



UNIVERSIDADE DA CORUÑA

Facultade de Ciencias

Grao en Bioloxía

Memoria do Traballo de Fin de Grao

**Evolución de estratexias reprodutivas
no xénero *Diopatra* (Polychaeta: Onuphidae)**

**Evolución de estrategias reprodutivas
en el género *Diopatra* (Polychaeta: Onuphidae)**

**Evolution of reproductive strategies
on the genus *Diopatra* (Polychaeta: Onuphidae)**



Camilo Alejandro Iglesias Rita

Curso: 2021 – 2022

Convocatoria: Setembro

Directores: **Lucía Couceiro López & Ramón José Muíño Boedo**

Índice

Resumo / Resumen / Abstract	1
Palabras chave / Palabras clave / Keywords	2
Introducción	3
Obxectivos	8
Material e métodos	9
Recompilación dos datos	9
Análise dos datos e reconstrución filoxenética	9
Resultados	10
Discusión	14
Conclusións / Conclusiones / Conclusions	18
Bibliografía	19
Anexo I	23

Resumo:

Diopatra é un xénero de poliquetos cunha elevada diversidade taxonómica e ecolóxica, polo que resulta ideal á hora de investigar diferentes hipóteses evolutivas en relación coas estratexias reprodutivas e modos de desenvolvemento. Pese a importancia ecolóxica e económica que presenta, este traballo demostra que aínda existe un baleiro importante no noso coñecemento acerca dos aspectos máis básicos da súa bioloxía e ecoloxía. En concreto, unicamente se atopou información reprodutiva para un terzo das especies que compoñen o xénero e, ademais, na mesma puideron detectarse diferentes sesgos. Por outra banda, a información xenética dispoñible, se ben considerable, foi obtida en numerosos casos a partir de espécimes sen identificar. As anteriores trabas unidas ao escaso solapamento entre o conxunto de datos reprodutivos e o conxunto de datos xenéticos limitaron enormemente a formulación de inferencias evolutivas. Porén, este traballo constitúe un importante punto de partida e marca futuras liñas de investigación.

Resumen:

Diopatra es un género de poliquetos con una elevada diversidad taxonómica y ecológica, por lo que resulta ideal a la hora de investigar diferentes hipótesis evolutivas en relación con las estrategias reproductivas y los modos de desarrollo. Pese a la importancia ecológica y económica que presenta, este trabajo demuestra que aún existe un vacío importante en nuestro conocimiento acerca de los aspectos más básicos de su biología y ecología. En concreto, únicamente se encontró información reproductiva para un tercio de las especies que componen el género y, además, en la misma pudieron detectarse diferentes sesgos. Por otro lado, la información genética disponible, se bien considerable, fue obtenida en numerosos casos a partir de especímenes sin identificar. Los anteriores inconvenientes unidos al escaso solapamiento entre el conjunto de datos reproductivos y el conjunto de datos genéticos limitaron enormemente la formulación de inferencias evolutivas. Sin embargo, este trabajo constituye un importante punto de partida y marca futuras líneas de investigación.

Abstract:

Diopatra is a genus of polychaetes with high taxonomic and ecological diversity, making it ideal for investigating different evolutionary hypotheses regarding reproductive strategies and developmental modes. Despite its ecological and economic importance, this work shows that there is still an important gap in our knowledge about the most basic aspects of its biology and ecology. Specifically, reproductive information was found for only one third of the species that compose the genus and, in addition, different biases could be detected in this information. On the other hand, the available genetic information, although considerable, was obtained in many cases from unidentified specimens. These drawbacks, together with the low overlap between the reproductive data set and the genetic data set, greatly limited the formulation of evolutionary

inferences. Nevertheless, this work constitutes an important starting point and marks future lines of research.

Palabras chave / Palabras Clave / Keywords:

COI, *Diopatra*, filoxenia, historia evolutiva do ciclo de vida, larva, poliqueto, planctotrofia, reproducción, verme de tubo

COI, *Diopatra*, filogenia, historia evolutiva del ciclo de vida, larva, poliqueto, planctotrofia, reproducción, gusano de tubo

COI, *Diopatra*, phylogeny, life-history evolution, larva, polychaete, planktotrophic, reproduction, tube worm

Introdución

Os invertebrados bentónicos mariños exhiben unha gran variedade de estratexias de multiplicación, así como un amplo abano de modos de desenvolvemento (revisado en Wangensteen et al. 2016; Figura 1).

Entre eles é posible atopar especies que se reproducen sexualmente, especies capaces de alternar entre a reprodución sexual e a reprodución asexual, e mesmo especies que unicamente se reproducen de maneira asexual. Ademais, as expresións “reprodución sexual” e “reprodución asexual” engloban cada unha delas diferentes estratexias. Así, a reprodución asexual pode acontecer por métodos vexetativos (e.g. xemación, fragmentación ou fisión), ou pola produción de ovos non fertilizados (i.e. partenoxénese). De igual modo, as estratexias para a reprodución sexual son moi diversas e poden clasificarse en base a distintos atributos. Por exemplo, atendendo á condición sexual dos individuos, hai especies dioicas (os individuos unicamente presentan un dos sexos posibles), especies hermafroditas simultáneas (os individuos contan simultaneamente con ambos tipos de gónadas e, consecuentemente, producen simultaneamente ambos tipos de gametos), e especies hermafroditas secuenciais (un mesmo individuo actúa nun primeiro momento como macho e máis tarde transfórmase en femia –i.e. hermafroditismo protándrico– ou, viceversa, nun primeiro momento actúa como femia e máis tarde transfórmase en macho –i.e. hermafroditismo protoxínico–). O comportamento da fecundación e os coidados posteriores que os proxenitores dedican á posta tamén nos permiten distinguir catro categorías principais: i) liberación dos gametos á auga e fertilización externa; ii) fertilización externa e protección/incubación da posta no interior dunha estrutura especial que é adherida a distintas superficies; iii) fertilización interna e protección/incubación da posta no interior dunha estrutura especial que é adherida a distintas superficies; e iv) fertilización interna e incubación da posta por parte da femia no interior do seu corpo. Finalmente, atendendo ao modo de desenvolvemento, os invertebrados bentónicos mariños poden presentar un ciclo de vida directo ou indirecto e dentro deste último grupo é posible distinguir especies planctotróficas, especies lecitotróficas e incluso especies poecilogónicas.

A pesar da diversidade mencionada no anterior parágrafo, a co-ocorrência dalgúns caracteres ocasionou que os invertebrados bentónicos mariños foron tradicionalmente divididos en dous grandes grupos ecoloxicamente opostos (Thorson, 1950; Strathmann, 1985; Barnes et al., 2009) (Táboa 1). O grupo I estaría conformado por aqueles organismos que liberan os seus gametos á columna de auga (i.e. *broadcast spawners*) e que presentan fertilización externa; neste grupo, os ovos –liberados masivamente nun único evento anual– son de pequeno tamaño e desenvólvense como larvas planctotróficas que amosan unha vida peláxica relativamente longa. Pola contra, o grupo II estaría composto por aqueles organismos que incuban a súa posta, ben no interior do seu corpo, ben no interior dunha estrutura especial que é adherida a distintas superficies; dita posta –moito menos numerosa que a anterior pero con ovos dun maior

tamaño— dá lugar a xuvenís vivíparos ou, máis frecuentemente, larvas lecitotróficas que presentan unha vida peláxica relativamente curta; ademais, os integrantes deste grupo reproducense tipicamente de maneira continua ao longo de todo o ano.

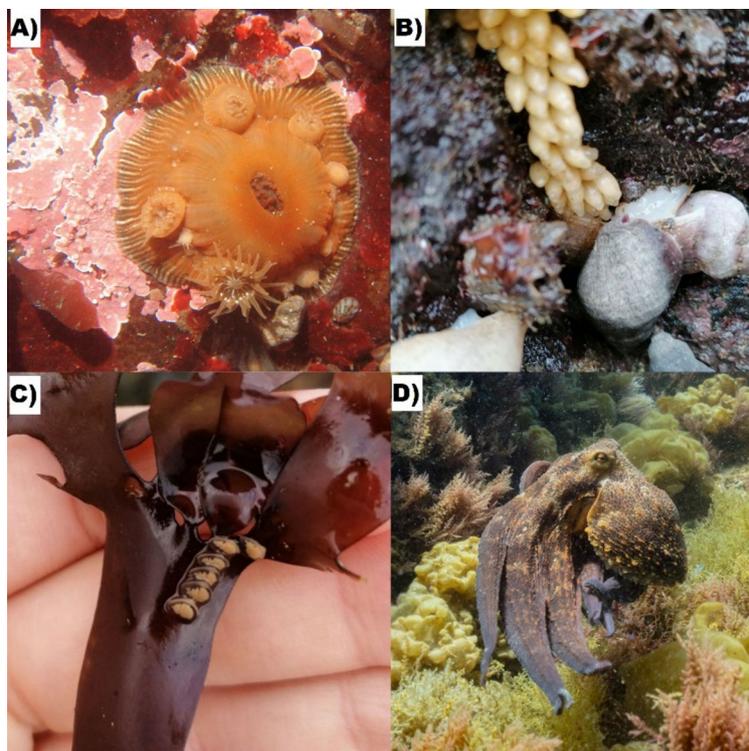


Figura 1. Algúns exemplos de invertebrados bentónicos mariños con diferentes estratexias reprodutivas. A) Unha anémona (Clase Anthozoa) capaz de reproducirse por xemación, formando unha anémona de menor tamaño dende unha protuberancia na súa base. B) Varios caracois de mar da especie *Nucella lapillus* (Clase Gastropoda) poñendo ovos dos que eclosionarán xuvenís de desenvolvemento directo. C) Posta de *Trittia reticulata*, outro caracol mariño, da que eclosionarán larvas velíxeras peláxicas. D) *Octopus vulgaris* (Clase Cephalopoda), un polbo con coñecida fecundación interna gracias á modificación dun dos tentáculos masculinos. (Créditos: B e C, fotos realizadas por Iglesias C.A., o autor. A, Inaglori (2008), licencia CC-BY. D, Diego Delso (2020), licencia CC-BY-SA. A e D recollidas de Wikipedia).

Dado que aproximadamente un 70% dos invertebrados bentónicos mariños exhiben unha estratexia reprodutiva que se axustaría ao grupo I (Thorson, 1950), tradicionalmente asumíuse que os caracteres que definen esta estratexia constitúen a condición plesiomórfica ou ancestral namentres que os caracteres do grupo II representarían unha condición derivada. Esta asunción foi ademais apoiada polo argumento de que semella moito máis factible a perda das complexas estruturas larvárias asociadas coa alimentación que a súa ganancia e, consecuentemente, a transición da planctotrofia á lecitotrofia que a transición da lecitotrofia á planctotrofia (Strathmann, 1978; Strathmann, 1985). Porén, a diversidade de formas intermedias entre larvas tipicamente planctotróficas e larvas tipicamente lecitotróficas rexistrada en numerosos grupos, así como a mellora nos métodos filoxenéticos, puxeron en dúbida

este paradigma ao demostrar que nalgúns grupos o estado primitivo é de feito a lecitotrofia e outros caracteres reprodutivos asociados. Por exemplo, Reid (1989) construíu unha filoxenia de 122 especies de gasterópodos da familia Littorinidae, empregando 53 caracteres morfolóxicos; os seus resultados revelan que neste grupo se produciu en dúas ocasións unha transición dende a lecitotrofia á planctotrofia.

Táboa 1. Conxunto de caracteres habituais nos dous grupos de invertebrados bentónicos mariños descritos por Thorson (1950).

Grupo I	Grupo II
Os ovos son liberados á auga, desenvolvemento peláxico.	Os ovos son retidos e frecuentemente prodúcese algún tipo de coidado parental.
Fecundación externa.	Fecundación interna.
Pouca cantidade de vitelo no ovo.	Grandes cantidades de vitelo no ovo.
Larva planctotrófica.	Larva lecitotrófica.
Reprodución anual, fortemente influenciada polas estacións, con sincronización na gametoxénese.	Época reprodutiva prolongada.
Acumulación de células xerminais a longo prazo.	Frecuentes episodios de produción de ovos durante a época reprodutiva.
Gran tamaño corporal, con suficiente espazo na cavidade corporal ou nos espazos intercelulares.	Este conxunto de caracteres obsérvase en animais mariños de pequeno tamaño pero non está asociado necesariamente a este rango de tallas en organismos doceacuícolas ou terrestres.

Os poliquetos (do grego poly: moitas, chaeta: sedas) son un grupo parafilético de invertebrados anélidos que conta con especies terrestres, doceacuícolas e mariñas, se ben a meirande parte se inclúen neste último grupo. Atendendo á súa ecoloxía, as máis de 12000 especies descritas de poliquetos pódense clasificar en dous grandes grupos: os poliquetos errantes, organismos que exhiben un movemento activo e que poden ser tanto peláxicos coma bentónicos, e os poliquetos sedentarios, organismos sésiles que viven xeralmente nun tubo formado por eles mesmos (ben utilizando diferentes materiais do seu entorno que adhíren coa axuda dun moco que secreta o seu tegumento, ben precipitando o carbonato cálcico disolto na auga que os rodea) (Karleskint et al., 2009). Esta gran diversidade de formas de vida supón tamén diferentes estratexias de alimentación, podendo atopar especies depredadoras, parasitas, herbívoras, detritívoras e suspensívoras (Barnes, 1982). As estratexias reprodutivas son igualmente variadas. Aínda que existe reprodución asexual por fragmentación, a meirande parte das especies reproducense sexualmente, son dioicas e non presentan dimorfismo sexual. Nelas os gametos son producidos e almacenados no celoma e, na madurez, poden ser fecundados de diversas maneiras. No caso máis frecuente, os gametos libéranse á auga

e ten lugar unha fecundación externa que orixina larvas planctotróficas, larvas lecitotróficas ou xuvenís de desenvolvemento directo. Noutros casos, os poliquetos protexen aos seus gametos nunha matriz xelatinosa que evita a depredación ou a infección por patóxenos. É máis, coñécense especies que exhiben un coidado máis activo dos ovos e a descendencia, protexéndoos no interior dos seus tubos/refuxios, adheríndoos ao seu corpo, ou incluso retendo os ovos fecundados no seu interior ata o momento da eclosión como ocorre, por exemplo, nalgúns especies de vermes pluma (Fam. Sabellidae) (Rouse et al., 1994). Nunha revisión levada a cabo no ano 1991, Wilson propón clasificar as estratexias de reprodución sexual dos poliquetos en 18 categorías distintas que responden tanto ao destino dos oocitos (i.e. se estes son liberados á columna de auga ou reciben algún tipo de protección) coma ao tipo de desenvolvemento larvario (Anexo I, Táboa A1). A aplicación de dito sistema a 306 especies de poliquetos revela que o modelo FS-PLK (liberación dos gametos á columna de auga e larvas planctotróficas) é o mais frecuente en poliquetos (79 das 306 especies), seguido do modelo BR-TUBE-DIR (coidado dos ovos no interior do tubo parental e desenvolvemento directo) (39 das 306 especies) (Wilson, 1989). Estes resultados apoiarían a idea de que nos protóstomos o modo de reprodución ancestral implica a liberación dos gametos á columna de auga e o desenvolvemento de larvas planctotróficas (Jägersten, 1972).

Diopatra Audouin y Milne-Edwards, 1833 é un xénero de poliquetos sésiles dentro da Familia Onuphidae, que habita fondos brandos nos océanos Atlántico, Índico e Pacífico (Figura 2). Estes animais constrúen tubos no bentos a partir da mucosa que produce o seu tegumento e diversos materiais que atopan no seu entorno. Cando estes tubos aparecen en densidades superiores aos 6 individuos/0.01 m², o conxunto de tubos é capaz de alterar o fluxo de auga localmente (Luckenbach, 1986), estabilizando o sedimento. Ademais, dado que estes tubos i) son utilizados como refuxio por pequenos animais do fondo mariño e ii) proporcionan un substrato sólido sobre o que as algas normalmente ausentes de ambientes sedimentarios se poden asentar, *Diopatra* é considerada por moitos autores unha especie enxeñeira do ecosistema (Woodin et al., 2010; Berke, 2012). No relativo á súa alimentación, en xeral son organismos omnívoros e preeiros oportunistas, mais tamén existen especies carnívoras que saen do tubo para cazar activamente e especies herbívoras que se alimentan de algas (Barnes, 1982; Fauchald & Kumars, 1979); mesmo existen especies coma *Diopatra leuckarti* que “cultivan” os seus propios campos de algas, asentándoas arredor dos seus tubos e alimentándose delas cando medran (Bailey-Brock, 1984). Por outra banda, as especies do xénero *Diopatra* serven de alimento a unha ampla variedade de peixes e crustáceos, motivo polo cal son moi apreciadas como cebo polos pescadores (Arias et al., 2016).

O xénero *Diopatra* inclúe arredor de medio centenar de especies (Budaeva & Fauchald, 2008). Moitas destas especies son moi similares entre si morfoloxicamente, facendo difícil a súa identificación mediante métodos tradicionais (Paxton, 1993; Arias et al, 2016). No relativo á súa bioloxía reprodutiva, a información dispoñible é relativamente

escasa, se ben suxire unha considerable variabilidade. Por exemplo, a distribución dos sexos foi unicamente estudada en tres especies (*Diopatra biscayensis*, *Diopatra marocensis* e *Diopatra neapolitana*) e, aínda que as tres son hermafroditas, *D. marocensis* exhibe un hermafroditismo do tipo simultáneo, mentres que *D. biscayensis* e *D. neapolitana* son hermafroditas secuenciais (Arias & Paxton, 2015; Arias et al. 2016). O desenvolvemento larvario dentro do xénero tamén amosa certa heteroxeneidade: algunhas especies presentan larvas planctónicas namentres que outras conciben embrións de desenvolvemento directo; porén, foi suxerido que en ámbolos dous casos, dito desenvolvemento depende fundamentalmente das reservas presentes no ovo (i.e. vitelo) (Paxton, 1993).



Figura 2. Vista dorsal do extremo anterior dun individuo de *Diopatra neapolitana*. (Créditos: Foto de Gilberto Bergamo Neto, licencia CC BY-SA, recollida de Wikipedia).

En 1993, Paxton estudou a diversidade de especies do xénero *Diopatra* en Australia (Paxton, 1993). Ademais de analizar varios caracteres morfolóxicos que lle permitiron describir seis especies novas, observou os tubos de moitos exemplares, así como a presenza/ausencia de ovos ou embrións, os seus tamaños e a súa posición no tubo. Esta información revelou que as estratexias reprodutivas dentro do xénero podían clasificarse en catro grupos distintos (Táboa 2). Ao igual que a clasificación proposta por Wilson (1991), esta clasificación céntrase en dous aspectos principais: o tipo de coidados que reciben os gametos (se son protexidos no tubo, nun casulo, nunha matriz xelatinosa ou son liberados á columna de auga) e o tipo de desenvolvemento da descendencia (desenvolvemento directo ou metamorfose). No grupo I estarían as especies que coidan a súa descendencia, a cal presenta desenvolvemento directo no interior do tubo parental. Esta estratexia atopouse en seis das 19 especies estudadas por Paxton (Paxton,

1993). O grupo II incluíria ás especies que protexen a súa descendencia, de desenvolvemento directo, no interior dun casulo. Aínda que esta estratexia é coñecida noutros onúfidos (Wilson, 1991), en *Diopatra* spp. só foi rexistrada nunha especie sen identificar que presentaba un casulo de barro con seis xuvenís (Day, 1960). O grupo III libera os gametos nunha masa xelatinosa que pega ao extremo distal do tubo parental; en dita masa –que non se dissolve na auga e que protexe aos gametos da depredación, infeccións, etc.– ocorre a fecundación e os embrións exhiben desenvolvemento directo. Esta estratexia coñécese, por exemplo, en *D. biscayensis* (Arias et al., 2016). Finalmente, no grupo IV, os animais liberan os gametos nunha matriz xelatinosa que se dissolve na auga; deste xeito, os gametos son dispersados pola corrente (*broadcast spawning*) e a fecundación ocorre na columna de auga; a descendencia do grupo IV son larvas planctónicas que tardan 3 ou 4 días en descender ao fondo mariño para asentarse. A este derradeiro grupo pertence a especie máis estudada do xénero, *D. neapolitana* (Arias et al., 2016).

Táboa 2. Tipos de reprodución sexual presentes no xénero *Diopatra* segundo Paxton (1993).

I. Desenvolvemento directo no tubo parental	II. Desenvolvemento directo en casulo
Dos ovos eclosionan individuos xuvenís que se desenvolven no interior do tubo parental ata medrar o suficiente para abandonalo. Algúns destes individuos construírán os seus tubos arredor do parental, formando estruturas ramificadas.	Dos ovos eclosionan individuos xuvenís que se desenvolven nun casulo de barro que os protexe.
III. Desenvolvemento directo nunha matriz xelatinosa	IV. Dispersión dos ovos na auga (<i>broadcast spawning</i>)
Os gametos depositanse nunha matriz xelatinosa que, trala fecundación, protexe e nutre aos embrións de desenvolvemento directo. Esta matriz atópase comunmente nos arredores do tubo parental, pegada ao seu extremo distal.	Os gametos libéranse nunha masa xelatinosa que se dissolve con facilidade na auga. Trala fecundación, os embrións desenvólvense como larvas planctónicas que poden nadar entre 3 e 4 días antes de descender ao bentos.

Obxectivos

O presente traballo ten como obxectivo principal determinar se a planctotrofia e outros caracteres tipicamente asociados a esta, como a liberación dos gametos á columna de auga, a fertilización externa ou o pequeno tamaño dos ovos, entre outros, representan no xénero *Diopatra* a condición ancestral, tal e como foi tradicionalmente proposto para o conxunto de invertebrados bentónicos mariños. Mais concretamente, neste traballo perséguese os seguintes obxectivos específicos:

- i. Recompilar toda a información dispoñible acerca da distribución xeográfica das distintas especies que compoñen o xénero *Diopatra*.
- ii. Recompilar toda a información dispoñible acerca do comportamento reprodutor das distintas especies que compoñen o xénero *Diopatra*, incluíndo o número de ovos que producen, o seu diámetro, o tipo de fecundación, a presenza de larvas, e o tipo de nutrición das mesmas.
- iii. Recompilar tódalas secuencias de ADN dispoñibles na base pública de datos GenBank das distintas especies que compoñen o xénero *Diopatra*.
- iv. Construír unha árbore filoxenética do xénero *Diopatra*, superpoñer a información xeográfica e reprodutiva dispoñible, e realizar distintas inferencias acerca da evolución das estratexias reprodutivas e modos de desenvolvemento neste grupo.

Material e Métodos

Recompilación dos datos

En primeiro lugar, co fin de obter información rigorosa e actualizada sobre as especies que compoñen o xénero *Diopatra*, así como coñecer a súa distribución xeográfica, consultouse a base de datos WoRMS (WoRMS Editorial Board, 2022). Deseguido, buscouse bibliografía sobre a bioloxía reprodutiva de cada unha das especies, empregando o buscador Google Scholar e distintas combinacións das palabras clave “*Diopatra*”, “*reproduction*”, “*reproductive biology*” e “*egg*”; para aquelas especies onde dita busca non devolveu ningún resultado, consultouse a bibliografía que recolle o WoRMS sobre as mesmas. En particular, recompilouse información acerca das seguintes características: nº ovos producidos, diámetro dos ovos, tipo de fecundación, tipo de desenvolvemento, e tipo de nutrición das larvas; sempre que foi posible, tamén se recolleu a súa clasificación dentro do sistema de catro categorías proposto por Paxton (1993). Ademais, como proxy do tamaño dos individuos, anotouse a anchura do décimo setíxero cando este dato estaba dispoñible.

Para a recompilación dos datos xenéticos, fíxose unha busca na base de datos “Nucleotide” do GenBank. Nun primeiro momento, buscáronse todas as secuencias dispoñibles para o xénero *Diopatra* e estas clasificáronse atendendo á especie na cal foran obtidas e a identidade do xene ao que pertencen.

Análise de datos e reconstrución filoxenética

A información morfométrica, xeográfica e reprodutiva recompilada para cada especie foi tabulada. De igual modo, a información xenética dispoñible foi resumida nunha táboa de dobre entrada (variable 1: especie; variable 2: xene).

O fragmento de ADN máis frecuentemente secuenciado entre as especies do xénero foi seleccionado para a construción dunha árbore filoxenética. Co obxectivo de enraizar dita árbore, a este conxunto de datos engadíuselle a correspondente secuencia homóloga da especie *Marphysa sanguinea*. As secuencias aliñáronse co algoritmo MUSCLE (Edgar, 2004) implementado no programa MEGA X (Kumar et al., 2018), empregando os

parámetros por defecto: *Gap opening penalty* = -400.00, *Gap extension penalty* = 0.00, *Max. iterations* = 16, *Cluster Method* = UPGMA, e *Min. Diag. Length (Lambda)* = 24. A continuación, novamente empregando o programa MEGA X, os extremos das secuencias aliñadas recortáronse até acadar todas elas a mesma lonxitude. Finalmente, utilizouse o programa DnaSP6 (Rozas et al., 2017) para eliminar as secuencias idénticas. Ademais, antes de empregar o conxunto de datos resultante, cambiouse unha “M” na posición 50 da secuencia *Diopatra* SP1 ARM 2009 (Accession FJ428954) por unha “N”.

Para a construción da árbore filoxenética utilizouse o programa MEGA X. Como paso preliminar, o modelo de evolución do ADN que mellor se axustaba ao conxunto de datos foi determinado empregando a opción *Find best DNA/protein models (ML)* dispoñible nese mesmo software. Ao igual que no aliñamento das secuencias, esta análise levouse a cabo cos valores por defecto: *Statistical method* = Maximum Likelihood, *Substitutions type* = Nucleotide, *Gaps/Missing data treatment* = Use all sites, *Branch swap filter* = None, e *Number of threads* = 7.

A árbore construíuse mediante o método de máxima verosimilitude (*Maximum Likelihood*) e unha análise de remostraxe do tipo bootstrap (1000 réplicas); o modelo de evolución do ADN foi seleccionado en base aos resultados da anterior análise e, no resto de opcións, deixáronse os parámetros por defecto (*ML Heuristic method* = Nearest-Neighbour-Interchange (NNI), *Branch Swap Filter* = None, e *Number of Threads* = 2).

Resultados

Segundo a base de datos WoRMS, o xénero *Diopatra* está conformado por 68 especies que se distribúen por diversas costas dos océanos Atlántico, Índico e Pacífico, así como os mares Mediterráneo e Vermello (Anexo I, Táboa A2). *D. neapolitana* é a especie que segundo estes datos presenta a distribución máis ampla pois conta con rexistros nas costas atlánticas e índicas e, tamén, nos mares Mediterráneo e Vermello. Porén, outras seis especies exhiben poboacións en alomenos dous océanos distintos: *Diopatra hupferiana*, *Diopatra papillata* e *Diopatra tridentata* (océanos Atlántico e Pacífico); *Diopatra cuprea* e *Diopatra dubia* (océanos Atlántico e Índico); e *Diopatra aciculata* (océanos Pacífico e Índico). Das 61 especies restantes, 27 distribúense exclusivamente no Océano Atlántico, outras 27 no Océano Pacífico, 5 no Océano Índico, 1 foi atopada unicamente no Mar Mediterráneo e, finalmente, para outra non se ten rexistro xeográfico algún.

Pese a este número relativamente elevado de especies, a busca de datos reprodutivos revelou que dita información non é coñecida para unha fracción considerable das mesmas (Anexo I, Táboa A2). O número de ovos producidos, por exemplo, foi descrito unicamente en 17 especies (25% do total). Porén, estes datos revelan unha variabilidade interespecífica considerable: en tres das 17 especies (*Diopatra gigova*, *Diopatra nishii* e *Diopatra tuberculantennata*) dito número foi inferior a 10; en catro (*Diopatra albimandibulata*, *Diopatra lilliputiana*, *D. marocensis* e *Diopatra variabilis*) oscilou entre

10 e 299; nunha especie (*Diopatra ornata*) situouse entre 300 e 999; finalmente, nas 9 especies restantes o número de ovos producidos foi estimado en milleiros (1000s).

A información relativa ao diámetro dos ovos foi atopada para un subconxunto similar de especies (Táboa A2). Así, puido observarse que as especies cun número de ovos inferior a 10 presentaron diámetros comprendidos entre os 600 e os 1400 μm . Aquelas onde o número de ovos producidos oscilou entre 10 e 299 presentaron diámetros no intervalo 280-740 μm . A especie caracterizada por unha produción no rango 300-999 presentaba ovos cun diámetro de 235 μm . Finalmente, nas especies capaces de producir miles de ovos, o diámetro dos mesmos situouse entre os 170 e os 350 μm .

Os datos acerca do tipo de fecundación tamén foron limitados. De feito, dita información unicamente aparece recollida de maneira explícita para a especie *D. cuprea*, sobre a que se afirma que presenta fertilización externa (Allen, 1959). Porén, sábese que 11 especies (*D. aciculata*, *Diopatra amboinensis*, *D. cuprea*, *Diopatra dentata*, *Diopatra dexiognatha*, *Diopatra hanleyi*, *Diopatra madeirensis*, *Diopatra micrura*, *D. neapolitana*, *D. ornata* e *Diopatra sugokai*) liberan os seus gametos á columna de auga, e que tres especies (*D. albimandibulata*, *Diopatra biscayensis* e *Diopatra maculata*) liberan os ovos nunha matriz xelatinosa fora do tubo parental (Táboa A2).

Finalmente, os estudos levados a cabo até o momento indican que as especies do xénero *Diopatra* poden clasificarse en dous grandes grupos atendendo ao tipo de desenvolvemento. Algunhas especies exhiben desenvolvemento directo, de modo que dos ovos eclosionarán individuos morfoloxica- e ecoloxicamente semellantes aos adultos e, por tanto, de hábitos bentónicos. Outras especies, polo contrario, teñen larvas planctónicas; porén, todas estas larvas presentan unha vida peláxica relativamente curta (3-4 días) durante a cal non se alimentan activamente, obtendo a enerxía necesaria das reservas existentes no seu saco vitelino (i.e. larvas lecitotróficas). Os datos dispoñibles revelan ademais que o número de especies nun e outro grupo é moi similar, se ben novamente dita información é completamente descoñecida para unha importante fracción das especies. En concreto, 10 especies (~15%) exhiben desenvolvemento directo namentres que 11 (~16%) amosan larvas lecitotróficas (Táboa A2). Cabe destacar ademais que moitas das especies pertencentes a este último grupo (a saber, *D. aciculata*, *D. amboinensis*, *D. cuprea*, *D. dentata*, *D. dexiognatha*, *D. hanleyi*, *D. madeirensis*, *D. micrura*, *D. neapolitana*, *D. ornata* e *D. sugokai*) son especies caracterizadas pola produción de miles de ovos de pequeno tamaño, namentres que moitas das especies de desenvolvemento directo (isto é, *Diopatra brevicirris*, *D. gigova*, *D. lilliputiana*, *D. marocensis*, *D. nishii*, *D. tuberculantennata*, *D. variabilis*, *D. albimandibulata*, *D. biscayensis* e *D. maculata*) se caracterizan pola estratexia contraria (i.e. poucos ovos, pero de maior tamaño).

A información anteriormente descrita fixo posible clasificar 21 das 68 especies do xénero *Diopatra* segundo o sistema proposto por Paxton (1993). Deste xeito, 11 especies foron asignadas ao grupo IV (dispersión dos ovos na columna de auga), 7 ao grupo I

(desenvolvemento directo no tubo parental) e 3 ao grupo III (desenvolvemento directo nunha matriz xelatinosa) (Táboa A2). A comparación de ditos grupos coa distribución xeográfica das especies que os integran suxire que ambas variables non están relacionadas. Así, dentro do grupo IV atopamos especies que habitan as costas do Pacífico e Índico (*D. aciculata*), especies que habitan as costas do Atlántico e Índico (*D. cuprea* e *D. neapolitana*), especies exclusivamente atlánticas (*D. micrura* e *D. madeirensis*), ou especies exclusivamente pacíficas (*D. amboinensis*, *D. dentata*, *D. dexiognatha*, *D. hanleyi*, *D. ornata*, e *D. sugokai*) (Táboa A2). De igual modo, as sete especies do grupo I amosan distribucións xeográficas moi diversas e, namentres que tres aparecen no Atlántico (*D. brevicirris*, *D. marocensis*, e *D. tuberculantennata*), outras tres fano no Pacífico (*D. gigova*, *D. lilliputiana* e *D. nishii*), e a sétima habita o Índico (*D. variabilis*). Finalmente, tamén as especies con estratexia do tipo III exhiben unha distribución xeográfica heteroxénea, habitando *D. albimandibulata* e *D. maculata* o océano Pacífico e *D. biscayensis* o Atlántico.

Cabe igualmente destacar que non parece existir relación algunha entre o tamaño das especies e o tipo de estratexia reprodutiva (Figura 3). Dado que os poliquetos son animais que poden facilmente romper e rexenerar fraccións considerables do seu corpo, a anchura do décimo setíxero é habitualmente empregada como *proxy* do tamaño corporal destes animais. Dito dato foi atopado para 51 das 68 especies que integran o xénero (75%) e oscilou entre os 0,5 mm e os 12mm (Táboa A2). En concreto, en tres especies rexistráronse valores <1mm (*Diopatra budaevae*, *Diopatra gilchristi* e *Diopatra hektoeni*); en 33, o grosor do 10º setíxero oscilou entre 1 e 5 mm (*D. albimandibulata*, *D. brevicirris*, *Diopatra chilliensis*, *Diopatra denticulata*, *D. dexiognatha*, *Diopatra drewinensis*, *Diopatra farallonensis*, *Diopatra gallardoi*, *Diopatra gesae*, *D. gigova*, *Diopatra kristiani*, *D. hanleyi*, *D. hupferiana*, *D. leuckarti*, *D. lilliputiana*, *D. madeirensis*, *Diopatra mariae*, *Diopatra mellea*, *Diopatra mexicana*, *D. micrura*, *Diopatra monroi*, *Diopatra musseraensis*, *D. nishii*, *Diopatra obliqua*, *D. ornata*, *D. papillata*, *Diopatra pectiniconicum*, *Diopatra rhizophorae*, *Diopatra semperi*, *Diopatra splendissima*, *D. tuberculantennata*, *Diopatra uncinifera*, e *D. variabilis*); en 13 oscilou entre 5,1 e 10 mm (*D. amboinensis*, *D. biscayensis*, *D. cuprea*, *D. dentata*, *Diopatra hannelorae*, *Diopatra khargiana*, *D. maculata*, *Diopatra marinae*, *D. marocensis*, *D. neapolitana*, *Diopatra oligopectinata*, *D. Sugokai* e *Diopatra victoriae*); finalmente, un par de especies presentan anchuras no 10º setíxero >10 mm (*D. aciculata* e *Diopatra monroviensis*).

A busca de secuencias de ADN para o xénero *Diopatra* na base de datos Nucleotide do GenBank revelou un total de 720 rexistros cunha lonxitude comprendida entre os 219 pb e os 15050 pb (Anexo I, Táboa A3); porén, a meirande parte das secuencias (606; 84,2%) oscilaron entre os 300 e os 700 pb. Unicamente 493 deses 720 rexistros (69%) foron obtidos a partir de individuos identificados a nivel de especie, correspondendo os 227 restantes (31%) a especies do xénero por determinar. Como se pode ver na Táboa A3, os 493 rexistros pertencentes a individuos identificados a nivel de especie corresponden a 18 taxa distintos. A especie para a que máis información xenética existe

neste momento é *Diopatra neapolitana*, con 199 entradas (27,6% do total), sendo as maioritarias as secuencias dos xenes COI (99 secuencias; 49,7% do total de secuencias de *D. neapolitana*), e citocromo *b* (80 secuencias; 40,2% do total).

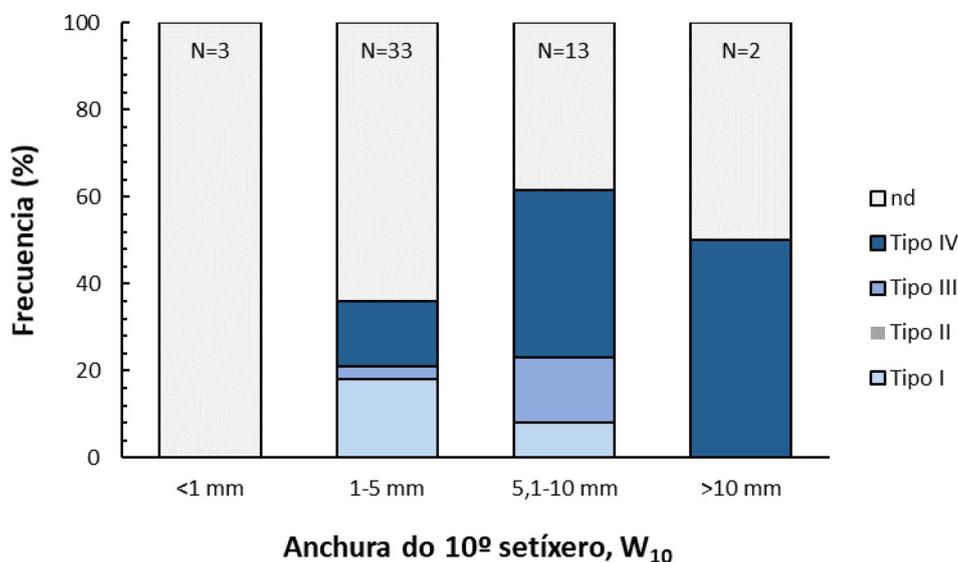


Figura 3. Frecuencia relativa do tipo de estratexia reprodutiva en *Diopatra* sp. (*sensu* Paxton, 1993) en función do tamaño da especie (medido como anchura do décimo setíxero, W_{10}); N: tamaño da mostra; nd: sen datos.

Cando os rexistros son analizados atendendo o xene ao que pertencen, podemos ver que hai unha gran variedade neste senso: subunidade I da Citocromo *c* Oxidasa (COI) (334 secuencias; 46,4% do total); ARN ribosómico de distintas subunidades (173 secuencias; 24,0% do total), sendo as máis comúns a 16S con 83 rexistros (11,5%) e a 28S con 39 rexistros (5,4%); citocromo *b* (128 secuencias; 17,8% do total); subunidade 4 da NADH deshidroxenasa (75 secuencias; 10,4%); Histona H3 (4 secuencias; 0,6%); ARNm de distintas proteínas de *D. cuprea* (3 secuencias; 0,4%); xenoma mitocondrial completo de *D. cuprea* (2 secuencias; 0,3%); e ITS1 de *D. aciculata* (1 secuencia; 0,1%). Como se explicou anteriormente, a especie con máis secuencias dispoñibles é *D. neapolitana* (27,6%), seguida de *D. marinae* (88 secuencias, o 12,2% do total, pertencendo a metade delas ao xene COI). Paradoxicamente, a terceira especie para a que se conta cun maior número de secuencias é unha especie sen identificar, “*Diopatra* sp. 1 ARM 2009”, recollida en Francia (61 secuencias, o 8,5% do total, pertencendo de novo aproximadamente a metade das mesmas ao xene COI).

Tras aliñar e recortar as 334 secuencias COI obtidas para o xénero *Diopatra*, así como a correspondente secuencia homóloga do eunícido *Marphysa sanguinea* (GQ497547), a lonxitude das mesmas situouse en 448 pb. O programa DnaSP6 revelou que só 115 desas 335 secuencias (34%) eran únicas. A identidade destes 115 haplotipos pode consultarse no Anexo I (Táboa A4). Ademais, esta análise revelou que algunhas entradas do GenBank pertencentes supostamente a distintos taxa compartían en realidade o mesmo haplotipo. En concreto, tanto o taxon “UNVERIFIED: *Diopatra* sp. QKB-2019” (GenBank

Accession Number MK688507), recollido no Golfo de Bohai (China), coma o taxon “*Diopatra* sp. B ZW-2021” (GenBank Accession Number MZ457422), recollido en China, presentaron idéntica secuencia (haplotipo 1). De igual modo, un espécime de “*Diopatra* sp. AP-2012”, recollido na baía de Arcachon, Francia (GenBank Accession Number JQ769509), presentou a mesma secuencia (i.e. haplotipo 10) que sete individuos identificados como “*Diopatra* sp. ARM-2009”, recollidos na costa de Francia (GenBank Accession Numbers FJ428838, FJ428839, FJ428840, FJ428844, FJ428875, FJ428960, JQ769509). Finalmente, a secuencia GQ497522 atribuída a *Diopatra dentata* e 16 secuencias atribuídas a *Diopatra aciculata* (GenBank Accession Numbers MN481908, MN481909, MN481911, MN481914, MN481916, MN481917, MN481918, MN481921, MN481922, MN481923, MN481925, MN481927, MN481928, MN481929, MN481932, MT250052) tamén foron asignadas ao mesmo haplotipo (haplotipo 86).

A árbore filoxenética máis probable obtida a partir do conxunto destes 115 haplotipos COI amósase na Figura 4. Numerosas polas da árbore, notablemente nas ramificacións basais, presentaron valores baixos de bootstrap (<50), evidenciando un poder limitado de resolución. Ademais, aínda que como era de agardar, os diferentes haplotipos dunha mesma especie conformaron un mesmo clado, soportado por un valor elevado de bootstrap (e.g. *D. hannelorae*, *D. pectiniconicum*, ou *D. victoriae*, entre outros), tamén houbo notables excepcións a esta regra. Tal foi o caso de *D. cuprea* cuxas secuencias se distribuíron en tres grupos claramente separados, suxerindo a presenza de especies crípticas.

A superposición da información reprodutiva dispoñible revelou que só se teñen datos para seis dos 15 taxa identificados na árbore a nivel de especie: cinco deles (*D. aciculata*, *D. cuprea*, *D. dentata*, *D. micrura*, *D. neapolitana* e *D. ornata*) caracterízanse por producir milleiros de ovos de pequeno tamaño (~200 μm) e presentar fertilización externa e larva planctónica, namentres que os datos dispoñibles para o sexto (*D. marocensis*) indican que esta especie produce arredor de 300 ovos cun diámetro de 600-740 μm que, trala fecundación, seguen un desenvolvemento directo no interior do tubo parental. Porén, como se pode observar na Figura 3, estas diferencias na bioloxía reprodutiva non exhiben unha sinal filoxenética forte; de feito, tres das especies con larva planctónica (*D. aciculata*, *D. micrura* e *D. neapolitana*) compartiron clado coa especie de desenvolvemento directo (*D. marocensis*). Tampouco a distribución xeográfica desas 15 especies exhibiu unha sinal filoxenética clara e, novamente, nun mesmo clado foi posible atopar especies con distribucións marcadamente distintas.

Discusión

Os poliquetos do xénero *Diopatra* conforman un grupo amplo e diverso de aproximadamente 70 especies, moitas das cales levan a cabo un importante papel ecolóxico nas costas nas que habitan (Woodin et al., 2010; Berke, 2012). A súa importancia transcende tamén ao ámbito económico e especies como *D. neapolitana*

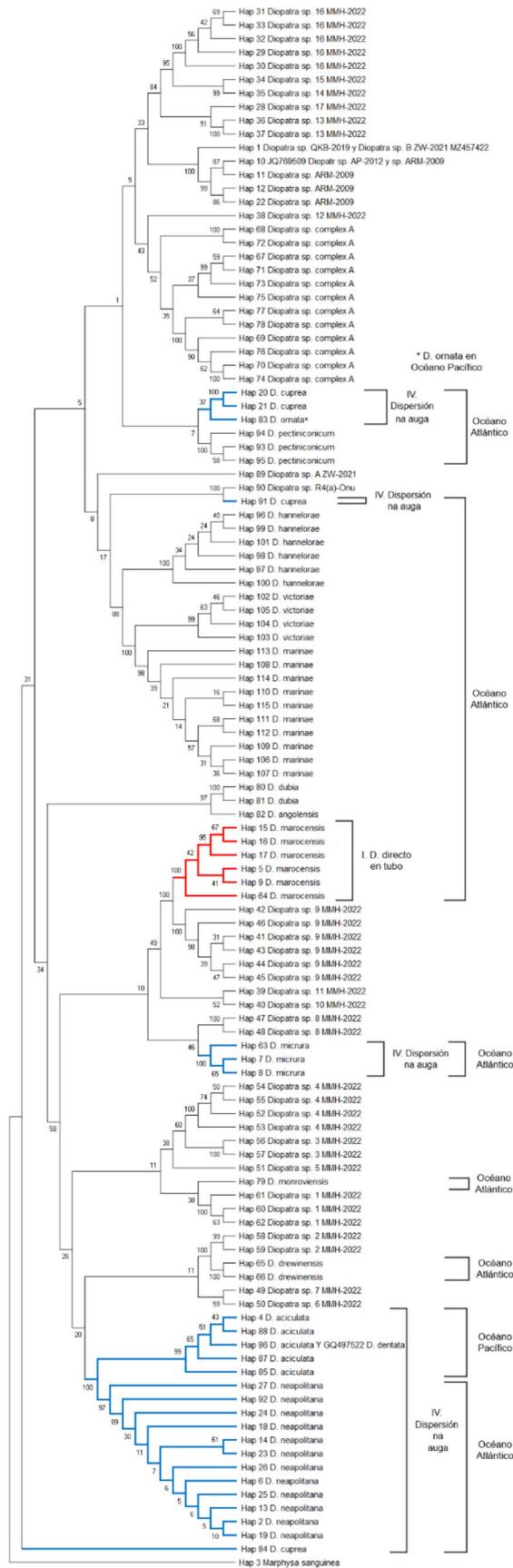


Figura 4. Árbore filoxenética consenso para 114 haplotipos COI do xénero *Diopatra* obtida mediante o método de máxima verosimilitude; a cor vermella denota as especies con desenvolvemento directo namentres que a cor azul identifica as especies que presentan fase larvaria; a secuencia homóloga de *Marphysa sanguinea* foi utilizada como outgroup; os valores de bootstrap (1000 réplicas) amósanse sobre os nodos.

son amplamente explotadas debido á súa alta demanda como cebo na pesca deportiva (Arias et al., 2016). Esta relevancia choca co noso limitado coñecemento acerca dos aspectos máis básicos da súa bioloxía e ecoloxía. De feito, a información dispoñible para moitas destas especies limítase á recollida na súa cita orixinal, isto é, a localidade na cal os individuos foron capturados e unha descrición morfolóxica máis ou menos detallada dos mesmos. É por este motivo que incluso os datos relativos á distribución xeográfica, os máis frecuentemente dispoñibles para as especies do xénero, deben de tomarse con cautela pois na meirande parte dos casos as ausencias de especies son en realidade ausencias de datos.

A bioloxía reprodutiva tampouco representa unha excepción ao baleiro sinalado no anterior parágrafo. Pese a tratarse dun aspecto clave de calquera especie –ao fin e ao cabo, é a bioloxía reprodutiva dos organismos a que determina a súa produtividade e, por tanto, a súa resiliencia fronte a eventuais perturbacións–, a revisión da literatura levada a cabo no presente traballo revela que unicamente se teñen datos sobre esta cuestión para 21 das 68 especies que conforman o xénero. Destaca ademais o feito de que i) un terzo da información procede dun único traballo (8 das 21 especies; Paxton, 1993) e, ii) foi frecuentemente subliñado que a maioría das observacións obtidas para as especies con desenvolvemento directo dentro do tubo parental están baseadas en evidencias circunstanciais, normalmente o achado de ovos ou xuvenís en tubos recentemente apañados ou preservados (Pires et al., 2012).

Por outra banda, aínda que o número de rexistros xenéticos dispoñibles no GenBank para este xénero non é en absoluto depreciabile ($n=720$), a análise dos mesmos revela novamente unha falta de coñecemento importante pois aproximadamente un terzo das entradas foron obtidas a partir de especies do xénero por determinar. De feito, mesmo nos casos onde ditos rexistros proceden de especies ben coñecidas se producen sorpresas (e.g. *D. cuprea*). Este tipo de resultados suxire que o grupo alberga unha considerable diversidade críptica. Así o demostran estudos recentes como o levado a cabo por Seixas et al. (2020) nas costas de Brasil ou o realizado por Hektoen et al. (2022) ao longo da costa africana occidental e nos que se describen 3 e 17 especies novas, respectivamente.

A árbore filoxenética de máxima verosimilitude obtida no presente traballo presentou valores baixos de bootstrap nos nodos basais. Este feito, unido ao escaso solapamento entre as especies para as que se conta con datos xenéticos e aquelas para as que se conta con datos reprodutivos (unicamente seis especies foron comúns a ámbolos dous conxuntos de datos), limitou enormemente a interpretación da mesma. Con todo, algunhas relacións filoxenéticas recollidas nesta árbore coinciden co apuntado por outros autores na literatura. Así, tal e como suxiren Elgetany et al. (2020), *D. neapolitana* aparece como un grupo moi consolidado e estreitamente relacionado con *D. aciculata*. De igual modo, tamén como sospeitaran xa estudos anteriores (e.g. Seixas et al., 2020), *D. cuprea* aparece como un conxunto de especies crípticas. A formulación de inferencias acerca da evolución das estratexias reprodutivas e modos de desenvolvemento resultou

aínda máis complexa. Como se explicou anteriormente, pese a contar con datos reprodutivos en 17 especies do xénero e datos do xene COI en 15, unicamente seis especies foron comúns a ámbolos dous conxuntos de datos. Ademais, é importante notar que entre estas seis especies se atopa *D. cuprea*, un taxon que englobaría en realidade ao menos tres especies crípticas. O desenvolvemento de *D. cuprea* foi estudiado con detalle *in vitro* a partir de individuos capturados en Buzzards Bay, Massachusetts (Allen, 1959). De acordo con este estudo, *D. cuprea* libera os seus ovos no interior dunha masa lixeiramente xelatinosa que inmediatamente se dissolve na auga. O diámetro dos ovos maduros sitúase en torno aos 200-250 μm e, trala fertilización, estes desenvólvense rapidamente: a primeira división ocorre aos 40 minutos, ao cabo de 3 horas xa é posible observar unha banda ancha de cilios funcionais que recobre a maior parte da superficie da larva e, tras 48-72 horas, a inmensa maioría das larvas xa non nadan activamente senón que se atopan reptando polo fondo e, moitas delas, exhiben tamén tubos mucosos transparentes. Estes trazos reprodutivos, que colectivamente corresponden á estratexia tipo IV *sensu* Paxton (1993), foron asignados no presente traballo aos tres clados supostamente conformados por esta especie (i.e. os haplotipos 20-21, o haplotipo 91, e o haplotipo 84; ver Figura 3); porén, posto que dous deles con toda probabilidade pertencen a outras especies do xénero, non podemos estar seguros de que realmente exhiban as mencionadas características reprodutivas. É máis, dado que o haplotipo 84 foi obtido a partir dun individuo capturado en Chesapeake Bay (Aguilar et al., 2019), namentres que os haplotipos 20-21 e 91 proceden, respectivamente, de individuos capturados no Golfo de México (Berke et al., 2010) e no NO da India (Vijapure et al., 2019), parece lóxico pensar que é o primeiro o que comparte estratexia reprodutiva cos individuos estudados por Allen (1959). Baixo este escenario, a árbore recollida na Figura 3 suxeriría que o desenvolvemento larvario no xénero *Diopatra* é un carácter ancestral mais, unha vez máis, é preciso chamar a atención sobre o valor baixo de bootstrap (i.e. 31) que presenta esta póla da árbore.

O modo de desenvolvemento dos invertebrados mariños afecta enormemente aos seus patróns filoxeográficos e macroevolutivos (e.g. Arndt & Smith, 1998). De maneira xeral, as especies planctotróficas producen larvas cun elevado potencial de dispersión que resulta en poboacións panmícticas e amplos rangos xeográficos. Polo contrario, períodos planctónicos curtos/ausentes tenden a diminuír o rango xeográfico das especies e a súa lonxevidade xeolóxica, ao tempo que incrementan o seu grao de adaptación local e a probabilidade de eventos de especiación. Entender as transicións entre modos de desenvolvemento é por tanto un obxectivo fundamental en bioloxía evolutiva. Porén, as forzas evolutivas que dirixen a evolución dos modos de desenvolvemento en invertebrados mariños son aínda pouco comprendidas, en parte debido á ausencia de filoxenias robustas, así como datos biolóxicos e ecolóxicos relevantes das especies implicadas. Algúns autores suxeriron que o desenvolvemento directo en poliquetos e, en particular, a protección dos ovos nunha matriz xelatinosa, proporciona unha barreira protectora fronte ás frecuentes variacións ambientais que se producen no intermareal (Krishnamoorthi, 1963); outros autores defenden non

obstante que o desenvolvemento directo xorde coma unha preadaptación para a colonización de augas máis profundas (Paxton, 1986). O xénero *Diopatra* representa un candidato ideal para investigar estas e outras hipóteses evolutivas pois dentro do mesmo é posible atopar especies típicas do intermareal e, tamén, especies características de augas máis profundas. Porén, previamente son precisos máis estudos que amplíen o noso coñecemento acerca da taxonomía, bioloxía e ecoloxía das especies que o integran.

Conclusións

A distribución xeográfica é un dos datos máis frecuentemente dispoñible na bibliografía para as especies do xénero *Diopatra*. Esta información indica que dito xénero está amplamente distribuído polos océanos do planeta. Porén, na meirande parte dos casos, os datos existentes non reflexan a distribución real das especies e as ausencias deben interpretarse como ausencias de datos.

Unicamente un terzo das especies do xénero *Diopatra* foron investigadas en relación coa súa reprodución e modo de desenvolvemento. Ademais, estes estudos revelan un sesgo importante na autoría dos traballos e, tamén, no momento da súa publicación.

Aínda que o número de secuencias xenéticas dispoñibles para o xénero *Diopatra* é considerable, falta consenso sobre os xenes estudados (e incluso sobre a nomenclatura dos mesmos!). Ademais, un importante número de entradas ten na actualidade un escaso valor ao non teren sido identificados a nivel de especie os individuos analizados.

Finalmente, pese a contar con datos reprodutivos para 21 especies do xénero (31%) e datos do xene COI para 15 (22%), unicamente 6 especies foron comúns a ambos conxuntos de datos. O feito de que unha desas 6 especies represente en realidade un complexo de especies crípticas e que outras 4 se sitúen dentro dun mesmo clado limita enormemente a realización de inferencias acerca da evolución das estratexias reprodutivas e modos de desenvolvemento.

Conclusiones

La distribución geográfica es uno de los datos más frecuentemente disponible en la bibliografía para las especies del género *Diopatra*. Esta información indica que dicho género está ampliamente distribuido por los océanos del planeta. Sin embargo, en la mayor parte de los casos, los datos existentes no reflejan la distribución real de las especies y las ausencias deben interpretarse como ausencias de datos.

Únicamente un tercio de las especies del género *Diopatra* fueron investigadas en relación con su reproducción y modo de desarrollo. Además, estos estudios revelan un sesgo importante en la autoría de los trabajos y, también, en el momento de su publicación.

Aunque el número de secuencias genéticas disponibles para el género *Diopatra* es considerable, falta consenso sobre los genes estudiados (¡e incluso sobre la nomenclatura de los mismos!). Además, un importante número de entradas tiene en la

actualidad un escaso valor al no haber sido identificados a nivel de especie los individuos analizados.

Finalmente, pese a contar con datos reproductivos para 21 especies del género (31%) y datos del gen COI para 15 (22%), únicamente 6 especies fueron comunes a ambos conjuntos de datos. El hecho de que una de esas 6 especies represente en realidad un complejo de especies crípticas y que otras 4 se sitúen dentro de un mismo clado limita enormemente la realización de inferencias acerca de la evolución de las estrategias reproductivas e modos de desarrollo.

Conclusions

The geographic distribution is one of the most frequently available data in the literature for the species of the genus *Diopatra*. This information indicates that the genus is widely distributed throughout the world's oceans. However, in most cases, the existing data do not reflect the actual distribution of the species and absences should be interpreted as data gaps.

Only one third of the species of the genus *Diopatra* were investigated in relation to their reproduction and mode of development. Furthermore, these studies reveal a significant bias in the authorship of the papers and, also, in the timing of their publication.

Although the number of genetic sequences available for the genus *Diopatra* is considerable, there is a lack of consensus on the genes studied (and even about their names!). In addition, a significant number of entries are currently of little value because the individuals analyzed have not been identified to the species level.

Finally, despite having reproductive data for 21 species of the genus (31%) and COI gene data for 15 (22%), only 6 species were common to both data sets. The fact that one of these 6 species actually represents a cryptic species complex and that other 4 are placed within the same clade greatly limits the drawing of inferences about the evolution of reproductive strategies and modes of development.

Bibliografía

Aguilar, R.; Ogburn, M.B. & Hines, A.H. (2019). Chesapeake Bay Barcode Initiative: Invertebrates FY17

Allen, M.J. (1959). Embryological development of the polychaetous annelid, *Diopatra cuprea* (Bosc). *The Biological Bulletin*, 116, 3, 339-361. <https://doi.org/10.2307/1538945>

Arias, A. & Paxton, H. (2015). The cryptogenic bait worm *Diopatra biscayensis* Fauchald et al., 2012 (Annelida: Onuphidae) - Revisiting its history, biology and ecology. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 163, 22-36. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2015.05.033>

Arias, A; Paxton, H. & Budaeva, N. (2016). Redescription and biology of *Diopatra neapolitana* (Annelida: Onuphidae), a protandric hermaphrodite with external spermaducal papillae. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 174, 1-17. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2016.03.002>

- Arndt, A. & Smith, M.J. (1998). Genetic diversity and population structure in two species of sea cucumber: differing patterns according to mode of development. *Molecular Ecology*, 7(8), 1053-1064. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1998.00429.x>
- Bailey-Brock, J.H. (1984). Ecology of the tube-building polychaete *Diopatra leuckarti* Kinberg, 1865 (*Onuphidae*) in Hawaii: community structure, and sediment stabilizing properties. *Zoological Journal of the Linnean society*, 80(2-3), 191-199. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1984.tb01972.x>
- Barnes, R.D. (1982). *Invertebrate Zoology*. Philadelphia, PA: Holt-Saunders International.
- Barnes, R.S.K.; Calow, P. & Olive, P.J.W. (2009). *The Invertebrates: a New Synthesis*. Blackwell Science.
- Berke, S.K.; Mahon, A.R.; Lima, F.P; Halanych, K.M.; Wethey, D.S. & Woodin, S.A. (2010). Range shifts and species diversity in marine ecosystems: patterns and predictions for European sedimentary habitats. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 223-232. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00509.x>
- Berke, S.K. (2012). Biogeographic variability in ecosystem engineering: patterns in the abundance and behavior of the tube-building polychaete *Diopatra cuprea*. *Marine Ecology Progress Series*, 447, 1-13. <https://doi.org/10.3354/meps09568>
- Budaeva, N. & Fauchald, K. (2008). *Diopatra tuberculantennata*, a new species of Onuphidae (Polychaeta) from Belize with a key to onuphids from the Caribbean Sea. *Zootaxa*, 1795, 29–45. <https://doi.org/10.5281/zenodo.182638>
- Day, J.H. (1960). The Polychaet fauna of South Africa. Part 5. Errant species dredged off Cape coasts. *Annals of the South African Museum*, 45(3): 261-373.
- Edgar, R. C., (2004) MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput, *Nucleic Acids Research*, 32 (5), 1792–1797. <https://doi.org/10.1093/nar/gkh340>
- Elgetany, A. H., Rensburg, H., Hektoen, M., Matthee, C., Budaeva, N., Simon, C. A. & Struck, T. H. (2020). Species delineation in the speciation grey zone—The case of *Diopatra* (Annelida, Onuphidae). *Zoologica Scripta*, 49(4), 516–534. <https://doi.org/10.1111/zsc.12421>
- Fauchald, K. & Jumars, P.A. (1979). The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. *Oceanography and Marine Biology – An Annual Review*, 17, 193-284.
- Hektoen, M.M., Willassen, E., & Budaeva, N., (2022) Phylogeny and cryptic diversity of *Diopatra* (Onuphidae, Annelida) in the East Atlantic. *Biology*, 11(2), 327. <https://doi.org/10.3390/biology11020327>
- Jägersten, G. (1972). *Evolution of the Metazoan Life Cycle*. Academic Press, New York, 282 pp.

- Karleskint, G.; Turner, R. & Small, J. (2009). *Introduction to Marine Biology*. (3rd ed.). Cengage Learning.
- Krishnamoorthi, B. (1963). Volume regulation in eggs, larvae and adults of a brackish-water polychaete, *Diopatra variabilis* (Southern). *Proceedings of the Indian Academy of Sciences*, 57(5), 275-289.
- Kumar, S., Stecher, G., Li, M., Knyaz, C. & Tamura, K. (2018) MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms. *Molecular Biology and Evolution*. 35, 1547-1549. <https://doi.org/10.1093/molbev/msy096>
- Luckenbach, M.W. (1986). Sediment stability around animal tubes: the roles of hydrodynamic processes and biotic activity. *Limnology and Oceanography*, 31(4), 779-787. <https://doi.org/10.4319/lo.1986.31.4.0779>
- McHugh, D. & Rouse, G.W. (1998). Life history evolution of marine invertebrates: New views from phylogenetic systematics, *Trends in Ecology & Evolution*, 13(5), 182-186. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(97\)01285-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(97)01285-8)
- Paxton, H. (1986). Generic revision and relationships of the family Onuphidae (Annelida: Polychaeta). *Records of the Australian Museum*, 38(1), 1-74. <https://doi.org/10.3853/j.0067-1975.38.1986.175>
- Paxton, H. (1993). *Diopatra* Audouin and Milne Edwards (Polychaeta: Onuphidae) from Australia, with a discussion of developmental patterns in the genus. *The Beagle, Records of the Northern Territory Museum of Arts and Sciences*. 10(1), 115-154. <https://doi.org/10.5962/p.271283>
- Pires, A., Quintino, V., Gentil, F., Freitas, R., & Rodrigues, A.M. (2012). Reproductive biology of a brooding *Diopatra* species: *Diopatra marocensis*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 110, 85–92. <http://doi.org/10.1016/j.ecss.2012.03.027>
- Reid, D.G. (1989). The comparative morphology, phylogeny and evolution of the gastropod family Littorinidae. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 324(1200), 1-110. <http://doi.org/10.1098/rstb.1989.0040>
- Rouse, G.W. & Fitzhugh, K. (1994). Broadcasting fables: is external fertilization really primitive? Sex, size, and larvae in sabellid polychaetes, *Zoologica Scripta* 23, 271-312. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.1994.tb00390.x>
- Rozas, J., Ferrer-Mata, A., Sánchez-DelBarrio, J.C., Guirao-Rico, S., Librado, P., Ramos-Onsins, S.E. & Sánchez-Gracia, A. (2017). DnaSP 6: DNA Sequence Polymorphism Analysis of Large Datasets. *Molecular Biology and Evolution*. 34, 3299-3302. <https://doi.org/10.1093/molbev/msx248>
- Seixas, V.C., Steiner, T.M., Solé-Cava, A.M., Amaral, A.C.Z. & Paiva, P.C. (2020). Hidden diversity within the *Diopatra cuprea* complex (Annelida: Onuphidae): morphological and genetics analyses reveal four new species in the south-west Atlantic. *Zoological Journal of the Linnean Society*. <http://doi:10.1093/zoolinnean/zlaa032>

Strathmann, R.R. (1978). The evolution and loss of feeding larval stages of marine invertebrates. *Evolution*, 32(4), 894-906. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1978.tb04642.x>

Strathmann, R.R. (1985). Feeding and nonfeeding larval development and life-history evolution in marine invertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16, 339-361. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.16.110185.002011>

Thorson, G. (1950). Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biological Reviews*, 25(1), 1-45. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1950.tb00585.x>

Vijapure, T.; Sukumaran, S. & Manohar, C.S. (2019). Molecular characterization and phylogenetics of Indian polychaete fauna: scope for implementation in ecological monitoring. *Aquatic Ecology*, 53, 665-677. <https://doi.org/10.1007/s10452-019-09717-0>

Wangensteen, O.S.; Turon, X. & Palacín, C. (2016). Reproductive Strategies in Marine Invertebrates and the Structuring of Marine Animal Forests. In: Rossi S.; Bramanti L.; Gori A. & Orejas Saco del Valle C. (eds) *Marine Animal Forests*. Springer. 571-594. https://doi.org/10.1007/978-3-319-17001-5_52-1

Wilson, W.H. (1991). Sexual reproductive modes in polychaetes: classification and diversity. *Bulletin of Marine Science*, 48(2), 500-516.

Woodin, S.A.; Wethey, D.S. & Volkenborn, N. (2010). Infaunal hydraulic ecosystem engineers: cast of characters and impacts. *Integrative and Comparative Biology*, 50(2), 176-187. <https://doi.org/10.1093/icb/icq031>

WoRMS Editorial Board (2022). World Register of Marine Species. Available from <https://www.marinespecies.org> at VLIZ. Accessed 2022-05. <https://doi.org/10.14284/170>

Figuras

Delso, D. (2020). *Pulpo común (Octopus vulgaris), Parque natural de la Arrábida, Portugal, 2020-07-21* [Photograph]. Wikipedia.

[https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Pulpo_com%C3%BAn_\(Octopus_vulgaris\),_Parque_natural_de_la_Arr%C3%A1bida,_Portugal,_2020-07-21,_DD_33.jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Pulpo_com%C3%BAn_(Octopus_vulgaris),_Parque_natural_de_la_Arr%C3%A1bida,_Portugal,_2020-07-21,_DD_33.jpg)

Inaglory, B. (2008). *Brooding sea anemone Epiactis prolifera 1* [Photograph]. Wikipedia. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Brooding_sea_anemone_Epiactis_prolifera_1.jpg

Bergamo Neto, G. (2020) *Diopatra neapolitana* [Photograph]. Wikipedia. https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/0/01/Diopatra_neapolitana.jpg

Anexo I

Táboa A1. Clasificación das estratexias reprodutivas dos poliquetos proposta por Wilson (1991) atendendo ao coidado que reciben os gametos e ao tipo de desenvolvemento larvario.

Abreviatura	Descrición
FS-PLK	Liberación de ovos á auga (<i>free spawning</i>) con larvas planctotróficas.
FS-LEC	Liberación de ovos á auga (<i>free spawning</i>) con larvas lecitotróficas.
FS-DIR	Liberación de ovos á auga con desenvolvemento directo estritamente bentónico.
BR-EXT-PLK	Coidado dos ovos no exterior do corpo con larvas planctotróficas.
BR-EXT-LEC	Coidado dos ovos no exterior do corpo con larvas lecitotróficas.
BR-EXT-DIR	Coidado dos ovos no exterior do corpo con desenvolvemento directo.
BR-INT-PLK	Coidado dos ovos no interior do corpo con larvas planctotróficas.
BR-INT-LEC	Coidado dos ovos no interior do corpo con larvas lecitotróficas.
BR-INT-DIR	Coidado dos ovos no interior do corpo con desenvolvemento directo.
BR-TUBE-PLK	Coidado da descendencia no interior do tubo con larvas planctotróficas.
BR-TUBE-LEC	Coidado da descendencia no interior do tubo con larvas lecitotróficas.
BR-TUBE-DIR	Coidado da descendencia no interior do tubo con desenvolvemento directo.
BR-CAP-PLK	Coidado dos embrións, protexidos nunha cápsula, no interior do tubo con larvas planctotróficas.
BR-CAP-LEC	Coidado dos embrións, protexidos nunha cápsula, no interior do tubo con larvas lecitotróficas.
BR-CAP-DIR	Coidado dos embrións, protexidos nunha cápsula, no interior do tubo con desenvolvemento directo.
GEL-PLK	Protección dos gametos nunha masa xelatinosa e liberación de larvas planctotróficas.
GEL-LEC	Protección dos gametos nunha masa xelatinosa e liberación de larvas lecitotróficas.
GEL-DIR	Protección dos gametos nunha masa xelatinosa e liberación de xuvenís con desenvolvemento directo.

Táboa A2. Recompilación de datos morfolóxicos (W_{10} : Anchura máxima do 10º setíxero), bioxeográficos (Distribución xeográfica) e reprodutivos (Nº ovos, Diámetro ovos, Tipo de desenvolvemento, Tipo de nutrición larvaria e Estratexia reprodutiva –sensu Paxton, 1993–) para as 68 especies actualmente recoñecidas dentro do xénero *Diopatra*; nd: sen datos.

Especie	W_{10} (mm)	Distribución xeográfica	Nº ovos	Diámetro ovos (μm)	Tipo de desenvolvemento	Tipo de nutrición larvaria	Estratexia reprodutiva	Referencia
<i>D. aciculata</i> (Knox & Cameron, 1971)	11,5	Índico e Pacífico	1000s	200-230	Larva planctónica	nd	Tipo IV	(1)
<i>D. agave</i> (Grube, 1869)	nd	Atlántico	nd	nd	nd	nd	nd	-
<i>D. akarana</i> (Knox & Hicks, 1973)	nd	Pacífico	nd	nd	nd	nd	nd	-
<i>D. albimandibulata</i> (Paxton, 1993)	3,5	Pacífico	250	280	Directo	nd	Tipo III	(1)
<i>D. amboinensis</i> (Audouin & Milne Edwards, 1833)	6	Pacífico	1000s	300	Larva planctónica	nd	Tipo IV	(1)
<i>D. amoena</i> (Kinberg, 1865)	nd	Atlántico	nd	nd	nd	nd	nd	-
<i>D. angolensis</i> (Kirkegaard, 1988)	nd	Atlántico	nd	nd	nd	nd	nd	-
<i>D. biscayensis</i> (Fauchald, Berke & Woodin, 2012)	8,5	Atlántico	1000s	220-260	Directo	nd	Tipo III	(2)
<i>D. brasiliensis</i> (Kinberg, 1865)	nd	Atlántico	nd	nd	nd	nd	nd	-
<i>D. budavae</i> (Paxton & Arias, 2017)	0,7	Atlántico	nd	nd	nd	nd	nd	(3)
<i>D. brevicirris</i> (Grube, 1856)	3	Atlántico	nd	nd	Directo	nd	Tipo I	(1), (3)

<i>D. chilensis</i> (Quatrefages, 1866)	5	Pacífico	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	(4)
<i>D. clarapedii</i> (Grube, 1878)	nd	Índico	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	-
<i>D. cuprea</i> (Bosc, 1802)	10	Atlántico e Índico	1000s	220	Larva planctónica	Lecitotrófica	Tipo IV				(5)
<i>D. dentata</i> (Kinberg, 1865)	7	Pacífico	1000s	260	Larva planctónica	nd	Tipo IV				(1)
<i>D. denticulata</i> (Fauchald, 1968)	1,5	Pacífico	nd	nd	nd	nd	nd				(6)
<i>D. dexiognatha</i> (Paxton & Bailey-Brock, 1986)	1,8	Pacífico	1000s	180	Larva planctónica	nd	Tipo IV				(7)
<i>D. drewinensis</i> (Augener, 1918)	3	Atlántico	nd	nd	nd	nd	nd				(8)
<i>D. dubia</i> (Day, 1960)	nd	Atlántico e Índico	nd	nd	nd	nd	nd				-
<i>D. farallonensis</i> (Fauchald, 1968)	2	Pacífico	nd	nd	nd	nd	nd				(6)
<i>D. gallardoi</i> (Paxton, 2016)	4,5	Atlántico	nd	nd	nd	nd	nd				(9)
<i>D. gesae</i> (Paxton, 1998)	4	Pacífico	nd	nd	nd	nd	nd				(10)
<i>D. gigava</i> (Paxton, 1993)	3,5	Pacífico	9	1400	Directo	nd	Tipo I				(1)
<i>D. gilchristi</i> (Day, 1960)	0,5	Atlántico	nd	nd	nd	nd	nd				(12)

<i>D. hanleyi</i> (Paxton, 1993)	3	Pacífico	1000s	170	Larva planctónica	nd	Tipo IV	(1)
<i>D. hannelorae</i> (Steiner & Amaral, in Seixas et al., 2020)	7	Atlántico	nd	nd	nd	nd	nd	(13)
<i>D. hektoeni</i> (Paxton & Arias, 2017)	0,9	Atlántico	nd	nd	nd	nd	nd	(3)
<i>D. hupferiana</i> (Augener, 1918)	1	Atlántico e Pacífico	nd	nd	nd	nd	nd	(8)
<i>D. italica</i> (Castelnau, 1842)	nd	Mediterráneo	nd	nd	nd	nd	nd	-
<i>D. khargiana</i> (Wesenberg-Lund, 1949)	6,8	Índico	nd	nd	nd	nd	nd	(14) *as <i>D. bengalensis</i>
<i>D. kristiani</i> (Paxton, 1998)	4	Pacífico	nd	nd	nd	nd	nd	(10)
<i>D. leuckarti</i> (Kinberg, 1865)	1,5	Pacífico	nd	nd	nd	nd	nd	(15)
<i>D. lilliputiana</i> (Paxton, 1993)	1,3	Pacífico	40	700	Directo	nd	Tipo I	(1)
<i>D. longicornis</i> (Kinberg, 1865)	nd	Atlántico	nd	nd	nd	nd	nd	-
<i>D. longuissima</i> (Grube, 1850)	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	-
<i>D. maculata</i> (Paxton, 1993)	9	Pacífico	1000s	350	Directo	nd	Tipo III	(1)
<i>D. madeirensis</i> (Langerhans, 1880)	2,5	Atlántico	nd	200	Larva planctónica	nd	Tipo IV	(3)

<i>D. malabarensis</i> (Quatrefages, 1866)	nd	Índico	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	-
<i>D. mariae</i> (Paxton & Arias, 2017)	2,5	Atlántico	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	(3)
<i>D. marinae</i> (Steiner & Amaral, in Seixas et al., 2020)	8	Atlántico	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	(13)
<i>D. marocensis</i> (Paxton, Fadlaoui & Lechapt, 1995)	5,7	Atlántico	298	600-740	Directo	nd	nd	nd	nd	Tipo I	nd	(11)
<i>D. mellea</i> (Paxton & Arias, 2017)	3,5	Atlántico	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	(3)
<i>D. mexicana</i> (De Leon-Gonzalez, 1994)	2,5	Pacífico	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	(16)
<i>D. micrura</i> (Pires, Paxton, Quintino & Rodrigues, 2010)	4,5	Atlántico	nd	180-200	Larva planctónica	nd	nd	nd	nd	Tipo IV	nd	(11)
<i>D. monroi</i> (Day, 1960)	4	Atlántico	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	(12)
<i>D. monroviensis</i> (Augener, 1918)	12	Atlántico	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	(8)
<i>D. musseraensis</i> (Augener, 1918)	2,5	Atlántico	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	(8)
<i>D. neapolitana</i> (Delle Chiaje, 1841)	10	Atlántico e Índico	102899	240	Larva planctónica	nd	nd	nd	nd	Tipo IV	nd	(17)
<i>D. neotridens</i> (Hartman, 1944)	nd	Pacífico	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	-
<i>D. nishii</i> (Paxton, 2014)	3	Pacífico	3	600-700	Directo	nd	nd	nd	nd	Tipo I	nd	(18)

<i>D. obliqua</i> (Hartman, 1944)	3	Pacífico	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	(10)
<i>D. oligopectinata</i> (Paxton, 1993)	6	Pacífico	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	(1)
<i>D. ornata</i> (Moore, 1911)	3	Pacífico	900	235	Larva planctónica	nd	nd	Tipo IV	nd	(11)	
<i>D. papillata</i> (Fauchald, 1968)	1,5	Atlántico e Pacífico	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	(6)	
<i>D. papillosa</i> (Day, 1967)	nd	Índico	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	-	
<i>D. pectiniconicum</i> (Steiner & Amaral, in Seixas et al., 2020)	3,5	Atlántico	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	(13)	
<i>D. rhizophorae</i> (Grube, 1856)	3	Pacífico	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	(10)	
<i>D. rugosa</i> (Kucheruk, 1979)	nd	Pacífico	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	-	
<i>D. semperi</i> (Grube, 1878)	5	Pacífico	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	(19)	
<i>D. splendidissima</i> (Kinberg, 1865)	5	Pacífico	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	(20) *as <i>D. californica</i>	
<i>D. sugokai</i> (Izuka, 1907)	10	Pacífico	nd	230	Larva planctónica	nd	nd	Tipo IV	nd	(10), (11)	
<i>D. tenuissima</i> (Grube, 1868)	nd	Atlántico	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	-	
<i>D. tridentata</i> (Hartman, 1944)	nd	Atlántico e Pacífico	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	-	

	2	Atlántico	5	nd	Directo	nd	Tipo I	(21)
<i>D. tuberculantennata</i> (Budaeva & Fauchald, 2008)								
<i>D. uncinifera</i> (Quatrefages, 1866)	4	Pacífico	nd	nd	nd	nd	nd	(4)
<i>D. variabilis</i> (Southern, 1921)	3	Índico	30 - 50	600	Directo	nd	Tipo I	(11)
<i>D. victorinae</i> (Steiner & Amaral, in Seixas et al., 2020)	9	Atlántico	nd	nd	nd	nd	nd	(13)
<i>D. viridalis</i> (Kinberg, 1865)	nd	Atlántico	nd	nd	nd	nd	nd	-

- (1) Paxton, H. (1993). *Diopatra* Audouin and Milne Edwards (Polychaeta: Onuphidae) from Australia, with a discussion of developmental patterns in the genus. *The Beagle, Records of the Northern Territory Museum of Arts and Sciences*. 10(1), 115-154. <https://doi.org/10.5962/p.271283>
- (2) Arias, A. & Paxton, H. (2015). The cryptogenic bait worm *Diopatra biscayensis* Fauchald et al., 2012 (Annelida: Onuphidae) - Revisiting its history, biology and ecology. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 163, 22-36. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2015.05.033>
- (3) Paxton, H., & Arias, A. (2017). Unveiling a surprising diversity of the genus *Diopatra* Audouin & Milne Edwards, 1833 (Annelida: Onuphidae) in the Macaronesian region (eastern North Atlantic) with the description of four new species. *Zootaxa*, 4300(4), 505. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4300.4.3>
- (4) Quatrefages, A. de. (1866). Histoire naturelle des Annelés marins et d'eau douce. Annélides et Géphyriens. *Librairie Encyclopédique de Roret. Paris*. 1. 1-588.
- (5) Allen, M.J. (1959). Embryological development of the polychaetous annelid, *Diopatra cuprea* (Bosc). *The Biological Bulletin*, 116, 3, 339-361. <https://doi.org/10.2307/1538945>
- (6) Fauchald, K. (1968). Onuphidae (Polychaeta) from Western Mexico. *Allan Hancock Monographs in Marine Biology*. 3, 1-82.
- (7) Paxton, H. & Bailey-Brock, J.H. (1986). *Diopatra dexiognatha*, a new species of Onuphidae (Polychaeta) from Oahu, Hawaiian Islands. *Pacific Science*, 40(1-4), 1-6.
- (8) Augener, H. (1918). Polychaeta. *Beitrage zur Kenntniss der Meeresfauna Westafrikas*. 2(2): 67-625.
- (9) Paxton, H. (2016). A new species of *Diopatra* (Annelida: Onuphidae) from Namibia, southwestern Africa. *Marine Biodiversity*. 46(4). 889-895. <https://doi.org/10.1007/s12526-016-0451-z>
- (10) Paxton, H. 1998. The *Diopatra chiliensis* confusion - redescription of *D. chiliensis* (Polychaeta, Onuphidae) and implicated species. *Zoologica Scripta*, 27(1): 31-48 <https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.1998.tb00427.x>
- (11) Pires, A., Quintino, V., Gentil, F., Freitas, R., & Rodrigues, A. M. (2012). Reproductive biology of a brooding *Diopatra* species: *Diopatra marocensis*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 110, 85-92. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2012.03.027>

- (12) Day, J.H. (1960). The Polychaet fauna of South Africa. Part 5. Errant species dredged off Cape coasts. *Annals of the South African Museum*, 45(3): 261-373.
- (13) Seixas, V. C., Steiner, T. M., Solé-Cava, A. M., Amaral, A. C. Z., & Paiva, P. C. (2020). Hidden diversity within the *Diopatra cuprea* complex (Annelida: Onuphidae): morphological and genetics analyses reveal four new species in the south-west Atlantic. *Zoological Journal of the Linnean Society*. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlaa032>
- (14) Hartman, O. (1976). Polychaetous annelids of the Indian Ocean including an account of species collected by members of the International Indian Ocean Expeditions, 1963-1964 and a catalogue and bibliography of the species from India. *Journal of Marine Biological Association of India*. 16(1): 191-252.
- (15) Bailey-Brock, J.H. (1984). Ecology of the tube-building polychaete *Diopatra leuckarti* Kinberg, 1865 (*Onuphidae*) in Hawaii: community structure, and sediment stabilizing properties. *Zoological Journal of the Linnean society*, 80(2-3), 191-199. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1984.tb01972.x>
- (16) de León-González, Jesús Angel. (1994). Soft bottom polychaetes from the western coast of Baja California Sur, Mexico. 4. Onuphidae. *Cahiers de Biologie Marine*. 35(1): 57-67. <https://doi.org/10.21411/CBM.A.D0383A68>
- (17) Arias, A; Paxton, H. & Budaeva, N. (2016). Redescription and biology of *Diopatra neapolitana* (Annelida: Onuphidae), a protandric hermaphrodite with external spermaducal papillae. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 174, 1-17. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2016.03.002>
- (18) Paxton, H. (2014). *Diopatra nishii*, a new brooding species of Onuphidae (Annelida) from Japan. *Marine Biodiversity*, 45(4), 711–717. <https://doi.org/10.1007/s12526-014-0274-8>
- (19) Paxton, H. (2002). *Diopatra* Audouin and Milne Edwards (Polychaeta: Onuphidae) from Thailand. *Phuket Marine Biological Center Special Publication*. 24, 101-114.
- (20) Moore, J. P. (1904). New Polychaeta from California. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. 56, 484-503.
- (21) Budaeva, N. & Fauchald, K. (2008). *Diopatra tuberculantennata*, a new species of Onuphidae (Polychaeta) from Belize with a key to onuphids from the Caribbean Sea. *Zootaxa*, 1795, 29-45. <https://doi.org/10.5281/zenodo.182638>

Táboa A3. Distribución dos 720 rexistros atopados para *Diopatra* sp. na base de datos Nucleotide do GenBank atendendo á especie na cal foron obtidas así como o xene ao cal pertencen.

Especie	XENES				
	COI	Cyt <i>b</i>	16S	Outros	TOTAL
<i>Diopatra neapolitana</i>	99	80	5	15	199
<i>Diopatra marinae</i>	44	0	0	44	88
<i>Diopatra</i> sp. 1 ARM-2009	30	31	0	0	61
<i>Diopatra aciculata</i>	31	0	1	18	50
<i>Diopatra marocensis</i>	19	12	3	2	36
<i>Diopatra</i> sp. complex A	12	0	14	8	34
<i>Diopatra hannelorae</i>	15	0	0	15	30
<i>Diopatra cuprea</i>	8	5	0	6	19
<i>Diopatra victoriae</i>	9	0	0	9	18
<i>Diopatra</i> sp. 09 MMH-2022	6	0	6	3	15
<i>Diopatra</i> sp. 08 MMH-2022	6	0	5	2	13
<i>Diopatra</i> sp. 16 MMH-2022	6	0	4	1	11
<i>Diopatra pectiniconicum</i>	5	0	0	5	10
<i>Diopatra</i> sp. 04 MMH-2022	4	0	4	2	10
<i>Diopatra</i> sp. B ZW-2021	1	0	0	9	10
<i>Diopatra micrura</i>	6	0	2	1	9
<i>Diopatra</i> sp. 01 MMH-2022	4	0	3	2	9
<i>Diopatra</i> sp. 03 MMH-2022	3	0	3	3	9
<i>Diopatra ornata</i>	2	0	2	3	7
<i>Diopatra</i> sp. 10 MMH-2022	1	0	3	3	7
<i>Diopatra drewinensis</i>	2	0	2	2	6
<i>Diopatra</i> sp. 13 MMH-2022	2	0	2	2	6
<i>Diopatra</i> sp. 11 MMH-2022	1	0	2	2	5
<i>Diopatra</i> sp. 12 MMH-2022	1	0	3	1	5
<i>Diopatra dubia</i>	2	0	2	0	4
<i>Diopatra sugokai</i>	0	0	2	2	4
<i>Diopatra tuberculantennata</i>	0	0	2	2	4
<i>Diopatra dentata</i>	1	0	1	1	3
<i>Diopatra monroviensis</i>	1	0	1	1	3
<i>Diopatra</i> sp. 02 MMH-2022	2	0	1	0	3
<i>Diopatra</i> sp. 06 MMH-2022	1	0	1	1	3
<i>Diopatra</i> sp. 17 MMH-2022	1	0	1	1	3
<i>Diopatra</i> sp. A ZW-2021	1	0	0	2	3
<i>Diopatra angolensis</i>	1	0	1	0	2
<i>Diopatra</i> sp. 05 MMH-2022	1	0	1	0	2
<i>Diopatra</i> sp. 07 MMH-2022	1	0	1	0	2
<i>Diopatra</i> sp. 14 MMH-2022	1	0	1	0	2
<i>Diopatra</i> sp. 1 NB-2014	0	0	1	1	2

<i>Diopatra sp. 2 NB-2014</i>	0	0	1	1	2
<i>Diopatra sp. 3 NB-2014</i>	0	0	1	1	2
<i>Diopatra sp. AP-2012</i>	1	0	1	0	2
<i>Diopatra chiliensis</i>	0	0	0	1	1
<i>Diopatra sp. 15 MMH-2022</i>	1	0	0	0	1
<i>Diopatra sp. CUGDIO</i>	0	0	0	1	1
<i>Diopatra sp. CUGEPD2</i>	0	0	0	1	1
<i>Diopatra sp. dio198</i>	0	0	0	1	1
<i>Diopatra sp. R4(a)-Onu</i>	1	0	0	0	1
<i>Diopatra sp. QKB-2019</i>	1	0	0	0	1
TOTAL	334	128	83	175	720

Táboa A4. Taxon (e nº de secuencias do mesmo) que conforman cada un dos 115 haplotipos empregados na construción da árbore filoxenética.

Haplotipo	Taxon (nº secuencias)
Haplotipo 1	<i>Diopatra</i> sp. QKB-2019 (1) e <i>Diopatra</i> sp. B ZW-2021 (1)
Haplotipo 2	<i>D. neapolitana</i> (80)
Haplotipo 3	<i>M. sanguinea</i> (1)
Haplotipo 4	<i>D. aciculata</i> (12)
Haplotipo 5	<i>D. marocensis</i> (1)
Haplotipo 6	<i>D. neapolitana</i> (4)
Haplotipo 7	<i>D. micrura</i> (1)
Haplotipo 8	<i>D. micrura</i> (4)
Haplotipo 9	<i>D. marocensis</i> (14)
Haplotipo 10	<i>Diopatra</i> sp. AP-2012 (1) e <i>Diopatra</i> sp. ARM-2009 (6)
Haplotipo 11	<i>Diopatra</i> sp. ARM-2009 (19)
Haplotipo 12	<i>Diopatra</i> sp. ARM-2009 (4)
Haplotipo 13	<i>D. neapolitana</i> (2)
Haplotipo 14	<i>D. neapolitana</i> (1)
Haplotipo 15	<i>D. marocensis</i> (1)
Haplotipo 16	<i>D. marocensis</i> (1)
Haplotipo 17	<i>D. marocensis</i> (1)
Haplotipo 18	<i>D. neapolitana</i> (1)
Haplotipo 19	<i>D. neapolitana</i> (1)
Haplotipo 20	<i>D. cuprea</i> (2)
Haplotipo 21	<i>D. cuprea</i> (3)
Haplotipo 22	<i>Diopatra</i> sp. ARM-2009 (1)
Haplotipo 23	<i>D. neapolitana</i> (1)
Haplotipo 24	<i>D. neapolitana</i> (1)
Haplotipo 25	<i>D. neapolitana</i> (1)
Haplotipo 26	<i>D. neapolitana</i> (5)
Haplotipo 27	<i>D. neapolitana</i> (2)
Haplotipo 28	<i>Diopatra</i> sp. 17 MMH-2022 (1)
Haplotipo 29	<i>Diopatra</i> sp. 16 MMH-2022 (1)
Haplotipo 30	<i>Diopatra</i> sp. 16 MMH-2022 (1)
Haplotipo 31	<i>Diopatra</i> sp. 16 MMH-2022 (2)
Haplotipo 32	<i>Diopatra</i> sp. 16 MMH-2022 (1)
Haplotipo 33	<i>Diopatra</i> sp. 16 MMH-2022 (1)
Haplotipo 34	<i>Diopatra</i> sp. 15 MMH-2022 (1)
Haplotipo 35	<i>Diopatra</i> sp. 14 MMH-2022 (1)
Haplotipo 36	<i>Diopatra</i> sp. 13 MMH-2022 (1)
Haplotipo 37	<i>Diopatra</i> sp. 13 MMH-2022 (1)

Haplotipo 38	<i>Diopatra</i> sp. 12 MMH-2022 (1)
Haplotipo 39	<i>Diopatra</i> sp. 11 MMH-2022 (1)
Haplotipo 40	<i>Diopatra</i> sp. 10 MMH-2022 (1)
Haplotipo 41	<i>Diopatra</i> sp. 9 MMH-2022 (1)
Haplotipo 42	<i>Diopatra</i> sp. 9 MMH-2022 (1)
Haplotipo 43	<i>Diopatra</i> sp. 9 MMH-2022 (1)
Haplotipo 44	<i>Diopatra</i> sp. 9 MMH-2022 (1)
Haplotipo 45	<i>Diopatra</i> sp. 9 MMH-2022 (1)
Haplotipo 46	<i>Diopatra</i> sp. 9 MMH-2022 (1)
Haplotipo 47	<i>Diopatra</i> sp. 8 MMH-2022 (5)
Haplotipo 48	<i>Diopatra</i> sp. 8 MMH-2022 (1)
Haplotipo 49	<i>Diopatra</i> sp. 7 MMH-2022 (1)
Haplotipo 50	<i>Diopatra</i> sp. 6 MMH-2022 (1)
Haplotipo 51	<i>Diopatra</i> sp. 5 MMH-2022 (1)
Haplotipo 52	<i>Diopatra</i> sp. 4 MMH-2022 (1)
Haplotipo 53	<i>Diopatra</i> sp. 4 MMH-2022 (1)
Haplotipo 54	<i>Diopatra</i> sp. 4 MMH-2022 (1)
Haplotipo 55	<i>Diopatra</i> sp. 4 MMH-2022 (1)
Haplotipo 56	<i>Diopatra</i> sp. 3 MMH-2022 (1)
Haplotipo 57	<i>Diopatra</i> sp. 3 MMH-2022 (2)
Haplotipo 58	<i>Diopatra</i> sp. 2 MMH-2022 (1)
Haplotipo 59	<i>Diopatra</i> sp. 2 MMH-2022 (1)
Haplotipo 60	<i>Diopatra</i> sp. 1 MMH-2022 (2)
Haplotipo 61	<i>Diopatra</i> sp. 1 MMH-2022 (1)
Haplotipo 62	<i>Diopatra</i> sp. 1 MMH-2022 (1)
Haplotipo 63	<i>D. micrura</i> (1)
Haplotipo 64	<i>D. marocensis</i> (1)
Haplotipo 65	<i>D. drewinensis</i> (1)
Haplotipo 66	<i>D. drewinensis</i> (1)
Haplotipo 67	<i>Diopatra</i> sp. Complex A (1)
Haplotipo 68	<i>Diopatra</i> sp. Complex A (1)
Haplotipo 69	<i>Diopatra</i> sp. Complex A (1)
Haplotipo 70	<i>Diopatra</i> sp. Complex A (1)
Haplotipo 71	<i>Diopatra</i> sp. Complex A (1)
Haplotipo 72	<i>Diopatra</i> sp. Complex A (1)
Haplotipo 73	<i>Diopatra</i> sp. Complex A (1)
Haplotipo 74	<i>Diopatra</i> sp. Complex A (1)
Haplotipo 75	<i>Diopatra</i> sp. Complex A (1)
Haplotipo 76	<i>Diopatra</i> sp. Complex A (1)
Haplotipo 77	<i>Diopatra</i> sp. Complex A (1)
Haplotipo 78	<i>Diopatra</i> sp. Complex A (1)

Haplotipo 79	<i>D. monroviensis</i> (1)
Haplotipo 80	<i>D. dubia</i> (1)
Haplotipo 81	<i>D. dubia</i> (1)
Haplotipo 82	<i>D. angolensis</i> (1)
Haplotipo 83	<i>D. ornata</i> (2)
Haplotipo 84	<i>D. cuprea</i> (2)
Haplotipo 85	<i>D. aciculata</i> (1)
Haplotipo 86	<i>D. aciculata</i> (16) e <i>D. dentata</i> (1)
Haplotipo 87	<i>D. aciculata</i> (1)
Haplotipo 88	<i>D. aciculata</i> (1)
Haplotipo 89	<i>Diopatra</i> sp. A ZW-2021 (1)
Haplotipo 90	<i>Diopatra</i> sp. R4(a)-Onu (1)
Haplotipo 91	<i>D. cuprea</i> (1)
Haplotipo 92	<i>D. neapolitana</i> (1)
Haplotipo 93	<i>D. pectiniconicum</i> (2)
Haplotipo 94	<i>D. pectiniconicum</i> (1)
Haplotipo 95	<i>D. pectiniconicum</i> (2)
Haplotipo 96	<i>D. hannelorae</i> (7)
Haplotipo 97	<i>D. hannelorae</i> (1)
Haplotipo 98	<i>D. hannelorae</i> (1)
Haplotipo 99	<i>D. hannelorae</i> (2)
Haplotipo 100	<i>D. hannelorae</i> (3)
Haplotipo 101	<i>D. hannelorae</i> (1)
Haplotipo 102	<i>D. victoriae</i> (5)
Haplotipo 103	<i>D. victoriae</i> (2)
Haplotipo 104	<i>D. victoriae</i> (1)
Haplotipo 105	<i>D. victoriae</i> (1)
Haplotipo 106	<i>D. marinae</i> (1)
Haplotipo 107	<i>D. marinae</i> (13)
Haplotipo 108	<i>D. marinae</i> (2)
Haplotipo 109	<i>D. marinae</i> (1)
Haplotipo 110	<i>D. marinae</i> (21)
Haplotipo 111	<i>D. marinae</i> (2)
Haplotipo 112	<i>D. marinae</i> (1)
Haplotipo 113	<i>D. marinae</i> (1)
Haplotipo 114	<i>D. marinae</i> (1)
Haplotipo 115	<i>D. marinae</i> (1)