

ASPECTOS TAXONOMICOS, SISTEMATICOS Y MACROEVOLUTIVOS DE PSOCIDAE (PSOCODEA: 'PSOCOPTERA')

Cristian Román Palacios

*Universidad del Valle, Apartado Aereo 25360, Cali, Colombia.
correo electrónico: cristian.roman@correounivalle.edu.com*

Ranulfo González Obando

*Universidad del Valle, Apartado Aereo 25360, Cali, Colombia.
correo electrónico: ranulfo.gonzalez@correounivalle.edu.com*

Yherson Franchesco Molina Henao

*Harvard University, Biolabs 1103, 16 Divinity Avenue, Cambridge, EEUU.
correo electrónico: yhersonfranchesco@gmail.com*

RESUMEN

Psocidae es actualmente considerada la familia de psocopteros mas diversificada, agrupando aproximadamente 900 especies en cerca de 80 géneros. Históricamente, la investigación en este linaje ha sido principalmente en el ámbito taxonómico, dejando a un lado discusiones en un contexto sistemático filogenético que impide verificar la pertinencia de los clados propuestos inicialmente. En el marco del presente trabajo (i) se describieron once especies y dos géneros nuevos para la ciencia, (ii) se revisaron características taxonómicas de la familia, (iii) se realizaron reconstrucciones filogenéticas con marco temporal absoluto y (iv) se analizó la diversidad macroevolutiva del linaje en el tiempo. El ancestro común más reciente de la familia probablemente ocurrió hace *ca.* 55 Ma y los grupos mayores de Psocidae divergieron subsecuentemente en un intervalo temporal estrecho durante el Paleógeno. La evolución morfológica dentro de la familia no se correlaciona de forma directa con la molecular; aunque existen cambios notables en la forma general (eg. Thyrsopterini y Ptyctini), todos los linajes han permanecido en una única tasa promedio de evolución de acuerdo al esquema molecular (sin implicar constancia evolutiva). Por último, aunque hay una complementariedad taxonómica-filogenética existen agrupamientos homoplasicos consecuencia de evolución convergente en linajes de Psocidae. Especial atención debe ser prestada a la sistemática de grupos mayores altamente diversificados y no naturales como Psocinae: Ptyctini, pero también, la discusión de los aspectos taxonómicos en los linajes de Psocidae deben ser realizados con base en comparaciones generales con respecto a los demás taxones de la familia.

Palabras clave: Diversificación, Evolución, Psocidos, Reloj Molecular, Taxonomía.

ABSTRACT

Psocidae is currently considered the most diversified family of Psocoptera, gathering approximately 900 species in about 80 genera. Historically, the research in this lineage has been primarily focused in the taxonomic aspects, leaving aside discussions in a phylogenetic-systematic context that prevents to verify the pertinence of the clades initially proposed. Within the framework of this work (i) eleven species and two genera new to science were described, (ii) the taxonomic status of the family was reviewed, (iii) phylogenetic reconstructions were conducted in an absolute temporal frame and (iv) the macroevolutionary lineage diversity was analyzed over time. The most recent common ancestor of the family probably occurred *ca.* 55 Ma ago, and the major groups of Psocidae subsequently diverged in a narrow time interval, during the Paleogene. The morphological evolution within the family does not correlate directly with the molecular; although there are significant changes in the general form (eg. Thyrsopterini and Ptyctini), all lineages have remained in a single average rate of evolution according to the molecular evidence (without implying evolutionary constancy). Finally, although there is taxonomic-phylogenetic complementarity, there are homoplastic groupings result of convergent evolution in the Psocidae lineages. Special attention should be paid to the systematics of major groups, mainly those highly diversified and unnatural as Psocinae: Ptyctini, but also the discussion of the taxonomic aspects in Psocidae lineages should be made based on general comparisons regarding other taxa of the family.

Key words: Diversification, Evolution, Psocids, Molecular Clock, Taxonomy.

INTRODUCCIÓN

Psocidae es la familia más grande dentro del suborden 'Psocoptera' con aproximadamente 900 especies descritas y agrupadas en cerca de 80 géneros (Yoshizawa & Johnson 2008). Como consecuencia directa de la elevada riqueza específica y estudios relativamente aislados que se restringen a locaciones y temas muy específicos, existe aún un alto desconocimiento sobre aspectos etológicos, fisiológicos, morfológicos, biogeográficos, de historia natural y evolutivos para el linaje (Liu *et al.* 2013, Slifer & Sekhon 1977). Esta familia presenta notables particularidades biológicas que la condicionan a ser un modelo en la investigación científica en diferentes campos: (1) la amplia variación morfológica, (*eg.* tamaños desde 2 mm hasta 12 mm), (2) un elevado polimorfismo morfológico que llama la atención sobre la eficiencia en los métodos propuestos de delimitación de especies y (3) su amplia distribución cosmopolita (Yoshizawa *et al.* 2011, Yoshizawa & Johnson 2014).

Los psocidos son considerados como un grupo monofilético de acuerdo con análisis tanto morfológicos como moleculares (Johnson & Mockford 2003, Yoshizawa & Johnson 2008). Esta familia ha sido diagnosticada con base en la articulación hipandrio-clunium y la presencia de un lóbulo posterior en la valva externa de las hembras (Yoshizawa 2002). Históricamente, diferentes propuestas de clasificación han sido derivadas de caracteres exclusivos de diferentes grupos. Inicialmente, Roesler (1943a) consideró a Psocidae como una subfamilia (Psocinae) que agrupaba cuatro tribus: Amphigerontiini, Psocini, Cerastipsocini y Thyrsophorini. Las propuestas sucesivas consideraron a Psocinae como una familia y las tribus antes definidas pasaron a ser las nuevas subfamilias. Tres de estas propuestas (Badonnel 1951, Lienhard 1998, Smithers 1972) plantearon que Thyrsophorinae pertenecía a un linaje independiente (Thyrsophoridae) y difirieron con respecto a la organización de las tribus en cada subfamilia. Las propuestas más recientes (Lienhard & Smithers 2002, Mockford 1993, Yoshizawa & Johnson 2008) exhiben una notable concordancia en la clasificación, difiriendo en algunos casos con respecto a nuevos taxones notablemente diferentes o exclusivos de ciertas áreas geográficas (*e.g.* Sigmatoneurinae *sensu* Li [2002]), discrepancias entre la taxonomía propuesta y la nueva hipótesis filogenética (*eg.* Amphigerontinae *sensu* Yoshizawa & Johnson [2008]), entre otras. Se reconoce que estos cambios en las propuestas de clasificación responden básicamente a la elevada variación morfológica en la familia, pero también al grado de polimorfismo que imposibilita el establecimiento de un patrón claro en la evolución de los Psocidos (Yoshizawa 2005a).

La posición evolutiva de Psocodea dentro de hexápoda ha sido recientemente discutida (Johnson *et al.* 2004,

Yoshizawa *et al.* 2011, Yoshizawa & Johnson 2006, 2014, Yoshizawa & Lienhard 2010), pero actualmente se reconoce como el grupo hermano de holometáboles, con un tiempo de divergencia cercano a los 200 millones de años (Misof *et al.* 2014). Las propuestas filogenéticas basadas en datos moleculares que incluyen el linaje han sido limitadas a pocos trabajos, y la mayor parte estos han sido enfocados en familias con importancia económica como Liposcelididae (Johnson *et al.* 2004, Mikac & Clarke 2006, Mikac & FitzSimmons 2010, Qin *et al.* 2008, Wei *et al.* 2011). Inicialmente Johnson & Mockford (2003) encontraron soporte para la monofilia de la familia basados en los genes 18s, 12s, 16s y COI, empleando inferencias de máxima verosimilitud (ML) y parsimonia (MP). Yoshizawa & Johnson (2008) propusieron la clasificación taxonómica más reciente utilizando los fragmentos de los genes 12s, 16s, 18s, COI y ND5, bajo criterios de Inferencia Bayesiana (IB) en concordancia con MP y ML. Por otro lado, Yoshizawa (2004) definió las relaciones entre algunas especies de *Trichadenotecnum* con base en los genes 18s, 16s, 12s, COI y ND5, siendo el único trabajo enfocado en dilucidar las relaciones filogenéticas en un linaje dentro de la familia. Bess *et al.* (2014) realizaron la calibración de un reloj molecular para los *Ptycta* de Hawaii basados en las dataciones de la fragmentación ocurrida en las islas volcánicas que conforman la red geológica, pero los resultados se encuentran limitados a aplicaciones prácticas y el aporte, aunque importante, es discutible y mayor en ámbitos diferentes al conocimiento de las características evolutivas y biogeográficas del linaje (Román-P, *ined.*).

La filogenética constituye la base en la comprensión de las relaciones entre los organismos, y es una herramienta clave de la investigación evolutiva moderna (Losos *et al.* 2013). La importancia de los árboles filogenéticos recae en diversos aspectos y son amplias las aplicaciones en la biología evolutiva y sistemática (*e.g.* datación molecular, biogeografía y otros métodos comparativos). Un objetivo central de la sistemática es definir grupos monofiléticos y establecer las relaciones entre grupos hermanos, que pueden ser utilizados posteriormente por taxónomos para desarrollar clasificaciones estables y predictivas (McCabe 2011). Entre los métodos actuales más empleados en la exploración de las relaciones filogenéticas se encuentran los algoritmos Bayesianos, reconocidos su capacidad en el manejo eficiente de la incertidumbre (Archibald *et al.* 2003, Cheon & Liang 2009, Huelsenbeck *et al.* 2001).

Además del establecimiento de relaciones evolutivas, estos algoritmos han sido implementados para la datación absoluta filogenias, pues los árboles datados son pivotes en el entendimiento de la evolución de diversos grupos, por permitir una discusión inclusiva de los aspectos que probablemente han modelado la historia

de diversificación (Condamine *et al.* 2015, Lewis & Swofford 2001). Más recientemente, modelamientos de las tasas de extinción y especiación han sido propuestos con base en datos moleculares, identificando regímenes y cambios en las tasas dentro de las filogenias tiempo-calibradas (Hughes & Eastwood 2006, Rabosky 2006, 2014). El presente trabajo está enfocado en revisar la taxonomía a nivel genérico de Psocidae y discutir aspectos sistemáticos y macroevolutivos de esta.

MÉTODOS

Taxonomía

Se revisaron las colecciones de psocopteros del Grupo de Investigaciones Entomológicas (G.I.E., Universidad del Valle, Colombia), Colección Nacional de Insectos (UNAM, México) y muestras del proyecto “Diversidad de Insectos de Colombia” tomadas por el Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH) y la Unidad Administrativa Especial de Parques Nacionales Naturales (UAESPNN). La identificación de los ejemplares fue realizada empleando la clave propuesta por Smithers (1990) y descripciones originales. La realización de micro-preparaciones, descripción de nuevos taxones y lineamientos nomenclaturales se ajustaron a los estándares (González Obando *et al.* 2011b).

Sistemática

Obtención de secuencias y alineamiento. Fueron incluidos 120 taxones asignados a Psocidae (*Ingroup*), representando 27 géneros. El grupo externo estuvo conformado por 9 terminales, correspondientes a dos géneros de Myopsocidae, uno de Psilopsocidae y Hemipsocidae respectivamente. Fueron analizadas secuencias de los genes 12s, 16s, 18s, COI, H3 y ND5 obtenidas a partir de bases de datos (Tabla 1; Benson *et al.* 2000). Los genes codificantes de proteínas fueron alineados bajo el algoritmo implementado en MAFFT (Katoh *et al.* 2002) con los parámetros por defecto, sobre una matriz traducida y variando el algoritmo empleado para cada *loci* de acuerdo a sus características funcionales o el número de terminales (E-ins-i en Wg y COI; L-ins-i aplicado a H3; G-ins-i en ND5). Los genes ribosomales (16s, 18s, 12s) fueron alineados teniendo en cuenta la estructura de segundo orden bajo el algoritmo PRANK (Löytynoja & Goldman 2010). La predicción conformacional para su implementación en algoritmos de inferencia filogenética se realizó en Jalview 2 (Waterhouse & Procter 2009) de acuerdo con el valor de entropía en el plegamiento (RNAfold; Hofacker 2003). Las posiciones ambiguas de los alineamientos de genes codificantes de proteínas fueron removidas con Gblocks (Castresana 2002) aplicando

los criterios menos restrictivos.

Inferencia filogenética y datación absoluta. La historia filogenética de Psocidae fue reconstruida bajo el criterio de Inferencia Bayesiana (IB) en MrBayes 3.2 (Ronquist & Teslenko 2012) y la datación absoluta realizada en BEAST 2.2 (Bouckaert *et al.* 2014), ambos análisis aplicados a la matriz de genes concatenados y realizando particionados diferenciales. La selección del modelo evolutivo se estableció de acuerdo al BIC y el esquema de particionado óptimo fue realizado en un contexto heurístico (*greedy*) en el software PartitionFinder 1.1.1 (Lanfear *et al.* 2012), especificando además un criterio *unlinked* para permitir la estimación independiente de longitudes de rama en cada partición. En MrBayes 3.2, además de seleccionar el esquema de particionado y el modelo evolutivo indicado *a priori* por PartitionFinder, se permitió un muestreo por la totalidad del espacio de tasas de sustitución usando Cadenas de Markov Reversibles (*rj-MCMC*; Smorkatcheva & Lukhtanov 2014). La convergencia de las cadenas fue evaluada con el valor de *PSRF* en MrBayes y el Tamaño Muestral Efectivo (*ESS*) de cada parámetro en Tracer 1.6 (Rambaut *et al.* 2015) considerando *PSRF* cercanos a 1.00 y *ESS* superiores a 200 como indicadores de convergencia. Nodos con $pp \geq 0.95$ son considerados como bien soportados (Condamine *et al.* 2015).

La calibración del reloj molecular se basó en la aproximación de coalescencia de múltiples especies que co-estima diferentes genealogías incluidas en un árbol de especies compartidas, teniendo en cuenta la estocasticidad e incongruencia de los árboles de genes/árboles de especies, como se espera con un modelo con deriva génica (Drummond *et al.* 2012). BEAST 2.2 fue empleado para construir el inputfile para BEAST. Se implementó un reloj molecular relajado no autocorrelacionado log-normal, asumiendo una distribución lognormal subyacente a las tasas evolutivas. Fue especificado *a priori* un esquema *Birth-Death* (Nee *et al.* 1994) como modelo de especiación para la construcción de árboles. Se calibraron dos nodos asignando un tiempo mínimo de divergencia para el *MRCA* de *Trichadenotecnum* y *Psocidus* (Lienhard & Smithers 2002), especificando además una distribución logarítmica en la incertidumbre nodo-fósil. Los fósiles empleados en la calibración de los dos nodos fueron descritos en ámbar del Terciario, hace aproximadamente 35 Ma (Enderlein 1911, Roesler 1943b).

Para las MCMC en BEAST se incluyó un árbol semilla (*starting tree*) binario y ultramétrico que satisfizo las limitaciones topológicas impuestas por los *a priori* de calibraciones fósiles. Este árbol fue obtenido por algoritmos de Máxima Verosimilitud (MV) en RaxML (Stamatakis 2008) de acuerdo con transformaciones

NPRS. La evaluación de convergencia en las Cadenas de Markov se realizó en Tracer bajo los mismos criterios de MrBayes. Cada análisis de *rj-MCMC* (MrBayes) y MCMC (MrBayes y BEAST) fue corrido por 100 millones de generaciones, muestreando cada 10.000 generaciones e indicando un *burnin* del 25 % en el cluster CIPRES 3.3 (Miller *et al.* 2010) y usando BEAGLE (Ayres *et al.* 2012).

Macroevolución

Los análisis macroevolutivos fueron realizados de acuerdo con el proceso de especiación Birth-Death (Pybus & Harvey 2000). Los cambios en las tasas de especiación/extinción en el tiempo y entre/dentro de clados fueron estimadas en BAMM (Rabosky 2014) recurriendo a modelos que pretenden analizar aspectos complejos en árboles filogenéticos como mezclas heterogéneas de diferentes dinámicas evolutivas, extinciones y especiaciones a través de clados. BAMM detecta el número de cambios de tasas y muestrea diferentes dinámicas evolutivas para seleccionar una óptima en el clado usando *rj-MCMC* (Condamine *et al.* 2015). Se corrieron los análisis de BAMM sobre la filogenia tiempo-calibrada de BEAST empleando cuatro *rj-MCMC* y corriendo durante 50.000.000 de generaciones, muestreando cada 50.000. Los *a priori* y la visualización de resultados fue realizada en BAMMtools (Rabosky *et al.* 2014), paquete de R-software (R Core Team 2013), teniendo en cuenta las recomendaciones presentadas por Rabosky (2014). Se indicó un muestreo incompleto, con una filogenia representando un 47.2 % de los géneros descritos. Los criterios de convergencia se establecieron usando el ESS de forma equivalente a MrBayes y BEAST. La configuración de cambios de tasas de diversificación se aproximó a partir de la distribución posterior y los modelos de diversificación alternos se compararon con Factores de Bayes (BF). Se realizó además un análisis de cohortes macroevolutivas a partir de la probabilidad de tasa común macroevolutiva entre dos linajes o clados. Todos los archivos inéditos y figuras pueden ser consultados en la siguiente dirección: 45.55.203.177/Repositorio_Roman-P/.

RESULTADOS

Taxonomía En el marco del trabajo fueron descritas once especies y dos géneros nuevos correspondientes a las subfamilias Amphigerontiinae y Psocinae (Fig. 1):

Elaphopsocoides (Fig. 1A). Patrón de alas anteriores con celdas m1 y m2 mayormente hialinas. Hypandrium con largos procesos posteriores en el centro, y esquinas posterolaterales con 2-3 proyecciones. Falosoma con “*side struts*” claramente independientes, con largas proyecciones mesales agudas en la parte interna; pa-

rameres externos delgados, distalmente rugosos, no formando un arco; brazos aedagales negros, distalmente dilatados, rugosos. Placa subgenital y gonapofisis esencialmente como en *Elaphopsocus*, pero con v3 presentando un proceso posterior. Se describieron: *E. colombiensis* y *E. lahonduraensis*. Román-P *et al.* 2014.

Elaphopsocus (Fig. 1B). Ala anterior con distintivo, aunque variable patrón de pigmentación. Pterostigma más amplio posteriormente, con el ángulo posterior agudo hacia Rs. Areola postica con lados levemente convexos, con una pequeña vena transversal entre su ápice y M. Hypandrium amplio, con borde posterior a veces recto, con esquinas posterolaterales redondeadas y no proyectadas posteriormente, o con borde posterior recto, convexo o cóncavo, con esquinas posterolaterales proyectadas en extensiones largas o cortas. Falosoma con “*side struts*” anteriormente fusionados o independientes. Aedeagus formando un arco o separado. Parameres externos simples o complejos, ramificados en forma de astas, como en la especie tipo. Paraproctos de machos con proyección posterior o mesal distintiva. Placa subgenital de hembras amplia, con un proceso medio, recto posteriormente. Gonapofisis con v1 larga y delgada, distalmente aguda, v2 amplia, con un proceso distal acuminado, v3 amplia con setae posteriores y sin proyección posterior. Se describieron *E. amazonicus*, *E. bahianus*, *E. gorriones*, *E. nasa*, *E. rayoi* y *E. roesleri*. Román-P *et al.* 2015.

Chaetoblaste (Fig. 1C). Psocido de tamaño mediano, ala frontal de 3.35 mm de longitud. Clasificado en dentro de Blastini y caracterizado por la presencia de setae en el ala frontal y presentar un campo de espinas en cada área posterolateral del hypandrio. Difiere de *Chaetopsocidus*, otro género de Blastini, por (A) la posición de las setae en el ala anterior: sobre la membrana en *Chaetopsocidus* y en venas para *Chaetoblaste* (B), primera sección de Cu1a más corta que la segunda (*Chaetopsocidus*), (C) pterostigma en *Chaetoblaste* agudo posteriormente, y suavemente redondeado en *Chaetopsocidus*, y (D) margen anterior de paraproctos redondeada en *Chaetopsocidus* y una proyección bien desarrollada en *Chaetoblaste*. Se describió *C. gonzalezi*. García Aldrete & Román-P *ined.*

Thyrsopsocopsis (Fig. 1D-E). Alas anteriores con razón L/W aproximadamente de 4.0. En ala anterior, pterostigma muy elongado y esbelto; “*stigmasaum*” continuo al rededor de la margen posterior del pterostigma pero extremadamente angosto en el medio; venas R4+5 y M unidas por una transversal. En ala posterior, Rs y M fusionadas por una distancia. Hypandrium con procesos simétricos anteriores, medios y posteriores (pp, mdp y ldp *sensu* Mockford (2004)). Margen distal

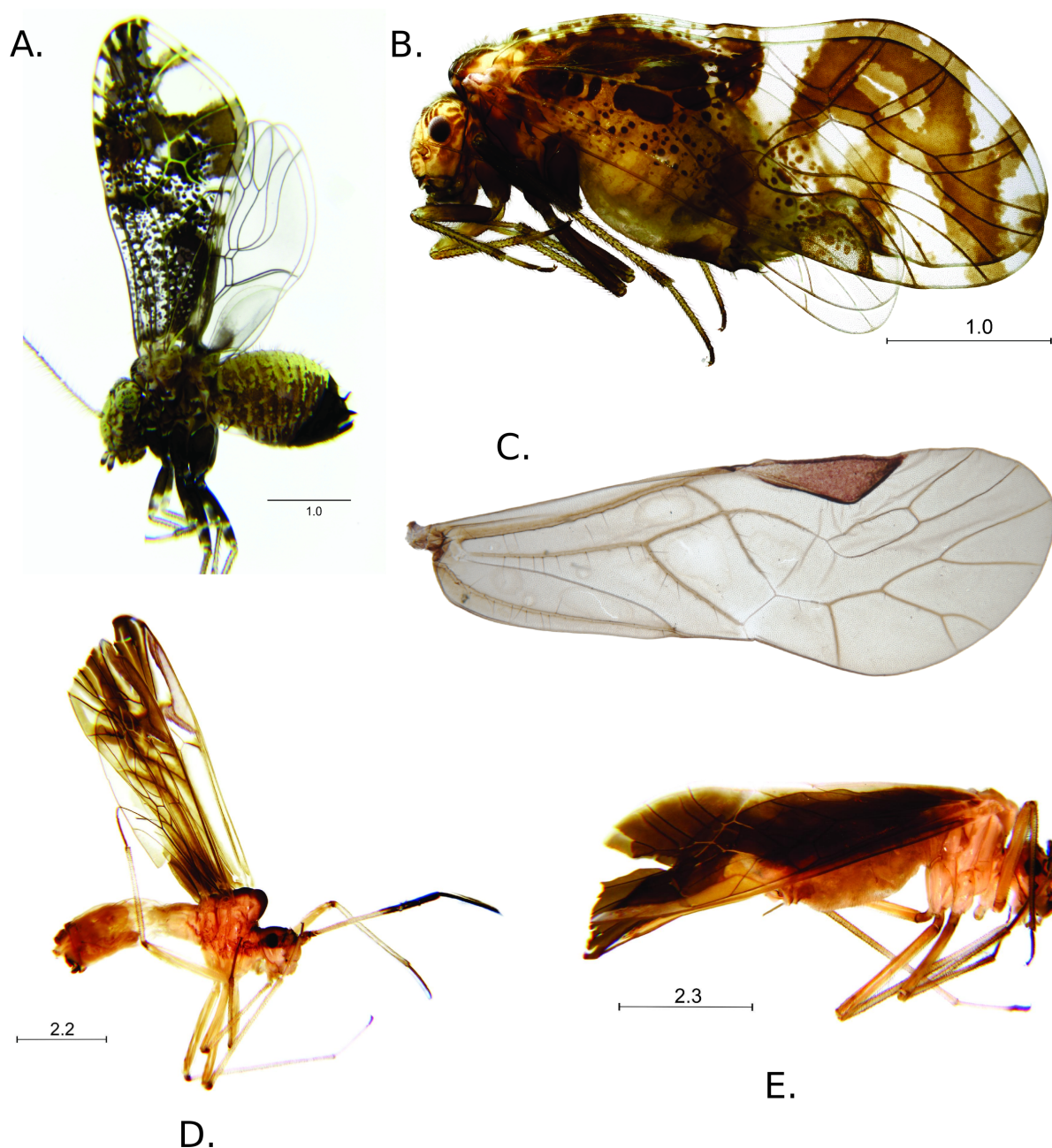


Figura 1. Representantes de los nuevos taxones descritos para Psocidae. **A.** *Elaphopsocoides colombiensis*: macho-vista lateral. **B.** *Elaphopsocus nasa*: hembra-vista lateral. **C.** *Chaetoblaste gonzalezi*: Ala frontal. **D.** *Thyrpsocopsis* sp. n-2: macho-vista lateral. **E.** *Thyrpsocopsis* sp. n-2: hembra-vista lateral.

del clunium como una placa plana superpuesta al epi-procto. *Thyrpsocopsis* sp. n1 y *Thyrpsocopsis* sp. n2. Román-P *et al.* ined. a.

La clave para 76 géneros reconocidos para Psocidae fue realizada siguiendo estrictamente la propuesta sistemática de Yoshizawa & Johnson (2008), exceptuando algunos linajes que han sido soportados únicamente por evidencia molecular, sin caracteres morfológicos

sinapomorficos que soporten su separación en la clave (Román-P *et al.* Ined. b). En el mismo documento se realiza además de la clave, una breve evaluación sobre el estado taxonómico de los diferentes linajes hasta nivel genérico, incluyendo una evaluación de los soportes morfológicos en los géneros problemáticos (filogenética y taxonómicamente). Se rediagnostican algunos géneros y se incluyen las diagnósis en inglés para todos los linajes supraespecíficos de Psocidae. Por

último, se proponen nuevos actos nomenclaturales para permitir la delimitación eficiente de algunos géneros y reasignar algunas especies de acuerdo a sinonimias establecidas.

Sistemática

La reconstrucción filogenética realizada en MrBayes no presentó una resolución significativa de las relaciones entre taxones. La politomía basal contiene algunas agrupaciones taxonómicamente discernibles, pero la utilidad general de la filogenia obtenida no es mayor (ver repositorio). Por otro lado, el árbol obtenido en BEAST durante la calibración del reloj molecular, además de ser totalmente resuelto, indica y soporta las agrupaciones taxonómicas previas. Este análisis soportó la monofilia de Psocidae (0.96 pp).

La datación filogenética absoluta indicó una posible divergencia de Psocidae durante el Cretácico-Paleógeno, hace aproximadamente 55.12 Ma (40.12-82.75 Ma 95 % HPD; Fig. 2). Los grupos corona (*crown group*) de Amphigerontiinae y Kaindipsocinae ocurrieron durante la transición Paleógeno-Neógeno (25.71 Ma, 16.39-37.40 Ma HPD y 28.14 Ma, 17.20-34.88 Ma HPD). En Amphigerontiinae las tribus aparecieron durante finales del Paleógeno e inicios del Neógeno (Blasini: 21.03 Ma, 12.54-31.13 Ma HPD) y más recientemente entre el Mioceno-Plioceno en el mismo periodo (Amphigerontini: 9.00 Ma, 382-17.38 Ma HPD).

La monofilia de Psocinae no fue reconstruida por la polifilia de Pticini. Esta tribu está constituida por al menos cuatro linajes divergidos en tiempos similares. El linaje más antiguo de esta tribu ocurrió en el Eoceno, hace aproximadamente 45 Ma (37.45-55.45 Ma HPD) y los restantes clados entre inicios del Eoceno y mediados del Mioceno.

En Psocinae, la tribu Atrichadenotecini divergió hace aproximadamente 12.11 Ma, entre el Plioceno-Oligoceno (5.61-22.24 Ma HPD), al igual que Sigma-toneurini (15.25 Ma, 5.92-25.01 Ma HPD) y Methylophorini (20.99 Ma, 9.99-33.08 Ma HPD). Thyrso-phorini aparece en la transición Paleógeno-Neógeno en el Cenozoico (24.07 Ma, 16.56-32.66 Ma HPD) y por último, Psocini probablemente apareció en la transición Paleógeno- Neógeno al igual que Amphigerontiinae y Kaindipsocinae (30.06 Ma, 17.14-42.81 Ma HPD).

Macroevolución

Los análisis de BAMM convergieron (1382.278 ESS) e indicaron la ausencia de cambios en el patrón de diversidad para la familia (Fig. 3). Aunque la matriz de cohortes macroevolutivas mostró la existencia de una única dinámica general (régimen evolutivo), existen tasas de diversificación menores en los géneros *Indiopsocus* y *Symbiopsocus* (Fig. 4) y posiblemente en linajes cercanos. Psocidae presenta una tasa de especiación promedio de 3.58 linajes/millón de años (3-4.2 HPD) y extinción cercana a 0.41 linajes/millón de años

(0.02-0.10 HPD).

DISCUSIÓN

Con la descripción de seis nuevas especies en el género monotípico *Elaphopsocus* (Roesler 1943a, Román-P et al. 2015), la diversidad morfológica se hizo notable con respecto a los restantes taxones de la subfamilia. El carácter diagnóstico usado para su distinción dentro de Amphigerontiinae (transversal Rs-M), compartido con *Elaphopsocoides*, aparece en múltiples ocasiones en la filogenia de Psocidae (Liu et al. 2011, Smithers 1972) (eg. Psocinae: Thyrso-phorini: *Eremopsocus*), haciendo dudar del estatus filogenético de ambos géneros. Por otro lado, la variación estructural del falosoma en *Elaphopsocus* no soporta una morfológica común ni da indicios de relaciones recíprocas. La vena transversal Rs-M en el ala anterior ha sido observado en asimetría para otros individuos de Psocidae (Román-P et al. 2015). Es común en insectos encontrar variación en la venación alar de acuerdo con las condiciones ambientales, resultado de la alta plasticidad fenotípica relativa a la exposición temprana a diferentes condiciones (Nijhout 2015). En este sentido, *Elaphopsocoides* y *Elaphopsocus* podrían presentar problemas en su soporte filogenético, pero el conocimiento de la variación morfológica dentro del género no permite establecer límites estables entre los dos géneros, ni respecto a los demás integrantes de Amphigerontiinae.

Las especies recientemente encontradas para *Thyrso-socopsis* plantean interrogantes sobre los conocimientos biográficos de Psocidae y oscurecen el panorama al disponer únicamente de morfología para reconstruir aspectos evolutivos del grupo. Este género ha sido la excepción biogeográfica de *Thyrso-phorini s.str.* (excluyendo el anterior *Cerastipsocini*), pues esta tribu ha diversificado notablemente manteniendo una distribución exclusivamente neotropical (Mockford 1992, 2004, New & Lienhard 2007, New 1978, Román-P et al. ined-a; Smithers, 1972). *Thyrso-socopsis* descrito de Vietnam, fue hipotetizado como (i) un evento de dispersión (ii) o vicarianza ocurrido millones de años atrás como efecto de separación de áreas emergidas. Por otro lado, (iii) evolución convergente entre los linajes Neotropicales y Asiáticos no se descarta (Mockford 2004). La primera hipótesis es favorecida en el nuevo escenario que plantean las dos especies Neotropicales (Román-P et al. ined. a). La segunda y tercera hipótesis requieren de un contexto evolutivo riguroso que permita dilucidar tanto las relaciones dentro de Thyrso-phorini, como con respecto a Cycetini. Esta última tribu, definida con un género monotípico (*Cycetes thyrso-phoroides*), presenta una distribución Asiática (New & Lienhard 2007) y de ser el grupo hermano de Thyrso-phorini indicaría un único gran evento de vicarianza hacia el Neotrópico.

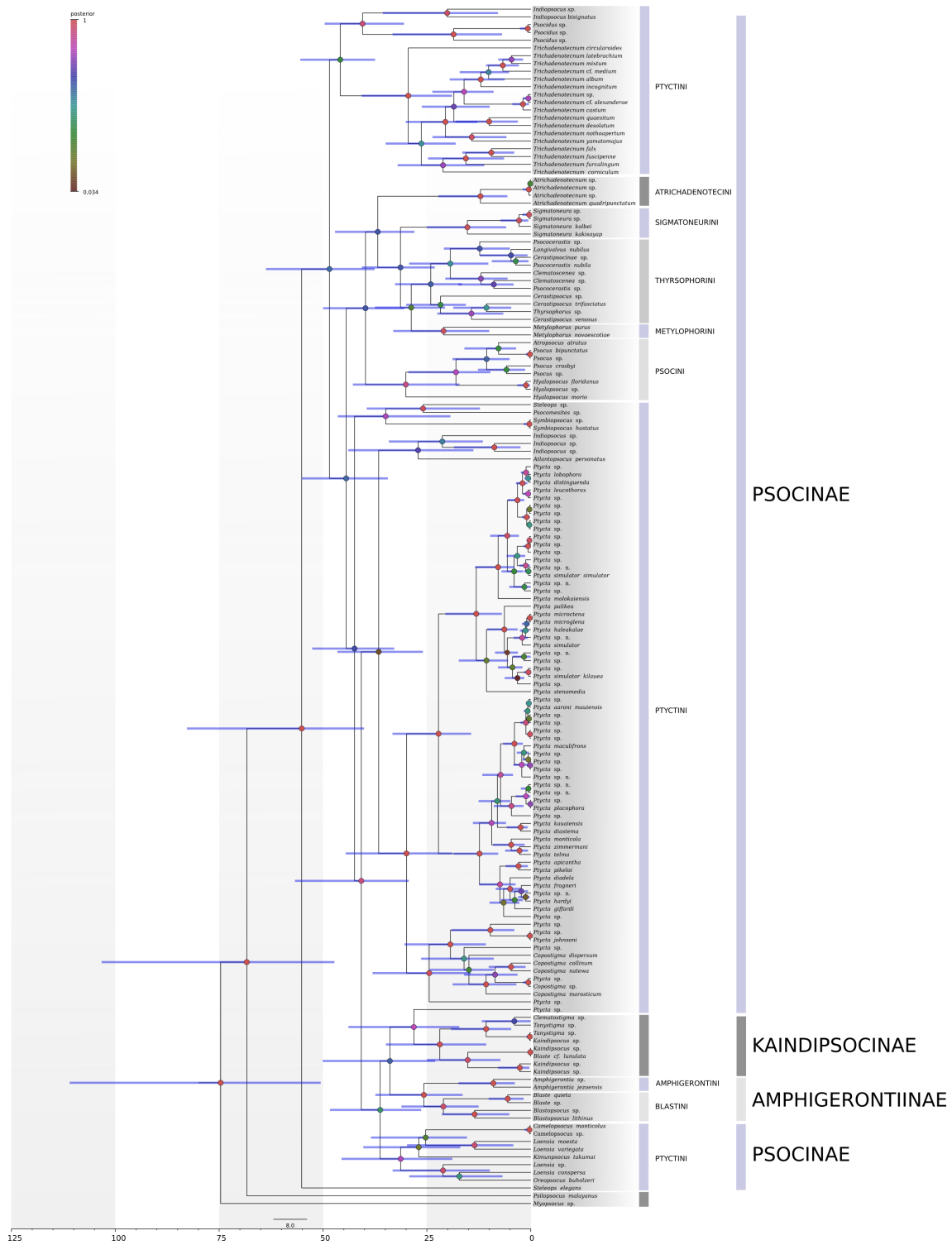


Figura 2. Filogenia tiempo calibrada para Psocidae obtenida con dos nodos calibrados (fósiles) y empleando un modelo *Birth-Death*. Se indican los valores de soporte pp como círculos en cada nodo de acuerdo a la escala de color.

Las comparaciones morfológicas no descartan los efectos de paralelismos evolutivos, pues la orientación de las proyecciones hipandriales es totalmente opuesto en las especies Neotropicales y Asiáticas (obs. pers). *Thyrsopsocopsis* es un ejemplo claro sobre la ínfima

utilidad de las distribuciones biogeográficas para el establecimiento de límites taxonómicos, y por lo tanto, su poca pertinencia en la identificación taxonómica (Smithers 1990).

El género *Chaetoblaste* fue considerado como un nue-

vo taxón de Amphigerontiinae por presentar setae en las venas de las alas anteriores, un carácter homoplásico recurrente en la filogenia de Psocidae para los géneros *Lasiopsocus*, *Chaetopsocidus*, *Setopsocus*, *Cleमतoscenea* y *Diplacanthoda*. Este nuevo género monoespecífico es fácilmente diferenciado de *Chaetopsocidus* (Badonnel 1986, García Aldrete & Román-P ined.) pero no se descarta una posible asociación sexual si se dispone de una serie tipo más amplia (Mockford & Anonby 2007). El dimorfismo sexual es muy variable en Psocidae: desde cambios genitales (eg. *Amphigerontia*, *Blaste* y *Metylophorus*) o en estructura alar (eg. *Camelopsocus* y *Arabopsocus*) hasta planes corporales muy disimiles (eg. Thyrsopterini) que hacen difícil la asociación sexual por métodos diferentes a las temporales y/o ecológicas (Kentjonowati *et al.* 2002, 2010). El estatus taxonómico de *Chaetoblaste*, plantea un interrogante sobre la probable parafilia desencadenada para *Chaetopsocidus*, pero los dos especímenes disponibles de ambos géneros no permiten una discusión más robusta.

Las reconstrucciones filogenéticas indicaron la monofilia para la mayoría de linajes supra-genéricos, y además soportaron el estatus polifilético de Ptyctini (Psocinae). En retrospectiva, las propuestas sistemáticas en Psocidae han presentado un nivel de contraste esperado por la subjetividad en la que se ha incurrido durante la delimitación de linajes supra-específicos (Li 2002, Lienhard & Smithers 2002, Roesler 1943). Las aproximaciones iniciales fueron conducidas recurriendo únicamente a datos morfológicos en aproximaciones intuitivas (Li 2002, Smithers 1972, 1990) y algorítmicas (Chui & Thornton 1972, Mockford, 1993), desencadenando en muchos casos la formación de grupos sin soporte filogenético, como Ptyctini.

Entre los géneros de Ptyctini que implicaron la polifilia del linaje están *Steleops* y *Ptycta*. El primero de los generos ha sido frecuentemente diagnosticado recurriendo únicamente a la presencia de ojos pedunculados (García Aldrete & Menchaca 1981, García Aldrete 1981, 1995a, 1995b, González Obando *et al.* 2011a, González Obando *et al.* 2011b, Mockford 1993, 1996), un carácter homoplásico que aparece incluso en otras subfamilias (Kaindipsocinae: *Blaste lunata* species group y *Tanystigma*) y géneros de la misma tribu (*Ptycta* y *Trichadenoctenum*) (Yoshizawa *et al.* 2011). La asignación correcta de individuos al género *Steleops* requiere por lo tanto de la complementariedad entre la morfología alar (ausencia de sc basal) y la presencia de proyecciones de la cápsula cefálica (Smithers 1972). Por otro lado, *Ptycta* ha sido un género únicamente soportado por la morfología alar y la estructura del hypandrium, lo cual ha generado una agrupación notablemente heterogénea de taxones de diferentes linajes que ha requerido una reciente diagnosis (Bess & Yoshizawa 2007). A pesar de ello, los

límites taxonómicos con respecto a otros géneros (eg. *Copostigma*) no han sido bien establecidos por el fuerte traslape morfológico.

La reciente implementación de datos moleculares en la inferencia de relaciones evolutivas en Psocidae ha planteado grandes dificultades al no ser complementada con información morfológica (Gould 1977, Larson 1998, Wahlberg 2005). El soporte de un grupo a través de análisis basados únicamente en secuencias moleculares excluye el pragmatismo e ignora los desarrollos y manejos taxonómicos/sistemáticos pasados (Carter *et al.* 2015), pero por otro lado, aproximaciones exclusivamente morfológicas son fuertemente influidas por efectos ambientales y/o variaciones poblacionales por adaptación local (Peres-Neto & Kembel 2015). La escogencia de caracteres en las propuestas sistemáticas también influye significativamente en las relaciones obtenidas (Maddison & FitzJohn 2015), pero más que eso, la exclusión de un contexto holístico en la discusión morfológica condiciona la clasificación a recurrir a homoplasias para el soporte de grupos (Yoshizawa & Johnson 2008).

Son varios los ejemplos que existen sobre la falta de soporte morfológico a grupos monofiléticos soportados por datos moleculares. Uno de ellos respecta a la tribu Thyrsopterini, la cual ha sido considerada como familia (Roesler 1943a) y subfamilia (New 1978) en clasificaciones anteriores por su evidente distanciamiento respecto al plan corporal del resto de psocidos. Su posición dentro de Psocini es actualmente soportada únicamente por datos moleculares (Yoshizawa & Johnson 2008). La inclusión de esta tribu ha generado un aumento de diversidad morfológica en la subfamilia y ha planteado dificultades para su identificación respecto a Sigmatoneurini, pues tras la sinonimia de *Podopterocus* y *Dinopsocus* (Yoshizawa 2005b) con *Sigmatoneura* (Liu *et al.* 2011; Smithers 1980) resultado de análisis moleculares, la variación morfológica y la ambigüedad de caracteres en los machos de ambas tribus no permite la distinción sin recurrir a aspectos biogeográficos. Por otro lado, la subfamilia Kaindipsocinae, fuertemente soportada en análisis moleculares (Yoshizawa *et al.* 2011), carece de criterios morfológicos válidos para la identificación de hembras (K. Yoshizawa, com. pers.) y su asociación depende únicamente de evidencias indirectas. Por esto, los problemas taxonómicos actuales no se limitan exclusivamente a la evidencia empleada, son resultado también de costumbres histórica en la labor taxonómica al considerar como principal la información morfológica en machos, y adicional la de hembras. Por esto, géneros establecidos con base en hembras no pueden ser comparados y analizados frente a la diversidad de Psocidae, y las diagnosis empleadas para su distinción carecen de un marco válido y objetivo (Li 2002).

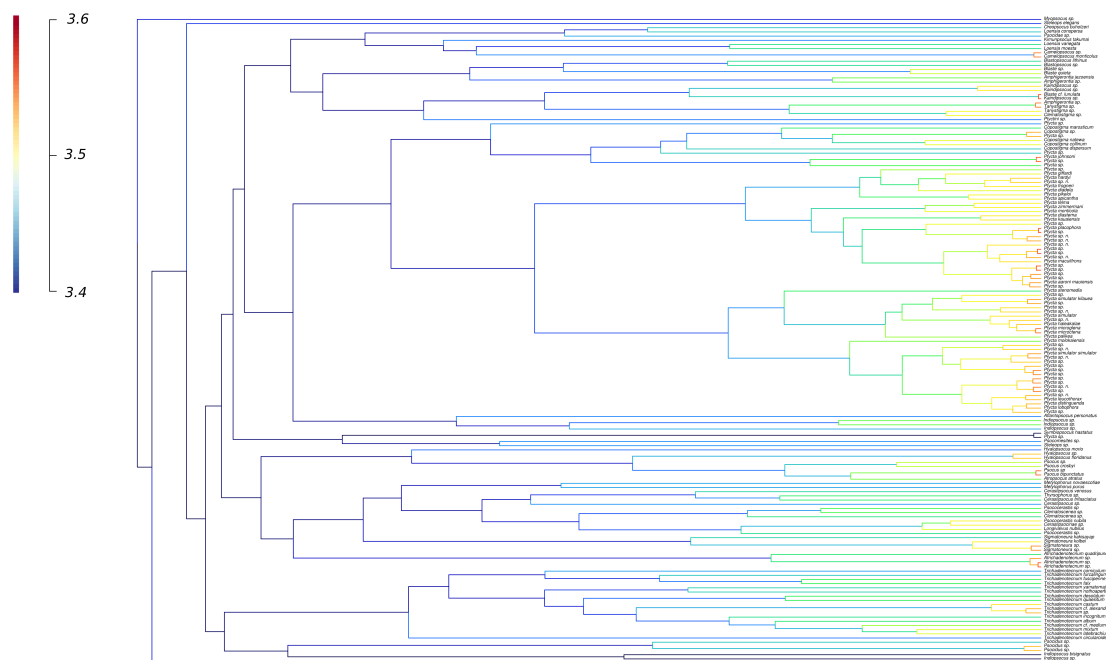


Figura 3. Patrón de diversificación de Psocidae. El color de las ramas en cada punto a lo largo de las ramas corresponde a la tasa de especiación instantáneas inferidas de un escenario promedio.

Los análisis de calibración molecular indicaron la mayoría de eventos de divergencias profundas (supragenericas) para Psocidae en un rango temporal estrecho, entre los 25 y 50 Ma indicando una probable gran radiación de los linajes modernos durante el Paleogeno. El contexto temporal en las filogenias de Psocidae ha sido pobremente investigado y los únicos análisis realizados han sido resultado de evidencia fósil (Smithers 1972) ó dataciones absolutas en linajes particulares (Bess *et al.* 2014). Se desconoce totalmente la dinámica de los linajes extintos, pues efectos metodológicos asociados a las calibraciones moleculares (*eg. pull of the present*) impiden el discernimiento objetivo entre (i) el MRCA de los grupos actuales y (ii) aquel correspondiente tanto a linajes extintos como modernos. El fósil más antiguo registrado para Psocidae ha sido datado del Jurásico Tardío (ca. 152 Ma; Grimaldi & Engel 2005), pero además de no ser posible su asignación a grupos modernos, la falta de una revisión detallada de la morfología fósil limita su utilidad en aspectos filogenéticos (Parham & Donoghue 2011, Ho & Phillips 2009).

Los *Ptycta* Hawaianos, en particular, han sido objeto de estudios evolutivos por la intrínseca importancia que los linajes insulares presentan (Emerson 2002). La calibración fósil generada en los análisis presentados en el presente trabajo estimaron una divergencia para el MRCA de los linajes Hawaiianos hace aproximadamente 17 Ma (6-21 Ma HPD), lo cual contrasta con lo

propuesto por Bess *et al.* (2014) para el mismo nodo en al menos 7 Ma. Los nodos restantes son también significativamente más jóvenes en la datación biogeográfica. Bess *et al.* (2014) realizaron una contribución meritoria sobre la biogeografía histórica de este linaje, como un complemento con metodologías actuales a los trabajos previamente desarrollados en la cadena de islas (Chui & Thornton 1972; Thornton *et al.* 1990, Thornton 1981, 1984, 1990), pero los tiempos de divergencia son fuertemente dependientes del modelo que se use en las reconstrucciones biogeográficas (Heads 2010, Kocher 2004) y calibraciones basadas en tiempos de emergencia de islas son consideradas como limites fuertes no objetivos para realizar dataciones filogenéticas, pues debido a la ausencia de evidencia vehemente que soporte un efecto biológico directo e inmediato. Es decir, un linaje puede, por ejemplo, divergir en el continente, dispersarse tras la emergencia de la isla y radiar (evolutiva o adaptativamente), lo cual no apoya la constricción temporal establecida con el surgimiento de la isla (Forest 2009, Goswami & Upchurch 2010, Heads 2005, 2010). Bajo el nuevo paradigma, la divergencia de los diferentes linajes de *Ptycta* hawaianos ocurrió previo a la emergencia de las islas lo cual es soportado por la dinámica geológica previa en la cadena de montes sumergidos Hawái-Emperador (Román-P, ined.) y apoyado por resultados obtenidos en otras investigaciones para otros sistemas de islas (Rassmann 1997, Hipsley & Müller 2014).

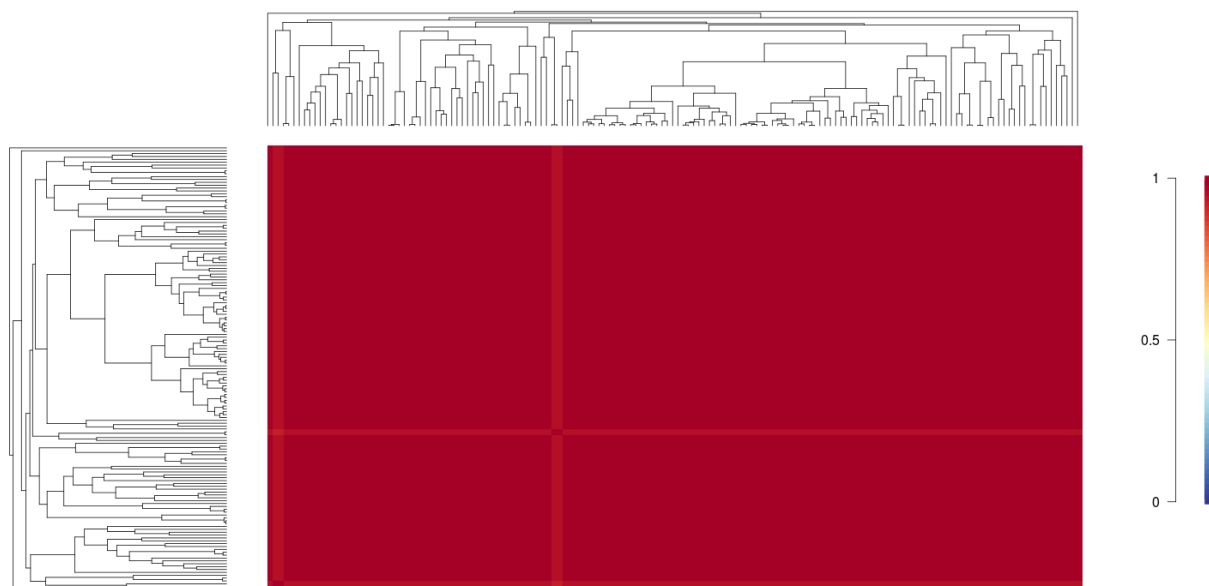


Figura 4. Patrón de diversificación de Psocidae. El color de las ramas en cada punto a lo largo de las ramas corresponde a la tasa de especiación instantáneas inferidas de un escenario promedio.

Otro linaje de psocidos que exhibe peculiaridades biológicas y donde han sido realizadas remarcables aseveraciones sobre su evolución es Thyrsopterini *s. str.* La inclusión del marco temporal permite enriquecer la discusión y soportar o rechazar algunas hipótesis previamente establecidas. Esta tribu surgió durante el Cenozoico, hace aproximadamente 24 Ma (16.56-32.66 Ma HPD), invalidando la propuesta de Mockford (2004) sobre el efecto directo de la fragmentación continental entre África y Suramérica sobre la divergencia de este clado (Mockford 1992; New 1978; Román-P *et al.* Ined a). En cambio, las características temporales y de diversidad en este linaje permiten hipotetizar la probable influencia de las variaciones ambientales en las tierras bajas de la pan-Amazonia, donde el grupo alcanza actualmente sus máximos de riqueza. Los cambios alternos en las condiciones fluviales probablemente influenciaron eventos esporádicos de especiación alopátrica como consecuencia de fluctuaciones en las conexiones terrestres (Hoorn *et al.* 2010) y potenciados por la incapacidad de los thyrsopterinos para realizar vuelos largos (Thornton & Harrell 1965, Thornton 1964). Los resultados de diversificación molecular indicaron un solo régimen evolutivo para Psocidae, sin implicar de forma directa la evolución constante del linaje. En este sentido, si se contrasta la diversidad morfológica del grupo (Yoshizawa *et al.* 2011, Yoshizawa & Johnson 2008), las tendencias fenotípicas yuxtapuestas y los problemas taxonómicos surgidos a partir de

la amplia variación morfológica (Li 2002, Lienhard & Smithers 2002, Yoshizawa & Johnson 2008), se hace evidente que el aporte mayoritario a la diversificación para la familia ha sido a nivel morfológico como el resultado de presiones evolutivas en ambientes locales. Esto indica posiblemente (i) el surgimiento de caracteres por evolución convergente o paralela como solución ante presiones evolutivas similares (*eg.* gigantismo en Sigmatorini y Thyrsopterini; Doolittle 1994), (ii) la escasa concordancia taxonómica-filogenética, (iii) la discordancia entre hipótesis morfológicas y moleculares (Yoshizawa & Johnson 2014) entre otras. Por otro lado, se reconoce que en insectos de vida libre como Psocidae, las tasas evolutivas son significativamente inferiores a las de grupos especializados parásitos o parasitoides, en los cuales existen incluso *host races* con identidad evolutiva particular (Hawthorne & Via 2001; Janz *et al.* 2006).

Por último, los aspectos taxonómicos discutidos en el presente documento, evidencian la amplitud y extensión de los trabajos que han sido desarrollados en Psocidae por más de 150 años. Los aportes modernos al conocimiento de la familia deben poder ser comparados con estos y permitir una relativa complementariedad o una discusión objetiva sobre las diferencias, pues aunque los paradigmas y métodos cambien, no debe desconocerse la importancia de la concepción histórica. En este sentido, aunque los datos moleculares han aportado valiosa información sobre

las relaciones y la historia evolutiva de los linajes que conforman Psocidae, su uso aislado sin un soporte morfológico claro impiden en la actualidad su uso, sacrificando el pragmatismo por clasificaciones a partir de nueva evidencia. Por otro lado, la calibración molecular establecida para la familia dio pistas sobre los posibles eventos que pudieron haber modelado la diversidad en los diferentes linajes: fluctuaciones ambientales de la pan-Amazonia en *Thyrsophorini*, eventos de dispersión reciente para *Thyrsopsocopsis thortoni* y emergencias asincrónicas de islas en la cadena Hawaii-Emperador para los *Ptycta* Hawaiianos. Las tasas de diversificación no mostraron cambios en el linaje, posiblemente por la historia de vida de Psocidae, o quizá por presentar cambios marcados en mayor medida a nivel morfológico.

AGRADECIMIENTOS

Doy las gracias a mis padres Yocasta Palacios y Cesar Román, quienes con su invaluable y continuo apoyo han siempre permitido mi crecimiento personal y académico. A Carlos Román por su compañía y

apoyo. A Daniela Moraga por su dedicación, cariño y apoyo con algunas ilustraciones. Le agradezco a AN García-Aldrete por su cordialidad, accesibilidad y excepcional ánimo para permitir la generación de nuevo conocimiento en la psocidología, también por sus invaluable consejos y enseñanzas. A A. Neto por lo ánimos y siempre indicar críticas objetivas a mis trabajos. Agradezco a Jun Ishida, Sara Fernandez y Monica Hernandez por sus invaluable contribuciones, y de igual forma a todas las personas que han aportado al desarrollo de este trabajo de grado. A J.J. Tavera y M. del Rosario Castañeda por las discusiones. También a N. Toro por permitir el acceso al Laboratorio de Biología Molecular en la Universidad del Valle; a A. Zaldivar y a todos los integrantes del laboratorio Zaldivar-Riverón de la UNAM (México) por su acompañamiento y estar siempre prestos a ayudarme. Por último, este trabajo no sería posible sin los aportes de K. Yoshizawa, C. Lienhard, X. Liu, F. Liang, las correcciones de D. C. Taphorn y discusiones en el Grupo de Investigaciones Entomológicas (G.I.E.), además a todos los desarrolladores de los paquetes libres empleados para análisis filogenéticos, la redacción del documento y diagramado.

LITERATURA CITADA

- Archibald, J., Mort, M. and Crawford, D. (2003), "Bayesian inference of phylogeny: a non-technical primer", *Taxon*, Vol. 52 No. 2, pp. 187–191.
- Ayres, D., Darling, A., Zwickl, D., Beerli, P., Holder, M., Lewis, P., Huelsenbeck, J., et al. (2012), "BEAGLE: an application programming interface and high-performance computing library for statistical phylogenetics.", *Systematic biology*, Vol. 61 No. 1, pp. 170–173.
- Badonnel, A. (1951), "Insectes superieurs et Hémiptéroödes", *Traité de zoologie*, V. 10, pp 139- 145. Masson, Paris.
- Badonnel, A. (1986), "Psocoptères de Colombie (Insecta, Psocoptera)", *Spixiana*, Vol. 9, pp. 179–223.
- Benson, D., Karsch-Mizrachi, I., Lipman, D., Ostell, J., Rapp, B. and Wheeler, D. (2000), "GenBank", *Nucleic Acids Research*, Vol. 28 No. 1, pp. 15–18.
- Bess, E. (2011), Biogeography and phylogenetics of Hawaiian bark lice. Ph. D. Graduate College of the University of Illinois at Urbana-Champaign.
- Bess, E., Catanach, T. and Johnson, K. (2014), "The importance of molecular dating analyses for inferring Hawaiian biogeographical history: A case study with bark lice (Psocidae: *Ptycta*)", *Journal of Biogeography*, Vol. 41 No. 1, pp. 158–167.
- Bess, E. and Yoshizawa, K. (2007), "Redefinition of *Ptycta* Enderlein (Psocodea: 'Psocoptera': Psocidae) and taxonomic revision of the Japanese species", *Entomological Science*, Vol. 10 No. 3, pp. 279–290.
- Bouckaert, R., Heled, J. and Kühnert, D. (2014), "BEAST 2: a software platform for Bayesian evolutionary analysis", *PLoS Comput Biol*, Vol. 10 No. 4, p. e1003537.
- Carter, J., Altaba, C., Anderson, L., Campbell, D., Fang, Z., Harries, P. and Skelton, P. (2015), "The paracladistic approach to phylogenetic taxonomy", *Paleontological Contributions*, Vol. 12, pp. 1–9.
- Castresana, J. (2002), *Gblocks*, v. 0.91 b. online version available at: <http://molevol.cmima.csic.es/castresana>. (accessed 20 June 2015)
- Cheon, S. and Liang, F. (2009), "Bayesian phylogeny analysis via stochastic approximation Monte Carlo", *Molecular phylogenetics and evolution*, Vol. 53 No. 2, pp. 394–403.

- Chui, V. and Thornton, I.W.B. (1972), "A numerical taxonomic study of the endemic *Ptycta* species of the Hawaiian Islands (Psocoptera: Psocidae)", *Systematic Biology*, Vol. 20 No. 1, pp. 7–22.
- Condamine, F., Nagalingum, N., Marshall, C. and Morlon, H. (2015), "Origin and diversification of living cycads: a cautionary tale on the impact of the branching process prior in Bayesian molecular dating", *BMC Evolutionary Biology*, Vol. 15 No. 56, pp. 1–18.
- Doolittle, R. (1994), "Convergent evolution: the need to be explicit", *Trends in Biochemical Sciences*, Vol. 19 No. 1, pp. 15–18.
- Drummond, A., Suchard, M., Xie, D. and Rambaut, A. (2012), "Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7", *Molecular biology and evolution*, Vol. 29 No. 1, pp. 1969–1973.
- Emerson, B. (2002), "Evolution on oceanic islands: molecular phylogenetic approaches to understanding pattern and process.", *Molecular ecology*, Vol. 11 No. 6, pp. 951–966.
- Enderlein, (1910), "Eine Dekade neuer Copeognathengattungen", *Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin*, Vol. 2 No. 1, p. 64.
- Enderlein, G. (1911), "Die fossilen copeognathan und ihre phylogenie", *Palaeontographica*, Vol. 58, pp. 279–360.
- Enderlein, G. (1925), "Beiträge zur Kenntnis der Copeognathen IX", *Konowia*, Vol. 4 No. 1, pp. 97–108.
- Forest, F. (2009), "Calibrating the Tree of Life: fossils, molecules and evolutionary timescales", *Annals of Botany*, Vol. 104 No. 5, pp. 189–194.
- García-Aldrete, A. (1981), "A New Mexican *Steleops* (Psocoptera: Psocidae)", *Revista de Biología Tropical*, Vol. 29 No. 1, pp. 133–137.
- García-Aldrete, A. (1995a), "Species of *Steleops* (Psocoptera: Psocidae) of the Tambopata Reserved Zone, Madre de Dios, Peru", *Anales del Instituto de Biología serie Idots*, Vol. 66 No. 2, pp. 189–196.
- García-Aldrete, A. (1995b), "Two new lichenoid Mexican species of *Steleops* (Psocoptera: Psocidae)", *Redia*, Vol. 78 No. 1, pp. 13–18.
- García-Aldrete, A.N., Lienhard, C. and Mockford, E.L. (Eds.) (2004), *Thorntoniana: a commemorative volume for Ian WB Thornton (1926-2002)*, Mexico D.F.
- García-Aldrete, A. and Menchaca, L. (1981), "Un nuevo *Steleops* Boliviano (Psocoptera: Psocidae)", *Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México Serie Zoología*, Vol. 52 No. 1, pp. 115–118.
- García-Aldrete, A. and Román-P, C. (n.d.). "A new Neotropical genus of Blastini (Psocodea: 'Psocoptera': Psocidae: Amphigerontiinae)", *Zootaxa*.
- Gascuel, O. (2005), *Mathematics of evolution and phylogeny*, First edition, Oxford University Press, New York, pp. 1–32.
- González Obando, R., García Aldrete, A. and Carrejo, N. (2011a), "A new species of *Steleops* Enderlein, and a Colombian record of *S. pulcher* New (Psocodea: 'Psocoptera': Psocidae)", *Zootaxa*, Vol. 2735, pp. 23–27.
- González Obando, R., García Aldrete, A. and Carrejo, N. (2011b), "New species of *Steleops* (Psocodea: 'Psocoptera': Psocidae) from Brazil, Colombia, Mexico and Peru", *Zootaxa*, Vol. 3647 No. 4, pp. 555–566.
- Goswami, A. and Upchurch, P. (2010), "The dating game: a reply to Heads (2010)", *Zoologica Scripta*, Vol. 39 No. 4, pp. 406–409.
- Gould, S. (1977), *Ontogeny and phylogeny*, Belknap Press of Harvard University Press, Massachusetts.
- Grimaldi, D. and Engel, M. (2005), *Evolution of the Insects*, Cambridge University Press.
- Hawthorne, D. and Via, S. (2001), "Genetic linkage of ecological specialization and reproductive isolation in pea aphids.", *Nature*, Vol. 412 No. 6850, pp. 904–907.
- Heads, M. (2005), "Dating nodes on molecular phylogenies: a critique of molecular biogeography", *Cladistics*, Vol. 22 No. 1, pp. 62–78.
- Heads, M. (2010), "Old taxa on young islands: a critique of the use of island age to date island-endemic clades and calibrate phylogenies", *Systematic Biology*, Vol. 60 No. 2, pp. 204–218.
- Hipsley, C. and Müller, J. (2014), "Beyond fossil calibrations: realities of molecular clock practices in evolutionary biology", *Frontiers in genetics*, Vol. 5 No. 138.
- Ho, S. and Phillips, M. (2009), "Accounting for calibration uncertainty in phylogenetic estimation of evolutionary divergence times", *Systematic Biology*, Vol. 58 No. 3, pp. 367–380.

- Hofacker, I. (2003), “Vienna RNA secondary structure server”, *Nucleic acids research*, Vol. 31 No. 13, pp. 3429–3431.
- Hoorn, C., Wesselingh, F., ter Steege, H., Bermudez, M., Mora, A., Sevink, J., Sanmartín, I., et al. (2010), “Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity.”, *Science (New York, N.Y.)*, Vol. 330 No. 6006, pp. 927–931.
- Huelsenbeck, J., Ronquist, F., Nielsen, R. and Bollback, J. (2001), “Bayesian inference of phylogeny and its impact on evolutionary biology”, *Science*, Vol. 294 No. 5550, pp. 2310–2314.
- Hughes, C. and Eastwood, R. (2006), “Island radiation on a continental scale: exceptional rates of plant diversification after uplift of the Andes”, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Vol. 103 No. 27, pp. 10334–10339.
- Janz, N., Nylin, S. and Wahlberg, N. (2006), “Diversity begets diversity: host expansions and the diversification of plant-feeding insects.”, *BMC evolutionary biology*, Vol. 6 No. 1, p. 4.
- Johnson, K. and Holland, B. (2012), “Supermatrices, supertrees and serendipitous scaffolding: Inferring a well-resolved, genus-level phylogeny of Styphelioideae (Ericaceae) despite missing data”, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, Vol. 62 No. 1, pp. 146–158.
- Johnson, K. and Mockford, E. (2003), “Molecular systematics of Psocomorpha (Psocoptera)”, *Systematic Entomology*, Vol. 28 No. 1, pp. 409–440.
- Johnson, K., Yoshizawa, K. and Smith, V. (2004), “Multiple origins of parasitism in lice”, *Proceedings of the Royal Society of London (B)*, Vol. 271 No. 1550, pp. 1771–1776.
- Katoh, K., Misawa, K., Kuma, K. and Miyata, T. (2002), “MAFFT: a novel method for rapid multiple sequence alignment based on fast Fourier transform”, *Nucleic acids research*, Vol. 30 No. 14, pp. 3059–3066.
- Kentjowati, E. and New, T. (2010), “The subfamily Amphigerontiinae (Insecta: Psocoptera: Psocidae) in Sumatra, Indonesia, with descriptions of nine new species”, *Zootaxa*, Vol. 2436, pp. 1–27.
- Kentjowati, E., Thornton, I.W.B. and New, T. (2002), “The Psocidae (Insecta: Psocoptera) of Java and the eastern islands of Indonesia”, *Invertebrate Systematics*, Vol. 16, pp. 107–176.
- Kocher, T. (2004), “Adaptive evolution and explosive speciation: the cichlid fish model”, *Nature Reviews Genetics*, Vol. 5 No. 4, pp. 288–298.
- Lanfear, R., Calcott, B., Ho, S. and Guindon, S. (2012), “PartitionFinder: combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses”, *Molecular biology and evolution*, Vol. 29 No. 6, pp. 1695–1701.
- Larson, A. (1998), “The comparison of morphological and molecular data in phylogenetic systematics”, *Molecular approaches to ecology and evolution*, Birkhäuser Basel, Basel, pp. 275–296.
- Lewis, P. and Swofford, D. (2001), “Back to the future: Bayesian inference arrives in phylogenetics”, *Trends in Ecology & Evolution*, Vol. 16 No. 11, pp. 600–601. Li, F. (2002), *Psocoptera of China*, Science Press, Beijing, China Science and Technology Press, Beijing.
- Lienhard, C. (1998), *Psocoptères euro-méditerranéens*, Fédération française des Sociétés de Sciences naturelles.
- Lienhard, C. (2008a), “Order Psocoptera”, in Harten, van A. (Ed.), *Arthropod fauna of the United Arab Emirates*, Vol. 1, Dar Al Ummah Printing, Abu Dhabi, pp. 104–132.
- Lienhard, C. (2008b), “Two unusual new psocids from Vietnam (Psocodea: Psocoptera’: Caeciliusidae and Psocidae)”, *Revue suisse de Zoologie*, Vol. 115, pp. 497–508.
- Lienhard, C. and Smithers, C.N. (2002), *Psocoptera (Insecta): World catalogue and bibliography*. Museum d’histoire naturelle, Geneva.
- Liu, L., Li, F. and Liu, Z. (2011a), “*Symbiopsocus* Li (Psocoptera: Psocidae), with a new species from China”, *Zootaxa*, Vol. 2780, pp. 63–68.
- Liu, L., Li, F. and Liu, Z. (2011b), “The genus *Sigmatoneura* Enderlein (Psocoptera: Psocidae), with two new species from China”, *Zootaxa*, No. 2999, pp. 33–41.
- Liu, L., Li, F. and Liu, Z. (2014), “A new species of *Symbiopsocus* Li (Psocodea: ‘Psocoptera’: Psocidae) from Taiwan, China, with a revised checklist and key to species”, *Zootaxa*, Vol. 3774 No. 3, pp. 289–294.
- Liu, L., Yoshizawa, K., Li, F. and Liu, Z. (2012), “A review of the genus *Neopsocopsis* (Psocodea, ‘Psocoptera’, Psocidae), with one new species from China”, *ZooKeys*, pp. 28–46.

- Liu, L., Yoshizawa, K., Li, F. and Liu, Z. (2013), “*Atrichadenoctenum multispinosus* sp. n. (Psocoptera: Psocidae) from southwestern China, with new synonyms and new combinations from *Psocomesites* and *Clematostigma*”, *Zootaxa*, Vol. 3701 No. 4, pp. 460–466.
- Losos, J., Baum, D. and Futuyma, D. (2013), *The Princeton guide to evolution*, Princeton University Press, Princeton.
- Löytynoja, A. and Goldman, N. (2010), “webPRANK: a phylogeny-aware multiple sequence aligner with interactive alignment browser”, *BMC bioinformatics*, Vol. 11 No. 1, p. 579.
- Maddison, W. and FitzJohn, R. (2015), “The unsolved challenge to phylogenetic correlation tests for categorical characters”, *Systematic biology*, Vol. 64 No. 1, pp. 127–136.
- McCabe, T. (2011), “Reconciling evolutionary theory and taxonomic practice”, *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Biology*, Vol. 49 No. 4, pp. 257–265.
- Meinander, M. (1981), “Descriptions of three Mediterranean Psocidae: *Blaste hilaris* (Navas, 1907), *Neopsocopsis aegyptiacus* n. sp. and *Ptycta hispanica* n. sp. (Psocoptera)”, *Entomologica Scandinavica*, Vol. 12 No. 4, pp. 448–452.
- Mendelson, T. and Shaw, K. (2005), “Sexual behaviour: rapid speciation in an arthropod.”, *Nature*, Vol. 433 No. 7024, pp. 375–376.
- Mikac, K. and Clarke, G. (2006), “Tracing the geographic origin of the cosmopolitan parthenogenetic insect pest *Liposcelis bostrychophila* (Psocoptera: Liposcelididae)”, *Bulletin of entomological research*, Vol. 96 No. 5, pp. 523–530.
- Mikac, K. and FitzSimmons, N. (2010), “Genetic structure and dispersal patterns of the invasive psocid *Liposcelis decolor* (Pearman) in Australian grain storage systems”, *Bulletin of entomological research*, Vol. 100 No. 5, pp. 521–527.
- Miller, M., Pfeiffer, W. and Schwartz, T. (2010), “Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees”, *Gateway Computing Environments Workshop (GCE)*, pp. 1–8.
- Misof, B., Liu, S., Meusemann, K., Peters, R.S., Donath, A., Mayer, C., Frandsen, P.B., *et al.*, (2014), “Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution.”, *Science (New York, N.Y.)*, United States, Vol. 346 No. 6210, pp. 763–767.
- Mockford, E. (1975), “Genus *Eremopsocus* McLachlan: Distinction From *Cerastipsocus* Kolbe and Review of Species (Psocoptera: Psocidae)”, *Psyche: A Journal of Entomology*, Vol. 82 No. 2, pp. 244–258.
- Mockford, E. (1981), “Systematics of New World genera of *Cerastipsocini* and species of *Psococerastis* Pearman (Psocoptera: Psocidae: *Cerastipsocinae*)”, *Transactions of the American Entomological Society*, Vol. 107 No. 3, pp. 249–298.
- Mockford, E. (1984a), “Systematic study of the genus *Camelopsocus* with descriptions of three new species (Psocoptera: Psocidae)”, *Pan-Pacific entomologist*, Vol. 60, pp. 193–212.
- Mockford, E. (1984b), “Systematics of the *Blaste posticata* complex with descriptions of three new species (Psocoptera: Psocidae)”, *Florida Entomologist*, Vol. 67 No. 4, pp. 548–566.
- Mockford, E. (1992), “Taxonomy of the Thyrsochorine barklice of Panama (Psocoptera: Psocidae: Thyrsochorinae)”, in Quintero, D. and Aiello, A. (Eds.), *Insects of Panama and Mesoamerica*, Oxford University Press, Oxford, pp. 257–270.
- Mockford, E. (1993), *North American Psocoptera (Insecta)*, Sandhill Crane Press, Gainesville.
- Mockford, E. (1996), “New species and records of Psocoptera from northern Venezuela”, *Tropical Zoology*, Vol. 2 No. Special Issue, pp. 1–9.
- Mockford, E. (2002), “The *Blastopsocus semistriatus* species complex in the United States and Canada (Psocoptera: Psocidae)”, *Journal of the New York Entomological Society*, Vol. 110 No. 3/4, pp. 351–364.
- Mockford, E. (2004), “A new genus and species of thyrsochorine psocids (Insecta: Psocoptera: Psocidae: Thyrsochorinae) from Vietnam”, in Garcia-Aldrete, A.N., Lienhard, C. and Mockford, E.L. (Eds.), *Thorntoniana: a commemorative volume for Ian WB Thornton (1926-2002)*, Mexico D.F., pp. 151–158.
- Mockford, E. and Anonby, J. (2007), “Taxonomy of the species of *Amphigerontia* (Psocoptera: Psocidae) of the Rocky Mountains of the United States and Canada”, Vol. 109, pp. 700–714.
- Nee, S., May, R. and Harvey, P. (1994), “The reconstructed evolutionary process”, *Philosophical Transactions of The Royal Society*, Vol. 344 No. 1309, pp. 305–311.

- New, T. (1978a), “An appraisal of the Thyrsopterinae stat.nov. (Psocoptera, Psocidae) and of its constituent genera from the Neotropics”, *Systematic Entomology*, Vol. 3 No. 1, pp. 35–49.
- New, T. (1978b), “Notes on some oriental genera of Cerastipsocinae (Psocoptera: Psocidae)”, *Oriental Insects*, Vol. 12, pp. 43–48.
- New, T. and Lienhard, C. (2007), *The Psocoptera of Tropical South East Asia*, BRILL.
- Nijhout, H. (2015), “A Developmental-Physiological Perspective on the Development and Evolution of Phenotypic Plasticity”, *Conceptual Change in Biology*, Vol. 307, pp. 147–173.
- O’Halloran, D. (2014), “A practical guide to phylogenetics for non experts”, *JoVE (Journal of Visualized Experiments)*, Vol. 84, p. e50975.
- Parham, J. and Donoghue, P. (2011), “Best practices for justifying fossil calibrations”, *Systematic Biology*, Vol. 61 No. 2, pp. 346–359.
- Peres-Neto, P. and Kembel, S. (2015), “Phylogenetic gradient analysis: environmental drivers of phylogenetic variation across ecological communities”, *Plant Ecology*, Vol. 216 No. 5, pp. 709–724.
- Pybus, O. and Harvey, P. (2000), “Testing macro-evolutionary models using incomplete molecular phylogenies.”, *Proceedings Biological sciences/The Royal Society*, Vol. 267 No. 1459, pp. 2267–2272.
- Qin, M., Li, Z. and KucEROVÁ, Z. (2008), “Rapid discrimination of the common species of the stored product pest *Liposcelis* (Psocoptera: Liposcelididae) from China and the Czech Republic, based on”, *European Journal of idots*, Vol. 105 No. 4, pp. 713–717.
- R Core Team. (2013), “*R: A Language and Environment for Statistical Computing*”, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, available at: <http://www.r-project.org/>.
- Rabosky, D. (2006), “Likelihood methods for detecting temporal shifts in diversification rates”, *Evolution*, The Society for the Study of Evolution, Vol. 60 No. 6, p. 1152.
- Rabosky, D. (2014), “Automatic detection of key innovations, rate shifts, and diversity-dependence on phylogenetic trees.”, *PloS one*, Public Library of Science, Vol. 9 No. 2, p. e89543.
- Rabosky, D., Grundler, M., Anderson, C., Title, P., Shi, J., Brown, J., Huang, H., et al. (2014), “BAMMtools: an R package for the analysis of evolutionary dynamics on phylogenetic trees”, (Kembel, S., Ed.). *Methods in Ecology and Evolution*, Vol. 5 No. 7, pp. 701–707.
- Rabosky, D. and Matute, D. (2013), “Macroevolutionary speciation rates are decoupled from the evolution of intrinsic reproductive isolation in *Drosophila* and birds”, *Proceedings of the National Idots*, Vol. 110 No. 38, pp. 15354–15359.
- Rambaut, A., Suchard, M., Xie, D. and Drummond, A. (2015), “*Tracer, version 1.6*”, [//beast.bio.ed.ac.uk/Tracer](http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer).
- Rannala, B. (2002), “Identifiability of parameters in MCMC Bayesian inference of phylogeny”, *Systematic Biology*, Vol. 51 No. 5, pp. 754–760.
- Rassmann, K. (1997), “Evolutionary age of the Galápagos iguanas predates the age of the present Galápagos islands.”, *Molecular phylogenetics and evolution*, Vol. 7 No. 2, pp. 158–172.
- Reck-Kortmann, M. and Silva-Arias, G. (2014), “Multilocus phylogeny reconstruction: new insights into the evolutionary history of the genus *Petunia*”, *Molecular phylogenetics and evolution*, Vol. 81, pp. 19–28.
- Requena, G., Buzatto, B. and Machado, G. (2007), “Habitat use, phenology, and gregariousness of the Neotropical psocopteran *Cerastipsocus sivorii* (Psocoptera: Psocidae)”, *Sociobiology*, Vol. 49, pp. 197–214.
- Ricklefs, R. (2007), “Estimating diversification rates from phylogenetic information”, *Trends in Ecology & Evolution*, Elsevier, Vol. 22 No. 11, pp. 601–610.
- Ritchie, M. and Garcia, C. (2005), “Evolution of Species: Explosive speciation in a cricket”, *Heredity*, Vol. 95, pp. 5–6.
- Roesler, R. (1940), “Neue Copeognathen”, *Arbeiten über morphologische und taxonomische Entomologie aus Berlin-Dahlem*, Vol. 7, pp. 236–244.
- Roesler, R. (1943a), “Die Gattungen der Copeognathen Stettiner”, *Entomologische Zeitung*, Vol. 105, pp. 117–166.
- Roesler, R. (1943b), “Über einige Copeognathengenera”, *Stettiner Entomologische Zeitung*, p. 13.
- Román-P, C. (ined.). “Molecular clocks and island biological evolution: coupling ‘space, time’ with ‘form, tempo and mode’”, *Revista Chilena de Historia Natural*.

- Román-P, C., García Aldrete, A. and González Obando, R. (2014), “Elaphopsocoides, a new genus of Psocidae (Psocodea: Psocoptera) from Valle del Cauca, Colombia”, *Zootaxa*, Vol. 3873 No. 1, pp. 93–100.
- Román-P, C., García-Aldrete, A. and González Obando, R. (ined. a). “Unraveling the biogeographical paradigm of Thyrsopterini (Psocodea: 'Psocoptera': Psocinae): a new Neotropical species of Thyrsopteropsis”, *Zookeys*.
- Román-P, C., García-Aldrete, A. and González Obando, R. (ined. b). “The state of the art of the Psocidae taxonomy (Psocodea: 'Psocoptera') with a generic key”. Román-P, C., González Obando, R. and García-Aldrete, A. (2015), “The genus *Elaphopsocus* Roesler (Psocodea: 'Psocoptera': Psocidae) with six new species from Brazil and Colombia”, *Zootaxa*, Vol. 3957 No. 2, pp. 151–168.
- Ronquist, F. and Teslenko, M. (2012), “MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space”, *Systematic biology*, Vol. 61 No. 3, pp. 539–542.
- Slifer, E. and Sekhon, S. (1977), “Sense organs on the antennal flagellum of psocids (Insecta, Psocoptera).”, *Journal of morphology*, Vol. 151 No. 3, pp. 315–323.
- Smithers, C.N. (1972), “The classification and phylogeny of the Psocoptera”, *Memoirs of the Australian Museum*, Vol. 14, pp. 1–351.
- Smithers, C.N. (1980), “The position of *Sigmatoneura* Enderlein (Psocoptera: Psocidae)”, *The Australian Entomological Magazine*, Vol. 6 No. 5, p. 93.
- Smithers, C.N. (1983a), “A reappraisal of ‘*Clematostigma enderlein*’ with notes on related genera (Psocoptera: Psocidae)”, *The Australian Entomological Magazine*, Vol. 9 No. 5.
- Smithers, C.N. (1983b), “A new species of ‘*Lasiopsocus enderlein*’ (Psocoptera: Psocidae) from New South Wales”, *The Australian Entomological Magazine*, Vol. 10 No. 5, pp. 61–63.
- Smithers, C.N. (1990), “Keys to the families and genera of Psocoptera (Arthropoda, Insecta)”, *Technical reports of the Australian Museum, Australian Museum*, Sydney South, Vol. 2, pp. 1–82.
- Smithers, C.N. and Thornton, I.W.B. (1990), “Systematics and distribution of the Melanesian Psocidae (Psocoptera)”, *Invertebrate Systematics*, Vol. 3 No. 431, p. 468.
- Smorkatcheva, A. and Lukhtanov, V. (2014), “Evolutionary association between subterranean lifestyle and female sociality in rodents”, *Mammalian Biology - Zeitschrift für Säugetierkunde*, Vol. 79 No. 2, pp. 101–109.
- Stamatakis, A. (2008), “A rapid bootstrap algorithm for the RAxML web servers”, *Systematic Biology*, Vol. 57 No. 5, pp. 758–771.
- Thornton, I.W.B. (1964), “Air-borne Psocoptera trapped on ships and aircraft”, *Pacific Insects*, Vol. 6, pp. 285–291.
- Thornton, I.W.B. (1981), “The Psocoptera of the Hawaiian Islands. I-II. Introduction and The nonendemic fauna”, *Pacific Insects (USA)*, Vol. 23 No. 1-2, pp. 1–49.
- Thornton, I.W.B. (1984), “Psocoptera of the Hawaiian Islands. III. The endemic *Ptycta* complex (Psocidae): systematics, distribution, and evolution”, *International journal of entomology*, Vol. 26, pp. 1–128.
- Thornton, I.W.B. (1990a), Thornton, I.W.B. (1990a), *Psocoptera of the Hawaiian Islands. IV. The endemic genus Palistreptus (Elipsocidae): systematics, distribution, and evolution*, *Bishop Museum bulletins in entomology*, Honolulu.
- Thornton, I.W.B. (1990b), *Psocoptera of the Hawaiian Islands*, Bernice Pauahi Bishop Museum, Bishop Museum Press.
- Thornton, I.W.B. and Harrell, J. (1965), “Air-borne Psocoptera trapped on ships and aircraft, 2-Pacific ship trappings, 1963-64”, *Pacific Ins*, Vol. 7, pp. 700–702.
- Thornton, I.W.B., New, T., Zann, A. and Rawlinson, P. (1990), “Colonization of the Krakatau Islands by animals: a perspective from the 1980s”, *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, Vol. 328 No. 1245, pp. 131–165.
- Wahlberg, N. (2005), “Synergistic effects of combining morphological and molecular data in resolving the phylogeny of butterflies and skippers”, *Proceedings B*, Vol. 272 No. 1572, pp. 1577–1586.
- Waterhouse, A.M. and Procter, J.B. (2009), “Jalview Version 2 - a multiple sequence alignment editor and analysis workbench”, *Bioinformatics*, Vol. 25 No. 9, pp. 1189–1191.
- Wei, D., Yuan, M.L. and Wang, Z.Y. (2011), “Sequence analysis of the ribosomal internal transcribed spacers region in psocids (Psocoptera: Liposcelididae) for phylogenetic inference and species discrimination”, *Journal of Economic Entomology*, Vol. 104 No. 5, pp. 1720–1729.

- Yoshizawa, K. (1998), "A new genus, *Atrichadenotecnum*, of the tribe Psocini (Psocoptera: Psocidae) and its systematic position", *Entomologica Scandinavica*, Vol. 29, pp. 199–209.
- Yoshizawa, K. (2001), "A systematic revision of Japanese *Trichadenotecnum* Enderlein (Psocodea: 'Psocoptera': Psocidae: Ptyctini), with redefinition and subdivision of the genus", *Invertebrate Systematics*, CSIRO PUBLISHING, Vol. 15 No. 2, pp. 159–204.
- Yoshizawa, K. (2002), "Phylogeny and higher classification of suborder Psocomorpha (Insecta: Psocodea: 'Psocoptera')", *Zoological Journal of the Linnean Society*, Vol. 136 No. 3, pp. 371–400.
- Yoshizawa, K. (2004), "Molecular phylogeny of major lineages of *Trichadenotecnum* and a review of diagnostic morphological characters (Psocoptera: Psocidae)", *Systematic Entomology*, Vol. 29 No. 3, pp. 383–394.
- Yoshizawa, K. (2005a), "On the systematic position of *Podopterocus* Banks and *Dinopsocus* Banks, with revised diagnosis of the genus *Sigmatoneura* Endelrlein (Psocodea: 'Psocoptera':)", *Revue suisse de Zoologie*, Vol. 112 No. 4, pp. 831–848.
- Yoshizawa, K. (2005b), "Morphology of Psocomorpha (Psocodea: 'Psocoptera')", *Insecta matsumurana. Series entomology. New series*, Vol. 62, pp. 1–44.
- Yoshizawa, K. (2010), "Systematic revision of the Japanese species of the subfamily Amphigerontiinae (Psocodea: 'Psocoptera': Psocidae)", *Insecta matsumurana. Series entomology*, Vol. 66, pp. 11–36.
- Yoshizawa, K., Bess, E. and Johnson, K. (2011), "Kaindipsocinae is a sister taxon to the rest of Psocidae (Insecta: Psocodea: 'Psocoptera')", *Invertebrate systematics*, Vol. 25 No. 2, pp. 81–90.
- Yoshizawa, K. and Johnson, K. (2006), "Morphology of male genitalia in lice and their relatives and phylogenetic implications", *Systematic Entomology*, Vol. 31 No. 2, pp. 350–361.
- Yoshizawa, K. and Johnson, K. (2008), "Molecular systematics of the barklouse family Psocidae (Insecta: Psocodea: 'Psocoptera') and implications for morphological and behavioral evolution.", *Molecular phylogenetics and evolution*, Vol. 46 No. 2, pp. 547–559.
- Yoshizawa, K. and Johnson, K. (2010), "How stable is the 'Polyphyly of Lice' hypothesis (Insecta: Psocodea)?: A comparison of phylogenetic signal in multiple genes", *Molecular Phylogenetics and Evolution*, Vol. 55 No. 3, pp. 939–951.
- Yoshizawa, K. and Johnson, K. (2014), "Phylogeny of the suborder Psocomorpha: congruence and incongruence between morphology and molecular data (Insecta: Psocodea: 'Psocoptera')", *Zoological Journal of the Linnean Society*, Vol. 171 No. 4, pp. 716–731.
- Yoshizawa, K. and Lienhard, C. (2010), "In search of the sister group of the true lice: A systematic review of booklice and their relatives, with an updated checklist of Liposcelididae (Insecta: Psocodea)", *Arthropod systematics & phylogeny*, Vol. 62 No. 2, pp. 181–195.
- Yoshizawa, K. and Lienhard, C. (2015), "Synonymy of *Cryptopsocus* Li with *Trichadenotecnum* Enderlein (Insecta: Psocodea: 'Psocoptera': Psocidae) and description of three new species", *Zootaxa*, Vol. 3957 No. 4, pp. 480–488.
- Yoshizawa, K. and Mockford, E. (2012), "Redescription of *Symbiopsocus hastatus* Mockford (Psocodea: "Psocoptera": Psocidae), with first description of female and comments on the genus.", *Insecta matsumurana. Series entomology: Journal of the Faculty of Agriculture Hokkaido University*, Vol. 68, pp. 133–141.

Tabla 1. Numeros de accesoión para las secuencias de Psocidae analizadas en presente trabajo.

Taxa	Gen						
	12s	16s	18s	COI	H3	ND5	WG
<i>Amphigerontia jezoensis</i>	EF662233	EF662104	AY630546	EF662067	EF662143	-	EF662189
<i>Amphigerontia sp.</i>	KF651948	KF499262	EF662266	EF662068	EF662144	-	EF662190
	EF662234	EF662105		KF651829			KF651710
<i>Atlantopsocus personatus</i>	EF662250	EF662123	EF662279	-	-	-	-
<i>Atrichadenotecnum quadripunctatum</i>	AY374622	AY374572	AY374588	AY374555	EF662157	AY374605	EF662203
<i>Atrichadenotecnum sp.</i>	-	EF662116	EF662273	EF662079	EF662156	-	EF662202
			AY630551				GU569370
<i>Atropsocus atratus</i>	EF662244	EF662117	EF662274	EF662080	EF662158	-	EF662204
<i>Blaste cf. lunulata</i>	JF820378	JF820381	-	JF820373	-	-	JF820383
<i>Blaste quieta</i>		EF662106	AY630547	EF662069	EF662145	-	-
<i>Blaste sp.</i>	EF662235	EF662107	EF662267	EF662070	EF662146	-	EF662191
<i>Blastopsocus lithinus</i>	AY275313	AY275363	AY275338	AY275288	EF662147	-	EF662192
<i>Blastopsocus sp.</i>	-	EF662108	EF662268	EF662071	EF662148	-	EF662193
<i>Camelopsocus monticolus</i>	-	EF662124	EF662280	EF662086	EF662165	-	EF662210
<i>Camelopsocus sp.</i>	KF651832	KF499146	JN797294	KF651713	-	-	KF651594
<i>Cerastipsocus sp.</i>	-	-	-	JN797359	JN797375	-	JN797328
<i>Cerastipsocus trifasciatus</i>	EF662237	EF662110	EF662270	EF662073	EF662150	-	EF662195
<i>Cerastipsocus venosus</i>	-	-	AY252141	-	-	-	-
<i>Clematoscenea sp.</i>	EF662238	EF662111	AY630560	EF662074	EF662151	-	EF662196
	JF820377	JF820380	JF820388		JF820387		
<i>Clematostigma sp.</i>	-	-	-	-	-	-	-
<i>Copostigma sp.</i>	-	-	EF662281	-	EF662166	-	-
<i>Copostigma collinum</i>	KF651897	KF499211	-	KF651778	-	-	KF651659
<i>Copostigma dispersum</i>	KF651898	KF499212	-	KF651779	-	-	KF651660
<i>Copostigma marosticum</i>	KF651833	KF499147	-	KF651714	-	-	KF651595
<i>Copostigma natewa</i>	KF651834	KF499148	-	KF651715	-	-	KF651596
<i>Copostigma sp.</i>	EF662251	EF662125	-	EF662089	-	-	EF662213
<i>Hemipsocus chloroticus</i>	AY139910	AY139957	AY630545	AY275290	AB919140	-	-
				AB919141	AB919055		GU569366
<i>Hemipsocus sp.</i>	EF662229	EF662100	AY630544	GU569252	EF662139	-	EF662184
		DQ104765		EF662063	DQ104792		EF662185
<i>Hyalopsocus floridanus</i>	EF662246	EF662119	EF662276	EF662082	EF662160	-	EF662206
<i>Hyalopsocus morio</i>	EF662245	EF662118	EF662275	EF662081	EF662159	-	EF662205
<i>Hyalopsocus sp.</i>	EF662247	EF662120	EF662277	EF662083	EF662161	-	EF662207
<i>Indiopsocus bisignatus</i>	EF662252	EF662126	EF662282	EF662087	EF662167	-	EF662211
<i>Indiopsocus sp.</i>	KF651946	KF499260		EF662088			EF662212
	EF662253	EF662127	EF662283	KF651827	EF662168	-	KF651708
	EF662236						
<i>Kaindipsocus sp.</i>	JF820376	KF499264	EF662269	EF662072	EF662149	-	EF662194
	KF651950			KF651831			KF651712
<i>Kimunpsocus takumai</i>	GQ231536	GQ231535	GQ231538	GQ231537	-	-	-
<i>Lichenomima muscosa</i>	AY139908	AY139955	-	-	-	-	-
<i>Lichenomima sp.</i>	AY275314	EF662103	AY275339	AY275289	EF662142		EF662188
	EF662232	AY275364		EF662066			
<i>Loensia conspersa</i>	EF662254	EF662128	EF662284	EF662090	EF662171		EF662216
<i>Loensia moesta</i>	AY275310	AY275360	AY275335	AY275285	EF662169		EF662214
<i>Loensia variegata</i>	AY139906	AY139953	AY374589	AY374556	EF662170	AY374606	EF662215
<i>Longivalvus nubilus</i>	-	-	-	EF662075	EF662152		EF662197
<i>Longivalvus hyalospilus</i>	JQ910986	-	-	-	-	-	-
<i>Metylophorus novaescotiae</i>	AY275311	AY275361	AY275336	AY275286	EF662154	-	-
<i>Metylophorus purus</i>	EF662241	EF662114	EF662272	-	EF662155	-	EF662200
<i>Myopsocus sp.</i>	EF662231	EF662102	EF662265	EF662065	EF662141	-	EF662187
<i>Oreopsocus buholzeri</i>	EF662255	EF662129	EF662285	-	EF662172	-	-
	EF662256	KF499168		EF662091			
<i>Psocidus sp.</i>	KF651854	KF499204	EF662286	KF651735	EF662173	-	EF662217
	KF651890	KF499258		KF651771			
	KF651944	EF662130		KF651825			
<i>Psococerastis nubila</i>	AY139905	AY139952	AY630559	-	-	-	-
	KF651836	EF662113		KF651717			KF651598
<i>Psococerastis sp.</i>	EF662240	KF499150	EF662271	EF662077	EF662153	-	EF662199
	EF662257	EF662131	EF662287	EF662092	EF662174		EF662218
<i>Psocus bipunctatus</i>	EF662248	EF662121	-	EF662084	EF662162	-	EF662208

Taxa	Gen						
	12s	16s	18s	COI	H3	ND5	WG
<i>Psocus crosbyi</i>	EF662249	EF662122	EF662278	EF662085	EF662163	-	EF662209
<i>Psocus sp.</i>	-	-	AY630555	-	-	-	GU569371
<i>Ptycta aaroni</i>	KF651837	KF499151	-	KF651718	-	-	KF651599
<i>Ptycta apicantha</i>	KF651858	KF499172	-	KF651739	-	-	KF651620
<i>Ptycta diadela</i>	KF651853	KF499167	-	KF651734	-	-	KF651615
<i>Ptycta diastema</i>	KF651845	KF499159	-	KF651726	-	-	KF651607
<i>Ptycta distinguenda</i>	KF651861	KF499175	-	KF651742	-	-	KF651623
<i>Ptycta frogneri</i>	KF651913	KF499227	-	KF651794	-	-	KF651675
<i>Ptycta giffardi</i>	KF651846	KF499160	-	KF651727	-	-	KF651608
<i>Ptycta haleakalae</i>	KF651884	KF499198	-	KF651765	-	-	KF651646
<i>Ptycta hardyi</i>	KF651863	KF499177	-	KF651744	-	-	KF651625
<i>Ptycta johnsoni</i>	KF651899	KF499213	-	EF662093	EF662175	-	EF662219
<i>Ptycta kauaiensis</i>	KF651891	KF499205	-	KF651772	-	-	KF651653
<i>Ptycta leucothorax</i>	KF651872	KF499186	-	KF651753	-	-	KF651634
<i>Ptycta lobophora</i>	KF651876	KF499190	-	KF651757	-	-	KF651638
<i>Ptycta maculifrons</i>	KF651860	KF499174	-	KF651741	-	-	KF651622
<i>Ptycta microglena</i>	KF651883	-	-	KF651764	-	-	KF651645
<i>Ptycta molokaiensis</i>	KF651851	KF499165	-	KF651732	-	-	KF651613
<i>Ptycta monticola</i>	KF651892	KF499201	-	KF651768	-	-	KF651649
<i>Ptycta palikea</i>	KF651895	KF499209	-	KF651776	-	-	KF651657
<i>Ptycta pikeloi</i>	KF651849	KF499163	-	KF651730	-	-	KF651611
<i>Ptycta placophora</i>	KF651840	KF499153	-	KF651720	-	-	KF651601
		EF662132					
<i>Ptycta sp.</i>	-	AY139954	-	-	-	-	-
		KF499149					
<i>Ptycta simulator</i>	KF651843	KF499178	-	KF651724	-	-	KF651605
<i>Ptycta stenomedia</i>	KF651902	KF499216	-	KF651783	-	-	KF651664
<i>Ptycta telma</i>	KF651893	KF499207	-	KF651774	-	-	KF651655
<i>Ptycta zimmermani</i>	KF651925	KF499239	-	KF651806	-	-	KF651687
							EF662198
<i>Sigmatoneura kakisayap</i>	EF662239	EF662112	-	EF662076	-	-	GU569372
<i>Sigmatoneura kolbei</i>	EF662242	EF662115	AY630556	EF662078	-	-	EF662201
<i>Steleops elegans</i>	EF662259	EF662133	EF662290	EF662095	EF662176	-	EF662221
<i>Steleops sp.</i>	EF662260	EF662134	EF662291	EF662096	EF662177	-	EF662222
<i>Symbiopsocus hastatus</i>	-	-	EF662292	-	EF662178	-	EF662223
				JF820374			JF820384
<i>Tanystigma sp.</i>	JF820379	JF820382	-	JF820375	-	-	JF820385
<i>Thyrsophorus sp.</i>	EF662264	EF662138	EF662298	-	EF662183	-	EF662228
<i>Trichadenotecnum album</i>	AY374637	AY374587	AY374604	AY374571	-	AY374621	-
<i>Trichadenotecnum castum</i>	AY374624	AY374574	AY374591	AY374558	-	AY374608	-
<i>Trichadenotecnum circularoides</i>	AY374623	AY374573	AY374590	AY374557	-	AY374607	EF662224
<i>Trichadenotecnum corniculum</i>	AY374626	AY374576	AY374593	AY374560	-	AY374610	-
<i>Trichadenotecnum desolatum</i>	EF662263	EF662137	EF662297	EF662099	-	AY374612	EF662227
<i>Trichadenotecnum falx</i>	AY374628	AY374578	AY374595	AY374562	-	AY374611	-
<i>Trichadenotecnum fuscipenne</i>	AY374627	AY374577	AY374594	AY374561	-	AY374613	-
<i>Trichadenotecnum incognitum</i>	AY374629	AY374579	AY374596	AY374563	-	AY374620	-
<i>Trichadenotecnum incognitum</i>	AY374636	AY374586	AY374603	AY374570	-	AY374618	-
<i>Trichadenotecnum latebrachium</i>	AY374634	AY374584	AY374601	AY374568	-	-	-
<i>Trichadenotecnum mixtum</i>	AY374633	AY374583	AY374600	AY374567	-	AY374617	-
<i>Trichadenotecnum nothoapertum</i>	AY374632	AY374582	AY374599	AY374566	-	AY374616	-
<i>Trichadenotecnum quaesitum</i>	EF662262	EF662136	EF662296	EF662098	EF662181	-	EF662226
<i>Trichadenotecnum yamatomajus</i>	AY374631	AY374581	AY374598	AY374565	-	AY374615	-