

*Boln. S.E.A.*, nº 26, 1999:  
**Evolución y filogenia de Arthropoda**  
Evolution and Phylogeny of Arthropoda  
A. Melic, J.J. De Haro, M. Méndez & I. Ribera (eds.)

*Boln. S.E.A.*, 26(1999): 0-8.

**0. Portada, créditos, índice**

[B26-000-000.pdf](#)

*Boln. S.E.A.*, 26(1999): 9-16.

**1. Introducción (es)**

Antonio Melic

[B26-001-009.pdf](#)

*Boln. S.E.A.*, 26(1999): 17-26.

**2. Introducción: 'Y la luz, se hizo...'. Journal of The Proceedings of The Linnean Society, Zoology, vol. III, London, 30 de junio de 1858: Sobre la tendencia de las especies para formar variedades; y sobre la perpetuación de las variedades y especies por medio de la selección.**

Por Charles Darwin y Alfred Wallace. Comunicado por: Sir Charles Lyell y J.K. Hooker.

[B26-002-017.pdf](#)

Primera traducción al español de este histórico artículo.

**I. CONCEPTOS Y MÉTODOS EN EL ESTUDIO DE LA FILOGENIA.**

*Boln. S.E.A.*, 26(1999): 29-34.

**3. El origen de las teorías evolutivas**

The origin of the evolutive theories

Juan José De Haro

[B26-003-029.pdf](#)

**Resumen:** Se describen los puntos más importantes de la teoría de la evolución y se examinan diversos autores que han influido de forma relevante, con su pensamiento o su obra, en la elaboración de la teoría de la evolución. Se describe también el momento histórico en el que Darwin y Wallace hicieron pública su teoría y las aportaciones posteriores más significativas a la misma.

**Palabras clave:** Evolución, Darwinismo, Selección natural, Darwin, Wallace, Filogenia.

*Boln. S.E.A.*, 26(1999): 35-39.

**4. Taxonomía Evolutiva**

Evolutionary Taxonomy

Ernst Mayr

[B26-004-035.pdf](#)

**Resumen:** Se revisan los sistemas de clasificación biológica en atención a los criterios utilizados, comparándose el sistema de clasificación tradicional o darwiniano con el resultante de la llamada 'sistemática filogenética' o cladificación. Ambos sistemas utilizan criterios y tienen objetivos diferentes, siendo la cladificación incapaz de producir una clasificación tradicional por diversas causas enumeradas.

**Palabras clave:** Clasificación, Clasificación darwiniana, Cladificación, Filogenia.

*Boln. S.E.A.*, 26(1999): 41-44.

**5. Sobre Sistemática, Taxonomía y otros términos relacionados**

About Systematics, Taxonomy and others related terms

Juan M. Nieto Nafría

[B26-005-041.pdf](#)

**Resumen:** Taxonomía y Sistemática son términos referentes al estudio de la diversidad de la vida en la Tierra. Para algunos autores son sinónimos, mientras que para otros tienen significados diferentes, pudiendo haber entre ellos complementariedad, subsidiariedad o subordinación. Se considera también la significación de otros términos relacionados con ellos. Se analiza la situación y las repercusiones que las distintas interpretaciones pueden tener en la estimación de los científicos correspondientes.

**Palabras clave:** Sistemática, Taxonomía, Biodiversidad, Filogenia, Faunística, Nomenclatura, Biología comparada, Clasificación, Sistematización, Cladificación.

*Boln. S.E.A.*, 26(1999): 45-56.

**6. Métodos de análisis en la reconstrucción filogenética**

Analysis methods in phylogenetics reconstruction

Emilio J. López Caballero y Gonzalo Pérez Suárez

[B26-006-045.pdf](#)

**Resumen:** Se realiza una breve exposición general de la historia de la clasificación biológica, describiendo los procesos intelectuales y científicos que, en cada época, marcaron el pensamiento y los criterios para clasificar los organismos. Se describen los principales caracteres utilizados en taxonomía, la variación de su importancia a lo largo del tiempo y su utilidad para cada sistema de clasificación y se hace un breve estudio crítico de los tres principales métodos taxonómicos: Fenético, cladista y la sistemática ortodoxa o evolutiva.

Se ha realizado una breve exposición de la metodología de reconstrucción filogenética y su forma de considerar los caracteres. Se define el concepto de homología y los criterios para su comprensión así como el concepto de parsimonia y los algoritmos de cálculo de los árboles filogenéticos utilizados por los principales programas de reconstrucción.

**Palabras clave:** Clasificación, Taxonomía, Caracteres taxonómicos, Fenética, Cladismo, Sistemática evolutiva, Homología, Parsimonia, Cladograma, Árbol filogenético, Fenograma, Polarización, Compatibilidad.

Boln. S.E.A., 26(1999): 57-84.

### **7. Cladismo: La reconstrucción filogenética basada en parsimonia**

Cladistics: Phylogenetic reconstruction based on parsimony

Miquel Àngel Arnedo

[B26-007-057.pdf](#)

**Resumen:** La metodología denominada cladismo o cladística se ha convertido en el paradigma de la reconstrucción filogenética. En el presente artículo se revisan y comentan sus principios básicos y su justificación filosófica. El cladismo se caracteriza frente a otras escuelas sistemáticas por distinguir las homologías derivadas (sinapomorfías) de las primitivas (plesiomorfías), y utilizar solo las primeras como caracteres válidos para la agrupación de taxones. La forma en que estas sinapomorfías son reconocidas, distingue las principales aproximaciones actuales a la reconstrucción filogenética. La parsimonia es un criterio para la selección de hipótesis filogenéticas alternativas, bajo el cual la hipótesis preferible es la que minimiza el número de transformaciones adicionales de los caracteres. El análisis cladístico consiste de una serie de etapas sucesivas, que incluyen: la selección de los taxones de estudio, la construcción de la matriz de caracteres, la búsqueda de los árboles más parsimoniosos y la evaluación de la fiabilidad de la hipótesis filogenética escogida. Se presta una especial atención a dos temáticas que son actualmente objeto de un acalorado debate: la ponderación de los caracteres y el análisis de datos de distinta naturaleza.

**Palabras clave:** Reconstrucción filogenética, Terminología cladista, Ponderación de los caracteres, Búsquedas de árboles, Fiabilidad de los cladogramas, Árboles de consenso, Análisis combinado.

Boln. S.E.A., 26(1999): 85-93.

### **8. Tres décadas de Cladismo**

Three decades of Cladistics

Gonzalo Nieto Feliner

[B26-008-085.pdf](#)

**Resumen:** A pesar de ser el método más ampliamente usado en reconstrucción filogenética, la Cladística no dispone de una síntesis conceptual que sea aceptada por las distintas corrientes que la componen. A partir del origen de esta escuela de Sistemática, el autor destaca algunos de los hitos que han marcado su desarrollo y diversificación, y comenta las desviaciones más significativas respecto a las ideas y métodos que en cada momento se consideraban mayoritarios dentro del Cladismo. Se señalan, además, algunos de los mitos atribuidos frecuentemente a la Cladística así como las controversias más debatidas en la actualidad.

**Palabras clave:** Cladística, Hennig, Sistemática.

Boln. S.E.A., 26(1999): 95-103.

### **9. Un programa de investigación nunca emprendido : la inferencia filogenética como test psicométrico**

An unprecedented research program: phylogenetic inferences using psychometric test tools

Borja Sanchiz

[B26-009-095.pdf](#)

**Resumen:** Se presenta la inferencia filogenética a la manera del test psicométrico. Con esta analogía, los ítems del test son equivalentes a los caracteres, sus respuestas alternativas a los estados de carácter, y los sujetos son análogos a las distintas hipótesis evolutivas (dendrogramas) posibles con los taxones que se analizan. La conveniencia de establecer para estudios filogenéticos diversos instrumentos de medida válidos y fiables, de uso estandarizado, sería el fundamento sobre el que desarrollar este programa de investigación conceptual nunca emprendido en Biología. Un ejemplo práctico, basado en una secuencia molecular, muestra algunas posibles aplicaciones de los modelos psicométricos tradicionales a la selección y codificación de caracteres biológicos, y prueba que este acercamiento es tanto factible como deseable.

**Palabras clave:** Psicometría, Tests, Fiabilidad, Validez, Cladismo, Filogenia.

Boln. S.E.A., 26(1999): 105-112.

## 10. ¿Qué es una especie?

What is a specie?

Juan José de Haro

[B26-010-105.pdf](#)

**Resumen:** Se discuten los diferentes conceptos de especie: linneano, fenético, evolutivo y filogenético. La especie es concebida por el autor del trabajo como un grupo de organismos que evolucionan conjuntamente, capaces de mantener su propia identidad diferenciada de la de otros grupos. Las subespecies aparecen en los estadios iniciales de la cladogénesis y su destino es incierto, pudiendo ser absorbidas por la especie originaria o bien, formar una especie diferente por consolidación de la cladogénesis. Por este motivo se sugiere que las subespecies son hipótesis sobre cladogénesis.

**Palabras clave:** Concepto de especie, Linneano, Fenético, Evolutivo, Filogenético, Metaespecies, Subespecies.

## II. LOS ARTRÓPODOS EN EL ÁRBOL DE LA VIDA

**BoIn. S.E.A., 26(1999): 115-131.**

### 11. Los comienzos de la historia evolutiva de los artrópodos: ¿qué nos pueden contar los fósiles?

The Earliest Evolutionary History of Arthropods: What can the Fossils tell us?

Ben Waggoner

[B26-011-115.pdf](#)

**Resumen:** La filogenia de los artrópodos ha sido objeto de polémica durante mucho tiempo. Los estudios basados en la morfología de los taxones actuales en los fósiles y actualmente en las secuencias macromoleculares, han proporcionado resultados contradictorios y, en ocasiones, confusos. Aunque los fósiles no pueden decirnos todo sobre la evolución de los artrópodos, pueden contribuir de una forma importante, especialmente los de finales del Proterozoico y Cámbrico. En este trabajo se revisa de modo abreviado el registro fósil de artrópodos y taxones relacionados del Cámbrico. Los artrópodos se diversificaron, tanto taxonómicamente como ecológicamente, en el Cámbrico, aunque ni una ni otra alcanzaron los niveles que observamos en biocenosis modernas. Dinocarida, taxón cámbrico de predadores, está relacionado con los artrópodos y posiblemente con los lobópodos, pero también comparten algunos caracteres con los asquelmintos priapulidos, apoyando una hipótesis basada en datos moleculares. Hay varios fósiles Proterozoicos en la llamada 'Fauna de Ediacara' que son potenciales parientes de los artrópodos, en particular el grande y alargado *Bomakellia* y el multisegmentado *Spriggina*. Sin embargo, estas formas son raras y no muy diversificadas. La evidencia fósil es en general consistente con un origen del tronco base de los Arthropoda en el Proterozoico tardío. Sin embargo, el Cámbrico fue todavía una época de gran diversificación morfológica y ecológica.

**Palabras clave:** Registro fósil, *Bomakellia*, *Spriggina*, *Marywadea*, Dinocarida, Lobópodos, Arthropoda, Proterozoico, Cámbrico, Fauna de Ediacara.

**BoIn. S.E.A., 26(1999): 133-143.**

### 12. La radiación cámbrica: ¿Explosión de biodiversidad o de fosilización?

The Cambrian radiation: an explosion of diversity or of fossilization?

Eladio Liñán y José Antonio Gámez-Vintaned

[B26-012-133.pdf](#)

**Resumen:** El inicio del Cámbrico representa un evento único de intensa diversificación biológica en la historia de la vida. Sin embargo, la 'explosión' de biodiversidad filogenética cámbrica puede estar relacionada con otros factores debidos a procesos geológicos y biológicos y, especialmente, con la especial naturaleza del registro fósil. Se analizan en este artículo diversas cuestiones en relación con la denominada 'radiación cámbrica': la dificultad en la definición del límite Precámbrico-Cámbrico, los registros fósiles anteriores y posteriores a este límite y los eventos geológicos más importantes registrados en el mismo.

**Palabras Clave:** Registro fósil, Radiación cámbrica, Límite Precámbrico-Cámbrico, Precámbrico, Cámbrico

**BoIn. S.E.A., 26(1999): 145-160.**

### 13. Ecdysozoa versus Articulata, dos hipótesis alternativas sobre la posición de los Artrópodos en el reino Animal

Ecdysozoa versus Articulata, two alternative hypotheses on the placement of Arthropoda in the Animal Kingdom

Gonzalo Giribet

[B26-013-145.pdf](#)

**Resumen:** Se revisan distintas hipótesis sobre la relación de los artrópodos con otros filo animales. La hipótesis de los Ecdysozoa, que relaciona a los artrópodos con otros filo de animales que presentan una muda cuticular, es la más corroborada, y por tanto preferida sobre la hipótesis de los Articulata, que relaciona a los artrópodos con los anélidos por presentar ambos filo metamerismo. Los análisis aquí presentados están basados en el análisis de la secuencia de ADN del gen ribosómico nuclear 18S de 145 taxones, y de una matriz morfológica de 172 caracteres. Los datos se analizan en un marco cladista

mediante el método de optimización directa de caracteres.

**Palabras clave:** Arthropoda, Ecdysozoa, Metazoa, Filogenia, ARNr 18S, Morfología, Filogenia molecular.

**BoIn. S.E.A., 26(1999): 161-169.**

#### **14. Relaciones Filogenéticas entre Artrópodos, Onicóforos, Anélidos y Lofoforados**

Phylogenetic relationships of Arthropods, Onychophorans, Annelids and Lophophorates

Andrés De Haro

[B26-014-161.pdf](#)

**Resumen:** Se hace un estudio comparado de la región cefálica de Artrópodos, Onicóforos, Anélidos y Lofoforados. Se considera que tienen origen común en un organismo Celomado trímero, habiendo originado el prosoma prebucal de éste el epistoma de Lofoforados, el segmento labral de Artrópodos y Onicóforos y el prostomio de Anélidos. El mesosoma peribucal origina respectivamente el lófóforo, antenas y peristoma. El metasoma, por duplicación mutacional seriada, origina la región postbucal y tronco de los Articulados.

**Palabras clave:** Filogenia, Anélidos, Onicóforos, Artrópodos, Lofoforados, Articulados, Tardígrados.

**BoIn. S.E.A., 26(1999): 171-176.**

#### **15. 500 millones de años de evolución: Onicóforos, los primeros animales que caminaron (Onychophora)**

500 million years of evolution: Onychophorans, first animals who walked (Onychophora)

Julián Monge-Nájera y Hou Xiangang

[B26-015-171.pdf](#)

**Resumen:** Los onicóforos son considerados "fósiles vivientes" porque durante 500 millones de años han mantenido un estadio evolutivo intermedio entre un poliqueto (gusano marino con patas) y un miriápodo (grupo de artrópodos terrestres que incluye a ciempiés y milpiés). Aquí se analiza su biología, basada en la vida en microhábitats estables, siguiendo la historia evolutiva del grupo desde el Cámbrico y usando datos de investigaciones aún en desarrollo.

**Palabras clave:** Evolución, Onychophora, Revisión.

**BoIn. S.E.A., 26(1999): 177-196.**

#### **16. Implicaciones del gen 18S ARNr en la evolución y filogenia de los Arthropoda**

Evolution and phylogenetic implication of the Arthropoda 18S rRNA gene

Vladimir V. Aleshin & Nikolai B. Petrov

[B26-016-177.pdf](#)

**Resumen:** Se plantean dos problemas básicos en la reconstrucción de la filogenia de los artrópodos mediante la secuencia del gen 18S ARNr: 1) su posición en el árbol filogenético de los Metazoa, y 2) las relaciones filogenéticas entre los principales grupos de artrópodos. La estructura primaria del gen 18S ARNr muestra algunas sinapomorfías para los subfilos, pero la secundaria no muestra ninguna. Pantopoda, Chelicerata y Myriapoda parecen conservar un complejo de caracteres plesiomórficos que los hace aparecer erróneamente asociados en algunos árboles filogenéticos contruidos mediante algoritmos tradicionales. Para cada uno de estos grupos individuales (Pantopoda, Chelicerata y Mandibulata) sólo existen unas pocas sustituciones de nucleótidos sinapomórficas claras, lo que hace que su monofilia no se vea apoyada firmemente atendiendo únicamente a la secuencia del gen 18S ARNr.

**Palabras clave:** 18S ARNr, Cladística, Filogenia Molecular, Arthropoda, Mandibulata, Ecdysozoa.

**BoIn. S.E.A., 26(1999): 197-212.**

#### **17. Sistemática y filogenia de Artrópodos: Estado de la cuestión con énfasis en análisis de datos moleculares**

Systematics and Phylogeny of Arthropoda: State of the art with emphasis on molecular data.

Gonzalo Giribet, Gregory D. Edgecombe y Ward C. Wheeler

[B26-017-197.pdf](#)

**Resumen:** Se revisan distintas hipótesis sobre la relación entre los grandes grupos artrópodos basadas en datos morfológicos y moleculares, así como los análisis publicados sobre datos moleculares de artrópodos. Las hipótesis alternativas de Atelocerata/Pancrustacea y Mandibulata/Schizoramia son discutidas de acuerdo con toda la evidencia disponible. Frente a la actual indecisión de hipótesis, el análisis simultáneo de todos los datos disponibles de taxones actuales y fósiles, se ofrece como la solución para escoger entre las hipótesis alternativas morfológicas (Atelocerata), moleculares (Pancrustacea) y paleontológicas (Schizoramia).

**Palabras clave:** Arthropoda, Filogenia, Moléculas, Morfología, Fósiles, Mandibulata, Atelocerata, Pancrustacea, Schizoramia.

**BoIn. S.E.A., 26(1999): 213-221.**

#### **18. Evidencias de actividad biológica producidas por Artrópodos terrestres a lo largo del Tiempo Geológico**

Evidences of biological activity produced by land arthropods through geologic time

M<sup>a</sup> Milagro Coca Abia, Patricio Domínguez Alonso y Brett C. Ratcliffe

[B26-018-213.pdf](#)

**Resumen:** Los artrópodos terrestres generan un gran número de evidencias de su actividad biológica que pueden perdurar mucho tiempo después de la muerte del organismo que las produjo; estas pistas pueden incluso preservarse a lo largo del tiempo geológico llegando a nuestros días como icnofósiles. El hallazgo y estudio de los icnofósiles proporciona una valiosa herramienta para el conocimiento del modo de vida del organismo productor, de su anatomía, fisiología y comportamiento y nos informan sobre las condiciones ambientales pretéritas. Por otra parte, los icnofósiles complementan la información que ofrecen los restos fósiles de los organismos; esto es especialmente importante para comprender más adecuadamente la evolución de un grupo.

**Palabras clave:** Fósil, Ichnofósil, Arthropoda.

### III. ARTROPODIANA

**Boln. S.E.A., 26(1999): 225-233.**

#### 19. Historia evolutiva de los trilobites

Evolutionary History of the Trilobites

Isabel Rábano

[B26-019-225.pdf](#)

**Resumen:** Se realiza una síntesis del estado actual del conocimiento acerca de la macro- y microevolución de los trilobites, artrópodos marinos exclusivos del Paleozoico. Las heterocronías del desarrollo, junto con otras tendencias evolutivas, fueron un factor importante en la aparición de nuevos taxones. Desde el punto de vista cladogenético, su aparición en el Cámbrico basal fue seguida de una rápida diversificación, que alcanzó su máximo apogeo durante el Ordovícico. El grupo comienza a declinar en el Silúrico, sufrió los eventos globales que tuvieron lugar en el Devónico Medio y Superior, y llega a ser un grupo residual en el Carbonífero hasta su extinción en el Pérmico Superior.

**Palabras clave:** Trilobites, macroevolución, microevolución, Paleozoico.

**Boln. S.E.A., 26(1999): 235-254.**

#### 20. Evolución y filogenia de los crustáceos

Crustacean evolution and phylogeny

Sven Lange & Frederick R. Schram

[B26-020-235.pdf](#)

**Resumen:** Se revisan los últimos avances en el conocimiento de la evolución y filogenia de los crustáceos. Algunas ideas interesantes sobre la evolución inicial de los crustáceos son el resultado de la descripción de pequeños fósiles cámbricos, especialmente de la fauna de Orsten. Algunos de estos fósiles, llamados crustaceomorfos, son prácticamente crustáceos pero carecen de algunos caracteres cruciales que los excluyen del verdadero grupo. Los crustaceomorfos pueden relacionar la adquisición de la morfología crustácea características con cambios en la locomoción y la alimentación. La coexistencia de crustaceomorfos con verdaderos crustáceos en el Cámbrico medio y tardío indica que Crustacea evolucionó, al menos, desde principios del periodo.

Los verdaderos crustáceos existen desde el Cámbrico y son fácilmente reconocibles como alguno de los grupos de crustáceos tratados sumariamente en este trabajo. El reciente descubrimiento de nuevos grupos ha complicado duramente los análisis filogenéticos. La construcción de filogenias cladísticas o árboles filogenéticos comprende todos los grupos crustáceos que han sido descritos hasta apenas hace una década. Se han obtenido diversas filogenias posibles, que discutimos, y que aportan soluciones, al menos parciales, en la sistemática de los niveles basales, precisamente los que todavía presentan problemas significativos en el conocimiento de las relaciones filogenéticas de los cuatro o cinco mayores grupos de Crustacea. Por ejemplo, en la cuestión de ¿cuál es el grupo hermano? Y ¿qué grupo superior constituye el grupo hermano de todos los demás crustáceos?. Todavía habrá que esperar respuestas, posiblemente mediante la aplicación de las modernas técnicas moleculares en combinación con los estudios convencionales en paleontología.

**Palabras clave:** Crustacea, Filogenia, Registro fósil, Análisis molecular, Cámbrico.

**Boln. S.E.A., 26(1999): 255-272.**

#### 21. Pasando revista a la evolución de los Quelicerados

A review of chelicerate evolution

Jason A. Dunlop

[B26-021-255.pdf](#)

**Resumen:** Los quelicerados incluyen los arácnidos, xifosuros, picnogónidos, euriptéridos y casmatáspidos. Evolucionaron a partir de un amplio clado de artrópodos "aracnados", aunque el quelicerado indiscutible más antiguo es del Cámbrico Superior. Los Pycnogonida son probablemente quelicerados basales, mientras que la división de los Euchelicerata restantes en arácnidos terrestres y merostomas acuáticos es demasiado simplista. Los Xiphosura pueden no ser quelicerados "primitivos", y los Chasmataspida comparten sinapomorfias con los Eurypterida. Estudios recientes apoyan la monofilia de los arácnidos, aunque algunos caracteres apoyan (Scorpiones + Eurypterida) y/o un clado de Lipoptena (i.e., Arachnida excluidos los Scorpiones). Los caracteres de las piezas bucales sugieren que los Opiliones son arácnidos basales, y esto puede ser también válido para los Palpigradi. Ha recibido

apoyo amplio un clado (Solifugae + Pseudoscorpiones). Los ácaros son probablemente monofiléticos, y a menudo se consideran como grupo hermano de los Ricinulei, pero el parentesco sigue siendo poco claro. Sin embargo, un clado de Tetrapulmonata, (Trigonotarbida (Araneae (Amblypygi (Thelyphorida + Schizomida)))) parece convincente. Las filogenias basadas en evidencias moleculares contradicen algunos clados tradicionales morfológicamente bien argumentados, pero la combinación de datos moleculares y morfológicos proporciona un valioso test para contrastar ideas previas sobre las relaciones entre arácnidos.

**Palabras clave:** Chelicerata, Arachnida, Merostomata, Filogenia, Datos moleculares.

**Boln. S.E.A., 26(1999): 273-279.**

## **22. Evolución y filogenia de los Picnogónidos**

Evolution and Phylogeny of Pycnogonids

Tomás Munilla León

[B26-022-273.pdf](#)

**Resumen:** El presente artículo consiste en una puesta al día de la clasificación actual de las relaciones filogenéticas de los Picnogónidos, tanto interna, como entre los Artrópodos, así como de los fósiles admitidos por los especialistas. La principal novedad estriba en que, por primera vez, se realiza la confección de un cladograma de las familias del grupo, basándose en la pérdida paulatina de los apéndices cefálicos, de sus artejos y de los poros genitales (evolución regresiva).

**Palabras clave:** Picnogónidos, Evolución, Filogenia, Fósiles.

**Boln. S.E.A., 26(1999): 281-292.**

## **23. Los Ácaros: origen, evolución y filogenia**

Origin, Evolution and Phylogeny of Acari

M<sup>a</sup> Lourdes Moraza

[B26-023-281.pdf](#)

**Resumen:** La historia evolutiva de los ácaros podría haber comenzado en el Devónico y, tras una segunda radiación adaptativa al final del Mesozoico, se han convertido en uno de los grupos animales con mayor diversidad específica y ecológica, modos de vida, hábitos tróficos y modelos reproductivos. El éxito conseguido se debe, además de a su tamaño, a su genuino oportunismo y plasticidad. Sin embargo, el conocimiento que se tiene de estos animales, que actualmente es amplio, sigue siendo insuficiente como para dar una respuesta exacta a los problemas filogenéticos planteados, no sólo en cuanto a sus relaciones con otros arácnidos, sino también entre sus grupos taxonómicos superiores.

**Palabras clave:** Acari, Origen, Evolución, Filogenia.

**Boln. S.E.A., 26(1999): 293-331.**

## **24. Filogenia de Chilopoda: combinando secuencias de los genes ribosómicos 18S y 28S y morfología**

Phylogeny of Chilopoda: Combining 18S and 28S rRNA Sequences and Morphology

Gregory D. Edgecombe, Gonzalo Giribety Ward C. Wheeler

[B26-024-293.pdf](#)

**Resumen:** Se evalúan las relaciones entre los Chilopoda sobre la base del análisis combinado de datos morfológicos y moleculares. Se revisan 117 caracteres morfológicos, secuencias completas del gen ribosómico 18S en 38 taxones y secuencias del sector D3 del ADNr 28S en 24 taxones, incluyendo representantes de la mayoría de las familias de quilópodos. Los análisis morfológico, molecular y combinado con optimización directa apoyan todos ellos la monofilia de los Scutigermorpha, Lithobiomorpha, Scolopendromorpha y Geophilomorpha, así como de los clados Pleurostigmophora, Epimorpha s. lat. y Epimorpha s. str., en toda una gama de costes para las transversiones y transiciones. La optimización de estados fijos resuelve los Lithobiomorpha como parafiléticos en el análisis combinado, pero la incongruencia de caracteres es mayor que en los análisis con optimización directa.

**Palabras clave:** Myriapoda, Chilopoda, Filogenia, Morfología, ARNr 18S, ARNr 28S.

**Boln. S.E.A., 26(1999): 333-346.**

## **25. Cladística Numérica, Análisis simultáneo y Filogenia de Hexápodos**

Numerical Cladistics, Simultaneous Analysis and Hexapod Phylogeny

James M. Carpenter y Ward C. Wheeler

[B26-025-333.pdf](#)

**Resumen:** Se revisan análisis cladísticos de las interrelaciones de los órdenes de hexápodos y análisis simultáneos de datos combinados morfológicos y moleculares.

**Palabras clave:** Hexapoda, Cladística, Análisis morfológico, Análisis molecular.

**Boln. S.E.A., 26(1999): 347-377.**

## **26. Mitos en Sistemática y Principios de Nomenclatura Zoológica**

Myths in Systematics and Principles of Zoological Nomenclature

Nikita J. Kluge

[B26-026-347.pdf](#)

**Resumen:** Se efectúan una serie de reflexiones sobre los mitos en Sistemática utilizando como ejemplo el

caso de la 'polifilia' de Hexapoda y se señalan las autapomorfias de Hexapoda. Seguidamente se comentan las razones de la mitogénesis en Sistemática y de la existencia de diferentes tipos de nomenclatura: de rangos, volumétrica y jerárquica, proponiéndose un conjunto de reglas nomenclaturales alternativas a las establecidas en el CINZ.

**Palabras clave:** Sistemática, Hexapoda, Nomenclatura Zoológica, Nomenclatura de rangos, Nomenclatura volumétrica, Nomenclatura jerárquica, Mitos, CINZ.

**Boln. S.E.A., 26(1999): 379-395.**

### **27. Recientes aportaciones filogenéticas sobre los "Apterygota"**

Recent advances on the phylogeny of "Apterygota"

Carmen Bach de Roca, Miguel Gaju-Ricart y Arturo Compte-Sart

[B26-027-379.pdf](#)

**Resumen:** Tradicionalmente, los Apterygota, en sentido amplio, se han dividido en dos grupos taxonómicos: Entognatha y Ectognatha, según tuvieran respectivamente, las piezas bucales escondidas en un repliegue cefálico o visibles externamente. Los primeros incluyen los Collembola + Protura (= Ellipura) con el Orden Diplura y los segundos comprenden los Microcoryphia, Zygentoma y Pterygota. A pesar del interés que despierta la historia evolutiva de los Apterygota, no hay un acuerdo unánime sobre las diferentes hipótesis filogenéticas que se han formulado por diversos autores, en relación al conjunto de grupos que los integran.

En este artículo, se hace un estudio sobre las aportaciones filogenéticas efectuadas por autores recientes y, a la vista de sus trabajos, se concluye que los Collembola, Protura y Diplura forman grupos naturales (monofiléticos), al igual que los Microcoryphia y Dicondylia. El término Ellipura para designar la unión de Collembola + Protura, debería rechazarse, al igual que la denominación Apterygota en sentido amplio. Los Monura, como orden fósil, debería incluirse dentro de los Microcoryphia con categoría de Suborden.

**Palabras clave:** Apterygota, Parainsecta, Insecta, Hexapoda, Collembola, Protura, Diplura, Microcoryphia, Archaeognatha, Monura, Zygentoma, Thysanura, Filogenia.

**Boln. S.E.A., 26(1999): 397-420.**

### **28. El origen de la diversidad en las cucarachas: perspectiva filogenética de su gregarismo, reproducción, comunicación y ecología**

The origin of diversity in cockroaches: a phylogenetic perspective of sociality, reproduction, communication and ecology

Philippe Grandcolas

[B26-028-397.pdf](#)

**Resumen:** Las cucarachas, desgraciadamente, se suelen caracterizar en base de clichés. Según estos, serían un grupo muy antiguo que habría evolucionado lentamente y conservaría una morfología generalizada junto con patrones de conducta social primitivos. Además, se dice que las especies domésticas son representativas de todo el grupo. Esto son falacias. Primero, no hay pruebas sólidas para una datación paleozoica. Segundo, las cucarachas han experimentado radiaciones que han dado lugar a patrones de conducta rápidamente divergentes. En tercer lugar, son muy diversas, y esto hace difícil deducir ciertos caracteres de sus formas ancestrales, especialmente en cuanto a conducta. Las especies domésticas son muy peculiares en muchas características, si se las compara con las especies salvajes. Las últimas hipótesis filogenéticas, en las que se han suprimido las ideas de parafilia, permiten deducir determinadas historias evolutivas en los patrones de conducta reproductores y sociales. Los aspectos más innovadores están relacionados con la existencia de hipotéticas regresiones evolutivas en patrones de comportamiento social y con convergencias y atajos evolutivos en la conducta reproductora.

**Palabras clave:** Cucaracha, Filogenia, Hábitat, Gregarismo, Conducta subsocial, Reproducción.

**Boln. S.E.A., 26(1999): 421-426.**

### **29. Filogenia y posición taxonómica de los "Homópteros" y de sus principales grupos**

Phylogeny and taxonomic position of the "Homoptera" and their main groups

Juan M. Nieto Nafría

[B26-029-421.pdf](#)

**Resumen:** Se examina la filogenia y la posición taxonómica de los Homópteros (antiguo orden Homoptera) y de sus principales grupos (cigarras, cigarritas, pulgones saltadores, moscas blancas, pulgones, cochinillas, etc.) a la luz de los estudios de filogenia molecular. Los antiguos Homópteros se distribuyen en los tres o cuatro subórdenes del orden Hemiptera (con su renovada extensión taxonómica), en uno de los cuales se incluyen todos los Heterópteros (chinchas, zapateros, barqueros, etc.).

**Palabras clave:** Hemiptera, Homoptera, Heteroptera, Sternorrhyncha, Auchenorrhyncha, Coleorrhyncha, Heteropteroidea, Fulgoromorpha, Cicadomorpha, Prosorrhyncha, Clypeorrhyncha.

**Boln. S.E.A., 26(1999): 427-434.**

### **30. Filogenia de Heteroptera**

Phylogeny of Heteroptera

M<sup>a</sup> Ángeles Vázquez y Tomás López

[B26-030-427.pdf](#)

**Resumen:** En el presente trabajo se trata de reflejar el estado actual de los conocimientos sobre la

filogenia de los heterópteros. En primer lugar se hace una breve referencia a la posición de los Heteroptera dentro de Hexapoda y a sus relaciones filogenéticas con los órdenes próximos. Se indica el camino evolutivo más probable que ha seguido el grupo y, finalmente, se analizan las últimas ideas sobre la filogenia de los infraórdenes en los que se ha dividido el grupo.

Los heterópteros parecen ser claramente monofiléticos y casi todos los heteropterólogos aceptan la clasificación de Stys y Kerzhner (1975) en siete infraórdenes, aunque hay ciertas dudas sobre la monofilia de algunos de ellos.

**Palabras clave:** Heteroptera, Filogenia.

**Boln. S.E.A., 26(1999): 435-458.**

### **31. Evolución, filogenia y clasificación de los Coleoptera (Arthropoda: Hexapoda)**

Evolution, Phylogeny and Classification of the Coleoptera (Arthropoda: Hexapoda)

Ignacio Ribera

[B26-031-435.pdf](#)

**Resumen:** Se presenta una sinopsis del conocimiento actual de la filogenia, evolución y clasificación de los coleópteros, el grupo más numeroso de organismos vivos. La monofilia de los Coleoptera esta generalmente aceptada, al igual que su proximidad a los Neuropteroidea. El grupo hermano de Coleoptera es todavía desconocido, y aunque parece que la evidencia molecular sitúa definitivamente a los Strepsiptera junto a los Diptera, algunos autores los relacionan con los Coleoptera. El suborden Archostemata se acepta como el más primitivo dentro de los Coleoptera, pero las relaciones entre el resto (Myxophaga, Adepaga y Polyphaga) no están bien definidas. Importantes temas por resolver en la filogenia de los coleópteros son: la monofilia o polifilia de las familias acuáticas de Adepaga; la situación de los cicindélidos con respecto a Carabidae; la posición de los Scarabaeoidea respecto a Hydrophiloidea dentro de Staphyliniformia; la filogenia de Byrrhoidea (Elateriformia), y la secuencia evolutiva de las transiciones al medio acuático dentro del grupo; la monofilia de Cucujoidea (Cucujiformia); y la relación entre Chrysomeloidea y Curculionoidea (también Cucujiformia). Finalmente se hacen algunas reflexiones sobre la distinta importancia que para la clasificación (reducida) y la filogenia (potencialmente enorme) tienen algunos grupos basales con un reducido número de especies.

**Palabras clave:** Coleoptera, Evolución, Filogenia, Clasificación.

**Boln. S.E.A., 26(1999): 459-474.**

### **32. Filogenia y Evolución del Orden Hymenoptera**

Phylogeny and Evolution of the order Hymenoptera

José Luis Nieves-Aldrey y Félix Manuel Fontal-Cazalla

[B26-032-459.pdf](#)

**Resumen:** Se analiza el estado actual del conocimiento sobre filogenia y evolución del orden Hymenoptera a la luz de las más recientes publicaciones sobre el tema. Tras una breve introducción en la que se define el orden, su diversidad y modos de vida, se efectúa un repaso de su clasificación actual, se discute su monofilia y relaciones con otros insectos holometábolos y se recopilan los datos paleontológicos existentes relativos a su origen filogenético y registro fósil. Se resumen y discuten los datos actuales sobre las relaciones filogenéticas de alto nivel taxonómico en el seno del grupo, tanto basadas en caracteres morfológicos como moleculares. Basándose en los estudios filogenéticos existentes, se analiza y se discute la evolución de los modos de vida dentro del orden, con especial énfasis en la historia evolutiva del tipo de alimentación de la larva en los tres grandes grupos tradicionales de himenópteros: "Symphyta", Parasitica y Aculeata, la aparición y evolución del parasitismo y la evolución de la socialización. Un apéndice final recopila los datos conocidos a nivel mundial de riqueza en especies y de la biología de las 18 superfamilias y 79 familias de himenópteros reconocidas.

**Palabras clave:** Hymenoptera, Filogenia, Evolución, Clasificación, Registro fósil, Parasitoides, Diversidad.

**Boln. S.E.A., 26(1999): 475-483.**

### **33. Filogenia y Evolución de Lepidoptera**

Phylogeny and Evolution of Lepidoptera

Enrique García-Barros

[B26-033-475.pdf](#)

**Resumen:** Se revisan de forma resumida los conocimientos disponibles sobre las relaciones filogenéticas de las superfamilias de Lepidoptera, así como la bibliografía relevante. Los caracteres que apoyan las hipótesis filogenéticas comentadas no son presentados en detalle, pero se comenta el papel que potencialmente han jugado algunos rasgos característicos en la evolución de este orden de insectos. Especialmente, la morfología y conductas relacionadas con el vuelo y tamaño, genitalia femenina y la especialización alimentaria en adultos y larvas son discutidas en términos no técnicos.

**Palabras clave:** Lepidoptera, Filogenia, Evolución.

**Boln. S.E.A., 26(1999): 485-520.**

### **34. La filogenia de Noctuidos, revisada (Insecta: Lepidoptera: Noctuidae)**

Noctuid phylogeny revisited (Insecta: Lepidoptera: Noctuidae)

José L. Yela & Ian J. Kitching

[B26-034-485.pdf](#)

**Resumen:** La caracterización morfológica precisa de los noctuidos (Insecta: Lepidoptera: Noctuidae) al nivel familiar, la delimitación de subfamilias y las relaciones de parentesco entre éstas están todavía sin aclarar. Los datos son fraccionarios y las interpretaciones parcialmente contradictorias. Los principales obstáculos que dificultan alcanzar una filogenia supragenérica satisfactoria se identifican con (1) la enorme diversidad global de los noctuidos (sobre 35.000 especies descritas, la mayoría conocidas muy superficialmente), (2) su elevada disparidad morfológica (entre 18 y 39 subfamilias reconocidas actualmente, incluido el complejo nolinoide y Pantheinae), y (3) su gran homogeneidad en cuanto a su patrón estructural básico (que a su vez está sujeto a un grado de homoplasia alto). Con objeto de llegar a una propuesta filogenética de los noctuidos que sea estable en lo fundamental son necesarios datos morfológicos, biológicos y moleculares tanto de un número suficientemente elevado de especies de las distintas subfamilias como de aquellas especies que hasta el momento no han podido ser adscritas a ninguna subfamilia con suficiente fiabilidad. Al nivel morfológico, es necesario reunir datos tanto de los adultos como de los estados inmaduros. En este artículo se revisa la taxonomía subfamiliar de los noctuidos en función de la información filogenética publicada durante los últimos 15 años. Para ello se recopilan los datos disponibles con objeto de caracterizar en lo posible cada una de las subfamilias que los diferentes autores han reconocido, y se repasan críticamente las propuestas filogenéticas, resaltándose aquellos segmentos de la filogenia en los que los distintos autores muestran actualmente cierto consenso e identificándose los puntos de desacuerdo más importantes. Sobre estos últimos se discuten diversas alternativas posibles. Se expone la interpretación personal de los autores del presente trabajo sobre las relaciones de parentesco entre las subfamilias de noctuidos, basada en esquemas publicados previamente. Estos esquemas son criticados en función de nuevos datos, tanto propios como bibliográficos. Ya que los noctuidos no han podido ser caracterizados todavía por autapomorfias de una manera aceptable, se incluyen Nolidae y Pantheidae (*sensu* Kitching & Rawlins) provisionalmente en la familia. De manera tentativa, se reconocen 41 subfamilias: Nolinae, Chloephorinae (incluidos Sarrothripini y Camptolomini), Westermanniinae, Eariadinae, Bleninae, Risobinae, Collomeninae, Afridinae, Eligminae, Pantheinae, Aganainae, Herminiinae, Strepssimaninae, Hyperinae, Rivulinae, Catocalinae, Calpinae, Gonopterinae, Euteliinae, Stictopterinae, Eustrotiinae, Eublemminae, Bagisarinae, Acronictinae, Raphiinae, Bryophilinae, Eucocytiinae, Plusiinae, Acontiinae, Aediinae (incluidos Tytini, tentativamente), Condicinae, Stiriinae (incluidos Pseudeustrotiini, tentativamente), Heliothinae, Agaristinae, Amphipyrrinae, Dilobinae, Psaphidinae, Cucullinae, Hadeninae (incluidos Eriopini y Glottulini), Ufeinae y Noctuinae. Por último, se relacionan algunas líneas de investigación sobre filogenia de noctuidos que se consideran prioritarias para el futuro inmediato.

**Palabras clave:** Evolución, Lepidoptera, Noctuidae, Filogenia, Nivel subfamiliar, Revisión.

BoIn. S.E.A., 26(1999): 521-532.

### 35. Las mariposas fósiles. Razones de su escasez y su influencia sobre el conocimiento de la filogenia y distribución de Zygaenini (Lepidoptera: Zygaenidae)

Fossil butterflies. Causes of their rarity and how they influence our knowledge of phylogeny and distribution of Zygaenini (Lepidoptera: Zygaenidae)

Fidel Fernández-Rubio

[B26-035-521.pdf](#)

**Resumen:** A diferencia del registro fósil de otros artrópodos, el de Lepidoptera es muy pobre. Sin embargo, la tribu Zygaenini constituye un caso relativamente especial. Se revisa la información disponible respecto a los tres yacimientos conocidos de Zygaenini así como de sus especies fósiles. A partir de esta información se efectúan algunas consideraciones sobre los géneros de la tribu, con especial atención a los procesos de especiación y su paleobiogeografía.

**Palabras clave:** Zygaenini, Zygaenidae, Lepidoptera, Fósiles, Paleobiogeografía.

## IV. BIOGEOGRAFÍA, EVOLUCIÓN EN EL ESPACIO

BoIn. S.E.A., 26(1999): 535-560.

### 36. Biogeografía de áreas y Biogeografía de artrópodos holárticos y mediterráneos

Taxon and Area Biogeography of the Holarctic and Mediterranean Arthropods

Fermín Martín-Piera e Isabel Sanmartín

[B26-036-535.pdf](#)

**Resumen:** Tras un breve repaso histórico de conceptos y métodos en biogeografía histórica, se esboza la contribución del conocimiento filogenético y biogeográfico de los Artrópodos, a la historia biogeográfica de los paleocontinentes holárticos y, en particular, a la biogeografía histórica de la región mediterránea. A través de algunos ejemplos, se analizan escenarios biogeográficos relevantes para explicar la evolución espacial de algunos grupos Artrópodos del área mediterránea.

La mayor parte de las filogenias disponibles indican que, en general, se puede hablar de una región Holártica en la que dominan las relaciones continentales: región Neártica *versus* Paleártica. No obstante, las relaciones paleocontinentales (Asiamérica *versus* Euramérica) y las distribuciones disyuntas, son relativamente más frecuentes entre los grupos de alto rango taxonómico. La acumulación incesante de datos, sugiere que no sólo la región Neártica occidental (como infieren muchos biogeógrafos) sino también el paleocontinente Asiamérica, parecen haber jugado un gran papel histórico como área ancestral (centro de origen y 'punto de partida' de dispersiones) de numerosos grupos de Artrópodos holárticos,

especialmente, en niveles taxonómicos de alto rango (familias).

Los análisis filogenéticos de Artrópodos mediterráneos, principalmente Insectos, indican que la cuenca mediterránea es un área con una historia biogeográfica compleja en la que se repiten eventos de dispersión (linajes transmediterráneos) y vicarianza a lo largo de su historia. En ella, se reconocen numerosas áreas de endemismo (Península Ibérica, Magreb occidental y oriental, Córcega, Cerdeña, Alpes, Italia, Balcanes y Anatolia), pero los resultados indican claramente que un mismo área puede ser el escenario de múltiples historias biogeográficas. Así, mientras la Península Ibérica, resulta ser el área ancestral para algunos grupos, muestra una condición biogeográfica derivada en otros. Otras áreas insulares, como Sicilia, también manifiestan la misma incongruencia biogeográfica.

Los autores reconocen que la biogeografía histórica aun no ha alcanzado suficiente madurez científica, pero consideran que es tan sólo una cuestión de tiempo y rechazan firmemente que los resultados de estas investigaciones, sean narraciones irrefutables arraigadas en un mero diletantismo científico.

**Palabras clave:** Filogenia, Biogeografía Histórica, Dispersión, Vicarianza, Región Holártica, Artrópodos.

**BoIn. S.E.A., 26(1999): 561-572.**

### **37. Individualismo y Adaptación Espacial: un nuevo enfoque para explicar la distribución geográfica de las especies**

Individualism and Spatial Adaptation: a new approach to explain the geographical distribution of species

Jorge M. Lobo

[B26-037-561.pdf](#)

**Resumen:** En este trabajo se revisan los fundamentos, los problemas y la aportación del paradigma individualista al estudio de la distribución geográfica de las especies. En esencia, esta visión del mundo natural propone que: i) la respuesta principal de los organismos ante las modificaciones ambientales es la variación de su distribución, ii) las adaptaciones son el resultado de decisiones evolutivas antiguas y no de la selección hacia las condiciones ambientales en las que se encuentra actualmente la especie, y iii) que las comunidades son asociaciones transitorias de especies.

Si la distribución actual de una especie es el resultado de acoplar es pacialmente sus adaptaciones eco-fisiológicas heredadas, se sugiere que la elaboración de modelos predictivos utilizando diversas variables ambientales, puede permitir estimar la distribución potencial de una especie. La comparación entre la distribución potencial y la real podría ser una herramienta útil para comprender los patrones y procesos implicados en la actual composición faunística y la diversidad de un territorio.

**Palabras clave:** Distribución geográfica, Adaptación espacial, Paradigma individualista, Predicción de distribuciones.

**BoIn. S.E.A., 26(1999): 573-581.**

### **38. Contrastación de hipótesis explicativas de la distribución de la diversidad específica de arañas (Arachnida, Araneae) en las Islas Canarias**

Test of explanatory hypotheses about the distribution of spider (Arachnida, Araneae) species diversity in the Canary Islands

Raimundo Real, Jesús Olivero, José Carlos Guerrero, J. Mario Vargas y Ana Luz

[B26-038-573.pdf](#)

**Resumen:** En el presente trabajo se analiza la distribución del número de especies de arañas en las Islas Canarias. Para ello se registró, a partir de datos publicados en la bibliografía, el número total de especies, el número de especies endémicas del archipiélago, el número de endemismos monoinsulares y el número de especies no endémicas del archipiélago presentes en cada isla. Para cada una de estas medidas de diversidad de especies de arañas, y utilizando una serie de variables ambientales, se pusieron a prueba ocho hipótesis explicativas de su variación geográfica: hipótesis del tiempo evolutivo, de la heterogeneidad de hábitat, de la estabilidad climática, de las perturbaciones a escala intermedia, de la favorabilidad-severidad, de la disponibilidad de energía, de la productividad y la teoría de la biogeografía de islas. Para todas las medidas de diversidad de arañas, la hipótesis de la heterogeneidad de hábitat es la que mejor explica la variación del número de especies en las Islas Canarias. El número de especies es siempre mayor en las islas con mayor diversidad de ecosistemas. Para el número total de arañas, así como para los endemismos y los endemismos monoinsulares, la hipótesis de la favorabilidad-severidad representa un papel secundario pero significativo, con menos especies de arañas en las islas con mayor evapotranspiración potencial, menos endemismos en las islas con mayor temperatura y menos endemismos monoinsulares en las islas con mayor precipitación, siempre previo control estadístico del efecto de la heterogeneidad de hábitat.

**Palabras clave:** Arañas, Islas Canarias, Riqueza específica, Heterogeneidad de hábitat, Insularidad.

**BoIn. S.E.A., 26(1999): 583-592.**

### **39. Métodos de interpretación de los procesos de colonización en las Islas Canarias: el caso de los tenebriónidos (Coleoptera, Insecta)**

Interpretation methods for colonization processes in the Canary Islands: tenebrionids (Coleoptera, Insecta) as a case-study

J. Mario Vargas, José Carlos Guerrero, Raimundo Real, Jesús Olivero y Ana Luz Márquez

[B26-039-583.pdf](#)

**Resumen:** El presente trabajo tiene por objeto investigar los procesos de colonización que han

protagonizado los tenebriónidos en las Islas Canarias y que supuestamente son los responsables del poblamiento actual del archipiélago. Inicialmente se ha realizado una síntesis biogeográfica de los conocimientos existentes sobre los tenebriónidos en Canarias. Un tal procedimiento ha permitido comenzar los resultados de distintos procesos de colonización, inferidos a partir de un planteamiento dispersionista clásico y de una aproximación cladista basada en el establecimiento de la filogenia de dos géneros endémicos. En una segunda fase, que constituye la parte original del presente trabajo, se ha investigado los intercambios bióticos recientes acaecidos entre las islas. El patrón actual de distribución de los tenebriónidos en Canarias se ha establecido por medio de un análisis de endemidad basado en el principio de la máxima simplicidad (PAE), partiendo de la matriz de presencia/ausencia de las 134 especies en las siete islas. El resultado es un árbol de clasificación de las islas en el que se asume que las dicotomías representan intercambios bióticos recientes. Del mismo modo se ha procedido considerando tan sólo las especies endémicas. Para explicar los procesos causales del poblamiento se ha generado y comparado una serie de hipótesis, llegándose a concluir que la composición de la fauna canaria actual de tenebriónidos es el resultado de un proceso de colonización dentro del archipiélago, de modo que las islas más próximas y con superficies y altitudes máximas similares comparten una biota más semejante. Además, se ha constatado que la edad de las islas también juega un papel importante. Dichas hipótesis son válidas tanto para la fauna completa como para las especies endémicas y permiten conciliar la incidencia de factores ecológicos e históricos apuntados por otros autores en relación a los procesos de colonización.

**Palabras clave:** Biogeografía, Tenebriónidos, Islas Canarias, Insularidad, Colonización, PAE.

## V. ECOLOGÍA EVOLUTIVA

BoIn. S.E.A., 26(1999): 595-603.

### 40. La Evolución en marcha: conceptos, lógica y metodología en la Ecología Evolutiva

Ongoing evolution: concepts, logic and methodology in evolutionary ecology

Marcos Méndez Iglesias

[B26-040-595.pdf](#)

**Resumen:** La Ecología Evolutiva estudia la evolución en poblaciones de organismos actuales. Se cuestiona si diferentes fenotipos conducen a diferencias en eficacia biológica y cómo eso afecta a la distribución de fenotipos en las generaciones siguientes. Para la formulación de hipótesis, la Ecología Evolutiva se ayuda de modelos matemáticos, como los modelos de optimización, los modelos de teoría de juegos y los modelos genéticos. En el lado empírico, se han desarrollado métodos para la medida de la eficacia biológica y la selección natural sobre distintos fenotipos de una misma especie. Además se usan comparaciones entre especies, en las que se incorporan datos sobre las relaciones filogenéticas.

**Palabras clave:** Ecología Evolutiva, Adaptación, Selección natural, Optimización, Teoría de juegos, Genética Cuantitativa, Método comparativo.

BoIn. S.E.A., 26(1999): 605-612.

### 41. La selección natural: "Me replico, luego existo"

Natural selection: "I replicate myself therefore I am"

Antonio Barbadilla

[B26-041-605.pdf](#)

**Resumen:** Propuesta hace 140 años por Charles Darwin, la selección natural es el concepto central de la teoría de la evolución biológica. A pesar de ello, la idea de la selección sigue siendo incomprendida por un gran número de científicos y pensadores. Es hora de asimilar en toda su extensión "la grandeza de esa visión de la vida" que Darwin exhortó a descubrir. La selección natural es el proceso que se da entre entidades con variación, multiplicación y herencia; y un resultado intrínseco de esta dinámica es la producción de órganos, estructuras y conductas que es tan diseñados para la supervivencia y la reproducción. Los estudios de selección en acción en la naturaleza son imprescindibles para entender como la selección natural tiene lugar en el día a día de las poblaciones naturales.

**Palabras clave:** selección natural, adaptación, eficacia biológica, componentes de selección, selección sexual.

BoIn. S.E.A., 26(1999): 613-617.

### 42. Adaptación, selección natural y la falacia de "la supervivencia de la especie"

Adaptation, natural selection and the "survival of the species" fallacy

Adolfo Cordero Rivera

[B26-042-613.pdf](#)

**Resumen:** En los años sesenta era muy común encontrar en los trabajos científicos, argumentos a favor de la importancia de la selección de grupo en la evolución del comportamiento animal. Sin embargo, actualmente se considera que la selección de grupo no es lo suficientemente potente como para producir la adaptación. Cuando los intereses de los individuos no coinciden con los del grupo o la especie, las adaptaciones individuales prevalecen, incluso si esto da lugar a la extinción del grupo o especie. Este artículo critica algunas afirmaciones recientemente publicadas acerca de la importancia de la selección de grupo a nivel de especie y comunidad ecológica, y muestra la imposibilidad de los argumentos basados

en la selección de grupo para producir la adaptación.

**Palabras clave:** Selección natural, Niveles de selección, Selección de grupo, Adaptación.

Boln. S.E.A., 26(1999): 619-635.

#### 43. Significado evolutivo de la variación de color en los artrópodos: lecciones de las arañas

Evolutionary significance of colour variation in arthropods: lessons from the spiders

Geoff Oxford

[B26-043-619.pdf](#)

**Resumen:** Se revisa brevemente la naturaleza de la variación en los patrones de coloración de los artrópodos y se esbozan los procesos evolutivos responsables de los cambios en las frecuencias alélicas, así como los mecanismos capaces de mantener polimorfismos de coloración. Los cambios de color inducidos son relativamente comunes en las arañas y deben distinguirse, en los estudios evolutivos, de la variación con base genética. La limitación a un sexo de formas de color está extendida en las arañas y puede ser el resultado de la selección sexual o de la selección natural disruptiva. Estudios recientes han demostrado que la deriva genética puede ser un proceso evolutivo significativo, al menos, para la variación de color en una especie de araña y que, en otra especie, polimorfismos visibles superficialmente similares están controlados por sistemas genéticos muy diferentes. Estos resultados y conclusiones pueden ser válidos para los polimorfismos de color en otros taxones de artrópodos.

**Palabras clave:** Polimorfismo de color, Efecto fundador, Deriva genética, Cambio de color inducido, Selección natural, Limitación a un sexo.

Boln. S.E.A., 26(1999): 637-649.

#### 44. Evolución y mantenimiento del melanismo industrial en los Lepidoptera

The evolution and maintenance of industrial melanism in the Lepidoptera

Michael E. N. Majerus

[B26-044-637.pdf](#)

**Resumen:** La presencia de formas oscuras en muchas especies de lepidópteros en regiones urbanas afectadas por la contaminación se denomina melanismo industrial. Desde hace mucho tiempo, los casos de melanismo industrial han sido citados como unos de los mejores ejemplos de evolución en acción. Una especie, *Biston betularia*, ha dominado el estudio de este fenómeno. No obstante, esta especie es inusual, ya que mientras que la forma completamente melánica de *B. betularia* fue registrada por primera vez tras el comienzo de la revolución industrial, en la mayoría de las especies que muestran melanismo industrial ya existían formas melánicas antes de la industrialización. Además, incluso en *B. betularia* aún están siendo desvelados los detalles ecológicos cruciales para una comprensión total de la evolución del melanismo. Los factores que afectan al melanismo industrial en otro centenar de especies británicas han recibido escasa atención, debido a la suposición de que su historia evolutiva es similar a la de *B. betularia*. Actualmente se está acumulando evidencia de que, con frecuencia, esto no es así. A medida que los melanismos industriales se hacen más raros, tras la legislación contra la contaminación, estas especies merecen especial atención antes de que desaparezcan sus formas melánicas.

**Palabras clave:** Melanismo industrial, Lepidoptera, Polimorfismo, Evolución en acción, *Biston betularia*, Selección de hábitat, Melanismo no industrial.

Boln. S.E.A., 26(1999): 651-656.

#### 45. Ciclos vitales y balances energéticos en artrópodos

Life histories and energetic trade-offs in arthropods

Antonio Torralba Burrial

[B26-045-651.pdf](#)

**Resumen:** La supervivencia de las especies depende de la forma en que administran la energía disponible. Ésta es una magnitud finita que cada organismo debe repartir entre diversas necesidades a través de lo que se conoce como 'balance energético'. En el presente artículo se analiza este concepto mediante ejemplos relacionados con artrópodos que presentan diferentes ciclos vitales. En especial se destacan los balances relacionados con la reproducción y el referido al tamaño de la puesta frente al tamaño del huevo.

**Palabras clave:** Balances, Ciclo vital, Coste de la reproducción, Tamaño puesta vs. tamaño huevo, Reparto de recursos, Ecología Energética.

Boln. S.E.A., 26(1999): 657-678.

#### 46. Implicaciones ecológicas y evolutivas del tamaño en los artrópodos

Ecological and evolutionary implications of size in arthropods

Enrique García-Barros

[B26-046-657.pdf](#)

**Resumen:** Se discute la importancia del tamaño y la alometría en la evolución y la ecología evolutiva de los artrópodos. Con un planteamiento principalmente descriptivo, se discuten en particular algunos aspectos relevantes como las limitaciones impuestas por el tamaño, los patrones macroecológicos, el clima y la estacionalidad, la selección sexual, el dimorfismo sexual, o las relaciones entre talla de los huevos y tamaño de los adultos. Una muestra de la bibliografía relevante se recoge en el texto y apéndices, con algunos ejemplos y figuras ilustrativos.

**Palabras clave:** Tamaño del cuerpo, Tamaño del huevo, Alometría, Clima, Comportamiento, Arthropoda, Ecología, Evolución, Ciclos biológicos.

Boln. S.E.A., 26(1999): 679-692.

#### 47. Aprovechamiento óptimo (¿o no tan óptimo?) en las sociedades de hormigas

Optimal (or not so optimal?) foraging in ant societies

Xim Cerdá

[B26-047-679.pdf](#)

**Resumen:** Desde una perspectiva ecológica y evolutiva, la optimización por parte de los organismos es y ha sido puesta en entredicho en numerosas ocasiones. A fin de predecir el comportamiento de aprovisionamiento de los animales y analizar si dicho comportamiento es óptimo, la teoría del aprovisionamiento óptimo ha desarrollado unos modelos, de los cuales los más conocidos son el modelo de la amplitud de dieta, el teorema del valor marginal y el aprovisionamiento desde un lugar central. Las hormigas, como insectos sociales, constituyen un interesante grupo para examinar la teoría del aprovisionamiento óptimo. En el presente trabajo se realiza una revisión bibliográfica y se discuten, en el marco de la teoría de aprovisionamiento óptimo, las diferentes estrategias de recolección de alimento utilizadas por las hormigas. La revisión está centrada en cuatro grupos de especies (establecidos en función de las preferencias alimenticias): hormigas zoonecrófagas (que se alimentan de cadáveres de insectos), granívoras (se alimentan de semillas), cortadoras de hojas (sobre las hojas cultivan los hongos con que alimentan a las larvas) y hormigas legionarias (la vulgarmente llamada marabunta, importantes depredadoras de artrópodos que actúan de modo cooperativo). Dentro de estos cuatro grupos, las especies se pueden ajustar en diferente grado a las predicciones de los modelos de aprovisionamiento óptimo.

**Palabras clave:** Hormigas, Estrategias de recolección de alimento, Modo de vida, Optimización.

Boln. S.E.A., 26(1999): 693-701.

#### 48. Selección sexual y comportamiento reproductor de los insectos

Sexual selection and mating behaviour of insects

Adolfo Cordero Rivera

[B26-048-693.pdf](#)

**Resumen:** La evolución del comportamiento reproductor de los insectos se relaciona con la intensidad de la selección sexual. En este artículo se revisan los cuatro mecanismos propuestos para la acción de la selección sexual (antes de la cópula: lucha entre machos y elección femenina; durante y después de la cópula: competencia espermática y elección femenina críptica), mediante ejemplos tomados del comportamiento de los insectos. Como las hembras de insectos habitualmente almacenan el esperma de los machos con los que se han apareado y sólo fertilizan los huevos en el momento de la puesta, la selección sexual postcópula ha tenido una gran importancia en la evolución del comportamiento de este grupo. Se sugiere que en los próximos años se necesitará un estudio más detallado de la posibilidad de elección femenina críptica, especialmente de la elección espermática. Algunos ejemplos aparentemente bien establecidos en relación con la competencia espermática necesitan ser re-examinados desde la perspectiva femenina. El orden de los odonatos, gracias a la gran diversidad de ciclos vitales y comportamiento que presenta, es un grupo ideal para poner a prueba estas hipótesis.

**Palabras clave:** Selección sexual, Competencia espermática, Elección femenina, Elección femenina críptica, Insectos, Revisión bibliográfica.

Boln. S.E.A., 26(1999): 703-712.

#### 49. Asimetría y selección sexual en insectos

Asymmetry and sexual selection in insects

Carmen Zamora-Muñoz y Juan J. Soler

[B26-049-703.pdf](#)

**Resumen:** Los insectos son animales con simetría bilateral y, por tanto, la mayoría de los órganos y estructuras de su cuerpo son pares. El desarrollo de cada uno de los órganos pares está controlado por el mismo gen o grupos de genes, por lo que se propuso la hipótesis de que la diferencia entre el lado derecho y el izquierdo de un carácter reflejaría las propiedades intrínsecas del genoma y la capacidad del mismo para resistir las alteraciones ambientales durante su ontogenia. Es decir, el grado de asimetría entre órganos pares sería un reflejo de la estabilidad durante el desarrollo del organismo. El parámetro más utilizado para medir esa estabilidad es lo que se denomina asimetría fluctuante, y se estima como la diferencia entre los componentes derecho e izquierdo de un carácter u órgano par. Muchos trabajos han encontrado una relación negativa entre grado de asimetría fluctuante y calidad individual en distintos taxones animales. Si el grado de asimetría fluctuante refleja la calidad individual, las hembras podrían utilizar esta información para seleccionar pareja. Además, el grado de asimetría que presenten los caracteres sexuales secundarios debe ser mayor que el que presenten otros órganos sometidos a fuertes presiones por la selección natural. Por tanto las hembras podrían estimar la calidad del macho, no sólo en función del desarrollo del carácter sexual secundario, sino también sobre la base de la asimetría fluctuante de ese carácter. Esta hipótesis ha sido examinada en algunas especies de insectos, aves y mamíferos. En este artículo hacemos una revisión de los factores genéticos y ambientales que influyen en la estabilidad durante el desarrollo y, por tanto, en el grado de asimetría fluctuante de un carácter;

revisamos distintas medidas de la estabilidad durante el desarrollo y exponemos el fundamento y la metodología de una de ellas, la medida de la asimetría fluctuante. Por último tratamos las posibles relaciones entre selección sexual y estabilidad durante el desarrollo y, como ejemplo, comentamos cinco trabajos publicados sobre insectos.

**Palabras clave:** Asimetría fluctuante, Estabilidad durante el desarrollo, Selección sexual, Insectos.

**Boln. S.E.A., 26(1999): 713-726.**

#### **50. Evolución de la eusociabilidad en los insectos**

Evolution of eusociality in insects

Ignacio Fernández Escudero

[B26-050-713.pdf](#)

**Resumen:** En 1963 Hamilton propuso su teoría de la selección por parentesco como una explicación de la eusociabilidad en los himenópteros. Mostró que en sociedades encabezadas por una reina apareada una sola vez, las obreras elegirán criar a sus hermanas, con las que están más emparentadas (0,75) que con sus hijas (0,5). Trivers & Hare (1976) mostraron que las obreras podían aprovechar este beneficio sólo desviando la proporción sexual en favor de sus hermanas reproductoras hasta alcanzar el famoso equilibrio dentro de la población de 3:1 (hembras: machos). Además, su estudio puso de manifiesto el conflicto reina-obrera dentro de la colonia, ya que la reina favorecería una proporción sexual equitativa (1:1). Trabajos posteriores han extendido el alcance de la teoría de la selección por parentesco a un amplio rango de situaciones. Actualmente se requieren estudios empíricos que contrasten las hipótesis generadas. La explicación de la eusociabilidad en las termitas ha recibido menor atención y todavía no existe ninguna teoría satisfactoria que la explique. Por tanto, es probable que tanto en Hymenoptera como en Isoptera varios factores hayan contribuido a la evolución del estado de eusociabilidad.

**Palabras clave:** Evolución, Insectos sociales, Eusociabilidad, Eficacia familiar, Parentesco.

**Boln. S.E.A., 26(1999): 727-740.**

#### **51. Parasitismo social**

Social parasitism

Alberto Tinaut y Francisca Ruano

[B26-051-727.pdf](#)

**Resumen:** El término "parasitismo social" se aplica a aquellos casos en los que una sociedad de insectos vive a expensas de otra sociedad de insectos perteneciente a una especie diferente, causándole un daño real, habitualmente la muerte de la reina hospedadora. Su presencia reiterada en diferentes familias, géneros y tribus conduce a aceptar su origen independiente en la mayor parte de las entidades taxonómicas en las que aparece. Ciertos hábitos como la predación interespecífica, la territorialidad y la poliginia han podido favorecer la frecuente aparición del parasitismo. La variedad de los procesos relacionados con el parasitismo ha provocado el desarrollo de una gran cantidad de trabajos de investigación que, desde diferentes puntos de vista y con tecnologías también muy diversas, pretenden llegar a comprender mejor el origen y la evolución de este tipo de vida. En este artículo presentamos una síntesis de las diferentes hipótesis que hoy en día siguen siendo objeto de discusión sobre el origen del parasitismo así como una visión general de las implicaciones biológicas, evolutivas y anatómicas que se derivan de los diferentes tipos de parasitismo.

**Palabras clave:** Insectos sociales, Parasitismo social, Origen del parasitismo, Relaciones filogenéticas hospedador-parásito, Especificidad parásito-hospedador, Adaptaciones al parasitismo.

**Boln. S.E.A., 26(1999): 741-758.**

#### **52. La evolución de las relaciones polinizador-planta en los artrópodos**

The evolution of pollinator-plant relationships within the arthropods

Jeff Ollerton

[B26-052-741.pdf](#)

**Resumen:** En este artículo se presenta una revisión de la diversidad, la evolución y la ecología de las interacciones polinizador-planta. Los artrópodos polinizadores están restringidos a dos clases de artrópodos, los insectos y los crustáceos. Los insectos son, con mucho, los polinizadores más destacados y, dentro de esta clase, los órdenes Hymenoptera, Lepidoptera, Diptera y Coleoptera figuran entre los de mayor importancia. Las plantas ofrecen a los polinizadores que las visitan una gran variedad de recompensas: néctar, polen, tejidos florales, aceite nutritivo, olor y resina. Las plantas con flores ("angiospermas") son el mayor grupo de plantas con semillas y el que depende en mayor medida de la polinización biótica. La evolución de los cuatro principales órdenes de insectos polinizadores precedió a la de las angiospermas y existe un grado variable de correspondencia entre las tasas de diversificación de ambos grupos, lo cual sugiere que no existe una relación simple entre la diversificación de las plantas con flores y la de sus polinizadores. Existe cierta evidencia de que la polinización biótica por artrópodos precedió a la evolución de las plantas con flores, pero dicha evidencia debe estudiarse mejor y complementarse con más datos. El uso de plantas con flores actuales, consideradas "primitivas", como modelos de la evolución de las antiguas angiospermas es cuestionable y, como ejemplo, se presenta una revisión de los insectos asociados con el género "primitivo" *Piper* (familia Piperaceae). Las interacciones polinizador-planta desempeñan un papel importante en la ecología de las comunidades y en el funcionamiento de los ecosistemas, y su conservación debe basarse en el estudio científico. No obstante,

los entomólogos no profesionales pueden hacer una contribución importante a esta tarea.

**Palabras clave:** Angiospermas, Biodiversidad, Insectos, Interacciones, Mutualismo, *Piper*, Polinización.

Boln. S.E.A., 26(1999): 759-776.

### 53. La especialización en los insectos fitófagos: una regla más que una excepción

Specialisation in phytofagous insects: the rule, not the exception

Tomás Pérez-Contreras

[B26-053-759.pdf](#)

**Resumen:** La importancia y complejidad de las relaciones entre los insectos y las plantas justifican el auge que, desde hace mucho tiempo y hasta la actualidad, tienen los estudios de tales interacciones. En este trabajo se habla del gran número de especies de insectos monófagas existentes y su especialización en la elección de planta. Factores tales como el tamaño corporal, la disponibilidad de recursos en un área y características fenológicas y químicas de las plantas, entre otros, van a ser responsables de esta especialización. La existencia de variación dentro de la misma especie de insecto en la elección de planta hospedadora añade aún más complejidad a tales relaciones. Toda la variación presente en la elección de planta hospedadora constituye la materia prima para la evolución de nuevas relaciones fitófago-planta, así como para la especiación y la evolución del especialismo. Finalmente, cuando las relaciones insecto-planta son recíprocas, esto puede conducir a procesos coevolutivos.

**Palabras clave:** Herbivoría, Rango de planta hospedadora, Especialización de hospedador, Relaciones insecto-planta, Elección de planta hospedadora, Especiación, Coevolución.

Boln. S.E.A., 26(1999): 777-806.

### 54. Simbiontes hereditarios causantes de efectos deletéreos en los artrópodos

Deleterious inherited symbionts in arthropods

Michael E. N. Majerus

[B26-054-777.pdf](#)

**Resumen:** En los artrópodos es común la presencia de simbiontes intracelulares que se transmiten verticalmente entre hospedadores, de generación a generación. Cada vez resulta más patente que las interacciones entre muchos de esos simbiontes y sus hospedadores son antagonistas. Muchas de las estrategias empleadas por los simbiontes hereditarios para aumentar su propia abundancia son perjudiciales para sus hospedadores. Algunos incrementan su número mediante la reducción de la eficacia biológica de los individuos no infectados de la especie hospedadora (incompatibilidad citoplásmica), mientras que otros inducen en la reproducción o en la proporción sexual del hospedador diversos sesgos que favorecen a las hembras (feminización, inducción de la partenogénesis, androcidio). Cada una de estas estrategias del simbiote tiene sus características peculiares y todas ellas pueden haber tenido, y quizá tienen aún, consecuencias de importancia para la evolución pasada y presente de los hospedadores, y de los propios simbiontes.

**Palabras clave:** Simbiontes hereditarios, Distorsión de la proporción sexual, Incompatibilidad citoplásmica, Partenogénesis, Feminización, Androcidio, Conflicto intragenómico.