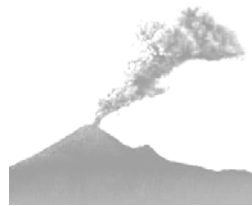


Departamento de Biología Animal  
Programa de Biología Animal I – Zoología  
Bienio 2002 - 2003

**Estudio de proceso de colonización y  
radiación adaptativa del género  
*Pholcus* (Araneae, Pholcidae) en el  
archipiélago Canario**



Memoria presentada por

**Dimitar Stefanov Dimitrov**

Para optar por el grado de Doctor en Ciencias Biológicas

Barcelona, Mayo de 2005

El Director de la Tesis

Dr. Carles Ribera Almerje  
Profesor Titular  
Universidad de Barcelona

El Doctorando

Dimitar Stefanov Dimitrov



## Agradecimientos

Aunque la presente tesis doctoral lleva solo mi nombre mucha gente ha colaborado en el proceso de su elaboración aportando ideas, material, críticas, ánimos y un largo etcétera.

En primer lugar quiero agradecer a mi director de tesis, Dr. Carles Ribera, la confianza que siempre ha depositado en mí al darme la oportunidad de trabajar en este proyecto y, sobre todo, por todo lo que me ha enseñado y por su contaminante entusiasmo que ha demostrado a lo largo de todos estos años que hemos trabajado juntos. Todos estos factores han sido cruciales para poder afrontar con éxito el doctorado. Gracias a sus charlas y discusiones he aprendido un sinfín de cosas sobre islas oceánicas, sistemática de arañas y métodos filogenéticos. A él tengo que agradecer el haberme formado como científico.

Este trabajo habría sido imposible sin la ayuda y el continuo apoyo de Clara. Gracias por haberme aguantado y estado ahí incluso en los momentos más difíciles.

Una gran parte de lo que sé sobre Canarias y muchos de los especímenes, entre ellos algunas de las especies nuevas, se las debo al Dr. Pedro Oromí y a la gente del Departamento de Biología en la Universidad de La Laguna. Gracias a ellos he podido conocer mucho mejor, no solo la flora y fauna de las islas, sino también los “guachinches” canarios.

La amistad, los consejos y las discusiones de Salvi y Miquel Angel han jugado un papel esencial en este trabajo. Les agradezco muy sinceramente toda la ayuda y espero que en el futuro logremos conservar la amistad fundada en estos años.

La ayuda en el campo y la amistad de Nuria Macias, Nayra, Salva, Heriberto, Eva y Lidia han sido imprescindibles. Todos ellos han sido unos compañeros de trabajo estupendos y estoy muy satisfecho de haber tenido la oportunidad de conocerlos y trabajar con ellos.

Nuria Lopez no sólo ha sido una compañera de tesis, sino una muy buena amiga que en numerosas ocasiones me ha ayudado, e incluso salvado, de quedarme literalmente en la calle (¡muchísimas gracias!).

También querría agradecer el apoyo de mis padres y mi hermana, que aunque no han estado cerca siempre me han ayudado con lo que han podido y me han animado a seguir.

Finalmente quiero agradecer la División de Ciencias Experimentales y Matemáticas de la Universidad de Barcelona para haberme concedido una beca en los dos primeros años del doctorado.

Muchísimas gracias a todos.



# INDICE

<b>1. Introducción</b>	<b>1</b>
1.1. Concepto de biodiversidad	2
1.1.1. Definiciones de la biodiversidad	2
1.1.2. La sociedad moderna y las amenazas a la biodiversidad	4
1.2. Las islas oceánicas y la biodiversidad	5
1.2.1. Puntos calientes de la biodiversidad	5
1.2.2. Las islas oceánicas como modelos para los estudios de la biodiversidad	6
1.3. El Archipiélago Canario	9
1.3.1. Situación geográfica	9
1.3.2. Historia geológica	10
1.3.2.1. Fuerteventura	12
1.3.2.2. Lanzarote	13
1.3.2.3. Gran Canaria	14
1.3.2.4. La Gomera	14
1.3.2.5. Tenerife	15
1.3.2.6. La Palma	16
1.3.2.7. El Hierro	16
1.3.3. El Clima	17
1.3.4. El entorno biogeográfico	18
1.3.5. Caracterización ecológica	19
1.3.6. Las islas y la gente	21
1.4. La biodiversidad en las Islas Canarias	23
1.4.1. Estado de conocimiento de la diversidad de las arañas en el archipiélago	24
1.5. El sujeto de este estudio: el género <i>Pholcus</i> (Pholcidae, Araneae)	25
1.5.1. Características de la familia Pholcidae	25
1.5.2. Caracteres morfológicos del género <i>Pholcus</i>	27
1.5.2.1. Prosoma	27
1.5.2.2. Apéndices	28
1.5.2.3. Opistosoma	33
1.5.3. Biología	35
1.5.4. Taxonomía y filogenia	37
1.5.5. Distribución	42
1.5.6. Antecedentes sobre el género <i>Pholcus</i> en el archipiélago Canario	42
<b>2. Objetivos</b>	<b>43</b>
<b>3. Materiales y métodos</b>	<b>45</b>
3.1. Técnicas de recolección y conservación del material	46
3.2. Material estudiado	46
3.3. Técnicas de microscopía y de dibujo utilizadas	47
3.4. Métodos moleculares: extracción, amplificación y secuenciación	49
3.4.1. Justificación de los genes escogidos	49
3.4.2. Extracción de ADN	50
3.4.3. Amplificación	50
3.4.4. Secuenciación	52
3.4.5. Alineación de las secuencias	54
3.5. Técnicas de reconstrucción filogenética	54

3.5.1. Concepto de especie adoptado	54
3.5.2. Métodos de inferencia filogenética utilizados	55
3.5.2.1. Máxima parsimonia (MP)	56
3.5.2.2. Máxima verosimilitud	57
3.5.2.3. Inferencia Bayesiana	57
3.5.2.4. Medidas de soporte	58
<b>4. Resultados y discusión</b>	<b>59</b>
4.1. Taxonomía: definición de las unidades de estudio	59
4.1.1. Dimitrov, D. & C. Ribera. in revision. The genus <i>Pholcus</i> (Araneae, Pholcidae) in the Canary Islands. Zoological Journal of the Linnean Society.	59
4.1.2. Dimitrov, D. & C. Ribera. (in press). Three new species of <i>Pholcus</i> (Araneae, Pholcidae) from the Canary Islands with notes on the genus <i>Pholcus</i> in the archipelago. Journal of Arachnology.	163
4.1.3. Dimitrov, D. & C. Ribera. 2003. <i>Pholcus intricatus</i> (Araneae, Pholcidae) una nueva especie endémica de Tenerife (Islas Canarias). Revista Ibérica de Aracnología 8:7-11.	181
4.1.4. Dimitrov, D. & C. Ribera. (in press). <i>Pholcus vachoni</i> n. sp. (Araneae, Pholcidae) una nueva especie de Agadir (Marruecos). Revista Ibérica de Aracnología.	189
4.2. Filogenia	197
4.2.1. Muestreo taxonómico y selección del grupo externo	197
4.2.2. Análisis cladístico basado en caracteres morfológicos	204
4.2.3. Análisis filogenético basado en caracteres moleculares.	207
4.2.3.1. Características moleculares	207
4.2.3.2. Selección del modelo evolutivo	213
4.2.3.3. Congruencia entre los genes secuenciados	214
4.2.3.4. Análisis filogenético	215
4.2.3.4.1. Análisis de los tres genes por separado	215
4.2.3.4.2. Análisis conjunto de los dos genes proteicos	234
4.2.3.4.3. Análisis conjunto de los tres genes secuenciados	237
4.2.3.5. Discusión	242
4.2.4. Análisis combinado	245
4.2.4.1. Construcción de la matriz combinada	246
4.2.4.2. Test de incongruencia entre los caracteres morfológicos y moleculares	247
4.2.4.3. Resultados	248
4.2.4.4. Discusión	252
4.2.5. Colonización y radiación	257
4.2.5.1. Consideraciones generales	257
4.2.5.2. Resultados	258
4.2.5.3. Discusión	265
<b>5. Conclusiones</b>	<b>269</b>
<b>6. Otros hallazgos taxonómicos derivados de este trabajo</b>	<b>273</b>
6.1. Dimitrov, D. & C. Ribera. 2005. Description of <i>Ossinissa</i> , a new pholcid genus from the Canary Islands (Araneae: Pholcidae). Zootaxa. 982:1-13.	273
<b>7. Bibliografía</b>	<b>289</b>

## **1. Introducción**

### **1.1. Concepto de biodiversidad**

En los últimos años el uso del término “biodiversidad” está creciendo de una manera espectacular y esto ocurre no solo en los artículos científicos sino también en muchos otros medios como los periódicos, la televisión e incluso en los discursos de algunos partidos políticos. Pero ¿qué es la biodiversidad?

Muy a menudo la biodiversidad se define como la variedad de todas las formas de vida en la Tierra. Aquí se incluye toda la variabilidad de los distintos niveles de organización de la vida, desde especies y géneros, hasta comunidades y ecosistemas, sin olvidar la diversidad a nivel celular, genético etc. Por primera vez el término “biodiversity” fue introducido como contracción del “biological diversity” por Walter G. Rosen en 1985. Su uso en un simposio posterior en 1986 y el libro *BioDiversity* (Wilson, 1988) contribuyeron a su aceptación y popularización.

#### **1.1.1. Definiciones de la biodiversidad**

Independientemente de su popularidad el término “biodiversidad” no es más que un nuevo término para conceptos e ideas conocidas previamente. De hecho, su uso en una gran variedad de contextos revela uno de los problemas más importantes que conlleva – el de su definición. El problema está originado por la imposibilidad de poner claros límites a un concepto que pretende abarcar “todo”. Callicott et al. (1999), examinando el uso del concepto de la biodiversidad en distintos estudios conservacionistas, llegan a la conclusión de que la definición de ésta es imperfecta y distinguen dos criterios para abordar el problema – el “funcionalista” y el “composicionista”. Según el criterio “funcionalista” la

biodiversidad se refleja en la composición de los ecosistemas y los procesos evolutivos, mientras el “composicionista” se basa en los organismos como grupos agregados en distintos niveles – poblaciones, especies, comunidades etc. Esta dificultad en su definición ha dado lugar a la existencia de numerosos métodos que nos permiten medir la biodiversidad según los distintos autores y los criterios aplicados. Todo ello pone en evidencia la necesidad de usar un razonamiento más global que integre estos dos puntos de vista.

Otros autores como Norton (1994, 2001) incluso defienden la tesis de que nunca llegaremos a tener una definición científica de la biodiversidad en el sentido de crear una manera de medirla. Él atribuye esto a la existencia de varias teorías sobre la biodiversidad y a los numerosos métodos para medirla, y propone que cada caso se ha de tratar distintamente escogiendo el modelo apropiado.

Las ideas de Norton quizás puedan ser útiles para afrontar problemas concretos pero, desde un punto de vista filosófico, no son aceptables. Es obvio que aunque nosotros podemos objetar sobre distintas medidas de la diversidad en situaciones concretas, dando más o menos peso a ciertos aspectos, al fin y al cabo hablamos del mismo fenómeno. E. O. Wilson (1988) trata el concepto de la biodiversidad como un cambio cualitativo en la biología y su modo de operar con unidades y piezas hacia un método holístico. Las ideas holísticas están adoptadas por un gran número de científicos (Ehrenfeld, 1988; Wilson, 1988; Takacs, 1996) y también aportan un nuevo enfoque sobre el problema que tiene en cuenta la falta de conocimiento sobre los componentes de la diversidad de la vida. Es posible que en realidad los valores más básicos de la biodiversidad estén basados en aspectos que todavía desconocemos.



### **1.1.2. La sociedad moderna y las amenazas a la biodiversidad**

Independientemente de las diferencias en las teorías propuestas para cuantificar la biodiversidad, hay un punto en el que todos concuerdan – la naturaleza dinámica de la biodiversidad. Durante la larga historia de la Tierra el número de especies y su composición ha estado siempre cambiando como resultado de las extinciones y de los procesos evolutivos de diversificación. Sin embargo, en los últimos años se ha observado un grave desajuste entre estas dos tendencias a favor de las extinciones. En algunos casos los números son abrumadores – más de 2000 especies de aves han desaparecido de las islas del Pacífico desde su colonización por el hombre. Este número representa el 15 por ciento de la diversidad mundial de este grupo. Según algunas estimaciones en los próximos 200 – 300 años desaparecerán la mitad de todas las aves y mamíferos. La situación en otros grupos de animales y entre las especies de plantas no es muy diferente, y en total se estima que en el mundo cada veinte minutos tiene lugar una extinción. Esta pérdida acelerada de diversidad es llamada “crisis de la biodiversidad”.

Es cierto que en otras épocas también han ocurrido pérdidas masivas de biodiversidad y extinciones masivas de especies. Hoy podemos reconocer cinco periodos de extinciones masivas. Después de cada una de ellas la diversidad se ha recompuesto, aunque esto ha supuesto varios millones de años de evolución. Entonces ¿por qué nos preocupa tanto la disminución actual de la biodiversidad?

En la situación actual hay, al menos, dos cosas muy preocupantes y diferentes con respecto a acontecimientos previos. Primero: la tasa de extinción que se registra es, con mucho, mayor que en las anteriores extinciones masivas y segundo: este proceso está acompañado por una grave pérdida y fragmentación de los hábitats.

Muchos estudios apuntan directamente a la actividad humana como causante del problema. Aparte de la exterminación directa mediante caza, pesca o talas de árboles, muchas especies se ven amenazadas por la pérdida o la fragmentación de sus hábitats como resultado de las actividades agrícolas, el desarrollo urbano, actividades mineras o la contaminación. Esto no sólo causa la extinción de plantas y animales sino que también reduce las posibilidades de una futura recuperación de la biodiversidad mediante procesos naturales de especiación.

La crisis de la biodiversidad es un resultado de la actividad humana y la búsqueda de soluciones a este problema está en nuestras manos. Es un problema serio que aparte de sus aspectos éticos tiene muchas facetas que nos afectan y repercuten directamente.

### ***1.2. Las islas oceánicas y la biodiversidad***

#### **1.2.1. Puntos calientes de la biodiversidad**

La biodiversidad no está distribuida regularmente y, por lo general, los ecosistemas tropicales son mucho más ricos en número de especies que los de climas más fríos (Gaston & Williams, 1996). Una pauta muy similar se observa también a nivel de taxones con mayor rango (géneros, familias etc.). La variedad de especies y ecosistemas también cambia con la altitud, siendo las partes bajas de las montañas mucho más diversas (Walter, 1985).

Estudiando y comparando la biodiversidad en distintas partes del mundo, a muchos investigadores les llamó la atención que existieran zonas que concentran una inusual riqueza de especies. Normalmente se trata de regiones con superficies realmente reducidas que albergan un elevado número de especies, tanto animales como vegetales, y gran parte de éstas son endémicas. Norman Myers fue el primero en usar el término “biodiversity hotspots” para referirse a estas áreas (Myers, 1988). Algunos años después fue elaborada una lista de los “puntos

calientes” de la biodiversidad a nivel mundial (Mittermeier et al., 1998; Mittermeier et al., 1999; Myers et al., 2000) que rápidamente atrajo la atención de los esfuerzos conservacionistas. En su elaboración se aplicaron criterios cuantitativos, tanto en el caso de zonas terrestres como en las marinas. En términos generales en ambos casos se trata de áreas de alta endemividad que también están experimentando una rápida pérdida o disminución de sus hábitats. Además los “puntos calientes” terrestres han de tener un 0.5% del número de las especies (unas 1500) conocidas de plantas verdes – Viridiplantae (Myers et al., 2000). En el caso de los océanos se usa la medida de la endemividad relativa de múltiples taxones (corales, moluscos, crustáceos etc.) en los arrecifes de coral y la vulnerabilidad relativa de la zona (Roberts et al., 2002).

El gran interés despertado por los “puntos calientes” de biodiversidad ha concentrado la mayoría de esfuerzos conservacionistas. Pero ¿y el resto del planeta? ¿Es realmente justificable desde el punto de vista científico despreocupar extensas áreas con una diversidad específica relativamente baja como son por ejemplo las zonas polares? Muchas especies y ecosistemas en estos “puntos fríos” de biodiversidad “biodiversity coldspots” (Kareiva & Marvier, 2003) han de tener también prioridad alta para su conservación y especialmente en los casos en los cuales hospedan especies raras y/o altamente adaptadas a condiciones ambientales únicas.

### **1.2.2. Las islas oceánicas como modelos para los estudios de la biodiversidad**

Uno de los principales problemas en los estudios sobre biodiversidad es la complejidad de los ecosistemas y la falta de conocimiento sobre una gran parte de los factores que los afectan. El método científico ampliamente empleado en estos casos es el uso de ecosistemas modelo, aislados y con un número menor de variables, que disminuyen el número de factores e interacciones a analizar. Es

muy difícil construir un sistema modelo completamente artificial para los estudios de la biodiversidad, pero, por suerte, la propia naturaleza nos ofrece unos ejemplos “modelo” que cumplen con las condiciones necesarias. Estos “laboratorios naturales” son las islas, y especialmente las islas oceánicas.

Debajo del concepto de “isla” se agrupan una gran variedad de espacios naturales que tienen como característica común un claro límite que los define. De esta manera como islas se pueden considerar también fragmentos de bosque que han quedado aislados, cuevas o lagos y zonas de alta montaña. Es evidente que este concepto es mucho más amplio que la definición tradicional de las islas como partes de tierra rodeadas por agua, y refleja mejor las ideas adoptadas por los biólogos y ecólogos modernos. La característica más importante que todas estas islas comparten, y que directamente permite el desarrollo de procesos evolutivos, es su aislamiento. Como resultado de éste, una población y su *pool* genético, con el paso del tiempo, se diferencia de la población original.

Dentro de toda la variedad de ecosistemas las islas oceánicas ocupan un sitio especial. Esto es debido a algunas de sus características, que los convierten en un modelo casi perfecto. Las islas oceánicas tienen un origen volcánico y nunca han estado en contacto con ningún continente. Como consecuencia de esto, en el momento de su formación ofrecen un entorno abiótico, en el cual los primeros organismos llegan por dispersión desde tierras geográficamente cercanas. La falta de competencia y la disponibilidad de hábitats potencian los procesos de especiación “*in situ*” que en algunos casos pueden ser realmente espectaculares (los drosófilas de Hawai, el género *Dysdera* en las islas Canarias, etc.).

Para poder estudiar los procesos evolutivos es muy importante tener una referencia temporal. En el caso de las islas oceánicas esto es muy fácil, ya que su edad se puede medir con gran exactitud mediante métodos modernos de datación aplicados en geología.

La situación de las islas oceánicas en zonas con una actividad geotectónica elevada supone un constante cambio en los ecosistemas insulares. Esto

adicionalmente acelera los procesos evolutivos y crea unas condiciones idóneas para su estudio.

A todo ello tenemos que añadir también la simplicidad de los ecosistemas insulares en comparación con los continentales, lo que les convierte en mucho más accesibles (Vitousek, 2002). Las islas también permiten estudiar los efectos de las especies sobre los ecosistemas, especialmente en los casos de especies invasoras. Las investigaciones sobre eventos catastróficos en ecosistemas insulares pueden ayudarnos a entender mejor los efectos de los cambios globales sobre los ecosistemas terrestres en general (Wardle, 2002).

Por otro lado algunas de las características que convierten las islas oceánicas en un laboratorio natural para observar y estudiar los procesos evolutivos, son la causa de su gran vulnerabilidad. Una gran parte de las extinciones de especies documentadas han ocurrido en islas. Las razones de esto son muchas, pero una se distingue por su gravedad – la introducción de especies. Todos los ecosistemas insulares son especialmente vulnerables a las especies introducidas, debido a su aislamiento y a la necesidad de las plantas y los animales que los habitan de competir con un número limitado de especies.

Aunque muy grave, la introducción de especies exóticas no es el único aspecto perjudicial de la actividad humana en las islas. Hoy en día la gran mayoría de los animales y plantas autóctonas que todavía quedan en las islas están fuertemente amenazados. Esta situación es especialmente crítica en zonas de países poco desarrollados que no poseen suficientes recursos para afrontar el problema. Al mismo tiempo una gran parte de las especies más amenazadas se encuentran en estos países.

### **1.3. El Archipiélago Canario**

#### **1.3.1. Situación geográfica**

La situación geográfica es uno de los factores que tienen mayor influencia sobre la flora y la fauna de las islas oceánicas. La zona climática en que están situadas las islas y la vecindad con continentes y otras islas influyen directamente sobre los procesos de colonización y diversificación de las faunas insulares. Las Islas Canarias con sus 7447 kilómetros cuadrados de superficie son una de las mayores cadenas de islas volcánicas que se conocen. Éstas se sitúan en el océano Atlántico, enfrente de la costa africana, entre 27°37' - 29°25' de latitud norte y 13°20' - 29°25' longitud oeste según el meridiano de Greenwich. Siete grandes islas y varios islotes constituyen el archipiélago. Las islas principales son según su edad geológica: Fuerteventura, Lanzarote, Gran Canaria, Tenerife, La Gomera, La Palma y El Hierro. Los islotes se sitúan cerca de las islas orientales: Lobos entre la Fuerteventura y Lanzarote y La Graciosa, Montaña Clara y Alegranza situadas al norte de Lanzarote.

Las siete islas principales están prácticamente alineadas en una franja de aproximadamente 500 kilómetros de este a oeste. La distancia más cercana al continente es de 96 kilómetros entre Punta Stafford (Fuerteventura) y el Sahara Occidental (África). Basándose en esta proximidad durante muchos años el origen de las islas orientales fue objeto de discordia entre los geólogos, sin embargo las teorías más recientes consideran todas las islas surgidas directamente del fondo marino. (Hernan, 1985).

Muchos autores proponen como medida objetiva de aislamiento para las islas oceánicas la distancia al continente más cercano. En el caso de Las Canarias la cercanía con el continente africano se traduce en un aislamiento bastante reducido. Este hecho afecta directamente a la fauna, facilitando los procesos de

colonización. Ésta es la razón por la cual la mayoría de los organismos actualmente presentes en el archipiélago canario poseen ancestros en el continente africano.



Figura 1. Situación geográfica de las Islas Canarias

### 1.3.2. Historia geológica

La historia geológica de las Islas Canarias es larga y muy compleja. Convertidas en *locus classicus* para los vulcanólogos, presentan características que no se encuentran en ninguna otra isla oceánica. La construcción del archipiélago empezó durante el Terciario por acumulaciones sucesivas de material volcánico sobre una corteza oceánica formada durante el Jurásico (Roest et al., 1992; Schmincke et al., 1998; Steiner et al., 1998). Independientemente de su gran antigüedad, todas las islas siguen emergidas, lo que las convierte en un lugar único para la investigación, tanto de los procesos evolutivos del mundo animal, como de las formaciones volcánicas con semejantes características.

Este largo periodo de actividad volcánica dificulta la determinación de la edad de las islas más antiguas con métodos isotópicos y crea cierta polémica dentro del mundo científico. La mayoría de los autores datan las partes más antiguas de Fuerteventura en edades entre 20 y 38Ma (Schminke, 1976; Cantagler et al.,

1993; Anacochea et al., 1990; Coello et al., 1992). Otros autores (Le Bas et al., 1986) basándose en datos paleontológicos sugieren una edad entre 80 y 70Ma. Aunque todavía la edad exacta del “nacimiento” del archipiélago no está perfectamente definida, ésta es, con seguridad, mayor de 25Ma. A pesar de esta incertidumbre se ha de subrayar una característica geocronológica muy importante, todas las estructuras comparables, tales como los complejos basales, los volcanes etc., son más antiguos en las islas orientales que en las occidentales.

Durante años se han desarrollado varias teorías que tratan de explicar la formación de las Islas Canarias. Basándose en las irregularidades de la actividad volcánica presente en las islas y la existencia de volcanes activos en algunas de las islas con mayor edad, Anguita y Hernan (1975) proponen la hipótesis de la fractura propagante (propagating fracture). Según ésta las diferencias en la tensión de la placa tectónica, cuando ésta está en proceso de movimiento, producen una fractura que provoca el volcanismo. Los cambios en la tensión con periodos de compresión y descompresión explicarían los discontinuos ciclos volcánicos. Sin embargo, quedan sin esclarecer algunos problemas relacionados con la falta de fracturas Cenozoicas en el fondo submarino entre las islas y la parte sur del Atlas (Hinz et al., 1982). También el gran volumen de las islas está en desacuerdo con las posibilidades teóricas para generar magma sólo por cambios de presión en la litosfera.

Otro modelo que ha sido propuesto es el modelo de “punto caliente” (hot spot) (Schmincke, 1973; Vogt, 1974a, 1974b; Khan, 1974; Morgan, 1983). El típico ejemplo de esta teoría son las Islas Hawai (Wilson, 1963). Este modelo atribuye la actividad volcánica a una anomalía termal en el manto cerca de la placa oceánica. De ahí el magma se expulsa hasta llegar a formar, cuando emerge sobre la superficie, la isla. Por otro lado los movimientos tectónicos desplazan el material acumulado (la isla) y en la zona sobre el “hot spot” el proceso empieza de nuevo. De este modo se forman cadenas volcánicas con una distribución lineal en la cual las islas tienen edades sucesivas. A pesar de la similitud en la distribución geográfica y temporal, las Islas Canarias presentan unas pausas entre



los ciclos de actividad magmática que llegan a siete millones de años, hecho que no puede ser explicado por este modelo. También la longitud de la vida de sus volcanes supera con creces la de las Islas Hawai.

La tercera hipótesis más concurrida es la de la “elevación de bloques tectónicos” propuesta por Araña y Ortiz (1986, 1991). Su punto débil es la incapacidad de proponer mecanismos satisfactorios para la formación de magma. Tampoco se da interpretación de la distribución temporal y espacial del volcanismo Canario.

Buscando una solución de todos estos problemas Anguita y Hernan (2000) crean un modelo unificado que reúne estas tres teorías. Según ellos el origen de los magmas es una anomalía termal situada debajo del archipiélago, Norte de África y partes de Europa central y occidental (Hoerne et. al., 1995). Esto explicaría las numerosas similitudes con los volcanes del Atlas central. La forma de esta anomalía es parecida a una hoja de papel que no penetra en el manto inferior, características que la distinguen claramente de los clásicos puntos calientes. Probablemente en este caso se trata de restos de un punto caliente fósil que se formó a finales del Triásico.

La fractura propagante ha sido necesaria para que los magmas de esta anomalía térmica salgan a la superficie. Con esto también se explica el largo periodo de actividad volcánica y su patrón temporal. Por otro lado, los movimientos tectónicos de bloques es un proceso presente en el archipiélago que no se puede negar.

### **1.3.2.1. Fuerteventura**

Fuerteventura es la isla más antigua de todo el archipiélago canario, aunque acerca de su edad todavía hay algunos puntos discutibles, ésta es mayor de 25M. Como consecuencia de su antigüedad, la isla está muy erosionada y su altitud máxima es de tan sólo 807m (Pico de la Zarza, Jandia). Podemos imaginar hasta

qué punto la erosión tiene importancia cuando comparamos este dato con las 3300m de elevación que se estima que tuvo Fuerteventura en el pasado. La gran parte de esta erosión fue producida durante un largo periodo de quiescencia entre el mioceno y el pleistoceno. La actividad volcánica post-miocénica en Fuerteventura es escasa y queda limitada a la zona central y norte de la isla. La única excepción es la península de Jandia.

A poca distancia, y al norte de Fuerteventura, se encuentra el pequeño islote del Lobo. Este islote es la única parte todavía emergida de la franja de tierra que conectaba Fuerteventura y Lanzarote en el pasado.

Su superficie de 1731 kilómetros cuadrados la sitúa, detrás de Tenerife, como la segunda isla más grande del archipiélago.

Fuerteventura junto con Lanzarote constituyen las dos islas más áridas del archipiélago y no poseen una gran variedad de hábitats. A pesar de ello su valor científico es incalculable. Hay muy pocos ejemplos de islas oceánicas con unas edades geológicas tan elevadas. Esto nos permite observar y estudiar diferentes estados de la sucesión ecológica ausentes en islas más jóvenes.

### **1.3.2.2. Lanzarote**

Es la isla más oriental del archipiélago. Tiene una superficie de 862 kilómetros cuadrados y su altura máxima es de 670m (Peñas de Chache). La edad de Lanzarote es de alrededor de 15.5Ma (Coello et. al., 1992). Al contrario que Fuerteventura aquí todavía hay una considerable actividad volcánica. De hecho una de las erupciones históricas más importantes en cuanto a la cantidad de material expulsado y tiempo de duración, es la del volcán de Timanfaya. Como resultado de esta erupción la superficie de la isla aumento considerablemente y ahora esta zona forma el Parque Nacional de Timanfaya.

Señalaremos que las islas de Fuerteventura y Lanzarote están separadas por el estrecho de La Bocaina que tan solo tiene una profundidad máxima de 30 m, lo que nos indica que ambas islas forman parte de un mismo sistema volcánico y que estuvieron unidas repetidas veces a lo largo de su historia.

Al norte de Lanzarote se sitúan tres islotes: La Graciosa, Alegranza y Montaña Clara. Además existen también pequeños islotes emergidos denominados “roques” como son el Roque del Este y el Roque del Oeste. Este grupo de islotes se conoce como el archipiélago Chinijo.

### **1.3.2.3. Gran Canaria**

La isla de Gran Canaria con sus 1532 kilómetros cuadrados ocupa el tercer lugar detrás de Tenerife y Fuerteventura. La isla se formó antes de 14.1-13.9Ma (Schminke, 1976) básicamente como resultado de una gran erupción. Los siguientes ciclos volcánicos han sido de menor importancia. Como resultado de la concentración del volcanismo más reciente se observa una gran diferencia entre la zona NE y la SO de la isla. En la mitad NE se presenta el típico paisaje volcánico reciente.

A pesar de la fuerte erosión la isla todavía tiene una elevación importante. Su punto más alto llega a los 1949m (Pico de las Nieves).

### **1.3.2.4. La Gomera**

La edad de la isla de La Gomera se estima en 12Ma (Cantagrel et. al., 1984; Ancochea et. al., 1990). Ésta es la única que no presenta actividad volcánica

cuaternaria. Cantagrel et. al., (1984) data el final del volcanismo de La Gomera hace 2.8Ma.

Aunque la edad geológica de la parte emergente de la isla es alrededor de 12Ma su complejo basal es bastante más antiguo y refleja un periodo de vulcanismo submarino inicial. Estas primeras etapas de la formación de La Gomera tienen una edad estimada de 20Ma (Abdel-Monem et. al., 1971).

La erosión ha formado el relieve actual de la isla con barrancos radiales muy profundos y una zona alta bastante más plana. El punto más alto es el Alto de Garajonay con 1487m. La Gomera ocupa unos 380 kilómetros cuadrados.

### **1.3.2.5. Tenerife**

Tenerife es la isla más grande (2058km<sup>2</sup>) y más alta (3718m Teide) del archipiélago. Esta isla es originaria de tres islas independientes, las cuales ahora forman los macizos de Conde, Teno y Anaga. Los primeros en emerger fueron el Roque de Conde y Teno con unas edades de 11.6Ma y 6.7Ma respectivamente (Ancochea et. al., 1990). Un poco más tarde sobre los 6.5Ma (Ancochea et. al., 1990) se formó Anaga. Hace 2Ma empezó un ciclo de actividad volcánica que se caracterizó por la gran cantidad de materiales emitidos y por su larga duración (unos 130000 años). Durante este periodo se formó la zona conocida como Las Cañadas y las tres islas antiguas quedaron unidas. Tal magnitud tenían estas erupciones que el edificio volcánico que se formó en el centro de la isla pudo alcanzar una altitud de unos 5000m (Carracedo, 1984a). A finales de este periodo, el antiguo estratovolcán que formaba la parte central de la isla se colapsó y se formó el edificio Teide-Pico Viejo que todavía está activo.

Tenerife es la isla donde mejor se observa uno de los fenómenos que participa activamente en la formación del relieve de las islas volcánicas – el deslizamiento

de masas. Como resultado de deslizamiento de masas terrestres se han formado los “valles” de la Orotava y Güimar.

#### **1.3.2.6. La Palma**

La isla de La Palma es una de las islas en las que se han observado erupciones volcánicas recientes y todavía está bastante activa. La última erupción que tuvo lugar es la del volcán de Teneguia en el año 1971.

Con una edad de entre 1.5-2Ma (Carracedo, 1984a; Schmincke, 1976) es una de las islas más jóvenes. Tiene una superficie de 706 kilómetros cuadrados y una altura máxima de 2426m (roque de Los Muchachos).

En la isla de La Palma se sitúa una formación única – la Caldera de Taburiente. La Caldera es una gigantesca depresión con un diámetro que llega a 10km y un desnivel nunca menor de 800m y en algunos puntos superior a 2000m. Su formación es resultado de grandes deslizamientos por efecto de la gravedad, completada con el efecto erosivo de las aguas.

#### **1.3.2.7. El Hierro**

El Hierro es la isla más pequeña y joven de todo el archipiélago canario. También es la isla más occidental y por lo tanto la más alejada del continente Africano. Su edad estimada es de 0.75-1Ma (Carracedo, 1984a). Independientemente de su juventud y tamaño, El Hierro es la isla con mayor densidad de volcanes, con unos 500 conos abiertos y 300 cubiertos por coladas de lavas. Aquí también podemos encontrar los resultados de los deslizamientos de tierra, que han formado el “valle” del Golfo hace unos 50000 años.

La superficie total de El Hierro es de 278 kilómetros cuadrados y su punto más alto es de 1501m (Alto de Malpaso).

### **1.3.3. El Clima**

El clima del archipiélago canario es el resultado de la interacción entre los componentes atmosféricos y los factores geográficos presentes. Las Canarias están situadas en el punto de transición entre la zona climática templada y la tropical. Esto explica los movimientos de la atmósfera más típicos de la zona. Hay dos tipos de vientos que se observan con mayor frecuencia, los húmedos y frescos del NE y los secos y calientes del NW, estos últimos se sitúan a partir de 2000m de altura. El origen de las corrientes húmedas del NE se encuentra en la zona oriental del anticiclón de las Azores y su altura es de entre 400 y 1200m. Como resultado de su interacción se produce una inversión térmica y la formación de una franja de nubes entre 600 y 1000m en las vertientes norte, conocida como “mar de nubes”. En esta zona la humedad es mucho más alta, lo que permite el desarrollo de un bosque subtropical: la laurisilva.

El debilitamiento o la retirada del anticiclón de las Azores permite también que Canarias sea afectada por invasiones de aire sahariano que a menudo vienen cargadas con gran cantidad de polvo en suspensión. Estos vientos calientes y secos son conocidos como calima.

En la formación del clima local un factor muy importante a tener en cuenta es también el relieve. En las islas con menor altura (Fuerteventura y Lanzarote) el mar de nubes no llega a formarse y éstas reciben pocas precipitaciones. Como consecuencia de esto, son mucho más áridas que el resto el archipiélago.

### **1.3.4. El entorno biogeográfico**

Un gran número de elementos geográficos, ambientales, florísticos y faunísticos similares, que Las Canarias comparten con otros archipiélagos del Atlántico Norte, fueron la causa para situarlas en un marco biogeográfico característico. En este marco se han incluido las Azores, Madera, Salvajes, Canarias y Cabo Verde. El primero en utilizar el término “Macaronesia” para nombrar a esta región biogeográfica fue el botánico Philip Webb en 1845.

Todos estos archipiélagos son de origen volcánico y en varios de ellos ha habido volcanismo histórico (Canarias, Azores, Cabo Verde). Sin embargo y como resultado de su situación geográfica el clima difiere mucho entre ellos. Se observa una clina de norte a sur, del clima atlántico propio de las Azores, hasta Cabo Verde donde predomina un clima típicamente tropical con una época de lluvias en verano y otra seca en invierno. Una posición intermedia ocupan las Islas Canarias y Madera con un clima más de tipo mediterráneo. Todas estas diferencias conllevan una marcada diferenciación floral entre los distintos archipiélagos. En las Azores la flora es eurosiberiana-atlántica, mediterránea en Madera, mediterránea-sahariana en Canarias y sahariana-sudanesa en Cabo Verde. Basándose en esta heterogeneidad algunos autores cuestionan la entidad de esta región biogeográfica (Lobin, 1982). Otros (Sunding, 1979) añaden una zona del continente africano situada entre Agadir y Nouadhibou, llamada enclave macaronésico continental, donde se han descubierto especies típicamente macaronésicas como *Laurus azorica* y *Dracaena draco*. Kunkel (1993) llega más lejos e incluye la región del Algarbe (en la costa Portuguesa). También propone una subdivisión de la Macaronesia en Gran-Macaronesia y Lauri-Macaronesia.

Como se puede observar los límites de la “Macaronesia” y su actual validez están muy cuestionados y poco claros. Es muy difícil encontrar elementos florísticos y faunísticos comunes en una franja geográfica tan amplia y con unas condiciones

climáticas tan diferentes. De hecho el único representante de la flora vascular endémica común en todos los archipiélagos es *Dracaena draco*.

### **1.3.5. Caracterización ecológica**

Como resultado de la interacción entre un relieve muy diverso y los factores climáticos, las Islas Canarias presentan una enorme diversidad de hábitats. Aquí, al igual que en las zonas continentales, se observa una estratificación vertical tanto en la vegetación como en las condiciones climáticas. Las partes más bajas presentan una vegetación árida y semiárida. En estas zonas las condiciones son prácticamente desérticas, con temperaturas elevadas y muy pocas precipitaciones, especialmente en las vertientes sur de las islas. Cerca de la costa podemos encontrar muchas plantas halófitas o vegetación de dunas. En las partes bajas alejadas de la costa se encuentran formaciones de *Euphorbia sp.* Aquí se pueden distinguir dos tipos de comunidades – tabaibales con *Euphorbia balsamifera* y cardonales con *Euphorbia canariensis*. Esta primera franja árida se extiende hasta los 250m de altitud media. En algunas partes concretas y zonas de las vertientes sur, puede incluso llegar hasta una altitud más elevada.

A partir de los 250m empieza una parte xerófila donde, junto con las *Euphorbia sp.*, aparecen comunidades de Tamarix-Phoenix, *Juniperus sp.* y *Dracaena draco*. Esta zona xerófila llega hasta los 800m en las vertientes sur y es la única, aparte de la árida, presente en las islas más bajas: Fuerteventura y Lanzarote. En estas debido a su baja altura no llega a formarse el “mar de nubes” mencionado anteriormente. Como resultado de esto el aporte de agua es muchísimo menor y no se observan las diferencias entre las vertientes sur y norte, tan características en el resto de las islas del archipiélago.

En las islas con mayor altitud y en la vertiente norte, a una altura entre 600m y 1200m, se manifiesta una zona cubierta de bosque húmedo subtropical conocido



como laurisilva. El nombre “laurisilva” viene de la especie dominante *Laurus azorica*. Especies comunes son también la *Ocotea foetensis*, *Persea indica*, *Erica arborea* y *Erica scoparia*. La formación de este bosque es posible por el continuo aporte de agua del “mar de nubes”. En realidad las precipitaciones en esta zona no son tan frecuentes pero otro fenómeno, “la lluvia horizontal”, es el que más agua aporta a la superficie. Así se denomina al agua que se descarga de las nubes en forma de rocío.

Por encima de la laurisilva empieza la zona de pinares. En las vertientes sur, donde no hay laurisilva, el bosque de pino empieza a partir de los 800m. La especie dominante es el pino canario (*Pinus canariensis*) aunque ahora, y como resultado de la actividad humana (reforestaciones, plantaciones etc.), se pueden encontrar especies de pino alóctonas. La zona de pino llega hasta los 2000m aunque puede extenderse hasta los 2500m.

Por encima del anillo formado por el bosque de pino se sitúa el estrato de las comunidades subalpinas. Aquí predominan los arbustos xerófilos como la retama (*Spartocytisus sp.*).

Finalmente en altitudes mayores de 3000m nos encontramos con una zona típicamente alpina. La vegetación es muy escasa aunque aquí es donde se encuentra un endemismo muy peculiar: la *Viola cheiranthifolia*.

Aparte de los hábitats superficiales caracterizados por sus condiciones climáticas y la flora, en las islas oceánicas podemos encontrar unos hábitats adicionales – los tubos volcánicos (cuevas de origen volcánico) y el MSS (medio subterráneo superficial). Los tubos volcánicos se forman como resultado de la diferente velocidad de solidificación de la lava en superficie. Cuando el material piroclástico tiene cierta fluidez, la parte exterior, que está en contacto con el aire, se enfría más rápidamente que el resto. De esta manera la lava continúa fluyendo al interior formando el tubo volcánico. El MSS está formado por numerosas cavidades existentes entre las distintas coladas y en los acúmulos de materiales piroclásticos. A menudo el MSS está recubierto con una capa de suelo,

especialmente en zonas con abundante vegetación. Con el tiempo, y como resultado de la erosión y la acumulación de sedimentos, los tubos volcánicos y el MSS acaban colmatándose o degradándose. Según Howarth (1983) la vida media de un tubo volcánico es de unos 500000 años, pero en las islas Canarias se han detectado algunos tubos volcánicos en coladas de 2Ma (Martín, 1992).

### **1.3.6. Las islas y la gente**

La presencia humana en las Islas Canarias es muy antigua y probablemente ya en el tercer milenio antes de Cristo había poblaciones aborígenes en las islas – los guanches. El origen de estos primeros pobladores tiene que localizarse en los pueblos beréberes del norte de África. La economía practicada por estos pueblos fue diferente entre las islas en función de las posibilidades del medio. Así, la de La Palma y Fuerteventura fue esencialmente ganadera, la de Gran Canaria fundamentalmente agrícola y, combinando indistintamente la agricultura y el pastoreo, la de Tenerife, La Gomera, El Hierro y Lanzarote. Con esta economía muy básica y dirigida al autoconsumo empiezan los primeros impactos sobre el medio natural de las islas producidas por la actividad humana. Aunque este efecto inicial, debido al reducido tamaño de las poblaciones, no fue muy agresivo en cuanto a la fauna y los recursos hídricos, su efecto sobre la flora autóctona debió de ser importante. En las islas Canarias nunca hubo herbívoros salvajes grandes y la flora evolucionó ajena a la acción de depredadores de importancia. Por esto la importancia del pastoreo resulta especialmente importante ya que en esta situación no hace falta llegar a sobre pastoreo para producir efectos negativos sobre el ecosistema. A diferencia de las zonas continentales donde las plantas han evolucionado en presencia de grandes herbívoros salvajes, aquí la cabra y la oveja, ya utilizadas por los guanches, causaron un fuerte impacto inicial.

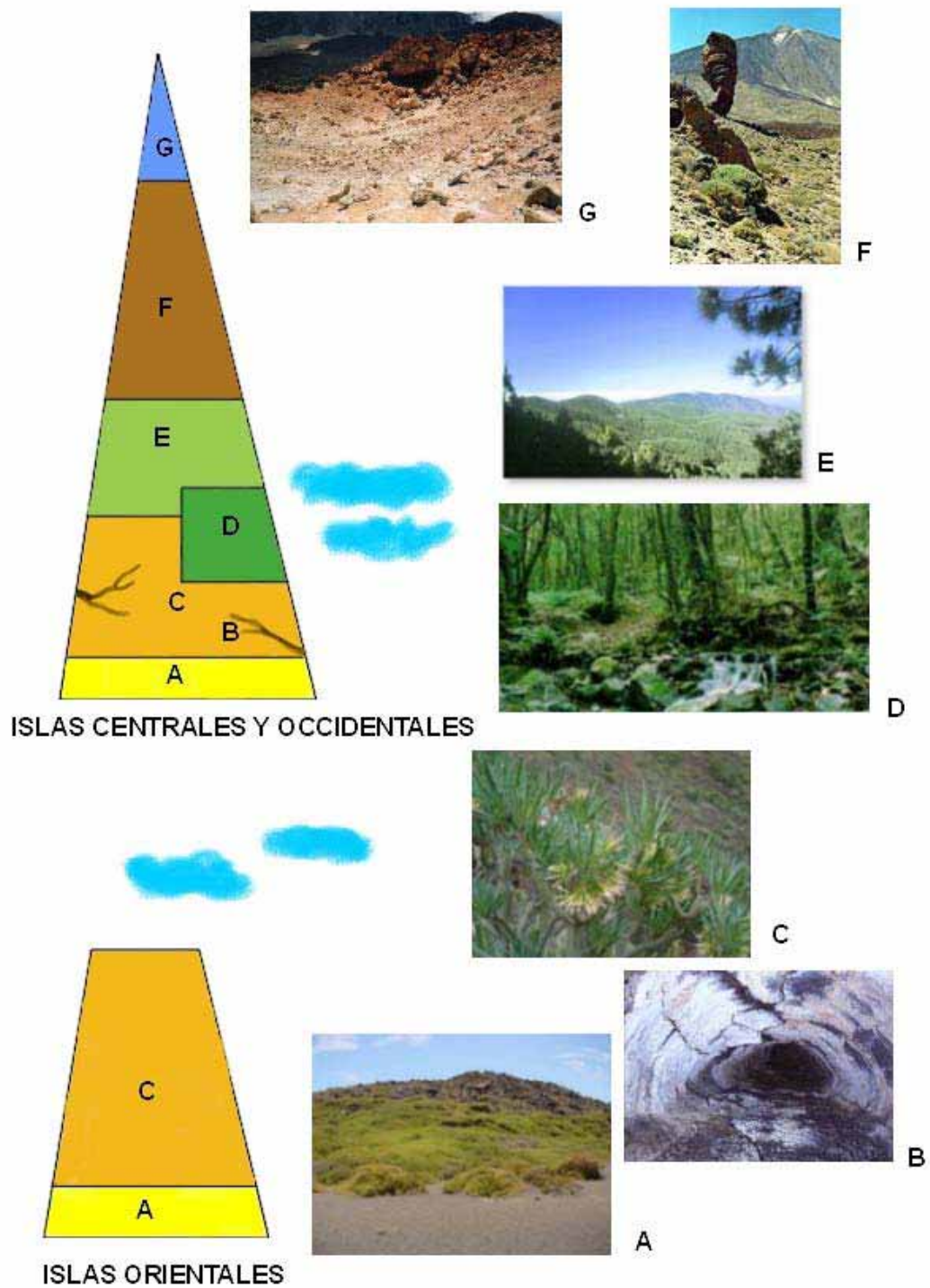


Figura 2. Representación esquemática de la estratificación vertical de las comunidades vegetales en las Islas Canarias. A – vegetación halófila; B – tubo volcánico; C – vegetación xerófila; D – laurisilva; E – pinar; F – vegetación xerófila subalpina; G – desierto de piedra.

Posteriormente se introdujeron conejos en todas las islas, y muflones y arruís en las zonas altas para la caza. También la actividad agrícola ha ido en aumento especialmente en el último siglo. La ocupación del terreno por una agricultura intensiva y pujante, espoleada por su fuerte capacidad exportadora, ha sido la tónica prevalente durante las últimas décadas, si bien no debemos olvidar que esta moderna agricultura sustituyó a otra anterior de subsistencia, que ocupó en su día bastante mayor extensión. Por ello son abundantes las superficies abandonadas, y vistas las cosas en este sentido, se ha producido una cierta recuperación del medio. A esto tenemos que añadir el constante crecimiento de la población humana de las islas y los efectos que produce: desarrollo urbano, sobreexplotación de los acuíferos, creciente cantidad de basura y un largo etcétera.

Como resultado de la actividad agrícola en zonas bajas, la deforestación, el pastoreo, los impactos de las construcciones urbanas y las vías de comunicación, ya se ha alterado, algunas veces muy profundamente, aquella vegetación que maravillaba a Humboldt durante su visita a las Islas.

### **1.4. *La biodiversidad en las Islas Canarias***

Las Islas Canarias son bien conocidas por su gran biodiversidad y por el elevado número de especies endémicas que albergan. El número total de especies citadas en el archipiélago sobrepasa los 12.661 de las cuales un 28% son endémicas. Estas especies se agrupan en 4.512 géneros y 1.145 familias. El 2.5% de estos géneros son endémicos. La tasa de endemidad no es igual y varía bastante en los distintos grupos. De esta forma hay grupos donde no hay especies endémicas y otros donde prácticamente todas lo son. Entre todos los grupos de organismos presentes, el reino animal es el que tiene mayor número de taxones de los cuales más de la mitad pertenecen a los artrópodos. En cifras absolutas el número de especies conocidas de artrópodos en las islas alcanza 6.000 de las cuales un 51%

son endémicos (3.054). En este número no están incluidas las especies introducidas en tiempos históricos como resultado de la actividad humana. Estas especies alóctonas pueden ser de interés en casos concretos pero no tienen importancia biogeográfica o evolutiva con respecto a la fauna Canaria.

#### **1.4.1. Estado de conocimiento de la diversidad de las arañas en el archipiélago**

Una gran parte de la excepcional riqueza faunística de las Islas Canarias se debe a los arácnidos. Los arañas (Araneae) y los pseudoscorpiones (Pseudoscorpiones) presentan una tasa de endemidad superior al 50% y tienen un elevado número de especies endémicas que supera las 300. Sólo los coleópteros (Coleoptera) superan al orden Araneae en cantidad de especies endémicas. Las arañas están representadas por 453 especies y aunque este número es muy elevado, éstas pertenecen a un grupo de géneros relativamente reducido. Muchos de estos géneros han sufrido un proceso de radiación adaptativa excepcional y manifiestan una gran cantidad de endemismos. Buenos ejemplos son el género *Dysdera* con 43 especies, *Oecobius* con 35 y *Spermophorides* con 22.

Aunque los números que reflejan la diversidad de las arañas pueden parecer altos, estos no son definitivos ya que la gran mayoría de las familias presentes en este archipiélago están poco estudiadas. En este sentido, casi el único ejemplo de un estudio completo anterior al presente trabajo es el género *Dysdera* (Ribera & Arrendó, 1994; Arnedo & Ribera, 1996; Arnedo et al., 1996; Arnedo & Ribera, 1997; Arnedo et al., 2000).

### **1.5. El sujeto de este estudio: el género *Pholcus* (*Pholcidae*, *Araneae*)**

#### **1.5.1. Características de la familia *Pholcidae***

Los representantes de la familia *Pholcidae* son de tamaño pequeño a mediano y con el prosoma casi igual de largo que ancho. Su habitus es muy variable, pero se distinguen fácilmente del resto de las familias de arañas por la presencia de procurus en el pedipalpo del macho; las modificaciones sexuales de los quelíceros en los machos; el tamaño del clípeo que es casi tan alto como los quelíceros; la pseudosegmentación del tarso y el número de tricobotrios en la tibia de las patas que se reduce a tres (raramente a dos en algunos casos). Probablemente la característica más llamativa que hace los phólcidos muy fácilmente reconocibles a simple vista es la gran desproporción entre la longitud de sus patas y el tamaño del cuerpo. En todas las especies los apéndices marcadores son largos y el primer par puede llegar a ser veinticinco veces más largo que el cuerpo.

La mayoría de las especies tiene ocho o seis ojos. En las especies cavernícolas los ojos están reducidos y en muchos casos faltan por completo. En los phólcidos con ocho ojos, estos están distribuidos en dos tríadas laterales compuestas por los ojos laterales anteriores (OLA), los ojos medianos posteriores (OMP) y los laterales posteriores (OLP). Los ojos medianos anteriores (OMA) están situados en el centro del área ocular. Normalmente toda la zona ocular está elevada y, muy a menudo, los ojos se sitúan sobre unas características elevaciones. Estas elevaciones se sitúan en algunos casos en el centro de la zona ocular, aunque en la mayoría de las ocasiones se encuentran situadas lateralmente. En los géneros que tienen seis ojos faltan los OMA. El prosoma presenta, en algunos casos, sobre su parte dorsal una hendidura o una depresión oval. El clípeo es muy alto y con una

orientación bastante variable, desde vertical a casi horizontal y en algunos géneros presenta modificaciones sexuales en los machos.

En los machos los quelíceros están casi siempre modificados sexualmente. Estas modificaciones pueden ser muy variables y comúnmente se observa más de una. La presencia de órganos estriduladores también es bastante común tanto en machos como en algunas hembras.

El pedipalpo de los machos lleva modificaciones sexuales prácticamente en todos sus artejos. En muchos géneros la coxa presenta una apófisis retrolateral. El trocánter puede tener varios tipos de apófisis y/o pelos modificados. El fémur presenta, por lo menos, una apófisis, normalmente sobre su parte ventral, aunque en algunos casos el número de apófisis puede ser mayor. En todos los phólcidos el cymbium desarrolla un gran paracymbium fuertemente quitinizado, que en esta familia se llama procursus. El procursus presenta una morfología muy variable y extremadamente compleja. Sobre la parte prolateral (raramente dorsal) del cymbium se sitúa el bulbo genital. En numerosas especies el bulbo tiene una o varias apófisis que habitualmente muestran gran complejidad.

El opistosoma, a diferencia del prosoma, es extremadamente variable en cuanto a su forma. Las formas más comunes son las alargadas de forma cilíndrica y las globulosas. Los miembros de la familia Pholcidae tienen un sistema respiratorio compuesto por un par de filotráqueas y con una red traqueal rudimentaria o ausente. El gonoporo en los machos generalmente presenta cuatro hileras aunque en algunos casos estos faltan o están reducidos a dos. Raramente el número de los hileras es superior a cuatro como en *Crossopriza lyoni* (véase Huber et al., 1999) que tiene seis. En muchas especies las hembras poseen un epigino que lleva una placa quitinizada. Su morfología interna es muy variable pero generalmente el útero externo esta provisto de un par de placas porosas que raramente están fusionadas. La valva esta rodeada de crestas que en general presentan una fuerte esclerotización. Todos los phólcidos poseen tres pares de hileras en las cuales no se observan dimorfismos sexuales.

Como se puede observar los phólcidos presentan un dimorfismo sexual bastante acusado. Muy probablemente este fenómeno es resultado de una selección sexual basada en la selección del macho por parte de las hembras (Huber, 1999).

### **1.5.2. Caracteres morfológicos del género *Pholcus***

Las especies del género *Pholcus* son arañas de pequeñas dimensiones (entre 2 y 10 mm) con unas patas exageradamente largas en comparación con el resto del cuerpo. El prosoma es oval, de color amarillento y con manchas de tonalidades pardas. La identificación de las diferentes especies de *Pholcus* se basa principalmente en los caracteres morfológicos situados en el órgano copulador masculino (el pedipalpo) y en el genital femenino (epigino y vulva). En los machos pueden ser útiles las apófisis presentes en los quelíceros, caracteres que resultan del dimorfismo sexual que manifiestan.

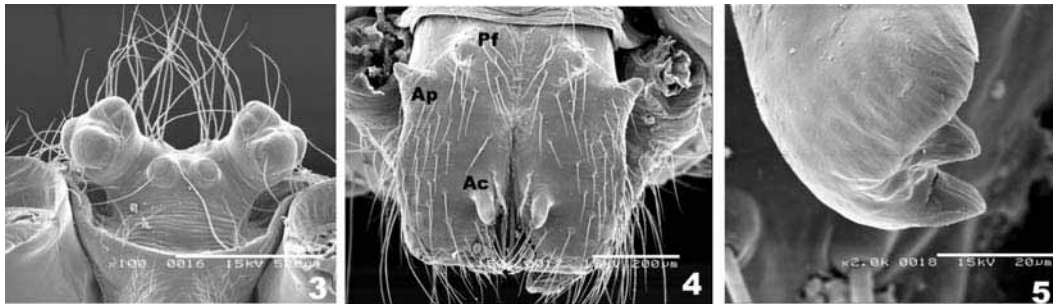
Probablemente éste es el género de arañas más familiar para la gran mayoría de la gente ya que una especie cosmopolita, *Pholcus phalangioides*, tiene una marcada tendencia antropófila y está presente en la mayoría de las casas, incluso en las grandes ciudades.

#### **1.5.2.1. Prosoma**

El prosoma es redondeado, de color amarillento y con manchas de tonalidades pardas. Los ojos normalmente son ocho y están situados sobre una elevación ocular donde los OLA, OLP y OMP forman dos tríadas laterales y los OMA se sitúan entre ellas. El número de ojos, en algunos casos, puede ser seis. También se conocen muchas especies troglomorfas en las cuales algunos o todos los ojos están reducidos, o pueden faltar, como es el caso del endemismo canario *Pholcus*



*corniger*. La línea ocular anterior está recurvada, este carácter permite distinguir los diferentes géneros dentro de la subfamilia Pholcinae. En la mayoría de las especies las tríadas laterales se sitúan sobre dos salientes cilíndricos (Fig. 3). El clípeo, es casi vertical con una altura casi igual a la de los quelíceros y sin modificaciones sexuales. El esternón con una longitud similar a su anchura presenta en algunos casos una mancha más oscura en el centro. El labium está fusionado con el esternón.



Figuras 3-5 (*Pholcus edentatus*). 3 – ojos, vista frontal. 4 – quelíceros, vista frontal; 5 – pelos modificados de las apófisis de los quelíceros. Af – prominencias frontales, Ap – apófisis proximolaterales, Ac – apófisis de los quelíceros. Escalas: 3 – 500 $\mu$ m. 4 y 5 – 200 $\mu$ m.

### **1.5.2.2. Apéndices**

#### **Quelíceros**

Los quelíceros están bien desarrollados, orientados verticalmente y en general poseen una coloración más oscura que el prosoma. En los machos presentan un acusado dimorfismo sexual que se manifiesta mediante tres estructuras: las apófisis de los quelíceros; las prominencias frontales y las apófisis proximolaterales (Fig. 4). Las apófisis de los quelíceros están fuertemente quitinizadas, se sitúan en la parte distal de los quelíceros y presentan varios pelos altamente modificados (Fig. 5). Los quelíceros de las hembras no presentan

apófisis y normalmente la diferencia en la coloración con el prosoma no es tan acusada.

### **Pedipalpos**

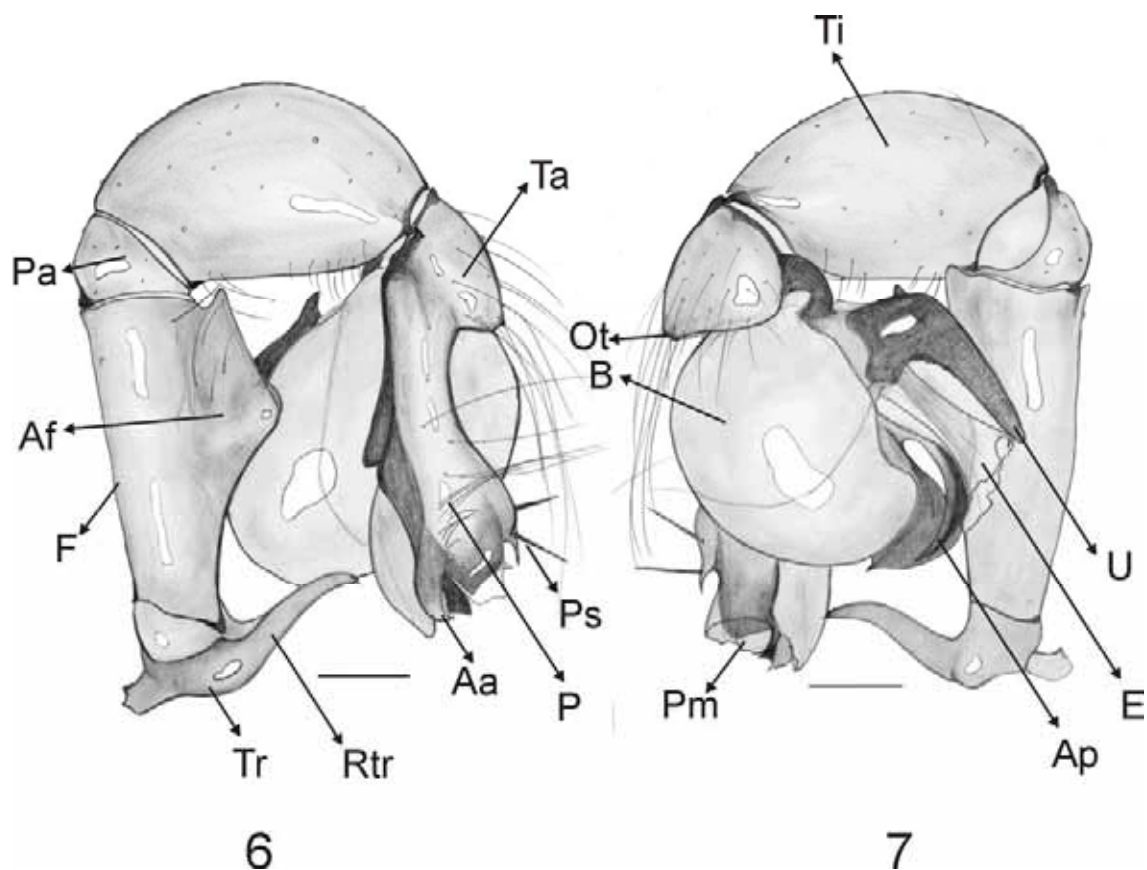
Los pedipalpos están formados por seis artejos: coxa, trocánter, fémur, patela, tibia y tarso. En los machos, como en el resto de las arañas, los pedipalpos tienen la función de órgano copulador masculino y presentan numerosas estructuras que intervienen en la cópula y transfieren el esperma en la cavidad genital femenina. Los pedipalpos masculinos del género *Pholcus* tienen una morfología muy compleja distinguiéndose fácilmente del resto de las arañas (Fig. 6 y 7). El bulbo genital está formado por escleritos fusionados (Kraus, 1984) y se inserta en la parte ventral de la zona proximal del tarso. La presencia de procursus, una estructura tarsal muy compleja y fuertemente quitinizada, es exclusiva de la familia Pholcidae y muy importante a nivel taxonómico.

El pedipalpo en *Pholcus* es robusto con forma de U invertida en estado de reposo. El trocánter, el fémur y la patela forman una de los ejes y el tarso con el procursus la otra. La tibia se sitúa entre los dos ejes. El trocánter (Fig. 12) es pequeño y manifiesta una o dos apófisis. La apófisis más desarrollada y presente en todas las especies del género es la apófisis retrolateral. En algunas especies, por ejemplo en *P. phalangoides*, el trocánter presenta una segunda apófisis: la apófisis ventral. El trocánter se articula con el fémur mediante estructuras membranosas. Se trata de una articulación bicondilar. El fémur es cilíndrico y manifiesta ventralmente una apófisis que se corresponde con la depresión ventral del procursus. En algunas especies sobre esta apófisis se observa una prominencia que empieza en su base y termina en la parte distal del fémur. La patela posee dos articulaciones bicondilares que la articulan con el fémur y la tibia. La tibia presenta dos tricobotrios – uno lateral y otro dorsal. En el tarso se distinguen dos partes – una distal y otra proximal. La parte distal se llama procursus. El procursus está fuertemente quitinizado y lleva numerosas estructuras (Fig. 8). La base del procursus normalmente es más delgada y lleva una protuberancia ventral. Esta protuberancia y la incisión del procursus encajan con la apófisis ventral del

fémur. La parte distal del procurus es muy compleja y presenta numerosas apófisis, membranas y espinas. Las espinas o denticulos sobre la parte dorsal pueden faltar en algunos casos pero en las especies canarias son muy comunes. Ventralmente el procurus posee una área dilatada y lateralmente una apófisis apical (Fig. 9). Sobre la parte apical se extiende una hendidura membranosa que termina en un proceso lamelar. Este proceso lamelar apical rebordea parcialmente una suave depresión. Más medialmente se observa al menos un proceso lamelar afilado. En muchas de las especies canarias, entre la apófisis apical y la parte distal del procurus se observa una apófisis adicional – la apófisis terminal. Dicha apófisis está fuertemente quitinizada, presenta la base estrecha y el ápex ancho y de coloración muy oscura.

El bulbo genital se inserta en la parte ventral del tarso y presenta varias apófisis (Fig. 10), la más grande de ellas es el uncus. El uncus, en *Pholcus*, está muy bien desarrollado y su morfología es muy útil para determinar las diferentes especies. Entre el uncus y el bulbo genital se encuentra otra proyección del bulbo llamada el apéndice del bulbo. Este apéndice es muy variable en su morfología y en muchas de las especies adicionalmente se divide en dos o tres apófisis distales. Entre el uncus y el apéndice se extiende el émbolo. El émbolo es membranoso con la base relativamente estrecha y dilatado en su parte donde se aprecian numerosos denticulos.

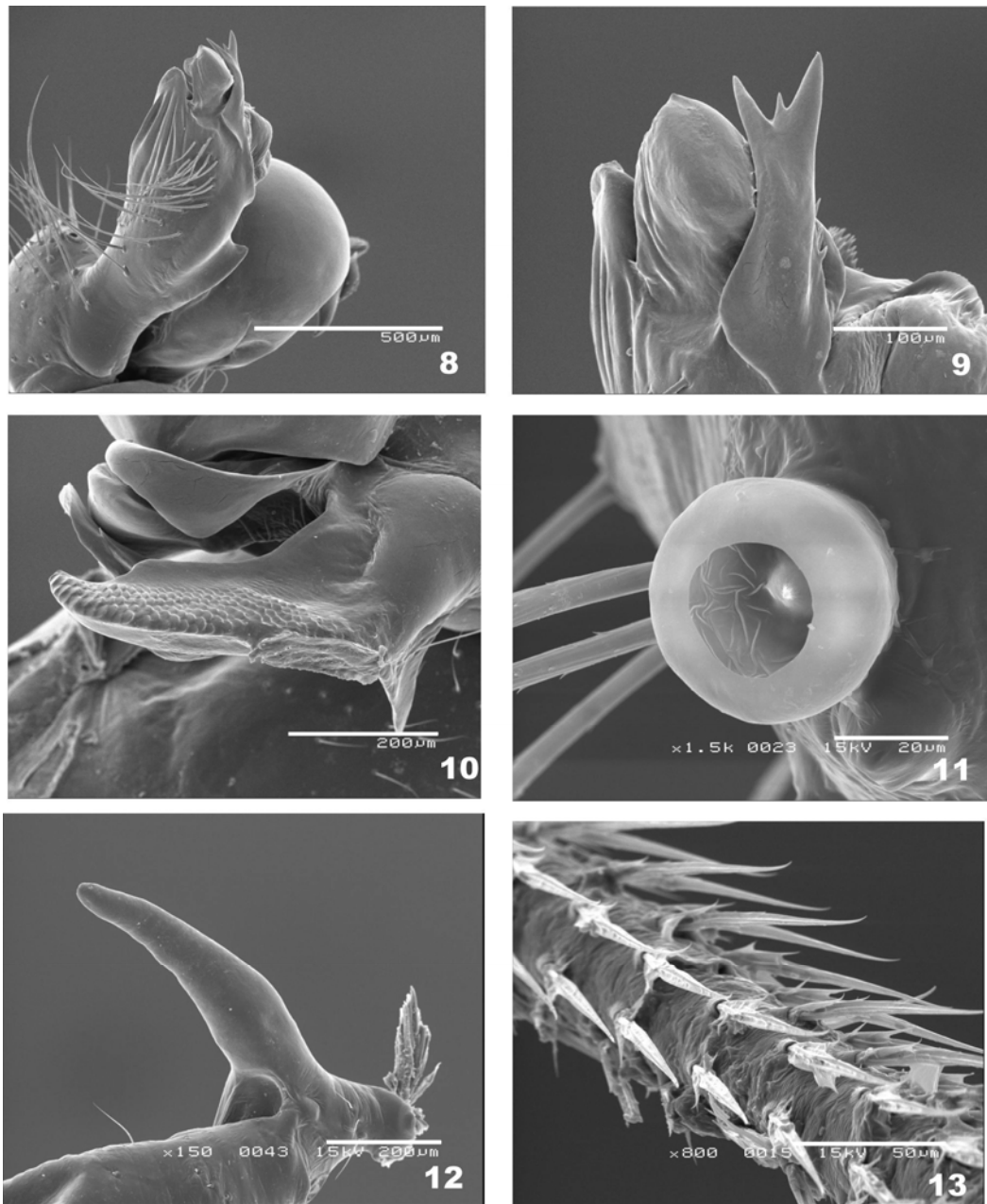
En la parte proximal del tarso se encuentra el órgano tarsal (Fig. 11) que en *Pholcus* es capsulado (Huber, 2000).



Figuras 6 – 7. Pedipalpo del macho (*Pholcus helenae*). 6 - vista prolateral. 7 – vista retrolateral. Tr - trocánter, Rtr – apófisis retrolateral del trocánter, F – fémur, Af – apófisis ventral del fémur, Pa - patela, Ti - tibia, Ta – tarso, Ot – órgano tarsal, P – procursus, Ps – espinas dorsales del procursus, Aa – apófisis apical del procursus, Pm – hendidura membranosa del procursus, B – bulbo genital, Ap – apéndice, U – uncus, E – émbolo. Escala 0.2 mm.

### **Apéndices marchadores**

Las patas son muy largas y finas, con el tarso pseudosegmentado (Fig. 13) y con tres uñas tarsales. Su tamaño relativo es 1243.



Figuras 8 – 13. Ultraestructura de los apéndices en Pholcus. 8 – Procursus (*Pholcus gomeræ*). 9 – Apófisis apical (*P. gomeræ*). 10 – Proyecciones del bulbo (*P. gomeræ*). 11 – Órgano tarsal (*Pholcus. corcho*). 12 – Apófisis retroalateral del trocánter (*Pholcus. calcar*). 13 – Pseudosegmentación del tarso (*P. edentatus*). Escalas: 8 – 500µm; 9 – 100µm; 10 y 12 – 200µm; 11 – 20µm; 13 – 50µm.

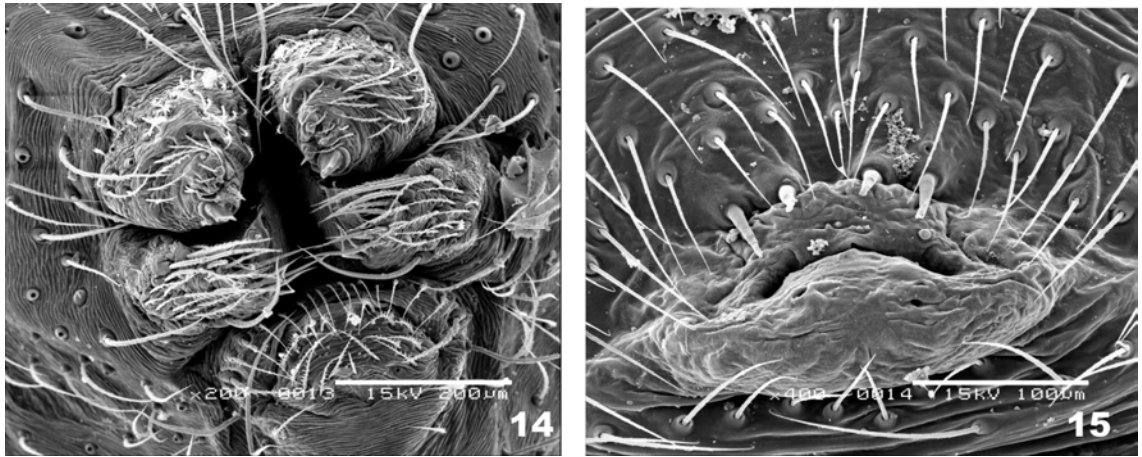
### **1.5.2.3. Opistosoma**

El opistosoma es cilíndrico y de coloración pardo-amarillenta. En numerosas especies presenta, en su parte dorsal, distintos patrones pigmentarios. Ventralmente la coloración es más clara. El epigino, la zona filotraqueal, las hileras y los alrededores del gonoporo masculino presentan una pigmentación más intensa y de tonalidades castañas.

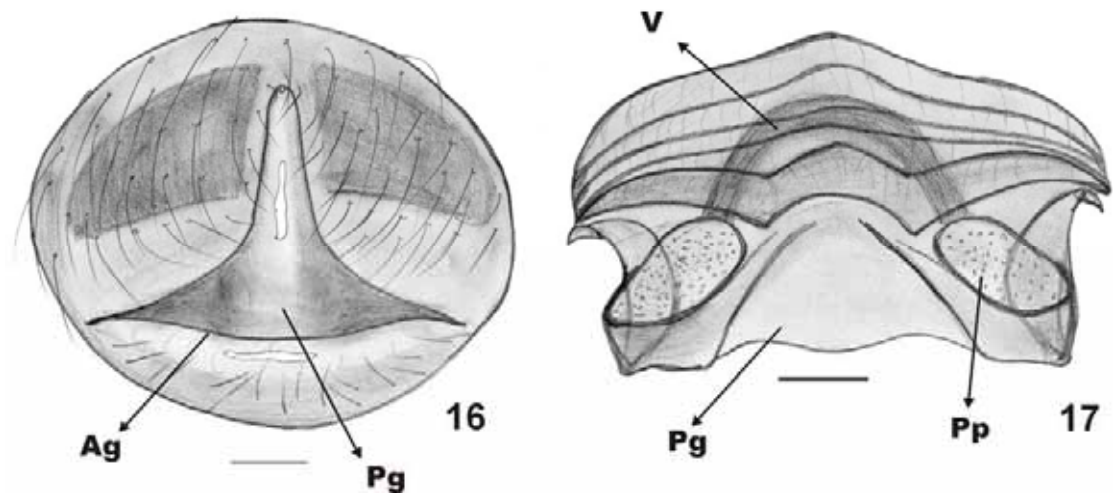
En la parte caudal del opistosoma se observan tres pares de hileras (Fig. 14): anteriores, medianas y posteriores. Las posteriores no presentan fusulas y no producen seda. Las hileras anteriores y las posteriores a menudo tienen machas de color castaño.

Ventralmente y en la parte anterior del opistosoma se sitúa el gonoporo que en las hembras diferencia un epigino. El gonoporo masculino (Fig. 15) en *Pholcus* tiene cuatro hileras. Exteriormente la apertura genital femenina está formada por una placa fuertemente quitinizada y, en la mayoría de los casos, tiene forma triangular (Fig. 16). La apertura genital se comunica con el útero externo (la vulva). El útero externo está separado del útero interno por una compleja estructura valval que diferencia dorsalmente dos placas porosas de forma oval (Brignoli, 1976, 1979, 1981; Deeleman-Reinhold, 1986; Wiehle, 1933, 1953, 1967; Uhl, 1994). Este par de placas porosas poseen numerosas glándulas unicelulares que depositan su secreción en el útero externo (Kovoor, 1981).

Los caracteres morfológicos de los órganos genitales femeninos que nos facilitan la identificación específica son: la forma y el tamaño de la placa genital, la abertura genital y la forma y situación de las placas porosas del útero interno (Fig. 17).



Figuras 14 – 15. Ultraestructura de las hileras y el gonoporo masculino (*P. edentatus*). 14 – Hileras. 15 – Gonoporo. Escalas: 14 – 200μm; 15 – 100 μm.



Figuras 16 – 17. Estructura del órgano genital femenino (*Pholcus helenae*). 16 - Epigino dorsal. 17 - Vulva. Pg – placa genital quitinizada, Ag – apertura genital, Pp – placas porosas, V – valva. Escalas: 0.2mm.

### **1.5.3. Biología**

Los *Pholcus* son gregarios y sedentarios. Casi todas las especies son arañas de tendencias lucífugas y por esta razón prefieren sitios donde no hay mucha luz. Construyen telas de captura irregulares donde esperan a sus víctimas. Para construir sus telas prefieren espacios cerrados donde no haya fuertes corrientes de aire y la humedad sea elevada. Algunas especies se encuentran en las entradas de cuevas (*Pholcus roquensis*) o incluso llegan a ser troglobias (*Pholcus corniger*), varias especies poseen marcadas tendencias antropófilas (*Pholcus ornatus*, *Pholcus fuerteventurensis*, *Pholcus phalangioides*).

Al igual que el resto de araneidos, los phólcidos son depredadores y capturan sus presas mediante telas de captura. Sus víctimas pueden ser atacadas incluso cuando están en contacto sólo con un hilo y no están realmente atrapadas en la tela. En cualquier caso los *Pholcus* nunca atacan sus presas si estas no están en contacto con la tela. El contacto inicial con la víctima es normalmente con el primer par de patas. Si por alguna razón éste se ha efectuado con las patas III o IV, el *Pholcus* vuelve a tocar la presa con el primer par de patas y después empieza a encubrirla con hilos de seda. Cuando el primer contacto es con el segundo par de patas se puede proceder directamente a enrollar la presa sin tocarla con el primer par. Después de inmovilizar a la víctima, le clava cinco o seis veces la uña de los quelíceros y luego empieza a alimentarse.

Aunque las presas más comunes son insectos que quedan atrapados en la tela, los *Pholcus* también se alimentan de otras arañas o de sus huevos invadiendo telas ajenas (Jackson & Brassington, 1987). También utilizan las telas de otras arañas como sistema de captura. En estos casos se observa un comportamiento específico denominado “mimicria agresiva”. Este comportamiento consiste en movimientos vibratorios que imitan la conducta de pequeños insectos cuando caen atrapados en la tela de araña. Este comportamiento se evidencia cuando



atacan otras arañas en sus propias telas y muy raramente cuando la presa es un insecto. Es difícil saber hasta qué punto es importante la depredación sobre otras especies de arañas, pero la presencia de comportamientos como la “mimicria agresiva” sugieren que debe de ser un fenómeno bastante normal en algunas especies.

La familia Pholcidae es prácticamente la única familia de arañas haploginas de las que se conoce en profundidad su biología reproductiva (Eberhard, 1992; Eberhard & Briceño, 1983, 1985; Huber, 1994, 1995, 1996a, 1996b, 1997a, 1997b, 1998a, 1998b, 1998c; Huber & Eberhard, 1997; Kaster & Jacob, 1997; Uhl, 1993, 1994; Uhl et al., 1995; Yoward, 1998; Senglet, 2001). Las especies mejor conocidas desde este punto de vista son: *P. opilionoides* y *P. phalangioides*. En ellas el proceso de cópula está acompañado por un complicado cortejo. En el caso del *P. opilionoides* empieza con una destrucción sistemática de la tela de la hembra hasta su reducción a un trozo de dimensiones muy limitadas (Senglet, 2001). En *P. phalangioides*, en algunos casos, el macho puede destruir partes limitadas de la tela de la hembra aunque esto no es habitual (Uhl et al., 1995). Aparte de esta diferencia, la cópula en las dos especies prosigue de una manera muy similar. El macho empieza a realizar movimientos vibratorios con el opistosoma a medida que se acerca a la hembra. Las hembras, que posteriormente aceptan la cópula, responden con cortos golpecitos con el opistosoma y se acercan al macho. Seguidamente las hembras receptivas dilatan la parte posterior del epigino y sitúan el opistosoma en posición horizontal. A medida que se acerca a la hembra el macho da golpecitos con el primer y el segundo par de patas. Después de este cortejo empieza el proceso de la cópula inicial, en el cual el macho encaja las apófisis de los quelíceros en la placa triangular del epigino. Cuando los quelíceros del macho están acoplados con el epigino se inicia el proceso de cópula genital. En su primera fase el macho cambia la posición de la hembra de horizontal a vertical y la acerca. Para la inserción el pedipalpo se tuerce a unos 180° y de esta manera la apófisis retrolateral del trocánter queda encajada con la apófisis proximolateral y las prominencias frontales de los quelíceros. De este modo el pedipalpo se estabiliza en esta posición. Después el macho empieza a introducir

los pedipalpos y se efectúa la cópula. Los dos pedipalpos se introducen al mismo tiempo y durante la cópula se mueven rítmicamente. Las hembras depositan los huevos en una envuelta de tela que transportan sujeta en los quelíceros y protegen hasta el nacimiento de las crías.

### **1.5.4. Taxonomía y filogenia**

La posición filogenética de la familia Pholcidae, dentro del orden Araneae, es bastante clara y se muestra en la figura 18 (Platnick et al., 1991). La figura 19 muestra la posición de la familia dentro del grupo Haplogynae (Ramirez, 2000). Sin embargo la filogenia interna de la familia está muy mal conocida. Desde el reconocimiento de la familia Pholcidae (Koch, 1850) hasta la actualidad se han hecho varios intentos de agrupar los géneros desde un punto de vista morfológico pero sin ningún estudio de tipo evolutivo. En su revisión Simon (1893) reconoce dos subfamilias: Pholcinae y Ninetidinae. Posteriormente el número de subfamilias crece y varía según la interpretación de distintos autores. Así en algunos casos se reconocen por lo menos cinco subfamilias sólo en África (Dippenaar-Shoeman & Jocqué, 1997) que obviamente no representan grupos naturales. La necesidad de revisar detalladamente, no a nivel de las subfamilias establecidas, sino también la posición de gran número de géneros descritos hasta la fecha, queda en evidencia con los primeros trabajos que tratan de aplicar métodos filogenéticos al estudio de la evolución de esta familia (Huber, 2000, 2003a, 2003b).

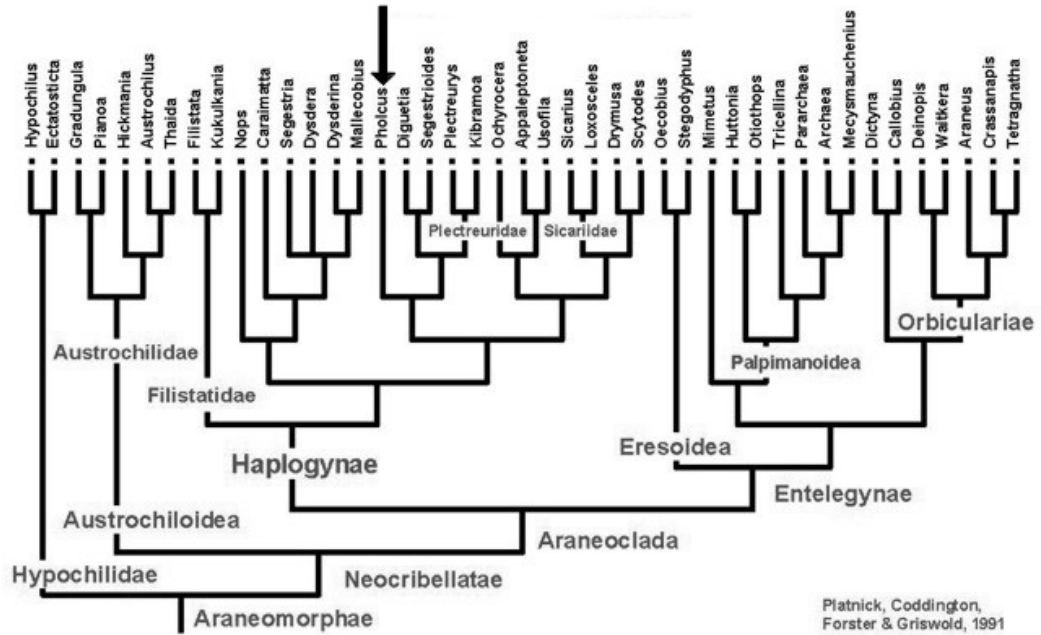


Figura 18. Posición filogenética de la familia Pholcidae. (Platnick et al., 1991).

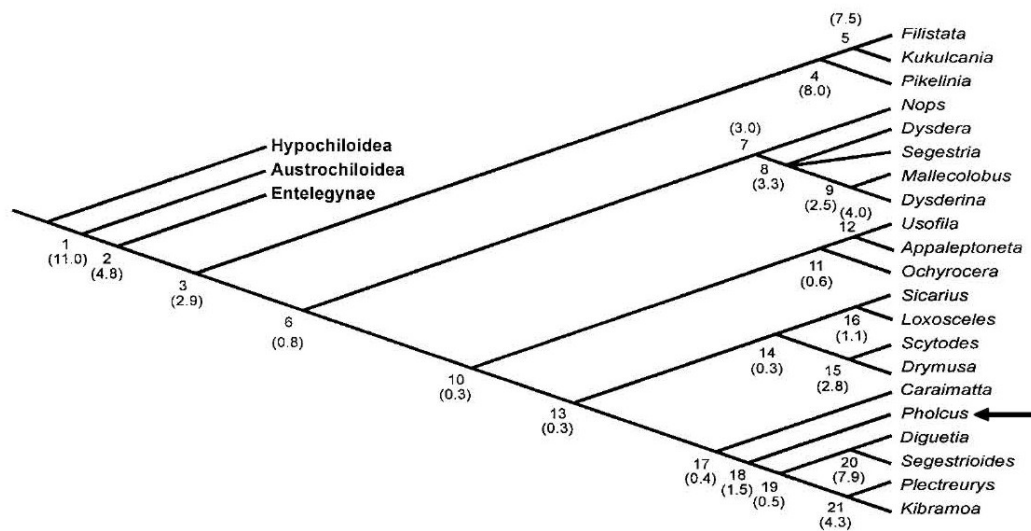


Figura 19. Posición filogenética de la familia Pholcidae dentro de las Haplogynae. (Ramirez, 2000)

El género *Pholcus* con sus más de 114 especies (Platnik, 2005; Dimitrov & Ribera, in press a) es uno de los géneros más numerosos dentro de la familia Pholcidae. Las primeras especies de *Pholcus* fueron descritas a finales del siglo XVIII: *P. phalangioides* (Fuesslin, 1775) y *P. opilionoides* (Schrank, 1781). En aquel momento todavía no estaba establecido el género *Pholcus* y estas dos especies se describieron como miembros de *Aranea*. Más tarde Walckenaer (1805) estableció el género *Pholcus* basándose en *P. phalangioides* como especie tipo. Los caracteres más importantes que lo distinguen del resto de los géneros en la familia son: presencia de ocho ojos; presencia de prominencias frontales y apófisis próximolaterales en los quelíceros; presencia de una apófisis del bulbo bien desarrollada, fuertemente esclerotizada y con una granulación característica (el uncus); presencia de un émbolo membranoso; presencia de una placa triangular muy fuertemente quitinizada en el epigino; la forma cilíndrica del opistosoma y su gran tamaño en comparación con otros géneros cercanos. Como resultado del gran parecido somático entre las distintas especies, que incluso se puede observar a nivel genérico, la taxonomía del género *Pholcus* (y en gran parte de toda la familia Pholcidae) esta basada en los caracteres de los órganos genitales, tanto masculinos como femeninos

A pesar del gran número de especies incluidas en este género, su consideración como un grupo natural nunca ha sido discutida. Su monofilia está soportada también por los pocos análisis filogenéticos a nivel genérico, que se han publicado hasta el momento (Huber, 2000, 2003a, 2003b, 2003c). En figura 20 está representada la posición filogenética de los géneros dentro de la familia Pholcidae (Huber, 2000). A pesar de que la existencia del género *Pholcus* como un grupo monofilético no se ha puesto en duda, con el incremento del conocimiento sobre la familia, queda en evidencia que algunos de los caracteres morfológicos usados como diagnósticos aparecen también en otros géneros. El uncus que fue pensado como un carácter exclusivo para *Pholcus*, posteriormente ha sido descrito en varios géneros más (*Leptopholcus* y *Micropholcus* por ejemplo). Esto plantea la necesidad de redescibir el género y quizás transferir las especies de los géneros *Leptopholcus* y *Micropholcus* a *Pholcus* (Huber, 2003a,

2003b, 2003c). Sinonimizar estos géneros sin previamente hacer un estudio muy detallado, tanto de la morfología de las especies que los componen como de sus relaciones evolutivas, sería poco convincente, ya que bastante de las especies que albergan son marcadamente diferentes desde punto de vista morfológico. Es más, muy probablemente los tres géneros sean válidos y simplemente precisan una redescrición taxonómica precisa y un estudio sobre sus relaciones evolutivas.

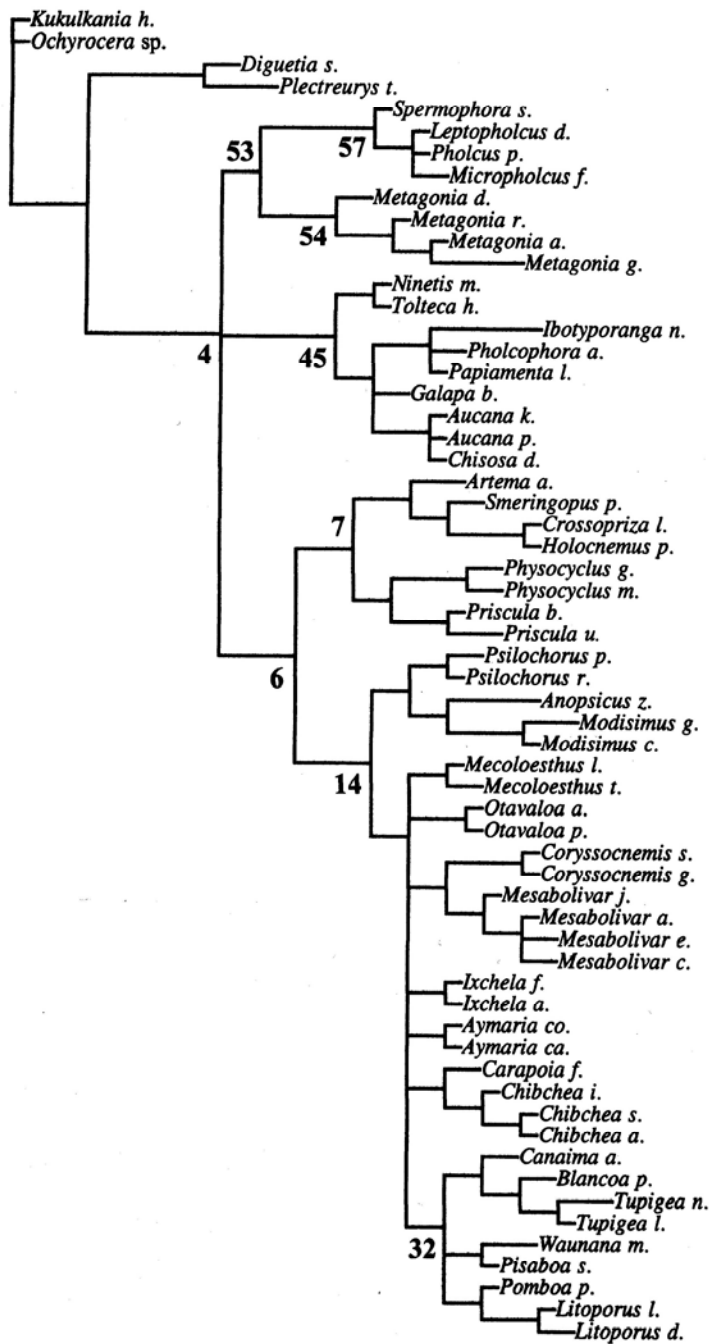


Figura 20. Posición filogenética de los géneros dentro de la familia Pholcidae (Huber, 2000).

### **1.5.5. Distribución**

El género *Pholcus* tiene una distribución muy amplia y en la actualidad se considera como cosmopolita. Hasta cierta medida esto es debido a las tendencias antropófilas que presentan algunas especies y en especial *P. phalangioides*. Si no tomamos en cuenta esta especie la distribución de la familia sigue siendo muy amplia pero ya no incluye América central y del sur. Éstas, junto con las zonas polares, son áreas donde no se conocen especies de *Pholcus* autóctonos. El reparto de la riqueza específica dentro de estas fronteras tan amplias no es regular y se pueden distinguir varias zonas que tienen una cantidad de especies muy superior al resto. Éstas son: el sureste Asiático; Australia y los archipiélagos de las Islas Canarias y Madera.

Mientras las Islas Canarias albergan casi el 20% de la totalidad de las especies conocidas del género, en el continente europeo se conocen tan solo tres especies de *Pholcus*. Dentro del archipiélago Canario el género esta presente en todas las islas y en cada una de ellas hay por lo menos una especie endémica exclusiva, con la única excepción de la isla de La Palma.

### **1.5.6. Antecedentes sobre el género *Pholcus* en el archipiélago Canario**

Los conocimientos sobre el género *Pholcus* en las Islas Canarias son bastante irregulares e insuficientes. La primera cita de una especie de *Pholcus* en el archipiélago es de 1895. Bösenberg describió la primera especie endémica del archipiélago: *Pholcus ornatus* (Bösenberg, 1895). Se trata de una especie con hábitos antropófilos y por consiguiente la que posee la mayor distribución dentro del archipiélago. Después de este trabajo no hay nuevas aportaciones sobre este

género en un largo periodo de tiempo (casi cien años). La gran mayoría de las especies fueron descritas recientemente como resultado de los trabajos realizados principalmente por J. Wunderlich. Así en el año 1980 este autor describió el primer *Pholcus* endémico de La Gomera *Pholcus gomerae* (Wunderlich, 1980a). Siete años más tarde, y en un sólo trabajo, describió ocho especies nuevas; *Pholcus calcar*, *Pholcus corcho*, *Pholcus multidentatus*, *Pholcus helenae*, *Pholcus mascaensis*, *Pholcus tenerifensis*, *Pholcus gomeroides* y *Pholcus sveni* (Wunderlich, 1987). En 1991 y, junto con la descripción de otras cuatro nuevas especies (*Pholcus fuerteventurensis*, *Pholcus roquensis*, *Pholcus knoeseli* y *Pholcus malpaisensis*), el mismo autor cita el primer *Pholcus* canario que presenta ciertas características troglomorfas; *Pholcus baldiosensis* (Wunderlich, 1991). Finalmente la última descripción de una especie de *Pholcus* canario se debe a Campos y Wunderlich (1994), los cuales describen *Pholcus edentatus*, especie endémica de la isla de Gran Canaria.

En resumen, al iniciar este trabajo se conocían un total de 17 especies señaladas del archipiélago, de las cuales 16 son endemismos canarios, 6 de Tenerife, 3 de La Gomera y 5 de Gran Canaria y dos plurinsulares. Restando las islas de, Lanzarote, La Palma y El Hierro muy poco o nada conocidas desde este punto de vista, no existiendo ninguna especie endémica descrita de ellas.



## **2. Objetivos**

Durante el desarrollo de la presente Tesis Doctoral nos planteamos los siguientes objetivos:

1. Llevar a cabo una revisión taxonómica completa de las especies endémicas del género *Pholcus* descritas en las Islas Canarias.
2. Ampliar el conocimiento taxonómico (redescripción completa de ambos sexos de cada una de las especies, descripción de las posibles nuevas especies o sinonimias que puedan aparecer) de las especies de *Pholcus* en el archipiélago Canario.
3. Delimitar el área de distribución de cada especie mediante la realización de una serie de campañas de prospección en cada una de las islas.
4. Inferir las relaciones filogenéticas de las especies de *Pholcus* canarias y del resto de Macaronesia mediante el análisis de caracteres morfológicos y caracteres moleculares procedentes de las secuencias de los genes mitocondriales – citocromo c oxidasa 1, ND1 (NADH dehidrogenasa 1) la subunidad grande del RNA ribosomal.
5. Reconstruir los procesos de colonización y las vías interinsulares de colonización seguidas por los ancestros continentales de las especies de *Pholcus* basándose en los resultados de los estudios filogenéticos.
6. Estudiar el origen de la gran riqueza específica que exhibe este género en el archipiélago canario, y determinar la importancia relativa de los procesos de especiación intra e interinsulares generadores de la elevada diversidad que presenta este género en Canarias



### **3. Materiales y métodos**

En este capítulo se exponen los materiales y métodos empleados durante el desarrollo de la presente Tesis Doctoral. Una parte de los resultados obtenidos se presentan como artículos publicados, aceptados o en revisión, cada uno de los cuales también tiene un capítulo de materiales y métodos correspondientes a su contenido.

En algunos casos, modificaciones muy concretas de alguno de los métodos utilizados se han comentado en los apartados de “Resultados y discusión”, con el fin de guardar cierta continuidad y hacer la lectura del texto más ágil.

#### **3.1. *Técnicas de recolección y conservación del material***

Con el fin de clarificar la situación del género *Pholcus* en las Islas Canarias, en cuanto al número de especies y a su distribución, se planificaron y realizaron una serie de campañas de prospección con la finalidad de delimitar, dentro de lo posible, las áreas de distribución de cada una de las especies conocidas y recolectar material destinado a estudios tanto morfológicos como moleculares. Durante estas campañas se recolectó material locotípico que nos permitió su comparación con los ejemplares “tipo” de cada una de las especies descritas y valorar la variabilidad morfológica de las mismas para su posterior redescrición. Cabe señalar que se ha hecho un esfuerzo por muestrear todas las zonas ecológicas presentes en cada una de las islas, y también se han prospectado todas las localidades donde existían citas previas.

El método de captura empleado ha sido la captura directa, ya que el uso de trampas para la recolección de phólcidos no da, debido a su característico modo de vida, buenos resultados.

El material capturado se etiquetó y conservó en alcohol de 70% (estudios morfológicos) o en alcohol absoluto (análisis moleculares). Todos los especímenes recolectados durante este estudio están depositados en la Colección Carles Ribera (**CCRUB**) del Departamento de Biología Animal de la Universidad de Barcelona. Los especímenes en alcohol absoluto llevan el signo distintivo AA en el catálogo de la colección.

### **3.2. Material estudiado**

Se ha estudiado el material “tipo” de todas las especies canarias descritas con anterioridad, así como de otras localidades no canarias y de otros géneros de la familia *Pholcidae* (*Holocnemus*, *Spermophora*, *Spermophorides*, *Hoplopholcus* y *Leptopholcus*). También se han revisado todos los especímenes de *Pholcus* que ya estaban depositados en la colección del Departamento, fruto de anteriores campañas de prospección.

Una parte importante del material procede de las colecciones depositadas en diversas instituciones oficiales (Universidades y Museos), así como de colecciones privadas que nos han cedido amablemente dicho material para su estudio. La relación de dichas instituciones y personas es la siguiente:

**SMF** Forschungsinstitut und Naturmuseum Senckenberg, Frankfurt.

**ULL** Universidad de la Laguna, Tenerife.

**MNHN** Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

Dr. Bernhard Huber, Dr. Miquel A. Arnedo, Dr. Pedro Oromí, y Jörg Wunderlich.

### **3.3. Técnicas de microscopia y de dibujo utilizadas**

Para el estudio morfológico se ha utilizado un microscopio estereoscópico Wild Heerbrugg M8 con aumentos de 20X a 100X y un Leica MZ16A con aumentos de 10X a 115X.

Para el estudio de los órganos genitales masculinos se separaron los pedipalpos del macho para facilitar su correcta orientación y estudio. Los órganos genitales externos de las hembras (epigino) se estudiaron directamente con el abdomen en visión ventral. Para el estudio de los órganos genitales internos (vulva o endogino) éstos fueron diseccionados y tratados con una solución de 50% de ácido láctico para transparentar los restos de tejidos blandos. Después de su observación la vulva fue lavada en agua destilada, puesta en alcohol de 70% y guardada con el resto del espécimen.

Los dibujos diagnósticos se realizaron con un microscopio estereoscópico Wild Heerbrugg M8 (20X-100X), a mano alzada, con lápiz y con la ayuda de rejilla de dibujar. El medio en el cual se hicieron las observaciones fue alcohol de 70% o alcohol absoluto dependiendo del medio de conservación donde estaba depositado el ejemplar.

En cada especie el pedipalpo del macho se dibujo en vista prolateral, retrolateral y frontal. De esta manera no solo se ilustran todas las estructuras que tienen importancia para la determinación de las especies, pero también se facilita la posibilidad de su comparación. En casos concretos se han hecho ilustraciones adicionales con el fin de resaltar alguna estructura que puede ser útil para la determinación (por ejemplo el uncus o la apophysis apical del procurus).

Los quelíceros de los machos se han dibujado en posición frontal sin separarlos del prosoma.

Para el estudio de los órganos genitales (vulva o endogino y el epigino) de las hembras se dibujaron en visión dorsal, ventral y lateral.

Los dibujos fueron digitalizados y perfeccionados en ordenador con la ayuda de los programas CorelDRAW9®, CorelPHOTO-PAINT9® y GIMP2.

Para la observación de la ultraestructura de las distintas especies se utilizaron microscopios electrónicos de rastreo Hitachi S2300, Leica S 360 y Jeol JSM 840, siguiéndose el siguiente protocolo:

Primero: las partes del ejemplar (padipalpo, quelíceros, etc.) seleccionadas para la posterior observación en SEM, fueron separadas y deshidratadas pasándolas con una serie de alcoholes de concentración ascendente. Posteriormente se secaron, bien a punto crítico, si tenían una estructura frágil, o bien al aire si presentaban una fuerte quitinización. Una vez secas las muestras se montaron en la posición correcta para su observación y se recubrieron con oro.

### **3.4. *Métodos moleculares: extracción, amplificación y secuenciación***

#### **3.4.1. Justificación de los genes escogidos**

Considerando el nivel taxonómico en el cual se centra nuestra investigación y los posibles tiempos de divergencia entre las especies de *Pholcus* de las Islas Canarias, (inferiores a 25 Ma), consideramos que los genes más adecuados serían el citocromo oxidasa 1 (COI), NADH-dehidrogenasa 1 (ND1) y el 16S ribosomal, todos ellos mitocondriales. El uso de más de un gen es muy aconsejable para obtener unos resultados robustos y de mayor fidelidad, como lo es también, la combinación de genes proteicos y ribosomales con velocidades de evolución distintas. De los tres genes el COI es el que acumula más sustituciones durante el mismo periodo de tiempo y puede aportar información incluso a nivel

poblacional. Pero cuando el tiempo de divergencia es elevado, las terceras posiciones se saturan también más rápidamente, mientras que la segunda y la primera todavía no han acumulado suficientes cambios para obtener una buena resolución. El ND1 es un poco más conservativo que el COI y, en este sentido, podría solucionar el problema creado por una posible saturación de las terceras posiciones. El uso de 16S, por otro lado, tiene dos propósitos: el de aportar información de otro gen que sigue un modelo evolutivo distinto y también el de servir como un marcador bastante más conservativo, muy útil para la inferencia filogenética a nivel genérico o superior.

Cabe mencionar que estos genes se han utilizado con éxito en numerosos estudios filogenéticos para reconstruir la historia evolutiva de diversos grupos de animales en el archipiélago canario (Arnedo et al., 2001; Ribera et al., 2003; Sota & Vogler, 2003; Pestano et al., 2003; Emerson et al., 2000; Salomone et al., 2000; Fu, 1997; Pruser & Mossakowski, 1998; Gonzáles et al., 1996; Rando et al., 1997; Juan et al., 1995, 1996a, 1996b).

De los tres genes seleccionados se secuenciaron 1000pb de COI, 535pb de 16S y 333pb de ND1.

### **3.4.2. Extracción de ADN**

Para la extracción de ADN se utilizó todo el prosoma de ejemplares conservados en alcohol absoluto. En algunos casos, cuando no se disponía de más de un ejemplar, se utilizaron una o dos patas. Las partes restantes de los especímenes (opistosoma y apéndices) se conservaron en alcohol absoluto y se etiquetaron señalando en la etiqueta una “E” seguida del número de extracción.

Para la extracción de ADN se utilizó QIAamp DNA Mini Kit (Qiagen) siguiendo el protocolo del fabricante.

### **3.4.3. Amplificación**

Las reacciones de amplificación se realizaron en un volumen total de 50µl con una unidad de Dynazyme polimerasa de Fynnzimes. El programa de ciclos térmicos que se siguió fue el siguiente: 5 minutos a 95°C, 35 ciclos (94°C - 1min.; 45°C - 1min.; 72°C - 90 sec.) seguidos de un ciclo de extensión de 7 minutos a 72°C. En algunos casos y para mejorar el rendimiento, la temperatura de *annealing* se bajo hasta 42°C.

A continuación indicamos los cebadores utilizados para la amplificación y secuenciación.

Cebadores COI	Alias / según Simon et al. (1994)
5'-GGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCC-3'	Mt6 / C1-J-1718
5'-CAACATTTATTTTGATTTTTTGG-3'	Jerry / C1-J-2183
5'-CCCGGTAAAATTAATAATAAACTTC-3'	Nancy / C1-N-2191
5'-GGATAATCAGAATATCGTCGAGG-3'	Maggie / C1-N-2797
5'-GTDATATTTTAATTTTRCC-3'	PIF / C1-J-2183
5'-GGMAAAATTAATAATAHAC-3'	PIR / C1-N-2194
5'-GGATCACCTGATATAGCATTCCC-3'	Ron / C1-J-1751
5'-CCTGGTTTACACCGGTCTGAATCT-3'	NLR / C1-J-2191

Cebadores 16S_NDI	Alias / según Simon et al. (1994)
5'-CGCCTGTTTATCAAAAACAT-3'	16SA / LR-N-13398
5'-CTCCGGTTTGAACCTCAGATCA-3'	16SB2 / LR-J-12864
5'-CTAAGTTTAGTGCGATTGTCCGCC-3'	R16SA / LR-N-13396
5'-CATGATTTGAGTTCAGATCGG-3'	FSPID / LR-J-13390
5'-ACTATRTTCTTGADAYTAC-3'	NPhSPID / N1-J-12258
5'-TCRTAAGAAATTATTTGAGC-3'	SPID-ND1 / N1-J 12261

En la Figura 21 está representada de una manera esquemática la molécula del ADN mitocondrial y la posiciones de adhesión de los cebadores utilizados.





fabricante. Para la precipitación del producto de la secuenciación se siguió el siguiente protocolo:

### *Protocolo de precipitación con EDTA-ETANOL*

1. En un tubo de 1.5 ml se añaden los siguientes componentes:
  - 20µl de la reacción de secuenciación. (En el caso de que se secuencie en un volumen menor se lleva hasta 20µl con agua milliQ).
  - 5µl de 125mM EDTA.
  - 60µl de etanol de 100% o 63µl de etanol de 95%.
2. Mezclar con Vortex.
3. Incubar a TA un máximo de 15 min.
4. Centrifugar 20 min. a 14.000 rpm a 4°C.
5. Lavar con 200µl de Etanol 70%.
6. Centrifugar 2 min. a 14.000 rpm a 4°C.
7. Repetir el paso de lavado con EtOH a 70% 2 ó 3 veces.
8. Eliminar la solución de EtOH al máximo.
9. Secar el ADN.

La reacción de secuencia se resuspende con una mezcla de formamida y dye/EDTA en una proporción 5 a 1 antes de cargarla en el gel o en el capilar. El producto secuenciado se corrió en un secuenciador automático ABI Prism 377 (Applied Biosystems).

### **3.4.5. Alineación de las secuencias**

Las secuencias se visualizaron y editaron con los programas BioEdit (Biological Sequence Alignment Editor) ver. 7.0.4.1 (Hall, 1999) y Staden Package ver. 1.5.3 (Staden, 1996). Para la alineación de las secuencias se empleó el programa CLUSTALW (Thompson et al., 1994). La traducción a proteínas y el cálculo de datos estadísticos relacionados con las secuencias de los genes estudiados se realizó en el programa MEGA 3 (Kumar et al., 2004).

La alineación de los genes COI y NDH1 es completa ya que no presentan ningún fenómeno de inserción y/o delección (In/Del). Sin embargo la alineación del 16S es más complicada por la presencia de múltiples inserciones y/o deleciones. Inicialmente las secuencias de 16S se alinearon con el programa ClustalW (Thompson et al., 1994) con los parámetros por defecto. Luego los alineamientos resultantes se modificaron a mano teniendo en cuenta la estructura secundaria. Finalmente unas veinte posiciones cuya alineación era ambigua fueron excluidas de los posteriores análisis.

## **3.5. *Técnicas de reconstrucción filogenética***

### **3.5.1. Concepto de especie adoptado**

Hay una gran variedad de conceptos de especie, y la adopción de uno u otro puede tener importantes influencias sobre la sistemática. Por eso es muy importante definir el concepto de especie que se utiliza, ya que una de las características del conocimiento científico, es que éste debe ser claro y preciso, y una de las maneras de obtener claridad y precisión es a través de la definición de sus conceptos. A veces esta decisión puede ser complicada e incluso en casos muy claros siempre es discutible, de la misma manera que los propios conceptos

de especie. El propio Mayr (1992) al mismo tiempo que defiende el concepto biológico de especie, opina que "el concepto de especie es el más viejo y frustrante problema de la biología".

En el presente estudio se ha adoptado el concepto filogenético de especie y, en concreto, el de la especie diagnosticable (cuyos miembros comparten al menos un carácter diagnóstico). Esta opción tiene varias ventajas: es fácilmente aplicable en la práctica, permite la utilización de especies con sólo un individuo (siempre y cuando éste presente un carácter diagnóstico) y también es compatible con la metodología cladística que se va a utilizar en esta Tesis Doctoral.

Tenemos que reconocer que la aplicación de este concepto también conlleva algunos inconvenientes. Como resultado de la metodología adoptada se podrán reconocer diferentes especies siempre y cuando éstas manifiesten caracteres morfológicos diagnósticos. La posible existencia de otras especies con caracteres diagnósticos no morfológicos, tales como los ecológicos o de comportamiento, serán de difícil detección. Sin embargo, al utilizar también marcadores moleculares, lo más probable es que se evidencie la existencia de especies morfológicamente similares a pesar de que, en la práctica, existen múltiples inconvenientes en la utilización de estos caracteres diagnósticos para su caracterización.

### **3.5.2. Métodos de inferencia filogenética utilizados**

La selección del modelo evolutivo utilizado en los análisis de máxima verosimilitud y en la aproximación bayesiana se realizó en el programa MODELTEST 3.06 (Posada & Crandall, 1998).

Antes de aplicar el análisis simultáneo de los tres genes, para determinar si la información que proviene de los fragmentos de los tres genes secuenciados es congruente, se aplicó el test "*incongruence length difference*" (ILD) (Farris et al.,

1994, 1995). La misma aproximación se aplicó para determinar la congruencia entre las matrices de datos moleculares y morfológicos. El ILD test se ejecutó en el programa PAUP\*v4.0b10 (Swofford, 1998).

Para las reconstrucciones de los estados ancestrales de los caracteres y los tests de su evolución se utilizó el programa Mesquite ver. 1.05.

Los cladogramas obtenidos se visualizaron y manipularon con la ayuda de los programas WinClada versión 1.00.08 (Nixon, 2002), TreeView 1.6.6 (Page, 1996) y TREEDYN ver. 176.

### **3.5.2.1. Máxima parsimonia (MP)**

La máxima parsimonia (MP) es uno de los métodos más ampliamente utilizados para la reconstrucción de relaciones filogenéticas en la cladística. El criterio que MP aplica para seleccionar el árbol final es el que implica el mínimo de cambios evolutivos (el árbol más corto) para explicar los datos (Kluge & Farris, 1969; Farris, 1970; Fitch, 1971a; Camin & Sokal, 1965).

Uno de los argumentos más importantes a favor del uso de la máxima parsimonia, que también en nuestro caso nos hace creer que este método podría ser el más apropiado, es la posibilidad de incluir en el análisis diferentes tipos de caracteres (moleculares, morfológicos, etc.).

En los análisis de máxima parsimonia se han aplicado dos aproximaciones, la de parsimonia uniforme (sin aplicar ponderación diferencial de los caracteres) con el programa NONA v. 2 (Goloboff, 1999) y la de ponderación diferencial (los caracteres están diferenciados en función de su nivel de homoplasia) en el programa Pe-Wee v. 2.8 (Goloboff, 1997). En ambos casos se realizaron búsquedas heurísticas. En NONA se ejecutó la secuencia de comandos **h1000 h/100 mul\*1000** seguidos de **max\*** cuando el número de árboles obtenidos era

mayor de 100. En Pe-Wee las búsquedas para cada valor de K (**concl – conc6**) se realizaron ejecutando los comandos **h10000h/2mul\*1000max\***.

### **3.5.2.2. Máxima verosimilitud**

La aplicación de la máxima verosimilitud (ML o *Maximum Likelihood*) en la solución de problemas filogenéticos fue propuesta por primera vez por Edwards & Cavalli-Sforza (1964). En este método la construcción de un árbol filogenético se trata como un problema estadístico. Este punto de vista es completamente incompatible con la aproximación hipotético-deductiva que utiliza la máxima parsimonia. La máxima verosimilitud simplemente trata de construir el árbol estadísticamente más probable, a partir de una matriz de datos y aplicando un modelo evolutivo determinado.

La implementación del método de máxima verosimilitud se realizó a través del programa PHYML (Guindon & Gascuel, 2003) utilizando el modelo evolutivo GTR + I + G seleccionado mediante el programa MODELTEST.

### **3.5.2.3. Inferencia Bayesiana**

La inferencia Bayesiana (Rannala & Yang, 1996) utiliza la distribución de la probabilidad posterior para construir el árbol filogenético. La probabilidad posterior es la probabilidad de que un árbol sea el correcto para los datos observados (Huelsenbeck et al., 2001), y se obtiene combinando la probabilidad a priori con la verosimilitud mediante la fórmula de Bayes.

El análisis bayesiano se realizó utilizando el programa MrBayes 3.0b4 (Huelsenbeck & Crandall, 1997). En cada análisis el árbol inicial se generó de

una manera aleatoria y después se realizaron  $1.5 \times 10^6$  replicas guardando uno de cada 100 árboles. Este proceso fue repetido tres veces para cada matriz con el fin de evitar la caída en óptimos locales. Los primeros 1000 árboles en cada análisis fueron descartados para evitar la inclusión de árboles subóptimos. Para el cálculo de la probabilidad posterior del resto de los árboles se construyó un árbol de consenso con el método de *majority rule*. En el cladograma final, en cada caso, los valores de la probabilidad posterior están calculados como la media entre los valores de las tres repeticiones del análisis.

#### **3.5.2.4. Medidas de soporte**

Aunque el estudio de la filogenia es una ciencia que se dedica a inferir las relaciones históricas entre los organismos desde un punto de vista que no es fundamentalmente estadístico, a menudo se plantea la pregunta sobre el grado de confianza que se puede asignar a un cladograma. Es prácticamente imposible responder a esta pregunta debido a que, en realidad, hay sólo dos opciones para un árbol - que éste represente correctamente las relaciones entre los taxones o no.

Como medidas de soporte en este trabajo se utilizaron los valores de *bootstrap* y *jackknife* para los resultados de los análisis de máxima verosimilitud y máxima parsimonia. Para calcular sus valores en los análisis de máxima parsimonia se realizaron un mínimo de 1000 pseudoreplicas. En el análisis de máxima verosimilitud, debido al elevado tiempo computacional necesario, el número de pseudoreplicas de *bootstrap* fue reducido a 100. En el caso de la inferencia bayesiana el propio valor de la probabilidad posterior es una medida de soporte.





## **4. Resultados y discusión**

### **4.1. Taxonomía: definición de las unidades de estudio**

#### **4.1.1. Dimitrov, D. & C. Ribera. in revision. The genus *Pholcus* (Araneae, Pholcidae) in the Canary Islands. *Zoological Journal of the Linnean Society*.**

**Resumen.** En el presente trabajo se ofrece una revisión taxonómica detallada de las especies de *Pholcus* descritas desde las Islas Canarias antes del año 2003. Todas estas especies han sido redescritas y nuevamente ilustradas. Se describe la especie *Pholcus guadarfia* n. sp. y se diseña un neotipo para la especie *Pholcus malpaisensis* Wunderlich 1992. Además el *Pholcus gomeræ* Wunderlich 1980 se pasa a ser una sinonimia de *Pholcus gomeroides* Wunderlich 1987. Adicionalmente por primera vez se ha hecho un análisis cladístico basado en los caracteres morfológicos de las especies macaronésicas de *Pholcus*. El análisis de parsimonia basado en 73 caracteres morfológicos evidencia las estrechas relaciones entre las especies de las Islas Canarias, Madera y el enclave macaronésico en el norte de África (entre Agadir y Nouadhibou).

Texto del artículo disponible en / Text de l'article disponible a / Available online at:

**Zoological Journal of the Linnean Society**

<http://www.blackwellpublishing.com/journal.asp?ref=0024-4082>



**4.1.2. Dimitrov, D. & C. Ribera. (in press). Three new species of *Pholcus* (Araneae, Pholcidae) from the Canary Islands with notes on the genus *Pholcus* in the archipelago. *Journal of Arachnology*.**

**Resumen:** En la última década numerosos trabajos enfocados sobre la fauna de las Islas Canarias revelan un gran número de radiaciones específicas espectaculares, que han contribuido de una manera decisiva al alto nivel de endemismo en este archipiélago. Los miembros del género *Pholcus* son muy buen ejemplo de este fascinante proceso, ya que las Islas Canarias albergan el mayor número de especies endémicas de este género. Para poder ilustrar de una manera detallada la diversidad real y la filogenia de las especies Canarias de *Pholcus*, es necesario hacer una revisión taxonómica completa, y el presente trabajo es la segunda contribución a este propósito. En este artículo se describen tres nuevas especies de *Pholcus*: *Pholcus bimbache*, *P. anachoreta* y *P. corniger*. Por primera vez se describe una especie de *Pholcus* endémica para la Isla de El Hierro (*P. bimbache*), *P. anachoreta* es la primera y la única especie de *Pholcus* conocida en el islote de Montaña Clara y *P. corniger* es la segunda y más troglobita especie conocida en la Isla de Tenerife.

Texto del artículo disponible en / Text de l'article disponible a / Available online at:

**Journal of Arachnology**

[http://www.americanarachnology.org/JOA\\_online.html](http://www.americanarachnology.org/JOA_online.html)

4.1.3. Dimitrov, D. & C. Ribera. 2003. *Pholcus intricatus* (Araneae, Pholcidae) una nueva especie endémica de Tenerife (Islas Canarias). *Revista Ibérica de Aracnología* 8:7-11.







Texto del artículo disponible en / Text de l'article disponible a / Available online at:

**Revista Ibérica de Aracnología**

<http://entomologia.rediris.es/gia/frames/indexfr.htm>

**4.1.4. Dimitrov, D. & C. Ribera. (in press). *Pholcus vachoni* n. sp. (Araneae, Pholcidae) una nueva especie de Agadir (Marruecos). *Revista Ibérica de Aracnología*.**

**Resumen:**

En este trabajo se describe una nueva especie perteneciente al género *Pholcus* (Araneae, Pholcidae) procedente del sur Agadir (Marruecos) y se añaden algunos comentarios sobre sus afinidades con otras especies de *Pholcus* del archipiélago canario, con las cuales está estrechamente relacionado. Se trata de la primera especie de este género descrita de Marruecos.

**Palabras clave:** Araneae, Pholcidae, *Pholcus*, taxonomía, Marruecos

**Taxonomía:** *Pholcus vachoni* sp. n.

Texto del artículo disponible en / Text de l'article disponible a / Available online at:

**Revista Ibérica de Aracnología**

<http://entomologia.rediris.es/gia/frames/indexfr.htm>



### **4.2.3. Análisis filogenético basado en caracteres moleculares.**

#### **4.2.3.1. Características moleculares**

##### **Variabilidad de las secuencias**

La divergencia entre las secuencias se calculó utilizando la distancia genética no corregida (*p-value*). En la matriz de COI los valores oscilan entre 0.0% y 22.6%. El valor de divergencia más alto se observa entre secuencias de diferentes géneros. Los valores más bajos corresponden a las comparaciones entre secuencias procedentes de individuos de la misma población. Si consideramos solo las especies macaronésicas de *Pholcus* incluidas en los análisis lógicamente la variabilidad entre las secuencias es menor y varía entre 0.0% y 18.4%

El otro gen proteico utilizado en el análisis, ND1, presenta unos niveles de divergencia significativamente mayores que el COI. En este caso el valor mínimo es de nuevo 0.0% pero el máximo es de 38.0%. En este caso, los valores más altos están claramente asociados a comparaciones entre distintos géneros y la variabilidad genética menor es a nivel poblacional. La variabilidad observada en las secuencias de las especies del in-group oscila entre 0.0% hasta 26.8%.

En el caso de 16S, los valores observados son parecidos a los del ND1. Aquí la divergencia máxima es del 38.9% y corresponde a una comparación de secuencias de especies de diferentes géneros. De nuevo el valor mínimo es de 0.0% a nivel poblacional. Dentro de las especies macaronésicas las distancias genéticas son más reducidas y varían entre 17.5% y 0.0%.

En la Tabla 8 se representa la distribución de las posiciones variables y las posiciones informativas según el criterio de parsimonia.

<b>Gen</b>	<b>N ejemp.</b>	<b>N pos.</b>	<b>Variables</b>	<b>Informativas</b>	<b>Conservadas</b>
COI	73	1066	475	409	591
ND1	40	334	209	180	125
16S	67	614	319	245	209
Total		2014	1003	834	925

Tabla 8. Diferentes tipos de posiciones en los genes estudiados.

### **Composición nucleotídica de las secuencias**

La gran mayoría de los genes mitocondriales de artrópodos estudiados presentan una clara tendencia a presentar un porcentaje elevado de A+T (Simon et al., 1994; Frati et al., 1997; Crozier & Crozier, 1993; Dotson & Beard, 2001). Generalmente este sesgo se observa con mayor claridad en las zonas con menor presión evolutiva como las regiones controladoras y en las terceras posiciones. En este caso también se observa una prevalencia de T+A en todas las secuencias estudiadas. En la Tabla 9 se resumen las frecuencias nucleotídicas observadas.

	T(U)	C	A	G	A+T
COI	40,6	13,2	22,3	23,9	62,9
ND1	34,1	21,6	34,8	9,5	68,9
16S	30,1	16,0	39,0	14,8	69,1

Tabla 9. Porcentajes de los diferentes nucleótidos en cada uno de los genes estudiados.

### **Cambios nucleotídicos y curvas de saturación**

Prácticamente en la totalidad de secuencias de ADN, independientemente del genoma al cual pertenecen, las transiciones (T↔C y A↔G) ocurren con mayor frecuencia que las transversiones (T↔A; T↔G; C↔A y C↔G) (Brown et al., 1982; Gojobori et al., 1982; Curtis & Clegg, 1984; Wakeley, 1994, 1996).

Un problema importante que afecta directamente al valor de esta proporción es la saturación que puede ocurrir en ciertas posiciones nucleotídicas. Una manera de detectar la saturación es elaborando curvas de saturación utilizando las frecuencias de cada tipo de cambios y las distancias genéticas no corregidas.

En las Figuras 22-24 están representadas las curvas de saturación para cada uno de los genes estudiados. En la Figura 22 E podemos observar como las transversiones en la tercera posición del codón en COI presentan evidencias de saturación en los casos de taxones con una divergencia genética superior a 12.9%. Lo mismo se observa para las terceras posiciones de ND1 (Figura 23 E) para los taxones con divergencias genéticas superiores al 20%. En el caso de 16S no se observan indicios de saturación.

La presencia de posiciones saturadas podría afectar los resultados de los análisis filogenéticos, por lo cual es importante evaluar su repercusión y si es necesario excluir o rebajar el peso de estas posiciones en los análisis.

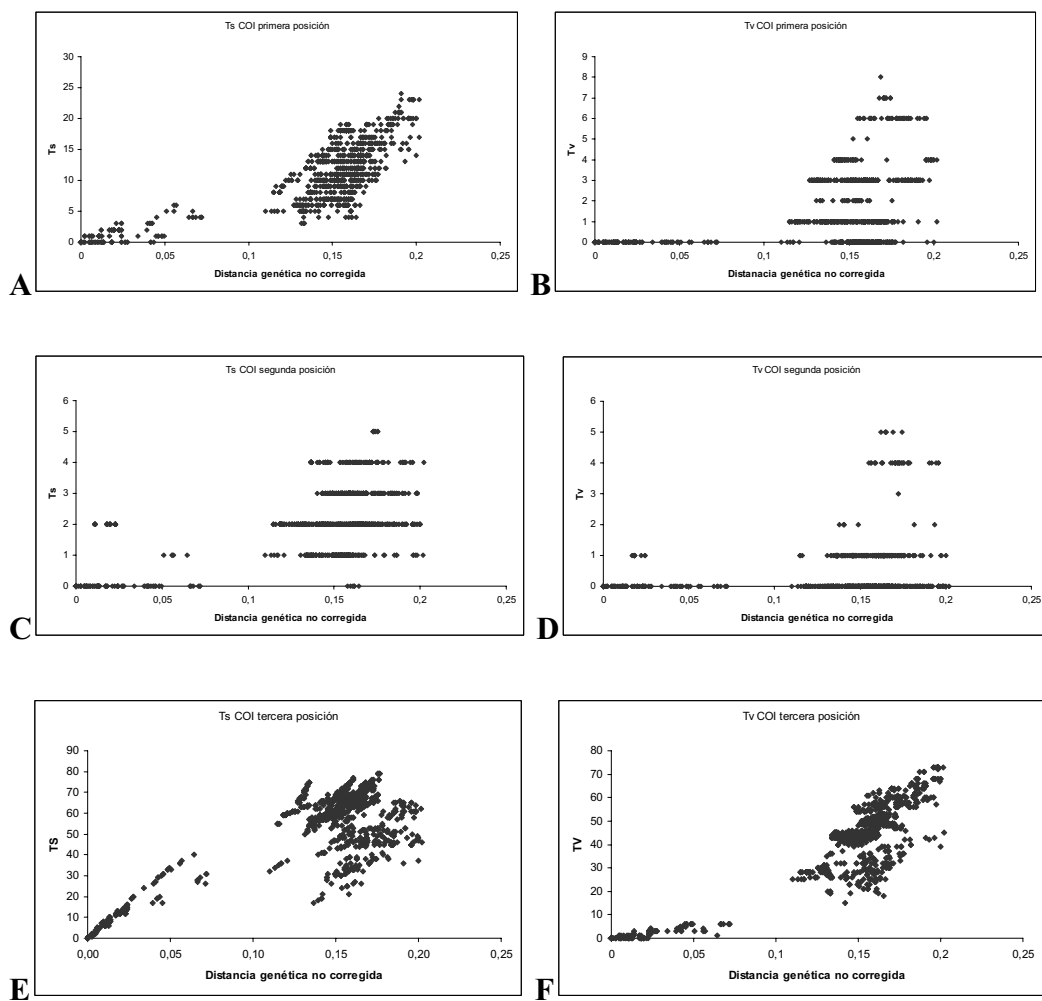


Figura 22. Curvas de saturación de COI. A – transiciones, primeras posiciones; B – transversiones, primeras posiciones; C – transiciones, segundas posiciones; D – transversiones, segundas posiciones; E – transiciones, terceras posiciones; F – transversiones, terceras posiciones.



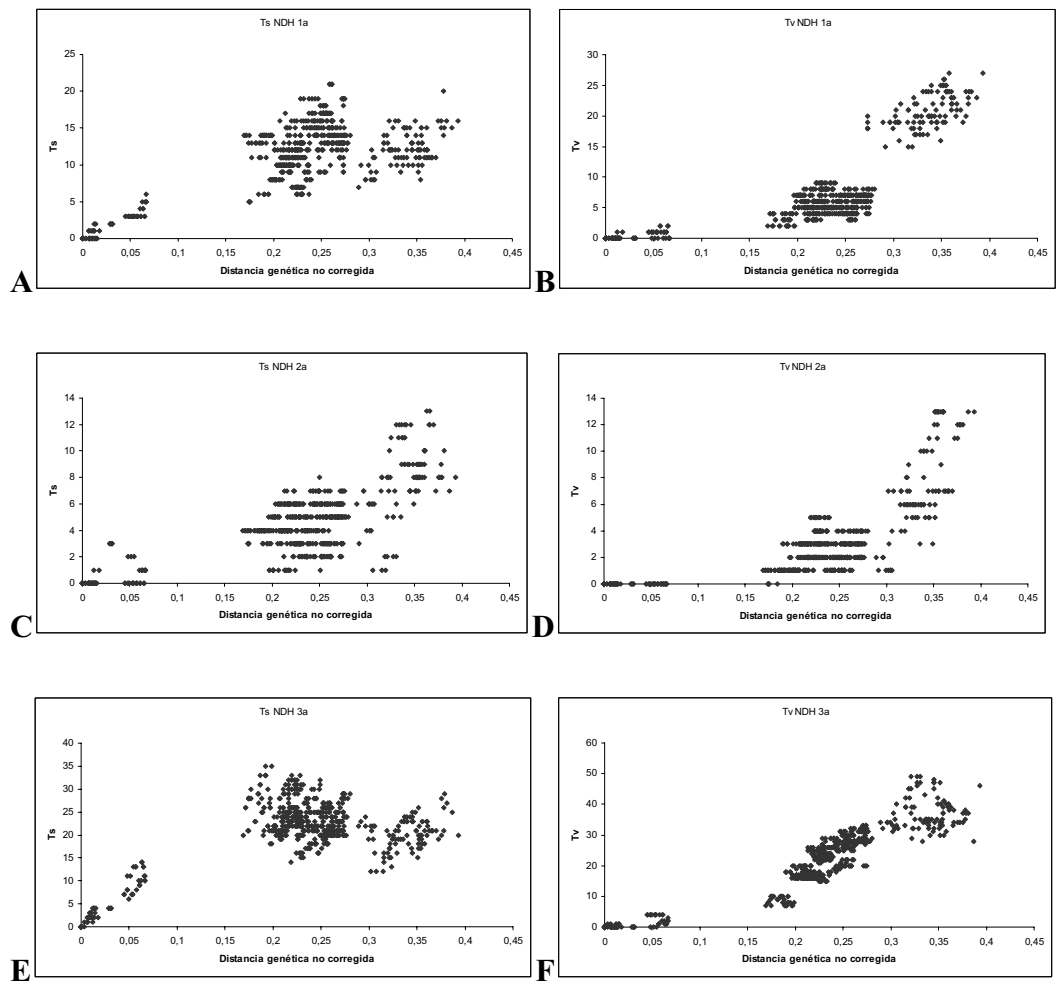


Figura 23. Curvas de saturación de ND1. A – transiciones, primeras posiciones; B – transversiones, primeras posiciones; C – transiciones, segundas posiciones; D – transversiones, segundas posiciones; E – transiciones, terceras posiciones; F – transversiones, terceras posiciones.

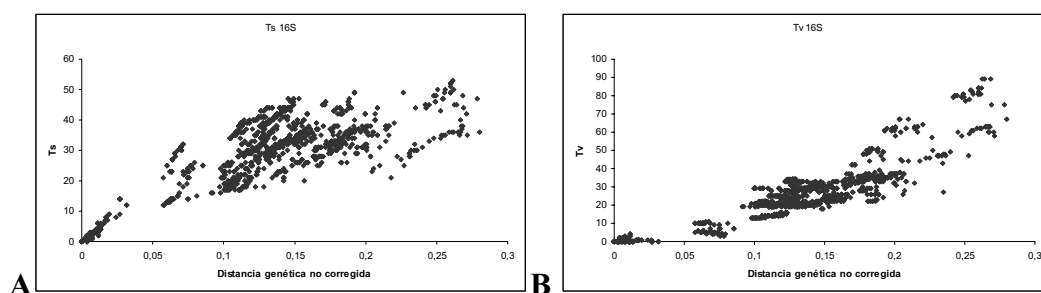


Figura 24. Curvas de saturación 16S. A – transiciones; B – transversiones.

#### 4.2.3.2. Selección del modelo evolutivo

Varios métodos filogenéticos basados en caracteres moleculares hacen uso de modelos de evolución como es, por ejemplo, la máxima verosimilitud. Obviamente la aplicación de un modelo u otro puede afectar directamente el resultado del análisis. En este sentido es muy importante tener la máxima fiabilidad de los modelos evolutivos utilizados (Goldman, 1993). Con el fin de comprobar de una manera objetiva cuál es el modelo que mejor explica los datos obtenidos de las secuencias del COI, ND1 y 16S se ha hecho un análisis con el programa MODELTEST 3.06 (Posada & Crandall, 1998). En el párrafo siguiente se presenta la sección del resultado (modeltest.out) del programa con las características del modelo seleccionado para la matriz conjunta de los tres genes.

--

\*\* Akaike Information Criterion (AIC) \*\*

Model selected: GTR+I+G

-lnL = 8470.1494

AIC = 16960.2988

Base frequencies:

freqA = 0.2968

freqC = 0.1033

```
freqG = 0.1922
freqT = 0.4076
Substitution model:
Rate matrix
R(a) [A-C] = 4.2270
R(b) [A-G] = 11.3688
R(c) [A-T] = 1.1542
R(d) [C-G] = 0.9561
R(e) [C-T] = 16.4372
R(f) [G-T] = 1.0000
Among-site rate variation
Proportion of invariable sites (I) = 0.4773
Variable sites (G)
Gamma distribution shape parameter = 0.6557
--
```

El Akaike information criterion (Akaike, 1974) fue utilizado para comparar los diferentes modelos. El mismo modelo evolutivo, GTR + I + G, pero con diferentes parámetros fue seleccionado por el MODELTEST para todas las matrices.

#### **4.2.3.3. Congruencia entre los genes secuenciados**

La incongruencia topológica entre los tres genes fue comprobada mediante el ILD (incongruence length difference) test (Farris et al, 1994; Minckevich & Farris, 1981) en el programa PAUP versión 4.0b10. En el test se realizaron 1000 réplicas y se utilizaron sólo los caracteres informativos según el criterio de parsimonia.

El resultado del ILD confirma que los tres genes no son incongruentes entre ellos desde un punto de vista estadístico.

### 4.2.3.4. Análisis filogenético

#### 4.2.3.4.1. Análisis de los tres genes por separado

Para evaluar la información que aporta cada uno de los tres genes secuenciados se llevaron a cabo varios análisis. Cada análisis se ejecutó para cada gen por separado. Aunque las preferencias del autor se inclinan hacia el uso de métodos basados en parsimonia, como ya se ha comentado en el apartado de materiales y métodos, la comparación de los resultados procedentes de diferentes análisis puede ser útil para detectar ciertos problemas (como por ejemplo el *long branch attraction*). Esta aproximación también se puede utilizar como una medida adicional para examinar la robustez de los resultados.

#### Máxima verosimilitud (ML)

16S

En la Figura 25 está representado el árbol obtenido analizando la matriz de 16S. En este caso todas las especies macaronésicas están reconocidas como un grupo monofilético con un valor de *bootstrap* de 54. Dentro de las especies macaronésicas se distinguen dos grandes grupos. Uno de ellos incluye todas las especies de la isla de Gran Canaria excepto el *P. fuerteventurensis* (*bootstrap* = 99) y el otro agrupa al resto de las especies canarias y las especies de Madera (*bootstrap* = 56).

Dentro del gran grupo de especies de Lanzarote, Fuerteventura, las islas occidentales y Madera, se pueden distinguir cuatro grupos monofiléticos. El primero contiene las especies de Madera; el segundo incluye las especies de Lanzarote, las de Montaña Clara, y *P. fuerteventurensis* señalado de Fuerteventura y Gran Canaria aunque su presencia en Gran Canaria puede ser dudosa; el tercer grupo está formado por las especies de La Gomera y El Hierro, y

por último, el cuarto acoge los endemismos de Tenerife (se ha de tener en cuenta que en este análisis no están incluidas las dos especies cavernícolas de Tenerife, *P. corniger* y *P. baldiosensis*, por razones previamente discutidas). El soporte de *bootstrap* para estos grupos es mayor de 50 con la única excepción del conjunto de especies de Madera.

La baja resolución a nivel específico es resultado de la baja velocidad de acumulación de cambios del gen de 16S. Aunque el gen de 16S ha sido empleado con éxito en estudios taxonómicos en distintos niveles con otros géneros de arañas (Huber et al., 1993; Hedin, 1997; Bond et al., 2001; Masta, 2000) su utilidad a nivel poblacional y específico no es muy alta.

#### ND1

En el análisis efectuado con la matriz ND1 se obtienen de nuevo las especies Macaronésicas como un grupo monofilético con un valor de *bootstrap* de 50. Todos los grupos terminales coinciden con los propuestos por el árbol obtenido con el 16S y reciben valores de *bootstrap* superiores a 50. A diferencia de los resultados basados en las secuencias de 16S, las especies de Gran Canaria (excepto *P. fuerteventurensis*) se unen al clado formado por las especies de las islas occidentales (Tenerife, La Gomera y El Hierro), aunque esta agrupación no está soportada. Cuando se aplica el mismo análisis a la matriz de ND1 las relaciones de las especies dentro del clado de La Gomera y El Hierro y el de las islas orientales están mejor soportadas. El resultado del análisis está representado en la Figura 26.

#### COI

En Figura 27 está representado el árbol obtenido con la matriz de COI. De nuevo las especies Macaronésicas se reconocen como un grupo monofilético y éste recibe un *bootstrap* de 53. También se mantienen los cinco grandes clados dentro de las especies Macaronésicas: 1. todas las especies de Gran Canaria sin *P. fuerteventurensis*; 2. las especies de Madera; 3. las especies de Tenerife; 4. las especies de las islas más occidentales; 5. *P. fuerteventurensis* y las especies de

Lanzarote y Montaña Clara. Aunque en la mayoría de los casos estas agrupaciones reciben un soporte alto, las relaciones entre ellas no están resueltas. Muy probablemente la falta de resolución a un nivel más profundo se debe en este caso a la saturación de las terceras posiciones del codón.

En este caso las diferencias entre las distintas poblaciones están mejor soportadas presentando valores de *bootstrap* más elevados. Las especies que en los dos análisis previos aparecían como parafiléticas aquí recuperan la monofilia con la única excepción de *P. sveni*. Este caso coincide con las dos secuencias parciales obtenidas de estas especies (*P. sveni* H y *P. bimbache* CM2) y muy probablemente sea un artefacto originado por la presencia de *missing data*.

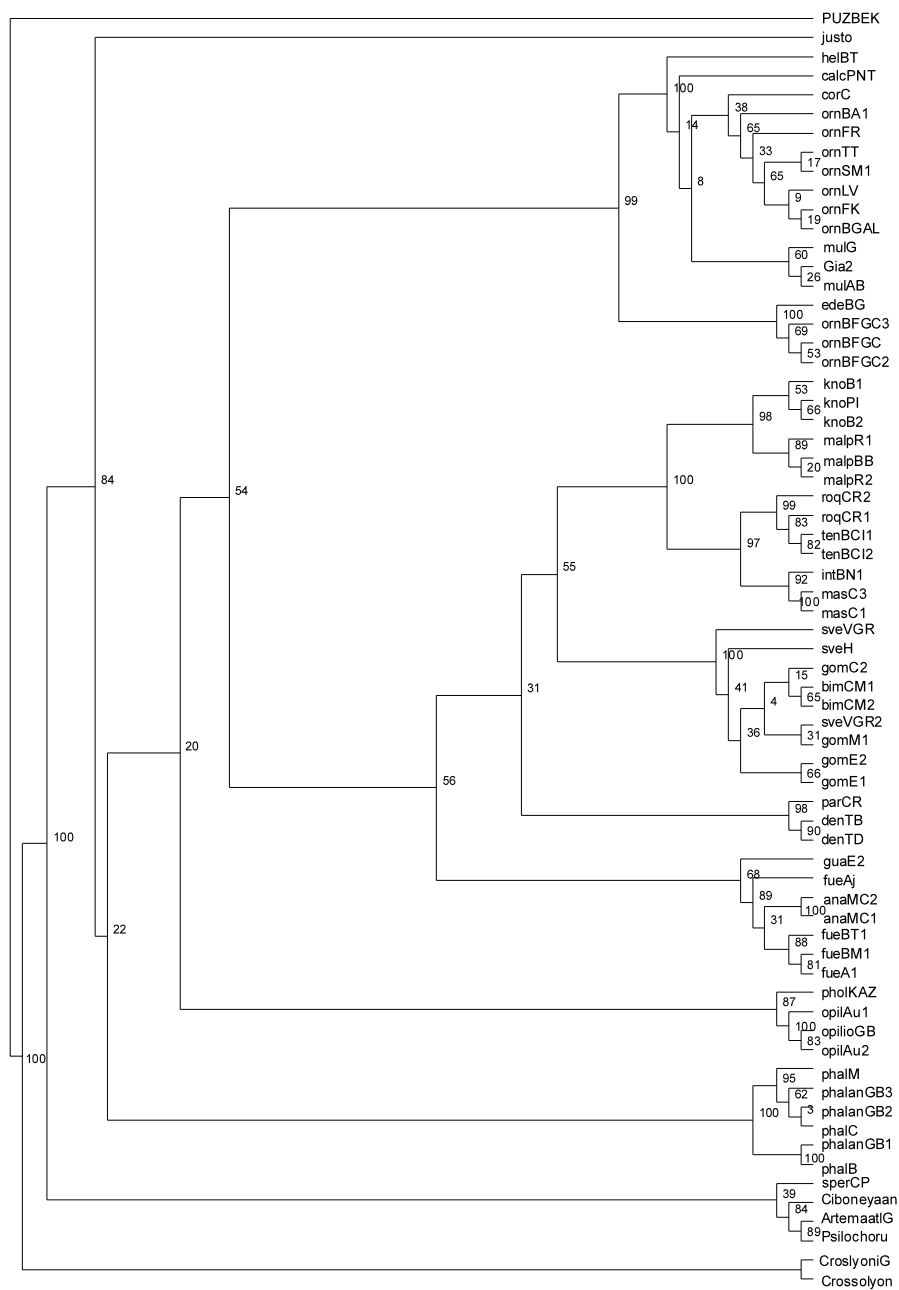


Figura 25. Árbol obtenido de la matriz de 16S con el método de máxima verosimilitud. Los números en los nodos corresponden a los valores del *bootstrap*.

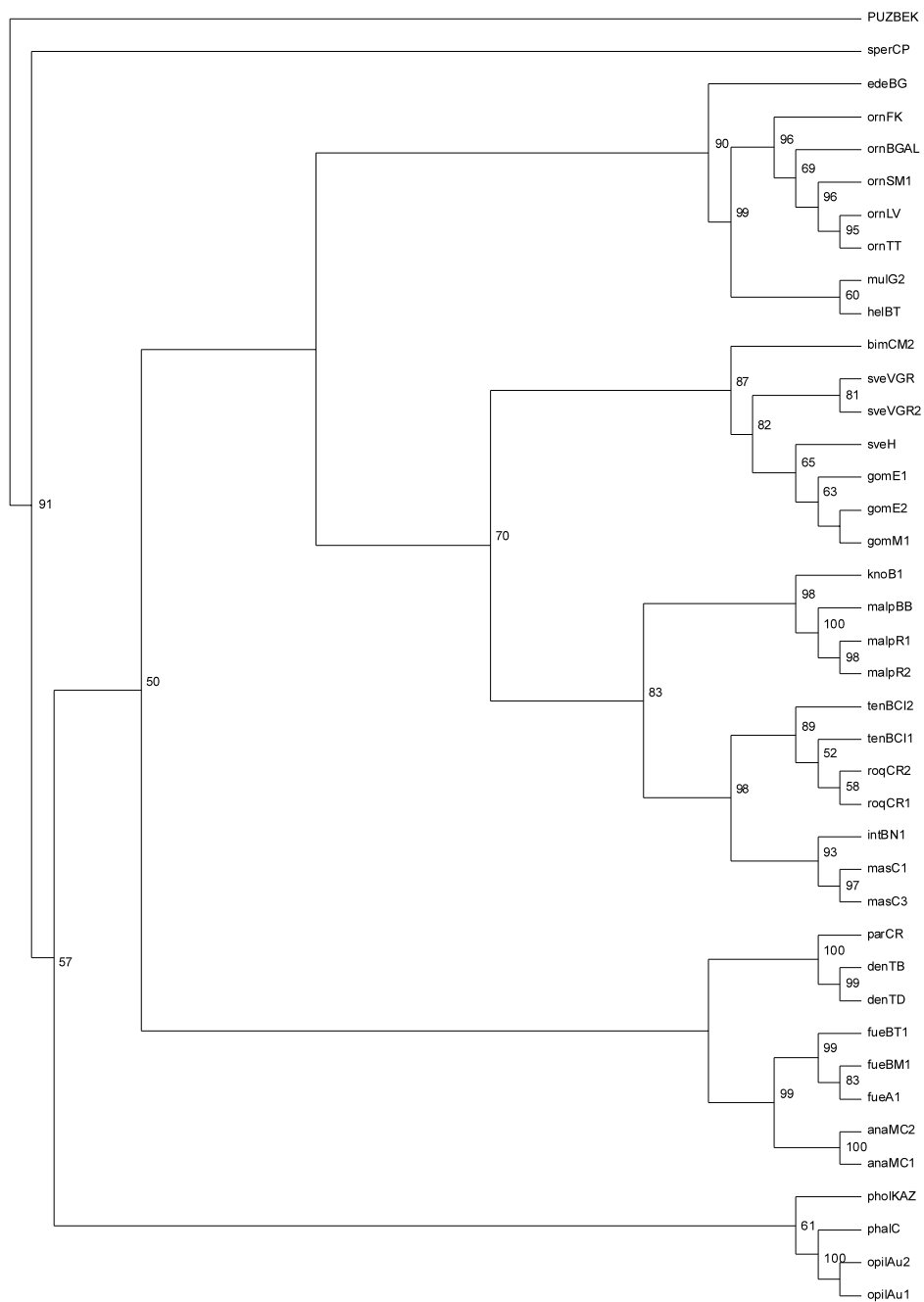


Figura 26. Árbol obtenido de la matriz de ND1 con el método de máxima verosimilitud. Los números en los nodos corresponden a los valores del *bootstrap*.



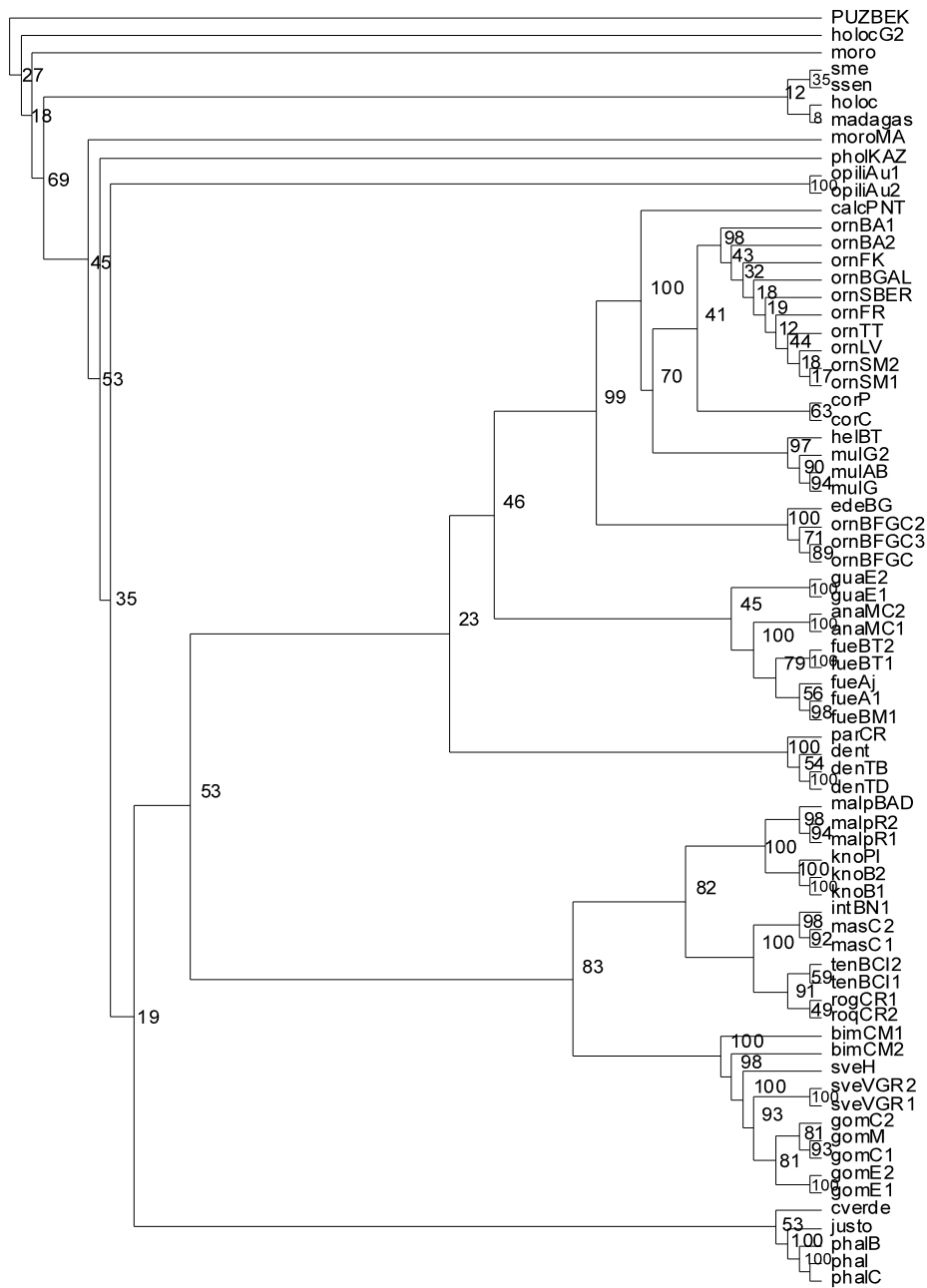


Figura 27. Árbol obtenido de la matriz de COI con el método de máxima verosimilitud. Los números en los nodos corresponden a los valores del *bootstrap*.

### Análisis basado en inferencia Bayesiana

16S

El resultado del análisis de la matriz de 16S está representado en la Figura 28. Aunque se consideran sólo los valores de probabilidad posterior superiores al 95%, algunos valores muy cercanos (94%) también están indicados. La topología del árbol es muy parecida a la del resultado del análisis de máxima verosimilitud, pero en este caso prácticamente la totalidad de las ramas internas carecen de soporte. A pesar de situar las especies macaronésicas como un grupo monofilético, éste no está soportado por una probabilidad posterior significativa. De nuevo dentro de las especies macaronésicas se diferencian dos grandes grupos que coinciden con los observados en los resultados de la ML, pero ninguno obtiene un soporte significativo. El clado que agrupa las especies de Gran Canaria (*P. edentatus*, *P. ornatus*, *P. multidentatus*, *P. helenae*, *P. corcho*, *P. calcar* y *Pholcus* sp. BFG) presenta una probabilidad posterior superior al 94%, que aunque es un valor que se acerca a los valores significativos, no es suficientemente alto. Dentro de este grupo sólo la agrupación de *P. edentatus* con *Pholcus* sp. BFG obtiene un soporte significativo.

Dentro del otro gran clado formado por especies macaronésicas, las especies de Madera de nuevo se reconocen como un grupo monofilético y éste recibe un soporte alto. Lo mismo ocurre con las especies de Tenerife, donde a pesar de que las especies *P. tenerifensis* y *P. mascaensis* aparecen como parafiléticas, las especies de la zona de Anaga y sus cercanías (*P. knoeseli* y *P. malpaisensis*) forman un clado con un soporte del 100%. El resto de las especies forman un grupo que también recibe un soporte del 100% dentro del cual se encuentran las de la zona da Teno (*P. intricatus* y *P. mascaensis*) y *P. roquensis* + *P. tenerifensis*

Las especies de las islas más occidentales, *P. bimbache* de El Hierro y *P. gomerae* y *P. sveni* de La Gomera, forman un grupo soportado por una probabilidad posterior de 100%. La especie *P. sveni* se presenta como parafilética.

Por último las especies de las islas más orientales, junto con el *P. fuerteventurensis*, forman un grupo monofilético con un soporte alto.

#### ND1

El análisis de la matriz de ND1 sugiere la existencia de prácticamente los mismos clados terminales. Aquí la especie *P. tenerifensis* recupera la monofila y las especies de Gran Canaria (excepto el *P. fuerteventurensis*) se reconocen como un grupo monofilético con una probabilidad posterior de 100%.

A pesar de las similitudes en los clados principales las relaciones entre ellos difieren con respecto a los resultados del análisis de la matriz de 16S. En este caso las especies de Madera y las islas orientales del archipiélago canario ocupan una posición basal, mientras que el resto de los endemismos canarios forman un grupo dentro del cual se separan, por un lado las especies de Gran Canaria, y por el otro las de Tenerife y las islas occidentales. Los cinco clados principales obtienen un soporte alto. El árbol obtenido del análisis del fragmento secuenciado de ND1 está representado en la Figura 29.

#### COI

Los resultados del análisis de la matriz de COI, las especies macaronésicas presentan las mismas agrupaciones que las señaladas en los resultados de los análisis de las matrices 16S y ND1, aunque las relaciones entre ellas tampoco están bien resueltas. El resultado del análisis de la matriz de COI está representado en la Figura 30.

De nuevo se reconocen los mismos cinco clados principales y todos ellos obtienen un soporte alto presentando probabilidades posteriores superiores a 99%. En este análisis se observa una mayor resolución dentro de los clados terminales, tanto a nivel específico como entre las diferentes poblaciones de la misma especie.

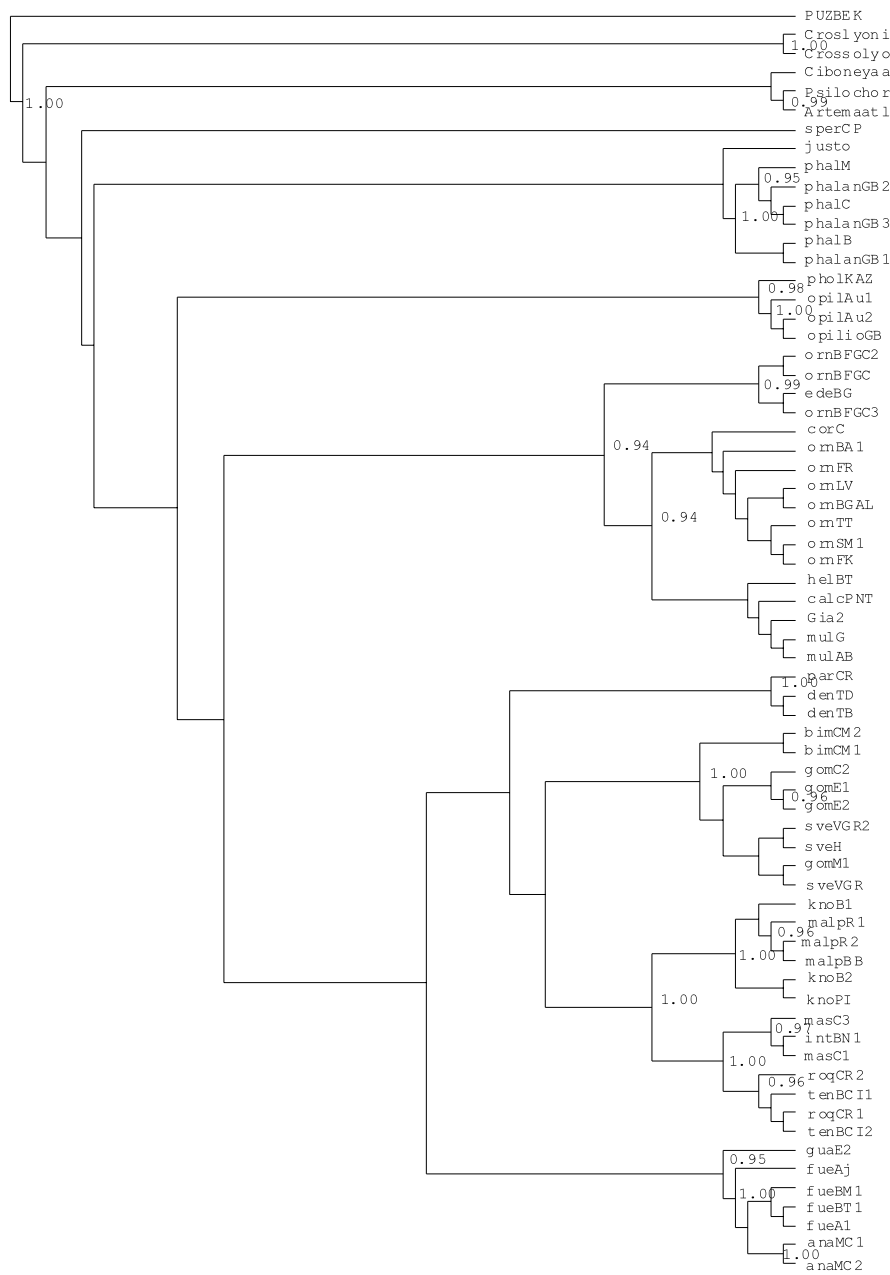


Figura 28. Resultado del análisis con MrBayes de la matriz de 16S. Los números en los nodos representan los valores de la probabilidad posterior.

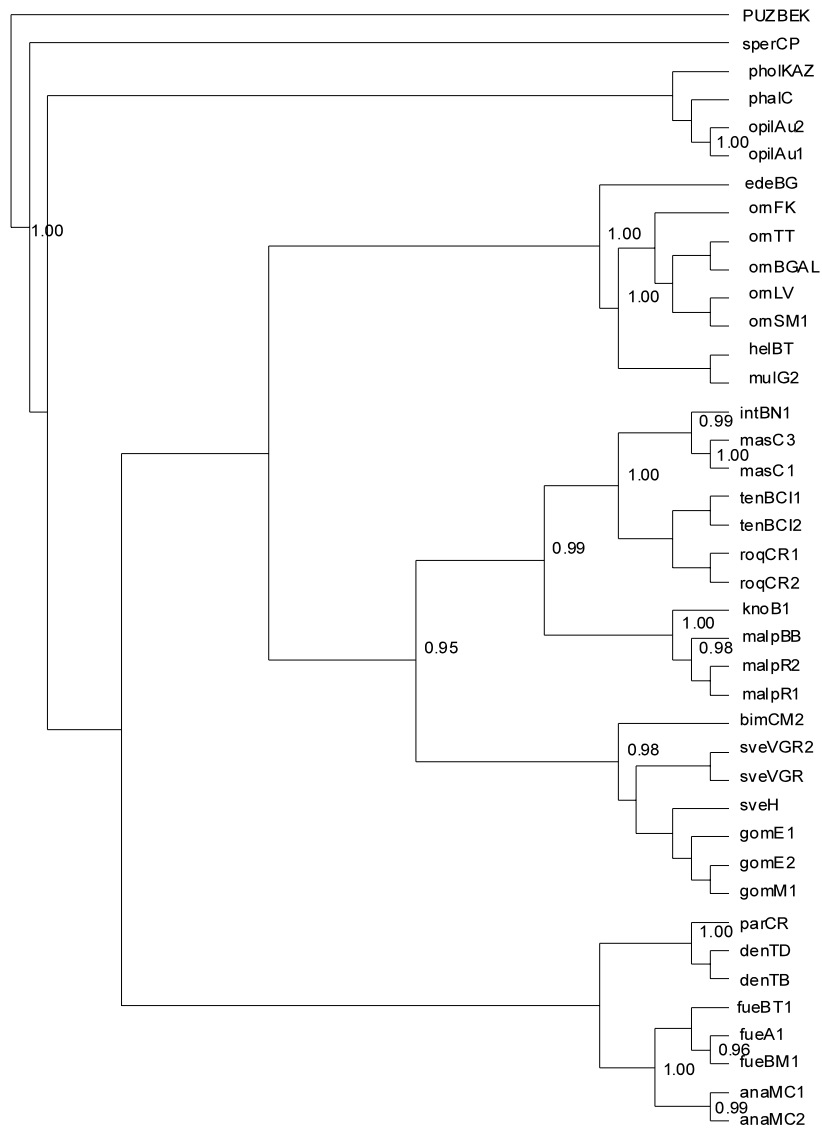


Figura 29. Resultado del análisis del fragmento de ND1 aplicando la inferencia Bayesiana. Los números en los nodos representan los valores de la probabilidad posterior.

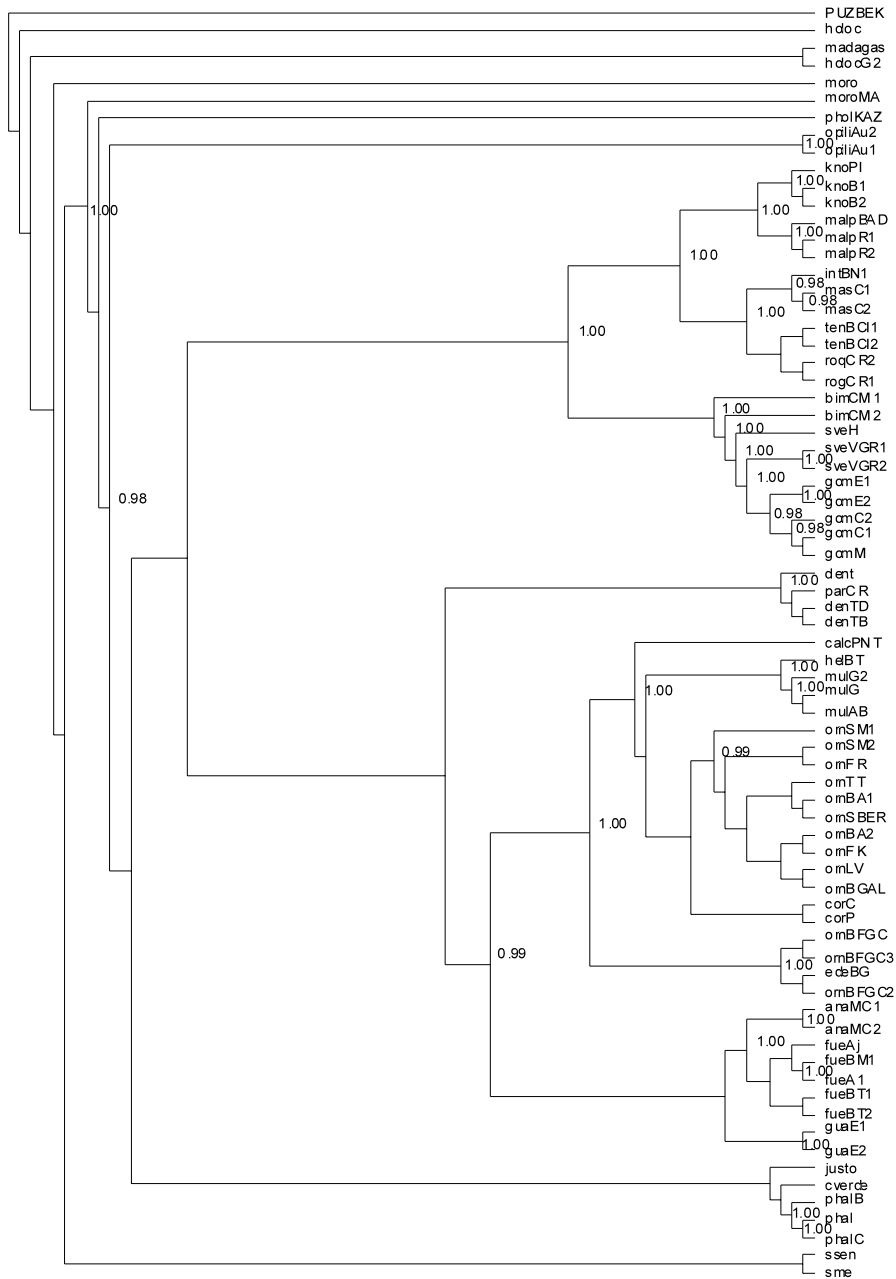


Figura 30. Resultado del análisis del fragmento de COI aplicando la inferencia Bayesiana. Los números en los nodos representan los valores de la probabilidad posterior.

### **Máxima parsimonia**

16S

El análisis de máxima parsimonia de la matriz del fragmento de 16S, dio como resultado cuatro árboles más parsimoniosos con longitud 742 pasos (Ci=53; Ri=85). En la Figura 31 está representado el consenso estricto de estos cuatro árboles con los correspondientes valores de *bootstrap* y *jackknife*. En este caso las especies de *Pholcus* endémicas para Macaronesia forman un grupo monofilético que carece de soporte tanto de *bootstrap* como de *jackknife*. Dentro de las especies macaronésicas se distinguen tres grandes grupos que abarcan los cinco clados principales: 1) el que agrupa las especies de Madera; 2) un clado con todas las especies de Tenerife más las de El Hierro y La Gomera; 3) el formado por las especies de Gran Canaria y las islas orientales. De estos tres grandes grupos sólo los dos primeros reciben un soporte mayor de 50 (*bootstrap* y *jackknife*). La especie *P. guadarfia* tiene una posición basal en el tercer grupo, pero esta relación no está soportada.

Dentro del segundo grupo las especies de Tenerife se separan de las de El Hierro y La Gomera formando dos clados que reciben un soporte alto. También entre las especies de Tenerife se observa una clara segregación en tres grupos, que coinciden en gran medida con la teoría de la formación de la isla.

El tercer clado se divide en dos grupos que obtienen soporte alto. Uno de ellos está formado por las especies de Gran Canaria sin el *P. fuerteventurensis* y el otro compuesto por *P. fuerteventurensis* + *P. anachoreta*.

Aunque los clados principales coinciden con los propuestos en los previos análisis, las relaciones entre ellos están resueltas de una manera diferente. Los resultados de los análisis de ML y IB sugieren una estrecha relación entre las especies de Madera y las de las islas más orientales del archipiélago canario e incluso la colonización de Madera desde un ancestro procedente de esta zona, ninguno de los árboles más parsimoniosos obtenidos aplicando ponderación uniforme soporta esta hipótesis.

Aplicando la ponderación implícita en Pee-Wee se recuperan la mayoría de las relaciones observadas en los resultados de ML y aproximación bayesiana. El único punto conflictivo en este caso es de nuevo la posición de las especies de Madera. El árbol simplificado que representa el resultado de Pee-Wee (K=1-6) está representado en la Figura 32, sólo en el caso de K=1 se registraron diferencias significativas, pero éstas no fueron consideradas, ya que el uso de  $K < 2$  disminuye drásticamente el peso de los caracteres que presentan homoplasia.

### ND1

Como resultado del análisis del fragmento de ND1 se obtuvieron tres árboles más parsimoniosos con longitud de 723 pasos,  $Ci=51$  y  $Ri=80$ . El consenso estricto de estos tres árboles está representado en la Figura 33. Nuevamente las especies macaronésicas forman un grupo monofiletico. Los cinco clados terminales son los mismos que en los análisis anteriores y todos reciben un soporte alto, tanto de *bootstrap* como de *jackknife*. Sin embargo las relaciones entre ellos están pobremente soportadas, tan sólo en el caso de las islas más occidentales y Tenerife la existencia de un ancestro común obtiene soporte. La aplicación de ponderación implícita en Pee-Wee (Figura 34) con valores bajos de K de nuevo da como resultado la pérdida de la monofilia de las especies macaronésicas y los clados principales no presentan diferencias entre los resultados obtenidos con diferentes valores de K y los de la ponderación uniforme.

### COI

El análisis de la matriz de COI aplicando la ponderación uniforme en NONA dio como resultado cuatro árboles más parsimoniosos con una longitud de 1953 pasos ( $Ci=33$ ;  $Ri=77$ ). El árbol consenso estricto junto con los valores de soporte está representado en la Figura 35. Al contrario de los resultados obtenidos con los otros dos genes, en este caso las especies macaronésicas de *Pholcus* ya no constituyen un grupo monofiletico. Dentro de las especies macaronésicas se reconocen los mismos cinco grupos como en el resultado de la aplicación de



máxima parsimonia con ponderación uniforme sobre la matriz de 16S, pero en este caso las especies de Madera quedan agrupadas con *P. opilionoides*.

La aplicación de ponderación implícita, con una moderada o alta reducción en el peso de los caracteres que presentan un alto grado de homoplasia ( $k < 3$ ), recupera la monofila de las especies macaronésicas (Figura 36). Sin embargo este resultado no ha sido aceptado, no sólo porque se produce con unos valores de K bajos, sino también porque ninguno de los otros análisis contempla la estrecha relación entre las especies de Madera (*P. dentatus* y *P. parvus*) con las *P. knoeseli* y *P. malpaisensis* (de Tenerife).

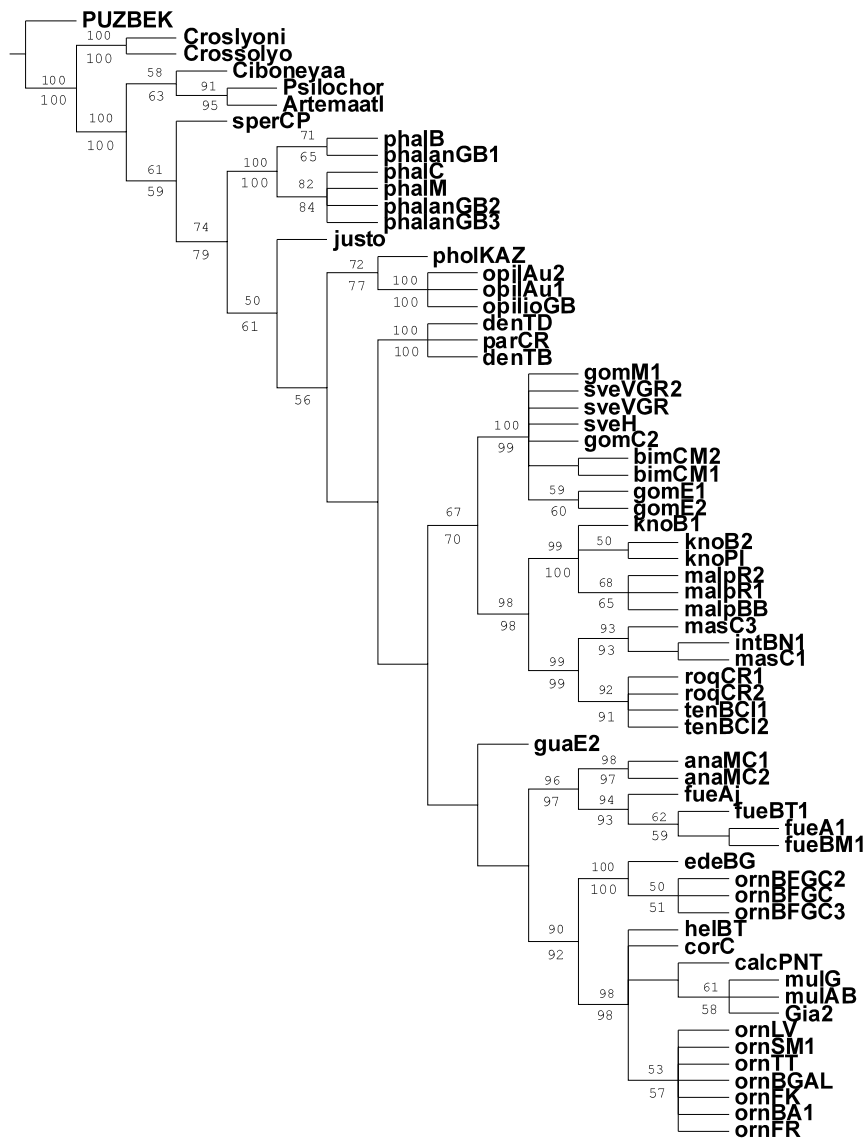


Figura 31. Consenso estricto de los 4 árboles más parsimoniosos de NONA (L=744; Ci=53; Ri=85) obtenidos del análisis del fragmente de 16S. Los valores encima de las ramas corresponden a los valores de *bootstrap* y los de debajo a los valores de *jackknife*.

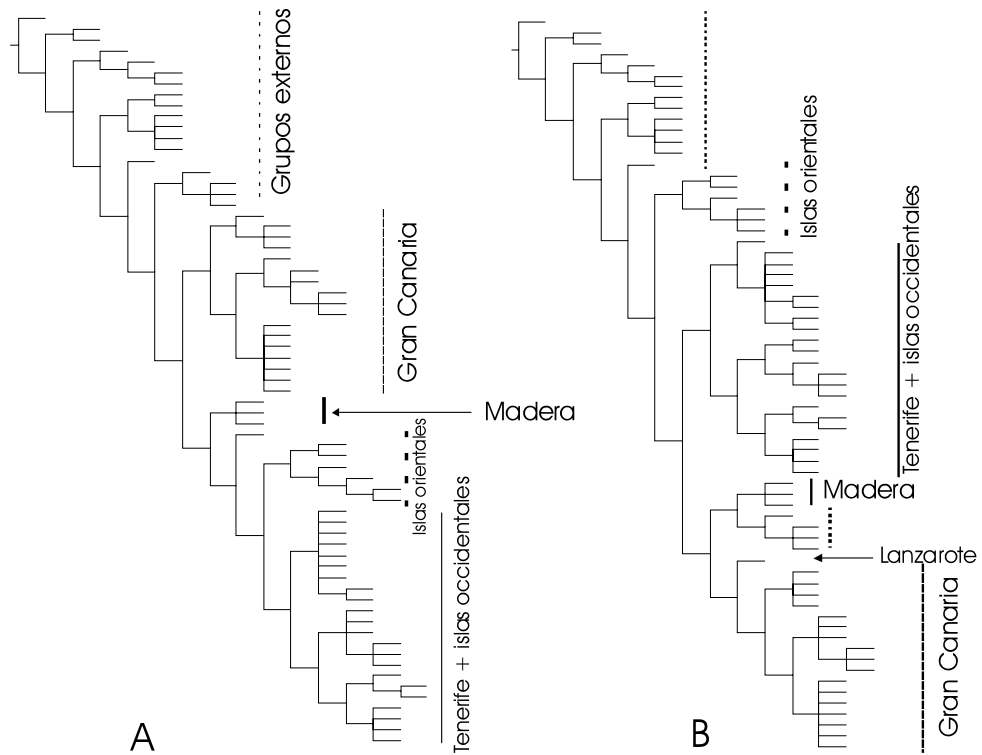


Figura 32. Árboles simplificados obtenidos como resultado del análisis con PEE-Wee de la matriz de 16S. A – con valores de K=2-6; B – con valor de K=1.

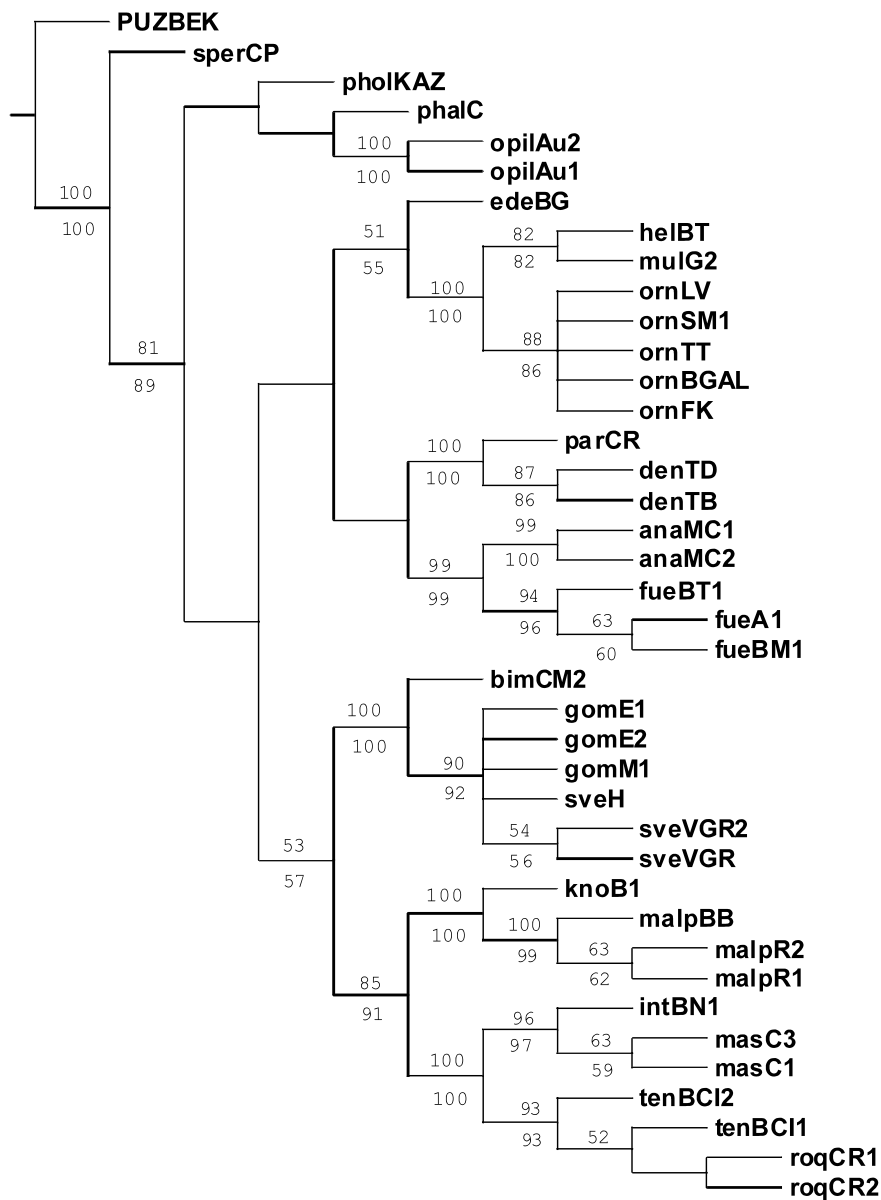


Figura 33. Consenso estricto de los 3 árboles más parsimoniosos de NONA. (L=724; Ci=50; Ri=80) obtenidos del análisis del ND1. Los valores que situados encima de las ramas corresponden a los valores de *bootstrap* y los de debajo a los valores de *jackknife*.

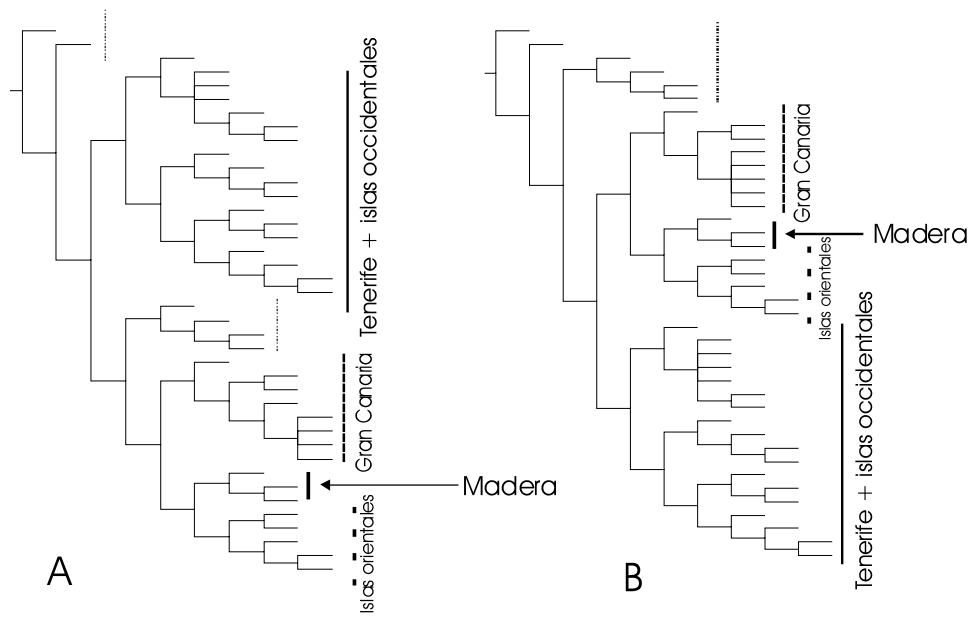


Figura 34. Árboles simplificados obtenidos como resultado del análisis con Pee-Wee de la matriz de ND1. A – con valores de K=1-4; B – con valor de K=5-6. Los taxones del outgroup están señalados con una línea discontinua fina.

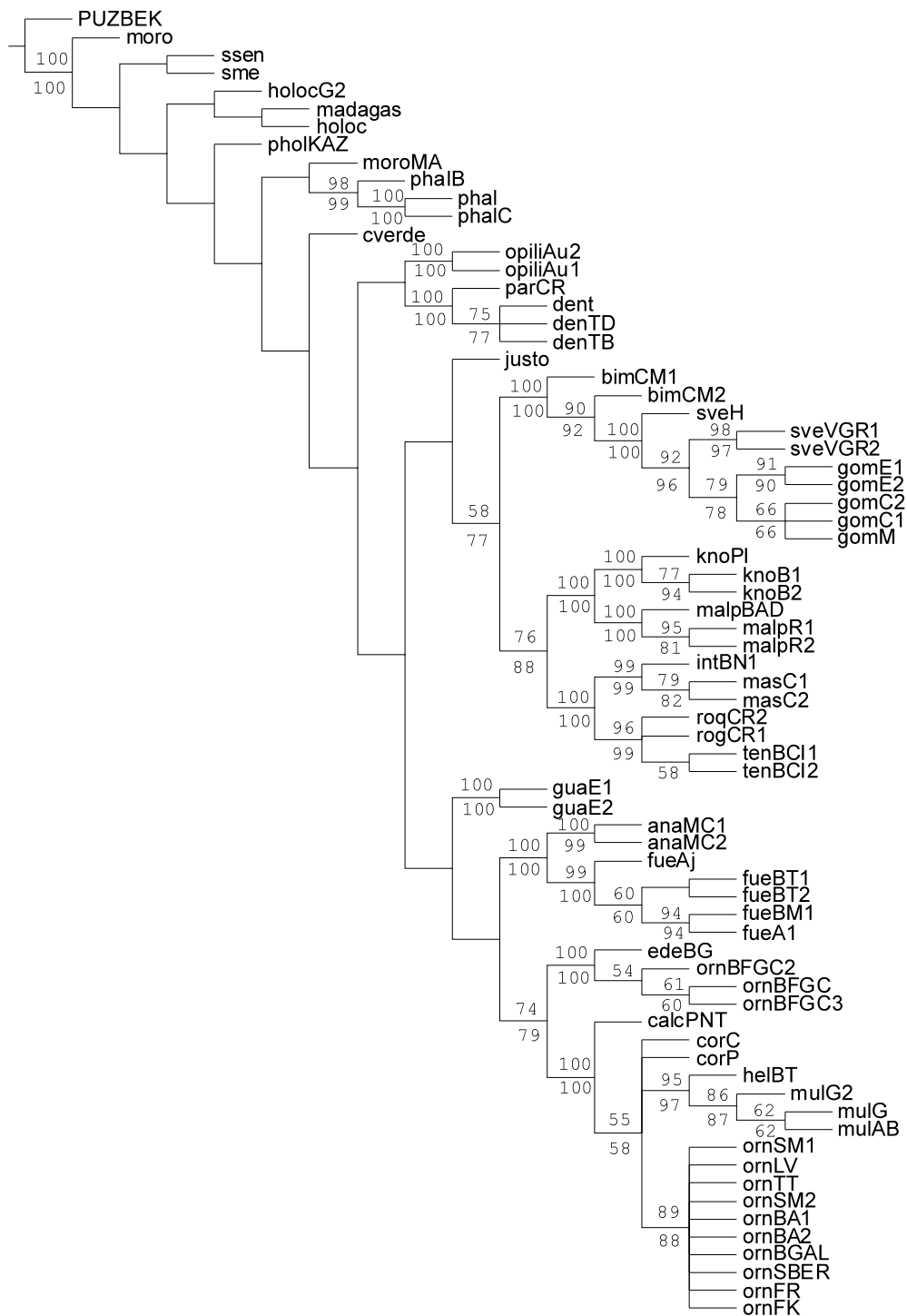


Figura 35. Consenso estricto de los 4 árboles más parsimoniosos de NONA. (L=1955; Ci=33; Ri=77) obtenidos del análisis de COI. Los valores situados encima de las ramas corresponden a los valores de *bootstrap* y los de debajo a los valores de *jackknife*.

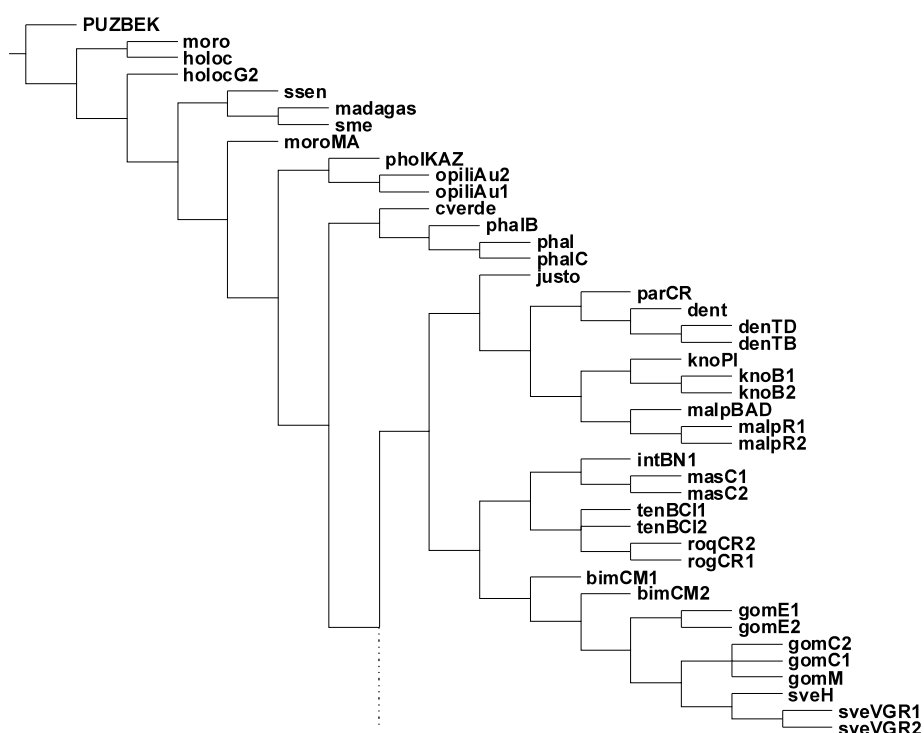


Figura 36. La parte del árbol que difiere en los resultados de Pee-Wee con K=1-2 con respecto al árbol de NONA y los de Pee-Wee con valor de K=3-6.

#### 4.2.3.4.2. Análisis conjunto de los dos genes proteicos

Con el fin de comprobar hasta qué punto la combinación de la información de los dos genes codificando proteínas utilizados en este estudio, COI y ND1, puede incrementar la resolución en los resultados estos fueron analizados conjuntamente. Para esto se creó una matriz llamada ND1COI en la cual se trató de minimizar el efecto de *missing data* incluyendo sólo los taxones de los cuales fueron secuenciados los dos fragmentos (la única excepción fue *O. justoi*).

En la Figura 37 está representado el resultado de los análisis utilizando como base el árbol obtenido con el método de máxima verosimilitud.

Las diferencias en los resultados obtenidos de los distintos análisis son mínimas. En todos ellos las especies macaronésicas constituyen un grupo monofilético con alto soporte.

Independientemente del análisis aplicado se diferencian los mismos cinco clados principales que en los resultados de los tres fragmentos por separado. En este caso todos ellos reciben un soporte alto según todos los criterios utilizados. También las relaciones entre estos grupos se resuelven prácticamente de la misma manera en los diferentes análisis, aunque sólo las especies de El Hierro + La Gomera con las de Tenerife obtienen un soporte alto.



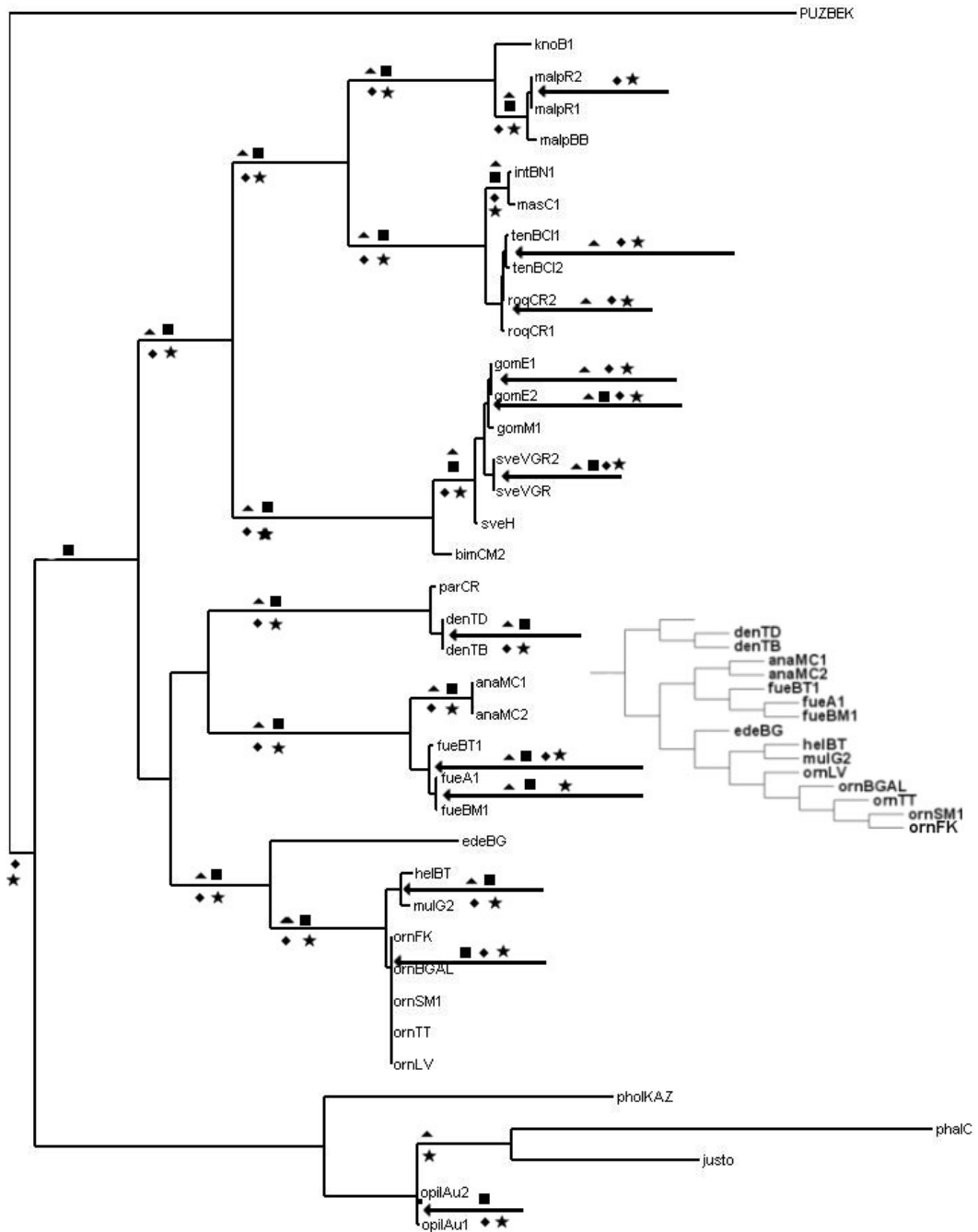


Figura 37. Árbol obtenido del análisis de máxima verosimilitud de la matriz ND1COI. La diferencia con el análisis de máxima parsimonia está representada por el pequeño árbol a la derecha. Los triángulos se corresponden con valores de *bootstrap* (ML) mayores de 70; los cuadrados representan probabilidades posteriores superiores al 96%; con rombos están señalados los *bootstrap* mayores de 70 en MP; las estrellas son los *jackknife* más de 70 (MP).

#### **4.2.3.4.3. Análisis conjunto de los tres genes secuenciados**

Una vez evaluada la información filogenética de cada uno de los genes por separado y la del análisis conjunto de los dos genes proteicos, se construyó una única matriz con los tres fragmentos secuenciados. La legitimidad de esta aproximación está avalada por el resultado del test de incongruencia aplicado a las tres particiones de la matriz. Para minimizar el efecto negativo de la presencia de *missing data* varios taxones incompletos fueron excluidos. La elección de los taxones a excluir se realizó mediante una serie de análisis preliminares en los cuales se detectaron todos los casos problemáticos.

La sensibilidad observada por la presencia de *missing data* en cada uno de los métodos utilizados para inferir las relaciones filogenéticas fue distinta. Por esta razón en los análisis de parsimonia se utilizaron 61 taxones, mientras que en los casos de máxima verosimilitud y de inferencia bayesiana su número fue reducido a 54.

##### ML e inferencia Bayesiana

En la Figura 38 está representado el árbol obtenido del análisis bayesiano, que es idéntico al obtenido con Máxima Verosimilitud. En ambas aproximaciones las especies macaronésicas de *Pholcus* aparecen como un grupo monofilético con un alto valor de soporte. Aunque la monofila de las especies endémicas en esta zona biogeográfica está bien soportada, las relaciones entre los cinco clados principales nuevamente quedan sin resolver. El resultado del análisis sugiere la existencia de dos grandes clados - el primero está formado por las especies de Tenerife, La Gomera y El Hierro y el segundo por el resto de las especies: Madera y las otras islas del archipiélago canario. De estos sólo el primero obtiene un soporte suficiente, mientras que el segundo no está soportado por ninguno de los criterios utilizados. A diferencia de la poca resolución que se observa en este nivel, las ramas en los clados terminales formados por grupos de especies cercanas o

diferentes poblaciones de la misma especie, reciben un soporte muy alto. Aquí de nuevo podemos definir los cinco clados principales que ya se han comentado anteriormente: 1) el de las especies de Gran Canaria excluyendo *P. fuerteventurensis*; 2) el de las islas orientales; 3) el de las especies de Tenerife; 4) el de las especies de La Gomera y El Hierro; 5) el de las especies de Madera.

Algunos de estos grupos principales están compuestos por clados más pequeños que en la mayoría de los casos están bien soportados. De esta forma dentro del grupo de las especies de Tenerife se diferencian tres grupos bien diferenciados. El primero está compuesto por las especies de la zona de Anaga y sus alrededores (*P. knoeseli* y *P. malpaisensis*); el segundo está formado por las dos especies endémicas de la zona de Teno (*P. intricatus* y *P. mascaensis*); el tercero agrupa las especies del centro y el sur de la isla (*P. roquensis* y *P. tenerifensis*). Dentro del clado formado por las especies de Gran Canaria también se distinguen dos grupos bien definidos – uno está formado por *P. edentatus* y la nueva especie del Barranco de Fataga, y el segundo por el resto de las especies.

#### MP

El análisis de máxima parsimonia en NONA dio como resultado 7 árboles más parsimoniosos (L=2635; Ci=56; Ri=88). El consenso estricto entre ellos junto con los valores de *bootstrap* y *jackknife* están reprensados en la Figura 39. Todas las especies macaronésicas de *Pholcus* forman un grupo monofilético dentro del cual se diferencian cinco clados principales. Este resultado es muy similar al obtenido con los otros dos métodos, y la única diferencia importante que se observa se refiere a la posición del clado formado por las especies de Madera. En todos los árboles estas especies se sitúan como un grupo hermano de las especies de Tenerife y las islas occidentales, aunque esta agrupación presenta un soporte bajo únicamente por *jackknife*. En el análisis bayesiano y el de máxima verosimilitud el clado de Madera aparecía como como grupo hermano de las especies del clado de las islas orientales aunque no estaba soportado en ninguno de los dos casos.

La otra diferencia radica a la posición de *P. guadarfia* que forma una politomia con las especies de las islas orientales y Gran Canaria. El resto de los grupos que se distinguen coinciden por completo con los resultados obtenidos con los otros dos métodos.

La aplicación de ponderación implícita en Pee-Wee con  $K=2-6$  da como resultado un número menor de árboles más parsimoniosos (entre 1 y 3). En cada uno de ellos la posición de las especies de Madera es idéntica a la observada en los resultados de ML y análisis bayesiano. Cuando el valor de  $K$  es 1 *P. guadarfia* se sitúa en la base del clado formado por las especies de Madera, Gran Canaria y las islas orientales. Como ya se ha comentado anteriormente, el uso de  $K < 2$  es poco aconsejable, y teniendo en cuenta que el resto de los resultados no coinciden con la topología propuesta por Pee-Wee con  $K=1$  estos no fueron considerados.

Es interesante notar que en el análisis de los dos genes proteicos la posición de las especies de Madera también se presentaba como un punto conflictivo en los resultados de máxima parsimonia y los métodos basados en verosimilitud. Muy probablemente esto es resultado de la homoplasia de algunos de los caracteres, ya que la aplicación de ponderación implícita resuelve este conflicto a favor de la topología obtenida con máxima verosimilitud e inferencia bayesiana. Obviamente se ha de tener en cuenta que en estas matrices no están presentes tres de las especies macaronésicas que no fueron secuenciadas. Su ausencia del análisis podría afectar la precisión de los resultados y la estabilidad de algunos de los clados. Además algunos de los caracteres que ahora resultan no informativos podrían serlo si se añaden estas tres especies.

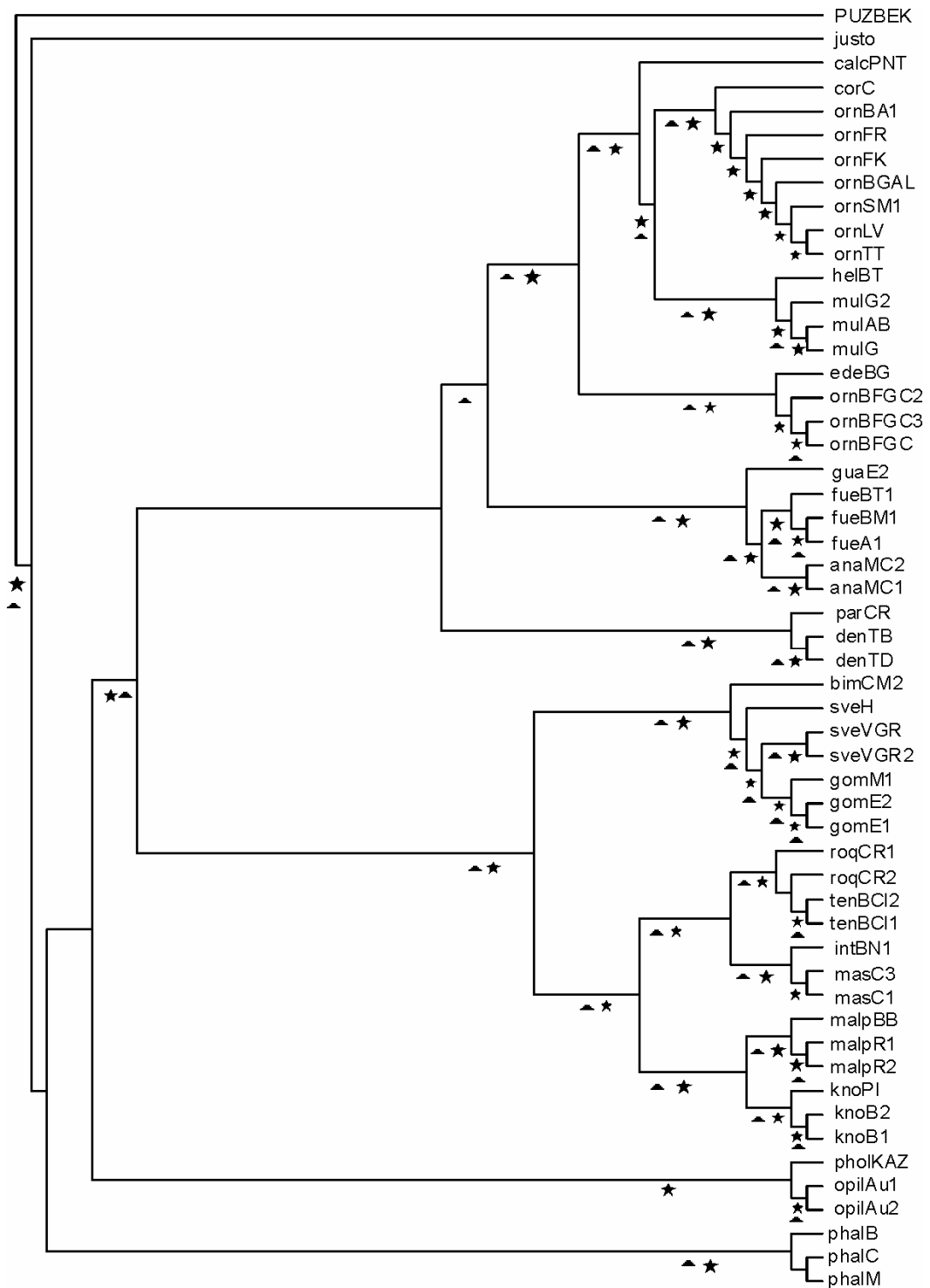


Figura 38. Resultado del análisis conjunto de los tres genes secuenciados aplicando máxima verosimilitud y el método bayesiano. Los asteriscos debajo de las ramas señalan los *bootstrap* superiores a 70 y los triángulos las probabilidades posteriores superiores al 96%.

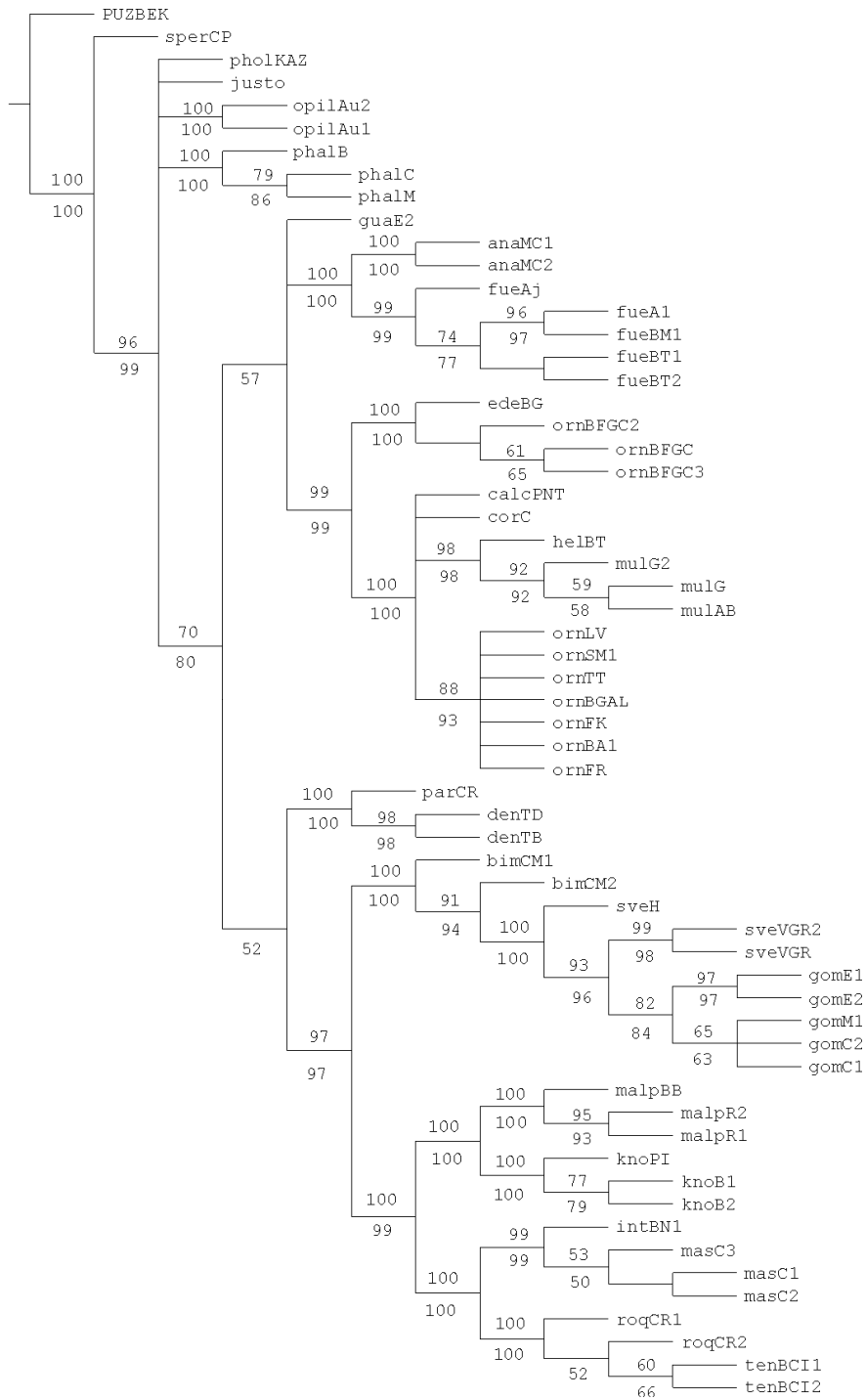


Figura 39. Consenso estricto de 7 árboles más parsimoniosos de NONA. (L=2725; Ci=55; Ri=87) obtenidos del análisis de los tres genes conjuntamente. Los valores situados encima de las ramas corresponden a los valores de *bootstrap* y los de abajo a los valores de *jackknife*.

#### **4.2.3.5. Discusión**

Todos los análisis demuestran la monofilia de las especies macaronésicas y las estrechas relaciones entre las especies canarias y las de Madera (el caso de parsimonia con ponderación uniforme, aplicada a la matriz de COI, es la única excepción).

Los análisis de todas las matrices independientemente del método utilizado reconocen los siguientes cinco clados monofiléticos dentro de las especies macaronésicas.

1. Todas las especies de Gran Canaria sin *P. fuerteventurensis* (*P. edentatus* + *P. ornatus* + *P. helenae* + *P. multidentatus* + *P. corcho* + *P. calcar* + ornBFG) – clado “*ornatus*”.
2. El clado de las islas más orientales (Fuerteventura y Lanzarote) que agrupa las especies *P. fuerteventurensis* + *P. anachoreta* + *P. guadarfia*. Aunque en los resultados de máxima parsimonia *P. guadarfia* ocupa una posición basal con respecto al clado formado por Gran Canaria + Islas orientales – clado “*fuerteventurensis*”.
3. Un grupo que se compone de las especies endémicas de Tenerife dentro del cual las especies de la zona de Anaga y sus cercanías, *P. knoeseli* y *P. malpaisensis*, están claramente separadas del resto de las especies, *P. intricatus*, *P. mascaensis*, *P. roquensis* y *P. tenerifensis* – clado “*tenerifensis*”.
4. Las especies de El Hierro y La Gomera en todos los análisis forman un clado en el cual *P. bimbache* de El Hierro siempre ocupa una posición basal – clado “*bimbache*”.

5. El quinto grupo esta formado por las especies de Madera: *P. dentatus* + *P. parvus* – clado “*parvus*”.

Es interesante señalar la posición de los especímenes con el código ornBFG. En todos los análisis aparecen como estrechamente relacionados con la especie *P. edentatus*, aunque sus caracteres morfológicos (epigino y vulva) los sitúan cerca de la especie *P. ornatus*. De hecho, después del examen morfológico, estos especímenes fueron determinados como *P. ornatus*, que presenta cierta variación en la morfología del órgano genital femenino. Desafortunadamente a pesar del esfuerzo realizado por encontrar machos de la misma localidad estos no tuvieron éxito y los caracteres del macho permanecen todavía desconocidos. Después de los análisis filogenéticos basados en caracteres moleculares queda en evidencia que muy probablemente se trate de una nueva especies de *Pholcus*, endémica para la isla de Gran Canaria y estrechamente relacionada con *P. edentatus*.

En cuanto a las relaciones entre los cinco clados principales sólo el grupo formado por *tenerifensis* + *bimbache* obtiene un soporte alto en todos los análisis efectuados. La agrupación de *ornatus* con *fuerteventurensis* también presenta un soporte significativo y está presente en la mayoría de los resultados. El caso del clado *parvus* es bien distinto. Su relación con el resto de las especies macaronésicas no está resuelta. Aunque en ciertos casos una u otra agrupación con alguno de los otros cuatro grupos recibe soporte, a menudo las relaciones propuestas por los distintos análisis son incongruentes. Muy probablemente gran parte de los problemas para resolver las relaciones entre los cinco grupos de especies macaronésicas está causado por la falta de información molecular para *P. baldiosensis*, *P. corniger* y *Pholcus vachoni* de Agadir. Basándose en estas consideraciones, dentro de las especies canarias podemos definir dos grandes grupos – el occidental formado por los clados *tenerifensis* y *bimbache*, y el oriental compuesto por *ornatus* y *fuerteventurensis*. Las especies de Madera probablemente provienen de un ancestro procedente del archipiélago canario, pero con la información disponible no se puede determinar con exactitud su lugar de origen. Esto no es un hecho aislado en el orden Araneae, ya que en caso del



género *Dysdera* también se observa la misma relación entre especies canarias y las de Madera (Arrendó et al., 2001).

En algunos casos las especies de los clados principales se segregan en grupos más pequeños, cuyos miembros habitan zonas geográficas limitadas dentro de una isla. De este modo en el clado *ornatus* se diferencian dos grupos – uno de *P. edentatus* con los haplotipos *Pholcus* sp. BFGC, y el otro del resto de las especies. En el clado *tenerifensis* en todos los análisis realizados se reconocen tres grupos monofiléticos de especies: *P. knoeseli* y *P. malpaisensis* de Anaga; *P. intricatus* y *P. mascaensis* de Teno; y *P. roquensis* y *P. tenerifensis* de la zona central de la isla. Dos de estos grupos coinciden con las dos partes más antiguas de la isla, Anaga y Teno, que antes de la formación de las Cañadas y del Teide formaban islas independientes.

Otro caso interesante es el de las especies que aparecen como parafiléticas en algunos de los análisis. Estas son *P. gomerae*, *P. bimbache* y *P. tenerifensis*. Muy probablemente la parafilia de *P. bimbache* es un artefacto debido a la gran diferencia en la longitud del fragmento de 16S secuenciado en los dos haplotipos. Por lo tanto las únicas situaciones donde realmente existe parafilia son los de *P. gomerae* en relación con *P. sveni* y de *P. tenerifensis* en relación con *P. roquensis*. Varios procesos pueden causar una parafilia a nivel molecular en una especie con respecto a otra, como la hibridación, la existencia de polimorfismos ancestrales o una especiación peripátrica. Aunque en los dos casos las especies implicadas no están aisladas geográficamente, existe una separación ecológica que es más acusada en el caso de *P. sveni* y *P. gomerae*. *P. sveni* habita las zonas bajas y más áridas de sur de La Gomera mientras el *P. gomerae* se encuentra en la parte alta de la isla, mucho más húmeda y cubierta de laurisilva. *P. roquensis* se conoce sólo de la cueva de los Roques, situada a una altura superior a 2200m y *P. tenerifensis* tiene su distribución limitada al barranco del Infierno. Considerando la existencia de separación ecológica y teniendo en cuenta los bajos valores de divergencia genética entre estas especies, muy probablemente la parafilia observada es resultado de la retención de polimorfismos ancestrales.

### **Efectos de la saturación**

El uso de posiciones saturadas está bastante discutido y según algunos autores (Meyer, 1994; Swofford et al., 1996) han de ser excluidas completamente del análisis o utilizadas con una ponderación fuertemente rebajada. Varios estudios posteriores han demostrado que esta estrategia puede ser poco aconsejable, ya que no todas las terceras posiciones están saturadas, con lo cual si las eliminamos del análisis perdemos la información existente en las posiciones no saturadas. (Yoder et al., 1996; Björklund, 1999; Källersjö et al., 1999; Yang, 1988).

La evidencia de cierta saturación en los dos genes proteicos utilizados en este estudio planteaba la pregunta sobre su trato en los análisis. Para valorar su efecto sobre los resultados se han utilizado dos aproximaciones diferentes. En primer lugar se eliminaron todas las terceras posiciones del codon y el resto de los datos fueron analizados con ML y MP. En ambos casos la exclusión de la tercera posición causaba una drástica pérdida de resolución en los nodos terminales y subterminales. Evidentemente no todas las terceras posiciones están saturadas, mientras que algunas de las primeras también podrían presentar saturación. Con el fin de diferenciar las posiciones saturadas independientemente de su posición en el codon, se utilizó el programa TREE-PUZZLE v 5.2 (Schmidt et al., 2002) para separar todas las posiciones en ocho categorías según su grado de saturación. Las posiciones que se correspondían con las categorías siete y ocho fueron excluidas de la matriz. A continuación los datos se analizaron con ML y MP. De nuevo se observó una disminución en la resolución en los nodos terminales y subterminales, aunque en menor medida que en los resultados de la simple eliminación de las terceras posiciones. Estos resultados demuestran claramente que aunque aparecen indicios de saturación en algunas posiciones, estos no afectan negativamente los resultados. Es más, la señal filogenética correspondiente a las terceras posiciones es muy importante y por lo tanto, en todos los análisis fueron incluidas todas las posiciones de los fragmentos secuenciados.

#### **4.2.4. Análisis combinado**

El disponer de diferentes tipos de información para la reconstrucción filogenética de un grupo determinado plantea, comúnmente, preguntas sobre la manera más adecuada de analizarlas y de valorar los resultados obtenidos. El problema se origina por la existencia de distintos tipos de caracteres: morfológicos, moleculares, etológicos, embrionarios, etc. Aunque todos procedan de los mismos organismos, los resultados obtenidos de diferentes tipos de caracteres a menudo resultan en filogenias con topologías discrepantes (Rodrigo et al., 1993).

Algunos autores (Kluge, 1989) proponen el análisis conjunto de todos los caracteres en una única matriz que contenga toda la información disponible. Este método se conoce como “*evidencia total*” o “*congruencia de los caracteres*” y los cladogramas que se obtienen son el resultado de la interacción de todos los caracteres disponibles. Nixon y Carpenter (1996a), partiendo de la premisa de que en cualquier estudio filogenético siempre se utiliza toda la información disponible (*evidencia total*), proponen cambiar su denominación por la de “*análisis combinado*”.

Otros investigadores (Miyamoto & Fitch, 1995) defienden el análisis independiente de los distintos caracteres y la posterior construcción de un árbol de consenso entre los distintos cladogramas obtenidos. Este método es conocido como el de “*análisis por particiones*” o el de “*congruencia taxonómica*”.

Es importante tener en cuenta que estas dos formas de tratar los datos parten de unas premisas básicas muy diferentes. El análisis por particiones supone que hay varios tipos de información totalmente independientes entre sí, en su forma y en su utilidad para la reconstrucción de las relaciones filogenéticas de los organismos. El análisis simultáneo supone que lo más importante en un estudio filogenético es la maximización de toda la información disponible y aplica unos tests de homología muy restrictivos. Como en nuestro caso se trata de construir

un cladograma que nos permitirá inferir los procesos evolutivos del género *Pholcus* en las Islas Canarias, creemos que el análisis simultáneo es el más apropiado.

#### **4.2.4.1. Construcción de la matriz combinada**

La matriz combinada de caracteres moleculares y morfológicos se construyó siguiendo el mismo procedimiento utilizado en la construcción de las matrices combinadas de caracteres moleculares discutido previamente. En los casos donde se disponen de varios haplotipos de la misma especie, para cada uno de ellos se añadieron los caracteres morfológicos correspondientes de la especie a la que pertenecen. Con el fin de minimizar el efecto negativo de los taxones incompletos su número fue reducido al mínimo. A pesar de esto varias especies de las cuales no se consiguieron caracteres moleculares o alguno de los dos sexos era desconocido, fueron incluidas en la matriz final.

Todos los taxones de los cuales se disponía de información molecular se señalaron con el mismo código. Las tres especies que estaban codificadas solo para los caracteres morfológicos se codificaron de la siguiente manera:

<i>Pholcus corniger</i>	corniger
<i>Pholcus baldiosensis</i>	baldio
<i>Pholcus vachoni</i>	mewspmar

#### **4.2.4.2. Test de incongruencia entre los caracteres morfológicos y moleculares**

El test de incongruencia de las cuatro particiones dio como resultado  $p < 0.01$  indicando una incongruencia significativa. Ya que la congruencia entre las tres particiones con datos moleculares fue establecida en el transcurso de sus análisis, tal y como se explica en los puntos anteriores, obviamente el problema fue originado por la matriz morfológica. Con el fin de esclarecer en cual de las tres matrices moleculares residía el problema se efectuaron tres tests más, comparando la congruencia de la matriz morfológica con cada una de las otras tres particiones. En todos los tests los taxones incompletos fueron totalmente eliminados.

En los tres casos el ILD encontró una incongruencia significativa entre las particiones comparadas. A pesar de estos resultados, los árboles obtenidos de los análisis por separado de las cuatro particiones no presentaban incongruencias en los clados principales, sino en la posición de algunos taxones dentro de ellos. Las únicas diferencias importantes se observaban en la topología del grupo formado por los clados *tenerifensis* y *bimbache* (clado occidental). En los resultados del análisis morfológico las especies endémicas de Tenerife, El Hierro y La Gomera forman un grupo monofilético dentro del cual no se reconocen los clados *tenerifensis* y *bimbache* como grupos monofiléticos. Aunque el clado formado por todas las especies de las islas occidentales obtenía un soporte alto, ninguno de los nodos internos presentaba *jackknife* o *bootstrap* superior a 50. Es más, forzando una topología igual a la obtenida con los análisis moleculares se producía un aumento relativamente pequeño en la longitud del árbol.

A pesar de la incongruencia obtenida en los análisis ILD, hemos realizado el análisis simultáneo. Señalaremos también que varios autores han criticado la utilidad del ILD test como una medida de la congruencia entre distintas

particiones (Yoder et al., 2001; Darlu & Lecointre, 2002; Dowton & Austin, 2002).

### **4.2.4.3. Resultados**

El análisis de máxima parsimonia aplicando ponderación uniforme encontró 18 árboles más parsimoniosos (L=3244; Ci=49; Ri=89). En todos ellos las especies macaronésicas de *Pholcus* forman un grupo monofilético. En la Figura 40 esta representado el consenso estricto de estos 18 árboles junto con los valores de *bootstrap* y *jackknife*. Los clados que se reconocen coinciden en gran medida con los resultados de los análisis de las matrices moleculares y morfológica por separado. En este análisis el clado occidental y el de Madera de nuevo aparecen como grupos hermanos. Dentro del grupo occidental se distinguen los mismos dos clados principales que en los análisis moleculares: - *tenerifensis* y *bimbache*.

La situación con el clado oriental es bien distinta. Aunque se reconoce su existencia, las relaciones entre gran parte de las especies que incluye no están resueltas y forman una politomía que incluye a *P. fuerteventurensis*, *P. anachoreta*, *Pholcus vachoni*. El único clado que coincide con los resultados obtenidos en análisis anteriores y está soportado con valores altos de *bootstrap* y *jackknife*, es el clado *ornatus*. Muy probablemente esta situación está relacionada con la existencia de una gran cantidad de *missing data* en la matriz para *P. vachoni* de Marruecos. Esto podría ocasionar un comportamiento de este taxón conocido como el efecto “joker” (Nixon & Wheeler, 1992) y provocar un aumento de los árboles más parsimoniosos encontrados en el análisis. De este modo el clado formado por las especies de *P. fuerteventurensis* y *P. anachoreta*, que aparecía en el resto de los análisis, forma parte de una politomía que incluye a *P. vachoni* de Marruecos y al clado *ornatus* de Gran Canaria.

Se ha de señalar que de los 18 árboles más parsimoniosos 14 son debidos a los diferentes haplotipos de *P. ornatus* y solo 4 debidos a la politomia del clado

Una manera más objetiva de decidir cual de estas topologías se va a preferir para inferir los procesos de colonización y radiación del género *Pholcus* en las Islas Canarias es la aplicaron de análisis adicionales cambiando algunos paraméntelos. En este sentido una buena aproximación es el uso de análisis que tratan de dar distinto peso a los caracteres como es el caso de *implied weighting* Pee-Wee. El análisis de la matriz conjunta aplicando ponderación implícita en Pee-Wee con  $K=1-6$  proporciona cinco árboles idénticos en todos análisis y para cada valor de la constante de concavidad aplicada. En todos ellos la única diferencia con respecto a los resultados de NONA es la posición de la especie *P. vachoni* de Agadir y las relaciones entre las especies de Lanzarote y Fuerteventura. Todos los resultados de Pee-Wee evidencian la existencia del clado *P. fuerteventurensis* + *P. anachoreta* + *P. vachoni*. En la Figura 42 está representada la parte del árbol que difiere con respecto al consenso de los árboles obtenidos con ponderación uniforme en NONA.

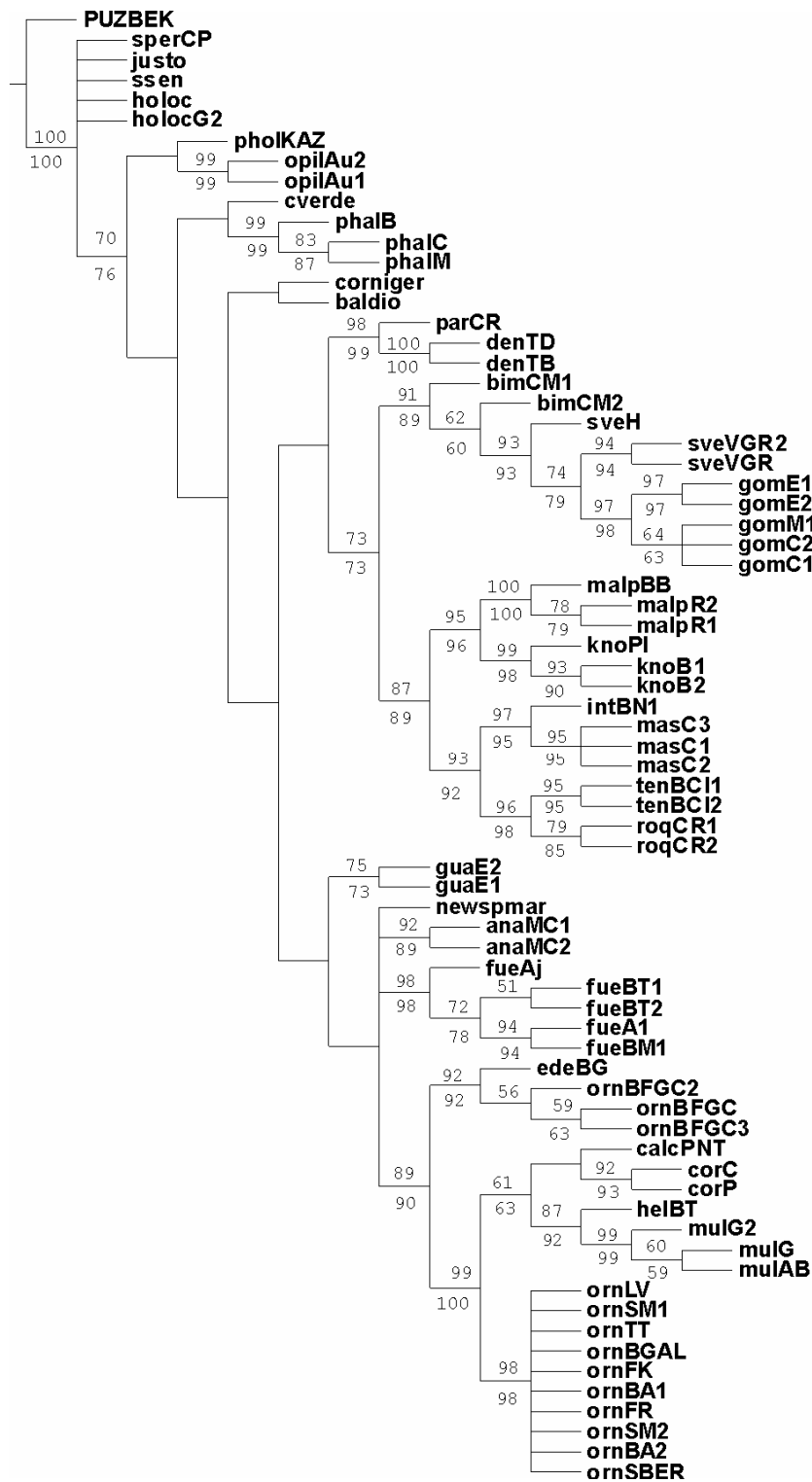


Figura 40. Consenso estricto de los 18 árboles obtenidos con NONA analizando la matriz conjunta. (L=3373; Ci=43; Ri=80).



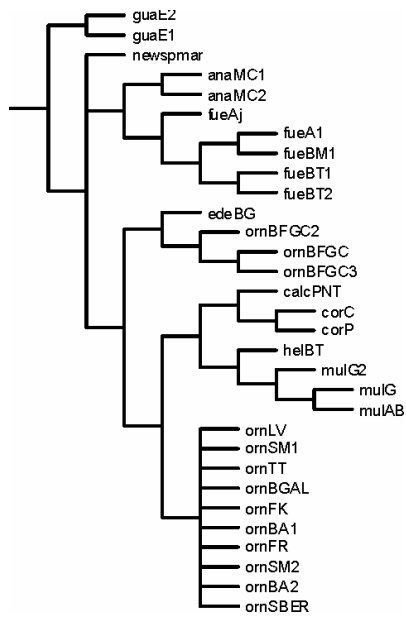


Figura 41. Topología preferida para el clado oriental.

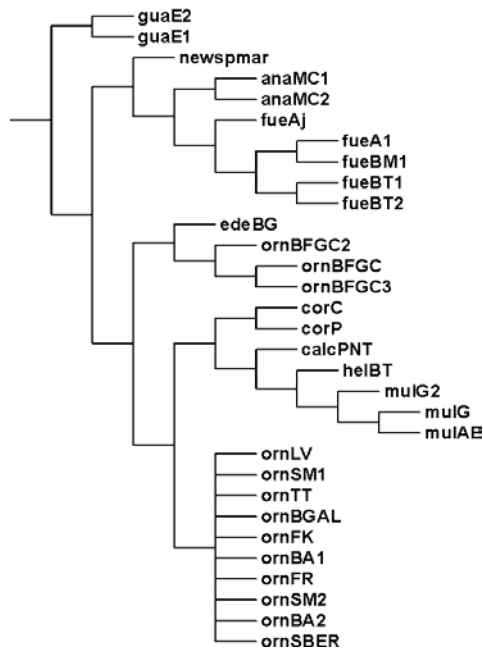


Figura 42. Topología alternativa del clado oriental obtenida aplicando ponderación implícita en Pee-Wee con  $K=1-6$ .

#### **4.2.4.4. Discusión**

##### **Efecto de la presencia de *missing data***

Un problema común en estudios cladísticos es la existencia de “*missing data*” o datos que faltan en la matriz analizada. Esta definición hace referencia a los casos cuando es imposible la codificación del estado de un carácter determinado. El problema de *missing data* esta considerado como el mayor inconveniente para la reconstrucción de la filogenia de organismos conocidos solo por fósiles (Donoghue et al., 1989; Huelsenbeck, 1991; Anderson, 2001) y en los casos cuando se combinan datos muy diferentes (Wiens & Reeder, 1995; Sanderson et al., 1998).

Podemos encontrarnos con la presencia de “*missing data*” cuando: 1. El carácter normalmente esta presente en el organismo estudiado, pero por alguna razón esta parte esta perdida (rota o ausente en fósiles) o si se trata de una secuencia nucleotídica o proteica no esta disponible. 2. En el segundo caso se trata de caracteres que simplemente son no aplicables, ya que dependen de otros caracteres que no están presentes. En ambos casos estos caracteres están codificados en las matrices de datos con el símbolo “?” o “n”.

Aunque el mecanismo de los posibles efectos negativos del *missing data* todavía no están muy bien conocidos, en numerosos estudios se ha demostrado que la presencia de taxones con un gran número de caracteres sin codificar, produce un aumento de los árboles más parsimoniosos y un consenso con menor resolución (Gauthier, 1986; Novacek, 1992b; Wilkinson & Benton, 1995; Gao & Norell, 1998). Lo más probable es que esto esté causado por la incierta posición de los taxones incompletos (Huelsenbeck, 1991; Nixon & Wheeler, 1992; Wilkinson, 1995).

Se han propuesto varias estrategias para decidir si podemos incluir un taxón incompleto en función de la cantidad de caracteres no codificados (Rowe, 1988;

Grande & Bemis, 1998; Ebach & Ahyong, 2001) de ellas las dos más aceptadas son:

1.- El problema de los taxones incompletos se debe únicamente a que sus caracteres no están codificados en su totalidad.

2.- Sin embargo, varios autores (Gauthier et al., 1988; Donoghue et al., 1989; Novacek, 1992b; Wilkinson, 1995; Anderson, 2001; Kearney, 2002) demuestran que esto no es necesariamente cierto y que el verdadero problema reside en el muestreo de un número de caracteres demasiado reducido, y esto puede resolverse añadiendo más caracteres a la matriz, independientemente de la cantidad de *missing data* presentes. Wiens (2003) evalúa estas dos hipótesis y confirma que el origen del problema está en la inclusión de pocos caracteres y no en los datos que faltan.

Tendiendo en cuenta todas estas consideraciones, se ha tomado la decisión de minimizar el número de taxones no macaronésicos con un número elevado de *missing data*, aunque que ésta no es necesariamente la mejor solución (Wiens, 2003).

### **Selección y justificación del cladograma escogido**

El conjunto de matrices definidas en todos los análisis dan como resultado una serie de topologías que coinciden en la mayoría de los grupos resultantes. Aun así, para poder optimizar los caracteres morfológicos y la información biogeográfica, con el objetivo de esclarecer las pautas de colonización y radiación del género *Pholcus* en el archipiélago canario, se ha de optar por un árbol concreto o al menos un grupo muy reducido de topologías. Basándose en los resultados obtenidos en los numerosos análisis efectuados, tanto con la matriz conjunta como con las particiones, la elección del cladograma preferido no es una difícil decisión, ya que en la mayoría de los casos se reconocen topologías prácticamente idénticas.

Considerando que los resultados del análisis de la matriz combinada se basan en un número de caracteres más elevado, se ha adoptado por la topología propuesta por el análisis combinado. El cladograma escogido como la mejor representación de las relaciones filogenéticas de las especies del género *Pholcus* en las Islas Canarias y el resto de Macaroensia este representado en Figura 43.

Para resolver las relaciones entre las especies en el clado oriental y en concreto entre las especies de Lanzarote, Fuerteventura y *P. vachoni* se escogió la topología representada en la Figura 41. Esta topología es una de los cuatro obtenidas con parsimonia uniforme y es la única que es congruente con los resultados del análisis de parsimonia con ponderación implícita. Además, es completamente congruente con los resultados obtenidos con los resultados de los análisis moleculares y morfológicos.

Es importante destacar que este estudio es solo una aproximación a la problemática evolutiva que presenta el género *Pholcus* en las Islas Canarias y en el resto de Macaronesia. Todos los resultados presentados aquí están sujetos a futuras revisiones y a la inclusión de nuevos datos.

En la Tabla 10 están representados todos los clados que se proponen para agrupar las especies de *Pholcus* endémicas de las Islas Canarias.

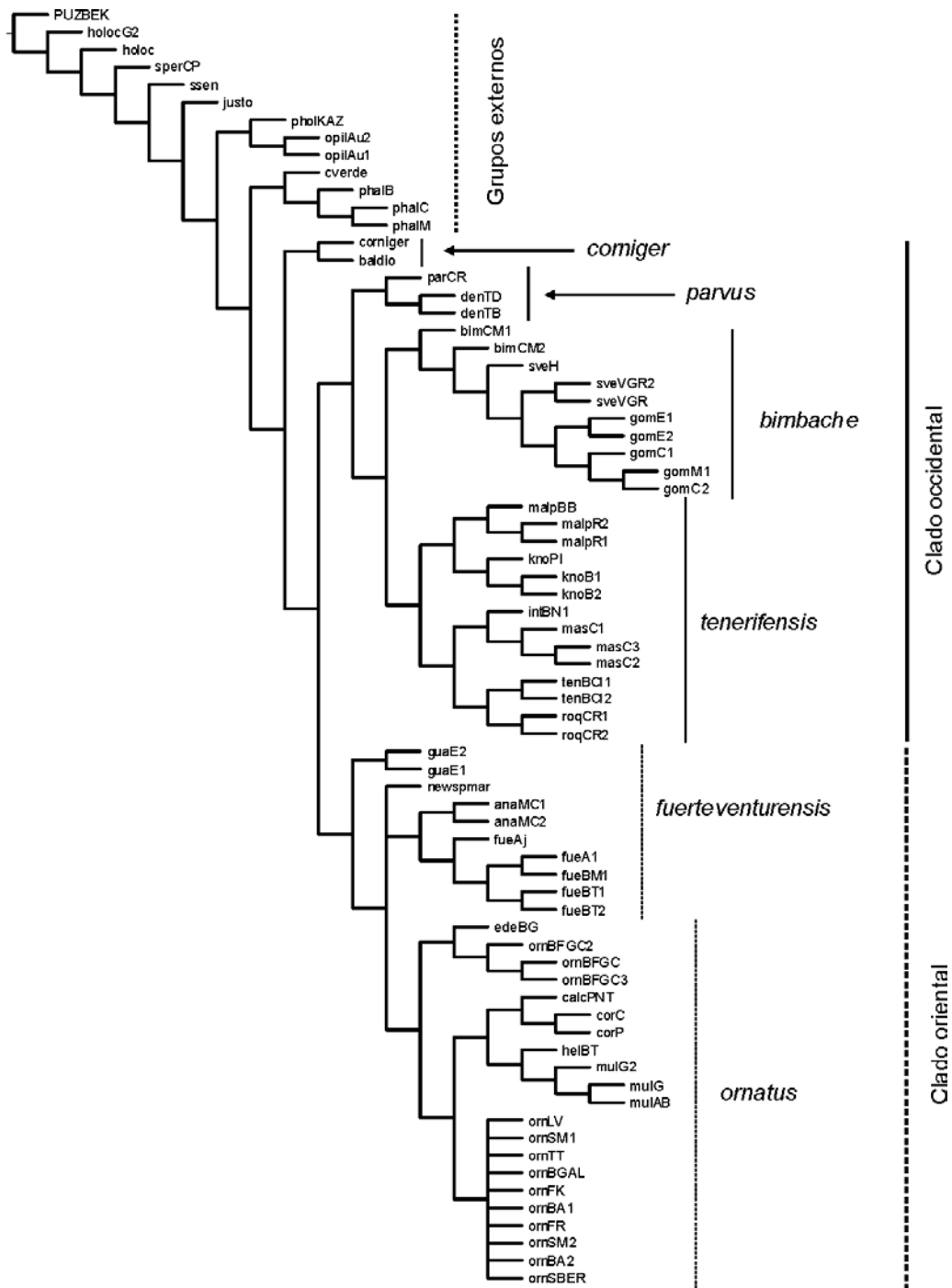


Figura 43. Árbol escogido como hipótesis de las relaciones filogenéticas de las especies endémicas de *Pholcus* en las Islas Canarias y en el resto de Macaronesia.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

---

Nombre del clado	Número de especies
<b>Clado <i>corniger</i></b>	<b>2</b>
<i>P. corniger</i> T	
<i>P. baldiosensis</i> T	
<b>Clado oriental</b>	<b>11</b>
<b>Clado <i>guadarfia</i></b>	<b>1</b>
<i>P. guadarfia</i> L	
<b>Clado <i>fuerteventurensis</i></b>	<b>2 (3)</b>
<i>P. fuerteventurensis</i> F	
<i>P. anachoreta</i> L (Montaña Clara)	
( <i>Pholcus vachoni</i> ) Morocco	
<b>Clado <i>edentatus</i></b>	<b>2</b>
<i>P. edentatus</i> GC	
<i>Pholcus</i> n. sp. Barranco de Fatiga GC	
<b>Clado <i>ornatus</i></b>	<b>5</b>
<i>P. ornatus</i> GC, T, G, P, H	
<i>P. multidentatus</i> GC	
<i>P. helenae</i> GC	
<i>P. calcar</i> GC	
<i>P. corcho</i> GC	
<b>Clado occidental</b>	<b>9</b>
<b>Clado <i>tenerifensis</i></b>	<b>6</b>
<i>P. tenerifensis</i> T	
<i>P. roquensis</i> T	
<i>P. knoeseli</i> T	
<i>P. malpaisensis</i> T	
<i>P. intricatus</i> T	
<i>P. mascaensis</i> T	
<b>Clado <i>bimbache</i></b>	<b>3</b>
<i>P. bimbache</i> H	
<i>P. sveni</i> G	
<i>P. gomerae</i> G	

Tabla 10. Clados propuestos en el presente estudio para agrupar las especies endémicas de *Pholcus* de las Islas Canarias. En paréntesis se señala la posición más probable de la nueva especie de *Pholcus* descubierta en Marruecos. F – Fuerteventura; L – Lanzarote; GC – Gran Canaria; T – Tenerife; G – La Gomera; P – La Palma; H – El Hierro.

## **4.2.5. Colonización y radiación**

### **4.2.5.1. Consideraciones generales**

Hay tres modelos principales que intentan explicar las pautas de formación de la diversidad específica en islas oceánicas en relación con su aislamiento. El primer modelo trata acerca de las islas que se sitúan cerca del continente, normalmente en éstas se forman meta-poblaciones de especies procedentes del continente más cercano. En este caso los eventos de colonización son frecuentes y no se observa un aislamiento efectivo entre las poblaciones. El segundo modelo es para las islas que presentan un aislamiento intermedio, las colonizaciones continentales son menos frecuentes y permiten la especiación local, pero no facilitan eventos de radiación adaptativa, ya que la tasa de inmigración es mayor que la de especiación local. El tercer y último escenario es el que se observa en las islas que presentan un grado de aislamiento alto. En estos casos las colonizaciones son poco frecuentes y en muchos casos se generan procesos de radiaciones específicas. Un ejemplo de radiación adaptativa espectacular en las Islas Canarias es el caso del género *Dysdera* (Arnedo et al., 2001; Arnedo & Ribera, 1999).

Por otro lado hay dos tipos principales de especiación dentro del mismo archipiélago. El primero es el proceso de formación de nuevas especies geográficamente separadas (especiación alopátrica), derivadas de eventos de colonización interinsular, o de la colonización de una parte de la isla desde otra zona geográficamente separada. La otra posibilidad está más relacionada con la diversificación dentro de la misma isla, o en la misma zona geográfica, que da lugar a especies cuyas distribuciones se solapan (especiación simpátrica). Además, en nuestro caso nos encontramos con especies cavernícolas que pueden haberse generado mediante un proceso de especiación parapátrica.

El principal objetivo de este capítulo es determinar el número de colonizaciones acaecidas por los ancestros continentales del género *Pholcus* en el archipiélago

canario, las vías interinsulares de colonización y determinar que tipo de procesos de especiación ha jugado un papel preponderante en proceso de diversificación del género *Pholcus* en el archipiélago.

#### **4.2.5.2. Resultados**

En la Figura 45 se representa la optimización del carácter que corresponde a la distribución geográfica de las diferentes especies, aplicado al cladograma escogido. Los resultados reconocen la existencia de un solo proceso de colonización del archipiélago por parte de un ancestro continental. Se confirma también la estrecha relación biogeográfica entre las especies de Madera y las del archipiélago canario.



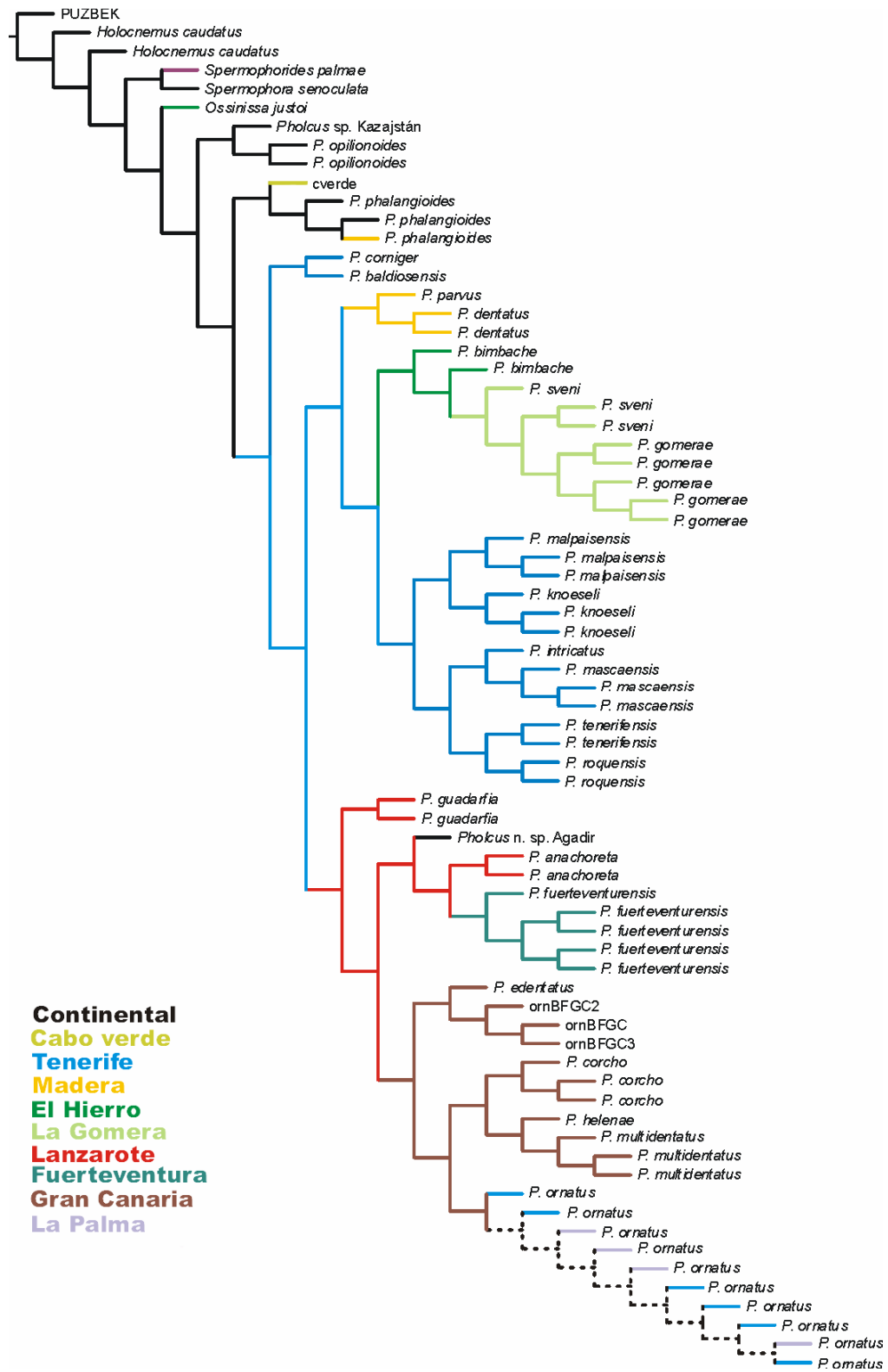


Figura 45. Optimización del carácter “distribución” de las especies estudiadas.

Tal y como indican estos resultados, el origen de la diversificación del género en Canarias es la isla de Tenerife. Desde ahí, y en sucesivos eventos se colonizan Madera, las islas orientales y las islas más occidentales del archipiélago. La colonización de Madera por parte de especies procedentes de las Islas Canarias, ya ha sido propuesta para explicar los procesos de colonización en el género *Dysdera* (Arnedo, 1998). A diferencia de *Dysdera* aquí no hay ambigüedad con respecto a esta relación. Otra observación muy interesante es la presencia de una recolonización del continente procedente de la isla de Lanzarote (concretamente desde Montaña Clara). Éste es el primer caso en arañas donde se demuestra de una manera fehaciente la existencia de procesos de recolonización del noroeste de África por parte de especies canarias.

Cabe señalar el reducido número de colonizaciones interinsulares que se observan. Una colonización desde Tenerife a Madera; otra desde Tenerife a Lanzarote seguida de cuatro eventos de colonización desde Lanzarote a África, Montaña Clara, Fuerteventura y Gran Canaria. Por último, un evento de colonización desde Tenerife a las islas más occidentales, seguido de la posterior colonización de La Gomera desde El Hierro. Todos estos procesos de colonización suponen la aparición de nuevas especies, no habiendo casos de especies compartidas excepto *P. ornatus* y *P. fuerteventurensis* ambas con ciertas tendencias antropófilas. Prácticamente en todos los casos los eventos de colonización están seguidos de una diversificación local y solo en el caso de El Hierro, las islas orientales y el enclave macaronésico en África no se han detectado radiaciones específicas locales, aunque en el caso de El Hierro también son posibles otros escenarios (véase más adelante).

Sólo en el caso de *P. ornatus* se detectan múltiples colonizaciones de una isla a otra por parte de una especie, pero como ya se ha comentado anteriormente, *P. ornatus* manifiesta marcadas tendencias antropófilas y su distribución es, en gran medida, el resultado de la actividad humana. Esto viene apoyado por las mínimas o nulas distancias genéticas obtenidas entre ejemplares de esta especie presentes

en islas diferentes, lo que pone en evidencia que, muy posiblemente, su dispersión ha sido muy reciente.

En la Figura 46 se representan los distintos fenómenos de colonización y diversificación local inferidos en este estudio.

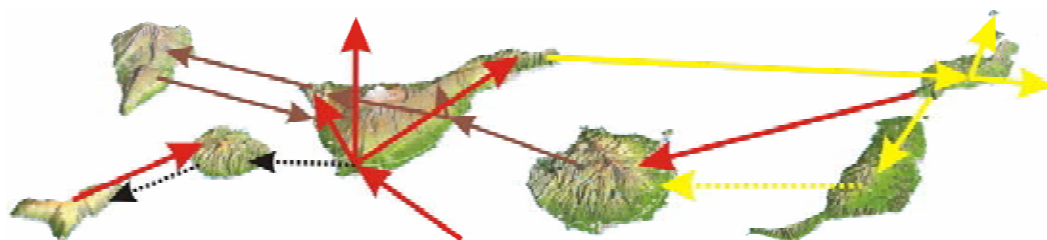


Figura 46. Representación gráfica de los eventos de colonización y radiación inferidos. Con rojo están señalados los eventos de colonización que dan lugar a radiaciones específicas. Las flechas de color marrón indican la dispersión de la especie antropófila *P. ornatus*. Las flechas negras con líneas discontinuas indican posible ruta de colonización de las islas El Hierro y La Gomera.

Otro aspecto importante a considerar fue la posibilidad de estimar los tiempos de divergencia entre las distintas especies para poner un marco temporal a los eventos de colonización y especiación detectados. Para ello es necesario asegurarse de que las secuencias utilizadas poseen tasas de cambio comparables y acumulan cambios de una manera constante, y después calibrar la velocidad de acumulación de cambios con una referencia temporal (un evento geológico, información del registro fósil etc.). De esta manera, basándose en la cantidad de cambios acumulados y la calibración aplicada al reloj molecular, se puede construir un árbol ultramétrico que nos permita estimar los tiempos de divergencias de los nodos. Con el fin de comprobar si las secuencias de 16S y COI han evolucionado bajo la premisa de un reloj molecular, se empleó el LRT (*likelihood ratio test*) en el programa PAUP\*v4.0b10 (Swofford, 1998). La presencia del reloj molecular fue aceptada aplicando un intervalo de confianza de 1%.

Una vez demostrada la presencia del reloj molecular debemos estimar su calibración. Éste es un punto de importancia crucial, ya que una calibración incorrecta causaría una estimación errónea de los tiempos de divergencia.

A partir de los trabajos de DeSalle et al. (1987) y Brower (1994) realizados en artrópodos, en los cuales estiman una media entre el 2% y el 2.3% de divergencia del ADN mitocondrial por 1Ma, numerosos autores han utilizado esta relación para valorar el tiempo de divergencia entre distintos clados a partir de las divergencias genéticas obtenidas en especies de arañas (Arnedo, 1998; Gillespie, 1999; Hedin, 2001).

Aunque esta aproximación no esté calibrada, la edad estimada puede considerarse como una “buena” aproximación cuando faltan puntos de referencia que nos permitan calibrar el reloj molecular. Sin embargo es importante señalar que es siempre es preferible calibrar el reloj molecular del grupo estudiado, siempre y cuando existan puntos de referencia que lo permitan, para evitar posibles sesgos de los resultados obtenidos. Recientemente, varios autores han puesto en evidencia que en muchos casos la tasa de acumulación de mutaciones en el ADN mitocondrial varía considerablemente entre distintos grupos de organismos (Farias et al., 1999; Hebert et al., 2002; Martín et al., 2000; Norman & Ashley, 2000). Además existen evidencias de que el ADN mitocondrial está afectado por la selección natural, lo que podría provocar una rápida fijación de las mutaciones y la consiguiente aceleración del reloj molecular (Malhotra & Thorpe, 1994; MacRae & Anderson, 1998). Por estas dos razones se ha considerado que sería mejor intentar una calibración del reloj molecular antes de aplicar la proporción mencionada anteriormente.

Como punto de calibración se seleccionó el nodo correspondiente a la diversificación del clado *bimbache*, que coincide con la colonización El Hierro – La Gomera. Teniendo en cuenta que la edad estimada de El Hierro es de 1-1.1Ma (Carracedo, 1984a; Guillou et al. 1996), la edad máxima para este evento no puede ser mayor. Obviamente la aplicación de esta calibración suponía una colonización de La Gomera por parte de un ancestro procedente de El Hierro.

Aunque esto podría parecer poco ortodoxo, ya que La Gomera supera ampliamente la edad de El Hierro, todas las evidencias que tenemos apuntan en esta dirección. Ante esta situación, cualquier decisión que descartara a priori la aceptación de semejante calibración sería altamente subjetiva.

En la Figura 47 está representado el cronograma con el reloj molecular calibrado suponiendo que la antigüedad del El Hierro es como máximo de 1Ma.

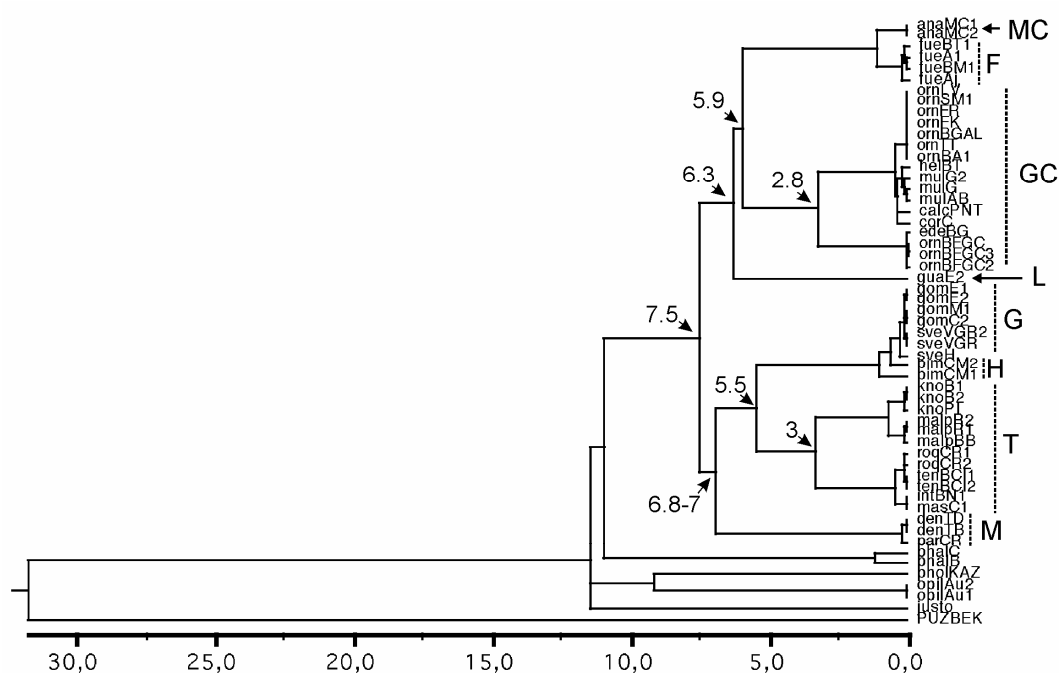


Figura 47. Cronograma derivado del cladograma de las especies macaronésicas de *Pholcus*. La escala representa las edades estimadas en Ma (calibración con 1 Ma para la diversificación en El Hierro). Los haplotipos idénticos y las especies que no fueron secuenciadas no están representadas. Los números representan las edades estimadas de los clados principales en Ma. MC – Montaña Clara; F – Fuerteventura; GC – Gran Canaria; L – Lanzarote; G – La Gomera; H – El Hierro; T – Tenerife; M – Madera.

La comparación de las secuencias de las especies *P. bimbache* y *P. sveni* cuya separación corresponde con el nodo utilizado para la calibración del reloj molecular, da como resultado 4.5% - 4.8% de divergencia. Este valor supera más de dos veces los 2-2.3% observados como media en otros artrópodos. Si aplicáramos directamente la relación 2.3%=1Ma todas las edades del cronograma serían más de dos veces superiores. Esto supondría que la colonización de Madera desde Tenerife tuvo lugar hace más de 14Ma, lo cual es imposible, ya que la parte más antigua de Tenerife tiene unos 11.6Ma (Ancochea et. al., 1990). Basándose en este dato y a falta de otras evidencias, aceptamos, aunque con ciertas reservas, la calibración propuesta.

Estos resultados indican que las primeras especies de *Pholcus* colonizaron las Islas Canarias hace más de 7Ma. Si consideramos la falta de información molecular para las dos especies cavernícolas *P. baldiosensis* y *P. corniger* las cuales ocupan una posición basal con respecto al resto de las especies macaronésicas, esta edad muy probablemente sea todavía mayor.

Las islas orientales y Madera son las primeras en ser colonizadas desde Tenerife hace unos 6.5-7Ma. Los resultados obtenidos sugieren que aunque todas las especies contemporáneas de *Pholcus* en las islas occidentales son muy recientes, la colonización de estas islas ha tenido lugar hace unos 5-6Ma.

### **4.2.5.3. Discusión**

La totalidad de las evidencias presentadas en este trabajo apuntan que las especies presentes en Macaronesia provienen de un ancestro común y muy probablemente son el resultado de un único fenómeno de colonización desde el continente africano. De todas formas este dato se ha de tratar con gran cautela ya que uno de los principales problemas existentes en este trabajo es la falta de grupos externos disponibles para ser utilizados como prueba del monofiletismo de las especies

canarias. En nuestros análisis solamente hemos podido incluir a *P. vachoni* como representante del género presente en Marruecos (y solamente sus caracteres morfológicos) y la imposibilidad de conseguir *P. genuiformis* de Argelia, la segunda especie del género representada en el norte de África, hace que la consideración de la existencia de una sola colonización deba de tomarse con mucha precaución.

Por otro lado, las especies cavernícolas de la isla de Tenerife representan el clado basal del resto de las especies macaronésicas, y son las responsables de este resultado. Ambas especies (*P. corniger* y *P. baldiosensis*) son estrictamente cavernícolas y no poseen grupos hermanos epigeos, pudiéndose considerar como especies relictas. Si realmente estas especies derivan del primer (o primeros) ancestro que colonizó la isla de Tenerife, hemos de aceptar que se han producido fenómenos de extinción que han hecho desaparecer del archipiélago las especies epigeas de las cuales provienen.

Por otro lado, si sacamos del análisis ambas especies las etapas de la colonización del género *Pholcus* en las islas macaronésicas queda ambiguo, oscilando desde 1 a 4 procesos de colonización.

A pesar de las reservas en cuanto al número de colonizaciones desde el continente, las relaciones entre las especies Macaronésicas están bien resueltas. Cabe señalar la colonización de la isla de Madera por parte de un antepasado procedente de Tenerife. Una pauta de colonización muy similar ha sido propuesta para explicar las relaciones y la distribución de varios otros grupos en Macaronesia (Trusty et al., 2005; Böhle et al., 1996; Kim et al., 1996).

Otro hecho muy importante demostrado en el transcurso de este trabajo es la recolonización del continente desde las islas más orientales. La posibilidad de eventos de recolonización ha sido barajada en estudios anteriores referentes al género de arañas *Dysdera* (Arnedo, 1998; Arnedo et al., 2001), aunque ésta es la primera vez que semejante fenómeno queda demostrado de una manera no ambigua en arañas.

El cálculo de las edades de divergencia entre los distintos clados evidencia la presencia de un proceso explosivo de especiación en los últimos 1-2Ma, proceso que da origen a la gran mayoría de las especies de *Pholcus* presentes hoy en Macaronesia.

Como hemos señalado anteriormente, la existencia de dos especies cavernícolas en la base del árbol filogenético sugiere la existencia de una radiación específica más antigua y de algún fenómeno de extinción de especies epigeas de las cuales se originaron. La presencia de radiación o radiaciones anteriores, y posteriores extinciones masivas, se evidencia también por los elevados tiempos de divergencia que se observan entre los clados principales y el reciente origen de la mayoría de las especies contemporáneas.

Por otro lado, y referente a la colonización de La Gomera por parte de ancestros procedentes de la isla de El Hierro, el tiempo de divergencia estimado entre la especie *P. bimbache* y las especies de Tenerife se acerca a 6Ma, edad que sobrepasa seis veces la edad de El Hierro. Obviamente esto descarta la posibilidad de que la ruta de colonización de las islas más occidentales sea Tenerife – El Hierro – La Gomera. Muy probablemente en un episodio antiguo se colonizó primero La Gomera y posteriormente El Hierro (las flechas negras en Figura 47), después, como resultado de eventos de extinción, estos primeros colonizadores desaparecieron, y en tiempos mucho más recientes La Gomera fue colonizada de nuevo desde El Hierro.

En conclusión podemos decir que el escenario más probable que representa los procesos de colonización y especiación en las Islas Canarias y el resto de Macaronesia es el siguiente:

Primero un ancestro procedente del continente coloniza la isla de Tenerife hace al menos 7.5Ma (la falta de información molecular para *P. baldiosensis* y *P. corniger* hace esta datación todavía más incierta). Esta primera colonización está seguida de una diversificación local y sucesivas colonizaciones, primero de Madera y después de Lanzarote que tienen lugar hace unos 6.5-7Ma. La



colonización de Madera está seguida de una diversificación local, y aquí, como en el archipiélago Canario, se observa un proceso de especiación acelerado y muy reciente.

Las especies del clado *bimbache* se separan del resto de las especies de Tenerife hace unos 5-6Ma, lo que indica que esta diversificación coincide muy probablemente con un paso de Tenerife a La Gomera. Por otro lado los dos grupos dentro del clado *tenerifensis* se dividen al menos 2.5Ma más tarde.

En las islas orientales, la colonización de Montaña Calara y Gran Canaria ocurre poco tiempo después de la de Lanzarote (hace unos 6Ma), mientras que la de Fuerteventura es mucho más reciente.

Las elevadas edades de la formación de los clados principales y la presencia de sólo tres especies que pertenecen a las formadas por estos procesos iniciales de colonización y especiación, sugieren la presencia de múltiples extinciones. De este modo las especies *P. baldiosensis* y *P. corniger* son las únicas representantes de la primera radiación de *Pholcus* en Macaronesia, y presentan una distribución relictiva en la actualidad. Este hecho también podría explicar su singularidad en cuanto a los caracteres morfológicos que presentan, ya que las grandes divergencias en los órganos genitales son difícilmente atribuibles a cambios provocados por el modo de vida cavernícola.

La especie *P. guarafia* también representa un interés especial, ya que es la más antigua del clado oriental (6.5-7Ma) y presenta rasgos compartidos con el resto de las especies de este clado, aunque el origen de estos últimos es mucho más reciente (2Ma).

Muy probablemente las radiaciones específicas recientes que hemos inferido y los supuestos procesos de extinción ocurridos, estén relacionados, entre otras causas, por los cambios climáticos producidos durante los ciclos de glaciación acaecidos en el Pleistoceno. Knowles (2000) demuestra que el gran número de rápidos cambios climáticos durante este periodo pudo provocar una especiación explosiva en un marco temporal muy reducido. En este caso los rangos de divergencia que

se observan en la gran mayoría de las especies sugieren una especiación explosiva durante el Pleistoceno.

Otro dato muy llamativo es la presencia de un reloj molecular acelerado en las especies macaronésicas de *Pholcus*. Mientras que los valores medios para los artrópodos oscilan entre 2-2.3%, en *Pholcus* la tasa de cambio es el doble. Posibles explicaciones a este fenómeno son la existencia de selección sexual como principal factor para la especiación (Huber, 1999), un número reducido de individuos por población y los hábitos sedentarios de las especies de este género. Además varios autores demuestran, en diversos grupos de organismos, una aceleración generalizada en el reloj molecular estrechamente ligada a eventos de radiaciones específicas explosivas (Smith et al., 2002; Valentine et al., 1999; Conway, 1998). Basándose en estas consideraciones y en las evidencias presentes se propone una tasa de cambios de unos 4.5-4.8% por 1Ma para las especies macaronésicas del género *Pholcus*.

## 5. Conclusiones

1. – Después de su revisión taxonómica, el número de especies endémicas de género *Pholcus* en las Islas Canarias es de 21.
2. – En el transcurso de este trabajo se han descrito 5 especies nuevas, se ha sinonimizado una y 16 han sido redescritas.
3. – Los resultados de los análisis filogenéticos evidencian la existencia de un evento de colonización de las Islas Canarias por un ancestro continental seguido de una espectacular diversificación local.
4. – Se propone la división de las especies endémicas del archipiélago canario en tres grupos o clados principales: el grupo corniger que incluye únicamente las dos especies cavernícolas *P. baldiosensis* y *P. corniger*; el grupo occidental que incluye las especies endémicas de Tenerife, El Hierro y La Gomera; y por ultimo el grupo centro-oriental que se compone de las especies de Fuerteventura, Lanzarote, Gran Canaria y la especie *P. vachoni* de Marruecos. Dentro del grupo occidental se reconocen dos grandes clados – *tenerifensis* y *bimbache*. En el grupo centro-oriental se divide en dos clados principales, *ornatus*, y el clado formado por las especies de Fuerteventura, Montaña Clara y *P. vachoni* de Moroco. La especie *P. guadarfia* ocupa una posición basal con respecto al clado centro-oriental.
5. – La isla de Madera ha sido colonizada por un ancestro procedente de las Islas Canarias que muy probablemente viene desde la isla de Tenerife. Todas las especies de *Pholcus* endémicas de Madera son resultado de una diversificación local, posterior a la colonización desde Tenerife.
6. – Se demuestra la existencia de un evento de recolonización del continente africano por un ancestro procedente de la isla de Lanzarote. Resultado de

esta colonización es la especie *P. vachoni*. Es la primera vez, que de una manera no ambigua se comprueba la presencia de procesos de recolonización del continente Africano por parte de especies de arañas procedente de las Islas Canarias.

7. – Las colonizaciones interinsulares han sido relativamente frecuentes y tienen una gran importancia en los procesos de especiación que han tomado parte en la formación de la actual diversidad de especies endémicas de *Pholcus* presentes en el archipiélago. No obstante, en las islas de Tenerife, La Gomera y Gran Canaria, las radiaciones específicas intransulares han jugado un papel incluso más importante que las colonizaciones interinsulares para la diversificación de este grupo.
8. – Se demuestra que en la isla de Madera también han tenido lugar procesos de radiación específica local.
9. – La pobre representación específica del género en las islas de Fuerteventura y Lanzarote sugiere la existencia de importantes procesos de extinción, que también podrían haber afectado a la mayoría de las especies en el archipiélago.
10. – Las especies cavernícolas *P. corniger* y *P. baldiosensis* son las únicas que conservan algunas de las características de los ancestros de las especies canarias. En la actualidad estas dos especies se podrían considerar como especies relictas.
12. – En el caso de *P. fuerteventurensis* se observa una elevada divergencia genética entre las distintas poblaciones de esta especie que evidencia la existencia de una fuerte estructuración geográfica entre sus poblaciones.
13. – En algunos grupos con una elevada divergencia genética no presentan apenas diferenciación morfológica, y al contrario, algunas de las especies con características morfológicas marcadamente diferentes manifiestan una

divergencia genética reducida. Esto pone de manifiesto que estas dos variables no están necesariamente correlacionadas.

14. – Se ha demostrado una aceleración del reloj molecular en las especies del género *Pholcus* la cual, probablemente, esta causada por el proceso de especiación explosivo que ha experimentado este grupo en Macaronesia.



## **6. Otros hallazgos taxonómicos derivados de este trabajo**

- 6.1. Dimitrov, D. & C. Ribera. 2005. Description of *Ossinissa*, a new pholcid genus from the Canary Islands (Araneae: Pholcidae). *Zootaxa*. 982:1-13.**

**Resumen:** En este artículo se describe el género *Ossinissa* n. gen. (Araneae, Pholcidae) para ubicar una especie de phólcido canaria, que hasta ahora había sido considerada como *Spermophorides*. El macho de la especie tipo, *Ossinissa justoi* (Wunderlich) n. comb., se describe por primera vez i se da una completa redescrición de la hembra. La creación de este nuevo género es avalada por los caracteres morfológicos de la hembra y del macho. También los resultados de un análisis cladístico de los caracteres morfológicos soportan esta decisión.

Texto del artículo disponible en / Text de l'article disponible a / Available online at:

Zootaxa

<http://www.mapress.com/zootaxa/>







## **7. Bibliografía**

Abdel Monem, A., Watkins, N. D., & P. W. Gast. 1971. Potassium - argon ages, volcanic stratigraphy, and geomagnetic polarity history of the Canary Islands: Lanzarote, Fuerteventura, Gran Canaria, La Gomera. *Am. J. Sci.* **271**:490-521.

Adams, E. N. 1972. Consensus techniques and the comparison of taxonomic trees. *Systematic Zoology*. **21**:390-397.

Adoutte, A., Balavoine, G., Lartillot, N. & R. De Rosa. 1999. Animal evolution. The end of the intermediate taxa? *Trends Genet.* **15**:104–108.

Adoutte, A., Tillier, S., & R. De Salle. 1998. Molecules and morphology in systematics. *Mol Phylog Evol.* **9**:331–598.

Akaike, H. 1974. A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control* **19**:716-723.

Ancochea, E., Fuster, J. M., Ibarrola, E., Cenderero, A., Coello, J., Hernán, F., Cantagrelm, J. M. & C. Jamona. 1990. Volcanic evolution of the island of Tenerife (Canary Islands) in the light of the new K-Ar data. *J. vol. geotherm. Res.* **44**:231-249.

Anderson, J. S. 2001. The phylogenetic trunk: Maximal inclusion of taxa with missing data in an analysis of the Lepospondyli (Vertebrata, Tetrapoda). *Syst. Biol.* **50**:170–193.

Anguita, F. & F. Hernán. 1975. A propagating fracture model versus a hot spot origin for the Canary Islands. *Earth Planet. Sci. Lett.* **27**:11-19.

Anguita, F. & F. Hernán. 2000. The Canary Islands origin: a unifying model. *J. of Vol. and Geophys. Res.* **103**:1-26.

- April, Mc M. & Mc M. Robert. 2003. Finding Families: Quantitative Methods in Language Classification. *Transactions of the Philological Society*. 101(1):7.
- Araña, V. & R. Ortiz. 1986. Marco geodinámico del volcanismo canario. *An. Física, Vol Esp.* **82**:202-231.
- Araña, V. & R. Ortiz. 1991. The Canary Islands: Tectonics, magmatism and geodynamic framework. In: Kampunzu, A.B., Lubala, R.T. (Eds.), *Magmatism in Extensional Structural Settings-the Phanerozoic African Plate*, Springer, New York. pp. 209-249.
- Arnedo, M. A. & C. Ribera. 1996. *Dysdera ratonensis* Wunderlich, 1991 (Arachnida, Araneae) a troglomorphic species from La Palma, Canary Islands: Description of the male and redescription of the female. *Revue Arachnologique* **11**:109–122.
- Arnedo, M. A. & C. Ribera. 1997. Radiation of the genus *Dysdera* (Araneae, Haplogynae, Dysderidae) in the Canary Islands: The island of Gran Canaria. *Zoologica Scripta* **26**(3):205–243.
- Arnedo, M. A. & C. Ribera. 1999. Radiation of the genus *Dysdera* (Araneae, Dysderidae) in the Canary Islands: The island of Tenerife. *Journal of Arachnology* **27**:604–662.
- Arnedo, M. A. 1998. *Colonizació i radiació del gènere Dysdera (Aràcnida, Araneae) a les illes Canàries*. Tesis doctoral. Universidad de Barcelona.
- Arnedo, M. A., Oromí, P. & C. Ribera. 2001. Radiation of the spider genus *Dysdera* (Araneae, Dysderidae) in the Canary Islands: Cladistic assessment based on multiple data sets. *Cladistics* **17**:313-353.
- Arnedo, M. A., P. Oromí & C. Ribera. 1996. Radiation of the genus *Dysdera* Araneae, Haplogynae, Dysderidae) in the Canary Islands: The western Islands. *Zoologica Scripta* **25**:241–274.

- Arnedo, M. A., P. Oromí & C. Ribera. 2000. Systematics of the genus *Dysdera* (Araneae, Dysderidae) in the eastern Canary islands. *Journal of Arachnology* **28**:261-292.
- Arthur, W. 1997. *The Origin of Animal Body Plans: A Study in Evolutionary Developmental Biology*. Cambridge Univ. Press, 338 pp.
- Avise, J. C., Arnold, J., Ball, R. M., Bermingham, E. & Lamb, T., et al., 1987. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **18**:489-522.
- Balavoine, G. & M. J. Telford. 1995. Identification of planarian homeobox sequences indicates the antiquity of most Hox/homeotic gene subclasses. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **92**:7227–7231.
- Balavoine, G. 1997. The early emergence of platyhelminths is contradicted by the agreement between 18S rRNA and Hox genes data. *C. R. Acad. Sci.* **320**:83–94.
- Ballard, J. W. O. 2000a. Comparative genomics of mitochondrial DNA in members of the *Drosophila melanogaster* subgroup. *J. Mol. Evol.* **51**:48-63.
- Ballard, J. W. O. 2000b. Comparative genomics of mitochondrial DNA in *Drosophila simulans*. *J. Mol. Evol.* **51**:64-75.
- Barker, F. K., & F. M. Lutzoni. 2002. The utility of the incongruence length difference test. *Syst. Biol.* **51**:625–637.
- Barthélemy, J. -P & B. Monjardet. 1981. The median procedure in cluster analysis and social choice theory. *Mathematical Social Sciences.* **1**:235-267.
- Baum, D. 1992. Phylogenetic species concepts. *Trends in Ecology and Evolution.* **7**:1-3.

- Baum, D. A., R. Small, & J. F. Wendel. 1998. Biogeography and floral evolution of Baobabs (*Adansonia*, Bombacaceae) as inferred from multiple data sets. *Syst. Biol.* **47**:181–207.
- Björkland, M. 1999. Are third positions really that bad? A test using vertebrate cytochrome *b*. *Cladistics* **15**:191–197.
- Blouin, M. S. 2000. Neutrality tests on mtDNA: unusual results from nematodes. *J. Hered.* **91**:156-158.
- Bock, W. J. 1989. The homology concept: its philosophical and practical methodology. *Zoologische Beiträge, NF.* **32**:327-353.
- Bond, J. E., Hedin, M. C., Ramirez, M. G., & B. D. Opell. 2001. Deep molecular divergence in the absence of morphological and ecological change in the Californian coastal dune endemic trapdoor spider *Aptostichus simus*. *Mol. Ecol.* **10**(4):899-910.
- Bonheim, H. 1990. *Literary systematics*. D. S: Brewer. Cambridge.
- Bösenberg, W. 1895. Beitrag zur Kenntnis der Arachniden-Fauna von Madeira und den Canarischen Inseln. *Abhandlungen und Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg* **13**:1-13.
- Brady, R. 1982. Theoretical issues and ‘pattern cladistics’. *Systematic Zoology.* **31**:286-291.
- Bremer, B., R. K. Jansen, B. Oxelman, M. Backland, H. Lantz, & K.-J. Klm. 1999. More characters or more taxa for a robust phylogeny- Case study from the coffee family (Rubiaceae). *Syst. Biol.* **48**:413-435.
- Bremer, K. 1988. The limits of amino-acid sequence data in angiosperm phylogenetic reconstruction. *Evolution.* **42**:795-803.
- Bremer, K. 1990. Combinable component consensus. *Cladistics.* **6**:369-372.

- Bremer, K. 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics*. **10**:295-304.
- Brignoli, P. M. 1976. Ragni d'Italia XXIV. Note sulla morfologia dei genitali interni dei Segestriidae e cenni sulle specie italiane (Araneae). *Fragmenta Entomologica*. **12**:19-62.
- Brignoli, P. M. 1979. Spiders from Lebanon, V. On *Hoplopholcus ceconii* Kulczynski, 1908 (Pholcidae). *Bull. Brit. Arach. Soc.* **4**:350-352.
- Brignoli, P. M. 1981. Studies of the Pholcidae, I. Notes on the genera *Artema* and *Physocyclus* (Araneae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*. **170**:90-100.
- Brooks D. J. & J. R. Fresco. 2002. Increased frequency of cysteine, tyrosine and phenylalanine residues since the Last Universal Ancestor. *Mol. Cell. Proteomics* **1**:125-131.
- Brower, A. V. Z. 1994. Rapid morphological radiation and convergence among races of the butterfly *Heliconius erato* inferred from patterns of mitochondrial DNA evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **91**:6491-6495.
- Brower, A. V. Z., & V. Schawaroch. 1996. Three steps of homology assessment. *Cladistics*. **12**:265-275.
- Brower, A. V. Z., R., DeSalle & A. P. Vogler. 1996. Gene trees, species trees, and systematics: a cladistic perspective. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **27**:423-450.
- Brown, W. M. 1985. The mitochondrial genome of animals. In: *Molecular Evolutionary Genetics*, ed. R. J. Macintyre, pp. 95-130. New York: Plenum.
- Brown, W. M., Praeger, E. M., Wang, A. & A. C. Wilson. 1982. Mitochondrial DNA sequences of primates: tempo and mode of evolution. *Journal of Molecular Evolution*. **18**:255-239.

- Bruno, W. J., N. D. Socci & A. L. Halpern. 2000. Weighted neighbor-joining: a likelihood-based approach to distance-based phylogeny reconstruction. *Molecular Biology and Evolution*. **17**:189-197.
- Bryant, H. N. 1989. An evaluation of cladistic and character analysis as hypothetico-deductive procedures, and the consequences for character weighting. *Syst. Zool.* **38**:214-227.
- Buckley, T. R., P. Arensburger, C. Simon, & G. K. Chambers. 2002. Combined data, Bayesian phylogenetics, and the origin of the New Zealand cicada genera. *Syst. Biol.* **51**:4-18.
- Bull, J. J., J. P. Huelsenbeck, C. W. Cunningham, D. L. Swofford, & P. J. Waddell. 1993. Partitioning and combining data in phylogenetic analysis. *Syst. Biol.* **42**:384-397.
- Buneman, P. 1971. The recovery of trees from measures of dissimilarity. *In: Mathematics in the archaeological and historical sciences*. Eds. F. Hudson et al. Edinburgh University.
- Callicott, J. B., Crowder, L. B. & K. Mumford. 1999. "Current normative concepts in conservation", *Conservation Biology* **13**:22-35.
- Camin, J. H., & R. R. Sokal. 1965. A method for deducing branching sequences in phylogeny. *Evolution*. **19**:311-326.
- Campos, C. G. & J. Wunderlich. 1995. The distribution of the species of the genus *Pholcus* Walckenaer on Gran Canaria - a first note, with the description of a new species. *Beiträge zur Araneologie*. **4**:293-299.
- Cantagrel, J. M., Cendrero, A., Fúster, J. M., Ibarrola, E. & C. Jamona. 1984. K-Ar chronology of the volcanic eruptions in the Canarian archipelago: island of La Gomera. *Bull. Volcanol.* **47**:597-609.



- Cantagrel, J. M., Fúster, J. M., Pin, C., Renaud, U., & E. Ibarrola. 1993. Age Miocène inférieur des carbonatites de Fuerteventura (23 Ma: U-Pb zircon) et le magmatisme précoce d'une île océanique (îles Canary Islands). *C. R. Acad. Sci. Paris* **316**:1147-1153.
- Cao Y., Adachi J., Janke A., Pääbo S. & M. Hasegawa. 1994. Phylogenetic relationships among eutherian orders estimated from inferred sequences of mitochondrial proteins: instability of a tree based on a single gene. *Journal of Molecular Evolution* **39**:519-527.
- Carmean D., L. S. Kimsey, & M. L. Berbee. 1992. 18S rDNA sequences and holometabolous insects. *Mol. Phylogenet. Evol.* **1**:270–278.
- Carracedo, J. C. 1984. Origen de las islas. *En*: Alfonso, L. & Concepción, A. (Eds.) *Geografía de Canarias. Ed. Interinsular Canaria S.C. de Tenerife.* **1**:56-64.
- Carranza, G., G. Giribet, C. Ribera, J. Baguna, & M. Riutort. 1996. Evidence that two types of 18S rDNA coexist in the genome of *Dugesia* (*Schmidtea*) *mediterranea* (Platyhelminthes, Turbellaria, Tricladida). *Mol. Biol. Evol.* **13**:824–832.
- Carranza, S., J. Baguña, & M. Riutort. 1997. Are the Platyhelminthes a monophyletic primitive group? An assessment using 18S rDNA sequences. *Mol. Biol. Evol.* **14**:485–497.
- Cavalier-Smith, T., Allsopp, M. T. E. P., Chao, E. E., Boury-Esnault, N. & J. Vacelet. 1996. Sponge phylogeny, animal monophyly, and the origin of the nervous system: 18S rRNA evidence. *Canadian Journal of Zoology.* **74**:2031-2045.
- Chalwatzis, N., J. Hauf, Y. Van De Peer, R. Kinzelbach, & F. K. Zimmermann. 1996. 18S ribosomal RNA genes of insects: Primary structure of the genes

- and molecular phylogeny of Holometabola. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* **89**:775–787
- Chippindale, P. T., & J. J. Wiens. 1994. Weighting, partitioning, and combining characters in phylogenetic analysis. *Syst. Biol.* **43**:278–287.
- Coello, J., Cantagrel, J. M., Hernán, F., Fuster, J. M., Ibarrola, E., Ancochea, E., Casquet, C., Jamond, C., Díaz, J. R., & A. Cenderero. 1992. Evolution of the eastern volcanic ridge of the Canary Islands based on new K-Ar. data. *J. vol. geotherm. Res.* **53**:251-274.
- Collins, A. G. 1998. Evaluating multiple alternative hypotheses for the origin of Bilateria: An analysis of 18S molecular evidence. *Proceedings of the National Academy of Sciences. USA.* **95**:15458-15463.
- Conway Morris, S. 1998. Early metazoan evolution: reconciling paleontology and molecular biology. *Am. Zool.* **38**:867–877.
- Cotton, J. A. & R. D. M., Page. 2002. Going nuclear: vertebrate phylogeny and gene family evolution reconciled. *Proceedings of the Royal Society of London Series B.* **269**:1555–1561.
- Cracraft, J. 1983. Species concepts and speciation analysis. *Curr. Ornith.* **1**:159-187.
- Cracraft, J. 1989. Speciation and its ontology: the empirical consequences of alternative species concepts for understanding patterns and processes of differentiation. In: Otte, E. and J. A. Endler [eds.] *Speciation and its consequences*. Sinauer Associates, Sunderland, MA. pp. 28-59.
- Croucher, P. J. P., G. S. Oxford & J. B. Searle 2004. Mitochondrial differentiation, introgression and phylogeny of species in the *Tegenaria atrica* group (Araneae: Agelenidae). *Biological Journal of the Linnean Society.* **81**:79–89

- Crozier, R. H. & Y. C. Crozier. 1993. The mitochondrial genome of the honeybee *Apis mellifera*: complete sequence and genome organization. *Genetics*. **133**:97–117.
- Cummings M. P., Otto S. P. & J. Wakeley. 1995. Sampling properties of DNA sequence data in phylogenetic analysis. *Molecular Biology and Evolution* **12**:814-822.
- Curtis, S. E. & M. T. Clegg. 1984. Molecular evolution of chloroplast DNA sequences. *Mol Biol Evol.* **1**:291–301.
- D’Erchia, A. M., Gissi, C., Pesole, G., Saccone, C., & U. Arnason 1996. The guinea-pig is not a rodent. *Nature*. **381**:597–600.
- Darlu, P., & G. Lecointre. 2002. When does the incongruence length difference test fail? *Mol. Biol. Evol.* **19**:432-437.
- Davis, J. I. 1997. Evolution, evidence, and the role of species concepts in systematics. *Syst. Bot.* **22**:373-403.
- Davis, J. L. & Nixon, K. C. 1992. Populations, genetic variation, and the delimitation of the phylogenetic species. *Systematic biology*. **41**:421-435.
- De Bry, R. W. & N. A. Slade. 1985. Cladistic analysis of restriction endonuclease cleavage maps within a maximum-likelihood framework. *Systematic Zoology*. **34**:21-34.
- De Queiroz, A. 1993. For consensus (sometimes). *Syst. Biol.* **42**:368–372.
- De Queiroz, K. & M. Donoghue. 1988. Phylogenetic systematics and the species problem. *Cladistics*. **4**:317-338.
- De Queiroz, K. & M. Donoghue. 1990. Phylogenetic systematics and species revisited. *Cladistics*. **6**:83-90.

- De Rijk, P., J. M. Neefs, Y. Van De Peer, & R. De Wachter. 1992. Compilation of small ribosomal subunit RNA sequences. *Nucleic Acids Res.* **20**:2075-2089.
- De Rosa, R., Grenier, J.K., Andreeva, T., Cook, C.E., Adoutte, A., Akam, M., Carroll, S.B., & G. Balavoine. 1999. Hox genes in brachiopods and priapulids and protostome evolution. *Nature.* **399**:772–776.
- Deeleman-Reinhold, Ch. L. 1986. Studies on tropical Pholcidae II: redescription of *Micromerys gracilis* and *Calapnita vermiformis* Smon (Araneae, Pholcidae) and description of some related new species. *Memories of Queensland Museum.* **22**:205-224.
- DeSalle, R., T. Freedman, E. M. Prager & A. C. Wilson. 1987. Tempo and mode of sequence evolution in mitochondrial DNA of Hawaiian *Drosophila*. *J. Mol. Evol.* **26**:157–164.
- Dick, M. H. 1997. Hox genes and annelid-arthropod relationships. In: R. A. Fortey and R. H. Thomas (eds.), *Arthropod relationships*. pp. 35–41. Chapman and Hall, London.
- Dimitrov, D. & C. Ribera. 2003. *Pholcus intricatus* (Araneae, Pholcidae) una nueva especie endémica de Tenerife (Islas Canarias). *Revista Ibérica de Aracnología.* **8**:7-11.
- Dimitrov, D. & C. Ribera. In press a. Three new species of *Pholcus* (Araneae, Pholcidae) from the Canary Islands with notes on the genus *Pholcus* in the archipelago. *Journal of Arachnology*.
- Dimitrov, D. & C. Ribera. In press b. Description of *Ossinissa*, a new pholcid genus from the Canary Islands (Araneae: Pholcidae). *Zootaxa*.
- Dippenaar-Schoeman, A. S. & R. Jocqué. 1997. *African Spiders—An Identification Manual*. Pretoria, ARC—Plant Protection Research Institute. 392 pp.

- Distel, D. L., Lane, D. J., Olsen, G. J., Giovannoni, S. J., Pace, B., Pace, N. R., Stahl, D. A., & H. Felbeck. 1988. Sulfuroxidizing bacterial endosymbionts: analysis of phylogeny and specificity by 16S rRNA sequences. *J. Bacteriol.* **170**:2506-2510
- Dixon, M. T. & D. M. Hillis. 1993. Ribosomal RNA secondary structure: compensatory mutations and implications for phylogenetic analysis. *Mol. Biol. Evol.* **10**:256–67.
- Dobzhansky, T. 1951. *Genetics and the origin of species (3rd edition)*. Columbia University Press, New York.
- Dobzhansky, T. 1970. *Genetics of the evolutionary process*. Columbia University Press, New York.
- Dodd, D. M. B. 1989. Reproductive isolation as a consequence of adaptive divergence in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* **43**:1308-1311.
- Donoghue, M. J., J. A. Doyle, J. Gauthier, A. G. Kluge, & T. Rowe. 1989. The importance of fossils in phylogeny reconstruction. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **20**:431–460.
- Donoghue, M. J., Olmstead, R. G., Smith, J. F. & J. D. Palmer. 1992. Phylogenetic relationships of Dipsalcales based on *rbsL* sequences. *Annals of the Missouri Botanical Garden.* **79**:672-685.
- Dotson, E. M. & C. B. Beard. 2001. Sequence and organization of the mitochondrial genome of the Chagas disease vector, *Triatoma dimidiata*. *Insect Mol. Biol.* **10**:205–215.
- Dowton, M., & A. D. Austin. 2002. Increased incongruence does not necessarily indicate increased phylogenetic accuracy - The behavior of the ILD test in mixed-model analyses. *Syst. Biol.* **51**:19–31.

- Doyle, J. A. 1998. Molecules, morphology, fossils, and the relationship of angiosperms and gnetales. *Mol Phylog Evol.* **9**:448–462.
- Doyle, J. J. 1992. Gene trees and species trees: molecular systematics as one-character taxonomy. *Systematic Botany* **17**:144-163.
- Durbin, R., Eddy, S., Krogh, A. & G. Mitchison. 1998. *Biological Sequence Analysis*. Cambridge Univ. Press.
- Easteal, S. 1992. A Mammalian Molecular Clock? *BioEssays*. **14**(6):415.
- Ebach, M. C., & S. T. Ahyong. 2001. Phylogeny of the trilobite subgenus *Acanthopyge* (*Lobopyge*). *Cladistics* **17**:1–10.
- Eberhard, W. G. & B. A. Huber. 1998. Possible links between embryology, lack of innervation, and the evolution of male genitalia in spiders. *Bull. British Arachnol. Soc.* **11**(2):73–80.
- Eberhard, W. G. & D. Briceño L. 1983. Chivalry in pholcid spiders. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **13**:189–195.
- Eberhard, W. G. & D. Briceño L. 1985. Behavior and ecology of four species of *Modisimus* and *Blechnroscelis* (Araneae, Pholcidae). *Rev. Arachnol.* **6**:29–36.
- Eberhard, W. G. 1985. *Sexual Selection and Animal Genitalia*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts.
- Eberhard, W. G. 1992. Notes on the ecology and behaviour of *Physocyclus globosus* (Araneae, Pholcidae). *Bull. British Arachnol. Soc.* **9**:38–42.
- Eberhard, W. G. 1996. *Female Control: Sexual Selection by Cryptic Female Choice*. Princeton Univ. Press, New Jersey.

- Eberhard, W. G. 1997. Sexual selection by cryptic female choice in insects and arachnids. Pp. 32–57. In: *The Evolution of Mating Systems in Insects and Arachnids* (J.C. Choe & B.J. Crespi, eds.). Cambridge Univ. Press, U.K.
- Edwards, A. W. E, M. Nei, N. Takezaki, & T. Sitnikova. 1995. Assessing molecular phylogenies. *Science*. **267**:253.
- Edwards, A. W. F., & L. L. Cavalli-Sforza. 1964. Reconstruction of evolutionary trees. Pages 67–76 In: *Phenetic and phylogenetic classification* (J.H. Heywood & J. McNeil, eds.). Systematic Association. London.
- Ehrenfeld, D. 1988. "Why put a value on biodiversity?" In: Wilson E.O. editor. *Biodiversity*. Washington DC National Academy Press.
- Ehrlich, P. R., & P. H. Raven. 1969. Differentiation of populations. *Science* **165**:1228-1232.
- Emerson B. C.; Oromi P.; & G. M. Hewitt 2000. Tracking colonization and diversification of insect lineages on islands: mitochondrial DNA phylogeography of *Tarphius canariensis* (Coleoptera: Colydiidae) on the Canary Islands. *Proc. R. Soc. Lond. B* **267**:2199-2205.
- Emerson, S. B., & P. A. Hastings. 1998. Morphological correlations in evolution: Consequences for phylogenetic analysis. *Q. Rev. Biol.* **73**:141–162.
- Ereshefsky, M. 1992. Eliminative Pluralism. *Philosophy of Science*. **59**:671–690
- Ereshefsky, M. 2001. *The Poverty of the Linnaean Hierarchy: A philosophical study of biological taxonomy*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Español, F. & Ribes, J. 1983. Una nueva especie troglobia de Emesinae (Heteroptera, Reeduviidae) de las Islas Canarias. *Speleon*. **26-27**:57-60.
- Estabrook, G. F., C. S. Johnson, & F. R. McMorris. 1976. A mathematical foundation for the analysis of cladistic character compatibility. *Math. Biosci.* **29**:181–187.

- Faith, D. P. 1991. Cladistic permutation trees for monophyly and non-monophyly. *Systematic Zoology*. **40**:366-375.
- Farias I., Ortí G.; Sampaio I., Schneider H., & A. Meyer. 1999. Mitochondrial DNA Phylogeny of the Family Cichlidae: Monophyly and Fast Molecular Evolution of the Neotropical Assemblage. *Journal of Molecular Evolution*. **48**(6):703-711.
- Farris, J. D., M. Källersjö, A. G. Kluge, & C. Bult. 1994. Testing significance of incongruence. *Cladistics* **10**:315–319.
- Farris, J. D., M. Källersjö, A. G. Kluge, & C. Bult. 1995. Constructing a significance test for incongruence. *Syst. Biol.* **44**:570–572.
- Farris, J. S. 1970. Estimating phylogenetic trees from distance matrixes. *American Nature*. **106**:645-668.
- Farris, J. S. 1977. Phylogenetic analysis under Dollo's law. *Systematic Zoology*. **26**:77-88.
- Farris, J. S. 1978. Inferring phylogenetic trees from chromosome inversion data. *Systematic Zoology*. **27**:275-284.
- Felsenstein, J. 1988. Phylogenies from molecular sequences: inference and reliability. *Annual Review of Genetics*. **22**:521-565.
- Felsenstein, J. & G. A. Churchill. 1996. A hidden Markov model approach to variation among sites in rate of evolution. *Mol. Biol. Evol.* **13**:93–104
- Felsenstein, J. 1973. Maximum-likelihood and minimum-steps methods for estimating evolutionary trees from data on discrete characters. *Syst. Zool.* **22**:240–249.
- Felsenstein, J. 1978. Cases in which parsimony or compatibility methods will be positively misleading. *Syst. Zool.* **27**:401–410.



- Felsenstein, J. 1979. Alternative methods of phylogenetic inference and their interrelationship. *Systematic Zoology*. **28**:49-62.
- Felsenstein, J. 1981. Evolutionary trees from DNA sequences: a maximum likelihood approach. *J. Mol. Evol.* **17**:368–76
- Felsenstein, J. 1983. Statistical inference of phylogenies (with discussion). *J. Roy. Statist. Soc. Ser. A* **146**:246–272.
- Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. *Evolution*. **39**:783-791.
- Filipski, J. 1990. Evolution of DNA sequence, contributions of mutational bias and selection to the origin of chromosomal compartments. Pp. 1–54 *In*: G. Ole, ed. *Advances in mutagenesis research 2*. Springer-Verlag, Berlin.
- Fitch, W. 1971b. The nonidentity of invariable positions in the cytochromes c of different species. *Biochemical Genetics*. **5**:231–241.
- Fitch, W. 1971c. Rate of change of concomitantly variable codons. *Journal of Molecular Evolution*. **1**:84–96.
- Fitch, W. M. & E. Markowitz. 1970. An improved method for determining codon variability in a gene and its application to the rate of fixation of mutations in evolution. *Biochemical Genetics*. **4**:579–593.
- Fitch, W. M. 1966. An improved method of testing for evolutionary homology. *Journal of Molecular Biology*. **16**:9-16.
- Fitch, W. M. 1970a. Distinguishing homologous from analogous proteins. *Systematic Zoology*. **19**:99-113.
- Fitch, W. M. 1970b. Further improvements in the method of testing for evolutionary homology among proteins. *J. Mol. Biol.* **49**:1-14.

- Fitch, W. M. 1971a. Towards defining the course of evolution: minimum change for a specific tree topology. *Syst. Zool.* **20**:406–416.
- Fitch, W. M., & E. Margoliash. 1967. Construction of phylogenetic trees. *Science* **155**:279-284.
- Forey, P. L., & I. J. Kitching. 2000. Experiments in coding multistate characters. Pages 54-80 *In: Homology and systematics: Coding characters for phylogenetic analysis.* (R. W. Scotland and R. T. Pennington, eds.). Taylor and Francis, London.
- Francino, M. P., & H. Ochman. 1997. Strand asymmetries in DNA evolution. *Trends Genet.* **13**:240–245.
- Frati, F., Simon, C., Sullivan, J. & D. L. Swofford. 1997. Evolution of the Mitochondrial Cytochrome Oxidase II Gene in Collembola. *Journal of Molecular Evolution.* **44**(2):145-158.
- Fu J. 1997. Toward the Phylogeny of the Family Lacertidae: Implications from Mitochondrial DNA 12S and 16S Gene Sequences (Reptilia: Squamata) *Molecular Phylogenetics and Evolution* **9**(1):118–130.
- Fuesslin, J. C. 1775. Verzeichnis der ihm bekannten schweizerischen Insekten, mit einer ausgemahlten Kupfertafel: nebst der Ankündigung eines neuen Insekten Werkes. *Zurich and Winterthur.* 60-61.
- Gao, K., & M. A. Norell. 1998. Taxonomic revision of *Carusia* (Reptilia: Squamata) from the Late Cretaceous of the Gobi Desert and phylogenetic relationships of anguimorphan lizards. *Am. Mus. Novit.* **3230**:1–51.
- Garcia-Martinez, J., Castro, J. A., Ramon, M., Latorre, A. & A. Moya. 1998. Mitochondrial DAN haplotype frequencies in natural and experimental populations of *Drosophila subobscura*. *Genetics.* **149**:1377-1382.

- Gascuel, O. 1997. An improved version of the NJ algorithm based on a simple model of sequence data. *Molecular Biology and Evolution*. 14:685-695.
- Gaston, K. J. & P. H. Williams. 1996. Spatial patterns in taxonomic diversity. In K.J. Gaston (Ed.), *Biodiversity: a biology of numbers and difference*. (pp. 202-229). Oxford, U.K.: Blackwell Science Ltd.
- Gauthier, J. 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds. *Mem. Calif. Acad. Sci.* **8**:1-47.
- Gauthier, J., A. G. Kluge, & T. Rowe. 1988. Amniote phylogeny and the importance of fossils. *Cladistics* **4**:105-209.
- Gerstein, M. 1988a. How representative are the known structures of the proteins in a complete genome? A comprehensive structural census. *Fold. Des* **3**:497-512.
- Gerstein, M. 1988b. Patterns of protein-fold usage in eight microbial genomes: a comprehensive structural census. *Proteins* **33**:518-534.
- Ghiselin, M. 1974. A Radical Solution to the Species Problem. *Systematic Zoology*. **23**:536-544.
- Ghiselin, M. 1987. Species Concepts, Individuality, and Objectivity. *Biology and Philosophy*. **2**:127-143.
- Gillespie, R. G. 1999. Comparison of rates of speciation in web-building and non-web-building groups within a Hawaiian spider radiation. *The Journal of Arachnology* **27**:79-85.
- Givnish, T. J., & K. J. Sytsma. 1997. Homoplasy in molecular vs. morphological data: The likelihood of correct phylogenetic inference. Pages 55-101 In: *Molecular evolution and adaptive radiation* (T. J. Givnish and K. J. Sytsma, eds.). Cambridge Univ. Press, New York.

## ***BIBLIOGRAFÍA***

---

- Gojobori, T., Li W-H, & D. Graur. 1982. Patterns of nucleotide substitution in pseudogenes and functional genes. *J Mol Evol.* **18**:360–369.
- Goldman, N. 1993. Statistical tests of models of DNA substitution. *Journal of Molecular Evolution* **36**:182-198.
- Goloboff, P. (1997) *Pee - Wee version 2.8*. New York.
- Goloboff, P. (1999) *NONA version 2*. Tucumán, Argentina.
- Goloboff, P. 1999. Analyzing large data sets in reasonable time: Solutions for composite optima. *Cladistics.* **15**:415-428.
- González, P., Pinto, F., Nogales, M., Jiménez-Asensio, J., Hernández, M. & V. M. Cabrera. 1996. Phylogenetic relationships of the Canary Islands endemic lizards genus *Gallotia* (Sauria: Lacertidae). *Mol. Phylogenet. Evol.* **6**:63-71.
- Goodman, M. 1989. Emerging alliance of phylogenetic systematics and molecular biology: a new age of exploration. *In*: Fernholm B, Bremer K, Jornvall H, editors. *The hierarchy of life*. New York: Elsevier. pp. 43–61.
- Grande, L., & W. E. Bemis. 1998. A comprehensive phylogenetic study of amiid fishes (Amiidae) based on comparative skeletal anatomy, an empirical search for interconnected patterns of natural history. *Soc. Vertebr. Paleontol. Mem.* **4**:1–690.
- Gray, G. S., & W. M. Fitch. 1983. Evolution of antibiotic resistance genes: the DNA sequence of a kanamycin resistance gene from *Staphylococcus aureus*. *Mol. Biol. Evol.* **1**:57-66.
- Gray, M. W., Burger, G. & B. F. Lang. 1999. Mitochondrial evolution. *Science.* **283**:1476-1481.
- Graybeal, A. 1998: Is it better to add taxa or characters to a difficult phylogenetic problem? *Syst. Biol.* **47**:9-17.

- Grenier, J. K., T. L. Garber, R. Warren, P. M. Whittington, & S. Carroll. 1997. Evolution of the entire arthropod Hox gene set predated the origin and radiation of the onychophoran/arthropod clade. *Curr. Biol.* **1997**:547–553.
- Guillou, H., J. C. Carracedo, F. Pe´rez Torrado, & E. Rodríguez Badiola. 1996. K-Ar ages and magnetic stratigraphy of a hotspot-induced, fast grown oceanic island: El Hierro, Canary Islands. *J. Volcanol. Geotherm. Res.* **73**:141–155.
- Guindon, S. & O. Gascuel. 2003. A Simple, Fast, and Accurate Algorithm to Estimate Large Phylogenies by Maximum Likelihood. *Syst. Biol.* **52**(5):696-704.
- Guoy, M. & W-H Li. 1989. Phylogenetic analysis based on rRNA sequences supports the archaebacterial rather than the eocyte tree. *Nature* **339**:145–47.
- Halanych; K. M. & Y. Passamanek. 2001. A Brief Review of Metazoan Phylogeny and Future Prospects in Hox-Research. *Amer. Zool.* **41**:629–639.
- Hall, T. A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucl. Acids. Symp. Ser.* **41**:95-98.
- Harrison, R. G. 1989. Mitochondrial DNA as a genetic marker in population and evolutionary genetics. *Trends. Ecol. Evol.* **4**:6-11.
- Hasegawa, M., Kishino, K., & T. Yano. 1985. Dating the human-ape splitting by a molecular clock of mitochondrial DNA. *J. Mol. Evol.* **22**:160–74.
- Hawkins, J. A., C. E. Hughes, & R. W. Scotland. 1997. Primary homology assessment, characters and character states. *Cladistics.* **13**:275-283.

- Hebert, P. D. N., Remigio, Elpidio A., Colbourne, John K., Taylor, Derek J., Wilson, & Christopher C. 2002. Accelerated molecular evolution in halophilic crustaceans. *Evolution*. **56**(5):909-926.
- Hedin, M. 2001. Molecular Insights into Species Phylogeny, Biogeography, and Morphological Stasis in the Ancient Spider Genus *Hypochilus* (Araneae: Hypochilidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. **18**(2):238-251.
- Hedin, M. C. 1997. Molecular Phylogenetics at the Population/Species Interface in Cave Spiders of the Southern Appalachians (Araneae: Nesticidae: *Nesticus*) *Mol. Biol. Evol.* **14**(3):309-324.
- Hendy, M. D. & D. Penny. 1982. Branch-and-bound algorithms to determine minimal evolutionary trees. *Mathematical Biosciences*. **59**:277-329.
- Hennig, W. 1950. *Grundzüge einer Theorie der Phylogenetischen Systematik*. Deutscher Zentralverlag, Berlin.
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. Urbana. University of Illinois Press.
- Hernán, F. 1985. Diferentes hipótesis sobre la génesis de las Islas Canarias.
- Herwerden L. V., Blair D., & T. Agatsuma. 2000. Multiple lineages of the mitochondrial gene NADH dehydrogenase subunit 1 (ND1) in parasitic helminths: implications for molecular evolutionary studies of facultatively anaerobic eukaryotes. *Journal of Molecular Evolution* **51**:339-352.
- Hillis, D. M. 1987. Molecular versus morphological approaches to systematics. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **18**:23-42.
- Hillis, D. M. 1996. Inferring complex phylogenies. *Nature*. **383**:140-141.
- Hillis, D. M. 1998. Taxonomic sampling, phylogenetic accuracy, and investigator bias. *Syst. Biol.* **47**:3-8.

- Hillis, D. M., J. P. Huelsenbeck, & D. L. Swofford. 1994b. Hobgoblin of phylogenetics. *Nature*. **369**:363-364.
- Hillis, D. M., J. P. Huelsenbeck, & C. W. Cunningham. 1994a. Application and accuracy of molecular phylogenies. *Science*. **264**:671-677.
- Hinz, K., Dostmann, H., & J. Frietsch. 1982. The continental margin of Morocco: seismic sequences, structural elements and geological development. *In*: von Rad, U., Hinz, K., Sarnthein, M., Seibold, E. (Eds.), *Geology of the northwest African Margin*. Springer, Berlin. pp. 34-59.
- Hoch, H. & Asche, M. 1993. Evolution and speciation of cave-dwelling Fulgoroidea in the Canary Islands (Homoptera: Cixiidae and Meenoplidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*. **109**:53-101.
- Hoef-Emden, K., Marin, B. & M. Melkonian. 2002: Nuclear and nucleomorph SSU rDNA phylogeny in the Cryptophyta and the evolution of cryptophyte diversity. *J. Mol. Evol.* **55**:161-179.
- Hoernle, K., Zhang, Y. S., & D. Graham. 1995. Seismic and geochemical evidence for the large-scale mantle upwelling beneath the eastern Atlantic and western and central Europe. *Nature*. **374**:34-39.
- Honeycutt, R. L. & R. L. Adkins. 1993. Higher level systematics of eutherian mammals: an assessment of molecular characters and phylogenetic hypotheses. *Ann Rev Ecol Syst.* **24**:279-305.
- Hori, H., & S. Osawa. 1987. Origin and evolution of organisms as deduced from 5S ribosomal RNA sequences. *Mol. Biol. Evol.* **4**:445-472
- Hormiga, G., M. Arnedo & R. G. Gillespie. 2003. Speciation on a Conveyor Belt: Sequential Colonization of the Hawaiian Islands by *Orsonwelles* Spiders (Araneae, Linyphiidae). *Systematic Biology*. **52**(1):70-88.

- Howarth, F.G. 1983. Ecology of cave arthropods. *Annual review of Entomology* **28**:365-389.
- Hrbek, T. & A. Meyer. 2003. Closing of the Tethys Sea and the phylogeny of Eurasian killifishes (Cyprinodontiformes: Cyprinodontidae). *J. Evol. Biol.* **16**:17–36.
- Huber, B. A. & W. G. Eberhard. 1997. Courtship, copulation, and genital mechanics in *Physocyclus globosus* (Araneae, Pholcidae). *Canadian J. Zool.* **74**:905–918.
- Huber, B. A. 1994. Genital morphology, copulatory mechanism and reproductive behaviour in *Psilochorus simoni* (Berland, 1911) (Pholcidae; Araneae). *Netherlands J. Zool.* **44**(1–2):85–99.
- Huber, B. A. 1995. Copulatory mechanism in *Holocnemus pluchei* and *Pholcus opilionoides*, with notes on male cheliceral apophyses and stridulatory organs in Pholcidae (Araneae). *Acta Zool.* Stockholm. **76**:291–300.
- Huber, B. A. 1996a. On the distinction between *Modisimus* and *Hedysilus* (Araneae, Pholcidae), with notes on behavior and natural history. *Zool. Scripta.* **25**:233–240.
- Huber, B. A. 1996b. Genitalia, fluctuating asymmetry, and patterns of sexual selection in *Physocyclus globosus* (Araneae: Pholcidae). *Rev. Suisse Zool.* suppl. 1996:289–294.
- Huber, B. A. 1997a. Evidence for gustatorial courtship in a haplogyne spider (*Hedysilus culicinus*: Pholcidae: Araneae). *Netherlands J. Zool.* **47**:95–98. Huber, B.A. 1997b. On American “*Micromerys*” and *Metagonia* (Araneae, Pholcidae), with notes on natural history and genital mechanics. *Zool. Scripta.* **25**:341–363.



- Huber, B. A. 1998a. Notes on the neotropical spider genus *Modisimus* (Pholcidae, Araneae), with descriptions of thirteen new species from Costa Rica and neighboring countries. *J. Arachnol.* **26**(1):19–60.
- Huber, B. A. 1998b. Genital mechanics in some neotropical pholcid spiders (Araneae; Pholcidae), with implications for systematics. *J. Zool.* London. **244**:587–599.
- Huber, B. A. 1998c. On the “valve” in the genitalia of female pholcids (Pholcidae, Araneae). *Bull. British Arachnol. Soc.* **11**(2):41–48.
- Huber, B. A. 1998d Spider reproductive behaviour: a review of Gerhardt’s work from 1911–1933, with implications for sexual selection. *Bull. British Arachnol. Soc.* **11**(3):81–91.
- Huber, B. A. 1999. Sexual selection in Pholcid spiders (Araneae, Pholcidae): artful chelicerae and forceful genitalia. *Journal of Arachnology.* **27**:135-141.
- Huber, B. A. 2000. New World pholcid spiders (Araneae: Pholcidae): a revision at generic level. *Bulletin of the American Museum of Natural History.* **254**:348 pp.
- Huber, B. A. 2003a. Cladistic analysis of Malagasy pholcid spiders reveals generic level endemism: Revision of *Zatavua* n. gen. and *Paramicromerys* Millot (Pholcidae, Araneae). *Zoological Journal of the Linnean Society.* **137**:261-318.
- Huber, B. A. 2003b. High species diversity in one of the dominant groups of spiders in East African montane forests (Araneae: Pholcidae: *Buitinga* n. gen., *Spermophora* Hentz). *Zoological Journal of the Linnean Society.* **137**:555-619.
- Huber, B. A. 2003c. Southern African pholcid spiders: revision and cladistic analysis of *Quamtana* n. gen. and *Spermophora* Hentz (Araneae:

- Pholcidae), with notes on male-female covariation. *Zoological Journal of the Linnean Society*. **139**:477-527.
- Huber, B. A., C. L. Deeleman-Reinhold & A. Pérez Gonzáles. 1999. The spider genus *Crossipriza* (Araneae, Pholcidae) in the New World. *Am. Mus. Novitates*. **3262**:10pp.
- Huber, K. C., Haider, T. S., Muller, M. W., Huber, B. A., Schweyen, R. J., & Barth, F. G. 1993. DNA sequence data indicates the polyphyly of the family Ctenidae (Araneae). *J. Arachnol.* **21**:194–201.
- Huelsenbeck, J. P. & Crandall, K. A. 1997. Phylogeny estimation and hypothesis testing using maximum likelihood. *Annual Review of Ecology and Systematics* **28**:437–466.
- Huelsenbeck, J. P. 1991. When are fossils better than extant taxa in phylogenetic analysis? *Syst. Zool.* **40**:458–469.
- Huelsenbeck, J. P., & D. M. Hillis. 1993. Success of phylogenetic methods in the four-taxon case. *Syst. Biol.* **42**:247-264.
- Huelsenbeck, J. P., & R. Nielsen. 1999. Effects of nonindependent substitution on phylogenetic accuracy. *Syst. Biol.* **48**:317–328.
- Huelsenbeck, J. P., B. Larget, R., E. Miller & F. Ronquist. 2002. Potential applications and pitfalls of Bayesian inference of phylogeny. *Syst. Biol.* **51**:673–688.
- Huelsenbeck, J. P., F. Ronquist, R. Nielsen & J. P. Bollback. 2001. Bayesian inference of phylogeny and its impact on evolutionary biology. *Science* **294**:2310–2314.
- Huelsenbeck, J. P., J. J. Bull, & C. W. Cunningham. 1996. Combining data in phylogenetic analysis. *Trends Ecol. Evol.* **11**:152–158.

- Huelsenbeck, J. P., Rannala, B., & Z. Yang. 1997. Statistical tests of host parasite cospeciation. *Evolution*. **51**:410–19.
- Hull, D. 1965. The Effect of Essentialism on Taxonomy: Two Thousand Years of Stasis. *British Journal for the Philosophy of Science*. **15**:314-326, **16**:1-18.
- Hull, D. 1978. A Matter of Individuality. *Philosophy of Science*. **45**:335-360.
- Hutter, C. M. & D. M. Rand. 1995. Competition between mitochondrial haplotypes in distinct nuclear genetic environments: *Drosophila pseudoobscura* vs. *D. persimilis*. *Genetics*. **140**:537-548.
- Itagaki T., Tsutsumi K. I., Ito K., & Y. Tsutsumi. 1998. Taxonomic status of the japanese triploid forms of *Fasciola*: comparison of mitochondrial ND1 and CO1 sequences with *F. hepatica* and *F. gigantica*. *Journal of Parasitology* **84**:445-448.
- Izquierdo, I., J. L. Martín, N. Zurita & M. Arechavaleta (eds.) 2001. *Lista de especies silvestres de Canarias (hongos, plantas y animales terrestres) 2001*. Consejería de Política Territorial y Medio Ambiente. Gobierno de Canarias. 437 pp.
- Jackson, R. R. & R. J. Brassington. 1987. The biology of *Pholcus phalangioides* (Araneae, Pholcidae): predatory versatility, araneophagy and aggressive mimicry. *J. Zool.*, London. **211**:227–238.
- Johnson, L. A., & D. E. Soltis. 1998. Assessing congruence: Empirical examples from molecular data. Pages 297–348 In: *Molecular systematics of plants II: DNA sequencing* (D. E. Soltis, P. S. Soltis, and J. J. Doyle, eds). Kluwer, Norwell, Massachusetts.
- Juan, C., Ibrahim, K. M., Oromí, P. & G. M. Hewitt. 1996a. Mitochondrial DNA sequences variation and phylogeography of *Pimelia* darkling beetles on the Island of Tenerife (Canary Islands). *Heredity*. **77**:589-598.

- Juan, C., Oromí, P. & G. M. Hewitt. 1995. Mitochondrial DNA phylogeny and sequential colonization of Canary Islands by darkling beetles of the genus *Pimelia* (Tenebrionidae). *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences*. **261**:173-180.
- Juan, C., Oromí, P. & G. M. Hewitt. 1996b. Phylogeny of the genus *Hegeter* (Tenebrionidae, Coleoptera) and its colonization of the canary Islands deduced from cytochrome oxidase I mitochondrial DNA sequences. *Heredity*. **76**:392-403.
- Jukes, T. H. & C. R. Cantor. 1969. Evolution of protein molecules. *In: Mammalian Protein Metabolism*, ed. HM Munro, pp. 21–132. New York: Academic
- Källersjö, M., Farris, J. S., Kluge, A. G. & C. Bult. 1992. Skewness and permutation. *Cladistics*. **8**:275-287.
- Källersjö, M., V. A. Albert, & J. S. Farris. 1999. Homoplasy increases phylogenetic structure. *Cladistics* **15**:91–93.
- Kareiva, P. & M. Marvier. 2003. Conserving biodiversity coldspots. *American Scientist*, **91**:344-351.
- Kaster, J. L. & E. M. Jakob. 1997. Last-male sperm priority in a haplogyne spider (Araneae: Pholcidae): correlations between female morphology and patterns of sperm storage. *Ann. Entomol. Soc. Americ.* **90**:254–259.
- Kearney, M. 2002. Fragmentary taxa, missing data, and ambiguity: Mistaken assumptions and conclusions. *Syst. Biol.* **51**:369–381.
- Khan, M. A. 1974. Dynamic implications of the mantle hotspots. *Nature*. **251**:596-597.
- Kidd, K. K. & L. A. Sgaramella-Zonta. 1971. Phylogenetic analysis: concepts and methods. *American Journal of Human Genetics*. **23**:235-252.

- Kilias, G., S. N. Alahiotis & M. Delecanos. 1980. A multifactorial investigation of speciation theory using *Drosophila melanogaster*. *Evolution*. **34**:730-737
- Kim, J. H., Kim, W. & C. W. Cunningham. 1999. A new perspective on lower metazoan relationships from 18S rDNA sequences. *Molecular Biology and Evolution*. **16**:423-427.
- Kishino, H., & M. Hasegawa. 1989. Evaluation of the maximum likelihood estimates of the evolutionary tree topologies from sequence data, and the branching order in Hominoidea. *J. Mol. Evol.* **29**:170–179.
- Kluge, A. G. 1989. A concern for evidence and a phylogenetic hypothesis of relationships among *Epicrates* (Boidae: Serpentes). *Systematic Zoology*. **38**:7-25.
- Kluge, A. G., & J. S. Farris. 1969. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Syst. Zoo.* **18**(1):1–32.
- Knowles, L. L. 2000. Tests of Pleistocene speciation in montane grasshoppers (genus *Melanoplus*) from the sky islands of western north America. *Evolution*. **54**(4):1337-1348.
- Kobayashi, M., H. Furuya, & P. W. H. Holland. 1999. Dicyemids are higher animals. *Nature*. **401**:762.
- Koch, C. L. 1850. *Übersicht des Arachnidensystems*. Nürnberg. Heft 5, pp. 1-77
- Kopp, A. & J. R. True. 2002. Phylogeny of the Oriental *Drosophila melanogaster* Species Group: A Multilocus Reconstruction. *Systematic Biology*. **51**(5):786-805.
- Kovoor, J. 1981. Une source probable de pheromone sexuelles: les glandes tégumentaires de la région génitale des femelles d'araignées. *Atti della Società Toscana di Scienze Naturali, Memorie Seire B* **88** suppl.: 1-15.

- Kraus, O. 1984. Male spider genitalia: evolutionary changes in structure and function. *Verh. Naturw. Ver. Hamb. (NF)*. **27**: 373-382.
- Kumar, S., Tamura, K. & M. Nei. 2004. MEGA3: Integrated software for Molecular Evolutionary Genetics Analysis and sequence alignment. *Briefings in Bioinformatics*. **5**:150-163.
- Kunkel, G., 1993. *Die Kanarischen Inseln und ihre Pflanzenwelt*. 3 Aufl.- Gustav Fischer. Stuttgart. 239p.
- Lambooy, W. F. 1994. The accuracy of the maximum parsimony method for phylogeny reconstruction with morphological characters. *Syst. Bot.* **19**:489-505.
- Lane, D. J., Harisson, A. P., Jr., Stahl, D., Pace, B., Giovannoni, S. J., Olsen, G. J., & N. R. Pace. 1992. Evolutionary relationships among sulfur- and iron-oxidizing eubacteria. *J. Bacteriol.* **174**:269-278
- Lang, B. F., Gray, M. W. & G. Burger. 1999. Mitochondrial genome evolution and the origin of the eukaryotes. *Annu. Rev. Genet.* **33**:351-397.
- Lanyon, S. 1985. Detecting internal inconsistencies in distance data. *Syst. Zool.* **34**:397-403.
- Larget, B. & D. L. Simon. 1999. Markov chain Monte Carlo algorithms for the Bayesian analysis of phylogenetic trees. *Mol. Biol. Evol.* **16**:750-759.
- Larson, A. 1994. The comparison of morphological and molecular data in phylogenetic systematics. Pages 371-390 *In: Molecular ecology and evolution: Approaches and applications* (B. Schierwater, B. Streit, G. P. Wagner, and R. DeSalle, eds.). Birkhäuser Verlag, Basel, Switzerland.
- Le Bas, M. J., Rex, D. C., & C. J. Stillman. 1986. The early magmatic chronology of Fuerteventura, Canary Islands. *Geol. mag.* **123**:287-298.

- Le Quesne, W. J. 1969. A method of selection of characters in numerical taxonomy. *Syst. Zool.* **18**:201–205.
- Le Quesne, W. J. 1982. Compatibility analysis and its applications. *Zool. J. Linn. Soc.* **74**:267–275.
- Leaché, A. D., & T. W. Reeder. 2002. Molecular systematics of the eastern fence lizard *Sceloporus undulatus*: A comparison of parsimony, likelihood, and Bayesian approaches. *Syst. Biol.* **51**:44–68.
- Lewis, P. O. 1998. A genetic algorithm for maximum-likelihood phylogeny inference using nucleotide-sequence data. *Molecular Biology and Evolution.* **15**:277-283.
- Lewis, P. O. 2001. A likelihood approach to estimating phylogeny from discrete morphological character data. *Syst. Biol.* **50**:913–925.
- Lewontin, R. C. 1989. Inferring the number of evolutionary events from DNA coding sequence differences. *Mol. Biol. Evol.* **6**:15–32.
- Li, W.-H. & D. Graur. 1991. *Fundamentals of molecular evolution*. Sinauer Associates, Sunderland. MS.
- Li, W-H, Wu, C-I, & C-C. Luo. 1985. A new method for estimating synonymous and nonsynonymous rates of nucleotide substitution considering the relative likelihood of nucleotide and codon changes. *Mol. Biol. Evol.* **2**:150–74.
- Li, W-H. 1993. Unbiased estimation of the rates of synonymous and nonsynonymous substitution. *J. Mol. Evol.* **36**:96–99.
- Linnaeus, C. 1758. *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species cum characteribus differentiis, synonymis, locis. Editio decima, reformata*. Holmiae, 821 pp. (Araneae, pp. 619-624).

- Lobin, W. 1982. *Untersuchungen über Flora, Vegetation und biogeographische Beziehungen der Kapverdischen Inseln* 122 p.
- Locke, J. 1894[1975] *An Essay Concerning Human Understanding*. P. Nidditch (ed.), New York: Oxford University Press.
- Lockhart, P. J., Larkum, A. W. D., Steel, M. A., Waddell, P. J. & D. Penny. 1996. Evolution of chlorophyll and bacteriochlorophyll: The problem of invariant sites in sequence analysis. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* **93**:1930–1934.
- Lockhart, P. J., M. A. Steel, M. D. Hendy & D. Penny. 1994. recovering evolutionary trees under a more realistic model of sequence evolution. *Molecular Biology and Evolution*. **11**:605-612.
- MacRae, A. F., & W. W. Anderson. 1988. Evidence for non- neutrality of mitochondrial DNA haplotypes in *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* **120**:485-494.
- Maddison, W. P. 1989. Reconstruction character evolution on polytomous cladograms. *Cladistics*. **5**:365-377.
- Maldonado, C. J. 1994. Hemiptera-Heteroptera. *In*: C. Juberthie & V. Decu (Eds.). *Encyclopaedia Biospeologica*. Soc. Biospéologie, Moulis and Bucarest, 307-311.
- Malhotra, A., & R. S. Thorpe. 1994. Parallels between island lizards suggests selection on mitochondrial DNA and morphology. *Proceedings of the Royal Society of London (Series B)* **257**:37-42.
- Maly, P. & R. Brimacombe 1983. Refined secondary structure models for the 16S and 23S ribosomal RNA of *Escherichia coli*. *Nucleic Acids Research*. **11**(21):7263–7286.



- Margoliash, E., W. M. Fitch, & R. E. Dickerson. 1968. Molecular expression of evolutionary phenomena in the primary and tertiary structures of cytochrome c. *Brookhaven Symp. Biol.* **21**:259-305.
- Margush, T. & F. R. McMorris. 1981. Consensus n-trees. *Bulletin of Mathematical Biology.* **43**:239-244.
- Martin P, Kaygorodova I, Sherbakov D. Y, & Verheyen E. 2000. Rapidly evolving lineages impede the resolution of phylogenetic relationships among Clitellata (Annelida). *Mol Phylog Evol* **15**:355-368.
- Martín, J.L. 1992. Caracterización ecológica y evolución de las comunidades subterráneas en las islas de Tenerife, El Hierro y La Palma.
- Martin, R. J. 2000. Respiratory system morphology and the phylogeny of haplogyne spiders (Araneae, Araneomorphae). *Journal of Arachnology.* **28**:149–157.
- Masta, S. 2000. Mitochondrial sequence evolution in spiders: Intraspecific variation in tRNAs lacking the TCC arm. *Mol. Biol. Evol.* **17**:1091–1100.
- Mayden, R.L. 1997. Ahierarchy of species concepts: the denouement in the saga of the species problem. In *Species: the Units of Biodiversity* (Claridge, M.F. *et al.*, eds), pp. 381–424, Chapman & Hall.
- Mayer, A. 1994a. DNA technology and phylogeny of fish: molecular phylogenetic studies of fish. pp. 219-249 In: A. R. Beaumont, ed. *Genetics and evolution of aquatic organisms*. Chapman and Hall, London.
- Mayer, A. 1994b. Shortcomings of the cytochrome b gene as a molecular marker. *Trends Ecol. Evol.* **9**:278-280.
- Mayr, E. & P. D. Ashlcok. 1991. *Principles of systematic zoology*. McGraw Hill, New York.
- Mayr, E. 1940. Speciation phenomena in birds. *American Naturalist.* **74**:249-278.

- Mayr, E. 1942. *Systematics and the origin of species from the viewpoint of a zoologist*. Columbia University Press, New York.
- Mayr, E. 1982. *The growth of biological thought: diversity, evolution and inheritance*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- McCracken, K. G., J. Harshman, D. A. McClellan, & A. D. Afton. 1999. Data set incongruence and correlated character evolution: An example of functional convergence in the hind-limbs of stifftail diving ducks. *Syst. Biol.* **48**:683–714.
- Meacham, C. A. 1980. Phylogeny of the Berberidaceae with an evaluation of classifications. *Syst. Bot.* **5**:149–172.
- Meacham, C. A. 1984. Evaluating characters by character compatibility analysis. Pages 152–165 In: *Cladistics: Perspectives on the reconstruction of evolutionary history* (T. Duncan, and T. F. Stuessy, eds.). Columbia Univ. Press, New York.
- Meacham, C. A. 1994. Phylogenetic relationships at the basal radiation of angiosperms: Further study by probability of character compatibility. *Syst. Bot.* **19**:506–522.
- Medina, A.L. 1991. *El medio subterráneo superficial en las Islas Canarias: Caracterización y consideraciones sobre su fauna*. Tesis doctoral, Universidad de La Laguna, Tenerife.
- Meyer, A. 1993. Evolution of mitochondrial DNA in fishes. pp. 1-38 In: I. W. Hochachka and T. P. Mommsen, eds. *Molecular biology frontiers, biochemistry and molecular biology of fishes. Vol. 2*. Elsevier Science Publishers, Amsterdam.
- Meyer, A. 1994. Shortcomings of the cytochrome *b* gene as a molecular marker. *TREE* **9**:278–280.

- Milinkovitch, M. C. 1995. Molecular phylogeny of cetaceans prompts revision of morphological transformations. *Trends Ecol Evol.* **10**:328–334.
- Mittermeier, R. A., N. Myers, J. B. Thomsen, G. A. B. da Fonseca, & S. Olivieri. 1998. Biodiversity hotspots and major tropical wilderness areas: approaches to setting conservation priorities. *Conservation Biology* **12**:516-520.
- Mittermeier, R. A., N. Myers, P. Robles Gil & C. G. Mittermeier (eds.) 1999. *Hotspots: Earth's Biologically Richest and Most Endangered Terrestrial Ecoregions*. Mexico: CEMEX.
- Miyamoto, M. M. & W. M. Fitch. 1995. Testing species phylogenies and phylogenetic methods with congruence. *Systematic Biology.* **44**:64-67.
- Miyamoto, M. M. 1996. A congruence study of molecular and morphological data for eutherian mammals. *Mol Phylog Evol.* **6**:373–390.
- Miyamoto, M. M., & M. Goodman 1986. Biomolecular systematics of eutherian mammals: phylogenetic patterns and classification. *Syst Zool.* **35**:230–240.
- Miyata, T. & T. Yasunaga. 1980. Molecular evolution of mRNA: a method for estimating rates of synonymous and amino acid substitution from homologous sequences and its application. *J. Mol. Evol.* **16**:23–26.
- Moilanen, A. 2001. Simulated evolutionary optimization and local search: Introduction and application to tree search. *Cladistics.* **17**:512-525.
- Moore, W. S. 1995. Inferring phylogenies from mtDNA variation: mitochondrial-gene trees versus nuclear-gene trees. *Evolution.* **49**:718-726.
- Morgan, W. J. 1983. Hotspot tracks and the early rifting of the Atlantic. *Tectonophysics.* **94**:123-139.

- Morgen J. A. T., & D. Blair. 1998. Relative merits of nuclear ribosomal internal transcribed spacers and mitochondrial CO1 and ND1 genes for distinguishing among *Echinostoma* species. *Parasitology*. **116**:289-297.
- Moritz, C., Dowling, T. E. & W. M. Brown. 1987. Evolution of animal mitochondrial DNA: relevance for population biology and systematics. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **18**:269-292.
- Muse, S. V. 1995. Evolutionary analyses when nucleotides do not evolve independently. In: *Current Topics on Molecular Evolution*, ed. M Nei, N Takahata, pp. 115–24. University Park, PA: Penn. State Univ., Inst. Mol. Evol. Genet.
- Myers, N. 1988. Threatened biotas: ‘Hotspots’ in tropical forests. *The Environmentalist* **8**:187–208.
- Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. Da Fonseca, & J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* **403**:853-858.
- Nachman, M. W., 1998. Deleterious mutations in animal mitochondrial DNA. *Genetica*. **102/103**:61-69.
- Nachman, M. W., Boyer, S. N. & C. F. Aquadro. 1994. Non-neutral evolution at the mitochondrial ND3 gene in mice. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. **91**:6364-6368.
- Nachman, M. W., Brown, W. M., Stoneking, M. & C. F. Aquadro. 1996. Nonneutral mitochondrial DNA variation in humans and chimpanzees. *Genetics*. **142**:953-963.
- Navajas M., Guterrez J., & J. Lagnel. 1996. Mitochondrial cytochrome oxidase I in tetranychid mites: a comparison between molecular phylogeny and changes of morphological and life history traits. *Bull. Entomol. Res.* **86**:407-417.

- Nelson, G. & N. I. Platnik. 1981. *Systematics and biogeography. Cladistics and variance*. Columbia University Press. New York.
- Nelson, G. 1989. Cladistics and evolutionary models. *Cladistics*. **5**:275-289.
- Nelson, G. J. 1978. Ontogeny, phylogeny, paleontology and the biogenetic law. *Systematic Zoology*. **27**:324-345.
- Nelson, G. J. 1979. Cladistic analysis and synthesis: Principles and definitions with a historical note on Adanson's *Famillies des Plantes* (1763-1764). *Systematic Zoology*. **28**:1-21.
- Nelson, G. J. 1985. Outgroups and ontogeny. *Cladistics*. **1**:29-45.
- Nelson, G. J. 1994. Homology and systematics. Pages 101-149 *In: Homology: The hierarchical basis of comparative biology*. (B. K. Hall, ed.). Academic Press, San Diego.
- Nixon, K. C. & J. M. Carpenter. 1993. On outgroups. *Cladistics*. **9**:413-426.
- Nixon, K. C. & J. M. Carpenter. 1996a. On simultaneous analysis. *Cladistics*. **12**:221-241.
- Nixon, K. C. & J. M. Carpenter. 1996b. On consensus collapsibility and clade concordance. *Cladistics*. **12**:305-321.
- Nixon, K. C. & Q. D. Wheeler. 1990. An amplification of the phylogenetic species concept. *Cladistics*. **6**:211-224.
- Nixon, K. C. & Q. D. Wheeler. 1992. Extinction and the origin of species. *In: Extinction and phylogeny* (Novachek, M. J. and Wheeler, Q. D. eds.). Columbia University Press. New York. Pp. 119-143.
- Nixon, K. C. 1999. The parsimony ratchet, a new method for rapid parsimony anlysis. *Cladistics*. **15**:407-414.
- Nixon, K. C. 2002. *WinClada version 1.00.08*. Ithaca, NY, USA.

- Norman J. E., & Ashley M. V. 2000. Phylogenetics of Perissodactyla and tests of the molecular clock. *J. Mol Evol* **50**:11-21.
- Norton, B. G. 1994. "On what we should save: the role of cultures in determining conservation targets," *In*: (eds. P. Forey et al.) *Systematics and conservation evaluation*.
- Norton, B. G. 2001. "Conservation biology and environmental values: can there be a universal earth ethic?" *In*: (eds. C. Potvin, et al.) *Protecting biological diversity: roles and responsibilities*. Montreal: McGill-Queen's University Press.
- Novacek, M. J. 1992a. Mammalian phylogeny: shaking the tree. *Nature*. **356**:121–125.
- Novacek, M. J. 1992b. Fossils, topologies, missing data, and the higher level phylogeny of eutherian mammals. *Syst. Biol.* **41**:58–73.
- Novacek, M. J., Wyss, A. R., & M. C. McKenna 1998. The major groups of eutherian mammals. *In*: Benton MJ, editor. *The phylogeny and classification of the tetrapods*. Oxford: Clarendon Press. pp. 31–71.
- Nylander J. A. A., Erseus C., & M. Kallersjo. 1999. A test of monophyly of the gutless Phalloporinae (Oligochaeta, Tubificidae) and the use of a 573-bp region of the mitochondrial cytochrome oxidase I gene in analysis of annelid phylogeny. *Zoologica Scripta* **28**: 305-313.
- Nylander, J. A. A., F. Ronquist, J. P. Huelsenbeck & J. L. Nieves-Aldrey. 2004. Bayesian Phylogenetic Analysis of Combined Data. *Syst. Biol.* **53**(1):47-67.
- O'Keefe, F. R. 2000. *Phylogeny and convergence in the Plesiosauria (Reptilia: Sauropterygia)*. Ph.D. Thesis, Univ. of Chicago. Chicago.

- Olsen, G. J. 1987. The earliest phylogenetic branchings: comparing rRNA-based evolutionary trees inferred with various techniques. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* **52**:825-838.
- Olsen, G. J., & C. R. Woese. 1989. A brief note concerning archaeobacterial phylogeny. *Can. J. Microbiol.* **35**:119-123.
- Oromi, P. & Izquierdo I. 1994. Canary Islands. In: C. Juberthie & V. Decu (Eds.). *Encyclopaedia Biospeologica*. Soc. Biospéologie, Moulis and Bucarest. 631-639.
- Oromi, P., A. L. Medina & M. L. Tejedor. 1986. On the existence of a superficial underground compartment in the Canary Islands. *Acta de IX Congreso Internacional de Espeleología Barcelona* **2**:147-151.
- Owen, R. *Lectures on the comparative anatomy and physiology of the invertebrate animals*. Longman, Brown, Green and Longmans. London.
- Page, R. D. M. 1989. Comments on component-compatibility in historical biogeography. *Cladistics*. **5**:167-182.
- Page, R. D. M. 1996. TREEVIEW: An application to display phylogenetic trees on personal computers. *Computer Applications in the Biosciences* **12**:357-358.
- Pamilo, P. & M. Nei. 1988. Relationship between gene trees and species trees. *Molecular Biology and Evolution* **5**:568-583.
- Pamilo, P. & N. O. Bianchi. 1993. Evolution of the Zfx and Zfy genes: rates and interdependence between the genes. *Mol. Biol. Evol.* **10**:271-81.
- Pashley, D. P., B. A. McPheron, & E. A. Zimmer. 1993. Systematics of holometabolous insect orders based on 18S ribosomal RNA. *Mol. Phylogenet. Evol.* **2**:132-142.

- Patterson, C. 1981. Significance of fossils in determining evolutionary relationships. *Annual Review of Ecology and Systematics*. **12**:195-223.
- Patterson, C. 1982. Morphological characters and homology. In: *Problems in phylogenetic reconstruction* (ed. K. A. Joysey and A. E. Friday). Pp. 21-74. Academic Press. London.
- Patterson, C. 1983. How does phylogeny differ from ontogeny? In: *Development and evolution* (ed. B. C. Goodwin, H. Holder and C. C. Wylie) pp. 1-31. Cambridge University Press. Cambridge.
- Patterson, C. 1987. *Molecules and morphology in evolution: conflict or compromise?* Cambridge: Cambridge University Press. p 229.
- Patterson, C. 1988a. Homology in classical and modern biology. *Molecular biology and evolution*. **5**:603-625.
- Patterson, C. 1988b. The impact of evolutionary theories on systematics. In: *Prospects in systematics* (ed. D. L. Hawksworth) pp. 59-91. Clarendon Press. Oxford.
- Paulay, G. 1994. Biodiversity on oceanic islands: Its origin and extinction. *American Zoologist* **34**:134-144.
- Pearson, W. R., J. Robins & T. Zhang. 1999. Generalized neighbor-joining: more reliable phylogenetic tree reconstruction. *Molecular Biology and Evolution*. **16**:806-816.
- Penny, D. 2003. Molecular Biology: introduction. In: *Encyclopaedia of Life Sciences*. Macmillan Reference. London
- Perler, R., Efstratiadis, A., Lomedico, P., Gilbert, W., Klodner, R., & J. Dodgson. 1980. The evolution of genes: the chicken preproinsulin gene. *Cell*. **20**:555-66.



- Pestano, J., Brown, R. P., Suárez, N.M., Benzal, J. & S Fajardo 2003. Intraspecific evolution of Canary Island Plecotine bats, based on mtDNA sequences. *Heredity*. **90**:302–307.
- Pimental, R. A., & R. Riggins. 1987. The nature of cladistic data. *Cladistics*. **3**:275-289.
- Platnick, N. I. 2005. The world spider catalog, version 5.5. American Museum of Natural History, online at <http://research.amnh.org/entomology/spiders/catalog/index.html>
- Platnick, N. I., J. A. Coddington, R. R. Forster & C. E. Griswold. 1991. Spinneret morphology and the phylogeny of haplogyne spiders (Araneae, Araneomorphae). *Am. Mus. Novit.* **3016**:1-73.
- Pleijel, F. 1995. On character coding for phylogeny reconstruction. *Cladistics*. **11**:309-315.
- Pogue, M. G., & M. F. Mickevich. 1990. Character definitions and character state delineation: The bete noir of phylogenetic inference. *Cladistics*. **6**:319-361.
- Posada, D., & K. A. Crandall. 1998. Modeltest: Testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics*. **14**:817–818.
- Pruser, F. & D. Mossakowski. 1998. Low substitution rates in mitochondrial DNA in Mediterranean carabid beetles. *Insect Molecular Biology*. **7**(2):121-128.
- Quesada, H., Wenne, R. & D. O. Skibinski. 1999. Interspecies transfer of female mitochondrial DNA is coupled with role-reversals and departure from neutrality in the mussel *Mytilus trossulus*. *Mol. Biol. Evol.* **16**:655-665.

- Quicke, D. L. J., & R. Belshaw. 1999. Incongruence between morphological data sets: An example from the evolution of endoparasitism among parasitic wasps (Hymenoptera: Braconidae). *Syst. Biol.* **48**:436–454.
- Rand, D. M. 1994. Thermal habit, metabolic rate and the evolution of mitochondrial DNA. *Trends. Ecol. Evol.* **9**:125-131.
- Rand, D. M., Clark, A. G. & L. M. Kann. 2001. Sexually antagonistic cytonuclear fitness effects in *Drosophila melanogaster*. *Genetics.* **159**(1):173-187.
- Rand, D. M., Dorfsman, M. & L. M. Kann. 1994. Neutral and non-neutral evolution of *Drosophila* mitochondrial DNA. *Genetics.* **138**:741-756.
- Rand, D. M., Weinreich, D. M. & B. O. Cezairliyan. 2000. Neutrality tests of conservative-radical amino acid changes in nuclear- and mitochondrially-encoded proteins. *Gene.* **261**:115-125.
- Rando, J. C., Hernández, E., Lopez, M., & A. M. González. 1997. Phylogentic relationships of the Canary Islands endemic lizard *Gallotia* inferred from mitochondrial DNA sequences: incorporation of a new subspecies. *Molecular Phylogenetics and Evolution.* **8**:114-116.
- Rannala, B. & Z. Yang. 1996. Probability distribution of molecular evolutionary trees: a new method of phylogenetic inference. *J. Mol. Evol.* **43**:304–311.
- Raup, D. M. 1966. Geometric analysis of shell coiling: General problems. *J. Paleontol.* **40**:1178–1190.
- Reeves, J. H. 1992. Heterogeneity in the substitution process of amino acid sites of proteins coded for by mitochondrial DNA. *J. Mol. Evol.* **35**:17–31.
- Ribera, C. & M. A. Arnedo. 1994. Description of *Dysdera gollumi* (Araneae, Haplogynae), a new troglobitic species from Tenerife, Canary Islands, with some comments on Canarian *Dysdera*. *Mémoires de Biospéologie* **21**:115–119.

- Ribera, I., Bulton, D. T., Balke, M. & L. Hendrich 2003. Evolution, mitochondrial DNA phylogeny and systematic position of the Macaronesian endemic *Hydrotarsus* Falkenström (Coleoptera: Dytiscidae). *Systematic Entomology*. **28**(4):493-508.
- Ribes, J., Oromí, P. & Ribes, E. 1998. Una nueva Collartida Villiers, 1949 subterránea de La Palma, islas Canarias (Heteroptera, Reduviidae, Emesinae). *Vieraea*. **26**:99-105.
- Rieppel, O. 1988. *Fundamentals of comparative biology*. Birkhauser Verlag. Berlin.
- Ringe, D., Warnow, T., & A. Taylor. 2002. Indo-European and Computational Cladistics. *Transactions of the Philological Society*. **100**(1):59-129.
- Roberts, C. M., C. J. McClean, J. E. N. Veron, J. P. Hawkins, G. R. Allen, D. E. McAllister, C. G. Mittermeier, F. W. Schueler, M. Spalding, F. Wells, C. Vynne, & T. B. Werner. 2002. Marine biodiversity hotspots and conservation priorities for tropical reefs. *Science*, **295**:1280-1284.
- Rodrigo, A. G., M. Kelly-Borges, P. R. Bergquist, & P. L. Bergquist. 1993. A randomization test of the null hypothesis that two cladograms are sample estimates of a parametric phylogenetic tree. *N.Z. J. Bot.* **31**:257-268.
- Roest, W. R., Dañobeitia, J. J., Verhoef, J., & B. J. Collette. 1992. Magnetic anomalies in the Canary Basin and the Mesozoic evolution of the central north Atlantic. *Mar. Geophys. Res.* **14**:1-24.
- Rosen, D. E. 1982. Do current theories of evolution satisfy the basic requirements of explanation? *Systematic Zoology*. **31**:76-85
- Rosen, D. E. 1984. Hierarchies and history. In: *Evolution theory: paths into the future* (ed. J. W. Pollard) pp. 77-97. John Wiley. New York.

- Rosenberg, M. S., & S. Kumar. 2001. Incomplete taxon sampling is not a problem for phylogenetic inference. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **98**:10751-10756.
- Rowe, T. 1988. Definition, diagnosis, and origin of Mammalia. *J. Vertebr. Paleontol.* **8**:241–264.
- Ruiz-Trillo, I., Paps, J., Loukota, M., Ribera, C., Jondelius, U., Baguña J. & M. Riutort 2002. A phylogenetic analysis of myosin heavy chain type II sequences corroborates that Acoela and Nemertodermatida are basal bilaterians. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* **99(17)**:11246-11251.
- Rzhetsky, A. & M. Nei. 1992. A simple method for estimating and testing minimum-evolution trees. *Molecular Biology and Evolution.* **9**:945-967.
- Rzhetsky, A. 1995. Estimating substitution rates in ribosomal RNA genes. *Genetics* **141**:771–83.
- Saitou, N. & M. Nei. 1987. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution.* **4**:406-425.
- Salomone, N., Emerson B. C., Hewitt G. M. & F. Bernini 2002. Phylogenetic relationships among the Canary Island Steganacaridae (Acari, Oribatida) inferred from mitochondrial DNA sequence data. *Molecular Ecology.* **11(1)**:79-89.
- Sanderson, M. J. 1995. Objections to bootstrapping phylogenies: A critique. *Syst. Biol.* **44**:299-320.
- Sanderson, M. J., A. Purvis, & C. Henze. 1998. Phylogenetic supertrees: Assembling the tree of life. *Trends Ecol. Evol.* **13**:105–109.
- Schluter, D. & L. M. Nagel. 1995. Parallel speciation by natural selection. *American Naturalist.* **146**:292-301.

- Schmidt, H. A., K. Strimmer, M. Vingron, & A. von Haeseler. 2002. TREE-PUZZLE: maximum likelihood phylogenetic analysis using quartets and parallel computing. *Bioinformatics*. **18**:502-504.
- Schmincke, H. U. 1973. Magmatic evolution and tectonic regime in the Canary, Madeira and Azores islands groups. *Geol. Soc. Am. Bull.* **84**:633-648.
- Schmincke, H. U. 1976. The geology of the Canary Islands. In: Kunkel, G. (Ed.), *Biogeography en ecology of the Canary Isalnds*. pp. 67-184.
- Schmincke, H. U., Klügel, A., Hansteen, T. H., Hoernle, K., & P. van den Bogaard. 1988. Samples from the Jurassic ocean crust beneath Gran Canaria, La Palma and Lanzarote (Canary Islands). *Earth Planet. Sci. Lett.* **163**:343-360.
- Schöniger, M. & A. von Haeseler. 1994. A stochastic model for the evolution of autocorrelated DNA sequences. *Mol. Phylogeny Evol.* **3**:240–47.
- Schöniger, M. & A. von Haeseler. 1995. Performance of the maximum likelihood, neighbor joining, and maximum parsimony methods when sequence sites are not independent. *Syst. Biol.* **44**:533–47.
- Schrank, F. von P. 1781. *Enumeratio insectorum austriacae indigenorum*. *Augustae Vindelicorum*, 552 pp. (Araneae, pp. 526-534)
- Scotland, R. W., & R. T. Pennington. 2000. *Homology and systematics*. Taylor and Francis, London.
- Senglet, A. 2001. Copulatory mechanisms in Hoplopholcus, Stygopholcus (revalidated), Pholcus, Spermphora and Spermophorides (Araneae, Pholcidae), with additional faunistic and taxonomic data. *Bull. Soc. Ent. Suisse.* **74**:43-67.

- Shaffer, H. B., J. M. Clark, & F. Kraus. 1991. When molecules and morphology clash: A phylogenetic analysis of the North American ambystomatid salamanders (Caudata: Ambystomatidae). *Syst. Zool.* **40**:284–303.
- Sharkey, M. J. 1989. A hypothesis-independent method of character weighting for cladistic analysis. *Cladistics.* **5**:63–86.
- Sharkey, M. J. 1994. Discriminate compatibility measures and the reduction routine. *Syst. Biol.* **43**:526–542.
- Sharp, P. M., Tuohy, T. M. F. & K. R. Mosurski. 1986. Codon usage in yeast: cluster analysis clearly differentiates highly and lowly expressed genes. *Nuc. Acids Res.* **14**(13):5125-5143.
- Shimodaira, H., & M. Hasegawa. 1999. Multiple comparisons of loglikelihoods with applications to phylogenetic inference. *Mol. Biol. Evol.* **16**:1114–1116.
- Shoshani, J. 1986. Mammalian phylogeny: comparison of morphological and molecular results. *Mol Biol Evol.* **3**:222–242.
- Simon, C., Frati, A. Beckenbach, B. Crespi, H. Liu, & P. Flook. 1994. Evolution, weighting, and phylogenetic utility of mitochondrial gene sequences and a compilation of conserved PCR primers. *Annals Entomol. Soc. Am.* **87**:651-701.
- Simon, C., Frati, F., Beckenbach, A., Crespi, B., Liu, H., & P. Flook. 1994. Evolution, weighting, and phylogenetic utility of mitochondrial gene-sequences and a compilation of conserved polymerase chain-reaction primers. *Ann. Entomol. Soc. Am.* **87**:651–701.
- Simon, E. 1893. Histoire naturelle des araignées. Paris. **1**:257-488.
- Simpson, G. G. 1951. The species concept. *Evolution* **5**:285-298

- Simpson, G. G. 1961. *Principles of Animal Taxonomy*. Columbia University Press, New York
- Smith, A. B. & Peterson, K. J. 2002. Dating the time of origin of major clades: molecular clocks and the fossil record. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* **30**:65–88.
- Smith, A. B. 1994. *Systematics and the fossil record*. Oxford: Blackwell Scientific.
- Smith, A. B. 1998. What does palaeontology contribute to systematics in a molecular world? *Mol Phylog Evol.* **9**:437–447.
- Smith, T. F. & Fitch, W. M. 1981. Comparative biosequence metrics. *Journal of Molecular Evolution.* **18**:34-46.
- Sneath, P. H. A., & R. R. Sokal. 1973. *Numerical taxonomy*. W. H. Freeman, San Francisco.
- Sneath, P. H. A., M. J. Sackin, & R. P. Ambler. 1975. Detecting evolutionary incompatibilities from protein sequences. *Syst. Zool.* **24**:311–332.
- Sober, E. 1980. Evolution, Population Thinking and Essentialism. *Philosophy of Science.* **47**:350-383
- Sober, E. 1984. Sets, Species, and Natural Kinds: A Reply to Philip Kitcher's 'Species'. *Philosophy of Science.* **51**:334-341
- Sokal, R. R. & C. D. Michener. 1958. A statistical method for evaluating systematic relationships. *University of Kansas Scientific Bulletin.* **28**:1409-1438.
- Sota T.; & A. P. Vogler. Reconstructing species phylogeny of the carabid beetles *Ohomopterus* using multiple nuclear DNA sequences: heterogeneous information content and the performance of simultaneous analyses. *Molecular Phylogenetics and Evolution.* **26**(1):139-154.

- Springer, M. S. & J. A. W. Kirsch 1993. A molecular perspective on the phylogeny of placental mammals based on mitochondrial 12S rDNA sequences, with special reference to the problem of the Paenungulata. *J Mammal Evol.* **1**:149–166.
- Staden, R. 1996. The Staden Sequence Analysis Package. *Molecular Biotechnology* **5**:233-241.
- Steiner, C., Hobson, A., Favre, P., Stampfli, G. M., & J. Hernandez. 1998. Mesozoic sequence of Fuerteventura (Canary Islands): witness of Early Jurassic sea-floor spreading in the central Atlantic. *Geol. Soc. Am. Bull.* **110**:1304-1317.
- Stevens, P. F. 1991. Character sets, continuous variation and phylogenetic analysis: a review. *Annual Review of Ecology and Systematics.* **11**:553-583
- Sueoka, N. 1961. Variation and heterogeneity of base composition of deoxyribonucleic acids: a compilation of old and new data. *J. Mol. Biol.* **3**:31–40.
- Sueoka, N. 1962. On the genetic basis of variation and heterogeneity of DNA base composition. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **48**:582–592.
- Sueoka, N. 1995. Intrastrand parity rules of DNA base composition and usage biases of synonymous codons. *J. Mol. Evol.* **40**:318–325 (erratum in *J. Mol. Evol.* **42**:323).
- Sunding, P. 1979. Origins of the Macaronesian flora. *In*: Bramwell, D. (Ed.). *Plants and Islands*. Academic press London. pp. 13-40.
- Suzuki, Y., G. V. Glazko, & M. Nei. 2002. Overcredibility of molecular phylogenies obtained by Bayesian phylogenetics. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **99**:16138–16143.



- Swofford, D. L. & G. J. Olsen. 1990. Phylogeny reconstruction. *In: Molecular Systematics* (ed. D. M. Hillis & C. Moritz), pp. 411-501. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Swofford, D. L. 1991. When are phylogeny estimates from molecular and morphological data incongruent? *In: Phylogenetic analysis of DNA sequences*. (ed. M. M. Miyamoto and J. Cracraft), pp. 298-333. Oxford University Press. Oxford.
- Swofford, D. L. 1998. *PAUP\*: phylogenetic analysis using parsimony (and other methods)*, v 4. Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Swofford, D. L., G. J. Olsen, P. J. Waddell, & D. M. Hillis. 1996. Phylogenetic inference. pp. 407–514 *In: D. M. Hillis, C. Moritz, and B. K. Marple, eds. Molecular systematics*. 2nd edition. Sinauer, Sunderland, Mass.
- Swofford, D. L., G. K. Olsen, P. J. Waddell, & D. M. Hillis. 1996. Phylogeny reconstruction. Pp. 407–514 *in D. M. Hillis, C. Moritz, and B. K. Mable, eds. Molecular systematics. 2nd edition*. Sinauer, Sunderland, Mass.
- Sytsma, K. J. 1990. DNA and morphology: Inference of plant phylogeny. *Trends Ecol. Evol.* **5**:104–110.
- Takacs, D. 1996. *The idea of biodiversity: philosophies of paradise*. Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- Tang, H. & R. Lewontin. 1999. Locating regions of differential variability in DNA and protein sequences. *Genetics*. **153**:485–495.
- Templeton, A. R. 1983. Phylogenetic inference from restriction endonuclease cleavage site maps with particular reference to the evolution of humans and the apes. *Evolution* **37**:221–244.
- Templeton, A. R. 1996. Contingency test of neutrality using intra/interspecific gene trees: the rejection of neutrality for the evolution of mitochondrial

- cytochrome oxidase II gene in the hominoid primates. *Genetics*. **144**:1263-1270.
- Thiele, K. 1993. The Holy Grail of the perfect character: The cladistic treatment of morphometric data. *Cladistics* **9**:275-304.
- Thompson, J. D., Higgins, D. G. & T. J. Gibson. 1994. ClustalW: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Res.* **22**:4673-4680.
- Thornton, J. W., & R. DeSalle. 2000. A new method to localize and test the significance of incongruence: Detecting domain shuffling in the nuclear receptor superfamily. *Syst. Biol.* **49**:183–201
- Tierney, L. 1994. Markov chains for exploring posterior distributions (with discussion). *Ann. Stat.* **22**:1701–1762.
- Tuffley, C. & M. Steel. 1998. Modeling the covarion hypothesis of nucleotide substitution. *Math. Biosci.* **147**:63–91.
- Turner, B. J. 1974. Genetic divergence of Death Valley pupfish species: Biochemical versus morphological evidence. *Evolution*. **28**:281–284.
- Uhl, G. 1993. Mating behaviour and female sperm storage in *Pholcus phalangioides* (Fuesslin) (Araneae). *Mem. Queensland Mus.* **33**(2):667–674.
- Uhl, G. 1994. Genital morphology and sperm storage in *Pholcus phalangioides* (Fuesslin, 1775) (Pholcidae; Araneae). *Acta zool., Stockh.* **75**:13-25
- Uhl, G., B. A. Huber & W. Rose. 1995. Male pedipalp morphology, and copulatory mechanism in *Pholcus phalangioides* (Fuesslin, 1775). *Bull. British Arachnol. Soc.* **10**:1–9.

- Valentine, J., Jablonski, D. & Erwin, D. 1999. Fossils, molecules and embryos: new perspectives on the Cambrian explosion. *Development*. **126**:851–859.
- Van de Peer, Y., S. Rensing, U.-G. Maier & R. De Wachter. 1996. Substitution rate calibration of small ribosomal subunit RNA identifies chlorarachniopyte endosymbionts as remnants of green algae. *Proceedings of the National Academy of Science*. USA. **93**:7732-7736.
- Van Valen, L. 1976. Ecological species, multispecies, and oaks. *Taxon* **25**:233-239.
- Vink, C. J., & Paterson A. M. 2003. Combined molecular and morphological phylogenetic analyses of the New Zealand wolf spider genus *Anoteropsis* (Araneae: Lycosidae). *Mol. Phylogenet. Evol.* **28**(3):576-87.
- Vitousek, Peter. M. 2002. Oceanic islands as model systems for ecological studies. *Journal of Biogeography* **29**(5-6):573-582.
- Vogt, P.R. 1974a. Volcano spacing fractures and thicknesses of the lithosphere. *Earth Planet. Sci. Lett.* **21**:235-252.
- Vogt, P.R. 1974b. Volcano height and plate thicknesses. . *Earth Planet. Sci. Lett.* **23**:337-348.
- Wagner, P. J. 1998. A likelihood approach for estimating phylogenetic relationships among fossil taxa. *Paleobiology*. **24**:430–449.
- Wagner, W. H. Jr. 1961. Problems in the classification of ferns. *Recent Advances in Botany*. **1**:841-844.
- Wagner, W. H. Jr. 1963. Biosystematics and taxonomic categories in lower vascular plants. *Regnum Vegetabile*. **27**:63-71.
- Wainright, P. O., Hinkle, G., Sogin, M. L., & S. K. Stickel. 1993. Monophyletic origins of the metazoa: an evolutionary link with fungi. *Science*. **260**:340–342.

- Wainwright, S. A., W. D. Biggs , J. D. Currey, & J. M. Gosline. 1975. *Mechanical design in organisms*. John Wiley and Sons. New York.
- Wake, D. B. 1989. Phylogenetic implications of ontogenetic data. *Geobios, Mém. Spéc.* **12**:369–378.
- Wakeley, J. 1994. Substitution rate variation among sites and the estimation of transition bias. *Mol Biol Evol.* **11**:436–442.
- Wakeley, J. 1996. The excess of transitions among nucleotide substitutions: New methods of estimating transition bias underscore its significance. *TREE* **11**:158–163.
- Walckenaer, C. A. 1805. *Tableau des aranéides ou caractères essentiels des tribus, genres, familles et races que renferme le genre Aranea de Linné, avec la désignation des espèces comprises dans chacune de ces divisions*. Paris, 88 pp
- Walter, H. 1985. *Vegetation of the Earth and ecological systems of the geobiosphere*. (Third, revised and enlarged edition). [translated from the fifth, revised German edition by Owen Muise]. New York, New York, U.S.A.: Springer-Verlag.
- Wang, Y. & X. Gu. 2000. Evolutionary patterns of gene families generated in the early stage of vertebrates. *Journal of Molecular Evolution.* **51**:88–96.
- Wardle, David A. 2002. Islands as model systems for understanding how species affect ecosystem properties. *Journal of Biogeography* **29**(5-6), 583-591.
- Weihle, H. 1933. *Holocnemus hispanicus* sp. n. und fie Gattungen *Holocnemus* Simon und *Crossoprisa naturales* Simon. *Zoologischer Anzeiger* **104**:241-252

- Weihle, H. 1953. Spinnentiere order Arachnoidea (Araneae). IX: Orthognatha-Cribellatae-Haplogynae-Entelegynae. In F. Dahl (ed.): *Die Tierwelt Deutschlands 42. Teil*. Fisher, Jena.
- Weihle, H. 1967. Meta-eine semientelegyne Gattung der Araneae (Arachnida). *Sanckenbergiana Biologica* **48**:183-196
- Weinreich, D. M. & D. M. Rand. 2000. Contrasting patterns of non-neutral evolution in proteins encoded in nuclear and mitochondrial genomes. *Genetics*. **156**:385-399.
- Weisburg, W. G., Tully, J. G., Rose, D. L., Petzel, J. P., Oyaizu, H., Yang, D., Mandelco, L., Sechrest, J., Lawrence, T G., Van Etten, J., Manioff, J., & C. R. Woese. 1989. A phylogenetic analysis of the mycoplasmas: basis for their classification. *J. Bacteriol.* **171**: 6455-6467
- Werdelin, L., & N. Solounias. 1991. The Hyaenidae: Taxonomic systematics and evolution. *Fossils Strata*. **30**:1–104.
- Wheeler, Q. D. & K. C. Nixon. 1990. Another way of looking at the species problem: a reply to de Queiroz and Donoghue. *Cladistics*.
- Wheeler, Q. D. & N. I. Platnick. 2000. The phylogenetic species concept (*sensu* Wheeler and Platnick). In: *Species Concepts and Phylogenetic Theory: a Debate* (Q. D. Wheeler & R. Meier, eds), pp. 55-69. Columbia University Press, New York
- Wheeler, W. C. 1999. Heuristic reconstruction of hypothetical-ancestral DNA sequences: Sequence alignment vs direct optimization. Pages 106–113 In: *Homology and Systematics: Coding characters for phylogenetic analysis*. (R.W. Scotland, ed.). CRC Press.
- Wheeler, W. C., M. F. Whiting, Q. D. Wheeler, & J. M. Carpenter. 2001. The phylogeny of extant insect orders. *Cladistics*. **17**:113–169.

- Whiting, M. F., J. C. Carpenter, Q. D. Wheeler, & W. C. Wheeler. 1997. The Strepsiptera problem: Phylogeny of the holometabolous insect orders inferred from 18S and 28S ribosomal DNA sequences and morphology. *Syst. Biol.* **46**:1–68.
- Whittingham, L. A., B. Slikas, D. W. Winkler, & F. H. Sheldon. 2002. Phylogeny of the tree swallow genus *Tachycineta* (Aves: Hirundinidae), by Bayesian analysis of mitochondrial DNA sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.* **22**:430–441.
- Wiens, J. J. 2001. Character Analysis in Morphological Phylogenetics: Problems and Solutions. *Systematic Biology*. **50**(5):689-699
- Wiens, J. J. 2003. Missing data, incomplete taxa, and phylogenetic accuracy. *Syst. Biol.* **52**(4):528–538.
- Wiens, J. J., & T. W. Reeder. 1995. Combining data sets with different numbers of taxa for phylogenetic analysis. *Syst. Biol.* **44**:548–558.
- Wilcox, T. P., D. J. Zwickl, T. A. Heath, & D. M. Hillis. 2002. Phylogenetic relationships of the dwarf boas and a comparison of Bayesian and bootstrap measures of phylogenetic support. *Mol. Phylogenet. Evol.* **25**:361–371.
- Wiley, E. O. 1981. *Phylogenetics: The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics*. New York: Wiley & Sons.
- Wilkinson, M. 1995. A comparison of two methods of character construction. *Cladistics*. **11**:297-308.
- Wilkinson, M. 1997. Characters, congruence and quality: A study of neuroanatomical and traditional data in caecilian phylogeny. *Biol. Rev.* **72**:423–470.

- Wilkinson, M., & M. J. Benton. 1995. Missing data and rhynchosaur phylogeny. *Hist. Biol.* **10**:137–150.
- Wilson, E. O. (ed). 1988. *Biodiversity* Washington National Academy of Sciences/Smithsonian Institution. 521p
- Wilson, J. T. 1963. A possible origin of the Hawaiian Islands. *Can. J. Phys.* **41**:863-870.
- Winnepennickx, B., T. Backeljau, & R. De Wachter. 1994. Small ribosomal subunit RNA and the phylogeny of Mollusca. *Nautilus.* **2**:98-110.
- Woese, C. R., Luehrsen, K. R., Pribula, C. D., & G. E. Fox. 1976. Sequence characterization of 5S ribosomal RNA from eight gram positive procaryotes. *J. Mol. Evol.* **8**:143-153
- Wolf Y. I., N. V. Grishin, & E. V. Koonin. 2000. Estimating the number of protein folds and families from complete genome data. *J. Mol. Biol.* **16**:897-905
- Wunderlich, J. 1980. Zur Kenntnis der Gattung *Pholcus* Walckenaer, 1805 (Arachnida: Araneae: Pholcidae). *Senckenbergiana Biologica.* **60**:219-227
- Wunderlich, J. 1987. Die Spinnen der Kanarischen Inseln und Madeiras. *Taxonomy and Ecology.* **1**:1-435
- Wunderlich, J. 1991. Die Spinnen-fauna der Makaronesischen Inseln. *Beiträge zur Araneologie.* **1**:1-619
- Yang, Z. & B. Rannala. 1997. Bayesian phylogenetic inference using DNA sequences: a Markov chain Monte Carlo method. *Mol. Biol. Evol.* **14**:717–724.
- Yang, Z. 1993. Maximum likelihood estimation of phylogeny from DNA sequences when substitution rates differ over sites. *Mol. Biol. Evol.* **10**:1396–401.

- Yang, Z. 1994. Maximum likelihood phylogenetic estimation from DNA sequences with variable rates over sites: Approximate methods. *J. Molecular Evolution*. **39**:306–314.
- Yang, Z. 1998. On the best evolutionary rate for phylogenetic analysis. *Syst. Biol.* **47**:125–133.
- Yang, Z., S. Kumar, & M. Nei. 1995. A new method of inference of ancestral nucleotide and amino acid sequences. *Genetics* **141**:1641-1650
- Yoder, A. D., J. A. Irwin, & B. A. Payseur. 2001. Failure of the ILD to determine data combinability for slow loris phylogeny. *Syst. Biol.* **50**:408–424.
- Yoder, A. D., R. Vilgalys, & M. Ruvolo. 1996. Molecular evolutionary dynamics of cytochrome beta in strepsirrhine primates: the phylogenetic significance of third-position transversions. *Mol. Biol. Evol.* **13**:1339–1350.
- Yoward, P. 1998. Sperm competition in *Pholcus phalangoides* (Fuesslin, 1775) (Araneae, Pholcidae) - Shorter second copulations gain a higher paternity reward than first copulations. pp. 167–170. *In Proc. Arachnol. Congress, Edinburgh.* (P.A. Selden, ed.).
- Zhang, D. X. & G. M. Hewitt. 1998. Nuclear integrations; challenges for mitochondrial DNA markers. *Trends Ecol. Evol.* **11**:247-251.
- Zhang, Y., & M. Nei. 1997. Accuracies of ancestral amino acid sequences inferred by the parsimony, likelihood, and distance methods. *J. Mol. Evol* **44**:S139-S146.