

**Análisis filogenético de los grupos de especies neotropicales del género *Pimpla* (Hymenoptera:
Ichneumonidae: Pimplinae)**

EDGARD ENRIQUE PALACIO GOENAGA

PONTIFICIA UNIVERSIDAD JAVERIANA

FACULTAD DE CIENCIAS

CARRERA DE BIOLOGIA

BOGOTÁ D.C

2014

**Análisis filogenético de los grupos de especies neotropicales del género *Pimpla* (Hymenoptera:
Ichneumonidae: Pimplinae)**

EDGARD ENRIQUE PALACIO GOENAGA

Decano Académico

Director del Programa Académico

NOTA DE ADVERTENCIA

"La Universidad no se hace responsable por los conceptos emitidos por sus alumnos en sus trabajos de tesis. Solo velará porque no se publique nada contrario al dogma y a la moral católica y por que las tesis no contengan ataques personales contra persona alguna, antes bien se vea en ellas el anhelo de buscar la verdad y la justicia".

Artículo 23 de la Resolución N°.

13 de julio de 1946

Análisis filogenético de los grupos de especies neotropicales del género *Pimpla* (Hymenoptera: Ichneumonidae: Pimplinae)

Edgard Enrique Palacio Goenaga

Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá

Resumen

*Las avispas parasitoides se cuentan entre los grupos de seres vivos más diversos del planeta y son insectos de gran interés económico y ecológico. La familia Ichneumonidae se destaca por ser la más rica en especies entre los parasitoides y por ser uno de los taxones de avispas más utilizado en programas de control biológico. Sin embargo, el conocimiento taxonómico de estos insectos en los trópicos aún es muy limitado. El gran número de especies tanto descritas como por describir en muchos géneros de Ichneumonidae dificulta la tarea de obtener un panorama apropiado de la riqueza del grupo, necesaria para optimizar su uso. Una manera de abordar este problema es tratar de identificar grupos o complejos de especies dentro de estos géneros, que posteriormente puedan ser revisados más a fondo de manera individual. El género *Pimpla* es uno de los taxones más ricos en especies dentro de Ichneumonidae y es de gran interés económico debido a que parasita las pupas de varias familias de lepidópteros plaga alrededor del mundo. Aunque se han efectuado varias revisiones parciales del género en el nuevo mundo en las que se proponen grupos o complejos de especies, ninguno de ellos cuenta con un sustento filogenético y discrepan significativamente entre sí. El presente trabajo ofrece la primera propuesta filogenética para los grupos de especies del género *Pimpla*. Se utilizó una matriz de 53 caracteres continuos y discretos obtenida a partir de la literatura taxonómica publicada y la observación de un conjunto de especies que buscó representar de la manera más completa posible la variación morfológica del género. La matriz fue procesada utilizando el programa TNT (versión 1.1. Goloboff et al., 2008) incluyendo primero todos los caracteres (discretos y continuos) y luego utilizando solamente los caracteres discretos. En ambos casos el análisis arrojó un solo árbol filogenético. Los dos árboles presentaron una topología muy similar y con base en ellos se propone la existencia de 4 grupos de especies al interior del género *Pimpla*: (1) grupo de especies albomarginata; (1) grupo de especies caerulea; (3) grupo de especies punicipes; (4) grupo de especies sumichrasti. El esquema propuesto concuerda con el de Porter (1970) en cuanto a reconocer los grupos de especies*

albomarginata y sumichrasti (= azteca). *Concuerda con la propuesta de Gauld (1991) de incluir a P. croceipes y P. croceiventris en el grupo de especies caerulea (= complejo croceipes). No se sustenta la idea de Townes & Townes (1960), Porter (1970) y Gauld (1991) de reconocer la existencia de los grupos sodalis y aequalis en el Neotrópico.*

1.Introducción

Las avispas de la familia Ichneumonidae son el grupo de insectos parasitoides más rico en especies y conforman uno de los taxones de seres vivos más diversos del planeta (Huber, 2009; Santos & Quicke, 2011). Es posible incluso que constituyan la familia taxonómica más grande del reino animal (Porter, 1980). Se han descrito más de 24.000 especies agrupadas dentro de 42 subfamilias (Yu, 2014), pero se estima que existen más de 100.000 (Gauld, 2000). En el Neotrópico están presentes 31 subfamilias y se han descrito más de 465 géneros (Palacio & Wahl, 2006; Yu, 2014). En el catálogo mundial de Ichneumonidae publicado por Yu & Horstmann en 1997 se registra un total de 2896 especies válidas para el Neotrópico, una cifra que a la fecha se ha incrementado casi en un 40% (Yu, 2014).

Uno de los grupos más especiosos dentro de Ichneumonidae es la subfamilia Pimplinae. Este taxón cuenta con algo más de 1680 especies descritas, de las cuales 406 están presentes en el Neotrópico (Yu, 2014); esta última cifra es producto en gran medida de los muestreos efectuados en Costa Rica (Gauld, 1991; Gauld *et al.*, 1998), donde se conocen 184 especies, representando más del 45% de la fauna descrita de pimplinos Neotropicales. Se sabe muy poco acerca de la fauna sudamericana y aunque presenta algunas afinidades con la de Centroamérica (Porter, 1980), existe cada vez más evidencia sugiriendo que la riqueza de especies en muchos géneros está concentrada en el norte de Sudamérica (Porter, 1980; Saaksjarvi *et al.*, 2003; Palacio *et al.*, 2007, 2010). Este parece ser el caso del género *Pimpla*, cuya riqueza se concentra en los Andes de Colombia, Ecuador y Perú (Porter, 1970, 1980).

El género *Pimpla* es el segundo más rico en especies dentro de Pimplinae a nivel mundial, siendo superado únicamente por *Xanthopimpla* (Yu, 2014). El número de especies descritas asciende a 185 (excluyendo fósiles; Pham *et al.*, 2013; Yu, 2014), mientras que en el Neotrópico cuenta con 62 especies descritas (Yu, 2014) (Tabla 1). Según Porter (1970) las especies neotropicales de *Pimpla* son en su

mayoría autóctonas de la región; de hecho, sólo dos de los seis grupos de especies que este Porter reconoce contienen elementos que al parecer no son de origen Neotropical.

El conocimiento de la riqueza de especies del género *Pimpla* en el Neotrópico se basa en estudios taxonómicos convencionales publicados hace más de 10 años (Porter, 1970; Gauld, 1991); Gauld *et al.*, 1998, Díaz, 2000) y seguramente podría verse beneficiado con el uso de herramientas taxonómicas modernas, como los análisis filogenéticos basados en técnicas cuantitativas que emplean programas de software especializado para construir árboles a partir de una matriz de caracteres. Un mejor entendimiento de las relaciones filogenéticas de las especies de *Pimpla* puede resultar muy útil no solo para ampliar el conocimiento sistemático y biogeográfico del género, sino también para incrementar su utilidad en campos de la biología aplicada como el control biológico.

2. Justificación y planteamiento del problema

Las avispas parasitoides constituyen uno de los grupos de insectos más diversos del planeta, con más de 75.000 especies agrupadas en alrededor de 48 familias (Huber, 2009). Muchos autores (p.ejm., Hanson, 2006; Mills & Wajnberg, 2008; Santos & Quicke, 2011; Colazza & Wajnberg, 2013) han destacado su importancia como controladores biológicos y como componentes clave de interacciones tróficas. A pesar de ello, aún es poco lo que se conoce acerca de la sistemática y taxonomía de estos insectos, especialmente en países tropicales (Santos *et al.*, 2010; Santos & Quicke, 2011). Algunos estimativos sugieren que en ciertos grupos de himenópteros parasitoides solo se ha descrito entre 2.2 y el 5% de las especies existentes (Shaw & Hochberg, 2001). Esto es preocupante ya que tanto los programas de control como la interpretación de los resultados en trabajos ecológicos requieren la identificación precisa de las especies debido a que cada una de ellas tiene una historia de vida diferente (Gordh & Beardsley, 1999; Sands, 2000). Muchas familias de avispas parasitoides incluyen géneros con un gran número de especies tanto descritas como por describir, lo cual frecuentemente dificulta abordar el proceso de revisión taxonómica.

Una estrategia empleada con frecuencia es identificar grupos o complejos de especies dentro de estos géneros, que después puedan ser revisados más a fondo de manera individual. Tal delimitación generalmente se hace de manera subjetiva, pero recientemente se ha buscado hacerla mediante la ayuda

de análisis cladísticos, al menos en el caso de varios géneros dentro de la familia Ichneumonidae (Coronado-Rivera, 2009; Aguiar & Ramos, 2011; Scherrer & Aguiar, 2012). *Pimpla* Fabricius, 1804 (Ichneumonidae: Pimplinae) es uno de los taxones más conspicuos dentro de Ichneumonidae tanto en términos de abundancia como de riqueza de especies, además de ser parasitoide de pupas de varias especies de lepidópteros plaga. La presente propuesta pretende abordar la taxonomía de las especies neotropicales del género *Pimpla* mediante la estrategia de delimitación de grupos de especies aplicando un análisis filogenético para definirlos.

3. Marco teórico

Existen tres propuestas no formales que han intentado agrupar las especies de *Pimpla* en conjuntos más discretos (Tabla 2). La primera de ellas (Townes & Townes, 1960) no se basó en la revisión de especies neotropicales, pero incluye algunas especies que están presentes en esta región. Townes y Townes reconocen 4 grupos de especies: *turionellae*, *rufipes* (= *hypochondriaca*), *sodalis* y *aequalis*, tres de ellos involucrando especies presentes en el Neotrópico. La segunda propuesta fue sugerida por Porter (1970) en una revisión de las especies sudamericanas y reconoce 6 grupos de especies: *azteca*, *caerulea*, *croceiventris*, *albomarginata*, *sodalis* y *aequalis*. Finalmente, Gauld (1991) en una revisión de las especies centroamericanas (con énfasis en Costa Rica), reconoce 2 grupos de especies, subdivididos a su vez en complejos o subgrupos: *rufipes* (= *hypochondriaca*) (con los complejos *sumichrasti*, *croceipes* y *albomarginata*) y *croceipes* (con los subgrupos *sodalis* y *aequalis*). Aunque las tres propuestas concuerdan en cuanto a la ubicación de varias especies, existen también muchas discrepancias. Estos agrupamientos, además de estar basados en la revisión parcial de la fauna neotropical, son en esencia idiosincráticos y no están sustentados filogenéticamente.

La propuesta de Townes & Townes (1960) por ejemplo, basa la distinción entre los grupos de especies casi enteramente en las proporciones de los laterotergos de los segmentos metasomales 2 a 5. Este carácter es muy difícil de evaluar ya que usualmente los laterotergos se encuentran sobrelapados con otros escleritos abdominales. Townes y Townes incluso comentan que puede existir variación en las proporciones dependiendo del sexo y el tamaño de los especímenes y en consecuencia admiten que los grupos propuestos con base en los laterotergos no son enteramente naturales.

Las propuestas de Porter (1970) y Gauld (1991) agruparon a las especies de *Pimpla* con base en un estudio más detallado de las características morfológicas observadas al interior del género, pero la primera solo consideró especies Sudamericanas y la segunda solo especies centroamericanas. En el presente estudio se incluyeron especies de las dos regiones, buscando tener una muestra más representativa de la heterogeneidad morfológica del género en el Neotrópico.

4. Objetivos

4.1. Objetivo general

Ofrecer una propuesta filogenética para los grupos de especies del género *Pimpla* en el Neotrópico.

4.2. Objetivos específicos

- Examinar la variación morfológica dentro del género *Pimpla* con el fin de codificar caracteres para el análisis filogenético.
- Explorar caracteres morfológicos que no hayan sido considerados en estudios taxonómicos previos del género y que puedan ser de utilidad para el análisis filogenético.

5. Metodología

5.1. Material examinado

El análisis incluyó un total de 36 especies, 6 correspondientes al grupo externo y 30 al grupo interno (Anexo 1). De las 30 especies de *Pimpla* examinadas 5 son especies nuevas y se buscó que las 25 restantes conformaran una muestra representativa de los grupos neotropicales propuestos por Porter (1970b) y Gauld (1991). El material examinado se encuentra depositado en las siguientes colecciones:

CTN-ICA	Colección Taxonómica Nacional Luis María Murillo ICA, Tibaitatá (Colombia).
ICN	Instituto de Ciencias Naturales, Museo de Historia Natural, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá (Colombia).
IAVH	Colección Entomológica, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos, Alexander von Humboldt, Villa de Leyva (Colombia).
INBio	Colección del Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio) en Santo Domingo (Costa Rica).
MEFLG	Colección Entomológica, Museo Francisco Luis Gallego, Universidad Nacional de Colombia, sede Medellín (Colombia).
MPUJ	Colección del Laboratorio de Entomología de la Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá (Colombia).
UNAB	Colección Entomológica, Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá (Colombia).

Se incluyen además especímenes de Brasil, Costa Rica y Ecuador que fueron donados al autor del presente trabajo por Ian Gauld (q.e.p.d., British Museum, UK) y Paul Hanson (InBio, Costa Rica), los cuales serán depositados en la Colección del Laboratorio de Entomología de la Pontificia Universidad Javeriana (MPUJ).

Para la observación de algunos caracteres fue necesario disectar los especímenes y elaborar micropreparados en lámina para microscopio. En el caso de las hembras se desarticularon el metasoma, una de las patas posteriores y una de las alas anteriores; se realizaron además montajes del ápice de una de las antenas, los tarsos y la garra tarsal de una de las patas anteriores. En el caso de los machos se efectuaron montajes de una de las antenas, el aparato genital y la placa subgenital. Para facilitar la disección, los especímenes fueron colocados previamente en KOH al 10%. En algunos casos se requirió aclaramiento adicional, para lo cual se empleó H₂O₂ de uso comercial. Los montajes para microscopio se realizaron en medio Hoyer sobre láminas excavadas.

Cuando se contó con más de un espécimen por especie se buscó cubrir una distribución geográfica amplia y representar adecuadamente la variación de tamaño al interior de cada taxón. Esto, además de asegurar una muestra representativa de la variación morfológica al interior de cada especie, minimizó el

número de especímenes disectados, lo cual se hizo necesario debido al tiempo disponible para desarrollar el estudio y a que algunos de los especímenes pertenecían a colecciones con las que no se acordó realizar este procedimiento. En el caso de los caracteres que podían ser observados sin necesidad de disectar los especímenes se examinó material adicional para corroborar la uniformidad de dichos caracteres en todos los especímenes.

La revisión del material y toma de fotografías se efectuó en el Laboratorio de Entomología de la Pontificia Universidad Javeriana (MPUJ), empleando un esteroscopio Carl Zeiss SteREO Discovery V20, acoplado a una cámara Carl Zeiss Axiocam ICc 3. Las mediciones se efectuaron en las instalaciones del Laboratorio Nacional de Diagnóstico Fitosanitario del Instituto Colombiano Agropecuario (ICA), empleando un esteroscopio NIKON SMZ1000 acoplado a una cámara NIKON Digital Sight DS-L1.

5.2. Selección del grupo externo

La escogencia del grupo externo se basó en la hipótesis filogenética para los géneros de la subfamilia Pimplinae presentada por Gauld *et al.* (2002) y modificada por Sääksjarvi *et al.* (2004) y Gauld & Dubois (2006) (Figura 1). De acuerdo con esta propuesta, el género *Pimpla* forma parte de un clado denominado "grupo de géneros *Pimpla*", que a su vez forma parte de la tribu Pimplini. Dentro del "grupo de géneros *Pimpla*" se seleccionaron dos géneros cercanos al grupo interno: *Apechthis* Förster, 1869 e *Itopectis* Förster, 1869. Adicionalmente se seleccionó el género *Neotheronia* Krieger, 1898 de la tribu Pimplini como género no cercanamente relacionado a *Pimpla*. *Apechthis* e *Itopectis* son géneros pequeños con 5 y 14 especies en el Neotrópico, respectivamente (Yu, 2014). Se examinaron 2 especies de *Apechthis* y una especie de *Itopectis*. En el caso *Neotheronia*, que cuenta con alrededor de 70 especies neotropicales descritas (Yu, 2014), se escogieron 3 especies que representaran lo mejor posible la variación morfológica del género.

5.3. Selección de caracteres

El análisis se basó en una matriz de 53 caracteres morfológicos (Anexo 2). Varios de ellos han sido usados previamente para diferenciar las especies de *Pimpla* (Townes & Townes, 1960; Porter, 1970;

Gupta & Saxena, 1987; Gauld, 1991; Gauld *et al.*, 1998; Díaz, 2000; Pham *et al.*, 2013). Se incluyeron también caracteres que son identificados por Gauld *et al.* (2002) como apomorfias para los géneros *Apechthis*, *Itopectis*, *Neotheronia* y *Pimpla*, así como 15 caracteres nuevos potencialmente informativos. Todos los caracteres utilizados provienen formas adultas, 42 de ellos corresponden a hembras, 3 a machos y 8 son válidos tanto para hembras como para machos.

En muchas especies de parasitoides, particularmente aquellas con hábitos idiobiontes, el tamaño de la avispa adulta está determinado en gran medida por el recurso disponible para el desarrollo de la larva (Harvey, 2005; Harvey *et al.*, 2012). Este es el caso del género *Pimpla* en donde la variación de tamaño al interior de una misma especie puede ser incluso similar a la variación total observada en el género. La especie *P. caerulea* por ejemplo, presenta un intervalo de 5 a 18 mm en la longitud del ala anterior, mientras que la variación total en el género *Pimpla*, por lo menos en el Neotrópico, es de 3 a 19 mm (Porter, 1970; Gauld, 1991). Debido a esto los caracteres cuantitativos utilizados en taxonomía de *Pimpla* y en general de muchos Ichneumonidae no consisten en valores absolutos, sino en comparaciones de una estructura con respecto a otra, o en valores que expresan las proporciones relativas de una estructura (por ejemplo, longitud/anchura o diámetro mayor/diámetro menor). Todos los caracteres cuantitativos tratados como continuos en el presente trabajo consisten en este tipo de valores.

Para los caracteres cuantitativos, la variación intraespecífica fue tenida en cuenta asignando el valor de la media para cada especie \pm la desviación estándar (Goloboff *et al.*, 2006). No se efectuaron transformaciones o ajustes a los valores obtenidos; cuando se observaron discontinuidades evidentes que agrupaban los valores en conjuntos separados, los caracteres fueron tratados como discretos.

5.4. Análisis filogenético

A partir del listado de caracteres se elaboró una matriz de datos (Anexos 3 y 4) que fue analizada utilizando parsimonia como criterio de optimización, implementando una búsqueda heurística tradicional empleando el programa TNT (versión 1.1., Goloboff *et al.*, 2008). La búsqueda consistió en utilizar árboles de Wagner, iterándolos 1000 veces, guardando 10 árboles por replicación y aplicando TBR en cada conjunto de árboles guardado por réplica. Se definieron bloques separados de caracteres discretos y continuos ya que por defecto el programa trata a estos últimos como aditivos. Los caracteres

discretos fueron tratados como no aditivos. El taxón seleccionado para enraizar los árboles fue *Neotheronia sp.* que forma parte del género menos emparentado con *Pimpla* entre los grupos externos escogidos. Se utilizaron índices de Bremer, tanto relativo como absoluto (Goloboff & Farris, 2001) y el remuestreo simétrico (Goloboff *et al.*, 2003) como valores de soporte para los árboles.

El uso de caracteres continuos en el análisis filogenético ha sido controversial y existen opiniones contrarias en cuanto a si deben ser transformados en caracteres discretos o utilizados como tales (Goloboff *et al.*, 2006; Farris, 2007). Goloboff *et al.* (2006) han notado que, cuando se analizan tal y como son, los caracteres continuos pueden proporcionar información filogenética de utilidad, expresada en un incremento en el soporte de grupos en relación al soporte obtenido cuando solo se consideran los caracteres discretos. El presente análisis se efectuó utilizando inicialmente la matriz completa de 53 caracteres y posteriormente una matriz en la que solo se incluyeron los caracteres discretos; esto con el fin de determinar si los caracteres continuos generaban diferencias significativas en las topologías de los árboles obtenidos.

6. Resultados

Se obtuvo un sólo árbol a partir del análisis tanto para la matriz completa de 53 caracteres, como para la matriz sin caracteres continuos (Figuras 2 y 3). Los géneros *Apechthis* e *Itopectis* forman un clado que aparece como grupo hermano del género *Pimpla* en ambos casos. Las topologías de los dos árboles son muy similares, difiriendo únicamente en las relaciones de *P. sp.3* y *P. sp.5* con respecto al clado (*P. sumichrasti* (*P. perssoni* + *P. azteca*), y de *P. ichneumoniformis* y *P. flavipennis* con respecto al clado (*P. platysma* (*P. tomyris* + *P. brithys*)). Las sinapomorfias basadas en caracteres discretos que aparecen soportando nodos son las mismas para los dos árboles. La monofilia del género *Pimpla* aparece sustentada por tres sinapomorfias basadas en caracteres discretos: dorso del propodeo con rugas transversales conspicuas que lo separan del área peciolar, generalmente lisa y brillante (carácter 14); carena lateral apical en el área peciolar presente, extendiéndose hasta la carena transversal apical o las rugas transversales del dorso propodeal (carácter 18); tarsómero IV de las patas medias con un surco longitudinal de setas más cortas y delgadas que las circundantes (carácter 28). En las figuras 4 y 5 se muestran los árboles resultantes con el remuestreo simétrico y el soporte de Bremer. Para el caso de la

matriz completa la topología obtenida es idéntica. Para la matriz con caracteres discretos los nodos no sustentados por sinapomorfias aparecen como politomías.

Los resultados muestran varios clados bien definidos que podrían constituir grupos de especies. Un clado bien sustentado incluye a *P. azteca*, *P. perssoni*, *P. sumichrasti*, *P. sp.3* y *P. sp.5* (nodo A). Este clado, que es equivalente al grupo *azteca* de Porter (1970) y al complejo *sumichrasti* de Gauld (1991) (ver tabla 2), aparece como grupo hermano de las demás especies de *Pimpla*.

Dentro del conjunto conformado por las especies restantes, la topología permite proponer varios grupos y algunos de ellos concuerdan parcialmente con las propuestas de Porter (1970) o de Gauld (1991). Este es el caso del clado conformado por *P. oropha*, *P. punicipes*, *P. rojasi*, *P. sanguinipes* y *P. varipes* (nodo B), que sería equivalente al grupo *punicipes* de Gauld. Nuevamente en concordancia con Gauld (1991), el análisis arrojó un clado que incluye las especies del complejo *croceipes* (nodo C) el cual reúne a los grupos *caerulea* y *croceipes* de la propuesta de Porter. Otro de los clados obtenidos en el análisis (nodo D) es consistente con el complejo *albomarginata* de Gauld y en parte con el grupo *albomarginata* de Porter. Este clado podría ser subdividido para crear dos grupos separados (nodo E y nodo F), ya que en ellos se concentra la mayor riqueza de especies del género *Pimpla* en el Neotrópico. Sin embargo, la muestra analizada aquí no es lo suficientemente representativa como para sustentar que los nodos E y F conformen dos grupos de especies separados.

6.1. Propuesta de grupos de especies neotropicales del género *Pimpla*

Se propone el siguiente esquema de clasificación para los grupos de especies neotropicales del género *Pimpla*:

Grupo de especies *albomarginata* (nodo D)

Porter (1970) y Gauld (1991) incluyen en este grupo a todas las especies que presentan coloración predominantemente negra con manchas blancas o blancuzcas, además de otras especies de coloración oscura que tienden a habitar a gran altitud. Como se mencionó anteriormente este clado podría incluir al menos dos grupos de especies (nodos E y F), pero se requiere material adicional para corroborar esta

idea. Está definido por las siguientes sinapomorfias basadas en caracteres discretos: clípeo profundamente bilobulado, cada lóbulo al menos 0.27 veces tan largo como ancho (carácter 2); vena cu-a en posición distal con respecto a RS&M (carácter 46). Las especies examinadas incluidas en este grupo son *P. albomarginata*, *P. arayai*, *P. aviancae*, *P. erythema*, *P. hubendickae*, *P. iothales*, *P. pyramis*, *P. trichroa*, *P. viridescens*, *P. sp.2* y *P. sp.4*.

Grupo de especies *caerulea* (nodo C)

Este grupo reúne a las especies que alcanzan el mayor tamaño corporal dentro del género *Pimpla*. Está definido por las siguientes sinapomorfias basadas en caracteres discretos: ápice de la valva dorsal del ovipositor deprimido, superficie dorsal plana en sección transversal (carácter 41); superficie del ápice de la valva dorsal del ovipositor con sénsilas dispuestas en crenulaciones laterales o con suturas transversales conspicuas (carácter 42). Gauld (1991) consideró que este conjunto de especies forma un subgrupo (o complejo) dentro del grupo que denominó *croceipes*, pero el presente análisis ofrece soporte suficiente para considerarlo un grupo separado. En su propuesta, Gauld ubica a *P. ichneumoniformis* en el complejo de especies *sumichrasti*, pero es claro que esta especie forma parte de grupo *caerulea* ya que presenta todas las sinapomorfias que lo sustentan y carece de los caracteres que aquí definen al grupo *sumichrasti*. Las especies examinadas incluidas en este grupo son *P. brithys*, *P. caerulea*, *P. croceipes*, *P. croceiventris*, *P. ichneumoniformis*, *P. flavipennis*, *P. platysma* y *P. tomyris*.

Grupo de especies *Punicipes* (nodo B)

Este grupo está definido por las siguientes sinapomorfias basadas en caracteres discretos: carenas medias longitudinales del propodeo presentes solo en el tercio basal (carácter 13); area peciolar lisa en el área central y bordeada por reticulaciones (carácter 17); perfil del primer tergo metasomal uniformemente curvado en vista transversal (carácter 34). Esta agrupación es la que más discrepa con las propuestas previas (Townes & Townes, 1960; Porter, 1970; Gauld, 1991) ya que las especies incluidas aquí han sido asignadas a los grupos *sodalis* o *aequalis*, dos grupos que aparentemente son de origen neártico pero que podrían contener elementos presentes en el Neotrópico. Las especies examinadas incluidas en el grupo *punicipes* son *P. oropha*, *P. punicipes*, *P. rojasi*, *P. sanguinipes* y *P. varipes*.

Grupo de especies *sumichrasti* (nodo A)

Este grupo (= grupo *azteca* de Porter y complejo *sumichrasti* de Gauld) incluye todas las especies que presentan coloración predominantemente amarilla o naranja y manchas o bandas oscuras apicales en las alas anteriores. Está definido por las siguientes sinapomorfias basadas en caracteres discretos: carena pleural ausente (carácter 20); carena sumetapleural interrumpida antes de unirse con la base de la cavidad metacoxal (caracter 21); carenas intercoxales ausentes (caracter 23); mitad basal de las mandíbulas de color amarillo a naranja (caracter 48); mesosoma de color predominantemente amarillo a naranja. Las especies examinadas incluidas en este grupo son *P. azteca*, *P. sumichrasti*, *P. sp.3* y *P. sp.5*.

7. Discusión

A partir de los resultados se cuenta con elementos para discutir tres aspectos importantes: (1) la monofilia del género *Pimpla*; (2) el número y composición de los grupos de especies presentes en el Neotropico y (3) la posibilidad de que algunos de los grupos de especies propuestos aquí o en la literatura no sean exclusivos del Neotrópico

Aunque en el presente estudio la monofilia de *Pimpla* aparece sustentada por tres sinapomorfias basadas en caracteres discretos, dos de ellas (caracteres 14 y 18) se presentan también en algunas especies de los géneros *Apechthis* e *Itopectis*. Respecto a la tercera (carácter 28), que de acuerdo al análisis de Gauld *et al.* (2002) es la única sinapomorfia inequívoca que sustenta la monofilia de *Pimpla*, Pham *et al.*, (2013) comentan que es un carácter difícil de observar y que incluso puede perderse en especímenes muy pequeños. De hecho, la revisión de dicho carácter en algunos de los especímenes examinados en el presente trabajo requirió de micropreparados en lámina para microscopio. En su análisis, Gauld *et al.* (2002) incluyeron solo 8 especies de *Pimpla*, una muestra que probablemente no reflejó apropiadamente la variación morfológica del género y en consecuencia pudo generar que apareciera débilmente sustentado. En el presente trabajo se examinaron 30 especies que abarcaban casi todos los grupos neotropicales propuestos en la literatura, además de incluir las cuatro especies neotropicales examinadas por Gauld *et al.*, (2002). Aun así, la monofilia del género *Pimpla* sigue apareciendo débilmente sustentada (ver figura 4).

El clado conformado por ((*Apechthis* + *Itopectis*) + *Pimpla*) aparece fuertemente soportado en el análisis (figura 4). Esto concuerda con los resultados de Gauld *et al.* (2002) quienes definen un "grupo de géneros *Pimpla*", el cual está muy bien sustentado e incluye a los géneros *Alophopimpla*, *Apechthis*, *Ecthromorpha*, *Itopectis*, *Pimpla* y *Strongylopsis*. Al interior de este grupo aparece un clado conformado por *Alophopimpla*, *Apechthis*, *Itopectis* y *Pimpla* que también está fuertemente soportado. A la luz de la evidencia disponible, la definición de un género *Pimpla* conteniendo a *Apechthis* e *Itopectis*, resultaría más sostenible que mantenerlos separados. Sin embargo, para evaluar esta hipótesis se requeriría de una muestra más amplia, que incluyera más especies de los tres taxones, no solo de la región neotropical.

Los resultados sugieren la existencia de 4, o posiblemente 5 grupos de especies en la región neotropical. Los grupos *sumichrasti* y *caerulea* son clados bastante homogéneos morfológicamente y el hecho de que tanto las propuestas de Porter (1970) y Gauld (1991), como el resultado del presente análisis reconozcan su existencia apoyan la idea de que son grupos naturales. El grupo *punicipes*, como es definido aquí, reúne especies que tradicionalmente han sido ubicadas en dos grupos distintos: *aequalis* y *sodalis*; sin embargo, constituye también un conjunto relativamente homogéneo morfológicamente. El grupo *albomarginata* reúne a la mayoría de especies que habitan en las zonas altas del Neotrópico. En esta área posiblemente se concentra la mayor riqueza del género y alberga varias especies aún no descritas (Porter, 1970; Bordera y Sääksjärvi, com.pers.). El análisis muestra que este clado (nodo D, figuras 2 y 3) incluye por lo menos dos conjuntos de especies y es probable que un estudio futuro, incluyendo más elementos asignables a él, revele la presencia de otros grupos de especies.

Aunque el material examinado incluyó especímenes tanto centroamericanos como sudamericanos, algunas especies que no pudieron ser examinadas posiblemente contribuirían a robustecer el análisis:

(1) *P. nigroaenea*, una especie de Jamaica descrita por Cushman en 1927, fue reexaminada por Mason (1975) quien decidió elevarla al estatus de género (*Jamaicapimpla*). En el catálogo de Yu & Horstmann aparece nuevamente como parte de *Pimpla*, pero algunos caracteres mencionados por Mason ameritan incluirla en un eventual análisis del género.

(2) Las especies *P. ramirezi* y *P. carlosi*, descritas por Porter (1970) y Gauld *et al.* (1998), respectivamente, presentan ovipositores muy cortos con una longitud similar a la observada en el presente análisis para *P. aviancae* y *P. sp.2*. Una particularidad de *P. aviancae* y *P. sp.2* es que son las únicas especies en las que no se encontraron proyecciones columnares en el ápice de las antenas. Es probable que esto tenga relación con la longitud del ovipositor ya que se ha sugerido que las proyecciones columnares están involucradas en el proceso de localización de hospederos cuando estos se encuentran escondidos profundamente en el sustrato (Henaut, 1990; Gauld *et al.*, 2002). El ovipositor corto podría indicar que en estas especies la localización de hospederos está mediada por señales químicas y no por ondas de choque (ver anexo 2, carácter 8).

(3) En su revisión de los Pimplinae de Costa Rica, Gauld *et al.* (1998) sugieren la existencia de un complejo de especies al que denominan *segnestami*, conformado *P. isidroii* y *P. segnestami*. Estas dos especies aparecen como parte del complejo *albomarginata* en la propuesta de Gauld (1991) y el hecho de que Gauld *et al.* (1998) hayan decidido excluirlas refleja la heterogeneidad de dicho complejo.

En su discusión acerca de las relaciones biogeográficas del género *Pimpla* en Sudamérica, Porter (1970) planteó que la mayoría de las especies son autóctonas de la región neotropical. De hecho, cuatro de los seis grupos de especies que propone contienen elementos que solo están presentes en esta región. Respecto al grupo *azteca* en particular, equivalente al grupo *sumichrasti* en el presente trabajo, comenta que el patrón de coloración que lo caracteriza no se observan en ningún otro grupo de especies, ya sea del nuevo o del viejo mundo. Sin embargo, recientemente Pham *et al.* (2013) han descrito dos especies de Vietnam, *P. chuyangsinensis* y *P. lexuanhei*, con un patrón de color muy similar al de las especies del grupo *sumichrasti*.

Gupta & Saxena (1987), en su revisión de las *Pimpla* Indo-Australianas, definen un grupo de especies "*Habropimpla*" que se caracteriza entre otras cosas por presentar el ápice de la valva dorsal del ovipositor aplanado. Este carácter es una de las sinapomorfias que soporta el nodo C (grupo de especies *caerulea*) en el presente trabajo. Aunque se requeriría un análisis incluyendo especies tanto del grupo "*Habropimpla*" como del grupo *caerulea* para evaluar la homología del carácter, esto da espacio para considerar la posibilidad de que la fauna neotropical de *Pimpla* pueda tener algunas afinidades con la de otras regiones del mundo.

Las propuestas de Townes & Townes (1960), Porter (1970) y Gauld (1990) concuerdan en ubicar a *P. sanguinipes* en el grupo o complejo de especies *sodalis*, y a *P. punicipes* en el grupo o complejo de especies *aequalis*. Estos dos grupos contienen elementos principalmente neárticos y se distinguen únicamente por las diferencias en las proporciones de los laterotergos 2 a 5, estructuras que, como ya se ha mencionado, son difíciles de observar y medir. Los resultados muestran a *P. sanguinipes* y *P. punicipes* como parte de un mismo clado, junto con otras tres especies (*P. oropha*, *P. rojasi* y *P. varipes*) que son incluidas también en el grupo o subgrupo *aequalis*, ya sea por Porter (1970) o por Gauld (1991). *P. punicipes* y *P. sanguinipes* son las únicas especies de *Pimpla* con una distribución que se extiende desde Norteamérica hasta el sur de Sudamérica. Las hembras se distinguen básicamente por la diferencia en las proporciones de los laterotergos 3 y 4, mientras que los machos son prácticamente imposibles de diferenciar morfológicamente. Un estudio detallado de estas dos especies con material que cubra toda su distribución permitiría establecer si las poblaciones neárticas y neotropicales de cada una constituyen una misma especie y ayudaría a tomar decisiones respecto a la presencia de los grupos *sodalis* y *aequalis* en el Neotrópico.

Finalmente, una de las especies analizadas, *Pimpla* sp.1, es una especie nueva de alta montaña que resulta problemática ya que no aparece asociada a ninguno de los clados obtenidos en el análisis. Es una especie bastante atípica que se asemeja superficialmente a los géneros *Apechthis* e *Itopectis* y su posición en la topología de los árboles sustenta la idea de que se trate del único miembro conocido de un grupo de especies diferente.

8. Conclusiones

A partir del análisis filogenético se elaboró la siguiente propuesta para los grupos de especies neotropicales: (1) grupo de especies *albomarginata*; (2) grupo de especies *caerulea*; (3) grupo de especies *punicipes*; (4) grupo de especies *sumichrasti*.

El esquema sugerido constituye la primera propuesta basada en un análisis cladístico y concuerda parcialmente con la propuesta de Porter (1970) en cuanto a reconocer los grupos de especies

albomarginata y *sumichrasti* (= *azteca*). Concuerta con la propuesta de Gauld (1991) de incluir a *P. croceipes* y *P. croceiventris* en el grupo de especies *caerulea* (= complejo *croceipes*).

Los resultados no sustentan la idea de Townes & Townes (1960), Porter (1970) y Gauld (1991) de reconocer los grupos *sodalis* y *aequalis*. Estos dos grupos están constituidos por elementos que son principalmente de origen neártico por lo que se requiere un estudio más amplio que incluya especies de esta región, con el fin de corroborar su presencia en el Neotrópico.

El presente trabajo constituye una primera aproximación a la composición interna del género *Pimpla*. Tanto en el estudio de Gauld *et al.* (2002) como en el presente análisis, la monofilia de *Pimpla* aparece débilmente sustentada. Los resultados sugieren que una definición más amplia del género, incluyendo a *Apechthis* e *Itopectis*, proporcionaría un mejor soporte. A futuro es conveniente incluir más especies y explorar los resultados con grupos externos menos emparentados.

9. Bibliografía

Aguiar AP, Ramos ACB (2011) Revision of *Digonocryptus* Viereck (Hymenoptera: Ichneumonidae: Cryptinae), with twenty six new taxa and cladistic interpretation of two species complexes. *Zootaxa* 2846: 1-98.

Colazza S, Wajnberg E (2013) Chemical ecology of insect parasitoids: towards a new era. In: Wajnberg E, Colazza E (eds) *Chemical Ecology of Insect Parasitoids*. Wiley-Blackwell, pp 1-8.

Coronado-Rivera J (2009) Filogenia de avispas del género *Netelia* (Hymenoptera: Ichneumonidae) con énfasis en las especies costarricenses. *Revista de Biología Tropical* 57: 213-238.

Díaz FA (2000) The Venezuelan species of *Pimpla* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Journal of Hymenoptera Research* 9: 246-253.

Farris JS (2007) Coding of continuous characters, revisited. *Darwiniana* 45: 7-13.

Gauld, ID (1991) The Ichneumonidae of Costa Rica, 1. *Memoirs of the American Entomological Institute* 47:1-589.

Gauld ID (2000) The Ichneumonidae of Costa Rica, 3. Introduction and keys to species of Brachycyrtinae, Cremastinae, Labeninae and Oxytorinae. *Memoirs of the American Entomological Institute* 63:1-453.

Gauld ID, Dubois J (2006) Phylogeny of the *Polysphincta* group of genera (Hymenoptera: Ichneumonidae; Pimplinae): a taxonomic revision of spider ectoparasitoids. *Systematic Entomology* 31: 529-564.

Gauld ID, Ugalde JA, Hanson P (1998) Guía de los Pimplinae de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 66 (1): 1-189.

Gauld ID, Wahl DB, Broad GR (2002) The suprageneric groups of the Pimplinae (Hymenoptera: Ichneumonidae): a cladistic re-evaluation and evolutionary biological study. *Zoological Journal of the Linnean Society* 136: 421-485.

Goloboff PA, Farris J (2001) Methods for quick consensus estimation. *Cladistics* 17: S26–S34.

Goloboff PA, Farris J, Källersjö M, Oxelmann B, Ramirez M, Szumik C. (2003) Improvements to resampling measures of group support. *Cladistics* 19: 324–332.

Goloboff PA, Farris JS, Nixon KC (2008) TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24: 1-13.

Gordh G, Beardsley JW (1999) Taxonomy and Biological Control. In: Bellows TS, Fisher TW (eds). *Handbook of Biological Control. Principles and Applications of Biological Control*. Academic Press, pp 45-55.

- Gupta V, Saxena K (1987) A revision of the Indo-Australian species of *Coccygomimus* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Oriental Insects* 21: 363-436.
- Hanson PE (2006) La importancia económica de los himenópteros. En: Hanson PE, Gauld ID (eds). Hymenoptera de la Región Neotropical. *Memoirs of the American Entomological Institute*. 2006; 101-117.
- Harvey JA (2005) Factors affecting the evolution of development strategies in parasitoid wasps: the importance of functional constraints and incorporating complexity. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 117: 1-13.
- Harvey JA, Poelman EH, Tanaka T (2012). Intrinsic inter- and intraespecific competition in parasitoid wasps. *Annual Review of Entomology* 58: 333-351.
- Henaut A (1990) Study of the sound produced by *Pimpla instigator* (Hymenoptera: Ichneumonidae) during host selection. *Entomophaga* 35: 127-139.
- Henaut A, Guerdoux J (1982) Location of a lure by the drumming insect *Pimpla instigator* (Hymenoptera, Ichneumonidae). *Experientia* 38: 346-347.
- Huber JT (2009) Biodiversity of Hymenoptera. In: Fottit RG, Adler PH (eds). *Insect Biodiversity, Science and Society*. Wiley-Blackwell, pp 302-323.
- Mills NJ, Wajnberg E (2008) Optimal foraging behavior and efficient biological control methods. In: Wajnberg E, Bernstein E, van Alphen J (eds). *Behavioral Ecology of Insect Parasitoids. From Theoretical Approaches to Field Applications*. Blackwell Publishing, pp 3-30.
- Palacio E, Wahl DB (2006) Familia Ichneumonidae. En: Fernández F, Sharkey MJ (eds). *Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical*. Universidad Nacional de Colombia - Sociedad Colombiana de Entomología SOCOLEN, pp 293-329.

Palacio E, Sääksjärvi IE, Vahtera V (2007) *Lamnatibia*, a new genus of the *Polysphincta* group of genera from Colombia (Hymenoptera: Ichneumonidae; Pimplinae). *Zootaxa* 1431: 55-63.

Palacio E, Broad G, Sääksjärvi IE, Veijalainen A (2010) Western Amazonian *Ticapimpla* (Hymenoptera: Ichneumonidae: Pimplinae): four new species from Colombia, Ecuador, and Peru, with a key to Species of the genus. *Psyche* 2010: 1-8. doi:10.1155/2010/161595

Pham NT, Broad GR, Dang HT, Böhme W (2013) A review of the genus *Pimpla* Fabricius, 1804 (Hymenoptera: Ichneumonidae: Pimplinae) from Vietnam with descriptions of two new species. *Organisms Diversity & Evolution* 13: 397-407. DOI 10.1007/s13127-013-0125-7

Porter CC (1970) A revision of the South, American species of *Coccygomimus* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Studia Entomologica* 13:1-192.

Porter CC (1980) Zoogeografía de la fauna latinoamericana de Ichneumonidae. *Acta Zoologica Lilloana* 36:5-46.

Sääksjarvi IE, Palacio E, Gauld ID, Jussila R, Salo J (2003) A new genus and six new species of the tropical *Camptotypus* genus-group (Hymenoptera: Ichneumonidae: Pimplinae) from northern South America. *Zootaxa* 197:1-18.

Sääksjarvi IE, Gauld ID, Salo J (2004) Phylogenetic evaluation of the tropical *Camptotypus* genus-group (Hymenoptera: Ichneumonidae), with a key to the world genera. *Journal of Natural History* 38: 2759-2778.

Sands DPA (2000) Taxonomic relationships of parasitoids: poor indicators for their suitability or effectiveness as biological control agents. In: Austin AD, Dowton M (eds). Hymenoptera. Evolution, Biodiversity and Biological Control. CSIRO, pp 410-416.

Santos AMC, Quicke DLJ (2011) Large-scale diversity patterns of parasitoid insects. *Entomological Science* 14: 371-382.

Santos AMC, Jones OR, Quicke DLJ, Hortal J (2010) Assessing the reliability of biodiversity databases: identifying evenly inventoried island parasitoid faunas (Hymenoptera: Ichneumonoidea) worldwide. *Insect Conservation and Biodiversity* 3: 72-82.

Scherrer MV, Aguiar AP (2012) A review of *Debilos* Townes (Hymenoptera, Ichneumonidae, Cryptinae) with description of twenty-seven new species. *Zootaxa* 3469: 1-76.

Shaw MR, Hochberg ME (2001) The neglect of parasitic Hymenoptera in insect conservation strategies: the British fauna as a prime example. *Journal of Insect Conservation* 5: 253-263.

Townes HR, Townes M (1960) Ichneumon flies of America north of Mexico. Part 2. Subfamilies Ephialtinae, Xoridinae, Acaenitinae. *United States National Museum Bulletin* 216: 1-676.

Van Baaren J, Boivin G, Bourdais D, Roux O (2007) Antennal sensilla of hymenopteran parasitic wasps: variations linked to host exploitation behavior. In: Méndez-Vilas A, Díaz J (eds). *Modern Research and Educational Topics in Microscopy*. Elsevier, pp 352-345.

Vilhelmsen L, Turrisi GF, Beutel RG (2008) Distal leg morphology, subgenual organs and host detection in Stephanidae (Insecta, Hymenoptera). *Journal of Natural History* 42: 1649-1663.

Yu DS (2014) Home of Ichneumonoidea. <http://www.taxapad.com>. Consultado el 8 de mayo de 2014.

Yu DS, Horstmann K (1997) Catalogue of World Ichneumonidae. Part I. *Memoirs of the American Entomological Institute* 58:1-763.

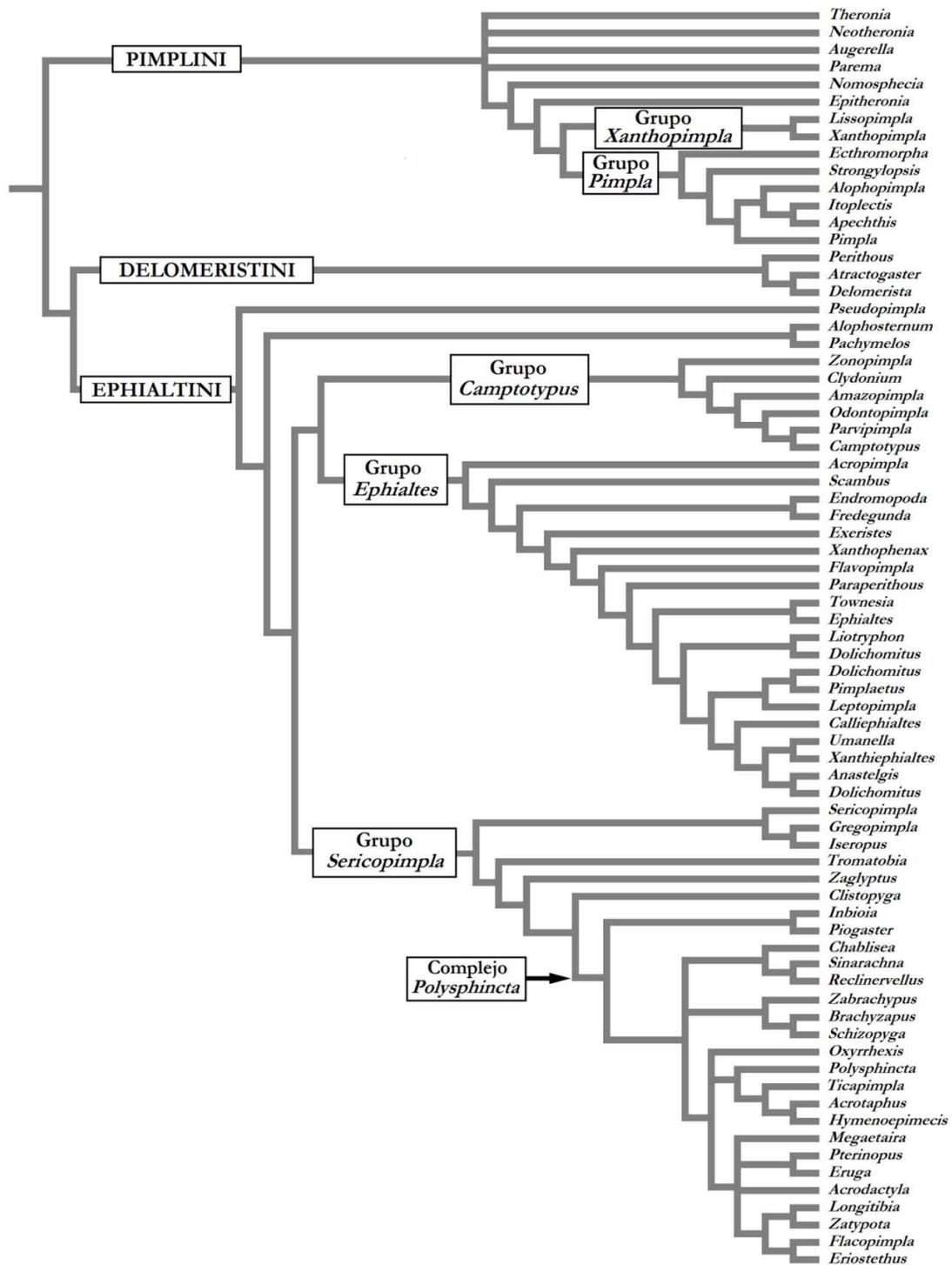


Figura 1. Hipótesis filogenética para los géneros de la subfamilia Pimplinae (Basada en Gauld *et al.*, 2002, Sääksjarvi *et al.*, 2004 y Gauld & Dubois, 2006).

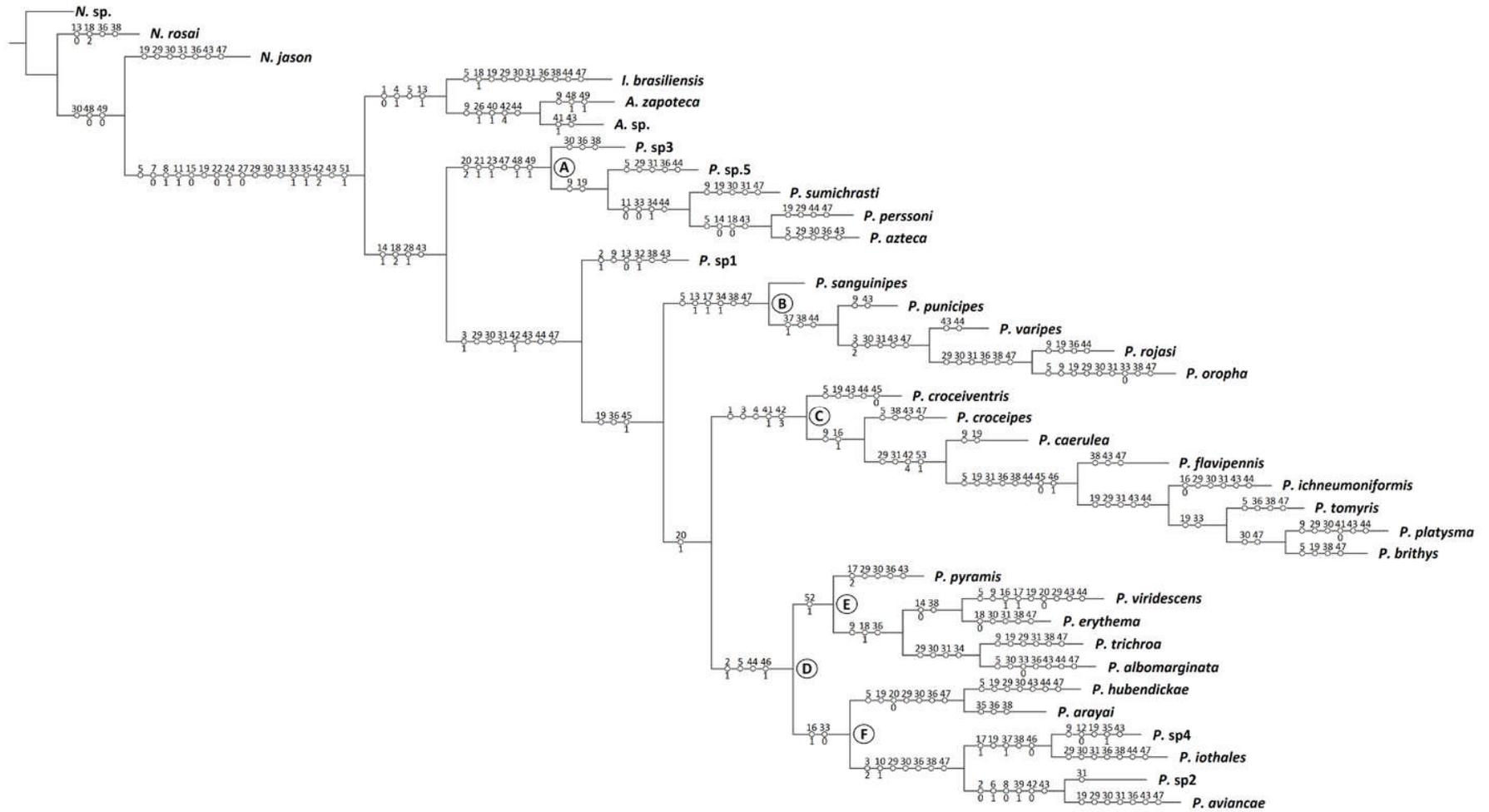


Figura 2. Árbol obtenido mediante búsqueda heurística tradicional a partir de la matriz completa de 53 caracteres. Las sinapomorfias que soportan cada nodo y las terminales son mostradas en el árbol.

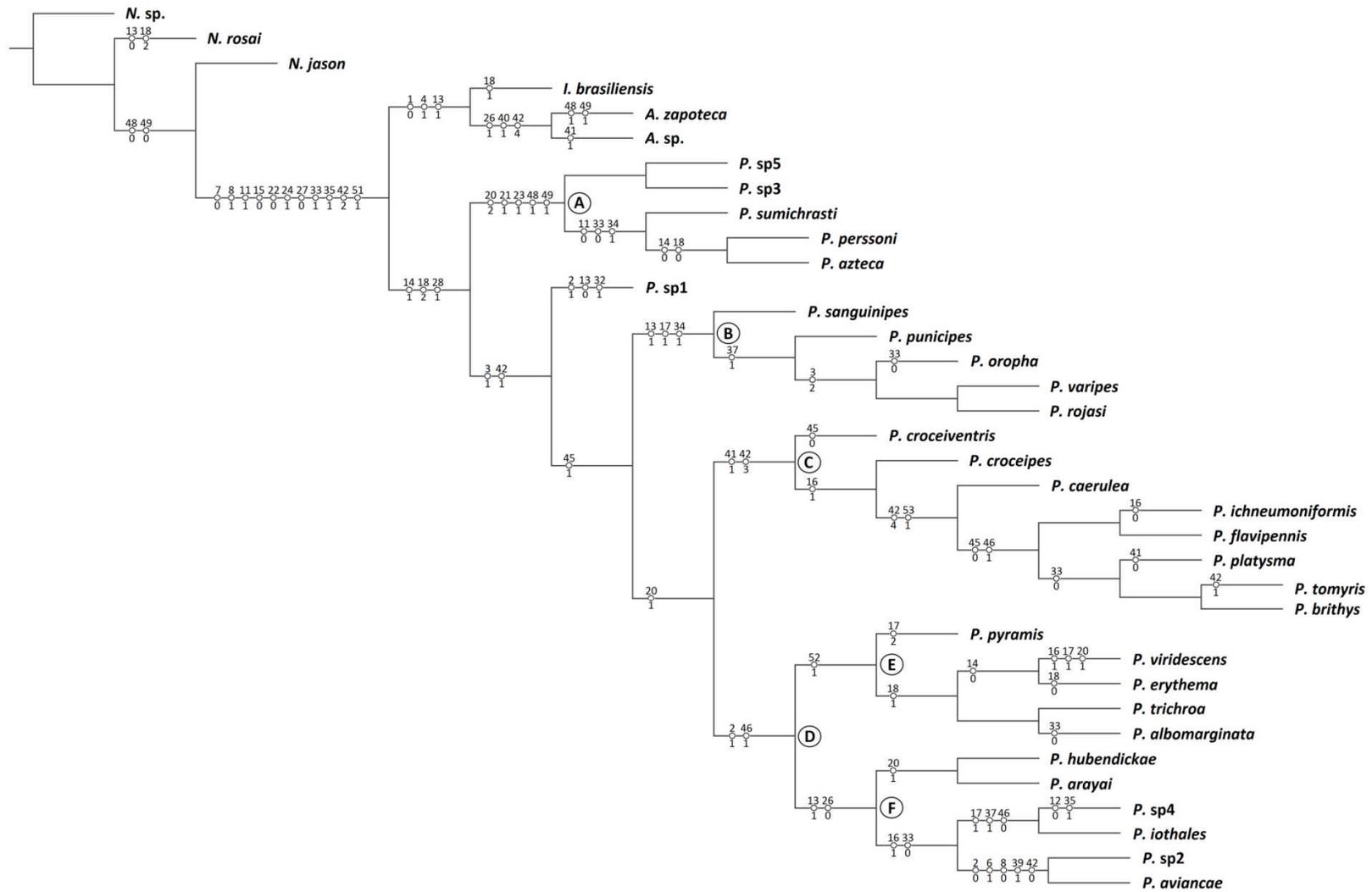


Figura 3. Árbol obtenido mediante búsqueda heurística tradicional a partir de la matriz solo con caracteres discretos. Las sinapomorfias que soportan cada nodo y las terminales son mostradas en el árbol.

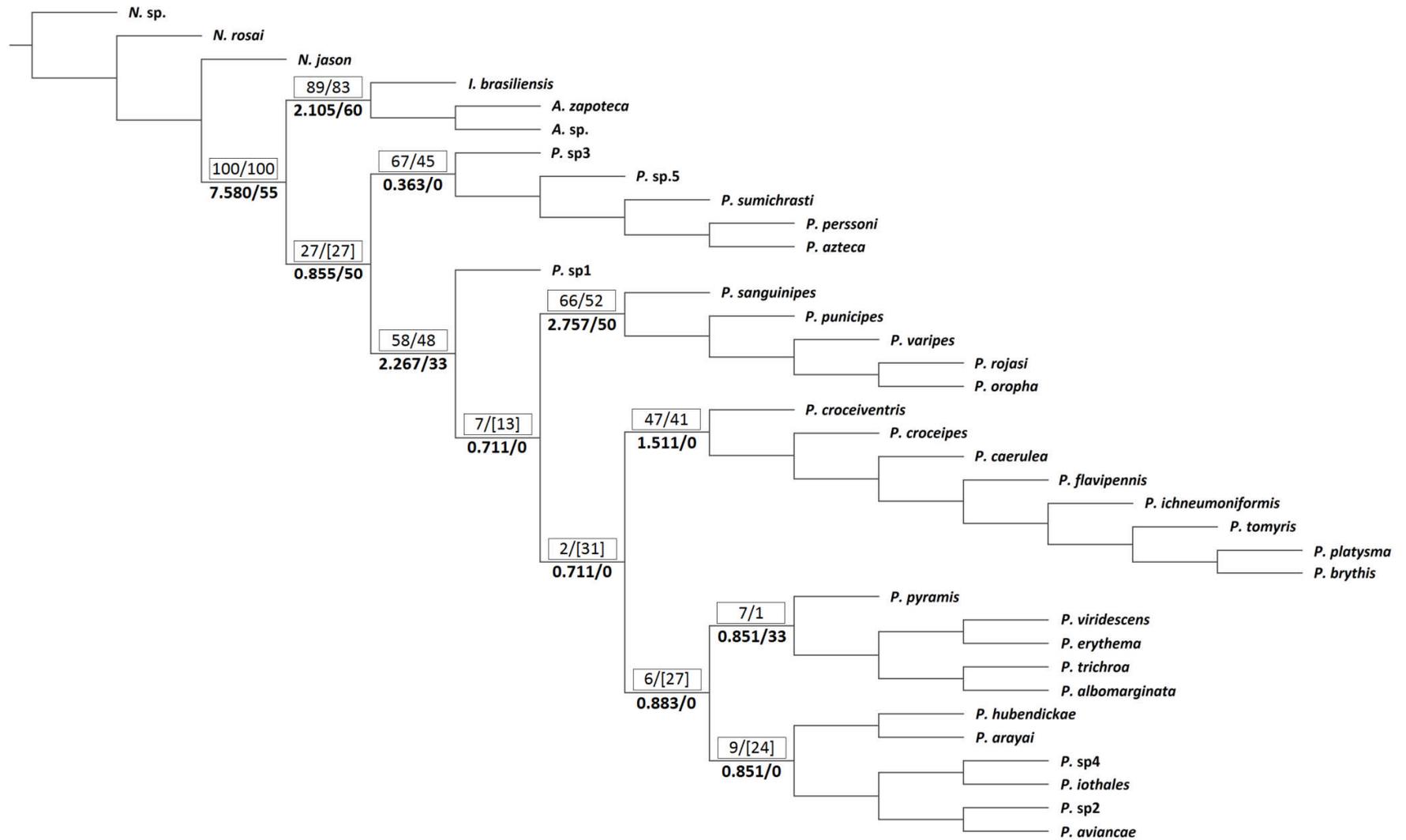


Figura 4. Remuestreo simétrico y el soporte de Bremer para el árbol obtenido a partir de la matriz completa de 53 caracteres. Los valores del remuestreo aparecen en un recuadro y los del soporte de Bremer (absoluto/relativo) en negrilla.

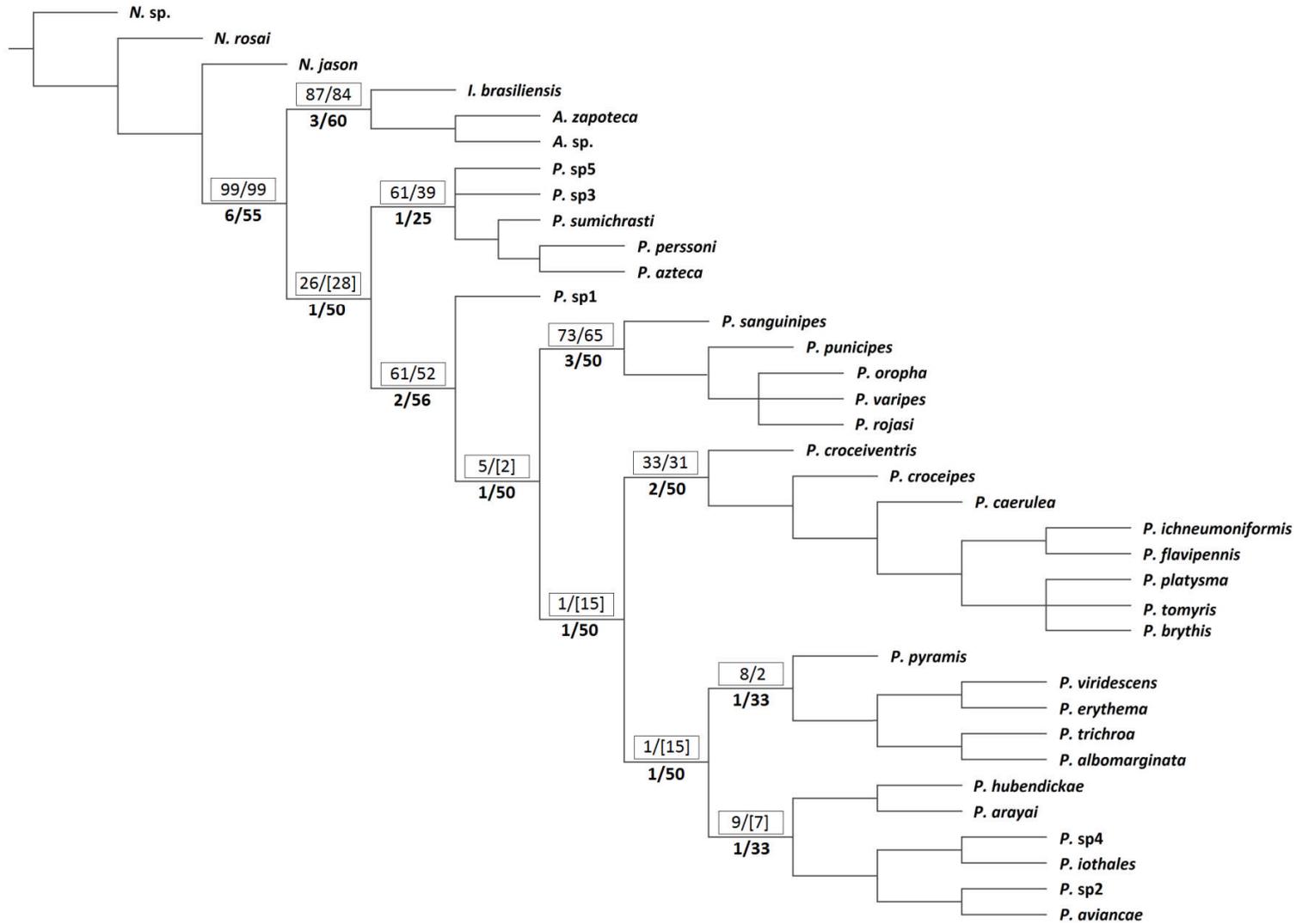
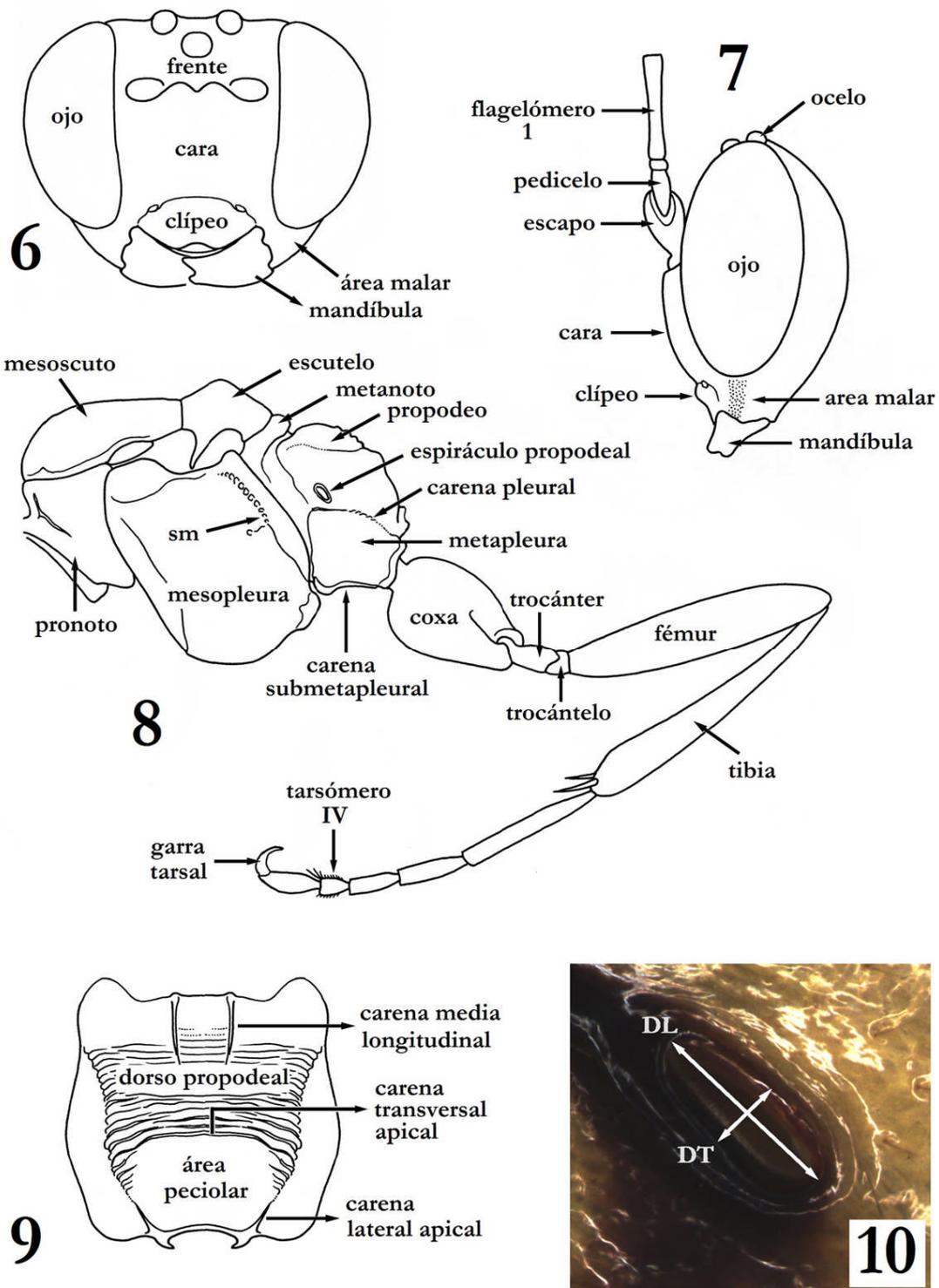
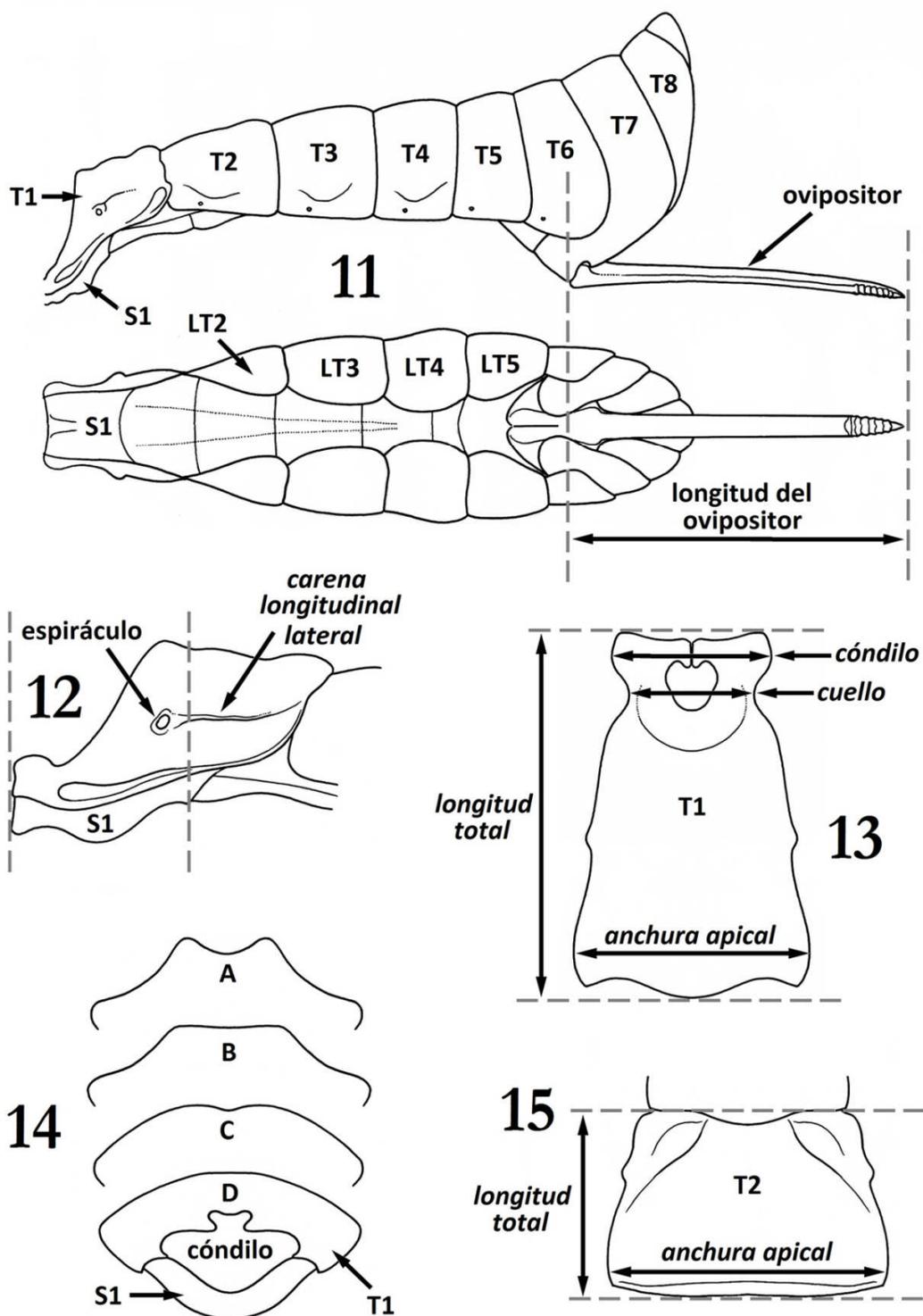


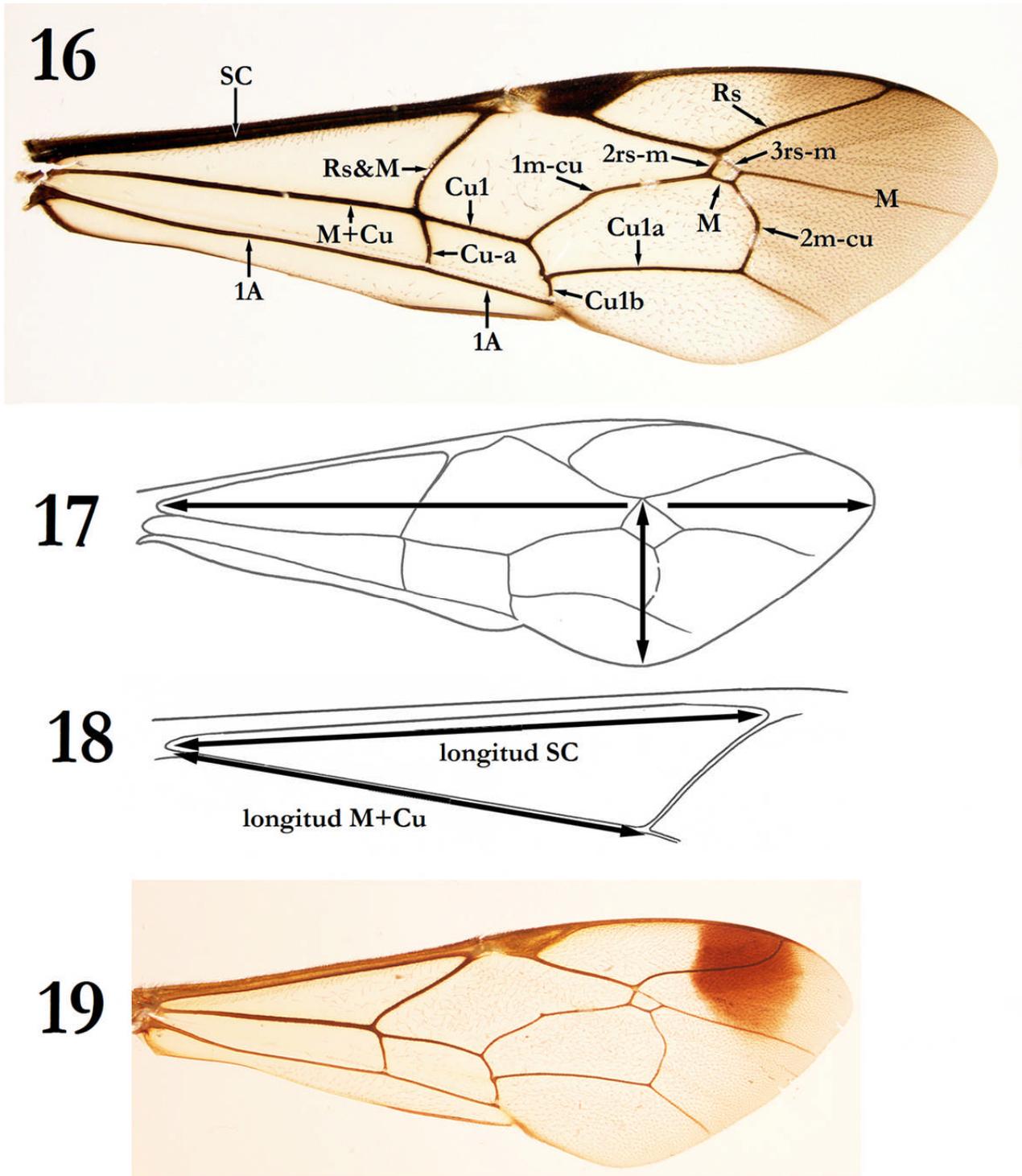
Figura 5. Remuestreo simétrico y el soporte de Bremer para el árbol obtenido a partir de la matriz sólo con caracteres discretos. Los valores del remuestreo aparecen en un recuadro y los del soporte de Bremer (absoluto/relativo) en negrilla.



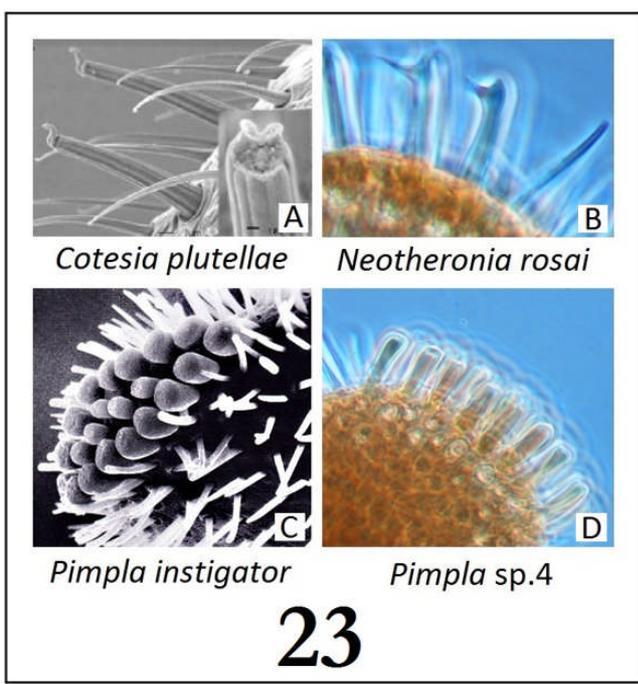
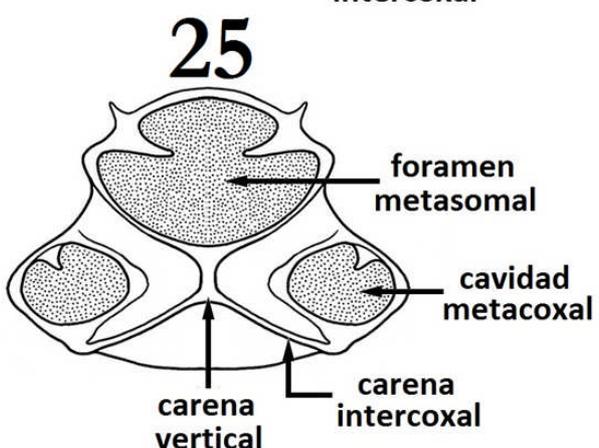
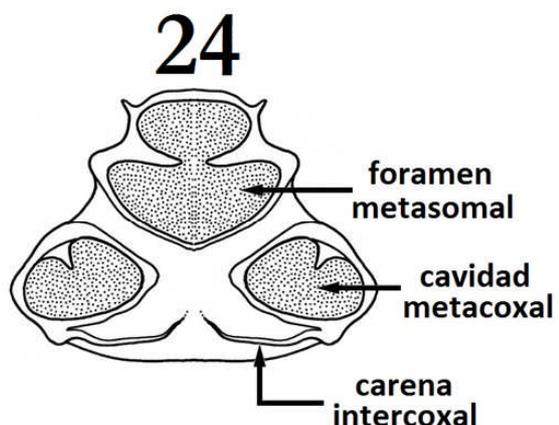
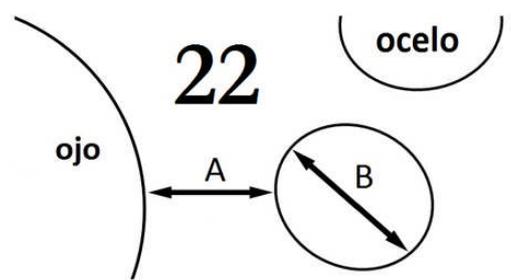
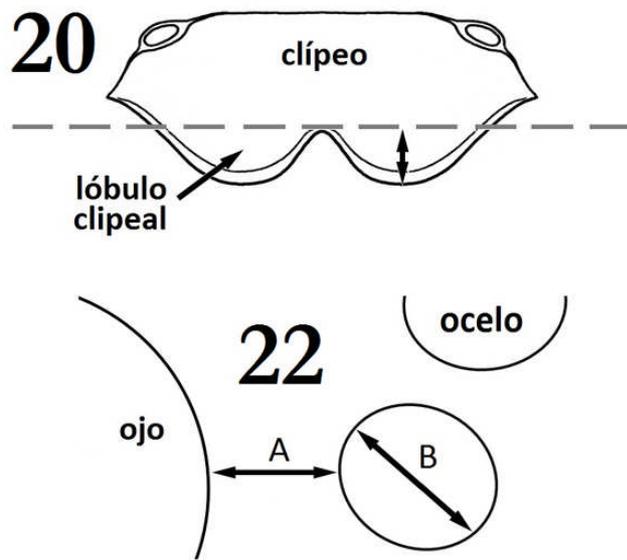
Figuras 6 - 10. Morfología de *Pimpla* y caracteres utilizados en el análisis. **6.** Cabeza en vista frontal. **7.** Cabeza en vista lateral. **8.** Mesosoma y pata posterior en vista lateral. **9.** Propodeo en vista dorsal. **10.** Detalle del espiráculo de *P. sumichrasti*. (DL = diámetro longitudinal, DT = diámetro transversal).



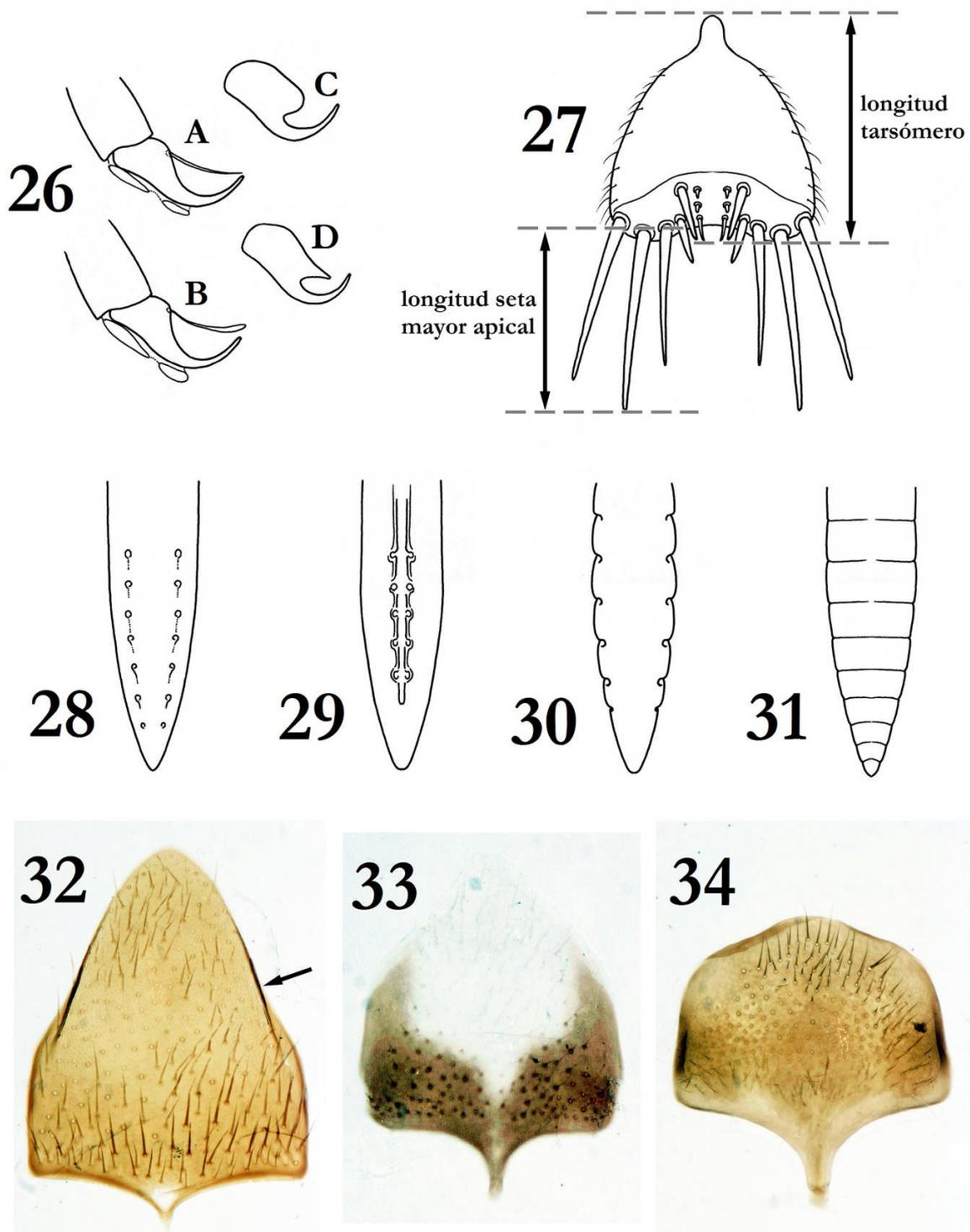
Figuras 11 - 15. Morfología de *Pimpla* y caracteres utilizados en el análisis. **11.** Metasoma y ovipositor en vistas lateral y ventral. **12.** Primer segmento metasomal en vista lateral. **13.** Primer tergo metasomal en vista dorsal. **14A-D.** Vista frontal del primer tergo metasomal (desarticulado del mesosoma). **15.** Segundo tergo metasomal en vista dorsal. (T1 - T8 = tergos metasomales 1 a 8; LT2 a LT5 = laterotergos metasomales 2 a 5; S1 = esterno 1).



Figuras 16 - 19. Venación alar de *Pimpla* y caracteres utilizados en el análisis. **16.** Ala anterior de *P. albomarginata* indicando la venación alar. **17.** Esquema de un ala anterior mostrando las distancias empleadas para determinar la dimensión alar. **18.** Distancias empleadas para determinar la relación entre las venas SC y M + Cu del ala anterior. **19.** Ala anterior de *P. sumichrasti* donde se aprecia la mancha oscura apical.



Figuras 20 - 25. Caracteres utilizados en el análisis. **20.** Esquema del clípeo indicando las distancias empleadas para determinar las dimensiones de los lóbulos. **21.** Distancias empleadas para determinar el espacio malar. **22.** Sección del área entre el ojo y los ocelos indicando la distancia del ocelo lateral al ojo (A) y el diámetro máximo del ocelo lateral (B). **23.** Sénsilas y proyecciones columnares: (A) sénsilas gustativas especializadas de *Cotesia plutellae* (imagen tomada de van Baaren *et al.*, 2007); (B) sénsilas posiblemente gustativas observadas en *Neotheronia rosai*; (C) proyecciones columnares de *Pimpla instigator* (imagen tomada de Henaut, 1990); (D) proyecciones columnares de *Pimpla sp.4*. **24.** Vista posterior del mesosoma de *Pimpla* con el metasoma y las patas posteriores desarticuladas. **25.** Vista posterior del mesosoma de *Neotheronia* con el metasoma y las patas posteriores desarticuladas.



Figuras 26 - 34. Caracteres utilizados en el análisis. **26.** Garra tarsal de la pata anterior de *Pimpla* (A), *Neotheronia* (B), *Apechthis* (C) e *Itoplectis* (D). **27.** Tarsomero IV de la pata anterior de *Pimpla*. **28 - 31.** Superficie dorsal del ápice de la valva dorsal del ovipositor de *P. albomarginata*, *P. sumichrasti*, *P. croceipes* y *P. platysma*, respectivamente. **32 - 34.** Placa subgenital de *P. flavipennis*, *P. albomarginata* y *Neotheronia jason*, respectivamente.

Tabla 2. Propuestas existentes acerca de los grupos de especies de *Pimpla* que involucran formas neotropicales. Con un asterisco están señaladas las especies que no están presentes en el Neotrópico.

Townes, 1950 (Revisión de especies Neárticas)	Porter, 1970 (Revisión de especies Suramericanas)	Gauld (1991) (Revisión de especies Centroamericanas)
Grupo de especies <i>turionellae</i> <i>P. aquilonia</i> *	Grupo de especies <i>azteca</i> <i>P. aurimicans</i> <i>P. azteca</i> <i>P. sumichrasti</i>	Grupo de especies <i>croceipes</i> Complejo <i>sumichrasti</i> <i>P. azteca</i> <i>P. ichneumoniformis</i> <i>P. perssoni</i> <i>P. sondrae</i> <i>P. sumichrasti</i>
Grupo de especies <i>rufipes</i> (= <i>hypochodriaca</i>) <i>P. ellopiae</i> * <i>P. maura</i> * <i>P. pedalis</i> * <i>P. sedula</i> <i>P. sibiricola</i> * <i>P. thoracica</i> <i>P. viridescens</i>	Grupo de especies <i>caerulea</i> <i>P. brithlys</i> <i>P. caerulea</i> <i>P. flavipennis</i> <i>P. ichneumoniformis</i> <i>P. pepsoides</i> <i>P. platysma</i> <i>P. tomyris</i>	Complejo <i>croceipes</i> <i>P. caeruleata</i> <i>P. croceipes</i> <i>P. croceiventris</i> <i>P. sedula</i> <i>P. thoracica</i>
Grupo de especies <i>sodalis</i> <i>P. cyanipennis</i> <i>P. marginella</i> * <i>P. sanguinipes</i> <i>P. sodalis</i> * <i>P. tennicornis</i> * <i>P. varians</i> *	Grupo de especies <i>croceiventris</i> <i>P. croceipes</i> <i>P. croceiventris</i>	Complejo <i>albomarginata</i> <i>P. albomarginata</i> <i>P. arayai</i> <i>P. carlosi</i> <i>P. hubendickae</i> <i>P. isidro</i> <i>P. segnestami</i> <i>P. viridescens</i>
Grupo de especies <i>aequalis</i> <i>P. aequalis</i> * <i>P. annulipes</i> * <i>P. dimidiata</i> * <i>P. fuscipes</i> <i>P. hesperus</i> * <i>P. nuda</i> * <i>P. punicipes</i> <i>P. stricklandi</i> * <i>P. rufipes</i>	Grupo de especies <i>albomarginata</i> <i>P. aeola</i> <i>P. albomarginata</i> <i>P. aviancae</i> <i>P. bolivari</i> <i>P. erythema</i> <i>P. iotbales</i> <i>P. jakulicai</i> <i>P. lamprotes</i> <i>P. pyramis</i> <i>P. ramirezji</i> <i>P. stangei</i> <i>P. tafiae</i> <i>P. tarapacae</i> <i>P. trichroa</i>	Grupo de especies <i>punicipes</i> Subgrupo <i>sodalis</i> <i>P. marginella</i> <i>P. sanguinipes</i> Subgrupo <i>aequalis</i> <i>P. punicipes</i> <i>P. rojasi</i> <i>P. romeroi</i>
	Grupo de especies <i>sodalis</i> <i>P. cyanipennis</i> <i>P. golbachi</i> <i>P. marginella</i> <i>P. sanguinipes</i> <i>P. semirufa</i> <i>P. yungarum</i> Grupo de especies <i>aequalis</i> <i>P. almorum</i> <i>P. fuscipes</i> <i>P. oropha</i> <i>P. punicipes</i> <i>P. rufipes</i> <i>P. sparsa</i> <i>P. varipes</i>	

Anexo 1. Listado de las especies escogidas para el análisis filogenético.

Taxón	Material examinado	Material disectado	Colecciones
Grupo interno (<i>Pimpla</i>)			
<i>P. albomarginata</i> Cameron, 1886	3♀, 3♂	1♀, 1♂	IAVH, INBio, MPUJ
<i>P. arayai</i> Gauld, 1991	1♀	1♀	MPUJ
<i>P. aviancae</i> (Porter, 1970)	1♀	1♀	IAVH, MPUJ
<i>P. azteca</i> Cresson, 1874	5♀	2♀	IAVH, MPUJ
<i>P. brithys</i> (Porter, 1970)	1♀	1♀	MPUJ
<i>P. caerulea</i> Brullé, 1846	10♀, 10♂	5♀, 5♂	IAVH, ICN, INBio, MPUJ, UNAB
<i>P. croceipes</i> Cresson, 1874	5♀, 5♂	2♀, 2♂	IAVH, ICN, MPUJ
<i>P. croceiventris</i> (Cresson, 1868)	5♀, 5♂	2♀, 2♂	IAVH, ICN, MPUJ
<i>P. erythema</i> (Porter, 1970)	1♀	1♀	MPUJ
<i>P. flavipennis</i> (Enderlein, 1919)	10♀, 10♂	5♀, 5♂	IAVH, ICN, INBio, MPUJ, UNAB
<i>P. hubendickae</i> Gauld, 1991	1♀	1♀	MPUJ
<i>P. ichneumoniformis</i> Cresson, 1874	1♀, 1♂	1♀, 1♂	INBio, MPUJ
<i>P. iothales</i> (Porter, 1970)	5♀, 5♂	2♀, 2♂	IAVH, MPUJ
<i>P. oropha</i> (Porter, 1970)	1♀	1♀	MPUJ
<i>P. perssoni</i> Gauld, 1991	1♀	1♀	MPUJ
<i>P. platysma</i> (Porter, 1970)	5♀, 5♂	2♀, 2♂	IAVH, INBio, MPUJ, UNAB
<i>P. punicipes</i> Cresson, 1874	5♀, 5♂	2♀, 2♂	INBio, MPUJ
<i>P. pyramis</i> (Porter, 1970)	5♀, 5♂	2♀, 2♂	IAVH, ICN, MPUJ
<i>P. rojasi</i> Gauld, 1991	1♀	1♀	MPUJ
<i>P. sanguinipes</i> Cresson, 1872	2♀	2♀	MPUJ
<i>P. sumichrasti</i> Cresson, 1874	2♀, 2♂	2♀, 1♂	IAVH, INBio, MPUJ
<i>P. tomyris</i> Schrottky, 1902	1♀	1♀	MPUJ
<i>P. trichroa</i> (Porter, 1970)	5♀, 5♂	2♀, 2♂	IAVH, MPUJ
<i>P. varipes</i> (Porter, 1970)	5♀, 5♂	2♀, 2♂	IAVH, MPUJ
<i>P. viridescens</i> Morley, 1914	1♀	1♀	MPUJ
<i>P. sp.1</i>	2♀	1♀	IAVH, MPUJ
<i>P. sp.2</i>	2♀	1♀	IAVH, MPUJ
<i>P. sp.3</i>	2♀, 2♂	1♀, 1♂	IAVH, MPUJ
<i>P. sp.4</i>	5♀, 5♂	2♀, 2♂	IAVH, MPUJ
<i>P. sp.5</i>	3♀, 1♂	1♀, 1♂	IAVH, MPUJ
Grupos externos			
<i>Apechthis zapoteca</i> (Cresson, 1874)	5♀, 5♂	2♀, 2♂	IAVH, ICN, INBio, MPUJ, UNAB
<i>Apechthis</i> sp.	5♀, 5♂	2♀, 2♂	IAVH, MPUJ
<i>Itopectis brasiliensis</i> (Dalla Torre, 1901)	5♀, 5♂	2♀, 2♂	IAVH, MPUJ
	2♀, 2♂	2♀, 2♂	MPUJ
<i>Neotheronia jason</i> (Cameron, 1888)	1♀, 1♂	1♀, 1♂	MPUJ
<i>Neotheronia rosai</i> Gauld, 1991	2♀, 2♂	1♀, 1♂	MPUJ
<i>Neotheronia</i> sp.			

Anexo 2. Listado de caracteres escogidos para el análisis filogenético

1. Margen apical del clípeo (hembra). Recto (0); emarginado (1). El margen apical del clípeo de los Pimplinae puede ser recto o presentar una emarginación media de profundidad variable. Las especies neotropicales del género *Pimpla* siempre presentan una emarginación que cuando es muy marcada da al clípeo una apariencia bilobada.

2. Lóbulos clipeales (hembra). Cada uno menos de 0.24 veces tan largo como ancho (0); cada uno más de 0.27 veces tan largo como ancho (1). El clípeo profundamente bilobulado es uno de los caracteres empleado tanto por Porter (1970) como por Gauld (1991) para definir al grupo *albomarginata* y al complejo *albomarginata*, respectivamente. El carácter se cuantificó determinando las dimensiones de los lóbulos según se muestra en la figura 20.

3. Espacio malar (hembra). De menos de 0.49 veces la anchura basal de la mandíbula (0); entre 0.60 y 1.01 veces la anchura basal de la mandíbula (1); de más de 1.12 veces la anchura basal de la mandíbula. El espacio malar se define como la distancia más corta entre la unión del cóndilo anterior de la mandíbula al área malar y el borde externo del ojo (figura 21). Esta distancia, utilizada en el análisis de Gauld *et al.* (2002), varía al interior de los géneros de Pimplinae y es utilizada habitualmente para separar algunas especies de *Pimpla* (Porter, 1970; Gauld, 1991).

4. Margen interno del ojo (hembra). Ligeramente cóncavo a recto frente a las inserciones antenales (0); marcadamente cóncavo frente a las inserciones antenales (1). Este carácter ha sido utilizado tradicionalmente para separar a los géneros *Apechthis* e *Itopectis* del género *Pimpla* (Gauld, 1991; Gauld *et al.*, 2002).

5. Distancia entre el ocelo lateral y el borde del ojo (hembra). Este valor se determinó dividiendo la distancia mínima desde el borde del ojo hasta el borde del ocelo lateral, entre el máximo diámetro del ocelo lateral. Fue tratado como un carácter continuo. Esta distancia es utilizada habitualmente en las descripciones de especies de Ichneumonidae y varía al interior de muchos géneros.

6. Sutura ocelo-ocular (hembra). Ausente (0); presente (1). En dos de las especies de *Pimpla* examinadas se observó una sutura que va desde el margen del ocelo lateral hasta el margen interno del ojo.

7. Primer segmento del flagelo (hembra). Largo, con una longitud de más de 5.0 veces su máxima anchura (0); corto, con una longitud de menos de 4.5 veces su máxima anchura (1). En las especies de *Neotheronia* el primer segmento del flagelo es muy corto en comparación con los demás géneros de la tribu Pimplini presentes en el Neotrópico.

8. Ápice de las antenas (hembra). Solo con sésilas gustativas (0); con proyecciones columnares, además de las sésilas gustativas (figuras 23C, 23D) (1). Esta es una de las sinapomorfias con las que Gauld *et al.* (2002) sustentan la monofilia del clado al que denominan "Pimplini superiores". Henaut (1990) es uno de los primeros autores en referirse a estas estructuras y sugiere que posiblemente cumplen un papel en la generación de ondas de choque durante la localización de hospederos. Dos de las especies de *Neotheronia* incluidas en el presente trabajo presentan estructuras similares a las proyecciones columnares, pero de acuerdo con la evidencia presentada por van Baaren *et al.* (2007) fueron interpretadas aquí como algún tipo de sésila gustativa especializada. (figuras 23A, 23B).

9. Proyecciones columnares en el ápice de las antenas (hembra). Menos de 4.0 veces más largas que anchas (0); 4.5 a 5.0 veces más largas que anchas (1); más de 6.0 más largas que anchas (2). Al interior del género *Pimpla* se observó una variación interespecífica en la proporción longitud/anchura de las proyecciones.

10. Región antero-superior de la mesopleura (hembra). Ligeramente convexa lateralmente (1); con un abultamiento lateral conspicuo (1). Este carácter es utilizado por Porter (1970) para distinguir algunas especies de *Pimpla*.

11. Sutura mesopleural (hembra). No foveolada (0); foveolada por lo menos en su mitad superior o inferior (1). En varias de las especies examinadas se observó que la sutura mesopleural generalmente no forma una línea continua sino que está constituida entera o parcialmente por una franja foveolada.

12. Perfil del escutelo. Ligera a distintivamente convexo (0); muy protuberante, de forma cónica (1). Este carácter distingue a una de las especies nuevas examinadas en el presente trabajo.

13. Carenas medias longitudinales del propodeo (hembra). Presentes, extendiéndose a lo largo de toda la superficie dorsal del propodeo y unidas a la carena transversal apical cuando esta última está presente (0); presentes solo en el tercio basal de la superficie dorsal del propodeo (1); ausentes, a lo sumo representadas por un par de tubérculos en la base del propodeo (2). Este carácter es utilizado por Gauld *et al.* (2002) quienes lo codifican con solo dos estados (presentes/ausentes). En el presente trabajo se codificaron tres estados para cubrir la variación observada en las especies de *Pimpla* examinadas.

14. Esculturación del dorso propodeal (hembra). Similar a la del área peciolar (0); diferente a la del área peciolar (1). En la mayoría de la especies *Pimpla* examinadas el dorso del propodeo presenta una serie de rugas transversales conspicuas que lo separan del área peciolar, generalmente lisa y brillante.

15. Carena transversal apical del propodeo. Ausente (0); presente y formando un flanco sobresaliente (1). La carena transversal apical conspicua y sobresaliente distingue a los géneros *Neotheronia* y *Nomosphaecia* de los demás géneros de la tribu Pimplini (Gauld *et al.*, 2002).

16. Bordes laterales del propodeo (hembra). Curvos o levemente angulados (0); distintivamente angulados (1). En varias de las especies de *Pimpla* examinadas los bordes laterales del propodeo observan ángulos que casi forman carenas y en ocasiones terminan en tubérculos posterolaterales.

17. Área peciolar (hembra). Predominantemente lisa y brillante, sin esculturación (0); lisa en el área central y bordeada por reticulaciones (1); densamente punteada y opaca (2).

18. Carena lateral apical en el área peciolar (hembra). Vestigial o ausente (0); presente, sin extenderse hasta la carena transversa apical o las rugas transversales del dorso propodeal (1); presente, extendiéndose hasta la carena transversal apical o las rugas transversales del dorso propodeal (2).

19. Espiráculo propodeal (hembra). El espiráculo propodeal en Pimplinae varía desde circular hasta en forma de ranura. Gauld *et al* codifican este carácter con tres estados: circular-oval, alargado-oval y alargado-elíptico. Sin embargo, en el material examinado se observó una variación gradual en la que no se pudo establecer categorías discretas. El carácter fue tratado como continuo y se cuantificó determinando la proporción diámetro longitudinal/diámetro transversal (figura 10, DL, DT).

20. Carena pleural. Presente, completa (0); presente en el tercio anterior, porción posterior entremezclada con la esculturación de la transición entre los lados del propodeo y la metapleura (1); ausente (2). Este carácter es utilizado por Gauld *et al.* (2002) quienes lo codifican con solo dos estados (presente / incompleta o ausente). En el presente trabajo se codificaron en tres estados para cubrir la variación observada en las especies de *Pimpla* examinadas.

21. Carena submetapleural. Completa, extendiéndose posteriormente hasta unirse con la carena intercoxal (0); incompleta, interrumpida antes de unirse con la carena intercoxal (1). La carena submetapleural interrumpida es uno de los caracteres utilizados por Gauld (1991) para definir al complejo de especies *sumichrasti*.

22. Borde inferior del foramen metasomal. Simple y separado de las carenas intercoxales cuando estas últimas están presentes (figura 24) (0); con una carena vertical que se une a las carenas intercoxales (figura 25) (1). Para observar este carácter es necesario desarticular el metasoma y las coxas posteriores. Gauld *et al.* (2002) mencionan que el área asociada al foramen metasomal y la cavidades metacoxales puede ser una fuente de caracteres con valor taxonómico. La carena vertical en el borde inferior del foramen metasomal aparentemente es una característica que está presente únicamente en el género *Neotheronia*.

23. Carenas intercoxales. Presentes (figuras 24, 25) (0); ausentes (1). Para observar este carácter es necesario desarticular la coxas posteriores y algunas veces también el metasoma. La ausencia total de carenas intercoxales no es codificada por Gauld *et al.* (2002), quienes consideran que están presentes al menos como vestigios unidos al borde inferior del foramen metasomal. Sin embargo, en algunas de las especies de *Pimpla* examinadas estas carenas están completamente ausentes.

24. Seta apical mayor del tarsómero IV de las patas anteriores (hembra). Con una longitud de 0.5 veces o inferior a la longitud del tarsómero IV (0); con una longitud de 0.6 veces o superior a la longitud del tarsómero IV. La longitud del tarsómero IV fue medida desde el ápice del flanco distal hasta el extremo del cóndilo basal (figura 27). Vilhelmsen *et al.*

(2008) encontraron que en los himenópteros de la familia Stephanidae, las setas apicales del tarsómero IV de las patas anteriores son inusualmente largas y están involucradas en el proceso de localización vibracional de hospederos. Debido a que esta estrategia de localización ha sido reportada también en *Pimpla* (Henaut & Guerdoux, 1982), en el presente estudio se examinó la longitud de las setas con respecto a la longitud del tarsómero.

25. Garras tarsales de la pata anterior (hembra). Simples (figura 26A) (0); con un lóbulo preapical (figura 26C) (1); con un dentículo preapical (figura 26D) (2). Los géneros *Apechthis* e *Itoplectis* se diferencian de los géneros *Neotheronia* y *Pimpla* por presentar un lóbulo o un dentículo, respectivamente, en las garras tarsales de la pata anterior.

26. Garras tarsales de la pata media y posterior (hembra). Simples (0); con un lóbulo preapical (1). En *Itoplectis*, *Neotheronia* y *Pimpla* son simples. En *Apechthis* tienen un lóbulo preapical. El género *Apechthis* se diferencia de *Apechthis*, *Neotheronia* y *Pimpla* por presentar lóbulos preapicales en las garras tarsales de las patas medias y posteriores.

27. Seta mayor accesoria de la garra tarsal de las patas posteriores (hembra). Simple (0); ancha y aplanada con el ápice espatulado (figura 26B) (1). La seta accesoria espatulada es uno de los caracteres utilizados para separar a *Neotheronia* de los demás géneros de la tribu Pimplini (Gauld, 1991).

28. Tarsómero IV de las patas medias (hembra). Sin surco medio longitudinal con setas más cortas y delgadas que las circundantes (0); con surco longitudinal de setas más cortas y delgadas que las circundantes (1). El surco medio longitudinal es la única apomorfia inequívoca que sustenta la monofilia del género *Pimpla* según el análisis de Gauld *et al* (2002).

29. Córdilo basal del primer tergo metasomal en vista dorsal (hembra). El tamaño del cóndilo basal del primer tergo metasomal mostró variación en los especímenes de *Pimpla* examinados. Dicha variación, que fue tratada como un carácter continuo, se cuantificó dividiendo la anchura del cóndilo entre la anchura apical del primer tergo y requirió la desarticulación del metasoma (figura 13).

30. Cuello del primer tergo metasomal en vista dorsal (hembra). El cuello del primer tergo metasomal es definido aquí como la constricción ubicada inmediatamente detrás del cóndilo y mostró variación en los especímenes de *Pimpla* examinados. Dicha variación, que fue tratada como un carácter continuo, se cuantificó dividiendo la anchura del cuello entre la anchura apical del primer tergo y requirió la desarticulación del metasoma (figura 13).

31. Dimensiones del primer tergo metasomal en vista dorsal (hembra). Este valor, que se obtuvo dividiendo la longitud total entre la anchura máxima apical, es utilizado habitualmente para diferenciar especies en varios géneros de Ichneumonidae. Con frecuencia la longitud total resulta difícil de cuantificar debido a la posición variable del primer tergo metasomal con respecto al mesosoma. Para obtener un valor más preciso la medida se efectuó con el metasoma desarticulado, tomando como longitud total la distancia desde la base del cóndilo hasta el extremo apical del tergo (figura 13). En los especímenes de *Pimpla* examinados se observó una variación gradual y el carácter fue tratado como continuo.

32. Carena longitudinal lateromedial del primer tergo metasomal (hembra). Presente solo en el extremo basal del tergo o ausente (0); extendiéndose posteriormente más atrás del espiráculo del primer tergo metasomal (1). Este carácter es utilizado habitualmente para diferenciar algunas especies del género *Pimpla* (Porter, 1970; Gauld, 1990).

33. Carena longitudinal lateral del primer tergo metasomal detrás del espiráculo (hembra). Ausente o incompleta, discernible solo en el ápice del tergo (0); completa (1). Este carácter es utilizado habitualmente para diferenciar algunas especies del género *Pimpla* (Porter, 1970; Gauld, 1990).

34. Perfil del primer tergo metasomal en vista transversal (hembra). Irregular, con los lados cóncavos y la porción central recta a cóncava (figuras 14A, 14B) (0); Regular, uniformemente curvado o a lo sumo con una ligera depresión en la porción central (figuras 14C, 14D) (1). Para observar este carácter es necesario desarticular el metasoma y examinar el primer tergo metasomal en vista frontal.

35. Esterno del primer tergo metasomal respecto al espiráculo del primer tergo (hembra). Extendiéndose más atrás del punto en donde se ubica el espiráculo del primer tergo (0); a lo sumo extendiéndose hasta el punto en donde se ubica el espiráculo del primer tergo (1). Esta posición se determinó de acuerdo a lo que se muestra en la figura 12. En las especies de *Neotheronia* examinadas se observó que el esternito del primer segmento metasomal es largo y en vista lateral se extiende más allá del espiráculo del primer tergo metasomal.

36. Dimensiones del segundo tergo metasomal en vista dorsal (hembra). Esta proporción se determinó dividiendo la longitud del segundo tergo metasomal entre su anchura y se trató como un carácter continuo. Este carácter es utilizado habitualmente para diferenciar algunas especies de *Pimpla* (Porter, 1970; Gauld, 1991).

37. Laterotergo del tercer segmento metasomal (hembra). A lo sumo 0.4 veces tan ancho como largo (0); al menos 0.55 veces tan ancho como largo. Los grupos de especies definidos por Townes (1960) se basan casi enteramente en las diferencias en cuanto a la anchura de los laterotergos metasomales II a V. En el presente trabajo se incluyeron únicamente los laterotergos metasomales III y IV, que fueron los más fáciles de observar y medir.

38. Laterotergo del cuarto segmento metasomal (hembra). Esta proporción se determinó dividiendo la longitud del laterotergo del cuarto segmento metasomal entre su anchura y se trató como un carácter continuo.

39. Longitud del ovipositor (hembra). Tan largo o más largo que la tibia posterior (0); de menos de 0.7 veces la longitud de la tibia posterior (1). La longitud relativa del ovipositor es un carácter utilizado frecuentemente en la taxonomía de ichneumonidae y por lo general se compara con la longitud del ala anterior o de la tibia posterior. Debido a que el ovipositor puede asumir posiciones variables con respecto al ápice metasomal, su longitud total es difícil de determinar. En el presente trabajo la longitud se tomó como la distancia desde la muesca basal hasta el ápice como se muestra en la figura 11.

40. Forma del ápice del ovipositor (hembra). recto (0); curvado hacia abajo (1). El ovipositor con el ápice curvado hacia abajo es una de las características que diferencia al género *Apechthis* de los demás géneros de la tribu Pimplini (Gauld, 1991).

41. Ápice de la valva dorsal del ovipositor (hembra). Convexo, superficie uniformemente curvada en sección transversal (0); deprimido, superficie dorsal plana en sección transversal (1). El ovipositor con el ápice de la valva dorsal aplanado es una de las características que según Porter (1970) definen al grupo de especies *caerulea*.

42. Superficie del ápice de la valva dorsal del ovipositor (hembra). Con la superficie lisa, aparentemente no especializada o con sénsilas muy esparcidas y distribuidas irregularmente (0); con dos hileras de sénsilas mediodorsales o laterodorsales (figura 28) (1); con dos hileras de sénsilas medio dorsales dispuestas sobre un par de carenas longitudinales inconspicuas, algunas veces conectadas por depresiones transversales (figura 29) (2); con sénsilas dispuestas en crenulaciones laterales (figura 30) (3); con suturas transversales conspicuas (figura 31) (4). Las revisiones taxonómicas de las especies neotropicales de *Pimpla* mencionan que la superficie del ápice de la valva dorsal del ovipositor puede ser de dos tipos: (1) lisa o (2) provista de rugas transversales. En el presente trabajo este carácter fue examinado en más detalle y se determinó que presenta al menos las 4 condiciones ya mencionadas.

43. Dimensiones del ala anterior (hembra). Este valor se obtuvo dividiendo la distancia desde el punto de separación entre las venas SC y M+Cu entre la distancia desde la esquina inferior de la areoleta y hasta esquina inferior del ala, medida perpendicularmente como se muestra en la figura 17. Se trató como un carácter continuo.

44. Vena SC con respecto a la vena M+Cu en el ala anterior (hembra). Este valor se obtuvo dividiendo la longitud de la vena SC entre la longitud de la vena M+Cu y se trató como un carácter continuo (figura 18).

45. Vena Cu1 del ala anterior (hembra). Con una longitud mayor o igual a 2.3 veces la longitud de la vena cu-a (0); con una longitud menor o igual a 2.15 veces la longitud de la vena cu-a (1).

46. Posición de la vena cu-a respecto a RS&M (hembra). Opuesta (0); distal (1). Este carácter es utilizado por Gauld (1991) para diferenciar al complejo *croceipes* (vena Cua opuesta) del complejo *albomarginata* (vena Cua distal). Sin embargo, todas las especies sudamericanas asociadas a *P. caerulea* (del complejo *croceipes*): *P. brithys*, *P. flavipennis*, *P. pepsoides*, *P. platysma* y *P. tomyris* (que junto con *P. caerulea* conforman el grupo especies *caerulea* de Porter, 1970).

47. Vena Cu1 entre 1m-cu y Cu1a (hembra). Este valor se determinó dividiendo la longitud de la vena Cu1 (entre 1m-cu y Cu1a) entre la longitud de la vena Cu1b y se trató como un carácter continuo.

48. Color de las mandíbulas. Completamente pardo negruzcas a negras, algunas veces con brillo metálico azulado o verdusco (0); amarillas o naranja al menos en la mitad basal, porción apical negra (1).

49. Color de fondo del mesosoma. Predominantemente pardo negrusco, negro o metálico, con marcas blancuzcas o amarillentas (0); predominantemente amarillo a naranja, con marcas negras (1). La coloración de fondo del cuerpo es usada por Porter (1970) para diferenciar al grupo *azteca* (= complejo *sumichrasti* de Gauld) y también es utilizada por Gauld *et al.* (2002) en su análisis de la familia Pimplinae.

50. Coloración de las alas anteriores (hembra). Uniformemente hialinas, amarillentas a ahumadas (figura 16) (0); con una banda o mancha apical negra distintiva que contrasta con el resto del ala más clara (figura 19) (1). Según Porter (1970) la mancha o banda apical es uno de los caracteres que define el grupo *sumichrasti*.

51. Forma de ápice de la placa subgenital (macho). Recto a levemente curvado (figura 34) (0); prominente y triangular (figuras 32, 33) (1). El ápice triangular de la placa subgenital es uno de las sinapomorfias que sustenta la monofilia del "grupo de géneros *Pimpla*" en el análisis de Gauld *et al.* (2002). Aunque estado de caracter no pudo ser verificado en varias de las especies de *Pimpla* incluidas en el presente trabajo, se codificó como 1 para todas, ya que es la condición ilustrada en las revisiones taxonómicas de *Pimpla* en donde menciona esta estructura (Townes & Townes, 1960; Gupta & Saxena, 1987).

52. Esclerotización (o pigmentación) de la placa subgenital (macho). Uniformemente esclerotizada (o pigmentada, figuras 32, 34) (0); área basal claramente más esclerotizada (o pigmentada) que el área apical (figura 33) (1).

53. Carenas en la placa subgenital (macho). Ausentes (0); presentes (1). En algunas de las especies de *Pimpla* examinadas se observó un par de carenas longitudinales laterales cerca al apice de la placa subgenital (figura 32).

Anexo 3. Matriz de datos para los caracteres discretos (los números de los caracteres están de acuerdo al orden del listado en el anexo 2).

Taxón	0000000111 1234678012	1111112222 3456780123	2222233333 4567823457	3444444455 9012568901	55 23
<i>Pimpla albomarginata</i>	1110001010	2100011000	1000100010	0001110001	10
<i>Pimpla arayai</i>	1110001010	2101020000	1000100010	0001110001	??
<i>Pimpla aviancae</i>	1020100110	2101021000	1000100010	1000110001	??
<i>Pimpla azteca</i>	1000001000	2000002101	1000100110	0002011111	??
<i>Pimpla brithys</i>	1010001010	2101021000	1000100010	0014010001	??
<i>Pimpla caerulea</i>	1010001010	2101021000	1000101010	0014100001	01
<i>Pimpla croceipes</i>	1010001010	2101021000	1000101010	0013100001	00
<i>Pimpla croceiventris</i>	1010001010	2100021000	1000101010	0013000001	00
<i>Pimpla erythema</i>	1110001010	2000001000	1000101010	0001110001	??
<i>Pimpla flavipennis</i>	1010001010	2101021000	1000101010	0014010001	01
<i>Pimpla hubendickae</i>	1110001010	2101020000	1000100010	0001110001	??
<i>Pimpla ichneumoniformis</i>	1010001010	2100021000	1000101010	0014010001	01
<i>Pimpla iothales</i>	1120001110	2101121000	1000100011	0001100001	00
<i>Pimpla oropha</i>	1020001010	?100120000	1000100111	0001100001	??
<i>Pimpla perssoni</i>	1000001000	2000002101	1000100110	0002011111	??
<i>Pimpla platysma</i>	1010001010	2101021000	1000100010	0004010001	01
<i>Pimpla punicipes</i>	1010001010	1100120000	1000101111	0001100001	00
<i>Pimpla pyramis</i>	1110001010	2100221000	1000101010	0001110001	10
<i>Pimpla rojasi</i>	1020001010	1100120000	1000101111	0001100001	??
<i>Pimpla sanguinipes</i>	1010001010	1100120000	1000101110	0001100001	??
<i>Pimpla sumichrasti</i>	1000001000	2100022101	1000100110	0002011111	00
<i>Pimpla tomyris</i>	1010001010	2101021000	1000100010	0014010001	??
<i>Pimpla trichroa</i>	1110001010	2100011000	1000101010	0001110001	10
<i>Pimpla varipes</i>	1020001010	1100120000	1000101111	0001100001	00
<i>Pimpla viridescens</i>	1110001010	2001110000	1000101010	0001110001	??
<i>Pimpla</i> sp1	1110001010	0100020000	1000111010	0001000001	??
<i>Pimpla</i> sp2	1020100110	2101021000	1000100010	1000110001	??
<i>Pimpla</i> sp3	1000001010	2100022101	1000101010	0002011111	00
<i>Pimpla</i> sp4	1120001111	2101121000	1000100001	0001100001	00
<i>Pimpla</i> sp5	1000001010	2100022101	1000101010	0002011111	00
<i>Apechthis zapoteca</i>	0?01001010	1000000000	1110001010	0104011101	00
<i>Apechthis</i> sp.	0?01001010	1000000000	1110011010	0114010001	00
<i>Itoplectis brasiliensis</i>	0?01001010	1000010000	1200011010	0002000001	00
<i>Neotheronia jason</i>	1000010000	2010000010	0001000000	0000000010	00
<i>Neotheronia rosai</i>	1000010000	0010020010	0001000000	0000011100	00
<i>Neotheronia</i> sp.	1000010000	2010002010	0001000000	0010011110	00

Anexo 4. Matriz de datos para los caracteres continuos, los rangos corresponden a la media \pm la desviación estándar (los números de los caracteres están de acuerdo al orden del listado en el anexo 2).

Taxón	5	9	19	29	30	31
<i>Pimpla albomarginata</i>	0,55	1,327	1,515	0,595	0,575	1,418
<i>Pimpla arayai</i>	0,573	?	1,643	0,54	0,52	1,306
<i>Pimpla aviancae</i>	0,79	?	1,626	0,457	0,405	1,169
<i>Pimpla azteca</i>	0,895-0,944	0,907-0,927	2,032-2,313	0,757-0,765	0,73	1,467-1,5
<i>Pimpla brithys</i>	0,885	1,52	3,062	0,63	0,585	1,67
<i>Pimpla caerulea</i>	0,733-0,812	3,343-3,79	1,287-1,377	0,619-0,664	0,54-0,605	1,443-1,509
<i>Pimpla croceipes</i>	0,79-0,81	2,993-3,353	1,58-1,625	0,567-0,572	0,503-0,527	1,243-1,285
<i>Pimpla croceiventris</i>	0,859-0,873	1,82-2,79	1,41-1,451	0,6-0,64	0,544-0,565	1,405-1,49
<i>Pimpla erythema</i>	0,661	1,273	1,571	0,53	0,486	1,163
<i>Pimpla flavipennis</i>	0,852-1	2,791-2,843	1,614-1,863	0,603-0,613	0,586-0,588	1,603-1,622
<i>Pimpla hubendickae</i>	0,55	1,26	1,717	0,588	0,551	1,188
<i>Pimpla ichneumoniformis</i>	0,95	?	2,357	0,786	0,735	2,011
<i>Pimpla iothales</i>	0,79-0,905	1,918-2,088	1,470-1,476	0,421-0,437	0,396-0,402	1,125-1,161
<i>Pimpla</i> sp. 1	0,847	1,093	1,771	0,532	0,514	1,333
<i>Pimpla</i> sp. 2	0,783-0,793	?	1,609-1,625	0,474-0,482	0,431-0,439	1,33-1,339
<i>Pimpla</i> sp. 3	0,807	1,177	1,701	0,7	0,69	1,72
<i>Pimpla</i> sp. 4	0,833-0,843	2,354-2,388	1,316-1,331	0,47-0,482	0,463-0,473	1,178-1,196
<i>Pimpla</i> sp. 5	0,79	0,873	2,044	0,714	0,676	1,806
<i>Pimpla oropha</i>	1,25	1,473	1,333	0,454	0,407	0,944
<i>Pimpla perssoni</i>	0,857	0,927	1,845	0,663	0,66	1,619
<i>Pimpla platysma</i>	0,908-0,924	1,34-1,35	2,261-2,429	0,576-0,588	0,513	1,667-1,693
<i>Pimpla punicipes</i>	0,843-0,978	1,54-1,74	1,326-1,56	0,523-0,536	0,495-0,525	1,252-1,324
<i>Pimpla pyramis</i>	0,56-0,666	1,419-1,543	1,38-1,6	0,488-0,511	0,456-0,464	1,205-1,236
<i>Pimpla rojasi</i>	1	1,265	1,86	0,476	0,448	1,097
<i>Pimpla sanguinipes</i>	0,912-1	1,289-1,427	1,49-1,7	0,496-0,566	0,472-0,538	1,15-1,167
<i>Pimpla sumichrasti</i>	0,692-0,828	0,773-0,79	2,368-2,666	0,637-0,674	0,6-0,642	1,489-1,495
<i>Pimpla tomyris</i>	1	?	2,393	0,666	0,614	1,653
<i>Pimpla trichroa</i>	0,625-0,706	1,183-1,19	1,264-1,325	0,612-0,618	0,559-0,561	1,5-1,534
<i>Pimpla varipes</i>	0,999-1,039	1,384-1,421	1,461-1,472	0,513-0,525	0,486	1,136-1,158
<i>Pimpla viridiscens</i>	0,58	1,196	1,5	0,526	0,493	1,212
<i>Apechthis</i> sp.	0,773-0,777	1,691-1,743	1,728-1,736	0,648-0,654	0,64-0,661	1,6-1,616
<i>Apechthis zapoteca</i>	0,621-0,623	3,368-3,398	1,432-1,452	0,66-0,668	0,651-0,671	1,566-1,58
<i>Itoplectis brasiliensis</i>	0,501-0,515	1,487-1,505	1,352-1,367	0,57	0,531-0,555	1,221-1,245
<i>Neotheronia jason</i>	1,26-1,266	?	3,37-3,372	0,871-0,879	0,784-0,805	3,383-3,417
<i>Neotheronia rosai</i>	1,161	?	2,2	0,824	0,716	2,684
<i>Neotheronia</i> sp.	1,541	?	2,463	0,808	0,694	2,822

Anexo 4. (Continuación)

Taxón	36	38	43	44	47
<i>Pimpla albomarginata</i>	0,759	0,223	4,456	1,176	1,7
<i>Pimpla arayai</i>	0,816	0,22	4,12	1,212	1,483
<i>Pimpla aviancae</i>	0,425	0,384	4,244	1,201	2,11
<i>Pimpla azteca</i>	0,669-0,67	0,24-0,28	3,465-3,545	1,402-1,413	0,732-0,8
<i>Pimpla brithys</i>	0,655	0,262	4,122	1,403	1,38
<i>Pimpla caerulea</i>	0,63-0,639	0,248-0,318	4,019-4,082	1,24-1,25	1,346-1,487
<i>Pimpla croceipes</i>	0,611-0,675	0,321-0,375	3,905-3,937	1,249-1,261	1,34-1,361
<i>Pimpla croceiventris</i>	0,607-0,664	0,290-0,332	4,17-4,208	1,272-1,29	1,23-1,507
<i>Pimpla erythema</i>	0,694	0,133	4,166	1,208	2,04
<i>Pimpla flavipennis</i>	0,672-0,692	0,114-0,135	3,918-3,928	1,278-1,29	1,493-1,557
<i>Pimpla hubendickae</i>	0,712	0,23	4,166	1,171	1,092
<i>Pimpla ichneumoniformis</i>	0,76	0,228	4,447	1,438	1,413
<i>Pimpla iothales</i>	0,48-0,484	0,663-0,701	4,118-4,125	1,171-1,177	2,586-2,624
<i>Pimpla</i> sp. 1	0,796	0,192	4,434	1,25	1,485
<i>Pimpla</i> sp. 2	0,589-0,599	0,293-0,329	4,205-4,229	1,184-1,2	2,1
<i>Pimpla</i> sp. 3	0,756	0,204	3,852	1,378	0,847
<i>Pimpla</i> sp. 4	0,565-0,612	0,518-0,546	4,012-4,026	1,190-1,218	1,943-2,006
<i>Pimpla</i> sp. 5	0,84	0,219	?	1,359	0,768
<i>Pimpla oropha</i>	0,547	0,931	4,16	1,197	2,81
<i>Pimpla perssoni</i>	0,794	0,257	3,6	1,496	0,704
<i>Pimpla platysma</i>	0,637-0,691	0,226-0,255	3,96	1,412-1,435	1,396-1,4
<i>Pimpla punicipes</i>	0,577-0,619	0,69-0,802	3,814-3,836	1,194-1,203	1,851-1,916
<i>Pimpla pyramis</i>	0,559-0,585	0,2-0,232	3,8884	1,212-1,22	1,606-1,756
<i>Pimpla rojasi</i>	0,538	0,867	4,166	1,218	2,609
<i>Pimpla sanguinipes</i>	0,578-0,639	0,553-0,558	4	1,252-1,286	1,857-1,894
<i>Pimpla sumichrasti</i>	0,767-0,77	0,256-0,325	3,846-3,901	1,434-1,46	0,974-1
<i>Pimpla tomyris</i>	0,771	0,2	4,137	1,4	1,49
<i>Pimpla trichroa</i>	0,655-0,697	0,302	4,08-4,382	1,178-1,204	1,241-1,313
<i>Pimpla varipes</i>	0,598-0,642	0,786-0,848	4,242-4,268	1,170-1,194	2,255-2,353
<i>Pimpla viridiscens</i>	0,684	0,207	3,961	1,276	1,59
<i>Apechthis</i> sp.	0,873-0,882	0,24-0,278	3,385-3,407	1,383-1,404	1,141-1,152
<i>Apechthis zapoteca</i>	0,871-0,879	0,253-0,274	3,767-3,795	1,399-1,407	1,103-1,112
<i>Itoplectis brasiliensis</i>	0,683-0,691	0,589-0,611	3,811-3,817	1,301-1,307	1,326-1,34
<i>Neotheronia jason</i>	1,429-1,441	0,181-0,219	3,496-3,52	1,348-1,373	0,832-0,87
<i>Neotheronia rosai</i>	0,739	0,509	3,66	1,36	1
<i>Neotheronia</i> sp.	0,905	0,438	3,559	1,384	1,12