

**UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO  
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS**

**CTENÓFOROS DA COSTA BRASILEIRA:  
CONSIDERAÇÕES TAXONÔMICAS E  
BIOLÓGICAS**

**OTTO MÜLLER PATRÃO DE OLIVEIRA**

**SÃO PAULO**

**2007**

**OTTO MÜLLER PATRÃO DE OLIVEIRA**

**CTENÓFOROS DA COSTA BRASILEIRA:  
CONSIDERAÇÕES TAXONÔMICAS E BIOLÓGICAS**

Tese apresentada ao Instituto de Biociências da  
Universidade de São Paulo para a obtenção do  
título de Doutor em Ciências, na área de  
Zoologia.

**Orientador:** Prof. Dr. Antonio Carlos Marques

**SÃO PAULO  
2007**

## FICHA CATALOGRÁFICA

Oliveira, Otto M. P.

Ctenóforos da costa brasileira: considerações taxonômicas e biológicas.

124 páginas

Tese (Doutorado) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Zoologia.

1. Título 2. Ctenophora 3. Plâncton Gelatinoso  
I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências.  
Departamento de Zoologia.

## COMISSÃO JULGADORA:

---

Prof(a). Dr(a).

---

Prof(a). Dr(a).

---

Prof(a). Dr(a).

---

Prof(a). Dr(a).

---

Prof. Dr. Antonio Carlos Marques

Orientador



***Mnemiopsis leidyi* A.Agassiz, 1865**

*Se eu fosse um copépodo ou uma larva de peixe,  
este seria certamente o pior dos meus pesadelos.*

*Dedico esta tese aos meus pais, Jota e Mariza,  
que tanto me amam, apóiam e incentivam.*

## AGRADECIMENTOS

---

A realização do presente estudo contou com a colaboração e o apoio imprescindível de diversas pessoas e instituições.

Desta forma, sou extremamente grato ao:

- Departamento de Zoologia e ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo (IB-USP);
- Centro de Biologia Marinha da Universidade de São Paulo (CEBIMar-USP), pela utilização de sua infra-estrutura ao longo de toda parte prática do estudo;
- Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP-Argentina), pela utilização de sua infra-estrutura ao longo de uma semana em outubro de 2006;
- Centro de Estudos do Mar da Universidade Federal do Paraná (CEM-UFPR), pela utilização de sua infra-estrutura ao longo de uma semana em fevereiro de 2007;
- Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de doutorado no período de agosto de 2004 a julho de 2005;
- Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pela concessão da bolsa de doutorado (Proc. 2004/15300-0) no período de agosto de 2005 a julho de 2007;

Agradecendo, penhoradamente, às seguintes pessoas:

- Dr. Antonio Carlos Marques (IB-USP) pela orientação; por todo o incentivo e apoio para a realização deste trabalho; por ter possibilitado a minha formação como pesquisador, muito me ensinando ao longo dos últimos nove anos (iniciação científica, mestrado e doutorado); por sua amizade duradoura;
- Dr. Alvaro E. Migotto (CEBIMar-USP) por todo o incentivo e apoio logístico; por permitir que eu iniciasse o estudo dos ctenóforos no período em que fui funcionário do CEBIMar sob sua supervisão; pela utilização de várias de suas fotos nesta tese; por ter sido também um grande responsável pela minha formação como pesquisador e por sua duradoura amizade;
- Dr. Hermes W. Mianzan (INIDEP-Argentina) pela acolhida em seu laboratório; pelas diversas sugestões e incentivo; por fornecer bibliografia e dados utilizados na elaboração desta tese;
- Drs. Gabriel Genzano (UNMdP-Argentina), Marcelo Acha (INIDEP-Argentina) e Fernando Ramirez (INIDEP-Argentina) pela calorosa acolhida em Mar del Plata;
- Dr. Paulo C. Lana (CEM-UFPR) pela acolhida em seu laboratório durante a coleta de material nos estuários paranaenses e catarinenses;
- Dra. Tagea K. S. Björnberg (CEBIMar-USP) pelo incentivo constante; pela ajuda na identificação de determinados organismos planctônicos e na tradução de textos em alemão gótico (ela lê como se fosse português!) e pelo exemplo de dedicação ao estudo do plâncton ao longo de uma vida;

- Drs. Fernando P. L. Marques (IB-USP) e Leila L. Longo (IB-USP) pela ajuda essencial na tentativa de utilização de técnicas de biologia molecular (que infelizmente não funcionaram) para responder questões taxonômicas e filogeográficas acerca dos ctenóforos;

- Drs. George Matsumoto (MBARI-EUA) e Steven H. D. Haddock (MBARI-EUA) pela revisão de alguns textos que compõem a tese; pelo envio de bibliografia e por diversas sugestões que ajudaram a aprimorar o estudo dos ctenóforos;

- Dr. G. Richard Harbison (WHOI-EUA) pelas proveitosas discussões acerca do problema taxonômico de *Mnemiopsis leidyi*; por diversas sugestões e pelo envio de bibliografia fundamental para o estudo dos ctenóforos;

- Fotógrafos Dr. Casey Dunn (Hawaii Univ.-EUA), Dr. Steven Haddock (MBARI-EUA), Dr. Anthony Moss (Auburn Univ.-EUA), Dra. Tamara Shiganova (SIO-Rússia), Armando Lucca Jr. (Nautilus Dive, Santos), Paulo F. Silva (Big Paul – ILV, Santos), Asbjørn Hansen (Oslo, Noruega) e Arne Kuilman (Zeeland, Holanda), por permitirem a utilização de suas fotos nesta tese e em publicações relacionadas a esta;

- Técnicos Eduardo Honuma, Joseilto M. Oliveira e Joseph M. E. Van Sebroeck pelo auxílio fundamental no trabalho de campo; pessoal da biblioteca (Isabel, Virgínia, Wagny) pelos vários pedidos de bibliografia atendidos; pessoal da manutenção (Elias, Paulo Eduardo, Reinaldo) pelo auxílio na montagem do mini-planktonkreisel; pessoal da cozinha (Adinalva, Clauce, Fátima, José, Kátia) pelas refeições deliciosas; enfim, a todos os amigos, funcionários do CEBIMar-USP, pela convivência harmoniosa no período em que estive nesta instituição;

- Colegas Alvaro Augusto, André Cabral, Janaína Caobelli e Marcelo Oliveira pela coleta de material analisado no presente estudo;

- Colegas Carlos Campos, Ezequiel Ale, Fernando Gibran, Juliana Bardi, Juliana Borges e Luigi Liberati pelo auxílio no trabalho de campo;

- Colegas do LEM e agregados, André, Eze, Ju Bardi, Ju Lucca, Maurício, Max, Sérgio, Taís, Val e Vanessa pela maravilhosa convivência, incentivo e amizade;

- Colegas do LSM, Almir, Antonio, Eze, Karin, Max, Sabrina e Tati (*in memoriam*) pela troca de experiências, ajuda na tentativa de utilização de técnicas de biologia molecular, pela maravilhosa convivência e amizade;

- Amigos de São Sebastião, Almir, Andréia, Charles e Bárbara, Cláudio, Fernando e Renata, Juliana, Leandro, Miriam, Maurício, Penca, Rafaela e tantos outros pela maravilhosa convivência e incentivo;

- A amigos de São Paulo, Eze, Mauro, Max e Willian, Raphael e Larissa, pelas tantas acolhidas em suas casas nas minhas idas a São Paulo;

- Meus pais e familiares, por todo o apoio, incentivo e amor incondicional com que me possibilitaram chegar até aqui;

- Meus filhos, Felipe e o irmãozinho (ou irmãzinha) que está a caminho, por tanta felicidade que me concedem;

- Minha querida esposa Roberta, pelo amor, paciência, incentivo, apoio... Enfim, por ter tornado a minha vida muito mais harmoniosa e feliz!

## ÍNDICE

---

|  |     |
|--|-----|
| RESUMO .....   | 1   |
| ABSTRACT .....   | 2   |
| CAPÍTULO 1. INTRODUÇÃO AO ESTUDO DOS CTENÓFOROS .....  | 3   |
| CAPÍTULO 2. DIVERSIDADE DE CTENÓFOROS NO CANAL DE SÃO SEBASTIÃO .....  | 18  |
| CAPÍTULO 3. CHAVE DE IDENTIFICAÇÃO DOS CTENOPHORA DA COSTA BRASILEIRA .  | 51  |
| CAPÍTULO 4. VARIAÇÕES MORFOLÓGICAS EM <i>MNEMIOPSIS LEIDYI</i> E SUAS<br>IMPLICAÇÕES TAXONÔMICAS .....   | 79  |
| CAPÍTULO 5. BIOLOGIA POPULACIONAL DE <i>MNEMIOPSIS LEIDYI</i> NA COSTA SUDESTE<br>E SUL DO BRASIL .....  | 75  |
| CAPÍTULO 6. CONSIDERAÇÕES FINAIS .....   | 97  |
| ANEXO 1. DINÂMICA SAZONAL DAS MASSAS DE ÁGUA NO CANAL DE SÃO<br>SEBASTIÃO (SE BRASIL) DE MARÇO DE 2005 A MAIO DE 2006 .....  | 100 |
| ANEXO 2. GEOGRAPHIC DISTRIBUTION AND PREDATORY IMPACT OF THE<br>CTENOPHORE <i>MNEMIOPSIS LEIDYI</i> : A POTENTIAL THREAT TO THE<br>FISHERIES AND PLANKTONIC ECOSYSTEMS FROM BRAZILIAN COAST? ..... | 104 |
| ANEXO 3. NORTH AND BALTIC SEAS THREATENED BY A CTENOPHORE .....  | 119 |



## RESUMO

---

O filo Ctenophora tem sido negligenciado em estudos faunísticos e ecológicos no Brasil. São escassos os registros de espécies e pouco se sabe sobre a distribuição e abundância destes animais em águas brasileiras. Muito dessa falta de informações sobre o grupo se deve às dificuldades em se coletar e preservar espécimes. O presente estudo consistiu em um esforço no sentido de se conhecer um pouco mais sobre os ctenóforos, nos âmbitos faunístico, taxonômico e ecológico. A tese foi dividida em seis capítulos: o primeiro faz uma introdução ao estudo dos Ctenophora; o segundo traz descrições das sete espécies que ocorrem no Canal de São Sebastião; o terceiro traz uma chave de identificação para as treze espécies registradas para a costa brasileira, incluindo um glossário de termos específicos; o quarto aborda o problema taxonômico relativo ao ctenóforo *Mnemiopsis leidyi*, apresentando uma solução para tal; o quinto contempla a biologia populacional de *M. leidyi* na costa brasileira, a questão do impacto predatório da espécie em diversas regiões do mundo e sua recente introdução nos mares do Norte e Báltico; o último apresenta considerações gerais sobre os resultados dos capítulos anteriores. Desta forma, procurei abordar diversos aspectos da taxonomia e biologia dos ctenóforos presentes na costa brasileira e espero, assim, ter conseguido efetuar algum avanço no conhecimento deste grupo, ainda muito carente de estudos no Brasil e no mundo.

## ABSTRACT

---

The phylum Ctenophora is poorly studied in Brazil. Species records for the Brazilian coast are scarce in the literature. The distribution patterns and abundance of ctenophores in the region are almost unknown. The scarcity of data aims mostly to the difficulties in collecting and preserving specimens. This study consisted in an effort to increase knowledge on the faunistics, taxonomy and ecology of the ctenophores from Brazilian waters. Dissertation was divided in six chapters. The first one introduces the Ctenophora study. The second presents description of the seven species found in the São Sebastião Channel. The third chapter is an identification key to the species reported for the Brazilian coast, with a glossary on specific terms. The fourth regards the taxonomical problem of *Mnemiopsis leidyi* and suggests a solution for it. The fifth presents the population biology of *M. leidyi* from the Brazilian coast, the predatory impact of the species in several areas of the world and its recent introduction in the North and Baltic seas. The last chapter summarizes the final conclusions of the previous chapters. Thus, in hope of fulfilling a gap on these animals knowledge, I tried to contemplate several aspects of taxonomy and biology of the ctenophore species from the Brazilian coast.

# *CAPÍTULO 1*

## **INTRODUÇÃO AO ESTUDO DOS CTENÓFOROS**

---

## Aspectos gerais do filo Ctenophora

Os Ctenophora, do grego *kteis* (= pente) + *phoros* (= possuir) (cf. MIGOTTO & RODRIGUES, 1999), são um grupo de animais marinhos gelatinosos de simetria corpórea birradial, caracterizados por possuírem oito fileiras longitudinais de ctenos, um sistema gastrovascular com aberturas anais, musculatura mesenquimal e tentáculos com coloblastos (HARBISON & MADIN, 1982).

O principal eixo corpóreo dos ctenóforos é o eixo oral-aboral, e por ele passam dois planos perpendiculares (estomodeal e tentacular), cada qual dividindo o corpo do animal em duas metades simetricamente semelhantes (MARTINDALE, 2002). O plano estomodeal é aquele definido ao longo do estomodeu achatado e o plano tentacular é aquele que passa pelas duas bainhas tentaculares (ou pela posição onde estas virtualmente existiriam, no caso de espécies sem tentáculos axiais) (MARTINDALE, 2002). Desta forma, o corpo de um ctenóforo seria dividido em quatro quadrantes se cortado no plano estomodeal e no plano tentacular. A presença de dois poros anais, localizados próximos à extremidade aboral em quadrantes opostos, determina a simetria birradial dos ctenóforos (MARTINDALE, 2002).

Os ctenos são formados por um conjunto de até 100000 cílios justapostos e, dispostos em oito fileiras longitudinais ao longo do corpo dos ctenóforos, são responsáveis pela locomoção destes animais (AFZELIUS, 1961; WELCH *et al.*, 2005). Cada fileira de ctenos responde a um comando neural independente, de tal forma que, quando algumas fileiras apresentam o batimento dos ctenos em sentidos oposto às demais, o animal consegue girar em seu próprio eixo (TAMM & TAMM, 1981).

O sistema gastrovascular dos ctenóforos é composto por um estomodeu (de origem ectodérmica), além de um infundíbulo, oito canais meridionais e alguns canais acessórios (canais paragástricos, transversais, tentaculares, anais, interradaiais, adradiais e canal oral), todos de origem endodérmica (cf. HARBISON & MADIN, 1982). O estomodeu é achatado e orientado no eixo oral-aboral, abrindo-se na boca em uma extremidade e divisando com o infundíbulo na extremidade oposta. Na porção aboral do estomodeu fica uma estrutura responsável por digerir o alimento, antes que este passe para o infundíbulo e se distribua pelos canais (MARTINDALE, 2002). Do infundíbulo saem dois canais transversais e destes saem os canais tentaculares (que se ligam às bainhas tentaculares) e interradaiais (que se dividem em dois canais adradiais, ligando-se aos canais meridionais) (HYMAN, 1940). Os canais meridionais são de fundo cego na extremidade aboral e podem ligar-se entre si ou ligar-se ao canal oral na extremidade

oposta (HYMAN, 1940). Os canais paragástricos são, na realidade, sulcos posicionados opostamente no eixo tentacular do estomodeu, por onde escoam os restos da digestão que saem pela boca (*cf.* HYMAN, 1940). Parte da matéria particulada resultante da digestão passa pelos canais anais e é liberada através dos poros anais (MARTINDALE, 2002).

Os ctenóforos possuem células musculares lisas, sem componentes epiteliais e envolvidas por lâmina basal (MARTINDALE, 2002). Tais células contêm elementos contráteis de actina e miosina, e são inervadas por diversas sinapses (HERNANDEZ-NICAISE, 1991). Estudos de linhagens celulares demonstraram que tais células são originadas por precursores endo-mesodérmicos (MARTINDALE & HENRY, 1999). Além das células musculares, outras células multipolares mesenquimais estão presentes na mesogléia dos ctenóforos, indicando que, possivelmente, o grupo apresenta um desenvolvimento triploblástico (MARTINDALE, 2002). Porém, a homologia entre a suposta mesoderme dos ctenóforos e aquela encontrada nos metazoários bilaterais ainda é incerta (MARTINDALE, 2002).

Os coloblastos são tipos celulares exclusivos dos ctenóforos. Tais células ficam dispersas ao longo dos tentáculos (ao redor da matriz muscular) e são compostas por um filamento central, um filamento espiral e um conjunto de grânulos secretores de material adesivo (BRUSCA & BRUSCA, 2007). Os coloblastos explodem ao contato do tentáculo com a presa, descarregando uma grande quantidade de material adesivo (produzido pelos grânulos) que faz com que a presa fique grudada ao tentáculo e possa então ser conduzida à boca (BRUSCA & BRUSCA, 2007).

As características até aqui apresentadas sustentam o monofiletismo dos Ctenophora e os distinguem dos demais grupos de animais. Outras características do grupo, relacionadas à reprodução, são apresentadas à parte abaixo, assim como considerações sobre a sistemática e a filogenia do grupo.

### **Biologia reprodutiva e ciclo de vida dos ctenóforos**

Os ctenóforos são, em geral, hermafroditas simultâneos (HARBISON & MADIN, 1982), com exceção dos Ocyropsidae que são dióicos (HARBISON & MILLER, 1986) e de algumas espécies de Platyctenida que apresentam protandria (HARBISON & MADIN, 1982). Algumas espécies, como *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865, podem iniciar a produção de gametas ainda na fase larval (BAKER & REEVE, 1974). As gônadas se desenvolvem ao longo das paredes dos canais meridionais e os gametas geralmente são

liberados no meio circundante, onde ocorre a fecundação (HARBISON & MADIN, 1982). Algumas espécies de Platyctenida, entretanto, possuem no corpo câmaras para a incubação de larvas e receptáculos seminais (HARBISON & MADIN, 1982).

A embriogênese dos ctenóforos passa por um estágio de clivagem holoblástica, desigual e determinada, seguida de uma gastrulação originada por uma combinação de epibolia e embolia (HARBISON & MADIN, 1982; MARTINDALE & HENRY, 1997). Ao fim da embriogênese forma-se uma larva de corpo esférico com dois tentáculos longos axiais (larva cidipídia), exceto nos Beroidae, que possuem larvas morfológicamente semelhantes aos seus adultos (HARBISON & MADIN, 1982). Dentre o conjunto de espécies que apresenta a larva cidipídia, algumas mantêm tais características corpóreas por toda a vida (espécies tradicionalmente colocadas na ordem Cydippida); as demais passam por uma metamorfose, resultando em planos corpóreos diferenciados na fase adulta (HYMAN, 1940).

Os ctenóforos são potencialmente capazes de regenerar qualquer parte do corpo (HARBISON & MADIN, 1982), incluindo o órgão apical (MARTINDALE, 2002). A reprodução assexuada, pela fissão do corpo parental, já foi reportada para algumas espécies de Platyctenida (HARBISON & MADIN, 1982).

### **Sistemática e filogenia dos Ctenophora**

A posição dos ctenóforos na filogenia dos Metazoa é incerta. O grupo já foi incluído entre os Zoophyta (animais que lembram vegetais) por LINNAEUS (1758). Posteriormente foi colocado entre os Radiata, grupo que incluía os Echinodermata, Acalepha, Entozoa, Polypi e Infusoria (CUVIER, 1812), período em que os ctenóforos eram referidos como os Acalephae Beroidae (ESCHSCHOLTZ, 1825) ou família dos Beroídeos (RANG, 1828). ESCHSCHOLTZ (1829) criou o nome Ctenophorae (incluso nos Acalepha, juntamente com os Discophorae e os Siphonophorae), dando uma unidade ao grupo. LEUCKART (1847) dividiu os Radiata em Echinodermata e Coelenterata. A reunião dos Ctenophora e dos Cnidaria em um único grupo, os Coelenterata, transmitia a noção de parentesco entre os dois grupos. Tal agrupamento foi, por mais de um século, predominantemente aceito entre os zoólogos (vide HYMAN, 1940; KOMAI, 1963), embora tenha sido questionado por autores que argumentavam em favor da ancestralidade comum dos Ctenophora com outros grupos, como os Porifera (SCHNEIDER, 1902) e Platyhelminthes (LANG, 1884; MORTENSEN, 1912; KRUMBACH, 1925; HARDZI, 1953). KOMAI (1963) sintetizou a questão da posição do grupo na

filogenia dos Metazoa até então e, embora tenha argumentado a favor da manutenção do grupo dentro dos Coelenterata, apresentou diversos argumentos que comprovam a distância evolutiva em Ctenophora e Cnidaria. Atualmente, embora estudos morfológicos coloquem os ctenóforos como grupo irmão de todos os animais bilaterais (e.g. NIELSEN, 2001; BRUSCA & BRUSCA, 2007), dados moleculares são inconclusivos, com a sua posição oscilando entre os filos basais (e.g. ZRZAVÝ *et al.*, 1998; PODAR *et al.*, 2001; WALLBERG *et al.*, 2004).

Já a filogenia interna dos Ctenophora parece estar mais bem esclarecida, embora a dificuldade na adoção de um grupo externo dificulte também a averiguação do grupo basal dentro dos ctenóforos. Tradicionalmente, o grupo foi dividido em duas classes, a saber (vide HYMAN, 1940): os Tentaculata, ctenóforos que apresentam tentáculos em algum momento do ciclo de vida (ordens Cydippida, Lobata, Cestida, Platyctenida); e os Nuda, ctenóforos sem tentáculos (ordem Beroida). Ordens descritas posteriormente a tal classificação (Ganeshida e Thalassocalycida) foram incluídas nos Tentaculata (*cf.* HARBISON & MADIN, 1982). Tal classificação deixava implícita a relação de parentesco entre os ctenóforos tentaculados, deixando os beroídeos à parte, simplesmente devido à ausência de tentáculos, tendo sido questionada por autores que discordavam desta relação (KRUMBACH, 1925; KOMAI, 1963). KOMAI (1963) defendeu a hipótese de que Cydippida era, possivelmente, o grupo ancestral dentro dos Ctenophora e que os Platyctenida teriam tido origens evolutivas independentes a partir dos Cydippida. OSPOVAT (1985) propôs uma nova classificação para os Ctenophora, baseado em seus estudos morfológicos, dividindo o filo em duas classes, a saber: os Typhlocoela, ctenóforos sem um canal oral (incluindo as ordens Cydippida e Platyctenida); e os Cyclocoela, ctenóforos com um canal oral (incluindo as ordens Cambojiida, Cestida, Beroida, Ganeshida, Cryptolobiferida, Lobiferida e Thalassocalycida). No mesmo ano HARBISON (1985), baseado em dados morfológicos mais consistentes, propôs dois modelos filogenéticos para os Ctenophora nos quais os Cydippida são apresentados como um grupo polifilético (figura 1). Um dos modelos de HARBISON (1985) (figura 1,A) apresenta ainda os Beroida como um grupo irmão dos Haeckeliidae (uma família de Cydippida). Recentemente uma filogenia dos ctenóforos (PODAR *et al.*, 2001), baseada em dados moleculares (região 18S do DNAr), confirmou as relações propostas nos modelo de HARBISON (1985) e propôs a definição dos Mertensiidae (uma família de Cydippida) como o grupo basal dentro dos Ctenophora (figura 2). O estudo molecular de PODAR *et al.* (2001) indica também que os Lobata podem não constituir um grupo

monofilético, com a inclusão dos Cestida e dos Thalassocalycida dentro deste e a exclusão da família Ocyropsidae como um grupo à parte (figura 3). No entanto tais autores alertam para o fato de que o estudo não conseguiu abranger todas as formas conhecidas de ctenóforos e que a dificuldade na determinação de grupos externos, devido à carência de homologias, mesmo utilizando-se dados moleculares, compromete a definição do grupo basal dentro dos Ctenophora. Desta forma, PODAR *et al.* (2001) optaram por não fazer uma proposta classificatória até que tais dificuldades metodológicas (como a utilização de outros marcadores moleculares) possam ser resolvidas.

### **Estudos faunísticos acerca dos ctenóforos**

Os ctenóforos, assim como outros animais do chamado plâncton gelatinoso, tiveram a sua “era de ouro” durante o século XIX e início do século XX, período em que o conhecimento faunístico do grupo (ou pelo menos das formas planctônicas) se consolidou (HADDOCK, 2004).

Na primeira metade do século XIX, quando embarcações saíam para realizar grandes explorações científicas por vastas áreas dos oceanos (por vezes ao redor do mundo), carregando seus naturalistas a bordo, foram realizadas várias contribuições importantes para o conhecimento faunístico do grupo (*e.g.* CHAMISSO & EYSENHARDT, 1821; ESCHSCHOLTZ, 1829; MERTENS, 1833).

Na segunda metade do século XIX surgiram os grandes compêndios faunísticos (*e.g.* GEGENBAUR, 1856; L.AGASSIZ, 1860; A.AGASSIZ, 1865; CHUN, 1880, 1898) com um número crescente de espécies sendo descritas e redescritas, e muitas sendo sinonimizadas em virtude da ampliação do conhecimento da diversidade de das variações morfológicas dentro do grupo.

O início do século XX foi o auge da “era de ouro” dos ctenóforos planctônicos, com um grande número de espécies descritas já nas primeiras décadas, principalmente em decorrência dos estudos de F. Moser (MOSER, 1903, 1907, 1908, 1910) e de A.G. Mayer (A.AGASSIZ & MAYER, 1899, 1902; MAYER, 1900a, 1900b, 1912). MOSER (1910) apresenta ainda o primeiro mapa de distribuição para várias espécies de ctenóforos ao redor do mundo. Na primeira metade do século XX ocorreu, simultaneamente, a “era de ouro” dos ctenóforos bentônicos, com um número grande de descrições de novas espécies no período, onde se destacam os estudos de M.C. Dawydoff (*e.g.* DAWYDOFF, 1930, 1933, 1938, 1950), entre outros.



Entretanto, após a década de 50, observou-se um declínio acentuado na quantidade de estudos faunísticos e sistemáticos acerca dos ctenóforos (HADDOCK, 2004). Desde então, pouco tem se acrescentado ao conhecimento sistemático e faunístico do grupo e muitas das informações encontradas, por exemplo, em livros textos de zoologia, não passam de compilações de dados que já estavam disponíveis na metade do século XX (cf. HADDOCK, 2004). Neste período de escassez de interesse pelo assunto e de pesquisadores trabalhando no grupo, destacou-se o trabalho de G.R. Harbison (e.g. HARBISON *et al.*, 1978, 2001; MADIN & HARBISON, 1978a, 1978b; HARBISON & MADIN, 1982; HARBISON, 1985; HARBISON & MILLER, 1986; MATSUMOTO & HARBISON, 1993; HARBISON & VOLOVIK, 1994) no sentido de incrementar o conhecimento acerca de diversidade e da biologia dos ctenóforos.

Atualmente estamos entrando em uma nova fase do estudo dos ctenóforos, graças a novas técnicas de coleta e observação dos animais que permitem fazer observações que eram impossíveis de ser realizadas em outros tempos (cf. HADDOCK, 2004). Hoje a utilização de recursos como os submarinos tripulados ou remotamente controlados têm possibilitado o estudo dos ctenóforos de grandes profundidades *in situ* (HADDOCK, 2004). Além disso, técnicas de mergulho autônomo em mar aberto têm apresentado ótimos resultados na observação e coleta de ctenóforos oceânicos epipelágicos (HARBISON & MADIN, 1979, HADDOCK & HEINE, 2005). Além das cerca de 180 espécies válidas descritas atualmente (cf. MILLS, 1998-2007), pelo menos outras 20 já observadas e coletadas em grandes profundidades aguardam para serem descritas (MILLS, 1998-2007; HADDOCK, 2004). Porém, o número de especialistas no grupo ainda é restrito em todo o mundo, e problemas taxonômicos antigos, comuns para a maioria dos grupos com espécies descritas no século XIX, continuam sem solução.

### **Estudos sobre ctenóforos no Brasil**

No Brasil, os poucos estudos realizados até então foram pontuais, geralmente com a caracterização de uma única espécie, mas sem maiores observações sobre a biologia desta.

O primeiro registro de ctenóforo em águas brasileiras foi feito por ESCHSCHOLTZ (1825, 1829). O autor descreveu *Mnemia schweiggeri* Eschscholtz, 1825, baseado em espécimes coletados na Baía de Guanabara, no Rio de Janeiro, além de ter registrado a ocorrência de *Beroe gilva* Eschscholtz, 1829, para a costa brasileira. RANG (1828) foi o

responsável pelo registro seguinte, descrevendo *Alcinoe vermiculata* Rang, 1828, também baseado em material coletado no Rio de Janeiro.

O estudo seguinte só veio a ocorrer mais de um século depois, quando PETRECHEN (1946) registrou a ocorrência de *Mnemiopsis mccradyi* Mayer, 1900, para a região de Santos, no litoral de São Paulo. MARCUS (1957) registrou a presença de *Vallicula multiformis* Rankin, 1956 para o litoral norte de São Paulo, tendo por ocasião feito algumas observações acerca do comportamento da espécie. DOMANESCHI (1976) registrou a presença de *Beroe ovata* Chamisso & Eysenhardt, 1821, também para o litoral paulista, na região de Santos.

Duas revisões da distribuição geográfica dos ctenóforos no Atlântico citaram a ocorrência de outras espécies em águas brasileiras (MIANZAN, 1999), ou pelo menos bem próximo das águas territoriais brasileiras (HARBISON *et al.*, 1978).

Estudos de outra natureza limitam-se a uma nota sobre metodologias de fixação e preservação dos ctenóforos (CORRÊA, 1987) e uma revisão do conhecimento faunístico no Brasil (MIGOTTO & RODRIGUES, 1999).

### **Objetivos gerais do presente estudo**

No contexto apresentado, o presente estudo teve por objetivo atualizar o conhecimento faunístico dos ctenóforos na costa brasileira, resolver problemas taxonômicos relacionados às espécies que aqui ocorrem, ampliar o conhecimento acerca da distribuição geográfica e ambiental das espécies, bem como suas particularidades biológicas e fornecer informações que possam facilitar a execução de futuros estudos acerca do grupo em questão.

Desta forma, a tese foi dividida em capítulos que abordam especificamente cada um dos objetivos.

O segundo capítulo traz uma atualização do conhecimento faunístico na região do Canal de São Sebastião (previamente publicado em OLIVEIRA & MIGOTTO, 2006, 2007).

O terceiro capítulo apresenta uma chave de identificação das espécies até então registradas para costa brasileira, incluindo um glossário de termos empregados no estudo dos ctenóforos.

O quarto capítulo aborda o problema taxonômico relacionado à espécie *Mnemiopsis leidyi*, um dos complexos mais enigmáticos em Ctenophora.

O quinto capítulo trata dos padrões populacionais de *M. leidyi*, sua distribuição ambiental e o impacto predatório que exerce no ambiente planctônico.

O sexto e último capítulo consiste nas considerações finais do estudo.

Além dos capítulos, a tese contém três anexos e uma mídia digital, contendo uma cópia da versão de 22 de abril de 2007 do sítio da internet intitulado “Ctenophores from the São Sebastião Channel”, disponível no endereço eletrônico <http://www.usp.br/cbm/artigos/ctenophora> e que contém bibliografia, fotos e vídeos relacionados ao presente estudo.

O primeiro anexo consiste em um resumo expandido, apresentado no XII COLACMAR, que trata da caracterização das massas de água no Canal de São Sebastião.

O segundo anexo consiste em um manuscrito, submetido ao periódico *Hydrobiologia*, que trata da biologia populacional de *M. leidy* na costa brasileira.

O terceiro anexo consiste em um manuscrito, submetido ao periódico *Science*, que trata da presença de *M. leidy* nos mares Báltico e do Norte e previsões acerca do desenvolvimento populacional da espécie na região.

Desta forma, procurei abordar diversos aspectos da taxonomia e biologia dos ctenóforos presentes na costa brasileira e espero, assim, ter conseguido efetuar algum avanço no conhecimento deste grupo, ainda muito carente de estudos no Brasil e no mundo.

### **Bibliografia citada**

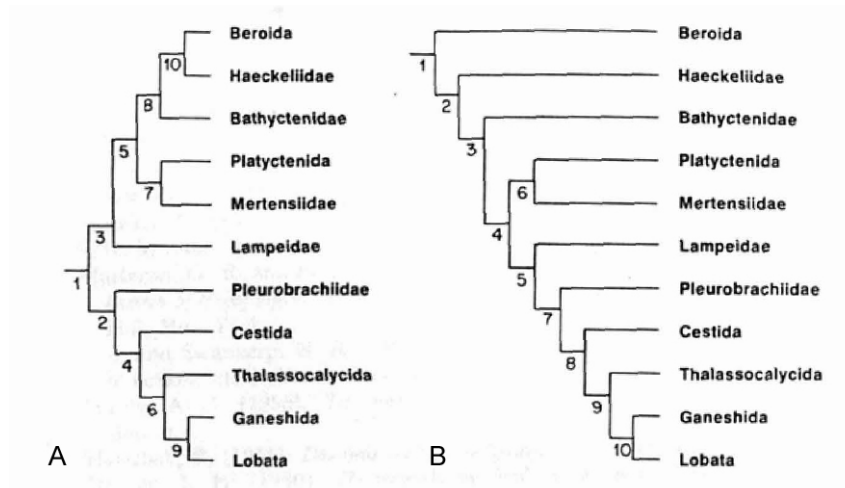
- AFZELIUS, B.A. (1961) The fine structure of the cilia from ctenophore swimming plates. *Journal of Biophysics, Biochemistry and Cytology*, 9: 383-394.
- AGASSIZ, A. (1865) *Illustrated catalogue of the Museum of Comparative Zoölogy at Harvard College, Vol. 2, North American Acalephae*. Sever and Francis, Cambridge, 234p.
- AGASSIZ, A. & MAYER, A.G. (1899) Acalephs from the Fiji Islands. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoölogy*, 32(9): 157-189.
- AGASSIZ, A. & MAYER, A.G. (1902) Reports of the scientific research expedition to the tropical Pacific. U.S. Fish Comm. St. Albatross, 1899-1900. III. The Medusae. *Memories of the Museum of Comparative Zoölogy of Harvard*, 26(3): 139-176.
- AGASSIZ, L. (1860) *Contributions to the natural history of the United States of America, Vol. 3*. Little, Brown and Co., Boston, 301p.
- BAKER, L.D. & REEVE, M.R. (1974) Laboratory culture of the lobate ctenophore *Mnemiopsis mccradyi* with notes on feeding and fecundity. *Marine Biology*, 26: 57-62.
- BRUSCA, R.C. & BRUSCA, G.J. (2007) *Invertebrados*. Segunda edição. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, 968p.

- CHAMISSO, A. & EYSENHARDT, C.G. (1821) De Animalibus quibusdam e Classe Vermium Linneana, in Circumnavigatione terrae, auspicante Comite N. Romanzoff, duce Ottone de Kotzebue, annis 1815-1818. *Nova Acta Physico-Medica Acad. Caesariae Leopoldino-Carolinae Naturae Curiosorum*, 10(2): 545-574.
- CHUN, K. (1880) Die ctenophoren des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres-abschnitte. *Fauna and flora des Golfes von Neapel, herausgegeben von der zoologischen Station in Neapel, Vol. 1, Monographie XVIII*. Leipzig, 32p.
- CHUN, K. (1898) Die Ctenophoren der Plankton Expedition. *Ergebnisse der Plankton Expedition der Humboldt-Stiftung*, 2: 1-32.
- CORRÊA, D.D. (1987) Ctenophora. In: *Manual de técnicas para a preparação de coleções zoológicas, vol.5*. Sociedade Brasileira de Zoologia, Campinas, p.1-5.
- CUVIER, G. B. (1812) Sur un nouveau rapprochement à établir entre les classes qui composant le Règne Animal. *Annales du Museum d'Histoire*, 19: 73-84.
- DAWYDOFF, C. (1930) Une nouvelle Coeloplanide (*C. Agniae*) de la côte d'Annam. *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale*, 70: 3.
- DAWYDOFF, C. (1933) Morfologie et biologie des *Ctenoplana*. *Archives de Zoologie Expérimentale et Général*, 75: 103-128.
- DAWYDOFF, C. (1938) Les coeloplanides indochinois. *Archives de Zoologie Expérimentale et Général*, 80: 125-162.
- DAWYDOFF, C. (1950) La nouvelle forme de cténophores planarisés sessiles provenant de la Mer de Chile Méridionale (*Savangia atentaculata* nov. gen. nov. spec.). *Comptes Rendus Hebdomadaire des Seances de l'Academie des Sciences*., 231: 814-816.
- DOMANESCHI, O. (1976) Sobre a ocorrência de *Beroe ovata* Chamisso & Eysenhardt, 1821 (Ctenophora) no litoral sul de São Paulo. *Ciência e Cultura*, 28(7): 431.
- ESCHSCHOLTZ, J.F. (1825) Bericht über die zoologische Ausbeute während der Reise von Kronstadt bis St. Peter- und Paul. *Isis*, 1: 733-747.
- ESCHSCHOLTZ, J.F. (1829) *System der Acalephen*. F. Dümmler, Berlin, 190p.
- GEGENBAUR, C. (1856) Studien über Organisation und Systematik der Ctenophoren. *Archiv Naturgeschichte*, 22(1): 163-205.
- HADDOCK, S.H.D. (2004) A golden age of gelata: past and future research on planktonic ctenophores and cnidarians. *Hydrobiologia*, 530/531: 549-556.
- HADDOCK, S.H.D. & HEINE, J.N. (2005) Scientific blue-water diving. California Sea Grant, La Jolla, California. 49p.
- HARBISON, G.R. (1985) On the classification and evolution of the Ctenophora. In: Morris, S.C.; George, J.D.; Gibson, R. & Platt, H.M. (Eds.), *The origin and relationships of lower invertebrates*. The Systematics Association, Special Volume nº 28., Claredon Press, Oxford, p.78-100.
- HARBISON, G.R. & MADIN, L.P. (1979) Diving – a new view of plankton biology. *Oceanus*, 22: 21-27.
- HARBISON, G.R. & MADIN, L.P. (1982) Ctenophora. In: Parker, S.P. (Ed.), *Synopsis and classification of living organisms. Vol. 1*. McGraw-Hill, New York. p.707-715.

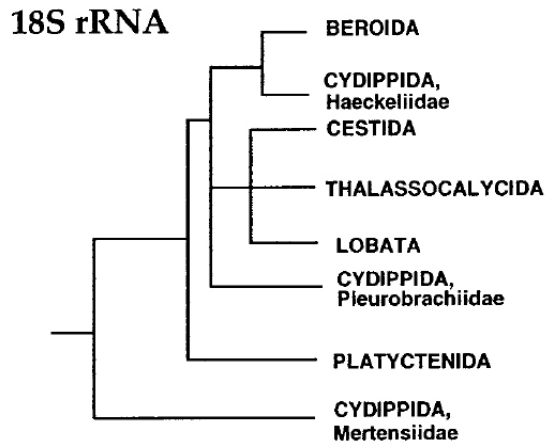
- HARBISON, G.R.; MADIN, L.P. & SWANBERG, N.R. (1978) On the natural history and distribution of oceanic ctenophores. *Deep-Sea Research*, 25: 233-256.
- HARBISON, G. R.; MATSUMOTO, G.I & ROBISON, B.H. (2001) *Lampocteis cruentiventer* gen. nov., sp nov: a new mesopelagic lobate ctenophore, representing the type of a new family (Class Tentaculata, Order Lobata, Family Lampoctenidae, fam. nov.). *Bulletin of Marine Science*, 68: 299-311.
- HARBISON, G.R. & MILLER, R.L. (1986) Not all ctenophores are hermaphrodites. Studies on the systematics, distribution, sexuality and development of two species of *Ocyropsis*. *Marine Biology*, 90: 413-424.
- HARBISON, G.R. & VOLOVIK, S.P. (1994) The ctenophore, *Mnemiopsis leidyi*, in the Black Sea: a holoplanktonic organism transported in the ballast of ships. In: *Non-Indigenous estuarine & marine organisms (NEMO) and introduced marine species*. Proceedings of the Conference and Workshop, NOAA Technological Report, U.S. Department of Commerce. U.S. Government Printing Office, Washington, p.25-36.
- HARDZI, J. (1953). An attempt to reconstruct the system of animal classification. *Systematic Zoology*, 2: 145-154.
- HERNANDEZ-NICAISE, M-L. (1991) Ctenophora. In: *Microscopic anatomy of invertebrates, Vol. 2, Placozoa, Porifera, Cnidaria and Ctenophora*. Wiley-Liss, London, p.359-418.
- HYMAN, L.H. (1940) *Invertebrates: Protozoa through Ctenophora*. McGraw-Hill, New York, 726p.
- KOMAI, T. (1963) A note on the phylogeny of Ctenophora. In: Dougherty, E.C. (Ed.) *The lower Metazoa: comparative biology and phylogeny*. University of California Press, Berkeley, p.81-188.
- KRUMBACH, T. (1925) Erste und einzige Klasse der Acnidaria. Vierte Klasse des Stammes der Coelenterata. Ctenophora. *Handbuch der Zoologie*, 1: 905-995.
- LANG, A. (1884) Die Polycladen (Seeplanarien) des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meerabschnitte. *Fauna and flora des Golfes von Neapel*, 11: 1-688.
- LEUCKART, R. (1847) *Beiträge zur Kenntnis wirbelloser Tiere*, Braunschweig.
- LINNAEUS, C. (1758) *Systema Naturae. Vol. 1. Regnum Animale*. Décima edição. 823p.
- MADIN, L.P. & HARBISON, G.R. (1978A) *Bathocyroe fosteri* gen. nov., sp. nov.: a mesopelagic ctenophore observed and collected from a submersible. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 58: 559-564.
- MADIN, L.P. & HARBISON, G.R. (1978B) *Thalassocalyce inconstans*, new genus and species, an enigmatic ctenophore representing a new family and order. *Bulletin of Marine Science*, 28: 680-687.
- MARCUS, E.B.R. (1957) *Vallicula multiformis* Rankin, 1956, from Brazil. *Boletim do Instituto Oceanográfico*, 7(1-2) : 87-91.
- MARTINDALE, M.Q. (2002) Phylum Ctenophora. In: Young, C.M. (Ed.), *Atlas of marine invertebrate larvae*. Academic Press, San Diego, p.109-122.
- MARTINDALE, M.Q. & HENRY, J.Q. (1997) The Ctenophora. In: Gilbert, S.F. & Raunio, A.M. (Eds.), *Embryology: constructing the organism*. Sinauer, Sunderland, p.87-111.

- MARTINDALE, M.Q. & HENRY, J.Q. (1999) Intracellular fate mapping in a basal metazoan, the ctenophore *Mnemiopsis leidyi*, reveals the origins of mesoderm and the existence of indeterminate cell lineages. *Developmental Biology*, 214: 243-257.
- MATSUMOTO, G.I. & HARBISON, G.R. (1993) In situ observations of foraging, feeding, and escape behavior in three orders of oceanic ctenophores: Lobata, Cestida, and Beroida. *Marine Biology*, 117: 279-287.
- MAYER, A.G. (1900A) Some medusae from the Tortugas, Florida. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoölogy*, 37(2): 13-82.
- MAYER, A.G. (1900B) Descriptions of new and little-known medusae from the western Atlantic. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoölogy*, 37(1): 1-9.
- MAYER, A.G. (1912) *Ctenophores of the Atlantic Coast of North America*. Carnegie Institution of Washington (Publ. 162), Washington, 58p.
- MERTENS, H. (1833) Beobachtungen und Untersuchungen über die beroeartigen Akalephen. *Mémoires de L'Académie Impériale des Sciences de St. Pétersbourg (Sixième Série)*, 2: 479-543.
- MIANZAN, H.W. (1999) Ctenophora. In: Boltovskoy, D. (Ed.), *South Atlantic Zooplankton*. Backhuys Publishers, Leiden, p.561-573.
- MIGOTTO, A.E. & RODRIGUES, S.A. (1999) Filo Ctenophora. In: Migotto, A.E. & Tiago, C.G. (Eds.), *Biodiversidade do Estado de São Paulo. Síntese do Conhecimento ao final do Século XX, Vol 3*. Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo, São Paulo, p 47-51.
- MILLS, C.E. (INTERNET 1998-2007) Phylum Ctenophora: list of all valid species names. Documento eletrônico da Internet, disponível em <http://faculty.washington.edu/cemills/Ctenolist.html>. Publicado pelo autor em março de 1998, última atualização em 13 de maio de 2007. (Acessado em 31 de maio de 2007).
- MORTENSEN, T. (1912) Ctenophora. *Danish Ingolf-Expedition*, 5(2): 1-95.
- MOSER, F. (1903) *Die Ctenophoren der Siboga-Expedition*. E.J. Brill, Leiden, 34p.
- MOSER, F. (1907) Neues über Ctenophoren. *Zoologischer Anzeiger*, 31: 786-790.
- MOSER, F. (1908) Cténophores de la Baie d'Amboine. *Revue Suisse de Zoologie*, 16: 1-26.
- MOSER, F. (1910) Die Ctenophoren der Deutschen Südpolar-Expedition 1901-1903. *Deutsche Südpolar-Expedition*, 11: 117-192.
- NIELSEN, C. (2001) Animal evolution: interrelationships of the living phyla. Oxford University Press, Oxford, 563p.
- OLIVEIRA, O.M.P. & MIGOTTO, A.E. (2006) Pelagic ctenophores from the São Sebastião Channel, southeastern Brazil. *Zootaxa*, 1183: 1-26.
- OLIVEIRA, O.M.P. & MIGOTTO, A.E. (2007) Que bicho estranho! Animal marinho de morfologia aberrante é encontrado no litoral paulista. *Ciência Hoje*, 40(236): 72-73.
- OSPOVAT, M.F. (1985) On Phylogeny and classification of the type Ctenophora. *Zoologiceskij Zhurnal*, 64(7): 965-974.

- PETRECHEN, M.A. (1946) Ocorrência de *Mnemiopsis mccradyi*, Mayer 1900 (Ctenophora) no litoral de São Paulo. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 18(2): 117-120.
- PODAR, M; HADDOCK, S.H.D.; SOGIN, M.L. & HARBISON, G.R. (2001) A molecular phylogenetic framework for the phylum Ctenophora using 18S rRNA genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 21(2): 218-230.
- RANG, P.C.A.L. (1828) Établissement de la famille des Béroïdes dans l'ordre des acalèphes libres, et description de deux genres nouveaux qui lui appartiennent. *Memories de la Société d'Histoire Naturelle de Paris*, 4: 166-173.
- RANKIN, J.J. (1956) The structure and biology of *Vallicula multiformis*, gen. et sp. nov., a plactyctenid ctenophore. *Journal of the Linnean Society of London*, 43: 55-71.
- SCHNEIDER, K.C. (1902) *Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere*. G. Fischer, Jena.
- TAMM, S.L. & TAMM, S. (1981) Ciliary reversal without rotation of axonemal structures in ctenophore comb plates. *Journal of Cell Biology*, 89: 495-509.
- WALLBERG, A.; THOLLESSON, M.; FARRIS, J.S. & JONDELIUS, U. (2004) The phylogenetic position of the comb jellies (Ctenophora) and the importance of taxonomic sampling. *Cladistics*, 20: 558-578.
- WELCH, V.L.; VIGNERON, J.P. & PARKER, A.R. (2005) The cause of colouration in the ctenophore *Beroë cucumis*. *Current Biology*, 15(24): R985-R986.
- ZRZAVÝ, J.; MIHULKA, S.; KEPKA, P.; BEZDEK, A. & TIETZ, D. (1998) Phylogeny of the Metazoa based on morphological and 18S ribosomal DNA evidence. *Cladistics*, 14: 249-285.

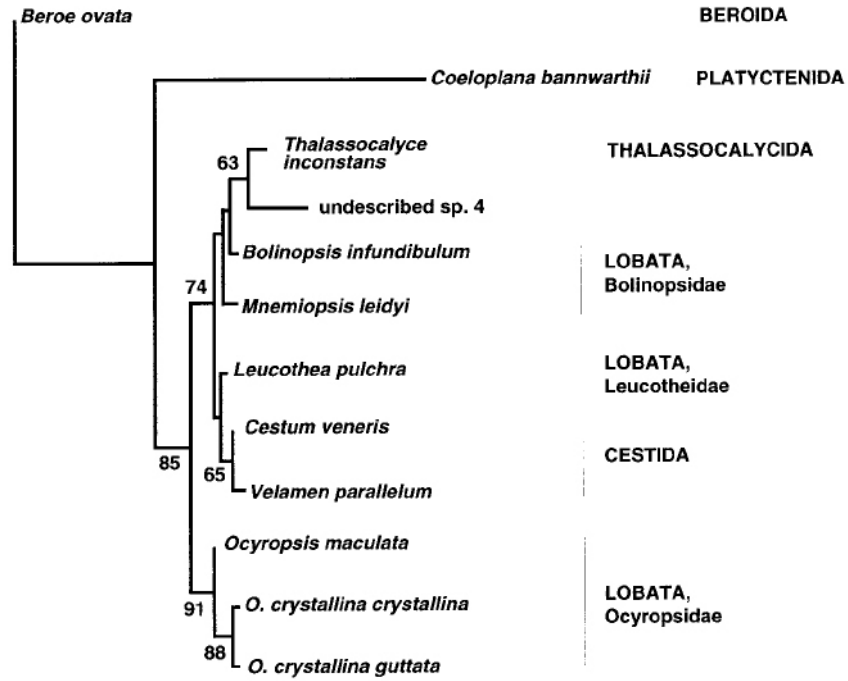


**Figura 1.** Modelos de filogenia dos Ctenophora proposto por HARBISON (1985). A partir de HARBISON (1985, p.97, fig. 6.9).



**Figura 2.** Filogenia dos Ctenophora proposta por PODAR *et al.* (2001) baseada em dados moleculares de 18S. A partir de PODAR *et al.* (2001, p.228, fig. 6).





**Figura 3.** Filogenia do grupo Lobata + Cestida + Thalassocalycida, proposta por PODAR *et al.* (2001), baseada em dados moleculares de 18S. A partir de PODAR *et al.* (2001, p.225, fig. 4).

## *CAPÍTULO 2*

### **DIVERSIDADE DE CTENÓFOROS NO CANAL DE SÃO SEBASTIÃO\***

---

\* Este capítulo consiste em uma atualização dos dados publicados nos artigos “Pelagic ctenophores from the São Sebastião Channel, southeastern Brazil”, de autoria de Oliveira, O.M.P. & Migotto, A.E. (Zootaxa, 1183: 1-26. 2006) e “Que bicho estranho! Animal marinho de morfologia aberrante é encontrado no litoral paulista”, de autoria de Oliveira, O.M.P. & Migotto, A.E. (Ciência Hoje, 40(236): 72-73. 2007)

## Resumo

O conhecimento acerca da fauna de ctenóforos em águas brasileiras ainda é insipiente. Até o presente, apenas três espécies haviam sido reportadas para a costa do estado de São Paulo, sendo duas pelágicas (*Mnemiopsis leidyi* e *Beroe ovata*) e uma bentônica (*Vallicula multiformis*). O nosso estudo apresenta a descrição destas e de outras quatro espécies (*Bolinopsis vitrea*, *Leucothea multicornis*, *Ocyropsis crystallina* e *Cestum veneris*), baseadas em material coletado no Canal de São Sebastião. Duas destas ocorrências (*B. vitrea* e *L. multicornis*) são novos registros para o Atlântico Sul-Occidental subtropical.

## Introdução

A fauna de ctenóforos da costa brasileira ainda é pouco conhecida. De acordo com MIANZAN (1999), dezessete espécies (ou morfótipos) de ctenóforos pelágicos podem potencialmente ser encontradas em águas do Atlântico Sul-Occidental. Destas, seis espécies [*Hormiphora plumosa* L. Agassiz, 1860; *Leucothea* sp.; *Eurhamphaea vexilligera* Gegenbaur, 1856; *Ocyropsis crystallina* (Rang, 1828); *Ocyropsis maculata* (Rang, 1828) e *Velamen parallelum* (Fol, 1869)] ocorrem ao largo das costas norte e nordeste do Brasil e outras três [*Lampea pancerina* (Chun, 1879); *Mnemiopsis mccradyi* Mayer, 1900b e *Beroe cucumis* Fabricius, 1780] ocorrem ao longo das costas sul e sudeste do Brasil. Outras duas espécies [*Cestum veneris* Lesueur, 1813 e *Beroe ovata* (Chamisso & Eysenhardt, 1821)] foram reportadas para diversas localidades disjuntas ao longo da costa brasileira (MIANZAN, 1999). Para a costa do estado de São Paulo, apenas três espécies haviam sido previamente reportadas. A primeira, *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865, é uma espécie planctônica reportada para a costa de São Paulo por PETRECHEN (1946, como *M. mccradyi*), para a região de Santos. A segunda espécie a ser reportada foi *Vallicula multiformis* Rankin, 1956, um ctenóforo bentônico observado no Canal de São Sebastião e em Ubatuba por MARCUS (1957). Uma terceira espécie, *Beroe ovata*, foi reportada para a praia de São Vicente por DOMANESCHI (1976).

A escassez de dados sobre os ctenóforos na costa brasileira (apesar de serem relativamente comuns e conspícuos no ambiente pelágico) usualmente se deve às dificuldades na captura e fixação dos espécimes (CORRÊA, 1987; MIGOTTO & RODRIGUES, 1999). No presente estudo nós apresentamos as sete espécies encontradas até o presente no Canal de São Sebastião, duas das quais são novos registros para o Atlântico Sul-Occidental Subtropical.

## Material e Métodos

O Canal de São Sebastião é uma passagem marinha com 25 km de extensão, 2 a 7 km de largura e profundidade máxima em torno de 40 m, localizado entre a Ilha de São Sebastião (Município de Ilhabela) e o continente (Município de São Sebastião), na costa norte do Estado de São Paulo, sudeste do Brasil. Suas características hidrológicas são apresentadas por OLIVEIRA & MARQUES (2007, vide anexo 1).

Os ctenóforos de hábito planctônico foram coletados em arrastos diagonais e horizontais de plâncton ao longo do canal, utilizando-se redes com malhas de 300 e 500 µm e boca de 80 cm de diâmetro. Espécimes também foram coletados em recipientes ou sacos plásticos durante atividades de mergulho autônomo ou em apnéia. O ctenóforo bentônico *V. multiformis* foi coletado a partir da triagem de amostras de algas de diversas espécies e em diversas localidades do Canal de São Sebastião.

Os indivíduos coletados foram levados ainda vivos para o laboratório e mantidos em água do mar corrente (ou recém-captada), em temperatura ambiente (20-25°C). Em alguns casos, a manutenção se prolongou por dias ou semanas, sendo então os espécimes alimentados com náuplios de *Artemia* ou com plâncton recém-coletado.

Os espécimes foram fotografados vivos, sob microscópio, estereomicroscópio ou em aquários com o fundo escuro. Alguns espécimes foram anestesiados em solução 1:1 de água do mar e solução de cloreto de magnésio a 7,5%, para as seções de fotos ou para as medições rotineiras. Embora o cloreto de magnésio não apresente efeito sobre os batimentos dos ctenos, ele evita as contrações musculares e conseqüentes deformações corpóreas.

Como forma de padronização nas medições, consideramos como comprimento as distâncias medidas ao longo do eixo oral-aboral, e como largura as distâncias medidas perpendicularmente ao eixo oral-aboral, ao longo do eixo estomodeal.

Espécimes de todas as espécies foram fixados em etanol a 95% para futuros estudos moleculares. Espécimes de *Beroe ovata* foram fixados em solução de formol neutralizado a 2% e depositados na coleção de Ctenophora no Museu de Zoologia da USP. Não obtivemos sucesso na preservação em formol de espécimes das outras espécies de ctenóforos.

## Resultados e Discussão

Sete espécies de ctenóforos foram encontradas no Canal de São Sebastião, sendo seis de hábitos planctônicos e uma de hábito bentônico. *Mnemiopsis leidy* foi a espécie mais comum e abundante no canal, ocorrendo com frequência ao longo de todo o ano. *Beroe ovata* e *Bolinopsis vitrea* (L. Agassiz, 1860) foram geralmente encontradas associadas à entrada da massa de Águas Costeiras do Sul no canal (vide anexo 1 para a dinâmica das massas de água no canal). As demais espécies planctônicas [*Leucothea multicornis* (Quoy & Gaimard, 1824), *Ocyropsis crystallina* e *Cestum veneris*] tiveram registros pontuais, geralmente associadas à chegada de frentes térmicas oriundas do sul. Por serem espécies características de águas oceânicas (cf. HARBISON *et al.*, 1978), estas três últimas espécies realmente tendem a ser raras em águas costeiras.

A espécie bentônica *Vallicula multiformis* foi encontrada por nós uma única vez. Porém, por tratar-se de uma espécie inconspícua e facilmente confundida com platelmintos Polycladida em uma triagem rotineira, é possível que seja mais comum e abundante do que pudemos atestar no presente estudo.

Considerando-se a distribuição de ctenóforos no Atlântico Sul, proposta por MIANZAN (1999), acreditamos que pelo menos outras duas espécies [*Lampea pancerina* (Chun, 1879) e *Pleurobrachia pileus* (O. F. Müller, 1776)] ainda possam ocasionalmente ser encontradas no Canal de São Sebastião.

Embora as espécies costeiras ainda sejam pouco conhecidas, especialmente no que diz respeito aos seus padrões de distribuição e limites para as espécies, os ctenóforos oceânicos e de grandes profundidades são ainda menos conhecidos, ou praticamente desconhecidos em águas brasileiras. Amostragens de plâncton ao largo da costa (com metodologia apropriada para o plâncton gelatinoso) e estudos desses organismos *in situ* (cf. HADDOCK, 2004) são necessários para preencher uma grande lacuna no conhecimento da fauna de ctenóforos do Atlântico Sul.

## Parte Sistemática

### Família Bolinopsidae Bigelow, 1912

#### *Bolinopsis vitrea* (L. Agassiz, 1860)

(Figura 1, Tabela 1)

*Bolina vitrea* L. Agassiz, 1860; A. Agassiz, 1865; Chun, 1898; Mayer, 1900a; Moser, 1910.

*Bolina hydatina* Chun, 1880; Moser, 1910.

*Bolinopsis vitrea* – Mayer, 1912; Pratt, 1935; Kremer *et al.*, 1986a, 1986b.

#### Material examinado.

**06.iv.2004**, Baía do Saco Grande, Canal de São Sebastião, 23°49'35"S 45°25'26"W, aglomeração de juvenis e adultos (até 65 mm de comprimento), observados durante mergulho em apnéia; O.M.P.Oliveira col., quatro adultos e um juvenil (adultos com 37-62 mm de comprimento, juvenil com ca. 0,8 mm de comprimento), um espécime adulto cultivado até 07.iv.2004, juvenil cultivado até 29.iv.2004, os três outros espécimes fixados em etanol 95%, figura 1,A-E; larvas liberadas de espécime cultivado em 07.iv.2004 (0,3-0,5 mm de comprimento), cultivadas até 14.iv.2004, figura 1,F; **07.iv.2004**, Próximo a Ponta do Baleeiro, Canal de São Sebastião, 23°49'29"S 45°25'22"W, aglomeração de adultos (até 60 mm de comprimento), observados durante mergulho em apnéia; **27.xi.2004**, Baía do Segredo, Canal de São Sebastião, 23°49'27"S 45°25'19"W, aglomeração de juvenis e adultos (até 65 mm de comprimento), observados durante mergulho em apnéia; **01.iv.2005**, ao largo da Praia do Curral, Ilhabela, Canal de São Sebastião, 23°50'54"S 45°25'59"W, O.M.P.Oliveira col., ca. 40 adultos (até 65 mm de comprimento), quatro espécimes preservados em etanol 95%; **05.iv.2005**, ao largo da Praia do Curral, Ilhabela, Canal de São Sebastião, 23°50'54"S 45°25'59"W, O.M.P.Oliveira col., dois adultos (27-43 mm de comprimento), muito danificados, preservados em etanol 95%; **07.iv.2005**, Próximo à Ilha das Cabras, Canal de São Sebastião, 23°49'25"S 45°23'33"W, O.M.P.Oliveira col., um adulto (ca. 36 mm de comprimento), muito danificado, preservados em etanol 95%; **19.iv.2005**, ao largo da Vila, Ilhabela, Canal de São Sebastião, 23°46'20"S 45°21'46"W, O.M.P.Oliveira col., sete adultos (21-44 mm de comprimento) e 15 juvenis (até 13 mm de comprimento), três espécimes preservados em etanol 95%; **17.v.2005**, ao largo da Praia do Curral, Ilhabela, Canal de São Sebastião, 23°50'54"S 45°25'59"W, aglomeração de juvenis e adultos (até 65 mm de comprimento), observados durante mergulho em apnéia; **17.v.2005**, ao largo da Praia do Curral, Ilhabela, Canal de São Sebastião, 23°50'54"S 45°25'59"W, O.M.P.Oliveira col., ca. 30 juvenis e adultos (até 57 mm de comprimento), dois espécimes preservados em etanol 95%.

#### Descrição.

Adulto. Corpo em forma de pêra, comprimido ao longo do eixo tentacular, atingindo cerca de 70 mm de comprimento (figura 1,A). Corpo translúcido, com os canais meridionais ligeiramente rosados, alguns pontos de cor vermelho escuro distribuídos pela mesogléia (figura 1,D) e porção interior dos lobos de coloração esbranquiçada. Dois lobos orais surgindo na metade oral do comprimento da porção central do corpo. Quatro fileiras de ctenos subtentaculares com cerca de metade do

comprimento das quatro fileiras de ctenos subestomodeais, todas surgindo na extremidade aboral do corpo. Fileiras de ctenos subtentaculares se estendendo até base das aurículas, próximo à boca. Fileiras de ctenos subestomodeais se estendendo até extremidade dos lobos. Órgão apical posicionado na extremidade aboral do infundíbulo, em depressão aprofundada cerca de 1/6 do comprimento corpóreo a partir da extremidade aboral do corpo (figura 1,C). Razão entre comprimento do estomodeu e comprimento corpóreo total entre 2/5 e 1/2. Duas bainhas tentaculares vestigiais em posição oposta, em cada lado do estomodeu, próximas à boca. Tentáculos axiais vestigiais não extensíveis. Tentáculos orais formando fileira de tentáculos ao longo da margem oral até base dos lobos. Quatro aurículas triangulares (figura 1,B) surgindo na extremidade oral das fileiras de ctenos subtentaculares, se estendendo não muito além da margem oral. Gônadas formadas nas paredes dos canais meridionais, abaixo das fileiras de ctenos.

Larva. Corpo oval (figura 1,F), de coloração ligeiramente rosada e translúcido. Órgão apical proeminente, delimitando extremidade aboral do corpo. Fileiras de ctenos com comprimento aproximadamente igual, não alcançando a extremidade oral. Duas bainhas tentaculares conspícuas, cada uma originando um longo e ramificado tentáculo axial extensível. Órgão apical posicionado na extremidade aboral.

#### Discussão taxonômica.

*Bolinopsis vitrea* é uma espécie facilmente reconhecida, particularmente devido ao formato de seu corpo, a ausência de verrugas ou papilas na superfície corpórea e aos pontos de pigmentação vermelha escura na mesogléia, relativamente conspícuos na observação em campo. Os espécimes estudados aqui correspondem plenamente às descrições de L. AGASSIZ (1860), MAYER (1912) e MIANZAN (1999).

O nome genérico *Bolinopsis* foi criado por L. AGASSIZ (1860) para abrigar *Bolina elegans* Mertens, 1833, que o primeiro autor considerava como estando à parte das outras espécies do gênero *Bolina* devido à extensão das aurículas e formato das evoluções dos canais meridionais no interior dos lobos. MAYER (1912), entretanto, notou que o nome genérico *Bolina* já havia sido pré-ocupado por um gênero de moluscos e, desta forma, considerou todas as espécies de ctenóforos previamente colocadas no gênero *Bolina* como sendo do gênero *Bolinopsis*, independentemente das características que haviam sido empregadas por L. AGASSIZ (1860) para separar os dois gêneros. *Bolinopsis vitrea* é uma das nove espécies válidas atualmente para o gênero

(MILLS, 1998-2007) e a mais comum em latitudes tropicais e subtropicais (HARBISON *et al.*, 1978).

Distribuição geográfica.

A espécie é possivelmente distribuída por todo o mundo em águas neríticas tropicais e subtropicais. Ela foi previamente assinalada para a costa atlântica das Américas (MOSER, 1910; MAYER 1912; HARBISON *et al.*, 1978), Oceano Índico tropical (HARBISON *et al.*, 1978) e Mar Mediterrâneo (CHUN, 1880 e MOSER, 1910, como *Bolina hydatina*; MAYER, 1912; SHIGANOVA *et al.*, 2004). Esse é o primeiro registro da espécie para o Atlântico Sul-Occidental subtropical.

### ***Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865**

(Figura 2, Tabela 2)

*Mnemiopsis schweiggeri* Eschscholtz, 1825, 1829; Moser, 1910.

*Alcinoe vermiculata* Rang, 1828; Moser, 1910.

*Alcinoe rosea* Mertens, 1833.

*Mnemiopsis gardeni* L. Agassiz, 1860; Pratt, 1935.

*Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865; Fewkes, 1881, 1882; Moser, 1910; Pratt, 1935; Sterrer, 1986; Studenikina *et al.*, 1991; Seravin, 1994; GESAMP, 1997; Mianzan, 1999; Purcell *et al.*, 2001; Shiganova *et al.*, 2001a; Dumond *et al.*, 2004; Faasse & Bayha, 2006; Hansson, 2006; Javidpour *et al.*, 2006.

*Mnemiopsis mccradyi* Mayer, 1900b, 1912; Petrechen, 1946; Kremer *et al.*, 1986b.

*Mnemiopsis macradyi* – Mianzan, 1999.

Material examinado.

**14.ii.2003**, ao largo da Praia do Porto Novo, Baía de Caraguatatuba, 23°40'S 45°25'W, J.F.Caobelli col., aglomeração de larvas e juvenis (até 20 mm de comprimento), cinco espécimes preservados em etanol 70%, figura 2,C; **08.iii.2003**, Canal de São Sebastião, A.E.Migotto col., um adulto (ca. 100 mm de comprimento), figura 2,A; **05.viii.2003**, Baía do Segredo, Canal de São Sebastião, 23°49'27"S 45°25'19"W, dez adultos (50-100 mm de comprimento), observados durante mergulho em apnéia; **03.ix.2003**, Canal de São Sebastião, O.M.P.Oliveira col., dois juvenis (8-12 mm de comprimento), preservados em glutaraldeído; **22.ix.2003**, próximo ao Farol dos Moleques, Canal de São Sebastião, O.M.P.Oliveira col., dois juvenis apresentando desenvolvimento inicial dos lobos (ca. 9 mm de comprimento), um cultivado até 13.x.2003, outro cultivado até 21.x.2003, figura 2,E; **06.x.2003**, Canal de São Sebastião, O.M.P.Oliveira col., um adulto (ca. 70 mm de comprimento), cultivado até 08.x.2003 e cerca de 500 larvas liberadas do espécime cultivado em 07.x.2003 (0.2-0.3 mm de comprimento), cultivadas até 11.x.2003, figura 2,H; **12.xi.2003**, Baía do Segredo, Canal de São Sebastião, 23°49'27"S 45°25'19"W, aglomeração de adultos (até 110 mm de comprimento), observados durante mergulho em apnéia; **13.xi.2003**, Canal de São Sebastião, O.M.P.Oliveira col., seis adultos (32-75 mm de comprimento), preservados em solução estoque de Mianzan (*cf.* Mianzan 1999); **15.i.2004**, ao largo da Praia do Segredo, Canal de São Sebastião,



V.B.Tronolone col., três juvenis (7-13 mm de comprimento); **06.iv.2004**, Baía do Saco Grande, Canal de São Sebastião, 23°49'35"S 45°25'26"W, aglomeração de adultos (50-100 mm de comprimento), observados durante mergulho em apnéia; **06.iv.2004**, Baía do Saco Grande, Canal de São Sebastião, 23°49'35"S 45°25'26"W, O.M.P.Oliveira col., três adultos (40-67 mm de comprimento), preservados em etanol 95%; **07.iv.2004**, próximo à Ponta do Baleeiro, Canal de São Sebastião, 23°49'29"S 45°25'22"W, 15 adultos (até 110 mm de comprimento), observados durante mergulho em apnéia; **07.iv.2004**, Baía do Segredo, Canal de São Sebastião, O.M.P.Oliveira col., três adultos (63-94 mm de comprimento), cultivados até 10.iv.2004 e larvas liberadas do espécime cultivado em 08.iv.2004 (0.2-0.3 mm de comprimento), cultivadas até 14.iv.2004; **21.i.2005**, Baía do Segredo, Canal de São Sebastião 23°49'27"S 45°25'19"W, O.M.P.Oliveira col., sete adultos (47-99 mm de comprimento), um espécime cultivado até 5.ii.2005, três espécimes preservados em etanol 95%, figura 2,D,F-G; **09.ii.2005**, Baía do Segredo, Canal de São Sebastião 23°49'27"S 45°25'19"W, O.M.P.Oliveira col., dois adultos (42-87 mm de comprimento), um espécime cultivado até 25.ii.2005, figura 2,B.

#### Descrição.

Adulto.- Corpo comprimido ao longo do eixo tentacular, translúcido e de coloração ligeiramente esbranquiçada, atingindo cerca de 110 mm de comprimento. Dois lobos orais longos, surgindo na região aboral, na altura do órgão apical. Quatro fileiras de ctenos subtentaculares atingindo 1/2 a 3/5 do comprimento das quatro fileiras de ctenos subestomodeais, todas surgindo da extremidade aboral do corpo. Fileiras de ctenos subtentaculares se estendendo até base das aurículas, próximo à boca. Fileiras de ctenos subestomodeais se estendendo até extremidade dos lobos. Órgão apical posicionado na extremidade aboral do infundíbulo, em depressão aprofundada cerca de 1/7 do comprimento corpóreo a partir da extremidade aboral do corpo. Razão entre comprimento do estomodeu e comprimento corpóreo total entre 1/2 e 3/5. Duas bainhas tentaculares em posição oposta, em cada lado do estomodeu, próximas à boca. Tentáculos axiais vestigiais não extensíveis. Tentáculos orais formando fileira de tentáculos ao longo da margem oral até base dos lobos. Quatro longas aurículas triangulares surgindo na extremidade oral das fileiras de ctenos subtentaculares (figura 2.F). Gônadas formadas nas paredes dos canais meridionais, abaixo das fileiras de ctenos. Superfície externa do corpo por vezes recoberta por um número variável de pequenas verrugas (figura 2,A-B,D).

Larva.- Corpo esférico (figura 2,C) e translúcido. Órgão apical proeminente, delimitando extremidade aboral do corpo. Fileiras de ctenos com comprimento aproximadamente igual (subtentaculares ligeiramente menores), não alcançando extremidade oral. Duas bainhas tentaculares conspícuas, cada uma originando um longo e ramificado tentáculo axial extensível. Órgão apical posicionado na extremidade

aboral. Desenvolvimento dos lobos observado em larvas a partir de 5,0 mm de comprimento (figura 2,E).

Discussão taxonômica.

A plasticidade morfológica de *Mnemiopsis leidyi* já deu margem a diversas interpretações e confusões taxonômicas. O problema é discutido em detalhes no capítulo 4 desta tese e a manutenção do nome *Mnemiopsis leidyi* é apontada como a solução para a questão, visando à estabilidade nomenclatural proposta pelo International Code of Zoological Nomenclature (ICZN, 1999).

Distribuição geográfica.

A espécie ocorre naturalmente em águas costeiras e estuarinas da costa oeste do Atlântico, desde Woods Hole, nos EUA até a Península Valdés, na Argentina (HARBISON & VOLOVIK, 1994; GESAMP, 1997). Registros ocasionais em águas oceânicas foram realizados por MERTENS (1833, como *Alcinoe rosea*) para as proximidades das Ilhas Falklands e por HARBISON *et al.* (1978) ao largo da costa nordeste dos EUA. A espécie é supostamente invasora nos mares Negro, Azov, Cáspio e noroeste do Mediterrâneo (STUDENIKINA *et al.*, 1991; GESAMP, 1997; IVANOV *et al.*, 2000; DUMOND *et al.*, 2004) desde as décadas de 80 e 90 e recentemente foi reportada para os mares do Norte (FAASSE & BAYHA, 2006) e Báltico (HANSSON, 2006; JAVIDPOUR, 2006).

### **Família Leucotheidae Krumbach, 1925**

#### ***Leucothea multicornis* (Quoy & Gaimard, 1824)**

(Figura 3)

*Beroe multicornis* Quoy & Gaimard, 1824.

*Eucharis multicornis* Eschscholtz, 1825, 1829; Chun, 1880; Moser, 1910.

*Leucothea formosa* Mertens, 1833.

*Alcynoe papillosa* Delle Chiaje, 1841.

*Chiaja neapolitana* Lesson, 1843.

*Chiaja multicornis* Fewkes, 1883.

? *Leucothea ochracea* Mayer, 1912.

*Leucothea multicornis* – Ralph & Kaberry, 1950; Harbison *et al.*, 1978; Mianzan, 1999.

Material examinado.

**06.ix.2001**, Próximo ao Parcel da Praia Grande, Ilhabela, Canal de São Sebastião, 23°50'59"S 45°24'59"W, A.S.Cabral col., um adulto (ca. 150 mm de comprimento), figura 3,A-F; **11.xi.2003**, Baía do Segredo, Canal de São Sebastião, 23°49'27"S 45°25'19"W, um adulto (ca. 100 mm de comprimento), muito danificado, observado durante mergulho em apnéia; **06.iv.2004**, Baía do Segredo, Canal de São Sebastião, 23°49'27"S 45°25'19"W, dois adultos (90–150 mm em comprimento), observados durante mergulho em apnéia, um coletado e preservado em etanol 95%.

Descrição.

Adulto.- Corpo comprimido ao longo do eixo tentacular, translúcido, atingindo cerca de 180 mm de comprimento (figura 3,A-B,F). Coloração levemente esbranquiçada, com estomodeu e porções internas dos lobos amarelados. Dois lobos orais delicados, subdivididos em duas unidades funcionais independentes, cada. Lobos surgindo na metade oral do comprimento da porção central do corpo. Quatro fileiras de ctenos subtentaculares atingindo cerca de metade do comprimento das quatro fileiras de ctenos subestomodeais, todas surgindo da extremidade aboral do corpo. Fileiras de ctenos subtentaculares se estendendo até base dos lobos. Fileiras de ctenos subestomodeais se estendendo até extremidade dos lobos. Prolongamentos dos canais meridionais subestomodeais formando evoluções complexas no interior dos lobos. Órgão apical posicionado na extremidade aboral do infundíbulo, em uma depressão aprofundada cerca de 1/5 do comprimento corpóreo a partir da extremidade aboral do corpo. Razão entre comprimento do estomodeu e comprimento corpóreo total de cerca de 1/3. Duas bainhas tentaculares em posição oposta, em cada lado do estomodeu, próximas à boca, com um longo tentáculo axial ramificado e extensível saindo de cada uma delas. Tentáculos orais formando fileira de tentáculos ao longo da margem oral até base dos lobos. Quatro longas aurículas afiladas surgindo na extremidade oral das fileiras de ctenos subtentaculares, entre boca e base dos lobos (figura 3,C). Superfície externa do corpo recoberta por inúmeras papilas cilíndricas, retráteis ao contato nos espécimes vivos (figura 3,F).

Discussão taxonômica.

A espécie não é bem definida, devido a possíveis variações morfológicas intraespecíficas. Outras espécies nominais do gênero são de validade questionável. HARBISON *et al.* (1978) observaram espécimes coletados ao largo da Espanha que apresentavam diferenças morfológicas em relação aos espécimes de águas tropicais. Tal fato poderia, a princípio, ser um indicativo de que a descrição original de QUOY &

GAIMARD (1824), de espécimes do Mediterrâneo, tratava de uma espécie diferente daquela que HARBISON *et al.* (1978) coletaram nas águas tropicais do Atlântico. Entretanto, os espécimes aqui observados são morfológicamente idênticos àqueles descritos por CHUN (1880) para a costa italiana.

*Leucothea ochracea* Mayer, 1912, da Flórida (EUA), é muito similar à *L. multicornis* descrita por CHUN (1880) para o Mediterrâneo, exceto pelo tamanho (a primeira é menor), a complexidade das evoluções dos canais meridionais no interior dos lobos (mais simples na primeira) e as ramificações nos tentáculos axiais (ausentes na segunda). MAYER (1912) ainda utilizou a coloração para distinguir entre as duas espécies, assim como MATSUMOTO (1988) o fez para distinguir ambas de *Leucothea pulchra* Matsumoto, 1988, da costa norte americana do Pacífico.

Baseado em evidências de que certas características morfológicas, como o nível de complexidade das evoluções dos canais meridionais no interior dos lobos, são apenas variações naturais ao longo do ciclo ontogenético de outro ctenóforo lobado (vide capítulo 4), é possível que *L. ochracea* seja um sinônimo-júnior de *L. multicornis*.

Distribuição geográfica.

*Leucothea multicornis* já foi registrada para o Mar Mediterrâneo (QUOY & GAIMARD, 1824; CHUN, 1880; MOSER, 1910; MILLS *et al.*, 1996), no Atlântico tropical e subtropical (MOSER, 1910; HARBISON *et al.*, 1978; MIANZAN, 1999), no Índico ocidental tropical (HARBISON *et al.*, 1978) e ao sudoeste do Pacífico (RALPH & KABERRY, 1950). Esse é o primeiro registro da espécie para o Atlântico Sul-Occidental subtropical.

### **Família Ocyropsidae Harbison & Madin, 1982**

#### ***Ocyropsis crystallina* (Rang, 1828)**

(Figura 4)

*Ocyroe crystallina* Rang, 1828; Mayer, 1900a; Moser, 1910.

*Ocyropsis crystallina* Mayer, 1912; Jinbiao, 1977; Harbison *et al.*, 1978; Harbison & Madin, 1982; Mianzan, 1999.

*Ocyropsis crystallina crystallina* Harbison & Miller, 1986; Matsumoto & Harbison, 1993.

Material examinado.

**31.vii.2003**, Baía do Segredo, Canal de São Sebastião, 23°49'27"S 45°25'19"W, O.M.P.Oliveira col., um adulto (ca. 50 mm de largura), lobos danificados, figura 4,A-C; **22.ix.2003**, próximo ao Farol dos Moleques, Canal de São Sebastião, 23°49'27"S 45°24'42"W, O.M.P.Oliveira col., três juvenis (5-11 mm de largura), um espécime cultivado até 13.x.2003, outro espécime cultivado até 23.x.2003, figura 4,D; **31.xiii.2004**, próximo à Ponta da Sela, Canal de São Sebastião, 23°52'18"S 45°27'17"W, O.M.P.Oliveira col., um juvenil (ca. 12 mm de largura), muito danificado, preservado em etanol 95%; **27.xi.2004**, Baía do Segredo, Canal de São Sebastião, 23°49'27"S 45°25'19"W, cerca de dez adultos (até 50 mm de largura), observados durante mergulho em apnéia; **27.xi.2004**, Baía do Segredo, Canal de São Sebastião, 23°49'27"S 45°25'19"W, O.M.P.Oliveira col., dois adultos (36-48 mm de largura), preservado em etanol 95%.

#### Descrição.

Adulto.- Corpo comprimido ao longo do eixo tentacular, translúcido, de coloração levemente esbranquiçada. Dois lobos orais bem avantajados em tamanho, com forte musculatura, originados entre órgão apical e boca (figura 4,A). Campo apical alongado no eixo estomodeal, com órgão apical no centro, delimitando extremidade aboral do corpo (figura 4,C). Ctenos largos, arranjados em fileiras curtas. Até 25 ctenos nas fileiras de ctenos subestomodeais. Quatro fileiras de ctenos subtentaculares atingindo cerca de 2/3 do comprimento das quatro fileiras de ctenos subestomodeais. Estomodeu achatado, com constrição na metade de seu comprimento, se abrindo em uma boca larga com lábios preênses. Tentáculos orais e axiais ausentes. Tentílas ausentes ao longo da margem oral. Gônadas formadas nas paredes dos canais meridionais subestomodeais, da extremidade oral da fileira de ctenos até próximo à extremidade dos lobos.

Juvenil.- Corpo semelhante ao adulto, com apenas 1-4 ctenos por fileira (figura 4,D). Duas bainhas tentaculares em posição oposta, em cada lado do estomodeu, com um longo tentáculo axial ramificado e extensível saindo de cada uma delas.

#### Discussão taxonômica.

A espécie pode ser facilmente identificada devido à forma do corpo e ausência de manchas escuras nos lobos, que a diferenciam de *Ocyropsis maculata* (Rang, 1828). Os espécimes aqui estudados se assemelham àqueles descritos por MAYER (1912) e àqueles redefinidos por HARBISON & MILLER (1986) como *Ocyropsis crystallina crystallina*. A divisão da espécie em duas subespécies por HARBISON & MILLER (1986) é baseada em características que podem ser variações ontogenéticas ou decorrentes de resposta fenotípica ao meio. Acreditamos que a utilização do conceito de subespécie é desnecessária no estudo de um grupo pouco diverso como os Ctenophora e desta forma evitamos a sua utilização no presente estudo.

Distribuição geográfica.

*Ocyropsis crystallina* já foi reportada para o Atlântico Sul-Occidental tropical e subtropical (MOSER, 1910; MAYER, 1912; HARBISON *et al.*, 1978; HARBISON & MILLER, 1986; MATSUMOTO & HARBISON, 1993; MIANZAN, 1999), Índico tropical (HARBISON *et al.*, 1978) e Pacífico ocidental subtropical (JIMBIAO, 1977; HARBISON & MILLER, 1986).

### Família Cestidae Gegenbaur, 1856

#### *Cestum veneris* Lesueur, 1813

(Figura 5)

*Cestum veneris* Lesueur, 1813; Fol, 1869; Mayer, 1912 [sinonímia completa até 1912]; Pratt, 1935; Ralph & Kaberry, 1950; Sterrer, 1986.

*Cestus veneris* – Chun, 1880.

*Cestum amphitrites* Mertens, 1833.

*Cestus pectenalis* Bigelow, 1904.

Material examinado.

**30.iv.2001**, ao largo da Praia do Curral, Ilhabela, Canal de São Sebastião, 23°50'54"S 45°25'59"W, três adultos (ca. 50 cm de largura), observados durante mergulho em apnéia; **15.i.2006**, Laje de Santos, 24°18'59"S 46°10'55"W, aglomeração de adultos (até 80 cm de largura), fotografados durante mergulho autônomo por A. Luca Jr (figura 5,B-C); **21.i.2006**, Laje de Santos, 24°18'59"S 46°10'55"W, alguns espécimes adultos (até 80 cm de largura), fotografados durante mergulho autônomo por A. Luca Jr (figura 5,A).

Descrição.

Adulto.- Corpo extremamente comprimido ao longo do eixo tentacular, em forma de fita, translúcido, atingindo até 80 cm de largura (figura 4,A-B). Extremidades corpóreas arredondadas. Quatro fileiras de ctenos subtentaculares extremamente menores que as quatro fileiras de ctenos subestomodeais, com apenas 2-4 ctenos em cada. Fileiras de ctenos subestomodeais se estendendo ao longo de toda borda aboral, das proximidades do órgão apical até as extremidades corpóreas. Órgão apical posicionado na extremidade aboral do infundíbulo, delimitando a extremidade aboral do corpo. Razão entre comprimento do estomodeu e comprimento corpóreo total entre 3/4 e 7/8. Canais meridionais subtentaculares posicionados na metade do comprimento, desde região próxima ao estomodeu até extremidades corpóreas, se conectado aos canais interradiais próximos à extremidade aboral. Duas bainhas tentaculares em

posição oposta, em cada lado do estomodeu, próximas à boca. Tentáculos axiais vestigiais não extensíveis. Tentáculos orais formando duas longas fileiras de tentílas ao longo do sulco oral, que se estendem da boca até cada extremidade corpórea ao longo de toda a borda oral. Aurículas ausentes. Superfície externa do corpo totalmente lisa.

Discussão taxonômica.

*Cestum veneris* é uma espécie muito conspícua, por vezes apresentando grandes dimensões. Facilmente distinta da outra espécie da família, *Velamen parallelum*, devido às extremidades corpóreas arredondadas e à posição de conexão entre os canais meridionais subtentaculares e os canais interradiais, além do tamanho (*C. veneris* pode chegar uma envergadura quase sete vezes maior que *V. parallelum*).

Dentro do gênero, originalmente grafado *Cestum*, porém grafado como *Cestus* por CHUN (1880) e seus seguidores, outras duas espécies nominais foram descritas: *Cestum amphitrites* por MERTENS (1833), distinta apenas pela pigmentação escura nas extremidades corpóreas; e *Cestus pectenalis* por BIGELOW (1904), distinta pela coloração alaranjada dos canais meridionais subestomodeais. Ambas foram sinonimizadas a *C. veneris* por MAYER (1912), que considerou tais variações em coloração insuficientes para justificar a aplicação destes dois outros nomes.

Distribuição geográfica.

A espécie é encontrada em todos os oceanos tropicais e subtropicais, tendo sido assinalada para o Mediterrâneo (MAYER, 1912), Atlântico tropical e subtropical (MAYER, 1912; MIANZAN, 1999), Pacífico tropical e subtropical (MERTENS, 1833; RALPH & KABERRY, 1950) e Índico tropical (BIGELOW, 1904).

### **Família Beroidae Eschscholtz, 1825**

#### ***Beroe ovata* (Chamisso & Eysenhardt, 1821)**

(Figura 6, Tabela 3)

?*Beroe albens* Forskål, 1775.

?*Beroe ovata* Bosc, 1802.

*Beroe ovata* Chamisso & Eysenhardt, 1821; Moser, 1903, 1910; Mayer, 1912 [sinonímia completa até 1912]; Pratt, 1935; Kremer *et al.*, 1986a; Sterrer, 1986; Mianzan, 1999; Shiganova *et al.*, 2001b.

*Beroe capensis* Chamisso & Eysenhardt, 1821.

*Beroe punctata* Chamisso & Eysenhardt, 1821; Eschscholtz, 1829; McCrady, 1859 [non *Beroe ovata* Eschscholtz, 1829].

*Beroe gilva* Eschscholtz, 1829.

*Idya mertensii* Mertens, 1833.

*Idyiopsis clarkii* L. Agassiz, 1860; A. Agassiz, 1865.

*Idyiopsis affinis* L. Agassiz, 1860.

*Beroe capensis* – Chun, 1880.

*Beroe clarkii* Mayer, 1900a.

Non *Beroe ovata* – Chun, 1880 [= *Beroe cucumis* Fabricius, 1780].

Non *Beroe* “*ovata*” – Mills *et al.*, 1996 [= *Beroe cucumis* Fabricius, 1780].

#### Material examinado.

**22.ix.2003**, próximo ao Farol dos Moleques, Canal de São Sebastião, 23°49'27"S 45°24'42"W, A.A.S.Moura col., um juvenil (ca. 3 mm), cultivado até 13.x.2003, figura 6,J-K, e um adulto (ca. 70 mm), preservado em formol 2%, figura 6,E (MZUSP00001); **06.iv.2004**, Baía do Saco Grande, Canal de São Sebastião, 23°49'35"S 45°25'26"W, aglomeração de adultos (até 70 mm de comprimento), observados durante mergulho em apnéia; O.M.P.Oliveira col., três adultos (37-68 mm de comprimento), um espécime preservado em etanol 95%, outros dois preservados em formol 2% (MZUSP00002); **05.v.2004**, ao largo da Praia do Segredo, Canal de São Sebastião, 23°49'27"S 45°25'19"W, V.Radashovsky col., dois juvenis (ca. 2 mm de comprimento), cultivados até 11.v.2004, preservados em formol 2% (MZUSP00003); **21.v.2004**, próximo ao Farol dos Moleques, Canal de São Sebastião, 23°49'27"S 45°24'42"W, O.M.P.Oliveira col., dez adultos (10-50 mm de comprimento), cultivados até 24.v.2004, sete espécimes preservados em formol 2% (MZUSP00004); **18.viii.2004**, ao largo da Vila, Ilhabela, Canal de São Sebastião, 23°45'27"S 45°21'49"W, aglomeração de adultos (até 70 mm de comprimento), observados durante mergulho em apnéia; **31.viii.2004**, Baía do Saco Grande, Canal de São Sebastião, 23°49'35"S 45°25'26"W, O.M.P.Oliveira col., um adulto (ca. 60 mm de comprimento), cultivado até 01.ix.2004, preservado em etanol 95% e duas larvas liberadas do espécime cultivado em 01.ix.2004 (ca. 0.5 mm de comprimento), cultivadas até 02.ix.2004; **27.xi.2004**, Baía do Segredo, Canal de São Sebastião, 23°49'27"S 45°25'19"W, O.M.P.Oliveira col., um adulto (ca. 59 mm de comprimento), preservado em etanol 95%; **01.iv.2005**, ao largo da Praia do Curral, Ilhabela, Canal de São Sebastião, 23°50'54"S 45°25'59"W, um juvenil (ca. 7 mm de comprimento), preservado em etanol 95%; **05.iv.2005**, ao largo da Praia do Curral, Ilhabela, Canal de São Sebastião, 23°50'54"S 45°25'59"W, dez juvenis (3-12 mm de comprimento), sete espécimes preservados em etanol 95%; **07.iv.2005**, próximo a Ilha das Cabras, Canal de São Sebastião, 23°49'25"S 45°23'33"W, um juvenil (ca. 8 mm de comprimento), preservado em etanol 95%; **17.v.2005**, ao largo da Praia do Curral, Ilhabela, Canal de São Sebastião, 23°50'54"S 45°25'59"W, aglomeração de adultos (até 70 mm de comprimento), observados durante mergulho em apnéia; O.M.P. Oliveira col., 39 adultos (34-66 mm de comprimento), um espécime medido em 19.v.2005 e cultivado até 20.v.2005 (tabela 3, figura 6,B-D, MZUSP00005), quatro espécimes cultivados até 07.vi.2005 (figura 6,F-I), cinco espécimes preservados em formol 2% (MZUSP00006), 23 espécimes preservados em etanol 95%.

#### Descrição.

Adulto.- Corpo achatado ao longo do eixo tentacular, alcançando cerca de 70 mm de comprimento e apresentando a extremidade oral alargada, equivalente à largura corpórea máxima (figura 6,A-B). Superfície corpórea apresentando pequenos pontos microscópicos avermelhados. Coloração alaranjada nos canais meridionais por ocasião



da maturação das gônadas. Oito canais meridionais se estendendo de região próxima à extremidade aboral até canal oral. Canais meridionais ligados a divertículos laterais, em sua maioria com fundo cego, que se projetam no interior da mesogléia (figura 6,C). Divertículos oriundos de canais adjacentes por vezes interligados, formando uma rede anastomosada (figura 6,E). Alguns divertículos conectados ao canal paragástrico. Fileiras de ctenos subtentaculares e subestomodeais aproximadamente do mesmo tamanho, originando-se próximo à extremidade aboral e atingindo cerca de 3/4 do comprimento corpórea em direção à região oral. Boca alargada, ocupando toda porção oral e abrindo-se em um largo estomodeu que ocupa praticamente toda porção interior do corpo. Dois canais paragástricos situados em lados opostos do estomodeu, estendendo-se da extremidade aboral do estomodeu até canal circular ao redor da boca e penetrando na mesogléia por entre divertículos ao longo do eixo tentacular. Campo apical alongado no eixo estomodeal, com órgão apical no centro, delimitando extremidade aboral do corpo (figura 6,D). Papilas projetadas a partir das margens do campo apical, formando um “8” orientado no eixo estomodeal. Gônadas formadas nas paredes dos canais meridionais e nos divertículos (figura 6,F). Nos canais subtentaculares, as gônadas masculinas localizam-se do lado distal e femininas do lado proximal em relação ao plano tentacular; nos canais subestomodeais, o oposto. Formação de gonóporo temporário através da ruptura da epiderme próximo ao campo apical (figura 6,G). Fechamento do gonóporo não deixa cicatriz na superfície corpórea.

Larva.- Similar ao adulto, porém menos comprimida no eixo tentacular e sem divertículos laterais nos canais meridionais (figura 6,K). Superfície corpórea recoberta por pequenos pontos avermelhados conspícuos.

#### Discussão taxonômica.

O nome genérico *Beroe* foi utilizado inicialmente nas descrições de ctenóforos em geral, referindo-se a espécies atualmente alocadas em distintas ordens, famílias e gêneros (e.g. *Hormiphora cucumis*, *Callianira compressa*, *Euplokamis octoptera* e *Dryodora glandiformis*, descritas por MERTENS, (1833, p. 541-542, pranchas 8-11), como *Beroe cucumis*, *B. compressa*, *B. octoptera*, and *B. glandiformis*). Este vasto uso do nome genérico levou a grande confusão no que diz respeito ao conceito de algumas espécies, como é o caso de “*Beroe ovata*” (cf. MILLS *et al.*, 1996, p.161). Este nome específico, com duas origens distintas, por muito tempo fez referência a duas espécies biológicas (MILLS *et al.*, 1996): “*Beroe ovata*”, descrita por CHUN (1880) e por MAYER

(1912, como *Beroe cucumis*) como tendo o corpo cilíndrico; e “*Beroe ovata*” (*sensu* MAYER, 1912) como tendo o corpo achatado no eixo tentacular. MAYER (1912) usou ainda outros caracteres, como a conexão entre os divertículos, para distinguir as espécies. Recentemente, em um estudo molecular, BAYHA *et al.* (2004) distinguiu duas linhagens genéticas de *B. ovata*: uma do Mediterrâneo, envolvendo espécies morfológicamente similares àquelas descritas por CHUN (1880) (= *B. cucumis sensu* MAYER, 1912) e outra da costa norte americana do Atlântico e invasora no Mar Negro (= *B. ovata sensu* MAYER, 1912). Os espécimes aqui estudados estão mais próximos daqueles descritos como *B. ovata* por MAYER (1912) e por MIANZAN (1999), exceto pelos padrões de conexão dos divertículos. Observamos que ocorrem desde espécimes com os divertículos desconectados até espécimes com divertículos totalmente anastomosados em uma mesma população, de tal forma que essa característica não é adequada para distinguir espécies no gênero *Beroe*.

#### Distribuição geográfica.

A espécie é encontrada em águas costeiras do Atlântico Ocidental, desde o nordeste dos EUA até a Argentina (MAYER, 1912; MIANZAN, 1999). *Beroe ovata* também foi reportada como uma espécie invasora nos mares Negro e Cáspio (SHIGANOVA *et al.*, 2001b; VOLOVIK & KORPAKOVA, 2004).

### **Coeloplanidae Willey, 1896**

#### ***Vallicula multiformis* Rankin, 1956**

(Figura 7)

*Vallicula multiformis* Rankin, 1956; Marcus, 1957; Sterrer, 1986; Emson & Whitfield, 1991; Wirtz, 1998.

#### Material examinado.

**15.iv.2004**, Praia do Sino, Ilhabela, Canal de São Sebastião, 23°44'48"S 45°20'58"W, O.M.P.Oliveira col., um espécime adulto (ca. 8 mm de largura) sobre *Galaxaura* sp., cultivado até 21.v.2004, preservado em etanol 95% (figura 7).

#### Descrição.

Adulto.- Corpo comprimido ao longo do eixo oral-aboral, de forma mutável, semi-translúcido, atingindo cerca de 10 mm de comprimento no eixo tentacular. Coloração

esbranquiçada, com pigmentos amarelados e acastanhados na porção central. Fileiras de ctenos subtentaculares e subestomodeais ausentes. Canais meridionais ramificados, formando uma rede, com prolongamentos de fundo cego nas extremidades corpóreas. Órgão apical posicionado na extremidade aboral, no meio de duas fileiras de papilas, com quatro papilas contráteis orientadas aboralmente em cada fileira. Duas bainhas tentaculares conspícuas, delimitando extremidades corpóreas no eixo tentacular. Um tentáculo axial ramificado e extensível, medindo até 150 mm, saindo aboralmente de cada bainha tentacular. Boca posicionada no centro de um longo sulco oral ciliado, estendido ao longo da porção oral do corpo, no eixo tentacular, e ligado às duas aberturas tentaculares.

Discussão taxonômica.

*Vallicula multiformis* é a única espécie do gênero. Distingue-se facilmente das outras espécies de Coeloplanidae por apresentar canais meridionais com ramificações de fundo cego nas margens corpóreas e pela ausência total de fileiras de ctenos na fase adulta.

Distribuição geográfica.

A espécie é encontrada no Atlântico tropical, já tendo sido assinalada para as Ilhas Bermudas (STERRER, 1986), costa da Jamaica (RANKIN, 1956; EMSON & WHITFIELD, 1991), Ilha da Madeira (WIRTZ, 1998) e costa sudeste do Brasil (MARCUS, 1957).

### **Bibliografia citada**

- AGASSIZ, A. (1865) *Illustrated catalogue of the Museum of Comparative Zoölogy at Harvard College, Vol. 2, North American Acalephae*. Sever and Francis, Cambridge, 234p.
- AGASSIZ, L. (1860) *Contributions to the natural history of the United States of America, Vol. 3*. Little, Brown and Co., Boston, 301p.
- BAYHA, K.M.; HARBISON, G.R.; McDONALD, J.H. & GAFFNEY, P.M. (2004) Preliminary investigation on the molecular systematics of the invasive ctenophore *Beroe ovata*. In: Dumont, H.; Shiganova, T.A. & Niermann, U. (Eds.). *Aquatic invasions in the Black, Caspian, and Mediterranean Seas. The ctenophores Mnemiopsis leidyi and Beroe in the Ponto-Caspian and other aquatic invasions*. NATO Science Series, IV, Earth and Environmental Sciences, Vol. 35. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, Netherlands, p.167-175.

- BIGELOW, H.B. (1904) Medusae from the Maldive Islands. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoölogy*, 39(9): 245-269.
- BIGELOW, H.B. (1912) Reports on the scientific results of the expedition to the eastern tropical Pacific, in charge of Alexander Agassiz, by the U.S. Fish Commission Steamer Albatross, from October 1904, to March 1905, Lieutenant Commander L.M. Garrett, U.S.N., commanding. XXVI. The ctenophores. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoölogy*, 54(12): 369-408.
- BOSC, L.A.G. (1802) *Histoire naturelle des Vers*. Suite à Buffon 64, Vol. 2, Paris, 300p.
- CHAMISSO, A. & EYSENHARDT, C.G. (1821) De Animalibus quibusdam e Classe Vermium Linneana, in Circumnavigatione terrae, auspicante Comite N. Romanzoff, duce Ottone de Kotzebue, annis 1815-1818. *Nova Acta Physico-Medica Acad. Caesariae Leopoldino-Carolinae Naturae Curiosorum*, 10(2): 545-574.
- CHUN, K. (1879) Die im Golf von Neapel erscheinenden Rippenquallen. *Mittelmeer Zoologischen Station von Neapel zugleich repert Mittelmeerkd*, 1: 180-217.
- CHUN, K. (1880) Die ctenophoren des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres-abschnitte. *Fauna and flora des Golfes von Neapel, herausgegeben von der zoologischen Station in Neapel, Vol. 1, Monographie XVIII*. Leipzig, 32p.
- CHUN, K. (1898) Die Ctenophoren der Plankton Expedition. *Ergebnisse der Plankton Expedition der Humboldt-Stiftung*, 2: 1-32.
- CORRÊA, D.D. (1987) Ctenophora. In: *Manual de técnicas para a preparação de coleções zoológicas, vol.5*. Sociedade Brasileira de Zoologia, Campinas, p.1-5.
- DELLE CHIAJE, S. (1841) *Animali senza vertebre del Regno di Napoli. Descrizioni e notomia degli animali invertebrati della Sicilia citeriore, osservate vivi negli anni 1822-1830, Vol. 4, Echinodermi, Acalefi, Polipi*. Stamperia Società Tipografica, Napoli.
- DOMANESCHI, O. (1976) Sobre a ocorrência de *Beroe ovata* Chamisso & Eysenhardt, 1821 (Ctenophora) no litoral sul de São Paulo. *Ciência e Cultura*, 28(7): 431.
- DUMONT, H.; SHIGANOVA, T.A. & NIERMANN, U. (EDS.) (2004) *Aquatic invasions in the Black, Caspian, and Mediterranean Seas. The ctenophores Mnemiopsis leidyi and Beroe in the Ponto-Caspian and other aquatic invasions*. NATO Science Series, IV, Earth and Environmental Sciences, Vol. 35. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, Netherlands, 313p.
- EMSON, R.H. & WHITFIELD, P.J. (1991) Behavioural and ultrastructural studies on the sedentary platyctenean ctenophore *Vallicula multiformis*. *Hydrobiologia*, 216/217: 27-33.
- ESCHSCHOLTZ, J.F. (1825) Bericht über die zoologische Ausbeute während der Reise von Kronstadt bis St. Peter- und Paul. *Isis*, 1: 733-747.
- ESCHSCHOLTZ, J.F. (1829) *System der Acalephen*. F. Dümmler, Berlin, 190p.
- FAASSE, M.A. & BAYHA, K.M. (2006) The ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz 1865 in coastal waters of the Netherlands: an unrecognized invasion? *Aquatic Invasions*, 1(4): 270-277.
- FABRICIUS, O. (1780) *Fauna Groenlandica*. I. G. Rothe, 452p.

- FEWKES, J.W. (1881) Studies on the jelly-fishes of Narragansett Bay. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoölogy*, 8(8): 141-182.
- FEWKES, J.W. (1882) On the Acalephae of the East coast of New-England. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoölogy*, 9(8): 291-310.
- FEWKES, J.W. (1883) On a few medusa from the Bermudas. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoölogy*, 11: 79-90.
- FOL, H. (1869) Ein Beitrag zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte einiger Rippenquallen. Tese de doutorado, Frierich-Wilhelms University, Berlin.
- FORSKÅL, P. (1775) *Descriptiones animalium, avium, amphibiorum, piscium, insectorum, vermium; quae in itinere orientali observavit*. 164p.
- GEGENBAUR, C. (1856) Studien über Organisation und Systematik der Ctenophoren. *Archiv Naturgeschichte*, 22(1): 163-205.
- GESAMP (IMO/FAO/UNESCO-IOC/WMO/WHO/IAEA/UN/UNEP JOINT GROUP OF EXPERTS ON THE SCIENTIFIC ASPECTS OF MARINE ENVIRONMENTAL PROTECTION) (1997) Opportunistic settlers and the problem of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* invasion in the Black Sea. *GESAMP Reports and Studies*, 58: 1-84.
- HADDOCK, S.H.D. (2004) A golden age of gelata: past and future research on planktonic ctenophores and cnidarians. *Hydrobiologia*, 530/531: 549-556.
- HANSSON, H.G. (2006) Ctenophores of the Baltic and adjacent Seas – the invader *Mnemiopsis* is here! *Aquatic Invasions*, 1(4): 295-298.
- HARBISON, G.R. & MADIN, L.P. (1982) Ctenophora. In: Parker, S.P. (Ed.), *Synopsis and classification of living organisms. Vol. 1*. McGraw-Hill, New York. p.707-715.
- HARBISON, G.R.; MADIN, L.P. & SWANBERG, N.R. (1978) On the natural history and distribution of oceanic ctenophores. *Deep-Sea Research*, 25: 233-256.
- HARBISON, G.R. & MILLER, R.L. (1986) Not all ctenophores are hermaphrodites. Studies on the systematics, distribution, sexuality and development of two species of *Ocyropsis*. *Marine Biology*, 90: 413-424.
- HARBISON, G.R. & VOLOVIK, S.P. (1994) The ctenophore, *Mnemiopsis leidyi*, in the Black Sea: a holoplanktonic organism transported in the ballast of ships. In: *Non-Indigenous estuarine & marine organisms (NEMO) and introduced marine species*. Proceedings of the Conference and Workshop, NOAA Technological Report, U.S. Department of Commerce. U.S. Government Printing Office, Washington, p.25-36.
- ICZN (INTERNATIONAL COMMISSION ON ZOOLOGICAL NOMENCLATURE) (1999) *International Code of Zoological Nomenclature*. 4th edition, International Trust for Zoological Nomenclature, 306p.
- IVANOV, V.P.; KAMAKIN, A.M.; USHIVTZEV, V.B.; SHIGANOVA, T.A.; ZHUKOVA, O.; ALADIN, N.; WILSON, S.I.; HARBISON, R. & DUMONT, H.J. (2000) Invasion of the Caspian Sea by the Comb Jellyfish *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora). *Biological Invasions*, 2: 255-258.
- JAVIDPOUR J.; SOMMER, U. & SHIGANOVA, T. (2006) First record of *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz 1865 in the Baltic Sea. *Aquatic Invasions*, 1(4): 299-302.

- JINBIAO, Z. (1977) Studies on the hydromedusae, siphonophores and ctenophores from the Coast of the Kiansu and Chekian Province, China. *Oceanologia et Technologia Sinica*, 7: 95-107.
- KREMER, P.; CANINO, M.F. & GILMER, R.W. (1986A) Metabolism of epipelagic tropical ctenophores. *Marine Biology*, 90: 403-412.
- KREMER, P.; REEVE, M.R. & SYMS, M.A. (1986B) The nutritional ecology of the ctenophore *Bolinopsis vitrea*: comparisons with *Mnemiopsis mccradyi* from the same region. *Journal of Plankton Research*, 8: 1197-1208.
- KRUMBACH, T. (1925) Erste und einzige Klasse der Acnidaria. Vierte Klasse des Stammes der Coelenterata. Ctenophora. *Handbuch der Zoologie*, 1: 905-995.
- LESSON, R.P. (1843) *Histoire naturelle des Zoophytes*. Librairie Encyclopédique de Roret, 596p.
- LESUEUR, M. (1813) Mémoire sur quelques nouvelles espèces d'animaux mollusques et radiaires recueillis dans la Méditerranée, près de Nice. *Nouveau Bulletin Société Philomathique*, 3: 281-285.
- MARCUS, E.B.R. (1957) *Vallicula multiformis* Rankin, 1956, from Brazil. *Boletim do Instituto Oceanográfico*, 7(1-2) : 87-91.
- MATSUMOTO, G.I. (1988) A new species of lobate ctenophore, *Leucothea pulchra* sp. nov., from the California Bight. *Journal of Plankton Research*, 10(2): 301-311.
- MATSUMOTO, G.I. & HARBISON, G.R. (1993) In situ observations of foraging, feeding, and escape behavior in three orders of oceanic ctenophores: Lobata, Cestida, and Beroida. *Marine Biology*, 117: 279-287.
- MAYER, A.G. (1900A) Some medusae from the Tortugas, Florida. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoölogy*, 37(2): 13-82.
- MAYER, A.G. (1900B) Descriptions of new and little-known medusae from the western Atlantic. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoölogy*, 37(1): 1-9.
- MAYER, A.G. (1912) *Ctenophores of the Atlantic Coast of North America*. Carnegie Institution of Washington (Publ. 162), Washington, 58p.
- MCCRADY, J. (1859) Gymnophthalmata of Charleston Harbor. *Proceedings of the Elliott Society of Natural History*, 1: 103221.
- MERTENS, H. (1833) Beobachtungen und Untersuchungen über die beroeartigen Akalephen. *Mémoires de L'Académie Impériale des Sciences de St. Pétersbourg (Sixième Série)*, 2: 479-543.
- MIANZAN, H.W. (1999) Ctenophora. In: Boltovskoy, D. (Ed.), *South Atlantic Zooplankton*. Backhuys Publishers, Leiden, p.561-573.
- MIGOTTO, A.E. & RODRIGUES, S.A. (1999) Filo Ctenophora. In: Migotto, A.E. & Tiago. C.G. (Eds.), *Biodiversidade do Estado de São Paulo. Síntese do Conhecimento ao final do Século XX, Vol 3*. Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo, São Paulo, p 47-51.

- MILLS, C.E. (INTERNET 1998-2007) Phylum Ctenophora: list of all valid species names. Documento eletrônico da Internet, disponível em <http://faculty.washington.edu/cemills/Ctenolist.html>. Publicado pelo autor em março de 1998, última atualização em 13 de maio de 2007. (Acessado em 31 de maio de 2007).
- MILLS, C.E.; PUGH, P.R.; HARBISON, G.R. & HADDOCK, S.H.D. (1996) Medusae, siphonophores and ctenophores of the Alborán Sea, south western Mediterranean. *Scientia Marina*, 60(1): 145-163.
- MOSER, F. (1903) *Die Ctenophoren der Siboga-Expedition*. E.J. Brill, Leiden, 34p.
- MOSER, F. (1910) Die Ctenophoren der Deutschen Südpolar-Expedition 1901-1903. *Deutsche Südpolar-Expedition*, 11: 117-192.
- MÜLLER, O.F. (1776) *Zoologiae Danicae Prodrromus, seu Animalium Daniae et Norvegiae Indigernarum characteres, nomina, et synonyma imprimis popularium*. Hallager, Copenhagen, 282p.
- OLIVEIRA, O.M.P. & MARQUES, A.C. (2007) Dinâmica sazonal das massas de água no Canal de São Sebastião (SE Brasil) de março de 2005 a maio de 2006. *Resumos expandidos do XII Congresso Latino Americano de Ciências do Mar*, Florianópolis, 3p.
- PETRECHEN, M.A. (1946) Ocorrência de *Mnemiopsis mccradyi*, Mayer 1900 (Ctenophora) no litoral de São Paulo. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 18(2): 117-120.
- PRATT, H.S. (1935) *A manual of the common invertebrate animals (exclusive the insects)*. The Blakiston Company, Philadelphia, 854p.
- PURCELL, J.E.; SHIGANOVA, T.A.; DECKER, M.B. & HOUDE, E.D. (2001) The ctenophore *Mnemiopsis* in native and exotic habitats: U.S. estuaries versus the Black Sea basin. *Hydrobiologia*, 451: 145-176.
- QUOY, J.R.C. & GAIMARD, J.P. (1824) Zoologie. Deuxième partie. In: Freycinet, L. (Ed.), *Voyage autour du Monde, fait par ordre du Roi, sur les corvettes de S.M. D'Uranie et la Physicienne, pendant les années 1817, 1818, 1819 et 1820*. Chez Pillet Ainé, Paris, p.409-461.
- RALPH, P.M. & KABERRY, C. (1950) New Zealand coelenterates ctenophores from Cook Strait. *Zoology Publications from Victoria University College*, 3: 1-11.
- RANG, P.C.A.L. (1828) Établissement de la famille des Béroïdes dans l'ordre des acalèphes libres, et description de deux genres nouveaux qui lui appartiennent. *Memories de la Société d'Histoire Naturelle de Paris*, 4: 166-173.
- RANKIN, J.J. (1956) The structure and biology of *Vallicula multiformis*, gen. et sp. nov., a plactyctenid ctenophore. *Journal of the Linnean Society of London*, 43: 55-71.
- SERAVIN, L.N. (1994) The systematics revision of the genus *Mnemiopsis* (Ctenophora, Lobata). 2. Species attribution of *Mnemiopsis* from the Black Sea and the species composition of the genus *Mnemiopsis*. *Zoologicheskyy Zhurnal*, 73(1): 19-34. (Texto original em russo)

- SHIGANOVA, T.A.; MIRZOYAN, Z.A.; STUDENIKINA, E.A.; VOLOVIK, S.P.; SIOKOU-FRANGOU, I.; ZERVOUDAKI, S.; CHRISTOU, E.D.; SKIRTA, A.Y. & DUMONT, H.J. (2001A) Population development of the invader ctenophore *Mnemiopsis leidyi*, in the Black Sea and in other seas of the Mediterranean basin. *Marine Biology*, 139: 431-445.
- SHIGANOVA, T.A.; BULGAKOVA, Y.V.; VOLOVIK, S.P.; MIRZOYAN, Z.A. & DUDKIN, S.I. (2001B) The new invader *Beroe ovata* Mayer 1912 and its effect on the ecosystem in the northeastern Black Sea. *Hydrobiologia*, 451: 187-197.
- SHIGANOVA, T.A.; CHRISTOU, E.D.; BULGAKOVA, J.V.; SIOKOU-FRANGOU, I.; ZERVOUDAKI, S. & SIAPATIS, A. (2004) Distribution and biology of *Mnemiopsis leidyi* in the Northern Aegean Sea, and comparison with the indigenous *Bolinopsis vitrea*. In: Dumont, H.; Shiganova, T.A. & Niermann, U. (Eds.). *Aquatic invasions in the Black, Caspian, and Mediterranean Seas. The ctenophores Mnemiopsis leidyi and Beroe in the Ponto-Caspian and other aquatic invasions*. NATO Science Series, IV, Earth and Environmental Sciences, Vol. 35. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, Netherlands, p.113-136.
- STERRER, W. (1986) Phylum Ctenophora (Comb-Jellies). In: Sterrer, W. & Schoepfer-Sterrer, C. (Eds.), *Marine fauna and flora of Bermuda. A systematic guide to the identification of marine organisms*. John Wiley & Sons, New York, p.194-197.
- STUDENIKINA, Y.I.; VOLOVIK, S.P.; MIRZOYAN, I.A. & LUTS, G.I. (1991) The ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Sea of Azov. *Oceanology*, 31(6): 722-725. (Texto original em russo)
- VOLOVIK, S.P. & KORPAKOVA, I.G. (2004) Introduction of *Beroe* cf. *ovata* to the Caspian Sea needed to control *Mnemiopsis leidyi*. In: Dumont, H.; Shiganova, T.A. & Niermann, U. (Eds.). *Aquatic invasions in the Black, Caspian, and Mediterranean Seas. The ctenophores Mnemiopsis leidyi and Beroe in the Ponto-Caspian and other aquatic invasions*. NATO Science Series, IV, Earth and Environmental Sciences, Vol. 35. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, Netherlands, p.177-192.
- WILLEY, A. (1896) On *Ctenoplana*. *Quarterly Journal of Microscopical Science*, 39: 323-342.
- WIRTZ, P. (1998) Twelve invertebrate and eight fish species new to the marine fauna of Madeira, and a discussion of the zoogeography of the area. *Helgoländer Meeresunters*, 52: 197-207.



**Tabela 1.** Medidas tiradas de um espécime de *Bolinopsis vitrea* (L. Agassiz, 1860) com 58,8 mm de comprimento, em vista no plano estomodeal.

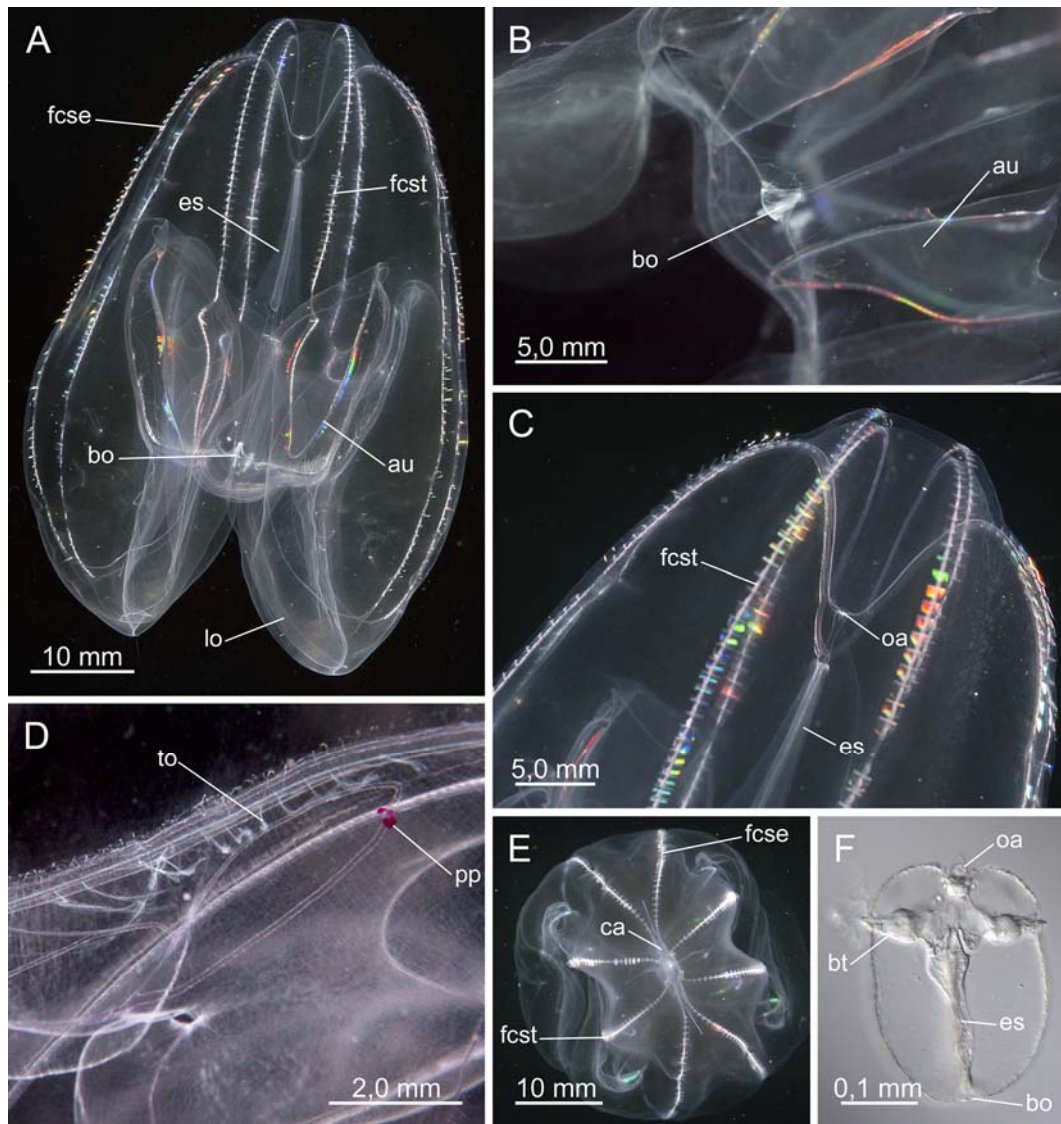
|   |              |
|---|--------------|
| Comprimento total do corpo  | 58,8 mm      |
| Largura máxima do corpo   | 40,4 mm      |
| Distância entre os sulcos auriculares na base das aurículas                 | 22,1 mm      |
| Distância entre os sulcos auriculares na margem oral                        | 16,1 mm      |
| Comprimento das fileiras de ctenos subtentaculares                          | 24,5-25,6 mm |
| Comprimento das fileiras de ctenos subestomodeais                           | 50,2-50,7 mm |
| Largura máxima entre as fileiras de ctenos subestomodeais e subtentaculares | 11,3-12,2 mm |
| Largura máxima entre as fileiras de ctenos subtentaculares                  | 9,6 mm       |
| Número de ctenos nas fileiras de ctenos subtentaculares                     | 39-41        |
| Número de ctenos nas fileiras de ctenos subestomodeais                      | 59-62        |
| Diâmetro dos canais meridionais   | até 390 µm   |
| Largura dos ctenos  | 275-1000 µm  |
| Distância entre os ctenos   | 205-1375 µm  |
| Comprimento do estomodeu  | 25,7 mm      |
| Largura máxima do estomodeu   | 7,2 mm       |
| Comprimento das aurículas   | 12,7-12,8 mm |
| Largura máxima das aurículas  | 4,6-5,0 mm   |
| Comprimento dos tentáculos orais  | até 3,1 mm   |
| Diâmetro do estatocisto   | 265 µm       |

**Tabela 2.** Medidas tiradas de um espécime de *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 com 96 mm de comprimento, em vista no plano estomodeal.

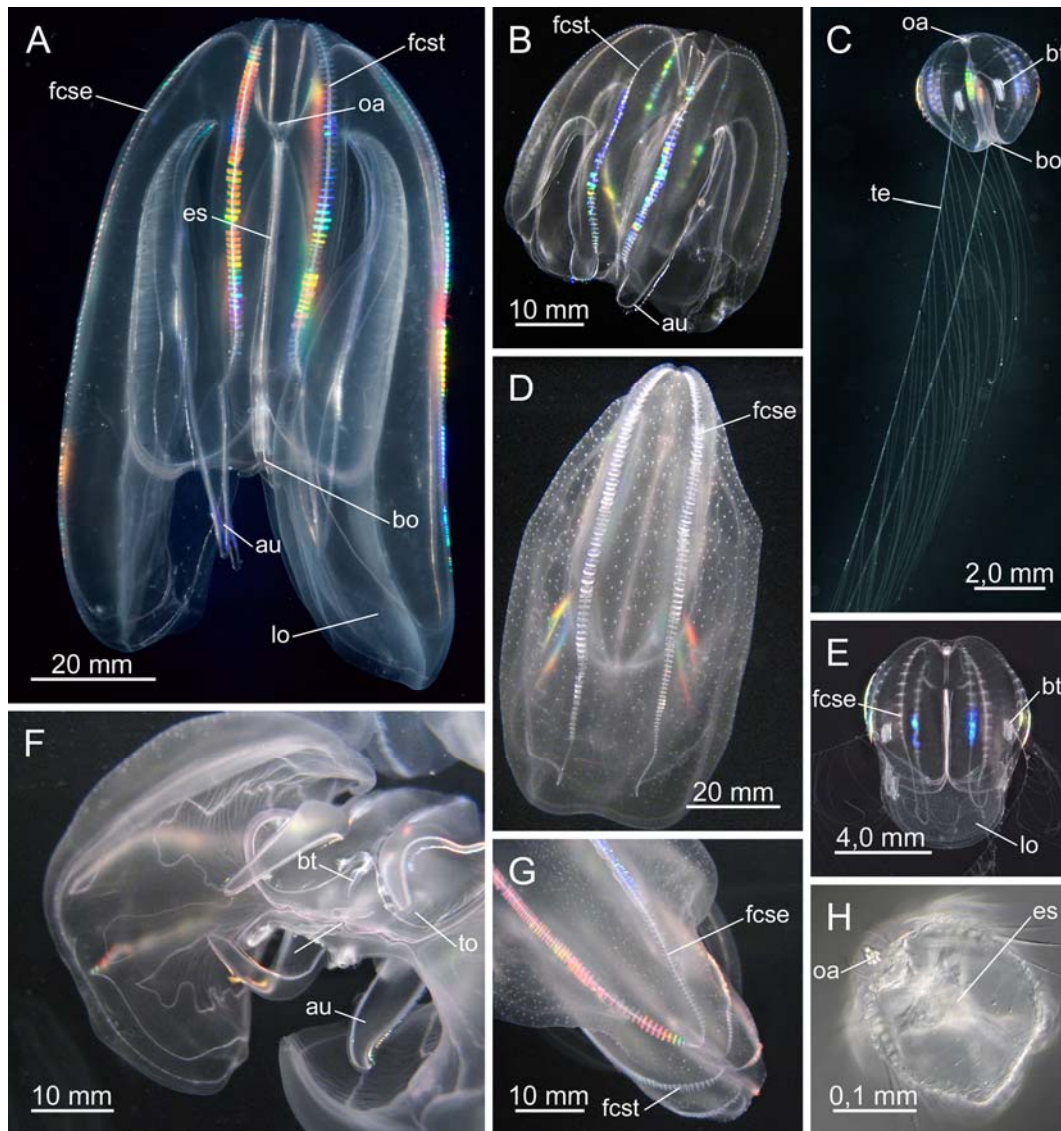
|   |                        |
|---|------------------------|
| Comprimento total do corpo  | 96,0 mm                |
| Largura máxima do corpo   | 57,3 mm                |
| Distância entre os sulcos auriculares na altura do órgão apical             | 18,7 mm                |
| Distância entre os sulcos auriculares na altura das bainhas tentaculares    | 36,9 mm                |
| Comprimento das fileiras de ctenos subtentaculares                          | 48,4-5,8 mm            |
| Comprimento das fileiras de ctenos subestomodeais                           | 79,0-79,4 mm           |
| Largura máxima entre as fileiras de ctenos subestomodeais e subtentaculares | 21,7-22,9 mm           |
| Largura máxima entre as fileiras de ctenos subtentaculares                  | 13,6 mm                |
| Número de ctenos nas fileiras de ctenos subtentaculares                     | 52-59                  |
| Número de ctenos nas fileiras de ctenos subestomodeais                      | 107-109                |
| Diâmetro dos canais meridionais   | até 600 $\mu\text{m}$  |
| Largura dos ctenos  | 297-2550 $\mu\text{m}$ |
| Distância entre os ctenos   | 425-1700 $\mu\text{m}$ |
| Comprimento do estomodeu  | 47,6 mm                |
| Largura máxima do estomodeu   | 14,0 mm                |
| Comprimento das aurículas   | 23,8-25,5 mm           |
| Largura máxima das aurículas  | 5,95-6,37 mm           |
| Comprimento da bainha tentacular  | 7220 $\mu\text{m}$     |
| Largura máxima da bainha tentacular   | 850 $\mu\text{m}$      |
| Comprimento dos tentáculos orais  | até 5,1 mm             |
| Diâmetro do estatocisto   | 255 $\mu\text{m}$      |

**Tabela 3.** Medidas tiradas de um espécime de *Beroe ovata* (Chamisso & Eysenhardt, 1821) (MZUSP00005) com 33,2 mm de comprimento, em vista no plano estomodeal.

|   |                       |
|---|-----------------------|
| Comprimento total do corpo  | 33,2 mm               |
| Largura máxima do corpo   | 29,3 mm               |
| Comprimento das fileiras de ctenos subtentaculares                              | 31,0 mm               |
| Comprimento das fileiras de ctenos subestomodeais                               | 30,9 mm               |
| Largura máxima entre as fileiras de ctenos subestomodeais e subtentaculares     | até 8,0 mm            |
| Largura máxima entre as fileiras de ctenos subtentaculares                      | até 9,0 mm            |
| Largura da boca   | 24,5 mm               |
| Número de ctenos nas fileiras de ctenos subtentaculares                         | 118-121               |
| Número de ctenos nas fileiras de ctenos subestomodeais                          | 95-108                |
| Número de conexões entre os canais meridionais subestomodeais e subtentaculares | 0-7                   |
| Número de conexões entre os canais meridionais subtentaculares                  | 4-7                   |
| Largura do campo apical   | 2920 $\mu\text{m}$    |
| Número de papilas no campo apical   | 42                    |
| Comprimento das papilas   | até 220 $\mu\text{m}$ |
| Diâmetro do poro genital  | 360 $\mu\text{m}$     |
| Diâmetro dos canais meridionais   | até 740 $\mu\text{m}$ |
| Diâmetro dos divertículos   | até 240 $\mu\text{m}$ |
| Diâmetro dos canais paragástricos   | até 380 $\mu\text{m}$ |
| Diâmetro do canal oral  | até 875 $\mu\text{m}$ |
| Largura dos ctenos  | 180-725 $\mu\text{m}$ |
| Distância entre os ctenos   | 80-240 $\mu\text{m}$  |
| Diâmetro do estatocisto   | 40 $\mu\text{m}$      |

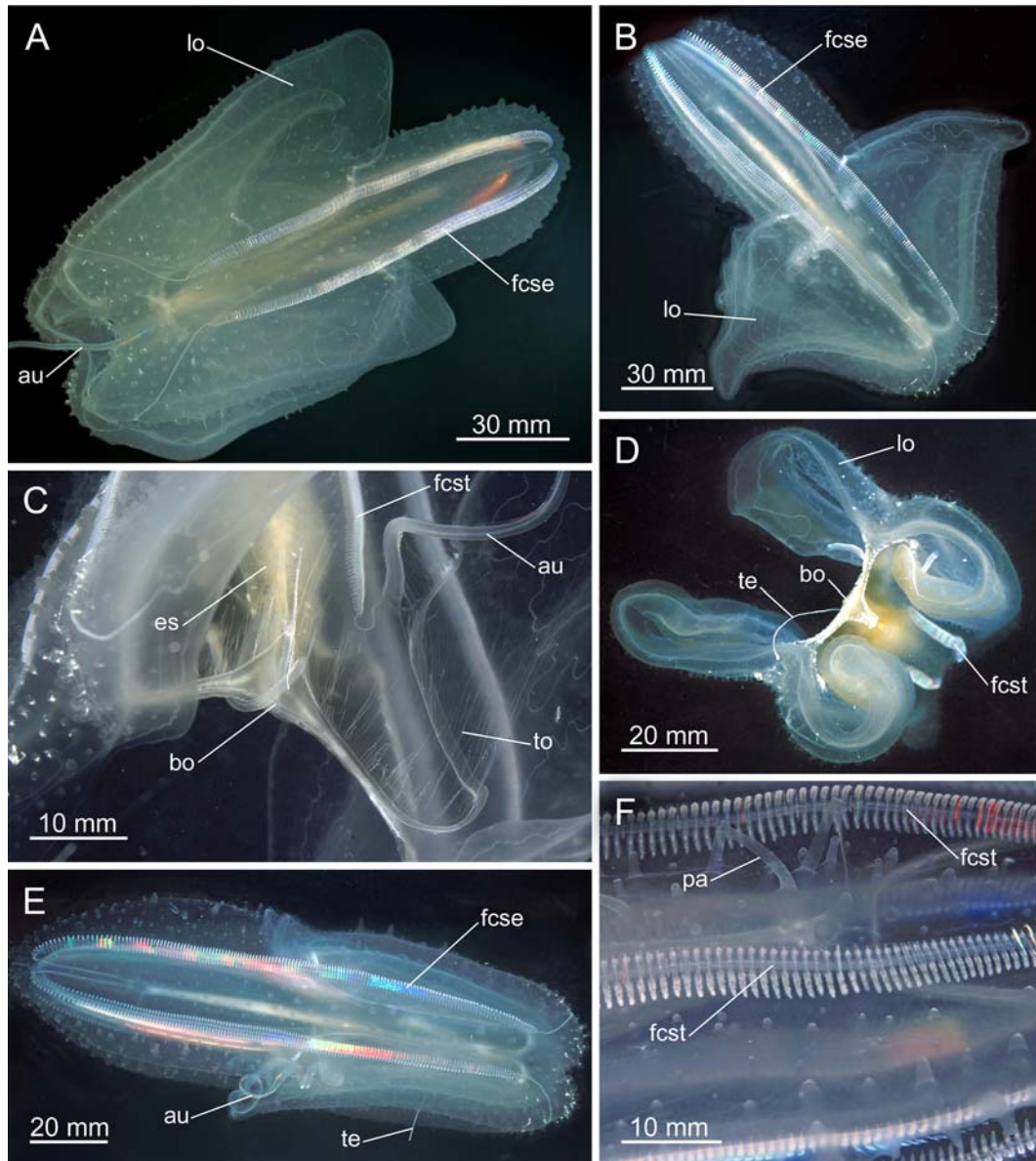


**Figura 1.** *Bolinopsis vitrea* (L. Agassiz, 1860). **A**, adulto em vista no plano estomodeal; **B**, vista da porção oral do corpo no plano estomodeal; **C**, vista da porção aboral do corpo no plano estomodeal; **D**, vista aproximada da margem oral; **E**, vista aboral; **F**, vista total de larva de dois dias, no plano estomodeal. Legenda: au, aurícula; bo, boca; bt, bainha tentacular; ca, campo apical; es, estomodeu; fcse, fileira de ctenos subestomodeal; fcst, fileira de ctenos subtentacular; lo, lobo; oa, órgão apical; pp, ponto de pigmentação; to, tentáculos orais.

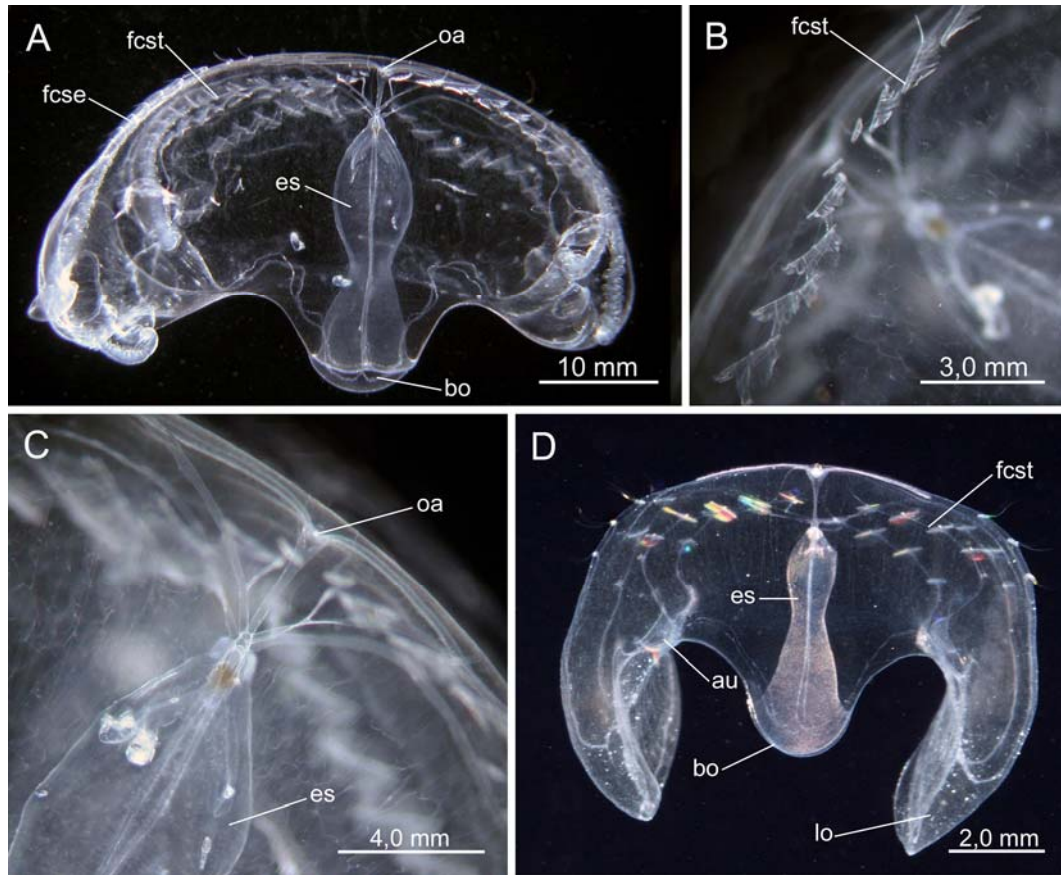


**Figura 2.** *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865. **A**, adulto em vista no plano estomodeal; **B**, adulto com os lobos reduzidos (sem verrugas na superfície) visto no plano estomodeal; **C**, larva cidipídia, com os tentáculos axiais estendidos; **D**, adulto (com verrugas na superfície) visto no plano tentacular; **E**, larva em metamorfose (com os lobos em início de desenvolvimento), vista no plano tentacular; **F**, adulto em vista oral, com os lobos abertos; **G**, vista da porção aboral do corpo no plano tentacular; **H**, vista total de larva de dois dias. Legenda: au, aurícula; bo, boca; bt, bainha tentacular; es, estomodeu; fcse, fileira de ctenos subestomodeal; fcst, fileira de ctenos subtentacular; lo, lobo; oa, órgão apical; te, tentáculo axial; to, tentáculos orais.

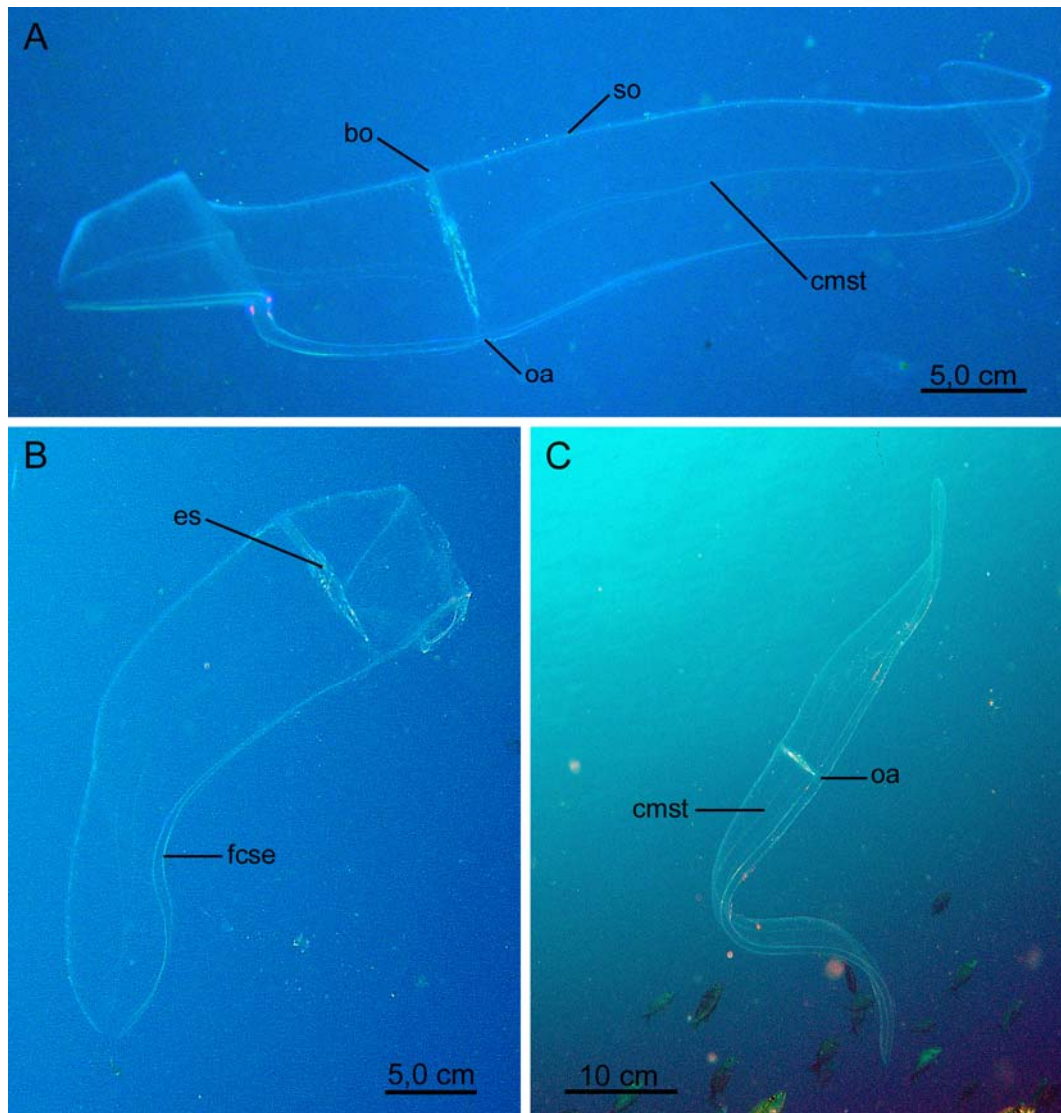




**Figura 3.** *Leucothea multicornis* (Quoy & Gaimard, 1824). **A**, adulto visto no plano tentacular; **B**, adulto com os lobos abertos, visto em plano estomodeal; **C**, adulto em vista aproximada da região oral; **D**, adulto em vista oral, com os lobos abertos; **E**, adulto com os lobos contraídos, visto em plano tentacular plane; **F**, vista aproximada da superfície corpórea. Legenda: au, aurícula; bo, boca; es, estomodeu; fcse, fileira de ctenos subestomodeal; fcst, fileira de ctenos subtentacular; lo, lobo; pa, papila; te, tentáculo axial; to, tentáculos orais.

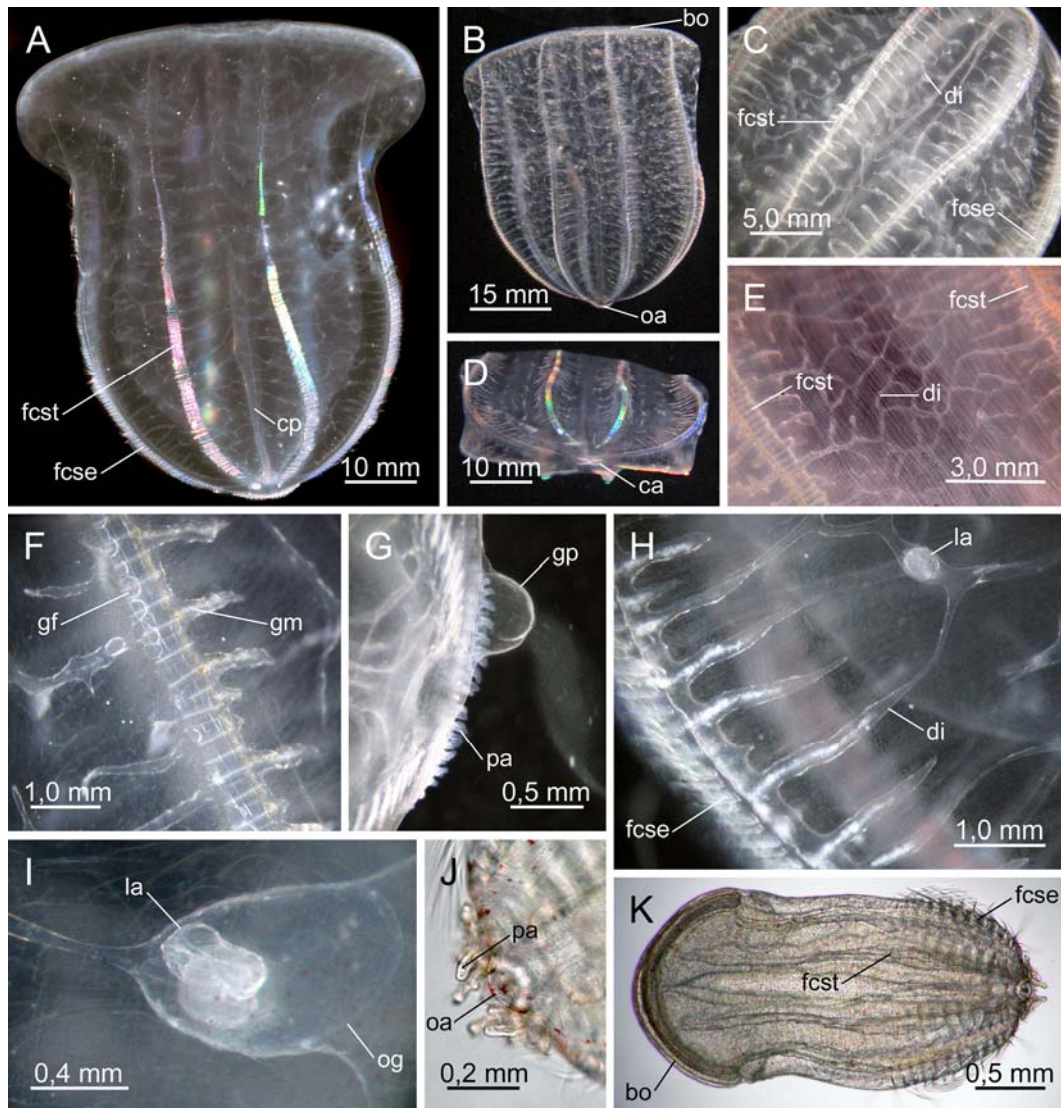


**Figura 4.** *Ocyropsis crystallina* (Rang, 1828). **A**, adulto com os lobos danificados, visto no plano estomodeal; **B**, vista da superfície corpórea do adulto na porção aboral; **C**, vista aproximada da porção aboral do adulto no plano estomodeal; **D**, juvenil visto no plano estomodeal. Legenda: au, aurícula; bo, boca; es, estomodeu; fcse, fileira de ctenos subestomodeal; fcst, fileira de ctenos subtentacular; lo, lobo; oa, órgão apical.

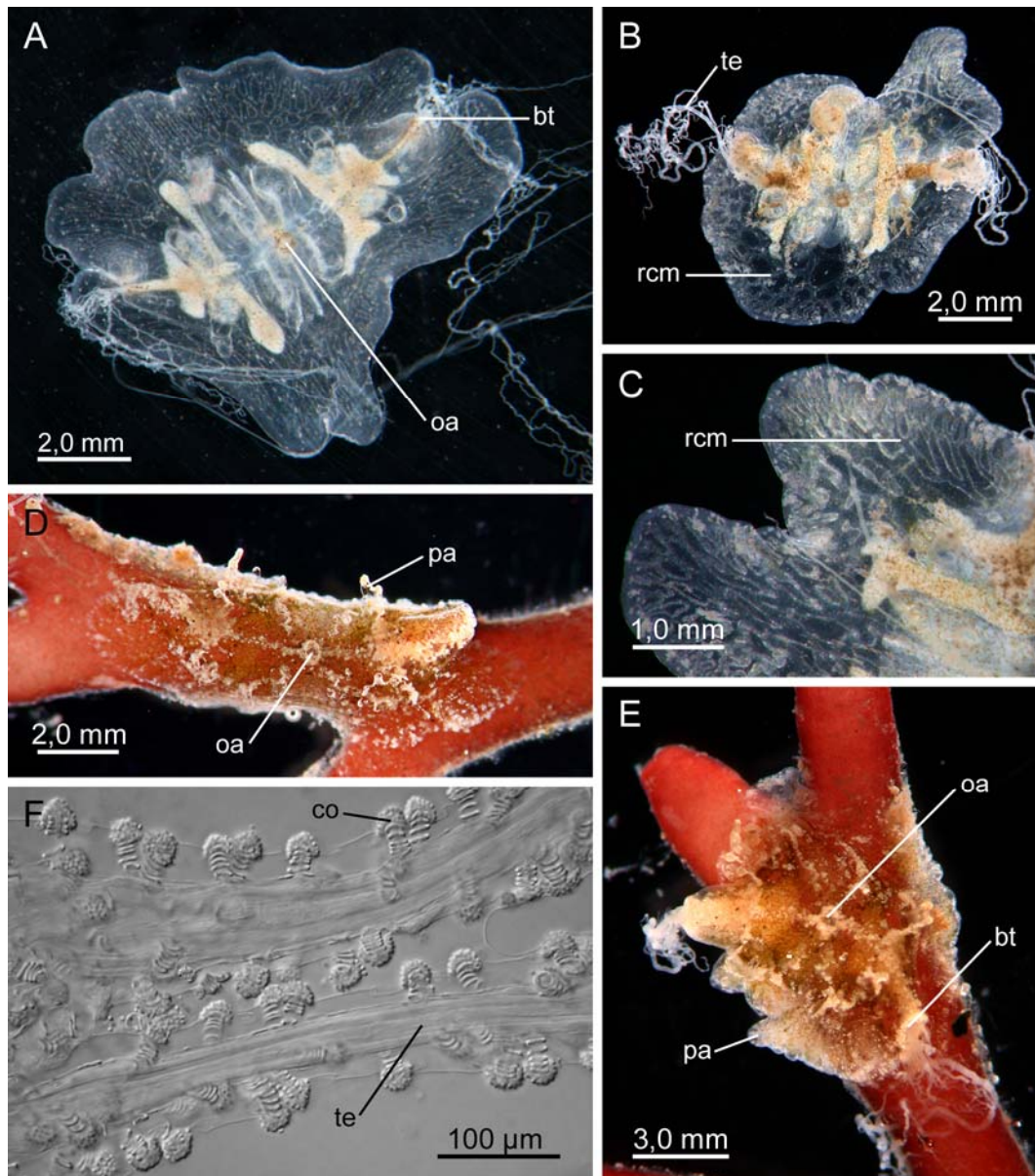


**Figura 5.** *Cestum veneris* Lesueur, 1813. **A**, adulto visto no plano estomodeal; **B**, outro adulto visto no plano estomodeal, com uma das projeções corpóreas danificadas; **C**, outro adulto visto no plano estomodeal. Legenda: bo, boca; cmst, canal meridional subtentacular; es, estomodeu; fcse, fileira de ctenos subestomodeal; oa, órgão apical; so, sulco oral.





**Figura 6.** *Beroe ovata* (Chamisso & Eysenhardt, 1821). **A**, adulto visto no plano estomodeal; **B**, outro adulto visto no plano estomodeal; **C**, vista aproximada dos padrões de conexão dos divertículos (poucas conexões) em um adulto visto no plano estomodeal; **D**, adulto em vista aboral; **E**, vista aproximada dos padrões de conexão dos divertículos (muitas conexões) em outro adulto visto no plano estomodeal; **F**, vista aproximada de um canal meridional e divertículos de um adulto com gametas masculinos e femininos; **G**, vista aproximada da porção aboral do corpo de um adulto, apresentando a formação temporária de um gonóporo; **H**, vista aproximada de divertículos anastomosados de um adulto com uma larva no interior; **I**, duas larvas em um ovo gelatinoso no interior de divertículo de um adulto; **J**, vista aproximada da extremidade aboral de uma larva, no plano estomodeal; **K**, larva visto no plano estomodeal. Legenda: bo, boca; ca, campo apical; cp, canal paragástrico; di, divertículo; fcse, fileira de ctenos subestomodeal; fcst, fileira de ctenos subtentacular; gf, gametas femininos; gm, gametas masculinos; gp, gonóporo; la, larva; oa, órgão apical; og, ovo gelatinoso; pa, papila.



**Figura 7.** *Vallicula multiformis* Rankin, 1956. **A**, adulto em vista aboral com os tentáculos axiais estendidos; **B**, adulto em vista aboral recolhendo os tentáculos axiais; **C**, vista aproximada da margem corpórea do adulto; **D**, adulto em vista aboral, alongado no eixo tentacular, sobre alga vermelha; **E**, adulto com o corpo contraído, sobre alga vermelha; **F**, microscopia de contraste de fase de dois tentáculos axiais em posição paralela, com diversos coloblastos dispostos ao longo da superfície. Legenda: bt, bainha tentacular; co, coloblasto; oa, órgão apical; pa, papila; rcm, ramificações dos canais meridionais; te, tentáculo axial.

## *CAPÍTULO 3*

### **CHAVE DE IDENTIFICAÇÃO DOS CTENOPHORA DA COSTA BRASILEIRA\***

---

\* Este capítulo corresponde ao manuscrito homônimo, de autoria de Oliveira, O.M.P.; Mianzan, H.W.; Migotto, A.E. & Marques, A.C., submetido no periódico *Biota Neotropica*.

## Resumo

Embora abundantes e importantes ecologicamente no meio marinho, os ctenóforos são pouco conhecidos para o litoral brasileiro. O presente estudo tem por objetivo prover informações para auxiliar na identificação desses organismos. Para tal, são descritos métodos para a fixação e documentação fotográfica dos ctenóforos. A terminologia referente ao grupo, em língua portuguesa, é apresentada na forma de um glossário. Além disso, as características que distinguem as treze espécies até então registradas para águas brasileiras são organizadas em uma chave de identificação. A complementação da identificação pode ser feita pela literatura indicada e associada a cada espécie.

## Introdução

Os Ctenophora são um filo de animais marinhos de corpo translúcido, gelatinoso e frágil. Caracteristicamente apresentam, pelo menos em alguma fase de suas vidas, oito fileiras longitudinais de ctenos (pentes formados por cílios justapostos) que, em geral, atuam na locomoção (HARBISON & MADIN, 1982).

Devido à simetria corpórea birradial (figura 1), o grupo já foi incluído entre os Radiata, juntamente com cnidários e equinodermos (vide L. AGASSIZ, 1860). Posteriormente, foi considerado como parte dos Coelenterata, por compartilhar com os Cnidaria características como a constituição gelatinosa do corpo, além da ausência de um sistema digestivo completo (vide HYMAN, 1940). Atualmente, a posição dos Ctenophora na filogenia dos Metazoa é incerta. Embora estudos morfológicos os coloquem como grupo irmão de todos os animais bilaterais (*e.g.* NIELSEN, 2001; BRUSCA & BRUSCA, 2003), dados moleculares são inconclusivos, sua posição oscilando entre os filos basais (*e.g.* ZRZAVÝ *et al.*, 1998; PODAR *et al.*, 2001; WALLBERG *et al.*, 2004).

Embora seja um grupo com relativamente poucas espécies, estas são geralmente conspícuas, abundantes e de ampla distribuição. Embora sejam mais conhecidos pelas belas formas planctônicas, há espécies bentônicas de hábitos crípticos e corpos vermiformes (OLIVEIRA & MIGOTTO, 2007). Ainda que as espécies planctônicas sejam quase transparentes, a bioluminescência (HADDOCK & CASE, 1995) e a iridescência nos pentes ciliares (WELCH *et al.*, 2005) são comuns, propriedades que os tornam visíveis na coluna de água, tanto de noite quanto de dia.

Como vorazes predadores, esses animais ingerem grandes quantidades de pequenos organismos zooplancônicos (BISHOP, 1968), incluindo larvas de peixes de grande importância econômica (OLIVEIRA & MARQUES, 2007). Entretanto, alguns grupos de ctenóforos, como os Haeckeliidae e os Beroidae, se alimentam de outros organismos planctônicos gelatinosos, por vezes até mesmo maiores que eles próprios (SWANBERG, 1974; MILLS & MILLER, 1984). Sua performance predatória, aliada ao rápido processo reprodutivo de algumas espécies, pode gerar problemas econômicos de larga escala, como no caso da introdução acidental de *Mnemiopsis leidyi* no Mar Negro, no início da década de 1980, transportado em água de balastro de navios (GESAMP, 1997). Ao encontrar um ambiente favorável, desprovido de predadores, *M. leidyi* em poucos anos atingiu níveis extremos de superpopulação no Mar Negro, reduzindo os estoques de peixes de importância comercial devido à predação sobre seus ovos e larvas, e sobre o plâncton, fonte de alimentação destes peixes (GESAMP, 1997; KIDEYS 2002). Por outro lado *Beroe ovata*, outro ctenóforo também introduzido acidentalmente no Mar Negro, foi o responsável pelo controle populacional do *M. leidyi* na região (KIDEYS, 2002). Acredita-se que espécies do gênero *Beroe* sejam soluções para o controle da superpopulação de *M. leidyi* em outras áreas invadidas, como o Mar Cáspio (KIDEYS, 2002) e Mar Báltico (OLIVEIRA & MARQUES, 2007).

A maioria dos ctenóforos é hermafrodita simultâneo (HARBISON & MILLER, 1986), sendo geralmente capazes de auto-fecundação e, em alguns casos, iniciando o período reprodutivo já na fase larval (BAKER & REEVE, 1974). Geralmente liberados no meio circundante, os ovos dão origem a uma larva, denominada cidipídia, exceto nos Beroidae, que possuem larvas morfológicamente semelhantes aos adultos (HARBISON & MADIN, 1982). Algumas espécies de Platyctenida (ordem de ctenóforos bentônicos) apresentam protandria (HARBISON & MADIN, 1982). A reprodução sexuada, pela fissão do corpo parental, também pode ocasionalmente ocorrer nos Platyctenida (HARBISON & MADIN, 1982).

Dentre as cerca de 120 espécies conhecidas atualmente (MILLS, 1998-2007), treze (vide tabela 1) foram reportadas em águas brasileiras (MARCUS, 1957; MIANZAN, 1999; OLIVEIRA & MIGOTTO, 2006). As dificuldades inerentes aos processos de coleta, preservação e manutenção *in vivo* de espécimes têm sido responsáveis pelo parco conhecimento que se detém deste grupo animal até o momento.

O presente estudo tem por objetivo apresentar características que facilitem a identificação das espécies encontradas na costa brasileira, permitindo que estudantes e



pesquisadores não familiarizados com o grupo possam fazer identificações confiáveis. Além disso, buscamos padronizar a terminologia técnica relacionada ao grupo em língua portuguesa, apresentando um glossário de termos após a chave de identificação.

### **Metodologias para a coleta, manutenção e identificação de ctenóforos**

Embora atualmente o conhecimento dos ctenóforos tenha se beneficiado das modernas técnicas de observação e amostragem utilizando submersíveis tripulados ou não, a coleta por meios tradicionais é ainda o único recurso para os pesquisadores e instituições que não dispõem desses equipamentos de custo e operação elevados (HADDOCK, 2004). A coleta de ctenóforos pelágicos pode ser feita por meio direto, em mergulho livre ou autônomo (HADDOCK & HEINE, 2005) ou indireto (com a utilização de rede de plâncton). Embora a primeira (utilizando-se sacos ou recipientes plásticos) seja a preferencial, pois é a técnica que menos danifica esses frágeis organismos, ela não é viável em muitas situações, além de não ser adequada à coleta de exemplares pequenos (menos de 30 mm aproximadamente). A utilização de redes de plâncton é a opção geralmente mais simples. A rede deve ter malha variando entre 300 e 500  $\mu\text{m}$ , boca larga (60 cm de diâmetro ou mais) e copo com volume de pelo menos um litro. Os arrastos devem ser de curta duração (cerca de 5 minutos no máximo) e lentos, para evitar adensamento excessivo. O transporte dos espécimes durante as coletas deve ser feito, preferencialmente, em recipientes térmicos, com paredes arredondadas, e com grandes volumes de água (pelo menos 10 vezes o volume dos animais coletados). As técnicas gerais de coleta, manutenção em laboratório e fixação são semelhantes às empregadas para outros organismos gelatinosos planctônicos, conforme detalhadas em RASKOFF et al. (2003).

Ctenóforos bentônicos (no caso *V. multiformis*) são coletados examinando-se substratos diversos sob estereomicroscópio, tais como, algas, conchas e seixos. Durante o transporte e triagem, é importante não deixar o material exposto ao ar, mantendo-o em um recipiente com a água do ambiente aonde foi coletado.

A fixação de ctenóforos nos meios fixadores comuns (formol e etanol) geralmente não produz bons resultados. Soluções fixadoras alternativas, como as de ADAMS *et al.* (1976), CORRÊA (1987) e MIANZAN (1999), além de serem tóxicas, também não produzem resultados plenamente satisfatórios, em especial a longo prazo. Dentre as espécies apresentadas neste estudo, apenas as do gênero *Beroe* conservam-se bem em formol. Os exemplares devem ser fixados em uma solução tamponada de formol a 5%

em água do mar. É importante medir o comprimento do animal antes da fixação e incluir esse dado na etiqueta de identificação, pois é esperado que os espécimes encolham gradual- e intensamente após a fixação.

Para estudos bio-moleculares, o etanol a 95% é o fixador ideal. No etanol, a porção gelatinosa do animal extravasa do corpo, turvando a solução fixadora. Para acelerar o processo de extravasamento da mesoglêia, pode-se agitar o frasco logo após a colocação do animal no fixador. O resíduo de material que fica no fundo do frasco são tecidos, justamente a porção que pode então ser utilizada para a extração de ácidos nucléicos.

Devido à impossibilidade de se preservar adequadamente os espécimes, a fotografia é uma ferramenta importante para a identificação específica ou mesmo como registro científico de sua ocorrência (“voucher specimen”). Fotografias subaquáticas dificilmente permitem a identificação no nível específico, porém têm a vantagem de retratar o animal em seu próprio ambiente. O mais indicado, todavia, é fotografar o ctenóforo vivo, em laboratório. O microscópio óptico é ideal para fotografar larvas menores que 500  $\mu\text{m}$ , preparadas em lâminas escavadas. Detalhes microscópicos, como os coloblastos, também devem ser fotografados no microscópio óptico, preparados entre lâmina e lamínula. Já o estereomicroscópio é indicado para fotografar espécimes inteiros, menores que 30 mm, ou detalhes de espécies maiores. Ctenóforos maiores que 30 mm podem ser fotografados em aquário. É importante que o aquário seja montando em um ambiente escuro, para evitar reflexos, e sua parede traseira deve ser negra e não reflexiva, para proporcionar contraste adequado entre o fundo e o animal. O vidro frontal deve ser liso, livre de riscos e sujeiras, e a água do aquário deve ser filtrada. A câmara ideal deve ter lente macro, que deve ser mantida paralelamente ao vidro frontal do aquário. A fonte de iluminação, artificial com um ou dois flashes eletrônicos, deve ser colocada acima ou lateralmente ao aquário (veja WROBEL, 2000-2007).

A identificação das espécies é feita com base em características morfológicas como a posição e proporção entre as fileiras de ctenos, canais meridionais, faringe, além da presença ou ausência de algumas estruturas como tentáculos axiais, tentáculos orais, lobos, papilas etc. As estruturas internas são facilmente observadas nesses animais de corpo translúcido.

## Resultados e Discussão

Para o presente estudo foram consideradas as 12 espécies planctônicas registradas para o Atlântico ocidental na plataforma continental brasileira (MIANZAN, 1999), e uma espécie bentônica registrada para o litoral norte do Estado de São Paulo (MARCUS, 1957, OLIVEIRA & MIGOTTO, 2007). Dentre as espécies planctônicas, cinco foram posteriormente registradas para o litoral norte do Estado de São Paulo (OLIVEIRA & MIGOTTO, 2006) e outras seis foram coletadas em áreas oceânicas nas regiões Norte e Nordeste do Brasil (HARBISON *et al.*, 1978). Embora os registros de HARBISON *et al.* (1978) tenham sido realizados em áreas externas às águas territoriais brasileiras (até 200 milhas náuticas da costa, Zona Econômica Exclusiva), consideramos no presente estudo as espécies registradas para os pontos mais próximos das águas territoriais brasileiras, entre 200 e 300 milhas náuticas da costa, equivalente à Zona Econômica Exclusiva Expandida (HARBISON *et al.*, 1978, p.243, pontos 540 a 550). No total, listamos 13 espécies para a costa brasileira (vide tabela 1).

Embora outras espécies nominais tenham sido registradas para águas costeiras e neríticas do Brasil (tabela 2), elas não foram abordadas neste estudo por serem sinônimos de espécies listadas (vide capítulos 2 e 4).



**Chave de identificação para as espécies de ctenóforos da costa brasileira**

- 1a Forma bentônica, rastejante. Fileiras de ctenos ausentes no adulto. (Ordem Platyctenida) *Vallicula multiformis* (figura 2)  
(vide RANKIN, 1956, p.68-69, figs. 1-8, pranchas 2-3; MARCUS, 1957, p.87-89, prancha 1; OLIVEIRA & MIGOTTO, 2007)
- 1b Forma planctônica, livre-natante. Fileiras de ctenos presentes no adulto. 2
- 2a Tentáculos axiais ausentes nas formas larvais e adultas. Boca larga, ocupando toda a extremidade oral do corpo e faringe alargada em toda a extensão do corpo. (Ordem Beroida) 3
- 2b Tentáculos axiais presentes ao menos nas formas larvais. Boca se restringindo à região central, não necessariamente posicionada na extremidade oral, e faringe achatada, restrita à região central do corpo. 4
- 3a Corpo achatado no eixo tentacular. Divertículos gastrovasculares oriundos de canais meridionais adjacentes se intercomunicando, podendo formar anastomoses. *Beroe ovata* (figura 3)  
(vide MAYER, 1912, p.49-52, pranchas 15-16; MIANZAN, 1999, p.569, fig. 3.17; OLIVEIRA & MIGOTTO, 2006, p.17-22, fig. 6)
- 3b Corpo cilíndrico. Divertículos gastrovasculares nunca se comunicando. *Beroe cucumis* (figura 4)  
(vide MAYER, 1912, p.52-55 e pr. 15 e 17; MIANZAN, 1999, p.569, fig. 3.16)
- 4a Corpo esférico alongado, não apresentando projeções laterais. Bainha tentacular orientada para a porção aboral. (Ordem Cydippida) 5
- 4b Corpo de forma variável, achatado no eixo tentacular, apresentando projeções laterais. Bainha tentacular orientada para a porção oral. 6
- 5a Região oral alargada, com boca expansível e estomodeu eversível. Abertura da bainha tentacular no hemisfério oral do corpo, na altura da extremidade oral das fileiras de ctenos subtentaculares. *Lampea pancerina* (figura 5)  
(vide MIANZAN, 1999, p.567, fig. 3.6)
- 5b Região oral afilada, com estomodeu não eversível. Abertura da bainha tentacular no hemisfério aboral do corpo, próximo à extremidade aboral das fileiras de ctenos subtentaculares. *Hormiphora plumosa* (figura 6)  
(vide MAYER, 1912, p.15-16, pr. 2; MIANZAN, 1999, p.567, fig. 3.4)
- 6a Projeções laterais do corpo alongadas no eixo estomodeal, conferindo ao corpo forma de fita. Fileiras de ctenos tentaculares pelo menos dez vezes menores que as fileiras de ctenos estomodeais. (Ordem Cestida) 7
- 6b Projeções laterais do corpo em forma de lobos orientados em direção à porção oral. Fileiras de ctenos tentaculares com cerca de metade do comprimento das fileiras de ctenos estomodeais. (Ordem Lobata) 8
- 7a Canais subtentaculares conectados aos canais interradiais a meia distância entre as extremidades oral e aboral. Extremidades das projeções laterais afiladas. Corpo atingindo até 30 cm de comprimento no eixo estomodeal. *Velamen parallelum* (figura 7)  
(vide MAYER, 1912, p.46-47, prs. 13-14, como *Folia parallela*; MIANZAN, 1999, p.569, fig. 3.15)

*Capítulo 3. Chave de identificação dos Ctenophora da costa brasileira*

- 7b Canais subtentaculares conectados aos canais interradiais próximo à região aboral. Extremidades das projeções laterais arredondadas. Corpo atingindo até 200 cm no eixo estomodeal. *Cestum veneris* (figura 8)  
(vide MAYER, 1912, p.44-46, pr. 12; MIANZAN, 1999, p.568, fig. 3.14)
- 8a Ausência de tentáculos orais. Órgão apical demarcando a extremidade aboral. 9
- 8b Presença de tentáculos orais. Órgão apical situado em depressão proximal à extremidade aboral. 10
- 9a Presença de mancha de pigmentação escura em cada lobo. *Ocyropsis maculata* (figura 9)  
(vide MAYER, 1912, p.40; MIANZAN, 1999, p.568, fig. 3.12)
- 9b Ausência de mancha de pigmentação escura em cada lobo. *Ocyropsis crystallina* (figura 10)  
(vide MAYER, 1912, p.38-39, pr. 10; MIANZAN, 1999, p.568, fig. 3.11; OLIVEIRA & MIGOTTO, 2006, p.15-17, fig. 5)
- 10a Superfície corporal recoberta por papilas retráteis. Presença de longos tentáculos axiais não ramificados no adulto. *Leucothea multicornis* (figura 11)  
(vide MIANZAN, 1999, p.568, fig. 3.10; OLIVEIRA & MIGOTTO, 2006, p.12-14, fig. 4)
- 10b Superfície corporal lisa ou apresentando pequenas verrugas não retráteis. Tentáculos axiais ausentes ou vestigiais no adulto. 11
- 11a Lobos surgindo na altura do órgão apical, formando extenso sulco auricular entre o lobo e a região central do corpo. *Mnemiopsis leidy* (figura 12)  
(vide MAYER, 1912, p.26-34, prs. 6-8, como *M. leidy*, *M. mccradyi* e *M. gardeni*; PETRECHEN, 1946, p.117-118, figs. 1-2, como *M. mccradyi*; MIANZAN, 1999, p.568, figs. 3.8-3.9, como *M. leidy* e *M. maccradyi*; OLIVEIRA & MIGOTTO, 2006, p.8-12, fig. 3)
- 11b Lobos surgindo na altura da base das aurículas, formando curto sulco auricular próximo à região oral. 12
- 12a Presença de projeções apicais triangulares na extremidade aboral. *Eurhamphaea vexilligera* (figura 13)  
(vide MAYER, 1912, p.41-42, pr. 11; MIANZAN, 1999, p.568, fig. 3.13)
- 12b Ausência de projeções apicais. *Bolinopsis vitrea* (figura 14)  
(vide MAYER, 1912, p.22-26, pr. 5; MIANZAN, 1999, p.568, fig. 3.7; OLIVEIRA & MIGOTTO, 2006, p.4-7, fig. 2)

### **Glossário dos termos utilizados no estudo morfológico dos *Ctenophora***

- Aurículas.– Projeções corpóreas afiladas, posicionadas na extremidade oral das fileiras de ctenos subtentaculares, nos ctenóforos lobados. Aparentemente têm a função de promover a circulação de água próximo à boca, propiciando a captura de alimento pelos tentáculos orais. (Vide figuras 9, 11 e 14.au)
- Bainha tentacular.– Estrutura que define o eixo tentacular, onde se aloja o tentáculo axial retraído. (Vide figuras 1, 2 e 6.bt)
- Campo apical.– Estrutura em forma de “8”, localizada no pólo aboral, contendo o órgão apical ao centro, os poros anais e, por vezes, papilas sensoriais. (Vide figura 4.ca)
- Canal interr radial.– Canal que sai da região central do infundíbulo, em direção à região aboral, de forma oblíqua em relação aos eixos estomodeal e tentacular. (Vide figura 7.ci)
- Canais meridionais.– Tubos longitudinais que se ligam aboralmente ao estomodeu. Posicionados próximos às paredes corpóreas, proximalmente em relação às fileiras de ctenos.
- Canais meridionais subestomodeais.– Os quatro canais meridionais mais próximos ao plano de corte do eixo estomodeal. (Vide figuras 3 e 13.cmse)
- Canais meridionais subtentaculares.– Os quatro canais meridionais mais próximos ao plano de corte do eixo tentacular. (Vide figuras 3 e 8.cmst)
- Canal oral.– Canal que circunda a boca. (Vide figura 4.co)
- Canais paragástricos.– Sulcos que correm longitudinalmente ao eixo tentacular do estomodeu. (Vide figuras 4 e 10.cp)
- Cidípídio.– Fase larval, de corpo globoso e com dois longos tentáculos axiais, presente na maioria das espécies de ctenóforos (exceto os *Beroida*).
- Coloblasto.– Célula produtora de muco adesivo, presentes nos tentáculos axiais e orais.
- Ctenos.– Placas formadas por cílios justapostos, cujo batimento é responsável pela locomoção nos ctenóforos planctônicos (=pentes ciliares).
- Divertículo.– Projeções laterais dos canais meridionais, responsáveis por um aumento de área do sistema gastrovascular. Presente nos *Beroida*. (Vide figura 4.di)
- Eixo estomodeal.– Eixo de simetria que corta longitudinalmente o corpo no plano que inclui estomodeu em sua face mais achatada. (Vide figura 1)
- Eixo tentacular.– Eixo de simetria que corta longitudinalmente o corpo no plano que inclui as bainhas tentaculares. (Vide figura 1)

- Estomodeu.– Estrutura que define o eixo estomodeal. Porção achatada e alongada do infundíbulo onde ocorre a digestão do alimento (=“faringe”). (Vide figuras 1, 5 e 9.es)
- Fileira de ctenos.– Sequências longitudinais de pentes ciliares, localizadas na epiderme dos animais, distalmente em relação aos canais meridionais.
- Fileiras de ctenos subestomodeal.– As quatro fileiras de pentes ciliares mais próximos ao plano de corte do eixo estomodeal. (Vide figuras 6, 8 e 10.fcse)
- Fileiras de ctenos subtentaculares.– As quatro fileiras de pentes ciliares mais próximos ao plano de corte do eixo tentacular. (Vide figuras 6 e 13.fcst)
- Hemisférios.– Metades iguais do corpo do ctenóforo quando dividido nos eixos estomodeal ou tentacular.
- Infundíbulo.– Tubo central do organismo, prolongando-se da boca à região aboral. Principal cavidade do sistema gastrovascular. (Vide figura 6.in)
- Lobos orais.– Prolongações corpóreas na região oral dos hemisférios divididos pelo plano de corte tentacular, presentes nos ctenóforos lobados. (Vide figuras 9 e 14.lo)
- Órgão apical.– Estrutura sensorial, posicionada no centro do campo apical, composta por um estatocisto. (Vide figuras 2, 8 e 12.oa)
- Papila.– Saliência ou projeção na epiderme, com funções supostamente sensoriais. (Vide figura 11.pa)
- Pentes ciliares.– Vide “ctenos”.
- Pólo aboral.– Extremidade do corpo oposta a posição da boca.
- Poró anal.– Estrutura localizada lateralmente ao órgão apical, supostamente responsável pela liberação parcial de resíduos metabólicos e da digestão.
- Projeção apical.– Projeção do corpo na região aboral. (Vide figura 13.pr)
- Sistema gastrovascular.– Conjunto de tubos no interior do organismo, pelos quais ocorre o transporte de nutrientes resultantes da digestão extracelular, excretas e gametas.
- Sulco auricular.– Reentrância que se alonga da região oral até a base dos lobos em parte dos ctenóforos lobados. Recoberta por tentáculos orais. (Vide figura 12.sa)
- Sulco oral.– Reentrância recoberta por tentáculos orais, disposta ao longo de toda a margem oral dos ctenóforos cestídeos. (Vide figura 7.so)
- Tentáculo axial.– Estrutura alongada e por vezes ramificada, originada na bainha tentacular. (Vide figuras 5 e 11.ta)

Tentáculos orais.– Filamentos dispostos ao longo da margem oral de alguns ctenóforos, dotados de coloblastos e responsáveis pela captura e transporte das presas para a boca. (Vide figura 7.to)

Tentílas.– Filamentos dos tentáculos axiais. Contêm coloblastos, responsável pela captura de presas por adesão. (Vide figuras 2 e 6.te)

### **Bibliografia citada**

- ADAMS, H.R.; FLERCHINGER, A.P. & STEEDMAN, H.F. (1976) Ctenophora fixation and preservation. *In: Steedman, H.F. (Ed.), Zooplankton fixation and preservation.* Unesco Press, Paris, p.270-271.
- AGASSIZ, L. (1860) *Contributions to the natural history of the United States of America, Vol. 3.* Little, Brown and Co., Boston, 301p.
- BAKER, L.D. & REEVE, M.R. (1974) Laboratory culture of the lobate ctenophore *Mnemiopsis mccradyi* with notes on feeding and fecundity. *Marine Biology*, 26: 57-62
- BIGELOW, H.B. (1904) Medusae from the Maldive Islands. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoölogy*, 39(9): 245-269.
- BISHOP, J.W. (1968) A comparative study of feeding rates of tentaculate ctenophores. *Ecology*, 49(5): 996-997.
- BRUSCA, R.C. & BRUSCA, G.J. (2007) *Invertebrados.* Segunda edição. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, 968p.
- CHUN, K. (1879) Die im Golf von Neapel erscheinenden Rippenquallen. *Mittelmeer Zoologischen Station von Neapel zugleich repert Mittelmeerkd*, 1: 180-217.
- CORRÊA, D.D. (1987) Ctenophora. *In: Manual de técnicas para a preparação de coleções zoológicas, vol.5.* Sociedade Brasileira de Zoologia, Campinas, p.1-5.
- ESCHSCHOLTZ, J.F. (1825) Bericht über die zoologische Ausbeute während der Reise von Kronstadt bis St. Peter- und Paul. *Isis*, 1: 733-747.
- ESCHSCHOLTZ, J.F. (1829) *System der Acalephen.* F. Dümmler, Berlin, 190p.
- GESAMP (IMO/FAO/UNESCO-IOC/WMO/WHO/IAEA/UN/UNEP JOINT GROUP OF EXPERTS ON THE SCIENTIFIC ASPECTS OF MARINE ENVIRONMENTAL PROTECTION) (1997) Opportunistic settlers and the problem of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* invasion in the Black Sea. *GESAMP Reports and Studies*, 58: 1-84.
- HADDOCK, S.H.D. (2004) A golden age of gelata: past and future research on planktonic ctenophores and cnidarians. *Hydrobiologia*, 530/531: 549-556.
- HADDOCK, S.H.D. & CASE, J.F. (1995) Not all ctenophores are bioluminescent: *Pleurobrachia*. *Biological Bulletin*, 189: 356-362.
- HADDOCK, S.H.D. & HEINE, J.N. (2005) Scientific blue-water diving. California Sea Grant, La Jolla, California. 49p.

- HARBISON, G.R. & MADIN, L.P. (1982) Ctenophora. In: Parker, S.P. (Ed.), *Synopsis and classification of living organisms. Vol. 1*. McGraw-Hill, New York. p.707-715.
- HARBISON, G.R.; MADIN, L.P. & SWANBERG, N.R. (1978) On the natural history and distribution of oceanic ctenophores. *Deep-Sea Research*, 25: 233-256.
- HARBISON, G.R. & MILLER, R.L. (1986) Not all ctenophores are hermaphrodites. Studies on the systematics, distribution, sexuality and development of two species of *Ocyropsis*. *Marine Biology*, 90: 413-424.
- HYMAN, L.H. (1940) *Invertebrates: Protozoa through Ctenophora*. McGraw-Hill, New York, 726p.
- KIDEYS, A.E. (2002) Fall and rise of the Black Sea ecosystem. *Science*, 297: 1482-1483.
- MARCUS, E.B.R. (1957) *Vallicula multiformis* Rankin, 1956, from Brazil. *Boletim do Instituto Oceanográfico*, 7(1-2) : 87-91.
- MAYER, A.G. (1912) *Ctenophores of the Atlantic Coast of North America*. Carnegie Institution of Washington (Publ. 162), Washington, 58p.
- MIANZAN, H.W. (1999) Ctenophora. In: Boltovskoy, D. (Ed.), *South Atlantic Zooplankton*. Backhuys Publishers, Leiden, p.561-573.
- MILLS, C.E. (INTERNET 1998-2007) Phylum Ctenophora: list of all valid species names. Documento eletrônico da Internet, disponível em <http://faculty.washington.edu/cemills/Ctenolist.html>. Publicado pelo autor em março de 1998, última atualização em 13 de maio de 2007. (Acessado em 31 de maio de 2007).
- Mills, C.E. & Miller, R.L. (1984) Ingestion of a medusa (*Aegina citrea*) by the nematocyst-containing ctenophore (*Haeckelia rubra*, formerly *Euchlora rubra*): phylogenetic implications. *Marine Biology*, 78: 215-221.
- NIELSEN, C. (2001) *Animal evolution: interrelationships of the living phyla*. Oxford University Press, Oxford, 563p.
- OLIVEIRA, O.M.P. & MARQUES, A.C. (2007) Geographic distribution and predatory impact of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi*: a potential threat to the fisheries and planktonic ecosystems from Brazilian coast? *BDUA Journal of Biology*, 2: 252.
- OLIVEIRA, O.M.P. & MIGOTTO, A.E. (2006) Pelagic ctenophores from the São Sebastião Channel, southeastern Brazil. *Zootaxa*, 1183: 1-26.
- OLIVEIRA, O.M.P. & MIGOTTO, A.E. (2007) Que bicho estranho! Animal marinho de morfologia aberrante é encontrado no litoral paulista. *Ciência Hoje*, 40(236): 72-73.
- PETRECHEN, M.A. (1946) Ocorrência de *Mnemiopsis mccradyi*, Mayer 1900 (Ctenophora) no litoral de São Paulo. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 18(2): 117-120.
- PODAR, M; HADDOCK, S.H.D.; SOGIN, M.L. & HARBISON, G.R. (2001) A molecular phylogenetic framework for the phylum Ctenophora using 18S rRNA genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 21(2): 218-230.
- RANG, P.C.A.L. (1828) Établissement de la famille des Béroïdes dans l'ordre des acalèphes libres, et description de deux genres nouveaux qui lui appartiennent. *Memories de la Société d'Histoire Naturelle de Paris*, 4: 166-173.

- RANKIN, J.J. (1956) The structure and biology of *Vallicula multiformis*, gen. et sp. nov., a plactyctenid ctenophore. *Journal of the Linnean Society of London*, 43: 55-71.
- SWANBERG, N. (1974) The feeding behavior of *Beroe ovata*. *Marine Biology*, 24: 69-76.
- WALLBERG, A.; THOLLESSON, M.; FARRIS, J.S. & JONDELIUS, U. (2004) The phylogenetic position of the comb jellies (Ctenophora) and the importance of taxonomic sampling. *Cladistics*, 20: 558-578.
- WELCH, V.L.; VIGNERON, J.P. & PARKER, A.R. (2005) The cause of colouration in the ctenophore *Beroe cucumis*. *Current Biology*, 15(24): R985-R986.
- WROBEL, D. (INTERNET 2000-2007). Photographing Gelatinous Zooplankton. Documento eletrônico da Internet, disponível em <http://jellieszone.com/photography.htm>. (Acessado em 31 de maio de 2007).
- ZRZAVÝ, J.; MIHULKA, S.; KEPKA, P.; BEZDEK, A. & TIETZ, D. (1998) Phylogeny of the Metazoa based on morphological and 18S ribosomal DNA evidence. *Cladistics*, 14: 249-285.

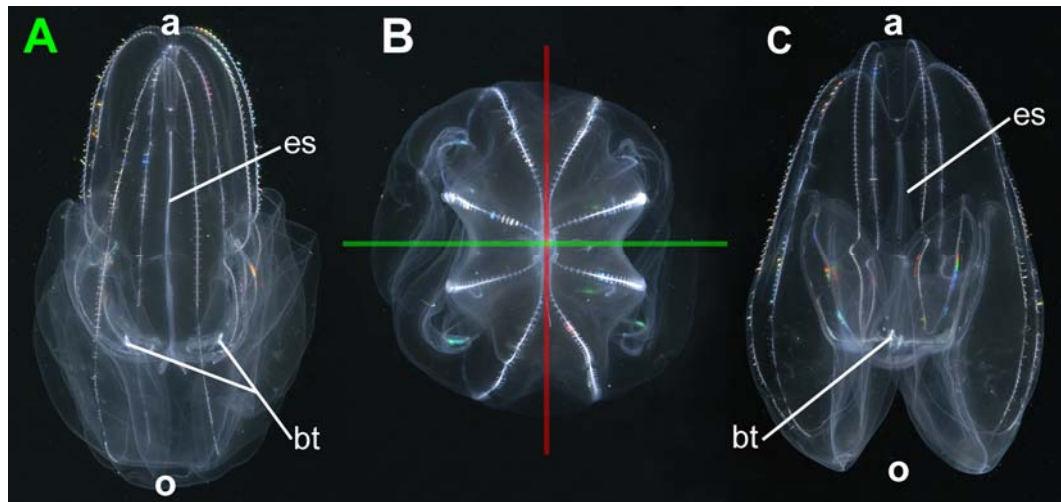
**Tabela 1.** Quadro sinóptico da classificação dos ctenóforos encontrados na costa brasileira.

|   |
|---|
| <b>Ctenophora</b> Eschscholtz, 1829                 |
| <b>Typhlocela</b> Ospovat, 1985                     |
| <b>Cydippida</b> Gegenbaur, 1856                    |
| <b>Pleurobrachiidae</b> Chun 1880                   |
| <i>Hormiphora plumosa</i> L.Agassiz, 1860           |
| <b>Lampeidae</b> Krumbach, 1925                     |
| <i>Lampea pancerina</i> (Chun, 1879)                |
| <b>Platyctenida</b> Mortensen, 1912                 |
| <b>Coeloplanidae</b> Willey, 1896                   |
| <i>Vallicula multiformis</i> Rankin, 1956           |
| <b>Cyclocoela</b> Ospovat, 1985                     |
| <b>Lobata</b> Eschscholtz, 1825                     |
| <b>Bolinopsidae</b> Bigelow, 1912                   |
| <i>Bolinopsis vitrea</i> (L.Agassiz, 1860)          |
| <i>Mnemiopsis leidy</i> A.Agassiz, 1865             |
| <b>Leucotheidae</b> Krumbach, 1925                  |
| <i>Leucothea multicornis</i> (Quoy & Gaimard, 1824) |
| <b>Ocyropsidae</b> Harbison & Madin, 1982           |
| <i>Ocyropsis crystallina</i> (Rang, 1828)           |
| <i>Ocyropsis maculata</i> (Rang, 1828)              |
| <b>Eurhamphaeidae</b> L.Agassiz, 1860               |
| <i>Eurhamphaea vexilligera</i> Gegenbaur, 1856      |
| <b>Cestida</b> Gegenbaur, 1856                      |
| <b>Cestidae</b> Gegenbaur, 1856                     |
| <i>Cestum veneris</i> Lesueur, 1813                 |
| <i>Velamen parallelum</i> (Fol, 1869)               |
| <b>Beroida</b> Eschscholtz, 1825                    |
| <b>Beroidae</b> Eschscholtz, 1825                   |
| <i>Beroe cucumis</i> Fabricius, 1780                |
| <i>Beroe ovata</i> Chamisso & Eysenhardt, 1821      |

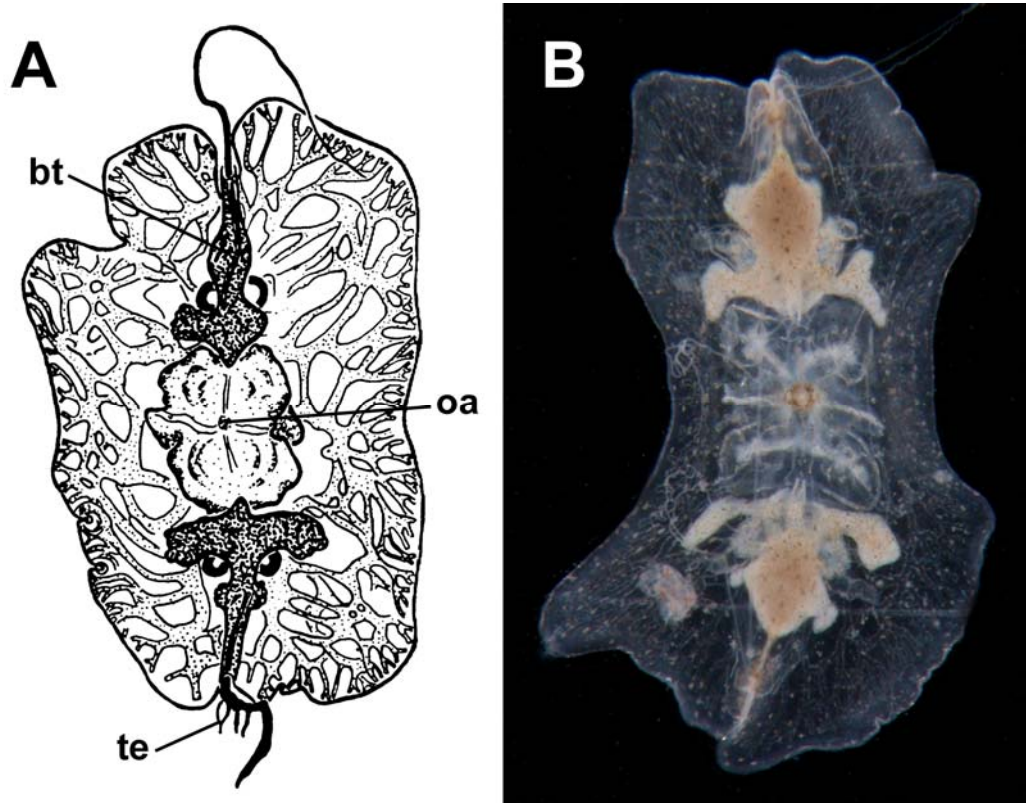
**Tabela 2.** Espécies nominais excluídas da chave por se tratarem de possíveis sinonímias.

| Espécie nominal            | Registro               | Local            | Sinônimo                                       |
|----------------------------|------------------------|------------------|--|
| <i>Mnemia schweiggeri</i>  | Eschscholtz 1825, 1829 | Rio de Janeiro   | <i>Mnemiopsis leidy</i> A.Agassiz, 1865        |
| <i>Alcinoe vermiculata</i> | Rang 1828              | Rio de Janeiro   | <i>Mnemiopsis leidy</i> A.Agassiz, 1865        |
| <i>Mnemiopsis mccradyi</i> | Petrechen 1946         | Santos           | <i>Mnemiopsis leidy</i> A.Agassiz, 1865        |
| <i>Beroe gilva</i>         | Eschscholtz 1829       | Costa brasileira | <i>Beroe ovata</i> Chamisso & Eysenhardt, 1821 |

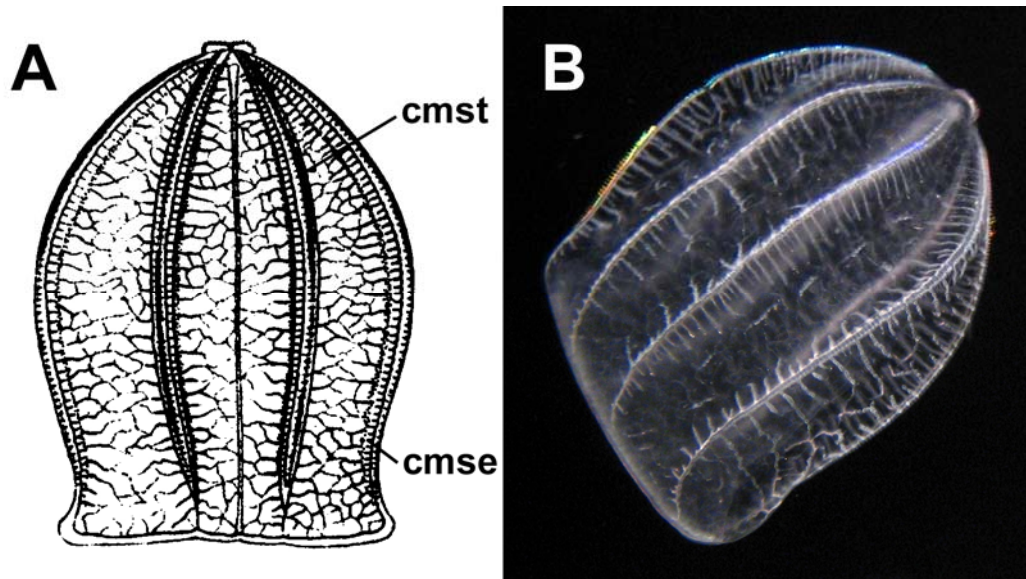




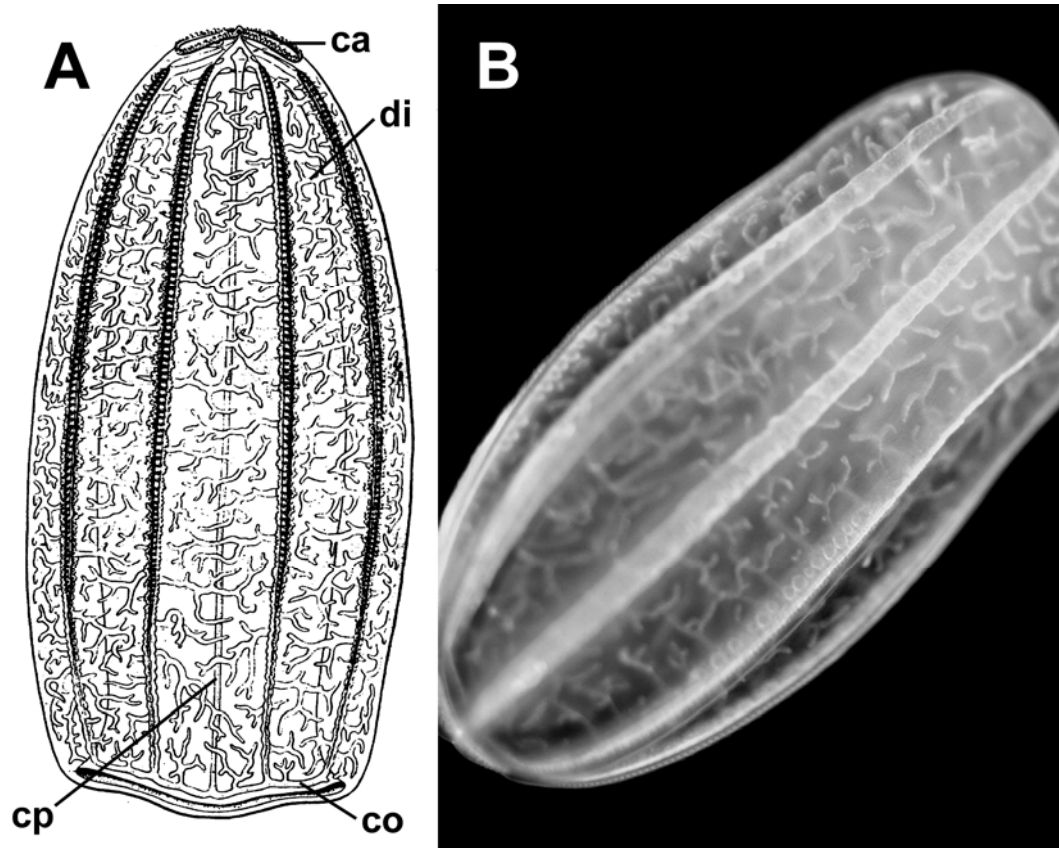
**Figura 1.** Representação dos planos de simetria dos ctenóforos, utilizando *Bolinopsis vitrea* como modelo. **A**, vista no plano tentacular; **B**, vista aboral mostrando os planos de corte no eixo estomodeal (em vermelho) e no eixo tentacular (em verde); **C**, vista no plano estomodeal. Legenda: a, extremidade aboral; bt, bainha tentacular; es, estomodeu; o, extremidade oral.



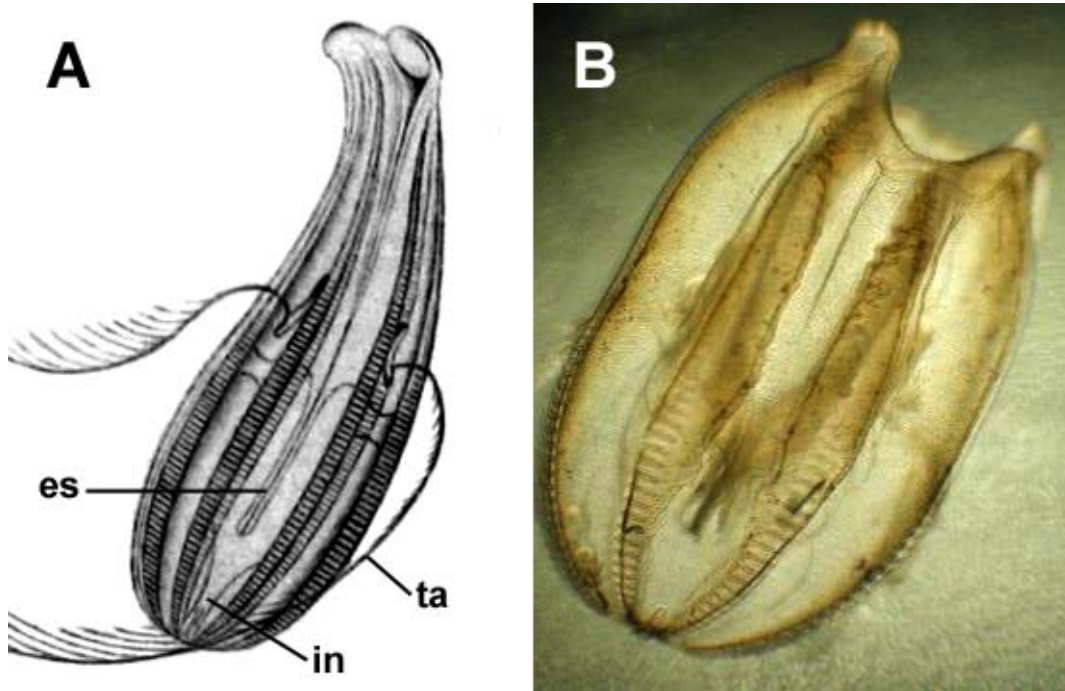
**Figura 2.** *Vallicula multiformis* Rankin, 1956. **A**, desenho em vista aboral (modificado de RANKIN, 1956); **B**, espécime em vista aboral (foto: A. Migotto). Legenda: bt, bainha tentacular; oa, órgão apical; te, tentilas.



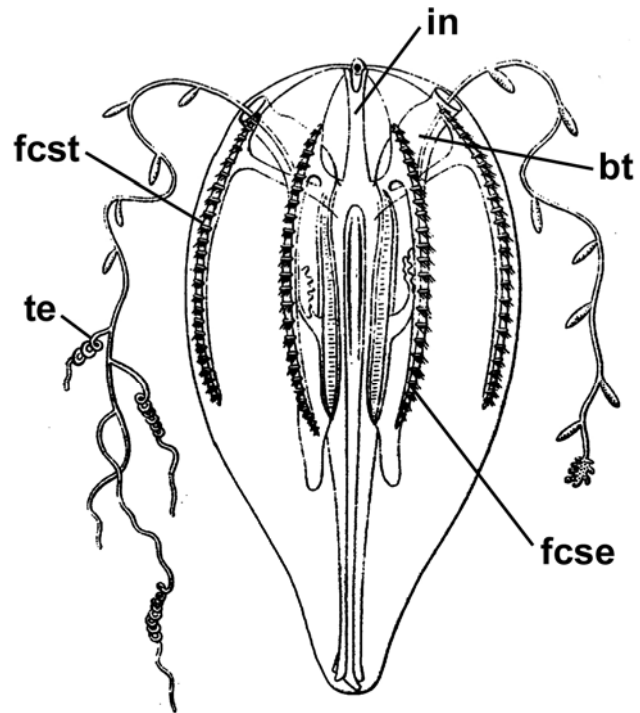
**Figura 3.** *Beroe ovata* Chamisso & Eysenhardt, 1821. **A**, desenho em vista estomodeal (modificado de MAYER, 1912); **B**, espécime em vista estomodeal (foto: O. Oliveira).  
Legenda: cmse, canal meridional subestomodeal; cmst, canal meridional subtentacular.



**Figura 4.** *Beroe cucumis* Fabricius, 1780. **A**, desenho em vista estomodeal (modificado de MAYER, 1912); **B**, espécime em vista estomodeal (foto: S. Haddock). Legenda: ca, campo apical; co, canal oral; cp, canal paragástrico; di, divertículo.

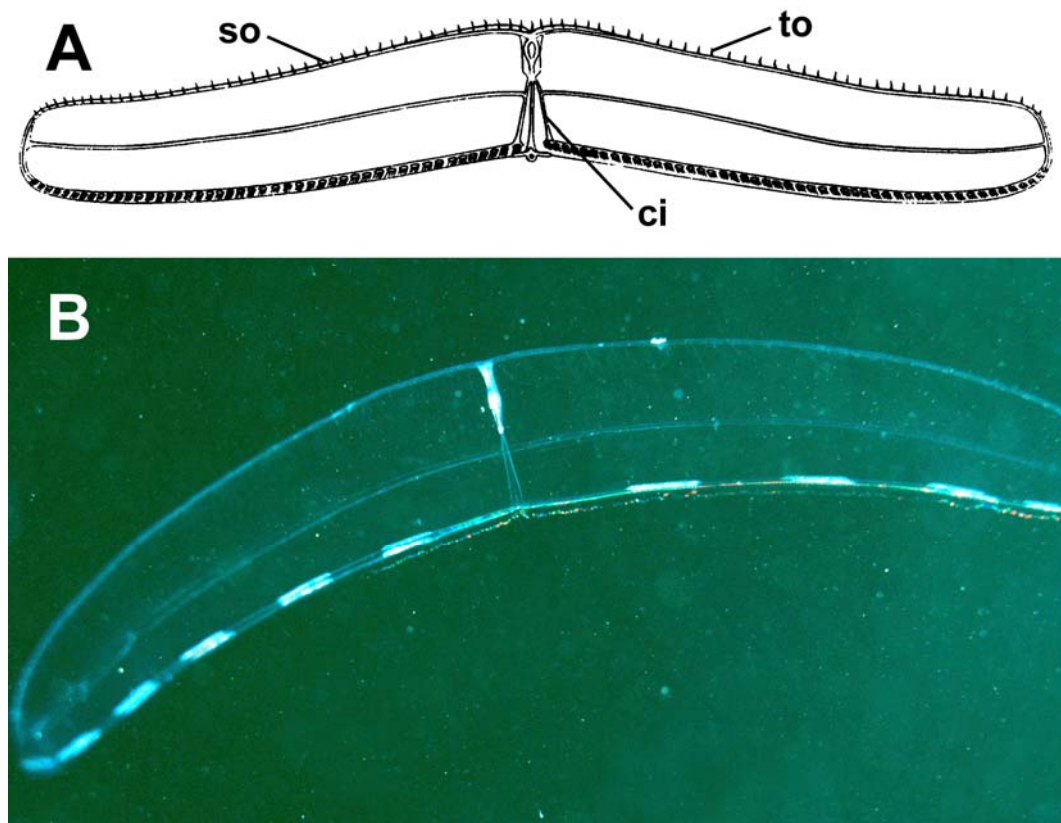


**Figura 5.** *Lampea pancerina* (Chun, 1879). **A**, desenho em vista tentacular (modificado de CHUN, 1979); **B**, espécime em vista estomodeal (foto: A. Moss). Legenda: es, estomodeu; in, infundíbulo; ta, tentáculo axial.

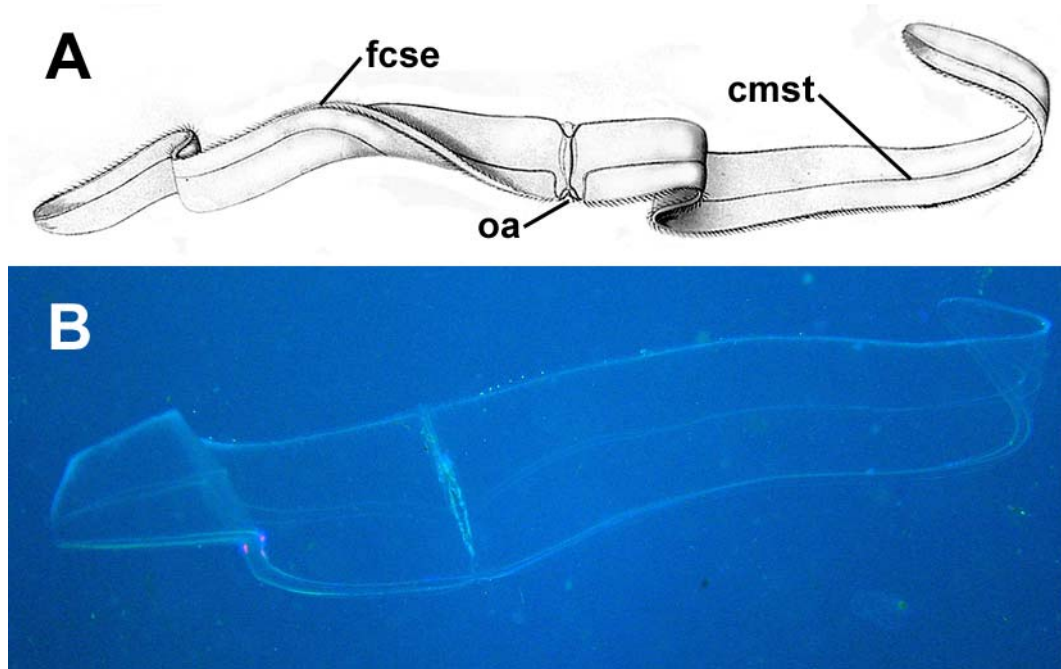


**Figura 6.** *Hormiphora plumosa* L.Agassiz, 1860. Desenho em vista tentacular (modificado de MAYER, 1912). Legenda: bt, bulbo tentacular; fcse, fileira de ctenos subestomodeal; fcst, fileira de ctenos subtentacular; in, infundíbulo; te, tentila.



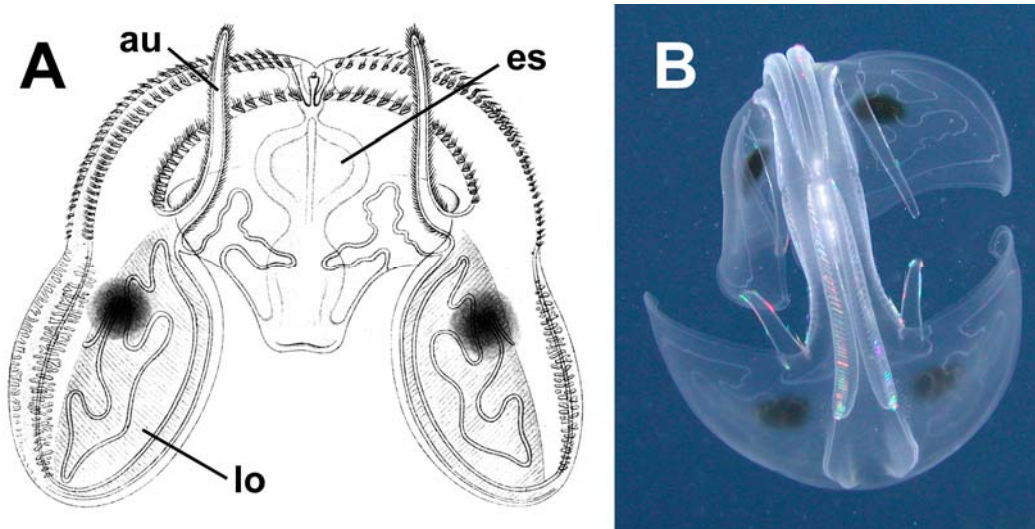


**Figura 7.** *Velamen parallelum* (Fol, 1869). **A**, desenho em vista estomodeal (modificado de MAYER, 1912); **B**, espécime em vista estomodeal (foto: S. Haddock).  
Legenda: ci, canal interradianal; so, sulco oral; to, tentáculos orais.

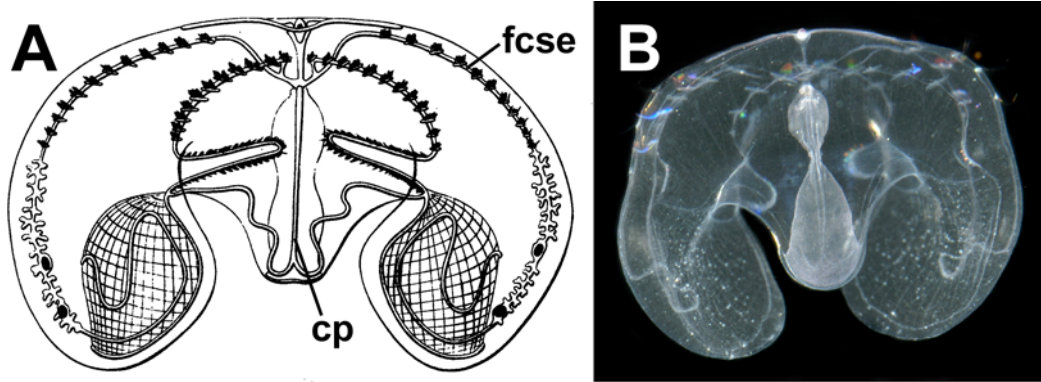


**Figura 8.** *Cestum veneris* Lesueur, 1813. **A**, desenho em vista estomodeal (modificado de BIGELOW, 1904); **B**, espécime em vista estomodeal (foto: A. Luca Jr). Legenda: cmst, canal meridional subtentacular; fcse, fileira de ctenos subestomodeal; oa, órgão apical.

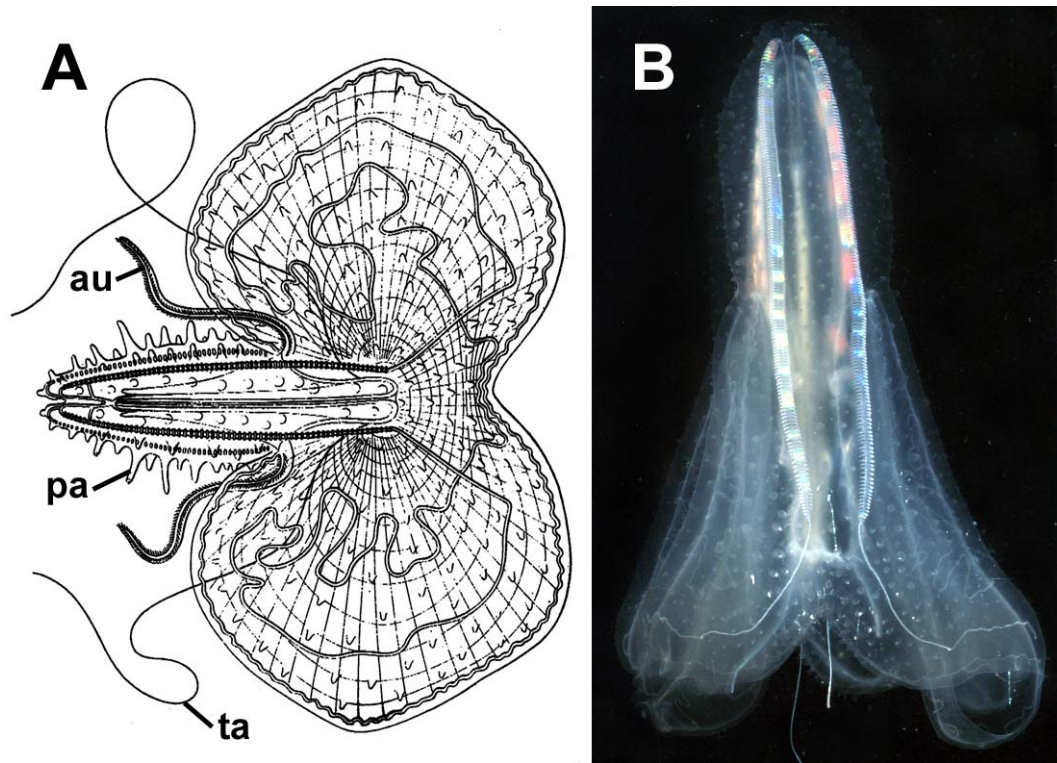




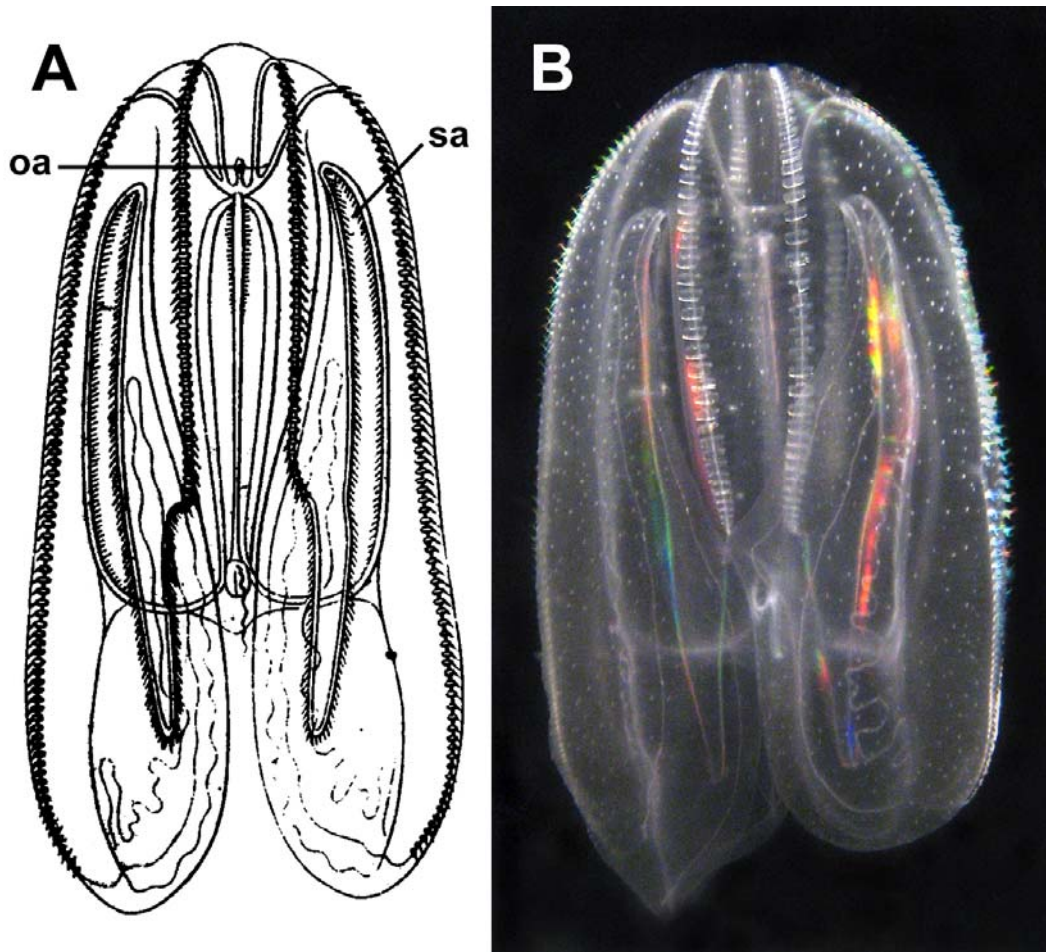
**Figura 9.** *Ocyropsis maculata* (Rang, 1828). **A**, desenho em vista estomodeal (modificado de MAYER, 1912, fig. 11, como *Ocyropsis crystallina*); **B**, espécime em vista aboral (foto: C. Dunn). Legenda: au, aurícula; es, estomodeu; lo, lobo oral.



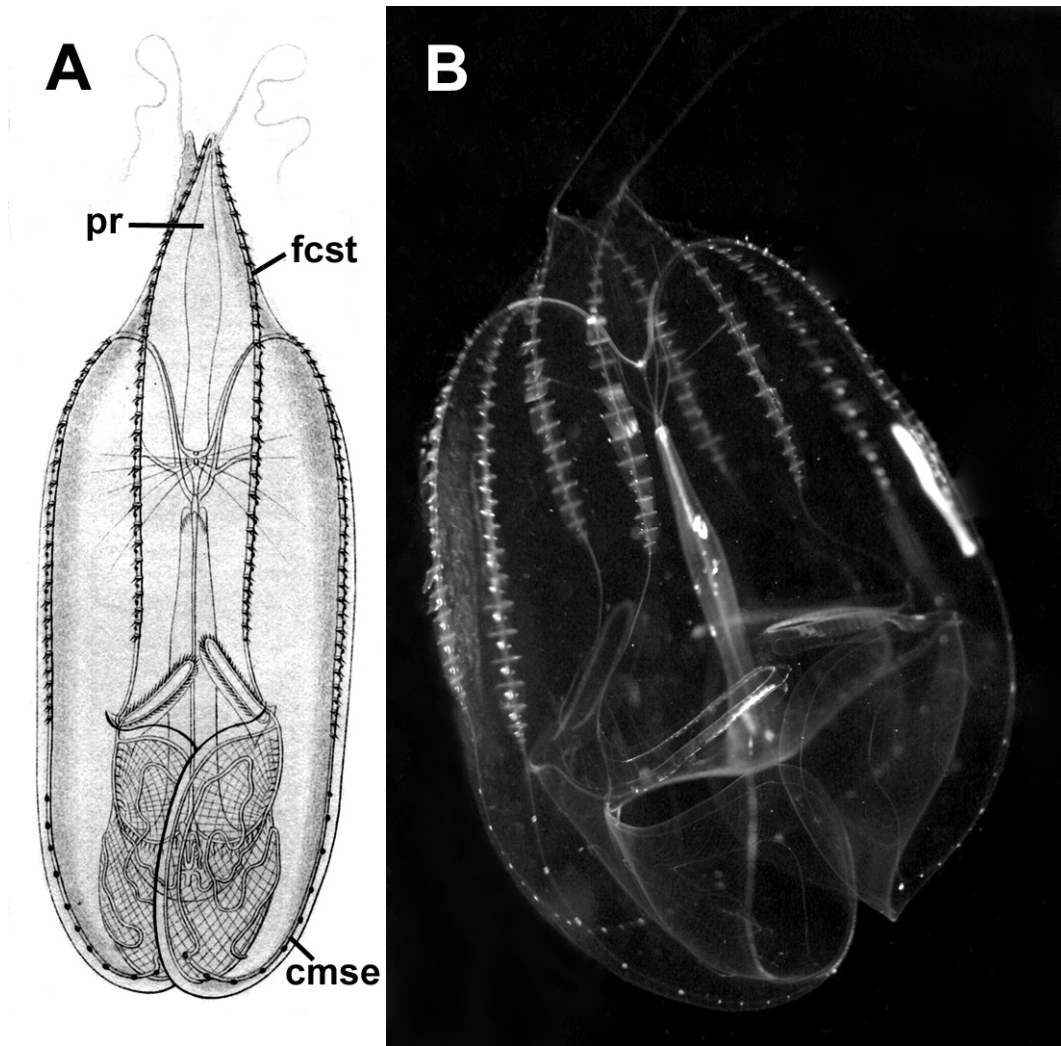
**Figura 10.** *Ocyropsis crystallina* (Rang, 1828). **A**, desenho em vista estomodeal (modificado de MAYER, 1912); **B**, espécime em vista estomodeal (foto: A. Migotto).  
Legenda: cp, canal paragástrico; fcse, fileira de ctenos subestomodeal.



**Figura 11.** *Leucothea multicornis* (Quoy & Gaimard, 1824). **A**, desenho em vista tentacular (modificado de MAYER, 1912, fig. 49, como *Leucothea ochracea*); **B**, espécime em vista tentacular (Foto: A. Migotto). Legenda: au, aurícula; pa, papila; ta, tentáculo axial.

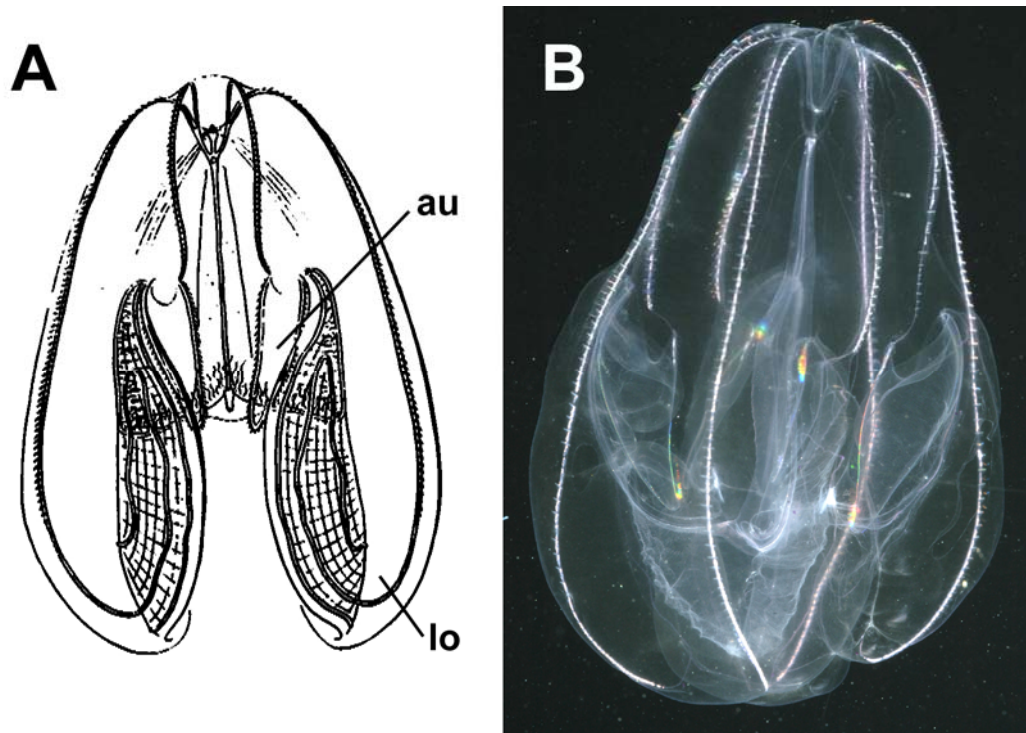


**Figura 12.** *Mnemiopsis leidyi* A.Agassiz, 1865. **A**, desenho em vista estomodeal (modificado de MAYER, 1912); **B**, espécime em vista estomodeal (foto: O. Oliveira).  
Legenda: ao, órgão apical; sa, sulco auricular.



**Figura 13.** *Eurhamphaea vexilligera* Gegenbaur, 1856. **A**, desenho em vista estomodeal (modificado de MAYER, 1912); **B**, espécime em vista estomodeal (foto: S. Haddock).  
Legenda: cmse, canal meridional subestomodeal; fcst, fileira de ctenos subtentacular; pr, projeção apical.





**Figura 14.** *Bolinopsis vitrea* (L. Agassiz, 1860). **A**, desenho em vista estomodeal (modificado de MAYER, 1912); **B**, espécime em vista estomodeal (foto: A. Migotto).  
Legenda: au, aurícula; lo, lobo oral.

## *CAPÍTULO 4*

### **VARIAÇÕES MORFOLÓGICAS EM *MNEMIOPSIS LEIDYI* E SUAS IMPLICAÇÕES TAXONÔMICAS**

---

## Resumo

A espécie *Mnemiopsis leidyi* apresenta uma grande plasticidade morfológica. O desconhecimento de tal plasticidade levou alguns autores a descrever, como novas espécies, estágios distintos do ciclo ontogenético destes animais. O presente estudo buscou caracterizar a plasticidade morfológica de *M. leidyi* e solucionar o problema taxonômico que envolve a espécie.

## Introdução

A história taxonômica de boa parte dos táxons de ctenóforos é confusa, uma vez que a maioria das espécies não pode ser satisfatoriamente preservada e, conseqüentemente, não existem materiais de referência (*e.g.* séries-tipo em coleções zoológicas) que possam ser utilizados para comparações. Além disso, muitas das descrições de espécies que datam do século XIX possuem ilustrações e textos pouco informativos. O morfótipo associado ao nome *Mnemiopsis leidyi*, amplamente citado na literatura científica devido a sua ocorrência abundante em águas costeiras e episódios de introdução, seguida de impactos ambientais em novas áreas (vide capítulo 5), certamente se enquadra no rol de espécies de ctenóforos que carecem de revisões taxonômicas.

A primeira descrição de um ctenóforo com o “morfótipo *Mnemiopsis*” (designação que daremos ao longo do estudo às espécies nominais que se assemelham a *Mnemiopsis leidyi*) foi feita por Eschscholtz em 1825, voltando a descrevê-lo com mais detalhes em 1829. ESCHSCHOLTZ (1825, p.741-742, pr.5: fig.11; 1829, p.31-32, pr.2: fig.3) descreveu *Mnemia schweiggeri* baseado em espécimes coletados na Baía de Guanabara, Rio de Janeiro, caracterizando a espécie como sendo possuidora de dois grandes lobos que se originam próximos à extremidade aboral do corpo, e com sua superfície corporal recoberta por pequenas verrugas, embora estas últimas não estejam representadas em suas ilustrações (vide figura 1,A).

No período compreendido entre as duas descrições de Eschscholtz, o naturalista RANG (1828) descreveu outro ctenóforo com o “morfótipo *Mnemiopsis*”, chamando-o de *Alcinoe vermiculee* (*Alcinoe vermiculata* conforme a latinização do nome apresentada na legenda das figuras), baseado também em espécimes coletados em grande quantidade ao longo da costa brasileira e, particularmente, na entrada na Baía de Guanabara, Rio de Janeiro. A descrição e ilustrações de *A. vermiculata* (RANG, 1828,



p.168-169, pr.19: fig.1-4) apresentam similaridades morfológicas com *M. schweiggeri*, coletado na mesma área, exceto pelo fato de RANG (1828) não fazer menção à presença de verrugas na superfície corporal de *A. vermiculata* e de, em seus desenhos, estarem representados “filamentos vermiformes” ao longo do corpo do animal (vide figura 1,B).

Em 1833, Mertens descreveu *Alcinoe rosea*, outro ctenóforo com o “morfótipo *Mnemiopsis*”, baseado em espécimes coletados ao norte das Ilhas Falkland, na plataforma continental argentina. Em sua descrição, MERTENS (1833, p.505-507, pl. 4: figs. 1-4), diferenciou *A. rosea* de *A. vermiculata* e *M. schweiggeri* por seus espécimes apresentarem os lobos desconectados da porção central do corpo desde a base, próximo à extremidade aboral, formando sulcos (vide figura 1,C), além de não apresentarem, em sua superfície corporal, as verrugas de *M. schweiggeri* e os “filamentos vermiformes” de *A. vermiculata*.

A criação do gênero *Mnemiopsis* por L. Agassiz se deu em 1860, com a descrição de *Mnemiopsis gardeni*, com material proveniente das proximidades de Charleston, na Carolina do Norte, EUA. Em sua descrição, L. AGASSIZ (1860, p.269, figs. 95-96) apresentou um ctenóforo que poderia ser uma *Mnemia* com os lobos encurtados (vide figura 1,D), de forma a etimologia do novo nome significava “algo que se assemelha a *Mnemia*”.

A segunda espécie incluída no gênero criado por L. Agassiz foi *Mnemiopsis leidyi*, descrita por A. Agassiz em 1865, a partir de espécimes coletados na Baía Buzzards, Massachusetts, EUA. A. AGASSIZ (1865, p.20-23, figs.22-24) considerou seus espécimes como sendo parecidos com *M. gardeni*, porém com lobos mais desenvolvidos e desta forma os descreveu como *M. leidyi* (vide figura 1,E), negligenciando que tais organismos poderiam ser facilmente identificados como pertencentes às espécies descritas anteriores por ESCHSCHOLTZ (1825; 1829), RANG (1828) e MERTENS (1833).

Em 1900, Mayer descreveu a terceira espécie do gênero *Mnemiopsis* baseado em um espécime coletado no porto de Charleston, na Carolina do Norte, EUA. Segundo o autor (MAYER, 1900, p.9, pr.6, figs.22-23), a sua nova espécie, *Mnemiopsis mccradyi*, diferia das demais espécies do gênero devido a possuir um nível maior de complexidade das evoluções dos canais meridionais no interior dos lobos (vide figura 1,F). Outras características da nova espécie seriam a coloração “âmbar” da mesogléia e a maior rigidez do corpo quando comparada a outros ctenóforos. MAYER (1900), assim como A.

AGASSIZ (1865), negligenciou as descrições anteriores de *Mnemia* e *Alcinoe*. Anos mais tarde, em sua extensa monografia sobre os ctenóforos da costa atlântica norte-americana, MAYER (1912) reconsiderou as descrições de *Alcinoe vermiculata* por RANG (1827), *Mnemia schweiggeri* por ESCHSCHOLTZ (1829) e de *Alcinoe rosea* por MERTENS (1833), afirmando que possivelmente tratavam-se todas de espécies sinônimas e que o gênero *Mnemiopsis* seria um sinônimo-júnior de *Alcinoe*. Porém MAYER (1912) hesitou em formalizar tais sinonímias em sua monografia devido ao seu pouco conhecimento das formas descritas por Rang, Eschscholtz e Mertens.

Pelo fato das duas obras de MAYER (1910, 1912) serem marcos científicos no estudo dos ctenóforos e cnidários, seu legado com relação à indefinição sinonímica e uso de nomes-juniores passou a diversos taxonomistas que o seguiram. Desde MAYER (1912), os nomes específicos *Mnemiopsis leidyi* e *M. mccradyi* têm sido utilizados correntemente na literatura científica, em detrimento dos demais. Ao longo do século XX, alguns autores (e.g. MAYER, 1912, MIANZAN, 1999) apontaram a presença/ausência de verrugas na superfície corporal como a principal diferença entre *M. mccradyi* e *M. leidyi*, respectivamente. Ainda recentemente, HARBISON & VOLOVIK (1994) consideraram que possivelmente *M. leidyi* e *M. mccradyi* são sinônimos, e que suas formas deveriam ser tratadas como subespécies de *M. leidyi*. Já SERAVIN (1994), em sua revisão taxonômica do gênero *Mnemiopsis*, afirmou que as três formas referentes às espécies, bem como formas intermediárias, coexistem em uma mesma área. Assim, o autor sugeriu que o nome *Mnemiopsis leidyi* fosse utilizado a partir de então para denominar qualquer organismo anteriormente identificado como pertencente ao gênero *Mnemiopsis*. No entanto SERAVIN (1994), além restringir-se ao estudo de espécimes do Mar Negro, uma área onde *Mnemiopsis* foi introduzido (vide capítulo 5), não fez menção às descrições de *Mnemia schweiggeri*, *Alcinoe vermiculata* e *A. rosea*.

As variações morfológicas observadas no “morfótipo *Mnemiopsis*” são vistas por alguns autores como decorrências de adaptações ambientais (PURCELL *et al.*, 2001), havendo referências a características típicas de espécimes de águas estuarinas e espécimes de águas costeiras (vide capítulo 5).

Neste contexto, o presente estudo visa à compreensão das variações morfológicas observadas no “morfótipo *Mnemiopsis*”, bem como à elucidação das divergências taxonômicas que ainda pairam sobre tal ctenóforo.

## Material e Métodos

Para a elaboração do presente estudo, um total de 273 espécimes de *Mnemiopsis leidyi*, em variados estágios ontogenéticos, foi examinado. Os ctenóforos foram coletados em águas costeiras do litoral norte do estado de São Paulo, bem como em regiões estuarinas nos estados do Paraná e Santa Catarina (vide pontos de coleta no anexo 2), além de dois espécimes observados na Praia de Icaraí, em Niterói (22°54'17"S, 43°07'04"W), na entrada da Baía de Guanabara, RJ, em maio de 2006.

Nos espécimes examinados foram medidos o comprimento e a largura corporal, além da proporção entre a parte livre dos lobos e o comprimento total (vide figura 2). Outras características como a presença/ausência de verrugas na superfície, a coloração e rigidez da mesogléia, o grau de complexidade das evoluções do prolongamento dos canais meridionais no interior dos lobos e sinais de danos causados por predação dos lobos foram observadas, embora não tenham sido quantificadas. Desta forma, tais características são tratadas nos resultados apenas de forma descritiva.

Dadas as restrições de conservação de materiais em coleções permanentes, registros fotográficos de espécimes da costa norte-americana e de áreas invadidas como os mares do Norte, Báltico, Negro e Cáspio foram analisadas (tabela 1) e suas proporções, na medida do possível, foram medidas.

Com a intenção de verificar variações morfológicas resultantes do processo de inanição, sete espécimes adultos, com comprimento entre 84 e 103 mm, coletados no Canal de São Sebastião, foram mantidos em tanques de água, sem receberem alimentos, por até 17 dias.

## Resultados

O estudo dos espécimes da costa brasileira demonstra a variação morfológica entre os animais coletados em águas estuarinas e aqueles coletados em águas costeiras (vide figura 2 no anexo 2), embora haja uma sutil sobreposição nas medidas de comprimento da população e em aspectos como a ocorrência de verrugas na superfície corporal e na rigidez da mesogléia. De fato, parece haver uma tendência ao aumento da concentração de verrugas e uma maior complexidade das evoluções do prolongamento dos canais meridionais no interior dos lobos, bem como um aumento da rigidez da mesogléia e o surgimento de uma sutil opacidade nesta, na medida em que os espécimes se tornam maiores. No entanto, adultos mantidos em laboratório, submetidos a inanição,

mantiveram suas características da mesogléia e concentrações de verrugas apesar de terem diminuído em média 43% em comprimento, reduzindo especialmente o comprimento dos lobos (79% em média). Em espécimes coletados no Canal de São Sebastião foi observado um índice de 16% de indivíduos com pelo menos um dos lobos encurtado. Na maioria destes casos (73%), foi possível detectar cicatrizes que indicam a possível predação de tais estruturas; nos casos restantes, o encurtamento dos lobos pode ter sido causado por inanição ou mesmo tais estruturas podem estar em estágio avançado de regeneração.

Os dois espécimes observados na Baía de Guanabara eram adultos com cerca de 80 mm de comprimento e apresentavam morfologia semelhante à dos espécimes coletados em águas costeiras no Canal de São Sebastião, com muitas verrugas distribuídas ao longo da superfície corporal e mesogléia consistente e levemente opaca.

Uma análise dos dados morfométricos obtidos a partir dos espécimes brasileiros, combinada com dados obtidos a partir de fotos de espécimes de outras áreas do mundo (tabela 1), é apresentada na figura 4.

## Discussão

Apesar das variações morfológicas observadas no “morfótipo *Mnemiopsis*”, há diversas evidências que nos levam a crer tratar-se de uma única espécie.

As diferenças morfológicas mais marcantes encontram-se entre espécimes de águas estuarinas (figura 3) e de águas costeiras (figura 4). Independentemente da distribuição geográfica, os espécimes dos estuários são menores (vide tabela 2 no capítulo 6) e mais delicados, embora espécimes com tais características possam, excepcionalmente, atingir cerca de 130 mm de comprimento total no Mar Negro (figura 3,A). A análise dos dados morfométricos (figura 5), corrobora a idéia da tendência morfológica relacionada ao ambiente, uma vez que espécimes oriundos de áreas que apresentam salinidade estuarina (*e.g.* Mar Negro) tendem a ser proporcionalmente mais largos e com lobos proporcionalmente maiores, enquanto o inverso se observa em espécimes de águas costeiras (*e.g.* Canal de São Sebastião).

Os dados acerca das variações relacionadas à presença de verrugas, rigidez e coloração da mesogléia e complexidade das evoluções dos canais meridionais no interior dos lobos indicam uma alteração gradativa entre as formas estuarinas e as formas costeiras. Tal gradação suscita a hipótese de ambas as formas tratarem-se de

estágios ontogenéticos distintos de uma mesma espécie. Os estudos moleculares de BAYHA (2005), utilizando espécimes coletados em águas estuarinas e costeiras de diversas partes do mundo, também apontam para hipótese monoespecífica. Da mesma forma, o estudo de variações morfológicas conduzido por SERAVIN (1994) (embora limitado a espécimes do Mar Negro) e a plasticidade morfológica observada em áreas onde a espécie é invasora (como os mares Negro, Cáspio, Báltico e do Norte, vide figura 5), corroboram tal hipótese.

O estudo populacional de *M. leidyi* da costa brasileira (capítulo 5) sugere que a espécie única, relativa ao “morfótipo *Mnemiopsis*”, se reproduz principalmente em águas estuarinas e que os adultos grandes (>55 mm) são as formas mais dispersivas da espécie, sendo encontrados principalmente em águas costeiras. Além disso, a presença de numerosas verrugas e a rigidez e opacidade da mesogléia tendem a ser um melhor indicativo da idade do espécime que de seu tamanho. Os espécimes adultos sujeitos a inanição podem encolher, não alterando, entretanto, suas características morfológicas relacionadas as verrugas e a rigidez e opacidade da mesogléia. Por outro lado, espécimes de áreas que apresentam salinidade permanentemente baixa em relação às áreas costeiras, como no caso do Mar Negro, podem atingir comprimentos avantajados (ca. 130 mm), mantendo as características morfológicas semelhantes a dos espécimes juvenis de áreas estuarinas (vide figura 3,A).

Com relação às variações morfológicas que levaram os diversos autores a descreverem novas espécies dentro do chamado “morfótipo *Mnemiopsis*”, os resultados aqui apresentados suportam a sinonímia, conforme discutiremos a seguir, caso a caso.

As descrições de *Mnemia schweiggeri* e *Alcinoe vermiculata* por ESCHSCHOLTZ (1825) e RANG (1828), respectivamente, ambas baseadas em espécimes da Baía de Guanabara, apresentam organismos adultos similares àqueles coletados no Canal de São Sebastião e na própria Baía de Guanabara, neste estudo. Outras espécies nominais do “morfótipo *Mnemiopsis*” reportadas para a costa brasileira são *Mnemiopsis leidyi* e *M. mccradyi* (PETRECHEN, 1946; MIANZAN, 1999, OLIVEIRA & MIGOTTO, 2006), por hora já consideradas como sinônimos por SERAVIN (1994) e por OLIVEIRA & MIGOTTO (2006). No caso de *Mnemia schweiggeri*, a descrição da presença de verrugas na superfície corporal não deixa dúvidas em relação à sinonímia com *M. leidyi*. Já os “filamentos vermiformes”, apresentados na figura da descrição original de *Alcinoe vermiculata* (vide figura 1,B), tratam-se possivelmente de uma tentativa de

representação das fibras musculares, pouco conspícuas nos espécimes juvenis porém mais evidentes em espécimes adultos vistos ao estereomicroscópio.

A espécie descrita por MERTENS (1833), para exemplares coletados ao largo da costa argentina, *Alcinoe rosea*, apresenta poucas variações em relação a *M. schweiggeri* e *A. rosea*, exceto por características que podem naturalmente variar na espécie, conforme observado no presente estudo. No nosso entender, a interpretação de Mertens sobre a forma de ligação dos lobos à porção central do corpo em *M. schweiggeri* e *A. vermiculata* foi equivocada, uma vez que o próprio autor afirma que, para tal comparação, baseou-se apenas nas ilustrações de ESCHSCHOLTZ (1929) e RANG (1928). Existem registros posteriores apenas da forma conhecida como *Mnemiopsis leidyi* para a localidade-tipo de *A. rosea* (MIANZAN, 1999).

*Mnemiopsis gardeni*, *M. leidyi* e *M. mccradyi*, descritos por L. AGASSIZ (1860), A. AGASSIZ (1865) e MAYER (1900), respectivamente, e já previamente sinonimizados por SERAVIN (1994), apresentam entre si variações também observadas no presente estudo. No caso específico de *M. gardeni*, é possível que os espécimes de lobos curtos, observados por L. AGASSIZ (vide figura 1,D), tivessem os lobos em fase de regeneração após terem sido predados (como aparentemente no caso da figura 4,A) ou estivessem em regime de inanição, devido à suposta escassez de alimento (como aparentemente no caso da figura 4,D). Vale ressaltar que os lobos de *Mnemiopsis* são comumente arrancados pelo ctenóforo *Beroe ovata* (Chamisso & Eysenhardt, 1921), seu predador natural (SWANBERG, 1974), e ocorrente na região de estudo de L. Agassiz.

Após as descrições originais das seis espécies nominais referentes ao “morfótipo *Mnemiopsis*”, MAYER (1912) apresentou uma tendência a considerar os espécimes das áreas estuarinas (portanto juvenis e adultos pequenos) como sendo *Mnemiopsis leidyi* e de águas costeiras (adultos grandes) como sendo *M. mccradyi*, tendo inclusive representado *M. leidyi* (vide figura 3,B) com as características de espécimes estuarinos. O autor chega a confundir características, como a presença das verrugas no epitélio, apresentadas nas descrições de *M. leidyi* de A. AGASSIZ (1865, fig.23) e FEWKES (1881, pr.8, figs.1-2), atribuindo tal característica somente a *M. mccradyi* (MAYER, 1912, p.32).

Com base nas evidências apresentadas neste estudo, concluímos que o “morfótipo *Mnemiopsis*” compreende um único gênero monoespecífico, cuja espécie apresenta características distintas ao longo do ciclo ontogenético, mas que pode ser caracterizada

pela presença de quatro longos sulcos auriculares, formados entre os lobos e a porção central do corpo (vide descrição no capítulo 2).

Os nomes específicos *Mnemia schweiggeri*, *Alcinoe vermiculata*, *Alcinoe rosea* e *Mnemiopsis gardeni*, sinônimos com prioridade de uso na ordem apresentada, não figuram na literatura científica há quase 100 anos. Desta forma, seguindo o Princípio de Prioridade proposto pela International Commission on Zoological Nomenclature (ICZN 1999, Art.23), e buscando a estabilidade nomenclatural, propomos o uso do nome genérico *Mnemiopsis* e do nome específico *Mnemiopsis leidyi* para o morfótipo em questão. O nome específico *Mnemiopsis leidyi* tem sido utilizado frequentemente na literatura científica, figurando em mais de 80 artigos científicos nos últimos 50 anos, escrito por mais de 20 autores diferentes, e assim atendendo às exigências necessárias para tornar-se o nome válido (ICZN 1999, Art.23.9.1.2). Portanto, os nomes genéricos e específicos atribuídos ao morfótipo anteriormente a 1865 passam a ser considerados *nomina oblita* (ICZN 1999), deixando de ter validade nomenclatural e taxonômica.

#### **Bibliografia citada**

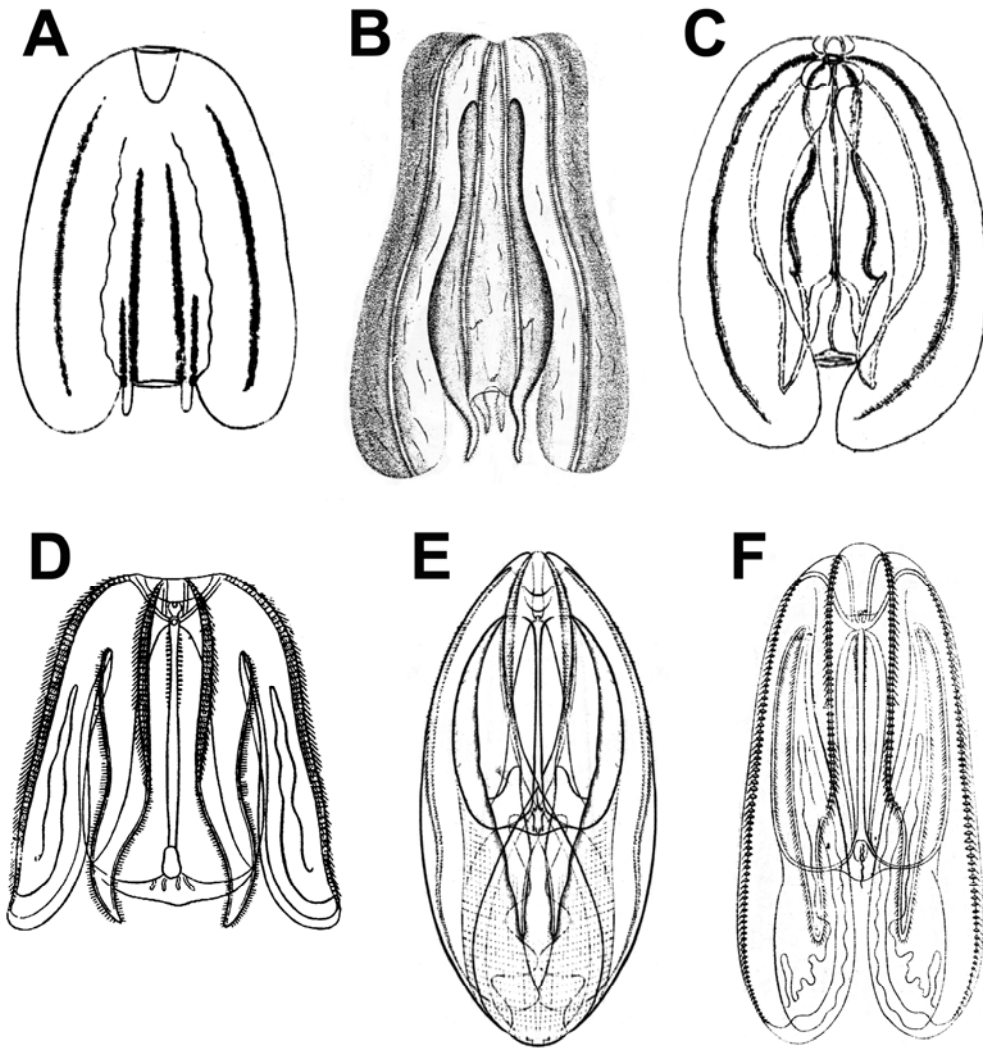
- AGASSIZ, A. (1865) *Illustrated catalogue of the Museum of Comparative Zoölogy at Harvard College, Vol. 2, North American Acalephae*. Sever and Francis, Cambridge, 234p.
- AGASSIZ, L. (1860) *Contributions to the natural history of the United States of America, Vol. 3*. Little, Brown and Co., Boston, 301p.
- Bayha, K.M. (2005) The molecular systematics and population genetics of four coastal ctenophores and scyphozoan jellyfish of the U.S. Atlantic and Gulf of Mexico. Doctoral dissertation, Delaware University, USA. Published by ProQuest Co., 265p.
- CHAMISSO, A. & EYSENHARDT, C.G. (1821) De Animalibus quibusdam e Classe Vermium Linneana, in Circumnavigatione terrae, auspicante Comite N. Romanzoff, duce Ottone de Kotzebue, annis 1815-1818. *Nova Acta Physico-Medica Acad. Caesareae Leopoldino-Carolinae Naturae Curiosorum*, 10(2): 545-574.
- ESCHSCHOLTZ, J.F. (1825) Bericht über die zoologische Ausbeute während der Reise von Kronstadt bis St. Peter- und Paul. *Isis*, 1: 733-747.
- ESCHSCHOLTZ, J.F. (1829) *System der Acalephen*. F. Dümmler, Berlin, 190p.
- FAASSE, M.A. & BAYHA, K.M. (2006) The ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz 1865 in coastal waters of the Netherlands: an unrecognized invasion? *Aquatic Invasions*, 1(4): 270-277.
- FEWKES, J.W. (1881) Studies on the jelly-fishes of Narragansett Bay. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoölogy*, 8(8): 141-182.

- HANSSON, H.G. (2006) Ctenophores of the Baltic and adjacent Seas – the invader *Mnemiopsis* is here! *Aquatic Invasions*, 1(4): 295-298.
- HARBISON, G.R. & VOLOVIK, S.P. (1994) The ctenophore, *Mnemiopsis leidyi*, in the Black Sea: a holoplanktonic organism transported in the ballast of ships. In: *Non-Indigenous estuarine & marine organisms (NEMO) and introduced marine species*. Proceedings of the Conference and Workshop, NOAA Technological Report, U.S. Department of Commerce. U.S. Government Printing Office, Washington, p.25-36.
- ICZN (INTERNATIONAL COMMISSION ON ZOOLOGICAL NOMENCLATURE) (1999) *International Code of Zoological Nomenclature*. 4th edition, International Trust for Zoological Nomenclature, 306p.
- JAVIDPOUR J.; SOMMER, U. & SHIGANOVA, T. (2006) First record of *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz 1865 in the Baltic Sea. *Aquatic Invasions*, 1(4): 299-302.
- KIDEYS, A.E. (2002) Fall and rise of the Black Sea ecosystem. *Science*, 297: 1482-1483.
- MAYER, A.G. (1900) Descriptions of new and little-known medusae from the western Atlantic. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoölogy*, 37(1): 1-9.
- MAYER, A.G. (1910) Medusae of the World. Vol. 1 and 2, the Hydromedusae. Vol. 3, The Scyphomedusae. Carnegie Institution of Washington (Publ. 109), Washington, 735p.
- MAYER, A.G. (1912) *Ctenophores of the Atlantic Coast of North America*. Carnegie Institution of Washington (Publ. 162), Washington, 58p.
- MERTENS, H. (1833) Beobachtungen und Untersuchungen über die beroeartigen Akalephen. *Mémoires de L'Académie Impériale des Sciences de St. Pétersbourg (Sixième Série)*, 2: 479-543.
- MIANZAN, H.W. (1999) Ctenophora. In: Boltovskoy, D. (Ed.), *South Atlantic Zooplankton*. Backhuys Publishers, Leiden, p.561-573.
- OLIVEIRA, O.M.P. & MIGOTTO, A.E. (2006) Pelagic ctenophores from the São Sebastião Channel, southeastern Brazil. *Zootaxa*, 1183: 1-26.
- PETRECHEN, M.A. (1946) Ocorrência de *Mnemiopsis mccradyi*, Mayer 1900 (Ctenophora) no litoral de São Paulo. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 18(2): 117-120.
- PURCELL, J.E.; SHIGANOVA, T.A.; DECKER, M.B. & HOUDE, E.D. (2001) The ctenophore *Mnemiopsis* in native and exotic habitats: U.S. estuaries versus the Black Sea basin. *Hydrobiologia*, 451: 145-176.
- RANG, P.C.A.L. (1828) Établissement de la famille des Béroïdes dans l'ordre des acalèphes libres, et description de deux genres nouveaux qui lui appartiennent. *Memories de la Société d'Histoire Naturelle de Paris*, 4: 166-173.
- SERAVIN, L.N. (1994) The systematics revision of the genus *Mnemiopsis* (Ctenophora, Lobata). 2. Species attribution of *Mnemiopsis* from the Black Sea and the species composition of the genus *Mnemiopsis*. *Zoologicheskyy Zhurnal*, 73(1): 19-34. (Texto original em russo)
- SWANBERG, N. (1974) The feeding behavior of *Beroe ovata*. *Marine Biology*, 24: 69-76.

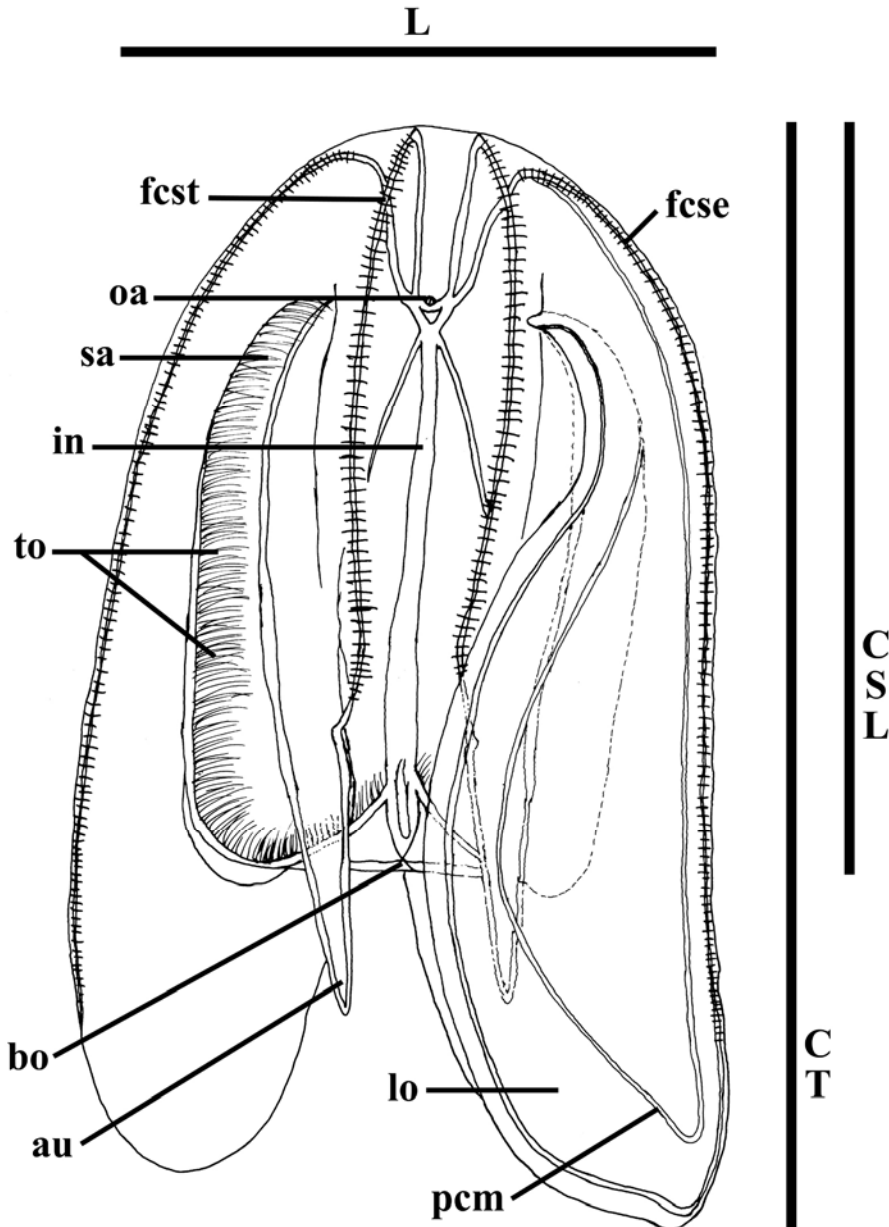


**Tabela 1.** Registros fotográficos utilizados na complementação dos estudos morfométricos do “morfótipo *Mnemiopsis*”.

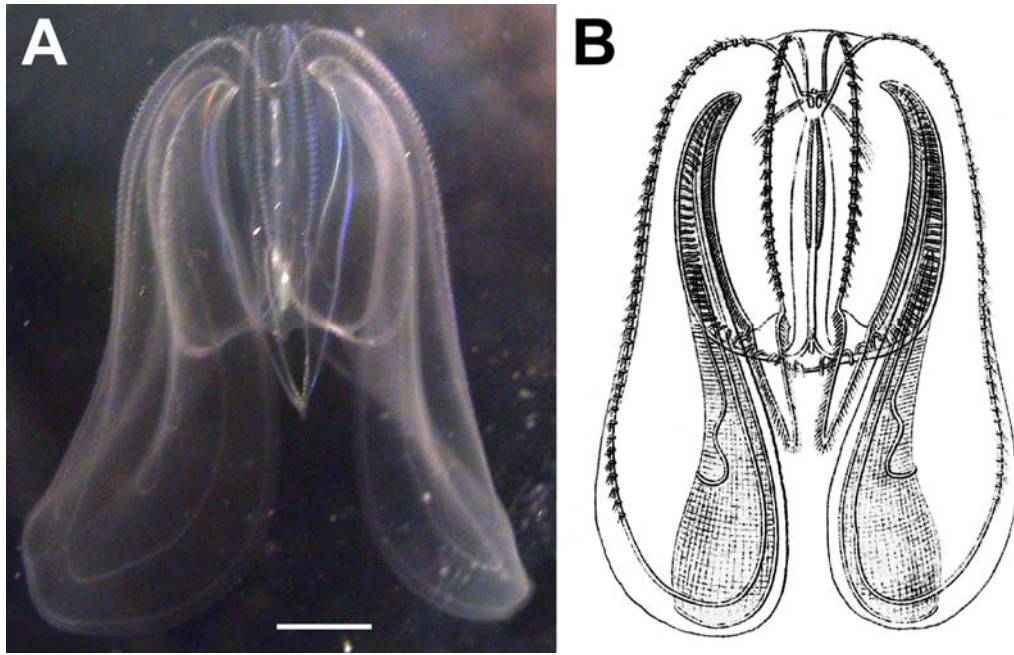
| Local                    | Autor                 | Site / Fonte                            | URL   |
|--------------------------|-----------------------|---|---|
| Baía Narragansett, EUA   | Mike Salerno          | Plankton of Narragansett Bay            | <a href="http://www.gso.ui.edu/phytoplankton/">http://www.gso.ui.edu/phytoplankton/</a>   |
| Baía Narragansett, EUA   | Wes Pratt             | RINHEWS Research Reports                | <a href="http://www.ui.edu/ce/rinhs/r13.htm">http://www.ui.edu/ce/rinhs/r13.htm</a>   |
| Woods Hole, EUA          | Richard Harbison      | NIMPIS database                         | <a href="http://www.marine.csiro.au/crimp/numpis/spImages.asp?txa=9442">http://www.marine.csiro.au/crimp/numpis/spImages.asp?txa=9442</a>   |
| Woods Hole, EUA          | Gray Mus, Slide Coll. | Tree of Life: Ctenophora                | <a href="http://holweb.org/tree?group=Ctenophora&amp;contgroup=Animals">http://holweb.org/tree?group=Ctenophora&amp;contgroup=Animals</a>   |
| Baía Chesapeake, EUA     | Desconhecido          | CHESPA.X Home Page                      | <a href="http://www.calvetnet.k12.md.us/schools/chespa/combjelly.html">http://www.calvetnet.k12.md.us/schools/chespa/combjelly.html</a>   |
| Georgia, EUA             | Greg McFall           | Gray's Reef Nat. Mar. Sanctuary Project | <a href="http://www.bio.georgiasouthern.edu/gr-inverts/grlist.html?sp=Mnemiopsismccrady&amp;filaindex=5">http://www.bio.georgiasouthern.edu/gr-inverts/grlist.html?sp=Mnemiopsismccrady&amp;filaindex=5</a> |
| Alabama, EUA             | Desconhecido          | DISL Dock Watch                         | <a href="http://dockwatch.disl.org/images/gloss4.jpg">http://dockwatch.disl.org/images/gloss4.jpg</a>   |
| Alabama, EUA             | Anthony G. Moss       | LM MCP - Auburn University              | <a href="http://www.auburn.edu/~mossant/ctenopics.htm">http://www.auburn.edu/~mossant/ctenopics.htm</a>   |
| Costa dos EUA            | Desconhecido          | Infovek - Kmeň, Rebrovsky (Ctenophora)  | <a href="http://www.infovek.sk/predmety/biologia/metodicka/dvojlistovce/dvojlistovce_rebrovsky.php">http://www.infovek.sk/predmety/biologia/metodicka/dvojlistovce/dvojlistovce_rebrovsky.php</a>           |
| Costa dos EUA            | Desconhecido          | Starfish - Student and teacher resource | <a href="http://www.starfish.govt.nz/shared-graphic-s-for-download/comb-jelly-large.jpg">http://www.starfish.govt.nz/shared-graphic-s-for-download/comb-jelly-large.jpg</a>                                 |
| Costa dos EUA            | Desconhecido          | Царство Животные (Animalia, rnzr Zoa)   | <a href="http://www.lvt.net/Cit/Am/Cte/cte003.jpg">http://www.lvt.net/Cit/Am/Cte/cte003.jpg</a>   |
| Costa dos EUA            | Herb Segars           | New Jersey SCUBA Diver                  | <a href="http://njscuba.net/biology/sw_jellies.html">http://njscuba.net/biology/sw_jellies.html</a>   |
| Costa dos EUA            | Herb Segars           | New Jersey SCUBA Diver                  | <a href="http://njscuba.net/biology/sw_jellies.html">http://njscuba.net/biology/sw_jellies.html</a>   |
| Costa dos EUA            | K. M. Bayha           | Unwelcome Visitors to the Black Sea     | <a href="http://www.ocean.udel.edu/blacksea/chemistry/jellyfish.html">http://www.ocean.udel.edu/blacksea/chemistry/jellyfish.html</a>   |
| Aquário de Boston, EUA   | Petten Jarvinen       | T akasin Gallianan - Boston 2003        | <a href="http://www.pjoy.fi/galliana/boston2003/akvaario10.htm">http://www.pjoy.fi/galliana/boston2003/akvaario10.htm</a>   |
| Aquário de Boston, EUA   | Saltsoda              | Flickr Photos                           | <a href="http://www.flickr.com/photos/saltsoda/232927566/">http://www.flickr.com/photos/saltsoda/232927566/</a>   |
| Aquário de Monterey, EUA | Bibble                | Flickr Photos                           | <a href="http://www.flickr.com/photos/bibble/98457992/">http://www.flickr.com/photos/bibble/98457992/</a>   |
| Aquário de Monterey, EUA | Emben30               | Flickr Photos                           | <a href="http://www.flickr.com/photos/emben30/432083007/">http://www.flickr.com/photos/emben30/432083007/</a>   |
| Aquário de Monterey, EUA | N0nnah                | Flickr Photos                           | <a href="http://www.flickr.com/photos/n0nnahs/308805350/">http://www.flickr.com/photos/n0nnahs/308805350/</a>   |
| Mar Negro                | Ahmet Kideys          | BIOMARE - Newsletter 3                  | <a href="http://www.biomareweb.org/3.3.html">http://www.biomareweb.org/3.3.html</a>   |
| Mar Negro                | Desconhecido          | Black Sea Website                       | <a href="http://blacksea.oilyonok.ru/2-3.shtml">http://blacksea.oilyonok.ru/2-3.shtml</a>   |
| Mar Negro                | Ahmet E. Kideys       | Kideys 2002                             |   |
| Mar Negro                | T. Shuganova          | Javidpour et al. 2006                   |   |
| Mar Negro                | Lyubomir Klisurov     | Black Sea Photo Gallery                 | <a href="http://www.klisurov.dir.bg/black_sea/jellyfishes/big/Mn%2004.jpg">http://www.klisurov.dir.bg/black_sea/jellyfishes/big/Mn%2004.jpg</a>   |
| Mar Negro                | T. Shuganova          | Fotos enviadas pela autora              |   |
| Mar Cáspio               | S. Vostokov           | CEP - First International Workshop      | <a href="http://www.caspianenvironment.org/mnemiopsis/mnem_report.htm">http://www.caspianenvironment.org/mnemiopsis/mnem_report.htm</a>   |
| Mar Cáspio               | T. Shuganova          | Foto enviada pela autora                |   |
| Fiordo de Oslo, Noruega  | Asbjorn Hansen        | Flickr Photos                           | <a href="http://www.flickr.com/photos/xoto/65155909/">http://www.flickr.com/photos/xoto/65155909/</a>   |
| Fiordo Koster, Suécia    | Lars-Ove Loo          | Vídeo enviado pelo autor                |   |
| Costa oeste da Suécia    | Nicklas Wijkmark      | Hansson 2006                            |   |
| Baía de Kiel, Alemanha   | J. Javidpour          | Javidpour et al. 2006                   |   |
| Warnemünde, Alemanha     | Desconhecido          | Vet-magazin.com                         | <a href="http://www.vet-magazin.com/wissenschaft/meldungen/Fische/Rippenqualle.html">http://www.vet-magazin.com/wissenschaft/meldungen/Fische/Rippenqualle.html</a>   |
| Grevelingen, Holanda     | P. H. van Eragt       | Faasse & Bayha 2006                     |   |
| Zeeland, Holanda         | Arne Kuilman          | Flickr Photos                           | <a href="http://www.flickr.com/photos/arne/245785074/in/set-72157594224014025/">http://www.flickr.com/photos/arne/245785074/in/set-72157594224014025/</a>   |
| Zeeland, Holanda         | Arne Kuilman          | Flickr Photos                           | <a href="http://www.flickr.com/photos/arne/258338479/">http://www.flickr.com/photos/arne/258338479/</a>   |



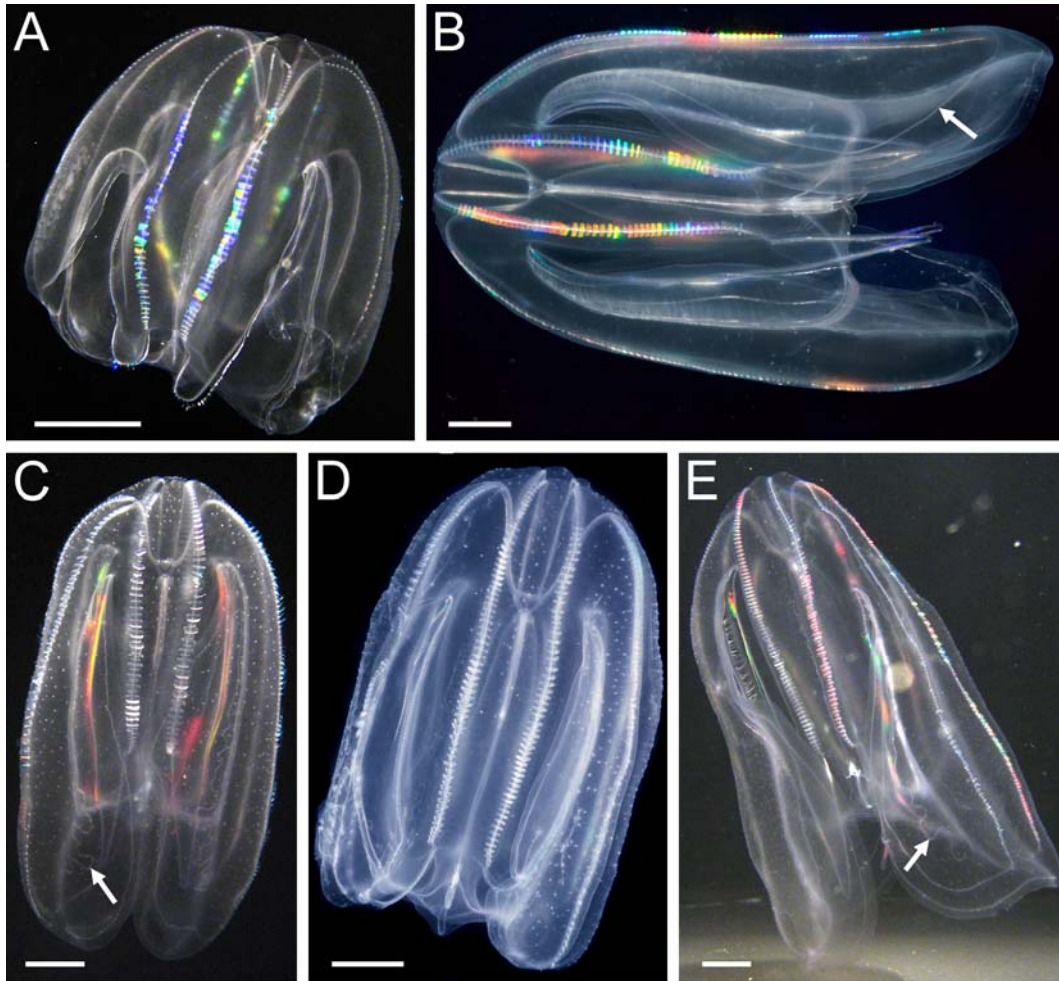
**Figura 1.** Representações de espécies do “morfótipo *Mnemiopsis*”, em vista estomodeal, oriundas das descrições originais. **A**, *Mnemia schweiggeri* (a partir de ESCHSCHOLTZ, 1825, 1829; original em escala relativa, tamanho de cerca de cinco centímetros sugerido no texto); **B**, *Alcinoe vermiculata* (a partir de RANG, 1828; original sem escala, tamanho de até cerca de dez centímetros sugerido no texto); **C**, *Alcinoe rosea* (a partir de MERTENS, 1833; original sem escala e sem menção de tamanho no texto); **D**, *Mnemiopsis gardeni* (a partir de L. AGASSIZ, 1860; original em escala relativa, tamanho de cerca de três centímetros); **E**, *Mnemiopsis leidyi* (a partir de A. AGASSIZ, 1865; original em escala relativa, tamanho até cerca de vinte centímetros sugerido no texto); **F**, *Mnemiopsis mccradyi* (a partir de MAYER, 1900; original em escala relativa, tamanho de cerca de dez centímetros sugerido no texto).



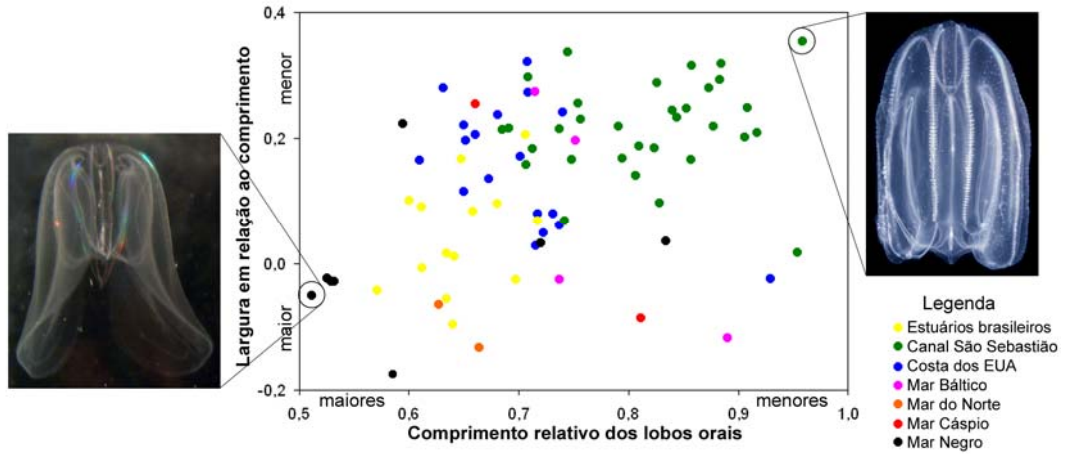
**Figura 2.** Representação do “morfótipo *Mnemiopsis*” adulto em vista estomodeal. Lobo esquerdo não representado para melhor visualização das estruturas que ficam sob este. Medições efetuadas no presente estudo: CSL, comprimento sem os lobos. CT, comprimento total; L, largura (obtida na altura mediana do CSL). Legenda: au, aurícula; bo, boca; fcse, fileira de ctenos subestomodeal; fcst, fileira de ctenos subtentacular; in, infundíbulo; lo, lobo oral; oa, órgão apical; pcm, prolongamento do canal meridional; sa, sulco auricular; to, tentáculos orais.



**Figura 3.** Representação de *Mnemiopsis leidyi* com morfologia característica de espécimes de águas estuarinas. **A**, foto de espécime do Mar Negro (barra de escala: 20 mm; foto de T. Shiganova); **B**, Desenho de espécime de Newport, Baía Narragansett, EUA (original em escala relativa, tamanho máximo de 100 mm sugerido no texto; a partir de MAYER, 1912, fig.46).



**Figura 4.** Diversidade de espécimes do “morfótipo *Mnemiopsis*” coletadas nas águas costeiras do Canal de São Sebastião, sudeste da costa brasileira. **A**, espécime apresentando cicatrizes nos lobos; **B**, espécime com lobos e aurículas alongadas, prolongamento do canal meridional com evoluções simples (seta); **C**, espécime com a epiderme recoberta por inúmeras verrugas, prolongamento do canal meridional com evoluções complexas (seta); **D**, espécime com os lobos encurtados, sem sinais de predação; **E**, espécime com lobos longos, prolongamento do canal meridional com evoluções complexas (seta). (Barra de escala: 10 mm)



**Figura 5.** Análise morfométrica de espécimes do “morfótipo *Mnemiopsis*” de estuários brasileiros, do Canal de São Sebastião e de diversas áreas do mundo. Foto à esquerda, *Mnemiopsis leidyi* do Mar Negro (foto de T. Shiganova); foto à direita, *Mnemiopsis leidyi* do Canal de São Sebastião (foto de A. Migotto).

## *CAPÍTULO 5*

### **BIOLOGIA POPULACIONAL DE *MNEMIOPSIS LEIDYI* NA COSTA SUDESTE E SUL DO BRASIL\***

---

\* Este capítulo consiste em uma síntese dos manuscritos “Geographic distribution and predatory impact of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi*: a potential threat to the fisheries and planktonic ecosystems from Brazilian coast?” de autoria de Oliveira, O.M.P.; Migotto, A.E. & Marques, A.C., submetido ao periódico *Hydrobiologia* e “North and Baltic seas threatened by a ctenophore” de autoria de Oliveira, O.M.P.; Migotto, A.E. & Marques, A.C., submetido ao periódico *Science*.

## Resumo

O ctenóforo *Mnemiopsis leidyi* A.Agassiz, 1865 é um importante predador planctônico, tolerante a grandes variações de temperatura e salinidade, que se alimenta principalmente de copépodos e larvas de peixes. A espécie, originalmente distribuída ao longo da costa americana do Atlântico, foi introduzida no Mar Negro no início dos anos 80 e expandiu a sua distribuição para os mares de Azov, Cáspio e nordeste do Mediterrâneo nos anos 90. Nesta área invadida, as superpopulações de *M. leidyi* foram responsáveis por grandes distúrbios ambientais, como o declínio da abundância de zooplâncton e de peixes de grande importância comercial. Recentemente, o registro da presença de *M. leidyi* nos mares Báltico e do Norte alarmou a comunidade científica, temendo que os impactos predatórios da espécie possam afetar a indústria pesqueira da região, por sinal uma das mais produtivas do mundo. Por outro lado, o conhecimento acerca das populações de *M. leidyi* e seus possíveis impactos predatórios na área nativa estão limitados a estudos realizados em áreas estuarinas da costa norte-americana e em águas costeiras da Argentina. O presente estudo consistiu em um primeiro esforço no sentido de se conhecer a distribuição e a abundância de *M. leidyi* ao longo das costas sudeste e sul do Brasil (apresentado em forma de manuscrito como o anexo 2), além de comparar os dados aqui obtidos com aqueles reportados para outras áreas do mundo. Tal comparação nos permitiu ainda inferir padrões de distribuição e realizar uma previsão para o desenvolvimento populacional da espécie nos mares Báltico e do Norte (apresentado em forma de manuscrito como o anexo 3).



## *CAPÍTULO 6*

### **CONSIDERAÇÕES FINAIS**

---

O presente estudo apresentou um avanço inicial no conhecimento dos ctenóforos da costa brasileira. No entanto, ainda há muito a ser explorado em termos faunísticos, taxonômicos e ecológicos.

O conhecimento faunístico a que chegamos hoje ainda é deficiente, não englobando, por exemplo, as espécies de mar profundo, que podem ser surpreendentemente abundantes e de grande importância ecológica nesse ambiente (cf. HADDOCK, 2004). A prospecção de tais espécies, bem como das espécies oceânicas epipelágicas (que raramente chegam à costa), demanda uma infra-estrutura normalmente utilizada para estudos oceanográficos. Recursos como embarcações de longa autonomia, redes de coleta apropriadas e o uso de submersíveis tripulados ou não (quando possível), são fundamentais para que se tenha acesso ao material (vide HARBISON *et al.*, 1978; HADDOCK, 2004). Com relação às espécies bentônicas, sua diversidade pode também estar sendo negligenciada simplesmente devido às dificuldades em se coletar e identificar tais organismos (cf. OLIVEIRA & MIGOTTO, 2007).

Embora o problema taxonômico de *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 tenha sido abordado a contento nesta tese, muitas outras espécies de ctenóforos apresentam problemas taxonômicos de proporções semelhantes. Os gêneros *Beroe* e *Leucothea*, por exemplo, carecem de extensas revisões taxonômicas, já que muitas características utilizadas para diferenciar as espécies têm se mostrado inadequadas.

No campo das interações ecológicas, o presente estudo trouxe à tona questões importantes, como o possível impacto predatório de *M. leidyi* sobre a pesca em nosso litoral. Embora em nossas quantificações a abundância da espécie pareça ser baixa, comparando-se com outras áreas do mundo, a observação ocasional de extensas aglomerações deste animal pode significar um impacto significativo nos estoques de ovos e larvas de peixes de importância comercial em certas áreas.

Conforme apresentamos, conhecimento acerca dos ctenóforos, seja no campo de suas relações ecológicas ou da sistemática e biogeografia do grupo, tem avançado lentamente nos últimos 100 anos. Nos dias atuais, após eventos como a invasão no Mar Negro e conseqüentes perdas econômicas (vide GESAMP, 1997; DUMONT *et al.*, 2004), estudos que busquem uma interação entre o conhecimento físico-químico dos oceanos e o conhecimento biológico do grupo (nas mais variadas áreas) se fazem muito necessários. Hoje ferramentas como a fotografia digital subaquática, a biologia molecular e os veículos submersíveis operados remotamente (ROVs) estão disponíveis,

minimizando uma série de dificuldades outrora limitantes para o estudo do grupo. Os pesquisadores começam a encarar o estudo dos organismos gelatinosos com um novo enfoque (BOERO & MILLS, 1997; HADDOCK, 2004), buscando desvendar a relação desses animais com o ambiente em que vivem e identificar os possíveis fatores que causam perturbações nessa relação. Neste contexto, o presente estudo é apenas um primeiro passo no sentido de conhecer o grupo e sua importância para os ecossistemas marinhos no Brasil.

### **Bibliografia citada**

- BOERO, F. & MILLS, C.E. (1997) Agricultural versus ethological oceanography. *Trends in Ecology and Evolution*, 12(6): 208-209.
- DUMONT, H.; SHIGANOVA, T.A. & NIERMANN, U. (EDS.) (2004) *Aquatic invasions in the Black, Caspian, and Mediterranean Seas. The ctenophores Mnemiopsis leidyi and Beroe in the Ponto-Caspian and other aquatic invasions*. NATO Science Series, IV, Earth and Environmental Sciences, Vol. 35. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, Netherlands, 313p.
- GESAMP (IMO/FAO/UNESCO-IOC/WMO/WHO/IAEA/UN/UNEP JOINT GROUP OF EXPERTS ON THE SCIENTIFIC ASPECTS OF MARINE ENVIRONMENTAL PROTECTION) (1997) Opportunistic settlers and the problem of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* invasion in the Black Sea. *GESAMP Reports and Studies*, 58: 1-84.
- HADDOCK, S.H.D. (2004) A golden age of gelata: past and future research on planktonic ctenophores and cnidarians. *Hydrobiologia*, 530/531: 549-556.
- HARBISON, G.R.; MADIN, L.P. & SWANBERG, N.R. (1978) On the natural history and distribution of oceanic ctenophores. *Deep-Sea Research*, 25: 233-256.
- OLIVEIRA, O.M.P. & MIGOTTO, A.E. (2007) Que bicho estranho! Animal marinho de morfologia aberrante é encontrado no litoral paulista. *Ciência Hoje*, 40(236): 72-73.

*ANEXO 1*



## DINÂMICA SAZONAL DAS MASSAS DE ÁGUA NO CANAL DE SÃO SEBASTIÃO (SE BRASIL) DE MARÇO DE 2005 A MAIO DE 2006

Oliveira<sup>1</sup>, O.M.P.; Marques<sup>1</sup>, A.C.

<sup>1</sup>Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, R. Matão, Trav. 14, 101, 05508-900, São Paulo, SP, Brasil.

Emails: ottompo@usp.br; marques@ib.usp.br

Apoio: FAPESP (proc. 2004/15300-0; 2004/09961-4; 2003/02432-3), CNPq.

### ABSTRACT

Four different water masses are found in the São Sebastião Channel along the year. The Coastal Waters are predominant. Tropical Waters and South Atlantic Central Waters (flowing southwards with the Brazilian Current) inflows the channel in the summer. Southern Coastal Waters inflows the channel in the winter. The present study presents the seasonality of the water masses (from March 2005 to May 2006) and discusses its importance to the biota of the channel.

**Palavras-chave:** Águas Costeiras, Águas Tropicais, Águas Centrais do Atlântico Sul.

### INTRODUÇÃO

O Canal de São Sebastião é uma passagem marinha com 25 km de extensão, 2 a 7 km de largura e profundidade máxima em torno de 40 m, localizado entre a Ilha de São Sebastião (Município de Ilhabela) e o continente (Município de São Sebastião), na costa norte do Estado de São Paulo, sudeste do Brasil (23°43'-23°52'S; 45°20'-45°27'W) (Fig. 1).

As correntes no canal são direcionadas pelo vento, com predominância de fluxo para NE no inverno, associadas às chegadas de frentes atmosféricas (CASTRO-FILHO, 1990). Reversões frequentes no sentido das correntes a cada 2 a 4 dias são observadas nos demais períodos do ano (SILVA *et al.*, 2001).

Quatro diferentes massas de água ocupam o Canal de São Sebastião ao longo do ano. A massa de Águas Costeiras (AC: T>20°C, S~34,5‰) está presente no canal durante a maior parte do ano (SILVA *et al.*, 2001). A temperatura de AC oscila entre 20 e 28°C (geralmente superior a 20°C na superfície) ao longo do ano; a salinidade se mantém entre 34,0 e 35,0‰ (SILVA *et al.*, 2001).

No verão, a região é influenciada pelas águas quentes da massa de Águas Tropicais (AT: T>22°C, S>35,0‰) e pelas águas frias das Águas Centrais do Atlântico Sul (ACAS: T<18°C, S~35,0‰) que rumam para o sul formando a Corrente do Brasil (CAMPOS *et al.*, 1996; SILVA *et al.*, 2001). AT é uma massa de água de superfície e se mistura com AC principalmente nos meses mais quentes. Já a ACAS sofre um processo de ressurgência sobre a plataforma continental da região e por vezes adentra o Canal de São Sebastião pela calha que se forma próximo ao lado insular de sua entrada ao sul (SILVA *et al.*, 2001). Em raras ocasiões a ACAS chega a aflorar na superfície do canal, mas em geral permanece na camada mais funda, formando uma forte termoclina (SILVA *et al.*, 2001).

A massa de Águas Costeiras do Sul (ACS: T<21°C, S<34‰), caracteristicamente menos salina devido à influência de áreas estuarinas como Cananéia (25°S) e Santos (24°S), ocasionalmente adentra o canal nos meses mais frios (CASTRO-FILHO *et al.*, 1987; SILVA *et al.*, 2001). Tais eventos estão geralmente associados à chegada de frentes frias atmosféricas oriundas de áreas ao Sul (SILVA *et al.*, 2001).

O conhecimento acerca da dinâmica de massas de água tem se mostrado muito importante para a compreensão do desenvolvimento de comunidades, dos ciclos de vida e da distribuição de organismos em diversas áreas (e.g. JAUREGUIZAR *et al.*, 2003; ACHA & MIANZAN, 2006).

Embora a dinâmica das massas de água no Canal de São Sebastião já seja conhecida, estudos prévios não foram conduzidos mensalmente e seus dados foram coletados a dez ou mais



Figura 1 – Mapa com os pontos de coleta ao longo do Canal de São Sebastião (CSS).

anos atrás (e.g. SILVA *et al.*, 2001). Neste cenário, o presente estudo tem por objeto registrar a dinâmica de massas de água no canal de março de 2005 a maio de 2006.

## MATERIAIS E MÉTODOS

Os dados de temperatura e salinidade foram obtidos em 45 ocasiões, em sete diferentes pontos ao longo do Canal de São Sebastião e áreas vizinhas (Fig. 1). Os pontos de coleta possuíam profundidade superior a 25m. Amostras de água foram coletadas aos 2 e 20 metros de profundidade, respectivamente, utilizando-se uma garrafa de Nansen. As temperaturas foram obtidas com a utilização de termômetros de inversão. As salinidades foram obtidas com a utilização de um salinômetro digital no CEBIMar-USP. As massas de água presentes em cada amostra foram identificadas através de uma Análise de Componentes Principais, utilizando-se o índice de Pearson.

## RESULTADOS E DISCUSSÕES

Todas as quatro massas de água foram identificadas ao longo do período do estudo, embora situações de mistura tenham sido observadas em 24,4% e em 22,2% das amostras obtidas a 2 e a 20 metros de profundidade, respectivamente.

AC predominou ao longo de todo o ano no canal, tendo sido identificada sem a influência de outras massas em quase metade das amostras, assim como foi observado por SILVA *et al.* (2001).

AT foi identificada, sem misturas, nas duas profundidades de amostragem (presumivelmente ocupando toda a coluna d'água) em apenas uma ocasião (vide 503B nas Figs. 2 e 3). Entretanto, AT também foi encontrada na camada superficial em outras três ocasiões, sem misturas, e em outras nove ocasiões misturada com AC, quase sempre nos meses mais quentes (novembro a março).

Nos meses mais frios, ACS foi identificada presumivelmente ocupando toda a coluna d'água em três ocasiões (Figs. 2 e 3). Em uma destas ocasiões foi identificada em amostras coletadas no ponto mais ao norte do canal (ponto 7, vide figura 1), o que possivelmente indica que o canal inteiro encontrava-se preenchido por essa massa de água, uma vez que ACS geralmente adentra o canal pelo sul. ACS foi identificada misturada com AC em outras seis ocasiões.

ACAS foi identificada na camada de 20 m de profundidade em cinco ocasiões (Fig. 3), sempre no verão e em pontos próximos a entrada sul do canal. Eventos de ressurgência da ACAS até a superfície não foram detectados no presente estudo (vide Fig. 2).

A dinâmica sazonal das massas de água no Canal de São Sebastião possui grande influência sobre a biota marinha local. A massa ACS transporta larvas de espécies bênticas, oriundas de populações estuarinas ao sul, que se assentam nos costões rochosos do canal (e.g. MIGOTTO *et al.*, 2001), além de transportar para o canal uma grande quantidade de matéria orgânica dissolvida, que possivelmente alimenta aquelas populações bênticas que apresentam um crescimento significativo nos meses mais frios (e.g. OLIVEIRA & MARQUES, 2005). A ACAS é uma massa rica em nutrientes

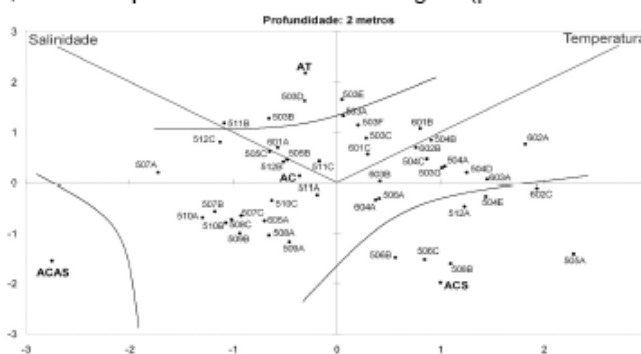


Figura 2 – Análise de Componentes Principais caracterizando as amostras obtidas a 2m de profundidade. Código das ocasiões de coletas: ano (primeiro dígito), mês (segundo e terceiro dígitos), réplica do mês (letra após os dígitos).

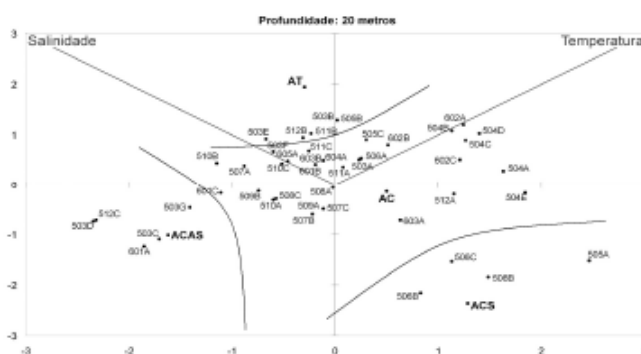


Figura 3 – Análise de Componentes Principais caracterizando as amostras obtidas a 20m de profundidade.

e sua ressurgência sobre a plataforma continental da região, incluindo o Canal de São Sebastião, é importante para o crescimento da biomassa fito- e zooplancônica e, conseqüentemente, para a manutenção de todo o ecossistema da região (LOPES *et al.*, 2006). Além disso, a biodiversidade associada a cada massa de água aumenta a biodiversidade total do canal, adicionando complexidade à cadeia alimentar local. Tal processo é sinérgico com o intenso transporte naval no canal e, portanto, o entendimento da dinâmica das massas é essencial para o entendimento das dinâmicas de comunidades. A identificação apropriada das massas de água e o conhecimento acerca de sua dinâmica sazonal são ferramentas importantes para futuros estudos acerca dos processos biológicos associados a essas.

## CONCLUSÕES

A dinâmica sazonal das massas de água observada no presente estudo está de acordo com aquela registrada em estudos anteriores (e.g. SILVA *et al.*, 2001). AC se confirmou como massa preponderante. AT e ACAS exercem influência especialmente nos meses mais quentes e ACS nos meses mais frios.

A dinâmica das massas apresenta grande influência sobre a biota do Canal de São Sebastião. Sua compreensão é uma importante base para futuros estudos ecológicos realizados na região.

## REFERÊNCIAS

- ACHA, E.M. & MIANZAN, H. 2006. Oasis en el océano: los frentes costeros del Mar Argentino. *Ciencia Hoy*. 92(16): 44-56.
- CAMPOS, E.J.D.; IKEDA, Y.; CASTRO, B.M.; GAETA, S.A.; LORENZZETI, J.A. & STEVENSON, M.R. 1996. Experiment studies circulation in the western South Atlantic. *Eos, Transactions American Geophysical Union*. 77(27): 253-259.
- CASTRO-FILHO, B.M. 1990. Wind driven currents in the Channel of São Sebastião: winter, 1979. *Boletim do Instituto Oceanográfico*. 38(2): 111-132.
- CASTRO-FILHO, B.M.; MIRANDA, L.B. & MIYAO, S.Y. 1987. Condições hidrográficas na plataforma continental ao largo de Ubatuba: variações sazonais e em média escala. *Boletim do Instituto Oceanográfico*. 35(2): 135-151.
- JAUREGUIZAR, A.J.; MENNI, R.; BREMEC, C.; MIANZAN, H. & LASTA, C. 2003. Fish assemblage and environmental patterns in the Río de la Plata estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 56: 921-933.
- LOPES, R.M.; KATSURAGAWA, M.; DIAS, J.F.; MONTÚ, M.A.; MUELBERT, J.H.; GORRI, C. & BRANDINI, F.P. 2006. Zooplankton and ichthyoplankton distribution on the southern Brazilian shelf: an overview. *Scientia Marina*. 70(2): 189-202.
- MIGOTTO, A.E.; MARQUES, A.C. & FLYNN, M.N. 2001. Seasonal recruitment of hydroids (Cnidaria) on experimental panels at São Sebastião Channel, southeastern Brazil. *Bulletin of Marine Science*. 68(2): 287-298.
- OLIVEIRA, O.M.P. & MARQUES, A.C. 2005. Population biology of *Eudendrium caraiuru* (Cnidaria, Anthoathecata, Eudendriidae) from São Sebastião Channel, southeastern Brazil. *Iheringia, Série Zoologia*. 95(3): 241-246.
- SILVA, L.S.; MIRANDA, L.B. & CASTRO, B.M. 2001. Relatório do projeto "Oceanografia da Plataforma Interna de São Sebastião" (OPISS) Subprograma Oceanografia Física. *Relatórios Técnicos do Instituto Oceanográfico*. 47: 1-31.

*ANEXO 2*

---



## Geographic distribution and predatory impact of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi*: a potential threat to the fisheries and planktonic ecosystems from Brazilian coast?

Otto Müller Patrão Oliveira<sup>1,2</sup>, Alvaro Esteves Migotto<sup>2</sup> & Antonio Carlos Marques<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, R. Matão, Trav. 14, 101, 05508-900, São Paulo, SP, Brazil

<sup>2</sup> Centro de Biologia Marinha, Universidade de São Paulo, Rodovia Manoel H. do Rego km 131,5, 11600-000, São Sebastião, SP, Brasil

Corresponding author: ottompo@usp.br

Keywords: Ctenophora, Zooplankton, Ecological Impact, Fisheries Impact, Population Biology, Abundance

Running title: Distribution and impact of *Mnemiopsis leidyi*

### Abstract

The ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A.Agassiz, 1865 is an important euryhaline and eurythermal predator of the planktonic food chains, feeding mainly on carcinoplankton and on fish larvae and eggs. Originally distributed along the American Atlantic coast, the species was introduced into the Black Sea Basin at the early 1980's and expanded its distribution to the Caspian Sea at 1990's, performing a massive predation on the fish stocks of these areas. Recently, the occurrence of the species was reported to the North and Baltic seas. The ecological impact of the species in these areas led us to inquiry about the potential predatory impact of *M. leidyi* in the Brazilian coast. The aim of the present study was to evaluate the distribution and abundance of the species in southeastern and southern Brazilian coast, collecting specimens in estuarine as coastal waters. Adult specimens were observed in the coastal waters all over the year. Juvenile were abundant in the estuarine areas. Specimens' density and biovolume in our samplings was, in most of the cases, lower than that registered for other areas. In Brazilian waters natural predators, as *Beroe ovata* Chamisso & Eysenhardt, 1821 and some scyphomedusae and fishes, seem to be efficient in controlling *M. leidyi* abundance. However, more studies, including long duration and seasonal ones, must be made to determine the species potential impact in semi-closed systems, as low salinity bays.

## Introduction

The ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 is an important euryhaline and eurythermal predator of planktonic food chains, mainly feeding on copepods, but also on other planktonic organisms such as fish larvae and eggs (Burrell & Van Engel, 1976; Purcell et al., 2001).

*Mnemiopsis leidyi* (conspecific with *M. mccradyi* Mayer 1900) is distinguished from other lobate ctenophores by the aboral origin of the lobes, near to the apical organ, forming four long furrows between lobes and the central portion of its body (Oliveira & Migotto, 2006). Presumably, the species was originally distributed along the American Atlantic coast, from Narragansett Bay (Northeastern USA) to Valdés Peninsula (Central Argentinean Coast) (*cf.* GESAMP, 1997).

In the early 1980's, the species was introduced into the Black Sea, possibly in ballast water of ships (GESAMP, 1997). At that occasion, Black Sea was eutrophic and overfishing was intense [mainly on anchovies *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758)] (Kideys, 2002). In this disturbed environment, initially characterized by high concentration of phyto- and zooplankton, the population of *M. leidyi* rapidly increased and populations of non-gelatinous zooplankton decreased (GESAMP, 1997; Kideys, 2002). Consequently, anchovy's population also rapidly decreased due to both competition for food and eggs and larvae predation by *M. leidyi*, causing an abrupt break in the regional fisheries industry (GESAMP, 1997). Peaks of overpopulation of *M. leidyi* were observed in 1989 and 1995 (Shiganova et al., 2001). In 1997, the ctenophore *Beroe ovata* Chamisso & Eysenhardt, 1921, a natural predator of *M. leidyi*, was also introduced in the Black Sea, and since then the populations of *M. leidyi* have been controlled in the area, promoting (associated with anti-eutrophication actions) the recover of the ecological equilibrium in the Black Sea (Kideys, 2002).

In the Azov Sea, *M. leidyi* was firstly recorded in 1988, coming from the Black Sea through the Kerch Strait (Studenikina et al., 1991). As in the neighbor sea, fishing stocks of anchovy and other commercial fishes declined (Studenikina et al., 1991). *Beroe ovata* was first observed in the Azov Sea in 1999 and the fishery in the region seems to be recovering to normal rates (Shiganova et al., 2004a).

Kideys & Niermann (1993) reported the presence of *M. leidyi* in the Eastern Mediterranean region, near Iskenderun Gulf. One year later, the same authors observed the ctenophore in other areas along Turkish coast (Kideys & Niermann, 1994). *Mnemiopsis leidyi* presented high abundance in the Sea of Marmara, coming from the

Black Sea through the Bosphorus Strait, but also occurred in Aegean Sea (Kideys & Niermann, 1994). A more recent report describes the decrease of *M. leidyi* populations in that area (Isinibilir et al., 2004).

The Caspian Sea was also invaded by *M. leidyi*. The species was first recorded there in 1995 (Bilio & Niermann, 2004), transported from the Azov Sea through the Volga-Don Channel, and since then caused damages on the local planktonic equilibrium (Kideys, 2002). Endemic species from the Caspian Sea are threatened by the increasing of the population of *M. leidyi* (Kideys, 2002), and intentional introduction of *B. ovata* has been supported by some specialists as a solution to the environment recovery of the Caspian Sea (Volovik & Korpakova, 2004).

Recently, *M. leidyi* was recorded to the North (Faasse & Bayha, 2006) and Baltic (Hansson, 2006; Javidpour et al., 2006) seas, apparently in a rapidly increasing abundance.

In North America, *M. leidyi* is abundant in estuarine areas as Narragansett (41°N), Chesapeake (36–39°N) and Biscayne (25°N) bays, and Nueces Estuary, Gulf of Mexico (26–28°N) (Kremer, 1994). In the northern areas (Narragansett and Chesapeake bays) the low temperature in the winter is a major limiting factor to the growth of *M. leidyi* populations (Purcell et al., 2001). However, predators, parasites, and zooplanktivorous competitors are also important controllers of *M. leidyi* overpopulations in its native area (Kremer, 1994).

Along the South American coast, *M. leidyi* was already recorded as an abundant species in the São Sebastião Channel (23°S, Brazil) (Oliveira & Migotto, 2006); off La Plata River (36°S, between Argentina and Uruguay) and off Valdés Peninsula (42°S, Argentina) (Mianzan & Guerrero, 2000); in Blanca Bay (39°S, Argentina), (Mianzan & Sabatini, 1985); and El Rincón (39°S, Argentina) (Colombo et al., 2003).

The impact of the *M. leidyi* blooms in North American estuarine areas and, more dramatically, in the Black Sea Basin (*cf.* Purcell et al., 2001) makes important to investigate its potential predatory impact in other regions. The present study aims to understand the distribution and abundance patterns of *M. leidyi* in the Brazilian coast, pointing out areas where the species is likely to bloom and cause negative ecological and fisheries impacts.

## Material and Methods

To estimate the distribution and abundance of the species in Southeastern and Southern Brazilian coast, we monitored the occurrence of *M. leidyi* in the São Sebastião Channel and its vicinities, from 2003–2006, and sampled the species in estuarine areas from Rio de Janeiro, Paraná, and Santa Catarina states (figure 1).

Specimens were collected in the São Sebastião Channel (figure 1.2) and adjacent areas with 300 and 500  $\mu\text{m}$  plankton nets, in vertical or diagonal tows, or directly in jars during snorkeling, from February 2003 to July 2006. Abundance was estimated by the number of specimens collected in each plankton tow and the volume of water filtered by the net, calculated according to the diameter of the mouth of the net (60 cm) and the tow distance.

At Rio de Janeiro coast, we collected specimens in the Paraíba do Sul Estuary, São Francisco do Itabapoana Municipality (figure 1.1), in August 2002, using a 300  $\mu\text{m}$  plankton net.

Paraná and Santa Catarina coasts were sampled in February 2007, using a 300  $\mu\text{m}$  plankton net with a fluxometer, in three estuarine places: Itiberê River in Paranaguá Bay (figure 1.3); Parati River in Guaratuba Bay (figure 1.3); and Araquari River in Babitonga Bay (figure 1.3).

Salinity was measured with a manual salinometer in all samples.

We considered “bloom events” when abundance was higher than one adult ( $>40$  mm in length) or two juvenile (up to 40 mm in length) specimens per  $\text{m}^3$  of sampled water.

## Results

In the São Sebastião Channel and its vicinities, adult specimens were observed all over the year, with bloom events taking place in August and November 2003, April 2004, January and July 2006. During the last bloom event, the high density of *M. leidyi* specimens (2–3 specimens per  $\text{m}^3$ ) was observed along a 27 Km path, from Ponta da Sela to 8.3 Km off Ponta do Boi (figure 1.2, off Ilhabela), along the Southern coast of São Sebastião Island. Salinity in the São Sebastião Channel area ranged from 32 to 36 psu along the sampling period. The population structure (figure 2.A) presented a predominance of large adult specimens ( $>55$  mm in length) and a gap in small adult specimens (25 to 40 mm in length). Most of the adult specimens collected presented mature gonads. A few larvae were collected in the São Sebastião Channel during warmer months. A bloom of larvae was observed in Caraguatatuba Bay (figure 1.2),

near a stream outflow, in February 2003, with 7–8 specimens per m<sup>3</sup>. However salinity could not be taken at that moment.

In the estuarine areas, only small adults (mostly <33 mm in length) and larvae were observed, without any detectable bloom event. In these areas (figure 2.B) the most abundant class-size was between 10 to 30 mm in length. Specimens collected in Guaratuba Bay presented mature gonads.

The biometric data and corresponding abiotic data for each sampled place are presented in table 1.

## Discussion

The abundance of *Mnemiopsis leidyi* in Southeastern and Southern Brazilian waters is relatively low (table 1), especially when compared with temperate areas (table 2). Densities higher than 2 specimens per m<sup>3</sup> were observed only in rare bloom events in São Sebastião, a region constantly monitored for three and a half years. The abundance data from estuarine areas are punctual (table 1), greatly limiting our possible conclusions. However, interesting patterns regarding *M. leidyi* body size can be depicted. Differences in length means between coastal and estuarine populations are clearly seen (figure 1). The size gap observed in the coastal populations (figure 1.A) corresponds to the most abundant class-size of the estuarine populations (figure 1.B). This indicates that *M. leidyi* spends part of its life cycle within low salinity waters, and that largest adults are likely responsible for long-term dispersal, the phase able to colonize new estuarine areas. The life cycle may also be completed inside the estuarine areas, in which pedogenetic larvae and small adults (<30 mm) are able to spawn and give rise to a new generation of larvae (Martindale, 1987). The predominant small size of specimens from low salinity areas (table 2) corroborates this idea.

Considering maximum density and biovolume rates (table 2), there are not many differences between native and invaded areas. A first group of locations, including the Black Sea basin, Caspian Sea, Narragansett and Chesapeake bays, La Plata Estuary and off Valdés Peninsula, presents the same magnitude of abundance, although in native areas these values represent spatially and temporally punctual bloom events while in invaded areas the high abundance values were observed for longer periods and larger geographical ranges. Abundance of *M. leidyi* in Brazilian waters are similar to those observed for a second group of locations, including the Aegean and Eastern Mediterranean seas, Biscayne Bay, El Rincón, and Blanca Bay. These areas present

higher temperature and salinities when compared to the first group of locations. The Sea of Marmara, a transitional area between the Black and Aegean seas, presented intermediary values of abundance. In the Baltic Sea, the increasing population of *M. leidyi* is a fact (Javidpour et al., 2006) and, comparing to other cold and low salinity areas, it is expected that the abundance reaches at least five times the present values in the next years. However, the presence of potential predators of *M. leidyi* in the Baltic Sea makes it similar to the situation in native areas, and probably only occasional blooms scattered in time and space shall occur.

The low winter temperatures (<5 °C) seems to be the main factor for the decrease of the population of *M. leidyi* in temperate waters (Purcell et al., 2001). However, population control in warmest water depends on other variables such as predators, parasites, and food availability.

The main predator of *M. leidyi* in American waters and in the Black Sea Basin is *Beroe ovata* (Kremer, 1994; Shiganova et al., 2004a). Although *B. ovata* is less resistant to lower salinities than is *M. leidyi* (Burrell & Van Engel, 1976), it efficiently controls the populations of *M. leidyi* in areas with clinal salinity variation, such as in the American estuaries (Kremer, 1994). In the Black Sea, the constant low salinity (~18 psu) is adequate for *B. ovata* (Shiganova et al., 2004a), but the lower salinity of the Caspian Sea (up to 11 psu) may be a barrier to the establishment of populations of *B. ovata* (Bilio & Niermann, 2004). Efforts have been made to acclimate *B. ovata* to Caspian Sea water conditions with relatively success (Kideys et al., 2004), in a program to introduce this exotic species to control populations of *M. leidyi* and stop its damage on the plankton communities (Volovik & Korpakova, 2004). In South American waters, *B. ovata* is also an important predator of *M. leidyi* (Oliveira & Migotto, 2006). The presence of *B. ovata* in Southeastern Brazilian estuaries (André C. Morandini, pers. comm.) indicates its potential to control the populations of *M. leidyi* in these areas. Although *B. ovata* is not present in the Baltic Sea, the occurrence of other *Beroe* species (Hansson, 2006) is expected to control the increasing population of *M. leidyi*.

Other predators are supposed to be efficient controllers of populations of *M. leidyi*. The scyphomedusae *Chrysaora quinquecirrha* (Desor, 1848) from USA estuaries (Kremer, 1994) and *Chrysaora lactea* Eschscholtz, 1829 from South American waters (pers. observation) actively feed on *M. leidyi*. The introduction of fish predators of *M. leidyi*, such as *Gadus morhua callarias* Linnaeus, 1758, *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792), and *Peprilus triacanthus* (Peck, 1804), was suggested to control the populations of *M.*

*leidy* in the Black Sea (GESAMP, 1997; see also Bilio & Niermann, 2004, for the Caspian Sea). According to Mianzan et al. (1996), South Atlantic fishes, such as *Stromateus brasiliensis* Fowler, 1906, and *Seriolella porosa* Guichenot, 1848, feed almost exclusively on ctenophores, including *M. leidy*.

Parasites can also control the populations of *M. leidy* (GESAMP, 1997). Bumann & Puls (1996) reported the infestation of larvae of the sea anemone *Edwardsiella lineata* (Verrill in Baird, 1873) in several specimens of *M. leidy* from Northeastern USA. The planula larvae of this sea anemone invade the gastrovascular system of the ctenophore and feed on the prey captured by the host, negatively affecting its nutrition, growth, and reproduction (Bumann & Puls, 1996).

The low abundance of *M. leidy* in Southeastern Brazilian waters (except for some occasional bloom events in coastal waters) differs from USA estuaries and invaded areas. However, more studies on populations of *M. leidy* from more extensive geographical ranges in Brazilian waters, including low salinities places, are needed for conclusive comparisons with other areas and a more precise evaluation on the predatory impact of the species in estuarine and coastal ecosystems.

#### Acknowledgments

The authors are grateful to CEBIMar-USP and CEM-UFPR and their staff for logistic support; to Dr. Paulo Lana for laboratory facilities; to Janaína Caobelli for providing material; to Carlos Campos, Ezequiel Ale, Luigi Liberati, Juliana Bardi, and Juliana Borges for helping in field work. License for collecting and transporting specimens yielded by IBAMA/MMA (092/2004). This research is part of OMPO PhD dissertation, supported by CAPES and FAPESP (Proc. 2004/15300-0); ACM had financial support from FAPESP (Proc. 2004/09961-4) and CNPq (55.7333/2005-9, 490348/2006-8, 305735/2006-3).

#### Bibliography

- Bilio, M. & U. Niermann, 2004. Is the comb jelly really to blame for it all? *Mnemiopsis leidy* and the ecological concerns about the Caspian Sea. *Marine Ecology Progress Series* 269: 173–183.
- Bumann, D. & G. Puls, 1996. Infestation with larvae of the sea anemone *Edwardsia lineata* affects nutrition and growth of the ctenophore *Mnemiopsis leidy*. *Parasitology* 113: 123–128.

- Burrell, V. G. Jr. & W. A. Van Engel, 1976. Predation by and distribution of a ctenophore, *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, in the York River estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 4: 235–242.
- Colombo, G. A., H. Mianzan, & A. Madirolas, 2003. Acoustic characterization of gelatinous-plankton aggregations: four case studies from the Argentine continental shelf. *ICES Journal of Marine Science* 60: 650–657.
- Deason, E. E., 1982. *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora) in Narragansett Bay, 1975–1979: Abundance, size composition and estimation of grazing. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 15: 121–134.
- Faasse, M. A. & K. M. Bayha, 2006. The ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz 1865 in coastal waters of the Netherlands: an unrecognized invasion? *Aquatic Invasions* 1: 270–277.
- GESAMP (IMO/FAO/UNESCO-IOC/WMO/WHO/IAEA/UN/UNEP Joint Group of Experts on the Scientific Aspects of Marine Environmental Protection), 1997. Opportunistic settlers and the problem of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* invasion in the Black Sea. *GESAMP Reports and Studies* 58: 1–84.
- Hansson, H. G., 2006. Ctenophores of the Baltic and adjacent Seas – the invader *Mnemiopsis* is here! *Aquatic Invasions* 1: 295–298.
- Isinibilir, M., A. N. Tarkan & A. E. Kideys, 2004. Decreased levels of the invasive ctenophore *Mnemiopsis* in the Marmara Sea in 2001. In Dumont, H., T. A. Shiganova & U. Niermann (eds), *Aquatic invasions in the Black, Caspian, and Mediterranean seas*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands: 155–165.
- Javidpour J., U. Sommer & T. Shiganova, 2006. First record of *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz 1865 in the Baltic Sea. *Aquatic Invasions* 1: 299–302.
- Kideys, A. E., 2002. Fall and rise of the Black Sea ecosystem. *Science* 297: 1482–1483.
- Kideys, A. E. & U. Niermann, 1993. Intrusion of *Mnemiopsis mccradyi* (Ctenophora: Lobata) into the Mediterranean Sea. *Senckenbergiana Maritima* 23: 43–47.
- Kideys, A. E. & U. Niermann, 1994. Occurrence of *Mnemiopsis* along the Turkish coast. *ICES Journal of Marine Science* 51: 423–427.
- Kideys A. E., G. A. Finenko, B. E. Anninsky, T. A. Shiganova, A. Roohi, M. R. Tabari, M. Youseffyan, M. T. Rostamian, H. Rostami, H. Negarestan, 2004. Physiological characteristics of the ctenophore *Beroe ovata* in Caspian Sea water. *Marine Ecology Progress Series* 266: 111–121.



- Kremer, P., 1994. Patterns of abundance for *Mnemiopsis* in U.S. coastal waters: a comparative overview. *CES Journal of Marine Science* 51: 347–354.
- Martindale, M. Q., 1987. Larval reproduction in the ctenophore *Mnemiopsis mccradyi* (order Lobata). *Marine Biology* 94: 409–414.
- Mianzan, H. & R. Guerrero, 2000. Environmental patterns and biomass distribution of gelatinous macrozooplankton. Three study cases in the Southwestern Atlantic. *Scientia Marina*, 64: 215–224.
- Mianzan, H. W. & M. E. Sabatini, 1985. Estudio preliminar sobre distribución y abundancia de *Mnemiopsis maccradyi* en el estuario de Bahía Blanca, Argentina (Ctenophora). *Spheniscus* 1: 53–68.
- Mianzan, H. W., N. Mari, B. Prenski & F. Sanches, 1996. Fish predation on neritic ctenophores from the Argentine continental shelf: A neglect food source? *Fisheries Research* 27: 69–79.
- Oliveira, O. M. P. & A. E. Migotto, 2006. Pelagic ctenophores from the São Sebastião Channel, southeastern Brazil. *Zootaxa* 1183: 1–26.
- Purcell, J. E, T. A. Shiganova, M. B. Decker & E. D. Houde, 2001. The ctenophore *Mnemiopsis* in native and exotic habitats: U.S. estuaries versus the Black Sea basin. *Hydrobiologia* 451: 145–175.
- Shiganova T. A., Z. A. Mirzoyan, E. A. Studenikina, S. P. Volovik, I. Siokou-Frangou, S. Zervoudaki, E. D. Christou, A. Y. Skirta & H. J. Dumont, 2001. Population development of the invader ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Black Sea and other seas of the Mediterranean basin. *Marine Biology* 139: 431–445.
- Shiganova, T. A., H. J. Dumont, A. Mikaelyan, D. M. Glazov, Y. V. Bulgakova, E. I. Musaeva, P. Y. Sorokin, L. A. Pautova, Z. A. Mirzoyan & E. I. Studenikina, 2004a. Interactions between the invading Ctenophores *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) and *Beroe ovata* Mayer 1912, and their influence on the Pelagic Ecosystem of the Northeastern Black Sea. In Dumont, H., T. A. Shiganova & U. Niermann (eds), *Aquatic invasions in the Black, Caspian, and Mediterranean seas*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands: 33–70.
- Shiganova, T. A., H. J. Dumont, A. F. Sokolsky, A. M. Kamakin, D. Tinenkova & E. K. Kurasheva, 2004b. Population dynamics of *Mnemiopsis leidyi* in the Caspian Sea, and effects on the Caspian Ecosystem. In Dumont, H., T. A. Shiganova & U. Niermann (eds), *Aquatic invasions in the Black, Caspian, and Mediterranean seas*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands: 71–111.

- Studenikina, E. I., S. P. Volovik, I. A. Miryozan & G. I. Luts, 1991. The ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Sea of Azov. *Oceanology* 3: 722–725.
- Sullivan B. K., D. Van Keuren & M. Clancy, 2001. Timing and size of blooms of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in relation to temperature in Narragansett Bay, RI. *Hydrobiologia* 451: 113–120.
- Volovik, S. P. & I. G. Korpakova, 2004. Introduction of *Beroe* cf. *ovata* to the Caspian Sea needed to control *Mnemiopsis leidyi*. In Dumont, H., T. A. Shiganova & U. Niermann (eds), *Aquatic invasions in the Black, Caspian, and Mediterranean seas*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands: 177–192.

Table 1- Biometric data of *Mnemiopsis leidyi* and abiotic data from the sampled places in the Brazilian coast. (Legend: L, length with lobes; D, density; V, biovolume; T, temperature; S, salinity)

| Place                         | L (mm)       | D<br>(ind/m <sup>3</sup> ) | V*<br>(mL/m <sup>3</sup> ) | T (°C) | S (psu) | Date      |
|-------------------------------|--------------|----------------------------|----------------------------|--------|---------|-----------|
| Caraguatatuba Bay             | 13.2 (±5.2)  | ~7.5                       | 10.04                      | ~25    | 34      | 02/2003   |
| São Sebastião Channel         | 69.1 (±28.6) | -                          | -                          | 18–28  | 33–36   | 2003–2006 |
| Southern São Sebastião Island | 85.4 (±15.4) | ~2.5                       | 93.92                      | 21–23  | 33–34   | 07/2006   |
| Paraíba do Sul Estuary        | 49.5 (±6.4)  | -                          | -                          | 27     | 8       | 08/2002   |
| Paranaguá Bay                 | 16.0 (±1.4)  | 0.08                       | 0.14                       | 28     | 20      | 02/2007   |
| Guaratuba Bay                 | 22.1 (±5.8)  | 1.37                       | 4.37                       | 28     | 15–16   | 02/2007   |
| Babitonga Bay                 | 6.7 (±2.6)   | 0.20                       | 0.09                       | 29     | 20–25   | 02/2007   |

\* Biovolume (V) obtained using Purcell et al. (2001:147) conversion table.

Table 2- Length, maximum density and biovolume of *Mnemiopsis leidyi* observed in several places. (Legend: L, length with lobes; D, density; V, biovolume; T, temperature; S, salinity)

| Place                          | L (mm)<br>[range]    | D<br>(ind/m <sup>3</sup> ) | V<br>(mL/m <sup>3</sup> ) | T (°C) | S (psu) | Source   |
|--------------------------------|----------------------|----------------------------|---------------------------|--------|---------|--|
| Narragansett Bay,<br>USA       | mostly <40<br>[1–50] | 666                        | 100                       | 1–25   | 25–32   | Deason, 1982; Sullivan<br>et al., 2001           |
| Chesapeake Bay,<br>USA         | 33–56                | -                          | 600                       | 2–30   | 5–16    | Purcell et al., 2001                             |
| Biscayne Bay,<br>USA           | -                    | -                          | 30                        | 18–32  | 14–45   | Kremer, 1994                                     |
| Black Sea                      | 30–100<br>[5–180]    | 304                        | 181 <sup>a</sup>          | 2–27   | ~18     | Shiganova et al., 2001;<br>Purcell et al., 2001  |
| Azov Sea                       | Mostly <25<br>[5–50] | -                          | 132 <sup>a</sup>          | 1–30   | 0–14    | Shiganova et al., 2001;<br>Purcell et al., 2001  |
| Sea of Marmara                 | 30<br>[10–130]       | 27                         | 152                       | 8–29   | 18–29   | Purcell et al., 2001;<br>Isinibilir et al., 2004 |
| Aegean Sea                     | 25–65                | 10                         | -                         | 13–29  | 38–39   | Shiganova et al., 2001;<br>Purcell et al., 2001  |
| Eastern<br>Mediterranean       | -                    | 1.1                        | 7.36                      | 22–23  | 35–38   | Kideys & Niermann,<br>1993                       |
| Caspian Sea                    | 14.9<br>(±3.1)       | 506<br>(±316)              | 52.2 <sup>a</sup>         | 0–28   | 0–11    | Shiganova et al., 2004b                          |
| Baltic Sea                     | mostly <5<br>[1–50]  | 93.3<br>(±22.4)            | -                         | 1–23   | 13–22   | Javidpour et al., 2006                           |
| La Plata River,<br>Argentina   | -                    | -                          | 705 <sup>c</sup>          | -      | 31–34   | Mianzan & Guerrero,<br>2000                      |
| El Rincón,<br>Argentina        | [10–80]              | 6.73                       | -                         | -      | -       | Colombo et al., 2003                             |
| Blanca Bay,<br>Argentina       | 66.6<br>[19–142]     | 0.0254                     | 0.58 <sup>b</sup>         | 5–24   | 24–38   | Mianzan & Sabatini,<br>1985                      |
| Valdés Peninsula,<br>Argentina | ~10                  | -                          | 404 <sup>c</sup>          | 10–15  | -       | Mianzan & Guerrero,<br>2000                      |

<sup>a</sup> Converted from wet weight after Purcell et al. (2001:147) conversion table.

<sup>b</sup> Calculated from L multiplied by D, after Purcell et al. (2001:147) conversion table.

<sup>c</sup> Converted from mg of carbon, after Purcell et al. (2001:147) conversion table.

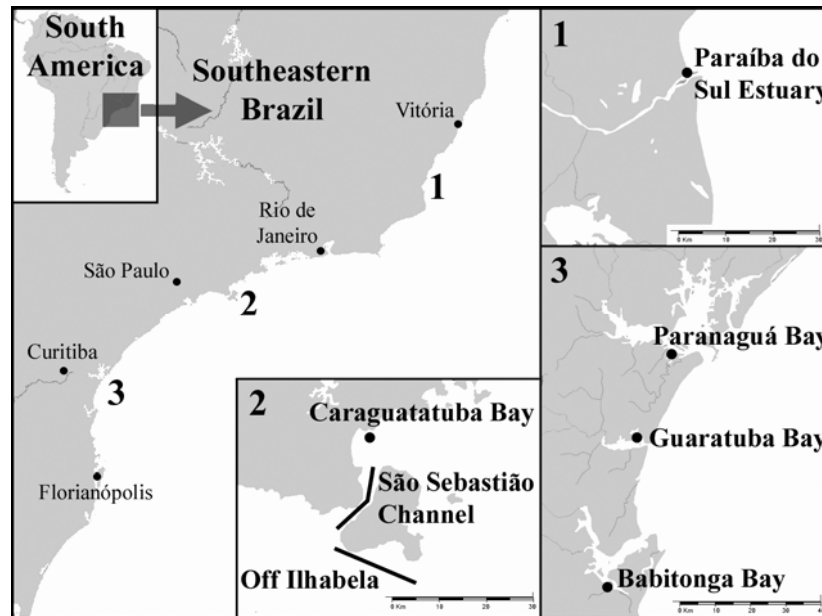


Figure 1 – Sampling areas along the southeastern and southern Brazilian coast. 1, Paraíba do Sul Estuary, in Rio de Janeiro State ( $21^{\circ}35.258'S$   $41^{\circ}03.492'W$ ); 2, São Sebastião Channel and vicinities: Caraguatatuba Bay sampling point ( $23^{\circ}40'S$   $45^{\circ}25'W$ ), São Sebastião Channel transect ( $23^{\circ}43'S$   $45^{\circ}20'W$  to  $23^{\circ}53'S$   $45^{\circ}27'W$ ) and southern Ilhabela transect ( $23^{\circ}52.301'S$   $45^{\circ}27.283'W$  to  $24^{\circ}02.241'S$   $45^{\circ}16,729'W$ ); 3, southern estuarine sampling points: Paranaguá Bay ( $25^{\circ}30.864'S$   $48^{\circ}29.748'W$ ) and Guaratuba Bay ( $25^{\circ}48.866'S$   $48^{\circ}36.218'W$ ) at Paraná State, and Babitonga Bay ( $26^{\circ}22.104'S$   $48^{\circ}43.446^{\circ}W$ ) at Santa Catarina State.

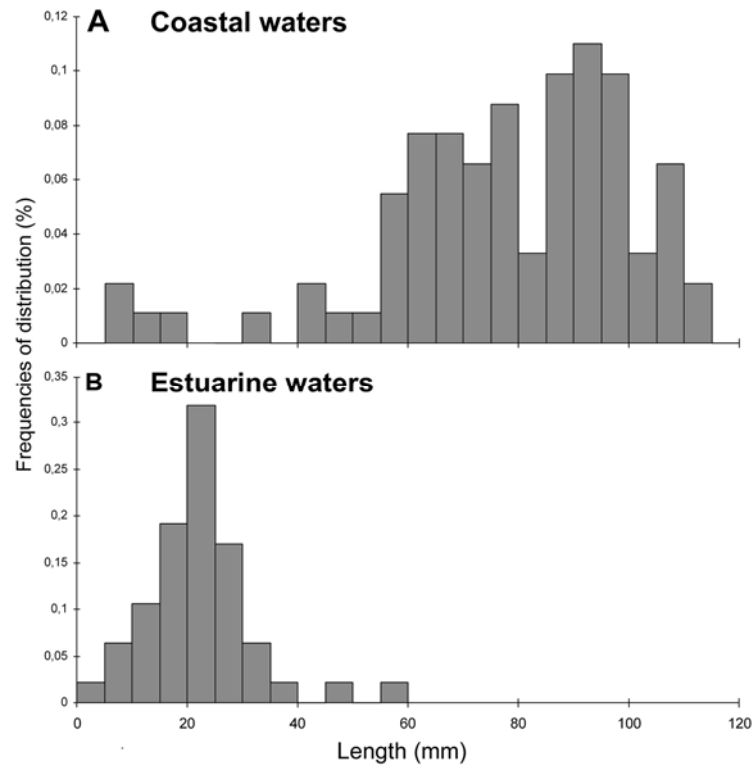


Figure 2 – Frequency of distribution of *Mnemiopsis leidyi*, according to its length, from: A, coastal waters (São Sebastião Channel and southern Ilhabela, in São Paulo State); B, estuarine waters of Rio de Janeiro, Paraná and Santa Catarina states.

*ANEXO 3*



## North and Baltic seas threatened by a ctenophore

Otto M. P. Oliveira<sup>1\*</sup>, Alvaro E. Migotto<sup>2</sup> & Antonio C. Marques<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, R. Matão, Trav. 14, 101, 05508-900, São Paulo, SP, Brazil

<sup>2</sup> Centro de Biologia Marinha, Universidade de São Paulo, Rod. Manoel H. do Rego, km 131.5, 11600-000, São Sebastião, SP, Brazil

\* Author for correspondence: ottompo@usp.br

### Abstract

*Mnemiopsis leidyi* is a planktonic predator responsible for several environmental damages in areas where it was introduced. Recent reports state its presence in North and Baltic seas. Overpopulations are expected for these regions, affecting planktonic communities and fisheries. However, the natural presence of potential predators is supposed to act as control agent, limiting *M. leidyi* population growth and sustaining the environmental equilibrium of those regions.

### Text

The ctenophore *Mnemiopsis leidyi* is a planktonic predator indigenous to the Atlantic coast of America (1). Likely transported in ballast water of commercial ships (1,2), in the last two decades it was accidentally introduced in the Black, Azov and Caspian seas, being responsible for drastic changes in the ecosystems, usually causing fisheries crashes (2). In the Black Sea, the invasion was responsible for over 80% decrease in local fisheries industry at the end of the last century (2). The species was subsequently introduced in the Caspian Sea in the end of the 1990's, promoting a remarkable reduction on zooplankton and fish stocks (2). Recent reports on *M. leidyi* in the North and Baltic seas (3) alarmed the scientific community. The effects of such invasions in waters of high productivity, with developed fisheries industry, such as the Northern European Seas, could be devastating.

Environmental and economic damages caused by *M. leidyi* reflect mainly on the rapid decrease of zooplankton and stocks of commercial planktivorous fishes (1,2). Herring, anchovy and sardine populations, commercial species largely fished in the North and Baltic seas, tend to be the main target depleted by *M. leidyi* overpopulations. The



overfishing on these fishes stocks benefits *M. leidyi* population growth in a “snow ball” process, once they are competitors for the same food source (1).

In native areas, *M. leidyi* is found in estuarine and coastal waters (4,5). Temperate and subtropical estuarine regions, with high planktonic productivity (including the Black Sea Basin), present high abundance of *M. leidyi* (4,5). In these regions, low water temperature in winter keeps *M. leidyi* at low population densities (4). In temperate regions predators and parasites seem to be the most efficient population control of *M. leidyi* during warmer months (5). In native areas the ctenophore *Beroe ovata* is the most efficient controller (4) – the species promoted the recovery of the planktonic environment in the Black Sea (2,4) and its introduction was suggested as a solution for the *M. leidyi* impact in the Caspian Sea (2).

In a recent study conducted in southeastern Brazilian waters (6), we detected the presence of large adult specimens of *M. leidyi* only in coastal waters and small adult and larvae mostly in estuaries (7), where it reproduces more intensely. The need of estuarine conditions to trigger or promote reproduction seems not to be restricted to local or regional populations of *M. leidyi*, but a feature of the species. Both in native and in invaded areas (7), the predominant small size of specimens from low salinity areas indicates this is the case. As a simultaneous hermaphrodite and pedogenic species, even a small single larva is able to produce viable eggs, resulting in a rapid population growth when environmental conditions are favorable (4,6).

Data on abundance of *M. leidyi* from several places, here compared for the first time (7), indicate that maximum values of biovolume, observed along warmest months, can be much greater in native than in invaded areas. However, in invaded areas, once an overpopulation event occurs, it lasts longer and may spread to a large area than in native conditions, especially because in the new invaded environment they are free of predators, competitors or other natural constraints (1).

Considering our comparisons on ontogenetic distribution and population abundance of *M. leidyi* from native and invaded regions, we hypothesize the following panorama for the northern seas:

1) The Baltic Sea salinity (~18 psu) is adequate for *M. leidyi* population growth.

Overpopulation may occur in the summer, with intense reproductive activity of pedogenic larvae and small adults, resulting in high population growth, as in other estuarine regions. However, due to the natural presence of potential *M. leidyi* predators

in the area, as the ctenophore *Beroe cucumis* (3) and the cod fish *Gadus morhua* (1), overpopulation events should be of short duration and restricted in area.

2) Overpopulation events of *M. leidyi* are also expected for the North Sea estuaries in the summer. However, due to oceanic salinity in the coastal North Sea waters (~35 psu), populations in this region would likely be dominated by large adults, and overpopulation events should also be short in duration and restricted in area.

The present situation in the Baltic and North seas seems to be more alike the controlled populations of the native areas than that found in restricted invaded corps of water like Black and Caspian seas. We conclude that the present conditions are not favorable for extensive and lasting overpopulations of *M. leidyi*, although occasional bloom events will certainly occur. Monitoring *M. leidyi* populations in the northern European seas is highly desirable, in order to investigate the species spreading patterns and to evaluate possible impacts on fisheries and on pelagic ecosystems.

#### References and Notes

1. "Opportunistic settlers and the problem of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* invasion in the Black Sea", *Rep. Stud. GESAMP No. 58* (1997).
2. A. E. Kideys, *Science* **297**, 1482-1483 (2002); published online 30 August 2002 (10.1126/science.1073002).
3. H. G. Hansson, *Aquat. Invas.* **1**, 295-298 (2006).
4. J. E. Purcell, T. A. Shiganova, M. B. Decker, E. D. Houde, *Hydrobiologia* **451**, 145-175 (2001).
5. H. Mianzan, R. Guerrero, *Sci. Mar.* **64**, 215-224 (2000).
6. O. M. P. Oliveira, A. C. Marques, paper presented at the 4th Plankton Symposium, AfPR, João Pessoa, Brazil, 4 April 2007, abstract in *BDUA J. Biol.* **2**, 252.
7. See data on Supporting Online Material, available on Science Online.
8. This study was supported by CNPq (55.7333/2005-9, 490348/2006-8, 305735/2006-3) and FAPESP (2003/02432- 3; 2004/09961-4; 2004/15300-0).

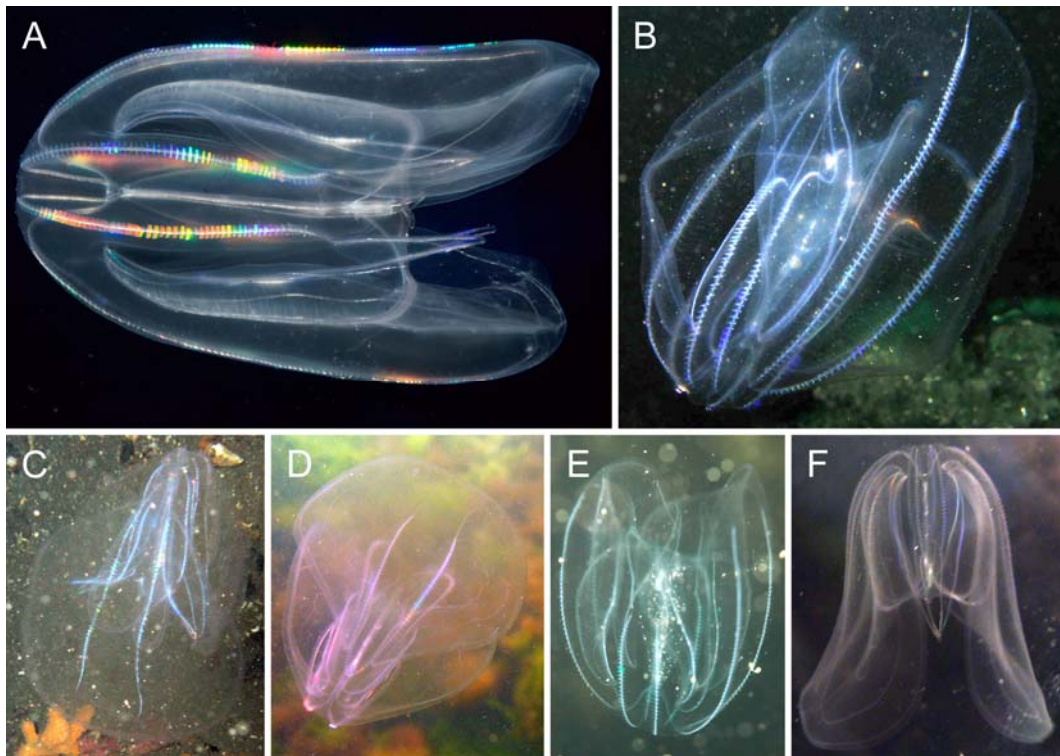


Figure legend.- The ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A: Specimen from Brazilian waters (Photo by Alvaro Migotto); B and C: Specimens photographed in the Olsofjorden, Norway, in November 2005 (Photos by Asbjørn Hansen); D and E: Specimens photographed in Zeeland, Netherlands (Photos by Arne Kuilman); F: Specimen from the Black Sea (Photo by Tamara Shiganova).

## Supporting Online Material

Comparison between body length and abundance of *Mnemiopsis leidyi* reported for native and invaded areas. Legend: L, body length; V, maximum value of biovolume; T, range of temperature; S, range of salinity.

| Areas   | L (mm)                    | V<br>(mL/m <sup>3</sup> ) | T<br>(°C) | S<br>(psu) | Source |       |
|---------|---------------------------|---------------------------|-----------|------------|--------|-------|
| Native  | Chesapeake Bay, USA       | 33–56                     | 600       | 2–30       | 5–16   | (1)   |
|         | Brazilian coastal waters  | 75.7                      | 93.9      | 19–28      | 33–36  | (2)   |
|         | Brazilian estuaries       | 21.7                      | 4.3       | 20–31      | 2–30   | (2)   |
|         | La Plata River, Argentina | -                         | 705 (3)   | -          | 31–34  | (4)   |
|         | Blanca Bay, Argentina     | 66.6                      | 0.6 (3)   | 5–24       | 24–38  | (5)   |
| Invaded | Black Sea                 | About 30                  | 181 (3)   | 2–27       | 16–18  | (1,6) |
|         | Azov Sea                  | Mostly <25                | 132 (3)   | 1–30       | 0–14   | (1,6) |
|         | Caspian Sea               | 14.9                      | 52.2 (3)  | 0–28       | 0–11   | (7)   |
|         | Baltic Sea                | Mostly <5                 | -         | 1–23       | 13–22  | (8)   |

## References and Notes

1. J. E. Purcell, T. A. Shiganova, M. B. Decker, E. D. Houde, *Hydrobiologia* **451**, 145-175
2. O. M. P. Oliveira, A. C. Marques, paper presented at the 4th Plankton Symposium, AfPR, João Pessoa, Brazil, 4 April 2007, abstract in *BDUA J. Biol.* **2**, 252.
3. Converted after equations available in (1).
4. H. Mianzan, R. Guerrero, *Sci. Mar.* **64**, 215-224 (2000).
5. H. W. Mianzan, M. E. Sabatini, *Spheniscus* **1**, 53-68 (1985).
6. T. A. Shiganova *et al.*, *Mar. Biol.* **139**, 431-445 (2001).
7. T. A. Shiganova *et al.*, in *Aquatic invasions in the Black, Caspian, and Mediterranean seas*, H. Dumont, T. A. Shiganova, U. Niermann, Eds. (Kluwer, Dordrecht, 2004), chap. 3.
8. J. Javidpour, U. Sommer, T. Shiganova, *Aquat. Invas.* **1**, 299-302 (2006).