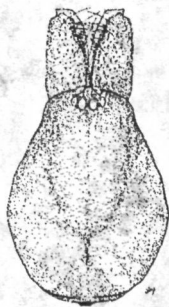


Departament de Biologia Animal
Facultat de Biologia
Universitat de Barcelona

Tesi Doctoral

COLONITZACIÓ I RADIACIÓ
DEL GÈNERE *Dysdera* (ARACHNIDA, ARANEAE)
A LES ILLES CANÀRIES



Miquel Àngel Arnedo Lombarte

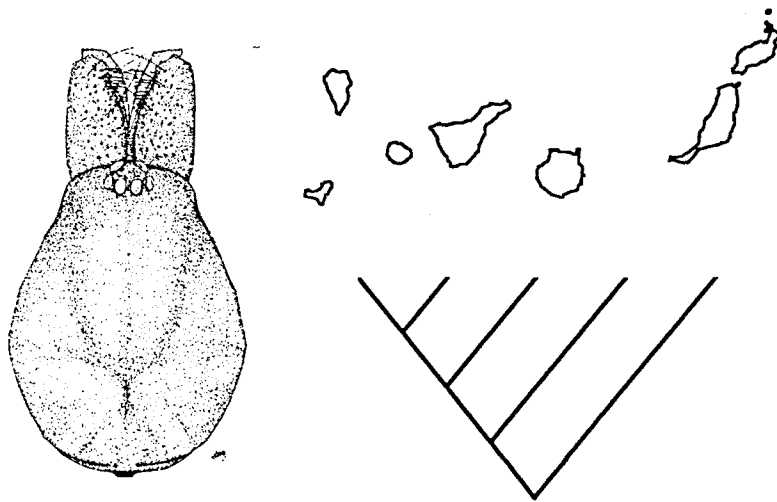
1998



Departament de Biologia Animal
Facultat de Biologia
Universitat de Barcelona

Tesi Doctoral

COLONITZACIÓ I RADIACIÓ
DEL GÈNERE *Dysdera* (ARACHNIDA, ARANEAE)
A LES ILLES CANÀRIES



Miquel Àngel Arnedo Lombarte

1998

**COLONITZACIÓ I RADIACIÓ
DEL GÈNERE *Dysdera* (ARACHNIDA, ARANEAE)
A LES ILLES CANÀRIES**

Memòria presentada per

Miquel Àngel Arnedo Lombarte

per optar al grau de


Doctor en Ciències Biològiques

Tesi Doctoral realitzada sota la direcció del

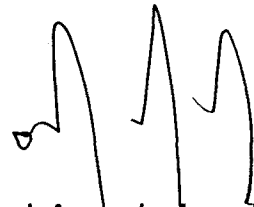
Dr. Carles Ribera Almerje

al Departament de Biologia Animal de la Facultat de Biologia
Universitat de Barcelona

Programa de Biologia Animal I (Zoologia)
Bienni 1993-1995



Carles Ribera Almerje



Miquel Àngel Arnedo Lombarte

Barcelona, 24 de Març de 1998

*A la Pruvi i a la Cristina,
perquè són les principals responsables
del que, per bé o per mal, sóc.*

*A la Núria,
per tot el que hem rigut,
per tot el que riem i
per tot el que riurem.*

AGRAÏMENTS

Afortunadament, la llista de persones que han col.laborat directa o indirectament en aquest treball o que d'una manera o altra l'han influenciat és molt llarga.

En primer lloc, vull agrair-li al meu director de tesi, en Carles Ribera, l'oportunitat que em va oferir de dur a terme aquest projecte. Aquests anys de col.laboració han servit per establir un vincle d'amistat que, personalment, valoro molt més que qualsevol coneixement 'científic'. Malgrat que els nostres punts de vista en certs aspectes de la ciència no han estat, ni probablement seran, sempre els mateixos, tots dos hem coincidit i, probablement seguirem coincidint, en allò que és realment important en aquesta vida: bon menjar, bon beure i bona companyia. L'Eva ha estat durant els congressos o mitjançant el telèfon una font important d'estímul i recolzament.

La major part de coses que he après sobre Canàries me les ha ensenyat en Pere Oromí. En Pere ha esdevingut la personificació de 'l'enciclopèdia de la història natural de les illes Canàries', obra de consulta imprescindible per a l'el.laboració d'aquesta tesi. Mes enllà d'aspectes estrictament científics, vull agrair-li molt especialment la seva amistat i recolzament al llarg d'aquest temps.

La tesi és una més de les moltíssimes coses que he compartit en aquests anys amb la Núria i en la que, com en totes les altres, la seva sola presència ha estat no només necessària, sinó essencial.

Les discussions, els dubtes i les explicacions, l'ajuda i el recolzament, i, per per damunt de tot, l'amistat del Gonzalo i el Salvi han estat claus per tirar endavant aquest treball. Espero que la diàspora a la que inevitablement estem avocats no afecti la relació que hem establert durant aquests anys. Gràcies també a la Teresa pels bons moments que hem passat i per haver ajudat a fer igualment bons els que no ho eren tant.

L'ajut i col.laboració de la Núria López han estat, literalment, imprescindibles per poder finalitzar aquesta tesi. Saber que ella és l'encarregada de continuar la línia de recerca de biodiversitat en illes oceàniques que tot just hem engegat amb aquesta tesi m'omple de satisfacció. No se m'occorreix ningú més capacitat per a dur a terme aquesta tasca.

Aquesta tesi ha comptat amb el 'mecenatge' imprescindible de la Creu Palacín. No només ha sofert estoïcament el meu continu rapinyeig de despatx, ordinador i *rotrings*, sinó que m'ha alimentat (¡gracias por las patatas fritas!), m'ha vestit (¡por los tejanos!) i m'ha informatitzat (¡y por el ordenata!). Edu Mateos ha sido una de las personas del Departa con las que siempre ha habido más 'buen rollo'. Nuestras excursiones ciclistas se cuentan entre los mejores momentos vividos durante estos años, a pesar de mis frecuentes percances fruto de mi proverbial torpeza. Sólo tengo una cosa que echarle en cara: el frío que me hizo pasar buscando la inexistente araña acuática de Banyoles. En Toni Serra ha estat un dels que més directament han 'sofert' aquests anys de tesi. L'explotació a la qual s'ha vist sotmés, principalment pel que fa a l'equipament informàtic, ha estat continuada. Malgrat tot, encara li van quedar ganes d'acompanyar-nos en una de les campanyes a Canàries, de la qual guardo records memorables (que dir sinó del 'pollo' de la Restinga!). Tot i els freqüents dards enverinats que ens hem

llençat mútuament (de 'bon rotllo!'), el considero un bon amic. En Juli Pujade em va introduir en el fantàstic món dels Cynipids, uns petits éssers insignificants l'existència dels quals té com a únic objectiu provocar una mena de berrugues a les pobres plantes. Malgrat tot, he disfrutat molt de la col.laboració que hem establert i de les freqüents discussions i converses entorn de la genitèlia masculina o les carenes del propodeu dels cinípids i d'altres temes tant o més interessants. La Lfida Delgado i el Guille Guerao han estat companys immillorables de despatx. Tots dos m'han demostrat que fer ciència és quelcom vocacional, que ser científic no té res a veure amb ocupar una plaça en una Universitat i que fer recerca pot esdevenir fins i tot una mena de catarsi. La Maria Rambla ha estat tot un exemple de dedicació per als que ens dediquem a l'estudi dels aràcnids. Vull agrair-li també el seu recolzament al llarg d'aquest estudi i l'haver compartit amb mi part de la seva 'memòria històrica'.

No oblidaré mai que la meva fascinació per la filosofia i metodologia cladistes són el fruit d'un curs de la carrera que em va donar en Xavi Ruiz. Al Lluís Dandart vull agrair-li el préstec de l'equip de revelat fotogràfic i els consells de professional. En Xavi Turón em va ajudar en la realització d'algunes de les gràfiques i en tot moment em va permetre de disposar de la seva biblioteca. Al Jaume Graupera i al Pere Mosella vull agrair-los la seva col.laboració en l'obtenció d'algunes de les seqüències analitzades.

Bona part del treball realitzat hauria estat impossible sense l'ajut al laboratori dels companys d'Antropologia, molt especialment de l'Anna, la Blanca, el David i l'Eva. Gràcies també a tota la resta de companys del Departament de Biologia Animal.

El primer contacte amb la vessant pràctica de la filogenia molecular el vaig dur a terme al Departament de Genètica, a on a partir d'aquell moment sempre he trobat facilitats i recolzament. Agraeixo molt especialment a en Jaume Bagunyà les discussions científiques i les 'conyes' pseudocientífiques i a la Marta Riutort l'haver estat, almenys per a nosaltres, una mica la 'guru' dels estudis filogenètics moleculars. Ells dos amb la resta d'Epi's, i de manera destacable el Francesc, l'Iñaki i el Rafa, han sigut els principals 'causants' del bon ambient del que sempre he disfrutat a Genètica. Es diu que 'mal de muchos consuelo de tontos'... compartir la recta final de la tesi amb gent com l'Àurea i l'Agustí ha estat d'una gran ajuda.

La Rosie Gillespie i en George Roderick em van acollir durant una curta estada que vaig realitzar al seu laboratori en el *Centre for Conservation Research and Training* de la Universitat de Hawaii. Gràcies a ells aquells mesos van ser una de les millors experiències que he viscut, tant a nivell científic com, molt especialment, a nivell personal. Vull manifestar molt especialment el meu agraïment al Fred Stone i a la seva dona, per allotjar-me a casa seva i acompanyar-me a visitar alguns tubs de lava durant una visita a l'illa de Hawaii, i a la Malia Rivera per prestar-me durant uns dies la seva casa i el seu cotxe. En Frank Howarth, l'Stefano Taiti, la Mandy Heddle, en Luke Hastig i en Francis Villablanca van ser igualment responsables de què, malgrat els més de 10.000 km de distància, em sentís com a casa.

Aquest estudi hauria estat del tot inviàble sense l'obtenció d'un elevat nombre d'exemplars no només de les espècies endèmiques de *Dysdera*, sinó també de representants continentals, reunits gràcies a la col.laboració de nombrosos companys i institucions. Pere Oromí, Rosario Frago, Toni

Serra, Lucas Sala, Brent Emerson, Carlos Juan i 'Felo' García ens van ajudar activament a la recol.lecció de bona part del material. Henrik Enghoff, Carmelo Campos, Jörg Wunderlich, Per de Place Bjorn i Fluvio Gasparo ens van cedir molt amablement espècimens recol.lectats per ells mateixos. La resta de material ens va ser prestat per les següents persones i institucions: Oleguer Escolà del Museu de Zoologia de Barcelona (MZB), M. Grasshoff del Forschungsinstitut und Naturmuseum Senckenberg (SMF), Paul D. Hillyard del Natural History Museum of London (NHM), Gloria Ortega del Museo de Ciencias Naturales de S/C de Tenerife (MCNT), Christine Rolland del Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (MNHN) i Miguel Villana del Museo Nacional de de Ciencias Naturales de Madrid (MNCN).

El personal del Serveis Científico-tècnics ha estat del tot imprescindible per què aquesta feina arribés a bon port. Gràcies al Ramon, a l'Anna i a la M^a José de Microscopia electrònica per no engejar-me malgrat el munt de 'malifetes' que han hagut de patir, i al Ramon i a l'Amaia de seqüenciació per suportar amb la mateixa paciència les 'presses' que sempre els hi donava.

A l'Ivan Alapont també li va tocar el rebre i va haver de dedicar unes quantes hores a fer-me alguns dels muntatges fotogràfics. Gràcies.

Alguns dels companys de carrera em van seguir recolzant un cop iniciada aquesta nova etapa. Va ser en Gerardo García qui em va passar en contacte amb en Carles i, per tant, el responsable últim de què hagi pogut fer aquest treball i, també, amb qui vaig compartir les primeres sortides al camp a la cerca d'aranyes. L'Ariel Fluhr va tenir la santa paciència de traduir-me les nombroses descripcions originals de les espècies en alemany i, a més, em va allotjar i acompanyar durant algunes de les campanyes realitzades a Tenerife. L'Emma Herrera i l'Alberto em van oferir casa seva i transport en un parell d'estades a l'illa de La Palma. Igualment, guardo un extraordinari record de la Melanie i l'Isa. Gràcies també a en Manolo Maldonado que em va 'cuidar' durant un estada a Madrid amb motiu d'un curs organitzat al Museo de Ciencias Naturales al qual tots dos vam assistir.

Sense cap mena de dubtes, una de les coses més importants i necessàries per un científic és oblidar-se de la ciència. En aquesta tasca han estat imprescindibles l'Uri i l'Àlvaro, amb els qui vaig descobrir l'encant de la Mediterrània, el Santi, el 'prim' gran i l'amic de sempre, la Txell, el Natx, la Rosa, el Mac, la Marta, el Dani, la Mireia, el Pepe i la Catiana. A ells he d'agrair-los molt especialment que, malgrat tot, no m'hagin fotut mai fora de l'equip de basket.

Evidentment res d'això no hagués estat possible sense el recolzament continu de la Pruvi, la meva mare, i la Cristina, la meva germana. Tot i el poc temps del que va poder disfrutar, el meu pare se les va arreglar per deixar un record en mi que perdurarà per sempre. En David ha estat sempre disposat a ajudar-me quan li ho he demanat. També a la Carme li ha faltat temps quan he necessitat d'ella.

En fi, gràcies a tothom que m'ha ajudat i recolzat durant aquest temps i, molt especialment, a tota aquella gent que degut a la mala memòria que em caracteritza no figura en aquests agraïments malgrat haver estat igualment importants per poder dur a terme aquest treball.

**"There are some enterprises in which a
careful disorderliness is the true method"**

Herman Melville, *Moby Dick*

ÍNDIX

CAPÍTOL 1. INTRODUCCIÓ	1
1.1. LA DIVERSITAT BIOLÒGICA	1
1.1.1. Què és la biodiversitat?	1
1.1.2. La crisi de la biodiversitat	1
1.1.3. L'estudi de la biodiversitat	2
1.2. ILLES OCEÀNIQUES: MODELS PER A L'ESTUDI DE LA BIODIVERSITAT	4
1.3. L'ENTORN GEOGRÀFIC: LES ILLES CANÀRIES	7
1.3.1. Situació	7
1.3.2. Història geològica	8
1.3.2.1. Les illes orientals	9
1.3.2.2. Gran Canaria	11
1.3.2.3 Tenerife	11
1.3.2.4. La Gomera	12
1.3.2.5. La Palma	12
1.3.2.6. El Hierro	13
1.3.2.7. La resta d'arxipèlags Macaronèsics	15
1.3.3. Caracterització ecològica: hàbitats	16
1.4. EL SUBJECTE D'ESTUDI: EL GÈNERE D'ARANYES <i>Dysdera</i>	21
1.4.1. Característiques morfològiques del gènere <i>Dysdera</i>	21
1.4.1.1. Prosoma	21
1.4.1.2. Apèndixs	22
1.4.1.3. Opistosoma	25
1.4.2. Biologia	26
1.4.3. Taxonomia i filogènia	31

1.4.4. Distribució	38
1.4.5. Antecedents de l'estudi: situació taxonòmica del gènere <i>Dysdera</i> a les Canàries	42
CAPÍTOL 2. OBJECTIUS	45
CAPÍTOL 3. METODOLOGIA GENERAL	47
3.1. LA UNITAT D'ESTUDI: L'ESPÈCIE	47
3.1.1. Consideracions filosòfiques	47
3.1.2. Consideracions epistemològiques	49
3.1.2.1. Concepte d'espècie morfològic	50
3.1.2.2. Conceptes d'espècie biològics	50
3.1.2.3. Conceptes d'espècie evolutius-filogenètics	52
3.1.3. Concepte d'espècie adoptat	55
3.2. DELTA	56
3.3. RECONSTRUCCIÓ FILOGENÈTICA	58
3.3.1. Conceptes bàsics	58
3.3.2. Aproximacions actuals a la inferència filogenètica	66
3.3.2.1. Anàlisi de compatibilitat	67
3.3.2.2. Anàlisi de parsimònia	68
3.3.2.3. Anàlisi de màxima versemblança (<i>maximum likelihood</i>)	72
3.3.2.4. Anàlisi basada en matrius de distàncies	74
3.3.3. Justificació de la metodologia d'inferència filogenètica adoptada	75
3.3.4. Etapes de l'anàlisi cladística utilitzant màxima parsimònia	76
3.3.4.1. Mostreig taxonòmic	76
3.3.4.2. Mostreig dels caràcters	77
3.3.4.3. Construcció de la matriu de caràcters: definició i codificació dels caràcters	78
3.3.4.3.1. Missing data	81
3.3.4.3.2. Ponderació dels caràcters (<i>character</i>	

<i>weighting</i>) i dels canvis entre estats (<i>transformation costs</i>)	86
3.3.4.4. Tècniques per la construcció de l'arbre i l'optimització dels caràcters	104
3.3.4.4.1. Cerques exhaustives	105
3.3.4.4.2. Cerques heurístiques	106
3.3.4.5. Fiabilitat dels arbres i els clades obtinguts	110
3.3.4.5.1. Senyal, estructura o informació filogenètica d'un arbre	111
3.3.4.5.2. Grau de suport dels clades de l'arbre/arbres obtingut/s	113
3.3.4.6. Arbres de consens	121
3.3.4.7. Combinació de dades de diferent naturalesa: anàlisi sobre particions o anàlisi simultània?	124
3.3.4.7.1. Anàlisi separada de les diferents particions de les dades	124
3.3.4.7.2. Anàlisi conjunta de les dades	125
3.3.4.7.3. Anàlisi conjunta condicional	126
3.4. ESTUDI DELS PROCESSOS	127
CAPÍTOL 4. RESULTATS I DISCUSSIÓ	131
4.1. TAXONOMIA: DEFINICIÓ I DELIMITACIÓ DE LES UNITATS D'ESTUDI	131
4.1.1. Les illes occidentals: La Gomera, La Plama i El Hierro . .	131
4.1.1.1. Addenda	167
4.1.2. Gran Canaria	175
4.1.3. Tenerife	217
4.1.1. Les illes orientals: Fuerteventura, Lanzarote i els illots . .	361
4.2. FILOGÈNIA: GENEALOGIA DE LES UNITATS D'ESTUDI	449
4.2.1. Anàlisi cladística basada en caràcters morfològics	449
4.2.1.1. Material i mètodes	449
4.2.1.1.1. Mostreig taxonòmic i selecció del grup	

extern	449
4.2.1.1.2. Mostreig dels caràcters	455
4.2.1.1.3. Test de presència d'estructura filogenètica a les matrius	457
4.2.1.1.4. Test de congruència entres les classes de caràcters	457
4.2.1.1.5. Anàlisi cladística	457
4.2.1.2. Resultats	461
4.2.1.2.1. Llistat i matriu de caràcters	461
4.2.1.2.2. Test de presència d'estructura filogenètica a les matrius	480
4.2.1.2.3. Congruència entre les diferents classes de caràcters	480
4.2.1.2.3. Cladogrames	480
4.2.1.3. DISCUSSIÓ	502
4.2.1.3.1. Anàlisi amb ponderació uniforme: consideracions generals	502
4.2.1.3.2. Anàlisi amb ponderació diferencial: consideracions generals	503
4.2.1.3.3. Relacions filogenètiques de les espècies canàries basades en caràcters morfològics	505
4.2.2. Anàlisi cladística basada en caràcters moleculars	511
4.2.2.1. Consideracions generals	511
4.2.2.1.1. El DNA mitocondrial (mtDNA)	512
4.2.2.1.2. Antecedents dels estudis filogenètics utilitzant seqüenciació del DNA a les Canàries	514
4.2.2.1.3. Selecció del marcador molecular	515
4.2.2.2. Material i mètodes	516
4.2.2.2.1. Mostreig taxonòmic i selecció del grup extern	516

4.2.2.2.2. Obtenció dels caràcters: extracció, ampliació, purificació i seqüenciació del mtDNA	518
4.2.2.2.3. Alineació de les seqüències	522
4.2.2.2.4. Característiques moleculars	524
4.2.2.2.5. Estructura filogenètica i congruència entre les diferents classes nucleotídiques . .	525
4.2.2.2.6. Anàlisi cladística	526
4.2.2.3. Resultats	531
4.2.2.3.1. Característiques moleculars	531
4.2.2.3.2. Estructura filogenètica i congruència entre les diferents classes nucleotídiques . .	553
4.2.2.3.3. Anàlisi cladística	554
4.2.2.4. Discussió	571
4.2.2.4.1. Característiques moleculars estructurals	571
4.2.2.4.1. Variabilitat genètica	573
4.2.2.4.3. Anàlisi cladística	576
4.2.2.5. Addenda	585
4.2.3. Aproximació combinada	593
4.2.3.1. Consideracions prèvies	593
4.2.3.2. Material i mètodes	596
4.2.3.2.1. Construcció de la matriu combinada . . .	596
4.2.3.2.2. Test de congruència entre les dades morfològiques i moleculars	597
4.2.3.2.2. Anàlisis cladístiques	599
4.2.3.3. Resultats	602
4.2.3.3.1. Test d'incongruència entre els caràcters morfològics i moleculars	602
4.2.3.3.2. Anàlisis cladístiques	603
4.2.3.4. Discussió	625
4.2.3.4.1. Test d'incongruència entre els caràcters	

CAPÍTOL 1. INTRODUCCIÓ

1.1. LA DIVERSITAT BIOLÒGICA

1.1.1. Què és la biodiversitat?

La vida és diversitat. Potser la varietat és la característica més conspícua dels éssers vius, la multitud de formes dels quals sembla no tenir límits. Al conjunt de la variabilitat exhibida per la vida a la Terra se l'anomena **diversitat biològica**. Aquesta inclou tota la variabilitat heretable dins de tots els nivells d'organització, des dels gens de les poblacions i les espècies, fins a les comunitats, les quals constitueixen les parts vives dels ecosistemes (Wilson 1997). El terme **biodiversitat**, contracció de *biological diversity*, sembla que va ser introduït originalment per Walter G. Rosen al 1985, durant les trobades preliminars del *National Forum on Biodiversity* celebrat a Washington el Setembre de 1986. La publicació de les actes d'aquesta reunió (Wilson i Peters 1988) va marcar l'inici de la popularització del terme (Heywood i Baste 1995).

1.1.2. La crisi de la biodiversitat

Als últims temps s'ha produït un gran augment de l'interés social envers les temàtiques mediambientals. Aquest és el resultat del reconeixement del grau de deterioració, tant a nivell local com global, de l'entorn natural i, potser més important, de les pessimistes prediccions sobre les tendències futures.

L'anomenada **crisi de la biodiversitat** fa referència a la pèrdua accelerada de gran quantitat d'éssers vius com a conseqüència de l'activitat humana.

Existeixen nombroses raons per les quals l'extinció d'espècies animals i vegetals hauria de suposar un problema seriós per a la humanitat. Entre d'altres podrien citar-se (a) raons ètiques: el dret a l'existència de qualsevol forma de vida, (b) raons estètiques: bellesa, simbolisme, (c) raons econòmiques: importància econòmica de l'explotació actual o potencial de determinades espècies i (d) raons ecològiques: moltes espècies són responsables del manteniment tant d'ecosistemes particulars com de dinàmiques globals terrestres, per exemple emetent oxigen o produint altres compostos químics, pol.linitzant, etc (Cunningham 1987).

1.1.3. L'estudi de la biodiversitat

Aquesta creixent preocupació per l'estat del medi natural, ha anat associada (si no l'ha provocat) a un ressorgiment del seu estudi científic. La **biologia comparada** és aquella part de la biologia que estudia i intenta explicar l'origen, manteniment i destrucció de la diversitat biològica. Contràriament, la **biologia general** s'ocupa de l'estudi de processos particulars en organismes concrets, les característiques dels quals els fan excepcionalment aptes per aquest menester, que esdevenen models (p. ex. *Drosophila melanogaster*, *Caenorhabditis elegans*, etc...) (Nelson 1970).

La més fonamental de les ciències incloses dins la biologia comparada és la **sistemàtica**. Existeixen nombroses definicions de sistemàtica. D'una banda, alguns autors l'han considerada l'estudi de la diversitat, sinonimitzant-la així amb allò que anteriorment anomenàvem biologia comparada (Mayr 1969, Nelson 1970). De l'altra, la sistemàtica s'ha identificat amb la taxonomia, i s'han utilitzat ambdós termes indistintament (Minelli 1993). En el present estudi s'adopta la definició de sistemàtica com a l'estudi de la diversitat dels organismes, en el sentit que és rellevant per a una classe determinada de relacions que hom creu que existeixen entre les poblacions, les espècies o els taxons superiors (Wiley 1981). En altres paraules, la sistemàtica persegueix la racionalització de la diversitat en base a certs criteris de relació (Janvier 1984). Sota aquesta definició, la taxonomia es considera una part de la sistemàtica.

La **taxonomia** es defineix com la teoria i pràctica de la classificació dels organismes (Wiley 1981). Els seus objectius són la descripció i assignació de nom als organismes (nomenclatura), l'organització d'aquests en un sistema útil de classificació i la construcció d'eines per a la seva identificació (Quicke 1993). L'altra part de la sistemàtica és la **filogenètica**, entesa com l'estudi de les relacions existents entre els organismes com a conseqüència de l'evolució per descendència i la transformació dels caràcters heretables (Janvier 1984).

La sistemàtica ha estat considerada la més bàsica de les ciències biològiques. Aquesta afirmació es fonamenta principalment en les funcions que compleix la sistemàtica dins la biologia. La primera és la de proveir a la resta de ciències de la vida de les seves unitats d'estudi, anomenant-les i dotant-les d'un marc conceptual on situar-les. La segona és la incorporació de la informació filogenètica a l'anomenat **mètode comparatiu**. Com el seu nom indica, aquest mètode es basa en la comparació dels valors de determinades variables d'interès dins un conjunt d'organismes (Harvey i Pagel 1991). Malgrat que ja el propi Darwin, que va proposar originalment el mètode, va considerar que la diversitat biològica era el fruit de la interacció entre la història (filogènia) i l'adaptació a l'ambient local, el modern desenvolupament de ciències comparatives, com l'ecologia o l'etologia, ha obviat el component genealògic en la formulació de les seves hipòtesis (Brooks i McLennan 1991). En l'actualitat però, la tendència és justament la contrària, és a dir, a situar els estudis ecològics, evolutius, etològics, etc. en un context filogenètic (Felsenstein 1985, Wanntorp i col. 1990, Brooks i McLennan 1991, Harvey i Pagel 1991, Brooks i col. 1995, Miller i Wenzel 1995). A la base d'aquest canvi de paradigma es troba la dissociació epistemològica entre les configuracions (*patterns*) i els processos. Malgrat que tota configuració és resultat d'un procés, aquest no pot ser copsat sinó és a través dels seus efectes, és a dir, de la configuració resultant. En el cas concret de l'estudi de la diversitat, el procés que l'ha generada, l'evolució, només pot ser estudiat i entès a partir de la configuració que ha creat: els taxons i les seves relacions filogenètiques. Sota una perspectiva hipotètica-deductiva (Popper 1968a, b), les filogènies permeten alhora avaluar les prediccions de determinades hipòtesis sobre la naturalesa del procés evolutiu (Eldredge & Cracraft 1980). El món de les aranyes ens ofereix bons exemples

d'aquesta nova aproximació a l'estudi dels processos evolutius i ecològics. Clàssicament s'havia considerat que les complexes teles orbiculars (*orb webs*) (la teranyina típica de les aranyes de jardí) era la culminació de l'evolució de les teranyines a partir d'estructures més o menys irregulars (*cob webs*). Coddington (1988) a partir de la reconstrucció de les relacions filogenètiques de les aranyes orbiculars, va poder demostrar que la construcció de teles irregulars era de fet l'estat derivat i que, per tant, les teles orbiculars eren primitives dins del grup. Un altre exemple el trobem en el gènere tropical *Nephila* (Araneae, Tetragnathidae), força conegut per l'extraordinària diferència de mida entre el mascle i la femella. Vollrath i Parker (1992) van proposar una complexa hipòtesi basada en funcions de 'costos i beneficis' de l'enanisme dels mascles. Coddington i col. (1997), utilitzant una filogènia d'aquest gènere i d'altres membres de la família, van demostrar que el que en realitat s'havia produït en aquest gènere era el gegantisme de les femelles i, per tant, que la pregunta veritable no era per què els mascles són petits, sinó per què les femelles són tan grosses.

Recuperar i comprendre la configuració del sistema és subjacent a qualsevol consideració sobre les causes i els processos. Tanmateix, és important remarcar que només el coneixement combinat de les configuracions i els processos ens permetran entendre l'origen (especiació), el desenvolupament (evolució i adaptació) i la destrucció (extinció) de la biodiversitat. Aquesta és una tasca ineludible si ens hem de plantejar seriosament els problemes de la conservació i gestió sostenible dels recursos naturals.

1.2. ILLES OCEÀNIQUES: MODELS PER A L'ESTUDI DE LA BIODIVERSITAT

Malauradament, els patrons i configuracions que ens mostra la biodiversitat són, la majoria de vegades, prou complexes com per fer quasi impossible la tasca d'esbrinar els processos que l'han originada. La delimitació del sistema d'estudi, la simplificació

dels paràmetres implicats i l'acceleració dels processos que intervenen són aproximacions corrents en les ciències experimentals pel tractament de problemes que d'una altra manera resultarien inassequibles. La natura ofereix aquestes condicions 'experimentals' als investigadors de la diversitat biològica en forma d'illes oceàniques. En paraules del gran sistemàtic Ernst Mayr: '*An island may demonstrate certain biological phenomena almost with the clarity of a test-tube experiment*' (Mayr 1967).

El concepte d'illa és quelcom més general que la definició de 'porció de terra voltada d'aigua per tots els costats'. En un sentit ampli, una **illa** és una porció d'un espai multidimensional que comparteix un límit definit que l'individualitza, alhora que hi restringeix o dificulta l'intercanvi d'informació, matèria o energia amb el seu voltant. Així doncs, sistemes naturals tan diferents com les illes clàssiques, els llacs continentals, l'alta muntanya o les coves (el medi hipogeu en general) poden ésser igualment considerats 'illes'. Malgrat que soni reiteratiu, l'essència de l'illa és l'aïllament, i és precisament aquest el factor clau que permet el canvi evolutiu, induint la diferenciació del *pool* genètic d'una població envers de la població original (Cox i Moore 1993).

Els estudis realitzats a les illes oceàniques han esdevingut cabdals en l'origen i desenvolupament del paradigma darwinià. Les **illes oceàniques** són el resultat del vulcanisme, del plegament tectònic o del creixement orgànic dels esculls sobre formacions originades pels processos anteriors. La principal diferència d'aquestes illes respecte les illes continentals és que les primeres no han estat mai en contacte amb els continents (Paulay 1994). Les característiques abiòtiques responsables de què les illes oceàniques hagin esdevingut autèntics laboratoris evolutius són:

1. *L'aparició puntual en el temps geològic*, que permet, a través de tècniques de datació modernes, l'establiment d'un límit temporal superior als processos biòtics que en ella s'hagin desenvolupat.
2. *L'estat inicial d'abiosi*, que fa suposar que els pobladors originals han arribat per dispersió (colonització) a partir de terres més o menys properes.
3. *La dinàmica geològica accelerada*, ja que com que el seu origen està lligat a la dinàmica tectònica, aquestes illes acostumen a estar situades en llocs

El gènere Dysdera a les illes Canàries

especialment actius de l'escorça terrestre. A nivell dels ecosistemes insulars això suposa la seva més o menys continuada remodelació.

La biodiversitat insular oceànica és generada per dos processos: la colonització i la diversificació local. La colonització d'una illa depèn bàsicament de paràmetres tals com la seva distància de les àrees poblades i la capacitat de dispersió dels organismes. D'altra banda, la taxa d'especiació insular és molt elevada, i generalment sobrepassa la continental. Els casos de radiacions insulars són nombrosos i molts d'ells figuren com a exemples en els llibres d'evolució: els pinsans de Darwin de Galápagos, les drosòfiles de Hawaii o els lacèrtids a les Canàries. Tot plegat fa que els ecosistemes insulars oceànics es caracteritzin per una composició biòtica molt diferent a la dels ecosistemes continentals, característica que rep el nom de **disharmonia** insular.

Cada illa oceànica constitueix en si mateixa un experiment particular de l'evolució. L'existència de límits temporals i geogràfics als processos que hi tenen lloc, la seva acceleració i una relativa simplificació dels ecosistemes són els responsables del paper clau de les illes oceàniques en l'estudi de la dinàmica de la biodiversitat.

Tanmateix, les mateixes característiques que converteixen a les illes en llocs ideals pels estudis de la diversitat les fan extraordinàriament fràgils i molt vulnerables a pertorbacions exteriors. Aproximadament el 90% de les extincions històriques d'ocells ha tingut lloc a illes (Vitousek 1988), mentre que el 10% de la flora nadiua de Hawaii s'ha extingit i el 40-50% està amenaçada (Vitousek i col. 1987), per citar alguns exemples. Atesa la història d'extincions que han sofert, el risc que corren i el valor intrínsec que representen, les illes han de ser considerades com a objectes prioritaris per a la conservació.

1.3. L'ENTORN GEOGRÀFIC: LES ILLES CANÀRIES

1.3.1. Situació

Les illes Canàries són una de les cadenes més grans d'illes volcàniques del món i és difícil de trobar cap altre arxipèlag oceànic amb una història d'erupcions volcàniques tan dilatada en el temps (Schminke 1976). Les Canàries es troben situades a l'oceà Atlàntic oriental, entre els 27° 37' i 29° 25' de longitud N, i els 13° 20' i 18° 10' de latitud O, disposades formant una franja en direcció EO, de 500 km de llarg per 200 km d'ample. Tot just 110 km separen la costa nord-africana (Cape Juby) de l'illa més propera al continent (Fuerteventura). L'arxipèlag comprèn set illes principals, que són, d'est a oest: Lanzarote, Fuerteventura, Gran Canaria, Tenerife, La Gomera, La Palma i El Hierro; i una sèrie de petits illots: Lobos, entre Fuerteventura i Lanzarote, i La Graciosa, Montaña Clara i Alegranza, al nord de Lanzarote.

Els anomenats arxipèlags macaronèsics comprenen el conjunt d'illes que hom troba localitzades a l'Atlàntic nord-oriental i que inclouen, juntament amb les Canàries, les illes de les Açores, Madeira, Selvagens i Cabo Verde. El terme va ser encunyat pel naturalista anglès Philip Barker Webb per a referir-se principalment a les Canàries, utilitzant les arrels gregues de la seva denominació clàssica: 'Illes Afortunades' (*makaros*: feliç i *nesia*: illes). Va ser el botànic alemany Heinrich Gustav Adolf Engler qui va associar el nom a una suposada regió biogeogràfica que comprendria els arxipèlags anteriorment esmentats i una part de la costa africana situada davant de Canàries (Macaronèsia Continental). Posteriorment, la coherència d'aquesta denominació, sobretot des del punt de vista biogeogràfic, ha estat posada més que en entredit. Tampoc les dades geològiques semblen suggerir la unitat d'aquesta regió, ja que malgrat que totes les illes són volcàniques, les causes del seu vulcanisme són força diferents. Madeira, Selvagens, Canàries i Cabo Verde són molt més antigues i estan relacionades amb la formació del marge continental, mentre que Açores, més moderna, s'originà a partir de la Dorsal Atlàntica. En aquest context, el terme

Macaronèsia sembla haver quedat relegat a una abreviació topogràfica de 'illes de l'oceà Atlàntic nord-oriental'. Tanmateix, com s'exposa en l'apartat de caracterització ecològica, les coses no semblen ser tan senzilles.

1.3.2. Història geològica

Les illes Canàries són el resultat de l'activitat volcànica originada durant l'Oligocè (24,6 Ma-38 Ma) (Schminke 1976) associada a una sèrie de fenòmens orogènics intermitents en l'Alt Atlas occidental (Anguita i Hernán 1975). El model anomenat del 'punt calent' (*hot spot*) (Wilson 1963) ha estat clàssicament utilitzat per a explicar la formació de cadenes d'illes volcàniques, de les quals les illes Hawaii en constitueixen un exemple paradigmàtic. Aquest model postula l'existència d'un punt de fusió a l'escorça oceànica produït per l'acumulació de material provinent del mantell profund, a través del qual va sorgint a intervals magma, que en contacte amb l'exterior es solidifica formant l'edifici insular. De la seva banda, la dinàmica tectònica va produït el lent desplaçament del material dipositat. L'existència de períodes de recessió en l'activitat volcànica té com a resultat la individualització de les illes i la formació de la cadena (Carson & Clague 1995). En base a aquest model, les illes més allunyades del punt d'origen són geològicament més antigues que les més properes. A l'arxipèlag Canari, les illes estan més o menys disposades formant una línia amb una clara ordenació de l'edat geològica, on les illes orientals són les més antigues i les occidentals les més joves. Aquesta i altres dades geològiques van dur a considerar les illes Canàries com un *hot spot*. Tanmateix, tot un seguit de característiques semblaven no encaixar del tot bé amb aquest model; com ara la persistència de vulcanisme a les illes més antigues, l'existència de cicles d'activitat volcànica o els valors erràtics de les velocitats de desplaçament de la placa calculats a partir del creixement de les illes. Per tal de reconciliar totes aquestes dades es va formular el model de la 'fractura propagant' (*propagating fracture*) per tal d'explicar l'origen i desenvolupament geològic de l'arxipèlag (Anguita i Hernán 1975). Les tensions

produïdes per l'adaptació d'una placa tectònica a un diferent radi de curvatura, provocarien una fractura en la litosfera que originaria el vulcanisme, que s'aniria estenent amb aquesta a mesura que perdurés la tensió. L'existència de diferents fases de tensió seria responsable del vulcanisme intermitent. Els moviments orogènics implicats en la formació de l'Alt Atlas occidental semblen ser els principals responsables de les esmentades tensions, considerada la forta correlació entre els polsos orogènics d'aquesta zona i els cicles magmàtics a Canàries. Tot i que aquest és el model més acceptat a l'actualitat, encara romanen algun punts foscos, principalment relacionats amb certs períodes de quiescència sobreposats entre algunes illes (Ancochea i col. 1990).

1.3.2.1. Les illes orientals

Les illes orientals són les parts emergides d'una carena volcànica que corre paral·lela a la costa africana en direcció NNE-SSO (Coello i col. 1992). Comprenen dues illes principals: Fuerteventura al SSO i Lanzarote al NNE, i diversos illots: Lobos, entre les illes principals, i La Graciosa, el Roque del Este, el Roque del Oeste, Montaña Clara i Alegranza, al nord de Lanzarote. La màxima profunditat de l'oceà entre les illes tot just arriba als 40 m i, per tant, molt probablement han estat connectades durant els períodes glacials. Aquestes illes es van originar en forma de cinc complexos volcànics independents, que sorgiren de l'oceà en successió temporal. Aquests edificis i la seva màxima datació radiomètrica són: la península de Jandía (20.7 Ma), el complex volcànic central (22.5 Ma) i el complex volcànic nord (17.0 Ma) a Fuerteventura (Ancochea i col. 1996), i Ajaches (15.5 Ma) i Famara (10.2 Ma) a Lanzarote (Coello i col. 1992). Dos edificis addicionals no emergits existeixen al sud de Fuerteventura, alhora que l'esmentada carena es perllonga cap al NNE més enllà de Lanzarote en l'anomenat Banco de Concepción. La seva disposició en una línia subparal·lela a la costa africana està segurament relacionada amb les tendències inicials d'extensió de l'Atlàntic (Ancochea i col. 1996). El vulcanisme a aquestes illes, com a la resta de

El gènere *Dysdera* a les illes Canàries

Canàries, ha estat cíclic. Un llarg període de quiescència entre el Miocè i el Pliocè va produir una profunda erosió dels edificis. L'activitat volcànica post-miocènica va quedar limitada als complexos central i nord de Fuerteventura i a Lanzarote (Coello i col. 1992). En aquestes regions, el vulcanisme ha persistit fins a èpoques prehistòriques i, en el cas de Lanzarote, hi ha fins i tot erupcions històriques documentades. Cal esmentar que, a més de la manca de vulcanisme recent, la península de Jandía està caracteritzada pel seu aïllament de la resta de l'illa de Fuerteventura, de la qual la separa un istme completament cobert per sorres eòliques.

Una de les característiques que confereix un gran valor científic a aquestes illes és la seva edat geològica. Són escassos els exemples d'illes volcàniques de la mida de Fuerteventura i Lanzarote amb una edat de més de 15 Ma. Com exemple, a les Hawaii les illes d'edat similar estan submergides o s'han convertit en atolons coralins (p. ex. les Midway o l'atoló de Kure), degut al procés de subducció al qual es veuen sotmeses les illes tot just comencen a separar-se del *hot spot*. Contràriament, pel model de vulcanisme de Canàries i en absència d'una zona de subducció entre les illes orientals i el nord d'Àfrica, les illes assoleixen edats geològiques més grans. La importància d'aquest fet radica en la possibilitat d'observar estadis de la successió ecològica absents en illes més joves.

La presència de roques sedimentàries amb traces de quars i la troballa d'ous fossilitzats d'estruç (Sauer i Rothe 1972) va dur a alguns autors a proposar que les illes de Fuerteventura i Lanzarote haurien estat connectades en el passat amb el continent, ja fos formant part d'aquest o a través d'algun pont continental o volcànic. L'existència d'un gran gruix de material sedimentari sobre el fons marí entre el continent i aquestes illes ha ajudat a mantenir encesa la polèmica, ja que permet hipotetitzar que Fuerteventura i Lanzarote es troben en realitat situades sobre escorça continental. Tanmateix, les proves esmentades són lluny de ser significatives (Schminke 1976) i les teories geològiques més recents apunten a un origen oceànic de les illes (Hernán 1985).

1.3.2.2. Gran Canaria

Gran Canaria es va construir bàsicament a partir d'una gran erupció, molt intensa i produïda en un interval de temps molt curt, menys de 0,7 Ma (McDougall i Schminke 1976, Schminke 1981, Bogaard i col. 1988). Datacions amb K-Ar situen aquesta fase entre 14,1 i 13,9 Ma (McDougall i Schminke 1976, Schminke 1981), malgrat que aquest interval podria ser més ample si s'accepten les datacions de Abdel-Monem i col. (1971) que el situen entre 16,12 i 10,20 Ma. Aquestes estimacions fan correspondre en el temps l'origen de Gran Canaria amb la formació dels complexos nord a Fuerteventura i Ajaches a Lanzarote. El resultat d'aquest vulcanisme inicial va ser un edifici únic, separat de les altres illes per profunditats d'entre 2000 i 3000 m (McDougall i Schminke 1976) i que no va sofrir grans episodis destructius. Un segon cicle d'erupcions volcàniques es va produir entre 4,6 i 4 Ma (McDougall i Schminke 1976), coincidint amb l'última fase volcànica a La Gomera (Ancochea i col. 1990). Posteriorment haurien tingut lloc un seguit de petits polsos volcànics que s'haurien perllongat fins a èpoques prehistòriques.

1.3.2.3 Tenerife

Contràriament a Gran Canaria, Tenerife es va originar com a tres illes independents. Aquestes es correspondrien amb els actuals massissos d'Anaga, a l'extrem NE de l'illa, Teno a l'extrem NO i Roque Conde al sud (Ancochea i col. 1990). Les datacions amb K-Ar més antigues obtingudes per aquests edificis volcànics són de 6,5 Ma, 6,7 Ma i 11,6 Ma respectivament (Ancochea 1990 i col.). Tanmateix, degut a la intensa alteració de les capes més antigues, les dates reals podrien perllongar-se més enrera en el temps. Així, Abdel-Monem i col. (1972) proposen una edat màxima de 16,1 Ma per Anaga i 7,1 pel Teno. Posteriorment a Anaga es donaren tres cicles volcànics separats per sengles períodes de quiescència, mentre que aquests es reduïren a 2 a Teno i Roque Conde. Fa uns 2 Ma un nou edifici, corresponent a l'àrea actual de

El gènere Dysdera a les illes Canàries

Las Cañadas, va formar-se entre els esmentats anteriorment, donant com a resultat la formació d'una única illa. Aquest cicle d'erupcions es va estendre pràcticament fins a èpoques històriques, i va incloure la formació del Teide. D'altra banda, començant fa aproximadament 1 Ma i continuant fins a èpoques recents, va tenir lloc el conjunt d'erupcions que originà la serralada dorsal, que s'extén des de les Cañadas fins a l'altiplà de La Laguna al NE. Les gran 'valls' de La Orotava al nord i Güimar a l'est són el resultat de lliscaments massius de terres ocorreguts fa entre 0,83 i 0,56 Ma.

1.3.2.4. La Gomera

El model d'aparició i creixement de La Gomera està a mig camí entre el de Tenerife i el de Gran Canaria. Com aquesta última illa, La Gomera és un únic edifici volcànic, separat de Tenerife per profunditats de 2000 m. Tanmateix, l'illa va anar creixent com a resultat de diversos polsos volcànics. L'anomenat complex base de La Gomera ha estat datat en 20 Ma (Abdel-Monem i col. 1971), però aquesta formació s'interpreta com una etapa inicial submarina de formació de l'illa. L'etapa subaèria s'hauria iniciat als voltants de fa 12 Ma (Cantagrel i col. 1984, Ancochea 1990 i col.), i es relacionaria estretament amb les etapes inicials del Teno a Tenerife (Ancochea 1990 i col.). A aquesta fase, li seguirien dos cicles volcànics addicionals, un entre 9 i 6 Ma, i, després d'un llarg període de quiescència i erosió, un últim pols principal entre fa 4,5 i 4 Ma. Val a dir que La Gomera és l'única illa a on no s'han documentat fenòmens volcànics a èpoques històriques ni prehistòriques. Una activitat volcànica basàltica local datada en 2,8 Ma marca el final del vulcanisme a l'illa (Cantagrel i col. 1984).

1.3.2.5. La Palma

Les datacions K-Ar situen l'origen de La Palma fa uns 2 Ma. Aquesta etapa inicial de vulcanisme subaeri va donar lloc a la formació d'un edifici volcànic en forma d'escut,

similar al de Gran Canaria i La Gomera, situat en el nord de l'actual illa. Després d'un període sense activitat, aquesta es va reprendre entre fa 1 i 0,7 Ma, perllongant l'illa cap al sud. Finalment, a partir de 0,7 Ma l'activitat volcànica quedà restringida al sud de l'illa, activitat que s'ha mantingut fins a l'actualitat (Ancochea i col. 1994). Cal recordar que l'episodi d'activitat volcànica més recent ocorregut a Canàries va ser l'erupció del Teneguía, situat a l'extrem sud de La Palma, l'any 1971. La Caldera de Taburiente, de forma similar a les gran 'valls' de Tenerife, és el resultat de diversos esllavissaments de terres que s'han donat reiteradament en la part central de l'illa des de fa 0,7 Ma (Ancochea i col. 1994).

1.3.2.6. El Hierro

El Hierro, la més petita de les illes Canàries principals, inicià la seva activitat volcànica subaèria fa 0,8 Ma (Fuster i col. 1993). Les dades geocronològiques semblen suggerir originalment l'existència de dos complexos volcànics independents, corresponents a les zones NE i NO de l'actual illa. Posteriorment a un període d'activitat mínima, un nou cicle eruptiu produït fa uns 0,5 Ma, va donar lloc a la formació d'un edifici continu amb forma d'escut (Fuster i col. 1993). Les dues depressions calderiformes de Las Playas, al sud, i El Golfo, al nord, serien el resultat de esllavissaments massius, esdevinguts ara fa al voltant de 0,29 Ma i 0,20 Ma, respectivament (Fuster i col. 1993). Certament, el vulcanisme a El Hierro s'ha mantingut actiu fins a èpoques prehistòriques i, molt probablement, històriques (Hernández-Pacheco 1982).

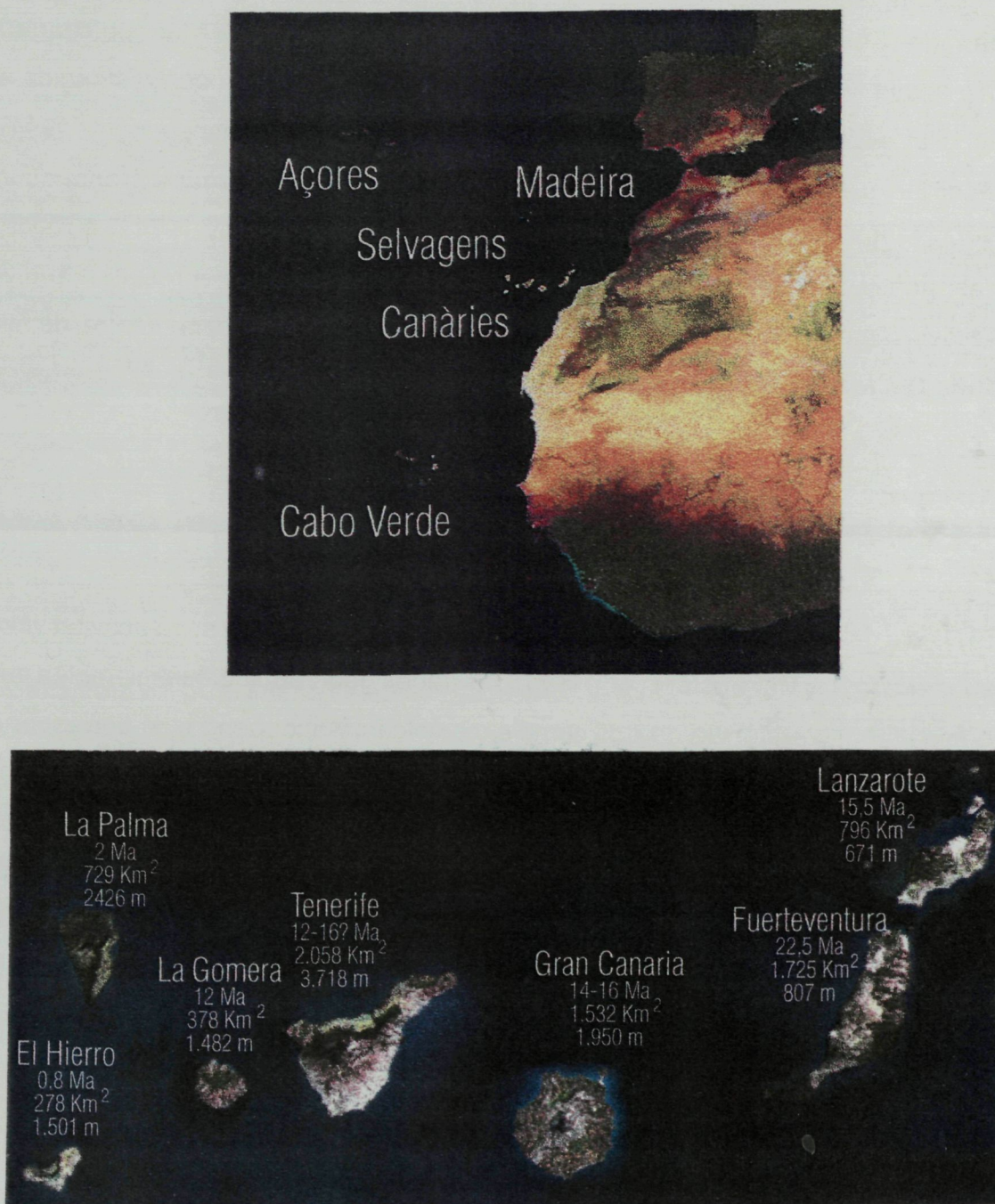


Figura 1.- Mapes que mostren la situació dels arxipèlags macaronèsics (superior) i de les illes de l'arxipèlag canari (inferior). Sota el nom de cada illa es llisten: l'edat geològica estimada (Ma= milions d'anys), l'àrea (Km²) i l'alçada (m).

1.3.2.7. La resta d'arxipèlags Macaronèsics

Les illes Canàries són, amb molta diferència, les illes Macaronèsiques millor estudiades des d'un punt de vista geocronològic. En aquest apartat s'esmenten algunes datacions de la resta d'illes Macaronèsiques sobretot a efectes comparatius. La majoria d'aquestes dades estan basades en una revisió de Mitchell-Thomé (1985) que, alhora, inclou tot un seguit de treballs anteriors que utilitzen mètodes molt variats de datació, des de tècniques radiomètriques (K-Ar, Rb-Sr) fins a microfòssils.

Les Açores estan formades per nou illes principals, disposades més o menys en una línia en sentit NO-SE. Les illes són més joves cap al NO, a on es troba la Dorsal Atlàntica de la qual semblen originar-se. L'illa més antiga, Santa Maria, que és també la més oriental, té una edat estimada d'uns 6 Ma. Les Madeira inclouen dues illes principals, la pròpia Madeira datada entorn els 3,05 Ma, Porto Santo, molt més antiga, sobre els 14 Ma, i tot un seguit d'illots, les Ilhas Desertas, dels quals no existeixen datacions. Malgrat que l'origen de les Selvagens (Selvagem Grande, Selvagem Pequena i l'illot de Fora) probablement es situa a l'Oligocè (38-24,6 Ma), la majoria de terres emergides en l'actualitat són el resultat de vulcanisme quaternari posterior a un llarg període en el que van restar submergides a l'oceà (Bravo i Coello 1978). Les més de 14 illes i illots que formen l'arxipèlag de Cabo Verde són, de bon tros, les pitjor conegudes de totes les illes Macaronèsiques. Les illes estan disposades formant un semicercle obert cap a l'O. Les illes són, de NO a SE, Santo Antão, San Vicente, Santa Luzia, Branco, Razo, San Nicolau, Sal i Boavista, i de SE a O: Maio, Santiago, Fogo, Ilheus Secos i Brava. En general existeix una progressió de més antigues d'E a O, almenys a la cadena sud a on hi ha les úniques datacions conegudes que corresponen a Brava, al voltant de 5,9 Ma; Santiago, 10,3 Ma i Maio, per la qual existeix un ventall molt ampli de possibilitats que l'arriben a situar al Juràssic superior (al voltant de 150 Ma). Amb tot, aquestes datacions molt probablement corresponen a processos d'elevació posteriors i, per tant, l'origen volcànic de l'illa seria molt més recent.

1.3.3. Caracterització ecològica: hàbitats

Les Canàries, com la majoria d'arxipèlags tropicals i subtropicals, estan sota la influència dels alisis. Aquest vents, en combinació amb els gradients altitudinals són responsables de la formació de diferents zones ecològiques a les illes (Ortega i col. 1996). Els vents del NE (els alisis pròpiament dits) són vents temperats carregats d'humitat. En arribar a les illes més altes topen amb els seus vessants nord-orientals, comencen a elevar-se, i es produeix la condensació del vapor d'aigua i la formació de núvols. Malgrat tot, aquests núvols no arriben a descarregar perquè els alisis del NO, que són càlids i secs, bufen per sobre dels 1500 m i els desintegren. D'altra banda, l'existència de vents polars freds a nivells més baixos impedeixen que els núvols puguin descendir per sota dels 750 m. El resultat de tots aquestes components, és la formació d'un cinturó de núvols més o menys continu entre les cotes de 750 i 1500 m, anomenat a les illes el *mar de nubes* o *panza de burro*. Aquests núvols són un dels principals responsables de l'aport d'aigua, malgrat que no en forma de precipitacions sinó com a rosades (l'anomenada *pluja horitzontal*). Un altre factor climàtic important el constitueixen els vents del SE que bufen des del Sàhara, que tenen una forta influència principalment a les illes orientals.

Les particularitats climàtiques i orogèniques es tradueixen en una pronunciada estratificació vertical de la vegetació (**fig. 2A**). Així, hom hi distingeix una primera zona de vegetació àrida o semiàrida, que inclouria formes halòfiles -plantes de dunes i sorrals costaners- i, més cap a l'interior, formacions de *tabaibales* (*Euphorbia balsamifera*) i *cardonales* (*Euphorbia canariensis*). A continuació es trobaria una zona xeròfila que inclouria, a més dels matolls suculents anteriorment esmentats, comunitats de *Tarajales-Palmerales* (*Tamarix-Phoenix*), *savinars* (*Juniperus*) i *Dragonales* (*Dracaena drago*). A les vessants nord, a uns 600 m d'alçada s'hi troba la laurisilva, que és una formació arbòria de planifolis de fulles amples, perennes i lleugerament coriàcies a on predominen les lauràcies pròpiament dites com el llorer canari (*Laurus azorica*), el *tilo* (*Ocotea foetens*), el *barbusano* (*Apollonias barbujana*) i el *viñatigo* (*Persea indica*), així com representants d'altres famílies com el *Palo*

Blanco (*Picconia excelsa*), el fayal (*Myrica faya*), el mocán (*Visnea moconera*), les ericàcies com el brezo, *Erica arborea*, i la *Erica scoparia*, el Aceviño (*Ilex canariensis*), el saüc canari (*Sambucus canariensis*), el *Prunus lusitanica* i el follao (*Viburnum rugosum*). A les zones de transició de la laurisilva, tant a la inferior com a la superior, o en zones on aquesta està degradada o tot just inicia la seva recuperació, la comunitat dominant és l'anomenat *monteverde* o *fayal-brezal* a on les espècies dominants són *Erica arborea* i *Myrica faya*. Quan les alçades de les illes són inferiors a 1200 m, els alisis també poden influenciar les vessants sud, i la laurisilva pot estendre's cap a aquestes vessants, i per sota d'ella es troben comunitats de matolls humits de terres baixes. Per sobre dels 1200 m apareixen els boscos de pi canari (*Pinus canariensis*), un pi de tres fulles que sembla estar força relacionat amb el pi de tres fulles de l'Himalàia (*Pinus roxburghii*). A les vessants sud i degut a l'absència de laurisilva, aquests boscos apareixen a alçades inferiors, per sobre dels 800 m. Els pins poden estendre's fins als 2500 m, malgrat que a partir dels 2000 m comencen a ser reemplaçats per comunitats de matolls xeròfils subalpins, com el *retamar* (*Spartocitissus* sp.) i els *codesales* (*Adenocarpus viscosus*). Finalment, per sobre dels 3000 m, situació que només es dona al Teide (Tenerife), trobem el 'desert de pedra' amb un rar endemisme: la *Viola cheiranthifolia*. El model de vegetació comentat es correspon amb el que hom troba a les illes occidentals (La Gomera, la Palma i El Hierro) i centrals (Tenerife i Gran Canaria). Altrament, la situació a les illes orientals es força diferent. Degut a la seva edat geològica, l'efecte de l'erosió en aquestes illes ha estat molt important. S'ha calculat que Fuerteventura hauria arribat a tenir en el passat una alçada de 3300 m i Lanzarote de 1400 m (Ancochea i col. 1996). No obstant això, avui en dia l'alçada màxima de Fuerteventura és de 807 m (Pico de la Zarza, Jandía) i la de Lanzarote de 671 m (Pico del Chache, Famara). La principal conseqüència de la reducció d'alçada és que les illes orientals no poden 'capturar' els vents alisis humits i temperats. Això produeix un augment de l'aridesa, que es veu agreujat per l'efecte dels vents del SE que bufen del Sàhara durant certes èpoques de l'any (**fig. 2B**). En aquestes illes no existeix la laurisilva ni el pinar. En conjunt, es dona un empobriment en la diversitat de comunitats vegetals, que presenten una major afinitat amb la flora nord-africana.

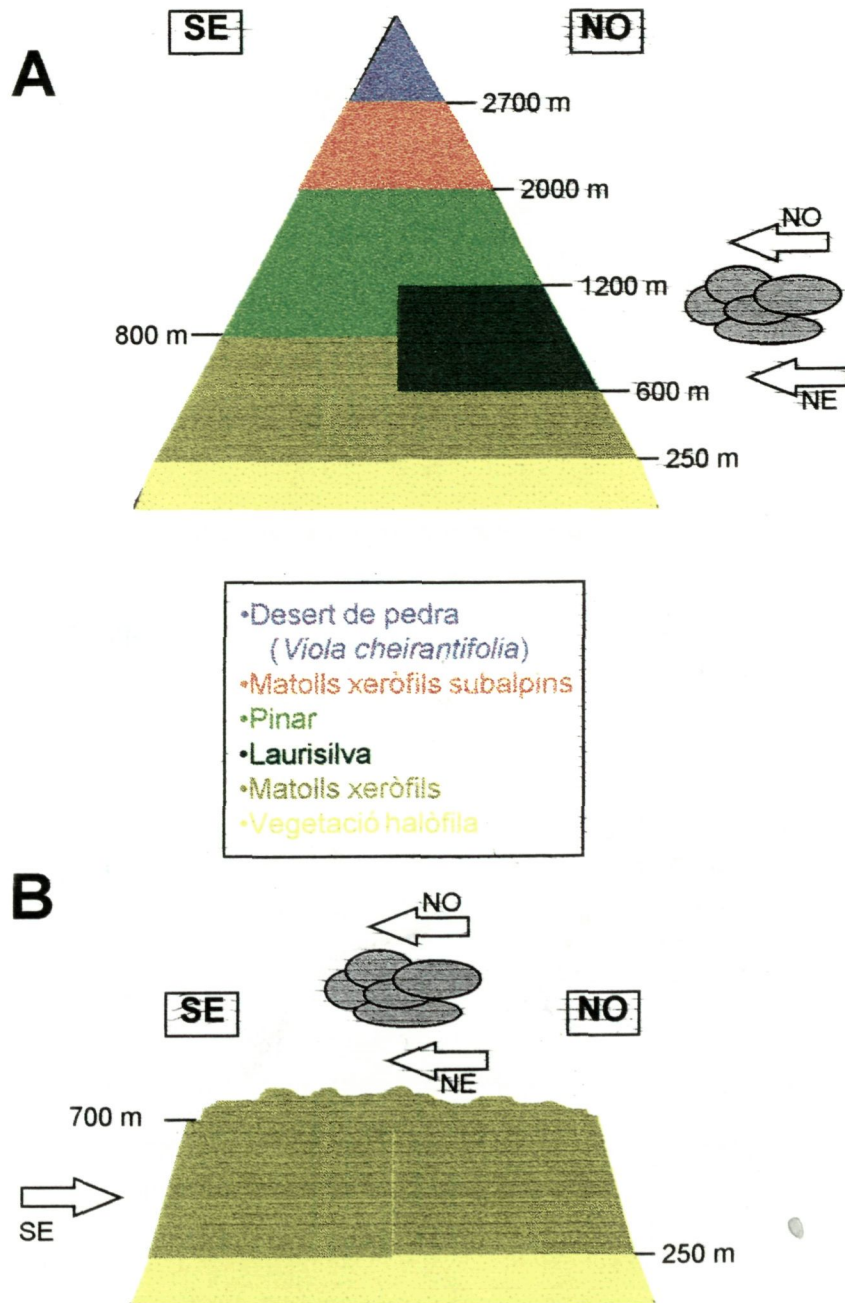


Figura 2.-A-B. Representacions esquemàtiques de l'estratificació vertical de les comunitats vegetals en relació a la circulació dels vents (NE: alisis humits i temperats, NO: càlids i secs, SE: saharaians).-A. Situació a les illes centrals i occidentals.-B. Situació a les illes orientals.

Com s'ha esmentat a la introducció d'aquest apartat, el concepte de Macaronèsia ha estat associat al de regió biogeogràfica, especialment des del punt de vista florístic. Els autors que defensen l'existència d'aquesta regió (Sunding 1970, 1979; Kunkel 1980; González i col. 1986) la caracteritzen principalment per la presència de dues comunitats vegetals: els matolls suculents i les laurisilves. Tanmateix, hi ha autors (Beyhl i col. 1995) que consideren que cap d'aquestes comunitats no caracteritzen les illes Macaronèsiques en el seu conjunt i que ni tan sols les pròpies comunitats són homogènies, sinó que són resultat de colonitzacions més o menys atzaroses de diferents avantpassats continentals, que provenien alhora de diferents àrees biogeogràfiques. Així, mentre Canàries i Madeira presenten una certa afinitat, les Açores representen una zona de transició cap a la flora més euro-siberiana i Cabo Verde de transició cap a la paleo-tropical. Certament, només es coneixen dos endemismes vegetals compartits per totes les macaronèsiques: el *Larus azorica* i el *Ranunculus cortusifolius*.

Un altre punt de discussió freqüent és l'origen de la vegetació d'aquestes illes. Malgrat que les comunitats de matolls suculents tenen un origen clarament nord-africà (Borgen 1995), la laurisilva i el pinar han estat clàssicament interpretats com a relictos de l'antiga vegetació tropical i subtropical arctoterciària que cobriria tot el continent euro-asiàtic, des de la conca mediterrània fins al Japó. Les primeres glaciacions a l'hemisferi nord i la desertificació de l'Àfrica septentrional comportaren una extinció i migració massives d'animals i plantes. Aquesta antiga biota hauria quedat restringida a petits enclavaments que, per les seves particularitats climàtiques, haurien actuat com a refugis. Així, en l'actualitat trobem comunitats de tipus laurisilva associades a boscos de coníferes a llocs com la Macaronèsia, a les costes caucàsiques del Mar Negre, el sud-est del mar Caspi, la Xina oriental o el sud del Japó. Sota aquesta visió, la presència a la Macaronèsia de formes arborescents de plantes que a les àrees continentals només es coneixen en formes herbàcies, s'ha explicat interpretant l'arborescència com el caràcter primitiu d'aquests grups que s'ha preservat en 'santuàries' insulars. Tanmateix, estudis recents de filogènia molecular de gèneres a on es donen aquests casos han demostrat que la situació pot ser justament la contrària. El grup format pel subgènere *Sonchus* i gèneres afins representa un

exemple d'això. La majoria d'espècies d'aquest grup són llenyoses i tenen un aspecte arborescent, el grup és macaronèsic amb una sola excepció que, a més, resulta ser una forma herbàcia. La filogènia molecular del grup mostra que l'espècie continental herbàcia és la branca més basal d'aquest (Kim i col. 1996), la qual cosa vol dir que en realitat l'arborescència s'interpreta millor com un caràcter derivat, probablement lligat a fenòmens d'insularitat. Resumint, si bé existeix una relació entre algunes comunitats vegetals macaronèsiques i comunitats continentals que suggereixen un origen comú i, en alguns casos, un *status* relict de les formes insulars, sense cap dubte els fenòmens lligats a la colonització i radiació insular han tingut una forta influència en la modelació dels ecosistemes macaronèsics en general i canaris en particular.

A més d'aquests hàbitats caracteritzats climàtica i botànicament, els arxipèlags volcànics ofereixen als seus colonitzadors potencials un hàbitat addicional: el medi hipogeu. Aquest està representat a Canàries principalment pels tubs de lava i l'anomenat MSS (medi soterrani superficial) (Juberthie i col. 1980, 1981; Oromí i col. 1986; Medina 1991). Els primers són el resultat de colades de lava d'una certa fluïdesa (tipus *pahoehoe*). Les zones exteriors es refreden més ràpidament formant una crosta, mentre que l'interior la lava roman en estat líquid, s'escapa i dona lloc a la formació d'un túnel, que pot obrir-se l'exterior a través de forats produïts a l'erupció o per enfonsament del sostre. També es poden trobar altres tipus de coves als terrenys volcànics, com els pous formats pel buidat de xemeneies o rescloses. El MSS està format per tot un seguit de petites cavitats interconnectades i aïllades de l'exterior per una capa de sòl. Existeixen diferents tipus de MSS, depenent del seu origen i composició. Tant els tubs de lava com el MSS tenen una vida limitada, ja que la progressiva acumulació de sediments acaba per colmar-los. La vida mitjana d'un tub volcànic és d'uns 500.000 anys (Howarth 1983), malgrat que a Canàries s'han detectat tubs a colades de més de 2 Ma (Martín 1992). Per això, en absència de vulcanisme que el renovi, el medi hipogeu es va reduint, i queda finalment representat només per alguns tipus de MSS, la formació dels quals no està directament lligada a fenòmens volcànics. Aquesta és la situació que hom troba a La Gomera i als terrenys antics de Tenerife (Teno, Anaga), Gran Canaria i Fuerteventura. Tot un seguit

de formes molt especialitzades al medi subterrani ha estat caracteritzat a Canàries, el que el converteix en un dels arxipèlag més rics del planeta en aquest tipus de fauna (Oromí i col. 1991, Oromí i Izquierdo 1994).

1.4. EL SUBJECTE D'ESTUDI: EL GÈNERE D'ARANYES *Dysdera*

Els disdèrids constitueixen un dels grups més conspicus de l'aracnofauna mediterrània, degut principalment a la seva coloració típica (prosoma vermell i opistosoma blanquinós) i pel gran desenvolupament dels seus quelícers. Són aranyes d'hàbits nocturns i viuen en hàbitats associats al sòl, éssent relativament freqüents sota pedres, fullaraca o sota l'escorça dels arbres.

1.4.1. Característiques morfològiques del gènere *Dysdera*

Són aranyes de mida mitjana, amb uns valors mínims i màxims aproximats de 2,5 i 20 mm, respectivament. Com en tota la resta de representants de l'ordre Araneae, el cos està format per dos tagmes, l'anterior anomenat **prosoma** i el posterior anomenat **opistosoma**, que s'uneix al primer a través d'una petita constricció o **pedicel·le** (fig. 3A-H).

1.4.1.1. *Prosoma*

Com ha estat esmentat anteriorment, el prosoma de *Dysdera* és típicament vermellós i no presentant mai cap mena de dibuix. La part dorsal o **escut prosòmic** (*carapace*) i la part ventral o **estern** (*sternum*) s'uneixen mitjançant una sutura, a través de la qual se separen les dues parts en el moment de la muda. L'ornamentació és molt variable i inclou, entre d'altres, formes pràcticament llises o coriàcies, formes on la superfície

està completament coberta de petites depressions circulars i formes extremadament rugoses. En general, l'ornamentació que hom pot trobar a l'escut prosòmic és més variada que la que es troba a l'estern. En aquests, amb molt poques excepcions, l'ornamentació es redueix a diferents graus de manifestació del que s'anomena ornamentació vermicular formada per petites carenes irregulars. En ocasions poden haver al prosoma petits grànuls negres, que es localitzen principalment a la part més anterior. Una fina i no molt densa pilositat recobreix l'escut prosòmic i l'estern.

L'escut prosòmic té una forma poligonal, i hi destaca una part anterior ostensiblement més estreta que en ocasions està diferenciada de la resta per una petita constricció a l'alçada dels ulls posteriors. Les espècies del gènere *Dysdera* només tenen sis ulls, a diferència de la gran majoria d'aranyes que en tenen vuit. S'han perdut els ulls mitjans anteriors, que són els únics de visió directa. Els ulls es disposen formant un cercle a la zona més anterior de l'escut prosòmic. Es distingeixen un parell d'ulls **anteriors (AME)**, un parell de **laterals posteriors (PLE)** i un parell de **mitjans posteriors (PME)**. En certes espècies troglòbies pot donar-se una reducció tant de la mida com del número d'ulls i s'arriben a trobar fins i tot casos d'anoftàlmia.

L'estern es perllonga entre les àrees laterals de les insercions de les potes, les encercla i forma les anomenades **cavitats cotiloides**. Frontalment i articulats al mateix estern s'hi troba el **llavi (labium)**, que és una placa quitinitzada de forma triangular amb una escolladura a la part anterior, generalment més llarga que ampla i que limita ventralment la cavitat bucal.

1.4.1.2. Apèndixs

Típicament els **quelicers (chelicerae)** estan molt desenvolupats i es projecten frontalment. Estan formats per dues parts que s'articulen entre si, el **segment basal (basal segment)** i l'**ungla (claw)**. El primer té forma triangular, més ample a la base i estretant-se distalment. La seva superfície dorsal està normalment recoberta per uns petits grànuls pilífers de color negre, que poden estendre's cap a la part ventral. A

la seva cara interna hi ha una escolladura còncava, recoberta d'abundant pilositat, a on es troben tres **denticles** quitinosos (*cheliceral teeth*) disposats en una fila, amb un distal, un medial i un basal, a continuació del qual hi ha una làmina que es perllonga fins a l'extrem proximal del segment. L'ungla té un desenvolupament variable i generalment és arquejada i cònica, malgrat que de vegades pot ser plana. Al seu extrem distal s'obre l'orifici de la glàndula del verí.

Els **pedipalps**, com els de totes les aranyes, estan formats per sis artells: **coxa**, **trocànter**, **fèmur**, **patella**, **tíbia** i **tars**. La coxa té unes expansions internes anomenades **làmines maxil·lars** que limiten lateralment al llavi i que ajuden a manipular l'aliment. Les làmines maxil·lars són distalment acuminades i densament recobertes de pèls. En els mascles, a la cara dorsal del tars s'hi troba una estructura genital secundària anomenada **bulb copulador** (*copulatory bulbus*), la funció del qual és transferir l'esperma a la cavitat genital femenina. El bulb està format per un conjunt de tres peces quitinitzades: el **subtegulum**, el **tegulum**, que té una gran **apòfisi posterior**, i el complex **èmbol-conductor**, que també presenta tot un seguit d'apòfisis. Aquestes peces limiten tres àrees membranoses anomenades **hematodoques** (*haemotodochae*): la **basal**, la **medial** i la **distal**. Tant el *subtegulum* com les hematodoques basal i medial estan molt reduïdes i tot just són visibles. A l'interior del *tegulum* s'allotja el **reservori** (*reservoir*), que conté l'esperma i està envoltat d'una sèrie de glàndules. El reservori es comunica amb l'exterior a través del canal d'ejaculació o **conducte seminífer** (*seminiferous duct*), el qual està envoltat per l'hematodoca distal i protegit pel conjunt èmbol-conductor. Hom es refereix al conjunt format per l'hematodoca i el complex èmbol-conductor com a **divisió distal** (*distal division*). L'acció combinada de les secrecions glandulars a l'interior del reservori amb la dilatació-contracció de l'hematodoca distal xuclen o ejaculen l'esperma. En les femelles, al tars només s'hi troba una petita unglia en posició distal.

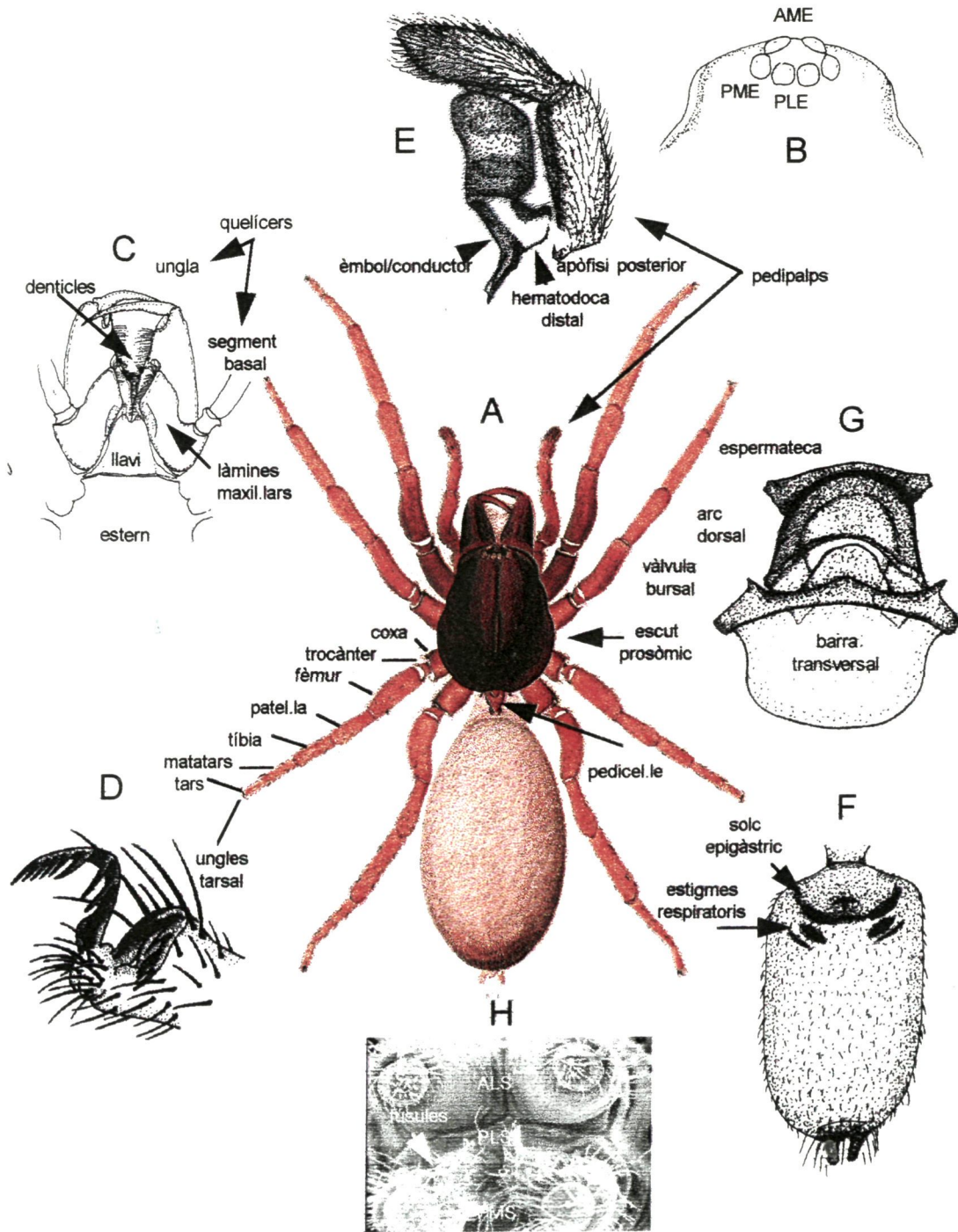


Figura 3.-A-H. Morfologia externa d'una *Dysdera*. -A. Aspecte general, visió dorsal. -B. Ulls. -C. Apèndixs bucal, visió ventral. -D. Ungles tarsals. -E. Bulb copulador. -F. Opistosoma, visió ventral. -G. Endogí, visió dorsal. -H. Fileres.

Cadascuna de les vuit **potes ambulatòries** (*legs*) està formada per set artells: **coxa, trocànter, fèmur, patella, tibia, metatars i tars**. Distalment, s'hi troba un parell d'**ungles tarsals** (*tarsal claws*), separades per un fascicle dens de pèls adherents (escòpula). Les ungues són monopectinades, i els denticles es troben a la seva cara interna. Les tricobòtries, que són pèls tàctils, només es troben en els metatarsos i en els tarsos. Les potes posteriors (3 i 4) presenten generalment espines, que ocasionalment també poden trobar-se en els fèmurs i tíbies dels pedipals i en les potes anteriors (1 i 2). Generalment, les espines es troben a les cares dorsals dels fèmurs i a les cares dorsals i ventrals de les tíbies i metatarsos. Hi ha espècies totalment desproveïdes d'espines.

1.4.1.3. *Opistosoma*

Generalment és blanquinós, sense cap rastre de dibuix, de forma globular o tubular. Està completament cobert per pèls de forma, mida i densitat variables. La part anterior o pedicel·le està dorsal i ventralment recoberta per unes plaques quitinoses anomenades respectivament *lòrum* i *plàgula*, aquesta darrera especialment desenvolupada. A la part ventral anterior es localitzant dos parells d'**estigmes respiratoris**, els frontals són l'obertura externa de les fil·lotràquees i els posteriors de les tràquees. Els estigmes limiten lateralment el **solc epigàstric** (*epigastric furrow*), al qual s'obren els orificis genitals. No existeix cap mena d'estructura quitinosa ni evaginació a la cara externa del solc, excepte ocasionalment una quitinització superior a l'habitual en el tegument de la regió entre el solc i la *plàgula*. En el cas de les femelles, el solc s'obre internament a un **atri genital** o *bursa*, a on hi desemboquen els oviductes. L'atri genital està dividit en dos diverticles, un d'anterior i un de posterior. El diverticle posterior està dorso-frontalment limitat per una **barra transversal** (*transversal bar*) esclerotitzada, que presenta una expansió laminar a la seva part mitja, la **vàlvula bursal** (*bursal valve*). El diverticle anterior està parcialment esclerotitzat, principalment a la seva part dorsal, i forma el que s'anomena **arc dorsal**

(*dorsal arc*), on s'hi encaixa la vàlvula bursal, que tanca l'obertura de l'oviducte. Contràriament, l'àrea ventral és majoritàriament membranosa i rep el nom de **placa ventral** (*ventral sheet*). Frontalment s'hi troba una estructura quitinitzada en forma de T, que es comunica ventralment amb el diverticle anterior, anomenada **espermateca** (*spermatheca*). Mcheidze (1972) va proposar el terme **endogí** per referir-se a aquest conjunt complex de diverticles interns quitinitzats, en oposició a les estructures quitinitzades externes de l'àrea genital de moltes aranyes i que clàssicament s'anomenen **epigí**.

A l'extrem posterior de l'opistosoma hi ha tres parells de **fileres** (*spinnerets*): les **anteriors laterals** (*ALS*), les **posteriors medials** (*PMS*) i les **posteriors laterals** (*PLS*). Les laterals estan formades per dos artells, mentre que les medials només en tenen un. A la part distal de les fileres es troben unes estructures en forma de pera projectades en un fil.lament anomenades **fúsules** (*spigots*), a través de les quals es segrega la seda. En el gènere *Dysdera* existeixen tres tipus de glàndules sericígenes: **ampul.lar major** (*major ampul.late*), **piriforme** (*piriform*) i **aciniforme** (*aciniform*), les quals ahora es corresponen externament amb tres tipus diferents de fúsules (Platnick i col. 1991a). A cadascuna de les fileres anteriors hi ha una fúsula ampul.lar major i un nombre variable de piriformes, mentre que a les posteriors només n'hi ha d'aciniformes, també en nombre variable.

1.4.2. Biologia

Els coneixements sobre la biologia de *Dysdera*, i en general de tota la família, és molt pobre, i es redueix a mitja dotzena de treballs realitzats, quasi exclusivament, sobre *Dysdera crocota* C.L. Koch, 1839, l'únic representant cosmopolita de la família, i *D. erythrina* (Walckenaer 1802); l'espècie més freqüent a l'Europa nord-occidental.

Les espècies del gènere *Dysdera* son aranyes terrícoles, generalment associades a llocs ombrívols amb una capa de detrits vegetals i amb una certa humitat, ahora que ben drenats. L'espècie *Dysdera crocota* constitueix una excepció,

ja que sembla tolerar situacions de considerable sequedat (Cook 1968). La mida de les partícules del sòl sembla tenir un paper important, ja que les espècies d'aquest gènere prefereixen terrenys amb partícules de mides mitjanes o grans. En l'àrea mediterrània es troben quasi sempre en zones boscoses, mentre que tendeixen a localitzar-se en llocs oberts en els límits septentrionals de la seva distribució, probablement per a requeriments de temperatura (Cooke 1968). No és estrany de trobar individus de *Dysdera* en coves naturals o mines, que podrien considerar-se una extensió natural del seu hàbitat. Més interessant és l'existència d'espècies troglòbies estrictes, que exhibeixen caràcters morfològics adaptatius al medi hipogeu, principalment en forma de reducció ocular i allargament dels apèndixs. En l'actualitat es coneixen 13 espècies de *Dysdera* que poden ésser considerades troglomòrfiques, la majoria de les quals es troben en els tubs de lava de les illes Canàries: *D. ambulotenta* Ribera, Blasco i Ferrández, 1985; *D. chioensis* Wunderlich, 1991; *D. esquiveli* Ribera & Blasco, 1986; *D. gollumi* Ribera i Arnedo, 1994; *D. labradaensis* Wunderlich, 1991 i *D. ungimmanis* Ribera, Blasco & Ferrández, 1985 a Tenerife i *D. ratonensis* Wunderlich, 1991 a La Palma. Les úniques espècies que presenten caràcters adaptatius al medi subterrani del karst continental són *D. espanoli* Ribera & Ferrández, 1986 i *D. vivesi* Ribera i Ferrández, 1986, de la Península Ibèrica, *D. drescoi* Ribera, 1983 i *D. caeca* Ribera, 1993 del Marroc, *D. kabliana* (Simon, 1913) d'Algèria i *Rhodera hypogea*¹ Deeleman-Reinhold, 1989 de Creta. A més, la espècie de la Península Ibèrica *D. bicornis* Fage, 1931, només s'ha recol·lectat a coves, tot i que no exhibeix caràcters clarament troglomorfs.

Els representants del gènere *Dysdera* són caçadors nocturns que no utilitzen la seda per a la captura, sinó que persegueixen activament a les seves preses. Durant el dia, els individus descansen en uns capolls de seda teixits en llocs protegits de la llum, generalment sota pedres, fullaraca o, de forma menys habitual, sota l'escorça d'arbres. El capoll no es construeix cada nit sinó que es recicla, a no ser que sigui destruït (observació personal). En una sèrie d'experiments realitzats al començament

¹Malgrat que va ser descrita com un gènere diferent, es tracta amb tota seguretat d'una espècie pertanyent al gènere *Dysdera*. Per tant, el gènere *Rhodera* cal considerar-lo com una nova sinonímia del gènere *Dysdera*. La mateixa idea ha estat apuntada recentment per Gasparo (en premsa).

d'aquesta tesi, es van estudiar els cicles d'activitat de diversos individus de les espècies *D. crocota* i *D. erythrina*. Es va observar que hi havia un pic d'activitat d'unes 3 a 4 hores, corresponents més o menys entre les hores 0:00 i 4:00, on les aranyes mostraven un comportament exploratori, deambulant contínuament per la gàbia on estaven recloses. En un altre context, és interessant destacar que els mateixos experiments realitzats amb individus de l'espècie troglòbia *Speleoharpactea levantina* Ribera 1982, gènere pertanyent a la mateixa família que *Dysdera*, aquests no van mostrar cap ritme aparent, succeint-se més o menys a l'atzar curts períodes d'activitat amb llargues estones d'immobilitat. Aquestes observacions personals, juntament amb altres experiències realitzades canviant artificialment els cicles lluminics, confirmen els hàbits nocturns de *Dysdera*, alhora que suggereixen una regulació fototròpica d'aquests.

Clàssicament s'ha considerat al gènere *Dysdera* com un depredador especialitzat d'isòpodes terrestres (Crustacea: Isopoda) (Bristowe 1941, 1954, 1958; Cloudsley-Thompson 1958; Cooke 1965a; Chinery 1979; Duffey 1981; Hopkin i Martin 1985, Nentwig 1986). Malgrat tot, s'ha observat que les espècies de *Dysdera* són igualment capaces d'alimentar-se d'altres artròpodes, tant al laboratori com a la natura (Cooke 1965a, observacions personals). Aquesta creença està tan generalitzada que en alguns llocs de parla anglesa es coneix a les espècies de *Dysdera* amb el nom comú de *slater spiders*, on la paraula *slater* fa referència a un tipus d'isòpode. L'origen d'aquesta afirmació es deu a la interpretació de la morfologia dels quelícers com una adaptació per a penetrar la closca dorsal dels isòpodes. Tanmateix, Pollard (1993) descriu que *D. crocota* no penetra la closca dorsal de l'isòpode, sinó que utilitza els quelícers com unes pinces per agafar-lo i l'injecta el verí a través del tegument tou ventral. A més, en l'únic estudi realitzat fins ara sobre la preferència de presa de *Dysdera* (utilitzant també *D. crocota*) no s'ha trobat cap evidència objectiva de què aquestes prefereixin els isòpodes enfront d'altres tipus de preses (dípters, escarabats, arnes, grills i mírids) (Pollard i col. 1995). Altrament, hi ha la possibilitat que el gènere *Dysdera* estigui metabòlicament especialitzat en alimentar-se d'isòpodes. Hopkin i Martin (1985) van trobar que l'isòpode *Porcellio scaber* acumula als seus teixits concentracions potencialment tòxiques d'elements com zinc, ferro, plom, coure i

cadmi, i que *D. crocota* és capaç de destoxificar aquests metalls. El significat real i la generalització d'aquesta observació requereixen analitzar altres depredadors coneguts d'isòpodes, entre els que s'hi troben almenys 15 espècies d'aranyes, distribuïdes en 10 famílies (Bristowe 1941, 1948; Sunderland i Sutton 1980). L'espècie *D. erythrina* havia estat descrita com a mirmecòfaga per alguns autors (Simon 1864, Berland 1932). Tanmateix, Cooke (1968) descriu que si bé aquesta espècie sembla tenir una certa tolerància a les formigues, a diferència de *D. crocota* que mai no es troba a prop de formiguers, en cap cas pot considerar-se a *D. erythrina* com una espècie ni tan sols mirmecòfila.

En *D. crocota*, l'única espècie de la qual es tenen dades, la determinació del sexe és cromosòmica, del tipus $\sigma = X 0$ (Benavente i Wettstein 1980). Després de la muda de maduració els mascles teixeixen la tela espermàtica i carreguen els bulbs copuladors (Cooke 1965a, Wiehle 1953). El festeig és bastant poc elaborat i es basa principalment en estímuls tàctils o químic-tàctils en els quals la visió sembla no tenir cap paper (Cooke 1965a). El mascle es limita a mantenir oberts els quelícers de la femella introduint els seus entre els d'ella i a situar a la femella, tot i ajudant-se de les potes anteriors, en la posició correcta per a la introducció dels bulbs copuladors, generalment els dos a la vegada. L'apòfisi posterior del bulb permet fixar aquest a l'interior de l'atri genital femení (Cooke 1965b). Les femelles poden copular amb més d'un mascle (Deeleman-Reinhold i Deeleman 1988). Malgrat que la còpula sembla produir-se al llarg de tot l'any, la posta és estacional. A Gran Bretanya i al nord d'Europa s'ha descrit una sola època de posta, entre els mesos de Maig i Juny, mentre que al Nord d'Àfrica n'hi ha dues, una al Març i l'altra a l'Agost (Cooke 1965b). Les femelles poden fer més d'una posta en cada estació, malgrat que el número d'ous va reduint-se progressivament, éssent 60, 40 i 20 els valors habituals de les tres primeres postes (Cooke 1965b). La posta es realitza dins d'un capoll, més gran que l'habitual, i dins del qual roman la femella fins a l'eclosió dels ous. Posteriorment, els juvenils són alimentats amb preses, que són capturades per la mare i dutes al costat del capoll (Meier 1967), fins al moment de la dispersió.

El desenvolupament postembrionari de *D. crocota* i *D. erythrina* va ser estudiat per Canard (1984). Aquest autor descriu quatre estadis per a aquestes espècies,

El gènere Dysdera a les illes Canàries

distribuïts entre el moment de l'eclosió i l'inici de la vida lliure en solitari. De l'ou sorgeix una forma anomenada *pullus* 1, caracteritzada per un tegument totalment llis, l'absència d'òrgans dels sentits, de l'ungla queliceral i de les ungles tarsals i per unes fileres presents en forma de petites evaginacions tegumentàries. La presència en aquest estadi d'unes estructures anomenades dents d'eclosió, juntament amb el fet de què aquests no semblen formar part de la cutícula sinó que formen una mena de membrana superposada, suggereix l'existència d'una muda intracoriònica i, per tant, d'un estadi previ: el *pullus* 0. Això suposaria que l'anomenat *pullus* 1 de *Dysdera* seria homòleg al *pullus* 2 d'altres aranyes (p. ex. argiòpids) on l'existència de muda intracoriònica ha estat demostrada. Encara a l'interior del sac ovíger, es produeix la següent muda que dóna lloc a l'estadi de *pullus* 2. Aquest es caracteritza per un tegument amb petits tubercles, la manca d'òrgans dels sentits, tenir l'ungla del quelícer ja individualitzada i segmentació a les potes. La següent muda dóna lloc a la forma anomenada prejuvenil a on ja hi ha tricobòtries presents, l'ungla del quelícer està perfectament formada, les ungles tarsals tenen pocs denticles i encara els hi manca l'escòpula i les fileres ja posseeixen fúsules incipients. El prejuvenil surt del sac ovíger, però encara es manté dins del capoll matern. Finalment, una nova muda dóna lloc a la forma de juvenil, que té una tricobotritàxia característica i ungles tarsals i fileres perfectament formades. En aquest estadi s'abandona el capoll matern i s'inicia la vida lliure en solitari. Encara hauran de succeir-se tot un seguit d'estadis juvenils, fins a 8, distingibles per la quetotàxia, la tricobotritàxia i una biometria característiques, fins a arribar a l'estadi adult (Cooke 1965c). La durada del cicle complet, des de la posta fins l'estadi adult, és de 18 mesos a Anglaterra (Cooke 1965b) i de 2 anys a Alemanya (Wiehle 1953). Els adults poden arribar a viure de 2 a 3 anys (Cooke 1965b).

1.4.3. Taxonomia i filogènia

Amb prop de 220 espècies descrites (Bonnet 1945-1961, Brignoli 1983, Platnick 1989, 1993), el gènere *Dysdera* és el més divers de la família Dysderidae. Fou descrit per P. A. Latreille al 1804 i la seva espècie tipus és *Dysdera erythrina* (Walckenaer 1802). Els caràcters diagnòstics de *Dysdera* envers els altres gèneres de la seva família són (Deeleman-Reinhold i Deeleman 1988): (1) distància entre els ulls laterals posteriors i els medials de menys de la meitat del seu diàmetre, (2) dents dels quelícers en una sola fila (3) fòvea puntiforme (4) bulb copulador cilíndric, proveït d'una gran apòfisi posterior i d'una hematodoca distal (5) vulva composada per un diverticle anterior, amb un arc dorsal quitinitzat annex a una espermateca transversal, i per un diverticle posterior, amb una barra transversal simple i un ampli sac membranós. La uniformitat somàtica de les espècies d'aquest gènere és més que remarcable, raó per la qual bona part de la taxonomia del grup es basa en caràcters genitàlics, tant masculins com femenins. Un dels problemes taxonòmics més greus dins del gènere està relacionat amb la determinació de les femelles. No va ser fins els anys cinquanta del present segle (Wiehle 1953) (150 anys després de la descripció de la primera *Dysdera*!) que es van començar a incloure dibuixos dels endogins en les descripcions de les espècies. Posteriorment s'ha comprovat que aquesta estructura pot ser tan valuosa per a la determinació específica com els caràcters del bulb copulador (Deeleman-Reinhold 1986), que són els que s'han utilitzat clàssicament. En absència del material tipus o de revisions posteriors, la determinació de les possibles femelles d'espècies descrites anteriorment a la meitat del segle XX és més que improbable.

Malgrat la gran diversitat d'espècies que inclou el gènere, la seva consideració com a grup natural mai no ha estat posada en dubte. En el moment de plantejar la aquesta tesi, no existia cap precedent d'anàlisi filogenètica, ni a nivell intragenèric, ni a nivell de la família Dysderidae. L'existència d'un nombre tan elevat d'espècies ha dut a alguns autors a proposar la divisió del gènere en grups d'espècies. Malauradament, en alguns casos els grups proposats per un autor no són utilitzats per un altre o, pitjor encara, els grups proposats pel mateix autor canvien d'un treball al

següent. Bona part de la culpa d'aquesta situació la té el fet que en molts casos es tracta d'agrupacions fetes a partir d'estudis locals, o d'àrees que podríem considerar artificialment limitades (estats, regions polítiques, etc.) i, sobretot, el fet que no estan basades en criteris filogenètics, sinó exclusivament en la semblança morfològica total (*overall similarity*), és a dir, en criteris bàsicament fenètics. Així, Deeleman-Reinhold i Deeleman (1988) en una revisió de les espècies de *Dysdera* distribuïdes a apartir dels 15° de longitud cap a l'est i excloent-hi part de l'espècies descrites a les ex-repúbliques soviètiques posteriorment als anys seixanta, proposaren nou grups d'espècies: *crocota*, *erythrina*, *longirostris*, *ninni*, *punctata*, *festai*, *lata*, *asiatica* i *aculeata*. Els mateixos autors comenten que si bé grups com *ninni* o *lata* presenten una gran uniformitat morfològica i són, probablement, grups naturals, d'altres, com *longirostris* o *asiatica*, són molt heterogenis i molt probablement són artificials. En aquest mateix article, es formula l'única hipòtesi filogenètica postulada explícitament pel gènere. Es proposa que el grup *aculeata* és el basal (degut a la presència d'espines a les potes anteriors), que el grup *asiatica* ha evolucionat directament d'ell (?), que els grups més 'moderns' són el *lata* i el *ninni* i que el grup *puctata* ha evolucionat a partir del grup *ninni* (el que sembla contradir l'anterior afirmació!). Quin lloc ocupen la resta de grups sembla no ser d'una gran rellevància, ja que ni tan sols se'ls esmenta. Dunin (1989, 1992) també proposa una sèrie de grups, en aquest cas per les espècies de *Dysdera* distribuïdes per les repúbliques ex-soviètiques. Així, en una revisió del gènere a Turkmenistan (Dunin 1989) s'afegeixen dos grups nous als citats anteriorment: el grup *tystshenkoi* i el *tartarica* (aquest inclou una espècie assignada pels autors anteriors al grup *aculeata*). Posteriorment, i en el context d'una revisió de la fauna caucàsica de disdèrids (Dunin 1992), s'afegeixen quatre nous grups: *concinna*, *richteri*, *hungarica* i *azerbadjdzhanica*. Aquests són sense cap mena de dubte grups artificials, ja que només intenten facilitar la tasca d'identificar les espècies en el marc d'unes claus dicotòmiques, utilitzant principalment caràcters de la quetotàxia. A més, malgrat es conserven les denominacions d'alguns grups proposats anteriorment, no s'utilitzen les diagnosis d'aquests i s'inclouen dins d'algunes espècies pertanyents a grups diferents. Finalment, Ferrández (1996), estudiant el gènere a la península Ibèrica proposa un nou grup, al qual anomena *gamarrae*, i

suggereix, tot i que de forma no explícita, dos grups més: *fuscipes* i *edumifera*². En resum, han estat proposades un seguit d'agrupacions en base a criteris força heterogenis, la qual cosa queda reflectida en el diferent grau de coherència interna dels grups.

Hom reconeix actualment 18 gèneres diferents dins la família Dysderidae. En el transcurs del present treball es va poder consultar material pertanyent al suposat gènere *Dysderella* Dunin, 1992. L'estudi d'aquest material no va revelar cap caràcter que fes sospitar que es pogués tractar de quelcom diferent al gènere *Dysdera* i, per tant, es considera una sinonímia nova del mateix, tot i que queda pendent la seva formalització. El mateix és aplicable al gènere monoespecífic *Rhoderia* Deeleman-Reinhold, 1989. Malgrat que no es va poder consultar el material tipus, els dibuixos de l'endogí de l'únic exemplar conegut encaixen perfectament amb l'estructura típica del gènere *Dysdera*.

Deeleman-Reinhold i Deeleman (1988), basant-se en agrupacions anteriors dels gèneres en tribus (Cooke 1965b; Deeleman-Reinhold 1971, 1978; Brignoli 1978), van proposar la subdivisió de la família en tres subfamílies, que són: Dysderinae, Rhodinae i Harpacteinae. A la **figura 4** es mostren les tres subfamílies, els gèneres que inclouen i un arbre representatiu de les seves relacions. Val a dir que malgrat que s'ha suggerit que les subfamílies Rhodinae i Dysderinae són més pròximes entre elles que no ho són a Harpacteinae (Deeleman-Reinhold i Deeleman 1988), ni aquestes relacions, ni la monofília de cadascuna de les subfamílies, han estat mai sotmeses a una anàlisi filogenètica. Per tant, aquest arbre no ha d'ésser interpretat en cap cas com una filogènia, sinó millor com la representació gràfica d'una clau dicotòmica. Els números de les branques es corresponen als següents caràcters:

²L'autor esmentat no va donar cap nom concret a aquests grups. Els noms han estat assignats en el present estudi, prenent arbitràriament el d'una de les espècies incloses en cadascun.

• GÈNERES • NÚMERO D'ESPÈCIES • DISTRIBUCIÓ

• <i>Danania</i> Thorell, 1875.....	• 97	• MEDITERRÀNIA ORIENTAL
• <i>Holizus</i> Simon, 1882.....	• 1	• CORCEGA
• <i>Minotauria</i> Kulczyński, 1903.....	• 1	• CRETA
• <i>Harpactea</i> Birtowe, 1939.....	• >100	• EUROPA, ÀSIA MENOR, NORD-ÀFRICA
• <i>Stalagia</i> Kratochvíl, 1970.....	• 2	• CROÀCIA
• <i>Falkia</i> Kratochvíl, 1970.....	• 6	• CROÀCIA, IUGOSLÀVIA
• <i>Kaemts</i> Deeleman-Reinhold, 1993.....	• 3	• IUGOSLÀVIA, ITÀLIA (LAZIO, TRIESTE)
• <i>Surdostallia</i> Gaspard, en premsa.....	• 1	• SARDENYA
• <i>Stalita</i> Schiötte, 1848.....	• 10	• CROÀCIA, ESLOVÈNIA, ITÀLIA (TRIESTE)
(= <i>Paraxalita</i> , <i>Stalitelia</i> , <i>Mesostalita</i> ; Bagnoli 1978)		
• <i>Rhode</i> Simon, 1882.....	• 8	• EUROPA OCCIDENTAL I CENTRAL (IUGOSLÀVIA), NORD-ÀFRICA OCCIDENTAL
(= <i>Harpassa</i> , <i>Typhlorhode</i> ; Deeleman-Reinhold 1971)		• LLEVANT IBÈRIC
• <i>Speleoharpactea</i> Ribera, 1980.....	• 1	
• <i>Dysdera</i> Latreille, 1804.....	• >220	• CIRCUM-MEDITERRÀNIA, DE LES ILLES MACARONÈSIQUES FINS LES ESTRIBACIONS DE L'HIMALAIA
(= <i>Staliochara</i> ; Ribera i Jubertie 1994; <i>Rhodesa</i> , <i>Dysderella</i> ; aquest estudi)		
• <i>Tedia</i> Simon, 1882.....	• 2	• SIRIA, ISRAEL
• <i>Harpactocrates</i> Simon, 1914.....	• 11	• MONTANYES DEL SUDEST D'EUROPA
• <i>Parachtes</i> Alicata, 1964.....	• 13	• ITÀLIA, FRANÇA, P. IBÈRICA
• <i>Dysderocrates</i> Deeleman-Reinhold & Deeleman, 1988.....	• 6	• BALCANS, TURQUIA, CRETA, RODES
• <i>Hygrocrates</i> Deeleman-Reinhold & Deeleman, 1988.....	• 3	• TURQUIA CENTRAL, RODES, GEORGIA
• <i>Cryptoparachtes</i> Dunin, 1992.....	• 3	• CAUCAS

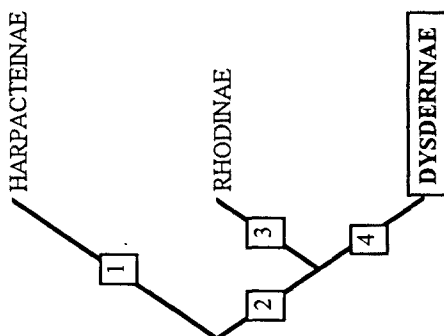


Figura 4.- Afinitats morfològiques entre les subfamílies dels Dysderidae (segons Deeleman-Reinhold i Reinhold, 1988) i els gèneres inclosos dins de cadascuna d'elles. Els nombres a les branques fan referència als caràcters morfològics discutits en el text.

- (1) Regió labial del marge anterior de l'estern igual d'ample que les regions maxil.lars laterals. Quatre dents quelicerals en dues files. Tarsos de les potes amb tres ungles, sense escòpula (fascicles espessos de pèls espatulats i adhesius). Bulb copulador de forma variable, generalment amb conductor. Espermateca tubular, mai en forma de T.
- (2) Regió labial del marge anterior de l'estern més ample que les regions maxil.lars laterals. Nombre d'ungles tarsals variable.
- (3) Tarsos sense escòpula i amb tres ungles. Bulb copulador cilíndric. Esclerotització de l'àrea lateral entre les maxil.les i les coxes de les primeres potes. Bulb copulador cilíndric, èmbol curt, sense conductor; a la base de l'èmbol zona membranosa amb nombroses papil.les. Espermateca en forma de T, diverticle posterior estret.
- (4) Tarsos amb dues ungles i escòpules. Tarsos i tíbies anteriors (potes 1 i 2) sense espines. Bulb copulador amb l'èmbol no lliure (excepte *Harpactocrates*). Sac membranós posterior de l'atri genital femení força desenvolupat, més llarg que ample.

Cal destacar la gran quantitat de gèneres amb un nombre baix d'espècies, que poden dividir-se bàsicament en tres grups. D'una banda aquells descrits al segle passat utilitzant caràcters que posteriorment s'han considerat no vàlids per a definir gèneres i que, per tant, corresponen segurament a sinonímies de grups posteriors; el gènere *Holissus* Simon, 1882 en seria un exemple. Un segon grup seria el format pels gèneres pertanyents a faunes poc estudiades i que, probablement, amb un increment de l'esforç de mostreig incrementarien el número d'espècies. Aquest seria el cas dels gèneres *Tedia* Simon, 1882; *Hygrocrates* Deeleman-Reinhold i Deeleman, 1988 o *Cryptoparachtes* Dunin, 1992. Finalment, un tercer grup inclouria gèneres que només es coneixen per espècies troglòbies, altament especialitzades a la vida en el medi hipogeu. Dins d'aquest grup trobariem els gèneres: *Minotauria* Kulczynsky; 1903, *Folkia* Kratochvil, 1970, *Stalagtia* Kratochvil, 1970; *Speleoharpactea* Ribera, 1982 i *Sardostalita* Gasparo, en premsa. A l'altre extrem es troben els gèneres *Dysdera* i *Harpactea* amb més de 100 espècies descrites per a cadascun d'ells. Al contrari que *Dysdera*, el gènere *Harpactea* ha estat considerat com un grup polifilètic per diversos

autors (Alicata 1966, Brignoli 1978, Deeleman-Reinhold 1993).

A la **figura 5** es mostra la posició de la família Dysderidae dins d'una classificació filogenètica de l'ordre Araneae. L'objectiu és, d'una banda, situar la família Dysderidae en el context de la taxonomia i la filogènia de les aranyes i, de l'altra, oferir la informació relativa al nivell al qual van apareixent els diferents caràcters que defineixen tant la família com el gènere (distingir caràcters plesiomòrfics i apomòrfics). Els dos cladogrames han estat modificats a partir de Coddington i Levy (1991) amb informació addicional de Foster i Platnick (1985), Coddington (1990) i Platnick i col. (1991a). Les sinapomorfies corresponents al nombre en els cladogrames són:

- (1) Posició terminal de les fileres. Neuròmers fusionats. Reducció de l'evidència externa de segmentació abdominal.
- (2) Glàndules maxil·lars agrupades. Quelícers diaxials. Glàndula coxal única. Fileres medials anteriors modificades en forma de cribel·le. Calamistre present. Fileres amb un o dos segments.
- (3) Sèrrula amb varies línies de dents. Glàndules del verí ocupen part del prosoma. Sigil·la absent. Conducte de les glàndules coxals simple, invertit en forma d'U. Cinquè endoesternit abdominal absent. Presència de fúsules paracribel·lars.
- (4) Intestí recte en visió lateral. Tres o menys parells d'ostíols al cor. Transformació de les fil·lotràquees (pulmons en forma de llibre) posteriors en tràquees.
- (5) *Tegulum* i *subtegulum* del bulb copulador fusionats. Fusió basal dels quelícers (reversió a Dysderoidea). Presència d'una làmina al llarg de l'escolladura interna dels quelícers enlloc de dents (reversió a Dysderoidea). Absència de tartipors (restes de fúsules de mudes anteriors).
- (6) Absència de cribel·le.
- (7) Orificis de les tràquees avançats fins a situar-se darrera dels orificis de les fil·lotràquees
- (8) Absència dels ulls anteriors medials. Absència de fusió basal dels quelícers (reversió).

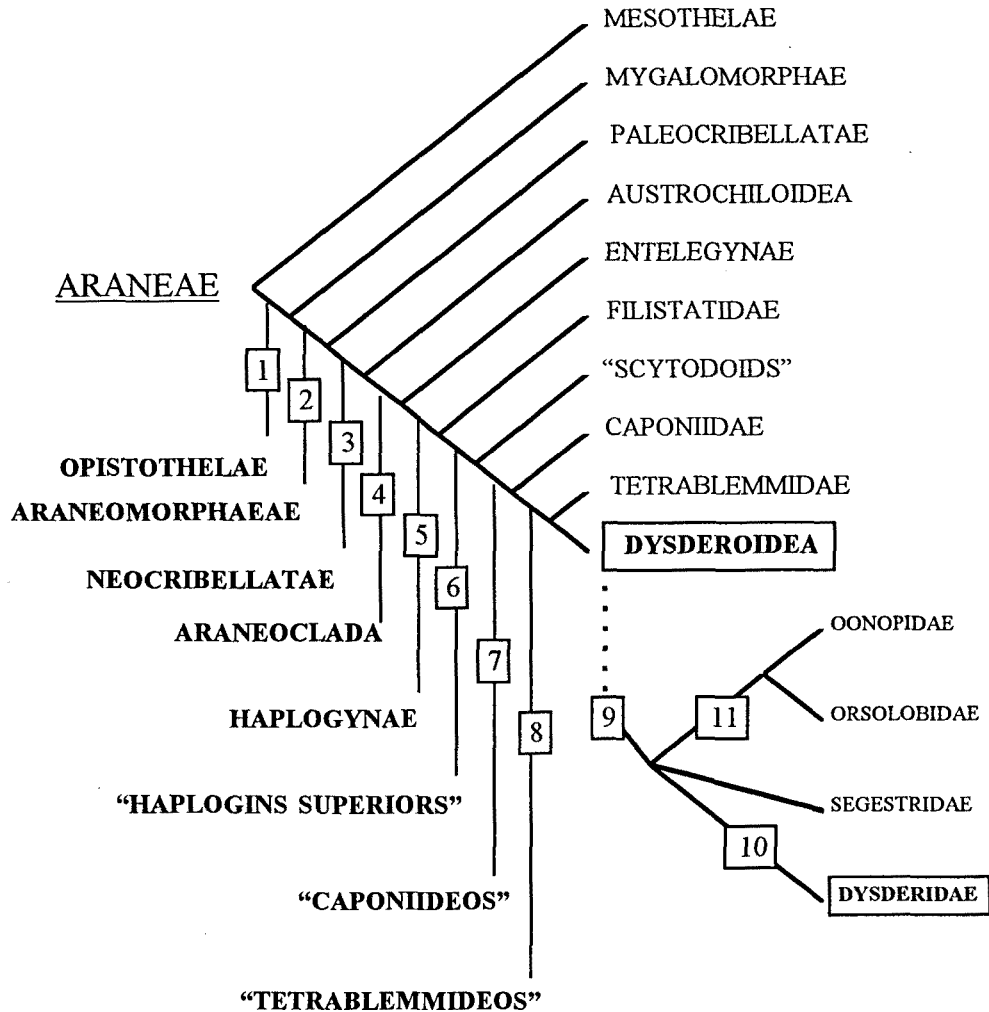


Figura 5.- Posició filogenètica de la família Dysderidae. Els nombres indiquen els successius clades (sinapomorfies en el text) a on s'inclou la família, de menys a més exclusiu [cladogrames modificats a partir de Coddington i Levy (1991) amb informació addicional de Foster i Platnick (1985), Coddington (1990) i Platnick i col. (1991a)].

El gènere *Dysdera* a les illes Canàries

- (9) Dilatació de la paret posterior de la bursa o atri genital, formant un receptacle posterior. Absència de làmina al llarg de l'escolladura interna dels quelícers (reversió)
- (10) Forma cilíndrica. Talla mitjana a gran. Prosoma rogenic. Llavi llarg i no dividit. Làmines maxil·lars paral·leles, més llargues que el llavi. Àrees laterals de la placa esternal quitinitzades, quelícers i coxes encerclats. Quelícers amb escolladura mitjana i còncava o llarga i recta, proveïda de tres o quatre dents. Ungles monopectinades al marge intern. Petita unglia a l'extrem distal del tars del palp femení. Autoespàssia entre la coxa i el trocànter. Abdomen monocrom, blanquinós. Bulb copulador masculí allargat o globós, amb diferent grau de complexitat. Òrgan genital femení sense placa quitinosa externa, composta per un atri limitat per una valva anterior i una posterior, obertes a sengles diverticles amb diferents estructures membranoses i quitinoses³.

1.4.4. Distribució

El gènere *Dysdera* té una distribució circum-mediterrània àmplia. Els seus límits són: les illes Macaronèsiques a l'oest, les carenes més occidentals de l'Himalàia (Kirguizistan, Tadjikistan) a l'est, al voltant dels 50° de latitud al nord (depenent de la longitud) i els deserts càlids del nord d'Àfrica i la península Aràbiga⁴ al sud. L'única excepció a la regla és *Dysdera crocota*. Aquesta espècie ha estat citada al Japó, a Amèrica, a Austràlia i Nova Zelanda i, fins i tot, a les illes Hawaii. Com que es tracta d'una espècie que pot considerar-se com antropòfila, no hi ha cap mena de dubte que aquesta distribució és el resultat del transport humà.

³ L'estat derivat d'algun dels caràcters esmentats en aquest paràgraf no està demostrat i, per tant, aquest llistat cal interpretar-lo com una diagnosi (caràcters extrets de Barrientos 1988, Deeleman-Reinhold i Deeleman 1988).

⁴ L'espècie *Dysdera arabica* Deeleman-Reinhold, 1988 representa l'única excepció al límit sud de la distribució de *Dysdera*, ja que es troba a Oman, al nord-est de la península Aràbiga. Com que aquesta espècie presenta certes afinitats amb espècies afganes i de l'Àsia central, és probable que la seva distribució sigui secundària, per dispersió des d'aquestes zones.

A la **figura 6A** es mostra un mapa de la distribució del gènere, amb el número aproximat d'espècies descrites a determinades àrees geogràfiques. La dada més sorprenent és l'inusitat nombre d'espècies que acullen les illes Canàries. Prop d'una quarta part de les espècies descrites del gènere *Dysdera* es troben en una superfície que difícilment ultrapassa el 0,1% de la seva àrea de distribució. Aquesta gran quantitat d'espècies és fins i tot més remarcable si la comparem amb el nombre d'espècies endèmiques de la resta d'illes de l'Atlàntic oriental, també colonitzades per *Dysdera*: una espècie a les Açores (no descrita formalment), cinc a Madeira (Denis 1962, Wunderlich 1994), una a les illes Selvagens (compartida amb les Canàries) i una a Cabo Verde (Berland 1936). Són precisament aquestes dades les que ens van conduir a plantejar aquest estudi.

La resta de gèneres de la família Dysderidae també es localitza a la regió mediterrània, tot i que presenten àrees de distribució molt més reduïdes, amb l'excepció del gènere *Harpactea* (**figs. 6B i 7A-B**). És força remarcable l'existència de distribucions vicariants entre els gèneres d'algunes subfamílies. Així, per exemple, a la subfamília Dysderinae, *Harpactocrates* i *Parachtes* es troben a la Mediterrània occidental, mentre que els gèneres *Tedia*, *Dysderocrates*, *Hygrocrates* i *Cryptoparachtes* són orientals. Deeleman-Reinhold i Deeleman (1988) també han proposat una possible distribució disjunta dins *Dysdera*. Segons aquests autors, el grup més basal del gènere (grup *aculeata*) estaria format principalment per espècies orientals, però també inclouria l'espècie *D. vivesi* del sud de la Península Ibèrica. Aquesta segregació de les distribucions és força freqüent en organismes típicament circum-mediterranis i sembla estar lligada als processos vicariants associats amb la complexa dinàmica tectònica mediterrània (Oosterbroek i Arntzen 1992). La resta de famílies de Dysderoidea tenen àrees de distribució molt més àmplies: Oonopidae és mundial, Segestridae holàrtica i sud-americana i Orsolobidae gondwànica. Aquestes dades podrien suggerir que la família Dysderidae es va formar a l'Europa occidental, probablement després de la separació de nord-Amèrica i Àfrica, el que ens dona una datació d'al voltant de 120 Ma. La vicariància derivada de la complexa història geològica posterior de la Mediterrània, juntament amb fenòmens de dispersió, hauria donat lloc a l'actual distribució dels gèneres.

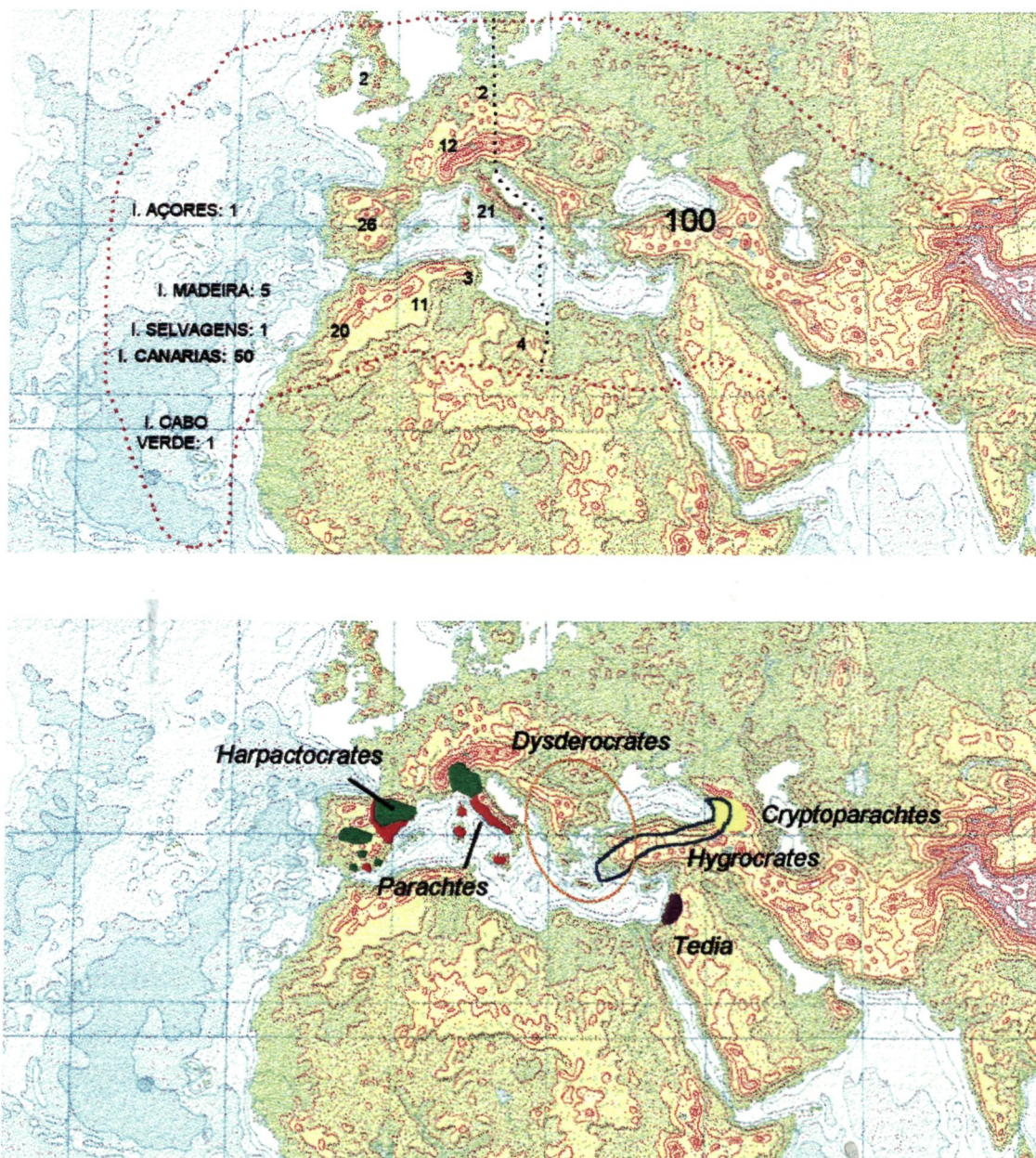


Figura 6.-A-B. Mapes de distribució.-A. Àrea de distribució del gènere *Dysdera* amb el nombre d'espècies descrites a diferents zones geogràfiques.-B. Àrees de distribució dels gèneres de la subfamília Dysderinae.

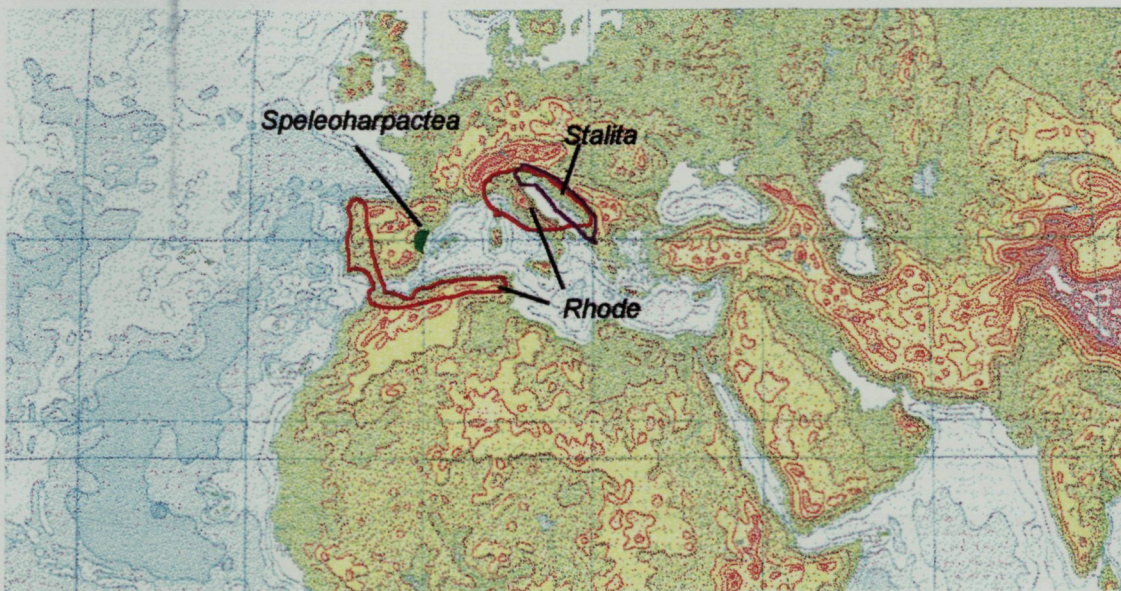
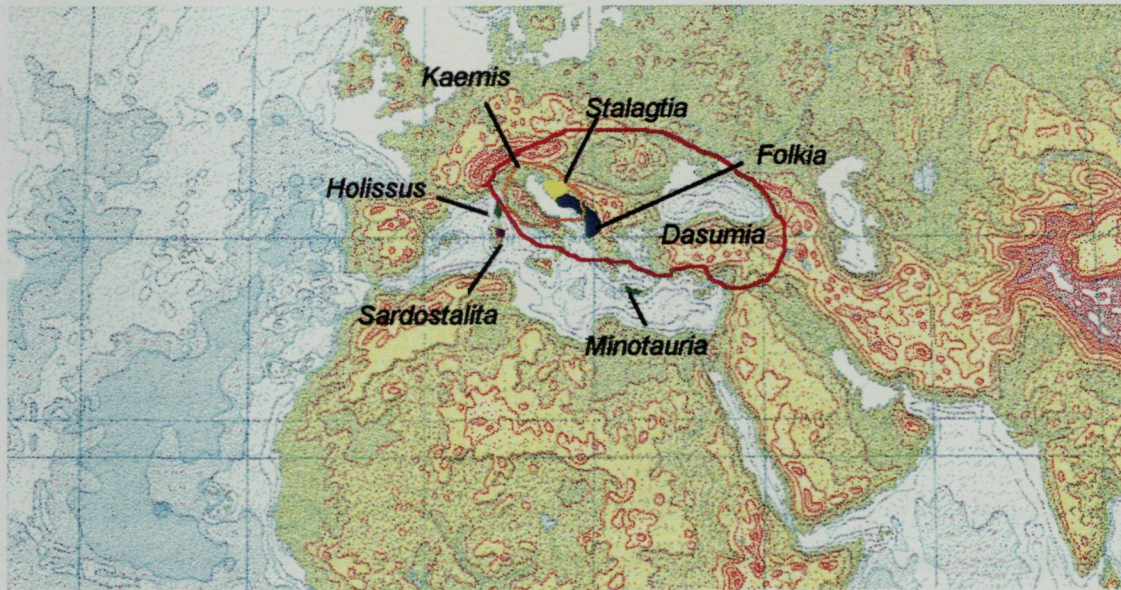


Figura 7.-A-B. Mapes de distribució. -A. Àrees de distribució dels gèneres de la subfamília Harpacteinae (el gènere *Harpactea*, el qual no ha estat inclòs, és circum-mediterrani). -B. Àrees de distribució dels gèneres de la subfamília Rhodinae.

1.4.5. Antecedents de l'estudi: situació taxonòmica del gènere *Dysdera* a les Canàries

L'any 1838 es va citar per primera vegada la presència del gènere *Dysdera* a les Illes Canàries (Lucas 1839). Curiosament, aquesta primera cita va resultar ser d'un espècimen de l'espècie cosmopolita *D. crocota*⁵. L'any 1883 el gran arcnòleg francès Eugène Simon, va publicar les primeres descripcions d'espècies del gènere *Dysdera* endèmiques de l'arxipèlag, en concret, de quatre noves espècies (Simon 1883). Malauradament, ja en les primeres descripcions van començar els problemes, perquè a aquestes els mancava la informació sobre les illes a on les espècies havien estat recol·lectades. En un treball posterior (Simon 1907) el mateix autor descriu un grup de noves espècies i una subespècie. Aquest cop no només apareixen les noves localitats, sinó que també es donen les localitats de tres de les espècies descrites en l'anterior estudi. A l'inici d'aquest segle, encara es descriuen una nova espècie i una nova subespècie (Strand 1908, 1911) que, juntament amb les ja descrites, fan que en aquesta època es consideri ja al gènere *Dysdera* com un dels més diversos de la fauna macaronèsica. Hauran de passar prop de seixanta anys fins al descobriment de noves espècies endèmiques a Canàries. A la dècada dels setanta i començaments dels vuitanta es publiquen tres noves espècies (Schmidt 1973, 1981, 1982), les quals il·lustren perfectament un altre dels problemes de la taxonomia del gènere a Canàries: són descrites a partir d'un sol exemplar. Als anys 1985 i 1986 apareixen les primeres descripcions d'espècies de *Dysdera* troglomorfes, és a dir, adaptades a viure al medi hipogeu volcànic (Ribera i col. 1985, Ribera i Blasco 1986). Un any després es publiquen quatre noves espècies, en aquest cas epigees (Wunderlich 1987). Altrament, l'autèntic punt d'inflexió en el coneixement del gènere a Canàries, i allò que el converteix en un cas excepcional, és la publicació en un sol article aparegut l'any 1991 de 27 nous endemismes (Wunderlich 1991).

⁵Aquest espècimen va ser originalment assignat a l'espècie europea *D. erythrina* (Lucas 1839). Tanmateix, posteriorment es va considerar que probablement es tractava d'un exemplar de *D. crocota* (Simon 1883).

En el moment de plantejar aquesta tesi, s'havien documentat a l'arxipèlag Canari 50 espècies endèmiques (la situació concreta de les mateixes en cadascuna de les illes es discuteix a l'apartat de resultats taxonòmics). Tanmateix, aquest número amagava al darrera un coneixement taxonòmic més que precari. De 23 de les 50 espècies (46%) només es coneixia un exemplar i d'altres 5 espècies (fins a una proporció total del 56%) només es coneixia un dels sexes. Això, juntament amb tot un conjunt de problemàtiques més concretes, com la pèrdua del material tipus o la confusió en la determinació dels espècimens femella (detallades a l'apartat de resultats taxonòmics), per no parlar del fet que la meitat de les espècies havien estat descrites en un sol treball, feien considerar com a mínim dubtosa l'existència real d'aquesta radiació específica. La revisió exhaustiva de la taxonomia del grup era una feina ineludible, alhora que un primer pas cap a la inferència de les seves relacions filogenètiques, a partir de les quals derivar els processos evolutius responsables d'aquesta remarcable radiació.

CAPÍTOL 2. OBJECTIUS

Els objectius que ens vam proposar assolir al plantejar aquesta tesi van ser els següents:

- 1.- Dur a terme la revisió taxonòmica de les espècies endèmiques descrites a les Illes Canàries.
- 2.- Completar i augmentar el seu coneixament taxonòmic (descripció dels dos sexes, delimitació de les àrees de distribució) mitjançant campanyes sistemàtiques de recol·lecció de nous espècimens.
- 3.- Esbrinar les relacions filogenètiques existents entre els diferents endemismes canaris i la seva posició en el conjunt de la diversitat específica del gènere *Dysdera*, mitjançant l'anàlisi combinada de caràcters provinents de la morfologia externa i les seqüències nucleotídiques parcials dels gens mitocondrials citocrom c oxidasa I i la subunitat gran del RNA ribosòmic.
- 4.- Inferir a partir de la informació derivada de la filogènia de les espècies el patró de colonització de l'arxipèlag canari exhibit pel gènere *Dysdera*.
- 5.- Contrastar l'existència de fenòmens de radiacions intransulars i avaluar la seva importància relativa enfront de les colonitzacions interinsulars, com a generadores de la gran diversitat específica mostrada pel gènere a l'arxipèlag.
- 6.- En cas de demostrar l'existència d'aquestes radiacions intransulars, examinar i proposar possibles factors responsables de què s'hagin pogut donar.

CAPÍTOL 3. METODOLOGIA GENERAL

3.1. LA UNITAT D'ESTUDI: L'ESPÈCIE

L'espècie és la unitat bàsica de la taxonomia i l'evolució (Wiley 1981, Ereshefsky 1992), i per tant de la biodiversitat. Pocs temes han produït una major controvèrsia i han estat tan intensament debatuts en biologia comparativa com el concepte i la naturalesa de les espècies. En els darrers 25 anys més de 100 llibres i articles han estat publicats sobre aquesta temàtica, i s'han proposat més de 20 definicions diferents d'espècie (Ereshefsky 1992).

Per començar, cal distingir entre el terme espècie com a taxó i el terme espècie com a categoria. En el primer cas ens estem referint a un conjunt d'organismes determinats, mentre que en el segon ens referim a la classe que inclou tots els taxons que comparteixen aquest rang (Ereshefsky 1992, Minelli 1993). Com a categoria taxonòmica, l'espècie es defineix com el rang per sota del grup **gènere**, i que hom considera el rang bàsic de la classificació. En el cas dels animals, la nomenclatura del rang d'espècie està regulada pel Codi Internacional de Nomenclatura Zoològica, l'última edició del qual aparegué l'any 1985. Actualment, es troba en discussió l'esborrany d'una nova edició del Codi.

La problemàtica que envolta a l'espècie té dues vessants principals: una filosòfica i una altra epistemològica.

3.1.1. Consideracions filosòfiques

La discussió filosòfica entorn el concepte d'espècie ha versat sobre tres aspectes concrets: l'existència de les espècies com a entitats reals, la seva posició

ontològica i el seu paper com a unitats evolutives.

L'existència real de les espècies ha estat defensada per molts autor i en base a diferents arguments. Un de molt freqüentment adduït és el reconeixement per part de certes cultures pre-industrials de pràcticament les mateixes espècies de vertebrats d'una certa regió geogràfica, reconegudes pels taxònoms professionals (Mayr i Ashlock 1991). Tanmateix, altres autors, entre els quals es troba el mateix Darwin, consideren que les espècies són particions artificials del *continuum* format pel llinatge comú de diversitat orgànica (Mallet 1995). Finalment, una tercera visió consistiria simplement en no entrar en consideracions d'aquest tipus, utilitzant aproximacions operativistes a l'ordenació de la diversitat biològica (Sokal i Crovello 1970, Nelson 1989, Vrana i Wheeler 1992).

Ontològicament, les espècies han estat considerades com a **classes** o com a **individus**. Una classe és un conjunt, la pertinença al qual queda establerta per una determinada definició o regla de pertinença. Això vol dir que tots els membres que pertanyen al grup posseeixen al menys un caràcter determinat, que és alhora el que defineix al grup. Per exemple, si definim una regla de pertinença com 'grup format per objectes de color negre', la classe la formarien tots, i únicament, els objectes de color negre. Les classes són immutables, si un objecte deixa de ser negre deixa de pertànyer al grup. Aquesta visió de l'espècie correspondria a la visió platònica, essencialista o tipològica de la diversitat. Tanmateix, versions modificades de l'espècie com a classe romanen a l'actualitat sota el nom de **classes naturals**, les quals estarien definides no per una determinada característica, sinó per la consilència de diferents factors (Ruse 1987). L'existència de l'evolució ha dut a alguns autors a considerar que les espècies no poden ser classes ja que els seus membres no poden tenir una essència constant que els unifiqui. La solució a aquest dilema és la consideració de les espècies com a individus (Ghiselin 1966). Els individus no tenen entitats o membres, tenen parts, les quals no necessiten posseir una característica comuna, sinó que es relacionen entre elles a través d'una sèrie de lligams i d'interaccions causals. La importància d'aquesta concepció és que les espècies esdevenen unitats evolutives. Els individus, a diferència de les classes, poden canviar i evolucionar, especiar o extingir-se (Eldredge i Cracraft 1980,

Ghiselin 1987). Contràriament, els taxons superiors (gèneres, famílies, etc...), malgrat que a l'igual que les espècies són entitats històriques (entitats unides per relacions d'avantpassat-descendent), no poden ser unitats evolutives perquè no tenen interaccions causals (cohesió reproductiva o d'altre tipus). Ereshefsky (1991) argumenta en contra de la diferenciació entre l'espècie i els taxons superiors considerant que, si bé algunes espècies poden considerar-se individus, moltes no ho són i s'inclouen de fet dins la mateixa categoria ontològica que els taxons superiors, és a dir, la d'entitats històriques. D'altra banda, el mateix autor considera que malgrat algunes espècies i tots els taxons superiors no posseeixen cohesió reproductora, si posseeixen altres tipus de cohesió, com per exemple la proporcionada per l'homeostasi genètica, el compartir certs patrons de desenvolupament o l'exposició a règims similars de selecció, i per tant poden igualment actuar com a unitats d'evolució. La posició diametralment oposada a aquesta seria la de considerar que ni les espècies ni, evidentment, els taxons superiors, són unitats evolutives. Aquesta visió aniria directament lligada a les postures que consideren a les espècies com a entitats artificials i arbitràriament delimitades.

3.1.2. Consideracions epistemològiques

Una bona part de la discussió a l'entorn de la definició d'espècie té a veure, d'una banda, amb el que hom espera que aquesta representi i, de l'altra, amb si realment existeix una definició objectiva que satisfaci la primera qüestió (Quicke 1993). La llarga llista de conceptes d'espècie proposats fins a l'actualitat pot ser reduïda a tres grans grups (Bisby 1995): **morfològics**, basats en la presència de diferències morfològiques o genètiques, **biològics**, basats en determinats processos biològics que uneixen els membres d'una espècie alhora que els separen de la resta, i **filogenètics o evolutius**, basats en l'agrupació dels membres d'una espècie per la possessió de l'herència compartida d'un avantpassat comú.

3.1.2.1. Concepte d'espècie morfològic

Aquest és el concepte clàssicament utilitzat en taxonomia. Pot definir-se com: 'la població natural més exclusiva separada permanentment de la resta per una discontinuïtat palesa a la sèrie de biotipus, és a dir, per l'absència de formes intermèdies'. Un punt positiu d'aquesta aproximació es la seva aplicabilitat a grups sense reproducció sexual o a fòssils. La principal crítica a aquesta definició és que la diferenciació morfològica pot no reflectir els lligams reals que uneixen als organismes en una unitat natural, com es demostra per l'existència d'espècies críptiques o sibilines, és a dir, morfològicament idèntiques però molt diferents genèticament, o l'existència de formes diferents d'una mateixa espècie com a resposta a determinades variables ecològiques locals (**ecofenotipus**).

3.1.2.2. Conceptes d'espècie biològics

Potser el concepte d'espècie més àmpliament difós i acceptat per la majoria d'investigadors en el camp de l'evolució, ha estat el **concepte biològic d'espècie**. Malgrat que les primeres descripcions d'espècie en termes biològics, principalment com a entitats reproductores, poden trobar-se ja a l'acabament del segle XVII, Dobzhansky (1951, 1970) i Mayr (1940, 1942, 1991) són els responsables de la seva formulació moderna i posterior popularització. L'espècie és definida com un grup natural de poblacions amb encreuament, que no pot reproduir-se amb altres d'aquests grups. En aquest cas, el grau de diferenciació entre dues poblacions no és important, tant sols ho és la capacitat de donar descendència fèrtil. La principal crítica a aquesta definició és que exclou a les poblacions amb reproducció asexual, o que simplement no s'entrecreuen amb altres poblacions degut a la distància. Per solucionar aquest problema Mayr (1982) reformulà la definició original afegint el comentari: '...i les quals ocupen un nínxol específic a la natura'. En aquest cas el problema és que el terme nínxol ecològic és massa difús com per poder ser aplicat

a la pràctica. D'altra banda, existeixen tot un seguit de crítiques addicionals: el caràcter 'capacitat de reproducció' pot ser primitiu dins un grup d'espècies properes i per tant estar definint un grup no natural; el grau d'entrecruament entre grups és variable, i no està clar quina quantitat és necessària per a definir dos grups com a una sola espècie o com a espècies diferents (per exemple fenòmens d'hibridació o introgressió interespecífica). Finalment, hi ha una manca d'aplicabilitat pràctica de la definició, l'aïllament reproductiu de les espècies en taxonomia s'assumeix, ja que és totalment inviable demostrar-ho experimentalment per tots els organismes i, d'altra banda, malgrat que dos organismes s'entrecruin en captivitat, podrien no fer-ho a la natura.

Tot un seguit d'autors han proposat diferents variants del concepte biològic d'espècie per intentar evitar algunes de les deficiències que consideren que presenta. Així, per a Patterson (1985), una limitació important de la definició d'espècie biològica és que l'aïllament reproductiu es considera un subproducte del canvi genètic ocorregut a poblacions marginals (**revolució genètica sensu Mayr**). Patterson considera per contra que és l'existència de mecanismes de reconeixement entre les parelles potencials el que defineix l'espècie. El **concepte d'espècie del reconeixement** considera a l'espècie com 'la població més inclusiva d'organismes biparentals que comparteixen un sistema comú de fertilització'. Un punt positiu d'aquesta definició és que permet reconèixer l'espècie per l'existència d'un seguit de mecanismes que són els responsables de l'entrecruament amb èxit, ja siguin morfològics, comportamentals o de qualsevol altre tipus; i, per tant, sembla tenir *a priori* una major aplicabilitat. A la pràctica trobar aquests mecanismes a la natura es mostra com una tasca més que difícil. A més, la majoria de crítiques aplicables al concepte anterior poden fer-se extensives a aquest.

Templeton (1989) considera que els principals punts negatius del concepte biològic d'espècie són: la manca d'aplicabilitat a organismes sense encreuament (*too little sex...*), i l'existència d'encreuament (híbrids, singameons) entre espècies d'altra banda perfectament diferenciades (*too much sex...*). El **concepte d'espècie de la cohesió**, formulat per aquest autor, considera que l'espècie és 'la població més inclusiva d'organismes que tenen el potencial de la cohesió fenotípica a través

de mecanismes de cohesió intrínsecs'. De forma més simple, l'espècie seria un llinatge a on una determinada mutació pot arribar a fixar-se a través de processos com el flux gènic, la deriva genètica i la selecció natural. Els mecanismes de cohesió determinen com de lluny pot arribar aquesta mutació, i són dos: la intercanviabilitat genètica, que inclouria l'encreuament i els mecanismes de reconeixement de parelles, i la intercanviabilitat demogràfica, relacionada amb les pressions ambientals i la selecció natural. Un altre cop, l'aplicabilitat pràctica queda força compromesa i, a més, no queda clar com interpretar els diferents graus de cohesió que poden trobar-se a diferents grups.

Per d'altres autors, com Ehrlich i Raven (1969) i Van Valen (1976), l'existència d'encreuament no és condició necessària ni suficient per definir l'espècie i aquesta queda millor delimitada en termes de selecció natural. El **concepte d'espècie ecològic** defineix a l'espècie com 'el llinatge que ocupa una zona adaptativa diferent en certs aspectes al de qualsevol altre llinatge dins la seva distribució i que evoluciona de forma independent a qualsevol altre llinatge fora d'ella'. Com tots els conceptes formulats en base a processos biològics, és difícilment aplicable i, d'altra banda, que dues espècies no puguin ocupar el mateix nínxol ecològic en un cert instant de temps és força improbable.

3.1.2.3. Conceptes d'espècie evolutius-filogenètics

Aquest conjunt de definicions es caracteritzen, alhora que es distingeixen de les anteriors, per ser neutrals respecte els processos implicats. L'anomenat **concepte d'espècie evolutiu**, originàriament proposat per Simpson (1951, 1961) i desenvolupat i refinat per Wiley (1981), defineix l'espècie com 'un llinatge de poblacions avantpassat-descendent amb unes tendències evolutives i destins històrics particulars. Aquest concepte abasta tot tipus d'organismes, sexuals o asexuals, actuals o fòssils. Evidentment, la manca d'evidència sobre el futur dels organismes fa inviable l'aplicabilitat del concepte.

L'adopció, pràcticament universal, de la informació filogenètica com a base

dels estudis de la biologia comparativa, ha conduït al desenvolupament de conceptes d'espècie compatibles amb la metodologia cladista. S'han proposat dos tipus principals de conceptes filogenètics, els que es basen en la distribució dels caràcters, i els que es basen en les relacions històriques dels organismes (Baum 1992). El **concepte filogenètic d'espècie de diagnosticabilitat** (Nelson i Platnick 1981; Cracraft 1983, 1989; Nixon i Wheeler 1990, 1992; Wheeler i Nixon 1990, Davis & Nixon 1992) considera a les espècies com 'la més petita agregació de poblacions (sexuals) o llinatges (asexuals) diagnosticables per la presència d'una combinació única d'estats de caràcter a individus comparables (**semaforonts**)'. El principal objectiu d'aquest concepte d'espècie és el de proveir l'anàlisi filogenètica de taxons terminals. Potser el punt més positiu d'aquest concepte és la seva aplicabilitat, que l'assimila als conceptes clàssics morfològics d'espècie, però diferenciant-lo d'aquests per l'avaluació dels caràcters concrets, no del seu conjunt. Fins i tot s'ha proposat un protocol formal per a determinar quines poblacions concretes poden unir-se per formar una espècie (Davis & Nixon 1992). Aquest concepte, però, ha estat criticat per l'augment del número d'espècies que pot comportar l'aplicació d'aquesta definició. Tanmateix, en molts casos, aquesta multiplicació és simplement el resultat d'anomenar espècie a allò que en aproximacions més tradicionals havia estat igualment determinat com a quelcom diferent però amb una inferior categoria taxonòmica (Cracraft 1992). D'altra banda, també ha estat argumentat que els caràcters diagnòstics podrien correspondre en realitat a caràcters primitius, convertint al grup definit en parafilètic i, per tant, no apte per l'anàlisi filogenètic. Això ha estat contradit en el sentit de què si certament el caràcter és primitiu el que s'obtindrà serà simplement una branca sense cap suport, la qual cosa és perfectament compatible amb el fet que aquesta espècie no hagi desenvolupat encara un caràcter autapomòrfic que la defineixi, o que, simplement, aquest no hagi estat inclòs. En el **concepte filogenètic d'espècie d'exclusivitat** (Rosen 1979, Donoghue 1985, Mishler i Brandon 1987, de Quieroz i Donoghue 1988) es dóna una importància cabdal a les relacions històriques del grup, i es defineix l'espècie com 'el grup monofilètic exclusiu més petit'. Si les relacions entre els organismes no són estrictament jeràrquiques, com és el cas per

exemple del arbres genealògics d'una determinada família, no hi ha exclusivitat de descendència. Així, per exemple, en el cas del grup monofilètic format pels descendents d'una persona, els seus fills són més propers als seus progenitors, un dels quals no forma part del grup, que no ho són als seus cosins, els quals si formen part del grup. La principal crítica a aquesta aproximació és el considerar que les espècies son grups monofilètics quan, per definició, no existeixen relacions jeràrquiques per sota el nivell d'espècie; en cas que existissin, es deuria a què en realitat no es tracta d'una sola espècie. Els conceptes de monofília, parafília i polifília no són aplicables quan les relacions són toco-genètiques (reticulars). D'altra banda, les espècies així definides han de posseir almenys una autapomorfia, però, què passa amb les poblacions que no posseeixen cap autapomorfia?. Aquest seria el cas que es donaria quan una població d'una espècie ancestral adquireix una autapomorfia, i esdevé per tant una nova espècie. En aquest precís moment les poblacions restants no estarien definides per cap autapomorfia i serien per tant parafilètiques. Com actuar en aquests casos?. S'han proposat vàries alternatives (Baum 1992): (1) considerar ambdós grups com a espècies diferents descartant el criteri de monofília, (2) només considerar l'espècie amb l'autapomorfia després de què la resta de poblacions hagin desenvolupat també una autapomorfia, o (3) considerar les poblacions sense autapomorfia com un nova entitat diferent a l'espècie, una **metaespècie**. Finalment, ja que aquest concepte requereix el reconeixement de grups monofilètics, només pot ser aplicat posteriorment a la realització de l'anàlisi filogenètica. Això resulta problemàtic, perquè en una anàlisi filogenètica les decisions sobre les espècies necessàriament precedeixen al coneixement sobre quins estats del caràcter són derivats (Nixon i Wheeler 1990).

Una aproximació més o menys globalitzadora a aquests conceptes ha estat proposada per Frost i Kluge (1994). Aquest autors consideren que el concepte evolutiu d'espècie (*sensu* Wiley 1981) és el preferible, perquè reconcilia les hipòtesis de la filogènia (formulades pel cladisme) amb les hipòtesis de la toco-gènia (formulades per la biologia de poblacions). Sota aquesta visió, les espècies representen la interfase entre les relacions jeràrquiques (filogènia) i les relacions reticulars (toco-gènia). El concepte filogenètic d'espècie (concretament el

'diagnosticable') es considera l'equivalent operacional al concepte evolutiu, altrament inaplicable donada la seva component predictiva. Així doncs, malgrat existeixin moltes més espècies, hom només pot detectar aquelles que hagin desenvolupat caràcters diagnòstics.

3.1.3. Concepte d'espècie adoptat

Donat l'ample ventall de conceptes proposats i les implicacions que la utilització d'un o l'altre poden tenir sobre la taxonomia del grup estudiat, és del tot recomanable exposar d'una manera explícita el concepte adoptat i la manera en què ha estat aplicat (Kitcher 1984).

Com ha estat esmentat a la introducció, en la present tesi es considera que la reconstrucció de les configuracions (*patterns*) no només antecedeix en el temps als processos, sinó que de fet constitueix el punt de partida pel seu estudi. En aquest marc conceptual seria absurd adoptar un concepte d'espècie basat en processos (per exemple el concepte biològic d'espècie). D'altra banda i ja que el present estudi aborda la problemàtica plantejada utilitzant una aproximació cladista, es fa del tot necessari un concepte d'espècie compatible amb la mateixa. Sota aquestes dues premisses, el concepte d'espècie filogenètic és el preferible. Més concretament, s'ha adoptat el concepte filogenètic de diagnosticabilitat, degut a que (1) és el més operacional, i (2) considerem que no és l'objectiu de l'anàlisi filogenètica detectar la monofília de les espècies, sinó la d'establir les relacions entre les espècies definides prèviament. Tanmateix, es reconeix que aquest concepte només permetrà detectar espècies que hagin desenvolupat caràcters que les facin diagnosticables. Una limitació addicional és que es redueix el conjunt de possibles caràcters diagnòstics al subgrup constituït pels caràcters diagnòstics morfològics. Això deixa oberta la possibilitat de l'existència d'espècies diagnosticables per caràcters comportamentals, ecològics o moleculars, les qual en la present aproximació són simplement obviades.

Un comentari a part mereix l'existència d'espècies amb un sol individu conegut. Estrictament parlant, aquestes no encaixarien gaire bé amb la definició aplicada, perquè difícilment poden considerar-se una població. Tanmateix, com es pot veure en l'apartat de resultats, en alguns casos s'han descrit espècies amb un sol espècimen. Això s'ha fet quan aquest exemplar presentava una combinació de caràcters el suficientment diferent a qualsevol altra espècie com perquè el fet d'incloure'l dins alguna d'elles suposés que aquestes deixessin de ser diagnosticables, amagant així una bona part de la diversitat morfològica existent, precisament una de les qüestions que es volia explicar.

Una altra qüestió a considerar és si l'aplicació d'aquest concepte d'espècie ha comportat realment una multiplicació del número d'espècies, una de les raons per les quals ha estat criticat. Si bé en el present estudi es descriuen espècies noves, en un tant per cent molt elevat dels casos aquestes són el resultat de l'estudi de material nou, no el resultat d'elevat a la categoria d'espècie el que prèviament havia estat definit com a variabilitat interpoblacional. De fet, precisament gràcies a l'aplicació d'aquest concepte i en concret al requeriment de no considerar els caràcters fixats a la població, el número d'espècies preexistents s'ha reduït, per sinonimització de moltes d'elles.

3.2. DELTA

La realització de monografies taxonòmiques és una feina tediosa. L'esforç de temps i la cura que exigeixen poden dur en molts casos a un declivi progressiu de la intensitat i minuciositat invertides que, en últim terme, es tradueix en una manca d'uniformitat i de qualitat dels treballs. Una possible solució per aquest problema és la utilització d'ordinadors per a la realització de les tasques més repetitives. Aquesta aproximació requereix la codificació de la informació taxonòmica de tal manera que sigui, per una banda, susceptible de ser manipulada per l'ordinador i, per l'altra, que pugui ser recuperada en llenguatge natural. El sistema **DELTA**

(*DEscription Language for TAxonomy*) (Dallwitz 1980, 1993) ofereixen el vincle de connexió necessari entre l'observació dels caràcters i la computerització del seu tractament, oferint un format flexible per a la codificació dels caràcters i un conjunt de programes d'ordenador per a la producció de la informació taxonòmica. Aquesta inclou des de descripcions en llenguatge natural fins a la identificació interactiva assistida per ordenador de taxons, passant per l'elaboració de claus i la conversió de les dades en altres formats susceptibles de ser tractats per programes filogenètics o fenètics.

Tota la informació taxonòmica que apareix en el present treball ha estat codificada seguint el format DELTA i totes les descripcions dels taxons han estat produïdes utilitzant els programes incorporats en aquest sistema. Per tant, actualment disposem d'una base de dades informatitzada de tota la informació taxonòmica de les espècies de *Dysdera* de l'Arxipèlag Canari. Un dels principals objectius del desenvolupament futur d'aquesta base de dades és la construcció de claus d'identificació interactives assistides per ordenador, a fi i efecte de facilitar la determinació dels espècimens recol.lectats en el futur. Com s'intenta transmetre en el present treball, les espècies de *Dysdera* que habiten les Canàries representen un model excepcional per a l'estudi d'un gran nombre de processos, ja siguin evolutius, ecològics o fisiològics. Evidentment, l'espai de temps i els recursos d'una tesi són del tot insuficient per tractar tots aquests aspectes, ja no diguem per aprofundir en cap d'ells. La possibilitat d'identificació del material d'aquest gènere per part de no-especialistes, permetria anar augmentant el coneixement sobre aquestes espècies, per poder així en el futur aprofundir en el estudi de qualsevol característica d'interès.