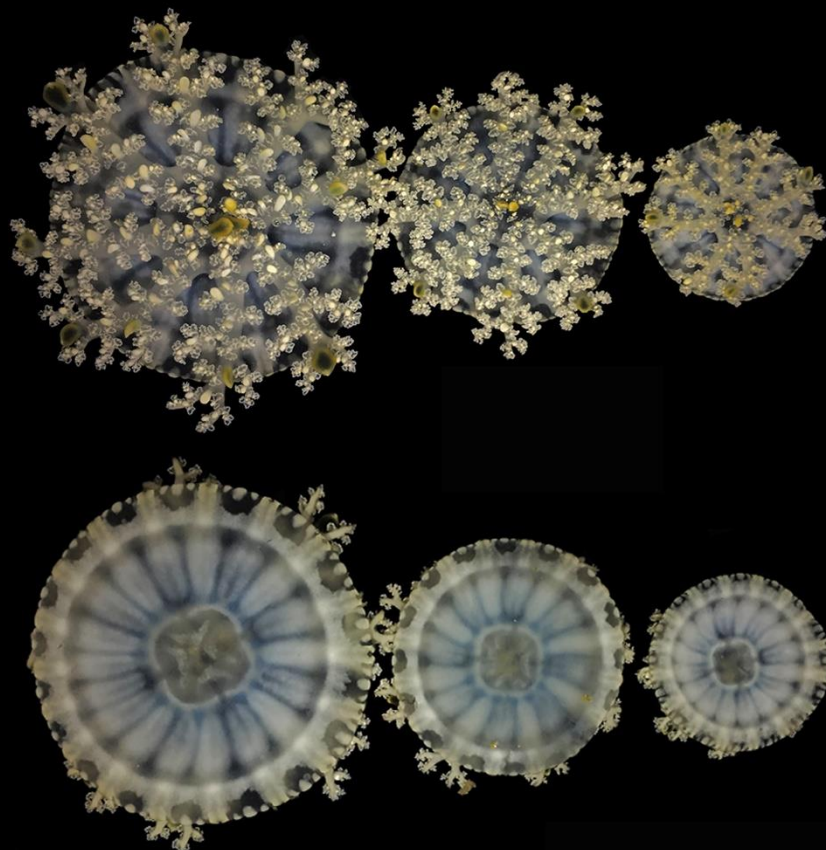


Jorge Thé de Araújo

Ecologia populacional da medusa exótica *Cassiopea andromeda* Forskâl, 1775 (Cnidaria: Scyphozoa) em uma fazenda de camarão e em ambiente de manguezal no Nordeste do Brasil



Jorge Thé de Araújo

Ecologia populacional da medusa exótica
Cassiopea andromeda Forskâl, 1775
(Cnidaria: Scyphozoa) em uma fazenda de
camarão e em ambiente de manguezal no
Nordeste do Brasil

Dissertação apresentada ao Instituto de
Ciências do Mar (Labomar) da Universidade
Federal do Ceará, para a obtenção de Título
de Mestre em Ciências Tropicais.

Orientador: Dr. Marcelo de Oliveira Soares

Coorientador: Dr. Sergio Rossi

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Universidade Federal do Ceará
Biblioteca Universitária

Gerada automaticamente pelo módulo Catalog, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

- A689e Araújo, Jorge Thé.
Ecologia populacional da medusa exótica *Cassiopea andromeda* Forskål, 1775 (Cnidaria: Scyphozoa) em uma fazenda de camarão e em ambiente de manguezal no Nordeste do Brasil / Jorge Thé Araújo. – 2020.
65 f. : il. color.
- Dissertação (mestrado) – Universidade Federal do Ceará, Instituto de Ciências do Mar, Programa de Pós-Graduação em Ciências Marinhas Tropicais, Fortaleza, 2020.
Orientação: Prof. Dr. Marcelo de Oliveira Soares.
Coorientação: Prof. Dr. Sergio Rossi.
1. Espécie Exótica. 2. Carcinicultura. 3. Manguezal. 4. Medusa. I. Título.

CDD 551.46

Jorge Thé de Araújo

Ecologia populacional da medusa exótica *Cassiopea andromeda* Forskål, 1775 (Cnidaria: Scyphozoa) em uma fazenda de camarão e em ambiente de manguezal no Nordeste do Brasil

Dissertação apresentada ao Instituto de Ciências do Mar (Labomar) da Universidade Federal do Ceará, para a obtenção de Título de Mestre em Ciências Tropicais.

Orientador: Dr. Marcelo de Oliveira Soares

Coorientador: Dr. Sergio Rossi

Data de Aprovação: Fortaleza-CE, 20 de fevereiro de 2020

BANCA EXAMINADORA

Luis Ernesto Arruda Bezzerá

(Instituto de Ciências do Mar,UFC)

Cristiane Xerez Barroso

(Instituto de Ciências do Mar,UFC)

Sergio Rossi

(Università del Salento-IT)

Fortaleza
2020

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer a fazenda de carcinicultura no nome de Nilo e Caio que permitiram nosso acesso as estruturas da fazenda.

Ao laboratório de efluentes (Equal) da UFC, em especial ao professor Dr. Michael Barbosa e ao aluno Caio Servulo Batista pela ajuda com as análises de nutrientes.

A todo laboratório de Plâncton e em especial a Dra. Hortência Barroso pelo suporte e conhecimento compartilhado em todo o projeto e a aluna de oceanografia Bruna Nogueira durante os trabalhos de campo e de laboratório.

Ao professor André C. Morandini (USP) pelo conhecimento passado em sua visita ao laboratório e pela ajuda na identificação do material de estudo.

E também gostaria de agradecer ao orientador professor Dr. Marcelo de Oliveira Soares por todo conhecimento passado e suporte para o desenvolvimento do trabalho e ao co-orientador Sergio Rossi da Universidade de Salento (Unisalento) na Itália por todo o suporte com o projeto.

Gostaria de agradecer a CAPES pelo financiamento da bolsa de mestrado e pela verba concedida (PROAP/CAPES) pelo estágio realizado na Università del Salento, na Itália.

ÍNDICE

Resumo.....	1
Abstract.....	2
Introdução geral.....	3
Referências.....	6
CAPÍTULO 1: Non-indigenous upside-down jellyfish 1 <i>Cassiopea andromeda</i> in shrimp farms (Brazil	
Abstract.....	9
Introduction.....	10
Materials and Methods.....	11
Results.....	16
Discussion.....	21
Financial support.....	24
Reference.....	24
CAPÍTULO 2: Exotic jellyfish (<i>Cassiopea andromeda</i>) are larger and more frequent in shrimp farm than in mangrove	
Resumo.....	30
Introdução.....	31
Material e Métodos	33
Resultados	37
Cronograma.....	45
Referências	53
Conclusões e Considerações finais.....	56

RESUMO

Os fenômenos de blooms de águas-vivas estão aumentando e estes têm sido explicado pelas diversas alterações ambientais como a eutrofização, mudanças climáticas, sobrepesca, criação de substratos artificiais marinhos e introdução de espécies invasoras. Atualmente cinco espécies de medusas são consideradas exóticas invasoras, e uma delas é do gênero *Cassiopea*, conhecida como “a medusa de cabeça para baixo” (*upside-down jellyfish*). Uma característica única desta água-viva é a sua simbiose com o dinoflagelado *Symbiodinium* sp; estratégia nutricional semelhante aos corais. Este trabalho de dissertação de mestrado está dividido em 2 capítulos, no qual o objetivo geral será analisar a ecologia populacional da medusa exótica *Cassiopea* em manguezais e fazendas de carcinicultura. O trabalho foi realizado nos meses de julho/18, outubro/18, janeiro/19 e abril/19 em dois ambientes: fazenda de carcinicultura (município de Acaraú) e manguezais (município de Itarema) no Atlântico Equatorial (Ceará, Brasil). No capítulo um foi feita a identificação de *Cassiopea* sp. pela análise molecular. A espécie exótica identificada foi *C. andromeda* que é nativa do Mar Vermelho. Além disso, mostramos o primeiro registro de *C. andromeda* em atividades de aquicultura no mundo e discutimos os efeitos desta invasão, uma vez que a espécie apresenta apenas fêmeas na população que devem estar se reproduzindo de modo assexuado com baixa variabilidade genética. O capítulo dois foi focado na estrutura populacional e nos parâmetros ambientais (temperatura, pH, salinidade, clorofila *a*, nitrogênio e fósforo total) que podem estar interferindo no êxito da invasão das medusas nos dois ambientes. Os fatores ambientais tiveram diferenças de um ambiente para o outro, no qual foi aplicado uma análise de componentes principais (ACP) e análise de *clusters* para o entendimento da variabilidade espacial e temporal. Na carcinicultura, a medusa exótica foi presente durante todos os meses de estudo e teve maior tamanho comparado à população no mangue, a qual apresentou mais limitações para a sua sobrevivência e biomassa. Na carcinicultura, a medusa exótica apresentou os maiores tamanhos já registrados no mundo, o que indica que a atividade antrópica auxilia no sucesso da invasão. Assim, esta dissertação fornece uma informação inédita de importância ecológica e econômica para a gestão deste fenômeno de invasão.

Palavras-Chaves: espécie exótica; carcinicultura, manguezal; medusa

ABSTRACT

The phenomena of jellyfish blooms are increasing and these have been explained by environmental drivers such as eutrophication, climate change, overfishing, the spread of artificial marine substrates and the introduction of invasive species. Currently five jellyfish species are considered invasive, and one of them is from the genus *Cassiopea*, known as "the upside-down jellyfish". A unique feature of this jellyfish is their symbiosis with the dinoflagellate *Symbiodinium* spp; a coral-like nutritional strategy. This dissertation is divided in 2 chapters, in which the general objective of this dissertation will be to analyze the population ecology of the *Cassiopea* jellyfish in mangroves and shrimp farms. The work was carried out in the months of July/18, October/18, January/19 and April/19 in two environments: shrimp farm (municipality of Acaraú) and mangroves (municipality of Itarema) in the Equatorial Atlantic (Ceará, Brazil). In chapter one, *Cassiopea* sp. was identified by molecular analysis. The exotic species identified was *C. andromeda* which is native to the Red Sea. Furthermore, we showed the first record of *C. andromeda* in aquaculture activities worldwide and discussed the effects of this invasion since the species presents only females in the population that must be reproducing asexually with low genetic variability. Chapter two focused on population structure and environmental parameters (temperature, pH, salinity, chlorophyll a, nitrogen and total phosphorus) that may be interfering with the success of the jellyfish invasion in both environments. The environmental factors had differences from one environment to the other, in which a major component analysis (PCA) and cluster analysis was applied for the understanding of spatial and temporal patterns. In shrimp farms, exotic jellyfish were present during all months of study and were larger compared to the population in the mangrove swamp, which had more limitations to its survival and biomass. In carciniculture, the exotic jellyfish presented the largest sizes ever recorded worldwide, which indicates that anthropic activity helps in the success of the invasion. Thus, this dissertation provides unpublished information of ecological and economic importance for the management of this invasion phenomenon.

Keywords: Exotic species; Shrimp farm, mangrove; jellyfish

INTRODUÇÃO GERAL

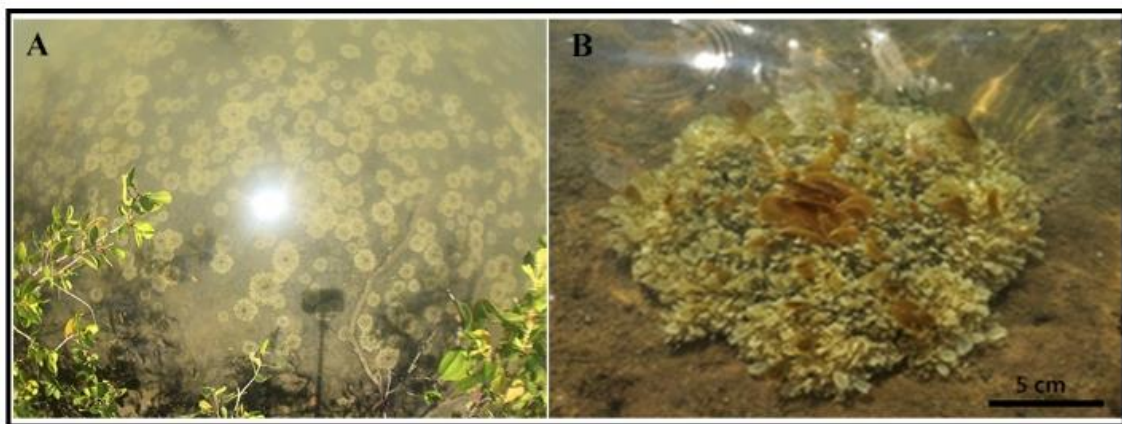
O filo Cnidaria é um grupo de animais altamente diversificado e relativamente simples, no qual incluem cerca de 11.000 espécies descritas como corais formadores de recifes, anêmona-do-mar, zoantídeos, cubomedusas, hidróides marinhos e de água doce (Daly et al., 2007; Zapata et al., 2015). Cnidaria compreende dois clados monofiléticos, Anthozoa (classe Anthozoa) e Medusozoa (classe Hydrozoa, Staurozoa, Cubozoa e Scyphozoa) (Daly et al., 2007). Dentro do clado Medusozoa são conhecidas aproximadamente 3.700 espécies descritas (Daly et al., 2007), no qual existem para classe Scyphozoa 200 espécies (Mianzan & Cornelius, 1999). Para o litoral brasileiro a fauna conhecida de cifozoários são de 22 espécies (Morandini et al., 2005).

A classe Scyphozoa no qual seus representantes são conhecidos como águas-vivas (cifomedusas), são animais costeiros e marinhos comumente encontrados em habitats pelágicos de águas rasas até profundas (Arai, 1997). As águas-vivas chamam bastante atenção devido à uma característica natural de formar grandes aglomerações conhecidas como *blooms* (Boero et al., 2008). O aumento dos fenômenos de *blooms* de medusas tem sido relacionado a diversas alterações ambientais como a eutrofização, introdução de espécies, mudanças climáticas, sobrepesca e criação de substratos artificiais marinhos (Richardson et al., 2009; Purcell, 2012; Feng et al., 2018; Kogovsek et al., 2018; Dong et al., 2019).

Espécie exótica pode ser definida como uma espécie que expande sua área de ocorrência geográfica além das barreiras biogeográficas normais a sua propagação (Blackburn et al., 2011). Uma das medusas que são consideradas exóticas invasoras é do gênero *Cassiopea*, conhecida como “a medusa de cabeça para baixo” (*upside-down*

jellyfish), as quais são encontradas em ecossistemas de águas rasas em todo mundo (Lampert et al., 2016; Bayha & Graham, 2014) (Figura 1A). Esse comportamento incomum de ficar “de cabeça para baixo” é uma adaptação para melhorar o acesso dos simbiontes à luz para a fotossíntese, no qual o animal repousa a umbrela no substrato e levanta seus tentáculos para cima, em direção a luz (Lampert et al., 2016) (Figura 1B).

Figura 1. (A) *Cassiopea andromeda* encontrada na região de mangue na região equatorial (Fonte: Jorge Thé). (B) *Cassiopea* na posição “de cabeça para baixo”, com a região da umbrela no substrato e seus tentáculos para cima (Fonte: Jorge Thé).



Medusas do gênero *Cassiopea* são presentes em bancos de fanerógamas marinhas, recifes, lagoas e manguezais (Fleck & Fitt, 1999; Holland et al., 2004; Niggli & Wild, 2010). Os estuários tropicais com florestas de mangues são ecossistemas altamente produtivos (Ferreira & Larceda 2016) e têm uma importância crucial para colonização e metamorfose de *Cassiopea*. Apesar do mangue ser um aliado para seu desenvolvimento, o gênero *Cassiopea* pode causar impactos como diminuição da disponibilidade de alimentos e de habitat para a fauna bentônica, redução da cobertura de macrófitas, competição por espaço com a flora e fauna (Stoner et al., 2011; 2014).

Os impactos (ecológicos e econômicos), mecanismos de invasões e *blooms* de águas-vivas têm recebido uma atenção recentemente pela comunidade científica, órgãos ambientais e pela sociedade em geral (Graham & Bayha, 2007; Gershwin, 2013; Pitt & Lucas, 2014). No entanto ainda existem lacunas de conhecimento sobre aspectos

populacionais e sobre sua ecologia trófica para o ecossistema de manguezal bem para fazendas de produção de camarão.

Considerando as lacunas de conhecimento científico descritas acima e a importância do tema, o objetivo geral desta dissertação é analisar a ecologia populacional e trófica da medusa exótica *Cassiopea andromeda* em manguezais e fazendas de carcinicultura (Atlântico Equatorial, Brasil). Visando atingir este objetivo geral foram feitas duas perguntas que devem ser respondidas com esta dissertação:

1 - A variação de tamanho e abundância de *Cassiopea andromeda* é regulada por algum (s) parâmetro (s) ambiental?

2 - Como *Cassiopea andromeda* se distribui espacialmente e temporalmente? Existe diferença na estrutura populacional entre fazendas de camarão e manguezais?

Com base nestas perguntas foram estabelecidos os seguintes objetivos específicos são:

- 1) Descrever a espécie e o evento de invasão em manguezal e em carcinicultura;
- 2) Compreender a variação de tamanho, abundância e relação destes parâmetros populacionais com fatores ambientais (salinidade, chuva, nutrientes); e
- 3) Analisar a variação espacial e temporal da espécie exótica.

Com isso, para a realização do trabalho foram utilizadas metodologias diversas como técnicas fotográficas (drones e fotoquadrados), uso de sondas multiparamétricas, análises de amostras de água e coleta de exemplares para identificação genética.

Com base nestas perguntas e objetivos específicos este trabalho de dissertação de mestrado está dividido em dois capítulos conectados pela espécie-alvo da pesquisa, os quais serão redigidos em língua inglesa visando a publicação de artigos em revistas de alto impacto. O capítulo um fala da identificação da medusa exótica *Cassiopea andromeda* através de técnicas moleculares e do primeiro registro da espécie em

atividades de aquicultura no mundo. O capítulo dois aborda aspectos de ecologia populacional, como abundância, tamanho e de alguns parâmetros ambientais que possam estar impulsionando a proliferação dessa espécie em manguezais e fazendas de camarão.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Arai MN (2001) Pelagic coelenterates and eutrophication: a review. *Hydrobiologia* 451, 69–87.
- Daly M., *et al.* (2007). The phylum Cnidaria: A review of phylogenetic patterns and diversity 300 years after Linneus. *Zootaxa* 1668: 127–182. doi:10.5281/zenodo.180149
- Bayha KM and Graham WM (2014) Nonindigenous marine jellyfish: invasiveness, invisibility, and impacts. In Pitt K.A. and Lucas C.H. (eds) *Jellyfish blooms*. Dordrecht: Springer, pp. 45–77. doi 10.1007/978-94-007-7015-7
- Blackburn TM, Pysek P, Bacher S, Carlton JT, Duncan RP, Jarosik V, Wilson JRU and Richardson DM (2011) A proposed unified framework for biological invasions. *Trends Ecol. Evol.* 26, 333 – 339. doi:10.1016/j.tree. 2011.03.023
- Boero F, Bouillon J, Gravili C, Miglietta MP, Parsons T and Piraino S (2008) Gelatinous plankton: irregularities rule the world (sometimes). *Mar EcolProgSer* 356: 299–310. doi: 10.3354/meps07368
- Dong Z, Morandini AC, Schiariti A, Wang Land Sun T (2019) First record of *Phyllorhiza* sp. (Cnidaria: Scyphozoa) in a Chinese coastal aquaculture pond. *PeerJ* 7:e6191. DOI 10.7717/peerj.6191
- Duarte CM, Pitt KA and Lucas CH (2014) Introduction: Understanding Jellyfish Blooms. In Pitt K.A. and Lucas C.H. (eds) *Jellyfish blooms*. Dordrecht: Springer, pp 1-5. doi 10.1007/978-94-007-7015-7
- Ferreira AC and Lacerda LD(2016) Degradation and conservation of Brazilian mangroves, status and perspectives. *Ocean & Coastal Management* 125,38-46. dx.doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2016.03.011
- Feng S, Wang SW, Sun S, Zhang F, Zhang GT, Liu MT and Uye S (2018) Strobilation of three scyphozoans (*Aurelia coelurea*, *Nemopilema nomurai*, and *Rhopilema esculentum*) in the field at Jiaozhou Bay, China. *Mar EcolProgSer* 591:141-153. doi.org/10.3354/meps12276
- Fleck J and Fitt WK (1999) Degrading mangrove leaves of *Rhizophora mangle* Linne provide a natural cue for settlement and metamorphosis of the upside-down jellyfish *Cassiopea xamachana* Bigelow. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 234:83–94. doi.org/10.1016/S0022-0981(98)00140-3
- Gershwin L (2013) *Stung! On Jellyfish Blooms and the Future of the Ocean*. Chicago: The University of Chicago Press, 456pp. <http://dx.doi.org/10.7208/chicago/9780226020242.001.0001>
- Graham WM and Bayha KM (2007) Biological invasions by marine jellyfish. In *Ecological Studies*, volume 193: *Biological Invasions*, ed. W. Nentwig, pp. 239–255. Berlin: Springer-Verlag. doi.org/10.1007/978-3-540-36920-2_14

Holland BS, Dawson MN, Crow GL and Hofmann DK (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

Kogovsek T, Vodopivec M, Raicich F, Uye SI and Malej A (2018) Comparative analysis of the ecosystems in the northern adriatic sea and the inland sea of japan: Can anthropogenic pressures disclose jellyfish outbreaks? *Science of the Total Environment* 626, 982–994. doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.01.011

Lampert K P (2016). “*Cassiopea* and its zooxanthellae,” in *The Cnidaria, Past, Present and Future* eds S. Goffredo and Z. Dubinsky (Berlin: Springer), 415–423. doi: 10.1007/978-3-319-31305-4_26

Mianzan HW and Cornelius PFS (1999) Cubomedusae and Scyphomedusae; p. 513-559 In Mianzan, H.W (ed.), *South Atlantic Zooplankton*. Leiden. Backhuys Publishers.

Morandini AC, Ascher D, Stampar SN, Ferreira JFV (2005) Cubozoa and Scyphozoa from Brazilian coastal waters. *Iheringia Ser Zool* 95:281–294

Niggel W and Wild C (2010) Spatial distribution of the upside-down jellyfish *Cassiopea* sp. within fringing coral reef environments of the Northern Red Sea: implications for its life cycle. *Helgoland Marine Research Online First*, 26 November 2009. doi 10.1007/s10152-009-0181-8

Purcell JE (2012) Jellyfish and Ctenophore Blooms Coincide with Human Proliferations and Environmental Perturbations. *Annu Rev Mar Sci* 4:209–235. doi 10.1146/annurev-marine-120709-142751

Richardson AJ, Bakun A, Hays GC and Gibbons MJ (2009) The jellyfish joyride: Causes, consequences and management responses to a more gelatinous future. *Trends EcolEvol* 24:312–322. doi:10.1016/j.tree.2009.01.010

Stoner EW, Layman CA, Yeager LA and Hassett HM (2011) Effects of anthropogenic disturbance on the density and size of epibenthic jellyfish *Cassiopea* spp. *Marine Pollution Bulletin* 62:1109–1114. doi:10.1016/j.marpolbul.2011.03.023

Stoner EW, Yeager LA and Layman CA (2014). Effects of epibenthic jellyfish, *Cassiopea* spp., on faunal community composition of Bahamian seagrass beds. *Caribb. Nat.* 12, 1–10.

Zapata F, Goetz FE, Smith SA, Howison M, Siebert S, Church SH, et al. (2015) Phylogenomic Analyses Support Traditional Relationships within Cnidaria. *PLoS ONE* 10(10): e0139068. doi:10.1371/ journal.pone.0139068

**CAPÍTULO 1: NON-INDIGENOUS UPSIDE-
DOWN JELLYFISH *CASSIOPEA*
ANDROMEDA IN SHRIMP FARMS (BRAZIL)**

NON-INDIGENOUS UPSIDE-DOWN JELLYFISH *CASSIOPEA ANDROMEDA* IN SHRIMP FARMS (BRAZIL)

Jorge Thé ^{1*}, Edgar Gamero-Mora², Marcus V. Chagas da Silva¹, André C. Morandini^{2,5}, Sergio Rossi^{1,3,4}, Marcelo Soares^{1 3}

✉ Jorge Thé

jorgethe22@gmail.com

1. Instituto de Ciências do Mar (LABOMAR), Universidade Federal do Ceará (UFC), Fortaleza, Brazil
2. Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo (USP), São Paulo, Brazil
3. Institut de Ciència i Tecnologia Ambientals (ICTA), Universitat Autònoma de Barcelona (UAB), Barcelona, Spain.
4. DiSTeBA, Campus Ecotekne, University of Salento, 73100 Lecce, Italy
5. Centro de Biologia Marinha, Universidade de São Paulo, São Sebastião, Brazil

ABSTRACT

Invasive species are one of the biggest threats to coastal areas. Exotic jellyfish, when found in aquaculture systems, may cause major economic damage. Jellyfish are already present in many aquaculture facilities of the Mediterranean, Yellow, and Bohai seas. In this paper, we describe for the first time the occurrence of the exotic upside-down jellyfish (genus *Cassiopea*) in shrimp farms (*Penaeus vannamei*). The observed specimens were collected on the equatorial Southwestern Atlantic coast (Northeast Brazil) for identification by genetic sequence data (COI). The results indicate that the jellyfish in aquaculture systems are similar to those found in natural environments in Bermuda, Egypt, Hawaii, Florida, and Brazil (Rio de Janeiro), which are related to specimens originally from the Red Sea (*Cassiopea andromeda*). The study also showed the northward expansion of *C. andromeda* on the Brazilian equatorial margin. Only female jellyfishes were observed, suggesting the maintenance and spread of the exotic population

by asexual reproduction. The high abundance and presence of juvenile and adult animals may have major economic impacts on a high-value industry, being also a potential bridge for the spreading to tropical mangroves where the shrimp farms are installed.

Keywords: Aquaculture; Biological invasions; Jellyfish blooms; *Penaeus vannamei*; Shrimp farming

INTRODUCTION

Invasive species are one of the major threats in several coastal communities (Carlton, 1989; Carlton, 2001; Paul & Kar, 2016), being responsible for ecological, economical, and social impacts, such as the loss of biodiversity, biomass, and damage to ecosystem goods and services (Bellard et al., 2016; Gallardo et al., 2016; Vilà & Hulme, 2018; Walsh et al., 2016). Jellyfish are considered animals with high invasive potential due to the ability of their planktonic stage to survive under drastic environmental changes; however, worldwide, there are only five species with proven reports of biological invasion (Bayha & Graham, 2014). Besides being a threat to marine ecosystem function (Graham et al., 2003; Paul & Kar, 2016), non-indigenous jellyfishes can cause significant economic problems by impacting aquaculture systems (Purcell et al., 2013; Dong et al., 2017).

The occurrence of jellyfish species in aquaculture activities (e.g., fish and shrimp farming) was studied along the Chinese coast with species from the Bohai and Yellow Seas like *Rhopilema esculentum* (Dong et al., 2009), *Aurelia aurita*, *Cyanea nozaki*, *Nemopilema nomurai* (Dong et al., 2010), *Aurelia* sp. (Dong et al., 2017), *Aurelia coerulea* (Dong et al., 2018), and *Phyllorhiza* sp. (Dong et al., 2019), as well as in the

Mediterranean Sea with the presence of *Pelagia noctiluca* (Bosch-Belmar et al., 2016; Bosch-Belmar et al., 2017).

One of these non-indigenous jellyfishes found, to date, in natural environments is from the genus *Cassiopea*, also known as upside-down jellyfish. This benthic medusa is commonly found in shallow waters (Ohdera et al., 2018) and is considered invasive in several areas like the Caribbean, USA, and Mediterranean (Holland et al., 2004). In the Southwestern Atlantic (Brazil) the first record of the genus *Cassiopea* was published by Migotto et al. (2002). However, Morandini *et al.* (2017) identified a non-indigenous population of *Cassiopea andromeda* based on morphology and a molecular marker (COI), hypothesizing that it has inhabited the Brazilian coast for more than 500 years. This species is considered native to the Red Sea where it can aggregate in large numbers in natural ecosystems, such as seagrass beds, coral reefs, lagoons, and mangrove habitats (Holland et al. 2004, Niggli & Wild 2010). Besides being considered invasive or non-indigenous in many coastal environments worldwide, *Cassiopea* has never been reported in aquaculture ponds.

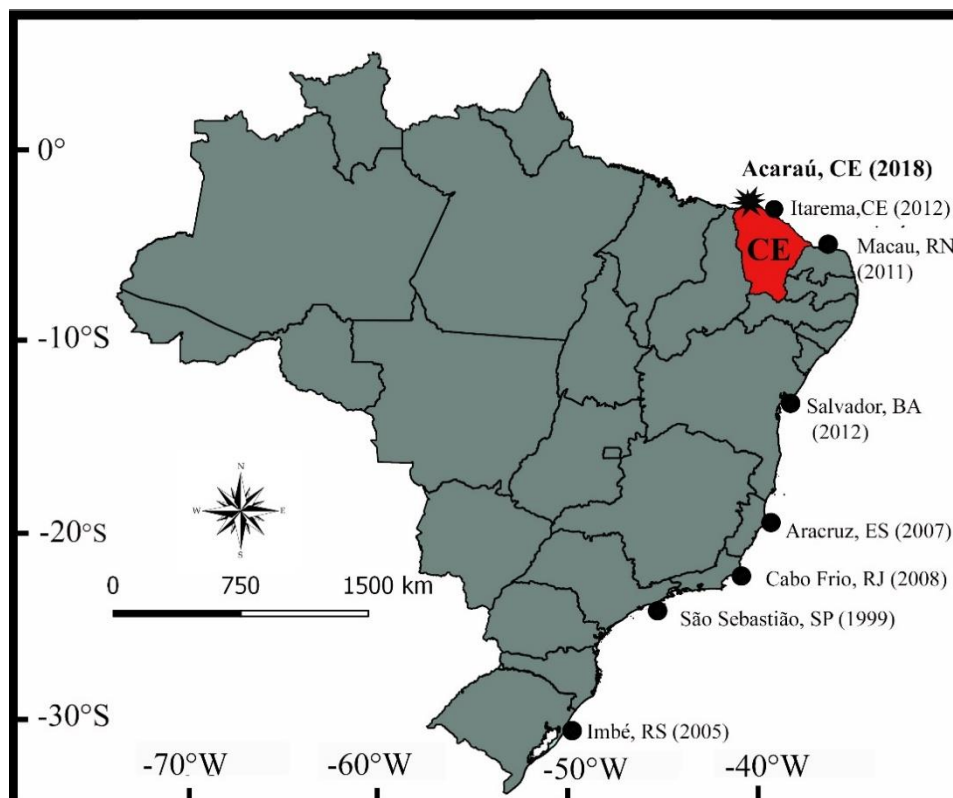
Here, we report the occurrence of *Cassiopea andromeda* in shrimp farms (carciniculture) in Northeast Brazil (Ceará state). This record is important because it shows a northward expansion of the *C. andromeda* invasion in the Western Equatorial Atlantic, and it is the first mention in the literature of the presence of such jellyfish species in aquaculture activities worldwide.

MATERIALS AND METHODS

The field activities were conducted on shrimp farms located in the municipality of Acaraú, Ceará state (NE Brazil) (Figure 1). The study area is located in the Brazilian Equatorial Margin (Figure 1), western equatorial Atlantic Ocean, under oligotrophic

conditions and a semi-arid climate. In this area, the rainfall pattern is defined by two seasons: rainy (January to May) and dry (June to December) (Barroso et al. 2018). The study area is also immersed in the continuous subequatorial atmospheric circulation of the trade winds, which are persistent and intense throughout the year (Gomes et al. 2014). Moreover, the study area is of special interest owing to the occurrence of an easterly flowing equatorial current (North Brazil current) that links the western equatorial Atlantic and the Amazon coast at this tropical latitude. In the coastal areas, there are shallow and hypersaline estuaries characterized by freshwater-deprived conditions (e.g., multiple dams and severe droughts) and mangrove forests (Barroso et al., 2018), where the shrimp farms are generally found (Queiroz et al., 2013).

Figure 1. Map of Brazil showing previous reports of *Cassiopea andromeda* along the coast (circles, according to Morandini et al., 2017), and the new record at shrimp farms on the Ceará (CE) coast (star).

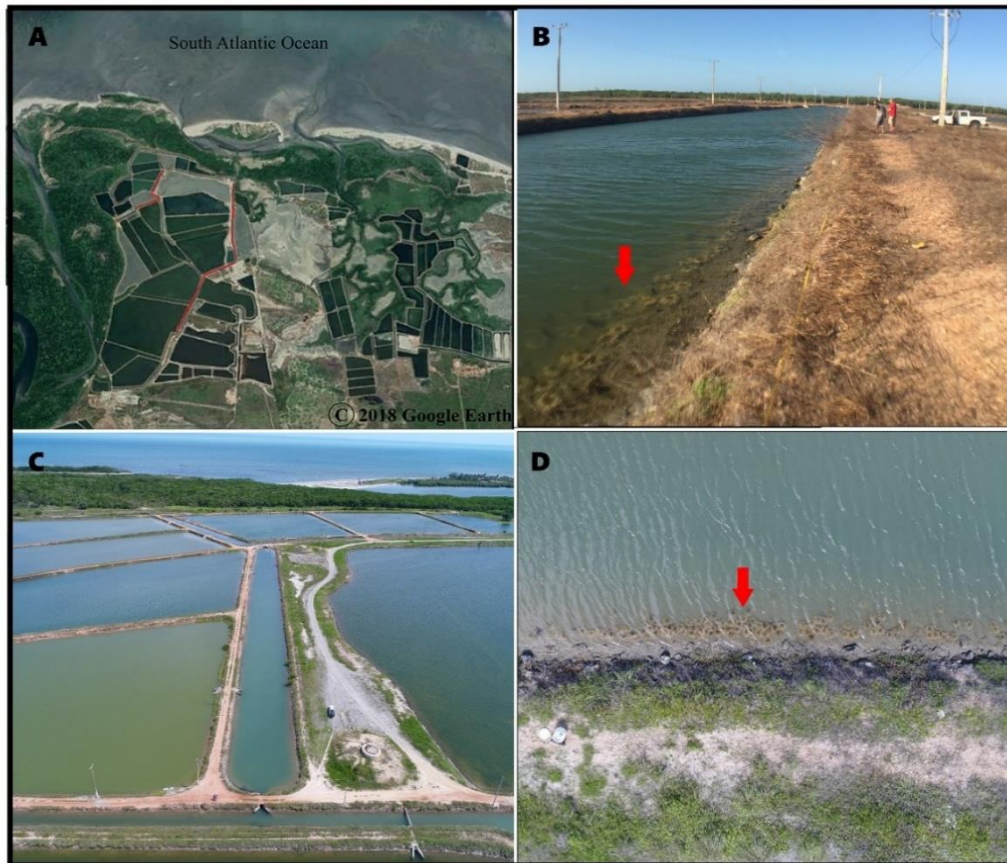


During the last four decades, industrial shrimp farming (*Penaeus vannamei*) in Northeast Brazil has experienced intense development and is one of the main producers

in Latin American (Meireles et al., 2007). At the end of the 1990s, this aquaculture activity expanded and shrimp farming became an important food export industry, due to government assistance, public-bank financing, academic collaboration, and legislative permissiveness, especially on mangrove forests (Queiroz et al., 2013).

Biological sampling and environmental data collection occurred in July 2018 (end of rainy season). We measured pH, salinity, and water temperature using a multiparameter probe (YSI 6602). To calculate the density of jellyfishes, three belt transects (BTs) of 20×2 m (40 m^2) were made. On these BTs we haphazardly distributed quadrats of 50×50 cm and took images of the benthic jellyfishes to analyze the size structure of the population. We also used a drone to photograph the area inside the shrimp farms. The data from the BTs and photoquadrats were collected at the border of the circulating canal at a depth of 50 cm (Figure 2). The images were analyzed using the software IMAGE J to count the number of specimens in the area and measure the population characteristics (e.g., length).

Figure 2. Shrimp farms and the study site (delimited by red lines) in Acaraú, Northeast Brazil (A). Closer view of the flooding canal where the medusae were collected, some specimens can be seen on the margin (red arrow) (B). View of the flooding canal where samples occurred (C). Closer view of the flooding canal with specimens visible (red arrow) (D). A from Google Earth; B from the field survey; C and D from an aerial view using a drone.



To determine the sex of the specimens, the gonads ($n = 40$) were exposed by cutting away the oral arms (Schiariti et al., 2012) and observing the lower part of the umbrella under the microscope (following Kienberger et al., 2018). For molecular identification, samples of different tissues (oral arms, umbrella margin, and gonads) of 10 specimens were preserved in 90% ethanol prior to analysis. The same 10 specimens were preserved in 4% formaldehyde solution in seawater for morphological observations.

DNA extraction, amplification, sequencing and assembling

A protocol based on ammonium acetate was used to extract DNA from the umbrellar tissue (Fetzner 1999). A 700-bp fragment, including the standard barcoding

region of Cytochrome *C* Oxidase I (COX1), was amplified (Hebert et al., 2003). One microliter of the extraction was used as a template in a final PCR reaction volume of 25 μ l. The primers used were FishF1–5'-TCAACCAACCACAAAGACATTGGCAC-3' and med-cox1-R–5'-TGGTGNGCYCANACNATRAANCC-3' (Lawley et al. 2016; Ward et al. 2005). The PCR thermal program consisted of an initial denaturation step of 3 min at 95°C, followed by 35 cycles of 30 s at 95°C, 40 s at 54°C, and 50 s at 72°C; with a final extension of 7 min at 72°C. PCR products were visualized on 2% agarose gels and purified using AmPure XP. Products were labeled using the BigDye Terminator V.3.1 Cycle Sequencing Kit (Applied Biosystems, Inc) using the same primers and annealing temperature as those in the PCR reaction. Dye-labeled DNA was sequenced bidirectionally using an ABI 3730 sequencer at the Biosciences Institute, Botany Department, University of São Paulo (USP).

Sequence identification and phylogenetic analysis.

Sequences were assembled and edited using Geneious™ 6.1.8. and analyzed using the BLAST server against the sequences within the NCBI databases. Sequence identification was made based on BLAST scores and percent identity.

Cassiopea andromeda sequences obtained from our specimens (two from the shrimp farm MN384761 and MN384762, and two from the surrounding mangrove MN384763 and MN384764) and gathered from GenBank were aligned using MAFFT and visualized and edited in BioEdit. Aligned sequences were submitted to TNT v.1.5 (Goloboff and Catalano, 2016) to be analyzed under parsimony as the optimality criterion using “New Technology” searches (Goloboff, 1999; Nixon, 1999). Node support was assessed by Goodman-Bremer support values (Goodman et al., 1982; Bremer, 1994;

Grant and Kluge, 2008). *Cassiopea frondosa* was used as the outgroup (GenBank accession number: AY319467; Holland et al. 2004).

RESULTS

The water temperature and salinity were recorded as 27.8°C and 39 ppt, respectively. The density of individuals found was 1.75 specimens/m² and the mean size was 19.5 ± 5.94 cm (n = 211). We observed both young and adult specimens in the population on the shrimp farms (Figure 4A) but, curiously, only females were found (Figure 4B). In some young specimens it was not possible to check sex due to undifferentiated gonadal tissues.

The specimens sampled from the shrimp farm could be clearly identified as belonging to the genus *Cassiopea* based on the general morphology (upside-down habit). The number of oral arms and rhopalia varied similarly to other populations in Brazil (7–10 oral arms; 14–20 rhopalia), as did the bell diameter (2–25 cm) and color pattern (greenish to brownish).

The COX1 data obtained from the four specimens were identical, and the results of the BLAST search with GenBank sequences are shown in Table 1 (using only one sequence for comparison). The specimens collected correspond to *C. andromeda* (sensu Holland et al. 2004), being related with other *C. andromeda* sequences including those from the Red Sea (the type locality of *C. andromeda*), Bermuda, Brazil, French Polynesia, Mexico, and USA. The phylogenetic hypothesis obtained (Figure 3) was poorly resolved with mostly polytomic branching patterns, and the Goodman–Bremer support values were weak. *Cassiopea andromeda* from Ceará are more related to specimens from Bermuda, Brazil, Egypt, and the USA. However, the dataset was not variable enough to show full resolution within the *C. andromeda* subclade.

Table 1. Comparison of BLAST results considering samples of *Cassiopea* from shrimp farms on the Ceará coast (this study) and other published works.

GenBank ID	Max and Total Score	Query Cover	E value	Per. Ident	GenBank accession	Collection locality	Reference (DOI)
<i>Cassiopea andromeda</i>	1245	100%	0	99.42%	JN700934.1	Tiahura, Moorea, French Polynesia, France	10.1093/gbe/evr123
<i>Cassiopea andromeda</i>	1175	96%	0	98.64%	KC464458.1	Cabo Frio, Brazil	10.1017/S0025315416000400
<i>Cassiopea</i> sp.	1112	89%	0	99.51%	MF742169.1	Richardson's Bay, Bermuda	10.3354/meps12521
<i>Cassiopea andromeda</i>	1112	89%	0	99.51%	HF930521.1	Subarea 51.1, Western Indian Ocean	10.1016/j.foodres.2013.10.003
<i>Cassiopea xamachana</i>	1088	87%	0	99.50%	AY319463.1	Walsingham Pond, Bermuda	10.1007/s00227-004-1409-4
<i>Cassiopea xamachana</i>	1083	87%	0	99.33%	AY319464.1	Richardson's Bay, Bermuda	10.1007/s00227-004-1409-4
<i>Cassiopea andromeda</i>	1079	87%	0	99.16%	AY319458.1	El Ghardaqa, Red Sea, Egypt	10.1007/s00227-004-1409-4
<i>Cassiopea xamachana</i>	1077	87%	0	99.00%	AY319468.1	Key Largo, Florida Keys, USA	10.1007/s00227-004-1409-4
<i>Cassiopea andromeda</i>	1077	87%	0	99.00%	AY319453.1	Kainaone fishpond, Moloka'i, Hawaii, USA	10.1007/s00227-004-1409-4
<i>Cassiopea xamachana</i>	1066	87%	0	98.66%	AY319466.1	Walsingham Pond, Bermuda	10.1007/s00227-004-1409-4
<i>Cassiopea xamachana</i>	1066	87%	0	98.66%	AY319465.1	Richardson's Bay, Bermuda	10.1007/s00227-004-1409-4
<i>Cassiopea andromeda</i>	1053	87%	0	98.16%	AY319454.1	Kainaone fishpond, Moloka'i, Hawaii, USA	10.1007/s00227-004-1409-4
<i>Cassiopea andromeda</i>	1046	84%	0	99.31%	AY319449.1	Oahu, Hilton Leeward, Hawaii, USA	10.1007/s00227-004-1409-4
<i>Cassiopea andromeda</i>	1044	84%	0	99.13%	AF231109.1	Oahu, Waikiki Beach, Hilton Lagoon, Hawaii, USA	10.1007/s00227-004-1409-4
<i>Cassiopea andromeda</i>	1042	83%	0	99.48%	KC464459.1	Cabo Frio, Brazil	10.1017/S0025315416000400
<i>Cassiopea andromeda</i>	1040	84%	0	99.13%	AY319451.1	Oahu, Hilton Leeward, Hawaii, USA	10.1007/s00227-004-1409-4
<i>Cassiopea andromeda</i>	1035	84%	0	98.96%	AY319450.1	Oahu, Hilton Leeward, Hawaii, USA	10.1007/s00227-004-1409-4
<i>Cassiopea</i> sp.	1033	82%	0	99.47%	MF742172.1	Walsingham Pond, Bermuda	10.3354/meps12521
<i>Cassiopea andromeda</i>	1026	84%	0	98.62%	AY319448.1	Oahu, Hilton Leeward, Hawaii, USA	10.1007/s00227-004-1409-4

<i>Cassiopea</i> sp.	990	79%	0	99.45%	MF742168.1	Richardson's Bay, Bermuda	10.3354/meps12521
<i>Cassiopea</i> sp.	985	79%	0	99.27%	MF742213.1	Moorea, French Polynesia, France	10.3354/meps12521
<i>Cassiopea andromeda</i>	983	79%	0	99.26%	KY610556.1	Baja California Sur, Isla San Jose, Mexico	10.1071/IS16055
<i>Cassiopea andromeda</i>	983	79%	0	99.26%	KY610555.1	Baja California Sur, Isla San Jose, Mexico	10.1071/IS16055
<i>Cassiopea andromeda</i>	983	79%	0	99.26%	KY610553.1	Baja California Sur, Isla San Jose, Mexico	10.1071/IS16055
<i>Cassiopea andromeda</i>	983	79%	0	99.26%	KY610552.1	Baja California Sur, Isla San Jose, Mexico	10.1071/IS16055
<i>Cassiopea andromeda</i>	983	79%	0	99.26%	KY610551.1	Baja California Sur, Isla San Jose, Mexico	10.1071/IS16055
<i>Cassiopea</i> sp.	981	79%	0	99.08%	MF742215.1	Moorea, French Polynesia, France	10.3354/meps12521
<i>Cassiopea andromeda</i>	977	79%	0	99.08%	KY610554.1	Baja California Sur, Isla San Jose, Mexico	10.1071/IS16055

Figure 3. Phylogenetic hypothesis of *Cassiopea* spp. and *Cassiopea andromeda* using the mitochondrial Cytochrome C Oxidase I gene. Lower left corner – *Cassiopea* spp. simplified cladogram representation obtained by Holland et al. (2004), Morandini et al. (2017), and also recovered in this analysis under parsimony optimality criterion. Right panel: topology inferred under parsimony with 94 steps in length and Goodman–Bremer support values based on a 442-bp fragment of the COX1 gene of *Cassiopea andromeda*, and *Cassiopea frondosa* (as an outgroup). More information about the OTU codes can be found in Table 1.

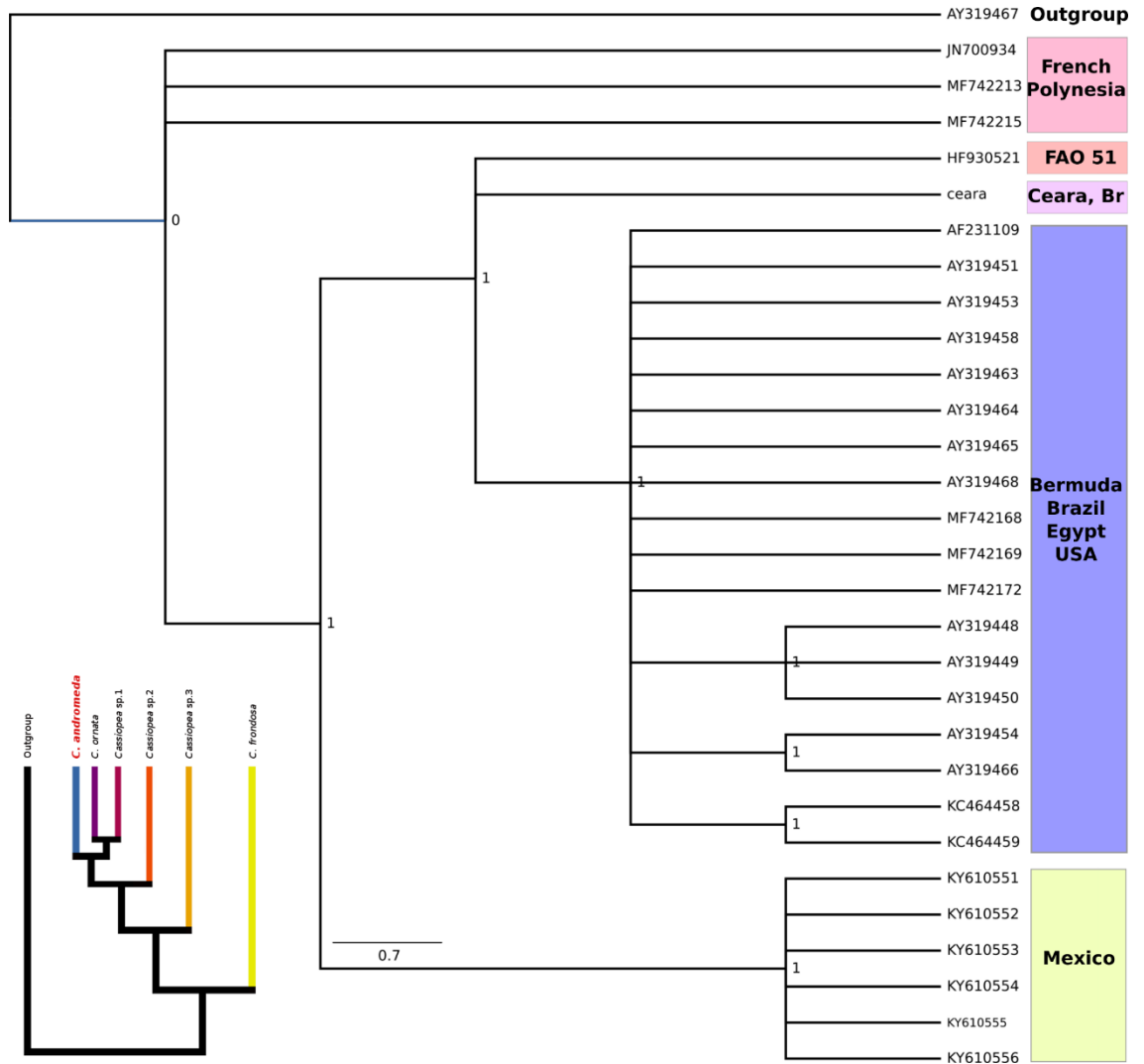
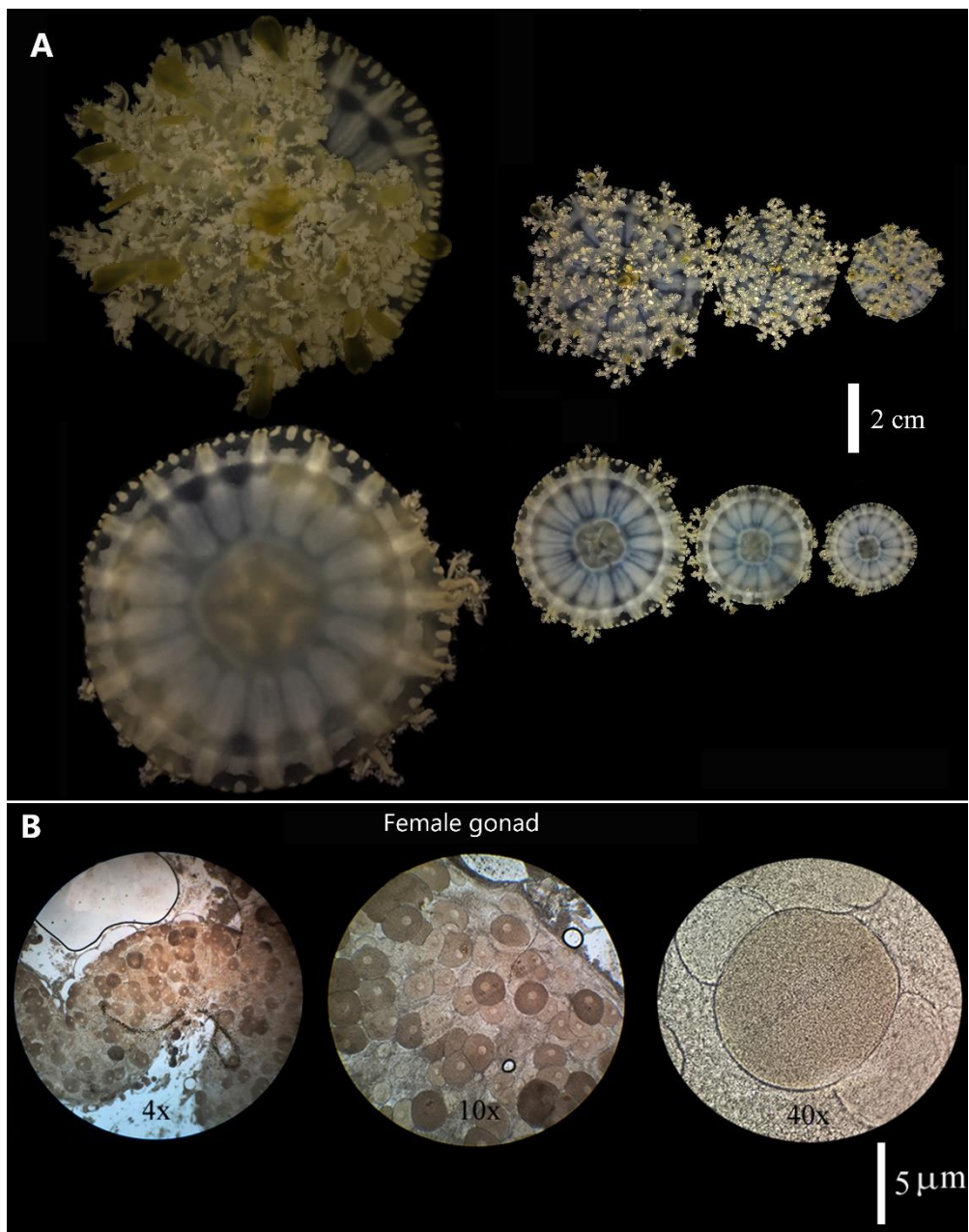


Figure 4. (A) Oral and aboral view of different specimens of *Cassiopea andromeda* sampled from the shrimp farms. (B) Different amplification views (4×, 10×, and 40×) of the female gonad of *C. andromeda* from the shrimp farm.



DISCUSSION

Morphological identification of the specimens sampled was inconclusive. This was somewhat expected due to high variation in morphology and few diagnostic features of species belonging to the genus *Cassiopea* (Morandini et al., 2017). However, the genetic analyses confirmed the first record worldwide of the invasive upside-down jellyfish *Cassiopea andromeda* in shrimp (*Penaeus vannamei*) farms.

Our study recorded for the first time the blooming presence of *C. andromeda* in aquaculture facilities (shrimp farms), and its northward expansion on the Brazilian equatorial margin (Figure 1). The species has expanded its range 24 km to the west compared to the first report in mangroves in Ceará state (from Morandini et al. 2017). Interestingly, we reported only females from the cultivation and flooding canals of the shrimp farm. The presence of a single sex in the population studied by us reinforces the hypothesis of Morandini et al. (2017) that the species arrived in Brazil through fouling on ship hulls, and are establishing and expanding their populations through asexual reproduction.

The estuarine environments have a wide range of salinity profiles due to the influx of freshwater and tidal action (Azhikodan & Yokoyama, 2016). However, the studied shallow estuary is located on the equatorial coast, having thermal stability (ranging from 26–29°C) and, sometimes, the higher salinities characteristic of the hypersaline estuaries (Barroso et al., 2018) that favor the occurrence of *Cassiopea* spp. Besides that, the pelagic and benthic fauna in this area has a high food availability due to the high levels of organic matter and phytoplankton productivity (Barroso et al., 2018).

The high abundance and presence of young and adult individuals of *C. andromeda* (Figure 4) in the shrimp farm is due to the infrastructure having been installed in a mangrove area. Such an environment is ideal for the life cycle of the species; it has

shallow and transparent waters, and also high levels of available organic matter (Fitt & Costley, 1998; Fleck & Fitt, 1999). The medusae are gathered only at the edge of the channel, where light harvesting by the symbiont cells is possible. The aquaculture activities in the surroundings promote the eutrophication of the waters due to input of phosphorus, nitrogen, and surplus organic matter, which favor phytoplankton growth (Barcellos et al., 2019). The eutrophication can further favor the establishment of *Cassiopea* by providing nutrients for the symbiotic algae *Symbiodinium* and plankton for heterotrophic feeding (Ohdera et al., 2018). Thus, the mixotrophic strategy of the species is an advantage in this environment.

Jellyfish blooms in aquaculture systems have already been detected in China, where *Phyllorhiza* sp. was detected (Dong et al., 2019). In the Mediterranean Sea, the mauve stinger (*Pelagia noctiluca*) was detected in piscicultures, reducing the growth rates and even causing the death of European seabass (*Dicentrarchus labrax*) (Baxter et al., 2011). In UK and Ireland, the jellyfishes *Aurelia aurita* and *Pelagia noctiluca* were also reported to cause the death of many fish in salmon farms (Doyle et al., 2008; Marcos-López et al., 2014; Mitchell et al., 2013; Purcell et al., 2013). Aquaculture activities provide artificial substrates that can be used as settling areas for proliferating polyps, contributing to the increase in possible medusae (Lo et al., 2008; Richardson et al., 2009; Dong, Liu and Keesing, 2010; Purcell et al., 2007; Purcell, 2012; Duarte et al., 2013; Dong et al., 2018). We suggest that this is the cause of the specimens detected by us. Polyps of *Cassiopea andromeda* are using the substrates of the shrimp farm to settle and the population is established. Additionally, the availability of natural substrates (mangrove roots and leaves) in the surroundings of the aquaculture ponds also favors the invasive process.

The genetic marker COX1 confirmed the first record overseas of *Cassiopea andromeda* in shrimp farm industry. Different genetic markers have been used to answer distinct questions on the systematics of medusozoans. Slowly evolving genes have shown to be appropriate for inferring relationships among scyphozoan jellyfish families (e.g., 18S and 28S) (Bayha et al. 2010). COX1 has been reported as useful for revealing diversity in genera such as *Aurelia*, *Cassiopea*, and *Cyanea*; being able to reveal that taxa such as *Aurelia aurita*, *C. andromeda*, and *Cyanea capillata* did not comprise a single taxonomic unit as previously assumed (Dawson & Jacobs 2001; Holland et al. 2004; Dawson 2005).

COX1 has also been employed in biogeographic, population genetics, and phylogeographic studies of scyphozoans; thus, it was useful to distinguish two reciprocally monophyletic clades of *Catostylus mosaicus*, showing evidence of early evolution (Dawson et al., 2005). On the contrary, no geographic clusters neither genetic structure was observed in the jellyfish *Rhizostoma pulmo* over the Mediterranean Sea using COX1 and internal transcribed spacer 1 sequences (Ramšak et al. 2012). As in *R. pulmo*, according to our parsimony hypothesis, there was no evidence of geographical clustering of subclades of *C. andromeda* using COX1, and we do not have good resolution neither well-supported clades (Ramšak et al., 2012).

Seasonal studies aiming to understand the reproductive patterns, population structure, and factors favoring the increase in abundance and size of jellyfish in aquaculture activities are urgently needed. Other important issues to be addressed are the ecological, social, and economical consequences of the proliferation of *C. andromeda* to the farms producing the shrimp *Penaeus vannamei*, which is considered a valuable aquaculture resource globally (FAO 2018).

FINANCIAL SUPPORT

JT and EG-M had scholarship from CAPES. ACM was supported by FAPESP (2015/21007-9) and CNPq (304961/2016-7). MO Soares and S Rossi thanks CAPES Print Program.

REFERENCE

Azhikodan, G., Yokoyama, K., 2016. Spatio-temporal variability of phytoplankton (Chlorophyll-a) in relation to salinity, suspended sediment concentration, and light intensity in a macrotidal estuary. *Continental Shelf Research* 126, 15-26. Doi: 10.1016/j.csr.2016.07.006

Barroso, H.S., Tavares, T.C.L., Soares, M.O., Garcia, T.M., Rozendo, B., Vieira, A.S.C., Viana, P.B., Pontes, T.M, Ferreira, T.J., Filho, J.P., Schettinie, C.A.F., Santaella, S.T., 2018. Intra-annual variability of phytoplankton biomass and nutrients in a tropical estuary during a severe drought Estuarine, Coastal and Shelf Science 213, 283–293. Doi.org/10.1016/j.ecss.2018.08.023

Barcellos, D., Queiroz, H.M., Nóbrega, G.N., Oliveira Filho, R.L., Santaella, S.T., Otero, X.L., Ferreira, T.O., 2019. Phosphorus enriched effluents increase eutrophication risks for mangrove systems in northeastern Brazil. *Marine Pollution Bulletin* 142, 58-63. Doi:10.1016/j.marpolbul.2019.03.031

Bayha, K. M., Dawson, M. N., Collins, A. G., Barbeitos, M. S., Haddock, S. H., 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* 50, 436–455. Doi.org/10.1093/icb/icq074

Bayha, KM., Graham, W.M., 2014. Nonindigenous marine jellyfish: invasiveness, invisibility, and impacts. In Pitt K.A. and Lucas C.H. (eds) *Jellyfish blooms*. Dordrecht: Springer, pp. 45–77.

Baxter, E.J., Albinyana, G., Girons, A., Isern, M.M., García, A.B., Lopez, M., et al. (2011) Jellyfish-inflicted gill damage in marine-farmed fish: an emerging problem for the Mediterranean? XIII Congreso Nacional de Acuicultura. Barcelona.

Bellard, C., Cassey, P., Blackburn, T.M., 2016. Alien species as a driver of recent extinctions. *Biology Letters* 12, 1-4. Doi.org/10.1098/rsbl.2015.0623.

Bosch-Belmar, M., Giomi, F., Rinaldi, A., Mandich, A., Fuentes, V., Mirto, S., Piraino, S., 2016. Concurrent environmental stressors and jellyfish stings impair caged European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) physiological performances. *Scientific reports* 6, 27929. Doi:10.1038/srep27929

Bosch-Belmar, M., M'Rabet, C., Dhaouadi, R., Chalghaf, M., Yahia, M.N.D., Fuentes, V., Piraino, S., Yahia, O.K.D., 2016. Jellyfish Stings Trigger Gill Disorders and Increased Mortality in Farmed *Sparus aurata* (Linnaeus, 1758) in the Mediterranean Sea. *PLoS One* 11, e0154239. Doi.org/10.1371/journal.pone.0154239

Bosch-Belmar, M., Azzurro, E., Pulis, K., Milisenda, G., Fuentes, V., Yahia, O.K.D., Micallef, A., Deidun, A., Piraino, S., 2017. Jellyfish blooms perception in Mediterranean finfish aquaculture. *Marine Policy* 76, 1-7. Doi.org/10.1016/j.marpol.2016.11.005"

- Bremer, K.R., 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics* 10,295-304. Doi.org/10.1111/j.1096-0031.1994.tb00179.x
- Carlton, J.T., 1989. Man's Role in Changing the Face of the Ocean: Biological Invasions and Implications for Conservation of Near-Shore Environments *Conservation Biology* 3, 265-273. Doi.org/10.1111/j.1523-1739.1989.tb00086.x
- Carlton, J.T., 2001. Introduced Species in US Coastal Waters: Environmental Impacts and Management priorities. Pew Oceans Commission, Arlington, VA.
- Dawson, M. N., 2005. *Cyanea capillata* is not a cosmopolitan jellyfish: morphological and molecular evidence for *C. annaskala* and *C. rosea* (Scyphozoa: Semaestomeae: Cyaneidae) in south-eastern Australia. *Invertebrate Systematics* 19, 361-370.
- Dawson, M.N., Jacobs, D. K., 2001. Molecular evidence for cryptic species of *Aurelia aurita* (Cnidaria, Scyphozoa). *The Biological Bulletin* 200, 92-96. Doi.org/10.2307/1543089
- Dong, J., Jiang, L., Tan, K., Liu, H., Purcell, J.E., Li, P., Ye, C., 2009. Stock enhancement of the edible jellyfish (*Rhopilema esculentum* Kishinouye) in Liaodong Bay, China: a review. *Hydrobiologia* 616,113-118. Doi 10.1007/s10750-008-9592-9.
- Dong, Z., Liu, D., Keesing, J.K., 2010. Jellyfish blooms in China: dominant species, causes and consequences. *Marine Pollution Bulletin* 60, 954-963. Doi 10.1016/j.marpolbul.2010.04.022.
- Dong, Z., Sun, T., Liu, Q., Sun, Y., 2017. High density aggregations of the *Aurelia* sp. 1 ephyrae in a Chinese coastal aquaculture pond. *Aquatic Ecosystem Health and Management* 20,465-471. Doi: 10.1080/14634988.2017.1362627
- Dong, Z., Wang, L., Sun, T., Liu, Q., Sun, Y., 2018. Artificial reefs for sea cucumber aquaculture confirmed as settlement substrates of the moon jellyfish *Aurelia coerulea*. *Hydrobiologia* 818,223-234. Doi 10.1007/s10750-018-3615-y.
- Dong, Z., Morandini, A.C., Schiariti, A., Wang, L., Sun, T., 2019. First record of *Phyllorhiza* sp. (Cnidaria: Scyphozoa) in a Chinese coastal aquaculture pond. *PeerJ* 7,61-91. Doi.org/10.7717/peerj.6191
- Doyle, T.K., Haas, H., Cotton, D., Dorschel, B., Cummins, V., Houghton, J.R., Davenport, J., Hays, G.C., 2008. Widespread occurrence of the jellyfish *Pelagia noctiluca* in Irish coastal and shelf Waters. *Journal of Plankton Research* 30,963–968. Doi: 10.1093/plankt/fbn052
- Duarte, C.M., Pitt, K.A., Lucas, C.H., Purcell, J.E., Uye, S., Robinson, K.L., Brotz L, Decker MB, Sutherland KR, Malej A, Madin L, Mianzan H, Gili JM, Fuentes V, Atienza D, Pages F, Breitburg D, Malek J, Graham WM, Condon RH. 2013. Is global ocean sprawl a cause of jellyfish blooms? *Frontiers in Ecology and the Environment* 11, 91- 97. Doi 10.1890/110246.
- FAO, 2018. The State of World Fisheries and Aquaculture 2018 - Meeting the sustainable development goals. Rome.
- Fetzner Jr, J.W., 1999. Extracting high-quality DNA from shed reptile skins: a simplified method. *Biotechniques* 26, 1052-1054. Doi.org/10.2144/99266bm09
- Fitt, W.K., Costley, K., 1998. The role of temperature in survival of the polyp stage of the tropical rhizostome jellyfish *Cassiopea xamachana*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 222, 79–91.

- Fleck, J., Fitt, W.K., 1999. Degrading mangrove leaves of *Rhizophora mangle* Linne provide a natural cue for settlement and metamorphosis of the upside-down jellyfish *Cassiopea xamachana* Bigelow. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 234, 83–94.
- Gallardo, B., Clavero, M., Sánchez, M.I., Vilà, M., 2016. Global ecological impacts of invasive species in aquatic ecosystems. *Global Change Biology* 22, 151–163. Doi.org/10.1111/gcb.13004
- Goloboff, P. A., 1999. Analyzing large data sets in reasonable times: solutions for composite optima. *Cladistics*, 15, 415-428. Doi.org/10.1006/clad.1999.0122
- Goloboff, P. A., & Catalano, S. A. 2016. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics* 32,221-238. Doi.org/10.1111/cla.12160
- Gomes, M.P., Vital, H., Bezerra, F.H.R., Castro, D.L., Macedo, J.W.P., 2014. The interplay between structural inheritance and morphology in the Equatorial Continental Shelf of Brazil. *MarineGeology* 355, 150161.DOI:10.1016/j.margeo.2014.06.002
- Goodman, M., Olson, C. B., Beeber, J. E., Czelusniak, J., 1982. New perspectives in the molecular biological analysis of mammalian phylogeny. *Acta Zoologica Fennica* 169,19-35.
- Graham, W.M., Martin, D.L., Felder, D.L., Asper, V.L., Perry, H.M., 2003. Ecological and economic implications of a tropical jellyfish invader in the Gulf of Mexico. *Biological Invasions* 5,53-69. Doi 10.1023/A:1024046707234.
- Grant, T., Kluge, A.G., 2008. Clade support measures and their adequacy. *Cladistics*, 24: 1051-1064. Doi.org/10.1111/j.1096-0031.2008.00231.x
- 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
- Hebert, P. D., Cywinska, A., Ball, S. L., Dewaard, J. R., 2003. Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270, 313-321. Doi.org/10.1098/rspb.2002.2218
- Kienberger, K., Riera-Buch, M., Schoënemann, A.M., Bartsch, V., Halbauer, R., Prieto, L., 2018. First description of the life cycle of the jellyfish *Rhizostoma luteum* (Scyphozoa: Rhizostomeae). *PLoS ONE* 13(8): e0202093. Doi.org/10.1371/journal.pone.0202093
- 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. *The Biological Bulletin*, 231(2): 152-169. Doi.org/10.1086/690095
- Lo WT, Purcell JE, Hung JJ, Su HM, Hsu PK. 2008. Enhancement of jellyfish (*Aurelia aurita*) populations by extensive aquaculture rafts in a coastal lagoon in Taiwan. *ICES Journal of Marine Science* 65, 453–461. Doi:10.1093/icesjms/fsm185

- Marcos-López, M., Mitchell, S.O., Rodger, H.D., 2014. Pathology and mortality associated with the mauve stinger jellyfish *Pelagia noctiluca* in farmed Atlantic salmon *Salmo salar* L. J Fish Dis. 1–5. Doi: 10.1111/jfd.12267
- Meireles, A.J.A., Cassola, R.S., Tupinambá, S.V., Queiroz, L., 2007. Impactos ambientais decorrentes das atividades da carcinicultura ao longo do litoral cearense, nordeste do Brasil. Revista Mercator 12, 83-106. Doi 10.4215/RM0000.0000.0000
- Migotto, A.E., Marques, A.C., Morandini, A.C., Silveira, F.L., 2002. Checklist of the Cnidaria Medusozoa of Brazil. Biota Neotropica 2, 1–30.
- Mitchell, S.O., Baxter, E.J., Rodger, H.D., 2013. Gill pathology in farmed salmon associated with the jellyfish *Aurelia aurita*. Veterinary Record 1, e100045. Doi: 10.1136/vetreccr.100045rep
- Morandini, A.C., Stampar, S.N., Maronna, M.M., Silveira, F.L., 2017. 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 97, 321–328. Doi: 10.1017/S0025315416000400
- Niggli, W., Wild, C., 2010. Spatial distribution of the upside-down jellyfish *Cassiopea* sp. within fringing coral reef environments of the Northern Red Sea: implications for its life cycle. Helgoland Marine Research 64, 281–287. Doi 10.1007/s10152-009-0181-8 123
- Nixon, K.C., 1999. The parsimony ratchet, a new method for rapid parsimony analysis. *Cladistics* 15, 407-414.
- Ohdera, A.H., Abrams, M.J., Ames, C.L., Baker, D.M., Suescún-Bolívar, L.P., Collins Allen, G., Freeman, C.J., Gamero-Mora, E., Goulet, T.L., Hofmann, D.K., Jaimes-Becerra, A., Long, P.F., Marques, A.C., Miller, L.A., Mydlarz, L.D., Morandini, A.C., Newkirk, C.R., Putri, S.P., Samson, J.E., Stampar, S.N., Steinworth, B., Templeman, M., Thomé, P.E., Vlok Marli, Woodley, C.M., Wong, J.C.Y., Martindale, M.Q., Fitt, W.K., Medina, M., 2018. Upside-Down but Headed in the Right Direction: Review of the Highly Versatile *Cassiopea xamachana* System. *Frontiers in Ecology and Evolution* 6, 1-35. Doi:10.3389/fevo.2018.00035
- Paul, P., Kar, T.K., 2016. Impacts of invasive species on the sustainable use of native exploited species. *Ecological Modelling* 340, 106-115. Doi: 10.1016/j.ecolmodel.2016.09.002
- Purcell, J.E., Uye, S., Lo Lo, W.T., 2007. Anthropogenic causes of jellyfish blooms and their direct consequences for humans: a review. *Marine Ecological Progress Serie* 350, 153–174. Doi: 10.3354/meps07093
- Purcell, J.E., 2012. Jellyfish and ctenophore blooms coincide with human proliferations and environmental perturbations. *Annual Review of Marine Science* 4, 209-235 Doi 10.1146/annurev-marine-120709-142751.
- Purcell, J.E., Baxter, E.J., Fuentes, V., 2013. Jellyfish as products and problems of aquaculture. In: Allan G, Burnell G, eds. *Advances in aquaculture hatchery technology*. Cambridge: Woodhead Publishing, 404-430. Doi 10.1533/9780857097460.2.404.
- Queiroz L., Rossi S., Meireles J., Coelho C., 2013. Shrimp aquaculture in the federal state of Ceará, 1970 e 2012: Trends after mangrove forest privatization in Brazil. *Ocean & Coastal Management* 73, 54-62. Doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2012.11.009

Ramšak, A., Stopar, K., Malej, A., 2012. Comparative phylogeography of meroplanktonic species, *Aurelia* spp. and *Rhizostoma pulmo* (Cnidaria: Scyphozoa) in European Seas. *Hydrobiologia* 690, 69–80. Doi.org/10.1007/978-94-007-5316-7_6

Richardson, A.J., Bakun, A., Hays, G.C., Gibbons, M.J., 2009. The jellyfish joyride: causes, consequences and management responses to a more gelatinous future. *Trends Ecology Evolution*.24,312-322. Doi:10.1016/j.tree.2009.01.010

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. Doi.org/10.1080/17451000.2011.616897

Vilà, M., Hulme, P.E., 2018. *Impact of Biological Invasions on Ecosystem Services*. Springer, Berlin, Germany.

Walsh, J.R., Carpenter, S.R., Vander Zanden, M.J., 2016. Invasive species triggers a massive loss of ecosystem services through a trophic cascade. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113, 4081–4085. Doi.org/10.1073/pnas.1600366113.

Ward, R.D., Zemplak, T. S., Innes, B.H., Last, P.R., Hebert, P.D. 2005. DNA barcoding Australia's fish species. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 360,1847-1857. Doi.org/10.1098/rstb.2005.1716

**CAPÍTULO 2: EXOTIC JELLYFISH
(*CASSIOPEA ANDROMEDA*) ARE LARGER
AND MORE FREQUENT IN SHRIMP FARM
THAN IN MANGROVE**

EXOTIC JELLYFISH (*CASSIOPEA ANDROMEDA*) ARE LARGER AND MORE FREQUENT IN SHRIMP FARM THAN IN MANGROVE

Jorge Thé¹; Hortência de Sousa Barroso¹; Sergio Rossi^{2,3}; Marta Mammone² Michael Viana¹; Caio Servulo Batista¹ Melo; André C. Morandini^{4,5}; Marcelo de Oliveira Soares^{1,3}

¹ Instituto de Ciências do Mar (LABOMAR), Universidade Federal do Ceará (UFC), Fortaleza, Brazil

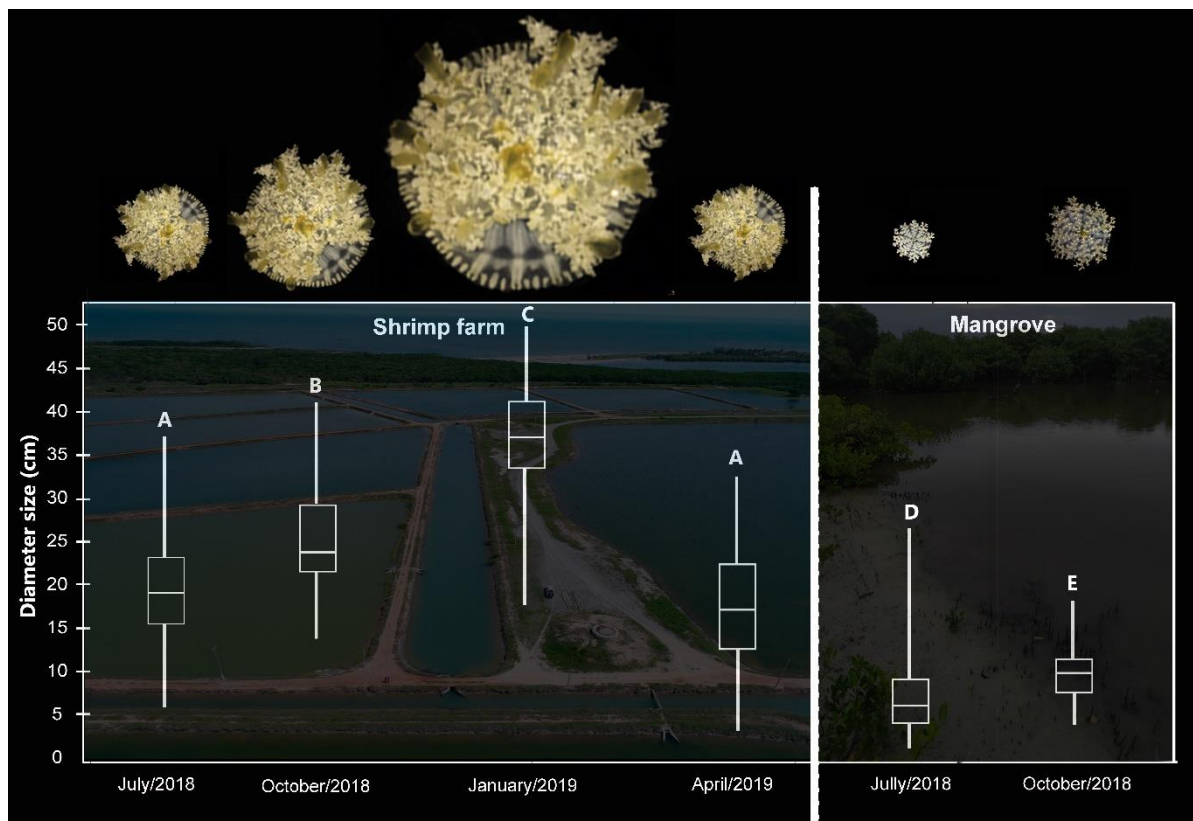
² DiSTeBA, Campus Ecotekne, University of Salento, 73100 Lecce, Italy

³ Institut de Ciència i Tecnologia Ambientals (ICTA), Universitat Autònoma de Barcelona (UAB), Barcelona, Spain.

⁴ Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo (USP), São Paulo, Brazil

⁵ Centro de Biologia Marinha, Universidade de São Paulo, São Sebastião, Brazil

GRAPHICAL ABSTRACT



RESUMO

Cassiopea andromeda (*upside-down jellyfish*) é uma medusa exótica que tem expandido sua distribuição e é encontrada em diversos ambientes rasos ao redor do mundo. Entretanto, estudos comparativos analisando fatores populacionais como abundância, distribuição e tamanho em manguezais e em fazendas de carcinicultura são inexistentes. Com isso, o objetivo do estudo foi analisar estes fatores e relacionar com variáveis ambientais (nitrogênio total, fósforo total, temperatura, salinidade e pH) e a biomassa fitoplanctônica (clorofila *a*). Os resultados indicam que *Cassiopea andromeda* da fazenda de carcinicultura apresentou tamanhos maiores do que no manguezal. Na carcinicultura foram detectadas medusas adultas ao longo do ano, porém para o mangue os adultos foram encontrados somente nos meses do período seco. Portanto, as medusas exóticas na área de carcinicultura foram mais frequentes que na área de manguezal. A temperatura, nutrientes, clorofila *a* e salinidade foram mais homogêneas ao longo do ano na carcinicultura (comparada ao manguezal) devido as trocas periódicas da água marinha no canal de abastecimento. Portanto, valores menos extremos dos parâmetros ambientais estudados da carcinicultura, provavelmente favoreceram a reprodução assexuada. Hipotetizamos que o aumento na frequência de ocorrência e no tamanho está relacionado a atividade antrópica da carcinicultura que cria um ambiente artificial diferenciado que pode estar contribuindo para o sucesso da invasão da espécie exótica.

Palavras-chave: shrimp farm; exotic jellyfish, jellyfish; mangrove, invasive species

1. INTRODUÇÃO

Cassiopea spp. são águas vivas bentônicas conhecidas como “upside-down jellyfish” que são comumente encontradas em ecossistemas costeiros tropicais e subtropicais rasos como manguezais e bancos de ervas marinhas (Ohdera et al., 2018). O aumento na abundância e tamanho de medusas do gênero *Cassiopea* tem sido observado em áreas sob ação antrópica (Stoner et al., 2011; Zarnoch et al., 2020). Essa relação tem sido explicada pelo *input* de nutrientes em locais impactados por ações humanas que impulsionam os *blooms* de medusas que possuem zooxantelas associadas em seus tecidos (Stoner et al., 2016). Como em outros animais que possuem simbiose com dinoflagelados (e.g., corais), *Cassiopea*, por depender de seus simbiontes (*Symbiodinium* sp.) para sobrevivência, é muito dependente de fatores ambientais (Fitt and Costley, 1998; Stoner et al., 2011; Stoner et al., 2014; Freeman et al., 2016; Aljbour et al., 2017, Aljbour et al., 2019).

A temperatura é um dos fatores fundamentais para seu ciclo de vida, uma vez que o cifístoma (fase de pólipó do ciclo vida) exige determinadas condições de temperatura para o assentamento, metamorfose (estrobilização) e alimentação do pólipó (Fitt and Costley, 1998; Newkirk et al., 2018). Além disso, as chuvas, a produtividade primária aquática e a concentração de nutrientes são outros fatores que junto com a temperatura afetam diretamente *Cassiopea* (Freeman et al., 2017; Welsh et al., 2009)). Mesmo se alimentando de pequenas presas, medusas do gênero *Cassiopea* dependem para seu crescimento e desenvolvimento tanto dos nutrientes fornecidos pelas algas endossimbióticas, como daqueles nutrientes dissolvidos na coluna d’água (Lampert et al., 2016; Stoner et al., 2016; Freeman et al., 2017; Ohdera et al., 2018; Djeghri et al., 2020). *Cassiopea andromeda* tem sido encontrada em estuários tropicais rasos e com baixo aporte fluvial na região do Atlântico equatorial (Morandini et al., 2017) e mais

recentemente em fazendas de carcinicultura (Thé et al. in press). A carcinicultura e o crescimento urbano são os grandes responsáveis pela eutrofização de manguezais no mundo (Lacerda, 2006; Suárez-Abelenda et al., 2014). Os principais nutrientes que intensificam o processo de eutrofização são o fósforo e nitrogênio (Diaz et al., 2017). Como sintomas do processo de eutrofização, estimulada pela elevada carga desses nutrientes provenientes da carcinicultura, pode-se destacar a proliferação de algas, as quais podem incluir aquelas simbiotes (*Symbiodinium* sp.), o que conseqüentemente pode contribuir para o aumento populacional de *Cassiopea* sp. (Stoner et al., 2011; Stoner et al., 2016). Entretanto, estudos comparando *Cassiopea* em ambientes de manguezal, com condições mais conservadas do ambiente natural, e fazendas de carcinicultura são inexistentes na literatura.

Assim, a região do Atlântico equatorial (Brasil) por possuir temperaturas altas e estáveis (Soares et al., 2019) e baixas taxas de precipitação pluviométrica (Barroso et al., 2018) fornece uma oportunidade única para entender as variações de tamanho, distribuição espacial, abundância e frequência de *Cassiopea andromeda* em manguezais e nas fazendas de produção de camarões. Portanto, possibilita gerar um modelo inédito sobre quais fatores podem levar ao sucesso da invasão em ambientes tropicais naturais e com influência antrópica. Este estudo tem como objetivo esclarecer os padrões de distribuição espaço-temporal de *Cassiopea andromeda* no manguezal e em uma fazenda de carcinicultura, relacionando com fatores ambientais (nutrientes, temperatura, salinidade e pH) e biomassa fitoplanctônica (clorofila *a*). Tem-se por hipótese que as medusas de *Cassiopea* devem ser maiores e mais frequentes no ambiente de carcinicultura (quando comparadas às de manguezal) devido principalmente ao maior aporte de nutrientes.

2. METODOLOGIA

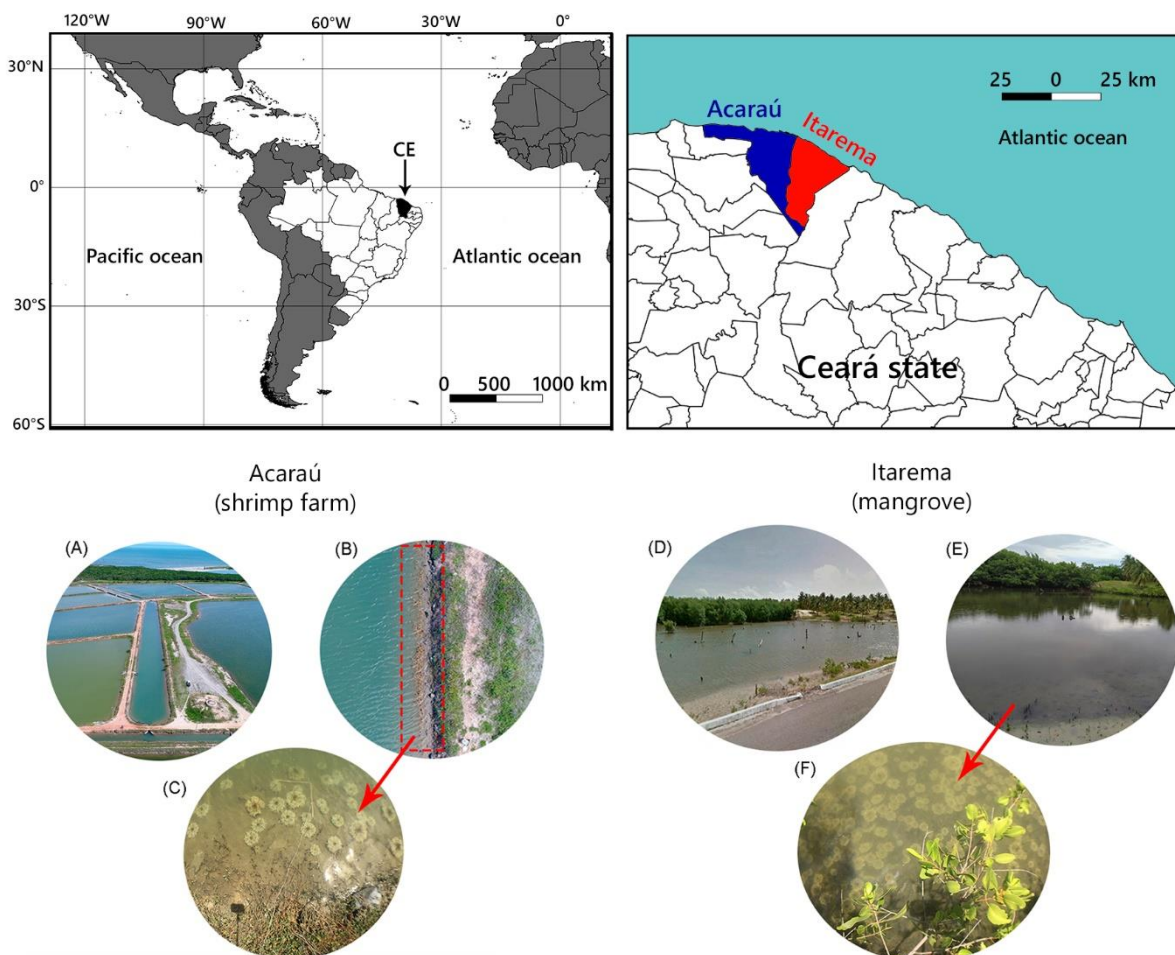
2.1 ÁREA DE ESTUDO

A pesquisa foi conduzida na costa do estado do Ceará (figura 1), Atlântico Equatorial (Brasil) em duas localidades. Na primeira localidade (Acaraú), a medusa *C. andromeda* está presente nos canais de uma fazenda de carcinicultura (Figura 1, A-C) e na segunda localidade (Itarema) as medusas são encontradas em um estuário raso com cerca de 1-2m de profundidade e presença de manguezal (Figura 1, D-F). As duas localidades distam cerca de 20 km uma da outra.

A região estudada localiza-se próximo a linha do equador, no qual a temperatura da água marinha é alta, porém com baixa variabilidade durante todo o ano (26 a 30 °C) e com chuvas escassas (500-1000 mm) (Soares et al., 2017). Este clima costeiro semi-árido apresenta dois períodos distintos e bem definidos: chuvoso (janeiro a junho) e seco (julho a dezembro) (Barroso et al., 2018).

O estudo foi realizado em quatro campanhas nos anos de 2018 e 2019 (Figura 1) nos dois ambientes (manguezal *versus* fazenda de carcinicultura). As campanhas foram feitas no período chuvoso (janeiro e abril) e seco (julho e outubro) visando entender a variação sazonal. Em cada campanha foram feitos três transectos perpendicular à linha de costa (de 20 metros cada um) para o estudo populacional da medusa. Foram analisadas imagens fotográficas, parâmetros ambientais (temperatura, pH e salinidade) e análise de água (clorofila e nutrientes) conforme detalhamento metodológico descrito adiante.

Figura 1. Locais de estudo das populações de *Cassiopea andromeda*. (A) imagem de drone dos canais de abastecimento na Shrimp farm onde *C. andromeda* foi encontrada. (B) e (C) *Cassiopea andromeda* na margem do canal de abastecimento (tracejado em vermelho). (D) e (E) Região de mangrove onde *C. andromeda* foi vista. (F) Aglomerações de *C. andromeda* na margem do manguezal. CE = Ceará coast (northeastern Brazil).



2.2. COLETA DE DADOS

2.2.1. PARÂMETROS AMBIENTAIS E CLOROFILA A

Para os parâmetros ambientais (temperatura, salinidade e pH) foi utilizado uma sonda multiparamétrica (medidor multiparâmetros à prova d'água, AK87), que foi medido em uma profundidade máxima de aproximadamente 50 cm nos dois locais de

estudo, no mangue e na fazenda de carcinicultura. Além disso, amostras de água superficiais foram coletadas para determinação em laboratório de clorofila *a* e nutrientes.

Após a coleta, para clorofila *a*, as amostras foram filtradas em menos de oito horas após a coleta in glass fiber filters of 0.7 µm nominal pore size (Macherey-Nagel) e os mesmos foram congeladas a -20°C até o momento da análise. Os pigmentos foram extraídos com acetona 90% (24 horas no escuro a 4°C) e foram feitas leituras em um espectrofotômetro, sendo os valores inseridos na equação de Jeffrey and Humphrey (1975). Parte das amostras de água não filtrada foram usada para quantificação de nitrogênio total (TN) e fósforo total (TP) de acordo com a UNESCO (1983). Todas as análises foram realizadas em quadruplicatas.

2.2.2. DADOS POPULACIONAIS (ABUNDÂNCIA E ESTRUTURA DE TAMANHO, DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL)

Para os dados populacionais de *C. andromeda* nos locais de estudo, foram feitos três transectos mensais de 20 metros, no qual foi lançado um quadrante de 50 x 50 cm, onde tinha a presença de *C. andromeda*. Após isso, todos os animais no transecto foram contabilizados através de fotografias usando o software ImageJ 1.51k para cálculo de abundância, densidade e tamanho médio. Para o estudo de distribuição espacial de *C. andromeda* os animais presentes dentro dos transectos foram divididos em unidades amostrais (parcelas) para a utilização da fórmula proposta por Morisita para cálculo da distribuição espacial (Amaral et al., 2014).

Devido as diferenças de tamanhos de *C. andromeda*, no qual foram encontradas medusas jovens e adultas, tivemos a necessidade de distinguir através de caracteres morfológicos e desenvolvimento de gônadas. A definição de medusas jovens (recrutas) e adultas foi baseada em Schiariti et al., (2012) que distinguiu *Lychnorhiza lucerna* pela

observação de gônadas e seu grau de maturação. Com isso, nesse estudo com *C. andromeda*, definimos medusas jovens medindo entre 0-6 cm, aproximadamente, e medusas adultas acima de 7 cm, aproximadamente. As medusas jovens possuíam características morfológicas como a presença de apêndices dos braços orais e gônadas em desenvolvimento. As medusas adultas apresentavam maior número de apêndices orais ($n \geq 15$) e presença de gônada de cor marrom sendo visível a presença das células gaméticas, no qual para *C. andromeda* jovens não era possível distinguir entre macho e fêmea (Thé et al., no prelo).

2.3. ANÁLISE ESTATÍSTICA

A fim de observar se o tamanho médio da população de *C. andromeda* variou sazonalmente foram aplicados os testes de ANOVA (Análise de Variância) e Tukey (pós-teste quando houve diferença significativa entre as 4 campanhas). Estes testes foram escolhidos após o teste de normalidade de Shapiro-Wilk indicar que os dados eram paramétricos. O nível de significância das análises foi de 5%.

Para saber a distribuição espacial de *C. andromeda*, o índice de Morisita foi aplicado na população estudada de acordo com a fórmula:

$$Id = n \times \Sigma X^2 - N/N (N-1)$$

Onde: **n**: n° de unidades amostrais; **N**: é o número total de indivíduos contados em todas as n unidades amostrais; **ΣX^2** : é o quadrado do número de indivíduos por unidade amostral, somadas todas as unidades. **Se**: a dispersão é **aleatória**, **$Id = 1,0$** ; se é perfeitamente **uniforme**, **$Id = 0$** (**$Id < 1,0$**); e o padrão **agregado** é dado por **$Id > 1,0$** , com o máximo de agregação sendo **$Id = n$** (quando todos os indivíduos são encontrados em 1 unidade amostral).

Para entender a variabilidade espacial e temporal dos dados ambientais (NT, PT temperatura, salinidade) e clorofila *a* foi aplicada uma análise de componentes principais (ACP) e uma análise de *cluster*. Os dados ambientais (NT, PT, Temperatura, Salinidade e pH) e clorofila *a* foram transformados e padronizados para uso da ACP. A padronização foi feita através da fórmula $(x - \text{mean}) / \text{sd}$, onde X é o valor do parâmetro ambiental, mean a sua média e sd seu desvio padrão. Por sua vez, para análise de agrupamentos foi baseada na distância euclidiana e no método de ligação completa, os dados foram previamente transformados por $\log(x + 1)$. O software de estatística PAST v. 3.20 (Hammer et al., 2001) foi usado para a análise de PCA e o software PRIMER v. 6.0 (Clarke e Gorley, 2006) foi usado para a análise de cluster e a construção dos dendrogramas visando entender a variabilidade ambiental no manguezal e na fazenda de carcinicultura.

3.RESULTADOS

3.1.DADOS POPULACIONAIS

Foram contados 758 indivíduos no manguezal e 559 indivíduos na carcinicultura durante o período de estudo. Os indivíduos variaram de 6,76 – 9,6 cm (8,18 +/- 3,4 cm) e de 17,4 – 37,36 cm (24,71 +/- 5,8 cm), respectivamente. As menores classes de tamanho (0-5 e 5-10 cm) foram registradas somente no período seco (julho/2018 e outubro/2018) para o manguezal. Porém, para a carcinicultura, as medusas jovens (< 6 cm) apareceram tanto na estação seca (julho/2018) quanto na chuvosa (abril/2019). Isto indica a entrada de coorte (recrutamento) nos dois ambientes, porém em períodos sazonais diferentes (Figura 2).

A presença de medusas adultas (> 7 cm) de *C. andromeda* foi presente durante os dois períodos sazonais para a carcinicultura. Entretanto, para o mangue a presença de medusas adultas só foi vista no período seco (julho/2018 e outubro/2018), sem a presença

de medusas na estação chuvosa (janeiro/2019 e abril/2019) (Figura 2). A população de medusas da fazenda de carcinicultura apresenta tamanhos médios maiores ($P < 0,05$, Tukey test) em todos os meses quando comparadas com as medusas do mangue (Figura 3).

Figura 2. Histograma mostrando a faixa etária por tamanho da umbrela da medusa *Casiopea andromeda* durante os meses de estudo na fazenda de camarão (shrimp farm) e no mangue (mangrove).

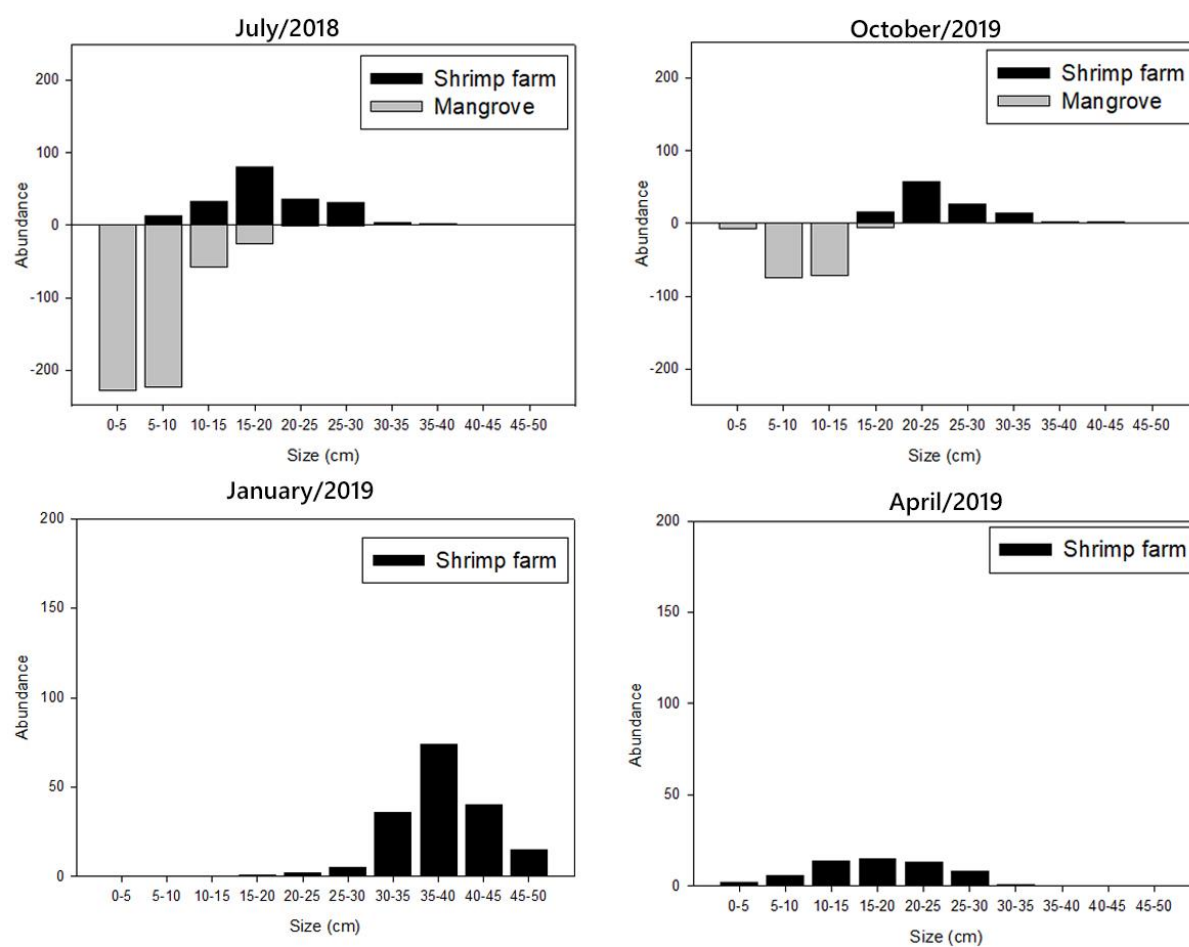
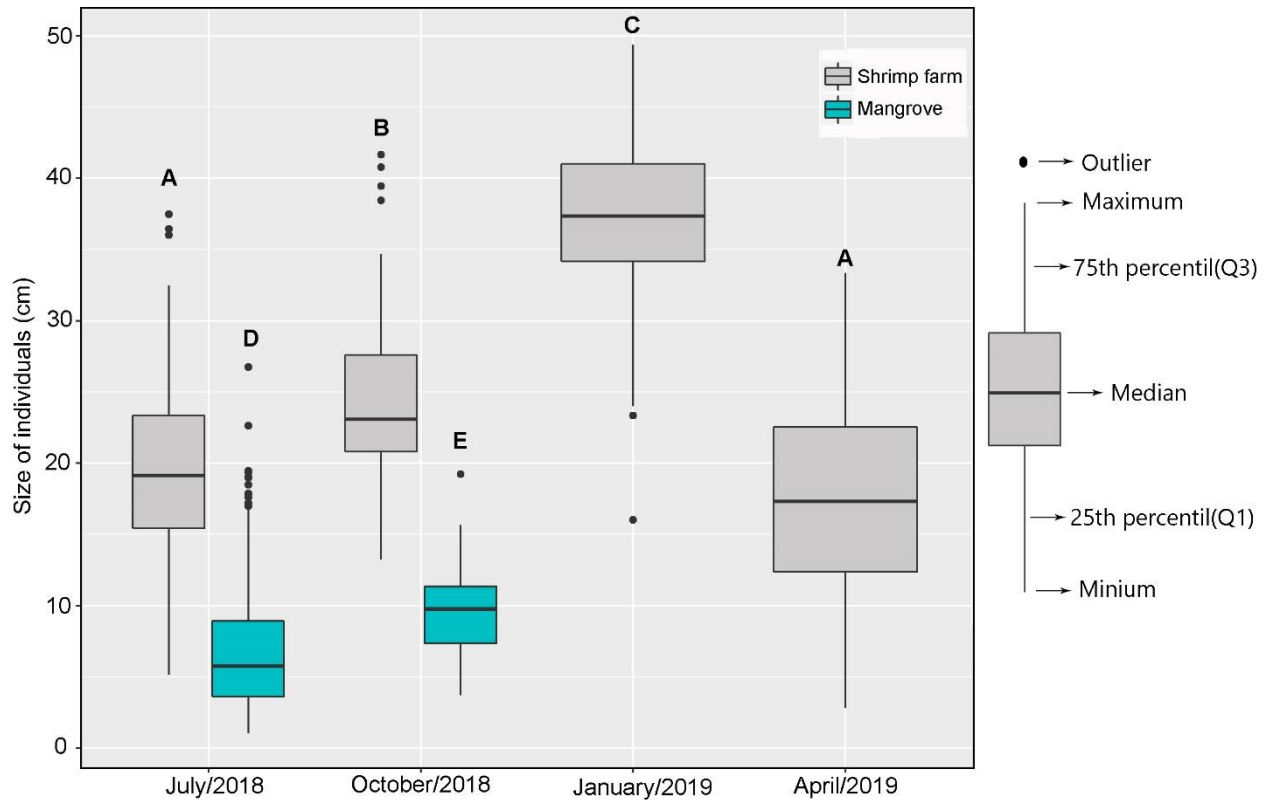


Figura 3. Tamanho das medusas de *Cassiopea andromeda* nos ambientes e meses estudados. Letras diferentes indicam diferença estatística significativa ($P < 0,05$, Tukey test).



Para a abundância absoluta, o manguezal apresentou maiores quantidades de medusas em julho (546 indivíduos) e em outubro (212 indivíduos), quando comparado aos mesmos meses na fazenda de carcinicultura que teve em julho (211 indivíduos) e em outubro (103 indivíduos) menor abundância (Figura 4). Porém, *Cassiopea andromeda* é mais frequente na carcinicultura do que no manguezal pois ocorre em todos os meses tanto no período chuvoso quanto no seco.

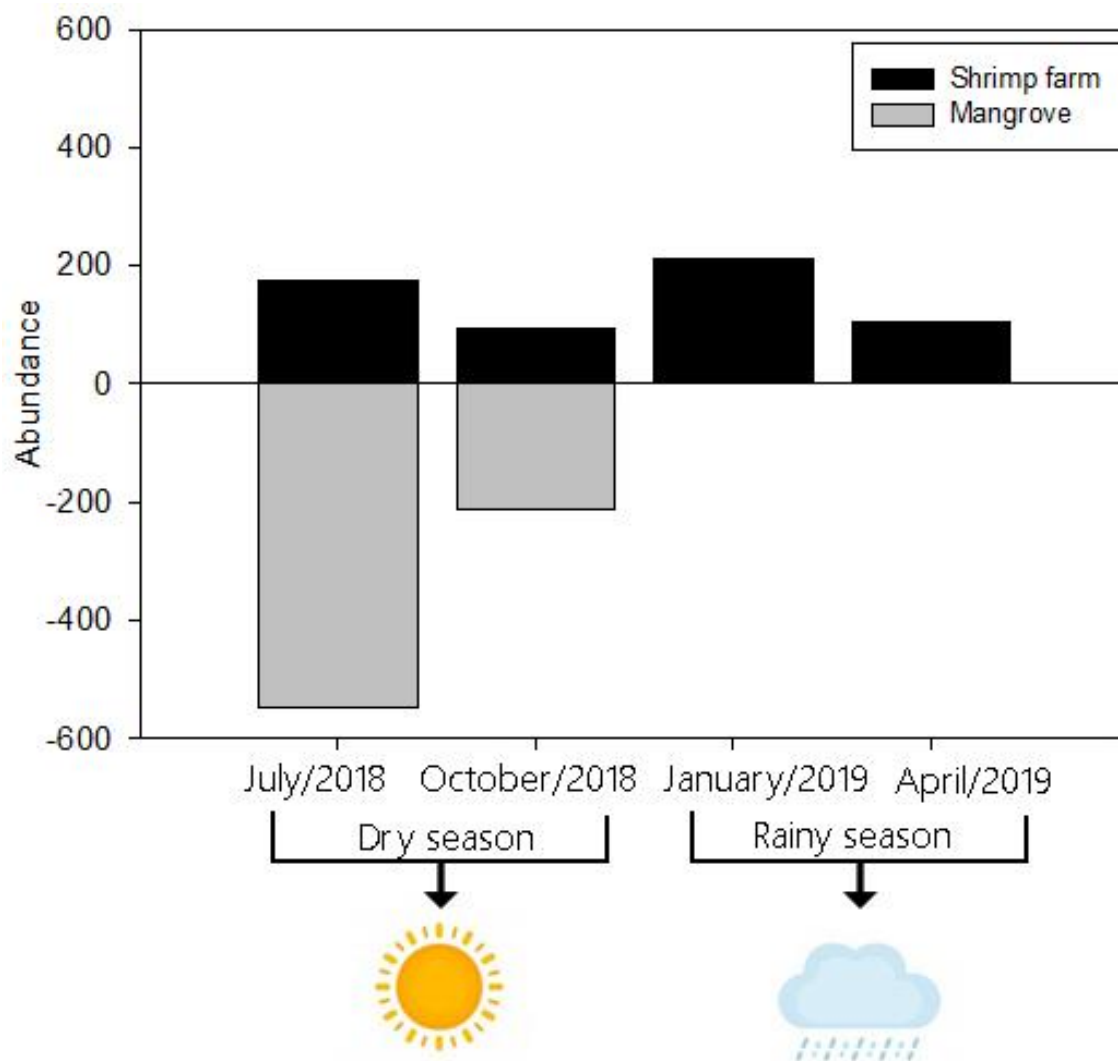
Figura 4. Abundância absoluta de *Cassiopea andromeda* na fazenda (Shrimp farm) e no mangue.

Tabela 1. Índice de Morisita (I_d) mostrando o tipo de padrão de distribuição para os dois locais estudados, shrimp farm e mangrove. $I_d = 1,0$; se é perfeitamente uniforme, $I_d = 0$ ($I_d < 1,0$); e o padrão agregado é dado por $I_d > 1,0$.

Sites	Month/Year	I_d	Distribution
Shrimp farm	July/2018	3,6	Aggregate
	October/2018	1,71	Aggregate
	January/2019	1,98	Aggregate
	April/2019	2,73	Aggregate
Mangrove	July/2018	1,22	Aggregate
	October/2018	2,04	Aggregate
	January/2019	-	-
	April/2019	-	-

3.2 DADOS AMBIENTAIS

Para os dados ambientais, destaca-se que os valores de salinidade e pH variaram temporalmente de maneira similar em ambas as áreas de estudo, com valores mínimos no período chuvoso (abril/19) e máximos no meio do período seco (out/2018) (Tabela 2), indicando o fenômeno da hipersalinidade (salinidade maior do que o mar) (Barroso et al. 2018) no período de estiagem. Para os valores de temperatura da água, o ambiente da carcinicultura apresentou menores valores quando comparado ao ambiente de manguezal provavelmente pelo menor tempo de residência da água. A temperatura atingiu maiores valores em out/2018 (31,5 °C) para a carcinicultura, já no mangue a temperatura pouco variou entre os meses, atingindo a maior temperatura em janeiro (verão chuvoso) com 34 °C.

As análises de NT e PT em ambos os locais ficaram relativamente estáveis ao longo do ano. A exceção foi o mês de abril/2019 (período chuvoso) para a carcinicultura que apresentou valores semelhantes ao do ambiente de manguezal. As concentrações de NT e PT do ambiente de mangue foi, no geral, maior do que na carcinicultura (Tabela 2). O mesmo aconteceu com a biomassa fitoplanctônica estimada através da clorofila *a*, que apresentou menores concentrações na carcinicultura do que no manguezal, com exceção no mês de abril/2019 que teve um aumento, atingindo valores máximos de 13,21 mg/m³ (Tabela2).

Tabela 2. Valores dos dados obtidos durante os meses estudados nos dois locais de estudo. Legenda: Jul = julho, Oct = outubro. Jan = janeiro. Apr = abril

Site	Month/Year	Abundance	Density	Average Size	Temperature	Salinity	Chlorophyll a	pH	NT _{μM}	PT _{μM}
Shrimp farm	Jul./18	211 ind.	1,75 ind/m ²	19,5 ± 5,94	27,8°	39,9 ppt	1,70 mg/m ³	7,9	18,38	1,05
	Oct./18	103 ind.	0,85 ind/m ²	24,594 ± 5,56	31,5°	46,2 ppt	0,76 mg/m ³	8,4	13,30	0,31
	Jan./19	185 ind.	1,54 ind/m ²	37,36 ± 5	31,1°	43,2 ppt	1,46 mg/m ³	8,2	15,70	0,31
	Apr./19	60 ind.	0,5 ind/m ²	17,40 ± 6,9	28,6°	31,6 ppt	13,21 mg/m ³	8,0	42,78	1,81
Mangrove	Jul/18	546 ind.	4,55 ind/m ²	6,76 ± 4,15 cm	31,7°	38,9 ppt	5,08 mg/m ³	8,0	52,84	2,76
	Oct./18	212 ind.	1,76 ind/m ²	9,606 ± 2,78 cm	31,8°	46,9 ppt	3,26 mg/m ³	7,9	42,28	1,87
	Jan./19	-	-	-	34°	44,5 ppt	2,18 mg/m ³	8,3	64,70	2,13
	Apr./19*	-	-	-	30,4°	24,4 ppt	2,45 mg/m ³	8,1	42,06	1,79

*Longest rainy period in the last 11 years (FUNCEME)

Com base nas diferenças entre as variáveis ambientais ao longo do período de estudo, dois grupos foram evidenciados na análise de agrupamento (Cluster) (Figura 5) conforme também apresentado na ACP (Figura 6). Na ACP, os dois primeiros eixos explicaram 76% da variação total dos dados ambientais. O eixo 1 (42%) foi correlacionado negativamente com a temperatura ($r = -0,15$), pH ($r = -0,35$) e salinidade ($r = -0,41$) e positivamente com NT ($r = 0,42$), PT ($r = 0,53$) e clorofila *a* ($r = 0,45$). Por sua vez, o eixo 2 (34%) foi negativamente correlacionado com clorofila *a* ($r = -0,14$) e positivamente com a temperatura ($r = 0,67$), salinidade ($r = 0,23$), NT ($r = 0,50$), PT ($r = 0,32$) e pH ($r = 0,33$).

O grupo I incluiu as amostragens realizadas na área de manguezal, nos períodos seco e chuvoso, e na área de carcinicultura no período chuvoso. Isso indica uma maior similaridade entre as áreas em decorrência das chuvas no mês de abril/2019. Este grupo I se caracterizou principalmente por maiores valores de nutrientes e clorofila *a*, além de menores valores de salinidade em abril/2019 em ambas as localidades (Figura 5 e 6).

De maneira contrastante, o grupo II foi formado pelas amostragens realizadas na área de carcinicultura no período seco e início do período chuvoso, sendo estas caracterizadas por menores valores de nutrientes e clorofila *a* (Figuras 5 e 6). Estas análises indicam a formação de dois ambientes bem marcados do ponto de vista das variações de temperatura, salinidade, clorofila *a* e nutrientes.

Figura 5. Análise de Cluster mostrando a separação dos dados ambientais em dois grupos.

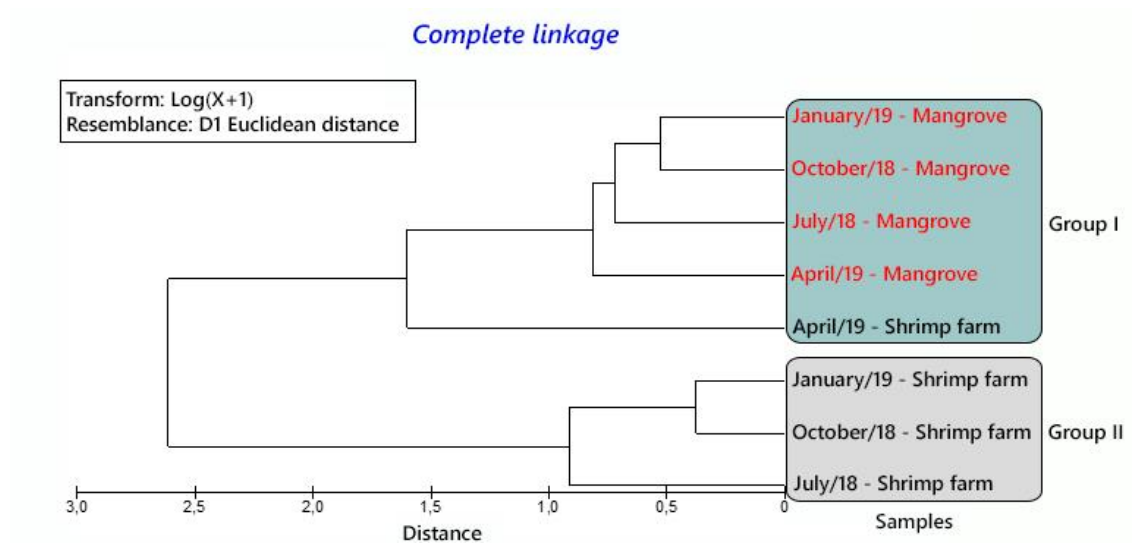
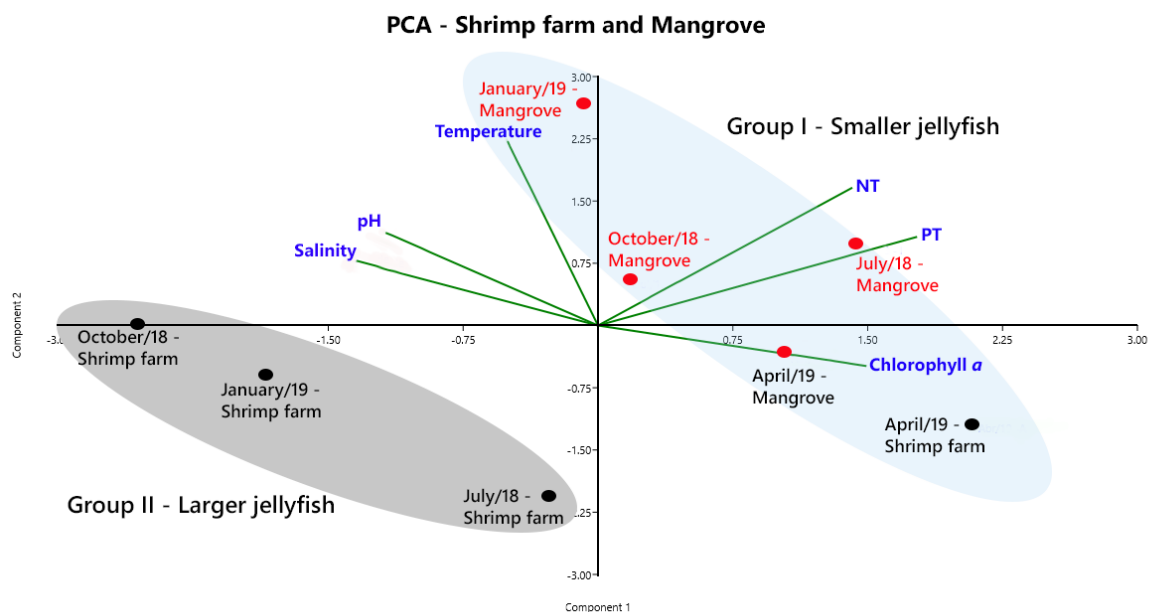


Figura 6. Análise de componentes principais (ACP), mostrando a variação espacial e temporal os dados ambientais (NT, PT temperatura, salinidade e clorofila a).



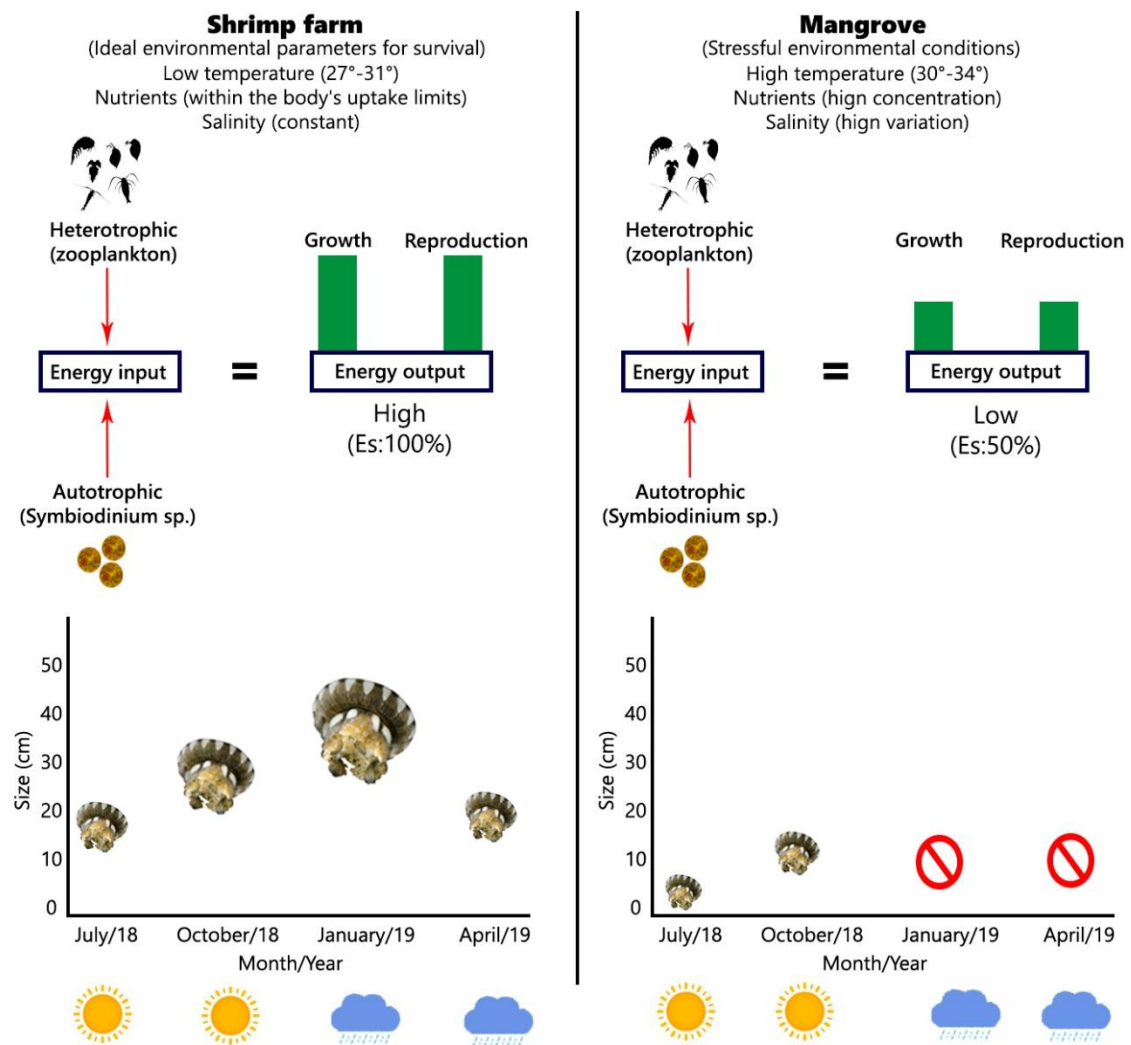
4.DISCUSSÃO

Os dados populacionais obtidos indicaram a presença durante todas as estações (seca e chuvosa) de *C. andromeda* na shrimp farm (ambiente artificial), e apenas na estação seca (julho e outubro de 2018) na região de mangrove. Os maiores tamanhos de *C. andromeda* foi na de shrimp farm do que no ambiente natural, mangrove. No entanto,

diferente de estudos já feitos (Todd et al., 2006; Stoner et al., 2011; Zarnoch et al., 2020) e da hipótese inicial, nós mostramos que *C. andromeda* atingiu tamanhos maiores e foi mais frequente em ambiente com menor concentração de nutrientes (Shrimp farm), do que em elevadas concentrações de NT e PT (mangrove) (Tabela 2; Figura 6). Portanto, a hipótese inicial de que o tamanho e aumento da frequência seriam maior na shrimp farm devido aos altos teores de nutrientes foi refutada.

Com isso, foi formulada uma hipótese alternativa baseada nos resultados obtidos (Tabela 2, Figura 6) em que que o ambiente artificial gerado pela carcinicultura fornece um ambiente mais favorável (parâmetros ambientais dentro dos limites para suprir suas necessidades fisiológicas) quando comparado ao ambiente de manguezal, que sofre grandes mudanças temporais ao longo do ano. Assim esse ambiente artificial gerado pela carcinicultura propicia condições para *C. andromeda* se reproduzir assexuadamente, aumentar seu tamanho, favorece a presença da espécie ao longo do ano e, conseqüentemente, aumenta a probabilidade do sucesso da invasão (Figura 7).

Figura 7. Fluxo de energia na shrimp farm e na região de mangrove. Os esquemas mostram uma hipótese de armazenamento de energia para suprir as necessidades fisiológicas de *C. andromeda* na shrimp farm (A) e o desequilíbrio desse fluxo de energia causado pelas mudanças ao longo do ano no manguezal (B). Círculos vermelhos indicam ausência da espécie nos meses chuvosos no manguezal.



Trabalhos com o cifozoário zooxantelado *Cassiopea* sp. tem aumentado muito nos últimos anos por ser considerado um modelo didático para entender eventos de invasão e mecanismos de simbiose devido terem as mesmas características de corais com nutrição parcialmente fornecida por microalgas (Odhera et al., 2018; Djeghri et al., 2019). O aumento de tamanho, densidade e frequência de *Cassiopea* sp. está relacionado com o

aumento dos fenômenos de eutrofização ligada as áreas sob influência antrópica (Stoner et al., 2011; Zarnoch et al., 2020). Entretanto, a nossa hipótese inicial foi refutada, pois onde se teve maior teor de nutrientes (manguezal) se teve menor tamanho e menor frequência ao longo do ano, podem ter sido um fator estressante para *C. andromeda*. Essas condições mais estressantes encontradas na região de manguezal podem ter contribuído para seu desaparecimento, e isso pode ser explicado devido-à baixa variabilidade genética (população composta apenas por fêmea) (Thé et al., in press). O mesmo aconteceu para *C. andromeda* encontrada em Cabo Frio, Rio de Janeiro, que possuía uma população composta apenas por machos (Morandini et al., 2017) e desapareceu por não ter resistido as mudanças ambientais. *Cassiopea* sp. normalmente é vista atingindo tamanhos pequenos não passando de 15 cm de diâmetro da umbrela (Niggli and Wild, Stoner et al., 2011; Stoner et al., 2014a, b; Zarnoch et al., 2020). No entanto, nossos resultados demonstraram *Cassiopea andromeda* atingindo os maiores tamanhos já visto na literatura (até 49 cm) em locais com menores concentrações de nutrientes (tabela 2, figura 6) nos canais de abastecimento com água marinha na área de carcinicultura.

Uma das possíveis explicações é a diferença de concentração de nutrientes, fósforo total (PT) e nitrogênio total (NT), entre os ambientes. As concentrações PT para o ambiente de carcinicultura apresentou as menores concentrações, (entre 0,3 a 1,81 μmol de PT), quando comparado ao manguezal (1,79 a 2,76 μmol de PT) (tabela 2). Trabalho já feito com *Cassiopea* sp. foi observado que as maiores densidades foram em locais onde as concentrações de fósforo total (PT) não ultrapassaram de 1,5 μMol (Stoner et al., 2011). Todd et al. (2006) observaram algo similar para *Cassiopea xamachana*, usando o fosfato inorgânico que quando foram expostas a elevadas concentrações (2 μmol e 20 μmol) e sua taxa de absorção foi menor do que em baixas concentrações (0,2 μMol ; 0,5 μMol e 1 μMol). O mesmo aconteceu para o molusco *Tridacna gigas* que também

possui simbiose com *Symbiodinium* sp. que apresentou uma menor captação de fosfato em concentrações elevadas (10 μ M) (Belda and Yellowlees, 1995). Apesar de nosso estudo ter analisado concentração de fósforo total (fósforo inorgânico e orgânico), o mesmo pode ter acontecido como foi observado por Todd et al., (2006) e Belda and Yellowlees (1995) para fosfato inorgânico. Portanto o crescimento para invertebrados marinhos é favorecido em ambientes com menores concentrações de fósforo que em altas concentrações, devido uma maior capacidade de captação desse nutriente em baixas concentrações.

Cassiopea andromeda por apresentar simbiontes (*Symbiodinium* sp.) em seus tecidos (semelhante aos corais) adquirem nutrientes dissolvidos em águas normalmente oligotróficas para atender às suas necessidades metabólicas (Pomeroy and Kuenzler, 1969). Com isso, elevadas concentrações de nutrientes, principalmente o fósforo podem reduzir o crescimento e reprodução desses animais que contem simbiontes e contribuir para a proliferação e crescimento da comunidade de outros organismos com macroalgas e microalgas (Koop et al., 2001; Loya et al., 2004). O ambiente de manguezal analisado é um estuário raso com manguezal, com baixo aporte fluvial (Barroso et al. 2018) e tem as águas represadas por estradas limitando as trocas de água com a maré. Isto gera um aumento significativo de nutrientes na área do manguezal. Porém, na área da carcinicultura devido ser água captada do mar e as trocas periódicas possui menor teor de nutrientes.

Embora haja uma relação de concentração de fósforo com densidade de *Cassiopea* sp. (Stoner et al., 2011) e para o nitrogênio a relação é um pouco mais confusa, variando de acordo com sua fração (amônio e nitrato) (Zarnoch et al., 2020). Mesmo sabendo que a eutrofização é uma das causas para o aumento de *blooms* de medusas, não há na literatura uma relação clara que relacione e explique como *Cassiopea* sp. se comporta em

concentrações elevadas de nitrogênio no ecossistema (Stoner et al., 2011). Nossos resultados corroboram exatamente isso, uma vez que a região de manguezal por apresentar níveis 3 a 4 vezes mais altos que na shrimp farm, apresentou medusas de tamanhos menores e até ausentes no período chuvoso (janeiro e abril). Isso mostra que a relação de medusas do gênero *Cassiopea* com o nitrogênio pode possuir uma relação ecológica nos ecossistemas bem mais complexa do que se sabe (Zarnoch et al., 2020).

No entanto, o tamanho de medusas não é apenas influenciado pelo input de nutrientes principalmente devido ser uma espécie mixotrófica onde os simbiossomas fornecem a maior parte da nutrição (Solosse et al., 2017), mas também outros fatores ambientais como temperatura e salinidade que podem ser determinantes. A salinidade e a temperatura possuem importância vital para o ciclo de vida do animal (estrobilização e metamorfose) (Fitt and Costley, 1998; Klein et al., 2016b; Newkirk et al., 2018). Nosso trabalho observou que no ambiente de shrimp farm (group II) (Figuras 5 e 6) as temperaturas foram menores, não ultrapassando 32° C (Tabela 2). Essa faixa de temperatura onde os animais desse grupo foram encontrados são consideradas ideais para o desenvolvimento da medusa (desde plânula a medusa adulta) (Fitt and Costley, 1998; Klein et al., 2016b; Newkirk et al., 2018; Aljbour et al., 2019). Já na região de manguezal, no período chuvoso (janeiro/19), a temperatura atingiu valores de 34°C sendo esse parâmetro o que pode ter contribuído para o desaparecimento de *C. andromeda*. Experimentos anteriores demonstraram que temperaturas altas podem ser fatais para medusas zooxanteladas como *Cassiopea andromeda* devido ao fenômeno de branqueamento (Fitt and Costley, 1998; Klein et al., 2016b; Newkirk et al., 2018; Aljbour et al., 2019) semelhante ao que ocorre com os corais pois reduz a sua capacidade nutricional (Ainsworth et al., 2016; Hughes et al., 2017). A maior temperatura (34°C em janeiro de 2019 no manguezal) é coincidente com o desaparecimento da espécie (figura

7). Portanto, tem-se por hipótese de que esta alta temperatura do início do verão chuvoso pode ter sido o responsável para morte de medusas adultas e de pólipos para o ecossistema de manguezal, uma vez que *C. andromeda* não foi mais encontrada nessa região. Além disso, houve um decréscimo significativo da salinidade pois o início do verão coincide com altos índices de chuva. A queda da salinidade com a alta temperatura pode ter contribuído para este desaparecimento, uma vez que a queda de salinidade é responsável pela diminuição em tamanho em *Cassiopea* e a permanências desses parâmetros por tempos maiores pode levar a morte de medusas do gênero *Cassiopea* (Klein et al., 2016a).

Um fator que colabora neste sentido é o fato da espécie ser reproduzir assexuadamente na área somente com fêmeas (The et al. in press) e o seu tipo de distribuição espacial. *Cassiopea andromeda* apresentou distribuição do tipo agregada (Tabela 1) nos dois ambientes e em todos os períodos estudados. Esse tipo de distribuição espacial indica que a disponibilidade de recurso tem alta probabilidade de influenciar a localização dos indivíduos de uma mesma espécie, ou seja, fatores abióticos podem estar influenciando na estruturação da população (Legendre and Fortin 1989). Portanto, uma mudança ambiental drástica no ambiente de manguezal como detectado pela redução da salinidade e aumento significativo temperatura (34°C) tem alto potencial de aumentar a mortalidade de *Cassiopea*, especialmente devido sua baixa variabilidade genética.

E um outro fator que diferiu entre os ambientes foi a biomassa fitoplanctônica (clorofila *a*), no qual os valores para o mangue foram maiores durante a estação quente (julho e outubro de 2018) e na estação chuvosa (janeiro/2019). A exceção foi o mês de abril (estação chuvosa) para carcinicultura que foi maior nessa campanha. Este fenômeno é provavelmente explicado devido a captação da água da carcinicultura ser feita no ambiente marinho com trocas periódicas (baixo tempo de residência). Entretanto, no ambiente de manguezal, tem-se maior tempo de residência com hipersalinidade

favorecendo o crescimento de espécies adaptadas do fitoplâncton (Barroso et al. 2018) e, conseqüentemente, aumento da biomassa fitoplanctônica total (clorofila *a*). Esse valor de abril de 2019 poderia também ser explicado devido a descarga fluvial que traz nutriente favorecendo o aumento da comunidade do fitoplâncton (Mackey et al., 2017) (relação positiva de nutriente e clorofila *a*). Esses valores mais elevados coincidem ao elevado volume de que atingiu o município de Acaraú, o maior dos últimos 11 anos de acordo com a FUNCEME (2019). Os valores mais altos de clorofila *a* para o ambiente de manguezal significa que possui mais partículas em suspensão na água, turbidez mais alta, sendo um parâmetro que poderia afetar a captação de luz para os simbiontes (Lampert et al., 2016). No entanto acreditamos que esse fator não seja tão importante para *Cassiopea andromeda* quanto os outros citados (temperatura, salinidade e nutrientes), devido a essas medusas estarem sempre na borda dos ambientes estudados, onde a profundidade não ultrapassa de 50 cm do fundo. Com isso a turbidez para ambos ambientes (carcinicultura e manguezal) não é limitante quanto os outros.

A diferença grande de tamanho e sua frequência entre ambiente artificial (shrimp farm) e natural (mangrove) pode ser explicada por ser uma espécie exótica no Brasil (Holland et al., 2004; Morandini et al., 2017; Thé et al., in press) e depender de diversos parâmetros ambientais, os quais exigem condições ótimas para seu desenvolvimento. Com isso qualquer mudança ambiental que não seja favorável para seu crescimento pode desencadear seu desaparecimento, uma vez que todo indivíduo é gerado pela reprodução assexuada, ou seja sem variabilidade genética (Thé et al., in press). Sendo assim a shrimp farm (Figura 7) com valores ideais dos parâmetros ambientais (temperatura e salinidade) e baixos teores de nutrientes oferece um ambiente ideal para manutenção do evento de invasão com medusas sempre frequentes e maiores do que as encontradas no manguezal.

Portanto, nosso trabalho demonstrou que atividades de aquicultura favorecem o evento de invasão de *C. andromeda* pois oferece um ambiente perfeito para a medusa, contribuindo assim para a manutenção da população mesmo com reprodução assexuada. Apesar das limitações, no qual não foi possível a realização de experimentos para compreensão da assimilação de nutrientes e até o estudo de variáveis bióticas (predação e competição), esse estudo possui uma importância fundamental para o entendimento do comportamento e um pouco da ecologia de cifozoários zooxantelados, pois comparamos populações que foram vistas e estudadas pela primeira vez dentro de atividades de carcinicultura; uma atividade em expansão nas regiões tropicais (Queiroz et al., 2013). No entanto estudos futuros devem ser feitos para esclarecer o papel de *C. andromeda* tem na ciclagem de nutrientes, suas preferências nutricionais com uso de biomarcadores e seu papel trófico em ambientes de manguezais e de fazendas de carcinicultura.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ainsworth TD, Heron SF, Ortiz JC, Mumby PJ, Grech A, Ogawa D, Eakin CM, Leggat W (2016) Climate change disables coral bleaching protection on the Great Barrier Reef. *Science* 352 (6283), 338–342. doi: 10.1126 / science.aac7125
- Aljbour SM, Zimmer M, Kunzmann A (2017) Cellular respiration, oxygen consumption, and trade-offs of the jellyfish *Cassiopea* sp. in response to temperature change. *J. Sea Res.* 128, 92–97. dx.doi.org/10.1016/j.seares.2017.08.006
- Aljbour SM, Zimmer M, Al-Horani FA, Kunzmann A (2019) Metabolic and oxidative stress responses of the jellyfish *Cassiopea* sp. to changes in seawater temperature. *J. Sea Res.* 145, 1–7. doi.org/10.1016/j.seares.2018.12.002
- Amaral MK, Netto OS, Lingnau C, Figueiredo AF (2014) Evaluation of the morisita index for determination of the spatial distribution of species in a fragment of araucaria forest. *Applied Ecology and Environmental Research* 13, 2. 361-372. DOI: 10.15666/aeer/1302_361372
- Barroso HS, Tavares TCL, Soares MO, Garcia TM, Rozendo B, Vieira ASC, Viana B, Pontes TM, Ferreira TJ, Filho JP, Schettinie CAF, Santaella ST (2018) Intra-annual variability of phytoplankton biomass and nutrients in 309 a tropical estuary during a severe drought. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 213, 310 283–293. Doi.org/10.1016/j.ecss.2018.08.023
- Belda CA, Yellowlees D (1995) Phosphate acquisition in the giant clam-zooxanthellae symbiosis. *Marine Biology* 124, 261–266.

Clarke KR, Gorley RN (2006) PRIMER v6: User Manual/Tutorial. PRIMER-E Ltd., Plymouth Marine Laboratory, Plymouth

Diaz R, Selman M, Chique-Canache C (2017) Global eutrophic and hypoxic coastal systems: eutrophication and hypoxia–nutrient pollution in coastal waters. In: WRI Policy Note. World Resources Institute.

Djehri N, Pondaven P, Stibor H, Dawson MN (2019) Review of the diversity, traits, and ecology of zooxanthellate jellyfishes. *Marine Biology*, 166 (147). <https://doi.org/10.1007/s00227-019-3581-6>

Djehri N, Stiborb H, Lebeauc O, Pondaven P (2020) $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$, and C:N ratios as nutrition indicators of zooxanthellate jellyfishes: insights from an experimental approach. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 522. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2019.151257>

Elmanama AA, Afifi S, Bahr S (2006) Seasonal and spatial variation in the monitoring parameters of Gaza Beach during 2002–2003. *Environ. Res.* 101, 25–33.

Fitt WK, Costley K (1998) The role of temperature in survival of the polyp stage of the tropical rhizostome jellyfish *Cassiopea xamachana*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 222, 79–91.

Fleck J, Fitt WK (1999) Degrading mangrove leaves of *Rhizophora mangle* Linne provide a natural cue for settlement and metamorphosis of the upside-down jellyfish *Cassiopea xamachana* Bigelow. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 234:83–94.

Freeman CJ, Stoner EW, Easson CG, Matterson KO, Baker D M (2016) Symbiont carbon and nitrogen assimilation in the *Cassiopea*–*Symbiodinium* mutualism. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 544, 281–286. doi: 10.3354/meps11605

Freeman CJ, Stoner EW, Easson CG, Matterson KO, Baker DM (2017) Variation in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values suggests a coupling of host and symbiont metabolism in the *Symbiodinium*–*Cassiopea* mutualism. *Mar Ecol Prog Ser* 571:245–251. DOI: <https://doi.org/10.3354/meps12138>

FUNCEME (2019) “Fundação Cearense De Meteorologia E Recursos Hídricos.” *Postos Pluviométricos*. <http://www.funceme.br/app/calendario/produto/municipios/maxima/diario?data=hoje>

Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD (2001) Past: paleontological statistics software pack age for education and data analysis. *Paleontol Electron* 4 (1), 1–9.

Holland BS, Dawson MN, Crow L, Hofmann DK (2004) Global phylogeography of *Cassiopea* (Scyphozoa: Rhizostomeae): molecular evidence for cryptic species and multiple invasions of the Hawaiian Islands. *Marine Biology* 145, 1119–1128.

Hughes TP, Kerry JT, Álvarez-Noriega M, Álvarez-Romero JG, Anderson KD, Baird AH, Babcock RC, Beger M, Bellwood DR, Berkelmans R, Bridge TC, Butler IR, Byrne M, Cantin NE, Comeau S, Connolly SR, Cumming GS, Dalton SJ, Diaz-Pulido G, Eakin CM, Figueira WF, Gilmour JP, Harrison HB, Heron SF, Hoey AS, Hobbs JPA, Hoogenboom MO, Kennedy EV, Kuo CY, Lough JM, Lowe RJ, Liu G, McCulloch MT, Malcolm HA, McWilliam MJ, Pandolifi JM, Pear RJ, Pratchett MS, Schoepf V, Simpson T, Skirving WJ, Sommer B, Torda G, Wachenfeld DR, Willis, Wilson BL (2017) Global warming and recurrent mass bleaching of corals. *Nature* 543 (7645), 373. Doi: 10.1038 / nature21707

Jeffrey SW, Humphrey GF (1975) New spectrophotometric equations for determining chlorophyll a, b, c1 and c2 in higher plants, algae and natural phytoplankton. – *Biochem. Physiol. Pflanz.* 167: 191-194.

Klein SG, Pitt KA, Carroll AR (2016a) Reduced salinity increases susceptibility of zooxanthellate jellyfish to herbicide toxicity during a simulated rainfall event. *Environ. Pollut.* 209, 79–86. doi: 10.1016/j.envpol.2015. 11.012

Koop K, Booth D, Broadbent A, Brodie J, Bucher D, Capone D, Coll J, Dennison W, Erdmann M, Harrison P, Hoegh-Guldberg O, Hutchings P, Jones GB, Larkum AWD, O_Neil J, Steven A, Tentori E, Ward S, Williamson J, Yellowlees D (2001) ENCORE: o efeito do enriquecimento de nutrientes nos recifes de coral. Síntese dos resultados e conclusões. *Boletim de Poluição Marinha*, 42 (2), 91-120. [https://doi.org/10.1016/S0025-326X\(00\)00181-8](https://doi.org/10.1016/S0025-326X(00)00181-8)

Klein, S. G., Pitt, K. A., and Carroll, A. R. (2016b). Surviving but not thriving: inconsistent responses of zooxanthellate jellyfish polyps to ocean warming and future UV-B scenarios. *Sci. Rep.* 6:28859. DOI: 10.1038/srep28859 1

Lacerda LD (2006) Input of nitrogen and phosphorus to estuaries of northeastern Brazil from intensive shrimp farming. *Brazil Journal Aquatic Science Technology* 10, 13–27.

Lampert KP (2016). “Cassiopea and its zooxanthellae,” in *The Cnidaria, Past, Present and Future* eds S. Goffredo and Z. Dubinsky (Berlin: Springer), 415–423. doi: 10.1007/978-3-319-31305-4_26

Legendre P, Fortin MJ (1989) Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio*, London, v. 80, p. 107-138.

Loya Y, Lubinevsky H, Rosenfeld M, Kramarsky-Winter E (2004) Nutrient enrichment caused by in situ fish farms at Eilat, Red Sea is detrimental to coral reproduction. *Marine Pollution Bulletin* 49, 344– 353. DOI: 10.1016 / j.marpolbul.2004.06.011

Mackey KRM, Kavanaugh MT, Wang F, Chen Y, Liu F, Glover DM, Chien C-T, Paytan A (2017) Atmospheric and Fluvial Nutrients Fuel Algal Blooms in the East China Sea. *Front. Mar. Sci.* 4:2. doi: 10.3389/fmars.2017.00002

Morandini AC, Silveira FL, Jarms G (2004) The life cycle of *Chrysaora lactea* Eschscholtz, 1829 (Cnidaria, Scyphozoa) with notes on the scyphistoma stage of three other species. *Hydrobiologia* 530/531, 347–354. DOI: 10.1007/978-1-4020-2762-8_40

Morandin AC, Stampar SN, Maronna MM, Silveira FL (2017) All non-indigenous species were introduced recently? The case study of *Cassiopea* (Cnidaria: Scyphozoa) in Brazilian waters. *J.Mar. Biol. Assoc. U.K.* 97, 321–328. doi: 10.1017/S0025315416000400

Newkirk CR, Frazer TK, Martindale MQ (2018) Acquisition and proliferation of algal symbionts in bleached polyps of the upside-down jellyfish, *Cassiopea xamachana*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 508, 44–51. doi.org/10.1016/j.jembe.2018.08.010

Niggel W, Wild C (2010) Spatial distribution of the upside-down jellyfish *Cassiopea* sp. within fringing coral reef environments of the Northern Red Sea: implications for its life cycle. *Helgoland Marine Research Online First*, 26 November 2009. doi 10.1007/s10152-009-0181-8

Ohdera AH, Abrams MJ, Ames CL, Baker DM, Suescún-Bolívar LP, Collins AG, Freeman CJ, Gamero-Mora E, Goulet TL, Hofmann DK, Jaimes-Becerra A, Long PF, Marques AC, Miller LA, Mydlarz LD, Morandini AC, Newkirk CR, PutriSastia P, Samson JE, Stampar SN,

- Steinworth B, Templeman M, Thomé PE, Vlok M, Woodley CM, Wong JCY, Martindale MQ, Fitt WK, Medina M (2018) Upside-Down but Headed in the Right Direction: Review of the Highly Versatile *Cassiopea xamachana* System. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 6. 1-35. doi:10.3389/fevo.2018.00035
- Pomeroy LR, Kuenzler EJ (1969) Phosphorus turnover by coral reef animals. *Proceedings from the Conference on Radioecology* 2, 474– 482.
- Queiroz, L., Rossi, S., Meireles, J., Coelho, C., 2013. Shrimp aquaculture in the federal state of Ceará, 1970–2012: trends after mangrove forest privatization in Brazil. *Ocean Coast. Manag.* 73, 54–62.
- Soares M, Rossi S, Martins F, Carneiro P (2017) The forgotten reefs: Benthic assemblage coverage on a sandstone reef (Tropical South-western Atlantic). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 97 (8). 1585-1592 doi: 10.1017 / S0025315416000965
- Soares MO, Teixeira CEP, Ferreira SMC, Gurgel ALAR, Paiva BP, Menezes MOB, Davis M, Tavares TCL (2019) Thermal stress and tropical reefs: mass coral bleaching in a stable temperature environment? *Marine Biodiversity* p. 1-9. Doi.org/10.1007/s12526-019-00994-4
- Selosse MA, Charpin M, Not F (2017) Mixotrophy everywhere on land and in water: the grand ecart hypothesis. *Ecol. Lett.* 20, 246–263. <https://doi.org/10.1111/ele.12714>
- Stoner EW, Layman CA, Yeager LA, Hassett HM (2011) Effects of anthropogenic disturbance on the density and size of epibenthic jellyfish *Cassiopea* spp. *Marine Pollution Bulletin* 62:1109–1114. doi:10.1016/j.marpolbul.2011.03.023
- Stoner EW, Yeager LA, Layman CA (2014a). Effects of epibenthic jellyfish, *Cassiopea* spp., on faunal community composition of Bahamian seagrass beds. *Caribbean Naturalist* 12: 1-10.
- Stoner EW, Yeager LA, Sweatman JL, Sebilian SS, Layman CA (2014b). Modification of a seagrass community by benthic jellyfish blooms and nutrient enrichment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 461, 185-192.
- Stoner EW, Sebilian SS, Layman CA (2016) Comparison of zooxanthellae densities from upside-down jellyfish, *Cassiopea xamachana*, across coastal habitats of The Bahamas. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* Vol. 51, Nº1: 203-208, abril 2016 doi: 10.4067/S0718-19572016000100022
- Suárez-Abelenda M, Ferreira TO, Camps-Arbestain M, Rivera-Monroy VH, Macías F, Nóbrega GN, Otero XL (2014) The effect of nutrient-rich effluents from shrimp farming on mangrove soil carbon storage and geochemistry under semi-arid climate conditions in northern Brazil. *Geoderma* 213, 551–559.
- Unesco 1983. Chemical methods for use in marine environmental monitoring. Intergovernmental Oceanographic Commission. Manuals and guides. 53p.
- Thé J, Gamero-Mora E, Silva MVC, Morandini AC, Rossi S, Soares MO (2019) Non-indigenous upside-down jellyfish *Cassiopea andromeda* in shrimp farms (Brazil). *Aquaculture*. In press
- Todd B.D., Thornhill D.J. & Fitt W.K. (2006) Patterns of inorganic phosphate uptake in *Cassiopea xamachana*: a bioindicator species. *Marine Pollution Bulletin* 52, 515–521.

Welsh DT, Dunn RJK, Meziane T (2009) Oxygen and nutrient dynamics of the upside down jellyfish (*Cassiopea* sp.) and its influence on benthic nutrient exchanges and primary production. *Hydrobiologia* 635:351–362. DOI 10.1007/s10750-009-9928-0

Zarnoch CB, Hossain N, Fusco E, Alldred M, Hoellein TJ, Perdikaris S (2020) Size and density of upside-down jellyfish, *Cassiopea* sp., and their impact on benthic fluxes in a Caribbean lagoon, *Marine Environmental Research*. Doi: <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2019.104845>.

CONCLUSÕES E CONSIDERAÇÕES FINAIS

O primeiro capítulo registrou pela primeira vez *Cassiopea andromeda* em atividades de aquacultura no mundo, sendo a identificação dos exemplares coletados feitos a partir de características morfológicas e dados moleculares (COI). A população de medusa estudada foi relacionada geneticamente com *C. andromeda* das Bermudas, Estados Unidos e do Rio de Janeiro (Brasil). Além disso, foi visto que toda população era composta apenas por indivíduos do sexo feminino, comprovando que esse animal está se reproduzindo apenas assexuadamente.

No Segundo capítulo foi demonstrado diferenças de tamanho e frequência entre dois ambientes (carcinicultura versus manguezal). Na carcinicultura *C. andromeda* apresentou os maiores tamanhos registrados na literatura e frequenteados ao longo de todo o ano do estudo. Já *C. andromeda* do manguezal apresentou tamanhos semelhantes aos encontrados na literatura, sendo ausente no período chuvoso. Essa variação de tamanho entre os ambientes pode ter sido regularizada principalmente pela salinidade, temperatura e nutrientes que apresentaram valores distintos temporalmente e espacialmente.

O terceiro capítulo sobre ecologia trófica e nutricional de *C. andromeda* está em processo de elaboração. Esses dados foram analisados durante o estágio feito na Università del Salento, sendo os resultados úteis para auxiliar na compreensão das diferenças de tamanho observados no capítulo dois. Nesse capítulo será abordado a ecologia trófica e nutricional de *C. andromeda* utilizando isótopos estáveis de C^{13} e N^{15} e a quantificação de lipídios e carboidratos em diferentes tecidos dessa medusa.