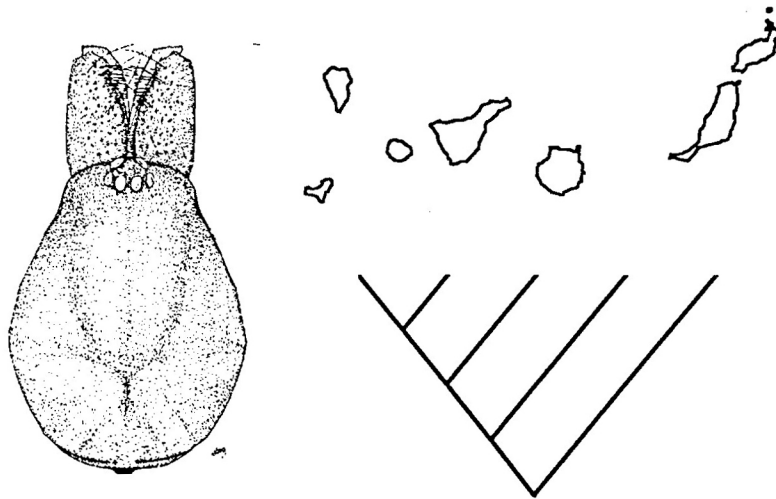


Departament de Biologia Animal  
Facultat de Biologia  
Universitat de Barcelona

Tesi Doctoral

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



Miquel Àngel Arnedo Lombarte

1998

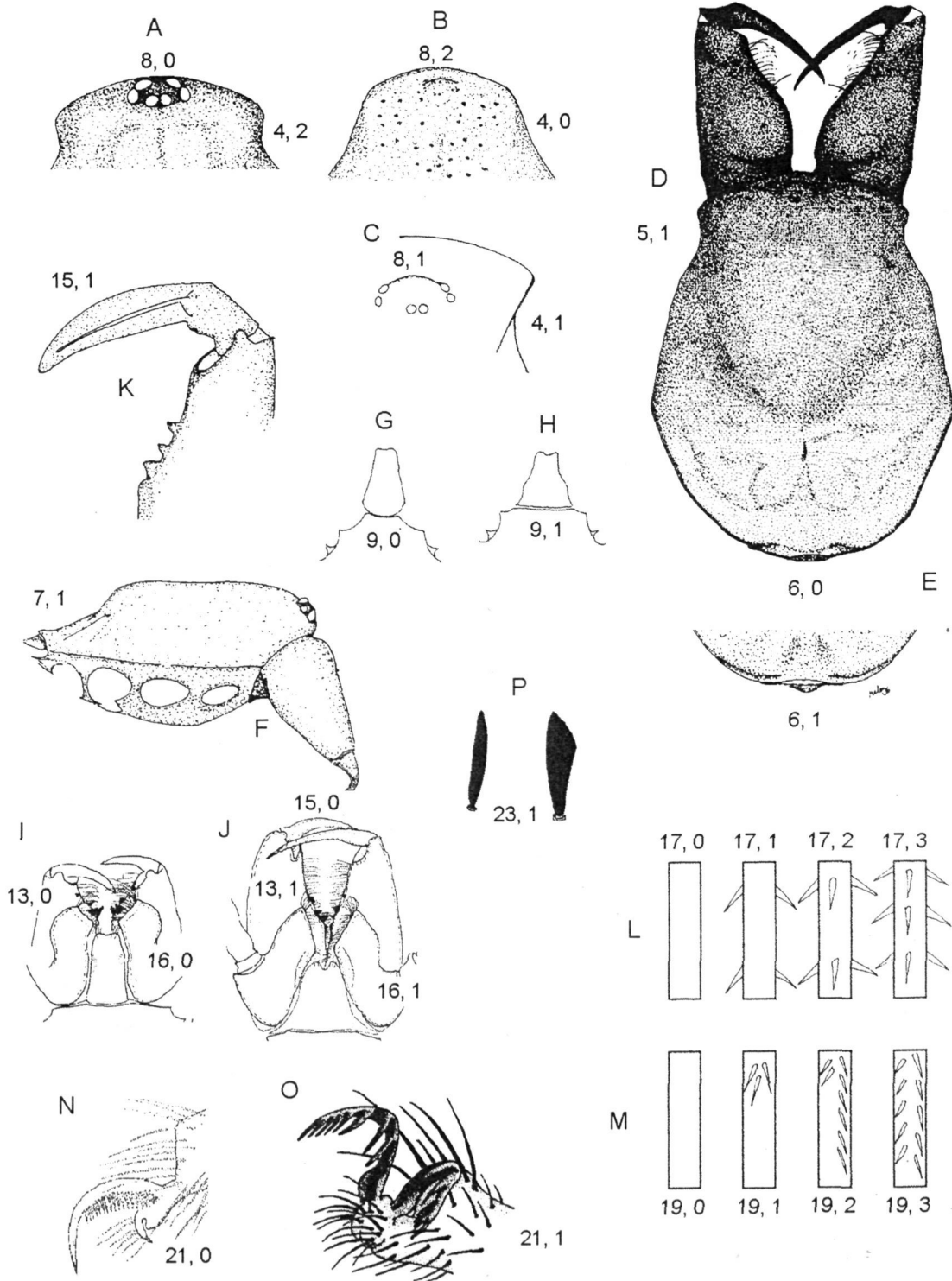
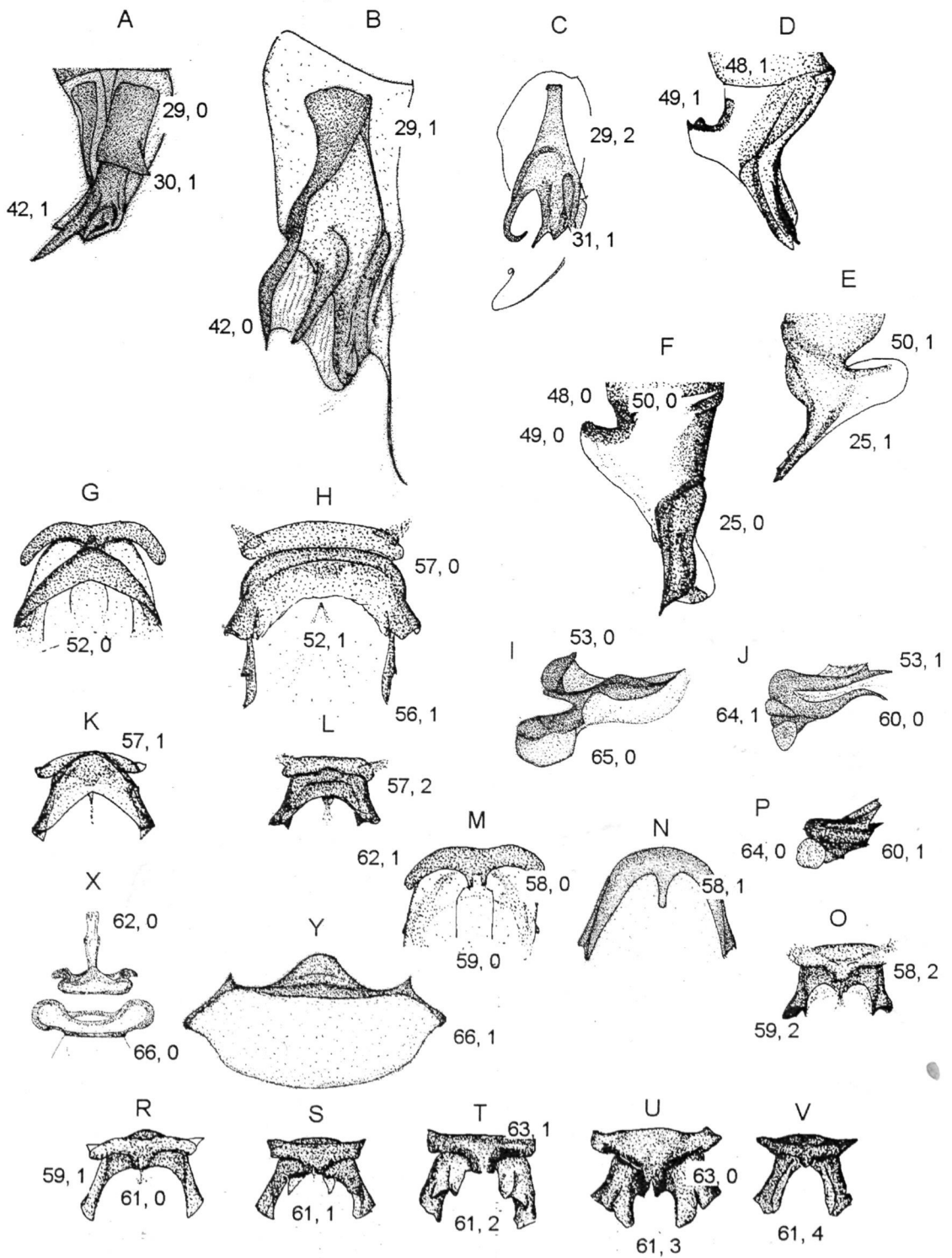


Figura 25.-A-P. Representació gràfica dels estats corresponents als diferents caràcters utilitzats per a l'inferència filogenètica.



**Figura 26.-A-V.** Representació gràfica dels estats corresponents als diferents caràcters utilitzats per a l'inferència filogenètica.

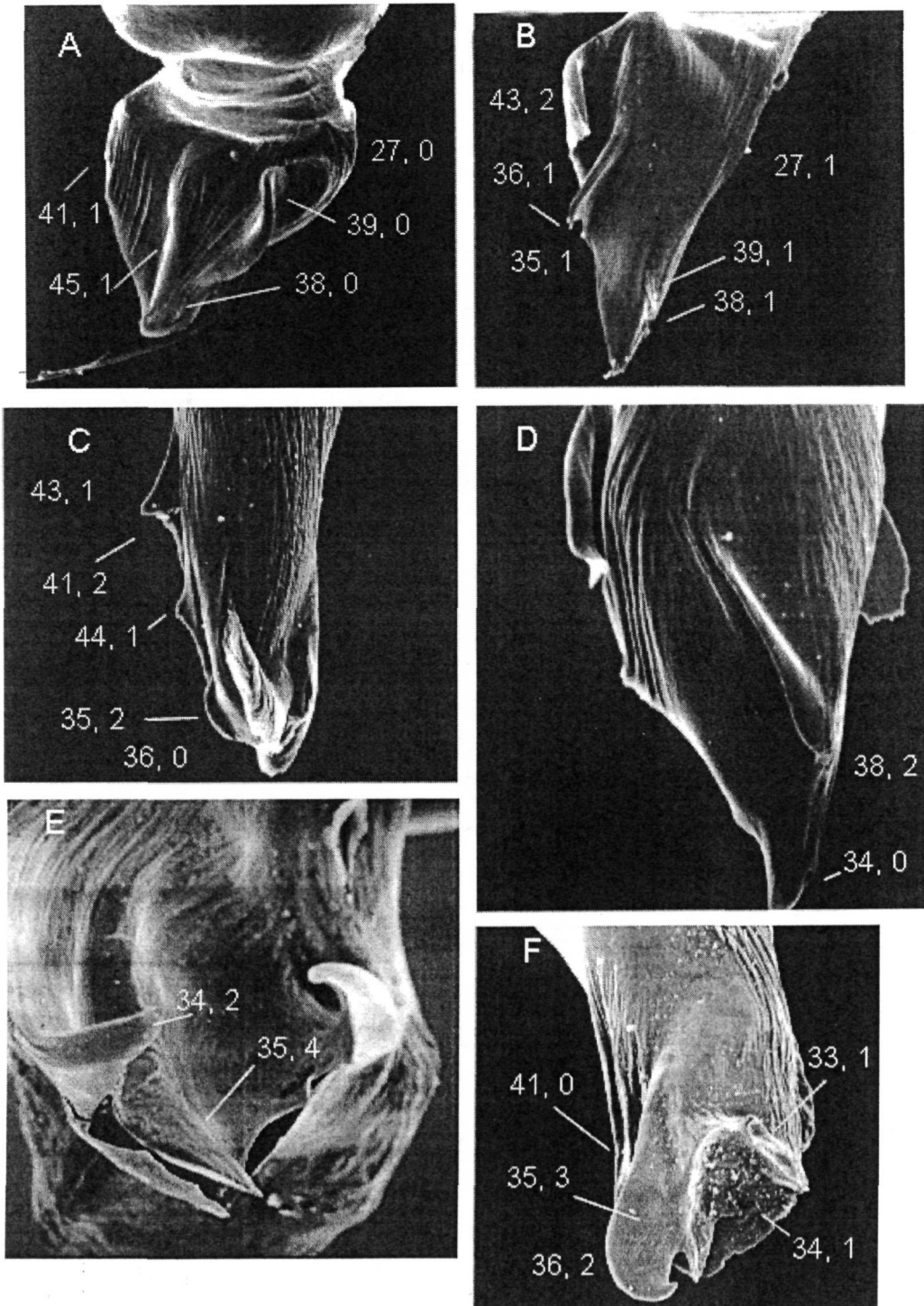
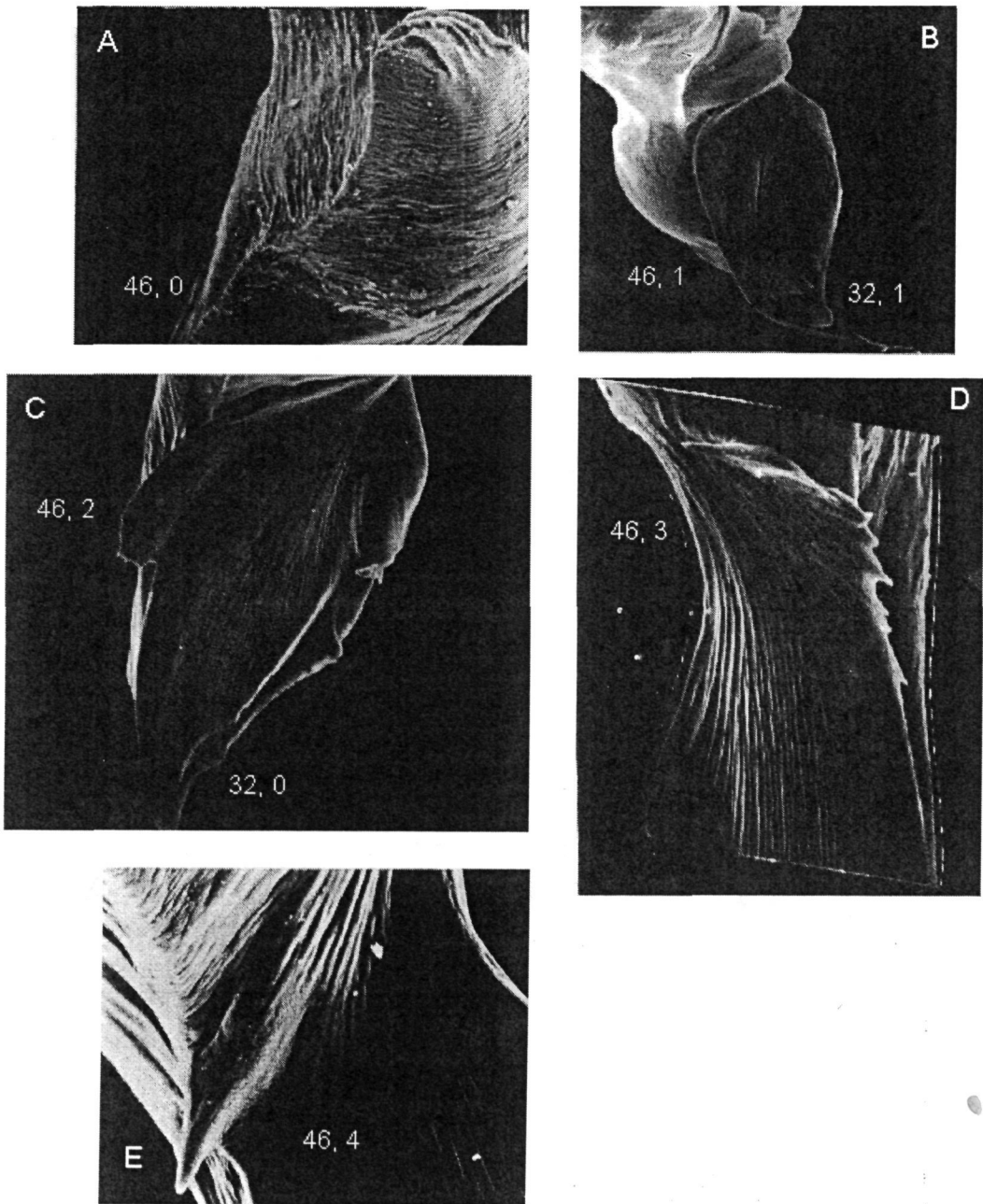
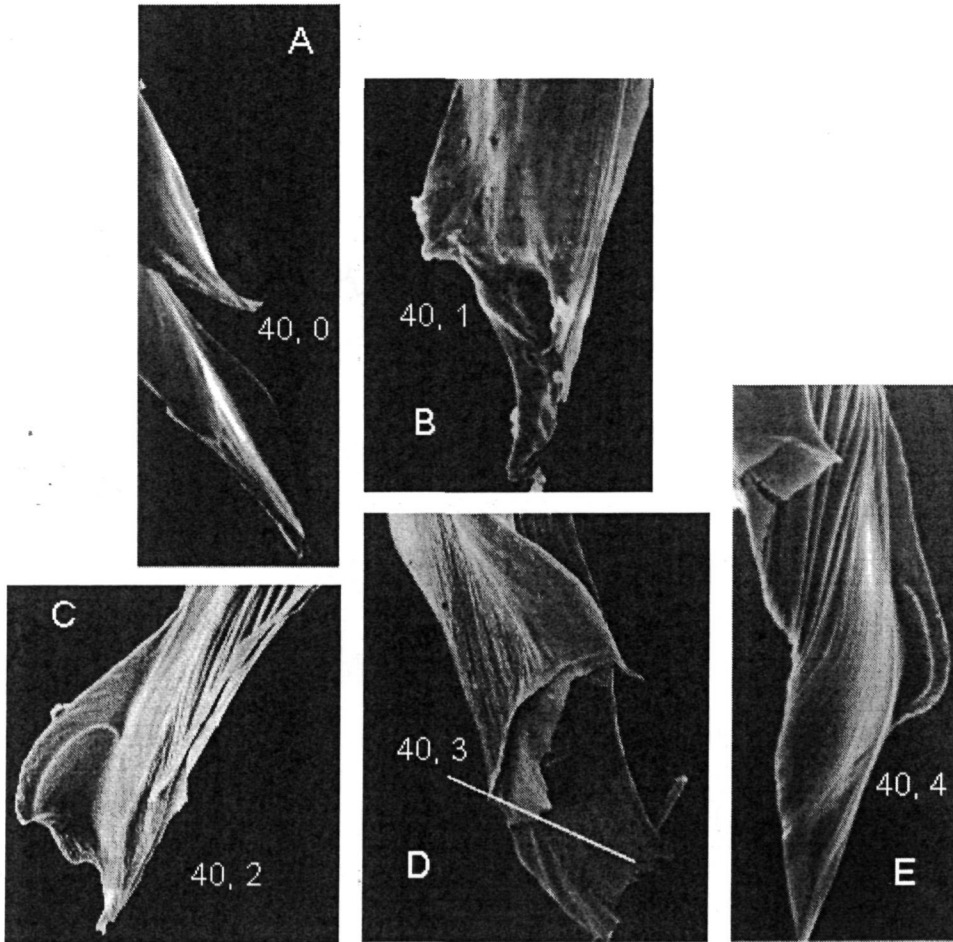


Figura 27.-A-F. Representació gràfica dels estats corresponents als diferents caràcters utilitzats per a l'inferència filogenètica.



**Figura 28.-A-E.** Representació gràfica dels estats corresponents als diferents caràcters utilitzats per a l'inferència filogenètica.



**Figura 29.-A-E.** Representació gràfica dels estats corresponents als diferents caràcters utilitzats per a l'inferència filogenètica.

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

---

Cal esmentar que tots els caràcters, ja siguin tant del bulb copulador com de l'endogí, que s'ha observat que són invariables dins del gènere *Dysdera*, han estat codificats amb l'estat propi del gènere també en aquelles espècies on es desconeix un dels sexes.

La matriu de caràcters morfològics obtinguda es mostra a la **taula II**. Es van definir un total de 66 caràcters, 42 codificats com a binaris i 24 com a multiestat (nombre màxim d'estats= 5). 7 caràcters (2, 4, 12, 14, 19, 30 i 44) van resultar ser polimòrfics en alguna de les espècies estudiades. Del total de 66 caràcters codificats, 23 fan referència a trets somàtics no lligats al sexe, 28 pertanyen al bulb copulador masculí i 15 a l'endogí femení. D'altra banda, és destacable l'elevat nombre de *missing data* presents a la matriu, deguts principalment a l'existència d'espècies a on es desconeix un dels sexes. Aquesta manca d'informació és especialment greu en els casos a on el sexe absent és el mascle, ja que els caràcters del bulb copulador representen el 42,5% del total de caràcters definits. En els casos en els quals el sexe absent és la femella, el percentatge de caràcters desconeguts es redueix al 23%. Per tal d'avaluar l'efecte de l'elevat nombre de *missing data* a les anàlisis, es van construir dues matrius addicionals, una excloent aquelles espècies a on mancava informació sobre els mascles ('no mascles', num. taxons= 58) i una altra eliminant totes les espècies amb qualsevol dels dos sexes desconegut ('no femelles', num. taxons= 50).

Taula II.- Matriu dels caràcters morfològics, amb 70 taxons i 66 caràcters. Als taxons polimòrfics els diferents estats s'han codificat de la següent manera: a=0 i 1, b= 0 i 2, c= 1 i 2, d= 0 i 3, e= 1 i 3, f= 0 i 1 i 3, g= 1 i 2 i 3. Els caràcters inaplicables i els estats desconeguts s'han codificat com '?'.

	r 1	r 11	r 21	r 31	r 41	r 51	r 61
<i>Harpactea</i>	0000000000	1000003210	000?0?1??	??????????	?????10??	?000??????	?0?000
<i>Stalita</i>	1002000211	0200003230	020?0?0?0?	??????????	?????0?0??	?000??????	?1?000
<i>Harpactocrates</i>	1010000011	10000012g0	100?0?0?0?	??????????	?????0?0??	?011??????	?0?000
<i>Dysderocrates</i>	1012000011	1000003230	110?1101?0	00021?0?0?	0???0?1010	0?110?000?	01?011
<i>D. adriatica</i>	0010001012	0212011000	1001111120	10010?0?0?	0100001010	0111000211	010111
<i>D. atlantica</i>	1011010012	1013011230	1000010101	0002310?0?	0100011000	1111000020	01?011
<i>D. caeca</i>	0012000211	1113013230	1200110110	0?01110?0?	1100001110	1?11??????	?1?211
<i>D. coiffati</i>	1012010012	1b13011000	1001110100	00020?0?0?	1020001010	0011100221	010011
<i>D. crocota</i>	1021011012	0210011010	100111010a	0011320?0?	0100001110	1011100021	01?011
<i>D. drescoi</i>	0012000211	1010013230	120??1?1??	??????????	??????1?0?	?011100221	010011
<i>D. erythrina</i>	1012000012	0212011010	1001110100	000?100?0?	01000?1010	1011000220	010011
<i>D. fuscipes</i>	11100?0010	0210110000	1001110101	0001100?0?	1100011110	0011000200	01?111
<i>D. l. melillensis</i>	1121001012	0210011010	1000110101	0011310?0?	0100001010	111100000?	01?011
<i>D. mauritanica</i>	1021011012	021d011000	1001110100	0012320?0?	0100001110	1011000020	01?011
<i>D. mucronata</i>	101100?011	0110011010	1001111111	0102400?0?	1020001010	0011101221	010011
<i>D. ninni</i>	1110000011	0212010000	1000011120	1001110?0?	10?0?21010	1011011211	010111
<i>D. nsp. 'açores'</i>	1011010012	0111011000	1001010100	0001110?0?	1100031110	1011000211	010101
<i>D. scabricula</i>	1112001012	0210011000	1000110110	0101400?0?	1020021010	0011101221	010011
<i>D. seclusa</i>	0011000012	1113011010	1000110101	0002110?0?	1100001110	001100000?	01?011
<i>D. sp. MA</i>	1011000011	1011011220	100?1?1?1?	??????????	??????1?0?	?111100001	01?011
<i>D. sp. MB</i>	0011000011	1011011210	100?1?1?1?	??????????	??????1?0?	?11100020	01?011
<i>D. sp. MC</i>	1011010011	1113111220	1001110100	0011320?0?	1100001110	0011100120	01?111
<i>D. sp. MD</i>	1011000011	0210011010	100?1?1?1?	??????????	??????1?0?	?011000000	01?111
<i>D. sp. MF</i>	1011000012	1010011210	100?1?1?1?	??????????	??????1?0?	?111100120	01?111
<i>D. sp. MH</i>	1021000011	0113011220	100?1?1?1?	??????????	??????1?0?	?011002000	01?011
<i>D. vermicularis</i>	1112000011	0110012010	1101010110	0000201112	1110041000	1?11??????	?1?211
<i>D. vivesi</i>	2011000111	1011013230	1200111101	0001100?0?	1020011010	0?11??????	?1?211
<i>D. alegranzaensis</i>	1011000011	1010012020	1010011110	00000?1110	1020111010	0111100211	010011
<i>D. lancerotensis</i>	1021011012	1213011210	1000110100	0011320?0?	0100001110	1011?00020	01?011
<i>D. longa</i>	2011000011	1010012020	1010110110	00010?1003	1020121010	0011102221	010011
<i>D. nesiotas</i>	1011000011	1010012020	1010111110	01010?1010	1020121010	1111110211	010011
<i>D. sanborondon</i>	0011000011	1010011020	1001111110	00010?1?00	1000021010	1011102221	010011
<i>D. spinidorsum</i>	1011000011	1010012020	1010111110	01010?1010	1020121010	1111102110	010011
<i>D. andamanae</i>	0110000010	1011011000	1100110110	0000101010	1000001010	0?11??????	?1?211
<i>D. arabisenen</i>	1021000010	101e011010	1000110110	0000201112	1120041010	1011101211	211011
<i>D. bandamae</i>	1112000011	1013011010	1000101110	0000201112	1111031000	0011101211	011011
<i>D. iguanensis</i>	1002000011	1011013110	1200010110	0000111011	1100001000	1011101221	410011
<i>D. insulana</i>	2011000012	0210013010	1101110110	0000201112	1111031000	0011101211	011011
<i>D. paucispinosa</i>	0112000010	0011011000	1001010110	0000201112	1110031000	1011101211	011011
<i>D. tibicensa</i>	1012000011	1011013110	1100110110	0000201112	1120041010	1011101211	210011
<i>D. tilosensis</i>	1120000012	021f012110	1101010110	0000201112	1110031000	1011101211	011011
<i>D. verneau</i>	1011100012	1011012120	1001010110	0000201112	1110031000	1011101211	110011
<i>D. yguanirae</i>	0012000011	001e012110	1101010110	0000201112	1110031000	1011101211	111011
<i>D. ambulotenta</i>	2011000212	1113013130	1300110110	0000101000	1110011010	0011100221	010011
<i>D. brevisetae</i>	111b001011	1211010001	1101010110	0000201112	2111041000	1011101211	011011
<i>D. brevispina</i>	101c000011	011d012010	1101010110	0000201112	1110031000	1011101211	011011
<i>D. chioensis</i>	1011000111	1010013220	110?1?1?1?	??????????	??????1?0?	?011101211	210011
<i>D. cribellata</i>	111b000011	0210011000	1101010110	0000201112	1111031000	1011101211	011011
<i>D. curvisetae</i>	1011100012	1113012010	1101010110	0000201112	1110041000	1?11??????	?1?211
<i>D. esquiveli</i>	000b000210	1113012111	1101010110	0000201112	2111041000	1011101211	010011
<i>D. gibbifera</i>	2011000012	1011013010	1300010110	0000101011	1020001011	0?11??????	?1?211
<i>D. gollumi</i>	0100000210	0013010000	1000?1?1?1?	??????????	??????1?0?	?011101211	010?11
<i>D. guayota</i>	1011000012	1010012220	1000110110	0000201112	1111031000	1011101211	010011
<i>D. hernandezi</i>	0000000211	0113111001	110?1?1?1?	??????????	??????1?0?	?011101211	010?11
<i>D. labradaensis</i>	2011000010	1013013230	130?1?1?1?	??????????	??????1?0?	?111100221	410?11
<i>D. macra</i>	1a2c001012	011d011001	1001010110	0000201112	?????41000	1011101211	011011
<i>D. minutissima</i>	0100000010	1013011000	1100110110	00000?1011	1100001000	10111012?1	?10011
<i>D. montanetensis</i>	100b000011	101e013110	1200110110	0000111011	1120001011	0011100221	410011
<i>D. propinqua</i>	1111000012	0013011010	1001010110	0000?01112	1121041000	1011101211	211011
<i>D. unguimanis</i>	1002000211	0110011000	110?1?1?1?	??????????	??????1?0?	?011101221	210?11
<i>D. volcania</i>	1100000010	101e011000	1300110110	0000101011	1120001011	0?11??????	?1?211
<i>D. calderensis</i>	1112000012	0213012010	1001110110	0000201112	1110041000	1011101211	210011
<i>D. enghoffi</i>	2011000011	1011013010	1000110110	0000101010	1021011010	1011101221	310011
<i>D. hirguan</i>	2011000010	1011013110	110?1?1?1?	??????????	??????1?0?	?011100221	310011
<i>D. levipes</i>	0100000010	1013010000	1001010110	0000201112	1111041000	1011101211	010011
<i>D. liostethus</i>	1012000012	0211013120	1001010110	0000201112	1110041000	1011101211	011011
<i>D. orahan</i>	0100000010	0013011000	1001010110	0000201112	1110031000	1?11??????	?1?211
<i>D. ramblae</i>	1100000010	0011111000	1001110110	0000201112	111a041000	1011101211	210011
<i>D. ratonensis</i>	2011100112	0013013120	1000110110	0000201112	1110041000	1011101211	111011
<i>D. rugichelis</i>	1011000011	1011012010	1000110110	0000?01210	1021011010	1011101211	310011



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

Els resultats del test TS de presència d'estructura filogenètica a les matrius de caràcters demostren en tots els casos que el grau de congruència entre els caràcters de les matrius obtingudes difereix significativament de la congruència deguda simplement a l'atzar. Així, per la matriu 'completa' el valor de TS és 94, mentre que el millor valor trobat en 10000 matrius amb els caràcters permutats és 46 i el pitjor 11, amb un nivell de significació  $\alpha = 0,0001$ . Per la matriu 'no mascles' aquests valors són: TS= 89, millor valor a les permutacions= 39, pitjor valor= 9,  $\alpha = 0,001$ , i a la matriu 'no femelles': TS= 85, millor valor a les permutacions= 37, pitjor valor= 8,  $\alpha = 0,001$ .

**4.2.1.2.3. Congruència entre les diferents classes de caràcters**

Els caràcters van ser dividits en tres classes: somàtics (1-23), bulb copulador masculí (24-51) i endogí (52-66). El test ILD es va dur a terme simultàniament en les tres particions. Es van utilitzar un total de 10000 particions aleatoritzades. El resultat del test va ser una  $\alpha = 0,9333$ . Aquest valor indica que no hi ha cap evidència de què alguna de les particions sigui incongruent envers les altres, o dit d'una altra manera, de què el grau d'incongruència interna de cadascuna de les classes de caràcters definides prèviament sigui major que el grau d'incongruència entre elles.

**4.2.1.2.3. Cladogrames**

*Anàlisi de parsimònia uniformement ponderada*

L'anàlisi de la matriu morfològica 'completa' va donar com a resultat 708 arbres de

423 passos, els diferents índexos i estadístics dels quals es mostren a la **taula III** i l'arbre de consens estricta derivat a la **figura 30**. La manca de resolució de l'arbre de consens (16 clades dels 69 possibles *a priori* en el cas d'un arbre completament dicotòmic, R= 23%) no és el resultat de la incongruència entre els caràcters que recolzen el clades dels diferents arbres, sinó que, tal i com indica l'elevat valor de CC (**taula III**), s'explica millor per l'existència de certs taxons que, degut al seu elevat nombre de *missing data*, 'floten' entre els diferents components dels arbres. Això implica que existeix una major informació sobre les agrupacions dels taxons que no pas reflecteix l'arbre de consens.

En primer lloc, cap dels arbres més parsimoniosos obtinguts recolza la monofília de les espècies canàries. En general, els endemismes canaris apareixen distribuïts en tres clades separats. Així, l'espècie oriental *D. lancerotensis* sempre queda inclosa en una clade format exclusivament per espècies no canàries. Val a dir que malgrat aquesta espècie va ser originàriament descrita com a subespècie de la cosmopolita *D. crocota*, en cap arbre apareixen les dues com a espècies germanes. Forçar la monofília d'aquestes espècies augmenta la longitud del cladograma en dos passos. En tots els arbres, la resta d'endemismes de les canàries orientals apareixen o bé com a inequívocament monofilètics (**clade oriental**) o bé formant una tricotomia amb les espècies continentals *D. sp. A* i *D. sp. B* igualment compatible amb la seva monofília. Cal destacar que aquestes dues espècies són, en bona part, les responsables de l'elevat grau de colapsament de l'arbre de consens, ja que tendeixen a ocupar posicions força derivades dins de diferents clades segons els arbres. D'altra banda, en tots els casos s'observa el mateix ordre de brancatge de les espècies dins del clade oriental. Les espècies canàries restants, a on queda inclosa la totalitat d'endemismes de les illes occidentals i centrals, s'agrupen en un tercer clade (**clade centre-occidental**). Tanmateix, dues d'aquestes espècies representen, en alguns casos, sengles excepcions a la regla. Així, *D. unguimmanis*, de Tenerife, pot aparèixer dins el clade esmentat o bé fora del mateix, agrupant-se amb les espècies continentals *D. scabricula* i *D. mucronata*. De manera semblant, *D. labradaensis* pot localitzar-se o bé com a primer brancatge dins el clade centro-occidental, o bé formant un clade amb l'espècie ibèrica *D. vivesi*, grup germà alhora del clade centro-

## El gènere *Dysdera* a les illes Canàries

occidental. D'altra banda, és important destacar que dins del clade centre-occidental (incloent-hi o no les dues espècies problemàtiques esmentades) apareix en tots els arbres i de manera inequívoca l'endemisme de Cabo Verde *D. vermicularis*. Forçar la monofília del clade centre-occidental excloent *D. vermicularis* requereix 13 passos extres en el cladograma més parsimoniós. La resolució interna del clade centre-occidental, independentment de la inclusió en el mateix de *D. labradaensis* i *D. unguimmanis*, és molt pobre i, en aquest cas sí, bàsicament deguda a l'elevat grau de conflicte entre els clades i els caràcters que els recolzen als diferents arbres. Amb tot, existeixen un seguit de brancatges i clades comuns a tots els arbres. Així, i sense considerar a *D. labradaensis*, l'espècie de Tenerife *D. ambulotenta* representa el primer brancatge dins del clade, seguida de *D. hirguan* i a continuació un clade al que nomenarem **gibbifera**, completament resolt, i una sèrie de brancatges terminals que inclouen, de més basal a més derivat, les espècies *D. enghoffi*, *D. rugichelis* i *D. arabisenen*. Aquesta última és el grup germà de la resta d'espècies centre-occidentals, dins de les quals els únics clades constants en els arbres obtinguts són els representats per les espècies *D. brevisetae* + *D. macra* i *D. esquiveli* + *D. hernandezii*.

Com s'ha esmentat anteriorment, en cap cas aquests tres grups d'espècies canàries (*D. lancerotensis*, clade oriental i clade centre-occidental) apareixen com a monofilètics. Si es força la seva monofília, s'obtenen una sèrie d'arbres 14 passos més llargs que els arbres sense constreyniments. Per contra, forçar la monofília només dels clades oriental i centre-occidental, incrementa la llargada dels arbres més parsimoniosos en dos passos.

De l'anàlisi de la matriu resultant d'eliminar els taxons amb mascles desconeguts ('no mascles'), es van obtenir 100 arbres de 385 passos, els índexos i estadístics dels quals es mostren a la **taula III** i l'arbre de consens estricte derivat d'ells a la **figura 31**. En primer lloc, convé destacar el major nivell de resolució de l'arbre de consens obtingut en aquesta anàlisi (R= 47%) respecte a l'anàlisi anterior. Pel que fa a les relacions entre els endemismes canaris, malgrat que tant el clade oriental com el centre-occidental queden agrupats en tots els arbres dins d'un mateix clade, tampoc

en aquest cas es recupera la monofília de les espècies canàries, ja que, d'una banda, *D. lancerotensis* sempre s'agrupa amb el mateix conjunt d'espècies continentals (*D. lucidipes melillensis*, *D. crocota*, *D. mauritanica* i, de vegades, *D. sp. C*) i, de l'altra, les espècies continentals *D. vivesi*, en tots els casos, i *D. caeca*, en alguns arbres, apareixen dins el clade oriental + centre-occidental. Tanmateix, forçar la monofília de les espècies canàries, amb l'exclusió de *D. lancerotensis*, només requereix un pas addicional. En cap dels arbres obtinguts s'observa la monofília del clade oriental, degut a que l'espècie basal *D. sanborondon* constitueix en tots ells el grup germà del clade format per la resta d'espècies orientals + clade centre-occidental + *D. vivesi* + (ocasionalment) *D. caeca*. Amb tot, forçar la seva monofília incrementa només un pas la llargada del cladograma. El brancatge de les restants espècies orientals és el mateix que l'obtingut en les anàlisis de la matriu 'completa', encara que s'observa una disminució d'algun dels valors de suport. Pel que fa al clade centre-occidental, tot i que la seva monofília sí apareix entre les solucions més parsimonioses, no ho fa de manera inequívoca. Així, en alguns dels arbres l'espècie basal *D. ambulotenta* forma un clade a part amb les espècies continentals *D. vivesi* i *D. caeca*, el qual alhora és el grup germà de la resta d'endemismes de les illes centrals i occidentals. També en aquestes anàlisis l'espècie de Cabo Verde *D. vermicularis* apareix en tots els casos relacionada amb endemismes canaris. D'altra banda, s'observa una major resolució dins d'aquest clade en l'arbre de consens. A més, convé destacar que els nou clades que apareixen en aquest consens en relació al consens de l'anàlisi anterior són totalment compatibles amb aquesta, és a dir, apareixien també en algun dels arbres de l'anàlisi de la matriu 'completa'.

L'anàlisi de la matriu obtinguda eliminant tots els taxons amb algun dels sexes desconegut va donar com a resultat 16 arbres de 346 passos, els índexos i estadístics dels quals es mostren a la **taula III**, i l'arbre de consens estricte d'ells derivat a la **figura 32**. Aquesta anàlisi és la que resulta en un arbre de consens amb un grau de resolució més alt ( $R=77\%$ ). D'altra banda, i a diferència de les anàlisis anteriors, les politomies que presenta el consens són exclusivament degudes al conflicte entre els caràcters dels cladogrames obtinguts, tal i com indica un valor de  $CC=0$ . En tots els casos es recolza la monofília dels endemismes canaris (incloent-hi *D. vermicularis*)

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

---

amb l'única excepció de *D. lancerotensis*, la qual apareix sempre més relacionada amb espècies continentals. Tal i com s'observava a l'anàlisi anterior, el clade oriental apareix com a parafilètic, degut a què *D. sanborondon* és el brancatge basal del clade canari. A continuació té lloc l'escisió de la resta d'espècies orientals del conjunt d'endemismes centre-occidentals, que en tots els arbres resulten ser monofilètics. El brancatge intern d'aquestes espècies orientals és el mateix que l'obtingut a les altres anàlisis. Pel que fa al clade centre-occidental, la major part dels clades interns observats i el seu ordre de branctges són més o menys compatibles amb els presents a les altres anàlisis. Tanmateix, existeixen algunes excepcions com, per exemple, la polifília de les espècies presents en la matriu analitzada del clade gibbifera (*D. montanetensis*, *D. iguanensis* i *D. minutissima*).

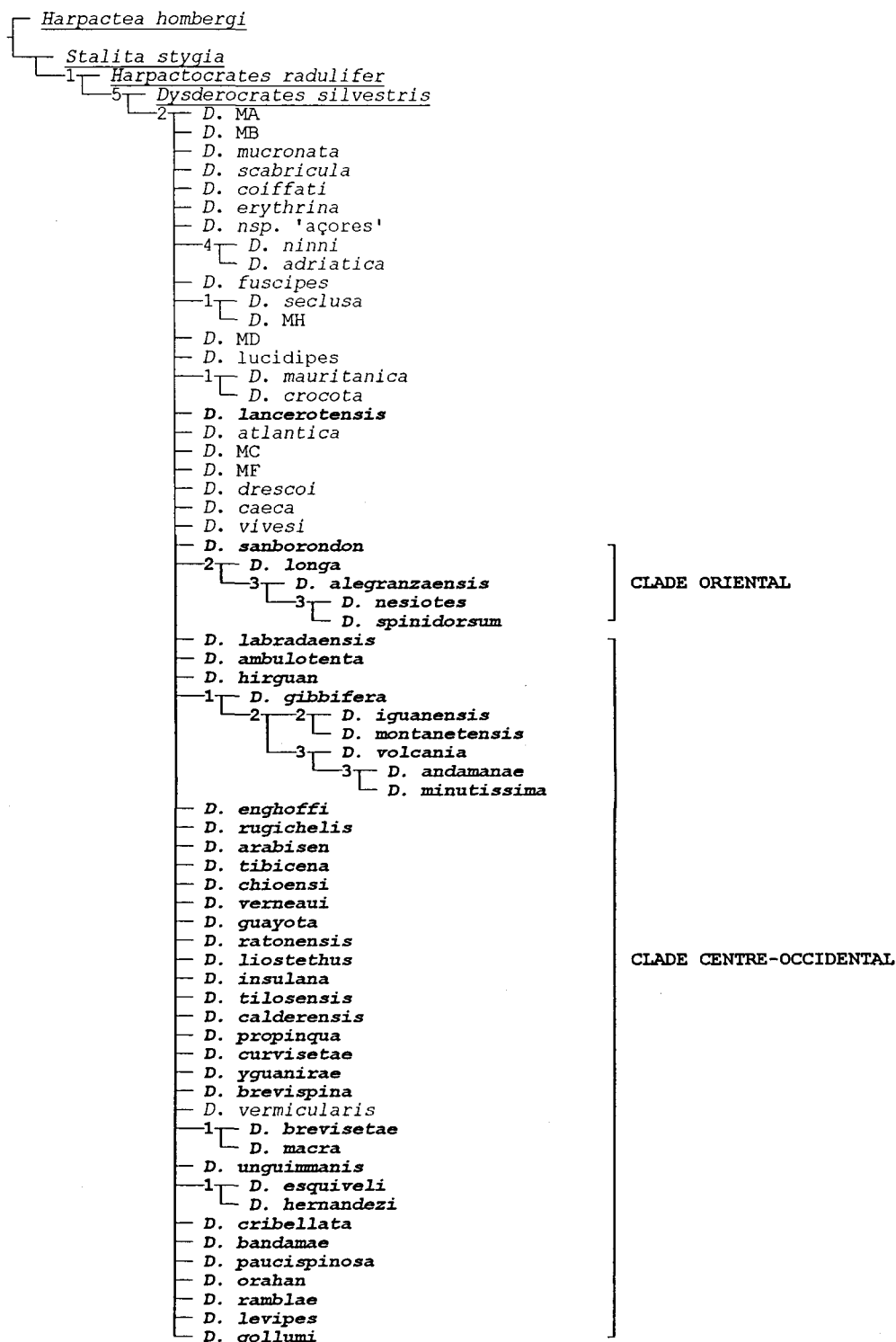


Figura 30.- Arbre de consens estricta dels 708 arbres més parsimoniosos ponderant uniformement tots els caràcters i amb tots els taxons inclosos (cerca heurística amb els comandaments: h25000, h/100, mul\*250, max\*, jump 5, max\*). Els representants d'altres gèneres estan subratllats i els endemismes canaris apareixen en negreta. A la base de cada clade s'indica el suport de Bremer, calculat heurísticament amb les següents opcions: h30000, suboptimal 5, h/100, mul\*100, max\*, bsupport. A la taula III es mostren els valors dels diferents índexos calculats per aquests arbres.

## El gènere *Dysdera* a les illes Canàries

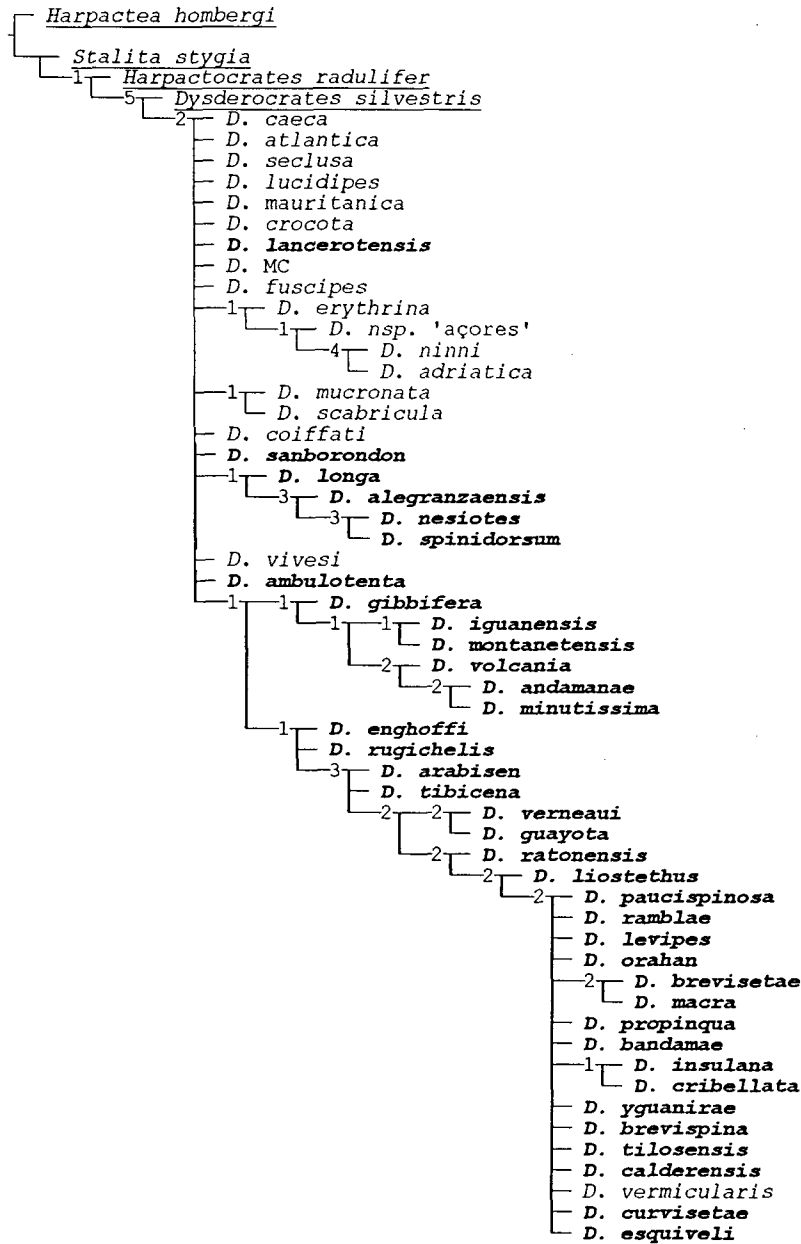


Figura 31.- Arbre de consens estrict dels 100 arbres més parsimoniosos ponderant uniformement tots els caràcters i amb els taxons amb mascles desconeguts exclosos (cerca heurística amb els comandaments: h10000, h/100, mul\*152, max\*, jump 5, max\*). Els representants d'altres gèneres estan subratllats i els endemismes canaris apareixen en negreta. A la base de cada clade s'indica el suport de Bremer, calculat heurísticament amb les següents opcions: h10000, suboptimal 5, h/100, mul\*100, max\*, bsupport. A la taula III es mostren els valors dels diferents índexs calculats per aquests arbres.

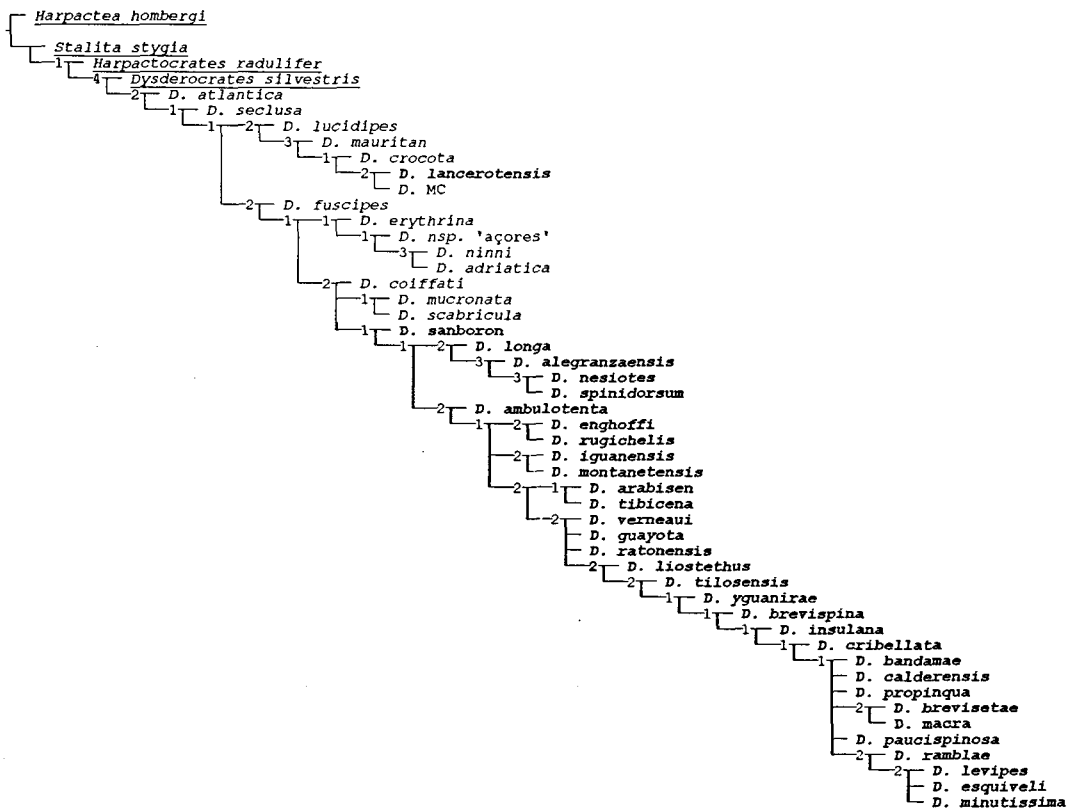


Figura 32.- Arbre de consens estricta dels 16 arbres més parsimoniosos ponderant uniformement tots els caràcters i amb els taxons amb algun dels sexes desconegut exclosos (cerca heurística amb els comandaments: h10000, h/100, mul\*100). Els representants d'altres gèneres estan subratllats i els endemismes canaris apareixen en negreta. A la base de cada clade s'indica el suport de Bremer, calculat heurísticament amb les següents opcions: h10000, suboptimal 5, h/100, mul\*100, max\*, bsupport. A la **taula III** es mostren els valors dels diferents índexos calculats per aquests arbres.



## El gènere *Dysdera* a les illes Canàries

**Taula III.-** Diferents estadístics descriptius de la matriu que inclou tots els taxons (completa), de la matriu sense els taxons amb mascles desconeguts (no mascles) i de la matriu sense taxons amb qualsevol dels dos sexes desconegut (no femelles). La columna 'classes' fa referència als caràcters corresponents a la morfologia somàtica (somàtics) (n= 23), el bulb copulador del mascle (bulb) (n= 28) o l'endogí de la femella (endogí) (n= 15). Taxa: nombre de taxons inclosos a cadascuna de les matrius, %?: tant per cent de *missing data* a la matriu, IC: índex de consistència, IR: índex de retenció, CC: concordança dels clades, ti: índex de suport total

Matriu	Classe	Taxa	%?	IC	IR	CC	ti
Completa		70	13	0,23	0,61	0,87	0,22
	somàtics			0,17	0,53-4		
	bulb			0,28-29	0,67-69		
	endogí			0,33-34	0,67-70		
No mascles		58	6	0,26	0,61	0,68	0,23
	somàtics			0,19-20	0,51-53		
	bulb			0,28-29	0,67-69		
	endogí			0,40-41	0,67-69		
No femelles		50	4	0,28	0,61	0	0,24
	somàtics			0,21-22	0,49-51		
	bulb			0,33	0,68-70		
	endogí			0,41-42	0,69-71		

### *Anàlisi de parsimònia amb ponderació intrínseca dels caràcters*

En total es van realitzar 18 anàlisis sota el criteri de maximització de l'ajust dels caràcters, tal i com s'implementa en el programa PEE-WEE. Aquestes anàlisis corresponen a la utilització de tots els valors possibles de la constant de concavitat  $k$  ( $1 \leq k \leq 6$ ) per cadascuna de les matrius de caràcters definides ('completa', 'no mascles', 'no femelles'). A les **figures 33-38** es mostren els arbres de consens estrictes derivats dels cladogrames obtinguts a les anàlisis de la matriu 'completa' per cadascun dels valors de  $k$ . A les **figures 39-41** es representen els arbres de consens estrictes derivats del conjunt d'arbres obtinguts en les anàlisis de

cadascuna de les matrius realitzades utilitzant tots els valors de  $k$ . Els resultats obtinguts mostren clarament que ambdues variables, és a dir, el valor de la constant de concavitat utilitzat així com la quantitat de *missing data* presents a la matriu, tenen una gran influència sobre les anàlisis. En general, el grau de conflicte entre els arbres obtinguts per a cadascuna de les matrius utilitzant la mateixa  $k$  sembla ser menor com menor és el valor de  $k$ . En canvi, el nivell de congruència entre els clades dels arbres obtinguts utilitzant tots els valors possibles de  $k$  per a cada matriu es major com menor és la quantitat de *missing data*.

En totes les anàlisis, i com s'observa també en els arbres obtinguts utilitzant ponderació uniforme, *D. lancerotensis* se separa de la resta d'espècies canàries i s'agrupa amb tot un seguit d'espècies continentals entre les quals apareixen en tots els casos: *D. mauritanica*, *D. crocota* i *D. sp. C*. Amb tot, *D. lancerotensis* i *D. crocota* mai no apareixen com a espècies germanes.

La resta d'endemismes canaris resulten ser monofilètics en 16 de les 18 anàlisis realitzades. Només quan s'analitza la matriu 'completa' amb valors de  $k=4$  o  $5$  queda aquesta monofília compromesa, malgrat que per  $k=5$  alguns dels arbres la segueixen recolzant. En totes aquestes excepcions, l'espècie continental *D. drescoi* se situa com a espècie germana de *D. ambulotenta*, a la base del clade format per la resta d'endemismes centre-occidentals. Contràriament al que s'observa en les anàlisis amb ponderació uniforme, en cap cas l'espècie *D. unguimmanis* apareix fora del clade format pels endemismes canaris (*D. lancerotensis* a part).

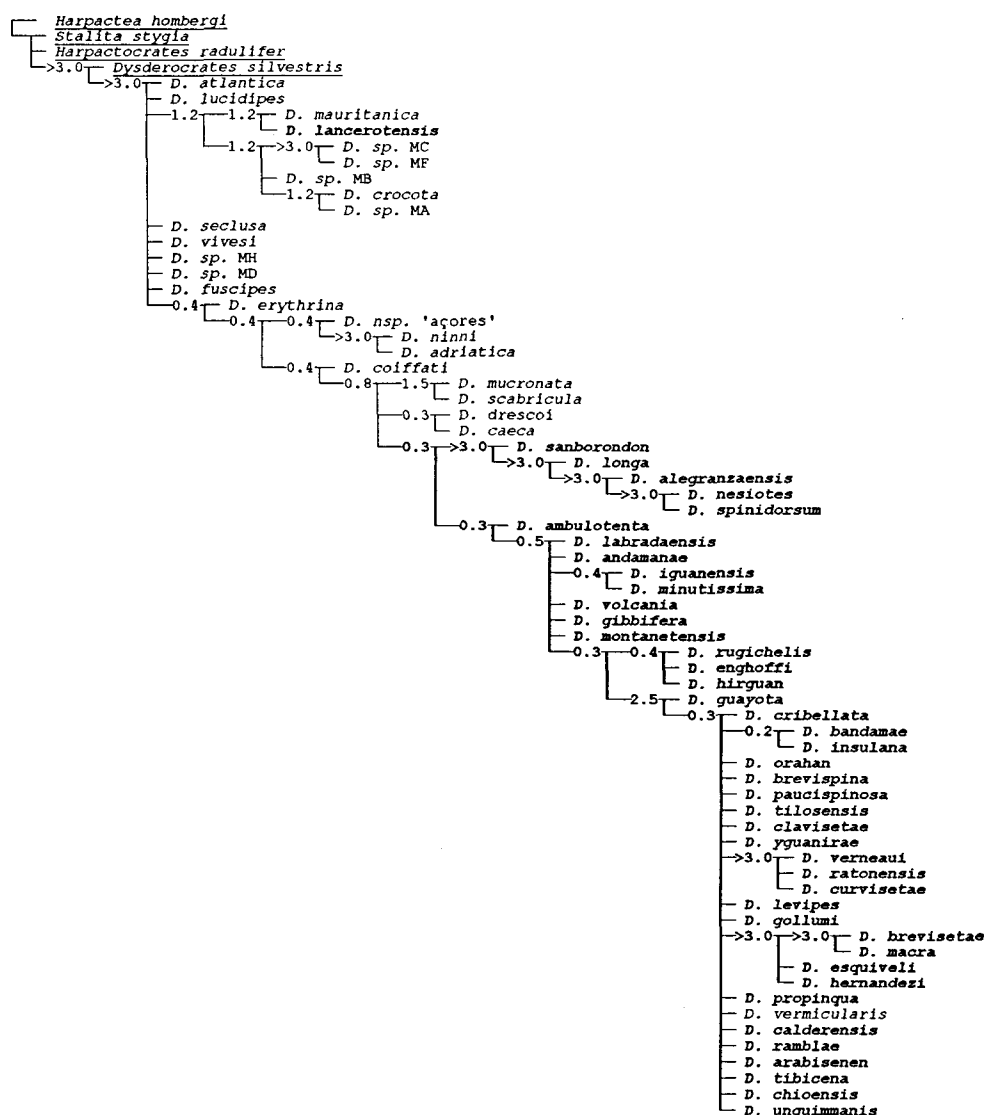
La monofília del clade oriental queda recolzada en totes les anàlisis realitzades amb les matrius 'completa' i 'no mascles', amb una sola excepció. L'anàlisi de la matriu 'completa' amb  $k=4$  situa a *D. sanborondon* com el brancatge més basal del clade format per la resta d'endemismes canaris (*D. lancerotensis* exclosa) + *D. drescoi*. Un patró de brancatges força similar (en aquest cas sense *D. drescoi*, que només es coneix per femelles) s'obté en totes les anàlisis de la matriu 'no femella'. D'altra banda, l'ordre de brancatge dels endemismes orientals restant és en tots els casos el mateix i és, alhora, coincident amb les anàlisis amb ponderació uniforme.

Totes les anàlisis donen suport a la monofília del clade centre-occidental, a excepció de les anàlisis de la matriu 'completa' amb  $k=4$  i alguns dels arbres

obtinguts per la mateixa matriu amb  $k=5$ , tal i com s'ha esmentat en els comentaris sobre la monofília dels endemismes canaris. Val a dir que, en parlar de la monofília de les espècies de les illes canàries centre-occidentals, s'inclou l'espècie *D. vermicularis*, que en totes les anàlisis, ja siguin amb ponderació uniforme o diferencial, apareix sempre dins d'aquest clade. A diferència de les anàlisis amb ponderació uniforme, l'espècie més basal del clade, i l'única que ocasionalment s'uneix a una espècie continental, és *D. ambulotenta*. L'espècie que a les anàlisis amb ponderació uniforme ocupava aquesta posició, *D. labradaensis*, apareix en tots els casos dins el clade gibbifera. Tanmateix, aquest clade no sempre queda recolzat. Així, les anàlisis de la matriu 'completa' per a  $k=2, 3$ ; de la matriu 'no mascles' per a  $k=1, 2$  i de la matriu 'no femelles' per a qualsevol  $k$ , recolzen inequívocament el clade gibbifera, mentre que les anàlisis de la matriu 'completa' per  $k=1$  i 'no mascles' per  $k=3, 4$  són, com a mínim, compatibles amb aquesta. Els casos en què el clade gibbifera no és monofilètic, són deguts a què l'espècie *D. andamanae* se situa en una posició més basal dins el cladograma. Cal esmentar que, malgrat el clade gibbifera apareixia també a les anàlisis amb ponderació uniforme, la resolució interna d'ambdós tipus d'anàlisi és diferent. A més, i a diferència de la ponderació uniforme, totes les anàlisis amb ponderació diferencial de la matriu 'no femelles' situen a *D. minutissima* dins del clade gibbifera, més concretament, com a espècie germana de *D. iguanensis*. D'altra banda, la posició als cladogrames de l'espècie *D. hirguan*, que ocupava una branca terminal més basal que el clade gibbifera a les anàlisis amb ponderació uniforme, està fortament influenciada pel valor de  $k$  emprat. Per a valors  $1 \leq k \leq 3$ , *D. hirguan* s'uneix al clade format per *D. rugichelis* i *D. enghoffi* (= clade rugichelis), el qual apareix en una posició més derivada que el clade gibbifera. Per contra, quan els valors són  $4 \leq k \leq 6$ , *D. hirguan* apareix en posició més basal que la del clade gibbifera, ja sigui en una branca terminal o com a espècie germana de *D. andamanae*. En totes les anàlisis, les espècies *D. andamanae* (sola o dins del clade gibbifera), *D. hirguan* (sola o amb el clade rugichelis) i els clades rugichelis i el clade gibbifera representen, després de *D. ambulotenta*, els brancatges més basals del clade centre-occidental. Quan  $1 \leq k \leq 3$ , el clade gibbifera és més basal que el clade rugichelis, mentre que per  $4 \leq k \leq 6$ , o bé el clade rugichelis és més basal ('completa', 'no mascles' per  $5 \leq k \leq 6$ ),

o bé ambdues solucions apareixen als arbres resultants ('no mascles' per  $k=4$ , 'no femelles'). Pel que fa a la resta d'espècies centre occidentals són, en la major part de les anàlisis, monofilètiques, tot i l'elevat grau de colapsament observat en els arbres de consens de les anàlisis de les matrius 'completa' i 'no mascles'. L'única espècie que de vegades surt fora d'aquest clade és *D. unguimmanis*, la qual quan  $4 \leq k \leq 6$  se situa o bé a la base del clade, o bé fora del mateix, entre els clades esmentats amb anterioritat (*gibbifera*, *rugichelis*). Val a dir que a les anàlisis amb ponderació uniforme es donava una situació força similar, tant pel recolzament d'aquest clade, com per la posició canviant de *D. unguimmanis*, la qual en aquestes anàlisis podia arribar a situar-se fora del clade centre-occidental. En general, la resolució interna d'aquest clade es força incongruent tant entre les diferents anàlisis amb ponderació diferencial com entre aquestes i les anàlisis amb ponderació uniforme. Així, per exemple, per a  $1 \leq k \leq 3$  a les anàlisis de les matrius 'completa' i 'no mascles', i  $1 \leq k \leq 4$  a la matriu 'no femelles', l'espècie *D. guayota* és la branca basal del clade, mentre que a les anàlisis restants ( $4 \leq k \leq 6$  amb 'completa' i 'no mascles',  $5 \leq k \leq 6$  'no femelles') els brancatges basals corresponen a les espècies *D. tibicena*, *D. arabisenen* i *D. propinqua* (de més basal a més derivada). A les anàlisis amb ponderació uniforme es dona una situació intermitja, amb *D. arabisenen* i *D. tibicena* ocupant posicions basals, però amb *D. propinqua* sempre molt més derivada.

## El gènere *Dysdera* a les illes Canàries



**Figura 33.-** Arbres de consens estrictes dels arbres amb un valor màxim d'ajust sota el criteri de parsimònia amb ponderació intrínseca i amb tots els taxons inclosos. Els representants d'altres gèneres estan subratllats i els endemismes canaris apareixen en negreta. A la base de cada clade s'indica el suport de Bremer, calculat heurísticament amb les següents opcions: h30000, suboptimal 30, h/20; mul\*50, max\*, bsupport. Constant de concavitat= 1, cerca heurística amb els comandaments: h10000, h/100, mul\*250, max\*, jump\* 30.

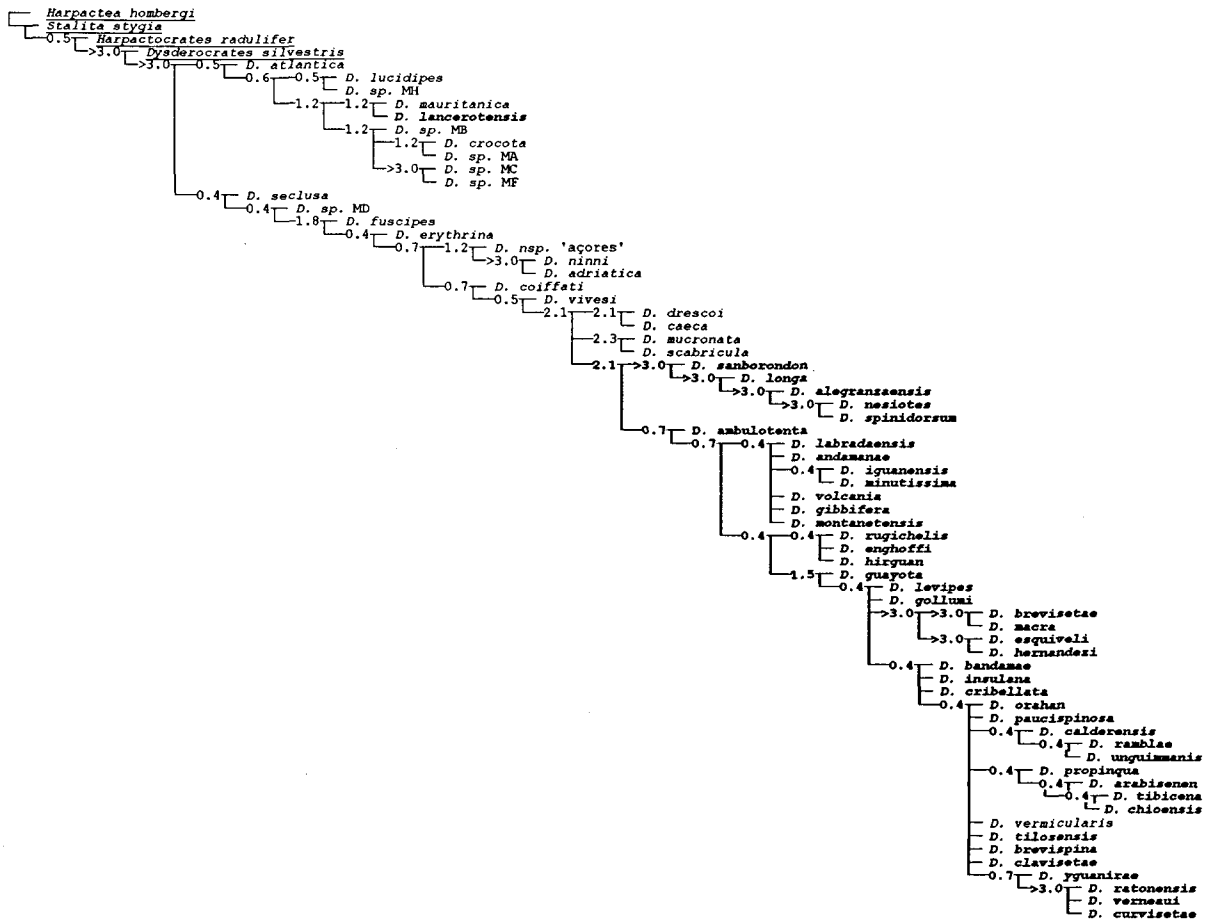


Figura 34.- Arbres de consens estrictes dels arbres amb un valor màxim d'ajust sota el criteri de parsimònia amb ponderació intrínseca i amb tots els taxons inclosos. Els representants d'altres gèneres estan subratllats i els endemismes canaris apareixen en negreta. A la base de cada clade s'indica el suport de Bremer, calculat heurísticament amb les següents opcions: h30000, suboptimal 30, h/20; mul\*50, max\*, bsupport. Constant de concavitat= 2, cerca heurística amb els comandaments: h10000, h/100, mul\*173.

## El gènere *Dysdera* a les illes Canàries

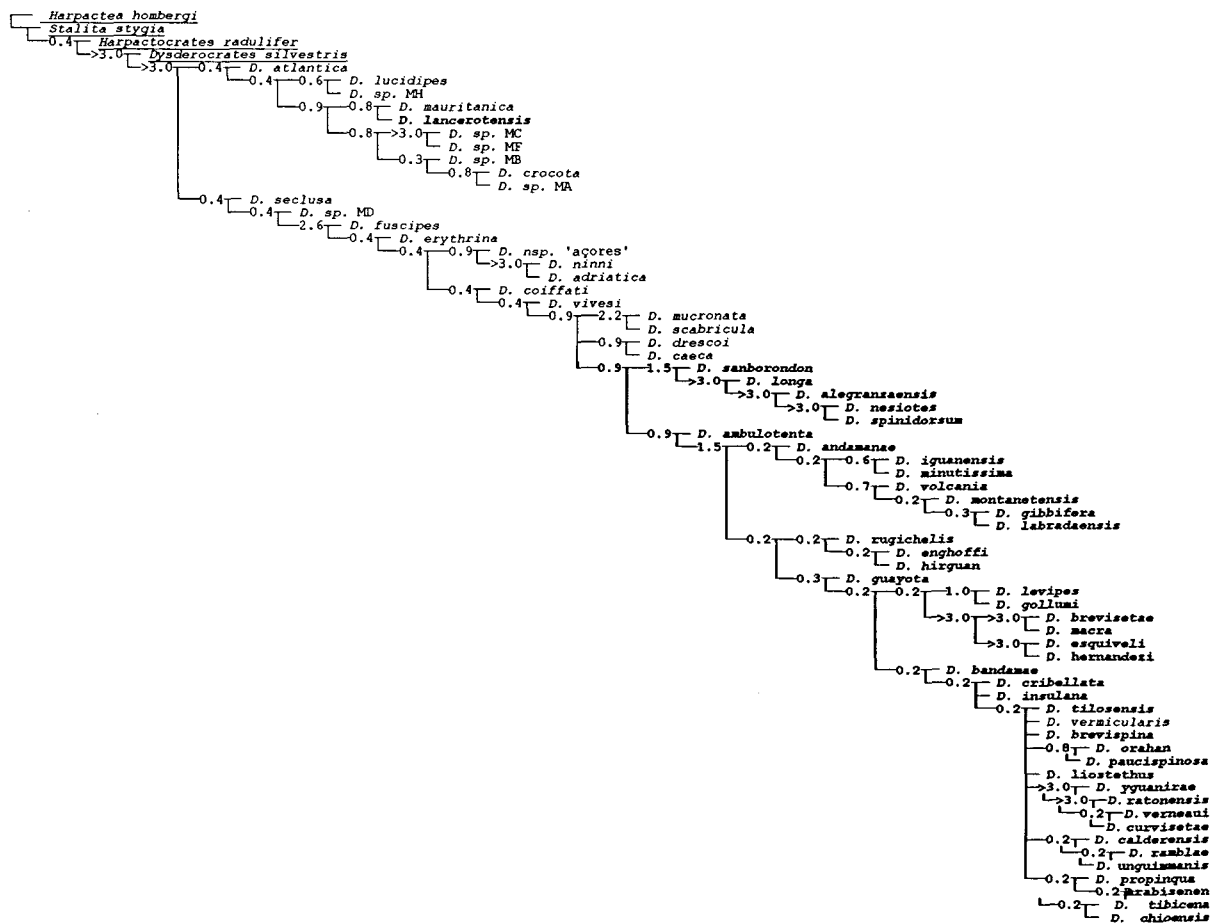


Figura 35.- Arbres de consens estrictes dels arbres amb un valor màxim d'ajust sota el criteri de parsimònia amb ponderació intrínseca i amb tots els taxons inclosos. Els representants d'altres gèneres estan subratllats i els endemismes canaris apareixen en negreta. A la base de cada clade s'indica el suport de Bremer, calculat heurísticament amb les següents opcions: h30000, suboptimal 30, h/20; mul\*50, max\*, bsupport. Constant de concavitat= 3, cerca heurística amb els comandaments: h10000, h/100, mul\*250, max\*, jump\* 30.

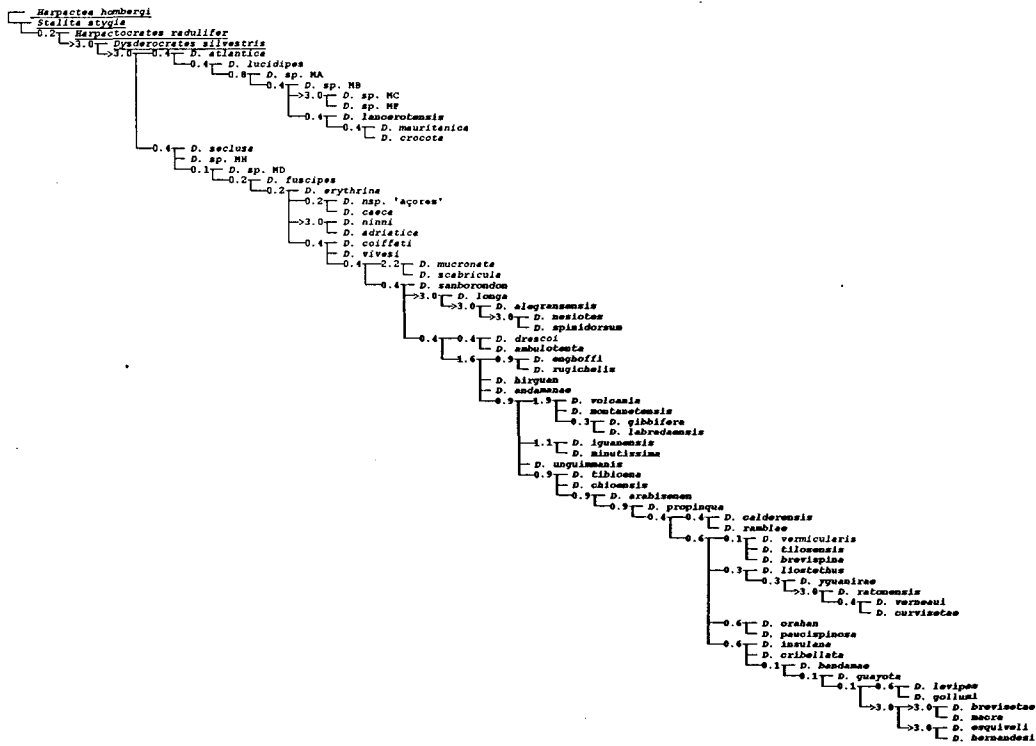
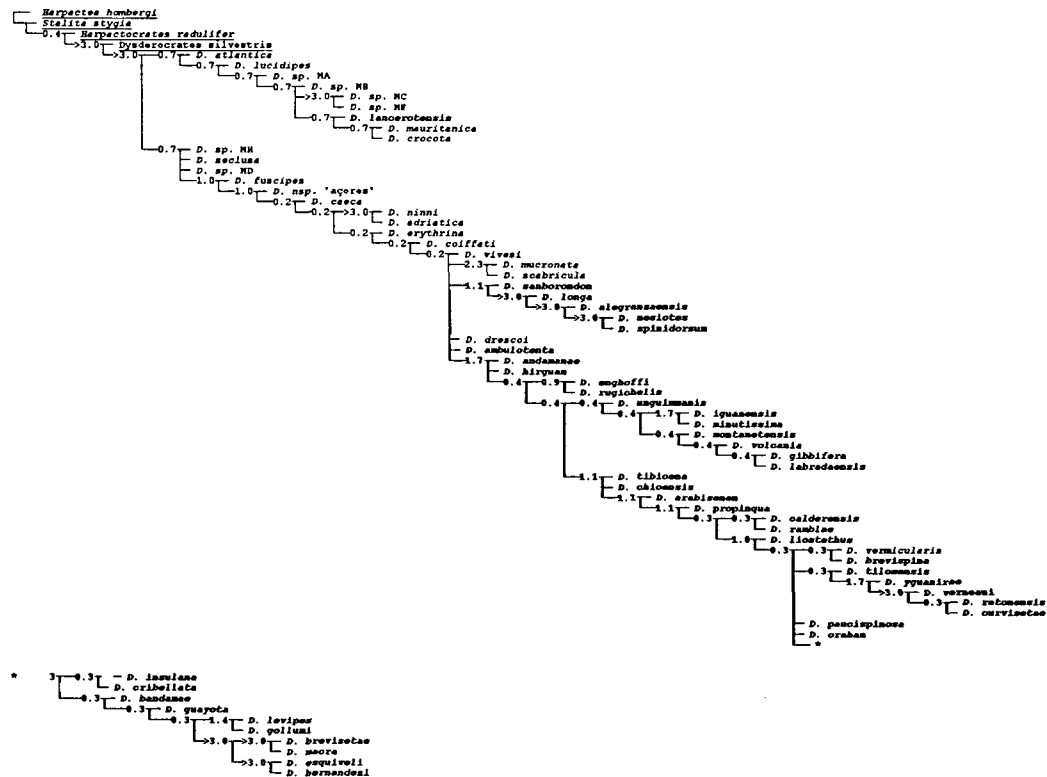


Figura 36.- Arbres de consens estrictes dels arbres amb un valor màxim d'ajust sota el criteri de parsimònia amb ponderació intrínseca i amb tots els taxons inclosos. Els representants d'altres gèneres estan subratllats i els endemismes canaris apareixen en negreta. A la base de cada clade s'indica el suport de Bremer, calculat heurísticament amb les següents opcions: h30000, suboptimal 30, h/20; mul\*50, max\*, bsupport. (a) Constant de concavitat= 4, cerca heurística amb els comandaments: h10000, h/100, mul\*250, max\*, jump\* 30.



## El gènere *Dysdera* a les illes Canàries



**Figura 37.-** Arbres de consens estrictes dels arbres amb un valor màxim d'ajust sota el criteri de parsimònia amb ponderació intrínseca i amb tots els taxons inclosos. Els representants d'altres gèneres estan subratllats i els endemismes canaris apareixen en negreta. A la base de cada clade s'indica el suport de Bremer, calculat heurísticament amb les següents opcions: h30000, suboptimal 30, h/20; mul\*50, max\*, bsupport. (a) Constant de concavitat= 5, cerca heurística amb els comandaments: h10000, h/100, mul\*250.

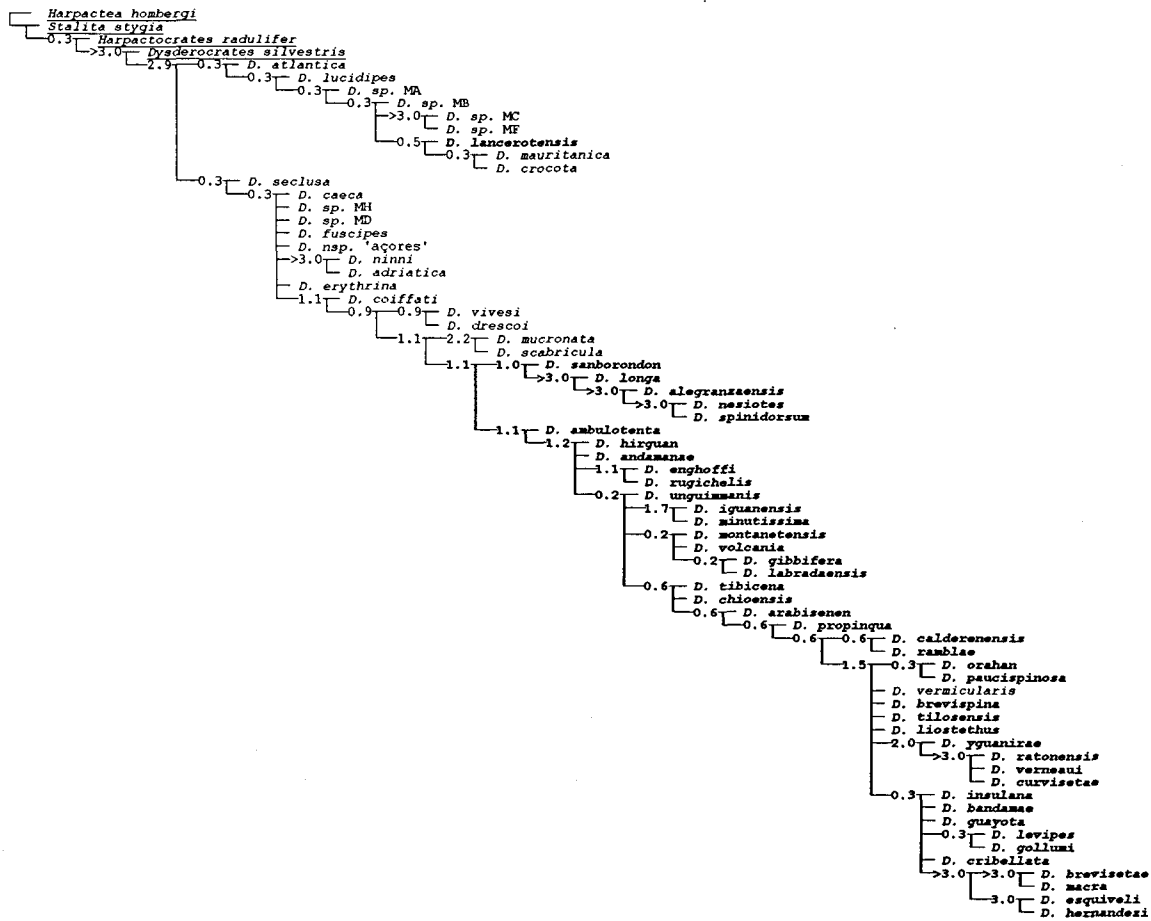


Figura 38.- Arbres de consens estrictes dels arbres amb un valor màxim d'ajust sota el criteri de parsimònia amb ponderació intrínseca i amb tots els taxons inclosos. Els representants d'altres gèneres estan subratllats i els endemismes canaris apareixen en negreta. A la base de cada clade s'indica el suport de Bremer, calculat heurísticament amb les següents opcions: h30000, suboptimal 30, h/20; mul\*50, max\*, bsupport. Constant de concavitat= 6, cerca heurística amb els comandaments: h10000, h/100, mul\*250.

## El gènere *Dysdera* a les illes Canàries

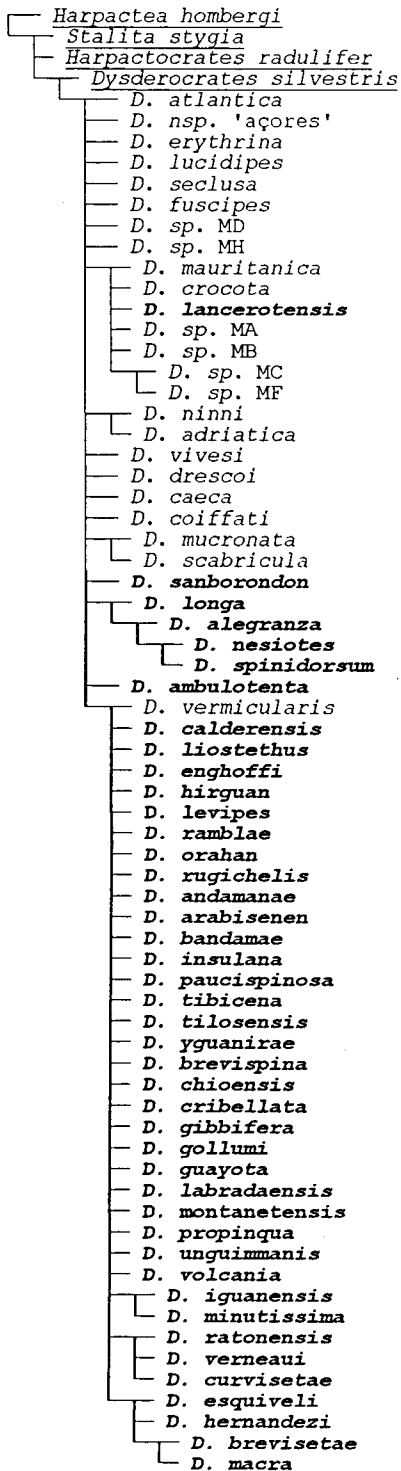


Figura 39.- Arbre de consens estricta del conjunt d'arbres d'ajust màxim obtinguts en les diferents anàlisis realitzades sobre la matriu completa, utilitzant cadascun dels valors possibles de la constant de concavitat ( $1 \leq k \leq 6$ ). Els representants d'altres gèneres estan subratllats i els endemismes canaris apareixen en negreta.

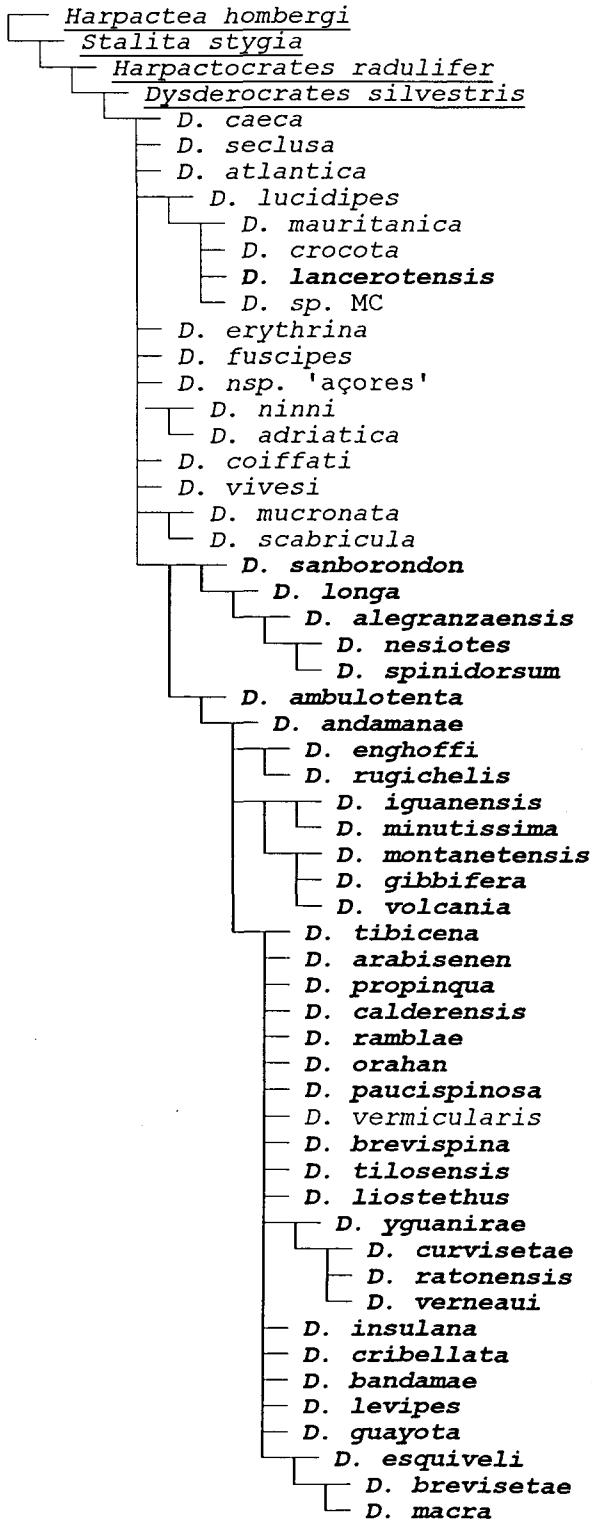


Figura 40.- Arbre de consens estricta del conjunt d'arbres d'ajust màxim obtinguts en les diferents anàlisis realitzades sobre la matriu amb els taxons de mascles desconeguts eliminats, utilitzant cadascun dels valors possibles de la constant de concavitat ( $1 \leq k \leq 6$ ) (cerques heurístiques: h10000, h/20, mul\*100, max\*). Els representants d'altres gèneres estan subratllats i els endemismes canaris apareixen en negreta.

## El gènere *Dysdera* a les illes Canàries

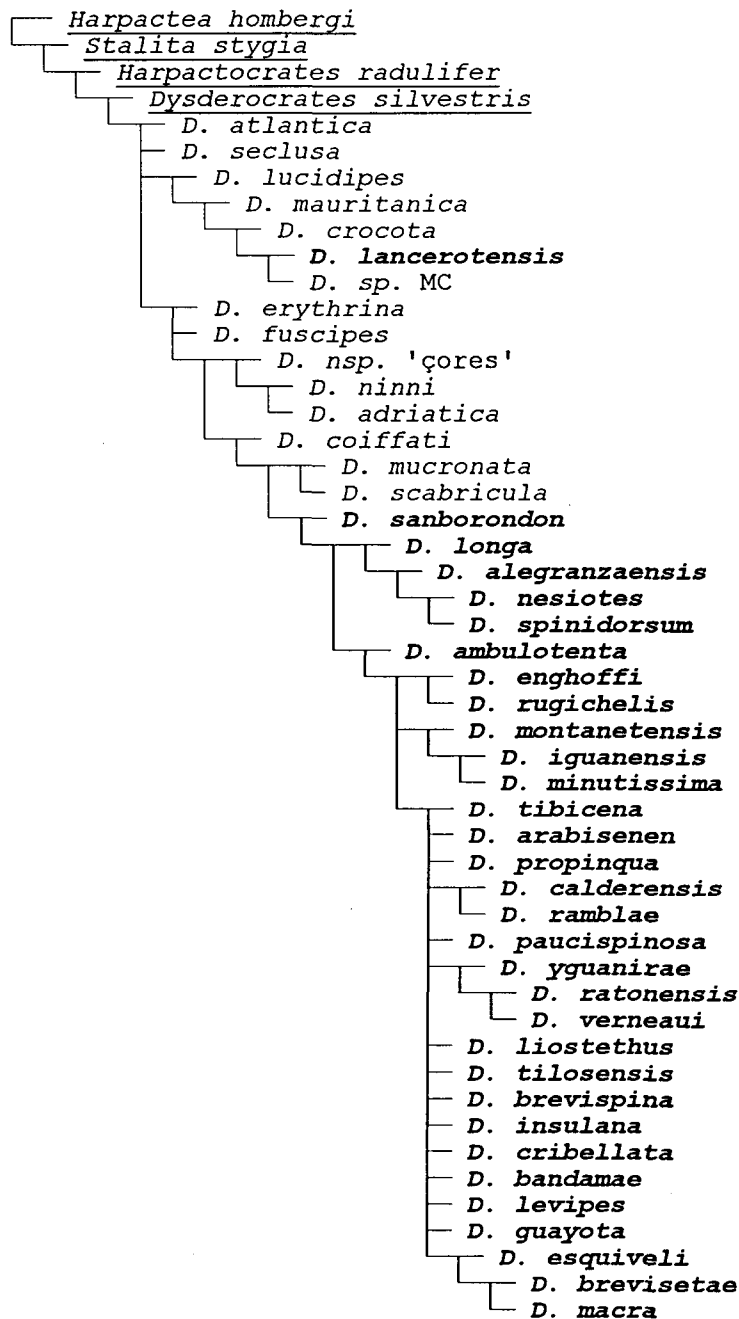


Figura 41.- Arbre de consens estricte del conjunt d'arbres d'ajust màxim obtinguts en les diferents anàlisis realitzades sobre la matriu amb els taxons amb algun dels sexes desconegut eliminats, utilitzant cadascun dels valors possibles de la constant de concavitat ( $(1 \leq k \leq 6)$ ) (cerques heurístiques: h10000, h/20, mul\*100, max\*). Els representants d'altres gèneres estan subratllats i els endemismes canaris apareixen en negreta.

**Taula IV.-** Diferents estadístics descriptius dels resultats de les anàlisis de parsimònia amb ponderació implícita dels caràcters, de les diferents matrius: 'completa', 'no mascles' i 'no femelles'. Les diferents columnes indiquen els valors de la constant de concavitat utilitzat en cadascuna de les anàlisis. Num. arbres: indica el nombre d'arbres de valor d'ajust màxim (*maximum fit*) trobats a l'anàlisi, Ajust: valor d'ajust màxim dels arbres trobats i entre parèntesis el mateix valor reescalat i expressat en percentatge, Passos: llargada en nombre de passos dels arbres d'ajust màxim. Per cadascuna de les diferents classes de caràcters es dona el valor d'ajust reescalat i expressat en percentatge resultant de la suma dels valors d'ajust individual dels caràcters inclosos en la mateixa.

<b>Completa</b>	<b>k=1</b>	<b>k=2</b>	<b>k=3</b>	<b>k=4</b>	<b>k=5</b>	<b>k=6</b>
Num. arbres	2514	124	2	16	15	29
Ajust	288,9 (37%)	336,9 (39%)	370,7 (40%)	396,6 (42%)	416,9 (43%)	433,7 (44%)
Passos	475-486	470-476	469-470	464-465	462-465	460-462
<b>Classes</b>						
somàtics	25-29%	26%	25%	25%	24%	24-25%
bulb	38-43%	42-43%	45%	49-50%	52%	53-54%
endogí	43-47%	39%	53%	51%	53%	55-56%
<b>No mascles</b>	<b>k=1</b>	<b>k=2</b>	<b>k=3</b>	<b>k=4</b>	<b>k=5</b>	<b>k=6</b>
Num. arbres	45	4	32	64	13	7
Ajust	295,6 (38%)	346,4 (40%)	381,4 (41%)	407,4 (42%)	427,6 (44%)	444,6 (44%)
Passos	419-425	416-417	416-421	410-420	409-411	409-410
<b>Classes</b>						
somàtics	30%	28%	26-27%	25-26%	26-27%	26-27%
bulb	38%	42%	45%	48-49%	50-51%	52%
endogí	48%	52%	55%	54-57%	56%	57%
<b>No femelles</b>	<b>k=1</b>	<b>k=2</b>	<b>k=3</b>	<b>k=4</b>	<b>k=5</b>	<b>k=6</b>
Num. arbres	72	1	2	4	3	2
Ajust	293,4 (38%)	347,7 (40%)	384,4 (42%)	410,8 (44%)	430,8 (45%)	447,9 (46%)
Passos	365-368	365	365-366	362-363	363	360
<b>Classes</b>						
somàtics	30%	28%	27%	27%	27%	28%
bulb	38%	43%	47%	49%	52%	54%
endogí	48%	52%	55%	56%	56%	57%

Tanmateix, hi ha dues agrupacions que poden trobar-se en totes les anàlisis, tant ponderades diferencialment com uniforme, els clades *D. brevisetae* + *D. macra* i *D. esquiveli* + *D. hernandezii*. Finalment, hi ha dos clades addicionals que, malgrat no aparèixer en les anàlisis amb ponderació uniforme, són recolzats en totes les anàlisis amb ponderació diferencial: el clade format pels dos clades anteriorment esmentats (*D. brevisetae* + *D. macra* + *D. esquiveli* + *D. hernandezii*) i el clade format per (*D. verneai* + *D. curvisetae* + *D. ratonensis*).

### **4.2.1.3. DISCUSSIÓ**

#### **4.2.1.3.1. Anàlisis amb ponderació uniforme: consideracions generals**

Els resultats de les anàlisis realitzades amb ponderació uniforme mostren que els caràcters utilitzats en aquest estudi presenten un nivell inusualment elevat d'homoplàsia (**taula III**). Sanderson i Donoghue (1989), a partir de l'estudi empíric d'un gran nombre de matrius reals, van demostrar que el valor de l'IC té tendència a disminuir a mesura que augmenta el nombre de caràcters. Els mateixos autors van derivar una fórmula per poder calcular l'IC esperat donat un nombre determinat de taxons a la matriu. Malauradament, aquesta fórmula només és vàlida per a matrius amb un nombre de taxons inferior a 60, per la qual cosa només podem calcular el valor corresponent per a les matrius 'no mascles' i 'no femelles', amb 58 i 50 taxons respectivament. El valor d'IC esperat per a una matriu de 58 taxons és 0,34, i per a una matriu de 50 és 0,33. En ambdós casos els valors d'IC observats són ostensiblement menors, 0,26 i 0,28, respectivament. Tanmateix, i malgrat que el grau d'homoplàsia és elevat en totes les classes, no en totes elles té el mateix nivell. Així, els caràcters somàtics, són en tots els casos, els que tenen uns valors menors d'IC i, per tant, els que mostren un major grau d'homoplàsia, mentre que els caràcters de l'endogí són els que tenen valors més grans i per tant els menys homoplàsics (**taula**

III). Malgrat l'infreqüent nivell d'homoplàsia dels caràcters estudiats, les matrius construïdes posseeixen una clara estructura o senyal filogenètica, tal i com demostren els resultats del test TS. Una dada addicional que recolza aquesta afirmació és que els valors de l'IC esperats en matrius amb caràcters aleatoritzats, calculats a partir de l'equació de Klassen i col. (1991), estan molt per sota dels obtinguts per a les matrius estudiades (0,05; 0,06 i 0,07 per a matrius de 70, 58 i 50 taxons, respectivament).

Llevat d'algunes excepcions, els valors de suport dels clades són baixos. Amb tot, els valors de  $t_i$ , que és una mesura de l'estabilitat global de l'arbre, no són excepcionalment baixos si els comparem amb els valors llistats per Bremer (1994) per a un cert nombre de matrius de caràcters reals (són superiors a 7 dels 12 exemples tabulats). Tanmateix, cal tenir en compte que una bona part del valor de  $t_i$  és degut a la monofília del gènere *Dysdera* envers els altres gèneres inclosos a les anàlisis.

El baix nivell de resolució observat en els consensos derivats dels arbres de cadascuna de les matrius no és principalment degut a l'existència de conflictes en la forma en què els caràcters són considerats entre diferents arbres, amb excepció feta de la matriu 'no femelles', tal i com indiquen els valors de CC (taula III). A més, la correlació existent entre els valors de CC i el tant per cent de *missing data* de les matrius, suggereixen que la causa principal és el fenomen anomenat de *wildcard* (Nixons i Wheeler 1992), el qual consisteix en el canvi radical de posició d'un determinat taxó en diferents arbres, degut a la presència en el taxó d'un elevat nombre de *missing data*.

#### **4.2.1.3.2. Anàlisis amb ponderació diferencial: consideracions generals**

La qüestió de la ponderació diferencial dels caràcters en les anàlisis cladístiques és subjecte d'un intens debat, tal i com s'ha esmentat a la **Metodologia general**. Alguns autors defensen aquesta aproximació i inclús proclamen que és inherent a la utilització del criteri de parsimònia (Farris 1969, Platnick i col 1991, Goloboff 1993,



Rognes 1997), mentre que d'altres la consideren contrària al principi de testabilitat subjacent a la filosofia cladística (Kluge 1997). Deixant de banda consideracions teòriques, el que sembla estar clar és que la ponderació diferencial dels caràcters a través del criteri de maximització del seu ajust envers els cladogrames, presenta uns certs avantatges sobre altres mètodes de més àmplia difusió, bàsicament la ponderació successiva (Farris 1969; Carpenter 1988, 1994), degut a la seva independència d'un conjunt inicial d'arbres i a la de ser un mètode no iteratiu i que, per tant, permet d'avaluar tots els arbres possibles en lloc de limitar-se a submostres dels mateixos. Tanmateix, aquest criteri introdueix una certa subjectivitat a l'anàlisi, degut a què el valor de la constant de concavitat ( $k$ ) és fixat per l'usuari. Tal i com clarament il.lustren els resultats obtinguts en aquest estudi, diferents valors de  $k$  poden donar lloc a resultats irreconciliables. Curiosament, en els tres únics treballs publicats utilitzant aquesta aproximació, s'han escollit valors diferents de  $k$ . Així Goloboff (1995b), en una anàlisi cladística de la família Nemesiidae (Araneae, Mygalomorpha), utilitza una  $k= 4$ ; Szumik (1996), en un treball sobre les relacions filogenètiques de les diferents famílies de l'ordre Embioptera (Insecta), selecciona una  $k= 5$  i, finalment, Rognes (1997) en un estudi filogenètic de la família Calliphoridae (Insecta, Diptera), després d'analitzar els resultats obtinguts amb els diferents valors de  $k$ , escull els arbres corresponents a  $k= 2, 3$  i alguns de  $k= 4$ . Tanmateix, l'objectiu del present estudi no és escollir un arbre o un valor de  $k$  determinat, sinó analitzar l'efecte d'aquest paràmetre a les anàlisis. El baix nivell de resolució ( $R= 21,7\%$ ;  $42,1\%$  i  $63,2\%$  per 'completa', 'no mascles' i 'no femelles' respectivament) dels arbres de consens derivats dels resultats de l'anàlisi de cadascuna de les matrius sota tots els valors possibles de  $k$  (**figures 39-41**), demostren la gran influència d'aquest paràmetre. Ara bé, no tots els valors de  $k$  donen resultats igualment incongruents. Així, la major incongruència es dona entre els arbres obtinguts per a  $k \leq 3$  i els obtinguts per a  $k \geq 4$ , i els arbres de cadascun dels dos grups presenta una certa semblança entre si. Amb tot, l'eliminació de taxons amb *missing data* influeix en el valor llindar de  $k$ , de manera que per a la matriu 'no femelles' els arbres obtinguts amb  $k= 4$  són més semblants als arbres obtinguts per  $k \leq 3$  que no pas als arbres per  $k \geq 5$ .

En general, els arbres obtinguts per una determinada matriu i valor de  $k$  són més congruents entre ells que no entre els arbres obtinguts en les anàlisis uniformement ponderades, tal i com mostren els seus arbres de consens. Malgrat això, el grau de recolzament dels diferents clades (suport de Bremer) és, en la major part dels casos, igualment baixa.

Al contrari del que passa als arbres de l'anàlisi de la matriu 'completa' uniformement ponderada, els taxons amb un nombre elevat de *missing data* no semblen tenir un comportament de tipus *wildcard* especialment destacable. Tanmateix, aquests *missing data* sí que tenen certa influència en els resultats finals, com es pot comprovar en comparar els arbres provinents de les anàlisis de les diferents matrius amb un mateix valor de  $k$ .

#### **4.2.1.3.3. Relacions filogenètiques de les espècies canàries basades en caràcters morfològics**

La robustesa d'un cert clade enfront de pertorbacions en determinats paràmetres de l'anàlisi es pot considerar com a una mesura del nivell de confiança en l'existència 'real' del mateix (Wheeler 1995). D'altra banda, la comparació dels resultats obtinguts sota combinacions particulars d'aquests paràmetres ens pot ajudar a comprendre sota quines circumstàncies i degut a quines causes apareixen determinats clades. En aquest treball s'ha estudiat l'efecte de dos paràmetres concrets: la presència de taxons amb *missing data* a la matriu i la ponderació diferencial dels caràcters. Aquest últim ha estat introduït a les anàlisis a través de la utilització del criteri de maximització de l'ajust dels caràcters (Goloboff 1993). Tot i que el conjunt d'anàlisis realitzades posen de manifest una gran inestabilitat en bona part dels clades obtinguts, certs resultats es repeteixen al llarg de tots els arbres examinats. Així, l'espècie *D. lancerotensis*, endemisme de les illes Canàries orientals, està sempre més relacionada amb espècies continentals que amb qualsevol altre endemisme canari. En concret, aquesta espècie sempre forma part del mateix clade que les

## El gènere *Dysdera* a les illes Canàries

espècies marroquines *D. lucidipes* i *D. mauritanica* i l'espècie cosmopolita *D. crocota*. D'altra banda, i malgrat que *D. lancerotensis* va ser originalment descrita com a una subespècie de *D. crocota*, aquestes espècies no són en cap de les anàlisis espècies germanes.

La major part d'anàlisis recolzen l'existència d'un clade a on s'inclou la resta d'endemismes canaris, ja sigui com a grup monofilètic (incloent-hi sempre *D. vermicularis* de Cabo Verde!) o bé incorporant un petit nombre d'espècies continentals. L'única anàlisi que no recolza un clade comú per a les espècies canàries<sup>2</sup> és la de la matriu 'completa' amb els caràcters uniformement ponderats, els arbres de la qual situen als endemismes de les illes orientals en un clade a part format principalment per espècies continentals. Una primera dada que fa posar en dubte aquest resultat és l'elevat grau d'homoplàsia dels caràcters responsables del mateix. Això es posa de manifest comparant els caràcters que disminueixen passos en el consens dels arbres més parsimoniosos envers aquells que disminueixen passos en el consens dels arbres més parsimoniosos sota el constreïment de monofília de les espècies canàries. En el primer cas s'estalvien passos en 19 caràcters, mentre que en el segon cas s'estalvien en 12. Tanmateix, en comparar l'IR d'ambdós grups de caràcters, com a mesura del seu grau d'homoplàsia, es comprova que aquest és més alt (IR= 0,58) en els caràcters que recolzen el consens que conté les espècies canàries com a monofilètiques que no pas en els caràcters que recolzen el consens amb aquestes espècies separades en dos grups (IR= 0,54). D'altra banda, la resta d'anàlisis amb ponderació uniforme realitzats sobre matrius a on s'han eliminat parcial o totalment els taxons amb un dels sexes desconeguts, recolzen la pertinença dels endemismes canaris a un clade comú. Això suggereix la possibilitat de què la divisió del gruix d'espècies canàries en dos grups no estretament relacionats sigui un artefacte lligat a la presència d'un elevat nombre de *missing data*. Però de quina manera afecten els *missing data* a l'anàlisi? A la **taula III** es representen els valors de l'IR dels arbres obtinguts per a cadascuna de les matrius

---

<sup>2</sup> A partir d'aquest moment, quan es faci referència al conjunt d'endemismes canaris, s'exclou d'aquests l'espècie *D. lancerotensis*, la qual, com ha quedat demostrat, pertany a un clade no directament relacionat amb la resta d'espècies canàries.

considerant, d'una banda, tots els caràcters i, de l'altra, cadascuna de les classes de caràcters per separat. S'observa que els valors totals són els mateixos independentment de la matriu analitzada. En el cas dels caràcters del bulb o de l'endogí, malgrat que hi ha petites diferències entre els valors d'aquest índex dels arbres de cadascuna de les matrius, no s'observa cap relació concreta amb el nombre de *missing data*. Ara bé, els valors dels IR dels caràcters somàtics sí que presenten una correlació amb l'existència de *missing data*. Així, els valors més alts es donen en els arbres obtinguts de la matriu 'completa' (la que té un nombre més alt de *missing data*), als arbres de la matriu 'no mascles' (menys *missing data* que l'anterior) són una mica inferiors i als arbres de la matriu 'no femelles' (cap *missing data* degut a manca d'informació sobre el caràcter) es troben els més petits. L'IR s'interpreta com una mesura de la proporció de sinapomorfies aparents que, donat un cert arbre, poden acceptar-se com a veritables sinapomorfies. Això vol dir que als arbres derivats de la matriu 'completa' els caràcters somàtics tenen una major influència en la delimitació dels diferents clades, ja que hi ha una major part d'estats de caràcters somàtics que són sinapomorfies. Per tant, sembla existir una relació més o menys directa entre un nombre més gran de sinapomorfies somàtiques i l'existència de dos clades d'espècies canàries no relacionats. Un recolzament addicional a aquesta observació es deriva dels arbres obtinguts en les anàlisis amb ponderació diferencial. Tal i com s'ha esmentat en els resultats, només a dues de les 18 anàlisis realitzades amb ponderació diferencial es rebutja la monofília dels endemismes canaris, alhora que en cap cas es posa en dubte l'existència d'un clade comú, tal i com passa a l'anàlisi de la matriu 'completa' uniformement ponderada. Quan s'obtenen els valors de l'IR de les diferents classes de caràcters a cadascuna de les anàlisis (dades no mostrades), s'observa que en tots els casos els valors d'IR dels caràcters somàtics són molt menors que els obtinguts en les anàlisis uniformement ponderades (entre 0,35 i 0,41), mentre que els IR dels caràcters del bulb i de l'endogí són ostensiblement més grans (0,70-0,72 i 0,73-0,76, respectivament). Val a dir que, a més, sembla existir una certa relació entre la  $k$  utilitzada i l'IR dels caràcters somàtics, de manera que com més gran és  $k$  més gran és també el valor de l'IR. De totes aquestes dades es desprèn que la presència d'un elevat nombre de *missing data* a la matriu 'completa', localitzats

exclusivament en els caràcters dels bulb i l'endogí, té com a conseqüència que a les anàlisis amb tots els caràcters igualment ponderats hi hagi una major proporció de caràcters somàtics interpretats com a sinapomorfies, la qual cosa alhora comporta l'aparició dels endemismes canaris en dos clades no directament relacionats. Aquesta situació no es dona a les anàlisis amb ponderació diferencial perquè els caràcters somàtics, en el seu conjunt, col·laboren molt poc al valor d'ajust dels cladogrames, tal i com mostra la **taula IV**. Això no obstant, es podria argumentar que a les anàlisis amb ponderació diferencial els caràcters del bulb o de l'endogí reben pesos més alts degut a què els *missing data* només es troben en aquests caràcters, la qual cosa podria comportar una reducció en el nombre de passos extres observats en aquests caràcters. Tanmateix, i tal com es mostra a les **taula IV**, la manca de correlació entre el valor d'ajust reescalat de cada classe de caràcter i la reducció dels *missing data* tant de mascles com de femelles, sembla negar aquesta possibilitat.

Tot i que a la resta d'anàlisis es recolza l'existència d'un clade comú pels endemismes canaris, en algunes d'aquestes unes poques espècies continentals queden incloses dins del mateix. En tots aquests casos, les espècies continentals apareixen o bé com a grup germà del clade format pels endemismes centre-occidentals, o bé agrupant-se amb les espècies més basals d'aquest clade i, en totes dues situacions, posteriorment al brancatge dels endemismes orientals. Les espècies continentals implicades, que segons l'anàlisi són *D. vivesi*, *D. caeca* i/o *D. drescoi*, comparteixen dos trets en comú: presenten caràcters troglomorfs (bàsicament reducció ocular) i no es coneix un dels seus sexes (la femella a *D. vivesi* i *D. caeca* i el mascle a *D. drescoi*). Curiosament, les dues espècies centre-occidentals basals que apareixen associades a aquestes espècies continentals (*D. ambulotenta* i *D. labradaensis*) presenten també caràcters troglomorfs (reducció ocular) i, a més, en una d'elles (*D. labradaensis*) es desconeix el mascle. D'altra banda, els caràcters que recolzen l'agrupament de les espècies continentals i canàries esmentades presenten un elevat nivell d'homoplàsia, tal i com es demostra a les anàlisis amb ponderació diferencial, on els caràcters són precisament ponderats en funció de la seva homoplàsia, i a on només en dues anàlisis s'observa aquesta situació. Les úniques excepcions (els arbres obtinguts de l'anàlisi de la matriu 'completa' amb  $k=4$  i alguns

dels obtinguts amb  $k=5$ ) mostren a *D. drescoi* com a espècie germana de *D. ambulotenta* i a les dues espècies com a grup germà de la resta d'endemismes centre-occidentals. Quan es tracen les sinapomorfies que recolzen aquests clades comuns a tots els arbres, s'observa que l'única sinapomorfia que uneix *D. drescoi* i *D. ambulotenta* és la pèrdua d'ulls, mentre que les sinapomorfies que situen a *D. drescoi* dins dels endemismes canaris fan referència sense excepcions a caràcters del bulb masculí, dades que a *D. drescoi* estan codificades com a *missing data*. Les dades exposades fan considerar, molt dubtosa la pertinença de les espècies continentals esmentades al clade comú de les espècies canàries.

Un altre resultat força ben recolzat per les diferents anàlisis es la divisió de les espècies canàries en dos grups, un format per endemismes orientals i l'altre per endemismes centre-occidentals, el qual sempre inclou de manera inequívoca l'espècie de Cabo Verde *D. vermicularis*. L'única espècie oriental la posició de la qual és sensible a pertorbacions dels paràmetres estudiats és *D. sanborondon*. Aquesta espècie pot aparèixer, o bé com el brancatge més basal del clade monofilètic que inclou totes les espècies orientals, o bé com a grup germà de la resta d'endemismes canaris. Totes les anàlisis de la matriu 'completa' (exceptuant  $k=4$ ) i les anàlisis amb ponderació diferencial de 'no mascles' recolzen la primera opció, mentre que totes les anàlisis de 'no femelles' i les de ponderació uniforme de 'no mascles' recolzen la segona. Aquesta situació suggereix que és la presència, o absència, de certs caràcters en espècies eliminades en algunes de les matrius les que decanten la balança cap a un costat o un altre. La resta d'endemismes orientals són sempre monofilètics i exhibeixen el mateix ordre intern de brancatges.

L'espècie troglomorfa de Tenerife *D. unguimmanis* és, deixant de banda les situacions esmentades anteriorment, l'única espècie centre-occidental que apareix en alguns casos fora del clade format pels endemismes d'aquestes illes. En concret, en alguns arbres de l'anàlisi amb ponderació uniforme *D. unguimmanis* s'uneix a dues espècies continentals: *D. scabricula* i *D. mucronata*. Tanmateix, dels dos caràcters que recolzen aquest clade, un fa referència al bulb copulador, els caràcters del qual són desconeguts a *D. unguimmanis*, i l'altre, que pertany a l'endogí, també es dona en molts endemismes canaris. Totes les anàlisis recolzen la posició basal de *D.*

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

---

*ambulotenta* dins el clade centre-occidental. A continuació apareixen dos clades, el clade gibbifera i el clade rugichelis, la monofília, composició exacta i posició relativa dels quals és sensible a la presència d'espècies amb codificacions incompletes (bàsicament *D. andamanae*, *D. labradaensis* i *D. hirguan*) i a la ponderació dels caràcters. Les restants espècies són monofilètiques a totes les anàlisis, malgrat que la resolució interna és força incongruent quan es canvien els paràmetres de l'anàlisi, a excepció feta de petits clades, alguns recolzats per totes les anàlisis i d'altres només per les anàlisis amb ponderació diferencial.

## **4.2.2. Anàlisi cladística basada en caràcters moleculars**

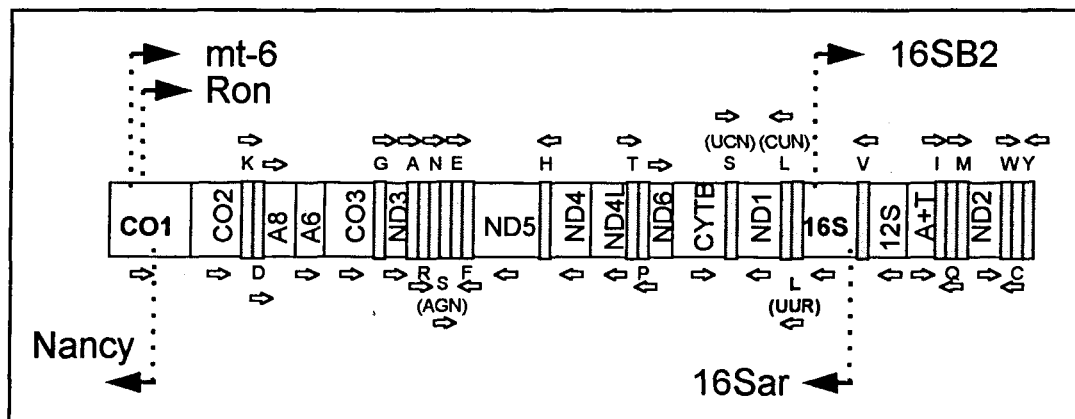
### **4.2.2.1. Consideracions generals**

Les taxes evolutives (nombre de substitucions nucleotídiques per unitat de temps) de diferents parts del genoma, o inclús d'un mateix gen, són variables. Això fa que, potencialment, determinades regions del genoma siguin més escaients que d'altres per resoldre les relacions filogenètiques de determinats taxons, depenent del nivell de divergència existent entre aquests. Així, si els taxons estan estretament relacionats i la taxa evolutiva del gen escollit és molt baixa, és molt probable que els canvis existents en aquest no siguin prou informatius per tal d'establir les relacions genealògiques dels taxons. Per contra, si els taxons són molt divergents i la taxa evolutiva del gen és molt alta, la majoria de posicions estaran saturades i els seus canvis no aportaran tampoc cap informació filogenètica. Afortunadament, a l'actualitat es disposa d'un coneixement més o menys acurat de les taxes evolutives d'alguns gens, la qual cosa juntament amb una inferència prèvia dels possibles rangs de divergència del grup d'organismes d'interès, basada per exemple en consideracions biogeogràfiques, permet tenir una sèrie de criteris previs per a la selecció del fragment de genoma a seqüenciar. D'altra banda, l'existència de treballs anteriors amb taxons d'una edat o diversitat comparables als organismes que es volen estudiar, pot facilitar força aquesta selecció preliminar. Finalment, una altra dada important a tenir en compte en el procés de selecció és que es disposi de *primers* universals per a l'amplificació del fragment escollit i, a més, que el seu funcionament hagi estat comprovat per als taxons a estudiar.



**4.2.2.1.1. El DNA mitocondrial (mtDNA)**

El genoma mitocondrial ha estat àmpliament utilitzat com a font de caràcters per a l'establiment de les relacions filogenètiques a nivell d'espècie (Simon i col. 1994, Brower i col. 1996, i referències allí citades). El mtDNA animal és una molècula circular, tancada i covalent (Moritz i col. 1987) amb una grandària mitjana d'aproximadament 16Kb. La composició gènica d'aquesta molècula està força conservada i inclou (fig. 42): 2 gens dels RNA ribosòmics mitocondrials (subunitat petita, 12S rRNA, i subunitat gran, 16S rRNA), 22 gens dels RNA de transferència (tRNA) i 13 gens proteics que codifiquen per enzims implicats en la transferència d'electrons i la producció d'ATP (els citocrom c oxidases I, II i III; ATPasa 6 i 8; citocrom b i les NADH deshidrogenases 1, 2, 3, 4, 4L, 5 i 6). No existeixen introns i només s'ha descrit una regió no codificant, anomenada regió rica en A+T a artròpodes i *D-loop* a equinoderms i vertebrats, que és la principal responsable de la variabilitat en grandària del mtDNA que pot trobar-se en alguns organismes. La replicació del mtDNA animal és unidireccional i força asimètrica (fig. 42). S'ha descrit reordenacions gèniques en la majoria dels mtDNA dels diferents fílums de metazous estudiats, les quals consisteixen generalment en el canvi de posició dels gens dels tRNAs.



**Figura 42.-** Representació lineal de la molècula del mtDNA de *Limulus polyphemus*, amb l'extrem 5' del CO1 a l'esquerra. Les fletxes petites indiquen la direcció de la transcripció dels diferents gens. Les fletxes més grans indiquen la posició i direcció dels primers utilitzats a aquest estudi. Modificat de Staton i col. (1997).

El DNA mitocondrial (mtDNA) presenta tot un seguit d'avantatges enfront del DNA nuclear per a l'establiment de les relacions filogenètiques a nivell d'espècie, entre els quals destaquen: (1) l'herència materna (amb alguna excepció), (2) l'haploidia i (3) l'absència de recombinació. Aquestes característiques fan que les diferències entre els haplotips siguin únicament degudes a mutacions, mai el resultat de recombinació, per la qual cosa les relacions existents entre els diferents haplotips mitocondrials serà sempre jeràrquica. Tanmateix, això pot conduir de vegades a l'existència de relacions filogenètiques falses entre haplotips de mtDNA d'exemplars que formin part d'una mateixa població amb panmixi (Brower i col. 1996). D'altra banda, degut a la seva herència materna i a què és haploid, la població efectiva per a un genoma mitocondrial és una quarta part de la d'un gen autosòmic. Segons la teoria neutralista, la probabilitat de coalescència de dos haplotips augmenta a mesura que la població efectiva decreix. Per tant, hi ha més probabilitats de què un arbre d'haplotips mitocondrials reflecteixi acuradament un internode curt que no pas un d'autosòmic (Moore 1995).

Una font potencial d'error quan s'utilitzen gens mitocondrials com a marcadors moleculars és l'existència de seqüències mitocondrials integrades al DNA nuclear, les quals han estat descrites per a la majoria de gens mitocondrials, tant a invertebrats com a vertebrats (Zhang i Hewitt 1996). El problema pot ser especialment greu si, com és la situació més freqüent, s'utilitzen *primers* universals per a l'amplificació del fragment estudiat. Tanmateix, aquestes còpies nuclears estan generalment sotmeses a pressions mutacionals diferents i es comporten en molts casos com a pseudogens, la qual cosa pot comportar canvis en la seva composició, aparició de fenòmens d'inserció-deleció o qualsevol altra alteració que faci possible distingir-les dels autèntics gens mitocondrials. Altres situacions que podrien igualment suposar una seriosa limitació a l'utilització de gens mitocondrials en inferència filogenètica són l'existència de pseudogens mitocondrials o la presència d'heteroplàsmia, és a dir, de diferents molècules de mtDNA dins un mateix individu (Moritz i Brown 1986, 1987).

Deixant de banda les limitacions específiques dels gens mitocondrials, hi ha un tot seguit de situacions a on les dades moleculars i, concretament, les seqüències nucleotídiques, poden conduir a la inferència de relacions filogenètiques falses.

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

---

Aquestes situacions inclouen: (1) l'existència d'un polimorfisme ancestral i posterior fixació en un dels llinatges derivats (*lineage sorting*), (2) la presència d'introgressió de DNA d'una espècie propera mitjançant hibridització i (3) la transferència horitzontal de material genètic entre organismes no estretament relacionats a través d'elements transponibles. Si bé l'existència de processos d'hibridització o transposició és relativament fàcil de detectar, això no és així en el cas de la fixació en un llinatge d'un polimorfisme ancestral .

### **4.2.2.1.2. Antecedents dels estudis filogenètics utilitzant seqüenciació del DNA a les Canàries**

No ha estat fins ben entrada la dècada dels 90 que han començat a aparèixer els primers estudis filogenètics d'espècies endèmics de les illes Canàries utilitzant seqüències nucleotídiques del DNA. Pel que fa als estudis amb espècies animals, Thorpe i col. (1994) van utilitzar seqüències nucleotídiques dels gens mitocondrials citocrom b (291pb), citocrom c oxidasa I (465pb) i 12S rRNA (249pb), conjuntament amb d'altres marcadors moleculars com els RAPDs nuclears o els RFLPs mitocondrials, per a resoldre les relacions filogenètiques entre diferents poblacions insulars (Tenerife, La Gomera, La Palma i El Hierro) del llangardaix endèmic *Gallotia galloti* i utilitzant com a grups externs *G. stehlini* de Gran Canaria i *G. atlantica* de Lanzarote. Posteriorment, González i col. (1996) i Rando i col. (1997) van investigar també la filogènia d'aquest grup de llangardaixos endèmics seqüenciant fragments del citocrom b (307pb) i el 12S rRNA (400pb), incloent-hi aquest cop totes les espècies presents a Canàries. D'altra banda, Juan i col. (1995, 1996a, 1996b, en premsa) basant-se en la seqüència nucleotídica de diferents fragments 3' terminals del citocrom c oxidasa I (=CO1) (365pb, 438pb, 200pb i 200pb, respectivament), van analitzar les relacions filogenètiques de les espècies endèmiques dels gèneres d'escarbats tenebrionids *Pimelia* (1995) i *Hegeter* (1996a), així com els patrons filogeogràfics exhibits per les espècies de *Pimelia* presents a Tenerife (1996b) i l'endemisme *Hegeter politus* a les illes orientals (en premsa). Finalment, Izquierdo

(1997) utilitzà 472pb del citocrom c oxidasa I per establir els processos de colonització insular i d'adaptació al medi hipogeu del gènere *Loboptera* (Blattaria, Blattellidae). Pel que fa a plantes, Kim i col. (1996) van inferir les relacions existents entre el gènere *Sonchus* i d'altres gèneres macaronèsics propers (Asteraceae) a partir de l'anàlisi dels dos ITS (*internal transcriber spacer*) dels rDNA nuclears. Böhle i col (1996) van estudiar la colonització i evolució del gènere *Echium* (Boraginaceae) a les illes Macaronèsiques utilitzant diferents fragments no codificants del DNA nuclear i del DNA del cloroplast (1800pb). Finalment, Mes i col. (1997) van utilitzar seqüències de l'espaiador gènic trnL (UAA) - trnF (GAA) del cloroplast i del ITS-2 nuclear juntament amb RAPD's nuclears i dades morfològiques, per establir les relacions filogenètiques del gènere *Monanthes* (Crassulaceae), endèmic de Canàries i les Illes Selvagens, i esbrinar els seus vincles amb espècies continentals de gèneres afins.

#### **4.2.2.1.3. Selecció del marcador molecular**

En general, es considera que per a nivells de divergència petits o intermedis els gens codificadors de proteïnes són més apropiats que els gens ribosomals (Simon i col. 1994). Tanmateix, els gens proteics poden ser poc útils per a nivells de divergència més elevats, ja que les posicions variables (terceres bases) estaran saturades o pròximes a la saturació, mentre que les més conservades poden encara no haver començat a canviar. En aquestes situacions, els gens ribosomals poden ser doncs la millor elecció.

En el nostre estudi, els nivells de divergències dels taxons dels quals es volia establir les relacions filogenètiques comprenien des de l'existent entre poblacions d'una mateixa espècie fins al mostrat per espècies pertanyents a dues subfamílies diferents de la família Dysderidae. L'edat geològica màxima de qualsevol procés d'especiació esdevingut a Canàries és d'uns 25 Ma, que és l'edat geològica de les formacions subaèries més antigues de l'arxipèlag (Ancochea i col. 1996). Tanmateix, les edats de divergència entre alguns taxons canaris i les espècies continentals i, especialment, la divergència existent entre els diferents gèneres de la família inclosos

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

---

a l'estudi, són molt més elevades. Si acceptem que l'origen de la família Dysderidae està lligat a l'aïllament del proto-continent europeu tant de Nord-Amèrica com d'Àfrica -tal i com ha estat proposat a la introducció- l'origen de les diferents subfamílies podria arribar a ser no gaire anterior als 100 Ma. L'àmpli marge potencial de divergències existent entre els taxons inclosos a l'estudi ens va dur a considerar la possibilitat de combinar fragments de dos gens mitocondrials diferents, un codificador de proteïnes i un de ribosomal.

La possibilitat de realitzar una curta estada al laboratori de la Dra. R. Gillespie al *Center for Conservation Research and Training* (Honolulu, Hawaii), ens va oferir l'oportunitat de contrastar tot un seguit de *primers* universals de diferents gens mitocondrials que havien estat utilitzats amb èxit per amplificar DNA d'altres famílies d'aranyes en aquest mateix laboratori. Finalment, es van escollir com a font de caràcters moleculars per a l'anàlisi filogenètic un fragment de la porció 5' del citocrom c oxidasa I (471pb) i un fragment de la meitat 3' del 16s rRNA (d'aproximadament 425pb).

### **4.2.2.2. Material i mètodes**

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

Es van utilitzar un total de 97 exemplars en l'estudi molecular (**taula VI**). Degut a la pràctica absència d'hipòtesis filogenètiques dins la família Dysderidae, es va optar per incloure representants de diferents nivells taxonòmics dins de la família. Així, es van obtenir seqüències mitocondrials per a una espècie de cadascuna de les altres subfamílies de la família Dysderinae: Harpacteinae i Rhodinae, així com de sengles representants de dos gèneres diferents de la subfamília Dysderinae: *Harpactocrates* i *Dysderocrates*. Per tal de testar la posició filogenètica de les espècies endèmiques Canàries en el context del gènere *Dysdera*, es van incloure 10 espècies del gènere

*Dysdera* no endèmiques de l'arxipèlag, una d'elles representada per dues poblacions. Malauradament, i degut principalment a la dificultat de la disponibilitat de material fresc, aquesta mostra està lluny de ser representativa de la diversitat morfològica del gènere. Moltes de les espècies continentals estudiades provenen d'una campanya realitzada al Marroc amb la finalitat concreta de recol·lectar espècies per al present estudi. La seva proximitat a l'arxipèlag, així com la gran afinitat de molts components de la seva fauna, fan d'aquest indret un lloc idoni per a la presència d'espècies més o menys emparentades evolutivament amb el endemismes canaris (Báez 1982, Waldén 1984, Enghoff 1992). Tanmateix, el coneixement que es té del gènere al Marroc és molt pobre i es redueix a unes poques publicacions taxonòmiques (Simon 1882, 1909, 1910; Denis 1945, 1954, 1961) que, com és habitual en la majoria de descripcions antigues d'espècies d'aquest grup, només permeten, excepte casos puntuals, la determinació de mascles. Malgrat que es van recol·lectar prop de 30 exemplars, la majoria eren femelles i només en un cas es va poder determinar l'espècie a la qual pertanyien. En aquestes condicions, es va optar per assignar un codi alfabètic a cadascun dels morfotipus representats a la mostra. En tots els casos es van dipositar espècimens dels morfotipus inclosos a l'anàlisi en la col·lecció del Departament de Biologia Animal de la Universitat de Barcelona (UB) per a la seva consulta i futura determinació. Obviament, es va fer una gran esforç per a l'obtenció de material per a l'estudi molecular de tots els endemismes canaris. A més, es va intentar incloure almenys dos representants de cada espècie amb el criteri de maximitzar la diversitat representada, de manera que si l'espècie estava representada en més d'una illa es van intentar obtenir exemplars de cadascuna d'elles, si l'espècie era endèmica d'una illa, obtenir representants de dues poblacions geogràficament el més distants possibles i, finalment, si només es coneixia una població de l'espècie, mostrejar almenys dos individus d'aquesta. Es van realitzar un total de 5 campanyes de recol·lecció a les illes Canàries que van permetre obtenir bona part del material seqüenciat. Finalment, 39 de les 43 espècies endèmiques de Canàries van poder ser estudiades molecularment: 11 espècies representades només per una població, 21 per dues poblacions, 4 per 3 poblacions, una per 4 poblacions, una per 6 poblacions

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

---

i una per 7 poblacions. Només 4 espècies van quedar fora de l'anàlisi molecular: *D. curvisetae*, *D. hernandezi*, *D. hirguan* i *D. minutissima*.

En la major part dels casos, els espècimens van ser capturats al camp i portats vius al laboratori on es van congelar a -80°. Ocasionalment, alguns exemplars van ser fixats en etanol absolut immediatament després de la seva captura. Finalment, en aquelles espècies a on no va ser possible capturar material fresc, es va intentar d'extreure el DNA del material de col·lecció, fixat en etanol al 70%. En cap cas es van obtenir resultats positius en material fixat anteriorment a l'any 1989.

En general, només es van utilitzar una o dues potes (sempre les anteriors) de cada espècimen. La resta va ser etiquetada i dipositada a la col·lecció. Quan els exemplars eren molt petits, només es van preservar les estructures genitals (el bulb copulador o l'endogí).

### ***4.2.2.2. Obtenció dels caràcters: extracció, amplificació, purificació i seqüenciació del mtDNA***

#### *Extracció del DNA*

El DNA genòmic va ser extret seguint el protocol de Palumbi i col. (1991) amb algunes modificacions. El material provinent d'un sol individu es va homogeneitzar en un Eppendorf de 1,5 ml que contenia 200 µl del següent tampó d'extracció: 10 mM Tris HCl (pH 7,5), 100 mM EDTA, 1% SDS i 20 µg/ml de proteinasa K. Seguidament es va incubar en un bany a 62°C durant un període de 8 hores. Posteriorment, es va afegir un volum (200 µl) de fenol equilibrat amb 1M Tris HCl (pH 7,5) a l'homogenat, es va barrejar durant un minut i es va centrifugar a 14.000 rpm durant 10 minuts. Després de la centrifugació, es va recuperar la fase aquosa i se li va afegir un volum de fenol-cloroform-isoamílic (proporció 25:24:1). Es va centrifugar de nou i es va repetir el procés, aquest cop amb una mescla de cloroform-isoamílic (24:1). El DNA es va precipitar afegint a la fase aquosa obtinguda a l'última centrifugació, mig volum

d'una solució 7,5 M d'acetat d'amoni i es va barrejar bé abans d'afegir-li 3 volums d'etanol absolut. Es va incubar a -20°C i, posteriorment, es va centrifugar a 14.000 rpm durant 10 minuts. En la majoria dels casos, posteriorment a aquesta centrifugació es pot veure un petit *pellet* de color blanquinós a la base de l'ependorf que conté el DNA. Es va eliminar el sobrenedant i es va rentar el *pellet* amb etanol al 70%. A continuació, es va centrifugar novament 10 minuts a 14.000 rpm i es va eliminar altre cop el sobrenedant. Les restes d'etanol es van eliminar posant el tub a una estufa a 60°C durant 20 minuts. Finalment, el *pellet* obtingut es va resuspendre amb 25 µl d'aigua autoclavada i irradiada amb UV. La solució final es va guardar a -20°C.

La concentració aproximada i puresa del DNA obtingut es va valorar per espectrofotometria, i es verificà la qualitat mitjançant electroforesi en gel d'agarosa/TBE (1,8%).

#### *Amplificació del mtDNA*

Els fragments del mtDNA escollits per aquest estudi van ser amplificats selectivament per mitjà de la tècnica de la PCR (*polymerase chain reaction*). Es van utilitzar parelles de *primers* universals que ja havien estat descrits a la literatura i el funcionament dels quals en aranyes ja havia estat contrastat prèviament (R. Gillespie, comunicació personal). A la **taula V** i a la **figura 42** hom pot trobar informació addicional sobre la seqüència i situació a la molècula de mtDNA dels primers utilitzats. En la major part dels casos, el fragment del citocrom c oxidasa I va ser amplificat amb la parella C1-J-1718 (àlies *mt-6*) i C1-N-2191 (àlies *Nancy*). Tanmateix, ocasionalment no es van obtenir amplificacions amb aquesta parella. En alguns d'aquests casos, la utilització del C1-J-1751 (àlies *Ron*) en lloc del C1-J-2186, va permetre finalment amplificar el fragment del COI.

Cal esmentar que la parella de primers *mt-6* i *Nancy* ha estat provada en el nostre laboratori en d'altres organismes, obtenint-se amplificacions positives amb exemplars ibèrics pertanyents als gèneres *Nesticus* (Araneae, Nesticidae), *Leptoneta* (Araneae, Leptonetidae), diversos gèneres de la família *Leiodidae* (Coleoptera) i



## El gènere *Dysdera* a les illes Canàries

exemplars canaris i nord-africans del gènere *Loboptera* (Blattaria, Blattaridae). El fragment del 16S rRNA va ser amplificat utilitzant els primers LR-J-12864 (àlies 16SB2) i LR-N-13398 (àlies 16Sar). S'ha comprovat que aquesta parella de primers dóna també amplificacions positives amb exemplars canaris del gènere *Spermophorides* (Araneae, Pholcidae) i diversos representants de l'ordre Geophilomorpha (Myriapoda, Chilopoda).

**Taula V.-** Composició nucleotídica, gen (C1= Citocrom C oxidasa I, LR= 16S subunitat gran del rRNA mitocondrial), cadena (J= *maJority*, N= *miNority*) i posició a la seqüència del mtDNA de *Drosophila yakuba* (Clary i Wolstenholme 1985) dels primers utilitzats per l'amplificació i seqüenciació del mtDNA.

Seqüència (5'→3')	Gen	Cadena	Posició
GGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCC	C1	J	1718
GGATCACCTGATATAGCATTCCC	C1	J	1751
CCCGGTAAAATTTAAAATATAAACTTC	C1	N	2191
CTCCGGTTTGAAGCTCAGATCA	LR	J	12864
CGCCTGTTTATCAAAAACAT	LR	N	13398

La reacció de la PCR es va dur a terme en un aparell Perkin-Elmer Cetus model 480. La reacció d'amplificació es va preparar en un eppendorf de 0,5 ml, a on es van barrejar 0,2 µl del DNA resuspès, 5 µl de tampó de la polimerasa (x10), 0,5 µl d'una solució 10 mM de dNTPs, 2,4 µl d'una solució 10 mM de cadascun dels primers, 0,3 µl de Dynazyme polimerasa (FINNZYMES) (2 U/µl) i aigua autoclavada i irradiada amb UV, fins a un volum final de 50 µl.

El protocol de temperatures i temps utilitzats per a l'amplificació va ser: 1 cicle inicial de 95°C durant 2 minuts, seguit de 35 cicles de 30 segons a 95°C, 1 minut a 45°C i 1 minut i mig a 72°C i finalment un cicle de 72°C durant 10 minuts. La baixa temperatura d'*annealing* es resultat de la utilització de primers no específics, i per tant no complementaris al 100%. De fet, en algunes ocasions on no es va obtenir amplificació amb el protocol descrit, es van aconseguir resultats positius rebaixant la temperatura d'*annealing* fins a 42°C en els 5 primers cicles. Tanmateix, és important

remarcar que per sota d'aquesta temperatura l'amplificació dels fragments desitjats és difícil d'assegurar degut a la unió inespecífica dels *primers* a d'altres regions del genoma, només lleugerament complementàries (Palumbi i col. 1991).

Els resultats de la PCR es van visualitzar mitjançant electroforesi en gel d'agarosa/TBE (1,8%).

### *Purificació dels fragments amplificats*

Un cop comprovat el producte de la PCR, es va procedir a la purificació del fragment de DNA amplificat utilitzant el kit GeneClean<sup>R</sup> II (Bio 101 Inc.) seguint els protocols subministrats pel fabricant. En un eppendorf de 1,5 ml es van barrejar 125 µl de iodur de sodi 3M, 3 µl de *glass milk* i la totalitat de la reacció d'amplificació sense l'oli mineral (aproximadament 45 µl). Es va barrejar amb el vòrtex fins a la total resuspensió del *glass milk*. Es va mantenir 10 minuts a temperatura ambient remenant cada cert temps per evitar la precipitació del *glass milk*. A continuació es va centrifugar a 14.000 rpm durant 15 segons. Es va descartar el sobrenedant i es va afegir al *pellet* 250 µl de la solució *New Wash* (Na Cl 50 mM, Tris HCl pH 7.5, 100 mM, EDTA 2.5 mM, etanol 50 %). Es va procedir a la dissolució, centrifugació i eliminació del sobrenedant com en el pas anterior. Es va repetir el rentat amb *New Wash* dues vegades més i, un cop eliminat l'últim sobrenedant, es va eluir el DNA afegint 13 µl d'aigua autoclavada i s'incuba en un bany a 55°C durant 3 minuts. Finalment, es centrifugà 30 segons a 14.000 rpm, recuperant aquest cop el sobrenedant, a on es troba el DNA purificat.

### *Seqüenciació*

El fragment purificat va ser seqüenciat directament pel mètode del *cycle sequencing* utilitzant terminadors marcats, que alhora està basat en el mètode de Sanger i col. (1977). Es va utilitzar el kit ABI PRISM<sup>TM</sup> Dye Terminator Cycle Sequencing Ready

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

---

Reaction amb AmpliTaq DNA Polimerasa, FS. La reacció de seqüència es va preparar en un eppendorf de 0,5 ml on es van barrejar: 0,5 µl de DMSO, 3,2 pmols d'un dels primers d'amplificació, 10-30 ng/µl del fragment de DNA purificat (aprox. 0,2µl), 4 µl del *Terminator Ready Reaction Mix* i aigua esterilitzada i irradiada fins a un volum final de 10 µl. El DMSO es va afegir perquè ajuda a prevenir la renaturalització dels fragments amplificats que pot afectar negativament la seqüenciació (Thomas i Kocher 1993). La reacció de seqüència es va dur a terme en un Perkin-Elmer Cetus model 480 amb el següent protocol de temperatures: 25 cicles de 30 segons a 96°C, 15 segons 50°C i 4 minuts a 60°C cada cicle.

Un cop finalitzada la reacció es va procedir a la purificació dels productes. En un eppendorf de 1,5 ml es van barrejar 25 µl d'etanol al 95% amb 1 µl d'acetat de sodi 3 M (pH 4,6) i es va afegir el 10 µl de la reacció de seqüència. Prèviament vortejat, es va posar en gel durant 10 minuts i posteriorment es va centrifugar durant 25 minuts a 14.000 rpm. Es va descartar el sobrenedant i es van afegir 125 µl d'etanol al 70%. Es va decantar l'etanol i el *pellet* es va assecar al buit durant 15 minuts. Finalment, la reacció de seqüència va ser processada en els Serveis Científico-Tècnics de la Universitat de Barcelona amb un seqüenciador automàtic ABI PRISM™ 377.

En tots els casos, les dues direccions del fragment amplificat van ser seqüenciades per tal de minimitzar la presència de posicions nucleotídiques dubtoses.

#### ***4.2.2.2.3. Alineació de les seqüències***

Les seqüències obtingudes van ser manipulades amb el programa GDE (*Genetic Data Environment*) per a OpenWindows 3.0 en un Sun Sparc Station IPS.

La seqüència de *Drosophila yakuba* (Clary i Wolstenholme 1985) va ser utilitzada en ambdós gens com a referència per a l'alineació de les seqüències obtingudes. En el cas del fragment amplificat del COI, l'alineació va resultar trivial degut a l'absència de mutacions de tipus *indel* (insercions-deleccions). Contràriament, la majoria de seqüències del fragment amplificat del 16S rRNA presentaven variabilitat

en la seva longitud, la qual cosa indicava la presència inequívoca de mutacions *indel*. L'existència d'aquest tipus de mutacions pot complicar molt l'assignació de l'homologia posicional en la cadena nucleotídica, ja que fa necessària la intercalació d'espais o *gaps* a la seqüència. Els RNA ribosòmics funcionals presenten una estructura secundària resultat del plegament de la pròpia molècula. En aquestes estructures secundàries es reconeixen bàsicament dos tipus de formacions: els *stems*, que són zones de doble cadena mantingudes per enllaços d'hidrogen, i el *loops* que són zones de cadena simple. El fet de què la majoria de funcions que ha de realitzar la molècula estan estretament lligades a la seva estructura secundària, ha comportat que aquesta hagi estat fortament conservada al llarg de l'evolució. Això suposa que, d'una banda, les mutacions de tipus *indel* s'acumulin principalment en llocs no directament implicats en el manteniment de l'estructura secundària, és a dir, bàsicament als *loops*, i que, de l'altra, quan apareixen mutacions nucleotídiques a una zona de *stem*, aquestes tendeixin a ser compensades en la cadena complementària. Aquesta informació pot ser extremadament útil en l'assignació de l'homologia de les diferents posicions nucleotídiques i, per tant, en l'alineació de les seqüències (Kjer 1995). Inicialment, les seqüències del fragment del 16S rRNA van ser alineades automàticament utilitzant el programa Clustal V (Higgins i col. 1992), amb els paràmetres definits per defecte. Els alineaments resultants van ser posteriorment modificats tenint en compte l'estructura secundària. A partir de la comparació de diferents models d'estructures secundàries descrits a la literatura tant d'altres artròpodes [*Drosophila yakuba* i *Aedes albopictus* (Díptera) (Gutell i Fox 1988), *Lymantria dispar* (Lepidoptera) (Davis i col. 1994)], així com de grups filogenèticament més llunyans [*Caenorhabditis elegans*, *Ascaris suum* (Nematoda) (Gutell i col. 1993, Okimoto i col. 1994) i *Pygocentrus nattereri* (Teleostei) (Ortí i col. 1996)], vam construir un model d'estructura secundària per a l'espècie endèmica *Dysdera ramblae*, el qual es mostra a la (fig. 43).

Un cop obtinguts els alineaments definitius, els *primers* van ser eliminats i per tant no estan inclosos en cap de les anàlisis ni càlculs realitzats posteriorment.

**4.2.2.2.4. Característiques moleculars**

És ben conegut que tant les diferents posicions nucleotídiques dels codons, en el cas de gens codificadors de proteïnes, com les posicions corresponents a *stems* o a *loops* dels gens ribosomals, presenten característiques genètiques i evolutives específiques. Per aquesta raó, en tots els càlculs i anàlisis realitzats es van dividir les posicions nucleotídiques en 5 classes diferents, corresponents a la primera, segona i tercera posició dels codons del COI i als *stems* i *loops* del 16S. Cal esmentar que dins de la classe *stems* es van incloure aquelles posicions corresponents als anomenats *bulldges*, zones de poques bases desaparellades dins de zones més grans de *stems*.

En ambdós gens, la seqüència nucleotídica utilitzada va ser la corresponent a la direcció 5'→3' de la cadena anomenada majoritària (*majority*, Simon i col. 1991). Val a dir que, degut a què la direcció de transcripció dels dos gens és l'oposada, mentre la seqüència nucleotídica utilitzada pel COI es correspon exactament amb la seqüència aminoacídica, la seqüència utilitzada pel 16S és la reversa i la complementària de la corresponent al transcrit funcional. Això vol dir que per inferir al 16SrRNA funcional totes les característiques moleculars descrites pel fragment analitzat en aquest estudi, cal bescanviar les A per T(U) i les G per C.

Pel càlcul de diferents paràmetres moleculars com la composició de bases o la proporció de llocs variables o nombre de cadascun dels tipus de canvis, es va utilitzar el programa MEGA v. 1.01. (Kumar i col. 1993), combinat amb els programes LOTUS 123 v. 4.01. i SigmaPlot v. 1.02a., per a realitzar càlculs addicionals i per a la representació gràfica. Malauradament, MEGA no permet utilitzar el *gaps* en el càlcul d'alguns dels estadístics estudiats. En aquests casos, es va utilitzar l'opció *Pair-wise Deletion* que elimina les posicions amb *gaps* només en les comparacions dos a dos, reduint la pèrdua d'informació. Ocasionalment, i per tal d'incloure la informació relacionada amb els *gaps* en algun dels càlculs, es va utilitzar el programa NONA v. 1.5.1. (Goloboff 1996a).

En cap cas es van corregir les dades enfront la possible existència de substitucions múltiples (saturació). Si bé aquesta aproximació suposa moltes vegades la subestimació del grau de divergència o del nombre de canvis nucleotídics entre els

taxons, evita la incorporació de models evolutius explícits, i per tant la reducció del poder de testabilitat dels resultats (Kluge 1997).

El nombre de cadascuna de les substitucions nucleotídiques es va derivar de la comparació entre seqüències dos a dos (*pairwise comparisons*), en lloc de reconstruir-les a partir dels arbres obtinguts per parsimònia, per tal de simplificar el procés i evitar alguns dels problemes associats a les reconstruccions dels nodes interns quan s'utilitzen dades moleculars (Collins i col. 1994). Val a dir, però, que aquesta aproximació presenta també serioses limitacions (Mindell i Thacker 1996)

Es van construir corbes de saturació (*saturation plots*) per a cadascuna de les classes nucleotídiques definides, amb l'objectiu de posar de manifest la possible existència de saturació en alguns dels canvis esmentats. Aquestes corbes es van obtenir traçant el nombre de canvis en funció de la divergència genètica sense corregir calculada pel gen corresponent. Cal tenir en compte però, que aquest mètode de visualització de l'homoplàsia està lluny de ser perfecte i, de fet, ha estat fortament criticat (Allard i Carpenter 1996), ja que assumeix que les comparacions entre taxons dos a dos són dades independents, quan en realitat els taxons estan relacionats els uns amb els altres mitjançant, precisament, la filogenia.

Per a l'estudi a nivell d'aminoàcids, es van traduir les seqüències nucleotídiques obtingudes pel COI utilitzant el codi genètic mitocondrial de *Drosophila*. Recentment, ha aparegut publicada per primera vegada l'estructura completa del mtDNA d'un quelicerat, el xifosur *Limulus polyphemus* L. (Staton i col. 1997), i cal destacar que no s'observa cap diferència en el codi genètic utilitzat per aquesta espècie i el descrit per a *Drosophila*. Els diferents estadístics van ser calculats mitjançant MEGA.

#### **4.2.2.2.5. Estructura filogenètica i congruència entre les diferents classes nucleotídiques**

La presència de senyal filogenètica tant a les matrius parcials de cadascun dels gens com a la matriu combinada, va ser contrastada mitjançant el test de suport total TS

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

---

(Källersjö i col. 1992), tal i com s'implementa al programa RNA (Farris 1994). En tots els casos es van utilitzar un total de 1.000 permutacions de les matrius originals, la qual cosa suposa un nivell de significació del 0,001.

La possible existència d'incongruència entre alguna de les classes nucleotídiques predefinides va ser analitzada utilitzant el test ILD (Mickeyvitch i Farris 1981, Farris i col. 1994), mitjançant el programa ARN (Farris i col. 1994). Prèviament a l'aplicació del test, es van eliminar de les matrius tots els caràcters no informatius, ja que aquests poden influenciar el resultat si existeixen grans diferències en el nombre d'aquest tipus de caràcters entre les particions (Cunningham 1997a), tal i com ocorre en el nostre cas. Als diversos tests realitzats es van utilitzar un mínim de 1.000 i un màxim de 10.000 permutacions dels caràcters de les particions originals. Quan es van dur a terme tests múltiples, es va aplicar la correcció de Bonferroni al nivell de significació obtingut (Rice 1989). Pel fragment del COI, es va testar simultàniament la possible incongruència entre les primeres, les segones i les terceres posicions dels codons, i pel 16S es va testar la incongruència entre *stems* i *loops*. A la matriu combinada es van realitzar diversos tests, es va contrastar la incongruència entre els dos gens, es va realitzar un test múltiple entre les 5 classes nucleotídiques definides, i es va testar la possible incongruència entre totes les classes dos a dos.

### ***4.2.2.2.6. Anàlisi cladística***

Prèviament a l'anàlisi, es va eliminar de les matrius els taxons invariables. Els dos gens van ser analitzats per separat (anàlisi parcial) i conjuntament (anàlisi combinada o simultània). A totes les anàlisis es van utilitzar cerques heurístiques (ja que el nombre de taxons estudiats va fer impossible l'utilització d'algorismes tipus *branch-and-bound*) mitjançant almenys 100 iteracions d'addició a l'atzar de taxons, construcció d'un arbre de Wagner inicial i reordenació posterior de les branques tipus TBR. Les opcions i comandaments específics de cadascuna de les anàlisis pot trobar-se als peus de figura dels arbres de consens resultants. Les cerques dels arbres més parsimoniosos van ser realitzades amb el programa NONA v. 1.5.1., excepte en

algunes anàlisis amb ponderació diferencial, els programes utilitzats a les quals s'especifica més endavant. Només es van acceptar com a vàlids aquells arbres obtinguts amb recolzament no ambigu per tots els seus clades alhora. Els valors de l'IC corresponen als obtinguts eliminant els caràcters no informatius.

Les matrius parcials van ser analitzades únicament sota el criteri de parsimònia uniformement ponderada. Per contra, la matriu combinada va ser sotmesa a diverses anàlisis de parsimònia utilitzant diferents esquemes de ponderació, amb l'objectiu de detectar aquells clades més sensibles a pertorbacions dels paràmetres de les anàlisis, alhora que per estudiar l'efecte d'aquestes pertorbacions sobre l'elecció d'un arbre o un altre. Val a dir que els esquemes de ponderació escollits constitueixen una submostra, força representativa al nostre entendre, de l'amplíssim ventall de mètodes de ponderació descrits a la literatura. La justificació i l'aplicabilitat de la major part d'aquests mètodes ha estat àmpliament discutida a la **Metodologia general**. Els esquemes de ponderació utilitzats van ser:

1. Eliminació de la tercera base dels codons del COI, ja que són, generalment, les que mostren un major grau de saturació.
2. Posicions dels *stems* del 16S rebaixades enfront de la resta, ja que hi ha la possibilitat de què una part dels canvis d'aquestes regions no siguin independents, sinó que corresponguin a substitucions compensatòries pel manteniment de l'estructura secundària. Si bé Wheeler i Honeycutt (1988) van proposar originalment rebaixar els *stems* en una proporció 1:2, assumint una compensació perfecta entre les substitucions, s'ha observat posteriorment mitjançant dades empíriques que aquesta compensació no és completa (Dixon i Hillis 1993). Ortí i Meyer (1997) en un estudi molecular de l'ordre de peixos dels Characiformes, troben valors de compensació de prop del 70% pels gens 12S i 16S, dels quals es deriva una ponderació 2:3 dels *stems* respecte dels *loops*. Així doncs, sota aquest esquema de ponderació, els *stems* van rebre un pes de 2 i la resta de posicions un pes de 3.
3. Incorporació a la matriu combinada dels caràcters corresponents als aminoàcids. Aquest esquema de ponderació ha estat proposat recentment per Agosti i col.



(1996), com a mesura per evitar els problemes derivats dels canvis accelerats a les posicions nucleotídiques silencioses.

4. Ponderació diferencial de cadascuna de les classes nucleotídiques en funció del nombre de canvis en elles. El raonament d'aquest esquema de ponderació es basa en què els caràcters que canvien d'estat de manera freqüent no són indicadors fiables per a la inferència filogenètica (Farris 1969). Aquesta ponderació es va implementar seguint el mètode proposat per Williams i Fitch (1989, 1990) amb certes modificacions. El nombre de canvis totals de cadascuna de les classes va ser reconstruït a partir dels arbres obtinguts a les anàlisis amb ponderació uniforme (**taula XV**). Abans de res, es van unir les primeres i les segones posicions dels codons del COI en una classe, ja que el nombre tan reduït de canvis enregistrats a les segones posicions del COI podien donar lloc a una ponderació exagerada. Posteriorment, i per tal de corregir pel diferent nombre de posicions incloses a cadascuna de les classes, el nombre de canvis es va multiplicar pel quocient entre el nombre de posicions de la classe considerada i el nombre total de posicions analitzades. La funció de ponderació utilitzada va ser l'invers de la freqüència corregida de canvis per classe. Finalment, els valors obtinguts es van reescalar dividint-los pel més petit d'ells, es van arrodonir fins a les dècimes i es van multiplicar per 10 (**taula XV**).
5. Ponderació diferencial de les substitucions nucleotídiques en funció de la seva freqüència. Aquest mètode segueix el mateix raonament que l'anterior esquema, malgrat que aquest cop el pes s'aplica sobre les transformacions d'estat enlloc de sobre els caràcters. S'han descrit diversos mètodes per inferir costos diferencials de les transformacions en base a la seva freqüència de canvi (Williams i Fitch 1989, 1990; Wheeler 1990b, Rodrigo 1992, Knight i Mindell 1993). Es va escollir el mètode de Rodrigo (1992) ja que té en compte diferències en la composició nucleotídica en el càlcul, la qual és força variable en els fragments nucleotídics analitzats. La implementació del mètode es va fer seguint el protocol utilitzat per Cunningham (1997b), amb la diferència que es va calcular els valors per cadascuna de les cinc classes nucleotídiques per

separat, la qual cosa va donar lloc a cinc *step-matrix* diferents. Es va utilitzar el programa MacClade v. 3.04. (Maddison i Maddison 1992) per a reconstruir el nombre total de cadascuna de les substitucions a cadascuna de les classes (**taula XVI**). Prèviament, la matriu havia estat transformada a notació numèrica per tal de poder considerar els *gaps* com a cinquè estat. Es va optar per ajuntar les substitucions corresponents a les dues direccions del mateix tipus de canvi, per tal de reduir el nombre de variables i simplificar els càlculs. Posteriorment es va obtenir els pesos aplicant la següent funció de ponderació:

$$K_{ij} = -\ln [X_{ij} / (N_i + N_j)]$$

on  $K_{ij}$  és el cost d'anar de la base  $i$  a la base  $j$ , o a l'inrevés,  $X_{ij}$  és el nombre de canvis reconstruïts entre les bases  $i$  i  $j$ ,  $N_i$  és la proporció estimada de la base  $i$  a la classe considerada multiplicada pel nombre total de nucleòtids en aquesta classe i  $N_j$  el mateix però per a la base  $j$ . Es va comprovar que cap de les *step-matrix* obtingudes per a cadascuna de les classes no violava la desigualtat triangular. La matriu combinada va ser analitzada amb el programa SPA v. 1.1. (Goloboff 1996d), el qual permet incorporar costos diferents a cadascuna de les substitucions i a cadascun dels caràcters. La utilització de matrius de costos (*step-matrix*) a les anàlisis alenteix moltíssim les cerques, tot i que SPA és amb molt el programa més ràpid amb aquest tipus de condicions. Una de les maneres d'accelerar la velocitat del programa és forçar la monofília d'alguns clades abans de començar l'anàlisi. Per aquesta raó, es va realitzar una anàlisi preliminar de la matriu combinada amb el mètode anomenat de parsimònia *jackknife* (Farris i col. 1996 i implementat al programa JAC v. 4.22., Farris 1995). Aquest és un mètode molt eficient per a la identificació de clades ben suportats. Es va realitzar un total de 1.000 rèpliques i es van retenir aquells clades que van aparèixer com a mínim al 90% d'aquestes (**fig. 54**), els quals van ser els posteriorment forçats a les cerques amb SPA.

6. Ponderació implícita de les posicions. Aquest tipus de ponderació ha estat discutit als 'material i mètodes' de l'apartat de **Filogènia morfològica**. Tal i com ja ha estat comentat prèviament, aquest mètode es basa en la ponderació dels caràcters a través d'una funció còncava de l'homoplàsia (Goloboff 1993). Es

## El gènere *Dysdera* a les illes Canàries

van realitzar anàlisis per a cadascun dels valors possibles de la constant de concavitat  $k$  ( $1 \leq k \leq 6$ ) utilitzant el programa PEE-WEE v. 2.5.1. (Goloboff 1996b).

L'avaluació d'hipòtesis alternatives de relacions filogenètiques es va dur a terme forçant la monofília de grups predefinitos i constrenyint les cerques a l'existència d'aquests clades, mitjançant el programa PHAST v. 1.1. (Goloboff 1996c).

Es va utilitzar el suport de Bremer (Bremer 1988) per establir el grau de recolzament dels clades obtinguts. Aquest suport va ser calculat només per les anàlisis amb ponderació uniforme, utilitzant cerques heurístiques amb 50 iteracions d'addició a l'atzar de taxons i reordenaments tipus TBR, retenint un màxim de 5000 arbres (30000 a l'anàlisi combinada) de fins a 10 passos més que els arbres més parsimoniosos. La sèrie de comandament utilitzada va ser: *suboptimal 10, h5000, h/20, mul\*50, bsupport* (veure 'material i mètodes' de l'apartat de **Filogènia morfològica** per explicació d'aquests comandaments).

Lockhart i col. (1994) han assenyalat que l'existència de diferències en la composició de bases entre els taxons pot influenciar les anàlisis cladístiques, de manera que taxons que només tenen en comú una composició nucleotídica semblant apareguin formant clades als arbres resultants. Els mateixos autors proposen un mètode, anomenat arbre-GC, per tal de reconèixer l'existència d'aquest clades artificials. Aquest mètode consisteix en transformar la matriu original en una matriu de distàncies utilitzant la distància euclídea derivada de la composició de bases de cadascun dels taxons, per a posteriorment construir un arbre mitjançant un mètode algorísmic (Lockhart i col. 1994). Es va obtenir la composició nucleotídica de cada taxó mitjançant MEGA i, posteriorment, es va utilitzar el programa NTSYS-pc v. 1.80 (Rohlf 1993) per a calcular les distàncies euclídiades entre els taxons i construir el dendrograma, utilitzant l'algorisme de *neighbor-joining*.

### 4.2.2.3. Resultats

#### 4.2.2.3.1. Característiques moleculars

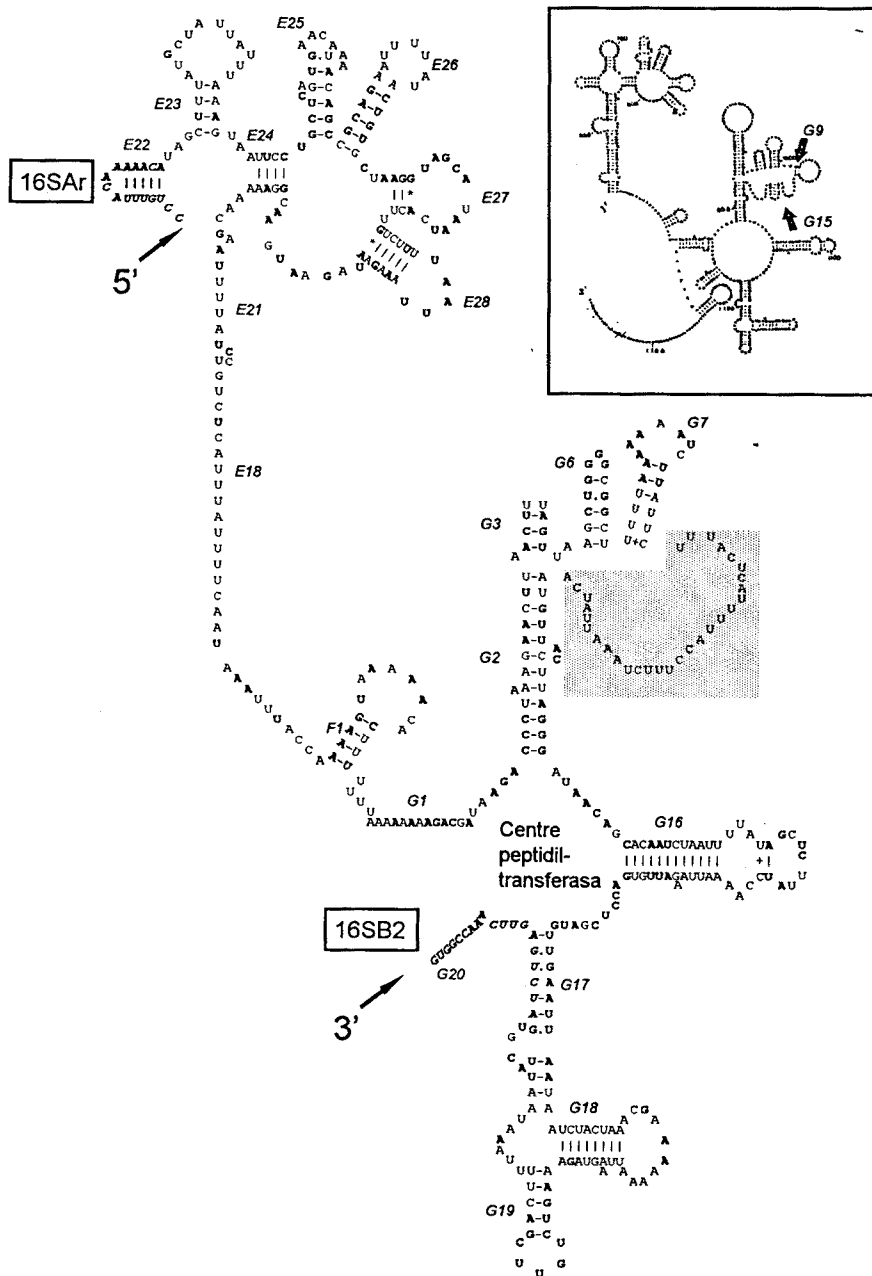
##### *Alineament de les seqüències*

Es van obtenir seqüències nucleotídiques del COI de 90 exemplars (**taula VI**). Malgrat obtenir extraccions del seu DNA, les espècies *D. cribellata* i *D. volcania*, així com algunes poblacions de *D. brevisetae* (brvTB), *D. esquiveli* (esqTA), *D. iguanensis* (iguTB) i *D. labradaensis* (labTA) no van poder ser amplificades per aquest gen. La majoria dels espècimens van ser amplificats amb la parella de primers C1-J-1718 / C1-N-2191, i en va resultar un fragment de 472 parells de bases, primers exclosos. Les espècies *Dysderocrates silvestris*, *D. sanborondon*, *D. gollumi* i les poblacions levT de *D. levipes* i brvTA de *D. brevisetae* no van donar amplificació amb aquest primers, però si en substituir el C1-J-1718 pel C1-J-1751, la qual cosa va donar com a resultat un fragment de 439 parells de bases, primers exclosos. En aquest casos, les bases no seqüenciades van ser considerades com a interrogants en l'alineació final. L'alineació de les seqüències del fragment del COI respecte a *D. yakuba* no va mostrar cap evidència d'indels. La primera base, que va resultar correspondre a la tercera posició d'un codó, va ser eliminada de l'alineament final, de manera que es van obtenir 471 bases corresponents a 157 codons per a les anàlisis posteriors.

El fragment del 16S rRNA va ser seqüenciat en 86 espècimens (**taula VI**). Només l'espècie *D. seclusa* i la població labTB de *D. labradaensis* no van poder ser amplificades per aquest fragment. Alhora, les poblacions aleR i aleLB de *D. alegranzaensis*; lanA, lanR, lanM i lanFB de *D. lancerotensis*; nesAB, nesLC i nesLD de *D. nesiotetes* i spiFC de *D. spinidorsum* malgrat que van poder ser amplificades no van ser seqüenciades per aquest gen. Les seqüències obtingudes mostraven una gran variabilitat en la seva llargada, que anava des dels 419 nucleòtids a *Stalita*

*stygia* fins als 435 de *D. erythrina* (ERYB) o *D. sp.* MA. D'altra banda, aquestes seqüències presentaven una gran diferència de grandària respecte als 513 nucleòtids del fragment homòleg de *Drosophila yakuba*. Quan es van alinear les seqüències de *Dysdera* respecte la de *D. yakuba*, incorporant la informació de l'estructura secundària, es va observar que la major part de la diferència en el nombre de nucleòtids es concentrava a la zona compresa entre els nucleòtids 13026 i 13080 de *D. yakuba*. En aquesta regió es troben, a *Drosophila yakuba*, els stems G9 i G15. Tanmateix, no es va poder reconèixer cap estructura secundària a les seqüències de cap Disdèrid (**fig. 43**). Per tal de determinar l'abast filogenètic d'aquesta pèrdua d'estructura secundària, es van afegir a l'alineament dels Disdèrids seqüències d'altres famílies d'aranyes [Lifistiomorfs, Migalomorfs i Segèstrids (Hayashi 1996); diversos grups d'Orbicularis (Gillespie, dades sense publicar)], d'un escorpí (*Vejovis carolinianus*, Avise i col. 1994), un xifosur (*Limulus polyphemus*, Avise i col. 1994) i un crustaci (*Artemia salina*, Palmero i col. 1988). Es va poder determinar que, si bé la reducció en nombre de nucleòtids i de l'estructura secundària d'aquesta regió afecta a tots els quelicerats, aquesta reducció és més forta a les aranyes que no pas a la resta de quelicerats i, dins de les aranyes, a les orbiculàries més que no pas a la resta de famílies.

Cal esmentar que la pèrdua d'estructura secundària d'aquesta zona s'ha donat paral·lelament també a Nematodes (*Ascaris suum* i *Caenorhabditis elegans*, Okimoto i col. 1994) i a isòpodes oniscideus (A. Michel, com. personal). L'absència d'estructura secundària fa que l'alineament de les bases d'aquesta regió sigui poc fiable i, per tant, es va optar per eliminar-les de les anàlisis posteriors. El número final de posicions analitzades al fragment del 16S rRNA va ser de 424, primers exclosos, de les quals 247 corresponen a stems, incloent-hi els buldges, i 177 a loops.



**Figura 43.-** Model d'estructura secundària del fragment 3' del 16S rRNA de *Dysdera ramblae*. Els *stems* s'han anomenat segons De Rijk i col (1996). Els *primers* estan marcats en negreta i cursiva. Les posicions invariables dins les espècies estudiades estan representades en negreta. La zona ombrada sembla haver perdut l'estructura secundària i ha estat eliminada de les anàlisis. Al requadre superior es mostra l'estructura secundària proposada per a *Drosophila yakuba* (Gutell i Fox 1988) per a la seva comparació.

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

**Taula VI.-** Llistat dels exemplars seqüenciats en el present estudi, amb les espècies que representen, els codis o abreviatures utilitzats, gens amplificats per a cadascun (S= sí, N= no) i localitats de procedència.

<b>Espècie</b>	<b>Codi</b>	<b>COI</b>	<b>16S</b>	<b>Localitat</b>
<i>Harpactea hombergi</i>	HAR	S	S	Península Ibèrica, Montseny
<i>Stalita stygia</i>	STA	S	S	Eslovènia
<i>Harpactocrates radulifer</i>	HAC	S	S	Península Ibèrica, La Rioja
<i>Dysderocrates sylvestris</i>	DYC	S	S	Croàcia
<i>D. coiffaiti</i>	COI	S	S	Madeira
<i>D. crocota</i>	CRO	S	S	Tenerife, Buenavista
<i>D. erythrina</i>	ERYA	S	S	Península Ibèrica, Montseny
<i>D. erythrina</i>	ERYB	S	S	Península Ibèrica, Pirineus
<i>D. sp. 'marrocA'</i>	MA	S	S	Marroc, Alt Àtlas
<i>D. sp. 'marrocB'</i>	MB	S	S	Marroc, Alt Àtlas
<i>D. sp. 'marrocC'</i>	MC	S	S	Marroc, Alt Àtlas
<i>D. sp. 'marrocD'</i>	MD	S	S	Marroc, Alt Àtlas
<i>D. sp. 'marrocF'</i>	MF	S	S	Marroc, Àtlas Mitjà
<i>D. sp. 'marrocH'</i>	MH	S	S	Marroc, Desembocadura del Draa
<i>D. seclusa</i>	SEC	S	N	Marroc, Àtlas Mitjà
<i>D. alegranzaensis</i>	aleA	S	S	Alegranza
<i>D. alegranzaensis</i>	aleR	S	N	La Graciosa
<i>D. alegranzaensis</i>	aleLA	S	S	Lanzarote, Haría
<i>D. alegranzaensis</i>	aleLB	S	N	Lanzarote, Yaiza
<i>D. ambulotenta</i>	ambTA	S	S	Tenerife, La Orotava
<i>D. ambulotenta</i>	ambTB	N	S	Tenerife, Icod de los Vinos
<i>D. andamanae</i>	andC	S	S	Gran Canaria, S. María de Guía
<i>D. arabisenen</i>	araCA	S	S	Gran Canaria, Agaete
<i>D. arabisenen</i>	araCB	S	S	Gran Canaria, Vega de S. Mateo
<i>D. bandamae</i>	banCA	S	S	Gran Canaria, Agüimes
<i>D. bandamae</i>	banCB	S	S	Gran Canaria, S. María de Guía
<i>D. brevisetae</i>	breTA	S	S	Tenerife, S. Cruz
<i>D. brevisetae</i>	breTB	N	S	Tenerife, Los Silos

<i>D. brevispina</i>	brpT	S	S	Tenerife, S. Cruz
<i>D. calderensis</i>	calG	S	S	La Gomera, S. Sebastián
<i>D. calderensis</i>	calPA	S	S	La Palma, Garafía
<i>D. calderensis</i>	calPB	S	S	La Palma, Garafía
<i>D. chioensis</i>	chiTA	S	S	Tenerife, Guía de Isora
<i>D. chioensis</i>	chiTB	S	S	Tenerife, La Orotava
<i>D. cribellata</i>	criTA	N	S	Tenerife, S. Cruz
<i>D. cribellata</i>	criTB	N	S	Tenerife S. Cruz
<i>D. enghoffi</i>	engGA	S	S	La Gomera, Hermigua
<i>D. enghoffi</i>	engGB	S	S	La Gomera, San Sebastián
<i>D. esquiveli</i>	esqTA	N	S	Tenerife, Icod de los Vinos
<i>D. esquiveli</i>	esqTB	S	S	Tenerife, Icod de los Vinos
<i>D. gibbifera</i>	gibT	S	S	Tenerife, Icod de los Vinos
<i>D. gollumi</i>	golT	S	S	Tenerife, La Orotava
<i>D. guayota</i>	guaT	S	S	Tenerife, Adeje
<i>D. iguanensis</i>	iguTA	S	S	Tenerife, S. Cruz
<i>D. iguanensis</i>	iguTB	N	S	Tenerife, Los Silos
<i>D. iguanensis</i>	iguC	S	S	Gran Canaria, Mogán
<i>D. insulana</i>	insTA	S	S	Tenerife, S. Cruz
<i>D. insulana</i>	insTB	S	S	Tenerife, S. Cruz
<i>D. labradaensis</i>	labTA	N	S	Tenerife, Icod de los Vinos
<i>D. labradaensis</i>	labTB	S	N	Tenerife, Icod de los Vinos
<i>D. lancerotensis</i>	lanA	S	N	Aleganza
<i>D. lancerotensis</i>	lanR	S	N	La Graciosa
<i>D. lancerotensis</i>	lanL	S	S	Lanzarote, Haría
<i>D. lancerotensis</i>	lanM	S	N	Montaña Clara
<i>D. lancerotensis</i>	lanFA	S	S	Fuerteventura, Pájara
<i>D. lancerotensis</i>	lanFB	S	N	Fuerteventura, La Oliva
<i>D. levipes</i>	levG	S	S	La Gomera, Vallehermoso
<i>D. levipes</i>	levT	S	S	Tenerife, Los Realejos
<i>D. liosthetus</i>	lioH	S	S	El Hierro, Frontera
<i>D. liosthetus</i>	lioG	S	S	La Gomera, Hermigua
<i>D. longa</i>	lonFA	S	S	Fuerteventura, Pájara



## El gènere *Dysdera* a les illes Canàries

<i>D. longa</i>	lonFB	S	S	Fuerteventura, Pájara
<i>D. macra</i>	macTA	S	S	Tenerife, Adeje
<i>D. macra</i>	macTB	S	S	Tenerife, La Orotava
<i>D. montanetensis</i>	monT	S	S	Tenerife, El Rosario
<i>D. nesiotés</i>	nesAA	S	S	Alegranza
<i>D. nesiotés</i>	nesAB	S	N	Alegranza
<i>D. nesiotés</i>	nesLA	S	S	Lanzarote, Haría
<i>D. nesiotés</i>	nesLB	S	S	Lanzarote, Haría
<i>D. nesiotés</i>	nesLC	S	N	Lanzarote, Haría
<i>D. nesiotés</i>	nesLD	S	N	Lanzarote, Yaiza
<i>D. nesiotés</i>	nesM	S	S	Montaña Clara
<i>D. orahan</i>	oraH	S	S	El Hierro, Frontera
<i>D. paucispinosa</i>	pauCA	S	S	Gran Canaria, Mogán
<i>D. paucispinosa</i>	pauCB	S	S	Gran Canaria, Mogán
<i>D. propinqua</i>	proTA	S	S	Tenerife, El Rosario
<i>D. propinqua</i>	proTB	S	S	Tenerife, Los Silos
<i>D. propinqua</i>	proTC	S	S	Tenerife, Adeje
<i>D. ramblae</i>	ramGA	S	S	La Gomera, San Sebastián
<i>D. ramblae</i>	ramGB	S	S	La Gomera, Vallehermoso
<i>D. ratonenis</i>	ratPA	S	S	La Palma, Mazo
<i>D. ratonensis</i>	ratPB	S	S	La Palma, Fuencaliente
<i>D. rugichelis</i>	rugG	S	S	La Gomera, S. Sebastián
<i>D. rugichelis</i>	rugP	S	S	La Palma, Garafía
<i>D. sanborondon</i>	sanF	S	S	Fuerteventura, Tuineje
<i>D. spinidorsum</i>	spiFA	S	S	Fuerteventura, Antigua
<i>D. spinidorsum</i>	spiFB	S	S	Fuerteventura, Puerto del Rosario
<i>D. spinidorsum</i>	spiFC	S	N	Fuerteventura, Tuineje
<i>D. tibusena</i>	tibCA	S	S	Gran Canaria, Agaete
<i>D. tibusena</i>	tibCB	S	S	Gran Canaria, Agüimes
<i>D. tilosensis</i>	tilCA	S	S	Gran Canaria, Agüimes
<i>D. tilosensis</i>	tilCB	S	S	Gran Canaria, S. María de Guía
<i>D. unguimmanis</i>	ungTA	S	S	Tenerife, Icod de los Vinos
<i>D. unguimmanis</i>	ungTB	S	S	Tenerife, Icod de los Vinos

---

<i>D. verneau</i>	verCA	S	S	Gran Canaria, Gáldar
<i>D. verneau</i>	verCB	S	S	Gran Canaria, S. Nicolás de Tolentino
<i>D. volcania</i>	volT	N	S	Tenerife, Icod de los Vinos
<i>D. yguanirae</i>	yguC	S	S	Gran Canaria, S. María de Guía

---

### *Variabilitat de les seqüències<sup>1</sup>*

Els nivells de divergència genètica (*p-value*) trobats al fragment del COI varien entre el 0.0% i el 22,7%. Cal esmentar que el valor màxim registrat no es correspon a la divergència entre les diferents subfamílies, sinó a divergències entre gèneres i entre espècies del mateix gènere. En el cas del 16S, els valors de divergència varien entre el 0% i el 28%. En aquest cas, el valor màxim de divergència sí que es correspon amb una comparació entre subfamílies.

A la **taula VII** es mostren els valors de divergència genètica entre els diferents nivells taxonòmics. En general, s'observa que les divergències del COI són més grans que les del 16S a les comparacions entre gèneres, tot i que el valor màxim correspon a una comparació de 16S entre espècies dins un gènere i entre poblacions, mentre que les del 16S són superiors quan es comparen subfamílies o, curiosament, entre seqüències d'una mateixa població.

---

<sup>1</sup>Hom pot trobar les matrius corresponents als valors de divergència genètica no corregida (*p-values*), tant del COI com del 16S, obtinguts pels taxons estudiats en una addenda al final d'aquest apartat.

## El gènere *Dysdera* a les illes Canàries

**Taula VII.-** Distància genètica no corregida (quocient entre el número de posicions amb canvis nucleotídics i el número total de nucleòtids comparats) i amb les posicions nucleotídiques incertes eliminades en cada comparació, entre diferents nivells de divergència (DS= desviació mitja).

	Mitjana ( $\pm$ D.S.)	Màxim	Mínim
<b>Entre subfamílies</b>			
COI	0,193 ( $\pm$ 0,011)	0,223	0,151
16S rRNA	0,236 ( $\pm$ 0,022)	0,280	0,191
<b>Entre gèneres</b>			
COI	0,191 ( $\pm$ 0,014)	0,227	0,155
16S rRNA	0,174 ( $\pm$ 0,027)	0,244	0,123
<b>Entre espècies</b>			
COI	0,160 ( $\pm$ 0,017)	0,227	0,018
16S rRNA	0,102 ( $\pm$ 0,027)	0,196	0,010
<b>Entre poblacions</b>			
COI	0,049 ( $\pm$ 0,034)	0,134	0,0
16S rRNA	0,023 ( $\pm$ 0,017)	0,072	0,0
<b>Dins poblacions</b>			
COI	0,008 ( $\pm$ 0,011)	0,030	0,0
16S rRNA	0,015 ( $\pm$ 0,013)	0,042	0,0

Pràcticament la meitat de les posicions estudiades mostren variabilitat en les comparacions entre seqüències (**taula VIII**). El número de posicions variables és força similar en ambdós gens (48,8% pel COI i 51,2% pel 16S). Tanmateix, la distribució d'aquestes respecta les diferents classes de posicions dins de cada gen és molt diferent. Així, més del 90% de les terceres bases presenten variabilitat, mentre que només ho fan el 30% i el 10%, respectivament, de primeres i segones bases. En canvi, els *stems* i els *loops* presenten valors força similars que representen prop de la meitat de posicions de cadascun d'ells. Comparant totes les classes entre sí, observem que les terceres bases del COI són les més variables (16,4% de la variabilitat total), seguides dels *stems* (14,5%), els *loops* (10,8%), les primeres

posicions (5,85%) i, finalment, les segones (1,9%). Aquestes proporcions es mantenen més o menys quan es redueixen les comparacions a les posicions variables informatives sota el criteri de parsimònia. D'altra banda, és també interessant de destacar el fet que el 35,2% de la variabilitat de les segones bases dels codons es concentra a les seqüències corresponents a les diferents subfamílies. Aquesta proporció és també força alta als *stems* (23,8%) i als *loops* (11,3%), mentre que és clarament més baixa a les primeres bases (7,6%) i nula a les terceres. Això no obstant, quan es consideren només les posicions parsimonioses, aquestes proporcions es redueixen al 19,7% (18,6% *gaps* inclosos) a *stems*, el 13,0% a les primeres, el 6,3% (6,5% amb *gaps*) a *loops*, l'1,6% a les segones bases i el 0,7% a les terceres.

**Taula VIII.-** Distribució de les posicions variables i parsimonioses (informatives sota el criteri de 'màxima parsimònia') entre les diferents classes de posicions nucleotídiques. A les posicions variables no s'inclouen els *gaps*. En el cas del 16S es distingeixen els valors de les posicions parsimonioses incloent-hi els '*gaps*' (davant) o sense incloure'ls-hi (darrera). Entre parèntesi s'especifiquen els valors corresponents només als representants del gènere *Dysdera*

	num. exemp.	num. pos.	variables	parsimonioses
COI	90	471	216 (206)	200 (192)
primera		157	52 (48)	45 (40)
segona		157	17 (11)	12 (10)
tercera		157	147 (147)	143 (142)
aminoàcids		157	42 (39)	33 (30)
16S rRNA	86	424	227 (185)	175/165 (159/143)
<i>stems</i>		247	130 (99)	90/86 (74/69)
<i>loops</i>		177	97 (86)	85/79 (85/74)
Total	97	895	443 (391)	375/365 (351/335)

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

### *Composició de bases*

El gens del mtDNA d'artròpodes, i el de la major part d'invertebrats estudiats, es caracteritzen per ser molt rics en A+T (Simon i col. 1994, Frati i col. 1997, i referències allí incloses). Tant el fragment del COI (63,4%), com el del 16S (72,5%) mostren, efectivament, una elevada proporció de A+T (**taula IX**). Amb tot, la proporció específica de cadascuna de les classes nucleotídiques és força variable, i és màxima als *loops* (75,9%) i mínima a les primeres (56,6%) i segones bases (56,9%). D'altra banda, malgrat que en totes les classes nucleotídiques s'observa un biaix en la composició de bases, aquest és màxim a les terceres bases i als *loops* i mínim a les primeres bases (**taula IX**). Alhora, la composició nucleotídica específica de cadascuna de les classe és força variable, tal i com queda palès a la **figura 44**.

**Taula IX.-** Proporció (%) de les diferents bases nucleotídiques dins de cadascuna de les classes comparades i a cadascun dels gens, i biaix en la composició de bases (*C*) calculat segons la fórmula d'Irwin i col. (1991).

	A	T	C	G	A+T	<i>Ci</i>
COI	21,6	41,8	14,4	22,2	63,4	0,224
primera	23,3	33,3	14,0	29,4	56,6	0,169
segona	12,7	44,2	26,6	16,4	56,9	0,278
tercera	28,9	47,8	2,7	20,6	76,7	0,356
16S rRNA	32,4	40,1	12,8	14,7	72,5	0,300
<i>stems</i>	33,1	36,0	16,1	14,7	69,1	0,255
<i>loops</i>	31,7	44,2	9,5	14,7	75,9	0,345
Total	25,9	41,1	13,8	19,2	67,0	0,227

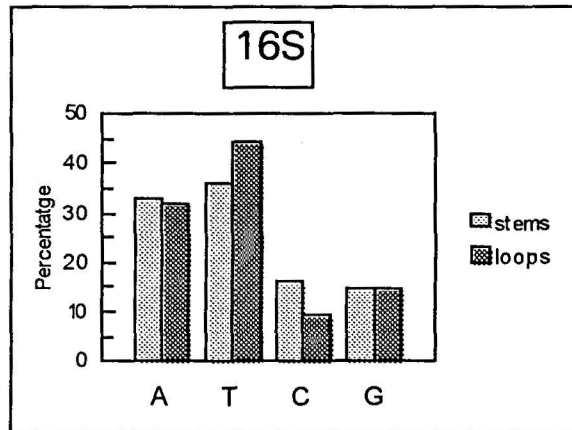
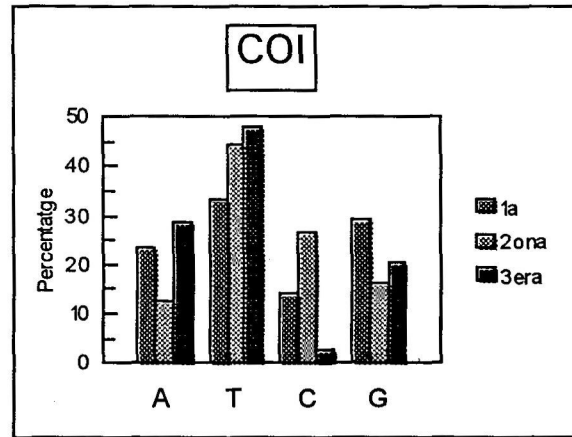


Figura 44.- Composició de bases nucleotídiques de cadascuna de les classes definides

### *Canvis nucleotídics*

Les transicions (A<->G, T<->C) són les substitucions més freqüents al COI, sent el canvi A<->G el dominant. Dins les transversions, les substitucions A<->T són les majoritàries, seguides de les T<->G. El canvis A<->C i C<->G tot just representen un 3,5% del total. Contràriament, al 16S el conjunt de les transicions no supera a les transversions. El canvi dominant és la transversió A<->T, seguit de la transició A<->G. L'altre transició (T<->C) és inclús menys freqüent que la transversió T<->G. Igual com passa al COI, les substitucions A<->C i C<->G són minoritàries, i constitueixen menys del 3% dels canvis totals.

Tanmateix, els patrons esmentats amaguen una gran variabilitat en la freqüència de canvis dins de les diferents classes de posicions (**fig. 45**). Així, per exemple, la transversió C<->G, que és la minoritària tant en el COI com en el 16s, resulta ser la dominant en la segona base, en detriment sobretot del canvi T<->G. Alhora, a la tercera posició les transicions no són més nombroses que les transversions, degut bàsicament a la baixa freqüència del canvi T<->C. D'altra banda, al 16S les diferències entre classes no són tan marcades i es limiten principalment a una reducció sensible de la transició T<->C en els *loops* en relació amb els *stems* i, a l'inrevés, una major quantitat de transversions T<->G en *loops* que en *stems*. Malauradament, els programes utilitzats per a l'estudi de les seqüències no permeten avaluar la proporció de canvis entre nucleòtids i *gaps*.

A les **figures 46-50** poden observar-se les diferents corbes de saturació per cadascun dels diferents tipus de canvis per a cada classe de nucleòtids. En tots els canvis a les primeres i segones bases, així com en el canvi G<->C a la tercera i els canvis A<->C i G<->C al 16S, sembla que hi ha una tendència general a l'augment del número de canvis, malgrat que en alguns casos, i degut als pocs canvis implicats, aquesta no es mostra d'una forma del tot clara. A les corbes de saturació de la tercera base i exceptuant els canvis A<->C i C<->G, s'observen dues parts ben diferenciades. D'una banda, hi ha un augment més o menys lineal del número de canvis fins arribar al voltant d'un 10% de divergència, potser menys en el cas de les substitucions T<->C. Per sobre d'aquest valor apareixen uns núvols de punts que

malgrat que presenten una gran dispersió, no mostren una tendència clara a augmentar. Aquest patró és interpretat com evidència de la presència de saturació. D'altra banda, les corbes exhibides per aquest canvis són força diferents (per exemple, la diferència entre les substitucions A<->G i les T<->C), la qual cosa indicaria un llindar de saturació diferent per a cada tipus de canvi. En el cas del 16S, tant els *stems* com els *loops* exhibeixen patrons molt similars i l'única substitució que dóna mostres clares de saturació és la T<->G.

Comparant ambdós gens, s'observa que la saturació en el cas de les terceres bases s'assoleix a nivells de divergència molt més baixos que al 16S, incloent-hi comparacions entre espècies o, en algun cas, inclús poblacions d'una mateixa espècie, com per exemple els canvis T<->C. Per contra, la saturació al 16S es dóna a nivells de divergències corresponents a comparacions entre subfamílies.



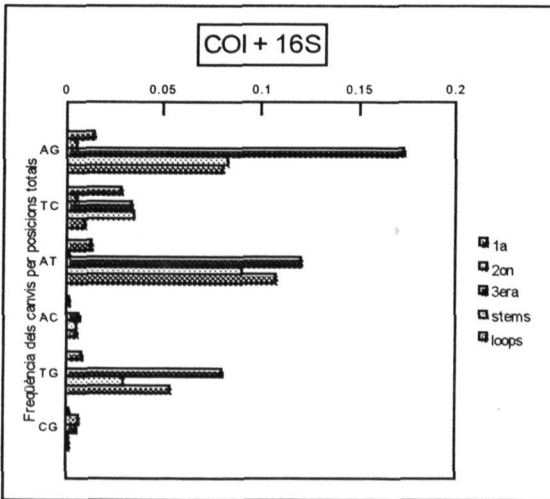
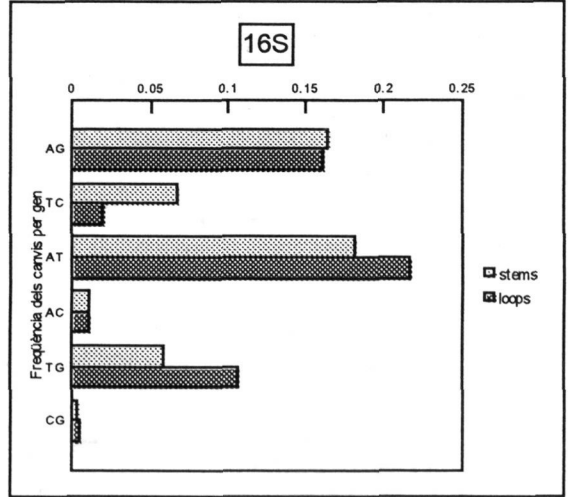
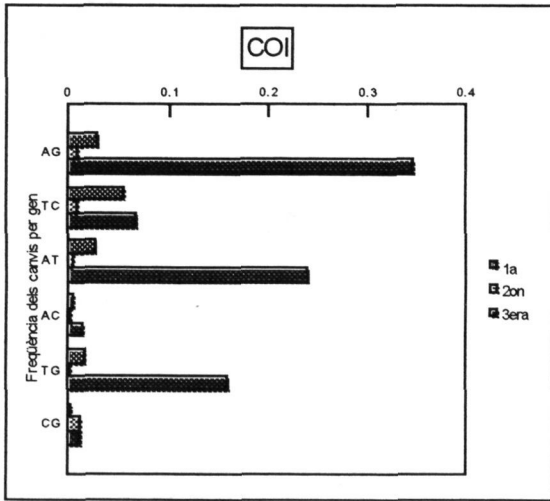
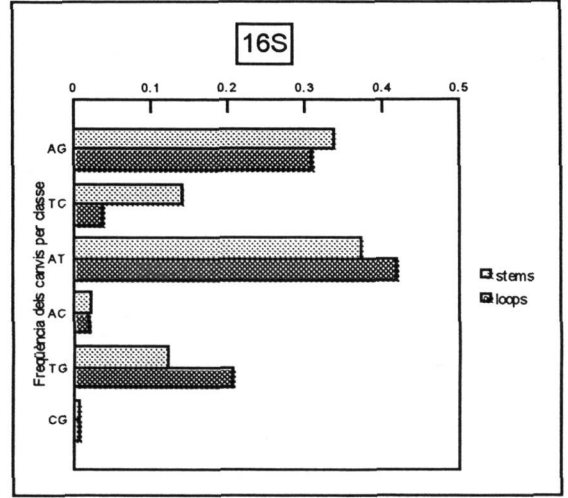
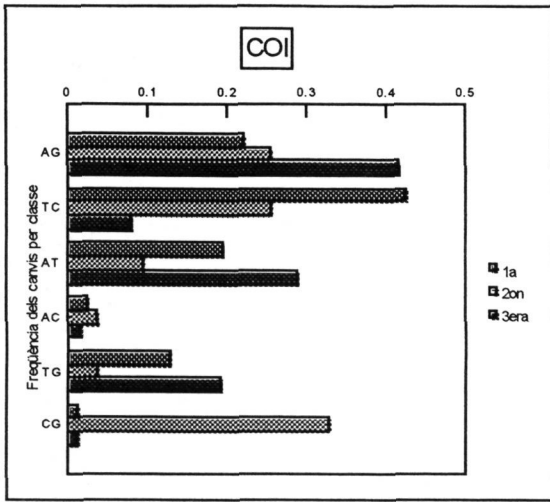
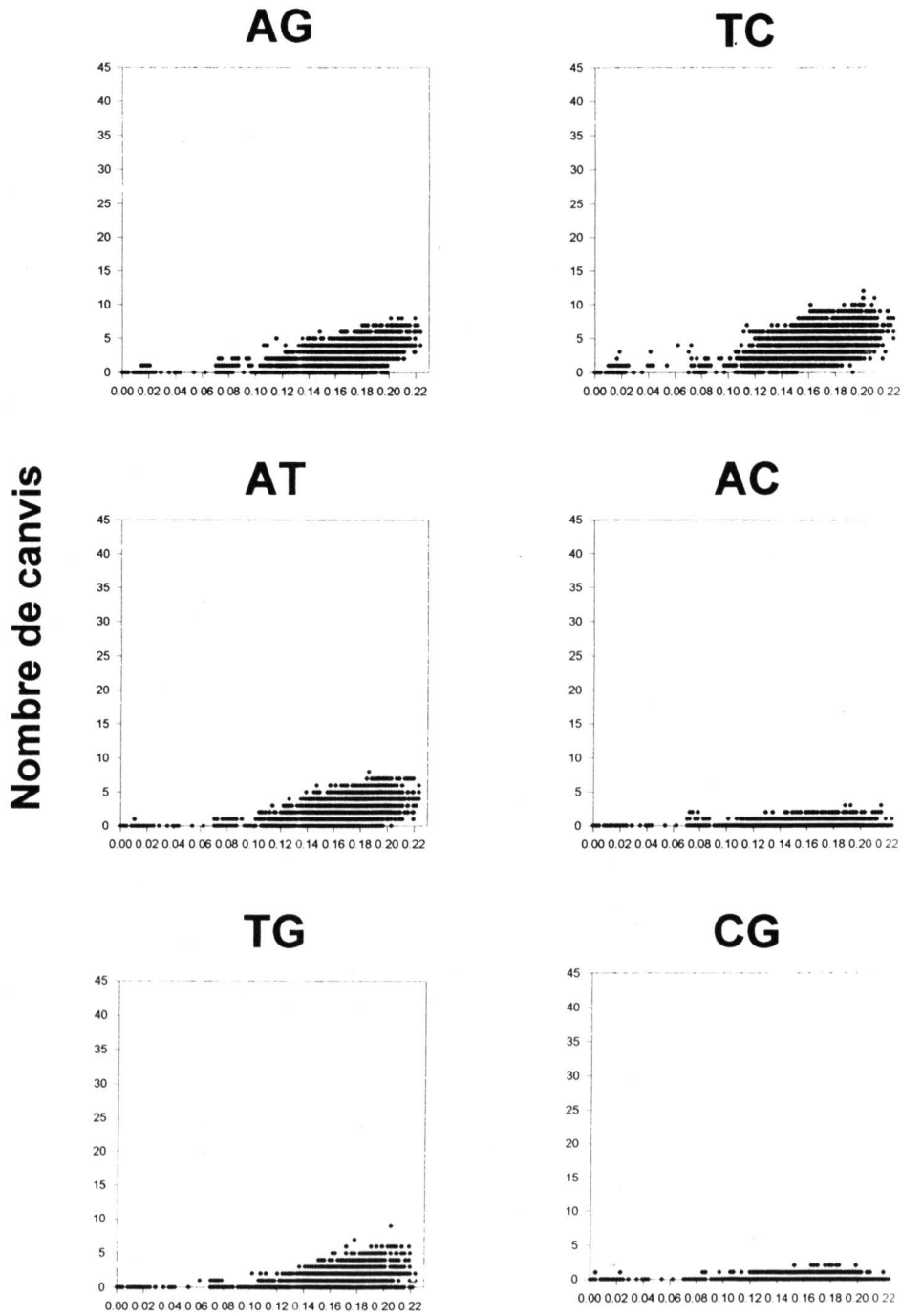
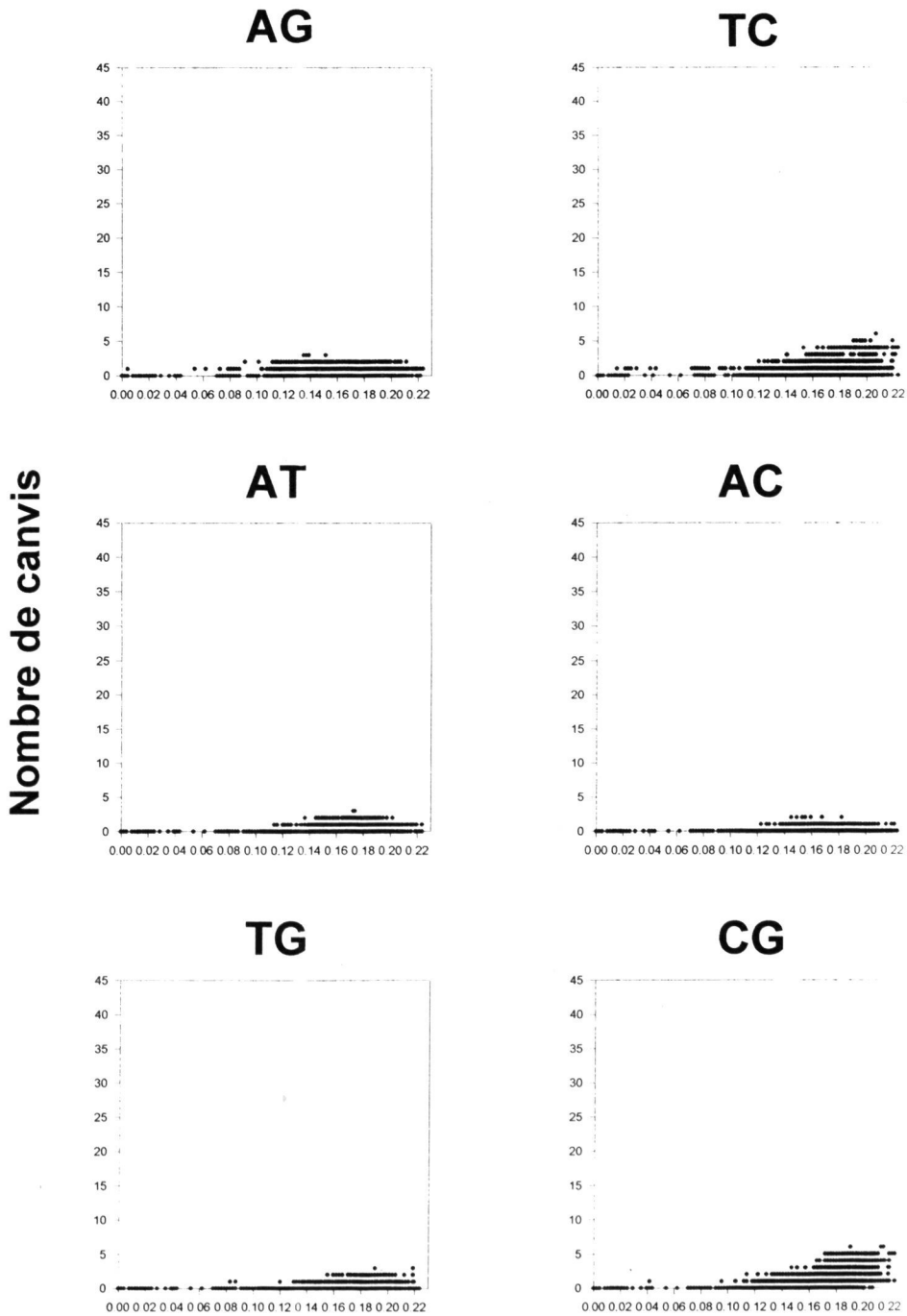


Figura 45.- Freqüència relativa dels diferents tipus de substitucions (*gaps* exclosos) per cadascuna de les classes en funció del nombre de canvis total per classe, per cadascun dels gens i pels dos gens combinats.



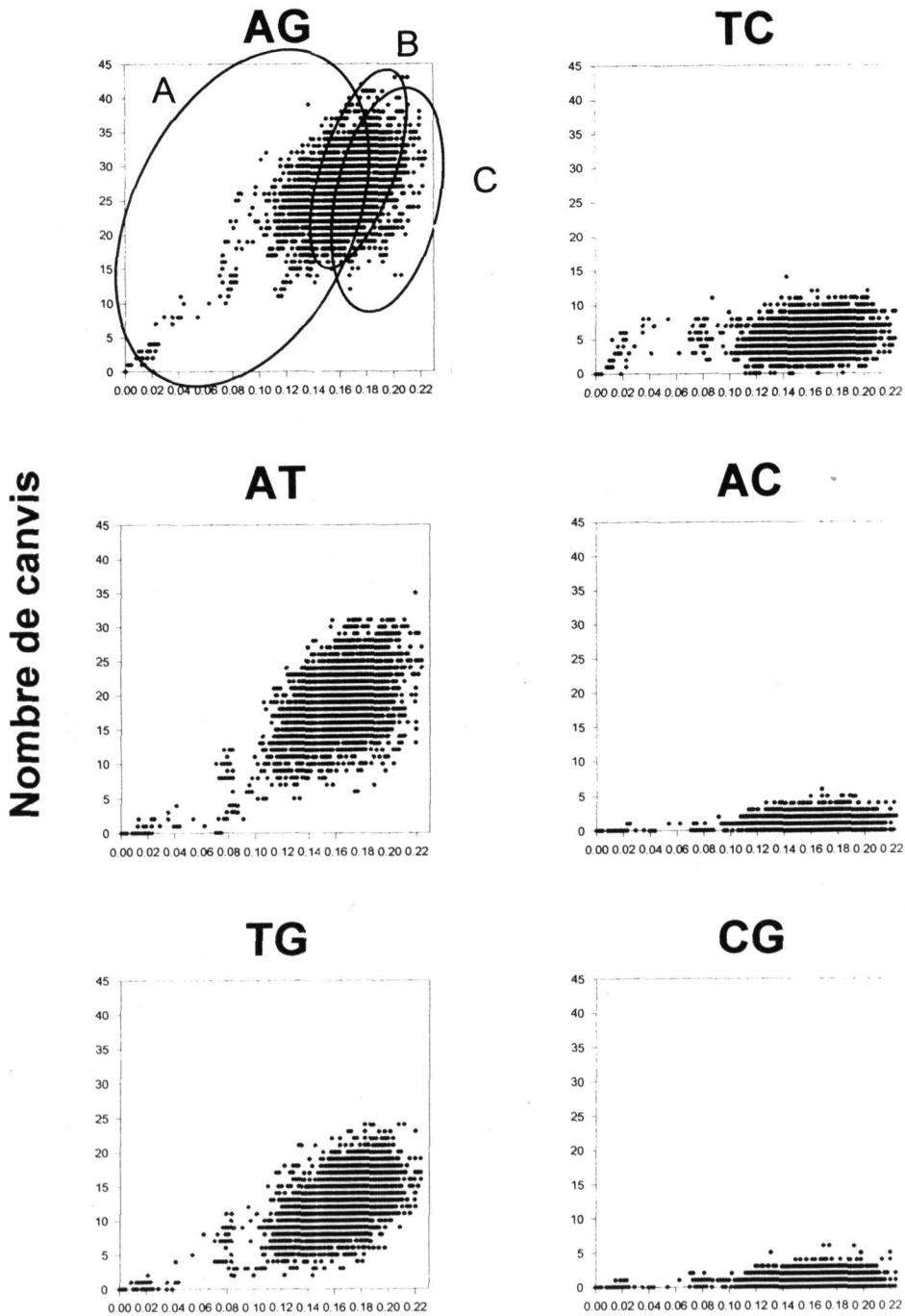
**Distància genètica no corregida**

**Figura 46.-** Corbes de saturació per cadascuna de les substitucions en les primeres posicions del COI.



**Distància genètica no corregida**

Figura 47.- Corbes de saturació per cadascuna de les substitucions en les segones posicions del COI.



### Distància genètica no corregida

**Figura 48.-** Corbes de saturació per cadascuna de les substitucions en les terceres posicions del COI. Pels canvis AG, s'agrupen les comparacions entre els representants del gènere *Dysdera* (A), entre diferents gèneres de la mateixa subfamília (B) i entre subfamílies diferents (C).

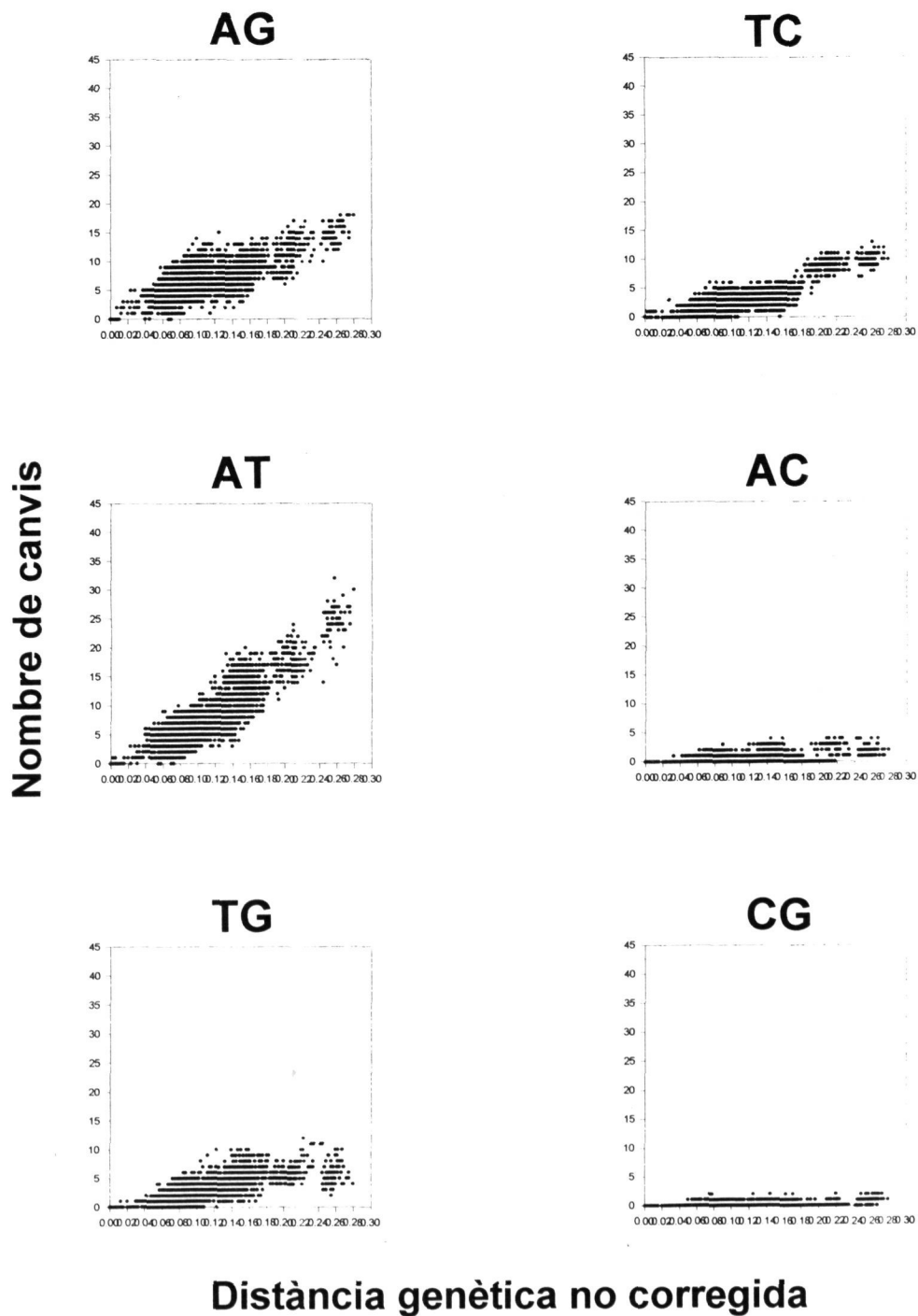


Figura 49.- Corbes de saturació per cadascuna de les substitucions en els *stems* dels 16S.

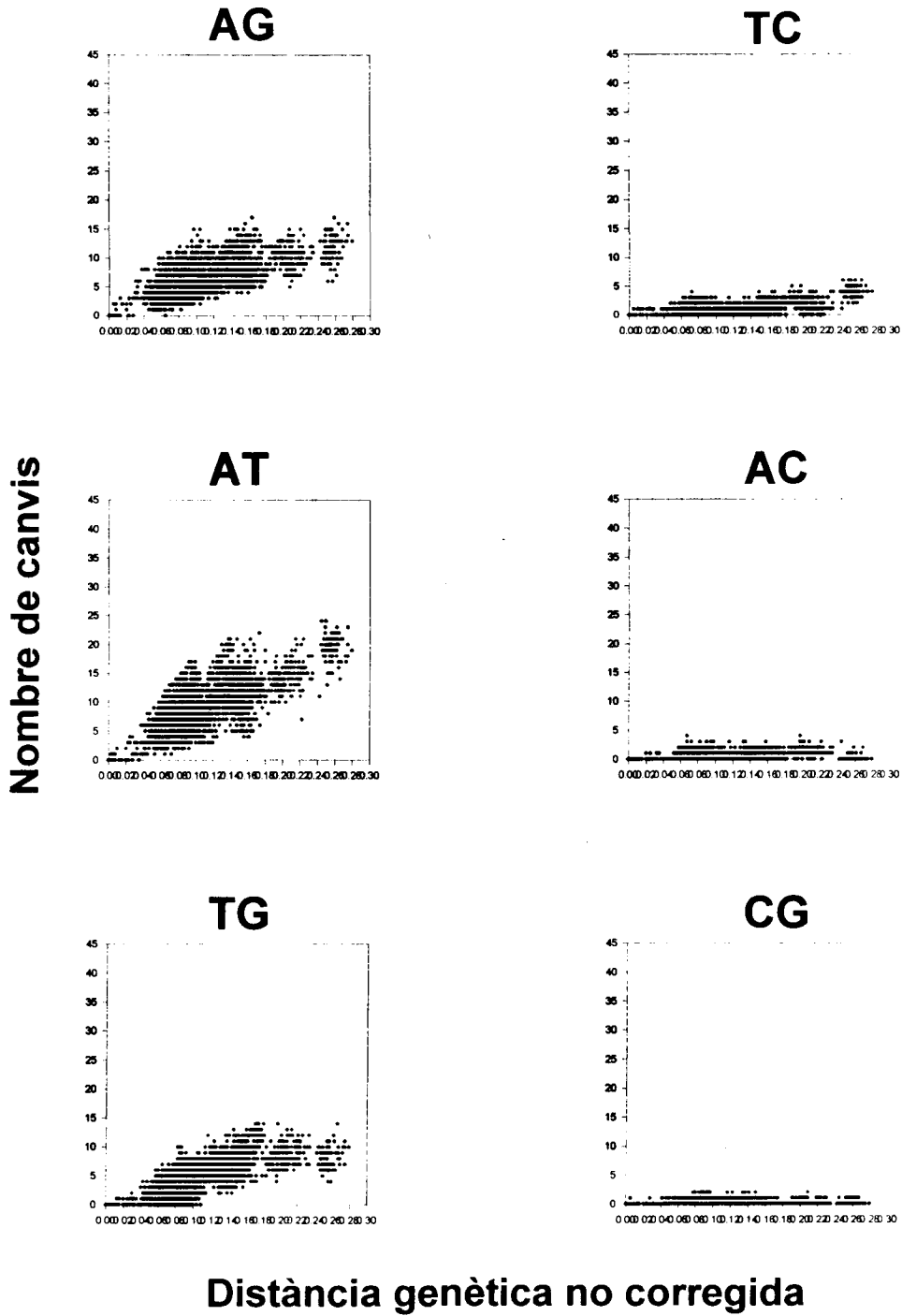


Figura 50.- Corbes de saturació per cadascuna de les substitucions en els *loops* 16S.

*Variabilitat aminoacídica*

El fragment amplificat del COI inclou 157 codons, que codifiquen pels aminoàcids que corresponen, segons el model bidimensional de Lunt i col. (1996), a una bona part del *loop* intern 1, el 2 complet, els *loops* externs 2 i 3, les hèlixs transmembranals 3, 4, 5 i una part de la 6 (**fig. 51**).

L'aminoàcid més abundant en aquesta porció del COI és la leucina (16,4%) seguida de la serina (10,0%) i la glicina (9,8%). Per contra, els aminoàcids més rars són la cisteïna (0,007%), la glutamina (0,6%) i la tirosina (0,6%).

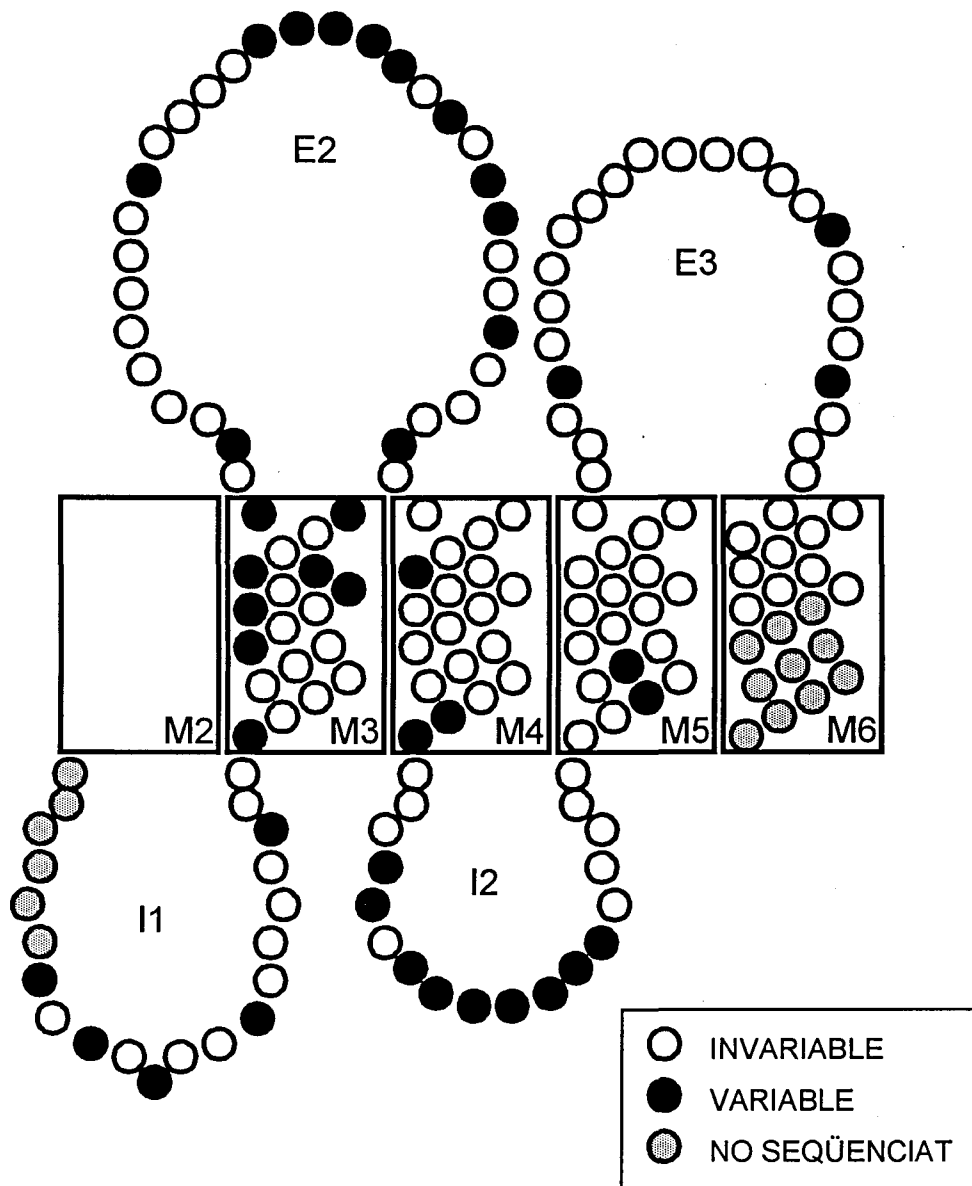
Dels 157 aminoàcids inclosos, prop d'una quarta part (26,7%) van resultar ser variables i la majoria d'ells (prop del 80%) informatius (**taula VIII**). Les posicions variables no es distribueixen uniformement al llarg de la molècula, sinó que es concentren a determinades estructures, principalment els *loops* interns 1 i 2, el *loop* extern 2 i l'hèlix transmembranal 3 (**fig. 51**). El 57,1% dels canvis aminoacídics ho són entre aminoàcids de propietats físico-químiques similars. Amb una sola excepció, quan s'observen canvis entre aminoàcids de diferents propietats físico-químiques, aquests se situen en posicions corresponents a *loops*.

Els únics codons que no s'utilitzen al fragment analitzat són els UCU, UGC i CGC. S'observa una clara tendència en contra de l'utilització dels codons acabats en C (**taula X**). En tots els casos, el valor de RSCU (*relative synonymous codon usage*), que és una mesura de l'utilització dels diferents codons sinònims de cada aminoàcid (Sharp i col. 1986), dels codons acabats en aquesta base (C) és el menor de cada grup. Al mateix temps, en el cas de la leucina, que és l'únic aminoàcid amb sis codons alternatius, els codons iniciats amb U (=T a la seqüència de DNA) tenen valors de RSCU molt superiors al iniciats amb C. En general, es pot dir que els codons acabats en U s'utilitzen preferentment als acabats en qualsevol altra base, els acabats en A es prefereixen als acabats en G i, alhora, aquests sobre als acabats en C. Les úniques excepcions a aquesta regla són la glicina, on els codons acabats en G són els més utilitzats i la serina on els acabats en A són els preferents.

**Taula X.-** Percentatge de cadascun dels codons del fragment de COI seqüenciat. Entre parèntesis, valor del RSCU.

UUU (F)	12.0 (1.97)	UCU (S)	8.1 (3.74)	UAU (Y)	0.9 (0.52)	UGU (C)	0.0 (0.00)
UUC (F)	0.2 (0.03)	UCC (S)	0.1 (0.06)	UAC (Y)	0.1 (1.00)	UGC (C)	0.0 (0.00)
UUA (L)	13.8 (3.25)	UCA (S)	3.0 (1.36)	UAA (*)	0.0 (0.00)	UGA (W)	1.7 (1.16)
UUG (L)	8.8 (2.06)	UCG (S)	1.0 (0.46)	UAG (*)	0.0 (0.00)	UGG (W)	2.3 (1.98)
CUU (L)	2.1 (1.41)	CCU (P)	6.4 (4.28)	CAU (H)	3.6 (2.13)	CGU (R)	1.2 (0.35)
CUC (L)	0.0 (0.02)	CCC (P)	0.7 (1.00)	CAC (H)	0.4 (1.00)	CGC (R)	0.0 (0.23)
CUA (L)	0.6 (0.35)	CCA (P)	2.2 (0.76)	CAA (Q)	0.7 (0.23)	CGA (R)	1.2 (0.35)
CUG (L)	0.2 (0.14)	CCG (P)	1.5 (2.32)	CAG (Q)	0.3 (1.77)	CGG (R)	0.5 (0.73)
AUU (I)	9.6 (2.77)	ACU (T)	3.6 (1.07)	AAU (N)	5.9 (1.69)	AGU (S)	1.2 (1.42)
AUC (I)	0.2 (0.05)	ACC (T)	0.1 (0.04)	AAC (N)	0.2 (0.35)	AGC (S)	0.4 (0.19)
AUA (M)	6.7 (1.95)	ACA (T)	2.0 (0.84)	AAA (K)	0.1 (1.00)	AGA (S)	1.4 (0.63)
AUG (M)	3.2 (0.93)	ACG (T)	0.7 (0.21)	AAG (K)	0.5 (0.58)	AGG (S)	0.4 (0.60)
GUU (V)	5.4 (1.00)	GCU (A)	6.2 (2.60)	GAU (D)	4.9 (2.23)	GGU (G)	3.3 (1.72)
GUC (V)	0.2 (0.08)	GCC (A)	0.3 (0.12)	GAC (D)	1.0 (0.43)	GGC (G)	0.3 (0.15)
GUA (V)	3.6 (1.92)	GCA (A)	3.2 (1.35)	GAA (E)	0.7 (0.33)	GGA (G)	4.1 (1.85)
GUG (V)	2.5 (1.04)	GCG (A)	2.2 (1.01)	GAG (E)	0.5 (0.28)	GGG (G)	7.5 (1.00)





**Figura 51.-** Model bidimensional del fragment del COI seqüenciat en aquest estudi. Els cercles representen cadascun dels aminoàcids. M= hèlixs transmembranals, I= loops interns, E= loops externs (modificat de Lunt i col.1996).

**4.2.2.3.2. Estructura filogenètica i congruència entre les diferents classes nucleotídiques**

Els resultats del test TS mostren que tant els fragments parcials del COI i del 16S per separat com la seva combinació, posseeixen estructura o senyal filogenètica. La matriu parcial del COI té un valor de TS de 971, mentre que el millor valor trobat a les matrius permutades és 93 i el pitjor 43, per un nivell de significació  $\alpha=0,001$ . Per la matriu parcial del 16S, el valor de TS és 562, el millor valor a les permutacions 63 i el pitjor 21, per  $\alpha=0,001$ . Finalment, la matriu combinada té un TS de 1750, mentre que el millor valor de les permutacions és 114 i el pitjor 41, per  $\alpha=0,001$ .

Els resultats dels diversos tests ILD aplicats a diferents particions de les dades es mostren a la **taula XI**. S'observa que les diferents classes definides per cadascun dels gens no són, des del punt de vista estadístic, significativament incongruents entre elles. Per contra, els dos gens apareixen com a significativament incongruents. Quan es realitza un test simultàniament sobre totes les classes, també s'obté que aquestes són incongruents. Tanmateix, si es realitza el test sobre les diferents parelles de classes mixtes, és a dir, una classe del COI i una del 16S, es demostra que no totes les classes del COI són incongruents amb el 16S, sinó que la incongruència entre els gens es localitza a nivell de les segones i terceres bases del COI i el 16S.

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

**Taula XI.-** Resultats del test ILD aplicat a les particions (= classes) definides per cadascun dels gens.

Real= valor observat a les particions reals, millor= millor valor obtingut a les particions permutades, pitjor= pitjor valor obtingut a les particions permutades, NS= no significatiu.

<sup>a/</sup> El valor de *p* corregit s'obté en multiplicar aquests pel nombre de comparacions múltiples realitzades pel test (Cunningham 1997a).

<sup>b/</sup> 10.000 permutacions

<sup>c/</sup> 1.000 permutacions

Gen	Partició	real	millor	pitjor	$\alpha$	
COI	1:2:3	27	27	164	1 <sup>b</sup>	NS <sup>a</sup>
16S	st:lo	8	0	59	0,9185 <sup>b</sup>	NS
COI + 16S	COI:16S	129	0	213	0,0219 <sup>b</sup>	<i>p</i> < 0,05
	1:2:3:st:lo	19	0	167	0,1345 <sup>b</sup>	<i>p</i> < 0,05 <sup>a</sup>
	1:st	15	0	110	0,913 <sup>c</sup>	NS
	1:lo	37	0	118	0,795 <sup>c</sup>	NS
	2:st	62	0	62	0,001 <sup>c</sup>	<i>p</i> < 0,002
	2:lo	37	0	118	0,001 <sup>c</sup>	<i>p</i> < 0,002
	3:st	158	0	158	0,001 <sup>c</sup>	<i>p</i> < 0,002
	3:lo	112	0	114	0,002 <sup>c</sup>	<i>p</i> < 0,05

### ***4.2.2.3.3. Anàlisi cladística***

#### *Ponderació uniforme*

L'anàlisi dels 471 pb (200 posicions informatives) del fragment del COI de 87 taxons (invariables eliminats) va donar com a resultat 11 arbres de 2486 passos (IC= 0,15, IR= 0,54), el consens estricte dels quals es mostra a la **figura 52**. El baix nivell de resolució que mostra el consens és degut principalment al conflicte entre els caràcters dels diferents arbres obtinguts, tal i com ho indica el baix valor de CC (**taula XII**). A tots els arbres, els gèneres *Dysderocrates* i *Stalita* se situen dins el gènere *Dysdera*,

i aquest apareix com a parafilètic. La major part dels clades que es poden observar al consens corresponen a la unió dels haplotips mostrejats d'una mateixa espècie. Tanmateix, en alguns casos, aquests haplotips no formen grups monofilètics. Així, els dos haplotips de *D. bandamae* (banCA i banCB) són sempre parafilètics respecte l'espècie *D. tibicensis*, els de *D. levipes* (levG i levT) parafilètics vers *D. gollumi*, mentre que un dels haplotips de *D. nesiotès* (nesLA) està més relacionat amb els haplotips de *D. spinidorsum* (spiFA, spiFB i spiFC) que no amb els de la resta de la seva pròpia espècie (nesA, nesLB, nesLC, nesLD i nesM). Pitjor és la situació a *D. verneau*, on els dos haplotips representats, malgrat formar part juntament amb els haplotips de *D. ratonensis* i *D. paucispinosa* d'un mateix clade, apareixen com a polifilètics, situant-se verCA a la base del clade esmentat i verCB en posició més derivada.

L'anàlisi de les 424 posicions (175 informatives), obtingudes posteriorment a l'alineament dels fragment del 16S, de 81 taxons (invariables eliminats) va donar com a resultat 6 arbres de 1330 passos (IC= 0,27, IR= 0,54), el consens estricte dels quals es mostra a la **figura 53**. Els arbres obtinguts només difereixen en la posició relativa dels tres haplotips mostrejats de *D. calderensis* i la posició de *Dysderocrates* vers les espècies *D. paucispinosa*, *D. ratonensis* i *D. verneau*. Malgrat que el gènere *Stalita* se situa en aquest cas a la base del clade format pels gèneres de la subfamília Dysderinae, tampoc es recupera la monofília del gènere *Dysdera*, el qual inclou l'haplotip de *Dysderocrates silvestris*. De nou, s'observen algunes espècies els haplotips de les quals no formen grups monofilètics. *D. bandamae* i *D. levipes* són polifilètiques i *D. brevisetae* i *D. nesiotès* són parafilètiques envers l'haplotip levG de *D. levipes* i els haplotips de *D. spinidorsum*, respectivament. Amb les úniques excepcions de *D. lancerotensis*, sempre més relacionada amb haplotips d'espècies continentals, i *D. andamanae*, que apareix a la base del clade *Dysdera* + *Dysderocrates*, la major part d'endemismes canaris formen part del mateix clade. Tanmateix, aquest clade inclou també l'espècie continental *D. sp.* MD, l'endemisme de Madeira *D. coiffaiti* i el representant del gènere *Dysderocrates*.

La comparació dels arbres obtinguts a les anàlisis dels dos gens per separat mostra pocs punts de coincidència. Ambdós gens recolzen els clades formats per [MC

## El gènere *Dysdera* a les illes Canàries

+ *D. lancerotensis*], [*D. nesiotés* + *D. spinidorsum*], [*D. enghoffi* + *D. rugichelis*] i [*D. paucispinosa* + *D. ratonensis* + *D. verneaui*], malgrat que aquest últim només apareix en alguns dels arbres del 16S. D'altra banda, a les dues anàlisis s'obté la parafil·lia dels haplotips de *D. nesiotés* i *D. levipes* vers les espècies *D. spinidorsum* i *D. gollumi*, respectivament.

Tots dos gens van ser combinats en una sola matriu de 895 posicions (375 informatives) i 94 taxons. Aquells taxons dels quals només es tenia informació d'un dels dos gens (10 taxons només pel COI i 6 taxons només pel 16S), van ser completats afegint-hi interrogants (?). A l'espècie *D. labradaensis*, a la qual les seqüències del COI i del 16S provenien d'individus diferents, es van unir els dos haplotips parcials en un de sol (labTA + labTB = labT). L'anàlisi de la matriu combinada va donar com a resultat 2 arbres de 3885 passos (IC = 19, IR = 53), els quals només diferien en la posició relativa d'un dels haplotips de *D. alegranzaensis* (aleR). A la **figura 54** es mostra l'arbre de consens estricte. L'anàlisi conjunta dels dos gens recolza la monofil·lia dels haplotips mostrejats del gènere *Dysdera* i la monofil·lia dels gèneres inclosos dins la subfamília Dysderinae. Tal i com s'observava a les anàlisis parcials, alguns dels haplotips d'una mateixa espècie no formen clades exclusius. Malgrat tot, en cap cas constitueixen grups polifilètics, situació que es donava en l'anàlisi dels 16S, sinó que són, o bé parafilètics respecte d'una segona espècie (*D. bandamae*, *D. levipes* i *D. nesiotés*), o bé els manquen sinapomorfies (*D. brevisetae*). Forçar la monofil·lia dels haplotips analitzats de *D. levipes* augmenta en 25 passos la llargada dels cladogrames resultants, la monofil·lia dels haplotips de *D. nesiotés* 7 passos, mentre que la monofil·lia dels de *D. bandamae* només implica un increment de 3 passos.

Els endemismes canaris es troben repartits en diferents clades, els quals, o bé inclouen espècies no canàries, o bé es relacionen estretament amb aquestes. Els tres primers brancatges dins el gènere *Dysdera* els constitueixen tot un seguit d'endemismes de les illes orientals. El següent brancatge dona lloc a un parell de clades, un que inclou majoritàriament espècies continentals i un altre format en la seva pràctica totalitat per endemismes de les Canàries centre-occidentals. Dins el

clade continental es troben dues espècies canàries, *D. andamanae* i *D. lancerotensis*, malgrat que no apareixen estretament relacionades. A l'altre clade, *D. coiffaitti* és l'únic representant no canari, i se situa com a espècie germana de *D. unguimmanis* a la base del clade esmentat. Forçar la monofília de la totalitat d'endemismes canaris incrementa la llargada total dels cladogrames en 59 passos. Quan s'exclou d'aquest clade l'espècie *D. lancerotensis* el nombre de passos addicionals es redueix a 20 i si alhora s'elimina també l'espècie *D. andamanae*, la llargada només augmenta en 10 passos. D'altra banda, forçar la monofília dels endemismes orientals (excloent-hi *D. lancerotensis*) suposa incrementar en 4 passos la llargada, mentre que forçar la monofília dels endemismes centre-occidentals augmenta en 16 el nombre de passos finals, malgrat que aquests es redueixen a 3 quan s'exclou *D. andamanae* del clade.

## El gènere *Dysdera* a les illes Canàries

**Taula XII.-** Diferents estadístics descriptius dels arbres obtinguts a les anàlisis de les dades moleculars parcials i combinades. tax= nombre de taxons de la matriu analitzada, arb= nombre d'arbres obtinguts, pas= nombre de passos dels arbres més parsimoniosos, IC= índex de consistència, IR= índex de retenció, CC= índex de concordància dels clades, ti= índex de suport total, Hi= homoplàsia intrínseca, ILD= índex d'incongruència per diferència en la llargada.

<sup>a</sup>/ Valor d'ILD com a percentatge del nombre de passos de l'anàlisi conjunta.

<sup>b</sup>/ Valor d'ILD com a percentatge de l'homoplàsia total de les dades, calculada com la diferència entre la suma del nombre de passos observats a les anàlisis parcials i la suma del nombre mínim de passos possibles de les matrius parcials (Miller i col. 1997).

GEN	tax.	arb.	pas.	IC	IR	CC	ti	Hi	ILD
COI	87	11	2486	15	54	0,40	0,68	84%	
16S	81	6	1330	27	54	0,33	0,42	69%	
COI+16S	94	2	3885	19	53	0,00	0,45	79%	69 1,8% <sup>a</sup> / 2,3% <sup>b</sup>

**Taula XIII.-** Nombre de passos, valor d'IC i IR de cadascuna de les classes en què es van dividir les diferents posicions nucleotídiques a les anàlisis parcials (davant) i simultània (darrera). Δ= Increment del nombre de passos entre les anàlisis parcial i simultània de cadascuna de les classes. **1era**= primeres posicions dels codons del COI, **2ona**= segones posicions dels codons, **3era**= terceres posicions dels codons, **stems**= posicions corresponents a regions de *stems* a l'estructura secundària del 16S, **loops**= posicions corresponents a regions de *loops* a l'estructura secundària del 16S.

Classes	passos	Δ	IC	IR
1a	246-9 / 255	+6-9	26-7 / 27	63 / 63
2ona	72-7 / 81	+4-9	28-30 / 29	60-64 / 62
3era	2143-51 / 2185	+34-42	13 / 13	52 / 51
<i>stems</i>	546-8 / 630	+82-84	30 / 28	56 / 52
<i>loops</i>	706-8 / 734	+26-28	24 / 24	53 / 52

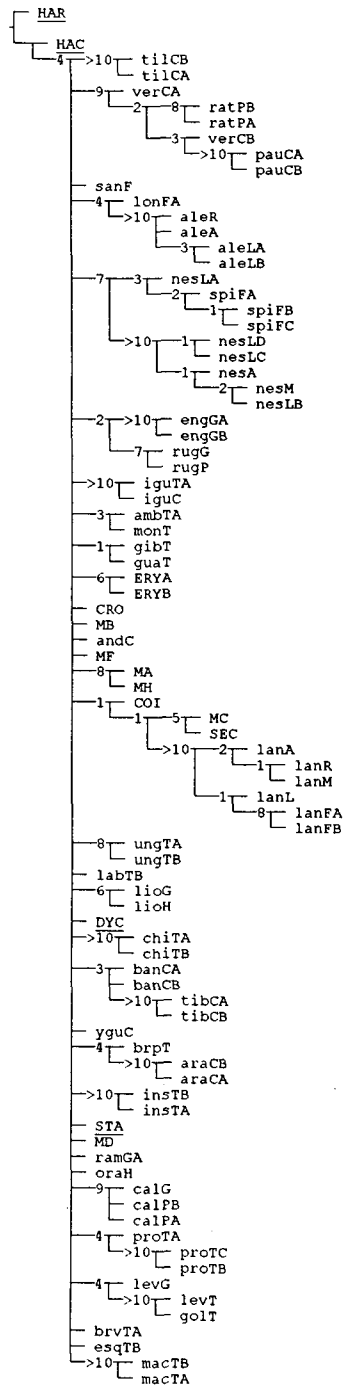
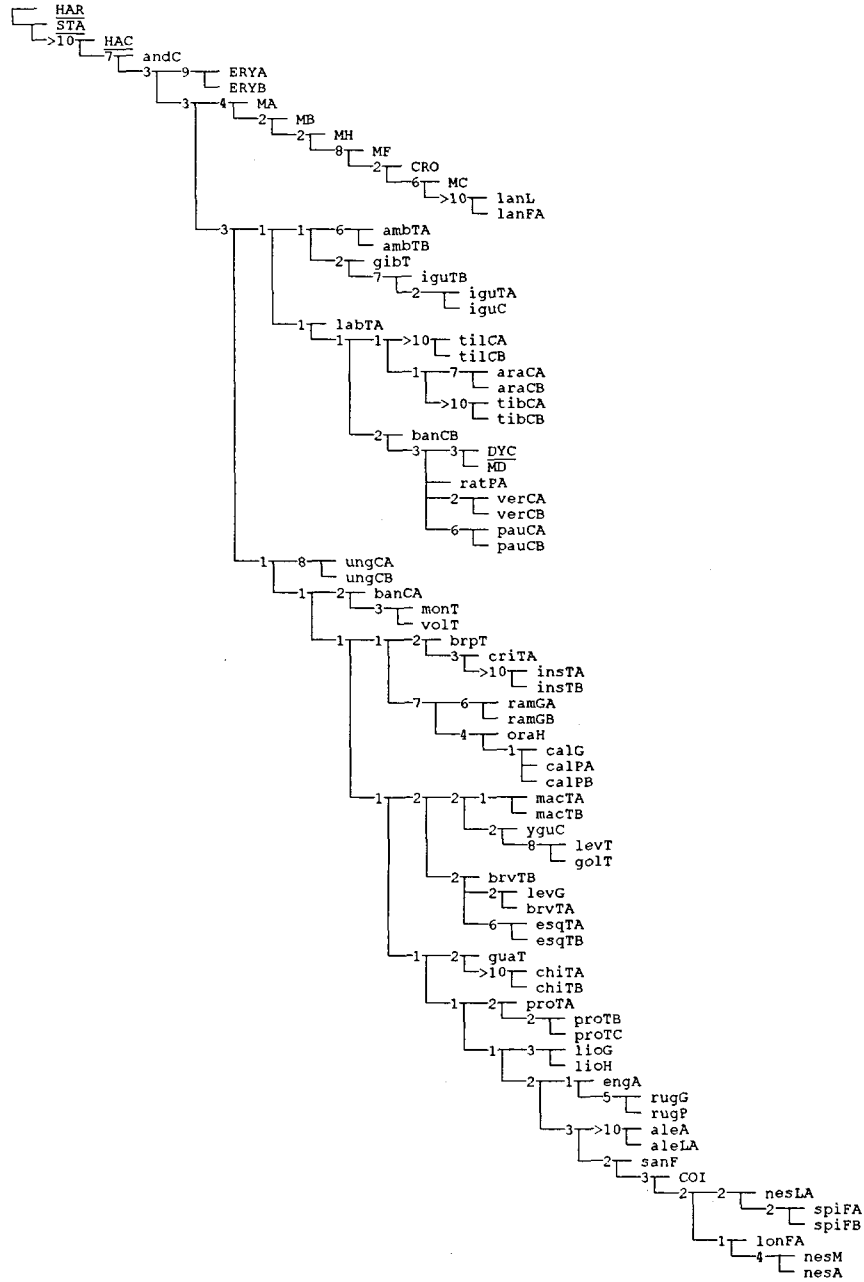


Figura 52.- Consens estricta dels 11 arbres més parsimoniosos resultants de l'anàlisi de les seqüències del COI (sèrie de comandaments: h10000, h/100, mul\*100, max\*, jump\*10). Els números a la base dels clades fan referència als valors heurístics de suport de Bremer fins a 10 passos de diferència. Els gèneres diferents de *Dysdera* apareixen subratllats i en majúscules i les espècies de *Dysdera* no canàries en majúscules.



## El gènere *Dysdera* a les illes Canàries



**Figura 53.-** Consens estricta dels 6 arbres més parsimoniosos resultants de l'anàlisi de les seqüències del 16S (sèrie de comandaments: h10000, h/100, mul\*100, max\*, jump\*10). Els números a la base dels clades fan referència als valors heurístics de suport de Bremer fins a 10 passos de diferència. Els gèneres diferents de *Dysdera* apareixen en majúscules i subratllats i les espècies de *Dysdera* no canàries en majúscules.

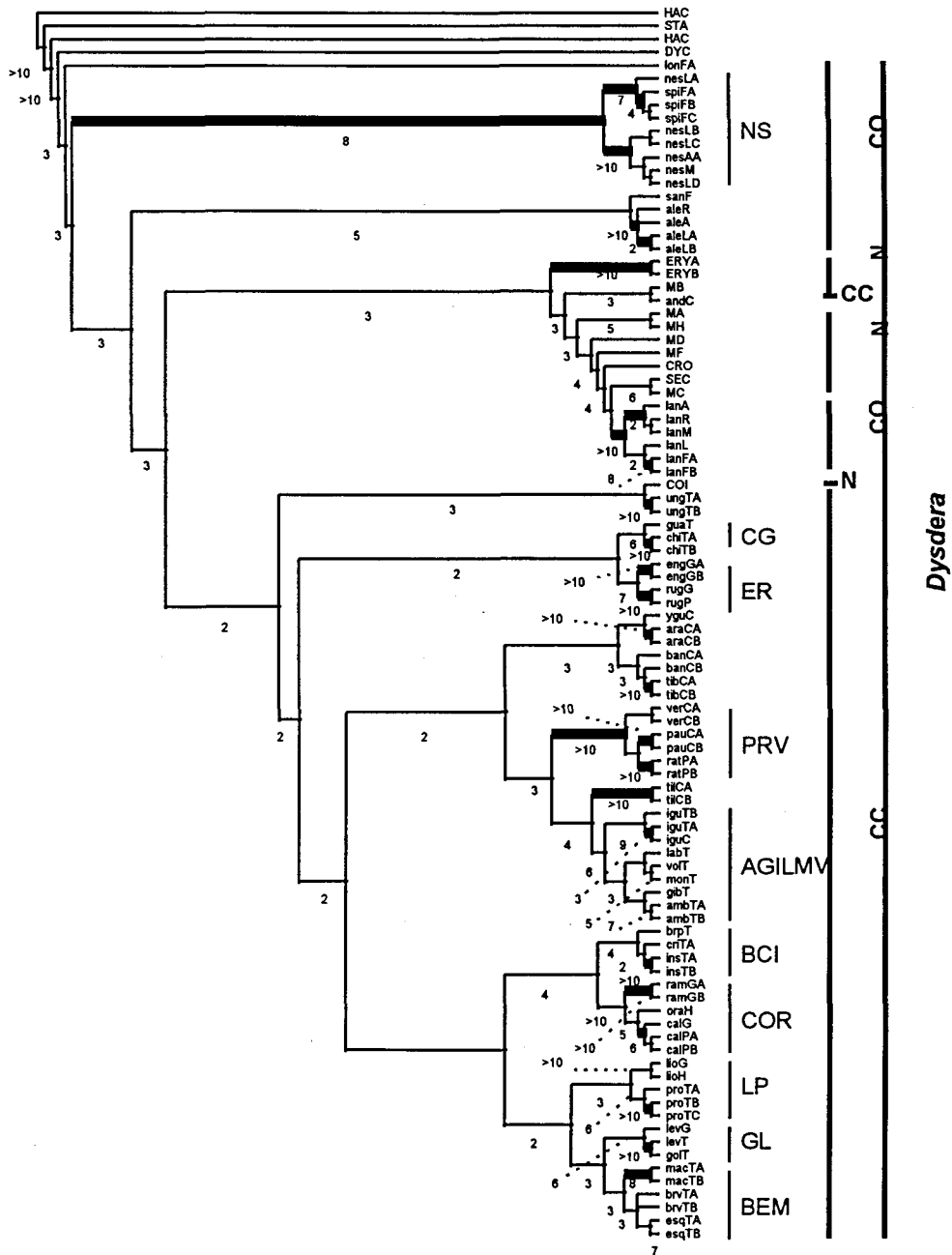


Figura 54.- Consens estricta dels 2 arbres més parsimoniosos resultants de l'anàlisi combina de les seqüències del COI i el 16S (sèrie de comandaments: h10000, h/100, mul\*100, max\*, jump\*10). Les espècies no canàries apareixen en majúscules. Els números sota les branques són els valors heurístics de suport de Bremer per sobre de 2 i fins a 10 passos de diferència. Les branques més amples indiquen els clades amb valors superiors al 90% a les anàlisis de parsimònia amb *jackknife*. N= espècie no canària, CO= endemisme de les illes Canàries orientals, CC= endemisme de les illes Canàries centro-occidentals.

## El gènere *Dysdera* a les illes Canàries

Taula XIV.- Nombre dels diferents tipus de substitucions per a cadascuna de les classes nucleotídiques, reconstruïdes a partir dels 2 arbres obtinguts a l'anàlisi combinada uniformement ponderada. El primer nombre és la mitjana de canvis i entre parèntesis es mostren els valors màxims i mínims, respectivament. A files hi figura la base inicial i a columnes la base final.

1a	A	C	G	T	
A	-	6,92 (8-6)	30,86 (40-24)	27,24 (52-23)	
C	1,50 (2-1)	-	0	20,08 (28-13)	
G	29,12 (38-23)	5,00 (5-5)	-	9,10 (13-7)	
T	22,58 (29-15)	83,33 (91-76)	19,26 (25-14)	-	
2ona	A	C	G	T	
A	-	0	11,5 (13-10)	2,00 (2-2)	
C	0	-	11,5 (13-10)	6,57 (8-5)	
G	8,50 (10-7)	9,21 (11-8)	-	3,93 (6-2)	
T	5,00 (5-5)	20,00 (21-19)	2,79 (5-1)	-	
3era	A	C	G	T	
A	-	25,71 (39-14)	613,03 (756-492)	216,89 (289-157)	
C	6,68 (17-2)	-	4,58 (13-1)	27,92 (42-18)	
G	416,17 (554-294)	15,95 (27-7)	-	160,15 (215-112)	
T	310,82 (388-240)	184,96 (204-168)	201,16 (266-144)	-	
stems	A	C	T	G	gap
A	-	6,70 (11-3)	145,32 (171-127)	126,33 (155-100)	1,40 (2-1)
C	3,53 (6-2)	-	0,21 (1-0)	39,47 (50-31)	0
T	67,35 (88-47)	2,08 (3-1)	-	17,44 (28-10)	0
G	106,13 (135-81)	48,17 (59-40)	-	-	3,90 (5-3)
gap	5,20 (6-5)	0	0	2,90 (4-2)	0
loops	A	C	T	G	gap
A	-	10,32 (13-8)	159,30 (189-134)	109,83 (135-88)	7,58 (10-6)
C	2,99 (5-2)	-	2,33 (3-2)	6,17 (8-5)	0
T	82,07 (112-58)	2 (3-1)	-	48,58 (68-27)	1,17 (2-0)
G	139,89 (162-118)	22,51 (25-20)	-	-	9,25 (13-6)
gap	31,58 (34-30)	6,70 (10-1)	4,17 (5-3)	14,83 (18-12)	-

**Taula XV.-** Nombre de canvis de cadascuna de les classes, reconstruïts a partir dels arbres més parsimoniosos obtinguts a l'anàlisi combinada amb ponderació uniforme (núm. canvis) i ponderació de cada classe derivada dels mateixos (veure l'apartat de **material i mètodes**).

	1a	2ona	3era	stems	loops
num. canvis	255	81	2185	630	734
ponderació (1+2)		42	10	30	35

**Taula XVI.-** Cost dels diferents tipus de canvis per cadascuna de les classes nucleotídiques, derivats del nombre de canvis reconstruït a partir dels arbres més parsimoniosos obtinguts a l'anàlisi combinada amb ponderació uniforme (**taula XIV**) (veure l'apart de **material i mètodes**).

	1a	2ona	3era	stems	loops
AG	5	5	2	4	3
TC	4	6	4	5	6
AT	5	7	3	4	4
TG	6	7	3	5	4
AC	6	*	5	7	6
CG	7	6	5	8	7
-A	*	*	*	7	5
-T	*	*	*	7	6
-G	*	*	*	*	6
-C	*	*	*	7	5

### *Ponderació diferencial*

A les figures 55B-F i 56A-F es mostren els consensos estrictes derivats dels cladogrames obtinguts a les anàlisis realitzades utilitzant els diferents esquemes de ponderació diferencial esmentats a l'apartat de **material i mètodes**, i a les taules XVII i XVIII pot trobar-se la informació relativa a alguns dels seus índexos. A fi i efecte de facilitar la comparació entre les diferents anàlisis, s'han reproduït versions simplificades dels consensos a on s'han eliminat els gèneres diferents de *Dysdera* (en tots els casos externs a aquest), les espècies dels clades indicats a la figura 54 han estat substituïdes pels codis donats a aquests, els haplotips d'una mateixa espècie, en cas de ser monofilètics, han estat reemplaçats per una única branca terminal i, finalment, tots els grups monofilètics o parafiletics d'espècies continentals han estat substituïts per les sigles CON. Si algun dels clades definits no inclou totes les espècies originals, al seu nom li segueix el símbol (-). A tall d'exemple, a la fig. 55A es mostra la versió simplificada del consens dels arbres obtinguts a l'anàlisi combinada uniformement ponderada (fig. 54). Els únics arbres que no han estat representats són els obtinguts a l'anàlisi on les posicions dels *stems* van ser ponderades en contra en una relació 2:3 envers la resta de classes. Els dos arbres obtinguts utilitzant aquesta ponderació van resultar ser pràcticament idèntics als obtinguts amb parsimònia uniformement ponderada, excepte per la posició dels haplotips de *D. verneui* que se situaven en la mateixa disposició que l'obtinguda en l'anàlisi parcial del COI.

La major part dels clades recolzats pels cladogrames resultants de cadascuna de les anàlisis realitzades amb els diferents esquemes de ponderació, mostren un elevat grau d'incongruència els uns en relació amb els altres, la qual cosa indica una elevada sensibilitat de les dades a pertorbacions en alguns paràmetres de les anàlisis. Aquesta incongruència és especialment marcada quan es comparen els resultats utilitzant ponderació implícita amb la resta i encara més destacable quan els valors de *k* són baixos. Tanmateix, hi ha tota una sèrie de patrons que es repeteixen al llarg dels diferents arbres obtinguts. En tots els casos, l'espècie *D. lancerotensis* apareix més relacionada amb espècies continentals que no pas amb cap altra endemisme

canari. L'espècie de Gran Canaria *D. andamae* tampoc s'uneix mai a cap altre espècie de Canàries i a la major part de les anàlisis se situa a la base del clade que inclou totes les espècies de *Dysdera*. Els endemismes de les illes orientals (*D. lancerotensis* exclosa) sempre apareixen estretament relacionats, ja sigui formant un clade (ponderació per classes, ponderació de substitucions o ponderació implícita per  $k= 4-6$ ), un grup parafilètic (ponderació implícita  $k= 1-3$ ) o en una sèrie de brancatges successius (3era base eliminada, *stems* rebaixats o ponderació amb aa.). A totes les anàlisis, l'espècie *D. nesiotis* és parafilètica respecte de *D. spinidorsum*, alhora que ambdues espècies són sempre monofilètiques (clade NS). Les anàlisis amb ponderació implícita per a qualsevol valor de  $k$  recolzen la relació d'espècies germanes entre *D. longa* i *D. sanborondon*, mentre que la major part d'anàlisis restants o bé uneixen *D. sanborondon* amb *D. alegranzaensis*, o bé situen a *D. sanborondon* a la base del clade format per [*D. alegranzaensis* + NS].

Contràriament al que s'observa pels endemismes orientals, les espècies de les illes centre-occidentals (exceptuant *D. andamae*) apareixen formant un grup monofilètic només a les anàlisis amb les terceres bases eliminades, amb ponderació de les classes o amb ponderació de les substitucions. A la resta d'anàlisis apareixen com a parafilètiques, formant part d'un clade que inclou alguna espècie no canària i de vegades també els endemismes orientals. Les relacions que s'estableixen entre les espècies centre-occidentals són extraordinàriament variables depenent de l'anàlisi. Malgrat tot, hi ha tot un seguit de clades que apareixen sota qualsevol esquema de ponderació: [*D. enghoffi* + *D. rugichelis* (ER)], [*D. guayota* + *D. chioensis* (CG)], [*D. paucispinosa* + *D. ratonensis* + *D. verneai* (PRV)]. Un altre grup de clades està recolzat, sinó per totes, sí per la major part de les anàlisis. Així, els clades [*D. calderensis* + *D. orahan* + *D. ramblae* (COR)] i [*D. brevisetae* + *D. esquiveli* + *D. macra* (BEM)], només és contradiuen sota ponderació implícita per  $k= 1$ . D'altra banda, hi ha clades que només es posen en dubte a les anàlisis amb ponderació implícita, com, per exemple, el clade format per [*D. brevispina* + *D. cribellata* + *D. insulana* (BCI)], el clade [*D. yguanira* + *D. bandame* + *D. arabisenen* + *D. tibicena* + *D. tilosensis* + PRV], malgrat que aquest apareix com a parafilètic quan es rebaixen els *stems*, o els clades [*D. gollumi* + *D. levipes* (GL)] i [GL + BEM], aquests últims

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

---

recolzats també sota ponderació implícita per  $k=6$ . Finalment, trobem altres clades amb un suport més limitat, com és el cas de [*D. liostethus* + *D. propinqua* (LP)], recolzat a les anàlisis amb *stems* rebaixats, ponderació amb aa., amb ponderació de les substitucions o sota ponderació implícita (excepte  $k=2$ ), [BCI + COR], que apareix a les anàlisis amb *stems* rebaixats, ponderació amb aa., per classe o de substitucions, [*D. ambulotenta* + *D. gibbifera* + *D. iguanensis* + *D. labradaensis* + *D. montanetensis* + *D. volcania* (AGILMV)], recolzat per alguns arbres de l'anàlisi eliminant la 3era base, *stems* rebaixats, sota ponderació amb aa., per classes i de substitucions, i [*D. cribellata* + *D. tibicena*], que apareix exclusivament a les anàlisis amb ponderació implícita. L'espècie *D. unguimmanis* és potser la més sensible als canvis en l'esquema de ponderació utilitzat, i se situa ja sigui en posició basal dins un clade format majoritàriament per endemismes centre-occidentals (ponderació amb aa., per posicions, de substitucions), o derivada (3era base eliminada, ponderació implícita). Amb tot, i a diferència del que s'observa a l'anàlisi amb ponderació uniforme i amb l'única excepció de la ponderació amb *stems* rebaixats, a les ponderacions diferencials apareix sempre relacionada amb d'altres endemismes canaris.

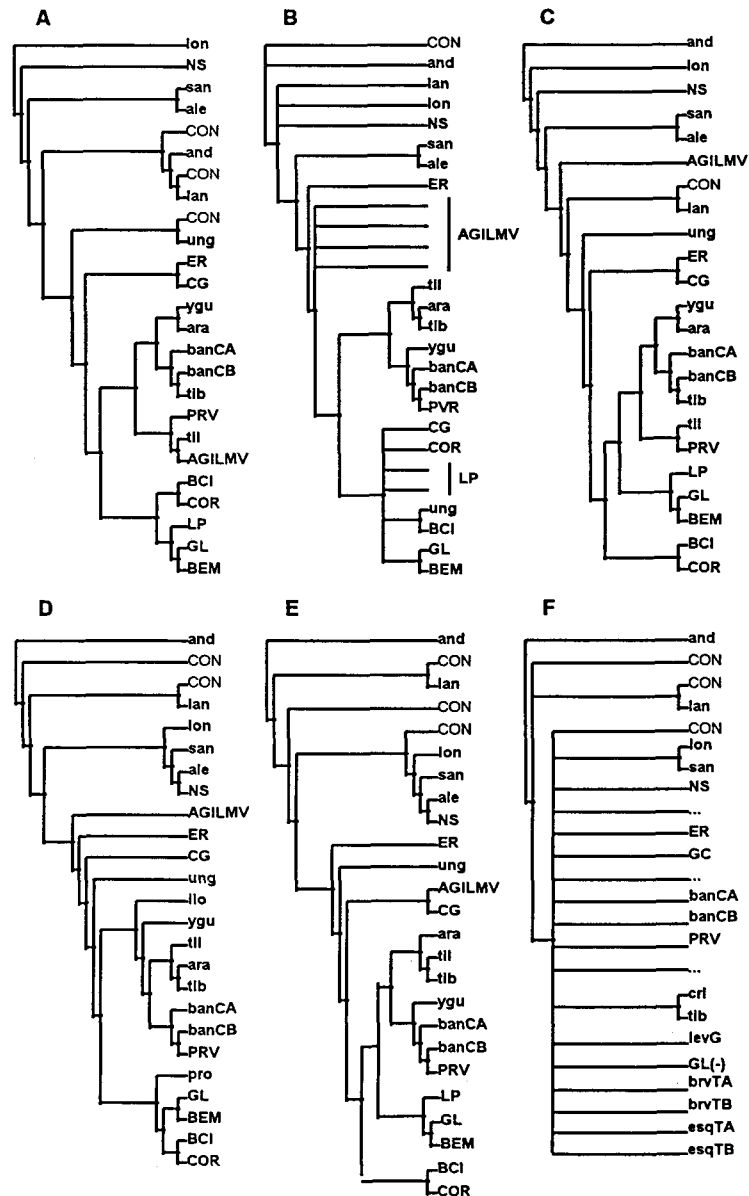
Pel que fa referència als haplotips mostrejats d'una mateixa espècie, aquests són, en general, monofilètics, malgrat que existeixen algunes excepcions. Els haplotips de *D. nesiotas* només són monofilètics sota ponderació implícita per a  $k=1$ . A totes les altres ponderacions, inclosa la uniforme, l'haplotip nesLA és el grup germà dels haplotips de l'espècie *D. spinidorsum*. L'haplotip de Tenerife de l'espècie *D. levipes* (levT) s'uneix sempre a l'espècie *D. gollumi*, mentre que l'haplotip de la Gomera (levG) tot i que generalment apareix a la base d'aquest clade, pot no relacionar-se directament amb ell, com és el cas a les anàlisis de ponderació implícita per a  $k < 6$ . En cap cas els haplotips de *D. bandamae* formen un clade exclusiu, i es mostren a les anàlisis amb ponderació implícita per a  $k < 6$  com a polifilètics i a la resta com a brancatges successius. *D. verneui* tot i ser monofilètica a la majoria d'anàlisis, esdevé parafilètica respecte de *D. paucispinosa* quan s'utilitza ponderació implícita per a  $k=2-4$  i polifilètica, malgrat dins un clade comú amb *D. paucispinosa* i *D. ratonensis*, quan es rebaixen els *stems* o es ponderen diferencialment les substitucions. Finalment, la monofília dels haplotips de *D. brevisetae* i *D. esquiveli*

només es posa en dubte a l'aplicar ponderació implícita per a  $k=1$ , tot i que en el cas de *D. brevisetae* tampoc no es recolza en cap cas la monofília dels seus haplotips degut a l'absència de sinapomorfies que els uneixin.

### *Arbres-GC*

L'arbre-GC (no mostrat) no recolza cap dels clades obtinguts a les diferents anàlisis cladístiques, deixant de banda algunes parelles d'haplotips de la mateixa espècie. Aquest resultat indica que, en principi, les diferències en la composició de bases no influeixen, almenys sensiblement, les anàlisis de parsimònia realitzades.





**Figura 55.-A-F.** Arbres de consens simplificats derivats dels cladogrames resultants de les anàlisis realitzades utilitzant diferents esquemes de ponderació (sèrie de comandaments: h10000, h/100 -h/20 a E-, mul\*100, max\*<sup>o</sup>).-A. Ponderació uniforme.-B. Tercera posició dels codons del COI eliminada.-C. Caràcters aminoacídics informatius del COI afegits a la matriu combinada.-D. Ponderació diferencial de cadascuna de les classes en funció del seu nombre de canvis.-E. Ponderació diferencial de les diferents substitucions nucleotídiques per cadascuna de les classes.-F. Ponderació implícita, consens global derivat dels consensos parcials utilitzant cadascun dels valors possibles de *k*. Els únics haplotips indicats són aquells la monofília dels quals no està inequívocament recolzada. Les branques seguides en punts suspensius fan referència a tots els taxons no representats al consens i que formen part d'aquesta gran politomia.

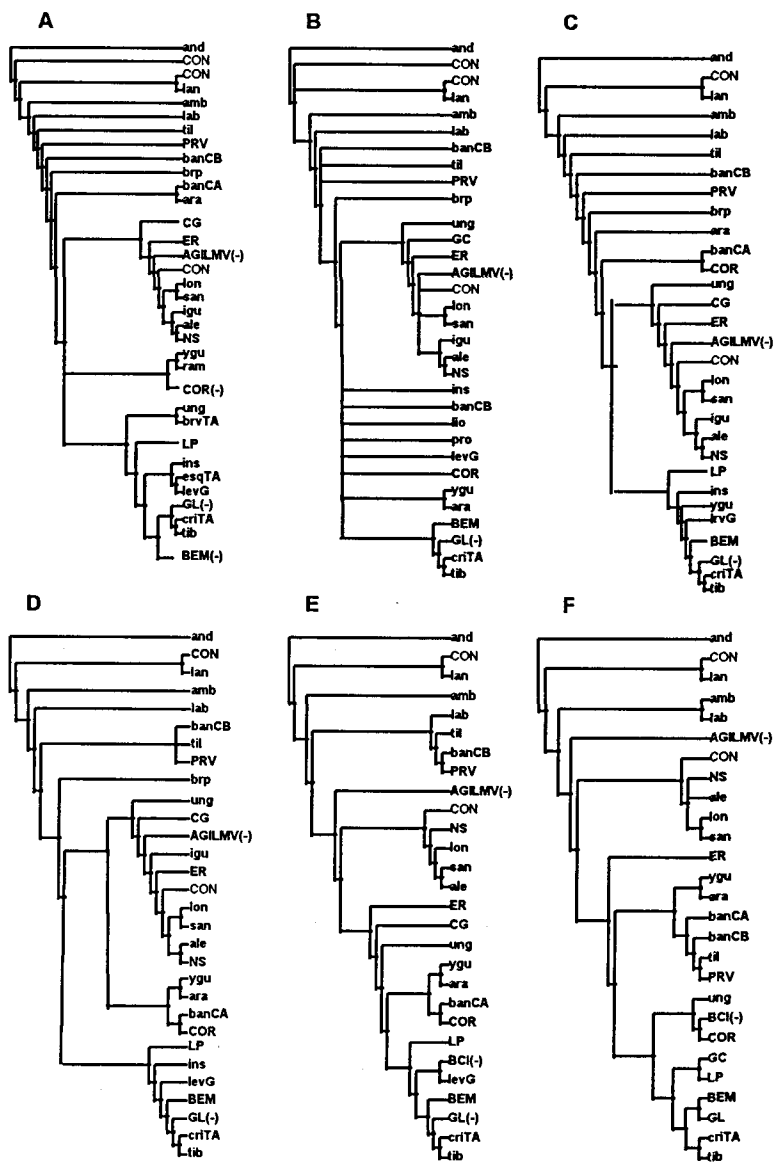


Figura 56.-A-F. Arbres de consens simplificats derivats dels cladogrames resultants de les anàlisis amb ponderació implícita utilitzant diferents valors de  $k$  (sèrie de comandaments: h10000, h/100, mul\*100 -250 per  $k=3-6$ , max\*, jump\*30- només per  $k=3, 6$ )..-A.  $k=1$ .-B.  $k=2$ .-C.  $k=3$ .-D.  $k=4$ .-E.  $k=5$ .-F.  $k=6$ .

## El gènere *Dysdera* a les illes Canàries

**Taula XVII.-** Estadístics descriptius de les anàlisis realitzades utilitzant alguns esquemes de ponderació diferencial. *stems*↓2/3= posicions dels *stems* rebaixades en una proporció 2:3 envers la resta, sense 3era= 3era base dels codons del COI eliminada de l'anàlisi, + aa.= caràcters corresponents a canvis parsimoniosos en la composició d'aminoàcids del COI afegits a la matriu, pon.clas.= ponderació diferencial de les diferents classes de posicions en base al seu nombre de canvis, costs dif.= ponderació diferencial dels diferents tipus de substitucions nucleotídiques per a cadascuna de les classes, pas. p. u= nombre de passos dels arbres obtinguts sota ponderació uniforme i igual a 1.

<sup>a/</sup> Nombre de passos eliminant els deguts a canvis en les posicions corresponents a aminoàcids.

	<i>stems</i> ↓2/3	sense 3a	+ aa.	pon.clas.	costs dif.
arbres	2	4096	4	1	1
passos	11024	1666	4093	79987	13041
pas. p.u.	3886	?	3889-90 <sup>a/</sup>	3907	3895
IC	18	27	20	18	?
IR	53	56	53	52	?

**Taula XVIII.-** Estadístics descriptius de les anàlisis realitzades utilitzant ponderació implícita. Els percentatges fan referència als valors d'ajust reescalats.

	k= 1	k= 2	k= 3	k= 4	k= 5	k= 6
arbres	4	14	4	8	2	5
ajust	1012,2	1349,0	1586,8	1767,4	1906,1	2032,0
	15%	17%	19%	21%	22%	24%