
Escenarios evolutivos en larvas y adultos de Hydrophiloidea (Coleoptera) analizados en función de diferentes hipótesis filogenéticas

ARCHANGELSKY, Miguel

LIESA-CONICET. Universidad Nacional de La Patagonia, San Juan Bosco
Sarmiento 849. 9200 Esquel - Chubut, Argentina; e-mail: hydrophiloidea@yahoo.com.ar

Evolutionary scenarios in larvae and adults of Hydrophiloidea (Coleoptera) under different phylogenetic hypotheses

■ **ABSTRACT.** The evolution of four bionomic and morphological characters is compared under five different phylogenetic hypotheses depicting the family relationships of the superfamily Hydrophiloidea (*s.str.*). These characters are: adult habitat (aquatic or riparian), larval habitat (terrestrial, aquatic or riparian), type of respiratory system in larvae (holopneustic or metapneustic) and number of abdominal segments in larvae (tenth segment not reduced or tenth segment reduced). Even though no phylogenetic hypothesis is favored above the others, they are evaluated according to how they explain the sequence of state changes of the above mentioned characters, and those that explain this sequence more parsimoniously are brought out.

KEY WORDS. Hydrophiloidea. Evolutionary scenarios. Phylogeny. Larvae. Adaptations.

■ **RESUMEN.** Se comparan cinco hipótesis filogenéticas de las relaciones, a nivel de familia, de la superfamilia Hydrophiloidea (*s.str.*) en función de la evolución de cuatro caracteres bionómicos y morfológicos: hábitat de adultos (acuático o ripario), hábitat de larvas (terrestre, acuático o ripario), tipo de sistema respiratorio en larvas (holopnéustico o metapnéustico) y número de segmentos abdominales en larvas (décimo segmento no reducido o décimo segmento reducido). Si bien no se favorece una hipótesis sobre la otra, éstas se evalúan por el nivel explicativo de la secuencia de cambios de estado de los caracteres de interés, y se destaca cuáles de ellas explican de forma más parsimoniosa la secuencia de cambios.

PALABRAS CLAVE. Hydrophiloidea. Escenarios evolutivos. Filogenia. Larvas. Adaptaciones.

INTRODUCCIÓN

La superfamilia Hydrophiloidea pertenece a la serie Staphyliniformia del Suborden Polyphaga, un grupo muy diverso desde el punto de vista morfológico y biológico.

Staphyliniformia cuenta con más de 60.000 especies y constituye uno de los grupos más numerosos de coleópteros. Hydrophiloidea (*s.str.*) es ecológicamente diversificado, está representado por 181 géneros y 3.151 especies (Hansen, 1999; Short & Hebauer, 2006)

clasificadas en seis familias: Helophoridae, Epimetopidae, Georissidae, Hydrochidae, Spercheidae e Hydrophilidae. Las primeras cinco familias son muy homogéneas en cuanto a su morfología y biología, sólo Hydrophilidae presenta una diversidad morfológica y bionómica importante, se subdivide en cuatro subfamilias (Horelophinae, Horelophopsinae, Hydrophilinae y Sphaeridiinae).

La diversidad de ambientes ocupados por los hidrofíloideos es amplia, incluye especies acuáticas, riparias y terrestres. Asociadas a la vida en estos diferentes ambientes se encuentran un número importante de modificaciones morfológicas y bionómicas, cuya evolución puede recuperarse de las hipótesis filogenéticas propuestas para este grupo de coleópteros. La secuencia de cambios ocurridos durante la evolución de los hidrofíloideos es un tema de debate, ya que las diversas hipótesis explican de manera bastante diferente estos cambios; por ejemplo, hay hipótesis que sugieren varias conquistas del ambiente acuático en larvas, mientras que otras proponen un solo origen del hábito larval acuático.

Si bien hay acuerdo en que Hydrophiloidea es monofilética (Hansen, 1991, 1997; Beutel, 1994; Archangelsky, 1998; Beutel & Komarek, 2004; Korte *et al.*, 2004; Archangelsky *et al.*, 2005; Beutel & Leschen, 2005; Caterino *et al.*, 2005; Bernhard *et al.*, 2006), aún no hay consenso general en lo que se refiere a las relaciones intrafamiliares. Varias son las hipótesis filogenéticas que se han propuesto para representar las relaciones entre las seis familias (Figs. 1-5). No todas coinciden completamente en las relaciones a nivel familiar, lo cual en parte se debe a que se basan en diferentes fuentes de caracteres. Por ejemplo, el cladograma de Hansen (1991) se basó principalmente en caracteres de adultos y sólo incluye algunos caracteres larvales tomados de la literatura, mientras que el de Archangelsky (1998) utilizó los datos de adultos de Hansen (1991) a los que les agrega caracteres de los estados preimaginales (desoves, larvas y pupas). Beutel (1994) estudió caracteres morfológicos y anatómicos de la cabeza de larvas y adultos, incluyendo un número importante de caracteres derivados de la musculatura cefálica. Un estudio adicional

de Beutel (1999), basado en caracteres de la cabeza de larvas de Hydrophiloidea-Histeroidea, propone un esquema similar al de Beutel (1994), con la única diferencia que Histeroidea queda incluido dentro de Hydrophiloidea, como grupo hermano del clado (Helophoridae ((Georissidae, Epimetopidae) Hydrophilidae)); por esta razón no se ha incluido en las comparaciones y posterior discusión. Finalmente, Bernhard *et al.* (2006) utilizaron sólo caracteres moleculares (SSU rDNA, LSU rDNA, 1sS rDNA, 16S rDNA, COI, y COII).

Esta variedad de hipótesis filogenéticas se traduce en una diversidad de posibles escenarios evolutivos. El objetivo de este trabajo es hacer un análisis comparativo de los posibles escenarios evolutivos para un grupo de caracteres bionómicos y morfológicos de larvas de esta superfamilia, tomando como punto de partida estas diferentes filogenias. A partir de este punto se evaluará cuál o cuáles de estas hipótesis explican de forma más parsimoniosa la secuencia de cambios de estado. Los caracteres a evaluar se encuentran relacionados con la invasión del hábitat acuático y son: 1- preferencias de hábitat tanto para adultos como para larvas (tema tratado en el trabajo de Bernhard *et al.*, 2006); 2- número de segmentos abdominales; 3- tipo de sistema respiratorio.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se estudió material larval de especies representativas de las diferentes familias de Hydrophiloidea. Las larvas fueron montadas con Hoyer's en preparados microscópicos, las observaciones se hicieron con un microscopio Leica DMLB (aumentos hasta 1000x) equipado con un tubo de dibujo. La información sobre aspectos biológicos (preferencias de hábitat, tipo de respiración) se obtuvo en las observaciones realizadas en laboratorio y en el campo, o bien de la literatura en algunos casos (Hansen, 2000; Shepard, 2003).

Para seguir la secuencia de cambios de estados de caracteres se utilizaron cladogramas previamente publicados por diferentes autores (Figs. 1-5) (Hansen, 1991; Beutel, 1994; Archangelsky, 1998; Bernhard *et al.*, 2006).

Tabla I. Lista de los caracteres y sus estados para las diferentes familias de Hydrophiloidea.

Taxa	Preferencia de hábitat		Número de segmentos abdominales	Sistema respiratorio
	Larvas	Adultos		
Helophoridae	T	A	10	Holopnéustico
Epimetopidae	? (A/R)	A	10	Holopnéustico
Georissidae	R	R	10	Holopnéustico
Hydrochidae	A	A	9	Metapnéustico
Spercheidae	A	A	9	Metapnéustico
Hydrophilidae	A	A	9	Metapnéustico

Como método para observar la secuencia de cambios de estado, se codificaron los atributos para las terminales del cladograma y luego se optimizaron y así determinar el o los posibles estados en los ancestros hipotéticos.

Como grupo externo se utilizó la superfamilia Histeroidea (*s.str.*), la cual es considerada el grupo hermano de los hidrofíloideos (Beutel & Komarek, 2004; Archangelsky *et al.*, 2005, Beutel & Leschen, 2005; Bernhard *et al.*, 2006). Histeroidea contiene tres familias: Histeridae, Syntelidae y Sphaeritidae, estas dos últimas monogénicas (Lawrence & Newton, 1995).

Definición de caracteres: los caracteres y sus estados se encuentran listados en la Tabla I. Las preferencias de hábitat se consideraron por separado para larvas y adultos, y se dividieron en tres estados: terrestre, acuático, ripario (semiacuático *sensu* Bernhard *et al.*, 2006). En el caso de Epimetopidae el hábitat de las larvas no se conoce con precisión (Hansen, 1997), aunque se supone que son riparias o acuáticas, ya que aparecen en muestras coleccionadas en estos dos tipos de ambientes (observaciones personales). Por su parte, dentro de la familia Hydrophilidae hay especies acuáticas, riparias y terrestres, sin embargo se considera que la condición acuática es plesiomórfica para esta familia, mientras que las condiciones riparia y terrestre son secundariamente derivadas (Hansen, 1997; Archangelsky, 2004; Archangelsky *et al.*, 2005, Bernhard *et al.*, 2006). El grupo externo, Histeroidea, tiene hábitos terrestres tanto en estado adulto como en estado larval.

Entre las modificaciones morfológicas de las larvas se pueden observar varios

caracteres, que se relacionan con los hábitos respiratorios de éstas y con el tipo de hábitat que ocupan. En primer lugar, se observa el número de segmentos abdominales visibles. Los diferentes estados son: 10 segmentos abdominales bien desarrollados, versus nueve segmentos (con el segmento X reducido a una pequeña estructura que lleva el ano). Hay reducciones más marcadas dentro de la familia Hydrophilidae (por ejemplo el género *Berosus* Leach), pero éstas son derivadas y relacionadas con el desarrollo de branquias para respirar (Archangelsky, 1997, 2004). En el grupo externo, Histeroidea, el número de segmentos abdominales es de 10. Finalmente, los hidrofíloideos muestran una variación en los tipos de sistemas respiratorios larvales. Sobre la base del número de espiráculos funcionales se pueden reconocer dos sistemas principales, el tipo holopnéustico (un par mesotorácico y ocho pares abdominales, en los segmentos I-VIII), y el tipo metapnéustico (sólo el último par abdominal, del segmento VIII, funcional). En el sistema holopnéustico todos los pares de espiráculos son del tipo biforado, mientras que en el tipo metapnéustico el único par funcional es anular. Hay casos especiales, como ser en larvas del género *Berosus* (Hydrophilidae, Hydrophilinae) en las que hay una reducción total de los espiráculos y la respiración es a través de traqueobranquias abdominales; en este caso el sistema es apnéustico. Helophoridae, Epimetopidae y Georissidae tienen ocho pares de espiráculos abdominales funcionales, mientras que en Hydrochidae, Hydrophilidae y Spercheidae el número de espiráculos funcionales es uno, los cuales están presentes en una cámara respiratoria formada por los

segmentos abdominales VIII y IX. El grupo externo, Histeroidea, es holopnéustico, con un par de espiráculos mesotorácico y ocho pares de espiráculos abdominales funcionales (segmentos I a VIII).

RESULTADOS

La optimización de los caracteres en los cladogramas, permite representar las secuencias de cambio de los cuatro caracteres analizados en las figuras 1-5. Si bien no podemos favorecer una topología por sobre las otras, es importante destacar que la propuesta de Hansen (1991) ha perdido algo de vigencia en los últimos años (Hansen, 2000; Archangelsky *et al.*, 2005). Sin embargo es interesante mantenerla presente pues coincide en varios aspectos con la hipótesis presentada por Archangelsky (1998).

Preferencia de hábitat de adultos: Este carácter fue tratado recientemente por Bernhard *et al.* (2006), quienes estudiaron la secuencia de cambios de estado sobre los dos cladogramas propuestos por ellos (Figs. 4-5). Para adultos, todos los cladogramas aquí analizados sugieren un cambio en dos pasos; un primer cambio de terrestre (grupo externo) a acuático en el ancestro de Hydrophiloidea, y posteriormente un cambio de acuático a ripario en Georissidae. Por lo tanto, ninguna de las diferentes hipótesis o topologías sugiere un escenario evolutivo más parsimonioso.

Preferencia de hábitat de larvas: Este carácter también fue brevemente discutido por Bernhard *et al.* (2006), pero aquí la situación es muy diferente a la del hábitat de los adultos; en parte debido a que el hábitat de las larvas de Epimetopidae no está bien definido, aunque puede asumirse que son riparias o acuáticas ya que aparecen en muestras coleccionadas en estos dos tipos de ambientes (nunca terrestres). Una forma de abordar esta situación es tratar este carácter de las dos formas posibles o esperables para Epimetopidae (acuático o ripario) por separado.

Si consideramos que las larvas de Epimetopidae son riparias, entonces el número de pasos de las cinco hipótesis es

muy diferente. Las hipótesis de Hansen (1991) y Beutel (1994) (Figs. 1-2) sugieren tres pasos, mientras que ambas hipótesis de Bernhard *et al.* (2006) (Figs. 4-5) proponen cuatro cambios en el tipo de hábitat que ocupan las larvas. Por su parte la hipótesis de Archangelsky (1998) propone tan sólo dos pasos, uno de terrestre a acuático en el clado Hydrochidae-Spercheidae-Hydrophilidae y otro de terrestre a ripario en el clado Epimetopidae-Georissidae (Fig. 3); Helophoridae mantiene el estado ancestral (terrestre) presente en el grupo externo. La topología de Hansen (1991) propone un cambio de terrestre a acuático en el clado Spercheidae-Hydrophilidae, un cambio de terrestre a ripario en el ancestro del clado Epimetopidae-Georissidae-Hydrochidae; y finalmente un cambio de ripario a acuático para Hydrochidae. Esta topología, por lo tanto, sugiere dos orígenes independientes del hábitat acuático en larvas. La hipótesis de Beutel (1994) también propone un escenario complicado, por un lado habría un cambio de terrestre a acuático en el ancestro de Hydrophiloidea, luego una reversión a hábitat terrestre en larvas de Helophoridae, y finalmente un cambio de acuático a ripario en el ancestro de Georissidae-Epimetopidae. Finalmente las dos topologías de Bernhard *et al.* (2006) proponen convergencias u orígenes independientes de los hábitats acuáticos (o riparios), un cambio de acuático a ripario y una reversión a ambientes terrestres en larvas de Helophoridae, resultando en escenarios evolutivos mucho más complejos y por lo tanto menos parsimoniosos. La hipótesis 1 de Bernhard *et al.*, (2006) (Fig. 4), postula dos orígenes independientes del hábitat acuático: uno para Hydrophilidae y Spercheidae, y otro para Hydrochidae; un cambio de acuático a ripario en el ancestro del clado Epimetopidae-Hydrochidae-Georissidae-Helophoridae; y una reversión a hábitat terrestre en larvas de Helophoridae. Otra forma de interpretar esto es un solo cambio a acuático en el ancestro de Hydrophiloidea, pero luego hay dos cambios independientes al ambiente ripario, uno en Epimetopidae y otro en Georissidae; también se mantiene la reversión a ambiente terrestre en Helophoridae. La segunda hipótesis de Bernhard *et al.* (Fig. 5) postula algo similar: un

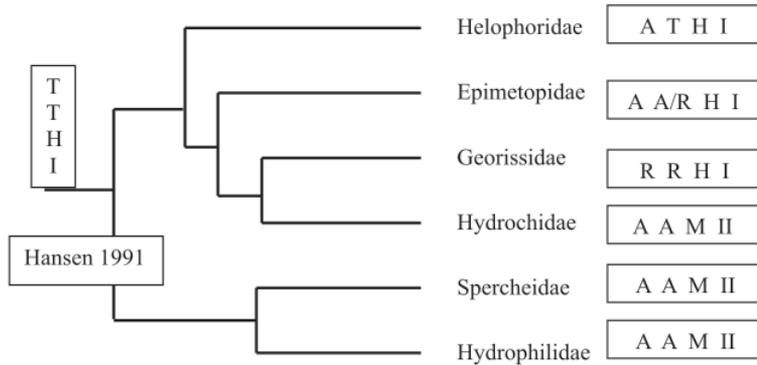


Fig. 1. Cladograma de Hansen (1991). Estados ancestrales a la izquierda y terminales a la derecha; correspondientes a los caracteres hábitat de adultos, hábitat de larvas, tipo de sistema respiratorio y número de segmentos abdominales respectivamente. Abreviaciones: A: acuático, H: holopnéustico, M: metapnéustico, R: ripario, T: terrestre, I: diez segmentos abdominales, II: décimo segmento abdominal reducido.

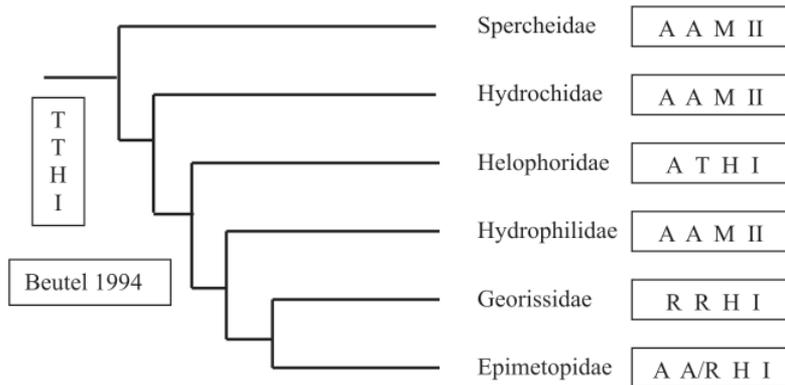


Fig. 2. Cladograma de Beutel (1994). Estados ancestrales a la izquierda y terminales a la derecha; corresponden a los caracteres hábitat de adultos, hábitat de larvas, tipo de sistema respiratorio y número de segmentos abdominales respectivamente. Abreviaciones: A: acuático, H: holopnéustico, M: metapnéustico, R, ripario, T: terrestre, I: diez segmentos abdominales, II: décimo segmento abdominal reducido.

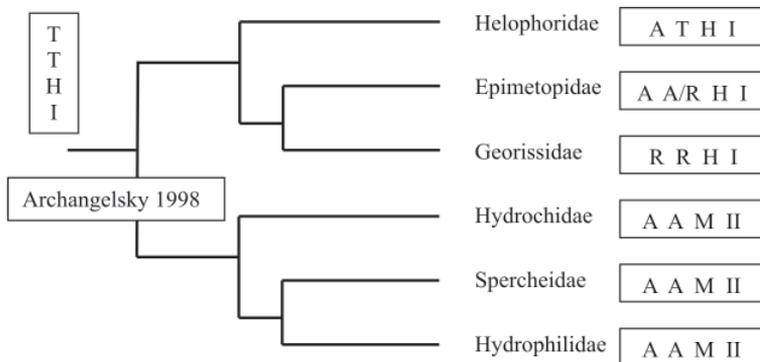


Fig. 3. Cladograma de Archangelsky (1998). Estados ancestrales a la izquierda y terminales a la derecha; corresponden a los caracteres hábitat de adultos, hábitat de larvas, tipo de sistema respiratorio y número de segmentos abdominales respectivamente. Abreviaciones: A: acuático, H: holopnéustico, M: metapnéustico, R, ripario, T: terrestre, I: diez segmentos abdominales, II: décimo segmento abdominal reducido.

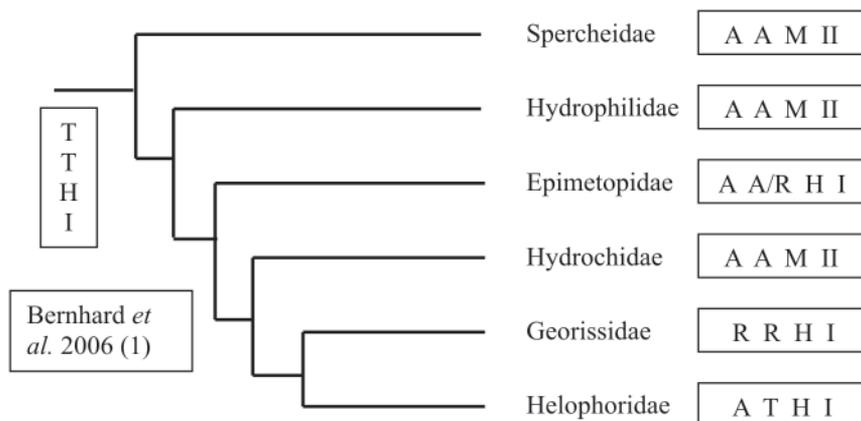


Fig. 4. Cladograma 1 de Bernhard *et al.* (2006). Estados ancestrales a la izquierda y terminales a la derecha; corresponden a los caracteres hábitat de adultos, hábitat de larvas, tipo de sistema respiratorio y número de segmentos abdominales respectivamente. Abreviaciones: A: acuático, H: holopnéustico, M: metapnéustico, R, ripario, T: terrestre, I: diez segmentos abdominales, II: décimo segmento abdominal reducido.

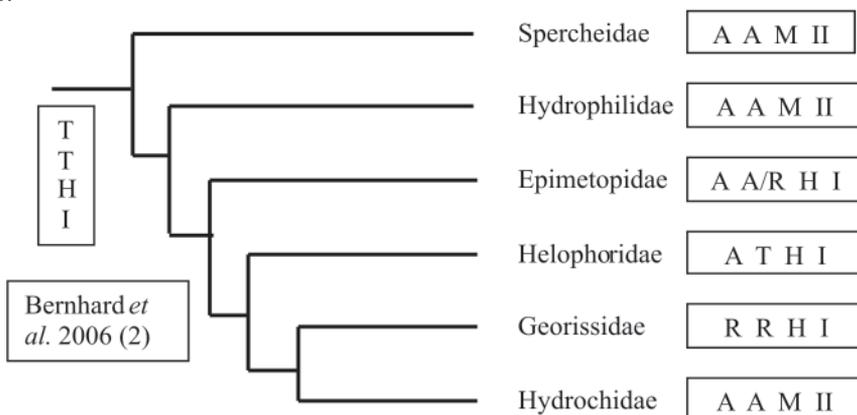


Fig. 5. Cladograma 2 de Bernhard *et al.* (2006). Estados ancestrales a la izquierda y terminales a la derecha; corresponden a los caracteres hábitat de adultos, hábitat de larvas, tipo de sistema respiratorio y número de segmentos abdominales respectivamente. Abreviaciones: A: acuático, H: holopnéustico, M: metapnéustico, R, ripario, T: terrestre, I: diez segmentos abdominales, II: décimo segmento abdominal reducido.

cambio de terrestre a acuático en el ancestro de Hydrophiloidea, un cambio de acuático a ripario en el ancestro del clado Epimetopidae-Helophoridae-Georissidae-Hydrochidae, y luego un cambio de ripario a terrestre en Helophoridae y otro cambio de ripario a acuático para Hydrochidae.

En el caso de considerar las larvas de Epimetopidae como acuáticas, la situación se simplifica, y las cinco hipótesis proponen tres pasos para explicar la secuencia de

cambios de estados. Todas ellas coinciden en un cambio de terrestre a acuático en el ancestro de las larvas de Hydrophiloidea, luego en un cambio de acuático a terrestre en Helophoridae y otro de acuático a ripario en Georissidae (Figs.1-5).

Tipo de sistema respiratorio: De las cinco filogenias propuestas, la más corta en pasos para este carácter es la de Archangelsky (1998), que propone un solo cambio (Fig.

3); la hipótesis de Hansen (1991) postula dos cambios (Fig. 1), mientras que las tres restantes (Beutel, 1994 y las dos de Bernhard *et al.*, 2006) proponen tres cambios (Figs. 2, 4-5). Archangelsky (1998) postula un cambio de sistema holopnéustico a metapnéustico en el ancestro del clado Hydrochidae-Spercheidae-Hydrophilidae, mientras que el resto de las familias mantiene el sistema holopnéustico presente en Histeroidea, el grupo externo. Hansen (1991) propone dos orígenes independientes del sistema metapnéustico, uno en Hydrochidae y otro en el ancestro del clado Spercheidae-Hydrophilidae. Las hipótesis restantes sugieren orígenes independientes del sistema metapnéustico (o bien holopnéustico, según como se mire) en las diferentes familias.

Número de segmentos abdominales:

Este caso es similar al anterior y en parte es debido a que los tipos de sistema respiratorio (holopnéustico y metapnéustico) se correlacionan con el número de segmentos abdominales. Nuevamente la hipótesis de Archangelsky (1998) propone un solo cambio, la de Hansen (1991) postula dos cambios, y las tres hipótesis restantes (Beutel, 1994 y las dos de Bernhard *et al.*, 2006) proponen tres cambios. Las hipótesis de Bernhard *et al.* (2006) pueden explicarse de dos maneras diferentes, pero ambas implican convergencias evolutivas, ya sea de la reducción a nueve segmentos abdominales o bien de la reversión a la condición encontrada en Histeroidea, de 10 segmentos abdominales. Ambas proponen una primera reducción en el número de segmentos abdominales de diez a nueve en el ancestro de Hydrophiloidea, luego una regresión al estado de 10 segmentos abdominales en el ancestro del clado que incluye a Epimetopidae, Hydrochidae y Helophoridae; y una nueva reducción a nueve segmentos en Hydrochidae. Lo mismo ocurre con la propuesta de Beutel (1994). En cambio Hansen (1991) sugiere tan sólo dos reducciones independientes: una en Hydrochidae y la otra en el clado Spercheidae-Hydrophilidae. Finalmente la propuesta de Archangelsky postula una única reducción en el ancestro del clado Hydrochidae-Spercheidae-Hydrophilidae.

DISCUSIÓN

Si bien no se puede favorecer una topología por sobre las otras, lo que sí se puede hacer es, para los caracteres de interés, comparar el poder explicativo de estas hipótesis. Obviamente, debido al alto número de hipótesis filogenéticas que buscan representar y reconstruir la evolución de Hydrophiloidea, es evidente que aún hay mucho trabajo por hacer.

De los cuatro caracteres evaluados se desprenden cinco escenarios evolutivos, si consideramos como dos casos diferentes la cuestión del hábitat de las larvas de Epimetopidae (acuáticas o riparias), que es desconocido. De estos cinco escenarios evolutivos, dos son explicados con el mismo número de pasos por todas las hipótesis presentadas: el hábitat de los adultos y el de las larvas, considerando las de Epimetopidae como acuáticas. Por lo tanto, las discrepancias entre las diferentes hipótesis se centran en la secuencia de cambios de: hábitat de las larvas (con Epimetopidae como riparia), tipo de sistema respiratorio y número de segmentos abdominales. Sin embargo, en el caso de las larvas resulta interesante contrastar (y correlacionar) el tipo de sistema respiratorio con el hábitat de éstas. Las larvas de Helophoridae y Georissidae con sistema holopnéustico, tienen larvas terrestres y riparias respectivamente. A su vez, las familias Hydrochidae, Hydrophilidae y Spercheidae con larvas acuáticas, tienen un sistema respiratorio metapnéustico. Esta información puede tenerse en cuenta para predecir cuál de los hábitats propuestos para Epimetopidae sería más viable. Al hacer esto, se ve que las larvas de Epimetopidae con un sistema respiratorio holopnéustico, tendrían una mayor posibilidad de ser riparias que acuáticas, ya que no presentan especializaciones respiratorias para vivir en el agua. Esto, si bien no está apoyado por observaciones directas, podría aplicarse de manera indirecta para tomar una decisión respecto a un estado de carácter desconocido.

La hipótesis de Hansen (1991) para estos tres caracteres (hábitat de las larvas con las Epimetopidae riparias, tipo de sistema respiratorio y número de segmentos

abdominales) sugiere tres, dos y dos pasos respectivamente. La de Beutel (1994) propone tres pasos para explicar los cambios de cada uno de estos caracteres. Las dos hipótesis presentadas por Bernhard *et al.* (2006) requieren de cuatro pasos para explicar los cambios de hábitat en larvas (con Epimetopidae como riparias), y tres pasos para los otros dos caracteres. Por su parte la hipótesis de Archangelsky (1998) propone dos cambios para explicar el hábitat de las larvas (Epimetopidae riparias) y tan sólo un cambio para los otros dos caracteres. Si consideramos el número total de pasos o cambios para cada una de las hipótesis vemos que, para los tres caracteres (hábitat larval con Epimetopidae riparia, tipo de sistema respiratorio y número de segmentos abdominales) Hansen (1991) propone siete pasos, Beutel (1994) propone nueve pasos, Archangelsky (1998) plantea cuatro pasos y las dos hipótesis de Bernhard *et al.* (2006) postulan 10 pasos.

De las hipótesis aquí presentadas, la de Archangelsky (1998) parecería explicar mejor (más parsimoniosamente) la evolución de caracteres larvales (adaptaciones respiratorias y de morfología abdominal); sin embargo, esto podría explicarse porque esta hipótesis usa un número importante de caracteres larvales (36 de un total de 134). Por su parte, Hansen (1991) sólo utiliza unos 20 caracteres larvales (de un total de 176), la mayoría de ellos tomados de la literatura. La hipótesis de Beutel (1994) se basa en caracteres de la cabeza de adultos y larvas, por lo tanto, los datos de biología y morfología del abdomen y sistema respiratorio no se encuentran incluidos en ese análisis. Finalmente, las dos propuestas de Bernhard *et al.* (2006), al utilizar solamente caracteres moleculares, no tienen en cuenta información de los estados larvales. Hasta ahora no se han conducido estudios que combinen caracteres morfológicos y moleculares, algo que sería importante. Sin embargo, combinar estas diferentes fuentes de caracteres no es cosa fácil, ya que los grupos que han sido secuenciados no siempre son los mismos que para los que se conocen en detalle los estados larvales. Esto hace que un análisis de evidencia total (o simultánea) sea un proyecto prioritario para un futuro cercano.

AGRADECIMIENTOS

Quiero dedicar mi más cálido reconocimiento al Dr. A. O. Bachmann, por «empujarme al agua» en lo que respecta a mis intereses entomológicos y por compartir su entusiasmo y conocimientos conmigo y con un gran número de entomólogos que él inició o formó durante todos sus años de investigación y docencia. También agradezco al Director de la revista, Dr. G. E. Flores y a los Editores Asociados por la invitación a participar de este volumen en homenaje al Dr. Bachmann. Esta es la contribución científica No. 22 del LIESA.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

1. ARCHANGELSKY, M. 1997. Studies on the biology, ecology, and systematics of the immature stages of New World Hydrophiloidea (Coleoptera: Staphyliniformia). *Bull. Ohio Biol. Survey, New Series*, 12: 1-207.
2. ARCHANGELSKY, M. 1998. Phylogeny of Hydrophiloidea (Coleoptera: Staphyliniformia) using characters from adult and preimaginal stages. *Syst. Entomol.* 23: 9-24.
3. ARCHANGELSKY, M. 2004. Higher-level phylogeny of Hydrophilinae (Coleoptera: Hydrophilidae) based on larval, pupal, and adult characters. *Syst. Entomol.* 29(2): 188-214.
4. ARCHANGELSKY, M., R. G. BEUTEL & A. KOMAREK. 2005. Hydrophiloidea. 10, 10.1. Hydrophiloidea, Hydrophilidae. *En: Beutel, R. G. & A. B. Leschen (eds.), Coleoptera, Volume 1: Morphology and Systematics (Archostemata, Adephaga, Myxophaga, Polyphaga partim)*. Handbuch der Zoologie, De Gruyter, Berlin, pp. 157-183.
5. BERNHARD, D, L. SCHMIDT, A. KORTE, G. FRITZSCH, & BEUTEL, R. G. 2006. From terrestrial to aquatic habitats and back again - molecular insights into the evolution and phylogeny of Hydrophiloidea (Coleoptera) using multigene analyses. *Zool. Scripta* 35 (6): 597-606.
6. BEUTEL, R. G. 1994. Phylogenetic analysis of Hydrophiloidea based on characters of the head of adults and larvae (Coleoptera: Staphyliniformia). *Koleopt. Rdsch.* 64: 103-131.
7. BEUTEL, R. G. 1999. Morphology and evolution of the larval head of Hydrophiloidea and Histeroidea (Coleoptera: Staphyliniformia). *Tijdschr. Entomol.* 142(1): 9-30.
8. BEUTEL, R. G. & A. KOMAREK. 2004. Comparative study of the thoracic structures of adults of Hydrophiloidea and Histeroidea with phylogenetic implications. *Org. Divers. & Evol.* 4: 1-34.

9. BEUTEL, R. G. & A. B. LESCHEN. 2005. Phylogenetic analysis of Staphyliniformia (Coleoptera) based on characters of larvae and adults. *Syst. Entomol.* 30: 510-548.
10. CATERINO, M. S., T. HUNT & A. P. VOGLER. 2005. On the constitution and phylogeny of Staphyliniformia (Insecta: Coleoptera). *Mol. Phylogenet. Evol.* 34: 655-672.
11. HANSEN, M. 1991. The hydrophiloid beetles: phylogeny, classification and a revision of the genera (Coleoptera, Hydrophiloidea). *Biol. Skr. Kong. danske Vidensk. Selsk.* 40: 1-367.
12. HANSEN, M. 1997. Evolutionary trends in «staphyliniform» beetles (Coleoptera). *Stenstrupia* 23: 43-86.
13. HANSEN, M. 1999. *World Catalogue of Insects, Vol. 2: Hydrophiloidea (Coleoptera)*. Apollo Books, Stenstrup.
14. HANSEN, M. 2000. Observations on the immature stages of Georissidae (Coleoptera: Hydrophiloidea), with remarks on the evolution of the hydrophiloid egg cocoon. *Invertebr. Taxon.* 14: 907-916.
15. KORTE, A., I. RIBERA, R. G. BEUTEL & D. BERNHARD. 2004. Interrelationships of Staphyliniform groups inferred from 18S and 28S rDNA sequences, with special emphasis on Hydrophiloidea (Coleoptera, Staphyliniformia). *J. Zool. Syst. Evol. Research* 42: 281-288.
16. LAWRENCE, J. F. & A. F. NEWTON. 1995. Families and subfamilies of Coleoptera (with selected genera, notes, references and data on family-group names), *En: Pakaluk, J. & S. A. Slipinski (eds). Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera, Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson*. Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Warszawa, pp. 779-1006.
17. SHEPARD, W. D. 2003. The biology of *Georissus californicus* LeConte (Coleoptera, Hydrophilidae, Georissinae). *Special Bulletin of the Japanese Society of Coleopterology, Tokyo* 6: 121-128.
18. SHORT, A. E. Z. & F. HEBAUER. 2006. World catalogue of Hydrophiloidea – additions and corrections, 1 (1999-2005) (Coleoptera). *Koleopt. Rdsch.* 76: 315-359.