

UNIVERSIDAD  
**NACIONAL**  
DE COLOMBIA

**Exploración de los procesos de especiación de las avispas  
parasitoides del género *Chelonus* (*Microchelonus*)  
Szépligeti, 1908 (Hymenoptera: Braconidae: Cheloninae) en  
el Archipiélago de Galápagos, Ecuador**

**Ada Luz Sandoval Bernal**

Universidad Nacional de Colombia  
Facultad de Ciencias, Área Curricular de Biología  
Bogotá, Colombia  
2022



**Exploración de los procesos de especiación de las  
avispa parasitoides del género *Chelonus*  
(*Microchelonus*) Szépligeti, 1908 (Hymenoptera:  
Braconidae: Cheloninae) en el Archipiélago de  
Galápagos, Ecuador**

**Ada Luz Sandoval Bernal**

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de:  
**Magister en Ciencias-Biología**

Director

Ph.D., Carlos Eduardo Sarmiento Monroy

Línea de Investigación:

Sistemática

Grupo de Investigación:

Laboratorio de Sistemática y Biología Comparada de Insectos

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias, Área Curricular de Biología

Bogotá, Colombia

2022



*A mis padres y hermanos*



## Declaración de obra original

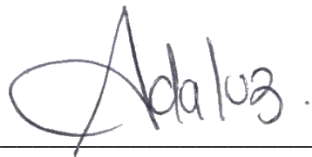
Yo declaro lo siguiente:

He leído el Acuerdo 035 de 2003 del Consejo Académico de la Universidad Nacional. «Reglamento sobre propiedad intelectual» y la Normatividad Nacional relacionada al respeto de los derechos de autor. Esta disertación representa mi trabajo original, excepto donde he reconocido las ideas, las palabras, o materiales de otros autores.

Cuando se han presentado ideas o palabras de otros autores en esta disertación, he realizado su respectivo reconocimiento aplicando correctamente los esquemas de citas y referencias bibliográficas en el estilo requerido.

He obtenido el permiso del autor o editor para incluir cualquier material con derechos de autor (por ejemplo, tablas, figuras, instrumentos de encuesta o grandes porciones de texto).

Por último, he sometido esta disertación a la herramienta de integridad académica, definida por la universidad.



---

Nombre Ada Luz Sandoval Bernal

Fecha 22/04/2022

## **Agradecimientos**

Inicialmente a la fundación Charles Darwin, a la dirección del Parque Nacional Galápagos y a la Escuela Superior Politécnica de Chimborazo, así como a todas las personas que hicieron parte de la recolección de himenópteros para el proyecto “Estudio de especies invasoras y diversidad de invertebrados terrestres de las islas Galápagos en el marco del convenio ESPOCH y Fundación Charles Darwin”, por su esfuerzo en la captura de los especímenes que fueron estudiados en este trabajo. Así mismo a la Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias y al Instituto de Ciencias Naturales por brindarme el espacio donde pude realizar esta tesis.

A Andrea Carvajal por su orientación desde antes de iniciar mis estudios hasta finalizar los mismos y ayuda en análisis morfométricos.

A mis compañeros del Laboratorio de Sistemática y Biología Comparada de Insectos por su apoyo académico y emocional durante el desarrollo de mis estudios de maestría.

Al profesor Carlos Sarmiento, por darme la oportunidad de pertenecer al Laboratorio de Sistemática y Biología Comparada de Insectos, sus enseñanzas a lo largo de la maestría y la paciencia que tuvo para orientarme y corregirme siempre que fue necesario, estoy enormemente agradecida.

A mi pareja Martin Carrillo y mis amigos Gloribeth Ríos y Wilder Zapata por su paciencia, motivación y apoyo constante desde el inicio de mi pregrado hasta la actualidad.

A mi padre Alberto Sandoval, mi madre, Omaira Bernal y mis hermanos Natalia Sandoval, Daniel Sandoval y sus respectivas familias, por brindarme su apoyo a lo largo de mi vida y en especial durante estos últimos años. Sin su ayuda no hubiese podido llegar a este

punto. Agradezco la paciencia que tuvieron conmigo, así como la ayuda que me brindaron para poder culminar mi proceso de formación en la maestría.



## Resumen

### **Exploración de los procesos de especiación de las avispa parasitoides del género *Chelonus* (*Microchelonus*) Szépligeti, 1908 (Hymenoptera: Braconidae: Cheloninae) en el archipiélago de Galápagos, Ecuador.**

El archipiélago de Galápagos es un sistema de islas oceánicas aisladas que permite la colonización y diversificación de las especies potenciando la radiación adaptativa. Estos procesos pueden llevar a la diferenciación morfológica y a la formación de especies. El género *Chelonus* (*Microchelonus*), presente en las islas Galápagos, tiene 56 especies registradas para el Neotrópico. El objetivo del presente trabajo es caracterizar la identidad taxonómica y el grado de diferenciación morfológica de las especies del género *Chelonus* (*Microchelonus*) presentes en el archipiélago de Galápagos en relación con varias características de las islas que pueden influir en procesos de diferenciación y eventualmente especiación del grupo. Se identificaron, mediante claves taxonómicas, 114 ejemplares. Se tomaron 23 medidas de morfometría lineal, análisis de componentes principales, de conglomerados, función discriminante y PerMANOVA. Se caracterizó su grado de variación dentro de cada isla. Se determinaron asociaciones de la diferenciación morfológica de las poblaciones con la edad y la distancia geográfica de las islas, mediante regresiones lineales. Se encontraron cinco especies confirmadas y tres entidades más de las cuales no es clara su identidad. Todas las especies son nuevos registros para las islas Galápagos, pero se han reportado en otras localidades del Neotrópico. Se encontraron diferenciaciones morfológicas entre pares de islas, pero no hay asociación entre la diferenciación morfológica de las especies y de sus poblaciones y la edad de surgimiento de las islas o la distancia geográfica, excepto para *M. buscki*. No se encontró relación entre variabilidad dentro de las islas y área y edad de las islas. Los análisis apuntan a que el grupo es reciente en el archipiélago y sus procesos de diferenciación son muy incipientes salvo en *M. buscki*.

**Palabras clave: Braconidae, *Chelonus*, *Microchelonus*, morfología, Islas Galápagos.**

## Abstract

**Exploration of the speciation processes of the genus *Chelonus* (*Microchelonus*) Szépligeti, 1908 (Hymenoptera: Braconidae: Cheloninae) parasitoid wasps in the Galápagos archipiélago, Ecuador.**

The Galapagos archipelago is a system of isolated oceanic islands that allows the colonization and diversification of species, enhancing adaptive radiation. These processes can lead to morphological differentiation and species formation. The genus *Chelonus* (*Microchelonus*), present in the Galapagos Islands, has 56 species recorded for the Neotropics. The objective of this work is to characterize the taxonomic identity and the degree of morphological differentiation of the species of the genus *Chelonus* (*Microchelonus*) present in the Galapagos archipelago in relation to several characteristics of the islands that can influence differentiation processes and eventually speciation of the Galapagos. cluster. Using taxonomic keys, 114 specimens were identified. Twenty-three linear morphometry measurements, principal component analysis, cluster analysis, discriminant function and PerMANOVA were taken. Their degree of variation within each island was characterized. Associations of the morphological differentiation of the populations with age and geographic distance from the islands were determined using linear regressions. Five confirmed species were found and three more entities whose identity is not clear. All species are new records for the Galapagos Islands but have been reported from other Neotropical locations. Morphological differentiations were found between pairs of islands, but there is no association between the morphological differentiation of the species and their populations and the age of emergence of the islands or the geographic distance, except for *M. buscki*. No relationship was found between variability within the islands and area and age of the islands. The analyzes indicate that the

group is recent in the archipelago and its differentiation processes are very incipient, except in *M. buscki*.

**Keywords:** Braconidae, *Chelonus*, *Microchelonus*, Morphology, Galápagos islands.



# Contenido

	Pág.
<b>Resumen .....</b>	<b>XI</b>
<b>Lista de figuras.....</b>	<b>XVI</b>
<b>Lista de tablas .....</b>	<b>XVIII</b>
<b>Introducción .....</b>	<b>21</b>
Hipótesis.....	25
<b>1. Objetivos.....</b>	<b>26</b>
1.1 Objetivo general .....	26
1.2 Objetivos específicos .....	26
<b>2. Materiales y Métodos .....</b>	<b>27</b>
2.1 Identificación de especies .....	29
2.2 Variabilidad y diferenciación morfológica de especies entre islas.....	30
2.3 Diferenciación morfológica asociada a las edades, área y distancia de las islas Galápagos .....	31
<b>3. Resultados.....</b>	<b>32</b>
3.1. Identificación de especies .....	36
3.2. Diferenciación morfológica entre especies y poblaciones .....	40
3.3. Diferenciación morfológica de especie entre islas.....	44
3.4. Diferenciación morfológica asociada a las edades, el área y distancia de las islas Galápagos .....	51
<b>4. Discusión.....</b>	<b>53</b>
<b>Bibliografía .....</b>	<b>58</b>

## Lista de figuras

	Pág.
<b>Figura 3-1:</b> Análisis de componentes principales (PCA) de los dos primeros componentes. Se incluyeron todas las variables para la identificación visual de aquellas que son redundantes. ....	33
<b>Figura 3-2:</b> Análisis de componentes principales (PCA) de las variables seleccionadas luego de eliminar las redundantes. Las variables AG y AMT se conservan puesto que, a pesar de parecer superpuestas en el gráfico para primer y segundo componentes, para los demás tienen valores diferentes. ....	34
<b>Figura 3-3:</b> Hábito de <i>Microchelonus buscki</i> . <b>a.</b> Cuerpo en vista lateral. <b>b.</b> vista dorsal. <b>c.</b> Ala anterior. ....	36
<b>Figura 3-4:</b> Hábito de <i>Microchelonus topali</i> . <b>a.</b> Cuerpo en vista lateral. <b>b.</b> Cuerpo en vista dorsal. <b>c.</b> Ala anterior. ....	37
<b>Figura 3-5:</b> Hábito de <i>Microchelonus turgoclarus</i> . <b>a.</b> Cuerpo en vista lateral. <b>b.</b> Cuerpo en vista dorsal. <b>c.</b> Ala anterior. ....	37
<b>Figura 3-6:</b> Hábito de <i>Microchelonus johni</i> . <b>a.</b> Cuerpo en vista lateral. <b>b.</b> Cuerpo en vista dorsal. <b>c.</b> Ala anterior. ....	38
<b>Figura 3-7:</b> Hábito de <i>Microchelonus sulcifera</i> . <b>a.</b> Cuerpo en vista lateral. <b>b.</b> Cuerpo en vista dorsal. <b>c.</b> Ala anterior. ....	38
<b>Figura 3-8:</b> Hábito de <i>Microchelonus</i> aff. <i>refluus</i> . <b>a.</b> Cuerpo en vista lateral. <b>b.</b> Cuerpo en vista dorsal. <b>c.</b> Ala anterior. ....	39
<b>Figura 3-9:</b> Hábito de <i>Microchelonus</i> aff. <i>carinatus</i> . <b>a.</b> Cuerpo en vista lateral. <b>b.</b> Cuerpo en vista dorsal. <b>c.</b> Ala anterior. ....	39
<b>Figura 3-10:</b> Análisis de componentes principales del total de individuos encontrados en las ocho Islas. Las letras en rojo representan las variables de estudio. ....	41
<b>Figura 3-11:</b> Análisis de conglomerados con los individuos de las ocho Islas Galápagos estudiadas. Se presentan dos grupos. El grupo en el cuadro rojo señala los individuos pertenecientes a las entidades <i>Microchelonus</i> aff. <i>refluus</i> y <i>Microchelonus</i> aff. <i>carinatus</i> , con soporte de 94%. El grupo en el cuadro azul contiene el resto de los individuos con soporte del 99%. Los puntos de colores representan la isla a la que pertenece cada individuo. ....	42
<b>Figura 3-12:</b> Representación del análisis de PerMANOVA mostrando diferencias entre los grupos de especie <i>M. topali</i> ( <b>B</b> ), <i>M. aff. refluus</i> ( <b>C</b> ), <i>M. aff. carinatus</i> ( <b>D</b> ) y <i>M. turgoclarus</i> ( <b>F</b> ). Los grupos de especie <i>M. buscki</i> ( <b>A</b> ), <i>M. sulcifera</i> ( <b>E</b> ) y <i>M. johni</i> ( <b>G</b> ) no fueron clasificados correctamente. ....	43

<b>Figura 3-14:</b> Proyección de las agrupaciones mediante el análisis de conglomerados para la especie <i>Microchelonus buscki</i> en las islas Floreana y Pinta. La proyección inferior muestra el agrupamiento de la mayoría de los individuos con un soporte del 92%. .....	45
<b>Figura 3-15:</b> Proyección de las agrupaciones mediante el análisis de conglomerados para la especie <i>Microchelonus</i> aff. <i>carinatus</i> en las islas Floreana y San Cristóbal. La proyección inferior muestra dos grupos con un soporte del 99%. .....	47
<b>Figura 3-16:</b> Análisis PCA espectro de proporciones de <i>Microchelonus buscki</i> para los individuos de las islas Floreana y Pinta. El primer componente se muestra a la izquierda, el segundo componente a la derecha. ....	47
<b>Figura 3-17:</b> Proyección de la dispersión de los individuos de la especie <i>Microchelonus buscki</i> con base las proporciones que mayor explican la variación. ....	48
<b>Figura 3-18:</b> Análisis de PCA de espectro de proporciones de <i>Microchelonus</i> aff. <i>carinatus</i> para los individuos de las islas Floreana y San Cristóbal. El primer componente se muestra a la izquierda, el segundo componente a la derecha. ....	49
<b>Figura 3-19:</b> Proyección de la dispersión de los individuos de la especie <i>Microchelonus</i> aff. <i>carinatus</i> con base en las proporciones que mayor explican su variación. ....	50
<b>Figura 4-1:</b> Mapa de las distribuciones neotropicales de las especies de <i>Chelonus</i> ( <i>Microchelonus</i> ) encontradas en las islas Galápagos (Papp 2016).....	54

## Lista de tablas

	Pág.
<b>Tabla 2-1:</b> Caracteres morfométricos propuestos para el estudio. Entre paréntesis, las abreviaciones usadas para cada variable. ....	28
<b>Tabla 3-1:</b> Valores de repetibilidad para cada una de las variables seleccionadas. ....	35
<b>Tabla 3-2:</b> Análisis de regresión lineal de la diferenciación morfológica de las especies expresada como la distancia de Mahalanobis, la edad de surgimiento, la distancia geográfica y el área de las islas Galápagos. Las regresiones significativas se marcan con asterisco. ....	51
<b>Tabla 3-3:</b> Comparación entre la variación morfológica, expresada como desviación estándar de las proporciones de las variables que más influyen según el PCAra; la edad de emergencia de las islas, expresada en Ma y el área de las islas, expresada en Km <sup>2</sup> . ....	52
<b>Tabla 4-1:</b> Artículos de revisión de la puesta a prueba de las cuatro hipótesis planteadas en este estudio. ....	57





# Introducción

La familia de Himenópteros, Braconidae, es uno de los grupos de insectos más diversos, comprendiendo alrededor de 18000 especies descritas en el mundo, pero hay muchas más estimadas (Hye-Rin *et al.*, 2018, Quicke 2015a). Estos organismos en su mayoría se caracterizan por ser parasitoides, ectoparásitos y endoparásitos, con estrategias inobiontes y cenobiontes (Quicke 2015b). Por lo general, parasitan huevos o larvas de insectos holometábolos y hemimetábolos, así mismo, existen algunos grupos parasitoides de adultos (Sarmiento 2012). Juegan un papel ecológico importante en la regulación de otros insectos, incluyendo muchos de importancia agrícola (Yu *et al.*, 2012, Garcia de Oliveira *et al.*, 2017) a través de una diversidad de adaptaciones fisiológicas y comportamentales (Matthews 1974).

Si bien, Cheloninae es una de las subfamilias más grandes de Braconidae con más de 1500 taxones válidos (Yu *et al.*, 2005, Dong *et al.*, 2019), solo alrededor de un cuarto de las especies han sido descritas y muchas están pobremente caracterizadas, dificultando su reconocimiento (Aydogdu & Beyarslan 2011). Esta subfamilia presenta un caparazón no articulado formado por la fusión de los tres primeros tergitos metasomales, además posee una carena prospectal completa (Shaw 1997).

Existe un debate con respecto al tratamiento del género *Microchelonus* como un subgénero dentro de *Chelonus* o como es tratado en este estudio, como un género válido, cercano a *Chelonus*. Papp (1995), menciona los caracteres para separar ambos géneros. *Microchelonus* siempre presenta 16 antenómeros y un foramen en la parte apical del caparazón en los machos. No obstante, se mantendrá la expresión *Chelonus* (*Microchelonus*) para resaltar esta situación taxonómica por consolidar en el futuro.

Al igual que *Chelonus*, los *Microchelonus* son parasitoides cenobiontes, endoparásitos de larvas de huevos de lepidópteros (Shaw 1997). *Microchelonus* es un género presente en casi todo el mundo, ocurriendo comúnmente en prados, praderas y pastizales, siendo

tolerantes al calor y a la sequía (Shaw 1997). El género *Microchelonus* fue descrito en la región neotropical con la especie *Chelonus sobrinus* (Szepligeti 1904). En el Neotrópico existen 56 especies registradas, pero se estima que pueden llegar a ser entre 500 y 600 especies (Papp 2016).

Por otro lado, los archipiélagos son sistemas aislados que pueden evolucionar como unidades ambientales diferentes con respecto a las masas continentales (Santamarta 2016). Surgen como tableros en blanco de la colonización y diversificación de las especies (Losos & Ricklefs 2009) y abundantes nichos están disponibles en las islas cuando llegan los primeros colonos (Mayr 1963, Emerson 2008). Es así como el número de especies en las islas aumentará a lo largo de la inmigración, a un ritmo que depende de la interacción del aislamiento y del tiempo (Gillespie & Roderick 2002), este proceso invita a una rápida radiación adaptativa dando lugar a la formación de especies (Mayr 1963, Emerson 2008), donde hay diversificación ecológica y morfológica dentro de un linaje (Schluter 2000). Se destaca dentro de este proceso la diferenciación fenotípica entre los miembros de un clado a medida que las especies se adaptan y usan diferentes recursos del entorno (Losos & Mahler 2010). Ahora, el proceso de especiación a través de la inmigración, comenzará con una pequeña población fundadora, la cual llegará a través de dispersión a una de las islas y traerá consigo una pequeña variación del genoma de la especie; a partir de este punto y a lo largo del tiempo y de las diferentes presiones que sufren los individuos, se tendrá una oportunidad para que se presenten variaciones en los individuos pudiendo conducir a la diversificación dentro de cada isla (Provine 1989, Grant 2002).

Además de la colonización de nichos vacíos, existen otros factores como la competencia y la depredación que desempeñan un papel notable en los procesos de especiación (Grant & Grant 2006, Nosil & Crespi 2006, Emerson 2008); poblaciones en simpatria compiten por los recursos, siendo favorecidas las adaptaciones que reducen la competencia, este tipo de presión de selección diferencial sobre los fenotipos también puede generar diferenciación genética (Mayr 1965, MacArthur & Wilson 1967, Dudaniec *et al.*, 2011). La especiación, suele ser un proceso prolongado de diferenciación que eventualmente conduce al cese del intercambio genético entre poblaciones derivadas de un ancestro común (Dobzhansky 1937, 1940, Mayr 1940, 1942) pero como se ha descrito, puede pasar por procesos de diferenciación morfológica entre otros.

En archipiélagos oceánicos es común para animales y plantas seguir la regla de progresión (Hennig 1966), la cual indica una secuencia de colonización desde las islas más antiguas hacia las más jóvenes (Funk & Wagner 1995, Poulakakis *et al.*, 2019), dándole un papel importante a las edades de las islas en cuanto causan la diversificación de las especies (Gillespie & Roderick 2002). Este patrón encuentra numerosos ejemplos en archipiélagos como Hawái donde la formación de un hábitat nuevo y el surgimiento de nuevas especies sigue la secuencia de aparición de las islas (Shaw & Gillespie 2016).

Para las islas Galápagos, los invertebrados representan la mayoría de la biodiversidad natural terrestre (Peck 1997), estos desempeñan importantes procesos ecológicos como la descomposición de materia orgánica, formación de suelo, control de herbivoría y polinización, sin embargo, son poco conocidos los detalles de su diversificación (Tye *et al.*, 2002). En efecto, se han registrado un poco más de 2000 especies de insectos en las islas Galápagos (Dangles 2009), presentando un alto nivel de endemismo (Buchholz *et al.*, 2020) así como una baja diversidad en comparación con Sur América (Parent *et al.*, 2008), haciendo de la fauna de Galápagos algo único (Buchholz *et al.*, 2020). Un inventario inicial de los insectos del archipiélago reveló que el 47 % de las especies son endémicas (Peck 1996a, Peck *et al.*, 1998), indicando una colonización temprana y la separación de sus ancestros continentales (Tye *et al.*, 2002). Estos datos sugieren una selección disruptiva, la cual actúa en dirección contraria en las poblaciones presentes, favoreciendo fenotipos opuestos dentro de una sola población (Rundle & Nosil 2005), siendo este, uno de los primeros pasos que conducen a la especiación (Grant *et al.*, 2000), en donde es posible que dos o más poblaciones de la misma especie aisladas geográficamente con mutaciones acumuladas, se diferencien después de muchas generaciones (Yamaguchi & Iwasa 2013).

Este patrón de formación de especies se ha visto reflejado en muchos archipiélagos como es el caso de la radiación del género *Drosophila* en el Caribe (Hollocher 1996) y las mariposas del género *Gonepteryx* (Lepidoptera: Pieridae) en las Islas Canarias (Brunton & Hurst 1998), donde se encuentra una sola especie endémica en cada una de las islas principales (Gillespie & Roderick 2002). Estos fenómenos también pueden observarse en algunos grupos dentro del archipiélago de Galápagos, como el caso de las conocidas tortugas del género *Chelonidís* donde se han encontrado más de siete especies endémicas y la mayoría a una única isla (Beheregaray *et al.*, 2004); en el orden Orthoptera por

ejemplo, se tienen registradas 30 especies endémicas de las islas, de las cuales el 50 % están restringidas a una sola isla (Peck 1996b).

En todo caso, la falta de información sobre la identidad taxonómica, distribución, biología y origen de las especies, es un limitante para los programas de conservación en las islas (Roque-Albelo 2007). Aquí es donde la taxonomía juega un papel importante, teniendo como tarea la delimitación y clasificación de especies, además de dar nombres y proveer herramientas para identificarlas (Dayrat 2005). Si bien contribuye al conocimiento y conservación de la biodiversidad mediante la identificación de especies (Vogel *et al.*, 2017).

Es por ello por lo que, en islas tropicales, que son puntos críticos de diversidad biológica y geofísica (Kueffer & Kinney 2017), unidades evolutivas significativas pueden perderse a menos que haya una planificación en conservación, la cual depende de una buena determinación de las especies, en otras palabras, la taxonomía es un pilar importante para el establecimiento de prioridades de conservación (Townsend 2006).

Por otro lado, la definición del concepto de especie ha sido uno de los problemas principales en la biología, no existe un solo concepto que sea óptimo para los diferentes usos (De Queiroz 1998) y muchos de estos pueden llevar a conclusiones diferentes acerca de los límites de especie (De Queiroz 2007; Boekhout *et al.*, 2021).

La ampliamente aceptada propuesta de De Queiroz (2007) establece que el estatus de especie no dependerá de la línea de evidencia, en tanto cada proceso de especiación puede manifestar eventos de diferenciación particulares con diferentes propiedades, de este modo se tendrán casos donde la diferenciación genética es determinante para la delimitación de un taxón (Mallet 1995) y otros donde será lo ecológico (Andersson 1990) o lo morfológico (Sneath & Sokal 1973). De Queiroz (2007) propone entonces una definición en la cual ubica a la línea de evidencia como un criterio específico y no como definidores del concepto de especie. Este trabajo exploró como línea de evidencia la morfología, ya que ella nos puede indicar rápidamente tendencias de cambio evolutivo en tanto suele ser el sustrato directo del proceso selectivo (Futuyma 2005) y brindar luces en los procesos de especiación de *Chelonus* (*Microchelonus*) en las islas Galápagos.

Por lo mencionado y con el fin de explorar los procesos de diferenciación morfológica en *Microchelonus* en las islas Galápagos, se plantean las siguientes hipótesis:

## Hipótesis

1. Cada isla del archipiélago de Galápagos alberga especies diferentes del género *Chelonus* (*Microchelonus*).
2. Las especies o poblaciones del género *Chelonus* (*Microchelonus*) del archipiélago de Galápagos presentes en las islas más jóvenes muestran una menor variación morfológica en comparación con aquellas de las islas más antiguas.
3. Si se presenta, el grado de diferenciación entre especies o poblaciones de *Chelonus* (*Microchelonus*) de cada isla está asociado con la edad de las islas.
4. Si se presenta, el grado de diferenciación entre especies o poblaciones de *Chelonus* (*Microchelonus*) de cada isla está asociado con la cercanía geográfica entre las islas.

# 1. Objetivos

## 1.1 Objetivo general

Caracterizar la identidad taxonómica y el grado de diferenciación morfológica de las especies parasitoides del género *Chelonus* (*Microchelonus*) presentes en el archipiélago de Galápagos.

## 1.2 Objetivos específicos

Identificar las especies del género *Chelonus* (*Microchelonus*) presentes en las islas Galápagos.

Caracterizar el grado de diferenciación morfológica entre especies o poblaciones de *Chelonus* (*Microchelonus*) distribuidas en el archipiélago de Galápagos.

Determinar si el grado de diferenciación morfológica de las especies de *Chelonus* (*Microchelonus*) está asociado con las edades o con la cercanía geográfica de las islas del archipiélago de Galápagos.

## 2. Materiales y Métodos

Se obtuvieron 114 individuos procedentes de las islas Floreana, Pinta, San Cristóbal, Isabela, Santiago, Fernandina, Santa Cruz y Española, las cuales hacen parte del Archipiélago de Galápagos. Estos ejemplares fueron obtenidos durante la ejecución del proyecto “Estudio de especies invasoras y diversidad de invertebrados terrestres de las islas Galápagos en el marco del convenio ESPOCH y Fundación Charles Darwin” y entregados al laboratorio de Sistemática y Biología Comparada de Insectos de la Universidad Nacional de Colombia, para su estudio.

De esta manera, los ejemplares fueron revisados con un estereoscopio Leica S8 APO, y fotografiados con cámara de 46 megapíxeles. A partir de las fotos se tomaron inicialmente 23 medidas mediante el programa ImageJ versión 1.53p (Schneider *et al.*, 2012), las cuales fueron sugeridas en la literatura para la separación de especies del género *Chelonus* (Papp 1999, Papp 2016, Mazhar *et al.*, 2018). La medida del diámetro ocelar usada por Mazhar *et al.* (2018) no especifica el ocelo a medir, por lo que se midieron los valores de los tres ocelos (Tabla 2-1).

**Tabla 2-1:** Caracteres morfométricos propuestos para el estudio. Entre paréntesis, las abreviaciones usadas para cada variable.

<b>Caracteres</b>	<b>Autores</b>
Longitud del estigma <b>(LE)</b>	Papp 2016
Ancho del estigma <b>(AE)</b>	Papp 2016
Longitud del mesosoma <b>(LM)</b>	Papp 1999
Altura de la gena <b>(AG)</b>	Mazhar <i>et al.</i> , 2018
Longitud del fémur posterior <b>(LF)</b>	Papp 2016, Mazhar <i>et al.</i> , 2018
Ancho del fémur posterior <b>(AF)</b>	Papp 2016, Mazhar <i>et al.</i> , 2018
Longitud de la cara <b>(LC)</b>	Mazhar <i>et al.</i> , 2018
Ancho de la cara <b>(AC)</b>	Mazhar <i>et al.</i> , 2018
Longitud del cípeo <b>(LP)</b>	Papp 2016
Altura del cípeo <b>(AP)</b>	Papp 2016
Altura del ojo en vista lateral <b>(AO)</b>	Papp 2016, Mazhar <i>et al.</i> , 2018
Ancho del ojo en vista lateral <b>(AJ)</b>	Papp 2016, Mazhar <i>et al.</i> , 2018
Ancho máximo del metasoma en vista lateral <b>(AMM)</b>	Papp 1999
Ancho mínimo del metasoma en vista lateral <b>(AMN)</b>	Papp 1999
Longitud del penúltimo flagelómero <b>(AFL)</b>	Papp 2016
Ancho penúltimo flagelómero <b>(LPP)</b>	Papp 2016
Ancho máximo del metasoma en vista dorsal <b>(AMT)</b>	Papp 2016, Mazhar <i>et al.</i> , 2018
Longitud del metasoma en vista dorsal <b>(LMT)</b>	Papp 2016, Mazhar <i>et al.</i> , 2018
Longitud témpora <b>(LT)</b>	Mazhar <i>et al.</i> , 2018
Diámetro del ocelo posterior derecho <b>(DOD)</b>	Mazhar <i>et al.</i> , 2018
Diámetro del ocelo posterior izquierdo <b>(DOI)</b>	Mazhar <i>et al.</i> , 2018
Diámetro del ocelo anterior <b>(DAO)</b>	Mazhar <i>et al.</i> , 2018
Ancho de la cabeza en vista dorsal <b>(ACB)</b>	Papp 2016

Previo a los análisis definitivos y con miras a maximizar la calidad de la información recopilada, se realizaron estudios para determinar: redundancia entre variables, precisión de las medidas e identificación de atípicos. Por disponibilidad de ejemplares, estos análisis fueron llevados a cabo con individuos de la isla Floreana. Se realizó un análisis de componentes principales (PCA) para encontrar las variables que más estaban correlacionadas para excluirlas y evitar problemas de redundancia (Zuur *et al.*, 2007).

Así mismo, se realizó un análisis de repetibilidad mediante un ANOVA tipo II, para determinar la consistencia o la precisión en las medidas seleccionadas (Senar 1999). Finalmente, se realizó una prueba de desviación estudentizada extrema (ESD) que permite identificar datos atípicos, los cuales pueden venir de distribuciones diferentes a la de la mayoría de los datos, llevando a conclusiones equivocadas (Schwertman & de Silva 2007). Estos análisis fueron llevados a cabo en RStudio versión 1.3 (RStudio team 2020).

## 2.1 Identificación de especies

Para la identificación de las especies del género *Chelonus* (*Microchelonus*) de las islas Galápagos se usaron las claves de Papp (1999, 2010, 2016); posterior a la separación de especies se analizaron sus diferencias por medio de morfometría lineal. Para esto, se realizó un análisis de componentes principales (PCA); este método de ordenación multivariado permite visualizar los patrones de variación, determinando mediante similitudes los componentes y las variables que mejor explican la variación en los datos (Peres-Neto *et al.*, 2005).

Así mismo, se realizó un análisis de conglomerados para establecer agrupaciones iniciales de acuerdo con las similitudes, estas agrupaciones están soportadas por un valor  $p$ , el cual representa la posibilidad de que las agrupaciones formadas sean correctas (Peña 2013). Adicional a lo anterior, se realizó exploratoriamente un análisis de función discriminante (AFD) para determinar cuáles variables predicen mejor la pertenencia de un individuo a un grupo de especies, mediante las diferencias entre las variables (Moder *et al.*, 2007). Al no

cumplirse los supuestos para la realización del AFD, como la normalidad, se realizó un análisis PerMANOVA, el cual permite determinar la probabilidad de pertenencia de los individuos a las especies planteadas y no requiere normalidad (McArdle & Anderson 2001).

## **2.2 Variabilidad y diferenciación morfológica de especies entre islas**

Con miras a caracterizar la variabilidad de las poblaciones de especies dentro de las islas y relacionar esta propiedad con aspectos significantes de las islas como su área y su edad, se relacionó la desviación estándar de las estructuras mejor asociadas a la diferenciación entre especies y estas variables de las islas.

Para determinar si existe diferenciación morfológica de las especies entre las diferentes islas, se tomaron las especies que estaban representadas por más de cinco individuos procedentes de cada una de las islas y se hicieron matrices nuevas para los siguientes análisis: Análisis de conglomerados para cada especie, con el fin de visualizar si existían agrupaciones de acuerdo con la diferenciación morfológica (Kassambra 2017). De igual manera, se realizó un PerMANOVA.

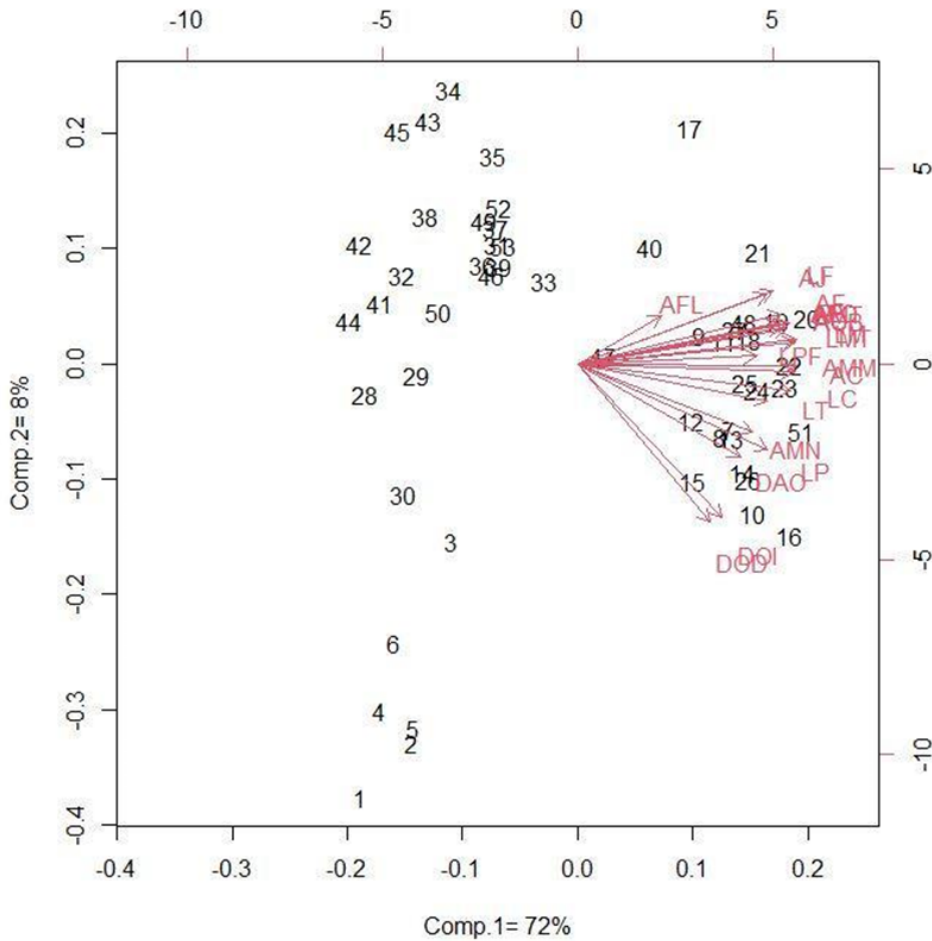
Adicionalmente, se llevó a cabo un análisis de espectro de proporciones PCA (Baur & Leunberger 2011), el cual permite interpretar los componentes principales en términos de proporciones entre las medidas lineales; este análisis ayuda para determinar la diferenciación de especies morfológicamente similares que a menudo pueden diferir significativamente en las proporciones corporales mas no en las medidas lineales directas. Las proporciones usadas provienen de las medidas de las variables de estudio.

## **2.3 Diferenciación morfológica asociada a las edades, área y distancia de las islas Galápagos**

Las edades de emergencia geológica de las islas fueron tomadas de los estudios de Geist *et al.*, (2014), al igual que el área y las distancias entre islas de Snell *et al.*, (1996). La diferenciación morfológica se calculó mediante la distancia de Mahalanobis (Escobedo & Plata 2008), esta medida determina la afinidad entre el grupo de estudio permitiendo la formación de grupos similares entre sí (McLachlan 1999). Adicional a esto, se realizó un análisis de regresión simple, para identificar si las similitudes morfológicas estaban relacionadas con los tiempos de emergencia de las islas, la distancia geográfica entre pares de islas o el área de cada isla (Everitt & Horthorn 2011).

### 3. Resultados

Inicialmente se tuvieron 23 variables de las cuales once fueron eliminadas pues presentaban información redundante según su distribución en la proyección del PCA (figura 3-1). Las variables conservadas fueron elegidas dado que tenían los eigenvalues más altos en los dos primeros componentes.



**Figura 3-1:** Análisis de componentes principales (PCA) de los dos primeros componentes. Se incluyeron todas las variables para la identificación visual de aquellas que son redundantes.

Las variables seleccionadas para los análisis siguientes fueron: Ancho estigma (AE), diámetro ocelo posterior izquierdo (DOI), diámetro ocelo anterior (DAO), altura del clípeo (LP), longitud de cara (LC), ancho máximo metasoma en vista lateral (AMM), longitud penúltima flagelómero (LPF), longitud mesosoma (LM), ancho máximo metasoma en vista dorsal (AMT) y altura de la gena (AG) (Figura 3-2).



de especies. Las otras nueve medidas fueron corregidas en tanto se identificó que correspondían a errores de digitación.

Se encontró un valor de repetibilidad superior al 70 % en las variables seleccionadas, por lo que se consideran fiables para la realización de los análisis posteriores (Senar 1999) (Tabla 3-1).

**Tabla 3-1:** Valores de repetibilidad para cada una de las variables seleccionadas.

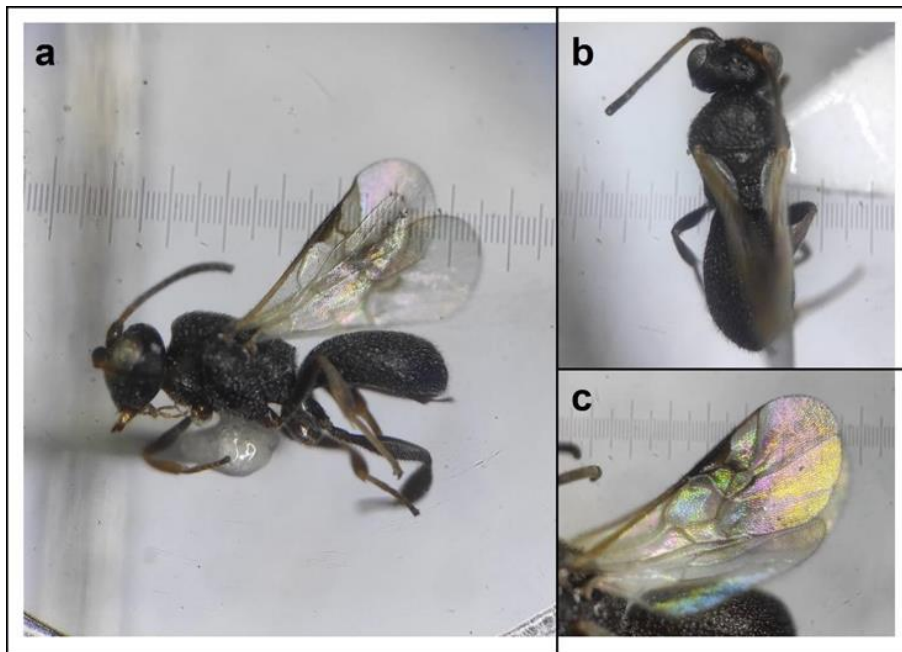
<b>VARIABLES</b>	<b>REPETIBILIDAD</b>
AE	0.95
LM	0.78
AG	0.93
LC	0.91
LP	0.94
AMM	0.80
LPF	0.71
AMT	0.74
DAO	0.91
DOI	0.94

### 3.1. Identificación de especies

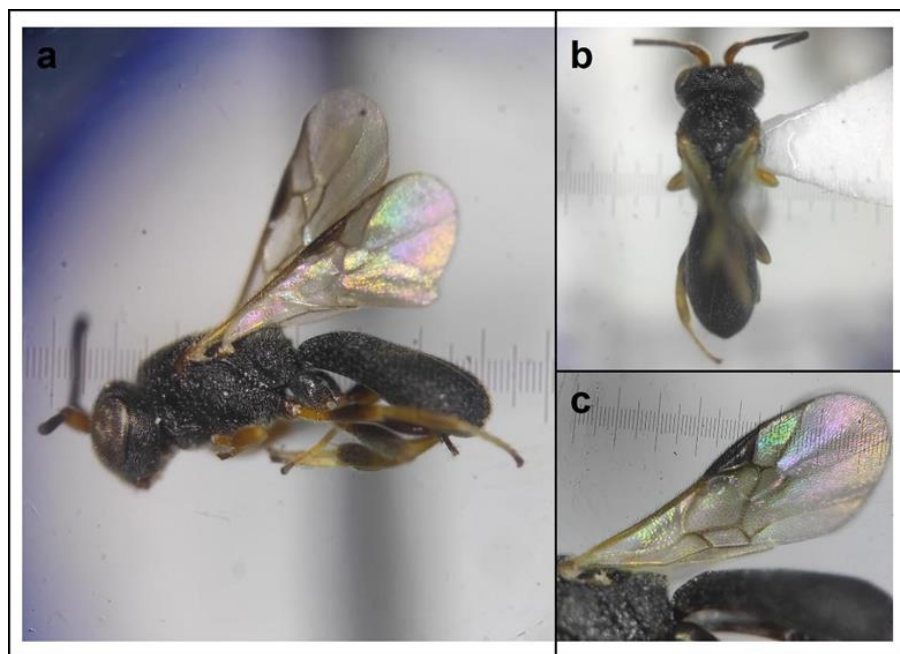
Se identificaron cinco especies, estas son: *Microchelonus buscki* (Viereck 1912) (figura 3-3), *Microchelonus topali* Papp 1999 (figura 3-4), *Microchelonus turgoclarus* Papp 2010 (figura 3-5), *Microchelonus johni* (Marsh 1979) (figura 3-6) y *Microchelonus sulcifera* Papp 2016 (figura 3-7). Adicionalmente, se encontraron individuos que podrían corresponder a especies aún por definir, estas son: *Microchelonus* aff. *refluus* (figura 3-8) y *Microchelonus* aff. *carinatus* (figura 3-9). Los ejemplares de estas muestras no tienen la combinación de caracteres descritos por los autores para la asignación a las especies.



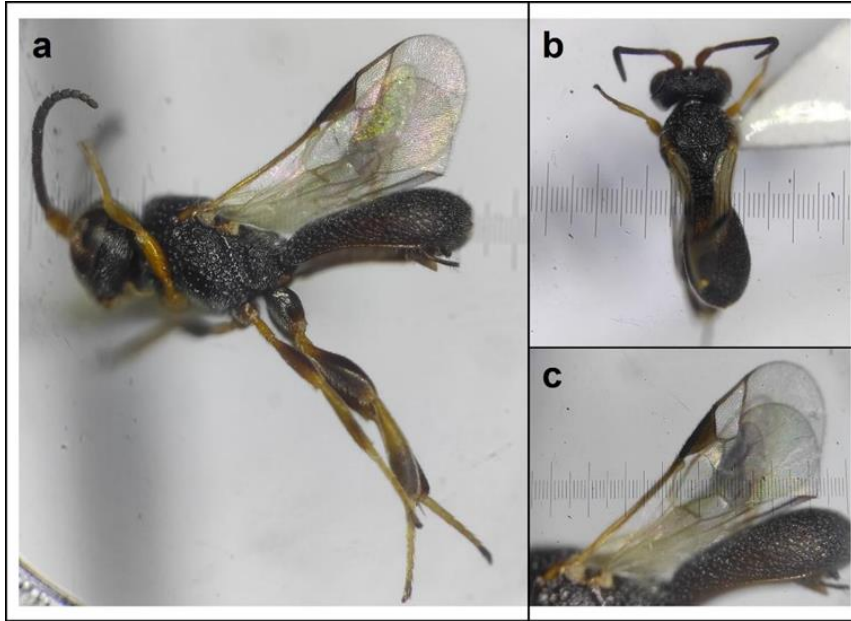
**Figura 3-3:**Hábito de *Microchelonus buscki*. **a.** Cuerpo en vista lateral. **b.** vista dorsal. **c.** Ala anterior.



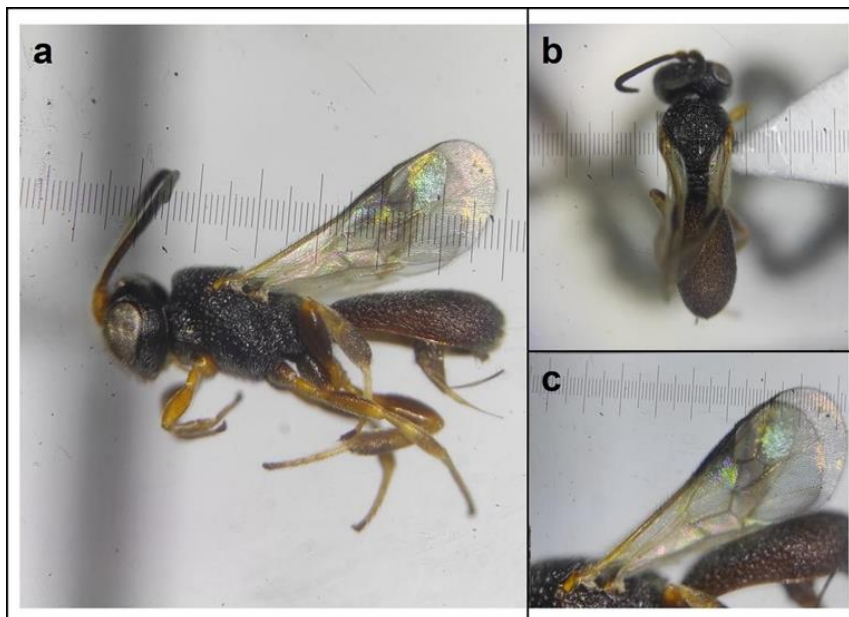
**Figura 3-4:** Hábito de *Microchelonus topali*. **a.** Cuerpo en vista lateral. **b.** Cuerpo en vista dorsal. **c.** Ala anterior.



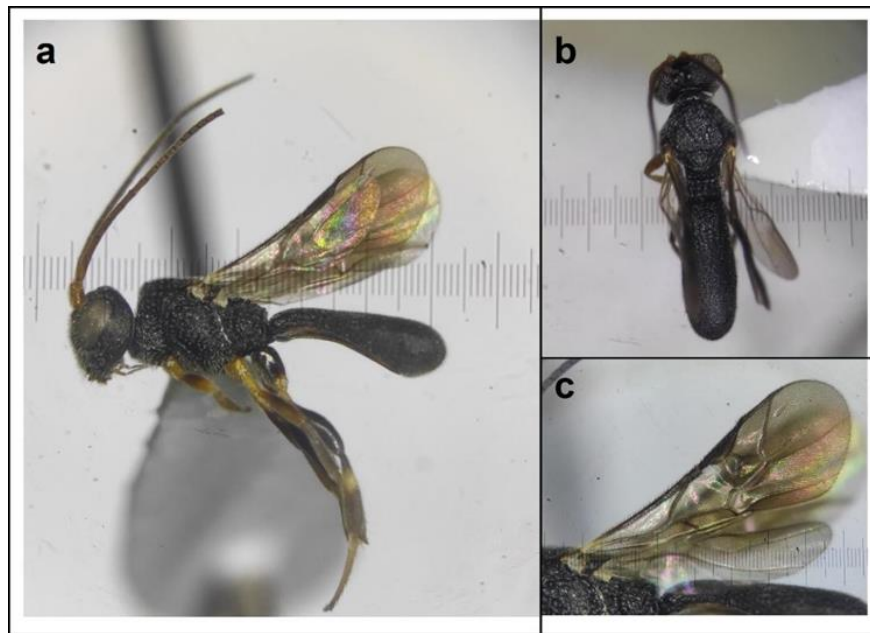
**Figura 3-5:** Hábito de *Microchelonus turgoclarus*. **a.** Cuerpo en vista lateral. **b.** Cuerpo en vista dorsal. **c.** Ala anterior.



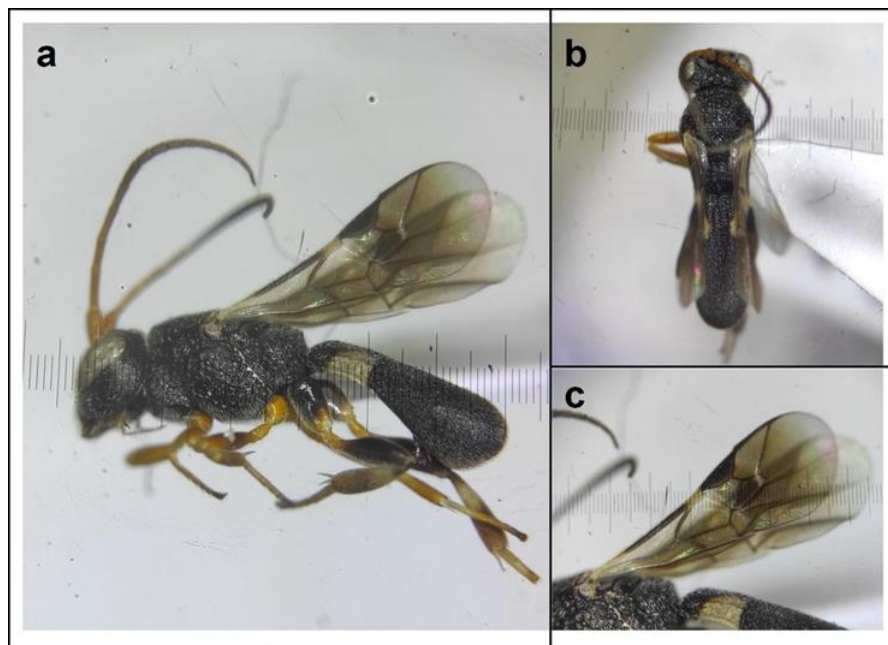
**Figura 3-6:**Hábito de *Microchelonus johni*. **a.** Cuerpo en vista lateral. **b.** Cuerpo en vista dorsal. **c.** Ala anterior.



**Figura 3-7:**Hábito de *Microchelonus sulcifera*. **a.** Cuerpo en vista lateral. **b.** Cuerpo en vista dorsal. **c.** Ala anterior.



**Figura 3-8:**Hábito de *Microchelonus* aff. *refluus*. **a.** Cuerpo en vista lateral. **b.** Cuerpo en vista dorsal. **c.** Ala anterior.



**Figura 3-9:**Hábito de *Microchelonus* aff. *carinatus*. **a.** Cuerpo en vista lateral. **b.** Cuerpo en vista dorsal. **c.** Ala anterior.

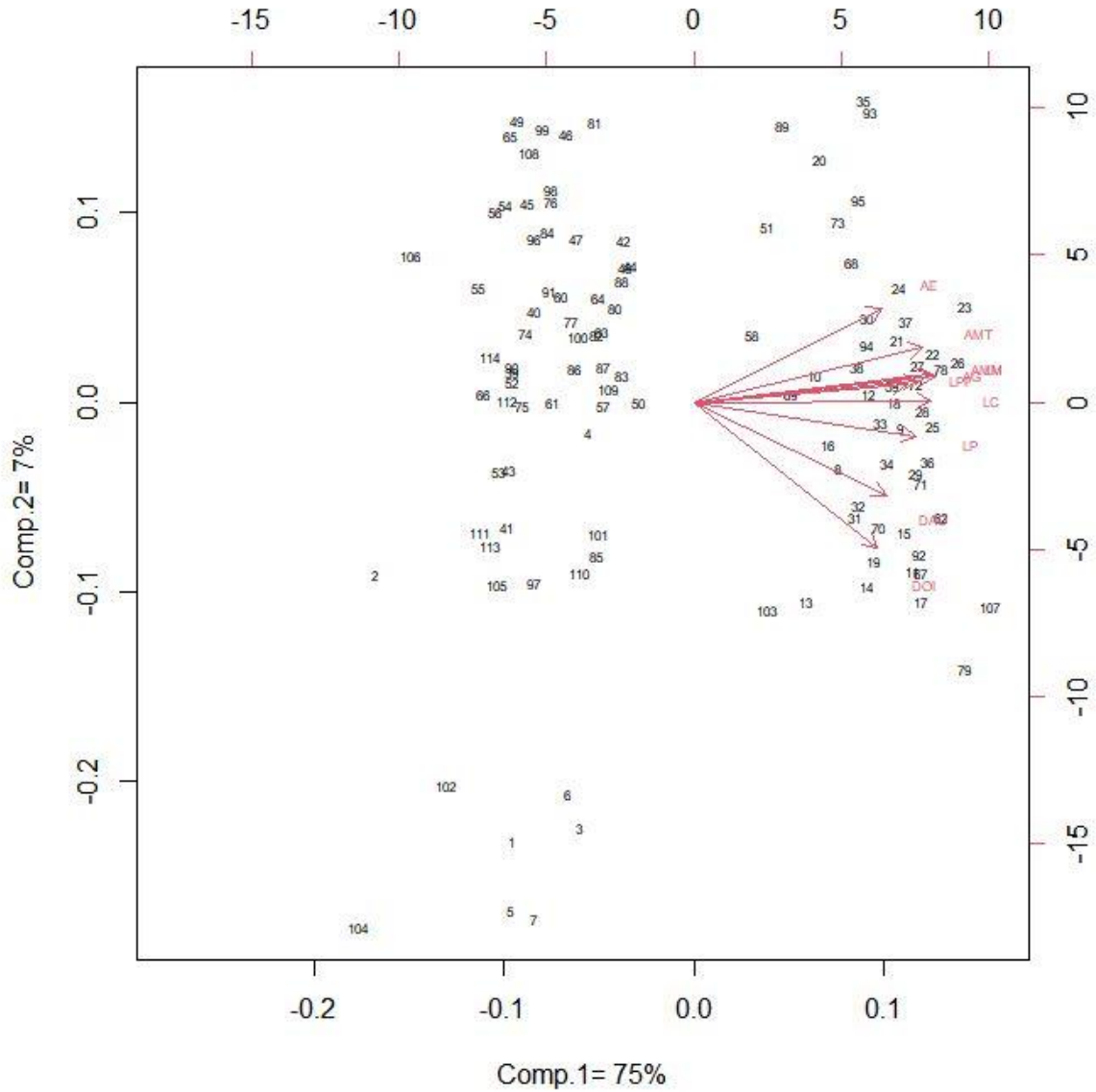
Para los ejemplares cercanos a *M. refluus*, Papp (2010), menciona un par de carenas entre los ocelos y los ojos y caparazón en vista dorsal sin carena apical, que se encuentran en los ejemplares de las islas; en contraste, el mismo autor señala la presencia de manchas en la parte basal del caparazón, así como un escutelo escabroso, pero los individuos de este estudio presentan caparazón completamente negro y escutelo rugoso.

En cuanto a, los especímenes cercanos a *M. carinatus* coinciden con la descripción original en el tipo de caparazón alargado en vista dorsal, apicalmente truncado, con el penúltimo segmento de la antena el doble de largo que ancho, pero presentan manchas en vista dorsal en la parte basal del caparazón, mientras que la descripción hecha por Provancher (1881) menciona el caparazón es completamente negro.

Por otra parte, se evidenciaron potenciales especies endémicas para algunas de las islas Galápagos, sin embargo estas especies también han sido encontradas en otras regiones del Neotrópico, de aclararse el estatus de las entidades afines y de tratarse de especies nuevas, estas serían especies endémicas. Los individuos de *M. aff. refluus* y *M. sulcifera* se encontraron únicamente en la isla Floreana. La especie *M. buscki* fue encontrada en las islas Floreana, Santiago, Pinta y Fernandina. *M. topali* se recolectó en las islas Floreana, Santiago, Santa Cruz e Isabela. Para la especie *M. aff. carinatus* se recolectaron en las islas Floreana, Santiago, San Cristóbal, Santa Cruz e Isabela. En cuanto a la especie *M. turgoclarus* se encontró en casi todas las islas, exceptuando por las islas Fernandina, Santa Cruz, y San Cristóbal. La especie *M. johni* se encontró en Floreana, Isabela y Santa Cruz.

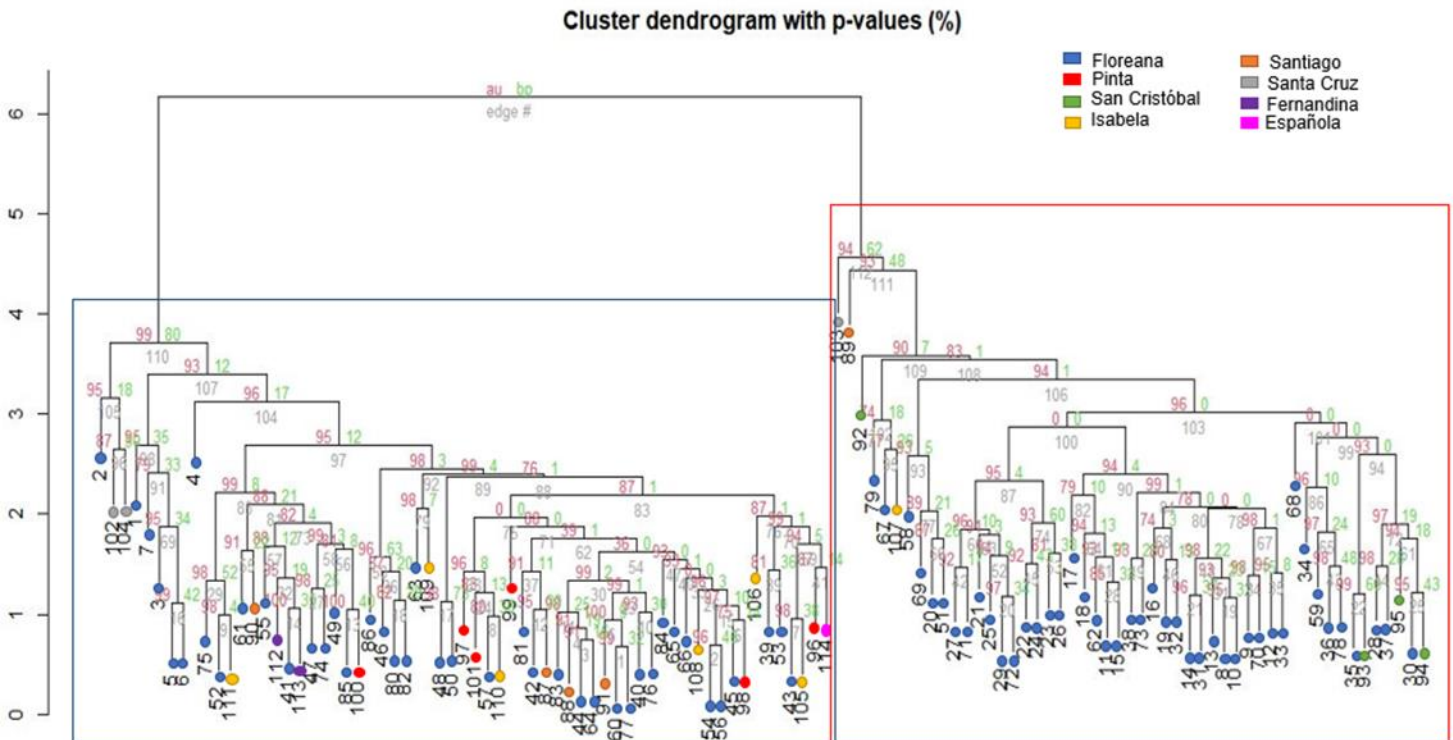
### **3.2. Diferenciación morfológica entre especies y poblaciones**

El primer y segundo componente del PCA con ejemplares de todas las islas explican el 82% de la variación. Las variables que mejor explican este resultado para el primer componente fueron: longitud de mesosoma (LM), longitud de la cara (LC) y Ancho máximo del metasoma en vista lateral (AMM) (figura 3-10).



**Figura 3-10:** Análisis de componentes principales del total de individuos encontrados en las ocho Islas. Las letras en rojo representan las variables de estudio.

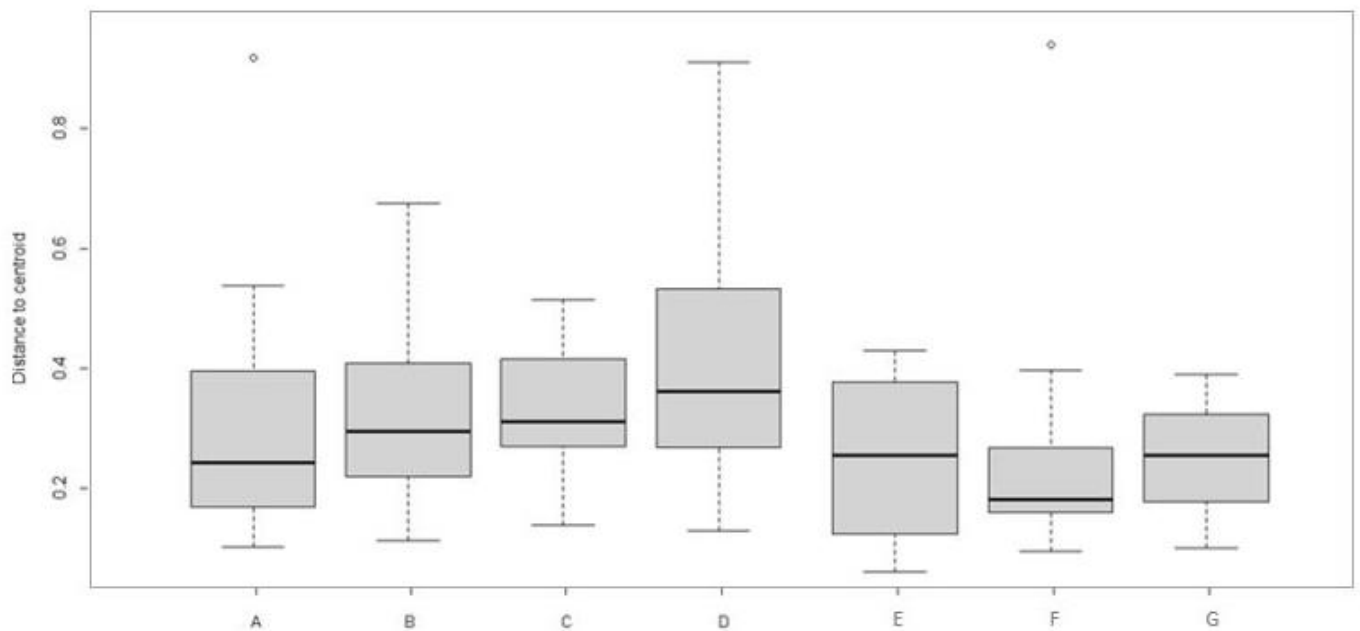
Para el análisis de conglomerados se observaron dos grupos con valores de soporte de 94% y 99% (figura 3-11).



**Figura 3-11:** Análisis de conglomerados con los individuos de las ocho Islas Galápagos estudiadas. Se presentan dos grupos. El grupo en el cuadro rojo señala los individuos pertenecientes a las entidades *Microchelonus* aff. *refluus* y *Microchelonus* aff. *carinatus*, con soporte de 94%. El grupo en el cuadro azul contiene el resto de los individuos con soporte del 99%. Los puntos de colores representan la isla a la que pertenece cada individuo.

En cuanto al análisis de función discriminante aplicado a las cinco especies confirmadas por claves y las cuatro afines en conjunto, se encontró que los individuos fueron clasificados correctamente en un 74,6%. Se realizó este mismo análisis para las entidades afines, se encontró que en un 90% los individuos fueron clasificados de forma correcta; por

el contrario, para los individuos confirmados por claves, solo el 46% de estos fueron correctos en su clasificación. En cuanto al PerMANOVA, éste mostró diferencia entre los grupos propuestos después de la separación por claves (PerMANOVA,  $F_{112,1}=1682.43$ ,  $P = 0.001$ ). El análisis evidenció que cuatro grupos de individuos fueron clasificados correctamente, mientras que tres grupos de entidades correspondientes a *M. buscki*, *M. sulcifera* y *M. johni* pertenecen al mismo grupo (figura 3-12) y no se diferencian claramente.

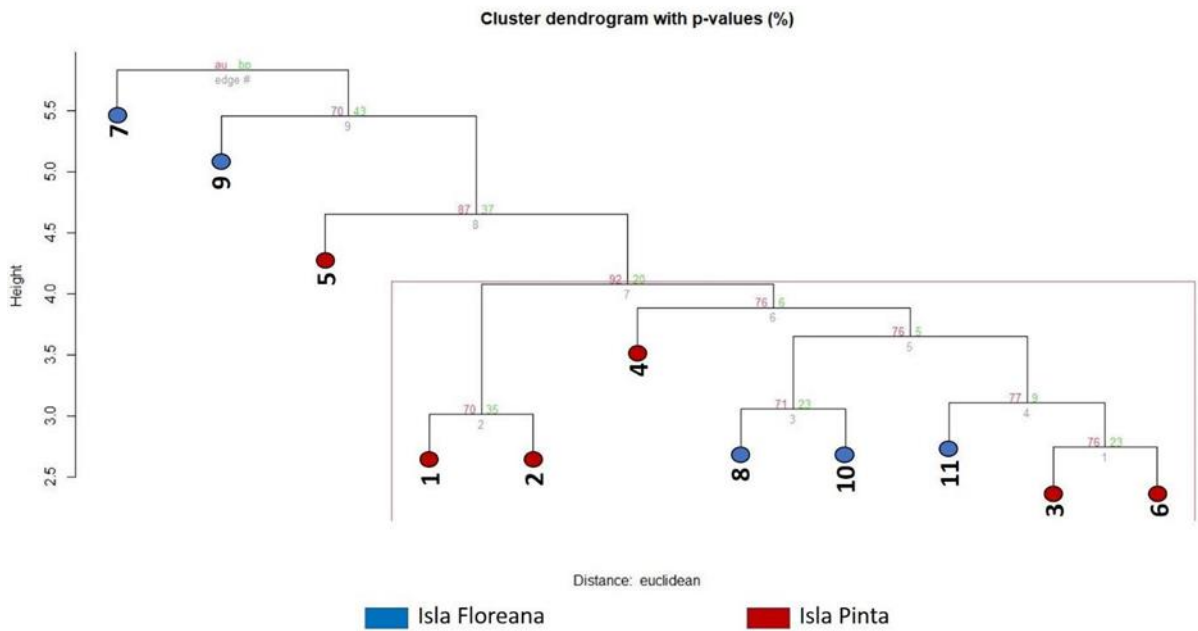
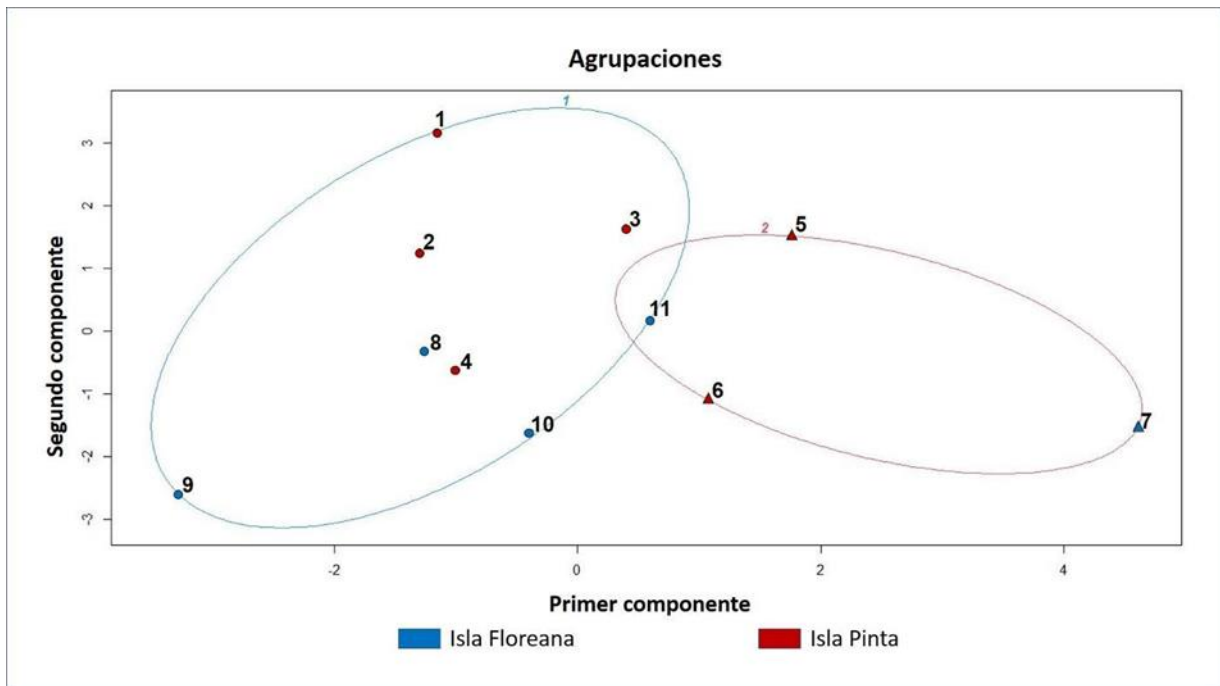


**Figura 3-12:** Representación del análisis de PerMANOVA mostrando diferencias entre los grupos de especie *M. topali* (B), *M. aff. refluus* (C), *M. aff. carinatus* (D) y *M. turgoclarus* (F). Los grupos de especie *M. buscki* (A), *M. sulcifera* (E) y *M. johni* (G) no fueron clasificados correctamente.

### 3.3. Diferenciación morfológica de especie entre islas

Por tamaño muestral sólo se pudieron hacer comparaciones para la especie *M. buscki* de las islas Floreana y Pinta, y para la especie *M. aff. carinatus* para las islas Floreana y San Cristóbal.

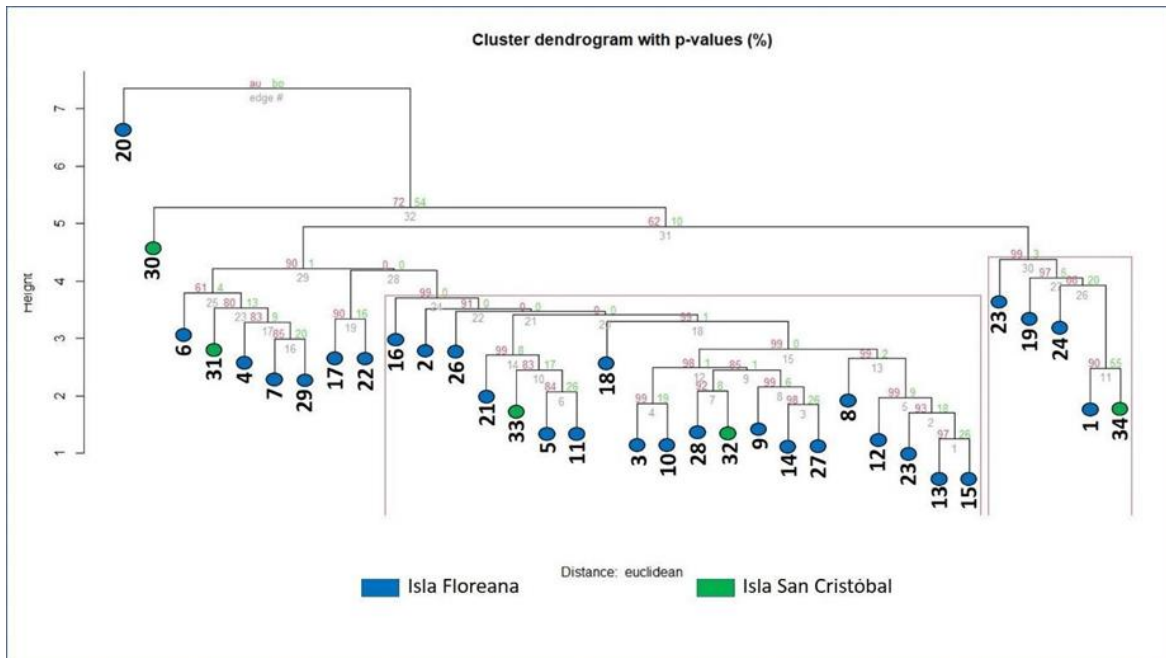
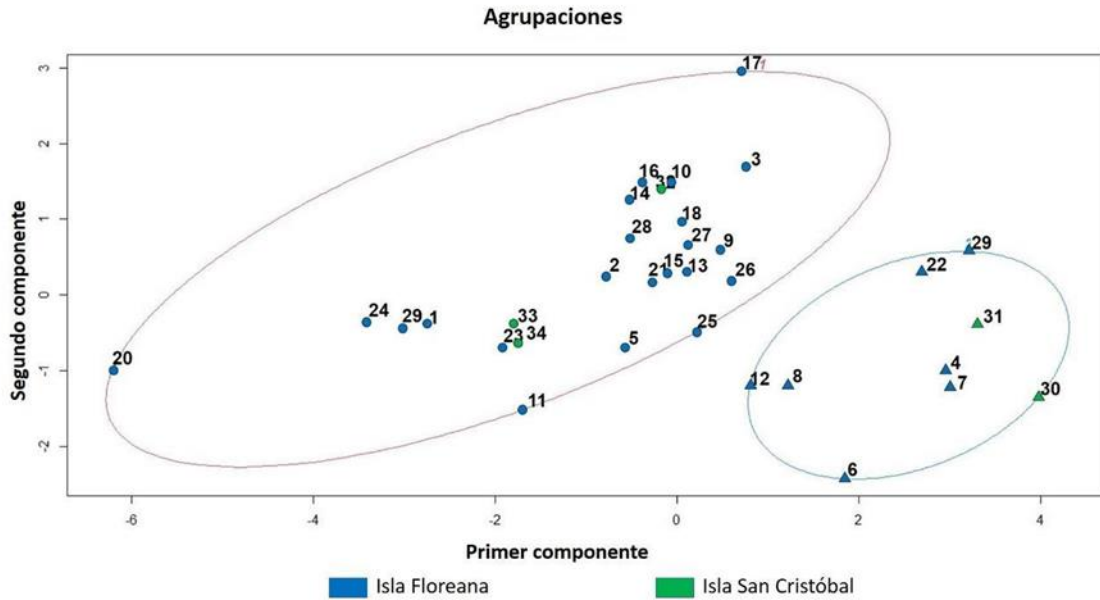
Para la especie *M. buscki* el análisis de conglomerados formó un único grupo y excluye a los individuos 5, 7 y 9, el primero corresponde a la isla Floreana y los dos últimos a Pinta. El grupo formado tiene un soporte de 92% (Figura 3-14). En cuanto al análisis de PerMANOVA se encontraron diferencias entre los individuos de la especie *M. buscki* de las islas Floreana y Pinta (PerMANOVA,  $F_{9,1}=83.49$ ,  $P = 0.002$ ).



**Figura 3-13:** Proyección de las agrupaciones mediante el análisis de conglomerados para la especie *Microchelonus buscki* en las islas Floreana y Pinta. La proyección inferior muestra el agrupamiento de la mayoría de los individuos con un soporte del 92%.

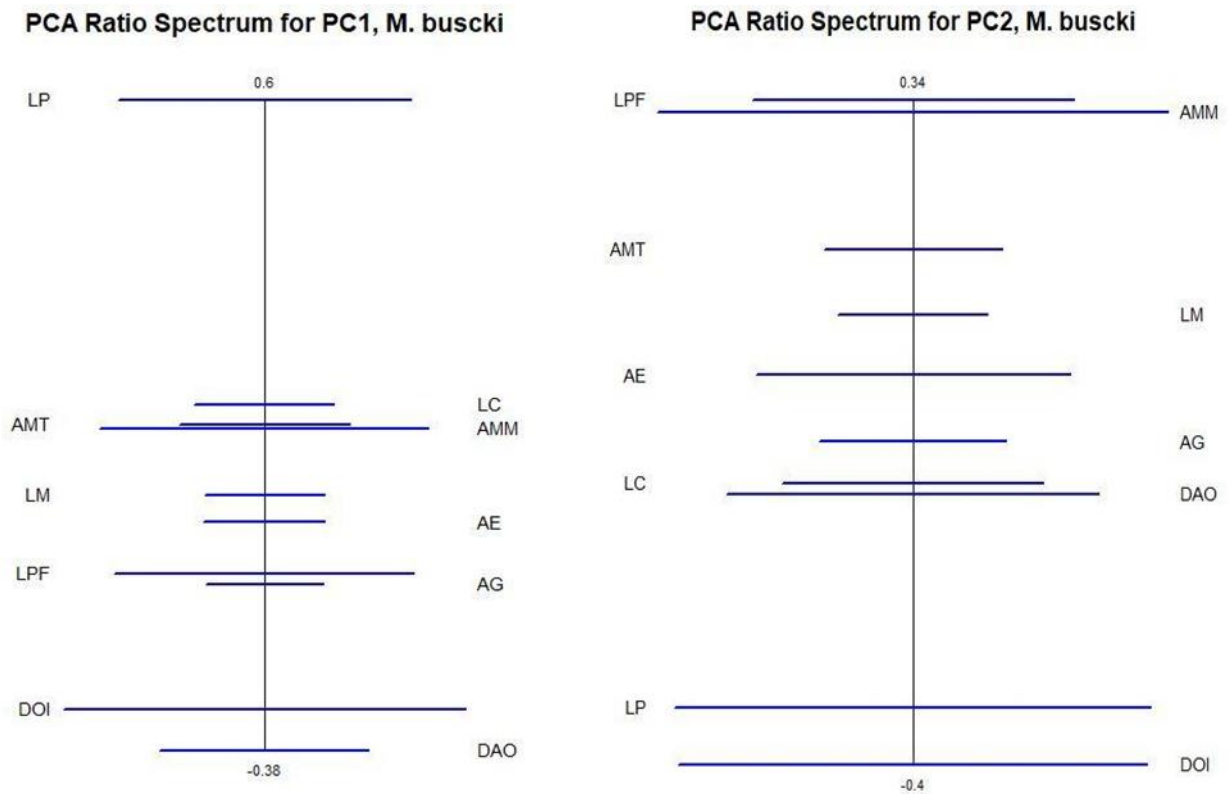
Para la especie *M. aff. carinatus* el análisis de conglomerados arrojó dos grupos con soportes del 99% pero estos grupos no pertenecen a la misma isla (Figura 3-15).

El análisis de PerMANOVA mostró diferenciación entre los grupos formados por los individuos de la especie *M. aff. carinatus*, para las islas Floreana y San Cristóbal (PerMANOVA,  $F_{32,1}=47.088$ ,  $P=0.001$ ).

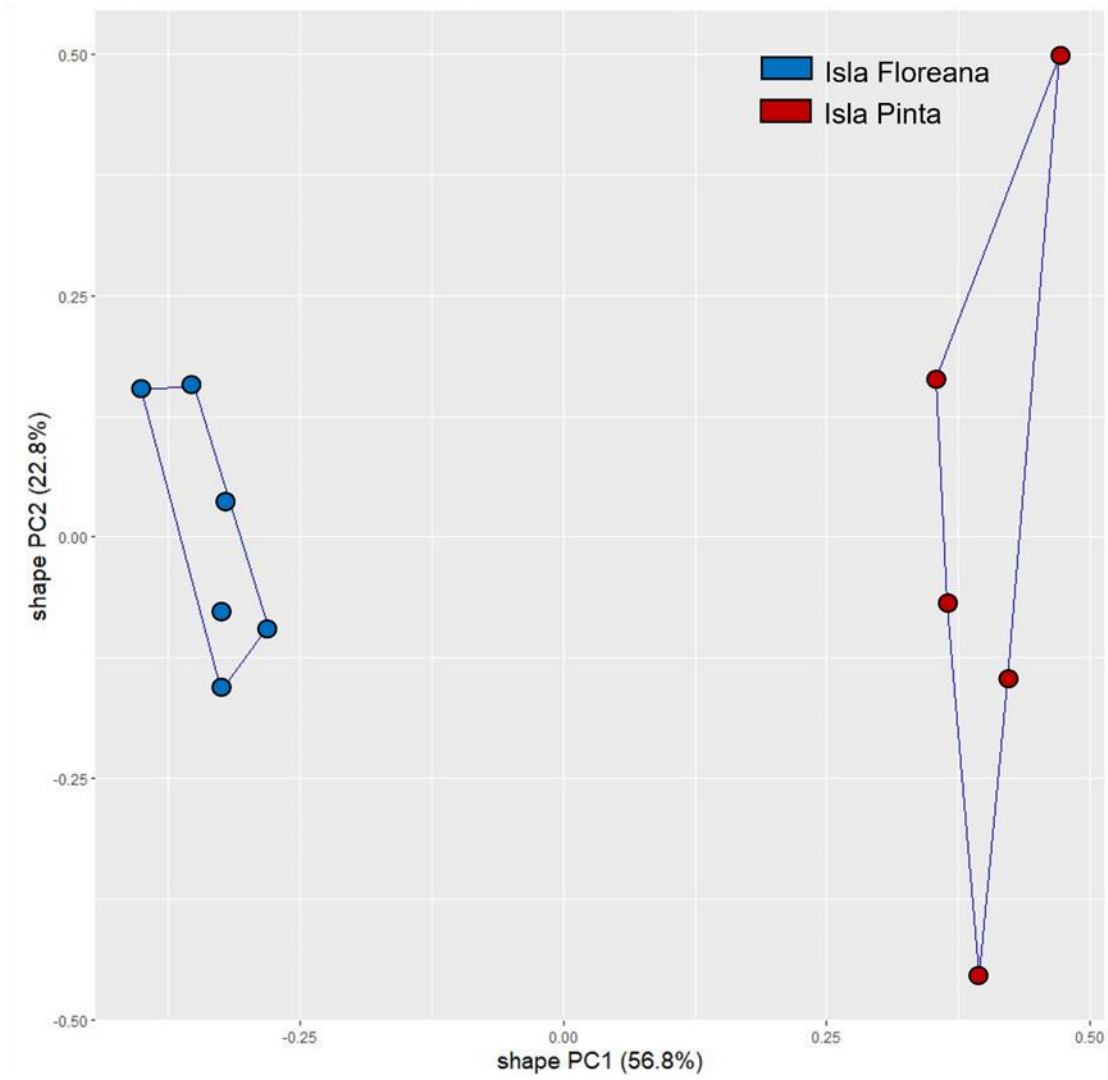


**Figura 3-14:** Proyección de las agrupaciones mediante el análisis de conglomerados para la especie *Microchelonus* aff. *carinatus* en las islas Floreana y San Cristóbal. La proyección inferior muestra dos grupos con un soporte del 99%.

En cuanto al PCA de espectro de proporciones para *M. buscki* las dos variables que explican la mayor parte de la variación en el primer componente son longitud del cípeo (**LP**) y Diámetro del ocelo anterior (**DAO**); para el segundo componente son la Longitud del penúltimo flagelómero (**LPF**) y el Diámetro el ocelo posterior izquierdo (**DOI**) (Figura 3-16). Se realizó un gráfico de dispersión de estas dos proporciones y se evidenció la agrupación de los individuos por islas (figura 3-17).

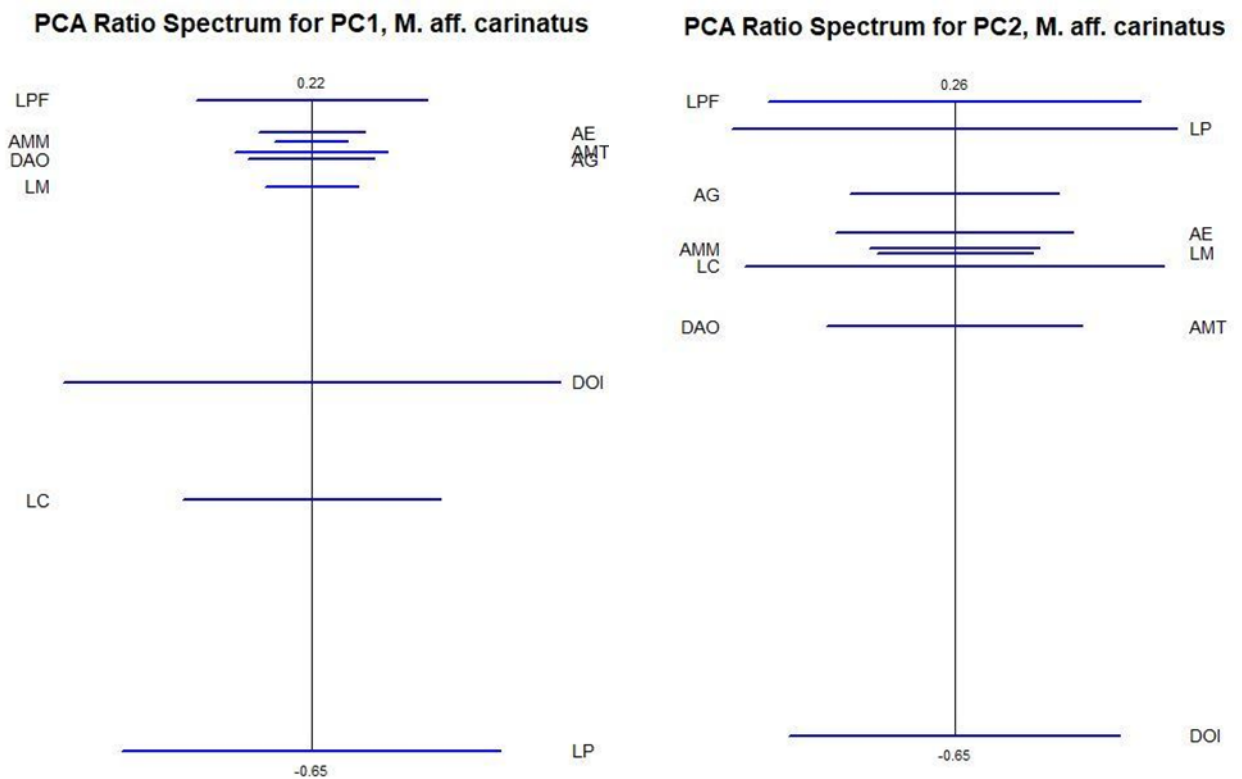


**Figura 3-15:** Análisis PCA espectro de proporciones de *Microchelonus buscki* para los individuos de las islas Floreana y Pinta. El primer componente se muestra a la izquierda, el segundo componente a la derecha.

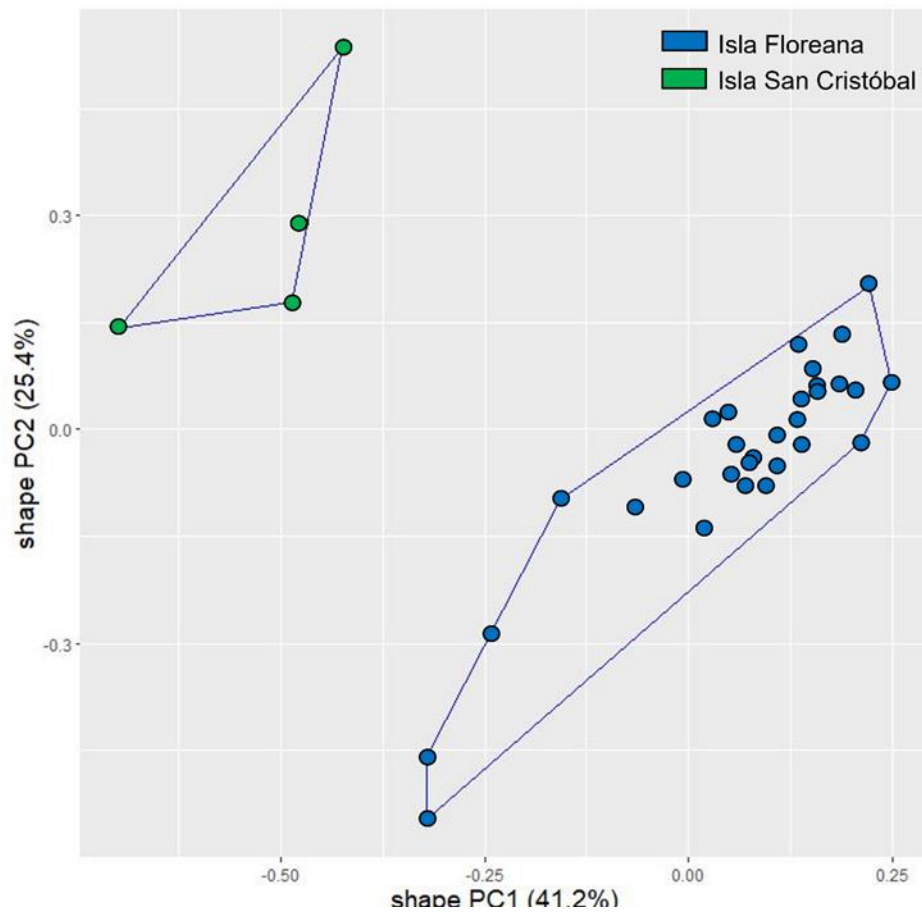


**Figura 3-16:** Proyección de la dispersión de los individuos de la especie *Microchelonus buscki* con base las proporciones que mayor explican la variación.

Para los individuos de la especie *M. aff. carinatus*, el primer componente es explicado principalmente por las variables Longitud del penúltimo flagelómero (**LPF**) y longitud del clípeo (**LP**), mientras que el segundo componente es debido a la combinación de variables de Longitud del penúltimo flagelómero (**LPF**) y diámetro el ocelo posterior izquierdo (**DOI**) (Figura 3-18). El gráfico de dispersión de las proporciones formó agrupaciones muy claras de los individuos de las dos islas (figura 3-19).



**Figura 3-17:** Análisis de PCA de espectro de proporciones de *Microchelonus aff. carinatus* para los individuos de las islas Floreana y San Cristóbal. El primer componente se muestra a la izquierda, el segundo componente a la derecha.



**Figura 3-18:** Proyección de la dispersión de los individuos de la especie *Microchelonus* aff. *carinatus* con base en las proporciones que mayor explican su variación.

### 3.4. Diferenciación morfológica asociada a las edades, el área y distancia de las islas Galápagos

El análisis de regresión lineal se realizó por especie y por agrupaciones obtenidas a través de los análisis de componentes principales. A las entidades *M. sulcifera*, *M. aff. refluus*, y *M. johni*, no se les realizó análisis puesto que solo estaban presentes en una isla o estaban representadas por uno o dos individuos. Solo se evidenció relación entre la diferenciación morfológica de *M. buscki*, el área y la distancia entre islas. En los demás casos no hubo relación entre la diferenciación y las variables consideradas. (tabla 3-2).

**Tabla 3-2:** Análisis de regresión lineal de la diferenciación morfológica de las especies expresada como la distancia de Mahalanobis, la edad de surgimiento, la distancia geográfica y el área de las islas Galápagos. Las regresiones significativas se marcan con asterisco.

Entidades	Edad		Distancia		Área	
	R <sup>2</sup>	P	R <sup>2</sup>	P	R <sup>2</sup>	P
<i>M. buscki</i>	0,36	0,39	0,77	0,02*	0,96	0,01*
<i>M. topali</i>	0,01	0,84	0,06	0,82	0,11	0,66
<i>M. aff. carinatus</i>	0,01	0,84	0,19	0,20	0,33	0,30
<i>M. turgoclarus</i>	0,07	0,65	0,34	0,22	0,05	0,76

Adicional a lo anterior se determinó la variación morfológica de *M. buscki* y *M. aff. carinatus*, puesto que fueron las únicas con un tamaño de muestra de mínimo cuatro individuos. Se determinó si esta variación está asociada con el área o la edad de las islas. La variación morfológica, se caracterizó mediante la desviación estándar de las dos variables que más influyen en la variación morfológica según el análisis de PCA de espectro de proporciones realizados en la sección 3.3. Estas estructuras fueron para la especie *M. buscki* LP y DAO, y para *M. aff. carinatus* LPF y LP.

La variación morfológica de las especies *M. buscki* es menor en la isla más joven en comparación con la isla más antigua, contrario a lo encontrado para *M. aff. carinatus* donde se encontró menor variación en la isla más antigua. En cuanto al tamaño de las islas, se obtuvo que la variación fue menor para la especie *M. buscki* en la isla más pequeña, Pinta, en comparación con la isla más grande, Floreana. Por el contrario *M. aff. carinatus* obtuvo una menor variación morfológica en la isla San Cristóbal, la cual es de mayor tamaño comparada con Floreana (Tabla 3-3). La falta de suficientes individuos en más islas limitó la posibilidad de realizar los análisis estadísticos correspondientes.

**Tabla 3-3:** Comparación entre la variación morfológica, expresada como desviación estándar de las proporciones de las variables que más influyen según el PCARA; la edad de emergencia de las islas, expresada en Ma y el área de las islas, expresada en Km<sup>2</sup>.

Entidad	Islas	Variabilidad (DE)	Edad islas (ma)	Área (Km <sup>2</sup> )
<i>M. buscki</i>	Floreana	0.02	1.5	172
	Pinta	0.01	0.7	59
<i>M. aff. carinatus</i>	Floreana	0.026	1.5	172
	San Cristóbal	0.019	2.4	558

## 4. Discusión

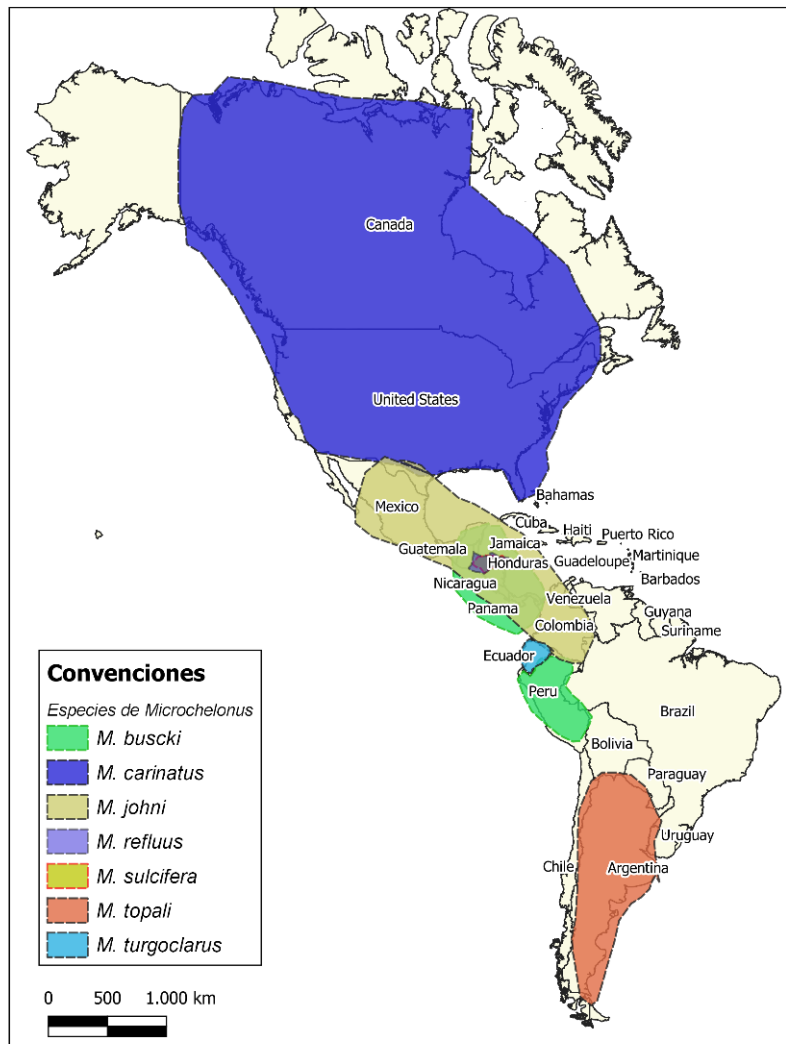
El presente trabajo reporta cinco especies confirmadas por claves taxonómicas, las cuales son nuevos registros para el archipiélago de Galápagos, y dos casos cuyas identidades no son claras. Se encontraron individuos de *Chelonus* (*Microchelonus*) en ocho islas de las diez muestreadas. Se espera que las islas más grandes tiendan a albergar una mayor diversidad de especies (Gillespie & Roderick 2002); según el reporte Tye y colaboradores (2002) las islas de mayor tamaño del archipiélago de Galápagos tienen más especies que las de menor tamaño, sin embargo, para el caso de este estudio no se cumple este patrón. La isla Isabela, la más grande del archipiélago, solo cuenta con cuatro especies, mientras que la isla Floreana, la sexta más grande del archipiélago (Snell *et al.* 1996) contó con las ocho especies recolectadas de *Microchelonus* para las Galápagos. En cuanto a Pinta, la isla de menor tamaño donde se recolectaron *Chelonus* (*Microchelonus*) registró dos especies.

Ahora bien, el aislamiento, propio de las islas oceánicas, permite la diversificación de especies, este proceso viene acompañado de cambios en la morfología, comportamiento y ecología (Roderick & Gillespie 1998), estas radiaciones están asociadas con una alta frecuencia de endemismo (Roderick & Gillespie 1998). Sin embargo, para este estudio solo se encontró una potencial especie endémica de las ocho estudiadas, *M. aff. refluus* para la isla Floreana, la tercera isla más antigua, con 1.5 Millones de años (Geist *et al.*, 2014), en el mismo sentido el inventario inicial de insectos de las islas Galápagos se reporta que solamente el 47% de este grupo son endémicos (Peck 1996a, Peck *et al.*, 1998).

En cuanto a la distribución neotropical de las entidades estudiadas, tenemos que *M. buscki* ha sido reportada en Costa Rica, Honduras, Panamá y Perú. *M. topali* se ha reportado en Argentina. *M. johni* se encuentra en Colombia, Costa Rica, Honduras y México. *M. turgoclarus* se reporta en Ecuador, en la región de Guayllabamba.

Sobre las especies cuya identidad no está confirmada, las descripciones realizadas por los autores no proveen ningún dato comparativo con respecto a la variación de los caracteres en conflicto, lo que afecta la definición de su estatus de endémico o no. Por ejemplo, si los

individuos definidos como *M. aff. carinatus* resultan ser *M. carinatus* esto implica que la especie no es endémica ya que se ha reportado en Canadá y Estados Unidos, lo mismo sucedería para *M. sulcifera* que se ha reportado en Costa Rica y Honduras (Papp 2016) (figura 4-1).



**Figura 4-1:** Mapa de las distribuciones neotropicales de las especies de *Chelonus* (*Microchelonus*) encontradas en las islas Galápagos (Papp 2016).

Por otra parte, los análisis para la determinación de diferenciación morfológica de *Chelonus* (*Microchelonus*) de las islas Galápagos solo pudieron llevarse a cabo para dos especies *M. buscki* y *M. aff. carinatus*, debido a que fueron las únicas con un mínimo de individuos por población. Estas especies fueron encontradas en las islas Floreana (30 ind.), San Cristóbal (4 ind.) para *M. aff. carinatus*; Mientras que *M. buscki* se encontró en las islas Floreana (7 ind.), y Pinta (5 ind.). Los análisis mostraron para ambas especies la formación de dos grupos con soportes del 92 % y el 99 % para *M. buscki* y *M. aff. carinatus* respectivamente. El análisis de PCA espectro de proporciones separó los grupos de las dos especies por islas, mostrando que existe diferenciación morfológica.

Solo se encontró asociación entre la diferenciación morfológica y la distancia entre islas en *M. buscki*. Si bien, en los archipiélagos las distancias entre las islas son factores esenciales para la generación de condiciones que influyen en el proceso de especiación de los organismos (Kellie *et al.*, 2019), también existen múltiples excepciones y ese es el caso de las poblaciones de lagartijas de *Podarcis bocagei* y *P. hispanica* en el archipiélago de Ria de Arousa en España, donde la diferenciación no parece ocurrir debido al distanciamiento entre las islas (Arntzen & Sá-Sousa 2007).

En este estudio no se encontró asociación entre la diferenciación morfológica de las poblaciones de las especies y las edades de las islas, contrario a trabajos donde sugieren que las diferenciaciones entre poblaciones se explican por eventos de colonización antiguos, los cuales vienen dados por las edades de surgimiento de las islas, tal proceso es denominado la regla de progresión (Wagner & Funk 1995, Roderick & Gillespie 1998, Juan *et al.*, 2000, Hormiga *et al.*, 2003, Nepokroeff *et al.*, 2003, Holland & Hadfield 2004, Cowie & Holland 2006, Illera *et al.*, 2007). Un caso interesante que podría dar luces a lo ocurrido en nuestro grupo se da con las subespecies de *Parus caeruleus*, un ave del archipiélago de Canarias. Esta especie colonizó inicialmente la isla Tenerife, la quinta más antigua y después se diversificó en el archipiélago sin seguir un patrón concordante con las edades de las islas (Kvist *et al.*, 2005).

Por otro lado, islas de mayor tamaño pueden ofrecer condiciones para que diferentes presiones de selección actúen sobre las poblaciones y promuevan la especiación (Losos & Ricklefs 2009, Kisel & Barraclough 2010), sin embargo, en nuestro trabajo no se encontró

un patrón claro de relación entre el tamaño de las islas y la diferenciación morfológica. En este caso, quizás las limitaciones del tamaño muestral condicionaron la posibilidad de poner a prueba estas ideas con mayor extensión.

También, existen otros factores de diferenciación poblacional que podrían explicar lo observado en las avispas de *Chelonus* (*Microchelonus*). Las presiones selectivas y las condiciones locales, como temperatura, el clima, depredadores, entre otras pueden impulsar adaptaciones ambientales diferenciales entre las poblaciones (Mathys & Lockwood 2011, Chamberland *et al.*, 2020). Existen corrientes oceánicas, patrones de viento predominantes entre otras, que pueden facilitar el uso de las islas para impulsar la dispersión (Peake 1981, Ballard & Sytsma 2000, Hoskin 2000, Givnish & Renner 2004, Renner 2004, Cowie & Holland 2006). Varios estudios (Sequeira *et al.*, 2002, Caccone *et al.*, 2002, Torres-Carvajal *et al.*, 2014) sugieren que la colonización de diferentes organismos en las islas Galápagos ocurrió gracias a la corriente Humboldt, que proviene de la costa suramericana hasta el archipiélago, no obstante para el caso de los ácaros Fortuyniidae, estos probablemente llegaron debido a la corriente de Panamá que transporta aguas cálidas desde Centro América (Lea *et al.*, 2006) y se fusiona con la corriente de Perú hasta llegar al archipiélago (Pfungstl & Baumann 2017).

La entidad *M. aff. refluus* se encontró únicamente en la isla Floreana, mostrando que potencialmente hay entidades exclusivas a islas específicas. Contrario a entidades como *M. aff. carinatus* y *M. turgoclarus*, las cuales fueron encontradas en casi todas las islas, incluida la isla Floreana.

Para finalizar, este trabajo mostró que *M. buscki* y *M. aff. carinatus* presentan diferenciación morfológica entre las poblaciones de diferentes islas. Esta diferenciación podría ser resultado de eventos recientes de colonización o limitación en el flujo genético. Si bien se esperaría que estas diferencias morfológicas estuviesen asociadas a la edad, al área o la distancia geográfica entre islas, los resultados no evidenciaron esta relación para la mayoría de las especies. *M. buscki* fue el único caso donde se muestra una relación entre diferenciación y la distancia y el área de las islas, mientras que *M. aff. carinatus* muestra diferenciación, pero ella no se relacionó con los factores considerados.

Una revisión de la literatura acerca de las cuatro hipótesis probadas en este trabajo en otros archipiélagos y en otros grupos biológicos, nos muestra que las predicciones dadas por los modelos no siempre se cumplen. Se han documentado casos donde efectivamente

los grupos biológicos siguen los patrones esperados, pero también muchos otros donde no (Tabla 4-1)

**Tabla 4-1:** Artículos de revisión de la puesta a prueba de las cuatro hipótesis planteadas en este estudio.

Hipótesis	Autores	A favor	En contra
Cada isla del archipiélago de Galápagos alberga especies diferentes del género <i>Chelonus</i> ( <i>Microchelonus</i> ).	Beheregaray <i>et al.</i> , 2004	1	
	Hormiga 2003	1	
	VanderWerf <i>et al.</i> , 2009	1	
	Hamilton & Rubinoff 1963		1
Las especies o poblaciones del género <i>Chelonus</i> ( <i>Microchelonus</i> ) del archipiélago de Galápagos presentes en las islas más jóvenes muestran una menor variación morfológica en comparación con aquellas de las islas más antiguas.	Browne <i>et al.</i> , 2010	1	
	Spurgin <i>et al.</i> , 2014	1	
	Froeschner 1985		1
	Lanteri 1992		1
Si se presenta, el grado de diferenciación entre especies o poblaciones de <i>Chelonus</i> ( <i>Microchelonus</i> ) de cada isla está asociado con la edad de las islas.	Hormiga 2003	1	
	Haines <i>et al.</i> , 2014	1	
	Bonacum <i>et al.</i> , 2004	1	
	Claridge <i>et al.</i> , 2017	1	
	Kvist <i>et al.</i> , 2005		1
	Sequeira <i>et al.</i> , 2008		1
Si se presenta, el grado de diferenciación entre especies o poblaciones de <i>Chelonus</i> ( <i>Microchelonus</i> ) entre las islas de cada isla está asociado con la cercanía geográfica.	Schmitz <i>et al.</i> , 2007		1
	Arntezen & Sa-Sousa 2007		1
	Maddock <i>et al.</i> , 2020	1	
	Jordaens <i>et al.</i> , 2009	1	

En particular, nuestra tercera hipótesis que se concreta en la llamada regla de progresión se ha cumplido en los archipiélagos que han tenido procesos geológicos de aparición espacial y temporalmente ordenada de las islas; es el caso del archipiélago de Hawái

(Claridge *et al.*, 2017). Por el contrario, el archipiélago de Galápagos no ha tenido esta linealidad espacial y temporal, sus islas han aparecido en varios grupos de islas con variaciones fuertes en distancia geográfica y dirección (Geist *et al.*, 2014). Así mismo, sería poco probable que la regla de progresión se cumpliera si el taxon de estudio llegó después de la formación de las islas (Kvist *et al.*, 2005), y como vemos en nuestros resultados las entidades de *Chelonus* (*Microchelonus*) del archipiélago de Galápagos también están en el continente americano por lo que quizás llegaron cuando las islas ya estaban formadas, es entonces que nuestros resultados apuntan a que el grupo es reciente en el archipiélago y sus procesos de diferenciación son muy incipientes.

## Bibliografía

Andersson L. 1990. The driving force: Species concepts and ecology. *Taxon* 39:375–382.

Arntezén J. W., Sá-Sousa P. 2007. Morphological and genetical differentiation of lizards (*Podarcis bocagei* and *P. hispanica*) in the Ria de Arosa Archipelago (Galicia, Spain) Resulting from Vicariance and Occasional dispersal. En: Renema W. Biogeography, Time and Place: Distributions, Barriers and Islands. 365-401.

Aydogdu M., Beyarslan A. 2011. Additional notes on *Chelonus* Panzer, 1806 Fauna of Turkey with new records (Hymenoptera, Braconidae, Cheloninae). *Journal of Entomological Research Society* 13(2): 75-81.

Ballard H.E., Sytsma K.J. 2000. Evolution and biogeography of the woody Hawaiian violets (*Viola*, Violaceae): Arctic origins, herbaceous ancestry and bird dispersal. *Evolution* 54:1521-1532.

Baur H., Leuenberger C. 2011. Analysis of ratios in multivariate morphometry. *Systematic Biology* 60(6): 813-825.

Beheregaray L.B., Gibbs J.P., Havill N., Fritts T.H., Powell J.R., Caccone A. 2004. Giant Tortoise are not so slow: Rapid diversification and biogeographic consensus in the Galapagos. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101(17):6514-6519.

Bonacum J., O'Grady P.M., Kambysellis M., DeSalle R. 2005. Phylogeny and age of diversification of the plantibia species group of the Hawaiian *Drosophila*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37:73-82.

Boekhout T., Alme M.C., Begerow D., Gabaldón T., Heltman J., Kemler M., Khayhan K., Lachance M., Louis E.J., Sun S., Vu D., Yurkov A. 2021. The evolving species concepts used for yeasts: from phenotypes and genomes to speciation networks. *Fungal Diversity* 109:27-57.

Browne R.A., Collins E.I., Anderson D.J. 2010. Morphological variation of Galapagos Island populations of the Yellow Warbler *Dendroica petechial aureola*. *Galapagos Research* 67:9-13.

Brunton C., Hurst G. 1998. Mitochondrial DNA phylogeny of Brimstone butterflies (genus *Gonepteryx*) from the Canary Islands and Madeira. *Biological Journal of the Linnean Society* 63: 69-79.

Buchholz S., Baert L., Rodriguez J., Causton C.E., Jager H. 2020. conservation Spiders in Galápagos- diversity, biogeography, and origin. *Biological Journal of the Linnean Society* 20: 1-8.

Caccone A., Gentile G., Gibbs J.P., Fritts T.H., Snell H.L., Betts J., Powell J.R. 2002. Phylogeography and history of Gigant Galápagos Tortoises. *Evolution* 56(10): 2052-2056.

Chamberland L., Salgado-Roa F.C., Basco A., Crastz-Flores A., Binford G.J., Agnarsson I. 2020. Phylogeography of the widespread Caribbean spiny orb weaver *Gasteracantha cancriformis*. *PeerJ*.

Clardige E.M., Gillespie R.G., Brewer M.S., Roderick G.K. 2017. Stepping-Stones across space and time: repeated radiation of pacific flightless broad-nosed weevils (Coleoptera: Curculionidae: Entiminae: *Rhyncogonus*). *Journal of Biogeography* 44:784-796.

Cowie R.H., Holland B.S. 2006. Dispersal is fundamental to biogeography and the evolution of biodiversity on oceanic islands. *Journal of Biogeography* 33:193-198.

Dangles O. 2009. Los Insectos de Galapagos. *Revista Ecuatoriana de Medicina y Ciencias Biológicas* 30(1):110-111.

Dayrat B. 2005. Towards integrative taxonomy. *Biological Journal of the Linnean Society* 85: 407-415.

De Queiroz K. 1998. The general lineage concept of species, Species criteria, and the process of speciation. En: *Endless Forms: Speices and Speciation* 57-75.

De Queiroz K. 2007. Species concepts and species delimitation. *Systematic Biology* 56(6): 879-886.

Dobzhansky T. 1937. *Genetics and the Origin of Species*. New York: Columbia University Press.

Dobzhansky T. 1940. Speciation as a stage in evolutionary divergence. *American Naturalist* 74: 312–321.

Dong Long K., Van Dzuong N., Thi Hoa D. 2019. New record of rare genera of the Subfamily Cheloninae (Hymenoptera: Braconidae), with description of two new species from Vietnam. *Academia Journal of Biology* 41(3): 1-9.

Dudaniec R.Y., Schlotfeldt B.E., Bertozzi T., Donnellan S.C., Kleindorfer S. 2011. Genetic and morphological divergence in island and mainland birds: Informing conservation priorities. *Biological Conservation* 144(12): 2902–2912.

Emerson B.C. 2008. A century of evolution: Ernst Mayr (1904-2005). *Biological Journal of the Linnean Society* 95: 47-52.

Escobedo M., Plata A. 2008. P.CH. Mahalanobis y las aplicaciones de su distancia estadística. *Cultura Científica y Tecnológica* 27: 13–20.

Everitt B., Hothorn T. 2011. Introduction to applied multivariate análisis with R. Springer.

Froeschner R.C. 1985. Synopsis of the Heteroptera or True Bugs of the Galapagos Islands. *Smithsonian Contributions to Zoology* 407.

Fundación Charles Darwin (FCD)., WWF-Ecuador. 2018. Atlas de Galápagos, Ecuador: Especies Nativas e Invasoras. Quito.

Funk V.A., Wagner W.L. 1995. Biogeographic patterns in the Hawaiian Islands. En: *Hawaiian biogeography: Evolution on a hot spot archipelago*. Smithsonian Institution Press 379-419.

Futuyma D. 2005. Evolution, Sinauer Associates, INC.

Garcia de Oliveira B., De Souza Gadelha S., Teles B.R. .2017. Composition of Braconidae (Hymenoptera) Fauna in Citrus Orchards surrounded By Amazonian Secondary Forest. Biodiversity International Journal 1(5): 25.

Geist D., Snell H., Snell H., Goddard C., Kurz M. 2014. Paleogeography of the Galapagos Islands and Biogeographical Implications. Galapagos Paleogeography 145-166.

Gillespie R.G., Roderick G.K. 2002. Arthropods on Islands: Colonization, Speciation, and Conservation. Annual Review of Entomology 47:595-632.

Givnish T.J., Renner S.S. 2004. Tropical intercontinental disjunctions: Gondwana breakup, immigration from the boreotropics, and transoceanic dispersal. International Journal of Plant Science 165: S1-S6.

Grant P.R., Grant B.R., Petren K. 2000. The allopatric phase of speciation: the sharp beaked ground finch (*Geospiza difficilis*) on the Galápagos islands. Biological Journal of the Linnean Society 69:287-317.

Grant P.R. 2002. Founder effects and silvereyes. Proceedings of the Natural Academy of Science 99(12): 7818-7820.

Grant P.R., Grant B.R. 2006. Evolution of character displacement in Darwin's Finches. Science 313: 224–313.

Hamilton T.H., Rubinoff I. 1963. Isolation, endemism, and multiplication of species in the Darwin Finches. Evolution 17(4): 388-403.

Haines W.P., Schmitz P., Rubinoff D. 2014. Ancient diversification of *Hyposmocoma* moths in Hawaii. *Nature Communications* 5(3502):1-7.

Hennig W. 1966. *Phylogenetic systematics*. (Translated by D. Dwight Davis and Rainer Zangerl). Urbana: University of Illinois Press.

Hollocher H. 1996. Island hopping in *Drosophila*: patterns and processes. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 351: 735-743.

Holland B.S., Hadfield M.G. 2004. Origin and diversification of the endemic Hawaiian tree snails (Achatinellinae: Achatinellidae) based on molecular evidence. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 32:588-600.

Hormiga G., Arnedo M., Gillespie R.G. 2003. Speciation on a conveyor belt. Sequential Colonization of the Hawaiian Islands by *Orsonwelles* spiders (Araneae, Linyphiidae). *Systematic Biology* 52:70-88.

Hoskin M.G. 2000. Effects of the East Australian Current on the genetic structure of a direct developing muricid snail (*Bedeva hanleyi angas*): Variability within and among local populations. *Biological journal of the Linnean Society* 69:245-262.

Hye-Rin L., Tae-H A., Deok-Seo K., Bong-Kyu B. 2018. Nine newly recorded species of the family Braconidae (Hymenoptera) in Korea. *Animal Systematics, Evolution and Diversity* 34 (1): 10-17.

Illera J.C., Brent C., Emerson C., Richardson D.S. 2007. Population history of Berthelot's pipit: Colonization, gene flow and morphological divergence in Macaronesia. *Molecular Ecology* 16: 4599-4612.

Jordaens K., Van Riel P., Frias Martins A.M., Backeljau T. 2009. Speciation on the Azores Islands: Congruent patterns in shell morphology, genital anatomy, and

molecular markers in endemic land snails (Gastropoda, Leptaxinae). *Biological journal of The Linnean Society* 97:166-176.

Juan C., Emerson B.C., Oromi P., Hewitt G.M. 2000. Colonization and diversification: towards a phylogeographic synthesis for the Canary Islands. *Trends in Ecology and Evolution* 15:104-109.

Kassambra A. 2017. *Practical guide to cluster analysis in R, Unsupervised machine learning*.

Kellie D., Page K., Quiroga D., Salazar R. 2019. The origins and Ecology of the Galapagos Islands. En: *In the Footsteps of Darwin: Geoheritage, Geotourism and Conservation in the Galapagos Islands. Geoheritage, Geoparks and Geotourism (Conservation and Management Series)*.

Kisel Y., Barraclough T.H. 2010. Speciation has a spatial scale that depends on level of gene flow. *American Naturalist* 175(3):316-334.

Kueffer C., Kinney K. 2017. What is the importance of islands to environmental conservation? *Environmental Conservation* 44(4): 311-322.

Kvist L., Broggi J., Illera J.C., Koivula K. 2005. Colonisation and diversification of the blue tits (*Parus caeruleus teneriffae* – group) in the Canary Islands. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 34:501-511.

Lanteri A.A. 1992. Systematic, Cladistics and Biogeography of a new Weevil Genus, *Galapaganus* (Coleoptera:Curculionidae) from the Galapagos Islands, and Coasts of Ecuador and Peru. *Transactions of the American Entomological Society* 118(2): 227-267.

Lea D.W., Pak D.W., Belanger C.L., Spero H.J., Hall M.A., Shackleton N.J. 2006. Paleoclimate history of Galápagos surface waters over the last 135,000 yr. *Quaternary Science Reviews* 25:1152-1167.

Losos J.B., Ricklefs R.E. 2009. Adaptation and diversification on islands. *Nature* 457.

Losos J.B., Mahler D.L. 2010. Adaptive radiation: the interaction of ecological opportunity, adaptation, and speciation. *Evolution Since Darwin: The First 150 Years* 381-420.

MacArthur R.H., Wilson E.O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton: Princeton University Press.

Maddock S.T., Nussbaum R.A., Day J.J., Latta L., Miller M., Fisk D.L., Wilkinson M., Rocha S., Gower D.J., Pfrender M.E. 2020. The role of vicariance and isolation by distance in shaping biotic diversification.

Mallet J. 1995. A species definition for the modern synthesis. *Trends in Ecology & Evolution* 10:294–299.

Marsh P.M. 1979. Descriptions of new Braconidae (Hymenoptera) parasitic on the potato tuberworm and on related Lepidoptera from Central and South America. *Journal of Washington Academy of Sciences* 69: 12–17.

Mathys B.A., Lockwood J.L. 2011. Contemporary morphological diversification of passerine birds introduced to the Hawaiian archipelago. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 278:2392-2400.

Matthews R.W. 1974. Biology of Braconidae. *Annual Review of Entomology* 19(1):15-32.

Mayr E. 1940. Speciation phenomena in birds. *American Naturalist* 74: 249–278.

Mayr E. 1942. *Systematics and the Origin of Species*. New York: Columbia University Press.

Mayr E. 1963. *Animal Species and Evolution*. Cambridge, MA: Belknap Press.

Mayr E. 1965. Avifauna: turnover on islands. *Science* 150: 1587–1588.

Mazhar A.E., Goldasteh S., Farahani S., Van Achterberg C. 2018. New species and new record of Chelonini (Hymenoptera: Braconidae) from western Iran. *Turkish Journal of Zoology* 42: 1-6.

McArdle B.H., Anderson M.J. 2001. Fitting multivariate models to community data: A comment on distance-based redundancy analysis. *Ecology* 82(1):290-297.

McLachlan G.F. 1999. Mahalanobis Distance. *Resonance* 4(6): 20-26.

Moder K., Schlick-Steiner B.C., Steiner F.M., Cremer S., Christian E., Seifert B. 2007. Optimal species distinction by discriminant analysis: comparing established methods of character selection with a combination procedure using ant morphometrics as a case study. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 45(1): 82–87.

Nepokroeff M., Sytsma K.J., Wagner W.L., Zimmer E.A. 2003. Reconstructing ancestral patterns of colonization and dispersal in the Hawaiian understory tree genus *Psychotria* (Rubiaceae): a comparison of parsimony and likelihood approaches. *Systematic Biology* 52:820-838.

Nosil P., Crespi B.J. 2006. Experimental evidence that predation promotes divergence in adaptive radiation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103: 9090–9095.

Papp J. 1995. Revision of C. Wesmael's *Chelonus* species (Hymenoptera Braconidae Cheloninae). *Entomologie* 65:115-134.

Papp J. 1999. Five new *Mircochelonus* species from the Neotropical Region (Hymenoptera: Braconidae: Cheloninae). *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici* 91: 177-197.

Papp J. 2010. Ten new *Microchelonus* Szépligeti species from the Neotropical Region (Hymenoptera, Braconidae: Cheloninae). *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici* 102:155-191.

Papp J. 2016. First survey of the Neotropical species of the *Microchelonus* Szépligeti with descriptions of the twenty-five new species (Hymenoptera: Braconidae: Cheloninae). *Acta zoológica Academiae Scientiarum Hungaricae* 62 (3): 217-344.

Parent C.E., Caccone A., Petren K. 2008. Colonization and diversification of Galápagos terrestrial fauna: a phylogenetic and biogeographical synthesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 363: 3347-3361.

Peake J.F. 1981. The land snails of islands- a dispersalist's view. *The evolving biosphere* (ed. By P.L. Forey). *British Museum (Natural History)*: 247-263.

Peck S.B. 1996a. Origin and development of an insect fauna on a remote archipelago: The Galapagos Islands, Ecuador 98:91–122.

Peck S.B. 1996b. Diversity and distribution of the orthopteroid insects of the Galápagos Islands, Ecuador. *Canadian Journal of Zoology* 74: 1497-1510.

Peck S.B. 1997. The species-scape of Galapagos organisms. *Noticias de Galapagos* 58: 18-21.

Peck S.B., Heraty J., Landry B., Sinclair B.J. 1998. Introduced insect fauna of an oceanic archipelago: The Galapagos islands, Ecuador. *American Entomologist* 219-237.

Peña D. 2013. *Análisis de datos multivariantes*. McGraw–Hill.

Peres-Neto P.R., Jackson, D. A., Somers, K.M. 2005. How many principal components? Stopping rules for determining the number of non-trivial axes revisited. *Computational Statistics & Data Analysis* 49: 974-997.

Pfingstl T., Baumann J. 2017. Morphological diversification among island populations of intertidal mites (Acari, Oribatida, *Fortuyniidae*) from the Galápagos archipelago. *Experimental and Applied Acarology* 72:114-131.

Poulakakis N., Miller J.M., Jensen E.L., Beheragaray L.B., Rusello M.A., Glaberman S., Boore J., Caccone A. 2019. Colonization history of Galapagos giant tortoises: Insights from mitogenomes support the progression rule. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 58: 1262-1275.

Provancher L. 1881. *Faune Canadienne. Les Insectes Hyménoptères*. *Le Naturalist Canadienne* 12: 193–207.

Provine W, B. 1989. En: Giddings L, V., Kaneshiro K, Y., Anderson W, W. *Genetics, Speciation, and The Founder Principle*. Oxford University Press 43-76.

Quicke D.L.J. 2015a. The Braconid and Ichneumonid parasitoid wasp: biology, systematics, evolution and ecology. Wiley Blackwell, Oxford 1-733.

Quicke D.L.J. 2015b. The Braconid and Ichneumonid parasitoid wasps: Idiobionts, Koinobionts and other life history traits. Wiley Blackwell, Oxford 87-105.

Renner S. 2004. Plant dispersal across the tropical Atlantic by wind and sea currents. International Journal of Plant Science 165: S23-S33.

Roderick G.K., Gillespie R.G. 1998. Speciation and phylogeography of Hawaiian terrestrial arthropods. Molecular Ecology 7:519-531.

Roderick G.K., Gillespie R.G. 2002. Arthropods on Islands: Colonization, speciation, and conservation. Annual Review of Entomology 47(1):595-632.

Roque-Albelo L. 2007. Evaluación de especies de invertebrados terrestres: priorizando especies en peligro. En: Informe Galápagos 2006-2007. FCD, PNG & INGALA, Puerto Ayora, Galápagos, Ecuador.

RStudio Team.2020. RStudio: Integrated Development Environment for R. RStudio, PBC, Boston, MA URL <http://www.rstudio.com/>.

Rundle H.D., Nosil P. 2005. Ecological Speciation. Ecology letters 8: 336-352.

Santamarta J.C. 2016. Tratado de Minería de Recursos Hídricos en Islas Volcánicas Oceánicas. (pp.19-44). Sevilla: Colegio Oficial de Ingenieros de Minas del Sur de España.

Sarmiento C.E. 2012. Avispas Braconidae (Hymenoptera) de Colombia, novedades sobre su sistemática y uso en agricultura, Boletín del Museo Entomológico Francisco Luis Gallego 4(2): 11-20.

Schmitz P., Cibois A., Landry B. 2007. Molecular phylogeny and dating of an insular endemic moth radiation inferred from mitochondrial and nuclear genes: The genus *Galagete* (Lepidoptera: Autostichidae) of the Galapagos Islands. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 45(1):180–192.

Schneider C. A., Rasband W. S., Eliceiri K. W. 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*: 9(7): 671–675.

Schwertman N. C., de Silva, R. 2007. Identifying outliers with sequential fences. *Computational Statistics & Data Analysis* 55(8):3800-3810.

Schluter D. 2000. *The ecology of adaptive radiation*. Oxford.

Senar J.C. 1999. La Medición de la Repetibilidad y el Error de Medida. *Temas actuales en Etología*. 53-64.

Sequeira A.S., Lanteri A.A., Scataglini M.A. Confalonieri V.A., Farrel B.D. 2002. Are flightless Galapaganys weevils older than the Galápagos Islands they inhabit? *Heredity* 85:20-29.

Shaw S.R. 1997. Subfamily Cheloninae. 193-201. In Wharton R.A., Marsh P.M., Sharkey M.J. *Manual of the New World Genera of the family Braconidae (Hymenoptera)*. Special Publication of the International Society of Hymenopterists 439.

Shaw K, L., Gillespie R, G. 2016. Comparative Phylogeography of oceanic archipelagos: Hotspot for inferences of evolutionary process. *Proceedings of The National Academy of Sciences* 113(29):7986-7993.

Sneath P.H.A., Sokal R. R. 1973. *Numerical taxonomy: The principles and practice of numerical classification*. San Francisco.

Snell H.M., Stone P.A., Snell H.L. 1996. A summary of geographical characteristics of the Galápagos Islands. *Journal of Biogeography* 23: 619–624.

Spurgin L.G., Illera J.C., Jorgensen T.H., Dawson D.A., Richardson D.S. 2014. Genetic and Phenotypic divergence in an island bird: isolation by distance, by colonization or by adaptation? *Molecular Ecology* 23: 1028-1039.

Szépligeti, G. 1904. Hymenoptera. Fam. Braconidae (Premiere part). *Genera Insectorum* 22: 1–252.

Torres-Carvajal O., Bornes C.W., Pozo-Andrade M.J., Tapia W., Nicholls G. 2014. Older than the islands: Origin and diversification of Galápagos lead-toed geckos (Phyllodactylidae: *Phyllodactylus*) by multiple colonizations. *Journal Biogeography* 41:1883-1894.

Townsend A.P. 2006. Taxonomy is important in conservation: A preliminary reassessment of Philippine species-level bird taxonomy. *Bird Conservation International* 16:155-173.

Tye A., Snell H. L., Peck S.B., Adersen H. 2002. Outstanding terrestrial features of the Galapagos archipelago. In: *A Biodiversity vision for the Galapagos Islands*. By Charles Darwin Foundation and World Wildlife Fund, Puerto Ayora, Galapagos.

VanderWerf E.A., Young L.C., Yeung N.W., Carlon D.B. 2009. Stepping stone speciation in Hawaii's flycatchers: molecular divergence supports new island endemics within the elapaio. *Conservation Genetics* 11(4): 1283-1298.

Viereck H. L. 1912. Contributions to our knowledge of bees and Ichneumon-flies, including the descriptions of twenty-one new genera and fifty-seven new species of Ichneumon-flies. *Proceedings of the United States National Museum* 42: 613-648.

Vogel E.C., De Loreto B.S., Trevisan R., Job B.I. 2017. Implications of poor taxonomy in conservation. *Journal for Nature Conservation* 36:10-13.

Yamaguchi R., Iwasa Y. 2013. First passage time to allopatric speciation. *Interface Focus* 3:1-11.

Yu D.S., Van Achterberg C., Horstmann K. 2005. World Ichneumonoidea 2004. Taxonomy, biology, morphology, and distribution [Braconidae]. *Taxapad 2005* (Scientific names for information management) Interactive catalogue.

Yu D.S., Van Achterberg C., Horstmann K. 2012. *Taxapad 2012, Ichneumonoidea 2011*. Interactive catalogue.

Wagner W.L., Funk V.A. 1995. Hawaiian biogeography. Evolution on a hot spot archipelago. Smithsonian Institution.

Zuur A.E., Leno E.N., Smith G.M. 2007. Principal Component Analysis and Redundancy analysis. In: *Analysing Ecological Data. Statistics for Biology and Health*. Springer.