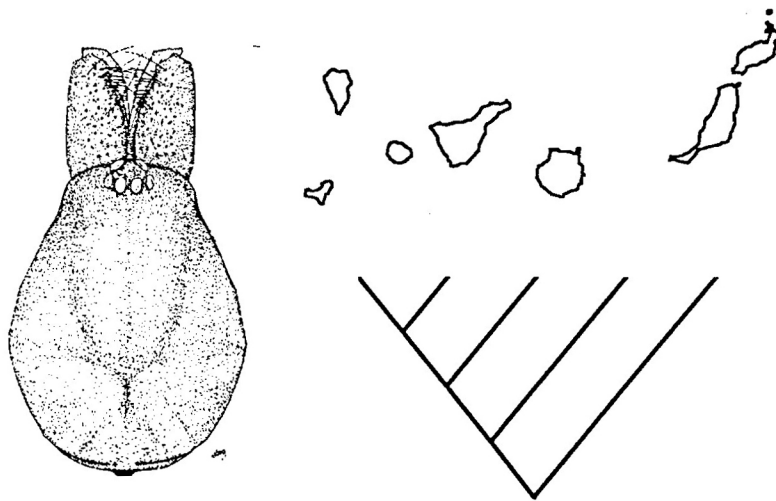


Departament de Biologia Animal
Facultat de Biologia
Universitat de Barcelona

Tesi Doctoral

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



Miquel Àngel Arnedo Lombarte

1998

4.2.2.4. Discussió

4.2.2.4.1. Característiques moleculars estructurals

Les seqüències parcials obtingudes pel COI i pel 16S, exhibeixen moltes de les característiques de la molècula de mtDNA de metazous descrites a estudis precedents (Simon i col. 1994). Tanmateix, hi ha tot un seguit de trets que semblen ser particulars de les espècies estudiades o, si més no, resulten prou interessants com per merèixer un comentari a part.

En general, les terceres posicions dels codons del COI, i d'altres gens mitocondrials, dels metazous, mostren un marcat biaix en la composició de bases, principalment deguda a la baixa proporció de G (Brown 1985, Avise i col. 1994, Brown i col. 1994, Emerson i Wallis 1995, Funk i col. 1995, Howland i Hewitt 1995, Spicer 1995, Juan i col. 1996a, Pedresen 1996, Frati i col. 1997, Seutin i Birmingham 1997). Aquesta ha estat interpretada com el resultat de l'eliminació de tRNAs amb anticodons CNN, el que seria un mecanisme per economitjar la grandària del genoma (Osawa i col. 1992). Tanmateix, les dades obtingudes pel COI de *Dysdera*, i gèneres afins (**taula X**), mostren que en aquests organismes el biaix a la composició de bases de les terceres posicions no és deguda al baix percentatge de G, sinó a la reducció de la proporció de C. Una possible explicació a aquest fenomen seria l'existència d'una marcada preferència a utilitzar codons sinònims acabats en G enfront dels acabats en C, tal i com s'observa a la **taula X**, on es mostren els valors de RSCU. Tanmateix, és probable que aquesta observació sigui més una conseqüència que no una causa, ja que també al 16S existeix una composició diferent a la descrita per a la major part d'artròpodes. Generalment, la proporció d'A és més gran que la de T i la de C major que la de G (Fang i col. 1993, Kiong i Kocher 1993, Avise i col. 1994, Funk i col. 1995). En canvi, les seqüències del 16S obtingudes al present treball exhibeixen proporcions de T més grans que d'A i proporcions de G més gran que de C, alhora que aquestes diferències són més marcades als *loops* que als *stems*. En

El gènere *Dysdera* a les illes Canàries

aquest cas, la singularitat composicional de *Dysdera* seria, més probablement, el resultat d'un biaix mutacional subjacent. Aquesta hipòtesi estaria recolzada pel fet que aquesta característica es dona a les posicions menys sotmeses a selecció i, per tant, que millor manifesten els patrons mutacionals intrínsecs. La diferència en la composició de bases de les terceres posicions permet explicar també les diferències mostrades en la proporció dels diferents tipus de substitucions nucleotídiques, com per exemple el fet que a les terceres posicions les transicions AG són més nombroses que les transicions TC, quan a la major part d'artròpodes estudiats és just al contrari (Fрати i col. 1997). Aquesta singular composició de bases observada a *Dysdera* és absent a les espècies de l'Ordre dels xifosurs i dels escorpins, que són els únics quelicerats amb seqüències del COI i del 16S publicades. La manca d'informació de grups més propers no ens permet determinar l'abast filogenètic d'aquesta característica. Cal esmentar però, que sí que existeixen dades publicades de la subunitat ribosomal petita (12S rRNA) de la família Tetragnathidae (Araneae) i que aquestes no presenten el biaix de *Dysdera* (Gillespie i col. 1994).

Evidència de saturació

L'absència d'un augment significatiu de la divergència a la seqüència del COI a les comparacions d'algunes espècies de *Dysdera* amb d'altres gèneres, tant de la mateixa subfamília com de subfamílies diferents, és un fenomen clarament il·lustratiu de la presència de saturació en algunes de les posicions nucleotídiques d'aquest gen. Les corbes de saturació (**figs. 46-48**) de cadascuna de les substitucions nucleotídiques de les diferents classes, indiquen que l'existència de substitucions múltiples es concentra a les terceres posicions dels codons a on, amb les úniques excepcions de les transversions AC i CG, les substitucions presenten saturació a les comparacions entre taxons amb més d'un 10% de divergència i en el cas de la transició TC, d'un 5%. Cal esmentar que aquests nivells de divergència es corresponen a comparacions entre espècies i, ocasionalment, entre poblacions d'una mateixa espècie. Les corbes de saturació del 16S (**fig. 49-50**), també recolzen la possible existència de substitucions

múltiples, tot i que aquestes es donarien a nivell de les divergències entre els taxons superiors i afectaria a un nombre més limitat de substitucions. En concret, les transicions TC a *loops* i les transversions TG, tant de *loops* com de *stems*, mostren presència de saturació a nivells de divergència superiors al 19%, els quals es corresponen a comparacions entre gèneres diferents.

4.2.2.4.1. Variabilitat genètica

Variabilitat intraespecífica

Tot i que el ventall de divergències intraespecífiques és força ampli, hi ha tot un seguit d'espècies que es caracteritzen per uns valors excepcionalment alts, inclús superiors als d'algunes comparacions interespecífiques. En general, aquests casos corresponen a espècies amb poblacions a diferents illes, com és per exemple el cas dels haplotips de *D. calderensis* de La Gomera i La Palma (divergències aproximadament del 5% al COI i del 3% al 16S), els de *D. lancerotensis*, tant els dels illots respecte del de Lanzarote i Fuerteventura (8% al COI), com entre els d'aquestes dues illes (6% i 2,8%, respectivament), els de *D. levipes* de La Gomera i Tenerife (11% i 3%, respectivament), els de *D. liostethus* de La Gomera i El Hierro (8,5% i 3%, respectivament) o els de *D. rugichelis* de La Gomera i La Palma (8,5% i 2,5% respectivament)]. Aquests valors tan elevats recolzen el fet de què es tracta realment de colonitzacions intransulars naturals i no d'introduccions recents degudes a l'acció humana. Tanmateix, hi ha una situació en la qual la introducció recent sembla ser l'explicació més plausible. L'únic haplotip mostrejat a Gran Canaria de *D. iguanensis* mostra unes divergències genètiques respecte de l'haplotip A de Tenerife de només el 0,4% al COI i del 0,5% al 16S, els quals encaixen perfectament amb el rang de variabilitat intrapoblacional observat per ambdós gens. A més, el segon haplotip mostrejat de Tenerife divergeix dels altres en més d'un 2%. D'altra banda, l'existència d'una única localitat coneguda per aquesta espècie a Gran Canària sembla reforçar

El gènere *Dysdera* a les illes Canàries

la hipòtesi de la introducció recent. Val a dir que una situació semblant a la de *D. iguanensis* es dona també a *D. insulana*, és a dir, una espècie força coneguda a Tenerife però només recol·lectada un cop a Gran Canària. Malauradament, no ha estat possible d'incloure a l'estudi molecular cap representant de Gran Canària d'aquesta espècie, per la qual cosa el tipus de procés colonitzador de la mateixa roman sense ser explicat.

Malgrat tot, les espècies amb poblacions a illes diferents no són les úniques en què s'observen valors excepcionals de divergència intraespecífica. La presència a determinades illes d'espècies amb poblacions extremadament divergents suggereixen l'existència en elles d'una forta estructuració geogràfica, la qual pot estar lligada tant a factors geològics com a ecològics. Aquestes espècies s'han localitzat a Gran Canària [*D. bandamae* (12% al COI i 7% al 16S) i *D. verneau* (12,5% i 4%, respectivament)], a Tenerife [*D. ambulotenta* (3% al 16S), *D. brevisetae* (5% al 16S), *D. esquiveli* (4% al 16S), *D. iguanensis* (3% al 16S), *D. propinqua* (10% i 5%, respectivament) i *D. unguimmanis* (9% i 3%, respectivament) i a Lanzarote [*D. nesiotae* (8,5% i 4%, respectivament)]. L'existència d'una marcada segregació geogràfica entre haplotips de l'est i l'oest de Tenerife tal i com mostren *D. brevisetae*, *D. iguanensis* i *D. propinqua*, ha estat també observada a espècies del gènere *Pimelia* (Coleoptera) (Juan i col. 1996b) i sembla estar relacionada amb l'existència en el passat (>2,5 Ma) de dues, potser tres, illes independents en el lloc de l'actual Tenerife (Ancochea i col. 1990). La resta d'espècies de Tenerife on s'ha detectat un grau elevat de distància genètica entre les seves poblacions coincideixen en ser espècies troglòbies, *D. ambulotenta*, *D. esquiveli*, i *D. unguimmanis*. Una situació similar ha estat descrita a l'espècie *Loboptera troglobia* (Blattaridae), també de Tenerife (Izquierdo 1997). Ambdues dades suggereixen una certa compartimentació geogràfica del medi hipogeu volcànic, probablement derivada de la seva dinàmica geològica accelerada, amb continus episodis de creació i destrucció (Oromí i col. 1986). Per contra, l'absència de divergència entre les poblacions de l'espècie troglòbia de La Palma (*D. ratonensis*), observada també a les poblacions troglòbies de *Loboptera* tant de La Palma com d'El Hierro (Izquierdo 1997), podria estar lligada a la colonització recent del medi hipogeu d'aquestes illes, les més modernes de l'arxipèlag.

Al contrari que Tenerife, Gran Canària ha estat sempre una única illa i la seva història geològica ha estat més tranquil·la. A part de l'inicial, només s'ha donat un cicle d'activitat volcànica intensa, al voltant de fa 4,6-4 Ma, que va afectar principalment a la meitat NE de l'illa (McDougall i Schminke 1976, Schminke 1981). Curiosament, les dues poblacions estudiades de les espècies de Gran Canària amb divergències intraespecífiques elevades, estan situades una al NE i l'altre al SO, la qual cosa fa, si més no, plausible la possibilitat d'una regionalització de l'illa lligada a l'episodi volcànic esmentat. La situació de *D. nesiotès* a Lanzarote és una mica diferent a les exposades fins ara. En aquest cas, un dels haplotips mostrejats és marcadament diferent a la resta, entre els quals s'inclouen poblacions geogràficament molt més distants. Ara bé, totes les poblacions mostrejades a Lanzarote es localitzen als dos únics massissos de l'illa, (Los Ajaches i Famara), mentre que l'haplotip divergent correspon a un individu recol·lectat a una zona sorrenca costanera (Malpaís de Corona). Per tant, la hipòtesi d'una segregació ecològica entre poblacions 'd'alçada' i poblacions costaneres sembla, en aquest cas, encaixar millor que no pas les explicacions de tipus geològic.

Variabilitat interespecífica

Els valors de divergència màxims entre aquelles espècies canàries l'origen comú de les quals es recolza almenys en algunes de les anàlisis (20% al COI i 11,5% al 16S), són similars als obtinguts per d'altres organismes endèmics de Canàries (Juan i col. (1995, 1996a, 1996b, 1997; González i col. 1996, Rando i col. 1997). En aquest context, cal destacar que els valors màxims obtinguts pels endemismes del gènere *Loboptera*, se situen al voltant de l'11% (Izquierdo 1997). Aquest valor comparativament tan baix de divergència màxima, juntament amb l'absència d'espècies endèmiques d'aquest gènere a les illes més antigues, suggereix que les espècies actuals són el resultat d'una radiació *in situ* posterior a la colonització de l'arxipèlag.

El gènere Dysdera a les illes Canàries

D'altra banda, és especialment destacable la reduïda distància genètica existent entre *D. gollumi* i l'haplotip de Tenerife de *D. levipes* (1,8% al COI i 1% al 16S), el valor de la qual se situa dins l'interval de valors obtinguts per a les comparacions intraespecífiques, i més si es té en compte que *D. gollumi* és una espècie troglomorfa. Aquest resultat demostra que és possible una marcada diferenciació morfològica en absència de divergència genètica, alhora que, tal i com ha estat esmentat en l'apartat anterior, una elevada divergència genètica no comporta sempre un canvi morfològic apreciable, i que, per tant, ambdós processos no estan necessàriament relacionats.

4.2.2.4.3. Anàlisi cladística

Anàlisi parcial enfront d'anàlisi combinada

L'anàlisi parcial de diferents classes de caràcters ha estat proposada com a mesura de corroboració de les relacions filogenètiques obtingudes (de Queiroz i col. 1995). Aquesta aproximació ha estat utilitzada en alguns estudis moleculars filogenètics duts a terme amb endemismes canaris (González i col 1996, Rando i col. 1997). Tanmateix, i deixant de banda consideracions més generals, en el cas particular de la utilització de dos gens mitocondrials, com és el cas també dels estudis esmentats, aquesta aproximació resulta absurda. Tots els gens mitocondrials formen part d'un únic grup de lligament, ja que en aquesta molècula no existeixen fenòmens de recombinació. Això implica que tots els gens del mtDNA comparteixen una genealogia comú. Tanmateix, els gens poden estar sotmesos a diferents constrenyiments moleculars que comportin diferències a les seves taxes evolutives, composició nucleotídica, etc. Són precisament aquestes diferències les responsables de què puguin observar-se incongruències entre les filogènies derivades de les anàlisis parcials dels gens mitocondrials. La presència de clades incompatibles és un indicador de l'existència de processos diferents dels evolutius, els quals imposen una estructura sobre els caràcters que és diferent de l'estructura filogenètica. En analitzar

els gens conjuntament es maximitza la congruència entre els caràcters, és a dir, amplifiquem el senyal que tenen en comú i aquest no és altre que la filogenia.

D'altra banda, alguns autors han proposat que diferents particions o classes de dades poden ser combinades i analitzades conjuntament, sempre i quan es demostrï que aquestes particions no són significativament incongruents entre elles (Bull i col. 1993). Per contra, d'altres autors consideren que les diferents particions han de ser sempre analitzades conjuntament, independentment del fet que es demostrï que algunes d'elles són incongruents (Kluge 1989, Nixon i Carpenter 1996b, DeSalle i Brower 1997, Kluge 1997). Aquests autors argumenten que, d'una banda, el procés de definició i reconeixement de les particions és força subjectiu i que, en general, existeixen moltes maneres diferents de dividir les dades, de l'altra, que si s'assumeix que les particions són parts independents d'un tot, la seva anàlisi simultània tindrà un nombre més gran de caràcters independents que no pas les anàlisis parcials de cadascuna de les particions i, per tant, serà preferible sobre aquestes i, finalment, que l'anàlisi simultània de tota l'evidència coneguda maximitza el poder d'explicació de la hipòtesi de les relacions filogenètiques (Farris 1983, Kluge 1989, Brower i col. 1994). Sota aquesta aproximació, l'aplicació dels tests d'incongruència té una finalitat exploratòria com a mitjà per reconèixer la possible existència de processos diferents als evolutius que puguin estar actuant sobre un conjunt concret de caràcters (DeSalle i Brower 1997).

En el nostre cas, els diferents test d'incongruència realitzats posen de manifest l'existència de caràcters incongruents entre els dos gens analitzats. En concret, les segones i les terceres posicions dels codons del COI no són congruents amb els caràcters del 16S. La incongruència de les terceres bases podria ser explicada com un efecte de l'elevat grau de saturació que presenten aquestes posicions. En el cas de les segones posicions, la incongruència podria ser el resultat del fort constrenyiment evolutiu al qual estan sotmeses, degut a la pressió de selecció a nivell de substitucions nucleotídiques. La major part de canvis a les segones bases es localitzaria en unes poques posicions corresponents a aminoàcids no fonamentals en el funcionament del gen i, a més, segurament involucrarien aminoàcids molt

El gènere *Dysdera* a les illes Canàries

semblants, essent per tant susceptibles d'experimentar canvis múltiples, és a dir, homoplàsics.

Influència dels esquemes de ponderació

La utilització de diferents esquemes de ponderació posa de manifest l'extraordinària sensibilitat de la major part dels clades a pertorbacions en els paràmetres de les anàlisis. Els pocs clades que romanen estables davant d'aquests canvis resulten ser o bé els més bassals (diferents subfamílies i diferents gèneres), o bé els més terminals (haplotips de la mateixa espècie o espècies amb valors de divergència moderats). Així doncs, la inestabilitat dels resultats es localitza en una franja molt concreta dels cladogrames. Ara bé, quines són les causes d'aquesta inestabilitat? al nostre entendre existeixen dues causes principals.

En primer lloc, el nivell d'homoplàsia mostrat per les dades és excepcionalment alt (IC= 0,19 a la matriu conjunta). Val a dir però, que no totes les posicions contribueixen de la mateixa manera, sinó que bona part de l'homoplàsia es concentra a les terceres posicions dels codons del COI (IC= 0,13). Per contra, els valors d'IC de les primeres i segones posicions dels codons del COI i les del 16S no difereixen gaire (al voltant del 0,25-0,30) i poden considerar-se fins i tot normals, considerant l'elevat nombre de taxons estudiats. L'elevat grau d'homoplàsia de les terceres posicions del COI és conseqüència de l'existència en elles de substitucions múltiples, tal i com s'observa a les corbes de saturació. Aquestes corbes indiquen que, excepte a les substitucions CT, la saturació comença a aparèixer a nivells de divergència de l'11%. Val a dir que nivells similars de saturació han estat proposats per d'altres gens proteics mitocondrials (Hackett 1996). Curiosament, els clades més estables davant de pertorbacions en els pesos dels caràcters o en els costos de les transformacions, tenen nivells de divergència del COI d'entre el 0 i el 15%. Si bé és cert que aquestes corbes suggereixen també la presència de saturació a certes substitucions del 16S, la seva influència no és tan important com a les terceres bases del COI perquè afecta

només a les comparacions entre gèneres, és a dir, als nivells més basals dels cladogrames.

D'altra banda, es comprova que el valor de *ti* dels arbres resultants de l'anàlisi parcial del 16S són molt més baixos que els del COI. Aquest índex és una mesura de l'estabilitat global de l'arbre i, en aquest cas, les raons que fan el seu valor sigui tan baix cal buscar-les en el nombre de transformacions que recolzen els diferents clades. Es pot comprovar que, tant els clades més bassals com els més terminals, especialment els formats per haplotips d'una mateixa espècie, estan recolzats per nombrosos canvis d'estat (p.ex. el clade *Dysdera* + *Dysderocrates* està recolzat per 29 canvis d'estat i el format pels dos haplotips de *D. lancerotensis* per 16), mentre que el número de transformacions a les branques de la resta de clades és força reduït (entre 1 i 6). Aquest patró de distribució dels canvis és característic dels gens ribosomals mitocondrials i és el resultat de l'existència de zones dels gens amb posicions molt variables i per tant informatives a nivells baixos de divergència, i zones força conservades que només acumulen canvis quan el temps de divergència és gran (Simon i col 1994). Malauradament, en el nostre cas els temps de divergència de la major part de clades semblen coincidir amb un període a on les posicions més variables ja estan saturades i les més conservades encara no han començat a canviar. El mateix raonament pot aplicar-se a les primeres i, principalment, les segones posicions del COI. La major part de canvis en aquests caràcters provoquen canvis aminoacídics, que tal com s'ha demostrat, no es distribueixen aleatòriament a la proteïna sinó que és concentren en zones especialment variables. A més, els aminoàcids implicats en les substitucions són, en la pràctica totalitat dels casos, de propietats físico-químiques similars. Aquestes dades suggereixen que els pocs canvis a primeres i, molt especialment, a segones bases, es donen generalment a posicions poc constrenyides i, per tant, susceptibles d'estar sotmeses a substitucions múltiples.

Així doncs, es proposa que la manca de robustesa de bona part dels clades recolzats per les anàlisis davant de canvis als esquemes de ponderació dels caràcters, és resultat de l'elevat nivell de saturació de les terceres bases del COI i del reduït nombre de caràcters informatius a la resta de posicions dins els marges de divergència corresponents a aquests clades.

La ponderació implícita amb dades moleculars

Els resultats de les anàlisis sota ponderació implícita amb diferents valors de k mostren un elevat grau d'incongruència, tant entre ells com respecte de la resta de ponderacions utilitzades. En general, s'observa una certa correlació entre el valor de k utilitzat i la semblança dels arbres obtinguts amb els de la resta de ponderacions, de manera que a mesura que augmenta k apareixen un major nombre de clades compartits. D'altra banda, quan s'utilitzen valors molt baixos de k ($k=1$) algunes espècies que són monofilètiques a totes les anàlisis apareixen com a polifilètiques. Com ha estat esmentat a diferents apartats anteriors, el pes assignat a cadascun dels caràcters és funció inversa del seu nombre de passos addicionals. A les dades morfològiques, el nombre de passos addicionals dels caràcters no és, en general, gaire elevat. Tanmateix, quan s'utilitzen dades moleculars, el nombre de passos addicionals pot ser molt gran, inclús de l'ordre de centenars (Gladstein i Wheeler en prep.). En aquests casos, la funció de ponderació assignarà pesos extrems als diferents caràcters, eliminant a la pràctica la major part d'ells i basant l'anàlisi en uns pocs. A més, els caràcters que tinguin un nombre elevat de passos extrems rebran ponderacions pràcticament idèntiques, malgrat difereixin en el seu nombre. Una manera de reduir aquest efecte és augmentar el pes inicial tots els caràcters uniformement, la qual cosa provocarà l'amplificació del valor resultant de l'aplicació de la funció de ponderació. La solució al problema dels pesos extrems passa per una modificació de la fórmula utilitzada per ponderar els caràcters, reescalant-la per tal d'evitar l'assignació de valors extrems, tal i com proposen Gladstein i Wheeler (en prep.). A més, aquest comportament de la funció de ponderació ens ajuda a entendre per què els resultats de les anàlisis amb k petites són tan divergents de la resta i per què tendeixen a ser més semblants a mesura que s'incrementa el seu valor. La raó és que k petites augmenten la diferència entre els pesos assignats als diferents caràcters, mentre que valors de k grans suavitzen aquestes diferències. Per tant, quan s'utilitzen valors de k baixos es potencia el problema del nombre elevat de passos addicionals de les dades moleculars, mentre que, quan s'apliquen valors alts, aquest

es suavitzava. En absència de la possibilitat de modificar la funció de ponderació, el més recomanable per analitzar dades moleculars sota parsimònia amb ponderació implícita és utilitzar el valor màxim de k ($k=6$)

Aspectes destacables de les relacions filogenètiques entre les espècies canàries basades en caràcters moleculars

Tot i que l'objectiu d'aquest apartat de filogenia molecular no és l'obtenció d'un arbre final que reflecteixi la genealogia dels endemismes canaris, objectiu que es confia a l'anàlisi combinada de morfologia + molecular, hi ha tot un seguit de trets que cal que es discuteixin en aquest apartat.

Malgrat que els resultats són força equívocs, si més no sota alguns esquemes de ponderació, la major part d'endemismes canaris formen un grup monofilètic. Tanmateix, hi ha dues espècies, *D. lancerotensis* i *D. andamae*, que sistemàticament s'aparten de la resta i que, en cap cas, apareixen com a grups germans d'espècies o clades canaris. La pertinença de *D. lancerotensis* a un clade format exclusivament per espècies continentals i diferent al de la resta d'endemismes canaris, ja havia estat observada a les anàlisis morfològiques. Per contra, les dades morfològiques recolzen de manera no ambigua la relació estreta de *D. andamae* amb la resta d'espècies canàries i, més concretament, la seva inclusió dins el clade format pels endemismes centre-occidentals. Les anàlisis moleculars, amb l'excepció de l'anàlisi parcial del COI i l'anàlisi combinada amb ponderació uniforme, no només situen a *D. andamae* fora de qualsevol clade format per espècies canàries, sinó que la situen a la base del gènere *Dysdera*. Aquesta posició resulta, si més no, estranya i planteja la possibilitat de que sigui en realitat un artefacte. Una possible explicació seria la de què es tractés d'una contaminació. Per a testar aquesta hipòtesi es van incloure a l'alineament dels seqüències d'altres grups d'aranyes (Lifistiomorfes, Migalomorfes, i Orbiculàries), d'un escorpió, d'un Xifosur, d'un lepidòpter i un dípter. Com que l'objectiu d'aquesta anàlisi no era l'obtenir una filogenia, sinó comprovar que les seqüències suposadament de *D. andamae* fossin realment d'una

El gènere *Dysdera* a les illes Canàries

Dysdera, es va utilitzar una aproximació basada en distàncies genètiques. Es va obtenir una matriu de distàncies aplicant el model de Kimura 2 paràmetres (Kimura 1980) i es va construir un dendrograma mitjançant l'algorisme de *Neighbor-Joining* (Saitou i Nei 1987), ambdós tal i com s'implementen al programa PHYLIP v. 3.5. per Unix (Felsenstein 1993). Tant els arbres obtinguts per cadascun dels gens per separat com l'arbre de la matriu combinada, indiquen que les seqüències de *D. andamanae* són més similars als de la resta de Disdèrids que no pas als de qualsevol altre dels organismes inclosos. Una altra possibilitat seria que les seqüències de *D. andamanae* corresponguessin a un pseudogen. Tanmateix, les característiques moleculars d'aquestes seqüències no es diferencien de les de la resta d'espècies incloses a aquest estudi, ni en composició de bases, ni en la distribució dels canvis, ni en la pauta de lectura dels aminoàcids, característiques aquestes que sovint ajuden a diferenciar ambdós tipus de seqüències. Potser l'explicació més plausible és que en aquesta espècie hagi ocorregut un augment de la taxa de substitucions nucleotídiques. S'ha proposat que la presència de taxons amb taxes evolutives molt diferents pot afectar negativament les anàlisis de parsimònia (Felsenstein 1978, Swofford i col. 1996). Malgrat que no ha estat demostrat analíticament, els arbres obtinguts mitjançant mètodes de distàncies (model Kimura 2 paràmetres i *Neighbor-Joining*) semblen recolzar aquesta hipòtesi, ja que les branques terminals de *D. andamanae* són les més llargues de les espècies canàries. Deixant de banda quines podien ser les causes responsables de la posició de *D. andamanae* als cladogrames moleculars, es va decidir eliminar les seqüències d'aquesta espècie de les anàlisis posteriors.

Una altra situació interessant la constitueixen aquelles espècies que apareixen en alguns o tots els arbres com a no monofilètiques. Aquestes espècies són *D. bandamae*, *D. brevisetae*, *D. levipes*, *D. nesiotae*, *D. verneau*. No s'inclou l'espècie *D. esquiveli* perquè la seva monofília només quedà compromesa a l'anàlisi amb ponderació implícita per $k=1$, que, com ja s'ha esmentat, no sembla ser la millor opció pel tractament de dades moleculars. El cas de *D. brevisetae* és probablement un artefacte derivat del fet que d'un dels dos haplotips només ha estat seqüenciat el

fragment del 16S. El recolzament ambigu de la monofília dels haplotips de *D. verneau* i *D. levipes*², així com la seva absència a *D. bandamae*, és probablement resultat de l'elevada divergència intraespecífica d'aquestes espècies, les més grans dins els endemismes canaris. A més, els valor de divergència del COI d'aquestes espècies (>10%) es situa més enllà del llindar de saturació de les terceres bases. Molt possiblement, les úniques situacions reals de parafília són les de *D. nesiot*es en relació amb *D. spinidorsum* i *D. levipes* respecte de *D. gollumi*. En tots dos casos, els valors de divergència d'un dels haplotips enfront dels de l'altra espècie se situen dins del rang de variabilitat intraespecífica. Existeixen diversos processos que poden explicar la parafília a nivell molecular d'una espècie en relació amb una altra, com per exemple la introgressió (= hibridització), la retenció d'un polimorfisme ancestral, o l'especiació peripàtrica. És força improbable que els casos observats de parafília siguin el resultat de l'hibridització, ja que les parelles d'espècies implicades estan separades, o bé geogràficament (*D. nesiot*es a Lanzarote i *D. spinidorsum* a Fuerteventura), o bé ecològicament, (*D. levipes* és epigea i *D. gollumi* es troglòbia). Tampoc la retenció d'un polimorfisme ancestral sembla una explicació plausible, ja que els valors màxims de divergència entre les dues parelles suggereixen un temps de separació suficientment alt com per haver esdevingut monofilètiques (Hedin 1997a). Al nostre entendre, el procés que millor encaixa amb les dades obtingudes és el d'especiació peripàtrica. Aquest tipus d'especiació assumeix l'existència d'una espècie ancestral ben estructurada genèticament, a partir d'una població de la qual es derivaria la nova espècie, ja sigui per un procés vicariant o per un canvi d'habitat. Curiosament, els dos casos de parafília registrats, probablement corresponen a processos d'aïllament diferents. Tant *D. levipes* com *D. nesiot*es són espècies força estructurades genèticament tal i com es desprèn de l'elevada divergència dels seus haplotips, almenys els representats en aquest estudi. Com ha estat esmentat anteriorment, les divergències trobades a *D. nesiot*es, així com la seva distribució geogràfica, suggereixen l'existència d'unes poblacions 'd'alçada' i d'almenys una

² En aquest cas ens referim a la monofília de l'haplotip levG en relació amb el clade format per levT + *D. gollumi*.

El gènere Dysdera a les illes Canàries

població 'costanera'. Per tant, l'explicació més coherent seria la colonització de Fuerteventura per part d'individus pertanyents a la població 'costanera' de *D. nesiotés*. En el cas de *D. levipes*, l'escenari més probable seria el d'un canvi en el nínxol ecològic d'una població de *D. levipes*, que hauria tingut lloc posteriorment a la separació de les poblacions d'aquesta espècie de La Gomera i de Tenerife.

4.2.2.5. Addenda

Valors de divergència genètica no corregida (*p-values*) observada entre els taxons estudiats pel fragment del COI.

	STA	HAC	DYC	COI	CRO	ERYA	ERYB	MA	MB	MC	MD	MF	MH	SEC	aleA	aleR	aleLA	aleLB	ambTA	andC	araCA	araCB	banCA
HAR	0,1868	0,1932	0,2187	0,1953	0,2059	0,1911	0,2102	0,2004	0,2081	0,2017	0,2123	0,1868	0,1911	0,1952	0,2102	0,2081	0,2102	0,2102	0,2017	0,1911	0,2038	0,2123	0,1699
STA		0,2187	0,2232	0,1762	0,1975	0,1996	0,2081	0,2196	0,1975	0,2102	0,1953	0,2102	0,1974	0,1932	0,1932	0,2017	0,2038	0,1953	0,2038	0,189	0,1911	0,1911	0,1762
HAC			0,1913	0,2059	0,1996	0,2123	0,1911	0,2047	0,2144	0,2017	0,2102	0,1868	0,2081	0,2039	0,2229	0,2251	0,2272	0,172	0,1762	0,1911	0,1953	0,1953	0,1932
DYC				0,1754	0,1959	0,2027	0,18	0,2027	0,1982	0,1936	0,2232	0,1845	0,1982	0,1963	0,1686	0,1708	0,1731	0,18	0,1663	0,164	0,1731	0,1731	0,2005
COI					0,155	0,1592	0,1529	0,1663	0,1741	0,1507	0,1826	0,1338	0,1741	0,1627	0,1783	0,1805	0,1805	0,1826	0,1699	0,1762	0,1614	0,1614	0,1932
CRO						0,1741	0,1571	0,1535	0,1592	0,1677	0,1953	0,1423	0,1741	0,1844	0,1592	0,1656	0,1571	0,1507	0,1868	0,1635	0,1614	0,1614	0,1953
ERYA							0,1338	0,1535	0,1932	0,1571	0,1805	0,1465	0,1614	0,1562	0,1699	0,1699	0,1783	0,1741	0,155	0,1783	0,1805	0,1762	0,1953
ERYB								0,1684	0,1699	0,1614	0,1932	0,1486	0,1699	0,1692	0,189	0,1805	0,189	0,189	0,1529	0,1571	0,1741	0,172	0,1911
MA									0,1748	0,1578	0,2004	0,145	0,1429	0,1717	0,1727	0,1727	0,1727	0,162	0,1684	0,1791	0,1791	0,1791	0,2026
MB										0,1699	0,1953	0,1614	0,1826	0,1497	0,1826	0,1847	0,1911	0,189	0,172	0,1571	0,1953	0,1975	0,1932
MC											0,2081	0,155	0,1699	0,1367	0,1847	0,1932	0,189	0,189	0,1656	0,1783	0,1847	0,189	0,189
MD												0,1826	0,1805	0,1974	0,2166	0,2144	0,2251	0,2208	0,1847	0,2038	0,2102	0,1996	0,2102
MF													0,155	0,1497	0,1741	0,1783	0,1783	0,1741	0,1699	0,1571	0,1805	0,1826	0,1911
MH														0,1714	0,1805	0,1911	0,1826	0,1847	0,1847	0,1677	0,172	0,1677	0,1953
SEC															0,1779	0,1844	0,18	0,1779	0,1735	0,1822	0,1757	0,18	0,1605
aleA																0,0276	0,0212	0,0212	0,1783	0,1847	0,1614	0,155	0,1805
aleR																	0,0446	0,0403	0,1783	0,1805	0,172	0,1656	0,189
aleLA																		0,0085	0,1826	0,1932	0,155	0,1486	0,1826
aleLB																			0,1826	0,1911	0,1571	0,1507	0,1805
ambTA																				0,1465	0,1571	0,1529	0,1592
andC																					0,1741	0,1847	0,189
araCA																						0,0234	0,138
araCB																							0,1423
banCA																							
banCB																							
brvTA																							
brpT																							
calG																							
calPA																							
calPB																							
chiTA																							
chiTB																							
engGA																							
engGB																							
esqTA																							
gibT																							
goiT																							
guaT																							
iguTA																							
iguC																							
insTA																							
insTB																							
labTB																							
lanA																							
lanR																							
lanM																							
lanL																							
lanFA																							
lanFB																							
levG																							
levT																							
lioH																							
lioG																							
lonFA																							
lonFB																							
macTA																							
macTB																							
monT																							
nesAA																							
nesAB																							
nesLA																							
nesLB																							
nesLC																							
nesLD																							
nesM																							
orah																							
pauCA																							
pauCB																							
proTA																							
proTB																							
proTC																							
ramGA																							
ramGB																							
ratPA																							
ratPB																							
rugG																							
rugP																							
sanF																							
spiFA																							
spiFB																							
spiFC																							
tibCA																							
tibCB																							
tibCA																							
tibCB																							
tibCA																							
tibCB																							
unqTA																							
unqTB																							
verCA																							
verCB																							

	lanFA	lanFB	levG	levT	lioH	lioG	lonFA	lonFB	macTA	macTB	monT	nesAA	nesAB	nesLA	nesLB	nesLC	nesLD	nesM	oraH	pauCA	pauCB	proTA	proTB
HAR	0.2102	0.2102	0.1847	0.2005	0.1996	0.1741	0.2059	0.2059	0.2059	0.2004	0.1826	0.2038	0.2038	0.1847	0.1975	0.1975	0.2059	0.1975	0.1996	0.1847	0.1826	0.1826	0.1996
STA	0.1996	0.1996	0.1826	0.1845	0.1677	0.1592	0.1996	0.1996	0.1699	0.1721	0.1783	0.1847	0.1847	0.1826	0.1868	0.1868	0.189	0.189	0.1762	0.1868	0.1847	0.1975	0.1826
HAC	0.1953	0.1953	0.1932	0.2027	0.2081	0.189	0.2017	0.2017	0.1996	0.2026	0.2017	0.1996	0.1996	0.1783	0.1975	0.1975	0.1996	0.1953	0.2251	0.2208	0.1953	0.2017	0.2017
DYC	0.1936	0.1959	0.1777	0.1822	0.1686	0.1595	0.18	0.18	0.1913	0.1995	0.1708	0.1868	0.1868	0.1845	0.1845	0.1868	0.1959	0.1822	0.1549	0.1754	0.1731	0.1663	0.1731
COI	0.1656	0.1635	0.1911	0.1822	0.1741	0.1614	0.1592	0.1592	0.1783	0.1786	0.1571	0.155	0.155	0.1592	0.1614	0.1529	0.1592	0.1571	0.1485	0.1592	0.1571	0.172	0.1592
CRO	0.1635	0.1635	0.1635	0.1777	0.1777	0.189	0.1741	0.189	0.189	0.1605	0.1721	0.1635	0.1605	0.1605	0.1465	0.1605	0.1783	0.1605	0.1626	0.1529	0.1656	0.1614	0.1614
ERYA	0.1911	0.1953	0.1699	0.18	0.1625	0.1762	0.1868	0.1868	0.1699	0.1699	0.1571	0.1699	0.1699	0.1571	0.1656	0.1635	0.1656	0.1635	0.1529	0.1547	0.1614	0.1614	0.172
ERYB	0.1953	0.1953	0.1805	0.1731	0.1741	0.1677	0.1762	0.1762	0.1699	0.1656	0.1465	0.172	0.172	0.1571	0.1741	0.1741	0.1741	0.172	0.1783	0.1423	0.1656	0.1614	0.1529
MA	0.1642	0.162	0.1748	0.1572	0.1676	0.177	0.1727	0.1727	0.1812	0.1834	0.1727	0.1727	0.1727	0.1706	0.1663	0.1706	0.1727	0.1706	0.1727	0.1684	0.1855	0.1855	0.1748
MB	0.1826	0.1805	0.2017	0.18	0.189	0.1656	0.1947	0.1947	0.1805	0.1786	0.1783	0.1975	0.1975	0.1932	0.1996	0.1975	0.2038	0.1996	0.1699	0.1975	0.1953	0.1699	0.2059
NC	0.1635	0.1699	0.1868	0.2073	0.1868	0.1699	0.1932	0.1932	0.1953	0.1874	0.1614	0.1996	0.1996	0.1847	0.1953	0.189	0.1953	0.1996	0.1699	0.1868	0.1868	0.1826	0.1932
ND	0.2144	0.2187	0.1932	0.1845	0.2144	0.1932	0.2102	0.2102	0.1975	0.1932	0.1847	0.1975	0.1975	0.189	0.1953	0.2038	0.2017	0.1932	0.1932	0.1868	0.1868	0.1996	0.2017
NF	0.1762	0.1805	0.1847	0.1868	0.1826	0.1592	0.1699	0.1699	0.1847	0.1765	0.1423	0.1635	0.1635	0.155	0.1614	0.1592	0.1656	0.1656	0.1486	0.1444	0.1444	0.1677	0.1635
NH	0.1996	0.2017	0.1953	0.1845	0.1975	0.1677	0.1783	0.1783	0.1805	0.1721	0.1677	0.1783	0.1783	0.1911	0.1762	0.1741	0.1762	0.1656	0.1656	0.1444	0.1444	0.1783	0.1762
SEC	0.1605	0.1584	0.1649	0.1826	0.1892	0.1345	0.1714	0.1714	0.1699	0.1453	0.1627	0.1627	0.167	0.1627	0.1627	0.1605	0.1605	0.1649	0.154	0.154	0.154	0.1677	0.167
aleA	0.2017	0.2059	0.1699	0.1572	0.1699	0.1571	0.1507	0.1507	0.1634	0.1699	0.1444	0.1444	0.1444	0.155	0.1486	0.1465	0.1444	0.1465	0.1529	0.1577	0.1577	0.1571	0.1783
aleR	0.2017	0.2059	0.172	0.1572	0.1741	0.1571	0.1592	0.1592	0.172	0.1678	0.172	0.1423	0.1423	0.1592	0.1465	0.1486	0.1465	0.1465	0.1571	0.1762	0.1762	0.1571	0.1868
aleLA	0.2017	0.2059	0.172	0.1572	0.1741	0.1571	0.1592	0.1592	0.172	0.1678	0.172	0.1423	0.1423	0.1592	0.1465	0.1486	0.1465	0.1465	0.1571	0.1762	0.1762	0.1571	0.1868
aleLB	0.2038	0.2081	0.1699	0.1549	0.1762	0.1592	0.1571	0.1571	0.172	0.1656	0.1656	0.1444	0.1444	0.1529	0.1486	0.1507	0.1444	0.1465	0.1529	0.172	0.172	0.155	0.1826
ambTA	0.1932	0.1911	0.1656	0.1572	0.1614	0.1423	0.1699	0.1699	0.155	0.1634	0.1189	0.1486	0.1486	0.1465	0.1571	0.1507	0.1529	0.1635	0.1614	0.1444	0.1444	0.1423	0.1677
andC	0.1699	0.172	0.189	0.1845	0.1762	0.1592	0.172	0.172	0.1847	0.1874	0.1529	0.189	0.189	0.1762	0.1911	0.189	0.1953	0.1911	0.1614	0.1783	0.1762	0.1635	0.172
araCB	0.1805	0.1783	0.1401	0.1526	0.1529	0.1274	0.1762	0.1762	0.1444	0.1394	0.1635	0.1677	0.1677	0.1571	0.1592	0.1635	0.1614	0.1614	0.1274	0.1444	0.1444	0.1674	0.1253
araCB	0.1911	0.1932	0.1401	0.1458	0.1614	0.1316	0.1783	0.1783	0.1401	0.1351	0.155	0.1635	0.1635	0.1529	0.1614	0.1592	0.1571	0.1571	0.1274	0.1486	0.1529	0.1338	0.1274
banCA	0.2123	0.2102	0.1614	0.1481	0.1316	0.1359	0.1868	0.1868	0.1571	0.1569	0.1635	0.1635	0.1635	0.172	0.1571	0.1592	0.1571	0.1635	0.1592	0.155	0.1507	0.1423	0.1614
banCB	0.1975	0.1953	0.1444	0.1458	0.1529	0.1316	0.1783	0.1783	0.1677	0.1612	0.155	0.1672	0.1672	0.1677	0.1672	0.1672	0.1783	0.172	0.1231	0.1444	0.1401	0.1338	0.1316
brvTA	0.1822	0.1845	0.1162	0.1185	0.1298	0.123	0.1731	0.1731	0.1071	0.1078	0.1572	0.1663	0.1663	0.1617	0.164	0.1617	0.164	0.1617	0.164	0.1617	0.1444	0.1367	0.1274
brpT	0.1868	0.1911	0.1444	0.1549	0.1444	0.138	0.1868	0.1868	0.1486	0.1503	0.1231	0.172	0.172	0.1571	0.1699	0.1656	0.1656	0.1677	0.1189	0.1507	0.1507	0.1401	0.1359
calG	0.1911	0.189	0.155	0.139	0.1465	0.1423	0.172	0.172	0.1359	0.1329	0.1338	0.1571	0.1571	0.1295	0.155	0.155	0.1614	0.155	0.0828	0.1253	0.121	0.1316	0.138
calPA	0.1826	0.1826	0.1529	0.1367	0.1316	0.1295	0.1677	0.1677	0.138	0.1394	0.1231	0.1656	0.1656	0.1465	0.1635	0.1529	0.1635	0.1592	0.0934	0.1295	0.1295	0.1253	0.1316
calPB	0.189	0.189	0.1486	0.1435	0.1359	0.1253	0.172	0.172	0.1316	0.1285	0.1253	0.1635	0.1635	0.1444	0.1592	0.1529	0.1635	0.1614	0.0849	0.1338	0.1338	0.1189	0.1274
chiTA	0.1847	0.1847	0.1656	0.1549	0.1507	0.1083	0.1677	0.1677	0.1486	0.1481	0.1274	0.1677	0.1677	0.1826	0.1699	0.1635	0.172	0.1677	0.1338	0.1423	0.1401	0.1295	0.1465
chiTB	0.1932	0.1911	0.1677	0.1526	0.1465	0.1147	0.1868	0.1868	0.1529	0.1481	0.1401	0.1672	0.1672	0.1741	0.1741	0.1699	0.1783	0.1783	0.121	0.1444	0.1401	0.1189	0.1359
engGA	0.189	0.189	0.1656	0.1686	0.155	0.138	0.1677	0.1677	0.155	0.159	0.1423	0.1699	0.1699	0.1571	0.1656	0.1635	0.1635	0.1677	0.1507	0.1699	0.1699	0.155	0.1614
engGB	0.189	0.189	0.1635	0.1663	0.155	0.138	0.1656	0.1656	0.1571	0.1612	0.1444	0.1677	0.1677	0.155	0.1635	0.1614	0.1614	0.1656	0.1507	0.1677	0.1677	0.1529	0.1614
esqTA	0.1957	0.2021	0.1383	0.139	0.1468	0.134	0.1745	0.1745	0.1191	0.1157	0.1468	0.1404	0.1404	0.1426	0.1362	0.1468	0.1447	0.1362	0.1404	0.1404	0.1383	0.1426	0.1468
gibT	0.1826	0.1826	0.138	0.1458	0.1444	0.1253	0.1635	0.1635	0.1592	0.1612	0.1083	0.1635	0.1635	0.155	0.1677	0.1677	0.1699	0.1635	0.1465	0.1571	0.155	0.1316	0.1401
goIT	0.1731	0.1777	0.1071	0.1082	0.1298	0.1344	0.1777	0.1777	0.1093	0.1124	0.1595	0.1708	0.1708	0.1617	0.1708	0.1686	0.1708	0.1686	0.139	0.1503	0.1481	0.1253	0.1503
guaT	0.189	0.1868	0.1614	0.1481	0.1571	0.1295	0.1614	0.1614	0.1316	0.1329	0.1444	0.1783	0.1783	0.1592	0.1783	0.1805	0.1762	0.1614	0.1656	0.1635	0.1529	0.1529	
iguTA	0.1753	0.1775	0.1515	0.1731	0.1602	0.145	0.158	0.158	0.1645	0.1678	0.1364	0.1385	0.1385	0.1385	0.1385	0.1385	0.145	0.1429	0.1537	0.158	0.158	0.1667	0.1688
iguC	0.1826	0.1847	0.1529	0.1731	0.1592	0.1465	0.1614	0.1614	0.1677	0.1699	0.1359	0.1401	0.1401	0.1423	0.1401	0.1401	0.1465	0.1444	0.1529	0.1529	0.1529	0.1656	0.1656
insTA	0.1822	0.1822	0.1432	0.1484	0.1236	0.1193	0.1866	0.1866	0.141	0.1307	0.1258	0.1714	0.1714	0.1735	0.1692	0.1735	0.18	0.167	0.1106	0.1518	0.1475	0.1171	0.1323
insTB	0.1911	0.1911	0.1423	0.1526	0.1253	0.1231	0.1932	0.1932	0.1444	0.1329	0.1274	0.1741	0.1741	0.172	0.172	0.1762	0.1826	0.1699	0.1147	0.1507	0.1465	0.121	0.1316
labTB	0.1787	0.1872	0.1426	0.1526	0.134	0.134	0.166	0.166	0.1574	0.1547	0.134	0.1638	0.1638	0.1574	0.1638	0.1638	0.1638	0.1638	0.1447	0.1574	0.1553	0.1255	0.1702
lanA	0.0807	0.0786	0.172	0.18	0.1762	0.1635	0.2017	0.2017	0.1805	0.1743	0.1868	0.2017	0.2017	0.2017	0.2017	0.1996	0.1932	0.1996	0.1592	0.1911	0.1911	0.1507	0.189
lanR	0.0764	0.0743	0.1762	0.1913	0.1741	0.1699	0.1932	0.1932	0.1826	0.1743	0.1911	0.2102	0.2102	0.2059	0.2102	0.1996	0.2017	0.2081	0.172	0.2017	0.2017	0.1592	0.1911
lanM	0.0743	0.0722	0.1762	0.1891	0.1762	0.1677	0.1975	0.1975	0.1805	0.1721	0.1911	0.2081	0.2081	0.2038	0.2081	0.1975	0.1996	0.2059	0.1762	0.1996	0.1996	0.1614	0.1911
lanL	0.0743	0.0637	0.1677	0.1754																			

El gènere *Dysdera* a les illes Canàries

	proTC	ramGA	ramGB	ratPA	ratPB	rugG	rugP	sanF	spiFA	spiFB	spiFC	tibCA	tibCB	tiCA	tiCB	ungTA	ungTB	verCA	verCB	vguC
HAR	0,189	0,2102	0,2102	0,1932	0,1953	0,1975	0,2229	0,2018	0,1699	0,1805	0,172	0,189	0,1953	0,1783	0,1699	0,2123	0,2229	0,2017	0,189	0,1868
STA	0,1868	0,1783	0,1783	0,1911	0,1932	0,1911	0,1847	0,1835	0,1805	0,1762	0,1826	0,2081	0,2144	0,172	0,1656	0,189	0,1975	0,1868	0,189	0,1507
HAC	0,2038	0,2081	0,2081	0,2102	0,2081	0,1868	0,2017	0,1927	0,1762	0,1805	0,1826	0,2187	0,2208	0,1826	0,1847	0,2123	0,2251	0,2272	0,1868	0,1868
DYC	0,1754	0,1777	0,1777	0,1663	0,164	0,1754	0,1686	0,1858	0,1708	0,1754	0,1731	0,1822	0,18	0,1754	0,1845	0,1845	0,1822	0,1777	0,1754	0,1617
COI	0,1805	0,1614	0,1614	0,1465	0,1486	0,1635	0,1614	0,172	0,1507	0,1529	0,1486	0,1826	0,1847	0,1592	0,1614	0,1571	0,1677	0,155	0,155	0,1635
CRO	0,1741	0,1868	0,1868	0,1592	0,1571	0,1699	0,1614	0,1651	0,1529	0,1465	0,1507	0,2102	0,2166	0,1932	0,1996	0,1529	0,1783	0,1868	0,172	0,1658
ERYA	0,1741	0,1805	0,1805	0,1741	0,1762	0,1571	0,1635	0,1789	0,1571	0,1592	0,155	0,1805	0,1847	0,1656	0,1699	0,1762	0,1783	0,1868	0,1741	0,1677
ERYB	0,1868	0,1677	0,1677	0,1614	0,1592	0,1486	0,1486	0,1697	0,1592	0,1571	0,1571	0,1635	0,1592	0,1571	0,1656	0,1571	0,1635	0,1805	0,1656	0,1635
MA	0,1855	0,1514	0,1514	0,1727	0,1727	0,1791	0,1791	0,1583	0,1727	0,1706	0,1748	0,1919	0,1919	0,177	0,1812	0,1855	0,2068	0,1962	0,172	0,1791
MB	0,2102	0,1805	0,1805	0,1868	0,1847	0,1592	0,1656	0,1766	0,1847	0,1868	0,1868	0,1975	0,1911	0,1932	0,2038	0,189	0,1847	0,1996	0,172	0,1592
MC	0,1868	0,1847	0,1847	0,1975	0,1996	0,1741	0,1911	0,1743	0,1847	0,189	0,1868	0,1996	0,2059	0,1847	0,1847	0,1975	0,1847	0,1847	0,1868	0,1677
MD	0,2038	0,1741	0,1741	0,1826	0,1847	0,189	0,1911	0,195	0,1911	0,1868	0,1932	0,1762	0,1847	0,1911	0,1975	0,2081	0,2017	0,1932	0,1626	0,1905
MF	0,1571	0,1529	0,1529	0,1762	0,1741	0,1677	0,1783	0,1514	0,1592	0,1614	0,1614	0,172	0,1762	0,1571	0,1635	0,1507	0,1699	0,1762	0,1656	0,1486
MH	0,172	0,155	0,155	0,2017	0,2017	0,1056	0,1571	0,1674	0,1805	0,1783	0,1847	0,1805	0,1847	0,1868	0,1911	0,1847	0,1996	0,2038	0,1826	0,1635
SEC	0,1627	0,154	0,154	0,1692	0,167	0,154	0,1714	0,1448	0,1505	0,1549	0,1649	0,1549	0,1649	0,1649	0,167	0,1605	0,1562	0,1605	0,1432	0,1562
aleA	0,1741	0,1741	0,1741	0,1592	0,1592	0,1614	0,1614	0,1284	0,1465	0,1444	0,1423	0,1444	0,1423	0,1847	0,189	0,1571	0,1677	0,1571	0,1699	0,1826
aleR	0,1847	0,1868	0,1868	0,1635	0,1635	0,1677	0,1571	0,1307	0,1444	0,1423	0,1444	0,189	0,189	0,1783	0,1847	0,1656	0,1741	0,189	0,1592	0,1571
aleLA	0,172	0,1783	0,1783	0,1592	0,1592	0,1614	0,1261	0,1423	0,1423	0,1423	0,1423	0,1847	0,189	0,155	0,1656	0,1592	0,172	0,1847	0,1507	0,1635
aleLB	0,1741	0,1783	0,1783	0,1614	0,1614	0,1614	0,1592	0,1284	0,1444	0,1401	0,1444	0,1805	0,1847	0,1592	0,1699	0,1571	0,1741	0,1868	0,1571	0,1592
alebTA	0,172	0,1677	0,1677	0,1571	0,1592	0,1444	0,138	0,1491	0,1465	0,1444	0,1486	0,1656	0,1677	0,1529	0,1529	0,1529	0,1529	0,1699	0,1571	0,1274
andC	0,1741	0,1571	0,1571	0,1953	0,1932	0,1529	0,155	0,1743	0,1635	0,1699	0,1699	0,1953	0,1975	0,1699	0,1677	0,1826	0,1847	0,1975	0,1975	0,1614
arACA	0,1274	0,1465	0,1465	0,1359	0,1359	0,1571	0,1741	0,1284	0,1401	0,1401	0,1465	0,1423	0,138	0,1316	0,1338	0,1423	0,1486	0,1486	0,138	0,1104
arCB	0,1338	0,1507	0,1507	0,1274	0,1274	0,1592	0,172	0,1239	0,1359	0,1338	0,138	0,1359	0,1316	0,121	0,1274	0,1423	0,1507	0,1465	0,1338	0,1083
arCB	0,1592	0,1571	0,1571	0,1444	0,1465	0,1592	0,1614	0,1605	0,172	0,172	0,1741	0,1295	0,1253	0,1316	0,1253	0,1571	0,1635	0,1401	0,1592	0,1147
banCA	0,138	0,1507	0,1507	0,1401	0,138	0,1571	0,1486	0,172	0,1699	0,1635	0,1699	0,1189	0,1274	0,1338	0,1423	0,1507	0,1529	0,1486	0,1465	0,1168
brvTA	0,1207	0,139	0,139	0,1412	0,1435	0,1617	0,1572	0,1353	0,1458	0,1526	0,1549	0,1412	0,1526	0,1207	0,1162	0,1549	0,1572	0,1456	0,1162	0,1344
brpT	0,1401	0,1338	0,1338	0,1338	0,1359	0,172	0,1592	0,1422	0,1571	0,155	0,155	0,1465	0,1507	0,1401	0,1444	0,1401	0,155	0,138	0,1253	0,1104
caIG	0,1444	0,1447	0,1447	0,1147	0,1147	0,1168	0,1592	0,1529	0,1697	0,1359	0,1295	0,1338	0,1423	0,1507	0,1189	0,1231	0,1401	0,1614	0,1253	0,1231
caIP	0,1486	0,104	0,104	0,1168	0,1189	0,1507	0,1465	0,1514	0,1316	0,1316	0,1338	0,1444	0,1444	0,1125	0,1168	0,1465	0,155	0,1253	0,1104	0,1062
caIPB	0,1401	0,1125	0,1125	0,1189	0,121	0,1529	0,1529	0,1514	0,1338	0,1316	0,1316	0,138	0,138	0,104	0,1083	0,138	0,1529	0,1274	0,1104	0,0998
chTA	0,1486	0,1571	0,1571	0,1338	0,1359	0,1529	0,155	0,1514	0,1741	0,1741	0,1486	0,1507	0,1507	0,155	0,138	0,1444	0,155	0,1423	0,1168	0,1189
chTB	0,1486	0,1423	0,1423	0,1444	0,1465	0,1571	0,1444	0,1605	0,1677	0,1741	0,1677	0,1635	0,1444	0,1465	0,1486	0,155	0,1423	0,1486	0,1571	0,1486
engGA	0,1635	0,1614	0,1614	0,1592	0,1614	0,1274	0,1359	0,133	0,1529	0,1592	0,1571	0,1592	0,1571	0,138	0,1359	0,1423	0,1465	0,1635	0,1571	0,1316
engGB	0,1635	0,1592	0,1592	0,1571	0,1592	0,1253	0,1338	0,133	0,1507	0,1571	0,155	0,1571	0,155	0,1359	0,138	0,1423	0,1465	0,1656	0,155	0,1338
esqTA	0,1532	0,1489	0,1489	0,1426	0,1404	0,1532	0,1574	0,1468	0,1319	0,1255	0,1298	0,1362	0,1489	0,1404	0,1468	0,1489	0,1383	0,1553	0,1426	0,1319
igBT	0,1444	0,1677	0,1677	0,1423	0,1401	0,121	0,1486	0,1376	0,1444	0,1423	0,1444	0,155	0,155	0,1295	0,1338	0,1656	0,1614	0,1677	0,1465	0,1423
goT	0,1526	0,1503	0,1503	0,1367	0,139	0,1549	0,1686	0,1537	0,1549	0,1458	0,1526	0,1253	0,1298	0,1185	0,1207	0,1686	0,164	0,1845	0,1367	0,1185
quaT	0,1635	0,1656	0,1656	0,1656	0,1635	0,1444	0,1592	0,1353	0,1529	0,1592	0,1592	0,1656	0,1699	0,1529	0,1507	0,1699	0,1592	0,1805	0,1529	0,1486
iguTA	0,1623	0,1688	0,1688	0,1515	0,1537	0,145	0,1667	0,1491	0,1385	0,1385	0,1407	0,1818	0,1818	0,1407	0,1515	0,1753	0,1753	0,145	0,1407	0,1494
iguC	0,1656	0,1635	0,1635	0,1507	0,1529	0,1486	0,1656	0,1514	0,1423	0,1444	0,1423	0,1444	0,1783	0,1805	0,1423	0,1529	0,1762	0,1741	0,1444	0,138
instA	0,1236	0,1345	0,1345	0,1367	0,1388	0,1497	0,154	0,1586	0,1692	0,167	0,167	0,1367	0,1453	0,1497	0,1497	0,141	0,1323	0,1367	0,1302	0,1236
instB	0,1316	0,1316	0,1316	0,1444	0,1465	0,155	0,1571	0,1605	0,172	0,1656	0,1699	0,1359	0,1465	0,155	0,155	0,1401	0,1338	0,138	0,1359	0,1231
labTB	0,1702	0,1851	0,1851	0,1426	0,1447	0,1468	0,1574	0,1422	0,1681	0,1638	0,1638	0,1702	0,1702	0,1447	0,1553	0,1447	0,1574	0,1702	0,1596	0,134
lanA	0,1975	0,1741	0,1741	0,1826	0,1847	0,1486	0,1571	0,1881	0,1953	0,1953	0,2038	0,1975	0,1783	0,1762	0,1911	0,1975	0,1975	0,1975	0,1975	0,1783
lanR	0,1996	0,1762	0,1762	0,1868	0,1847	0,1656	0,1614	0,1858	0,1996	0,1953	0,1996	0,2208	0,2144	0,1805	0,1783	0,1996	0,2017	0,1975	0,1932	0,1826
lanM	0,1996	0,1783	0,1783	0,189	0,1868	0,1571	0,1614	0,1881	0,1975	0,1975	0,1975	0,2187	0,2123	0,1826	0,1805	0,1975	0,2017	0,1996	0,1953	0,1847
lanL	0,1847	0,1741	0,1741	0,1699	0,1677	0,1614	0,1699	0,1789	0,1762	0,1805	0,1805	0,2081	0,2038	0,172	0,1699	0,1868	0,1953	0,1826	0,1741	0,1747
lanFA	0,1953	0,1911	0,1911	0,1805	0,1783	0,1592	0,1805	0,1881	0,1868	0,1911	0,1911	0,2272	0,2187	0,1975	0,1953	0,2017	0,1975	0,1953	0,1847	0,1847
lanFB	0,1953	0,1953	0,1953	0,1826	0,1805	0,1614	0,1783	0,1858	0,1826	0,1868	0,1868	0,2272	0,2166	0,1996	0,1975	0,2038	0,2017	0,1932	0,1868	0,1868
levG	0,1253	0,155	0,155	0,1507	0,1486	0,1656	0,1592	0,1491	0,1571	0,1529	0,1614	0,155	0,1656	0,1444	0,1378	0,1635	0,1805	0,1805	0,1444	0,1274
levT	0,1503	0,1572	0,1572	0,139	0,1412	0,1503	0,164	0,1537	0,1595	0,1503	0,1572	0,123	0,1321	0,1253	0,1276	0,1663	0,1708	0,1822	0,1367	0,1185
lioH	0,1147	0,138	0,138	0,1444	0,1423	0,1507	0,1401	0,1651	0,172	0,1677	0,1699	0,1529	0,155	0,1316	0,1231	0,1656	0,1423	0,1677	0,1465	0,1231
lioG	0,121	0,1401	0,1401	0,1316	0,1295	0,1529	0,1486	0,1307	0,1486	0,1571	0,1507	0,121	0,1253	0,1125						

Valors de divergència genètica no corregida (*p-values*) observada entre els taxons estudiats pel fragment del 16S rRNA.

	STA	HAC	DYC	COI	CRO	ERYA	ERYB	MA	MB	MC	MD	MF	MH	aleA	aleLA	ambTA	ambTB	andC	araCA	araCB	banCA	banCB	brvTA
HAR	0,2425	0,2206	0,2206	0,2206	0,2211	0,2105	0,198	0,2211	0,2082	0,2222	0,2286	0,2337	0,2085	0,218	0,2155	0,2236	0,2236	0,208	0,2097	0,2111	0,2085	0,203	0,2177
STA		0,2613	0,2487	0,2746	0,267	0,2594	0,2519	0,2626	0,2661	0,2513	0,2456	0,2469	0,2569	0,2638	0,2613	0,2645	0,2544	0,262	0,2513	0,2544	0,2494	0,2494	0,2589
HAC			0,1975	0,2219	0,2444	0,212	0,194	0,21	0,2276	0,219J	0,1975	0,2145	0,1995	0,1965	0,1965	0,2095	0,207	0,1845	0,1873	0,1891	0,1945	0,197	0,191
DYC				0,1675	0,1796	0,14	0,1475	0,1729	0,1744	0,191	0,1833	0,18	0,1754	0,1625	0,1625	0,145	0,1425	0,1575	0,1476	0,1475	0,135	0,1375	0,1486
COI					0,1418	0,1266	0,1514	0,1393	0,1323	0,153	0,17	0,1493	0,1493	0,107	0,1045	0,1045	0,107	0,1244	0,1139	0,1169	0,102	0,1166	0,1278
CRO						0,1468	0,1517	0,1496	0,1454	0,1161	0,16	0,1269	0,1446	0,1468	0,1393	0,1418	0,1418	0,1716	0,1418	0,1443	0,1343	0,1294	0,1479
ERYA							0,0571	0,1294	0,1272	0,1557	0,155	0,1318	0,1343	0,107	0,1045	0,0945	0,0945	0,1095	0,1013	0,1045	0,0995	0,0968	0,1003
ERYB								0,1368	0,1349	0,1862	0,1521	0,1343	0,1414	0,1144	0,1119	0,1194	0,1144	0,1035	0,1017	0,102	0,0968	0,1003	
MA									0,1224	0,1402	0,1529	0,1571	0,1266	0,1272	0,1247	0,1322	0,1322	0,1471	0,1294	0,1272	0,1397	0,1191	0,1332
MB										0,1165	0,1667	0,1199	0,1071	0,125	0,1224	0,1224	0,1122	0,1276	0,1299	0,1301	0,1301	0,1221	0,1359
MC											0,161	0,1214	0,1217	0,1557	0,153	0,153	0,153	0,1684	0,153	0,1557	0,1636	0,1557	0,1534
MD												0,145	0,16	0,1525	0,1475	0,15	0,1525	0,1496	0,1396	0,1397	0,1425	0,145	0,1411
MF													0,1372	0,1592	0,1567	0,1567	0,1567	0,1567	0,1443	0,1418	0,1542	0,1418	0,1554
MH														0,1397	0,1397	0,1322	0,1272	0,1496	0,1266	0,1343	0,1446	0,1266	0,1357
aleA															0,0074	0,092	0,0896	0,0945	0,0861	0,092	0,0896	0,0871	0,0952
aleLA																0,0846	0,0871	0,092	0,0835	0,0896	0,0821	0,0821	0,0902
ambTA																	0,0299	0,1144	0,0734	0,0796	0,0871	0,0771	0,0977
ambTB																		0,1169	0,0785	0,0821	0,0796	0,0697	0,1003
andC																			0,1139	0,1194	0,0995	0,1045	0,1128
araCA																				0,0076	0,0658	0,0582	0,0685
araCB																					0,0697	0,0597	0,0727
banCA																						0,0622	0,0802
banCB																							0,0777
brvTA																							
brvTB																							
brpT																							
calG																							
calPA																							
calPB																							
chTA																							
chTB																							
crTA																							
crTB																							
engGA																							
engGB																							
esqTB																							
gibT																							
gofT																							
quaT																							
iguTA																							
iguTB																							
iguTC																							
insTA																							
insTB																							
labTA																							
lanL																							
lanFA																							
levG																							
levT																							
lioH																							
lioG																							
lonFA																							
lonFB																							
macTA																							
macTB																							
monT																							
nesAA																							
nesLA																							
nesLB																							
nesM																							
oraH																							
pauCA																							
pauCB																							
proTA																							
proTB																							
proTC																							
ramGA																							
ramGB																							
ratFA																							
ratPB																							
rugG																							
rugP																							
sanF																							
spiFA																							
spiFB																							
tibCA																							
tibCB																							
tibCA																							
tibCB																							
unqTA																							
unqTB																							
verCA																							
verCB																							
voiT																							

	lanFA	levG	levT	liiH	liiO	lonFA	lonFB	macTA	macTB	monT	nesAA	nesLA	nesLB	nesM	oraH	pauCA	pauCB	proTA	proTB	proTC	ramGA	ramGB	ratPA
HAR	0.22	0.2085	0.2085	0.2127	0.204	0.206	0.206	0.201	0.2065	0.2136	0.206	0.2035	0.206	0.206	0.2236	0.2312	0.2337	0.2078	0.2111	0.2145	0.2236	0.2236	0.2186
STA	0.267	0.2544	0.2519	0.2487	0.25	0.2544	0.2544	0.2494	0.2449	0.2569	0.2544	0.2645	0.2544	0.2569	0.2796	0.2569	0.2569	0.2584	0.2585	0.2519	0.2569	0.2746	0.2544
HAC	0.2344	0.197	0.187	0.206	0.2025	0.1746	0.1746	0.192	0.1925	0.2045	0.192	0.1995	0.192	0.192	0.2025	0.1895	0.1895	0.2088	0.202	0.2095	0.212	0.212	0.194
DYC	0.1925	0.1425	0.1375	0.1537	0.1378	0.1275	0.1275	0.1375	0.1353	0.145	0.13	0.14	0.13	0.1275	0.1525	0.1325	0.1325	0.1425	0.13	0.1325	0.16	0.16	0.135
COI	0.1692	0.1095	0.1144	0.1003	0.1022	0.1045	0.1045	0.097	0.1022	0.0945	0.092	0.0821	0.092	0.0896	0.1175	0.1294	0.1294	0.1054	0.107	0.0918	0.1045	0.1045	0.1294
CRO	0.1343	0.1393	0.1393	0.1479	0.1322	0.1517	0.1517	0.1194	0.1247	0.1443	0.1443	0.1517	0.1443	0.1418	0.1425	0.1443	0.1468	0.1366	0.1393	0.1294	0.1393	0.1368	0.1393
ERYA	0.1716	0.1095	0.1095	0.0902	0.0898	0.107	0.107	0.0821	0.0873	0.0771	0.0846	0.0896	0.0846	0.0821	0.095	0.097	0.097	0.0925	0.0896	0.0844	0.1119	0.1119	0.1045
ERYB	0.1741	0.1095	0.102	0.1078	0.1047	0.1119	0.1119	0.0821	0.0873	0.0945	0.1095	0.0945	0.1095	0.107	0.0875	0.1045	0.1045	0.0974	0.1045	0.1017	0.097	0.0945	0.0993
MA	0.1546	0.1322	0.1272	0.1256	0.125	0.1297	0.1297	0.1197	0.1225	0.1197	0.1272	0.1247	0.1272	0.1247	0.1203	0.1347	0.1322	0.1366	0.1347	0.1294	0.1397	0.1397	0.1372
MB	0.1352	0.1224	0.1122	0.1054	0.1176	0.125	0.125	0.1148	0.1202	0.1122	0.1148	0.1071	0.1148	0.1122	0.1256	0.1199	0.1199	0.1337	0.1276	0.1221	0.1352	0.1352	0.125
MC	0.0916	0.153	0.153	0.1557	0.1534	0.1636	0.1636	0.1425	0.1451	0.1583	0.1557	0.1583	0.1557	0.153	0.1565	0.1583	0.1557	0.1479	0.1583	0.1605	0.161	0.161	0.1636
MD	0.1741	0.15	0.15	0.1511	0.1479	0.135	0.135	0.1475	0.1454	0.152	0.14	0.1475	0.14	0.1375	0.1658	0.13	0.1325	0.1576	0.16	0.1571	0.16	0.16	0.1372
MF	0.1318	0.1468	0.1493	0.1454	0.1446	0.1517	0.1517	0.1368	0.1397	0.1592	0.1393	0.1468	0.1393	0.1368	0.15	0.1468	0.1493	0.1521	0.1493	0.1443	0.1592	0.1592	0.1418
MH	0.1521	0.1372	0.1272	0.1357	0.13	0.1347	0.1347	0.1072	0.1075	0.1322	0.1347	0.1247	0.1347	0.1322	0.1228	0.1347	0.1347	0.1285	0.1147	0.1194	0.1421	0.1397	0.1318
aleA	0.1791	0.0821	0.0995	0.0802	0.0773	0.0821	0.0821	0.0746	0.0748	0.0796	0.0821	0.0597	0.0821	0.0796	0.095	0.107	0.107	0.0876	0.0846	0.0796	0.0896	0.0896	0.097
aleLA	0.1741	0.0771	0.097	0.0752	0.0723	0.0771	0.0771	0.0697	0.0748	0.0721	0.0746	0.0622	0.0746	0.0721	0.0875	0.0995	0.0995	0.0825	0.0821	0.0771	0.0871	0.0871	0.097
ambTA	0.1542	0.092	0.097	0.0677	0.0723	0.092	0.092	0.0672	0.0723	0.0597	0.0871	0.0945	0.0871	0.0846	0.095	0.0821	0.0821	0.0851	0.0721	0.0721	0.0945	0.0945	0.0945
ambTB	0.1617	0.0945	0.0945	0.0827	0.0798	0.102	0.102	0.0697	0.0698	0.0547	0.0896	0.0871	0.0896	0.0871	0.095	0.0846	0.0846	0.0876	0.0771	0.0821	0.0995	0.0995	0.0871
andC	0.1811	0.1169	0.1244	0.1003	0.0923	0.0995	0.0995	0.097	0.1022	0.1045	0.0871	0.0871	0.0846	0.115	0.1119	0.1095	0.0954	0.102	0.0995	0.1119	0.1119	0.1119	0.1144
araCA	0.1519	0.0734	0.0734	0.0608	0.0609	0.0861	0.0861	0.0456	0.0481	0.0506	0.0911	0.0962	0.0911	0.0886	0.0763	0.0759	0.0759	0.0654	0.0734	0.0709	0.0759	0.0759	0.0606
araCB	0.1493	0.0771	0.0771	0.0602	0.0648	0.0896	0.0896	0.0498	0.0524	0.0547	0.0945	0.0995	0.0945	0.092	0.0775	0.0721	0.0771	0.072	0.0771	0.0746	0.0796	0.0796	0.0645
banCA	0.1692	0.0796	0.0846	0.0677	0.0623	0.0746	0.0746	0.0448	0.0449	0.0498	0.0697	0.0796	0.0697	0.0672	0.0675	0.0846	0.0871	0.0773	0.0796	0.0771	0.0746	0.0746	0.0746
banCB	0.1567	0.0645	0.0769	0.0777	0.0673	0.0871	0.0871	0.0521	0.0547	0.0647	0.0746	0.0846	0.0746	0.0721	0.0775	0.0697	0.0721	0.0771	0.0771	0.0622	0.0671	0.0871	0.0572
brvTA	0.1579	0.0627	0.0852	0.0754	0.0729	0.0852	0.0852	0.0526	0.0576	0.0702	0.0902	0.0877	0.0902	0.0877	0.0856	0.0852	0.0827	0.0803	0.0777	0.0727	0.0802	0.0802	0.0877
brvTB	0.1542	0.067	0.072	0.0652	0.0549	0.0647	0.0647	0.0372	0.0423	0.0622	0.0746	0.0796	0.0746	0.0721	0.0675	0.092	0.0896	0.067	0.0647	0.0622	0.0547	0.0547	0.0871
brpT	0.1617	0.0771	0.0846	0.0652	0.0648	0.102	0.102	0.0572	0.0574	0.0672	0.0871	0.0771	0.0871	0.0846	0.0775	0.0846	0.0846	0.0876	0.0721	0.0721	0.0721	0.0721	0.0821
MH	0.175	0.09	0.0925	0.0781	0.0752	0.095	0.095	0.0575	0.0627	0.075	0.075	0.09	0.075	0.075	0.0725	0.035	0.0925	0.0925	0.0829	0.0675	0.0775	0.045	0.0425
calG	0.1675	0.085	0.0825	0.068	0.0627	0.0875	0.0875	0.0425	0.0476	0.065	0.075	0.085	0.075	0.0725	0.0325	0.09	0.09	0.0674	0.065	0.07	0.04	0.0375	0.075
calPA	0.1747	0.0851	0.081	0.0712	0.066	0.0886	0.0886	0.0456	0.0506	0.0684	0.0734	0.0861	0.0734	0.0709	0.0329	0.0937	0.0937	0.0729	0.0709	0.0734	0.0329	0.0304	0.0886
chlTA	0.1642	0.092	0.0995	0.0727	0.0723	0.0945	0.0945	0.0597	0.0648	0.0796	0.0995	0.0896	0.0995	0.097	0.0875	0.0995	0.102	0.0823	0.0746	0.072	0.0871	0.0871	0.0995
chlTB	0.1654	0.0827	0.0852	0.063	0.0653	0.0877	0.0877	0.0501	0.0551	0.0702	0.0877	0.0827	0.0877	0.0852	0.0806	0.0902	0.0927	0.0777	0.0702	0.065	0.0752	0.0752	0.0827
chtTA	0.1721	0.0873	0.0898	0.0729	0.07	0.0898	0.0898	0.0574	0.0625	0.0673	0.0848	0.0898	0.0848	0.0823	0.0925	0.0973	0.0998	0.0853	0.0773	0.0698	0.0798	0.0798	0.0973
chtTB	0.1721	0.0873	0.0898	0.0729	0.07	0.0898	0.0898	0.0574	0.0625	0.0673	0.0848	0.0898	0.0848	0.0823	0.0925	0.0973	0.0998	0.0853	0.0773	0.0698	0.0798	0.0798	0.0973
engGA	0.1625	0.085	0.085	0.068	0.0702	0.0775	0.0775	0.055	0.0602	0.0575	0.0675	0.0675	0.0675	0.065	0.0775	0.0925	0.095	0.0801	0.08	0.0748	0.0825	0.0825	0.0875
engGB	0.1625	0.085	0.085	0.068	0.0702	0.0775	0.0775	0.055	0.0602	0.0575	0.0675	0.0675	0.0675	0.065	0.0775	0.0925	0.095	0.0801	0.08	0.0748	0.0825	0.0825	0.0875
esqTA	0.1567	0.0769	0.0744	0.0627	0.0549	0.0771	0.0771	0.0521	0.0572	0.0647	0.0796	0.0771	0.0796	0.0771	0.0825	0.0821	0.0821	0.0825	0.0647	0.0622	0.0871	0.0871	0.0945
esqTB	0.1742	0.084	0.0924	0.0765	0.0787	0.0983	0.0983	0.0644	0.0702	0.0871	0.1011	0.0955	0.1011	0.0983	0.1017	0.0955	0.0927	0.0952	0.0899	0.0843	0.0955	0.0955	0.1092
gibT	0.1443	0.0771	0.0846	0.0777	0.0748	0.0945	0.0945	0.0572	0.0623	0.0597	0.0821	0.092	0.0821	0.0796	0.0775	0.0871	0.0871	0.0773	0.0746	0.0746	0.0746	0.0746	0.0871
golT	0.1318	0.0695	0.0699	0.0877	0.0798	0.0746	0.0746	0.0521	0.0572	0.0796	0.0871	0.092	0.0821	0.0846	0.0975	0.0871	0.0896	0.0902	0.0896	0.0771	0.0896	0.0871	0.0896
guaT	0.1596	0.0748	0.0848	0.0603	0.065	0.0773	0.0773	0.0399	0.045	0.0474	0.0698	0.0673	0.0698	0.0723	0.0727	0.0848	0.0848	0.0619	0.0673	0.0647	0.0673	0.0673	0.0798
iguTA	0.1493	0.0672	0.0746	0.0727	0.0623	0.0846	0.0846	0.0522	0.0574	0.0572	0.0796	0.0896	0.0796	0.0771	0.0825	0.0721	0.0746	0.0747	0.0647	0.0597	0.0796	0.0796	0.0796
iguTB	0.1567	0.0672	0.0821	0.0852	0.0698	0.0896	0.0896	0.0597	0.0648	0.0647	0.0796	0.097	0.0796	0.0821	0.0825	0.0721	0.0721	0.0876	0.0721	0.0672	0.0871	0.0871	0.0821
iguTC	0.15	0.0725	0.08	0.0781	0.0677	0.09	0.09	0.0575	0.0627	0.0625	0.085	0.095	0.085	0.0825	0.0879	0.0775	0.08	0.0799	0.07	0.065	0.085	0.085	0.085
insTA	0.1567	0.0893	0.1017	0.0702	0.0623	0.0945	0.0945	0.062	0.0672	0.0796	0.0871	0.092	0.0871	0.0846	0.095	0.1119	0.1144	0.0825	0.0771	0.0672	0.092	0.092	0.0995
insTB	0.1542	0.0918	0.0993	0.0702	0.0648	0.092	0.092	0.0645	0.0697	0.0821	0.0846	0.0896	0.0846	0.0821	0.0975	0.1095	0.1119	0.0851	0.0771	0.0672	0.0945	0.0945	0.097
labTA	0.1468	0.0796	0.0771	0.0652	0.0698	0.0796	0.0796	0.0498	0.0524	0.0547	0.0697	0.0697	0.0697	0.0721	0.0725	0.0821	0.0821	0.0747	0.0597	0.0547	0.0746	0.0746	0.0721
lanL	0.0276	0.1472	0.1472	0.1709	0.1578	0.1523	0.1523	0.1497	0.1548														

El gènere *Dysdera* a les illes Canàries

	ratPB	rugG	rugP	sanF	spiFA	spiFB	tibCA	tibCB	tiCA	tiCB	ungTA	ungTB	verCA	verCB	voIT	yguC
HAR	0,2186	0,213	0,2085	0,218	0,191	0,196	0,2085	0,2136	0,2236	0,2211	0,2261	0,2085	0,2186	0,2111	0,2015	0,2443
STA	0,2544	0,2487	0,2494	0,2688	0,2544	0,2569	0,262	0,262	0,2569	0,2746	0,2569	0,2544	0,2494	0,2551	0,269	
HAC	0,194	0,1915	0,192	0,187	0,1895	0,1945	0,1945	0,1995	0,2145	0,2095	0,2095	0,207	0,1895	0,204	0,2075	0,2111
DYC	0,135	0,1322	0,1375	0,1496	0,1475	0,1425	0,145	0,1425	0,1475	0,15	0,1475	0,14	0,1325	0,1325	0,1479	0,1662
COI	0,1294	0,097	0,102	0,102	0,0846	0,0796	0,1219	0,1194	0,1219	0,102	0,0945	0,1219	0,1244	0,0973	0,1225	
CRO	0,1393	0,1468	0,1443	0,1443	0,1542	0,1493	0,1393	0,1418	0,1368	0,1343	0,1592	0,1418	0,1418	0,1318	0,1347	0,1579
ERYA	0,1045	0,092	0,0871	0,097	0,0945	0,092	0,1194	0,1194	0,1119	0,1095	0,0995	0,092	0,1119	0,107	0,0848	0,1225
ERYB	0,0993	0,1092	0,1045	0,102	0,0995	0,097	0,107	0,107	0,1119	0,1119	0,1144	0,1045	0,1169	0,1042	0,0948	0,125
MA	0,1372	0,1372	0,1421	0,1197	0,1197	0,1197	0,1471	0,1397	0,1397	0,1347	0,1397	0,1247	0,1372	0,1347	0,115	0,1629
MB	0,125	0,125	0,1276	0,1276	0,1122	0,1071	0,1454	0,1454	0,1327	0,1276	0,1327	0,1224	0,1352	0,1199	0,1074	0,1501
MC	0,1636	0,1557	0,161	0,1504	0,1583	0,153	0,1636	0,1636	0,161	0,1557	0,1715	0,161	0,1768	0,1583	0,1534	0,1963
MD	0,1372	0,1446	0,145	0,1425	0,1575	0,1525	0,1575	0,155	0,1675	0,16	0,15	0,145	0,1325	0,1372	0,1554	0,1734
MF	0,1418	0,1368	0,1368	0,1542	0,1567	0,1517	0,1542	0,1517	0,1667	0,1592	0,1542	0,1517	0,1418	0,1343	0,1571	0,1704
MH	0,1318	0,1368	0,1372	0,1446	0,1322	0,1272	0,1297	0,1322	0,1322	0,1297	0,1546	0,1347	0,1372	0,1169	0,12	0,1554
aleA	0,097	0,0821	0,0721	0,0697	0,0647	0,0597	0,097	0,0945	0,1095	0,1045	0,102	0,0945	0,097	0,102	0,0873	0,1103
aleLA	0,097	0,0771	0,0697	0,0647	0,0672	0,0622	0,097	0,092	0,102	0,097	0,0945	0,0871	0,092	0,097	0,0798	0,1028
ambTA	0,0945	0,0821	0,0746	0,0871	0,097	0,092	0,0871	0,0846	0,0647	0,0597	0,0721	0,0672	0,0771	0,0721	0,0698	0,0877
ambTB	0,0871	0,0821	0,0871	0,0995	0,0846	0,0821	0,0846	0,0846	0,0697	0,0647	0,0648	0,0721	0,0771	0,0721	0,0673	0,0977
andC	0,1144	0,102	0,1045	0,0871	0,0871	0,0821	0,1269	0,1194	0,1244	0,1219	0,1119	0,1095	0,1169	0,1194	0,1097	0,1375
aracA	0,0606	0,0631	0,0658	0,0686	0,0911	0,0861	0,0532	0,0557	0,0633	0,0608	0,0759	0,0709	0,0774	0,0882	0,0635	0,074
aracB	0,0645	0,0645	0,0721	0,092	0,0945	0,0896	0,0622	0,0647	0,0972	0,0647	0,0796	0,0746	0,0771	0,0721	0,0821	0,0796
barCA	0,0746	0,0721	0,0721	0,0796	0,0746	0,0721	0,0821	0,0821	0,0796	0,0796	0,0746	0,0771	0,0821	0,0796	0,0524	0,0627
barCB	0,0572	0,0672	0,0746	0,0871	0,0821	0,0771	0,0796	0,0746	0,0596	0,067	0,0896	0,0721	0,0697	0,0647	0,0648	0,0798
bvTA	0,0877	0,0827	0,0827	0,0852	0,0877	0,0902	0,0877	0,0877	0,0852	0,0927	0,0852	0,0727	0,0927	0,0852	0,074	0,0957
bvTB	0,0871	0,0622	0,0547	0,0771	0,0771	0,0821	0,0697	0,0697	0,0668	0,0668	0,0697	0,0672	0,0846	0,0821	0,0648	0,0775
bvT	0,0821	0,0796	0,0746	0,067	0,0846	0,0821	0,0846	0,092	0,0796	0,0796	0,0821	0,0697	0,092	0,0871	0,0673	0,0902
calG	0,09	0,0875	0,08	0,0975	0,0925	0,0875	0,0925	0,095	0,0625	0,0925	0,0925	0,0775	0,1	0,1	0,0652	0,0982
calPA	0,075	0,0825	0,0725	0,0825	0,0875	0,0825	0,09	0,0925	0,0825	0,0875	0,09	0,08	0,0975	0,0875	0,0627	0,0907
calPB	0,0886	0,0835	0,0759	0,0861	0,0886	0,0835	0,0861	0,0886	0,0861	0,0911	0,0886	0,0734	0,0937	0,0962	0,0609	0,0937
chtTA	0,0995	0,0846	0,0721	0,0821	0,0995	0,0945	0,0945	0,092	0,092	0,0871	0,097	0,0846	0,092	0,0896	0,0848	0,095
chtTB	0,0927	0,0752	0,0627	0,0777	0,0927	0,0877	0,0852	0,0827	0,0927	0,0877	0,0877	0,0777	0,0827	0,0802	0,0754	0,0856
crtTA	0,0973	0,0773	0,0798	0,0948	0,0898	0,0873	0,0846	0,0821	0,0873	0,0798	0,0873	0,0748	0,0873	0,0848	0,065	0,0955
crtTB	0,0973	0,0773	0,0798	0,0948	0,0898	0,0873	0,0846	0,0821	0,0873	0,0798	0,0873	0,0748	0,0873	0,0848	0,065	0,0955
engGA	0,0875	0,0625	0,06	0,075	0,065	0,06	0,08	0,075	0,0875	0,0825	0,0925	0,0825	0,0875	0,085	0,0652	0,098
engGB	0,0875	0,0625	0,06	0,075	0,065	0,06	0,08	0,075	0,0875	0,0825	0,0925	0,0825	0,0875	0,085	0,0652	0,098
esqTA	0,0945	0,0697	0,0672	0,0672	0,0672	0,0721	0,0995	0,0995	0,0968	0,0943	0,0846	0,0721	0,0896	0,092	0,0723	0,09
esqTB	0,1092	0,0896	0,0871	0,0758	0,0871	0,0899	0,1039	0,1039	0,1092	0,1064	0,1011	0,0983	0,1124	0,1064	0,0845	0,1008
gibT	0,0871	0,0697	0,0721	0,102	0,0871	0,0871	0,0796	0,0821	0,0871	0,0821	0,0721	0,0622	0,0771	0,0821	0,0499	0,0902
gotT	0,0896	0,0846	0,0846	0,0896	0,0821	0,0871	0,0871	0,0993	0,0943	0,097	0,092	0,0871	0,0896	0,0823	0,075	
guat	0,0798	0,0673	0,0599	0,0773	0,0773	0,0723	0,0723	0,0698	0,0773	0,0748	0,0648	0,0524	0,0698	0,0648	0,0525	0,0802
iguTA	0,0796	0,0522	0,0597	0,0896	0,0846	0,0796	0,0697	0,0721	0,0721	0,0647	0,0796	0,0622	0,0746	0,0746	0,0574	0,0827
iguTB	0,0821	0,0647	0,0672	0,0945	0,097	0,092	0,0771	0,0771	0,0846	0,0771	0,0796	0,0697	0,0796	0,0771	0,0623	0,0902
iguTC	0,085	0,0575	0,065	0,095	0,09	0,085	0,075	0,0775	0,0775	0,07	0,085	0,0675	0,08	0,08	0,0627	0,0877
hnsTA	0,0995	0,0746	0,0697	0,0896	0,092	0,092	0,092	0,0871	0,0968	0,0893	0,0945	0,0846	0,102	0,1045	0,0823	0,105
hnsTB	0,097	0,0771	0,0697	0,0896	0,092	0,092	0,0945	0,0896	0,0993	0,0918	0,0945	0,0871	0,099	0,102	0,0848	0,1025
labTA	0,0721	0,0697	0,0622	0,0771	0,0721	0,0672	0,0672	0,0597	0,0647	0,0597	0,0697	0,0672	0,0647	0,0547	0,0574	0,0902
lanL	0,1523	0,1396	0,1447	0,1523	0,1701	0,165	0,1777	0,1624	0,1548	0,1624	0,1675	0,1701	0,1574	0,1678	0,1873	
lanFA	0,1517	0,1418	0,1468	0,1542	0,1617	0,1617	0,1766	0,1766	0,1567	0,1493	0,1542	0,1617	0,1617	0,1542	0,1621	0,18
levG	0,0771	0,0721	0,0746	0,0821	0,0871	0,0846	0,0896	0,092	0,1017	0,0993	0,0846	0,0821	0,0912	0,0821	0,0748	0,095
levT	0,0871	0,0871	0,0871	0,0896	0,0796	0,0796	0,0871	0,0846	0,0968	0,0943	0,097	0,092	0,0846	0,0871	0,0823	0,0775
lioH	0,0877	0,0702	0,0602	0,0627	0,0752	0,0702	0,0827	0,0852	0,0802	0,0802	0,0827	0,0727	0,0902	0,0877	0,0803	0,0707
lioG	0,0823	0,0648	0,0574	0,0648	0,0798	0,0748	0,0798	0,0823	0,0723	0,0748	0,0773	0,0599	0,0798	0,0823	0,06	0,0704
lonFA	0,0995	0,0746	0,0672	0,0572	0,0572	0,0572	0,0945	0,0871	0,0995	0,0995	0,0896	0,0821	0,0846	0,0945	0,0873	0,0977
lonFB	0,0995	0,0746	0,0672	0,0572	0,0572	0,0572	0,0945	0,0871	0,0995	0,0995	0,0896	0,0821	0,0846	0,0945	0,0873	0,0977
macTA	0,0697	0,0572	0,0547	0,0672	0,0697	0,0697	0,0647	0,0597	0,0645	0,0596	0,0721	0,0572	0,0771	0,0647	0,0424	0,0575
macTB	0,0723	0,0623	0,0599	0,0723	0,0698	0,0698	0,0648	0,0623	0,0697	0,0647	0,0773	0,0623	0,0798	0,0673	0,0475	0,0627
monT	0,0796	0,0597	0,0597	0,0697	0,0647	0,0622	0,0771	0,0721	0,0647	0,0597	0,0597	0,0572	0,0821	0,0721	0,0199	0,0727
nesAA	0,0945	0,0672	0,0697	0,0622	0,0448	0,0398	0,102	0,0945	0,097	0,0945	0,0846	0,0771	0,0796	0,0896	0,0698	0,1003
nesLA	0,097	0,0796	0,0721	0,0572	0,0199	0,0149	0,092	0,0846	0,102	0,0995	0,0821	0,0771	0,092	0,0871	0,0773	0,1028
nesLB	0,0945	0,0672	0,0697	0,0622	0,0448	0,0398	0,102	0,0945	0,097	0,0945	0,0846	0,0771	0,0796	0,0896	0,0698	0,1003
nesM	0,092	0,0647	0,0672	0,0597	0,0423	0,0373	0,0995	0,092	0,0945	0,092	0,0821	0,0748	0,0821	0,092	0,0673	0,0977
oraH	0,085	0,0875	0,085	0,0825	0,095	0,09	0,0925	0,095	0,095	0,095	0,0925	0,08	0,095	0,095	0,0627	0,0932
pauCA	0,0572	0,0846	0,0896	0,0995	0,0995	0,0945	0,0995	0,0995	0,0871	0,0798	0,092	0,0846	0,0597	0,0572	0,0823	0,0977
pauCB	0,0597	0,0871	0,092	0,0995	0,0995	0,0945	0,0995	0,0995	0,0871	0,0821	0,092	0,0846	0,0622	0,0597	0,0823	0,1003
proTA	0,0925	0,072	0,0747	0,0799	0,0799	0,0747	0,0799	0,0773	0,0876	0,0876	0,0902	0,0747	0,0954	0,09	0,0749	0,0874
proTB	0,0796	0,0697	0,0697	0,0771	0,0746	0,0697	0,0796	0,0796	0,0796	0,0821	0,0597	0,0821				

4.2.3. Aproximació combinada

4.2.3.1. Consideracions prèvies

La possibilitat d'obtenir caràcters provinents de fonts tan diverses com la morfologia, el comportament, les proteïnes, les seqüències del DNA, etc. ha obert el debat sobre quina és la millor manera d'analitzar aquestes dades. Tal i com ha estat esmentat a l'apartat de **Metodologia general**, existeixen al voltant d'aquest tema dues postures enfrontades. D'una banda, l'aproximació coneguda com a **congruència taxonòmica** (Kluge 1989, Kluge i Wolf 1993) o, simplement, **anàlisi partida** (*partitioned analysis*, Nixon i Carpenter 1996b), proposa d'analitzar les diferents classes o particions de les dades per separat i combinar els arbres obtinguts en un arbre de consens. Els proponents d'aquesta aproximació argumenten que el recolzament d'un clade per part de diferents tipus de caràcters és la millor demostració de la realitat de la seva existència (Miyamoto i Fitch 1995). D'altra banda, l'anomenada **evidència total** (Kluge 1989, Kluge i Wolf 1993) o **anàlisi simultània** (Nixon i Carpenter 1996b), proposa que els arbres derivats de l'anàlisi de la matriu conjunta de totes les dades maximitzen el poder explicatiu de la hipòtesi de relacions filogenètiques, ja que tenen en compte tota l'evidència existent. Una opció intermitja, la **concordància prèvia** (Bull i col. 1993), accepta l'anàlisi simultània de les dades com la millor aproximació sempre i quan s'hagi demostrat prèviament la congruència entre les diferents particions. A tal efecte, han estat descrits a la literatura tot un seguit d'indexos per mesurar el grau de congruència entre les diferents classes de caràcters (veure l'apartat de **Metodologia general**). Tanmateix, la major part dels proponents de l'evidència total consideren que, tot i que es demostrï que existeix un nivell significatiu d'incongruència entre les particions, l'anàlisi simultània de la matriu resultant de combinar totes les dades segueix sent l'única aproximació justificable (Nixon i Carpenter 1996b, Baker i DeSalle 1997, DeSalle i Brower 1997, Miller i col. 1997).

En el present estudi s'ha considerat que l'anàlisi simultània dels caràcters

El gènere Dysdera a les illes Canàries

morfològics i moleculars constitueix la millor aproximació per inferir les relacions filogenètiques existents entre les espècies endèmiques del gènere *Dysdera* de les illes Canàries i la seva posició respecte a les espècies continentals. Amb tot, i a tall de curiositat, a la **figura 57** es mostra el resultat de l'aplicació del criteri de la congruència taxonòmica a les dades obtingudes en aquesta tesi. S'observa que únicament dos clades, que suposen la monofília del gènere *Dysdera* i la relació d'espècies germanes entre *D. nesiotès* i *D. spinidorsum*, estan recolzats pel conjunt de les dades. La resta de clades que apareixen al consens estan formats bé per espècies per a les quals es disposa només de dades morfològiques, per la qual cosa la seva existència no potser contradita per les dades moleculars, o bé pels haplotips mostrejats dins una mateixa espècie i que són morfològicament indistingibles .

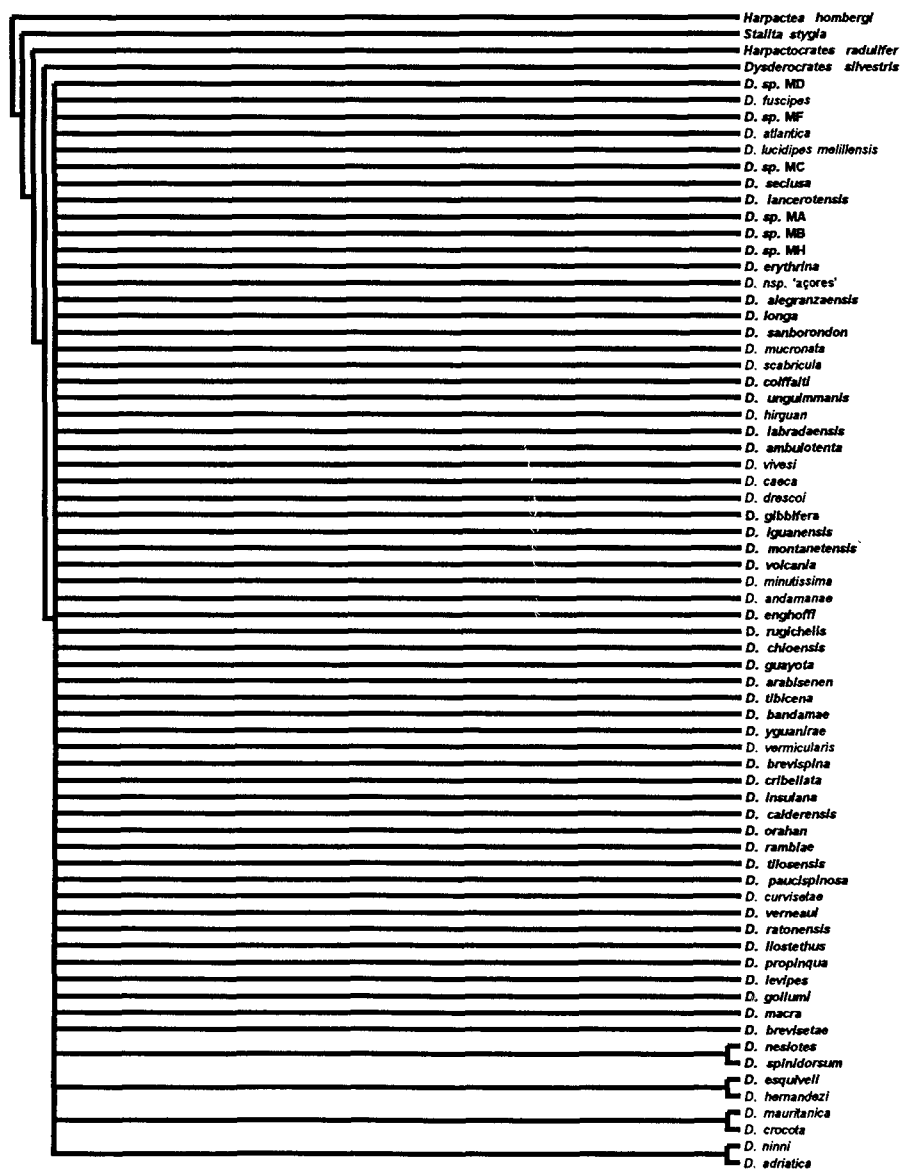


Figura 57.- Hipòtesi de les relacions filogenètiques dels endemismes canaris de *Dysdera* producte de l'aplicació del criteri de la congruència taxonòmica com a aproximació a la inferència de les relacions filogenètiques en presència de diferents classes de caràcters. Aquest arbre és el consens estricte derivat dels arbres obtinguts a les anàlisis parcials de les dades morfològiques i moleculars per separat. No han estat inclòs els clades formats pels haplotips d'una mateixa espècie. Als taxons en negreta es disposa de tots dos tipus de dades, mentre que de la resta només hi ha dades morfològiques.

4.2.3.2. Material i mètodes

4.2.3.2.1. Construcció de la matriu combinada

La matriu combinada es va obtenir simplement afegint a continuació dels caràcters d'una de les matrius parcials els caràcters corresponents a l'altra matriu. En el cas de les espècies per a les quals s'havia mostrejat més d'un haplotipus, es va assignar a cada un d'ells els mateixos estats dels caràcters morfològics determinats per a l'espècie a la qual pertanyien. En els casos a on mancava la informació sobre els estats de caràcter d'alguna de les particions, aquests van ser substituïts per interrogants (?, *missing data*). Malauradament, el coneixement taxonòmic parcial d'algunes espècies i la manca de material adequat per a l'obtenció de dades moleculars es va traduir en una elevada proporció de caràcters desconeguts a la matriu. Els efectes negatius que comportar l'existència de *missing data* a les anàlisis cladístiques ha estat àmpliament tractat a la literatura. Entre aquests efectes destaquen (1) el comportament dels taxons incomplets com a jòquers (*wildcard phenomenon* Nixon i Wheeler 1992), és a dir, el fet que aquests taxons poden canviar radicalment la seva posició als arbres sense augmentar-ne el nombre de passos, i donant per tant com a resultat un increment en el nombre d'arbres obtinguts, (2) la inestabilitat dels arbres resultants a l'addició de noves dades, ja que la seva presència relaxa el contrast d'hipòtesi (filogenètica) que representa la congruència entre els caràcters (Nixon 1996), (3) l'augment de l'ambigüïtat en les optimitzacions dels caràcters (Eernisse i Kluge 1993) i (4) provocar que els arbres més parsimoniosos resultants no siguin correctes. Aquest últim efecte és, amb molt, el més perillós. Hulsenbeck (1991), mitjançant simulacions per ordinador, va demostrar que la probabilitat de trobar l'arbre més parsimoniós correcte disminueix en afegir taxons incomplets en relació a afegir-ne de complets. Ara bé, malgrat els problemes que l'addició de taxons incomplets pot comportar, també existeixen raons que aconsellen la seva inclusió. Entre aquestes hi figuren (Wiens i Reeder 1995) (1) s'ofereix la

possibilitat d'establir hipòtesis de relacions per a tots els membres d'un grup, la qual cosa és molt desitjable ja es tracti de revisions taxonòmiques o d'anàlisis rigoroses de l'evolució dels caràcters, taxes evolutives, coevolució, biogeografia, etc., (2) l'addició de nous taxons malgrat siguin incomplets, pot ajudar a trobar l'arbre correcte 'trencant' les branques llargues (les que acumulen un elevat nombre de canvis), les quals tendeixen a ser unides artificialment per parsimònia (Hulsenbeck i Hillis 1993) i (3) permet elaborar una hipòtesi de relacions basada en tota l'evidència existent (Kluge 1989).

Per tal d'avaluar els efectes sobre les anàlisis de la presència de taxons incomplets, es van construir tot un seguit de matrius amb un nombre decreixent de *missing data*. La gran quantitat de taxons incomplets existents en aquest estudi va fer inviable l'avaluació individual de l'eliminació de taxons un per un. Per aquesta raó, les diferents matrius es van obtenir eliminant grups de taxons amb característiques comunes. A la **taula XIX** es mostren les matrius resultants utilitzades a les anàlisis. Cal esmentar que tot i que es van obtenir seqüències tant del COI com del 16S de l'espècie *D. andamanae*, aquestes no ha estat incloses a les matrius combinades per raons argumentades a l'apartat de **Filogènia molecular**.

4.2.3.2.2. Test de congruència entre les dades morfològiques i moleculars

Tal i com es va dur a terme a les anàlisis parcials, la possible existència d'incongruència entre les diferents classes de caràcters, en aquest cas moleculars i morfològics, es va estudiar mitjançant el test ILD (Farris i col 1994), implementat en el programa ARN (Farris i col. 1994). D'una banda, es va contrastar la incongruència existent entre les dades morfològiques i les moleculars i, de l'altra, l'existent entre les dades morfològiques i cadascun dels gens inclosos, tant per separat com en un test múltiple simultani. Per tal d'avaluar l'efecte sobre els resultats dels tests de la presència de taxons amb absència d'informació per algunes de les particions, cadascun dels tests va ser aplicat sobre matrius amb els taxons incomplets inclosos i matrius amb els taxons incomplets exclosos.

El gènere *Dysdera* a les illes Canàries

Taula XIX.- Llistat de les diferents matrius combinades construïdes i analitzades en el present estudi. La regla d'exclusió aplicada a cadascuna de les matrius s'afegeix a la aplicada a la matriu precedent. Així per exemple, a la matriu ONOMOLNOF a més de l'eliminació del taxó *D. drescoi*, aplicat a la matriu ONOMOLNOM, s'afegeix l'eliminació dels taxons *D. caeca* i *D. vivesi*.

Nom	Regla d'exclusió	Taxons eliminats
COMPLETA	cap	-
ONOMOLNOM	Taxons no canaris sense dades moleculars ni morfològiques dels ♂	<i>D. drescoi</i>
ONOMOLNOF	Taxons no canaris sense dades moleculars ni morfològiques de les ♀	<i>D. caeca</i> <i>D. vivesi</i>
ONOMOL	Taxons no canaris sense dades moleculars	<i>D. adriatica</i> <i>D. atlantica</i> <i>D. fuscipes</i> <i>D. lucidipes melillensis</i> <i>D. mauritanica</i> <i>D. mucronata</i> <i>D. ninni</i> <i>D. nsp. 'açores'</i> <i>D. scabricula</i>
INOMOLNOM	Taxons canaris sense dades moleculars ni morfològiques dels ♂	<i>D. hernandezi</i> <i>D. hirguan</i>
INOMOLNOF	Taxons canaris sense dades moleculars ni morfològiques de les ♀	<i>D. andamanae</i> <i>D. curvisetae</i> <i>D. vermicularis</i> ¹
INOMOL	Taxons canaris sense dades moleculars	<i>D. minutissima</i>
ONOF	Taxons no canaris sense dades morfològiques dels ♂	<i>D. sp. MA</i> <i>D. sp. MB</i> <i>D. sp. MD</i> <i>D. sp. MF</i> <i>D. sp. MH</i>
INOM	Taxons canaris sense dades morfològiques dels ♂	<i>D. chioensis</i> (chiTA, chiTB) <i>D. gollumi</i> (goIT) <i>D. labradaensis</i> (labT) <i>D. unguimmanis</i> (ungTA, ungTB)
INOF	Taxons canaris sense dades morfològiques de les ♀	<i>D. gibbifera</i> (gibT) <i>D. orahan</i> (oraH) <i>D. volcania</i> (volT)

¹L'espècie *D. vermicularis* tot i no ser un endemisme canari, ha estat agrupada amb aquests ja que les anàlisis parcials de les dades morfològiques, les úniques existents per aquesta espècie, la situen de manera inequívoca dins de clades formats per espècies canaries.

En tots els tests realitzats els caràcters no informatius van ser prèviament eliminats i, en els casos de tests múltiples, els nivells de significació van ser corregits multiplicant-los pel nombre de comparacions simultànies (Cunningham 1997a,b).

Val a dir que la presència de senyal filogenètic ja va ser demostrada per cadascuna de les matrius parcials i que, per tant, es va considerar innecessari i redundant demostrar-ho de nou per a la matriu conjunta.

4.2.3.2.2. Anàlisis cladístiques

Les matrius combinades obtingudes van ser analitzades cladísticament sota el criteri de màxima parsimònia. Aquest va ser aplicat sota diferents esquemes de ponderació dels caràcters. D'una banda, es va utilitzar ponderació uniforme per a tots els caràcters, considerant per tant que tota l'evidència present a les matrius era igualment vàlida per a inferir les relacions filogenètiques existents entre els taxons estudiats i, de l'altra, ponderació diferencial, assumint així que no tots els caràcters eren igualment bons o no proveien la mateixa evidència de les relacions filogenètiques dels taxons. Es van evitar tant els esquemes de ponderació diferencial basats en la definició de classes de caràcters o transformacions (p. ex. terceres posicions enfront de la resta o transicions enfront de transversions) com les ponderacions de tipus apriorístic per tal de no introduir a les anàlisis assumpcions innecessàries derivades de deduccions de veritats generals sobre el procés evolutiu i, per tant, contràries a la filosofia i pràctica cladística (Brower i DeSalle 1994, DeSalle i Brower 1997). Així doncs, es van seleccionar ponderacions *a posteriori* basades en aspectes intrínsecs propis de cadascun dels caràcters. Les ponderacions aplicades es van derivar de dos tipus d'informació (1) el grau d'homoplàsia exhibida pels caràcters i (2) la informació biològica molecular. La ponderació diferencial dels caràcters en base al seu nivell d'homoplàsia es va aplicar mitjançant l'anomenada ponderació implícita (Goloboff 1993, Goloboff 1995a). Aquesta aproximació va ser escollida enfront de la més àmpliament utilitzada ponderació successiva dels caràcters (*character successive*

El gènere Dysdera a les illes Canàries

weighting, Farris 1969, Carpenter 1988) perquè, a diferència d'aquesta, no es tracta d'una tècnica iterativa i, per tant, no depèn d'uns arbres inicials. La ponderació diferencial basada en característiques moleculars pròpies dels caràcters es va implementar mitjançant l'addició a la matriu combinada de les dades corresponents als canvis aminoacídics informatius del COI, tal i com proposen Agosti i col (1996). Per tal de no multiplicar en excés el nombre d'anàlisi a realitzar, les ponderacions diferencials només es van aplicar a algunes de les matrius construïdes, COMPLETA, ONOMOLNOF i ONOMOL, en el cas de la ponderació implícita, i COMPLETA, en la ponderació amb aminoàcids.

Cal esmentar que alguns autors han alertat del perill de què, degut al seu major nombre, els caràcters moleculars predominessin, a les anàlisis, sobre els caràcters morfològics (Miyamoto 1985, Swofford 1991). Tanmateix, s'ha demostrat a la pràctica que, no només això no és així, sinó que, per contra, molts cops són els caràcters morfològics els que acaben imposant-se sobre els moleculars (Patterson i col. 1993, Chavarría i Carpenter 1994, Miller i col. 1997). La raó és que el factor determinant no és el nombre brut de caràcters existents a la matriu, sinó el nombre de caràcters que recolzen clades congruents entre si, és a dir, que comparteixen un senyal comú.

Per tal d'avaluar el grau de similitud o semblança entre els arbres derivats de l'aplicació dels diferents esquemes de ponderació, es va utilitzar l'índex de les bifurcacions consens (*consensus fork index*, Colless 1980), que és simplement el nombre de clades comuns entre dos arbres dividit pel nombre total de clades no trivials possibles (= nombre de taxons - 2).

Totes les anàlisis van ser realitzades mitjançant cerques heurístiques tal i com s'implementen en el programa NONA v. 1.5.1. (Goloboff 1996a), excepte les anàlisis sota ponderació implícita per a les quals es va utilitzar el programa PEE-WEE v. 2.5.1 (Goloboff 1996b). En tots els casos es van obtenir una sèrie d'arbres inicials, mitjançant una modificació de l'algorisme de Wagner, que posteriorment van ser optimitzats mitjançant l'algorisme de bescanvi de branques TBR. Això es va repetir un mínim de 100 vegades utilitzant en cada iteració una addició aleatoritzada dels

taxons i retenint un nombre màxim de 100 arbres. El nombre màxim total d'arbres obtinguts es va limitar a 10000. La sèrie de comandaments corresponents a aquestes opcions és: **h10000 h/100 mul*100 max***. A les anàlisis sota ponderació implícita es va utilitzar una $k=6$, per les raons argumentades a l'apartat de **Filogènia molecular**. Només es va tenir en compte per al càlcul de l'ajust (*fit*) total l'homoplàsia associada a l'existència de taxons variables (= polimòrfics) per caràcters morfològics (comandament **cc=**).

Els únics arbres resultants que es van acceptar com a bons van ser aquells amb recolzament de tots els seus clades sota qualsevol optimització.

El grau de suport dels diferents clades presents als arbres va ser assignat mitjançant el suport de Bremer (Bremer 1988, Bremer 1994). Per tal d'estalviar temps, només es van calcular els valors de suport de Bremer fins a una diferència màxima de 10 passos i van ser calculats a partir dels resultats de cerques heurístiques retenint un màxim de 10000 arbres. Totes aquestes opcions van ser implementades a través del programa PHAST v. 1.1. (Goloboff 1996c) amb la sèrie de comandaments: **h10000 suboptimal 10 h/20 mul*50 max* bsupport**.

El programa PHAST també va ser utilitzat per a realitzar cerques forçades. En aquests casos els constrenyiments van ser introduïts a les anàlisis mitjançant la modificació d'arbres previs (comandament **mv, force+, constrain=**). Les cerques forçades es van dur a terme utilitzant les mateixes opcions que en la resta d'anàlisis.

L'índex de suport total (*ti*, Bremer 1994) es va derivar a partir dels valors de suport total de les matrius calculats amb el programa RNA (Farris 1994) i els de l'índex de concordància de clades (CC, Nixon i Carpenter 1996a) mitjançant una petita rutina implementada a NONA.

4.2.3.3. Resultats

4.2.3.3.1. Test d'incongruència entre els caràcters morfològics i moleculars

A la **taula XX** es poden veure els resultats dels test d'incongruència realitzats sobre les diferents particions de caràcters definides anteriorment. S'observa que en cap cas existeix una incongruència significativa entre els caràcters morfològics i el conjunt de caràcters moleculars. Ara bé, els resultats de la possible presència d'incongruències entre els caràcters morfològics i cadascun dels gens per separat és contradictòria i depèn directament de l'inclusió o no a la matriu analitzada de taxons incomplets. Així, quan s'inclouen els taxons incomplets, la incongruència entre els caràcters morfològics i els caràcters del COI i entre els morfològics i els del 16S és significativa, però deixa de ser-ho en quant aquests són eliminats de les matrius. En el test múltiple de les tres particions, la incongruència és present malgrat que s'eliminin els taxons sense cap dada molecular i només es perd quan s'eliminen també els taxons amb manca d'informació per un dels dos gens.

Taula XX.- Resultats del test ILD aplicat a les diverses particions definides. Particions: Morfo= caràcters morfològics, COI= seqüències del COI, 16S= seqüències del 16S. ?= tractament dels taxons incomplets: A= taxons incomplets inclosos, B= taxons sense dades moleculars exclosos, C= taxons sense algun dels dos gens exclosos. Real= valor observat a les particions reals, millor= millor valor obtingut a les particions permutades, pitjor= pitjor valor obtingut a les particions permutades. α = nombre de permutacions amb valors inferiors o iguals als observats dividit pel nombre total de permutacions, I= incongruència: p= nivell de significació, NS= no significatiu.

^{a/} El valor de p corregit s'obté en multiplicar aquests pel nombre de comparacions múltiples realitzades pel test (Cunningham 1997a).

^{b/} 10.000 permutacions

^{c/} 1.000 permutacions

Particions	?	real	millor	pitjor	α	I ^a
Morfo : mtDNA	A	0	0	249	1 ^b	NS
Morfo : mtDNA	B	0	0	100	1 ^b	NS
Morfo : COI : 16S	A	526	0	526	0,001 ^c	p < 0,001
Morfo : COI : 16S	B	17	0	29	0,005 ^c	p < 0,01
Morfo : COI : 16S	C	45	0	135	0,94 ^c	NS
Morfo : COI	A	475	0	475	0,001 ^c	p < 0,002
Morfo : COI	B	0	0	99	1 ^b	NS
Morfo : 16S	A	51	0	51	0,001 ^c	p < 0,002
Morfo : 16S	B	0	0	57	1 ^b	NS

4.2.3.3.2. Anàlisis cladístiques

Anàlisis amb ponderació uniforme

Els diferents estadístics descriptius dels arbres resultants del conjunt d'anàlisis realitzades amb tots els caràcters uniformement ponderats es mostren a la **taula XXI**. Cal esmentar que els cladogrames obtinguts a la major part de matrius analitzades són força semblants. Les úniques excepcions les constitueixen els arbres de les

El gènere *Dysdera* a les illes Canàries

matrius INOM i INOF i un dels arbres de la matriu INOMOL, els quals recolzen clades completament irreconciliables amb els de la resta. Entre els cladogrames inferits i a banda dels arbres esmentats, es poden distingir tres topologies perfectament diferenciables en base a la situació d'un petit nombre de taxons. La primera d'aquestes, a la qual anomenem topologia I, apareix en tots els arbres de les anàlisis de les matrius COMPLETA (88 arbres), ONOMOLNOM (44 arbres) i en alguns dels de les matrius ONOMOLNOF (44) i INOMOLNOM (46). Aquesta topologia es caracteritza per recolzar la parafília del gènere *Dysdera*, ja que l'espècie *Dysderocrates silvestris* apareix estretament relacionada amb l'endemisme canari *D. labradaensis* i, segons la matriu analitzada, amb algunes espècies continentals. Per contra, a la topologia II *Dysderocrates silvestris* se situa com a grup germà de totes les espècies de *Dysdera*, recolzant per tant la monofília del gènere. Aquesta topologia pot observar-se en alguns dels arbres de les matrius ONOMOLNOF (9 arbres) i INOMOLNOM (35 arbres) i en tots els de les matrius ONOMOL (35 arbres), INOMOLNOF (9) i INOMOL (9). Finalment, la topologia III es l'única a on totes les espècies endèmiques de les illes centre-occidentals (l'espècie *D. vermicularis* de Cabo Verde inclosa) formen un clade exclusiu. A les topologies I i II l'espècie de Tenerife *D. unguimmanis* s'aparta sistemàticament de la resta d'endemismes centre-occidentals. La topologia III només es troba en alguns dels arbres derivats de la matriu ONOF (3 dels 4 arbres).

Per tal de resumir els resultats obtinguts a les anàlisis amb ponderació uniforme, a la **figura 58** es mostra un dels arbres més parsimoniosos derivats de la matriu COMPLETA. Sobre aquest arbre, que correspon a la topologia I, s'han assenyalat aquells clades que poden aparèixer a resolucions alternatives, tant d'altres cladogrames provinents de la mateixa matriu, com dels derivats de les anàlisis de la resta de matrius. A les **figures 59-62**, s'exposen les possibles alternatives als clades anteriorment esmentats. Finalment, a la **taula XXII** es llisten tant les topologies, com les resolucions dels clades amb recolzament equívoc que s'observen als cladogrames derivats de cadascuna de les matrius analitzades. Els resultats de les anàlisis de les matrius INOM, INOF i un dels arbres de la matriu INOMOL no hi figuren a la taula ja que les topologies que recolzen són irreconciliables amb les de la resta.

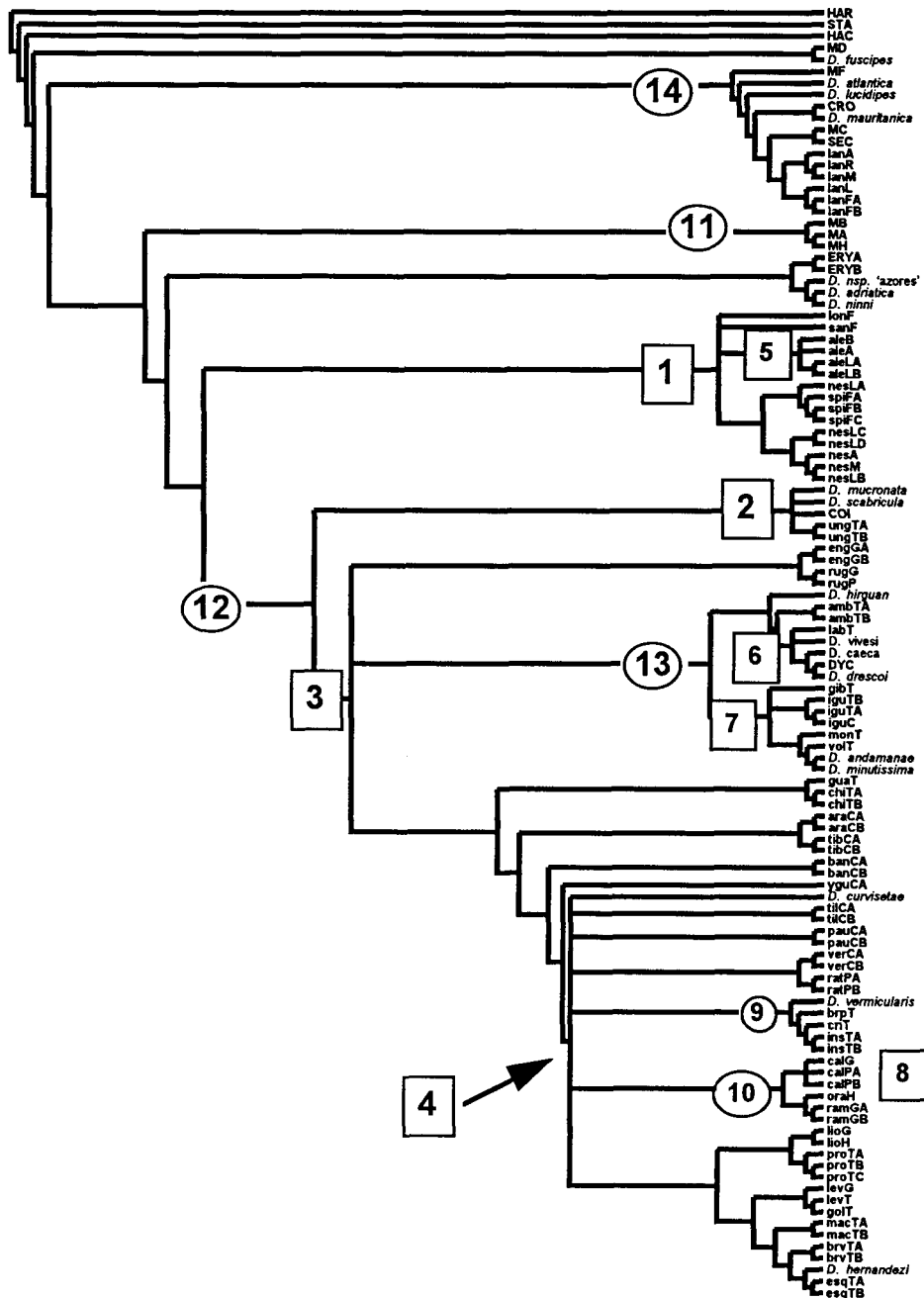


Figura 58.- Consens estricta dels 88 arbres obtinguts de l'anàlisi sota ponderació uniforme de la matriu COMPLETA. Els taxons en negreta corresponen a les espècies per a les quals hi ha informació molecular i els codis utilitzats per anomenar-les són els mateixos que en els aplicats en l'apartat de **Filogenia molecular**. Els taxons en cursiva i no negreta corresponen a les espècies a on manca informació molecular. Els nombres dins dels quadrats fan referència a punts de conflicte entre els arbres obtinguts per aquesta matriu, tot i que poden ser-ho també en els arbres resultants de les anàlisis de la resta de matrius. Els nombres dins de cercles indiquen clades que no són conflictius entre els arbres d'aquesta anàlisi però que poden ser-ho en els arbres derivats d'altres matrius o entre els arbres de diferents matrius.

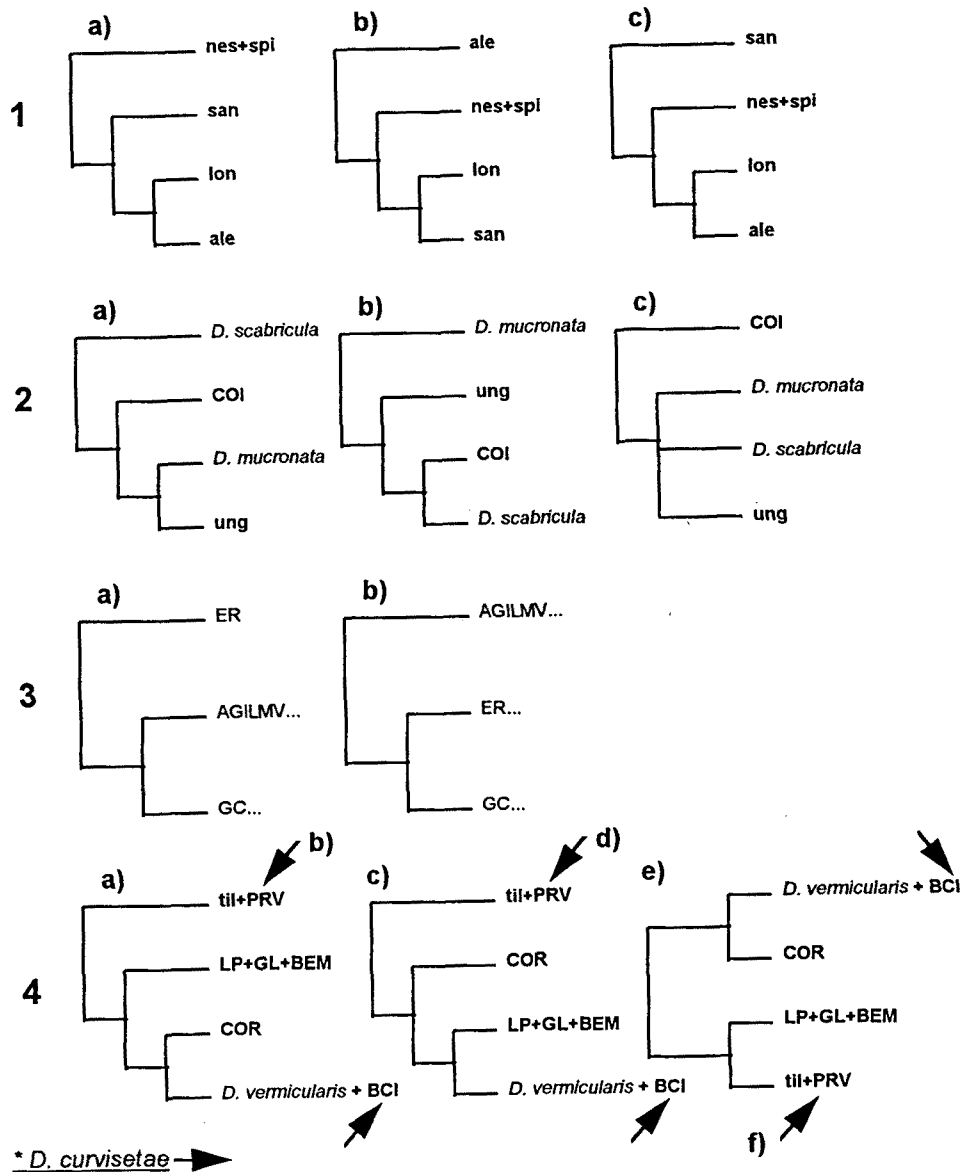


Figura 59.- Resolucions observades dels clades conflictius 1-4 (veure fig. 58) al conjunt d'arbres obtinguts de les anàlisis sota ponderació uniforme de les diferents matrius construïdes. Les fletxes de l'espècie *D. curvisetae* a les resolucions corresponents al clade 4, indiquen les diferents posicions observades per aquesta espècie a les tres topologies representades, que donen com a resultat un total de 6 resolucions possibles (a-f).

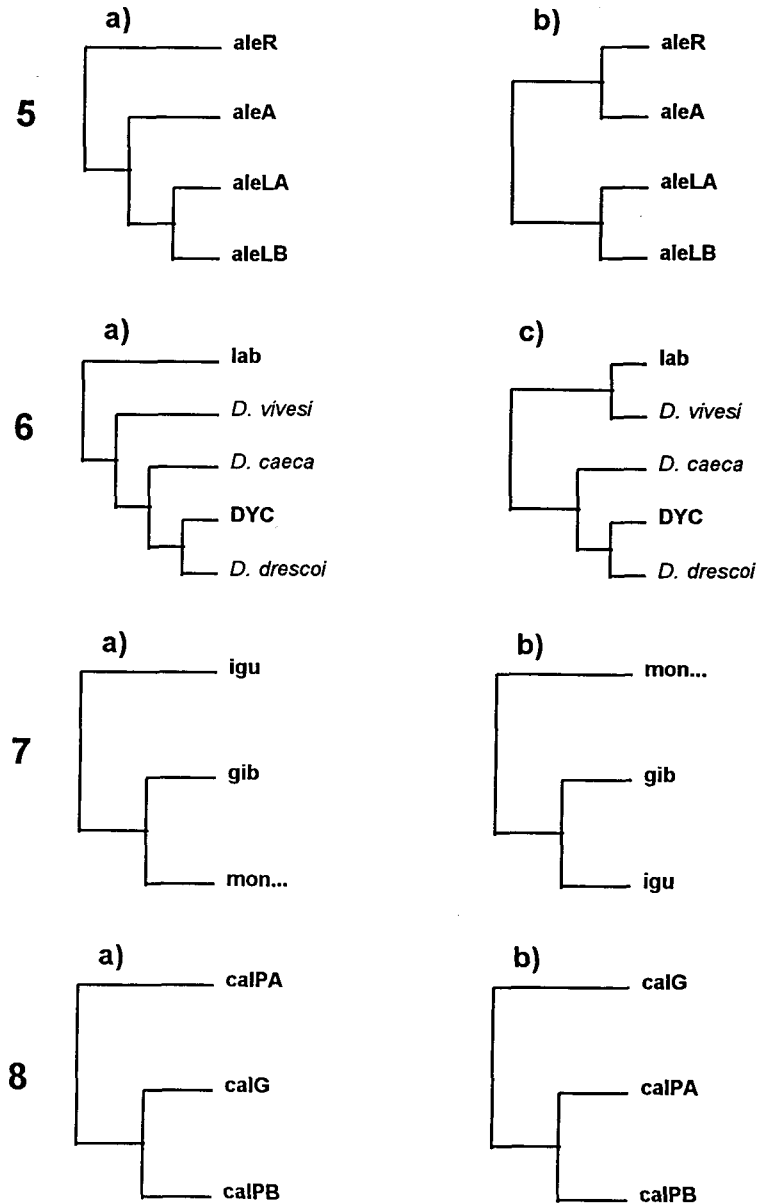


Figura 60.- Resolucions observades dels clades conflictius 5-8 (veure fig. 58) al conjunt d'arbres obtinguts de les anàlisis sota ponderació uniforme de les diferents matrius construïdes.

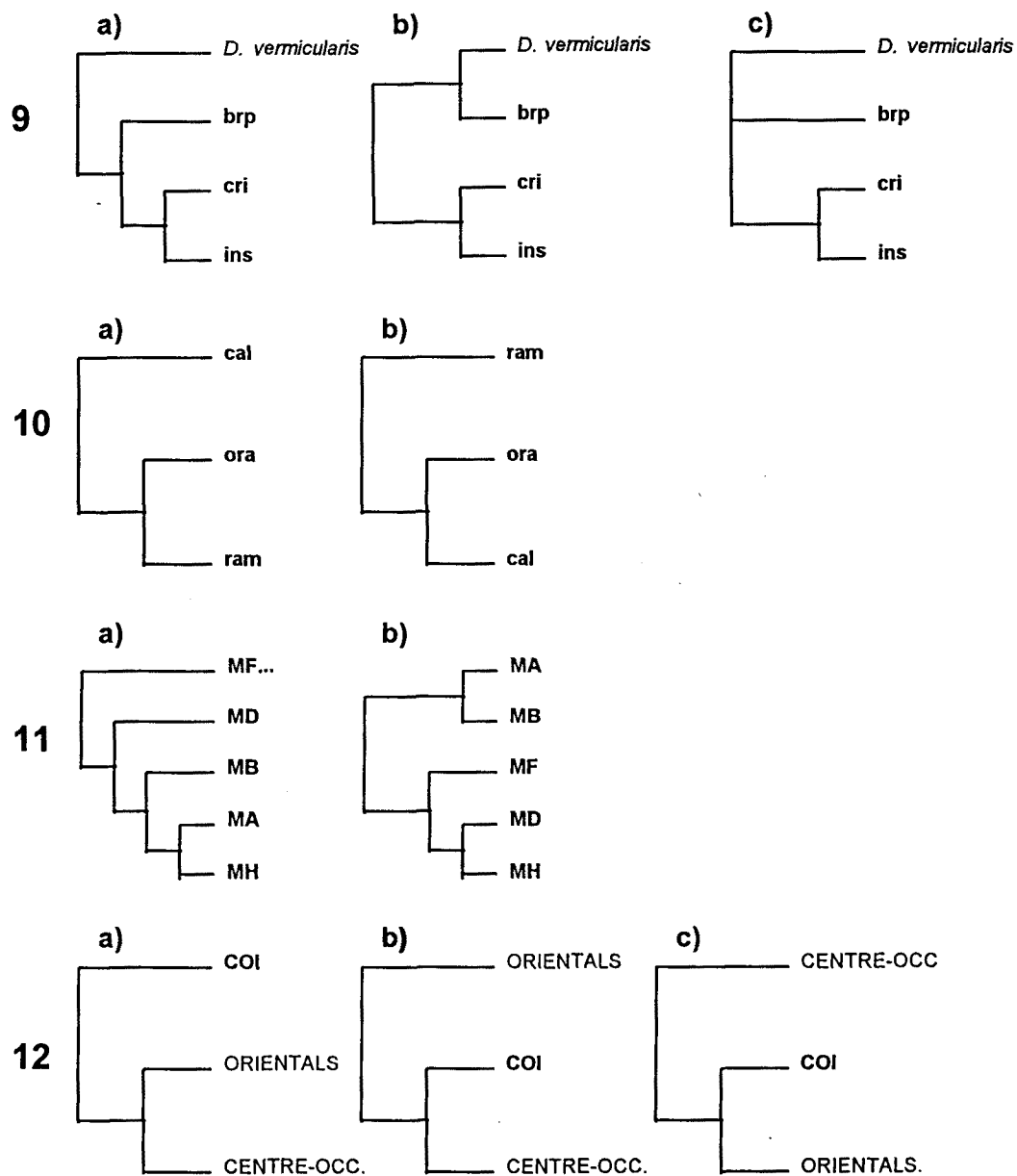


Figura 61.- Resolucions observades dels clades conflictius 9-12 (veure fig. 58) al conjunt d'arbres obtinguts de les anàlisis sota ponderació uniforme de les diferents matrius construïdes. A les topologies corresponents al clade 12 i per tal de simplificar les topologies, la major part d'espècies s'han substituït pel clade més inclusiu del que formen part.

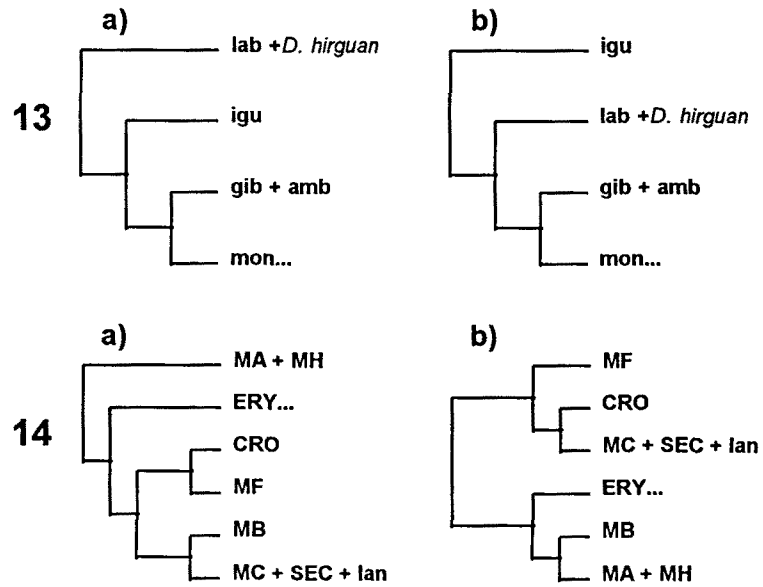


Figura 62.- Resolucions observades dels clades conflictius 13 i 14 (veure fig. 58) al conjunt d'arbres obtinguts de les anàlisis sota ponderació uniforme de les diferents matrius construïdes.

El gènere *Dysdera* a les illes Canàries

Malgrat les diferències esmentades anteriorment, hi ha molts clades que apareixen recolzats a pràcticament totes les anàlisis. L'espècie *D. lancerotensis*, endèmica de les illes orientals, està sempre més relacionada amb espècies continentals que amb qualsevol altre endemisme canari. En concret, les espècies marroquines *D. seclusa* i *D. sp. MC* sempre formen part del clade germà de *D. lancerotensis*. La resta d'endemismes de les illes orientals forma sempre un grup monofilètic, el **clade oriental**. La resolució interna d'aquest clade és variable, malgrat que en tots els casos la espècie *D. nesiotas* apareix com a parafilètica respecte de *D. spinidorsum*. D'altra banda, es recolza de manera inequívoca l'existència d'un clade comú per tots els endemismes de les illes centre-occidentals, amb l'única excepció de *D. unguimmanis*, que s'inclou dins un clade format per les espècies continentals *D. scabricula* i *D. mucronata* (quan aquestes espècies hi són presents) i l'endemisme de Madeira *D. coiffaiti*. Ens referirem a aquest clade com a **clade centre-occidental**. Cal recordar que en alguns cladogrames (topologia I) dins el clade centre-occidental s'inclouen algunes espècies continentals (*D. vivesi*, *D. drescoi* i *D. caeca*) i fins i tot el representant del gènere *Dysderocrates*. Tot i que la posició relativa dels clades oriental, centre-occidental i el format per *D. unguimmanis* i espècies associades és variable, pràcticament totes les anàlisis recolzen la seva monofília. El clade format majoritàriament per endemismes centre-occidentals inclou tot un seguit de clades més exclusius que reben el suport de totes les anàlisis. Alguns d'aquests clades ja es donaven a les anàlisis parcials dels caràcters morfològics, dels moleculars o de tots dos. Per tal de facilitar la comprensió i com que certs clades havien estat nomenats provisionalment i, en molt casos, amb diferents noms segons els tipus de caràcter utilitzat, es proposa a continuació una sistematització tant de la nomenclatura, basada en el principi de prioritat (Article 23i, Codi Internacional de Nomenclatura biològica 3^a edició), com de l'abast taxonòmic d'aquests clades. El primers brancatges que es donen dins del conjunt d'endemismes centre-occidentals defineixen tres clades principals. Un d'aquest clades està sempre format per les espècies *D. ambulotenta*, *D. andamanae*, *D. gibbifera*, *D. hirguan*, *D. iguanensis*, *D. labradaensis*, *D. montanetensis* i *D. volcania*, i ens hi referirem com a **clade ambulotenta**. L'agrupació de moltes de les espècies que pertanyen a aquest clade ja es produïa en moltes de

les anàlisis parcials, tant morfològiques- a on rebien el nom de clade gibbifera- com moleculars- l'anomenat clade AGILMV. Val a dir que en els cladogrames corresponents a la topologia I, aquest clade es parafilètic, ja que inclou també algunes espècies continentals i a *Dysderocrates silvestris*. D'altra banda, l'única espècie d'aquest clade que ocasionalment surt fora del mateix és *D. minutissima*, que als arbres derivats de la matriu INOMOLNOM se situa com a grup germà de l'espècie *D. orahan*. El següent clade, el **clade rugichelis**, està format per les espècies *D. enghoffi* i *D. rugichelis*. Moltes de les anàlisis parcials morfològiques i totes les moleculars donaven suport a la unió d'ambdues espècies. Tanmateix, algunes anàlisis amb ponderació implícita de dades morfològiques situaven dins d'aquest clade l'espècie *D. hirguan*, inclosa ara dins el clade ambulotenta. El tercer clade inclou tots els endemismes centre-occidentals restants. La posició relativa dels clades ambulotenta i rugichelis respecte d'aquest tercer clade és contradictòria. Per contra, els brancatges inicials o basals d'aquest clade estan força ben definits. Així, el clade més basal és el **clade chioensis**, format per les espècies *D. chioensis* i *D. guayota*. En aquest cas, aquest clade només apareixia a les anàlisis parcials de dades moleculars (clade CG). El següent fenomen de cladogènesi està representat per la separació de les espècies *D. arabisenen* i *D. tibicena*, les quals constitueixen el **clade arabisenen**. Tot i que generalment se situaven dins d'un clade comú, la monofília d'ambdues espècies no era recolzada de forma inequívoca en cap de les anàlisis parcials. A continuació apareixen dos brancatges successius que donen lloc a línies monoespecífiques, el més basal a *D. bandamae* i el següent a *D. yguanirae*. La posició d'ambdues espècies a les anàlisis parcials era força inestable i molt sensible tant al tipus de caràcter utilitzat com a pertorbacions en les ponderacions dels mateixos. D'altra banda, tots els cladogrames coincideixen en la monofília dels dos haplotips mostrejats de *D. bandamae*, tot i que aquesta no estava recolzada en cap de les anàlisis moleculars parcials. Finalment, es defineixen tot un seguit de clades les relacions recíproques dels quals són força variables. El **clade vermeai** està format per les espècies *D. paucispinosa*, *D. ratonensis*, *D. tilosensis* i *D. vermeai*. La inclusió en un clade comú de *D. paucispinosa*, *D. ratonensis* i *D. vermeai* estava recolzada per totes les anàlisis parcials moleculars (clade PRV), malgrat que només ocasionalment apareixia *D.*

El gènere *Dysdera* a les illes Canàries

tilosensis dins d'aquest grup. La resolució interna d'aquest clade també és la mateixa en totes les anàlisis. L'endemisme de Cabo Verde *D. vermicularis* forma part en tots els cladogrames obtinguts del mateix clade a on s'inclouen els endemismes de Tenerife *D. brevispina*, *D. cribellata* i *D. insulana* i al qual anomenarem **clade cribellata**. L'existència d'un clade comú a *D. brevispina*, *D. cribellata* i *D. insulana* ja apareixia en moltes anàlisis parcials moleculars (clade BCI) i, almenys pel que fa referència a *D. cribellata* i *D. insulana*, algunes de morfològiques. Pel que fa a la resolució interna, *D. cribellata* i *D. insulana* són sempre espècies germanes, mentre que la posició de *D. brevispina* i *D. vermicularis* és variable. D'altra banda, l'espècie *D. curvisetae* pot formar part tant del clade verneui- com a grup germà de *D. ratonensis* + *D. verneui*- com del clade cribellata- a on es localitza en posició basal- ja que totes les anàlisis realitzades recolzen ambdues topologies. Com ja s'apuntava a les anàlisis parcials moleculars, tant les espècies *D. calderensis*, *D. orahan* i *D. ramblae* (clade COR) com les espècies *D. liostethus* i *D. propinqua*, constitueixen sengles grups monofilètics, als quals ens referirem com a **clade calderensis** i **clade liostethus**, respectivament. Val a dir que la posició relativa de les espècies incloses dins el clade calderensis és equivocada. Finalment, la resta d'espècies formen part d'un clade comú, al qual anomenarem **clade macra**, que ja estava recolzat a moltes de les anàlisis parcials, tant morfològiques com moleculars (clades GL + BEM). Aquest clade es subdivideix en dos grups monofilètics, un de format per les espècies *D. gollumi* i *D. levipes*, la qual és sempre parafilètica respecte de la primera, i un segon constituït per una sèrie de brancatges corresponents a les espècies *D. macra*, *D. brevisetae*, *D. hernandezii* i *D. esquiveli*, respectivament.

Cal destacar que, entre el conjunt de clades el recolzament dels quals és equivocat, hi ha dos corresponents a resolucions internes dels haplotips d'una sola espècie. Concretament, les relacions genealògiques dels haplotips de *D. alegranzaensis* i *D. calderensis* són motiu de conflicte.

La cerca dels arbres més parsimoniosos de la matriu COMPLETA amb el constrenyiment de què apareguin els endemismes canaris com a monofilètics, incloent-hi l'espècie *D. vermicularis* però no l'endemisme oriental *D. lancerotensis*, dóna com a resultat 43 cladogrames 6 passos més llargs (0,13% de la llargada total)

que els obtinguts sense forçar aquesta monofília. La mateixa cerca realitzada a partir de la matriu ONOMOLNOM resulta en 526 arbres de 5 passos més de llargada (0,11%) i si, finalment, l'anàlisi es realitza sobre la matriu INOMOL s'obtenen 12 arbres 2 passos més llargs (0,05%). Tots els arbres resultants de les cerques forçades de les matrius COMPLETA i INOMOL, així com 200 arbres dels 526 de la matriu ONOMOLNOM, coincideixen en situar l'espècie *D. unguimmanis* com a germana del clade chioensis. Curiosament, la topologia III, que és la única derivada de les cerques sense constrenyiment que recolza la monofília dels endemismes canaris (*D. vermicularis* inclosa, *D. lancerotensis* exclosa), també situa a *D. unguimmanis* com a espècie germana del clade chioensis. Per últim, la resta d'arbres (326) obtinguts a l'anàlisi amb constrenyiments de la matriu ONOMOLNOM situa a *D. unguimmanis* en una tricotomia a on s'inclouen també el clade format per les espècies *D. mucronata* i *D. scabricula* i el clade que inclou la resta d'endemismes canaris (*D. vermicularis* inclosa, *D. lancerotensis* exclosa).

Taula XXI.- Alguns estadístics descriptius dels resultat de les anàlisis amb el criteri de parsimònia uniformement ponderada, de les diferents matrius definides (veure text). Taxa= nombre de taxons a la matriu, info= nombre de caràcters informatius a la matriu, %?= percentatge de cel.les amb *missing data*, arb= nombre d'arbres obtinguts, pas.= nombre de passos dels arbres més parsimoniosos, IC= índex de consistència (no informatius exclosos), IR= índex de retenció, *ti*= índex de suport total, CC= índex de concordància entre clades.

Matriu	taxa	info.	%?	arb.	pas.	IC	IR	<i>ti</i>	CC
COMPLETA	111	439	59	88	4297	19	56	0,48	0,49
ONOMOLNOM	110	439	58	44	4296	19	56	0,48	0,49
ONOMOLNOF	108	439	56	53	4281	19	56	0,48	0,79
ONOMOL	99	437	45	35	4205	19	56	0,49	0,58
INOMOLNOM	97	437	42	81	4200	19	56	0,48	0,69
INOMOLNOF	94	437	36	9	4191	19	56	0,46	0,13
INOMOL	93	437	33	9	4183	19	56	0,48	0,13
ONOF	88	420	41	4	3729	21	58	0,53	0,56
INOM	82	412	57	4	3483	22	59	0,51	0,42
INOF	79	411	68	1	3378	22	59	0,52	-

El gènere *Dysdera* a les illes Canàries

Taula XXII.- Representació esquemàtica dels arbres obtinguts a les anàlisis realitzades amb les diferents matrius. La primera columna indica quines són les topologies (definides al text) que recolzen els arbres de cada matrius. Les columnes 1-14 fan referència als clades conflictius indicats a la fig. 58. Per cadascuna de les matrius es mostren les resolucions que apareixen als seus arbres (les possibles resol.lucions de cada clade es mostren a les figs. 59-62).

Matriu	Topo	1	2	3	4	5	6	7
COMPLETA	I	abc	ab	ab	abcd	ab	ab	ab
ONOMOLNOM	I	abc	ab	ab	abcd	ab	b	ab
ONOMOLNOF	I	abc	abc	ab	abcdef	ab	-	ab
	II	b	c	b	abef	b	-	a
ONOMOL	II	abc	-	ab	abef	ab	-	a
INOMOLNOM	I	abc	-	a	abcd	ab	-	ab
	II	abc	-	ab	abef	ab	-	a
INOMOLNOF	II	abc	-	b	ef	ab	-	a
INOMOL	II	abc	-	b	ef	ab	-	a
ONOF	III	b	-	b	ef	b	-	a
Matriu		8	9	10	11	12	13	14
COMPLETA	I	ab	a	a	x	c	x	b
ONOMOLNOM	I	ab	a	a	x	c	x	b
ONOMOLNOF	I	ab	a	a	x	c	x	b
	II	ab	abc	ab	a	a	a	x
ONOMOL	II	ab	abc	ab	ab	ab	ab	x
INOMOLNOM	I	ab	a	ab	x	abc	x	ab
	II	ab	abc	ab	ab	ab	ab	x
INOMOLNOF	II	ab	-	ab	a	a	a	x
INOMOL	II	ab	-	ab	a	a	a	x
ONOF	III	ab	-	ab	-	x	a	x

Anàlisi amb ponderació diferencial

L'anàlisi de la matriu COMPLETA amb l'addició de les 32 posicions informatives aminoacídiques dóna com a resultat 16 arbres de 4498 passos (4303-4304 passos eliminant els deguts a canvis entre aminoàcids), amb un IC de 20 i un índex de retenció de 57. El seu consens derivat es mostra a la **figura 63**. Els arbres derivats d'aquesta anàlisi presenten un alt nivell de semblança respecte als obtinguts a les anàlisis sense incloure els aminoàcids, i comparteixen amb aquests els 66% dels clades. Tanmateix, existeixen algunes diferències força destacades. En primer lloc, cal destacar que tots el cladogrames derivats de l'addició dels caràcters aminoacídics recolzen la monofília del gènere *Dysdera*. D'altra banda, el clade oriental queda desmembrat en tres subagrupacions, constituïdes per *D. longa*, *D. nesiotès* + *D. spinidorsum* i *D. sanborondon* + *D. alegranzaensis* respectivament, les quals constitueixen, després de *D. vivesi*, els brancatges més basals de *Dysdera*. A continuació apareixen dos grans clades, un que inclou espècies majoritàriament no canàries i un altre format pels endemismes centre-occidentals. Dins del clade continental es localitzen *D. lancerotensis* i *D. unguimmanis*, la primera en posició molt derivada i associada, tal i com s'observava a les anàlisis anteriors, a les espècies *D. seclusa* i *D. sp. MC* i la segona en posició basal, ja sigui com a espècie germana de *D. scabricula* + *D. mucronata* o com a grup germà de tot el clade, excepte *D. drescoi* i *D. caeca*. Pel que fa al clade centre-occidental, la seva topologia és completament congruent amb les dels cladogrames obtinguts a les anàlisis anteriors i, a més, en alguns del clades a on aquests presentaven irresolucions es recolzen algunes alternatives concretes. Així, el clade ambulotenta representa el brancatge més basal del grup, el clade verneauí se situa com a grup germà de les parelles de clades cribellata + calderensis i liostethus + macra, *D. vermicularis* es el brancatge més basal del clade cribellata, *D. orahan* és l'espècie germana de *D. ramblae* i els haplotipus de La Palma de *D. calderensis* són monofilètics respecte al de La Gomera.



Figura 63.- Consens estricta d'alguns dels 16 arbres obtinguts a l'anàlisi de la matriu COMPLETA amb els caràcters aminoacídics informatius inclosos. Les fletxes indiquen posicions alternatives d'alguns clades als arbres obtinguts no incorporats al consens. Les branques gruixudes assenyalen els clades que són compartits amb alguns dels arbres obtinguts a l'anàlisi amb ponderació uniforme de la matriu COMPLETA. El codi aplicat als noms dels taxons és el mateix que l'utilitzat a la fig. 58.

A les **figures 64-66** es mostren els consensos derivats dels resultats de les anàlisis de les matrius COMPLETA (6 arbres amb un ajust absolut i reescalat de 2452,8 i 28%, respectivament), ONOMOLNOF (2 arbres amb un ajust absolut i reescalat de 2458,3 i 28%, respectivament) i INOMOL (1 arbre amb un ajust absolut i reescalat de 2482,5 i 29%, respectivament) sota ponderació implícita per $k=6$. El grau de similitud d'aquests arbres respecte als obtinguts per a les mateixes matrius amb ponderació uniforme és del 50,4%; 57,5% i 74,7% per a les matrius COMPLETA, ONOMOLNOF i INOMOL, respectivament. La característica més destacable dels resultats d'aquestes anàlisis és que la major part d'arbres obtinguts recolzen la monofília dels endemismes canaris (*D. vermicularis* inclosa, *D. lancerotensis* exclosa). Només alguns arbres (4) resultants de l'anàlisi de la matriu COMPLETA situen l'espècie continental *D. drescoi* dins del clade ambulotenta. D'altra banda, absolutament tots els cladogrames resultants de l'aplicació d'aquesta ponderació recolzen la monofília del gènere *Dysdera*.

Les anàlisis amb ponderació implícita coincideixen amb les de ponderació uniforme en separar les espècies de *Dysdera* en dos gran clades, un format quasi exclusivament per representants continentals, amb l'única excepció de *D. lancerotensis*, i un altra on s'inclouen tota la resta d'endemismes canaris i, en posició basal, unes quantes espècies continentals. Tot i que la resolució interna del clade majoritàriament continental és diferent tant a la mostrada per les anàlisis uniformement ponderades com entre les pròpies anàlisis amb ponderació implícita, l'espècie del Marroc *D. sp. MC* se situa, en tots els casos, com la més propera a *D. lancerotensis*.

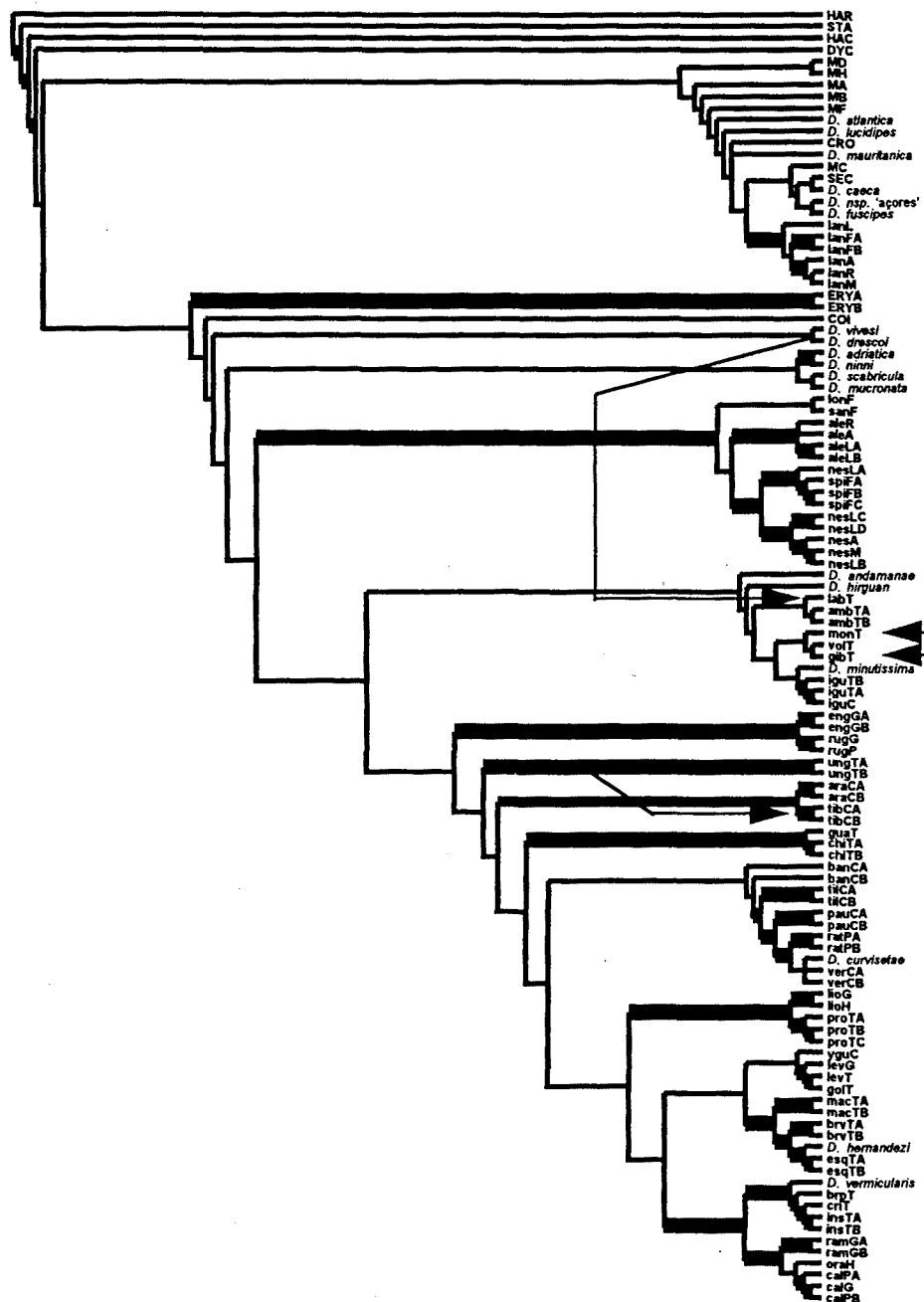


Figura 64.- Consens estricta d'alguns dels 6 arbres obtinguts a l'anàlisi de la matriu COMPLETA sota ponderació implícita per a $k=6$. Les fletxes indiquen posicions alternatives d'alguns clades als arbres obtinguts no incorporats al consens. Cal esmentar que el canvi de posició de *D. drescoi* va sempre lligat al canvi de posició de *D. unguimmanis*. Les branques gruixudes assenyalen els clades que són compartits amb alguns dels arbres obtinguts a l'anàlisi amb ponderació uniforme de la matriu. El codi aplicat als noms dels taxons és el mateix que l'utilitzat a la fig. 58.

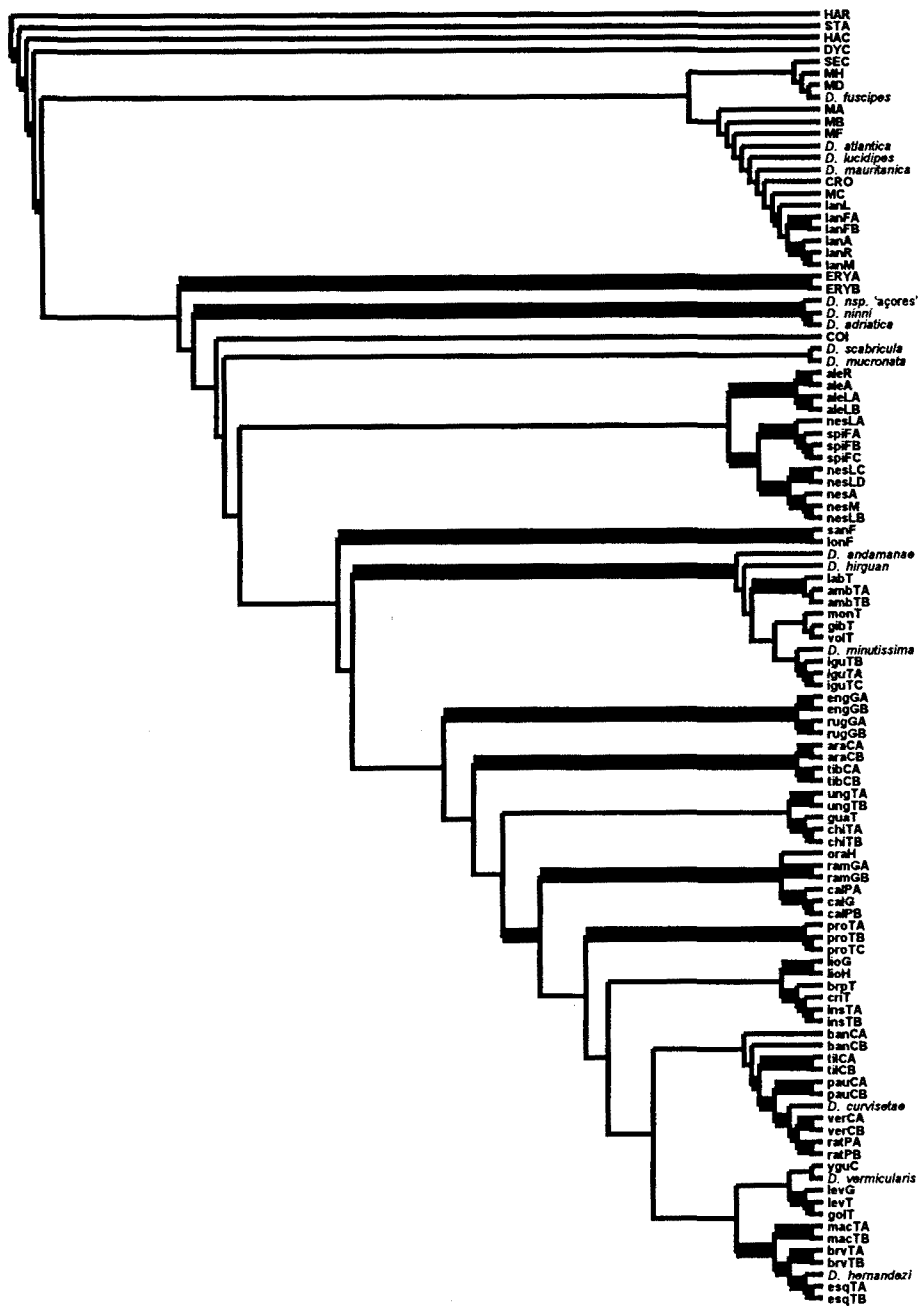


Figura 65.- Consens estricta dels 2 arbres obtinguts a l'anàlisi de la matriu ONOMOLNOF sota ponderació implícita per a $k=6$. Les branques gruixudes assenyalen els clades que són compartits amb alguns dels arbres obtinguts a l'anàlisi amb ponderació uniforme de la matriu. El codi aplicat als noms dels taxons és el mateix que l'utilitzat a la fig. 58.

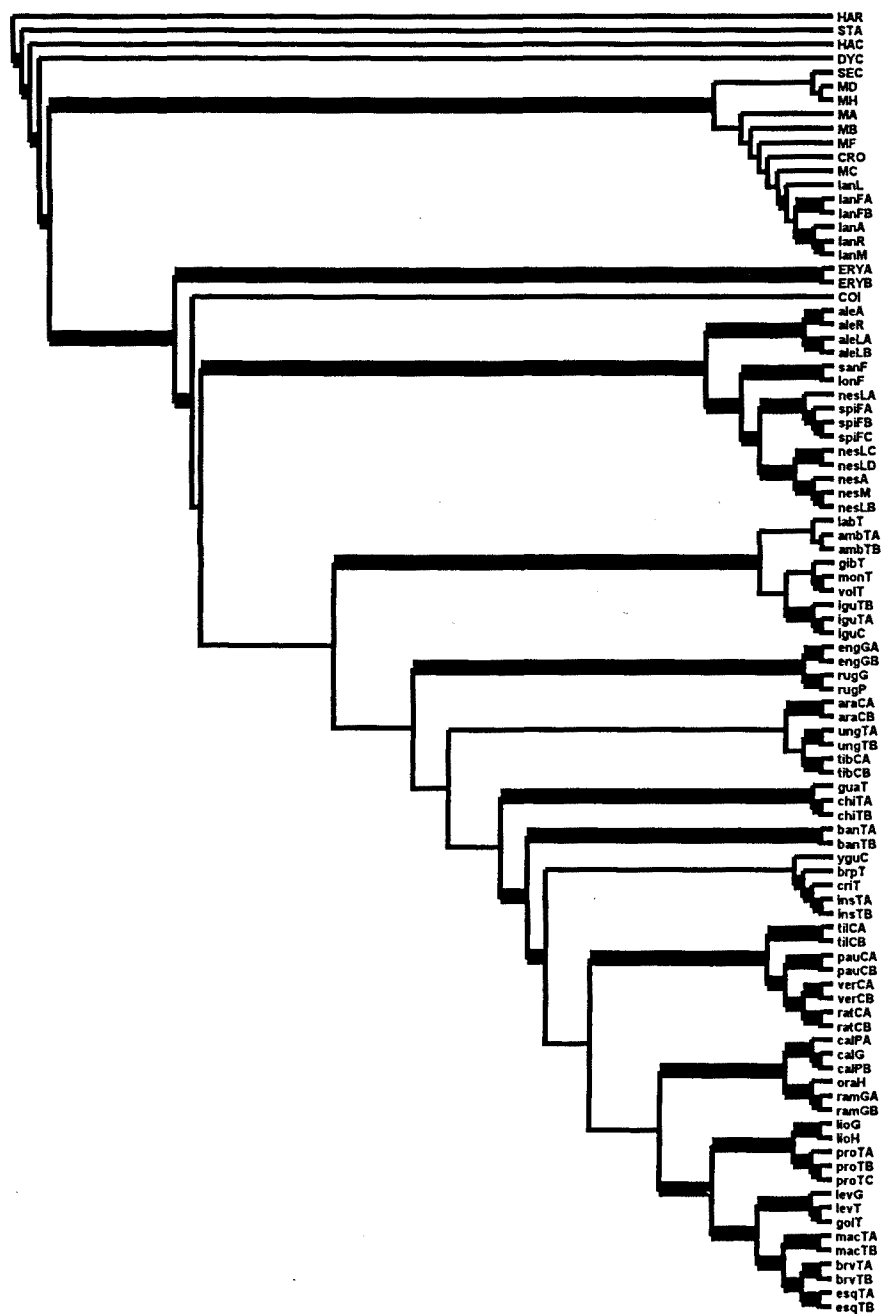


Figura 66.- Arbre obtingut a l'anàlisi de la matriu INOMOL sota ponderació implícita per a $k=6$. Les branques gruixudes assenyalen els clades que són compartits amb alguns dels arbres obtinguts a l'anàlisi amb ponderació uniforme de la matriu. El codi aplicat als noms dels taxons és el mateix que l'utilitzat a la fig. 58.

Pel que fa al clade a on es localitzen la major part d'endemismes canaris, els brancatges inicials inclouen sempre la sèrie, de més a menys basal, d'espècies no canàries *D. erythrina*, *D. coiffaiti* i el clade format per *D. scabricula* + *D. mucronata*. Aquestes mateixes espècies també apareixen en posició basal respecte als endemismes canaris en moltes de les anàlisis amb ponderació uniforme. Ocasionalment i depenent de l'anàlisi, poden situar-se algunes altres espècies continentals (*D. vivesi*, *D. drescoi*, *D. ninni*, *D. adriatica*, *D. nsp.* 'açores') entre aquesta sèrie de brancatges. Tant els arbres derivats de la matriu COMPLETA com els derivats de la matriu INOMOL recolzen la separació dels endemismes canaris en dos clades, l'oriental i el centre-occidental. Tanmateix, els arbres obtinguts de la matriu ONOMOLNOF situen el clade oriental com a parafilètic respecte al clade centre-occidental. En qualsevol cas, les parelles d'endemismes orientals *D. longa* + *D. sanborondon* i *D. nesiotas* + *D. spinidorsum* sempre apareixen com a espècies germanes. Val a dir que únicament la topologia interna del clade oriental observada als arbres de la matriu INOMOL és compatible amb els de les anàlisis uniformement ponderades. Dins del clade centre-occidental, el clade ambulotenta és sempre el més basal, tot i que la seva resolució interna mostra certes diferències. *D. andamae* se situa com l'espècie més basal, mentre que *D. ambulotenta* està més relacionada amb *D. labradaensis* que no pas amb *D. gibbifera*, i *D. iguanensis* i *D. minutissima* són també espècies germanes. El següent brancatge el constitueix el clade rugichelis i a continuació apareixen els clades arabisenen i chioensis, que intercanvien les seves posicions en relació amb les dels arbres de ponderació uniforme. D'altra banda, l'espècie *D. unguimmanis* pot localitzar-se a fins a tres posicions diferents: com a brancatge monoespècific entre els clades rugichelis i arabisenen (2 dels arbres de COMPLETA), com a espècie germana de *D. tibicena* (4 dels arbres de COMPLETA i el de INOMOL) o com a espècie germana del clade chioensis (tots dos arbres de ONOMOLNOF). Cal esmentar que aquesta última topologia també apareix a les anàlisis amb ponderació uniforme de la matriu ONOF i a les de les matrius COMPLETA, ONOMOLNOF i INOMOL quan es força la monofília dels endemismes canaris.

A partir d'aquest punt les topologies mostrades pels cladogrames resultants de les diferents anàlisis amb ponderació implícita són força incongruents, tant entre ells com respecte a les anàlisis uniformement ponderades. Així, els haplotips de l'espècie *D. bandamae* apareixen com a parafilètics respecte al clade verneuau als arbres de les matrius COMPLETA i ONOMOLNOF. Tampoc els arbres d'aquesta última matriu recolzen la monofília del clade liostethus i, a més, separen *D. vermicularis* de la resta d'espècies del clade cribellata i la situen, juntament amb *D. yguanirae*, com a grup germà del clade *D. levipes* + *D. gollumi*, la qual cosa suposa la parafília del clade macra. Malgrat les seves grans diferències, totes les anàlisis amb ponderació implícita coincideixen a situar a *D. curvisetae* dins el clade verneuau.

A la **taula XXIII** es mostren els valors de l'IC i l'IR de les diferents classes de caràcters inclosos als arbres obtinguts sota els diferents esquema de ponderació utilitzats. S'observa que el principal efecte de l'addició de les posicions aminoacídiques és la potenciació dels caràcters corresponents a les primers i segones posicions del COI, tal i com es desprèn de la disminució del nivell d'homoplàsia d'aquestes particions i de l'augment d'aquesta a les restants. Pel que fa a la ponderació implícita, sembla ser que en aquest cas són els caràcters corresponents a la morfologia de la genitèlia tant masculina com femenina els que hi surten beneficiats, alhora que s'observa un molt lleuger detriment de la influència de les segones posicions del COI. D'altra banda, també existeix una certa correlació positiva entre l'augment del grau d'ajust (*fit*) de les dades genitèlies i l'eliminació de taxons. Tot i que podria pensar-se que aquest és un efecte obvi de l'eliminació de taxons responsables d'un cert conflicte en aquests caràcters, aquesta mateixa correlació no s'observa en les dades somàtiques, les quals, en principi, haurien de beneficiar-se de la mateixa manera per l'eliminació d'aquests taxons. Cal esmentar també que, malgrat potencialment la ponderació implícita podria conduir a una ponderació artificialment alta de les dades morfològiques respecte a les moleculars (veure apartat de **Filogènia molecular**), les dades de la **taula XXIV** no semblen reflectir aquest efecte, ja que el grau d'homoplàsia tant de les dades morfològiques com de les moleculars es manté força similar quan es comparen els arbres derivats d'ambdues ponderacions.

Taula XXIII.- Mesures dels nivells d'homoplàsia (IC= índex de consistència eliminant no informatius, IR= índex de retenció) de les diferents particions dels caràcters (molecular= caràcters del COI + 16S, morfolog.= caràcters morfològics, 1^a COI= primeres posicions dels codons del COI, 2^a COI= segones posicions dels codons del COI, 3^a COI= terceres posicions dels codons del COI, *stems* 16= posicions corresponents a *stems* del 16S, *loops* 16= posicions corresponents a *loops* del 16S, somàtics= caràcters morfològics somàtics, σ = caràcters del bulb copulador, φ = caràcters de l'endogí) als arbres obtinguts a les anàlisis realitzades (UP= ponderació uniforme dels caràcters, PI6= ponderació intrínseca dels caràcters per $k=6$, AA= inclusió a la matriu dels caràcters aminoacídics) de les diferents matrius definides.

matriu	po.	molecular		morfolog.		1 ^a COI		2 ^a COI		3 ^a COI	
		IC	IR	IC	IR	IC	IR	IC	IR	IC	IR
COMPLETA	UP	19	53	21	73	26	63	32	66	13	51
	PI6	18	52	20	72	27	64	31	65	13	50
	AA	19	53	21	73	27	65	34	69	13	51
ONOMOLNOF	UP	19	53	22	74	27	65	32	66	13	51
	PI6	18	52	22	74	27	64	31	65	13	50
INOMOL	UP	19	53	27	77	27	64	32	66	13	51
	PI6	18	52	28	78	27	64	31	65	13	50

matriu	po.	<i>stems</i>		<i>loops</i>		somàtics		σ		φ	
		IC	IR	IC	IR	IC	IR	IC	IR	IC	IR
COMPLETA	UP	29	53	24	52	15	66	28	81	30	77
	PI6	29	54	24	51	18	72	30	83	31	78
	AA	28	52	24	51	14	65	27	81	29	76
ONOMOLNOF	UP	29	53	24	52	15	66	30	83	30	77
	PI6	29	54	24	51	14	61	31	84	36	82
INOMOL	UP	29	53	24	52	18	66	40	87	38	80
	PI6	29	53	24	50	18	67	43	89	42	83

El gènere *Dysdera* a les illes Canàries

Taula XXIV.- Mesures de l'ajust reescalat (*reescaled fit*, $k=6$) de les diferents particions dels caràcters (molecular= caràcters del COI + 16S, morfolog.= caràcters morfològics, 1^a COI= primeres posicions dels codons del COI, 2^a COI= segones posicions dels codons del COI, 3^a COI= terceres posicions dels codons del COI, *stems*= posicions corresponents a *stems* del 16S, *loops*= posicions corresponents a *loops* del 16S, somàtics= caràcters morfològics somàtics, σ = caràcters del bulb copulador, φ = caràcters de l'endogí) als arbres obtinguts a les anàlisis realitzades (UP= ponderació uniforme dels caràcters, PI6= ponderació intrínseca dels caràcters per $k=6$) de les diferents matrius definides.

Matriu	po.	molecular	morfolog.	1 ^o COI	2 ^o COI	3 ^o COI
COMPLETA	UP	23	43-4	34	33	16
	PI6	24	48	35	35	16
ONOMOLNOF	UP	23-4	44-6	34-5	33-5	16
	PI6	24	50	35	34-6	16
INOMOL	UP	24	54-5	34-5	34-5	16
	PI6	24	58	34	36	16
Matriu	po.	<i>stems</i>	<i>loops</i>	soma	σ	φ
COMPLETA	UP	30	26-7	32-4	50	47-8
	PI6	32	27	34	58	55
ONOMOLNOF	UP	30	26-8	32-6	52-3	47-9
	PI6	32	27	34-5	60	55
INOMOL	UP	30	27-8	40	65	56-7
	PI6	31	27	41	71	61

4.2.3.4. Discussió

4.2.3.4.1. Test d'incongruència entre els caràcters morfològics i moleculars

Els resultats dels diferents tests ILD realitzats posen de manifest una estreta relació entre la seva significació i la presència de taxons incomplets per alguna de les particions. Tot i que no existeix a la literatura consultada cap referència a aquest efecte, la seva explicació sembla ser força simple. En primer lloc, cal recordar que els canvis de qualsevol estat cap a ? no es compten com a passos i, per tant, no incrementen la llargada total de l'arbre. Així, l'addició a una matriu de taxons que tinguin tots els seus estats desconeguts no comportarà l'augment del nombre de passos de l'arbre(s) obtingut(s). Per contra, l'addició d'un taxó que tingui almenys part dels seus estat coneguts, sí que augmentarà el nombre de passos dels arbres derivats de la matriu, obviament sempre i quan aquest taxó no sigui idèntic a algun dels taxons ja existents. Tanmateix, el nombre de passos amb què augmenti l'arbre i, per tant, l'efecte exacte de l'addició del taxó, dependrà del grau de congruència de la combinació dels estats d'aquest respecte als de la resta de caràcters. Donada una matriu resultat de la combinació de diferents classes de caràcters, és molt més probable que el seu valor de l'ILD (= diferència entre el nombre de passos dels arbres derivats de la matriu combinada i la suma del nombre de passos dels arbres parcials de cadascuna de les particions definides) augmenti si s'afegeix un taxó sense informació per una de les particions que no pas si s'afegeix un taxó complet o amb els estats desconeguts distribuïts entre les particions. La raó d'això és que en el primer cas, si bé tots dos termes de la diferència augmenten el nombre de passos, només un dels de la suma ho fa, mentre que, per contra, en el segon cas tots dos termes de la suma incrementen la llargada. En el test d'incongruència l'estadístic utilitzat és el nombre de vegades que el valor de l'ILD de les matrius amb les particions remostrejades és menor que l'ILD de la matriu amb les particions originals.

El gènere Dysdera a les illes Canàries

Com que a les matrius remostrejades els caràcters de cadascuna de les particions es redistribueixen a l'atzar, a la major part d'aquestes els caràcters desconeguts es distribuiran entre les dues particions i serà per tant més probable que el seu l'ILD sigui menor que l'original, la qual cosa comportarà en últim terme que el test sigui 'artificialment' significatiu.

El fet que el test mai sigui significatiu quan es defineixen com a particions els caràcters morfològics d'una banda i els moleculars de l'altra independentment de que s'eliminin els taxons incomplets, suggereix que l'efecte esmentat no sempre serà prou important com per superar a la incongruència real entre els caràcters informatius.

Per les raons anteriorment esmentades, es considera que els resultats dels tests realitzats sobre les matrius a on s'han eliminat els taxons incomplets són preferibles al realitzats sobre matrius que els inclouen. Així doncs, pot afirmar-se que no existeix cap evidència que faci suposar que les dades morfològiques són incongruents respecte a les dels gens mitocondrials COI i 16S i que, per tant, totes elles poden i han de ser analitzades simultàniament. Amb tot, cal remarcar que, al nostre parer, l'anàlisi simultània de tota l'evidència disponible segueix sent l'opció recomanable per a inferir les relacions filogenètiques dels organismes malgrat que es demostrï que existeix incongruència entre les particions dels caràcters.

4.2.3.4.2. Anàlisis cladístiques

Efecte de la presència de missing data

Un dels principals efectes de l'existència de taxons incomplets, és a dir, de taxons amb estats desconeguts, és l'augment del nombre d'arbres més parsimoniosos degut al fenomen de jòquer (Nixon i Wheeler 1992). Tanmateix, en el cas que ens ocupa, no sembla haver cap correlació entre el nombre d'arbres obtinguts i la proporció de *missing data* a la matriu analitzada, malgrat que aquesta sí existeix a partir de la matriu INOMOLNOF respecte al nombre absolut de *missing data*. Una altra manera

de detectar l'existència de taxons jòquer és mitjançant el valor de CC dels arbres més parsimoniosos, que en presència d'aquest tipus de taxons tendeix a ser molt elevat (Nixon i Carpenter 1996a). Si en aquest estudi el principal efecte dels taxons incomplets fós el d'actuar de taxons jòquer, s'esperaria trobar una correlació directa entre el valor de CC i el nombre de *missing data*, cosa que no ocorre. Això, si bé no descarta completament que algun dels taxons incomplets actuï realment com a taxó jòquer, ens porta a considerar la possibilitat de què els taxons amb *missing data* produeixin un altre tipus d'efectes sobre les anàlisis. Com ha estat esmentat dins l'apartat de resultats, i exceptuant els resultats de les anàlisis de les matrius INOM i INOF, el conjunt de cladogrames obtinguts de les anàlisis de les diferents matrius presenta un elevat grau de congruència i les principals diferències poden reduir-se a l'existència de tres topologies principals, que es defineixen per la posició d'un taxó concret. Sembla existir una certa relació entre l'eliminació seqüencial de taxons incomplets i la presència d'una o altra topologia entre els cladogrames resultants. Així, la topologia I es dona entre els arbres derivats de la matriu COMPLETA i aquelles matrius a on s'eliminen només les espècies no canàries sense dades moleculars i sense informació taxonòmica d'un dels dos sexes, la topologia II apareix per primer cop quan s'eliminen els taxons esmentats i es manté fins que no comencen a eliminar-se espècies a les quals només els hi manca informació taxonòmica d'un dels dos sexes i, finalment, la topologia III apareix només quan s'eliminen les espècies no canàries que malgrat tenir informació molecular careixen d'informació taxonòmica sobre algun dels sexes. L'única excepció en aquesta relació altrament perfecta, és la reaparició de la topologia I entre els arbres derivats de la matriu INOMOLNOM. D'altra banda, la topologia I pot ser considerada des d'un punt de vista evolutiu i biogeogràfic com a altament improbable, no pel fet que recolzi la parafília del gènere *Dysdera*, que de tota manera no ha estat mai demostrada cladísticament, sinó perquè fa derivar el gènere *Dysderocrates*, totes les espècies conegudes del qual es troben confinades a Grècia, Romania i Turquia, de formes que ja havien divergit amb anterioritat a Canàries, just a l'altre extrem de l'àrea de distribució del gènere *Dysdera*. El fet que les anàlisis a les quals s'obtenen tant la topologia I com la II tinguin els valors de CC més alts indica que aquestes no són el resultat d'un elevat grau de conflicte entre els

El gènere *Dysdera* a les illes Canàries

caràcters, sinó la reinterpretació d'un petit nombre de caràcters o de caràcters molt homoplàsics. La inclusió de taxons incomplets podria tenir l'efecte d'afavorir en alguns casos la distribució dels estats de caràcters als nodes que recolzen la topologia I. La baixa coherència evolutiva que es deriva d'aquesta topologia i el fet que sigui recolzada només en presència dels taxons amb una major proporció de *missing data*, suggereix la possibilitat que la inclusió de taxons incomplets comporti la selecció d'uns arbres erronis. Tanmateix, no tots els taxons amb *missing data* tenen un efecte negatiu. Així, per exemple, tot i que l'addició de 9 taxons sense informació molecular a la matriu ONOMOL (= ONOMOLNOF), que només recolza la topologia II, fa que s'obtinguin arbres amb la topologia I, els que segueixen recolzant la topologia II presenten un nivell de resolució més gran que els de la matriu anterior, el que indica que algun dels taxons incomplets inclosos ajuda a resoldre alguns dels conflictes existents. Un altre exemple d'efecte positiu d'un taxó incomplet és el de *D. hirguan*, l'eliminació del qual (matriu INOMOLNOM) comporta que reapareixi la topologia I. L'eliminació de taxons incomplets per a les dades moleculars representa un cas a part. Els arbres derivats d'aquestes matrius (ONOF, INOM, INOF) presenten un alt nivell d'incongruència respecte als de la resta d'anàlisis. L'explicació per a aquest fenomen és que en aquestes matrius la proporció d'informació que és eliminada supera amb escreix a la de *missing data*, la qual cosa es tradueix en un relaxament en les possibles interpretacions de les transformacions dels caràcters, tal i com es reflecteix en l'augment dels seus valors de CC. La situació és menys greu quan s'eliminen taxons no canaris (ONOF), ja que almenys algunes de les topologies que es recuperen guarden una certa compatibilitat amb la resta d'anàlisis i, fins i tot, pel que fa als endemismes canaris, recolzen l'escenari de colonització més parsimoniós observat en les anàlisis. Aquest fet podria explicar-se per l'eliminació en aquesta matriu de taxons que en cap cas no semblen estar estretament relacionats amb el grup d'estudi. L'existència d'uns nivells de divergència relativament alts en aquests taxons en relació als endemismes canaris podria traduir-se en l'existència de saturació en part dels caràcters moleculars. Per tant, l'eliminació d'aquests taxons suposaria, en darrer terme, una reducció global de l'homoplàsia present a les dades moleculars i, més concretament, a les terceres bases. L'augment dels valors de l'IC i l'IR (**taula**

XXIII) dels arbres derivats d'aquesta matriu en relació a les de les matrius a on no s'han eliminat taxons amb dades moleculars semblen recolzar aquesta possibilitat. En canvi, quan aquesta eliminació afecta a taxons més o menys propers, com és el cas de les matrius INOM i INOF, i, per tant, amb uns nivells de divergència molt menors, la pèrdua d'informació filogenètica que es produeix supera segurament a la reducció del nivell d'homoplàsia.

D'altra banda, cal esmentar que existeixen també situacions a on l'eliminació del taxó incomplet no comporta absolutament cap canvi en els cladogrames resultants, tal i com succeeix amb l'espècie *D. hernandezii*. Això es pot explicar per l'existència en el taxó d'una combinació d'estats totalment congruents amb els inferits pels nodes interns dels cladogrames obtinguts sense la seva presència. Finalment i tot i que no sembla ser la situació més general, hi ha també exemples de taxó jòquer. Així, a totes les anàlisis a on s'inclou l'espècie *D. curvisetae*, aquesta pot situar-se en dues posicions diferents sense influenciar en cap altre aspecta la topologia resultant.

La presència de taxons incomplets també afecta els resultats de la ponderació implícita, tal i com es desprèn de l'observació de les diferències existents entre els cladogrames obtinguts (figs. 64-66). En principi, la presència d'estats desconeguts en un determinat caràcter podria comportar un augment de l'ajust (*fit*) del mateix, ja que els estats desconeguts no són mai interpretats com a canvis addicionals. Per tant, podria esperar-se que els caràcters amb *missing data* fossin artificialment afavorits enfront de la resta. Tanmateix, els valors d'ajust reescalat dels caràcters moleculars en els arbres obtinguts utilitzant matrius amb diferents proporcions de *missing data* no difereixen el més mínim, la qual cosa sembla rebutjar aquesta possibilitat.

Per contra, a on sí s'observa un augment espectacular és en l'ajust de les dades morfològiques a mesura que es redueixen els *missing data*. Ara bé, és molt probable que aquest augment no sigui tant degut a la reducció de *missing data*, com a la reducció d'homoplàsia, i per tant augment d'ajust, dels caràcters morfològics per eliminació de taxons de la matriu. Això no obstant, el fet que no tots els caràcters morfològics augmentin el seu ajust de manera tan marcada (els caràcters somàtics només l'incrementen lleugerament) i que alguns caràcters moleculars, en concret les

El gènere Dysdera a les illes Canàries

segones posicions, també augmentin l'ajust, deixa oberta la possibilitat de què realment es tracti d'un efecte associat a l'eliminació de taxons incomplets.

D'altra banda, la constatació de què les anàlisis amb ponderació intrínseca i les uniformement ponderades esdevinguin cada cop més semblants a mesura que s'eliminen taxons incomplets (tal i com s'observa pels valors dels índex de les bifurcacions consens) suggereix la possibilitat de què la presència de *missing data* comporti l'assignació de pesos erronis a alguns caràcters.

Selecció i justificació del cladograma

El conjunt de matrius definides i les diferents anàlisis realitzades donen com a resultat tot un seguit de topologies no del tot compatibles. Tot i que l'establiment d'una hipòtesi de les relacions filogenètiques dels endemismes canaris de *Dysdera* i de la seva posició dins de la diversitat exhibida pel gènere era un dels principals objectius d'aquesta tesi, també ho era el d'optimitzar diferents caràcters morfològics i informació biogeogràfica per tal de dilucidar les pautes de colonització, radiació i adaptació al medi cavernícola mostrades pel gènere a l'arxipèlag. Aquest últim objectiu requereixen la selecció d'un arbre concret o, almenys, d'un nombre reduït de topologies que pugin ser analitzades en profunditat. D'altra banda, cal tenir en compte que el present estudi constitueix una aproximació preliminar o inicial a la extraordinària problemàtica evolutiva que planteja la radiació de *Dysdera* a les illes Canàries i, com a tal, està subjecte a futures revisions i a la inclusió de noves dades (augmentar el mostreig d'espècies no canàries, completar el coneixement taxonòmic i les dades moleculars del COI i 16S alhora que incorporar nous gens, preferiblement nuclears). Sota aquesta perspectiva, la formulació d'una hipòtesi el més detallada i específica possible de les actuals relacions dels taxons canaris facilitarà molt més la tasca de futures revisions que no pas l'opció conservativa d'oferir un arbre de consens (Scharff i Coddington 1997).

El primer problema que es planteja és la selecció dels resultats d'un determinat esquema de ponderació enfront dels restants. L'elecció d'arbres derivats de la

utilització d'esquemes de ponderació diferencial de les dades ha estat rebutjat per nombrosos autors (Farris 1983, Kluge 1989, Siebert 1992, Kluge i Wolf 1993, Allard i Carpenter 1996, Nixon i Carpenter 1996b, Kluge 1997). Entre els arguments presentats en favor de la ponderació uniforme hi figuren aspectes eminentment filosòfics. Des d'un punt de vista popperià, l'adopció d'una ponderació diferencial dels caràcters incrementa el coneixement de base (*background knowledge*) la qual cosa va en detriment de la testabilitat de la hipòtesi (en aquest cas de les relacions filogenètiques) formulada i del seu poder explicatiu (Kluge 1997). Com que, sota aquesta perspectiva, l'objectiu de la sistemàtica és el produir les hipòtesis filogenètiques amb el major poder explicatiu, és preferible la utilització d'esquemes que minimitzin les assumpcions sobre la ponderació dels caràcters (Farris 1983, Kluge 1989, Brower i col. 1996). Per contra, el principal argument dels autors que recolzen la ponderació diferencial dels caràcters (Fitch i Ye 1991, Platnick i col 1991a, Goloboff 1993, Rognes 1997) és que no tots els trets d'un organisme tenen el mateix valor com a evidències per inferir les relacions filogenètiques i que, per tant, es fa necessària una certa discriminació entre caràcters 'bons' i caràcters 'dolents' (DeSalle i Brower 1997). Ara bé, tot i assumir aquesta premisa el problema segueix sent quina és la millor manera d'assignar el pesos o, dit d'una altra manera, malgrat s'accepti que els caràcters han de ser ponderats diferencialment, la metodologia emprada per derivar l'esquema de ponderació pot no ser l'adequat (Goloboff 1995a). En el cas concret dels mètodes de ponderació basats en l'homoplàsia dels caràcters (p.ex. ponderació implícita), aquests assumeixen que els caràcters tenen un compromís amb l'homoplàsia respecte a la totalitat del cladograma (Kluge 1997). Malgrat tot, aquesta homoplàsia pot estar localitzada en determinats clades de l'arbre sense influenciar per a res a la resta. Un exemple d'això el constitueixen les terceres posicions dels gens codificants. Aquestes poden mostren uns nivells molt alts d'homoplàsia a les zones més basals dels cladogrames però en canvi ser perfectament congruents als clades terminals. Tanmateix, com que el pes s'assignarà tenint en compte l'homoplàsia mostrada pel caràcter al llarg de tot l'arbre, aquest rebrà una ponderació negativa. Aquest fet pot explicar moltes de les diferències que existeixen entre les topologies dels clades terminals de les anàlisis realitzades sota ponderació uniforme i ponderació

implícita. D'altra banda, cal esmentar que algunes de les assumpcions sobre l'homoplàsia que requereix la ponderació implícita no han estat examinades en profunditat (Brower i DeSalle 1994). Pel que fa a la ponderació amb aminoàcids, en els estudis a on s'analitzen particions de caràcters no pertanyents a gens codificants, com és el nostre cas, la seva utilització sembla poc recomanable ja que, d'una banda, afecta només a la ponderació d'una part dels caràcters i, de l'altra, pot produir una preponderància artificial d'aquests davant de la resta.

Una opció intermitja al voltant del dilema de la ponderació diferencial dels caràcters, és la que proposa considerar els resultats de la ponderació uniforme com als preferibles i, en cas que hagi estat trobat més d'un arbre, utilitzar la informació de la ponderació diferencial com a criteri per a la selecció de les possibles resolucions dels clades conflictius (Farris 1969, Carpenter 1988, 1994, Kluge 1997, Scharff i Coddington 1997), ja que la ponderació diferencial pot considerar-se una manera algorímicament eficient d'explorar la sensibilitat dels cladogrames que millor encaixen amb l'evidència (Farris 1969). Paral·lelament, cal esmentar que les hipòtesis filogenètiques poden i han de ser testades amb d'altres evidències empíriques que no siguin les sinapomorfies, com p. ex. els cladogrames d'àrees de la biogeografia o els cladogrames d'hostes i paràsits (Kluge 1983, 1997).

Tenint en compte les diferents argumentacions que han estat exposades, s'ha decidit d'adoptar aquesta última aproximació, és a dir, seleccionar com a hipòtesi de relació les exhibides en els arbres derivats de les anàlisis uniformement ponderades i utilitzar les dades de la ponderació implícita com a informació addicional.

Tanmateix, les anàlisis amb ponderació uniforme també difereixen entre elles depenent dels taxons incomplets que siguin exclosos. La preferència dels arbres derivats d'una determinada matriu enfront la resta serà el resultat d'arribar a un compromís entre, d'una banda, el criteri de maximització del poder explicatiu i per tant de la maximització de l'evidència a partir de la qual es derivin les conclusions filogenètiques (= incloure el màxim nombre de taxons possibles) i, de l'altra, que no existeixi la sospita de què la inclusió de taxons incomplets comporti la selecció de topologies que resultin més parsimonioses únicament degut al relaxament del test de

congruència que comporta l'addició d'aquests taxons. Com ha estat comentat en la discussió al voltant de l'efecte dels *missing data*, les matrius COMPLETA i ONOMOLNOM, que són les que inclouen el major nombre de taxons incomplets, recolzen inequívocament topologies força improbables a la llum de l'evidència biogeogràfica i evolutiva (topologia I), per la qual cosa es pot suposar que els taxons incomplets que incorporen aquestes matrius afecten negativament les anàlisis. Per contra, part dels arbres derivats de la matriu ONOMOLNOF (topologia II), que és la següent en nombre total de taxons, són perfectament congruents amb els resultats derivats de matrius que inclouen menys taxons incomplets. Aquests arbres seran doncs els escollits, ja que són els que inclouen una major quantitat de taxons sense mostrar evidència d'un efecte negatiu.

La selecció dels arbres derivats de la matriu ONOMONOF que mostren la topologia II, redueix el nombre total de cladogrames a 9. Tanmateix, dos d'aquests cladogrames recolzen sengles tricotomies, les quals a la resta d'arbres apareixen perfectament resoltes, tot i que incongruents. S'ha proposat que els cladogrames que només difereixen de la resta per la presència de politomies han de ser eliminats del conjunt de solucions finals, ja que aquestes politomies són molt probablement el resultat de la manca de resolució i no té cap sentit el mantenir-les quan hi ha arbres alternatius que recolzen resolucions completament dicotòmiques (Coddington i Scharff 1996, Scharff i Coddington 1997).

Els 7 arbres restants presenten cinc punts conflictius: la posició del clade verneui, que pot ser basal respecte als clades cribellata + calderensis i liostethus + macra o basal respecte al clade liostethus + macra; la posició de *D. orahan*, que apareix o bé com a espècie germana de *D. calderensis* o bé com a espècie germana de *D. ramblae*; la posició de *D. brevispina*, que tant pot ser l'espècie germana de *D. vermicularis* com un brancatge basal de *D. cribellata* + *D. insulana*, la posició relativa dels tres haplotips de *D. calderensis* i, finalment, la posició de *D. curvisetae*, que es pot localitzar a la base del clade cribellata o bé dins del clade verneui. Tal i com ha estat indicat anteriorment, els resultats de l'aplicació de la ponderació implícita poden ajudar a escollir entre algunes d'aquestes opcions. Malgrat tot, pel que fa a la posició del clade verneui, els resultats de les anàlisis amb ponderació implícita són de poca

o cap ajuda, ja que recolzen topologies irreconciliables. D'altra banda, la ponderació amb aminoàcids recolza la situació basal del clade, però, per contra, anàlisis amb ponderació uniforme de matrius amb un menor número de taxons incomplets recolzen la posició com a grup germà del clade liostethus + macra, la qual cosa fa recomanable no escollir, en principi, una topologia davant de l'altra. En canvi, l'espècie *D. vermicularis* apareix en totes les anàlisis ponderades com a basal respecte al clade cribellata i, per tant, permet descartar la resolució contrària. La posició de l'espècie *D. orahan* i la relació dels diferents haplotipus de *D. calderensis* és força conflictiva. Les anàlisis amb ponderació implícita són incongruents pel que fa a la posició que ocupa *D. orahan*, i aquesta depèn de la inclusió de certs taxons incomplets. Així, l'anàlisi de la matriu COMPLETA, suggereix que *D. orahan* és l'espècie germana de *D. calderensis* mentre que, per contra, la de la matriu INOMOL recolza la relació d'espècies germanes entre *D. orahan* i *D. ramblae* i, finalment, a l'anàlisi de ONOMOLNOF poden trobar-se totes dues topologies. Això no obstant, totes les anàlisis amb ponderació implícita estan d'acord en situar a calPA com l'haplotipus basal de *D. calderensis*. Tanmateix, cap dels arbres de les anàlisis amb ponderació uniforme seleccionats permet agrupar a *D. orahan* amb *D. calderensis* i, alhora, situar a calPA en posició basal. A més, i pitjor encara, l'únic arbre que recolza el clade *D. orahan* + *D. calderensis* situa a *D. vermicularis* com a espècie germana de *D. brevispina*, la qual cosa contradiu la resolució anteriorment escollida. D'altra banda, la ponderació amb aminoàcids recolza la relació d'espècies germanes entre *D. orahan* i *D. ramblae* i la posició basal de l'haplotipus calG. En el cas particular de *D. calderensis*, la monofília dels dos haplotipus pertanyents a l'illa de La Palma i, per tant, la posició basal de calG, és probablement la topologia més plausible, atenent almenys a criteris biogeogràfics. Pel que fa a *D. orahan*, tot i que l'evidència presentada és força equívoca, s'ha optat per acceptar la resolució que la situa com a espècie germana de *D. ramblae*. Finalment, totes les anàlisis amb ponderació implícita suggereixen que *D. curvisetae* pertany al clade verneui, tot i que no amb la mateixa topologia interna que s'insereix a les anàlisis amb ponderació uniforme. Això permet descartar les topologies a on *D. curvisetae* es relaciona estretament amb el clade cribellata. Quan s'apliquen totes les consideracions esmentades referents a les diferents resolucions

en conflicte, s'obté un sol arbre, que es mostra a la **figura 67**. Cal destacar que si bé la situació del clade verneui resultava en un principi equivocada, les topologies seleccionades amb posterioritat són només compatibles amb la posició basal d'aquest clade respecte als clades cribellata + calderensis i liostethus + macra.

Per últim, a la **taula XXV** es dona el llistat de clades proposats per tal d'agrupar els diferents endemismes canaris amb l'objectiu de facilitar la comunicació. Cal destacar que l'espècie *D. unguimmanis* no ha estat assignada a cap clade perquè, tot i que en l'arbre escollit queda perfectament situada, es considera que l'evidència no és prou convincent, ja que l'eliminació de certs taxons incomplets o les anàlisis amb ponderació implícita situen a aquesta espècie dins dels clade centre-occidental. D'altra banda, l'espècie *D. lancerotensis* ha estat assignada al grup crocota, tal i com l'ha definit Deeleman-Reinhold i Deeleman (1988), per tal d'evitar una multiplicació excessiva de noms, tot i que la monofília del mateix roman sense ser demostrada.

El gènere *Dysdera* a les illes Canàries

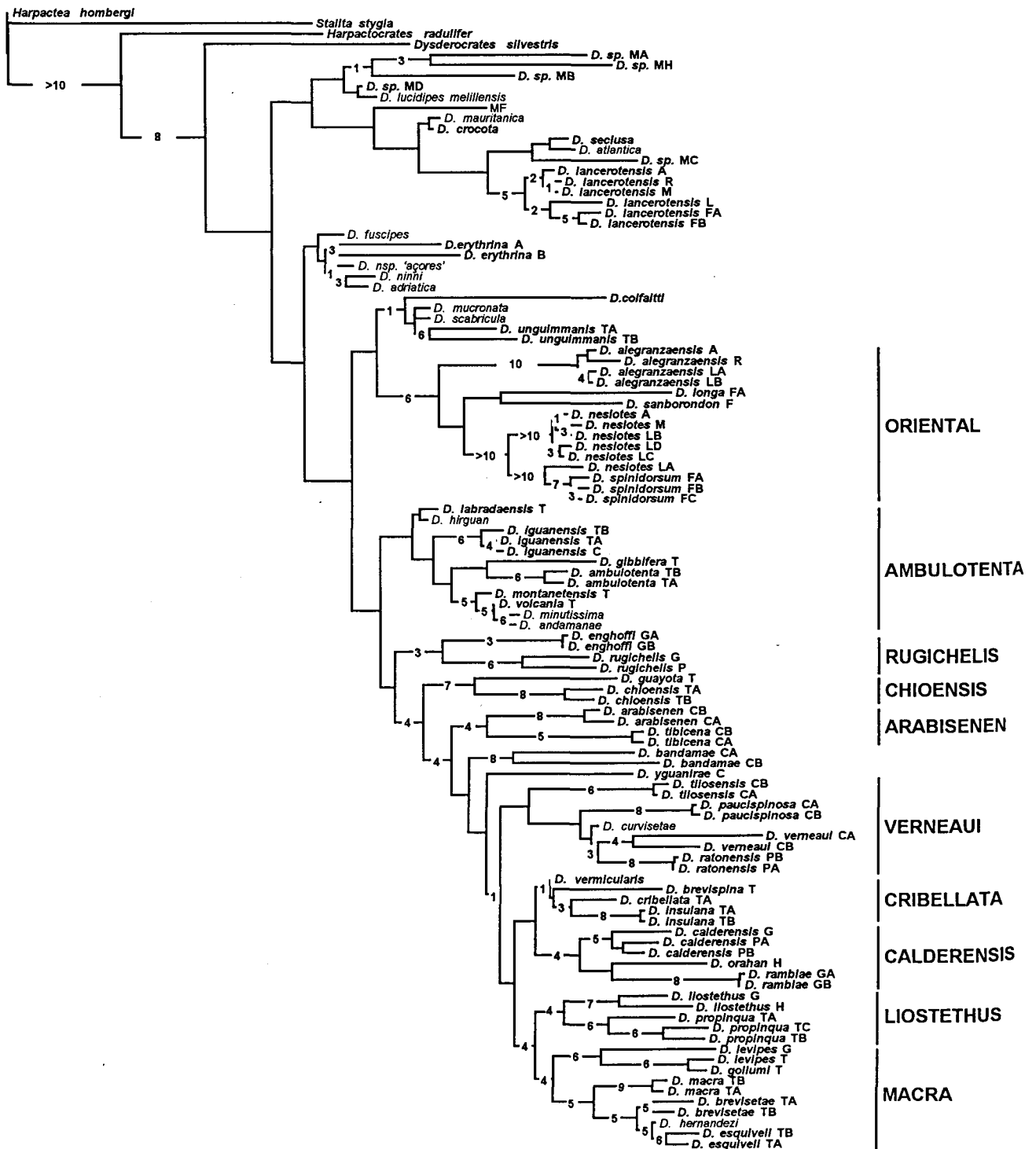


Figura 67.- Arbre escollit com a millor hipòtesi de les relacions filogenètiques existents entre els endemismes canaris del gènere *Dysdera*, a la llum de les evidències disponibles a l'actualitat. La llargada de les branques és proporcional al nombre de canvis no ambigus que les recolzen. A la base dels clades figuren els valors de Suport de Bremer. Sobre el cladograma s'han indicat els diferents clades proposats a la taula XXV per tal d'agrupar els endemismes canaris.

Taula XXV.- Clades proposat en el present estudi per tal d'agrupar el conjunt d'endemismes canaris del gènere *Dysdera*. El número entre parèntesi fa referència al nombre d'espècies incloses dins del clade. El subratllat de *D. vermicularis* és per destacar que no es tracta d'un endemisme de les Canàries sinó de Cabo Verde.

Grup crocota (1)		
<i>D. lancerotensis</i>		
Clade Oriental (5)		
<i>D. alegranzaensis</i>		
<i>D. longa</i>		
<i>D. nesiotès</i>		
<i>D. sanborondon</i>		
<i>D. spinidorsum</i>		
Clade Centre-occidental (38)		
Clade ambulotenta (9)		
<i>D. ambulotenta</i>	Clade yguanirae (1)	Clade macra (6)
<i>D. andamanae</i>	<i>D. yguanirae</i>	<i>D. brevisetae</i>
<i>D. gibifera</i>	Clade verneai (5)	<i>D. esquiveli</i>
<i>D. hirguan</i>	<i>D. curvisetae</i>	<i>D. gollumi</i>
<i>D. iguanensis</i>	<i>D. paucispinosa</i>	<i>D. hernandezii</i>
<i>D. labradaensis</i>	<i>D. ratonensis</i>	<i>D. levipes</i>
<i>D. minutissima</i>	<i>D. tilosensis</i>	<i>D. macra</i>
<i>D. montanetensis</i>	<i>D. verneai</i>	
<i>D. volcania</i>	Clade cribellata (4)	Incertae sedis
Clade rugichelis (2)	<i>D. brevispina</i>	<i>D. unguimmanis</i>
<i>D. enghoffi</i>	<i>D. cribellata</i>	
<i>D. rugichelis</i>	<i>D. insulana</i>	
Clade chioensis (2)	<u><i>D. vermicularis</i></u>	
<i>D. chioensis</i>	Clade calderensis (3)	
<i>D. guayota</i>	<i>D. calderensis</i>	
Clade arabisenen (2)	<i>D. orahan</i>	
<i>D. arabisenen</i>	<i>D. ramblae</i>	
<i>D. tibicena</i>	Clade liostethus (2)	
Clade bandamae (1)	<i>D. liostethus</i>	
<i>D. bandamae</i>	<i>D. propinqua</i>	

4.3. COLONITZACIÓ I RADIACIÓ

4.3.1. Consideracions generals

La biodiversitat pròpia d'una illa volcànica és el resultat de l'acció conjunta, d'una banda, dels fenòmens de colonització transoceànica i, de l'altra, dels processos de diversificació local (Paulay 1994). Tot i que ja fa molt de temps que l'existència de radiacions específiques *in situ* ha estat demostrada a diferents arxipèlags del Pacífic, com ara Hawaii o Galápagos, la situació a les illes atlàntiques és radicalment diferent. Així, tradicionalment, s'havia considerat que els endemismes d'aquestes illes eren, o bé el resultat de l'existència atzarosa de característiques peculiars en els colonitzadors originals (Berry 1992), o bé corresponien a relictos de faunes i flors del passat (Cronk 1992). En qualsevol cas, es considerava que l'adaptació post-ecològica havia tingut poca importància en el seu origen (Berry 1992). Tanmateix, la idea de que aquestes hipòtesis eren molt probablement el resultat d'inferències o interpretacions errònies de les evidències existents ja va ser avançada per Carlquist (1995), que va suggerir que: "*Very likely, the picture of evolution on Atlantic islands will change to resemble more closely the findings from the Hawaiian chain when evidence from geology and DNA analysis is available and when cladistic methods are used*". Efectivament, la gran quantitat de treballs apareguts recentment que adrecen la qüestió de les relacions filogenètiques de diferents endemismes macaronèsics, recolzen el paper fonamental dels processos de diversificació local en l'origen i manteniment de bona part de la biodiversitat d'aquests arxipèlags (Thorpe i col. 1994; Juan i col. 1995, 1996a, 1996b, en premsa; Böhle i col 1996; González i col. 1996; Kim i col. 1996; Mes i T'Hart 1996; Ortega i col 1996; Izquierdo 1997; Mes i col. 1997; Rando i col. 1997).

Dins el processos responsables de la generació de diversitat que tenen lloc en el marc geogràfic d'un arxipèlag oceànic, es poden diferenciar dos models principals.

El gènere *Dysdera* a les illes Canàries

D'una banda, els processos d'especiació derivats de la colonització interinsular, és a dir, a l'establiment de poblacions alopàtriques a diferents illes de l'arxipèlag lligats a fenòmens de dispersió i, de l'altra, els processos d'especiació intransulars, en els quals els fenòmens de vicariància i d'adaptació ecològica tenen un paper fonamental. Per un determinat grup d'organismes, la preponderància d'una forma de diversificació sobre l'altra dependrà tant de les característiques intrínseques d'aquests organismes com de la presència de determinades variables ambientals. En general, l'especiació associada a dispersió és la dominant en organismes errants o amb associacions ecològiques dèbils, mentre que l'existència de radiacions intransulars està afavorida en organismes amb un grau elevat de sedentarisme o bé amb una forta especificitat ecològica. A més, l'especiació intransular requereix que les illes tinguin una grandària suficient com per a permetre l'aïllament efectiu de les poblacions, si bé l'existència de forts gradients topogràfics, climàtics o ambientals que restringeixen els rangs de distribució de les poblacions poden igualment propiciar aquest tipus de radiació. D'altra banda, convé destacar que tots dos models de diversificació i, per tant, el grau d'endemicitat propi d'una illa oceànica, estan fortament influenciats per la seva edat geològica, en quan que aquesta suposa un límit temporal per processos que hagin pogut ocórrer en el seu si.

L'objectiu principal d'aquest apartat és, d'una banda, esbrinar si l'extraordinària riquesa d'espècies endèmiques de *Dysdera* presents a les illes Canàries és el resultat d'episodis múltiples de colonitzacions a partir de diversos *stocks* continentals o si, per contra, es tracta principalment del producte d'un elevat nivell de diversificació local a partir d'un reduït nombre de colonitzadors originals. D'altra banda, en cas de demostrar-se l'existència de fenòmens de diversificació insular, avaluar la importància relativa que han tingut la dispersió interinsular i les radiacions intransulars en la generació dels actuals endemismes.

4.3.1. Material i mètodes

El cladograma escollit com a millor representació de les relacions filogenètiques dels endemismes canaris va ser utilitzat com a base per inferir el nombre de colonitzacions de l'arxipèlag, la seqüència de colonitzacions interinsulars i l'existència de radiacions intransulars. Per a tal efecte, la informació biogeogràfica dels diferents taxons terminals inclosos al cladograma de referència va ser codificada com un caràcter addicional i optimitzada (= mapada) sobre aquest. Mitjançant aquest procediment es minimitza el nombre de canvis d'estat que fan compatibles la distribució del caràcter optimitzat amb l'estructura filogenètica recolzada per l'arbre. En el present estudi, l'existència d'un canvi d'estat del caràcter biogeogràfic en un determinat node s'interpreta com un fenomen de colonització.

La presència de politomies en els arbres planteja problemes a l'hora d'optimitzar els caràcters (Maddison i Maddison 1992). En el cladograma escollit existeix una tricotomia a on estan implicats l'endemisme de Tenerife *D. unguimmanis* i les espècies continentals *D. mucronata* i *D. sacabricula*. Aquesta tricotomia va ser interpretada com a 'suau' (*soft politomy*), és a dir, una politomia artificial resultat d'una manca d'informació (sinapomorfia) que permeti d'unir dues d'aquestes espècies i no com un fenomen real d'especiació simultània. Es van forçar les diferents resolucions possibles de les tres espècies per tal de comprovar l'efecte sobre la reconstrucció dels caràcters biogeogràfics. A efectes d'inferència del patró de colonització, les possibles resolucions es redueixen a dues que són, o bé que les dues espècies continentals són espècies germanes, o bé que una d'aquestes espècies està més relacionada amb *D. unguimmanis* que no pas amb l'altra espècie continental.

La forma en què es codifiquen els caràcters relatius a les distribucions geogràfiques de les diferents espècies pot influenciar l'assignació de l'estat més parsimoniós als nodes interns i, en últim terme, l'elecció d'un determinat escenari del procés de colonització enfront d'un altre. La informació relativa a les distribucions geogràfiques de les espècies estudiades es va introduir creant un caràcter amb estats diferenciats per cadascuna de les illes Canàries, per cadascun de la resta d'arxipèlags

El gènere *Dysdera* a les illes Canàries

macaronèsics i amb un únic estat per agrupar les espècies de distribució continental. L'espècie cosmopolita *D. crocota*, tot i ser present a Canàries, va ser codificada com a continental ja que es tracta amb tota probabilitat d'una introducció recent (Wunderlich 1987, 1991, 1994, Deeleman-Reinhold i Deeleman 1988). Cadascun dels haplotipus mostrejats d'una mateixa espècie va ser tractat com a taxó independent i se'ls va assignar l'estat corresponent a la seva illa d'origen. Cal assenyalar que per tal de no sobrepassar el nombre màxim d'estats d'un mateix caràcter susceptibles de ser tractats pels programes utilitzats (10), els illots de La Graciosa, Montaña Clara i Alegranza van ser agrupats amb Lanzarote en un únic estat. Posteriorment, i per tal de posar de manifest els patrons de colonització corresponents a les illes orientals, es va definir un nou caràcter a on es van assignar estats diferents a cadascun dels illots i a cadascun dels edificis volcànics caracteritzats a les illes principals (Coello i col. 1992, Ancochea i col. 1996): sud, central i nord a Fuerteventura i Ajaches i Famara a Lanzarote. D'altra banda, convé recordar que no tots els casos d'espècies amb poblacions situades a diferents illes van poder ser incloses a les anàlisis filogenètiques. Així doncs, en el cladograma utilitzat per a inferir el procés de colonització manca la informació relativa a la situació de les poblacions de *D. alegranzaensis* de Montaña Clara, de *D. nesiotas* de La Graciosa i de les Selvagens, de *D. insulana* i *D. levipes* de Gran Canària i de *D. orahan* de La Gomera. Per tal d'avaluar la influència de la introducció d'aquesta informació sobre les inferències al voltant del procés de colonització, es va forçar els nodes interns que agrupaven els haplotipus mostrejats d'aquestes espècies a incloure tots els estats corresponents a les illes a les quals l'espècie considerada ha estat recol·lectada, afegint-hi aquells que no constaven a les anàlisis. Posteriorment, l'optimització del caràcter va assignar l'estat (illa) més parsimoniós al node corresponent a l'espècie.

Convé remarcar que totes les inferències realitzades en aquest apartat assumeixen que la topologia dels haplotipus mostrejats de diferents illes d'una mateixa espècie reflecteixen les relacions genealògiques reals existents entre aquestes poblacions. Amb tot, en la major part dels casos aquestes poblacions estan representades per haplotipus únics i no és en absolut descartable que l'addició de nous haplotipus pugui fer canviar algunes de les relacions establertes.

L'optimització dels caràcters es va dur a terme mitjançant el programa CLADOS v. 1.2. (Nixon 1992). En cas d'optimització ambigua, és a dir, quan diferents assignacions d'estats als nodes interns són igualment parsimonioses, aquest programa permet d'investigar les possibles resolucions sota els criteris d'optimització ACCTRAN i DELTRAN (veure l'apartat de **Metodologia general**). Les assumpcions explícites del criteri ACCTRAN han estat considerades com una extensió del principi auxiliar de Hennig (Hennig 1953, 1966), el que fa l'adopció del criteri ACCTRAN preferible a la del criteri DELTRAN i, per tant, més argumentables des d'una perspectiva cladística (Nixon 1992, Hormiga 1994, Scharff i Coddington 1997). Tanmateix, en el context de la colonització de diferents illes oceàniques per part d'un taxó ancestral, aquest raonament no és aplicable. Així, en principi, tan versemblant resulta la colonització de dues illes diferents a partir d'una tercera illa original (criteri DELTRAN), com la seva colonització seqüencial (ACCTRAN). D'altra banda, en el cas particular de les illes Canàries a on les illes es disposen més o menys seguint una línia horitzontal, la proximitat geogràfica pot ser utilitzada com a criteri addicional per la selecció d'una determinada optimització (Thorpe i col. 1994, Juan i col. 1995). Per tal d'estudiar l'impacte sobre la reconstrucció dels nodes ancestrals d'hipòtesis alternatives de relacions filogenètiques, es va modificar el cladograma de referència amb el comandament **move** a fi de que aquestes quedessin reflectides.

Amb l'objectiu de correlacionar els diferents processos evolutius inferits amb processos geològics o climàtics, es va estimar l'edat geològica aproximada dels diferents clades a on hi havia implicades espècies canàries. Aquesta es va derivar a partir dels valors de divergència no corregits (*p-values*) conjunts del COI més els del 16S dels taxons dos a dos (*pair-wise comparisons*). Els valors van ser computats mitjançant el programa MEGA v. 1.01. (Kumar i col. 1993). Els *gaps* van ser eliminats del càlcul de les divergències en cadascuna de les comparacions dos a dos, ja que MEGA no permet tractar els *gaps* com a cinquè estat. Els valors de divergència entre els diferents clades es va obtenir fent la mitjana entre els valors de divergència entre cadascun dels taxons inclosos en el clade i cadascun dels taxons presents en el clade germà. Les divergències genètiques obtingudes pels diferents clades van ser

transformades a edats geològiques assumint un taxa constant del 2,3% de divergència de les seqüències (en les comparacions entre parelles de taxons) per milió d'anys (Brower 1994). És important remarcar que les edats d'origen del clades obtingudes han de ser considerades amb molta precaució, ja que es basen en una gran quantitat d'assumpcions, moltes de les quals simplement no han estat demostrades i moltes d'altres se sap positivament que no són certes. D'una banda, els valors de divergència genètica entre els taxons no han estat corregits contra la presència de substitucions múltiples. Com que ha estat demostrat en aquesta tesi que almenys les terceres posicions del COI estan saturades a valors de divergència superiors al 10%, bona part dels valors de divergència calculats constitueixen subestimacions dels valors reals. A més, aquestes subestimacions seran més grans a mesura que augmenti la divergència entre els taxons, ja que l'efecte de les substitucions múltiples s'anirà incrementant. Això suposa que com més grans siguin les edats d'aparició estimades dels clades, més gran serà la diferència amb les edats reals. D'altra banda, s'ha assumit l'existència d'un rellotge molecular en les seqüències analitzades malgrat que aquesta no ha estat demostrada. Finalment, la constant de conversió utilitzada s'ha demostrat que és vàlida fins a valors de divergència del 7%, és a dir, fins a edats al voltant de 3,25 Ma (Brower 1994). Nogensmenys, la major part de divergències calculades sobrepassen amb molt aquest valor i, per tant, no existeix la seguretat que la constant de conversió segueixi mantenint-se amb el mateix valor o que, de fet, ni tan sols romangui constant. Tot i ser perfectament conscients de les limitacions de les edats estimades, hem considerat oportú incloure la informació relativa elles per tal de situar, malgrat que d'una manera grollera, alguns dels processos inferits en un context històric.

4.3.3. Resultats

A la **figura 68** es mostra l'optimització del caràcter corresponent a les distribucions geogràfiques de les diferents espècies sobre el cladograma que reflecteix la hipòtesi

escollida de les relacions filogenètiques entre les espècies estudiades. S'observa que la major part de les reconstruccions dels estat corresponents als nodes interns són inequívokes. De fet, només existeixen dos punts d'optimització ambigua: d'una banda, l'assignació de l'estat corresponent al node comú dels clades canaris oriental i centre-occidental i el clade que inclou l'espècie canària *D. unguimmanis* i, de l'altra, l'estat corresponent a la branca interna que agrupa els dos haplotipus de *D. liostethus*.

Les possibles resolucions sota els diferents criteris d'optimització de la primera d'aquestes regions d'ambigüitat poden ser observades a la **figura 69**. El cladograma ha estat simplificat per tal de facilitar la interpretació de l'impacte de cadascuna de les resolucions sobre la inferència del patró de colonització de les Illes Canàries i la resta d'arxipèlags macaronèsics.

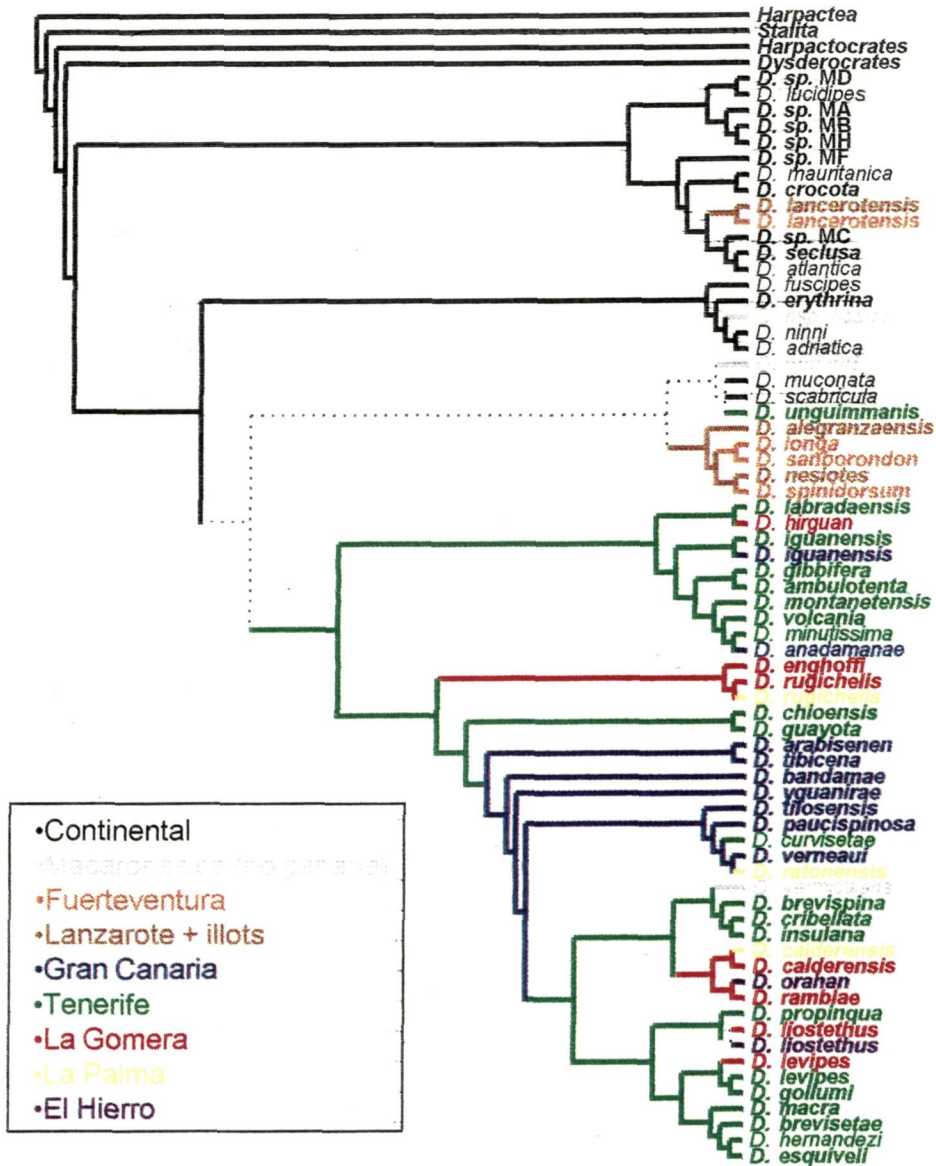


Figura 68.- Optimització del caràcter relatiu a la distribució de les espècies estudiades. Els colors corresponents a cadascun dels estats definits apareixen en el requadre. Les branques discontinües indiquen reconstruccions ambigües. El cladograma ha estat simplificat, de manera que només s'inclouen els haplotipus corresponents a illes diferents.

Val a dir que l'existència d'optimització ambigua en aquesta regió depèn de la topologia dicotòmica que es forci per a les espècies vinculades a la tricotomia del cladograma, de manera que només existeix ambigüitat quan les dues espècies continentals es consideren espècies germanes. En cas contrari, és a dir, que qualsevol de les dues espècies continentals estigui més relacionada amb *D. unguimmanis*, l'optimització és inequívoca i es correspon exactament a la inferida sota el criteri DELTRAN. A la **figura 69A** es mostra l'assignació dels estats dels nodes ambigus sota el criteri d'optimització DELTRAN. La distribució dels estats sota aquest criteri recolza l'existència de quatre fenòmens de colonització de les illes Canàries per part d'ancestres continentals, els quals van donar lloc a la formació de les espècies *D. lancerotensis* i *D. unguimmanis* i als clades oriental i centre-occidental respectivament. Per contra, sota el criteri d'optimització ACCTTRAN, els resultats del qual es mostren a la **figura 69B**, només són necessaris dos fenòmens de colonització per explicar l'actual distribució de les espècies estudiades, un de corresponent de nou a l'espècie *D. lancerotensis* i un altre que hauria donat lloc a tota la resta d'endemismes canaris. A més, la distribució d'estats derivada d'aquesta optimització posa de manifest l'existència d'un fenomen de recolonització del continent per part d'ancestres canaris. Tot i que no queda reflectit a la **fig. 69B**, la primera illa colonitzada hauria estat Tenerife, des de la qual s'haurien colonitzat les illes orientals i posteriorment la resta d'illes centre-occidentals. Pel que fa referència a la resta d'arxipèlags macaronèsics, es demostra de forma inequívoca que les Açores van ser colonitzades des del continent independentment de la resta d'arxipèlags. Per contra, la colonització de les illes Madeira és ambigua i depèn del criteri d'optimització adoptat. Així sota DELTRAN, les espècies endèmiques de Madeira (almenys *D. coifaitti*) serien el resultat d'una colonització independent a partir d'ancestres continentals, mentre que sota ACCTTRAN les Madeira haurien estat colonitzades des de Canàries, més concretament des de Tenerife i per part d'un avantpassat comú amb *D. unguimmanis*. Un patró de colonització semblant s'observa per les illes de Cabo Verde, malgrat que en aquest cas està recolzat sota qualsevol optimització.

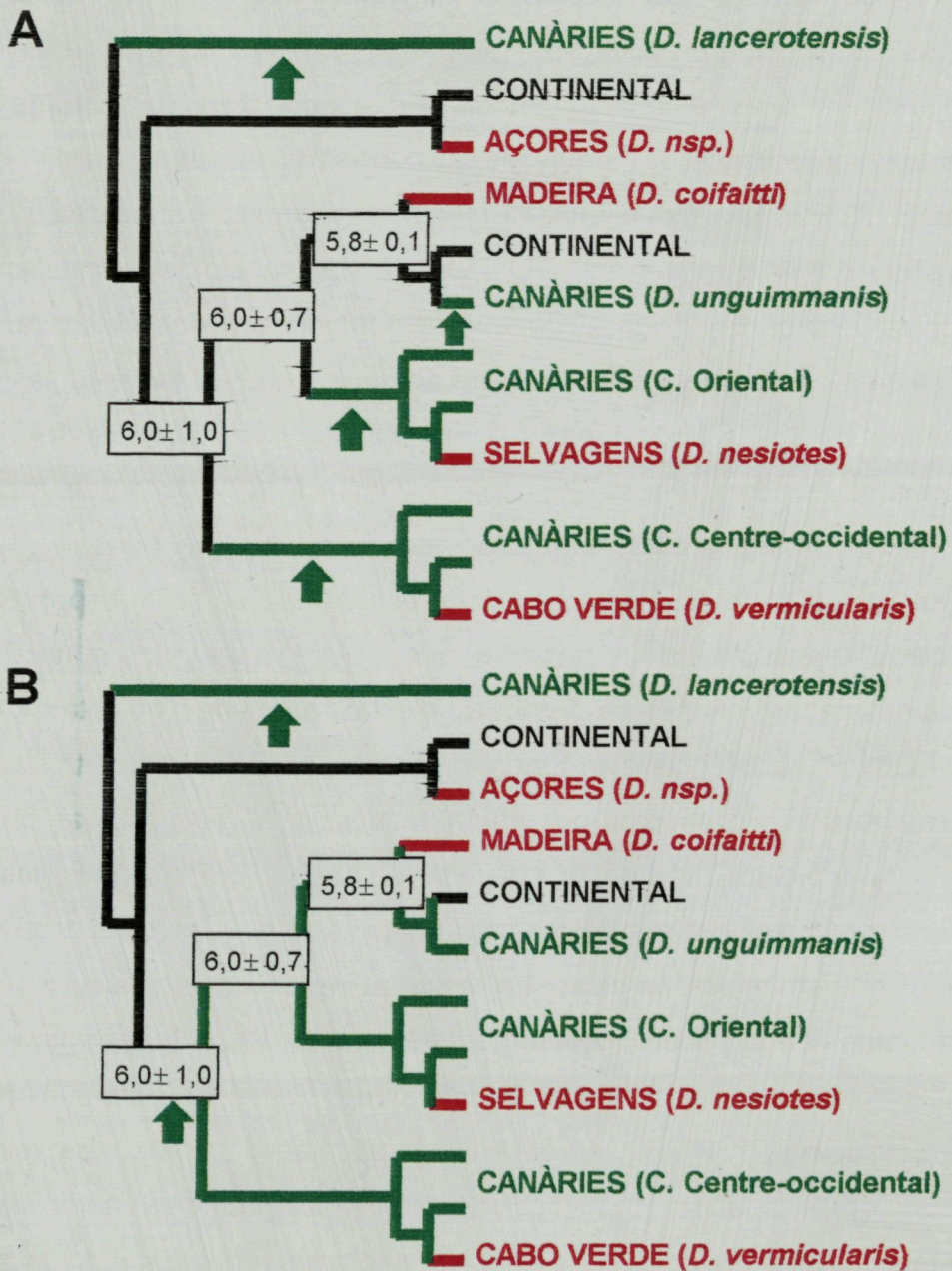


Figura 69.-A-B. Representació esquemàtica de les resolucions alternatives de l'optimització dels caràcters corresponents a les distribucions de les espècies. Sobre els diferents nodes es mostra l'edat estimada de divergència dels clades en milions d'anys. Les fletxes indiquen els fenòmens inferits de colonització de l'arxipèlag canari.-A. DELTRAN.-B. ACCTRAN. Negre= continental, Verd= Canàries, Vermell= Macaronèsia no Canàries.

Així l'explicació més parsimoniosa és la colonització de Cabo Verde des de l'illa de Tenerife. Malauradament, cap espècimen de la població de l'espècie *D. nesiotés* a les illes Selvagens va poder ser inclòs a les anàlisis filogenètiques. Tanmateix, malgrat que es codifiqui el node comú als haplotipus inclosos de l'espècie *D. nesiotés* com a polimòrfic pels estats 'Lanzarote' i 'Selvagens', l'assignació més parsimoniosa d'aquest node segueix sent 'Lanzarote', per la qual cosa l'explicació més plausible és que les illes Selvagens van ser colonitzades a partir de poblacions de *D. nesiotés* de Lanzarote (o d'alguns dels illots).

Sobre totes dues figures (**fig. 69A-B**) s'ha situat les edats de separació estimades entre els clade centre-occidental i els clades orientals i *D. coiffaiti* + *D. unguimmanis*, entre el clade oriental i *D.coiffaiti* + *D. unguimmanis* i entre *D. unguimmanis* i *D. coiffaiti*. Aquestes edats poden ser interpretades d'una manera o d'una altra en funció de la resolució acceptada i, per tant, del patró de colonització inferit. Així per exemple, sota el criteri DELTRAN, l'edat estimada de divergència entre el clade centre-occidental i el clade oriental + *D.coiffaiti* + *D. unguimmanis* podria ser interpretada com l'edat màxima de colonització de les Canàries per part del clade centre-occidental, mentre que, per contra, sota el criteri ACCTAN la mateixa estima podria considerar-se simplement com l'edat de divergència entre els dos clades, sense cap implicació pel que fa al procés colonitzador.

A la **figura 70A-B** es mostra l'optimització del caràcter corresponent a la presència dels endemismes de *Dysdera* als diferent illots i edificis volcànics de les illes principals de les Canàries orientals, així com les edats estimades de divergència dels diferents clades. Pel que fa referència a l'espècie *D. lancerotensis*, l'optimització del caràcter sobre els diferents haplotipus mostrejats és força ambigua, i és compatible tant amb l'existència de dos fenòmens de colonització independents, un dels illots i un altre de les illes principals (DELTRAN), com amb un de sol, el qual podria situar-se a qualsevol de les illes incloses.

Per contra, pel que fa a les espècies del clade oriental, l'optimització del caràcter està quasi completament resolta i només existeix un punt d'ambigüitat que es correspon a l'assignació del node comú dels haplotipus de La Graciosa i

El gènere Dysdera a les illes Canàries

Alegranza. Lanzarote se situa en la posició basal del clade, mentre que els endemismes de Fuerteventura provenen de dos clade independents. La relació existent entre els haplotipus de *D. spinidorsum* situa la regió central de Fuerteventura com a basal i la regió nord, la més propera a Lanzarote, com a derivada. Les dues espècies del clade amb poblacions als illots, *D. alegranzaensis* i *D. nesiotas*, recolzen relacions entre aquests força semblants. En tots dos casos la posició basal correspon al nord de Lanzarote (Famara) a on algunes poblacions estarien més relacionades amb el sud de l'illa (Los Ajaches), mentre que d'altres serien més properes a les poblacions establertes als illots. En el cas de *D. nesiotas* la població de La Graciosa és més propera als haplotipus del nord de Lanzarote que no pas als d'Alegranza, mentre que en *D. alegranzaensis* la situació és ambigua.

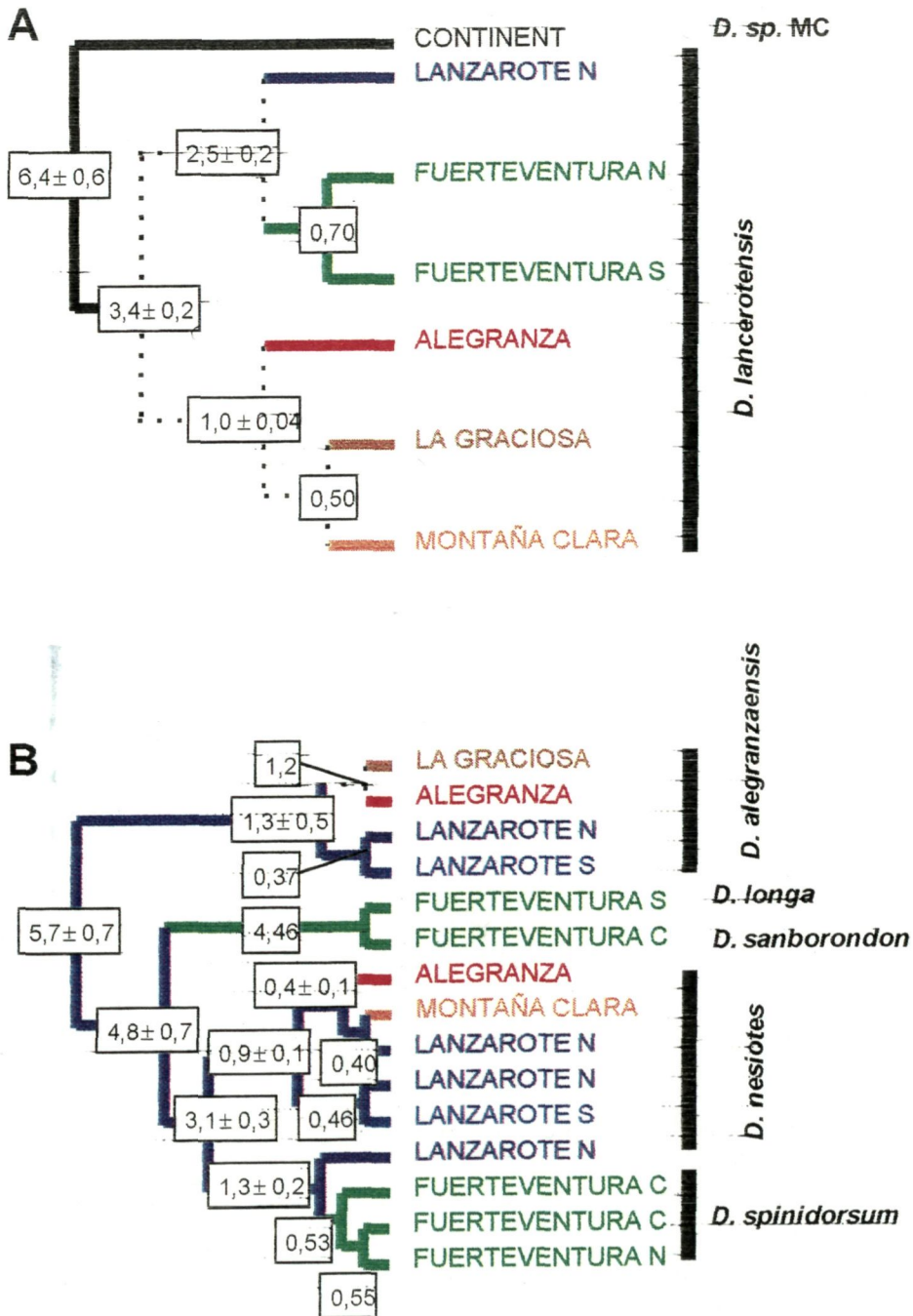


Figura 70.-A-B. Optimització del caràcter referent a les localitats geogràfiques dels haplotipus mostrejats pels endemismes orientals. Sobre els diferents nodes es mostra l'edat estimada de divergència dels clades en milions d'anys. Les branques discontinües indiquen reconstruccions ambigües. **-A.** Haplotipus de *D. lancerotensis*. **-B.** Haplotipus de les espècies del clade oriental.

A la **figura 71** es mostra l'assignació de l'illa ancestral per cadascun dels clades definits dins el clade centre occidental, així com la seva edat estimada de divergència i a les **figures 72-75** l'optimització i edats estimades per les espècies incloses dins de cadascun d'aquests clades. En tots els casos les optimitzacions són inequívokes, amb la única excepció de l'estat corresponent al node comú dels haplotipus de *D. liostethus*. Sota DELTRAN s'afavoreix la colonització independent de La Gomera i El Hierro des de Tenerife, mentre que sota ACCTAN es recolza la colonització seqüencial d'aquestes illes des de Tenerife. Aquesta opció, més concretament, la colonització primer de La Gomera des de Tenerife i, posteriorment, la d'El Hierro des de La Gomera, és la més plausible sota un punt de vista geogràfic i, a més, concorda amb la situació observada al clade Calderensis.

Quan es forcen els nodes corresponents a les espècies amb poblacions a illes diferents que no han estat incloses a les anàlisis a ser polimòrfics pel conjunt d'illes on s'ha documentat la presència de l'espècie, no s'observa cap canvi en l'assignació de l'estat més parsimoniós. Així doncs, l'existència de sengles poblacions de les espècies *D. insulana* i *D. levipes* a Gran Canaria, no canvia l'estat del node ancestral dels haplotipus d'aquestes espècies, el qual correspon de manera inequívoca a Tenerife i, per tant, recolza la interpretació de la presència d'aquestes espècies a Gran Canària com el resultat de dues colonitzacions independents. D'altra banda, la presència de *D. orahan* a La Gomera no fa més que confirmar l'assignació més parsimoniosa de l'estat corresponent al node comú de l'haplotipus d'El Hierro d'aquesta espècie amb *D. ramblae*, el qual resulta ser precisament La Gomera.

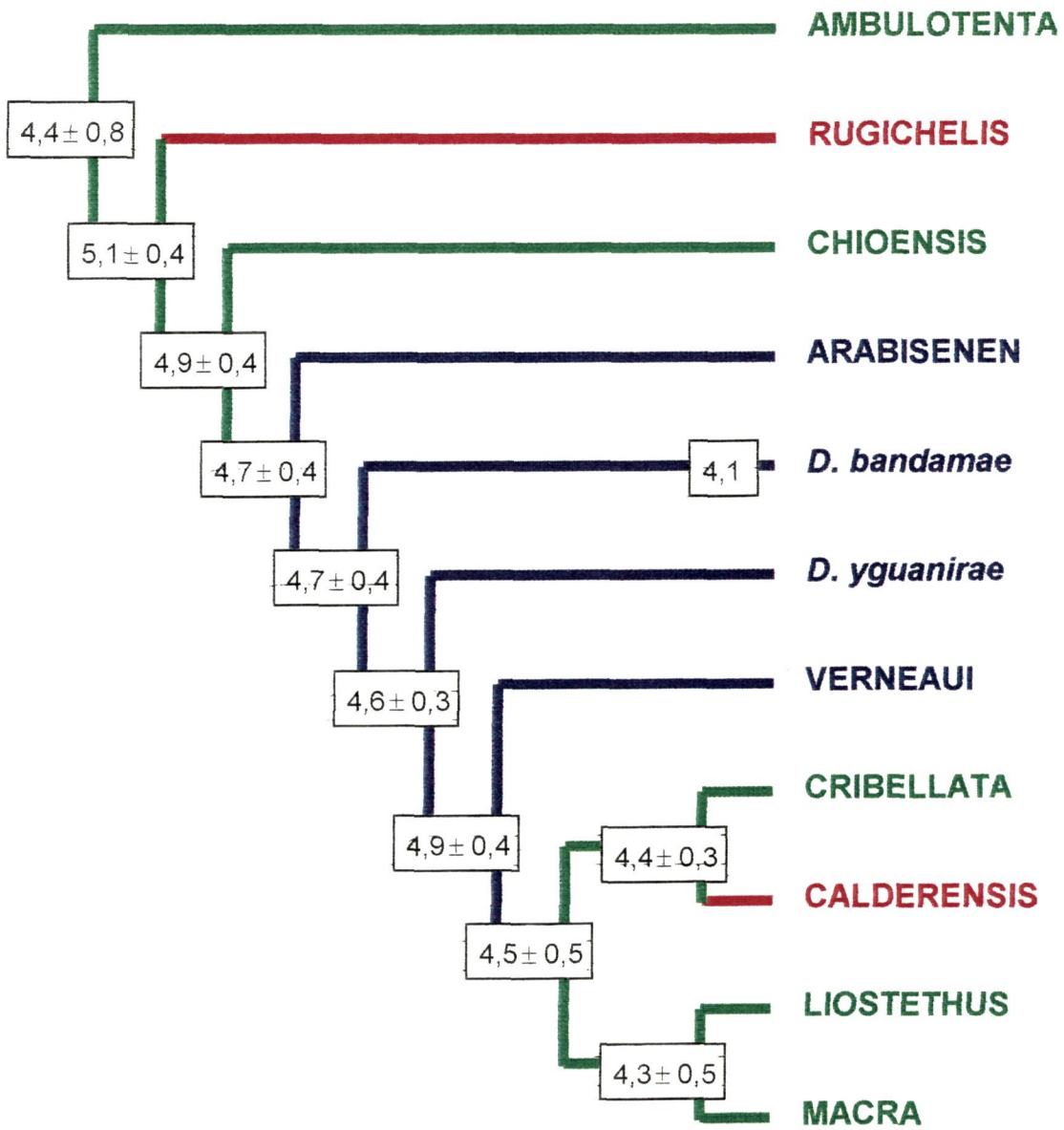


Figura 71.- Optimització del caràcter relatiu a les distribucions de les espècies estudiades en els clades inclosos al clade centre-occidental. Sobre els diferents nodes es mostra l'edat estimada de divergència dels clades en milions d'anys. Verd: Tenerife, Blau: Gran Canària, Vermell: La Gomera.

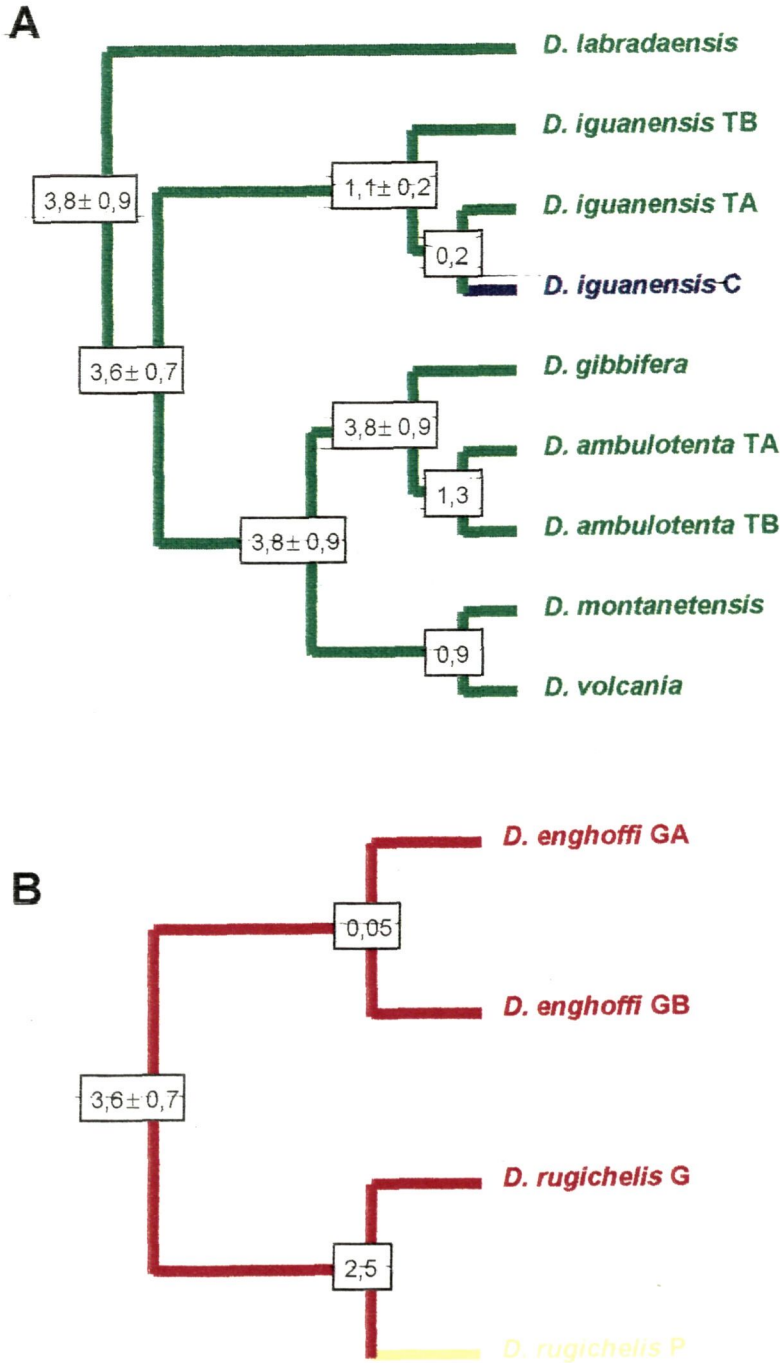


Figura 72.-A-B. Optimització del caràcter relatiu a les distribucions de les espècies estudiades. Les espècies sense dades moleculars no estan representades. Sobre els diferents nodes es mostra l'edat estimada de divergència dels clades en milions d'anys. **-A.** clade ambulotenta. **-B.** clade rugichelis. Verd: Tenerife, Blau: Gran Canaria, Vermell: La Gomera, Groc: La Palma.

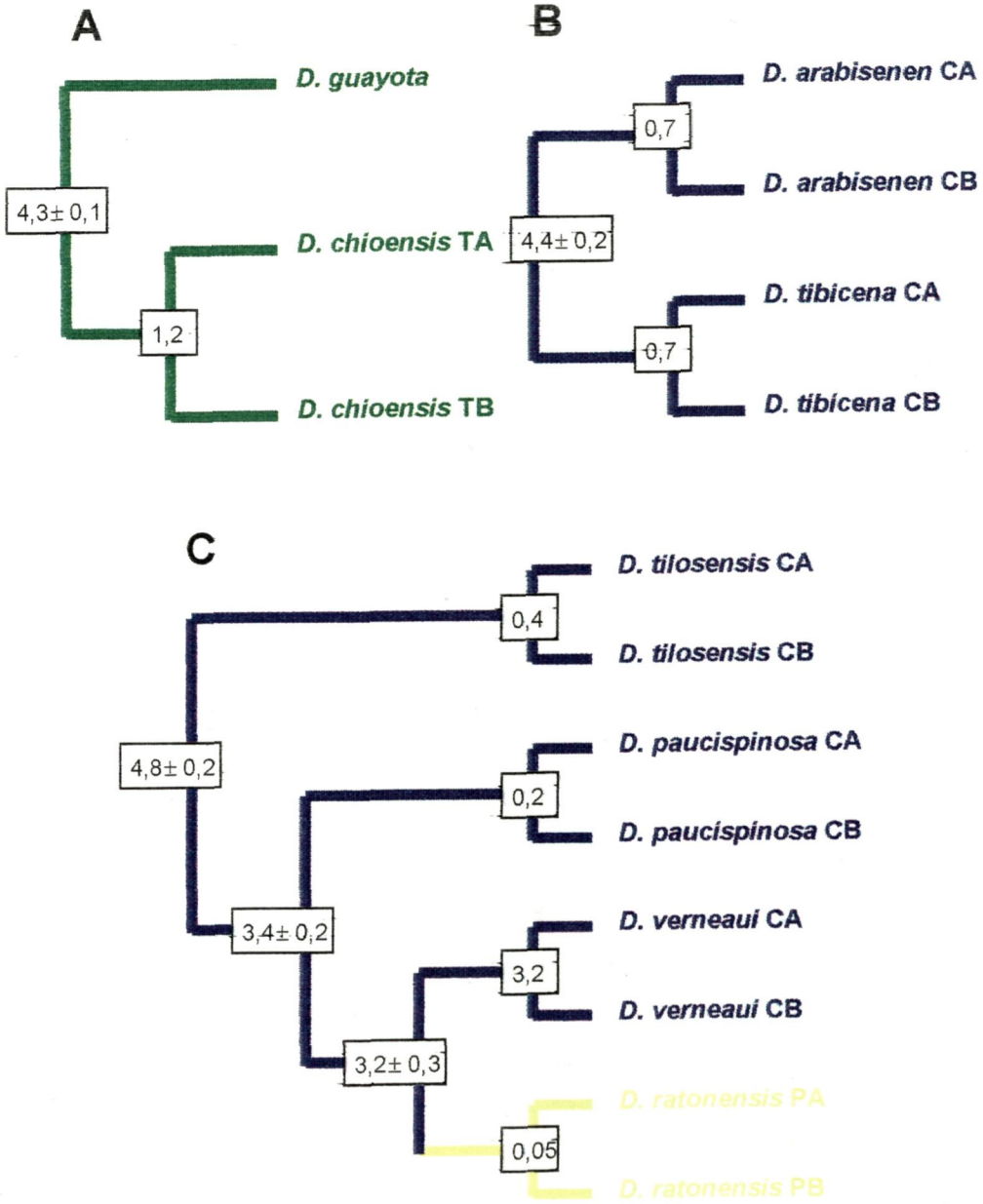


Figura 73.-A-C. Optimització del caràcter relatiu a les distribucions de les espècies estudiades. Les espècies sense dades moleculars no estan representades. Sobre els diferents nodes es mostra l'edat estimada de divergència dels clades en milions d'anys.-**A.** clade chioensis.-**B.** clade arabisenen.-**C.** clade verneai. Verd: Tenerife, Blau: Gran Canària, Groc: La Palma.

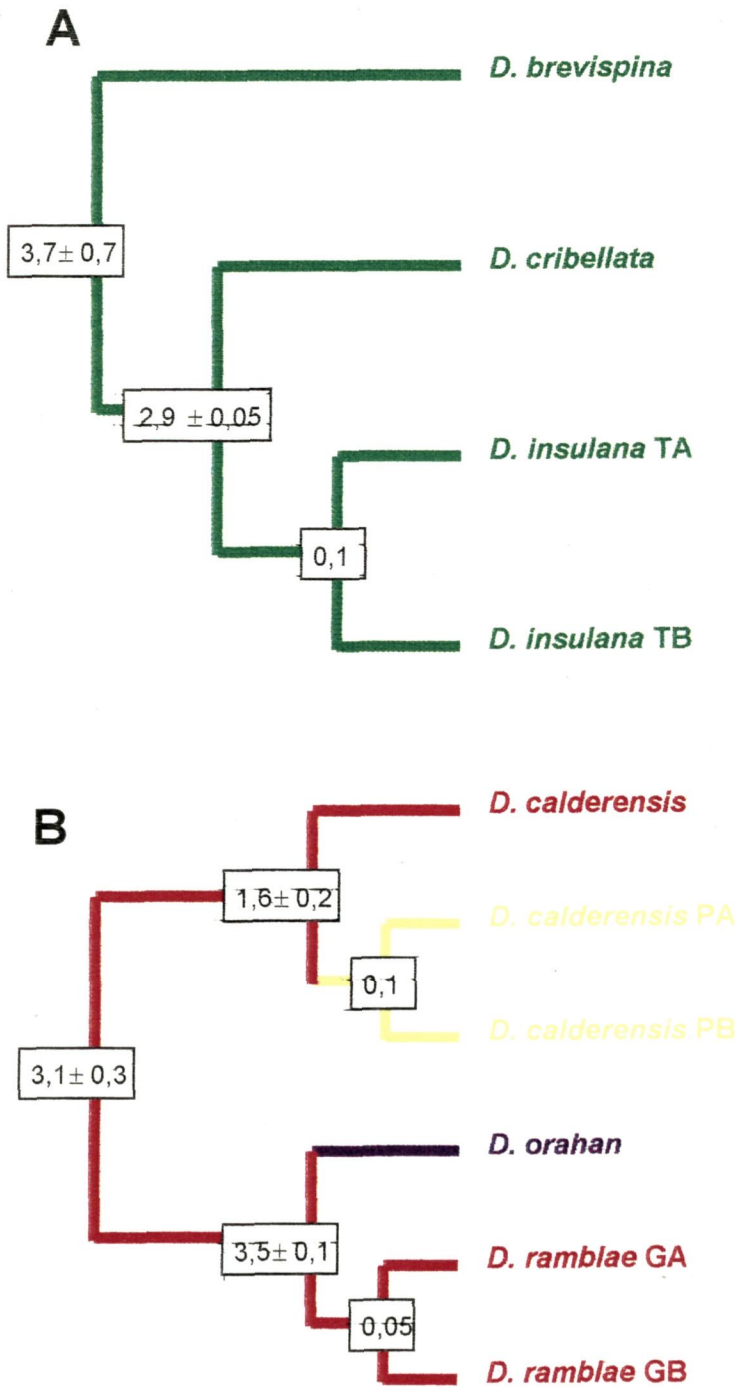


Figura 74.-A-B. Optimització del caràcter relatiu a les distribucions de les espècies estudiades. Les espècies sense dades moleculars no estan representades. Sobre els diferents nodes es mostra l'edat estimada de divergència dels clades en milions d'anys.-**A.** clade cribellata.-**B.** clade calderensis. Verd: Tenerife, Vermell: La Gomera, Groc: La Palma, Lila: El Hierro.

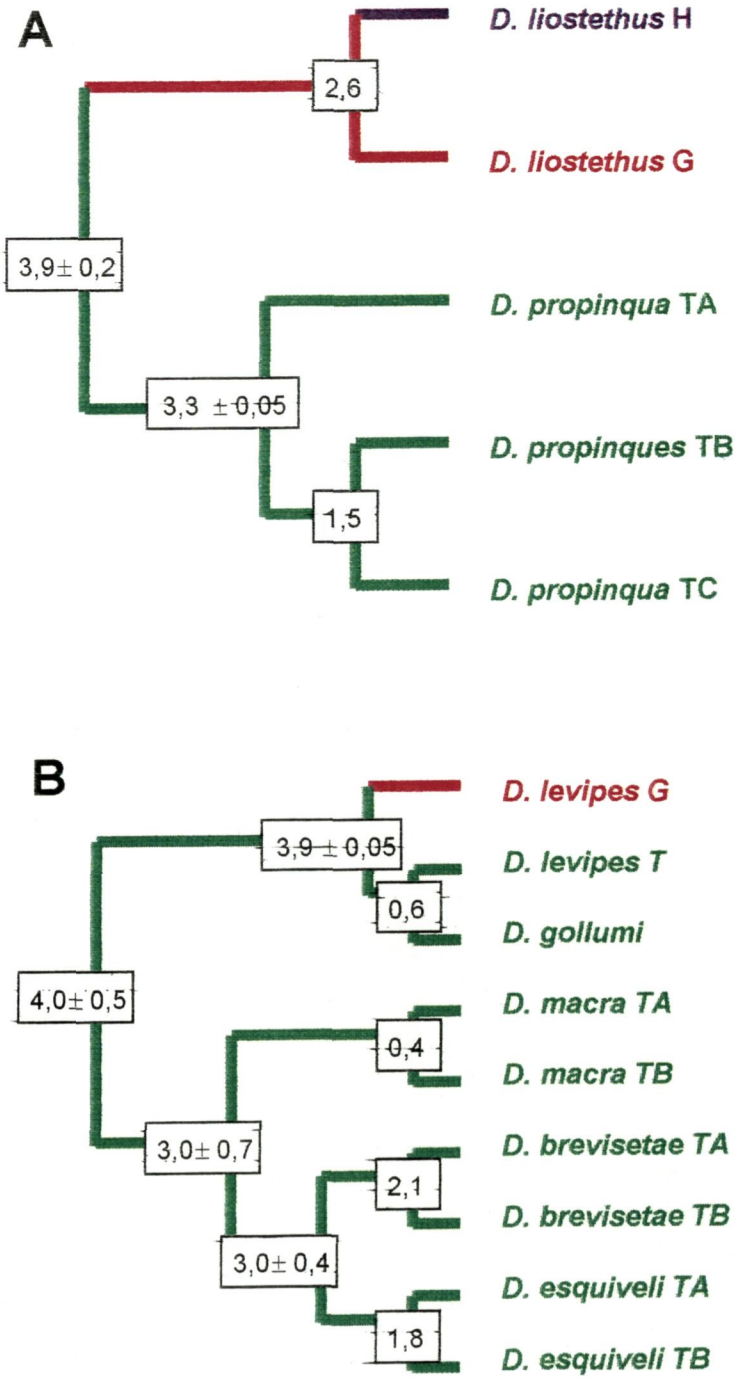


Figura 75.-A-B. Optimització del caràcter relatiu a les distribucions de les espècies estudiades. Les espècies sense dades moleculars no estan representades. Sobre els diferents nodes es mostra l'edat estimada de divergència dels clades en milions d'anys.-**A.** clade liostethus.-**B.** clade macra. Verd: Tenerife, Vermell: La Gomera, Groc: La Palma, Lila: El Hierro.

El gènere *Dysdera* a les illes Canàries

A la **figura 76** es resumeixen gràficament els diferents fenòmens de colonització interinsulars inferits per l'arxipèlag canari, així com les edats màximes estimades en què van tenir lloc.

A la **figura 77** es sintetitza gràficament tota la informació derivada del mapatge (= optimització) dels caràcters biogeogràfics, incloent-hi la posició de les poblacions d'illes no incloses a les anàlisis, inferida a través de la distribució de les poblacions analitzades.

Cal assenyalar que la **fig. 77** ha servit també de base per a l'avaluació de la importància relativa de les radiacions intransulars enfront de les colonitzacions interinsulars com a generadores de la diversitat d'endemismes de *Dysdera* que hom troba a les diferents illes. A tal efecte, el nombre d'especiacions (= bifurcacions) enregistrades en una illa determinada es va prendre com a mesura del nivell de radiacions intransulars existent. D'altra banda, es va diferenciar el nombre de colonitzacions rebudes per cadascuna de les illes que van resultar en una espècie nova, o en un clade, d'aquelles no van suposar un canvi morfològic apreciable. Els resultats d'aquests recomptes es mostren a la **taula XXVI**.

Taula XXVI.- Nombre de colonitzacions i fenòmens d'especiació ocorreguts a cadascuna de les illes de l'arxipèlag canari, derivats de la **fig. 77**. =sp: colonitzacions que han donat lloc a una nova població morfològicament indistingible de l'original, ≠sp: colonitzacions que han donat lloc a la formació d'una nova espècie o a un clade, F: Fuerteventura, L: Lanzarote i illots, C: Gran Canaria, T: Tenerife, G: La Gomera, P: La Palma, H: El Hierro.

	F	L	C	T	G	P	H
nº colonitzacions	3	2	5	4	5	3	2
= sp.	1	0	3	0	1	2	2
≠ sp.	2	2	2	4	4	1	0
nº especiacions	1	1	6	17	3	0	0
nº espècies	4	3	11	21	8	3	2

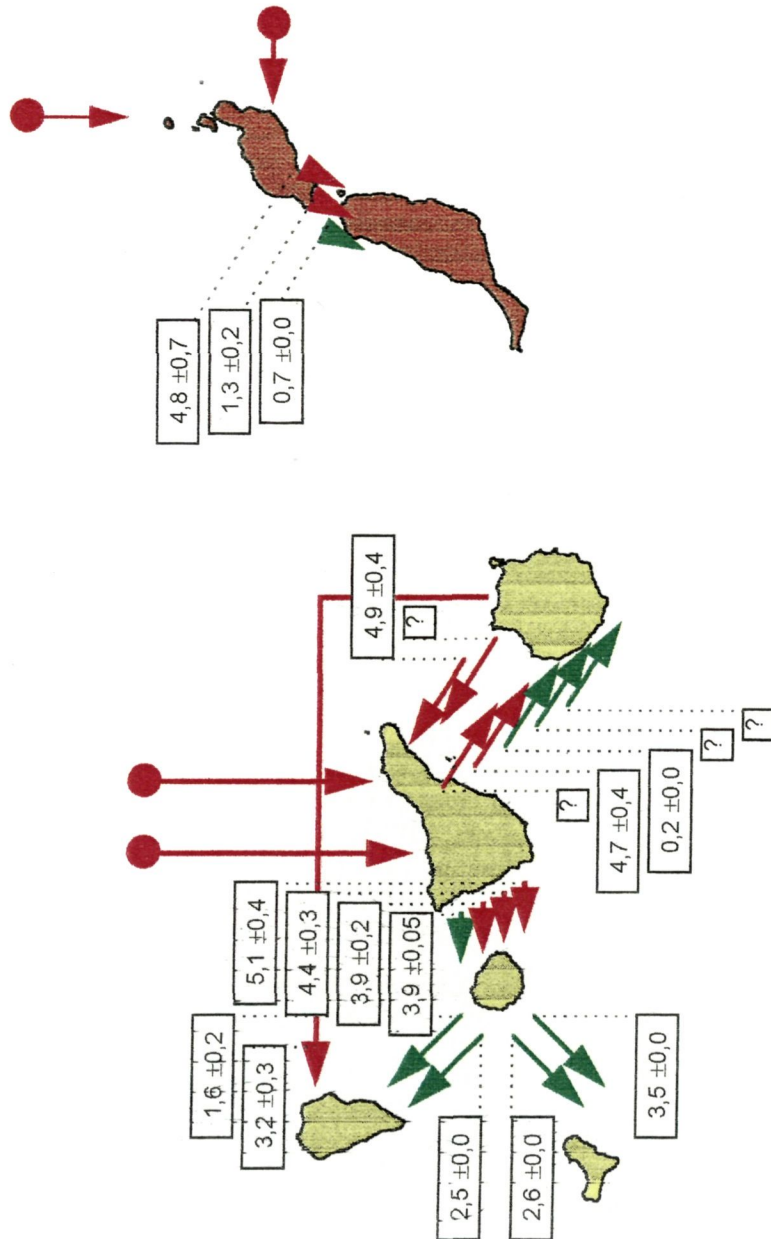


Figura 76.- Representació esquemàtica del diferents fenòmens de colonització interinsular inferits en el present estudi. Els nombres corresponen a les edats en milions d'anys estimades de les colonitzacions. En vermell s'indiquen les colonitzacions que han donat lloc a la formació d'espècies diferents o a clades i en verd les que només han donat lloc a la formació de poblacions transinsulars.

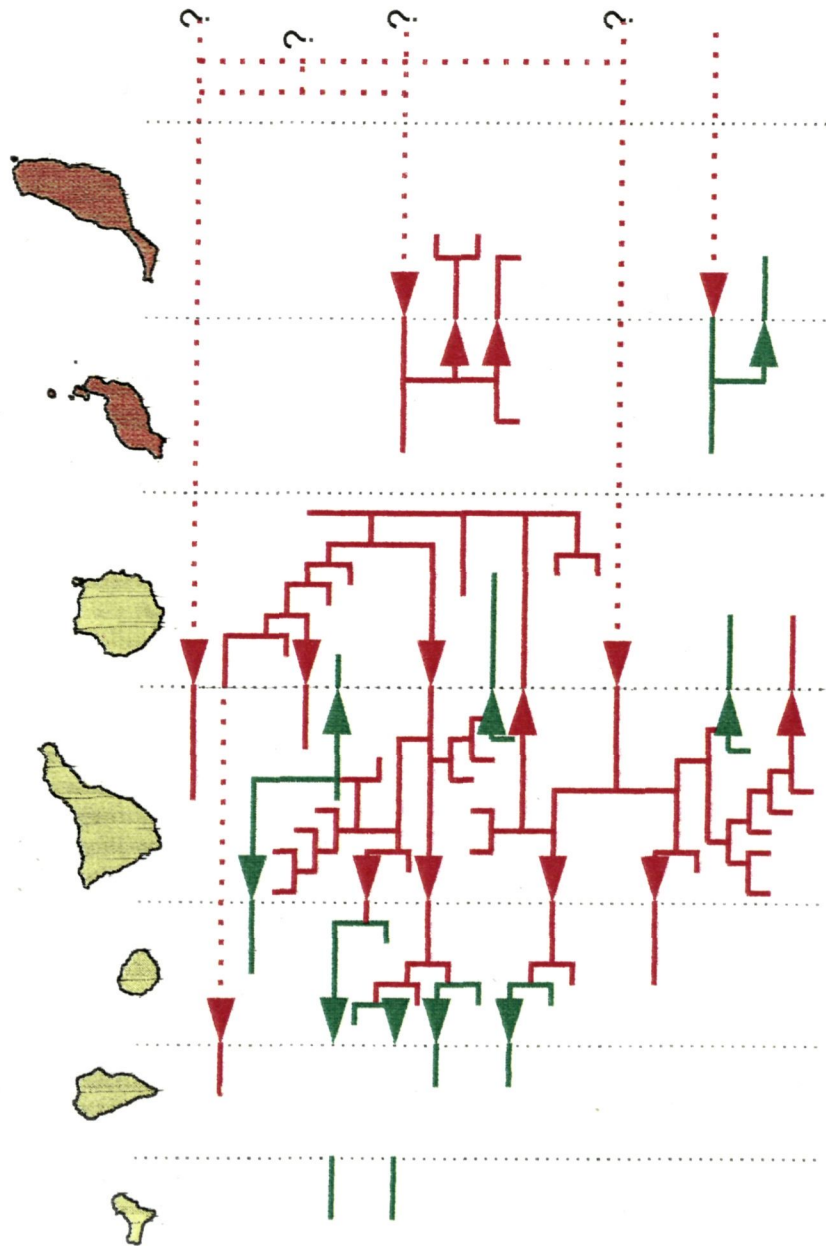


Figura 77.- Representació esquemàtica del diferents fenòmens de colonització interinsular i radiacions intrainisulars inferits en el present estudi. Les illes han estat ordenades en funció a la seva proximitat al continent. En vermell s'indiquen les colonitzacions que han donat lloc a la formació d'espècies diferents o a clades i en verd les que només han donat lloc a la formació de poblacions transinsulars. Les línies discontinües indiquen possible presència a les illes.

4.3.4. Discussió

4.3.4.1. La colonització de l'arxipèlag canari i la Macaronèsia

Un dels principals interrogants plantejats a l'inici d'aquesta tesi era com s'havia originat la gran diversitat d'espècies del gènere *Dysdera* presents a l'arxipèlag canari. Existien bàsicament dues respostes: o bé constituïen els relictos d'ancestres provinents de múltiples processos de colonització des del continent veí, tal i com s'havien estat considerades clàssicament els endemismes macaronèsics, o bé, es tractava d'una autèntica radiació específica producte de la marcada singularitat geològica de l'arxipèlag, de manera semblant a com s'havia proposat per la biodiversitat present als arxipèlags pacífics de Hawaii i Galápagos. El conjunt d'evidències presentades en aquest estudi indica clarament que, malgrat que el nombre exacte de colonitzacions roman obscures, la major part d'endemismes canaris de *Dysdera* són el fruit d'una extraordinària radiació específica que ha tingut lloc en el si de l'arxipèlag. De les 43 espècies endèmiques descrites a Canàries, 36 (84%) provenen d'un avantpassat comú i són, molt probablement, el resultat d'un únic fenomen de colonització. D'altra banda, de les 7 espècies restants, 5 constitueixen també un grup monofilètic, el qual es va originar i diversificar a les Canàries Orientals. Tanmateix i com ja ha estat esmentat, les dades no són prou resolutives pel que fa al nombre de colonitzacions ocorregudes a Canàries. Això no obstant, es poden descartar categòricament les 5 o 6 colonitzacions que havien estat prèviament hipotetitzades per a explicar la gran diversitat del gènere (Wunderlich 1991). El cladograma utilitzat com a base per a la inferència del patró de colonització de les illes permet un màxim de quatre colonitzacions independents. Ara bé, amb l'única excepció de *D. lancerotensis*, que pertany a una clade clarament separat de la resta d'endemismes i per la qual la colonització independent de l'arxipèlag està fora de tot dubte, el clades amb espècies canàries estan molt estretament relacionats. Això es

podria explicar com el resultat de la colonització de l'arxipèlag per part d'ancestres molt propers filogenèticament, tot i que no deixa de ser una dada curiosa. D'altra banda, el número mínim de colonitzacions compatible amb la reconstrucció dels estats biogeogràfics en el cladograma és de dues. Aquesta reconstrucció suposa a més que (1) la primera illa colonitzada, almenys de la que es té evidència, va ser Tenerife, (2) les illes orientals van ser colonitzades des de Tenerife, (3) les Madeira es van colonitzar des de Tenerife i (4) es va produir una recolonització del continent per part d'ancestres canaris. Si bé la possibilitat d'aquest últim punt ha estat demostrada al gènere de plantes *Monanthes* (Crassulaceae) (Mes i col. 1997), endèmic de Canàries i de les Selvagens, l'escenari global es pot considerar com a força complex.

Tanmateix, convé recordar que sota certes circumstàncies (ponderació implícita dels caràcters i eliminació de certs taxons incomplets) l'espècie *D. unguimmanis* quedava inclosa dins del clade centre-occidental i aquest formava un grup monofilètic amb el clade oriental. En aquest sentit, la presència del diverticle ventral addicional (AVD) a l'endogí, uneix de manera inequívoca a *D. unguimmanis* amb la resta d'endemismes del clade centre-occidental, mentre que l'existència d'una carena (C) a la regió anterior terminal del bulb és exclusiva de tots els endemismes canaris, amb excepció de *D. lancerotensis*. La manca d'informació d'un dels sexes a alguns taxons endèmics (*D. unguimmanis* inclosa) és, molt probablement, la raó principal de què aquests sinapomorfies potencials no rebin prou recolzament a les anàlisis. En qualsevol cas, la topologia derivada d'aquesta hipòtesi alternativa de relacions filogenètiques, malgrat que també recolza l'existència de dos fenòmens de colonització de l'arxipèlag, simplifica molt els processos involucrats ja que, d'una banda, no requereix la recolonització del continent i, de l'altra, la seqüència de colonització és més coherent amb l'edat geològica de les illes, és a dir, primer les orientals i després les central i occidentals. A més, l'existència d'una seqüència de colonització compatible amb les edats geològiques de les illes ha estat demostrada per a d'altres artròpodes endèmics (Juan i col. 1995, 1996a).

La interpretació de l'edat estimada d'origen dels clades canaris com a edats de colonització depèn directament de l'escenari de colonització acceptat, el qual ara per

ara és força ambigu. En qualsevol cas, aquests valors (6 ± 1 Ma pel clade centre-occidental, $6 \pm 0,7$ Ma pel clade oriental, $5,8 \pm 0,05$ Ma per *D. unguimmanis* i $6,4 \pm 0,7$ Ma per *D. lancerotensis*) són molt més baixos que l'edats geològiques calculades per les illes (12-16 Ma per Tenerife i 22,5-15,5 per les illes orientals). Aquesta diferència podria suggerir que *Dysdera* va colonitzar l'arxipèlag molt posteriorment a la seva formació o almenys a la de les illes més antigues. Tanmateix, l'explicació més versemblant és la de considerar les edats calculades pels clades com a una subestimació, producte de l'homoplàsia acumulada en les seqüències comparades a nivells alts de divergència.

La dispersió aèria ha estat proposada com la principal via de colonització de les illes Hawaii per part de representants del gènere d'aranyes *Tetragnatha* (Gillespie i col. 1994). Tanmateix, en el cas de *Dysdera* aquesta possibilitat és molt remota, ja que es tracta d'aranyes terrícoles a on, a diferència del grup anterior, mai no han estat descrits fenòmens d'aerodispersió (*ballooning*). El transport mitjançant un objecte a mode de barca és potser una explicació més versemblant. La circulació dels corrents oceànics i els vents semblen afavorir el transport des de les costes ibèriques i africanes cap al sud-oest, malgrat que les fluctuacions climàtiques del Pleistocè poden haver influenciat la circulació general d'aquestes. Amb tot, aquest mitjà de dispersió sembla especialment indicat per a organismes costaners, molt adaptats a ambients fortament hal·lòfils, situació que, en principi, no es correspon a l'exhibida per *Dysdera*. La possibilitat de transport mitjançant illes 'flotants' ha estat considerada potencialment de gran importància, tot i que la seva existència es considera excepcional (Ashmole i Ashmole 1997). Aquestes illes estarien formades per grans acumulacions vegetals, molt probablement arrancades i arrossegades per l'acció dels corrents fluvials i posteriorment transportades mitjançant els corrents oceànics. Tot i que a l'actualitat i degut principalment al procés de desertificació les condicions dels rius que desemboquen a les costes marroquines no semblen ser les més indicades, és molt probable que en temps passats, quan el clima d'aquesta regió era més humit, existissin cursos fluvials aptes per a la formació d'illes flotants. En aquest sentit, és de destacar el fet de què el riu el Draa, el més important de la zona, desemboca tot

El gènere *Dysdera* a les illes Canàries

just 100 km enfront de les illes Canàries orientals i que tant l'amplada de la seva vall (de fins a quatre o cinc kilòmetres) com el seu relativament curt recorregut, són compatibles amb l'existència en el passat, o sota certes circumstàncies, d'un gran cabal i de corrents torrencials.

Respecte a la resta d'arxipèlags Macaronèsics, les Canàries semblen haver jugat un paper força destacat en la seva colonització per part de *Dysdera*. La presència a les Selvagens d'una població morfològicament indistingible de *D. nesiotès*, espècie inequívocament originària de Lanzarote, suggereix que aquestes illes van ser colonitzades a partir d'una població o bé de Lanzarote o bé d'algun dels illots. La manca de diferenciació morfològica pot ser deguda a què es tracta d'una colonització relativament recent, ja que si bé l'origen de les Selvagens se situa a l'Oligocè, les parts actualment emergides són el resultat d'erupcions volcàniques quaternàries, posteriors a un llarg període d'immersió a l'oceà (Bravo & Coello, 1978). L'únic endemisme de *Dysdera* conegut de Cabo Verde, *D. vermicularis*, forma part del clade centre-occidental i, més concretament, del clade cribellata, sent, per tant, la colonització d'aquest arxipèlag des de Tenerife l'escenari més plausible. Tot i que la llarga distància que separa ambdós arxipèlags podria dur a considerar aquesta colonització com a força improbable, no ho és tant si es té en compte que el desert del Sàhara constitueix el límit sud de la distribució del gènere i que, per tant, les Canàries constitueixen probablement la regió amb presència de *Dysdera* més propera a Cabo Verde. Com ja he estat esmentat anteriorment, certes resolucions de l'optimització de les distribucions de les espècies són compatibles amb la colonització de Madeira per part d'ancestres canaris. Tanmateix, l'evidència és força equívoca i qualsevol consideració al voltant d'aquest tema es pot considerar provisionalment dubtosa. Finalment, l'únic endemisme conegut d'Açores és el resultat d'una colonització independent per part d'ancestres continentals. En sintonia amb les afinitats euro-siberianes proposades per a l'aracnofauna d'Açores (Berland i Denis 1946, Wunderlich 1991), *D. nsp.* 'açores' està estretament relacionada amb espècies de l'Europa central i oriental (*D. erythrina*, *D. ninni*, *D. adriatica*).

4.3.4.2. Les illes orientals

Les illes orientals han estat colonitzades de manera independent almenys dues vegades, una d'aquestes colonitzacions va donar lloc al clade oriental i l'altra a l'espècie *D. lancerotensis*. Pel que fa al clade oriental, les dades recolzen una colonització inicial del nord de Lanzarote (Famara) i una posterior colonització de Fuerteventura en dues onades independents. D'altra banda, els illots haurien estat colonitzats per poblacions d'espècies ja diferenciades a Lanzarote també en onades successives, tot i que en aquest cas la seqüència de colonització és més confosa. Curiosament, la direcció de colonització inferida per aquest clade és exactament la contrària a la que es desprèn de l'edat geològica de les illes, que van aparèixer en forma d'edificis volcànics independents seqüencialment de NNE-SSO (Coello i col. 1992, Ancochea i col. 1996). D'altra banda, Juan i col (*en premsa*) han demostrat que el patró colonitzador exhibit per l'espècie endèmica de les illes orientals *Hegeter politus* (Coleoptera, Tenebrionidae), es correspon perfectament amb la seqüència geològica d'aparició de les illes. Existeixen diferents escenaris que permeten explicar l'aparent incongruència de la seqüència de colonització de *Dysdera* en aquestes illes. D'una banda, la colonització de les illes per part de l'ancestre d'aquest clade hauria estat posterior a la formació dels diferents edificis i, per tant, la seva diversificació posterior no hauria estat influenciada per aquesta. L'edat de formació estimada pel clade ($6 \pm 0,7$ Ma) sembla recolzar aquest escenari, ja que és molt inferior a l'edat geològica de l'edifici més modern (Famara amb 10.2 Ma, Coello i col. 1992), malgrat que cal recordar que aquesta edat (la del clade) és molt probablement una subestimació. Una altra possible explicació estaria relacionada amb la peculiaritat ecològica d'aquestes illes respecte a la resta de l'arxipèlag. Com ja ha estat esmentat, l'efecte combinat d'una forta erosió dels massissos insulars, que impedeix a les illes de captar la humitat associada al vents alisis del NE, i el procés de saharització del continent, han donat lloc a un augment de l'aridesa d'aquestes illes i a la desaparició de moltes comunitats vegetals característiques de la resta d'illes canàries com la Laurisilva i el Pinar. D'altra banda, les espècies del gènere *Dysdera* poden ser considerades com a higròfiles (Deeleman-Reinhold i Deeleman 1988) i s'ha observat

que la humitat és un dels principals factors responsables de les distribucions dels endemismes canaris (Arnedo i col. 1996, Arnedo i Ribera 1997). D'altra banda, convé destacar que, tot i que el temps de divergència estimat del clade oriental i el centre-occidental són força semblants, el nombre d'endemismes exclusius presents a Tenerife (20) o Gran Canària (8), que són les illes centre-occidentals més semblants en grandària i edat geològica, sobrepassa amb molt al de Lanzarote (2) i Fuerteventura (3) a les illes orientals. Totes aquestes dades permeten plantejar la possibilitat de què el clade oriental hagi estat sotmès a un fenomen d'extinció, els efectes del qual haurien esborrat qualsevol relació entre la distribució de les espècies i els processos geològics. Les edats de divergència de les diferents espècies i clades són compatibles amb aquest escenari, ja que, amb l'única excepció de la divergència entre *D. nesiotès* i *D. spinidorsum* ($1,32 \pm 0,1$ Ma), totes elles antecedeixen l'inici de la formació del Sàhara (Williams 1982) i se situen a l'inici del període de quiescència volcànica, situat entre el Miocè i el Pliocè, en bona part responsable de la profunda erosió dels edificis (Coello i col. 1992).

Els illots han estat colonitzats de manera independent per poblacions de *D. alegranzaensis* i *D. nesiotès*. La manca de diversificació morfològica suggereix que, o bé es tracta de colonitzacions recents, o bé les poblacions han mantingut un cert contacte posteriorment a la seva formació. El mostreig d'haplotipus que s'ha fet és molt reduït i no permet descartar cap d'aquestes situacions amb prou garanties. Cal destacar però, que la màxima profunditat de l'oceà entre les illes tot just arriba als 40 m i que, per tant, molt probablement han estat connectades durant els períodes glacials. Com que les edats estimades de divergència dels haplotipus recollits als illots (1,3-0,4 Ma) són inferiors a l'inici de les glaciacions a l'hemisferi nord, situat al voltant de 2,8 Ma (Flint 1971), la possibilitat de contactes continuats entre les poblacions d'aquestes illes i, per tant, la manca d'una estructuració geogràfica dels haplotipus no és en absolut descartable.

La formació de la major part d'endemismes orientals sembla haver estat lligada a processos d'especiació alopàtrica, ja que, en general, les espècies o clades germans pertanyen a illes diferents. Dins d'aquest grup es poden incloure també les espècies *D. sanborondon* i *D. longa*, que malgrat trobar-se totes dues a

Fuerteventura, en cap cas solapen les seves àrees de distribució. *D. sanborondon* ha estat recol·lectada a la part central de l'illa, mentre que *D. longa* és un endemisme de la península de Jandía. Cal destacar que aquesta península va ser molt probablement una illa en el passat i que existeixen nombrosos exemples d'organismes endèmics-entre els que hi figuren plantes, escarabats i llimacs (Hutterer, 1989; Juan i col. en premsa) que recolzen que, almenys des d'un punt de vista evolutiu, aquesta s'ha comportat com a tal. L'espècie *D. alegranzaensis* presenta una situació més problemàtica ja que, en principi, les dades suggereixen que la separació respecte del seu grup germà va tenir lloc a la mateixa illa. Cal tenir en compte però, que aquesta inferència es basa en les dades de les distribucions actuals. La possibilitat de l'existència d'un episodi d'extinció massiva de les espècies del clade oriental o simplement, la modificació de les distribucions ancestrals de les espècies podrien transformar radicalment l'escenari derivat.

L'edat màxima de divergència entre els haplotips mostrejats de *D. lancerotensis* ($3,4 \pm 0,2$ Ma) suggereix que aquesta espècie va arribar a l'illa amb posterioritat a l'establiment del clade oriental. La manca de diversificació morfològica entre les seves poblacions sembla recolzar aquesta possibilitat. D'altra banda, la distribució d'aquesta espècie no sembla estar tan influenciada per la humitat com la de les espècies del clade oriental i tal i com s'ha observat també per a l'espècie *Dysdera crocota* (Cook 1968), amb la qual està filogenèticament relacionada. Les reconstruccions dels estats corresponents a les àrees geogràfiques són força ambigües, tot i que la colonització inicial de Lanzarote i, posteriorment i de forma independent, de Fuerteventura i els illots sembla ser la seqüència de colonització més plausible. El fet que aquesta espècie sigui endèmica de les illes orientals i que es distribueixi al llarg de totes les illes i illots, la converteix en un subjecte ideal per a l'estudi de les relacions entre l'estructuració de les poblacions i els fenòmens geològics i geogràfics, és a dir, per a estudis filogeogràfics (Avise 1994).