



Departamento de Zoología y Antropología Física

Facultad de Ciencias Biológicas

Universidad Complutense de Madrid

TRABAJO FIN DE GRADO



Relaciones filogenéticas basadas en caracteres morfológicos y biogeografía de las especies del género *Goniomma* Emery, 1895 (Insecta: Hymenoptera: Formicidae)



Fotografías: Diego López Collar

Autor: Diego López Collar

Mención de Biología Ambiental

Grado en Biología

2016-2017

Diego Gil Tapetado
Codirector

Dr. Francisco José Cabrero Sañudo
Codirector

ÍNDICE

1. RESUMEN	1
2. ABSTRACT	1
3. INTRODUCCIÓN	2
4. MATERIAL Y MÉTODOS	4
A. Análisis filogenéticos	4
b. Análisis biogeográficos	7
5. RESULTADOS	8
a. Análisis filogenéticos	8
b. Análisis biogeográficos	10
<i>i. Análisis de Parsimonia de Endemismos</i>	10
<i>ii. Análisis panbiogeográfico</i>	11
6. DISCUSIÓN	12
a. Estudios filogenéticos	12
b. Hipótesis biogeográficas	15
<i>i. Análisis de Parsimonia de Endemismos</i>	15
<i>iii. Evolución y biogeográfica de los géneros Goniomma y Oxyopomyrmex</i>	17
c. Futuros estudios	20
7. CONCLUSIONES	20
8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	21
9. ANEXOS	27
Anexo I. Tabla de caracteres morfológicos	27
Anexo II. Matriz de estados de caracteres y taxones considerados.	32
Anexo III. Matriz de datos elaborada para el análisis PAE	33

1. RESUMEN

Con la finalidad de contribuir al conocimiento de la historia evolutiva y biogeográfica del género *Goniomma* se ha realizado una revisión morfológica de 147 individuos con base en 83 caracteres de las 7 especies endémicas de la Península Ibérica. Los análisis filogenéticos basados en parsimonia e inferencia bayesiana permitieron plantear una hipótesis filogenética basada en la morfología de estas hormigas. Para establecer hipótesis biogeográficas se realizaron un análisis panbiogeográfico y un análisis de parsimonia de endemismos (PAE). La filogenia obtenida se ajusta a la propuesta clásica que divide a este género en los grupos *blanci* y *no-blanci* y se asemeja a la filogenia molecular existente. Se identifican dos áreas de endemismo principales en la cuenca mediterránea para los géneros *Goniomma* y *Oxyopomyrmex*. La Península Ibérica se puede considerar como un centro de endemismo para *Goniomma*. El ancestro común a estos géneros podría haber colonizado el Mediterráneo desde regiones orientales. A mediados del Mioceno, se habrían diversificado, quedando el primero relegado a la Península Ibérica y el segundo distribuido más ampliamente por la cuenca mediterránea.

Palabras clave: Análisis bayesiano, Análisis PAE, Análisis *Ratchet*, Biogeografía histórica, Caracteres morfológicos, Cuenca mediterránea, Endemismos, Filogenia, *Goniomma*, Panbiogeografía.

2. ABSTRACT

In order to contribute to the knowledge of the evolutionary and biogeographic history of the genus *Goniomma*, a morphological review of 147 individuals based on 83 characters of the 7 endemic species of the Iberian Peninsula has been carried out. Phylogenetic analyses based on parsimony and Bayesian inference allowed us to propose a phylogenetic hypothesis based on the morphology of these ants. To establish biogeographic hypotheses, a panbiogeographic analysis and a parsimony analysis of endemisms (PAE) were performed. The phylogeny obtained fits to the classical proposal that divides this genus into the *blanci* and *non-blanci* groups and resembles the existing molecular phylogeny. Two main areas of endemism are identified in the Mediterranean basin for the genera *Goniomma* and *Oxyopomyrmex*. The Iberian Peninsula can be considered as a centre of endemism for *Goniomma*. The common ancestor to these genera could have colonized the Mediterranean from eastern regions. In the Middle Miocene, they would have diversified, being the first relegated to the Iberian Peninsula, and the second distributed more widely by the Mediterranean basin.

Keywords: Análisis bayesiano, Biogeografía histórica, Caracteres morfológicos, Cuenca mediterránea, Endemismos, Filogenia, *Goniomma*, PAE analysis, Panbiogeografía, *Ratchet* analysis.

3. INTRODUCCIÓN

Las hormigas son uno de los grupos animales predominantes en los ecosistemas terrestres y pueden llegar a influir de manera significativa en las comunidades ecológicas a través de la depredación, la dispersión de semillas, la renovación de los suelos o las relaciones simbióticas, entre otras muchas formas de interacción (Hölldobler & Wilson, 1990). Existe un gran número de especies granívoras, algunas de ellas realmente llamativas por sus hábitos recolectores, como las del género *Messor* Forel, 1890, mientras que las hormigas del género *Goniomma* y sus parientes más cercanas, las especies del género *Oxyopomyrmex* André, 1881, pasan considerablemente desapercibidas (Bernard, 1967).

Las especies del género *Goniomma*, cuyas obreras recolectan individualmente semillas de muy pequeño tamaño (Hensen, 2002), son tímidas, poco numerosas y de costumbres aparentemente nocturnas en algunos lugares, lo que hace difícil encontrar sus hormigueros y que habitualmente sean raras en colecciones (Santschi en Forel, 1904; Bernard, 1967; Espadaler, 1981; Acosta, 1982). Tienen preferencia por los ambientes abiertos termófilos, dunas y cenagales de costa, graveras, zonas arenosas y garrigas bajas, pudiendo encontrarlas en pistas, caminos y claros despejados con una relativa abundancia de pterófitos y pequeñas gramíneas (Lebas *et al.*, 2016). Estos ambientes concuerdan con su distribución mediterránea occidental (Espadaler, 1981), considerándose endémicas de la Península Ibérica, sur de Francia y norte occidental de África. Aunque actualmente el número total de especies reconocidas pueda variar según el criterio taxonómico de diferentes autores (Acosta, 1982; Cagniant, 2006), en la Península Ibérica quedan bien definidos siete taxones (Gómez & Espadaler, 2007; Lebas *et al.*, 2016).

Atendiendo a la propuesta clásica de Santschi (1929), el género *Goniomma* se puede dividir en dos grupos: 1) el grupo *blanci*, caracterizado por presentar los ojos muy cerca de la inserción mandibular y un perfil del clípeo cóncavo; y, 2) el grupo no-*blanci*, con los ojos más alejados de la inserción mandibular y un clípeo convexo. El grupo *blanci* cuenta con las especies *G. blanci* (André, 1881) y *G. kugleri* Espadaler, 1997, mientras que *G. hispanicum* (André, 1883), *G. baeticum* Reyes y Rodríguez, 1987 y *G. decipiens* Espadaler, 1997 pertenecen al grupo no-*blanci*.

Goniomma collingwoodi Espadaler, 1997 y *G. compressisquama* Tinaut, 1995, que han sido descritas más recientemente, plantean la posibilidad de ampliar el anterior escenario añadiendo al menos un grupo más a la propuesta clásica. Así, Tinaut *et al.* (1994) proponen que *G. compressisquama* sea la especie representante de un nuevo grupo, caracterizado principalmente por tener los ojos en una posición intermedia a la de los grupos clásicos, ni muy próximos a la inserción mandibular, como en el grupo *blanci*, ni muy alejados, como en el grupo no-*blanci*, este último denominado como grupo *tunetica* por los autores. *Goniomma collingwoodi* quedaría pendiente de asignación al grupo no-*blanci*, a *tunetica*, o a un nuevo grupo (Reyes *et al.*, 2016).

Recientes estudios con base en caracteres moleculares sobre hormigas (Brady, 2003; Moreau *et al.*, 2006; Ward *et al.*, 2015) han hecho avanzar enormemente el conocimiento de la filogenia de esta familia. Sin embargo, la no inclusión de los datos morfológicos hace que las hipótesis actuales sobre la filogenia de los formícidos procedan exclusivamente de datos de secuencias moleculares, mientras que la clasificación de las hormigas sigue atendiendo a criterios morfológicos no filogenéticos (Keller, 2011). Históricamente la taxonomía se ha fundamentado en el estudio de caracteres morfológicos que presentan evidencias acerca de los procesos evolutivos de las especies y actualmente supone la base de la clasificación de las diferentes formas de vida. En las últimas décadas han aparecido un gran número de estudios filogenéticos basados en análisis moleculares que han resuelto incógnitas evolutivas de diferentes grupos biológicos (Chenuil *et al.*, 1996; Emerson, 2002; Yong *et al.*, 2016). Aun así, muchos autores advierten la necesidad de ser cautelosos a la hora de interpretar las filogenias sin otros contextos como la morfología. Por ejemplo, hay amplios estudios que consideran que el extendido análisis filogenético basado en el gen COI, no debe utilizarse en ausencia de otras evidencias (Wiemers & Fiedler, 2007).

Bajo el enfoque de la panbiogeografía, propuesta por Léon Croizat en 1958, se enfatiza la importancia de la dimensión geográfica para la comprensión de los procesos evolutivos (Craw *et al.*, 1999). Según Croizat las barreras geográficas evolucionan junto con las biotas. Bajo esta perspectiva, la clasificación de las especies a partir de su historia evolutiva (Sistemática) y el estudio de los procesos que han provocado su distribución actual (Biogeografía) estarían íntimamente ligadas (Morrone, 2001).

Por otro lado, el Análisis de Parsimonia de Endemismos (PAE) ha recibido críticas de numerosos autores; entre ellas, que este método utiliza un criterio de optimización para

seleccionar áreas de endemismo *a posteriori* o la aleatoriedad en la escala aplicada a la unidad de estudio (Casagrande *et al.*, 2012). Si bien existen otras propuestas, como los Análisis de Endemicidad (Szumik & Goloboff, 2004) o los Análisis de Elementos Bióticos (Hausdorf & Henning, 2003), el PAE sigue siendo el método más utilizado y según numerosas fuentes cumple con éxito sus objetivos: identificar áreas de endemismo y descubrir cómo se interrelacionan en un contexto biogeográfico (Morrone, 2014).

La única hipótesis evolutiva hasta la fecha para el género *Goniomma*, basada en caracteres moleculares (en concreto, con COI; Reyes *et al.*, 2016), no resuelve las relaciones entre especies y no existe ninguna hipótesis basada en caracteres morfológicos. De igual manera, se desconoce cuál ha sido la historia biogeográfica del género, más allá de lo que Espadaler (1981) propuso para las especies de hormigas del Mediterráneo Occidental. Por ello, el objetivo principal de este trabajo es contribuir al conocimiento de la historia evolutiva y biogeográfica del género *Goniomma*. Para ello se establecen tres objetivos específicos: 1) formular una hipótesis filogenética basada en caracteres morfológicos de las especies del género *Goniomma*; 2) identificar áreas de endemismo y esclarecer los patrones biogeográficos del género *Goniomma* y de otros taxones próximos; y, 3) plantear hipótesis evolutivas y biogeográficas del género *Goniomma* y otros taxones próximos.

A partir de estos objetivos se formulan las siguientes hipótesis: 1) los caracteres morfológicos permiten establecer una filogenia que explique la historia evolutiva de *Goniomma*; 2) existe relación entre las áreas de endemismo y los patrones biogeográficos del género *Goniomma* y otros posibles taxones próximos; y, 3) los análisis filogenéticos y biogeográficos permiten establecer una hipótesis evolutiva y biogeográfica del género *Goniomma* y otros posibles taxones próximos.

4. MATERIAL Y MÉTODOS

a. Análisis filogenéticos

Se llevó a cabo una revisión morfológica de 147 individuos pertenecientes a las castas obrera, macho y hembra, correspondientes a las 7 especies del género *Goniomma* presentes en la Península Ibérica (Tabla 1): *G. blanci*, *G. kugleri*, *G. hispanicum*, *G. baeticum*, *G. decipiens*, *G. collingwoodi* y *G. compressisquama*. En la Tabla 1 se indica el número de individuos revisados por especie y la fuente (colección o bibliografía) a la que se acudió para consultar su morfología.

Las especies consultadas pertenecían principalmente a la Colección de Entomología de la Universidad Complutense de Madrid (UCME) y a la Colección de Entomología del Museo Nacional de Ciencias Naturales (MNCN), así como a la colección propia del autor, integrada en la UCME. Se consultaron también las páginas web *AntWeb* (www.antweb.org) y *Hormigas.org* (www.hormigas.org), así como las referencias bibliográficas donde se habían descrito las especies originalmente (ver Tabla 1). Los especímenes montados de las colecciones fueron observados utilizando la lupa *Olympus SZX7* (máximo aumento 84x).

Como grupos externos se utilizaron las especies *Stenammina debile*, *Messor barbarus*, *Aphaenogaster senilis*, *Oxyopomyrmex saulcy* y *Oxyopomyrmex magnus*, ya que se relacionan filogenéticamente con el género *Gonionomma* dentro de la tribu Stenammini (Ward *et al.*, 2015). El criterio de selección de grupos externos tuvo en cuenta taxones próximos a *Gonionomma* y más alejados a este género, según la literatura (Ward *et al.*, 2015). Las dos especies del género *Oxyopomyrmex* se eligieron de entre las 12 que lo integran, al tratarse de las únicas presentes en la Península Ibérica y disponibles para el autor.

Para elaborar la filogenia de las especies se exploraron alrededor de 120 caracteres morfológicos, ampliando la revisión propuesta por Collar *et al.*, (2017, inédito), de los cuales se seleccionaron 83 con validez filogenética para estas hormigas, relativos a cabeza, tórax, cintura, patas, alas y de carácter general (ej.: tamaño, comportamiento), que comprenden a las tres castas. Éstos se recogen en el Anexo I. La mayoría de caracteres presentaban entre dos (42) y tres (27) estados diferenciados, si bien algunos llegaban hasta cuatro estados (12). Un total de 31 caracteres se consideraron aditivos, al observarse un cambio continuo en sus estados de carácter. Finalmente, se elaboró una matriz de datos de los estados de carácter que enfrentaba los caracteres morfológicos válidos con los individuos analizados, un total de 83 caracteres seleccionados por un total de 12 taxones terminales (especies; Anexo II).

A partir de la matriz de datos se llevó a cabo un análisis filogenético basado en parsimonia, realizado con el programa *TNT* (Goloboff *et al.*, 2016), donde se implementó un análisis de trinquete de parsimonia (Ratchet) basado en el principio de máxima parsimonia, para obtener árboles de la mínima longitud, con los siguientes parámetros: 1) semilla para crear el árbol inicial al azar; 2) 1000 iteraciones por árbol obtenido; y, 3) fin de la fase de perturbación cuando el 100% de las permutaciones del árbol se hubieran realizado. Se obtuvo un árbol basado en el consenso de mayoría. Se realizó también un análisis de remuestreo de

bootstrap para valorar el soporte filogenético, basado en un análisis Ratchet y con un 10% de eliminación de caracteres por iteración.

Por otro lado, se realizó un análisis filogenético de inferencia bayesiana con el programa *MrBayes* (Ronquist & Huelsenbeck, 2003), basado en las probabilidades posteriores de obtener una hipótesis filogenética a partir de la matriz de caracteres y taxones. Los parámetros considerados fueron: 1) semilla para crear el árbol inicial al azar; 2) 10⁶ replicaciones; 3) 4 cadenas de búsqueda; 4) 2 búsquedas independientes; 5) modelo evolutivo Mkw, dirigido a caracteres morfológicos; y, 6) con corrección Γ sin fijar, sino introducida por el programa. Se obtuvieron árboles con probabilidades en sus clados entre 0 y 1. Los datos se analizaron también considerando diferentes particiones, para tener en cuenta posibles diferentes tasas de evolución y correcciones Γ . Así, las tres perspectivas diferentes consideradas fueron: a) segregación de caracteres en función de las castas; b) segregación de caracteres en función de los tagmas; y, c) sin segregación, es decir, el conjunto total de datos. Para evaluar cuál de estos métodos era el más apropiado, se utilizó la fórmula de Goldman (1993). Por último, a partir de ambas aproximaciones se elaboró un cladograma consenso.

Especie	UCME	MNCN	Colección propia	antweb.org	hornigas.org	Bibliografía
<i>Oxyopomyrmex magnus</i> Salata & Borowiec, 2015	-	-	-	-	-	Salata & Borowiec, 2015
<i>Oxyopomirmex saulcyi</i> Emery, 1889	10	1	-	9	-	Emery, 1889; Bernard, 1967; Salata & Borowiec, 2015
<i>Aphaenogaster senilis</i> Mayr, 1853	-	-	5	1	3	Mayr, 1853
<i>Messor barbarus</i> (Linnaeus, 1767)	5	-	5	3	3	Bingham, 1903
<i>Stenomma debile</i> (Foerster, 1850)	-	-	-	5	-	DuBois, 1998; Rigato, 2011
<i>Goniomma collingwoodi</i> Espadaler, 1997	-	-	-	3	-	Espadaler, 1997
<i>Goniomma compressisquama</i> Tinaut, 1995	-	-	-	-	-	Tinaut <i>et al.</i> , 1994
<i>Goniomma hispanicum</i> (André, 1883)	31	5	10	11	-	Forel, 1892; Forel, 1905; Emery, 1985; Emery, 1908; Santchi, 1929; Bernard, 1967; Acosta, 1982
<i>Goniomma baeticum</i> Reyes y Rodríguez, 1987	30	4	8	-	-	Reyes <i>et al.</i> , 1987
<i>Goniomma decipiens</i> Espadaler, 1997	2	-	-	2	-	Espadaler, 1997
<i>Goniomma blanci</i> (André, 1881)	13	-	2	4	-	Emery, 1985; Emery, 1908; Bernard, 1967; Espadaler & Muñoz Batet, 1979; Acosta, 1982; Espadaler, 1984
<i>Goniomma kugleri</i> Espadaler, 1997	6	12	-	4	-	Espadaler, 1985

Tabla 1. Número de individuos revisados morfológicamente por especie y número de fuentes consultadas por especie.

b. Análisis biogeográficos

Se georreferenciaron 184 puntos de presencia de las especies del género *Goniomma* y datos de distribución de las especies del género *Oxyopomyrmex* presentes en colecciones y en la bibliografía (Espadaler, 1981; Salata & Borowiec, 2015; Collar *et al.*, 2016), utilizando el programa *QGIS versión 2.18.3 “Las Palmas”* (QGIS Development Team, 2017). Se obtuvieron los centroides del área de distribución de cada especie, a partir de los cuales se dibujaron trazos individuales, de acuerdo con un enfoque panbiogeográfico (Croizat, 1964; Morrone & Crisci, 1995), que representan las coordenadas espaciales de los taxones, es decir, el sector geográfico, donde ha tenido lugar (y sigue teniéndolo) su evolución. Sobre el mapa, los centroides de distribución de los taxones se conectan entre sí por líneas rectas, de tal manera que la longitud de las mismas debe ser mínima, no quedando ningún centroide libre. Se intentó establecer un criterio de línea de base para orientar los trazos individuales; puesto que *a priori* se desconocían los elementos geológicos o accidentes geográficos específicos que podrían haber actuado sobre la evolución del grupo. Se tuvieron en cuenta para definir las posibles líneas de base los centros de masas correspondientes a las principales agrupaciones de especies.

Se llevó a cabo una identificación de áreas de endemismo por el método cuantitativo de Análisis de Parsimonia de Endemismos (PAE) (Rosen, 1988; Rosen & Smith, 1988; Escalante & Morrone, 2003). Se recurrió a una aproximación clásica, que toma cuadrantes como unidad de estudio (Morrone, 1994, 2000; Crisci *et al.*, 2000), a partir de la cual fueron establecidas un total de doce cuadrículas iguales superpuestas sobre un mapa de la cuenca mediterránea y se enfrentaron a las especies objeto de estudio para generar una matriz de presencia representada con 1 y ausencia con 0 (Anexo III). Además, se optó por realizar una variante en la referencia espacial, utilizando áreas geográficas tradicionalmente definidas, en lugar de cuadrículas (Morrone *et al.*, 2002; Huang *et al.*, 2010). Para enraizar cada cladograma se incluyó un área hipotética codificada en su totalidad por ceros. Tanto el cladograma de cuadrículas como el cladograma de áreas se obtuvieron con el programa *TNT*, empleando un análisis Ratchet para obtener el árbol más parsimonioso y un análisis de *bootstrap* para valorar el soporte de los clados, con parámetros similares a los de la hipótesis filogenética. Finalmente, se elaboró un árbol consenso de ambas aproximaciones debido a la similitud de los escenarios que planteaban. El cladograma resultante del PAE muestra los grupos monofiléticos de áreas que vienen definidos por la presencia compartida de al menos dos taxones, a partir de los cuales se pueden determinar las áreas de endemismos. Para ello, se

sobrepusieron los grupos delimitados en el cladograma sobre el mapa de áreas y cuadrantes para delinear los límites de cada área de endemismo.

5. RESULTADOS

a. Análisis filogenéticos

El análisis Ratchet basado en parsimonia de la matriz de datos resultó en dos árboles más parsimoniosos igualmente probables, de entre un total de 5.988.696 árboles, con una longitud (L) de 175 pasos, un índice de consistencia (CI) de 0.67 y un índice de retención (RI) de 0.57. El consenso de mayoría obtenido mediante estos dos árboles se representa en la Figura 1.A. En cada rama se muestra el porcentaje obtenido del consenso entre los árboles (arriba) y el del soporte filogenético proporcionado por el *bootstrap* (abajo).

En la Figura 1.B se muestra el resultado del análisis mediante inferencia bayesiana realizado sobre el conjunto total de caracteres, habiéndose descartado el resultado del análisis de acuerdo a una posible segregación de caracteres en función de las castas y en función de los tagmas, de acuerdo a la fórmula de Goldman. Los análisis convergieron en un árbol con un LogL (máxima verosimilitud de las cadenas frías) de 545.89 y un valor de longitud del árbol (TL) de 5.08 ± 2.76 . Los valores de las probabilidades posteriores de las ramas han sido incluidos en la figura correspondiente.

Debido a la similitud de los resultados obtenidos con el criterio de parsimonia y el bayesiano, se ha reconstruido un árbol consenso de ambas aproximaciones (Figura 1.C). Sobre las ramas se han incluido los valores obtenidos de consenso en el análisis de parsimonia y, por debajo, primero el soporte ofrecido por el análisis *bootstrap* y más abajo la probabilidad posterior de la inferencia bayesiana.

Según los resultados obtenidos, los géneros *Goniomma* y *Oxyopomyrmex* se separan de los grupos externos *A. senilis*, *M. barbarus* y *S. debile* con un buen soporte filogenético, formando un grupo monofilético. No obstante, el género *Goniomma* se muestra como un grupo parafilético, incluyéndose dentro de él las dos especies seleccionadas del género *Oxyopomyrmex*. La serie de caracteres que definen esta separación comprende principalmente la menor distancia de los ojos a la inserción mandibular, la forma de lágrima que éste posee, así como su gran tamaño respecto a la cabeza; también, la presencia de un psammóforo más o menos desarrollado y el estado aclarado del color en zonas de articulación y tarsos respecto del resto del cuerpo.

Goniomma decipiens se encuentra separada del resto de especies del género, posiblemente debido a la exclusividad de algunos de sus caracteres, como la presencia de una carena longitudinal frontal, un pronoto estriado sólo en la parte anterior, un cuerpo bicolorado con el tórax notablemente rojizo o un propodeo liso en vista dorsal. A pesar de ello, forma una politomía con un clado sin soporte compuesto por *G. baeticum* y *G. hispanicum*, y otro clado resultante del resto de *Goniomma* y *Oxyopomyrmex*.

Goniomma baeticum y *G. hispanicum* aparecen en un mismo clado, siendo relativamente escaso el soporte que obtiene. Aunque estas especies presentan una gran similitud morfológica, como, por ejemplo, en el número más reducido de dientes (5-6) respecto a otras especies, se pueden encontrar algunas variaciones en el estado de los caracteres. A grandes rasgos generales, *G. baeticum* posee una escultura ligeramente más patente en algunas de sus estructuras, además de un espolón más pectinado en el tercer par de patas y unas espinas epinotales no tan alargadas, sino más gruesas y triangulares.

La agrupación del resto de especies de *Goniomma* y *Oxyopomyrmex* vendría dada por la semejanza de algunos de sus caracteres, como la tendencia a la reducción de tamaño o el menor grado de desarrollo de la escultura y de algunas formas corporales, sobre todo en las castas reproductoras. Aun así, las dos especies del género *Oxyopomyrmex* (que aparecen juntas con un buen soporte filogenético) presentan rasgos exclusivos, como un número de once artejos antenales en contraste con los doce propios de *Goniomma* y un tamaño corporal en todas sus castas mucho más reducido. Las diferencias interespecíficas atienden a la variación en la coloración y en la escultura del epinoto.

Este clado formaría un grupo hermano con el resto de especies del género *Goniomma*, este último sin apoyo. Así, *G. compressisquama* y *G. collingwoodi* aparecen próximas a *G. blanci* y *G. kugleri*, quedando estas dos últimas agrupadas con un soporte suficiente aportado por el análisis de inferencia bayesiana, pero no por el análisis de *bootstrap* (Figura 1). La cercanía en el árbol de estas especies se debe, en rasgos generales, a una reducción en la escultura corporal de algunas de ellas, aunque la separación se basa principalmente en caracteres de las castas reproductoras y no en rasgos propios de las obreras. Si bien esta agrupación apenas presenta soporte filogenético, se pueden encontrar diferencias entre estos taxones, como la posición intermedia de los ojos en *G. compressisquama*, así como su marcada depresión mesopropodeal de 90°, y una cintura caracterizada por una escama peciolar aplanada y un pequeño rodete en el postpeciolo. *Goniomma collingwoodi* se

asemeja a *G. kugleri* en algunos aspectos, como la ausencia de escultura del mesosoma en vista dorsal, si bien la diferente posición de los ojos respecto a la inserción mandibular no concuerda con su proximidad al grupo *blanci*. Por último, *G. blanci* y *G. kugleri*, que conforman clásicamente el grupo *blanci*, se podrían agrupar en función de la posición de los ojos cercana a la inserción mandibular y un perfil del clépeo cóncavo, pero seguirían manteniendo diferencias como una diferente intensidad del color de las patas respecto al resto del cuerpo o una menor escultura en *G. kugleri* y la presencia de unas sedas muy cortas en los ojos compuestos en el caso de *G. blanci*.

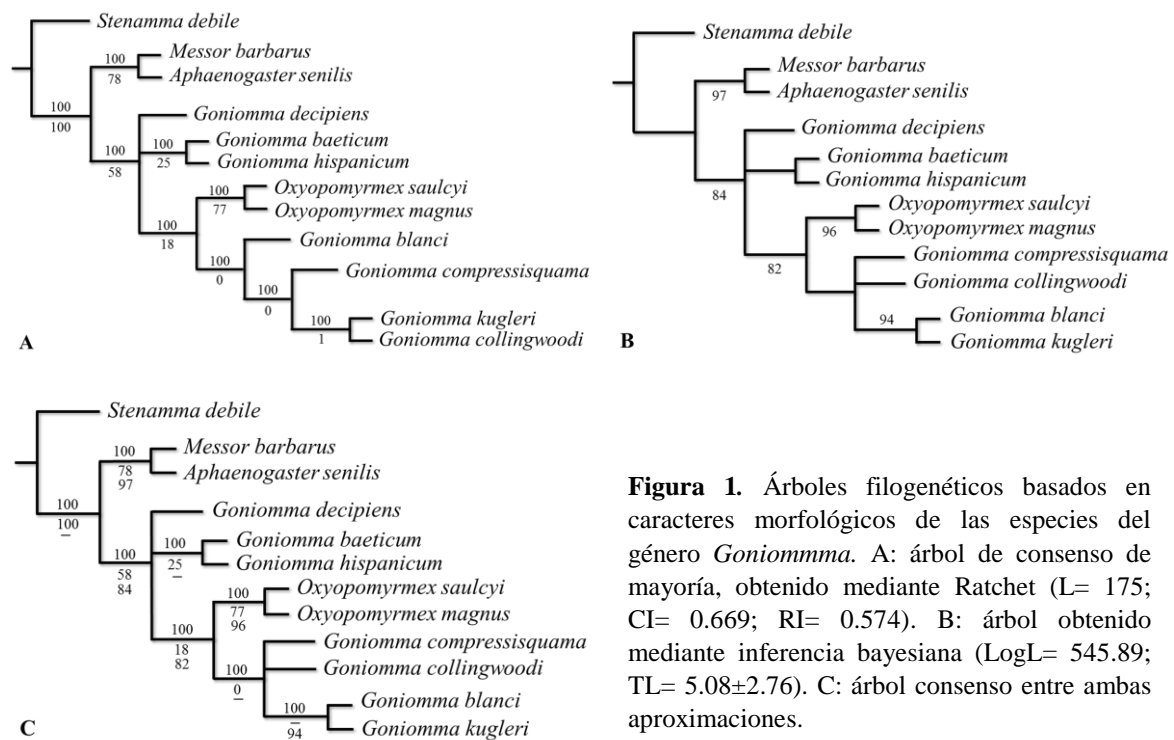


Figura 1. Árboles filogenéticos basados en caracteres morfológicos de las especies del género *Goniomma*. A: árbol de consenso de mayoría, obtenido mediante Ratchet (L= 175; CI= 0.669; RI= 0.574). B: árbol obtenido mediante inferencia bayesiana (LogL= 545.89; TL= 5.08±2.76). C: árbol consenso entre ambas aproximaciones.

b. Análisis biogeográficos

i. Análisis de Parsimonia de Endemismos

El PAE realizado tomando cuadrículas de similar tamaño como unidad de estudio geográfico dio lugar a tres cladogramas igualmente parsimoniosos, todos ellos con una L= 21 pasos (836,363 árboles prospectados). Un análisis de *bootstrap* añadió soporte a diversos clados de este árbol. Por consenso de mayoría se obtuvo un solo árbol (Figura 2.A). Por otro lado, el análisis de la matriz de datos correspondiente a la variante donde se toman áreas biogeográficas tradicionales como unidad de estudio, permitió obtener un solo árbol de L = 20 (824,509 árboles prospectados), cuyas ramas quedan soportadas, así mismo, por un análisis *bootstrap* (Figura 2.B). Debido a la similitud de los resultados de ambas aproximaciones, se

decidió elaborar un árbol consenso con el fin de simplificar el análisis y su comprensión en un escenario común congruente (Figura 2.C).

Del análisis del cladograma consenso (Figura 2.C) se interpreta la existencia de dos grupos de áreas geográficas bien diferenciadas: 1) una vertiente oriental, que comprendería la Península de Anatolia (PA), la Península Balcánica (PB) y la isla de Creta (Cre); y, 2) una vertiente occidental, definida por la Península Ibérica (PI), el Norte de África occidental (NAoc) y la isla de Sicilia (Sic). Las demás áreas geográficas aparecen sin agrupaciones, lo que indica, o bien que no hay taxones presentes en ellas, como en el caso de las islas de Córcega (Cor) y Cerdeña (Cer), la Península Itálica (PIT) y el Norte de África oriental (NAor), o que las especies presentes en ellas son exclusivas de esas áreas, como en Oriente Próximo (OP) y la isla de Chipre (Chi) (Figura 3). La Figura 2.B, resultado de tomar como unidad de estudio áreas geográficas tradicionales, plantea la posibilidad de interpretar la situación de Cre como un área aislada de endemismo. La Figura 2.A presenta el resultado del enfoque con cuadrículas como unidad de estudio y expone un escenario muy similar. Análogamente al resultado de la anterior aproximación, se forman dos grupos de cuadrículas asociadas a las dos vertientes: C11, C6 y C5 definirían la parte oriental y C1, C2, C3, C4, C7 y C8 el *extremo occidental*, quedando C12 como cuadrante exclusivo para algunas especies y C10 sin taxones presentes.

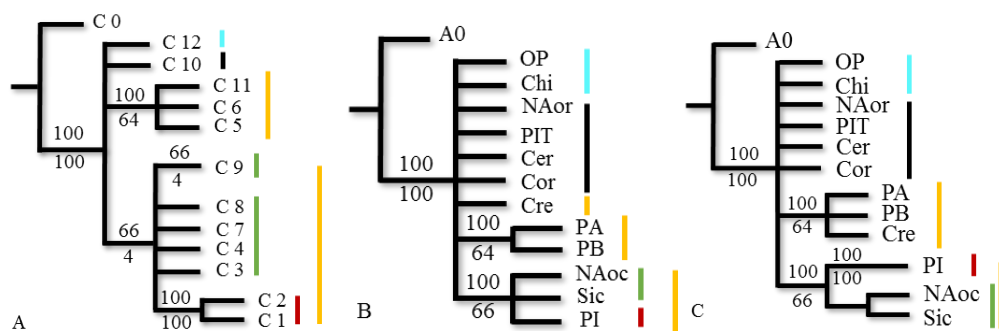


Figura 2. Cladogramas de áreas de endemismos. A: cladograma resultado de tomar cuadrículas como unidad de estudio. B: resultado de tomar áreas geográficas tradicionales como unidad de estudio. C: cladograma consenso entre las dos aproximaciones. Los colores relacionan las cuadrículas con las correspondientes áreas geográficas. En la Figura 3 se muestra su representación sobre el mapa.

ii. Análisis panbiogeográfico

El resultado de haber aplicado el concepto panbiogeográfico del trazo individual permite interpretar la relación de los taxones objeto de estudio con su distribución en un espacio geográfico. En este caso, se genera un trazo individual que recorre la cuenca mediterránea de manera transversal, teniendo como extremos PI y OP (Figura 4).

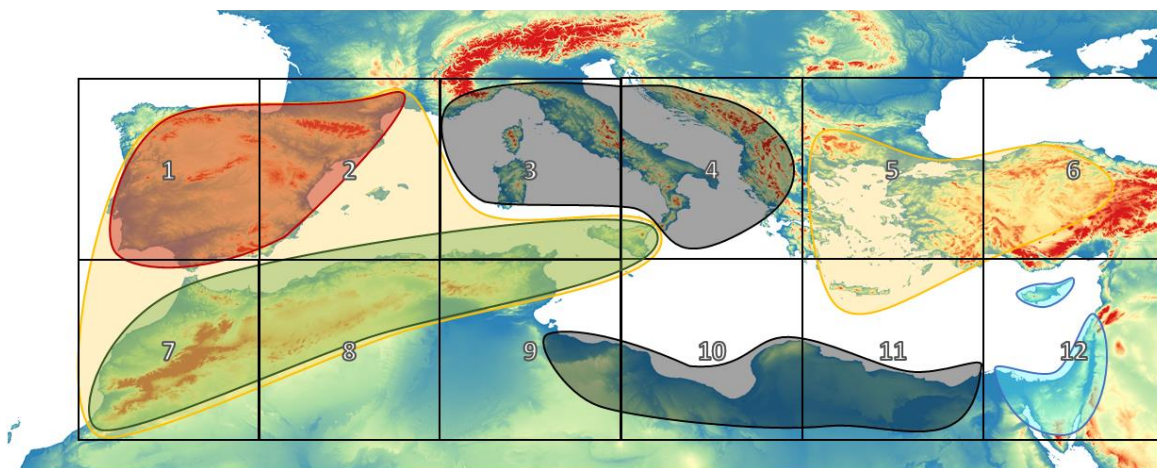


Figura 3. Interpretación de las áreas de endemismo resultantes del análisis PAE. Amarillo: áreas de endemismo principales. Rojo: área de endemismo PI. Verde: regiones de NAoc y Sic. Azul: regiones de Chi y OP. Negro: regiones de Cor, Cer y PI (arriba) y NAor (abajo).

A lo largo de esta línea se encuentran tres centros de masa correspondientes a zonas de mayor diversidad taxonómica. En la vertiente occidental, ocupando el centro y sureste de PI, se sitúa un centro de masas definido en su mayoría por las especies del género *Goniomma*: *G. blanci*, *G. kugleri*, *G. hispanicum*, *G. baeticum*, *G. decipiens*, *G. compressisquama* y *G. collingwoodi*, y, además, *O. saulcyi* y *O. magnus*. Un segundo centro de masas se encuentra sobre el norte de África (centrado en Túnez), donde predominan las especies del género *Oxyopomyrmex*: *O. nigripes* Santschi, 1907, *O. nitidior* Santschi, 1910 y *O. emeryi* Santschi, 1908. Junto a ellas se halla *G. punicum* (Forel, 1907). Por último, un tercer centro de masas situado en la vertiente oriental del Mediterráneo comprende las áreas geográficas de PB, PA, Cre, Chi y la región de OP. El conjunto de especies que lo componen responde únicamente al género *Oxyopomyrmex*: *O. krueperi* Forel, 1911, *O. laevibus* Salata & Borowiec, 2015, *O. polybotesi* Salata & Borowiec, 2015, *O. pygmalioni* Salata & Borowiec, 2015, *O. oculatus* André, 1881 y *O. negevensis* Salata & Borowiec, 2015. Se han dibujado dos líneas de base en el trazo individual, entre los tres centros de masas, no por correlacionarse con algún accidente geográfico o acontecimiento geológico conocidos con importancia para el grupo, sino como resultado de intentar orientar el trazo desde los tres diferentes centros de masa.

6. DISCUSIÓN

a. Estudios filogenéticos

La topología del cladograma resultante del análisis filogenético basado en caracteres morfológicos (Figura 1.C) es similar a la propuesta por Reyes *et al.* (2016), que basa su estudio en caracteres moleculares. Si bien en ambos trabajos, los géneros *Goniomma* y *Oxyopomyrmex* forman con un gran soporte un grupo monofilético separado de los grupos

externos *Aphaenogaster*, *Messor* y *Stenamamma*, en el estudio con base en la morfología, *O. magnus* y *O. saulcyi* aparecen dentro del género *Goniomma* como un grupo hermano de la rama compuesta por *G. compressisquama*, *G. collingwoodi*, *G. blanci* y *G. kugleri*. La semejanza morfológica de estas especies se ve reflejada en la proximidad de las ramas. Sin embargo, los análisis moleculares, más precisos en cuanto a la diferenciación y a las relaciones filogenéticas entre especies, separan ambos géneros en dos clados bien diferenciados, aunque señalan que son parientes cercanos (Moreau *et al.*, 2006; Ward *et al.*, 2015).

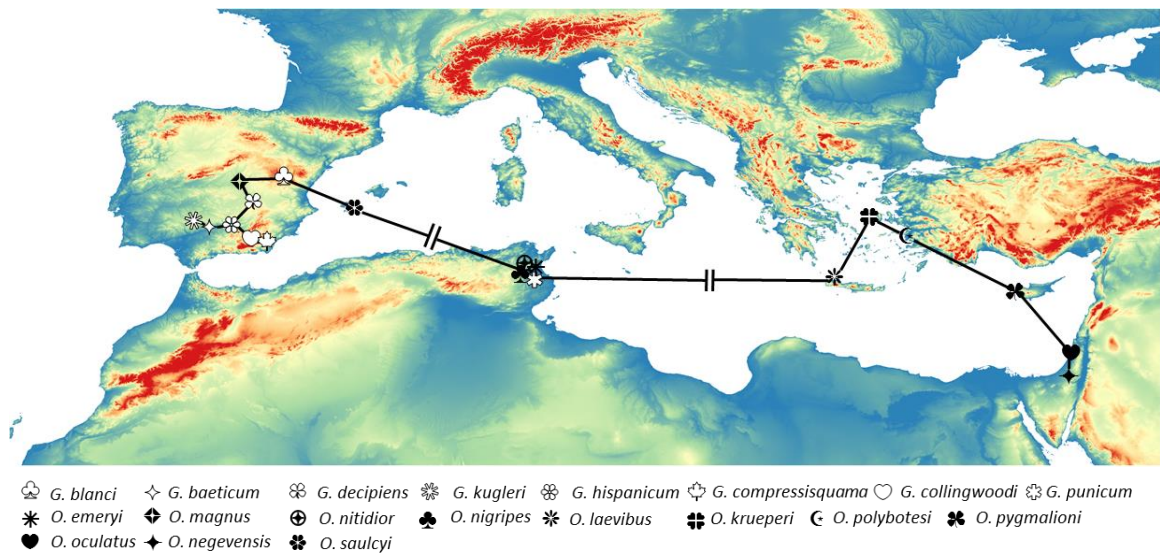


Figura 4. Trazo individual resultado del análisis panbiogeográfico. Los símbolos blancos representan los centroides de las áreas de distribución de las especies del género *Goniomma*, en negro, los referentes al género *Oxyopomyrmex*. Las líneas de base se identifican por las dos rayas paralelas presentes en su mitad.

Tanto el resultado de la filogenia morfológica (también en Collar *et al.*, 2017, inédito) como el del análisis filogenético de caracteres moleculares (Reyes *et al.*, 2016) se ajustan al planteamiento clásico de Santschi (1929), de manera que el grupo *blanci*, definido por las especies *G. blanci* y *G. kugleri*, se encuentra alejado de las especies *G. baeticum* y *G. hispanicum*, que componen el grupo no-*blanci*. *Goniomma decipiens*, aceptada dentro de este último grupo, quedaría en una posición cercana a éste en el análisis filogenético con base en la morfología, pero debido a una serie de caracteres exclusivos, como la carena frontal, un cuerpo bicolorado o una escultura más suave, se presenta en una rama separada del resto de taxones.

Considerando el resultado del presente trabajo, las especies *G. compressisquama* y *G. collingwoodi* se colocan en el árbol filogenético entre los dos grupos clásicos antes descritos, aunque su posición es más cercana al grupo *blanci*. Esta semejanza podría ser debida

principalmente al menor grado de desarrollo de la escultura corporal y a un reducido tamaño, como el de *G. kugleri*.

El resultado informa acerca de una tendencia general hacia la reducción de tamaño y en menor medida a la reducción de escultura en el género *Goniomma* y de la similitud de las especies *O. saulcyi* y *O. magnus* con estas formas. Asimismo, se observa que la posición de los ojos compuestos tendería a acercarse a la inserción mandibular, encontrando en la parte basal de la filogenia las especies *G. baeticum*, *G. hispanicum* y *G. decipiens*, cuyos ojos presentan una mayor distancia a la inserción mandibular respecto a las especies *G. blanci* y *G. kugleri*, situadas en la rama más distal del árbol. Mientras que la posición intermedia de los ojos en *G. compressisquama* sí queda reflejada en la filogenia, al situarse entre estos dos estados, *G. collingwoodi*, que presenta sus ojos alejados de la inserción, no terminaría de encajar en esta aproximación. Se confirma la presencia de quetas en los ojos de los ejemplares (obreras) de *G. blanci* depositados en la colección de entomología UCME, advertida por Espadaler & Muñoz Batet (1979).

Sin embargo, existen otros muchos caracteres compartidos entre un gran número de taxones a lo largo del árbol y hay descritos poca cantidad de caracteres realmente explicativos, por lo que no permiten establecer una sólida hipótesis acerca de la historia evolutiva del género. Además, la inclusión de *Oxyopomyrmex* dentro del grupo que engloba a las especies de *Goniomma*, así como la falta de soporte filogenético en muchas partes del árbol, ponen de manifiesto la carencia de datos que probablemente permitirían realizar una mejor aproximación a la historia evolutiva del grupo, como la ausencia de las descripciones de las castas reproductoras en *G. decipiens* y *G. collingwoodi* y de los machos en el caso de *G. compressisquama*. La búsqueda de otros caracteres tanto morfológicos como moleculares (aparte de los del COI, única secuencia utilizada en la filogenia de Reyes *et al.*, 2016) o la adición de nuevos taxones no presentes en PI (*Goniomma punicum*, las descritas de forma clásica como *Goniomma otini* y *Goniomma tunetica*, y otras especies del género *Oxyopomyrmex*) podrían esclarecer algunas de las incógnitas que surgen en el trabajo.

La filogenia molecular del género *Goniomma* no se debería entender sin las evidencias morfológicas que aportan los estudios taxonómicos. De esta manera el análisis filogenético basado en caracteres morfológicos es un complemento fundamental para los estudios moleculares.

b. Hipótesis biogeográficas

i. Análisis de Parsimonia de Endemismos

El método PAE responde a un procedimiento amplio, y, dependiendo del enfoque, en ocasiones no se recogen con exactitud las relaciones biogeográficas entre las áreas y las especies. El tamaño de las unidades puede influir, ya que en algunos casos las áreas geográficas abarcan un territorio más grande que las cuadrículas (Montiel-Canales *et al.*, 2016). Por ello, la realización de diferentes aproximaciones permitiría obtener probablemente una hipótesis mejor definida. Así, en el presente estudio se han llevado a cabo dos aproximaciones, cuyos resultados son concordantes y plantean escenarios complementarios.

Según la aproximación con base en áreas geográficas tradicionales, al tomar como unidad el NAoc, ésta aparece englobada en una gran área de endemismo junto a PI y Sic, mientras que el enfoque basado en las cuadrículas como unidad de estudio muestra un escenario en el que el NAoc quedaría distribuido en tres cuadrantes (C7, C8 y C9), Sic en dos (C3 y C4) y PI en otros dos (C1 y C2), que forman un clado separado (ver Figura 2.A). En este contexto, el cuadrante 9, que aparece aislado en una rama, correspondería a la región de Túnez, que es centro de endemidad al presentar hasta tres especies exclusivas, si bien queda englobada dentro del NAoc desde la perspectiva que ofrece el enfoque con áreas geográficas. Por otro lado, PI (C1 y C2) se reafirma como una zona de endemidad desde ambos enfoques, ya que, en los dos casos, quedan separados con un gran soporte. El resto de cuadrantes del clado (C3 y C4, C7 y C8) corresponden a áreas ocupadas por una o dos especies: Sic, Argelia y Marruecos respectivamente. El problema que surge con el análisis de cuadrantes es que, en algunos casos, sólo una pequeña porción del mismo está ocupada, pudiendo sobreestimarse el número de especies en el área geográfica. Es el caso de C3, C4 y C11, donde la presencia de alguna especie queda relegada a una ínfima región de tierra. El análisis con áreas geográficas como unidad de estudio es más preciso en este sentido y permite detallar aquellas regiones que no poseen ninguna especie (Cor, Cer, PI y el NAor) o que tienen especies exclusivas (Chi, Cre y OP). Por último, ambos enfoques vuelven a coincidir delimitando un área de endemismo en la vertiente oriental que queda definida por PB y PA, con la posibilidad de interpretar que Chi se encuentre dentro de ella dependiendo de la aproximación.

territorio peninsular con el norte de África en términos biogeográficos y explicaría la amplia distribución de especies como *G. hispanicum* u *O. saulcyi*.

Por otro lado, Salata & Borowiec (2015), identifican dos centros de diversidad para el género *Oxyopomyrmex*: uno en el Norte de África occidental y otro en la vertiente oriental de la cuenca mediterránea, los cuales constituirían los dos restantes centros de masas resultado del análisis de trazos.

De forma clásica, la línea de base correspondería a un evento causante de una posible fragmentación del área ancestral del taxón. Aunque *a priori* las dos líneas de base trazadas en la figura no se pueden correlacionar con ningún acontecimiento histórico, sí podrían ayudar en el planteamiento de hipótesis evolutivas que dieran explicación a la distribución actual de los taxones objeto de estudio en este trabajo.

iii. Evolución y biogeográfica de los géneros Goniomma y Oxyopomyrmex

La divergencia de un ancestro común a los géneros *Goniomma* y *Oxyopomyrmex* de las posibles variantes biogeográficas paleártica y/o neártica con respecto a los géneros más próximos (*Messor* y *Aphaenogaster*) habría ocurrido hace 35 Ma aproximadamente, dando lugar a un linaje exclusivamente paleártico (Moreau *et al.*, 2006; Ward *et al.*, 2015). Teniendo en cuenta la distribución actual de *Goniomma* y *Oxyopomyrmex* y su separación en torno a unos 15 Ma, el ancestro común tendría que haberse situado en alguna parte de la cuenca mediterránea entre el Eoceno Tardío-Oligoceno Temprano (35 Ma) y el Mioceno Medio (15 Ma).

Al igual que algunos taxones animales como ciertos mamíferos paleárticos (Oosterbroek & Arntzen, 1992), la colonización del Mediterráneo por parte de este ancestro en busca de hábitats más cálidos y xéricos donde poder refugiarse de las glaciaciones, podría haberse producido a partir de Europa central durante el Oligoceno y Mioceno Temprano, separándose en dos formas a partir de los Alpes: una variante occidental en PI y otra oriental en la región Balcánica, que corresponderían a los dos géneros actualmente presentes en esas regiones (*Goniomma* y *Oxyopomyrmex*, respectivamente). En épocas posteriores habrían colonizado el sur del Mediterráneo (ver FIG. 17 en Oosterbroek & Arntzen, 1992). Este escenario pasaría por alto las preferencias ecológicas de los dos géneros actuales, los cuales se encuentran en ambientes abiertos termófilos, dunas y orillas de ríos, con suelos pedregosos y arenosos y una composición florística limitada a arbustos y garrigas abiertas, si bien las

encontradas en formaciones arbóreas más complejas, restringían su localización a los claros y pistas despejadas (Espadaler, 1984, 1985; Tinaut *et al.*, 1994; Lebas *et al.*, 2016). De esta forma, los Alpes y los Pirineos, junto con los largos periodos en los que los valles del Po y del Ródano se encontraron sumergidos (Espadaler, 1981), así como el resto de la Península Itálica, no habrían dejado pasar a las hormigas a ambientes más favorables del sur.

Por otro lado, según otra posible hipótesis, más probable, la dispersión por la cuenca mediterránea de numerosos taxones de fauna pudo ser posible después del Oligoceno Tardío-Mioceno Temprano, cuando se formó una conexión terrestre formada por lo que hoy conocemos como las penínsulas de Anatolia y Balcánica, que conectaban Oriente Medio con el Mediterráneo (Oosterbroek & Arntzen, 1992). El ancestro común, de origen paleártico-oriental y con afinidad euroturánica, en una fase de colonización y con la posibilidad de ocupar nichos ecológicos favorables, habría llegado hasta una primitiva región Balcánica y de Anatolia. Las grandes cadenas montañosas y zonas sumergidas habrían impedido su expansión hacia el norte de Europa, de manera similar a lo que podría haber ocurrido con los géneros de coleópteros *Elaphocera* y *Ceramida*, otros escarabajos coprófagos o, incluso, salamandras (Giacoma & Balletto, 1988; Lumaret, 1991; Sanmartín, 2003). Todavía durante el Mioceno Temprano, ya fuera por una vía a través del Norte improbable o gracias a puentes originados por la constante unión y desunión de pequeñas masas de tierra en la cuenca oeste del Mediterráneo (Scotese, 2017), el ancestro podría haber continuado su expansión hacia el oeste y colonizado PI, formándose el género ancestral de *Goniomma* (ver FIG.14. C en Oosterbroek & Arntzen, 1992).

A mediados del Mioceno y de acuerdo con la fecha de divergencia estimada en 15 Ma para los géneros *Goniomma* y *Oxyopomyrmex* (Ward *et al.*, 2015), las poblaciones que ocupaban la geografía ibérica habrían ido quedando cada vez más aisladas de aquel ancestro que ocupaba una vertiente más oriental. Estas diferencias se acusarían en el Mioceno Tardío-Plioceno con la formación de complejos montañosos en la placa Balcánica (Neubauer *et al.*, 2015) o la reestructuración de los Alpes (De Jong, 1998). Como ocurre con la subfamilia de escarabajos Pachydeminae, los géneros de hormigas *Goniomma* y *Oxyopomyrmex* no se han encontrado en la Península Itálica, y parece insólito que pueda ser debido a una falta de esfuerzo de muestreo (Espadaler, 1981). Ni en el Mioceno Temprano, cuando los valles del Po y Ródano estaban inundados (Espadaler, 1981), ni en el Mioceno Medio y Tardío, tanto por encontrarse inundada durante largos periodos de tiempo como por el efecto barrera de los Alpes, las hormigas no habrían tenido la oportunidad de colonizar dicha región. Así, el género

ancestral de *Oxyopomyrmex* habría quedado relegado a la parte este de la cuenca mediterránea y durante el Mioceno Tardío habría sufrido procesos de especiación, al formarse las penínsulas Balcánica y de Anatolia, lo que explicaría la distribución actual de este centro de endemismo. Paralelamente, durante el Mioceno Medio-Pleistoceno, el género se habría extendido por Oriente Próximo llegando al Norte de África occidental. Que no haya presencia de estos taxones en Libia y Egipto podría explicarse por la carencia de conocimiento de los formícidos de la región (Espadaler, 1981) o por la generación de unas condiciones demasiado xéricas a lo largo de los últimos 7 millones de años. La expansión del género *Oxyopomyrmex* podría haberse visto potenciada a finales del Mioceno y principios del Plioceno con la llamada “crisis de salinidad del Messiniense” (Krijgsman, 2002) lo que explicaría la presencia de algunas especies en PI, Sur de Francia y Sicilia (Salata & Borowiec, 2015). De la misma manera, el género *Goniomma*, que habría quedado aislado en PI, viendo dificultada su dispersión hacia el Norte debido a la presencia de los Pirineos, sí podría haber pasado al Norte de África y haberse extendido en la parte occidental de este territorio. La presencia de *G. blanci*, *G. hispanicum* y *O. saulcyi* en la región mediterránea de Francia se podría explicar por episodios relativamente recientes de colonización que llevasen a las hormigas a bordear la vertiente oriental de los Pirineos encontrando zonas abiertas y ambientes cálidos cerca de la costa. La gran concentración de especies (7) en la geografía peninsular la sitúan como un centro de endemismo importante para este género. La diferenciación morfológica, a pesar de ser notable entre algunas especies, es confusa en otras, pudiendo ser debida a diferentes causas hipotéticas, como fenómenos de hibridación local, especiación clinal o que no existiera una presión diferencial muy grande en las distintas zonas de especiación pese al aislamiento geográfico, u otras desconocidas.

La hipótesis que sitúa la formación de los géneros *Goniomma* y *Oxyopomyrmex* en torno al Plioceno y cuyo centro de origen estaría en el sur de PI y zona del Rif (Espadaler, 1981) podría explicar la distribución de algunas especies como, *G. hispanicum* u *O. saulcyi*, muy extendidas en esta zona de endemismo, así como un posible proceso de expansión de otros taxones hacia la vertiente este de la cuenca mediterránea. Sin embargo, los análisis moleculares muestran un origen más tardío (Mioceno Medio), y, tanto la distribución conocida actualmente como el número de especies bien definidas, han aumentado en los últimos cuarenta años. Algunos casos, como la presencia de *Oxyopomyrmex* en las Islas Canarias o de *Goniomma* en Israel son difíciles de resolver, y pueden estar debidos a causas desconocidas o a fallos de identificación. Y, por último, no hay que desdeñar que los procesos

históricos más actuales hayan podido desempeñar además un papel crucial en la distribución de estos géneros, es decir, la existencia de causas antrópicas que puedan haber contribuido a la extinción, colonización o movimientos de las especies de *Goniomma* en tiempos históricos.

c. Futuros estudios

Goniomma es un género de hormigas aun poco conocido tanto por su peculiar biología (Bernard, 1967; Espadaler, 1981) como por las dificultades de su taxonomía, que se reflejan en su historia nomenclatural (Bolton, 2016) y se acentúan con las discrepancias de diferentes criterios taxonómicos (Acosta, 1981; Cagniant, 2006). El descubrimiento de nuevas especies en las últimas décadas (Reyes et al., 1987; Espadaler, 1997; Tinaut et al., 1994) y el comienzo del estudio filogenético desde una perspectiva molecular (Reyes *et al.*, 2006) ha permitido esclarecer algunas incógnitas.

La continuidad de futuros estudios filogenéticos basados en nuevos caracteres moleculares y su complementación con nuevas aproximaciones morfológicas, permitirían desentrañar la historia evolutiva de estas tan interesantes hormigas, así como dilucidar los patrones y procesos biogeográficos que las han llevado a distribuirse en el Mediterráneo de manera tan peculiar.

7. CONCLUSIONES

- La filogenia basada en caracteres morfológicos se asemeja a la filogenia basada en caracteres moleculares (COI).
- *Oxyopomyrmex saulcyi* y *O. magnus* comparten caracteres próximos a *Goniomma blanci*, *G. kugleri*, *G. collingwoodi* y *G. compressisquama*.
- Atendiendo a los caracteres morfológicos estudiados se separan dos grupos: *G. hispanicum*, *G. baetiucm* y *G. decipiens* (grupo no *blanci*) y por otro lado *G. blanci* y *G. kugleri* (grupo *blanci*). *Goniomma collingwoodi* y *G. compressisquama* se encuentran entre los dos grupos clásicos.
- Los dos enfoques del PAE utilizados en este estudio presentan un área de endemismo en la vertiente oriental de la cuenca mediterránea (penínsulas Balcánica y de Anatolia y la isla de Chipre), y otra en la vertiente occidental (Península Ibérica, el Norte de África occidental y la isla de Sicilia).
- El análisis pangeográfico de trazos se correlaciona con el resultado del PAE.

- El ancestro común de *Goniomma* y *Oxyopomyrmex* tendría que haberse situado en la cuenca mediterránea entre el Eoceno Tardío-Oligoceno Temprano (35 Ma) y el Mioceno Medio (15 Ma).
- El ancestro común, posiblemente de origen paleártico-oriental y con afinidad euroturánica, podría haber llegado desde regiones orientales y haberse distribuido por una cuenca mediterránea primitiva.
- A mediados del Mioceno, los géneros *Goniomma* y *Oxyopomyrmex* se habrían diversificado, quedando el primero relegado a la Península Ibérica y el segundo distribuido más ampliamente por la cuenca mediterránea.
- Futuros estudios filogenéticos basados en caracteres moleculares, junto con el apoyo de filogenias morfológicas permitirían dilucidar la historia evolutiva y biogeográfica de los géneros *Goniomma* y *Oxyopomyrmex*.

8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ACOSTA SALMERÓN, F. J. 1982. Sobre los caracteres morfológicos de *Goniomma*, con algunas sugerencias sobre su taxonomía. *Revista Española de Entomología*, 57:7-14.
- Antweb*. [En línea] California Academy of Sciences. <https://www.antweb.org>. [Consultada: 27-06-2017].
- BERNARD, F. 1968. *Les fourmis d'Europe occidentale et septentrionale. Faune del'Europe et du Bassin Méditerranéen*. 411 págs. Masson. París.
- BINGHAM, C. T. 1903. *The fauna of British India, including Ceylon and Burma. Hymenoptera, Vol. II. Ants and Cuckoo-wasps*. 506 págs. Taylor and Francis. London
- BOLTON, B. 2016. *An online catalog of the ants of the world*. [En línea] California Academy of Sciences. <http://antcat.org>. [Consultada: 27-06-2017].
- BRADY, S.G. 2003. Evolution of the army ant syndrome: The origin and long-term evolutionary stasis of a complex of behavioral and reproductive adaptations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100: 6575–6579.
- CAGNIANT, H. 2006. Liste actualisee des fourmis du Maroc (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecologische Nachrichten*, 8: 193-200.
- CASAGRANDA, M. D., TAHER, L., & SZUMIK, C. A. 2012. Endemicity analysis, parsimony and biotic elements: a formal comparison using hypothetical distributions. *Cladistics*, 28(6): 645-654.

- CHENUIL, A., & MCKEY, D. B. 1996. Molecular Phylogenetic Study of a Myrmecophyte Symbiosis: Did *Leonardoxa*/Ant Associations Diversify via Cospeciation? *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 6(2): 270-286.
- COLLAR, D. L., TAPETADO, D. G., AMORE, V., MARTÍNEZ-IBÁÑEZ, M. D., ESPADALER, X. & CABRERO-SAÑUDO, F. J. 2016. Patrones de distribución potencial del género *Goniomma* Emery, 1895. *Iberomyrmex*, 8: 46-47.
- CRAW, R. C., J. R. GREHAN Y M. J. HEADS. 1999. *Panbiogeography: Tracking the history of life*. 229 págs. Oxford University Press. Oxford.
- CRISCI, J. V.; L. KATINAS & P. POSADAS. 2000. *Introducción a la teoría y práctica de la biogeografía histórica*. Sociedad Argentina de Botánica. Buenos Aires
- CROIZAT, L. 1958. *Panbiogeography: The Old World*. (Vol. 2). Publicado por el autor. Caracas.
- CROIZAT, L. 1964. *Space, time, form: The biological synthesis*. 881 págs. Publicado por el autor. Caracas.
- DE JONG, H. 1998. In search of historical biogeographic patterns in the western Mediterranean terrestrial fauna. *Biological Journal of the Linnean Society*, 65: 99–164.
- DUBOIS, M. B. 1998. A revision of the ant genus *Stenammina* in the Palaearctic and Oriental regions (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae). *Sociobiology*, 32:193-403.
- EMERSON, B. C. 2002. Evolution on oceanic islands: molecular phylogenetic approaches to understanding pattern and process. *Molecular ecology*, 11(6): 951-966.
- EMERY, C. 1889. Intorno ad alcune formiche della fauna paleartica. *Annali del Museo Civico di Storia Naturale*, 27:439-443.
- EMERY, C. 1895. Beiträge zur Kenntniss der nordamerikanischen Ameisenfauna. *Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere* 8:257-360.
- EMERY, C. 1908. Beiträge zur Monographie der Formiciden des paläarktischen Faunengebietes. (Hym.) Teil III. *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, 1908:437-465
- ESCALANTE, T. & J. J. MORRONE. 2003. ¿Para qué sirve el análisis de parsimonia de endemismos? En: MORRONE, J. J. & LLORENTE BOUSQUETS, J. Eds. *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*. págs. 167-172. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- ESPADALER, X. 1981. Les formigues granivores de la Mediterrània occidental. *Treballs de la Institució Catalana d'Historia Natural*, 9: 39-44
- ESPADALER, X. 1984. *Leptothorax nadigi* Kutter, 1925 y *Goniomma blanci* (André, 1881). *Boletín de la Asociación española de Entomología*, 8: 135-141.

- ESPADALER, X. 1985. *Goniomma kugleri*, a new granivorous ant from the Iberian Peninsula (Hymenoptera: Formicidae). *Israel Journal of Entomology*, 19: 61-66.
- ESPADALER, X. 1997. Diagnósis preliminar de siete especies nuevas de hormigas de la Península Ibérica. *Zapateri. Revista Aragonesa de Entomología*, 6:151-153.
- ESPADALER, X., & MUÑOZ BATET, J. 1979. *Goniomma blanci* (André, 1881) (Hymenoptera, Formicidae). *Boletín de la Asociación española de Entomología*, 3: 11-15.
- FOREL, A. 1892. Quelques fourmis de la faune méditerranéenne. *Annales de la Société Entomologique de Belgique*, 36:452-457.
- FOREL, A. 1904. Miscellanea myrmécologiques. *Revue Suisse de Zoologie*, 12(1): 1-52.
- FOREL, A. 1905. Miscellanea myrmécologiques II. *Annales de la Société Entomologique de Belgique*, 49:155-185.
- GIACOMA, C. & BALLETTTO, E. 1988. Phylogeny of the salamandrid genus *Triturus*. *Bolletino di zoologia*, 55: 337-358
- GOLDMAN, N. 1993. Statistical tests of models of DNA substitution. *Journal of molecular evolution*, 36(2):182-198.
- GÓMEZ, K., & ESPADALER, X. 2007. *Hormigas. org*. [En línea]. Asociación Ibérica de Mirmecología. Girona. <http://www.hormigas.org> [Consultada: 20-06-2017]
- HAUSDORF, B., & HENNIG, C. 2003. Biotic element analysis in biogeography. *Systematic Biology*, 52(5): 717-723.
- HAUSDORF, B., & HENNIG, C. 2003. Biotic element analysis in biogeography. *Systematic Biology*, 52(5): 717-723.
- HENSEN, I. 2002. Seed predation by ants in south-eastern Spain (Desierto de Tabernas, Almería). *Anales de Biología*, 24: 89-96.
- HÖLLDOBLER, B., & WILSON, E. O. 1990. *The ants*. 732pps. Harvard University Press. Cambridge
- HUANG, X. L., QIAO, G. X., & LEI, F. M. 2010. Use of parsimony analysis to identify areas of endemism of Chinese birds: implications for conservation and biogeography. *International Journal of Molecular Sciences*, 11(5): 2097-2108.
- KELLER, R. A. 2011. A phylogenetic analysis of ant morphology (Hymenoptera: Formicidae) with special reference to the poneromorph subfamilies. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 355: 1-90.
- KRIJGSMAN, W. 2002. The Mediterranean: Mare Nostrum of Earth sciences. *Earth and Planetary Science Letters*, 205: 1–12.

- LEBAS, C., GALKOWSKI, C., BLATRIX, R., PATRICE, W. 2016 *Fourmis d'Europe Occidentale*. 415 págs. Delachaux et Niestle. Paris.
- LUMARET, J. P, KIRK, A. 1991. South temperate dung beetles community. En: Hanski, I., Cambefort, Y. Eds. *Dung Beetle Ecology*. págs. 97–115. Princeton University Press. Princeton.
- MAYR, G. 1853. Beiträge zur Kenntniss der Ameisen. *Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien*, 3:101-114.
- MONTIEL-CANALES, G., MAYER-GOYENECHEA, I. G., FERNANDEZ-BADILLO, L., & CERON, J. M. C. 2016. Evaluacion de análisis de endemidad y PAE para identificar trazos generalizados, a partir de las serpientes del estado de Hidalgo, Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 64(4): 1611-1625.
- MOREAU, C. S., BELL, C. D., VILA, R., ARCHIBALD, S. B., & PIERCE, N. E. 2006. Phylogeny of the ants: diversification in the age of angiosperms. *Science*, 312(5770): 101-104.
- MORRONE, J. J. 1994. On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology*, 43(3): 438-441.
- MORRONE, J. J. 2001. *Sistemática, biogeografía, evolución: Los patrones de la biodiversidad en tiempo-espacio*. Universidad Nacional Autónoma de México. México D. F.
- MORRONE, J. J. 2014. Parsimony analysis of endemism (PAE) revisited. *Journal of Biogeography*, 41(5): 842-854.
- MORRONE, J. J., & CRISCI, J. V. 1995. Historical biogeography: introduction to methods. *Annual review of ecology and systematics*, 26(1): 373-401.
- MORRONE, J. J., ESPINOSA-ORGANISTA, D. & LLORENTE-BOUSQUETS, J. 2002. Mexican biogeographic provinces: preliminary scheme, general characterizations, and synonymies. *Acta Zoológica Mexicana*, 85:83-108.
- NEUBAUER, T. A., HARZHAUSER, M., KROH, A., GEORGOPOULOU, E., & MANDIC, O. 2015. A gastropod-based biogeographic scheme for the European Neogene freshwater systems. *Earth-Science Reviews*, 143: 98-116.
- OOSTERBROEK, P., & ARNTZEN, J. W. 1992. Area-cladograms of Circum-Mediterranean taxa in relation to Mediterranean palaeogeography. *Journal of Biogeography*, 19: 3-20.
- QUANTUM GIS DEVELOPMENT TEAM. 2017. *Quantum GIS Geographic Information System*. [En línea] Open Source Geospatial Foundation Project <http://qgis.osgeo.org> [Consultada: 09/06/2017]

- REYES, J. L., ESPADALER, X. & RODRÍGUEZ A. 1987. Descripción de *Goniomma baeticum* nov. sp. *Eos*, 63: 269-276.
- REYES, J., RUIZ, L., TAHERÍ, A., PALOMEQUE, T., LORITE, P. 2016. Relaciones filogenéticas de los géneros *Goniomma* y *Oxyopomyrmex* basadas en análisis de ADN mitocondrial. Resultados preliminares. *Iberomyrmex*, 8: 42-43.
- RIGATO, F. 2011. Contributions to the taxonomy of West European and North African *Stenammas* of the *westwoodii* species-group. (Hymenoptera Formicidae). *Memorie della Società italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano*, 37:1-56.
- RONQUIST, F. AND J. P. HUELSENBECK. 2003. MRBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*, 19:1572-1574.
- ROSEN, B. R. 1988. From fossils to earth history: applied historical biogeography. En: Myers, A. A. & Giller, P. S. Eds. *Analytical Biogeography*. págs. 437-81. Chapman and Hall. London.
- ROSEN, B. R., & SMITH, A. B. 1988. Tectonics from fossils? Analysis of reef-coral and sea-urchin distributions from late Cretaceous to Recent, using a new method. *Geological Society, London, Special Publications*, 37(1): 275-306.
- SALATA, S.; BOROWIEC, L. 2015. A taxonomic revision of the genus *Oxyopomyrmex* André, 1881 (Hymenoptera: Formicidae). *Zootaxa*, 4025(1):1-66.
- SANMARTÍN, I. 2003. Evolución biogeográfica de los Pachydeminae paleárticos (Coleoptera, Scarabaeoidea) mediante análisis de dispersión-vicarianza. *Graellsia*, 59(2-3): 427-441.
- SANTSCHI, F. 1929. Fourmis du Maroc, d'Algérie et de Tunisie. *Bulletin et Annales de la Société Entomologique de Belgique*, 69: 138-165.
- SCOTESE, C. R. *Paleomat Project*. [En línea] University of Chicago. <http://www.scotese.com>. [Consultada: 22-06-2017].
- SZUMIK, C. A., & GOLOBOFF, P. A. 2004. Areas of endemism: an improved optimality criterion. *Systematic biology*, 53(6): 968-977.
- TINAUT, A., RUANO, F., HIDALGO, J., & BALLESTA, M. 1994. Mirmecocenosis del sistema de dunas del Paraje Natural Punta Entinas-El Sabinar(Almería) (Hymenoptera, Formicidae). Aspectos taxonómicos, funcionales y biogeográficos. *Graellsia*, 50: 71-84.
- WARD, P. S., BRADY, S. G., FISHER, B. L., & SCHULTZ, T. R. 2015. The evolution of myrmicine ants: phylogeny and biogeography of a hyperdiverse ant clade (Hymenoptera: Formicidae). *Systematic Entomology*, 40(1): 61-81.
- WIEMERS, M., & FIEDLER, K. 2007. Does the DNA barcoding gap exist? A case study in blue butterflies (Lepidoptera: Lycaenidae). *Frontiers in zoology*, 4(8): 1-16

- YONG, H. S., SONG, S. L., SUANA, I. W., EAMSOBHANA, P., & LIM, P. E. (2016). Complete mitochondrial genome of *Orthetrum dragonflies* and molecular phylogeny of Odonata. *Biochemical Systematics and Ecology*, 69: 124-131.
- ZUNINO, M., & ZULLINI, A. 2003. *Biogeografía: la dimensión espacial de la evolución*. 359 págs. Fondo de Cultura Económica. México.

9. ANEXOS

Anexo I. Tabla de caracteres morfológicos

n°	Carácter	Estado 0	Estado 1	Estado 2	Estado 3
Cabeza (Obreras)					
1	Distancia de los ojos a la inserción mandibular	Muy cercana, extremo inferior casi pegando con ella	Distante. El borde inferior del ojo no se pega al borde de la mandíbula, pero la distancia no supera la mitad de la longitud del ojo.	Distante, el borde del ojo no se pega a ella. Distancia superior a la mitad de la longitud del ojo.	Muy distante de la inserción mandibular
2	Forma de la cabeza	Rectangular (más larga que ancha)	Cuadrada		
3	Perfil del clípeo	Convexo	Cóncavo		
4	Borde del clípeo con una ligera escotadura	Ausente	Presente		
5	Estriación longitudinal de la cabeza	Ausente	Estriación longitudinal en un 1/3 de la cabeza (en torno a los ojos, inserciones antenales, parte frontal)	Estriación longitudinal en al menos 2/3 de la cabeza	
6	Número de dientes en las mandíbulas	5	6	7	8-9 o más
7	Carena longitudinal frontal	Ausente	Presente		
8	Forma del ojo	Forma de lágrima	Forma circular/oval		
9	Tamaño del ojo respecto de la cabeza	Ocupa 3/10 - 4/10 de la cabeza en vista dorsal	Ocupa aproximadamente de 1/10 a 2/10 de la cabeza en vista dorsal		
10	Forma longitudinal del clípeo	No bicarinado longitudinalmente	Bicarinado longitudinalmente		
11	Distancia entre las aristas frontales	Separadas una distancia claramente mayor que el ancho antenal	Muy juntas, con la separación menor del ancho de la antena		
12	Longitud del escapo respecto de la altura de la cabeza	Al menos 2/3 de la altura	El escapo supera el largo de la cabeza		
13	N° de artejos antenales	Once artejos	Doce artejos		
14	N° de artejos que conforman la maza antenal	Sin maza antenal	Tres artejos	Cuatro o cinco artejos	
15	Disposición de las quetas en la cabeza	Pelos tumbados en dirección a la línea media de la cabeza	Pelos erguidos		
16	Ojos pubescentes (setas muy cortas, 0,03 mm)	Ausente	Presente		
17	Psammóforo en la gula	Ausente	Presente		
18	Tipo de escultura predominante en la cabeza (en individuos adultos)	Lisa	Estriada longitudinalmente	Alveolada	Estriada/ Reticulada
19	Intensidad del color en las mandíbulas y antenas respecto del resto del cuerpo	Uniforme	Aclarado		

Tórax (Obreras)					
20	Forma de las espinas epinotales	Ausente de espinas epinotales	Espina alargada, esbelta, a veces combada, en ocasiones picuda	Espina gruesa, corta, triangular, recta, en ocasiones roma	
21	Escultura del espacio entre las espinas (en Ausente de estas, parte posterior del pronoto en vista dorsal)	Liso, suave	Rugoso/estriado/alveolado		
22	Escultura del espacio epinotal (parte trasera del epinoto o propodeo)	Liso, suave	Rugoso/estriado/alveolado		
23	Escultura del pronoto en vista dorsal	Liso en su totalidad	Transversal solo en la parte anterior, el resto liso	Con algún tipo de estriación/rugosidad	
24	Escultura del mesosoma en vista dorsal	Pronoto, mesonoto y propodeo lisos en vista dorsal	Estriado/reticulado/alveolado completamente o al menos parte del mesosoma		
25	Perfil mesopropodeal	El mesonoto cae en un ángulo de entre 180-130° sobre el propodeo, ligera depresión mesopropodeal	Promesonoto giboso, el mesonoto cae aproximadamente 130° sobre el propodeo, sin depresión mesopropodeal	Mesonoto más o menos recto, cae en una depresión mesopropodeal clara de 90° formando un escalón	
26	Desarrollo del proceso metaesternal	Poco desarrollado, casi inexistente	Muy desarrollado		
27	Perfil del propodeo	Recto	Redondeado		
28	Coloración del tronco respecto de la cabeza y gáster	Uniforme con la cabeza y gáster	Ligeramente bicolorado; tórax más aclarado o de color más rojizo que la cabeza y el gáster	Fuertemente bicolorado; tórax marcadamente rojizo	
29	Mosaico bicolor en el tórax alternando manchas aclaradas respecto al color predominante	Ausente	Presente		
30	Escultura del propodeo en vista dorsal	Totalmente liso, pulido, microescultura alutácea Propodeo con costados rugosos/estriados que deviene a liso en el área dorsal	Rugosidad sin patrón definido o con patrón transversal	Líneas de estriación transversales y paralelas visibles. La escultura cubre aproximadamente la mitad del propodeo (dorsalmente) y no llega al espacio entre espinas.	Líneas de estriación transversales y paralelas, marcadas, que pueden llegar en algunos casos hasta el espacio entre espinas
Cintura (Obreras)					
31	Escultura del peciolo	Liso	Alveolado/rugoso		
32	Escultura del postpeciolo	Liso	Alveolado/rugoso		
33	Forma del postpeciolo en vista dorsal	Redondeado	Alargado, más ancho que largo	El postpeciolo presenta un pequeño rodete en vista dorsal	
34	Escama peciolar aplanada antero posteriormente	Ausente	Presente		
35	Diente subpeciolar	Ausente o muy poco	Presente, extremo de la aleta		

		marcado	notable		
36	Diente subpostpeccolar	Ausente o muy poco marcado, redondeado	Presente, picudo		
Patas (Obreras)					
37	Intensidad del color de las patas respecto del resto del cuerpo	Uniforme	Aclarado		
38	Forma del espolón del 3 ^{er} par de patas	Débilmente pectinado, poco deshilachado o liso totalmente	Fuertemente pectinado, muy deshilachado		
39	Escultura de las coxas del primer par de patas	Lisas, suaves, brillantes	Estriada/reticulada/alveolada		
General (Obreras)					
40	Intensidad del color en zonas de articulación y tarsos respecto del resto del cuerpo	Aclarado	Uniforme		
41	Coloración corporal	Negras/castaño oscuro	Castaño claro/rojizo		
42	Tamaño (mm)	1.8-2.8	2.8-3.5	3.5-4.5	4.5-12
43	Quetotaxia corporal	Quetas poco marcadas, finas, muchas decumbentes sobre la superficie corporal	Quetas muy marcadas, gruesas y erguidas		
Comportamiento (Obreras)					
44	Tipo de forrajeo	Individual	Hileras/pistas		
Cabeza (Hembras)					
45	Distancia de los ojos a la inserción mandibular	Muy cercana, casi pegando con ella	Distante. El borde inferior del ojo no se pega al borde de la mandibular, pero la distancia no supera la mitad de la longitud del ojo.	Distante, el borde del ojo no se pega a ella, pero la distancia supera la mitad de la longitud del ojo.	Muy distante de la inserción mandibular
46	Estriación longitudinal de la cabeza	Ausente	Estriación longitudinal en un 1/3 de la cabeza (en torno a los ojos, inserciones antenales, parte frontal). Se vuelve lisa hacia el occipucio.	Estriación longitudinal en al menos 2/3 de la cabeza	
47	Número de dientes en las mandíbulas	5	6	7	8-9 o más
48	Diente basal más desarrollado que los anteriores y dirigido hacia la boca	Ausente	Presente		
49	Diente apical extremadamente largo	Ausente	Presente		
50	Ojos pubescentes (setas muy cortas, 0,03 mm)	Ausente	Presente		
51	Borde del clipeo con una ligera escotadura	Ausente	Presente		
Tórax (Hembras)					

52	Forma del postpeciolo en vista dorsal	Redondeado completamente	El postpeciolo presenta un pequeño rodete en vista dorsal		
53	Escultura del pronoto	Liso	Reticulado/reticulado en la parte anterior y basalmente en las pleuras	Reticulado/ estriado completamente	
54	Escultura del escudo	Liso	Mayormente liso con algunas zonas de leve estriación	Mayormente rugoso/estriado	
55	Escultura del escudete	Liso	Mayormente liso con algunas zonas de leve estriación	Mayormente rugoso/estriado	
56	Escultura de las mesopleuras	Liso	Estriación longitudinal (al menos en parte)	Mayormente rugoso/estriado	
57	Escultura del propodeo (epinoto)	Liso	Ligera estriación/rugosidad	Mayormente rugoso/estriado	
58	Escultura de las pleuras del propodeo	Liso	Flanco basal estriado longitudinalmente y el resto liso	Flanco basal estriado longitudinalmente y el resto rugoso	Totalmente estriado
59	Forma de las espinas epinotales	Ausente de espinas epinotales	Espina triangular, gruesa, corta	Espina alargada, esbelta	
60	Escultura del espacio entre las espinas	Liso	Rugoso/estriado		
Cintura (Hembras)					
61	Escama peciolar aplanada antero posteriormente (<i>compressisquama</i>)	Ausente	Presente		
Alas (Hembras)					
62	Alas con dos células cubitales, una discoidal y otra radial abierta	Ausente	Presente		
63	Longitud de las alas (mm)	En torno a 5 mm (\pm 0.5 mm)	En torno a 6 mm (\pm 0.5 mm)		
General (Hembras)					
64	Coloración corporal	Negras	Castaño oscuro	Castaño claro	
65	Longitud del cuerpo (mm)	3.5-4.5	4.5-5.5	5.5-6.5	Más de 6.5
Cabeza (Machos)					
66	Distancia de los ojos a la inserción mandibular	Muy cercana, casi pegando con ella	Distante. El borde inferior del ojo no se pega al borde de la mandibular, pero la distancia no supera la mitad de la longitud del ojo.	Distante, el borde del ojo no se pega a ella, pero la distancia supera la mitad de la longitud del ojo.	Muy distante de la inserción mandibular
67	Estriación longitudinal de la cabeza	Ausente	Estriación longitudinal en un 1/3 de la cabeza (en torno a los ojos, inserciones antenales, parte frontal). Se vuelve lisa hacia el occipucio.	Estriación longitudinal en al menos 2/3 de la cabeza	
68	Número de dientes en las mandíbulas	3 o menos	3-4	4-5	5-6 o más
69	Longitud del escapo respecto de la posición de	No llega a la altura de los ocelos laterales	Llega a la altura de los ocelos laterales	Supera la altura de los ocelos laterales	

	los ocelos laterales				
70	Longitud del escapo respecto los primeros artejos del funículo	Escapo con una longitud igual a los primeros 4.5 artejos	Escapo con una longitud igual a los primeros 5 artejos del funículo	Escapo con una longitud igual a los primeros 5 artejos del funículo	
71	Ojos pubescentes (setas muy cortas, 0,03 mm)	Ausente	Presente		
Tórax (Machos)					
72	Escultura del pronoto	Liso	Mayormente liso con algunas zonas de leve estriación/rugosidad	Rugosidad/estriación	
73	Escultura del escudo	Liso completamente	Mayormente liso con algunas zonas de leve estriación	Mayormente rugosos/estriado	
74	Escultura del escudete	Liso completamente	Estriado/rugosidad con alguna zona lisa	Mayormente rugosa/estriada	
75	Escultura de las mesopleuras	Liso	Mayormente liso con ligera estriación longitudinal	Estriación marcada	
76	Escultura del propodeo	Liso	Mayormente liso con ligera estriación/rugosidad	Mayormente rugoso/estriado	
77	Escultura de las pleuras del propodeo	Liso	Ligeramente reticulado/estriado	Estriación patente	
78	Escultura del espacio entre las espinas (en Ausente de estas, parte posterior del epinoto en vista dorsal)	Liso, suave	Rugoso/estriado/alveolado (al menos ligeramente)		
79	Forma de las espinas epinotales	Ausente de espinas epinotales	Espina muy poco desarrollada	Espina desarrollada, picuda	
Cintura (Machos)					
80	Forma del postpeciolo en vista dorsal	Redondeado	Alargado, más ancho que largo	El postpeciolo presenta un pequeño rodete en vista dorsal	
Alas (Machos)					
81	Alas con dos células cubitales, una discoidal y otra radial abierta	Ausente	Presente		
General (Machos)					
82	Coloración corporal	Negras	Castaño oscuro	Castaño claro	
83	Longitud del cuerpo (mm)	2.5-3.5	3.5-4.5	4.5-5.5	Más de 5.5

Anexo II. Matriz de estados de caracteres y taxones considerados.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42				
<i>Oxyopomyrmex magnus</i>	1	1	0	0	2	[23]	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	2	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	[12]	1	1	1	1	0	0	0	?	?	0	0	0	0			
<i>Oxyopomyrmex saulcyi</i>	0	0	0	0	1	[23]	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	2	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	[01]	[01]	1	0	0	0	0	0				
<i>Aphaenogaster senilis</i>	3	0	0	0	0	?	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	2	0	1	1	2	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	3		
<i>Messor barbarus</i>	3	[01]	0	0	[012]	?	0	1	1	0	0	0	1	[02]	1	0	0	[01]	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	3	0	0	[01]	0	0	[01]	0	0	0	0	1	0	3		
<i>Stenamma debile</i>	3	0	0	0	0	?	0	1	1	1	0	1	2	0	0	0	3	1	2	1	0	2	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	[01]	0	0	[01]	1	?	0	1	1	2				
<i>Goniomma collingwoodi</i>	2	1	0	0	[12]	?	0	0	0	0	0	1	2	0	0	1	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	1	0	[01]	0	1	?	?	0	0	0	1			
<i>Goniomma compressiquama</i>	1	0	0	1	2	[12]	0	0	0	0	0	1	2	0	0	1	1	2	0	0	2	1	1	0	0	0	0	0	0	?	?	?	2	1	?	?	0	1	?	?	0	0	1	?		
<i>Goniomma hispanicum</i>	2	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	1	1	1	[01]	[01]	2	1	1	0	0	[01]	[01]	[012]	1	1	1	0	[01]	[01]	1	0	[01]	[01]	1	0	0	0	0	2		
<i>Goniomma baeticum</i>	2	1	0	0	2	1	0	0	0	0	0	1	2	0	0	1	1	2	[01]	[01]	2	1	1	0	0	[01]	[01]	[23]	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	2	
<i>Goniomma decipiens</i>	2	?	0	0	1	[23]	1	0	0	0	0	1	2	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	
<i>Goniomma blanci</i>	0	1	1	0	[12]	[23]	0	0	0	0	0	1	2	0	1	1	1	2	0	0	2	1	0	0	0	[01]	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Goniomma kugleri</i>	0	0	1	0	1	[23]	0	0	0	0	0	1	2	0	0	1	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1

	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83				
<i>Oxyopomyrmex magnus</i>	0	0	0	2	[23]	0	1	0	0	2	1	2	2	2	3	1	0	0	?	?	1	0	0	2	2	0	?	?	0	0	0	2	1	2	?	?	0	1	[01]	?	1	0			
<i>Oxyopomyrmex saulcyi</i>	0	0	0	2	[23]	0	1	0	0	2	1	2	2	2	3	1	1	0	?	?	2	0	0	2	2	0	?	?	0	0	0	2	1	2	?	?	1	1	1	?	1	0			
<i>Aphaenogaster senilis</i>	1	0	3	2	?	0	0	0	0	2	2	2	2	2	2	2	?	0	1	?	0	3	0	0	?	?	?	?	?	?	0	2	2	2	?	?	?	0	?	0	3				
<i>Messor barbarus</i>	0	1	3	2	?	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	3	0	?	0	1	?	0	3	2	1	3	?	?	0	0	1	1	1	1	1	1	1	2	0	?	0	3			
<i>Stenamma debile</i>	0	?	3	2	3	?	1	0	0	2	2	2	2	2	2	3	1	?	0	0	?	2	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	?	?	1		
<i>Goniomma collingwoodi</i>	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Goniomma compressiquama</i>	0	0	1	2	[12]	0	?	0	1	1	?	1	?	1	0	?	1	1	?	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Goniomma hispanicum</i>	0	0	2	2	0	0	1	0	0	2	2	2	2	2	2	2	1	0	0	1	?	[01]	1	0	2	?	?	?	?	?	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	0	0	1
<i>Goniomma baeticum</i>	0	0	2	2	1	0	1	0?	0	0	?	0	2	2	2	2	1	1	0	1	1	2	0	1	0	2	1	?	[01]	0	?	2	2	1	1	2	1	1	2	1	0	0	1		
<i>Goniomma decipiens</i>	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Goniomma blanci</i>	0	0	0	1	3	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	2	[23]	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	
<i>Goniomma kugleri</i>	0	0	0	1	3	?	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	[12]	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1

Anexo III. Matriz de datos elaborada para el análisis PAE

	Especies																			
	<i>Gonioinna blanci</i>	<i>Gonioinna kugleri</i>	<i>Gonioinna decipiens</i>	<i>Gonioinna hispanicum</i>	<i>Gonioinna baeticum</i>	<i>Gonioinna compressisquama</i>	<i>Gonioinna collingwoodi</i>	<i>Gonioinna punicum</i>	<i>Oxyopomyrmex emeryi</i>	<i>Oxyopomyrmex oculatus</i>	<i>Oxyopomyrmex magnus</i>	<i>Oxyopomyrmex saulcyi</i>	<i>Oxyopomyrmex nitidior</i>	<i>Oxyopomyrmex laevibus</i>	<i>Oxyopomyrmex pygmalioni</i>	<i>Oxyopomyrmex nigripes</i>	<i>Oxyopomyrmex krueperi</i>	<i>Oxyopomyrmex polybotesi</i>	<i>Oxyopomyrmex negevensis</i>	
Cuadrículas																				
C1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	
C2	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	
C3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	
C4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	
C5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	
C6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
C7	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	
C8	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	
C9	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	
C10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
C11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	
C12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	
C0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Áreas geográficas																				
PI	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	
Cor	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Cer	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Sic	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	
PIT	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
PB	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
Cre	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	
PA	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	
Chi	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	
NAoc	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	
NAor	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
OP	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
A 0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	

Matriz de datos elaborada para el análisis PAE clásico basado en cuadrículas (arriba) y para la variante con áreas geográficas tradicionales (abajo). Áreas geográficas. PI: Península Ibérica, Cor: Córcega, Cer: Cerdeña, Sic: Sicilia, PIT: Península Itálica, PB: Península Balcánica, Cre: Creta, PA: Península de Anatolia, Chi: Chipre, NAoc: Norte de África occidental, NAor: Norte de África oriental, OP: Oriente Próximo, A 0: Raíz.