

A photograph of a small, olive-green bird perched on a brown branch. To the right of the bird is a large, vibrant red, bell-shaped flower with a green calyx. The background is dark and out of focus, showing some green leaves.

# *el indiferente*

CENTRO DE  
EDUCACIÓN  
AMBIENTAL  
MUNICIPAL

Francis Masson  
y los primeros  
estudios taxonómicos  
modernos de la flora  
macaronésica

N.º 20 2009  
DIFUSIÓN GRATUITA

# TRAS LOS PASOS DE UN COLONIZADOR DE OCHO PATAS



## EVOLUCIÓN DE LAS ARAÑAS DEL GÉNERO *Dysdera* EN CANARIAS



Nuria Macías Hernández  
Miquel Arnedo  
Pedro Oromí

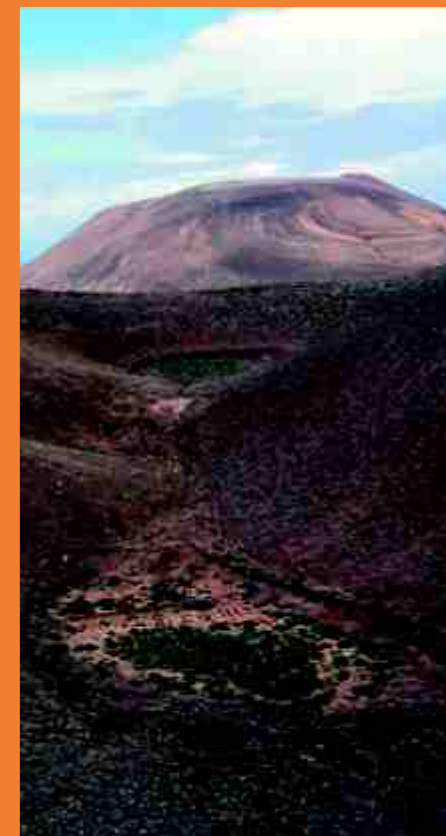
### LAS ISLAS COMO LABORATORIOS EVOLUTIVOS Y ECOLÓGICOS

Desde tiempos remotos las islas han despertado el interés de naturalistas y científicos. No en vano, han sido consideradas los tubos de ensayo de la Biología Evolutiva gracias a las condiciones experimentales que brindan para el estudio de esta disciplina<sup>1,2</sup>. Los archipiélagos oceánicos, cadenas de islas surgidas a partir de la actividad volcánica originada en los fondos marinos, poseen cualidades adicionales que los hacen especialmente idóneos para estudios evolutivos. La fauna y flora que albergan estas islas se originó bien por migración desde otras regiones adyacentes, o bien por procesos de evolución acaecidos en la propia isla a partir de

colonizaciones originales<sup>3</sup>. Cada una de las islas de estos archipiélagos constituye una réplica del proceso evolutivo. Por otra parte, podemos conocer las edades de las islas volcánicas gracias a los modernos métodos de datación geológica, lo que nos proporciona información sobre el tiempo en el que se iniciaron los procesos biológicos de las mismas. El aislamiento geográfico constituye uno de los principales factores promotores de la diversificación de los organismos. Los archipiélagos oceánicos proporcionan múltiples oportunidades para el aislamiento poblacional, bien como resultado de la colonización entre islas, o bien dentro de una misma isla como consecuencia, por

ejemplo, de la actividad volcánica, promoviendo de esta manera los procesos de creación y diversificación de nuevas especies.

La **radiación adaptativa** es uno de los procesos más importantes que rigen la formación de nuevas especies en ecosistemas aislados<sup>4</sup>. Así, en un corto periodo de tiempo, y a partir de uno o pocos ancestros, se origina un elevado número de nuevas especies que ocupan una gran variedad de nichos ecológicos. En Canarias existen numerosos ejemplos de radiaciones adaptativas, tanto en plantas como en animales, entre los que destaca el del género de arañas *Dysdera*, objeto del presente artículo.



Cráter doble de montaña Mojón, La Graciosa. Foto N. Macías.

Portada *Dysdera minutissima*, la especie más pequeña conocida de todo el género, es endémica de Tenerife. Foto P. Oromí.

### LAS ARAÑAS COMO MODELO DE EVOLUCIÓN Y DIVERSIFICACIÓN

Las islas Canarias se han considerado como un importante punto caliente ("hot spot") de la biodiversidad mundial dada la riqueza de endemismos faunísticos y florísticos que albergan. Los hallazgos de nuevos taxones han experimentado en los últimos años un incremento tal que solo en la década de 1990 se describieron más de 600 especies nuevas para la ciencia<sup>5</sup>. La mayor parte de la diversidad animal en Canarias corresponde a los artrópodos, con cerca de 7.000 especies distintas. Entre ellas, 465 pertenecen al grupo de las arañas (orden Araneae), de las que casi 300 especies son endémicas. Las arañas son un grupo muy importante dentro de nuestra biota insular, tanto por diversidad como por número de endemismos (64%). En estos

últimos años nuestro grupo, formado por investigadores de la Universidad de La Laguna y la Universitat de Barcelona, se ha centrado en el estudio del género de arañas *Dysdera*. Este género ha sufrido un espectacular proceso de radiación adaptativa en nuestro archipiélago, originando multitud de especies endémicas. Esta línea de investigación ha permitido reconstruir las relaciones **filogenéticas** existentes entre todas las especies del archipiélago, así como discernir las posibles vías de colonización de las islas e inferir las causas de especiación y diversificación del género.

Las arañas pertenecientes al género *Dysdera* son fácilmente distinguibles por la coloración rojiza del **prosoma**, sus patas anaranjadas y sus seis ojos. Pueden impresionar por el gran tamaño de sus **quelíceros**, que utilizan para capturar a sus presas, aunque no

representan un peligro para las personas. Estas arañas han sido consideradas como predadoras especializadas en la captura de cochinillas de la humedad. Son cazadoras nocturnas que se encuentran preferentemente en zonas húmedas y umbrías, entre la hojarasca, bajo piedras, en los taludes de pistas y senderos.



Macho de *Dysdera calderensis*, especie presente en La Gomera y La Palma. Foto P. Oromí.

**REGRESO AL PASADO: LOS SECRETOS QUE NOS DESVELA EL DNA**  
 Las investigaciones sobre el material genético de los organismos (DNA) han supuesto un gran avance en muchos campos de la Biología. La información contenida en el DNA nos permite caracterizar las diferentes especies, ya que cada una de ellas posee una combinación genética única. Asimismo, el DNA constituye una fuente importante de información filogenética que nos permite reconstruir las relaciones de parentesco entre las especies. En algunos casos, el estudio de la información genética nos ha revelado la existencia de una diversidad específica que hasta ese momento había pasado desapercibida y también ha ayudado a resolver cuestiones

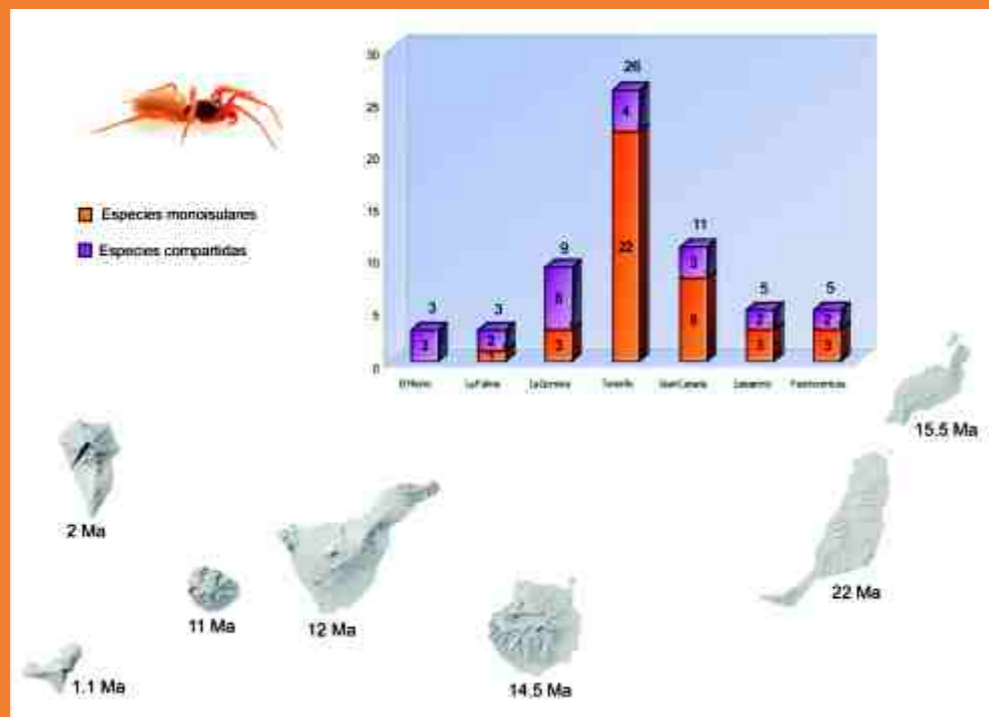


Figura 1. Diversidad de especies de *Dysdera* en Canarias. En la parte superior se indica el n.º total de especies por isla, las exclusivas de la misma (monoisulares) y las compartidas con otras islas. Edades geológicas en millones de años (Ma).

dudosas de índole taxonómico. En el estudio de poblaciones insulares, este valioso material

genético nos permite también descifrar los patrones de colonización de los organismos de

nuestro archipiélago mediante la reconstrucción filogenética, interpretar los posibles desplazamientos



*Dysdera silvatica* (hembra) alimentándose de una cochinilla de humedad, una de sus presas principales. Foto P. Oromí.



Capullo de seda en el que se resguardan las arañas del género *Dysdera*. En el interior se pueden ver los huevos de una puesta. Foto M. A. Arnedo.

Frecuentemente las podemos encontrar dentro de capullos de seda, en los que se resguardan durante el día y donde también realizan la muda, se alimentan de sus presas, y las hembras protegen la puesta.

El género *Dysdera* está representado por aproximadamente 250 especies<sup>6</sup>, distribuidas a lo largo de toda la región circum-mediterránea, alcanzando dentro de este rango la región macaronésica como extremo más occidental y meridional. Los archipiélagos de Azores, Salvajes y Cabo Verde poseen cada uno una especie endémica, y en Madeira se conocen cinco. Canarias representa un caso extremo de diversificación en el grupo ya que se han descrito unas 50 especies endémicas, distribuidas a lo largo de las siete islas e islotes. (Fig. 1). Las podemos encontrar en todo tipo de hábitats y comunidades vegetales, desde la costa hasta el Teide, y han llegado a colonizar el

de especies entre las islas y, además, datar estos eventos y establecer una cronología en la historia evolutiva de sus linajes.

**TRAS LOS PASOS DE LA COLONIZACIÓN DE DYSDERA EN CANARIAS**  
 Estudios filogenéticos recientes revelan que el conjunto de especies canarias de *Dysdera* es el resultado principal de procesos de diversificación local, a partir de al menos dos ancestros, planteando dos posibles escenarios de colonización alternativos<sup>7,8</sup>. En el primer escenario, las especies provendrían de tres colonizaciones independientes, dos desde el continente, a las islas orientales, y una tercera que originó la gran diversidad de especies de las islas centro-occidentales. El segundo escenario sugiere dos

colonizaciones, una que originó todas las especies de Canarias (grupo **monofilético**) salvo una, que constituiría una invasión más reciente por parte de la especie oriental *D. lancerotensis*. Canarias ha jugado también un papel clave en la diversificación de las arañas de la Macaronesia, ya que ha servido de puente para la colonización de Salvajes, Cabo Verde y quizás de Madeira. Nuestros datos sugieren que las Azores fueron colonizadas por otra invasión independiente desde el continente. En la Figura 2 se muestra un árbol filogenético representativo de algunas especies canarias, que incluye también representantes continentales de *Dysdera* y de otros géneros de la familia Dysderidae. En dicho árbol filogenético observamos cómo todas las

especies canarias se agrupan en dos linajes o **clados** exclusivos, a los que nos referiremos como clado oriental y clado centro-occidental respectivamente. La especie oriental *D. lancerotensis*

constituye una excepción, ya que está más relacionada genéticamente con especies continentales africanas, y probablemente colonizó las islas más recientemente y de forma independiente al resto de especies del género.

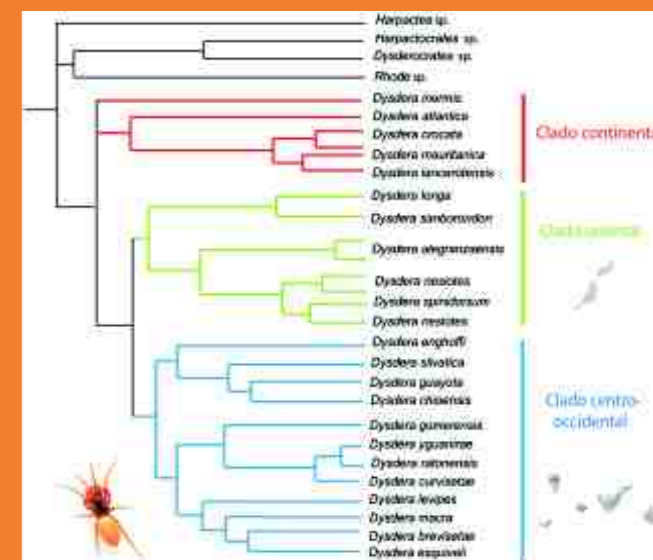


Figura 2. Representación de un árbol filogenético, en el que se incluyen especies canarias y continentales de *Dysdera*, y especies de otros géneros de la familia Dysderidae.



Anaga, una de las zonas de Tenerife donde coexisten un mayor número de especies de *Dysdera*. Foto S. de la Cruz.



Macho de *Dysdera longa*, especie endémica de Fuerteventura. En los apéndices anteriores se aprecian las protuberancias de los bulbos u órganos copuladores. Foto P. Oromí.

medio hipogeo, siendo realmente frecuentes en cuevas y en el **medio subterráneo superficial (MSS)**.

Una de las características más destacables de las especies del género *Dysdera* en Canarias es el elevado solapamiento de sus áreas de distribución, encontrándonos en algunas zonas geográficas, como por ejemplo Anaga y Teno en Tenerife, más de ocho especies en la misma área. Las especies que conviven en la misma zona (distribución **simpátrica**) muestran grandes variaciones morfológicas. Buena parte de esta variabilidad tiene que ver con caracteres asociados a la captura de presas, como son el tamaño corporal, la forma y el tamaño de los quelíceros. Estas observaciones nos han llevado a plantear la hipótesis de que la competencia por el alimento entre especies simpátricas ha sido un factor determinante en la extraordinaria radiación evolutiva del género en Canarias.



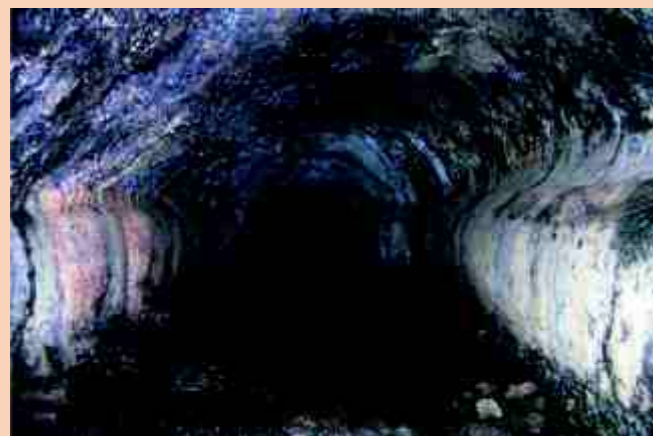
Tabaibal-cardonal de roque del Conde, Tenerife. Foto N. Macías.



Estas arañas también se distribuyen en las cotas altas de nuestras islas, como por ejemplo en Las Cañadas del Teide. Foto S. de la Cruz.

#### EL PAPEL DE LA EXTINCIÓN EN LA EVOLUCIÓN DE DYSDERA EN CANARIAS

Las islas más antiguas del archipiélago nos pueden dar información sobre el papel de la extinción en el proceso de diversificación de las especies. Por ello nos hemos centrado en el clado oriental (Fig. 2), que incluye todas las especies de *Dysdera* presentes en Lanzarote, Fuerteventura e islotes, a excepción de la ya mencionada *D. lancerotensis*.



Las cuevas y ambientes subterráneos son algunos de los medios que estas arañas han colonizado con gran éxito, sobre todo en Tenerife, donde existen nueve especies troglobias. Foto S. de la Cruz.

Las islas Canarias tienen un origen volcánico y fueron emergiendo secuencialmente sobre el nivel del mar de este a oeste, comenzando con la formación de Fuerteventura hace aproximadamente 22 millones de años (Ma) y finalizando con El Hierro hace 1,1 Ma<sup>9</sup> (Fig. 1). Lanzarote y Fuerteventura, debido a su mayor antigüedad, han estado expuestas durante más tiempo a los fenómenos erosivos. A pesar de que en su origen estas islas llegaron a alcanzar alturas similares a las del Teide<sup>10</sup>, en la actualidad apenas superan los 700 m. Su menor relieve impide la

formación del mar de nubes, que resulta en una mayor escasez de precipitaciones, influyendo en la aridez que caracteriza a estas islas. Todos estos factores determinan una menor diversidad fisiográfica, y por ende una menor variedad de hábitats cuando se comparan con el resto del archipiélago. A diferencia de otros archipiélagos oceánicos, como Hawái, donde las islas más antiguas acaban desapareciendo bajo el mar, las islas orientales no

organismos se ha observado un patrón de distribución de la diversidad en el que las islas de edad intermedia poseen el mayor número de especies, mientras que las más jóvenes y las más antiguas muestran unos niveles inferiores de diversidad. Se ha propuesto que el corto espacio de tiempo transcurrido desde la formación de las islas jóvenes puede haber influido en la menor diversidad, la cual es principalmente resultante de colonizaciones desde las islas centrales más antiguas<sup>12</sup>. Sin embargo, la baja diversidad presente en las islas más antiguas requiere de otro tipo de explicaciones. Las especies de *Dysdera* del clado oriental son un modelo idóneo para discernir las causas de la baja diversidad en estas islas.

De las cinco especies que forman el llamado clado oriental, tres son exclusivas de Fuerteventura: *D. longa*, endémica de la península de Jandía en el sur de la isla, *D. sanborondon*, en la zona centro, y *D. spinidorsum*, distribuida tanto en el centro como en el norte. En Lanzarote y en el archipiélago Chinijo coexisten las especies *D. alegranzaensis* y *D. nesiotis*, esta última presente también en Salvajes.

Los análisis filogenéticos realizados nos han permitido establecer las relaciones existentes entre las especies de este clado, inferir los procesos de colonización y diversificación en las islas orientales y estimar la edad aproximada en

que acaecieron estos procesos evolutivos. Además, hemos realizado análisis estadísticos de varias medidas corporales para establecer la diferenciación morfológica de cada uno de los linajes evolutivos observados. Los resultados obtenidos de la datación de la filogenia nos indican que el ancestro de estas especies colonizó las islas durante el Mioceno tardío, hace aproximadamente 9 Ma. La reconstrucción del patrón biogeográfico a partir de las relaciones filogenéticas nos indica que ha habido varios eventos de colonización entre Lanzarote y Fuerteventura. Estos procesos de intercambio pudieron verse favorecidos durante las glaciaciones, las cuales provocaron el descenso del nivel del mar conectando las islas e islotes. También hemos demostrado que las islas Salvajes (archipiélago situado a unos 165 km de Canarias) fueron colonizadas desde Lanzarote.

Los resultados de estos análisis han revelado la existencia de dos nuevas especies en Lanzarote y Fuerteventura. Una de las dos especies nuevas está restringida a una pequeña zona del norte de Lanzarote, y presenta una distribución **alopátrica** respecto a su especie **hermana** más emparentada filogenéticamente. La segunda nueva especie descubierta se distribuye a lo largo de la franja costera, desde el archipiélago Chinijo a Lanzarote y norte de Fuerteventura, ocupando la zona intermareal de las playas de callaos. La escasez de hábitats con suficiente

humedad donde suelen encontrarse las especies de *Dysdera* hace que en las islas orientales estas arañas se concentren en las zonas más altas y húmedas, encontrándose en muchas ocasiones varias especies conviviendo en los mismos lugares. Lo espectacular del hallazgo de la nueva especie costera es su capacidad de adaptación a un ambiente intermareal, siendo el primer caso descrito para esta familia de arañas.

Muchos de los estudios evolutivos realizados en archipiélagos oceánicos se han centrado en los procesos de formación de nuevas especies, diversificación y acumulación de taxones, pero han dejado de lado el papel que juegan los fenómenos de extinción en la formación y mantenimiento de

las comunidades. En este estudio<sup>8</sup> hemos demostrado que en las islas orientales ha habido un descenso de la tasa de diversificación a lo largo del tiempo; es decir, la formación de nuevas especies ha ido disminuyendo progresivamente, lo que sugiere un incremento de los procesos de extinción. Por otro lado, estos datos contrastan con el hallazgo de la nueva especie costera, cuyo origen es muy reciente (0,4 Ma). Esta especie ejemplifica la capacidad de los linajes para adaptarse a las nuevas condiciones ambientales y subsistir en el tiempo.

La gran plasticidad que caracteriza al género *Dysdera* le ha permitido colonizar muchos pisos bioclimáticos, entre ellos el pinar de *Pinus canariensis*. Foto S. Reboleira.



#### VIVIR BAJO TIERRA: ADAPTACIONES DE UN CAVERNÍCOLA

Otro aspecto destacado de *Dysdera* en Canarias es la existencia de especies que viven exclusivamente en el medio subterráneo. De las 50 especies existentes en el archipiélago, diez son **troglobias**, todas ellas endémicas de Tenerife a excepción de *D. ratonensis*, propia de La Palma. Estudios moleculares y morfológicos recientes<sup>13</sup> sugieren que, en la mayoría de los casos, las especies hermanas de estas especies troglobias son epigeas, es decir, que ocupan hábitats de superficie. Esto sugiere que la colonización de este medio por parte de dichas especies se ha producido de manera independiente en varias ocasiones. Estos datos también revelan la existencia de un posible caso de **especiación simpátrica** dentro del medio hipogeo, de modo que desde un ancestro troglobio se originaron dos

especies cuya única diferencia es la uña de los quelíceros, carácter relacionado con el tipo de alimentación.

Los organismos que han colonizado los ambientes cavernícolas y subterráneos, en general, han desarrollado una serie de modificaciones morfológicas y fisiológicas que les han permitido adaptarse a este tipo de hábitats, caracterizados por la ausencia de luz, humedad elevada, temperaturas constantes y altos niveles de CO<sub>2</sub>. Entre las adaptaciones observadas en los organismos troglobios destacan la reducción parcial o total de los ojos, el alargamiento de los apéndices (patas), la despigmentación del tegumento, la ralentización de la actividad metabólica, la disminución del número de huevos en la puesta, etc. Las diferentes especies de *Dysdera* canarias muestran distintos niveles de desarrollo de

los caracteres asociados a la vida subterránea ya mencionados, como por ejemplo la reducción ocular. El endemismo de Tenerife *D. unguimmanis*, presente en tubos volcánicos del norte y centro de la isla, representa un caso extremo de adaptación al medio cavernícola.



*Dysdera unguimmanis*, especie troglobia que presenta grandes adaptaciones morfológicas para vivir en el medio subterráneo. Foto P. Oromí.

Muchos autores consideran que el grado de **troglobiomorfismo** está relacionado con el tiempo transcurrido desde que la especie coloniza el medio cavernícola; es decir, las especies que han colonizado hace más tiempo este medio poseerán mayores adaptaciones. Pero en las especies canarias de *Dysdera* esta hipótesis no parece cumplirse, y los diferentes grados de troglobiomorfismo pueden explicarse mejor como adaptaciones a las diversas condiciones ambientales del medio subterráneo.

Hay indicios que sugieren que los representantes de la familia Dysderidae presentan una predisposición para la adaptación a la vida subterránea. Existe un gran número de taxones troglobios en la familia, y algunos géneros están representados solo por especies cavernícolas (p. ej. el género *Stalita*). Por otra parte, en Canarias el género *Dysdera* es el grupo de arañas que presenta un mayor número de troglobios<sup>14</sup>, y muchas especies epigeas han sido colectadas alguna vez en el medio subterráneo.

Aunque puede parecer que el medio hipogeo es un compartimento estanco o incomunicado donde no existe trasiego de especies, la realidad es que bajo nuestros pies el subsuelo presenta una red de espacios intercomunicados que permiten la dispersión de organismos a través de las fisuras y grietas. Es decir, que el hábitat hipogeo no se reduce a los tubos volcánicos. En La Palma se ha observado la presencia del troglobio *D. ratonensis* en cuevas de toda la isla (algunas de ellas separadas más de 40 km), pero también sabemos que se han encontrado en el medio subterráneo superficial, lo que nos sugiere que estas especies se dispersan fácilmente a través de la entramada red existente bajo tierra. En Tenerife ocurre algo parecido, y varias de las especies troglobias se encuentran ampliamente distribuidas, pero nunca se han encontrado en Anaga, y solo en un caso en Teno. Al igual que en el medio epigeo, existen barreras geológicas que impiden la dispersión subterránea de las especies a través de las diferentes zonas de una isla, restringiendo el **flujo génico** entre poblaciones. La posible barrera subterránea que aparentemente aísla Anaga del resto de Tenerife también podría explicar la distribución de diversos insectos troglobios que presentan especies distintas entre Anaga y el resto de la isla<sup>15</sup>.



#### PRESENTE Y FUTURO DE LOS ESTUDIOS DE *DYSDERA* EN CANARIAS

A medida que avanzamos en el estudio de este género de arañas, no deja de sorprendernos su plasticidad para adaptarse al medio y su capacidad de generar nuevas especies. Desde los estudios iniciados por Ribera en 1985<sup>16</sup> hasta la actualidad se han descrito 33 nuevas especies y se conocen algunas más pendientes de describir. El género *Dysdera* nos brinda un excelente modelo biológico para testar diferentes hipótesis evolutivas y para estudiar los procesos que rigen la diversificación y especiación en archipiélagos oceánicos.

La utilización de nuevas metodologías moleculares como la **filogeografía**<sup>17</sup> nos permite profundizar en el conocimiento de la distribución de la diversidad genética y en la estructura poblacional dentro de las especies. Muchos organismos de Canarias han sido objeto de estudios filogeográficos, que nos han ayudado a descifrar los patrones demográficos y poblacionales dentro de una región geográfica. Nuestro grupo ha publicado recientemente un estudio sobre la especie oriental *D. lancerotensis*<sup>18</sup>, en el que se pone de manifiesto la importancia del vulcanismo en la modelación de la distribución de los organismos y de la diversidad genética en las islas oceánicas. En la actualidad se está llevando a cabo una serie de estudios poblacionales con otras especies del género en Tenerife, que nos permitirán comparar los patrones demográficos encontrados en las especies con la historia geológica de la isla, y así interpretar los factores que influyen en la generación de la biodiversidad.

Uno de los aspectos a desarrollar en el futuro es el estudio experimental de la preferencia alimenticia de *Dysdera*. Nuestros estudios sugieren que la competencia intraespecífica por el alimento puede haber contribuido a la gran diversificación del grupo; sin embargo, esta hipótesis debe ser confirmada mediante experimentos de laboratorio y campo.

#### Glosario

**Clado.** Grupo monofilético de taxones o poblaciones que comparten un ancestro común.

**Distribución alopátrica.** Perteneciente/relativa a especies o poblaciones que ocupan áreas diferentes y disjuntas.

**Distribución simpátrica.** Perteneciente/relativa a especies o poblaciones que ocupan la misma área geográfica.

**Especiación simpátrica.** Formación de nuevas especies en una misma zona geográfica, resultado de la selección natural.

**Especies hermanas.** Pares de especies que comparten un ancestro común exclusivo.

**Filogenéticas (relaciones).** Relaciones de parentesco evolutivo entre los organismos.

**Filogeografía.** Rama de la Biogeografía que estudia la distribución geográfica de la diversidad genética y sus posibles causas.

**Flujo génico.** Intercambio de genes entre individuos dentro y entre poblaciones de una especie.

**Medio subterráneo superficial (MSS).** Hábitat hipogeo formado por una red de pequeños espacios y situado por debajo del suelo edáfico.

**Monofilético.** Grupo que incluye un ancestro y todos sus descendientes.

**Prosoma.** Región anterior del cuerpo de una araña.

**Quelíceros.** Apéndices anteriores de las arañas armados de una uña para inocular veneno.

**Radiación adaptativa.** Diversificación rápida de un linaje ancestral que da lugar a una gran variedad de especies por adaptación a diferentes nichos ecológicos.

**Troglobio.** Especie con adaptaciones morfológicas y fisiológicas a la vida en el medio subterráneo y que vive exclusivamente en el medio hipogeo.

**Troglobiomorfismo.** Conjunto de caracteres adaptativos a la vida en el medio subterráneo.

#### Agradecimientos

Queremos agradecer a mucha gente que ha participado en los proyectos y publicaciones en los que se basa el presente artículo. A Salva, Heriberto, Helena, Toni, Nayra, Rocío, Clare, David, Sofía y a todos quienes han ayudado en las campañas y colectas del material utilizado en estos trabajos. A Leticia, Isabel y Salva por sugerencias aportadas tras la lectura del artículo. A Nicolás Martín, editor de la revista *El Indiferente*, por invitarnos a escribir sobre nuestra línea de investigación y por dar a conocer los trabajos científicos que se realizan en nuestras islas.

#### Bibliografía

1. EMERSON, B. 2002. Evolution on oceanic islands: molecular phylogenetic approaches to understanding pattern and process. *Molecular Ecology* 11: 951-966.  
2. GILLESPIE, R.G. & RODERICK, G.K. 2002. Arthropods on Islands: Colonization, Speciation and Conservation. *Annual Review*

*of Ecology and Systematics* 47: 595-632.

3. PAULAY, G. 1994. Biodiversity on oceanic islands: its origin and extinction. *American Zoologist* 34: 134-144.

4. HARVEY, P.H. & RAMBAUT, A. 2000. Comparative analyses for adaptive radiations. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B Biological Sciences* 355 (1403): 1599-1605.

5. OROMÍ, P., GARCÍA, A. & MACÍAS, N. 2004. Araneae. En: Izquierdo, I., Martín, J.L., Zurita, N. & Arechavaleta, M. (eds.) *Lista de especies silvestres de Canarias (Hongos, Plantas y Animales terrestres)*. Consejería de Medio Ambiente y Ordenación Territorial, Gobierno de Canarias. p.: 164-172.

6. PLATNICK, N.I. 2008. The world spider catalog, version 8.5. American Museum of Natural History, online at <http://research.amnh.org/entomology/spiders/catalog/index.html>

7. ARNEDO, M.A., OROMÍ, P. & RIBERA, C. 2001. Radiation of the spider genus *Dysdera* (Araneae, Dysderidae) in the Canary Islands: Cladistic assessment based on multiple data sets. *Cladistics* 17: 313-353.

8. MACÍAS-HERNÁNDEZ, N., OROMÍ, P. & ARNEDO, M. 2008. Evolution on collapsing volcanoes: patterns of diversification of the spider genus *Dysdera* (Araneae, Dysderidae) in the Eastern volcanic ridge of the Canary Islands. *Biological Journal of the Linnean Society* 94: 589-615.

9. CARRACEDO, J.C., DAY, S., GUILLOU, H., BADIOLA, E.R., CANAS, J.A. & TORRADO, F.J.P. 1998. Hotspot volcanism close to a passive continental margin: The Canary Islands. *Geological Magazine* 135: 591-604.

10. 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.

11. CARRACEDO, J.C. 1999. Growth, structure, instability and collapse of Canarian volcanoes and comparisons with Hawaiian volcanoes. *Journal of Volcanology and Geothermal Research* 94: 1-19.

12. EMERSON, B.C. & OROMÍ, P. 2005. Diversification of the forest beetle genus *Tarphius* on the Canary Islands, and the evolutionary origins of islands endemics. *Evolution* 59: 586-598.

13. ARNEDO M., OROMÍ, P., MÚRRIA, C., MACÍAS-HERNÁNDEZ, N. & RIBERA, C. 2007. The dark side of an island radiation: systematics and evolution of troglobitic spiders of the genus *Dysdera* Latreille (Araneae: Dysderidae) in the Canary Islands. *Invertebrate Systematics* 21: 623-660.

14. OROMÍ, P., ZURITA, N., MUÑOZ, E. & DE LA CRUZ, S. 2001. *Conservación de la fauna invertebrada cavernícola de las islas de Tenerife, El Hierro y La Palma*. Universidad de La Laguna (informe sin

publicar, depositado en Cons. Política Territorial y Medio Ambiente, Gobierno de Canarias). 394 pp.

15. OROMÍ, P., MARTÍN, J.L., MEDINA, A.L. & IZQUIERDO, I. 1991. The evolution of the hypogean fauna in the Canary Islands. *The unity of evolutionary biology*. E. C. Dudley. Portland, OR, Dioscorides Press 1: 380-395.

16. RIBERA, C., FERRÁNDEZ, M.A. & BLASCO, A. 1985. Aranéidos cavernícolas de Canarias II. *Mém. Biospéol.* 12: 51-66.

17. AVISE, J.C. 2000. *Phylogeography: the history and formation of species*. Cambridge, Mass., Harvard University Press. 447 pp.

18. BIDEGARAY-BATISTA, L., MACÍAS-HERNÁNDEZ, N., OROMÍ, P. & ARNEDO, M. 2007. Living on the edge: demographic and phylogeographical patterns in the woodlouse-hunter spider *Dysdera lancerotensis* Simon, 1907 on the eastern volcanic ridge of the Canary Islands. *Molecular Ecology* 16: 3198-3214.

Los autores

**Nuria Macías Hernández** es becaria predoctoral del Gobierno de Canarias, y está desarrollando su tesis doctoral en la Universidad de La Laguna, en colaboración con la Universitat de Barcelona. Su tesis versa sobre la caracterización molecular y morfo-ecológica de los factores responsables de la diversificación del género *Dysdera* en el archipiélago canario. E-mail: nemacias@ull.es

**Miquel Arnedo** es profesor agregado de la Universitat de Barcelona e investigador principal de varios proyectos en curso sobre la familia Dysderidae. Sus intereses de investigación se centran en entender y dilucidar los factores que generan la biodiversidad, mediante la reconstrucción filogenética y filogeográfica de organismos de ecosistemas aislados, siendo las arañas su principal modelo de estudio. Forma parte del grupo de investigación GRE ZooSysEvo (Zoological Systematics and Evolution) de la Generalitat de Catalunya, cuyo objetivo principal es el estudio sistemático, biogeográfico y evolutivo de diferentes grupos zoológicos. E-mail: marnedo@ub.edu

**Pedro Oromí** es catedrático titular de la Universidad de La Laguna y sus líneas de investigación principales han abordado el estudio de la diversidad, filogenia y biogeografía de artrópodos en medios insulares oceánicos, y de forma particular el estudio del medio subterráneo y la diversidad, evolución y ecología de sus comunidades animales. Es primer responsable del grupo de investigación "Sistemática, biogeografía y evolución de artrópodos de Canarias" de la Universidad de La Laguna, y coordinador de Artrópodos del proyecto Atlantis de biodiversidad (programa INTERREG) del Gobierno de Canarias. E-mail: poromi@ull.es



Excmo. Ayuntamiento de La Orotava  
Concejalía Delegada de Medio Ambiente



CENTRO DE EDUCACIÓN AMBIENTAL MUNICIPAL

No me tires, deja que me lea otra persona. IMPRESO EN PAPEL RECICLADO