

## **Coleópteros y evolución en las islas Galápagos: un legado de Charles Darwin**

Analía A. Lanteri (1), Lazaro Roque Albelo (2) y Andrea S. Sequeira (3)

(1) División Entomología, Museo de La Plata, Paseo del Bosque s/n 1900 La Plata, Argentina.

(2) Departamento de Invertebrados Terrestres, Estación Científica Charles Darwin, Puerto Ayora, Galápagos, Ecuador.

(3) Department of Biological Sciences, Wellesley College, 106 Central Street, Wellesley, MA 02481, USA.

**“The several islands of the Galápagos Archipelago are tenanted, as I have elsewhere shown, in a quite marvelous manner, by very closely related species; so that the inhabitants of each separate island, though mostly distinct, are related in an incomparably close degree to each other than to the inhabitants of any other part of the world” (Darwin, 1859, p. 400).**

### **Introducción**

Los archipiélagos oceánicos constituyen modelos naturales para el estudio de los patrones de diversificación de las especies y los procesos evolutivos que les han dado origen (Lanteri, 2001: 141-151). Debido a su aislamiento de las masas continentales, a la distancia geográfica entre islas y a la diversidad de ambientes que ellas exhiben, realizar investigaciones en biotas de islas oceánicas como Galápagos, Canarias o Hawaii, suscita un gran interés científico, toda vez que ellas brindan la oportunidad de poner a prueba diferentes modelos de especiación y de estudiar procesos evolutivos de selección natural, deriva génica, migración e hibridación, entre otros.

Charles Darwin, llegó a las islas Galápagos el 17 de septiembre de 1835, durante su travesía a bordo del “Beagle” realizada entre 1831 y 1836. Las observaciones que llevara a cabo durante dicho viaje fueron fundamentales para el desarrollo de su Teoría de la evolución de las especies por Selección Natural, de tal suerte que en “The Voyage of the Beagle” expresa “it was by far the most important event in my life and has determined my whole career” (Darwin, 1958, p. 12).

Desde que Charles Darwin visitó Galápagos en septiembre-octubre de 1835, se han realizado numerosas contribuciones al conocimiento su flora y fauna, publicados en artículos científicos, reportes, trabajos de divulgación y varios libros. Entre las contribuciones generales sobre la biota de Galápagos que resultan de mayor relevancia, cabe citar las de Berry (1984), Bowman, et al. (1983), Carlquist (1965, 1974), Grant (1986), Grant y Grant (1989: 433-457), Jackson (1993), James (1991), Peck (1991: 319-336, 1996: 91-122, 2001 y 2005), Perry (1984), Thornton (1971) y Wiggins y Porter (1971). Distintos mecanismos de especiación se han puesto a prueba a través de estudios evolutivos en vertebrados (Grant y Grant, 1989: 433-457) y también en insectos (Desender, et al. 1992: 57-62; Schmitz, et al. 2007: 180–192, 2008: 3289–3465; Sequeira, et al. 2000: 20-29). Al conmemorarse los 150 años de la publicación del “Origen de las especies” (Darwin, 1959) y del bicentenario del nacimiento de Charles Darwin, vale la pena reflexionar sobre sus aportes al conocimiento de la evolución de la biota de las Islas Galápagos y comentar el estado de desarrollo de los estudios evolutivos por él iniciados. Ese es el principal objetivo de esta contribución.

### **Sinopsis histórica de las Islas Galápagos**

Las Galápagos fueron descubiertas en 1535 por el religioso dominico Fray Tomás de Berlanga, quien se dirigía desde Panamá hacia Perú, y fue arrastrado hacia las islas probablemente por la corriente oceánica Ecuatorial (Lundh, 2001). Aparecieron por primera vez en los mapas en 1570 con el nombre de “Insulae de los Galopegos”= Islas de las tortugas o Islas Encantadas. Constituyen uno de los pocos archipiélagos que no estaban habitados por aborígenes antes de su descubrimiento por la españoles y durante los siglos XVI a XVIII fueron visitadas frecuentemente por piratas, quienes las usaron como refugio y base de operaciones para sus incursiones por las colonias españolas de América. Los asentamientos humanos permanentes comenzaron en 1832, cuando el gobierno del Ecuador reclamó la posesión del archipiélago.

A principios del siglo XX ya se había tomado conciencia de la importancia científica de las islas Galápagos, pero no existía ninguna institución nacional o

internacional que velara por la conservación de su flora y fauna. Para entonces los balleneros y cazadores de focas habían dejado de depredarlas, tal vez porque su industria se había tornado improductiva, pero la amenaza eran los nuevos pobladores, con sus animales domésticos, sus áreas de cultivo, y sus incipientes emprendimientos turísticos, entre otras actividades antrópicas.

Fue justamente en 1858, durante el XV Congreso Internacional de Zoología que tuvo lugar en Londres, con motivo de conmemorarse el centenario de la presentación de las teorías evolucionistas de Charles Darwin y Alfred Wallace, que un grupo de prestigiosos científicos encabezados por Julian Huxley y S. Dillon Ripley hizo constar en las actas de la sesión plenaria “la gran urgencia de salvaguardar la fauna y flora de las Islas Galápagos”. Un año después, el 23 de julio de 1959, al celebrarse el centenario de la publicación del “Origen de las Especies”, se creó la “Fundación Charles Darwin para las Islas Galápagos” cuyo principal objetivo fue construir una estación científica en Puerto Ayora, Isla Santa Cruz, equipada con laboratorios, biblioteca, herbario, colecciones de especímenes zoológicos y dormitorios para científicos visitantes. Dicha estación se inauguró el 20 de enero de 1964 y desde entonces brinda un importante soporte logístico a quienes realizan investigaciones en Galápagos (Lanteri, 1997: 75-83).

Actualmente las islas Galápagos cuentan con una población estable que ronda los 20.000 habitantes y se incrementa a una tasa cercana al 6% anual. Recibe además, miles de turistas por año, e.g. en el año 2003 éstos alcanzaron los 100.000. El 96,4% de la superficie del archipiélago pertenece a Parques Nacionales del Ecuador y el resto está ocupado por puertos, aeropuertos, bases militares y pequeñas poblaciones y zonas agrícolas ubicadas en cuatro de las islas más grandes (Isabela, Santa Cruz, San Cristóbal y Floreana). El “Parque Nacional Galápagos” fue creado en 1968 bajo el control del Servicio Forestal del Ministerio de Agricultura del Ecuador. Asimismo, en 1986 se creó la “Reserva de Recursos Marinos de Galápagos”, que incluye todas las aguas interiores del archipiélago (Jackson, 1993).

El archipiélago de Galápagos está integrado 127 islas e islotes a los que se ha dado nombre. Las islas de más de 1 km cuadrado son 19, y la de mayor superficie es Isabela, seguida por Santa Cruz, Fernandina, Santiago, San Cristóbal, Floreana, Española, Marchena y Pinta (Figura 1). La isla Isabela está formada por cuatro volcanes en el norte y

dos en el sur, los cuales en el pasado geológico fueron islas separadas. La coalescencia de los volcanes del norte y del sur se habría producido en tiempos geológicamente recientes, a través del Istmo de Perry, zona de baja altura y casi sin vegetación, que evidencia este proceso geológico. La actividad volcánica en Galápagos es casi continua y el nivel del mar se ha elevado y ha descendido muchas veces, en especial durante los ciclos del Pleistoceno (Peck, 2005).

La historia geológica de Galápagos es compleja. La hipótesis de mayor consenso entre los investigadores propone que las islas se formaron por una serie de sucesivas erupciones volcánicas sobre un “hot spot” ubicado en el fondo del Océano Pacífico y se acercan progresivamente hacia las costas de América del Sur, distantes a unos 800-1000 km, debido al movimiento oeste-este de la placa de Nazca (Cox, 1983: 11-23; Christie et al., 1992: 246-248). La geología de Galápagos se halla bien documentada, aunque la edad máxima de las islas es aun objeto de controversias, ya que oscila entre los 3-4 y los 15-20 millones de años, según los distintos métodos de datación, ya sean geológicos o basados en relojes moleculares (Wyles y Sarich, 1983: 177-186; Sequeira, et al. 2000: 20-29, 2008a: 1089-1107). Dado que la divergencia genética estimada para algunos taxones excede la edad geológica máxima de las islas, se ha invocado la existencia de islas sumergidas o “stepping stones”, como potenciales plataformas de colonización para los antecesores de las especies que las habitan (Christie, et al., 1992: 246-248). Asimismo Grehan (2001: 267-287), basándose en estudios panbiogeográficos de “track analysis”, propone la existencia de una suerte de nexos o plataforma entre las islas y el continente, a través de un arco de islas del este del Pacífico, del cual formaría parte Galápagos, que dataría de fines del Cretáceo-principios del Terciario. En síntesis, si bien la hipótesis nula de la biogeografía histórica es la vicarianza, es evidente que la geología de las islas oceánicas admite tanto el enfoque vicariante como el de dispersión a partir de áreas continentales o desde otras islas vecinas (Cowie y Holland, 2006: 193-198, de Queiroz, 2005: 68-73).

Desde el punto de vista de su clima, las Galápagos se sitúan en la región denominada “zona árida del Pacífico central” (Colinvaux, 1984: 55-59). La aridez es mantenida por la influencia de las corrientes oceánicas, especialmente por la corriente de Humboldt, y es más acentuada en las zonas bajas de las islas. Hay una estación fría y seca (de junio a diciembre) y otra cálida y húmeda (de enero a mayo).

Las características climáticas aludidas tienen una marcada influencia en la vegetación. Las comunidades vegetales son diferentes en cada isla, dependiendo de su ubicación, altitud y precipitaciones. Por ejemplo, en Santa Cruz hay un marcado incremento de las precipitaciones desde las zonas bajas costeras hasta las zonas más elevadas (864 msnm). Este gradiente se refleja en una zonación ecológica vegetal (Wiggins y Porter, 1971), desde una zona costera de manglares y arbustos tolerantes a condiciones salinas, hasta una zona alta donde la vegetación consiste principalmente en una “pampa de helechos”, juncias y hierbas (Figura 2). Entre estas zonas se ubican otras de altura y humedad intermedias, denominada zonas árida (con abundantes cactus y opuntias), de transición, y de *Scalesia* (con espesos bosques de árboles y arbustos nativos, especialmente *Scalesia* spp). Esta variedad climática, topográfica y ecológica de Galápagos, ha propiciado la especiación o subespeciación, intra e inter isla, de varios grupos de animales.

Los taxones mejor estudiados de Galápagos son los reptiles, aves y plantas vasculares (Grant, 1986, Grant y Grant, 2002: 130-139; Caccone, et al. 2002: 2052-2066). Los reptiles constituyen el grupo más carismático de las islas, con 22 especies de las cuales 20 son endémicas. Ellas pertenecen a las familias Testudinidae (tortugas terrestres), Cheloniidae (tortugas marinas), Iguanidae (iguanas y lagartos), Geckonidae (geckos) y Colubridae (culebras). Las áreas de donde procede la mayor proporción de taxones que habitan actualmente en las Galápagos son las costas del Pacífico de México, América Central y Norte de América del Sur (Peck, 2005). Estas fuentes de colonización han sido documentadas principalmente por estudios filogenéticos que sustentan las relaciones de parentesco entre las especies continentales e insulares (Lanteri, 1992: 227-267). Además, es particularmente notoria la estrecha relación filogenética de algunos taxones que habitan en Galápagos y en la isla de Cocos, situada sobre el Océano Pacífico a 500 km de Costa Rica. Entre estos grupos cabe citar a los “pinzones de Darwin” y a los gorgojos del género *Galapaganotus* (Anderson y Lanteri, 2000: 1-15).

### **Charles Darwin en Galápagos**

Es sabido que Charles Darwin fue un gran coleccionista de insectos, afición que cultivó desde muy joven. Fue precisamente Darwin quien realizó las primeras colectas de escarabajos en Galápagos, durante su estancia de poco más de dos meses en el archipiélago. En los 19 días que permaneció en tierra, visitó cuatro islas, Santiago, San Cristóbal, Isabela y Floreana (Smith, 1987: 1-143; Sulloway, 1984: 29-59). Grande fue su sorpresa al observar la escasa diversidad entomológica de la biota de las islas. En “The voyage of the Beagle”, Darwin (1858) manifiesta su asombro al encontrar que estas islas, situadas en la franja ecuatorial, no exhibían la riqueza específica de otras islas tropicales o de las áreas continentales más próximas a ellas, sino por el contrario, se caracterizaban por una diversidad específica pobre, de insectos de tamaño pequeño y colores poco vistosos, en sintonía con el marco que brindan las rocas volcánicas de sus costas. Es por ello que comparó la entomofauna de Galápagos con la de otras áreas marginales de América Meridional, como la Isla Grande de Tierra del Fuego. A decir verdad, salvo por la diversidad y grado de endemismo de algunas de aves y reptiles, la biota de Galápagos no impresiona. Lo que impresiona de Galápagos es la posibilidad que brinda a los investigadores de las ciencias naturales, particularmente a biólogos y paleontólogos, de estudiar los procesos de colonización, adaptación y diversificación de distintos grupos de seres vivos, convirtiéndose así en un verdadero “laboratorio viviente de la naturaleza”.

### **Expediciones, colecciones y estudios entomológicos en Galápagos**

Entre los entomólogos que trabajaron tempranamente en Galápagos cabe citar a G.R. Waterhouse (1845), G.H.Boheman (1858-1859), C. Waterhouse (1877), M.L. Lynell (1898), A.J. Mutchler (1925, 1938), K. G. Blair (1928, 1933) y E.C. Van Dyke (1953). Fue precisamente Van Dyke (1953: 1-181) quien publicó la primera monografía de los escarabajos de las islas Galápagos.

Los trabajos taxonómicos de especialistas en diferentes órdenes de insectos, se basaron principalmente en materiales recolectados en grandes expediciones llevadas a cabo desde fines del siglo XIX. Una síntesis de las expediciones más tempranas a las islas Galápagos puede consultarse en Slevin (1959: 1-150) y en Linsley y Usinger (1966: 113-196). Entre las más importantes cabe citar la expedición Hopkins-Standford, encabezada

por el renombrado entomólogo norteamericano Robert Snodgrass, realizada entre 1898-1899. Desde el punto de vista científico, la expedición más importante del siglo XX fue la organizada por la Academia de Ciencias de California, encabezada por F.X. Williams (1905-1906) y el “Galápagos International Scientific Project” (1964) a cargo de la Universidad de California, en el que participaron destacados entomólogos tales como P. Ashlock, D. Cavagnaro, G. Kuschel, E. Linsley, R. Schuster y R. Usinger (Linsley y Usinger, 1966: 113-196). Otras expediciones que merecen destacarse son las de N y J. LeLeup entre 1964-1965 (LeLeup, 1968, 1979, 1976), y a partir de la década del 80, las encabezadas por los entomólogos belgas K. Desender y L. Baert del “Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen”, de Bruselas.

Un párrafo aparte merecen las numerosas contribuciones realizadas por el prestigioso entomólogo canadiense Stewart Peck, basadas en las campañas llevadas a cabo durante las décadas de 1980-1990, junto a sus colegas B. Landry, B.J. Sinclair y J. Heraty, y a investigadores locales de la “Charles Darwin Research Station”, principalmente Lázaro Roque Albelo. Ellos emplearon los más variados métodos de recolección de insectos (trampas de luz, trampas Malaise para insectos voladores, redes de arrastre, para mariposas y para insectos acuáticos, métodos de “beating” sobre vegetación arbustiva, lavado de suelo y hojarasca, etc.), visitaron todas las islas mayores del archipiélago, abordaron estudios taxonómicos en numerosos órdenes y familias de insectos, particularmente coleópteros, y publicaron una gran cantidad de trabajos científicos. Entre las contribuciones más destacadas de S. Peck cabe citar la realizada junto con su esposa J. Kukalová- Peck, especialista en insectos fósiles, sobre la evolución de los coleópteros de Galápagos (Peck y Kukalová- Peck, 1990: 1616-1638), su trabajo sobre los escarabajos que habitan en cuevas y túneles de lava de Galápagos (Peck, 1990: 366-381) y el estudio filogeográfico del género *Stomion* (Tenebrionidae) (Finston y Peck, 2004: 135-152). En esta última contribución, los autores plantean un escenario evolutivo similar al propuesto para explicar la historia de diversificación en subespecies, de la tortuga gigante endémica de Galápagos, *Geochelone nigra* (Caccone, et al. 2002: 2052-2066).

Para ilustrar la magnitud del aporte de S. Peck al conocimiento de la entomofauna de Galápagos, basta decir que desde su primera campaña a las islas, describió más de 200 especies de coleópteros, y el conocimiento de los insectos se duplicó, dado que se elevó de

900 a 2000 especies. Las síntesis más actualizadas sobre los insectos de Galápagos se deben precisamente a Peck (2001 y 2005). En la primera de estas obras el autor trata 495 especies de pequeños órdenes de insectos y en la segunda se dedica a los escarabajos (486 especies). Los coleópteros de Galápagos se agrupan en 56 familias y 297 géneros. De las 486 especies conocidas hasta 2005, 266 son endémicas, 110 nativas y 110 introducidas. La clasificación de Coleoptera que sigue Peck (2005) es la de Lawrence y Newton (1995: 799-1006), la organización en familias, subfamilias y tribus se basa en Arnett y Thomas (2000) y Arnett et al. (2002), y la clasificación de Curculionidae, en Alonso-Zarazaga y Lyal (1999). Según Peck (2005) las familias de escarabajos con mayor diversidad específica en Galápagos son Carabidae, Staphylinidae y Curculionidae.

El cuerpo principal del libro de Peck (2005) está integrado por claves para la identificación de géneros y especies, con datos de sinonimia, distribución geográfica y bionomía. Cuenta además con ocho capítulos dedicados a aspectos generales, como las características geológicas y la composición de la biota de las islas; las principales hipótesis sobre colonización y procedencia geográfica de las especies colonizadoras; un análisis de la correlación positiva o negativa de la diversidad de coleópteros con factores tales como la superficie de las islas, su elevación, su complejidad ecológica y su edad geológica; la proporción entre especies nativas (endémicas o indígenas) e introducidas; el porcentaje de insectos colonizadores con y sin capacidad de vuelo, incluyendo las especies que perdieron esta capacidad antes y después de la colonización; los modos de especiación más frecuentes y el número de colonizaciones estimadas para los grupos de coleópteros mejor estudiados. Entre los pocos grupos de coleópteros para los cuales se cuenta con estudios filogenéticos y/o filogeográficos cabe consignar los realizados sobre los géneros *Pterostichus* (Carabidae) (Desender, et al. 1992: 57-62), *Neoryctes* (Scarabaeidae) (Cook, et al. 1995: 150-152), y *Galapaganus* (Curculionidae) (Lanteri, 1992: 227-267, Sequeira, et al. 2000: 20-29, 2008 a: 1089-1107; 2008 b: 3439-3451). Actualmente S. Peck está trabajando en una monografía que incluirá las restantes 1000 especies que habitan el archipiélago, pertenecientes a órdenes no tratados previamente, como Phthiraptera (pulgas) y los tres órdenes de insectos hiperdiversos, además de Coleoptera (Diptera, Lepidoptera e Hymenoptera).



En lo que respecta a los especímenes de insectos, especialmente coleópteros recolectados en Galápagos, una de las colecciones entomológicas que incluye mayor cantidad de ejemplares tipo es la perteneciente a la Academia de Ciencias de California. Otras colecciones que poseen abundante representación de materiales de Galápagos son las pertenecientes a “Charles Darwin Research Station” (CDRS, Isla Santa Cruz; Galápagos), “Bernice P. Bishop Museum” (BPBM, Honolulu, Hawaii), “Pontificia Universidad Católica del Ecuador” (PUCE, Quito), “Museum of Comparative Zoology, Harvard University” (MCZ, Massachusetts), “United States National Museum” (USNM, Washington D.C.), “Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen” (KBIN, Bruselas) y “Canadian Museum of Nature Collection” (CMNC, Ottawa), además de las colecciones del “Field Museum” (Chicago), “Natural History Museum” (Londres), y “Snow Entomology Museum” (Kansas). Los materiales de la expedición Hopkins-Stanford se depositaron en Stanford University, pero dado que dicha colección fue posteriormente desmembrada, parte de ellos está actualmente en “Los Angeles County Museum” y otra parte tiene un destino incierto. Las colecciones entomológicas mencionadas totalizan alrededor de 110.000 escarabajos recolectados en Galápagos hasta 2005.

### **Investigaciones sobre el género *Galapaganus* (Coleoptera: Curculionidae)**

El género de gorgojos *Galapaganus* (Curculionidae: Entiminae) fue descrito por Lanteri (1992: 227-267), sobre la base de la especie tipo *G. darwini* (Figura 3 a), endémica de las pequeñas islas Darwin y Wolf, situadas en el extremo noroccidental del archipiélago de Galápagos (Figura 4). Dentro de *Galapaganus* se reconocen dos grupos de especies, el grupo *darwini* y el grupo *femoratus*. El primero incluye 13 especies no voladoras (con las alas metatorácicas atrofiadas), 10 de ellas endémicas y distribuidas en todas las islas Galápagos, excepto en Fernandina (la de menor edad geológica), y tres procedentes de las costas áridas del norte de Perú y de la Isla Puná, situada en el golfo de Guayaquil. El grupo *femoratus* está integrado por dos especies voladoras (con alas metatorácicas bien desarrolladas), una con dos subespecies, distribuidas en Ecuador continental, desde las costas del golfo de Guayaquil hasta los 1.300-1.400msnm, en los faldeos de la cordillera occidental. La subespecie *G. howdenae howdenae*, se halla también ampliamente

distribuida en la zona agrícola de la isla Santa Cruz, y fuera de la zona agrícola camino al cerro Crocker, por lo que se interpreta que su presencia en estas zonas del archipiélago de Galápagos es producto de una introducción accidental reciente (Sequeira, et al., 2000: 20-29; Lanteri, 2004: 177-192, Causton, 2005).

Los primeros estudios sobre *Galapaganus* fueron posibles gracias al apoyo del entomólogo canadiense Stewart Peck, quien proporcionó gran parte del material para realizar los estudios taxonómicos y filogenéticos basados en evidencia morfológica (Lanteri, 1992: 227-267, 2004: 177-192) y aportó los medios y la logística para la expedición de 1996, destinada a la recolección de especímenes para estudios moleculares, en las islas del sureste de Galápagos. Dicho material fue estudiado por la bióloga molecular argentina radicada en los Estados Unidos de América, Andrea Sequeira, quien lideró las campañas de 2006 a las islas del centro y norte del archipiélago, y la campaña del 2007 a los volcanes de Isabela. Asimismo, la “Estación Científica Charles Darwin”, a través del Jefe del Departamento de Invertebrados Terrestres hasta 2008, entomólogo Lázaro Roque Albelo, y de sus discípulos, desempeñaron un rol fundamental para alcanzar el éxito esperado, en campañas que incluyeron varios días de navegación, con desembarcos no exentos de riegos en islas deshabitadas, y escalamiento de volcanes y otras áreas de difícil acceso.

Las diversas contribuciones realizadas sobre *Galapaganus* (Lanteri 1992: 227-267, 2004: 177-192; Sequeira, et al. 2000: 20-29, 2008 a: 1089-1107, 2008b: 3439-3451) han permitido formular hipótesis sobre distintos aspectos relativos a su evolución, por ejemplo el área de donde proceden las especies ancestrales; los medios de dispersión empleados por las especies colonizadoras; el número de colonizaciones iniciales; las edades probables de la primera colonización y de la divergencia entre los principales linajes de *Galapaganus*, basada en estimaciones moleculares; la ubicación de la o las islas inicialmente colonizadas y el subsecuente patrón de diversificación dentro del archipiélago; la correlación entre diversidad específica de *Galapaganus* y factores tales como superficie y edad de las islas, presencia de zonación ecológica y actividad volcánica; las relaciones filogenéticas de las especies de *Galapaganus* entre sí y con otros grupos, basada en evidencia morfológica, de genes mitocondriales y nucleares; la posibilidad de ocurrencia de especiación intra isla versus especiación inter isla, con subsecuente colonización secundaria; y la posibilidad de

ocurrencia de hibridación interespecífica. Todo ello hace que *Galapaganus* sea hoy uno de los grupos de insectos de Galápagos mejor conocidos desde el punto de vista de su evolución (Peck, 2005).

Dado que resultaría imposible abordar todos los tópicos mencionados en una breve exposición, este capítulo se centrará en los principales resultados del trabajo de Sequeira, et al. (2008 b: 3439-3451), publicado en un volumen especial de la revista “Philosophical Transactions of the Royal Society”, para conmemorar el bicentenario del nacimiento de Charles Darwin y el 150 aniversario de la publicación del “Origen de las especies”. Las hipótesis principales que se plantearon en dicho trabajo fueron las siguientes:

- 1) Si hay congruencia entre las filogenias basadas en datos del ADN mitocondrial y el nuclear, la hibridación entre especies o poblaciones sería infrecuente.
- 2) Si el tamaño de la isla y su mayor complejidad ecológica son los factores que más influyen en la diversificación de las especies que habitan una misma isla, las especies distribuidas en islas de gran superficie y diversidad ecológica, serán grupos hermanos en el árbol filogenético o cladograma.
- 3) Si la secuencia de colonización del archipiélago se corresponde con la edad de las islas (regla de progresión corológica), la secuencia de diversificación en el árbol filgenético, debería corresponder a la secuencia de edades.

Sequeira et al. (2008 b) obtuvieron secuencias de ADN para 70 individuos de 24 poblaciones, correspondientes a nueve de las 10 especies de *Galapaganus* endémicas del archipiélago. La evidencia del ADN mitocondrial corresponde a los genes 12S, Citocromo Oxidasa I y II, y Citocromo b; y la del genoma nuclear, a dos genes codificantes para proteínas (exón EF1 alfa y ArgK), dos regiones no codificantes para proteínas (ITS-1 e intrón de EF1 alfa) y tres loci anónimos (4b, 5 y 6), con un total de 4152 pares de bases. Los datos se analizaron por máxima parsimonia (MP), máximo likelihood (ML) e inferencia bayesiana (BI), y las evidencias mitocondrial y nuclear, en forma separada y combinada (1104 caracteres informativos). Asimismo, se analizaron tres particiones nucleares en forma separada, las cuales incluyen un total de 435 caracteres informativos: 1) exón EF1 alfa y ArgK (115 pb codificantes), 2) regiones no codificantes ITS-1 e intrón de EF1-alfa (163 pb) y loci anónimos (157 pb).

El corto intrón EF1-alfa y el ITS-1 muestran la mayor diferencia de longitud entre los grupos *darwini* y *femoratus*, y entre éstos y los outgroups del género *Naupactus*, pero no dentro de las especies de estos grupos. Los resultados obtenidos mediante máxima parsimonia (MP), maximum likelihood (ML) e inferencia bayesiana (BI), no difieren significativamente (Figura 3 b). Asimismo, al comparar los cladogramas de las particiones mitocondrial y nuclear, se observó falta de resolución en la partición nuclear, probablemente debido a que dicha evidencia presenta menor variación. La evidencia mitocondrial permite una mejor resolución a nivel de las especies definidas sobre la base de un criterio morfológico, de modo que la mayoría de ellas constituyen grupos monofiléticos, excepto *G. vandykei*, que es parafilética, y para la cual se había postulado una probable hibridación o introgresión con *G. collaris* (Sequeira *et al.* 2008a 1089-1107).

Las relaciones bien soportadas por los tres análisis nucleares independientes fueron: la monofilia de *Galapaganus*, la del grupo *darwini*, la población de *G. conwayensis* del norte de Isabela (especie también distribuida en Santa Cruz y Pinta), y *G. blairi*, especie endémica de la isla Santiago. Las relaciones bien soportadas por una sola de las particiones nucleares fueron: la monofilia de *G. caroli* de Floreana (loci anónimos), de *G. darwini* de las islas del norte, Darwin y Wolf (ITS-1 e intrón EF1-alfa), y de *G. vandykei* de Española (ITS-1 e intrón EF1 alfa).

Estudios previos basados en ADNmt (Sequeira, *et al.* 2008 a: 1089-1107), señalaban una gran correspondencia de los grupos monofiléticos recuperados, con la definición de especies morfológicas, lo que hizo pensar que la hibridación entre especies no habría sido prevalente, hecho que también es soportado por la congruencia de los resultados de los análisis nuclear y mitocondrial (Sequeira, *et al.* 2008b: 3439-3451). A pesar de la excepción de la parafilia de *G. vandykei* de Española y San Cristóbal, la ausencia de conflicto significativo entre cladogramas obtenidos a partir de datos mitocondriales y nucleares, no sugieren una posible hibridación con *G. galapagoensis* y con *G. collaris*, en San Cristóbal.

En el trabajo de Sequeira *et al.* (2008 b: 34-51) se presentan dos escenarios evolutivos alternativos sobre el tiempo y orden de colonización de las islas Galápagos a partir del norte de América del sur, área donde habitan las especies filogenéticamente más próximas a *Galapaganus* (Figura 1). Dichos escenarios se basan en las topologías de los cladogramas de MP y BI, y en el análisis de Thorpe *et al.* (1994: 230-240) y de

optimización de MP, y proponen que la colonización del archipiélago habría comenzado en una isla, ahora sumergida pero entonces disponible, ubicada entre San Cristóbal y Española, a partir de la cual se habrían colonizado las islas del centro, y luego las más alejadas del noroeste. Con respecto al número de colonizaciones independientes, Lanteri (1992: 227-267) postuló al menos tres, tomando en cuenta un cladograma basado en datos morfológicos. Sin embargo, esta evidencia no pudo ser confirmada por los estudios moleculares, pues aun no se cuenta con ADN de tres especies continentales del grupo *darwinii*.

Algunas de las islas de mayor superficie y con zonación ecológica más marcada, como San Cristóbal y Santa Cruz, incluyen más de una especie. Los datos obtenidos por Sequeira et al. (2008 b: 3439-3451) sugieren dos hipótesis de especiación intra isla para San Cristóbal, la de *G. collaris* en la zona más alta de “pampa de helechos”, a partir de una población de *G. vandykei* ubicada en zonas más bajas; y la de *G. galapagensis* a partir de *G. collaris*/*G. vandykei*, la cual posteriormente daría origen a *G. darwin* en las islas del norte. En Santa Cruz, *G. conwayensis* sería la fuente de colonización de Pinta y del norte de Isabela. En lo que respecta a *G. ashlocki*, endémica de la zona más alta de la isla Santa Cruz, la topología obtenida hasta el presente no confirma completamente la hipótesis de especiación intra-isla, sin embargo esta hipótesis no puede ser rechazada utilizando tests topológicos.

Según Peck (1994: 576-587, 2005) el aumento de la diversidad de coleópteros se relaciona con una mayor superficie de las islas, su elevación y complejidad ecológica, pero no con la edad geológica, sin embargo, los datos obtenidos por Sequeira et al. (2008 a: 1089-1107) no avalan esta hipótesis. Isabela, a pesar de ser la isla de mayor superficie (4000 km) con seis volcanes de actividad reciente, zonación ecológica y una barrera de lava de 20 km entre la parte norte y la sur, no presenta especiación *in situ*, sino evidencias de colonización múltiple. Para ella se postula una colonización del sur por un antecesor temprano que dio origen a *G. williamsi* y otra del norte, a partir de poblaciones de *G. conwayensis* de Santa Cruz. Por lo contrario, la evidencia de especiación intra isla en San Cristóbal y probablemente en Santa Cruz, se asocia con una mayor edad geológica y con la presencia de zonas ecológicas bien diferenciadas, en línea con lo propuesto para artrópodos de las islas Canarias (Emerson y Oromi, 2005: 586-598).

En lo que respecta a la estimación de la edad de colonización y diversificación en las islas mediante el método de “Penalized likelihood”(PL) y de “extrinsic clock”, los resultados indican que la edad en que el antecesor de *Galapaganus* habría colonizado el archipiélago sería de aproximadamente 8.6-12 millones de años (Sequeira et al. 2008 a: 1089-1107, 2008b: 3439-3451). La edad máxima estimada en base a evidencias geológicas es de 6.3 Ma para San Cristóbal, 5.6 Ma para Española, y de 0.7 Ma para Isabela. En consecuencia, la hipótesis de colonización propuesta tiene como base la existencia de islas sumergidas, para explicar la divergencia de las poblaciones desde Española hacia islas de menor edad geológica, en dos “tracks” principales. Un proceso de divergencia similar, comenzando en Española o San Cristóbal y continuando hacia las islas más jóvenes del norte, se ha observado en otros grupos habitantes de Galápagos, como los caracoles terrestres bulimúlidos y los tenebriónidos del género *Stomion* (Parent y Crespi 2006: 2311-2328; Finston y Peck, 2004: 135-152).

La “regla de progresión corológica”, patrón de colonización común en varios archipiélagos oceánicos (e.g. Hawai y Canarias) se observó en Galápagos para caracoles bulimúlidos, tortugas terrestres y escarabajos *Stomion* (Parent y Crespi, 2006: 2311-2328, Caccone, et al., 2002: 2052-2066; Finston y Peck, 2004: 135-152), pero en el caso de *Galapaganus* se cumple sólo parcialmente, dado que las ramificaciones del cladograma no siguen el orden cronológico de la edad de las islas, sino un patrón de colonización y especiación mucho más complejo.

## **Epílogo**

Charles Darwin y Alfred Wallace aportaron elementos sustanciales para interpretar la evolución de la biota de las islas oceánicas, particularmente del Océano Pacífico, como Galápagos, Hawaii y Melanesia. Por ello la revista “Philosophical Transactions of the Royal Society”, conmemoró el bicentenario del nacimiento de Darwin y los 150 años de la publicación del “Origen de las especies”, con un volumen especial dedicado a la publicación de artículos de investigación, donde se aplican modernas técnicas moleculares para el estudio de la biogeografía y evolución de la fauna terrestre de las Islas del Pacífico.

El volumen comienza con una revisión de la historia geológica del Océano Pacífico, (Neill y Trewick, 2008: 3293-3308). Según estos autores, en los archipiélagos oceánicos que, como el de Galápagos, se han originado en “hot spots” y nunca estuvieron en contacto directo con el continente, los individuos debieron dispersarse a través del océano para colonizar las islas. En consecuencia la dispersión es un mecanismo necesario para interpretar correctamente la evolución de sus biotas.

El cuerpo principal del volumen lo integran una serie de artículos sobre filogenia, biogeografía y filogeografía de distintos taxones animales que habitan en islas del Pacífico, en su mayoría basados en secuencias de ADN. Los avances en la teoría y metodología de la genética molecular han dado un nuevo giro a las investigaciones sobre diversificación específica en biotas insulares, y permiten poner a prueba hipótesis evolutivas y biogeográficas previas. El futuro de la biogeografía de islas reposa en la integración de nuevos métodos y evidencias (Cowie y Holland, 2006: 193-198; Trewick et al. 2007: 1-6). Según los editores del volumen de homenaje a Darwin, sería muy importante que imitáramos su “paciencia y su prudencia, su capacidad de observación y su enfoque riguroso para poner a prueba hipótesis científicas”, pues el estudio de la evolución en islas del Pacífico es “el legado de Charles Darwin” (Trewick y Cowie, 2008: 3289-3291).

### **Agradecimientos**

A los organizadores del IV Coloquio Internacional sobre Darwinismo, es especial a la Dra. Graciela Zamudio Varela, por la invitación cursada para participar en dicho evento, y al Dr. Bernard Laundry, por la lectura crítica del manuscrito y las sugerencias realizadas.

### **Bibliografía citada**

- Alonso-Zarazaga, M.A. y C.H.C. Lyal (1999), *A world catalogue of families and genera of Curculionoidea (Insecta: Coleoptera) (excepting Scolytidae and Platypodidae)*. Entomopraxis, S.C.P. Barcelona, España.
- Anderson, R.S. y A.A. Lanteri (2000), “New genera and species of weevils from the Galápagos Islands, Ecuador and Cocos Island, Costa Rica (Coleoptera: Curculionidae: Entiminae)”, *American Museum Novitates*, 3299, 1-15.
- Arnett, R.H. Jr. y M.C. Thomas (eds.) (2000), *American Beetles*, vol. 1, CRC Press, Boca Raton, Florida.

- Arnett, R.H. Jr., M.C. Thomas, P.E. Skelley y J.H. Frank (eds.) (2002), *American Beetles*, vol. 2, CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Berry, R.J. (ed.) (1984), *Evolution in the Galápagos*, Academic Press, London, 260 pp.
- Blair, K.G. (1928), "Coleoptera (Heteromera, Teredilia, Malacodermata and Bruchidae) from the Galápagos Islands, collected on the St. George Expedition, 1924", *Annals and Magazine of Natural History*, ser. 10, 1, 671-680.
- Blair, K.G. (1933), "Further Coleoptera from the Galápagos Archipelago", *Annals and Magazine of Natural History*, ser. 10, 11, 471-487.
- Boheman, G.H. (1858-1859), "Coleoptera. Species novas descripsit", en *Kongliga Svenska Fregatten Eugénies resa omkring Jorden, Zoologi I, Insecta, P.A. Norstedt & Söner*, Estocolmo, pp. 1-218, 2 pls.
- Bowman, R.I. (ed.) (1966), *The Galápagos. Proceedings of the Galápagos International Scientific Project*, University of California Press, Berkeley, CA.
- Bowman, R.I., M. Benson y A.E. Leviton (eds.) (1983), *Patterns of evolution in Galápagos organisms*. Pacific Division, AAAS, Academy of Sciences, San Francisco, 568 pp.
- Caccone, A., G. Gentile, J.P. Gibbs, J.P., T.H. Fritts, H.L. Snell, J. Betts y J.R. Powell (2002), "Phylogeography and history of giant Galápagos tortoises", *Evolution*, 56, 2052-2066.
- Carlquist, S. (1965), *Island Life*, Natural History Press, Garden City, New York.
- Carlquist, S. (1974), *Island Biology*, Columbia University Press, New York.
- Causton, C.E., S.B. Peck, B.J. Sinclair *et al.* (2005), "Alien insects: Threats and implications for the conservation of the Galápagos Islands", *Annals of the Entomological Society of America*, **99**, 121-143.
- Christie, D.M., R.A. Duncan, A.R. McBirney, M.A. Richards, W.M. White, K.S. Harpp y C.C. Fox (1992), "Drowned islands downstream from the Galápagos hot spot imply extended speciation times", *Nature* 355, 246-248.
- Colinvaux, P.A. (1984), "The Galápagos climate: Past and present", en Berry (ed.), *Galápagos: Key environment*, Pergamon Press, Oxford, pp. 55-59.
- Cook, J., H.F. Howden y S.B. Peck (1995), "The Galápagos Island's genus *Neoryctes* Arrow (Coleoptera; Cicindelidae) in southern New England", *Entomological News*, 100, 150-152.
- Cowie R.H. y B.S. Holland (2006), "Dispersal is fundamental to biogeography and the evolution of biodiversity on oceanic islands", *Journal of Biogeography*, 33, 193-198.
- Cox, A. (1983), "Ages of the Galápagos Islands", en Bowman, R.I., M. Berson y A.E. Leviton (eds.), *Patterns of evolution in Galápagos organisms*, Pacific Division AAAS, San Francisco, California, pp. 11-23.
- Darwin, C. (1858), *The voyage of the Beagle*, John Murray, London.
- Darwin, C.R. (1859), *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*, London, UK, John Murray.
- de Queiroz, A. (2005), "The resurrection of oceanic dispersal in historical biogeography", *Trends in Ecology and Evolution*, 20(2), 68-73.



- Desender, K., L. Baert y J.P. Maelfait (1992), Distribution and speciation of carabid beetles in the Galápagos archipelago, Ecuador, *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Entomologie*, 62, 57-65.
- Desender, K., L. Baert, J.P. Maelfait y P. Verdick (1999), "Conservation of Volcán Alcedo (Galápagos): terrestrial invertebrates and the impact of introduced feral goat", *Biological Conservation*, 87, 303-310.
- Emerson, B.C. y P. Oromí (2005), "Diversificación of the forest beetle genus *Tarphius* on the Canary Islands, and the evolutionary origins of island endemics", *Evolution*, 59, 586-598.
- Finston, T.L. y S.B. Peck (1997), "Genetic differentiation and speciation in *Stomion* (Coleoptera: Tenebrionidae): Flightless beetles of the Galápagos Islands, Ecuador", *Biological Journal of the Linnean Society*, 61, 183-200.
- Finston, T.L. y S.B. Peck (2004), "Speciation in Darwin's Darklings : taxonomy and evolution of *Stomion* beetles in the Galápagos Islands, Ecuador (Insecta : Coleoptera: Tenebrionidae) ", *Zoological Journal of the Linnean Society*, 141, 135-152.
- Grant, P.R. (1986), *Ecology and evolution of Darwin's finches*, Princeton Univ. Press, Princeton.
- Grant, P.R. y B.R. Grant (1989), "Sympatric speciation and Darwin's finches", en D. Otte y J.A. Endler (eds.), *Speciation and its consequences*, Sinauer Associates Inc. Publishers, Sunderland, MA, pp. 433-457.
- Grant, P.R. y B.R. Grant (2002), "Adaptive radiation of Darwin's finches", *American Scientist*, 90, 130-139.
- Grehan, J. (2001), "Biogeography and evolution of the Galápagos: integration of the biological and geological evidence", *Biological Journal of the Linnean Society*, 74, 267-287.
- Jackson, M.H. (1993), *Galápagos: A Natural History*, University of Calgary Press, Alberta, 316 pp.
- James, M.J. (ed.) (1991), *Galápagos marine invertebrates: taxonomy, biogeography, and evolution in Darwin's Islands, Topics in Geobiology*, vol. 8, Plenum Press, New York.
- Lanteri, A. A. (1992), "Systematics, cladistics and biogeography of a new weevil genus *Galapaganus* (Coleoptera: Curculionidae) from the Galápagos Islands and coasts of Ecuador and Perú", *Transactions of the American Entomological Society*, 118(2), 227-267.
- Lanteri, A. A. (1997), "Islas Galápagos: Un paraíso amenazado", *Revista Museo* 2(10), 75-83.
- Lanteri, A. A. (2001), "Biogeografía de las islas Galápagos: Principales aportes de los estudios filogenéticos", en J. Llorente Bousquets y J.J. Morrone (eds.), *Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Conceptos, teorías, métodos y aplicaciones*. Vol. I, Facultad de Ciencias, UNAM, México, pp. 141-151.
- Lanteri, A.A. (2004), "New Taxonomic and Biogeographic Information on *Galapaganus femoratus* species group (Coleoptera: Curculionidae: Entiminae)", *Transactions of the American Entomological Society*, 130(2), 177-192.
- Lawrence, J.F. y A.F. Newton (1995), "Families and subfamilies of Coleoptera (with selected genera, notes, references and data on family group names)", en J. Pakaluk y S.A. Slipinski (eds.), *Biology, phylogeny, and classification of Coleoptera: papers celebrating the 80<sup>th</sup> birthday of Roy A. Crowson*, Museum i Instytut Zoologii PAN, Varsovia, pp. 799-1006.

- LeLeup, N. (1968), *Mission zoologique belge aux îles Galápagos et en Ecuador (N. et J. Leleup, 1964-1965) Résultats scientifiques 1*, 272 pp.
- LeLeup, N. (1970), *Mission zoologique belge aux îles Galápagos et en Ecuador (N. et J. Leleup, 1964-1965) Résultats scientifiques 2*, 237 pp.
- LeLeup, N. (1976), *Mission zoologique belge aux îles Galápagos et en Ecuador (N. et J. Leleup, 1964-1965) Résultats scientifiques 3*, 355 pp.
- Linell, M.L. (1898), "On the Coleopterous insects of the Galápagos Islands", *Proceeding of the United States National Museum*, 21(1143), 249-268.
- Linsley, E.G. y R.L. Usinger (1966), "Insects of the Galápagos Islands", *Proceedings of the California Academy of Sciences*, 33, 113-196.
- Lundh, J.P. (2001), *The Galapagos: A brief history*. "<http://www.lundh.no/jacob/galapagos/pg05.htm>."
- Mutchler, A.J. (1925), "Coleoptera of the Williams Galápagos Expedition", *Zoologia* 5, 219-240.
- Mutchler A.J. (1938), "Coleoptera of the Galápagos Islands", *American Museum Novitates*, 981, 1-19.
- Neall, V.E. y S.A. Trewick (2008), "The age and origin of the Pacific islands: a geological overview", *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 363, 3293-3308.
- Parent, C.E. y B.J. Crespi (2006), "Sequential colonization and diversification of Galápagos endemic land snail genus *Bullimulus* (Gastropoda, Stylommatophora)", *Evolution*, 60, 2311-2328.
- Parent, C.E., A. Caccone y K. Petren (2008), "Colonization and diversification of Galápagos terrestrial fauna: a phylogenetic and biogeographical synthesis", *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 363, 3347-3361.
- Peck, S.B. (1990), "Eyeless arthropods of the Galápagos Islands, Ecuador: composition and origin of the cryptozoic fauna of a young, tropical, oceanic archipelago", *Biotropica* 22, 366-381.
- Peck, S.B. (1991), "The Galápagos Archipelago, Ecuador: with an emphasis on terrestrial invertebrates, especially insects: and an outline for research", en E.C. Dudley (ed.), *The unity of evolutionary biology. Proceedings of the Fourth International Congress of Systematic and Evolutionary Biology*, Dioscorides Press, Portland, OR, pp. 319-336.
- Peck, S.B. (1994 a), "Air dispersal of insects between and to islands in the Galápagos Archipelago, Ecuador", *Annals of the Entomological Society of America*, 87, 218-224.
- Peck, S.B. (1994 b), "Sea dispersal (pleuston) transport of insects between islands in the Galápagos Archipelago, Ecuador", *Annals of the Entomological Society of America*, 87, 576-587.
- Peck, S.B. (1996), "Origin and development of an insect fauna on a remote archipelago: The Galápagos Islands, Ecuador", en A. Keast y S. Miller (eds.), *The Origin and Evolution of Pacific Island Biotas, New Guinea to eastern Polynesia: Patterns and Processes*, SPB Academic Press, The Netherlands, pp. 91-122.
- Peck, S.B. (2001), *Smaller orders of insects of the Galápagos Islands, Ecuador: evolution, ecology, and diversity*, NCR Research Press, Ottawa, Ontario, 278 pp.
- Peck, S.B. (2005), *The beetles of the Galápagos islands, Ecuador. Evolution, Ecology and Diversity (Insecta: Coleoptera)*, NRC Research Press, Ottawa, 313 pp.

- Peck, S.B. y J. Kukulová-Peck (1990), "Origin and Biogeography of the beetles (Coleoptera) of the Galápagos archipelago, Ecuador", *Canadian Journal of Zoology*, 68, 1616-1638.
- Perry, R. (1984), *Galápagos. Key Environments*, Pergamon Press, New York, 336 pp.
- Schmitz, P., A. Cibois y B. Landry (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, 180–192.
- Schmitz, P., A. Cibois y B. Landry (2008), "Cryptic differentiation in the endemic micromoth *Galagete darwini* (Lepidoptera, Autostichidae) on Galápagos volcanoes", *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 363(1508), 3289–3465.
- Sequeira, A., A.A. Lanteri, M.A. Scataglini, V.A. Confalonieri y B. Farrell (2000), "Are flightless *Galapaganus* weevils older than the Galápagos Islands they inhabit?", *Heredity*, 85, 20-29.
- Sequeira, A.S., A.A. Lanteri, L. Roque Albelo, S. Bhattacharya y M. Sijapati (2008 a), "Colonization history, ecological shifts and diversification in the evolution of endemic Galápagos weevils", *Molecular Ecology*, 17, 1089-1107.
- Sequeira, A.S., M. Sijapati, A.A. Lanteri y L. Roque Albelo (2008 b), "Nuclear and mitochondrial sequences confirm complex colonization pattern and clear species boundaries for flightless weevils in the Galapagos archipelago", *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 363, 3439-3451.
- Slevin, J.R. (1959), "The Galápagos Islands, a history of their exploration", *Occasional Papers of the California Academy of Sciences*, 25, 1-150.
- Smith, K.G.V. (1987), "Darwin's insects", *Bulletin of the British Museum Natural History (Historical Series)*, 14, 1-143.
- Sulloway, P.J. (1984), "Darwin in the Galápagos". *Biological Journal of the Linnean Society*, 21, 29-59.
- Thornton, J.W.B. (1971), *Darwin's Islands, a natural history of the Galápagos*, Natural History Press, Garden City, New York.
- Thorpe, R.S., D.P. McGregor, A.M. Cumming y W.C. Jordan (1994), "DNA evolution and colonization sequence of island lizards in relation to geological history: mtDNA RFLP, cytochrome b, cytochrome oxidase, 12S, rRNA sequence, and nuclear RAPD analysis", *Evolution*, 48, 230-240.
- Townsend, C.H. (1925), "The Galápagos tortoises in relation to the whaling industry", *Zoologica*, 4(3), 55-135.
- Trewick, S.A., A.M. Paterson y H.J. Campbell (2007), "Hello New Zealand", *Journal of Biogeography*, 34, 1-6.
- Trewick, S.A. y R. H. Cowie (2008), Introduction. Evolution on Pacific Islands: Darwin's legacy, *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 363, 3289-3291.
- Van Dyke, E. C. (1953), "The Coleoptera of the Galápagos Islands". *Occasional Papers of the California Academy of Sciences*, 22, 1-181.
- Waterhouse, C. (1877), "Coleoptera", en A. Günter (ed.), *Account of the zoological collection made during the visit of the H.M.S. "Peteral" to the Galápagos Islands. Proceedings of the Zoological Society of London*, 1877, 77-82.

- Waterhouse, G.R. (1845), "Descriptions of coleopterous insects collected by Charles Darwin, Esq., in the Galápagos Islands". *Annals of Natural History*, 16, 19-41.
- Wiggins, I.L. y D.M. Porter (1971), *Flora of the Galápagos Islands*, Stanford Univ. Press, Standford, CA.
- Wyles, J.S. y V.M. Sarich (1983), Are the Galápagos Iguanas older than the Galápagos? en Bowman, R.J., M. Berson y A.E. Leviton (eds.), *Molecular evolution and colonization models for the archipelago*, Pacific Division AAAS, San Francisco, pp. 177-186.

## Epígrafes de las figuras

**Figura 1.** Mapa del archipiélago de Galápagos, con indicación de los nombres de las islas principales. Las flechas señalan uno de los dos escenarios evolutivos posibles para la colonización de las islas por las especies de *Galapaganus* (Coleoptera: Curculionidae), según Sequeira et al. (2008 b). La fecha punteada indica un camino de colonización alternativo; los círculos en las islas Santa Cruz y San Cristóbal, señalan posibles eventos de especiación intra-isla; y los óvalos entre las islas del sur, la presencia de islas actualmente sumergidas que habrían estado disponibles para la colonización en tiempos prehistóricos.

**Figura 2.** Ilustración de las principales zonas ecológicas de la isla Santa Cruz, Galápagos: **a**, zona litoral a nivel del mar, con vegetación halófila de *Cryptocarpus pyriformis*, sobre la cual se alimenta *Galapaganus conwayensis*; **b**, zona de transición, con plantas xerófilas entre las cuales se distinguen cactus Opuntias; **c**, zona de bosque de *Scalesia* en la parte alta de “Los Gemelos”; **d**, zona de “pampa de helechos”, en el área de mayor altitud de la isla Santa Cruz.

**Figura 3. a**, Fotografía en vista dorsal de *Galapaganus darwini* Lanteri 1992 (Coleoptera: Curculionidae), especie tipo del género *Galapaganus* (tamaño aproximada 1 cm), endémica de las islas del noroeste del archipiélago, Darwin y Wolf; **b**, árbol filogenético simplificado de las especies de *Galapaganus* obtenido mediante inferencia Bayesiana (BI), donde se han optimizado (optimización = reconstrucción evolutiva del carácter) las preferencias ecológicas ancestrales de las especies. Los estados del carácter optimizado son cuatro: baja altura (blanco), altura media (gris claro), gran altura (gris oscuro) y todas las alturas (negro). A la derecha del árbol filogenético se indican los nombres de las especies y de las islas en que habitan. Esquema modificado de Sequeira et al. (2008 a).

**Figura 4.** Isla Darwin, archipiélago de Galápagos. **a**, Piqueros de patas rojas (*Sula sula*), adulto (arriba) y juvenil (abajo), especie de ave que nidifica en dicha isla. Los gorgojos de la especie *G. darwini* se hallaron en ese ambiente xerófilo, ocultos bajo piedras y bajo el guano de las aves; **b**, costas rocosas de la Isla Darwin; **c**, islote rocoso visto desde la Isla Darwin.