

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA "Júlio de Mesquita Filho"
Instituto de Biociências- Campus do Litoral Paulista

STEFANY ARCHANGELO DE ANGELIS

Conectividade Populacional de *Lychnorhiza lucerna*
(Cnidaria; Scyphozoa) no Atlântico Sul

SÃO VICENTE
2018

Capa: Imagem de Álvaro Migotto, Centro de Biologia Marinha | CEBIMar (USP), São
Sebastião/SP, 2015.

Espécime de *Lychnorhiza lucerna* coletada em São Sebastião

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “Júlio de Mesquita Filho”
Instituto de Biociências – Campus do Litoral Paulista

STEFANY ARCHANGELO DE ANGELIS

Conectividade Populacional de *Lychnorhiza lucerna* (Cnidaria;
Scyphozoa) no Atlântico Sul

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biociências, Universidade Estadual Paulista,
Campus do Litoral Paulista, para a obtenção
de Título de Mestre no Programa de Pós-
Graduação em Biodiversidade Aquática.

Orientador: Sérgio Nascimento Stampar
Co-orientador: André Carrara Morandini

São Vicente
2018

593 Angelis, Stefany Archangelo de

D346 Conectividade populacional de *Lychnorhiza lucerna*
(Cnidaria; Scyphozoa) no Atlântico Sul. / Stefany Archangelo de
Angelis. - São Vicente, 2018.

65 p.: il, figs., gráfs.

Dissertação (Mestrado) - Universidade Estadual Paulista,
Campus do Litoral Paulista - Instituto de Biociências.

Orientador: Sérgio Nascimento Stampar

Co-orientador: André Carrara Morandini

1. Invertebrado. 2. Cnidaria. 3. Medusozoa. 4. Ecologia
molecular. 5. Metapopulação. I. Título.

Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca da UNESP

Campus do Litoral Paulista

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA DISSERTAÇÃO: CONECTIVIDADE POPULACIONAL DE *LYCHNORHIZA LUCERNA*
(CNIDARIA; SCYPHOZOA) NO ATLÂNTICO SUL

AUTORA: STEFANY ARCHANGELO DE ANGELIS

ORIENTADOR: SÉRGIO NASCIMENTO STAMPAR

COORDENADOR: ANDRÉ CARRARA MORANDINI

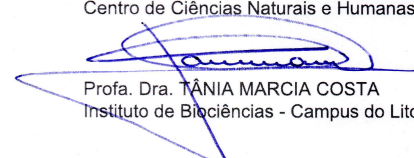
Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Mestra em BIODIVERSIDADE
AQUÁTICA, área: BIODIVERSIDADE pela Comissão Examinadora:



Prof. Dr. SÉRGIO NASCIMENTO STAMPAR
Faculdade de Ciências e Letras - Câmpus de Assis / UNESP



Prof. Dr. OTTO MÜLLER PATRAO DE OLIVEIRA
Centro de Ciências Naturais e Humanas / UFABC



Profa. Dra. TÂNIA MARCIA COSTA
Instituto de Biociências - Câmpus do Litoral Paulista / UNESP

São Vicente, 19 de fevereiro de 2018

Agradecimentos

Ao meu orientador Dr. Sérgio Nascimento Stampar por confiar a mim este projeto, pela paciência com minha inexperiência e milhares de dúvidas, por me receber em seu laboratório e por me encaminhar nessa jornada acadêmica.

Ao meu co-orientador Dr. André Carrara Morandini, por abrir as portas de seu laboratório no qual fui muito bem recebida e por todo rico ensinamento e aconselhamento.

Ao Dr. Maximiliano M. Maronna por me ensinar, revisar e acompanhar todas análises laboratoriais, e pelas conversas que muito me elucidaram.

As amigas de Unesp-Assis Hellen e Celine por me receberem em sua casa quando preciso, pelas infinitas conversas, risadas e pela amizade. Também aos técnicos e colegas de laboratório da USP pela infinita ajuda.

Aos meus pais Eliana e Rogério pelo carinho, amor, confiança e apoio do qual me deram força para continuar. Sem vocês nada disso seria possível. Também aos meus avós Aparecida, Rubens, Lourdes e Rogério por me mostrarem de maneira tão simples a beleza de fazer meu trabalho com amor.

Ao meu companheiro Jonathan, por acreditar plenamente no meu trabalho, por me lembrar todos os dias de que sou capaz e por todas as palavras que me deram força.

À minha amiga Beatriz e minha professora Gisele que acompanharam minha jornada. Por todo incentivo e por ouvirem eu falar o tempo todo de medusas.

As agências CAPES e FAPESP (2015/21007-9; 2015/24408-4) pelo aporte financeiro para realizar este projeto.

ÍNDICE

Lista de Figuras	pg. 08
Lista de Tabelas	pg. 09
Resumo	pg. 10
Abstract	pg. 11
Introdução	pg. 12
Características do grupo da espécie envolvida	pg. 12
Sobre populações marinhas e genética populacional	pg. 15
Características do ambiente no Atlântico sul ocidental	pg. 19
Objetivos	pg. 21
Material e Métodos	pg. 22
Obtenção do material	pg. 22
Obtenção das informações moleculares	pg. 23
Análise dos dados moleculares	pg. 24
Resultados	pg. 26
Discussão	pg. 32
Referências Bibliográficas	pg. 36
Anexo 1	pg. 42
Descrição do Anexo 1	pg. 58
Referências Bibliográficas para o Anexo 1	pg. 59

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1:** Fluxograma do direcionamento das larvas em uma metapopulação onde taxas de demografia se diferem entre as subpopulações (adaptada de Lipcius et al., 2008) **pg. 17**
- Figura 2:** Área de distribuição das amostras e o respectivo número de espécimes analisadas por região **pg. 22**
- Figura 3:** Rede de haplótipos (Median-Joining Network) com sequências de COI das diferentes populações de *Lychnorhiza lucerna* ao longo da região amostral (Atlântico Sul Ocidental) **pg. 29**
- Figura 4:** Rede de haplótipos (Median-Joining Network) com sequências de ITS-2 das diferentes populações de *Lychnorhiza lucerna* ao longo da região amostral (Atlântico Sul Ocidental)..... **pg. 29**
- Figura 5:** Hipótese de relação evolutiva das sequências de COI entre diferentes exemplares de *Lychnorhiza lucerna* utilizando reconstrução em máxima verossimilhança. A espécie *Aurelia aurita* foi utilizada como grupo externo **pg. 30**
- Figura 6:** Hipótese de relação evolutiva das sequências de ITS-2 entre diferentes exemplares de *Lychnorhiza lucerna* utilizando reconstrução em máxima verossimilhança. A espécie *Aurelia aurita* foi utilizada como grupo externo **pg. 31**

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Disponibilidade e coletas dos espécimes de <i>Lychnorhiza lucerna</i> inclusos neste estudo	pg. 23
Tabela 2: Quantidade de sequências obtidas de cada marcador molecular por localidade	pg. 26
Tabela 3: Distância no modelo P-distance com sequências de COI entre as populações de <i>Lychnorhiza lucerna</i>	pg. 27
Tabela 4: Distância no modelo P-distance com sequências de ITS-2 entre as populações de <i>Lychnorhiza lucerna</i>	pg. 27
Tabela 5: Distância no modelo Kimura 2 parâmetros com sequências de COI entre as populações de <i>Lychnorhiza lucerna</i>	pg.27
Tabela 6: Distância no modelo Kimura 2 parâmetros com sequências de ITS-2 entre as populações de <i>Lychnorhiza lucerna</i>	pg. 28
Tabela 7: Material suplementar, Anexo 1- Primers moleculares utilizados em Medusozoa.....	pg. 42

Conectividade Populacional em *Lychnorhiza lucerna* (Cnidaria: Scyphozoa) no Atlântico Sul

RESUMO

O estudo da conectividade entre as populações é de grande relevância para entender como variantes ambientais podem afetar estes eventos, reconhecendo os padrões de estrutura genética e filogeográficos. Grande parte das espécies marinhas possuem, ao menos, uma fase larval com alto potencial de dispersão, onde possivelmente possa resultar numa população homogênea e com maior conectividade, comparado a outros grupos de animais. Para a compreensão dos padrões variáveis, as análises moleculares trazem informações importantes sobre a variabilidade genética, evolução e mudanças demográficas na história. Por este motivo torna-se cada vez mais importante o uso destes dados em pesquisas que abordam conceitos populacionais. Os acompanhamentos dos cenários em organismos planctônicos ainda são escassos, mesmo com sua grande abundância no ambiente marinho. Sob o cenário da representativa espécie de medusa, endêmica do Atlântico Sul Ocidental, *Lychnorhiza lucerna* Haeckel 1880 (Scyphozoa; Rhizostomeae) diante de lacunas ainda existentes sobre a estrutura populacional foi analisado como as populações estão se comportando geneticamente ao longo de toda sua distribuição e para isto foram utilizados os marcadores COI, ITS-1 e 2 para inferir a divergência intra e inter-populacional. Os resultados obtidos indicaram um padrão histórico de alta conectividade entre as subpopulações de *Lychnorhiza lucerna* evidenciando a existência de uma Metapopulação em grande escala.

PALAVRAS CHAVE: Cnidaria, Medusozoa, Ecologia molecular, População, Metapopulação

Population Connectivity of *Lychnorhiza lucerna* (Cnidaria; Scyphozoa) in South Atlantic

ABSTRACT

The study of connectivity between populations is relevant to understand the environmental diversity impact on the populations, acknowledging both genetic structural and phylogeographic patterns. Most of the marine species exhibit at least one larval stage with a high dispersal potential that possibly results in a homogeneous population with a wide connectivity when compared to other groups of animals. Molecular analysis provide essential informations concerning the genetic variability, evolution and demographic changes along the history supporting the recognition of variable patterns. Thus, it is essential the use of these data in researches approaching population concepts. Even though planktonic organisms are very abundant in the marine environment, studies regarding the scenario comprising these organisms are scarce. Owing to existing gaps about that, populations of the remarkable medusa specie endemic in the South Western Atlantic, *Lychnorhiza lucerna* Haeckel 1880 (Scyphozoa; Rhizostomeae), were genetically assessed along the geographic distribution known. For this were used COI and ITS 1-2 molecular markers to conclude about intrapopulation/ interpopulation divergence. The results obtained indicated a historic pattern of high connectivity between subpopulations of *Lychnorhiza lucerna* evidencing a metapopulation existence on a large scale.

KEYWORDS: Cnidaria, Medusozoa, Molecular Ecology, Connectivity, Metapopulation

INTRODUÇÃO

Características sobre o grupo da espécie envolvida

O filo Cnidaria abrange animais relativamente simples, mas com grande plasticidade e capazes de produzir um produto celular complexo denominado cnida (Daly et al., 2007). Cnidas são cápsulas com túbulos capazes de se projetarem para fora, possíveis de se dividir em 3 tipos sendo nematocisto, pticocisto e espirocisto (Daly et al., 2007). O filo Cnidaria provavelmente se originou durante o período Ediacara e até então o filo evoluiu com grande diversidade de formas e ciclos de vida (Collins, 2009). Apresentam hoje cerca de 11.300 espécies, primariamente divididos em 2 grandes grupos (com ciclo de vida apenas com fase de póipo; com ciclo de vida apresentando póipos e medusas). Atualmente, a classificação segue esses grupos compreendendo 2 subfilos (Anthozozoa e Medusozoa), levando em conta que Anthozoa seja grupo irmão dos restantes cnidários. Já Medusozoa foi agrupado com evidências convincentes de compartilharem características intrínsecas, como genoma mitocondrial linear e a presença de medusas em seu ciclo de vida (Collins, 2002). O subfilo Medusozoa abriga representantes medusoides no plâncton gelatinoso e que compreendem 4 classes (Cubozoa, Hydrozoa, Scyphozoa e Staurozoa) (Daly et al., 2007).

Iniciamente a classe Scyphozoa abrigava 5 grupos (coronados, cubomedusas, rhizostomes, semaeostomes e stauromesusas), entretanto através de estudos mais recentes a classe Scyphozoa abrange hoje somente as ordens Coronatae, Rhizostomeae e Semaeostomeae com aproximadamente 200 espécies exclusivamente marinhas popularmente chamadas de águas-vivas (Daly et al., 2007), no entanto estimativas (Appeltans et al., 2012) indicam que este número pode ser maior (338-383). No Brasil estão registradas 16 espécies (Morandini et al., 2005; Oliveira et al., 2016). A ordem Rhizostomeae é a mais diversa dentro de Scyphozoa e compõe um clado monofilético que dispõe de características do qual as separam de outros grupos como por exemplo a presença de braços orais (Daly et al., 2007)

Cifozoários têm ocorrência transitória por *blooms* ou aumento populacional, em quase todos os casos. Em relação ao topo da variação populacional interanual, estudos indicam que para algumas espécies apresentam ganhos líquidos globais ou perda em números em determinados lugares (Mills, 2001). A preocupação sobre o crescimento das populações de medusas está maior, assim como os indicativos das possíveis causas deste evento que se faz cada vez mais frequente, incluindo eutrofização e mudanças climáticas (Purcell et al., 2007). Entretanto, diversos casos relacionados a blooms são incorretamente classificados e não fundamentados (Sanz-Martin et al., 2016), pois possivelmente pode ocorrer a falsa impressão de um tamanho populacional anormal devido consequências oceânicas que podem concentrar uma população (Marques et al., 2014)

Por muitas vezes os animais pertencentes a classe Scyphozoa são temidos por conta dos tentáculos urticantes. Algumas espécies dessa classe possuem grande importância econômica para algumas culturas (pratos exóticos). Entretanto várias espécies afetam negativamente a pesca com o entupimento de redes ou competição de alimento com outras espécies comerciais e ao turismo sendo responsáveis por alguns acidentes nas praias (Marques et al., 2014; Nagata et al., 2009). Medusas também tem uma importância ecológica tendo papel relevante nas cadeias alimentares marinhas, por atuarem tanto como fortes predadores para níveis tróficos mais baixos, como presas para outros animais (Morandini et al., 2005).

Dentre as 16 espécies da classe Scyphozoa que ocorrem na costa do Brasil (Oliveira et al., 2016), a espécie *Lychnorhiza lucerna* Haeckel, 1880 (Cnidaria: Scyphozoa: Rhizostomeae) é uma das mais comuns (Morandini et al., 2005) e das mais prevalentes (Nogueira Jr. et al., 2010). A espécie pertence à família Lychnorhizidae, que contém apenas 3 gêneros (*Anomalorhiza*, *Pseudorhiza*, *Lychnorhiza*) com poucas espécies descritas (Kramp, 1961; Cedeño-Posso & Pérez, 2013). *Lychnorhiza lucerna* é uma espécie abundante e endêmica do Atlântico Sul Ocidental, delimitada entre a região de Magdalena (Colômbia) e ao norte da província de Buenos Aires (Argentina) (Mianzan & Cornelius, 1999; Morandini et al., 2005; Cedeño-Posso & Pérez, 2013).

Como na maioria dos cifozoários com ciclo de vida conhecido, *Lychnorhiza lucerna* tem ciclo de vida metagenético, com alternância de gerações, onde os pólipos se reproduzem assexuadamente e as medusas adultas de forma sexuada (Schiariti et al., 2008). Em seu ciclo de vida o ovo fertilizado se transforma em uma larva plânula, livre natante, e após o assentamento se metamorfoseia em um pequeno pólipó (cifistoma) com 4 tentáculos. Estes pólipos crescem, aumentam os números de tentáculos e adquirem uma estrutura chamado podocisto e após desenvolvimento completo, através do processo de estrobilização liberam éfiras no ambiente (Schiariti et al., 2008).

Em cultivo, alguns estudos mantiveram os pólipos a uma salinidade de 20 (Nagata, 2015) e até mesmo com salinidades mais altas, entre 32-35 (Morandini, 2003). Evidenciando a capacidade da espécie em suportar diferentes taxas de salinidade, sobrevivendo e se reproduzindo em um amplo alcance destes fatores (Schiariti, 2008). Entretanto, somente foi possível elucidar o ciclo de vida da espécie com os pólipos mantidos à salinidade 17 (Schiariti et al., 2008). Este fator poderia indicar uma eventual segregação espacial, mas nunca foi encontrado pólipos na natureza para confirmar esta hipótese.

Sobre populações marinhas e conectividade populacional

A conectividade de uma população animal é mantida pelo fluxo gênico e pode ser mensurada pelo sucesso reprodutivo da mesma (Pineda et al., 2007). Para muitas espécies marinhas cujo ciclo de vida possua ao menos um estágio larval potencialmente dispersivo, observa-se que muitas populações são homogêneas em grandes escalas espaciais, pois as larvas são transportadas regularmente entre populações restritas e distantes (Cowen et al., 2000). Estudos sobre padrões populacionais em invertebrados marinhos apresentam desafios únicos. Apesar dos dados obtidos serem, na maioria das vezes, consideráveis sobre a distribuição das espécies, ainda permanecem obscuros os processos ecológicos e evolutivos fundamentais que geram tais padrões biogeográficos (Holland et al., 2004).

Os possíveis limites no potencial de dispersão, que podem definir a conectividade, dependem da espécie, habitat, condições oceanográficas e podem criar grande oportunidade para a divergência gênica sugerindo que a conectividade populacional depende das capacidades de dispersão intrínsecas das espécies (Mokhtar-Jamai et al., 2011). Apesar desses limites quase nunca criarem barreiras efetivas para o fluxo gênico estes podem restringir o fluxo de genes em algumas direções, e consequentemente populações parcialmente isoladas podem ocorrer (Palumbi, 1994). Se os espécimes dentro de uma mesma população não têm sucesso reprodutivo (sucesso reprodutivo ou “fitness” se refere a contribuição do indivíduo em novas proles para a próxima geração) a dispersão é prejudicada e o crescimento populacional é afetado. Em muitos casos a troca de informações genéticas ocorrem dentro de uma população restrita, entretanto em muitas espécies há o cruzamento entre indivíduos de populações distintas e é a troca gênica entre populações que define o fluxo gênico (Templeton, 2011). Nos referimos à fluxo gênico todos os mecanismos que envolvem movimentos de genes de uma população para outra, onde as populações de uma determinada espécie podem trocar genes em maior ou menor grau, podendo ser genes nucleares ou genoma uniparental como o das mitocôndrias (Eguarte et al, 2007).

Desta forma, o que define a conectividade populacional é a troca gênica entre indivíduos separados geograficamente. Para entender os padrões de conectividade e

como se dá essa troca gênica entre indivíduos e populações a chave está no reconhecimento do processo de reabastecimento populacional (Pineda et al., 2007). Portanto, a capacidade de uma população marinha de se reestabelecer após distúrbios, a persistência ou conservação de populações isoladas e o fluxo de informações genéticas dentro e entre as sub-populações, determinam a conectividade populacional (Treml et al., 2008). Isto acontece porque novos espécimes (formas larvais e jovens) podem ser providos por indivíduos de outras regiões, como uma consequência desta conectividade (Weersing & Toonen, 2009). Todos os parâmetros de potencial de dispersão, velocidade de deslocamento da larva, devem também ser considerados juntamente com a duração da fase larval, onde na maioria dos medusozóários envolve larvas plânulas que possuem uma duração variável de horas à dias em condições planctônicas, além da fase adulta reprodutiva e dispersiva (Ale, 2008).

Uma população que contenha subpopulações que não se encontram diretamente ligadas pela geografia é definido como uma Metapopulação. Pressupondo desta forma uma possível barreira de diferenciação de habitat adequado, com intervalos inadequados, permitindo apenas a passagem dos indivíduos entre subpopulações (migração/ dispersão) (Anderson et al., 2004; Kritzer & Sale, 2006) e consequentemente uma possível proximidade genética. No ambiente marinho, as metapopulações persistem quando a relação entre demografia e conectividade das subpopulações (troca de larvas) assegura que um indivíduo adulto pode ser substituído por ao menos uma larva recrutada que sobrevivera para se reproduzir (Puckett & Eggleston, 2016).

A influência na dinâmica de metapopulações em espécies marinhas já foi reconhecida na literatura. Entretanto os estudos não têm classificado as diferentes maneiras pelas quais as metapopulações podem impulsionar os processos de reabastecimento populacional (Lipcius et al., 2008).

Entre as subpopulações temos basicamente a origem do fornecimento de larvas, uma região de transporte larval (onde larvas de diferentes subpopulações podem se misturar), perda de larvas para ambientes não propícios e um auto reestabelecimento

das subpopulações com as novas larvas para manter a população (Lipcius et al., 2008) (Figura 1). Associado às subpopulações temos o que chamamos de “*Pool*” gênico, que significa um conjunto de genes compartilhados pelos indivíduos intercruzantes que vivem em proximidade geográfica mantendo um acasalamento em comum (Templeton, 2011).

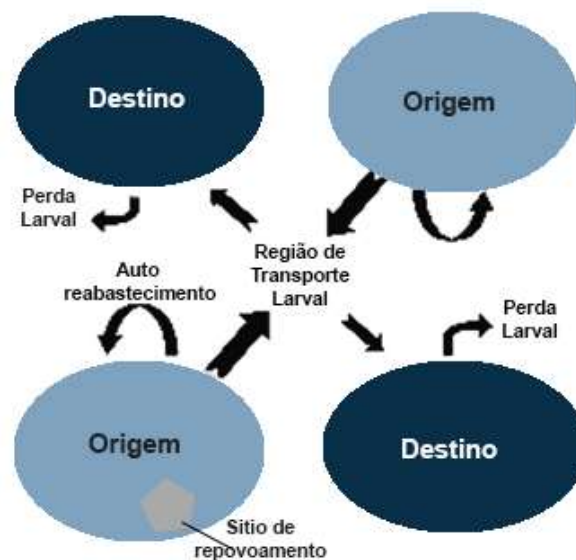


Figura 1: Fluxograma do direcionamento das larvas em uma metapopulação onde taxas de demografia se diferem entre as subpopulações (adaptada de Lipcius et al., 2008)

Para elucidar a perspectiva histórica destes processos genéticos responsáveis pela distribuição geográfica atual de uma espécie, utiliza-se a filogeografia. A filogeografia abrange conceitos de micro e macro evolução, relacionando ecologia e evolução, bem como padrões históricos de variação dentro e entre de espécies (Dawson, 2005). A filogeografia se encontra em uma área ampla denominada ecologia molecular, que se define pela aplicação de marcadores genéticos moleculares para responder questões de ecologia e evolução, promovendo o conhecimento de relações genéticas entre indivíduos e populações (Eguiarte et al, 2007). A abordagem molecular fornece uma base para a compreensão de distribuição da variabilidade genética entre os indivíduos e populações (Poll et al., 2010).

Para compreender as variantes da conectividade entre populações as análises moleculares são extremamente importantes, onde o sinal apresentado pelos marcadores moleculares oferece fortes evidências para a existência de barreiras

reprodutivas (Knowton, 2000). Além disso, as análises auxiliam a inferir dados sobre a identificação de populações, inferir taxas criptogênicas e verificação taxonômica (Dawson et al, 2005), pois outras explicações para compreender diferentes níveis de conectividade são geralmente menos convincentes ou plausíveis. O gene mitocondrial Citocromo Oxidase I (COI), assim como os nucleares Espaço Interno transcrito (ITS) 1 e 2 são marcadores que ajudam na compreensão da diversidade genética e padrões de evolução em organismos planctônicos, possibilitando o monitoramento de mudanças demográficas históricas (Miller et al., 2012).

O entendimento da dinâmica, fluxo gênico e conectividade das populações fornecem informações para elucidar como certos fatores ambientais físico-químicos podem atuar sobre a reprodução da espécie em distintas áreas geográficas e como os impactos positivos e negativos destas modificações ambientais podem influenciar tais populações (Lowe & Allendorf, 2010). Os níveis de conectividade populacional não são dependentes somente em função da dispersão e duração da larva, mas envolve fatores físicos, biológicos e de comportamento (Goodbody-Gringley et al, 2011). Além das características oceanográficas, a variabilidade genética pode ser resultado de outros fatores como a heterogeneidade do ambiente, a qual pode também influenciar na sobrevivência ou deriva genética de organismos com pólipos bentônicos (Dong et al., 2016). Desta forma, a análise dos padrões genéticos das populações pode ajudar a compreender os possíveis efeitos ambientais sobre a espécie (Mokhtar-Jamai et al., 2011).

A estrutura genética de uma comunidade é determinada pela distribuição espacial da espécie dentro de sua delimitação geográfica (Gili & Ballesteros, 1991). A estrutura populacional e a área mínima estão fortemente relacionadas e mesmo que a área amostral possa variar de acordo com cada estudo, uma série de parâmetros numéricos podem ser obtidos para compreender a complexidade da estrutura genética populacional (Gili & Ballesteros, 1991).

Pesquisas sobre padrões filogeográficos e distribuição em cnidários estão em andamento e maior foco nos últimos anos. Em escalas globais, diversos autores descrevem a evolução histórica da distribuição atual, migração e especiação das

espécies através de evidências moleculares (p. ex. Dawson & Jacobs, 2001; Dawson, 2005; Stampar et al., 2012). Entretanto, poucos são os trabalhos em Cnidaria voltados para escalas regionais e até pouco tempo inexistentes para o Atlântico sul (p. ex. Ale, 2008). Esse cenário acaba refletindo em uma incompreensão dos ecossistemas regionais, onde espécies de medusozoários são comuns e endêmicas, entretanto não há pesquisas suficientes para elucidar como essas populações ficam restritas ou dispersas por condições oceanográficas em seu ambiente (Ale, 2008).

Características do ambiente no Atlântico sul ocidental

O ambiente marinho possui características que formam sua estrutura e influenciam outros processos biológicos, como a dispersão. A corrente sul-equatorial se divide em duas ao chegar próxima a costa ocidental do Atlântico, seguindo ao norte como corrente das Guianas que segue em direção ao equador e ao sul como corrente do Brasil que flui até a região de Convergência Subtropical, onde se forma a corrente das Malvinas e se afasta da costa (Cirano et al., 2006).

As massas d'água mais profundas que são associadas ao movimento destas correntes apresentam uma variação de temperatura entre 6°C-20°C (Água central do Atlântico Sul) e superiores a 20°C (Água tropical) (Cirano et al., 2006). A salinidade destas massas varia entre 34-36 e superior a 36, contudo, como se sabe, há um deslocamento sazonal na plataforma continental da camada superior de baixa salinidade (Piola et al., 2008). A circulação próxima a superfície ao longo da bacia ocidental é denominada na literatura como convergência originada pelo giro subtropical (Campos et al., 1999). Também associado ao movimento das correntes oceânicas temos próximo à costa massas d'água (Corrente da Plataforma Interna, Média e Externa) que correm sobre a plataforma continental, cujo o limite externo destas altera-se sazonalmente.

Em termos de movimentação de água e sedimento mais próximos à costa temos a deriva litorânea. As ondas que são direcionadas a costa formam um ângulo oblíquo ao se aproximar do continente, entretanto não são totalmente refratadas, dando

origem a uma corrente relativamente lenta que ocorre somente na zona de arrebentação (Schimiegelow, 2004). Tal corrente, denominada corrente de deriva litorânea) tem maior força juntamente com a ação das ondas que suspende todo material e sua direção não tem um padrão definido, se alterando de região para região. É certo que o fluxo de materiais é relativamente muito mais complexo em águas mais próximas a costa do que em águas profundas, pois muitos processos agem nesta região (Pineda et al, 2007).

O fluxo de água doce e correntes paralelas a costa produzem a estratificação do corpo d'água e tais fatores físico-químicos da salinidade e estratificação da coluna d'água são importantes para o transporte larval (Pineda et al, 2007). No Atlântico sul ocidental temos grandes descargas continentais de água doce como por exemplo Orinoco, Amazonas e Rio da Prata, com grande influência no ambiente e nos organismos que ali vivem (Ramírez, 2002).

OBJETIVOS

O objetivo central deste estudo foi testar a hipótese de que a espécie *Lychnorhiza lucerna* apresenta uma estruturação populacional bem definida. Para isso, a hipótese nula (H^0) é de que *Lychnorhiza lucerna* tenha uma forte estruturação, na qual duas populações (espécies?) sejam reconhecidas. A hipótese alternativa (H') é de que as populações de *Lychnorhiza lucerna* tenham uma alta conectividade e baixa estruturação.

Para testar essa hipótese, o estudo comparou sequências de DNA mitocondrial e ribossomal de 12 pontos de coleta. Estes dados foram utilizados para a composição de um cenário evolutivo pela sua interpretação.

MATERIAIS E MÉTODOS

Obtenção do Material

Os exemplares de *Lychnorhiza lucerna* foram coletados em 12 pontos de coleta cobrindo a área da distribuição geográfica da espécie (Figura 2). Dez desses pontos foram ao longo da costa do Brasil (Marudá/PA, Ajuruteuá/PA, São João/PA; Praia de Atins/MA; Nova Viçosa/BA; São Sebastião/SP; Ilha Bela/SP; Praia Grande/SP; Pontal do Paraná/PR; Porto Belo/SC,), 1 ponto na costa da Venezuela (Delta del Orinoco/VE) e 1 ponto no litoral da Argentina (Rio de la Plata/ARG).



Figura 2 - Área de distribuição atual de *Lychnorhiza lucerna*, ponto das amostras (Delta del Orinoco/VE; Marudá, Ajuruteuá e São João/PA; Praia de Atins/MA; Nova Viçosa/BA; São Sebastião/SP; Ilha Bela/SP; Praia Grande/SP; Pontal do Paraná/PR; Porto Belo/SC; Rio de la Plata/ARG) e o respectivo número de espécimes analisadas por região.

Parte do material de coleta já estava disponível no Laboratório de Evolução e Diversidade Aquática (UNESP-Assis) e no Laboratório de Cultivo e Estudos de Cnidaria (USP). Os espécimes dos locais não disponíveis foram coletados por encalhe na areia, através de coleta de fauna acompanhante em rede de espera e arrasto.

Tabela 1: Espécimes de *Lychnorhiza lucerna* utilizados neste estudo.

	LOCALIDADE	DISPONIBILIDADE	TIPO DE COLETA	QUANTIDADE
VE	Delta del Orinoco	Disponível-Unesp	Arrasto	3
PA	Maruda	Disponível-Unesp	Arrasto	5
PA	Ajuruteuá	Disponível-Unesp	Arrasto	5
PA	São João	Disponível-Unesp	Arrasto	5
MA	Atins	Nova coleta	Encalhe	5
BA	Nova Viçosa	Nova coleta	Arrasto	4
SP	São Sebastião	Disponível- USP	Arrasto	5
SP	Ilha Bela	Disponível- USP	Arrasto	4
SP	Praia Grande	Nova coleta	Rede de Espera	4
PR	Pontal do Paraná	Disponível- USP	Arrasto	5
SC	Porto Belo	Disponível- USP	Arrasto	7
ARG	Rio de la Plata	Disponível- USP	Arrasto	5

Os exemplares foram identificados morfologicamente seguindo as descrições de Mianzan & Cornelius (1999), Silveira & Cornelius (2000), Morandini et al. (2005). Amostras de braços orais das medusas foram preservadas em etanol absoluto e armazenadas em freezer (-20°C) para posterior processamento e extração de DNA.

Obtenção das informações moleculares

A extração de DNA foi realizada a partir de pequenos pedaços (3mm) do tecido da ponta dos braços orais das medusas, preservados em etanol. Para a extração foi

utilizado o kit de extração Agencourt® DNAdvance™ (Genomic DNA Isolation kit) (protocolo padrão do kit).

Após a extração foram amplificados 3 marcadores moleculares: COI, ITS1 e ITS2. A técnica de PCR foi utilizada com o perfil térmico de 95°C/3min seguidos de 35 ciclos (95°C/30s, 46°C/45s, 72°C/1min) com extensão final de 72°C/10min para amplificações de COI, e perfil térmico de 95°C/30s seguidos de 35 ciclos (95°C/30s, 57°C/40s, 72°C/55s) com extensão final de 72°C/7min para ITS. Foram utilizados os primers LCOjf e HCOcato para COI (Dawson, 2005) e os primers jf_ITS-5f e ITS_28S_R15 para ITS (Dawson, 2004; Maronna, não publicado) (definição e busca dos primers descrita no anexo).

Depois de amplificadas, as amostras foram purificadas com o kit AMPURE® (Agencourt®). O produto da purificação foi preparado para o sequenciamento por marcação fluorescente através de PCR com as fitas separadas (*forward* e *reverse*) utilizando o reagente BigDye® (Applied Biosystems), com os mesmos primers da amplificação. As sequências foram processadas pelo serviço de sequenciamento do centro analítico do Instituto de Química (USP) e pelo departamento de Botânica do Instituto de Biociências (USP). As sequências foram obtidas através da técnica do método Sanger. Uma lista de primers mais utilizados para Medusozoa foi compilada e está apresentada como material suplementar (Anexo 1).

Análise dos dados moleculares

As sequências obtidas foram editadas e analisadas através do programa Geneious™ 9 e alinhadas com o mesmo programa seguindo parâmetros padrão via MUSCLE (Edgar, 2004). Através do programa Geneious™ 9 foram separadas as sequências de cada amostra nos marcadores ITS-1 e ITS-2, já que estes marcadores foram amplificados de forma conjunta.

O software MEGA7 foi usado para estabelecer a distância Kimura-2 parâmetros (K2P) (Kimura, 1980; Tamura et al., 2011), p-distance (Felsenstein, 1984) e a árvore de estimativa por máxima verossimilhança (Maximum Likelihood – ML) com análise de confiabilidade dos ramos através do teste *bootstrap* de 1000 replicações. Este modelo estatístico analisa dentre várias hipóteses a árvore da qual se obteve maior verossimilhança entre os dados a partir de uma probabilística de substituição de

nucleotídeos, apresentando os dados da forma mais provável, tomando como verdadeira.

Utilizando o Software PopArt 1.7 (Population Analysis with Reticulate Trees-<http://popart.otago.ac.nz/index.shtml>) realizamos a construção de 3 redes de haplótipos (Haplotype Network) feita através do teste Median-Joining Network com amostras de COI, ITS-1 e ITS-2, dos diferentes pontos de coleta, inferindo a diversidade genética haplotípica.

Pelo mesmo software foi calculada a variabilidade genética entre as regiões com as amostras utilizando o teste AMOVA (Analysis of molecular variance), divergência nucleotídica e a estatística D (Tajima, 1989), ou teste de neutralidade, que analisa a influência das mutações sobre a história das populações, onde valores positivos de D indicam um gargalo populacional recente e valores negativos indicam expansão populacional. O teste AMOVA infere o coeficiente de endogamia através do índice F_{st} de Wright (1978) que mede a razão entre a deriva genética e o fluxo gênico (Templeton, 2011) usado como referência de diferenciação genética, onde o alcance varia de 0-1 do qual 0 representa total panmixia e 1 alta estruturação genética.

RESULTADOS

Foram amostrados 57 indivíduos de *Lychnorhiza lucerna* em 12 pontos de coleta (Fig. 1). Obtivemos um total de 38 sequências de COI e 24 de ITS-1 e 2.

Tabela 2: Quantidade de sequências obtidas de cada marcador molecular por localidade (Venezuela/VE; Para/PA; Maranhão/MA; Bahia/BA; São Paulo/SP; Paraná/PR; Santa Catarina/SC; Argentina/ARG)

	LOCALIDADE	COI	ITS-1	ITS-2
VE	Delta del Orinoco	2	-	-
PA	Maruda	2	1	1
PA	Ajuruteua	5	5	5
PA	São João	3	4	4
MA	Atins	3	3	3
BA	Nova Viçosa	1	-	-
SP	São Sebastião	1	-	-
SP	Ilha Bela	3	1	1
SP	Praia Grande	4	-	-
PR	Pontal do Paraná	5	4	4
SC	Porto Belo	7	5	5
ARG	Rio de la Plata	2	1	1
TOTAL		38	24	24

Após a edição das sequências, conseguimos obter cerca de 600 pares de base para COI. Para os marcadores ribossomais, que foram amplificados em conjunto (ITS-1 e ITS-2) obtivemos um total de uma sequência de 1.150pb que foram separadas, obtendo cerca de 340pb para ITS-1, 340pb para 5.8S (que foi descartado) e 500 pb para ITS-2.

De acordo com as análises das sequências foi possível verificar inicialmente que os espécimes em diferentes populações de *L. lucerna* têm uma baixa variabilidade genética de acordo com os resultados obtidos em distância gênica P-distance e Kimura 2-parametros. As distâncias pelo modelo P-distance (ver tabela 3 e 4). foram exatamente iguais às de K2P (ver tabela 5 e 6).

O valor de maior distância para COI foi de K2P=0,007 entre Atins (Maranhão) e Rio de la Plata (Argentina) e o mínimo foi de K2P=0,001 entre algumas localidades (ver tabela 3 e 5). Para ITS-1 não houve qualquer variação, todas as sequencias são exatamente iguais para todos os espécimes.

Tabela 3 : Distância no modelo P-distance com sequencias de COI entre as populações de *Lychnorhiza lucerna* (Venezuela/VE; Para/PA; Maranhão/MA; Bahia/BA; São Paulo/SP; Paraná/PR; Santa Catarina/SC; Argentina/ARG)

	VE	PA	MA	BA	SP	PR	SC	ARG
VE	-							
PA	0,005							
MA	0,006	0,005						
BA	0,004	0,003	0,002					
SP	0,005	0,004	0,004	0,001				
PR	0,005	0,004	0,004	0,001	0,002			
SC	0,004	0,003	0,004	0,001	0,002	0,001		
ARG	0,006	0,006	0,007	0,003	0,004	0,004	0,004	-

Tabela 4: Distância no modelo P-distance com sequencias de ITS-2 entre as populações de *Lychnorhiza lucerna* (Para/PA; Maranhão/MA;; São Paulo/SP; Paraná/PR; Santa Catarina/SC; Argentina/ARG)

	PA	MA	SP	PR	SC	ARG
PA	-					
MA	0,006					
SP	0,000	0,000				
PR	0,004	0,007	0,000			
SC	0,006	0,008	0,000	0,000		
ARG	0,005	0,008	n/c	0,000	0,000	-

Tabela 5 – Distância de Kimura 2 parâmetros para sequencias de COI entre as populações de *Lychnorhiza lucerna* (Venezuela/VE; Para/PA; Maranhão/MA; Bahia/BA; São Paulo/SP; Paraná/PR; Santa Catarina/SC; Argentina/ARG)

	VE	PA	MA	BA	SP	PR	SC	ARG
VE	-							
PA	0,005							

MA	0,006	0,005						
BA	0,004	0,003	0,002					
SP	0,005	0,004	0,004	0,001				
PR	0,005	0,004	0,004	0,001	0,002			
SC	0,004	0,003	0,004	0,001	0,002	0,001		
ARG	0,006	0,006	0,007	0,003	0,004	0,004	0,004	-

Tabela 6 – Distância de Kimura 2 parâmetros para sequências de ITS-2 entre as populações de *Lychnorhiza lucerna* (Para/PA; Maranhão/MA;; São Paulo/SP; Paraná/PR; Santa Catarina/SC; Argentina/ARG)

	PA	MA	SP	PR	SC	ARG
PA	-					
MA	0,006					
SP	0,000	0,000				
PR	0,004	0,007	0,000			
SC	0,006	0,008	0,000	0,000		
ARG	0,005	0,008	n/c	0,000	0,000	-

Os valores para ITS-2 variaram um pouco mais que COI (vide Tabela 4 e 6) com $K2P=0,008$ em dois pontos (entre Porto Belo (Santa Catarina) e Atins (Maranhão); entre Rio de la Plata (Argentina) e Atins (Maranhão)) desta forma apresentando uma maior variabilidade comparado com COI. Entretanto, foi através de outros testes que pudemos observar uma diferença mais significativa entre os marcadores COI e ITS-2. O teste de AMOVA nos revelou uma baixa estrutura genética entre as regiões e uma diferenciação molecular não significativa ($F_{st} = 0,21703/ p=0,041$) entre os indivíduos para COI. Contudo, uma estruturação maior para ITS2 ($F_{st} = 0,95499/ p= <0,001$).

A taxa de variação nucleotídica amostrada foi de $\pi = 0.00108963$ para COI e de $\pi = 0.00287388$ para ITS-2. A rede de haplótipo também apresentou estruturação bem definida entre as populações para o marcador ITS-2 (Figura 4) e baixa estruturação com alta conectividade entre as populações para COI (Figura 3). A estatística de Tajima revelou $D= -2.41723$ para COI e para ITS-2 revelou $D= 0.638054$.

A reconstrução em máxima verossimilhança (Figura 5) resultou em um único clado sem definição de populações pelas áreas. Por outro lado, os resultados em ITS-2 (Figura 6) há segregação mais significativa entre os indivíduos.

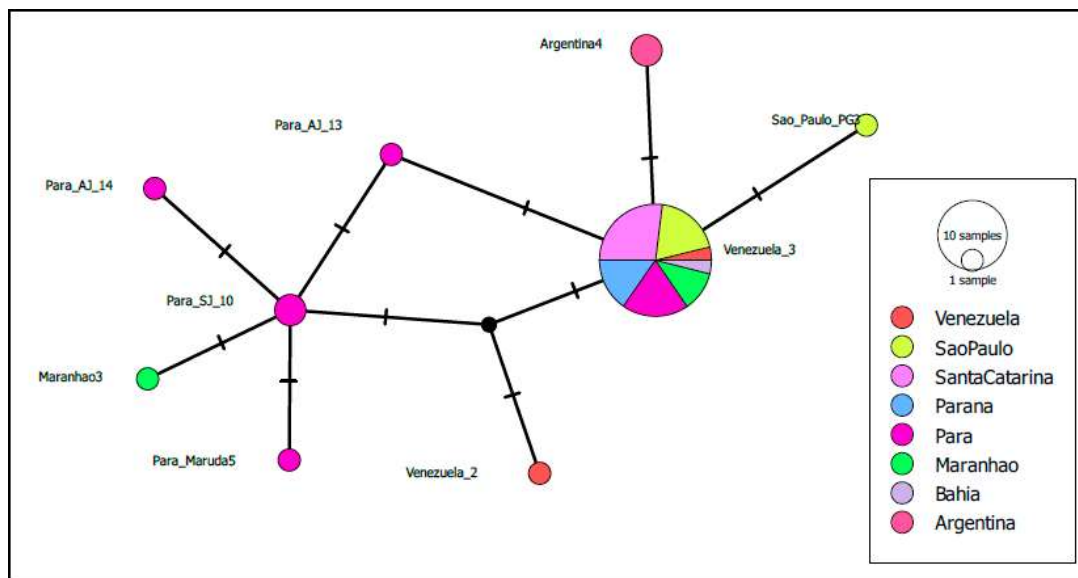


Figura 3– Rede de haplótipos (Median-Joining Network) com sequências de COI das diferentes populações de *Lychnorhiza lucerna* ao longo da região amostral (Atlântico Sul Ocidental).

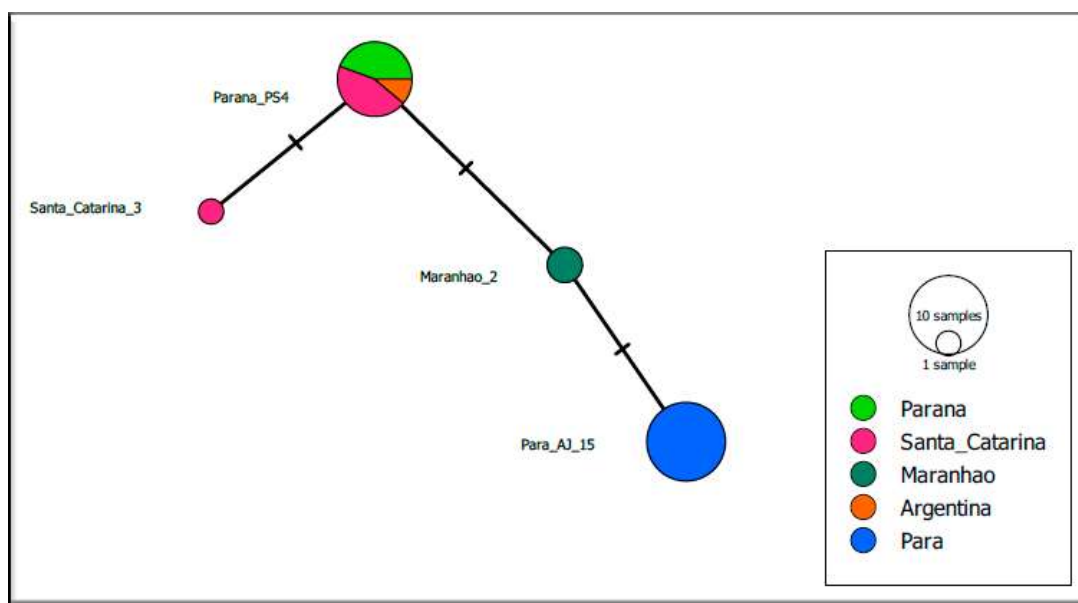


Figura 4 – Rede de haplótipos (Median-Joining Network) com amostras de ITS 2 das diferentes populações de *Lychnorhiza lucerna* ao longo da região amostral (Atlântico Sul Ocidental).

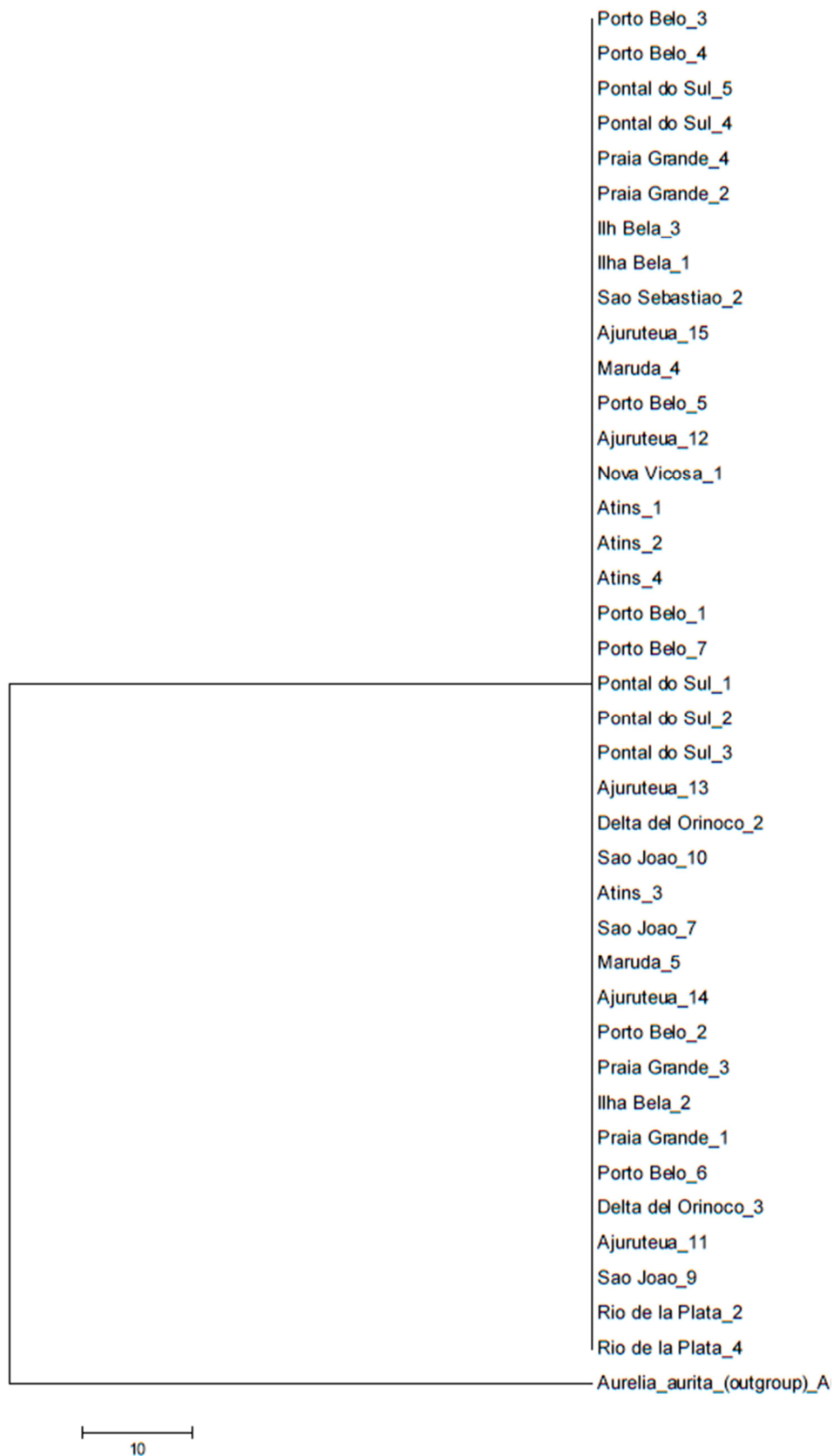


Figura 5: Hipótese de relação evolutiva das sequências de COI entre diferentes exemplares de *Lychnorhiza lucerna* utilizando reconstrução em máxima verossimilhança. A espécie *Aurelia aurita* foi utilizada como grupo externo.

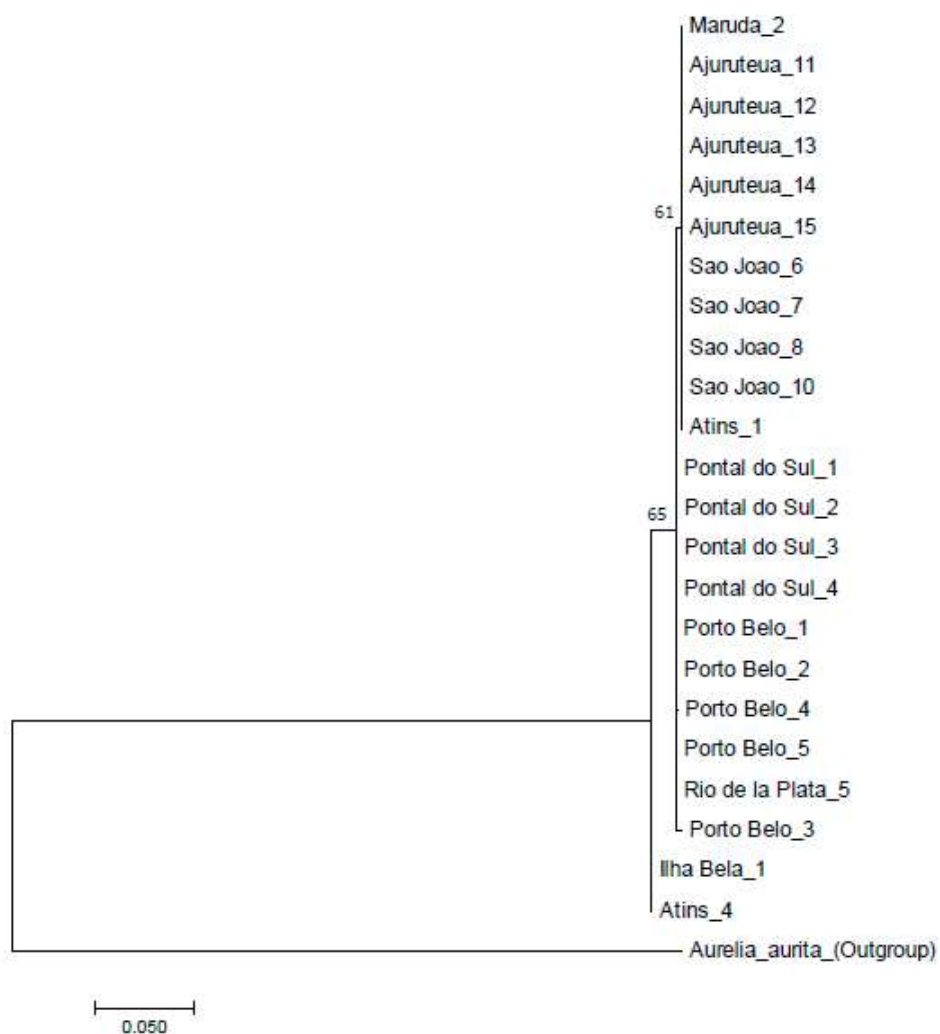


Figura 6: Hipótese de relação evolutiva das sequências de ITS-2 entre diferentes exemplares de *Lychnorhiza lucerna* utilizando reconstrução em máxima verossimilhança. A espécie *Aurelia aurita* foi utilizada como grupo externo.

DISCUSSÃO

As amostras coletadas para o presente estudo de diferentes populações foram significativas e conseguiram cobrir grande parte da distribuição conhecida da espécie (vide Morandini et al., 2005). De acordo com os resultados podemos concluir que a restrita variabilidade genética evidencia uma alta conectividade entre as diferentes subpopulações ao longo da distribuição da espécie.

A necessidade de salinidade reduzida para o recrutamento, descrito em Schiariti e colaboradores, 2008, poderia eventualmente ter criado barreiras geográficas para o fluxo gênico. Esse padrão, hipotético, poderia ser mais relevante em grandes áreas do Nordeste do Brasil com baixa prevalência de estuários propícios para esse recrutamento. Entretanto, segundo os resultados do presente estudo isso não foi suficiente para criar isolamentos reprodutivos ao ponto de termos populações estruturadas e bem definidas. Esse tipo de padrão de populações estruturadas já foi descrito por análises de sequências de COI (ex. Dawson, 2005) para Scyphozoa, evidenciando a ausência deste padrão em *Lychnorhiza lucerna* no Atlântico Sul.

Os valores encontrados para K2P, P-distance através das sequências de COI evidenciam a pequena variabilidade gênica e baixa estrutura entre as populações de *L. lucerna*. A maior variabilidade do marcador ribossomal ITS-2 para todas as estatísticas já era esperado, por ter uma maior taxa de acúmulo de mutações. Já os marcadores do DNA mitocondrial (COI) (passados maternalmente) são mais conservados, entretanto derivam mais rápido do que marcadores nucleares (Hellberg et al., 2002).

O cruzamento ao acaso e a potencial dispersão possibilita subpopulações tão distantes geograficamente se manterem tão próximas geneticamente dentro de toda distribuição geográfica da espécie. O teste AMOVA pôde evidenciar a existência da reprodução ao acaso e sem restrições (Panmixia) para *L. lucerna*, caracterizando desta forma uma população que mantém grande fluxo de informações genéticas, onde a distância geográfica não atua como barreira para este fluxo.

O teste de neutralidade (estatística D) indicou valores negativos na inferência entre todas as populações com sequências de COI. Desta forma indicando uma história demográfica do qual a população se encontra em uma expansão populacional (Stopar et al., 2010). Já para ITS-2 os valores foram positivos, entretanto não são valores significativamente altos para consideramos efeito gargalo na população.

Resultados de baixa variabilidade interpopulacional também indicaram panmixia para populações de outras espécies de medusas em áreas menores na costa da África e no Mar Mediterrâneo (Stopar et al., 2010; Miller et al., 2012), entretanto a espécie envolvida neste cenário, *Pelagia noctiluca* Forsskål 1775 (Scyphozoa; Semaestomeae), são organismos holoplanctônicos, apresenta um ciclo de vida sem estágio bentônico. Tornando o resultado em *L. lucerna* ainda mais interessante, por apresentar pólipos bentônicos

O cenário de baixa variabilidade também foi inferido para *Nemopilema nomurai* Kishinouye, 1922 (Scyphozoa; Rhizostomeae) endêmica do leste Asiático. A ausência de isolamento de populações levou a um alto nível de fluxo gênico, bem como a ausência de estruturação genética (Dong et al., 2016).

Entretanto, cenários com altos níveis de fluxo gênico não podem ser generalizados para o subfilo Medusozoa. Em contraponto, na espécie *Aurelia aurita* Linnaeus 1758 (Scyphozoa; Semaestomeae), por exemplo, há agregações na reprodução em enseadas isoladas que resulta na limitação do fluxo de genes entre as populações. A análise abrangendo todo o gênero *Aurelia* os resultados inferiram uma alta estruturação genética (Dawson & Jacobs, 2001). Já na espécie *Catostylus mosaicus* Quoy & Gaimard 1824 (Scyphozoa; Rhizostomeae), endêmica no sudeste da Austrália, foi encontrado resultados de alta estruturação e grande divergência gênica para sequências de COI, demonstrados através do teste AMOVA ($F_{st}=0,9188$, $P<0,001$), K2P (dentro da população de 0,0000 a 0,00539) e pela rede de haplótipos (Dawson, 2005).

Em outros organismos padrões de divergência são encontrados na região de estudo. No caso do mexilhão *Mytella charruana* d'Orbigny 1842 (Mollusca; Bivalvia; Mytilidae) foram encontrados padrões bem estruturados de populações ao longo do Atlântico Sul ocidental. Os resultados inferiram através do teste AMOVA utilizando sequências do mtDNA (COI), uma variabilidade molecular de 30% dentro da população e 70% de divergência entre as populações (em populações nativas do Panamá, Trindade e Tobago, Brasil e Uruguai) (Calazans et al., 2017).

Ainda dentro de Mollusca, para Littorinidae foi registrado diferentes padrões de variabilidade, inferidos através de algumas isoenzimas usadas como marcadores genéticos capazes de indicar divergência intra e inter-específica. Estes resultados indicaram para a espécie *Littoraria angulifera* Lamarck, 1822 uma distância gênica considerável e alto grau de estruturação genética (Andrade et al., 2003). Já para a espécie *Littoraria flava* King 1832 (restritas de zona tropical com ocorrência no Brasil) foi inferido baixa estrutura populacional e distância intraespecífica de média a baixa. Segundo os autores não há maiores informações sobre o estágio planctônico de *L. flava*, mas hipoteticamente apresenta uma duração suficiente para promover o fluxo de genes em maiores distâncias geográficas (Andrade et al., 2003).

Dentro da classe Anthozoa (Cnidaria), em uma análise de variação genética para duas espécies do gênero *Siderastrea* com amostras de recifes do nordeste e sudeste do Brasil, utilizando enzimas como marcadores genéticos, observou-se uma alta variabilidade intrapopulacional e uma estruturação moderada nas duas espécies (Neves et al., 2008). Em Hydrozoa (Cnidaria), na espécie *Liriope tetraphylla* Chamisso & Eysenhardt 1821 foi encontrado um padrão de estruturação populacional em escala regional (análises de COI), no qual os resultados indicaram dois agrupamentos populacionais sendo um no Brasil e outro na Argentina (Ale, 2008).

Contudo, também encontramos padrões de alto fluxo gênico e baixa estrutura ao longo da costa do Atlântico Sul Ocidental. Assim acontece em *Littoraria flava* (Mollusca; Littorinidae), como já descrito anteriormente. Em Cnidaria, na espécie *Montastraea cavernosa* Linnaeus, 1767 (Anthozoa; Hexacorallia) que ocorre desde o Caribe até a região nordeste do Brasil, estudos que compararam populações a partir de dados moleculares (COI; IGR; ITS-1 e 2) obtiveram resultados que indicaram um

fluxo gênico moderado a alto, onde o fluxo de genes entre distintas áreas geográficas não é restrito (Goodbody-Gringley et al., 2012). Já para o hidrocoral do gênero *Millepora* foram encontrados diferentes padrões de divergência genética para populações de três espécies endêmicas do Atlântico Sul, através de análises com o marcador 16S (Souza et al., 2017).

É possível perceber que não há um padrão pré-estabelecido para a divergência genética e de conectividade populacional em escalas locais, para o Atlântico Sul Ocidental. Entretanto, os resultados para *L. lucerna* e esta discussão oferecem fortes evidências de que a duração da fase larval pode influenciar nos níveis de variabilidade genética, contrapondo a ideia de alguns autores (vide introdução em Andrade et al., 2013). É certo que o ciclo de vida dos animais influencia em como as espécies respondem à eventuais barreiras, ou a ausência delas. Espécies com larvas planctônicas geralmente têm menor estruturação genética do que espécies com desenvolvimento direto (Andrade et al., 2003; Pelc, et al., 2009). Diante disto, a junção de fatores que vão desde barreiras, duração da fase dispersiva, afinidades físico-químicas de cada espécie e seu ciclo de vida determinam as populações. Assim como fatores que poderiam ser limitantes para a estruturação populacional eventualmente podem não agir da forma do qual se espera.

O resultado de alta conectividade em todas populações estudadas de *L. lucerna* foi inesperado, pois estudos recentes indicam a existência de diferenciações em regiões próximas (ex. Daglio & Dawson, 2017). Contudo, as lacunas ainda existentes sobre as populações em diversos grupos geram grandes dúvidas sobre a interação da ecologia, evolução e comportamento. Em *Lychnorhiza lucerna* ainda é necessário elucidar onde se dá o assentamento dos pólipos e como isso corrobora para o padrão genético encontrado e se outros marcadores moleculares poderiam evidenciar as subpopulações.

O cenário apresentado neste trabalho também ajuda a compreender a distribuição de padrões de fluxo genético e definições de população em medusas (Cnidaria) em todo mundo. Tornando ainda mais importante o acompanhamento da situação e a continuação da pesquisa.

Tais padrões devem continuar sendo observados pois o sintoma de estresse e o possível cenário de oceanos dominados por medusas não deve ser subestimado (Boero et al., 2016). As temperaturas mais elevadas aumentam a produção, alimentação (que provém do aumento do suprimento de alimentação planctônico para medusas, devido a eutrofização de regiões costeiras) e taxas de crescimento de medusas (Condon et al., 2012).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Anderson, C. R. J., Lindzey, F. G., McDonald, D. B. 2004. Genetic structure of cougar populations across the wyoming basin: Metapopulation or Megapopulation. *Journal of Mammalogy*, 85(6): 1207–1214.

Andrade, S. C. S., Magalhães, C. A., Solferini, V. N. 2003. Patterns of genetic variability in Brazilian Littorinids (Mollusca): a macrogeographic approach. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 41: 249–255.

Ale, E.. 2008. Estudo filogeográfico de duas espécies de medusozoários (Cnidária), *Liriope tetraphylla* (Trachymedusae, Geroniidae) e *Olindias sambaquiensis* (Limnomedusae, Olindiasidae), em uma região do Oceano Atlântico Sul-ocidental. Base de dissertações USP, disponível em <http://www.teses.usp.br/>.

Appeltans, W., Ah Yong, Shane T., Anderson, G., Angel, Martin V., Artois, T., Bailly, N., et al. 2012. The Magnitude of Global Marine Species Diversity. *Current Biology*, 22, 2189-2202.

Bayha, K.M. & Graham, W.M. 2009. A new Taqman® PCR-based method for the detection and identification of scyphozoan jellyfish polyps. *Hydrobiologia*, 616: 217-228.

Boero, F., Brotz, L., Gibbons, M. J., Piraino, S., Zampardi, S.. 2016. Impacts and effects of ocean warming on jellyfish. *Ocean Warming*. 3.10 213-231.

Calazans, S. H., Walters, L. J., Fernandes, F. C., Ferreira, C. E. L., Hoffman, E. A. 2017. Genetic structure provides insights into the geographic origins and temporal change in the invasive charru mussel (Sururu) in the southeastern United States. *Plos one*. <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0180619>

Campos, E. J. D., Busalacchi, A., Garzoli, S., Lutjeharms, J., Matano, R., Nobre, P., Olson, D., Piola, A., Tanajura C., Wainer, I. The south Atlantic and the climate.

Carson, H.S., López-Duarte, P.O., Rasmussen, L., Wang, D. & Levin, L.A. 2010. Reproductive timing alters population connectivity in marine metapopulations. *Current Biology*, 20 (21): 1926-1931.

Cedeño-Posso, C., Pérez, O. P L. 2013. Primer registro de medusas del género *Lychnorhiza* (Cnidaria: Scyphozoa: Rhizpstoneae: Lychnorhizidae) en el mar Caribe Colombiano. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 42(2): 387-393.

Cirano, M., Mata, M. M., Campos, E. J. D., Deiró, N. F. R. A circulação oceanica de larga-escala na região oeste do Atlântico sul com base no modelo de circulação global OCCAM. *Revista Brasileira de Geofísica*, 24(2): 209-230.

Collins, A. G. 2002. Phylogeny of Medusozoa and the evolution of cnidarian life cycles. *Journal of Evolutionary Biology*, 15: 418–432.

Collins, A. G. 2009. Recent Insights into Cnidarian Phylogeny. *Smithsonian contributions to the marine sciences*, 38: 139-149.

Condon, R. G., Duarte, C. M., Pitt, K. A., Robinson, K. L., Lucas, C. H., Sutherland, H. W. M., Borgeberg, M., Purcell, J. E., Decker, M. B., Uye, S., Masin, L. P., Acha, M., Harvey, M., Arthur, J. M., Graham, W. M. 2012. Recurrent jellyfish blooms are a consequence of global oscillations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, doi:10. 1073/pnas.1210920110/-/DCSupplemental.

Cowen, R. K., Lwisa, K. M. M., Sponaugle, S., Paris, C. B., Olson D. B. 2000. Connectivity of marine populations: Open or Closed? *Science* 287, 857. doi: 10.1126/science.287.5454.857.

Daglio, L. G., & Dawson, M. N. 2017. Species richness of jellyfishes (Scyphozoa: Discomedusae) in the Tropical Eastern Pacific: missed taxa, molecules, and morphology match in a biodiversity hotspot. *Invertebrate Systematics*, 31(5), 635-663.

Daly, M., Brugler, M.R., Cartwright, P., Collins, A.G., Dawson, M.N., Fautin, D.G., et al. (2007) The phylum Cnidaria: A review of phylogenetic patterns and diversity 300 years after Linnaeus. *Zootaxa*, 1668, 127-182.

Dawson, M. N., Martin, L. E. 2001. Geographic variation and ecological adaptation in *Aurelia* (Scyphozoa, Semaestomeae): some implications from molecular phylogenetics. *Hydrobiologia* 451.1: 259-273.

Dawson, M. N. & Jacobs, D. K. 2001. Molecular evidence for cryptic species of *Aurelia aurita* (Cnidaria, Scyphozoa). *The Biological Bulletin*, 200: 92–96.

Dawson, M. N. 2004. Some implications of molecular phylogenetics for understanding of biodiversity in jellyfishes, with emphasis on Scyphozoa. *Hydrobiologia*. 530/531: 249-260.

Dawson, M. N. 2005. Incipiente speciation of *Catostylus mosaicus* (Scyphozoa, Rhizostomeae, Catostylidae), comparative phylogeography and biogeography in south-east Australia. *Journal of Biogeography*. 32, 515-533.

de Paula, T. S., Zilberberg, C., Hadju, E., Lôbo-Hadju, G. 2012. Morphology and molecules on opposite sides of the diversity gradient: Four cryptic species of the *Cliona celata* (Porifera, Demospongiae) complex in South America revealed by mitochondrial and nuclear markers. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 62 (2012) 529–541.

- Dong, Z., Liu, Z., Liu, D., Sun, T.. 2016. Low genetic diversity and lack of genetic structure in the giant jellyfish *Nemopilema nomurai* in Chinese coastal waters. *Marine Biology Research*. <http://dx.doi.org/10.1080/17451000.2016.119>
- Edgar, R. C. 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research*. 32, 1792–1797.
- Eguiarte, L. E., Souza, V., Aguirre, X. 2007. *Ecología molecular*. Delegación Coyoacán, México, Instituto Nacional de Ecología Semarnat. 1° Edição, 608p.
- Felsenstein, J. 1984. Distance Methods for Inferring Phylogenies: A Justification. *Evolution*, 38, 16-24
- Gili, J. M., Ballesteros, E. 1991. Structure of Mediterranean' cnidarian populations in sublittoral benthic communities as a result of adaptation to different environmental. *Oecologia Aquatica*, 10: 243-254.
- Goodbody-Gringley, G., Woolfacott, R. M., Giribet, G. 2012. Population structure and connectivity in the Atlantic scleractinian coral *Montastraea cavernosa* (Linnaeus, 1767). *Marine Ecology*. 33: 32-48.
- Govindarajan, A. F., Halanych K. M., Cunningham, C. W. 2005. Mitochondrial evolution and phylogeography in the hydrozoan *Obelia geniculata* (Cnidaria). *Marine Biology* 146.2: 213-222.
- Hellberg, M. E., Burton, R. S., Neigel, J. E., Palumbi, S. R. 2002. Genetic assement of connectivity among marine populations. *Bulletin of Marine Science*, 70(1) suppl: 273-290.
- Holland, B. S., Dawson, M. N., Crow, G. L., Hofmann, D. K. (2004). Global phylogeography of *Cassiopea* (Scyphozoa: Rhizostomeae): molecular evidence for cryptic species and multiple invasions of the Hawaiian Islands. *Marine Biology*, 145: 1119–1128.
- Kimura, M.1980. A Simple Method for Estimating Evolutionary Rates of Base Substitutions Through Comparative Studies of Nucleotide Sequences. *Journal of Molecular Evolution*. 16, 111-120.
- Knowlton, N. 2000. Molecular genetics analyses of species boundaries in the sea. *Hydrobiologia*. 420: 73–90.
- Kramp, P.L. (1961) Synopsis of the medusae of the world. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 40, 7-469.
- Kritzer, J. P., Saler, P. F. *Marine metapopulations*. Elsevier Academic Press, Edição 2006.
- Lipcius, R. N., Eggleston, D. B., Schreiber, S. J., Seitz, R. D., Shen, J., Sisson, M., Stockhausen, W. T., Wang, H. V. 2008. Importance of metapopulation connectivity to restocking and restoration of marine species. *Reviews in Fisheries Science*, 16(1-3): 101-110, 2008.
- Lowe, W.H. & Allendorf, F.W. 2010. What can genetics tell us about population connectivity? *Molecular Ecology*, 19: 3038–3051.
- Marques, A. C., Haddad Jr, V., Rodrigo, L., Marques-da-Silva, E. & Morandini, A. C. (2014) Jellyfish (*Chrysaora lactea*, Cnidaria, Semaestomeae) aggregations in southern Brazil and consequences for human stings. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 42, 1194-1199.

Mianzan, H.W. & Cornelius, P.F.S. (1999) Scyphomedusae and Cubomedusae of the south Atlantic. In: D. Boltovskoy (Ed), South Atlantic Zooplankton. SPB Academic Publishing, Leiden.

Miller, B. J., von der Heyden, S., Gibbons, M. J.. 2012. Significant population genetic structuring of the holoplanktic scyphozoan *Pelagia noctiluca* in the Atlantic Ocean. African Journal of Marine Science, 34(3): 425-430.

Miils, C. E. 2001. Jellyfish blooms: are populations increasing globally in response to changing ocean conditions?. Hydrobiologia 451: 55–68.

Mokhtar-Jamai, K., Pascual, M., Ledoux, J. -B., Coma, R., Feral, J. -P., Garrabou, J., Aurelle, D. 2011. From global to local genetic structuring in the red gorgonian *Paramuricea clavata*: the interplay between oceanographic conditions and limited larval dispersal. Molecular Ecology, 20, 3291–3305. doi: 10.1111/j.1365-294X.2011.05176.x.

Morandini, A. C. 2003. Estrutura populacional de *Chrysaora lactea* e *Lychnorhiza lucerna* (Cnidaria, Scyphozoa) em amostras de plâncton, com a redescritção das espécies. Tese de doutorado, Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo.

Morandini, A. C., Ascher, D., Stampar, S. N., Ferreira, J. F. V. 2005. Cubozoa e Scyphozoa (Cnidaria: Medusozoa) de águas costeiras do Brasil. Ilheringia, Série Zoologia, 95(3): 281-294.

Morandini, A. C. & Stampar, S. N. em Fransozo & Negreiros-Fransozo, Zoologia dos Invertebrados, Edição 1, capítulo 8, seção A. Editora Roca, 2016.

Nagata, R. M., Haddad, M. A. & Nogueira Jr., M. (2009) The nuisance of medusae (Cnidaria, Medusozoa) to shrimp trawls in central part of southern Brazilian Bight, from the perspective of artisanal fishermen. Pan-American Journal of Aquatic Sciences, 4, 312-325.

Nagata, R. M. 2015. Bases morfo-funcionais da alimentação e papel trófico de *Lychnorhiza lucerna* (Scyphozoa, Rhizostomeae) Tese de doutorado, Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo.

Neves, E. G., Andrade, S. C. S., Silveira, F. L., Solferini, V. N. 2008. Genetic variation and population structuring in two brooding coral species (*Siderastrea stellate* and *Siderastrea radians*) from Brazil. Springer, 132: 243-254.

Nogueira Jr, M., Nagata, R. M., Haddad, M. A. 2010. Seasonal variation of macromedusae (Cnidaria) at North Bay, Florianópolis, southern Brazil. Zoologia 27 (3): 377–386.

Norton, E. L., Goetze, E.. 2013. Equatorial dispersal barriers and limited population connectivity among oceans in a planktonic copepod. Limnology & Oceanography 58 (5), 1581–1596.

Oliveira, O.M.P., Miranda, T.P., Araujo, E.M., Ayón, P., Cedeño-Posso, C., Cepeda-Mercado, A.A., et al. (2016) Census of Cnidaria (Medusozoa) and Ctenophora from South American marine waters. Zootaxa, 4194, 1-256.

Palumbi, S. R. 1994. Genetic divergente, reproductive isolation and marine speciation. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 25: 547-72.

Pelc, R. A., Warner, R. R., Gaines, S. D. 2009. Geographical patterns of genetic structure in marine species with contrasting life histories. *Journal of Biogeography*, 36, 1881–1890.

Pineda, J., Hare, J. A., Sponaugle, S.. 2007. Larval transport and Dispersal in the Coastal ocean and Consequences for Population Connectivity. *Marine Population Connectivity*. Vol.20, N°3, 22- 39.

Piola, A. R., Möller Jr, O. O., Guerreiro, R. A., Campos, E. J. D. 2008. Variability of the subtropical shelf front off eastern South America: Winter 2003 and summer 2004. *Continental Shelf Research* 28: 1639– 1648.

Pool, J. E., Hellmann, I., Jensen, J. D., Nielsen, R. 2010. Population genetic inference from genomic sequence variation. *Genome Research*. 20:291–300. doi/10.1101/gr.079509.108.

Purcell, J. E., Uye, S., Lo, W. 2007. Anthropogenic causes of jellyfish blooms and their direct consequences for humans: a review. *Marine Ecology Progress Series*. Vol. 350: 153–174, doi: 10.3354/meps07093.

Puckett, B. J. and Eggleston, B. D. 2016. Metapopulation dynamics guide marine reserve design: importance of connectivity, demographics, and stock enhancement. *Ecosphere*, vol 7 (6), artigo e01322.

Ramírez, F. C. 2002. Plancton sin formol. Mar del Plata, Argentina. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo INIDEP, the National Institute for Fisheries Pesquero (INIDEP). 1° Edição, 100p.

Sanz-Martín, M., Pitt, K. A., Condon, R. H., Lucas, C. H., Santana, C. N., Duarte, C. M. 2016. Flawed citation practices facilitate the unsubstantiated perception of a global trend toward increased jellyfish blooms. *Global Ecology and Biogeography*, doi: 10.1111/geb.12474.

Schiariti, A. 2008. Historia de vida y dinámica de poblaciones de *Lychnorhiza lucerna* (Scyphozoa) ¿Un recurso pesquero alternative?. Tese de Doutorado, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.

Schiariti, A., Kawarara, M., Uye, S., Mianzan, H. W. 2008. Life cicle of the jellyfish *Lychnorhiza lucerna* (Scyphozoa: Rhizostomeae). *Marine Biology*, 156: 1–12.

Schiariti, A., Christiansen, E., Morandini, A. C., Silveira, F. L., Giberto, D. A., Mianzan, H. W. 2012. Reproductive biology of *Lychnorhiza lucerna* (Cnidaria: Scyphozoa: Rhizostomeae): Individual traits related to sexual reproduction. *Marine Biology Research*, 8: 255-264.

Schimiegelow, J. M. M. 2004. O planeta azul: uma introdução a ciências do mar. Rio de Janeiro, Editora Interciência. 1° Edição, 202p.

Silveira, F.L.d. & Cornelius, P.F.S. (2000) Novas observações sobre medusas (Cnidaria, Scyphozoa, Rhizostomeae) no nordeste e sul do Brasil. *Acta Biologica Leopoldensia*, 22, 9-18.

Souza, J. N., Nunes, F. L. D., Zilberberg, C., Sanchez, J. A., Migotto, A. E., Hoeksema, B. W., Serrano, X. M., Baker, A. C., Lindner, A. 2017. Contrasting patterns of connectivity among endemic and widespread fire coral species (*Millepora* spp.) in the tropical Southwestern Atlantic. *Coral Reefs*. DOI 10.1007/s00338-017-1562-0.

Stampar, S.N., Maronna, M.M., Vermeij, M.J.A., Silveira, F.L.d, Morandini, A.C.. 2012. Evolutionary Diversification of Banded Tube-Dwelling Anemones (Cnidaria; Ceriantharia; Isarachnanthus) in the Atlantic Ocean. PLoS ONE, 7(7), e41091.

Stopar, K., Ramsak, A., Trontelj, P., Malej, A.. 2010. Lack of genetic structure in the jellyfish *Pelagia noctiluca* (Cnidaria: Scyphozoa: Semaestomeae) across European seas. Molecular Phylogenetics and Evolution. 57: 417–428.

Tajima, F. 1989. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. Genetics, 123: 585-595.

Tamura, K., Peterson, D., Peterson, N., Stecher, G., Nei, M. & Kumar, S..2011. MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods. Molecular Biology and Evolution, 28, 2731-2739.

Templeton, A. R. 2011. Genética de Populações e Teoria Microevolutiva. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética (SBG). 1º Edição, 705p.

Treml, E. A., Halpin, P. N.; Urban, D. L.; Pratson, L. F. (2008). Modeling population connectivity by ocean currents, a graph-theoretic approach for marine conservation. Landscape Ecol, DOI 10.1007/s10980-007-9138-y.

Weersing, K., Toonen, R. J.. 2009. Population genetics, larval dispersal, and connectivity in marine systems. Marine Ecology Progress Series. Vol. 393: 1–12. doi: 10.3354/meps08287.

White, C., Selkoe, K. A., Watson, J., Siegel, D. A., Zacherl, D. C., Tooner R. J. 2010. Ocean currents help explain population genetic structure. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, doi:10.1098/rspb.2009.2214.

Wright, S. 1978. Evolution and genetics of populations. Vol 2. The theory of gene frequencies. University of Chicago Press, London, 511p.

Anexo 1 – Tabela de Primers moleculares utilizados em Medusozoa

Class	Order/Specie	Marker	F/R	Primer Name	Sequence	Reference
Staurozoa		COI	R	jgHCO2198	5' TITCIACIAAYAAYAARGAYATTGG 3'	Geller et al, 2013
			F	jgLCO1490	5' TAIACYTCIGGRTGICCRAARAAYCA 3'	Geller et al, 2013
			F	LCO1490	5' GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG 3'	Folmer et al, 1994
			R	HCO2198	5' TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA 3'	Folmer et al, 1994
		ITS	F	jflITS1-5F	5' GGTTCCTAGGTGAACCTGCGGAAGGATC 3'	Dawson et al, 2001
			R	cas28Sb1D	5' TTCTTTCTCCSCTTAYTRATATGCTTAA 3'	Ji et al, 2003
			F	c2	5' GAAAAGAACTTTGRARAGAGAGT 3'	Chombard et al, 1997
			R	d2	5' TCCGTGTTTCAAGACGGG 3'	Chombard et al, 1997
		16S	R	28S-2R	5' GCTTTGGGCTGCAGTCCCAAGCAACCCACTC 3'	Dawson, 2004
			F	F1mod	5' TCGACTGTTTACCAAAAACATA 3'	Cunningham and Buss, 1993
			R	R2	5' ACGGAATGAACTCAAATCATGTAAG 3'	Cunningham and Buss, 1993
			F	rnI_F_JL	5' GACTGTTTACCAAAGACATAGC 3'	Miranda et al, 2016
			R	rnI_R_JL	5' AAGATAGAAACCTTCCTGTC 3'	Miranda et al, 2016
			F	CB1	5' TCGACTGTTTACCAAAAACATAGC 3'	Cunningham and Buss, 1993
			R	CB2	5' ACGGAATGAACTCAAATCATGTAAG 3'	Cunningham and Buss, 1993
Cubozoa	Order Carybdeida		F	med-cox1-F	5' ACNAAYCAYAAAGATATHGG 3'	Lawley et al, 2016
		COI	R	med-cox1-R	5' TGGTGNGCYCANACNATRAANCC 3'	Lawley et al, 2016
		16S	F	med-rnI-F	5' GACTGTTTACCAAAGACATAGC 3'	Lawley et al, 2016
			R	med-rnI-R	5' AAGATAGAAACCTTCCTGTC 3'	Lawley et al, 2016
		ITS	F	c2	5' GAAAAGAACTTTGRARAGAGAGT 3'	Chombard et al, 1997
			R	d2	5' TCCGTGTTTCAAGACGGG 3'	Chombard et al, 1997

	28S	F	28S-F63	5' AATAAGCGGAGGAAAAGAAAC 3'	Medina et al., 2001
		R	28S-R635	5' GGTCCGTGTTTCAAGACGG 3'	Medina et al., 2001
<i>Morbakka sp.</i>	COI	F	jflCO	5' GGTCAACAAATCATAAAGATATTGGAAC 3'	Dawson et al, 2005
		R	HCO2198	5' TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA 3'	Folmer et al, 1994
	ITS	F	jflITS1-5f	5' GGTTTCCGTAGGTGAACCTGCGGAAGGATC 3'	Dawson et al, 2001
		R	jflITS1-3r	5' CGCACGAGCCGAGTGATCCACCTTAGAAG 3'	Dawson et al, 2001
	16S	F	P1	5' TCGACTGTTTACCAAAAACATAGC 3'	Bridge et al, 1992
		R	P3	5' GTCGCCCCAACTAACTACCAAACCTT 3'	Bridge et al, 1992
<i>Tamoya ohboya</i>	COI	R	HCO2198	5' TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA 3'	Folmer et al, 1994
		F	AaCOIi-L	5' GCCCGTYTAATAGGRGGGTTTGG 3'	Dawson et al, 2001
	16S	R	SHA	5' ACGGAATGAACTCAAATCATGT 3'	Cunningham and Buss, 1993
		F	SHB	5' TCGGACTGTTTACCAAAAACATA 3'	Cunningham and Buss, 1993
Order Chirodropidae					
<i>Chiropsalmus quadrumanus</i>	COI	R	HCO2198	5' TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA 3'	Folmer et al, 1994
		F	LCO1490	5' GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG 3'	Folmer et al, 1994
	ITS	F	jflITS1-5F	5' GGTTTCCGTAGGTGAACCTGCGGAAGGATC 3'	Dawson et al, 2001
		R	cas28Sb1D	5' TTCTTTTCTCCSCTTAYTRATATGCTTAA 3'	Ji et al, 2003
	16S	F	CB1F	5' TCGACTGTTTACCAAAAACATA 3'	Cunningham et al, 1993
		R	2SCYPHOM	5' CTGTTATCCCTACGGTAAC 3'	Designed by E. Ale

<i>Chiropsalmus quadrigatus;</i> <i>Chrironex fleckeri</i>	ITS	F R	jflITS-5f 28S-2R	5' GGTTTCCGTAGGTGAACCTGCGGAAGGATC 3' 5' GCTTTGGGCTGCAGTCCCAAGCAACCCACTC 3'	Dawson et al, 2001 Dawson, 2004
<i>Chiropsoides sp.</i>	18S	F R	18SAF Int6	5' CCGAATTCGTCGACAACCTGGTTGATCCTGCCAGT 3' 5' GAATTACCGCGGCTGCTG 3'	Sucharitakil et al, 2016 Sucharitakil et al, 2016
<i>Chiropsoides buitendijki</i>	COI	F R	jflCO HCO2198	5' GGTCAACAAATCATAAAGATATTGGAAC 3' 5' TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA 3'	Dawson et al, 2005 Folmer et al, 1994
	ITS	F R	jflITS1-5f jflITS1-3r	5' GGTTTCCGTAGGTGAACCTGCGGAAGGATC 3' 5' CGCACGAGCCGAGTGATCCACCTTAGAAG 3'	Dawson et al, 2001 Dawson et al, 2001
	16S	F R	P1 P3	5' TCGACTGTTTACCAAAAACATAGC 3' 5' GTCGCCCCAACTAACTACCAAACCTT 3'	Bridge et al, 1992 Bridge et al, 1992

Scyphozoa	Order Coronatae				
<i>Atolla vanhoeffeni;</i> <i>Linuche aquila;</i> <i>Nausithoe spp.;</i> <i>Periphylla periphylla</i>	ITS	F R	jflITS-5f 28S-2R	5' GGTTTCCGTAGGTGAACCTGCGGAAGGATC 3' 5' GCTTTGGGCTGCAGTCCCAAGCAACCCACTC 3'	Dawson, et al 2001 Dawson, 2004
	Order Semaestomeae				
<i>Aurelia spp.</i>	COI	R F	Au-HCO Au-LCO	5' TACACTTCTGGGTGTCCAAAAAACCA 3' 5' TCTCAACTAACCACAAAGATATAGG 3'	Ramsak et al, 2012 Ramsak et al, 2012

		F	Aurelia-cox1-F1	5' AACGTTGTAGTGACCGCTCATGC 3'	Shao et al, 2006
		R	Aurelia-cox1-R1	5' CTTGGAAAGGCCATATCTGGAGC 3'	Shao et al, 2006
		R	HCO2198	5' TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA 3'	Folmer et al, 1994
		F	AaCOLi-L	5' GCCCGTYTAATAGGRGGGTTTGG 3'	Dawson et al, 2001
		F	LCO1490	5' GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG 3'	Folmer et al, 1994
		F	JF-F1	5' AGCAAGCCCATTATACAAAAGGTAC 3'	Ki et al, 2008
		R	JF-R1	5' CGACAAACATTATTTGATCRTGAAG 3'	Ki et al, 2008
	ITS 1/2	F	JfITS1-5F	5' GGTTTCCGTAGGTGAACCTGCGGAAGGATC 3'	Dawson et al, 2001
		R	JfITS1-3r	5' CGCACGAGCCGAGTGATCCACCTTAGAAG 3'	Dawson et al, 2001
		R	28S-2R	5' GCTTTGGGCTGCAGTCCCAAGCAACCCACTC 3'	Dawson, 2004
		R	JF-28R1	5' GCGAATTGTAGTCTCGAGAAGCGT 3'	Ki et al, 2008
		R	JF-5,8R1	5' GAATCATCGAATCTTTGAACGC 3'	Ki et al, 2008
		F	JF18F1750	5' AAAGTCGTAACAAGGTTTCCG 3'	Ki et al, 2008
		R	JF28R765	5' TTGGTCCGTGTTTCAAGACG 3'	Ki et al, 2008
		F	JF-18F24	5' TGGTTGATCCTGCCAGTAG 3'	Ki et al, 2009
		R	JF-18R70	5' CGCAGTTTCACAGTACAAGTGC 3'	Ki et al, 2009
		F	JF-28F3.2K	5' AGGGAACGTGAGCTGGGTTTAG 3'	Ki et al, 2009
		R	JF-28F3.K3	5' ATCTGCGGTTCTCTCGTAC	Ki et al, 2009
		R	JF-28R0	5' AAGGATTCCCTCAGTAACGG 3'	Ki et al, 2009
		R	MJ-18F900	5' TTCTTGGATTACGAAAGAC 3'	Ki et al, 2009
		F	MJ-18F1778	5' CCGAGAAGTCGCTCTAGTTC 3'	Ki et al, 2009
		R	JF-IGSR1	5' GACTACTGGCAGGATCAACC	Ki et al, 2009
		F	JF-28F1	5' AGTCGGGTTGCTTGGGAATGCAGC 3'	Ki et al, 2009
		F	JF-28F2	5' CGATAGCGAACAAGTACCGTGAG 3'	Ki et al, 2009
		F	JF-28F1390	5' GAACCGAACGCTGAGTTAAG 3'	Ki et al, 2009
<i>Parumbosa</i>	ITS	F	jfITS-5f	5' GGTTTCCGTAGGTGAACCTGCGGAAGGATC 3'	Dawson et al, 2001
<i>polulobata;</i>		R	28S-2R	5' GCTTTGGGCTGCAGTCCCAAGCAACCCACTC 3'	Dawson, 2004
<i>Phacellophora</i>					
<i>camtschatica;</i>					
<i>Tiburonia granrojo</i>					

<i>Cyanea</i> spp.	COI	R	HCO2198	5' TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA 3'	Folmer et al, 1994
		F	jfLCO	5' GGTCAACAAATCATAAAGATATTGGAAC 3'	Dawson et al, 2005
		F	LCO1490	5' GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG 3'	Folmer et al, 1994
	ITS	F	JfITS1-5F	5' GGTTTCCGTAGGTGAACCTGCGGAAGGATC 3'	Dawson et al, 2001
		R	JfITS1-3R	5' CGCACGAGCCGAGTGATCCACCTTAGAAG 3'	Dawson et al, 2001
		R	28S-2R	5' GCTTTGGGCTGCAGTCCCAAGCAACCCACTC 3'	Dawson, 2004
	16S	F	P1	5' TCGACTGTTTACCAAAAACATAGC 3'	Bridge et al, 1992
		R	P3	5' GTCGCCCCAACTAACTACCAAACCTT 3'	Bridge et al, 1992
	18S	F	18A1	5' CTGGTTGATCCTGCCAGTCATATGC 3'	Ranpach et al, 2009
		R	1800	5' GATCCTTCCGCAGGTTACCTACG 3'	Ranpach et al, 2009
<i>Chrysaora</i> spp.	COI	F	jfLCO	5' GGTCAACAAATCATAAAGATATTGGAAC 3'	Dawson et al, 2005
		R	HCO2198	5' TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA 3'	Folmer et al, 1994
	ITS	F	jfITS1-5f	5' GGTTTCCGTAGGTGAACCTGCGGAAGGATC 3'	Dawson et al, 2001
		R	jfITS1-3r	5' CGCACGAGCCGAGTGATCCACCTTAGAAG 3'	Dawson et al, 2001
		R	28S-2R	5' GCTTTGGGCTGCAGTCCCAAGCAACCCACTC 3'	Dawson, 2004
	16S	F	P1	5' TCGACTGTTTACCAAAAACATAGC 3'	Bridge et al, 1992
		R	P3	5' GTCGCCCCAACTAACTACCAAACCTT 3'	Bridge et al, 1992
		F	CB1	5' TCGACTGTTTACCAAAAACATAGC 3'	Cunningham and Buss, 1993
		R	CB2	5' ACGGAATGAACTCAAATCATGTAAG 3'	Cunningham and Buss, 1993
<i>Drymonema</i> sp.	COI	F	LCOjf	5' GGTCAACAAATCATAAAGATATTGGAAC 3'	Dawson et al, 2005
		R	Aa-HCOI_12581	5' AGCAGGGTCTGAAGAAAGATGTATT 3'	Bayha et al, 2010
		F	Dd_LCOI_24	5' TTGGAACYCTTTACCTAGTATTTG 3'	Bayha et al, 2010
		R	Dd_HCOI_638	5' CGAAGAAAGATGTATTAAARTTCCTAT 3'	Bayha et al, 2010

<i>Pelagia noctiluca</i>	16S	F	16S-L	5' GACTGTTTACCAAAAACATA 3'	Ender et al, 2003 Bayha et al, 2010
		R	Aa_H16S_15141H	5' AGATTTTAATGGTCGAACAGAC 3'	
	ITS1	F	KMBN-8	5' ATTACGTCCCTGCCCTTTGTA 3'	Bayha et al, 2005 Bayha et al, 2005
		R	KMBN-84	5' TTGCGTTCAAAGATTCGATGA 3'	
	COI	F	LCO1490	5' GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG 3'	Folmer et al, 1994 Folmer et al, 1994 Glynn et al, 2015 Glynn et al, 2015
		R	HCO2198	5' TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA 3'	
		F	PN-COI-F	5' CCAGGGTCAATGCTTGGAG 3'	
		R	PN-COI-R	5' CGAAGAAAGAGGTGTAAAGTT 3'	
<i>Pelagia benovici</i>	COI	F	jfLCO	5' GGTCAACAAATCATAAAGATATTGGAAC 3'	Dawson, 2005 Folmer et al, 1994 Folmer et al, 1994
		R	HCO2198	5' TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA 3'	
		F	LCO1490	5' GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG 3'	
	28S	F	Aa_L28S_21	5' GAACRGCTCAAGCTTTRAAATCT 3'	Bayha et al, 2010 Bayha et al, 2010 Verounik et al, 2005 Verounik et al, 2005
		R	Aa_H28S_1078	5' GAAACTTCGGAGGGAACCAGCTAC 3'	
		F	28Slev2	5' CAAGTACCGTGAGGGAAAGTT 3'	
		R	28Sdes2	5' AGGGAAACTTCGGAGGGAACC 3'	
	ITS	F	ITS1	5' TCCGTAGGTGAACCTGCGG 3'	White et al, 1990 White et al, 1990
		R	ITS2	5' GCTGCGTTCTTCATCGATGC 3'	
Order Rhizostomeae <i>R. pulmo</i> ; <i>R. luteum</i> ; <i>M. estellata</i> ; <i>N. nomurai</i> ;	COI	R	HCO2198	5' TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA 3'	Folmer et al, 1994 Folmer et al, 1994
		F	LCO1490	5' GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG 3'	

<i>Acromitus flagellatus</i> ; <i>Cephea cephea</i> ; <i>Lobonemoides robustus</i>	COI	F	jfLCO	5' GGTCAACAAATCATAAAGATATTGGAAC 3'	Dawson et al, 2005
		R	HCO2198	5' TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA 3'	Folmer et al, 1994
	ITS	F	jfITS1-5f	5' GGTTTCCGTAGGTGAACCTGCGGAAGGATC 3'	Dawson et al, 2001
		R	jfITS1-3r	5' CGCACGAGCCGAGTGATCCACCTTAGAAG 3'	Dawson et al, 2001
	16S	F	P1	5' TCGACTGTTTACCAAAAACATAGC 3'	Bridge et al, 1992
		R	P3	5' GTCGCCCCAACTAACTACCAAACCTT 3'	Bridge et al, 1992
<i>Cassiopeia</i> spp.	COI	R	HCO2198	5' TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA 3'	Folmer et al, 1994
		F	LCO1490	5' GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG 3'	Folmer et al, 1994
	ITS	R	jfITS-5f	5' GGTTTCCGTAGGTGAACCTGCGGAAGGATC 3'	Dawson et al, 2001
		F	28S-2R	5' GCTTTGGGCTGCAGTCCCAAGCAACCCACTC 3'	Dawson, 2004
<i>Cotylorhiza erythraea</i>	COI	R	HCO2198	5' TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA 3'	Folmer et al, 1994
		F	LCO1490	5' GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG 3'	Folmer et al, 1994
	28S	F	Aa_L28S_21	5' GAACRGCTCAAGCTTAAATCT 3'	Bayha et al, 2010
		R	Aa_H28S_1078	5' GAAACTTCGGAGGGAACCAGCTAC 3'	Bayha et al, 2010
<i>Mastigias</i> spp.	COI	F	jfLCO	5' GGTCAACAAATCATAAAGATATTGGAAC 3'	Dawson et al, 2005
		R	HCO2198	5' TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA 3'	Folmer et al, 1994
	ITS	F	jfITS1-5f	5' GGTTTCCGTAGGTGAACCTGCGGAAGGATC 3'	Dawson et al, 2001
		R	jfITS1-3r	5' CGCACGAGCCGAGTGATCCACCTTAGAAG 3'	Dawson et al, 2001
		R	28S-2R	5' GCTTTGGGCTGCAGTCCCAAGCAACCCACTC 3'	Dawson, 2004

	16S	F R	P1 P3	5' TCGACTGTTTACCAAAAACATAGC 3' 5' GTCGCCCCAACTAACTACCAAACCTT 3'	Bridge et al, 1992 Bridge et al, 1992
<i>Rhizostoma Octopus</i>	COI	F R	Ro-COI-F Ro-COI-R	5' CAACAAATTCTAAGATATTGGAAC 3' 5' GGGTCGAAGGAAGATGTATTA 3'	Glynn et al, 2015 Glynn et al, 2015
<i>Crambionella stuhlmanni</i>	COI	F R R	LCOjf HCOcato HCO2198	5' GGTCAACAAATCATAAAGATATTGGAAC 3' 5' CCTCCAGCAGGATCAAAGAAAG 3' 5' TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA 3'	Dawson, 2005 Dawson, 2005 Folmer et al, 1994
	ITS	F R	JfITS1-5F JfITS1-3R	5' GGTTTCCGTAGGTGAACCTGCGGAAGGATC 3' 5' CGCACGAGCCGAGTGATCCACCTTAGAAG 3'	Dawson et al, 2001 Dawson et al, 2001
<i>Rhopilema spp.</i>	COI	R F F R F R	HCO2198 CcLCOX1 FFDL FRDL2 jfLCO HCO2198	5' TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA 3' 5' GTTTTCAACTAAYCAYAAAG 3' 5' TTTCAACTAACCAYAAAGAYATWGG 3' 5' TANACTTCWGGRTGNCCRAAGAATA 3' 5' GGTCAACAAATCATAAAGATATTGGAAC 3' 5' TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA 3'	Folmer et al, 1994 Hanzawa et al, 2015 Armani et al, 2013 Armani et al, 2013 Dawson, 2005 Folmer et al, 1994
	ITS	F R	jfITS1-5f jfITS1-3r	5' GGTTTCCGTAGGTGAACCTGCGGAAGGATC 3' 5' CGCACGAGCCGAGTGATCCACCTTAGAAG 3'	Dawson et al, 2001 Dawson et al, 2001
	16S	F R	P1 P3	5' TCGACTGTTTACCAAAAACATAGC 3' 5' GTCGCCCCAACTAACTACCAAACCTT 3'	Bridge et al, 1992 Bridge et al, 1992

	<i>Catostylus</i> spp.	COI	F	jfLCO	5' GGTCAACAAATCATAAAGATATTGGAAC 3'	Dawson, 2005
			R	HCOcato	5' CCTCCAGCAGGATCAAAGAAAAG 3'	Dawson, 2005
			R	HCO2198	5' TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA 3'	Folmer et al, 1994
		ITS	R	jfITS-3r	5' CGCACGAGCCGAGTGATCCACCTTAGAAG 3'	Dawson et al, 2001
			F	jfITS-5f	5' GGTTTCCGTAGGTGAACCTGCGGAAGGATC 3'	Dawson et al, 2001
			R	28S-2R	5' GCTTTGGGCTGCAGTCCCAAGCAACCCACTC 3'	Dawson, 2004
		16S	F	P1	5' TCGACTGTTTACCAAAAACATAGC 3'	Bridge et al, 1992
			R	P3	5' GTCGCCCCAACTAACTACCAAACCTT 3'	Bridge et al, 1992
	<i>Phyllorhiza</i> spp.	COI	F	jfLCO	5' GGTCAACAAATCATAAAGATATTGGAAC 3'	Dawson, 2005
			R	HCO2198	5' TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA 3'	Folmer et al, 1994
			F	LCO1490	5' GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG 3'	Folmer et al, 1994
		ITS	F	jfITS1-5f	5' GGTTTCCGTAGGTGAACCTGCGGAAGGATC 3'	Dawson et al, 2001
			R	jfITS1-3r	5' CGCACGAGCCGAGTGATCCACCTTAGAAG 3'	Dawson et al, 2001
		16S	F	P1	5' TCGACTGTTTACCAAAAACATAGC 3'	Bridge et al, 1992
			R	P2	5' ACGGAATGAACTCAAATCATGTAAG 3'	Bridge et al, 1992
			R	P3	5' GTCGCCCCAACTAACTACCAAACCTT 3'	Bridge et al, 1992
	<i>Thysanostoma thysanura</i>	ITS	F	jfITS-5f	5' GGTTTCCGTAGGTGAACCTGCGGAAGGATC 3'	Dawson et al, 2001
			R	28S-2R	5' GCTTTGGGCTGCAGTCCCAAGCAACCCACTC 3'	Dawson, 2004
Hydrozoa	hydromedusae	COI	R	HCO2198	5' TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA 3'	Folmer et al, 1994
			F	LCO1490	5' GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG 3'	Folmer et al, 1994
			F	MedCoiR	5' GGAAGTGTATAATCATAGTTGC 3'	Ortman et al, 2010
			R	HCO2607	5' ACATAGTGGAATGTGCTACAACATS 3'	Ortman, 2008

	16S	R	16S-H	5' CATAATTC AACATCGAGG 3'	Ender et al, 2003
		F	16S-L	5' GACTGTTTACCAAAAACATA 3'	Ender et al, 2003
		R	SHA	5' ACGGAATGAACTCAAATCATGT 3'	Cunningham and Buss, 1993
		F	SHB	5' TCGGACTGTTTACCAAAAACATA 3'	Cunningham and Buss, 1993
		F	F1mod	5' TCGACTGTTTACCAAAAACATA 3'	Cunningham and Buss, 1993
		R	R2	5' ACGGAATGAACTCAAATCATGTAAG	Cunningham and Buss, 1993
Order					
Limnomedusae					
<i>Crapedacusta sowerbii</i>	COI	F	LCO1490	5' GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG 3'	Folmer et al, 1994
		R	HCO2198	5' TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA 3'	Folmer et al, 1994
	ITS	F	primer1	5'CCCTTTCTACACCGCCCGTCGCT 3'	Odorico et al, 1997
		R	primer2	5' CTTTGGGCTGCAGTCCCAAGCAACCCGACTC 3'	Odorico et al, 1997
<i>Gonionemus vertens</i>	COI	F	LCO1490	5' GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG 3'	Folmer et al, 1994
		R	HCO2198	5' TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA 3'	Folmer et al, 1994
	16S	F	16S.Cunningham.F.1mod	5' TCGACTGTTTACCAAAAACATA 3'	Bridge et al, 1995
		R	16S.Cunningham.R.2	5' ACGGAATGAACTCAAATCATGTAAG 3'	Bridge et al, 1995
<i>Maeotias marginata</i>	COI	F	LCO1490	5' GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG 3'	Folmer et al, 1994
		R	HCO2198	5' TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA 3'	Folmer et al, 1994
<i>Proboscidactyla menoni</i>	ITS	F	jflITS-5F	5' GGTTTCCGTAGGTGAACCTGCGGAAGGATC 3'	Dawson et al, 2001
		R	28S-2R	5' GCTTTGGGCTGCAGTCCCAAGCAACCCACTC 3'	Dawson, 2004

Order Trachymedusae	16S	F R	F2 R2	5' TCGACTGTTTACCAAAAACATAGC 3' 5' ACGGAATGAACTCAAATCATGTAAG 3'	Cunningham and Buss, 1993 Cunningham and Buss, 1993
<i>Ptychogastria allman</i>	COI	F R	jgLCO1490 jgHCO2198	5' TITCIACIAAYCAYAARGAYATTGG 3' 5' TAIACYTCIGGRTGICCRAARAAYCA 3'	Geller et al, 2013 Geller et al, 2013
	28S	F R F R	F63mod R2084 F1383 R3228	5' ACCCGCTGAAYTTAAGCATATHANTMAG 3' 5' AGAGCCAATCCTTTTCC 3' 5' GGACGGTGGCCATGGAAGT 3' 5' SWACAGATGGTAGCTTCG 3'	Medina et al, 2001 Medina et al, 2001 Medina et al, 2001 Medina et al, 2001
	16S	F R	F2 R2	5' TCGACTGTTTACCAAAAACATAGC 3' 5' ACGGAATGAACTCAAATCATGTAAG 3'	Cunningham and Buss, 1993 Cunningham and Buss, 1993
Order Narcomedusae					
<i>Solmundella bitenculata</i>	ITS	F R	jfITS-5F 28S-2R	5' GGTTTCCGTAGGTGAACCTGCGGAAGGATC 3' 5' GCTTTGGGCTGCAGTCCCAAGCAACCCACTC 3'	Dawson et al, 2001 Dawson, 2004
Order Leptothecata	16S	R F F R F R	SHA SHB F1mod R2 CB1 CB2	5' ACGGAATGAACTCAAATCATGT 3' 5' TCGGACTGTTTACCAAAAACATA 3' 5' TCGACTGTTTACCAAAAACATA 3' 5' ACGGAATGAACTCAAATCATGTAAG 3' 5' TCGACTGTTTACCAAAAACATAGC 3' 5' ACGGAATGAACTCAAATCATGTAAG 3'	Cunningham and Buss, 1993 Cunningham and Buss, 1993 Cunningham and Buss, 1993 Cunningham and Buss, 1993 Cunningham and Buss, 1993 Cunningham and Buss, 1993
	18S	F R	18SFb 18SRb	5' GCTGTATGTACTGTGAACTGCG 3' 5' CACCTACGGAAACCTTGTTACGAC 3'	Govindadajan et al, 2006 Govindadajan et al, 2006

	28S	F	F10	5' TCCCCTAGTAACGGCGAGTGAAGCG 3'	Medina et al, 2010
		R	R2077	5' GAGCCAATCCTTWTCCCGARGTT 3'	Medina et al, 2010
		F	F1379	5' GACAGCAGGACGGTGGYCCATGG 3'	Medina et al, 2010
		R	R3264	5' TTCYGACTTAGAGGCGTTCAG 3'	Medina et al, 2010
<i>Eutonina indicans;</i> <i>Mitromella grandis</i>	ITS	F	jfITS-5f	5' GGTTTCCGTAGGTGAACCTGCGGAAGGATC 3'	Dawson et al, 2010
		R	28S-2R	5' GCTTTGGGCTGCAGTCCCAAGCAACCCACTC 3'	Dawson, 2004
<i>Earleria</i> <i>corachloae</i>	18S	F	18e	5' CTGGTTGATCCTGCCAGT 3'	Hillis et al, 1991
		R	18L	5' GAATTACCGCGGCTGCTGGCACC 3'	Halanych et al, 1995
<i>Obelia geniculata</i>	COI	R	HCO2198	5' TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA 3'	Folmer et al, 1994
		F	LCO1490	5' GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG 3'	Folmer et al, 1994
	16S	R	SHA	5' ACGGAATGAACTCAAATCATGT 3'	Cunningham et al, 1993
		F	SHB	5' TCGGACTGTTTACCAAAAACATA 3'	Cunningham et al, 1993
<i>Aequorela</i> <i>macroductyla</i>	COI	F	COI F754	5' TATGATTATAMGAYTGAACATATCAGG 3'	Mizrahi et al, 2015
		R	COI R755	5' GTYAACAACATGGTWATYGCCCCAGC 3'	Mizrahi et al, 2015
	16S	F	16S F756	5' CCGTGATAAAGTAGTAGCATAATCAC 3'	Mizrahi et al, 2015
		R	16S R777	5' AATATTACCTGTTATCCCTACGG 3'	Mizrahi et al, 2015
	28S	F	28S F834	5' GAGACCGATAGCGAACAAGTACCGTG 3'	Mizrahi et al, 2015
		R	28S R833	5' AGAGTTTCCTCTGGCTTCACCCTACTC 3'	Mizrahi et al, 2015

<i>Aequorela taiwanensis</i>	COI	R	HCO2198	5' TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA 3'	Folmer et al, 1994
		F	LCO1490	5' GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG 3'	Folmer et al, 1994
<i>Aequorela aequorela</i>	ITS	F	jfITS-5f	5' GGTTTCCGTAGGTGAACCTGCGGAAGGATC 3'	Dawson et al, 2001
		R	28S-2R	5' GCTTTGGGCTGCAGTCCCAAGCAACCCACTC 3'	Dawson, 2004
<i>Blackfordia virginica</i>	COI	F	dgLCO1490	5' GGTCAACAAATCATAAAGAYATYGG 3'	Folmer et al, 1994
		R	dgHCO2198	5' TAAACTTCAGGGTGACCAARAAYCA 3'	Folmer et al, 1994
	ITS	F	jfITS-5F	5' GGTTTCCGTAGGTGAACCTGCGGAAGGATC 3'	Dawson et al, 2001
		R	jfITS-3R	5' CGCACGAGCCGAGTGATCACCTTAGAAG 3'	Dawson et al, 2001
	16S	F	16S.Cunningham.F.1mod	5' TCGACTGTTTACCAAAAACATA 3'	Bridge et al, 1995
		R	16S.Cunningham.R.2	5' ACGGAATGAACTCAAATCATGTAAG 3'	Bridge et al, 1995
Family Aglaopheniidae	ITS	F	ITSF	5' CACCGCCCGTCGCTACTACCGATTGAATGG 3'	Martínez et al, 2010
		R	ITSR	5' CGCTTCACTCGCCGTTACTAGGGGAATCC 3'	Martínez et al 2010
	16S	R	SHA	5' ACGGAATGAACTCAAATCATGT 3'	Cunningham et al, 1993
		F	SHB	5' TCGGACTGTTTACCAAAAACATA 3'	Cunningham et al, 1993
Order Anthotecata					
<i>Ectopleura ralphi</i> ; <i>Ectopleura crocea</i>	COI	F	LCO12131	5' GTTTTAHTDGGAGGGTTTGG 3'	Imazu et al, 2014
		R	HCO2198	5' TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA 3'	Folmer et al, 1994
	ITS	F	ITS1F	5' TAACAAGGTTTCCGTAGG 3'	Schroth et al, 2002
		R	ITS1R	5' CTCAGACAGACATGCTCC 3'	Schroth et al, 2002

<i>Distichopora sp.;</i> <i>Millepora exaesa</i>	ITS	F R	jflITS-5f 28S-2R	5' GGTTTCCGTAGGTGAACCTGCGGAAGGATC 3' 5' GCTTTGGGCTGCAGTCCCAAGCAACCCACTC 3'	Dawson et al, 2001 Dawson, 2004
<i>Bougainvillia</i> <i>triestina</i>	COI	R F	HCO2198 LCO1490	5' TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA 3' 5' GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG 3'	Folmer et al, 1994 Folmer et al, 1994
	16S	R F	SH2 SHB	5' ATTGTAGATAGAAACCTTCCTG 3' 5' TCGGACTGTTTACCAAAAACATA 3'	Schuchert, 2005 Cunningham et al, 1993
	18S	F F R F R F R R	app2f 500f cni800r cni800f cni1300r 1300f 1500r n1800r	5' ATCTGGTTGATCCTGCCAGT 3' 5' ATTGGAGGGCAAGTCTGGTG 3' 5' CATTATTCCATGCTCATGTATC 3' 5' CGCTTGAATACATGAGCATGG 3' 5' CAATCCTTACTATGTCTGGACC 3' 5' GGTGGTGCATGGCCGTTCTTAG 3' 5' CTAAGGGCATCACAGACCTG 3' 5' GATCCTTCCGCAGGTTACCT 3'	modified from Medlin et al, 1998 Bastitć et al, 2014 Bastitć et al, 2014 Bastitć et al, 2014 Bastitć et al, 2014 Bastitć et al, 2014 Bastitć et al, 2014 modified from Medlin et al, 1998
<i>Catablema</i> <i>vesicarium</i>	ITS 1/2	F R	SR6R LR1	5' AAGWAAAAGTCGTAACAAGG 3' 5' GGTTGGTTTCTTTTCCT 3'	White et al, 1990 White et al, 1990
	16S	R F	16SAR 16SBR	5' CGCCTGTTTATCAAAAACAT 3' 5' CCGGTCTGAACTCAGATCACGT 3'	Cunningham and Buss, 1993 Cunningham and Buss, 1993
<i>Leptohelia flexibilis</i>	16S	R F	SHA SHB	5' ACGGAATGAACTCAAATCATGT 3' 5' TCGGACTGTTTACCAAAAACATA 3'	Cunningham and Buss, 1993 Cunningham and Buss, 1993

<i>Pennaria disticha</i>	16S	R	SHA	5' ACGGAATGAACTCAAATCATGT 3'	Cunningham and Buss, 1993
		F	SHB	5' TCGGACTGTTTACCAAAAACATA 3'	
<i>Pteroclava krempfi</i>	COI	R	HCO2198	5' TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA 3'	Folmer et al, 1994
		F	LCO1490	5' GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG 3'	Folmer et al, 1994
	16S	F	h16SF	5' TCATTGCGCCATTTAATTGATGGATA 3'	Fontana et al, 2012
		R	h16SR	5' TGTTTTCGATATGATCTCTARAACAA 3'	Fontana et al, 2012
	28S	F	h28SF	5' AGGGAAGCGCATGGAATTAGCAATG 3'	Fontana et al, 2012
		R	R2077	5' GAGCCAATCCTTWTCCCGARGTT 3'	Medina et al, 2001
<i>Sympagohydra tuuli</i>	COI	R	HCO2198	5' TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA 3'	Folmer et al, 1994
		F	LCO1490	5' GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG 3'	Folmer et al, 1994
	16S	R	SHA	5' ACGGAATGAACTCAAATCATGT 3'	Cunningham et al, 1993
		F	SHB	5' TCGGACTGTTTACCAAAAACATA 3'	Cunningham et al, 1993
	28S	F	LSU/28S-F	5' GCTAAGCTTTGACGAGTAGG 3'	Hemmrich et al, 2007
		R	LSU/28S-R	5' CTGCCACAAGCCAGTTATC 3'	Hemmrich et al, 2007
	18S	F	18S-F	5' GATCCTGCCAGTAGTCATATG 3'	Hemmrich et al, 2007
		R	18S-R	5' GAGTCAAATTAAGCCGCAGG 3'	Hemmrich et al, 2007
<i>Sarsia marii</i>	16S	R	SHA	5' ACGGAATGAACTCAAATCATGT 3'	Cunningham and Buss, 1993
		F	SHB	5' TCGGACTGTTTACCAAAAACATA 3'	Cunningham and Buss, 1993
<i>Hydra</i> spp.	COI	F	COI-F	5' GGATGCAGTAACTCTGACTG 3'	Hemmrich et al, 2006
		R	COI-R	5' CTATCAGTTAGTAGCATAGTTAT 3'	Hemmrich et al, 2006

	16S	F	LCOjf	5' GGTCAACAAATCATAAAGATATTGGAAC 3'	Dawson et al, 2005
		R	HCO2198	5' TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA 3'	Folmer et al, 1994
		F	CB1	5' TGCACTGTTTACCAAAAACATAGC 3'	Cunningham and Buss, 1993
		R	CB2	5' ACGGAATGAACTCAAATCATGTAAG 3'	Cunningham and Buss, 1993
		F	16SrRNA_F	5' GGATGCAGTAACTCTGACTG 3'	Hemmrich et al, 2006
		R	16SrRNA_R	5' CCTGTTATCCCTAAGGTAGC 3'	Hemmrich et al, 2006
	ITS 1/2	R	18SrRNA_F	5' GATCCTGCCAGTAGTCATATG 3'	Hemmrich et al, 2006
		F	18SrRNA_R	5' GAGTCAAATTAAGCCGCAGG 3'	Hemmrich et al, 2006
		R	28SrRNA_F	5' GCTAAGCTTTGACGAGTAGG 3'	Hemmrich et al, 2006
		F	28SrRNA_R	5' CTGCCACAAGCCAGTTATC 3'	Hemmrich et al, 2006
		R	ITS_28S	5' CCGCTTCACTCGCCGTTACTAGGGGAATCC 3'	Martínez et al, 2010
		F	ITS_18S	5' CACCGCCCGTCGCTACTACCGATTGAATGG 3'	Martínez et al, 2010
<i>Hydra sinensis</i>	18S	-	ITS_rev_intern	5' GGACARAAGCRAGTTGAGCCTTCCG 3'	Schwentner et al, 2015
		F	h18sf	5' TGGTTGATCCTGCCAGT 3'	Wang et al, 2009
		R	h18sr	5' ATCCTTCNGCAGGTTCAAC 3'	Wang et al, 2009
<i>Hydra oligactis</i>	COI	R	Hydra-cox1-r1	5' TTATTGCTCCTGCTAAGACAGGC 3'	Kayal et al, 2008
		R	Hydra-cob-r1	5' CCTAAGGGATTACTAGACCCAAC 3'	Kayal et al, 2008
		F	Hydra-cob-f1	5' CCTTATATTGGTGATGATATTGTTC 3'	Kayal et al, 2008
		R	Hydra-trnM-r1	5' CCAAATAACTTTCCGTTAGTTCAC 3'	Kayal et al, 2008
<i>Hydra schenzhensis</i> sp.	COI	F	hcoif	5' CTATCAGTTAGTAGCATAGT 3'	Wang et al, 2012
		R	hcoir	5' TGGTGATTTTCTGGAATGAT 3'	Wang et al, 2012

<i>Cordylophora</i> spp.	COI	F	COI-PR115	5' TCWACNAYCAYAARGAYATTGG 3'	Folmer et al, 1994
		R	COI-PR114	5' ACYTCNGGRTGNCCRAARARYCA 3'	Folmer et al, 1994
		F	LCO1490	5' GGTCAACAACAAATCATAAAGATATTGG 3'	Folmer et al, 1994
		R	HCO2198	5' TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA 3'	Folmer et al, 1994
	16S	R	SHA	5' ACGGAATGAACTCAAATCATGT 3'	Cunningham et al, 1993
		F	SHB	5' TCGGACTGTTTACCAAAAACATA 3'	Cunningham et al, 1993
	28S	F	LSUD1F	5' ACCCGCTGAATTTAAGCCATA 3'	Folino-Rorem et al, 2009
		R	LSUD4RA	5' AACCAGCTACTAGRYGGTTCGAT 3'	Folino-Rorem et al, 2009
<i>Turritopsis</i> spp.	16S	R	SHA	5' ACGGAATGAACTCAAATCATGT 3'	Cunningham et al, 1993
		F	SHB	5' TCGGACTGTTTACCAAAAACATA 3'	Cunningham et al, 1993
Family Hydractiniidae	16S	R	SHA	5' ACGGAATGAACTCAAATCATGT 3'	Cunningham et al, 1993
		F	SHB	5' TCGGACTGTTTACCAAAAACATA 3'	Cunningham et al, 1993
Order Shiphonophora					
<i>Diphyes dispar</i>	COI	R	HCO2198	5' TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA 3'	Folmer et al, 1994
		F	LCO1490	5' GGTCAACAACAAATCATAAAGATATTGG 3'	Folmer et al, 1994
<i>Physalia physalis</i>	ITS	F	jfITS-5F	5' GGTTTCCGTAGGTGAACCTGCGGAAGGATC 3'	Dawson et al, 2001
		R	28S-2R	5' GCTTTGGGCTGCAGTCCCAAGCAACCCACTC 3'	Dawson, 2004

Descrição da Tabela: Essa tabela foi compilada com o objetivo de reunir os primers mais utilizados e adequados em pesquisas moleculares para o sub-filo Medusozoa, uma vez que não há essa informação disponibilizada na forma de publicação. A busca de dados foi realizada através do *Google scholar* com palavras chave (Molecular analysis + “classe”) e quantidade de páginas buscadas pré-determinadas e padronizadas. A busca limitou-se somente aos marcadores COI, ITS-1, ITS-2, 28S, 18S e 16S. Obtivemos um total de 82 artigos para a compilação da tabela. Faz-se necessário a descrição de toda referência bibliográfica para a formação da presente tabela.

Referências Bibliográficas para o Anexo 1

Armani, A., Tinacci, L., Giusti, A., Castigliego, L., Gianfaldoni, D., Guidi, A. 2013. What is inside the jar? Forensically informative nucleotide sequencing (FINS) of a short mitochondrial COI gene fragment reveals a high percentage of mislabeling in jellyfish food products. *Food Research International* 54, 1383–1393.

Avian, M., Ramsak, A., Tirelli, V., D'Ambra, I., Malej, A. 2016. Redescription of *Pelagia benovici* into a new jellyfish genus, *Mawia*, gen. nov., and its phylogenetic position within Pelagiidae (Cnidaria; Scyphozoa: Semaestomeae). *Invertebrate Systematics*, 30, 523-546.

Batistic, M., Garic, R. 2014. The case of *Bougainvillia triestina* Hartlaub 1911 (Hydrozoa, Cnidaria): a 100-year-long struggle for recognition. *Marine Ecology*, 37, 145–154, doi: 10.1111/maec.12270.

Bayha, K. M., Dawson, M. N., Collins, A. G., Barbeitos, M. S., Haddock S. H. D. 2010. Evolutionary relationships among scyphozoan jellyfish families based on complete taxon sampling and phylogenetic analyses of 18S and 28S ribosomal DNA. *Integrative and comparative biology*, vol. 50, no.3: 436-455.

Bayha, K. M., Dawson, M. N. 2010. New Family of Allomorphic Jellyfishes, Drymonematidae (Scyphozoa, Discomedusae), Emphasizes Evolution in the Functional Morphology and Trophic Ecology of Gelatinous Zooplankton. *Biol. Bull.* 219: 249–267.

Cartwright, P., Evans, M. N., Dunn, C W., Marques, A. C., Miglietta, M. P., Schuchert, P., Collins, A. G. 2008. Phylogenetics of Hydroidolina (Hydrozoa:Cnidaria). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 88(8), 1663–1672, doi:10.1017/S0025315408002257.

Chang, S., Kim, J. N., Yoon, W., Ki, J. 2016. First record of two cold-water jellyfishes *Aurelia limbata* and *Parumbosa polylobata* (Scyphozoa: Semaestomeae: Ulmaridae) in Korean coastal waters. *Anim. Syst. Evol. Divers.*, vol. 32, no. 4: 272-280.

Cho, E. S. and Kim, S. Y. 2007. Molecular phylogeny of moon jellyfish *Aurelia aurita* Linnaeus collected from Yeosu waters in Korea based on nuclear and mitochondrial DNA sequences. *Journal of life science*, Vol. 17, no.3: 318:327

Collins, A. G., Bentlage, B., Lindner, A., Lindsay, D., Haddock, S. H. D., Jarms, G., Norenburg, J. L., Jankowski, T., Cartwright, P. 2008. Phylogenetics of Trachylina (Cnidaria: Hydrozoa) with new insights on the evolution of some problematical taxa. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 88(8), 1673–1685, doi: 10.1017/S0025315408001732.

Collins, A. G., Bentlage, B., Gilliam, W., Lynn, T. H., Morandini, A. C., Marques, A. C. 2011. Naming the Bonaire banded box jelly, *Tamoya ohboya*, n. sp. (Cnidaria: Cubozoa: Carybdeida: Tamoyidae). *Zootaxa*, 2753: 53–68.

Dawson, M. N. and Jacobs, D. K. 2001. Molecular evidence for cryptic species of *Aurelia aurita* (Cnidaria, Scyphozoa). *Biol. Bull.* 200: 92–96.

Dawson, M. N. 2004. Some implications of molecular phylogenetics for understanding biodiversity in jellyfish, with emphasis on Scyphozoa. *Hydrobiologia* 530/531: 249–260.

Dawson, M. N. 2005. Incipient speciation of *Catostylus mosaicus* (Scyphozoa, Rhizostomeae, Catostylidae), comparative phylogeography and biogeography in south-east Australia. *Journal of Biogeography*, 32: 515–533.

Dawson, M. N. 2005. *Cyanea capillata* is not a cosmopolitan jellyfish: morphological and molecular evidence for *C. annaskala* and *C. rosea* (Scyphozoa:Semaeostomeae:Cyaneidae) in south-eastern Australia. *Invertebrate Systematics* 19, 361–370.

Dawson, M. N. 2005. Renaissance taxonomy: integrative evolutionary analyses in the classification of Scyphozoa. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 85, 733–739.

Dong, Z., Liu, Z., Liu, D. 2015. Genetic characterization of the scyphozoan jellyfish *Aurelia* spp. in Chinese coastal waters using mitochondrial markers. *Biochemical Systematics and Ecology*, Vol. 60, 15–23.

Dong, Z., Liu, Z., Liu, D., Liu Q., Sun, T. 2016. Low genetic diversity and lack of genetic structure in the giant jellyfish *Nemopilema nomurai* in Chinese coastal waters. *Marine biology research*, <http://dx.doi.org/10.1080/17451000.2016.1196818>.

Folino-Rorem, N. C., Darling, J. A., D'Ausilio, C. A. 2009. Genetic analysis reveals multiple cryptic invasive species of the hydrozoan genus *Cordylophora*. *Biol Invasions*, 11:1869–1882, doi: 10.1007/s10530-008-9365-4

Fritz, G. B., Pfannkuchen, M., Reuner, A., Schill, R. O., Brümmer, F. 2009. *Craspedacusta sowerbii*, Lankester 1880 – population dispersal analysis using COI and ITS sequences. *J. Limnol.*, 68(1): 46–52.

Galil, B. S., Gershwin, L., Douek, J., Rinkevich, B. 2010. *Marivagia stellata* gen. et sp. nov. (Scyphozoa: Rhizostomeae: Cepheidae), another alien jellyfish from the Mediterranean coast of Israel. Aquatic Invasions, Volume 5, Issue 4: 331–340, doi: 10.3391/ai.2010.5.4.01.

Galil, B. S., Gershwin, L., Zorea, M., Rahav, A., Rothman, S. B., Fine, M., Lubinevsky, H., Douek, J., Paz, G., Rinkevish, B. 2016. *Cotylorhiza erythraea* Stiasny, 1920 (Scyphozoa: Rhizostomeae: Cepheidae), yet another erythraean jellyfish from the Mediterranean coast of Israel. Mar Biodiv, doi: 10.1007/s12526-016-0449-6.

Gaynor, J. J., Bologna, P. A. X., Restaino, D., Barry, C. L. 2016. First occurrence of the invasive hydrozoan *Gonionemus vertens* A. Agassis, 1862 (Cnidaria:Hydrozoa) in the New Jersey, USA. BiolInvasions Records, Vol 5, issue 4: 223-237.

Glynn, F., Houghton, J. D. R., Bastian, T., Doyle, T. K., Fuentes, V., Lilley, M. K S., Provan, J. 2015. High-resolution genetic analysis reveals extensive gene flow within the jellyfish *Pelagia noctiluca* (Scyphozoa) in the North Atlantic and Mediterranean Sea. Biological Journal of the Linnean Society, doi: 10.1111/bij.12654.

Glynn, F., Houghton, J. D. R., Provan, J. 2015. Population genetic analyses reveal distinct geographical blooms of the jellyfish *Rhizostoma octopus* (Scyphozoa). Biological Journal of the Linnean Society, doi:10.1111/bij.12614.

Govindarajan, A. F., Halanych, K. M., Cunningham, C. W. 2005. Mitochondrial evolution and phylogeography in the hydrozoan *Obelia geniculata* (Cnidaria). Marine Biology, 146: 213-222, doi: 10.1007/s00227-004-1434-3

Govindarajan, A. F., Boero, F., Halanych, K. M. 2006. Phylogenetic analysis with multiple markers indicates repeated loss of the adult medusa stage in Campanulariidae (Hydrozoa, Cnidaria). Molecular Phylogenetics and Evolution, 38, 820–834, doi:10.1016/j.ympev.2005.11.012

Grange, L. J., Smith, C. R., Lindsay, D. J., Bentlage, B., Youngbluth, M. J. 2016. High abundance of the epibenthic trachymedusa *Ptychogastria polaris* Allman, 1878 (Hydrozoa, Trachylina) in Subpolar Fjords along the West Antarctic Peninsula. PlosOne, doi: 10.1371/journal.pone.0168648.

Hanzawa, N., Gotoh, R. O., Kawamura, M., Kubota, S. 2015. *Rhopilema asamushi* Uchida (Cnidaria, Scyphozoa, Rhizostomidae) newly occurred in Tanabe Bay, Wakayama Prefecture, Japan. Biogeography, Vol. 17, 125-127.

Harrison, G. F., Kim, K., Collins, A. G. 2013. Low genetic diversity of the putatively introduced, brackish water hydrozoan, *Blackfordia virginica* (Leptothecata:

Blackfordiidae), throughout the United States, with a new record for Lake Pontchartrain, Louisiana. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 126(2):91-102, doi: [dx.doi.org/10.2988/0006-324X-126.2.91](https://doi.org/10.2988/0006-324X-126.2.91)

He, J., Zheng, L., Zhang, W., Lin, Y. 2015. Life cycle reversal in *Aurelia* sp.1 (Cnidaria, Scyphozoa). *Plos One*, doi: [10.1371/journal.pone.0145314](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0145314).

Hemmrich, G., Anokhin, B., Zacharias, H., Bosch, T. C. G. 2007. Molecular phylogenetics in *Hydra*, a classical model in evolutionary developmental biology. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 44: 281–290, doi:[10.1016/j.ympev.2006.10.031](https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.10.031).

Holland, B. S., Dawson, M. N., Crow, G. L., Hofmann D. K. 2004. Global phylogeography of *Cassiopea* (Scyphozoa: Rhizostomeae): molecular evidence for cryptic species and multiple invasions of the Hawaiian Islands. *Marine Biology*, 145: 1119–1128, doi: [10.1007/s00227-004-1409-4](https://doi.org/10.1007/s00227-004-1409-4).

Holst, S. and Laakman S. 2014. Morphological and molecular discrimination of two closely related jellyfish species, *Cyanea capillata* and *C. lamarckii* (Cnidaria, Scyphozoa), from the northeast Atlantic. *Journal Plankton Res.* 36(1): 48–63, doi:[10.1093/plankt/fbt093](https://doi.org/10.1093/plankt/fbt093).

Imazu, M. A., Ale, E., Genzano, G. N., Marques, A. C. 2014. A comparative study of populations of *Ectopleura crocea* and *Ectopleura ralphi* (Hydrozoa, Tubulariidae) from the Southwestern Atlantic Ocean. *Zootaxa*, 3753 (5): 421-439, doi: [dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3753.5.2](https://doi.org/10.11646/zootaxa.3753.5.2)

Kayal, E. and Lavrov, D. V. 2008. The mitochondrial genome of *Hydra oligactis* (Cnidaria, Hydrozoa) sheds new light on animal mtDNA evolution and cnidarian phylogeny. *Gene*, 410: 177–186, doi:[10.1016/j.gene.2007.12.002](https://doi.org/10.1016/j.gene.2007.12.002).

Ki, J., Kim, I., Lee, J. 2009. Comparative analysis of nuclear ribosomal DNA from the moon jelly *Aurelia* sp.1 (Cnidaria: Scyphozoa) with characterizations of the 18S, 28S genes, and the intergenic spacer (IGS). *Hydrobiologia* (2009) 616:229–239, doi: [10.1007/s10750-008-9596-5](https://doi.org/10.1007/s10750-008-9596-5).

Ki, J., Hwang, D., Shin, K., Yoon, W. D., Lim, D., Kang, Y. S., Lee, Y., Lee, J. 2008. Recent moon jelly (*Aurelia* sp.1) blooms in Korean coastal waters suggest global expansion: examples inferred from mitochondrial COI and nuclear ITS-5.8S rDNA sequences. *ICES Journal of Marine Science*, 65: 443–452.

Laakmann, S. and Holst, S. 2014. Emphasizing the diversity of North Sea hydromedusae by combined morphological and molecular methods. J. Plankton Res. 36(1): 64–7, doi:10.1093/plankt/fbt078.

Lawley, J. W., Ames, C. L., Bentlage, B., Yanagihara, A., Goodwill, R., Kayal, E., Hurwitz, K., Collins, A. G. 2016. Box jellyfish *Alatina alata* has a circumtropical distribution. Biol. Bull. 231: 152–169.

Leclère, L., Schuchert, P., Cruaud, C., Couloux, A., Manuel, M. 2009. Molecular phylogenetics of Thecata (Hydrozoa: Cnidaria) reveals long-term maintenance of life history traits despite high frequency of recent character changes. Systematics Biology, 58(5): 509-526, doi:10.1093/sysbio/sysp044

Levitan, D. R. and Grosberg, R. K. 1993. The analysis of paternity and maternity in the marine hydrozoan *Hydractinia symbiolongicarpus* using randomly amplified polymorphic DNA (RAPD) markers. Molecular Ecology, 2:315-326.

Li, H., Sung, P., Ho, H. 2016. The complete mitochondrial genome of the Antarctic stalked jellyfish, *Haliclystus antarcticus* Pfeffer, 1889 (Staurozoa: Stauromedusae). Genomics Data 8, 113–114.

Lianming, Z., Yuanshao, L., Shaojing, L., Wenqing, C., Zhenzu, X., Jiaqi, H. 2009. *Aequorela taiwanensis* n. sp. (Hydrozoa, Leptomedusae) and mtCOI sequence analysis for the genus *Aequorela*. Acta Oceanologica, Vol. 28, no 1, 109-115

Lianming, Z., Jinru, H., Yuanshao, L., Wenqing, C., Wenjing, Z. 2014. 16S rRNA is a better choice than COI for DNA barcoding hydrozoans in the coastal waters of China. Acta Oceanol. Sin., Vol. 33, No. 4: 55–76, doi: 10.1007/s13131-014-0415-8.

Lindner, A., Cairns, S. D., Zibrowius, H. 2014. *Leptohelia flexibilis* gen. nov. et sp. nov., a remarkable deep-sea stylasterid (Cnidaria: Hydrozoa: Stylasteridae) from the southwest Pacific. Zootaxa 3900 (4): 581-591, doi: 10.11646/zootaxa.3900.4.8.

Maghsouglou, E., Yahya, K., Kwang, S. Y., Azizah, S. M. N., 2016. First record of the genus *Phyllorhiza* spp. (Cnidaria: Scyphozoa, Mastigiidae) in the coastal waters of Malaysia. Research in marine science, Vol. 3, 22-34

Maggione, D., Montano, S., Seveso, D., Galli, P. 2016. Molecular evidence for cryptic species in *Pteroclava kremphi* (Hydrozoa, Cladocorynidae) living in association with alcyonaceans. Systematics and Biodiversity, 1-10, doi: 10.1080/14772000.2016.1170735.

Martínez, D. E., Iñiguez, A. R., Percell, K. M., Willner, J. B., Signorovitch, J., Campbell, R. D. 2010. Phylogeny and biogeography of *Hydra* (Cnidaria: Hydridae)

using mitochondrial and nuclear DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 57: 403–410, doi:10.1016/j.ympev.2010.06.016.

Miglietta, M. P., Piraino S., Kubota, S., Schucert, P. 2006. Species in the genus *Turriopsis* (Cnidaria: Hydrozoa): a molecular evaluation. *J. Zool. Syst. Evol. Res.*, doi: 10.1111/j.1439-0469.2006.00379.x

Miglietta, M. P., Schucert, P., Cunningham, C. W. 2008. Reconciling genealogical and morphological species in a worldwide study of the family Hydractiniidae (Cnidaria: Hydrozoa). *Zoologica Scripta*, 38, 4: 403-430.

Miglietta, M. P., Odegard, D., Faure, B., Faucci, A. 2015. Barcoding Techniques help tracking the evolutionary history of the introduced species *Pennaria disticha* (Hydrozoa, Cnidaria). *PlosOne*, doi :10.1371/journal.pone.0144762.

Miranda, L. S., Hirano, Y. M., Mills, C. E., Falconer, A., Fenwick, D., Marques, A. C., Collins, A. G. 2016. Systematics of stalked jellyfishes (Cnidaria: Staurozoa) *PeerJ* 4:e1951, DOI 10.7717/peerj.1951.

Miranda, L. S., Marques, A. C. 2016. Hidden impacts of the Samarco mining waste dam collapse to Brazilian marine fauna- an example from the staurozoans (Cnidaria). *Biota Neotropica* 16(2): e20160169.

Mizrahi, G. A., Shemesh, E., Ofwegen, L. V., Tchernov, V. First record of *Aequorea macrodactyla* (Cnidaria,Hydrozoa) from the Israeli coast of the eastern Mediterranean Sea, an alien species indicating invasive pathways. *NeoBiota* 26: 55–70, doi: 10.3897/neobiota.26.8278.

Mohammad, S. U., Min, G., Dong, J., Yoon, W. D., Choi, J. K. 2015. First record of *Rhopilema esculentum* (Scyphozoa: Rhizostomeae), edible jellyfish in Korea. *Ocean and Polar Research*, Vol. 37 (4): 287-293.

Morandini, A. C., Stampar, S. N., Maronna, M. M., Silveira, F. L. 2016. All non-indigenous species were introduced recently? The case study of *Cassiopea* (Cnidaria: Scyphozoa) in Brazilian waters. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, page 1 of 8. doi:10.1017/S0025315416000400.

Moura, C. J., Harris, D. J., Cunha, M. R., Rogers, A. D. 2007. DNA barcoding reveals cryptic diversity in marine hydroids (Cnidaria, Hydrozoa) from coastal and deep-sea environments. *Zoologica Scripta*, 37, 93-108, doi:10.1111/j.1463-6409.2007.00312.x

Moura, C. J., Cunha, M. R., Porteiro, F. M., Rogers, A. D. 2010. The use of the DNA barcode gene 16S mRNA for the clarification of taxonomic problems within the

family Sertulariidae (Cnidaria, Hydrozoa). Zoological Scripta, 40 (5):520-537, doi:10.1111/j.1463-6409.2011.00489.x.

Moura, C. J., Cunha, M. R., Porteiro, F. M., Rogers, A. D. 2012. A molecular phylogenetic appraisal of the systematics of the Aglaopheniidae (Cnidaria: Hydrozoa: Leptothecata) from the north-east Atlantic and west Mediterranean. Zoological Journal of the Linnean Society, 164, 717-727.

Neethling, S., Channing, A., Gershwin, L., Gibbons, M. J. 2011. A modern description of *Crambionella stuhlmanni* (Scyphozoa: Rhizostomeae) from St Lucia Estuary, South Africa. Journal of the marine biological association of the United Kingdom, 91(2), 357–367, doi:10.1017/S0025315410001566.

Ojimi, M. C. and Hidaka, M. 2010. Comparison of telomere length among different life cycle stages of the jellyfish *Cassiopea andromeda*. Mar Biol, 157:2279–2287, doi: 10.1007/s00227-010-1495-4.

Peter, S., Kumar, B. M., Agnes, F., Pillai, D. 2016. Molecular characterization and phylogenetic analysis of *Diphyes dispar* (Siphonophora: Diphyidae) from the Laccadive sea, off the south-west coast of Arabian sea, Indian ocean. International Journal of Fisheries and Aquatic studies, 4(6):30-35.

Piraino, S., Aglieri, G., Martell, L., Mazzoldi, C., Melli, V., Milisenda, G., Scorrano, S., Boero, F. 2014. *Pelagia benovici* sp. nov. (Cnidaria: Scyphozoa): a new jellyfish in the Mediterranean Sea. Zootaxa 3794 (3): 455-468.

Postaire, B., Magalon, H., Bourmaud, C. A. F., Bruggemann, J. H. 2016. Molecular species delimitation methods and population genetics data reveal extensive lineage diversity and cryptic species in Aglaopheniidae (Hydrozoa). Molecular Phylogenetics and Evolution, 105:36-49. doi: 10.1016/j.ympev.2016.08.01.

Prieto, L., Armani, A., Macías, D. 2013. Recent straddlings of the giant jellyfish *Rhizostoma luteum* Quoy and Gaimard, 1827 (Cnidaria: Scyphozoa: Rhizostomeae) on the Atlantic and Mediterranean coasts. Marine biology, doi:10.1007/s00227-013-2293-6.

Prudkovsky, A. A., Neretina, T. V. 2015. The life cycle of *Catablema vesicarium* (A. Agassiz, 1862) (Hydrozoa, Pandeidae). Polar Biology 39(3), doi:10.1007/s00300-015-1805-x.

Pucherelli, S. F., Keele, J., Passamanek, Y. J., Beaver, J. R., Renicker, T. R. 2016. Range expansion of the invasive hydroid, *Cordylophora caspia* (Pallas, 1771),

in Colorado River reservoirs. *BiolInvasions Records*, Vol. 5, Issue 3: 133-137, doi: [dx.doi.org/10.3391/bir.2016.5.3.02](https://doi.org/10.3391/bir.2016.5.3.02).

Ramsak, A., Stopar, K., Malej, A. 2012. Comparative phylogeography of meroplanktonic species, *Aurelia* spp. and *Rhizostoma pulmo* (Cnidaria: Scyphozoa) in European Seas. *Hydrobiologia*, doi: 10.1007/s10750-012-1053-9.

Rizman-Idid, M., Farrah-Azwa, A. B., Chong, V. C. 2016. Preliminary taxonomic survey and molecular documentation of jellyfish species (Cnidaria: Scyphozoa and Cubozoa) in Malaysia. *Zoological Studies* 55: 35, doi:10.6620/ZS.2016.55-35

Sanchez, M. N. 2011. Estudo Filogeográfico de *Chiropsalmus* cf. *quadrumanus* (Cnidaria: Cubozoa) na Costa Brasileira. Instituto Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Zoologia (Dissertação de mestrado).

Siebert, S., Erxleben, F. A., Kiko, R., Kramer, M. 2009. *Sympagohydra tuuli* (Cnidaria, Hydrozoa): First report from sea ice of the central Arctic Ocean and insights into histology, reproduction and locomotion. *Marine Biology*, 156:541–554, doi:10.1007/s00227-008-1106-9.

Schierwater, B. and Ender, A. 2000. *Sarsia marii* n. sp. (Hydrozoa, Anthomedusae) and the use of 16S rDNA sequences for unpuzzling systematics relationships in Hydrozoa. *Scientia Marina*, 64 (1): 117-122.

Schwentner, M. and Bosch, T. C. G. 2015. Revisiting the age, evolutionary history and species level diversity of the genus *Hydra* (Cnidaria: Hydrozoa). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 91: 41-55, doi: [dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2015.05.013](https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.05.013).

Shao, Z., Graf, S., Chaga, O. Y., Lavrov, D. V. 2006. Mitochondrial genome of the moon jelly *Aurelia aurita* (Cnidaria, Scyphozoa): A linear DNA molecule encoding a putative DNA-dependent DNA polymerase. *Elsevier, Gene section evolutionary genomics*, 381: 92–101, doi:10.1016/j.gene.2006.06.021.

Smith, D. R., Kayal, D., Yanagihara, A. A., Collins, A. G., Pirro, S., Kelling P. J. 2011. First complete mitochondrial genome sequence from a box jellyfish reveals a highly fragmented linear architecture and insights into telomere evolution. *Genome biology and evolution*, 4(1):52–58, doi:10.1093/gbe/evr127

Stampar, S. N., Rosa, F. C., Ortega, L., Leoni, V., Scarabino, F., Beneti, J. S., Abreu, M., Morandini, A. C. 2016. First record along the Uruguayan coast of the largest sea nettle jellyfish, *Chrysaora plocamia* (Lesson, 1830) (Cnidaria: Scyphozoa). *Checklist, the journal of biodiversity data*, 12(4): 1934,29.

Stopar, K., Ramsak, A., Trondelj, P., Malej, A. 2010. Lack of genetic structure in the jellyfish *Pelagia noctiluca* (Cnidaria: Scyphozoa: Semaestomeae) across European seas. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, doi:10.1016/j.ympev.2010.07.004.

Sucharitakul, P., Aungtonya, C., Chomdej, S. 2016. DNA sequencing complements morphological identification of *Chiropsoides* from Nam Bor bay, Phuket, Thailand. *Phuket mar. biol. Cent. Res. Bull* 73: 7–1

Väinölä, R. and Oulasvirta, P. 2001. The first record of *Maeotias marginata* (Cnidaria: Hydrozoa) from the Baltic sea: a Pontocaspian invader. *Sarsia* 86: 401-404.

Wang, A. T., Deng, L., Lai, J. Q., Li, J. 2009. A new species of Green Hydra (Hydrozoa: Hydrida) from China. *Zoologist Science*, 26:664-668

Wang, A. T., Deng, L., Liu, H. T. 2012. A New Species of Hydra (Cnidaria: Hydrozoa: Hydridae) and Molecular Phylogenetic Analysis of Six Congeners from China. *Zoological Science* 29: 856-862, doi:10.2108/zsj.29.856.

Widmer, C. L., Cailliet, G., Geller, J. 2009. The life cycle of *Earleria corachloae* n. sp. (Cnidaria: Hydrozoa) with epibiotic hydroids on mid-water shrimp. *Marine Biology*, doi: 10.1007/s00227

