

Amanda Ferreira Cunha

Da variabilidade morfológica à diversidade taxonômica em
Proboscoida (Cnidaria, Hydrozoa): inferências filogenéticas
e morfométricas para a delimitação de linhagens

From morphological variability to taxonomic diversity in
Proboscoida (Cnidaria, Hydrozoa): phylogenetic and
morphometric inferences for lineages delimitation

São Paulo

2016

Amanda Ferreira Cunha

Da variabilidade morfológica à diversidade taxonômica em
Proboscoida (Cnidaria, Hydrozoa): inferências filogenéticas
e morfométricas para a delimitação de linhagens

From morphological variability to taxonomic diversity in
Proboscoida (Cnidaria, Hydrozoa): phylogenetic and
morphometric inferences for lineages delimitation

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

Orientador: Prof. Dr. Antonio Carlos Marques

São Paulo

2016

Resumo

A variabilidade morfológica é comum em vários táxons marinhos, e os membros de Cnidaria Medusozoa se destacam por expressar a variabilidade em diferentes níveis, especialmente considerando as diferentes fases do ciclo de vida. Entretanto, muitos problemas taxonômicos surgem a partir das dificuldades em interpretar os níveis de variação, já que variações intraespecíficas muitas vezes são interpretadas de forma imprecisa como interespecíficas, e vice-versa. Neste estudo, revisamos os padrões de variação morfológica em Cnidaria Medusozoa, avaliando sua influência na taxonomia e diversidade do grupo. Seguindo essa abordagem, investigamos as relações filogenéticas da subordem Proboscoida, testando a relevância dos caracteres morfológicos diagnósticos tradicionais para a delimitação de linhagens em vários níveis taxonômicos. Além disso, avaliamos os seus padrões de variação morfológica, contrastando dados morfométricos e filogenéticos. Ficou claro que a variação intraespecífica em Medusozoa está frequentemente correlacionada com a variação interespecífica, e existe sobreposição entre os diferentes níveis. Igualmente, mostramos que a diversidade de espécies em Medusozoa está imprecisamente estimada, e existe ainda um grande potencial para a descoberta de espécies crípticas em Hydrozoa. Isso foi comprovado em Proboscoida, já que seus padrões filogenéticos mostraram que vários grupos não são monofiléticos, incluindo a família Clytiidae, os gêneros *Campanularia*, *Clytia*, *Obelia* e *Laomedea*, e as espécies *Orthopyxis integra*, *Clytia gracilis* e *Obelia dichotoma*. Da mesma forma, vários caracteres diagnósticos tradicionais resultaram não informativos para a delimitação de espécies e gêneros. Por outro lado, encontramos padrões morfométricos consistentes entre caracteres investigados em diferentes níveis de comparação. Dentre eles, tamanho e forma da hidroteca, espessura do perissarco, assim como número e altura das cúspides da hidroteca corroboraram a delimitação de várias linhagens. Nosso estudo demonstrou a importância das análises que combinam dados morfométricos e filogenéticos, especialmente quando a amplitude de variação dos caracteres morfológicos é detalhadamente comparada e investigada. Estudos em Hydrozoa, assim como Medusozoa e outros táxons marinhos se beneficiarão dessa abordagem, estabelecendo espécies válidas bem fundamentadas, e aprimorando nossas estimativas sobre a diversidade de espécies no ambiente marinho.

Abstract

Morphological variability is common in several marine taxa, and members of Cnidaria Medusozoa are noticeable for expressing variability in many different levels, especially in different phases of the life cycle. However, difficulties in interpreting the levels of variation have posed many taxonomic problems, since intraspecific variations are often misinterpreted as interspecific variations, and vice-versa. In this study, we reassessed patterns of morphological variation in Cnidaria Medusozoa to evaluate their influence on the taxonomy and diversity of the group. Following this approach, we investigated the phylogenetic relationships in the suborder Proboscoida, testing the relevance of traditional morphological diagnostic characters for delimiting lineages in several taxonomic levels. Also, we evaluated their patterns of morphological variation, contrasting morphometric and phylogenetic data. It is clear that in Medusozoa intraspecific variation often parallels interspecific variation, and there is overlap between the different levels. In addition, we show that species diversity in Medusozoa is probably misestimated, and there is still a great potential for the discovery of cryptic species in Hydrozoa. This is true for Proboscoida, since their phylogenetic patterns showed that several groups are not monophyletic, including the family Clytiidae, the genera *Campanularia*, *Clytia*, *Obelia* and *Laomedea*, and the species *Orthopyxis integra*, *Clytia gracilis* and *Obelia dichotoma*. Similarly, several traditional diagnostic characters were shown not be informative for the delimitation of species and genera. On the other hand, we found consistent morphometric patterns among characters investigated at different levels of comparison. Among them, size and shape of hydrotheca, perisarc thickness, as well as number and height of hydrothecal cusps, supported the delimitation of several lineages. Our results showed the importance of analyses combining phylogenetic and morphometric data, especially when the ranges of variation of morphological characters are compared and investigated in detail. Studies on Hydrozoa, as well as Medusozoa and other marine taxa will benefit from this approach, establishing well grounded valid species and refining our assessments of marine species diversity.

Introdução Geral

A variabilidade morfológica intraespecífica acentuada é um aspecto microevolutivo comum em vários grupos marinhos, principalmente em organismos sésseis coloniais (e.g., Okamura & Partridge 1999, em Bryozoa; Bell & Barnes 2000, em Porifera; Griffith & Newberry 2008, em Hydrozoa; Bruno & Edmunds 1997; Todd 2008, em Anthozoa). O crescimento modular permite a esses organismos a capacidade de uma rápida exploração dos recursos disponíveis e menor risco de morte da colônia, principalmente pelo seu grande poder regenerativo (Hughes & Cancino 1985; Hughes 1989). A plasticidade fenotípica expressa em organismos coloniais advém destas características, permitindo que as colônias ocupem ambientes heterogêneos, ajustando-se às condições ambientais locais (Hughes 1989; Marfenin 1997). Além disso, essa plasticidade não se limita às diversificações morfológicas da colônia, mas se expressa também em padrões fisiológicos, reprodutivos e comportamentais (e.g., Chornesky 1983; West et al. 1993; Lesser et al. 1994).

Vários fatores físicos estão relacionados à variabilidade morfológica em organismos coloniais marinhos, como hidrodinamismo (Kaandorp 1999; Okamura & Partridge 1999; Griffith & Newberry 2008), luminosidade (Helmuth et al. 1997), profundidade (West et al. 1993; Bell & Barnes 2000), latitude e temperatura da água (Ralph 1956; Chen et al. 2011). Entretanto, o avanço das análises moleculares tem mostrado que, em muitos casos, a presumida variabilidade morfológica intraespecífica é resultado da diferenciação genética de linhagens, e várias espécies consideradas “amplamente distribuídas” apresentam populações geneticamente estruturadas que, na realidade, correspondem a espécies crípticas (Klautau et al. 1999; Fukami et al. 2004; Prada et al. 2008; Schmidt-Roach et al. 2013). Por outro lado, também é possível encontrar espécies que são distintas morfológicamente mas não geneticamente (e.g., Forsman et al. 2010; Pizón et al. 2013; Prada et al. 2014), demonstrando que a plasticidade fenotípica de caracteres morfológicos pode também ser erroneamente interpretada como variação interespecífica. De fato, no nível taxonômico, a determinação dos padrões de variação morfológica intra e interespecíficos não é simples, já que a variabilidade apresentada pelas espécies leva à sobreposição de seus caracteres diagnósticos, dificultando a definição dos caracteres relevantes para delimitação interespecífica.

Dentre os Cnidaria Medusozoa, os padrões de variabilidade não se limitam ao estágio de pólipos, mas também se expressam nas medusas (Dawson 2005; Gershwin 1999; Miranda

et al. 2009) e nos próprios ciclos de vida, que podem variar intra e interespecificamente (Boero et al. 1992; Bavestrello et al. 2000; Holst et al. 2007; Miranda et al. 2010). Por apresentarem diferentes níveis de variação morfológica, historicamente os taxonomistas enfrentam dificuldades de interpretação dos caracteres diagnósticos nesse grupo, levando a muitos problemas taxonômicos (para alguns exemplos, veja Dawson 2005; Miglietta et al. 2009). Vários estudos moleculares têm mostrado incongruências entre as classificações tradicionais e as relações filogenéticas de muitas espécies, gêneros e famílias (e.g., Schuchert 2005, 2014; Miglietta et al. 2007, 2009; Bentlage et al. 2010; Moura et al. 2011a, b, 2012a, b), assim como ordens e subordens (e.g., Leclère et al. 2009; Maronna et al. 2016). Apesar disso, em Medusozoa, são raros os estudos que correlacionam os padrões de variabilidade morfológica de caracteres diagnósticos com os padrões filogenéticos das espécies (e.g., Dawson 2003, 2005; Moura et al. 2011b; Cunha et al. 2015), e por isso muitos dos limites interespecíficos ainda não são claros. Abordagens relacionando a amplitude de variação de caracteres morfológicos em diferentes níveis taxonômicos e a variação genética associada podem fornecer informações relevantes de delimitações taxonômicas em grupos com morfologia variável.

Os hidroides historicamente associados à família Campanulariidae Johnston, 1836 (Hydrozoa, Leptothecata) se destacam pela ampla variação morfológica apresentada pelas espécies e as dificuldades taxonômicas associadas. A família tradicionalmente compreende de 11 a 13 gêneros (dependendo da proposta taxonômica) arranjados em três subfamílias (Cornelius 1982, 1995; Calder 1991). Por apresentarem o hipostômio em forma de trompete, em oposição ao hipostômio cônico da maioria dos demais Leptothecata, a família foi incluída na ordem Proboscoida Broch, 1910, junto com Bonneviellidae Broch, 1909 e Phialuciidae Kramp, 1955 (Broch 1910; Bouillon 1985). Entretanto, Leclère et al. (2009) mostraram que as ordens Conica Broch, 1910 e Proboscoida, no seu sentido tradicional, não são monofiléticas, e propuseram as ordens Macrocolonia e Statocysta com base nas relações filogenéticas de Leptothecata. Mais recentemente, Maronna et al. (2016) propuseram uma nova classificação filogenética para Leptothecata, redefinindo Proboscoida como uma subordem dentro de Statocysta, e dividindo os Campanulariidae (no seu sentido tradicional) em três famílias, Campanulariidae Johnston, 1836, Clytiidae Cockerell, 1911 e Obeliidae Haeckel, 1879, com escopo semelhante à divisão clássica em subfamílias. Phialuciidae não foi amostrada nesse estudo, e por isso sua inclusão dentro dos Proboscoida ainda precisa ser confirmada.

Apesar dos avanços nas propostas de classificação do grupo nos níveis de subordem e família, pouco se avançou sobre as suas relações filogenéticas no nível de espécies e gêneros. Estudos com Campanulariidae demonstram que a família, no seu sentido tradicional, não é monofilética, assim como alguns gêneros (e.g., *Obelia* Perón & Lesueur, 1810, *Laomedea* Lamouroux, 1812) e espécies (e.g., *Orthopyxis integra* (MacGillivray, 1842), *Clytia gracilis* (Sars, 1850), Govindarajan et al. 2005, 2006; Lindner et al. 2011). A revisão dos caracteres morfológicos em alguns casos, levou à revalidação de antigos sinônimos e descrição de novas espécies (Lindner et al. 2011; Zhou et al. 2013; Cunha et al. 2015; He et al. 2015), porém ainda há muitas inconsistências na interpretação dos caracteres diagnósticos no grupo, e seus padrões de variabilidade morfológica são raramente investigados (e.g., Cunha et al. 2015).

Objetivos Gerais

Este estudo teve como objetivos (1) sintetizar o conhecimento sobre os padrões de variação morfológica em Medusozoa, avaliando sua influência na taxonomia e diversidade do grupo; (2) avaliar os níveis taxonômicos em que os padrões de variabilidade morfológica são informativos para a delimitação interespecífica em Proboscoida (c.f. Maronna et al. 2016), (3) testando as diferentes classificações propostas para o grupo, principalmente em relação aos caracteres diagnósticos classicamente associados às suas espécies e gêneros; e (4) adequando o uso destes padrões de diferenciação à sua história filogenética, através da correlação das variações morfológicas e morfométricas à delimitação de linhagens.

Nesse sentido, o Capítulo 1 é uma revisão crítica dos padrões de variabilidade morfológica em Medusozoa, avaliando como as diferentes interpretações dos níveis de variação podem influenciar a compreensão sobre os padrões de diversificação no grupo. Diferentes níveis de variação morfológica são considerados e revistos para o grupo, a partir de dados publicados e não-publicados, e a diversidade críptica em Hydrozoa é estimada a partir de sequências de DNA disponíveis no GenBank.

O Capítulo 2 trata das relações filogenéticas de Proboscoida, a partir de dados moleculares. A hipótese filogenética proposta é comparada com classificações tradicionais da família Campanulariidae, assim como a nova classificação proposta por Maronna et al. (2016), avaliando a congruência e relevância dos caracteres diagnósticos propostos, em diferentes níveis taxonômicos.

O Capítulo 3 avalia os padrões de variação morfológica em Proboscoida, correlacionando-os à delimitação de espécies no grupo. Para isso, os padrões morfométricos

da maioria dos espécimes incluídos na hipótese filogenética do capítulo anterior são avaliados e comparados entre si com base nas suas relações filogenéticas. Além disso, materiais tipo e *vouchers* de sequências de DNA depositados no GenBank foram estudados, contribuindo para uma ampla revisão dos caracteres morfológicos do grupo e sua amplitude de variação.

Discussão Geral e Conclusões

Cnidaria é reconhecido por sua variabilidade morfológica, com implicação direta na interpretação sobre a diversidade do grupo e, conseqüentemente, sobre sua taxonomia. Estudos avaliando a amplitude de variação de caracteres diagnósticos são comuns em Anthozoa (e.g., Kim et al. 2004; Prada et al. 2008; Stefani et al. 2008), mas essa abordagem é rara em Medusozoa, embora sua utilidade tenha sido discutida (Dawson 2003, 2005, para Scyphozoa). O estudo que apresentamos acrescenta evidências novas e importantes sobre os padrões de variação morfológica em Medusozoa, demonstrando a utilidade de se avaliar a amplitude de variação de caracteres diagnósticos, em associação com dados moleculares, para lidar com as dificuldades associadas à delimitação de espécies no grupo.

A revisão dos diferentes níveis de variação morfológica em Medusozoa deixou claro que variações intraespecíficas e interespecíficas estão frequentemente correlacionadas, contribuindo para que haja sobreposição dos caracteres morfológicos entre os diferentes níveis, e gerando problemas taxonômicos. Tomemos um exemplo: um caráter, como a espessura do perissarco em *Orthopyxis* (Cunha et al. 2015, 2016), é variável no nível intraespecífico, quando se compara pólipos de uma mesma colônia (variação individual) ou pólipos de diferentes colônias (variação populacional), mas também varia no nível interespecífico, em que diferentes espécies também podem ser separadas pelo grau de espessura do perissarco. Esse padrão torna-se um problema para a taxonomia quando os caracteres morfológicos não são testados de forma independente, já que existe um grande potencial para erros de interpretação. De fato, estudos moleculares têm demonstrado a existência de espécies crípticas em Medusozoa, sendo que algumas delas puderam ser delimitadas morfológicamente investigando-se seus caracteres diagnósticos em um contexto filogenético (e.g., Dawson 2003, 2005; Schuchert 2005; Miglietta et al. 2007, 2009; Moura et al. 2012a). Nossa estimativa demonstrou que, ao menos em Hydrozoa, há um grande potencial para a descoberta de espécies crípticas, e por conseqüência, o conhecimento atual sobre a diversidade específica no grupo ainda é limitado.

Hidroides da subordem Proboscoida Broch, 1910 (*sensu* Maronna et al. 2016) são um exemplo importante do impacto que os padrões de variação morfológica têm sobre a taxonomia do grupo. Govindarajan et al. (2006) foram os primeiros a estudar as relações filogenéticas da família Campanulariidae Johnston, 1836 (no seu sentido tradicional, cf. Cornelius 1982), evidenciando o não monofiletismo da família, de alguns gêneros (*Obelia*,

Laomedea) e espécies (*Orthopyxis integra*, *Clytia gracilis*). Ao ampliarmos significativamente o número de táxons das análises, demonstramos também o não monofiletismo de *Campanularia* e *Clytia*, assim como da subfamília Clytiinae, se consideradas em seu contexto tradicional. Em relação às espécies, estudos anteriores com *Clytia* e *Orthopyxis* contribuíram para a revisão de caracteres morfológicos e delimitação interespecífica nesses grupos (Lindner et al. 2011; Zhou et al. 2013; Cunha et al. 2015; He et al. 2015). Nosso estudo amplia os níveis de comparação entre as linhagens, corroborando a validade das espécies *Clytia elsaeoswaldae* Stechow, 1914, *Orthopyxis caliculata* (Hincks, 1853) e *Orthopyxis mianzani* Cunha, Genzano & Marques 2015 (Lindner et al. 2011; Cunha et al. 2015), e o não monofiletismo de *Clytia gracilis* (cf. Lindner et al. 2011), que compreende um complexo de espécies maior que o considerado até aqui. Entretanto, *Clytia xiamenensis* Zhou et al., 2013 e *Clytia gulangensis* He & Zheng, 2015, recentemente descritas (Zhou et al. 2013; He et al. 2015), resultaram proximamente relacionadas a linhagens de *C. hemisphaerica* dos EUA e *C. gracilis* do Brasil, respectivamente, demonstrando que seus limites interespecíficos não estão claros.

A análise de dados moleculares contribuiu para o estudo das relações filogenéticas entre espécies, gêneros e famílias de Proboscoida, e também para a revisão dos caracteres morfológicos diagnósticos tradicionalmente associados a essas linhagens. Com a inclusão de *Bonneviella* Broch, 1909 e exclusão de *Billardia* Totton, 1930, o hipostômio em forma de trompete deixa de ser uma característica compartilhada por todos os Campanulariidae, já que está ausente em *Bonneviella*, que apresenta o “veloid” e cavidade pré-oral (Broch 1909). Igualmente, a hidroteca em forma de campânula é uma provável simplesiomorfia, já ocorre externamente a Campanulariidae (e.g. *Billardia*, Vervoort & Watson 2003). Esses resultados corroboram a classificação proposta por Maronna et al. (2016), que considera no nível de família os três principais grupos que tradicionalmente compõe os Campanulariidae (subfamílias Campanulariinae Johnston 1836, Clytiinae Cockerell 1911 e Obeliinae Haeckel, 1879, Cornelius 1982; Govindarajan et al. 2006). Em relação aos gêneros, nossos resultados sugerem a necessidade de revisão dos caracteres morfológicos, principalmente em Obeliidae, cujos gêneros são historicamente diagnosticados pelo grau de redução da medusa (Cornelius 1982; Boero & Sarà 1987). Esse caráter não é decisivo para a taxonomia, pois resulta em grupos não monofiléticos. Da mesma forma, muitas espécies não são corroboradas de maneira inequívoca pelos seus caracteres diagnósticos (e.g., *Clytia gracilis*, *Obelia dichotoma*), que necessitam ser revistos. Em alguns casos, os padrões filogenéticos

apresentados não foram congruentes com as afinidades taxonômicas tradicionalmente conhecidas para algumas espécies (e.g., *C. hummelincki*, *C. stolonifera*).

As dificuldades associadas à delimitação de gêneros e espécies em Proboscoida relacionam-se, portanto, à ampla variação morfológica intraespecífica e sobreposição entre os diferentes níveis de variação. Esse cenário requer diferentes abordagens na investigação dos limites interespecíficos nesse grupo. Demonstramos, a partir da análise comparada da amplitude de variação dos caracteres, que várias espécies e gêneros possuem diferenças consistentes nos padrões morfométricos de caracteres morfológicos. Nossos resultados contribuem para a delimitação de várias espécies, evidenciando caracteres morfométricos que deram suporte à sua diferenciação. Dentre eles, podemos destacar: (a) variações de tamanho (comprimento e diâmetro das hidrotecas e pedículos) em espécies de *Bonneviella*, *Rhizocaulus verticillatus*, *Tulpa tulipifera*, algumas linhagens de *Clytia* cf. *gracilis*, *C. elsaeoswaldae*, *Laomedea flexuosa*; (b) variações de espessura do perissarco no gênero *Campanularia* e em espécies de *Orthopyxis*, *Silicularia rosea*, *C. noliformis*, *Obelia geniculata*; (c) variações no número e altura das cúspides da hidroteca em *Orthopyxis sargassicola*, *Orthopyxis crenata*, *C. linearis*, *C. stolonifera*, *Obelia bidentata*; e (d) variações em caracteres relacionadas às ramificações de colônias eretas em *Gonothyraea loveni*, *Hartlaubella gelatinosa*, *Obelia longissima* e algumas linhagens de *Obelia* cf. *dichotoma*.

Esses resultados demonstram o potencial existente na investigação dos padrões de variabilidade morfológica para a taxonomia dos Proboscoida. Fica claro que as variações morfológicas podem oferecer dados consistentes para a delimitação de espécies, e a aplicação dessa abordagem em outros grupos de Hydrozoa e Medusozoa é igualmente promissora. É importante, porém, que os caracteres morfológicos sejam estudados em associação aos padrões filogenéticos do grupo em questão, para que os níveis das variações morfológicas sejam corretamente interpretados. Dessa forma, esperamos que essa abordagem seja testada e amplamente utilizada em outros táxons marinhos, oferecendo novas bases para a delimitação de espécies em grupos com morfologia variável e contribuindo para o conhecimento sobre a diversidade de espécies no ambiente marinho.

Referências

- Bavestrello, G., Puce, S., Cerrano, C., Sarà, M. (2000). Phenotypic plasticity in hydrozoans: morph reversibility. *Rivista di Biologia*, 93, 283-294.
- Bell, J. J., & Barnes, D. K. A. (2000). The influences of bathymetry and flow regime upon the morphology of sublittoral sponge communities. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 80, 707-718.
- Bentlage, B., Cartwright, P., Yanagihara, A. A., Lewis, C., Richards, G. S., Collins, A. G. (2010). Evolution of box jellyfish (Cnidaria: Cubozoa), a group of highly toxic invertebrates. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences*, 277, 493-501.
- Boero, F., Bouillon, J., Piraino, S. (1992). On the origins and evolution of hydromedusan life cycles (Cnidaria, Hydrozoa). In R. Dallai (Ed.), *Sex origin and evolution* (pp. 59-68). Modena: Selected Symposia and Monographs U.Z.I.
- Boero, F., Sarà, M. (1987). Motile sexual stages and evolution of Leptomedusae (Cnidaria). *Bollettino di Zoologia*, 54, 131-139.
- Bouillon, J. (1985). Essai de classification des Hydropolypes-Hydroméduses (Hydrozoa-Cnidaria). *Indo-Malayan Zoology*, 2, 29-243.
- Broch, H. (1910). Die Hydroiden der Arktischen Meere. *Fauna Arctica*, 5, 128-247.
- Broch, H., (1909). Hydroiduntersuchungen II. Zur Kenntnis der Gattungen *Bonneviella* und *Lictorella*. *Nyt Magazin for Naturvidenskaberne*, 47, 195-205.
- Bruno, J. F., and Edmunds, P. J. (1997). Clonal variation for phenotypic plasticity in the coral *Madracis mirabilis*. *Ecology*, 78, 2177-2190.
- Calder, D. R. (1991). Shallow-water hydroids of Bermuda: the thecatae, exclusive of Plumularioidea. *Life Science Contributions Royal Ontario Museum*, 154, 1-140.
- Chen, K-S., Hsieh, H.J., Keshavmurthy, S., Leung, J.K.L., Lien, I-T., Nakano, Y., Plathong, S., Huang, H. & Chen, C. A. (2011). Latitudinal gradient of morphological variations in zebra coral *Oulastrea crispata* (Scleractinia: Faviidae) in the West Pacific. *Zoological Studies*, 50(1), 43-52.
- Chornesky, E.A. (1983). Induced development of sweeper tentacles on the reef coral *Agaricia agaricites*: a response to direct competition. *Biological Bulletin*, 165, 569-581.
- Cornelius, P. F. S. (1982). Hydroids and medusae of the family Campanulariidae recorded from the eastern North Atlantic, with a world synopsis of genera. *Bulletin of the British Museum of Natural History (Zoology series)*, 42(2), 37-148.

Cornelius, P. F. S. (1995). North-west European thecate hydroids and their medusae. Part 2. Sertulariidae to Campanulariidae. *Synopses of the British Fauna New Series*, 50, 1-386.

Cunha, A. F., Genzano, G. N., Marques, A. C. (2015). Reassessment of morphological diagnostic characters and species boundaries requires taxonomical changes for the genus *Orthopyxis* L. Agassiz, 1862 (Campanulariidae, Hydrozoa) and some related campanulariids. *PLoS One*, 10(2), e0117553.

Cunha, A.F., Maronna, M.M., Marques, A.C. (2016) Variability in the micro and macroevolutionary scales: a review of the patterns of morphological variation in the Cnidaria Medusozoa. Capítulo 1.

Dawson, M. N. (2003). Macro-morphological variation among cryptic species of the moon jellyfish *Aurelia* (Cnidaria, Scyphozoa). *Marine Biology*, 143, 369-379.

Dawson, M. N. (2005). Morphological variation and systematics in the Scyphozoa: *Mastigias* (Rhizostomeae, Mastigiidae) – a golden unstandard? *Hydrobiologia*, 537, 185-206.

Forsman, Z. H., Conception G. T., Haverkort, R. D., Shaw, R. W., Maragos, J. E., and Toonen, R. J. (2010). Ecomorph or Endangered Coral? DNA and microstructure reveal Hawaii species complexes: *Montipora dilatata/ flabellata/ turgescens* & *M. patula/verrilli*. *PLoS ONE*, 5, e15021.

Fukami, H., Budd, A. F., Paulay, G., Solé-Cava, A., Chen, C. A., Iwao, K., and Knowlton, N. (2004). Conventional taxonomy obscures deep divergence between Pacific and Atlantic corals. *Nature*, 427, 832-835.

Gershwin L. A. (1999). Clonal and population variation in jellyfish symmetry. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 79, 993-1000.

Govindarajan, A. F., Halanych, K. M., Cunningham, C. W. (2005). Mitochondrial evolution and phylogeography in the hydrozoan *Obelia geniculata* (Cnidaria). *Marine Biology*, 146, 213-222.

Govindarajan, A. F., Boero, F., and Halanych, K. M. (2006). Phylogenetic analysis with multiple markers indicates repeated loss of the adult medusa stage in Campanulariidae (Hydrozoa, Cnidaria). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 38, 820-834.

Griffith, K. A., & Newberry, A. T. (2008). Effect of flow regime on the morphology of a colonial cnidarian. *Invertebrate Biology*, 127(3), 259-264.

He, J., Zheng, L., Zhang, W., Lin, Y., and Cao, W. (2015). Morphology and molecular analyses of a new *Clytia* species (Cnidaria: Hydrozoa: Campanulariidae) from the

East China Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 95, 289-300. doi: 10.1017/S0025315414000836.

Helmuth, B.S.T., Sebens, K.P., & Daniel, T.L. (1997). Morphological variation in coral aggregations: branch spacing and mass flux to coral tissues. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 209, 233-259.

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. *Marine Biology*, 151, 1695-1710.

Hughes, R. N. (1989). *A functional biology of clonal animals*. London: Chapman and Hall.

Hughes, R.N., & Cancino, J.M. (1985). An ecological overview of cloning in metazoan. In J. B. C. Jackson, L. W. Buss, R. E. Cook (Eds.) *Population biology and evolution of clonal organisms* (pp. 153-186). New Haven: Yale University Press.

Kaandorp, J. A. (1999). Morphological analysis of growth forms of branching marine sessile organisms along environmental gradients. *Marine Biology*, 134, 295-306.

Kim, E., Lasker, H.R., Coffroth, M.A., Kim, K. (2004). Morphological and genetic variation across reef habitats in a broadcast-spawning octocoral. *Hydrobiologia*, 530/531, 423-432.

Klautau, M., Russo, C. A. M., Lazoski, C., Boury-Esnault, N., Thorpe, J. P., and Solé-Cava, A. M. (1999). Does cosmopolitanism result from overconservative systematics? A case study using the marine sponge *Chondrilla nucula*. *Evolution*, 53, 1414-1422.

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. *Systematic Biology*, 58(5), 509-526.

Lesser, M.P., Weis, V.M., Patterson, M.R., & Jokiel, P.L. (1994). Effects of morphology and water motion on carbon delivery and productivity in the reef coral, *Pocillopora damicornis* (Linnaeus): diffusion barriers, inorganic carbon limitation, and biochemical plasticity. *Journal of Marine Biology and Ecology*, 178, 153-179.

Lindner, A., Govindarajan, A. F., and Migotto, A. E. (2011). Cryptic species, life cycles, and the phylogeny of *Clytia* (Cnidaria: Hydrozoa: Campanulariidae). *Zootaxa*, 2980, 23-36.

Marfenin, N. N. (1997). Adaptation capabilities of marine organisms. *Hydrobiologia*, 355, 153-158.

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). *Scientific Reports*, 6, 18075.

Miglietta, M. P., Piraino, S., Kubota, S., Schuchert, P. (2007). Species in the genus *Turritopsis* (Cnidaria, Hydrozoa): a molecular evaluation. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 45(1), 11-19.

Miglietta, M. P., Piraino, S., Kubota, S., Schuchert, P. (2007). Species in the genus *Turritopsis* (Cnidaria, Hydrozoa): a molecular evaluation. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 45, 11-19.

Miglietta, M. P., Schuchert, P., Cunningham, C. W. (2009). Reconciling genealogical and morphological species in a worldwide study of the family Hydractiniidae (Cnidaria, Hydrozoa). *Zoologica Scripta*, 38, 403-430.

Miglietta, M. P., Schuchert, P., Cunningham, C. W. (2009). Reconciling genealogical and morphological species in a worldwide study of the family Hydractiniidae (Cnidaria, Hydrozoa). *Zoologica Scripta*, 38, 403-430.

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, 1507-1519.

Miranda, L. S., Collins, A. G., Marques, A. C. (2010). Molecules clarify a cnidarian life cycle – The “Hydrozoan” *Microhydrula limopsicola* is an early stage of the Staurozoan *Haliclystus antarcticus*. *PLoS One*, 5(4), e10182.

Moura, C. J., Cunha, M. R., Porteiro, F. M., Rogers, A. D. (2011a). Polyphyly and cryptic diversity in the hydrozoan families Lafoeidae and Hebellidae (Cnidaria: Hydrozoa). *Invertebrate Systematics*, 25, 454-470.

Moura, C. J., Cunha, M. R., Porteiro, F. M., Rogers, A. D. (2011b). The use of the DNA barcode gene 16S mRNA for the clarification of taxonomic problems within the family Sertulariidae (Cnidaria, Hydrozoa). *Zoologica Scripta*, 40, 520-537.

Moura, C. J., Cunha, M. R., Porteiro, F. M., Yesson, C., Rogers, A. D. (2012a). Evolution of *Nemertesia* hydroids (Cnidaria: Hydrozoa, Plumulariidae) from the shallow and deep waters of the NE Atlantic and western Mediterranean. *Zoologica Scripta*, 41, 79-96.

Moura, C.J., Cunha, M. R., Porteiro, F. M., Rogers, A.D. (2012b). A molecular phylogenetic appraisal of the systematics of the Aglaopheniidae (Cnidaria: Hydrozoa:

Leptothecata) from the north-east Atlantic and west Mediterranean. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 164, 717-727.

Okamura, P., & Partridge, J. C. (1999). Suspension feeding adaptations to extreme flow environments in a marine bryozoan. *Biological Bulletin*, 196, 205-215.

Pizón, J. H., Sampayo, E., Cox, E., Chauka, L. J., Chen, C. A., Voolstra, C. R., LaJeunesse, T. C. (2013). Blind to morphology: genetics identifies several widespread ecologically common species and a few endemics among Indo-Pacific cauliflower corals (*Pocillopora*, Scleractinia). *Journal of Biogeography*, 40, 1595-1608.

Prada, C., DeBiasse, M. B., Neigel, J. E., Yednock, B., Stake, J. L., Forsman, Z. H., Baums, I. B., Hellberg, M. E. (2014). Genetic species delineation among branching Caribbean *Porites* corals. *Coral Reefs*, 33, 1019-1030.

Prada, C., Schizas, N. V., and Yoshioka, P. M. (2008). Phenotypic plasticity or speciation? A case from a clonal marine organism. *BMC Evolutionary Biology*, 8, 47.

Ralph, P. M. (1956). Variation in *Obelia geniculata* (Linnaeus, 1758) and *Silicularia bilabiata* (Coughtrey, 1875) (Hydroida, F. Campanulariidae). *Transactions of the Royal Society of New Zealand*, 84(2), 279-296.

Schmidt-Roach, S., Lundgren, P., Miller, K. J., Gerlach, G., Noreen, A. M. E., Andreakis, N. (2013). Assessing hidden species diversity in the coral *Pocillopora damicornis* from Eastern Australia. *Coral Reefs*, 32, 161-172.

Schuchert, P. (2005). Species boundaries in the hydrozoan genus *Coryne*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 36, 194-199.

Schuchert, P. (2014). High genetic diversity in the hydroid *Plumularia setacea*: A multitude of cryptic species or extensive population subdivision? *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 76, 1-9.

Stefani, F., Benzoni, F., Pichon, M., Cancelliere, C., Galli, P. (2008). A multidisciplinary approach to the definition of species boundaries in branching species of the coral genus *Psammocora* (Cnidaria, Scleractinia). *Zoologica Scripta*, 37, 71-91.

Todd, P. A. (2008). Morphological plasticity in scleractinian corals. *Biological Reviews*, 83, 315-337.

Vervoort W, Watson JE (2003) The Marine Fauna of New Zealand: Leptothecata (Cnidaria: Hydrozoa) (Thecate Hydroids). *NIWA Biodiversity Memoir, Wellington*, 119, 538p.

West, J.M., Harvell, C. D., Walls, A-M. (1993). Morphological plasticity in a gorgonian coral (*Briareum asbestinum*) over a depth cline. *Marine Ecology Progress Series*, 94, 61-69.

Zhou, K., Zheng, L., He, J., Lin, Y., Cao, W., Zhang, W. (2013). Detection of a new *Clytia* species (Cnidaria: Hydrozoa: Campanulariidae) with DNA barcoding and life cycle analyses. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 93, 2075-2088.

Zhou, K., Zheng, L., He, J., Lin, Y., Cao, W., Zhang, W. (2013). Detection of a new *Clytia* species (Cnidaria: Hydrozoa: Campanulariidae) with DNA barcoding and life cycle analyses. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 93, 2075-2088.