

Kamila Mayumi Duarte Kuabara

**RELAÇÕES CO-FILOGENÉTICAS ENTRE MALÓFAGOS (INSECTA,
PHTHIRAPTERA, ISCHNOCERA) E SEUS HOSPEDEIROS GALBULIFORMES
(AVES)**

**Co-phylogenetic relationships between chewing lice (Insecta, Phthiraptera, Ischnocera)
and their galbuliform hosts (Aves)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Sistemática, Taxonomia e Biodiversidade do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo como requisito parcial para obtenção do título de mestre.

Orientador: Dr. Carlos José Einicker Lamas

Coorientador: Dr. Michel Paiva Valim

São Paulo

2019

“I do not authorize the reproduction and dissemination of this work in part or entirely by any electronic or conventional means.”

Catálogo na Publicação
Serviço de Biblioteca e Documentação
Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo

Kuabara, Kamila Mayumi Duarte

Relações co-filogenéticas entre malófagos (Insecta, Phthiraptera, Ischnocera) e seus hospedeiros Galbuliformes (Aves) = Co-phylogenetic relationships between chewing lice (Insecta, Phthiraptera, Ischnocera) and their galbuliform hosts (Aves) - Kamila Mayumi Duarte Kuabara; orientador Carlos José Einicker Lamas e coorientador Michel Paiva Valim. São Paulo, 2019.

62p.

Dissertação (Mestrado) – Programa de Pós-Graduação em Sistemática, Taxonomia e Biodiversidade, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, 2019.

Versão corrigida

1. Ischnocera. 2. Malófagos. I. Lamas, Carlos José Einicker, orient. II. Valim, Michel Paiva, coorient. III. Título.

CDU 595.751

“Any worker attempting a natural classification of this difficult group is forced to formulate some conception of its evolution, without which the classification will become even further divorced from a natural representation of relationships than it is at the moment.”

Clay (1949, p. 297)

AGRADECIMENTOS

O presente trabalho foi financiado em grande parte com o apoio da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo - FAPESP (Processos: 2017/23584-9 e 2017/02014-0), e também à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil - CAPES - Código de Financiamento 001.

Meus agradecimentos ao Dr. Carlos Lamas pela orientação, apoio e dedicação no desenvolvimento deste projeto e também pelas horas de conversa, incentivo e conselhos sobre a carreira acadêmica e também fora dela.

Agradeço ao Dr. Michel Valim, meu coorientador, amigo e colega de trabalho, que me apresentou e introduziu ao mundo ainda pouco desbravado dos piolhos. Por compartilhar suas ideias, pensamentos e muitas de suas metáforas. Também agradeço pela paciência, dedicação, orientação e acompanhamento durante todos esses anos de trabalho; e por disponibilizar muito do seu tempo para o desenvolvimento deste projeto.

Ao Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), em nome de seus professores e todos os colegas, pelo apoio acadêmico e institucional durante todos os anos em que frequentei o museu durante a minha formação. Pelo auxílio na conferência dos dados das aves, agradeço ao Dr. Luis Fábio Silveira, Msc. Glaucia Del-Rio e à Dr. Natalia Luchetti. Agradeço à Dr. Jaqueline Battilana por todo o auxílio no laboratório de biologia molecular e também as funcionárias da Seção Acadêmica, Marta, Mariana e Sônia, por sempre estarem disponíveis a me receber, esclarecerem dúvidas e agirem em prontidão quando necessitei.

Por ter me recebido de forma tão amável durante meu estágio nos Estados Unidos, e pelas muitas horas conversando sobre piolhos, sou profundamente grata ao Dr. Jason Weckstein. Também agradeço aos Drs. Christopher Witt, Eberhard Mey, Andrew Sweet e Kevin Johnson, por compartilharem seus dados, espécimes e conhecimento em suas respectivas áreas de pesquisa, os quais tiveram grande importância nesse estudo. A Msc. Janice Dispoto por me ajudar em todos os momentos em que precisei, seja no laboratório de biologia molecular ou fora dele, e aos amigos que irão ler isso: Msc. Ana Ferreira, Dr. David Peet, John Hughes, Katie Smith, Moed Gerveni, Dr. Natan Rice, Suravi Ray e Dr. Therese Catanach, obrigada por serem as melhores companhias que eu poderia querer. [For receiving me so friendly during my internship abroad in USA, and for the many hours speaking about louse, my deepest thank you to Dr. Jason Weckstein. To Dr. Christopher Witt, Dr. Eberhard Mey, Dr. Andrew Sweet and Dr. Kevin Johnson, for sharing data, specimens and knowledge of their respective researches which had fundamental meaning on this study, here I express my deepest and sincere thank

you. I'm very grateful for having Msc. Janice Dispoto to help me in any moment I needed. To the friends who will read this: Msc. Ana Ferreira, Dr. David Peet, John Hughes, Katie Smith, Moed Gerverni, Dr. Natan Rice, Suravi Ray and Dr. Therese Catanach, thank you for being the best companies I could ever asked for].

A minha família, Tiago, mãe, Ju, Sr. Isaac e Mayumi, pois mesmo sem entenderem muito bem a minha pesquisa, nunca deixaram de me apoiar em várias etapas da minha formação profissional e pessoal.

Pelo compartilhamento de ideias e experiências, conversas e risadas agradeço aos meus amigos, Camila Conti, Carol Yamaguchi, Carol Garcia, Cris Apolinário, Fernanda Santos, Isabel Mösch, Jaime Jardim, Marcelo Félix, Marina Lima, Michelle Novais-Vicente, Natan Pedro, Antonio Neto, Renan Carrenho, Rosana Cunha e Virginia Guimarães.

Caso eu tenha esquecido de alguém, por favor, me desculpem. A todos, minha sincera gratidão.

RESUMO

Malófagos desempenham um importante papel na compreensão dos padrões e processos de evolução e em estudos de associação parasito-hospedeiro devido a sua alta especificidade. Foi reconstruída a história filogenética e co-filogenética das espécies dos gêneros *Mayriphlopterus* (31 espécimes, 9 espécies) e *Picicola* (38 espécimes, 7 espécies) e seus hospedeiros Galbuliformes (Aves, Bucconidae e Galbulidae), por meio de caracteres moleculares. Foi utilizado um total de 1.464 pares de base, pelo concatenamento do fragmento de um gene mitocondrial *COI-r* (citocromo oxidase subunidade I – right) e fragmentos de quatro genes nucleares, *EF-1 α* (fator de alongamento 1 alpha), *BR-50*, *BR-62* e *BR-69* para os malófagos e 2.741 pb pelo concatenamento de fragmentos de três genes mitocondriais *ND2* (nicotinamida desidrogenase subunidade 2), *ND3* (nicotinamida desidrogenase subunidade 3) e *cytb* (citocromo b) e fragmentos de dois genes nucleares, *AK1* (adenilato quinase 1) e *BFib7* (beta fibrinogênio 7) para os hospedeiros. Foram feitas análises de máxima verossimilhança, inferência Bayesiana e co-filogenéticas baseada em distância e eventos. As análises filogenéticas recuperaram a monofilia dos hospedeiros e das espécies dos dois gêneros de malófagos. A estatística global da análise co-filogenética de distância foi significativa para os *Mayriphlopterus* e os Galbuliformes e não significativa para as *Picicola*. Na análise co-filogenética de eventos recuperou-se para ambos os gêneros, *Mayriphlopterus* e *Picicola*, eventos de co-evolução, duplicação e troca de hospedeiro, perdas e falhas em divergir, sendo o último evento o mais comum para os dois gêneros de malófagos. O teste exato de Fisher foi calculado e mostrou que *Mayriphlopterus* e *Picicola* não estão co-relacionados entre si, indicando que eles têm histórias evolutivas únicas e independentes em resposta à diversificação dos seus hospedeiros.

Palavras-chave: DNA, JANE, *Mayriphlopterus*, PARAFIT, *Picicola*

ABSTRACT

Chewing lice play an important role on the understanding of evolutionary patterns in parasite-host studies due to their high specificity. The phylogenetic and cophylogenetic history between *Mayriphlopterus* (31 specimens, 9 species), *Picicola* (38 specimens, 7 species) and their galbuliform hosts (Aves, Bucconidae and Galbulidae) was reconstructed, using molecular characters. A total of 1,464 base pairs were used for the concatenation of a fragment of one mitochondrial gene, *COI-r* (cithochrome oxidase subunit I - right) and fragments of four nuclear genes, *EF-1 α* (elongation factor 1 alpha), *BR-50*, *BR-62* and *BR-69* for chewing lice, and a total of 2,741 bp for the concatenation of three fragments of mitochondrial genes *ND2*, (NADH dehydrogenase 2), *ND3* (NADH dehydrogenase 3) and *cytb* (cytochrome b) and two fragments of nuclear genes *AK1* (adenylate kinase 1) and *BFib7* (beta fibrinogen 7) for the hosts. We performed Maximum likelihood, Bayesian inference analyzes and the co-phylogenetic analyzes were inferred based on distance and events. The phylogenetic analyzes recovered the monophyly of the hosts and for both *Mayriphlopterus* and *Picicola*. The global statistics of cophilogenetic analysis based on distance were significant for *Mayriphlopterus* and Galbuliformes and not significant for *Picicola*. For cophylogenetic analysis based on events we recovered events of cospeciation, duplication and host switch, losses and failures to diverge. The failure to diverge was the most common event for both louse genera. Fisher's exact test have showed that *Mayriphlopterus* and *Picicola* are not correlated, indicating that they have unique and independent evolutionary histories in response to host diversification.

Keywords: DNA, JANE, *Mayriphlopterus*, PARAFIT, *Picicola*

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	10
1.1. Os malófagos	10
1.2. Co-evolução	11
1.3. Malófagos de Galbuliformes	12
1.3.1. <i>Mayriphlopterus</i> Mey, 2004	12
1.3.2. <i>Picicola</i> Clay et Meinertzhagen, 1938	12
1.3.3. Outras espécies	13
2. OBJETIVOS	15
2.1. Objetivo geral	15
2.2. Objetivos específicos	15
3. MATERIAL E MÉTODOS	15
3.1. Coleta dos dados	15
3.1.1. Galbuliformes	15
3.1.2. Malófagos	16
3.2. Preparo molecular	16
3.2.1. Extração de DNA	16
3.2.2. Amplificação	17
3.2.3. Sequenciamento	18
3.3. Identificação dos espécimes	18
3.3.1. Preparo permanente dos espécimes	18
3.3.2. Delimitação das unidades taxonômicas operacionais (UTOs)	18
3.4. Análise filogenética	19
3.5. Análise co-filogenética	20
3.5.1. Método baseado em distâncias	20
3.5.2. Método baseado em eventos	21
3.5.3. Relações co-filogenéticas compartilhadas	21
4. RESULTADOS	22
4.1. Identificação dos espécimes	22
4.2. Análise filogenética	28
4.2.1. Galbuliformes	29
4.2.2. Malófagos	31
4.3. Análise co-filogenética	35
4.3.1. Método baseado em distâncias	35

4.3.2.	Método baseado em eventos.....	39
4.3.3.	Relações co-filogenéticas compartilhadas.....	43
5.	DISCUSSÃO	43
6.	CONCLUSÕES	50
7.	REFERÊNCIAS	51
	APÊNDICES	61

1. INTRODUÇÃO

1.1. Os malófagos

Os insetos conhecidos popularmente como piolhos, malófagos e anopluros (Insecta, Phthiraptera) são hemimetábolos, incluindo uma fase de ovo, três estágios ninfais e o adulto. São ectoparasitos obrigatórios de aves e mamíferos, vivendo permanentemente todo seu ciclo de vida associados a um único hospedeiro (JOHNSON e CLAYTON, 2003a; LINARDI, 2012). São ápteros, possuem pernas adaptadas para fixação no hospedeiro, com comprimento que varia entre 0,3 e 11 mm, seu corpo é esclerotizado, coberto de cerdas e achatado dorso-ventralmente (JOHNSON e CLAYTON, 2003a).

A ordem Phthiraptera ocorre em todo o mundo e atualmente conta com mais de 5.000 espécies distribuídas em 300 gêneros, estando divididas em quatro subordens: Amblycera, Ischnocera, Rhynchophthirina e Anoplura, sendo as duas últimas encontradas exclusivamente em mamíferos e as duas primeiras as únicas que parasitam aves, e onde encontra-se a maior parte da diversidade do grupo, cerca de 4.000 espécies (PRICE et al., 2003).

Muitos malófagos apresentam alto grau de especificidade, sendo encontrados apenas em grupos (e.g., gênero, família, ordem, etc) de hospedeiros específicos (BECKER, 1933; LAKSHMINARAYANA, 1977; JOHNSON e CLAYTON, 2003b; CLAYTON et al., 2015). Algumas espécies preferem ainda parasitar partes distintas do corpo de seus hospedeiros tais como cabeça, pescoço e/ou asas (CLAY, 1950), apresentando quatro morfotipos específicos desses micro-habitats: piolho de cabeça, piolho de asa, piolho do corpo e generalista (DUBININ, 1938; CLAY, 1949; JOHNSON et al., 2012).

Por viverem todo seu ciclo de vida ligado a um hospedeiro e não conseguirem sobreviver longe destes por muito tempo, pois suas habilidades de dispersão são limitadas, estes insetos são utilizados como um modelo para estudos de co-evolução e de relação parasito-hospedeiro (CLAY, 1949; JOHNSON et al., 2001a). Estes fatores associados a uma ampla distribuição em aves e mamíferos levou muitos autores à conclusão de que os malófagos têm uma longa história de associação e, por consequência, co-evoluem com seus hospedeiros (CLAY, 1949; HOPKINS, 1949; LYAL, 1986; MAUERSBERGER e MEY, 1993; PAGE et al., 1996; HAFNER et al., 2003; BANKS et al., 2006; CLAYTON et al., 2015).

1.2. Co-evolução

Quando duas linhagens interativas estão intimamente associadas durante grande parte ou toda sua diversificação, é possível assumir que a especiação de um grupo seja paralela a do outro. Esse modo de diversificação pode resultar em um padrão de história evolutiva compartilhada entre duas linhagens, conhecida como co-evolução (PATERSON et al., 2003; HUGHES et al., 2007; CLAYTON et al., 2015). Esse processo ocorre em todos os níveis biológicos, como genes atuando dentro de entidades biológicas (e.g. vírus), e mudanças fenotípicas entre duas populações ecologicamente relacionadas, tal como a relação de parasitos e hospedeiros (MARTÍNEZ-AQUINO, 2016).

Os estudos co-evolutivos têm suas origens dentro da parasitologia, pois um dos objetivos dessa disciplina é descrever a “causa e efeito” das interações ecológicas nos sistemas parasito-hospedeiro. A ideia de co-evolução originou-se em estudos parasitológicos de organismos selvagens no início do século XX (FAHRENHOLZ, 1913; KELLOG, 1913; de VIENNE et al., 2013). Esses estudos usavam as relações filogenéticas dos hospedeiros e parasitos e buscavam a congruência filogenética entre eles baseando-se em dois princípios: 1) onde a filogenia do parasito espelha a filogenia de seus hospedeiros, gerando filogenias completamente congruentes (regra de Fahrenholz); e que 2) hospedeiros primitivos albergam parasitos primitivos (regra de Szidat) (FAHRENHOLZ, 1913; SZIDAT, 1940; LYAL, 1986; RÓZSA, 1991; PAGE, 2003). Entretanto, estudos recentes afirmam que filogenias congruentes não são evidências para inferir a co-especiação, mas sim poderosas ferramentas para estudos de co-evolução (PAGE et al., 1998; JOHNSON et al., 2002a; CLAYTON e JOHNSON, 2003; HAFNER et al., 2003; JOHNSON e CLAYTON, 2003b; BANKS e PATERSON, 2004; BANKS et al., 2006; HUGHES et al., 2007; CLAYTON et al., 2015; SWEET et al., 2016; CATANACH et al., 2019).

Os pré-requisitos para a realização de estudos co-filogenéticos, segundo Page et al. (1996), que foram seguidos neste estudo são: (1) ter a taxonomia alpha bem resolvida tanto para os táxons representantes dos parasitos quanto aos táxons representantes dos hospedeiros, (2) ter filogenias bem resolvidas dos parasitos e dos hospedeiros, (3) ter filogenias preferencialmente baseadas em caracteres homólogos (moleculares) entretanto, isso não é um fator limitante, (4) ter um grande número de amostras e, por fim, (5) fazer uma comparação quantitativa das árvores de parasitos e hospedeiros por meio de testes estatísticos.

1.3. Malófagos de Galbuliformes

Os registros de malófagos parasitando as aves da ordem Galbuliformes (Bucconidae e Galbulidae) pertencem a três gêneros da subordem Ischnocera: *Mayriphlopterus* Mey, 2004, *Picicola* Clay et Meinertzhagen, 1938 (Apêndice A) e *Bobdagleishia* Valim et Cicchino, 2015; e uma única espécie da subordem Amblycera, *Menacanthus caudatus* (Giebel, 1876).

1.3.1. *Mayriphlopterus* Mey, 2004

O gênero *Mayriphlopterus* (Ischnocera, Philopteridae) foi descrito por Mey (2004), quando o autor fez a revisão do complexo-*Phlopterus*. Este gênero é encontrado exclusivamente em aves da ordem Galbuliformes. Quatro espécies foram descritas por Mey (2004) e outras duas já haviam sido descritas por Carriker (1963). Após a revisão publicada por Mey (2004) apenas um trabalho foi dedicado ao estudo deste gênero (VALIM e LINARDI, 2007). Atualmente são conhecidas seis espécies de *Mayriphlopterus* parasitando sete espécies de aves: *M. brevicephalus* Mey, 2004 ex *Jacamerops aureus isidori* Deville, 1849; *M. ernsti* Mey, 2004 ex *Monasa morphoeus* (Hahn et Küster, 1823); *M. galbulicus* Mey, 2004 ex *Galbula cyanescens* Deville, 1849; *M. nystalicus* Mey, 2004 ex *Nystalus chacuru* (Vieillot, 1816) e *N. maculatus* (Gmelin, 1788) (MEY, 2004; VALIM e LINARDI, 2007); *M. orinocensis* (Carriker, 1963) ex *Hypnellus bicinctus* Gould, 1837 e *M. spinosus* (Carriker, 1963) ex *Bucco capensis* Linnaeus, 1766 (CARRIKER, 1963).

Morfologicamente as espécies de *Mayriphlopterus* são caracterizadas por serem membros do complexo-*Phlopterus* e apresentarem (1) ausência de conus funcional, (2) trabécula bem desenvolvida, (3) margem hialina do clípeo sem esclerotização marginal e (4) ter de 2-4 pares de cerdas espatuladas na margem hialina do clípeo (MEY, 2004).

1.3.2. *Picicola* Clay et Meinertzhagen, 1938

O gênero *Picicola* (Ischnocera, Philopteridae) foi descrito por Clay e Meinertzhagen (1938) e atualmente é composto por 37 espécies válidas. Diferente do gênero *Mayriphlopterus*, o gênero *Picicola* ocorre em outras ordens de aves, sendo elas Passeriformes (WILLIAMS, 1979; CICCHINO, 1981; MEYER et al., 2008), Piciformes (DALGLEISH, 1969) e Galbuliformes (ONIKI e EMERSON, 1981; VALIM e LINARDI, 2006; PRICE e WECKSTEIN, 2006), e há um forte indicativo de que este gênero seja parafilético, com exceção

das espécies que parasitam as aves da ordem Galbuliformes (WECKSTEIN, 2004a). Atualmente oito espécies de *Picicola* são conhecidas por parasitar dezessete espécies de Galbuliformes: *P. faucetti* Price et Weckstein, 2006 ex *Chelidoptera tenebrosa* (Pallas, 1782); *P. galbulica* Valim et Linardi, 2006 ex *G. cyanescens*, *G. cyanicollis* Cassin, 1851, *G. ruficauda* Cuvier, 1816 e *G. tombacea* Spix, 1824; *P. naokii* Price et Weckstein, 2006 ex *B. capensis* e *B. macrodactylus* (Spix, 1824); *P. oneilli* Price et Weckstein, 2006 ex *Notharchus macrorhynchos* (Gmelin, 1788); *P. osheai* Price et Weckstein, 2006 ex *Malacoptila fusca* (Gmelin, 1788) e *M. semicincta* Todd, 1925; *P. serrafrereii* Valim et Linardi, 2006 ex *N. chacuru* e *N. maculatus*; *P. striata* Oniki et Emerson, 1981 ex *Malacoptila striata* (Spix, 1824), *M. fulvogularis* Sclater, 1854, *Hapaloptila castanea* (Verreaux, 1866) e *Monasa nigrifrons* (Spix, 1824) e *P. valquii* Price et Weckstein, 2006 ex *Nothriscus tectus* (Boddaert, 1783) (ONIKI e EMERSON, 1981; PRICE et al., 2003; VALIM e LINARDI, 2006; PRICE e WECKSTEIN, 2006).

Morfologicamente as espécies de *Picicola* são caracterizadas por serem membros do complexo-*Degeeriella* e por apresentarem (1) margem anterior da cabeça de forma arredondada ou achatada, (2) carena marginal completa, (3) sutura pré-antenal completa e (4) cônus estreito e alongado (ONIKI e EMERSON, 1981; VALIM e LINARDI, 2006; PRICE e WECKSTEIN, 2006).

1.3.3. Outras espécies

O gênero monotípico *Bobdalgleshia stephanophallus* (Ischnocera, Philopteridae) foi descrito por Valim e Cicchino (2015), e pertence ao complexo-*Brueelia*. Esta é a única espécie deste complexo conhecida por parasitar aves da ordem Galbuliformes. Seu hospedeiro tipo é *Jacamerops aureus ridgwayi* Todd, 1943 (Galbulidae). Morfologicamente essa espécie é caracterizada por apresentar (1) as cerdas *os*, *mts1-3* longas na margem da têmpera, (2) cerda *pos* curta e alocada na lente ocular, (3) um par de cerdas na porção anterior do tergito II e (4) esternitos II-VI com mais de um par de cerdas e sem placas esclerotizadas.

A espécie *Menacanthus caudatus* (Amblycera, Menoponidae) foi descrita por Giebel (1876), como *Menopon caudatus* em *Galbula ruficauda*, e é membro do complexo-*Menacanthus* Neumann, 1912. Esta é a única espécie de Amblycera conhecida por parasitar Galbuliformes. A *checklist* de Hopkins e Clay (1952) e a revisão do gênero *Menacanthus* de Piciformes de Price e Emerson (1975) classificam esta espécie como *nomina dubia* por apresentar grande dúvida quanto a sua validade morfológica uma vez que o material tipo está

perdido, a descrição original é incompleta e a falta de coleta dessa espécie em *G. ruficauda* na natureza.

Devido à falta de material disponível para extração de DNA de *B. stephanophallus* e *M. caudatus*, essas espécies não foram incluídas neste trabalho.

6. CONCLUSÕES

Foi recuperada a monofilia de todas as espécies de malófagos do gênero *Mayriphlopterus*.

Assim como os *Mayriphlopterus*, as espécies do gênero *Picicola* que parasitam aves da ordem Galbuliformes se mostraram monofiléticas.

As aves das famílias Bucconidae e Galbulidae, hospedeiros das espécies dos gêneros *Mayriphlopterus* e *Picicola*, apresentaram-se monofiléticas.

Foram recuperados mais eventos de co-especiação entre os *Mayriphlopterus* e seus hospedeiros do que entre as *Picicola* e os Galbuliformes, e a significância estatística foi positiva apenas entre os *Mayriphlopterus* e os Galbuliformes.

Baseado nos dois tipos de análises co-filogenéticas (eventos e distâncias), nenhum dos dois gêneros de malófagos apresentaram padrões perfeitos de co-evolução com seus hospedeiros. Fatores ecológicos (e.g. foresia e *preening*) podem estar delimitando os padrões de parasitismo observados.

7. REFERÊNCIAS

- Altschul, S.F.; Gish, W.; Miller, W.; Myers, E.W.; Lipman, D.J. 1990. Basic local alignment search tool. **Journal of Molecular Biology**, 215(3): 403–10. doi: 10.1016/S0022-2836(05)80360-2
- Arzua, M.; Valim, M.P. 2010. Bases para o estudo qualitativo e quantitativo de ectoparasitos de aves. *In*: Von Matter, S.; Straube, F.C.; Accordi, I.A.; Piacentini, V.Q.; Cândido Jr., J.F. (Eds.). **Ornitologia e Conservação: Ciência Aplicada, Técnicas de Pesquisa e Levantamento**. Rio de Janeiro, Technical Books, Cap. 15, p. 1–17.
- Banks, J.C.; Paterson, A.M. 2004. A penguin-chewing louse (Insecta: Phthiraptera) phylogeny derived from morphology. **Invertebrate Systematics**, 18: 89–100. doi: 10.1071/IS03022
- Banks, J.C.; Palma, R.L.; Paterson, A.M. 2006. Cophylogenetic relationships between penguins and their chewing lice. **Journal of Evolutionary Biology**, 19: 156–166. doi: 10.1111/j.1420-9101.2005.00983.x
- Bartlow, A.W.; Villa, S.M.; Thompson, M.W.; Bush, S.E. 2016. Walk or ride? Phoretic behaviour of amblyceran and ischnoceran lice. **International Journal for Parasitology**, 46(4): 221–227. doi: 10.1016/j.ijpara.2016.01.003
- Becker, E.R. 1933. Host-specificity and specificity of the animal parasites. **American Journal of Tropical Medicine**, 13: 505–523.
- Benjamini, Y.; Hochberg, Y. 1995. Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. **Journal of the Royal Statistical Society**, 57: 289–300. doi: 10.2307/2346101
- Bush, S.E.; Dukgun, K.; Reed, M.; Clayton, D.H. 2010. Evolution of cryptic coloration in Ectoparasites. **The American Naturalist**, 176(4): 529–535. doi: 10.1086/656269
- Carriker Jr., M.A. 1963. New and little known Mallophaga from Venezuelan birds (Part II). **Memoria Sociedad de Ciencias Naturales La Salle**, 23(64): 5–42.
- Catanach, T.A.; Valim, M.P.; Weckstein, J.D.; Johnson, K.P. 2017. Cophylogenetic analysis of lice in the *Colpocephalum* complex (Phthiraptera: Amblycera). **Zoologica Scripta**, 47: 72–83. doi: 10.1111/zsc.12262
- Catanach, T.A.; Johnson, K.P.; Marks, B.D.; Moyle, R.G.; Valim, M.P.; Weckstein, J.D. 2019. Two lineages of kingfisher feather lice exhibit different degrees of cospeciation with their hosts. **Parasitology**, 1–13. doi: 10.1017/S0031182019000453

- Cicchino, A.C. 1981. Contribución al conocimiento de los malófagos argentinos XI. Dos nuevas especies del subgénero *Picicola* (*Tyrannicola*) Carriker, 1956, parasitas de Furnariidae (Aves: Passeriformes). **Revista de la Sociedad Entomologica Argentina**, 40: 279–283.
- Clay, T.; Meinertzhagen, R. 1938. Two new genera of Mallophaga. **The Entomologist**, 71(899): 73–76.
- Clay, T.; Meinertzhagen, R. 1943. The relationship between Mallophaga and hippoboscoid flies. **Parasitology**, 35(1–2): 11–16.
- Clay, T. 1949. Some problems in the evolution of a group of ectoparasites. **Evolution**, 3: 279–299.
- Clay, T. 1950. A preliminary survey of the distribution of the Mallophaga (“feather lice”) on the class Aves (birds). **Journal of the Bombay Natural History Society**, 49(3): 430–443.
- Clay, T. 1951. An introduction to a classification of the avian Ischnocera (Mallophaga): Part I. **Transactions of the Royal Entomological Society of London**, 102: 171–195.
- Clayton, D.H. 1990. Host specificity of *Strigiphilus* Owl lice (Ischnocera: Philopteridae), with the description of new species and host associations. **Journal of Medical Entomology**, 27(3): 257–265. doi:10.1093/jmedent/27.3.257
- Clayton, D.H.; Price, R.D.; Page, R.D.M. 1996. Revision of *Dennyus* (*Collodennyus*) lice (Phthiraptera: Menoponidae) from swiftlets, with descriptions of new taxa and a comparison of host-parasite relationships. **Systematic Entomology**, 21: 179–204. doi: 10.1046/j.1365-3113.1996.d01-13.x
- Clayton, D.H.; Walther, B.A. 1997. Collection and quantification of arthropod parasites of birds. In Clayton, D.H.; Moore, J. (Eds.). **Host-parasite evolution: general principles and avian models**. Oxford, Oxford University Press. p. 419–440.
- Clayton, D.H.; Johnson, K.P. 2003. Linking coevolutionary history to ecological process: Doves and lice. **Evolution**, 57(10): 2335–2341.
- Clayton, D.H.; Al-Tamimi, S.; Johnson, K.P. 2003. The ecological basis of coevolutionary history. In: Page, R.D.M. (Ed.). **Tangled trees: phylogeny, cospeciation and coevolution**. Chicago, The University of Chicago Press. p.195–220.
- Clayton, D.H.; Bush, S.E.; Johnson, K.P. 2015. **Coevolution of life on hosts**. Chicago, The University of Chicago Press. 320p.

- Clement, M.; Snell, Q.; Wwalke, P.; Posada, D.; Crandall, K. 2002. TCS: estimating gene genealogies. *In: International Parallel Distributed Processing Symposium, 16^o. Proceeding IEEE Computing Society.* p. 184.
- Conow, C.; Fielder, D.; Ovadia, Y.; Libeskind-Hadas, R. 2010. Jane: a new tool for the cophylogeny reconstruction problem. **Algorithms for molecular biology**, 5(10): 1–10. doi: 10.1186/1748-7188-5-16
- Dalgleish, R.C. 1969. The *Picicola* (Phthiraptera: Ischnocera) of the Picidae (Aves: Piciformes). **Proceedings of the Royal Entomological Society of London (Series B)**, 38: 101–113.
- Danfort, B.N.; Ji, S. 1998. Elongation factor-1 α occurs as two copies in bees: implications for phylogenetic analysis of EF-1 α sequences in insects. **Molecular biology and Evolution**, 15: 225–235.
- de Moya, R.; Allen, J.M.; Sweet, A.D.; Walden, K.K.O.; Palma, R.L.; Smith, V.S.; Cameron, S.L.; Valim, M.P.; Galloway, T.D.; Weckstein, J.D.; Johnson, K.P. In prep. **The erlist codivergence in avian feather lice indicates extensive host-switching after the Cretaceous-Paleogene mass extinction event.**
- de Vienne, D.M.; Refrégier, G.; López-Villavicencio, M.; Tellier, A.; Hood, M.E.; Giraud, T. 2013. Cospeciation vs host-shift speciation: methods for testing, evidence from natural associations and relation to coevolution. **New Phytologist**, 198(2): 347–385. doi: 10.1111/nph.12150
- Doyon, J.P.; Ranwez, V.; Daubin, V.; Berry, V. 2011. Models, algorithms and programs for phylogeny reconciliation. **Briefings in Bioinformatics**, 12(5): 392–400. doi: 10.1093/bib/bbr045
- Dubinina, D.B. 1938. Ismenenija parazitofauny karavajki (*Plegadis falcinellus*) vysyvajemyje vosrostorn i migraczej chosiaina. **Trudy Astrachanskogo Gosudarstvennogo Zapovednika**, 2: 114–212.
- Escalante, G.C.; Sweet, A.D.; Mccracken, K.G.; Gustafsson, D.R.; Wilson, R.E.; Johnson, K.P. 2016. Patterns of cryptic host specificity in duck lice based on molecular data. **Medical and Veterinary Entomology**, 30(2): 200–208. doi: 10.1111/mve.12157
- Fahrenholz, H. 1913. Ectoparasiten und abstammungslehre. **Zoologischer Anzeiger**, 41: 371–374.

- Ferreira, M. 2018. **Filogenia e biogeografia de três famílias de aves do Neotrópico**. 115 f. Tese (Doutorado em Genética, Conservação e Biologia Evolutiva) - Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Amazonas.
- Filipiak, A.; Zając, K.; Kübler, D.; Kramarz, P. 2016. Coevolution of host-parasite associations and methods for studying their cophylogeny. **Invertebrate Survival Journal**, 13: 56–65.
- Fisher, R.A. 1925. **Statistical methods for research workers**. Edimburgh, Oliver & Boyd. 362p.
- Folmer, O.; Black, M.; Hoew, W.; Lutz, R.; Vrijenhoek, R. 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. **Molecular Marine Biology and Biotechnology**, 3(5): 294–299.
- Giebel, C.G.A. 1876. Zwei neue Epizoen (*Nirmus sulphureus* and *Menopon caudatum*) von *Trogon* und *Galbula ruficauda*. **Zeitschrift für die gesammten Naturwissenschaften**, 47: 528–529.
- Hafner, M.S.; Sudman, P.D.; Villablanca, F.X.; Spradling, T.A.; Demastes J.W.; Nadler, S.A. 1994. Disparate rates of molecular evolution in cospeciating hosts and parasites. **Science**, 365: 1087–1090.
- Hafner, M.S.; Demastes, J.W.; Spradling, T.A.; Reed, D.L. 2003. Cophylogeny between pocket gophers and chewing lice. In: Page, R.D.M. (Ed.). **Tangled trees: phylogeny, cospeciation and coevolution**. Chicago, The University of Chicago Press. p.195–220.
- Hammer, S.; Brown, R.; Bugoni, L.; Palma, R.; Hughes, J. 2010. On the origin of *Halipeurus heraldicus* on Round Island petrels: Cophylogenetic relationships between petrels and their chewing lice. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 55: 1111–1120. doi:10.1016/j.ympev.2010.01.013
- Harbison, C.W.; Bush, S.E.; Malenke, J.R.; Clayton, D.H. 2008. Comparative transmission dynamics of competing parasites species. **Ecology**, 89(11): 3186–3194. <https://doi.org/10.1890/07-1745.1>
- Hopkins, G.H.E. 1949. The host associations of the lice of mammals. **Proceedings of the Zoological Society of London**, 119: 387–604.
- Hopkins, G.H.E.; Clay, T. 1952. **A check list of the genera & species of Mallophaga**. London, British Museum of Natural History. 362p.
- Hughes, J.; Kennedy, M.; Johnson, K.P.; Palma, R.L.; Page, R.D.M. 2007. Multiple cophylogenetic analysis reveals frequent cospeciation between Pelicaniform birds and *Pectinopygus* lice. **Systematic Biology**, 56(2): 232–251.

- Huson, D.H.; Scornavacca, C. 2012. Dendroscope 3: An interactive tool for rooted phylogenetic trees and network. **Systematic Biology**, 61(6): 1061–1067. doi: 10.1093/sysbio/sys062
- Johnson, K.P.; Drown, D.M.; Clayton, D.H. 2001a. A data based parsimony method of cophylogenetic analysis. **Zoologica Scripta**, 30(2): 79–87. doi: 10.1046/j.1463-6409.2001.00057.x
- Johnson, K.P.; Adams, R.J.; Clayton, D.H. 2001b. Molecular systematics of Goniodidae (Insecta: Phthiraptera). **Journal of Parasitology**, 87(4): 862–869.
- Johnson, K.P.; Adams, R.J.; Clayton, D.H. 2002a. The phylogeny of the louse genus *Brueelia* does not reflect host phylogeny. **Biological Journal of the Linnean Society**, 77: 233–247. doi: 10.1046/j.1095-8312.2002.00107.x
- Johnson, K.P.; Weckstein, J.D.; Witt, C.C.; Faucett, R.C.; Moyle, R.G. 2002b. The perils of using host relationships in parasite taxonomy: Phylogeny of the *Degeeriella* complex. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 23: 150–157.
- Johnson, K.P.; Williams, B.L.; Drown, D.M.; Adams, R.J.; Clayton, D.H.. 2002c. The population genetics of host specificity: genetic differentiation in dove lice (Insecta: Phthiraptera). **Molecular Ecology**, 11: 25–38.
- Johnson, K.P.; Clayton, D.H. 2003a. The biology, ecology, and evolution of chewing lice. *In*: Price, R.D.; Hellenthal, R.A.; Palma, R.L.; Johnson, K.P.; Clayton, D.H. (Eds.). **The chewing lice: world checklist and biological overview**. Champaign, Natural History Survey. p. 449–476. (Special Publication)
- Johnson, K.P.; Clayton, D.H. 2003b. Coevolutionary history of ecological replicates: comparing phylogenies of wing and body lice to Columbiform hosts. *In*: Page, R.D.M. (Ed.). **Tangled trees: phylogeny, cospeciation and coevolution**. Chicago, The University of Chicago Press. p. 262–286.
- Johnson, K.P.; Shreve, S.M.; Smith, V.S. 2012. Repeated adaptive divergence of microhabitat specialization in avian feather lice. **BMC Biology**, 10(52): 1–11. doi: 10.1186/1741-7007-10-52
- Kearse, M.; Moir, R.; Wilson, A.; Stones-Havas, S.; Cheung, M.; Sturrock, S.; Buxton, S.; Cooper, A.; Markowitz, S.; Duran, C. 2012. Geneious basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. **Bioinformatics**, 28: 1647–1649. doi: 10.1093/bioinformatics/bts199
- Keirans, J.E. 1975. A review of the phoretic relationship between Mallophaga (Phthiraptera: Insecta) and Hippoboscidae (Diptera: Insecta). **Journal of Medical Entomology**, 12(1):

71–76.

- Kellogg, V.L. 1913. Distribution and species-forming of ecto-parasites. **The American Naturalist**, 47:129–158.
- Kumar, S.; Stecher, G.; Tamura, K. 2016. MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 7.0 for bigger datasets. **Molecular Biology and Evolution**, 33: 1870–1874. doi: 10.1093/molbev/msw054
- Lakshminarayana, K.V. 1977. Factors involved in the host-specificity in Mallophaga sens. lat., (Phthiraptera: Insecta) infesting birds. *In*: Ananthakrishnan, T.N. (Ed.). **Insects and host-specificity: Proceedings of the Symposium on Problems of Host-specificity in Insects**. Madras, The Macmillan Company of India. p. 101–109.
- Lanfear, R.; Frandsen, P.B.; Wright, A.M.; Senfeld, T.; Calcott, B. 2016. PartitionFinder2: new methods for selecting partitioned models of evolution for molecular and morphological phylogenetic analyses. **Molecular biology and evolution**, 34(3): 772–773. doi: 10.1093/molbev/msw260
- Legendre, P.; Desdevises, Y.; Bazin, E. 2002. A statistical test for host-parasite coevolution. **Systematic Biology**, 51: 217–234.
- Leigh, J.W.; Bryant, D. 2015. Popart: full-feature software for haplotype network construction. **Methods in Ecology and Evolution**, 6(9): 1110–1116. doi: 10.1111/2041-210X.12410
- Linardi, P.M. 2012. Phthiraptera. *In*: Rafael, J.A.; Melo, G.A.R.; Carvalho, C.J.B.; Casari, S.A.; Constantino, R. (Eds.). **Insetos do Brasil: diversidade e taxonomia**. Ribeirão Preto, Ed. Holos. cap. 31, p. 439–451.
- Lyal, C.H.C. 1986. Coevolutionary relationships of lice and their hosts: a test of Farenholz's Rule. *In*: Stone, A.R.; Hawksworth, D.L. (Eds.). **Coevolution and Systematics**. Oxford, Ed. Clarendon Press, p. 77–91.
- Malenke, J.R.; Johnson, K.P.; Clayton, D.H. 2009. Host specialization differentiates cryptic species of feather-feeding lice. **Evolution**, 63(6): 1427–1438. doi: 10.1111/j.1558-5646.2009.00642.x.
- Martínez-Aquino, A. 2016. Phylogenetic framework for coevolutionary studies: a compass for exploring jungles of tangled trees. **Current Zoology**, 62(4): 393–403. doi: 10.1093/cz/zow018
- Mauersberger, G.; Mey, E. 1993. Mallophagen und Vogelsystem - Beitrag zur Diskussion der Parasitophyletik. **Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin**, 69(Suppl.): 3–30.

- Merilä, J.; Wiggins, D. 1995. Interspecific competition for nest holes causes adult mortality in the Collared Flycatcher. **Condor**, 97(2): 445–450.
- Mey, E. 1994. Beziehungen zwischen Larvenmorphologie und Systematik der Adulti bei den Vogel-Ischnozeren (Insecta, Phthiraptera, Ischnocera). **Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin**, 70(1): 3–84.
- Mey, E. 2004. Zur taxonomie, verbreitung und parasitophyletischer evidenz des *Philopterus*-Komplexes (Insecta, Phthiraptera, Ischnocera). **Ornithologischer Anzeiger**, 43: 149–203.
- Meyer, M.J.; Price, R.D.; Johnson, K.P. 2008. A new species of *Picicola* Clay and Meinertzhagen, 1938 (Phthiraptera: Ischnocera) parasitic on the Rufous-sided Broadbill (Passeriformes: Eurylaimidae) in Ghana. **Zootaxa**, 1762: 63–68. doi: 10.5281/zenodo.181951
- Miller, M.A.; Pfeiffer, W.; Schwartz T. 2010. **Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees**. In: Proceedings Gateway Computing Enviroments Workshop (GCE). New Orleans. p. 1–8.
- Nordberg, S. 1936. Biologisch-ökologische Untersuchungenüber die Vogelnidocolen. **Acta Zoologica Fennica**, 21: 1–168.
- Oniki, Y.; Emerson, K.C. 1981. A new species of *Picicola* (Mallophaga: Philopteridae) from the crescent-chested puffbird *Malacoptila striata* (Spix) (Piciformes, Bucconidae). **Revista Brasileira de Biologia**, 41(3): 511–513.
- Page, R.D.M. 2003. **Tangled trees: Phylogeny, Cospeciation and Coevolution**. Chicago, The University of Chicago Press, 350 p. doi: 10.1111/j.1439-0310.2004.00990.x
- Page, R.D.M.; Clayton, D.H.; Paterson, A.M. 1996. Lice and cospeciation: a response to Barker. **International Journal for Parasitology**, 26(2): 213–218.
- Page, R.D.M.; Lee, P.M.L.; Becher, S.A.; Griffiths, R.; Clayton, D.H. 1998. A different tempo of mitochondrial evolution in birds and their parasitic lice. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 9(2): 276–293.
- Palma, R.L. 1978. Slide-mounting of lice: a detailed description of the Canada balsam technique. **New Zealand Entomologist**, 6(4): 432–436.
- Paradis, E.; Claude, J.; Strimmer, K., 2004. APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. **Bioinformatics**, 20. doi: 10.1093/ bioinformatics/btg412.
- Paterson, A.M.; Palma, R.L.; Gray, R.D. 2003. Drowning on arrival, missing the boat and x-events: How likely are sorting events? In: Page, R.D.M. (Ed.). **Tangled Trees phylogeny, cospeciation and coevolution**. Chicago, The University of Chicago Press. p. 287–309.

- Price, R.D.; Hellenthal, R.A.; Palma, R.L. 2003. World checklist of chewing lice with host associations and keys to families and genera. *In*: Price, R.D.; Hellenthal, R.A.; Palma, R.L.; Johnson, K.P.; Clayton, D.H. (Eds.). **The chewing lice: world checklist and biological overview**. Champaign, Illinois Natural History Survey. p. 1–448. (Special Publication)
- Price, R.D.; Emerson, K.C. 1975. The *Menacanthus* (Mallophaga: Menoponidae) of the Piciformes (Aves). **Annals of the Entomological Society of America**, 68(5): 779–785.
- Price, R.D.; Weckstein, J.D. 2006. *Picicola* Clay & Meinertzhagen (Phthiraptera: Philopteridae) from jacamars and puffbirds (Piciformes: Galbulidae, Bucconidae), with descriptions of five new species. **Zootaxa**, 1367: 37–50. doi: 10.5281/zenodo.174824
- Prum, R.O.; Berv, J.S.; Dornburg, A.; Field, D.J.; Townsend, J.P.; Lemmon, E.M.; Lemmon, A.R. 2015. A comprehensive phylogeny of birds (Aves) using targeted next-generation DNA sequencing. **Nature**, 526: 569–573. doi:10.1038/nature15697
- Puillandre, N.; Lambert, A.; Brouillet, S.; Achaz, G. 2012. ABGD, Automatic Barcode Gap Discovery for primary species delimitation. **Molecular Ecology**, 21(6): 1864–1877. doi: 10.1111/j.1365-294X.2011.05239
- R Core Team. 2008. **R: A language and environment for statistical computing**. Disponível em: <http://www.R-project.org>.
- Rambaut, A. 2007. **FigTree v1.4.0, a graphical viewer of phylogenetic trees**. Disponível em: <http://bio.ed.ac.uk/software/figtree/>.
- Rambaut, A.; Drummond, A.J. 2009. **Tracer v.1.5**. Disponível em: https://github.com/evolvedmicrobe/beast-mcmc/tree/master/release_tracer/Windows/Tracer%20v1.5
- Ronquist, F.; Teslenko, M.; Van Der Mark, P.; Ayres, D. L.; Darling, A.; Höhna, S. 2012. MrBayes 3.2: Efficient Bayesian Phylogenetic Inference and model choice across a large model space. **Systematic Biology**, 61(3): 539–542. doi: 10.1093/sysbio/sys029
- Rózsa, L. 1991. Flamingo lice contravene Fahrenholz. **International Journal for Parasitology**, 21(2): 151–152.
- Sick, H. 2001. **Ornitologia Brasileira**. Rio de Janeiro, Nova Fronteira. 912p.
- Stamatakis, A. 2014. RAxML version 8: A tool for phylogenetic analysis and post- analysis of large phylogenies. **Bioinformatics**, 30: 1312–1313. doi: 10.1093/bioinformatics/btu033
- Sugiura, N. 1978. Further analysis of the data by akaike' s information criterion and the finite corrections. **Communications in Statistics - Theory and Methods**, 7(1): 13–26. doi: 10.1080/03610927808827599

- Sweet, A.D.; Allen, J.M.; Johnson, K.P. 2014. Novel Primers from informative nuclear loci for louse molecular phylogenetics (Insecta: Phthiraptera). **Journal of Medical Entomology**, 51(6): 1122–26. doi: 10.1603/ME13218.
- Sweet, A.D.; Boyd, B.M.; Johnson, K.P. 2016. Cophylogenetic patterns are uncorrelated between two lineages of parasites on the same hosts. **Biological Journal of the Linnean Society**, 118: 813–828. doi: 10.1111/bij.12771
- Sweet, A.D.; Boyd, B.M.; Allen, J.M.; Villa, S.M.; Valim, M.P.; Rivera-Parra, J.L.; Wilson, R.E.; Johnson, K.P. 2017. Integrating phylogenomic and population genomic patterns in avian lice provides a more complete picture of parasite evolution. **Evolution**, 72(1): 95–112. doi: 10.1111/evo.13386
- Szidat, L. 1940. Beiträge zum Aufbau eines natürlichen Systems der Trematoden. I. Die Entwicklung von *Echinocercaria choanophila* U. Szidat zu *Cathaemasia hians* und die Ableitung der Fasciolidae von den Echinostomidae. **Zeitschrift für Parasitenkunde**, 11: 239–283.
- Valim, M.P.; Linardi, M.P. 2006. Two new species of *Picicola* Clay & Meinertzhagen, 1938 (Phthiraptera: Philopteridae) from Piciformes (Bucconidae and Galbulidae) in Brazil. **Zootaxa**, 1172: 21–29. doi: 10.11646/zootaxa.1172.1.2
- Valim, M.P.; Linardi, M.P. 2007. Description of the male of *Mayriphilopterus nystalicus* Mey, 2004 (Phthiraptera, Ischnocera, Philopteridae). **Zootaxa**, 1604: 47–51. doi: 10.11646/zootaxa.1604.1.4
- Valim, M.P.; Weckstein, J.D. 2011. Two new species of *Brueelia* Kéler, 1936 (Ischnocera, Philopteridae) parasitic on Neotropical trogons (Aves, Trogoniformes). **Zookeys**, 128: 1–13. doi: 10.3897/zookeys.128.1583
- Valim, M.P.; Weckstein, J.D. 2012. Two new species of *Cotingacola* Carriker, 1956 (Phthiraptera: Ischnocera: Philopteridae) from Amazonian Brazil, with comments on host-specificity. **Systematic Parasitology**, 81: 159–167. doi 10.1007/s11230-011-9334-7
- Valim, M.P.; Cicchino, A.C. 2015. A remarkable new genus and a new species of chewing louse (Phthiraptera, Ischnocera, Philopteridae) from Brazil. **Zookeys**, 541: 57–70. doi: 10.3897/zookeys.541.6022
- Weckstein, J.D. 2004a. **Systematics and cophylogenetics of toucans and their associated chewing lice**. 139 f. Tese (Doutorado em Filosofia) - Louisiana State University, Louisiana.
- Weckstein, J.D. 2004b. Biogeography explains cophylogenetic patterns in toucan chewing lice. **Systematic Biology**, 53: 154–164. doi: 10.1080/10635150490265085

- Willians, N.S. 1979. The *Picicola* (Mallophaga: Philopteridae) of the Passeriformes (Aves). **Journal of Kansas Entomological Society**, 52(4): 633–640.
- Witt, C.C. 2004. **Rates of molecular evolution and their application to Neotropical avian biogeography**. 138 f. Tese (Doutorado em Filosofia) - Louisiana State University, Louisiana.