

Marina Prado Melchior

Inferências sobre a relação entre atributos
reprodutivos e de defesa em Medusozoa
(Cnidaria)

Inferences on the relationship between
reproductive and defense traits in Medusozoa
(Cnidaria)

São Paulo

2022

Marina Prado Melchior

Inferências sobre a relação entre atributos
reprodutivos e de defesa em Medusozoa
(Cnidaria)

Inferences on the relationship between
reproductive and defense traits in Medusozoa
(Cnidaria)

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

Orientador: Prof. Dr. Antonio C.
Marques

São Paulo

2022

Melchior, Marina Prado

Inferências sobre a relação entre atributos reprodutivos e de defesa em Medusozoa (Cnidaria) /

Marina Prado Melchior ; orientador Antonio C

Marques -- São Paulo, 2022.

31 p. + vi + anexo

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

1. Reprodução. 2. Defesa. 3. Correlação. I. Marques, Antonio C , orient. II. Título.

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof. Dr. Antonio Carlos Marques

Dedicatória

Este trabalho é dedicado ao meu avô, Saturnino Cardoso Melchior (*in memoriam*) com quem eu sempre pude contar, e que me apoiou desde o início nessa aventura. E ao querido amigo João Pedro Vieira Mariz (*in memoriam*), com quem eu dividi a graduação, longas conversas, risadas e desabafos, e que sempre me incentivou nesse caminho. Foi uma honra ser sua amiga.

Agradecimentos

Agradeço a todos que me incentivaram e apoiaram no desenvolvimento deste trabalho, em especial:

Ao meu orientador Dr. Antonio C. Marques, muito obrigada por me apoiar e me ensinar tanto ao longo deste projeto. Serei sempre grata, Tim!

Ao CNPq pelo auxílio financeiro para o desenvolvimento deste estudo. O presente trabalho foi realizado com apoio do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq 133953/2019-0).

À CAPES/PROEX pelo auxílio financeiro para o desenvolvimento deste estudo.

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

A todos meus colegas do Laboratório de Evolução Marinha (MEL) e Departamento de Zoologia, Adriana Morales, Amanda Cunha e Marina Fernandez. Agradeço especialmente Jimena García, Adrian Jaimes-Becerra e Max Maronna pela amizade e por sempre me auxiliarem e socorrerem nos momentos de dúvidas – aprendi muito com vocês!

Agradeço aos meus amigos que estão comigo desde o ensino médio e que, mesmo de longe, sempre estiveram presentes: Carla Pasin, Mariana Casado, Luana Mendes, Júlia Fernandes Figueiredo (Fig), Matheus Sobrinho, Gabriela Santos, Ingrid Bittencourt e Laisa Siqueira.

E aos amigos que fiz na graduação e levo para a vida, Camila Simões, Axell Minowa, Tatiane Yamaguchi e Lucas Zangerolamo.

Agradeço também a minha família da Colmeia, que diariamente me inspiram e incentivam, Luiza Bezerra, Eduardo Macena, Bárbara Guidi e Vinicius Emanuel Mendes.

À minha melhor amiga, minha irmã Camila Prado Melchior. Não teria feito nada sem você!

À minha família, tios e primos e, principalmente, aos meus pais, Carmen e Marcelo, a quem devo tudo.

Obrigada por tanto!

Índice

Introdução	1
Material e métodos	6
Resultados	13
Discussão	16
Considerações finais	22
Resumo	24
Abstract	25
Referências Bibliográficas	26
Anexo	32
Resumo	32
Introdução	32
Material e métodos	34
Resultados	45
Discussão	47
Referências	52
Biografia	63

Introdução

O filo Cnidaria inclui animais popularmente conhecidos como as anêmonas-do-mar, águas-vivas, corais, hidras e caravelas-do-mar, entre outros. O clado é uma das linhagens mais antigas dentre os animais, com registros fósseis de 543 Ma e estimativas de datações moleculares entre 900-600 Ma (Okamura & Gruhl, 2021; Morales-Guerrero, 2021). Essa origem precoce torna o grupo chave para a compreensão da origem e evolução de Metazoa como um todo, inclusive por sua eventual relação de grupo irmão com Bilateria (Ryan *et al.*, 2013; Simion *et al.*, 2017; Whelan *et al.*, 2017). Além disso, Cnidaria apresenta uma série de novidades evolutivas como, por exemplo, ser o clado mais antigo a possuir todas as suas espécies peçonhentas (Jaimes-Becerra *et al.*, 2017), ou por apresentar em sua evolução aspectos complexos de reprodução que podem incluir corte e transferência indireta de espermatozoides (Campbell, 1974; Lewis & Long, 2005; García-Rodríguez *et al.*, 2018), expressão de ciclos de vida altamente diversos (Miranda *et al.*, 2010; Sanders & Cartwright, 2015) e desenvolvimento de estruturas visuais complexas (Wehner, 2005; Nilsson *et al.*, 2005).

Cnidaria inclui três clados, a saber, Anthozoa, Medusozoa e Endocnidozoa, distintos por seus ciclos de vida que podem ou não incluir medusas (*viz.*, Medusozoa), por hábitos de vida que incluem em o endoparasitismo (*viz.*, Endocnidozoa), ou por caracteres moleculares próprios (*e.g.*, o DNA mitocondrial linear em Medusozoa), dentre outras características morfológicas, histológicas e moleculares. O modelo adotado neste estudo, Medusozoa, inclui as classes Cubozoa, Hydrozoa, Scyphozoa e Staurozoa (Marques & Collins, 2004). Embora Cnidaria e Medusozoa sejam bem corroborados como monofiléticos em inferências filogenéticas realizadas a partir de dados de morfologia, ciclo de vida, e diversos marcadores moleculares, as relações entre as suas classes e subgrupos ainda é discutida (Marques & Collins, 2004; Collins *et al.*, 2006; Van Iten *et al.*, 2014; Fook & Siddall, 2015; Zapata *et al.*, 2015; Mendoza-Becerril *et al.*, 2016, 2017; Kayal *et al.*, 2018).

Uma das autapomorfias de Cnidaria, e certamente a mais particular, são organelas denominadas cnidas (Marques & Collins, 2004; Fautin, 2009; Van Iten *et al.*, 2014). O cnidoma desses animais é definido como o conjunto das informações

sobre as cnidas que inclui seus tipos, dimensões e a distribuição pelo corpo do animal (Weill, 1934; Östman, 2000). As cnidas estão no âmago do estudo dos cnidários, desde os aspectos mais fundamentais de ciência básica (e.g., usadas como critério taxonômico; Fautin, 2009) até suas aplicações (e.g., no estudo de envenenamentos; Burnett, 2001; Burke, 2002), passando por sua relação com ciclo de vida e comportamento (e.g., Mariscal *et al.*, 1976; Fautin, 2009), ecologia das interações (e.g., Baxter *et al.*, 2011; Killi & Mariottini, 2018), ferramentas de engenharia ecossistêmica (e.g., Hoepner *et al.*, 2019) e toxinas e bioprospecção (e.g., Mariottini, 2014; Mariottini & Pane, 2014; Miyazato *et al.*, 2016), entre outros.

Há três categorias de cnidas, a saber, espirocistos, pticocistos e nematocistos (Fautin, 2009). O disparo das cnidas pode ser acionado por meio de estímulos químicos e/ou físicos e, uma vez disparado, ocorre a eversão de um túbulo que pode ou não ser aberto em sua extremidade e, se aberto, ocorre a liberação do conteúdo capsular, composto por uma secreção proteica com funções diversas (Fautin, 2009; Jaimes-Becerra *et al.*, 2017). A secreção de espirocistos, presentes em Anthozoa Hexacorallia, tem uma função adesiva que auxilia na captura de presas, enquanto a de pticocistos, presentes em Anthozoa Ceriantharia, tem a função de permitir a construção de tubos nos quais o animal vive (Mariscal *et al.*, 1976; Fautin, 2009). A última classe de cnidas, os nematocistos, são universais em Cnidaria – todas as ~11 mil espécies de vida livre e as ~3 mil espécies parasitas do grupo têm nematocistos (Morandini *et al.*, 2016; Jaimes-Becerra *et al.*, 2017; Shpirer *et al.*, 2018). Nematocistos possuem uma grande riqueza de formas, com até 14 tipos (Östman, 2000) com morfologias variáveis com relação ao túbulo, ornamentação por espinhos e estiletos, abertura na extremidade, entre outras características, e que atuam na produção, acúmulo e inoculação de secreções tóxicas complexas (Mariscal, 1974; Jaimes-Becerra *et al.*, 2017; Shpirer *et al.*, 2018). Essas organelas são, de fato, as estruturas de inoculação de veneno mais antigas do reino animal, com uma história de diversificação evolutiva de, no mínimo, 600 milhões de anos (Jaimes-Becerra *et al.*, 2017). Em razão dessa diversificação, a morfologia e os venenos dos nematocistos assumiram funções essenciais na predação, na defesa, e mesmo na comunicação em cnidários (Mariscal, 1974; Fautin, 2009). Neste cenário, fica evidente que os nematocistos foram e são de fundamental importância para a compreensão sobre a evolução, a biologia e a ecologia de Cnidaria.

Os nematocistos, e seus compostos tóxicos, compõem um complexo sistema de proteção em cnidários, que se relaciona a uma gama de estruturas especializadas, associadas ou derivadas dos nematocistos, como colônias polimórficas com zooides especializados na defesa e/ou captura de alimentos (tentáculos, gastrozooides, dactilozooides, nematozooides, tentaculozooides, espiralzooides) e estruturas morfológicas singulares portadoras de agrupamentos de nematocistos, como nematóforos, cnidóforos, dactilóforos, etc. (Millard, 1975). Por outro lado, nematocistos não são os únicos atributos (*'traits'*) que apresentam a função de defesa. Há também uma série de estruturas e estratégias de defesa com origem independente dos nematocistos, como formações exoesqueléticas em diversos níveis de desenvolvimento, as quais oferecem proteção física a hidrantes (e.g., coralitos, hidrotecas, pseudoidrotecas, perissarco, exossarco, espinhos) (Mendoza-Becerril, 2016), estruturas reprodutivas (e.g., gonotecas, copínias, filactocarpos), ou mesmo as próprias estruturas que possuem nematocistos (e.g., nematotecas) (Millard, 1975), além de processos caracterizados pela ação de bioativos do metabolismo secundário, que também atuam na defesa (Stachowicz & Lindquist, 2000). Apesar de possuir um sistema de defesa altamente diverso, complexo e essencial em sua evolução, percebe-se que estudos evolutivos comparativos sobre esses componentes, de natureza morfológica ou tóxica, são raros (e.g., Mendoza-Becerril *et al.*, 2016; Damian-Serrano *et al.*, 2021a), e sua associação com a diversificação dos clados de Cnidaria, ou mesmo sua integração com outros sistemas essenciais, são inexistentes.

O sistema reprodutivo é igualmente altamente variado e essencial na evolução de Cnidaria. As espécies de Medusozoa possuem um ciclo de vida denominado como metagenético, em que ocorrem duas formas principais, o pólipó (geralmente bentônico e aderido ao substrato) e a medusa (geralmente planctônica e de vida livre) (Marques & Collins, 2004). Embora variações sejam comuns em diversos grupos de Medusozoa, seu ciclo de vida básico consiste, de uma forma geral, no assentamento de uma larva plânula; seu desenvolvimento em um pólipó inicial que pode reproduzir-se assexuadamente por brotamento, gerando colônias, ou permanecer solitário; e no surgimento de medusas por diferenciação apical (Staurozoa) (Kikinger & Salvini-Plawen, 1995; Miranda *et al.*, 2010), por metamorfose do pólipó (Cubozoa), por brotamento lateral por meio de uma estrutura denominada entocóidio (Hydrozoa), ou por diferenciação e segmentação apical por

meio de um processo denominado estrobilização, que origina os estágios intermediários de éfiras (Scyphozoa) (Marques & Collins, 2004). Independentemente de sua origem, as medusas podem ser desde diminutas até de grandes dimensões, fixas ou livre-natantes, sendo geralmente dioicas e produzindo os gametas envolvidos na reprodução sexuada que, após fecundação, resultará na formação de um zigoto que se desenvolverá em novas larvas plânulas, reiniciando o ciclo (Morandini et al., 2016).

A grande diversidade de ciclos de vida das espécies de Medusozoa (Collins, 2002; Marques & Collins, 2004) é acompanhada de uma diversidade morfológica e estratégica dos atributos reprodutivos. Há variações na quantidade e dimensão de ovos, comportamento de fertilização interna ou externa, retenção / incubação de zigotos, fertilização ocorrendo no bentos ou na coluna d'água, sistema sexual dioico ou monoico, possibilidade de reprodução assexuada (brotamento, entre outras), e diferentes zooides responsáveis pela reprodução sexuada (e.g., gonóforo ou medusa) (Fautin, 2002). A expressão de todos esses atributos, que tem evidentemente uma origem evolutiva, é variável nos diferentes clados de Medusozoa, assim como há homoplasias relacionadas a variáveis ambientais específicas, indicando componentes macroecológicos (Fernandez *et al.*, 2020). Esses atributos, por exemplo, estão diretamente associados à oferta de recursos no ambiente, a variações ambientais ou a características da própria espécie (Schiariti *et al.*, 2014).

A evolução da organização dos diferentes sistemas relacionada às necessidades fisiológicas básicas da história de vida, como as atividades de alimentação, de proteção e de reprodução, compõe um equilíbrio complexo envolvendo vários aspectos básicos da vida de um indivíduo. O investimento energético no incremento de um sistema pode ocorrer com prejuízo de outros, ao menos em um cenário de recursos limitados, havendo uma evolução orquestrada de suas relações intrínsecas que demonstra a sinergia entre os sistemas envolvidos ('*trade offs*') (Stearns, 1992). Assim, duas atividades fisiológicas básicas dos seres vivos, como a defesa e a reprodução, não são, evidentemente, totalmente independentes, por integrarem-se nesse delicado equilíbrio que tem por base o mesmo indivíduo e é resultante de seleção. Identificar e entender os padrões de '*trade offs*' entre os sistemas auxilia na elucidação de forças evolutivas que não agem de forma extrínseca, como as interferências do meio ambiente, mas sim de

maneira intrínseca, e que se refletem nos atributos que observamos em cada espécie.

Nesse contexto, observa-se que estruturas de proteção estão frequentemente associadas às partes reprodutivas em cnidários (Kimura *et al.*, 1972). Em colônias de hidroides leptotecados, por exemplo, elementos gonadais são distintamente recobertos por exoesqueleto na forma de gonotecas que, por sua vez, podem estar agrupadas em estruturas mais complexas e associadas às nematotecas, tais como córbulas, filactocarpos, copínias, marsúpios e bolsas incubadoras (Millard, 1975). Em alguns casos, há um cnidoma particular relacionado às estruturas reprodutivas, como por exemplo em espermatóforos (García-Rodríguez *et al.*, 2018) ou mesmo individualmente em ovócitos (Piraino, 1992).

A despeito dessa associação frequente entre reprodução e defesa em cnidários, não há estudos integrando os aspectos da evolução desses sistemas em um mesmo cenário e incluindo testes de hipóteses de correlação. Como exemplo, é sabido que as cnidas têm apenas uma descarga em sua existência e, por isso, há uma alta demanda energética empregada em sua renovação, que está estimada na substituição diária de até 25% das células produtoras / portadoras de cnidas (Bode & Flick 1976; Fautin, 2009). É evidente que este gasto energético, considerado no todo do metabolismo, coexiste com o gasto dispendido em outras formas de defesa, como a produção de exoesqueleto e de zooides especializados, e que ainda está inter-relacionado a outros aspectos ecofisiológicos, como por exemplo o ciclo reprodutivo da espécie (*e.g.*, Kimura *et al.*, 1972). A coexistência desses sistemas em um mesmo animal está relacionada à sua história evolutiva, ao ambiente que habita, e desdobra-se em especializações, repartições ou sinergias entre esses sistemas. A investigação de padrões de associação (*e.g.*, “*trade off*” ou co-especialização) entre atributos de defesa e atributos reprodutivos, no nível do ciclo de vida das espécies ou no nível da morfologia de um indivíduo, permite a compreensão de caracteres-chave da história evolutiva dos cnidários (McFadden *et al.*, 2001).

O objetivo deste estudo é investigar a existência de correlações evolutivas entre os atributos de reprodução e de defesa em Medusozoa. A identificação de padrões concatenados entre os processos de reprodução e proteção ilumina uma compreensão evolutiva nas dimensões filogenética e ecológica de Medusozoa, assim como de Cnidaria como um todo.

Material e métodos

Dados dos atributos.— os dados referentes aos atributos (*'traits'*) de defesa e reprodução foram levantados da literatura especializada (Uchida & Hanaoka, 1933; Östman, 1979a, 1979b, 1982; Calder, 1988; Migotto, 1996; Schuchert, 1996; Lindner & Migotto, 2002; Schuchert, 2006, 2010; Gravilli *et al.*, 2015; Miranda *et al.*, 2016; entre outros, ver Anexo I, Tabela 1), a partir de dados disponíveis mas ainda não publicados do Laboratório de Evolução Marinha (*i.e.*, cnidoma e dados de reprodução de *Copula sivickisi*, dados moleculares de *Hydrocoryne iemanja*), e de bases de dados de trabalhos ora em execução com colaboradores (estudos não publicados coordenados por J. García-Rodríguez, M. Maronna, A. Marques e A. Morandini). Selecionamos cinco atributos reprodutivos para serem testados como variáveis respostas, a saber, tamanho do ovócito (**OVOC**), tipo de fertilização (**FERT**), sistema sexual (**SSEX**), reprodução assexuada (**ASEX**) e estratégia reprodutiva (**ESTR**). Definimos também três atributos de defesa como variáveis predictoras, a saber, índice de complexidade de cnidoma (**ICC**) (Melchior *et al.*, 2022; ver anexo 1), exoesqueleto (**EXO**) e estrutura especializada para defesa (**EED**) (Tabela 1). Os atributos **EXO** e **EED** são exclusivos da classe Hydrozoa e, portanto, foram testados apenas no contexto deste grupo. Os atributos foram coletados para o máximo de espécies representativas de Medusozoa com dados disponíveis, totalizando um número final de 94 espécies, sendo 63 de Hydrozoa, 8 de Staurozoa, 14 de Scyphozoa e 9 de Cubozoa (Tabela 2).

Tabela 1. Variáveis respostas, na forma de atributos (*'traits'*) reprodutivos, e variáveis predictoras, na forma de atributos de defesa, selecionadas para as análises de correlação, com seus respectivos estados utilizados na codificação.

	Variável	Tipo	Estados		
Resposta	Tamanho do ovócito (OVOC)	contínua	—	—	—
	Tipo de fertilização (FERT)	discreta	interna	externa	—
	Sistema sexual (SSEX)	discreta	gonocorismo	hermafroditismo	—

	Reprodução assexuada (ASEX)	discreta	presente	ausente	—
	Estratégia reprodutiva (ESTR)	discreta	medusa	gonóforo	—
Preditora	Índice de complexidade de cnidoma (ICC)	discreta	baixo	médio	alto
	Exoesqueleto (EXO)	discreta	perissarco	exossarco	ausente
	Estrutura especializada para defesa (EED)	discreta	presente	ausente	—

Codificação dos atributos e seus estados.—

Os atributos foram definidos e utilizados conforme se segue:

- Tamanho do ovócito (**OVOC**) – o diâmetro dos ovócitos das espécies de Medusozoa deste estudo têm uma variação de tamanho entre 18 e 1.480 µm.
- Tipo de fertilização (**FERT**) – a *fertilização externa* ocorre quando há a liberação e fusão dos gametas masculinos e femininos no ambiente (*i.e.*, na coluna d'água), enquanto a *fertilização interna* ocorre quando o gameta feminino funde-se ao masculino estando ainda retido no zooide (gonóforo ou medusa).
- Sistema sexual (**SSEX**) – atributo que descreve se as espécies possuem *gonocorismo* (*i.e.*, zoides com sexos feminino e masculino separados), ou *hermafroditismo* (*i.e.*, ambos os sexos ocorrem no mesmo zooide).
- Reprodução assexuada (**ASEX**) – refere-se à *presença* de reprodução assexuada, em especial brotamento, nos indivíduos, tendo como resultado o desenvolvimento de colônias.
- Estratégia reprodutiva (**ESTR**) – define o tipo de estrutura que produz os gametas e, portanto, realiza a reprodução sexuada, na forma de *gonóforos* (espécies com redução da medusa em seu ciclo de vida) ou *medusas* (que nesse caso inclui também as espécies com medusoides).
- Índice de complexidade dos nematocistos (**ICC**) – variável com três estados que definem o nível de complexidade do cnidoma, a saber, *baixo* ($0,13 < ICC < 0,63$),

médio ($0,64 < ICC < 0,9$) e alto ($0,91 < ICC < 1,07$). Ao todo, as espécies deste estudo apresentaram 14 valores do índice. O nível baixo foi definido pelos quatro valores mais baixos de ICC, o nível médio pelos oito valores intermediários, e o nível alto pelos dois valores mais altos restantes (ver anexo I para mais detalhes).

- Exoesqueleto (**EXO**) – há três estados distintos na codificação de exoesqueleto, que pode ocorrer na forma de um hidrante coberto por perissarco (equivalendo à hidroteca), na forma de um exossarco (proteção externa gelatinosa composta por glicosaminoglicanos 'GAGs', e com incrustação de materiais inorgânicos e/ou orgânicos; ver Mendoza-Becerril *et al.*, 2016), ou aqueles pólipos que têm exoesqueleto ausente (*i.e.*, hidrante nu).

- Estrutura especializada para a defesa (**EED**) – refere-se a estruturas de defesa diversas, além de exoesqueletos e nematocistos, que podem ser encontrados em hidroides, como a presença de espinhos e/ou zooides especializados na defesa da colônia (*i.e.*, dactilozoides, nematóforos e espiralzooides).

Análises filogenéticas comparativas.— as inferências filogenéticas, que serviram de base para as análises comparativas, foram realizadas com uma matriz de marcadores moleculares (COI, 16S, 18S, 28S) disponíveis no GenBank para 94 espécies selecionadas de Medusozoa (Tabela 2). O critério de seleção dessas espécies foi a disponibilidade de informação das variáveis resposta e preditoras. Quatro espécies de Anthozoa (*Aiptasia mutabilis*, *Anemonia viridis*, *Anthopleura elegantissima* e *Stylophora pistillata*) foram usadas para enraizamento da árvore.

O alinhamento das sequências foi realizado por meio do algoritmo L-INS-i no programa MAFFT versão 7.453 (Rozewicki *et al.*, 2019), sendo utilizado para estimar o tamanho dos ramos com IQ-TREE 2.0 (Minh *et al.*, 2020). Estimativas bayesianas do tempo de divergência de Medusozoa foram obtidas usando a topologia da árvore estimada fixada, e por meio do programa MCMCTree do pacote PALM4.8 (Yang, 2007). O alinhamento concatenado foi dividido em cinco subpartes e analisado sobre o modelo GTR+ Γ , e a unidade de tempo estabelecida foi de 100 Ma. Os valores de parâmetro para este modelo foram $\lambda = \mu = 1$, e $p = 0,1$, especificando um kernel uniforme. Um modelo de taxa correlacionada (AR) para especificar as taxas primárias de evolução nos ramos da filogenia foi empregado. Um gama G (1, 16.7) foi usado para a taxa de substituição geral, com uma média de 0,05 substituições por local por 100 Ma. Baseado em estimativas de taxas de

substituição obtidas ajustando um relógio molecular estrito, e usando uma calibração pontual (Cnidaria, 640 Ma) na raiz. Controles fósseis de quatro idades foram usadas. A raiz foi modelada usando uma distribuição uniforme anterior limitada pelos controles fósseis mínimos e máximos. Os cinco nós de calibração restantes foram modelados usando uma distribuição de Cauchy. Os parâmetros da distribuição de Cauchy foram $p = 0,1$, $c = 4$ e $pL = 0,001$. O MCMC foi executado por 5,5 milhões de iterações após um 'burnin' de 250.000 iterações. A cadeia foi amostrada a cada 80 iterações até que 70.000 amostras fossem coletadas. As análises foram executadas duas vezes para verificar a convergência do MCMC. Para visualizar a topologia resultante e os tempos de divergência usamos figtree v1.4.0. (Rambaut, 2014)¹.

O tamanho do ovócito (**OVOC**), única variável resposta contínua, foi analisado por meio de PGLS (*'Phylogenetic Generalised Least Squares'*) (Grafen, 1989; Martin & Hansen, 1997; Pagel, 1997, 1999; Rohlf, 2001), enquanto os demais atributos de reprodução, variáveis categóricas binárias (Tabela 1), foram analisados por PLR (*'Phylogenetic Logistic Regression'*) (Ives & Garland, 2010). Ambas as análises foram realizadas nos pacotes *nmle* e *ape* para PGLS, e *phylolm* para PLR, em linguagem R. Espécies sem dados disponíveis para o atributo foram retiradas da análise, assim como aquelas que foram classificadas como "outliers", isto é, apresentavam dados muito discrepantes da maioria. Os testes de comparação foram feitos par a par (*i.e.*, uma variável preditora em relação a uma variável resposta), e foram considerados significativos somente para valores de $p \leq 0,05$.

Cinco modelos evolutivos foram utilizados nos testes de **OVOC**, Browniano, Martins, Pagel, Grafen e Blomberg, sendo sempre validado o de menor AIC (*'Akaike information criterion'*). Quando necessário, os valores dos tamanhos dos ovócitos foram normalizados por meio de transformação logarítmica comum. O resultado final de p destas comparações foi obtido por meio de Anova (análise de variância).

¹ É importante dizer que o texto deste parágrafo foi adaptado da construção da hipótese filogenética base para as análises de Jimena García-Rodríguez e colaboradores, ainda em preparação, sendo que a árvore filogenética foi adaptada para análises no presente estudo por meio da poda de ramos com espécies não incluídas em nossas análises.

Tabela 2. Marcadores moleculares utilizados na inferência da árvore filogenética das espécies de Medusozoa utilizadas neste estudo. Os nomes das espécies seguem o banco de dados do WoRMS (2022). Os dados foram retirados do GenBank, com os números de acessos indicados. Quatro espécies de Anthozoa foram utilizadas para enraizamento da hipótese filogenética. A última coluna apresenta os valores referentes ao índice de complexidade de cnidoma de cada espécie (ICC). *valores de ICC “outliers” que foram retirados da análise da correlação entre tamanho de ovócito e índice de complexidade do cnidoma. Verde: nível de ICC baixo; amarelo: nível de ICC intermediário; vermelho: nível de ICC alto. Hyd: Hydrozoa; Sta: Staurozoa; Scy: Scyphozoa; Cub: Cubozoa; Statocysta + Macrocolonia correspondem a Leptothecata.

Classe	Subgrupo	Espécies Medusozoa	18S	28S	16S	COI	ICC
Hyd	Aplanulata	<i>Corymorpha nutans</i>	EU876558	EU879931	EU876532	GQ120055	0,88
Hyd	Aplanulata	<i>Ectopleura crocea</i>	EU876559	EU879932	MG811598	MH809676	0,87
Hyd	Aplanulata	<i>Monocoryne bracteata</i>	x	x	LN898143	x	0,90
Hyd	Aplanulata	<i>Protohydra leuckarti</i>	KU721835	x	KU721827	KU721814	0,75
Hyd	Capitata	<i>Coryne epizoica</i>	x	GQ424295	GQ395314	x	0,13
Hyd	Capitata	<i>Coryne fucicola</i>	GQ424326	x	AM084259	x	0,13
Hyd	Capitata	<i>Coryne japonica</i>	x	x	AJ878719	x	0,88
Hyd	Capitata	<i>Eleutheria claparedii</i>	GQ424320	GQ424292	AM088486	x	0,88
Hyd	Capitata	<i>Eleutheria dichotoma</i>	GQ424321	GQ424291	KP776785	x	0,88
Hyd	Capitata	<i>Hydrocoryne iemanja</i>	este estudo	este estudo	GQ389713	este estudo	1,06
Hyd	Capitata	<i>Millepora complanata</i>	x	x	FN687556	KC570498	0,63
Hyd	Capitata	<i>Millepora dichotoma</i>	x	x	MH824798	MH825210	0,63
Hyd	Capitata	<i>Millepora exaesa</i>	x	x	MH825173	MH825585	0,50
Hyd	Capitata	<i>Millepora platyphylla</i>	x	x	MH825207	MH825619	0,63
Hyd	Capitata	<i>Pennaria disticha</i>	KT722421	KT757129	KT266635	este estudo	0,88
Hyd	Capitata	<i>Polyorchis penicillatus</i>	AF358090	x	AY512550	KM347973	0,88
Hyd	Capitata	<i>Sarsia bella</i>	x	x	x	MF000497	1,00
Hyd	Capitata	<i>Sarsia princeps</i>	EU876575	EU879947	EU876549	GQ120061	0,63
Hyd	Capitata	<i>Stauridiosarsia producta</i>	EU448096	EU305530	EU448100	x	0,88
Hyd	Capitata	<i>Zanclaea sessilis</i>	x	x	KX355442	MG811652	0,50
Hyd	“Filifera”	<i>Amphinema dinema</i>	x	x	KP776816	MG136807	0,63
Hyd	“Filifera”	<i>Bouillonactinia hooperii</i>	JQ407395	JQ410726	FJ214537	x	0,63
Hyd	“Filifera”	<i>Cytaeis uchidae</i>	JQ407405	JQ410764	LC439504	x	0,83
Hyd	“Filifera”	<i>Eudendrium album</i>	x	x	KP776818	x	0,13

Hyd	"Filifera"	<i>Eudendrium merulum</i>	x	x	KP776770	x	0,13
Hyd	"Filifera"	<i>Lizzia blondina</i>	EU272625	EU272574	LS974810	KT981901	0,63
Hyd	"Filifera"	<i>Oceania armata</i>	x	x	KP776815	KX712145	0,63
Hyd	"Filifera"	<i>Perarella schneideri</i>	HM357626	HM357628	AM411414	x	0,63
Hyd	"Filifera"	<i>Rathkea octopunctata</i>	EU272634	EU272591	EU305483	KC440079	0,63
Hyd	"Filifera"	<i>Rhizogeton nudus</i>	EU272635	EU272592	KX355436	x	0,63
Hyd	"Filifera"	<i>Stomotoca atra</i>	x	x	MG136734	MG136786	0,13
Hyd	Filifera II	<i>Proboscidactyla flavicirrata</i>	EU305500	EU305527	EU305480	JX121600	0,63
Hyd	Filifera III	<i>Podocoryna carnea</i>	JQ407393	JQ410752	FJ214469	x	0,63
Hyd	Filifera III	<i>Hydractinia echinata</i>	JQ407378	JQ410733	FJ214549	JN109196	0,63
Hyd	Pseudothecata	<i>Bougainvillia principis</i>	x	x	MK139154	x	0,63
Hyd	Pseudothecata	<i>Bougainvillia muscus</i>	KT722388	KT757176	KT266606	MG791811	0,63
Hyd	Pseudothecata	<i>Cordylophora caspia</i>	EU272612	EU272556	EU305472	KC489509	0,63
Hyd	Pseudothecata	<i>Bimeria vestita</i>	KT722386	KT757175	KT266604	MG791809	0,63
Hyd	Pseudothecata	<i>Koellikerina fasciculata</i>	EU272623	EU272571	AM183129	x	0,63
Hyd	Pseudothecata	<i>Turritopsis nutricula</i>	KT722442	KT757169	KT266646	JQ716082	0,88
Hyd	Macrocolonia	<i>Dentitheca bidentata</i>	KT722390	KT757143	KT266608	x	0,13
Hyd	Macrocolonia	<i>Kirchenpaueria halecioides</i>	FJ550530	FJ550385	AY787895	MH282704	0,75
Hyd	Macrocolonia	<i>Macrorhynchia philippina</i>	KT722407	KT757153	KT266625	este estudo	0,13
Hyd	Macrocolonia	<i>Nemalécium lighti</i>	KT722410	KT757146	KT266628	x	0,67
Hyd	Macrocolonia	<i>Sertularella polyzonias</i>	x	x	MG811635	x	0,13
Hyd	Macrocolonia	<i>Sertularia marginata</i>	KT722435	KT757150	KT266642	x	0,13
Hyd	Statocysta	<i>Aequorea victoria</i>	AF358077	AY920799	EU305469	x	0,75
Hyd	Statocysta	<i>Anthohebella parasitica</i>	EU272603	EU272545	AY787918	x	0,13
Hyd	Statocysta	<i>Clytia gregaria</i>	x	x	x	MF000499	0,13
Hyd	Statocysta	<i>Clytia hemisphaerica</i>	KX665395	KX665495	KX665296	KX665199	0,75
Hyd	Statocysta	<i>Clytia linearis</i>	KX665444	KX665519	KX665343	AY789897	0,75
Hyd	Statocysta	<i>Clytia noliformis</i>	KX665454	KX665526	KX665350	KX665247	0,75
Hyd	Statocysta	<i>Earleria corachloaeae</i>	FJ843103	x	x	x	0,75
Hyd	Statocysta	<i>Eutima sapinha</i>	EU305493	EU305515	x	x	0,13

Hyd	Statocysta	<i>Eutonina indicans</i>	KY363971	KT757190	KT266615	GQ120070	0,75
Hyd	Statocysta	<i>Gonothyraea loveni</i>	KX665455	KT757149	KX665257	KX665161	0,13
Hyd	Statocysta	<i>Laomedea flexuosa</i>	KX665448	x	KX665346	JN109190	0,13
Hyd	Statocysta	<i>Staurostoma mertensii</i>	KY363978	x	KY363948	MF000507	0,13
Hyd	Siphonophora e	<i>Muggiaea atlantica</i>	AY937337	x	AY935295	KF977296	0,88
Hyd	Trachylinae	<i>Aglantha digitale</i>	MG979354	MG979324	EU293985	KY040280	0,50
Hyd	Trachylinae	<i>Craspedacusta sowerbii</i>	FJ897543	x	MK600507	MK600509	0,13
Hyd	Trachylinae	<i>Gonionemus vertens</i>	MG979338	MG979303	EU293976	KY451454	0,75
Hyd	Trachylinae	<i>Liriope tetraphylla</i>	AY920756	KT757195	KJ859220	MG791813	0,13
Sta	Stauromedusa e	<i>Calvadosia cruciformis</i>	KU308576	KU308608	KU257514	KU257487	0,75
Sta	Stauromedusa e	<i>Craterolophus convolvulus</i>	AY845344	KU308586	KU257498	KU257473	0,75
Sta	Stauromedusa e	<i>Haliclystus antarcticus</i>	EU247811	KU308588	EU294003	KU257475	0,75
Sta	Stauromedusa e	<i>Haliclystus octoradiatus</i>	KU308561	KU308592	KU257501	KU257476	0,75
Sta	Stauromedusa e	<i>Haliclystus sanjuanensis</i>	KU308562	KU308593	HM022151	KU257477	0,75
Sta	Stauromedusa e	<i>Haliclystus tenuis</i>	KU308564	KU308595	HM022154	KU257479	0,13*
Sta	Stauromedusa e	<i>Lucernaria quadricornis</i>	KU308568	KU308601	KU257506	MG422933	0,75
Sta	Stauromedusa e	<i>Manania uchidai</i>	KU308575	KU308607	KU257513	x	0,75
Scy	Coronatae	<i>Linuche unguiculata</i>	HM194806	HM194859	x	x	0,75
Scy	Coronatae	<i>Periphylla periphylla</i>	HM194789	HM194842	x	JN700984	0,75*
Scy	Rhizostomeae	<i>Cassiopea xamachana</i>	KY610765	KY611003	KY610614	KY610559	0,73
Scy	Rhizostomeae	<i>Catostylus mosaicus</i>	HM194779	HM194832	KY610585	AY737247	0,75
Scy	Rhizostomeae	<i>Rhizostoma octopus</i>	KT962256	x	x	HQ425417	0,75
Scy	Rhizostomeae	<i>Rhizostoma pulmo</i>	HM194795	HM194848	KY610632	HF536560	0,75
Scy	Rhizostomeae	<i>Stomolophus meleagris</i>	KY610857	KY610926	KY610636	KY611190	0,75
Scy	Semaeostomeae	<i>Aurelia aurita</i>	KY610786	KY610884	KY610660	KY564361	0,75
Scy	Semaeostomeae	<i>Chrysaora hyoscella</i>	KY610811	KY610979	MF141696	MF141611	0,13
Scy	Semaeostomeae	<i>Cyanea capillata</i>	HM194820	HM194873	KY610739	AY902911	0,88
Scy	Semaeostomeae	<i>Cyanea lamarckii</i>	JX995325	x	x	JX995356	0,38
Scy	Semaeostomeae	<i>Mawia benovici</i>	x	MF141631	MF141693	MF141603	0,88
Scy	Semaeostomeae	<i>Pelagia noctiluca</i>	KY610844	KY610983	KY610725	KY611285	0,75

Scy	Semaeostomeae	<i>Phacellophora camtschatica</i>	HM194822	HM194875	AB720915	MF742371	0,75
Cub	Carybdeida	<i>Alatina alata</i>	GQ849082	GQ849058	GQ507005	KU707291	0,88
Cub	Carybdeida	<i>Carukia barnesi</i>	AF358107	GQ849059	GQ849097	JN700960	0,75
Cub	Carybdeida	<i>Carybdea branchi</i>	GQ849089	GQ849066	KT288233	x	0,79
Cub	Carybdeida	<i>Carybdea brevipedalia</i>	KY212121	KY212122	KT288255	x	0,75
Cub	Carybdeida	<i>Copula sivickisi</i>	GQ849087	GQ849064	GQ849113	x	0,79
Cub	Carybdeida	<i>Morbakka virulenta</i>	GQ849083	GQ849060	GQ849121	x	0,75
Cub	Carybdeida	<i>Tripedalia cystophora</i>	GQ849088	GQ849065	GQ849124	x	0,75
Cub	Chirodripida	<i>Chironex fleckeri</i>	GQ849074	GQ849051	GQ849102	x	0,75
Cub	Chirodripida	<i>Chiropsalmus quadrumanus</i>	GQ849078	GQ849055	GQ849110	JN700970	0,79
Espécies Anthozoa			18S	28S	16S	COI	
-	-	<i>Aiptasia mutabilis</i>	KP761304	KJ483115	KP761256	x	-
-	-	<i>Anemonia viridis</i>	EU190849	KJ483095	EU190760	x	-
-	-	<i>Anthopleura elegantissima</i>	EU190844	KJ483104	AEU40292	MG421608	-
-	-	<i>Stylophora pistillata</i>	FR819686	x	x	MN413851	-

Resultados

Sete das 18 comparações par a par apresentaram resultado estatisticamente significativo para a coevolução entre um atributo de reprodução (variável resposta) e um atributo de defesa (variável preditora) (Tabela 3). A presença de exoesqueleto constituído de perissarco (**EXO**), atributo apenas presente em Hydrozoa, resultou em correlação positiva com (1) a presença de reprodução assexuada (**ASEX**) e a consequente formação de colônias ($p = 0,03$), (2) o sistema sexual (**SSEX**) gonocorístico ($p = 0,009$) e (3) a reprodução sexuada (**ESTR**) por meio de medusa ou medusoide ($p = 0,04$). As demais correlações significativas, também restritas à Hydrozoa, foram entre a ausência de estruturas especializadas para defesa (**EED**) com (1) a presença de reprodução assexuada (**ASEX**) e a consequente formação de colônias ($p = 0,00002$), (2) a presença de um sistema sexual (**SSEX**) gonocorístico ($p = 0,00007$), e (3) a reprodução sexuada ocorrendo por meio de medusa ou medusoide (**ESTR**) ($p = 0,04$).

Tabela 3. Comparações par a par entre atributos (*'traits'*) de reprodução e atributos de defesa, com indicação do valor de p para cada uma das análises. O número entre parênteses indica a quantidade de espécies testadas em casa análise.

Variáveis	ICC			EXO			EED	
	baixo	médio	alto	presente	exos	ausente	presente	ausente
OVOC*	0,05 (41)	0,05 (49)	0,05 (2)	0,24 (18)	0,24 (7)	0,24 (34)	0,5 (16)	0,5 (44)
FERT	0,99 (25)	0,99 (36)	0,99 (1)	0,07 (11)	0,4 (2)	0,15 (19)	0,5 (11)	0,5 (21)
SSEX	0,92 (42)	0,94 (49)	0,91 (2)	0,009 (17)	0,6 (7)	0,7 (34)	0,12 (16)	0,00007 (44)
ASEX	—	—	—	0,03 (17)	0,9 (7)	0,8 (34)	0,3 (16)	0,00002 (43)
ESTR	0,8 (42)	0,8 (50)	0,4 (2)	0,04 (18)	0,9 (7)	0,4 (34)	0,4 (16)	0,04 (44)

Nota – os valores marcados em azul tem $p \leq 0,05$. *O método PGLS usado para a esta variável gera apenas um valor final de p, através de uma Anova. Variáveis: tamanho do ovócito (**OVOC**), tipo de fertilização (**FERT**), sistema sexual (**SSEX**), reprodução assexuada (**ASEX**), estratégia reprodutiva (**ESTR**); índice de complexidade de cnidoma (**ICC**), exoesqueleto (**EXO**), estrutura especializadas para defesa (**EED**). Não foi possível obter um resultado para a correlação entre **ASEX** e **ICC**, pois foram encontradas limitações nos parâmetros dos dados destas variáveis durante os testes.

A última comparação par a par com correlação estatisticamente significativa, dessa vez referente ao universo de Medusozoa como um todo, foi a correlação do índice de complexidade do cnidoma (**ICC**) com o tamanho do ovócito (**OVOC**) ($p = 0,052$). Nesse caso, cnidomas mais complexos (*i.e.*, mais tipos de nematocistos e morfologicamente mais díspares) associam-se à produção de ovócitos menores (média = 85 μm); cnidomas mais simples (*i.e.*, menos tipos de nematocistos e morfologicamente mais semelhantes) relacionam-se a ovócitos maiores (média = 188 μm); e tamanhos intermediários de ovócitos (média = 152 μm) relacionam-se a cnidomas de complexidade também intermediária (Figura 1).

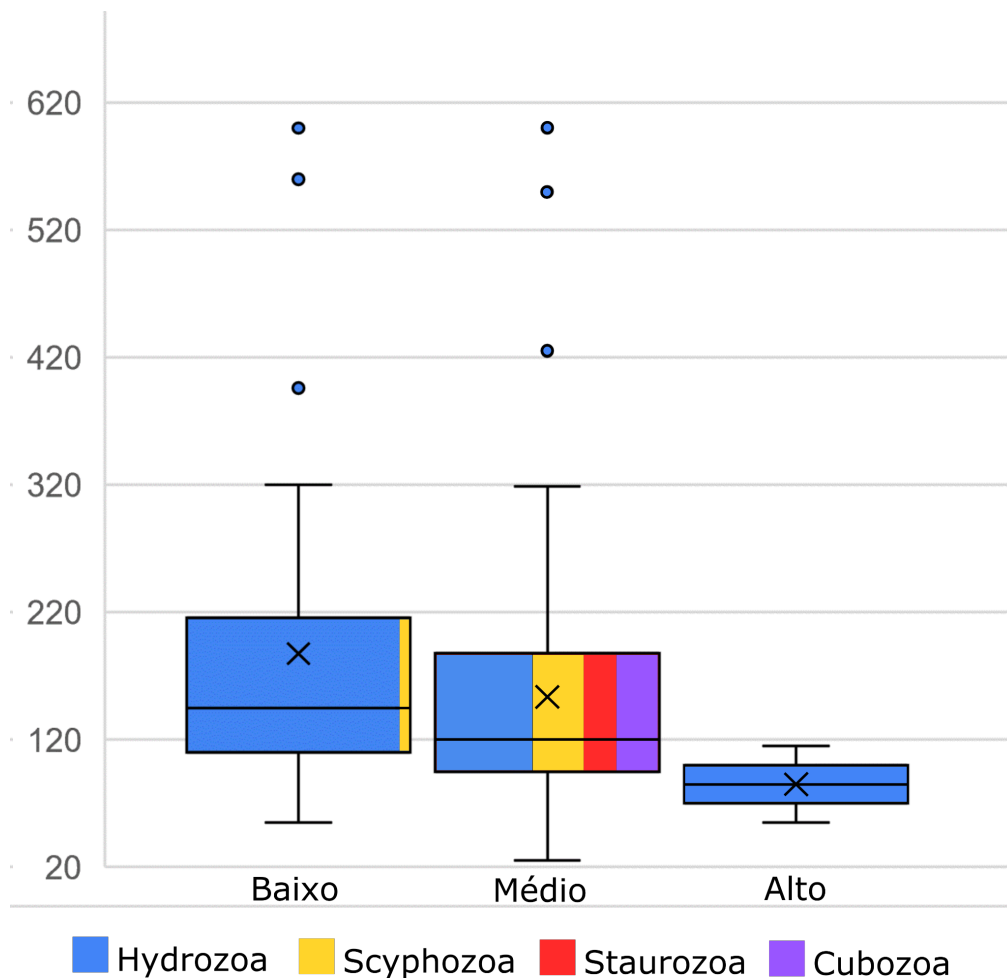


Figura 1. Relação entre os diferentes tamanhos de ovócitos (**OVOC**, em μm) e os três níveis designados para o índice de complexidade do cnidoma (**ICC**; baixo, médio, alto) no contexto das espécies analisadas para Medusozoa. O símbolo X representa os valores da média de tamanho dos ovócitos. As cores designam a porcentagem de cada uma das classes de Medusozoa (Hydrozoa, Scyphozoa, Staurozoa e Cubozoa) na largura do boxplot de cada **icc**.

Uma visão descritiva e complementar, mas que não se mostrou significativa nas análises comparativas, mostra as relações entre o **ICC** e as diferentes estratégias reprodutivas em Medusozoa e em seus subgrupos, Hydrozoa, Scyphozoa, Cubozoa e Staurozoa (Tabela 4). As poucas espécies que possuem ICC alto, concentradas em Hydrozoa, mostram essa relação com um estágio de medusa, embora a maior parte das espécies com medusa possuam ICC baixo ou médio em todos os táxons (inclusive Hydrozoa). O ICC baixo é o mais frequente em Hydrozoa (seja para medusa, medusoide ou gonóforo fixo), enquanto os ICCs médios são os mais frequentes nas medusas de Scyphozoa e Cubozoa, bem como nas estauromedusas de Staurozoa.

Tabela 4. Porcentagem das estratégias de reprodução sexuada (medusa, medusoide, gonóforo fixo) em relação aos Índices de Complexidade do Cnidoma (ICC; alto, médio e baixo) para as espécies de Medusozoa e seus subgrupos Hydrozoa, Scyphozoa, Cubozoa e Staurozoa, incluídas neste estudo. Os números entre colchetes representam o número absoluto de espécies.

Estratégia reprodutiva	ICC baixo	ICC médio	ICC alto
Medusozoa	45% [42]	53% [50]	2% [2]
medusa	36% [26]	61% [44]	3% [2]
medusoide	71% [5]	29% [2]	0% [0]
gonóforo fixo	73% [11]	27% [4]	0% [0]
Hydrozoa	62% [39]	35% [22]	3% [2]
medusa	56% [23]	39% [16]	5% [2]
medusoide	71% [5]	29% [2]	0% [0]
gonóforo fixo	73% [11]	27% [4]	0% [0]
Scyphozoa (medusa)	15% [2]	85% [11]	0% [0]
Cubozoa (medusa)	0% [0]	100% [9]	0% [0]
Staurozoa (estauromedusa)	0% [0]	100% [8]	0% [0]

Discussão

Os resultados mostram uma correlação estatisticamente significativa entre a presença de estruturas exoesqueléticas quitinosas (**EXO**) que recobrem e protegem o hidrante/gastrozooide (*i.e.*, hidroteca; Mendoza-Becerril *et al.*, 2016) com três variáveis resposta, *viz.*, (1) as formas coloniais que são derivadas de reprodução assexuada (**ASEX**), (2) a reprodução sexuada por meio de medusa e medusoide (**ESTR**) e (3) um sistema sexual gonocorístico (**SSEX**).

Medusozoa possui uma grande diversidade de ciclos de vida com morfologias e mecanismos de reprodução que variam mesmo ao se comparar espécies filogeneticamente próximas (Collins, 2002; Collins *et al.*, 2006). Dentre esses atributos reprodutivos, a ocorrência de reprodução assexuada é praticamente universal no filo, expressando-se em diferentes formas, como na regeneração de tecidos (Hoeksema, 1989), na origem das medusas em Scyphozoa e Hydrozoa (Fautin, 2002) ou, como relevante para este estudo, na formação das colônias que ocorrem em Anthozoa e em Hydrozoa (à exceção de Trachylinae; Cartwright & Nawrocki, 2010). Neste aspecto, 55 das 94 espécies de Hydrozoa incluídas em

nossa análise apresentam colonialidade. Há diferentes padrões de colônias bênticas em hidrozoários, como as estolonais (com preponderância do desenvolvimento horizontal e pólipos crescendo diretamente de uma hidrorriza comum) e as colônias eretas (com preponderância de desenvolvimento vertical e com pólipos originando-se a partir de hidrocaule com padrões de ramificação regulares ou irregulares) (Millard, 1975). Há, ainda, colônias pelágicas como as encontradas em Siphonophorae e Porpitidae (Cartwright & Nawrocki, 2010).

Por outro lado, a presença de uma hidroteca e sua contraparte reprodutiva, a gonoteca (*i.e.*, o exoesqueleto que recobre o gonozooide), é uma sinapomorfia de Leptothecata (Marques & Collins, 2004; Van Iten *et al.*, 2006). Leptotecados compõem o táxon com o maior número de espécies em Medusozoa (2.149, WoRMS, 2021) que, conjuntamente, possuem distribuição cosmopolita. Quase todas as espécies de leptotecados são coloniais e polimórficas, *i.e.*, com pólipos que são especializados em diferentes funções dentro da colônia (*e.g.*, para alimentação, gastrozooide; reprodução, gonozooide; defesa, dactilozooide e suas variações (Cartwright & Nawrocki, 2010).

De fato, das 18 espécies de Leptothecata deste estudo, todas possuem hidrotecas e gonotecas de diferentes morfologias, 16 são coloniais e, destas, 13 têm crescimento ereto (exceções são *Clytia gregaria*, *Clytia noliformis* e *Clytia hemisphaerica*). Assim, a correlação positiva entre a reprodução assexuada (**ASEX**) e o hidrante coberto por exoesqueleto (**EXO**) pode ser reflexo direto de uma predominância de leptotecados dentre os Hydroidolina (2.149 leptotecados em 3.665 espécies de Hydroidolina; WoRMS, 2021) no universo de análise, e de sua morfologia igualmente dominante de colônias eretas, hidrotecas/gonotecas (Cartwright & Nawrocki, 2010), nematotecas (neste estudo presente em *Dentitheca bidentata*, *Kirchenpaueria halecioides*, *Macrorhynchia philippina*) (Millard, 1975), ou mesmo em uma eventual relação entre polimorfismo e exoesqueleto.

A reprodução sexuada e suas estratégias (**ESTR**) é outro atributo com grande diversidade em Medusozoa. Sua condição básica e ancestral ocorre pela formação de medusa, que é comum a todas as classes, embora essas medusas sejam formadas de maneiras diferentes (Marques & Collins, 2004). Várias espécies em Hydrozoa têm a medusa reduzida em diversos graus, desde uma redução atenuada para um medusoide que é liberado na coluna d'água, ou mais acentuada

para um gonóforo fixo (*i.e.*, não liberado), em que o pólipó “assume” o papel da reprodução sexuada (Collins, 2002).

É interessante notar que em leptotecados o padrão de estrutura reprodutiva tende a seguir o hábito da colônia, nos quais colônias estolonais estão associadas à reprodução por meio de medusas (características basais em leptotecados, e comuns ao clado Statocysta), enquanto colônias eretas e ricamente ramificadas associam-se à reprodução por gonóforos fixos (características derivadas que caracterizam o clado Macrocolonia) (Leclère *et al.*, 2009; Cartwright & Nawrocki, 2010; Maronna *et al.*, 2016). O universo amostral da análise de nosso estudo tem 72% das espécies de Leptothecata com colônias eretas, embora apenas 17% delas com gonóforo fixo, mostrando assim um contraste de predominância de espécies que, apesar de possuírem colônias de hábito ereto, possuem reprodução por meio de medusas ou medusoides.

Na codificação do caráter estratégia de reprodução sexuada (**ESTR**), devido às limitações do método de análise do tipo PLR, os estados medusa e medusoide foram unidos em um só. Uma vez que o medusoide é um estágio intermediário entre medusa e gonóforo, ele pode ser considerado tão próximo de um estado quanto do outro (Leclère *et al.*, 2009; Cartwright & Nawrocki, 2010). De fato, das 18 espécies de Leptothecata utilizadas em nosso estudo, seis possuem medusoides como estratégia reprodutiva e, portanto, estas particularidades podem ter influenciado no resultado estatisticamente significativo entre reprodução por meio de medusa ou medusoide e presença de um exoesqueleto. Um teste de hipótese mais significativo deveria contar com todos os estados do caráter (*i.e.*, medusa, medusoide e gonóforo fixo) codificados de forma separada para cada espécie.

Por outro lado, a relação significativa entre o exoesqueleto e a presença de medusas / medusoides pode ser um produto colateral da existência do exoesqueleto em si, que define o rico táxon Leptothecata, ampliada pela replicação natural desse exoesqueleto nos módulos reprodutivos por meio de reprodução assexuada e formação de colônias. A presença de um perissarco quitinoso recobrimo o gonozooide (*i.e.*, gonoteca) permite a proteção da estrutura de reprodução sexuada, seja em seu desenvolvimento antes da liberação para o ambiente pelágico, no caso de medusas e medusoides, ou ao longo de toda sua existência até a liberação de gametas, no caso dos gonóforos fixos. Ou seja, o surgimento de um exoesqueleto associado à parte reprodutiva de hidrozoários, que particularmente ocorreu no grupo

mais rico em espécies (leptotecados), parece ter sido um elemento chave para impulsionar a diversificação reprodutiva no grupo, assim como o foi para diversificar o restante da colônia (*i.e.*, gastrozooides), levando à diversidade total que observamos em Leptothecata, com suas colônias complexas e sua variedade de estruturas reprodutivas.

Os sistemas sexuais (**SSEX**) em Medusozoa podem ser gonocóricos ou hermafroditas. Esses sistemas expressam-se nos estágios de medusas, pólipos solitários ou colônias, a depender da forma envolvida na reprodução sexuada (Siebert & Juliano, 2017). Os mecanismos relacionados à definição e preservação do sistema sexual em cnidários são pouco compreendidos (Campbell, 1974; Siebert & Juliano, 2017). Sabe-se que estão sob a influência de diferentes controles (Campbell, 1974) e que há plasticidade fenotípica, com a expressão de diferentes sistemas sexuais em relação a, por exemplo, fatores ambientais (Carré & Carré, 2000). As análises resultaram em uma correlação estatisticamente significativa entre o exoesqueleto (**EXO**) e a condição gonocórica. Porém, uma compreensão sobre a relação entre o gonocorismo e o exoesqueleto dos zooides não parece expressar uma interpretação direta, ou está dificultada pela escassez de conhecimento em relação ao sistema sexual em Medusozoa. Não pode ser descartado que a relação seja espúria e reflita duas condições que são as mais comuns e coincidentes na análise.

A análise sob uma perspectiva individual das correlações estatisticamente significativas par a par, *i.e.*, entre hidroteca/gonoteca (**EXO**) *versus* as variáveis colônias (**ASEX**), medusa e medusoide (**ESTR**), e gonocorismo (**SSEX**), não iluminam as possibilidades de uma perspectiva concertada entre as quatro condições, bastante frequente nos cenários evolutivos. Sob essa perspectiva, é importante ressaltar que o exoesqueleto recobrimo os zooides, como o perissarco da hidroteca que é sinapomorfia de Leptothecata (Marques & Collins, 2004), foi fundamental na evolução do grupo, inclusive também para outros cnidários (Morales-Guerrero, 2021) e evidentemente coexistiu (como mínimo) ou influenciou (como máximo) na evolução de outros atributos. No caso a relevância universal da proteção outorgada pelo exoesqueleto, por sua vez, guarda uma relação direta com os atributos da reprodução assexuada (que causa a réplica do exoesqueleto nos módulos) e sexuada (cuja proteção pelo exoesqueleto é uma consequência). Assim, embora sejam eventualmente plesiomórficos em

Leptothecata, os atributos do gonocorismo, a reprodução sexuada por meio de medusa e medusoide, e a formação de colônias teriam sido potencializados, de maneira concertada, pela inovação evolutiva do exoesqueleto, que também poderia modular outras características marcantes (e não testadas neste estudo) como o polimorfismo e padrões de crescimento das colônias. Essa potencialização teria ocorrido já na base de Leptothecata e se manteria por inércia filogenética, mesmo que tenha havido a posterior transformação dos atributos em hermafroditismo, gonóforos fixos e indivíduos solitários, respectivamente.

De fato, outro exemplo de evolução concertada e embasada por correlações estatisticamente significativas ocorreu nos casos de espécies em que não há uma estrutura especializada para defesa (**EED**) com o mesmo conjunto de variáveis resposta acima, ou seja, a presença de reprodução assexuada (**ASEX**), reprodução por meio de medusa/medusoide (**ESTR**) e gonocorismo (**SSEX**). Nesse caso, indiretamente, as variáveis resposta poderiam estar novamente correlacionadas ao exoesqueleto, uma vez que a presença do mesmo significaria uma defesa efetiva que substituiria a expressão de outras estruturas especializadas de defesa e, de certa forma, corroboraria a relevância do exoesqueleto na diversificação de hidrozoários.

A associação comumente encontrada entre polimorfismo, expresso na forma de zooides especializados para defesa, e sua presença em Leptothecata, poderia ser explicada então como resultado de outras variáveis principalmente ambientais como, por exemplo, habitar locais de alta competição (Leclère *et al.*, 2009; Maronna *et al.*, 2016). Nesse caso, o desenvolvimento de um exoesqueleto se mostrou novamente decisivo na evolução de Leptothecata, conferindo riqueza e diversidade ao grupo por modular não somente características referentes à reprodução (sexuada e assexuada), mas também a outros atributos de defesa.

O atributo de defesa mais significativo em cnidários é, evidentemente, o conjunto dos seus nematocistos, ou seja, o cnidoma. Porém, a despeito de sua condição fundamental para a biologia de Cnidaria, não há estudos mensurando comparativamente a eficiência dos diferentes cnidomas. Isso ocorre parcialmente pela ausência de uma ferramenta de comparação que cumpra este objetivo. Nesse sentido, o estabelecimento de um Índice de Complexidade do Cnidoma (**ICC**) é uma abordagem desenhada para estimar a diversidade morfológica do cnidoma de uma espécie em relação a um universo de cnidomas, considerando-se tanto a riqueza

dos tipos de nematocistos, como também a riqueza das morfologias incluídas nesses tipos (Melchior *et al.*, 2022; anexo 1). A complexidade do cnidoma pode servir como “*proxy*” para inferir outras propriedades biológicas em cnidários, como por exemplo habitar comunidades mais ricas, possuir interações bióticas mais diversas, ter maior demanda energética para a manutenção do cnidoma, etc.

Devido ao seu papel biológico essencial, protagonizando a evolução dos cnidários, não é de se supor que a variabilidade do cnidoma responda a apenas uma variável. Tampouco é razoável se supor que a complexidade do cnidoma esteja reduzida apenas a sua morfologia. Com isso em vista, embora os nematocistos sejam uma das formas de defesa em cnidários (Mariscal, 1974), fica evidente que a complexidade morfológica de um cnidoma não necessariamente reflete a toxicidade desses animais, porque essa é expressa pelas toxinas dos nematocistos que, por sua vez, respondem a componentes ambientais particulares, como as presas e predadores de sua comunidade, ou o habitat ocupado (*e.g.*, Kitahara *et al.*, 2020). O conhecimento sobre os componentes ambientais, fisiológicos e/ou ecológicos, que modulam a diversidade morfológica dos nematocistos, é limitado, e até mesmo relações de homologia entre os diferentes tipos são incertas (Fautin, 2009). Porém, há alguns elementos que contribuem para uma compreensão parcial sobre a composição do cnidoma, como as morfologias de nematocistos que respondem à dieta (presas com partes moles vs. aquelas protegidas por exoesqueleto; Purcell & Mills, 1988; Damian-Serrano, 2021b); ou refletindo diferentes funções, como por exemplo infligir maior ou menor sensação de dor (Kitatani *et al.*, 2015).

O conhecimento atual sobre a relação do cnidoma e a reprodução em cnidários tem base descritiva, como por exemplo a presença e papel de nematocistos na reprodução em *Copula sivickisi* (Lewis & Long, 2005; Garm *et al.*, 2015; García-Rodríguez *et al.*, 2018). Inferências evolutivas e estatísticas dessa relação são inéditas. Nossa análise revelou que o tamanho do ovócito (**OVOC**) está significativamente correlacionado à complexidade morfológica do cnidoma, com ovócitos maiores relacionados a ICCs categorizados como “baixos” (ocorrendo em 41 espécies do estudo, das quais 95% são Hydrozoa), enquanto ovócitos médios e menores relacionam-se com espécies com ICC categorizados como “médios” e “altos” (presentes em todas as classes de Medusozoa). Das 52 espécies que possuem ICCs médios e altos, apenas 4 (3 Aplanulata e 1 Siphonophorae) possuem reprodução por meio de gonóforos fixos. Por outro lado, 73% das espécies que

apresentam reprodução por meio de gonóforo fixo possuem ICC baixo. Isso contrasta com o fato do tamanho dos ovócitos em Medusozoa guardar relação com a estrutura reprodutiva da espécie – ovócitos menores estão relacionados à reprodução por meio de medusa/medusoide (Scyphozoa, Cubozoa, alguns Hydrozoa e, de maneira modificada, em estauromedusas), enquanto ovócitos maiores ocorrem em espécies que se reproduzem por meio de gonóforos fixos (Hydrozoa) (J. García-Rodríguez, com. pess.). O tamanho dos ovócitos também é influenciado pelo número de ovócitos produzidos, havendo um “*trade off*” entre a quantidade e tamanho de ovócitos em Medusozoa como um todo (J. García-Rodríguez, com. pess.). Assumindo-se a expectativa de que cnidomas mais complexos tenham maior demanda energética em sua manutenção, pode-se levantar a hipótese que haveria um “*trade off*” entre a energia investida em defesa/predação e outras funções, como a reprodução – ou seja, o uso de recursos em um cnidoma mais complexo (*i.e.*, mais custoso) pode ser acompanhado por menor investimento no tamanho dos ovócitos produzidos (nesse caso, desconsiderando-se a variável “número de ovócitos produzidos”). Essa visão da evolução em Medusozoa, incorporando as demandas de cada módulo, complementa interpretações de padrões que são baseados apenas em hipóteses filogenéticas.

Considerações finais

As análises de nosso estudo apontaram que o surgimento de uma estrutura externa protetiva recobrando hidrozóários (*i.e.*, hidrotecas e gonotecas), sinapomorfia de Leptothecata, foi fundamental para a evolução e diversificação do grupo (*cf.*, Leclère *et al.*, 2009; Cartwright & Nawrocki, 2010; Maronna *et al.*, 2016; Mendoza-Becerril *et al.*, 2016, 2018). Documentamos também a correlação entre a evolução de exoesqueletos e atributos reprodutivos (*viz.*, reprodução assexuada, estratégia reprodutiva e sistema sexual) e, possivelmente, com outros atributos de defesa (*i.e.*, estruturas especializadas para defesa).

Outra correlação encontrada nas análises foi o aparente “*trade off*”, em Medusozoa, entre a produção de cnidomas com diferentes níveis de complexidade e o tamanho de ovócitos. Espécies com maior riqueza de tipos de nematocistos, e com estes mais diferentes entre si (*i.e.*, Índice de Complexidade de Cnidoma 'ICC' equivalente a médio ou alto), produzem ovócitos menores, enquanto espécies com

menor número de tipos de nematocistos e com estes mais semelhantes entre si (*i.e.*, ICC baixo) produzem ovócitos maiores.

A diversidade de Medusozoa está expressa na forma de atributos da morfologia, dos ciclos de vida e comportamentos, da toxicologia, etc. Inferir como esses atributos reagem a componentes extrínsecos (*i.e.*, ambiente) e a intrínsecos (*i.e.*, “*trade offs*” entre os sistemas) ajuda a compreender parte da história evolutiva do grupo. Os testes quantitativos deste estudo, inéditos em abordagens para o grupo, representam novas possibilidades de investigação para Cnidaria. Igualmente, o Índice de Complexidade do Cnidoma (ICC) (Anexo I) compõe uma ferramenta inédita que complementa a área de investigação sobre cnidomas, com derivações nos campos da toxicologia e da ecologia, abrindo uma oportunidade para desvelar novos padrões evolutivos para o filo.

Resumo

Medusozoa é um subfilo de Cnidaria, com um ciclo de vida que inclui a fase de pólipo (geralmente sésil e bentônica) e a de medusa (geralmente livre natante). As quatro classes de Medusozoa (Cubozoa, Hydrozoa, Scyphozoa, Staurozoa) apresentam uma grande variedade de atributos reprodutivos (e.g., tamanho do ovócito, tipo de fertilização, sistema sexual, reprodução assexuada, estratégia reprodutiva) e de atributos de defesa (e.g., complexidade do cnidoma, exoesqueleto, estruturas especializadas para defesa) que, frequentemente, estão funcionalmente associados. Nesse cenário é esperada a ocorrência de “*trade offs*” entre os sistemas de defesa e reprodução, mas inexistem estudos desta correlação em um contexto evolutivo para Cnidaria. O objetivo deste estudo foi investigar as relações entre estes sistemas em uma abordagem quantificável, colaborando assim para compreender aspectos ainda obscuros da evolução do grupo. As análises foram realizadas para 94 espécies de Medusozoa, baseada em cinco atributos de reprodução e três atributos de defesa, e com inferências baseadas em 30 correlações. Os resultados das análises mostraram sete correlações estatisticamente significativas entre atributos de defesa e reprodução, sendo seis destas referentes a características pertencentes a espécies da ordem Leptothecata (Hydrozoa), e uma referente ao subfilo Medusozoa como um todo. Os dados demonstram que o surgimento de um perissarco quitinoso recoberto hidrantes/gonozooides foi fundamental na diversificação de Leptothecata, afetando diretamente a evolução de atributos (*traits*) relacionados às reproduções assexuada (como na formação de colônias) e sexuada (nas estruturas relacionadas a esta e na determinação do sistema sexual destes animais), e mesmo em relação a outros atributos de defesa. A existência de cnidomas com diferentes níveis de complexidade (no estudo definidos pelos seus ICCs, *i.e.*, Índice de Complexidade do Cnidoma) também influencia no tamanho dos ovócitos em Medusozoa, representando um provável “*trade off*” em que a alocação energética na produção de tipos variados de nematocistos, e morfologicamente mais díspares, se relaciona à produção de ovócitos menores, e vice versa.

Abstract

Medusozoa is a subphylum of Cnidaria with a life cycle that includes the polyp (usually sessile and benthic) and medusa (usually free swimming) stages. The four classes of Medusozoa (Cubozoa, Hydrozoa, Scyphozoa, Staurozoa) exhibit a wide variety of reproductive traits (e.g., ovocyte size, fertilization type, sexual system, asexual reproduction, reproductive strategy) and defense traits (e.g., cnidome complexity, exoskeleton, specialized defense structures) that are often functionally associated. In this scenario, trade offs between defense and reproduction systems are expected, but there are no studies of this correlation in an evolutionary context for Cnidaria. The objective of this study was to investigate the relationships between these systems in a quantifiable approach, thus helping to understand aspects that are still obscure in the evolution of the group. We performed analyses for 94 species of Medusozoa based on five reproductive traits and three defense traits, and with inferences based on 30 correlations. The results of the analyses showed seven statistically significant correlations between defense and reproduction traits, six of which refer to characteristics belonging to species of the order Leptothecata (Hydrozoa), and one to the subphylum Medusozoa. The data demonstrates that the emergence of a chitinous perisarc covering hydrants/gonozooids was fundamental in the diversification of Leptothecata, directly affecting the evolution of traits related to asexual reproduction (as in colony formation) and sexual reproduction (in structures related to this and in the determination of the sexual system of these animals), and even in relation to other defense traits. The existence of cnidomes with different levels of complexity (in the study defined by their ICCs, *i.e.*, Cnidoma Complexity Index) also influences the size of oocytes in Medusozoa, representing a probable trade off in which energy allocation in the production of different types of nematocysts, and morphologically more different, is related to the production of smaller oocytes, and vice versa.

Referências Bibliográficas

- Baxter, E.J.; Sturt, M.M.; Ruane, N.M.; Doyle, T.K.; McAllen, R.; Harman, L & Rodger, H.D. 2011. **Gill damage to Atlantic salmon (*Salmo salar*) caused by the common jellyfish (*Aurelia aurita*) under experimental challenge**. PLoS One 6(4):e18529.
- Bode, H.R & Flick, K.M. 1976. **Distribution and dynamics of nematocyte populations in *Hydra attenuata***. Journal of Cell Science 21: 15-34.
- Bridge, D.; Cunningham, C.W.; Schierwater, B.; DeSalle, R & Buss, L.W. 1992. **Class-Level Relationships in the Phylum Cnidaria: Evidence from Mitochondrial Genome Structure**. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 89: 8750-8753.
- Burnett, J.W. 2001. **Medical aspects of jellyfish envenomation: pathogenesis, case reporting and therapy**. Hydrobiologia 451: 1–9.
- Burke, W.A. 2002. **Cnidarians and human skin**. Dermatologic therapy 15: 18-25.
- Calder, D.R. 1988. **Shallow-water hydroids of Bermuda: the Athecatae**. Royal Ontario Museum, Life Science Contributions 148: 1–107.
- Campbell, R.D. 1974. **Cnidaria**. Reproduction of Marine Invertebrates 1: 133–199.
- Carré, D & Carré, C. 2000. **Origin of germ cells, sex determination, and sex inversion in medusae of the genus *Clytia* (Hydrozoa, leptomedusae): The influence of temperature**. J. Exp. Zool. 287:233-242.
- Cartwright, P & Nawrocki, A.M. 2010. **Character evolution in Hydrozoa (phylum Cnidaria)**. Integrative and Comparative Biology 50(2): 456-472.
- Collins, A.G. 2002. **Phylogeny of Medusozoa and the evolution of cnidarian life cycles**. J. Evol. Biol. 15: 418–432.
- Collins, A.G.; Schuchert, P.; Marques, A.C.; Jankowski, T.; Medina, M & Schierwater, B. 2006. **Medusozoan phylogeny and character evolution clarified by new large and small subunit rDNA data and an assessment of the utility of phylogenetic mixture models**. Systematic Biology 55: 97–115.
- Damina-Serrano, A.; Haddock, S.H.D & Dunn, C.W. 2021a. **The Evolutionary History of Siphonophore Tentilla: Novelties, Convergence, and Integration**. Integrative Organismal Biology 3(1), obab019.
- Damina-Serrano, A.; Haddock, S.H.D & Dunn, C.W. 2021b. **The evolution of siphonophore tentilla for specialized prey capture in the open ocean**. Proceedings of the National Academy of Sciences, 118(8) e2005063118.
- Fautin, D.G. 2002. **Reproduction of Cnidaria**. Can. J. Zool. 80: 1735–1754.
- Fautin, D.G. 2009. **Structural diversity, systematics, and evolution of cnidae**. Toxicon 54(8): 1054-1064.
- Fernandez, M.O.; Collins, A.G.; Gittenberger, A.; Roy, K & Marques, A.C. 2020. **Traits and depth: What do hydroids tell us about morphology and life-history strategies in the deep sea?** Global Ecology and Biogeography 29: 908–924.

- Foxx, J & Siddall, M.E. 2015. **The road to Cnidaria: history of phylogeny of the Myxozoa**. *J Parasitol* 101: 269–274.
- García-Rodríguez, J.; Ames, C.L.; Marian, J.E.A.R & Marques, A.C. 2018. **Gonadal histology of box jellyfish (Cnidaria: Cubozoa) reveals variation between internal fertilizing species *Alatina alata* (Alatinidae) and *Copula sivickisi* (Tripedaliidae)**. *Journal of Morphology* 279: 1–16.
- Garm, A.; Lebouvier, M & Tolunay, D. 2015. **Mating in the box jellyfish *Copula sivickisi*– Novel function of cnidocytes**. *Journal of Morphology* 276(9): 1055–1064.
- Grafen, A. 1989. **The phylogenetic regression**. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 326:119–157.
- Gravili, C.; De Vito, D.; Di Camillo, C.; Martell, L.; Piraino, S & Boero, F. 2015. **The non-Siphonophoran Hydrozoa (Cnidaria) of Salento, Italy with notes on their life-cycles: an illustrated guide**. *Zootaxa* 3908 (1): 001-187.
- Hoepner, C.M.; Abbott, C.A & Silva, K.B. da. 2019. **The Ecological Importance of Toxicity: Sea Anemones Maintain Toxic Defence When Bleached**. *Toxins* 11(5): 266.
- Hoeksema, B.W. 1989. **Taxonomy, phylogeny and biogeography of mushroom corals (Scleractinia: Fungiidae)**. *Zool. Verh. Leiden* 254: 1–295.
- Ives, A.R.; Garland, T. 2010. **Phylogenetic logistic regression for binary dependent variables**. *Syst Biol* 59(1): 9–26.
- Jaimes-Becerra, A. et al. 2017. **Comparative proteomics reveals recruitment patterns of some protein families in the venoms of Cnidaria**. *Toxicon* 137: 19-26.
- Kayal, E.; Bentlage, B.; Pankey, M.S.; Ohdera, A.H.; Medina, M.; Plachtezki, D.C.; Collins, A.G & Ryan, J.F. 2018. **Phylogenomics provides a robust topology of the major cnidarian lineages and insights on the origins of key organismal traits**. *BMC Evolutionary Biology* 18: 68.
- Kikinger, R & Salvini-Plawen, L. 1995. **Developmente from polyp to staurozomedusa in *Stylocoronella* (Cnidaria: Scyphozoa)**. *J. mar. bio. Ass. U.K.* 75: 899-912.
- Killi, N & Mariottini, G.L. 2018. **Cnidarian Jellyfish: Ecological aspects, nematocyst isolation, and treatment methods of sting**. In *Marine Organisms as Model Systems in Biology and Medicine*; Kubiak, J.Z & Kloc, M., Eds.; Springer International Publishing: Cham, Germany, pp. 477–513.
- Kitahara, M.V. et al. 2020. **Reciprocal transplantation of the heterotrophic coral *Tubastraea coccinea* (Scleractinia: Dendrophylliidae) between distinct habitats did not alter its venom toxin composition**. *Ecology and Evolution* 10: 1794-1803.
- Kitatani, R.; Yamada, M.; Kamio, M & Nagai, H. 2015. **Length is associated with pain: Jellyfish with painful sting have longer nematocyst tubules than harmless jellyfish**. *PLoS One* 10: e0135015.
- Kimura, S.; Hashimoto, Y & Yamazato, K. 1972. **Toxicity of the zoanthid *Palythoa tuberculosa***. *Toxicon* 10: 611-617.

- 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: 509–26.
- Lewis, C & Long, T.A.F. 2005. **Courtship and reproduction in *Carybdea sivickisi* (Cnidaria: Cubozoa).** Marine Biology 147(2): 477-483.
- Lindner, A & Migotto, A.E. 2002. **The life cycle of *Clytia linearis* and *Clytia noliformis*: metagenic campanulariids (Cnidaria: Hydrozoa) with contrasting polyp and medusa stages.** J. Mar. Biol. Ass. U.K. 82: 541-553.
- Mariottini, G.L. 2014. **Hemolytic venoms from marine cnidarian jellyfish. An overview.** J. Venom Res. 5: 22–32.
- Mariottini, G.L & Pane, L. 2014. **Cytotoxic and cytolytic cnidarian venoms. A review on health implications and possible therapeutic applications.** Toxins 6: 108–151.
- Mariscal, R.N. 1974. **Nematocysts.** In Coelenterate Biology - Reviews and new perspectives (L. Muscatine & H.M. Lenhoff, eds). Academic Press, New York: 129-178.
- Mariscal, R.N.; Bigger, C.H & McLean, R.B. 1976. **The Form and Function of Cnidarian Spirocysts 1.** Cell Tiss. Res. 168: 465-474.
- Maronna, M.M.; Miranda, T.P.; Peña Cantero, A.L.; Barbeitos, M.S & Marques, A.C. 2016. **Towards a phylogenetic classification of Leptothecata (Cnidaria, Hydrozoa).** Sci. Rep. 6: 18075.
- Marques, A.C & Collins, A.G. 2004. **Cladistic analysis of Medusozoa and cnidarian evolution.** Invertebrate Biology 123(1): 23-42.
- Martins, E.P & Hansen, T.F. 1997. **Phylogenies and the comparative method: a general approach to incorporating phylogenetic information into the analysis of interspecific data.** Am. Nat. 149: 646–667.
- McFadden, C.S.; Donahue, R.; Hadland, B.K & Weston, R. 2001. **A molecular phylogenetic analysis of reproductive trait evolution in the soft coral genus *Alcyonium*.** Evolution 55(1): 54-67.
- Mendoza-Becerril, M.A.; Maronna, M.M.; Pacheco, M.L.A.F.; Simões, M.G.; Leme, J.M.; Miranda, L.S.; Morandini, A.C & Marques, A.C. 2016. **An evolutionary comparative analysis of the medusozoan (Cnidaria) exoskeleton.** Zoological Journal of the Linnean Society 178: 206–225.
- Mendoza-Becerril, M.A.; Marian, J.E.A.R.; Migotto, A.E & Marques, A.C. 2017. **Exoskeletons of Bougainvilliidae and other Hydroidolina (Cnidaria, Hydrozoa): structure and composition.** PeerJ 5:e2964.
- Migotto, A.E. 1996. **Benthic shallow-water hydroids (Cnidaria, Hydrozoa) of the coast of Sao Sebastiao, Brazil, including a checklist of Brazilian hydroids.** Zool. Verh. Leiden 306: 1-125.
- Millard, N.A.H. 1975. **Monograph on the Hydroida of Southern Africa.** Ann. S. Afr. Mus. 68: 1-513.
- Minh, B.Q.; Schmidt, H.A.; Chernomor, O.; Schrempf, D.; Woodhams, M.D.; Haeseler, A. von & Lanfear, R. 2020. **IQ-TREE 2: New models and efficient**

- methods for phylogenetic inference in the genomic era.** *Mol. Biol. Evol.* 37: 1530-1534.
- Miranda, L.S.; Collins, A.G & Marques, A.C. 2010. **Molecules Clarify a Cnidarian Life Cycle – The “Hydrozoan” *Microhydrula limopsicola* Is an Early Life Stage of the Staurozoan *Haliclystus antarcticus*.** *PLoS ONE* 5(4): e10182.
- Miranda, L.S.; Collins, A.L.; Hirano, Y.M.; Milss, C.E & Marques, A.C. 2016. **Comparative internal anatomy of Staurozoa (Cnidaria), with functional and evolutionary inferences.** *PeerJ* 4:e2594.
- Miyazato, H.; Taira, J & Ueda, K. 2016. **Hydrogen peroxide derived from marine peroxy sesquiterpenoids induces apoptosis in HCT116 human colon cancer cells.** *Bioorg. Med. Chem. Lett.* 26: 4641–4644.
- Morales-Guerrero, A.M. 2021. **Evolução de Cnidaria no tempo e espaço.** Tese (Doutorado em Ciências Biológicas), Universidade de São Paulo, São Paulo, 2021.
- Morandini, A.C.; Custódio, M.R & Marques, A.C. 2016. **Phylum Porifera and Cnidaria.** *Marine and Freshwater Toxins*: 1-24.
- Nilsson, D.E.; Gislen, L.; Coates, M.M.; Skogh, C & Garm, A. 2005. **Advanced optics in a jellyfish eye.** *Nature* 435: 201-205.
- Okamura, B & Gruhl, A. 2021. **Evolution, Origins and Diversification of Parasitic Cnidarians.** In: De Baets, K & Huntley J.W. (eds) *The Evolution and Fossil Record of Parasitism. Topics in Geobiology*, vol 49. Springer.
- Östman, C. 1979a. **Two Types of Nematocysts in Campanulariidae (Cnidaria, Hydrozoa) Studied by Light and Scanning Electron Microscopy.** *Zool. Scripta* 8: 5-12.
- Östman, C. 1979b. **Nematocysts in the Phialidium Medusae of *Clytia hemisphaerica* (Hydrozoa, Campanulariidae) Studied by Light and Scanning Electron Microscopy.** *Zoon. Uppsala* 7: 125-142.
- Östman, C. 1982. **Nematocysts and Taxonomy in *Laomedea*, *Gonothyrea* and *Obelia* (Hydrozoa, Campanulariidae).** *Zool. Scripta* 11(4): 227-241.
- Östman, C. 2000. **A guideline to nematocyst nomenclature and classification, and some notes on the systematic value of nematocysts.** *Scientia Marina* 64 (supl. 1), 31–46.
- Pagel, M. 1997. **Inferring evolutionary processes from phylogenies.** *Zool. Scripta* 26: 331–348.
- Pagel, M. 1999. **Inferring the historical patterns of biological evolution.** *Nature* 401: 877–884.
- Piraino, S. 1992. **The “stinging” egg of *Clavopsella michaeli* (Berrill) (Hydrozoa, Cnidaria).** *Journal of Zoology* 59(3): 251-256.
- Purcell, J.E & Mills, C.E. 1988. **The correlation between the nematocyst types and diets in the pelagic hydrozoa.** In: *The Biology of Nematocysts.* Hessinger, D.A & Lenhoff, H.M., eds., pp. 463-485. Academic Press, San Diego.
- Rohlf, F.J. 2001. **Comparative methods for the analysis of continuous variables: geometric interpretations.** *Evolution* 55: 2143–2160.

- Rozewicki, J.; Li, S.; Amada, K.M.; Standley, D.M & Katoh, K. 2019. **MAFFT-DASH: integrated protein sequence and structural alignment**. *Nucleic Acids Research* 47: W5–W10.
- Ryan, J. F. *et al.* 2013. **The Genome of the Ctenophore *Mnemiopsis leidyi* and Its Implications for Cell Type Evolution**. *Science* 342: 1242592.
- Sanders, S.M & Cartwright, P. 2015. **Patterns of Wnt signaling in the life cycle of *Podocoryna carnea* and its implications for medusae evolution in Hydrozoa (Cnidaria)**. *Evolution & Development* 17(6): 325–336.
- Schiriati, A.; Morandini, A.C.; Jarms, G.; Paes, R.G.; Franke, S & Mianzan, H. 2014. **Asexual reproduction strategies and blooming potential in Scyphozoa**. *Mar Ecol Prog Ser* 510: 241-253.
- Schuchert, P. 1996. **The marine fauna of New Zealand: Athecate Hydroids and their Medusae (Cnidaria: Hydrozoa)**. New Zealand Oceanographic Institute Memoir 106.
- Schuchert, P. 2006. **The European athecate hydroids and their medusae (Hydrozoa, Cnidaria): Capitata Part 1**. *Rev. Suisse de Zool.* 113: 325-410.
- Schuchert, P. 2010. **The European athecate hydroids and their medusae (Hydrozoa, Cnidaria): Capitata Part 2**. *Rev. Suisse de Zool.* 117 (3): 337-555.
- Shpirer, E.; Diamant, A.; Cartwright, P & Huchon, D. 2018. **A genome wide survey reveals multiple nematocyst-specific genes in Myxozoa**. *BMC Evolutionary Biology* 18(1): 38.
- Siebert, S & Juliano, C.E. 2017. **Sex, Polyps, and Medusae: Determination and Maintenance of Sex in Cnidarians**. *Molecular Reproduction & Development* 84:105–119.
- Simion, P. *et al.* 2017. **A large and consistent phylogenomic dataset supports sponges as the sister group to all other animals**. *Curr. Biol.* 27: 958–967.
- Stachowicz, J.J & Lindquist, N. 2000. **Hydroid defenses against predators: the importance of secondary metabolites versus nematocysts**. *Oecologia* 124: 280-288.
- Stearns, S.C. 1992. **The evolution of life histories**. Oxford University Press, Oxford.
- Uchida, T.; Hanaoka, K.I. 1933. **On the morphology of a stalked medusa, *Thaumatoscyphus distinctus* Kishinouye**. *Journal of the Faculty of Science Hokkaido Imperial University (Series VI Zoology)* 2: 135–153.
- Van Iten, H.; Leme, J.M.; Simões, M.G.; Marques, A.C & Collins, A.G. 2006. **Reassessment of the phylogenetic position of conulariids (?Ediacaran–Triassic) within the subphylum Medusozoa (phylum Cnidaria)**. *Journal of Systematic Palaeontology* 4 (2): 109-118.
- Van Iten, H.; Marques, A.C.; Leme, J.M.; Pacheco, M.L.A.F & 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(4): 677-690.
- Yang, Z. 2007. **PAML 4: phylogenetic analysis by maximum likelihood**. *Mol. Biol. Evol.* 24: 1586-1591.

- Weill, R. 1934. **Contribution à l'étude des cnidaires et de leurs nématocystes. I. Recherches sur les nématocystes (morphologie, physiologie, développement). II. Valeur taxonomique du cnidome.** Trav. Sta. Zool. Wimereux 10:1-347; 11:351-701.
- Wehner, R. 2005. **Sensory physiology: Brainless eyes.** Nature 435:157-159.
- Whelan, N.V.; Kocot, K.M.; Moroz, T.P.; Mukherjee, K.; Williams, P.; Paulay, G.; Moroz, L.L & Halanych, K.M. 2017. **Ctenophore relationships and their placement as the sister group to all other animals.** Nat. Ecol. Evol. 1: 1737–1746.
- Zapata, F. *et al.* 2015. **Phylogenomic Analyses Support Traditional Relationships within Cnidaria.** Plos One 10: e0139068.

Anexo

Uma dimensão para a complexidade dos cnidomas em Cnidaria

Resumo

O cnidoma (*i.e.*, o conjunto das cnidas presentes em uma espécie) é o atributo mais significativo da biologia dos cnidários, envolvendo funções como defesa (eventualmente sua função primária), alimentação, reprodução, hábitos de vida, entre outras. Essa importância fundamental para a biologia do filo traduz-se em estudos que usam as cnidas para inferências que vão da taxonomia até aspectos evolutivos mais amplos. Entretanto, não há estudos que abordem, de maneira comparada, a complexidade dos diferentes cnidomas, o que pode ser explicado, em parte, pela ausência de uma ferramenta de mensuração com este fim. Nesse sentido, o estabelecimento de um Índice de Complexidade do Cnidoma (**ICC**) é uma abordagem que propõe estimar a diversidade morfológica do cnidoma de uma espécie em relação a um universo de cnidomas, considerando-se a riqueza de tipos de nematocistos e a riqueza das morfologias incluídas nesses tipos. Ao testar esse índice em uma matriz de cnidomas de 125 espécies de Medusozoa, encontramos 19 valores empíricos de ICC. Dentre os padrões desvelados, identificamos uma estruturação de padrões de ICCs em grupos taxonômicos mais (*viz.*, classes) e menos inclusivos, demonstrando que o ICC pode ser implementado como uma ferramenta para estudos taxonômicos e evolutivos, possuindo também o potencial de aplicação em estudos ecológicos e toxicológicos, auxiliando assim na compreensão da diversidade de cnidas.

Introdução

Cnidas são organelas capazes de secretar compostos bioquímicos utilizados por cnidários para funções como adesão ao substrato, alimentação e defesa, entre outras (Mariscal, 1974). Ao fim do seu processo de maturação (*viz.*, cnidogênese), a cnida possui a morfologia de uma cápsula, que consiste basicamente em um envoltório de dupla camada, com um túbulo interno acomodado de maneira helicoidal, envolto em um composto tóxico sob um sistema de alta pressão (Mariscal, 1974). Ao ser estimulada de maneira correta mecânica- ou quimicamente,

a cápsula dispara seu túbulo de forma evertida em altíssima velocidade (Anderson & Bouchard, 2009; Fautin, 2009), que pode penetrar a parte externa do corpo do alvo como uma seringa hipodérmica, inoculando sua secreção interna contra a/o possível presa ou predador (Watson & Wood, 1988; Fautin, 2009).

As cnidas podem ser classificadas em três tipos, a saber, os espirocistos, os pticocistos e os nematocistos (Fautin, 2009). Espirocistos são exclusivos de Anthozoa Hexacorallia e produzem compostos adesivos empregados na alimentação, mais especificamente na apreensão das presas (Fautin, 2009). Pticocistos, exclusivos de espécies do grupo Anthozoa Ceriantharia, são utilizados para a construção de um tubo que envolve o corpo destes animais (Mariscal *et al.*, 1976). Os nematocistos, por sua vez, estão presentes em todas as espécies conhecidas de Cnidaria, sendo estruturas documentadas até mesmo em alguns fósseis (Cartwright *et al.*, 2007; Han *et al.*, 2016), bem como em espécies endoparasitas altamente diferenciadas que compõem o táxon Endocnidozoa (Morandini *et al.*, 2016; Jaimes-Becerra *et al.*, 2017; Shpirer *et al.*, 2018; Hartigan *et al.*, 2021). É a morfologia dos nematocistos que geralmente permite a inoculação, em suas vítimas, dos compostos tóxicos que os cnidários produzem (Fautin, 2009).

Devido à universalidade das toxinas no grupo, e à presença de uma estrutura especializada em sua inoculação, Cnidaria pode ser considerada a linhagem mais antiga de animais peçonhentos (Jaimes-Becerra *et al.*, 2017), com origem no registro fóssil que remonta ao Ediacarano (Van Iken *et al.*, 2014; Okuma & Gruhl, 2021) ou estimada por datações moleculares em cerca de 804-604 milhões de anos (Morales-Guerrero, 2021).

A diversidade morfológica das cnidas é expressa pela variedade de formas e dimensões de suas cápsulas e túbulos. Os túbulos, especialmente, apresentam características particulares como serem ou não abertos em suas pontas, possuírem suas bases marcadas por um espessamento, e a presença de ornamentos como espinhos de formatos e tamanhos variados distribuídos em diferentes padrões ao longo de seu comprimento (Östman, 2000). Os estudos dessa variação morfológica identificaram padrões de características que permitiram a definição de “tipos” de nematocistos, cujos nomes descrevem sua morfologia –por exemplo, isoriza basítrico são as cnidas com túbulo isodiamétrico e espinhos em sua base (Weill, 1934; Werner, 1965; Calder, 1974; Mariscal, 1974; Östman, 2000).

O cnidoma corresponde às informações sobre o conjunto dos tipos, tamanhos e localização das cnidas encontradas em um cnidário, *i.e.*, o censo dos cnidócitos presentes em uma espécie (Weill, 1934; Östman, 2000). Dados referentes ao cnidoma são uma informação importante em diversas áreas do estudo de cnidários, desde a taxonomia clássica (*e.g.*, Millard, 1975; Östman, 1979a, 1979b, 1982; Calder, 1988; Migotto, 1996; Schuchert, 1996; Gravilli, 2015) a abordagens evolutivas (Bozhenova *et al.*, 1988; Van Iten *et al.*, 2006; Damian-Serrano, 2021), ecológicas (Rachamim & Sher, 2012), toxicológicas (Jaimes-Becerra *et al.*, 2017; Kitahara *et al.*, 2020), e mesmo em estudos aplicados (Killi & Mariottini, 2018).

Embora o cnidoma compreenda todo o conjunto conhecido de cnidas para uma determinada espécie, as análises comparativas de cnidomas em um contexto macroevolutivo têm, de fato, se reduzido a comparações unitárias da presença de cada tipo de nematocisto (Ryland & Lancaster, 2004; Gershwin, 2006; Arrigoni *et al.*, 2018). Portanto, essas comparações não levam em conta todo o conjunto de cnidas, ou seja, os cnidomas em si. Isso se deve, em parte, à falta de uma metodologia de codificação para um atributo complexo como o cnidoma. Ao final, isso impede ou dificulta em se estabelecer, por exemplo, se um cnidoma é morfologicamente mais ou menos complexo que outros.

O objetivo deste estudo é propor um método capaz de discriminar, comparativamente, a complexidade de cnidomas, por meio de um Índice de Complexidade do Cnidoma (ICC), baseado em duas variáveis, a riqueza de tipos de cnidas (Índice de Riqueza – IR) e o quanto essas cnidas são discrepantes morfologicamente entre si (Índice de Riqueza Ponderada – IRP). Ao fim, demonstraremos que um valor maior de ICC representa um cnidoma com mais tipos de nematocistos, os quais são mais diferentes entre si, enquanto um valor menor de ICC caracteriza um cnidoma mais simples e com tipos mais semelhantes entre si. Os dados encontrados são utilizados para uma discussão sobre a variabilidade do cnidoma em Medusozoa.

Material e métodos

O Índice de Complexidade do Cnidoma (ICC) foi desenvolvido com uma base teórica, mas foi testado em um contexto empírico com dados reais visando a compreender sua adequação. O teste do ICC foi baseado em um universo de cnidomas de espécies do subfilo de Cnidaria Medusozoa, que possuem cnidas

apenas do tipo nematocisto, e incluem uma ampla gama de tipos diferentes. Os dados dos cnidomas foram levantados da literatura primária (e.g., Uchida & Hanaoka, 1933; Östman, 1979a, 1979b, 1982; Calder, 1988; Migotto, 1996; Schuchert, 1996; Lindner & Migotto, 2002; Schuchert, 2006, 2010; Gravilli *et al.*, 2015; Miranda *et al.*, 2016; ver Tabela 1) para um total de 125 espécies de Medusozoa, sendo 91 de Hydrozoa, 8 de Staurozoa, 16 de Scyphozoa e 10 de Cubozoa (Tabela 1). O ICC foi originalmente calculado a partir do cnidoma de pólipos e medusas, segundo a informação disponível para a espécie, e considerando-se que os cnidomas de ambos estágios são geralmente similares, como por exemplo em *Polyorchis penicillatus* (ver Brinckmann-Voss, 1977) e *Zanclaea sessilis* (ver Schuchert, 2010). Eventuais variações nomenclaturais para os tipos de nematocistos foram padronizadas tendo por base o sistema de classificação de Östman (2000).

A proposta de classificação de nematocistos adotada em Östman (2000) inclui 14 tipos diferentes, definidos pela morfologia capsular, dimensões e morfologia do túbulo, abertura na extremidade do túbulo, e padrões de distribuição e tamanho da ornamentação ao longo do túbulo. Os diferentes tipos foram as unidades de medida para o cálculo do Índice de Riqueza (IR). O mesmo estudo também inclui uma classificação hierarquizada das cnidas, as quais estão distribuídas em cinco níveis, sendo o nível 1 o mais generalista nas características para se definir um tipo de nematocisto, e o nível 5 o mais específico (Östman, 2000; Figura 1). Alguns estudos descrevem os cnidomas das espécies com um maior detalhamento, o que corresponderia ao nível 5, enquanto outros se restringem apenas a dividir os nematocistos entre níveis mais básicos e grosseiros, como haplonemos e heteronemos, por exemplo (nomenclaturas correspondentes ao nível 1, descrito na Figura 1). Essa classificação pode ser compreendida como a expressão da proximidade morfológica entre os tipos de nematocistos que serve de base para o cálculo do Índice de Riqueza Ponderada (IRP). O IRP, portanto, adota a distância (em termos de “distância não corrigida”, ou geral) par a par entre os tipos de nematocistos. Essa distância foi calculada no software Mesquite (Maddison & Maddison, 2018).

O Índice de Riqueza (IR) foi calculado a partir da razão entre o número de nematocistos presentes no cnidoma de determinada espécie, pelo número total de

tipos de nematocistos no universo selecionado da análise (Tabela 2). Devido a esta relação, conclui-se que sempre $0 < IR \leq 1$. Por exemplo, a espécie *Cytaeis uchidae* possui três dos oito nematocistos presentes no universo da análise, portanto seu IR é $3/8 = 0,375$ (Tabela 1).

O Índice de Riqueza Ponderada (IRP) foi calculado por meio das distâncias morfológicas entre os tipos de nematocistos, com base na matriz morfológica (Tabela 2). Esse cálculo basicamente reproduz as relações de contiguidade morfológica dos nematocistos, em comparação par a par (Figura 1). O índice de distância entre um par diferente será sempre $0 < IRP < 1$. Por exemplo, a distância entre um isorriza e um mastigóforo corresponde a quatro diferenças, especificamente nos caracteres 2, 3, 4 e 5 (Tabela 2), em um universo de oito caracteres (*i.e.*, $4/8 = 0,5$). Tomando um segundo exemplo, a distância entre um isorriza e um anisorriza é de uma diferença em um universo de cinco características ($1/5 = 0,2$), ou seja, são desconsiderados os três casos em que o caráter não se aplica para ambos os nematocistos (Tabela 2, caracteres F, G, H). Considerando-se os oito tipos em questão em nosso universo de análise, pode-se então construir uma submatriz de distâncias (Tabela 3). Finalmente, o IRP pode ser calculado somando-se todos os valores de distância par a par entre os tipos de nematocistos do cnidoma de uma espécie, e dividindo-o pela quantidade de valores de distância par a par que foram somadas. Tomando por exemplo a espécie *Cytaeis uchidae*, que possui os nematocistos desmonemo, isorriza e euritelo, ela possui um IRP de $0,46 [= (0,5 + 0,375 + 0,5) / 3]$ e, portanto, seu ICC é igual a $0,83 (= IR + IRP$ de *Cytaeis uchidae* no universo da análise).

Tabela 1. Espécies de Medusozoa utilizadas neste estudo com seus respectivos valores calculados para o Índice de Riqueza (IR) e Índice de Riqueza Ponderada (IRP), e a soma de ambos que expressa o valor final do Índice de Complexidade do Cnidoma (ICC). As referências correspondem às fontes dos dados do cnidoma de cada espécie.

Táxon	IR	IRP	ICC	Referências
Hydrozoa				
Aplanulata				
<i>Acaulis primarius</i>	0,25	0,63	0,88	Schuchert, 2001
<i>Acauloides ilonae</i>	0,38	0,42	0,8	Schuchert, 2006
<i>Climacocodon ikarii</i>	0,25	0,25	0,5	Kubota, 1976

<i>Corymorpha nutans</i>	0,25	0,63	0,88	Russell, 1938
<i>Ectopleura crocea</i>	0,5	0,38	0,87	Schuchert, 1996
<i>Ectopleura venusta</i>	0,5	0,43	0,93	Nagao & Uchida, 1971
<i>Margelopsis haeckelii</i>	0,5	0,45	0,95	Schuchert, 2006
<i>Monocoryne bracteata</i>	0,5	0,4	0,9	Stepanjants <i>et al.</i> , 2003; Schuchert <i>et al.</i> , 2016
<i>Protohydra leuckarti</i>	0,25	0,5	0,75	Schuchert, 2006
<i>Ralpharia magnifica</i>	0,38	0,36	0,74	Watson, 1980
Média Aplanulata	0,38	0,45	0,82	
Hydrozoa Capitata				
				Schuchert &
<i>Coryne epizoica</i>	0,13	0	0,13	Brinckmann-Voss, 2006
<i>Coryne fucicola</i>	0,13	0	0,13	Schuchert, 2005
<i>Coryne japonica</i>	0,38	0,5	0,88	Kubota & Takashima, 1992
<i>Eleutheria claparedii</i>	0,25	0,63	0,88	Schuchert, 2006
<i>Eleutheria dichotoma</i>	0,25	0,63	0,88	Schuchert, 2006
<i>Halimedusa typus</i>	0,63	0,43	1,06	Mills, 2000
<i>Hydrocoryne iemanja</i>	0,63	0,44	1,07	Morandini <i>et al.</i> , 2009
<i>Millepora complanata</i>	0,25	0,38	0,63	García-Arredondo <i>et al.</i> , 2012
<i>Millepora dichotoma</i>	0,25	0,38	0,63	Arrigoni <i>et al.</i> , 2018
<i>Millepora exaesa</i>	0,25	0,25	0,5	Bourmaud <i>et al.</i> , 2013; Arrigoni <i>et al.</i> , 2018
<i>Millepora platyphylla</i>	0,25	0,38	0,63	Bourmaud <i>et al.</i> , 2013; Arrigoni <i>et al.</i> , 2018

<i>Pennaria disticha</i>	0,38	0,5	0,88	Migotto & Silveira, 1987; Östman <i>et al.</i> , 1991
<i>Polyorchis penicillatus</i>	0,38	0,5	0,88	Brinckmann-Voss, 1977; Purcell & Mills, 1988
<i>Sarsia bella</i>	0,5	0,5	1	Brinckmann-Voss, 2000
<i>Sarsia princeps</i>	0,25	0,38	0,63	Brinckmann-Voss, 1985
<i>Stauridiosarsia nipponica</i>	0,38	0,5	0,88	Kubota, 1991
<i>Stauridiosarsia producta</i>	0,25	0,63	0,88	West, 1974
<i>Zanclaea sessilis</i>	0,25	0,25	0,5	Boero <i>et al.</i> , 2000; Schuchert, 2010
Média Capitata	0,32	0,40	0,73	
Hydrozoa "Filifera"				
<i>Amphinema dinema</i>	0,25	0,38	0,63	Russell, 1938; Schuchert, 1996
<i>Bimeria vestita</i>	0,25	0,38	0,63	Calder, 1988; Migotto, 1996; Marques <i>et al.</i> , 2000
<i>Bougainvillia muscus</i>	0,25	0,38	0,63	Calder, 1988; Schuchert, 1996
<i>Bougainvillia principis</i>	0,25	0,38	0,63	Purcell & Mills, 1988
<i>Bouillonactinia hooperii</i>	0,25	0,38	0,63	Calder, 1988; Migotto, 1996
<i>Bythotiara huntsmani</i>	0,25	0,25	0,5	Brinckmann-Voss, 1979
<i>Bythotiara stilbosa</i>	0,25	0,25	0,5	Mills & Rees, 1979
<i>Calyptospadix cerulea</i>	0,13	0	0,13	Vervoort, 1964; Morri, 1982; Schuchert, 2007
<i>Cordylophora caspia</i>	0,25	0,38	0,63	Schuchert, 1996; Galea, 2007
<i>Cytaeis uchidae</i>	0,38	0,46	0,83	Namikawa, 2005

<i>Eudendrium album</i>	0,13	0	0,13	Schuchert, 2008
<i>Eudendrium klausii</i>	0,13	0	0,13	Puce <i>et al.</i> , 2005
<i>Eudendrium merulum</i>	0,13	0	0,13	Gravilli <i>et al.</i> , 2015
<i>Eudendrium moulouyensis</i>	0,13	0	0,13	Marques <i>et al.</i> , 2000; Puce <i>et al.</i> , 2005
<i>Eudendrium pocaruquarum</i>	0,13	0	0,13	Marques, 1995; Puce <i>et al.</i> , 2005
<i>Eudendrium vervoorti</i>	0,13	0	0,13	Marques & Migotto, 1997
<i>Hydractinia echinata</i>	0,25	0,38	0,63	Mills, 1976
<i>Koellikerina fasciculata</i>	0,25	0,38	0,63	Petersen & Vannucci, 1960
<i>Lizzia blondina</i>	0,25	0,38	0,63	Russell, 1938; Schuchert, 1996, 2019
<i>Merga tergestina</i>	0,25	0,38	0,63	Schuchert, 2007
<i>Merona ibera</i>	0,13	0	0,13	Medel <i>et al.</i> , 1993
<i>Oceania armata</i>	0,25	0,38	0,63	Schuchert, 2016
<i>Perarella schneideri</i>	0,25	0,38	0,63	Bavestrello <i>et al.</i> , 2000
<i>Podocoryna carnea</i>	0,25	0,38	0,63	Peña Cantero & García Carrascosa, 2002; Schuchert, 2008
<i>Proboscidactyla flavicirrata</i>	0,25	0,38	0,63	Hand, 1954
<i>Rathkea octopunctata</i>	0,25	0,38	0,63	Russell, 1938; Schuchert, 1996
<i>Rhizogeton nudus</i>	0,25	0,38	0,63	Schuchert, 2004
<i>Stomotoca atra</i>	0,13	0	0,13	Purcell & Mills, 1988
<i>Turritopsis nutricula</i>	0,25	0,63	0,88	Russell, 1940; Calder, 1988; Migotto, 1996; Tronolone, 2001
Média "Filifera"	0,22	0,26	0,48	

Hydrozoa				
Macrocolonia				
<i>Dentitheca</i>				Migotto &
<i>bidentata</i>	0,13	0	0,13	Marques, 1999
<i>Halecium</i>				
<i>delicatulum</i>	0,13	0	0,13	Migotto, 1996
<i>Halecium</i>				
<i>humeriformis</i>	0,13	0	0,13	Galea <i>et al.</i> , 2014 Calder, 1991; Galea & Ferry, 2015
<i>Halecium</i>				
<i>lightbourni</i>	0,38	0,29	0,67	
<i>Halecium</i>				
<i>maximum</i>	0,13	0	0,13	Galea <i>et al.</i> , 2014
<i>Halecium</i>				
<i>modestum</i>	0,13	0	0,13	Galea <i>et al.</i> , 2014
<i>Kirchenpaueria</i>				
<i>halecioides</i>	0,25	0,5	0,75	Gravilli <i>et al.</i> , 2015 Migotto, 1996; Kelmo & Vargas, 2002; Bourmaud & Gravier-Bonnet, 2004; Morri <i>et al.</i> , 2008; Di Camillo <i>et</i> <i>al.</i> , 2009
<i>Macrorhynchia</i>				
<i>philippina</i>	0,13	0	0,13	Calder, 1991; Galea <i>et al.</i> , 2012 Bouillon, 1986; Migotto, 1996; Galea <i>et al.</i> , 2012
<i>Nemalecium</i>				
<i>gracile</i>	0,38	0,29	0,67	
<i>Nemalecium lighti</i>	0,38	0,29	0,67	Galea <i>et al.</i> , 2012
<i>Sertularella</i>				
<i>polyzonias</i>	0,13	0	0,13	Gravilli <i>et al.</i> , 2015
<i>Sertularia</i>				Migotto, 1996, 1998
<i>marginata</i>	0,13	0	0,13	
Média				
Macrocolonia	0,21	0,16	0,37	
Hydrozoa				
Statocysta				
<i>Aequorea victoria</i>	0,25	0,5	0,75	Rees, 1938; Purcell & Mills,

				1988
<i>Anthohebella parasitica</i>	0,13	0	0,13	Boero, 1980
<i>Cladocarpus salix</i>	0,13	0	0,13	Di Camillo <i>et al.</i> , 2011
<i>Clytia gregaria</i>	0,13	0	0,13	Corrales-Ugalde <i>et al.</i> , 2017
<i>Clytia hemisphaerica</i>	0,25	0,5	0,75	Östman, 1979a, 1979b; Östman <i>et al.</i> , 1987; Migotto, 1996
<i>Clytia linearis</i>	0,25	0,5	0,75	Östman <i>et al.</i> , 1987; Migotto, 1996; Lindner & Migotto, 2002
<i>Clytia noliformis</i>	0,25	0,5	0,75	Östman <i>et al.</i> , 1987; Lindner & Migotto, 2002
<i>Earleria corachloaeae</i>	0,25	0,5	0,75	Widmer <i>et al.</i> , 2009
<i>Eutima sapinhoa</i>	0,13	0	0,13	Migotto <i>et al.</i> , 2004
<i>Eutonina indicans</i>	0,25	0,5	0,75	Kubota, 1976
<i>Gonothyraea loveni</i>	0,13	0	0,13	Östman, 1982
<i>Laomedea flexuosa</i>	0,13	0	0,13	Östman, 1982
<i>Mitrocoma cellularia</i>	0,25	0,5	0,75	Widmer, 2004
<i>Mitrocomella polydiademata</i>	0,25	0,5	0,75	Edwards, 1973
<i>Staurostoma mertensii</i>	0,13	0	0,13	Russell, 1940
<i>Synthecium flabellum</i>	0,13	0	0,13	Schuchert, 2003
Média Statocysta	0,19	0,25	0,44	
Hydrozoa				
Siphonophorae				
<i>Muggiaea atlantica</i>	0,38	0,5	0,88	Russell, 1938; Purcell, 1984

Hydrozoa				
Limnomedusae				
				Dejdar, 1934;
<i>Craspedacusta sowerbii</i>	0,13	0	0,13	Holstein & Hausmann, 1988; Jankowski, 2001
<i>Gonionemus vertens</i>	0,25	0,5	0,75	Purcell & Mills, 1988
<i>Liriope tetraphylla</i>	0,13	0	0,13	Tronolone, 2001
Média	0,17	0,17	0,34	
Limnomedusae				
Hydrozoa				
Trachymedusae				
				Russell, 1940;
<i>Aglantha digitale</i>	0,25	0,25	0,5	Purcell & Mills, 1988; García Corrales, 2016
<i>Benthocodon hyalinus</i>	0,25	0,25	0,5	Larson & Harbison, 1990
Média	0,25	0,25	0,50	
Trachymedusae				
Staurozoa				
Amyostaurida				
				Uchida, 1929;
<i>Calvadosia cruciformis</i>	0,25	0,5	0,75	Miranda <i>et al.</i> , 2016
				Kassianow, 1901; Leuschel, 1932;
<i>Craterolophus convolvulus</i>	0,25	0,5	0,75	Uchida & Hanaoka, 1933; Calder, 1983; Miranda <i>et al.</i> , 2016; Holst <i>et al.</i> , 2019
Média	0,25	0,50	0,75	
Amyostaurida				
Staurozoa				
Myostaurida				
<i>Haliclystus antarcticus</i>	0,25	0,5	0,75	Carlgren, 1930; Jarmns & Tiemann

				1996; Miranda <i>et al.</i> , 2009
<i>Haliclystus octoradiatus</i>	0,25	0,5	0,75	Weill, 1925; Uchida & Hanaoka, 1933
<i>Haliclystus sanjuanensis</i>	0,25	0,5	0,75	Gwilliam, 1956
<i>Haliclystus tenuis</i>	0,13	0	0,13	Uchida, 1929; Miranda <i>et al.</i> , 2016; Holst <i>et al.</i> , 2019
<i>Lucernaria quadricornis</i>	0,25	0,5	0,75	Uchida & Hanaoka, 1933; Calder, 1983; Berrill, 1962; Miranda <i>et al.</i> , 2016
<i>Manania uchidai</i>	0,25	0,5	0,75	Uchida & Hanaoka, 1933; Miranda <i>et al.</i> , 2016
Média Myostaurida	0,23	0,42	0,65	
Scyphozoa				
Coronatae				
<i>Linuche unguiculata</i>	0,25	0,5	0,75	Calder, 1974
<i>Nausithoe aurea</i>	0,25	0,5	0,75	Silveira & Morandini, 1997
<i>Periphylla periphylla</i>	0,25	0,5	0,75	Jarms <i>et al.</i> , 2002
<i>Thecoscyphus zibrowii</i>	0,25	0,5	0,75	Sötje & Jarms, 2009
Média Coronatae	0,25	0,50	0,75	
Scyphozoa				
Rhizostomeae				
<i>Catostylus mosaicus</i>	0,25	0,5	0,75	Peach & Pitt, 2005
<i>Cassiopea xamachana</i>	0,38	0,36	0,73	Jensch & Hofmann, 1997
<i>Rhizostoma octopus</i>	0,25	0,5	0,75	Holst, 2007
<i>Rhizostoma pulmo</i>	0,25	0,5	0,75	Avian <i>et al.</i> , 1991

<i>Stomolophus meleagris</i>	0,25	0,5	0,75	Calder, 1983
Média				
Rhizostomeae	0,28	0,47	0,75	
Scyphozoa				
Semaeostomeae				
<i>Aurelia aurita</i>	0,25	0,5	0,75	Spangenberg, 1964; Calder, 1971, 1977; Heeger & Möller, 1987; Östman, 1997
<i>Chrysaora hysoscella</i>	0,13	0	0,13	Morandini & Marques, 2010
<i>Cyanea capillata</i>	0,38	0,5	0,88	Östman & Hydman, 1997
<i>Cyanea lamarckii</i>	0,38	0	0,38	Östman & Hydman, 1997
<i>Mawia benovici</i>	0,38	0,5	0,88	Piraino <i>et al.</i> , 2014
<i>Pelagia noctiluca</i>	0,25	0,5	0,75	Avian <i>et al.</i> , 1991
<i>Phacellophora camtschatica</i>	0,25	0,5	0,75	Widmer, 2006
Média				
Semaeostomeae	0,29	0,36	0,65	
Cubozoa				
Carybdeida				
<i>Alatina alata</i>	0,38	0,5	0,88	Lewis <i>et al.</i> , 2013
<i>Carukia barnesi</i>	0,25	0,5	0,75	Courtney <i>et al.</i> , 2016
<i>Carybdea branchi</i>	0,38	0,42	0,79	Gershwin & Gibbons, 2009
<i>Carybdea brevipedalia</i>	0,25	0,5	0,75	Toshino <i>et al.</i> , 2018
<i>Carybdea marsupialis</i>	0,25	0,5	0,75	Gershwin & Gibbons, 2009
<i>Copula sivickisi</i>	0,38	0,42	0,79	Toshino <i>et al.</i> , 2014; Unpublished data
<i>Morbakka virulenta</i>	0,25	0,5	0,75	Gershwin, 2008

<i>Tripedalia</i>				
<i>cystophora</i>	0,25	0,5	0,75	Werner, 1975
Média Carybdeida	0,30	0,48	0,78	
Cubozoa				
Chirodropida				
<i>Chironex fleckeri</i>	0,25	0,5	0,75	Gershwin, 2006
<i>Chiropsalmus</i>				
<i>quadrumanus</i>	0,38	0,42	0,79	Gershwin, 2006
Média				
Chirodropida	0,32	0,46	0,77	

Resultados

A matriz do cnidoma de 125 espécies de Medusozoa inclui os oito tipos de nematocistos (Tabela 2) utilizados nesta análise, classificados entre os níveis 2 e 4 da proposta de Östman (2000) (Figura 1). Esses oito tipos foram selecionados por serem os mais frequentes nas descrições de cnidomas disponíveis na literatura e usados neste estudo. Como explicado, o cálculo do ICC é a soma de dois componentes que, por si, também proveem uma dimensão de diversidade das cnidas, a saber, o Índice de Riqueza (IR) e o Índice de Riqueza Ponderada (IRP) (*i.e.*, $ICC = IR + IRP$).

Os ICCs das espécies analisadas correspondem a um conjunto total de 19 valores que variam de 0,13 a 1,07. Considerando-se a média dos ICCs para grandes grupos temos, do maior para o menor, Aplanulata (0,82); Carybdeida (0,78); Chirodropida (0,77); Amyostaurida, Coronatae e Rhizostomeae (0,75); Capitata (0,73); Myostaurida e Semaestomeae (0,65); Trachymedusae (0,50); “Filifera” (0,48); Statocysta (0,44); Macrocolonia (0,37) e Limnomedusae (0,34). Os grupos com a maior riqueza de tipos (IR) são Aplanulata (0,38), Capitata e Chirodropida (0,32) e Carybdeida (0,30), e aqueles com menor riqueza são Myostaurida (0,23), “Filifera” (0,22), Macrocolonia (0,21), Statocysta (0,19) e Limnomedusae (0,17). Os grupos com maior diversidade morfológica entre os nematocistos (IRP) são Amyostaurida e Carybdeida (0,50), Coronatae (0,48) e Rhizostomeae (0,47), e os com menor são “Filifera” (0,26); Trachymedusae (0,25); Statocysta (0,25); Limnomedusae (0,17) e Macrocolonia (0,16).

Há um certo padrão filogenético na complexidade do cnidoma em Medusozoa. Considerando-se as classes, os 20% maiores ICCs compreendem 21

Hydrozoa (23% das espécies do grupo), 3 Cubozoa (30%) e 2 Scyphozoa (13%). Ao se considerar grupos menos inclusivos encontra-se 10 Capitata (56% das espécies do grupo), 8 Aplanulata (80%), 2 Carybdeida (25%), 2 Semaestomeae (29%), 2 "Filifera" (7%), 1 Siphonophorae (100%) e 1 Chirodropida (50%). Por outro lado, ao se considerar as 31 espécies com o menor ICC (0,13) há, para as classes, 29 Hydrozoa (32%), 1 Scyphozoa (6%) e 1 Staurozoa (13%), e para grupos menos inclusivos há 8 Macrocolonia (67%), 8 Statocysta (50%), 9 "Filifera" (31%), 2 Capitata (11%), 2 Limnomedusae (67%), 1 Semaestomeae (6%) e 1 Myostaurida (13%).

Alguns grupos possuem valores similares de ICC para todas as suas espécies. Por exemplo, percebe-se que Staurozoa e Cubozoa, como um todo, apresentam uma homogeneidade nos ICCs, em Staurozoa ICC = 0,75 (exceto *Haliclystus tenuis* com ICC = 0,13) e em Cubozoa ICC = 0,75 ou 0,79 (exceto *Alatina alata* com ICC = 0,88).

Scyphozoa e Hydrozoa possuem uma maior diversidade de valores de ICC, embora também haja alguns padrões constantes em determinados grupos. Em Scyphozoa, as espécies de Rhizostomeae e Coronatae têm, preponderantemente, valor de ICC= 0,75 (exceto por *Cassiopea xamachana*, com ICC = 0,73). Já a terceira e última ordem de Scyphozoa, Semaestomeae, apresenta maior variabilidade de valores de ICC, e mesmo espécies próximas podem apresentar valores de ICC bem discrepantes (e.g., *Cyanea capillata* / *Cyanea lamarckii* ou espécies da família Pelagiidae como *Chrysaora hysoscella* / *Mawia benovici* / *Pelagia noctiluca*; Tabela 1).

Em Hydrozoa também há padrões refletidos em agrupamentos taxonômicos, alguns com alta diversidade de valores de ICC (viz., Capitata tem a maior amplitude, 0,13-1,06; Aplanulata 0,50-0,95). "Filifera" apresenta, de uma forma geral, valores baixos de ICC, variando entre 0,13 a 0,63 (as exceções são as espécies *Cytaeis uchidae* e *Turritopsis nutricula*, que têm ICC de 0,83 e 0,88, respectivamente). Leptothecata (Macrocolonia + Statocysta) como um todo varia em apenas 3 valores de ICC, sendo que a maioria possui 0,13 ou 0,75, e a minoria tem o valor de 0,67. As três espécies de Limnomedusae apresentam valores de ICC entre 0,13 e 0,75. As duas espécies de Trachymedusae apresentam o mesmo valor de ICC (0,50). A única espécie de Siphonophorae, *Muggiaea atlantica*, tem um ICC de valor alto (0,88).

Discussão

Estudos que utilizam informações do cnidoma para além de fins taxonômicos são escassos na literatura. O cnidoma, em sua representação mais simples (*e.g.*, ausência/presença dos tipos de nematocistos), foi utilizado como base de caracteres em análises cladísticas de Medusozoa, e as conseqüentes inferências sobre a evolução morfológica no grupo (*e.g.*, Marques & Collins, 2004; Van Iten *et al.*, 2006). A diversidade de tipos de cnidas em Cnidaria também já serviu como base para uma hipótese sobre a evolução morfológica das cnidas em si (Bozhenova *et al.*, 1988). Em trabalhos de cunho ecológico, o cnidoma serviu de base para inferências sobre dietas generalistas ou especialistas (Damian-Serrano *et al.*, 2021a), inclusive sob uma ótica evolutiva (Damian-Serrano *et al.*, 2021b), no estudo da interação com presas de corpos moles ou duros (Purcell & Mills, 1988), entre outros. Entretanto, em todos esses estudos, fica evidente que não há uma variável que sintetize a complexidade do cnidoma como um todo, na forma como propomos neste estudo.

A importância do uso do cnidoma em taxonomia e em inferências evolutivas em estudos de grupos mais inclusivos está bem estabelecida (Fautin, 2009), e é corroborada neste estudo, havendo discriminação dos cnidomas entre as quatro classes de Medusozoa. Considerando-se o total de oito tipos de nematocistos selecionados para este estudo, as espécies de Scyphozoa possuem quatro (isorriza, euritelo, birropaloide e anisorriza), Cubozoa cinco (isorriza, euritelo, birropaloide, mastigóforo e amastigóforo), Staurozoa somente dois (isorriza e euritelo), e Hydrozoa possui a maior riqueza, com seis tipos (as exceções são amastigóforo e birropaloide), sendo que dois são exclusivos da classe (*viz.*, desmonemo e estenotelo). No entanto, o valor taxonômico do cnidoma é variável quando os estudos ocorrem com grupos menos inclusivos (*cf.* Schmidt, 1972; Calder, 1977; Lindner & Migotto, 2001; Fautin, 2009).

Assim como o cnidoma, o ICC também apresenta alguns padrões no nível de classes ou entre seus subgrupos, demonstrando assim ser uma informação relevante para abordagens taxonômicas e evolutivas. É interessante notar que apenas três valores de ICCs são compartilhados por mais de uma classe (0,13 ocorre em Scyphozoa e Staurozoa e Hydrozoa; 0,75 em todas as classes; 0,88 em Cubozoa, Scyphozoa e Hydrozoa). As espécies das classes Scyphozoa, Cubozoa e

Staurozoa apresentam cnidomas geralmente homogêneos, isto é, há grande similaridade entre os cnidomas de suas espécies. Essa homogeneidade está refletida em seus ICCs, representados por apenas seis valores (0,13; 0,38; 0,73; 0,75; 0,79; 0,88) dos 19 encontrados neste estudo. Ainda, três destes seis ICCs são exclusivos de uma ou poucas espécies (*viz.*, 0,38 em Scyphozoa *Cyanea lamarckii*; 0,73 em Scyphozoa *Cassiopea xamachana*; e 0,79 em Cubozoa *Carybdea branchi*, *Copula sivickisi* e *Chiropsalmus quadrumanus*; Tabela 1). Em Hydrozoa, a alta riqueza dos nematocistos encontrada em suas espécies reflete-se em uma alta riqueza de ICCs. Alguns valores de ICC são exclusivos de alguns grupos de hidrozoários (0,67 em Haleciidae *Halecium lightbourni*, *Nemalecium gracile*, *Nemalecium lighti*; 1,00, 1,06, 1,07 em Capitata *Sarsia bella*, *Halimedusa typus*, *Hydrocoryne iemanja*, respectivamente; 0,83 em "Filifera" *Cytaeis uchidae*). A maior riqueza de ICCs ocorre em Aplanulata, que apresenta seis valores (ICCs = 0,74; 0,80; 0,87; 0,90; 0,93; 0,95) exclusivos de uma espécie cada.

Apesar da alta riqueza de tipos de nematocisto (IR) e da variedade de ICCs em Hydrozoa, a classe contrasta por possuir os menores valores de IRP, ou seja, possui os cnidomas com os nematocistos morfologicamente mais semelhantes entre si (Tabela 1). O oposto é observado em Staurozoa que, embora possua uma baixa média de IR, apresenta valores altos de IRP, enquanto Scyphozoa e Cubozoa geralmente possuem valores altos de IR e IRP (Tabela 1). Todas as classes possuem representantes na coorte de maiores médias de ICC, mas os valores menores estão restritos a alguns Hydrozoa em "Filifera", Leptothecata e Limnomedusae. Destes, a maior parte dos Leptothecata é caracterizada por possuir a proteção do exoesqueleto (Cartwright & Nawrocki, 2010) além daquela provida pelo cnidoma, enquanto alguns "Filifera" (*viz.* *Bimeria vestita*, *Bougainvillia muscus*, *Calyptospadix cerulea*, *Merga tergestina*) apresentam pseudoesqueleto (ou exossarco, ver Mendoza-Becerril *et al.*, 2017). A proteção conferida por esses exoesqueletos pode ocasionar um "trade off" com a complexidade do cnidoma, sendo que ambos contribuem para a função de defesa desses animais.

Da maneira proposta, o ICC estabelece em seu cálculo a premissa que não há vantagens funcionais entre os diferentes tipos de nematocistos, assumindo uma neutralidade necessária para as transições e variações entre os diferentes cnidomas. Um corolário dessa assunção é que os cálculos de distâncias no IRP não têm base evolutiva – trata-se apenas da medição de variação em um sistema

morfológico, devendo ser usado com essa característica e dentro dessas limitações. A alternativa a essa assunção, que seria considerar vantagens evolutivas de alguns tipos em determinados contextos, embora seja mais realista, inviabiliza um modelo de cálculo independente de assunções evolutivas e filogenéticas. Porém, nada impede que o índice possa ser adaptado a modelos com pressupostos evolutivos, em análises de máxima verossimilhança, ou mesmo com *priors* baseados em uma hipótese filogenética em análises bayesianas.

As variáveis que modulam a diversidade das cnidas são pouco compreendidas (Fautin & Mariscal, 1991), seja pela perspectiva dos processos que geram essa diversidade, seja na caracterização dos próprios padrões expressos nos cnidomas. Em termos históricos, há hipóteses que abordam a diversidade morfológica das cnidas como um reflexo da função (e.g., captura, defesa ou adesão) (e.g., Ewer, 1947). Essa ótica reflete uma abordagem simplista que ignora as funções múltiplas dos nematocistos (e.g., indivíduos com o mesmo cnidoma podem ter nematocistos agindo tanto no contexto de defesa quanto no de captura de presas; Mariscal, 1976), aspectos como sua localização no corpo do animal que também podem influenciar na função da cnida (Shick, 1991; Fautin, 2009), assim como a relação da cnida com suas toxinas (e.g., Weston *et al.*, 2013), com o habitat (e.g., Kitahara *et al.*, 2020), ou mesmo interações com outros sistemas, como o reprodutivo (e.g., Melchior, 2022 dissertação), entre outros fatores.

A relação entre a morfologia e as toxinas nas cnidas é uma área de estudo com muito ainda a ser compreendido. É sabido por exemplo, que há toxinas semelhantes em tipos diferentes de nematocistos (e.g., Burnett *et al.*, 1986; Brinkman *et al.*, 2015; Macrander *et al.*, 2016; Doonan *et al.*, 2019), assim como há toxinas diferentes no mesmo tipo de nematocisto que estão semaforantes distintos no desenvolvimento (e.g., Underwood & Seymour, 2007; Columbus-Shenkar *et al.*, 2018). Nesse contexto, o ICC tem o potencial de auxiliar na compreensão da relação entre a morfologia da cnida e os tipos de compostos que ela encerra, e como essa interação entre os aspectos físico (morfologia) e químico (toxinas) resultam na função final da cnida. Também é possível adaptar o ICC para demonstrar a complexidade química comparada entre os cnidomas, substituindo a diversidade morfológica dos mesmos pela diversidade de famílias de toxinas, por exemplo, que seria bastante útil para as comparações morfologia vs. toxinas das cnidas em um contexto mais amplo da biodiversidade funcional dos cnidomas. O

índice de complexidade de cnidomas pode, portanto, ser adaptado e testado em diferentes contextos de pesquisa, como taxonômico, evolutivo, ecológico ou mesmo toxicológico.

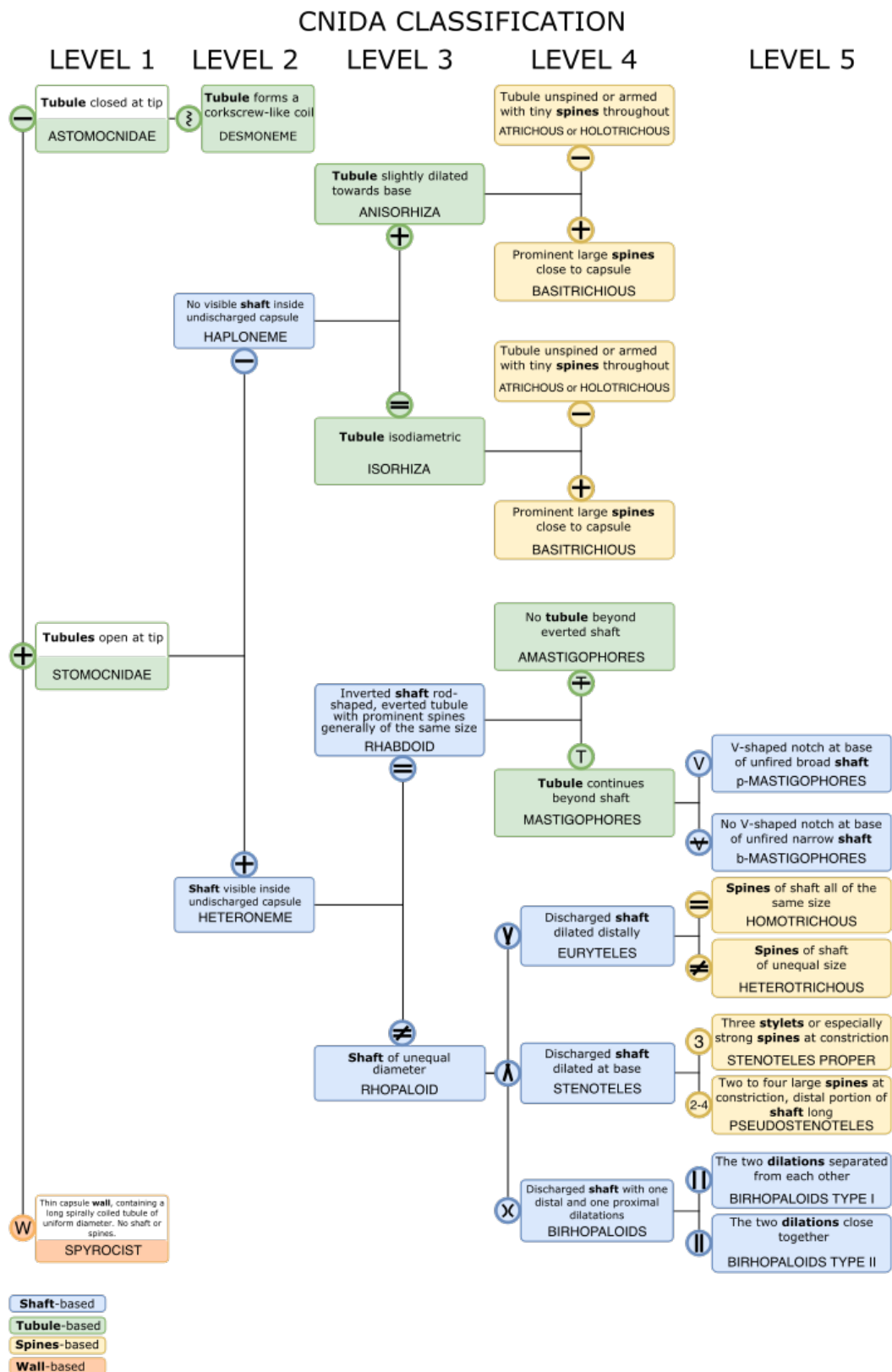


Figura 1. Fluxograma baseado na classificação de cnidas de Östman (2000), com suas características morfológicas organizadas em 5 níveis inclusivos (Segundo Maronna *et al.*, in prep.).

Tabela 2. Codificação da morfologia dos oito tipos de nematocistos usada como base para o cálculo de distâncias par a par, relacionada ao Índice de Riqueza Ponderada (IRP). Legenda: --- caráter não se aplica.

Tipo de nematocisto / características	A	B	C	D	E	F	G	H
Isorrizia	0	0	0	3	1	—	—	—
Anisorrizia	0	0	1	3	1	—	—	—
Mastigóforo	0	1	1	1	0	1	0	0
Amastigóforo	0	1	1	2	0	0	0	0
Euritelo	0	1	1	2	0	1	1	0
Estenotelo	0	1	1	2	0	1	1	1
Birropaloide	0	1	1	2	0	1	1	0
Desmonemo	1	1	1	0	0	0	1	0

Nota. A. Extremidade do filamento: 0-aberta, 1-fechada; B. Dilatação da base do túbulo em forma de haste e visível dentro da cápsula: 0-ausente, 1-presente; C. Diâmetro do túbulo: 0-isodiamétrico, 1-variável; D. Espinhos ao longo do túbulo: 0-ausentes; 1-basais; 2-ao longo de toda porção distal do túbulo; 3-variável; E. Tamanho do espinho: 0-somente grandes, 1-variável; F. Túbulo após dilatação na base: 0-ausente, 1-presente; G. Diâmetro da base do túbulo em forma de haste: 0-isodiamétrico, 1-variável; H. Quantidade de espinhos na porção dilatada do túbulo: 0-cheio de espinhos, 1-espinhos escassos.

Tabela 3. Matriz das distâncias par a par entre os diferentes tipos de nematocistos no universo de análise (ver Tabela 1 para a lista de espécies).

Nematocisto	Isorrizia	Anisorrizia	Mastigóforo	Amastigóforo	Euritelo	Estenotelo	Birropaloide
Anisorrizia	0,2						
Mastigóforo	0,5	0,38					
Amastigóforo	0,5	0,38	0,25				
Euritelo	0,5	0,38	0,25	0,25			
Estenotelo	0,5	0,38	0,38	0,38	0,25		
Birropaloide	0,5	0,38	0,25	0,25	0	0,25	
Desmonemo	0,5	0,38	0,5	0,37	0,37	0,62	0,37

Referências

- Anderson, P.A.V & Bouchard, C. 2009. **Regulation of cnidocyte discharge.** *Toxicon* 54: 1046–1053.
- Arrigoni, R. *et al.* 2018. **An integrated morpho-molecular approach to delineate species boundaries of *Millepora* from the Red Sea.** *Coral Reefs* 37: 967–984.
- Avian, M.; Negro, P.D & Sandrini, R. 1991. **A comparative analysis of nematocysts in *Pelagia noctiluca* and *Rhizostoma pulmo* from the North Adriatic Sea.** *Hydrobiologia* 216/217: 615-621.
- Bavestrello, G.; Puce, S.; Cerrano, C & Balduzzi, A. 2000. **Life history of *Perarella schneideri* (Hydrozoa, Cytaeidae) in the Ligurian Sea.** *Scientia Marina* 64(1): 141-146.
- Berrill, M. 1962. **The biology of three New England stauromedusae, with a description of a new species.** *Can J Zool* 40: 1249–1262.
- Boero, F. 1980. ***Hebella parasitica* (Cnidaria, Hydroida): a thecate polyp producing an anthomedusa.** *Mar. Biol.*, 59: 133-136.
- Boero, F. Bouillon, J & Gravili, C. 2000. **A survey of *Zanclea*, *Halocoryne* and *Zanclella* (Cnidaria, Hydrozoa, Anthomedusae, Zancleidae) with description of new species.** *Ital. J. Zool.*, 67: 93-124.
- Bouillon, J. 1986. ***Nemalecium* gen. nov., genre nouveau de Haleciidae (Thecatae-Leptomedusae, Hydrozoa, Cnidaria).** *Indo-Malayan Zool.* 3(1): 71-80.
- Bourmaud, C & Gravier-Bonnet, N. 2004. **Medusoid release and spawning of *Macrorynchia philippina* Kirchenpauer, 1872 (Cnidaria, Hydrozoa, Aglaopheniidae).** *Hydrobiologia* 530/531: 365–372.
- Bourmaud, C.A.F.; Leung, J.K.L.; Bollard, S & Gravier-Bonnet, L. 2013. **Mass spawning events, seasonality and reproductive features in Milleporids (Cnidaria, Hydrozoa) from Reunion Island.** *Marine Ecology* 34(1): 14–24.
- Bozhenova, O.V.; Grebel'nyi, S.D & Stepanjants, S.D. 1988. **The possible ways of the Cnidaria nematocysts evolution.** In: Koltun, V.M., Stepanjants (Eds.), *Porifera and Cnidaria: Modern and Perspective Investigations.* Zoological Institute, USSR Academy of Sciences, Leningrad, pp. 71–74 (in Russian with English summary).
- Brinckmann-Voss, A. 1977. **The hydroid of *Polyorchis penicillatus* (Eschscholtz) (Polyorchidae, Hydrozoa, Cnidaria).** *Can. J. Zool.* 55: 93-96.
- Brinckmann-Voss, A. 1979. **The life-cycle of *Bythotiara huntsmani* (Fraser 1911) (Calycopsidae, Hydrozoa, Cnidaria).** *Can. J. Zool.* 57: 1226-1231.
- Brinckmann-Voss, A. 1985. **Hydroids and medusae of *Sarsia apicula* (Murbach and Shearer, 1902) and *Sarsia princeps* (Haeckel, 1879) from British Columbia and Puget Sound with an evaluation of their systematic characters.** *Can. J. Zool.* 63: 673-681.

- Brinckmann-Voss, A. 2000. **The hydroid and medusa of *Sardia bella* sp. nov. (Hydrozoa, Anthoathecatae, Corynidae), with a correction of the "life cycle" of *Polyorchis penicillatus* (Eschscholtz).** *Scientia Marina* 64(1): 189-195.
- Brinkman, D.L.; Jia, X.; Potriquet, J.; Kumar, D.; Dash, D.; Kvaskoff, D & Mulvenna, J. 2015. **Transcriptome and venom proteome of the box jellyfish *Chironex fleckeri*.** *BMC Genomics* 1: 407.
- Burnett, J.W.; Ordonez, J.V & Calton, G.J. 1986. **Differential toxicity of *Physalia physalis* (Portuguese man-o'war) nematocysts separated by flow cytometry.** *Toxicon* 24: 514–518.
- Calder, D.R. 1971. **Nematocysts of polyps of *Aurelia*, *Chrysaora*, and *Cyanea*, and their utility in identification.** *Trans. am. Microscop. Soc.* 90: 269–274.
- Calder, D.R. 1974. **"Nematocysts of the Coronate Scyphomedusa, *Linuche unguiculata*, with a Brief Reexamination of Scyphozoan Nematocyst Classification".** *Chesapeake Science* 15(3): 170-73.
- Calder, D.R. 1977. **Nematocysts of the ephyra stages of *Aurelia*, *Chrysaora*, *Cyanea*, and *Rhopilema* (Cnidaria, Scyphozoa).** *Trans. am. Microscop. Soc.* 96: 13–19.
- Calder, D.R. 1983. **Nematocysts of stages in the life cycle of *Stomolophus meleagris*, with keys to scyphistomae and ephyrae of some western Atlantic Scyphozoa.** *Can. J. Zool.* 61: 1185–1192.
- Calder, D.R. 1988. **Shallow-water hydroids of Bermuda: the Athecatae.** Royal Ontario Museum, Life Science Contributions 148: 1-107.
- Calder, D.R. 1991. **Shallow-Water Hydroids of Bermuda The Thecatae, Exclusive of Plumularioidea.** *Life Sci. Contri. R. Ontario Mus.* 154: 1-140.
- Carlgrén, O. 1930. **Die Lucernariden.** *Furth Zool. Results Swedish Antarct. Exped.* 2(4):1–18.
- Cartwright, P.; Halgedah, S.L.; Hendricks, J.R.; Jarrard, R.D.; Marques, A.C.; Collins, A.G & Lieberman, B.S. 2007. **Exceptionally Preserved Jellyfishes from the Middle Cambrian.** *PLoS ONE* 2(10): e1121.
- Cartwright, P & Nawrocki, A.M. 2010. **Character evolution in Hydrozoa (phylum Cnidaria).** *Integrative and Comparative Biology* 50(2): 456-472.
- Columbus-Shenkar, Y.Y.; Sachkova, M.Y.; Macrander, J.; Fridrich, A.; Modèpalli, V.; Reitzel, A.M.; Sunagar, K & Moran, Y. 2018. **Dynamics of venom composition across a complex life cycle.** *eLife* 7: e35014.
- Corrales, M.V. 2016. **Relationship between nematocyst distribution and prey capture in hydromedusae.** University of Oregon. ProQuest Dissertations Publishing. 10142293.
- Courtney, R.; Browning, S & Seymour, J. 2016. **Early Life History of the 'Irukandji' Jellyfish *Carukia barnesi*.** *PLoS ONE* 11, e0151197.
- Damian-Serrano, A.; Haddock, S.H.D & Dunn, C.W. 2021a. **The evolution of siphonophore tentilla for specialized prey capture in the open ocean.** *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(8) e2005063118.

- Damina-Serrano, A.; Haddock, S.H.D & Dunn, C.W. 2021b. **The Evolutionary History of Siphonophore Tentilla: Novelties, Convergence, and Integration**. Integrative Organismal Biology 3(1), obab019.
- Dejdar, E. 1934. **Die Süßwassermeduse *Craspedacusta sowerbii* Lankester in monographischer Darstellung**. Zeitschr. Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere 28: 595-691.
- Di Camillo, C.G.; Puce, S & Bavestrello, G. 2009. **Macrorhynchia species (Cnidaria: Hydrozoa) from the Bunaken Marine Park (North Sulawesi, Indonesia) with a description of two new species**. Italian Journal of Zoology 76(2): 208-228.
- Di Camillo, C.G.; Puce, S & Bavestrello, G. 2011. **Lytocarpia and Cladocarpus (Cnidaria: Hydrozoa, Aglaopheniidae) from the Bunaken National Marine Park (North Sulawesi, Indonesia)**. Mar. Biodiv. 41:517–536.
- Doonan, L.B. *et al.* 2019. **Venom composition does not vary greatly between different nematocyst types isolated from the primary tentacles of *Olindias sambaquiensis* (Cnidaria: Hydrozoa)**. The Biological Bulletin 237: 26–35.
- Ewer, R.F. 1947. **On the functions and mode of action of the nematocysts of hydra**. Proceedings of the Zoological Society, London 117: 365–376.
- Fautin, D.G & Mariscal, R.N. 1991. **Cnidaria: Anthozoa**. In: Harrison, F.W & Westfall, J.A. (Eds.), Microscopic Anatomy of Invertebrates. Vol. 2. Wiley-Liss, Placozoa, Porifera, Cnidaria, and Ctenophora, New York, pp. 267–358.
- Fautin, D.G. 2009. **Structural diversity, systematics, and evolution of cnidae**. Toxicon 54(8): 1054-1064.
- Galea, H. R. 2007. **Hydroids and hydromedusae (Cnidaria: Hydrozoa) from the fjords region of southern Chile**. Zootaxa 1597: 1–116.
- Galea, H.R.; Ferry, R & Bertot, J.M. 2012. **Medusoids in the life cycle of *Dentitheca dendritica* (Nutting, 1900) and *Nemalecium gracile* sp. nov. (Cnidaria: Hydrozoa)**. Zootaxa 3527: 43–54.
- Galea, H.R.; Schories, D.; Försterra, G & Häussermann, V. 2014. **New species and new records of hydroids (Cnidaria: Hydrozoa) from Chile**. Zootaxa 3852 (1): 001–050.
- Galea, H.R & Ferry, R. 2015. **Notes on some hydroids (Cnidaria) from Martinique, with descriptions of five new species**. Rev. suisse de Zool. 122(2): 213-246.
- García-Arredondo, A.; Rojas, A.; Iglesias-Pietro, R.; Zepeda-Rodriguez, A & Palma-Tirado, L. 2012. **Structure of nematocysts isolated from the fire corals *Millepora alcicornis* and *Millepora complanata* (Cnidaria: Hydrozoa)**. J. Venom Anim. Toxins incl. Trop. Dis. 18(1): 109-115.
- Gershwin, L.A. 2006. **Nematocysts of the Cubozoa**. Zootaxa 1232: 1–57.
- Gershwin, L.A. 2008. ***Morbakka fenneri*, a new genus and species of Irukandji jellyfish (Cnidaria: Cubozoa)**. In: Davie P.J.F.; Phillips J.A. (eds) Proceedings of the thirteenth international marine biological workshop, the marine flora and fauna of Morton Bay, Queensland. Mem Qld Mus 54:23–33.

- Gershwin, L.A & Gibbons, M.J. 2009. ***Carybdea branchi*, sp. nov., a new box jellyfish (Cnidaria: Cubozoa) from South Africa**. Zootaxa 2088: 41–50.
- Gravili, C.; De Vito, D.; Di Camillo, C.; Martell, L.; Piraino, S & Boero, F. 2015. **The non-Siphonophoran Hydrozoa (Cnidaria) of Salento, Italy with notes on their life-cycles: an illustrated guide**. Zootaxa 3908 (1): 001-187.
- Gwilliam, G.F. 1956. **Studies on West Coast Stauromedusae**. Ph.D. dissertation. Berkeley: University of California.
- Han, J.; Hu, S.; Cartwright, P.; Zhao, F.; Ou, Q.; Kubota, S.; Wang, X & Yang, X. 2016. **The earliest pelagic jellyfish with rhopalia from Cambrian Chengjiang Lagerstätte**. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 449: 166-173.
- Fautin, D.G. 2009. Structural diversity, systematics, and evolution of cnidae. Toxicon 54(8): 1054-1064.
- Hand, C. 1954. **Three Pacific Species of “Lur” (Including a New Species), Their Hosts, Medusae, and Relationships. (Coelenterata, Hydrozoa)**. Pac. Sc. 8: 51-67.
- Hartigan, A.; Jaimes-Becerra A.; Okamura, B.; Doonan L.B.; Ward, M & Marques, A.C. et al. 2021. **Recruitment of toxin-like proteins with ancestral venom function supports endoparasitic lifestyles of Myxozoa**. PeerJ 9: e11208.
- Heeger, T & Möller, H. 1987. **Ultrastructural observations on prey capture and digestion in the scyphomedusa Aurelia aurita**. Marine Biology 96: 391–400.
- Holst, S.; Sötje, I.; Tiemann, H & Jarms, G. 2007. **Life cycle of the rhizostome jellyfish *Rhizostoma octopus* (L.) (Scyphozoa, Rhizostomeae), with studies on cnidocysts and statoliths**. Mar Biol 151: 1695–1710.
- Holst, S.; Heins, A & Laakmann, S. 2019. **Morphological and molecular diagnostic species characters of Staurozoa (Cnidaria) collected on the coast of Helgoland (German Bight, North Sea)**. Mar. Biodivers. 49: 1775–1797.
- Holstein, T & Hausmann, K. 1988. **The cnidocil apparatus of hydrozoans: a progenitor of metazoan mechanoreceptors? In: The Biology of Nematocysts**. Hessinger, D.A & Lenhoff, H.M., eds., pp. 53-71. Academic Press, San Diego.
- Jaimes-Becerra, A.; Chung, R.; Morandini, A.C.; Weston, A.J.; Padilla, G.; Gacesa, R.; Ward, M.; Long, P.F & Marques, A.C. 2017. **Comparative proteomics reveals recruitment patterns of some protein families in the venoms of Cnidaria**. Toxicon 137: 19-26.
- Jankowski, T. 2001. **The freshwater medusae of the world – a taxonomic and systematic literature study with some remarks on other inland water jellyfish**. Hydrobiologia 462: 91-113.
- Jarms, G & Tiemann, H. 1996. **On a new hydropolyp without tentacles, *Microhydrula limopsicola* n. sp., epibiotic on bivalve shells from the Antarctic**. Sci Mar 60: 109–115.
- Jarms, G.; Tiemann, H & Bärmstedt, U. 2002. **Development and biology of *Periphylla periphylla* (Scyphozoa: Coronatae) in a Norwegian fjord**. Marine Biology 141: 647–657.

- Jensch, F & Hofmann, D.K., 1997. **The cnidomes of *Cassiopea andromeda* Forskål, 1775, and *Cassiopea xamachana* Bigelow, 1882 (Cnidaria: Scyphozoa)**. In: den Hartog, J.C., van Ofwegen, L.P., van der Spoel, S. (Eds.). *Coelenterate Biology: Proceedings of the 6th International Congress on Coelenterate Biology*. Nationaal Natuurhistorisch Museum, Leiden, pp. 279–285.
- Kassianow N. 1901. **Studien über das Nervensystem der Lucernariden nebst sonstigen histologischen Beobachtungen über diese Gruppe**. Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie 69:287–377.
- Kelmo, F & Vargas, R. 2002. **Anthoathecatae and Leptothecatae hydroids from Costa Rica (Cnidaria: Hydrozoa)**. Rev. Biol. Trop. 50(2): 599-627.
- Killi, N & Mariottini, G.L. 2018. **Cnidarian Jellyfish: Ecological aspects, nematocyst isolation, and treatment methods of sting**. In *Marine Organisms as Model Systems in Biology and Medicine*; Kubiak, J.Z & Kloc, M.; Eds.; Springer International Publishing: Cham, Germany, pp. 477–513.
- Kitahara, M.V. *et al.* 2020. **Reciprocal transplantation of the heterotrophic coral *Tubastraea coccinea* (Scleractinia: Dendrophylliidae) between distinct habitats did not alter its venom toxin composition**. Ecology and Evolution 10: 1794-1803.
- Kubota, S. 1976. **Notes on the Nematocysts of Japanese Hydroids, (With 5 Text-figures and 1 Table)**. Journal of the Faculty of Science Hokkaido University Series VI. Zoology, 20(2): 230-243.
- Kubota, S. 1991. **Taxonomic Notes on Polyp and Medusa of *Sarsia nipponica* Uchida (Hydrozoa : Corynidae) from the Type Locality in Japan**. Publ. Seto Mar. Bioi. Lab. 35(1-3): 17-23.
- Kubota, S & Takashima, Y. 1992. **Redescription of *Sarsia japonica* (Nagao) (Hydrozoa: Corynidae) from Hokkaido, Japan**. Publ. Seto Mar. Bioi. Lab. 35(6): 371-381.
- Larson, R.J & Harbison, G.R. 1990. **Medusae from McMurdo Sound, Ross Sea including the descriptions of two new species, *Leuckartiara brownei* and *Benthocodon hyalinus***. Polar Biology 11: 19-25.
- Leuschel H. 1932. **Beiträge zur Histologie und Physiologie der Lucernariden**. Zoologische Jahrbücher 52:338–388.
- Lewis *et al.* 2013. **Redescription of *Alatina alata* (Reynaud, 1830) (Cnidaria: Cubozoa) from Bonaire, Dutch Caribbean**. Zootaxa 3737 (4): 473–487.
- Lindner, A., Migotto, A.E., 2001. **Merotrichous isorhiza, a nematocyst new to the Campanulariidae (Cnidaria: Hydrozoa), and its relevance for the classification of cnidae**. Proceedings of the Biological Society of Washington 114: 825–832.
- Lindner, A & Migotto, A.E. 2002. **The life cycle of *Clytia linearis* and *Clytia noliformis*: metagenic campanulariids (Cnidaria: Hydrozoa) with contrasting polyp and medusa stages**. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 82: 541-553.

- Macrander, J.; Broe, M & Daly, M. 2016. **Tissue-specific venom composition and differential gene expression in sea anemones**. *Genome Biol. Evol.* 8: 2358–2375.
- Maddison, W.P. and D.R. Maddison. 2018. **Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.6**. <http://www.mesquiteproject.org>.
- Mariscal, R.N. 1974. **Nematocysts**. In *Coelenterate Biology - Reviews and new perspectives* (L. Muscatine & H.M. Lenhoff, eds). Academic Press, New York: 129-178.
- Mariscal, R.N.; Bigger, C.H & McLean, R. B. 1976. **The Form and Function of Cnidarian Spirocysts 1**. *Cell Tiss. Res.* 168: 465-474.
- Marques, A.C. 1995. ***Eudendrium pocaruquarum* n. sp. (Hydrozoa, Eudendriidae) from the southeastern coast of Brazil, with remarks on taxonomic approaches to the family Eudendriidae**. *Contributions to Zoology* 65(1): 35-40.
- Marques, A.C & Migotto, A.E. 1997. **A new species of *Eudendrium* (Hydrozoa: Anthomedusae: Eudendriidae) from the Netherlands**. *Zool. Verh. Leiden* 323: 149-154.
- Marques, A.C.; Mergner, H.; Höinghaus, R & Vervoort, W. 2000a. ***Bimeria vestita* (Hydrozoa: Anthomedusae: Bougainvilliidae) senior synonym of *Eudendrium vestitum* (Hydrozoa: Anthomedusae: Eudendriidae)**. *Zool. Med. Leiden* 73(22): 321-325.
- Marques, A.C.; Peña Cantero, A.L & Vervoort, W. 2000b. **Mediterranean species of *Eudendrium Ehrenberg, 1834* (Hydrozoa, Anthomedusae, Eudendriidae) with the description of a new species**. *J. Zool., Lond.* 252: 197-213.
- Marques, A.C & Collins, A.G. 2004. **Cladistic analysis of Medusozoa and cnidarian evolution**. *Invertebrate Biology* 123(1): 23-42.
- Medel, M.D.; García-Gómez, J.C & Bouillon, J. 1993. **An undescribed species of *Merona* (Cnidaria: Hydrozoa: Clavidae) from southern Spain with remarks on other species of the genus**. *Journal of Natural History* 27:3 513-519.
- Mendoza-Becerril, M.A.; Marian, J.E.A.R.; Migotto, A.E & Marques, A.C. 2017. **Exoskeletons of Bougainvilliidae and other Hydroidolina (Cnidaria, Hydrozoa): structure and composition**. *PeerJ* 5:e2964.
- Migotto, A.E & Silveira, F.L. da. 1987. **Hidróides (Cnidaria, Hydrozoa) do litoral sudeste e sul do Brasil: Halocordylidae, Tubulariidae e Corymorphidae**. *Iheringia Ser. Zool.* 66: 95–115.
- Migotto, A.E. 1996. **Benthic shallow-water hydroids (Cnidaria, Hydrozoa) of the coast of São Sebastiao, Brazil, including a checklist of Brazilian hydroids**. *Zool. Verh. Leiden* 306: 1-125.
- Migotto, A.E. 1998. **The life cycle of *Sertularia marginata* (Hydrozoa): a medusoid-producing sertulariid**. *Journal of Natural History* 32: 1-12.
- Migotto, A.E & Marques, A.C. 1999. **Redescription of *Dentitheca bidentata* (Cnidaria: Hydrozoa, Plumulariidae), with notes on its life cycle**. *Journal of Natural History* 33: 949-960.

- Migotto, A.E.; Caobelli, J.F & Kubota, S. 2004. **Redescription and life cycle of *Eutima sapinhoa* Narchi and Hebling, 1975 (Cnidaria: Hydrozoa, Leptothecata): a hydroid commensal with *Tivela mactroides* (Born) (Mollusca, Bivalvia, Veneridae).** Journal of Natural History 38: 2533–2545.
- Millard, N.A.H. 1975. **Monograph on the Hydroida of southern Africa.** Ann. S. Afr. Mus. 68: 1-513.
- Mills, C.E. 1976. ***Podocoryne selena*, a New Species of Hydroid from the Gulf of Mexico, and a Comparison with *Hydractinia echinata*.** Biological Bulletin 151(1): 214-224.
- Mills, C.E & Rees, J.T. 1979. ***Bythotiara stilbosa*, new species, (Anthomedusae: Calycopsidae) from neritic waters in central California.** Journal of Natural History, 13(3): 285-293.
- Mills, C. E. 2000. **The life cycle of *Halimedusa typus*, with discussion of other species closely related to the family Halimedusidae (Hydrozoa, Capitata, Anthomedusae).** Scientia Marina, 64, 97–106.
- Miranda, L.S.; Morandini, A.C & Marques, A.C. 2009. **Taxonomic review of *Haliclystus antarcticus* Pfeffer, 1889 (Stauromedusae, Staurozoa, Cnidaria), with remarks on the genus *Haliclystus* Clark, 1863.** Polar Biology 32(10): 1507–1519.
- Miranda, L.S.; Collins, A.L.; Hirano, Y.M.; Milss, C.E & Marques, A.C. 2016. **Comparative internal anatomy of Staurozoa (Cnidaria), with functional and evolutionary inferences.** PeerJ 4:e259
- Morales-Guerrero, A.M. 2021. **Evolução de Cnidaria no tempo e espaço.** Tese (Doutorado em Ciências Biológicas), Universidade de São Paulo, São Paulo, 2021.
- Morandini, A.C.; Stampar, S.N.; Migotto, A.E & Marques, A.C. 2009. ***Hydrocoryne iemanja* (Cnidaria), a new species of Hydrozoa with unusual mode of asexual reproduction.** Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 89(1), 67–76.
- Morandini, A.C & Marques, A.C. 2010. **Revision of the genus *Chrysaora* Peron & Lesueur, 1810 (Cnidaria: Scyphozoa).** Zootaxa 97: 1–97.
- Morandini, A.C.; Custódio, M.R & Marques, A.C. 2016. **Phylum Porifera and Cnidaria.** Marine and Freshwater Toxins: 1-24.
- Morri, C. 1982. **Sur la présence en Méditerranée de *Garveia franciscana* (Torrey 1902) (Cnidaria, Hydroida).** Cahiers de Biologie Marine 23: 381-391.
- Morri, C.; Puce, S.; Bianchi, C.N.; Bitar, G.; Zibrowius, H & Bavestrello, G. **Hydroids (Cnidaria: Hydrozoa) from the Levant Sea (mainly Lebanon), with emphasis on alien species.** Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 89(1): 49–62.
- Nagao, Z & Uchida, T. 1971. **Some Morphological Points of the Hydroid, *Tubularia venusta*.** Zoological Society of Japan 4(3): 170-174.
- Namikawa, H. 2005. **Heteromorphic Polyps Discovered in *Cytaeis uchidae* Rees, 1962 (Hydrozoa; Cytaeidae) from Japan.** Bull. Natn. Sci. Mus., Tokyo, Ser. A, 31(1): 1-6.

- Okamura, B & Gruhl, A. 2021. **Evolution, Origins and Diversification of Parasitic Cnidarians**. In: De Baets, K & Huntley J.W. (eds) *The Evolution and Fossil Record of Parasitism. Topics in Geobiology*, vol 49. Springer.
- Östman, C. 1979a. **Two Types of Nematocysts in Campanulariidae (Cnidaria, Hydrozoa) Studied by Light and Scanning Electron Microscopy**. *Zool Scripta* 8: 5-12.
- Östman, C. 1979b. **Nematocysts in the Phialidium Medusae of *Clytia hemisphaerica* (Hydrozoa, Campanulariidae) Studied by Light and Scanning Electron Microscopy**. *Zoon*, Uppsala 7: 125-142.
- Östman, C. 1982. **Nematocysts and Taxonomy in *Laomedea*, *Gonothyrea* and *Obelia* (Hydrozoa, Campanulariidae)**. *Zool. Scripta* 11(4): 227-241.
- Östman, C.; Piraino, S & I, Roca. 1987. **Nematocyst comparisons between some Mediterranean and Scandinavian campanulariids (Cnidaria, Hydrozoa)**. In: Bouillon, J., Boero, F., Cicogna, F & Cornelius, P.F.S. (Ed.), *Modern Trends in the Systematics, Ecology, and Evolution of Hydroids and Hydromedusae*. Clarendon Press, Oxford, 299–310.
- Östman, C.; Piraino, S & Kem, W. 1991. **Nematocysts of the Mediterranean hydroid *Halocordyle disticha***. *Hydrobiologia* 216/217: 607-613.
- Östman, C. 1997. **Abundance, feeding behaviour and nematocysts of scyphopolyyps (Cnidaria) and nematocysts in their predator, the nudibranch *Coryphella verrucosa* (Mollusca)**. *Hydrobiologia* 355: 21–28.
- Östman, C & Hydman, J. 1997. **Nematocyst analysis of *Cyanea capillata* and *Cyanea lamarckii* (Scyphozoa, Cnidaria)**. *Scientia Marina* 61(3): 313-344.
- Östman, C. 2000. **A guideline to nematocyst nomenclature and classification, and some notes on the systematic value of nematocysts**. *Scientia Marina* 64 (supl. 1), 31–46.
- Peach, M.B & Pitt, K.A. 2005. **Morphology of the nematocysts of the medusae of two scyphozoans, *Catostylus mosaicus* and *Phyllorhiza punctata* (Rhizostomeae): implications for capture of prey**. *Invertebrate Biology* 124(2): 98–108.
- Peña Cantero, A.L & García Carrascosa, A.M. 2002. **The benthic hydroid fauna of the Chafarinas Islands (Alborán Sea , western Mediterranean)**. *Zool. Verh., Leiden* 337: 1-180.
- Petersen, K. W & Vannucci, M. 1960. **The life cycle of *Koellikerina fasciculata* (Anthomedusae, Bougainvilliidae)**. *Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli* 31: 473-492.
- Piraino, S. et al. 2014. ***Pelagia benovici* sp. nov. (Cnidaria, Scyphozoa): a new jellyfish in the Mediterranean Sea**. *Zootaxa* 3794 (3): 455–468.
- Puce, S.; Cerrano, C.; Marques, A.C & Bavestrello, G. 2005. ***Eudendrium klausii* (Cnidaria, Hydrozoa), a new species of hydroid from Belize**. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 85: 291-305.
- Purcell, J.E. 1984. **The Functions of Nematocysts in Prey Capture by Epipelagic Siphonophores (Coelenterata, Hydrozoa)**. *Biol. Bull.* 166: 310-327.

- Purcell, J.E & Mills, C.E. 1988. **The correlation between the nematocyst types and diets in the pelagic hydrozoa.** In: The Biology of Nematocysts. Hessinger, D.A & Lenhoff, H.M., eds., pp. 463-485. Academic Press, San Diego.
- Rachamim, T & Sher, D. 2012. **What Hydra can teach us about chemical ecology – how a simple, soft organism survives in a hostile aqueous environment.** Int. J. Dev. Biol. 56: 605-611.
- Rees, W.J. 1938. **Observations on British and Norwegian hydroids and their medusae.** J. mar. biol. Ass. U.K. 23: 1-42.
- Russell, F.S. 1938. **On the nematocysts of hydromedusae.** J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 23: 145-165.
- Russell, F.S. 1940. **On the nematocysts of hydromedusae III.** Journal of the Marine Biological Association 24: 515-523.
- Ryland, J.S & Lancaster, J.E. 2004. **A review of zoanthid nematocyst types and their population structure.** Hydrobiologia 530/531: 179-187.
- Shick, J.M. 1991. **A Functional Biology of Sea Anemones.** Chapman & Hall, London and other cities, 395 pp.
- Schmidt, H., 1972. **Prodromus zu einer Monographie der mediterranen Aktinien.** Zoologica 121: 1–146.
- Schuchert, P. 1996. **The marine fauna of New Zealand: Athecate Hydroids and their Medusae (Cnidaria: Hydrozoa).** New Zealand Oceanographic Institute Memoir 106.
- Schuchert, P. 2001. **Hydroid of Greenland and Iceland (Cnidaria, Hydrozoa). Meddelelser om Grønland.** Bioscience, 53: 1-184.
- Schuchert, P. 2003. **Hydroids (Cnidaria, Hydrozoa) of the Danish expedition to the Kei Islands.** Steenstrupia 27(2): 137–256.
- Schuchert, P. 2004. **Revision of the European athecate hydroids and their medusae (Hydrozoa, Cnidaria): families Oceanidae and Pachycordylidae.** Rev. Suisse de Zool. 111 (2): 315-369.
- Schuchert, P. 2005. **Rediscovery of *Coryne fucicola* (de Filippi, 1866) (Cnidaria: Hydrozoa).** Cah. Biol. Mar. 46 : 305-310.
- Schuchert, P. 2006. **The European athecate hydroids and their medusae (Hydrozoa, Cnidaria): Capitata Part 1.** Rev. Suisse de Zool. 113: 325-410.
- Schuchert, P & Brinckmann-Voss, A. 2006. **The true and false gonophores of *Coryne epizoica* and its shell colonizing mechanisms.** Italian Journal of Zoology 73 (4): 319-324.
- Schuchert, P. 2007. **The European athecate hydroids and their medusae (Hydrozoa, Cnidaria): Filifera Part 2.** Rev. Suisse de Zool. 114 (2): 195-396.
- Schuchert, P. 2008a. **The European athecate hydroids and their medusae (Hydrozoa, Cnidaria): Filifera Part 4.** Rev. Suisse de Zool. 115 (4): 677-757.
- Schuchert, P. 2008b. **The European athecate hydroids and their medusae (Hydrozoa, Cnidaria): Filifera Part 3.** Rev. Suisse de Zool. 115 (2): 221-302.
- Schuchert, P. 2010. **The European athecate hydroids and their medusae (Hydrozoa, Cnidaria): Capitata Part 2.** Rev. Suisse de Zool. 117 (3): 337-555.

- Schuchert, P. 2016. **The polyps of *Oceania armata* identified by DNA barcoding (Cnidaria, Hydrozoa)**. Zootaxa 4175 (6): 539–555.
- Schuchert, P.; Sanamyan, N & Sanamyan, K. 2016. **Observations on two large athecate hydroids (Cnidaria: Hydrozoa) from the Kamchatka Peninsula (NW Pacific)**. Revue suisse de Zoologie 123(1): 165-178.
- Schuchert, P. 2019. **The hydroid of the medusa *Lizzia blondina* Forbes, 1848**. Marine Biodiversity 49: 1683–1693.
- Shpirer, E.; Diamant, A.; Cartwright, P & Huchon, D. 2018. **A genome wide survey reveals multiple nematocyst-specific genes in Myxozoa**. BMC Evolutionary Biology 18(1): 38.
- Silveira, F.L & Morandini, A.C. 1997. ***Nausithoe aurea* n. sp. (Scyphozoa: Coronatae: Nausithoidae), a species with two pathways of reproduction after strobilation: sexual and asexual**. Contributions to Zoology 66(4): 235-246.
- Sötje, I & Jarms, G. 2009. **Derivation of the reduced life cycle of *Thecoscyphus zibrowii* Werner, 1984 (Cnidaria, Scyphozoa)**. Mar. Biol. 156: 2331–2341.
- Spangenberg, D. 1964. **New observations on Aurelia**. Trans. Am. Microsc. Soc. 83: 448–455.
- Stepanjants, S.D.; Christiansen, B.O.; Svoboda, A & Anokhin, B.A. 2003. **The genus *Monocoryne* (Hydrozoa, Capitata): Peculiarities of morphology, species composition, biology and distribution**. Sarsia: North Atlantic Marine Science 88 (2): 97-106.
- Toshino, S.; Miyake, H & Iwanaga, S. 2014. **Development of *Copula sivickisi* (Stiasny, 1926) (Cnidaria: Cubozoa: Carybdeidae: Tripedaliidae) collected from the Ryukyu Archipelago, southern Japan**. Plankton Benthos Res 9(1): 32–41.
- Toshino, S.; Miyake, H & Shibata, H. 2018. **Development of *Carybdea brevipedia* Kishinouye, 1891 (Cnidaria: Cubozoa: Carybdeida: Carybdeidae) collected from northern Japan**. Plankton Benthos Res 13(3): 116–128.
- Trolone, V.B. 2001. **Hidromedusas (Cnidaria, Hydrozoa) do canal de São Sebastião, SP**. MSc. Dissertation, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Uchida, T. 1929. **Studies on the Stauromedusae and Cubomedusae, with special reference to their metamorphosis**. Japanese Journal of Zoology 2: 103–193.
- Uchida, T & Hanaoka, K.I. 1933. **On the morphology of a stalked medusa, *Thaumatoscyphus distinctus* Kishinouye**. Journal of the Faculty of Science Hokkaido Imperial University (Series VI Zoology) 2: 135–153.
- Underwood, A. H & Seymour, J. E. . 2007. **Venom ontogeny, diet and morphology in *Carukia barnesi*, a species of Australian box jellyfish that causes Irukandji syndrome**. Toxicon 49: 1073–1082.
- Van Iten, H.; Leme, J.M.; Simões, M.G.; Marques, A.C & Collins, A.G. 2006. **Reassessment of the phylogenetic position of conulariids (?Ediacaran–**

- Triassic) within the subphylum Medusozoa (phylum Cnidaria).** Journal of Systematic Palaeontology 4 (2): 109-118.
- Van Iken, H.; Marques, A.C.; Leme, J.M.; Pacheco, M.L.A.F & 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(4): 677-690.
- Vervoort, W. 1964. **Note on the distribution of *Garveia franciscana* (Torrey, 1902) and *Cordylophora caspia* (Pallas, 1771) in the Netherlands.** Zool Mededel 39: 125–146.
- Watson, J.E. 1980. **The identity of two tubularian hydroids from Australia with a description and observations on the reproduction of *Ralpharia magnifica* gen. et sp. novo.** Memoirs of the National Museum of Victoria 41: 53-63.
- Watson, G.M & Wood, R.L.; 1988. **Colloquium on terminology.** In: The Biology of Nematocysts. Hessinger, D.A & Lenhoff, H.M., eds., pp. 21-23. Academic Press, San Diego.
- Weill, R. 1925. **Foyers de formation et voies de migration des nématocystes de *Halyclistus* [SIC] *octoradiatus* Clark. Existence, sur leur parcours, de réservoirs sélectifs.** Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences 180: 327–330.
- Weill, R. 1934. **Contribution à l'étude des cnidaires et de leurs nématocystes. I. Recherches sur les nématocystes (morphologie, physiologie, développement). II. Valeur taxonomique du cnidome.** Trav. Sta. Zool Wimereux 10: 1-347; 11:351-701.
- Werner, B. 1965. **Die Nesselkapseln der Cnidaria, mit besonderer Berücksichtigung der Hydroida. I. Klassifikation und Bedeutung für die Systematik und Evolution.** Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen 12: 1–39.
- Werner, B. 1975. **Bau und Lebensgeschichte des Polypen von *Tripedalia cystophora* (Cubozoa, class nov., Carybdeidae) und seine Bedeutung für die Evolution der Cnidaria.** Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen 27: 461–504.
- West, D.L. 1974. **Notes on *Stauridiosarsia producta* (Hydrozoa, Corynidae), a New Addition to the New England, Marine Fauna.** Zool. Scripta (3): 5-9.
- Weston, A.J *et al.* 2013. **Proteomic characterisation of toxins isolated from nematocysts of the South Atlantic jellyfish *Olindias sambaquiensis*.** Toxicon 71: 11-17.
- Widmer, C.L. 2004. **The hydroid and early medusa stages of *Mitrocoma cellularia* (Hydrozoa, Mitrocomidae).** Marine Biology 145: 315–321.
- Widmer, C.L. 2006. **Life cycle of *Phacellophora camtschatica* (Cnidaria: Scyphozoa).** Invertebrate Biology 125(2): 83–90.
- Widmer, C.L.; Cailliet, G & Geller, J. 2010. **The life cycle of *Earleria corachloae* n. sp. (Cnidaria: Hydrozoa) with epibiotic hydroids on mid-water shrimp.** Marine biology 157(1): 49-58.

Biografia

2014–2018 – Graduação em Ciências Biológicas pela Universidade Estadual de Campinas, Unicamp.

2014–2015 – Colaboradora de pesquisa científica no Laboratório de Evolução de Organismos Meiofaunais (LEOM-IB-Unicamp), desenvolvendo o artigo “New species and new records of freshwater *Heterolepidoderma* (Gastrotricha: Chaetonotidae) from Brazil with an identification key to the genus”².

2016–2016 – Iniciação Científica no Laboratório de Evolução de Organismos Meiofaunais (LEOM-IB-Unicamp), com o projeto “Levantamento taxonômico do gênero *Heterolepidoderma* (Gastrotricha: Chaetonotida: Chaetonotidae) nos estados de Minas Gerais e São Paulo”.

² GARRAFFONIGarraffoni, André A.R. S. & MelchiorELCHIOR, Marina P. 2015. New species and new records of freshwater *Heterolepidoderma* (Gastrotricha: Chaetonotidae) from Brazil with an identification key to the genus. *Zootaxa* ZOOTAXA (ONLINE) v.: 4057:, p. 551-568, 2015.