

**Adriana Marcela Morales Guerrero**

**Evolução de Cnidaria no tempo e espaço**

**Evolution of Cnidaria in time and space**

**São Paulo**

**2021**

**Adriana Marcela Morales Guerrero**

**Evolução de Cnidaria no tempo e espaço**

**Evolution of Cnidaria in time and space**

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

Orientador: Prof. Dr. Antonio C. Marques  
Co-orientadora: Profa. Dra. Lucília S. Miranda

**EXEMPLAR CORRIGIDO**

**São Paulo**

**2021**

Morales-Guerrero, Adriana M.

Evolução de Cnidaria no tempo e espaço/ Adriana Marcela Morales-Guerrero; orientador Antonio Carlos Marques - São Paulo, 2021  
178 + V páginas.

Tese (Doutorado) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Programa de Pós-Graduação em Zoologia.

1. Macroevolução 2. Cnidaria 3. Staurozoa.

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

## Comissão Julgadora:

---

Prof(a) Dr(a)

---

Prof(a) Dr(a)

---

Prof(a) Dr(a)



---

Prof. Dr. Antonio Carlos Marques

# Agradecimentos

Agradeço todos que contribuíram e me apoiaram durante o desenvolvimento deste trabalho. Em especial, agradeço:

Ao meu orientador Dr. Antonio C. Marques, pelo apoio desde o primeiro dia e por toda sua ajuda durante o tempo tudo aqui no Brasil. Muito Obrigada Tim!!

À minha co-orientadora Dra. Lucília S. Miranda, por toda sua ajuda, por estar sempre disposta a me ajudar a resolver dúvidas e por sua amizade. Muito Obrigada Lu!!

Ao professor Dr. John Wiens, pelo grande apoio e confiança durante minha BEPE. Muito Obrigada John!!

À FAPESP pela concessão da bolsa de doutorado. O presente trabalho foi realizado com apoio da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP 2017/00312-3 e BEPE; 2018/25015-4).

Ao CNPq pelos auxílios financeiros para o desenvolvimento deste estudo. O presente trabalho foi realizado com apoio do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq 152594/2016-7). À CAPES/PROEX pelos auxílios financeiros para o desenvolvimento deste estudo.

Ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, pela estrutura oferecida durante a execução deste estudo.

Aos colegas e amigos de Laboratório de Evolução Marinha (LEM), Jimena Garcia, Thaís Pires Miranda, Amanda Cunha, Marina Fernández e Lucília Souza Miranda, pela amizade, dicas, incentivos e ajuda em tudo. Muito obrigada!!

Quero agradecer especialmente à Jimena Garcia e sua família, pela amizade, pelos bons momentos, e por todo o apoio que sempre recebi deles; e à Amanda Cunha pela sua amizade, e por ter me permitido trabalhar junto com você.

Aos meus amigos e colegas da Universidade de Arizona, colegas do laboratório do Wiens lab e especialmente, Cristian, Violeta, Cesar, Chenlu, Shuli, Hongseok, pelo apoio, amizade e por me fazer sentir em casa.

Ao Adrian pelo grande apoio e por me fazer feliz.

Aos meus pais, irmã e sobrinho, pelo grande apoio e por estar sempre presentes.

Gracias a todos.

# Índice

Introdução Geral.....	1
Capítulo 1 ‘Uncertainties in the evolutionary timescale of Cnidaria’ .....	9
<b>INTRODUCTION</b> .....	11
<b>MATERIAL AND METHODS</b> .....	14
<b>RESULTS</b> .....	17
<b>DISCUSSION</b> .....	20
<b>FIGURES AND TABLES</b> .....	31
<b>SUPPORTING INFORMATION</b> .....	38
Capítulo 2 ‘Symbiosis drives diversification in cnidarians’ .....	52
<b>INTRODUCTION</b> .....	53
<b>MATERIAL AND METHODS</b> .....	55
<b>RESULTS</b> .....	61
<b>DISCUSSION</b> .....	63
<b>FIGURES AND TABLES</b> .....	73
<b>SUPPORTING INFORMATION</b> .....	79
Capítulo 3 ‘Climatic niche evolution and biogeography of Staurozoa (Cnidaria)’ .....	126
<b>INTRODUCTION</b> .....	128
<b>MATERIAL AND METHODS</b> .....	130
<b>RESULTS</b> .....	134
<b>DISCUSSION</b> .....	137
<b>FIGURES AND TABLES</b> .....	150
<b>SUPPORTING INFORMATION</b> .....	157
Considerações Finais.....	172
Resumo.....	175
Abstract .....	177

# Introdução Geral

O estudo da macroevolução busca a compreensão de padrões de biodiversidade identificados acima do nível de espécie, padrões esses moldados por processos que operam em amplas escalas temporais e espaciais, como taxas de diversificação em linhagens ou os padrões de distribuição geográfica de grandes grupos (Bromham & Cardillo, 2019). Estudos macroevolutivos são incipientes em diversos grupos marinhos, entre os quais Cnidaria, um filo com mais de 13,500 espécies (Kayal *et al.*, 2018), incluindo representantes como os corais, as anêmonas do mar, as águas vivas e os hidroides, entre outros. Quase metade das espécies de cnidários está associada a ecossistemas recifais (Cairns, 2007; Kayal *et al.*, 2018) que, por sua vez, suportam ~33% de todas as espécies animais marinhas descritas (Wilkinson, 2004; Chavanich & Viyakarn, 2016; Hoegh-Guldberg *et al.*, 2017). Cnidários também são sistemas-modelo importantes para estudos de biologia do desenvolvimento (Technau & Steele, 2011), evolução de veneno (Jaimes-Becerra *et al.*, 2017), biologia de células-tronco (Siebert *et al.*, 2019) e regeneração (Holstein *et al.*, 2003), entre outras áreas. O conhecimento atual sobre o grupo apresenta deficiências em relação a estudos macroevolutivos que permitam inferir sua origem, diversificação e padrões de distribuição em escalas amplas de tempo e espaço.

Cnidaria está dividido em 3 clados principais, a saber, Anthozoa (*e.g.*, corais, anêmonas do mar, corais moles, etc.), Medusozoa (*e.g.*, medusas verdadeiras, hidroides, etc.) e Endocnidozoa (parasitas de invertebrados e vertebrados) (Daly *et al.*, 2007; Okamura *et al.*, 2015; Kayal *et al.*, 2018). As relações filogenéticas entre esses clados têm sido motivo de intenso debate por décadas, havendo topologias alternativas e conflitantes (*e.g.*, Marques & Collins, 2004; Kayal *et al.*, 2013; 2018; Stampar *et al.*, 2014; Zapata *et al.*, 2015). O filo apresenta um dos registros fósseis mais antigos, assumindo assim uma posição basal na história evolutiva dos metazoários (Cartwright & Collins, 2007; Han *et al.*, 2010; Han *et al.*, 2016). Há, no entanto, poucas inferências de datação molecular para as linhagens de cnidários, e essas estimativas são variáveis devido aos diferentes processos analíticos que as produziram (*e.g.*, Park *et al.*, 2012; Picciani *et al.*, 2018; Khalturin *et al.*, 2019; Quattrini *et al.*, 2020; McFadden *et al.*, 2021).

Igualmente, a origem e evolução macroevolutiva das principais características dos cnidários, como a diversidade de seus exoesqueletos, seu ciclo de vida metagenético e sua relação simbiótica com *Symbiodinium* têm sido abordadas a partir de perspectivas morfológicas e moleculares (*e.g.*, Marques & Collins, 2004; Cartwright & Nawrocki, 2010; Djeghri *et al.*, 2019; Mendoza-Becerril *et al.*, 2016), bem como desde o ponto de vista paleontológico (Young & Hagadorn, 2010; Van Iten *et al.*, 2014). Poucos estudos, entretanto, avaliam essas características em relação a uma escala filogenética de tempo (*e.g.*, Quattrini *et al.*, 2020; McFadden *et al.*, 2021). As vantagens de uma filogenia calibrada temporalmente está em criar um arcabouço de informações mais precisas que situem os mecanismos macroevolutivos subjacentes à diversificação do grupo, e que permitam a construção de cenários explicativos mais abrangentes e consistentes.

Outro padrão macroevolutivo relevante em Cnidaria é a riqueza absoluta de suas grandes linhagens, em que grupos considerados no mesmo nível taxonômico variam em ordens de grandeza em relação a outros (por exemplo, de 50 a 7.200 espécies nas classes Cubozoa e Anthozoa, respectivamente; Kayal *et al.*, 2018). As causas dessa variação na riqueza de espécies podem ser dependentes do tempo de existência de cada linhagem ou de alguma outra variável particular como, por exemplo, sua morfologia, ecologia ou história natural. Estudos anteriores propuseram possibilidades de fatores que podem explicar essa variação, incluindo o ciclo de vida metagenético (Leclère *et al.*, 2009; Kayal *et al.*, 2018), o esqueleto (Mendoza-Becerril *et al.*, 2016; Quattrini *et al.*, 2020), a colonialidade (Leclère *et al.*, 2009; Barbeitos *et al.*, 2010; Kayal *et al.*, 2018), ou a endossimbiose com *Symbiodinium* (Barbeitos *et al.*, 2010; Kayal *et al.*, 2018; Djeghri *et al.*, 2019). Porém, esses estudos concentram-se em cenários de narrativas, e nenhum desenvolveu testes específicos da possível correlação entre os atributos (“traits”) e a diversificação das diferentes linhagens de Cnidaria. No caso específico da endossimbiose, a relação com *Symbiodinium* pode influenciar a riqueza dos cnidários (Barbeitos *et al.*, 2010; Kayal *et al.*, 2018; Djeghri *et al.*, 2019). Alternativamente, outros estudos sugeriram que a simbiose com *Symbiodinium* pode aumentar o ‘fitness’ individual, mas também aumentariam a vulnerabilidade das espécies à extinção (Rosen, 2000; Kiessling & Baron-Szabo, 2004; Jablonski, 2017). Nenhuma dessas hipóteses foi formalmente testada.

Outro tópico importante na compreensão da macroevolução de Cnidaria são seus diversos padrões de distribuição. A maior parte dos grupos, como cubozoários, gorgônias e a maioria dos escleractíneos, tem distribuição majoritariamente tropical (Stehli & Wells 1971; Cairns, 2007; Kingsford & Mooney, 2014; Núñez-Flores *et al.*, 2019), anêmonas têm um padrão bimodal com picos de riqueza em latitudes médias dos hemisférios norte e sul (Fautin *et al.*, 2013), enquanto hidrozoários e cifozoários são amplamente distribuídos em todos os ambientes marinhos (Gibbons *et al.*, 2010; Jarms & Morandini, 2019). Um grupo específico, Staurozoa, apresenta um padrão peculiar – suas ~50 espécies (com raras exceções) têm uma distribuição anti-tropical, *i.e.*, são encontradas em águas temperadas e polares de ambos os hemisférios (Miranda *et al.*, 2018). Além disso, Staurozoa tem um ciclo de vida único dentre os Cnidaria, incluindo larva plânula, pólipos e medusa bentônicos (Marques & Collins, 2004; Miranda *et al.*, 2018). A classe é dividida em duas subordens, Myostaurida e Amyostaurida, distintas pela presença ou ausência de músculos longitudinais interradiais no pedúnculo, respectivamente (Miranda *et al.*, 2016). O habitat mais comum das espécies de Staurozoa vivem aderidas principalmente a algas ou rochas em poças da região entremarés ou no sublitoral raso (Mills & Hirano, 2007). No contexto de Staurozoa, ou mesmo de qualquer grande grupo de Cnidaria, não há estudos macroevolutivos sobre as causas subjacentes aos padrões de distribuição. Em termos ilustrativos, as causas macroevolutivas de um padrão anti-tropical, por exemplo, poderia ser a vicariância de uma linhagem ancestral amplamente distribuída (Théel, 1885; Briggs, 1987) ou a dispersão do ancestral entre hemisférios por profundidades rasas durante períodos de clima mais frio (Ekman, 1953) ou por uma submersão isotérmica em águas mais profundas (Ekman, 1953; Briggs, 1974). A hipótese de dispersão prevê que as espécies são ecofisiologicamente restritas a regiões temperadas, *i.e.*, apresentam a conservação de nicho filogenético (Ludt & Myers, 2021). Contudo, nenhuma destas possíveis causas com potencial de explicar o padrão de distribuição dos Staurozoa foi testada.

Em seu todo, a falta de investigação em aspectos macroevolutivos básicos deixam questões sobre a diversificação espaço-temporal das principais linhagens de Cnidaria sem resposta, o que por sua vez tem consequências diretas também na compreensão mais ampla da evolução basal dos animais.

## **Objetivos**

Com base no cenário exposto, o objetivo geral deste estudo foi inferir a origem, diversificação e os processos macroevolutivos que conduziram a padrões atuais da biodiversidade dos Cnidaria. Os objetivos específicos deste estudo foram (1) inferir a origem e diversificação temporal dos grandes grupos de Cnidaria, (2) investigar se e quais atributos explicam a variação nas taxas de diversificação e na riqueza entre as grandes linhagens de Cnidaria, e (3) identificar o papel que a conservação de nicho filogenético (PNC) e os processos biogeográficos desempenharam no padrão de diversificação anti-tropical observado em Staurozoa.

### **Organização desta Tese**

Além desta introdução geral, a tese é apresentada em três capítulos principais e uma seção de considerações finais.

No **Capítulo 1**, “*Uncertainties in the evolutionary timescale of Cnidaria*”, inferimos a escala de tempo na diversificação das grandes linhagens de Cnidaria (*i.e.*, ‘crown groups’ de Actiniaria, Anthozoa, Antipatharia, Amyostaurida, Carybdeida, Chirodropida, Cnidaria, Corallimorpharia, Coronatae, Cubozoa, Discomedusae, Hexacorallia, Hydroidolina, Hydrozoa, Medusozoa, Myostaurida, Octocorallia, Scleractinia, Scyphozoa, Staurozoa e Trachylina). Esses padrões foram obtidos por meio de (1) uma revisão crítica do registro fóssil existente para Cnidaria, seguida pela (2) exploração do impacto das principais fontes de incertezas na estimativa de relógio molecular do grupo, a saber, as calibrações fósseis, a incerteza filogenética, a escolha de ‘*priors*’ para as taxas de evolução molecular e a incerteza nos diferentes parâmetros do processo de nascimento e morte.

No **Capítulo 2** (artigo submetido) “*Symbiosis drives diversification in cnidarians*”, apresentamos a primeira análise em ampla escala da macroevolução de Cnidaria, a partir da compilação mais representativa de dados já realizada para o grupo, com a construção de uma matriz que indica a proporção de presença de 8 atributos (‘traits’) em 14 clados monofiléticos de Cnidaria. Usamos abordagens filogenéticas macroevolutivas para testar quais destes 8 atributos explicam a variação nas taxas de riqueza e diversificação entre os principais clados de cnidários.

No **Capítulo 3**, “*Climatic niche evolution and biogeography of Staurozoa (Cnidaria)*”, usamos dados da distribuição geográfica global de Staurozoa com informações bioclimáticas, contrastando com a filogenia datada para, por meio de

métodos comparativos, fornecer o primeiro estudo sobre conservação de nichos climáticos e biogeografia de Staurozoa (de fato, de qualquer grande grupo de Cnidaria).

## REFERENCES

- Barbeitos, M.S., Romano, S.L. & Lasker, H.R. (2010). Repeated loss of coloniality and symbiosis in scleractinian corals. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, **107**, 11877–11882.
- Briggs, J.C. (1974) Marine zoogeography. McGraw-Hill.
- Briggs, J.C. (1987) Antitropicality and vicariance. *Syst. Zool.*, **36**, 206–207.
- Bromham, L. & Cardillo M. (2019). What is macroevolution? What is macroecology? In: *Origins of Biodiversity: An Introduction Macroevolution and Macroecology*. Oxford University Press. 1–30.
- Cairns, S.D. (2007). Deep-water corals: an overview with special reference to diversity and distribution of deep-water scleractinian corals. *Bull. Mar. Sci.*, **81**, 311–322.
- Cartwright, P. & Collins, A. (2007). Fossils and phylogenies: integrating multiple lines of evidence to investigate the origin of early major metazoan lineages. *Integr. Comp. Biol.*, **47**, 744–751.
- Cartwright, P. & Nawrocki, A. (2010). Character evolution in Hydrozoa (phylum Cnidaria). *Integr. Comp. Biol.*, **50**, 456–472.
- Chavanich, S. & Viyakam, V. (2016). Conservation and Restoration of Coral Reefs Under Climate Change: Strategies and Practice. In: *The Cnidaria, Past, Present and Future*. (eds. S. Goffredo & Z. Dubinsky). Springer. 787–792.
- Daly, M., Brugler, M.R., Cartwright, P., Collins, A.G., Dawson, M.N., Fautin, D.G. *et al.* (2007). The phylum Cnidaria: a review of phylogenetic patterns and diversity 300 years after Linnaeus. *Zootaxa*, **1668**, 127–182.
- Djehgri, N., Pondaven, P., Stibor, H. & Dawson, M.N. (2019). Review of the diversity, traits, and ecology of zooxanthellate jellyfishes. *Mar. Biol.*, **166**, 147.
- Ekman, S. (1953). Zoogeography of the Sea. Sidgwick and Jackson.
- Fautin, D.G., Malarky, L. & Soberón, J. (2013). Latitudinal diversity of sea anemones (Cnidaria: Actiniaria). *Biol. Bull.*, **224**, 89–98.
- Gibbons, M.J., Janson, L.A., Ismail, A. & Samaai, T. (2010). Life cycle strategy, species richness and distribution in marine Hydrozoa (Cnidaria: Medusozoa). *J. Biogeogr.*, **37**, 441–448.
- Han, J., Hu, S., Cartwright, P., Zhao, F., Ou, Q., Kubota, S. *et al.* (2016). The earliest pelagic jellyfish with rhopalia from Cambrian Chengjiang Lagerstätte. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, **449**, 166–173.
- Han, J., Kubota, S., Uchida, H.O., Stanley, G.D.Jr., Yao, X., Shu, D. *et al.* (2010). Tiny sea anemone from the Lower Cambrian of China. *PLoS One*, **5**, e13276.
- Hoegh-Guldberg, O., Poloczanska, E.S., Skirving, W. & Dove, S. (2017). Coral reef ecosystems under climate change and ocean acidification. *Front. Mar. Sci.*, **4**, 158.
- Holstein, T.W., Hobmayer, E. & Technau, U. (2003). Cnidarians: an evolutionarily conserved model system for regeneration? *Dev. Dyn.*, **226**, 257–267.
- Jablonski, D. (2017). Approaches to macroevolution: 2. Sorting of variation, some overarching issues, and general conclusions. *Evol. Biol.*, **44**, 451–475.
- Jaimes-Becerra, A., Chung, R., Morandini, A.C., Weston, A.J., Padilla, G., Gacesa, R. *et al.* (2017). Comparative proteomics reveals recruitment patterns of some protein families in the venoms of Cnidaria. *Toxicon*, **137**, 19–26.
- Jarms, G. & Morandini, A.C. (2019). Coronamedusae and Discomedusae. In: *World atlas of jellyfish: Scyphozoa except Stauromedusae* (eds. G. Jarms & A.C. Morandini). *Dölling und Galitz, Hamburg*, 112–670.

- Kayal, E., Bentlage, B., Pankey, M.S., Ohdera, A.H., Medina, M., Plachetzki, D.C. *et al.* (2018). Phylogenomics provides a robust topology of the major cnidarian lineages and insights on the origins of key organismal traits. *BMC Evol. Biol.*, **18**, 68.
- Kayal, E., Roure, B., Philippe, H., Collins, A.G. & Lavrov, D.V. (2013). Cnidarian phylogenetic relationships as revealed by mitogenomics. *BMC Evol. Biol.*, **13**, 5.
- Khalturin, K., Shinzato, C., Khalturina, M., Hamada, M., Fujie, M., Koyanagi, R. *et al.* (2019). Medusozoan genomes inform the evolution of the jellyfish body plan. *Nat. Ecol. Evol.*, **3**, 811–822.
- Kiessling, W. & Baron-Szabo, R. (2004). Extinction and recovery patterns of scleractinian corals at the Cretaceous-Tertiary boundary. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, **214**, 195–223.
- Kingsford, M.J. & Mooney, C.J. (2014). The Ecology of Box Jellyfishes (Cubozoa). In: *Jellyfish Blooms* (eds. K.A. Pitt & C.H. Lucas). Springer Science+Business Media, Dordrecht. 267–302.
- Leclère, L., Schuchert, P., Cruaud, C., Couloux, A. & Manuel, M. (2009). Molecular phylogenetics of Thecata (Hydrozoa, Cnidaria) reveals long-term maintenance of life history traits despite high frequency of recent character changes. *Syst. Biol.*, **58**, 509–526.
- Ludt, W.B. & Myers, C.E. (2021). Distinguishing between dispersal and vicariance: A novel approach using anti-tropical taxa across the fish Tree of Life. *J. Biogeogr.*, **48**, 577–589.
- Marques, A.C. & Collins, A.G. (2004). Cladistic analysis of Medusozoa and cnidarian evolution. *Invertebr. Biol.*, **123**, 23–42.
- McFadden, C.S., Quattrini, A.M., Brugler, M.R., Cowman, P.F., Dueñas, L.F., Kitahara, M.V. *et al.* (2021). Phylogenomics, origin, and diversification of Anthozoans (Phylum Cnidaria). *Syst. Biol.*, **70**, 635–647.
- Mendoza-Becerril, M.A., Maronna, M.M., Pacheco, M.L.A.F., Simões, M.G., Leme, J.M., Miranda, L.S. *et al.* (2016). An evolutionary comparative analysis of the medusozoan (Cnidaria) exoskeleton. *Zool. J. Linn. Soc.*, **178**, 206–225.
- Mills, C.E. & Hirano, Y.M. (2007). Stauromedusae. In: *Encyclopedia of tidepools and rocky shores*. (eds. M.W. Denny, S.D. Gaines), University of California Press, Berkeley. 541–543.
- Miranda, L.S., Hirano, Y.M., Mills, C.E., Falconer, A., Fenwick, D. & Marques, A.C. *et al.* (2016). Systematics of stalked jellyfishes (Cnidaria: Staurozoa). *PeerJ.*, **4**, e1951.
- Miranda, L.S., Mills, C.E., Hirano, Y.M., Collins, A.G. & Marques, A.C. (2018). A review of the global diversity and natural history of stalked jellyfishes (Cnidaria, Staurozoa). *Mar. Biodiv.*, **48**, 1695–1714.
- Núñez-Flores, M., Solórzano, A., Hernández, C.E. & López-González, P.J. (2019). A latitudinal diversity gradient of shallow-water gorgonians (Cnidaria: Octocorallia: Alcyonacea) along the Tropical Eastern Pacific Ocean: testing for underlying mechanisms. *Mar. Biodivers.*, **49**, 2787–2800.
- Okamura, B., Gruhl, A. & Reft, A.J. (2015). Cnidarian origins of the Myxozoa. In: *Myxozoan evolution, ecology and development* (eds. B. Okamura, A. Gruhl & J.L. Bartholomew). Switzerland: Springer International Publishing. 45–68.
- Park, E., Hwang, D.S., Lee, J.S., Song, J.I., Seo, T.K. & Won, Y.J. (2012). Estimation of divergence times in cnidarian evolution based on mitochondrial protein-coding genes and the fossil record. *Mol. Phylogenet. Evol.*, **62**, 329–345.

- Picciani, N., Kerlin, J.R., Sierra, N., Swafford, A.J.M., Ramirez, M.D. & Roberts, N.G. *et al.* (2018). Prolific origination of eyes in Cnidaria with co-option of non-visual opsins. *Curr. Biol.*, **28**, 2413–2419.
- Quattrini, A.M., Rodríguez, E., Faircloth, B.C., Cowman, P.F., Brugler, M.R., Farfan, G.A. *et al.* (2020). Paleoclimate ocean conditions shaped the evolution of corals and their skeletons through deep time. *Nat. Ecol. Evol.*, **4**, 1531–1538.
- Rosen, B.R. (2000). Algal symbiosis, and the collapse and recovery of reef communities: Lazarus corals across the K–T boundary. In: *Biotic response to global change: The last 145 million years*. (eds. S.J. Culver & P.F. Rawson), Cambridge University Press. 164–180.
- Siebert, S., Farrell, J.A., Cazet, J.F., Abeykoon, Y., Primack, A.S., Schnitzler, C.E. *et al.* (2019). Stem cell differentiation trajectories in *Hydra* resolved at single-cell resolution. *Science*, **365**, eaav9314.
- Stampar, S.N., Maronna, M.M., Kitahara, M.V., Reimer, J.D. & Morandini, A.C. (2014). Fast-evolving mitochondrial DNA in Ceriantharia: a reflection of Hexacorallia Paraphyly? *PLoS One*, **9**, e86612.
- Stehli, F.G. & Wells, J.W. (1971). Diversity and age patterns in hermatypic corals. *Syst. Zool.*, **20**, 115–126.
- Technau, U. & Steele, R.E. (2011). Evolutionary crossroads in developmental biology: Cnidaria. *Development*, **138**, 1447–1458.
- Théel, H. (1885). Report on the Holothuroidea. Part II. Voyage of H.M.S. Challenger. *Zoology*, **14**, 1–290.
- Van Iten, H., Marques, A.C., Leme, J.D.M., Pacheco, M.L. & Simões, M.G. (2014). Origin and early diversification of the phylum Cnidaria Verrill: major developments in the analysis of the taxon's Proterozoic–Cambrian history. *Palaeontology*, **57**, 677–690.
- Wilkinson, C. (2004). Status of Coral Reefs of the World (Australian Institute of Marine Studies).
- Young, G.A. & Hagadorn, J.W. (2010). The fossil record of cnidarian medusae. *Palaeoworld*, **19**, 212–221.
- Zapata, F., Goetz, F.E., Smith, S.A., Howison, M., Siebert, S., Church, S.H. *et al.* (2015). Phylogenomic analyses support traditional relationships within Cnidaria. *PLoS One*, **10**, e0139068.

# Considerações Finais

A macroevolução é definida como a evolução acima do nível da espécie (Jablonski, 2017), este é um campo que integra a história, hierarquia, escala de tempo, paleontologia e biologia dos organismos. Nesta tese avaliamos através de grandes escalas espaciais e temporais, a origem, diversificação e distribuição das espécies dos Cnidaria. Sob esta abordagem da macroevolução, cada capítulo colaborou com diversos inéditos:

O **Capítulo 1**, “*Uncertainties in the evolutionary timescale of Cnidaria*” constitui a primeira análise de tempos de divergência de Cnidaria que aborda a incerteza de diversos parâmetros. Por conta das incertezas, as estimativas de tempo nele apresentadas são mais conservadoras que as de outros estudos. No geral, os tempos de divergência estimados para clados de Cnidaria são robustos em relação a variações da topologia. Os principais fatores que afetam as estimativas são a estratégia de calibração e a configuração dos parâmetros do processo de nascimento e morte. Isso faz com que os intervalos de confiança das idades sejam, em alguns casos, mais amplos do que em estudos anteriores. Neste estudo inferimos que a diversificação dos Cnidaria ocorreu no Neoproterozoico médio (804-606 Ma), dentro da faixa de estimativas moleculares anteriores (e.g., Park *et al.*, 2012; Picciani *et al.*, 2018; Quattrini *et al.*, 2020). Como esperado, esses valores expandem o registro paleontológico, que indica uma origem Ediacarana-Cambriana (e.g., Van Iten *et al.*, 2014; 2016). As análises de tempo de divergência também permitem inferir a origem de algumas novidades evolutivas, como por exemplo o esqueleto e o ciclo de vida metagenético, que se originaram no Neoproterozóico médio-Cambriano tardio, época em que as águas do oceano se tornaram mais quentes e oxigenadas, favorecendo a origem de inovações em linhagens de Cnidaria.

O **Capítulo 2** (artigo submetido) “*Symbiosis drives diversification in cnidarians*”, traz uma avaliação sobre a influência de diferentes atributos na variação das taxas de diversificação e de riqueza das espécies nos principais clados de cnidários. Os resultados ilustram a importância do mutualismo e do esqueleto para impulsionar os padrões de diversificação de cnidários em larga escala. De fato, o mutualismo explica a maior parte dos padrões de riqueza e diversificação; o mesmo não ocorre com o esqueleto. Especificamente,

linhagens com *Symbiodinium* tendem a especiar mais rápido do que aquelas que não possuem o mutualismo, embora as taxas de extinção nas linhagens mutualísticas sejam igualmente mais rápidas. Outros atributos, como a colonialidade e a ausência de medusa, também se relacionaram com taxas de diversificação significativamente, mas não formaram parte do melhor modelo explicativo. Pesquisas futuras poderão abordar a relação desses atributos com as taxas de diversificação em escalas filogenéticas menos inclusivas dentro de Cnidaria. Também demonstramos que diversas inovações evolutivas, como presença de pólipos, células fotorreceptoras, tipo de reprodução e localização das gônadas, não se relacionaram diretamente a padrões de diversificação de grandes linhagens de Cnidaria.

O **Capítulo 3**, “*Climatic niche evolution and biogeography of Staurozoa (Cnidaria)*” traz uma análise dos processos macroevolutivos que podem estar relacionados ao padrão de distribuição anti-tropical exibido pelas espécies da classe Staurozoa. Os resultados demonstram consistentemente que a origem e diversificação inicial de Staurozoa ocorreu em condições temperadas. Aparentemente, a conservação de nichos filogenéticos (PNC) não desempenhou um papel fundamental na distribuição da classe, e as preferências ambientais são lábeis para as espécies atuais, com uma taxa de evolução de nicho que aumenta em tempos mais recentes e em espécies intimamente relacionadas. Eventos de dispersão, particularmente especiação por evento fundador e dispersão de longa distância foram as maneiras pelas quais as espécies se diversificaram para além da distribuição ancestral. Considerando o ciclo de vida bentônico de Staurozoa, a dispersão pode ter sido por meio de ‘rafting’ ou ‘hitchhiking’ sobre animais móveis. Finalmente, a partir de uma perspectiva mais ampla, estudos comparativos sobre os padrões de distribuição para outras classes de medusozoários (Cubozoa, Scyphozoa e Hydrozoa) permitiram uma melhor compreensão do papel da evolução de nicho e da biogeografia em Cnidaria em geral, especialmente considerando a grande variação de ciclos de vida e tipos de distribuição do grupo.

## REFERENCES

- Jablonski D. (2017). Approaches to macroevolution: 1. General concepts and origin of variation. *Evol. Biol.*, **44**, 427–450.
- Park, E., Hwang, D.S., Lee, J.S., Song, J.I., Seo, T.K. & Won, Y.J. (2012). Estimation of divergence times in cnidarian evolution based on mitochondrial protein-coding genes and the fossil record. *Mol. Phylogenet. Evol.*, **62**, 329–345.
- Picciani, N., Kerlin, J.R., Sierra, N., Swafford, A.J.M., Ramirez, M.D. & Roberts, N.G. *et al.* (2018). Prolific origination of eyes in Cnidaria with co-option of non-visual opsins. *Curr. Biol.*, **28**, 2413–2419.
- Quattrini, A.M., Rodríguez, E., Faircloth, B.C., Cowman, P.F., Brugler, M.R., Farfan, G.A. *et al.* (2020). Paleoclimate ocean conditions shaped the evolution of corals and their skeletons through deep time. *Nat. Ecol. Evol.*, **4**, 1531–1538.
- Van Iten, H., Leme, J.M., Pacheco, L.A.F., Simões, M.G., Fairchild, T.R., Rodrigues, F. *et al.* (2016). Origin and early diversification of phylum Cnidaria: key macrofossils from the Ediacaran system of North and South America. In: *The Cnidaria, Past, Present and Future* (eds. S. Goffredo & Z. Dubinsky). Springer. 31–40.
- Van Iten, H., Marques, A.C., Leme, J.D.M., Pacheco, M.L. & Simões, M.G. (2014). Origin and early diversification of the phylum Cnidaria Verrill: major developments in the analysis of the taxon's Proterozoic–Cambrian history. *Palaeontology*, **57**, 677–690.

# Resumo

Os cnidários constituem uma das linhagens mais antigas na história evolutiva dos animais. Apesar desse longo intervalo evolutivo, que resultou em um dos filos marinhos com maior riqueza e relevância ecológica, as inferências e consequentes cenários macroevolutivos que descrevem a diversificação do grupo, em termos temporais e espaciais, são escassos. Como base, as poucas estimativas moleculares de datação temporal das linhagens de Cnidaria variam amplamente em termos analíticos e, conseqüentemente, em seus resultados. Compreender as conseqüências dessas diferentes análises e buscar padrões robustos é um passo inicial essencial para inferir mecanismos subjacentes à diversificação do filo. O que se observa, porém não se explica, é que a riqueza de espécies nos diferentes clados de Cnidaria, considerados no mesmo “nível taxonômico”, varia em ordens de grandeza (e.g., de ~50 espécies na classe Cubozoa a ~7.200 na classe Anthozoa). Ignora-se se essa variação na riqueza esteja relacionada ao tempo de existência de cada linhagem ou a alguma outra variável particular de, por exemplo, sua morfologia, ecologia ou história natural. Outra questão relevante da diversificação de Cnidaria são os seus distintos padrões de distribuição pregressa e atual, em que Staurozoa, por exemplo, aparece como uma linhagem peculiar por ter 92% de suas ~50 espécies com uma distribuição anti-tropical, rara no filo ou mesmo na biota marinha em geral. Neste contexto de incertezas e analiticamente deficiente, abordagens macroevolutivas qualificadas são essenciais para compreender a evolução da distribuição espacial e temporal do grupo, relacionando-a com as características morfológicas e ecológicas. A proposta geral deste estudo é abordar algumas questões-chave relacionadas à diversificação dos cnidários. Assim, o Capítulo 1, “*Uncertainties in the evolutionary timescale of Cnidaria*”, tem como objetivo inferir uma escala temporal relacionada à divergência das linhagens de Cnidaria explorando criticamente o impacto das principais fontes de incertezas na estimativa do relógio molecular. O Capítulo 2, “*Symbiosis drives diversification in cnidarians*”, tem como objetivo investigar os atributos biológicos que explicam a variação nas taxas de diversificação e na riqueza entre os grandes grupos de Cnidaria. Finalmente, o Capítulo 3, “*Climatic niche evolution and biogeography of Staurozoa (Cnidaria)*”, compreender o papel que a conservação do nicho filogenético (PNC) e os processos biogeográficos desempenharam no estabelecimento do padrão de distribuição

anti-tropical dos Staurozoa. Estes três estudos macroevolutivos pioneiros para Cnidaria compõem uma avaliação abrangente de aspectos de sua diversificação, demonstrando (1) a robustez das estimativas filogenéticas Bayesianas na inferência sobre o tempo de origem e evolução do filo; (2) propondo um modelo explicativo que denota a relação endossimbiótica de algumas espécies de cnidários com *Symbiodinium* e a presença de esqueleto como os atributos de maior poder explicativo para a diversificação entre os clados de Cnidaria; e, finalmente, (3) estabelecendo que a distribuição atual de Staurozoa não está relacionada à conservação do nicho filogenético (PNC), mas sim a eventos de dispersão que compuseram o principal processo no estabelecimento do padrão anti-tropical apresentado pelas espécies atuais do grupo. O arcabouço estabelecido nesta tese tem o potencial de embasar e qualificar uma série de abordagens macroevolutivas futuras com o grupo.

# Abstract

Cnidarians constitute one of the oldest lineages in the evolutionary history of the animals. Despite this long evolutionary interval, which resulted in one of the marine phyla with greater richness and ecological relevance, the inferences and consequent macroevolutionary scenarios that describe the diversification of the group, in temporal and spatial terms, are scarce. As a basis, the few molecular estimates of temporal dating of Cnidaria lineages vary widely in analytical terms and, consequently, in their results. Understanding the consequences of these different analyses and seeking robust patterns is an essential first step to infer mechanisms underlying the phylum diversification. Additionally, species richness in different clades of Cnidaria, considered at the same “taxonomic level”, vary in orders of magnitude (*e.g.*, from 50 species in the Cubozoa class to 7,200 in the Anthozoa class). Understanding the causes of this variation in richness, which may be dependent on time or another variable (*e.g.*, ecological or morphological), is a challenge. Another relevant issue in Cnidaria diversification is its different past and current distribution patterns in which Staurozoa, for example, appears as a peculiar lineage for having 92% of its ~50 species with an anti-tropical distribution, rare in the phylum or even in the marine biota in general. In this context of uncertainties and analytically deficient, qualified macroevolutionary approaches are essential to understand the evolution of the spatial and temporal distribution of the group, relating it to morphological and ecological characteristics. The general purpose of this study is to address some key issues related to the diversification of cnidarians. Thus, Chapter 1, “*Uncertainties in the evolutionary timescale of Cnidaria*”, aims to infer a timescale for Cnidaria by critically explore the impact of the main sources of uncertainty on the estimation of the molecular clock. Chapter 2, “*Symbiosis drives diversification in cnidarians*”, aims to investigate which traits explain the variation in diversification rates and richness among large groups of Cnidaria. Finally, Chapter 3, “*Climatic niche evolution and biogeography of Staurozoa (Cnidaria)*”, aims to understand the role that phylogenetic niche conservatism (PNC) and biogeographic processes played in establishing the anti-tropical distribution pattern of Staurozoa. These three pioneering macroevolution studies for Cnidaria comprise an evaluation of aspects of its diversification, demonstrating (1) the robustness of Bayesian phylogenetic estimates in inferring the time of origin and evolution of the phylum; (2)

proposing an explanatory model that denotes the endosymbiotic relationship of some cnidarian species with *Symbiodinium* and the presence of skeleton as the traits with the greatest explanatory power for diversification among Cnidarian clades; and, finally, (3) establishing that the current distribution of Staurozoa is not related to PNC but rather to dispersal events that composed the main process in the establishment of the anti-tropical pattern presented by the extant species of the group. The framework established in this thesis has the potential to support and qualify a series of future macroevolutionary approaches in the group.