

Análisis filogenético de los Cicindelini ibéricos (Coleoptera; Carabidae: Cicindelinae)

Alejandro López-López & José Galián.

Área de Biología Animal, Departamento de Zoología y Antropología Física, Universidad de Murcia, Campus de Espinardo, 30100, Murcia. España.

Resumen

Correspondencia

A. López-López

E-mail: alopez@um.es

Recibido: 11 junio 2010

Aceptado: 3 septiembre 2010

Publicado on-line: 13 septiembre 2010

En este trabajo se realiza un análisis filogenético de 13 especies de Cicindelini presentes en la Península Ibérica. El análisis sitúa al género *Cephalota* como un taxón basal dentro de este grupo. Las especies *Cicindela campestris* Linnaeus, 1758 y *C. maroccana* Fabricius, 1801 muestran una estrecha relación como taxones hermanos. La especie amenazada *Cephalota deserticoloides* (Codina, 1931) muestra una mayor diversidad genética de la establecida por trabajos previos. El análisis filogenético indica que las especies de Cicindelini presentes en la Península Ibérica no constituyen un grupo monofilético, sino que conforman linajes cuyos parientes más cercanos se encuentran en otras regiones biogeográficas, de acuerdo con las hipótesis que sitúan el origen de los cicindélidos en épocas tempranas de la fragmentación del subcontinente Gondwana.

Palabras clave: *Cicindela*, Filogenia, Sureste ibérico.

Phylogenetic analysis of Iberian Cicindelini (Coleoptera; Carabidae: Cicindelinae)

Abstract

A phylogenetic analysis of 13 species of Cicindelini of the Iberian Peninsula has been carried out. The analysis places the genus *Cephalota* as a basal taxon within this group. The species pair *Cicindela campestris* Linnaeus, 1758 and *C. maroccana* Fabricius, 1801 show a close relationship as sister taxa. The endangered species *Cephalota deserticoloides* (Codina, 1931) shows a greater genetic diversity than previously described. The analysis indicates that the species of Cicindelini present in the Iberian peninsula do not constitute a monophyletic group, instead they constitute lineages whose closer relatives are found in other biogeographical regions, in accordance with the hypothesis that estimates the origin of the cicindelid in early periods of the fragmentation of the Gondwana subcontinent.

Key words: *Cicindela*, Phylogeny, Southeastern Iberian Peninsula.

Introducción

Los escarabajos tigre o cicindélidos conforman un grupo de Coleópteros compuesto por aproximada-

mente 2300 especies (Pearson & Vogler 2001) distribuidas por todos los continentes. Ocupan una amplia variedad de hábitats, en los que algunas especies poseen una especificidad muy elevada

que las hace útiles como indicadores del estado ecológico de los mismos.

Los escarabajos tigre han sido estudiados desde múltiples puntos de vista y disciplinas: biología, ontogenia, ecología, etología, biogeografía, citogenética, filogenia, sistemática, etcétera (Pearson et al. 1988, Knisley & Schultz 1997, Pearson & Vogler 2001, Galián et al. 2007 y referencias allí citadas).

En la actualidad se admite la presencia de 21 especies de cicindélidos en la Península Ibérica (Serrano 2003), de las cuales 20 pertenecen a la tribu Cicindelini y una (*Grammognatha euphratica* Dejean, 1822) a la tribu Megacephalini.

Dentro de la tribu Cicindelini podemos diferenciar cinco géneros residentes en la Península Ibérica. El género *Cephalota* Dokhtoureff 1883 comprende a seis especies, entre las cuales se incluye la especie *Cephalota (Taenidia) deserticoloides* (Codina, 1931), un endemismo del sureste ibérico muy amenazado, o la recientemente descrita *Cephalota (Taenidia) dulcinea* López, De la Rosa y Baena, 2006. El género con mayor abundancia de especies es el género *Cicindela* s. str. Linnaeus, 1758, con nueve miembros. Los géneros *Cylindera* Westwood, 1831, *Lophyra* Motschulsky, 1861 y *Myriochila* Motschulsky, 1862 presentan un menor número de especies, incluyendo 3 el primero y estando los otros dos representados por una sola especie cada uno.

Dos especies de Cicindelini muy comunes distribuidas a lo largo de toda la Península Ibérica son *Cicindela campestris* Linnaeus, 1758 y *Cicindela maroccana* Fabricius, 1801. La primera de ellas presenta una distribución paleártica, mientras que la segunda está restringida a la mitad occidental de la cuenca mediterránea. Ambas especies presentan una morfología y hábitos muy similares, habiendo sido separadas recientemente (Rivalier 1950) en base a caracteres morfológicos del órgano copulador masculino. Estas especies han sido abordadas desde diversos puntos de vista, como es el citogenético y filogenético (Galián & Vogler 2003), mostrando un elevado grado de parentesco que ha llevado a algunos autores a postular posibles fenómenos de hibridación entre ambas.

La especie *Cicindela deserticoloides*, actualmente considerada por ciertos autores (Lorenz 2005) como *Cephalota (Taenidia) deserticoloides*. Se trata de un endemismo del sureste ibérico restringido a las provincias de Murcia y Alicante.

Habita en saladares con un reducido grado de alteración antrópica, cada vez más escasos y fragmentados. Se ha recolectado históricamente en los saladares del Guadalentín, la rambla de Ajauque, Arneva, San Isidro, la laguna de El Hondo y las salinas de Santa Pola. Esta especie fue abordada desde un punto de vista genético en el trabajo de Diogo et al. (1999), quienes revelaron una escasa diversidad genética hallando tan sólo una mutación entre cada una de las tres poblaciones que analizaron.

Los cicindélidos han sido objeto de numerosos estudios filogenéticos para conocer las relaciones genealógicas o evolutivas entre las diferentes especies, como es el caso del trabajo de Vogler & Pearson (1996), de Vogler & Welsh (1997), el de Vogler et al. (2005) o el estudio de Galián et al. (2002). Todos ellos engloban a la mayoría de grupos de cicindélidos; sin embargo otros autores han realizado estudios más específicos para ciertos grupos, como Cardoso & Vogler (2005) o Pons et al. (2006).

La molécula más utilizada para estudios filogenéticos es el ADN mitocondrial, debido a las ventajas que presenta frente al ADN nuclear. Dado que se presenta en gran número en cada célula, su extracción es más fácil. Así mismo, no posee ADN repetitivo, pseudogenes, intrones u otras estructuras que puedan afectar a los análisis. Su tasa de mutación es mayor que la del ADN nuclear, cuyas secuencias a menudo son idénticas en diferentes especies. Además se hereda monoparentalmente, por lo que se evitan los efectos derivados del fenómeno de la recombinación meiótica. Uno de los genes mitocondriales más frecuentes en trabajos de filogenia y filogeografía es el de la subunidad I de la citocromo oxidasa (COI) (Martínez-Navarro et al. 2004).

El estudio de los Cicindelini ibéricos no ha sido abordado hasta el momento en un contexto filogenético. Trabajos previos indican que el origen de los cicindélidos tuvo lugar en la época inicial de la fragmentación de Gondwana hace 150 millones de años (cifrado de Hunt et al. 2007). Debido a este temprano origen, los linajes iniciales de los cicindélidos quedaron repartidos en todas las grandes masas continentales resultantes, extendiéndose posteriormente a las masas resultantes de la fragmentación de Laurasia. Las predicciones que se derivan de la hipótesis mencionada indican que las especies presentes en la

Península Ibérica no constituyen un grupo monofilético, sino que pertenecen a linajes cuyos parientes más cercanos se encuentran en otras regiones biogeográficas. En el presente trabajo se analiza un fragmento del gen mitocondrial de la citocromo oxidasa I de 13 especies de Cicindelini presentes en la Península Ibérica, utilizando secuencias propias y otras obtenidas de las bases de datos públicas. Adicionalmente, conocer las afinidades genealógicas de las diferentes especies de este grupo ayudará a aclarar relaciones taxonómicas dudosas y a crear un marco de partida para futuros estudios. Además, los datos moleculares que se obtengan para la especie *C. deserticoloides* contribuirán a aclarar el estado de diversidad genética que presenta esta especie, gravemente amenazada.

Material y Métodos

Material

Los ejemplares empleados en este trabajo tienen diversas procedencias (Tabla 1 en apéndice):

a) ejemplares capturados durante los años 2008 y 2009, preservados en etanol absoluto hasta su análisis, b) material preservado en etanol absoluto en el Área de Biología Animal del Departamento de Zoología y Antropología Física de la Universidad de Murcia, y c) un grupo de larvas sin identificar colectadas en Alhama de Murcia. Para los análisis filogenéticos se añadieron secuencias disponibles en las bases de datos públicas (GenBank), y secuencias de *C. campestris* y *C. maroccana* obtenidas por Daniel Durán y José Galián (no publicadas).

Obtención de las secuencias

El ADN fue extraído a partir de los diferentes ejemplares preservados en etanol absoluto empleando el kit de extracción Invisorb® Spin Tissue Mini Kit. Fue amplificada una región de unas 800 pares de bases del gen de la citocromo oxidasa I (COI) mitocondrial utilizando para ello un programa estándar de la técnica de la reacción en cadena de la polimerasa (PCR), realizada mediante los beads de PCR suministrados por la empresa GE Healthcare Co. y los cebadores Jerry (CAACATT-TATTTTGATTTTGG) y Pat (TCCAATG-CACTAATCTGCCATATTA). Tras comprobar en un gel de agarosa al 1,5% que la reacción había tenido lugar, el ADN fue separado del resto de

productos de la PCR mediante el protocolo estándar de purificación con isopropanol y acetato amónico. Finalmente la secuencia, tras medir la concentración de ADN en un Nanodrop 1000 de Thermo Fisher Scientific®, fue obtenida en un secuenciador automático ABI Prism 3130 de Applied Biosystems® propiedad del Servicio de Apoyo a la Investigación de la Universidad de Murcia.

Análisis filogenético

El alineamiento de las secuencias fue realizado utilizando el programa MEGA 4 (Tamura et al. 2007), y posteriormente fueron editadas para eliminar los extremos con baja resolución, quedando un fragmento de una longitud de 613 pares de bases. Se construyó una matriz conteniendo todas las especies de Cicindelini ibéricos para las que se obtuvieron secuencias, junto con otras especies de otras regiones biogeográficas, empleando el subgénero australiano *Rivacindela* como grupo externo.

La matriz resultante fue sometida a un análisis de *unión al vecino más cercano* (Neighbor-Joining) usando el modelo de 2 parámetros de Kimura como modelo de sustitución nucleotídica, obteniendo un fenograma de los Cicindelini ibéricos. La matriz de datos fue exportada a formato Nexus para su análisis en el programa TNT 1.1. (Goloboff et al. 2003). En él fue realizado un análisis de Máxima Parsimonia utilizando como algoritmo de intercambio el TBR. Con los 110 árboles obtenidos para todos los Cicindelini fue obtenido el árbol de consenso estricto. Tanto sobre el fenograma de Neighbor-Joining como sobre el cladograma de Máxima Parsimonia fue implementado el algoritmo de *bootstrap* mediante los respectivos programas para medir la validez de los nodos obtenidos.

Previamente al análisis de Inferencia Bayesiana, la matriz de datos fue introducida en el programa jMODELTEST 0.1 (Posada 2008) para determinar qué modelo de sustitución nucleotídica se ajustaba mejor a los datos. Posteriormente fue realizado el análisis de Inferencia Bayesiana en el programa MRBAYES 3.1.2 (Huelsenbeck & Ronquist 2001). El análisis para todos los Cicindelini se mantuvo durante 2 millones de generaciones, hasta que la desviación típica fue menor a 0,01 (Ronquist et al. 2005). Previamente al análisis de Inferencia Bayesiana, la matriz de datos fue introducida en el

programa jMODELTEST 0.1 (Posada 2008) para determinar qué modelo de sustitución nucleotídica se ajustaba mejor a los datos. Posteriormente fue realizado el análisis de Inferencia Bayesiana en el programa MRBAYES 3.1.2 (Huelsenbeck & Ronquist 2001). El análisis para todos los Cicindelini se mantuvo durante 2 millones de generaciones, hasta que la desviación típica fue menor a 0,01 (Ronquist et al. 2005).

Resultados

El modelo de sustitución nucleotídica óptimo para nuestra matriz de datos según jMODELTEST resultó ser el TPM2uf (Modelo de Dos Frecuencias) (Kimura 1981). Los análisis de *Neighbor-Joining* y de Máxima Parsimonia no logran resolver los nodos basales del árbol, obteniéndose ciertas incongruencias, todas ellas con valores de bootstrap reducidos. Sin embargo, el análisis de Inferencia Bayesiana (Figura 1) sí muestra un cladograma congruente con la clasificación taxonómica tradicional, soportado por unos valores de probabilidad posterior mayores del 50%.

En este cladograma se observa la agrupación de todas las especies pertenecientes al género *Cephalota*, dentro del cual se presenta una politomía no resuelta entre tres diferentes grupos: a) *C. deserticoloides*, b) *C. maura* y su taxón hermano *J. chloropleura*, el cual no pertenece al género *Cephalota*, y c) *C. dulcinea*, *C. circumdata* y *C. littorea*. Este género conforma el grupo hermano del resto de Cicindelini. Dentro de este último grupo los representantes ibéricos se dividen en diversos agrupamientos. Por un lado se recuperan las especies *C. littoralis* y *L. flexuosa* como taxones hermanos, formando un grupo hermano de las especies *C. germanica* y *C. fabriciana*. Las restantes especies de Cicindelini ibéricos se presentan conformando un único grupo monofilético, relacionado con las especies *C. parowana* y *L. chloris*. Este grupo se muestra dividido en dos subgrupos monofiléticos. En uno de ellos se incluyen las especies *C. iberica*, *C. lusitanica* y *C. hybrida*, mientras que el otro está compuesto por los ejemplares de *C. campestris* y *C. maroccana*, junto con la especie asiática *C. japana*. Las larvas capturadas en Alhama de Murcia se muestran incluidas en el clado correspondiente a *C. campestris*.

Discusión

Filogenia de los Cicindelini ibéricos. Género *Cephalota*

El análisis filogenético muestra una división de los Cicindelini ibéricos en dos grupos separados y monofiléticos: por un lado el género *Cephalota* y por el otro el resto de géneros, por tanto las especies ibéricas de cada uno de los dos grupos no compartirían un ancestro común reciente. Por esta razón se acepta la hipótesis de partida que indica que los Cicindelini ibéricos no constituyen un grupo monofilético.

Para el género *Cephalota* no se disponía de datos filogenéticos hasta el presente trabajo, no habiendo sido incluidos en el estudio realizado por Vogler et al. (2005). En base a los datos aquí obtenidos, este género ocuparía una posición de grupo hermano respecto al resto de géneros de Cicindelini ibéricos, *Cicindela s. str.*, *Cylindera* y *Lophyra*.

Llama la atención la inclusión del taxón *Jansenia chloropleura* junto a *C. maura*, posición que se repite en todos los análisis. *C. maura* es considerada por ciertos autores como perteneciente a su propio género (*Cassolaia*) (Wiesner 1985), aunque en este análisis se muestra formando parte del género *Cephalota* como parte de una tricotomía que podrá ser resuelta incluyendo más taxones. Este hecho implica que debe revisarse la taxonomía de este grupo, posiblemente incluyendo a *J. chloropleura* junto con *C. maura* en el género *Cephalota*.

Las especies *L. flexuosa* y *C. (Calomera) littoralis* poseen una cercana relación, tal como se desprende de su posición en los árboles filogenéticos. Ambas se muestran relativamente emparentadas con la especie europea *C. germanica* y *C. fabriciana*, de la India. La posición de *C. littoralis*, separada del resto de especies del género *Cicindela s. str.*, indica que posiblemente el subgénero al que pertenece, *Calomera*, deba ascender a la categoría de género. No obstante, este análisis debería ser completado con representantes de otras especies pertenecientes a este subgénero antes de revisar su taxonomía.

Dentro del género *Cicindela s. str.* se enclava la especie *Lophyridia chloris*, indicando que debería revisarse el estatus taxonómico de esta especie así como el de *C. parowana*, que ocupa una posición más basal.

Las especies de *Cicindela s. str.* de la Península Ibérica se dividen en dos grupos. En el primero de ellos se recuperan con un alto grado de relación las especies *C. iberica*, cuya distribución se limita a España, y *C. lusitanica*, residente en Portugal. Con esta última se muestra estrechamente emparentada la especie europea *C. hybrida*. No se descarta que estas especies puedan haberse originado en la Península Ibérica, expandiéndose posteriormente *C. hybrida* al resto del continente europeo, como indica el trabajo de Cardoso & Vogler (2005).

En el segundo grupo de *Cicindela s. str.* se recuperan las especies *C. campestris* y *C. maroccana*, ambas relacionadas con la especie oriental *C. japana*. Las larvas que no fueron identificadas morfológicamente se incluyen dentro del clado conformado por los ejemplares de *C. campestris*, permitiendo así su identificación. Este resultado apoya el empleo de la filogenia molecular para la identificación de estadios larvarios (Ahrens et al. 2007).

Este trabajo no reúne a todas las especies de Cicindelini presentes en la Península Ibérica, de los cuales no han podido capturarse ejemplares o éstos no se mostraban en condiciones de ser sometidos a una extracción de ADN satisfactoria. Aunque estas especies deberían añadirse en un futuro a los análisis realizados en este trabajo con el fin de completar el conocimiento sobre el origen y evolución de los representantes ibéricos de la tribu Cicindelini, las especies analizadas permiten realizar una primera aproximación a la comprensión del escenario evolutivo de las especies ibéricas y las relaciones entre ellas.

Diversidad genética en la especie amenazada *Cephalota (Taenidia) deserticoloides*

El estudio genético llevado a cabo por Diogo et al. (1999) reveló una escasa diversidad genética en *C. deserticoloides*, encontrando únicamente una mutación entre individuos de dos poblaciones. Sin embargo, en este trabajo, analizando tres individuos procedentes de la población de San Isidro, se han hallado dos haplotipos diferentes, separados por dos mutaciones. Este hecho implicaría que su situación genética es más diversa de la mostrada por Diogo et al. (1999).

Agradecimientos

Agradecemos al personal del Área de Biología Animal del Departamento de Zoología y Antropología Física de la Universidad de Murcia por la recolección de ejemplares, por su ayuda en los trabajos de laboratorio y por sus sugerencias durante el análisis filogenético. En particular, nuestro reconocimiento para José Serrano, José Luis Lencina, Obdulia Sánchez y Carlos Ruiz. Este trabajo ha sido subvencionado por el proyecto CGL2008-03628 de la Dirección General de Programas y Transferencia de Conocimiento del Ministerio de Ciencia e Innovación.

Referencias

- Ahrens D, Monaghan MT & Vogler AP. 2007. DNA-based taxonomy for associating adults and larvae in multi-species assemblages of chafers (Coleoptera: Scarabaeidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 44: 436-449.
- Cardoso A & Vogler AP. 2005. DNA taxonomy, phylogeny and Pleistocene diversification of the *Cicindela hybrida* species group (Coleoptera: Cicindelidae). *Molecular Ecology* 14: 3531-3546.
- Diogo AC, Vogler AP, Giménez A, Gallego D & Galián J. 1999. Conservation genetics of *Cicindela deserticoloides*, and endangered tiger beetle endemic to southeastern Spain. *Journal of Insect Conservation* 3: 117-123.
- Galián J & Vogler AP. 2003. Evolutionary dynamics of a satellite DNA in the tiger beetles species pair *Cicindela campestris* and *C. maroccana*. *Genome* 46: 213-223.
- Galián J, Hogan JE & Vogler AP. 2002. The origin of multiple sex chromosomes in tiger beetles. *Molecular Biology and Evolution* 19: 1792-1796.
- Galián J, Proença SJR & Vogler AP. 2007. Evolutionary dynamics of autosomal-heterosomal rearrangements in a multiple-X chromosome system of tiger beetles (Cicindelidae). *BMC Evolutionary Biology* 7: 158.
- Goloboff P, Farris J & Nixon K. 2003. TNT: Tree analysis using New Technology. Programa y documentación disponibles desde los autores y en www.zmuCdk/public/phylogeny.
- Huelsenbeck JP & Ronquist F. 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogeny. *Bioinformatics* 17: 754-755.
- Hunt T, Bergsten J, Levkanicova Z, Papadopoulou A, St. John O, Wild R, Hammond PM, Ahrens D, Balke M, Caterino MS, Gómez-Zurita J, Ribera I, Barraclough TG, Bocakova M, Bocak L & Vogler AP. 2007. A comprehensive phylogeny of beetles reveals the evolutionary origins of a superradiation. *Science* 318: 1913-1916.

- Kimura M. 1981. Estimation of evolutionary distances between homologous nucleotide sequences. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 78: 454-458.
- Knisley B & Schultz TD. 1997. *The biology of tiger beetles and a guide to the species of the south atlantic states*. Martinsville: Virginia Museum of Natural History.
- Lorenz W. 2005. *Nomina Carabidarum: A directory of the scientific names of ground beetles*. Alemania: Tutzing.
- Martínez-Navarro E, Galián J & Serrano J. 2004. Phylogeny and molecular evolution of the tribe Harpalini (Coleoptera, Carabidae) inferred from mitochondrial cytochrome-oxidase I. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 35: 127-146.
- Pearson DL & Vogler AP. 2001. *Tiger beetles: the evolution, ecology and diversity of the cicindelids*. Nueva York: Cornell University Press.
- Pearson DL, Blum MS, Jones TH, Fales HM, Gonda E & White BR. 1988. Historical perspective and the interpretation of ecological patterns: defensive compounds of tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae). *American Naturalist* 132: 404-416.
- Pons J, Barraclough TG, Gómez-Zurita J, Cardoso A, Duran DP, Hazell S, Kamoun S, Sumlin WD & Vogler AP. 2006. Sequence-based species delimitation for the DNA taxonomy of undescribed insects. *Systematic Biology* 55: 595-609.
- Posada D. (2008). jModelTest: phylogenetic model averaging. *Molecular Biology and Evolution* 25: 1253-1256.
- Rivalier E. 1950. Démembrement du genre *Cicindela* Linné. *Rev. Franc. Entomol.* 17: 217-244.
- Ronquist F, Huelsenbeck JP & van der Mark P. 2005. *MrBayes 3.1 Manual*. Versión del 26/05/2005.
- Serrano J. 2003. *Catálogo de los Carabidae (Coleoptera) de la Península Ibérica*. Monografías S.E.A. 9.
- Tamura K, Dudley J, Nei M & Kumar S. 2007. MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0. *Molecular Biology and Evolution* 24:1596-1599.
- Vogler AP & Pearson DL. 1996. A molecular phylogeny of tiger beetles (Cicindelidae): congruence of mitochondrial and nuclear rDNA data sets. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 6: 321-338.
- Vogler AP & Welsh A. 1997. Phylogeny of North American *Cicindela* tiger beetles inferred from multiple mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 8: 225-235.
- Vogler AP, Cardoso A & Barraclough TG. 2005. Exploring rate variation among and within sites in a densely sampled tree: species level phylogenetics of North American tiger beetles (Genus *Cicindela*). *Systematic Biology* 54: 4-20.

Apéndice

Código	Especie	Localidad	Fecha de recolección	Código GenBank
A2	<i>Cephalota litorea</i>	Salinas del Rasall	07-2002	-
A3	<i>Cephalota litorea</i>	Salinas del Rasall	07-2002	-
A5	<i>Cephalota litorea</i>	Salinas del Rasall	07-2002	-
A6	<i>Cephalota litorea</i>	Salinas del Rasall	07-2002	-
D1	<i>Cephalota deserticoloides</i>	San Isidro de Albatera	02-10-2008	-
D2	<i>Cephalota deserticoloides</i>	San Isidro de Albatera	02-10-2008	-
D5	<i>Cephalota deserticoloides</i>	San Isidro de Albatera	02-10-2008	-
E1	Larva sin identificar	Alhama de Murcia	12-05-2009	-
E2	Larva sin identificar	Alhama de Murcia	12-05-2009	-
E4	Larva sin identificar	Alhama de Murcia	12-05-2009	-
E7	Larva sin identificar	Alhama de Murcia	12-05-2009	-
MAU	<i>Cephalota maura</i>	Salinas de Pinilla	05-07-1996	-
CIR	<i>Cephalota circumdata</i>	Salinas de Pinilla	05-07-1996	-
GER	<i>Cylindera germanica</i>	Alemania	1997	-
LIT	<i>Cicindela (Calomera) littoralis</i>	San Isidro de Albatera	02-10-2008	-
HIS	<i>Cephalota dulcinea</i>	Laguna de Peñahueca	02-06-2000	-
FLE	<i>Lophyra flexuosa</i>	Sierra de Enguera	07-05-2000	-
H4	<i>Cephalota circumdata</i>	Salinas de Pinilla	05-07-1996	-
H5	<i>Cephalota circumdata</i>	Salinas de Pinilla	05-07-1996	-
H6	<i>Cephalota circumdata</i>	Salinas de Pinilla	05-07-1996	-
H7	<i>Cephalota circumdata</i>	Salinas de Pinilla	05-07-1996	-
H8	<i>Cephalota circumdata</i>	Salinas de Pinilla	05-07-1996	-
H9	<i>Cephalota circumdata</i>	Salinas de Pinilla	05-07-1996	-
H10	<i>Cephalota circumdata</i>	Salinas de Pinilla	05-07-1996	-
H11	<i>Cephalota maura</i>	Salinas de Pinilla	05-07-1996	-
H12	<i>Cephalota maura</i>	Salinas de Pinilla	05-07-1996	-
H13	<i>Cephalota maura</i>	Salinas de Pinilla	05-07-1996	-
H14	<i>Cephalota maura</i>	Salinas de Pinilla	05-07-1996	-
H15	<i>Cephalota dulcinea</i>	Laguna de Peñahueca	02-06-2000	-
H16	<i>Cephalota dulcinea</i>	Laguna de Peñahueca	02-06-2000	-
H17	<i>Cephalota dulcinea</i>	Laguna de Peñahueca	02-06-2000	-
H18	<i>Cephalota dulcinea</i>	Laguna de Peñahueca	02-06-2000	-
H19	<i>Cephalota dulcinea</i>	Laguna de Peñahueca	02-06-2000	-
C. circumdata GB	<i>Cephalota circumdata</i>	-	-	AJ514976
E. marginata GB	<i>Ellisoptera marginata</i>	-	-	AJ514980
C. terricola GB	<i>C. terricola</i>	-	-	DQ923344
C. nevadica olmosa GB	<i>C. nevadica</i> subsp. <i>olmosa</i>	-	-	DQ923378
C. terricola imperfecta GB	<i>C. terricola</i> subsp. <i>imperfecta</i>	-	-	DQ923361
C. terricola cinctipennis GB	<i>C. terricola</i> subsp. <i>cinctipennis</i>	-	-	DQ923336
C. maroccana GB	<i>Cicindela maroccana</i>	-	-	AJ514962
C. lusitanica GB	<i>Cicindela lusitanica</i>	-	-	AJ583534
C. iberica GB	<i>Cicindela iberica</i>	-	-	AJ833752
C. lusitanica 2 GB	<i>Cicindela lusitanica</i>	-	-	AJ583536
C. hybrida GB	<i>Cicindela hybrida</i>	-	-	AJ833745
C. iberica 2 GB	<i>Cicindela iberica</i>	-	-	AJ833751
C. japana GB	<i>Cicindela japana</i>	-	-	AJ514963
J. chloropleura GB	<i>Jansenia chloropleura</i>	-	-	AJ514989
E. puritana GB	<i>Ellisoptera puritana</i>	-	-	AJ514978
C. parowana GB	<i>Cicindela parowana</i>	-	-	AJ514965
Ca. fabriciana GB	<i>Calochroa fabriciana</i>	-	-	AJ514973
C. terricola kaibabensis GB	<i>C. terricola</i> subsp. <i>kaibabensis</i>	-	-	DQ923338
L. chloris GB	<i>Lophyridia chloris</i>	-	-	AJ514957
Rivacindela sp GB	<i>Rivacindela</i> n. sp.	-	-	AJ618351
sp32	<i>Cicindela maroccana</i>	Santa Inés	03-2002	-
sp5	<i>Cicindela maroccana</i>	Riopar	03-2002	-
sp8	<i>Cicindela maroccana</i>	Jumilla	03-2002	-
sp36	<i>Cicindela campestris</i>	Rila (Bulgaria)	05-2003	-
sp35	<i>Cicindela campestris</i>	desconocida	1997	-
sp1	<i>Cicindela campestris</i>	Riopar	1997	-
sp4	<i>Cicindela campestris</i>	desconocida	1997	-

Tabla 1: Relación de ejemplares empleados en este estudio, indicando la procedencia del ejemplar o el código de la secuencia en la base de datos GenBank.

Table 1: List of specimens used in this study, indicating the source of the specimen or the code of the sequence in GenBank database.