



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

RELACIONES FILOGENÉTICAS DE LOS
GÉNEROS DE EPIPSOCETAE PEARMAN,
1936 (PSOCOPTERA: PSOCOMORPHA)

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

DOCTOR EN CIENCIAS

P R E S E N T A

M. en C. JOSÉ ARTURO CASASOLA GONZÁLEZ

DIRECTOR DE TESIS: DR. ALFONSO NERI GARCÍA ALDRETE

MÉXICO, D. F.

OCTUBRE, 2006



Universidad Nacional
Autónoma de México



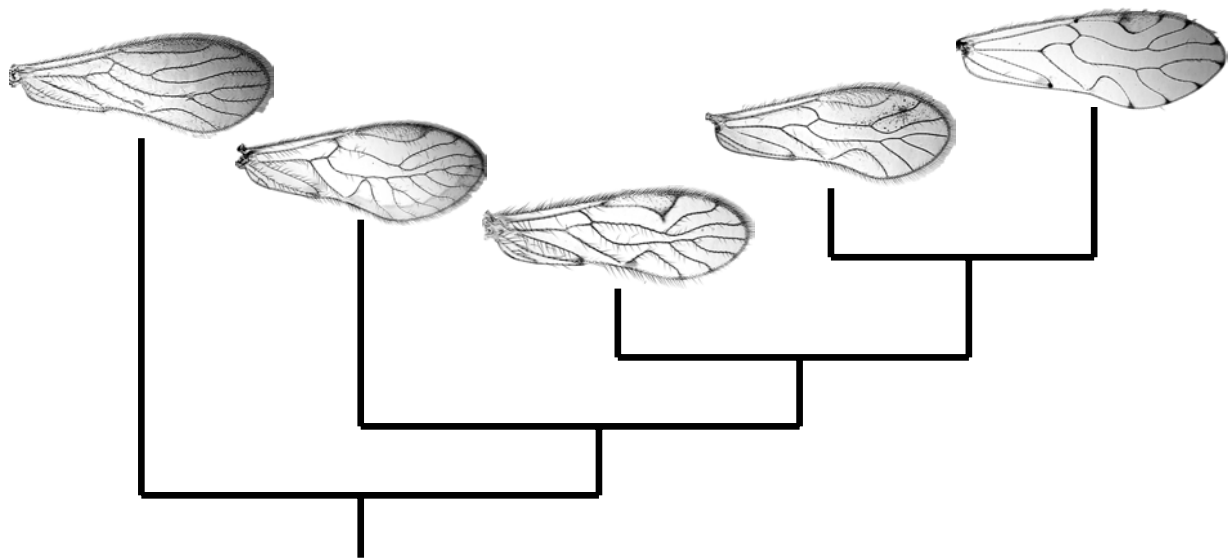
UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

**RELACIONES FILOGENÉTICAS DE LOS
GÉNEROS DE EPIPSOCETAE PEARMAN,
1936 (PSOCOPTERA: PSOCOMORPHA)**



Por

José Arturo Casasola González

Departamento de Zoología, Instituto de Biología,
Universidad Nacional Autónoma de México,

México, D. F.
2006

El presente trabajo de tesis fue apoyado por el
Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología
a través de la beca número **163360**, por el
período de enero/2001 a junio/2001.

Y por la **Dirección General de Estudios
de Posgrado de la UNAM** por medio de
la beca **DGEP/SPIAP/PB/433/2002**.

Miembros del Comité Tutorial:

Dr. Alfonso N. García Aldrete.

Dra. Helga Ochotorena Booth.

Dr. Juan José Morrone Lupi.

...Dios se revela así mismo a través de la creación, y estudiar la creación de manera científica es una forma de acercarse a Dios...

G. Consolmagno

A mis padres, María Teresa y Carmelo.

A mis hermanas, Rosa María y María Carolina.

A ti, donde quiera que estés.

AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi sincera gratitud a mi director de tesis, Dr. Alfonso N. García Aldrete, por su amistad, confianza y apoyo incondicional brindado durante todo el tiempo de mi formación académica.

A mi comité de revisores, Dra. Helga Ochotorena Booth (Departamento de Botánica, Instituto de Biología, UNAM), Dr. Harry Urad Brailovsky Alperowitz, Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales (Departamento de Zoología, Instituto de Biología, UNAM), Dra. Rosa Gabriela Castaño Meneses (Laboratorio de Ecología y Sistemática de Microartrópodos, Facultad de Ciencias, UNAM), Dr. Juan B. Morales Malacara (Laboratorio de Acarología, Facultad de Ciencias, UNAM) y Dr. Juan José Morrone Lupi (Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, UNAM), por su revisión crítica y valiosos comentarios al presente trabajo.

A la Dra. Tila María Pérez Ortiz, Directora del Instituto de Biología de la UNAM, por su apoyo para que se me otorgara la beca DGEP/SPIAP/PB/433/2002. Al Dr. Edward L. Mockford por sus apreciables comentarios y discusiones a cerca de algunos aspectos del proyecto de investigación y sobre todo, por brindarme su hospitalidad y tiempo durante mi estancia de entrenamiento en su laboratorio de la Illinois State University, Normal, Illinois, USA. Al Dr. Kazunori Yoshizawa (Systematic Entomology, Graduate School of Agriculture, Hokkaido University) por sus comentarios sobre la filogenia de Epipsocetae y por sugerirme el empleo de algunos caracteres morfológicos para el análisis filogenético.

Finalmente, agradezco nuevamente al Dr. Edward L. Mockford (Illinois State University, USA), al Dr. C. Lienhard (Muséum d'Histoire Naturelle, Genève), al Dr. C. N. Smithers (Entomology Department, Australian Museum, Sydney) y al Dr. Li Fasheng (Department of Entomology, China Agricultural University) por préstamos y donativos de ejemplares estudiados en este trabajo. A mis estimados amigos, M. en C. Héctor Moya Moreno y M. en C. María del Carmen Herrera Fuentes (Universidad Autónoma Metropolitana, Iztapalapa) y a todas aquellas personas que de algún modo me ayudaron en la realización de la presente tesis.

CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS	i
RESUMEN	iii
ABSTRACT	iv
INTRODUCCIÓN	1
Antecedentes.....	5
HIPÓTESIS	15
OBJETIVOS	15
MATERIAL Y MÉTODOS	16
PHYLOGENETIC RELATIONSHIPS OF THE GENERA OF EPIPSOCETAE (PSOCOPTERA: PSOCOMORPHA)	19
Abstract.....	19
Introduction.....	19
<i>Historical background</i>	20
Material and Methods.....	22
<i>Taxa sampling</i>	22
<i>Data analysis</i>	23
<i>Characters and character states</i>	26
Results.....	31
Discussion.....	36
Acknowledgments.....	44
References.....	45
Appendix I.....	47
ARGUMENTACIÓN Y DISCUSIÓN DE LOS CARACTERES EMPLEADOS EN EL ANÁLISIS FILOGENÉTICO	51
REVISIÓN TAXONÓMICA DEL INFRAORDEN EPIPSOCETAE	76
Clasificación de Epipsocetae.....	79
Diagnosis del infraorden y de las familias reconocidas.....	80
Clave para las familias de Epipsocetae.....	82
IMPORTANCIA DE LA VENACIÓN DE LAS ALAS EN LA CLASIFICACIÓN DE EPIPSOCETAE	84
CONCLUSIONES	109
LITERATURA CITADA	111

RESUMEN

Epipsocetae es un grupo de psocópteros predominantemente pantropical, distribuido en los cinco continentes y con un número elevado de géneros y especies descritas en los trópicos americanos; un sólo género se encuentra también en Norte América y Europa.

En la clasificación del suborden Psocomorpha, el infraorden Epipsocetae constituye un grupo monofilético que comparte el mismo ancestro evolutivo con el infraorden Caeciliusetae. Se reconocen cinco familias en Epipsocetae: Epipsocidae, Neurostigmatidae, Dolabellopsocidae, Ptiloneuridae y Cladiopsocidae.

En este trabajo se infieren las relaciones filogenéticas de los géneros de Epipsocetae, empleando el método cladista. Con base en el análisis de 122 caracteres morfológicos de especímenes adultos y el soporte de diez sinapomorfias no ambiguas, los resultados corroboran la monofilia de Epipsocetae y muestran que los géneros se agrupan en clados bien definidos y consistentes a nivel de familia.

Dolabellopsocidae, Ptiloneuridae y Epipsocidae se reconocen como familias monofiléticas y, en cada una de ellas, los géneros se relacionan filogenéticamente, excepto en Epipsocidae, donde las relaciones son ambiguas y la monofilia de la mayoría de géneros no está respaldada. Dado que Cladiopsocidae resulta parafilética, fue dividida en dos familias monofiléticas consistentes: Spurostigmatidae y Cladiopsocidae (*sensu stricto*). Debido a la pobre resolución obtenida al interior de Epipsocidae, *Neurostigma* se acepta como un género monofilético cercanamente relacionado con los demás géneros de Epipsocidae, y por tanto, no se reconoce la familia Neurostigmatidae.

A partir de los resultados obtenidos en el análisis cladístico, se propone una clasificación filogenética para Epipsocetae, con las siguientes familias reconocidas: Dolabellopsocidae, Ptiloneuridae, Spurostigmatidae, Cladiopsocidae y Epipsocidae. Se discuten la monofilia y las relaciones de los clados a nivel de familia. Se presenta la argumentación para cada uno de los caracteres utilizados en el análisis y la discusión de las series de transformación en cada uno de ellos. Se presentan los caracteres diagnósticos, tanto para Epipsocetae como para las familias reconocidas y se proporciona una clave dicotómica para facilitar su identificación. Por último, se comenta la importancia de la venación de las alas en la clasificación del grupo.

ABSTRACT

Epipsocetae is a predominantly pantropical group of psocids, that occurs in the five continents, with a large number of genera and species described in the American tropics. One genus also occurs in North America and Europe.

In the classification of the suborder Psocomorpha, the infraorder Epipsocetae constitutes a monophyletic group that shares evolutionary ancestry with the infraorder Caeciliusetae. Five families are recognized in the infraorder: Epipsocidae, Neurostigmatidae, Dolabellopsocidae, Ptiloneuridae and Cladiopsocidae.

This work infers the phylogenetic relationships of the genera of Epipsocetae, utilizing cladistic methodology. Based on the analysis of 122 morphological characters of adult specimens and the support of ten unambiguous synapomorphies, the results corroborate the monophyly of Epipsocetae and show that the genera are grouped in well defined clades consistent at family level.

Dolabellopsocidae, Ptiloneuridae and Epipsocidae are recognized as monophyletic families and in each one, the genera are phylogenetically related, except in Epipsocidae, where the relationships are ambiguous and monophyly of most genera is not supported. Because Cladiopsocidae is paraphyletic, it was divided in two consistent monophyletic families: Spurostigmatidae and Cladiopsocidae (*sensu stricto*). Due to the low resolution obtained within Epipsocidae, *Neurostigma* is only accepted as a monophyletic genus closely related to the other genera of Epipsocidae, and therefore, the family Neurostigmatidae is not here recognized.

From the results obtained by the cladistic analysis, a phylogenetic classification for Epipsocetae is proposed, with the following recognized families: Dolabellopsocidae, Ptiloneuridae, Spurostigmatidae, Cladiopsocidae and Epipsocidae. The monophyly and relationships of the clades at family level are discussed. The argumentation for each character used on the analysis and the discussion of the transformation series for each is presented. Diagnostic characters, for Epipsocetae and for the recognized families are presented, and a dichotomous key to the families is included. Finally, comments on the importance of the wing venation in the classification of the group are presented.

INTRODUCCIÓN

Epipsocetae es un grupo de insectos que pertenecen al orden Psocoptera y constituye uno de los seis infraordenes en la clasificación del suborden Psocomorpha (Yoshizawa 2002). En la actualidad se han descrito alrededor de 275 especies pertenecientes a 37 géneros, los cuales se muestran en el Cuadro 1 (Eertmoed 1973; Mockford 1998; Lienhard & Smithers 2002; Li Fasheng 2002; García Aldrete 2004b, 2004c, 2005a, 2005b y 2006).

Los psocópteros de este grupo tienen una longitud de entre 3 a 7 mm y se caracterizan principalmente por presentar un par de escleritos longitudinales en el labro, tarsos de dos o tres artejos, venas Rs y M del ala anterior conectadas por una vena transversal, presencia ocasional de venas múltiples, tanto en las alas anteriores como en las posteriores y la válvula dorsal (v2) y externa (v3) fusionadas parcialmente, en el caso de las hembras (Eertmoed 1973; Mockford 1993; Yoshizawa 2002).

En la naturaleza se les encuentra principalmente sobre la corteza, ramas y follaje de árboles y arbustos, pero también habitan en la hojarasca y sobre la superficie de afloramientos rocosos tapizados con musgos y líquenes (New 1987a). Por sus hábitos alimenticios se les considera como herbívoros-detrítivos (New 1987a; Mockford 1993; Lienhard 1998), o microbívoros (Begon *et al.* 1988) especializados en ramonear la microflora presente en las superficies corticales y foliares de las plantas, así como en los sustratos en los que se encuentran. Los elementos básicos de su nutrición son las algas verdes unicelulares, líquenes (particularmente cortícolas, folícolas y de las rocas), micelio y esporas de hongos, bacterias y diversos detritos orgánicos.

Las especies son predominantemente pantropicales y sólo el género *Bertkauia* se localiza también en zonas templadas de Norte-América y en casi toda Europa. Su distribución abarca los cinco continentes, siendo los trópicos americanos los que registran el mayor número de géneros y especies descritas. De los 24 géneros que se conocen para la región Neotropical, 12 se distribuyen en México, destacando el género *Goja* por ser el más diverso con 23 especies.

En la clasificación de Psocomorpha, Epipsocetae constituye un grupo monofilético que comparte el mismo ancestro evolutivo con el infraorden Caeciliusetae, debido a la similitud observada en sus apéndices bucales asociada a su comportamiento alimenticio (Yoshizawa 2002). En la actualidad, los géneros que pertenecen a Epipsocetae se agrupan en cinco familias

(Lienhard & Smithers (2002): Epipsocidae, Neurostigmatidae, Dolabellopsocidae, Ptiloneuridae y Cladiopsocidae; excepto *Parepipsocus* que, de acuerdo con distintos autores (Badonnel 1986; Mockford 1998; Lienhard & Smithers 2002), debido a su extrema neotenia y a la falta de caracteres diagnósticos se considera como un género *incertae sedis* a nivel de familia.

En cuanto a las relaciones filogenéticas entre los géneros del grupo, Smithers (1972) planteó una hipótesis inicial en la cual sugería un agrupamiento de los géneros conocidos en tres familias, Epipsocidae, Cladiopsocidae y Ptiloneuridae, cada una de ellas constituyendo linajes monofiléticos. Sin embargo, dado que varios de estos linajes fueron establecidos con base en estados de carácter plesiomórficos u homoplásicos, algunos autores, inclusive él mismo, comentaron que este sistema filogenético necesitaba ser revisado (Smithers 1990, 1991; Yoshizawa 2002).

En otro estudio dirigido hacia el mismo objetivo, pero utilizando una metodología fenética, Eertmoed (1973) propuso un arreglo de los géneros en cinco familias: Epipsocidae, Neurostigmatidae, Cladiopsocidae, Dolabellopsocidae y Ptiloneuridae. A diferencia del trabajo de Smithers (1972), en este caso se consideraron más géneros y se analizaron un mayor número de caracteres morfológicos. No obstante, debido a que el análisis se realizó empleando los principios de la taxonomía numérica (Sneath & Sokal 1973), esta hipótesis, de acuerdo con el enfoque cladista, no puede ser aceptada para inferir las relaciones filogenéticas de los géneros porque se basa en la evidencia de todas las similitudes (caracteres homólogos y no-homólogos), las cuales son consideradas *a priori* como premisas válidas y por tanto no pueden ser evaluadas ni interpretadas (Wiley 1981; De Luna 1996).

En una investigación reciente sobre la filogenia del suborden Psocomorpha, enfocado a nivel de familias, Yoshizawa (2002) encontró que para el caso particular de Epipsocetae, las familias Epipsocidae, Dolabellopsocidae y Ptiloneuridae podrían constituir clados monofiléticos. En cambio, Cladiopsocidae parece ser polifilética. Siguiendo el criterio cladista, Yoshizawa (2002) no consideró a Neurostigmatidae en su estudio, debido a que fue establecida con base en taxonomía numérica y por tanto no discutió su relación filogenética con las demás familias. De acuerdo a la lógica de la parsimonia, es inconsistente combinar *a posteriori* las hipótesis filogenéticas generadas con diferentes conjuntos de datos (en este caso fenéticos y cladísticos), debido básicamente a las diferencias existentes en la construcción de las hipótesis de homología (Nixon & Ochoterena 2001).

Cuadro 1. Clasificación tradicional de Epipsocetae. El sistema de clasificación se basa en Pearman (1936) y Roesler (1944). El reconocimiento de las familias y los géneros es de acuerdo a Eertmoed (1973), Mockford (1998), Lienhard & Smithers (2002), Li Fasheng (2002) y García Aldrete (2004b, 2004c, 2005a, 2005b y 2006).

EPIPSOCETAE

1. *Parepipsocus* Badonnel, 1986 (Incertae sedis)
 - i. Epipsocidae
 2. *Bertkauia* Kolbe, 1882
 3. *Cubitiglabra* Li Fasheng, 1995a
 4. *Dichoepipsocus* Li Fasheng & Mockford, 1997
 5. *Dicropsocus* Smithers & Thornton, 1977
 6. *Epipsocopsis* Badonnel, 1955
 7. *Epipsocus* Hagen, 1866
 8. *Goja* Navás, 1927
 9. *Heteroepipsocus* Li Fasheng, 1995a
 10. *Hinduipsocus* Badonnel, 1981
 11. *Ianthorntonia* García Aldrete, 2004b
 12. *Incapsocus* García Aldrete, 2005a
 13. *Liratepipsocus* Li Fasheng, 2002
 14. *Mesepipsocus* Badonnel, 1969
 15. *Metepipsocus* Li Fasheng, 2002
 16. *Odontopsocus* Badonnel, 1987
 17. *Papillopsocus* García Aldrete, 2005a
 18. *Rogojiella* García Aldrete, 2004c
 19. *Spordoepipsocus* Li Fasheng, 2002
 20. *Terryerwinia* García Aldrete, 2005a
 21. *Valvepipsocus* Li Fasheng, 2002
 - ii. Neurostigmatidae
 22. *Neurostigma* Enderlein, 1900b
 - iii. Dolabellopsocidae
 23. *Auroropsocus* Eertmoed, 1973
 24. *Dimidistriata* Li Fasheng & Mockford, 1997
 25. *Dolabellopsocus* Eertmoed, 1973
 26. *Isthmopsocus* Eertmoed, 1973
 - iv. Cladiopsocidae
 27. *Cladiopsocus* Roesler, 1940a
 28. *Spurostigma* Eertmoed, 1973
 - v. Ptiloneuridae
 29. *Euplocania* Enderlein, 1910
 30. *Loneura* Navás, 1927
 31. *Loneuroides* García Aldrete, 2006
 32. *Perucania* New & Thornton, 1988
 33. *Ptiloneura* Enderlein, 1900b
 34. *Ptiloneuropsis* Roesler, 1940c
 35. *Timnewia* García Aldrete, 2006
 36. *Triplocania* Roesler, 1940a
 37. *Willreevesia* García Aldrete, 2005b
-

Por su parte, Casasola González & García Aldrete (2002) sugirieron la monofilia de Epipsocidae y la formación de tres clados monofiléticos dentro de la familia, muy relacionados con la distribución geográfica de los géneros involucrados. En uno aparecen los géneros americanos *Epipsocus* y *Mesepipsocus* compartiendo el mismo ancestro. En otro, se relacionan *Dicrosocus*, *Epipsocopsis*, *Bertkauia* y *Odontopsocus*, todos ellos distribuidos también en América. En el tercero, *Cubitiglabra*, *Heteroepipsocus*, *Goja*, *Dichoepipsocus* e *Hinduipsocus* conforman un clado de géneros asiáticos, excepto *Goja* que es exclusivo del neotrópico americano. A su vez, García Aldrete (2005b) señaló la monofilia de Ptiloneuridae y dentro de ella reconoce la formación de dos clados, uno integrado por *Perucania*, *Euplocania* y *Triplocania*, y otro con *Willreevesia*, *Ptiloneuroopsis*, *Ptiloneura* y *Loneura*.

En la clasificación aceptada del infraorden Epipsocetae, los géneros se encuentran agrupados en familias por similitud morfológica total. En los últimos años, la estabilidad de este sistema ha sido cuestionada debido principalmente a la falta de un apoyo filogenético que respalde la naturalidad de los grupos establecidos, mediante el planteamiento de hipótesis sobre las relaciones genealógicas entre sus miembros (Yoshizawa 2002). Además, se han definido nuevos géneros, otros se han redefinido y algunos más presentan problemas de circunscripción. Varias especies nuevas se han descrito y existen otras que presentan problemas de asignación. Por tanto, se requiere de una clasificación más estable, derivada de un sistema filogenético actual y que refleje de manera confiable las relaciones de ancestría y descendencia entre sus miembros.

El presente trabajo es una contribución al conocimiento de la filogenia de Epipsocetae. Con apoyo de datos morfológicos, de especímenes adultos, se lleva a cabo un análisis cladístico donde se infieren las relaciones filogenéticas entre los géneros actualmente reconocidos en el infraorden y se comprueba la validez de las familias establecidas en el mismo. Con base en los resultados obtenidos se discute la monofilia de los géneros y clados supragenéricos. Asimismo, se argumentan y discuten los caracteres empleados en el análisis filogenético. El cladograma obtenido del análisis es trasladado a un sistema de clasificación filogenético (Wiley 1981; Wiley *et al.* 1991). Se presentan las diagnósticos de las familias reconocidas y una clave para su determinación. Finalmente, se comenta la importancia de la venación de las alas en la clasificación del grupo.

Antecedentes

En 1936, Pearman presentó las categorías taxonómicas básicas para la clasificación actual del orden Psocoptera, considerando un conjunto de características morfológicas externas que no se habían examinado antes, como venación alar, partes bucales, número de tarsómeros, y estructuras genitales, entre otras. Él propuso un arreglo de las especies en ocho grupos de familias (un nivel entre suborden y superfamilia), de los cuales Epipsocetae, Caecilietae (= Caeciliusetae, Yoshizawa 2002), Homilopsocidea y Psocetae fueron establecidos más tarde en el suborden Psocomorpha (Roesler 1944). En Epipsocetae, Pearman (1936) estableció la familia Epipsocidae, con los géneros *Epipsocus* y *Bertkauia* (Cuadro 2), considerando principalmente caracteres de los apéndices bucales, el número de segmentos tarsales y caracteres genitales de la hembra. Este sistema de clasificación constituyó el primer intento para mostrar las relaciones naturales entre los grupos, considerando la morfología completa y algunas características biológicas de las especies.

Siguiendo el sistema de Pearman, Roesler (1940a, 1940b, 1940c y 1944) hizo varias contribuciones importante a la clasificación de Epipsocetae (Cuadro 2). Definió los géneros *Triplocania* (Roesler 1940a) y *Ptiloneuropsis* (Roesler 1940c); trasladó al grupo los géneros *Cladiopsocus*, *Euplocania*, *Loneura*, *Ptiloneura*, *Triplocania* y *Ptiloneuropsis*, estableciendo con ellos la nueva familia Ptiloneuridae (Roesler 1940a), con base en la presencia de tres segmentos tarsales y una segunda vena anal en el ala anterior. Incorporó los géneros *Goja* y *Neurostigma* en Epipsocidae, y junto con *Epipsocus* los separó en las subfamilias Gojinae, Neurostigminae y Epipsocinae, respectivamente (Roesler 1940b). Posteriormente (Roesler 1944), estableció las familias Callistopteridae, con el género *Callistoptera* y Psilopsocidae, con el género *Psilopsocus*; y en su clasificación, consideró a *Bertkauia* como sinónimo de *Epipsocus* y a *Loneura* como un subgénero de *Ptiloneura*. Además (Roesler 1944), presentó por vez primera una diagnosis de Epipsocetae, donde sobresalían como caracteres la presencia de una par de escleritos longitudinales en el labro, ápice de la lacinia ancho, con numerosos denticulos; uña pretarsal recta, con un denticulo preapical y el extremo distal de la válvula dorsal (v2) alargado.

Badonnel (1951) presentó una clasificación de Epipsocetae que era una combinación de los sistemas taxonómicos de Pearman y Roesler, en la cual aparecían las familias y el arreglo de los géneros como habían sido establecidos previamente. Más adelante, él mismo describió los

géneros *Epipsocopsis* (Badonnel 1955) y *Mesepipsocus* (Badonnel 1969), los cuales incorporó a la familia Epipsocidae.

Mockford (1961) describió una nueva especie de *Psilopsocus*, y realizó un estudio comparativo con los demás géneros del grupo. Como resultado transfirió la familia Psilopsocidae al grupo Psocetae, debido principalmente a la ausencia del par de escleritos longitudinales en el labro. De este modo, sólo tres familias se reconocieron en el grupo (Smithers 1967). Más adelante, New (1977b) llevó a cabo una reevaluación del género *Callistoptera* y encontró que tenía muchas características en común con Calopsocidae y Pseudocaeciliidae, en particular la venación del ala anterior, la forma del pulvillus de la uña pretarsal y la morfología de las gonapófises (válvulas ovipositoras). Por tanto, transfirió dicho género (*Callistoptera*: Callistopteridae) a la familia Calopsocidae en el grupo Homilopsocidea, permaneciendo únicamente Epipsocidae y Ptiloneuridae como válidas para el grupo.

El primer intento de establecer una filogenia para todo Psocoptera se debe a Enderlein (1911), quien presentó un elaborado árbol con muchos taxa supragenéricos, algunos de los cuales han resultado ser útiles y otros no. Mockford (1967), en un intento por mostrar las relaciones filogenéticas de los psocópteros electrentomoideos, presentó un árbol cuyas ramas aún requieren ser probadas. No obstante, Smithers (1972) fue el primero en proponer una filogenia de todos los géneros y familias conocidas en el orden, utilizando el método de reconstrucción filogenética de Hennig (1966). En su extensa monografía presentó varios árboles filogenéticos para los taxa superiores y para los géneros en cada familia. Algunos linajes de su dendrograma fueron definidos por caracteres homoplásicos (simplesiomorfias) y por tanto, su clasificación filogenética (Cuadro 2) no fue plenamente aceptada (Mockford 1993; Smithers 1990, 1991; Lienhard 1998; Lienhard & Smithers 2002).

En su trabajo, Smithers (1972) expone a Epipsocetae como un grupo monofilético apoyado por seis caracteres apomórficos. En cuanto a la relación entre los géneros (Fig. 1) propuso las siguientes hipótesis: 1) La formación de dos linajes monofiléticos, Epipsocoidea y Ptiloneuroidea; 2) En Epipsocoidea, *Goja*, *Neurostigma*, *Epipsocus* y *Epipsocopsis* constituyen la familia Epipsocidae, definida por la presencia de tarsos bisegmentados y una sola vena anal en el ala anterior; 3) *Epipsocus* y *Epipsocopsis* son grupos hermanos debido a la especialización de su genitalia; 4) En Ptiloneuroidea, *Ptiloneura* y *Ptiloneuroopsis* forman la familia Ptiloneuridae, definida por la presencia de ramas múltiples en la vena M del ala posterior; mientras que 5)

Cuadro 2. Resumen histórico de la clasificación de Epipsocetae. (¹) género *incertae sedis*. (²) Familia polifilética.

Pearman (1936)	Roesler (1940a, 1940b, 1944)	Smithers (1972)	Eertmoed (1973)	Mockford (1998)	Yoshizawa (2002)
Epipsocidae <i>Bertkauia</i> <i>Epipsocus</i>	Epipsocidae i. Epipsocinae <i>Epipsocus</i> ii. Gojinae <i>Goja</i> iii. Neurostigmae <i>Neurostigma</i> Ptiloneuridae <i>Cladiopsocus</i> <i>Euplocania</i> <i>Loneura</i> <i>Ptiloneura</i> <i>Ptiloneuropsis</i> <i>Triplocania</i> Callistopteridae <i>Callistoptera</i> Psilopsocidae <i>Psilopsocus</i>	I. Epipsocoidea Epipsocidae i. Epipsocinae <i>Epipsocopsis</i> <i>Epipsocus</i> <i>Neurostigma</i> ii. Gojinae <i>Goja</i> Callistopteridae <i>Callistoptera</i> II. Ptiloneuroidea Ptiloneuridae <i>Ptiloneura</i> <i>Ptiloneuropsis</i> Cladiopsocidae i. Cladiopsocinae <i>Cladiopsocus</i> ii. Euplocaniinae <i>Euplocania</i> <i>Triplocania</i>	Epipsocidae <i>Bertkauia</i> <i>Epipsocopsis</i> <i>Epipsocus</i> <i>Goja</i> Neurostigmidae <i>Neurostigma</i> Dolabellopsocidae <i>Auroropsocus</i> <i>Dalobellopsocus</i> <i>Isthmopsocus</i> Ptiloneuridae <i>Euplocania</i> <i>Ptiloneura</i> <i>Triplocania</i> Cladiopsocidae <i>Cladiopsocus</i> <i>Spurostigma</i>	<i>Parepipsocus</i> ¹ Epipsocidae <i>Bertkauia</i> <i>Cubitioglaba</i> <i>Dichoepipsocus</i> <i>Dicropsocus</i> <i>Epipsocopsis</i> <i>Epipsocus</i> <i>Goja</i> <i>Heteroepipsocus</i> <i>Hinduipsocus</i> <i>Mesepipsocus</i> <i>Odontopsocus</i> Neurostigmatidae <i>Neurostigma</i> Dolabellopsocidae <i>Auroropsocus</i> <i>Dimidistriata</i> <i>Dalobellopsocus</i> <i>Isthmopsocus</i> Ptiloneuridae <i>Euplocania</i> <i>Loneura</i> <i>Perucania</i> <i>Ptiloneura</i> <i>Ptiloneuropsis</i> <i>Triplocania</i> Cladiopsocidae <i>Cladiopsocus</i> <i>Spurostigma</i>	Epipsocidae Dolabellopsocidae Cladiopsocidae ² Ptiloneuridae

Cladiopsocus, *Euplocania* y *Triplocania* se separan en una nueva familia, Cladiopsocidae, caracterizada por la presencia de la vena M simple en el ala posterior. En su análisis no consideró los géneros *Mesepipsocus* y *Callistoptera*. No obstante, en su clasificación (Cuadro 2) aparece Callistopteridae como parte de la superfamilia Epipsocoidea.

Un año después, Eertmoed (1973) realizó una investigación sobre las relaciones fenéticas entre los géneros de Epipsocetae. Como resultado, propuso un arreglo de los géneros en cinco familias (Cuadro 2), lo cual fue ampliamente aceptado (Mockford 1998; Lienhard & Smithers 2002). En su fenograma (Fig. 2) reconoció las familias Epipsocidae, Spurostigmidae (= Cladiopsocidae *sensu* Smithers [Eertmoed 1986]) y Ptiloneuridae. En Epipsocidae, *Bertkauia* y *Epipsocus* aparecen como géneros diferentes. Definió el género *Spurostigma* y lo incorporó a Cladiopsocidae, mientras que trasladó *Euplocania* y *Triplocania* a Ptiloneuridae. Además,

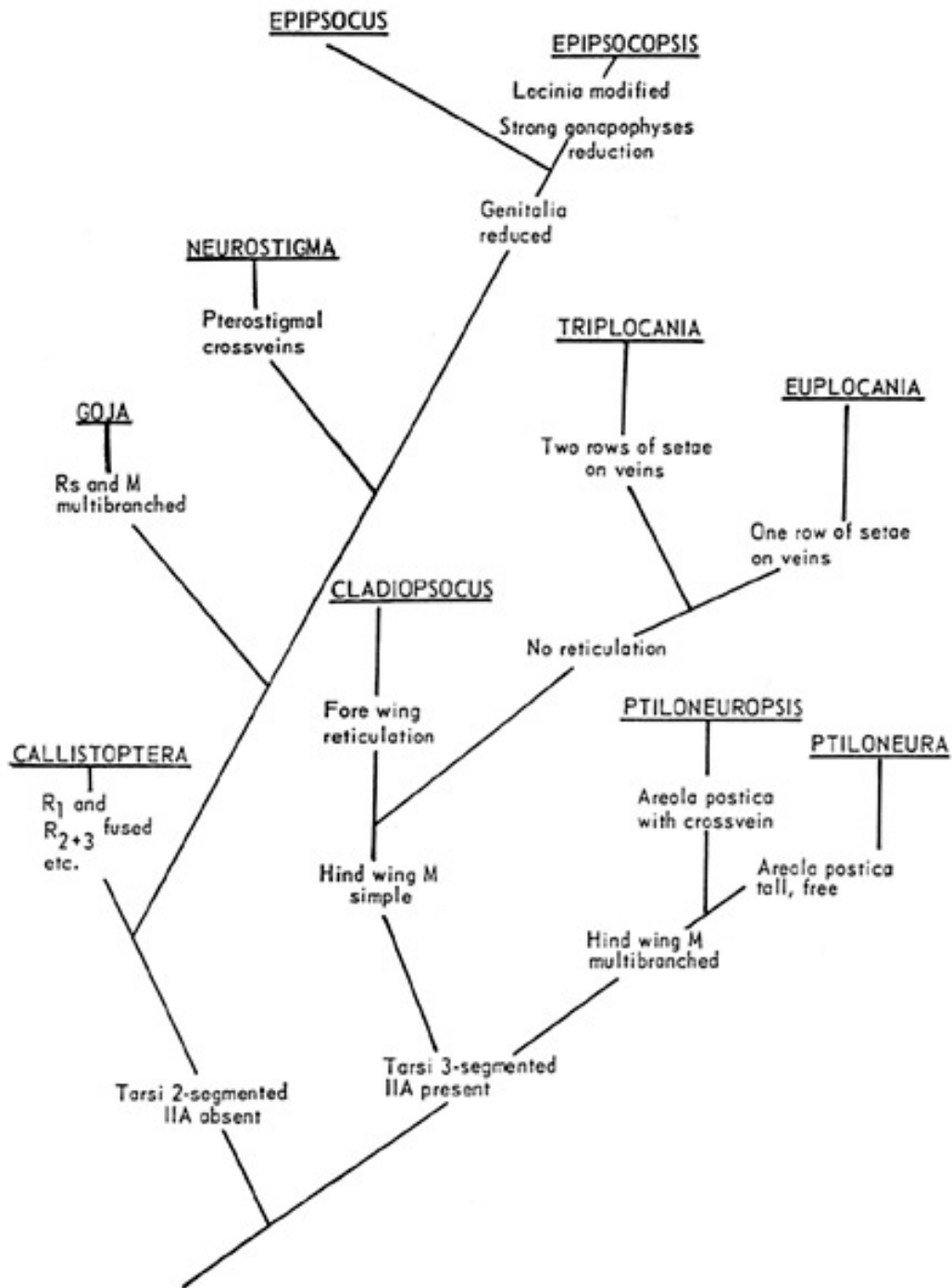


Figura 1. Dendrograma que presenta la hipótesis sobre las relaciones filogenéticas entre los géneros del grupo Epipsocetidae (Tomado de Smithers 1972).

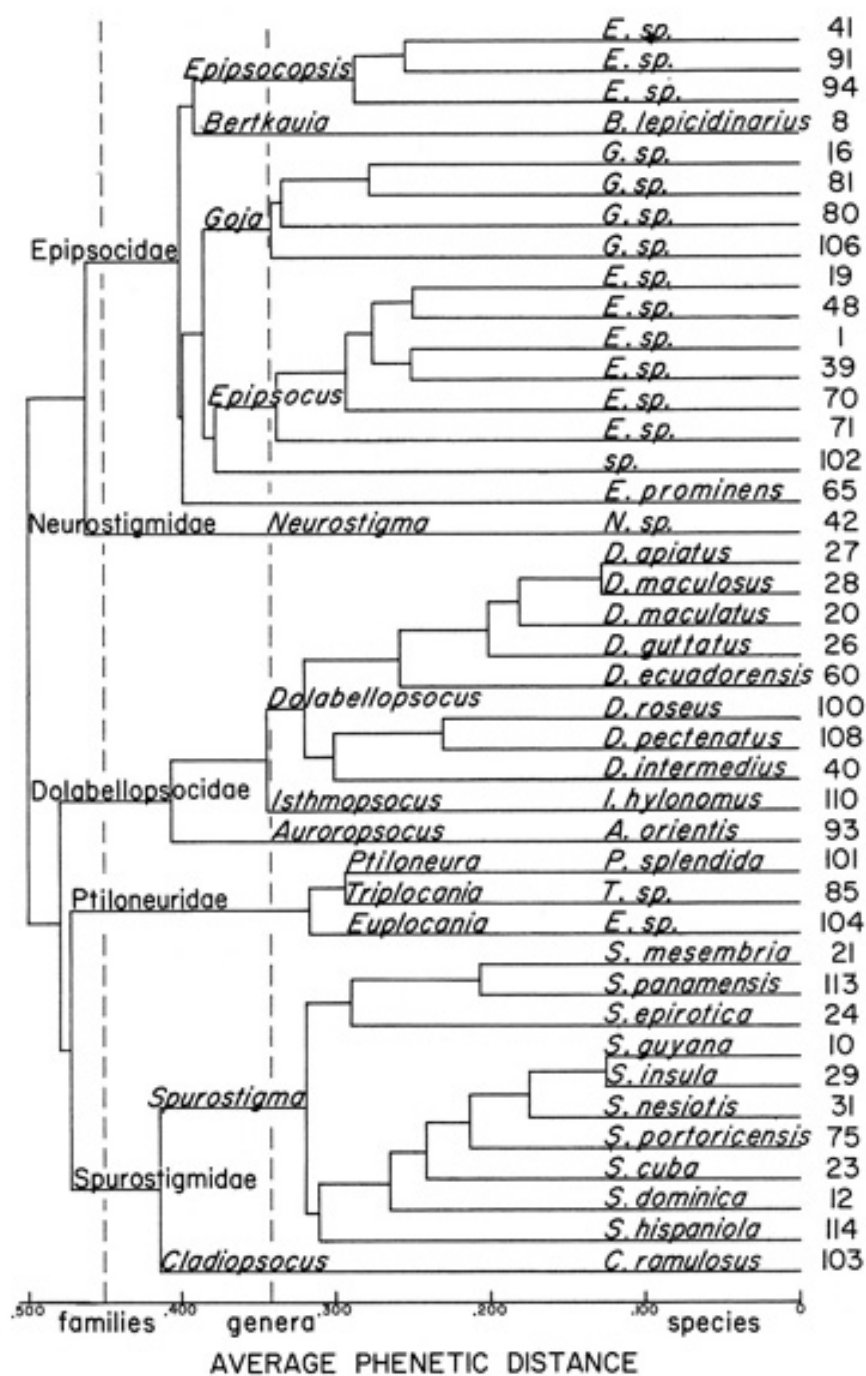


Figura 2. Fenograma que presenta las relaciones de similitud entre los géneros de Epipsocetae (Tomado de Eertmoed 1973).

separó a *Neurostigma* en una nueva familia, Neurostigmidae (= Neurostigmatidae, Mockford 1998). Finalmente, describió los géneros *Auroropsocus*, *Dolabellopsocus* e *Isthmopsocus* con los cuales estableció la nueva familia Dolabellopsocidae. A pesar de que en su estudio no discutió aspectos de tipo filogenético, el autor comenta que *Neurostigma* muestra una mayor similitud con las especies de Epipsocidae, en cambio, las especies de Dolabellopsocidae, Cladiopsocidae y Ptiloneuridae son más similares entre sí. Los géneros *Mesepipsopus* y *Ptiloneuropsis* no fueron considerados en su trabajo.

Posteriormente, y considerando la clasificación propuesta por Eertmoed para Epipsocetae, los siguientes géneros fueron descritos: *Dicropsocus* (Smithers & Thornton 1977), *Hinduipsocus* (Badonnel 1981), *Odontopsocus* (Badonnel 1987), *Cubitiglabra* (Li Fasheng 1995a), *Heteroepipsocus* (Li Fasheng 1995a), *Dichoepipsocus* (Li Fasheng & Mockford 1997) y *Dimidistriata* (Li Fasheng & Mockford 1997), que fueron incorporados a la familia Epipsocidae; mientras que *Perucania* (New & Thornton 1988) fue incluido en Ptiloneuridae. *Parepipsocus* fue definido por Badonnel (1986) como género de Epipsocetae, pero no lo asignó a ninguna de las familias conocidas debido a su extrema neotenia y a la falta de caracteres diagnósticos, por lo que quedó como género *incertae sedis* (Mockford 1998; Lienhard & Smithers 2002).

En sus definiciones genéricas de la familia Epipsocidae, Mockford (1998) transfirió tentativamente el género *Dimidistriata* a Dolabellopsocidae, debido principalmente a sus caracteres labrales. En su trabajo diagnosticó ampliamente a Epipsocidae, reconoció 11 géneros (Cuadro 2) y propuso una lista de 12 caracteres morfológicos y sus estados, considerados como los más importantes para diferenciarlos. También comentó que si bien Epipsocidae y Neurostigmatidae difieren poco morfológicamente, lo cual podría sugerir una relación cercana, no se puede asumir una relación de grupo hermano entre ellas, con la poca evidencia disponible hasta entonces.

Yoshizawa (2002), mediante un análisis cladístico, infirió las relaciones filogenéticas de las familias de Psocomorpha y propuso una clasificación a nivel superior para todo el suborden. Como parte de sus resultados (Fig. 3), reconoció a Epipsocetae como un infraorden monofilético, soportado por seis apomorfías estables. Asimismo, señaló que Caeciliusetae guarda una relación de grupo hermano con Epipsocetae. Con respecto a las familias, encontró que Epipsocidae es monofilética y se apoya en tres autapomorfías, mientras que Dolabellopsocidae y Ptiloneuridae parecen formar clados monofiléticos pero apoyados en caracteres bastante homoplásicos. En

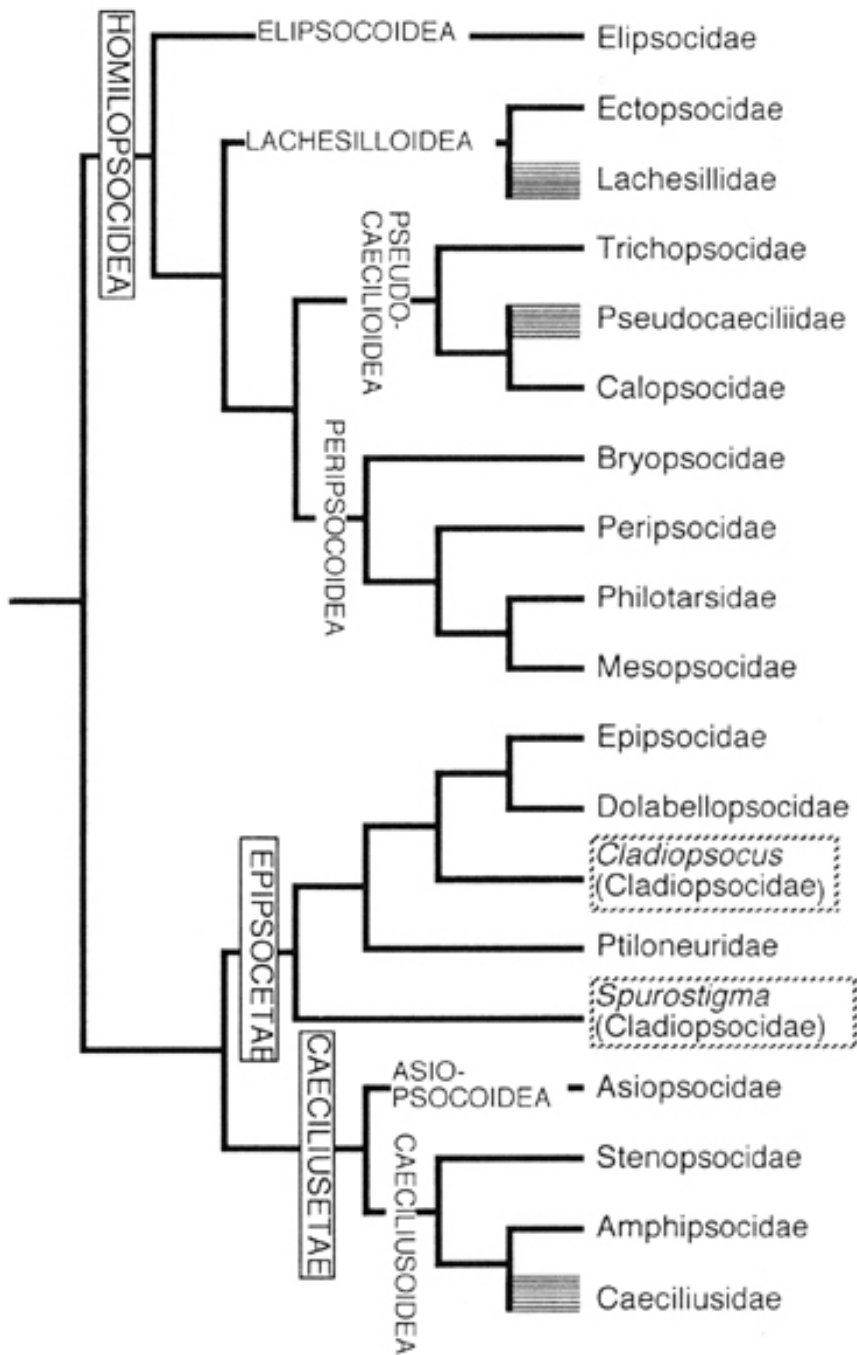


Figura 3. Porción del cladograma de Psocomorpha que muestra las relaciones filogenéticas entre las familias de Epipsocetae, así como las relaciones del infraorden con Caeciliusetae y Homilopsocidea (Tomado de Yoshizawa 2002).

cambio, señaló a Cladiopsocidae como polifilética debido a que en su cladograma, *Spurostigma* y *Cladiopsocus* aparecen ubicados en posiciones diferentes, provenientes de ancestros diferentes; al respecto el propio autor declara a Cladiopsocidae como *incertae sedis* y sugiere su probable división en dos familias distintas. En su clasificación para el infraorden (Cuadro 2), todas las familias de Epipsocetae son tratadas como *sedis mutabilis*, excepto Neurostigmatidae que no reconoció como válida.

Casasola González & García Aldrete (2002) sugirieron las relaciones filogenéticas de los géneros en la familia Epipsocidae. En su análisis cladístico (Fig. 4), Epipsocidae constituye un grupo monofilético apoyado por dos sinapomorfias estables. Dentro de la familia, plantean como hipótesis filogenética la formación de tres clados monofiléticos. En el primero, *Epipsocus* y *Mesepipsocus* presentan una relación de grupo hermano. En otro se distinguen dos subclados, uno con *Dicropsocus* y *Epipsocopsis* relacionado con otro formado por *Bertkauia* y *Odontopsocus*. En el tercero, aparecen agrupados *Cubitiglabra* y *Heteroepipsocus*, relacionados con el subclado formado por *Goja*, *Dichoepipsocus* e *Hinduipsocus*. Finalmente, García Aldrete (2005b) presentó la filogenia de los géneros de Ptiloneuridae, en donde propone la monofilia de la familia con base en cuatro caracteres sinapomórficos. En su cladograma (Fig. 5) reconoce dos clados, uno con *Perucania* como grupo hermano de *Euplocania* y *Triplocania*, y otro formado por *Willreevesia*, *Ptiloneuropsis*, *Ptiloneura* y *Loneura*.

Durante el desarrollo de esta investigación, los siguientes géneros fueron descritos para Epipsocidae: *Liratepipsocus* (Li Fasheng 2002), *Metepipsocus* (Li Fasheng 2002), *Spordoepipsocus* (Li Fasheng 2002), *Valvepipsocus* (Li Fasheng 2002), *Ianthorntonia* (García Aldrete 2004b), *Rogojiella* (García Aldrete 2004c), *Incapsocus* (García Aldrete 2005a), *Papillopsocus* (García Aldrete 2005a) y *Terryerwinia* (García Aldrete 2005a). En tanto que, *Willreevesia* (García Aldrete 2005b), *Loneuroides* (García Aldrete 2006) y *Timnewia* (García Aldrete 2006) fueron definidos para Ptiloneuridae.

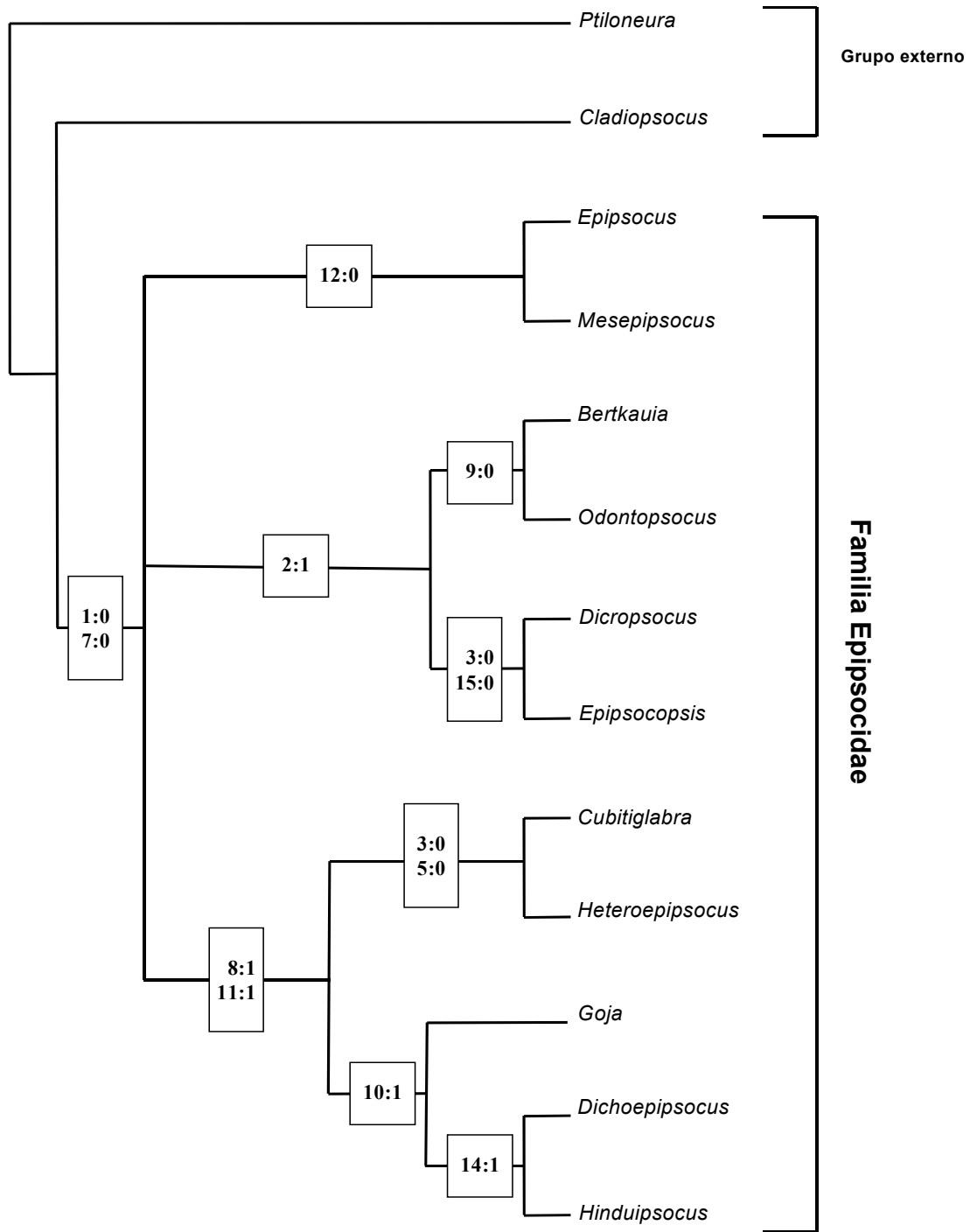


Figura 4. Cladograma que muestra las relaciones filogenéticas entre los géneros de la familia Epipsocidae (Tomado de Casasola González y García Aldrete 2002).

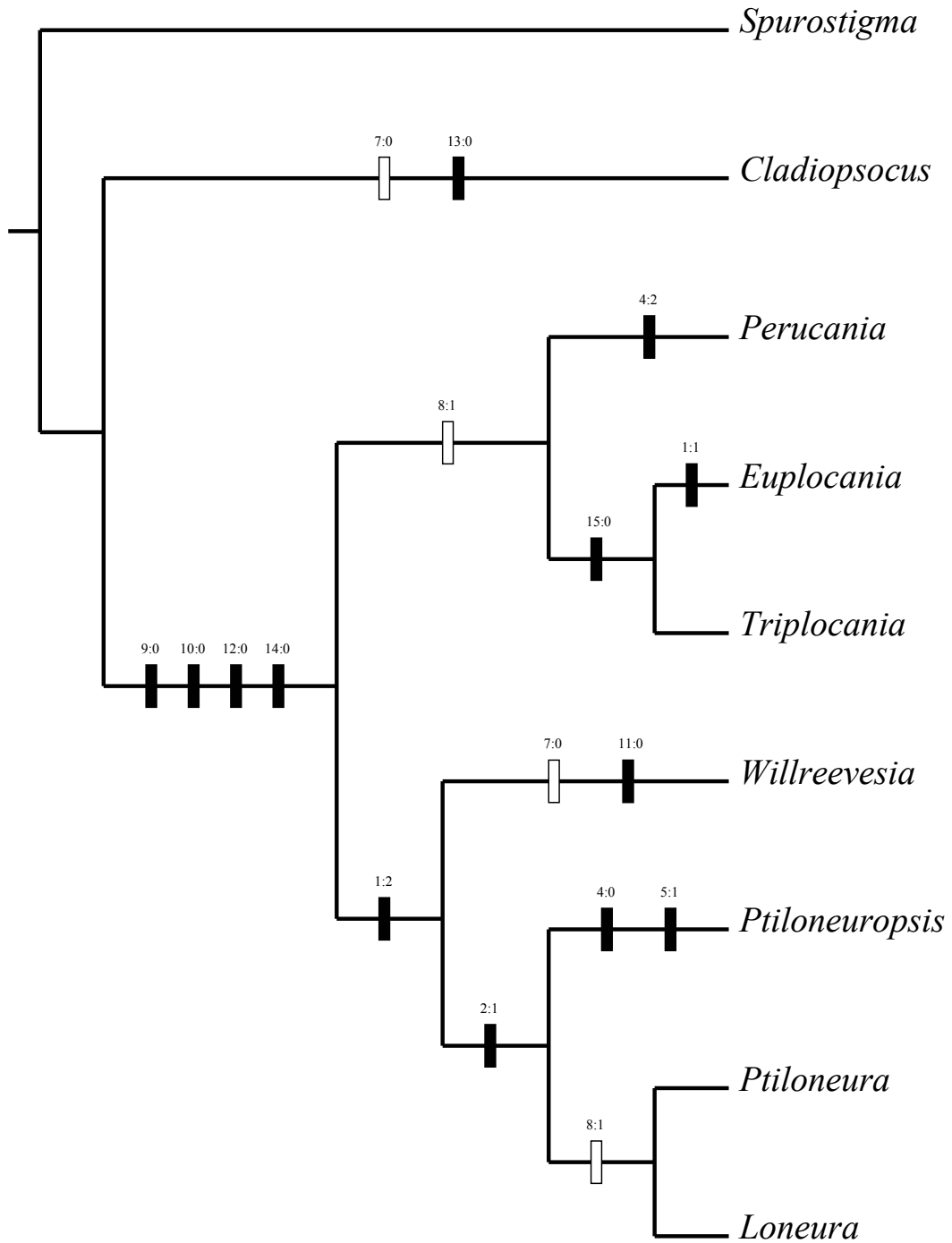


Figura 5. Cladograma que muestra las relaciones filogenéticas entre los géneros de la familia Ptiloneuridae (Tomado de García Aldrete 2005b).

HIPÓTESIS

La hipótesis general de este estudio, tomando como base el análisis y resultados obtenidos por Yoshizawa (2002), es la siguiente: dado que las relaciones entre los géneros de Epipsocetae no están resueltas y la naturaleza de las familias es incierta, entonces la inclusión de todos los géneros reconocidos actualmente en el grupo y el análisis filogenético de un mayor número de caracteres puede resolver el conflicto entre las relaciones y dar arreglos diferentes en la clasificación del grupo. Para probar lo anterior, se establecen los siguientes objetivos:

OBJETIVOS

1. Realizar un análisis de las relaciones filogenéticas entre los géneros agrupados en la actualidad en el infraorden Epipsocetae, empleando la metodología cladista y el criterio de parsimonia.
2. Comprobar la monofilia del infraorden Epipsocetae, así como la de las familias establecidas previamente en el mismo.
3. Establecer una clasificación filogenética fundamentada en los resultados del análisis.
4. Efectuar una revisión taxonómica del infraorden Epipsocetae, basada en la hipótesis filogenética resultante de este estudio, que presente las diagnosis de las familias reconocidas y una clave que permita su determinación.
5. Dar a conocer los caracteres que apoyen la monofilia de las relaciones encontradas y explicar su evolución.

MATERIAL Y MÉTODOS

El grupo interno esta formado por 37 géneros que constituyen las unidades de este estudio, los cuales corresponden a los géneros actualmente reconocidos en el infraorden Epipsocetae, además de aquellos que fueron descritos durante el desarrollo del mismo. Para llevar a cabo el análisis, se seleccionaron un número de especies representativas de cada género (taxa terminales). El muestreo de las 79 especies analizadas (Appendix I, Casasola González 2006) se realizó mediante una revisión completa de la literatura taxonómica para Epipsocetae, la cual incluyó las descripciones originales de los géneros y especies, la disponibilidad del material, el número de especies conocidas por género y la estabilidad actual de cada género. En la mayoría de los casos ambos sexos se encuentran representados, excepto en aquellas especies en las que solamente se conoce uno de ellos.

Tanto los taxa terminales como los ejemplares para el análisis fueron seleccionados tomando en cuenta los siguientes criterios: la circunscripción de los géneros aceptada fue de acuerdo con los sistemas taxonómicos presentados por Eertmoed (1973), Mockford (1998) y Lienhard & Smithers (2002); como la mayoría de los géneros se encuentran bien definidos, se seleccionaron sólo dos especies representativas para cada uno, considerando que éstas presentaran todos los caracteres genéricos; los géneros monotípicos: *Dimidistriata*, *Incapsocus*, *Liratepipsocus*, *Loneuroides*, *Metepipsocus*, *Papillopsocus*, *Parepipsocus*, *Perucania*, *Ptiloneura*, *Ptiloneuropsis*, *Rogojiella*, *Timnewia*, *Valvepipsocus* y *Willreevesia*, se representaron únicamente con la especie conocida; *Epipsocus*, y particularmente *Mesepipsocus*, se representaron con más de dos especies porque ambos presentan problemas de circunscripción. Las especies *Epipsocopsis* sp. 1 y sp. 2, así como *Heteroepipsocus brevicellus*, se incluyeron por considerarse conflictivas dentro de sus respectivos géneros. A la lista se adicionaron cuatro especies nuevas que pertenecen a Epipsocetae pero que presentan problemas de asignación.

Para enraizar el árbol, los géneros *Asiopsocus* (Asiopsocidae), *Stenopsocus* (Stenopsocidae) y *Elipsocus* (Elipsocidae) fueron elegidos como grupos externos (Appendix I, Casasola González 2006) porque pertenecen a los dos grupos más cercanos a Epipsocetae. De acuerdo con Yoshizawa (2002), el infraorden Caeciliusetae (Asiopsocidae y Stenopsocidae) mantiene una relación de grupo hermano con Epipsocetae, en tanto que Homilopsocidea (Elipsocidae) es a su vez grupo hermano de Caeciliusetae + Epipsocetae. Dentro de

Caeciliusetae, Asiopsocidae presenta los caracteres más plesiomórficos del grupo. La elección de *Elipsocus* como tercer grupo externo fue con el propósito de hacer más rigurosa la prueba.

Los 128 ejemplares examinados proceden de las colecciones que a continuación se indican:

ISU	Illinois State University, Normal, Illinois, U.S.A. (Responsable: Dr. E. L. Mockford).
MHNG	Muséum d' Histoire Naturelle, Genève (Responsable: Dr. C. Lienhard).
CNIN	Colección Nacional de Insectos, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. (Responsable: Dr. A. N. García Aldrete).
CAU	Department of Entomology, China Agricultural University (Responsable: Dr. Li Fasheng).

Para el estudio de las estructuras morfológicas externas se utilizaron especímenes preparados y montados en laminillas. Varios ejemplares adicionales tuvieron que ser disectados en alcohol al 80% bajo un microscopio binocular Zeiss-Stemi SV6, y sus partes fueron montadas permanentemente en Euparal o en Bálsamo de Canadá, siguiendo el procedimiento descrito por García Aldrete (1990). La observación de las estructuras se llevó a cabo empleando un microscopio compuesto Zeiss-Axiolab. Para la ilustración de los estados de carácter se utilizó una cámara digital Samsung Digimax v3 la cual fue adaptada tanto al microscopio estereoscópico Zeiss-Stemi SV6 como al microscopio compuesto Zeiss-Axiolab. En algunos casos, los ejemplares y la información sobre los caracteres fueron tomados directamente de las publicaciones originales (Appendix I, Casasola González 2006). La terminología empleada es la usual para el orden (Matsuda 1970, 1976; García Aldrete 1990; Lienhard 1998).

Las relaciones filogenéticas fueron inferidas mediante la base teórica de reconstrucción filogenética (Hennig 1966) y el método de parsimonia (Farris 1973; Wiley 1981; Wiley *et al.* 1991). El análisis cladístico se realizó de acuerdo con en el estudio de la morfología externa de la cabeza, tórax y abdomen de especímenes adultos de ambos sexos. La matriz de datos (Table 1, Casasola González 2006), con 82 taxa y 122 caracteres, de los cuales 100 son binarios y 22 multiestado, fue construida y editada con ayuda del programa Winclada versión 1.00.08 (Nixon 2002). Los caracteres para los cuales uno de los estados resultó “ausente” fueron recodificados como dos caracteres diferentes, considerando su ausencia en la comparación como “inaplicable”

(Maddison 1993). Para no influir en el análisis, planteando hipótesis *a priori*, todos los caracteres tuvieron el mismo peso, fueron codificados como desordenados y fueron considerados no polarizados. La búsqueda de los árboles parsimoniosos se llevó a cabo utilizando el programa Nona versión 2.1 (Goloboff 1999) para Windows. Se ejecutó una búsqueda heurística con 2500 secuencias adicionales al azar sometidas a TBR (Tree Bisection and Reconnection) y reteniendo 20 árboles. Asimismo, cada secuencia explorada fue seguida por un TBR más exhaustivo reteniendo 10 000 árboles (10 veces: h10 000 h/20 mu* 250 max* sv*). Los árboles más parsimoniosos (MPTs) encontrados fueron colectados y sus ramas soportadas ambiguamente fueron colapsadas; de este modo, todos los árboles idénticos fueron eliminados y con los restantes se generó un árbol de consenso a través de la opción “consensus (strict)” de Winclada.

Para establecer los cambios de los estados de carácter en los árboles óptimos, sólo los caracteres optimizados como no ambiguos (aquellos que soportan ramas sin favorecer regresiones o paralelismos), presentes en todos los árboles más parsimoniosos (MPTs) fueron mapeados en el árbol de consenso mediante el comando “apo[-;” de Nona (Goloboff 1999). De esta forma, el análisis sobre la evolución de los caracteres se hizo *a posteriori*, reflejando las ideas expresadas en el cladograma.

Debido a la falta de información codificada en la matriz para algunos caracteres, se implementó una segunda prueba eliminando los taxa con muchos datos faltantes. La ambigüedad potencial, debida a la falta de información de los caracteres en los taxa terminales, fue evaluada empleando la opción “ambiguity filter” de Winclada (Nixon 2002). Esta opción resalta los taxa que tienen el nivel de ambigüedad seleccionado. En este caso, aquellos taxa con más del 55% de celdas ambiguas debidas a valores faltantes (Nixon 1996) fueron secuencialmente removidos y las matrices resultantes fueron analizadas del mismo modo que la matriz completa, con la misma estrategia de búsqueda. La topología obtenida de los árboles de consenso fue comparada para evaluar el efecto de quitar los taxa flotantes en la topología del consenso de los árboles más parsimoniosos. Finalmente, el cladograma estimado fue trasladado a un sistema de clasificación filogenético de acuerdo al método propuesto por Wiley (1981) y Wiley *et al.* (1991).

Phylogenetic relationships of the genera of Epipsocetae (Psocoptera: Psocomorpha)

JOSÉ ARTURO CASASOLA GONZÁLEZ

Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado
Postal 70-153, 04510 México, D. F. México. E-mail: arturoc15@yahoo.com

Abstract

The phylogenetic relationships of the genera of Epipsocetae were inferred on the basis of 122 morphological characters of adult specimens, corroborating the monophyly of the group with ten synapomorphies. The genera are grouped in well defined clades consistent at family level. Dolabellopsocidae, Ptiloneuridae and Epipsocidae are recognized as monophyletic families. In each family, the genera appear as monophyletic units, except in Epipsocidae, where the relationships are ambiguous and monophyly of most genera is not supported. Results indicate that Cladiopsocidae is paraphyletic; it was divided into two monophyletic families: Spurostigmatidae and Cladiopsocidae (*sensu stricto*), represented by the genera *Spurostigma* and *Cladiopsocus* respectively. *Neurostigma* is recognized as a monophyletic genus closely related to other epipsocid genera, nevertheless due to the low resolution obtained within Epipsocidae, it is not possible to decide if it is a genus of that family or if it forms a different clade at family level. The genera *Parepipsocus* Badonnel, previously considered as *incertae sedis*, and *Dimidistriata* Li & Mockford, previously placed tentatively in Dolabellopsocidae, are included in Epipsocidae. *Loneurooides*, *Terryerwinia* and *Timnewia* are recognized as valid genera. Two well defined clades are recognized within Epipsocidae, one with exclusively American genera, and the other that includes Asiatic and American genera.

Key words: Psocoptera, Epipsocetae, phylogeny, cladistic analysis

Introduction

Epipsocetae is one of the six infraorders of Psocoptera recognized within the suborder Psocomorpha (Yoshizawa 2002). The group comprises approximately 36 genera with 275 described species, besides the *incertae sedis* genus *Parepipsocus* Badonnel (Eertmoed 1973, Mockford 1998, Lienhard & Smithers 2002, Li Fasheng 2002, García Aldrete 2004a, 2004b, 2005a, 2005b and in press). These genera are predominantly pantropical,

only *Bertkauia* also occurring in temperate zones of North America and in most of Europe. Epipsocetae is distributed in the five continents, being more diverse in tropical America.

This group of hemipteroid insects is characterized by a pair of longitudinal labral sclerites, tarsi of two or three segments, veins Rs and M of forewing connected by a crossvein and the occasional presence of multiple veins, both in fore- and hind-wings. The species are found on bark, branches and foliage of trees and shrubs, in leaf litter and on rock surfaces. They feed on unicellular green algae, lichens, spores, fungal hyphae, and organic detritus, grazing in cortical and leaf surfaces of the plants and trees, as well as in leaf litter and soil (New 1987, Mockford 1993, Lienhard 1998).

At present, Epipsocetae is divided into five families: Epipsocidae, Neurostigmatidae, Dolabellopsocidae, Cladiopsocidae, and Ptiloneuridae. This widely accepted classification is based on Smithers (1972) and Eertmoed (1973), who used principles of phylogenetic systematics and numerical taxonomy. Smithers (1972) was one of first to investigate the phylogenetic relationships of Psocoptera. Recent studies (e.g. Yoshizawa 2002) have questioned the validity of some of the families, the evolutionary relationships between the genera, and even the methods used. Recently, new genera have been defined, others have been redefined, and some others present circumscription problems. In addition, several new species have been described and others considered valid have assignment problems. Current taxonomic problems indicate that a more stable classification is required that reflects reliable sister-group relationships derived from phylogenetic systematics.

In this work, a cladistic analysis was conducted based on adult morphology, in order to infer the phylogenetic relationships among the genera of Epipsocetae, and to verify the monophyly of the families.

Historical background

Epipsocetae was established by Pearman (1936) in his classification of Psocoptera on the basis of external morphology not previously considered. He recognized the family Epipsocidae within Epipsocetae, including the genera *Epipsocus* and *Bertkauia* and considered mainly the number of tarsal segments, mouth and female genital characters.

Following the system of Pearman, Roesler (1940a, 1940c) extended the classification of the group when he included the genera *Cladiopsocus*, *Euplocania*, *Loneura*, *Ptiloneura*, *Triplocania* and *Ptiloneuropsis* in Ptiloneuridae. He defined this family as having three segmented tarsi and by the presence of a second anal vein in the forewing. Roesler (1940b) added *Goja* and *Neurostigma* to Epipsocidae. Later, Roesler (1944) incorporated *Callistoptera* and *Psilopsocus* (previously considered as Epipsocetae) in two new families, Callistopteridae and Psilopsocidae, synonymized *Bertkauia* under *Epipsocus*, and regarded *Loneura* as a subgenus of *Ptiloneura*.

The genera *Epipsocopsis* and *Mesepipsocus* were described by Badonnel (1955, 1969) in the Epipsocidae. Mockford (1961), in a comparative study and description of a new

species of *Psilopsocus*, transferred Psilopsocidae to the group Psocetae. On the other hand, New (1977) when re-evaluating *Callistoptera*, transferred Callistopteridae as a subfamily of Calopsocidae in the group Homilopsocidea. As a result, only the families Epipsocidae and Ptiloneuridae stayed in the group Epipsocetae.

Later, the genera *Dicropsocus* (Smithers & Thornton 1977), *Hinduipsocus* (Badonnel 1981), *Odontopsocus* (Badonnel 1987), *Cubitiglabra* (Li Fasheng 1995), *Heteroepipsocus* (Li Fasheng 1995), *Dichoepipsocus* (Li Fasheng & Mockford 1997) and *Dimidistriata* (Li Fasheng & Mockford 1997), were described and incorporated into Epipsocidae. *Perucania* was described by New & Thornton (1988) and was included in Ptiloneuridae, and Mockford (1998) transferred *Dimidistriata* to Dolabellopsocidae. Badonnel (1986) placed *Parepipsocus* in the Epipsocetae, but did not place it in any of the families known until then, considering it as "incertae sedis". Li Fasheng (2002) included *Liratepipsocus*, *Metepipsocus*, *Spordoepipsocus* and *Valvepipsocus* in Epipsocidae, and recently, García Aldrete (2004a, 2004b, 2005a, 2005b and in press) described *Ianthorntonia*, *Rogojiella*, *Incapsocus* and *Terryerwinia* in this family, and *Willreevesia*, *Loneuroides* and *Timnewia* in Ptiloneuridae.

The first attempt to establish a phylogeny of the order Psocoptera was by Enderlein (1911), who presented an elaborate tree with many suprageneric taxa, some of which have been useful. Mockford (1967), in an attempt to show the phylogenetic relationships of the electrentomoid psocids, presented a tree in which some of its branches need yet to be examined. Smithers (1972) presented several phylogenetic trees for higher taxa and genera of each family, as result of an extensive study on the phylogenetic relationships of the Psocoptera. However, some lineages in his dendrograms were defined by symplesiomorphies, and his phylogenetic classification has not been totally accepted (Smithers 1991, Lienhard 1998, Yoshizawa 2002).

Smithers (1972) considered Epipsocetae as a monophyletic group supported by six apomorphic characters. He concluded that: 1, Epipsocoidea and Ptiloneuroidea include monophyletic lineages; 2, *Neurostigma* + *Epipsocus* + *Epipsocopsis*, and *Goja* are sister taxa within Epipsocoidea, and they constitute a monophyletic family, Epipsocidae; 3, *Epipsocus* and *Epipsocopsis* are nearly related on the basis of genitalic specialization; 4, in Ptiloneuroidea, *Ptiloneura* and *Ptiloneuropsis* form the monophyletic family Ptiloneuridae; whereas 5, *Cladiopsocus* + *Euplocania* + *Triplocania* integrate a different lineage in a new family, Cladiopsocidae. In his analysis he did not consider *Mesepipsocus* and *Callistoptera*. However, in his classification he recognized Callistopteridae within the superfamily Epipsocoidea.

A year later, Eertmoed (1973) determined the phenetic relationships of the genera of Epipsocetae. As a result, he proposed a classification that was widely accepted. In his phenogram he recognized Epipsocidae, Spurostigmidae (= Cladiopsocidae *sensu* Smithers, Eertmoed 1986), and Ptiloneuridae. In Epipsocidae, *Bertkauia* and *Epipsocus* appear as independent genera. He included the new genus *Spurostigma* along with

Cladiopsocus within Spurostigmidae, and transferred *Euplocania* and *Triplocania* to Ptiloneuridae. Furthermore, he separated *Neurostigma* in a new family, Neurostigmidae (= Neurostigmatidae of Mockford 1998). Also, he described *Auroropsocus*, *Dolabellopsocus*, and *Isthmopsocus* with which the family Dolabellopsocidae was established. In his study *Callistoptera*, *Mesepipsocus*, and *Ptiloneuropsis* were not included.

Yoshizawa (2002), inferred the phylogenetic relationships of the families of Psocomorpha using cladistic analysis and proposed a higher classification for the suborder. As part of his results, he recognized Epipsocetae as a monophyletic infraorder, supported by six stable apomorphies, and concluded that Caeciliusetae constitutes the sister group of Epipsocetae. He found that Epipsocidae, Dolabellopsocidae, and Ptiloneuridae form monophyletic clades, but supported by few reliable characters. On the contrary, Cladiopsocidae appears as a polyphyletic family that, according to him, could be divided into two independent families. In his classification, all the families of Epipsocetae are treated as "sedis mutabilis", with the exception of Neurostigmatidae, that was not considered in his analysis because it was established with a phenetic criterion.

Casasola-González & García-Aldrete (2002) inferred the generic phylogenetic relationships of Epipsocidae. They found that Epipsocidae constitutes a monophyletic family supported by two stable synapomorphies, and found three monophyletic clades within the family, correlated with the geographic distribution of the genera. The American genera *Epipsocus* and *Mesepipsocus* are grouped in one clade. In another clade, *Dicropsocus* + *Epipsocopsis* appear as sister taxa to *Bertkaulia* + *Odontopsocus*. In a third clade, *Cubittiglabra* + *Heteroepipsocus* are sister taxa to the clade *Goja* + *Dichoepipsocus* + *Hinduipsocus*. These latter genera are predominantly Asiatic, except *Goja* that is exclusively neotropical. Finally, García Aldrete (2005) presented a phylogeny of Ptiloneuridae at the generic level; in his cladogram two clades are recognized, one comprising *Perucania* as sister group of *Euplocania* + *Triplocania*, and the other with *Willreevesia* as sister group of *Ptiloneuropsis* + *Ptiloneura* + *Loneura*.

Material and methods

Taxa sampling

This study includes all genera now recognized in the group Epipsocetae (Lienhard & Smithers 2002, Li Fasheng 2002, García Aldrete 2004a, 2004b, 2005a, 2005b and in press). The species (terminal taxa) were examined directly or through the literature (Appendix I). Sampling decisions were based on the available material, the number of well known species, and the actual stability of each genus. Both sexes are represented, except in those species in which either the male or the female is unknown.

Since most genera are well defined, only two representative species that show all characters were selected from each, except *Epipsocus* and *Mesepipsocus* that are represented by a large number of species because both present circumscription problems.

Dimidistriata, *Liratepipsocus*, *Metepipsocus*, *Parepipsocus*, *Perucania*, *Ptiloneura*, *Ptiloneuropsis* and *Valvepipsocus* are monotypic. The new species *Epipsocopsis* sp.1 and sp. 2 were included because they were considered conflictive within the genus. Seven species mostly belonging to Epipsocetidae were added as terminal taxa. Three of them, still undescribed, constitute new genera, whereas the remaining four have assignment problems (García Aldrete per. com.) (Appendix I).

Outgroup taxa were selected from groups closely related to Epipsocetidae. According to Yoshizawa (2002), the infraorder Caeciliusetae represents the sister group of Epipsocetidae, whereas Homilopsocidea is sister group to Caeciliusetae + Epipsocetidae. Caeciliusetae was represented by two genera: *Asiopsocus* and *Stenopsocus* in the families Asiopsocidae and Stenopsocidae respectively, *Asiopsocus* is the most plesiomorphic of Asiopsocidae. A third outgroup was *Elipsocus* (Elipsocidae) as representative of Homilopsocidea (Appendix I).

Specimens prepared and mounted on slides were used to analyse morphological characters. Several additional specimens were dissected in 80% alcohol under a binocular microscope, and their parts were mounted either in Euparal or Canada balsam, following the process described by García Aldrete (1990). Observations were made using a stereoscopic microscope Zeiss-Stemi SV6 and a compound microscope Zeiss-Axiolab. A Zeiss drawing tube and a digital camera were used for the illustration of characters. In some cases, additional character information was taken directly from original published descriptions and illustrations (Appendix I). The terminology used follows Matsuda (1970, 1976), García Aldrete (1990), and Lienhard (1998).

Examined specimens come from the following collections: The Australian Museum, Sydney, Australia (AM); Illinois State University, Normal, Illinois, U.S.A. (ISU); Muséum d' Histoire Naturelle, Genève (MHNG); Colección Nacional de Insectos, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. (CNIN); Department of Entomology, China Agricultural University (CAU).

Data analysis

The cladistic analysis was performed using external morphology of the head, thorax and abdomen of adult specimens of both sexes. The data matrix has 82 taxa and 122 characters (Table 1), and was constructed and edited using WinClada version 1.00.08 (Nixon 2002). Twenty two characters were multistate and the remainder binary. The characters for which one of the states was "absent" were recoded as two different characters, considering its absence in the comparison as "inapplicable" (Maddison 1993). A parsimony tree was produced with Nona version 2.1 (Goloboff 1999) using heuristic search with 2500 random additional sequences with TBR and retaining 20 trees. Also, each explored sequence was further analysed by a more exhaustive TBR, retaining 10 000 trees (10 times: h10 000 h/20 mu* 250 max* sv*). All characters were equally weighted and unordered. The most parsimonious trees (MPTs) found were recovered collapsing

TABLE 1. Characters matrix used for the phylogenetic analysis of Epiptosectae. The first three species are outgroups. Question marks (?) indicate missing data and dashes (-) inapplicable data.

	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65	70	75	80	85	90	95	100	105	110	115	120	
<i>Asiopsocus tehuacanus</i>	0	-110	-0	-1100	-00	-00	-0000	0000000000	-000000	0000011000	10	-0000	-000001113000	11000000	-0000	-000010	-0	-0000	-000010	-0	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000
<i>Epiptosecus immaculatus</i>	0	-1110	-1100	-00	-00	-0000	000001110000	000001110000	000001110000	000001110000	0000	-0000	-000001110000	0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000
<i>Epiptosecus orientis</i>	0	-1111	-1101	-1011	-1010	-1100	-112000	0001110011	-110000	0000011100	-1120000	-1000000111	-0001110000	0000000000	0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000
<i>Auroropsocus strabus</i>	0	-1111	-1101	-1011	-1010	-1100	-112000	0001110011	-110000	0000011100	-1120000	-1000000111	-0001110000	0000000000	0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000
<i>Bertkauia crosbyana</i>	0	-110	-1100	-1100	-1111	-1111	-000000010000	-010000	100000011000	-0	-0000	-100000011000	-00	-1000	-0103	-1111	-1111	-1111	-1111	-1111	-1111	-1111	-1111	-1111	-1111
<i>Bertkauia lucifuga</i>	0	-110	-1100	-1100	-1111	-1111	-000000010000	-010000	100000011000	-0	-0000	-100000011000	-00	-1000	-0103	-1111	-1111	-1111	-1111	-1111	-1111	-1111	-1111	-1111	-1111
<i>Cladiopsocus garcasi</i>	1111	1101	1001	1002	110	-1111	-100111	100111	110001	10002100	-110000	-110000110	-0011	100100	-00	-100	-0103	-1111	-1111	-1111	-1111	-1111	-1111	-1111	-1111
<i>Cladiopsocus cocotensis</i>	1111	1101	1001	1002	110	-1111	-100111	100111	110001	10002100	-110000	-110000110	-0011	100100	-00	-100	-0103	-1111	-1111	-1111	-1111	-1111	-1111	-1111	-1111
<i>Cubitiigabira polyphobia</i>	1011	1101	1001	1002	110	-1111	-100111	100111	110001	10002100	-110000	-110000110	-0011	100100	-00	-100	-0103	-1111	-1111	-1111	-1111	-1111	-1111	-1111	-1111
<i>Cubitiigabira quadripunctata</i>	0	-110	-1100	-1100	-1111	-1111	-0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000
<i>Dichoepipsocus micropterus</i>	0	-110	-1100	-1100	-1111	-1111	-0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000
<i>Dichoepipsocus thimpuensis</i>	0	-110	-1100	-1100	-1111	-1111	-0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000
<i>Dicropsocus complexus</i>	0	-1111	1100	1002	110	-1111	-100111	100111	110001	10002100	-110000	-110000110	-0011	100100	-00	-100	-0103	-1111	-1111	-1111	-1111	-1111	-1111	-1111	-1111
<i>Dicropsocus montanus</i>	0	-1111	1100	1002	110	-1111	-100111	100111	110001	10002100	-110000	-110000110	-0011	100100	-00	-100	-0103	-1111	-1111	-1111	-1111	-1111	-1111	-1111	-1111
<i>Dimidistriata longicapita</i>	0	-110	-1100	-1100	-1111	-1111	-0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000
<i>Doiabeiopsocus sp2 PERU</i>	0	-110	-1100	-1100	-1111	-1111	-0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000
<i>Doiabeiopsocus sp3 PERU</i>	0	-110	-1100	-1100	-1111	-1111	-0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000
<i>Epiptosecus greeni</i>	0	-110	-1100	-1100	-1111	-1111	-0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000
<i>Epiptosecus prominens</i>	0	-110	-1100	-1100	-1111	-1111	-0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000
<i>Epiptosecus sp1 MALAY</i>	0	-110	-1100	-1100	-1111	-1111	-0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000
<i>Epiptosecus sp2 LMS</i>	0	-110	-1100	-1100	-1111	-1111	-0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000
<i>Epiptosecus atyctus</i>	0	-110	-1100	-1100	-1111	-1111	-0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000
<i>Epiptosecus sp2 MEX</i>	0	-110	-1100	-1100	-1111	-1111	-0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000
<i>Epiptosecus sp3 MEX</i>	0	-110	-1100	-1100	-1111	-1111	-0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000
<i>Epiptosecus badonneli</i>	0	-110	-1100	-1100	-1111	-1111	-0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000
<i>Euplocamia pictaoides</i>	0	-110	-1100	-1100	-1111	-1111	-0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000
<i>Goja montielii</i>	0	-110	-1100	-1100	-1111	-1111	-0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000
<i>Goja plaumanni</i>	0	-110	-1100	-1100	-1111	-1111	-0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000
<i>Heteroepipsocus brevicellus</i>	0	-110	-1100	-1100	-1111	-1111	-0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000
<i>Heteroepipsocus longicellus</i>	0	-110	-1100	-1100	-1111	-1111	-0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000
<i>Heteroepipsocus maculatus</i>	0	-110	-1100	-1100	-1111	-1111	-0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000
<i>Hindupisocus atratus</i>	0	-110	-1100	-1100	-1111	-1111	-0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000
<i>Hindupisocus sp THAI</i>	0	-110	-1100	-1100	-1111	-1111	-0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000
<i>Ianthhorntonia annae</i>	0	-110	-1100	-1100	-1111	-1111	-0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000
<i>Ianthhorntonia loiseae</i>	0	-110	-1100	-1100	-1111	-1111	-0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000
<i>Incapisocus penai</i>	0	-110	-1100	-1100	-1111	-1111	-0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000
<i>Iechimopsocus sp2 PERU</i>	0	-110	-1100	-1100	-1111	-1111	-0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000
<i>Iechimopsocus sp BELICE</i>	0	-110	-1100	-1100	-1111	-1111	-0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000
<i>Liratepipsocus jinghongicus</i>	0	-110	-1100	-1100	-1111	-1111	-0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000	-0000

to be continued

their not supported branches. Then identical trees were removed and a strict consensus tree was generated with WinClada (Nixon 2002). Only unambiguously optimized characters present in all most parsimonious trees were mapped onto the consensus tree using the command "apo[;]" of Nona (Goloboff 1999). The displayed cladograms are metafile archives saved in WinClada and edited in PowerPoint.

A second test was performed removing taxa with many missing data (maximum 70%). The potential ambiguity was evaluated using the option "ambiguity filter" in Winclada (Nixon 2002). This option highlights taxa that have the selected level of ambiguity, thus taxa with more than 55% of ambiguous cells due to missing values (Nixon 1996) were sequentially removed and the resulting matrices were analyzed in the same way as the complete matrix, using the search described above. The topology of the resulting consensus trees was visually compared to evaluate the effect of removing "floating taxa" (ambiguous taxa) in the topology of the consensus of the MPTs.

Characters and character states

The 122 characters listed below were derived from a complete bibliographical investigation and from detailed microscopic examination of the selected specimens. Most characters have been used traditionally to define different genera and families. Others have been demonstrated to be informative in previous phenetic and phylogenetic studies of some genera of the group (Smithers 1972, Eertmoed 1973, Casasola & García Aldrete 2002, Yoshizawa 2002). In some cases, character states were modified so that they coincide with the set of terminal taxa. Quantitative type characters were not considered due to lack of confidence in the establishment of their states and its acceptance as homology hypothesis (Stevens 1991).

1. Interommatidial setae: (0) absent (Fig. 1); (1) present (Fig. 2).
2. Distribution of interommatidial setae in the compound eye: (0) few, mainly in the dorsal median surface (Fig. 3); (1) abundant over all the surface (Fig. 2).
3. Male ocelli: (0) absent (Fig. 4); (1) present (Fig. 5).
4. Male median ocellus: (0) absent (Fig. 18); (1) present (Fig. 5).
5. Female ocelli: (0) absent (same as Fig. 4); (1) present (same as Fig. 5).
6. Female median ocellus: (0) absent (same as Fig. 8); (1) present (same as Fig. 5).
7. Pair of setae at the base of ocellar group: (0) absent (Fig. 5); (1) present (Fig. 6).
8. Position of the pair of setae at the base of ocellar group: (0) at level of median ocellus (Fig. 6); (1) at level of dorsal ocelli (Fig. 7).
9. Consistency of the antero-ventral surface of scape: (0) membranous (Fig. 9); (1) sclerotized (Fig. 10).
10. Dorsal end of epistomal suture: (0) absent (Fig. 11); (1) present (Fig. 12).
11. Anterior ends of epistomal suture: (0) on ventral margin of cranium (Fig. 13); (1) separated from ventral margin of cranium (Fig. 14).

12. Labral sclerites: (0) absent (Fig. 15); (1) present (Fig. 16).
13. Position of labral sclerites: (0) oblique (Fig. 17); (1) vertical (Fig. 16).
14. Posterior end of labral sclerites: (0) extended to posterior margin of labrum, curving towards the sides (Fig. 17); (1) fading before reaching posterior margin (Fig. 16).
15. Anterior end of labral sclerites: (0) separated (Fig. 16); (1) prolonged medially but not joined (Fig. 17); (2) joined by a sclerotic strip (Fig. 18).
16. Disposition of the five distal inner labral sensilla: (0) equidistant (Fig. 19); (1) trichoids closer to the lateral placoids than to the median placoid (Fig. 20).
17. Labral tubercles: (0) absent (Fig. 21); (1) present (Fig. 22).
18. Distal border of labral tubercles: (0) smooth (Fig. 22); (1) with small pointed projections (Fig. 23); (2) with microspines (Fig. 24).
19. Number of pointed projections in distal border of labral tubercles: (0) one; (1) two.
20. Premolar cusp on right mandible: (0) absent (Fig. 25); (1) present (Fig. 26).
21. Degree of development of the cusps in the lacinial tip: (0) equally developed (Fig. 27); (1) outer cusp more developed than inner cusp (Fig. 28).
22. Outer cusp of lacinial tip: (0) narrow (Fig. 27); (1) wide (Fig. 32); (2) expanded pre-apically (Fig. 30).
23. Denticles in outer cusp: (0) absent (Fig. 28); (1) present (Fig. 32).
24. Number of denticles in outer cusp: (0) three-four (Fig. 31); (1) five-eight (Fig. 32).
25. Apex of outer cusp without denticles: (0) pointed (Fig. 30); (1) truncated (Fig. 28) (2) with notches (Fig. 29).
26. Pearman's organ in female hind coxa: (0) absent (Fig. 33); (1) present (Fig. 34).
27. Ventral surface of fore femur: (0) with a row of setae (Fig. 35); (1) with a row of cones at bases of setae (Fig. 36); (2) with a row of spines (Fig. 37).
28. Ventral surface of hind femur: (0) with a row of setae (just as Fig. 35); (1) with a row of cones at bases of setae (same as Fig. 36).
29. Tarsomeres: (0) two (Fig. 38); (1) three (Fig. 40).
30. Ctenidiobothria on t1 of female hind leg: (0) absent (Fig. 38); (1) present (Fig. 39).
31. Ctenidiobothria on t2 of female hind leg: (0) absent (Fig. 38); (1) present (Fig. 39).
32. Preapical denticle on pretarsal claw: (0) absent (Fig. 41); (1) present (Fig. 42).
33. Pulvillus of pretarsal claw: (0) straight (Fig. 41); (1) curved (Fig. 44).
34. Pulvillus apex: (0) pointed (Fig. 41); (1) broad (Fig. 44).
35. Setae-shaped spine anterior to pulvillus: (0) absent (Fig. 41); (1) present (Fig. 43).
36. Female forewing: (0) absent; (1) present.
37. Degree of development of female forewing: (0) little developed (brachypterous) (Fig. 45); (1) well developed (macropterous) (Fig. 48).
38. Brachypterous wing: (0) ovoid (Fig. 45); (1) triangular (Fig. 46).
39. Female hindwing: (0) absent; (1) present.
40. Veins Rs and M of macropterous forewing (male or female): (0) fused for a length (Fig. 47); (1) connected by a crossvein (Fig. 48).

41. Number of primary branches in vein Rs of macropterous forewing: (0) two (Fig. 48); (1) three (Fig. 49); (2) four-five (Fig. 50).
42. Number of primary branches in vein M of macropterous forewing: (0) three (Fig. 48); (1) four-five (Fig. 49); (2) six- seven (Fig. 50); (3) eight (Fig. 51).
43. Primary branch of vein M next to areola postica: (0) not forked (Fig. 48); (1) forked (Fig. 50).
44. Length of pterostigma: (0) three times its width ; (1) four times its width; (2) five times its width; (3) six times its width; (4) seven times its width.
45. Shape of pterostigma: (0) flattened (Fig. 54); (1) rounded (Fig. 55); (2) triangular (Fig. 49); (3) sinuous (Fig. 63).
46. Crossveins within pterostigma: (0) absent (Fig. 55); (1) present (Fig. 56).
47. Spurvein at apex of pterostigma: (0) absent (Fig. 55); (1) present (Fig. 57).
48. Setae on the membrane at distal margin of macropterous forewing, between pterostigma and areola postica: (0) absent (Fig. 48); (1) present (Fig. 63).
49. Length of areola postica: (0) one time its width; (1) two times its width; (2) three times its width; (3) four times its width; (4) five times its width; (5) six times its width.
50. Shape of areola postica: (0) flattened (Fig. 58); (1) rounded (Fig. 59); (2) triangular (Fig. 60); (3) sinuous (Fig. 61).
51. Setae within areola postica: (0) absent (Fig. 59); (1) present (Fig. 63).
52. Areola postica and vein M: (0) separated (Fig. 48); (1) connected by crossveins (Fig. 60).
53. Number of crossveins between areola postica and vein M: (0) one; (1) two.
54. Areola postica and vein CuA: (0) separated (Fig. 62); (1) joined (Fig. 59).
55. Second anal vein in macropterous forewing: (0) absent (Fig. 48); (1) present (Fig. 64).
56. Distal end of second anal vein: (0) joined to wing margin (Fig. 64); (1) joined to first anal vein (Fig. 65); (2) fading before reaching wing margin (Fig. 66).
57. Veins Rs and M of macropterous hindwing (male or female): (0) fused basally for a length (fig. 52); (1) connected basally by a crossvein (Fig. 53).
58. Length of vein R_{2+3} of macropterous hindwing: (0) less than length of vein R_{4+5} ; (1) same as length of vein R_{4+5} .
59. Number of primary branches in vein Rs of macropterous hindwing: (0) two (Fig. 52); (1) three-four (Fig. 53).
60. Vein M of macropterous hindwing: (0) not branched (Fig. 52); (1) branched (Fig. 53).
61. Number of primary branches in vein M of macropterous hindwing: (0) two; (1) three-four; (2) five-six.
62. Setae on veins Rs and M of macropterous hindwing: (0) absent; (1) present.
63. Row of fine setae on proximal end of costal margin of macropterous hindwing: (0) absent (Fig. 67); (1) present (Fig. 68).
64. Hypandrium: (0) simple (Fig. 69); (1) divided into a large central sclerite and two small side sclerites (Fig. 70).

65. Sharp lateral projections on hypandrium: (0) absent (Fig. 69); (1) present (Fig. 71).
66. Struts of phallobase: (0) vertical (Fig. 74); (1) oblique, V-shaped (Fig. 73).
67. Anterior ends of phallobase struts: (0) separated (open phallosome) (Fig. 74); (1) joined by sclerotic band (closed phallosome) (Fig. 75).
68. Inner parameres of phallosome: (0) absent (Fig. 72); (1) present (Fig. 73).
69. Posterior ends of inner parameres: (0) separated (Fig. 73); (1) fused to form an arch (aedeagal arch) (Fig. 74).
70. Shape of aedeagal arch: (0) rounded; (1) straight; (2) sharp; (3) projected posteriorly.
71. Apex of posterior projection of aedeagal arch: (0) rounded; (1) sharp; (2) straight.
72. Median process of aedeagal arch: (0) absent (Fig. 74); (1) present (Fig. 76).
73. Lateral processes of aedeagal arch: (0) absent (Fig. 74); (1) present (Fig. 76).
74. External parameres of phallosome: (0) absent (Fig. 74); (1) present (Fig. 79).
75. Degree of development of external parameres: (0) poorly developed (Fig. 78); (1) well developed (Fig. 79).
76. Pores on distal ends of external parameres: (0) absent (Fig. 78); (1) present (Fig. 80).
77. Apex of external parameres: (0) rounded (Fig. 79); (1) sharp (Fig. 80).
78. Surface of external parameres: (0) smooth (Fig. 80); (1) ornamented (Fig. 81).
79. Position of external parameres: (0) outside of the endophallus (Fig. 75); (1) partially in the endophallus (Fig. 79); (2) totally immersed in the endophallus (Fig. 82).
80. External parameres associated to endophallic sclerites: (0) absent (Fig. 79); (1) present (Fig. 82).
81. Endophallic sclerites: (0) absent (Fig. 74); (1) present (Fig. 76).
82. Arrangement of endophallic sclerites: (0) grouped centrally forming a radula (Fig. 76); (1) arranged longitudinally in symmetrical pairs (Fig. 77).
83. Sharp lateral projections on male clunium: (0) absent (Fig. 83); (1) present (Fig. 84).
84. Ornamentations on posterior median border of male clunium: (0) absent (Fig. 83); (1) present (Fig. 85).
85. Shape of ornamentations of posterior median border of male clunium: (0) a comb (Fig. 85); (1) papillate protuberances (Fig. 86).
86. Microspines on posterior border of male epiproct: (0) absent (Fig. 87); (1) present (Fig. 88).
87. Posterior surface of male epiproct: (0) smooth (Fig. 87); (1) with little papillate protuberances (Fig. 89); (2) with a granulate tubercle (Fig. 84).
88. Macrosetae on basal third of male epiproct: (0) absent (Fig. 90); (1) present (Fig. 91).
89. Number of macrosetae on basal third of male epiproct: (0) one; (1) three.
90. Arrangement of three macrosetae on male epiproct: (0) in straight line (Fig. 91); (1) forming a triangle (Fig. 92).
91. Microspines on anterior border of male epiproct: (0) absent (Fig. 90); (1) present (Fig. 93).
92. Microspines on posterior border of male paraprocts: (0) absent; (1) present.

93. Sclerotized, hook-shaped prong on posterior border of male paraprocts: (0) absent (Fig. 83); (1) present (Fig. 94).
94. Posterior margin of subgenital plate: (0) rounded (Fig. 95); (1) straight (Fig. 96); (2) bilobed (Fig. 97); (3) with an median prominence (Fig. 98); (4) projected posteriorly to form of bilobed tongue (Fig. 99).
95. Ovipositor valvulae (gonapophyses) of female: (0) absent (Fig. 100); (1) present (Fig. 101).
96. Ventral valvula (v1): (0) absent (Fig. 104); (1) present (Fig. 107).
97. Basal end of ventral valvula (v1): (0) joined to base of dorsal valvula (v2) (Fig. 105); (1) joined to clunium by a membranous segment (Fig. 106); (2) joined to clunium by a sclerotized segment (Fig. 107).
98. Distal end of dorsal valvula (v2): (0) uniform (Fig. 103); (1) forming a long, pointed, distal process (Fig. 104).
99. Microspines on distal process of dorsal valvula (v2): (0) disordered over surface (Fig. 111); (1) ordered in a longitudinal row (Fig. 112).
100. Anterior projection (heel), at base of dorsal valvula (v2): (0) absent (Fig. 109); (1) present (Fig. 108).
101. External valvula (v3): (0) absent (Fig. 104); (1) present (103).
102. Dorsal (v2) and external (v3) valvulae: (0) separated (Fig. 103); (1) v3 a lobe on side of v2, forming a composite valvula (v2+3) (Fig. 107).
103. Shape of external valvula (v3): (0) a flap (Fig. 103); (1) a lobe (Fig. 107); (2) a globule (Fig. 110); (3) an elongate blister (Fig. 108); (4) a protuberance (Fig. 106).
104. Apex of external valvula (v3): (0) rounded; (1) sharp.
105. Setae on external valvula (v3): (0) absent; (1) present.
106. Ninth sternum: (0) membranous (Fig. 101); (1) sclerotized (Fig. 102).
107. Shape of female epiproct: (0) semicircular (Fig. 113); (1) trapeziform (Fig. 114); (2) triangular (Fig. 115); (3) bell-shaped (fig. 116); (4) elliptic (Fig. 117).
108. Length of female epiproct: (0) ~ ½ the width of its base; (1) same as the width of its base; (2) ~ 1 ½ times the width of its base.
109. Setae on female epiproct: (0) on posterior half (Fig. 114); (1) distributed over the surface (Fig. 117).
110. Microspines on posterior border of female epiproct: (0) absent (same as Fig. 87); (1) present (same as Fig. 88).
111. Macrosetae on female epiproct: (0) absent (same as Fig. 90); (1) present (same as Fig. 91).
112. Number of macrosetae on female epiproct: (0) one; (1) three.
113. Position of macrosetae on female epiproct: (0) on the middle; (1) on basal third.
114. Arrangement of three macrosetae on female epiproct: (0) in straight line (same as Fig. 91); (1) forming a triangle (same as Fig. 92).
115. Posterior border of female paraprocts: (0) rounded (Fig. 118); (1) straight (Fig. 121).

116. Microspines on posterior border of female paraprocts: (0) absent; (1) present.
117. Trichobothria on female paraprocts: (0) absent (Fig. 118); (1) present (Fig. 120).
118. Number of trichobothria on female paraprocts: (0) one-nine (Fig. 119); (1) fifteen-twenty (Fig. 120).
119. Rosette at base of each trichobothria on female paraprocts: (0) absent (Fig. 119); (1) present (Fig. 120).
120. Length of trichobothria on female paraprocts: (0) all of same length; (1) one longer than the others.
121. Arrangement of trichobothria on female paraprocts: (0) grouped in a not well defined sensory field (Fig. 119); (1) grouped in a well defined sensory field (Fig. 120).
122. Shape of sensory field on female paraprocts: (0) circular (Fig. 120); (1) elliptic (Fig. 121).

Results

The resulting matrix (Table 1) contains 1831 cells (18%) with missing values and 977 cells (9%) with inapplicable values. The total ambiguity (missing and inapplicable data) is widely distributed, and the ambiguity caused by missing data concentrates in some particular taxa; those showing most ambiguity were *Valvepipsocus diodematus*, *Dimidistriata longicapita*, *Liratepipsocus jinghongicus*, *Metepipsocus beijingicus*, *Dichoepipsocus thimpuensis*, *Parepipsocus obscurus* and *Odontopsocus orghidani* (Table 2). All of them were represented by a single specimen, and character information was obtained exclusively from the corresponding original publication.

The cladistic analysis produced 57189 equally most parsimonious trees (MPTs) of 393 steps, with a consistency index (CI) of 0.40 and a retention index (RI) of 0.78. In the consensus cladogram, Epipsocetae appear as a monophyletic group (Fig. 122), but many of the relationships between terminal taxa were not resolved. However, the topology of the tree shows that basal nodes constitute well defined clades corresponding to the traditional classification at family level (Smithers 1972, Eertmoed 1973). The mapping of unambiguous characters supporting the branches in all the MPTs (Fig. 123) shows that almost all the clades are supported at the suprageneric level by a unique combination of characters that, with few exceptions, includes at least one synapomorphy.

The genera *Isthmopsocus*, *Auroropsocus* and *Dolabellopsocus* were grouped in a clade that corresponds to the family Dolabellopsocidae. The genera *Perucania*, *Triplocania*, *Ptiloneuropsis*, *Ptiloneura*, *Loneura*, *Willreevesia*, *Loneuroides*, *Timnewia* and *Euplocania* correspond to Ptiloneuridae. The most numerous sets of terminal taxa formed a large monophyletic clade that coincides with the family Epipsocidae. The species of the genera *Cladiopsocus* and *Spurostigma*, belonging in the family Cladiopsocidae, were grouped in independent clades, suggesting that Cladiopsocidae is a paraphyletic group. The species of *Neurostigma*, the only genus known in the family Neurostigmatidae, appear as part of the

clade that corresponds to Epipsocidae, which puts in doubt the validity of the former family. On the other hand, *Parepipsocus* and *Terryerwinia* grouped in the Epipsocidae, and *Loneuroides* grouped in the Ptiloneuridae. Remaining species with assignment problems are grouped within the clade Epipsocidae, but with ununresolved relationships.

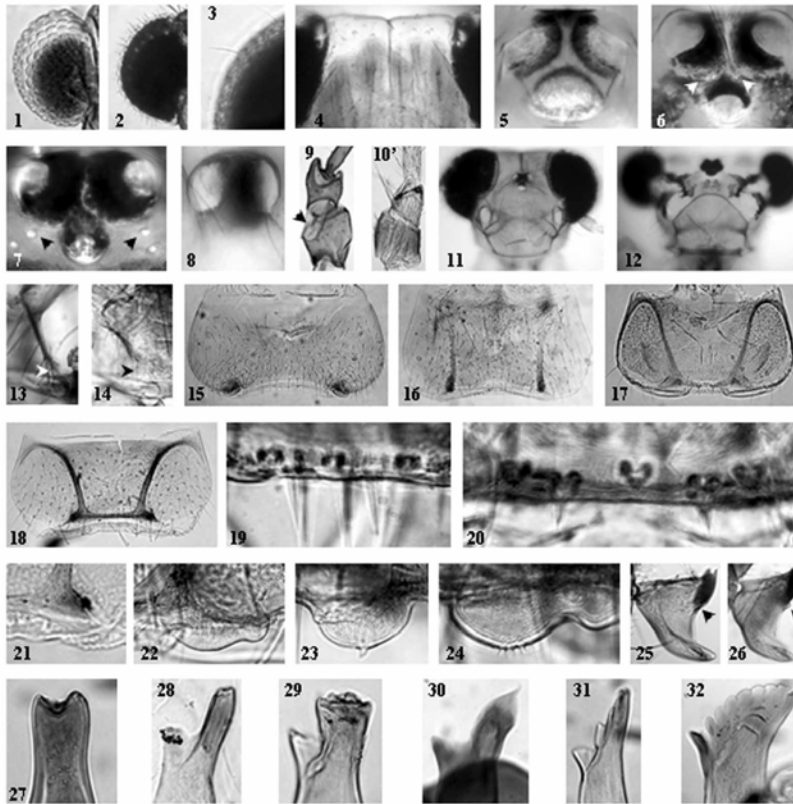
TABLE 2. Exclusion test results for taxa with missing data.

Taxa	Ambiguous cells (%)	MPTs	L	CI	RI
<i>V. diodematus</i>	68.8	78519	385	0.41	0.79
<i>D. longicapita</i>	66.4	87479	389	0.40	0.79
<i>L. jinghongicus</i>	63.9	37924	388	0.40	0.79
<i>M. beijingicus</i>	62.3	27393	391	0.40	0.78
<i>D. thimpuensis</i>	61.5	30880	387	0.41	0.78
<i>P. obscurus</i>	59.0	20960	387	0.41	0.79
<i>O. orghidani</i>	56.5	19710	390	0.40	0.79

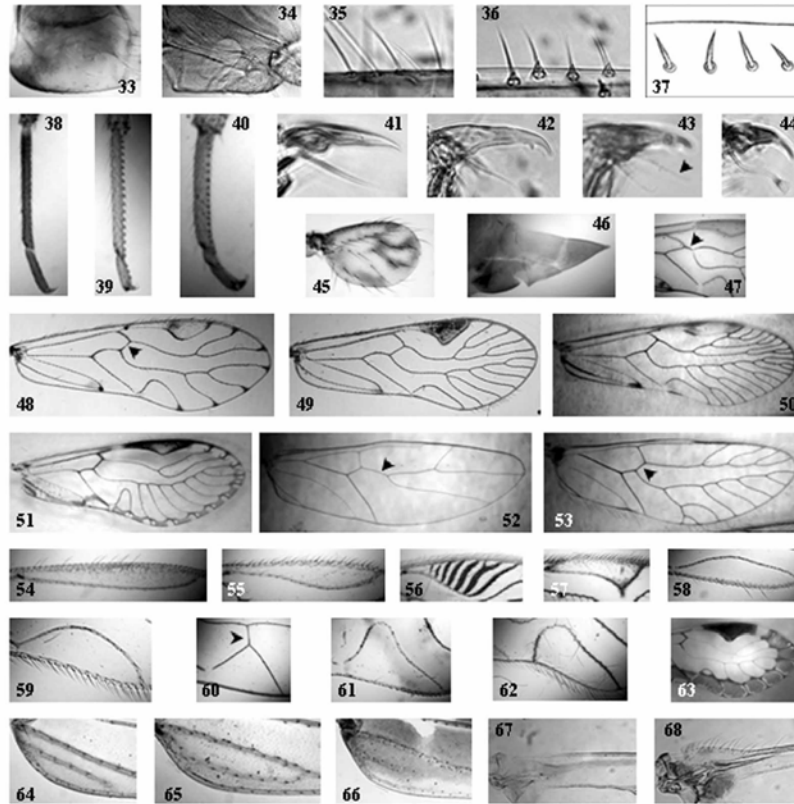
(MPTs) equally most parsimonious trees. (L) length. (CI) consistency index. (RI) retention index.

The exclusion test for taxa with missing data gave as a result that in all cases, when each taxon was removed sequentially, the topology of the consensus tree was almost identical as in the analysis where all taxa were included. Besides, the number of trees generated in each test was also similar (Table 2). Only when *P. obscurus* and *O. orghidani* were removed simultaneously, considerably less trees were obtained (104 MPTs; L = 384; CI = 0.41; RI = 0.78) and the resolution of the consensus tree improved remarkably (Fig. 124). In this case the monophyletic condition of Epipsocetae and the clades at family level remained identical as in the original analysis. The change appeared within the clade Epipsocidae, where two main monophyletic clades were formed (Fig. 124). Clade A shows close relationship among the species of the genera *Epipsocus*, *Incapsocus*, *Mesepipsocus*, *Neurostigma*, *Terryerwinia* and *Papillopsocus*, and clade B grouped the remaining genera and species known, and those with assignment problems. In both cases, the relationships within each node were solved in an important manner.

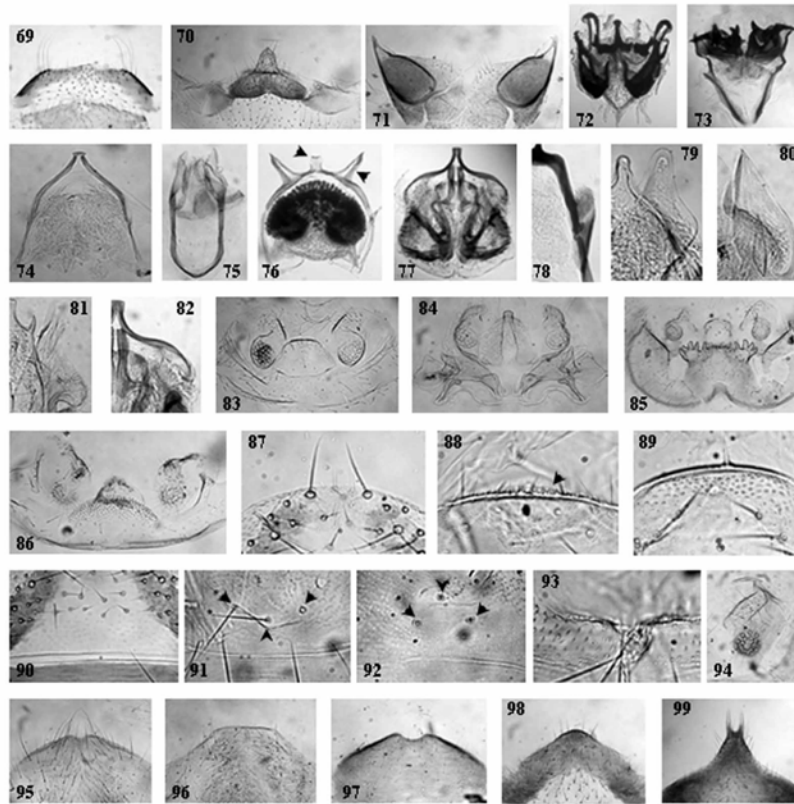
It is recommended that the results of this test be taken with caution until solving the missing data problem for floating taxa and confirming this hypothesis as independent. It is important to emphasize that in a cladistic analysis all available information must be included, although incomplete, and the resulting hypothesis must be considered as the most corroborated and therefore the best at the moment (Kluge & Wolf 1993), although sometimes the ambiguity codified for a taxon may weaken the parsimony test (Nixon 1996).



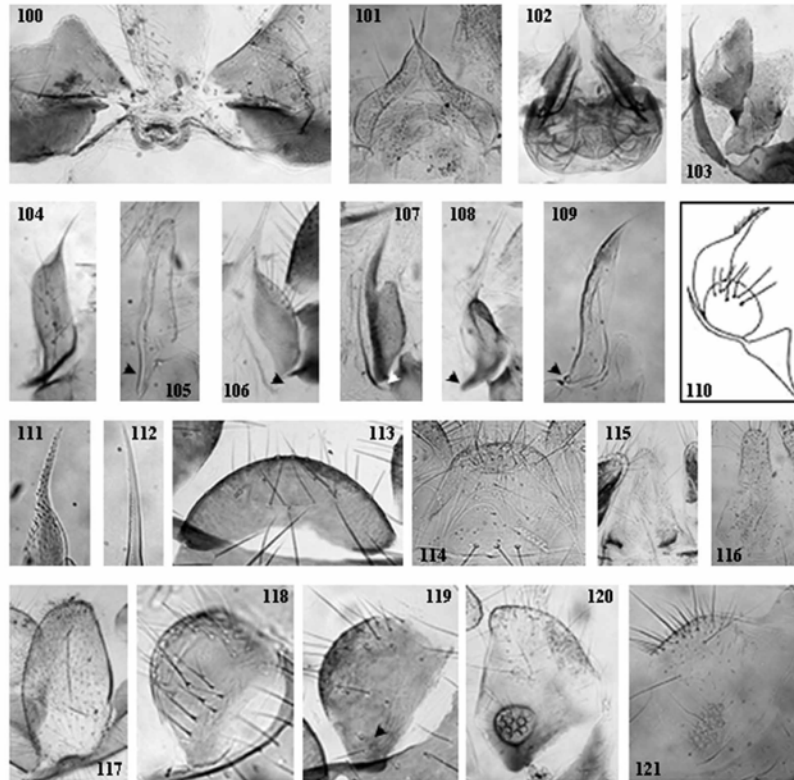
FIGURES 1–32. Compound eye of *Bertkauia crosbyana* (1), *Isthmopsocus* sp. 2 (2) and *Goja montieli* (3). Frons of *Dolabellopsocus* sp. 2 (4). Ocelli of *Elipsocus* sp. 4 (5), *Epipsocus* sp. 2 (6), *Goja montieli* (7) and *Isthmopsocus* sp. 2 (8). Scape and pedicel of *Dicrosopus montanus* (9) and *loneura leonilae* (10). Front view of head of *Cladiopsocus ocotensis* (11) and *Triplocania brailovskiyana* (12). Anterior ends of epistomal suture of *Euplocania badonneli* (13) and *Goja plaumanni* (14). Labrum of *Stenopsocus immaculatus* (15), *Dolabellopsocus* sp. 2 (16), *Bertkauia crosbyana* (17) and *Cladiopsocus ocotensis* (18). Distal inner labral sensilla of *Elipsocus* sp. 4 (19) and *Ianthorntonia annae* (20). Anterior ends of labrum of *Cladiopsocus garciai* (21) and labral tubercles of *Ianthorntonia annae* (22), *Terryerwinia acutiphallica* (23) and *Mesepipsocus* sp. 1 (24). Right mandible of *Spurostigma* sp. 2 (25) and *Ianthorntonia annae* (26). Lacinial apex of *Stenopsocus immaculatus* (27), *Dolabellopsocus* sp. 2 (28), *Epipsocopsis greeni* (29), *Dicrosopus complexus* (30), *Dichoeipsocus micropterus* (31) and *Ianthorntonia annae* (32).



FIGURES 33–68. Female hind coxa of *Hinduipsocus atratus* (33) and *Cladiopsocus ocotensis* (34). Ventral surface of fore femur of *Goja montieli* (35), *Epiopsocus prominens* (36) and *Auroropsocus orientis* (37). Tarsus of *Bertkauia crosbyana* (38), *Dolabellopsocus* sp. 2 (39) and *E lipsocus* sp. 4 (40). Pretarsal claw of *Dichoepipsocus micropterus* (41), *Ianthorntonia annae* (42), *Cladiopsocus ocotensis* (43) and *Isthmopsocus* sp. 2 (44). Female fore wing of *Goja montieli* (45) and *Hinduipsocus* sp. (46). Middle view of forewing of *Elipsocus* sp. 4 (47). Forewing of *E pipisocus* sp. 2 (48), *Incapsocus penai* (49), *Goja montieli* (50) and *Ptiloneura bidorsalis* (51). Hindwing of *Stenopsocus immaculatus* (52) and *Goja montieli* (53). Pterostigma of *Dolabellopsocus* sp. 2 (54), *Bertkauia crosbyana* (55), *Neurostigma enderleini* (56) and *Spurostigma* sp. 2 (57). Areola postica of *Dolabellopsocus* sp. 2 (58), *Bertkauia crosbyana* (59), *Stenopsocus immaculatus* (60), *Auroropsocus orientis* (61) and *Neurostigma enderleini* (62). Posterior view of forewing of *Euplocania badonneli* (63). Anal margin of forewing of *Spurostigma* sp. 2 (64), *Isthmopsocus* sp. (65) and *Auroropsocus orientis* (66). Costal margin of hindwing of *Stenopsocus immaculatus* (67) and *Euplocania badonneli* (68).



FIGURES 69–99. Hypandrium of *Goja montieli* (69), *Loneura leonilae* (70) and *Mesepipsocus* sp. 15 (71). Phallosome of *Euplocania badonneli* (72), *Triplocania brailovskyana* (73), *Epipsocus* sp. 2 (74), *Elipsocus* sp. 4 (75), *Terryerwinia acutiphallica* (76) and *Goja montieli* (77). External parameres of *Mesepipsocus* sp. BELICE (78), *Bertkauia crosbyana* (79), *Dolabellopsocus* sp. 2 (80), *Mesepipsocus* sp. 15 (81) and *Goja montieli* (82). Male clunium, epiproct and paraprocts of *Epipsocus* sp. 2 (83), *Mesepipsocus* sp. 15 (84), *Dolabellopsocus* sp. 2 (85) and *Isthmopsocus* sp. BELICE (86). Posterior view of male epiproct of *Elipsocus* sp. 4 (87), *Epipsocus* sp. 2 (88) and *Dolabellopsocus* sp. 3 (89). Anterior view of male epiproct of *Elipsocus* sp. 4 (90), *Hinduipsocus* sp. (91), *Willreevesia dominica* (92) and *Euplocania badonneli* (93). Male paraproct of *Cladiopsocus ocotensis* (94). Posterior view of subgenital plate of *Goja montieli* (95), *Dolabellopsocus* sp. 2 (96), *Mesepipsocus proctus* (97), *Bertkauia crosbyana* (98) and *Hinduipsocus atratus* (99).



FIGURES 100–121. Ovipositor valvulae and ninth sternum of *Dolabellopsocus* sp. 3 (100), *E pipsocopsis prominens* (101) and *Euplocania badonneli* (102). Gonapophyses of *Elipsocus* sp. 4 (103), *Dichoepipsocus complexus* (104), *Auroropsocus orientis* (105), *Hinduipsocus atratus* (106), *Loneura leonilae* (107), *Mesepipsocus proctus* (108), *Epipsocopsis greeni* (109) and *Valvepipsocus diodematus* (110) (from Li Fasheng 2002). Distal process of v2+3 of *Euplocania pictaoides* (111) and *Bertkauia crosbyana* (112). Female epiproct of *Odontopsocus orghidani* (113), *Terryerwinia* sp. PERU (114), *Euplocania pictaoides* (115), *Goja plaumanni* (116) and *Mesepipsocus proctus* (117). Female paraproct of sp. 3. SABAH (118), *Odontopsocus orghidani* (119), *Cladiopsocus garciai* (120) and *Epipsocopsis* sp. 1 (121).

Discussion

Smithers (1972) was the first to consider Epipsocetae as a monophyletic lineage, supported by long head, long genae, a pair of longitudinal labral sclerites, outer margin of

mandibles angled, and external valvula (v3) fused to dorsal valvula (v2), to form a composite valvula. Later, Yoshizawa (2002) confirmed the monophyly of the group on the basis of six apomorphies: anterior tentorial pit separated from ventral margin of cranium, labrum with a pair of longitudinal sclerites, forewing veins with more than one row of setae (reversed in Epipsocidae), presence of second anal vein (A₂) (reversed in Epipsocidae), hindwing veins with two rows of setae, and dorsal (v2) and external (v3) valvulae of gonapophyses (partly) fused. In this analysis Epipsocetæ is confirmed as a strongly supported monophyletic group (Fig. 123). Four characters are corroborated as

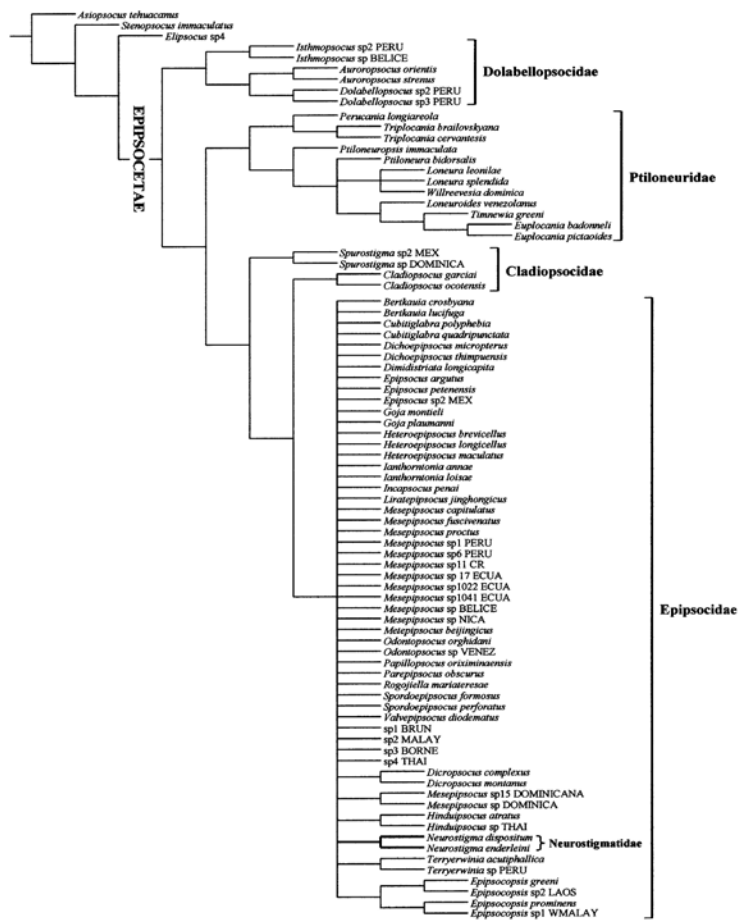


FIGURE 122. Strict consensus of 57189 equally most parsimonious trees (L = 393; IC = 0.40; IR = 0.78).

apomorphies at group level: a pair of longitudinal labral sclerites (12:1), presence of a second anal vein (A_2) in fore wing (55:1) (reversed in Epipsocidae), setae on veins Rs and M of the hindwing (62:1) (two rows for Yoshizawa (2002)) and external valvula (v3) joined on the side of dorsal valvula (v2), forming a composite valvula (102:1).

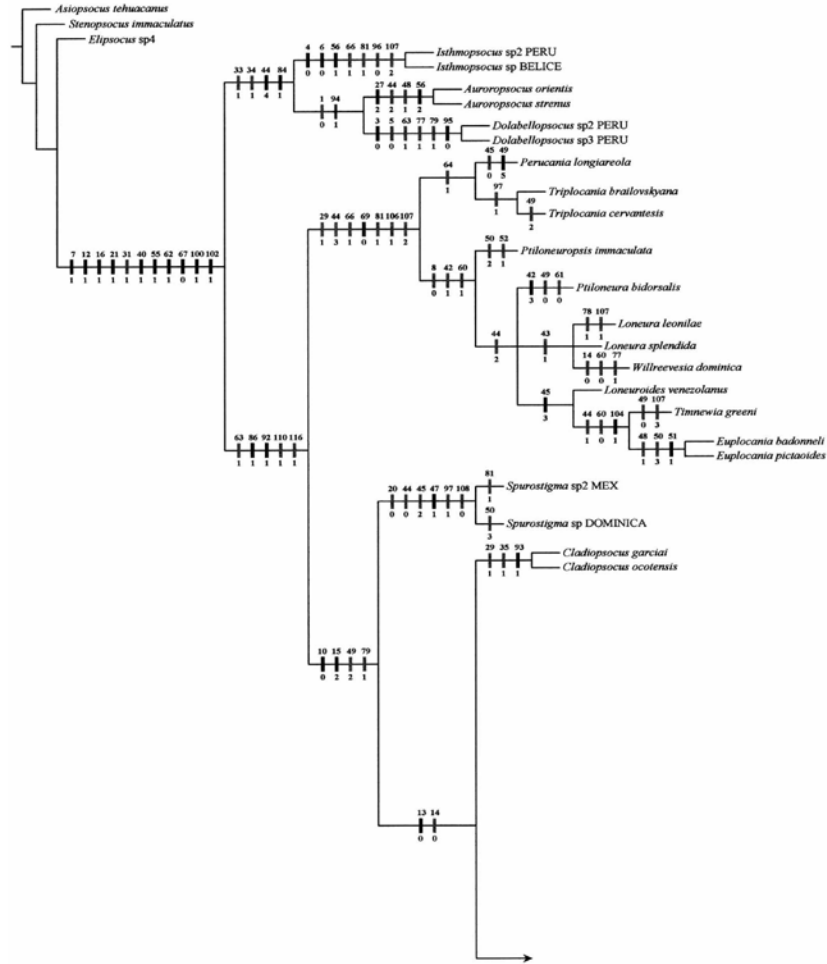


FIGURE 123. Consensus tree showing the character states that can be unambiguously optimized in all the MPTs. Black bars are apomorphic characters and grey bars are homoplastic characters. The arrow (?) indicates that the cladogram continues in the next page.

to be continued

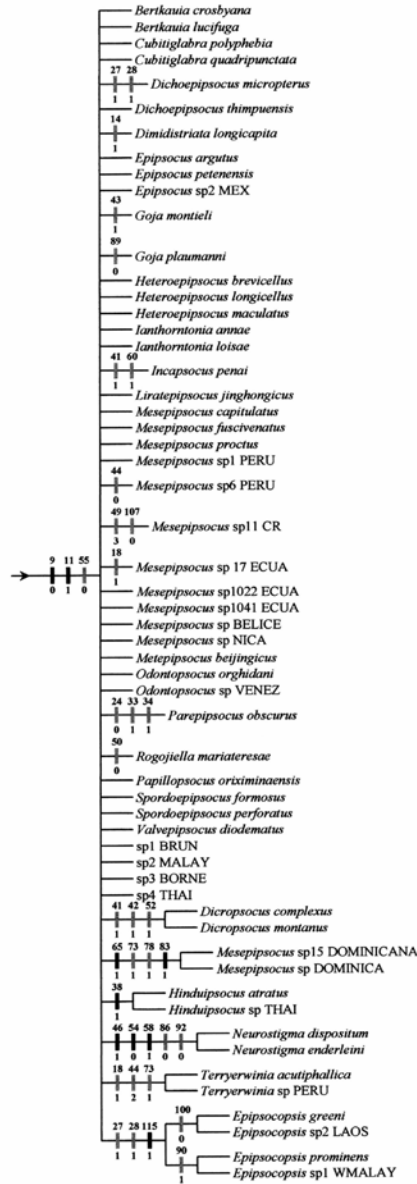


FIGURE 123 (continued).



FIGURE 124. Strict consensus tree of 104 MPTs, generated by removing *O. orchidani* and *P. obscurus* (L = 384, IC = 0.41, IR = 0.78). A and B indicate the two main clades topologies for Epipsocidae.

In this analysis the following additional characters were found to support monophyly: presence of a pair of setae at the base of the ocellar group (7:1), trichoid labral sensilla closer to the lateral placoids than to the median placoid (16:1), lacinial outer cusp more

developed than the inner cusp (21:1), female with ctenidiobothria on t2 of hind leg (31:1), veins Rs and M of forewing joined by a crossvein (40:1), verticals struts of phallosome separated (open phallosome) (67:0), and presence of a basal heel on the dorsal valvula (v2) (100:1). The character anterior tentorial pit separated from ventral margin of cranium (codified here as anterior end of epistomal suture separated from ventral margin of cranium (11:1)) was apomorphic for Epipsocidae. The characters outer margin of mandible angled and fore wing veins with more than one row of setae were not considered in this analysis because are non-informative, as well as long head and long genae because both are quantitative characters.

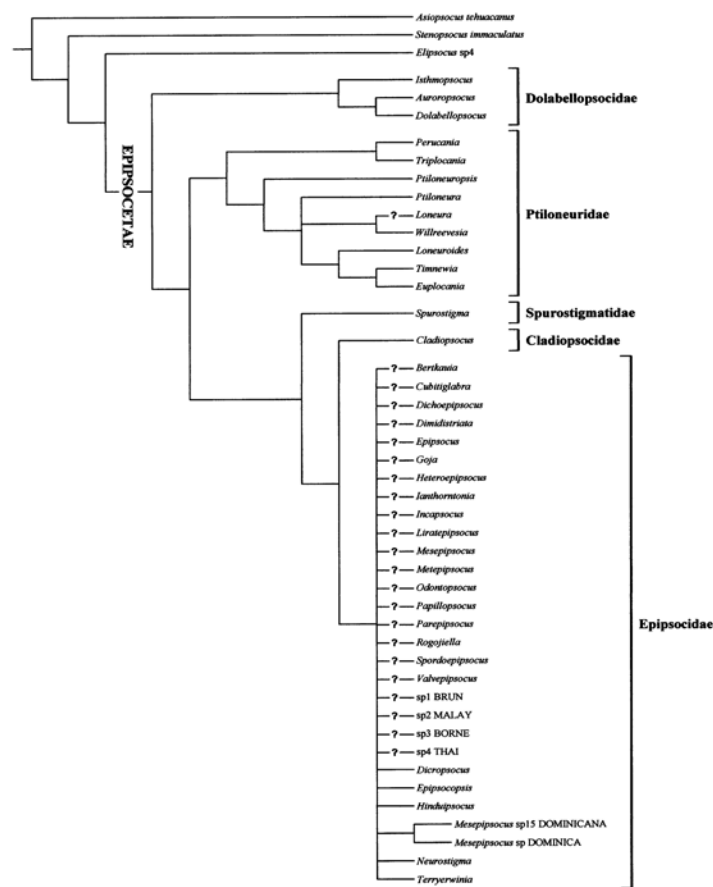


FIGURE 125. Phylogenetic relationships among genera of Epipsocetidae and sister families. Question marks (?) indicate that monophyly is not supported.

In my results only Dolabellopsocidae, Ptiloneuridae, and Epipsocidae are recognized as monophyletic (Fig. 122). Dolabellopsocidae constitutes the basalmost clade, supported by four character states: pulvillus of pretarsal claw curved (33:1), pulvillus apex broad (34:1), length of pterostigma seven times its width (44:4), and presence of ornamentations on the posterior median border of the male clunium (84:1). Genera grouped in this family constitute well supported monophyletic clades, with *Isthmopsocus* as sister group of *Auroropsocus* + *Dolabellopsocus* (Fig. 125). *Dimidistriata*, previously placed here (Mockford 1998) on basis of labrum characters, was placed within Epipsocidae.

Ptiloneuridae, *Spurostigma* + *Cladiopsocus* (Cladiopsocidae) and Epipsocidae comprise a monophyletic group supported by the following apomorphies: presence of a row of fine setae at the proximal end of the costal margin of the hindwing (63:1), presence of microspines on the posterior border of the epiproct (86:1) and posterior border of the male paraprocts (92:1), and presence of microspines on the posterior border of the epiproct (110:1) and posterior border of female paraprocts (116:1). Within this clade Ptiloneuridae is located as the sister group of Cladiopsocidae (paraphyletic) + Epipsocidae.

Monophyly of Ptiloneuridae is supported by a single synapomorphy: posterior ends of the inner parameres separated (69:0); and the following homoplasies: three-segmented tarsi (29:1), length of pterostigma six times its width (44:3), struts of the phallobase oblique, V-shaped (66:1), presence of endophallic sclerites (81:1), ninth sternum sclerotized (106:1), and female epiproct triangular (107:2). All genera of Ptiloneuridae are clearly monophyletic, except *Loneura*. Within the family (Fig. 125), *Perucania* and *Triplocania* are closely related on the basis of a single homoplastic character: hypandrium formed by a large, central sclerite and two smaller side sclerites (64:1). The remaining genera are separated in another clade supported by three also homoplastic characters: pair of basal setae of the ocelli at the level of the median ocellus (8:0), vein M of forewing with four to five primary branches (42:1), and vein M of hindwing branched (60:1) (reversed in *Willreevesia* and *Euplocania*). *Ptiloneuropsis* is sister group to the clade that groups *Ptiloneura*, the polytomy of *L. leonilae*, *L. splendida*, and *Willreevesia*, and *Loneuroides* + *Euplocania*. Within this clade, the relationships are not resolved.

Spurostigma, *Cladiopsocus* and Epipsocidae are separated from the other families by the absence of the dorsal border of the epistomal suture (10:0), anterior ends of labral sclerites joined by a sclerotic strip (15:2), length of areola postica three times its width (49:2), and external parameres partially on the endophallus (79:1). The clade with the species of *Spurostigma* is supported by the synapomorphic character state, presence of a spurvein arising at the apex of pterostigma (47:1), and by the following homoplasies: absence of the premolar cusp on the right mandible (20:0), length of pterostigma three times its width (44:0), pterostigma triangular (45:2), base of the ventral valvula (v1) joined to clunium by a membranous segment (97:1), and length of female epiproct approximately half the width of its base (108:0). The monophyly of *Cladiopsocus* is supported by the synapomorphic character, presence of a sclerotized prong on the posterior border of the

male paraprocts (93:1), and the following homoplasies: three-segmented tarsi (29:1), and presence of a setae-shaped spine anterior to the pulvillus (35:1).

Spurostigma and *Cladiopsocus* were initially placed in the family Cladiopsocidae (Eertmoed 1973), but, as a result of this analysis, both genera constitute monophyletic clades, clearly separated and placed paraphyletically without sharing the same ancestor. Here I propose to divide Cladiopsocidae in two monophyletic families, Spurostigmatidae (Eertmoed 1973) and Cladiopsocidae (*sensu stricto*) each represented by a single genus, *Spurostigma* and *Cladiopsocus* respectively (Fig. 125). As for its relationships, *Spurostigma* (Spurostigmatidae) appears as sister group of *Cladiopsocus* (Cladiopsocidae) + Epipsocidae. This latter clade is supported by two apomorphies, labral sclerites oblique (13:0), and labral sclerites prolonged up to the posterior margin of the labrum, curving towards the sides (14:0) (reversed in *Dimidistriata*).

Monophyly of Epipsocidae was proposed earlier (Casasola González & García Aldrete 2002, Yoshizawa 2002), supported by four synapomorphies: epistomal suture dorsally absent, membranous antero-ventral surface of scape, absence of second anal vein (A_2) in forewing, and presence of ventral setae in forewing. In this analysis the monophyly is corroborated, although the first character is not considered a synapomorphy for the family, whereas the latter is not considered in the analysis. Additionally, the anterior ends of the epistomal suture, separated from the ventral margin of cranium (11:1) also supports the monophyly of the clade.

Within Epipsocidae the relationships among the genera are not resolved (Fig. 122) and the monophyly in most of them is not supported (Fig. 125). Only some genera as *Dicropsocus*, *Dimidistriata*, *Goja*, *Incapsocus*, *Parepipsocus*, *Rogojiella* and *Terryerwinia* are supported by few characters and several homoplasies (Fig. 123). *Epipsocopsis*, *Hinduipsocus* and *Neurostigma* seem to be monophyletic genera, since are supported by at least one synapomorphic character. Also interesting is the relationship between the *M. sp15 DOMINICANA* and *M. sp DOMINICA*, which were grouped in a monophyletic clade supported by four characters, two of them synapomorphic. The previous relationship indicates that both species could constitute a distinct, different genus.

When *P. obscurus* and *O. orghidani* are eliminated from the analysis, the remaining genera are grouped in two main clades (Fig. 124). In clade A the relationships between the species of *Mesepipsocus* are distinct, but in several of these subclades other genera also appear, such as *Epipsocus*, *Incapsocus*, *Neurostigma*, and *Terryerwinia*. This indicates that these genera are polyphyletic and some of their species may be closely related to some of the species of *Mesepipsocus*. It also indicates that the genus presents circumscription problems, the species represented possibly belonging in other genera and not forming a monophyletic group. On the other hand, Casasola González & García Aldrete (2002) proposed close relationships between *Epipsocus* and *Mesepipsocus*, on the basis of the absence of external parameres on the phallosome. In this analysis the relationship is observed solely with some species of *Epipsocus* and *Mesepipsocus*.

Neurostigma was initially considered as a genus of Epipsocidae. Later, Smithers (1972) endorsed the hypothesis on the basis of the following main apomorphies: two-segmented tarsi, few setae on the wing veins, and the presence of a single anal vein. Eertmoed (1973), based on phenetic evidence suggested the inclusion of the genus in the family Neurostigmatidae. In my results, the position of *Neurostigma* is not resolved (Fig. 122) but shows a much closer relationship to the genera of Epipsocidae than to any other family. This partly supports the hypothesis of Smithers (1972) and questions the consistency of the diagnostic characters proposed by Eertmoed (1973) for Neurostigmatidae. When the floating taxa are eliminated, the genus is placed again within the clade Epipsocidae, in a position close to *Incapsocus* and to some species of *Mesepipsocus* (Fig. 124). This suggests that in fact it is very likely that *Neurostigma* is a genus of Epipsocidae.

In clade B, *Epipsocopsis* is located at the base as sister group to the remaining genera. Next appear *H. maculatus*, *Dicropsocus*, and species 1 of Brunei as independent clades. At the cusp of the tree most relationships are resolved, although some ambiguities persist. *Metepipsocus* + *Valvepipsocus* are closely related to the clade integrated by *Dimidistriata*, *Liratepipsocus*, species 2 of Malaysia and species 3 of Borneo. Species of *Goja* and *Rogojiella* are grouped together with *Ianthorntonia* in the same clade. Near this group is located the species 4 of Thailand. Finally, at the top clade appear the remaining Asian genera *Cubitiglabra*, *Dichoepipsocus*, *Heteroepipsocus*, *Hinduipsocus* and *Spordoepipsocus*. Within this clade also appear *Odontopsocus*, of American distribution, and *Bertkauia* from America, Europe, and Asia.

The results of the test of exclusion of floating taxa show that the ambiguity due to the lack of information of unexamined species can produce similar results at family level, but also, these taxa cause the lack of resolution in an important sector of the topology of the cladogram. For future studies it is necessary to get as much information as possible from those taxa with a high percentage of ambiguity, especially *P. obscurus* and *O. orghidani*. It is also important to include more characters to test the monophyly of several of the analyzed genera. Finally, it is important to revise the taxonomy of *Mesepipsocus* in a phylogenetic context because of the circumscription problems presented here.

Acknowledgments

This work is part of the author's doctoral project (Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México), directed by Dr. A. N. García Aldrete. I thank Dr. Edward L. Mockford, Dr. C. Lienhard, Dr. C. N. Smithers and Dr. Li Fasheng for loans and donations of specimens studied in this work. I also thank Dr. Helga Ochoterena Booth and Dr. Juan José Morrone Lupi, members of my doctoral committee, for their advice and valuable suggestions. Special thanks to Dr. Victor Hugo Reynoso Rosales for his critical reading of a former version of the manuscript and for correcting the English version.

References

ZOOTAXA

1194

- Badonnel, A. (1955) Psocoptères de L'Angola. *Publicações Culturais da Companhia de Diamantes de Angola*, 26, 1–267.
- Badonnel, A. (1969) Psocoptères de L'Angola et de pays voisins avec révision de types africains d'Enderlein (1902) et de Ribaga (1911). *Publicações Culturais da Companhia de Diamantes de Angola*, 79, 1–152.
- Badonnel, A. (1981) Psocoptères (Insecta: Psocoptera) de L'Inde. Mission Besuchet-Löbl (1978) et voyage entomologique Löbl 1979. *Revue Suisse de Zoologie*, 88, 381–411.
- Badonnel, A. (1986) Psocoptères de Colombie (Insecta: Psocoptera). Missions écologiques du Professeur Sturm (1956 à 1978). *Spixiana*, 9, 179–223.
- Badonnel, A. (1987) 17. Psocoptères du Venezuela et de la République Argentine. In: Decu, V., Orghidan, T., Bordón, C., Linares, O., Urbani, F., Tronchoni, J. & Bosque, C. (Editors). *Fauna Hipogea y hemiedáfica de Venezuela y de otros países de América del Sur. 1 (núm. 1–22)*. Editura Academiei Republicii Socialiste Romana, Bucuresti, pp 173–182.
- Casasola González, J.A. & García Aldrete, A.N. (2002) *A taxonomic revision of the genus Goja (Psocoptera: Epipsocidae)*. Publicaciones Especiales 18. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. México, 143 pp.
- Eertmoed, G.E. (1973) The phenetic relationships of the Epipsocetae (Psocoptera): the higher taxa and the species of two new families. *Transactions of the American Entomological Society*, 99, 373–414.
- Eertmoed, G.E. (1986) The redefinition of *Cladiopsocus* (Psocoptera: Cladiopsocidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 21, 207–229.
- Enderlein, G. (1911) Die fossilen Copeognathen und ihre phylogenie. *Paleontographica*, 58, 279–360.
- García Aldrete, A.N. (1990) Insecta: Psocoptera. In: Dindal, D. L. (Editor). *Soil biology guide*, John Wiley, New York, pp 1033–1052.
- García Aldrete, A.N. (2004a) A new genus of Bolivian Epipsocidae (Psocoptera). *Journal of the New York Entomological Society*, 112, 217–220.
- García Aldrete, A.N. (2004b) A new epipsocid genus (Psocoptera: Epipsocidae) from Bolivia. In: García Aldrete, A. N., Lienhard, C. & Mockford, E. L. (Editors). *Thorntoniana. A commemorative volume for Ian W. B. Thornton (1926–2002)*. Publicaciones Especiales 20. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. México, pp. 99–113.
- García Aldrete, A.N. (2005a) A new ptiloneurid genus (Psocoptera: Ptiloneuridae) from Dominica. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 107, 267–272.
- García Aldrete, A.N. (2005b) Three new monotypic genera of Epipsocidae (Psocoptera) from Peru and Brazil. *Zootaxa*, 1077, 51–60.
- García Aldrete, A.N. (In press) Two new ptiloneurid genera (Psocoptera: Ptiloneuridae) from South America. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*.
- Goloboff, P.A. (1999) *Nona (NO NAME), version 2*, Published by the author, Tucumán, Argentina.
- Kluge, A.G. & Wolf, J. (1993) Cladistics: What's in a word? *Cladistics*, 9, 183–199.
- Li Fasheng. (1995) Psocoptera. In: Zhu, T. (Editor). *Insects and macrofungi of Gutianshan, Zhejiang*. Zhejiang Science and Technology Publishing House, Hangzhou, pp. 60–85.
- Li Fasheng. (2002) *Psocoptera of China*, vol. I and II, Science Press, Beijing, China, 1976 pp.
- Li Fasheng & Mockford, E.L. (1997) Two new genera and four new species of Epipsocidae (Psocoptera) from China. *Oriental Insects*, 31, 139–148.
- Lienhard, C. (1998) *Psocoptères Euro-Méditerranéens*, Faune de France 83, Fédération Française des Sociétés de Sciences Naturelles, Paris, 534 pp.
- Lienhard, C. & Smithers, C.N. (2002) *Psocoptera (Insecta), world catalogue and bibliography*, Instrumenta Biodiversitatis V, Muséum d'histoire naturelle, Genève, 665 pp.

- Maddison, W.P. (1993) Missing data versus missing characters in phylogenetic analysis. *Systematic Biology*, 42, 576–581.
- Matsuda, R. (1970) Morphology and evolution of the insect thorax. *Memoirs of the Canadian Entomological Society*, 76, 1–483.
- Matsuda, R. (1976) *Morphology and evolution of the insect abdomen*, Pergamon Press, Oxford, 534 pp.
- Mockford, E.L. (1961) The rediscovery and probable phylogenetic position of *Psilopsocus* (Psocoptera). *Psyche*, 68, 38–44.
- Mockford, E.L. (1967) The electrentomoid psocids. *Psyche*, 74, 118–165.
- Mockford, E.L. (1993) *North American Psocoptera (Insecta)*, Flora and Fauna Handbook 10, Sandhill Crane Press, Gainesville, Florida, 455 pp.
- Mockford, E.L. (1998) Generic definitions and species assignments in the Family Epipsocidae (Psocoptera). *Insecta Mundi*, 12, 81–91.
- New, T.R. (1977) A reappraisal of the genus *Callistoptera* Enderlein (Psocoptera). *Australian Entomological Magazine*, 4, 52–54.
- New, T.R. (1987) Biology of the Psocoptera. *Oriental Insects*, 21, 1–109.
- New, T.R. & Thornton, I.W.B. (1988) Epipsocetæ (Psocoptera) from Peru. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 23, 225–250.
- Nixon, K.C. (1996) Paleobotany in cladistic analysis and cladistics in paleobotany: enlightenment and uncertainty. *Review of Paleobotany and Palynology*, 90, 361–373.
- Nixon, K.C. (2002) *WinClada, version 1.00.08*, Published by the author, Ithaca, New York.
- Pearman, J. (1936) The taxonomy of the Psocoptera: preliminary sketch. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London, Series B, Taxonomy*, 5, 58–62.
- Roesler, R. (1940a) Neue und wenig bekannte Copeognathengattungen. I. *Zoologischer Anzeiger*, 129, 225–243.
- Roesler, R. (1940b) Neue und wenig bekannte Copeognathengattungen. II. *Zoologischer Anzeiger*, 130, 1–25.
- Roesler, R. (1940c) Neue Copeognathen. *Arbeiten Über Morphologische und Taxonomische Entomologie*, 7, 236–244.
- Roesler, R. (1944) Die Gattungen der Copeognathen. *Stettin Entomologische Zeitung*, 105, 117–166.
- Smithers, C.N. (1972) The classification and phylogeny of the Psocoptera. *Memoirs of the Australian Museum*, 14, 1–349.
- Smithers, C.N. (1991) Psocoptera (Psocids, Booklice). In: CSIRO (Editors). *The insects of Australia. A textbook for students and research workers, vol. 1*. 2nd edition, Cornell University Press, New York, pp. 412–420.
- Smithers, C.N. & Thornton, I.W.B. (1977) A new genus and some new species of Epipsocidae (Psocoptera) from the Melanesian arc. *Proceeding of the Linnean Society of New South Wales*, 102, 60–75.
- Stevens, P.F. (1991) Character states, morphological variation, and phylogenetic analysis: A review. *Systematic Botany*, 16, 553–583.
- Yoshizawa, K. (2002) Phylogeny and Higher Classification of the Suborder Psocomorpha (Insecta: Psocodea: 'Psocoptera'). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 136, 371–400.

Appendix I

ZOOTAXA
1194

List of terminal taxa examined. The acronyms at the end of each name indicate the origin collection (see text). (¹) species selected from literature, the data of the original publication appear between []. (²) species with assignment problems. The arrangement of families and genera corresponds with the results presented in Fig.4.

ASIOPSOCIDAE

Asiopsocus

A. tehuacanus García Aldrete & Casasola González 1995. MEXICO. 1♂ (holotype), 1♀ (allotype). CNIN.

STENOPSOCIDAE

Stenopsocus

S. immaculatus (Stephens) 1866. FRANCE. 1♂, 1♀. CNIN.

ELIPSOCIDAE

Elipsocus

E. sp. 4. MEXICO. 1♂, 1♀. CNIN.

DOLABELLOPSOCIDAE

Isthmopsocus

I. sp. 2. PERU. 1♂, 1♀. CNIN.

I. sp. BELIZE. 1♂, 1♀. CNIN.

Auroropsocus

A. orientis Eertmoed 1973. INDIA 1♂ [Eertmoed 1973:388]. MALAYSIA 1♀ (CNIN).

A. strenus ¹ Li Fasheng 2002 [Li Fasheng 2002: 189]. CHINA. 1♂, 1♀.

Dolabellopsocus

D. sp. 2. PERU. 1♂, 1♀. CNIN.

D. sp. 3. PERU. 1♂, 1♀. CNIN.

PTILONEURIDAE

Perucania

P. longiareola New & Thornton 1988. PERU. 1♂ (CNIN), 1♀ [New & Thornton 1988:233].

Triplocania

T. brailovskyana García Aldrete 1999. MEXICO. 1♂ (holotype), 1♀ (allotype). CNIN.

T. cervantesi García Aldrete 1999. BELIZE. 1♂ (holotype), 1♀ (allotype). CNIN.

Ptiloneuropsis

P. immaculata Roesler 1940. BRAZIL. 1♂. CNIN.

Ptiloneura

P. bidorsalis ¹ Enderlein 1900 [Enderlein 1900: 149]. PERU. 1♂.

*Loneura**L. leonilae* García Aldrete 1995. MEXICO. 1♂, 1♀. CNIN.*L. splendida* Mockford 1957. MEXICO 1♂. BELIZE 1♀. CNIN.*Willreevesia**W. dominica* García Aldrete 2005. DOMINICA. 1♂ (holotype), 1♀ (allotype).

MHNG

*Loneuroides**L. venezolanus* García Aldrete VENEZUELA. 1♀. MHNG.*Timnewia**T. greeni* García Aldrete 2005. BRAZIL. 1♂, 1♀. CNIN.*Euplocania**E. badonneli* New & Thornton 1988. BRAZIL. 1♂, 1♀. CNIN.*E. pictaoides* García Aldrete 1998. PERU. 1♂ (holotype), 1♀ (allotype). CNIN.

SPUROSTIGMATIDAE

*Spurostigma**S. sp. 2.* MEXICO. 1♂, 1♀. CNIN.*S. sp.* DOMINICA. 1♂, 1♀. MHNG.

CLADIOPSOCIDAE

*Cladiopsocus**C. garciai* Eertmoed 1986. MEXICO. 1♂, 1♀. CNIN.*C. ocotensis* García Aldrete 1996. MEXICO. 1♂, 1♀. CNIN.

EPIPSOCIDAE

*Bertkauia**B. crosbyana* Chapman 1930. USA. 1♂, 1♀. ISU.*B. lucifuga* (Rambur) 1919. GERMANY, SWITZERLAND. 1♂, 1♀. MHNG.*Cubitiglabra**C. polyphebia*¹ Li Fasheng 1995 [Li Fasheng 1995: 144]. CHINA. 1♂.*C. quadripunctata* Li Fasheng 1995. CHINA. 1♂. CAU.*Dichoeipsocus**D. micropterus* Li Fasheng & Mockford 1997. CHINA. 1♀. CAU.*D. thimpuensis*¹ (New) 1978 [New 1978: 68]. BHUTAN. 1♀.*Dimidistriata**D. longicapita*¹ Li Fasheng & Mockford 1997 [Li Fasheng & Mockford 1997: 141]. CHINA. 1♀.*Epipsocus**E. argutus* New 1980. PERU. 1♂. CNIN.*E. petenensis* Mockford 1957. BELIZE. 1♂, 1♀. CNIN.*E. sp. 2.* MEXICO. 1♂, 1♀. CNIN.*Goja*

G. montieli Casasola & García Aldrete 2002. MEXICO. 1♂ (holotype), 1♀ (allotype). CNIN.

ZOOTAXA
1194

G. plaumanni (Roesler) 1940. BRAZIL. 1♂, 1♀. CNIN.

Heteroepipsocus

H. brevicellus Li Fasheng 1995. CHINA. 1♂. CAU.

*H. longicellus*¹ Li Fasheng 1995 [Li Fasheng 1995: 65]. CHINA. 1♂.

*H. maculatus*¹ Li Fasheng 2002 [Li Fasheng 2002: 200]. CHINA. 1♀.

Ianthorntonia

I. annae. García Aldrete 2005. BOLIVIA. 1♂ (holotype). CNIN.

I. loisae García Aldrete 2005. BOLIVIA. 1♂ (holotype). CNIN.

Incapsocus

I. penai García Aldrete. PERU. 1♂ (holotype). CNIN.

Liratepipsocus

*L. jinghongicus*¹ Li Fasheng 2002 [Li Fasheng 2002: 213]. CHINA. 1♀.

Mesepipsocus

M. capitulatus (New) 1980. PERU. 1♂, 1♀. CNIN.

M. fuscivenatus (New & Thornton) 1988. PERU. 1♂. CNIN.

M. proctus (New & Thornton) 1988. PERU. 1♂, 1♀. CNIN.

M. sp. 1. PERU. 1♂, 1♀. CNIN.

M. sp. 6. PERU. 1♀. CNIN.

M. sp. 11. COSTA RICA. 1♀. CNIN.

M. sp. 17. ECUADOR. 1♂, 1♀. CNIN.

M. sp. 1022. ECUADOR. 1♀. CNIN.

M. sp. 1041. ECUADOR. 1♂, 1♀. CNIN.

M. sp. BELIZE. 1♂. CNIN.

M. sp. NICARAGUA. 1♀. CNIN.

Metepipsocus

*M. beijingicus*¹ Li Fasheng 2002 [Li Fasheng 2002: 215]. CHINA. 1♀.

Odontopsocus

O. orghidani Badonnel 1987. VENEZUELA. 1♀ (holotype). MHNG.

O. sp. VENEZUELA. 1♂. MHNG.

Papillopsocus

P. oriximinaensis García Aldrete. BRAZIL. 1♂ (holotype), 1♀ (allotype). CNIN.

Parepipsocus

*P. obscurus*¹ Badonnel 1986 [Badonnel 1986: 194]. COLOMBIA. 1♀.

Rogojiella

R. mariateresae García Aldrete 2005. BOLIVIA. 1♂ (holotype). CNIN.

Sporoepipsocus

*S. formosus*¹ Li Fasheng 2002 [Li Fasheng 2002: 204]. CHINA. 1♂.

*S. perforatus*¹ Li Fasheng 2002 [Li Fasheng 2002: 202]. CHINA. 1♂.

Valvepipsocus

*V. diodematus*¹ Li Fasheng 2002 [Li Fasheng 2002: 223]. CHINA. 1♀.

(²) sp. 1. BRUNEI, SABAH, 1♂, 1♀. MHNG.

(²) sp. 2. MALAYSIA. 1♂. MHNG.

(²) sp. 3. BORNEO, SABAH. 1♂, 1♀. MHNG.

(²) sp. 4. THAILAND. 1♂. MHNG.

Dicropsocus

D. complexus Smithers & Thornton 1977. NEW GUINEA. 1♀ (holotype). AM.

D. montanus Smithers & Thornton 1977. NEW GUINEA. 1♂ (holotype), 1♀ (allotype). AM.

Epipsocopsis

E. greeni New 1977. SRI LANKA. 1♂, 1♀. ISU.

E. prominens (Banks) 1937. PHILIPPINES. 1♂, 1♀. ISU.

E. sp. 1. WEST MALAYSIA. 1♂, 1♀. MHNG.

E. sp. 2. LAOS. 1♂, 1♀. MHNG.

Hinduipsocus

H. atratus Badonnel 1981. INDIA. 1♀ (holotype). MHNG.

H. sp. THAILAND. 1♂, 1♀. MHNG.

(²) *M. sp. 15.* DOMINICAN REPUBLIC. 1♂, 1♀. CNIN.

M. sp. DOMINICA. 1♂, 1♀. MHNG.

Neurostigma

N. dispositum Roesler 1940. MEXICO. 1♂, 1♀. CNIN.

N. enderleini New 1980. BRAZIL. 1♂, 1♀. CNIN.

Terryerwinia

T. acutiphallica García Aldrete. PERU. 1♂ (holotype), 1♀ (allotype). CNIN.

T. sp. PERU. 1♂, 1♀. CNIN.

ARGUMENTACIÓN Y DISCUSIÓN DE LOS CARACTERES EMPLEADOS EN EL ANÁLISIS FILOGENÉTICO

La lista de los 122 caracteres y sus estados, que constituyen la base del reciente análisis cladístico morfológico de Epipsocetae (Casasola González 2006), fueron seleccionados de una amplia investigación bibliográfica y un detallado examen microscópico de los ejemplares seleccionados. Se eligieron principalmente por ser informativos como hipótesis de homología, y en el análisis, todos fueron considerados como desordenados y no polarizados, para no restarle su importancia potencial en la topología de los árboles encontrados e influir, *a priori*, en su evolución. La mayoría de los caracteres fueron binarios y sólo 22 resultaron multiestado.

A continuación se presenta la argumentación para cada uno de los caracteres utilizados en el análisis y se discuten las series de transformación en cada uno de ellos. En todos los casos, la determinación de los estados plesiomórficos y apomórficos se llevó a cabo utilizando el criterio de comparación con el grupo externo (Wiley *et al.* 1991; Nixon & Carpenter 1993; Lipscomb 1998), el cual asume que los estados plesiomórficos serán aquellos presentes en algunos integrantes del grupo en estudio y en los del grupo externo, mientras que los apomórficos sólo se hallarán en algunos integrantes del grupo en estudio, según su posición relativa en el cladograma.

El análisis de los caracteres se hizo *a posteriori* al análisis cladístico, de modo que las ideas sobre la evolución de los mismos reflejan las ideas expresadas en el cladograma aceptado como hipótesis filogenética (Fig. 123, Casasola González 2006). La falta de resolución dentro del clado Epipsocidae parece influir en el comportamiento de los caracteres 15, 18, 22, 24, 37, 41, 57, 59, 71, 72, 73, 74, 75, 76, 80, 89, 94, 112, 117 y 119, haciendo que se presenten como homoplásicos, por tanto, es necesario resolver las relaciones al interior de Epipsocidae para determinar correctamente la polaridad de los estados en tales caracteres. La optimización de los caracteres y los valores de longitud (L), índice de consistencia (IC) e índice de retención (IR) para cada carácter fueron calculados usando Winclada versión 1.00.08 (Nixon 2002).

I. Cabeza.

Carácter 1. *Sedas interomatidiales*: Estas sedas se encuentran presentes en *Elipsocus*, por lo que su presencia (1) representala condición plesiomórfica, mientras que su ausencia (0) es el estado apomórfico. El estado de carácter (0) aparece de manera independiente en *Asiopsocus*,

Stenopsocus, el clado *Auroropsocus* + *Dolabellopsocus* y en varios géneros de Epipsocidae. Este carácter parece ser bastante homoplásico dentro de Epipsocidae. L = 16, IC = 0.06, IR = 0.31

La reducción o la ausencia de estructuras, es una tendencia que se observa con frecuencia en la evolución de Psocoptera (Smithers 1972; Mockford 1998; Yoshizawa 2005) y se relaciona en ocasiones con el desarrollo neoténico de las especies. Según Smithers (1972), la ausencia de sedas intermatidiales en el ojo compuesto es apomórfica, como se observa en otros órganos y la dirección de cambio va siempre de una condición de abundantes sedas a la reducción de las mismas, esta misma tendencia se observa en muchos otros grupos de insectos. El análisis filogenético confirma este planteamiento, pero a su vez, muestra que la condición apomórfica aparece de manera independiente en la evolución de Epipsocetae.

Carácter 2. *Distribución de las sedas intermatidiales*: La presencia abundante de estas sedas en toda la superficie del ojo compuesto (1), es la condición plesiomórfica, en tanto que su escasez, principalmente en la superficie media dorsal (0) es el estado apomórfico. El estado de carácter (0) se encuentra apoyando la monofilia de Epipsocidae. L = 1, IC = 1.0, IR = 1.0

Carácter 3. *Ocelos en el macho*: Su presencia (1) constituye el estado plesiomórfico y su ausencia (0), es el estado derivado y una sinapomorfía para *Dolabellopsocus*. L = 1, IC = 1.0, IR = 1.0

De acuerdo con Smithers (1972), la ausencia de ocelos es un carácter apomórfico en la evolución de Psocoptera. En este análisis se confirma tal condición y se propone como una evidencia que apoya la monofilia de *Dolabellopsocus*. Ver comentarios del carácter 5.

Carácter 4. *Ocelo ventral en el macho*: Su presencia (1) es la condición plesiomórfica y su ausencia (0) es la condición derivada y el estado de carácter una sinapomorfía para *Isthmopsocus*. L = 1, IC = 1.0, IR = 1.0

Carácter 5. *Ocelos en la hembra*: La presencia de estos órganos (1) es el estado plesiomórfico y su ausencia (0) es el estado derivado. El estado de carácter (0) se desarrolla independientemente en *A. tehuacanus*, *Dolabellopsocus* y en varios géneros de Epipsocidae. Este carácter es bastante homoplásico. L = 17, IC = 0.05, IR = 0.11

En las hembras, más que en los machos, se observa con frecuencia que la reducción de los ocelos está relacionada con el escaso desarrollo de las alas (formas braquípteras o micrópteras) y

con la ausencia de las mismas (formas ápteras) (Lienhard 1998). En Epipsocetae, la ausencia de ocelos en las hembras es un evento evolutivo que ha ocurrido, al parecer de manera independiente en varios géneros, como *Bertkauia*, *Dichoepipsocus*, *Dimidistriata*, *Goja*, *Liratepipsocus*, *Metepipsopus*, *Parepipsocus*, *Valvepipsocus*, *Hinduipsocus*, y las especies sp. 1 de Brunei y sp. 3 de Borneo. En todos estos casos, las hembras son ápteras o braquípteras y los machos de aquellos géneros en donde se conocen, tienen sus alas bien desarrolladas y presentan ocelos. Sin embargo, en *Dolabellopsocus* se observa que este carácter es común, tanto para hembras como para machos y no está relacionado con el desarrollo alar, ya que ambos sexos son macrópteros.

Carácter 6. *Ocelo ventral en la hembra*: La presencia de este órgano (1) es la condición plesiomórfica y su ausencia (0) es la condición derivada y es una sinapomorfía para *Isthmopsocus*. La condición de este carácter está correlacionada con el carácter 4. L = 1, IC = 1.0, IR = 1.0

Carácter 7. *Par de sedas en la base de los ocelos*: La ausencia de un par de sedas en esta región (0) es el estado plesiomórfico; su presencia (1) es el estado derivado y es una sinapomorfía para Epipsocetae. L = 1, IC = 1.0, IR = 1.0

Carácter 8. *Posición del par de sedas en la base de los ocelos*: Sedas a nivel de los ocelos dorsales (1), es la condición plesiomórfica, mientras que si están a nivel del ocelo ventral (0), es el estado apomórfico. El estado de carácter (0) aparece apoyando la monofilia de Cladiopsocidae, al igual que la del clado *Ptiloneuropsis* + *Ptiloneura* + *Loneura* + *Willreevesia* + *Loneuroides* + *Timnewia* + *Euplocania*, y también independientemente en algunos géneros de Epipsocidae. L = 20, IC = 0.05, IR = 0.34

Carácter 9. *Consistencia de la superficie antero-ventral del escapo*: Si la superficie es esclerosada (1) es la condición plesiomórfica, en tanto que si es membranosa (0) es el estado apomórfico y es una sinapomorfía para Epipsocidae. L = 1, IC = 1.0, IR = 1.0

La consistencia membranosa de la superficie antero-ventral del escapo fue sugerida por Mockford (1998) como un carácter importante para definir a Epipsocidae, posteriormente fue considerada como buen carácter para sustentar la monofilia de la familia (Casasola González y García Aldrete 2002).

Carácter 10. *Extremo dorsal de la sutura epistomal*: El estado plesiomórfico es presentar el extremo dorsal de la sutura epistomal (1), mientras que la condición apomórfica es la carencia del mismo (0). El estado de carácter (0) es una sinapomorfía para el clado Spurostigmatidae + Cladiopsocidae + Epipsocidae. L = 1, IC = 1.0, IR = 1.0

De acuerdo con Yoshizawa (2002, 2005), en Epipsocetae la ausencia del extremo dorsal de la sutura epistomal es un estado que ha derivado de manera independiente en Cladiopsocidae y Epipsocidae. No obstante, el presente análisis indica que es un carácter no ambiguo que comparten no solamente las familias mencionadas, sino también Spurostigmatidae.

Carácter 11. *Extremos anteriores de la sutura epistomal*: Extremos anteriores unidos al margen ventral del cranium (0), es el estado plesiomórfico; si se encuentran separados (1), representa el estado derivado. El estado de carácter (1) es una sinapomorfía para Epipsocidae. L = 1, IC = 1.0, IR = 1.0

La condición apomórfica de éste carácter fue considerada anteriormente por Yoshizawa (2002, 2005) para algunos taxa pertenecientes a Psocomorpha, tales como Psocidae y Epipsocidae.

Carácter 12. *Escleritos labrales*: La ausencia de estas estructuras (0) es una plesiomorfía, mientras que su presencia (1) es una apomorfía y al mismo tiempo, una sinapomorfía para Epipsocetae. L = 1, IC = 1.0, IR = 1.0

La presencia de un par de escleritos longitudinales en la superficie del labro, es un carácter que aparece solamente en Epipsocetae (Smithers 1972). Para algunos autores (Mockford & García Aldrete 1976; Mockford 1977; Yoshizawa 2002) también se observan en *Asiopsocus* y en algunos Caeciliusoidea. De acuerdo con las observaciones en el presente trabajo, la naturaleza de las estructuras que se encuentran, al menos, en *Asiopsocus* no es homóloga con la de los escleritos labrales, por tanto, no se pueden comparar.

Carácter 13. *Posición de los escleritos labrales*: Escleritos labrales en posición vertical es condición plesiomórfica (1); en posición oblicua (0), es el estado derivado y es una sinapomorfía para el clado Cladiopsocidae + Epipsocidae. L = 1, IC = 1.0, IR = 1.0

Carácter 14. *Extremos posteriores de los escleritos labrales*: Sin llegar al margen posterior del labro (1), es el estado plesiomórfico, en tanto que si se prolongan hasta el margen posterior del

labro y se arquean hacia los lados (0) es el estado derivado. El estado de carácter (0) resulta una apomorfía para Cladiopsocidae + Epipsocidae, con una reversión en *Dimidistriata*, y aparece paralelamente en *Willreevesia*. L = 3, IC = 0.33, IR = 0.89

Carácter 15. *Extremos anteriores de los escleritos labrales*: Carácter multiestado. La condición plesiomórfica se presenta cuando los extremos anteriores de los escleritos se encuentran separados (0); cuando se encuentran unidos por una banda esclerosada (2) y luego, cuando se prolongan medialmente pero sin unirse (1), son los estados apomórficos. El estado de carácter (2) es una apomorfía para el clado Spurostigmatidae + Cladiopsocidae + Epipsocidae, con una pérdida en *Dimidistriata*. El estado de carácter (1) se desarrolla de manera independiente en varios géneros de Epipsocidae. L = 10, IC = 0.20, IR = 0.66

Carácter 16. *Disposición de las sensilas labrales internas*: Sensilas labrales internas equidistantes (0), es la condición plesiomórfica; mientras que sensilas tricoides más cercanas a las placoides laterales que a la media (1), es la condición apomórfica y es una sinapomorfía para Epipsocetae. L = 1, IC = 1.0, IR = 1.0

Carácter 17. *Tubérculos labrales*: Su ausencia (0) es el estado plesiomórfico, mientras que su presencia (1) es el estado apomórfico. El estado de carácter (1) aparece independientemente apoyando la monofilia de Dolabellopsocidae, Ptiloneuridae y Epipsocidae, y también en *S. immaculatus*. L = 4, IC = 0.25, IR = 0.40

Carácter 18. *Borde distal de los tubérculos labrales*: Carácter multiestado. La condición plesiomórfica es el borde distal liso (0); presentar pequeñas proyecciones agudas (1), o bien microespinas (2), son las condiciones derivadas. El estado de carácter (1) se presenta de manera independiente en *Terryerwinia* y en las especies *E. petenensis* y *M. sp. 17* de Ecuador, mientras que el estado de carácter (2) se encuentra en las especies *M. fuscivenatus*, *M. sp. 1* de Perú y *M. sp. 6* de Perú. Este carácter parece no ser importante para estimar las relaciones filogenéticas de Epipsocetae, pero podría ser informativo para resolver las relaciones al interior de la familia Epipsocidae. L = 6, IC = 0.33, IR = 0.20

Carácter 19. *Número de proyecciones agudas en el borde distal de los tubérculos labrales*: Una proyección aguda (0), es la condición plesiomórfica, mientras que dos proyecciones (1) es la

condición apomórfica y es una sinapomorfia para el género *Terryerwinia*. L = 1, IC = 1.0, IR = 1.0

Carácter 20. *Cúspide premolar en la mandíbula derecha*: La ausencia (0) es plesiomórfica y su presencia (1) es el estado derivado. El estado de carácter (1) resulta una apomorfia para Epipsocetae, con reversiones en Spurostigmatidae y en los géneros *Dicrosocus* y *Epipsocopsis*, pero también se presenta independientemente en *S. immaculatus*. L = 5, IC = 0.20, IR = 0.55

Carácter 21. *Grado de desarrollo de las cúspides en el extremo apical de la lacinia*: Cúspides igualmente desarrolladas (0) es la condición plesiomórfica, mientras que cúspide externa más desarrollada que la interna (1) es la apomórfica y es una sinapomorfia para Epipsocetae. L = 1, IC = 1.0, IR = 1.0

Habitualmente, se ha considerado que la condición primitiva en Psocoptera, y particularmente en Psocomorpha, es el ápice de la lacinia ancho y la derivada, el ápice angosto (Smithers 1972; Mockford 1967). Sin embargo, estudios recientes (Yoshizawa 2002; Johnson & Mockford 2003) muestran que en Archipsocetae, el clado más basal de Psocomorpha, el ápice de la lacinia es angosto. En la presente investigación, cuando las cúspides están igualmente desarrolladas, el ápice de la lacinia es angosto, como en *Elipsocus* y *Stenopsocus*; en cambio, cuando la cúspide externa está más desarrollada que la interna, en general el ápice es ancho, como se observa en la mayoría de Epipsocetae.

Carácter 22. *Cúspide externa*: Carácter multiestado. Cúspide externa estrecha es plesiomórfico (0); cúspide ancha (1) y luego con una dilatación preapical (2), son los estados apomórficos. El estado de carácter (1) es una apomorfia para Ptiloneuridae + Spurostigmatidae + Cladiopsocidae + Epipsocidae, con reversiones en algunos géneros de Epipsocidae. El estado de carácter (2) es una sinapomorfia para *Dicrosocus*. L = 12, IC = 0.16, IR = 0.33

Este carácter muestra las modificaciones que puede adquirir la cúspide externa del ápice de la lacinia en Epipsocetae. De acuerdo con los resultados del análisis, la tendencia evolutiva que se observa es hacia el ensanchamiento de la cúspide externa, como sucede con el ápice de la lacinia. Aunque esta condición se pierde en *Dichoepipsocus*, *Dimidistriata*, *Liratepipsocus*, *Odontopsocus*, y las especies *H. brevicellus*, *H. longicellus*, sp. 2 de Malaysia y sp. 3 de Borneo.

Carácter 23. *Dentículos en la cúspide externa*: La ausencia de dentículos (0) es la condición plesiomórfica, en tanto que su presencia (1) es el estado apomórfico. El estado de carácter (1) es una apomorfía para Ptiloneuridae + Spurostigmatidae + Cladiopsocidae + Epipsocidae, y se pierde tanto en *Dicropsocus* como en las especies *T. greeni* y *E. sp. 2* de Laos. L = 3, IC = 0.33, IR = 0.75

La presencia de pequeños dentículos en el ápice de la lacinia está estrechamente relacionada con el ensanchamiento que sufre la misma, por tanto, su reducción o ausencia se ha considerado como una condición derivada (Smithers 1972; Mockford 1967, 1998). En este caso, la presencia de dentículos, que se da cuando el ápice y la cúspide externa de la lacinia son anchas, resulta ser la condición apomórfica para Epipsocetae.

Carácter 24. *Número de dentículos en la cúspide externa*: Seis a ocho dentículos (1) es el estado plesiomórfico, mientras que tres a cuatro dentículos (0) es la condición derivada. El estado de carácter (0) se presenta independientemente en *Dichoepipsocus*, *Dimidistriata*, *Liratepipsocus*, *Odontopsocus*, *Papillopsocus*, *H. brevicellus*, sp. 2 de Malaysia y sp. 3 de Borneo. L = 10, IC = 0.10, IR = 0.0

Carácter 25. *Ápice de la cúspide externa sin dentículos*: Carácter multiestado. La condición plesiomórfica es ápice agudo (0); ápice truncado (1), o con muescas (2), son las condiciones derivadas. El estado de carácter (1) es una apomorfía para Dolabellopsocidae, en tanto que el estado de carácter (2) es una apomorfía para las especies *T. greeni* y *E. sp. 2* de Laos. L = 2, IC = 1.0, IR = 1.0

II. Tórax.

Carácter 26. *Órgano coxal en las coxas posteriores de la hembra*: La presencia (1) es el estado plesiomórfico y la ausencia (0) es el estado derivado. El estado de carácter (0) aparece de manera independiente en *Asiopsocus* y en varios géneros de Epipsocidae. L = 11, IC = 0.09, IR = 0.09

Según Smithers (1972), la condición apomórfica se da cuando las dos partes del órgano coxal se encuentran presentes, es decir, tanto la parte áspera como el área membranosa (espejo). Este órgano se desarrolla más en los machos que en las hembras, y su reducción o ausencia es un carácter correlacionado con la reducción o pérdida de las alas. En este caso, las hembras que desarrollan el estado de carácter (0) y que pertenecen a *Asiopsocus*, *Bertkauia*, *G. plaumanni*, *O.*

orghidani, sp. 1 de Brunei y sp. 3 de Borneo, son ápteras, mientras que las que pertenecen a *Hinduipsocus*, *Parepipsocus*, *G. montieli* y *D. micropterus*, presentan braquipterismo alar.

Carácter 27. *Superficie ventral de los fémures anteriores*: Carácter multiestado. Una hilera de sedas en la superficie ventral (0), es la condición es plesiomórfica; las condiciones derivadas son, presentar una hilera de sedas con conos basales (1) o una hilera de espinas robustas (2). El estado de carácter (1) se presenta de manera independiente en *Dichoepipsocus* y *Epipsocopsis*, mientras que el estado de carácter (2) aparece como una apomorfía para *Auroropsocus*. L = 3, IC = 0.66, IR = 0.80

Carácter 28. *Superficie ventral de los fémures posteriores*: Presencia de una hilera de sedas (0), es la condición plesiomórfica, mientras que presencia de una hilera de sedas con conos basales (1), es el estado apomórfico. El estado de carácter (1) se presenta independientemente en *Dichoepipsocus* y *Epipsocopsis*. L = 2, IC = 0.50, IR = 0.75

Carácter 29. *Tarsómeros*: Dos tarsómeros en cada pata (0) es la condición plesiomórfica, mientras que presentar tres tarsómeros (1) es la apomórfica. El estado de carácter (1) sustenta la monofilia de Ptiloneuridae y Cladiopsocidae, y aparece independientemente en *Elipsocus*. L = 3, IC = 0.33, IR = 0.85

El número de tarsómeros tuvo una gran importancia en las primeras clasificaciones de Psocoptera (Enderlein 1903a). Posteriormente, este carácter sirvió de base para la separación de Psocomorpha en dos líneas evolutivas (Smithers 1972). No obstante, en su análisis filogenético, Yoshizawa (2002) mostró claramente que este carácter es bastante homoplásico y carece de importancia para estimar la filogenia de Psocomorpha. En el presente análisis, el poseer tres tarsómeros es un carácter que aparece de manera independiente en uno de los grupos externos y en el ancestro común de dos familias de Epipsocetae.

Carácter 30. *Ctenidiobotrias en el primer tarsómero posterior de la hembra*: Su presencia (1) es el estado plesiomórfico y su ausencia (0) es el estado derivado. El estado de carácter (0) se presenta de forma independiente en *Asiopsocus*, *Bertkauia*, *Goja*, *Parepipsocus*, *Hinduipsocus*, *D. micropterus*, *O. orghidani*, sp. 1 de Brunei y sp. 3 de Borneo. Este carácter parece estar correlacionado con la reducción o pérdida de las alas en las hembras. L = 11, IC = 0.09, IR = 0.09

Carácter 31. *Ctenidiobotrias en el segundo tarsómero posterior de la hembra*: Su ausencia (0) es la condición plesiomórfica y su presencia (1) es la condición derivada. El estado de carácter (1) resulta una apomorfía para Epipsocetae y se revierte en Epipsocidae. Sin embargo, la condición derivada se recupera en los géneros *Epipsocus* y *Epipsocopsis*, y en las especies *M. capitulatus*, *M. sp. 17* de Ecuador, *M. sp.* de Nicaragua, *M. sp.* de Dominicana y *M. sp.* de Dominica. L = 10, IC = 0.10, IR = 0.52

Carácter 32. *Dentículo preapical en la uña pretarsal*: Su presencia (1) es una plesiomorfía, mientras que su ausencia (0) es una apomorfía. El estado de carácter (0) se presenta independientemente en *Asiopsocus*, *Stenopsocus*, *Dimidistriata*, *Liratepipsocus*, *Odontopsocus*, *D. micropterus*, sp. 2 de Malaysia y sp. 3 de Borneo. L = 8, IC = 0.12, IR = 0.12

La ausencia del dentículo preapical en la uña pretarsal es un paralelismo que ha ocurrido al menos cuatro veces en la evolución de Psocomorpha y está relacionado con las preferencias de hábitat (Yoshizawa 2002). Las especies que viven en la hojarasca tienden a perder el dentículo preapical, mientras que las que viven en la corteza o en el follaje lo retienen.

Carácter 33. *Pulvilo de la uña pretarsal*: Pulvilo recto (0), es la condición plesiomórfica, mientras que si es curvo (1), es el estado derivado. El estado de carácter (1) es una apomorfía para Dolabellopsocidae y aparece paralelamente en *Parepipsocus*. L = 2, IC = 0.50, IR = 0.83

Carácter 34. *Ápice del pulvilo*: Agudo (0), es el estado es plesiomórfico, en tanto que si es ensanchado (1) la condición es derivada. El estado de carácter (1) se presenta como apomorfía para Dolabellopsocidae y paralelamente en *Parepipsocus*. La condición de este carácter está correlacionada con el carácter anterior. L = 2, IC = 0.50, IR = 0.83

Carácter 35. *Espina setiforme anterior al pulvilo*: Su ausencia (0) es la condición plesiomórfica, mientras que su presencia (1) es el estado apomórfico. El estado de carácter (1) apoya la monofilia de Cladiopsocidae y aparece paralelamente en *Elipsocus*. L = 2, IC = 0.50, IR = 0.50

Carácter 36. *Alas anteriores de la hembra*: Su presencia es plesiomórfica (1), su ausencia es apomórfica (0). El estado de carácter (0) se desarrolla de manera independiente en *Asiopsocus*, *Bertkauia*, *Dimidistriata*, *Metepipsocus*, *Valvepipsocus*, *D. thimpuensis*, *G. plaumanni*, *O. orgidani*, sp. 1 de Brunei y sp. 3 de Borneo. L = 11, IC = 0.09, IR = 0.0

Carácter 37. *Grado de desarrollo de las alas anteriores de la hembra*: Alas bien desarrolladas (macrópteras) (1) son el estado es plesiomórfico; alas poco desarrolladas (micrópteras) (0) son la condición derivada. El estado de carácter (0) aparece independientemente en los géneros *Parepipsocus* e *Hinduipsocus* y en las especies *D. micropterus* y *G. montieli*. L = 4, IC = 0.25, IR = 0.25

Carácter 38. *Alas micrópteras*: La forma ovoide de estas alas (0) es la condición plesiomórfica, mientras que la forma triangular (1) es la apomórfica y es una sinapomorfía para el género *Hinduipsocus*. L = 1, IC = 1.0, IR = 1.0

Carácter 39. *Alas posteriores de la hembra*: Su presencia es plesiomórfica (1), mientras que su ausencia es apomórfica (0). El estado de carácter (0) se desarrolla de manera independiente en *Asiopsocus* y en *Bertkauia*, *Dichoepipsocus*, *Dimidistriata*, *Goja*, *Metepipsocus*, *Parepipsocus*, *Valvepipsocus*, *Hinduipsocus*, *O. orgidani*, sp. 1 de Brunei y sp. 3 de Borneo. L = 15, IC = 0.06, IR = 0.06

La ausencia y el micropterismo de las alas en las hembras, son caracteres que aportan poca información sobre la filogenia de Epipsocetae, pero tienen gran importancia para distinguir a varios géneros de la familia Epipsocidae (Mockford 1998). En el presente análisis, estos estados de carácter representan eventos evolutivos paralelos que han ocurrido varias veces en la familia Epipsocidae. Sin embargo, se necesita resolver las relaciones filogenéticas al interior de la familia para confirmar esta hipótesis.

Carácter 40. *Venas Rs y M del ala anterior macróptera (de ambos sexos)*: Si se encuentran fusionadas basalmente (0) es el estado plesiomórfico; si están conectadas por una vena transversal (1) es la condición derivada y es una sinapomorfía para Epipsocetae. L = 1, IC = 1.0, IR = 1.0

Carácter 41. *Número de ramas primarias de la vena Rs en el ala anterior macróptera*: Carácter multiestado. Dos ramas primarias (0) es plesiomórfico; tres ramas primarias (1), o bien, cuatro a cinco ramas (2), son las condiciones apomórficas. El estado de carácter (1) aparece de manera independiente en *Incapsocus* y *Dicropsocus*, en tanto que el estado de carácter (2) lo hace

también independientemente en *Cubitiglabra*, *Ianthorntonia* y *G. montieli*. L = 7, IC = 0.28, IR = 0.16

Carácter 42. *Número de ramas primarias de la vena M en el ala anterior macróptera*: Carácter multiestado. Tres ramas primarias (0) es el estado es plesiomórfico; las condiciones derivadas son cuatro a cinco ramas (1), de seis a siete ramas (2) u ocho ramas (3). El estado de carácter (1) aparece como una apomorfía para el clado *Ptiloneuropsis* + *Ptiloneura* + *Loneura* + *Willreevesia* + *Loneuroides* + *Timnewia* + *Euplocania*, e independientemente en *Dicropsocus* y *M. capitulatus*; el estado de carácter (2) se desarrolla de manera independiente en *Cubitiglabra*, *Ianthorntonia*, *Incapsocus* y *G. montieli*, por último, el estado de carácter (3) es una autapomorfía para *Ptiloneura bidorsalis*. Este carácter es bastante homoplásico dentro de Epipsocetae. L = 10, IC = 0.30, IR = 0.53

A pesar de que la presencia de ramas múltiples en las venas Rs y M se usa con frecuencia para diagnosticar a varios géneros pertenecientes a las familias Ptiloneuridae y Epipsocidae (p. e. Mockford 1998; García Aldrete 2004a), resulta difícil establecer las homologías correspondientes y codificar los distintos estados de carácter, dado que a veces el número de ramas aparece continuo en algunos taxones. En la filogenia de Ptiloneuridae propuesta por García Aldrete (2005b), se considera la presencia de 5 a 8 ramas en la vena M del ala anterior como una sinapomorfía que comparten los géneros *Willreevesia*, *Ptiloneuropsis*, *Ptiloneura* y *Loneura*.

Carácter 43. *Rama primaria de la vena M inmediata a la areola postica*: No bifurcada (0) es la condición plesiomórfica; bifurcada (1) es la condición apomórfica. El estado de carácter (1) apoya la monofilia del clado *Loneura* + *Willreevesia* y se desarrolla independientemente en algunos géneros de Epipsocidae. L = 11, IC = 0.09, IR = 0.23

Carácter 44. *Longitud del pterostigma*: Carácter multiestado. Cuatro veces su anchura (1) es el estado plesiomórfico; tres veces su anchura (0), cinco veces su anchura (2), seis veces su anchura (3), o siete veces su anchura (4), son estados derivados. Los estados de carácter (0), (2) y (3) se desarrollan independientemente, de manera reiterada y a diferentes niveles de la topología del cladograma, solamente el estado de carácter (4) aparece como una apomorfía para

Dolabellopsocidae. Este carácter es bastante homoplásico y parece que no es importante para estimar la filogenia de Epipsocetae. L = 32, IC = 0.12, IR = 0.36

Carácter 45. *Forma del pterostigma*: Carácter multiestado. La condición plesiomórfica es pterostigma aplanado (0); forma redondeada (1), triangular (2) o sinuosa (3), son apomórficos. El estado de carácter (1) resulta una apomorfía para Ptiloneuridae + Spurostigmatidae + Cladiopsocidae + Epipsocidae, con una reversión en *Perucania*, y se produce paralelamente en *Elipsocus*. El estado de carácter (2) aparece como apomorfía para Spurostigmatidae, e independientemente en *Incapsocus* y *Neurostigma*. En cambio, el estado de carácter (3) es una sinapomorfía para el clado *Loneuroides* + *Timnewia* + *Euplocania*. L = 7, IC = 0.42, IR = 0.73

Carácter 46. *Venas transversales dentro del pterostigma*: Su ausencia (0) es una plesiomorfía, mientras que su presencia (1) es una apomorfía y al mismo tiempo, una sinapomorfía para *Neurostigma*. L = 1, IC = 1.0, IR = 1.0

Carácter 47. *Segmento de vena transversal (spur vein) en el ápice del pterostigma*: Su ausencia (0) es el estado plesiomórfico, en tanto que su presencia (1) es el estado apomórfico y es una sinapomorfía para Spurostigmatidae. L = 1, IC = 1.0, IR = 1.0

Carácter 48. *Sedas sobre la membrana del margen distal del ala anterior macróptera, entre el pterostigma y la areola postica*: Su ausencia es plesiomórfica (0), su presencia (1) es la condición apomórfica. El estado de carácter (1) es un paralelismo que aparece tanto en *Auroropsocus* como en *Euplocania*. L = 2, IC = 0.50, IR = 0.66

Carácter 49. *Longitud de la areola postica*: Carácter multiestado. Dos veces su anchura (1) es el estado plesiomórfico; longitud igual a su anchura (0), tres veces su anchura (2), cuatro veces su anchura (3), cinco veces su anchura (4) o seis veces su anchura (5), son estados derivados. Los estados de carácter (0), (2), (3) y (4) se desarrollan independientemente, de manera reiterada y en diferentes niveles de la topología del cladograma, solamente el estado de carácter (5) aparece como una apomorfía para *Perucania*. Este carácter es bastante homoplásico y parece que no es importante para estimar la filogenia de Epipsocetae. L = 23, IC = 0.21, IR = 0.43

Carácter 50. *Forma de la areola postica*: Carácter multiestado. Redondeada (1) es la condición plesiomórfica; forma aplanada (0), triangular (2) o sinuosa (3), son estados apomórficos. Las apomorfias se desarrollan como paralelismos en la topología del cladograma. El estado de carácter (0) aparece en *Dolabellopsocus*, *Perucania* y *Rogojiella*; el estado (2) en *Stenopsocus* y *Ptiloneuropsis* y el estado (3) en *Loneura* + *Willreevesia*, *Auroropsocus*, *Triplocania* y *Euplocania*. L = 10, IC = 0.30, IR = 0.46

Carácter 51. *Sedas en el interior de la areola postica*: Su ausencia (0) es una plesiomorfia, mientras que su presencia (1) es una apomorfia y al mismo tiempo, una sinapomorfia para *Euplocania*. L = 1, IC = 1.0, IR = 1.0

Carácter 52. *Areola postica y vena M*: Si se encuentran separadas (0), es la condición plesiomórfica, mientras que si están conectadas por venas transversales (1), es el estado apomórfico. El estado de carácter (1) se desarrolla paralelamente en *Stenopsocus*, *Ptiloneuropsis* y *Dicropsocus*. L = 3, IC = 0.33, IR = 0.33

Carácter 53. *Número de venas transversales entre la areola postica y la vena M*: Presencia de una vena transversal conectando a la areola postica y la vena M (0), es el estado plesiomórfico, mientras que presentar dos venas transversales (1), es el carácter derivado y es una sinapomorfia para *Dicropsocus*. L = 1, IC = 1.0, IR = 1.0

Carácter 54. *Areola postica y vena CuA*: Si se encuentran unidas (1), es la condición plesiomórfica; si están separadas (0) es el estado apomórfico y es una sinapomorfia para *Neurostigma*. L = 1, IC = 1.0, IR = 1.0

Carácter 55. *Segunda vena anal en el ala anterior macróptera*: Su ausencia (0), es el estado plesiomórfico; su presencia (1) es el apomórfico y es una sinapomorfia para Epipsocetae que se pierde en Epipsocidae. L = 2, IC = 0.50, IR = 0.95

En algún momento, la presencia de la vena A2 fue considerada la condición primitiva en Psocomorpha (Smithers 1972). Posteriormente, Yoshizawa (2002) estimó que el estado (1) de este carácter es derivado para el infraorden, respaldando la monofilia de Epipsocetae pero regresando a la condición primitiva en Epipsocidae, lo cual se corrobora en el presente estudio.

La presencia de una sola vena anal es considerada como una sinapomorfía para Epipsocidae (Casasola González y García Aldrete 2002).

Carácter 56. *Extremo distal de la segunda vena anal en el ala anterior macróptera*: Carácter multiestado. Unido al margen del ala (0) es plesiomórfico; unido a A1 (1) o desvanecido antes de llegar al margen del ala (2), son los estados apomórficos. Los estados de carácter (1) y (2) son sinapomorfías para *Isthmopsocus* y *Auroropsocus*, respectivamente. L = 2, IC = 1.0, IR = 1.0

Carácter 57. *Venas Rs y M del ala posterior macróptera (del macho o la hembra)*: Fusionadas basalmente (0) el estado es plesiomórfico; conectadas por una vena transversal (1) es el estado apomórfico. El estado de carácter (1) aparece independientemente en *Goja*, *Spordoepipsocus* y las especies *C. quadripunctata* y *H. brevicellus*. L = 3, IC = 0.33, IR = 0.0

El estado apomórfico de este carácter aparece en la filogenia de Psocomorpha como un paralelismo en la familia Ectopsocidae y en algunos géneros de Myopsocidae (Yoshizawa 2002).

Carácter 58. *Longitud de la vena R_{2+3} del ala posterior macróptera*: Menor que la longitud de la vena R_{4+5} (0) es plesiomórfico; longitud igual a la de R_{4+5} (1), es el estado apomórfico y es una sinapomorfía para *Neurostigma*. L = 1, IC = 1.0, IR = 1.0

Carácter 59. *Número de ramas primarias de la vena Rs en el ala posterior macróptera*: Dos ramas primarias (0) es plesiomórfico; tres a cuatro ramas primarias (1) es la condición apomórfica. El estado de carácter (1) aparece independientemente en *Ianthorntonia* y en *G. montieli*. L = 3, IC = 0.33, IR = 0.0

Carácter 60. *Vena M del ala posterior macróptera*: No ramificada (0) es el estado plesiomórfico; ramificada (1) es el estado apomórfico. El estado de carácter (1) se presenta como una apomorfía para *Ptiloneuropsis* + *Ptiloneura* + *Loneura* + *Willreevesia* + *Loneuroides* + *Timnewia* + *Euplocania*, y se pierde en *Willreevesia* y en el clado *Timnewia* + *Euplocania*, también aparece independientemente en *Ianthorntonia*, *Incapsocus* y *G. montieli*. L = 7, IC = 0.14, IR = 0.25

Carácter 61. *Número de ramas primarias de la vena M en el ala posterior macróptera*: Carácter multiestado. Tres a cuatro ramas primarias (1) es el estado plesiomórfico; las condiciones

derivadas son dos ramas (0), o cinco a seis ramas (2). El estado de carácter (0) es un paralelismo que se desarrolla en *Ptiloneura* e *Incapsocus*, en cambio, el estado de carácter (2) es una autapomorfía para *G. montieli*. L = 3, IC = 0.66, IR = 0.0

Carácter 62. *Sedas sobre las venas Rs y M del ala posterior macróptera*: Su ausencia es plesiomórfica (0); su presencia (1) es la condición apomórfica y es una sinapomorfía para Epipsocetae. L = 1, IC = 1.0, IR = 1.0

Según Yoshizawa (2002), en Epipsocetae se presentan dos hileras de sedas sobre las venas del ala posterior, lo mismo que en Amphipsocidae.

Carácter 63. *Hilera de sedas finas en el extremo proximal del margen costal del ala posterior macróptera*: Su ausencia (0) es el estado plesiomórfico; su presencia (1) es el estado derivado. El estado de carácter (1) apoya la monofilia de Ptiloneuridae + Spurostigmatidae + Cladiopsocidae + Epipsocidae, con varias reversiones en Epipsocidae, y se presenta paralelamente en *Dolabellopsocus*. L = 14, IC = 0.07, IR = 0.27

III. Genitalia del macho.

Carácter 64. *Hipandrio*: Simple (0), es el estado es plesiomórfico; un esclerito central y dos laterales (1), es el estado derivado. El estado de carácter (1) se presenta como una apomorfía para *Perucania* + *Triplocania*, y se presenta paralelamente en *Loneura* y *Euplocania*. L = 4, IC = 0.25, IR = 0.50

En Epipsocetae, la modificación del hipandrio en tres placas esclerosadas se observa solamente en Ptiloneuridae; no obstante es un evento no compartido por todos los miembros de la familia. García Aldrete (2005b) considera el estado (1) como una apomorfía que apoya la monofilia de *Perucania* + *Euplocania* + *Triplocania*, e independientemente la del clado formado por *Ptiloneura* + *Loneura*.

Carácter 65. *Proyecciones laterales agudas en el hipandrio*: La ausencia de estas proyecciones (0) es la condición plesiomórfica, en tanto que su presencia (1) es el estado apomórfico y es una sinapomorfía para el clado formado por *M. sp. 15* de Dominicana y *M. sp.* de Dominica. L = 1, IC = 1.0, IR = 1.0

Carácter 66. *Varillas de la falobase*: El estado plesiomórfico son varillas verticales (0), si las varillas son oblicuas y forman una V (1) la condición es apomórfica. El estado de carácter (1) apoya la monofilia de Ptiloneuridae y aparece de manera paralela en *Isthmopsocus*. L = 2, IC = 0.50, IR = 0.90

De acuerdo con García Aldrete (2005b), las varillas de la falobase oblicuas y en forma de V es una sinapomorfia no ambigua para la familia Ptiloneuridae.

Carácter 67. *Extremos anteriores de las varillas de la falobase*: Unidos por un segmento esclerosado (falosoma cerrado) (1), es la condición plesiomórfica y cuando se encuentran separados (falosoma abierto) (0), es la condición derivada. El estado de carácter (0) resulta una apomorfia para Epipsocetae, con varias reversiones en Epipsocidae. L = 16, IC = 0.06, IR = 0.31

Carácter 68. *Parámetros internos*: Su presencia (1) es una plesiomorfia, mientras que su ausencia (0) es una apomorfia y a la vez, una sinapomorfia para *Euplocania*. Yoshizawa (2002) considera que la ausencia de los parámetros internos es un carácter bastante homoplásico dentro de Psocomorpha. L = 1, IC = 1.0, IR = 1.0

Carácter 69. *Extremos posteriores de los parámetros internos*: Fusionados formando un arco (aedeago) (1), es el estado plesiomórfico, mientras que si se encuentran separados (0), la condición es derivada y es una sinapomorfia para Ptiloneuridae. L = 1, IC = 1.0, IR = 1.0

Carácter 70. *Forma del arco del aedeago*: Carácter multiestado. Arco del aedeago prolongado medialmente (3) es plesiomórfico; si es redondeado (0), recto (1) o en ángulo (2) son los estados apomórficos. El estado de carácter (0) se presenta paralelamente en *Isthmopsocus*, *Cladiopsocus* y en varios géneros de Epipsocidae. Los estados de carácter (1) y (2) son sinapomorfias para *Auroropsocus* y *Spurostigma*, respectivamente. Este carácter es bastante homoplásico y parece no ser importante para estimar las relaciones filogenéticas de Epipsocetae, pero podría ser informativo para definir varios géneros del infraorden.. L = 15, IC = 0.20, IR = 0.36

Carácter 71. *Ápice de la prolongación media del arco del aedeago*: Carácter multiestado. Ápice romo (0) es plesiomórfico, mientras que si el ápice es agudo (1) o recto (2) las condiciones son apomórficas. El estado de carácter (1) es una sinapomorfia para *Dolabellopsocus*, mientras que

el estado de carácter (2) se presenta independientemente en *Incapsocus*, *Neurostigma*, *M. capitulatus* y *M. fuscivenatus*. L = 5, IC = 0.40, IR = 0.40

Carácter 72. *Apófisis media en el arco del aedeago*: Su ausencia (0), es la condición plesiomórfica, en tanto que su presencia (1) es el estado apomórfico. El estado de carácter (1) se produce independientemente en el clado *M. sp. 15* de Dominicana + *M. sp.* de Dominica, en los géneros *Ianthorntonia*, *Rogojiella* y *Terryerwinia*, y en las especies *E. argutus* y *M. sp.* de Belice. L = 7, IC = 0.14, IR = 0.25

Carácter 73. *Apófisis laterales en el arco del aedeago*: Su ausencia (0) es el estado plesiomórfico y su presencia (1) es el estado derivado. El estado de carácter (1) se presenta independientemente en *Terryerwinia* y en el clado *M. sp. 15* de Dominicana + *M. sp.* de Dominica. L = 2, IC = 0.50, IR = 0.66

Carácter 74. *Parámetros externos del falosoma*: Su presencia (1) es la condición plesiomórfica, mientras que su ausencia (0) es la condición derivada. El estado de carácter (0) se presenta independientemente en los géneros *Epipsocus*, *Papillopsocus*, *Neurostigma*, *Terryerwinia*, y en las especies *M. capitulatus*, *M. fuscivenatus*, *M. proctus*, *M. sp. 1* de Perú y *M. sp. 1041* de Ecuador. L = 11, IC = 0.09, IR = 0.16

Carácter 75. *Grado de desarrollo de los parámetros externos*: Bien desarrollados (1) es el estado plesiomórfico; poco desarrollados (0) es el estado apomórfico. El estado de carácter (0) se presenta independientemente en *Incapsocus* y en las especies *M. sp. 17* de Ecuador y *M. sp.* de Belice. L = 3, IC = 0.33, IR = 0.0

Carácter 76. *Poros en el extremo distal de los parámetros externos*: Su presencia (1) es la condición plesiomórfica, su ausencia (0) es la condición derivada. El estado de carácter (0) aparece de manera independiente en el clado *M. sp. 15* de Dominicana + *M. sp.* de Dominica, los géneros *Ianthorntonia* e *Incapsocus*, y las especies *M. sp. 17* de Ecuador y *M. sp.* de Belice. L = 6, IC = 0.16, IR = 0.16

Carácter 77. *Ápice de los parámetros externos*: Ápice romo (0) es plesiomórfico; ápice agudo (1) es apomórfico. El estado de carácter (1) es un paralelismo que se presenta en *Dolabellopsocus* y *Willreevesia*. L = 2, IC = 0.50, IR = 0.50

Carácter 78. *Superficie de los parámetros externos*: Superficie lisa (0) es el estado plesiomórfico; superficie con ornamentaciones (1) es la condición derivada. El estado de carácter (1) se presenta independientemente en *Loneura*, *Ianthorntonia*, *Rogojiella* y en el clado *M. sp. 15* de Dominicana + *M. sp.* de Dominica. L = 5, IC = 0.20, IR = 0.20

Carácter 79. *Posición de los parámetros externos*: Carácter multiestado. Fuera del endofalo (0), es una plesiomorfía; las condiciones apomórficas son, si se encuentran parcialmente sobre el endofalo (1) o totalmente inmersos en el endofalo (2). El estado de carácter (1) apoya la monofilia de Spurostigmatidae + Cladiopsocidae + Epipsocidae, y paralelamente en *Dolabellopsocus*. El estado de carácter (2) se presenta de manera independiente en *Goja*. L = 5, IC = 0.40, IR = 0.80

Carácter 80. *Parámetros externos asociados a escleritos endofálicos*: La ausencia de esta asociación (0) es una plesiomorfía, mientras que su presencia (1) es una apomorfía y se presenta independientemente en *Ianthorntonia* y *Goja*. L = 4, IC = 0.25, IR = 0.0

Carácter 81. *Escleritos endofálicos*: Su ausencia (0) es la condición plesiomórfica; su presencia (1) es la condición apomórfica. El estado de carácter (1) apoya la monofilia de Ptiloneuridae y se presenta de modo independiente en *Isthmopsocus*, la especie *S. sp. 2* de México y en varios géneros de Epipsocidae. L = 17, IC = 0.05, IR = 0.40

La presencia de esclerosamientos en el endofalo es común en Psocomorpha (Yoshizawa 2005). Estas estructuras muestran gran diversidad en las familias del infraorden, haciendo difícil determinar las series de transformación correspondientes. Inclusive, se estima que estas estructuras no son homólogas entre las familias de Epipsocetae (Mockford 1998). García Aldrete (2005b) considera que la presencia de escleritos fálicos simétricos es un carácter sinapomórfico que comparten los miembros de la familia Ptiloneuridae.

Carácter 82. *Arreglo de los escleritos endofálicos*: Dispuestos longitudinalmente en pares simétricos (1), es el estado plesiomórfico; agrupados centralmente en rádula (0), es el estado

derivado. El estado de carácter (0) se presenta independientemente en las especies *S. sp. 2* de México, *E. argutus*, *N. enderleini* y *T. acutipallica*. L = 4, IC = 0.25, IR = 0.0

Carácter 83. *Proyecciones laterales agudas en el clunio*: Su ausencia (0), es la condición plesiomórfica, mientras que su presencia (1), es la condición apomórfica y es una sinapomorfía para el clado *M. sp. 15* de Dominicana + *M. sp.* de Dominica. L = 1, IC = 1.0, IR = 1.0

Carácter 84. *Ornamentaciones en el borde medio posterior del clunio*: Su ausencia (0) es el estado plesiomórfico, en tanto que su presencia (1) es la condición derivada y al mismo tiempo, es una sinapomorfía para Dolabellopsocidae. L = 1, IC = 1.0, IR = 1.0

Carácter 85. *Forma de las ornamentaciones del borde medio posterior del clunio*: En cresta (0), es la condición plesiomórfica; protuberancias en forma de papilas (1) es el estado apomórfico y es una sinapomorfía para *Isthmopsocus*. L = 1, IC = 1.0, IR = 1.0

Carácter 86. *Microespinas en el borde posterior del epiprocto*: La carencia de microespinas (0) es la condición plesiomórfica, y su presencia es el estado derivado (1). El estado de carácter (1) apoya la monofilia de Ptiloneuridae + Spurostigmatidae + Cladiopsocidae + Epipsocidae, con una pérdida en *Neurostigma*. L = 2, IC = 0.50, IR = 0.87

Carácter 87. *Superficie posterior del epiprocto*: Carácter multiestado. Lisa (0) es el estado plesiomórfico; protuberancias en forma de papilas (1) con un tubérculo granuloso (2) son estados apomórficos. El estado de carácter (1) aparece paralelamente en *Dolabellopsocus* y en la especie *M. sp.* de Belice, mientras que el estado de carácter (2) es una sinapomorfía para el clado *M. sp. 15* de Dominicana + *M. sp.* de Dominica. L = 3, IC = 0.66, IR = 0.66

Carácter 88. *Macrosedas en el tercio basal del epiprocto*: Su ausencia (0) representa la condición plesiomórfica, en tanto que su presencia (1) es la condición derivada. El estado de carácter (1) resulta una apomorfía tanto para Ptiloneuridae como para Epipsocidae, con varias reversiones en Epipsocidae, y se desarrolla independientemente en *C. ocotensis*. L = 14, IC = 0.07, IR = 0.40

Carácter 89. *Número de macrosedas en el tercio basal del epiprocto*: Tres macrosedas (1) es el estado plesiomórfico, mientras que una macroseda (0), es el estado apomórfico. El estado de carácter (0) se presenta de forma independiente en *E. argutus*, *G. plaumanni* y *M. proctus*. L = 3, IC = 0.33, IR = 0.0

Carácter 90. *Arreglo de las tres macrosedas en el epiprocto*: En triángulo (1), es el estado plesiomórfico; en línea recta (0) es el estado apomórfico y a la vez, constituye una apomorfía para Epipsocidae, con reversiones en *Papillopsocus*, *M. sp.* de Belice, *E. prominens*, *E. sp.* 1 de West Malaysia y la especie 3 de Borneo. L = 5, IC = 0.20, IR = 0.71

Carácter 91. *Microespinas en el borde anterior del epiprocto*: Su ausencia (0) es el estado plesiomórfico; su presencia (1) es el estado apomórfico. El estado de carácter (1) es una sinapomorfía para *Euplocania*. L = 1, IC = 1.0, IR = 1.0

Carácter 92. *Microespinas en el borde posterior de los paraproctos*: Su ausencia (0) es el estado plesiomórfico; su presencia constituye el estado apomórfico (1). El estado de carácter (1) resulta una apomorfía para el clado Ptiloneuridae + Spurostigmatidae + Cladiopsocidae + Epipsocidae, con una pérdida en *Neurostigma*. L = 2, IC = 0.50, IR = 0.87

Carácter 93. *Apófisis en forma de gancho en el borde posterior de los paraproctos*: Su ausencia (0) es el estado plesiomórfico; su presencia (1), es el estado apomórfico. El estado de carácter (1) es una sinapomorfía para Cladiopsocidae. L = 1, IC = 1.0, IR = 1.0

IV. Genitalia de la hembra.

Carácter 94. *Margen posterior de la placa subgenital*: Carácter multiestado. Redondeado (0) es el estado plesiomórfico; los estados recto (1), bilobulado (2), con una prominencia media (3), o extendido medialmente en forma de lengüeta bilobulada (4), son estados derivados. El estado de carácter (1) resulta una sinapomorfía para *Auroropsocus* + *Dolabellopsocus*. Los estados de carácter (2), (3) y (4) se presentan de manera independiente, principalmente en algunos géneros de Epipsocidae. L = 16, IC = 0.25, IR = 0.25

De acuerdo con Smithers (1972), los estados derivados de una placa subgenital simple, no especializada, son el resultado de una fuerte selección en la evolución de algunas familias de

psócidos, por lo que es probable encontrar diversas modificaciones morfológicas, de manera independiente, como respuesta a la variación en los requerimientos funcionales.

Carácter 95. *Válvulas ovipositoras (gonapófises)*: Presencia de gonapófises (1) es plesiomórfica, mientras que su ausencia (0), es apomórfica y tal estado de carácter es una sinapomorfía para *Dolabellopsocus*. L = 1, IC = 1.0, IR = 1.0

Carácter 96. *Válvula ventral (v1)*: Su presencia (1) es la condición plesiomórfica; su ausencia (0) es el estado derivado. El estado de carácter (0) se presenta como una apomorfía para Epipsocidae, con algunas reversiones dentro de la misma, y también se produce paralelamente en *A. tehuacanus* e *Isthmopsocus*. L = 16, IC = 0.06, IR = 0.48

Carácter 97. *Extremo basal de la válvula ventral (v1)*: Carácter multiestado. Conectada basalmente al clunio por medio de un segmento esclerosado (2) es el estado plesiomórfico; unida a la base de la válvula dorsal (v2) (0), o bien, conectada basalmente al clunio por medio de un segmento membranoso (1) son estados apomórficos. El estado de carácter (0) aparece como una sinapomorfía para *Auroropsocus*, por su parte, el estado de carácter (1) apoya la monofilia de Spurostigmatidae, y paralelamente se presenta en *Triplocania* y en algunos géneros de Epipsocidae. L = 9, IC = 0.22, IR = 0.36

Carácter 98. *Extremo apical de la válvula dorsal (v2)*: Uniforme (0) es plesiomórfico, mientras que si se extiende en forma de un largo proceso distal agudo (1) es el estado derivado. El estado de carácter (1) es una apomorfía para el clado Ptiloneuridae + Spurostigmatidae + Cladiopsocidae + Epipsocidae, con una reversión en *Liratepipsocus*, y se presenta independientemente en *Isthmopsocus*. L = 3, IC = 0.33, IR = 0.60

Carácter 99. *Microespinas sobre el proceso distal de la válvula dorsal (v2)*: Microespinas desordenadas en toda la superficie (0) es el estado plesiomórfico; microespinas ordenadas en una hilera longitudinal (1), es la condición apomórfica y aparece independientemente en las especies de *Bertkauia*. L = 2, IC = 0.50, IR = 0.0

Carácter 100. *Talón en la base de la válvula dorsal (v2)*: Su ausencia (0) es la condición plesiomórfica; su presencia (1), es el estado derivado. El estado de carácter (1) es una apomorfía para Epipsocetae y se revierte en algunos géneros de Epipsocidae. L = 6, IC = 0.16, IR = 0.37

Carácter 101. *Válvula externa (v3)*: Presente (1) es la condición plesiomórfica, mientras que su ausencia (0) es el estado derivado. El estado de carácter (0) se produce paralelamente en *A. tehuacanus*, *Auroropsocus*, *Dimidistriata*, *Liratepipsocus*, *Dicropsocus*, *Epipsocopsis*, *H. maculatus* y la especie sp. 1 de Brunei. L = 8, IC = 0.12, IR = 0.41

Carácter 102. *Relación entre las válvulas dorsal (v2) y externa (v3)*: La válvula externa (v3) unida a la base de la válvula dorsal (v2) (0) constituye el estado plesiomórfico; mientras que si se une al costado de la válvula dorsal (v2) formando una válvula compuesta (v2+3), la condición es apomórfica y a su vez, el estado de carácter es una sinapomorfía para Epipsocetae. L = 1, IC = 1.0, IR = 1.0

Carácter 103. *Forma de la válvula externa (v3)*: Carácter multiestado. En forma de aleta (0) es la condición plesiomórfica; los estados derivados son en forma de lóbulo (1), glóbulo (2), ampolla alargada (3), o bien, de una protuberancia (4). Los estados de carácter (1) y (4) se presentan de manera independiente, principalmente en algunos de los géneros de Epipsocidae. El estado de carácter (3) es una apomorfía para Epipsocidae, igual que el estado de carácter (2) para *Valvepipsocus*. L = 17, IC = 0.23, IR = 0.50

Carácter 104. *Ápice de la válvula externa (v3)*: Ápice romo (0) es el estado plesiomórfico; ápice agudo (1) es el estado apomórfico y una sinapomorfía para *Euplocania*. L = 1, IC = 1.0, IR = 1.0

Carácter 105. *Sedas sobre la válvula externa (v3)*: Su presencia (1) es el estado plesiomórfico, en tanto que su ausencia (0) es el estado apomórfico. El estado de carácter (0) se presenta paralelamente en *A. tehuacanus* y *S. immaculatus*. L = 1, IC = 1.0, IR = 1.0

Carácter 106. *Noveno esternito*: Membranoso (0) es la condición plesiomórfica, en tanto que si está esclerosado (1) es el estado derivado. El estado de carácter (1) apoya la monofilia de Ptiloneuridae y se encuentra paralelamente en *Neurostigma*, *Terryerwinia*, *M.* sp. 1 de Perú, *M.* sp. 1041 de Ecuador y la especie sp. 1 de Brunei. L = 6, IC = 0.16, IR = 0.68

Carácter 107. *Forma del epiprocto*: Carácter multiestado. Trapezoidal (1) es el estado plesiomórfico; los estados derivados son, semicircular (0), triangular (2), campaniforme (3), o elipsoidal (4); todos ellos se presentan de manera independiente en diferentes niveles de la topología del cladograma. Este carácter es bastante homoplásico y puede no ser importante para estimar las relaciones filogenéticas de Epipsocetae. L = 11, IC = 0.36, IR = 0.50

Carácter 108. *Longitud del epiprocto*: Carácter multiestado. Igual que la anchura de su base (1) es el estado plesiomórfico; $\sim \frac{1}{2}$ la anchura de su base (0), o bien, $\sim 1 \frac{1}{2}$ veces la anchura de su base (2), son condiciones apomórficas. El estado de carácter (0) aparece independientemente soportando la monofilia de Spurostigmatidae y Epipsocidae, con varias pérdidas en ésta última, y también en *A. tehuacanus*; en tanto que el estado de carácter (2) se presenta paralelamente en *G. montieli*, *M. proctus* y *M. sp.* de Nicaragua. L = 18, IC = 0.11, IR = 0.30

Carácter 109. *Sedas en el epiprocto*: Sedas en la mitad posterior (0) constituyen el estado plesiomórfico; sedas distribuidas en toda la superficie (1) es la condición derivada, y el estado de carácter es un paralelismo para las especies *M. proctus* y *M. sp.* de Nicaragua. L = 2, IC = 0.50, IR = 0.0

Carácter 110. *Microespinas en el borde posterior del epiprocto*: Ausencia de microespinas (0) es plesiomórfica; mientras que su presencia es apomórfica (1). El estado de carácter (1) es una apomorfía para el clado Ptiloneuridae + Spurostigmatidae + Cladiopsocidae + Epipsocidae, con una reversión en *Neurostigma*, y se presenta paralelamente en *Auroropsocus*. L = 3, IC = 0.33, IR = 0.75

Carácter 111. *Macrosedas en el epiprocto*: Su ausencia (0) es el estado plesiomórfico, en tanto que su presencia (1) es derivada. El estado de carácter (1) se presenta como una apomorfía para Ptiloneuridae y también para Epipsocidae, con varias reversiones en ésta última familia, y aparece independientemente en *C. ocotensis*. L = 16, IC = 0.16, IR = 0.37

Carácter 112. *Número de macrosedas en el epiprocto*: Tres macrosedas (1) es el estado plesiomórfico, mientras que presentar una (0), es una apomorfía. El estado de carácter (0) se produce de forma independiente en *G. plaumanni* y la especie sp. 1 de Brunei. L = 2, IC = 0.50, IR = 0.0

Carácter 113. *Posición de las macrosedas en el epiprocto*: Macrosedas en el tercio basal (1) es una plesiomorfía, si son centrales (0) es el estado derivado, y también una sinapomorfía para el clado *Loneuroides + Timnewia + Euplocania*. L = 1, IC = 1.0, IR = 1.0

Carácter 114. *Arreglo de las tres macrosedas en el epiprocto*: En triángulo es el estado plesiomórfico (1), si están en línea recta (0) es el estado apomórfico. El estado de carácter (0) apoya la monofilia de Epipsocidae, perdiéndose en las especies *M. sp. 1022* de Ecuador y *M. sp.* de Dominicana. L = 3, IC = 0.33, IR = 0.83

Carácter 115. *Borde posterior de los paraproctos*: Redondeado (0), es plesiomórfico; recto (1) es el estado apomórfico y se considera una sinapomorfía para *Epipsocopsis*. L = 1, IC = 1.0, IR = 1.0

Carácter 116. *Microespinas en el borde posterior de los paraproctos*: Borde posterior sin microespinas (0) es plesiomórfico; su presencia es apomórfica (1). El estado de carácter (1) es un apomorfía para el clado Ptiloneuridae + Spurostigmatidae + Cladiopsocidae + Epipsocidae, con una pérdida en *Neurostigma*, y aparece paralelamente en *A. orientis* y L = 3, IC = 0.33, IR = 0.75

Carácter 117. *Tricobotrias en los paraproctos*: Presencia (1) es el estado plesiomórfico, mientras que la condición apomórfica es su ausencia (0). El estado de carácter (0) aparece de manera independiente en *Dimidistriata*, *Liratepipsocus*, *Metepipsocus*, *Valvepipsocus* y la especie 3 de Borneo. L = 5, IC = 0.20, IR = 0.0

Carácter 118. *Número de tricobotrias en los paraproctos*: 15-20 tricobotrias (1) es la condición plesiomórfica, en tanto que presentar de una a nueve (0) es el estado derivado. El estado de carácter (0) se presenta independientemente en *A. tehuacanus*, *Bertkauia*, *Dichoepipsocus*, *Goja*, *Parepipsocus*, *Hinduipsocus*, *O. orghidani* y la especie 1 de Brunei.. L = 11, IC = 0.09, IR = 0.09

Carácter 119. *Roseta basal en las tricobotrias de los paraproctos*: El estado plesiomórfico es presencia (1), mientras que la condición apomórfica es ausencia (0). El estado de carácter (0) es un paralelismo que comparten *Bertkauia*, *Dichoepipsocus* y *O. orghidani*. L = 5, IC = 0.20, IR = 0.0

Carácter 120. *Longitud de las tricobotrias en los paraproctos*: La condición plesiomórfica es tricobotrias de la misma longitud (0), mientras que una tricobotria más larga que las demás (1) es el estado derivado y también, un paralelismo que comparten las especies de *Goja*. L = 2, IC = 0.50, IR = 0.0

Carácter 121. *Condición de las tricobotrias en los paraproctos*: Tricobotrias agrupadas en un campo sensorial bien definido (1) es el estado es plesiomórfico; si se encuentran dispersas (0), la condición es apomórfica. El estado de carácter (0) se presenta independientemente en *A. tehuacanus*, *Bertkauia*, *Dichoepipsocus*, *Goja*, *Hinduipsocus*, *O. orghidani* y la especie 1 de Brunei. Este carácter parece estar correlacionado con el carácter 118. L = 11, IC = 0.09, IR = 0.09

Carácter 122. *Forma del campo sensorial en los paraproctos*: Circular (0) es la condición plesiomórfica; la forma elíptica (1) es el estado derivado. El estado de carácter (1) es una apomorfía que apoya la monofilia de Epipsocidae, con reversiones en *Parepipsocus* y *Neurostigma*. L = 3, IC = 0.33, IR = 0.90

REVISIÓN TAXONÓMICA DEL INFRAORDEN EPIPSOCETAE

Epipsocetae es uno de los seis infraórdenes definidos por Yoshizawa (2002) en el suborden Psocomorpha. Tradicionalmente (Eertmoed 1973; Mockford 1993), el grupo ha sido definido por una combinación de caracteres morfológicos que incluyen la presencia, en el labro, de un par de escleritos longitudinales delgados, de cinco sensilas distales internas y de pequeños tubérculos transparentes en el margen distal, dos o tres segmentos tarsales, presencia de un denticulo preapical en la uña pretarsal, forma del pulvilo, órgano coxal bien desarrollado, presencia de sedas sobre las venas y márgenes de las alas, hembras macrópteras, braquípteras o ápteras, presencia de una vena transversal entre las venas Rs y M del ala anterior; presencia o ausencia de la válvula ventral (v1), forma de las válvulas dorsal (v2) y externa (v3), y la relación entre ambas.

Posteriormente, derivado de un análisis cladístico, Epipsocetae fue delimitado con base en seis caracteres apomórficos (Yoshizawa 2002): cavidad tentorial anterior separada del margen ventral del cranium, labro con un par de escleritos longitudinales, venas del ala anterior con más de una hilera de sedas (excepto en Epipsocidae), dos venas anales en el ala anterior (excepto en Epipsocidae), venas del ala posterior con dos hileras de sedas y válvulas v2 y v3 parcialmente fusionadas.

En este trabajo, se corrobora la monofilia del infraorden Epipsocetae con el respaldo de once caracteres apomórficos (Casasola González 2006), los cuales se presentan más adelante en la diagnosis correspondiente. Entre estos caracteres destacan los siguientes, por ser consistentes para el grupo: un par de escleritos longitudinales en el labro, una vena transversal conectando a las venas Rs y M del ala anterior, dos venas anales en el ala anterior (excepto en Epipsocidae), sedas sobre las venas Rs y M del ala posterior y la unión de las válvulas v2 y v3 para formar una válvula compuesta.

En el infraorden se reconocen cinco familias: Epipsocidae, Neurostigmatidae, Ptiloneuridae, Dolabellopsocidae y Cladiopsocidae. Inicialmente, fueron circunscritas por diferentes caracteres morfológicos (Pearman 1936; Roesler 1940a; Smithers 1972), y más tarde, diagnosticadas por un conjunto de caracteres que reflejaban el grado de similitud entre cada una de ellas (Eertmoed 1973). Aunque varios de estos caracteres resultaron ser bastante inconsistentes, plesiomórficos y altamente homoplásicos para algunas familias (Yoshizawa 2002). Recientemente, se han encontrado, a través de diferentes análisis cladísticos, algunos

caracteres apomórficos informativos pero sólo para algunas familias, como Epipsocidae y Ptiloneuridae (Casasola González & García Aldrete 2002; Yoshizawa 2002; García Aldrete 2005b).

Hasta ahora, la diagnosis de Epipsocidae se basa en la ausencia dorsal de la sutura epistomal, el grado de desarrollo de los escleritos labrales y la curvatura que adoptan, la naturaleza de la superficie antero-ventral del escapo, el número de segmentos tarsales, la presencia de una sola vena anal en el ala anterior, la presencia de sedas ventrales en el ala anterior y la forma de la válvula v3 (Mockford 1998; Casasola González & García Aldrete 2002; Yoshizawa 2002).

La familia Neurostigmatidae se define principalmente por la presencia de venas transversales en el pterostigma, la relación entre la areola postica y la vena CuA, la presencia de tubérculos abdominales y la ausencia de la válvula v1, el número de segmentos tarsales y la presencia de una vena anal en el ala anterior (Eertmoed 1973).

Ptiloneuridae se caracteriza (Eertmoed 1973; Mockford 1993) por el desarrollo incompleto de los escleritos labrales, la disposición de las sensilas labrales distales internas, la condición de la lacinia, el número de segmentos tarsales, la presencia de una segunda vena anal en el ala anterior y la forma de la válvula v3.

La diagnosis de Dolabellopsocidae (Eertmoed 1973) se basa en el desarrollo incompleto de los escleritos labrales, la presencia de dos venas anales en el ala anterior, la condición de la lacinia, el número de segmentos tarsales, la forma del pulvilo y la reducción o ausencia de las válvulas ovipositoras.

Cladiopsocidae, por último, se distingue por la presencia de sedas intermatidiales, la reducción o desarrollo de los escleritos labrales, la presencia de tarsos con dos o tres segmentos, la presencia de una espina adicional al pulvilo en la uña pretarsal, la presencia de un espolón en el pterostigma y la presencia de una segunda vena anal en el ala anterior (Eertmoed 1973).

Con base en los resultados del análisis cladístico, realizado como parte de este mismo estudio (Casasola González 2006), de las cinco familias establecidas previamente, solamente Dolabellopsocidae, Ptiloneuridae y Epipsocidae se reconocen como familias monofiléticas consistentes. Cladiopsocidae se presenta como un grupo parafilético, evolutivamente distinto al resto de las familias; por tanto, para resolver ésta inconsistencia se ha propuesto dividirla en dos familias monofiléticas estables, igual que las demás, Spurostigmatidae (reconocida por Eertmoed

en 1973) y Cladiopsocidae (reconocida por Smithers en 1972). Con respecto a Neurostigmatidae, debido a la falta de caracteres apomórficos consistentes que respalden su condición filogenética, no se puede reconocer aquí la validez de su jerarquía taxonómica. Los resultados sólo señalan que *Neurostigma*, único género conocido de la familia, está cercanamente relacionado con los géneros que integran la familia Epipsocidae y es muy probable que forme parte de la misma. Sin embargo, es necesario resolver las relaciones filogenéticas al interior de la familia para estimar con mayor certeza su posición con respecto a las demás familias del infraorden.

De acuerdo con el análisis, los siguientes caracteres morfológicos son importantes para distinguir a las diferentes familias: presencia o ausencia de una cúspide premolar en la mandíbula derecha; el número de artejos tarsales; la forma del pulvilo y el aspecto de su ápice; la presencia o ausencia de una espina adicional al pulvilo; la forma del pterostigma; la presencia o ausencia de un segmento de vena en el vértice interno del pterostigma; la posición vertical u oblicua de las varillas de la falobase; la condición separada que presentan los parámeros internos del falosoma o la fusión de éstos en forma de un arco; la presencia o ausencia de escleritos en el endofalo; la presencia o ausencia de ornamentaciones en el borde medio del clunio del macho; la presencia o ausencia de una apófisis en forma de gancho en el borde posterior de los paraproctos del macho; la consistencia membranosa o esclerosada de la unión entre la válvula v1 y el clunio; la consistencia membranosa o esclerosada del noveno esternito y la forma y longitud del epiprocto de la hembra.

A continuación, se presenta la clasificación que se propone para Epipsocetae, las diagnosis, tanto del infraorden como de las familias reconocidas, la lista los géneros que se incluyen en cada una de ellas y el número de especies descritas para cada género. Para construir la clasificación se siguieron las convenciones recomendadas por Wiley (1981). Las categorías taxonómicas a nivel de familia corresponden a los grupos monofiléticos identificados en el árbol filogenético generado en el análisis respectivo (Figs. 123 y 125, Casasola González 2006). Las diagnosis incluyen los caracteres apomórficos que definen a los grupos como monofiléticos, así como algunos caracteres diagnósticos significativos empleados con regularidad. Por último, se proporciona una clave dicotómica para facilitar la identificación de las familias estudiadas.

Clasificación de Epipsocetae

INFRAORDEN EPIPSOCETAE

Familia Dolabellopsocidae

Género *Isthmopsocus*
Género *Auroropsocus*
Género *Dolabellopsocus*

Familia Ptiloneuridae

Género *Perucania*
Género *Triplocania*
Género *Ptiloneuropsis*
Género *Ptiloneura*
Género *Loneura*
Género *Willreevesia*
Género *Loneuroides*
Género *Timnewia*
Género *Euplocania*

Familia Spurostigmatidae

Género *Spurostigma*

Familia Cladiopsocidae

Género *Cladiopsocus*

Familia Epipsocidae (todos los géneros *sedis mutabilis*)

Género *Bertkauia*
Género *Cubitiglabra*
Género *Dichoepipsocus*
Género *Dicropsocus*
Género *Dimidistriata*
Género *Epipsocopsis*
Género *Epipsocus*
 Género *Goja*
 Género *Heteroepipsocus*
Género *Hinduipsocus*
Género *Ianthorntonia*
Género *Incapsocus*
Género *Liratepipsocus*
Género *Mesepipsocus*
Género *Metepipsocus*
Género *Neurostigma*
Género *Odontopsocus*
Género *Papillopsocus*
Género *Parepipsocus*
Género *Rogojiella*
Género *Spordoepipsocus*
Género *Terryerwinia*
Género *Valvepipsocus*
Género 1, nuevo (sp. 15 de Dominicana + sp. de Dominica)
Género 2, nuevo (sp. 1 de Brunei)
Género 3, nuevo (sp. 2 de Malasia)
Género 4, nuevo (sp. 3 de Borneo)
Género 5, nuevo (sp. 4 de Thailandia)

Diagnosis del infraorden y de las familias reconocidas

EIPSOCETAE Pearman 1936

Diagnosis: Cabeza con vértex redondeado; gena alargada. Postclípeo poco protuberante. Anteclípeo bien esclerosado. Ojos compuestos del macho más grandes que los de la hembra. Con un par de sedas en la base del grupo ocelar. Labro con un par de escleritos longitudinales; con cinco sensilas labrales internas, las tricoides más cercanas a las placoides laterales que a la placoide media. Lacinia con la cúspide externa más desarrollada que la interna. Uña pretarsal con un denticulo preapical; pulvilo angosto. Segundo tarsómero (t2) de la pata posterior de la hembra con ctenidiobotrias. Ala anterior macróptera (en ambos sexos); con las venas Rs y M conectadas por una vena transversal; generalmente con una segunda vena anal (A2), ausente en Epipsocidae; con más de una hilera de sedas sobre las venas (excepto en Epipsocidae). Ala posterior macróptera (ambos sexos); con venas Rs y M setosas (frecuentemente con más de una hilera de sedas). Genitalia del macho: falosoma variable; falobase generalmente abierta anteriormente (falosoma abierto). Genitalia de la hembra: placa subgenital usualmente simple; válvula ventral (v1) presente o ausente; válvula dorsal (v2) regularmente extendida y distalmente puntiaguda, con un talón basal; válvula externa (v3) unida sobre un costado de la válvula dorsal (v2), formando una válvula compuesta. Tamaño de medio a grande, aproximadamente 3-7 mm. de longitud. Coloración variable.

Género tipo: *Epipsocus* Hagen 1866.

Familias incluidas: Dolabellopsocidae, Ptiloneuridae, Spurostigmatidae, Cladiopsocidae, Epipsocidae.

DOLABELLOPSOCIDAE Eertmoed 1973

Diagnosis: Uña pretarsal con el pulvilo en ángulo recto y el ápice ensanchado. Pterostigma aplanado, siete veces más largo que ancho. Segunda vena anal (A2) bien desarrollada o desvanecida una cierta distancia. Clunio del macho con ornamentaciones variables en el borde medio. Distribución Neotropical y Oriental.

Género tipo: *Dolabellopsocus* Eertmoed 1973.

Géneros incluidos: *Isthmopsocus* Eertmoed 1973 (9 especies), *Auroropsocus* Eertmoed 1973 (8 especies), *Dolabellopsocus* Eertmoed 1973 (21 especies).

PTILONEURIDAE Roesler 1940

Diagnosis: Tarsos de tres artejos. Pterostigma alargado, seis veces más largo que ancho. Segunda vena anal (A2) bien desarrollada, unida al margen del ala. Falosoma complejo; con las varillas de la falobase oblicuas, formando una V; parámetros internos separados posteriormente y escleritos endofálicos simétricos presentes, de forma variable. Noveno esternito bien esclerosado, espermaporo claro y grande. Epiprocto de la hembra de forma triangular. Con distribución principalmente en las regiones Neotropical y Afrotropical, un sólo género en la región Neártica.

Género tipo: *Ptiloneura* Enderlein 1900b.

Géneros incluidos: *Perucania* New & Thornton 1988 (1 especie), *Triplocania* Roesler 1940a (24 especies), *Ptiloneuropsis* Roesler 1940c (1 especie), *Ptiloneura* Enderlein 1900b (1 especie), *Loneura* Navás 1927 (9 especies), *Willreevesia* García Aldrete 2005b (1 especie), *Loneuroides* García Aldrete 2006 (1 especie), *Timnewia* García Aldrete 2006 (1 especie), *Euplocania* Enderlein 1910 (9 especies).

SPUROSTIGMATIDAE Eertmoed 1973

Diagnosis: Mandíbula derecha sin cúspide premolar. Pterostigma triangular; tres veces más largo que ancho; con un segmento de vena transversal surgiendo del vértice interno. Segunda vena anal (A2) bien desarrollada, unida al margen del ala. Válvula ventral (v1) conectada basalmente al clunio por un segmento membranoso. Epiprocto de la hembra dos veces más ancho que largo. Distribución Neotropical.

Género tipo: *Spurostigma* Eertmoed 1973.

Géneros incluidos: *Spurostigma* Eertmoed 1973 (11 especies).

CLADIOPSOCIDAE Smithers 1972

Diagnosis: Escleritos labrales bien desarrollados, curvados en la base hacia los lados y unidos anteriormente por una banda esclerosada. Tarsos de tres artejos. Uña pretarsal con una espina setiforme anterior al pulvilo. Segunda vena anal (A2) bien desarrollada, unida al margen del ala. Paraproctos del macho con una apófisis en forma de gancho en el borde posterior. Distribución principalmente en la región Neotropical, sólo dos especies en la región Etiópica.

Género tipo: *Cladiopsocus* Roesler 1940a.

Géneros incluidos: *Cladiopsocus* Roesler 1940a (16 especies).

EIPSOCIDAE Pearman 1936

Diagnosis: Escleritos labrales bien desarrollados, curvados en la base hacia los lados. Extremos anteriores de la sutura epistomal separados del margen ventral del cranium. Escapo con la superficie antero-ventral membranosa. Segunda vena anal (A2) ausente. Distribución en todas las regiones zoogeográficas.

Género tipo: *Epipsocus* Hagen 1866.

Géneros incluidos: *Bertkauia* Kolbe 1882 (6 especies), *Cubitiglabra* Li Fasheng 1995a (3 especies), *Dichoepipsocus* Li Fasheng & Mockford 1997 (3 especies), *Dicropsocus* Smithers & Thornton 1977 (3 especies), *Dimidistriata* Li Fasheng & Mockford 1997 (1 especie), *Epipsocopsis* Badonnel 1955 (44 especies), *Epipsocus* Hagen 1866 (39 especies), *Goja* Navás 1927 (45 especies), *Heteroepipsocus* Li Fasheng 1995a (4 especies), *Hinduipsocus* Badonnel 1981 (4 especies), *Ianthorntonia* García Aldrete 2004b (5 especies), *Incapsocus* García Aldrete 2005a (1 especie), *Liratepipsocus* Li Fasheng 2002 (1 especie), *Mesepipsocus* Badonnel 1969 (30 especies), *Metepipsocus* Li Fasheng 2002 (1 especie), *Neurostigma* Enderlein 1900b (8 especies), *Odontopsocus* Badonnel 1987 (3 especies), *Papillopsocus* García Aldrete 2005a (1 especie), *Parepipsocus* Badonnel 1986 (1 especie), *Rogojiella* García Aldrete 2004c (1 especie), *Spordoepipsocus* Li Fasheng 2002 (3 especies), *Terryerwinia* García Aldrete 2005a (1 especie), *Valvepipsocus* Li Fasheng 2002 (1 especie), Género 1 de Dominicana, nuevo (2 especies), Género 2 de Brunei, nuevo (1 especie), Género 3 de Malasia, nuevo (1 especie), Género 4 de Borneo, nuevo (1 especie), Género 5 de Tailandia, nuevo (1 especie).

Clave para las familias de Epipsocetae

El número de las figuras se refiere a las del capítulo correspondiente al análisis filogenético, en este mismo trabajo (Casasola González 2006).

1. Pulvilo de la uña pretarsal curvado, con el ápice ensanchado (Fig. 44); pterostigma aplanado (Fig. 54), generalmente siete veces más largo que ancho; clunio del macho con ornamentaciones sobre el borde posterior medio (Figs. 85 y 86)..... **Dolabellopsocidae**

- Pulvilo de la uña pretarsal recto, con el ápice agudo (Fig. 41); pterostigma elevado (Figs. 55-57), longitud menor a siete veces su anchura; clunio del macho sin ornamentaciones sobre el borde posterior medio (Fig. 83)..... 2
- 2. Tarsos de tres segmentos (Fig. 40); pterostigma seis veces más largo que ancho; varillas de la falobase oblicuas, en forma de V (Fig. 73); parámetros internos del falosoma separados (Fig. 73); con escleritos endofálicos de forma variable; noveno esternito bien esclerosado (Fig. 102); epiprocto de la hembra triangular (Fig. 115)..... **Ptiloneuridae**
- Tarsos de dos o tres segmentos; pterostigma de tres a seis veces más largo que ancho; varillas de la falobase verticales (Fig. 74); parámetros internos del falosoma fusionados, formando un arco (Figs. 74-77); con o sin escleritos endofálicos; noveno esternito regulamente membranoso; epiprocto de la hembra de forma variable..... 3
- 3. Mandíbula derecha sin cúspide premolar (Fig. 25), pterostigma triangular, con un segmento de vena transversal surgiendo del vértice interno (Fig. 57), longitud tres veces su anchura; válvula ventral (v1) conectada basalmente al clunio por un segmento membranoso (Fig. 106); epiprocto de la hembra dos veces más ancho que largo..... **Spurostigmatidae**
- Mandíbula derecha con una cúspide premolar (Fig. 26), pterostigma sin un segmento de vena transversal surgiendo del vértice interno; válvula ventral (v1) generalmente conectada basalmente al clunio por un segmento esclerosado (Fig. 107); epiprocto de la hembra de longitud variable..... 4
- 4. Extremos anteriores de la sutura epistomal unidos al margen ventral del cranium (Fig. 13); escapo con la superficie antero-ventral esclerosada (Fig. 10); tarsos de tres artejos (Fig. 40); uña pretarsal con una espina setiforme anterior al pulvilo (Fig. 43); ala anterior macróptera con dos venas anales (Fig. 64) paraproctos del macho con una apófisis en forma de gancho en el borde posterior (Fig. 94)..... **Cladiopsocidae**
- Extremos anteriores de la sutura epistomal separados del margen ventral del cranium (Fig. 14); escapo con la superficie antero-ventral membranosa (Fig. 9); tarsos de dos artejos (Fig. 38); uña pretarsal sin una espina setiforme anterior al pulvilo; ala anterior macróptera con una vena anal (Fig. 48); paraproctos del macho sin apófisis en el borde posterior..... **Epipsocidae**

IMPORTANCIA DE LA VENACIÓN DE LAS ALAS EN LA IDENTIFICACIÓN DE EIPSOCETAE

Entre los invertebrados, los insectos son los únicos que han alcanzado la capacidad de volar, por medio del desarrollo de alas y de sus músculos motores. Sin duda alguna, la adquisición de las alas, a través de su evolución, es un carácter que ha determinado que los insectos sean un grupo muy diverso, con un potencial adaptativo y de dispersión considerable. En general, los insectos presentan de dos a un par de alas, siempre en el estado adulto; pero también llegan a carecer de ellas, como resultado de una pérdida evolutiva secundaria. Sin embargo, existen algunos hexápodos que nunca las han presentado y cuyos ancestros aparentemente jamás las tuvieron (Davies 1991).

Estructuralmente, las alas son formaciones cuticulares que salen de cada lado de los segmentos meso- y metatorácicos, entre la unión del tergo y las pleuras (Gullan & Cranston 2000). Estas expansiones, a manera de una doble membrana, aprisionan entre sus dos caras internas una serie de túbulos quitinosos vacíos (venas), que constituyen una especie de almacén. En cuanto a su naturaleza, las alas son órganos suplementarios, independientes, añadidos al aparato ambulatorio, por tanto, no tienen el mismo origen que los apéndices del cuerpo (Snodgrass 1935; Kukalová-Peck 1991; Gullan & Cranston 2000).

La disposición de las venas en la superficie del ala recibe el nombre de venación, y es característica en los diferentes órdenes de insectos, siendo variable a diferentes niveles en la clasificación de los mismos (Snodgrass 1958; Gullan & Cranston 2000). De manera independiente, o quizá asociado con su significado adaptativo, las alas de los insectos y sobre todo el número, las ramificaciones y la disposición de las venas en las alas, exhiben caracteres de valor taxonómico, tanto que se han usado más ampliamente que cualquier otra estructura en diversos estudios comparativos (Lawrence *et al.* 1991).

Los insectos del orden Psocoptera poseen normalmente cuatro alas membranosas bien desarrolladas, con una venación notable y reducida (condición macróptera) (Mockford 1993; Lienhard 1998). No obstante, con frecuencia los miembros adultos del orden pueden presentar diferentes grados de desarrollo alar (Mockford 1965, 1993; Lienhard 1998) como el braquipterismo, que se caracteriza por una reducción en la longitud de las alas sin que la venación se vea alterada; o el micropterismo, condición en la cual las alas se reducen a manera de lóbulos, con venación rudimentaria o ausente. También es común el polimorfismo entre miembros de una

misma especie, así como el apterismo (ausencia de alas), especialmente en las hembras. En varias especies, algunas características morfológicas se encuentran correlacionadas con el desarrollo de las alas (Mockford 1965).

La venación en el ala anterior de los psócidos (Fig. 6A) (Smithers 1991; Lienhard 1998; Yoshizawa 2005) se caracteriza por tener la vena subcostal (Sc) reducida; el pterostigma, translúcido y setoso, se encuentra limitado por la primera vena radial (R_1); el sector radial (Rs) generalmente presenta dos ramas y la media (M) tres ramas; la vena M se encuentra fusionada a la Rs en un segmento, unidas en un punto o conectadas por una vena transversal; la M y la cubital anterior (CuA) se fusionan en la parte basal del ala; la CuA usualmente se bifurca distalmente, y la celda que se forma (areola postica) constituye un rasgo típico del ala; M a veces se fusiona con el ápice de la areola postica, se conecta por medio de una vena transversal o se une a ella formando una celda discoidal; la post-cubital (CuP) por lo general es más fina que las otras venas, es más o menos setosa y se encuentra libre en las formas primitivas o se une al margen, en el mismo punto (nodulus) con la primera anal (1A); en las formas más avanzadas solamente se presenta una vena anal, excepto en algunos géneros de Epipsocetae y familias extintas. El ala posterior (Fig. 6B) es siempre más pequeña y la venación es básicamente similar a la del ala anterior, pero más reducida y las venas M y CuA por lo general no están ramificadas.

La membrana de ambas alas no presenta pilosidades, salvo algunas excepciones (p. e. en *Caecilius* sp). En cambio, en la mayoría de las familias las venas son más o menos setosas. La morfología de las sedas, su distribución y densidad en las venas constituyen buenos caracteres taxonómicos (Badonnel 1951; Lienhard 1998). También, es frecuente la presencia de anomalías en las venas, lo que ocasiona que en algunos grupos las alas se desvíen del plan básico, ya sea por la pérdida de venas (especialmente de la CuA_1) o por la multiplicación, conexión o aislamiento de ramas (Clark 1979).

En general, la venación de las alas es importante en la taxonomía de Psocoptera y se ha empleado tradicionalmente para el reconocimiento y clasificación de las especies (Smithers 1972; New 1974b). Los primeros registros sobre el uso de la venación alar, como carácter diagnóstico, se encuentran en los trabajos de Curtis (1837), Burmeister (1839), Hagen (1854, 1866) y Kolbe (1880). A partir de entonces, los caracteres de venación empezaron a ser considerados importantes para la determinación de las especies y su clasificación en géneros y familias. Sistemas de clasificación desarrollados posteriormente, tales como los de Enderlein (1903a),

Tillyard (1926), Banks (1929) y Karny (1930), tuvieron como base principal distintos caracteres provenientes de las alas. Con la aparición del trabajo de Pearman en 1936, un número mayor de caracteres morfológicos empezaron a tener relevancia en la clasificación del orden, entre ellos, la genitalia externa de ambos sexos, que resultó ser una fuente importante de caracteres diagnósticos. Sin embargo, los caracteres relacionados con las alas y su venación siguieron siendo considerados, aunque de manera complementaria.

En este capítulo, se investiga la importancia que tiene la venación de las alas, como carácter taxonómico, para la identificación de las especies, géneros y familias incluidas en Epipsocetae. El trabajo se realizó observando la venación alar en las distintas especies descritas y comparándola en cada uno de los géneros y familias reconocidas actualmente en el grupo. La información fue obtenida directamente de las descripciones originales publicadas en la literatura y en algunos casos, examinando especímenes montados en laminillas, empleando un microscopio compuesto Zeiss-Axiolab. La ilustración de las alas se realizó con ayuda de una cámara digital Samsung Digimax v3 adaptada a un microscopio estereoscópico Zeiss-Stemi SV6. Las especies descritas en cada género se presentan con su referencia taxonómica correspondiente, la cual puede ser consultada al final del trabajo, en la literatura citada.

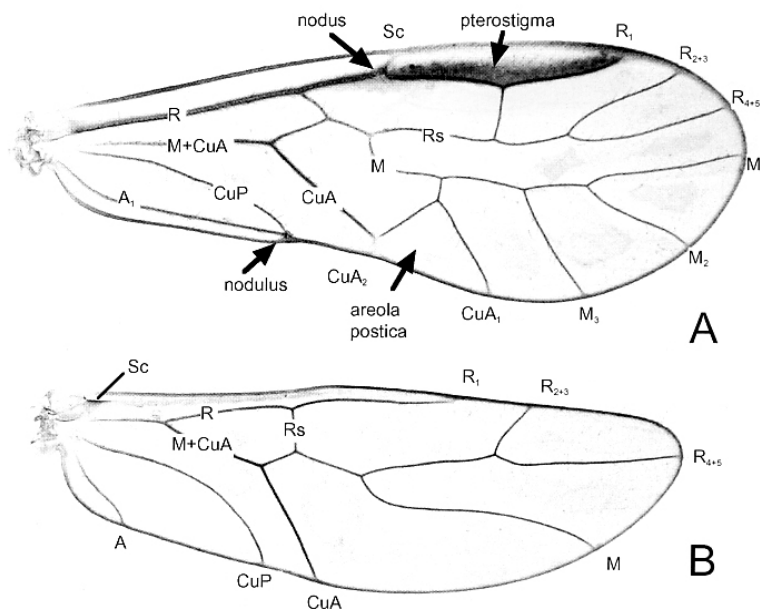


Figura 6. Venación alar de *Stenopsocus* sp. (Stenopsocidae). **A.** Ala anterior. **B.** Ala posterior (Tomado de Yoshizawa 2005).

Epipsocetae

Tradicionalmente, el infraorden ha sido reconocido por una combinación de características morfológicas que, además de las partes bucales, los tarsos, y las estructuras genitales de las hembras, también están relacionadas con las alas. En la actualidad, el infraorden se diagnostica por una serie de apomorfías, derivadas de análisis filogenéticos, que lo sitúan como un grupo monofilético (Yoshizawa 2002; Casasola González 2006). Entre éstos se encuentran dos caracteres relacionados con la venación del ala anterior y que son importantes para la identidad del grupo: la presencia de una vena transversal entre las venas Rs y M, y la presencia de una segunda vena anal (ausente en Epipsocidae).

Dolabellopsocidae (Figs. 7-12)

La familia fue definida como resultado de un estudio fenético (Eertmoed 1973). Asimismo, un análisis filogenético reciente la reconoce como tal, y a su vez la distingue como un grupo monofilético consistente (Casasola González 2006). Sus miembros se identifican principalmente por el pulvilo de la uña pretarsal, doblado en ángulo recto y con el ápice ensanchado; así como por la presencia de ornamentaciones variables en el borde medio del clunio del macho. También se utilizan como caracteres diagnósticos, la presencia de la vena A2 bien desarrollada o desvanecida una distancia; la forma aplanada del pterostigma y la longitud del mismo (siete veces más largo que ancho).

Auroropsocus Eertmoed 1973. El género se diagnostica por los siguientes caracteres del ala anterior: tallo de la vena M corto y curvado; A2 desvanecida por una distancia; areola postica elevada; hileras de sedas en la membrana del margen distal y bandas pigmentadas sobre la superficie (Fig. 7). La venación del ala posterior es de tipo caecilioide, es decir, Rs con dos ramas y M no ramificada (Fig. 8). Se conocen las siguientes especies: *A. conoidalis* Li Fasheng 2002, *A. cyclocarpus* Li Fasheng 2002 (R_{4+5} más corta que el tallo de Rs), *A. flavidus* Li Fasheng 2002, *A. fumeus* Li Fasheng 2002, *A. orientis* Eertmoed 1973, *A. setosus* Li Fasheng 2002, *A. spatiosifurcatus* Li Fasheng 2002 y *A. strenus* Li Fasheng 2002.

Dolabellopsocus Eertmoed 1973. Se caracteriza principalmente por presentar la segunda vena anal del ala anterior separada o terminada sobre el margen del ala; tallo de Rs más corto que el de M; y pterostigma alargado y bajo (Fig. 9). Ala posterior con venación normal o de tipo caecilioide (Fig. 10). Se han descrito las siguientes especies: *D. apiatus* Eertmoed 1973, *D.*

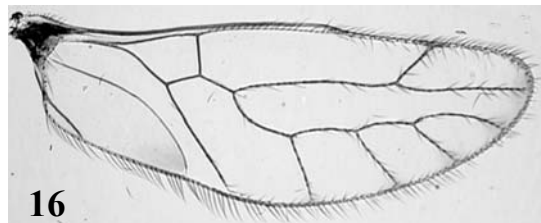
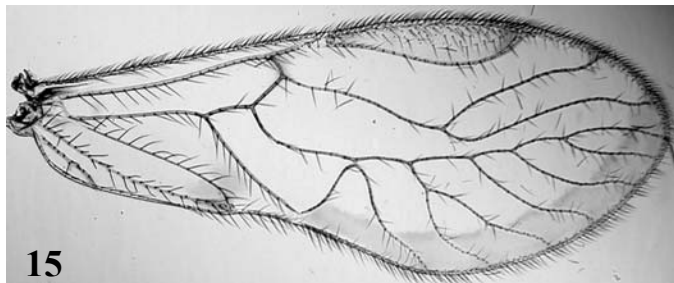
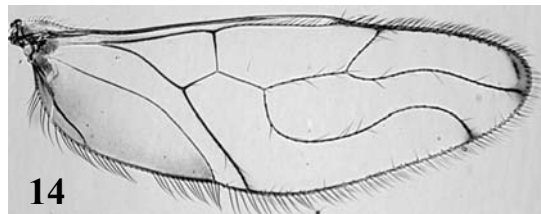
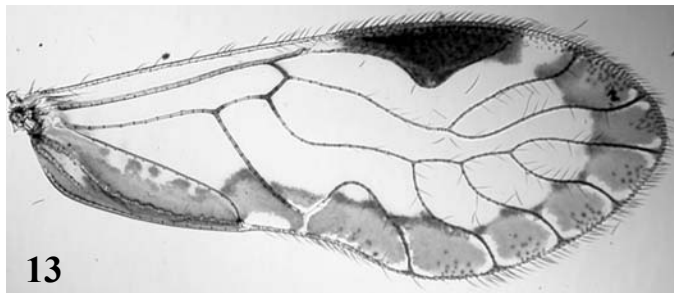
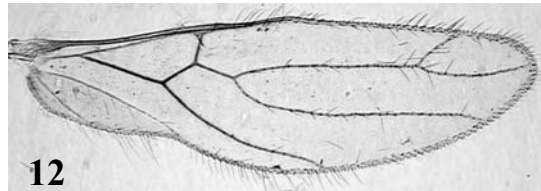
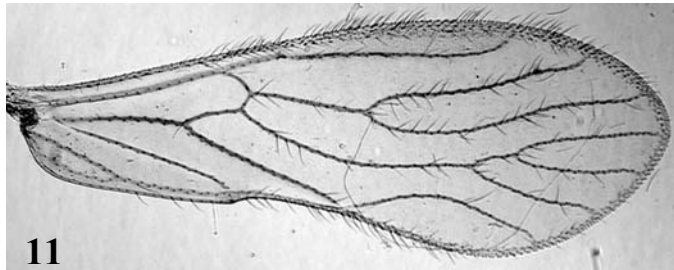
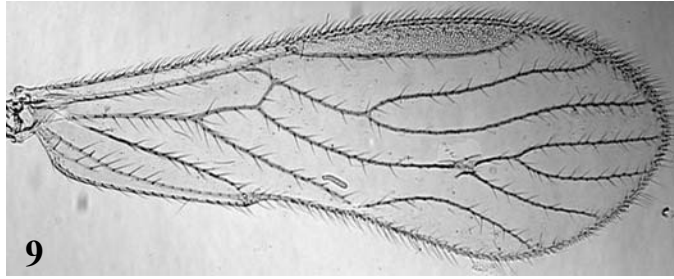
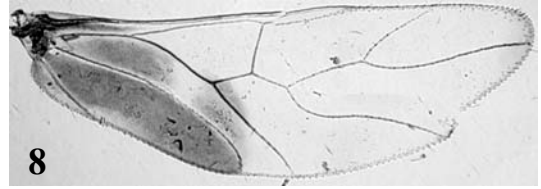
carcinus Mockford 1991, *D. catenatus* Mockford 1991, *D. ctenatus* (New) 1972, *D. digitatus* New & Thornton 1988, *D. ecuadorensis* Eertmoed 1973, *D. eertmoedi* Badonnel 1974, *D. flavipennis* (Roesler) 1940 b, *D. furcatus* New & Thornton 1988, *D. guttatus* Eertmoed 1973, *D. incertus* Badonnel 1986, *D. intermedius* Eertmoed 1973, *D. lobatus* Mockford 1991, *D. maculatus* Eertmoed 1973, *D. maculosus* Eertmoed 1973, *D. pectenatus* Eertmoed 1973, *D. pictus* Mockford 1991, *D. pygmaeus* (New) 1972, *D. roseus* Eertmoed 1973, *D. similis* Mockford 1991 y *D. spinosus* Mockford 1991. Todas ellas han sido definidas por caracteres de venación y por caracteres genitales de ambos sexos.

Isthmopsocus Eertmoed 1973. El principal carácter que distingue al género, relacionado con la venación alar, es la presencia de la vena A2 totalmente desarrollada y terminada sobre la primera vena anal, formado una celda (Fig. 11). La venación del ala posterior es típica y no se considera en la diagnosis (Fig. 12). El género incluye las siguientes especies, y en la descripción de algunas de ellas se consideran caracteres de venación: *I. barbatus* Mockford 1991, *I. breviceps* (New) 1972 (pterostigma y areola postica, largas y bajas, Rs de longitud variable), *I. hylonomus* Eertmoed 1973, *I. imperfectus* Badonnel 1986, *I. lanceatus* Mockford 1991 (venas R₂₊₃, R₄₊₅ y M₂ sinuosas), *I. luridus* New 1980, *I. ornatus* (New) 1972 (pterostigma y areola postica, largas y bajas, Rs bastante corta), *I. radulatus* New 1974a; e *I. speculatus* Mockford 1991.

Ptiloneuridae (Figs. 13-30)

Igual que Dolabellopsocidae se considera como familia monofilética (Casasola González 2006). Se define en particular por presentar tarsos de tres segmentos; falosoma complejo, con las varillas de la falobase oblicuas en forma de V, los parámetros internos separados posteriormente, los escleritos endofálicos simétricos, de forma variable; y epiprocto de la hembra triangular. Los únicos caracteres de venación considerados en su diagnosis son la presencia de la segunda vena anal bien desarrollada y unida al borde del ala, y el pterostigma alargado, seis veces más largo que ancho.

Euplocania Enderlein 1910. Los siguientes caracteres del ala anterior contribuyen al reconocimiento del género: vena Rs con dos ramas sinuosas; M con cuatro ramas sinuosas; areola postica elevada, sinuosa y con sedas internas (Fig. 13). En el ala posterior lo más sobresaliente es la forma sinuosa de la vena M (Fig. 14). Las especies descritas son: *E. amabilis* Enderlein 1910, *E. badonneli* New & Thornton 1988, *E. cerata* New 1980, *E. maculata* New & Thornton 1988,



Figs. 7-16. Alas anteriores y posteriores. 7 y 8. *Auroropsocus orientis* ♀. 9 y 10. *Dolabellopsocus* sp. 3 ♂. 11 y 12. *Isthmopsocus* sp. 2 ♂. 13 y 14. *Euplocania badonneli* ♂. 15 y 16. *Loneura crenata* ♂.

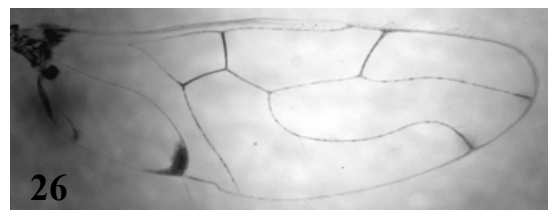
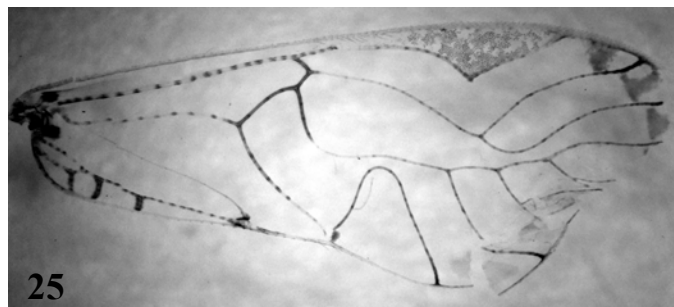
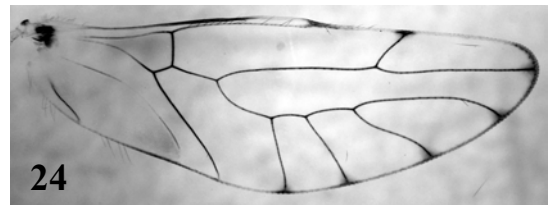
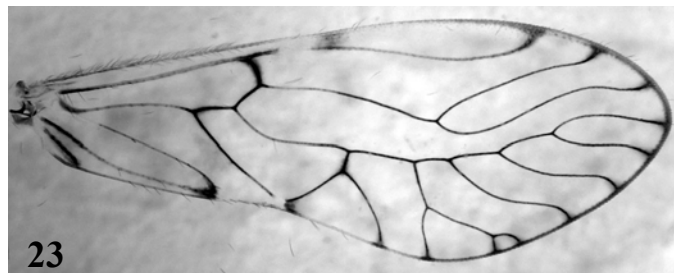
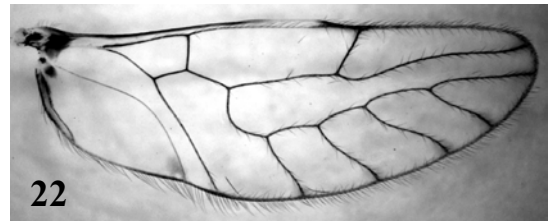
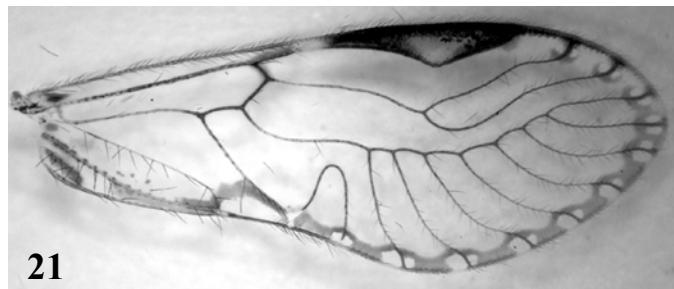
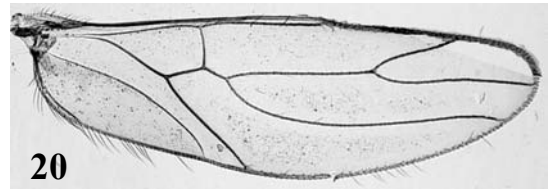
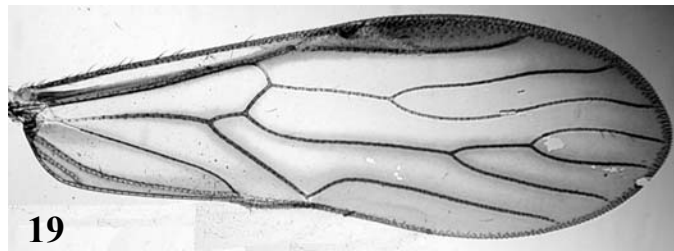
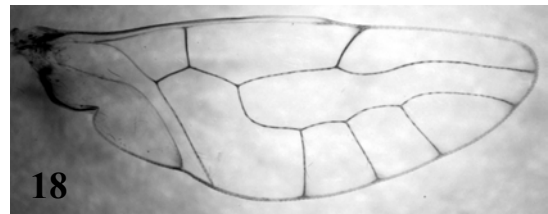
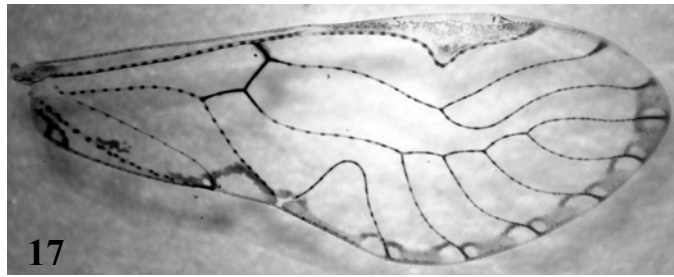
E. marginata New & Thornton 1988, *E. picta* New 1980, *E. pictaoides* García Aldrete 1988 y *E. zelayensis* García Aldrete 1988. El macho de *E. cerata* se diagnostica por medio de caracteres genitales y caracteres del ala anterior tales como la presencia de áreas pigmentadas y forma del pterostigma. García Aldrete (1988) describió a la hembra de la misma especie utilizando caracteres genitales, pero la asociación de los sexos se hace con base a los caracteres diagnósticos del ala anterior.

Loneura Navás 1927. Se define completamente por caracteres de venación. Los caracteres diagnósticos, mismos que provienen de la descripción de la especie típica, *L. crenata*, son: la vena M del ala anterior con cinco a seis ramas secundarias (Fig. 15); areola postica elevada y alargada, y la M del ala posterior con tres a cuatro ramas secundarias (Fig. 16). Las especies que se han descrito son: *L. amazonica* (New) 1980, *L. boliviana* Williner 1949, *L. brasiliensis* Roesler 1940a, *L. crenata* Navás, 1927, *L. erwini* (New & Thornton) 1988, *L. leonilae* García Aldrete 1995a, *L. lienhardi* García Aldrete 2004e, *L. maesi* García Aldrete 2004e, *L. maracaensis* García Aldrete 2004f, *L. meridionalis* García Aldrete 2003, *L. mombachensis* García Aldrete 2003, *L. quinaria* (Navás) 1920, *L. raramuri* García Aldrete 2003 y *L. splendida* Mockford 1957. La descripción, en la mayoría de ellas, emplea caracteres de venación y caracteres de la genitalia de ambos sexos.

Loneuroides García Aldrete 2006. El género es cercano al anterior, pero difiere en que en el ala anterior la M presenta cinco ramas secundarias; se presenta una vena transversal entre la A₂ y el margen del ala; y el pterostigma es alargado y sinuoso (Fig. 17); en el ala posterior la M se ramifica cuatro veces (Fig. 18). Los caracteres genitales de la hembra también son importantes para su separación. El género es monotípico (*L. venezolanus* García Aldrete 2006).

Perucania New & Thornton 1988. El género se relaciona con *Triplocania* por la similitud que presentan la lacinia, el labrum y la genitalia, pero se distingue claramente por la forma aplanada y alargada que presentan tanto el pterostigma como la areola postica, y por la rectitud de las ramas de las venas Rs y M de ala anterior (Fig. 19). En el ala posterior, la venación es normal (Fig. 20). La única especie conocida es *P. longiareola* New & Thornton 1988. El macho de esta especie se describe por los mismos caracteres de venación, además de caracteres genitales (García Aldrete 1998).

Ptiloneura Enderlein 1900b. Se describe por los siguientes caracteres de venación del ala anterior: Rs más larga que M, con sus dos ramas sinuosas; M con 8 ramas; pterostigma bajo, con



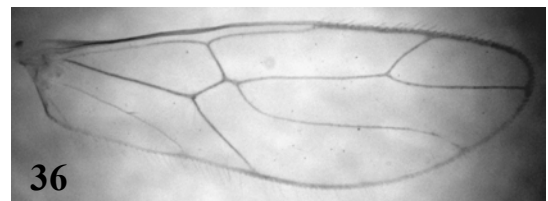
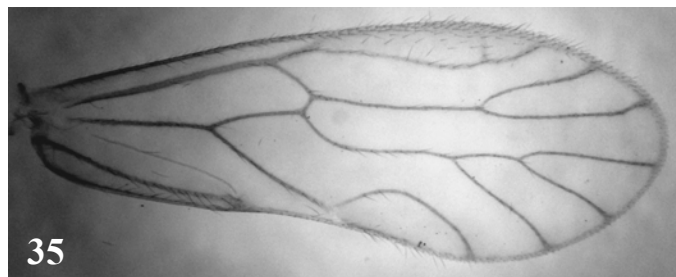
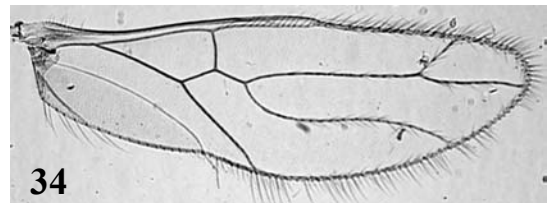
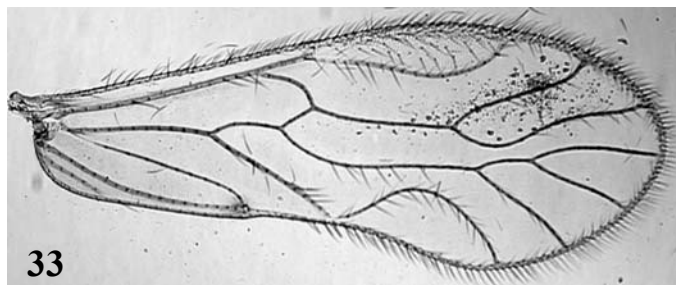
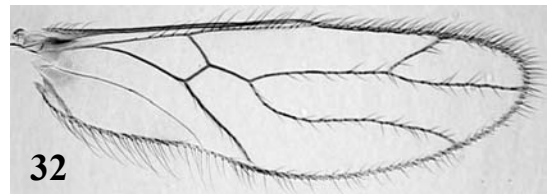
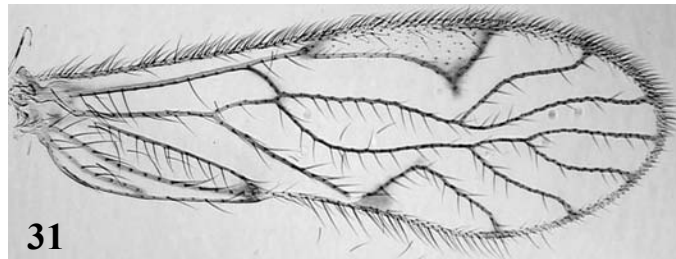
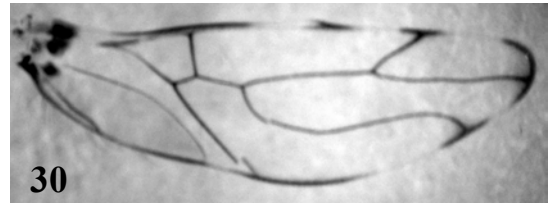
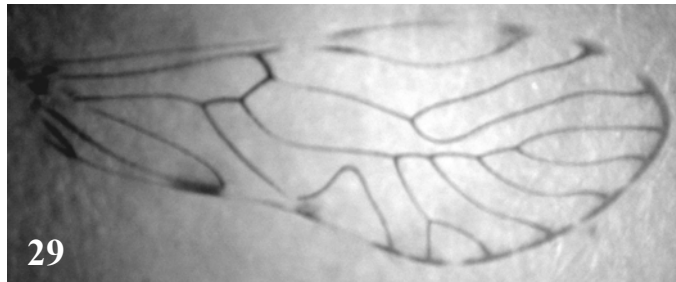
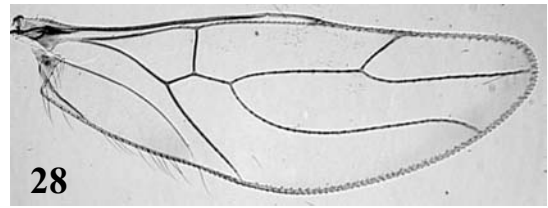
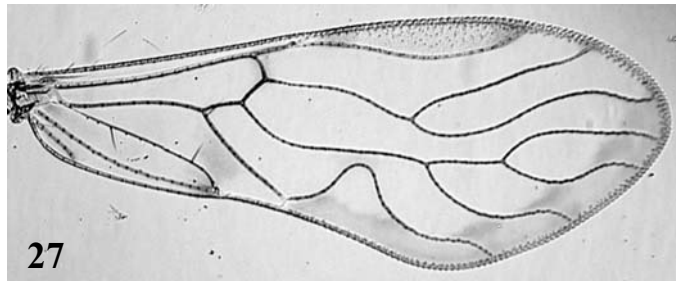
Figs. 17-26. Alas anteriores y posteriores. 17 y 18. *Loneuroides venezolanus* ♀. 19 y 20. *Perucania longiareola* ♂. 21 y 22. *Ptiloneura bidorsalis* ♂. 23 y 24. *Ptiloneuroides immaculata* ♂. 25 y 26. *Timnewia grenni* ♀.

el vértice agudo; y areola postica corta y elevada (Fig. 21). En la descripción original, la M del ala posterior es bifurcada, pero en la redescipción de la especie tipo (New 1977a) está dividida en cinco ramas (Fig. 22). El género es cercano a *Loneura*, debido a la semejanza del pterostigma, la venación de ambas alas y la genitalia. *P. bidorsalis* Enderlein 1900b es la única especie descrita.

Ptiloneuropsis Roesler 1940c. La definición original del género se basa exclusivamente en caracteres de venación. Posteriormente, la diagnosis fue complementada por una combinación de caracteres relacionados con el labro, el ápice de la lacinia, las alas y la genitalia del macho (García Aldrete 2004a). Con relación a la venación, lo más característico es la división de la vena M del ala anterior en cinco o siete ramas, la rama más anterior a veces dividida secundariamente; la areola postica triangular y unida a M por medio de una vena transversal (Fig. 23). En el ala posterior, la M se divide en cuatro ramas (Fig. 24). Se conoce únicamente la especie típica, *P. immaculata* Roesler 1940c.

Timnewia García Aldrete 2006. El género se distingue por los siguientes caracteres del ala anterior: tallo de M curvado, M con cuatro ramas, A2 unido a la primera anal, con tres venas transversales en la región anal, pterostigma agudo, y areola postica elevada y corta (Fig. 25). Lo más notable en el ala posterior es la forma sinuosa de la vena M (Fig. 26). Se ha descrito una sola especie, *T. greeni* (New) 1972.

Triplocania Roesler 1940a. Se diagnostica principalmente por caracteres de la genitalia de ambos sexos y por los siguientes caracteres de venación del ala anterior: Rs y M con ramas sinuosas, pterostigma bajo y areola postica elevada, bastante alargada (Fig. 27). La venación del ala posterior es normal (Fig. 28). Las especies descritas son: *T. ariasi* New 1980, *T. bifida* García Aldrete 1999, *T. brailovskyana* García Aldrete 1999, *T. calcarata* New 1980, *T. caudata* New 1980, *T. caudatoides* García Aldrete 1999, *T. cervantesi* García Aldrete 1999, *T. chiquibulensis* García Aldrete 1999, *T. chulumanensis* (Williner) 1949; *T. colombiana* García Aldrete 1999, *T. furcata* New 1972, *T. immaculata* New 1980, *T. lunata* New 1980, *T. lurida* Roesler 1940 a, *T. magnifica* Roesler 1940 a, *T. marginipicta* Roesler 1940 c, *T. obscura* García Aldrete 1999, *T. reflexa* Roesler 1940 a, *T. robusta* García Aldrete 1999, *T. rondoniensis* García Aldrete 1999, *T. spinosa* Mockford 1957, *T. tambopatensis* García Aldrete 1999, *T. umbrata* New 1980 y *T. vazquezae* García Aldrete 1995b. En la descripción de todas ellas aparecen caracteres de venación y caracteres genitales.



Figs. 27-36. Alas anteriores y posteriores. 27 y 28. *Triplocania cervantesis* ♂. 29 y 30. *Willreevesia dominica* ♂. 31 y 32. *Spurostigma* sp. 2 ♂. 33 y 34. *Cladiopsocus ocotensis* ♂. 35 y 36. *Bertkauia lucifuga* ♂.

Willreevesia García Aldrete 2005b. La separación del género se debe al desarrollo completo y curvado de los escleritos labrales, semejante al que presentan los miembros de las familias Cladiopsocidae y Epipsocidae, además de otras características morfológicas derivadas de la genitalia de ambos sexos. También son importantes como caracteres diagnósticos, las cinco o seis ramas que presenta la vena M del ala anterior, la bifurcación de la rama próxima a la areola postica (Fig. 29) y la condición no ramificada de la vena M del ala posterior (Fig. 30). La única especie descrita es *W. dominica* García Aldrete 2005b.

Spurostigmatidae (Figs. 31 y 32)

Esta familia se reconoce como un grupo monofilético claramente establecido en Epipsocetae, con base en los resultados de un reciente análisis filogenético realizado para el infraorden (Casasola González 2006). En este caso la venación del ala anterior es muy importante, debido a que los miembros de este grupo se identifican por el desarrollo de un segmento de vena transversal, en forma de espolón, en el vértice del pterostigma. El nombre de la familia deriva precisamente de esta cualidad notoria. Otros caracteres que respaldan la monofilia del grupo son: la ausencia de una cúspide premolar en la mandíbula derecha; la forma triangular del pterostigma; la longitud del mismo (tres veces más largo que ancho); la vena A 2 unida al margen del ala; el segmento membranoso que conecta la válvula ventral con el clunio y la longitud del epiprocto de la hembra (dos veces más ancho que largo).

Spurostigma Eertmoed 1973. El género se define por el mismo carácter de venación de la familia, el segmento de vena en forma de espolón en el vértice del pterostigma, y además, por el escaso desarrollo o ausencia de la vena transversal Rs-M del ala anterior (Fig. 31). La venación del ala anterior no se considera en la diagnosis (Fig. 32). Incluye las siguientes especies: *S. cuba* Eertmoed 1973; *S. dominica* Eertmoed 1973; *S. epiroticum* Eertmoed 1973; *S. guyana* Eertmoed 1973; *S. hispaniola* Eertmoed 1973; *S. insula* Eertmoed 1973; *S. jimenezi* Badonnel 1977; *S. mesembria* Eertmoed 1973; *S. nesiotis* Eertmoed 1973; *S. panamense* Eertmoed 1973 y *S. portoricense* Eertmoed 1973.

Cladiopsocidae (Figs. 33 y 34)

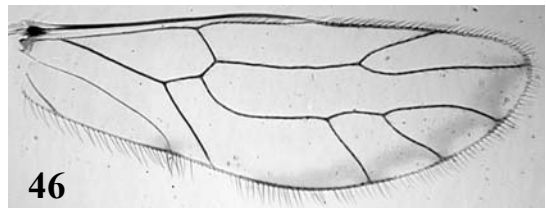
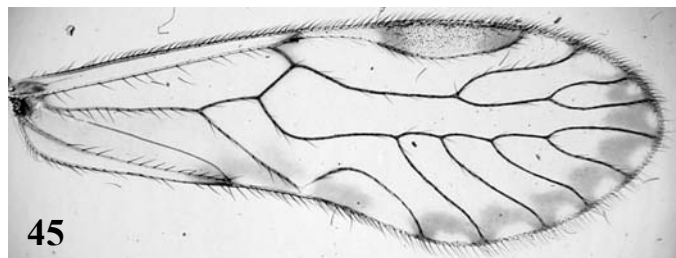
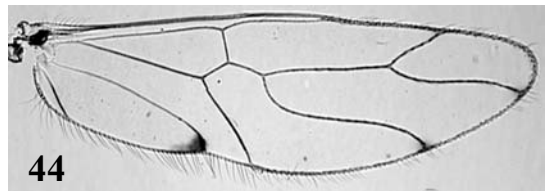
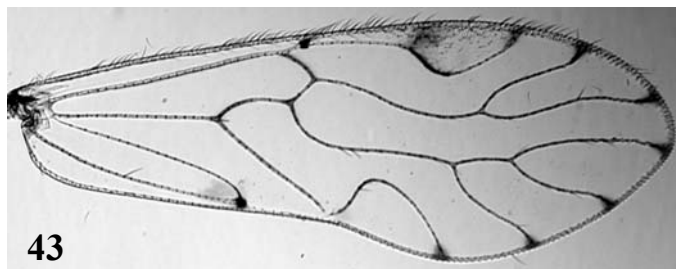
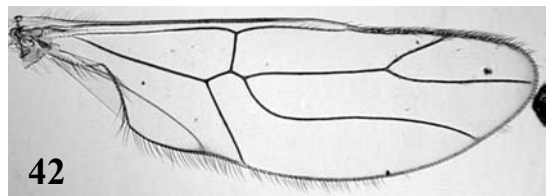
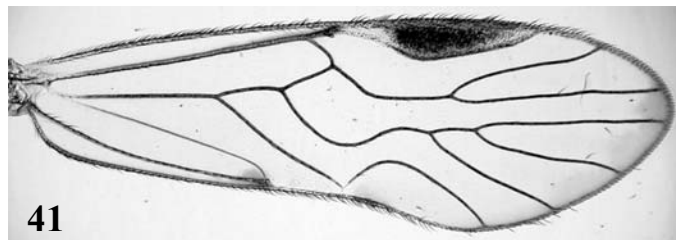
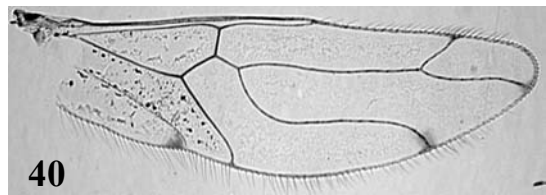
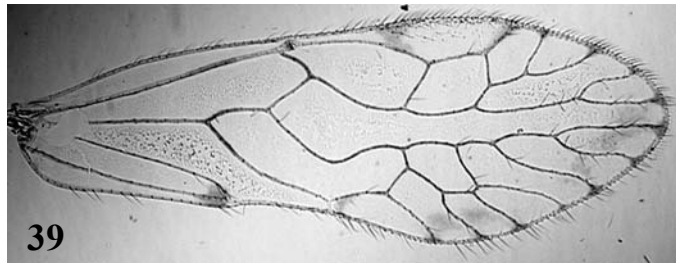
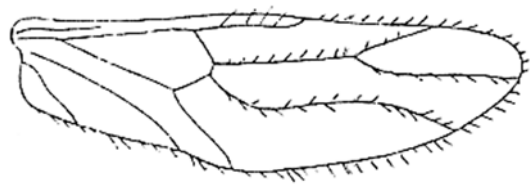
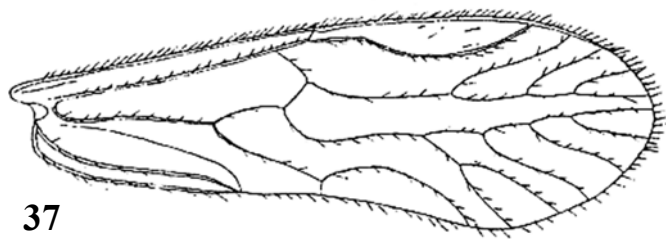
En un principio, la presencia de una venación reticulada en el ala anterior, se utilizó como un carácter particular para definir a la familia (Smithers 1972). En la actualidad, el grupo se

reconoce como monofilético a nivel de familia (Casasola González 2006), apoyado por los siguientes caracteres apomórficos: escleritos labrales bien desarrollados, curvados en la base hacia los lados y unidos anteriormente por una banda esclerosada; tarsos de tres artejos; uña pretarsal con una espina setiforme anterior al pulvilo; segunda vena anal bien desarrollada y unida al margen del ala; y paraproctos del macho con una apófisis en forma de gancho en el borde posterior. En este caso, la venación de las alas no es una característica relevante para el reconocimiento de los miembros del grupo.

Cladiopsocus Roesler 1940a. La definición del género se basa en la diagnosis de la especie tipo. En ella, uno de los caracteres sobresalientes es la presencia de pequeños fragmentos de venas o “espolones” sobre las venas del ala anterior. Sin embargo, la mayoría de las especies descritas no presentan este carácter y la venación de sus alas es de tipo caecilioide, es decir, ala anterior con dos ramas en la Rs y tres en la M (Fig. 33), y ala posterior con dos ramas en la Rs y la M no ramificada (Fig. 34). En la redefinición del género (Eertmoed 1986) las características de venación no se consideran importantes. Las especies conocidas son: *C. africanus* (Badonnel) 1955, *C. clarus* Eertmoed 1986, *C. distinctus* Eertmoed 1986, *C. dolosus* (Roesler) 1940a, *C. domesticus* (New) 1972, *C. fuscus* (New) 1972, *C. garciai* Eertmoed 1986, *C. interruptus* Eertmoed 1986, *C. mockfordi* Eertmoed 1986, *C. multimaculatus* Eertmoed 1986, *C. ocotensis* García Aldrete 1996, *C. prionotus* (New) 1980, *C. ramulosus* (Enderlein) 1903b (venas Rs y M con espolones), *C. roesleri* Eertmoed 1986, *C. termitophilus* (Badonnel) 1973 y *C. uncinatus* (New) 1980. En la descripción de varias de ellas se consideran caracteres de venación.

Epipsocidae (Figs. 35-74)

Cuando la familia fue definida inicialmente (Pearman 1936), se consideraron una serie de caracteres que hasta entonces no se habían investigado. Los caracteres de venación, que tradicionalmente eran la base de las clasificaciones, pasaron a tener una función complementaria. Tiempo después, la presencia de una sola vena anal en el ala anterior fue considerada como un carácter diagnóstico importante para el grupo (Mockford 1998). En la actualidad, varios análisis cladísticos (Casasola González & García Aldrete 2002; Yoshizawa 2002; Casasola González 2006) sitúan a la familia como un grupo monofilético con los caracteres más derivados del infraorden. En este contexto, la presencia de una sola vena anal en el ala anterior es una de las características más importantes que diferencian a los integrantes de esta familia.



Figs. 37-46. Alas anteriores y posteriores. 37 y 38. *Cubitiglabra quadripunctata* ♂ (Tomado de Li Fasheng 1995a). 39 y 40. *Dicropsocus montanus* ♀. 41 y 42. *Epipsocopsis prominens* ♂. 43 y 44. *Epipsocus* sp. 2 ♂. 45 y 46. *Goja martinezi* ♂.

Bertkauia Kolbe 1882. En este género, todas las hembras son ápteras y los machos se conocen poco, por tanto, la diagnosis se basa principalmente en características genitales de ambos sexos y la venación de las alas tiene poca relevancia. Las alas de los machos que se conocen son macrópteras y presentan una venación de tipo caecilioide (Figs. 35 y 36). Se han descrito las especies *B. crosbyana* Chapman 1930 (alas de algunos individuos con venación aberrante), *B. lepicidinaria* Chapman 1930, *B. loebli* Badonnel 1981, *B. lucifuga* (Rambur) 1842, *B. marusiki* Mockford 2003, *B. minuscula* Mockford 2003, *B. remyi* (Badonnel) 1966 y *B. reticularis* Li Fasheng & Mockford 1997.

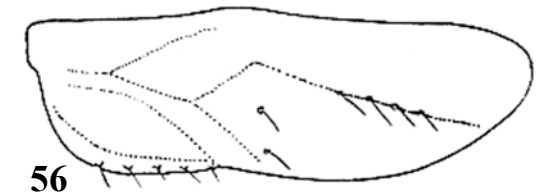
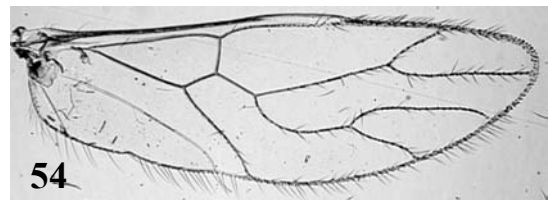
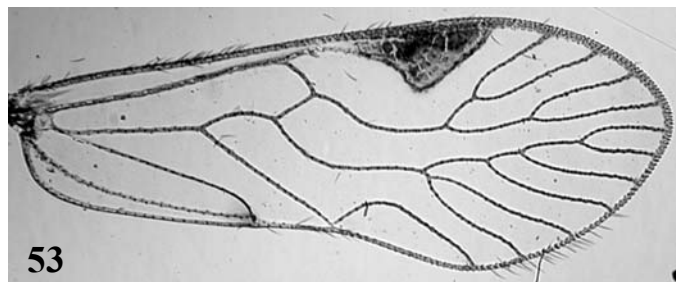
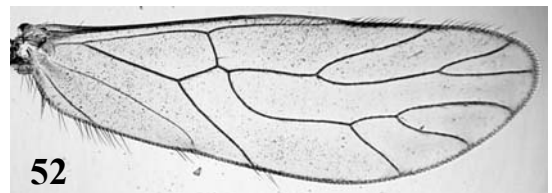
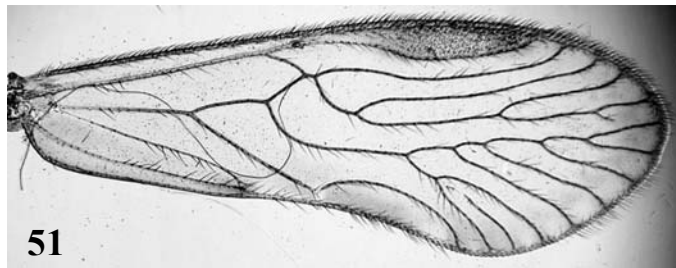
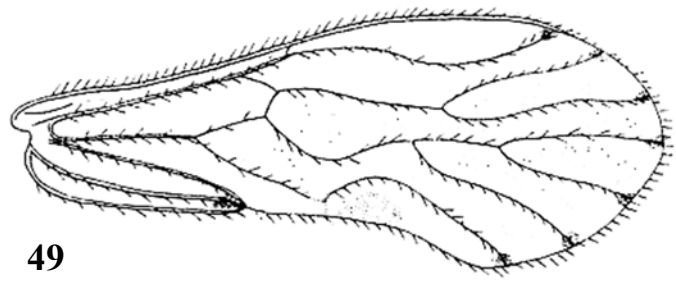
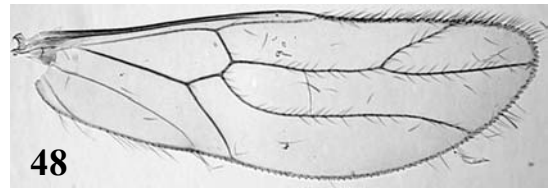
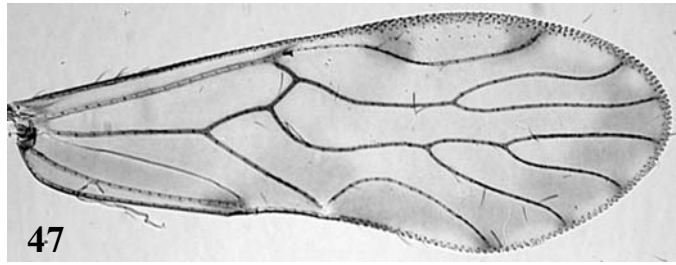
Cubitiglabra Li Fasheng 1995a. Se distingue particularmente por la ausencia de un denticulo preapical en la uña pretarsal, por las cuatro ramas en la vena Rs y las seis o siete en la M del ala anterior (Fig. 37) y por la presencia ocasional de una vena transversal entre las venas Rs y M del ala posterior (Fig. 38). Las hembras no se conocen. Solamente se han descrito tres especies: *C. dayaoshananus* Li Fasheng 2002 (Rs y M del ala posterior unidas por una vena transversal), *C. quadripunctata* Li Fasheng 1995a (Rs y M del ala posterior unidas por una vena transversal) y *C. polyphebia* Li Fasheng 1995b (Rs y M del ala posterior fusionadas en un segmento).

Dichoepipsocus Li Fasheng & Mockford 1997. En este género los machos no se conocen y las hembras presentan unicamente el primer par de alas micrópteras, con la venación no definida. La diagnosis se basa en la presencia de escasos denticulos en la cúspide externa del ápice de la lacinia, la ausencia de un denticulo preapical en la uña pretarsal y en la extensión posterior en forma de lengua bifida de la placa subgenital. El género incluye solamente a las especies, *D. dictyodromus* Li Fasheng 2002; *D. thimpuensis* (New) 1978 y *D. micropterus* Li Fasheng & Mockford 1997 (el nombre alude a la condición micróptera de las alas).

Dicropsocus Smithers & Thornton 1977. Los caracteres de venación son muy importantes en este género, que se define por la división de Rs del ala anterior en tres ramas secundarias, M en cuatro ramas, y por la presencia de venas transversales entre la Rs y el pterostigma, así como entre la M y la areola postica (Fig. 39). La venación del ala posterior es normal, de tipo caecilioide (Fig. 40). Se conocen tres especies, *D. complexus* Smithers & Thornton 1977, *D. montanus* Smithers & Thornton 1977, y *D. rugosus* Smithers & Thornton 1977.

Dimidistriata Li Fasheng & Mockford 1997. Debido al desarrollo escaso de los escleritos labrales, el género fue colocado en la familia Dolabellopsocidae (Mockford 1998). No obstante, la separación entre los extremos anteriores de la sutura epistomal y el margen ventral del cranium, la naturaleza membranosa de la superficie antero-ventral de escapo y el número de artejos tarsales, lo sitúan como miembro de Epipsocidae (Casasola González 2006). Se diferencia particularmente por la reducción de las válvulas ovipositoras y la ausencia de un campo de tricobotrias en los parapros, caracteres que se observan en otros géneros de la familia. Las hembras son ápteras y los machos no se conocen. Se ha descrito solamente la especie tipo, *D. longicapita* Li Fasheng & Mockford 1997.

Epipsocopsis Badonnel 1955. Los principales caracteres diagnósticos que definen al género son, cúspide externa del ápice de la lacinia dilatada preapicalmente, con pocos denticulos o ausentes; presencia de una hilera de sedas con conos basales en el fémur anterior y posterior; y ausencia de las válvulas ventral y externa. Los adultos de ambos sexos presentan alas macrópteras y la venación de tipo caecilioide no es un carácter importante para separar al grupo (Figs. 41 y 42). Es uno de los género con un gran número de especies descritas, en la mayoría de ellas la venación es un carácter complementario: *E. angolensis* (Badonnel) 1955 (hembras con alas micrópteras), *E. apicalis* New & Thornton 1976, *E. basalis* New & Thornton 1976, *E. cameronensis* New & Lee 1991, *E. cincta* Badonnel 1969, *E. completa* (Banks) 1916, *E. conspersa* (Banks) 1914, *E. corollifer* Li Fasheng 2002, *E. costalis* (Banks) 1914, *E. delicata* (Hagen) 1859, *E. dubia* (Karny) 1925, *E. dugani* Baz 1990, *E. fasciata* Smithers & Thornton 1977, *E. fumipennis* (Banks) 1920, *E. greeni* New 1977 c, *E. hakgalensis* (New) 1977 c, *E. hyalina* (Banks) 1920 (el nombre hace referencia a la condición hialina del ala anterior), *E. longiceps* (Enderlein) 1926, *E. machadoi* Badonnel 1955, *E. maclurei* New & Thornton 1976, *E. macrostigma* Smithers & Thornton 1977 (el nombre se refiere al tamaño del pterostigma), *E. maculata* New & Thornton 1976, *E. magna* (New & Thornton) 1976, *E. mouldsi* Smithers 1976, *E. murca* (Enderlein) 1903 a, *E. murphyi* New & Thornton 1976, *E. nebulifera* Smithers & Thornton 1977, *E. nubilipennis* (Karny) 1925, *E. obuduensis* New 1973, *E. paraselena* Vaughan, et al. 1989, *E. peradenayensis* New 1977 c, *E. prominens* (Banks) 1937 a, *E. punctata* Smithers & Thornton 1977, *E. sclerota* New & Thornton 1976, *E. selena* New & Thornton 1976, *E. setosa* New & Thornton 1976, *E. serpentinus* Li Fasheng 2002, *E. singaporensis* New & Thornton 1976, *E. spatulata* Smithers 1964, *E. stuckenbergi* Smithers



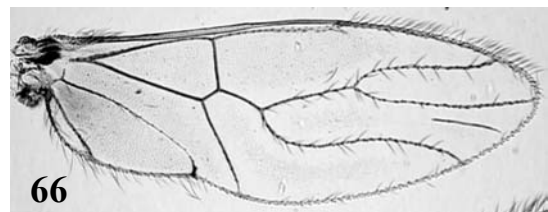
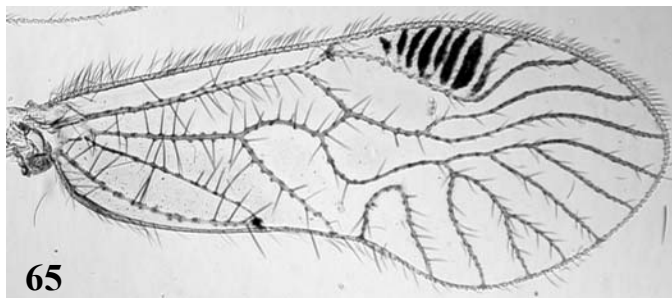
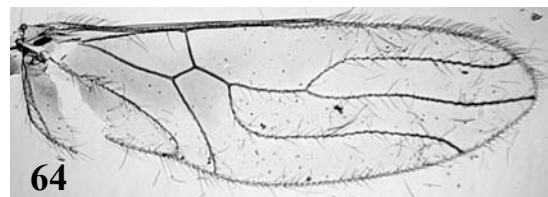
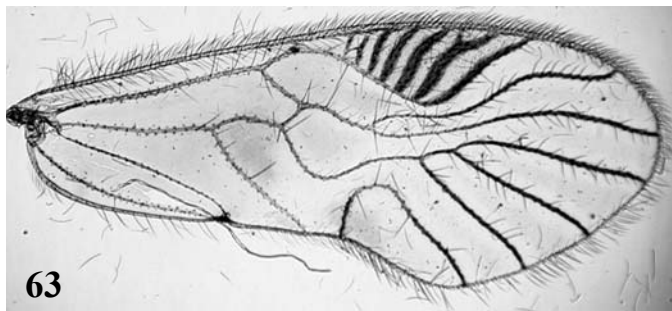
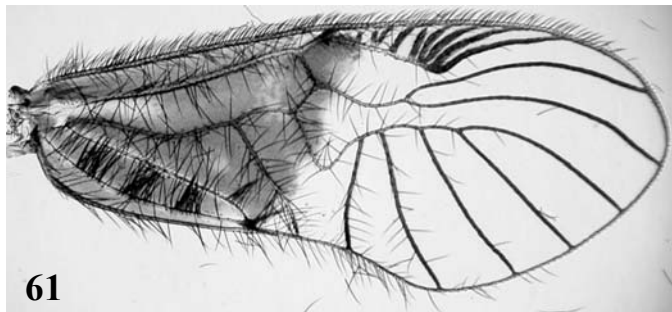
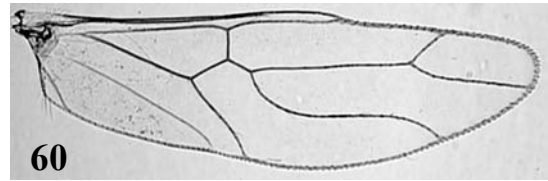
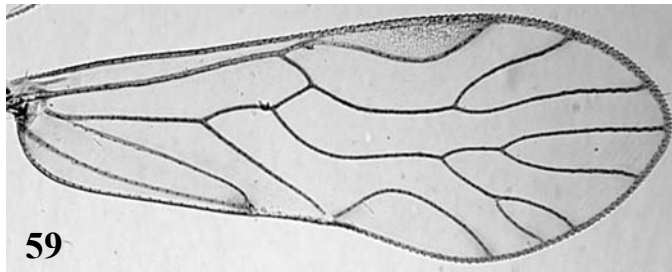
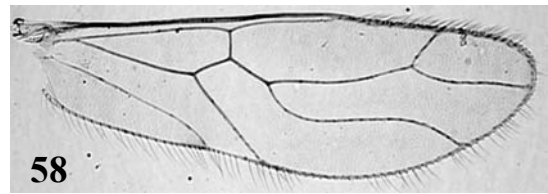
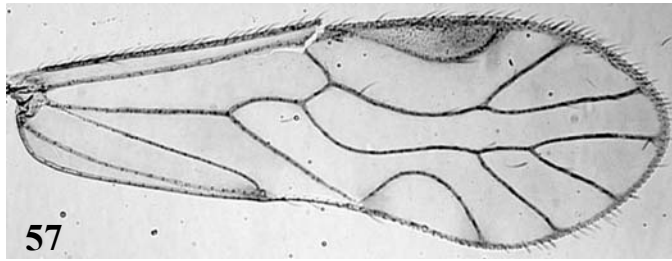
Figs. 47-56. Alas anteriores y posteriores. 47 y 48. *Goja robusta* ♂. 49 y 50. *Heteroepipsocus longicellus* ♂ (Tomado de Li Fasheng 1995a). 51 y 52. *Ianthorntonia annae* ♂. 53 y 54. *Incapsocus penai* ♂. 55 y 56. *Liratepipsocus jinghongicus* ♀ (Tomado de Li Fasheng 2002).

1957, *E. taprobanensis* (New) 1977 c, *E. thailandensis* New 1973, *E. truncatula* Badonnel 1967 (presenta una vena transversal entre la M y la areola postica) y *E. vilhenai* Badonnel 1955.

Epipsocus Hagen 1866. La venación de tipo caecilioide que presentan las alas de este género (Figs. 43 y 44) tuvo un valor muy importante cuando se le definió por vez primera. Posteriormente, con la aparición de otros géneros con la misma venación, se produjo un conflicto en la delimitación del grupo. Finalmente, el problema de una diagnosis precisa se resolvió con la consideración de otros caracteres, relacionados particulamente con la genitalia de ambos sexos (Mockford 1998). Así, las características asociadas con la venación de las alas dejaron de ser importantes a nivel de género y se consideraron como complemento en las descripciones de las especies. Las especies descritas hasta ahora son: *E. acanthus* New 1980, *E. africanus* Smithers 1999, *E. argentinus* Badonnel 1962 (*incertae sedis*, Mockford 1998), *E. argutus* New 1980, *E. atratus* New 1980 (*incertae sedis*, Mockford 1998), *E. avus* (Roesler) 1943, *E. badonneli* Mockford 1991, *E. beguiristaini* Williner 1949 (*incertae sedis*, Mockford 1998), *E. blandus* New & Thornton 1988 (*incertae sedis*, Mockford 1998), *E. borgmeieri* R. Karny 1926 (*incertae sedis*, Mockford 1998), *E. bullocki* García Aldrete 2004d, *E. eurycephalus* Li Fasheng 2002, *E. fasciicornis* Okamoto 1910 (*incertae sedis*, Mockford 1998), *E. foliatus* Mockford 1991, *E. fuscareolatus* New 1980 (*incertae sedis*, Mockford 1998), *E. hageni* Banks 1937b (*incertae sedis*, Mockford 1998), *E. latistigma* Roesler 1940 b, *E. maculithorax* New 1980 (*incertae sedis*, Mockford 1998), *E. marginatus* Enderlein 1903a (*incertae sedis*, Mockford 1998), *E. meruleus* New 1980, *E. nepos* Enderlein 1900a (*incertae sedis*, Mockford 1998), *E. opticus* New & Thornton 1988 (*incertae sedis*, Mockford 1998), *E. pennyi* New 1980 (*incertae sedis*, Mockford 1998), *E. pereirai* Badonnel 1974, *E. petenensis* Mockford 1957, *E. phaeus* New 1980 (*incertae sedis*, Mockford 1998), *E. pinnatus* (Enderlein) 1926, *E. quercus* Roesler 1940 b, *E. rhabdolepis* Li Fasheng 2002, *E. roraimensis* Mockford 1991, *E. scotothoracalis* Li Fasheng 2002, *E. serenus* Roesler 1940 b, *E. spatulatus* Li Fasheng 2002, *E. stictus* Li Fasheng 2002, *E. stigmaticus* Mockford 1991 (*incertae sedis*, Mockford 1998), *E. uniformis* New 1972, *E. verrucosus* New 1980, *E. viiv* (Enderlein) 1926, *E. willineri* New 1972 y *E. xanthothoracalis* Li Fasheng 2002.

Goja Navás 1927. En este caso, la venación de las alas de los machos son determinantes, tanto para distinguir al género como para describir a las especies (Mockford 1998; Casasola González & García Aldrete 2002). El carácter más importante es la presencia de una vena transversal conectando a las venas Rs y M del ala posterior (Figs. 46 y 48). Otros caracteres

diagnósticos son, el pterostigma alargado, con el tercio distal ligeramente sinuoso, y la presencia de un número variable de ramas secundarias en las venas Rs y M de ambas alas (Figs. 45 y 46). Algunas especies tiene alas con venación de tipo caecilioide (Figs. 47 y 48). Las hembras presentan alas micrópteras y solamente dos especies conocidas son ápteras. Es el género con el mayor número de especies descritas hasta ahora: *G. acuphallica* Casasola González & García Aldrete 2002, *G. aviceps* (Badonnel) 1986, *G. bimaculata* Casasola González & García Aldrete 2002, *G. bogotana* (Roesler) 1940 b, *G. brailovskyana* Casasola González & García Aldrete 2002, *G. circumvittata* Casasola González & García Aldrete 2002, *G. chilensis* Casasola González & García Aldrete 2002, *G. cornuta* Casasola González & García Aldrete 2002, *G. cubitalis* (Mockford) 1996, *G. curvata* Casasola González & García Aldrete 2002, *G. ditata* Navás 1927, *G. eertmoedi* Casasola González & García Aldrete 2002, *G. erwini* Casasola González & García Aldrete 2002, *G. guatemalensis* Casasola González & García Aldrete 2002, *G. herrerae* Casasola González & García Aldrete 2002, *G. latiphallica* Casasola González & García Aldrete 2002 (hembras ápteras), *G. longiareola* Casasola González & García Aldrete 2002, *G. longispinosa* Casasola González & García Aldrete 2002, *G. martinezi* Casasola González & García Aldrete 2002, *G. medellini* Casasola González & García Aldrete 2002, *G. mockfordi* Casasola González & García Aldrete 2002, *G. molinai* (Williner) 1949, *G. montieli* Casasola González & García Aldrete 2002, *G. moyai* Casasola González & García Aldrete 2002, *G. nebulosa* (Roesler) 1940 b, *G. obrienorum* Casasola González & García Aldrete 2002, *G. ochoterena* Casasola González & García Aldrete 2002, *G. ocotensis* Casasola González & García Aldrete 2002, *G. oculatissima* Casasola González & García Aldrete 2002, *G. omiltemensis* Casasola González & García Aldrete 2002, *G. pallida* Casasola González & García Aldrete 2002, *G. pechi* (Williner) 1949, *G. picta* (Banks) 1920, *G. plaumanni* (Roesler) 1940b (hembras ápteras), *G. poblana* Casasola González & García Aldrete 2002, *G. reticulata* Casasola González & García Aldrete 2002, *G. reticulatoides* Casasola González & García Aldrete 2002, *G. robusta* Casasola González & García Aldrete 2002, *G. semiaptera* Mockford 1996, *G. spiculata* Casasola González & García Aldrete 2002, *G. spinosissima* Casasola González & García Aldrete 2002, *G. ticana* Casasola González & García Aldrete 2002, *G. trinidadensis* Casasola González & García Aldrete 2002, *G. venezuelensis* Casasola González & García Aldrete 2002 y *G. vittata* Casasola González & García Aldrete 2002.



Figs. 57-66. Alas anteriores y posteriores. 57 y 58. *Meseipsocus* sp. 7 ♀. 59 y 60. *Meseipsocus fuscivenatus* ♂. 61 y 62. *Neurostigma enderleini* ♂. 63 y 64. *Neurostigma* sp. 1 ♂. 65 y 66. *Neurostigma* sp. 3 ♂.

Heteroepipsocus Li Fasheng 1995a. La ausencia de un dentículo preapical en la uña pretarsal y la genitalia de ambos sexos, son las características más notables de su diagnóstico. Tanto hembras como machos tienen alas macrópteras con venación de tipo caecilioide (Fig. 49 y 50). En el ala posterior, las venas Rs y M pueden estar fusionadas en un segmento, conectadas por una vena transversal o unidas en un punto. Se han descrito cuatro especies: *H. brevicellus* Li Fasheng 1995a (Rs y M del ala posterior unidas por una vena transversal), *H. inornatus* (Banks) 1916, *H. longicellus* Li Fasheng 1995a (Rs y M del ala posterior unidas en un punto) y *H. maculatus* Li Fasheng 2002 (Rs y M del ala posterior fusionadas en un segmento).

Hinduipsocus Badonnel 1981. El género es similar a *Dichoepipsocus* debido a la placa subgenital y a alas micrópteras que presentan las hembras. Como los machos no se conocen, los caracteres de venación no son importantes para el reconocimiento del grupo. Se incluyen las siguientes especies: *H. annulipes* Badonnel 1981, *H. atratus* Badonnel 1981, *H. coleopratus* New 1987b y *H. hongkongensis* Li Fasheng & Mockford 1997.

Ianthorntonia García Aldrete 2004b. Al igual que en *Goja*, con el cual se relaciona cercanamente, la presencia de numerosas ramas secundarias en las venas Rs y M de las alas anterior y posterior (Figs. 51 y 52), es muy importante para definir al género y diagnosticar a las especies. El género se diferencia por que en el ala anterior, el tallo de Rs es demasiado corto, la vena R_{2+3} no está ramificada y la R_{4+5} presenta de cuatro a siete ramas secundarias, mientras que en el ala posterior, Rs y M se fusionan en un segmento y presentan cada una de tres a cuatro ramas secundarias. Las especies descritas son: *I. annae* García Aldrete 2004 b, *I. aspera* García Aldrete 2004 b, *I. loisae* García Aldrete 2004 b, *I. marshalli* García Aldrete 2004b y *I. obrienorum* García Aldrete 2004b.

Incapsocus García Aldrete 2005a. Es otro género que se define por la venación de las alas. Se caracteriza por que en el ala anterior, el pterostigma es corto y triangular, las venas R_{2+3} y R_{4+5} se encuentran bifurcadas, y la M presenta de cinco a seis ramas secundarias (Fig. 53), en tanto que en el ala posterior la M se divide en dos ramas (Fig. 54). Sólo se conoce la especie típica, *I. penai* GarcíaAldrete 2005a.

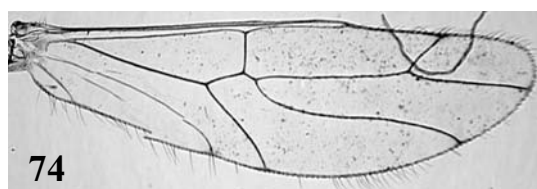
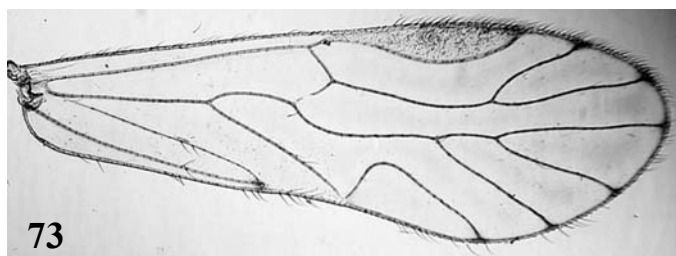
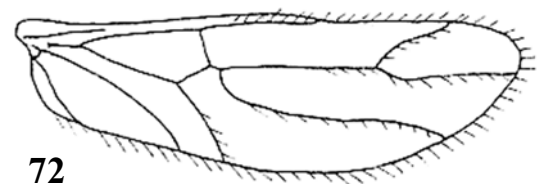
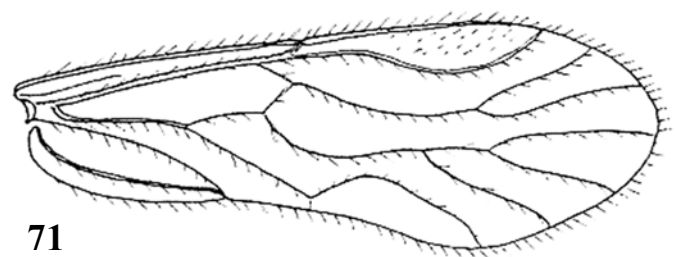
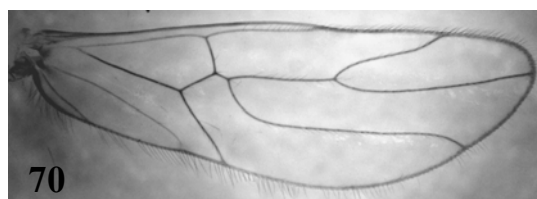
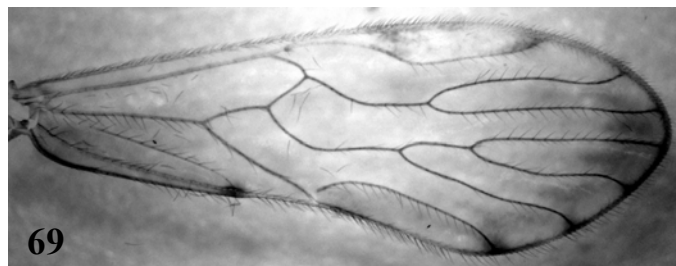
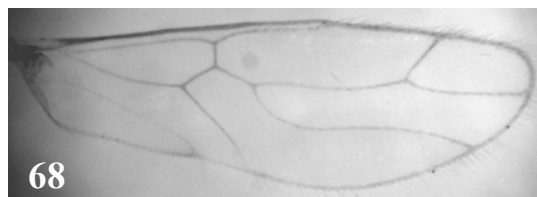
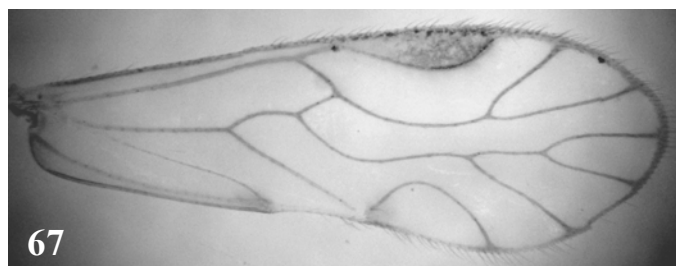
Liratepipsocus Li Fasheng 2002. El único ejemplar hembra en el cual se basa la descripción de la especie tipo y la diagnóstico del género, presenta alas braquípteras y en ambas, la venación se encuentra poco definida (Figs. 55 y 56). Debido a esto, los caracteres importantes

para su determinación provienen de los escleritos labrales, el ápice de la lacinia, la uña pretarsal y la genitalia. *L. jinghongicus* Li Fasheng 2002 es la especie tipo.

Mesepipsocus Badonnel 1969. Lo más característico del género es el ápice de la lacinia con varios dentículos, el falosoma sin parámetros externos y la ausencia de la válvula ventral. Los adultos de ambos sexos presentan alas macrópteras con venación de tipo caecilioide (Figs. 57 y 58), por tanto la venación no es importante para separar al género, pero sí es importante a nivel específico. Entre las especies descritas, se observan al menos dos grupos, uno que presenta la vena M₃ del ala anterior no ramificada (Fig. 57) y otro que la tiene bifurcada (Fig. 59). Esta diferencia notable sugiere la posibilidad de dividir al género en un futuro (Mockford 1998). Las especies descritas son: *M. andrewsi* Turner 1975, *M. antillanus* Banks 1924 (M₃ del ala anterior bifurcada), *M. arborescens* New & Thornton 1988 (Rs y M del ala anterior con ramas secundarias), *M. bordoni* (Badonnel) 1987 (M₃ del ala anterior bifurcada), *M. brasilianus* (New) 1972, *M. brasiliensis* (New) 1980 (Rs y M del ala anterior con ramas secundarias), *M. brevistigma* (New) 1972, *M. broadheadi* Turner 1975 (M₃ del ala anterior bifurcada), *M. brunellus* (New) 1972, *M. campanulatus* (Thornton & Woo) 1973, *M. capitulatus* (New) 1980 (M₁ y M₃ bifurcadas), *M. clarus* (Mockford) 1969, *M. fuscatus* (New) 1972, *M. fuscivenatus* (New & Thornton) 1988, *M. icarus* (Banks) 1941, *M. latiphallus* (New & Thornton) 1988 (M₃ del ala anterior bifurcada), *M. mobilis* (Hagen) 1861, *M. newi* Badonnel 1974, *M. niger* (New) 1972, *M. obscurus* New 1972 (M₃ del ala anterior bifurcada), *M. ornatus* (Mockford) 1974 (M₃ del ala anterior bifurcada), *M. peruanus* New & Thornton 1988 (M₃ del ala anterior bifurcada), *M. proctus* New & Thornton 1988, *M. roesleri* New 1972, *M. roncadorensis* New 1972 (M₁ y M₃ bifurcadas), *M. semiclarus* (Mockford) 1991 (M₃ del ala anterior bifurcada), *M. sinuatus* New 1972, *M. taitubai* New 1972 (pterostigma y Rs del ala anterior conectadas por una vena transversal), *M. tambopatensis* New & Thornton 1988 (M₃ del ala anterior bifurcada) y *M. umbratus* New & Thornton 1988.

Metepipsocus Li Fasheng 2002. El género se describe a partir de un único ejemplar hembra, áptero. Los caracteres diagnósticos importantes derivan principalmente de la genitalia. Los machos no se conocen. La especie típica es *M. beijingicus* Li Fasheng 2002.

Neurostigma Enderlein 1900b. Originalmente, Enderlein (1900b) asoció este género con *Peripsocus*, al interpretar en la especie típica (*N. chaetocephalum*), que la areola postica estaba ausente y que la M del ala anterior tenía cinco ramas. Ahora se sabe, por algunas de las especies



Figs. 67-74. Alas anteriores y posteriores. 67 y 68. *Papillopsocus oriximinaensis* ♂. 69 y 70. *Rogojiella mariateresae* ♂. 71 y 72. *Spordoepipsocus formosus* ♂ (Tomado de Li Fasheng 2002). 73 y 74. *Terryerwinia acutiphallica* ♂.

descritas posteriormente, que M tiene tres ramas, y que las otras dos al separarse del tallo principal de M, constituyen una areola postica peculiar, aislada, y no unida con la rama principal de Cu (García Aldrete com. pers.) (Fig. 61). Posteriormente, la presencia de venas transversales dentro del pterostigma (rasgo que le da nombre al grupo) y la división de M del ala anterior en cinco ramas, fueron los principales caracteres que se consideraron para separar al grupo a nivel

de familia (Eertmoed 1973). Sin embargo, los resultados recientes de un análisis filogenético (Casasola González 2006) señalan que más bien, el género está relacionado con los géneros de la familia Epipsocidae y no existen, por el momento, elementos suficientes que apoyen la monofilia del grupo y lo separen de los demás a nivel de familia. En este trabajo, *Neurostigma* se considera como un género de Epipsocidae. Los caracteres derivados de la venación del ala anterior son importantes a nivel de género y también para describir a las especies. La venación del ala posterior, de tipo caecilioide, no es significativa (Figs. 62, 64 y 66). Se reconocen dos grupos de especies: Grupo Chaetocephalum. Se distingue por presentar la areola postica completamente unida a M (Fig. 61). Incluye a las especies *N. chaetocephalum* Enderlein 1900b, *N. enderleini* New 1980 y *N. xanthopterum* New 1980. Grupo Dispositum. Se caracteriza por presentar la areola postica separada de la media, y la M con tres (Fig. 63) o más ramas secundarias (Fig. 65). Agrupa a *N. dispositum* Roesler 1940 b, *N. paucivenosum* New 1980, *N. roesleri* New 1980, *N. furcivenula* Badonnel 1986 y *N. radiatum* Mockford 1991.

Odontopsocus Badonnel 1987. Se caracteriza por tener la cúspide externa del ápice de la lacinia angosta y con pocos denticulos, por la ausencia del denticulo preapical en la uña pretarsal y las alas micrópteras de las hembras. Los machos no se conocen. El género es similar a *Dichoepipsocus* e *Hinduipsocus*. Se conocen tres especies, *O. badonneli* Mockford 1996, *O. orghidani* Badonnel 1987 y *O. compactus* Lienhard 2002, en ésta última la hembra es áptera.

Papillopsocus García Aldrete 2005a. El género difiere de los demás por una combinación de caracteres que incluyen la venación de las alas y la genitalia de ambos sexos, pero sobretodo por la estructura del falosoma, la cual es única en la familia. Los adultos presentan alas con venación de tipo caecilioide (Figs. 67 y 68). *P. oriximinaensis* García Aldrete 2005a es la especie tipo.

Parepipsocus Badonnel 1986. Debido a la neotenia extrema observada en las hembras y a la falta de caracteres diagnósticos, el género fue colocado inicialmente como *incertae sedis* a nivel de familia. Actualmente, con base en el análisis cladístico de los propios caracteres diagnósticos de la especie tipo (Casasola González 2006), se considera que está más relacionado con los géneros de Epipsocidae que con los de otras familias. Se distingue por el desarrollo de los escleritos labrales, típico de la familia, por la cúspide externa del ápice de la lacinia, ancha y con pocos denticulos, pulvilo de la uña pretarsal doblado en ángulo y con el ápice ligeramente

ancho, y por la ausencia de la válvula ventral. Las hembras presentan alas micrópteras y los machos no se conocen. La única especie conocida es *P. obscurus* Badonnel 1986.

Rogojiella García Aldrete 2004c. Lo importante en la diagnosis del género es la estructura del falosoma, el cual presenta los parámetros externos de forma compleja, bastante esclerosados y sin poros, tres pares de escleritos endofálicos y cerrado anteriormente. Las alas tienen venación caecilioide (Figs. 69 y 70), y no se consideran importantes para diferenciarlo. La especie típica es *R. mariateresae* García Aldrete 2004c.

Spordoepipsocus Li Fasheng 2002. Igual que en el género anterior, la venación de tipo caecilioide (Figs. 71 y 72) no es un carácter a considerar en la diagnosis. Su separación se basa principalmente en la ausencia de denticulos en la ancha cúspide externa de la lacinia y por la estructura del falosoma. Las especies descritas son: *S. formosus* (Li Fasheng) 1992, *S. imperforatus* Li Fasheng 2002 y *S. perforatus* Li Fasheng 2002 (Rs y M del ala posterior unidas por una vena transversal).

Terryerwinia García Aldrete 2005a. Lo que distingue al género es la presencia de un par de proyecciones laterales posteriores en el falosoma, la ausencia de parámetros externos, una densa rádula en el endófalo, la ausencia de la válvula ventral y la estructura del noveno esternito. La venación es de tipo caecilioide (Figs. 73 y 74). Una sola especie descrita, *T. acutiphallica* García Aldrete 2005a.

Valvepipsocus Li Fasheng 2002. Hembras ápteras, machos desconocidos. El género se define por la falta de ocelos, la ausencia de cúspides en el ápice de la lacinia, la forma elíptica de la válvula externa y la ausencia de un campo de tricobotrias en los paraproctos. Se conoce solamente la especie típica, *V. diodematus* Li Fasheng 2002.

Como se ha mostrado, las alas son estructuras importantes para el reconocimiento de las especies y los caracteres relacionados con la venación de las mismas, se utilizan regularmente a diferentes niveles de la clasificación de Epipsocetae. La venación de las alas ha servido para definir al infraorden, separar los grupos a nivel de familia, reconocer a la mayoría de los géneros y diagnosticar a las especies conocidas, y en algunos casos inclusive, para darle nombre a los mismos. A pesar de la consideración de otros caracteres morfológicos, los relacionados con la venación siguen siendo útiles, y en algunos casos necesarios, para la taxonomía del grupo.

Los caracteres de venación más considerados en Epipsocetae, son la presencia de una vena transversal conectando a Rs y M del ala anterior, la relación entre Rs y M del ala posterior,

la presencia, número y forma de las ramas secundarias en las venas Rs y M, el número de venas anales, la forma del pterostigma, su longitud, la presencia de venas transversales en su interior y el desarrollo de un segmento de vena en su ápice, la forma de la areola postica, su longitud, relación con la vena M o con la CuA y la presencia de sedas en su interior, el número de hileras de sedas sobre las venas o la presencia de éstas sobre la membrana del margen distal, y los patrones de coloración.

CONCLUSIONES

El presente trabajo proporciona evidencia clara sobre las relaciones de los géneros que pertenecen a Epipsocetae, basadas en similitud debida a ancestría común. A partir de los resultados del análisis cladístico, de 122 caracteres derivados de la morfología externa de individuos adultos de ambos sexos, se derivan las siguientes conclusiones:

1. Se corrobora la hipótesis de monofilia del infraorden Epipsocetae con el apoyo de diez sinapomorfias no ambiguas.
2. Se reconocen cinco linajes monofiléticos principales, a nivel de familia, que corresponden a Dolabellopsocidae, Ptiloneuridae, Spurostigmatidae, Cladiopsocidae y Epipsocidae, cada uno de ellos respaldados por un conjunto de caracteres apomórficos, de los cuales al menos dos son sinapomorfias no ambiguas.
3. La familia Cladiopsocidae, *sensu* Eertmoed 1973, resulta parafilética en el análisis e inconsistente con el resto de los clados identificados. Por lo tanto, se decide dividirla en dos grupos monofiléticos a nivel de familia, Spurostigmatidae y Cladiopsocidae, para estabilizar el sistema de clasificación.
4. Neurostigmatidae no se reconoce como familia de Epipsocetae debido a la ausencia de apomorfias que apoyen su condición monofilética, por lo que *Neurostigma*, único género conocido de la familia, se coloca en Epipsocidae.
5. Las relaciones filogenéticas al interior de la familia Epipsocidae son por el momento ambiguas y la monofilia de la mayoría de los géneros que la forman carece de soporte. Sin embargo, los resultados de una prueba de exclusión de taxa flotantes aplicada a la misma matriz de caracteres, señalan la formación de dos clados monofiléticos principales, sugiriendo la probable división de la familia en un futuro estudio.
6. Los géneros *Parepipsocus*, considerado previamente como *incertae sedis* a nivel de familia, y *Dimidistriata* colocado previamente en Dolabellopsocidae, se sitúan como miembros de la familia Epipsocidae.

7. Con base en la hipótesis filogenética que se presenta en esta investigación, se propone una clasificación para Epipsocetae, se diagnostican las cinco familias reconocidas considerando los caracteres apomórficos que las definen como monofiléticas y se proporciona una clave dicotómica para facilitar la identificación de las mismas.

8. Para un futuro estudio, es necesario recabar la información faltante sobre los estados de carácter, para aquellos taxa con un alto porcentaje de ambigüedad, y es recomendable el empleo de otras fuentes de información, como datos moleculares, con el propósito de robustecer la hipótesis filogenética presentada. También son importantes, como líneas de investigación, resolver las relaciones filogenéticas al interior de la familia Epipsocidae y la revisión taxonómica de algunos géneros de la misma, principalmente *Mesepipsocus*.

LITERATURA CITADA

- Badonnel, A. 1951. Ordre des Psocoptères. Pp. 1301-1340. *In: Grassé, P. (ed.). Traité de Zoologie*. Vol. 10, fasc. 2. Paris.
- Badonnel, A. 1955. Psocoptères de L'Angola. *Publicações Culturais da Companhia de Diamantes de Angola* 26: 1-267.
- Badonnel, A. 1962. Psocoptères. *Biologie de l'Amérique australe* 1: 185-229.
- Badonnel, A. 1966. Sur quelques Psocoptères des îles Mascareignes. *Bulletin de la Société Entomologique de France* 71: 234-238.
- Badonnel, A. 1967. Insectes Psocoptères. *In: Faune de Madagascar XXIII*. O.R.S.T.O.M. and C.N.R.S., Paris. 237 pp.
- Badonnel, A. 1969. Psocoptères de L'Angola et de pays voisins avec révision de types africains d'Enderlein (1902) et de Ribaga (1911). *Publicações Culturais da Companhia de Diamantes de Angola* 79: 1-152.
- Badonnel, A. 1973. Psocoptères de L'Angola: IV. *Publicações Culturais da Companhia de Diamantes de Angola* 87: 59-104.
- Badonnel, A. 1974. Sur quelques espèces brésiliennes du groupe des Epipsocetæ. *Bulletin de la Société Entomologique de France* 79: 192-197.
- Badonnel, A. 1977. Psocoptères cavernicoles de Cuba (Deuxième note). Pp. 345-353. *In: Orghidan, T., Núñez Jiménez, A., Decou, V., Negrea, St. & N. Viña Bayés (eds.). Résultats des expéditions biospéologiques cubano-roumaines à Cuba*. Editura Academiei Republicii Socialiste România, Bucaresti.
- Badonnel, A. 1981. Psocoptères (Insecta: Psocoptera) de L'Inde. Mission Besuchet-Löbl (1978) et voyage entomologique Löbl 1979. *Revue Suisse de Zoologie* 88: 381-411.
- Badonnel, A. 1986. Psocoptères de Colombie (Insecta: Psocoptera). Missions écologiques du Professeur Sturm (1956 à 1978). *Spixiana* 9(2): 179-223.
- Badonnel, A. 1987. Psocoptères du Venezuela et de la République Argentine. *In: Decu, V., Orghidan, T., Bordon, C., Linares, O., Urbani, F., Tronchini, J. & C. Bosque (eds.). Fauna Hipogea y hemiedáfica de Venezuela y de otros países de América del Sur*. 1. Editura Academiei Republicii Socialiste România, Bucaresti. (Psoc.: 1(17): 173-182).
- Banks, N. 1914. Zoological results of the Abor Expedition, 1911-1912. Neuropteroid insects. *Records of the Indian Museum* 8: 351-356.

- Banks, N. 1916. Neuropteroid insects of the Philippine Islands. *Philippine Journal of Science* 11: 195-217.
- Banks, N. 1920. New Neuropteroid insects. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 64: 299-362.
- Banks, N. 1924. Descriptions of new neuropteroid insects. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 65: 421-455.
- Banks, N. 1929. The classification of the Psocidae. *Psyche* 36: 321-325.
- Banks, N. 1937a. Philippine Neuropteroid insect. *Philippine Journal of Science* 63: 125-174.
- Banks, N. 1937b. Neuropteroid insects from Formosa. *Philippine Journal of Science* 62(3): 255-291.
- Banks, N. 1941. New Neuropteroid insects from the Antilles. *Memorias de la Sociedad Cubana de Historia Natural* 15(4): 385-402.
- Baz, A. 1990. Psocoptera of Bioko Island (Equatorial Guinea, West Africa). *Journal of African Zoology* 104: 435-456.
- Begon, M., J. L. Harper & C. R. Townsend. 1988. *Ecología: individuos, poblaciones y comunidades*. Ediciones Omega, S. A. Barcelona. 886 pp.
- Burmeister, H. 1839. *Handbuch der Entomologie*. Vol. 2. Berlin. (Psocina pp. 772-782).
- Casasola González, J. A. 2006. Phylogenetic relationships of the genera of Epipsocetae (Psocoptera: Psocomorpha). *Zootaxa* 1194: 1-32.
- Casasola González, J. A. & A. N. García Aldrete. 2002. *A taxonomic revision of the genus Goja (Psocoptera: Epipsocidae)*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Publicaciones Especiales 18. México, D.F. 143 pp.
- Chapman, P. J. 1930. Corrodentia of the United States of America. I. Suborder Isotecnomera. *Journal of the New York Entomological Society* 38: 219-290, 319-383.
- Clark, J. T. 1979. Aberrant wing venation in twelve British species of Psocoptera. *Systematic Entomology* 4: 209-213.
- Curtis, J. 1837. *British Entomology*. Vol. IV. Hymenoptera. Part II. Neuroptera. Trichoptera. London. (Psoc. pt. 14: 648-651).
- Davies, R. G. 1991. *Introducción a la entomología*. Ediciones Mundi-Prensa. Madrid. 449 pp.
- De Luna, E. 1996. Epistemología de la investigación taxonómica: inferencias filogenéticas y su evaluación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 58: 43-53.

- Eertmoed, G. E. 1973. The phenetic relationships of the Epipsocetae (Psocoptera): the higher taxa and the species of two new families. *Transactions of the American Entomological Society* 99: 373-414.
- Eertmoed, G. E. 1986. The redefinition of *Cladiopsocus* (Psocoptera: Cladiopsocidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 21: 207-229.
- Enderlein, G. 1900a. *Epipsocus ciliatus* Hagen, eine Psocide des Bernsteins und die recente peruanische *Epipsocus nepos* nov. sp. *Berliner Entomologische Zeitschrift* 45: 108-112.
- Enderlein, G. 1900b. Die Psocidenfauna Perus. *Zoologische Jahrbücher Abteilung Systematik* 14: 133-139.
- Enderlein, G. 1903a. Die Copeognathen des indo-australischen faunengebietes. *Annales historico-naturales Musei nationalis Hungarici* 1: 179-344.
- Enderlein, G. 1903b. Zur Kenntniss amerikanischer Psociden. *Zoologische Jahrbücher Abteilung Systematik* 18: 351-364.
- Enderlein, G. 1910. Eine Dekade neuer Copeognathengattungen. *Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin* 2: 63-77.
- Enderlein, G. 1911. Die fossilen Copeognathen und ihre phylogenie. *Paleontographica* 58:279-360.
- Enderlein, G. 1926. Die Copeognathenfauna Javas. *Zoologische Mededeelingen* 9: 50-70.
- Farris, J. S. 1973. On the use of the parsimony criterion for inferring evolutionary trees. *Systematic Zoology* 22: 250-256.
- García Aldrete, A. N. 1988. A new, extra-South American species of *Euplocania* (Insecta: Psocoptera: Ptiloneuridae). *Senckenbergiana Biologica* 81: 187-189.
- García Aldrete, A. N. 1990. Insecta: Psocoptera. Pp 1033-1052. In: Dindal, D. L. (ed.). *Soil biology guide*. John Wiley, New York.
- García Aldrete, A. N. 1995a. A new species of *Loneura* (Psocoptera: Ptiloneuridae) from Yucatan, México *Folia Entomologica Mexicana* 93: 25-30.
- García Aldrete, A. N. 1995b. A new species of *Triplocania* (Psocoptera: Ptiloneuridae) from Mexico. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 46: 1924.
- García Aldrete, A. N. 1996. A new species of *Cladiopsocus* (Psocoptera: Cladiopsocidae) from Mexico. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 98(3): 412-414.

- García Aldrete, A. N. 1998. Description of the male *Perucania longiareola* New & Thornton (Psocoptera: Ptiloneuridae). *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 74: 1-4.
- García Aldrete, A. N. 1999. New species of *Triplocania* Roesler from Mexico, Central and South America (Insecta: Psocoptera: Ptiloneuridae). *Spixiana* 22: 149-166.
- García Aldrete, A. N. 2003. New species of *Loneura* (Ptiloneuridae: Psocoptera), from Argentina, Nicaragua and Mexico. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 74(1): 11-19.
- García Aldrete, A. N. 2004a. Rediscovery of *Ptiloneuropsis immaculata* Roesler 1940 (Psocoptera: Ptiloneuridae), augmented description and neotype designation. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 39(2): 145-148.
- García Aldrete, A. N. 2004b. A new epipsocid genus (Psocoptera: Epipsocidae) from Bolivia. Pp. 99-113. In: García Aldrete, A. N., Lienhard, C. & E. L. Mockford (eds.). *Thorntoniana. A commemorative volume for Ian W. B. Thornton (1926-2002)*. Publicaciones Especiales 20. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. México. 205 pp.
- García Aldrete, A. N. 2004c. A new genus of Bolivian Epipsocidae (Psocoptera). *Journal of the New York Entomological Society*. 112: 217-220.
- García Aldrete, A. N. 2004d. Descripciones de especies de Psocoptera y adiciones a la fauna. Pp. 107-125. In: García Aldrete, A. N. & R. Ayala (eds.). *Artrópodos de Chamela*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. México. 227 pp.
- García Aldrete, A. N. 2004e. New species of *Loneura* (Psocoptera: Ptiloneuridae), from Venezuela and Nicaragua. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 75(1): 143-148.
- García Aldrete, A. N. 2004f. New species of Psocoptera (Insecta) from Brazil. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 75(2): 303-311.
- García Aldrete, A. N. 2005a. Three new monotypic genera of Epipsocidae (Psocoptera) from Peru and Brazil. *Zootaxa*. 1077: 51-60.
- García Aldrete, A. N. 2005b. A new ptiloneurid genus (Psocoptera: Ptiloneuridae) from Dominica. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*. 107: 267-272.
- García Aldrete, A. N. 2006. Two new ptiloneurid genera (Psocoptera: Ptiloneuridae) from South America. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 41(2): 133-137.
- Goloboff, P. A. 1999. *Nona (NO NAME), version 2*. Published by the author. Tucumán, Argentina.

- Gullan, P. J. & P. S. Cranston. 2000. *The insects: an outline of entomology*. Blackwell Science. Oxford. 491 pp.
- Hagen, H. 1854. Ueber die Neuropteren der Bernsteinfauna. *Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft Wien* 4: 221-232. (Psoc.: pp. 225-226).
- Hagen, H. 1859. Synopsis der Neuropteren Ceylons. Pars II. *Verhandlungen Zoologisch-Botanischen Gesellschaft Wien* 9: 199-212.
- Hagen, H. 1861. Synopsis of the Neuroptera of North America; with a list of South American species. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 4: 7-14, 302.
- Hagen, H. 1866. Psocinorum et Embidinorum synopsis synonymica. *Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft Wien* 16: 201-22.
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetic systematic*. University of Illinois Press. Urbana. 263 pp.
- Johnson, K. P. & E. L. Mockford. 2003. Molecular systematic of Psocomorpha (Psocoptera). *Systematic Entomology* 28: 409-416.
- Karny, H. H. 1925. On the Copeognatha from Mt. Murud and Mt. Dulit, Sarawak. *Sarawak Museum Journal* 3: 63-74.
- Karny, H. H. 1930. Zur Systematic der Orthopteroiden Insekten. II. *Treubia* 12: 431-461.
- Karny, R. 1926. Uma nova especie de *Epipsocus* do Brasil. *Publicações de Museo Nacional do Rio de Janeiro* 8: 3-7.
- Kolbe, H. J. 1880. Monographie der deutschen Psociden mit besonderer Berücksichtigung der Fauna Westfalens. *Jahresbericht des Westfälischen Provinzial-Vereins für Wissenschaft und Kunst* 8: 73-142.
- Kolbe, H. J. 1882. Neue Psociden der Paläarktischen Region. *Entomologische Nachrichten* 8: 207-212.
- Kukulová-Peck, J. 1991. Fossil history and the evolution of hexapod structures. Pp. 141-179. In: CSIRO (ed.). *The Insects of Australia. A textbook for students and research workers*. Volume 1. Second edition. Cornell University Press. New York. 542 pp.
- Lawrence, J. F., E. S. Nielsen & I. M. Mackerras. 1991. Skeletal anatomy and key to orders. Pp. 3-32. In: CSIRO (ed.). *The Insects of Australia. A textbook for students and research workers*. Volume 1. Second edition. Cornell University Press. New York. 542 pp.
- Li Fasheng. 1995a. Psocoptera. Pp. 60-85. In: Zhu, T. (ed.). *Insects and macrofungi of Gutianshan, Zhejiang*. Zhejiang Science and Technology Publishing House. Hangzhou. 318 pp.

- Li Fasheng. 1995b. Psocoptera. Pp. 136-216. *In*: Insects of Baishanzu Mountain, Eastern China. Forestry Publishing House, Beijing.
- Li Fasheng. 1992. A new genus and three new species of Elipsocidae and Epipsocidae (Psocoptera: Psocomorpha) from China. *Entomotaxonomia* 14:197-202.
- Li Fasheng. 2002. *Psocoptera of China*. Volumens 1 & 2. Science Press. Beijing, China. 1976 pp.
- Li Fasheng & E. L. Mockford. 1997. Two new genera and four new species of Epipsocidae (Psocoptera) from China. *Oriental Insects* 31: 139-148.
- Lienhard, C. 1998. *Psocoptères Euro-Méditerranéens*. Faune de France 83. Fédération Française des Sociétés de Sciences Naturelles. Paris. 534 p.
- Lienhard, C. 2002. Three extraordinary new species of Psocoptera (Insecta) from Colombia, Malaysia and Thailand (Epipsocidae, Lachesillidae, Ectopsocidae). *Revue Suisse de Zoologie* 109(2): 383-395.
- Lienhard, C. & C. N. Smithers. 2002. *Psocoptera (Insecta), world catalogue and bibliography*. Instrumenta Biodiversitatis V. Muséum d'histoire naturelle, Genève. 665 pp.
- Lipscomb, D. 1998. *Basics of cladistics analysis*. George Washington University, Washington D. C. Disponible en [www. Gwu.edu/~clade/faculty/lipscomb/Cladistics.pdf](http://www.Gwu.edu/~clade/faculty/lipscomb/Cladistics.pdf).
- Maddison, W. P. 1993. Missing data versus missing characters in phylogenetic analysis. *Systematic Biology* 42(4): 576-581.
- Matsuda, R. 1970. Morphology and evolution of the insect thorax. *Memoirs of the Canadian Entomological Society* 76: 1-483.
- Matsuda, R. 1976. *Morphology and evolution of the insect abdomen*. Pergamon Press. Oxford. 534 p.
- Mockford, E. L. 1957. Some Psocoptera from Tikala, Guatemala. *Entomological News* 68(8): 197-205.
- Mockford, E. L. 1961. The rediscovery and probable phylogenetic position of *Psilopsocus* (Psocoptera). *Psyche* 68: 38-44.
- Mockford, E. L. 1965. Polymorphism in the Psocoptera: a review. *Proceedings North Central Branch - Entomological Society American* 20: 82-86.
- Mockford, E. L. 1967. The electrentomoid psocids. *Psyche* 74(2): 118-165.
- Mockford, E. L. 1969. Fossil insects of the order Psocoptera from Tertiary amber of Chiapas, México. *Journal of Paleontology* 43:1267-1273.

- Mockford, E. L. 1974. Records and descriptions of Cuban Psocoptera. *Entomologica Americana* 48: 103-215.
- Mockford, E. L. 1977. *Asiopsocus sonorensis* (Psocoptera: Asiopsocidae): a new record, argued description, and notes on reproductive biology. *The Southwestern Naturalist* 22: 21-29.
- Mockford, E. L. 1991. New species and records of Psocoptera (Insecta) from Roraima State, Brazil. *Acta Amazonica* 21: 211-318.
- Mockford, E. L. 1993. *North American Psocoptera (Insecta)*. Flora and Fauna Handbook 10. Sandhill Crane Press. Gainesville, Florida. 455 pp.
- Mockford, E. L. 1996. New species and records of Psocoptera from northern Venezuela. *Tropical Zoology, Special Issue 2*: 1-98.
- Mockford, E. L. 1998. Generic definitions and species assignments in the Family Epipsocidae (Psocoptera). *Insecta Mundi* 12 (1 & 2): 81-91.
- Mockford, E. L. 2003. New species and records of Psocoptera from the Kuril Islands. *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin-Deutsche Entomologische Zeitschrift* 50(2): 191-230.
- Mockford, E. L. & A. N. García Aldrete. 1976. A new species and notes on the taxonomic position of *Asiopsocus* Günther (Psocoptera). *The Southwestern Naturalist* 20: 335-346.
- Navás, L. 1920. Socopteros nuevos. *Boletín de la Sociedad Entomologica de España* 4: 90-94.
- Navás, L. 1927. Comunicaciones entomológicas. 8. Socopteros del Museo de Hamburgo. *Revista de la Academia de Ciencias exactas, fisico-quimicas y naturales de Zaragoza* 11: 37-52.
- New, T. R. 1972. Some Epipsocetae (Psocoptera) from central Brazil. *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 123(4): 455-497.
- New, T. R. 1973. On Psocoptera from Thailand. *Oriental Insects* 7(2): 229-233.
- New, T. R. 1974a. Two species of Epipsocetae (Psocoptera) from Cacao litter in Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia* 18(3): 101-105.
- New, T. R. 1974b. Psocoptera. *Handbook for the Identification of British Insects* 1(7): 1-102.
- New, T. R. 1977a. Redescription of *Ptiloneura bidorsalis* Enderlein (Psocoptera: Ptiloneuridae). *Revista Brasileira de Entomologia* 21(1): 15-18.
- New, T. R. 1977b. A reappraisal of the genus *Callistoptera* Enderlein (Psocoptera). *Australian Entomological Magazine* 4(3): 52-54.

- New, T. R. 1977c. Epipsocidae and Pseudocaeciliidae (psocoptera) from Sri Lanka. *Oriental Insects* 11: 409-420.
- New, T. R. 1978. Ergebnisse der Bhutan-Expedition 1972 des naturhistorischen Museum in Basel. Psocoptera. *Entomologica Basiliensia* 3: 67-86.
- New, T. R. 1980. Epipsocetae (Psocoptera) from the Reserva Ducke, Amazonas. *Acta Amazonica* 10(1): 179-206.
- New, T. R. 1987a. Biology of the Psocoptera. *Oriental Insects* 21: 1-109.
- New, T. R. 1987b. Further Psocoptera from the Nepal Himalayas, collected by the Martens Expeditions (Insecta). *Courier des Forschungs-Institutes Senckenberg* 93: 353-358.
- New, T. R. & I. W. B. Thornton. 1976. Psocomorpha (Psocoptera) from the Malayan Peninsula. *Oriental Insects* 9: 375-418.
- New, T. R. & I. W. B. Thornton. 1988. Epipsocetae (Psocoptera) from Peru. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 23: 225-250.
- New, T. R. & S. S. Lee. 1991. Epipsocidae (Psocoptera) from West Malaysia. *Oriental Insects* 25:121-126.
- Nixon, K. C. 1996. Paleobotany in cladistic analysis and cladistics in paleobotany: enlightenment and uncertainty. *Review of Paleobotany and Palynology* 90: 361-373.
- Nixon, K. C. 2002. *Winclada, version 1.00.08*. Published by the author. Ithaca, New York.
- Nixon, K. C. & J. M. Carpenter. 1993. On outgroups. *Cladistics* 9: 413-426.
- Nixon, K. C. & H. Ochoterena. 2001. Taxonomía tradicional, cladística y construcción de hipótesis filogenéticas. Pp. 15-37. In: H. M. Hernández, A. N. García Aldrete, F. Álvarez & M. Ulloa (comps.) *Enfoques contemporáneos para el estudio de la biodiversidad*. Instituto de Biología, UNAM- Fondo de Cultura Económica, México, D. F. 413 pp.
- Okamoto, H. 1910. Die Caeciliiden Japans. *Annales Historico-naturales Musei nationalis hungarici* 8: 185-212.
- Pearman, J. 1936. The taxonomy of the Psocoptera: preliminary sketch. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London, Series B, Taxonomy*, 5: 58-62.
- Rambur, J. P. 1842. *Histoire naturelle des insectes*. Néuroptères. Paris. 534 pp.
- Roesler, R. 1940a. Neue und wenig bekannte Copeognathengattungen. I. *Zoologischer Anzeiger* 129: 225-243.

- Roesler, R. 1940b. Neue und wenig bekannte Copeognathengattungen. II. *Zoologischer Anzeiger* 130: 1-25.
- Roesler, R. 1940c. Neue Copeognathen. *Arbeiten Über Morphologische und Taxonomische Entomologie* 7(3): 236-244.
- Roesler, R. 1943. Über einige Copeognathengenera. *Stettiner Entomologische Zeitung* 104: 1-14.
- Roesler, R. 1944. Die Gattungen der Copeognathen. *Stettiner Entomologische Zeitung* 105: 117-166.
- Smithers, C. N. 1957. Notes et descriptions sur les Psocoptères de Madagascar. *Naturaliste Malgache* 9:273-280.
- Smithers, C. N. 1964. On the Psocoptera of Madagascar. *Revue de Zoologie et de Botanique Africaines* 70:209-294.
- Smithers, C. N. 1967. A catalogue of the Psocoptera of the world. *Australian Zoologist* 14(1): 1-145.
- Smithers, C. N. 1972. The classification and phylogeny of the Psocoptera. *Memoirs of the Australian Museum* 14: 1-349.
- Smithers, C. N. 1976. *Epipsocopsis mouldsi* sp. n. representing a family (Psocoptera: Epipsocidae) new to Australia. *Australian Entomological Magazine* 3(2): 32-34.
- Smithers, C. N. 1990. Keys to the families and genera of Psocoptera (Arthropoda: Insecta). *Technical Reports of the Australian Museum* 2: 1-82.
- Smithers, C. N. 1991. Psocoptera (Psocids, Booklice). Pp 412-420. In: CSIRO (eds.). *The Insects of Australia. A textbook for students and research workers*. Volume 1. Second edition. Cornell University Press. New York. 542 pp.
- Smithers, C. N. 1999. New species and new records of Psocoptera from Tanzania. *African Entomology* 7(1): 91-106.
- Smithers, C. N. & I. W. B. Thornton. 1977. A new genus and some new species of Epipsocidae (Psocoptera) from the Melanesian arc. *Proceeding of the Linnean Society of New South Wales* 102 (2): 60-75.
- Sneath, P. H. & R. R. Sokal. 1973. *Numerical Taxonomy. The principles and practice of numerical classification*. W. H. Freeman and Company. San Francisco. 573 pp.
- Snodgrass, R. E. 1935. *Principles of insect morphology*. McGraw-Hill Book Company. New York. 667 pp.

- Snodgrass, R. E. 1958. Evolution of arthropod mechanisms. *Smithsonian Miscellaneous Collections* Vol. 138, Núm. 2: 1-77.
- Thornton, I. W. B. and A. Woo. 1973. Psocoptera of the Galápagos Islands. *Pacific Insects* 15: 1-58.
- Tillyard, R. J. 1926. Kansas permian insects. Part. 8. The order Copeognatha. *American Journal of Science* 11: 315-349.
- Turner, B. D. 1975. The Psocoptera of Jamaica. *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 126(4) 533-609.
- Vaughan, P. J., I. W. B. Thornton and T. R. New. 1989. The Psocoptera of the Krakatau Islands, Indonesia. *Treubia* 30: 1-93.
- Wiley, E. O. 1981. *Phylogenetics. The principles and practice of phylogenetic systematics*. John Wiley & Sons. New York 439 pp.
- Wiley, E. O., D. Siegel-Causey, D. R. Brooks & V. A. Funk. 1991. *The complete cladist: a primer of phylogenetic procedures*. University of Kansas Museum of Natural History. Special Publication No. 19. Lawrence, Kansas. 158 pp.
- Williner, G. J. 1949. Corrodentios de Bolivia. *Revista del Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales, Buenos Aires* 1: 95-126.
- Yoshizawa, K. 2002. Phylogeny, and Higher Classification of the Suborder Psocomorpha (Insecta: Psocodea: 'Psocoptera'). *Zoological Journal of the Linnean Society* 136(3): 371-400.
- Yoshizawa, K. 2005. Morphology of Psocomorpha (Psocodea: 'Psocoptera'). *Insecta Matsumurana. n. s.* 62: 1-44.