Boersma, M.; Morais, P.; Teodosio, M.A. (2018) **Winter river discharge may affect summer estuarine jellyfish blooms.** Marine Ecology Progress Series, 591:253-265. <https://doi.org/10.3354/meps12356>.
- Arai, M.N. (2009) **The potential importance of podocysts to the formation of scyphozoan blooms: a review.** Hydrobiologia, 616, 241-246. <https://doi.org/10.1007/s10750-008-9588-5>.
- Avian, M.; Motta, G.; Prodan, M.; Tordoni, E.; Macaluso, V.; Beran, A.; Goruppi, A.; Bacaro, G.; Tirelli, V. (2021) **Asexual Reproduction and Strobilation of *Sanderia malayensis* (Scyphozoa, Pelagiidae) in Relation to Temperature: Experimental Evidence and Implications.** Diversity, 13, 37. <https://doi.org/10.3390/d13020037>.
- Chi X., Zhang F. and Sun S. (2022) **Transgenerational effects and temperature variation alter life history traits of the moon jellyfish.** Frontiers in Marine Science 9:913654. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.913654>.
- Condon, R. H., Graham, W. M., Duarte, C. M., Pitt, K. A., Lucas, C. H., Haddock, S. H. D., Sutherland, K.R., Robinson, K.L., Dawson, M.N., Decker, M.B., Mills, C.E., Purcell, J.E., Malej, A., Mianzan, H., Uye, S.-I., Gelcich, S. & Madin, L.P. (2012) **Questioning the rise of gelatinous zooplankton in the world's oceans.** BioScience, 62, 160-169.
- Cornelius, P.F.S. (1997) **Class Scyphozoa - jellyfish. In: Richmond, M.D. (Ed.) A guide to the seashores of eastern Africa and the western Indian Ocean islands.** SIDA/Department for Research Cooperation, SAREC 122-125.
- 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.
- Duarte C.M., Pitt, K.A., Lucas, C.H., Purcell, J.E., Uye, S., Robinson, K., Brotz, L., Decker, M.B., Sutherland, K.R., Malej, A., Madin, L., Mianzan, H., Gili, J.M., Fentes, V., Atienza, D., Pagés, F., Breitburg, D., Malek, J., Graham, W.M., Condon, R.H. (2012) **Is global ocean sprawl a cause of jellyfish blooms?** *Frontiers in Ecology and the Environment*, 11(2): 91-97. <https://doi.org/10.1890/110246>.
- Fitt, W.K. & Costley, K. (1998) **The role of temperature in survival of the polyp stage of the tropical rhizostome jellyfish *Cassiopea xamachana*.** *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 222, 79-91. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(97\)00139-1](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(97)00139-1).
- Frolova, A. & Miglietta, M. P. (2020) **Insights on Bloom Forming Jellyfish (Class: Scyphozoa) in the Gulf of Mexico: Environmental Tolerance Ranges and Limits Suggest Differences in Habitat Preference and Resistance to Climate Change Among Congeners.** *Frontiers in Marine Science*, 7:93. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00093>.
- Fuchs B., Wang W., Graspentner S., Li Y. Z., Insua S., Herbst E. M., Dirksen P., Böhm A. M., Hemmrich G., Sommer F., Domazet-Lošo T., Klostermeier U. C., Anton-Erxleben F., Rosenstiel P., Bosch T. C. G., Khalturin K. (2014). **Regulation of polyp-to-jellyfish transition in *Aurelia aurita*.** *Current Biology*, 24 (3): 263-273. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.12.003>.
- Gambill, M. & Jarms, G. (2014) **Can *Aurelia* (Cnidaria, Scyphozoa) species be differentiated by comparing their scyphistomae and ephyrae?** *European Journal of Taxonomy*, 107, 1-23. <https://doi.org/10.5852/ejt.2014.107>.
- Helm R. R., Dunn C. W. (2017) **Indoles induce metamorphosis in a broad diversity of jellyfish, but not in a crown jelly (Coronatae).** *PLoS ONE* 12(12): e0188601. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0188601>.
- Hofmann, D. K. & Kremer, B. P. (1981) **Carbon metabolism and strobilation in *Cassiopea andromeda* (Cnidaria: Scyphozoa): significance of endosymbiotic dinoflagellates.** *Marine Biology*, 65, 25-33. <https://doi.org/10.1007/BF00397064>.
- Holst, S. & Jarms, G. (2010) **Effects of low salinity on settlement and strobilation of Scyphozoa (Cnidaria): Is the lion's mane *Cyanea capillata* (L.) able to reproduce in the brackish Baltic Sea?** *Hydrobiologia*, 645, 53-68. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0214-y>.
- 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, 17-31.

- Jarms, G. & Morandini, A. C. (2019) **World Atlas of Jellyfish**. Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg.
- Kikinger, R. (1992) ***Cotylorhiza tuberculata* (Cnidaria: Scyphozoa) - Life History of a Stationary Population**. Marine Ecology, 13: 333-362. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.1992.tb00359.x>.
- Kuniyoshi, H., Okumura, I., Kuroda, R., Tsujita, N., Arakawa K., Shoji J., Saito T. & Osada, H. (2012) **Indomethacin Induction of Metamorphosis from the Asexual Stage to Sexual Stage in the Moon Jellyfish, *Aurelia aurita***. Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry, 76:7, 1397-1400. <https://doi.org/10.1271/bbb.120076>.
- Laffoley, D. & Baxter, J.M. (Eds) (2016) **Explaining Ocean Warming: Causes, scale, effects, and consequences**. Full report. Gland, Switzerland: IUCN. 456 pp. Disponível em: [https://portals.iucn.org/library/sites/library/files/documents/2016-046\\_0.pdf](https://portals.iucn.org/library/sites/library/files/documents/2016-046_0.pdf)
- Lima, F.P. and Wethey, D.S. (2012) **Three Decades of High-Resolution Coastal Sea Surface Temperatures Reveal more than Warming**. Nature Communications, 3, 1-13. <https://doi.org/10.1038/ncomms1713>.
- Loeb, M. J. (1972) **Strobilation in the Chesapeake Bay sea nettle *Chrysaora quinquecirrha*. I. The effects of environmental temperature changes on strobilation and growth**. Journal of Experimental Zoology, 180(2), 279-291. <https://doi.org/10.1002/jez.1401800214>.
- Loveridge, A., Lucas, C. H., and Pitt, K. A. (2021) **Shorter, warmer winters may inhibit production of ephyrae in a population of the moon jellyfish *Aurelia aurita***. Hydrobiologia 848, 739–749. <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04483-9>.
- Lucas C. H., Graham W. M., Widmer C. (2012) **Jellyfish life histories: Role of polyps in forming and maintaining scyphomedusa populations**. Adv. Mar. Biol. 63, 133–196. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-394282-1.00003-X>.
- Marques, A. C. & Collins, A. G. (2004) **Cladistic analysis of Medusozoa and cnidarian evolution**. Invertebrate Biology, 123, 23-42. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7410.2004.tb00139.x>.
- Marques R., Bonnet D., Carré C., Roques C., Darnaude A.M. (2021) **Trophic ecology of a blooming jellyfish (*Aurelia coerulea*) in a Mediterranean coastal lagoon**. Limnology and Oceanography, 66: 141-157. <https://doi.org/10.1002/lno.11593>.
- Miranda, L.S., Morandini, A.C. & Marques, A.C. (2012) **Do Staurozoa bloom? A review of stauromedusan population biology**. Hydrobiologia, 690, 57-67. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1048-6>.
- Morandini, A.C., Ascher, D., Stampar, S.N. & Ferreira, J.F.V. (2005) **Cubozoa e Scyphozoa (Cnidaria: Medusozoa) de águas costeiras do Brasil**. Iheringia, Série Zoologia, 95, 281-294. <https://doi.org/10.1590/S0073-47212005000300008>.

- Morandini, A.C., Custódio, M.R. & Marques, A.C. (2016) **Phylum Porifera and Cnidaria**. In: P. Gopalakrishnakone et al. (eds), *Marine and Freshwater Toxins*. Springer, Dordrecht, pp. 287-316.
- Pereyra, D. (2015) **Efecto de las variaciones de temperatura y de la disponibilidad de alimento sobre las tasas de estrobilación de *Lychnorhiza lucerna* (Cnidaria: Scyphozoa)**. Tesis de Grado, Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata.
- Purcell, J.E., Uye, S. & Lo, W.-T. (2007) **Anthropogenic causes of jellyfish blooms and their direct consequences for humans: a review**. *Marine Ecology Progress Series*, 350, 153-174. <https://doi.org/10.3354/meps07093>.
- Purcell, J.E., White, J.R., Nemazie, D.A. & Wright, D.A. (1999) **Temperature, salinity and food effects on asexual reproduction and abundance of the scyphozoan *Chrysaora quinquecirrha***. *Marine Ecology Progress Series*, 180, 187-196. <https://doi.org/10.3354/meps180187>.
- Rhein, M., S.R. Rintoul, S. Aoki, E. Campos, D. Chambers, R.A. Feely, S. Gulev, G.C. Johnson, S.A. Josey, A. Kostianoy, C. Mauritzen, D. Roemmich, L.D. Talley and F. Wang. (2013) **Observations: Ocean. In: Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change**. [Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P.M. Midgley (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- 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 and Evolution*, 24, 312-322. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.01.010>.
- Ruiz J., Prieto L., Astorga D. (2012) **A model for temperature control of jellyfish (*Cotylorhiza tuberculata*) outbreaks: A causal analysis in a Mediterranean coastal lagoon**. *Ecological Modelling* 233, 59– 69. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2012.03.019>.
- Russell, F.S. (1970) **The medusae of the British Isles II. Pelagic Scyphozoa with a supplement to the first volume on hydromedusae**. Cambridge University Press, London, i-xii, 1-284 pp.
- Schiariti, A., Kawahara, M., Uye, S. & Mianzan, H. (2008) **Life cycle of the jellyfish *Lychnorhiza lucerna* (Scyphozoa: Rhizostomeae)**. *Marine Biology*, 156, 1-12. <https://doi.org/10.1007/s00227-008-1050-8>.
- 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. <https://doi.org/10.3354/meps10798>.

- Stampar, S. N. & Silveira, F. L. d. (2006) **The survival of *Nausithoe aurea* Silveira & Morandini, 1997 (Cnidaria, Scyphozoa, Coronatae) under extended periods of starvation.** *Investigaciones Marinas*, 34, 3-8.
- Sugiura, Y. (1969) **On the life-history of rhizostome medusae V. On the relation between zooxanthellae and the strobilation of *Cephea cephea*.** *Bulletin of the Marine Biological Station of Asamushi*, 13, 227-233.
- Sugiura, Y. (1964) **On the life-history of rhizostome medusae II. Indispensability of zooxanthellae for strobilation in *Mastigias papua*.** *Embryologia*, 8, 223-233. <https://doi.org/10.1111/j.1440-169X.1964.tb00200.x>.
- Thein H., Ikeda H., Uye, S. (2012) **The potential role of podocysts in perpetuation of the common jellyfish *Aurelia aurita* s.l. (Cnidaria: Scyphozoa) in anthropogenically perturbed coastal waters.** *Hydrobiologia*, 690:157–167. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1045-9>.
- Uye, S. (2008) **Blooms of the giant jellyfish *Nemopilema nomurai*: a threat to the fisheries sustainability of the East Asian Marginal Seas.** *Plankton & Benthos Research*, 3, 125-131. <https://doi.org/10.3800/pbr.3.125>.
- Xing Yongze, Liu Qian, Zhang Mei, Zhen Yu, Mi Tiezhu, Yu Zhigang (2020) **Effects of temperature and salinity on the asexual reproduction of *Aurelia coerulea* polyps.** *Journal of Oceanology and Limnology*, 38(1), 133-142. <https://doi.org/10.1007/s00343-019-8337-0>.
- Wang, Y.; Sun, S. (2015) **Population Dynamics of *Aurelia* sp.1 ephyrae and medusae in Jiaozhou Bay, China.** *Hydrobiologia*, 754, pages 147–155. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-2021-3>.
- Wang, N., Wang, M., Wang, Y. *et al.* (2020) **Inductive effect of bioactive substances on strobilation of jellyfish *Aurelia coerulea*.** *J. Ocean. Limnol.* 38, 1548–1558. <https://doi.org/10.1007/s00343-020-0053-2>.
- Wong, P.P., I.J. Losada, J.-P. Gattuso, J. Hinkel, A. Khattabi, K.L. McInnes, Y. Saito, and A. Sallenger (2014) **Coastal systems and low-lying areas. In: Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects.** Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Field, C.B., V.R. Barros, D.J. Dokken, K.J. Mach, M.D. Mastrandrea, T.E. Bilir, M. Chatterjee, K.L. Ebi, Y.O. Estrada, R.C. Genova, B. Girma, E.S. Kissel, A.N. Levy, S. MacCracken, P.R. Mastrandrea, and L.L. White (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, pp. 361-409.

## CAPÍTULO 4. CONSIDERAÇÕES FINAIS

A vida na Terra está em constante evolução, adaptando-se às condições ambientais do momento. Atualmente podemos afirmar que as mudanças climáticas, sejam elas direta ou indiretamente ligadas às ações humanas, já fazem parte do cotidiano de seres terrestres e aquáticos ao redor do mundo. Em relação ao ambiente marinho e seus animais, como os cnidários foco desta dissertação de mestrado, podemos afirmar que as mudanças causadas em diferentes fatores abióticos como a temperatura e salinidade resultam em diversas consequências que podem ocorrer em um futuro não muito distante. Esses e outros fatores, além de suas consequências, são objetos diretos de estudos do Intergovernmental Panel on Climate Change, o IPCC, criado para entender os padrões atuais do planeta assim como responsável por criar previsões sobre suas consequências em diferentes cenários.

Mencionado na introdução geral desta dissertação, o IPCC é um órgão internacional que é fundamental para que haja uma referência em estudos sobre o clima e suas mudanças ao longo do tempo, tanto para o ambiente natural como para a sociedade humana. Ao longo dos capítulos, foram analisados diferentes fatores que são responsáveis por mudanças nos ambientes terrestres e marinhos, com foco no segundo ambiente. Essas mudanças também puderam ser analisadas para diferentes grupos do zooplâncton, com enfoque em medusozoários no primeiro capítulo desta tese, e com enfoque em grupos de Scyphozoa, no segundo.

Apesar de medusas serem a etapa do ciclo de vida de cnidários medusozoários melhor estudada, estudos baseados em tipos de reprodução assexuada de seus pólipos ainda são poucos. É fato que os pólipos são imprescindíveis para que seja possível se estabelecer uma população crescente de éfiras e medusas adultas no ambiente. As dificuldades para o estudo dos pólipos se estendem em coletas, identificação de espécies ou simplesmente falta de conhecimento sobre a história natural e reprodução *in situ* dos animais. O principal tipo de reprodução assexuada que resulta em medusas a partir de pólipos para o grupo Scyphozoa é a estrobilização, foco desta dissertação de mestrado, trazendo novas informações sobre quatro espécies (duas da ordem Semaestomeae e duas da ordem Rhizostomeae), a saber: *Aurelia coerulea*, *Cotylorhiza tuberculata*, *Lychnorhiza lucerna* e *Sanderia malayensis*.

Na introdução geral é feita uma breve apresentação sobre as mudanças climáticas e o papel do IPCC na compilação, análise e o provimento de informações sobre o tema. Além disso, é comentado de maneira bastante resumida o fenômeno das explosões populacionais (= *blooms*) de medusas.

No primeiro capítulo desta dissertação, é apresentada uma revisão bibliográfica com dados encontrados sobre os principais fatores que influenciam os *blooms* de águas-vivas (medusas), fenômenos de aumento considerável de indivíduos de uma população, que podem ser sazonais e previsíveis ou não. A temperatura, disponibilidade de alimento e a salinidade foram focos de diversos

estudos, que apontaram uma maior quantidade de medusas em meses mais quentes do ano, ou que receberam maiores taxas de alimentação, analisando conjuntamente distribuições no espaço-tempo em diferentes regiões. Para um melhor entendimento do fenômeno dos *blooms*, além de estudos observacionais de populações ao longo do espaço-tempo, também é necessário um olhar mais detalhado do indivíduo e em como ele realiza os processos de reprodução que resultarão nos *blooms*.

Com este mesmo objetivo, o segundo capítulo desta dissertação aborda cinco séries de experimentos com diferentes variações de temperaturas e dois tipos de alimentação (alimentados X jejum) de acordo com as previsões realizadas pelo IPCC (mencionados na introdução geral desta dissertação) para as quatro espécies mencionadas anteriormente.

De acordo com os resultados deste capítulo, há uma preferência dos pólipos de *Aurelia coerulea*, *Cotylorhiza tuberculata* e *Sanderia malayensis* para a produção de novos pólipos ao invés da produção de éfiras, principalmente para as variações de temperatura mais quentes, indo em contraponto com diversos estudos anteriormente mencionados no capítulo anterior. Apesar disso, generalizando para o ambiente natural desses animais, a maior quantidade de pólipos no ambiente poderá produzir por consequência um maior número de éfiras e medusas, tornando assim os *blooms* fenômenos mais intensos. Já para a última espécie analisada, *Lychnorhiza lucerna*, os resultados foram condizentes com a literatura, já que a espécie produziu mais éfiras em variações de temperatura mais quentes quando comparada com variações de temperatura mais frias.

Apesar desses dados não estarem analisando diretamente a senilidade dos animais, podemos afirmar que há hipóteses relacionadas à senescência dos pólipos, que pode ser um fator importante para o padrão analisado neste trabalho. De acordo com Chi *et al.* (2022) pólipos considerados senis, ou seja, oriundos de diversas gerações resultantes de reprodução assexuada, como brotamentos laterais ou podocistos, por exemplo, possuem uma menor chance de realizarem a estrobilização propriamente, influenciando no processo. Esse ponto foi bem discutido na seção de discussão e conclusões do capítulo.

Apesar das dificuldades geradas pela pandemia da COVID-19, o experimento pode ser realizado com calma e qualidade, sendo comparável com os demais artigos mencionados nesta dissertação. Apesar do fato dos pólipos terem gerado outros pólipos ao invés de medusas em temperaturas mais quentes, esses resultados são importantes para entender que a dinâmica dos *blooms* de águas-vivas (medusas) não necessariamente possuem um padrão de funcionamento, além de que para diferentes espécies o tempo de resposta à fatores ambientais não são necessariamente imediatos, variando de espécie para espécie. Como os experimentos duraram apenas 76 dias, os efeitos muitas vezes descritos por outros autores e mencionados no primeiro capítulo desta dissertação podem não ter sido observados, indicando um tempo diferente de resposta aos estímulos, variando de espécie para espécie.

Além disso, muitos dos artigos analisados foram observacionais e não necessariamente experimentais, como este trabalho. Assim, muitos fatores não abordados por este trabalho pelos indivíduos estarem em um ambiente controlado podem ter sido considerados em outros trabalhos, já que em artigos observacionais há um ambiente maior e com menos controle quando comparado a trabalhos experimentais, em que há uma menor gama de variáveis disponíveis e que podem resultar em diferentes consequências para os fatores analisados.

Por fim, é importante ressaltar que um aumento na população de pólipos nos dias atuais pode em um futuro próximo gerar uma população ainda maior de medusas, aumentando assim o tamanho e consequente distribuição dos *blooms*, além de, de acordo com esta dissertação, não ocorrer o fenômeno necessariamente em momentos mais quentes do ano. Esse fato indica uma urgência em aumentar o número de trabalhos que estudem os fatores e suas influências na reprodução desses organismos, além da importância para a saúde humana e para as políticas públicas relacionadas a esse tipo de fenômeno.

## RESUMO

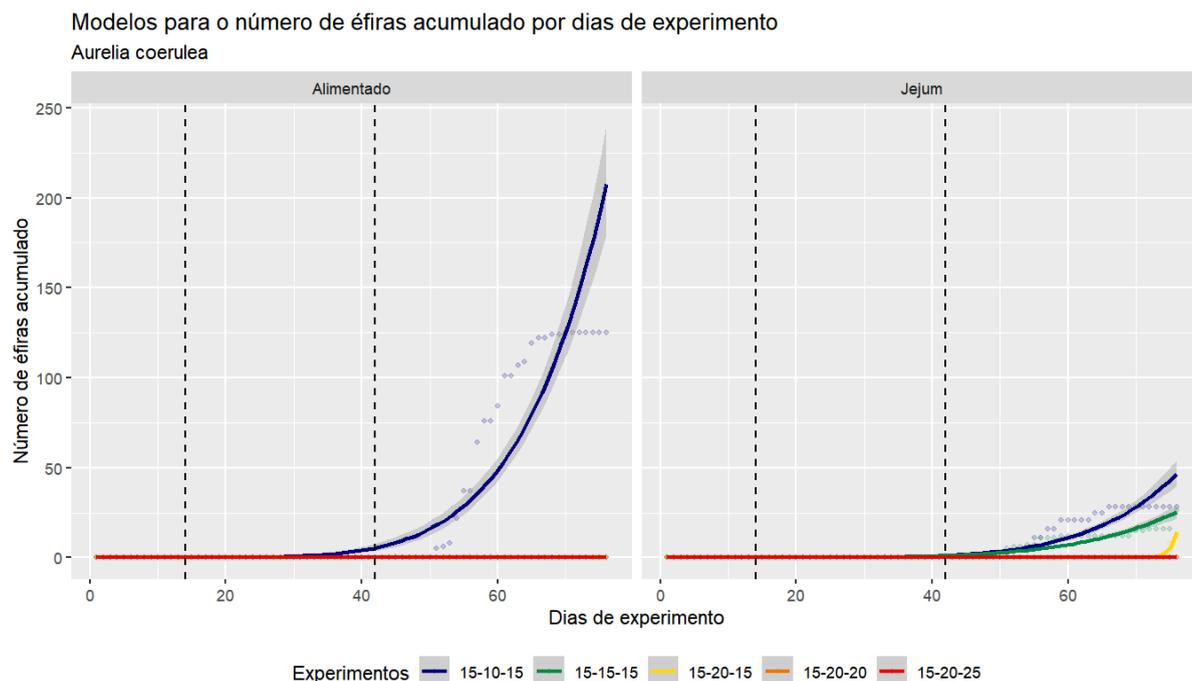
O filo Cnidaria é característico por apresentar animais que possuem *cnidas*, e aproximadamente 1/3 de suas espécies possuem um ciclo de vida metagenético com formas corpóreas de pólipo e medusa. Em sua fase bentônica (pólipo), há a reprodução assexuada, que pode resultar tanto na produção de novos pólipos como de novas medusas, as éfiras. Em relação à produção de éfiras, a reprodução assexuada conhecida para espécies de cifozoários é a estrobilização, que pode levar a fenômenos conhecidos como *blooms* de medusas, influenciados por diversos fatores que estão íntima e complexamente interligados. Os *blooms* de medusas vem ocorrendo ao longo do tempo de forma episódica e muitas vezes sazonal para diversas espécies. Porém, com as mudanças climáticas, esse fenômeno passa a ocorrer de forma desordenada e imprevisível em diversas regiões. Ao estarem em ambientes desfavoráveis, como, por exemplo, de maior ou menor temperatura, é conhecido que pólipos gastam mais energia aumentando seu número assexuadamente, conseqüentemente aumentando o número de medusas no ambiente (*blooms*). O presente projeto tem como objetivo aumentar o conhecimento acerca deste assunto. Foi realizada uma revisão de artigos que abordassem fatores que influenciam os *blooms*. Como resultado, 55 artigos com essa temática foram analisados em conjuntos de temas: informações taxonômicas, análise no espaço-tempo, informações sobre fatores abióticos (temperatura, salinidade, disponibilidade de oxigênio, etc) e bióticos (análise da cadeia alimentar, alimentação, etc). Como objetivo principal desta dissertação, têm-se identificar a influência da temperatura e alimentação na estrobilização e em outros tipos de reprodução assexuada de quatro espécies de cifozoários: *Lychnorhiza lucerna*, *Cotylorhiza tuberculata*, *Sanderia malayensis* e *Aurelia coerulea*. Resultados dos experimentos realizados indicam que temperaturas mais altas influenciam a produção de pólipos para as espécies *Aurelia coerulea*, *Cotylorhiza tuberculata* e *Sanderia malayensis*, sendo que para a espécie *Lychnorhiza lucerna*, essa produção apenas é significativa em pólipos que permaneceram em jejum. Para a produção de estolões, a ausência de alimentação é um fator significativo tanto para a espécie *Aurelia coerulea* como para *Sanderia malayensis*. Para temperaturas mais baixas, há uma influência negativa para esse tipo de reprodução, e para temperaturas mais altas, há a influência positiva para a espécie *Aurelia coerulea*. Já para a produção de podocistos, para nenhuma espécie que produziu este tipo de reprodução houve significância, ou seja, não há influência nem da temperatura nem do regime de alimentação para as espécies analisadas. Por fim, em relação à produção de éfiras, tanto a temperatura como a ausência de alimentação influenciam a estrobilização das espécies *Aurelia coerulea*, *Lychnorhiza lucerna* e *Sanderia malayensis*, sendo que a produção de éfiras para a primeira espécie é muito maior do que para as outras duas. A espécie *Cotylorhiza tuberculata* não estrobilizou em nenhuma variação de temperatura, e houve mortalidade de 100% em variações de temperatura mais baixas (10°C). A produção de pólipos foi maior quando comparada à produção de éfiras para as espécies analisadas durante os experimentos, indicando que a fase bentônica é essencial para analisarmos a dinâmica populacional de cifozoários que possuem um ciclo de vida metagenético, e assim ser possível prever e entender com maior precisão o fenômeno dos *blooms*.

## ABSTRACT

The phylum Cnidaria is characterized by having animals that possess cnidae, and approximately 1/3 of its species have a metagenetic life cycle with polyp and medusa body forms. In its benthic (polyp) phase, there is asexual reproduction, which can result in both the production of new polyps and new jellyfish, the ephyra. In relation to the production of ephyrae, the known asexual reproduction for scyphozoan species is the strobilation, which can lead to phenomena known as jellyfish blooms, influenced by several factors that are intimately and complexly interconnected. Jellyfish blooms have been occurring over time in episodic and often seasonal ways for several species. However, with climate change, this phenomenon begins to occur disorderly and unpredictably in several regions. Under unfavorable conditions, such as higher or lower temperatures, it is known that polyps spend more energy increasing their numbers asexually, consequently increasing the number of jellyfish in the environment (blooms). The current project aims to increase knowledge about the issue. A review of articles on factors that influence blooms was carried out. As a result, 55 articles with this theme were analyzed in sets of subthemes: taxonomic information, space-time analysis, information on abiotic factors (temperature, salinity, oxygen availability, etc.), and biotic factors (food chain analysis, feeding, etc.). The main objective of this dissertation is to identify the influence of temperature and feeding on strobilation and other types of asexual reproduction of four species of Scyphozoa: *Lychnorhiza lucerna*, *Cotylorhiza tuberculata*, *Sanderia malayensis*, and *Aurelia coerulea*. The results of the experiments indicate that higher temperatures influence the production of polyps for the species *Aurelia coerulea*, *Cotylorhiza tuberculata*, and *Sanderia malayensis*, and for the species *Lychnorhiza lucerna*, this production is only significant in polyps that remained fasted. For stolon production, the absence of feeding is a significant factor for both *Aurelia coerulea* and *Sanderia malayensis*. For lower temperatures, there is a negative influence for this type of reproduction, and for higher temperatures, there is a positive influence for *Aurelia coerulea*. As for the production of podocysts, for none of the species that produced this type of reproduction there was significance, that is, there is no influence of either temperature or feeding regime for the species analyzed. Finally, regarding the production of ephyrae, both temperature and the absence of feeding influenced the strobilation of the species *Aurelia coerulea*, *Lychnorhiza lucerna*, and *Sanderia malayensis*, with the production of ephyrae for the first species being much higher than for the other two. The species *Cotylorhiza tuberculata* did not strobilate at any temperature variation, and there was 100% mortality at lower temperature variations (10°C). The production of polyps was higher when compared to the production of ephyrae for the species analyzed during the experiments, indicating that the benthic phase is essential to analyze the population dynamics of scyphozoans that have a metagenetic life cycle, and thus be able to predict and understand more accurately the phenomenon of blooms.

## APÊNDICES E ANEXOS

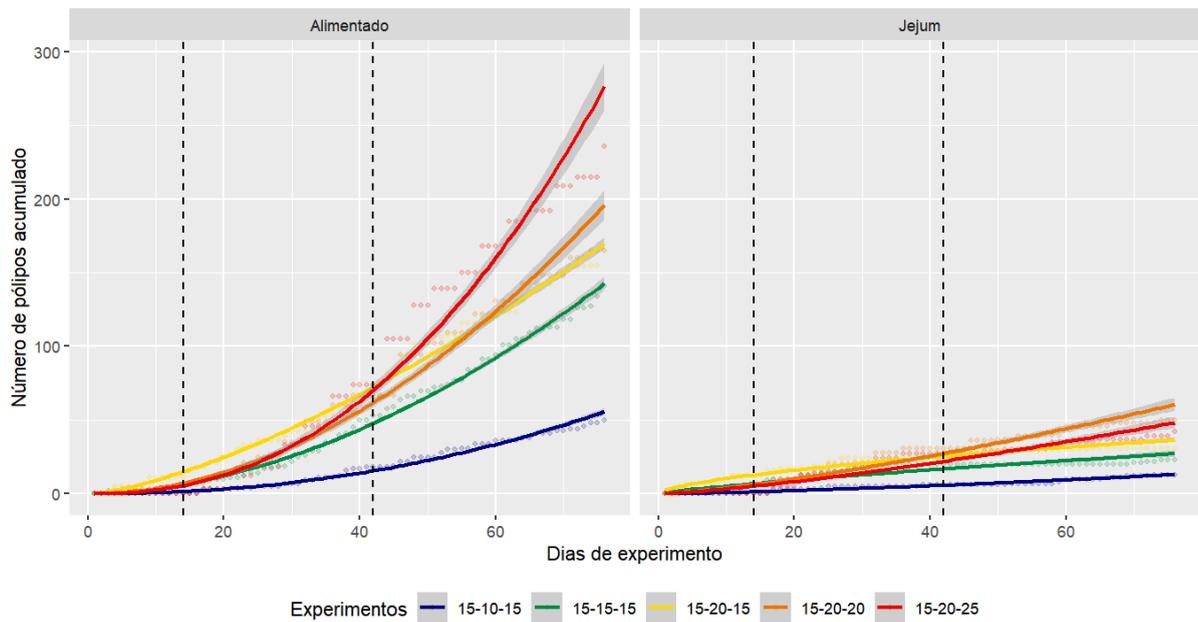
A seguir são apresentados gráficos com modelos para o número de éfiras e pólipos produzidos, individualmente, para todas as variações de temperatura. Quando a comparação se dá para pólipos alimentados e em jejum, há um maior número de éfiras liberadas para os pólipos que foram alimentados. Como não houve liberação de éfiras por pólipos alimentados para as variações 15-15-15°C e 15-20-15°C, não é possível uma comparação com pólipos que permaneceram em jejum (Figura 1a).



**Figura 1a.** Número de éfiras produzidas para a espécie *Aurelia coerulea* por dias de experimento. As diferentes cores simbolizam os diferentes tratamentos de temperatura, e as linhas pontilhadas pretas representam o momento de mudança de temperatura. Os círculos em cores mais claras representam os dados observados. Cada linha representa um modelo linear generalizado (GLM) com os valores preditos para cada modelo de variação de temperatura.

De acordo com a Figura 2a, pode-se observar a diferença entre a magnitude da produção de pólipos para indivíduos que foram alimentados durante o experimento quando comparados com os que permaneceram em jejum, tendo o mesmo padrão para temperaturas mais altas em relação a temperaturas mais baixas.

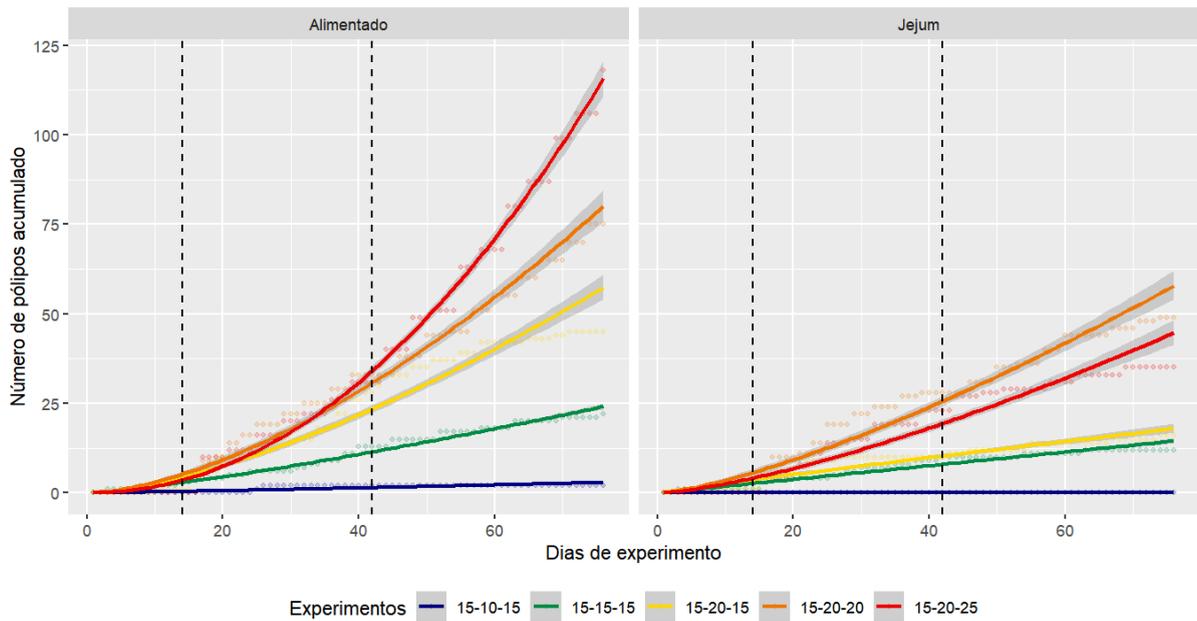
Modelos para o número de pólipos acumulado por dias de experimento  
*Aurelia coerulea*



**Figura 2a.** Número de pólipos produzidos para a espécie *Aurelia coerulea* por dias de experimento. As diferentes cores simbolizam os diferentes tratamentos de temperatura, e as linhas pontilhadas pretas representam o momento de mudança de temperatura. Os círculos em cores mais claras representam os dados observados. Cada linha representa um modelo linear generalizado (GLM) com os valores preditos para cada modelo de variação de temperatura.

Quando comparamos indivíduos que foram alimentados e indivíduos em jejum, temos uma maior produção de pólipos para os que foram alimentados, observando o mesmo padrão para temperaturas mais altas (Figura 3a).

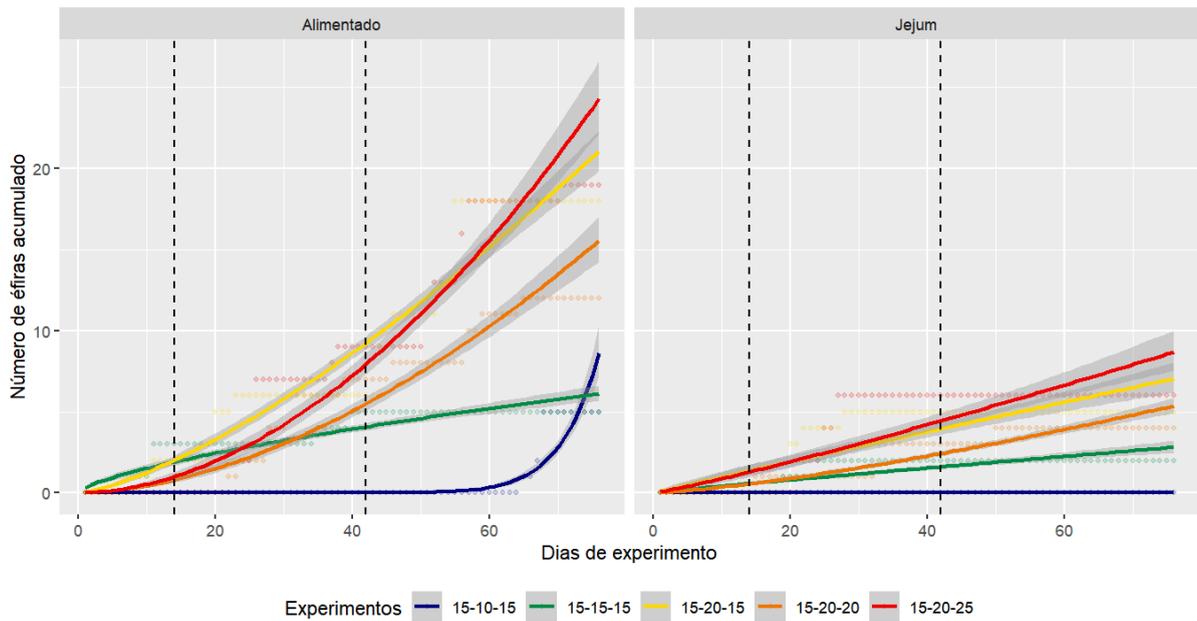
Modelos do número de pólipos acumulado por dias de experimento  
*Cotylorhiza tuberculata*



**Figura 3a.** Número de pólipos produzidos para a espécie *Cotylorhiza tuberculata* por dias de experimento. As diferentes cores simbolizam os diferentes tratamentos de temperatura, e as linhas pontilhadas pretas representam o momento de mudança de temperatura. Os círculos em cores mais claras representam os dados observados. Cada linha representa um modelo linear generalizado (GLM) com os valores preditos para cada modelo de variação de temperatura.

Por fim, podemos analisar que para pólipos que foram alimentados há uma maior produção de éfiras e que essa produção também foi maior para variações de temperatura maiores (15-20-25°C e 15-20-15°C), como pode-se observar na Figura 4a.

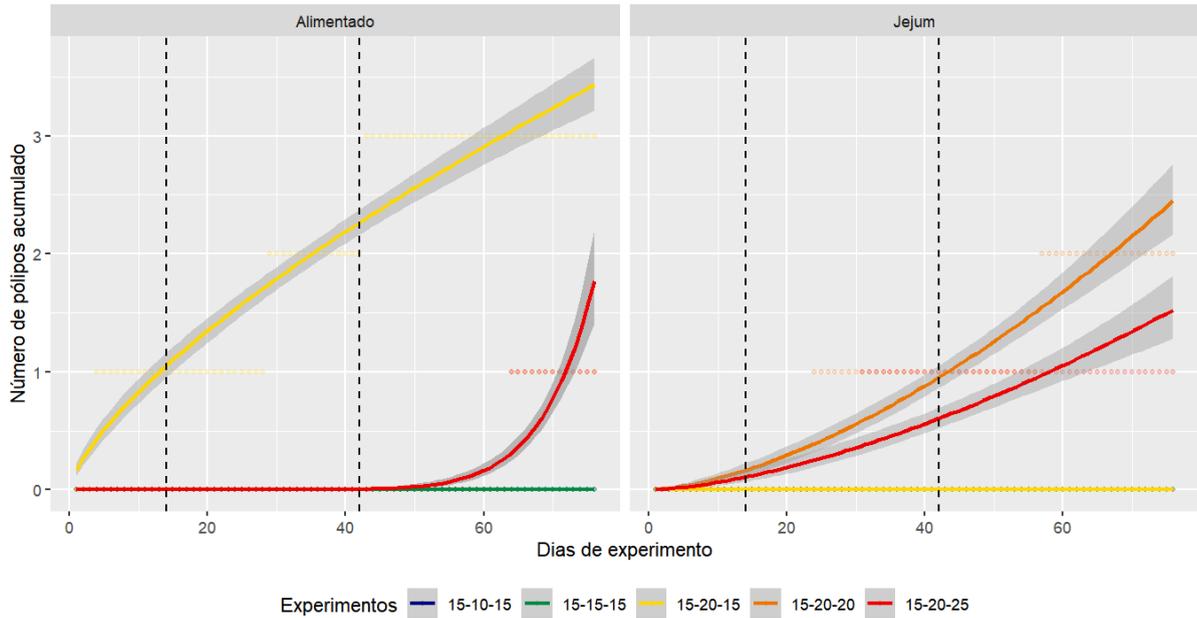
Modelos para o número de éfiras acumulado por dias de experimento  
*Lychnorhiza lucerna*



**Figura 4a.** Número de éfiras produzidas para a espécie *Lychnorhiza lucerna* por dias de experimento. As diferentes cores simbolizam os diferentes tratamentos de temperatura, e as linhas pontilhadas representam o momento de mudança de temperatura. Cada linha representa um modelo linear generalizado (GLM) com os valores preditos para cada modelo de variação de temperatura.

Pode-se observar que a temperaturas mais altas há uma maior produção de pólipos, principalmente os que permaneceram em jejum, e que após o período de 60 dias para a variação mais quente, há um aumento da produção de pólipos para aqueles que permaneceram com alimento (Figura 5a).

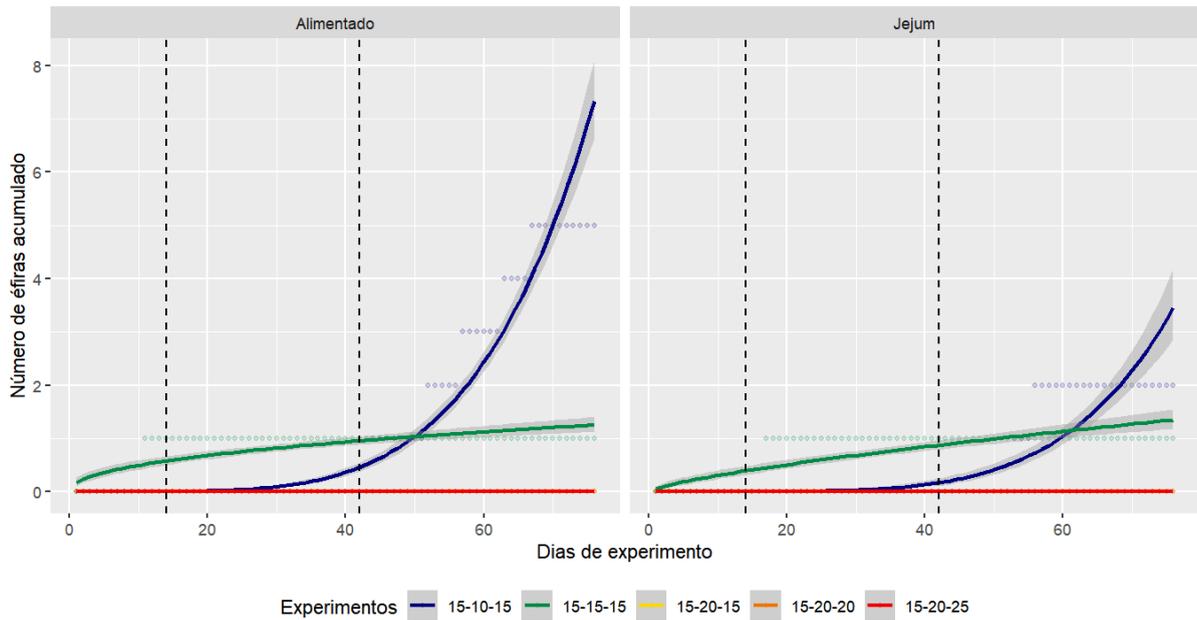
Modelos do número de pólipos acumulado por dias de experimento  
*Lychnorhiza lucerna*



**Figura 5a.** Número de pólipos produzidos para a espécie *Lychnorhiza lucerna* por dias de experimento. As diferentes cores simbolizam os diferentes tratamentos de temperatura, e as linhas pontilhadas representam o momento de mudança de temperatura. Cada linha representa um modelo linear generalizado (GLM) com os valores preditos para cada modelo de variação de temperatura.

Quando comparamos pólipos alimentados com os que permaneceram em jejum para a espécie, observamos o mesmo padrão para ambos. Apenas para a variação 15-10-15°C tem-se uma produção maior de éfiras para pólipos que foram alimentados quando comparamos com os que permaneceram em jejum (Figura 6a).

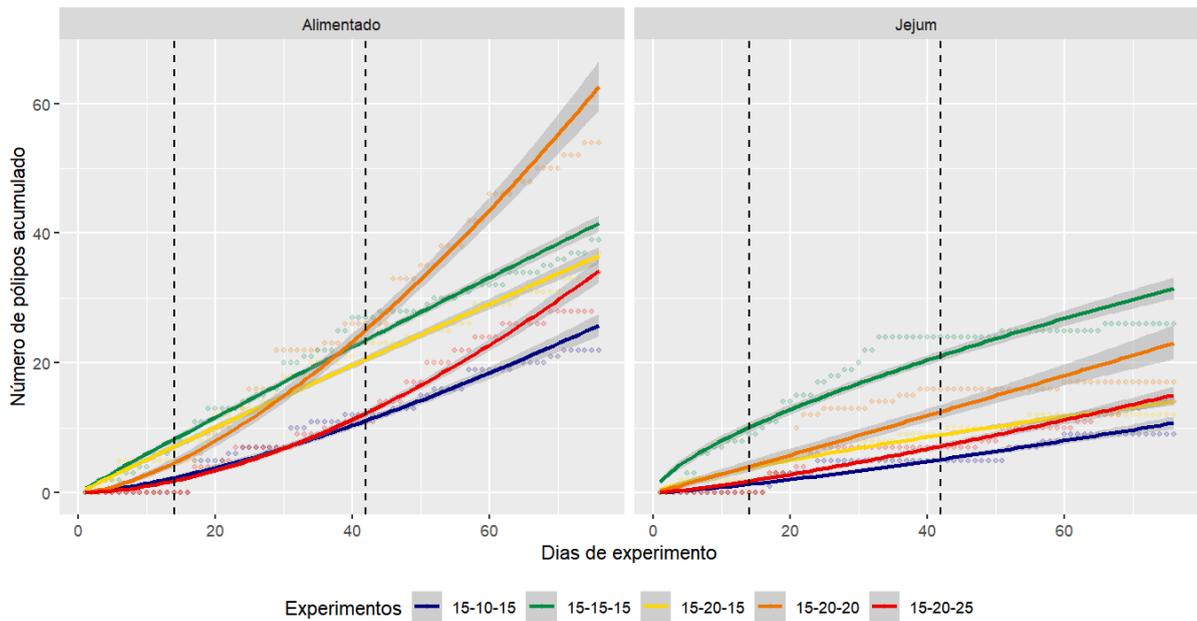
Modelos do número de éfiras acumulado por dias de experimento  
*Sanderia malayensis*



**Figura 6a.** Número de éfiras produzidas para a espécie *Sanderia malayensis* por dias de experimento. As diferentes cores simbolizam os diferentes tratamentos de temperatura, e as linhas pontilhadas representam o momento de mudança de temperatura. Cada linha representa um modelo linear generalizado (GLM) com os valores preditos para cada modelo de variação de temperatura.

Podemos observar que há uma maior produção de pólipos para os que foram alimentados durante os experimentos quando comparamos com os que permaneceram em jejum, mas que esse padrão não se repete quando observamos as diferentes variações de temperatura. Para a variação de temperatura 15-20-20°C, há a maior estimativa para produção de pólipos para a espécie (Figura 7a).

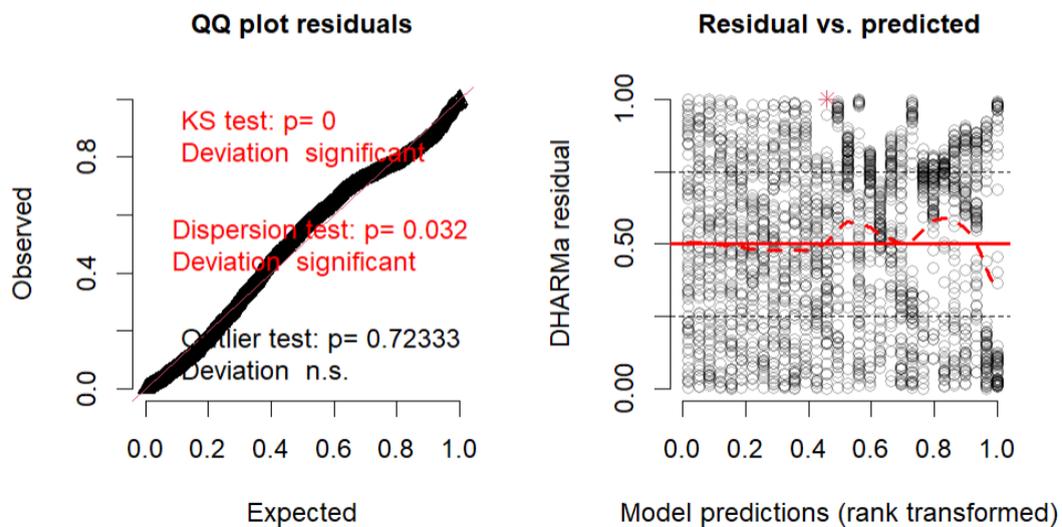
Modelos para o número de pólipos acumulado por dia de experimento  
*Sanderia malayensis*



**Figura 7a.** Número de pólipos produzidos para a espécie *Sanderia malayensis* por dias de experimento. As diferentes cores simbolizam os diferentes tratamentos de temperatura, e as linhas pontilhadas representam o momento de mudança de temperatura. Cada linha representa um modelo linear generalizado (GLM) com os valores preditos para cada modelo de variação de temperatura.

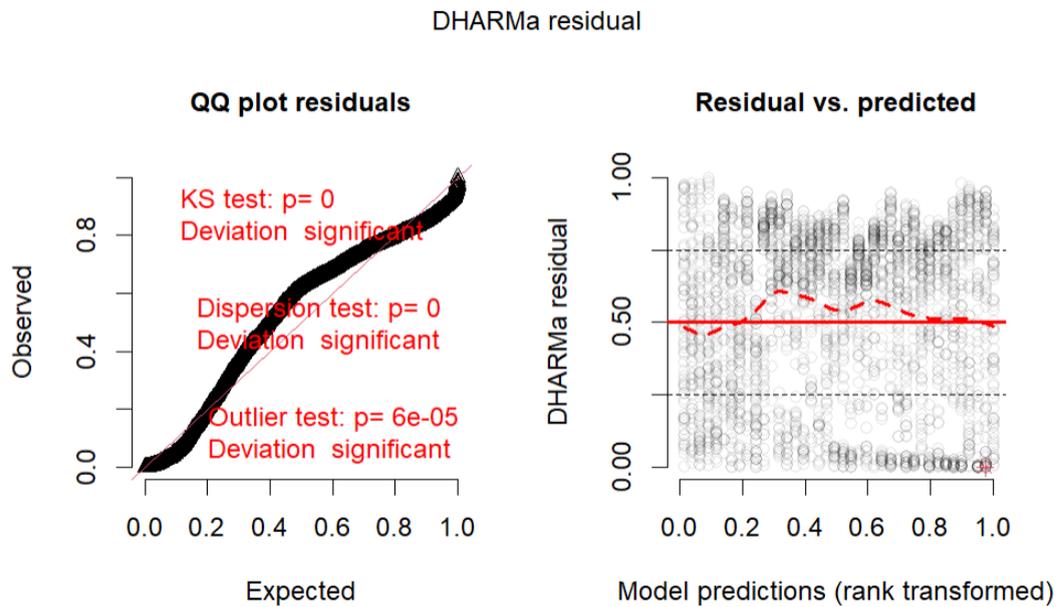
A seguir são apresentados todos os gráficos descritivos de cada modelo analisado, sendo para a produção de éfiras a Figura 8a, para a produção de pólipos a Figura 9a, para a produção de estolões a Figura 10a e para a produção de podocistos a Figura 11a.

DHARMA residual

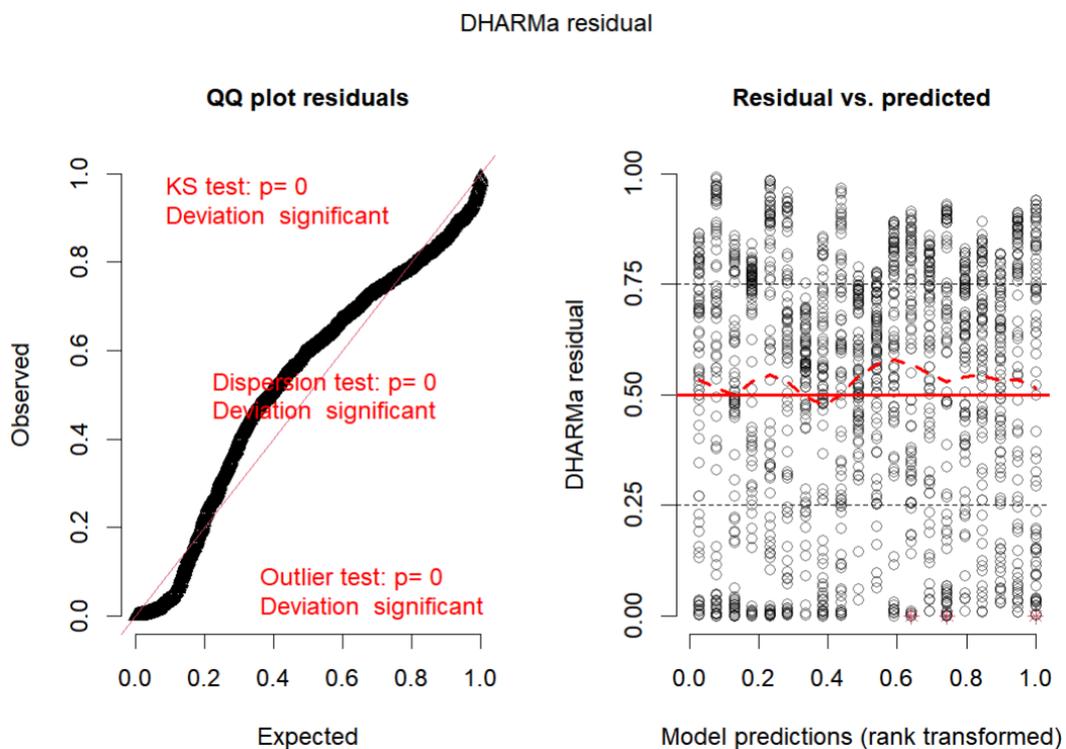


**Figura 8a.** Resíduos do modelo generalizado da família binomial negativa, para o número de éfiras produzido de acordo com o regime de alimentação, cada espécie e a variação de temperatura. O gráfico da esquerda indica como os dados estão dispostos de acordo com os quartis (QQ plot), e o gráfico da esquerda indica dados residuais do modelo de acordo com os

dados preditos. A linha vermelha cheia indica o que o modelo deveria seguir (o modelo “perfeito”), e a linha hachurada indica os valores preditos pelo modelo (valores “reais”).

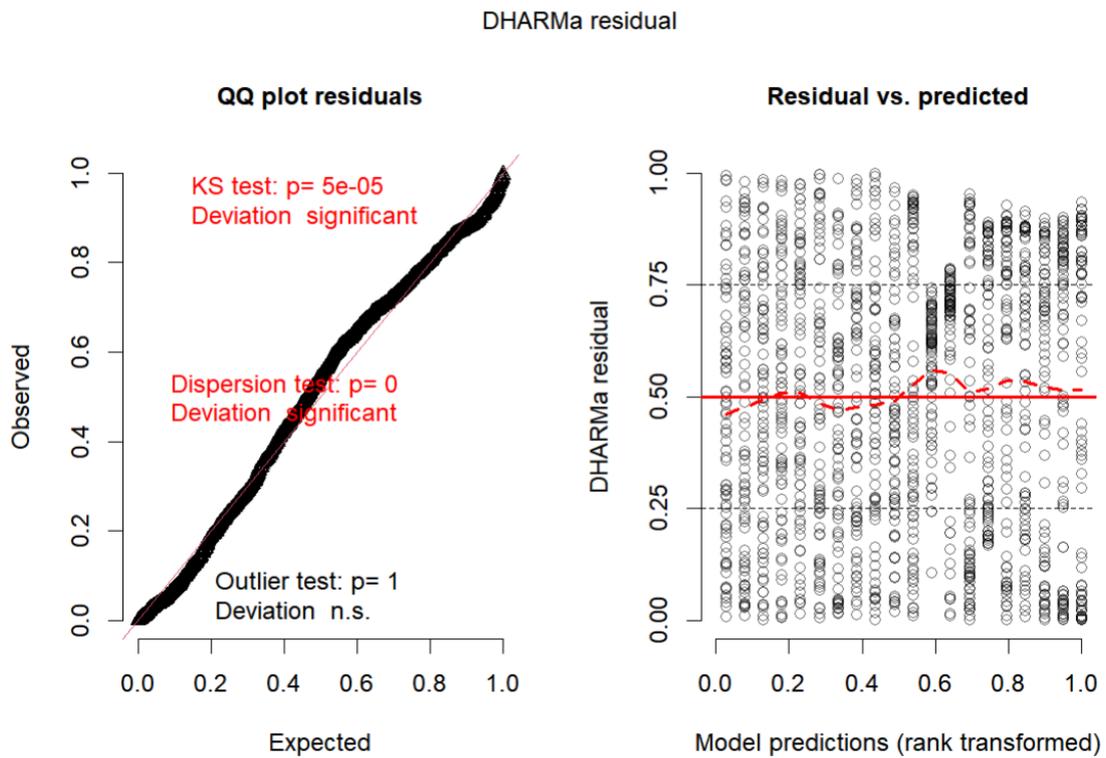


**Figura 9a.** Resíduos do modelo generalizado da família binomial negativa, para o número de pólipos produzido de acordo com o regime de alimentação, cada espécie e a variação de temperatura. O gráfico da esquerda indica como os dados estão dispostos de acordo com os quartis (QQ plot), e o gráfico da esquerda indica dados residuais do modelo de acordo com os dados preditos. A linha vermelha cheia indica o que o modelo deveria seguir (o modelo “perfeito”), e a linha hachurada indica os valores preditos pelo modelo (valores “reais”).



**Figura 10a.** Resíduos do modelo generalizado da família binomial negativa, para o número de estolões produzido de acordo com o regime de alimentação, cada espécie e a variação de temperatura. O gráfico da esquerda indica como os dados estão dispostos de acordo com os quartis (QQ plot), e o gráfico da esquerda indica dados residuais do modelo de acordo com os

dados preditos. A linha vermelha cheia indica o que o modelo deveria seguir (o modelo “perfeito”), e a linha hachurada indica os valores preditos pelo modelo (valores “reais”).



**Figura 11a.** Resíduos do modelo generalizado da família binomial negativa, para o número de podocistos produzido de acordo com o regime de alimentação, cada espécie e a variação de temperatura. O gráfico da esquerda indica como os dados estão dispostos de acordo com os quartis (QQ plot), e o gráfico da esquerda indica dados residuais do modelo de acordo com os dados preditos. A linha vermelha cheia indica o que o modelo deveria seguir (o modelo “perfeito”), e a linha hachurada indica os valores preditos pelo modelo (valores “reais”).