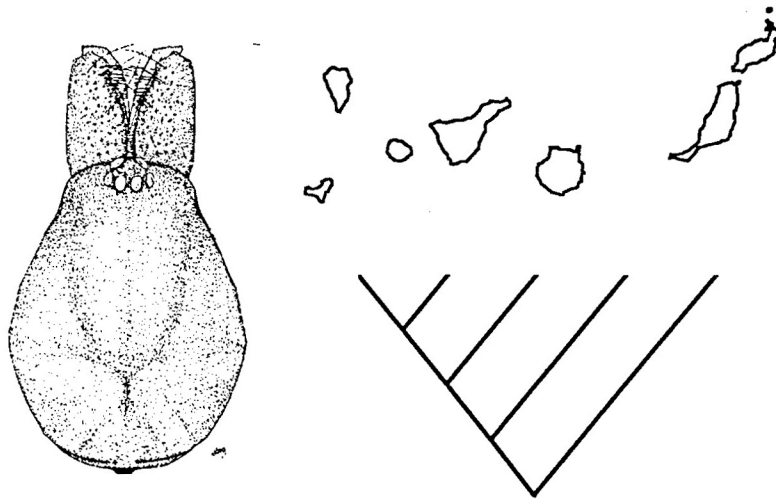


Departament de Biologia Animal  
Facultat de Biologia  
Universitat de Barcelona

Tesi Doctoral

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



Miquel Àngel Arnedo Lombarte

1998

---

## Analysis

An exhaustive analysis of the unweighted data matrix using the option *ie\** of Hennig86 yielded 6 most parsimonious cladograms 80 steps long, with a consistency index (ci) of 0.56 and a retention index (ri) of 0.69. The strict consensus tree of these cladograms shows an unresolved basal polytomy with three well-defined clades: a clade consisting of the eastern Canarian endemics with the exception of *D. lancerotensis*, a clade including the endemic species from the Western and Central Canaries and a clade containing two continental species plus the eastern endemic *D. lancerotensis*. Two weighted analyses of the original data matrix were performed. In the first case, original characters were weighted according to the maximum value of their rescaled index on the unweighted most parsimonious trees (values from 1 to 10 and truncated, as implemented in Hennig86). The result of this analysis was a single cladogram (weighted length= 308, ci= 0.81, ri= 0.89), the statistics of which reached stability after the second iteration. The second analysis was based on the optimality criterion of maximizing the value of a concave function of the homoplasy as implemented in the computer program PEE-WEE. A heuristic search using 400 iterations of random additions of taxa resulted in one cladogram of fit equal to 271.0 (rescaled fit 59%). In subsequent analyses, changing the concavity value ( $k=1$  and  $k=6$ ) yielded the same tree (fit= 222.3, 52%, and fit= 296.0, 62%, respectively). The tree with the best fit was identical to the successive weighted MPT's, which was in turn one of the unweighted MPT's. Therefore, this cladogram was chosen as the best supported by the data (Fig. 23). In the preferred tree, all Canarian endemics, again with the exception of *D. lancerotensis* which was most closely related to some continental species, appear as a monophyletic group. This Canarian clade is split into two main clades: the Eastern clade and the Western-Central clade. The species *D. sanborondon* from Fuerteventura is the first offshot of the Eastern clade.

These results should be considered as preliminary because of the undersampling of continental species (four species out of about 200). The addition of more taxa could result in changes in character state distribution in the cladograms or even in the definition of characters and their states. However, the explicit definition of

a list of primary homology statements will allow their critical evaluation in the light of new data.

## DISCUSSION

### *Colonization of the Canary Islands*

The results of the cladistic analysis support a minimum of two independent colonization events of the Canarian Archipelago, as represented on the one hand by *D. lancerotensis* and the other by remaining sampled Canarian taxa. However, the basal split of the Canarian clade into an Eastern group and a Western-Central one may suggest another independent colonization. Two different scenarios would equally fit the data. In the first scenario, the two clades would be the result of two independent colonization events from closely related continental taxa. In this case, a direct colonization of the Western or the Central Canaries from the continent or a complete removal of any Western-Central representative in the eastern islands should be postulated. In the second scenario, a single colonization event is proposed. Because of their age and proximity to the continent, the Eastern island would have been colonized first. Subsequently, an Eastern endemic could have been dispersed to the central islands where it would have given rise to a new clade. This scenario would require the extinction of any descendant of the first colonizer earlier than the branching of the common ancestor to the Eastern and the Western-Central species.

### *A major extinction event in the Eastern Canaries*

Whatever the real story, it seems quite probable that some kind of extinction occurred in the Eastern islands. This is supported by the large asymmetry of the two clades. Only five species are known to belong to the Eastern clade while more than 30 share the synapomorphies obtained in the cladistic analysis for the western-central

clade.

The species diversity of an oceanic island is the product of colonization and local diversification (Paulay, 1994). In turn, the relative contribution of each process to the actual species number is very much influenced by parameter like the island area, the distance from biota sources and the geological age. Taking into account the information regarding island age reveals some interesting patterns. When the log-transformed number of *Dysdera* species in each Canarian island is plotted against the log-transformed island age a clear relationship is observed (Fig. 24A). However, the statistical regression obtained is very poor ( $r^2= 0.317$ ). When a 95% confidence interval is considered, two islands seem to depart from the general trend: Tenerife has more species than expected while Lanzarote is poorer in species than expected. Removing both values does not result in a much better fit for the regression ( $r^2= 0.620$ ). Nevertheless, when the two eastern islands are removed from the analysis (Fig. 24B), the relationship is markedly improved ( $r^2= 0.866$ ). A major ecological differentiation exists between the Eastern Canaries and both the Central and Western ones. In the Canaries, a zone of temperature inversion is formed at roughly 1000 m a.s.l.. This is the result of the joint effect of the humid and cool tradewinds of the NE and the dry trade winds from the NW. An almost permanent cloud belt is formed in this zone. This cloud belt is the main water supply of the islands. Due to their older age, the eastern islands have been strongly eroded and their mountains rarely reach altitudes above 800 m. This fact prevents these islands from capturing the clouds and the humid trade winds. Moreover, a very dry and dusty wind blows from the nearby Sahara desert. This climatic regime brings about a lower density of habitats in the eastern islands compared to the central and western Canaries. The low number of endemics in the eastern islands could therefore be explained by several episodes of extinction mainly related to the major environmental change that took place on these islands. The distribution of the eastern endemic specimens seems to support this hypothesis. Most of the specimens were collected from sites located on the northern slopes of massifs over 400 m high. These places represent the wettest parts of these islands. The single specimen (belonging to *D. nesiotés*) found in a dry habitat (the sand dunes of Malpaís de Corona) was captured by night. Nevertheless, *Dysdera*

## ***El gènere Dysdera a les illes Canàries***

---

*lancerotensis* constitutes an exception to the rule. This species is spread over most of the island habitats, from mountain summits to lava fields, including places disturbed by human activity. An extremely high level of tolerance to a wide range of environmental conditions has already been reported for a closely related species, *D. crocota* (Cooke, 1968).

### *Distribution patterns in the Eastern Canaries*

A striking feature of Canarian *Dysdera* is that their distribution areas largely overlap (Arnedo *et al.*, 1996; Arnedo & Ribera, 1997). This pattern is also shown by the species of the Eastern Clade. In Fuerteventura, *D. spinidorsum* is found in the two known localities of *D. sanborondon*, while in Lanzarote and the northern islets *D. alegranzaensis* and *D. nesiotés* share most of the collection localities. While a clear size segregation exists between *D. sanborondon* and *D. spinidorsum*, no morphological differentiation related to a possible ecological distinction is found between *D. alegranzaensis* and *D. nesiotés*. The species *D. longa* from Fuerteventura is the only case of intra-island allopatric distribution, being restricted to the peninsula of Jandía. Several examples of allopatric distributions in arthropods and slugs between Jandía and the remaining regions of Fuerteventura have been reported (Hutterer, 1989; Juan *et al.*, in press). Finally, *D. lancerotensis* is spread over all the eastern islands and is sympatric with all the other Eastern endemics. While the sympatric distribution of *D. lancerotensis* is certainly secondary, as it is the result of an independent colonization, it is not so clear for the remaining species. The species cladogram does not help to elucidate this pattern. Optimization of the distribution of the eastern species in the cladogram (not shown) supports an initial colonization of Fuerteventura with a subsequent colonization of Lanzarote and the northern islets. However, the optimization is equivocal regarding the number of colonizations of Lanzarote. Under DELTRAN optimization two independent colonization events of Lanzarote, represented by *D. alegranzaensis* and *D. nesiotés*, are preferred. Under ACCTRAN optimization a single colonization of Lanzarote by a common ancestor of *D. alegranzaensis* and *D. nesiotés* with a subsequent recolonization of Fuerteventura

(*D. spinidorsum*) is obtained.

As mentioned in the introduction, the eastern Canaries are part of a single volcanic ridge parallel to the African coast. The depths between the islands are small (hardly 40 m between Fuerteventura, Lanzarote and the islets) and it is probable that all of them were connected several times during glaciation. This would help to explain the presence of the same three *Dysdera* species inhabiting both Lanzarote and the northern islets. However, the same geological scenario raises some questions on the different species distribution between the two main islands. Only one out of the six eastern endemic species is shared between Lanzarote and Fuerteventura. This pattern could suggest several rounds of species exchange. Some of them would be recent in time thus preventing morphological differentiation, as represented by *D. lancerotensis*, while other events would be ancient enough to lead to new species formation under an allopatric speciation model.

Another important aspect is the presence of *D. nesiotés* in the Selvagens islands. Some examples of shared species between Lanzarote-northern islets and the Selvagens are known: the spiders *Oecobius lampeli* (Araneae, Oecobiidae) and *Ozyptila atlantica* (Araneae, Thomisidae) have been reported from the Selvagens and the Eastern Canaries (Wunderlich, 1991); the beetle *Macrocoma oromiana* (Coleoptera, Chrysomelidae) can be found both in Selvagens and Alegranza; the genus *Ifnidius* (Coleoptera, Malachiidae) includes 1 species from Ifni, 1 species from Lanzarote-Alegranza and 1 species from the Selvagens; and the Selvagens endemic *Cardiophorus oromii* (Coleoptera, Elateridae) has its closest relatives in the Eastern Canaries. Even though the origin of the Selvagens Islands traces back to the Oligocene, most of the present-day emergent lands are probably the result of quaternary volcanic activity after a long period of immersion under the ocean (Bravo & Coello, 1978). Therefore, *D. nesiotés* probably colonized the Selvagens Islands from Lanzarote-northern islets in relatively recent times.

Surprisingly, none of the material made available for the present study could be assigned to the cosmopolitan species *D. crocota*. The same result was found by Wunderlich (1991), who in addition considered doubtful the only known report of this species in the Eastern islands (Schmidt, 1975). This species is widely distributed in

places disturbed by human activity not only in the remaining Canaries but throughout the world. The presence of the very closely related *D. lancerotensis* may explain the absence of *D. crocota* in these islands by direct competition for resources.

#### ACKNOWLEDGEMENTS

For loan of material, we would like to thank E. Enghoff (ZMK), O. Escolà (MZB), P. D. Hillyard (BMNH), G. Ortega (MCNT), C. Rolland (MNHN) and Miguel Villana (MNCN). Gonzalo Giribet and Salvi Carranza provided valuable comments on the manuscript and Núria Agustí helped with the artwork. We are also grateful to people of the *Serveis Científico Tècnics* of the Universitat de Barcelona for their help with the SEM work. The autonomous government of the Canaries supplied technical assistance in the expedition to Montaña Clara. This research was supported by projects DGICYT PB93-0811 and 2192-PGC 94A and grants FI grant from the *Generalitat* and a 'Ajut per a la finalització de la tesi doctoral' of the Universitat de Barcelona (to M. A).

#### REFERENCES

- Ancochea E, Brändle JL, Cubas CR, Hemán F, Huertas MJ. 1996.** Volcanic complexes in the eastern ridge of the Canary Islands: the Miocene activity of the island of Fuerteventura. *Journal of Volcanology and Geothermal Research* **70**: 183-204.
- Ancochea E, Fuster JM, Ibarrola E, Cendrero A, Coello J, Hemán F, Cantagrel JM, Jamond C. 1990.** Volcanic evolution of the island of Tenerife (Canary Islands) in the light of the new K-Ar data. *Journal of Volcanology and Geothermal Research* **44**: 231-249.
- Ancochea E, Hemán F, Cendrero A, Cantagrel JM, Fuster JM, Ibarrola E, Coello J. 1994.** Constructive and destructive episodes in the building of a young oceanic

- island, La Palma, Canary Islands, and the genesis of the Caldera de Taburiente. *Journal of Volcanology and Geothermal Research* **60**: 243-262.
- Anguita F, Hemán F. 1975.** A propagating fracture model versus a hot spot origin for the Canary Islands. *Earth and Planetary Science Letters* **27**: 11-19.
- Amedo MA, Oromi P, Ribera C. 1996.** Radiation of the genus *Dysdera* (Araneae, Haplogynae, Dysderidae) in the Canary Islands: the Western Islands. *Zoologica Scripta* **25**: 241-274.
- Amedo MA, Ribera C. 1996.** *Dysdera ratonensis* Wunderlich, 1991 (Arachnida, Araneae) a troglomorphic species from La Palma, Canary Islands: Description of the male and redescription of the female. *Revue Arachnologique* **11**: 109-122.
- Amedo MA, Ribera C. In Press.** Radiation of the genus *Dysdera* (Araneae, Haplogynae, Dysderidae) in the Canary Islands: The island of Gran Canaria. *Zoologica Scripta*.
- Baum DA. 1992.** Phylogenetic species concepts. *Trends in Ecology & Evolution* **7**: 1-2.
- Berland L, Denis J. 1946.** Les araignées des îles de l'Atlantique. *Mémoires de la Société Biogéographique de Bruxelles* **8**: 219-237.
- Blackwall L. 1864.** Notice of spiders indigenous to the Salvages, received from the Barao do Castello de Paiva. *The Annals and Magazine of Natural History* **14**: 74-180.
- Böhle U, Hilger HH, Martin WF. 1996.** Island colonization and evolution of the insular woody habit in *Echium* L. (Boraginaceae). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **93**: 11470-11475.
- Bravo T, Coello J. 1978.** Aportación a la geología y petrología de las islas Salvajes. In: *Contribución al estudio de la historia natural de las Islas Salvajes*. Santa Cruz de Tenerife: Aula de Cultura de Tenerife, 15-35.
- Bremer K. 1994.** Branch support and tree stability. *Cladistics* **10**: 295-304.
- Cantagrel JM, Cendrero A, Fuster JM, Ibarrola E, Jamond C. 1984.** K-Ar chronology of the volcanic eruptions in the Canarian archipelago: island of La Gomera. *Bulletin of Volcanology* **47**: 597-609.



- Carpenter JM. 1988.** Choosing among multiple equally parsimonious cladograms. *Cladistics* **4**: 291-296.
- Coddington JA, Scharff N. 1994.** Problems with zero-length branches. *Cladistics* **10**: 415-424.
- Coello J, Cantagrel JM, Hemán F, Fuster JM, Ibarrola E, Ancochea E, Casquet C, Jamond C, Díaz de Terán JR, Cendrero A. 1992.** Evolution of the eastern volcanic ridge of the Canary Islands based on new K-Ar data. *Journal of Volcanology and Geothermal Research* **53**: 251-274.
- Cooke JAL. 1968.** Factors affecting the distribution of some spiders of the genus *Dysdera* (Araneae, Dysderidae). *Entomologist's monthly magazine* **103**: 221-225.
- Dallwitz MJ. 1980.** A general system for coding taxonomic descriptions. *Taxon* **29**: 41-46. **Dallwitz MJ, Paine TA, Zurcher EJ. 1993.** *User's guide to the DELTA system: A general system for processing taxonomic descriptions*. Canberra.
- Davis JI, Nixon KC. 1992.** Populations, genetic variation, and the delimitation of phylogenetic species. *Systematic Biology* **41**: 421-435.
- De Pinna MCC. 1991.** Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics* **7**: 367-394.
- Deeleman-Reinhold C, Deeleman PR. 1988.** Revision des Dysderinae. *Tijdschrift voor Entomologie* **131**: 141-269.
- Denis J. 1941.** Les araignées des Îles Canaries. *Annales de la Société entomologique de France* **110**: 105-130.
- Denis J. 1963.** Spiders from the Madeira and Selvage Islands. *Boletim do Museu Municipal do Funchal* **17**: 29-48.
- Dunin PM. 1989.** Material on the fauna of spiders of the family Dysderidae (Aranei) of Turkmenistan. *Revue d'Entomologie de l'URSS* **68**: 865-874.
- Dunin PM. 1992.** The spider family Dysderidae of the Caucasian fauna (Arachnida, Aranei, Haplogynae). *Arthropoda Selecta* **1**: 35-76.
- Farris JS. 1988.** *HENNIG* 86. Port Jefferson Station, New York.
- Ferrandez MA. 1996.** Notas sobre los Disdéridos ibéricos VIII. Nuevas especies del género *Dysdera* Latreille, 1804 (Araneae, Dysderidae). *Boletín de la Real*

---

*Sociedad Española de Historia Natural (Sección Biológica)* **92**: 75-83.

- Francisco Ortega J, Jansen RK, Santos Guerra A. 1996.** Chloroplast DNA evidence of colonization, adaptive radiation, and hybridization in the evolution of the macaronesian flora. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **93**: 4085-4090.
- Fuster JM, Hemán F, Cendrero A, Coello J, Cantagrel JM, Ancochea E, Ibarrola E. 1993.** Geocronología de la Isla de El Hierro (Islas Canarias). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Geológica)* **88**: 85-97.
- Goloboff PA. 1993.** Estimating character weights during tree search. *Cladistics* **9**: 83-91.
- Goloboff PA. 1996a.** *PEE-WEE* (v. 2.5.1). American Museum of Natural History, New York.
- Goloboff PA. 1996b.** *PHAST* (v. 1.1). American Museum of Natural History, New York.
- Goloboff PA. 1996c.** *NONA* (v. 1.5.1). American Museum of Natural History, New York.
- González P, Pinto F, Nogales M, Jiménez-asensio J, Hernández M, Cabrera VM 1996.** Phylogenetic relationships of the Canary Islands endemic lizards genus *Gallotia* (Sauria: Lacertidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **6**: 63-71.
- Gustafsson MHG, Bremer K. 1995.** Morphology and phylogenetic interrelationships of the Asteraceae, Calyceraceae, Campanulaceae, Goodeniaceae, and related families (Asterales). *American Journal of Botany* **82**: 250-265.
- Hutterer R. 1989.** Recent and fossil slugs of the genus *Parmacella* in the Canary Islands, with the description of three new species. *Archives fuer Molluskenkd* **120**: 73-93.
- Juan C, Oromí P, Hewitt GM. 1995.** Mitochondrial DNA phylogeny and sequential colonization of Canary Islands by darkling beetles of the genus *Pimelia* (Tenebrionidae). *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **261**: 173-180.
- Juan C, Oromi P, Hewitt GM. 1996a.** Phylogeny of the genus *Hegeter* (Tenebrionidae, Coleoptera) and its colonization of the Canary Islands deduced from cytochrome oxidase I mitochondrial DNA sequences. *Heredity* **76**: 392-403.

- Juan C, Ibrahim KM, Oromí P, Hewitt GM. 1996b.** Mitochondrial DNA sequence variation and phylogeography of *Pimelia* darkling beetles on the Island of Tenerife (Canary Islands). *Heredity* **77**: 589-598.
- Juan C, Ibrahim KM, Oromí P, Hewitt GM. In Press.** The phylogeography of the darkling beetle *Hegeter politus* in the eastern Canary Islands. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences*.
- Kim SC, Crawford DJ, Francisco Ortega J, Santos Guerra A. 1996.** A common origin for woody *Sonchus* and five related genera in the Macaronesian islands: Molecular evidence for extensive radiation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **93**: 7743-7748.
- Kraus O. 1978.** Liphistius and the evolution of spider genitalia. *Arachnology; Symposia of the Zoological Society of London* **42**: 235-254.
- Kulczynski W. 1899.** Arachnoidea opera Rev. E. Schmitz collecta in insulis Maderianis et un insulis Selvages dictis. *Rozprawy sprawozdania z posiedzen wydzialu matematyczno przyrodniczego Akademji umiejetnosci* **36**: 319-461.
- Latreille PA. 1804.** Tableau méthodique des insectes. In: *Dictionnaire (Nouveau) d'histoire naturelle*. Paris, **24**: 129-200.
- Mcheidze TS. 1972.** Novije Vide paukov roda Harpactocrates (Dysderidae). *Bulletin of the Academy of Sciences of the Georgian SSR* **68**: 741-743.
- Mes THM, T'Hart H. 1996.** The evolution of growth-forms in the Macaronesian genus *Aeonium* (Crassulaceae) inferred from chloroplast DNA RFLPs and morphology. *Molecular Ecology* **5**: 351-363.
- Mitchell-Thomé RC. 1985.** Radiometric studies in Macaronesia. *Boletim do Museu Municipal do Funchal* **37**: 52-85.
- Nelson G, Platnick NI. 1981.** *Systematics and Biogeography: Cladistics and Vicariance*. New York. Columbia Univ. Press.
- Nixon KC, Carpenter JM. 1993.** On outgroups. *Cladistics* **9**: 413-426.
- Nixon KC, Carpenter JM. 1996.** On consensus, collapsibility, and clade concordance. *Cladistics* **12**: 305-321.
- Nixon KC, Wheeler QD. 1990.** An amplification of the phylogenetic species concept. *Cladistics* **6**: 211-224.

- Nixon KC, Wheeler QD. 1992.** Extinction and the origin of species. In: Novacek MJ, Wheeler QD eds. *Extinction and phylogeny*. New York: Columbia University Press, 119-143.
- Paulay G. 1994.** Biodiversity on oceanic islands: its origin and extinction. *American Zoologist* **34**: 134-144.
- Platnick NI, Coddington JA, Forster RR, Griswold CE. 1991.** Spinneret morphology and the phylogeny of haplogynae spiders (Araneae, Araneomorpha). *American Museum Novitates* **3016**: 1-73.
- Rambla M. 1978.** Arácnidos de las Islas Salvajes (Opiliones y Araneidos). In: *Historia natural de las Islas Salvajes*. Tenerife: Aula de Cultura de Tenerife, 129-137.
- Rando JC, Hernández E, López M, González AM. 1997.** Phylogenetic relationships of the Canary Islands endemic lizard genus *Gallotia* inferred from mitochondrial DNA sequences: incorporation of a new subspecies. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **8**: 114-116.
- Reimoser E. 1919.** Katalog der echten Spinnen (Araneae) des Paläarktischen Gebietes. *Abhandlungen-Zoologisch botanischen gesellschaft in Wien* **10**: 1-180.
- Ribera C, Amedo MA. 1994.** Description of *Dysdera gollumi* (Araneae, Haplogynae), a new troglobitic species from Tenerife, Canary Islands, with some comments on Canarian *Dysdera*. *Memoires de Biospeologie* **21**: 115-119.
- Ribera C, Ferrández MA. 1986.** Tres nuevas especies de Disdéridos (Arachnida: Araneae) cavernícolas de la Península Ibérica. *Publicaciones del Departamento de Zoología de la Universidad de Barcelona* **12**: 51-58.
- Sauer EGF, Rothe P. 1972.** Ratite eggshells from Lanzarote. Canary Islands. *Science* **176**: 43-45.
- Schmidt G. 1973.** Zur Spinnenfauna von Gran Canaria. *Zoologische Beiträge* **19**: 347-392.
- Schmidt G. 1975.** Zur Spinnenfauna von Lanzarote (Kanarischen Inseln). *Zoologische Beiträge* **21**: 239-245
- Schult J. 1980.** Die Genitalstrukturen haplogyner Araneae unter phylogenetischem Aspektn (Arachnida). D. Phil. Thesis, Hamburg.
- Schult J. 1983.** Taster haplogyner Spinnen unter phylogenetischem Aspekt

## ***El gènere Dysdera a les illes Canàries***

---

- (Arachnida: Araneae). *Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg* **26**: 69-84.
- Simon E. 1882.** Études arachnologiques 13e mémoire. Descriptions d'espèces et de genres nouveaux de la famille des Dysderidae. *Annales de la Société entomologique de France* **XX**: 201-240.
- Simon E. 1883.** Études Arachnologiques XIV Mè., matériaux pour servir à la faune arachnologique des Îles de l'Océan Atlantique. *Annales de la Société entomologique de France* **6**: 294-298.
- Simon E. 1907.** Étude sur les Araignées de la sous-section des Haplogynes. *Annales de la Société entomologique de Belgique* **51**: 246-264.
- Simon E. 1910.** Catalogue raisonné des Arachnides du Nord de l'Afrique, 1ere partie. *Annales de la Société entomologique de France* **79**: 265-332.
- Simon E. 1912.** Arachnides recueillis par M.L. Garreta à l'Île Grande-Salvage. *Bulletin de la Société entomologique de France* **2**: 59-61.
- Thorpe RS, McGregor DP, Cumming AM, Jordan WC. 1994.** DNA evolution and colonization sequence of island lizards in relation to geological history: mtDNA RFLP, cytochrome B, cytochrome oxidase, 12S rRNA sequence, and nuclear RAPD analysis. *Evolution* **48**: 230-240.
- Thorpe RS, Malhotra A, Black H, Daltry JC, Wuester W. 1995.** Relating geographic pattern to phylogenetic process. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B Biological Sciences* **349**: 61-68.
- Wheeler QD, Nixon KC. 1990.** Another way of looking at the species problem: A reply to De Queiroz and Donoghue. *Cladistics* **6**: 77-81.
- Wunderlich J. 1987.** Die Spinnen der Kanarischen Inseln und Madeiras. *Taxonomy and Ecology* **1**: 1-435.
- Wunderlich J. 1991.** Die Spinnen-fauna der Makaronesischen Inseln. *Beiträge zur Araneologie* **1**: 1-619.

## FIGURES

Figure 1. Maps. A, Location of the Canaries and the remaining Macaronesian archipelagos. B, The Canary Islands. C, Fuerteventura, Lanzarote and the islets.

Figure 2. Diagrams showing the the male copulatory bulbus characters discussed in text. A, frontal view. B, external view. C, posterior view. D-G, different types of DD: D-F, frontal view; G, DD type F, distal tip internal view.

Figure 3. Diagrams showing the the endogyne characters discussed in text. A, sagittal section of the female genital region. B, anterior diverticle, dorsal view. C, anterior diverticle (AVD absent), ventral view. D, anterior diverticle (AVD present), ventral view. E, transversal section of the anterior diverticle (AVD present), posterior view. F, posterior diverticle, dorsal view.

Figure 4. *Dysdera aleganzaensis*. A, Carapace, dorsal. B, left chelicera, ventral. C, right male bulbus, external. D-F, endogyne anterior diverticle: D, dorsal; E, ventral (S separated); F, lateral. Scale bars in mm.

Figure 5. *Dysdera aleganzaensis* right male bulbus. A, DD frontal. B, DD external. C, DD posterior. D, P internal.

Figures 6. *Dysdera aleganzaensis* spinnerets. A, right ALS. B, right PLS.

Figure 7. *Dysdera lancerotensis*. A, Carapace, dorsal. B, left chelicera, ventral. C, right male bulbus, external. D-F, endogyne anterior diverticle: D, dorsal; E, ventral; F, lateral. G, *Dysdera crocota* endogyne anterior diverticle, dorsal. Scale bars in mm.

Figure 8. *Dysdera lancerotensis* right male bulbus. A, DD frontal. B, DD frontal of *Dysdera crocota*. C, DD, external. E, DD posterior. F, P external.

***El gènere Dysdera a les illes Canàries***

---

Figures 9. *Dysdera lancerotensis* spinnerets. A, right ALS. B, right PLS.

Figure 10. *Dysdera longa*. A, Carapace, dorsal. B, left chelicera, ventral. C, right male bulbus, external. D, male abdomen, lateral. E-G, endogyne anterior diverticle: E, dorsal; F, ventral (S separated); G, lateral. Scale bars in mm.

Figure 11. *Dysdera longa* right male bulbus. A, DD frontal. B, DD external. C, DD posterior. D, P internal.

Figures 12. *Dysdera longa* spinnerets. A, right ALS. B, right PLS.

Figure 13. *Dysdera nesiotés*. A, Carapace, dorsal. B, left chelicera, ventral. C, right male bulbus, external. D-H, endogyne anterior diverticle: D, dorsal; E, ventral; F, lateral; G-H, variability, ventral. Scale bars in mm.

Figure 14. *Dysdera nesiotés* right male bulbus. A, DD frontal. B, DD external. C, DD posterior. D, P external.

Figures 15. *Dysdera nesiotés* spinnerets. A, right ALS. B, right PMS (lower) and PLS (upper).

Figure 16. ***Dysdera sanborondon sp. nov.*** A, Carapace, dorsal. B, left chelicera, ventral. C, right male bulbus, external. D-F, endogyne anterior diverticle: D, dorsal; E, ventral; F, lateral. Scale bars in mm.

Figure 17. ***Dysdera sanborondon sp. nov.*** right male bulbus. A, DD external. B, DD frontal. C, DD posterior. D, P internal.

Figures 18. ***Dysdera sanborondon sp. nov.*** spinnerets. A, right ALS. B, right PMS (lower) and PLS (upper).

Figure 19. *Dysdera spinidorsum*. A, Carapace, dorsal. B, left chelicera, ventral. C, right male bulbus, external. D-F, endogyne anterior diverticle: D, dorsal; E, ventral; F, lateral. Scale bars in mm.

Figure 20. *Dysdera spinidorsum* right male bulbus. A, DD frontal. B, DD external. C, DD posterior. D, P internal.

Figures 21. *Dysdera spinidorsum* spinnerets. A, right ALS. B, right PLS.

Figure 22. Leg dorsal spination pattern (upper border= proximal border). A-C, tibia. E-F, femur.

Figure 23. The preferred cladogram. Numbers in circles refer to the clades listed in Table 8. Numbers under the branches refer to the Bremer support: before the slash, calculated under the maximum parsimony criterion (from trees 30 steps longer), rescaled and weighted, and after the slash under the maximum fit criterion (from trees of a lesser fit of 10) (see text for further details).

Figure 24. Regression plots of the log-transformed number of endemics against log-transformed island ages (upper and lower curves representing 95% confidence interval). Abbreviations as in Table 9. A, all the islands included in the regression. B, Eastern islands excluded from the regression. ( $r^2$ = regression coefficient,  $m$ = slope,  $b$ = constant).



TABLES

TABLE 1. Intraspecific spination variability of *Dysdera alegranzaensis*

TABLE 2. Intraspecific spination variability of *Dysdera lancerotensis*

TABLE 3. Intraspecific spination variability of *Dysdera longa*

TABLE 4. Intraspecific spination variability of *Dysdera nesiotés*

TABLE 5. Intraspecific spination variability of *Dysdera spinidorsum*

TABLE 6. Character data matrix

TABLE 7. List of the number of steps, the consistency index (ci), the retention index (ri) and the fit (multiplied by 100) of the characters used in the analysis

TABLE 8. List of unambiguous changes supporting each of the clades of the preferred cladogram (Fig. 23)

TABLE 9. Number of endemics and the estimated age of each Canarian island. The values in brackets in the island age column are the ones used in the regressions.

TABLE 1.

*Dysdera alegranzaensis*

	Proximal	Med.-Proximal	Medial-Distal	Distal
Tibia 3 dorsal	1.2-4.1	0	0	1.0-1.1
Tibia 4 dorsal	0-1.0-1.1	0	0	0-1.0-1.0-1
Tibia 3 ventral	1.0.0-1	0.0.0-1	0	0-1.0.0-1
Tibia 4 ventral	1.0.1	0.0.0-1.	0	0-1.0.1
		Number of rows		Number of spines
Femur 3 dorsal		0-1		0-1
Femur 4 dorsal		2		1-3.2-6

***El gènere Dysdera a les illes Canàries***

TABLE 2.

*Dysdera lancerotensis*

	Proximal	Med.-Proximal	Medial-Distal	Distal
Tibia 3 dorsal	1.0.1	0	0	1.0.1
Tibia 4 dorsal	0-1.0.1	0-1.0.0	0	0-1.0.1
Tibia 3 ventral	0-1.0-2.0	0	0	0
Tibia 4 ventral	0-1.0-2.0	0	0	0
	Number of rows		Number of spines	
Femur 1 frontal distal	2		0-2	
Femur 2 frontal distal	1		0-1	
Femur 3 dorsal	0		0	
Femur 4 dorsal	2		0-1.0-3	

TABLE 3.

*Dysdera longa*

	Proximal	Med.-Proximal	Medial-Distal	Distal
Tibia 3 dorsal	1.0-2.0-1	0	0	1.0.0-1
Tibia 4 dorsal	0-1.0.0-1	0	0-1.0.0	0-1.0.0-1
Tibia 3 ventral	1.0-1.0	0	0	0-1.0.0-1
Tibia 4 ventral	0-1.0.0-1	0	0	0
		Number of rows		Number of spines
Femur 3 dorsal		0		0
Femur 4 dorsal		1		8-13

***El gènere Dysdera a les illes Canàries***

TABLE 4.

*Dysdera nesiotés*

	Proximal	Med.-Proximal	Medial-Distal	Distal
Tibia 3 dorsal	1.0-2.0-1	0	0	1.0.0-1
Tibia 4 dorsal	0-1.0.1	0	0	0-1.0.1
Tibia 3 ventral	0-2.0.0-1	0	0	0-1.0.0
Tibia 4 ventral	0-1.0-1.0-1	0	0	0-1.0.0-1
		Number of rows		Number of spines
Femur 3 dorsal		0-1		0-2
Femur 4 dorsal		2		1-6.4-7

TABLE 5.

*Dysdera spinidorsum*

	Proximal	Med.-Proximal	Medial-Distal	Distal
Tibia 3 dorsal	1.1-2.1	0	0	1.0.1
Tibia 4 dorsal	0-1.0-1.1	0	0	0.0.1
Tibia 3 ventral	1.0.0-1	0	0	0-1.0.0
Tibia 4 ventral	1.0.0-1	0	0	0-1.0.0
		Number of rows	Number of spines	
Femur 3 dorsal		0	0	
Femur 4 dorsal		2	1-2.4-8	

***El gènere Dysdera a les illes Canàries***

TABLE 6.

Eastern Canaries							
<i>D. alegranzaensis</i>	00001	10101	01100	24?11	10001	10010	0110
<i>D. lancerotensis</i>	11012	01000	10101	0110?	??1?0	21100	0020
<i>D. longa</i>	00001	10100	11100	14?10	02001	10000	2120
<i>D. nesiotés</i>	00001	10100	01110	14?10	20001	10111	0110
<i>D. sanborondon</i>	00002	10010	01100	14?1?	00000	?0100	2120
<i>D. spinidorsum</i>	00001	10100	01110	14?10	20001	10111	0110
Western & Central Canaries							
<i>D. ambulotenta</i>	00000	10000	11100	20010	00010	10000	0120
<i>D. enghoffi</i>	00000	11000	11100	20010	10000	10100	1121
<i>D. liostethus</i>	00110	10011	11100	22011	11010	00100	1111
<i>D. montanetensis</i>	00000	11000	11100	20010	10010	20000	0121
<i>D. tibicena</i>	00000	11000	11100	22011	11010	00100	1111
Continental							
<i>D. crocota</i>	11112	11010	10?0?	0110?	??1?0	21100	0020
<i>D. l. melillensis</i>	10112	11000	10001	0100?	??1?0	20010	0000
<i>D. mucronata</i>	00102	11010	01010	0300?	??000	20000	1120
<i>D. scabricula</i>	00112	12000	11110	1300?	??000	10000	1120
Outgroup	00000	00000	00000	0000?	??000	100?0	0000

TABLE 7.

<b>character</b>	<b>step</b>	<b>ci</b>	<b>ri</b>	<b>fit</b>	<b>character</b>	<b>step</b>	<b>ci</b>	<b>ri</b>	<b>fit</b>
	<b>s</b>					<b>s</b>			
<b>1</b>	1	100	100	100	<b>18</b>	1	100	100	100
<b>2</b>	1	100	100	10	<b>19</b>	1	100	100	100
<b>3</b>	4	25	25	50	<b>20</b>	2	50	50	75
<b>4</b>	3	33	50	60	<b>21</b>	3	66	66	75
<b>5</b>	3	66	87	75	<b>22</b>	2	100	100	100
<b>6</b>	2	50	0	75	<b>23</b>	1	100	100	100
<b>7</b>	5	40	50	50	<b>24</b>	2	50	66	75
<b>8</b>	1	100	100	100	<b>25</b>	1	100	100	100
<b>9</b>	4	25	0	50	<b>26</b>	4	50	60	60
<b>10</b>	2	50	0	75	<b>27</b>	1	100	100	100
<b>11</b>	4	25	40	50	<b>28</b>	4	25	57	50
<b>12</b>	1	100	100	100	<b>29</b>	2	50	66	75
<b>13</b>	3	33	60	60	<b>30</b>	1	100	100	100
<b>14</b>	2	50	66	75	<b>31</b>	4	50	60	60
<b>15</b>	1	100	100	100	<b>32</b>	1	100	100	100
<b>16</b>	4	50	75	60	<b>33</b>	4	50	60	60
<b>17</b>	4	100	100	100	<b>34</b>	1	100	100	100



***El gènere Dysdera a les illes Canàries***

---

TABLE 8.

---

<b>Clade 16</b>	14: 0 → 1, 17: 0 → 3, 31: 0 → 1
<b>Clade 17</b>	2: 0 → 1, 18: 0 → 1, 27: 0 → 1, 28: 0 → 1
<b>Clade 18</b>	1: 0 → 1, 4: 0 → 1, 15: 0 → 1, 17: 0 → 1, 23: 0 → 1, 26: 1 → 2
<b>Clade 19</b>	17: 0 → 2, 20: 0 → 1, 22: 0 → 1, 26: 1 → 0, 33: 2 → 1
<b>Clade 20</b>	28: 0 → 1, 31: 0 → 1
<b>Clade 21</b>	21: 0 → 1, 34: 0 → 1
<b>Clade 22</b>	5: 2 → 0, 24: 0 → 1
<b>Clade 23</b>	14: 0 → 1, 28: 0 → 1, 30: 0 → 1
<b>Clade 24</b>	29: 0 → 1, 33: 2 → 1
<b>Clade 25</b>	5: 2 → 1, 8: 0 → 1, 25: 0 → 1
<b>Clade 26</b>	17: 0 → 4
<b>Clade 27</b>	19: 0 → 1
<b>Clade 28</b>	12: 0 → 1, 32: 0 → 1
<b>Clade 29</b>	5: 0 → 2, 6: 0 → 1

---

TABLE 9.

---

Island	Num. of endemics	Island age (Myr)
Fuerteventura (F)	4	20-22 (21)
Lanzarote (L)	3	15-19 (17)
Gran Canaria (C)	10	14-16 (15)
Tenerife (T)	21	11.6-14 (13)
La Gomera (G)	8	10-12 (11)
La Palma (P)	3	1.6-2 (1.8)
El Hierro (H)	2	0.8-1 (0.9)

---

## El gènere *Dysdera* a les illes Canàries

APPENDIX 1. Material examined from the species included in the cladistic analysis (Eastern species excluded).

### Western & Central Canaries

*D. ambulotenta*: 1 ♂ holotype, num. 2557 stored at UB; Cueva del Viento-Sobrado, Icod de los Vinos, Tenerife; 14/5/81, J.L.Martin leg.. 1 ♀ alotype, num. 2525 stored at UB; Cueva Viento-Sobrado, Icod de los Vinos, Tenerife; 14/4/81, J.L. Martín leg.. 1 ♂, num. 2512 stored at UB; Cueva de los Roques, La Orotava, Tenerife; 11/8/86, J.L.Martín leg.. 1 ♀, 2511 stored at UB; Cueva del Bucio, La Orotava, Tenerife; 1/4/91, Lucas & Rando leg.. 1 ♀, num. 3184 stored at UB; Cueva de los Roques, La Orotava, Tenerife; 25/9/96, P. Oromí leg..

*D. enghoffi*: 1 ♀, num. 2594 stored at UB; Pinar del Infante, La Gomera; 2/1/82, P.Oromi leg.. 1 ♀, num. 2643 stored at ZMK; Bosque del Cedro, SW. from La Cerpa (1000-1400m.), La Gomera; 6/2/89, H.Enghoff leg.. 1 ♂ holotype, num. 2651 stored at ZMK; El Cedro, (1100m.), La Gomera; 10/2/89, H.Enghoff leg.. 1 ♀ num. 2658 stored at ZMK; Bosque del Cedro, near Montaña Asomada, N La Laguna Grande (1180m.), La Gomera; 6/2/89, H.Enghoff leg.. 1 ♀, num. 2592 stored at UB; Bco. Matarnos, La Gomera; 10/9/93, P.Oromi leg.. 1 ♀, num. 4130 stored at UB; Bco. Aramaque, near Los Acevinos, La Gomera; 28/4/95, Oromi & Arnedo leg.. 1 ♀, num. 4163 stored at UB; Bco. de Juel, La Gomera; 1/5/95, Oromi & Arnedo leg..

*D. liostethus*: 1 ♀, num. 2593 stored at UB; Bco. Matarnos, La Gomera; 10/9/93, P.Oromi leg.. 1 ♂, num. 2595 stored at UB; Bco. Majona, La Gomera; 29/12/93, P.Oromi leg.. 1 ♀, num. 2783 stored at UB; Pinar del Infante, La Gomera; 2/1/82, P.Oromi leg.. 1 ♂, num. 2914 stored at UB; Los Pajaritos, La Gomera; 29/4/95, Oromi & Arnedo leg. 1 ♂, num. 2926 stored at UB; Bco. de Juel, La Gomera; 1/5/95, Oromi & Arnedo leg.. 1 ♀, num. 2971 stored at UB; Monte del Dinero, 900m., La Gomera; 29/12/94, P.Oromi leg.. 1 ♀, num. 2538 stored at UL; MSS (Mauri-3), El Golfo, El Hierro; 21/4/85, J.L.Martín leg.. 1 ♀, num. 2541

stored at UL; forest path El Denabado, El Hierro; 18/11/85, A.L.Medina leg.. 1♀, num. 2661 stored at ZMK; Punta Arenas Blancas (<10m), El Hierro; 1/2/89, H.Enghoff leg.. 2♀, num. 2663 stored at ZMK; El Fayal, c. 4km. SSW Mirador de Jinama (1350m), El Hierro; 2/2/89, A. & H.Enghoff leg.. 1♀, num. 3201 stored at UB; Tiñor, Valverde, El Hierro; 4/2/97, P. Oromí leg..

*D. montanetensis*: 1♀, num. 2519 stored at UB; Cueva Labrada-Mechas, El Sauzal, Tenerife; 28/3/83, J.L. Martín leg.. 1♂, num. 2580 stored at UL; MSS, Aguamansa, La Orotava, Tenerife; 4/8/85, J.L.Martín & A.Machado leg.. 1♀, num. 2516 stored at UL; Cueva Labrada, Los Sauzales, Tenerife; 4/11/91, J.L.Martín leg.. 1♀, num. 4795 stored at UB; Las Raices, El Rosario, Tenerife; -/11/93, Arnedo & Ribera leg.. 1♂ holotype, num. 2560 stored at UL; La Montañeta, MSS 6-9, Garachico, Tenerife; 26/4/88, A.L. Medina leg.. 1♀, num. 2770 stored at UB; Fuente de Mesa, Tenerife; 9/3/84, J.M. Peraza leg..

*D. tibicena*: 1♂ holotype, num. 3049 stored at UB; Pinar de Tamadaba, Agaete, Gran Canaria; 14/2/96, Arnedo, Emerson, Fragoso, Juan & Oromi leg.. 1♂, 1♀ paratypes, num. 2660 stored at ZMK; Casa Forestal, Pinar de Tamadaba (1100), Agaete, Gran Canaria; 1/1/90, H.Enghoff & M.Baez leg.. 1♂ paratype, num. 3036 stored at UB; Barranco de Guayadeque, Agüimes, Gran Canaria; 12/2/96, Arnedo & Emerson leg.. 1♂ paratype, num. 3026 stored at UB; near Cumbre de Pajonales, Tejeda, Gran Canaria; 11/2/96, Arnedo, Emerson & Oromi leg.. 1♀ paratype, num. 3013 stored at UB; Degollada de las Brujas, N slope, Mogán, Gran Canaria; 10/2/96, Arnedo, Emerson & Oromi leg..

## Continental

*D. crocota*: 1♂, stored at UB; Cova dels Encenalls, Castelló, Península Ibèrica; 27/2/93, Arnedo & Ribera leg.. 1♂, stored at UB; Sitges, Península Ibèrica; 19/4/93, G. García leg.. 1♀, stored at UB; Los Llanos de Aridane, La Palma; 27/6/97, A. Camacho leg.. 1♀, stored at MNCN; Cabrera, Illes Balears; 21/4/73, E. Ortiz leg.. 1♀, stored at MNCN; Majadahonda, Península Ibèrica; 31/5/84, E.

### ***El gènere Dysdera a les illes Canàries***

---

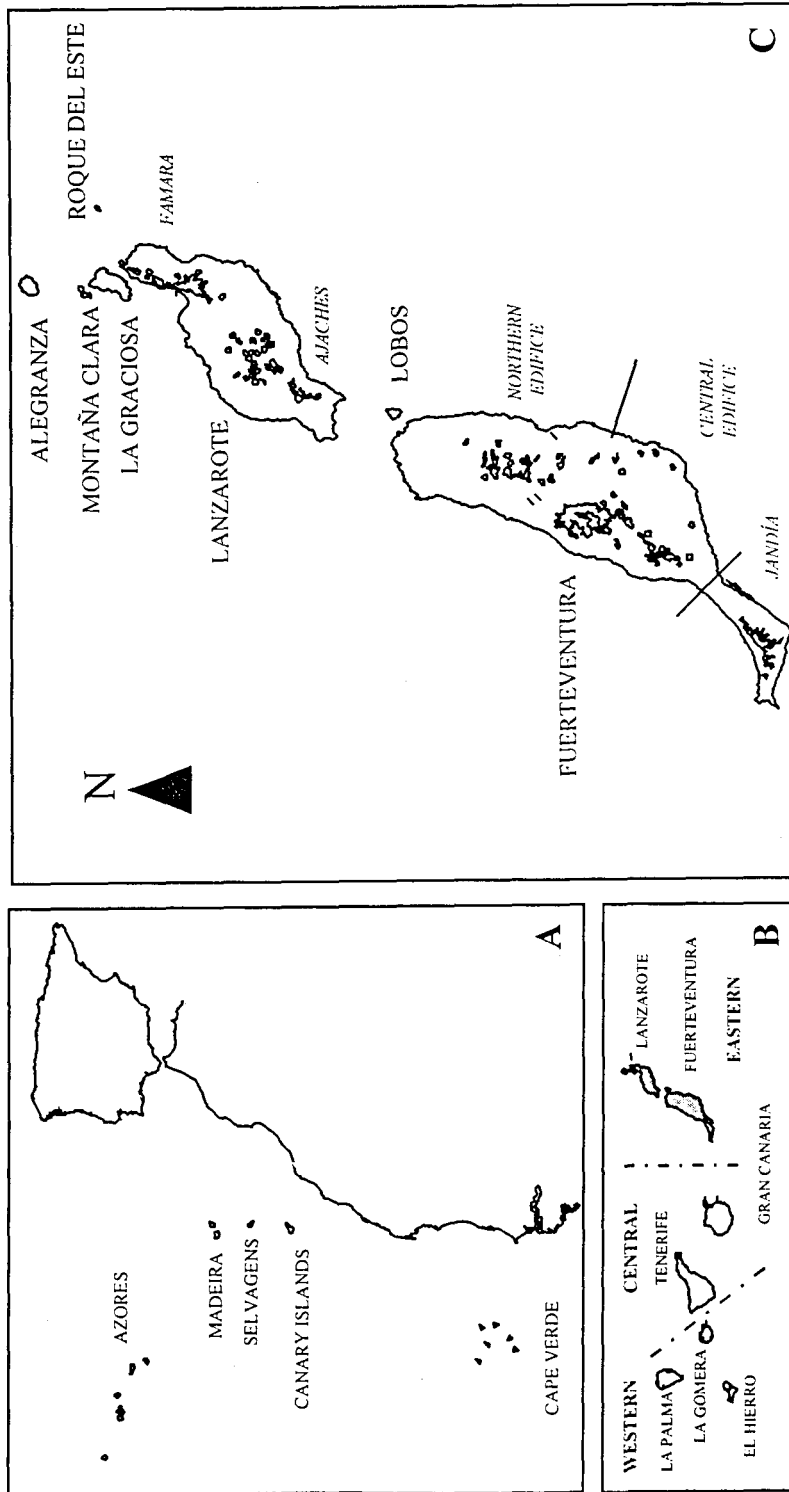
Ortiz leg.. 1 ♀, stored at MNCN; Murcia, Península Ibèrica; 3/1/57, J. F. Nonidez leg..

*D. lucidipes melillensis*: 2 ♂♂, 3 ♀♀; stored at MNCN; Melilla (Esp), Marruecos; unknown data, Arias leg..

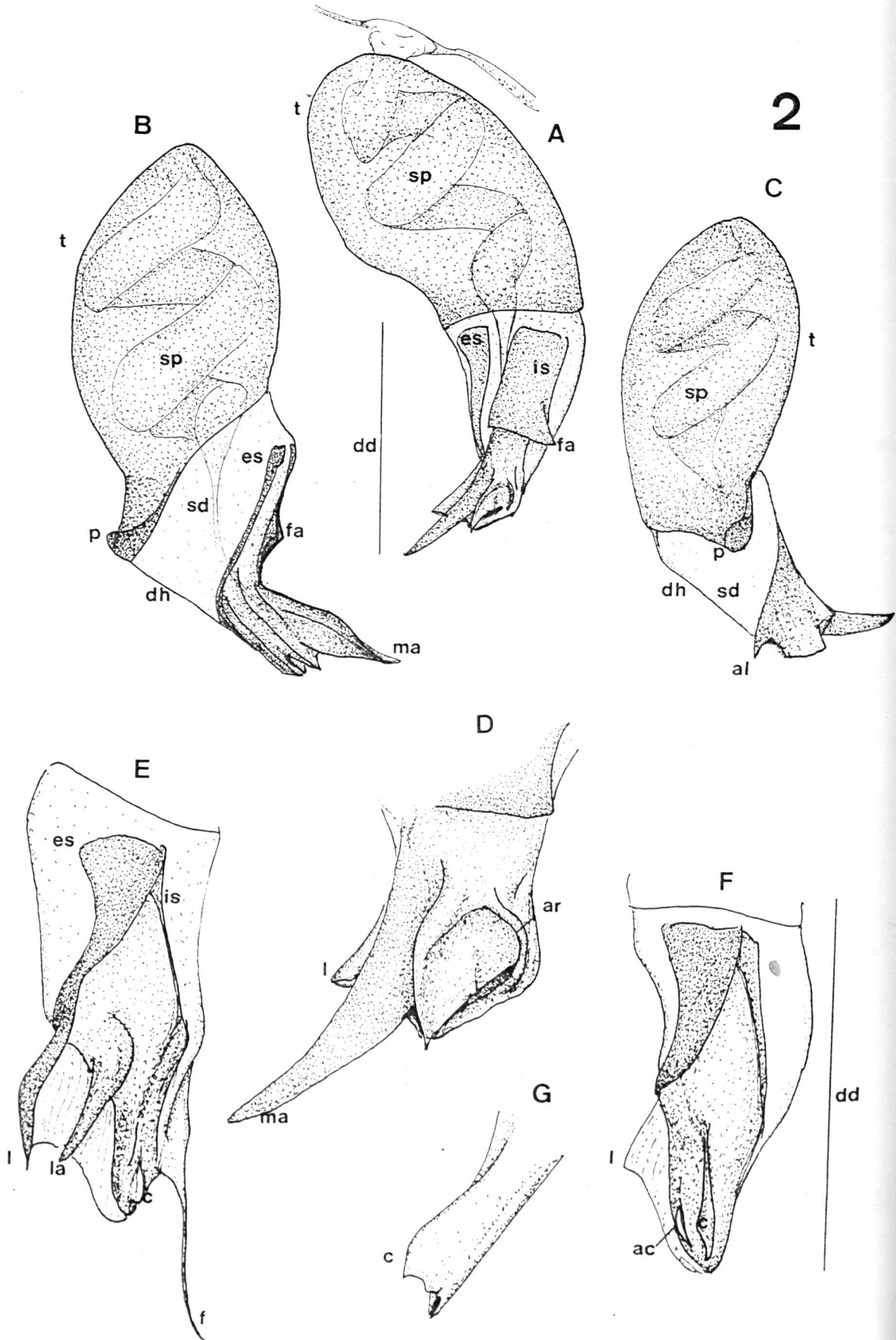
*D. mucronata*: 2 ♂♂, 2 ♀♀; stored at MNCN; Tarifa, Península Ibèrica; unknown data, C. Bolívar leg..

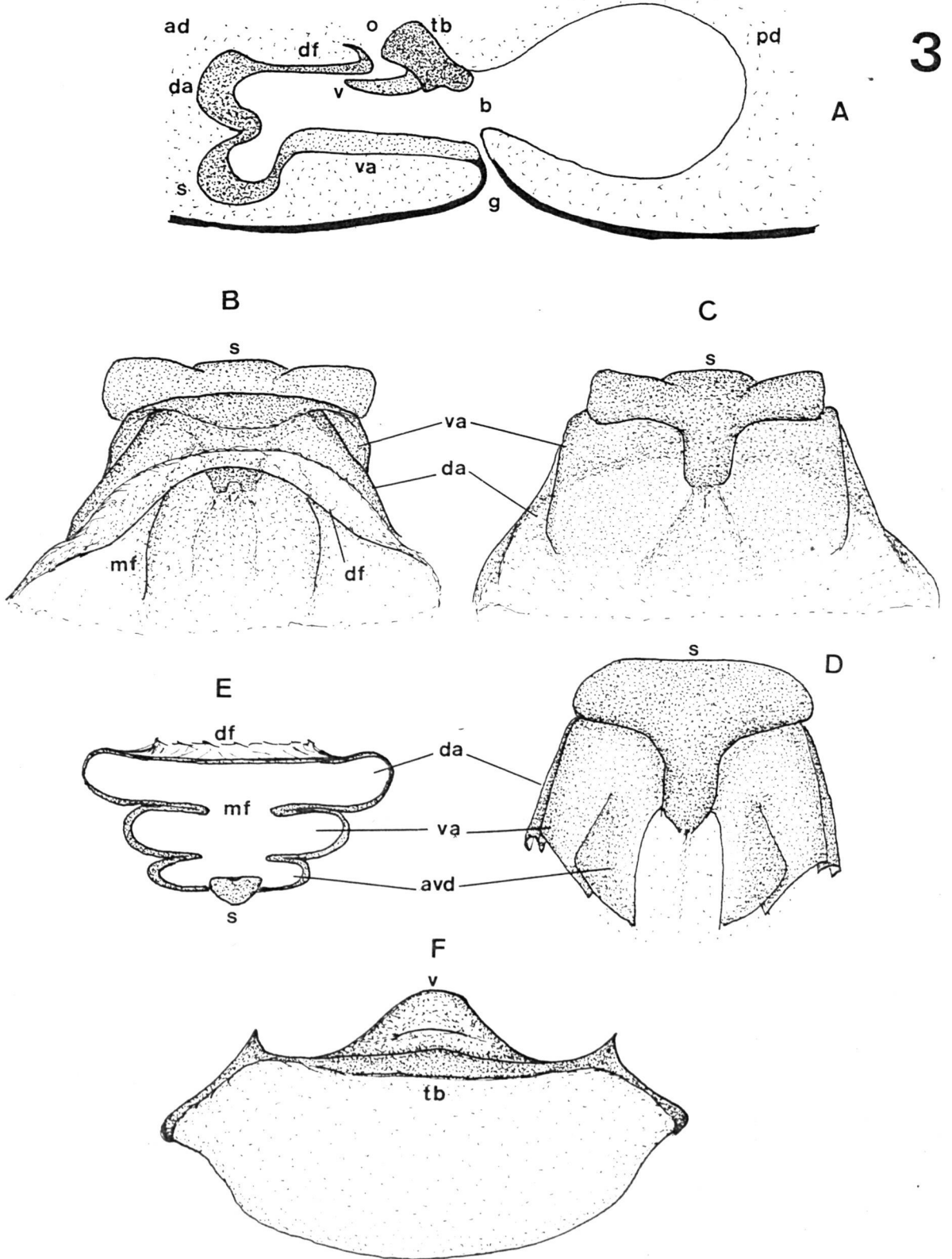
*D. scabricula*: 1 ♂, 1 ♀; stored at MZB; Montsià, Península Ibèrica; 1/6/34, Ventalló leg..  
1 ♀; stored at MNCN; San Martín de Moncayo, Península Ibèrica; 28/6/36, A. March leg..

*D. vivesi*: 1 ♂ holotype, num. 2043-82 stored at UB; Cueva de las Campanas, Granada, Península Ibèrica; 19/4/81, Vives leg..

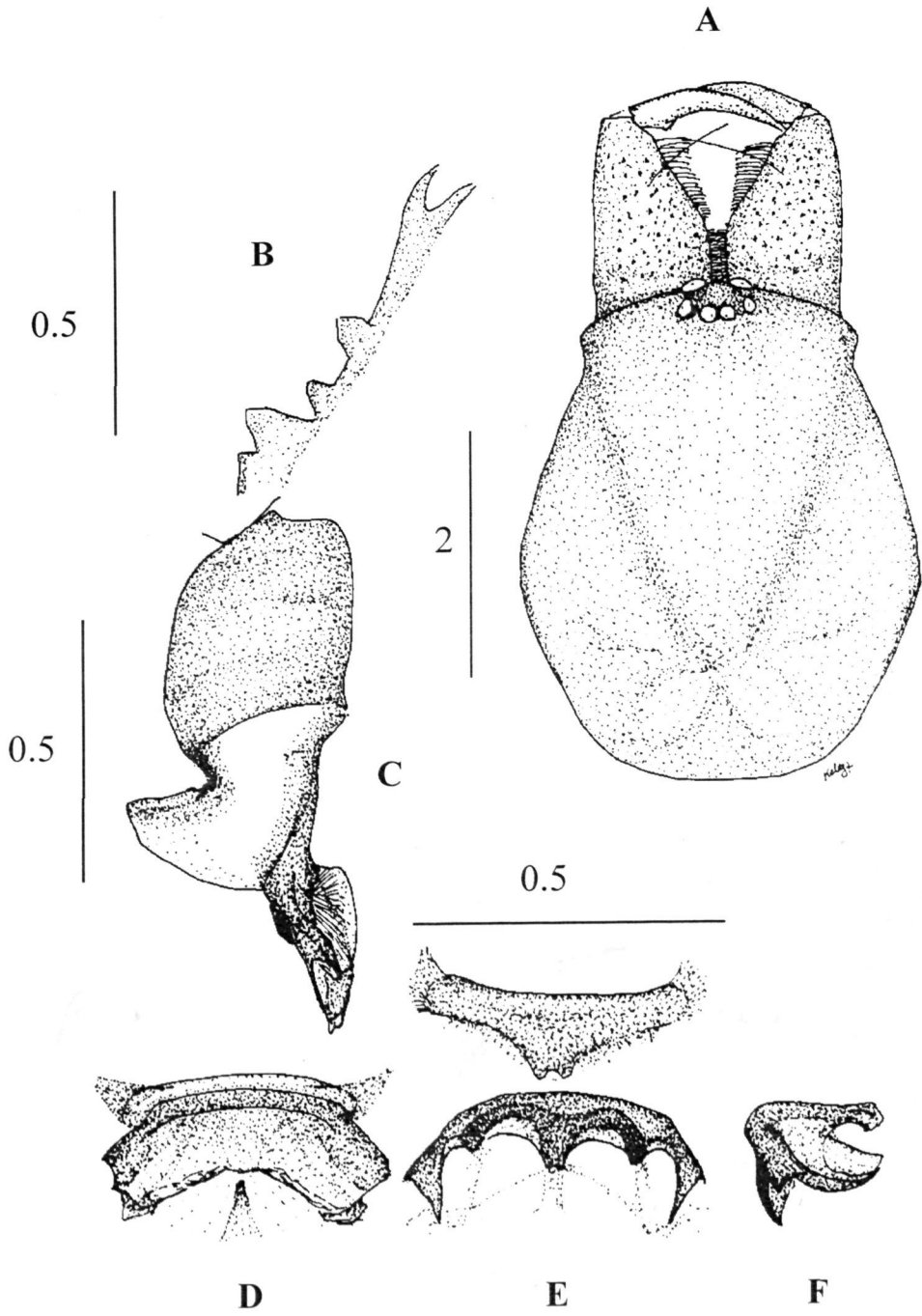


1

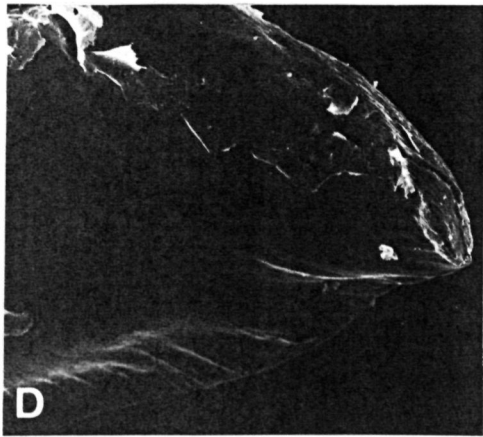
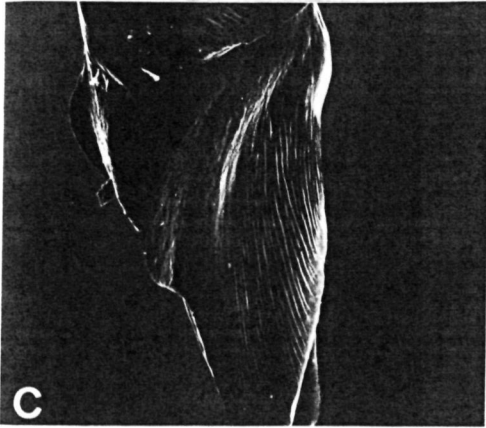
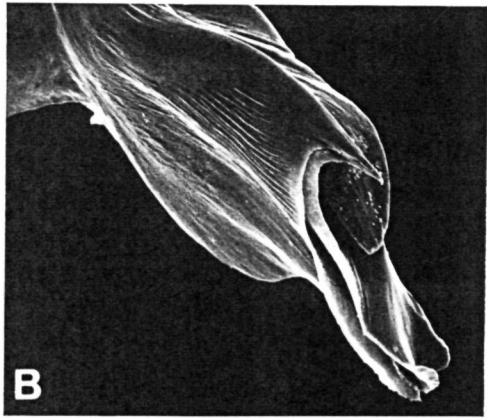
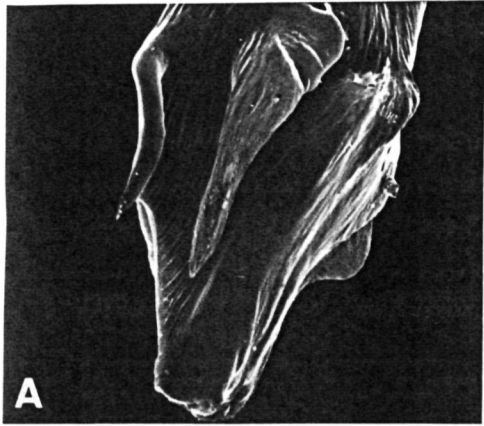




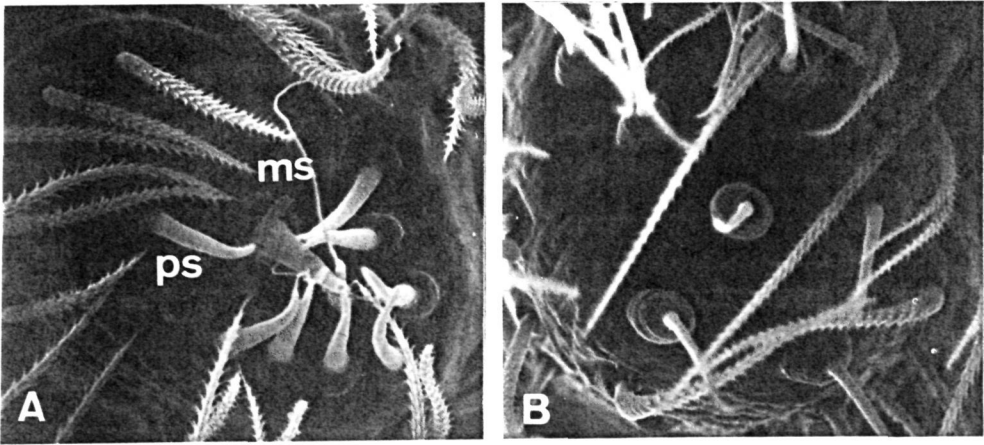




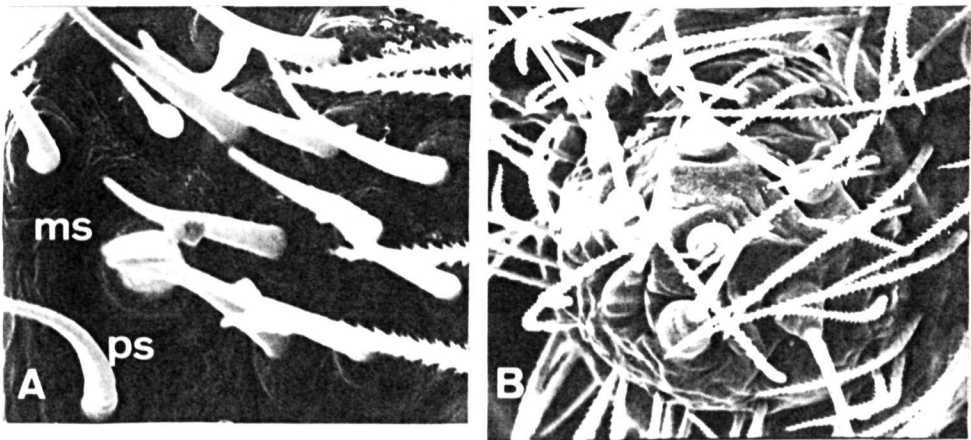
4



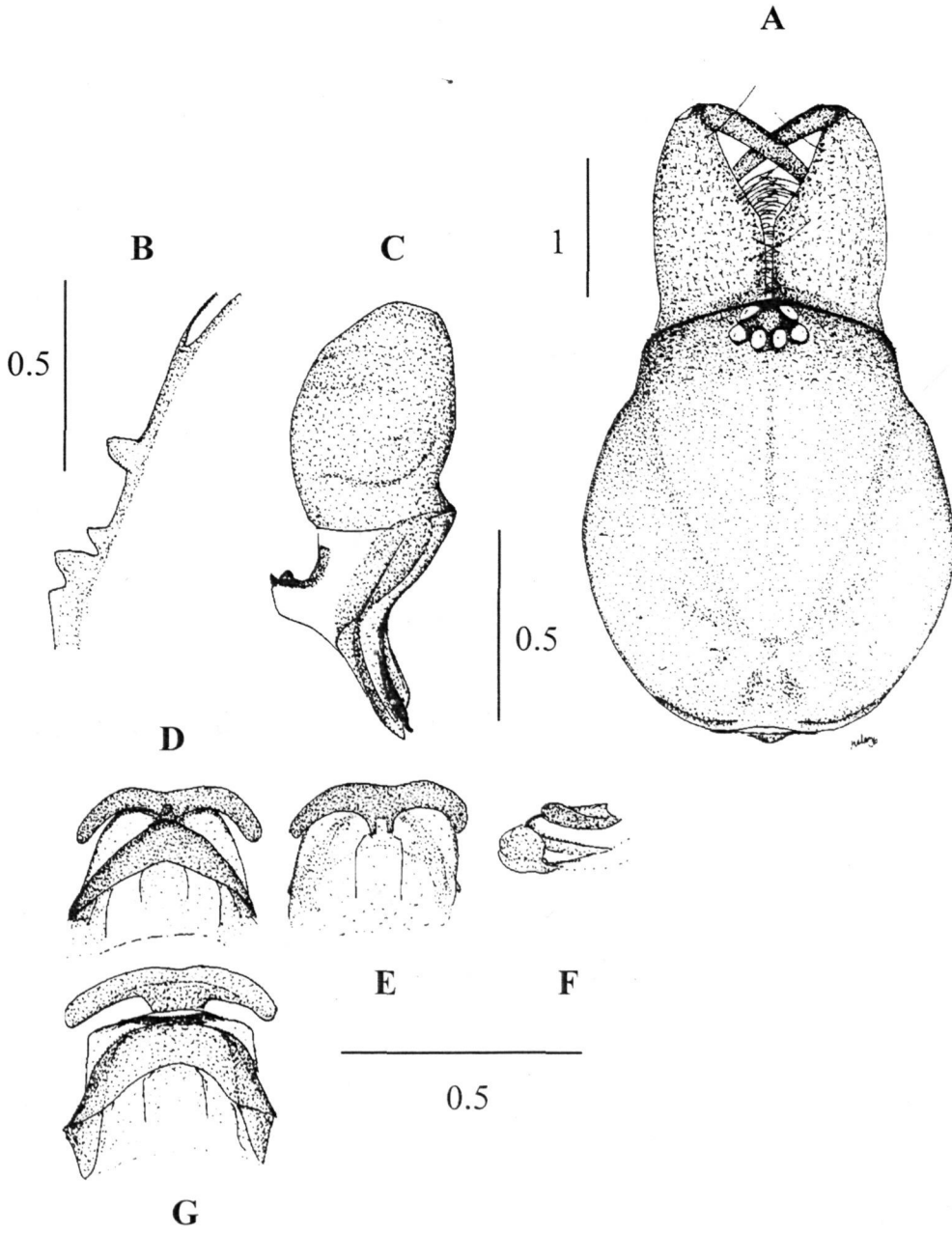
**5**



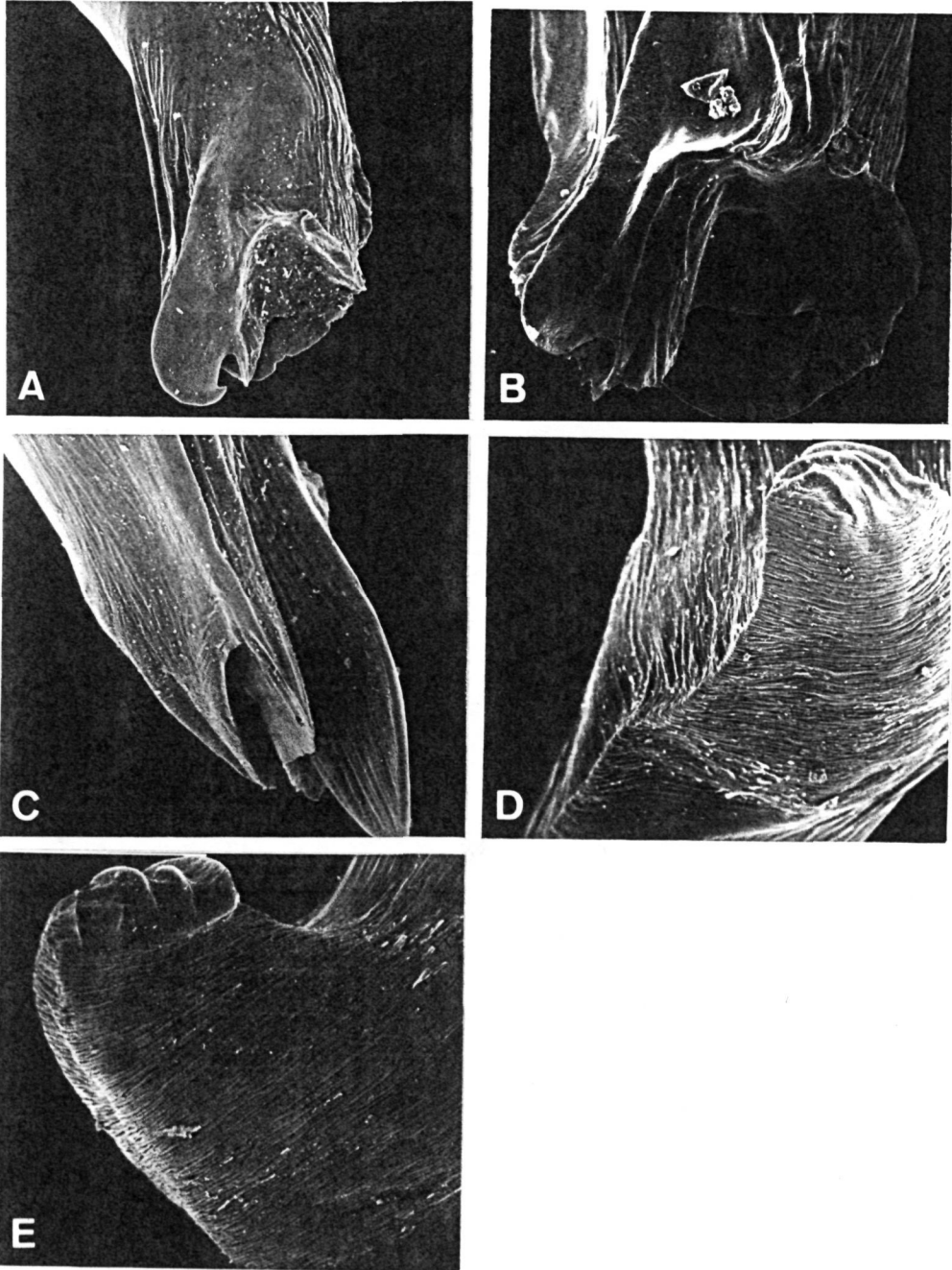
6



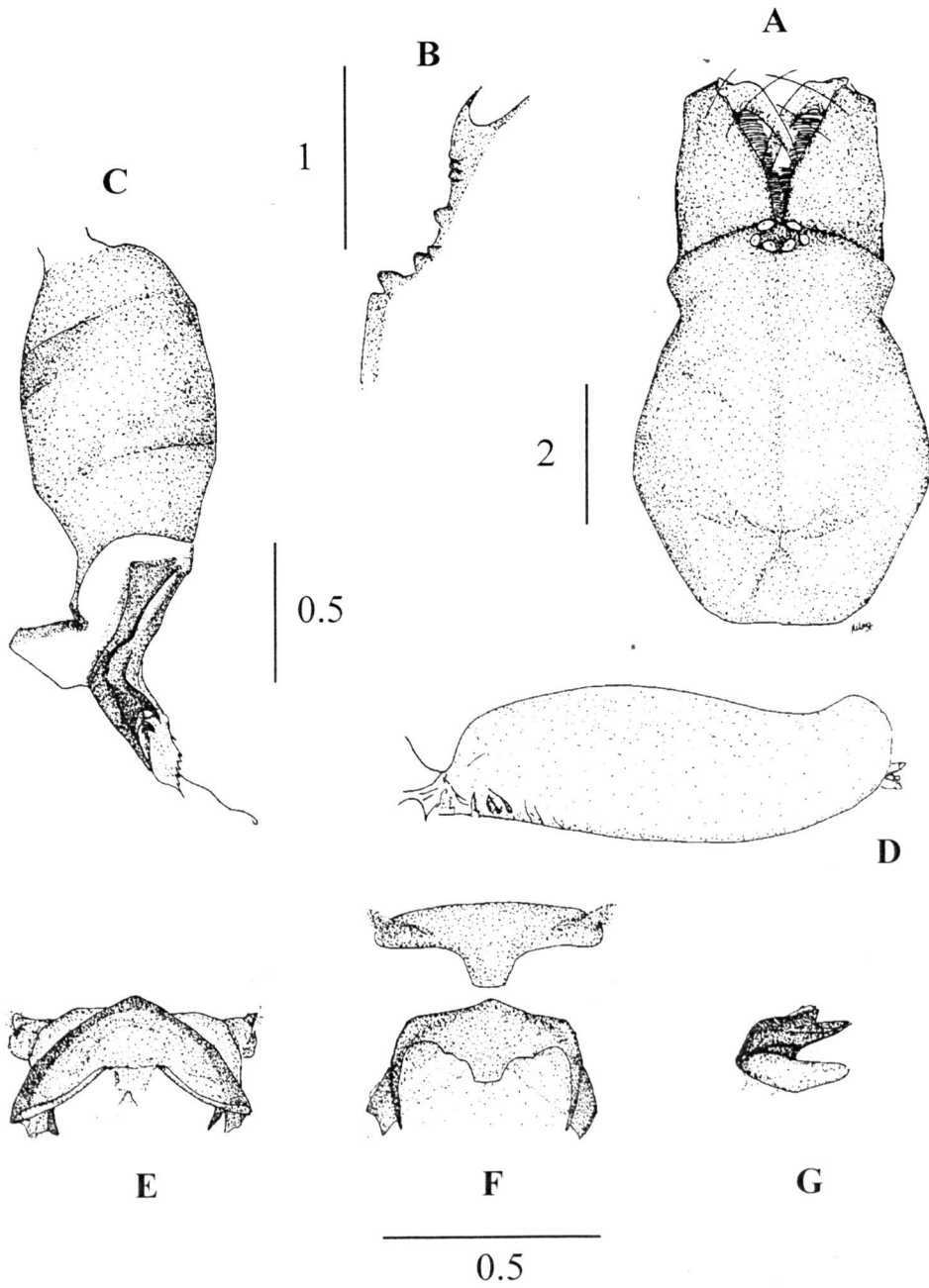
9



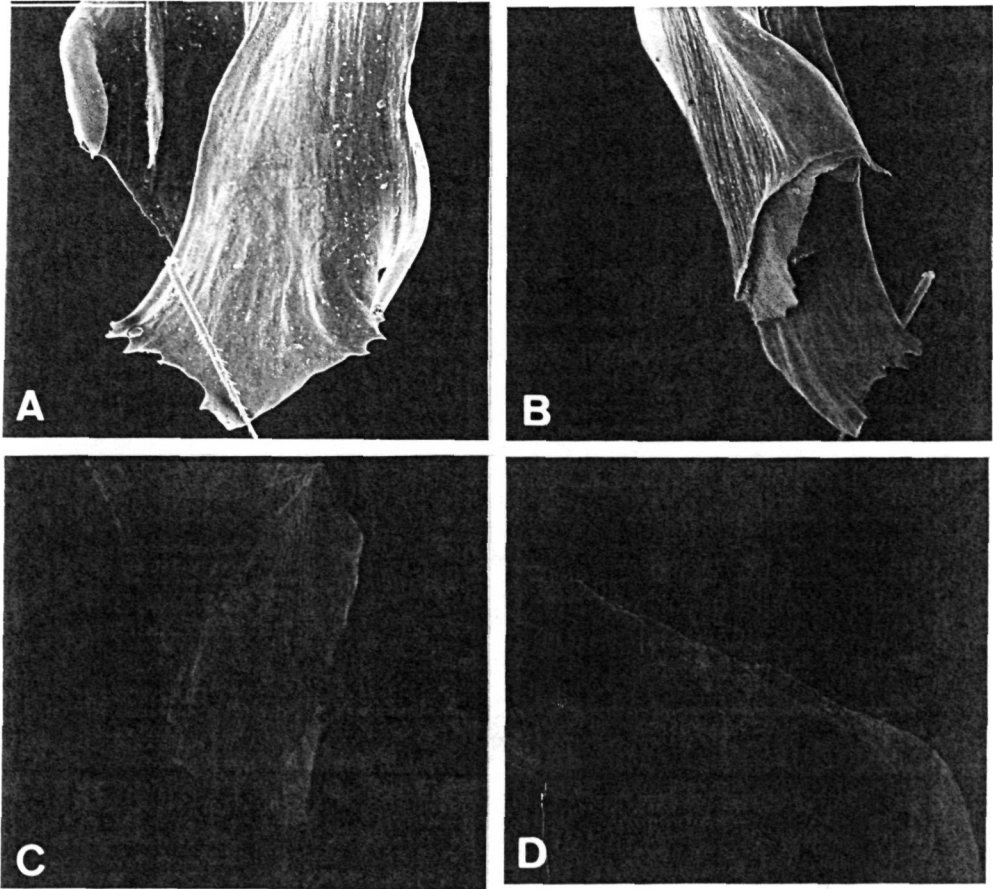
7

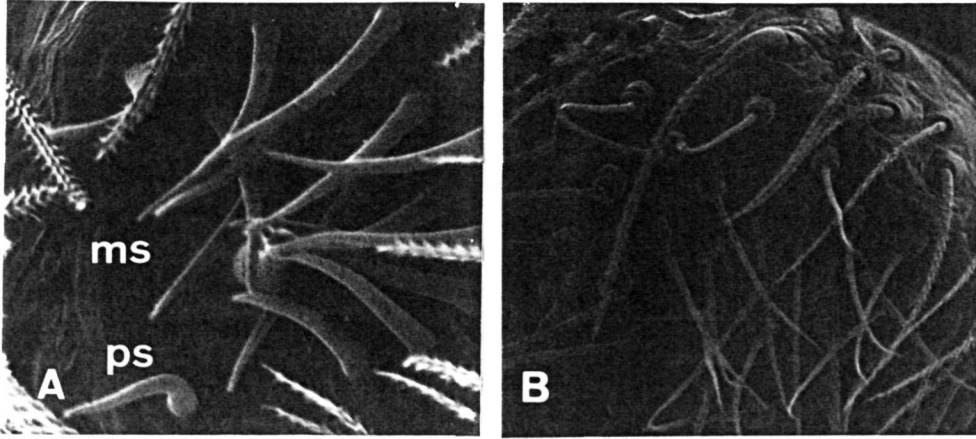


8

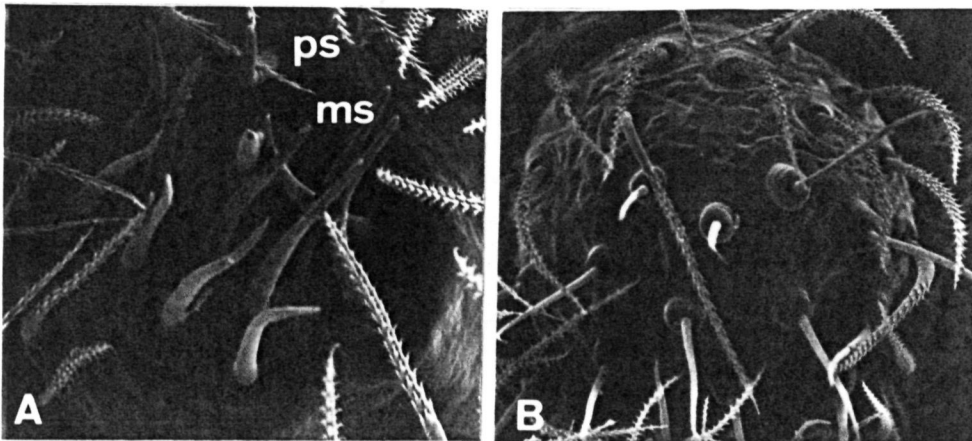


10



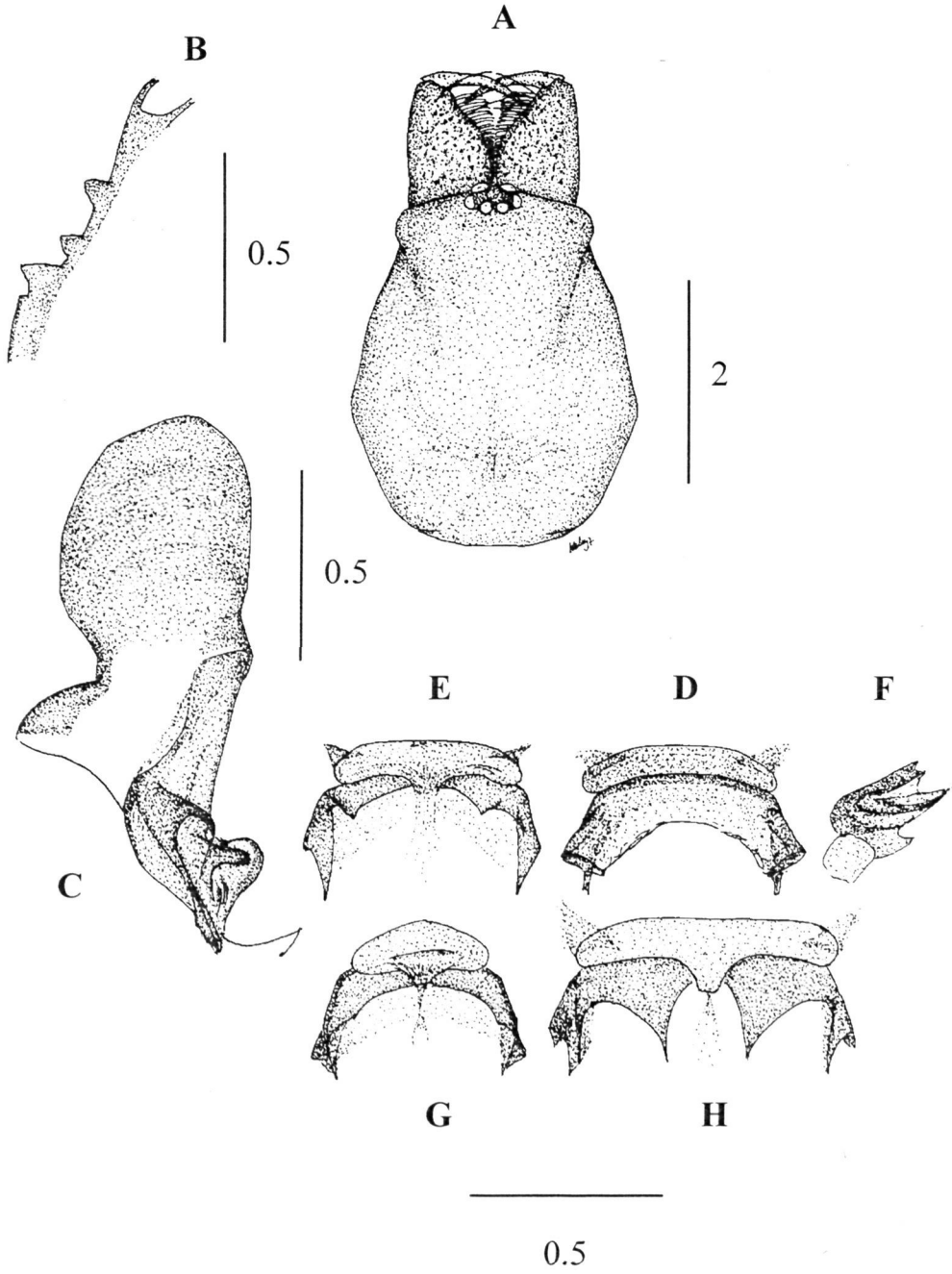


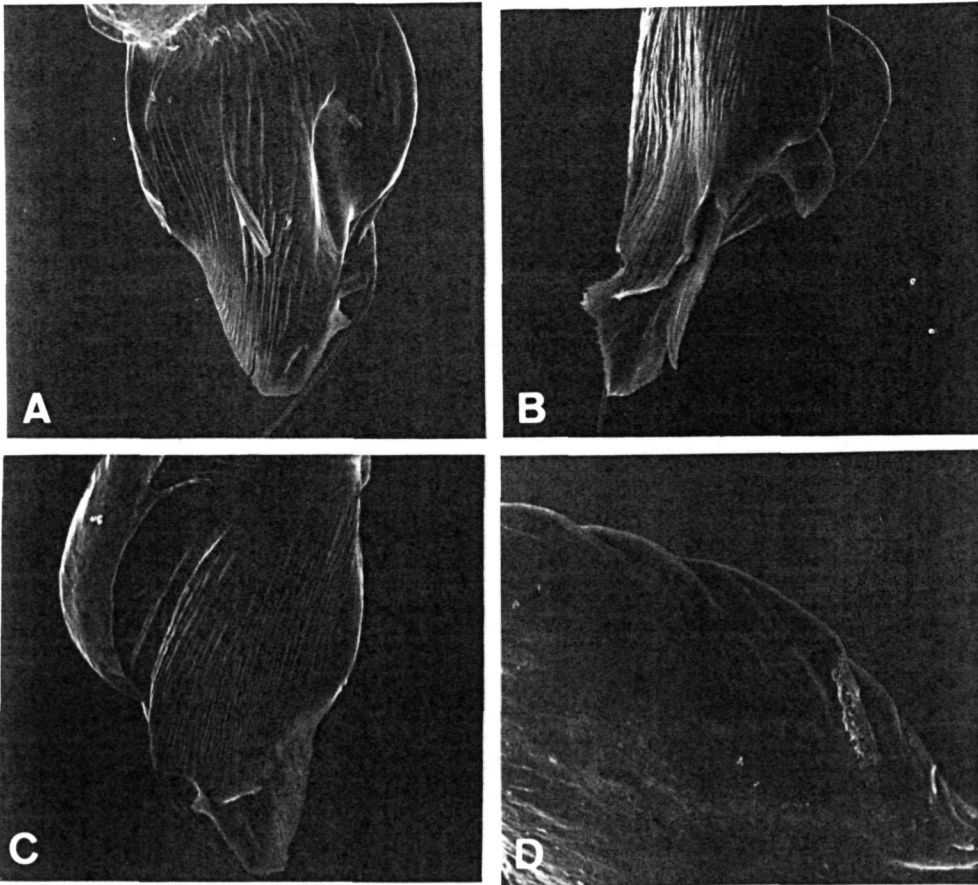
12



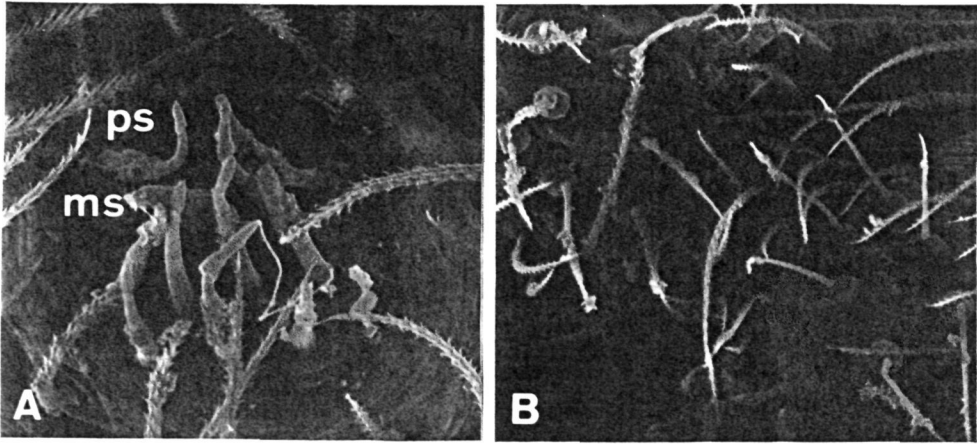
21



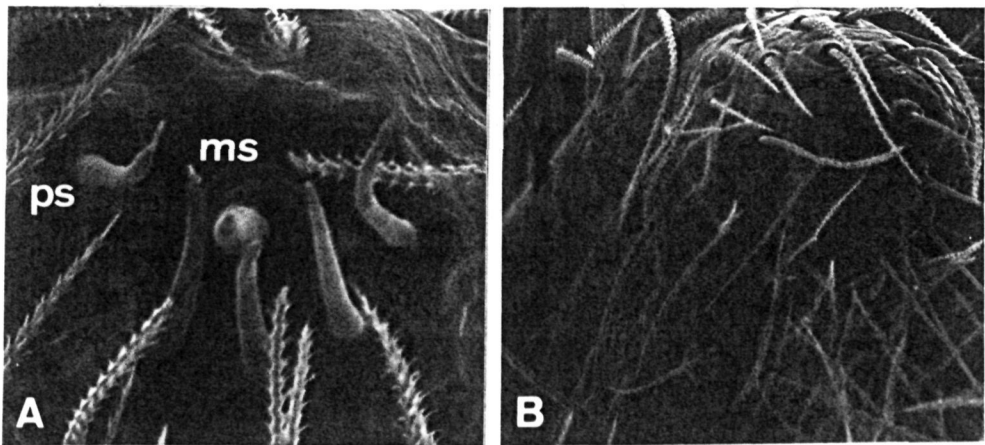




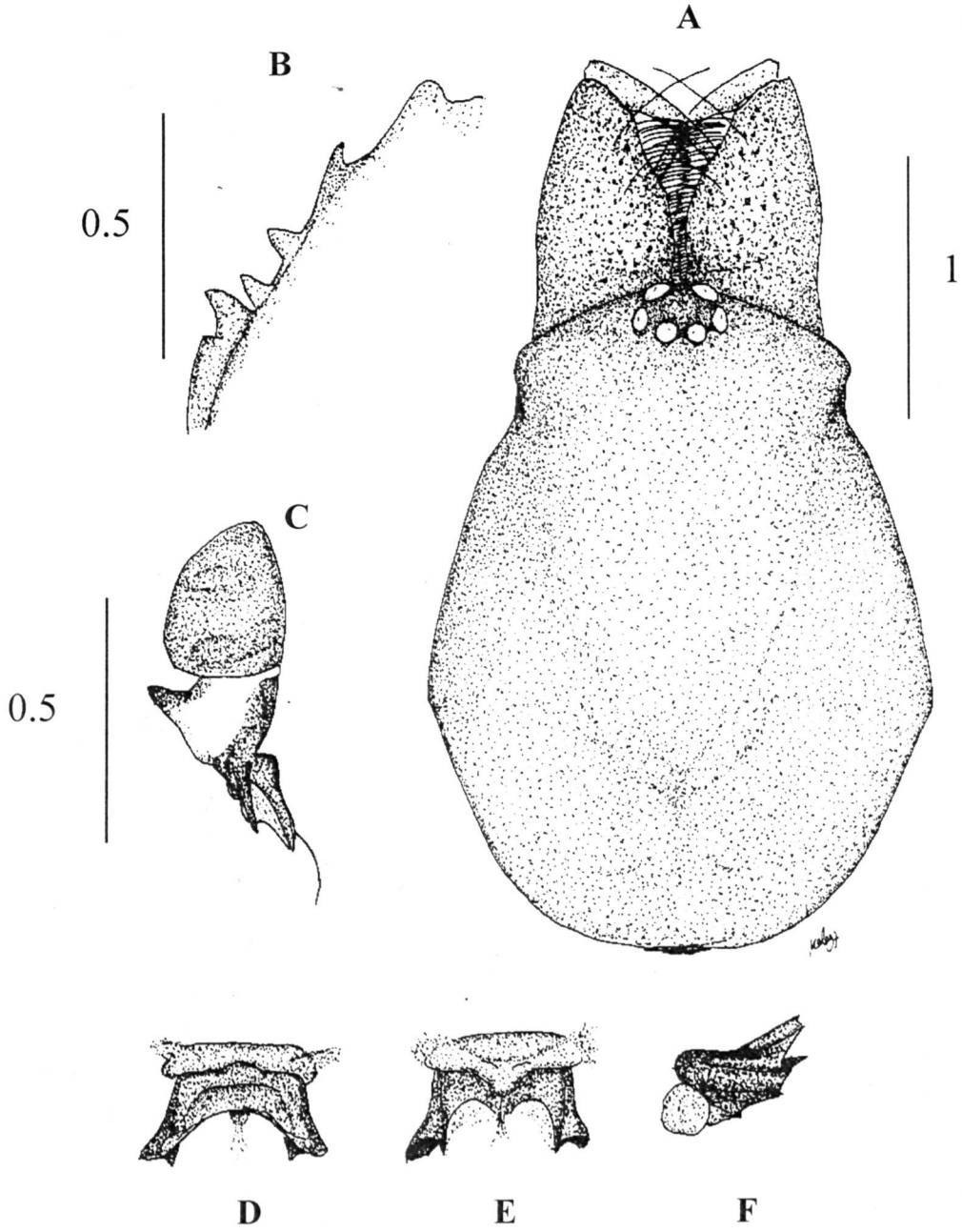
14



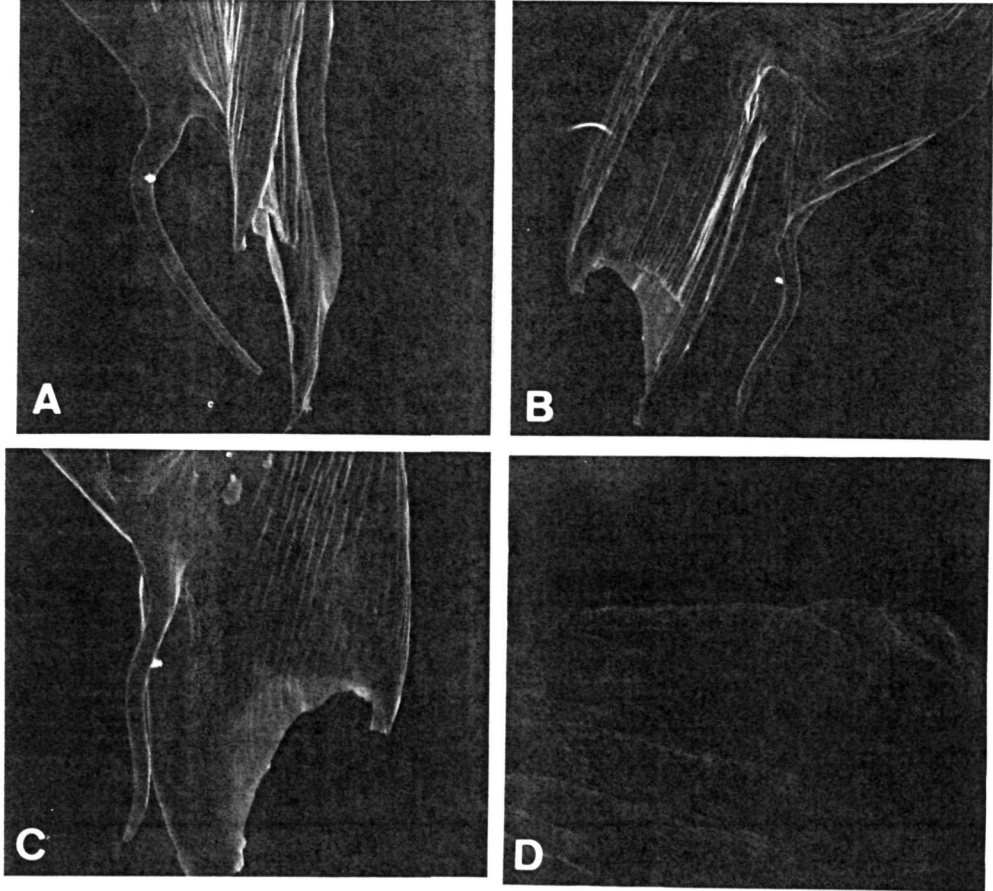
15



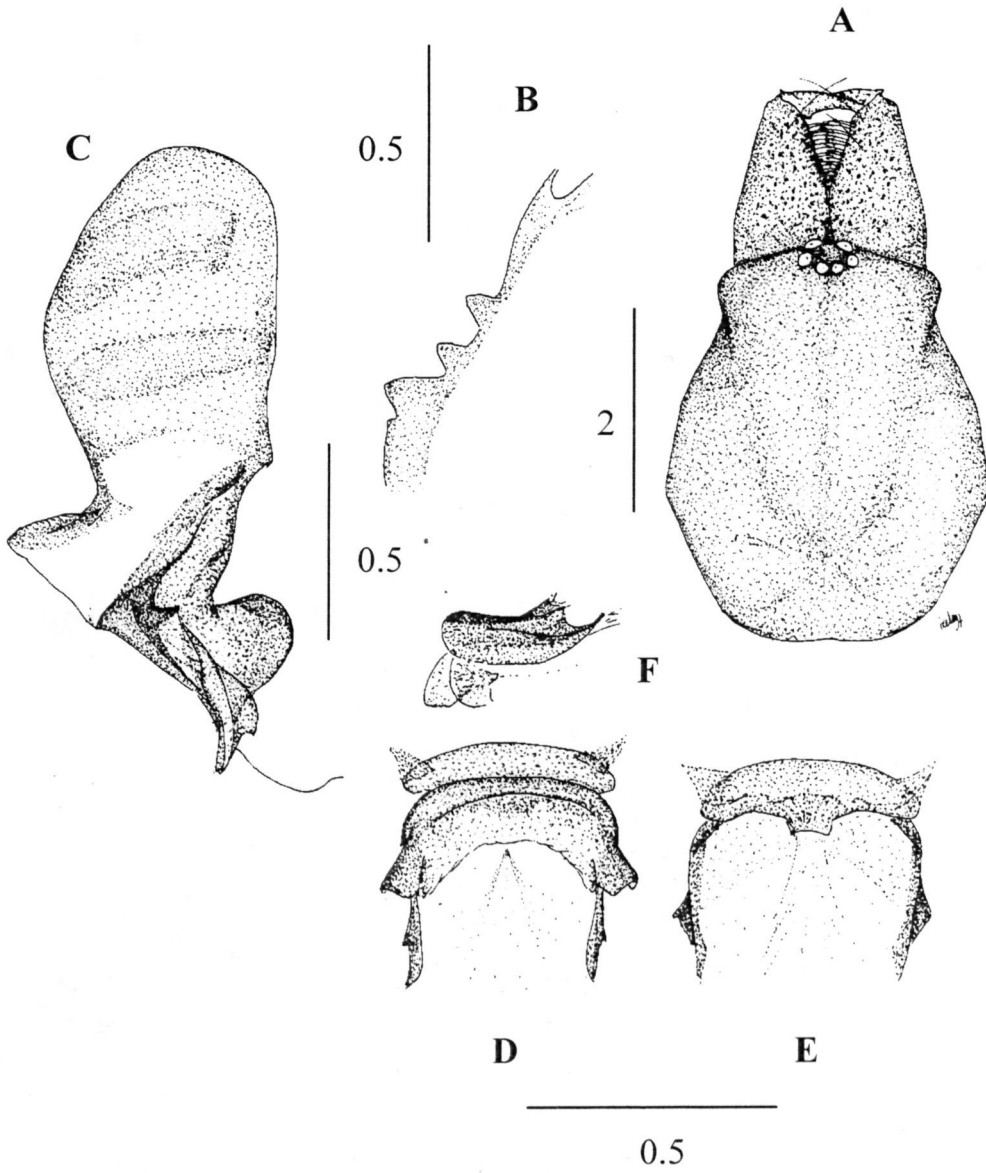
18

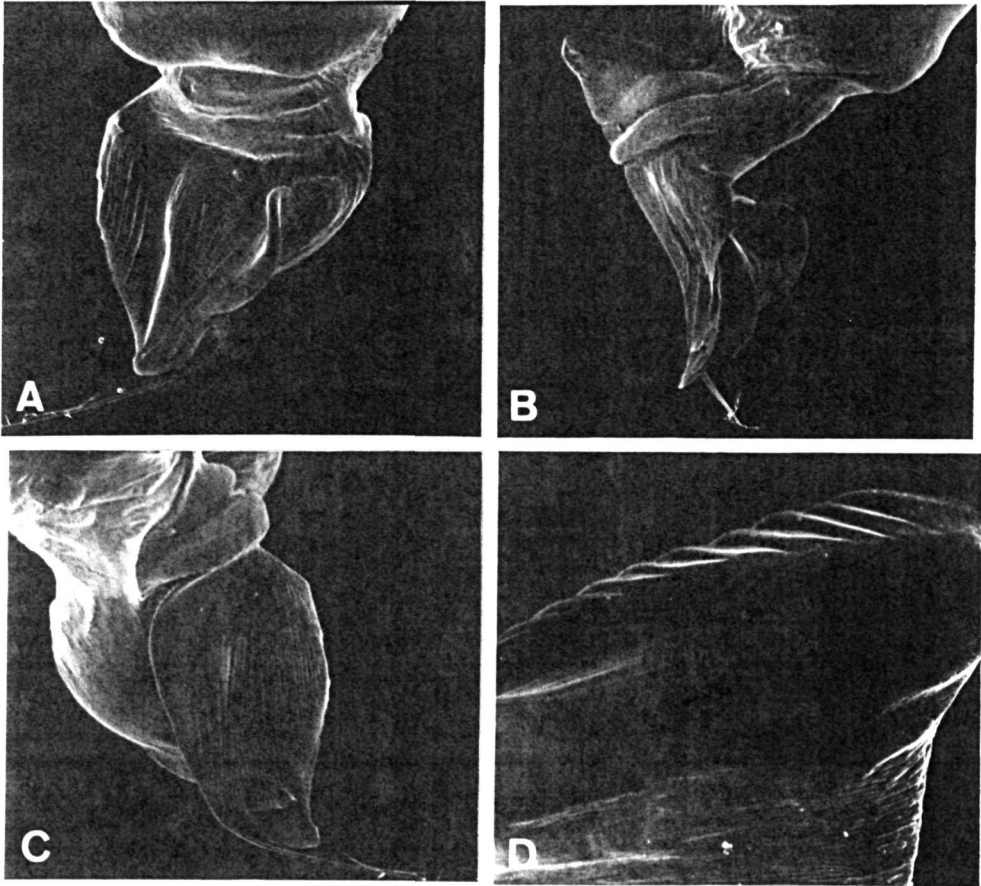


0.5  
**16**

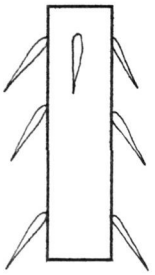


17

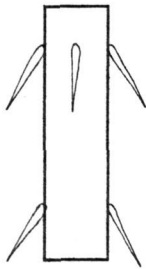




20



A



B



C



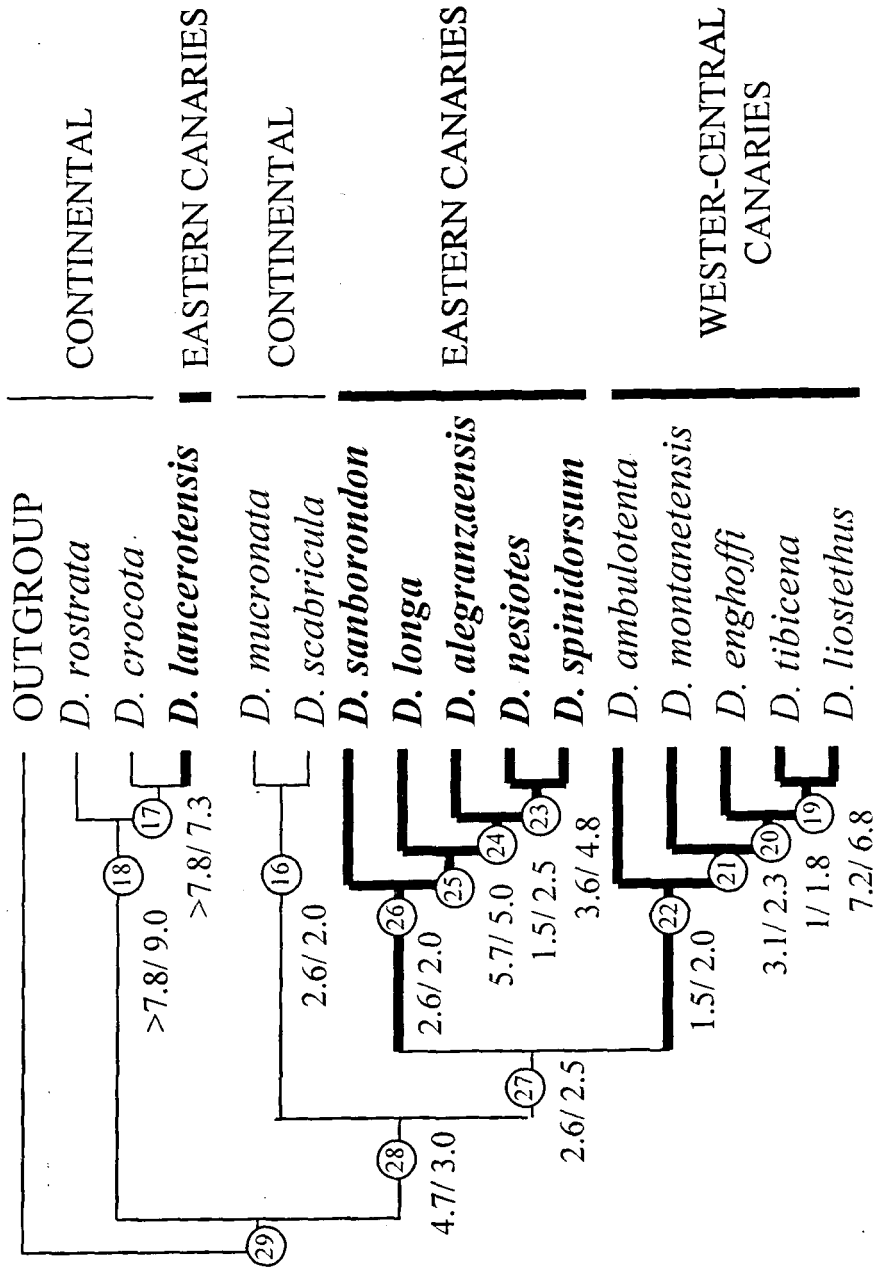
D

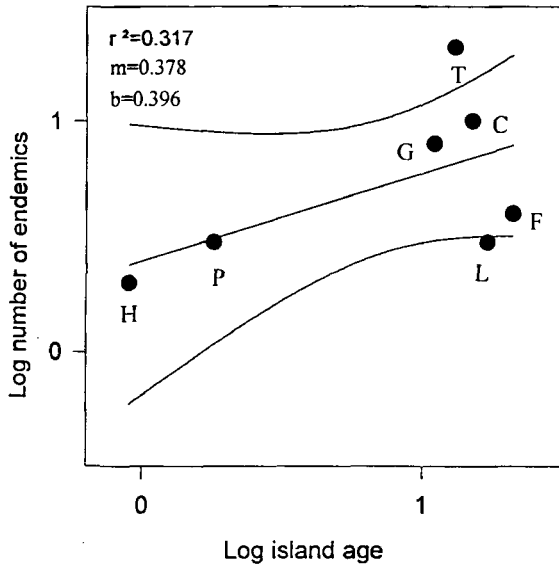


E

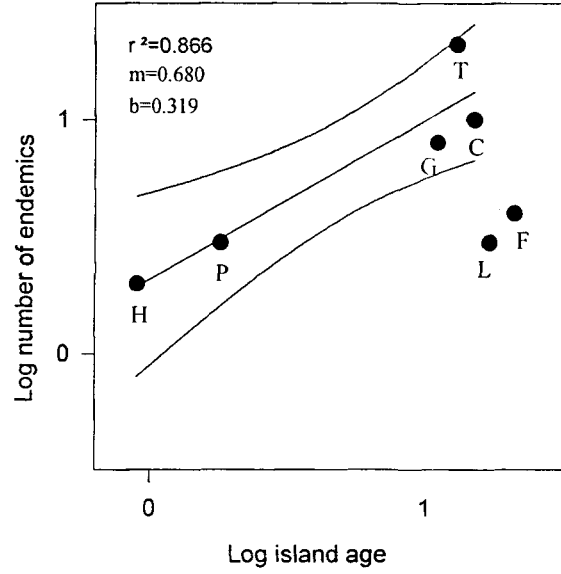
22







A



B



## **4.2. FILOGÈNIA: GENEALOGIA DE LES UNITATS D'ESTUDI**

El principal objectiu d'aquest apartat és (1) establir els vincles filogenètics de les espècies de *Dysdera* presents a l'arxipèlag canari amb les espècies tant de la resta de la Macaronèsia com de l'àrea de distribució continental i (2) esbrinar les relacions internes de les espècies canàries. Per tal d'assolir aquests objectius ens vàrem proposar d'utilitzar caràcters provinents de dues fonts considerades en principi, si bé no exactament independents, no directament correlacionades: la morfologia externa i la seqüència nucleotídica de gens mitocondrials.

### **4.2.1. Anàlisi cladística basada en caràcters morfològics**

#### **4.2.1.1. Material i mètodes**

##### **4.2.1.1.1. Mostreig taxonòmic i selecció del grup extern**

Totes les espècies del gènere *Dysdera* descrites a Canarias van ser incloses a l'anàlisi. Tanmateix, i com ha estat esmentat en l'apartat de taxonomia, d'algunes d'aquestes espècies es coneix únicament un dels sexes, per la qual cosa la informació morfològica derivada d'elles és incompleta. Concretament, hi ha cinc espècies canàries conegudes només per mascles (*D. andamanae*, *D. curvisetae*, *D. gibbifera*, *D. orahan*, *D. volcania*) i sis espècies conegudes només per femelles (*D. chioensis*, *D. gollumi*, *D. hernandezi*, *D. hirguan*, *D. labradaensis*, *D. unguimmanis*).

La resta d'arxipèlags macaronèsics estan representades a l'anàlisi per sengles espècies endèmiques: *D. sp. n.* de l'illa de Pico a les Açores (a la qual ens referirem d'ara endavant com a *D. sp.n. 'açores'*), *D. coiffaiti* Denis, 1962, de Madeira i *D.*

## El gènere *Dysdera* a les illes Canàries

*vermicularis* Berland, 1936, de l'illa de San Antão al Cabo Verde. Cal esmentar que aquestes espècies constitueixen els únics endemismes del gènere coneguts tant a Açores com a Cabo Verde (un sol espècimen). Per contra, s'han descrit fins a cinc espècies endèmiques a Madeira (Denis 1962, Wunderlich 1994). Si bé només hem tingut l'oportunitat d'estudiar material d'una d'aquestes espècies, les descripcions originals i molt especialment les il·lustracions dels bulbs copuladors masculins, mostren una gran uniformitat morfològica, la qual cosa suggereix un més que probable origen comú.

L'elevat nombre d'espècies continentals del gènere descrites (>200) va fer necessària una tria d'espècies per a ser incloses a l'anàlisi. Els criteris de selecció adoptats van ser, d'una banda, el de maximitzar la diversitat morfològica representada, escollint aquelles espècies que mostressin una major diferenciació morfològica de la resta i, de l'altra, el d'incorporar espècies amb caràcters similars o compartits amb els representants canaris. Això no obstant, ambdós criteris es van haver de supeditar a la disponibilitat de material d'estudi de les espècies, per tal d'evitar haver d'incloure informació bibliogràfica, la qual és en molts casos, o bé difícil d'interpretar correctament, o bé simplement inexistent. Tanmateix, a l'espècie ibèrica *D. fuscipes* Simon, 1882, de la qual no es van aconseguir mascles pel seu estudi, els caràcters del bulb copulador es van haver de registrar a partir de la literatura (Ferrández 1987), i van ser posteriorment contrastats amb l'estudi directe de material mascle de l'espècie *D. inermis*, Ferrández 1985, morfològicament força propera a l'anterior (Ferrández 1987, 1996).

La major part del material estudiat es va obtenir de Museus i col·leccions particulars. Nogensmenys, hi ha un conjunt d'exemplars provinents d'una campanya de recol·lecció realitzada pel nostre grup al Marroc. Entre els espècimens capturats es van poder reconèixer diverses morfologies diferents. Malauradament, aquest material corresponia majoritàriament a femelles, la qual cosa va fer impossible la determinació específica d'un bona part dels exemplars, degut al pobre coneixement taxonòmic del gènere al nord de l'Àfrica (pràcticament inexistent en el cas de les femelles). Malgrat tot, la importància d'aquesta regió com a possible focus colonitzador, alhora que la disponibilitat de material fresc i susceptible per tant de ser

utilitzat per a l'estudi molecular de diferents morfologies addicionals, ens va dur a considerar la possibilitat d'incloure aquest material dins l'estudi morfològic. A cadascuna de les diferents morfologies se li va assignar un codi i van ser tractades a tots els efectes com a espècies distintes<sup>1</sup>. En total es van estudiar una vintena d'espècies continentals: *D. adriatica* (Chyzer i Kulczynski, 1897); *D. atlantica* Simon, 1909; *D. caeca* Ribera, 1993; *D. crocota*; *D. drescoi* Ribera, 1983; *D. erythrina*; *D. fuscipes* Simon, 1882; *D. lucidipes melillensis* Simon, 1911; *D. mauritanica* Simon, 1909; *D. mucronata* Simon, 1911; *D. ninni* Canestrini, 1868; *D. scabricula* Simon 1882; *D. seclusa* Denis, 1961; *D. vivesi* Ribera i Ferrández, 1986 i sis espècies marroquines no determinades, a les quals ens referirem com a: *D. sp. MA*, *D. sp. MB*, *D. sp. MC*, *D. sp. MD*, *D. sp. MF* i *D. sp. MH*. Algunes de les espècies escollides només eren conegudes per un dels dos sexes, el mascle en el cas de *D. caeca*, *D. vermicularis* i *D. vivesi* i la femella a *D. drescoi*, *D. sp. MA*, *D. sp. MB*, *D. sp. MC*, *D. sp. MD*, *D. sp. MF*, *D. sp. MH*. Malgrat l'efecte negatiu que poden tenir els *missing data* en l'anàlisi, es va decidir d'incloure aquestes espècies atenent a la seva importància, ja fós per la presència de combinacions originals dels estats dels caràcters (*D. caeca*, *D. drescoi*, *D. vivesi*), per la seva localització geogràfica (*D. vermicularis* és l'únic endemisme de Cabo Verde) o, com ja ha estat esmentat, per la disponibilitat de material fresc per a l'anàlisi molecular (espècies no identificades).

Per tal d'orientar el cladograma o cladogrames resultants es va utilitzar el criteri del grup extern (Nixon i Carpenter 1993). El coneixement sobre les relacions filogenètiques internes del gènere *Dysdera* és força pobre. No existeix cap precedent d'anàlisi cladística de representants del gènere i les poques hipòtesis proposades es basen en criteris més o menys subjectius o tenen en compte un nombre molt petit de caràcters. La situació a nivell de la família Dysderidae no és molt millor i pateix de les mateixes mancances. Deeleman-Reinhold i Deeleman (1988) consideren que el gènere *Tedia*, conegut per un parell d'espècies del pròxim orient, seria el grup germà de *Dysdera* basant-se en la presència en ambdós gèneres d'una única fila de dents

---

<sup>1</sup> S'han dipositat espècimens de cadascuna d'aquestes morfo-espècies a la col·lecció del Departament de Biologia Animal, per a la seva futura determinació.

## El gènere *Dysdera* a les illes Canàries

quelicerals i d'un model de construcció de l'endogí similar. Tanmateix, el bulb de *Tedia* té poc a veure amb el de *Dysdera*, i s'aproxima més al tipus de bulb més simple de gèneres com *Harpactocrates*. Més proper al patró de bulb de *Dysdera* és el del gènere *Dysderocrates*, el qual també comparteix una estructura d'endogí força similar. En absència d'hipòtesis ben contrastades dels possibles grups germans de *Dysdera*, es va optar per incloure en l'anàlisi un representant de cadascuna de les altres subfamílies dels Dysderidae (*Harpacteinae* i *Rhodinae*), així com de dos gèneres de la mateixa subfamília que *Dysdera* (*Dysderinae*). Per tal de situar l'arrel als arbres obtinguts, es va assumir que *Rhodinae* i *Dysderinae* són més pròximes entre elles que no ho són amb *Harpacteinae*, tal i com proposen Deeleman-Reinhold i Deeleman (1988). Així doncs, els cladogrames es van arrelar per l'internode que connectava els *Harpacteinae* amb la resta d'espècies. La selecció dels representants de cadascun d'aquests grups va estar fortament influenciada per la disponibilitat de material susceptible de ser analitzat també molecularment. Les espècies finalment incloses a la matriu van ser: *Harpactea hombergi* (Scopoli, 1763), pertanyent a la subfamília *Harpacteinae*, *Stalita stygia* Joseph, 1882, espècie troglomorfa de la subfamília *Rhodinae*, i *Harpactocrates radulifer* Simon, 1914, i *Dysderocrates silvestris* Deeleman-Reinhold i Deeleman, 1988, dos gèneres inclosos a la mateixa subfamília que *Dysdera* (*Dysderinae*). Es van seleccionar aquests últims gèneres perquè presentaven els patrons de genitàlia, tant masculina com femenina, més diferents (*Harpactocrates*) i més semblants (*Dysderocrates*) als de *Dysdera*.

Com que en la majoria dels casos només es va comptar amb material d'estudi de les citades espècies (excepcionalment d'espècies dels mateixos gèneres) i per tal d'evitar l'haver de registrar els caràcters a partir de la bibliografia, es van tractar els *outgroups* com a 'taxons exemplars' (Nixon i Carpenter 1996) en lloc d'intentar sumaritzar la informació morfològica exhibida pel grup al qual representaven (= 'taxons sumari'). Aquesta aproximació té a com inconvenient que determinats estats d'alguns caràcters són codificats com a fixats, quan en realitat poden ser variables dins el grup al qual representa l'espècie inclosa a l'anàlisi.

En total es van estudiar **70** taxons, representant les tres subfamílies de la família Dysderidae i distribuïts de la següent manera: **43** espècies endèmiques de

Canàries, 3 espècies endèmiques de la resta d'arxipèlags macaronèsics, 20 espècies continentals i 4 espècies d'altres gèneres (taula I).

**Taula I.-** Llistat d'espècies incloses a l'anàlisi cladística morfològica, amb informació sobre la seva distribució geogràfica. Al costat del nom de l'espècie es fan constar els sexes coneguts de la mateixa. L'asterisc davant d'alguns dels noms indica que l'espècie presenta caràcters troglomòrfics.

**Subfamília HARPACTINAE:**

*Harpactea hombergi* ♂♀

Europa

**Subfamília RHODINAE:**

*Stalita stygia* ♂♀

Karst Dinàric

**Subfamília DYSDERINAE:**

**gènere *Harpactocrates***

*Harpactocrates radulifer* ♂♀

Pirineus i Sistema Ibèric

**gènere *Dysderocrates***

*Dysderocrates silvestris* ♂♀

Bòsnia

**gènere *Dysdera***

Continentals

*D. adriatica* ♂♀

Iugoslàvia

*D. atlantica* ♂♀

Marroc

\**D. caeca* ♂

Marroc

*D. crocota* ♂♀

Cosmopolita

\**D. drescoi* ♀

Marroc

*D. erythrina* ♂♀

Europa central i sud-occidental

*D. fuscipes* ♂♀

P. Ibèrica occidental

*D. lucidipes melillensis* ♂♀

Marroc

*D. mauritanica* ♂♀

Marroc

*D. mucronata* ♂♀

Sud de la P. Ibèrica i Marroc

*D. ninni* ♂♀

Europa central i oriental

*D. scabricula* ♂♀

P. Ibèrica nord-oriental i sud de França

*D. seclusa* ♂♀

Marroc

*D. sp. MA* ♀

Marroc

*D. sp. MB* ♀

Marroc

*D. sp. MC* ♂♀

Marroc

*D. sp. MD* ♀

Marroc

*D. sp. MF* ♀

Marroc

*D. sp. MH* ♀

Marroc

\**D. vivesi* ♂

P. Ibèrica sud

Macaronèsiques

*D. coiffaiti* ♂♀

illes Madeira

*D. nsp. 'açores'* ♂♀

illes Açores

*D. vermicularis* ♂

illes de Cabo Verde

Canàries

*D. alegranzaensis* ♂♀

Lanzarote i illots

*D. lancerotensis* ♂♀

Fuerteventura, Lanzarote i illots

*D. longa* ♂♀

Fuerteventura

*D. nesiotas* ♂♀

illes Selvagens, Lanzarote i illots

*D. sanborondon* ♂♀

Fuerteventura



## El gènere *Dysdera* a les illes Canàries

<i>D. spinidorsum</i>	♂♀	Fuerteventura
<i>D. andamanae</i>	♂	Gran Canaria
<i>D. arabisenen</i>	♂♀	Gran Canaria
<i>D. bandamae</i>	♂♀	Gran Canaria
<i>D. iguanensis</i>	♂♀	Gran Canaria, Tenerife
<i>D. insulana</i>	♂♀	Gran Canaria, Tenerife
<i>D. paucispinosa</i>	♂♀	Gran Canaria
<i>D. fibicena</i>	♂♀	Gran Canaria
<i>D. tilosensis</i>	♂♀	Gran Canaria
<i>D. verneau</i>	♂♀	Gran Canaria
<i>D. yguanirae</i>	♂♀	Gran Canaria
* <i>D. ambulotenta</i>	♂♀	Tenerife
<i>D. brevisetae</i>	♂♀	Tenerife
<i>D. brevispina</i>	♂♀	Tenerife
* <i>D. chioensis</i>	♀	Tenerife
<i>D. cribellata</i>	♂♀	Tenerife
<i>D. curvisetae</i>	♂	Tenerife
* <i>D. esquiveli</i>	♂♀	Tenerife
<i>D. gibbifera</i>	♂	Tenerife
* <i>D. gollumi</i>	♀	Tenerife
<i>D. guayota</i>	♂♀	Tenerife
* <i>D. hernandez</i>	♀	Tenerife
* <i>D. labradaensis</i>	♀	Tenerife
<i>D. macra</i>	♂♀	Tenerife
<i>D. minutissima</i>	♂♀	Tenerife
<i>D. montanetensis</i>	♂♀	Tenerife
<i>D. propinqua</i>	♂♀	Tenerife
* <i>D. unguimmanis</i>	♀	Tenerife
<i>D. volcania</i>	♂	Tenerife
<i>D. calderensis</i>	♂♀	La Gomera, La Palma
<i>D. enghoffi</i>	♂♀	La Gomera
<i>D. hircuan</i>	♀	La Gomera
<i>D. levipes</i>	♂♀	La Gomera, Tenerife, Gran Canaria
<i>D. liostethus</i>	♂♀	La Gomera, El Hierro
<i>D. orahan</i>	♂	La Gomera, El Hierro
<i>D. ramblae</i>	♂♀	La Gomera
* <i>D. ratonensis</i>	♂♀	La Palma
<i>D. rugichelis</i>	♂♀	La Gomera, La Palma

A continuació es presenta una relació del material estudiat per a cadascuna de les espècies no canàries incloses a l'anàlisi, ja que els exemplars pertanyents als endemismes canaris són els mateixos que figuren als capítols de taxonomia:

**Subfamília HARPACETINAE:** *Harpactea hombergi*: 1♂, dipositat al MZB; Vernet les Bains; 27/9/36, Ventalló leg.. 1♂, 1♀, dipositats al MZB; Sant Sadurn d'Osorimost; 6/7/34, Ventalló leg. **Subfamília RHODINAE:** *Stalita stygia*: 1♂, 1♀ dipositats a UB; Mrzla jama, Lóz, 650 m, Eslovènia; 3/7/94, F. Gasparo leg.. **Subfamília DYSDERINAE:** Gènere *Harpactocrates*:

*Harpactocrates radulifer*: 1♂, dipositat a UB; Ports de Baseit, Tarragona; 15/11/84 Ribera, leg.. 1♀, dipositada a UB; Vargañón, La Rioja; 7/4/96, Arnedo leg.. **Gènere *Dysderocrates***: *Dysderocrates silvestris*: 1♂, 1♀; dipositats a UB; Gracac, km 55 ENE de Zadari, Croàcia; 11/9/89, F. Gasparo leg.. **Gènere *Dysdera***: Continental: *D. adriatica*: 1♂, 2♀♀; dipositats a UB; Rupa, al NO de Rijeka, Croàcia; 4/11/90, F. Gasparo leg.. *D. atlantica*: 1♂; dipositat a MNCN; Meknafa, Marroc; J.M. Batlló leg.. 4♀♀; dipositades a MCNC; Mogador, Marroc; Escalera leg.. *D. caeca*: 1♂; dipositat a UB; Cova Kef-Aziza, Tazouguert, Marroc; 12/4/90, J.E. Gabaldón leg.. *D. crocota*: 1♂, dipositat a UB; Cova dels Encenalls, Castelló, Península Ibèrica; 27/2/93, Arnedo i Ribera leg.. 1♂, stored at UB; Sitges, Península Ibèrica; 19/4/93, G. García leg.. 1♀, dipositada a UB; Los Llanos de Aridane, La Palma; 27/6/97, A. Camacho leg.. 1♀, dipositada a MNCN; Cabrera, Illes Balears; 21/4/73, E. Ortiz leg.. 1♀, dipositada a MNCN; Majadahonda, Península Ibèrica; 31/5/84, E. Ortiz leg.. 1♀, dipositada a MNCN; Múrcia, Península Ibèrica; 3/1/57, J. F. Nonidez leg.. *D. drescoi*: 2♀♀; dipositades a UB; Cova de Wit-Tandoum, Agadir, Marroc; 10/8/71, Ribera leg.. *D. erythrina*: 1♂, 1♀; dipositats a UB; Cardedeu, Barcelona; 27/7/96, Pujade leg.. 1♂, 1♀; dipositats a UB; Sant Llorenç del Munt, Barcelona; 18/3/93, E. Mateos leg.. *D. fuscipes*: 1♂ (*D. inermis*); dipositat a MNCN; Algeciras, Cádiz; ?/?/05, ? leg.. 2♀♀; dipositades a UB; Fermoselle, Zamora; 30/01/85, C. Urones leg.. *D. lucidipes melillensis*: 2♂♂, 3♀♀; dipositats a MNCN; Melilla (Esp), Marroc; ?/?/?, Arias leg.. *D. mauritanica*: 1♂, 6♀; dipositats a MNCN; Mogador, Marroc; ?/?/?, Escalera leg.. *D. mucronata*: 2♂♂, 2♀; dipositats a MNCN; Tarifa, Península Ibèrica; unknown data, C. Bolívar leg.. *D. ninni*: 2♂♂, 2♀♀; dipositats a UB; Monfalcone, Gorizia, Itàlia; 14/4/90, F. Gasparo leg.. *D. scabricula*: 1♂, 1♀; dipositats a MZB; Montsià, Península Ibèrica; 1/6/34, Ventalló leg.. 1♀; dipositada a MNCN; San Martín de Moncayo, Península Ibèrica; 28/6/36, A. March leg.. *D. seclusa*: 1♂, 3♀♀, dipositats a UB; Azrou, Atlas Mitjà, Marroc; 24/4/97, Arnedo, Oromí i Ribera leg.. *D. sp.* MA: 2♀♀; dipositades a UB; Tazouguerte, Alt Atlas, Marroc; 24/4/97, Arnedo, Oromí i Ribera leg.. *D. sp.* MB: 3♀♀; dipositades a UB; Tazouguerte, Alt Atlas, Marroc; 24/4/97, Arnedo, Oromí i Ribera leg.. *D. sp.* MC: 4♂♂, 5♀♀; dipositats a UB; Tazouguerte, Alt Atlas, Marroc; 24/4/97, Arnedo, Oromí i Ribera leg.. *D. sp.* MD: 1♀; dipositada a UB; Tizi-n-Âit Ouirra (1550 m), Atlas Mitjà, Marroc; 25/4/97, Arnedo, Oromí i Ribera leg.. *D. sp.* MF: 1♀, dipositada a UB; Azrou, Atlas Mitjà, Marroc; 24/4/97, Arnedo, Oromí i Ribera leg.. *D. sp.* MH: 1♀; dipositada a UB; Desembocadura del Draa, Marroc; 30/7/97, M. Arechavaleta leg.. *D. vivesi*: 1♂ holotipus, num. 2043-82 dipositat a UB; Cueva de las Campanas, Granada, Península Ibèrica; 19/4/81, Vives leg.. Macaronèsiques: *D. coiffaiti*: 1♂; dipositat a ZMK; Levada do Cedro, entre Barrancs de Janela i Fanal (600 m), Illa de Madeira; 8/3/94, Bjorn i Damgaard leg.. 1♀, dipositada a ZMK; Ribeiro Frio, Cabeça de Rosmarinho, Illa de Madeira; 26/11/80, Enghoff i Martín leg.. *D. sp.n.* 'açores': 2♂♂, 1♀; dipositats a BMNH; Pico, Illes Açores; ?/?/?, ? leg.. *D. vermicularis*: 1♂ holotipus, dipositat a MNHN; Ponta do Sol, San Antão, Illes de Cabo Verde; estiu 1934, M.A. Chevalier leg.

#### 4.2.1.1.2. Mostreig de caràcters

Els caràcters analitzats provenen de la morfologia somàtica externa, del bulb copulador masculí i de l'endogí femení. En tots els casos els caràcters van ser estudiats en espècimens adults conservats en etanol rebaixat al 70%. Els caràcters somàtics, de l'endogí (prèvia dissecció) i alguns del bulb copulador, van ser estudiats

mitjançant una lupa Wild-Heerbrugg de 12 a 100 augments i il.luminació de fibra de vidre. La major part dels caràcters del bulb copulador es van registrar a partir de fotografies obtingudes amb un microscopi electrònic d'escandallatge HITACHI S-2300. Els bulbs utilitzats en la microscopia electrònica provenien del material conservat en etanol al 70% i van ser prèviament separats de la resta de l'organisme, sonicats amb ultrasons durant 20", deshidratats mitjançant una sèrie gradual d'etanols (80%, 90%, absolut), sotmesos a punt crític, muntats sobre un suport d'alumini i recoberts d'una capa d'or de 600 Å. En aquells casos en els quals els bulbs pertanyien a material tipus, es va utilitzar un microscopi model Cambridge LEIKA 360. Aquest microscopi permet la visualització d'estructures a molt baix voltatge sense necessitat de cobrir-les amb or i evita, per tant, el risc de fer malbé la peça.

La majoria dels caràcters i els seus estats van ser inicialment definits a partir de l'estudi de les espècies canàries i, posteriorment, es van registrar els estats presents a la resta d'espècies. Tanmateix, les espècies forànies mostraven algunes vegades caràcters que, o bé no eren presents a les espècies canàries, o bé exhibien estats que no encaixaven amb els prèviament definits a Canàries. En aquestes situacions, els caràcters nous i els estats de caràcter addicionals van ser incorporats a la llista de caràcters original.

Es va evitar, en la mesura del possible, fer judicis previs sobre el grau de fiabilitat dels caràcters. Només van ser descartats aquells caràcters o estats que eren de difícil visualització, que presentaven formes intermèdies o en els quals la definició dels estats era suficientment difusa com per fer variable la seva assignació.

La gran majoria dels caràcters utilitzats van ser qualitius. Els estats dels caràcters continus incorporats a l'anàlisi van ser definits a partir de valors llindar, els quals corresponien als valors a on no es solapaven els marges de variabilitat intraespecífica.

Es van codificar caràcters tant binaris com multiestats, intentant en tot moment utilitzar una codificació que reduís al mínim la presència de *missing data* (veure apartat de **Metodologia general**). Tots els caràcters multiestats van ser tractats com a desordenats (= no additius).

En els casos a on es van detectar espècies amb més d'un estat per un

determinat caràcter (taxons polimòrfics), tots els estats presents en aquestes van ser incorporats a la matriu.

#### **4.2.1.1.3. Test de presència d'estructura filogenètica a les matrius**

Per tal de comprovar la presència de senyal o estructura filogenètica a les matrius construïdes es va realitzar el test de suport total TS (Källersjö i col. 1992) tal i com s'implementa al programa RNA (Farris 1994). La hipòtesi nul·la d'aquest test és que existeix una congruència entre els caràcters de la matriu superior a l'esperada per atzar. Es van utilitzar un total de 1000 o 10000, segons els casos, matrius permutades, la qual cosa dona uns nivells de significació de 0,001 o 0,0001, respectivament.

#### **4.2.1.1.4. Test de congruència entre les classes de caràcters**

La possible existència d'incongruència entre les diferents classes de caràcters definits (somàtics, del bulb copulador i de l'endogí) va ser contrastada utilitzant el test ILD (*Incongruence length difference*, Mickevitch i Farris 1981, Farris i col. 1994). Aquest test es va dur a terme utilitzant el programa ARN (Farris i col. 1994) amb 10000 particions permutades dels caràcters originals. Les tres classes van ser contrastades simultàniament, per la qual cosa es va ajustar l'estadístic obtingut aplicant la correcció de Bonferroni (Rice 1989).

#### **4.2.1.1.5. Anàlisi cladística**

La matriu de caràcters obtinguda va ser analitzada sota el criteri de parsimònia. Es van utilitzar dues aproximacions diferents: una que considera que l'evidència que presenten tots els caràcters és igualment bona (parsimònia uniformement ponderada)

i una altra que considera que no tots els caràcters són igualment fiables (ponderació diferencial), sent aquesta fiabilitat una funció del seu nivell d'homoplàsia (parsimònia amb ponderació diferencial). La ponderació diferencial va ser incorporada a les anàlisis a través del criteri de maximització de l'ajust conjunt dels caràcters (parsimònia amb ponderació intrínseca, Goloboff 1993). Les dues aproximacions van ser aplicades a les dades tal i com s'implementen en els programes d'ordinador NONA v. 1.5.1. (Goloboff 1996a) i PEE-WEE v. 2.5.1 (Goloboff 1996b) respectivament. Aquests programes d'anàlisi filogenètica van ser escollits entre d'altres de més àmplia difusió, p. ex. PAUP (v. 3.1 Swofford 1993, v. 4.0 Swofford en prep.) o HENNIG86 (Farris 1988), pels avantatges que oferien, com ara una major rapidesa en les anàlisis de parsimònia i la compatibilitat amb PC's, respecte a PAUP, o la possibilitat de codificar caràcters polimòrfics i la disponibilitat d'un ventall més ampli d'opcions per a cerques heurístiques, respecte a HENNIG86.

Existeixen  $4984 \times 10^{112}$  arbres completament dicotòmics possibles per a 70 taxons. Aquest nombre fa inviable una cerca exhaustiva o de tipus *branch-and-bound*, i per tant es van haver de realitzar cerques heurístiques. Aquestes es van dur a terme construint una sèrie d'arbres inicials (a través d'una modificació de l'algorisme de Wagner), els quals posteriorment van ser optimitzats utilitzant intercanvis tipus TBR, retenint un màxim de 100 arbres. Per tal d'evitar que els arbres resultants representessin un mínim (o màxim en el cas de les cerques amb PEE-WEE) local, en cadascuna de les anàlisis es van utilitzar un mínim de 100 repeticions amb addició aleatoritzada (*random addition*) dels taxons. En cadascuna d'aquestes cerques es va limitar el nombre màxim d'arbres trobats a 10.000 arbres. Totes aquestes opcions s'implementen en NONA i PEE-WEE a través de la sèrie de comandaments: **h10000** **h/100 mul\*100** (o superior). En el casos en què el nombre d'arbres obtinguts era superior a 100, es van realitzar una nova sèrie d'intercanvis TBR sobre aquests utilitzant el comandament **max\*** per tal de trobar els possibles arbres addicionals existents. Un dels problemes de les cerques heurístiques és l'existència d'illes d'arbres òptims o subòptims. Aquest problema sembla tenir diferents aspectes segons s'utilitzi el criteri d'optimització de llargada mínima o de maximització d'una funció de l'homoplàsia (Goloboff 1996b). En el primer cas, existeixen varies illes d'arbres òptims

i poques de subòptims, i el problema és anar d'una illa a l'altra. Per contra, en el segons cas existeixen molt poques illes de valor màxim i vàries de valor inferior i el problema és trobar l'arbre de valor màxim. L'única manera d'anar d'una illa a un altre és retenir arbres subòptims amb l'esperança que els arbres òptims derivats d'aquests per l'aplicació d'intercanvis formin part realment d'una illa diferent. Es va utilitzar el nombre de repeticions de les anàlisi que havien assolit els arbres més curts (o amb un valor de funció d'ajust més gran per PEE-WEE) com a criteri per realitzar noves cerques sobre arbres subòptims. Així, quan aquest nombre era molt petit (p. ex. menys de 20 repeticions sobre 100) es va optar per realitzar una nova cerca, aquest cop retenant arbres subòptims i aplicant algorismes d'intercanvi sobre els mateixos per tal de trobar noves illes d'arbres òptims. Aquestes opcions s'implementen a NONA i PEE-WEE amb el comandament **jump**. A les anàlisis amb NONA es van retenir arbres subòptims de fins a 5 passos addicionals (jump 5) i a PEE-WEE d'un valor d'ajust 3 punts inferior (jump 30). Els algorismes d'intercanvi van ser alguns cops SPR (jump) i altres TBR (jump\*). A totes les anàlisis el nombre màxim d'arbres subòptims retinguts va ser de 25000 o 30000 (h25000 o h30000).

A les anàlisis només es van considerar com a vàlids aquells arbres òptims amb recolzament no ambigu simultani per a tots els seus clades (opció **amb-** de NONA/PEE-WEE), es a dir, es van descartar aquells arbres òptims que diferien de la resta per clades definits únicament sota certes optimitzacions dels caràcters. Cal esmentar que aquests últims arbres són retinguts per defecte com a solucions vàlides per HENNIG86 o qualsevol versió de PAUP (malgrat que aquest últim permet escollir altres criteris). Tanmateix, i com ha estat assenyalat per Nixon i Carpenter (1996a), l'implementació d'aquesta opció a NONA/PEE-WEE no és perfecte, ja que aquests programes no optimitzen els caràcters en les politomies. Quan es colapsa un clade que no està recolzat per cap canvi d'estat, el nombre de passos total de l'arbre no canvia. Ara bé, si es colapsen a la vegada dos o més clades recolzats per optimitzacions alternatives mútuament excloents de determinats caràcters, el nombre de passos total augmenta i, per tant, l'arbre deixa de ser òptim. Basant-se en aquesta propietat, aquests autors han proposat tot un seguit d'opcions que permeten assolir la colapsibilitat total dels clades recolzats de manera ambigua. En aquest estudi el

protocol utilitzat va ser el següent: els arbres seleccionats van ser guardats amb el comandament **ksave**, el qual guarda els arbres colapsant les branques amb recolzament ambigu, posteriorment es van carregar de nou al programa i van ser filtrats amb el comandament **best**, el qual elimina els arbres subòptims segons criteris preestablerts, en aquest cas els arbres amb clades recolzats per optimitzacions alternatives.

En les anàlisis de parsimònia uniformement ponderada es van obtenir, juntament amb el nombre de passos, els valors dels índexos de consistència (IC), de retenció (IR), de concordança de clades (CC) i l'índex de suport total ( $t_i$ ), aquest últim calculat a partir del valor de suport total (TS) obtingut amb el programa RNA. A les anàlisis de parsimònia amb ponderació intrínseca es van registrar el valor d'ajust (*fit*) total i el valor d'ajust reescalat [ $1 - (\text{ajust màxim} - \text{ajust real}) / (\text{ajust màxim} - \text{ajust mínim})$ ] (Goloboff 1996b).

Es va utilitzar el suport de Bremer (Bremer 1988) com a mesura del grau de suport o estabilitat dels clades obtinguts. Aquest índex va ser escollit enfront del *bootstrap*, més àmpliament utilitzat en la literatura, per les raons que s'han exposat i discutit àmpliament en l'apartat de **Metodologia general**. El suport de Bremer va ser originalment proposat per la seva utilització sota el criteri de parsimònia uniformement ponderada i posteriorment corregit per a parsimònia amb ponderació diferencial (Bremer 1994). Goloboff (1996b) ha implementat a PEE-WEE un índex anàleg, amb l'única diferència de què, en aquest cas, el valor de suport es la diferència en els valors d'ajust (*fit*) en lloc de la diferència en el nombre de passos. La quantitat de taxons implicats va fer preferible d'obtenir els valors de suport de Bremer utilitzant aproximacions heurístiques, per la qual cosa aquests han de ser considerats com a valors màxims que en alguns casos poden representar sobreestimacions dels valors reals. El nombre màxim d'arbres retinguts pel càlcul dels valors de suport va ser d'entre 10000 i 30000 (comandament **suboptimal**), depenent de les prestacions dels diferents ordenadors utilitzats per a realitzar aquestes anàlisis. Com menor és el nombre d'arbres subòptims retinguts, major és la probabilitat de sobreestimació del valor de suport. L'elevat cost computacional també va fer preferible d'optar per calcular els índexos fins a un cert valor llindar, el qual va ser de 5 passos de

diferència per a les anàlisis de parsimònia uniformement ponderada i de 3,00 en el valor d'ajust (*fit*). El valor final de l'índex es va obtenir a través del comandament **bsupport**. Val a dir que la versió de NONA utilitzada no té aquesta opció i que per obtenir els valors de suport pels arbres obtinguts sota el criteri de parsimònia uniformement ponderada es va utilitzar el programa PHAST v. 1.1 (Goloboff 1996c).

Les opcions concretes utilitzades en cadascuna de les anàlisis realitzades queden reflectides als peus de figura dels arbres obtinguts.

Per tal de contrastar els resultats obtinguts respecte hipòtesis alternatives, es van utilitzar els comandaments **mv**, que permet incorporar aquestes hipòtesis en forma de cladogrames als programes, **force**, que 'força' la monofília de clades seleccionats, i **maxl**, que porta a terme cerques heurístiques dels arbres més parsimoniosos sota el constrenyiment de què apareguin els clades 'forçats' prèviament. Aquestes cerques 'forçades' només poden fer-se en NONA i PEE-WEE utilitzant algorismes d'intercanvis de branques tipus SPR, però el programa PHAST permet utilitzar algorismes tipus TBR, que són més efectius (a PHAST el comandament **constrain=** ha de ser introduït posteriorment a 'force' i abans d'iniciar la cerca).

#### **4.2.1.2. Resultats**

##### **4.2.1.2.1. Llistat i matriu de caràcters**

*Caràcter 1.* Grandària del prosoma: (0) petit (llargada dorsal més petita que 2.8 mm); (1) mitjà (llargada dorsal entre 2.8 i 5.5 mm); (2) gran (llargada dorsal més gran que 5.5 mm).

La llargada dorsal de l'escut prosòmic ha estat utilitzada per tal de reflectir les diferents grandàries que hom pot trobar dins el gènere *Dysdera*. Val a dir, però, que aquest caràcter mostra una gran variabilitat intraespecífica, la qual cosa és



## ***El gènere Dysdera a les illes Canàries***

---

probablement deguda a una forta component ambiental. Tanmateix, algunes espècies mostren unes grandàries extremes que rarament es solapen amb els rangs de variabilitat de la resta i que, per tant, permeten l'establiment d'estats discrets dins d'aquest caràcter. És interessant de destacar que a Canàries viuen les espècies de *Dysdera* més gran i més petita que mai han estat descrites. L'únic espècimen conegut de l'espècie de La Gomera *Dysdera hirguan* és una femella que mesura prop de 2 cm. A l'altre extrem, els exemplars pertanyents a l'espècie de Tenerife *D. minutissima* rarament sobrepassen els 3,5 mm.

**Caràcter 2.** Ornamentació de l'escut prosòmic: (0) llis o molt lleugerament foveat i/o rugós; (1) ostensiblement foveat i/o rugós.

Malgrat que les manifestacions extremes dels estat d'aquest caràcter no plantegen cap problema de codificació, el límit entre ambdós estats és prou difús i pot comportar una certa arbitrietat en l'assignació d'aquest caràcter. D'altra banda, dins de cadascun dels estats definits s'amaga una gran varietat de patrons d'ornamentació, i un estudi més aprofundit dels quals podria permetre la definició d'estats addicionals. Així, dins del conjunt d'espècies codificades amb l'estat 1 poden trobar-se formes quasi exclusivament rugoses, mentre que d'altres presenten un patró clarament foveat, a on la rugositat és pràcticament inexistent. L'espècie continental *D. ninni* presenta un patró d'ornamentació foveada únic, amb una absència total de rugositat i unes depressions de contorns perfectament circulars.

**Caràcter 3.** Amplada relativa del marge anterior de l'escut prosòmic: (0) més estret que la 1/2 de la seva llargada; (1) entre 1/2 i 3/5 de la seva llargada; (2) més ample que 3/5 de la seva llargada.

**Caràcter 4.** Marges laterals anteriors de l'escut prosòmic: (0) divergents (**fig. 25B**); (1) convergents (**fig. 25C**); (2) paral·lels (**fig. 25A**).

**Caràcter 5.** Forma posterior de l'escut prosòmic tipus *D. ratonensis*: (0) absent; (1) present (**fig. 25D**).

Aquest ha estat l'únic cas a on s'ha recorregut a un dibuix o a la comparació directa entre exemplars de les espècies per tal de definir el caràcter. Això ha estat així perquè tots els intents fets per definir conceptualment el caràcter, ja fós a partir de certs valors llindar d'alguna mesura o simplement amb un text descriptiu, no copsaven del tot allò que fàcilment es reconeix comparant directament els espècimens o els dibuixos dels mateixos respecte el referenciat. Aquest caràcter és present, a més de a l'espècie utilitzada com a patró, a *D. vermeai* i a *D. curvisetae*.

**Caràcter 6.** Marge posterior de l'escut prosòmic: (0) recte (**fig. 25D**); (1) bilobul.lat (**fig. 25E**).

**Caràcter 7.** Forma lateral de l'escut prosòmic: (0) sense esglaó; (1) amb esglaó (**fig. 25F**).

**Caràcter 8.** Reducció ocular: (0) absent (**fig. 25A**); (1) present, sense pèrdua de cap dels ulls (**fig. 25C**); (2) present, amb pèrdua d'algun ull (**fig. 25B**).

La presència de reducció ocular està lligada a l'adaptació al medi hipogeu. Tanmateix, hi ha diferents graus de reducció, els qual queden reflectits en els estats 1 i 2. Tot i que l'espècie *D. ratonensis* ha estat codificada amb l'estat 1, recentment han estat capturats alguns exemplars juvenils a on la reducció ocular es podria considerar com molt lleugera, per no dir inexistent. Tanmateix, en absència d'un major nombre de captures que permetin esbrinar si es tracta d'una sola espècie amb una gran variabilitat d'adaptació al medi soterrani o bé de dues espècies separades, ens hem decidit a codificar el caràcter com a monomòrfic.

**Caràcter 9.** Regió labial del marge anterior de l'estern: (0) tan ample com les regions maxil.lars (**fig. 25G**); (1) molt més ample que les regions maxil.lars (**fig. 25H**). Aquest caràcter va ser definit per Deeleman-Reinhold i Deeleman (1988) i separa les espècies de la subfamília Harpacteinae de la resta de disdèrids.

**Caràcter 10.** Grandària relativa dels quelícers: (0) més petits que 0.38 de la llargada

## El gènere *Dysdera* a les illes Canàries

de l'escut prosòmic; (1) entre 0.38 i 0.47 de la llargada de l'escut prosòmic; (2) més llarg que 0.47 de la llargada de l'escut prosòmic.

**Caràcter 11.** Granulacions pilíferes al segment basal dels quelícers: (0) absents o escassament distribuïdes a la regió proximal; (1) presents, recobrint la major part del segment basal.

**Caràcter 12.** Escolladura interna dels quelícers: (0) curta, al voltant d'1/3 de la llargada lateral del quelícer; (1) mitjana, al voltant de 2/5 de la llargada lateral del quelícer; (2) llarga, al voltant d'1/2 de la llargada lateral del quelícer.

**Caràcter 13.** Nombre de fileres de dents quelicerals: (0) dues, dorsal i ventral (**fig. 25I**); (1) una, dorsal (**fig. 25J**).

La presència d'una sola filera de dents quelicerals només es troba a les espècies dels gèneres *Dysdera* i *Tedia*.

**Caràcter 14.** Grandària relativa de les dents quelicerals dorsals: (0) basal clarament més gran; (1) distal clarament més gran; (2) medial clarament més gran; (3) totes les dents d'una grandària similar.

**Caràcter 15.** Forma de l'ungla: (0) normal; (1) plana i eixamplada a la seva part mitja (**fig. 25K**).

La presència d'una ungla queliceral plana i amb el canal de la glàndula del verí perfectament visible només havia estat descrita a un petit grup d'espècies ibèriques (Ferrández 1996): *D. aurgitana* Ferrández, 1996, *D. fuscipes* Simon, 1882 i *D. inermis* Ferrández, 1985. Tanmateix, s'ha trobat també aquest caràcter a dues espècies canàries: *D. ramblae* i *D. hernandezii*.

**Caràcter 16.** Forma distal de les maxil·les: (0) arrodonides (**fig. 25I**); (1) acuminades (**fig. 25J**).

La presència de maxil·les distalment acuminades és un tret característic dels gèneres

*Dysdera* i *Tedia*, malgrat les espècies d'aquest últim es distingeixen clarament de *Dysdera* per tenir el marge intern de les maxil·les fortament excavat.

**Caràcter 17.** Patró de quetotàxia dorsal de la tibia (**fig. 25L**): (0) sense espines; (1) 'cardinal'; (2) en dues 'corones'; (3) en tres o més 'corones'.

La quetotàxia de les potes ha estat un caràcter àmpliament utilitzat a la taxonomia de la família. Generalment a *Dysdera*, només hi ha espines a les potes posteriors, a les cares dorsals dels fèmurs i a les cares dorsals i ventrals de les tíbies i metatarsos. Excepcionalment, poden trobar-se espines sobre els fèmurs i tíbies anteriors o, més rarament, als pedipalps. La major part de la variabilitat informativa es dona a nivell dels fèmurs i les tíbies. Per tal de simplificar la delimitació dels caràcters de la quetotàxia, només s'ha considerat la variabilitat a nivell de les cares dorsals, malgrat que les cares ventrals també poden presentar canvis específics. Els estats han estat definits tenint en compte la variabilitat intraespecífica registrada per a cadascuna de les espècies.

**Caràcter 18.** Patró de quetotàxia dels fèmurs anteriors: (0) sense espines; (1) espines presents al fèmur 3; (2) espines presents als fèmur 1, fèmur 2.

**Caràcter 19.** Patró de quetotàxia dorsal del fèmur 4 (**fig. 25M**): (0) sense espines; (1) menys de 5 espines, agrupades proximalment; (2) més de 5 espines, en dues fileres asimètriques; (3) més de 5 espines, en dues fileres simètriques.

**Caràcter 20.** Pèls amb forma d'espina sobre les tíbies i els fèmurs posteriors: (0) absents; (1) presents.

Aquest tipus de pèls només ha estat observat en algunes espècies canàries, concretament a *D. brevisetae*, *D. esquivell*, *D. hernandez*, i *D. macra*. Cal no confondre'ls amb els pèls extremadament llargs que presenten algunes espècies, tant canàries com continentals, a la mateixa zona. Aquest últims es distingeixen dels autèntics pèls-espina per ser molt més tènues.

## El gènere *Dysdera* a les illes Canàries

**Caràcter 21.** Nombre d'ungles tarsals: (0) tres, sense escòpula (**fig. 25N**); (1) dues, amb escòpula (**fig. 25O**).

Aquest caràcter agrupa a les subfamílies Harpacteinae i Rhodinae enfront de Dysderinae.

**Caràcter 22.** Nombre de denticles a les ungles tarsals: (0) menys de 8; (1) entre 9 i 12; (2) entre 13 i 20; (3) més de 20.

**Caràcter 23.** Forma dels pèls dorsals de l'opistosoma: (0) normals; (1) plans, llargs, gruixuts i lanceolats (**fig. 25P**).

Wunderlich (1987, 1991) va ser el primer autor en destacar la gran variabilitat existent en la forma i grandària dels pèls dorsals de l'opistosoma i en considerar la seva validesa com a caràcter taxonòmic. Si bé és cert que realment aquesta variabilitat existeix, la seva utilització en la reconstrucció de la filogènia del grup queda limitada per la dificultat en la definició dels diferents estats. D'una banda, en moltes espècies tant la forma com la grandària d'aquest pèls són característiques per cadascun dels sexes. Això podria no ser un obstacle si no fós perquè existeixen casos de variabilitat intraespecífica o, encara pitjor, per l'existència d'una graduació en la forma i grandària dels pèls al llarg de l'opistosoma. D'altra banda, en moltes espècies la petita grandària d'aquest pèls requereix la utilització del microscopi òptic amb l'esforç afegit de preparació que això comporta. Amb tot, s'han descrit en algunes espècies habitants de les Canàries orientals la presència d'uns pèls abdominals extraordinàriament desenvolupats, tant en llargada com en robustesa, per tant de fàcil observació, i amb una forma lanceolada molt característica. El nom d'una d'aquestes espècies, *D. spinidorsum*, és un clar exemple de com de remarcables són d'aquestes estructures.

**Caràcter 24.** Grandària relativa del tegulum (T) respecte a la divisió distal (DD) del bulb, visió frontal: (0) T tan o més llarg que la DD; (1) T clarament més curt que la DD.

**Caràcter 25.** Disposició de la DD respecte al T, visió lateral: (0) no inclinat o molt

lleugerament ( $<45^\circ$ ) (**fig. 26F**); (1) clarament inclinat ( $\geq 45^\circ$ ) (**fig. 26E**).

**Caràcter 26.** Desenvolupament de la hematodoca distal (DH): (0) absent o molt reduïda; (1) present, força desenvolupada.

La presència d'una hematodoca distal ben desenvolupada i clarament membranosa és una característica de *Dysdera*. A la majoria de gèneres de disdèrids aquesta estructura està molt reduïda o és absent i el conducte seminífer queda protegit només per una beina esclerotitzada. Tanmateix, en alguns gèneres pot observar-se un estadi intermedi a on el conducte seminífer queda inclòs a l'interior d'una estructura més o menys dilatada malgrat que majoritàriament esclerotitzada, com és el cas de *Dysderocrates*.

**Caràcter 27.** Expansió del marge intern de la DD: (0) absent (**fig. 27B**); (1) present (**fig. 27A**).

**Caràcter 28.** Esclerita externa de la DD (ES, = conductor): (0) absent; (1) present. L'absència d'una esclerita externa o conductor caracteritza a les espècies de la subfamília Rhodinae, així com a alguns gèneres d'altres subfamílies com per exemple *Harpactocrates*.

**Caràcter 29.** Desenvolupament relatiu de les esclerites de la DD: (0) esclerita interna (IS) més ampla que ES, ambdues més o menys paral·leles (**fig. 26A**); (1) ES més ampla i esclerotitzada que IS (**fig. 26B**); (2) proximalment, una única esclerita estreta (**fig. 26C**).

Totes l'espècies canàries, amb l'única excepció de *D. lancerotensis*, presenten l'estat 1 d'aquest caràcter.

**Caràcter 30.** apòfisi frontal (FA): (0) absent; (1) present (**fig. 26A**).

Aquesta estructura ha estat observada només en algunes espècies continentals.

**Caràcter 31.** Filera de denticles a l'extrem distal de la DD, visió frontal: (0) absent; (1)

present (**fig. 26C**).

Aquesta estructura ha estat observada només en algunes espècies continentals.

**Caràcter 32.** Regió frontal de la DD projectada distalment sobre la regió posterior: (0) absent o molt lleugerament (**fig. 28C**); (1) present, ostensiblement (**fig. 28B**).

**Caràcter 33.** Carena en forma d'arc (AR) a l'extrem distal-anterior de la DD: (0) absent; (1) present (**fig. 27F**).

La presència d'AR s'ha observat en algunes espècies continentals i en una única espècie canària: *D. lancerotensis*.

**Caràcter 34.** Marge intern de la fenedura distal de la DD: (0) terminal (**fig. 27D**); (1) subterminal, no projectada (**fig. 27F**); (2) subterminal i projectada (**fig. 27E**).

**Caràcter 35.** Plec lateral (LF) de la regió medial-frontal de la DD: (0) absent; (1) present, força desenvolupat (**fig. 27B**); (2) present, limitat a la part més distal i molt poc desenvolupat (AC) (**fig. 27C**); (3) força desenvolupat i esclerotitzat, amb forma d'apòfisi (MA) (**fig. 27F**); (4) escassament desenvolupat, amb forma de petita carena (**fig. 27E**).

Només l'estat 4 no està present en cap espècie canària.

**Caràcter 36.** Forma de LF: (0) no projectada distalment (**fig. 27C**); (1) projectada distalment (**fig. 27B**); (2) projectada distalment i amb forma de ganxo (**fig. 27F**).

**Caràcter 37.** Cresta distal-frontal (C): (0) absent; (1) present (**fig. 29A-E**).

La presència d'una cresta o carena a la regió distal anterior de la DD, i paral·lela a la mateixa, caracteritza i és exclusiva de les espècies canàries, amb l'excepció de *D. lancerotensis*.

**Caràcter 38.** Extrem distal de C: (0) situat sobre l'extrem distal de la DD (**fig. 29A**); (1) situat sobre el marge intern de la fenedura distal de la DD (**fig. 29B**); (2) situat

més proximalment que el marge intern de la fenedura distal de la DD (**fig. 29D**).

*Caràcter 39.* Desenvolupament de C: (0) ben desenvolupada al llarg de la seva extensió (**fig. 27A**); (1) especialment desenvolupada a la seva part més distal (**fig. 27B**).

*Caràcter 40.* Marge distal de C: (0) inclinat, continu (**fig. 29A**); (1) inclinat, discontinu (**fig. 29B**); (2) amb forma de 'S' o d'esglaó (**fig. 29C**); (3) dentat (**fig. 29D**); (4) truncat (**fig. 29E**).

*Caràcter 41.* Desenvolupament de la membrana lateral externa (L): (0) absent o a penes visible (**fig. 27F**); (1) present, força desenvolupat (**fig. 27A**); (2) present malgrat que poc desenvolupat (**fig. 27C**).

Els estats 0 (en el cas que L hi sigui present) i 2 es distingeixen fàcilment per la forma del marge extern de L, rectangular en l'estat 0 i sinuós (o en forma de 'Z', amb l'extrem distal més estret que la part proximal) en l'estat 2.

*Caràcter 42.* Esclerotització del marge extern de L: (0) present (**fig. 26B**); (1) absent (**fig. 26A**).

*Caràcter 43.* Marge extern de L plegat: (0) absent; (1) lleugerament (**fig. 27C**); (2) fortament (**fig. 27B**).

*Caràcter 44.* L amb un plec a la seva part mitja, visió frontal: (0) absent; (1) present (**fig. 27C**).

*Caràcter 45.* Apòfisi frontal d'L (LA): (0) absent; (1) present (**fig. 27A**).

La presència d'una apòfisi a la regió anterior de L és pròpia d'algunes espècies canàries orientals.



**Caràcter 46.** Desenvolupament de la membrana lateral interna o addicional (AL): (0) absent (**fig. 28A**); (1) present, força desenvolupada, amb forma de làmina (**fig. 28C**); (2) present, força desenvolupada, amb forma de làmina i projectada distalment en un flagel (F) (**fig. 28B**); (3) present, força desenvolupada, amb el marge distal dentat (**fig. 28D**); (4) present, lleugerament desenvolupada, a penes visible (**fig. 28E**).

**Caràcter 47.** Apòfisi posterior o tegular (P): (0) absent; (1) present.

Malgrat que a les espècies estudiades només s'ha observat la presència de P als representants dels gèneres *Dysdera* i *Dysderocrates*, és probable que certes apòfisis dels bulbs d'altres espècies del gènere *Harpactea* o d'altres gèneres d'Harpacteinae, com per exemple *Dasumia*, es corresponguin amb aquesta estructura.

**Caràcter 48.** Fusió de P amb T: (0) present (**fig. 26F**); (1) absent (**fig. 26D**).

La manca de fusió entre P i el *tegulum* aproxima a l'espècie canària *D. lancerotensis* a alguns representants continentals.

**Caràcter 49.** Inclinió de P en relació a T, visió lateral externa: (0) absent (**fig. 26F**); (1) present (**fig. 26D**).

**Caràcter 50.** Marge superior de P membranós: (0) absent (**fig. 26F**); (1) present (**fig. 26E**).

Aquest caràcter només ha estat observat en algunes espècies de Tenerife.

**Caràcter 51.** Marge superior de P dentat: (0) absent; (1) present.

**Caràcter 52.** Grandària relativa de l'arc dorsal de l'endogí (DA): (0) tant o una mica més ample que llarg (**fig. 26G**); (1) dos cops més ample que llarg (**fig. 26H**).

**Caràcter 53.** Desenvolupament del plec dorsal d'DA (DF): (0) incompletament plegat, dirigit cap a la part dorsal (**fig. 26I**); (1) completament plegat, dirigit cap enrera

(fig. 26J).

El plec complet del DF només s'ha observat a *Dysdera* i *Dysderocrates*.

**Caràcter 54.** Plec medial de l'endogí (MF): (0) absent; (1) present.

Aquesta caràcter, malgrat no haver estat observat a *Harpactea hombergi*, sembla estar present a d'altres gèneres d'Harpacteinae (*Dasumia*).

**Caràcter 55.** Esclerotització de MF: (0) absent; (1) present.

**Caràcter 56.** MF projectat cap enrera: (0) absent; (1) present (fig. 26H).

La projecció dels marges externs posteriors de MF és característica de dues espècies canàries orientals.

**Caràcter 57.** Forma dorsal de l'arc ventral de l'endogí (VA): (0) recte, rectangular (fig. 26H); (1) en punta, amb forma d'arc (fig. 26K); (2) majoritàriament recte, amb una projecció en punta a la part mitja (fig. 26L).

**Caràcter 58.** Patró d'esclerotització de la regió frontal de VA: (0) no esclerotitzada o reduïda a una tira estreta (fig. 26M); (1) majoritàriament esclerotitzada, amb forma de T (fig. 26N); (2) completament esclerotitzada (fig. 26O).

**Caràcter 59.** Patró d'esclerotització de la regió posterior de VA: (0) absent (fig. 26M); (1) present a la part més anterior (fig. 26R); (2) present, fins als marges laterals posteriors (fig. 26O).

**Caràcter 60.** Esclerotització de VA fusionada amb la de DA: (0) absent (fig. 26J); (1) present (fig. 26P).

**Caràcter 61.** Patró d'esclerotització del diverticle ventral addicional (AVD): (0) AVD absent (fig. 26R); (1) present, esclerotització frontal, amb forma de petites dents (fig. 26S); (2) present, esclerotització més curta que MF (fig. 26T); (3)

## ***El gènere Dysdera a les illes Canàries***

---

present, esclerotització tan llarga com MF (**fig. 26U**); (4) present, esclerotització tan llarga com MF, amb forma de carena (**fig. 26V**).

La presència d'un diverticle ventral anterior (AVD) només ha estat observada en espècies canàries occidentals.

*Caràcter 62.* Forma de l'espermateca (S): (0) en forma de bastó (**fig. 26X**); (1) en forma de T (**fig. 26M**).

Només els gèneres *Dysdera*, *Dysderocrates* i *Tedia* tenen una espermateca en forma de T .

*Caràcter 63.* Coll de S: (0) projectat més enllà de l'esclerotització frontal de VA (**fig. 26U**); (1) no projectat (**fig. 26T**).

*Caràcter 64.* Esclerita dorsal de S: (0) absent (**fig. 26P**); (1) present (**fig. 26J**).

Aquesta estructura ha estat observada només en algunes espècies continentals.

*Caràcter 65.* Carena ventral de S: (0) present (**fig. 26I**); (1) absent.

*Caràcter 66.* Desenvolupament de TB: (0) perpendicular a l'eix del cos (**fig. 26X**); (1) paral·lela a l'eix del cos (**fig. 26Y**).

Aquest caràcter juntament amb l'absència de l'anterior sembla caracteritzar als gèneres amb espermateques en forma de T: *Dysdera*, *Dysderocrates* i *Tedia*.