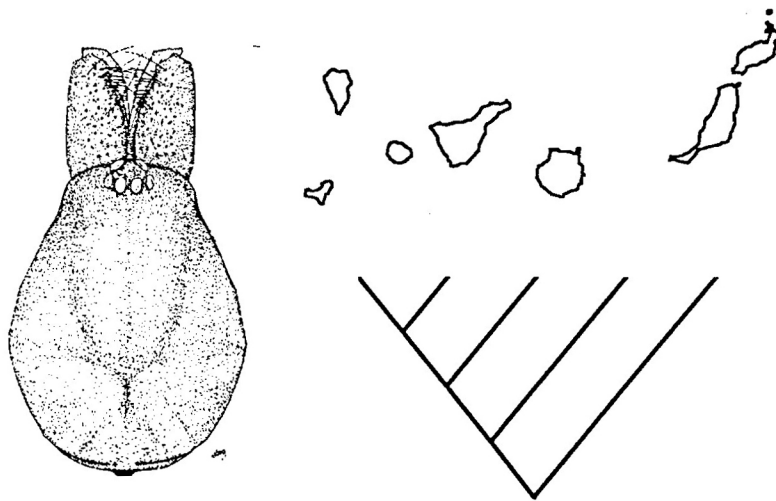


Departament de Biologia Animal
Facultat de Biologia
Universitat de Barcelona

Tesi Doctoral

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



Miquel Àngel Arnedo Lombarte

1998

4.3.4.2. Les illes centrals i occidentals

El conjunt d'endemismes present a les illes de Gran Canaria, Tenerife, La Gomera, La Palma i El Hierro són el resultat d'un únic procés colonitzador. L'espècie *D. unguimmanis* constitueix, sota certs criteris d'optimització, l'única excepció. Malgrat tot, la seva posició es considera provisionalment com a incerta i està per tant subjecte a revisió.

Malgrat que Gran Canària és la més antiga del grup d'illes centre-occidentals, les dades suggereixen que l'ancestre del clade va colonitzar inicialment Tenerife. Aquesta mateixa seqüència de colonització, és a dir, Tenerife anterior a Gran Canaria, ha estat també observada a les espècies endèmiques del gènere *Pimelia* (Coleoptera, Tenebrionidae) (Juan i col. 1995). Tanmateix, i d'igual manera que s'ha proposat per a *Pimelia*, el mateix patró de relacions entre els endemismes es podria explicar proposant que primer es va colonitzar Gran Canaria i posteriorment Tenerife, però que els descendents dels colonitzadors originals van desaparèixer de Gran Canària, la qual va ser posteriorment colonitzada per descendents dels colonitzadors secundaris de Tenerife. L'edat estimada de divergència del clade basal de Tenerife, el clade ambulotenta ($4,4 \pm 0,8$ Ma), és molt inferior a l'edat geològica estimada per a Tenerife (16-12 Ma) i, per tant, sembla recolzar aquest escenari, tot i que cal recordar que molt probablement l'edat de divergència del clade està subestimada.

La seqüència de colonització observada pel clade centre-occidental es correspon força bé amb l'edat geològica de les illes, especialment pel que fa referència a les illes occidentals. Així, des de Tenerife es colonitza La Gomera i, a partir d'aquesta i de forma independent, es colonitzen les illes més recents, La Palma i El Hierro. Amb tot, l'escenari general de colonització és força més complex, ja que els fenòmens de colonització múltiple han estat molt freqüents. Gran Canaria ha sofert fins a 5 colonitzacions independents per part d'ancestres de Tenerife, malgrat que només dues han donat lloc a la formació d'espècies diferents o clades. Per la seva banda, Tenerife ha rebut dues colonitzacions de Gran Canaria, mentre que La Gomera ha estat colonitzada quatre vegades, sempre des de Tenerife. La Gomera ha estat el

punt de partida del colonitzadors de La Palma i El Hierro, cadascuna de les qual ha estat colonitzada independentment dos cops tot i que en cap cas s'ha produït una diferenciació morfològica de les noves poblacions. Finalment, La Palma ha rebut una colonització addicional des de Gran Canaria. Tanmateix, aquest últim episodi de colonització mereix un petit comentari. La inferència de l'existència d'una colonització de Gran Canaria a La Palma és el resultat de la posició en el cladograma de l'espècie *D. curvisetae* de Tenerife, la qual es situa com a espècie germana del clade *D. ratonensis* + *D. verneau*. Sota certes anàlisis (ponderació implícita) aquesta espècie pot situar-se com a espècie germana de *D. ratonensis*, la qual cosa recolza llavors (sota optimització ACCTAN) una seqüència de colonització Gran Canària-> Tenerife -> La Palma. El fet que *D. curvisetae* només hagi pogut ser analitzada a nivell de la morfologia masculina deixa oberta aquesta última possibilitat.

L'existència d'un nombre tan elevat de colonitzacions intrainsulars (fins a 16!) planteja nombrosos interrogants, especialment quan ha estat demostrat que la colonització externa del conjunt de les illes es va donar només un cop (màxim dos). En primer lloc, cal destacar que cap d'aquestes illes ha estat mai connectada a cap altra en el passat, independentment de l'existència de fluctuacions en el nivell del mar. Una possible explicació seria la de què es tractessin, almenys una part d'elles, d'introduccions recents, ja que moltes d'aquestes colonitzacions no semblen haver comportat una diferenciació morfològica. Les dades relatives a les edats de divergència de poblacions transinsulars semblen negar aquesta possibilitat, amb una sola excepció. Així, la població de Gran Canaria de l'espècie *D. iguanensis*, presenta uns nivells de divergència respecte a les poblacions del NE de Tenerife, illa a la qual probablement es va originar l'espècie, que es corresponen perfectament amb les divergències intrapoblacionals estimades per a d'altres espècies. L'existència d'una única localitat coneguda per aquesta espècie a Gran Canaria sembla recolzar aquesta possibilitat. D'altra banda, les espècies *D. insulana* i *D. levipes*, de les quals de moment es desconeixen les seves divergències, exhibeixen exactament la mateixa situació que *D. iguanensis* i, per tant, no és en absolut descartable que es tractin també d'introduccions recents. Malgrat tot, cal recordar que *D. levipes* també té poblacions indiferenciades morfològicament a La Gomera i en aquest cas les edats

El gènere *Dysdera* a les illes Canàries

de divergència estimades ($3,9 \pm 0,05$ Ma) fan del tot impossible que es tracti d'una introducció.

La major part de colonitzacions entre Gran Canaria i Tenerife i entre aquesta illa i La Gomera se situen en una franja d'edats estimades entre els 5,5 i els 3,7 Ma. Si aquestes edats representen un període geològic especialment apte per a la colonització intrainsular o bé és simplement un fet accidental o, pitjor encara, un artefacte producte de la metodologia seguida per a inferir aquestes estimes, és un misteri. Tanmateix, en el cas de les colonitzacions de La Palma i El Hierro, per a les quals l'efecte de l'homoplàsia sobre els nivells de divergència és més moderat i per tant les estimes de les quals són més fiables, les edats de colonització inferides superen les edats de formació de les illes. Això s'explica de diferents maneres segons els casos. Així, l'estima per a *D. liostethus* probablement correspon al conjunt del temps de divergència degut a la colonització més el del temps d'anagènsi a l'illa d'origen. En el cas de *D. orahan* l'edat estimada no correspon a l'edat de colonització, sinó a la divergència d'aquesta espècie respecte a *D. ramblae*, ja que l'haplotipus de La Gomera no ha pogut ser mostrejat. Finalment i com ja ha estat esmentat anteriorment, existeix una certa evidència de que l'espècie germana de *D. ratonensis* no és *D. verneau*, sinó *D. curvisetae* i que, per tant, l'edat calculada no sigui la de la colonització sinó la de la divergència entre *D. verneau* i l'ancestre de *D. ratonensis* + *D. curvisetae*.

En cap altre estudi sobre un grup endèmic de Canàries, deixant de banda les plantes, ha estat documentat un nombre tan gran de colonitzacions intrainsulars. Això podria suggerir que la radiació específica soferta pel gènere *Dysdera* a les illes centre-occidentals ha estat bàsicament el producte d'un taxa excepcional de colonització entre les illes. Tanmateix, si bé certament aquestes colonitzacions han jugat un paper molt important, no semblen haver estat l'únic agent causal. En primer lloc, només 8 d'aquestes colonitzacions (50%) han donat lloc a una diversificació morfològica i segon, i més important, les illes més antigues, és a dir, Gran Canaria, Tenerife i La Gomera, han sofert fenòmens de radiacions intrainsulars, les quals han contribuït d'una manera tan o més important que les colonitzacions, a la generació de la diversitat d'espècies d'aquestes illes. Així, el 54% de les espècies de *Dysdera* de

Gran Canaria són el resultat de processos d'especiació que s'han donat en el si de l'illa, mentre que a Tenerife aquest valor arriba fins al 81% i a La Gomera és del 37,5%. En el conjunt d'illes centre-occidentals, el percentatge de diversitat generada per les radiacions intrainsulars és del 60%.

S'ha proposat que l'existència de radiacions intrainsulars està afavorida en organismes amb un grau elevat de sedentarisme o bé una forta especificitat ecològica (Paulay 1994). En general, la família Dysderidae mostra un elevat grau d'endemicitat al llarg de la seva àrea de distribució (Bosmans i De Keer 1986), la qual cosa ha portat a considerar-les com a formes poc mòbils i amb una gran capacitat de diferenciació (Ferrández 1987). Amb tot, no ha estat dut a terme fins ara cap experiment per tal d'avaluar el grau de mobilitat real dels individus d'aquesta família. Pel que fa a les distribucions dels endemismes canaris, aquestes solen incloure la major part de l'illa a on es troben, amb l'única limitació de la presència d'una certa humitat al sòl. Els casos de distribucions més restringides corresponen generalment a espècies conegudes per pocs espècimens. D'altra banda, la major part d'espècies d'una illa comparteixen les seves àrees de distribució, és a dir, són completament simpàtriques. Aquesta observació podria en principi negar la possibilitat de l'existència de fenòmens vicariants intrainsulars, és a dir, d'episodis geològics que provoquessin la separació d'una població ancestral i permetessin un procés d'especiació alopàtrica. Tanmateix, les actuals distribucions de les espècies podrien ser molt bé el resultat de processos de dispersió secundaris i, per tant, no es pot descartar que aquests processos hagin jugat un paper important en les radiacions intrainsulars. En aquest context, cal recordar que l'actual illa de Tenerife es va originar com un conjunt de tres illes corresponents als actuals massissos d'Anaga, Teno i Roque del Conde, que es van mantenir separades fins fa 2 Ma (Ancochea i col. 1990). L'existència d'aquestes illes ancestrals ha estat utilitzada per a explicar la diferenciació de les espècies endèmiques del gènere de llangardaixos *Gallotia* i la marcada estructuració geogràfica d'algunes espècies del gènere de tenebrionids *Pimelia*. Totes les espècies de *Dysdera* formades a Tenerife exhibeixen edats de divergència superiors als 2 Ma, la qual cosa permet afirmar que aquestes espècies es van originar quan Tenerife estava formada encara per tres illes i que, almenys una part dels fenòmens d'especiació *in situ*

El gènere *Dysdera* a les illes Canàries

ocorreguts a Tenerife poden ser reinterpretats com a fenòmens de colonització intrainsular i, per tant, com a processos d'especiació alopàtrica. Tanmateix, amb la informació actual és molt difícil d'establir les diferents illes d'origen de cadascuna de les espècies, ja que la major part d'aquestes han augmentat les seves àrees de distribució fins a ocupar bona part de l'actual illa. Per respondre a aquestes qüestions és necessari de dur a terme estudis de filogeografia de les diferents espècies. Malgrat tot, hi ha certs casos que permeten ser interpretats sota aquest escenari. Així, per exemple, dins del clade ambulotenta, totes les espècies es localitzen o bé al Teno o bé a la zona nord-central de l'illa amb l'única excepció de *D. iguanensis* que està també present a Anaga. Potser l'exemple més clar es dona en el clade chioensis, les espècies del qual estan confinades a la zona sud-occidental de l'illa, la qual cosa podria suggerir un lligam entre l'origen del clade i la colonització del Roque Conde.

Si bé la història geològica de Tenerife permet evocar episodis de colonització interinsular per explicar part de la seva diversitat específica, la situació no és tan clara a les illes de Gran Canària i La Gomera, ja que les dues illes estan formades per un únic edifici volcànic. La possibilitat d'episodis de vicariància en aquestes illes queda doncs reduïda a l'existència de fenòmens volcànics que puguin induir a través de la destrucció de certes parts de l'illa a la separació entre les poblacions. En el cas de La Gomera, l'últim pols volcànic important es va produir fa entre 4,5 i 4 Ma (Cantagrel i col. 1984, Ancochea 1990). L'única edat estimada de divergència entre espècies o clades a La Gomera que se situa dins d'aquest marge és la de les espècies del clade rugichelis ($4,3 \pm 0,1$ Ma). A Gran Canària a part de l'inicial, només s'ha donat un cicle d'activitat volcànica intensa, al voltant de fa 4,6-4 Ma i que va afectar principalment a la meitat NE de l'illa (McDougall i Schminke 1976, Schminke 1981). Tot i que l'evidència no és colpidora, és força destacable el fet que dels 6 fenòmens d'especiació documentats a Gran Canària, quatre tinguin edats estimades d'entre 5 i 4,3 Ma (Clade arabisenen $4,4 \pm 0,2$ Ma, clade verneau $4,8 \pm 0,2$ Ma, *D. bandamae* $4,7 \pm 0,2$ Ma i *D. yguanirae* $4,6 \pm 0,3$ Ma).

Pel que fa a l'especificitat ecològica, no ha estat documentada l'existència d'una relació estreta de cap endemisme amb una determinada comunitat vegetal (Arnedo

i col. 1996, Arnedo i Ribera 1997), la qual cosa no és d'extranyar en el cas d'un grup eminentment depredador. D'altra banda, el gènere *Dysdera* ha estat clàssicament considerat com a depredador especialitzat en isòpodes terrestres (Crustacea: Isopoda) (Bristowe 1941, 1954, 1958; Cloudsley-Thompson 1958; Cooke 1965a; Chinery 1979; Duffey 1981; Hopkin i Martin 1985, Nentwig 1986). En aquest context, cal esmentar que diferents grups d'isòpodes han experimentat també una forta radiació a les illes Canàries, la qual cosa podria indicar una possible relació entre ambdós fenòmens. Tanmateix, no s'ha observat en el camp cap evidència en favor d'aquesta hipòtesi i, a més, en l'únic estudi realitzat fins ara sobre les preferències alimentàries de *Dysdera*, no s'ha trobat cap evidència objectiva de què aquestes prefereixin els isòpodes enfront d'altres tipus de preses (Pollard i col. 1995).

A on sí existeix una forta especificitat ecològica és en les espècies troglobies. Una dada que pot ajudar a explicar perquè s'ha experimentat a Tenerife un nivell tan alt de radiació intrainsular és que una part dels fenòmens d'especiació enregistrats en aquesta illa corresponen a la formació d'espècies troglomorfe (30% de les especiacions inferides).

Evolució del troglomorfisme en illes oceàniques

El medi subterrani terrestre està format a Canàries pels tubs de lava, els avencs volcànics i d'altres macrocavernes profundes, i per l'anomenat 'medi soterrani superficial' o MSS (Juberthie et al. 1980, 1981; Oromí i col. 1986), del qual s'han descrit a l'arxipèlag fins a tres tipus diferents (Medina 1991): MSS volcànic, MSS de derruvis i MSS típic (Oromí i col. 1991, Oromí i Izquierdo 1994). La formació dels tubs està associada a laves basàltiques de tipus *pahoehoe*. Tanmateix, durant els períodes inicials d'activitat volcànica, les roques que es van formar van ser fonamentalment de tipus acídic. Aquest fet, juntament amb el temps de vida relativament curt dels tubs de lava (aprox. 0,03-0,5 Ma; Howarth 1973), producte de l'erosió superficial, i de la manca d'erupcions, geològicament recents, fa que els tubs de lava estiguin pràcticament absents en certes zones de l'arxipèlag, com és el cas de La Gomera,

les parts més antigues de Tenerife (Anaga i Teno) i de Gran Canària. Malgrat tot, el medi hipogeu és present en aquestes illes en forma de MSS (Oromí i col. 1991) i avencs o rescloses que s'han buidat i que poden trobar-se en terrenys antics no basàltics, resistents a l'erosió (Oromí i Izquierdo 1994).

El bioma soterrani es caracteritza per (1) una foscor absoluta, (2) una temperatura relativament constant, generalment semblant a la mitjana anual exterior, (3) una atmosfera d'humitat saturada i (4) una concentració de CO₂ molt elevada, associada a una disminució dels nivells d'O₂. Des del punt de vista dels recursos energètics, el medi cavernícola ve determinat per una aportació petita, malgrat que constant, de matèria orgànica que penetra directament dissolta o en suspensió amb l'aigua de l'exterior o per percolació, després de ser lixiviada del sòl. Altres fonts addicionals de nutrients a les regions tropicals i a moltes illes volcàniques són les arrels dels arbres que penetren a l'interior de les coves. A partir d'aquests *inputs* energètics s'estableixen tot un seguit de xarxes tròfiques, generalment no gaire complexes i amb poques espècies implicades.

Tradicionalment, els organismes que es troben a coves han estat classificats des d'un punt de vista ecològic com a troglòxens, és a dir, que utilitzen les coves com a refugi però realitzen la major part de funcions biològiques a l'exterior, troglòfils, els que viuen i es reproduïxen a coves però que poden sobreviure al medi epigeu i troglòbis, que no són capaços de sobreviure fora del medi soterrani (Howarth 1983). Tanmateix, moltes vegades és difícil d'establir aquesta distinció, per la manca de coneixements sobre el tipus de vida d'aquests organismes. D'altra banda, les particularitats del medi cavernícola es tradueixen en unes pressions de selecció sobre els organismes que determinen la convergència i evolució paral·lela de molts dels seus trets. Per aquesta raó, molts autors prefereixen basar-se en una interpretació morfològica de la relació de les espècies envers aquest medi. Es va proposar el terme **troglofisme** per a designar aquells fenotipus resultants de l'evolució dels animals a les coves i que servien per a identificar-los (Christensen 1962). Entre els caràcters que han estat definits com a troglomòrfics es troben (Christiansen 1992): l'especialització dels òrgans dels sentits; l'allargament dels apèndixs; la reducció dels ulls, dels pigments i les ales; l'augment de la grandària dels ous, el desenvolupament

de les ungles tarsals i altres modificacions a les potes, la reducció de la cutícula i tot un seguit de caràcters fisiològics i comportamentals, fonamentalment associats a la reducció de la taxa metabòlica i la pèrdua dels ritmes circadians i estacionals. Val a dir que els caràcters corresponents a regressions, com ara la reducció dels ulls o les ales o la despigmentació, han estat objecte d'un intens debat entre els adaptacionistes d'una banda, que proposen que aquestes pèrdues són adaptatives ja que suposen un estalvi d'inversió d'energia en estructures altrament inservibles, i els neutralistes, de l'altra, que interpreten les regressions com el resultat de l'acumulació constant de mutacions en els gens que codifiquen per estructures que han deixat d'estar positivament seleccionades (Kane i Culver 1992).

No menys intensa ha estat la discussió sobre l'origen de la fauna troglòbia i la colonització del medi cavernícola. Si bé existeix un cert consens sobre la importància de les anomenades 'pre-adaptacions' o exaptacions (*sensus* Gould i Vrba 1982), és a dir, l'existència a l'ancestre no troglòbi de caràcters que el feien especialment apte per a la supervivència al nou medi, l'escenari i els processos evolutius implicats han estat motiu de forta polèmica. La visió clàssica sobre l'origen dels troglòbis és l'anomenada hipòtesi del **relicte climàtic** (Peck i Finston 1993) o **efecte del Pleistocé** (Holsinger 1988). Aquesta hipòtesi proposa que tant l'especiació com l'adaptació al medi cavernícola són el resultat de canvis en factors climàtics (Barr 1967; Barr & Holsinger 1985; Holsinger 1988). L'escenari plantejat seria el següent: en un estadi inicial existiria una única espècie amb poblacions epigees i poblacions hipogeas indiferenciades. En un moment determinat, es produiria un canvi climàtic, per exemple en forma de glaciació, que eliminaria les poblacions epigees de la regió afectada, alhora que potenciarà la colonització del medi soterrani que actuaria com a refugi. Un nou fenomen de canvi climàtic, aquest cop associat a un augment de les temperatures, permetria la recolonització dels medis epigeus per part de poblacions de la mateixa espècie, o d'algun descendent, d'altres regions no afectades pel clima fred. Tanmateix, i degut a l'absència de flux gènic durant l'anterior estadi, aquestes noves poblacions epigees no podrien encreuar-se amb les poblacions hipogeas, esdevenint aquestes una nova espècie. Com a corol·laris d'aquesta hipòtesi es deriva que (1) l'especiació de la fauna hipogea és fonamentalment alopàtrica, (2) els

organismes troglobis es troben a regions a on hi ha hagut canvis climàtics importants, principalment a region temperades sota la influència de les glaciacions, (3) l'adaptació al medi soterrani és un procés passiu, dirigit per pressions externes i (4) la fauna troglòbia és, en general, una fauna relict, ja que és més pròxima a components de la fauna més antics que als actuals i desapareguts de la regió.

Tanmateix, durant la dècada dels 70 i començaments dels 80, tot un seguit d'evidències van fer trontollar els fonaments de la hipòtesi clàssica sobre l'origen dels troglobis. El descobriment d'un fauna troglòbia extraordinàriament rica als tròpics i a les illes volcàniques i el reconeixement de la posició no relict de molts troglobis, entre d'altres factors, van provocar un canvi radical en les idees sobre l'evolució al medi cavernícola que va cristal·litzar en la formulació de l'anomenada hipòtesi del **canvi adaptatiu** (Chapman, 1982, 1986; Wilkens i Hüpopp 1986; Howarth, 1987, 1991) o del **canvi de l'hàbitat local** (Peck i Finston 1993). Sota la perspectiva del nou paradigma, l'adaptació al medi hipogeu és un procés actiu motivat principalment per un canvi en l'explotació dels recursos. En aquest context, l'aïllament geogràfic deixa de ser un requeriment previ per a què tingui lloc l'especiació, ja que la segregació dels requeriments ecològics fa possible la coexistència de les espècies germanes epigees i hipogees (especiació parapàtrica). L'aplicabilitat i viabilitat d'ambdues hipòtesis és encara motiu de disputa (Martín 1989, Trajano 1995). D'altra banda, alguns autors consideren que els criteris que distingeixen les dues hipòtesis són qüestionables (Juberthie 1984) i que cap de les dues explica el procés de colonització de les coves, que és un dels passos més importants cap a l'evolució de la vida en aquest medi (Desutter-Grandcolas i Grandcolas 1996, Desutter-Grandcolas 1997). La incorporació del coneixement sobre les relacions filogenètiques dels organismes als estudis evolutius i ecològics, ofereix la possibilitat, d'una banda, de testar diferents hipòtesis sobre els processos que han tingut lloc en l'evolució del grup i, de l'altra, d'establir la polaritat de l'aparició de les diferents manifestacions dels caràcters, permetent la distinció entre herència filogenètica i adaptació ecològica (Miller i Wenzel 1995). En aquest sentit, el coneixement de les relacions filogenètiques dels endemismes canaris pot ajudar a entendre els processos implicats en la colonització del medi hipogeu volcànic per part de *Dysdera*.

El troglomorfeisme pot ser considerat un fenomen freqüent dins de la família Dysderidae, a on bona part dels gèneres inclouen representants troglòbics, quan no són únicament coneguts per aquests (p. ex. *Minotauria* Kulczynsky, 1903, *Stalita* Schiödte, 1948; *Folkia* Kratochvil, 1970; *Stalagtia* Kratochvil, 1970; *Speleoharpactea* Ribera, 1982; o *Sardostalita* Gasparo, en premsa). Tampoc són excepcionals els casos d'adaptació al medi hipogeu dins del gènere *Dysdera*, major part dels quals es localitza a la regió més occidental de la seva àrea de distribució. Aquestes dades suggereixen l'existència, a les espècies de la família, de caràcters preadaptatius que faciliten la colonització del medi cavernícola. En aquest context, l'existència en l'espècie epigea *Dysdera erythrina* d'una forta reducció dels lòbuls oculars, respecte a d'altres grups d'aranyes també epigees, podria recolzar aquesta hipòtesi (A. Lopez com. personal).

Vuit espècies endèmiques de *Dysdera* han estat recol·lectades exclusivament en tubs volcànics i, a més, presenten alguns dels caràcters que han estat clàssicament considerats com a adaptacions a la vida sota terra. La pràctica totalitat d'espècies canàries troglòbics de *Dysdera* conegudes actualment es localitza a l'illa de Tenerife (*D. ambulotenta*, *D. chioensis*, *D. esquiveli*, *D. gollumi*, *D. hernandezii*, *D. labradaensis*, *D. unguimmanis*), amb l'única excepció de *D. ratonensis*, que es troba a l'illa de La Palma.

Les espècies endèmiques troglomorfees comparteixen el mateix avantpassat comú amb la resta d'endemismes centre-occidentals, per la qual cosa no es poden considerar en cap cas com a formes relictas. L'única excepció és *D. unguimmanis*, la posició al cladograma de la qual permet que, sota certes optimitzacions de les àrees de distribució ancestrals, pugui ser interpretada com a un relict. Tanmateix, i com ja ha estat esmentat repetides vegades, la posició filogenètica d'aquesta espècie és força equívoca i està subjecte a revisió. Quan s'optimitza sobre el cladograma el caràcter 'troglomorfeisme' (fig. 78), s'observa que la seva aparició ha estat un fenomen repetitiu i, amb una sola excepció, que s'ha donat de forma independent en cadascuna de les espècies troglòbics. D'altra banda, quan s'examinen les àrees de distribució de les espècies troglomorfees amb les de les espècies germanes epigees,

El gènere *Dysdera* a les illes Canàries

s'observa que aquestes són generalment parapàtriques, és a dir, que es sobreposen totalment i només se separen en sentit vertical, excepte en el cas de *D. ratonensis* (i *D. unguimmanis* que no es té en compte per les raons adduïdes anteriorment), l'espècie germana de la qual està en una altra illa.

El conjunt de dades presentades sembla encaixar millor amb la hipòtesi d'origen del troglomorfeisme del 'canvi adaptatiu' més que no pas amb la hipòtesi del 'canvi climàtic'. Tanmateix, la influència de les fluctuacions climàtiques sobre el procés d'adaptació dels endemismes canaris de *Dysdera* no pot ser descartada del tot, ja que com a mínim dues espècies troglòbies mostren edats estimades de divergència respecte a la seva espècie germana epigea, posteriors a l'inici de les glaciacions en l'hemisferi nord. D'altra banda, les distribucions parapàtriques actuals de les parelles d'espècies germanes epigees i hipogees podrien ser el resultat d'expansions secundàries de les distribucions alopàtriques originals. L'origen de l'espècie *D. ratonensis* pot ser interpretat com un possible exemple d'especiació alopàtrica. La recent descoberta d'individus oculats en aquesta espècie recolza quelcom que ja resultava força obvi, com és el fet que la forma ancestral d'aquesta espècie que va colonitzar l'illa era epigea i, per tant, oculada. Curiosament, les formes oculades només han estat trobades al nord de l'illa que és la zona més humida, mentre que les formes troglomorfes han estat recol·lectades a la meitat sud d'aquesta, que és força més seca. Aquest patró de distribució és molt semblant a l'exhibit per les espècies troglòbies de *Loboptera* de la Palma: *L. fortunata* i *L. teneguia* (Blattaria, Blattellidae) (Martín 1992, Izquierdo 1997). Ha estat proposat que aquestes espècies s'haurien originat per un fenomen de vicariància provocat per l'aparició de la Caldera de Taburiente, que hauria separat la població ancestral en dues subpoblacions, una al nord i l'altra al sud, les quals haurien colonitzat el medi subterrani independentment (Izquierdo 1997). La mateixa hipòtesi podria ser formulada per l'espècie *D. ratonensis*, que hauria diferenciat tot una sèrie de poblacions al nord que degut a l'elevat grau d'humitat haurien romàs epigees, i unes altres poblacions al sud que induïdes per la sequedat del medi exterior haurien colonitzat el medi hipogeu, molt més humit. Ara bé, el mateix patró de distribució pot ser reinterpretat sota una altra perspectiva.

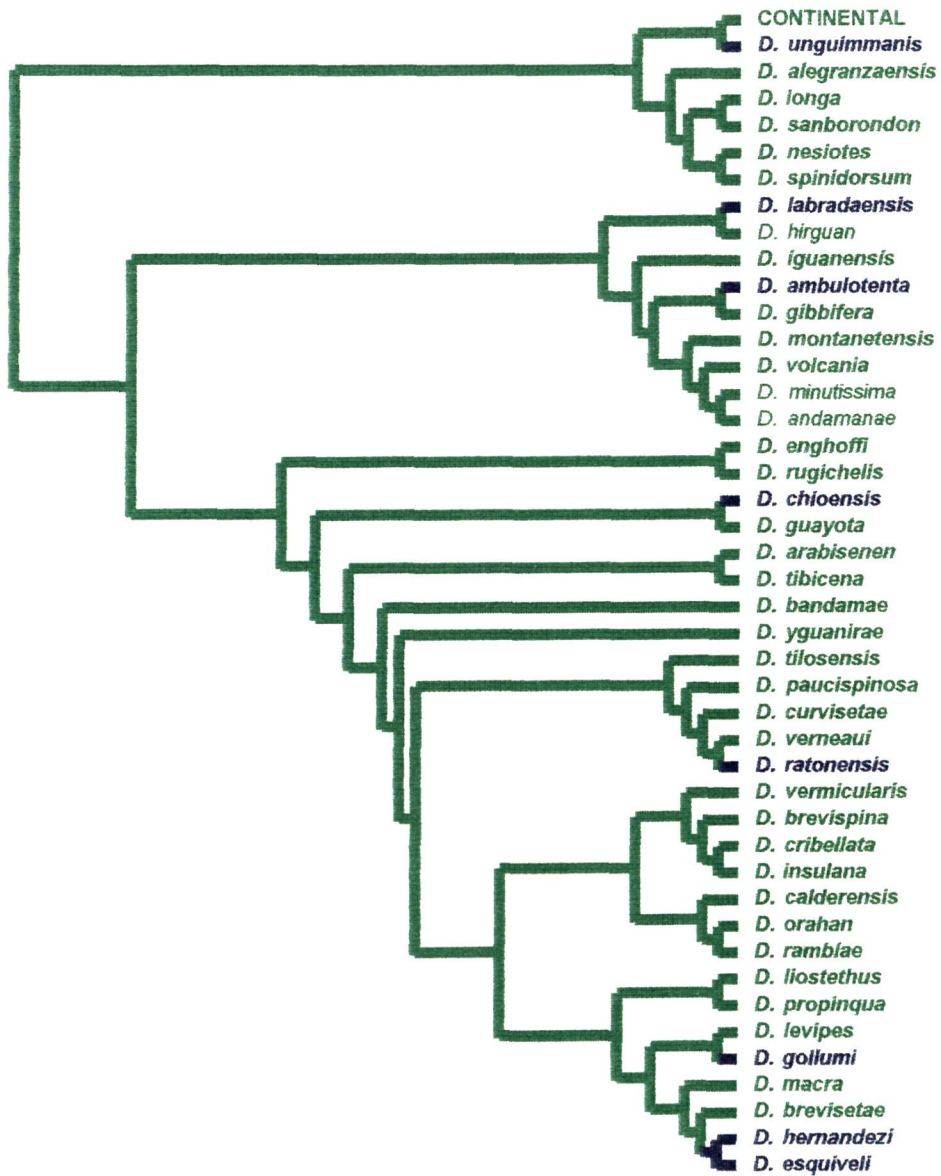


Figura 78.- Optimització del caràcter 'troglomorfisme'. El cladograma ha estat simplificat eliminant els clades continentals no relacionats amb endemismes canaris i ajuntant els diferents haplotipus de cadascuna de les espècies. Verd: no troglomòrfica, Blau: troglomòrfica.

En aquest escenari l'espècie *D. ratonensis* es trobaria en els primers estadis del procés de diferenciació específica. En el nord de l'illa coexistirien poblacions epigees i poblacions hipogeas amb diferents graus d'adaptació al medi cavernícola. Com que el grau de sequedat exterior present al sud de l'illa podria representar una limitació a l'expansió de les poblacions epigees, aquesta només hauria estat colonitzada a través del medi soterrani, per les poblacions millor adaptades a aquest. Aquesta hipòtesi estaria recolzada pel fet que el medi hipogeu de l'illa es continuu (Martín 1992).

El coneixement sobre els grups germans epigeus corresponents a les diferents espècies cavernícoles permet adreçar la qüestió del grau de troglomorfeisme que aquestes exhibeixen, ja que es poden distingir els caràcters autopomòrfics, i per tant adaptatius al medi soterrani, d'aquells que tenen una clara component filogenètica. En general, es pot considerar que el grau d'adaptació morfològica al medi hipogeu no és gaire marcat. En aquest sentit, els únics caràcters clarament troglomorfs presents a totes les espècies troglòbies són la reducció ocular i la despigmentació. El primer d'aquests caràcters es manifesta en diferents graus que inclouen des de la simple reducció del grandària, com és el cas de *D. labradaensis*, *D. chioensis* i *D. ratonensis*, fins a la presència únicament dels ulls AME reduïts a petites taques pigmentàries o la pèrdua absoluta de qualsevol traça d'ulls. La despigmentació no és tampoc gaire marcada i es dona principalment a nivell de les potes. L'allargament de potes i pedipals és només evident a les espècies *D. esquiveli*, *D. hernandezi* i *D. gollumi*. L'espècie *D. unguimmanis* constitueix de nou l'excepció a la regla i és amb molt l'espècie que mostra un nivell més elevat de troglomorfeisme, no només entre els endemismes canaris sinó també entre les espècies del gènere adaptades a coves continentals. Comparada amb qualsevol altra espècie, *D. unguimmanis* exhibeix l'absència completa d'ulls i un marcat allargament dels apèndixs i de la despigmentació, no només d'aquests sinó també del prosoma. A més, presenta un desenvolupament inusual de les ungles tarsals, que també es dona a les espècies troglomorfs dels gèneres de disdèrids orientals *Stalita* i *Folkia*. Cal esmentar que aquest caràcter ha estat considerat una adaptació al medi cavernícola a colèmbols

(Christiansen 1961) i cíxids (Homoptera) (Howarth 1991).

Deeleman-Reinhold i Deeleman (1988) han observat la pèrdua de la capacitat de construcció de capoll de seda en alguns disdèrids cavernícoles. Si bé aquest aspecte no ha pogut ser contrastat directament en les espècies canàries, la clara reducció del nombre de fúsules de les fileres que presenta *D. unguimmanis* i la pèrdua de la fúsula polar a les fileres AMS de *D. ambulotenta*, podrien ser indicis de l'existència d'aquesta adaptació en els endemismes canaris.

L'absència en la major part dels casos d'una marcada adaptació morfològica planteja la possibilitat de què l'adaptació al medi soterrani per part de *Dysdera*, almenys en l'arxipèlag canari, estigui fonamentalment lligada a canvis en altres tipus de caràcters. Convé recordar que entre els paràmetres abiòtics que caracteritzen el medi cavernícola figuren la existència d'una atmosfera saturada i una alta concentració de CO₂. Així doncs, l'adaptació d'aquestes espècies podria haver estat deguda principalment a canvis fisiològics, comportamentals o de l'anatomia interna. En aquest sentit, investigacions que recentment s'han dut a terme sobre l'anatomia comparada de l'aparell respiratori de diferents disdèrids cavernícoles, entre els que s'inclouen representants canaris, han demostrat que les formes troglomorfes presenten una clara reducció del seu desenvolupament en relació a les formes epigees (Kuntner com. personal).

La major part d'espècies troglomorfes són simpàtriques. Aquesta observació no suposa cap limitació per explicar la seva especiació, ja que com s'ha demostrat són el resultat de processos de colonitzacions independents del medi subterrani. Tanmateix, existeix un cas d'especiació dins del medi hipogeu (**fig. 78**), representat per les espècies *D. hernandezii* i *D. esquiveli*. Les dues espècies han estat recol·lectades en el mateix tub volcànic, la qual cosa fa plantejar tot un seguit de dubtes al voltant dels seus orígens i de la seva coexistència. Aquestes presenten una marcada similitud morfològica i es distingeixen només per la forma de l'ungla queliceral, que és del tipus normal en *D. esquiveli* i ostensiblement aplanada a *D. hernandezii*. El mateix tipus d'ungla que presenta *D. hernandezii* s'ha observat també a *D. ramblae* i a un grup d'espècies ibèriques entre les quals s'inclou *D. fuscipes*.

El gènere *Dysdera* a les illes Canàries

L'optimització d'aquest caràcter en el cladograma (no representada) mostra clarament que aquest ha aparegut de forma independent en les tres espècies citades. Aquesta dada suggereix que la possessió d'una unglà plana pot ser un caràcter adaptatiu, possiblement lligat a un canvi o a una especialització en el tipus de presa i, per tant, es podria hipotetitzar que s'ha produït una segregació ecològica entre ambdues espècies causada per una especialització alimentària. Si aquesta segregació ha estat la causa de la divergència d'aquestes espècies (especiació simpàtrica) o, simplement, ha permès la coexistència d'ambdues espècies producte de la sobreposició secundària de les seves distribucions (especiació alopàtrica i distribució simpàtrica secundària), roman sense ser resolta.

La possibilitat de l'existència de processos d'especiació simpàtrica induïts per una segregació ecològica derivada de l'especialització alimentària, ofereix l'oportunitat d'explicar també alguns dels fenòmens d'especiació intransulars epigeus.

Segregació en la presa potencial i radiació intransular

Per tal d'esbrinar si la diferenciació morfològica vinculada a un canvi en el tipus potencial de presa i, per tant, a la segregació ecològica de les espècies, ha jugat un paper important en l'existència de fenòmens de radiació intransular, es pot utilitzar la informació derivada de l'optimització de certs caràcters seleccionats. Entre els caràcters morfològics inclosos a les anàlisis que *a priori* podrien influenciar el tipus de presa susceptible de ser depredat per les diferents espècies, podem citar, d'una banda, la grandària d'aquestes (mesurada com a grandària del prosoma) i, de l'altra, caràcters relacionats amb els quelícers, entre els quals s'inclouen la seva llargada, la forma de l'ungla i la grandària de l'escolladura. A les **figures 79-81** (optimització de la forma de l'ungla no representada) es mostren els resultats de les diferents optimitzacions d'aquests caràcters sota el criteri ACCTAN, les quals corroboren l'existència de combinacions diferents dels estats entre espècies i clades vinculats a radiacions intransulars. Així, al clade ambulotenta, *D. labradaensis* i *D. ambulotenta*

+ *D. gibbifera* presenten de forma independent un augment de la grandària, mentre que, per contra, *D. minutissima* es caracteritza per la seva petita mida. A diferència de *D. montanetensis*, *D. volcania* + *D. minutissima* tenen els quelícers petits, mentre que el clade *D. ambulotenta* + *D. gibbifera* és l'únic que presenta els quelícers grans. Finalment, la possessió d'una escolladura gran del quelícer diferencia a *D. ambulotenta* de *D. gibbifera*. Curiosament, les úniques espècies germanes que no mostren diferències en aquests caràcters estan a illes diferents (*D. minutissima* i *D. andamanae*) o s'ha hipotetitzat que podrien haver estat a illes diferents (*D. iguanensis* a Anaga). Al clade rugichelis, les dues espècies tenen mides diferents. Als clades arabisenen i verneai i les espècies *D. bandamae* i *D. yguanirae*, que semblen haver divergit a Gran Canaria, *D. yguanirae* es caracteritza per la seva mida petita i la llargada reduïda dels quelícers, mentre que, per contra, el clade verneai presenta un allargament dels quelícers. Cal destacar que, en aquest cas, el clade arabisenen i *D. bandamae* no presenten transformacions en el caràcter. Dins el clade verneai, *D. paucispinosa* sembla haver reduït la grandària i escurçat els quelícers, mentre que *D. tilosensis* ha allargat l'escolladura. Malgrat que es tracta d'espècies alopàtriques, en aquest cas *D. ratonensis* i *D. curvisetae* també mostren algunes transformacions, la primera en la mida i la segona en la llargada de l'escolladura. Al clade cribellata, *D. insulana* ha augmentat la grandària i la llargada dels quelícers, mentre que *D. brevispina* ha reduït la llargada de l'escolladura. Al clade calderensis, *D. orahan* ha reduït la seva mida i, juntament amb *D. ramblae*, ha escurçat la llargada dels quelícers; alhora *D. ramblae* presenta l'ungla dels quelícers plana, mentre que *D. calderensis* ha allargat l'escolladura. Cap d'aquests caràcters no diferencia el clade liostethus del clade macra. Dins d'aquest últim, *D. levipes* + *D. gollumi* d'una banda i *D. hernandezi* i *D. esquiveli* de l'altre han reduït la seva mida, de la mateixa manera i juntament amb *D. brevisetae*, aquestes espècies han reduït també la llargada del quelícer. Finalment, *D. macra*, *D. brevisetae*, *D. herandezi* i *D. esquiveli* presenten un augment de la llargada de l'escolladura que és màxima a *D. brevisetae*, i *D. hernandezi* a més té l'ungla del quelícer plana.

Cal esmentar que, en molts casos, l'ajust no és del tot perfecte i, a més, existeixen exemples de diferenciació d'aquests caràcters en espècies que són

El gènere Dysdera a les illes Canàries

alopàtriques (illes diferents) o parapàtriques (formes troglomorfes). D'altra banda, els caràcters han estat definits d'una forma molt grollera i seria probablement necessari de desdoblar algun d'ells en estats addicionals. La selecció dels caràcters no ha estat en absolut sistemàtica, sinó únicament basada en el sentit comú que no deixa de ser un criteri força subjectiu. Finalment, totes aquestes propostes haurien de ser contrastades amb experiments seriosos de preferència de presa.

Fets tots aquests descàrrecs, el que roman és l'existència d'una certa evidència que permet hipotetitzar que la diferenciació morfològica, molt probablement lligada a la segregació de les preses potencials, pot haver jugat un paper important en el processos de radiació intransulars.

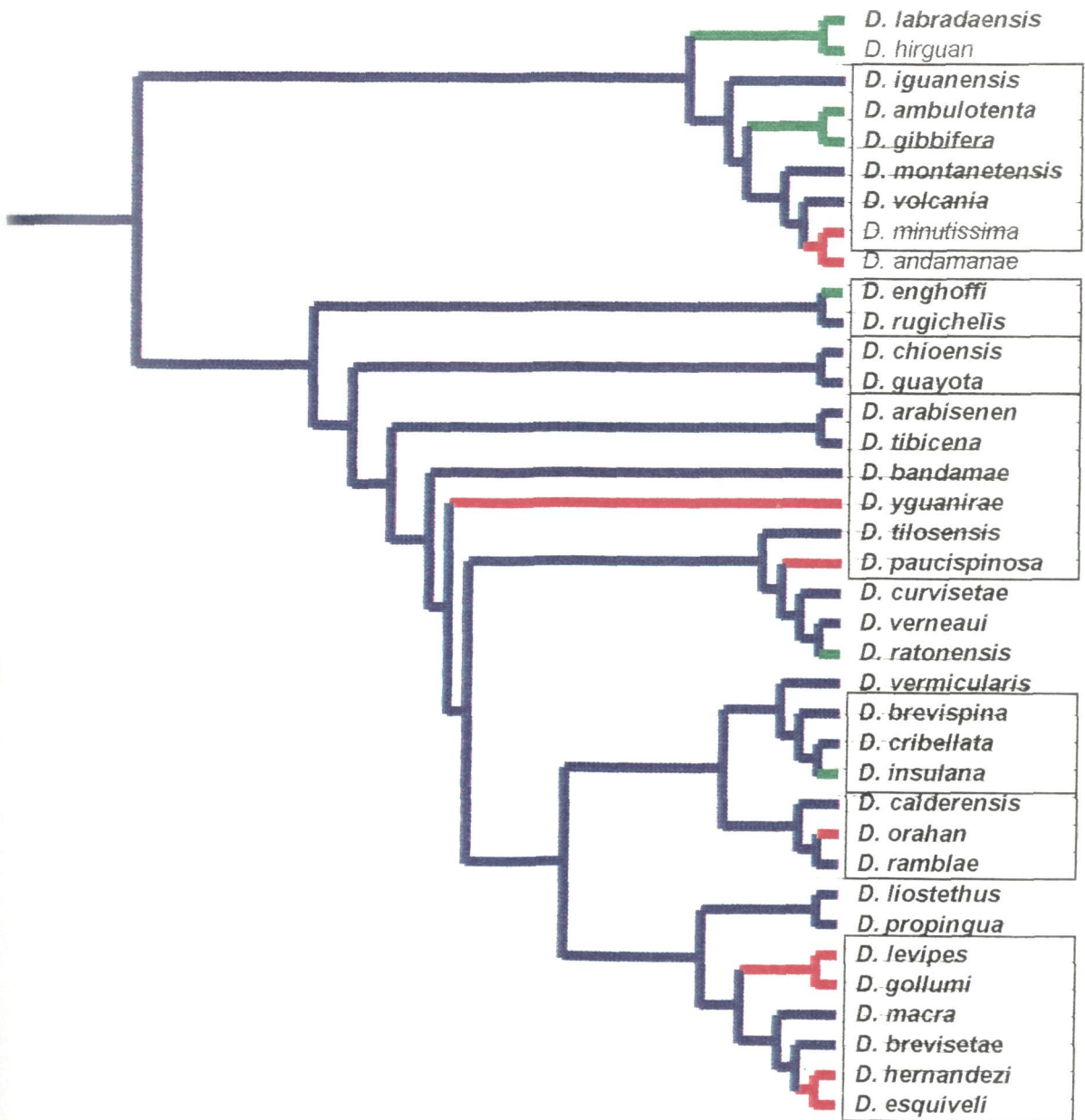


Figura 79.- Optimització del caràcter 'Grandària del prosoma'. El cladograma ha estat simplificat incloent només el clade centre-occidental i ajuntant els diferents haplotipus de cadascuna de les espècies. Les espècies contigües amb distribucions simpàtriques han estat enmarcades. Vermell: petit (llargada dorsal més petita que 2.8 mm), Blau: mitjà (llargada dorsal entre 2.8 i 5.5 mm), Verd: gran (llargada dorsal més gran que 5.5 mm).

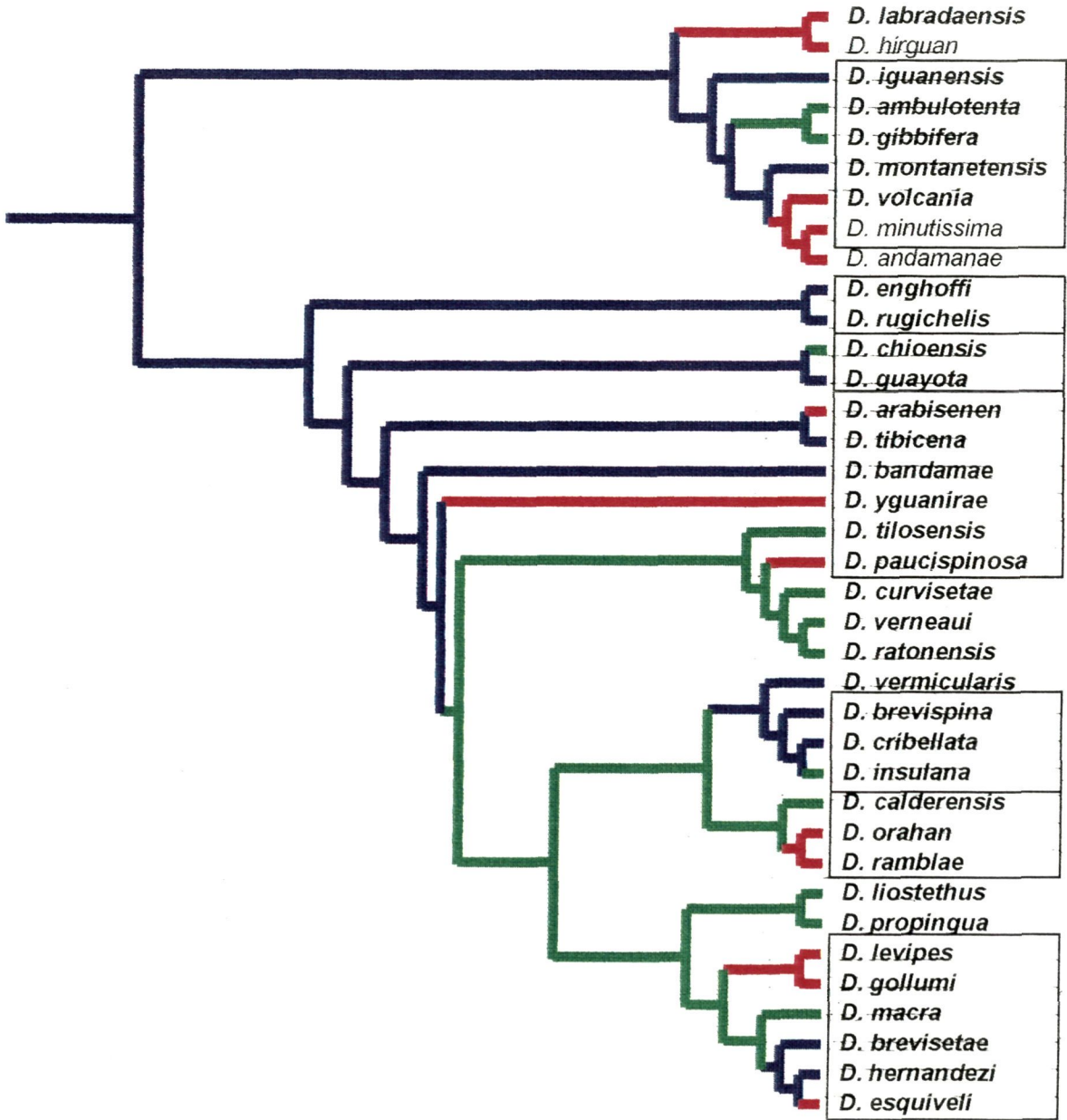


Figura 80.- Optimització del caràcter 'Grandària relativa dels quelícers'. El cladograma ha estat simplificat incloent només el clade centre-occidental i ajuntant els diferents haplotipus de cadascuna de les espècies. Les espècies contigües amb distribucions simpàtriques han estat enmarcades. Vermell: més petits que 0.38 de la llargada de l'escut prosòmic, Blau: entre 0.38 i 0.47 de la llargada de l'escut prosòmic, Verd: més llarg que 0.47 de la llargada de l'escut prosòmic.

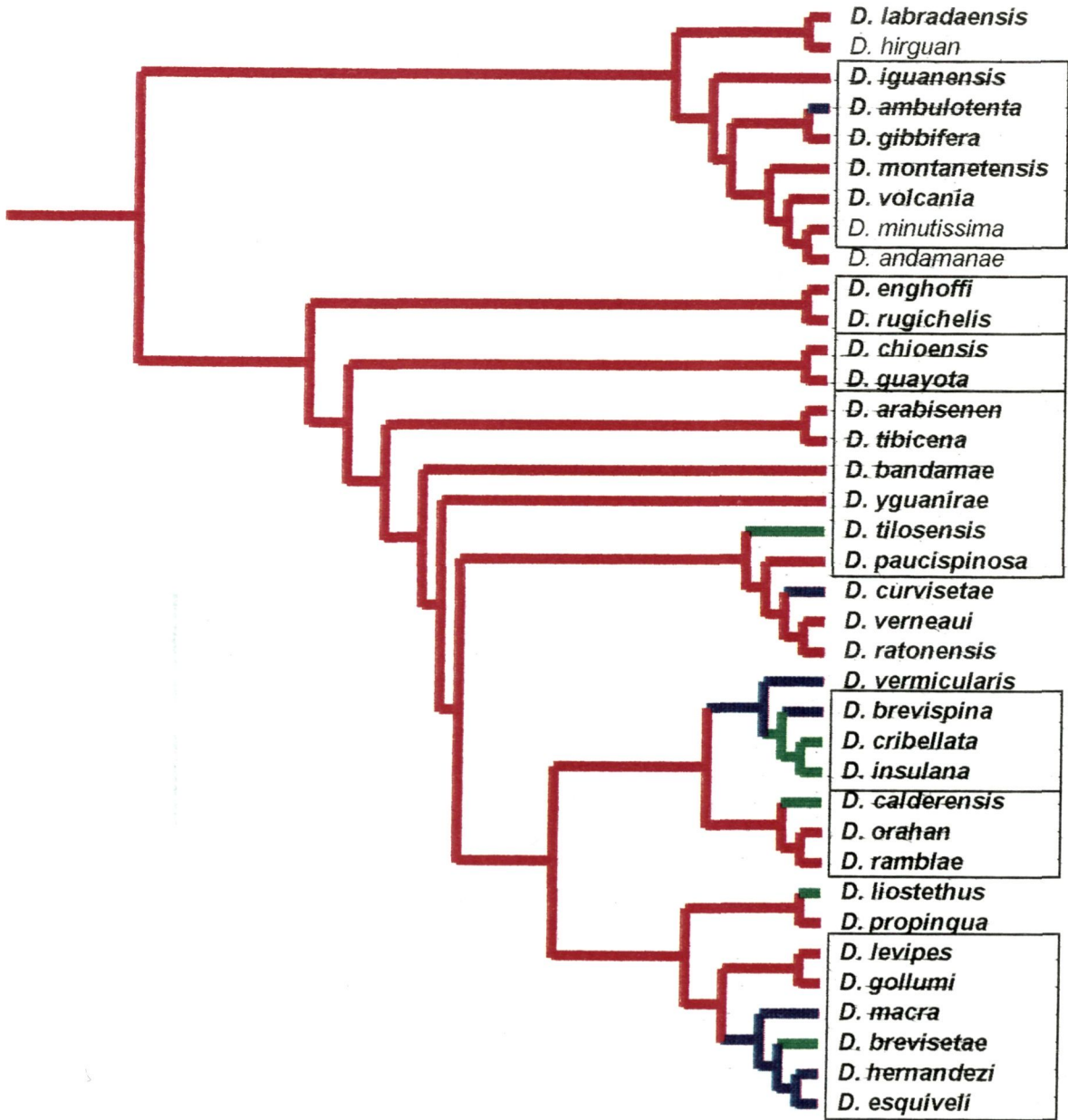


Figura 81.- Optimització del caràcter 'Escolladura interna dels quelícers'. El cladograma ha estat simplificat incloent només el clade centre-occidental i ajuntant els diferents haplotipus de cadascuna de les espècies. Les espècies contigües amb distribucions simpàtriques han estat enmarcades. Vermell: curta, al voltant d'1/3 de la llargada lateral del quelícer, Blau: mitjana, al voltant de 2/5 de la llargada lateral del quelícer, Verd: llarga, al voltant d'1/2 de la llargada lateral del quelícer.

CAPÍTOL 5. CONCLUSIONS.

- 1.- Després de la seva revisió taxonòmica, el nombre d'espècies endèmiques de les illes Canàries acceptades pel gènere *Dysdera* és de 43.
- 2.- En el transcurs del present treball, s'han descrit 11 noves espècies, s'han sinonimitzat 18 i 32 han estat redescrites. En 10 espècies s'ha descrit un dels sexes per primera vegada i a 2 s'ha transferit un dels sexes a una altra espècie. S'han establert neotipus per a 5 espècies.
- 3.- Es proposa la divisió dels endemismes canaris en tres grups o clades principals: el grup *crocota*, que inclou únicament l'espècie *D. lancerotensis*, el clade oriental, que inclou els cinc endemismes restants de Lanzarote i Fuerteventura, i el clade centre-occidental, al qual pertanyen la major part d'espècies descrites a l'arxipèlag. Aquest últim clade es subdivideix alhora en 11 clades addicionals: el clade *ambulatenta*, el clade *rugichelis*, el clade *chioensis*, el clade *arabisenen*, els clades monoespecífics *bandamae* i *yguanirae*, el clade *verneau*, el clade *cribellata*, el clade *calderensis*, el clade *liostethus* i el clade *macra*. L'evidència derivada del cladograma escollit no permet agrupar l'espècie *D. unguimmanis* amb cap dels restants endemismes canaris. Tanmateix, no es creu que aquesta sigui prou inequívoca com per a descartar completament aquesta possibilitat i, per tant, es considera provisionalment aquest taxó com a *incertae sedis*.
- 4.- Les relacions filogenètiques inferides són compatibles amb un màxim de quatre i un mínim de dues colonitzacions de l'arxipèlag canari per part d'avantpassats continentals. En qualsevol cas, es demostra que la diversitat d'espècies

El gènere *Dysdera* a les illes Canàries

endèmiques de *Dysdera* presents a Canàries és bàsicament el producte de la diversificació local.

- 5.- Les illes de Cabo Verde i de les Selvagens han estat colonitzades a partir d'avantpassats canaris. Per contra, l'únic endemisme conegut de les Açores, és el producte d'un fenomen independent de colonització des del continent. Pel que fa a les Madeira, l'evidència és ambigua i es pot tractar tant d'una colonització des de Canàries com d'una colonització continental també independent.
6. Els endemismes de les illes Canàries orientals són el resultat de dues colonitzacions successives en el temps, de les quals només la primera va anar seguida d'un procés de diversificació. La pobresa d'espècies d'aquest clade, en comparació amb el clade centre-occidental, juntament amb el canvi climàtic i ecològic radical experimentat per aquestes illes, suggereixen la possibilitat de què aquest grup hagi estat sotmès a diversos episodis d'extinció.
7. Les més de 30 espècies endèmiques presents a les illes central i occidentals provenen d'un avantpassat comú i són, molt probablement, el resultat d'un únic fenomen de colonització.
8. Els fenòmens de colonització interinsular han estat força freqüents a les illes centrals i occidentals i, sense cap dubte, han estat, en bona part, responsables de la diversificació del grup. Tanmateix, a les illes més antigues (Gran Canaria, Tenerife i La Gomera), les radiacions intransulars han tingut un paper tan o més destacat que les colonitzacions.
9. Tenerife és el resultat de la unió de tres illes originalment independents. Això suggereix la possibilitat de què una part de l'elevat nombre de fenòmens d'especiació local inferits en aquesta illa, puguin ser interpretats com a fenòmens de colonització intransular.

10. L'adaptació al medi subterrani ha estat un altre factor important de generació de diversitat, almenys a Tenerife. Es presenten evidències a favor de l'existència d'un procés d'especiació a partir d'un avantpassat cavernícola, el qual ha sigut molt probablement el resultat d'una especialització alimentària.
- 11.- Es proposa que la segregació alimentària derivada de la diferenciació de les preses potencials ha sigut un altre dels factors responsables de la radiació de *Dysdera*, bé com a catalitzador del procés d'especiació (simpàtrica), o bé permetent si més no la coexistència de les espècies generades per altres agents causals.
- 12.- Es considera que la parafília mostrada pels haplotips de les espècies *D. nesiotès* i *D. levipes* respecte les espècies *D. spinidorsum* i *D. gollumi*, respectivament, és el resultat de sengles processos d'especiació peripàtrica en espècies ancestrals fortament estructurades geogràficament.
- 13.- Es documenta l'existència d'una elevada divergència genètica entre les poblacions de certes espècies, la qual s'interpreta com el reflex d'una forta estructuració geogràfica. Es proposen els fenòmens geològics singulars de les illes oceàniques com a agents causals d'aquesta compartimentació.
- 14.- S'ha observat l'existència de casos d'elevada divergència genètica en absència de diferenciació morfològica i, per contra, d'espècies morfològicament diagnosticables amb valors de divergència genètica dins del rang mitjà de variabilitat intraespecífica. Això suggereix que ambdues variables no estan necessàriament correlacionades.
- 15.- Pel que fa referència a les relacions filogenètiques, les situacions ocasionals a on els clades d'endemismes orientals i centre-occidentals no apareixen com a monofilètics, semblen ser el resultat de la presència de *missing data* en els caràcters genitànics. De manera semblant, la inclusió ocasional dins del clade

El gènere *Dysdera* a les illes Canàries

centre-occidental de les espècies continentals *D. vivesi*, *D. caeca* i *D. drescoi* és el producte de la combinació en aquestes espècies de la presència de caràcters troglomorfs amb l'absència de caràcters genitàlics.

- 16.- Es descriu l'existència d'una composició nucleotídica inusual dins dels representants estudiats de la família Dysderidae, que es caracteritza per una forta reducció en la proporció de Citosines. Es proposa el biaix mutacional com la seva causa més probable.
- 17.- Es demostra que, pel conjunt d'espècies estudiades del gènere *Dysdera*, les posicions corresponents a les segones i terceres bases dels codons del COI són significativament incongruents respecte a les posicions del 16S, probablement degut a la saturació de la major part de caràcters inclosos en aquestes particions.
- 18.- La major part dels clades obtinguts a les anàlisis mostren un elevat grau de sensibilitat davant de perturbacions en els esquemes de ponderació dels caràcters. Es suggereix que aquest fet és el resultat de què les edats de divergència de molts dels taxons estudiats s'inclouen dins d'un interval de temps a on les posicions més variables dels fragments de les molècules estudiades (COI i 16S) ja estan saturades i les més conservades tot just han començat a canviar.
- 19.- Els nostres resultats corroboren proposicions prèvies de què la funció d'ajust implementada en la ponderació implícita no és probablement la més adequada pel tractament de dades nucleotídiques. Amb tot, alguns dels problemes derivats de la utilització d'aquesta funció s'eliminen quan s'utilitzen els valors màxims de k ($k=6$).
- 20.- Es demostra que el test d'incongruència ILD és sensible a la presència de taxons incomplets per alguna de les particions definides i, per tant, es

recomana que aquests siguin eliminats prèviament a l'aplicació del test. Mitjançant aquest procediment, es demostra que les dades morfològiques i moleculars obtingudes pel taxons estudiats de la família Dysderidae no mostren una incongruència significativa.

CAPÍTOL 6. BIBLIOGRAFIA

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

Abdel-Monem, A., Watkins, N.D. & Gast, P.W. (1972). Potassium-Argon ages, volcanic stratigraphy and geomagnetic polarity history of the Canary Islands: Tenerife, La Palma and El Hierro. *Am. J. Sci.* **272**, 805-825.

Agosti, D., Jacobs, D. & DeSalle, R. (1996). On combining protein sequences and nucleic acid sequences in phylogenetic analysis: the homeobox protein case. *Cladistics* **12**, 65-82.

Alicata, P. (1966). Le Harpactea (Araneae, Dysderidae) della fauna italiana e considerazione sulla loro origine. *Atti Acc. Gioenia Sci. Nat. Catania* **18**, 190-221.

Allard, M.W. & Carpenter, J.M. (1996). On weighting and congruence. *Cladistics* **12**, 183-198.

Alroy, J. (1994). Permutation test for the presence of phylogenetic structure. *Syst. Biol.* **43**, 430-437.

Ancochea, E., Fuster, J.M., Ibarrola, E., Cendrero, A., Coello, J., Hernán, F., Cantagrel, J.M. & Jamond, C. (1990). Volcanic evolution of the island of

Tenerife (Canary Islands) in the light of the new K-Ar data. *J. vol. geotherm. Res.* **44**, 231-249.

Ancochea, E., Hernán, F., Cendrero, A., Cantagrel, J.M., Fuster, J.M., Ibarrola, E. & Coello, J. (1994). Constructive and destructive episodes in the building of a young oceanic island, La Palma, Canary Islands, and the genesis of the Caldera de Taburiente. *J. vol. geotherm. Res.* **60**, 243-262.

Ancochea, E., Brändle, J.L., Cubas, C.R., Hernán, F. & Huertas, M.J. (1996). Volcanic complexes in the eastern ridge of the Canary Islands: the Miocene activity of the island of Fuerteventura. *Journal of Volcanology and Geothermal Research* **70**, 183-204.

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

Archie, J.W. (1989). A randomization test for phylogenetic information in systematic data. *Systematic Zoology* **38**, 239-252.

Ashmole, N.P. & Ashmole, M.J. (1997). The land fauna of Ascension Island: new data from caves and lava flows, and a reconstruction of the prehistoric ecosystem. *Journal of Biogeography* **24**, 549-589.

Avise, J.C. (1994). *Molecular markers, Natural History and Evolution*. Chapman & Hall, New York.

Báez, M. (1982). Consideraciones sobre las características zoogeográficas de la fauna de Canarias. In *Instituto de Estudios Canarios 50 Aniversario*. Instituto de Estudios Canarios, Tenerife, pp. 21-70.

Baker, R.H. & DeSalle, R. (1997). Multiple sources of character information and the

- phylogeny of Hawaiian *Drosophila*. *Syst. Biol.* **46**, 654-673.
- Barr, T.C. (1967). Observations on the ecology of cave. *Amer. Natur.* **101**, 475-492.
- Barr, T.C. & Holsinger, J.P. (1985). Speciation in cave faunas. *Annual Review of Ecology and Systematics* **16**, 313-337.
- Barrientos, J.A. (1988). *Bases para un curso práctico de Entomología*. Asociación Española de Entomología, Salamanca.
- Baum, D.A. (1992). Phylogenetic species concepts. *Trends in Ecology & Evolution* **7**, 1-2.
- Benavente, R. & Wettstein, R. (1980). Ultrastructural characterization of the sex chromosomes during spermatogenesis of spiders having holocentric chromosomes and a long diffuse stage. *Chromosoma*. **77**, 69-81.
- Berland, L. (1932). Les Arachnides. *Encyclopedie ent.* **16**, 79-404.
- Berland, L. (1936). Mission de M. A. Chevalier aux Îles du Cap Vert. *Rev. fr. ent.* **3**, 67-88.
- Berland, L. & Denis, J. (1946). Les araignées des îles de l'Atlantique. *Mém. Soc. Biogeo. Bruxelles* **8**, 219-237.
- Berry, R.J. (1992). The significance of island biotas. *Biological Journal of the Linnean Society* **46**, 3-12.
- Beyhl, F.E., Mies, B. & Ohm, P. (1995). Macaronesia. A biogeographical puzzle. *Bol. Mus. Mun. Funchal* **4**, 107-113.

El gènere Dysdera a les illes Canàries

- Bisby, F.A. (1995). Characterization of biodiversity. In *Global biodiversity assessment* (Heywood, V.H. ed.), Cambridge University Press, Cambridge.
- Bogaard, P., Schminke, H.U. & Freundt, A. (1988). Eruption ages and magma supply rates during the Miocene evolution of Gran Canaria. *Naturwissenschaften* **75**, 616-617.
- Bonnet, P. (1945-1961). *Bibliographic Araneorum*. Toulouse, vol. 1-3, pp. 648.
- Borgen, L. (1995). Cladistic biogeography in the Atlantic Islands: A case study based on two plant genera, *Lobularia* and *Nauplius*. *Bol. Mus. Mun. Funchal* **4**, 123-137.
- Böhle, U., Hilger, H.H. & Martin, W.F. (1996). Island colonization and evolution of the insular woody habit in *Echium* L. (Boraginaceae). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **93**, 11470-11745.
- Bravo, T. & Coello, J. (1978). Aportación a la geología y petrología de las islas Salvajes. In *Contribución al estudio de la historia natural de las Islas Salvajes*. Aula de Cultura de Tenerife, Santa Cruz de Tenerife, pp. 15-35.
- Bremer, K. (1988). The limits of amino acid sequence data in angiosperm phylogenetic reconstruction. *Evolution* **42**, 795-803.
- Bremer, K. (1994). Branch support and tree stability. *Cladistics* **10**, 295-304.
- Brignoli, P.M. (1978). Ragni di Turchia V. Specie nuove o interessanti, cavernicole ed epigee, di varie famiglie (Araneae). *Revue Suisse Zool.* **85**, 461-541.
- Brignoli, P.M. (1983). *Catalogue of the Araneae*. Manchester University Press

Manchester,

Bristowe, W.S. (1941). *The comity of spiders*. Ray Society. London.

Bristowe, W.S. (1954). The chelicerae of spiders. *Endeavour* **13**, 42-49.

Bristowe, W.S. (1958). *The world of spiders*. Collins. London.

Brooks, D.R. & McLennan, D.A. (1990). *Phylogeny, Ecology and Behavior*. The University of Chicago Press. Chicago and London.

Brooks, D.R., McLennan, D.A., Carpenter, J.M., Weller, S.G. & Coddington, J.A. (1995). Systematics, Ecology, and behavior. *BioScience* **45**, 687-695.

Brothers, D.J. & Carpenter, J.M. (1993). Phylogeny of Aculeata: Chrysoidea and Vespoidea (Hymenoptera). *J. Hym. Res.* **2**, 227-304.

Brower, A.V.Z. (1994). Rapid morphological radiation and convergence among races of the butterfly *Heliconius erato* inferred from patterns of mitochondrial DNA evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **91**, 6491-6495.

Brower, A.V.Z., DeSalle, R. & Vogler, A.P. (1996). Gene trees, species trees and systematics: a cladistic perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics* **27**, 423-450.

Brower, A.V.Z. & DeSalle, R. (1994). Practical and theoretical considerations for choice of a DNA sequence region in insect molecular systematics, with a short review of published studies using nuclear gene regions. *Annals of the Entomological Society of America* **87**, 702-716.

Brower, A.V.Z. & Schawaroch, V. (1996). Three steps of homology assessment.

Cladistics **12**, 265-272.

Brown, J.M., Pellmyr, O., Thompson J.N. & Harrison R.G. (1994). Phylogeny of *Greya* (Lepidoptera: Prodoxidae), based on nucleotide sequence variation in mitochondrial cytochrome oxidase I and II: congruence with morphological data. *Mol. Biol. Evol.* **11**, 128-141.

Brown, W.M., Prager, E.M., Wang, A. & Wilson, A.C. (1982). Mitochondrial DNA sequences of primates: tempo and mode of evolution. *J. Mol. Evol.* **18**, 225-239.

Brown, W.M. (1985). The mitochondrial genome of animals. In *Molecular evolutionary genetics* (MacIntyre, R.J. ed.), Plenum Press, New York, pp. 95-130.

Bull, J.J., Huelsenbeck, J.P., Cunningham, C.W., Swofford, D.L. & Waddell, P.J. (1993). Partitioning and combining data in phylogenetic analysis. *Systematic Biology* **42**, 384-397.

Camin, J.H. & Sokal, R.R. (1965). A method for deducting branching sequences in phylogeny. *Evolution* **19**, 311-326.

Canard, A. (1984). Contribution a la connaissance du développement, de l'ecologie et de l'écophysiologie des aranéides de landes armoricaines. PhD thesis. Université de Rennes I, Rennes.

Canestrini, G. (1868). Nuovi Arachnidi italiani. *Anuaire Société nat. Modena* **8**, 190-206.

Cantagrel, J.M., Cendrero, A., Fuster, J.M., Ibarrola, E. & Jamond, C. (1984). K-Ar chronology of the vulcanic eruptions in the Canarian archipelago: island of

La Gomera. *Bull. Volcanol.* **47**, 597-609.

Carlquist, S. (1995). Introduction. In *Hawaiian biogeography. Evolution on a hot spot archipelago* (Wagner, W.L. and Funk, V.A. eds.), Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. pp. 1-13.

Carpenter, J.M. (1988). Choosing among multiple equally parsimonious cladograms. *Cladistics* **4**, 291-296.

Carpenter, J.M. (1992). Random cladistics. *Cladistics* **8**, 147-153.

Carpenter, J.M. (1994). Successive weighting, reliability and evidence. *Cladistics* **10**, 215-220.

Carson, H.L. & Clague, D.A. (1995). Geology and Biogeography of the Hawaiian islands. In *Hawaiian biogeography* (Wagner, W.L. and Funk, V.A. eds.), Smithsonian Institution, Washington, pp. 14-29.

Cavalli-Sforza, L.L. & Edwards, A.W.F. (1967). Phylogenetic analysis: models and estimation procedures. *Evolution* **32**, 550-570.

Chapman, P. (1982). The origin of troglobites. *Proc. Univ. Bristol Selaol. Soc.* **16**, 133-141.

Chapman, P. (1986). A proposal to abandon the Schiner-Racovitza classification of animals found in caves. *9th. Int. Congr. Speleol.*, Barcelona, pp. 179-182.

Chappill, J.A. (1989). Quantitative characters in phylogenetic analysis. *Cladistics* **5**, 217-234.

Chavarria, G. & Carpenter, J.M. (1994). "Total evidence" and the evolution of highly

El gènere Dysdera a les illes Canàries

- social bees. *Cladistics* **10**, 229-258.
- Chinery, M. (1979). *Killers of the wild*. Salamander, London,
- Chippindale, P.T. & Wiens, J.J. (1994). Weighting, partitioning, and combining characters in phylogenetic analysis. *Sys. Biol.* **43**, 278-287.
- Christiansen, K. (1961). Convergence and parallelism in cave Entomobryinae. *Evolution* **15**, 288-301.
- Christiansen, K. (1962). Proposition pour la classification des animaux cavernicoles. *Spelunca* **2**, 76-78.
- Christiansen, K. (1992). Biological processes in space and time: cave life in the light of modern evolutionary theory. In *The natural history of biospeleology* (Camacho, A.I. ed.), Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC), Madrid, pp. 453-480.
- Chyzer, K. & Kulczynski, W. (1897). *Araneae Hungariae, IIb*. Budapest,
- Clary, D.O. & Wolstenholme, D.R. (1985). The mitochondrial DNA molecule of *Drosophila yakuba*: nucleotide sequence, gene organization, and genetic code. *J. Mol. Evol.* **22**, 252-271.
- Cloudsley-Thompson, J.L. (1958). *Spiders, scorpions, centipedes and mites*. Pergamon Press, London.
- Coddington, J.A. (1988). Cladistic tests of adaptational hypotheses. *Cladistics* **4**, 3-22.
- Coddington, J.A. (1990). Ontogeny and homology in the male palpus of Orb-

- weaving spiders and their relatives, with comments on phylogeny (Araneoclada: Araneoidea, Deinopoidea). *Smithsonian Contr. Zool.* **496**, 1-50.
- Coddington, J.A., Hormiga, G. & Scharff, N. (1997). Giant female or dwarf male spiders. *Nature*. **385**, 687-688.
- Coddington, J.A. & Levi, H.W. (1991). Systematics and the evolution of spiders (Araneae). *Annual Review of Ecology and Systematics* **22**, 565-592.
- Coddington, J.A. & Scharff, N. (1994). Problems with zero-length branches. *Cladistics* **10**, 415-424.
- Coddington, J.A. & Scharff, N. (1996). Problems with 'soft' polytomies. *Cladistics* **12**, 139-146.
- Coello, J., Cantagrel, J.M., Hernán, F., Fuster, J.M., Ibarrola, E., Ancochea, E., Casquet, C., Jamond, C., Díaz de Terán, J.R. & Cendrero, A. (1992). Evolution of the eastern volcanic ridge of the Canary Islands based on new K-Ar data. *J. vol. geotherm. Res.* **53**, 251-274.
- Colless, D.H. (1980). Congruence between morphometric and allozyme data for *Menidia* species: A reappraisal. *Syst. Zool.* **29**, 288-299.
- Collins, T.M., Wimberger, P.H. & Naylor, G.J.P. (1994). Compositional bias, character-state bias, and character-state reconstruction using parsimony. *Systematic Biology* **43**, 482-496.
- Cooke, J.A.L. (1965a). A contribution to the biology of the British spiders belonging to the genus *Dysdera*. *Oikos* **16**, 20-25.

El gènere *Dysdera* a les illes Canàries

- Cooke, J.A.L. (1965b). Spider Genus *Dysdera* (Araneae, Dysderidae). *Nature* **205**, 1027-1028.
- Cooke, J.A.L. (1965c). Systematic aspects of the external morphology of *Dysdercrocota* and *D. erythrina* (Araneae, Dysderidae). *Acta Zoologica* **46**, 41-65.
- Cooke, J.A.L. (1968). Factors affecting the distribution of some spiders of the genus *Dysdera* (Araneae, Dysderidae). *Entomologist's monthly magazine*. **103**, 221-225.
- Cox, B.C. & Moore, P.D. (1993). *Biogeography. An ecology and evolutionary approach*. Blackell Scientific Pub, Oxford.
- Cracraft, J. (1983). Species concepts and speciation analysis. *Ornithology* **1**, 159-187.
- Cracraft, J. (1989). Speciation and its ontology: the empirical consequences of alternative species concepts for understanding patterns and processes of differentiation. In *Speciation and its consequences* (Otte, D. and Endler, J.A. eds.), Sinauer Assoc. Sunderland, Mass. pp. 28-57.
- Cracraft, J. (1992). The species of the birds-of-paradise (Paradisaeidae): Applying the phylogenetic species concept to a complex pattern of diversification. *Cladistics* **8**, 1-43.
- Cronk, Q.C. (1992). Relict floras on Atlantic islands: patterns assessed. *Biological Journal of the Linnean Society* **46**, 91-103.
- Cunningham, C.W. (1997a). Is congruence between data partitions a reliable predictor of phylogeny accuracy? Empirically testing an iterative procedure for choosing among phylogenetic methods. *Syst. Biol.* **46**, 464-478.

- Cunningham, C.W. (1997b). Can three incongruence tests predict when data should be combined? *Mol. Biol. Evol.* **14**, 733-740.
- Cunningham, R. (1987). Biological Diversity FY 1989 initiative for interpretation (from March'87 memorandum). *Park Science* **8**, 23
- Dallwitz, M.J. (1980). A general system for coding taxonomic descriptions. *Taxon* **29**, 41-46.
- Dallwitz, M.J., Paine, T.A. & Zurcher, E.J. (1993). *User's guide to the DELTA system: A general system for processing taxonomic descriptions*. Canberra.
- Davis, J.I. & Nixon, K.C. (1992). Populations, genetic variation, and the delimitation of phylogenetic species. *Systematic Biology* **41**, 421-435.
- Davis, R.E., Kelly, T.J., Masler, E.P., Thyagaraja, B.S., Rote, C.A. & Imberski, R.B. (1994). Complete base sequence for the mitochondrial large subunit ribosomal RNA of the gypsy moth *Lymantria dispar* (L.). *Insect Mol. Biol.* **3**, 219-228.
- De Pinna, M.C.C. (1991). Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics* **7**, 367-394.
- De Queiroz, A. (1993). For consensus (sometimes). *Systematic Biology* **42**, 368-372.
- De Queiroz, A., Donoghue, M.J. & Kim, J. (1995). Separate versus combined analysis of phylogenetic evidence. *Annual Review of Ecology and Systematics* **26**, 657-681.

El gènere Dysdera a les illes Canàries

- De Queiroz, K. & Donoghue, M.J. (1988). Phylogenetic systematics and the species problem. *Cladistics* **4**, 317-338.
- De Rijk, P., van de Peer, Y. & De Wachter, R. (1996). Database on the structure of large ribosomal subunit RNA. *Nucleic Acid Research* **24**, 92-97.
- Deeleman-Reinhold, C. (1971). Beitrag zur Kenntnis der Höhlenbewohnender Dysderidae (Araneida) aus Jugoslawien. *Razprave Slov. Ak. Znanm. Umetn.* **14**, 95-120.
- Deeleman-Reinhold, C. (1978). Les araignées du genre Rhode du Yugoslavie (Araneae, Dysderidae). *Int. j. Speleology* **9**, 251-266.
- Deeleman-Reinhold, C. (1986). Remarks on identification of spiders of the genus *Dysdera*. *Newsl. Br. Arachnol. Soc.* **47**, 7-8.
- Deeleman-Reinhold, C. (1989). *Rhoderia* n.gn. *hypogea* n. sp., araignée microphtalme de l'île de Crète, un fossile vivant? (Araneae, Dysderidae, Dysderinae). *Mémoires de Biospéologie* **14**, 95-120.
- Deeleman-Reinhold, C. (1993). The genus *Rhode* and the harpacteine genera *Stalagtia*, *Folkia*, *Minotauria*, and *Kaemis* (Araneae, Dysderidae) of Yugoslavia and Crete, with remarks on the genus *Harpactea*. *Revue Arachnologique* **10**, 105-135.
- Deeleman-Reinhold, C. & Deeleman, P.R. (1988). Revision des Dysderinae. *Tijdschr. Entomol* **131**, 141-269.
- Denis, J. (1945). Description d'araignées nordafricaines. *Bull. Soc. Hist. nat.* **79**, 41-57.

- Denis, J. (1954). Notes d'araneologie marocaine.III.Quelques araignées du massif de l'Ayachi avec une étude sur les Tetrax du Maroc. *Revue fr. ent.* **21**, 132-144.
- Denis, J. (1961). Notes d'aranéologie marocaine IX. Les araignées du Maroc.1. Orthognatha et Haplogynae. *Bull. Sci. nat. Maroc.* **41**, 141-167.
- Denis, J. (1962). Les araignées de l'Archipel de Madère. *Publicões Inst. Zool. Dr. Augusto Nobre* **79**, 9-118.
- DeSalle, R. (1992). The origin and possible time of divergence of the Hawaiian Drosophilidae: evidence from DNA sequences. *Mol. Biol. Evol.* **9**, 905-916.
- DeSalle, R. & Brower, A.V.Z. (1997). Relationships across closely related Hawaiian Drosophila from multiple gene regions. *Syst. Biol.* **46**, 751-764.
- Desutter-Grandcolas, L. (1997). Studies in cave life evolution: a rationale for future theoretical developments using phylogenetic inference. *J. Zool. Syst. Evol. Research* **35**, 23-31.
- Desutter-Grandcolas, L. & Grandcolas, P. (in press). A phylogenetic reappraisal of the theories on the evolution toward troglobitic life. *Memoires de Biospeologie*
- Dixon, M.T. & Hillis, D.M. (1993). Ribosomal RNA secondary structure: compensatory mutations and implications for phylogenetic analysis. *Mol. Biol. Evol.* **10**, 256-267.
- Dobzhansky, T. (1951). *Genetics and the origin of species*. Columbia University Press, New York.

El gènere Dysdera a les illes Canàries

- Dobzhansky, T. (1970). *Genetics of the evolutionary process*. Columbia University Press, New York.
- Donoghue, M.J. (1985). A critique of the biological species concept and recommendations for a phylogenetic alternative. *Bryologist* **88**, 172-181.
- Dowton, M. & Austin A.D. (1997). Evidence for a transversion bias in wasp (Hymenoptera, Symphyta) mitochondrial genes and its implications for the origin of parasitism. *Journal of Molecular Evolution*. **44**, 398-405.
- Duffey, E. (1981). Sporadic spider attacks: few injured, none dead. *New Scientist* **90**, 491.
- Dunin, P.M. (1989). Material on the fauna of spiders of the family Dysderidae (Aranei) of Turkmenistan. *Revue d'Entomologie de l'URSS* **68**, 865-874.
- Dunin, P.M. (1992). The spider family Dysderidae of the Caucasian fauna (Arachnida, Aranei, Haplogynae). *Arthropoda Selecta* **1**, 35-76.
- Edwards, A.W.F. & Cavalli-Sforza, L.L. (1963). The reconstruction of evolution. *Ann. Hum. Genet.* **27**, 105-.
- Eernisse, D.J. & Kluge, A.G. (1993). Taxonomic congruence versus total evidence, and amniote phylogeny inferred from fossils, molecules, and morphology. *Mol. Biol. Evol.* **10**, 1170-1195.
- Efron, B. (1979). Bootstrap methods: Another look at the jackknife. *Ann. Stat.* **7**, 1-26.
- Efron, B. (1982). *The jackknife, the bootstrap and other resampling schemes*. Society for industrial and applied mathematics, Philadelphia.

- Efron, B. (1987). Better bootstrap confidence intervals. *J. Am. Stat. Assoc.* **82**, 171-185.
- Ehrlich, P. & Raven, P. (1969). Differentiation of populations. *Science* **165**, 1228-1232.
- Eldredge, N. & Cracraft, J. (1980). *Phylogenetic patterns and the evolutionary process*. Columbia University Press, New York.
- Emerson, B.C. & Wallis, G.P. (1995). Phylogenetic relationships of the *Prodontria* (Coleoptera: Scarabaeidae: subfamily Melolonthinae), derived from sequence variation in the mitochondrial cytochrome oxidase II gene. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **4**, 433-447.
- Enghoff, H. (1992). Macaronesian millipedes (Diplopoda) with emphasis on endemic species swarms on Madeira and the Canary Islands. *Biological Journal of the Linnean Society* **46**, 153-161.
- Ereshefsky, M. (1991). Species, higher taxa and the units of evolution. *Philosophy of Science* **58**, 84-101.
- Ereshefsky, M. (1992). *The units of evolution. Essays on the nature of species*. MIT press, Massachusetts.
- Estabrook, G.F., Johson, C.S.J. & McMorris, F.R. (1976a). An algebraic analysis of cladistic characters. *Mathematical Biosciences* **29**, 181-187.
- Estabrook, G.F., Johson, C.S.J. & McMorris, F.R. (1976b). A mathematical foundation for the analysis of cladistic character compatibility. *Discrete mathematics* **16**, 141-147.

- Faith, D.P. (1991). Cladistic permutation tests for monophyly and nonmonophyly. *Cladistics* **40**, 366-375.
- Faith, D.P. & Cranston, P.S. (1991). Could a cladogram this short have arisen by chance alone?: On permutation tests for cladistic structure. *Cladistics* **7**, 1-28.
- Fang, Q., Black, W.C.I., Blocker, H.D. & Whitcomb, R.F. (1993). A phylogeny of new world *Deltocephalus*-like leafhopper genera based on mitochondrial 16S ribosomal DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **2**, 119-131.
- Farris, J.S. (1969). A successive approximations approach to character weighting. *Systematic Zoology* **18**, 374-385.
- Farris, J.S. (1970). Methods for computing Wagner trees. *Syst. Zool.* **19**, 83-92.
- Farris, J.S. (1974). Formal definitions of paraphyly and polyphyly. *Sys. Zool.* **23**, 548-554.
- Farris, J.S. (1977). Phylogenetic analysis under Dollo's Law. *Syst. Zool.* **26**, 77-88.
- Farris, J.S. (1982). Outgroups and parsimony. *Syst. Zool.* **31**, 328-334.
- Farris, J.S. (1983). The logical basis of phylogenetic systematics. In *Advances in cladistics* (Platnick, N.I. and Funk, V.A. eds.), Columbia University Press, New York, pp. 7-36.
- Farris, J.S. (1988). HENNIG 86, v. 1.5., Port Jefferson Station, New York.

- Farris, J.S. (1989). The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics* **5**, 417-419.
- Farris, J.S. (1991). Excess homoplasy ratios. *Cladistics* **7**, 81-91.
- Farris, J.S. (1994). RNA, v. 1.1., Naturhistoriska riksmuseet, Stockholm.
- Farris, J.S. (1995). The parsimony jackknifer, v. 4. 22., Naturhistoriska riksmuseet, Stockholm.
- Farris, J.S., Kallersjo, M., Kluge, A.G. & Bult, C. (1994). Testing significance of incongruence. *Cladistics* **10**, 315-320.
- Farris, J.S., Kallersjo, M., Kluge, A.G. & Bult, C. (1995). Constructing a significance test for incongruence. *Systematic Biology* **44**, 570-572.
- Farris, J.S., Albert, V.A., Kallersjo, M., Lipscomb, D., Kluge, A.G. (1996). Parsimony jackknifing outperforms neighbour-joining. *Cladistics* **12**, 99-124.
- Felsenstein, J. (1978). Cases in which parsimony or compatible methods will be positively misleading. *Syst. Zool.* **27**, 27-33.
- Felsenstein, J. (1981). Evolutionary trees from DNA sequences: a maximum likelihood approach. *J. Mol. Evol.* **17**, 368-376.
- Felsenstein, J. (1985a). Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. *Evolution* **39**, 783-791.
- Felsenstein, J. (1985b). Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist* **125**, 1-15.

El gènere Dysdera a les illes Canàries

- Felsenstein, J. (1988a). Phylogenies from molecular sequences. *Annu. Rev. Genet.* **22**, 521-565.
- Felsenstein, J. (1988b). Phylogenies and quantitative characters. *Annual Review of Ecology and Systematics* **19**, 445-471.
- Felsenstein, J. (1993). Phylogeny Inference Package (PHYLIP), v. 3.5., University of Whashington, Seattle.
- Felsenstein, J. & Kishino, H. (1993). Is there something wrong with the bootstrap on phylogenies? A reply to Hillis and Bull. *Sys. Biol.* **42**, 193-200.
- Ferrández, M.A. (1985). Notes sur les Dysderidae ibériques. II. Les *Dysdera* de la province de Cádiz, avec la description de quatre especés nouvelles. *Revue Arachnologique* **6**, 1-15.
- Ferrández, M.A. (1987). Los Dysderidae (Arachnida, Araneae) de la Península Ibérica. PhD thesis. Universidad Complutense de Madrid, Madrid.
- Ferrández, M.A. (1996). Notas sobre los Disdéridos ibéricos VIII. Nuevas especies del género *Dysdera* Latreille, 1804 (Araneae, Dysderidae). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Biológica)* **92**, 75-83.
- Fiala, K. & Estabrook, G.F. (1977). CLINCH, Computer program and documentation.
- Fitch, W.M. (1971). Toward defining the course of evolution: minimum change for a specific tree topology. *Syst. Zool.* **20**, 404-416.
- Fitch, W.M. (1993). Commentary on the letter from Ward C. Wheeler. *Mol. Biol. Evol.* **10**, 713-714.

- Fitch, W.M. & Margoliash, E. (1967). Construction of phylogenetic trees. *Science* **155**, 279-284.
- Fitch, W.M. & Ye, J. (1991). Weighted parsimony: Does it work? In *Phylogenetic Analysis of DNA sequences* (Miyamoto, M.M. and Cracraft, J. eds.), Oxford University Press, New York, pp. 147-154.
- Flint, R.R. (1971). *Glacial and quaternary geology*. Wiley, New York.
- Forster, R.R. & Platnick, N.I. (1985). A review of the austral spider family orsolobidae (Arachnida, Araneae) with notes on the superfamily Dysderoidea. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* **181**, 1-229.
- Francisco Ortega, J., Jansen, R.K. & Santos Guerra, A. (1996). Chloroplast DNA evidence of colonization, adaptive radiation, and hybridization in the evolution of the macaronesian flora. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **93**, 4085-4090.
- Frati, F., Simon, C., Sullivan, J. & Swofford, D.L. (1997b). Evolution of the mitochondrial cytochrome oxidase II gene in Collembola. *J. Mol. Evol.* **44**, 145-158.
- Frost, D.R. & Kluge, A.G. (1994). A consideration of epistemology in systematic biology, with special reference to species. *Cladistics* **10**, 259-294.
- Funk, D.J., Futuyma, D.J., Orti, G. & Meyer, A. (1995). Mitochondrial DNA sequences and multiple data sets: A phylogenetic study of phytophagous beetles (Chrysomelidae: *Ophraella*). *Molecular Biology And Evolution* **12**, 627-640.

El gènere Dysdera a les illes Canàries

- Fuster, J.M., Hernán, F., Cendrero, A., Coello, J., Cantagrel, J.M., Ancochea, E. & Ibarrola, E. (1993). Geocronología de la Isla de El Hierro (Islas Canarias). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Geológica)* **88**, 85-97.
- Gasparo, F. (in press). Ridescrizione di *Stalita patrizii* Roewer, 1956, specie tipo del nuovo genere *Sardostalita* (Araneae, Dysderidae). *Fragmenta Entomologica*
- Gatesy, J., DeSalle, R. & Wheeler, W. (1993). Alignment-ambiguous nucleotide sites and the exclusion of systematic data. *Mol. Phylogenet. Evol.* **2**, 152-157.
- Ghiselin, M.T. (1966). On psychologism in the logic of taxonomic controversies. *Syst. Zool.* **15**, 207-215.
- Ghiselin, M.T. (1987). Species concepts, individuality, and objectivity. *Biol. Philosophy* **2**, 127-143.
- Gillespie R.G., Croom H.B. & Palumbi S.R. (1994). Multiple origins of a spider radiation in Hawaii. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **91**, 2290-2294.
- Gingerich, P.D. (1979). Stratophenetic approach to phylogeny reconstruction in vertebrate paleontology. In *Phylogenetic analysis and paleontology* (Cracraft, J. and Eldredge, N. eds.), Columbia University Press, New York, pp. 41-77.
- Goloboff, P.A. (1991). Homoplasy and the choice among cladograms. *Cladistics* **7**, 215-232.
- Goloboff, P.A. (1993). Estimating character weights during tree search. *Cladistics* **9**, 83-91.

- Goloboff, P.A. (1995a). Parsimony and weighting: a reply to Turner and Zandee. *Cladistics* **11**, 91-104.
- Goloboff, P.A. (1995b). A revision of the South American spiders of the family Nemesiidae (Araneae, Mygalomorphae): Part I: Species from Peru, Chile, Argentina, and Uruguay. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **224**, 1-189.
- Goloboff, P.A. (1996a). NONA, v. 1.5.1., American Museum of Natural History, New York.
- Goloboff, P.A. (1996b). PEE-WEE, v. 2.5.1., American Museum of Natural History, New York.
- Goloboff, P.A. (1996c). PHAST, v. 1.1., American Museum of Natural History, New York.
- Goloboff, P.A. (1996d). SPA, v. 1.1., American Museum of Natural History, New York.
- González, P., Pinto, F., Nogales, M., Jiménez-asensio, J., Hernández, M. & Cabrera, V.M. (1996). Phylogenetic relationships of the Canary Islands endemic lizards genus *Gallotia* (Sauria: Lacertidae). *Mol. Phylogenet. Evol.* **6**, 63-71.
- González-Henríquez, M.N., Rodrigo-Pérez, J.D. & Suárez, C. (1986). *Flora y vegetación del Archipiélago Canario*. Cedirca S.L., Las Palmas de G.C.
- Gould, S.J. & Vrba, E.S. (1982). Exaptation- a missing term in the science of form. *Palaeobiology* **8**, 4-15.

- Gustafsson, M.H.G. & Bremer, K. (1995). Morphology and phylogenetic interrelationships of the Asteraceae, Calyceraceae, Campanulaceae, Goodeniaceae, and related families (Asterales). *Amer. J. Bot.* **82**, 250-265.
- Gutell, R.R., Gray, M.W. & Schnare, M.N. (1993). A compilation of large subunit (23S and 23S-like) ribosomal RNA structures: 1993. *Nucleic. Acids. Res.* **21**, 3055-3074.
- Gutell, R.R. & Fox, G.E. (1988). A compilation of large subunit ribosomal RNA structures. *Nucleic. Acids. Res.* **16**, r175-r269.
- Hackett, S.J. (1996). Molecular phylogenetics and biogeography of tanagers in the genus *Ramphocelus* (aves). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **5**, 368-382.
- Harvey, P.H. & Pagel, M.D. (1991). *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford University Press, New York.
- Hayashi, C.Y. (1996). Molecular systematics of spiders: evidence from ribosomal DNA. PhD thesis. Harvard University, pp. 1-207.
- Hedges, S.B. (1992). The number of replications needed for accurate bootstrap *P* value in phylogenetic studies. *Mol. Biol. Evol.* **9**, 366-369.
- Hedin, M.C. (1997a). Speciation history in a diverse clade of habitat-specialized spiders (Araneae: Nesticidae: *Nesticus*): Inferences from geographic-based sampling. *Evolution* **51**, 1929-1945.
- Hedin, M.C. (1997b). Molecular phylogenetics at the population/species interface in cave spiders of the Southern Appalachians (Araneae: Nesticidae:

Nesticus). *Mol. Biol. Evol.* **14**, 309-324.

Hendy, M.D. & Penny, D. (1982). Branch and bound algorithms to determine minimal evolutionary trees. *Math. biosci.* **59**, 277-290.

Hennig, W. (1953). Kritische Bemerkungen zur Phylogenetischen System der Insekten. *Beitr. Entomol.* **3**, 1-83.

Hennig, W. (1966). *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press Urbana, Chicago, London, pp. 1-263.

Hernán, F. (1985). Diferentes hipótesis sobre la génesis de las Islas Canarias. UIMP, S/C de Tenerife.

Hernández-Pacheco, A. (1982). Sobre una posible erupción en 1793 en la isla de El Hierro (Canarias). *Estud. Geol.* **38**, 15-25.

Heywood, V.H. & Baste, I. (1995). Introduction. In *Global biodiversity assessment* (Heywood, V.H. and Watson, R.T. eds.), University Press, Cambridge, pp. 1-20.

Higgins, D.G., Bleasby, A.J. & Fuchs, R. (1992). CLUSTAL V: improved software for multiple sequence alignment. *Comput. Appl. Biosci.* **8**, 189-191.

Hillis, D.M. (1991). Discriminating between phylogenetic signal and random noise in DNA sequences. In *Phylogenetic analysis of DNA sequences* (Miyamoto, M.M. and Cracraft, J. eds.), Oxford University Press, New York, pp. 278-294.

Hillis, D.M., Allard, M.W. & Miyamoto, M.M. (1993). Analysis of DNA sequence data: phylogenetic inference. *Methods Enzymol.* **224**, 456-487.

El gènere Dysdera a les illes Canàries

- Hillis, D.M., Moritz, C. & Mable, B.K. (1996). *Molecular systematics*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Hillis, D.M. & Bull, J.J. (1993). An empirical test of bootstrapping as a method for assessing confidence in phylogenetic analysis. *Systematic Biology* **42**, 182-192.
- Hillis, D.M. & Huelsenbeck, J.P. (1992). Signal, noise, and reliability in molecular phylogenetic analyses. *J. Hered.* **83**, 189-195.
- Holsinger, J.R. (1988). Trogllobites: the evolution of cave-dwelling organisms. *Am. Sci.* **76**, 146-153.
- Hopkin S.P. & Martin M.H. (1985). Assimilation of zinc, cadmium, lead, copper, and iron by the spider *Dysdera crocata*, a predator of woodlice. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* **34**, 183-187.
- Hormiga, G. (1994). Cladistics and the comparative morphology of linyphiid spiders and their relatives (Araneae, Aranoidea, Linyphiidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* **111**, 1-71.
- Howarth, F.G. (1973). The cavernicolous fauna of Hawaiian lava tubes, 1. Introduction. *Pacific Insects* **15**, 139-151.
- Howarth, F.G. (1983). Ecology of cave arthropods. *Annual review of Entomology* **28**, 365-389.
- Howarth, F.G. (1987). The evolution of non-relictual tropical trogllobites. *Int. J. Speleol.* **16**, 1-16.
- Howarth, F.G. (1991). Hawaiian cave faunas: Macroevolution on young islands. In

The unity of evolutionary biology (Dudley, E.C. ed.), Dioscorides Press, Portland, OR, pp. 285-295.

Howland, D.E. & Hewitt, G.M. (1995). Phylogeny of the Coleoptera based on mitochondrial cytochrome oxidase I sequence data. *Insect Mol. Biol.* **4**, 203-215.

Huelsenbeck, J.P. (1991). Tree-length distribution skewness: An indicator of phylogenetic information. *Systematic Zoology* **40**, 257-270.

Huelsenbeck, J.P. (1994). Comparing the stratigraphic record to estimates of phylogeny. *Paleobiology* **20**, 470-483.

Huelsenbeck, J.P., Hillis, D.M. & Jones, R. (1995). Parametric bootstrapping in molecular phylogenetics: Applications and performance. In *Molecular Zoology: Strategies and Protocols*. (Ferraris, J. and Palumbi, S. eds.), Wiley, New York.

Huelsenbeck, J.P. & Hillis, D.M. (1993). Success of phylogenetic methods in the four-taxon case. *Systematic Biology* **42**, 247-264.

Hutterer, R. (1989). Recent and fossil slugs of the genus *Parmacella* in the Canary Islands, with the description of three new species. *Arch. Moll.* **120**, 73-93.

Irwin, D.M., Kocher, T.D. & Wilson, A.C. (1991). Evolution of the cytochrome *b* gene of mammals. *J. Mol. Evol.* **32**, 128-144.

Izquierdo, I. (1997). Estrategias adaptativas al medio subterráneo de las especies del género *Loboptera* Brunner W. (Blattaria, Blattellidae) en las Islas Canarias. PhD thesis. Universidad de La Laguna, Tenerife.

El gènere Dysdera a les illes Canàries

- Janvier, P. (1984). Cladistics: theory, purpose and evolutionary implications. In *Evolutionary theory paths into the future* (Pollard, J.W. ed.), Wiley Interscience, New York, pp. 39-75.
- Jones, T.R., Kluge, A.G. & Wolf, A.J. (1993). When theories and methodologies clash: a phylogenetic reanalysis of the North American Ambystomatid Salamanders (Caudata: Ambystomatidae). *Systematic Biology* **42**, 92-102.
- Joseph, G. (1882). Systematisches Verzeichniss der in Tropfsteingrotten von Krain einheimischen Arthropoden, nebst Diagnosen der vom Verfasser entdecken und bisher noch nicht beschriebenen Arten. *Berl. ent. Zeits.* 1882, pp. 1-50.
- Juan, C., Oromí, P. & Hewitt, G.M. (1995). Mitochondrial DNA phylogeny and sequential colonization of Canary Islands by darkling beetles of the genus *Pimelia* (Tenebrionidae). *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **261**, 173-180.
- Juan, C., Ibrahim, K.M., Oromi, P. & Hewitt, G.M. (1996a). Phylogeny of the genus *Hegeter* (Tenebrionidae, Coleoptera) and its colonization of the Canary Islands deduced from cytochrome oxidase I mitochondrial DNA sequences. *Heredity* **76**, 392-403.
- Juan, C., Oromi, P. & Hewitt, G.M. (1996b). Mitochondrial DNA sequence variation and phylogeography of *Pimelia* darkling beetles on the Island of Tenerife (Canary Islands). *Heredity* **77**, 589-598.
- Juan, C., Ibrahim, K.M., Oromí, P. & Hewitt, G.M. (in press). The phylogeography of the drakling beetle *Hegeter politus* in the eastern Canary Islands. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences*.
- Juberthie, C., Delay, B. & Bouillon, M. (1980). Sur l'existence d'un milieu souterrain

superficiel en zone non calcaire. *C R. Acad. Sc.* **290**, 49-52.

Juberthie, C., Bouillon, M. & Delay, B. (1981). Sur l'existence d'un milieu souterrain superficiel en zone calcaire. *Mémoires de Biospéologie* **8**, 77-93.

Juberthie, C. (1984). La colonisation du milieu souterrain; théories et méthodes, relations avec la spéciation et l'évolution souterraine. *Mémoires de Biospéologie* **11**, 65-102.

Källersjö, M., Farris, J.S., Kluge, A.G. & Bult, C. (1992). Skewness and permutation. *Cladistics* **8**, 275-287.

Kane, T. & Culver, D.C. (1992). Biological processes in space and time: analysis of adaptation. In *The natural history of biospeleology* (Camacho, A.I. ed.), Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC), Madrid, pp. 377-400.

Kim, S.C., Crawford, D.J., Francisco Ortega, J. & Santos Guerra, A. (1996). A common origin for woody *Sonchus* and five related genera in the Macaronesian islands: Molecular evidence for extensive radiation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **93**, 7743-7748.

Kimura, M. (1980). A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *J. Mol. Evol.* **16**, 111-120.

Kitcher, P. (1984). Species. *Philosophy of Science* **51**, 308-333.

Kitching, I.J. (1992). The determination of character polarity. In *Cladistics. A practical course in Systematics* (Forey, P.L., Humphries, C.J., Kitching, I.J., Scotland, R.W., Siebert, D.J. and Williams, D.M. eds.), Oxford University

Press, Oxford, pp. 22-43.

Kjer, K.M. (1995). Use of rRNA secondary structure in phylogenetic studies to identify homologous positions: An example of alignment and data presentation from the frogs. *Mol. Phylogenet. Evol.* **4**, 314-330.

Klassen, G.J., Mooi, R.D. & Locke, A. (1991). Consistency indices and random data. *Systematic Zoology* **40**, 446-457.

Kluge, A.G. (1983). Cladistics and the classification of the great apes. In *New interpretation of ape and human ancestry* (Ciochon, R.L. and Corruccini, R.S. eds.), Plenum Press, New York, pp. 151-177.

Kluge, A.G. (1985). Ontogeny and phylogenetic systematics. *Cladistics* **1**, 13-27.

Kluge, A.G. (1989). A concern for evidence and a phylogenetic hypothesis of relationships among Epicrates (Boidae, Serpentes). *Systematic Zoology* **38**, 7-25.

Kluge, A.G. (1997). Testability and the refutation and corroboration of cladistic hypotheses. *Cladistics* **13**, 81-96.

Kluge, A.G. & Farris, J.S. (1969). Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Systematic Zoology* **18**, 1-32.

Kluge, A.G. & Wolf, A.J. (1993). Cladistic: What's in a word? *Cladistics* **9**, 183-199.

Knight, A. & Mindell, D.P. (1993). Substitution bias, weighting of DNA sequence evolution, and the phylogenetic position of Fea's viper. *Systematic Biology* **42**, 18-31.

- Kocher, T.D., Thomas, W.K., Meyer, A., Edwards, S.V., Pääbo, S., Villablanca F.X. & Wilson, A.C. (1989). Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: amplification and sequencing with conserved primers. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **86**, 6196-6200.
- Kratochvil, J. (1978). Araignees cavernicoles des Îles Dalmates. *Acta Sc. Nat. Brno.* **12**, 1-64.
- Kulczynski, W. (1903). Araneorum et Opilionum species in insula Creta a Comite Dre Carolo Attems collectae. *Bull. Int. Acad. Sci. Cracovie* **1**, 32-38.
- Kumar, S., Tamura, K. & Nei, M. (1994). MEGA: Molecular Evolutionary Genetics Analysis software for microcomputers. *Comput. Appl. Biosci.* **10**, 189-191.
- Kunkel, G. (1980). *Die Kanarischen Inseln und ihre Pflanzenwelt*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York.
- Le Quesne, W.J. (1969). A method of selection of characters in numerical taxonomy. *Systematic Zoology* **18**, 201-205.
- Li, W.H., Wu, C.I. & Luo, C.C. (1984). Nonrandomness of point mutation as reflected in nucleotide substitutions in pseudo genes and its evolutionary implications. *J. Mol. Evol.* **21**, 58-71.
- Lockhart, P.J., Steel, M.A., Hendy, M.D. & Penny, D. (1994). Recovering evolutionary trees under a more realistic model of sequence evolution. *Mol. Biol. Evol.* **11**, 605-612.
- Lucas, H. (1839). Arachnides, myriapodes et thysanoures. In *Histoire naturelle des Îles Canaries, II, 2e partie: Zoologie* (Barker-Webb and Berthelod, S. eds.), Paris, pp. 19-52.

- Lunt, D.H., Zhang, D.X., Szymura, J.M. & Hewitt, G.M. (1996). The insect cytochrome oxidase I gene: Evolutionary patterns and conserved primers for phylogenetic studies. *Insect Molecular Biology* **5**, 153-165.
- Maddison, D.R. (1990). Phylogenetic inference of historical pathways and models of evolutionary change. PhD thesis. Harvard University.
- Maddison, D.R. (1991). The discovery and importance of multiple islands of most-parsimonious trees. *Systematic Zoology* **40**, 315-328.
- Maddison, W.P. (1993). Missing data versus missing characters in phylogenetic analysis. *Systematic Biology* **42**, 576-581.
- Maddison, W.P. & Maddison, D.R. (1992). *MacClade. Analysis of phylogeny and character evolution. Version 3*. Sinauer Associates Sunderland, pp. 1-398.
- Mallet, J. (1995). A species definition for the modern synthesis. *Trends Ecol. Evol.* **10**, 294-298.
- Martín, J.L., Izquierdo, I. & Oromí, P. (1989). Sur les relations entre les troglobies et les espèces épigées des Iles Canaries. *Mémoires de Biospéologie* **16**, 25-34.
- Martín, J.L. (1992). Caracterización ecológica y evolución de las comunidades subterráneas en las islas de Tenerife, el Hierro y La Palma. PhD thesis. Universidad de La Laguna, Tenerife.
- Mayr, E. (1940). Speciation phenomena in birds. *American Naturalist* **74**, 249-278.
- Mayr, E. (1942). *Systematics and the origin of species*. Columbia University Press, New York.

- Mayr, E. (1963). *Animal species and evolution*. Harvard University Press, Cambridge.
- Mayr, E. (1967). The challenge of island faunas. *Australian Natural History* **15**, 359-374.
- Mayr, E. (1982). *The growth of biological thought: Diversity, evolution, and inheritance*. Harvard University Press, Cambridge,
- Mayr, E. & Ashlock, P.D. (1991). *Principles of systematic zoology*. McGraw Hill, New York.
- Mcdougall, I. & Schmincke, H.U. (1976). Geochronology of Gran Canaria, Canary Islands: Age of shield building volcanism and other magmatic phases. *Bull. Volcanol.* **40**, 1-21.
- Mcheidze, T.S. (1972). Novije Vide paukov roda *Harpactocrates* (Dysderidae). *Bull. Acad. Sci. Georgian SSR.* **68**, 741-743.
- Meacham, C.A. (1981). A probability measure for character compatibility. *Math. Biosci.* **57**, 1-18.
- Meacham, C.A. & Estabrook, G.F. (1985). Compatibility methods in systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* **16**, 431-446.
- Medina, A.L. (1991). El medio subterráneo superficial en las Islas Canarias: Caracterización y consideraciones sobre su fauna. PhD thesis. Universidad de La Laguna, Tenerife.
- Meier, F. (1967). Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der

El gènere Dysdera a les illes Canàries

- Spinnen Araneida Labidognatha. Unter besonderer Berücksichtigung der Histogenese. *Rev. Suisse Zool.* **74**, 1-127.
- Mes, T.H.M., Wijers, G.J. & T'Hart, H. (1997). Phylogenetic relationships in *Monanthes* (Crassulaceae) based on morphological, chloroplast and nuclear DNA variation. *J. Evol. Biol.* **10**, 193-216.
- Mes, T.H.M. & T'Hart, H. (1996). The evolution of growth-forms in the Macaronesian genus *Aeonium* (Crassulaceae) inferred from chloroplast DNA RFLPs and morphology. *Molecular Ecology* **5**, 351-363.
- Mickevich, M.F. & Farris, J.S. (1981). The implications of incongruence in *Menidia*. *Sys. Zool.* **30**, 351-370.
- Miller, J.S., Brower, A.V.Z. & DeSalle, R. (1997). Phylogeny of the neotropical moth tribe *Josiini* (Notodontidae: Diptinae): comparing and combining evidence from DNA sequences and morphology. *Biological Journal of the Linnean Society* **60**, 297-316.
- Miller, J.S. & Wenzel, J.W. (1995). Ecological characters and phylogeny. *Ann. Rev. Entomol.* **40**, 389-415.
- Mindell, D.P. & Thacker, C.E. (1996). Rates of molecular evolution: Phylogenetic issues and applications. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **27**, 279-303.
- Minelli, A. (1993). *Biological systematics. The state of the art*. Chapman & Hall, London.
- Mishler, B.D. & Brandon, R.N. (1987). Individuality, pluralism and the phylogenetic species concept. *Biol. Philos.* **2**, 397-414.

- Mitchell-Thomé, R.C. (1985). Radiometric studies in Macaronesia. *Bol. Mus. Mun. Funchal* **37**, 52-85.
- Miyamoto, M.M. (1985). Consensus cladograms and general classifications. *Cladistics* **1**, 186-189.
- Miyamoto, M.M. & Fitch, W.M. (1995). Testing species phylogenies and phylogenetic methods with congruence. *Systematic Biology* **44**, 64-76.
- Moore, W.S. (1995). Inferring phylogenies from mtDNA variation: Mitochondrial-gene trees versus nuclear-gene trees. *Evolution* **49**, 718-726.
- Moritz, C., Dowling, T.E. & Brown, W.M. (1987). Evolution of animal mitochondrial DNA: relevance for population biology and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* **18**, 269-292.
- Moritz, C. & Brown, W.M. (1986). Tandem duplications of D-loop and ribosomal RNA sequences in lizard mitochondrial DNA. *Science* **233**, 1425-1427.
- Moritz, C. & Brown, W.M. (1987). Tandem duplications in animal mitochondrial DNAs: variation incidence and gene content among lizards. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **84**, 7183-7187.
- Neff, N.A. (1986). A rational basis for a priori character weighting. *Syst. Zool.* **35**, 110-123.
- Nei, M. (1996). Phylogenetic analysis in molecular evolutionary genetics. *Ann. Rev. Genet.* **30**, 371-403.
- Nelson, G. (1989). Cladistics and evolutionary models. *Cladistics* **5**, 275-289.

El gènere Dysdera a les illes Canàries

- Nelson, G. & Platnick, N.I. (1981). *Systematics and Biogeography: Cladistics and Vicariance*. Columbia Univ. Press, New York.
- Nelson, G.J. (1970). Outline of a theory of comparative biology. *Syst. Zool.* **19**, 373-384.
- Nelson, G.L. (1978). Ontogeny, phylogeny, paleontology, and the biogenetic law. *Systematic Zoology* **27**, 324-345.
- Nentwig, W. (1986). Non-webbuilding spiders: prey specialists or generalists? *Oecologia* **69**, 571-576.
- Nixon, K.C. (1992). CLADOS, v. 1.2., New York.
- Nixon, K.C. (1996). Paleobotany in cladistics and cladistics in paleobotany: enlightenment and uncertainty. *Rev. Paleobot. Palynol.* **90**, 361-373.
- Nixon, K.C. & Carpenter, J.M. (1993). On outgroups. *Cladistics* **9**, 413-426.
- Nixon, K.C. & Carpenter, J.M. (1996a). On consensus, collapsibility, and clade concordance. *Cladistics* **12**, 305-321.
- Nixon, K.C. & Carpenter, J.M. (1996b). On simultaneous analysis. *Cladistics* **12**, 221-242.
- Nixon, K.C. & Davis, J.I. (1991). Polymorphic taxa, missing values and cladistic analysis. *Cladistics* **7**, 233-242.
- Nixon, K.C. & Wheeler, Q.D. (1990). An amplification of the phylogenetic species concept. *Cladistics* **6**, 211-224.

- Nixon, K.C. & Wheeler, Q.D. (1992). Extinction and the origin of species. In *Extinction and phylogeny* (Novacek, M.J. and Wheeler, Q.D. eds.), Columbia University Press, New York, pp. 119-143.
- Okimoto, R., Macfarlane, J.L. & Wolstenholme, D.R. (1994). The mitochondrial ribosomal RNA genes of the nematodes *Caenorhabditis elegans* and *Ascaris suum*: Consensus secondary-structure models and conserved nucleotide sets for phylogenetic analysis. *Journal of Molecular Evolution* **39**, 598-613.
- Oosterbroek, P. & Arntzen, J.W. (1992). Area-cladograms of circum-mediterranean taxa in relation to Mediterranean paleogeography. *Journal of Biogeography* **19**, 3-20.
- Oromí, P. & Izquierdo, I. (1994). The Canary Islands: Underground environment and adapted fauna. In *Encyclopaedia Biospeleologica* (Juberthie, C. and Decu, V. eds.), Soc. Biospéologie, Moulis and Bucarest, pp. 631-639.
- Oromí, P., Medina, A.L. & Tejedor, M.L. (1986). On the existence of a superficial underground compartment in the Canary Islands. *9th. Int. Congr. Speleol.*, Barcelona, **2**, 147-151.
- Oromí, P., Martín, J.L., Medina, A.L. & Izquierdo, I. (1991). The evolution of the hypogean fauna in the Canary Islands. In *The unity of evolutionary biology* (Dudley, E.C. ed.), Dioscorides Press, Portland, OR, pp. 380-395.
- Orti, G., Petry, P., Porto, J.I.R., Jegu, M. & Meyer, A. (1996). Patterns of nucleotide change in mitochondrial ribosomal RNA genes and the phylogeny of piranhas. *Journal of Molecular Evolution* **42**, 169-182.
- Orti, G. & Meyer, A. (1997). The radiation of Characiform fishes and the limits of resolution of mitochondrial ribosomal DNA sequences. *Syst. Biol.* **46**, 75-100.

- Osawa, S., Jukes, T.H., Watanabe, K. & Muto, A. (1992). Recent evidence for evolution of the genetic code. *Microbiol. Rev.* **56**, 229-264.
- Page, R.D.M. (1993). Genes, organisms, and areas: The problem of multiple lineages. *Systematic Biology* **42**, 77-84.
- Palmero, I., Renart, J. & Sastre, L. (1988). Isolation of cDNA clones coding for mitochondrial 16S ribosomal RNA from the crustacean *Artemia*. *Gene* **68**, 239-248.
- Palumbi, S.A., Martin, S., Romano, S., McMillan, W.O., Stice, L. & Grabowski, G. (1991). *The simple fool's guide to PCR, version 2.0*. Dept. of Zoology. Univ. of Hawaii, Honolulu.
- Panchen, A.L. (1979). The cladistic debate, continued. *Nature* **280**, 541.
- Panchen, A.L. (1992). *Classification, evolution and the nature of biology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Patterson, C. (1982). Morphological characters and homology. In *Problems of phylogenetic reconstruction* (Joysey, K.A. and Friday, A.E. eds.), Academic Press, London and New York, pp. 21-74.
- Patterson, C. (1988). Homology in classical and molecular biology. *Mol. Biol. Evol.* **5**, 603-625.
- Patterson, C. & Johnson, G.D. (1997). The data, the matrix and the message: comments on Begle's "Relationships of the osmeroid fishes". *Systematic Biology* **46**, 358-365.

- Patterson, C.D.M., Williams, D.M. & Humphries, C.J. (1993). Congruence between molecular and morphological phylogenies. *Ann. Rev Ecol. Syst.* **24**, 153-188.
- Patterson, H. (1985). The recognition concept of species. In *Species and speciation* (Vrba, E. ed.), pp. 21-29.
- Paulay, G. (1994). Biodiversity on oceanic islands: its origin and extinction. *American Zoologist* **34**, 134-144.
- Peck, S.B. & Finston, T.L. (1993). Galapagos islands, troglobites: the questions of tropical troglobites, parapatric distribution with eyed-sister-species, and the origin of parapatric speciation. *Mémoires de Biospéologie* **20**, 19-37.
- Pedersen, B.V. (1996). A phylogenetic analysis of cuckoo bumblebees (*Psithyrus*, Lepeletier) and bumblebees (*Bombus*, Latreille) inferred from sequences of the mitochondrial gene Cytochrome Oxidase I. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **5**, 289-297.
- Penny, D., Hendy, M.D. & Steel, M.A. (1992). Progress with methods for constructing evolutionary trees. *Trends Ecol. Evol.* **7**, 73-79.
- Platnick, N.I. (1981). *Advances in spider taxonomy 1981-1987*. Manchester University Press, Manchester.
- Platnick, N.I. (1993). *Advances in spider taxonomy 1988-1991*. The New York Entomological Society, New York.
- Platnick, N.I., Coddington, J.A., Forster, R.R. & Griswold, C.E. (1991a). Spinneret morphology and the phylogeny of haplogynae spiders (Araneae, Araneomorpha). *A. Mus. Novit.* **3016**, 1-73.

El gènere Dysdera a les illes Canàries

- Platnick, N.I., Griswold, C.E. & Coddington, J.A. (1991b). On missing entries in cladistic analysis. *Cladistics* **7**, 337-344.
- Platnick, N.I. & Gertsch, W.J. (1976). The suborder of spiders: A cladistic analysis. *American Museum Novitates* **2607**, 1-15.
- Pleijel, F. (1995). On character coding for phylogeny reconstruction. *Cladistics* **11**, 309-315.
- Pollard, S.D. (1986). Prey capture in *Dysdera crocata* (Araneae: Dysderidae), a long fanged spider. *New Zealand Journal of Zoology* **13**, 149-150.
- Pollard, S.D., Jackson, R.R., Van Olphen, A. & Robertson, M.W. (1995). Does *Dysdera crocata* (Araneae Dysderidae) prefer woodlice as prey? *Ethology Ecology & Evolution* **7**, 271-275.
- Popper, K.R. (1968a). *The logic of scientific discovery*. Harper Torchbooks, New York.
- Popper, K.R. (1968b). *Conjetures and refutations*. Harper Torchbooks, New York.
- Quicke, D.L.J. (1993). *Principles and techniques of contemporary taxonomy*. Chapman & Hall, London.
- Rando, J.C., Hernández, E., López, M. & González, A.M. (1997). Phylogenetic relationships of the Canary Islands endemic lizard genus *Gallotia* inferred from mitochondrial DNA sequences: incorporation of a new subspecies. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **8**, 114-116.
- Reaka-Kudla, M.L., Wilson, D.E. & Wilson E.O. (1997). *Biodiversity II. Understanding and protecting our biological resources*. Joseph Henry Press,

Washington, DC.

Remane, A. (1952). *Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik*. Akad. Verlagsges., Leipzig.

Remane, A. (1956). *Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik*. Geest und Portig, Leipzig.

Ribera, C. (1982). *Speleoharpactea* n.g. *levantina* n.sp. (Araneae, Dysderidae) nuevo género cavernícola del Levante Español. *Publicaciones del Departamento de Zoología* **7**, 51-58.

Ribera, C. (1983). Aranéidos de Marruecos I. *P. Dept. Zool.* **9**, 73-76.

Ribera, C. (1993). *Dysdera caeca* n.sp. y *Harpactea stalitoides* n.sp. (Araneae), dos nuevas especies cavernícolas de Marruecos y Portugal. *Revue Arachnologique* **10**, 1-17.

Ribera, C., Ferrández, M.A. & Blasco, A. (1985). Aranéidos cavernícolas de Canarias II. *Mém. Biospéol.* **12**, 51-66.

Ribera, C. & Blasco, A. (1986). Aranéidos cavernícolas de Canarias I. *Vieraea* **16**, 41-48.

Ribera, C. & Ferrández, M.A. (1986). Tres nuevas especies de Disdéridos (Arachnida: Araneae) cavernícolas de la Península Ibérica. *P. Dept. Zool.* **12**, 51-58.

Rice, W.R. (1989). Analyzing tables of statistical tests. *Evolution* **43**, 223-225.

Rodrigo, A.G. (1992). A modification to Wheeler's combinatorial weights

calculations. *Cladistics* **8**, 165-170.

Rodrigo, A.G., Kelly-Borges, M., Bergquist, P.R., Bergquist, P.L. (1993). A randomisation test of the null hypothesis that two cladograms are sample estimates of a parametric phylogenetic tree. *New Zealand J. Bot.* **31**, 257-268.

Rognes, K. (1997). The calliphoridae (Blowflies) (Diptera: Oestroidea) are not a monophyletic group. *Cladistics* **13**, 27-66.

Rohlf, F.J. (1993). NTSYS-pc, v. 1.80., Exeter Software, New York..

Rosen, D.E. (1979). Fishes from the uplands and intermontane basins of Guatemala. revisionary studies and comparative geography. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* **162**, 267-376.

Ruse, M. (1987). Species concepts, individuality and objectivity. *Biology Philosophy* **2**, 127-143.

Rzhetsky, A. & Nei, M. (1992). A simple method for estimating and testing minimum-evolution trees. *Mol. Biol. Evol.* **9**, 945-967.

Saitou, N. & Nei, M. (1987). The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular Biology And Evolution* **4**, 406-425.

Sanderson, M.J. (1995). Objections to bootstrapping phylogenies: A critique. *Systematic Biology* **44**, 299-320.

Sanderson, M.J. & Donoghue, M.J. (1989). Patterns of variation in levels of homoplasy. *Evolution* 1781-1795.

- Sanger, F., Nicklen, S. & Coulsen, A.R. (1977). DNA sequencing with chain terminating inhibitors. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **74**, 5463-5468.
- Sankoff, D., Morel, C. & Cedergren, R.J. (1973). Evolution of 5S RNA and the non-randomness of base replacement. *Nature* **245**, 232-234.
- Sankoff, D. & Cedergren, R.J. (1983). Simultaneous comparison of three or more sequences related by a tree. In *Time warps, string edits and macromolecules: The theory and practice of sequence comparison* (Sankoff, D. and Kruskal, J.B. eds.), Addison-Wesley, Reading, Massachusetts, pp. 253-263.
- Sankoff, D. & Rousseau, P. (1975). locating the vertices of a Steiner tree in arbitrary space. *Math. Prog.* **9**, 240-246.
- Sauer, E.G.F. & Rothe, P. (1972). Ratite eggshells from Lanzarote. Canary Islands. *Science* **176**, 43-45.
- Scharff, N. & Coddington, J.A. (1997). A phylogenetic analysis of the orb-weaving spider family Araneidae (Arachnida, Araneae). *Zoological Journal of the Linnean Society* **120**, 355-434.
- Schmidt, G. (1973). Zur Spinnenfauna von Gran Canaria. *Zool. Beitr.* **19**, 347-392.
- Schmidt, G. (1981). Zur Spinnen-fauna von La Gomera. *Zool. Beitr.* **27**, 85-107.
- Schmidt, G. (1982). Zur Spinnen-fauna von La Palma. *Zool. Beitr.* **27**, 393-414.
- Schmincke, H.U. (1976). The geology of the Canary Islands. In *Biogeography and*

El gènere Dysdera a les illes Canàries

ecology in the Canari Islands (Junk B.W. ed.). The Hague, pp. 67-184.

Scotland, R.W. (1992). Cladistic theory. In *Cladistics. A practical course in systematics* (Forey, P.L., Humphries, C.J., Kitching, I.J., Scotland, R.W., Siebert, D.J. and Williams, D.M. eds.), Oxford University Press, Oxford, pp. 3-12.

Seutin, G. & Bermingham, E. (1997). *Rhodinocichla rosea* is an emberizid (Aves; Passeriformes) based on mitochondrial DNA analysis. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **8**, 260-274.

Sharkey, M.J. (1989). A hypothesis-independent method of character weighting for cladistic analysis. *Cladistics* **5**, 63-86.

Sharp, P.M.; Tuohy, T.M.F.; Mosurski, K.R. (1986). Codon usage in yeasts: cluster analysis clearly differentiates highly and lowly expressed genes. *Nucleic Acid Research* **14**, 5125-5143.

Shiödte, J.C. (1848). Foreløbig Beretning om Undersøgelser om den underjordiske Fauna i Hulerne i Krain og Istrien. *Overs. Kong. danske Vid. Selsk. Forh.* 1847, pp. 75-81

Siebert, D.J. (1992). Tree statistics; trees and 'confidence'; consensus trees; alternatives to parsimony; character weighting; character conflict and its resolution. In *Cladistics. A practical course in systematics* (Forey, P.L., Humphries, C.J., Kitching, I.J., Scotland, R.W., Siebert, D.J. and Williams, D.M. eds.), Oxford University Press, Oxford, pp. 72-88.

Simon, C. (1991). Molecular systematics at the species boundary: exploiting conserved and variable regions of the mitochondrial genome of animals via direct sequencing from enzymatically amplified DNA. In *Molecular techniques*

in taxonomy (Hewitt, G., Johnston, A.W.B. and Young, J.P.W. eds.), NATO Advanced Studies Institute, H57, Springer, Berlin, pp. 33-71.

Simon, C., Frati, F., Beckenbach, A., Crespi, B., Liu, H. & Flook, P. (1994). Evolution, weighting, and phylogenetic utility of mitochondrial gene sequences and a. *Annals of the Entomological Society of America* **87**, 651-701.

Simon, E. (1864). *Histoire naturelle des Araignées (Aranéides)*. Roret edit. Paris, pp. 1-538.

Simon, E. (1882). Études arachnologiques 13e mémoire. Descriptions d'espèces et de genres nouveaux de la famille des Dysderidae. *Ann. Soc. ent. Fr.* **XX**, 201-240.

Simon, E. (1883). Études Arachnologiques XIV Mè., matériaux pour servir a la faune arachnologique des Îles de l'Océan Atlantique. *Ann. Soc. ent. Fr.* **6**, 294-298.

Simon, E. (1907). Etude sur les Araignées de la sous-section des Haplogynes. *Ann. Soc. ent. Belg.* **51**, 246-264.

Simon, E. (1909). Etude sur les Arachnides recueillis au Maroc par M. Martinez de la Escalera en 1907. *Mem. Soc. esp. his. nat.* **6**, 1-43.

Simon, E. (1910). Catalogue raisonné des Arachnides du Nord de l'Afrique, 1ere partie. *Ann. Soc. ent. Fr.* **79**, 265-332.

Simon, E. (1911). Catalogue raisonné des Arachnides du Nord de L'Afrique (11e. partie). *Ann. Soc. ent. fr.* **79**, 265-332.

El gènere Dysdera a les illes Canàries

Simon, E. (1913). Biospeologica 30. Araneae et Opiliones, 4ièma sèrie. *Archives de Zoologie expérimentale et générale* **52**, 359-386.

Simon, E. (1914). *Les Arachnides de France. Tome VI. Synopsis général et catalogue des espèces françaises de l'ordre des Araneae: 1re partie*. Paris, pp. 1-308.

Simpson, G.G. (1951). The species concept. *Evolution* **5**, 285-293.

Simpson, G.G. (1961). *Principles of animal taxonomy*. Columbia University Press, New York.

Sneath, P.H.A. & Sokal, R.R. (1973). *Numerical taxonomy*. Freeman, W.H., San Francisco.

Sober, E. (1988). *Reconstructing the past: Parsimony, evolution and inference*. M.I.T. Press, Cambridge.

Sokal, R. & Crovello, T. (1970). The biological species concept: a critical evaluation. *American Naturalist* **104**, 127-153.

Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. (1981). *Biometry*. Freeman, W.H., San Francisco.

Spicer, G.S. (1995). Phylogenetic utility of the mitochondrial cytochrome oxidase gene; Molecular evolution of the *Drosophila buzzatii* species complex. *Journal of Molecular Evolution* **41**, 749-759.

Staton, J.L., Daehler, L.L. & Brown, W.M. (1997). Mitochondrial gene arrangement of the horseshoe crab *Limulus polyphemus* L.: conservation of major features among arthropod classes. *Mol. Biol. Evol.* **14**, 867-874.

- Stevens, P.F. (1991). Character states, continuous variation and phylogenetic analysis: a review. *Systematic Botany* **16**, 553-583.
- Strand, E. (1908). Diagnosen neuer aussereuropäischer Spinnen. *Zool. Anz.* **32**, 769-773.
- Strand, E. (1911). Arachniden von der Kanarischen insel Gomera, gesammelt von Herrn Prof. Dr. W. May. *Arch. Naturg.* **77**, 189-201.
- Sturmbauer, C. & Meyer, A. (1992). Genetic divergence, speciation and morphological stasis in a lineage of African chichlid fishes. *Nature* **358**, 578-581.
- Sunderland, K.D. & Sutton, S.L. (1980). A serological study of arthropod predation on woodlice in a dune grassland ecosystem. *Journal of Animal Ecology* **49**, 987-1004.
- Sunding, P. (1970). Elementer i Kanarioernes flora, og teorier til forklaring av floraen opprinnelse. *Blyttia* **28**, 229-259.
- Sunding, P. (1979). Origins of the Macaronesian flora. In *Plants and Islands* (Bramwell, D. ed.), Academic Press, London, pp. 13-40.
- Swofford, D.L. (1991). When are phylogeny estimates from molecular and morphological data incongruent? In *Advances in DNA systematics* (Miyamoto, M.M. and Cracraft, J. eds.), Oxford University press, Oxford, pp. 295-333.
- Swofford, D.L. (1993). PAUP: Phylogenetic analysis using parsimony, v. 3.11., Illinois Natural History Survey, Illinois.

El gènere *Dysdera* a les illes Canàries

- Swofford, D.L., Olsen, G.J., Waddle, P.J. & Hillis, D.M. (1996a). Phylogenetic inference. In *Molecular systematics* (Hillis, D.M., Moritz, C. and Mable, B.K. eds.), Sinauer Associates, Sunderland, pp. 407-514.
- Swofford, D.L., Thorne, J.L., Felsenstein, J. & Wiegmann, B.M. (1996b). The topology-dependent permutation test for monophyly does not test for monophyly. *Systematic Biology* **45**, 575-579.
- Swofford, D.L. & Maddison, W.P. (1987). Reconstructing ancestral character states under Wagner parsimony. *Math. biosci.* **87**, 199-229.
- Swofford, D.L. & Olsen, G.J. (1990). Phylogeny reconstruction. In *Molecular systematics* (Hillis, D.M. and Moritz, C. eds.), Sinauer Associates, Sunderland, pp. 411-501.
- Szumik, C.A. (1996). The higher classification of the Order Embioptera: a cladistic analysis. *Cladistics* **19**, 41-64.
- Templeton, A. (1989). The meaning of species and speciation: a genetic perspective. In *Speciation and its consequences* (Otte & Endler, ed.), pp. 3-27.
- Templeton, A.R. (1983). Phylogenetic inference from restriction endonuclease cleavage site maps with particular reference to the humans and apes. *Evolution* **37**, 221-244.
- Thomas, W.K. & Kocher, T.D. (1993). Sequencing of polymerase chain reaction-amplified DNAs. *Methods Enzymol.* **224**, 391-399.
- Thorpe, R.S., McGregor, D.P., Cumming, A.M. & Jordan, W.C. (1994). DNA evolution and colonization sequence of island lizards in relation to geological

- history: mtDNA RFLP, cytochrome B, cytochrome oxidase, 12S rRNA sequence, and nuclear RAPD analysis. *Evolution* **48**, 230-240.
- Trajano, E. (1989). Evolution of tropical troglobites: applicability of the model of quaternary climatic fluctuations. *Mémoires de Biospéologie* **22**, 203-210.
- Trueman, J.W.H. (1996). Permutation tests and outgroups. *Cladistics* **12**, 253-262.
- Van Valen, L. (1976). Ecological species, multispecies and oaks. *Taxon* **25**, 233-239.
- Vawter, L. & Brown, W.M. (1993). Rates and patterns of base change in the small subunit ribosomal RNA gene. *Genetics* **134**, 597-608.
- Vitousek, P.M. (1988). Diversity and biological invasions of oceanic islands. In *Biodiversity* (Wilson, E.O. ed.), National Academy Press, Washington, D.C. pp. 181-189.
- Vitousek, P.M., Loope, L.L. & Stone, C.P. (1987). Introduced species in Hawaii: biological effects and opportunities for ecological research. *Trends Ecol. Evol.* **2**, 224-227.
- Vollrath, F. & Parker, G.A. (1997). A reply to Coddington *et al.*. *Nature* **385**, 688
- Vrana, P. & Wheeler, W. (1992). Individual organisms as terminal entities: laying the species problem to rest. *Cladistics* **8**, 67-72.
- Walckenaer, C.A. (1802). Faune Parisienne. *Insectes* **2**, 187-250.
- Waldén, H.W. (1984). On the origin, affinities and evolution of the land Mollusca of the Mid-Atlantic islands, with special reference to Madeira. *Boletín do Museo*

municipal do Funchal **36**, 51-82.

Wanntorp, H.E., Brooks, D.R., Nilsson, T., Nylin, S., Ronquist, F., Stearns, S.C. & Weddell, N. (1990). Phylogenetic approaches in ecology. *Oikos* **57**, 119-132.

Wheeler, Q.D. (1986). Character weighting and cladistic analysis. *Syst. Zool.* **35**, 102-109.

Wheeler, Q.D. & Nixon, K.C. (1990). Another way of looking at the species problem: A reply to De Queiroz and Donoghue. *Cladistics* **6**, 77-81.

Wheeler, W.C. (1990a). Nucleic acid sequence phylogeny and random outgroups. *Cladistics* **6**, 363-368.

Wheeler, W.C. (1990b). Combinatorial weights in phylogenetic analysis: A statistical parsimony procedure. *Cladistics* **6**, 269-276.

Wheeler, W.C. (1992). Extinction, sampling and molecular phylogenetics. In *Extinction and phylogeny* (Novacek, M. and Wheeler, Q. eds.), Columbia University Press, New York, pp. 205-215.

Wheeler, W.C. (1993). The triangle inequality and character analysis. *Mol. Biol. Evol.* **10**, 707-712.

Wheeler, W.C. (1995). Sequence alignment, parameter sensitivity, and the phylogenetic analysis of molecular data. *Syst. Biol.* **44**, 321-331.

Wheeler, W.C. (1996). Optimization alignment: The end of multiple sequence alignment in phylogenetics? *Cladistics* **12**, 1-9.

Wheeler, W.C. & Gladstein, D. (1994). MALIGN: a multiple nucleic and sequence

- alignment program. *J. Hered.* **85**, 417
- Wheeler, W.C. & Honeycutt, R.L. (1988). Paired sequence difference in ribosomal RNAs: evolutionary and phylogenetic implications. *Mol. Biol. Evol.* **5**, 90-96.
- Wiehle, H. (1953). Spinnentiere oder Arachnoidea, IX: Orthognata, Cribellata, Haplogynae, Entelegynae. In *Die Tierwelt Deutschlands* (Dahl, F. ed.), Jena,
- Wiley, E.O. (1981). *Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematic*. John Wiley & sons New York,
- Wiley, E.O., Siegel-Causey, D., Brooks, D.R. & Funk, V.A. (1991). *The compleat cladist*. The University of Kansas, Museum of Natural History, Special Publications Lawrence, pp. 1-158.
- Wilkens, H. & Hüppop, K. (1986). Sympatric speciation in cave fishes? Studies on a mixed population of epi- and hypogean *Astyanax* (Characidae, Pisces). *Z. zool. Syst. Evolut.forsch.* **24**, 223-230.
- Wilkinson, M. (1995a). A comparison of two methods of character construction. *Cladistics* **11**, 297-308.
- Wilkinson, M. (1995b). Coping with abundant missing entries in phylogenetic inference using parsimony. *Systematic Biology* **44**, 501-514.
- Williams, D.M. (1992). DNA analysis: Theory. In *Cladistics. A practical course in systematics* (Forey, P.L., Humphries, C.J., Kitching, I.J., Scotland, R.W., Siebert, D.J. and Williams, D.M. eds.), Oxford University Press, Oxford, pp. 89-101.
- Williams, M.A.J. (1982). *Quaternary environments in northern Africa* (Williams,

M.S.J. and Adamson, D.A. eds.), Balkema, Rotterdam, pp. 13-22.

Williams, P.L. & Fitch, W.M. (1989). Finding the minimal change in a given tree. In *The hierarchy of life. Molecules and morphology in phylogenetic analysis* (Fernholm, B., Bremer, K. and Jörnvall, H. eds.), Elsevier Science Pub. Amsterdam, pp. 453-470.

Williams, P.L. & Fitch, W.M. (1990). Phylogeny determination using a dynamically-weighted parsimony method. In *Molecular evolution: Computer analysis of protein and nucleic acid sequences* (Doolittle, R.F. ed.), Academic Press, New York, pp. 615-625.

Wilson, J.T. (1963). A possible origin of the Hawaiian Islands. *Canadian Journal of Physics* **41**, 135-138.

Wilson, E.O. & Peters, F.M. (1988). *Biodiversity*. National Academy Press, Washington, D.C.

Wunderlich, J. (1987). Die Spinnen der Kanarischen Inseln und Madeiras. *Taxon. Ecol.* **1**, 1-435.

Wunderlich, J. (1991). Die Spinnen-fauna der Makaronesischen Inseln. *Beitr. Araneol.* **1**, 1-619.

Wunderlich, J. (1994). Zu Ökologie, Biogeographie, Evolution und Taxonomie einiger Spinnen der Makaronesischen Inseln. *Beitr. Araneol.* **4**, 385-439.

Xiong, B. & Kocher, T.D. (1993). Phylogeny of sibling species of *Simulium venustum* and *S. verecundum* (Diptera: Simuliidae) based on sequences of the mitochondrial 16S rRNA gene. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **2**, 293-303.

- Yang, Z. (1994). Statistical properties of the maximum likelihood method of phylogenetic estimation and comparison with distance matrix methods. *Systematic Biology* **43**, 329-342.
- Yang, Z. (1996). Phylogenetic analysis using parsimony and likelihood methods. *J. Mol. Evol.* **42**, 294-307.
- Zhang, D.X. & Hewitt, G.M. (1996). Nuclear integrations; challenges for mitochondrial DNA markers. *Trends Ecol. Evol.* **11**, 247-251.
- Zharkikh, A. & Li, W.H. (1995). Estimation of confidence in phylogeny: the complete-and-partial bootstrap technique. *Mol. Phylogenet. Evol.* **4**, 44-63.



