

## HETERO CERIDAE



\***Patricia L. M. TORRES**

\*\***Georgina RODRIGUEZ**

\*\*\***Miguel ARCHANGELSKY**

Laboratorio de Entomología, IBBEA, CONICET-UBA, DBBE-FCEN, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina.

*patricialmtorres@yahoo.com.ar*

\*\*Laboratorio de Entomología, IBBEA, CONICET-UBA, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina.

*georginarodriguez87@gmail.com*

\*\*\*Laboratorio de Investigaciones en Ecología y Sistemática Animal (LIESA), Centro de Investigación Esquel de Montaña y Estepa Patagónica (CIEMEP, CONICET-UNPSJB), Esquel, Chubut, Argentina.

*hydrophilinae@gmail.com*

**Lucía E. CLAPS\***, **Sergio ROIG-JUÑENT\*\*** y **Juan J. MORRONE\*\*\***

Biodiversidad de Artrópodos Argentinos, Vol. 5

\*INSUE-UNT, Argentina.

*lucioclaps@gmail.com*

\*\*IADIZA, CCT CONICET Mendoza, Argentina.

*saroig@mendoza-conicet.gob.ar*

\*\*\*Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, UNAM, México.

*juanmorrone2001@yahoo.com.mx*

## Resumen

La familia Heteroceridae incluye coleópteros semiacuáticos de tamaño pequeño a mediano, conocidos vulgarmente como escarabajos variegados amantes del barro. Es un grupo cosmopolita, con representantes en todos los continentes excepto la Antártida. Están presentes principalmente en el centro y norte de la Argentina, donde adultos y larvas construyen redes de túneles tubulares en la arena o lodo adyacente a cuerpos de agua. Como características morfológicas distintivas los adultos tienen las tibiae anteriores armadas con hileras de espinas robustas y los élitros frecuentemente son maculados. Las larvas son campodeiformes, con cabeza prognata, segmentos torácicos bien desarrollados, primer par de patas cavador y abdomen formado por 10 segmentos, con el último segmento pigopodial. La fauna argentina cuenta con una subfamilia, dos tribus, dos géneros (*Heterocerus* Fabricius y *Tropicus* Pacheco) y 22 especies (cerca del 5% del total mundial). Este capítulo presenta una reseña de los aspectos más salientes de la biología y morfología, y del estado actual del conocimiento sobre esta familia en la Argentina. También se incluye una clave genérica para los adultos de la fauna local.

## Abstract

The family Heteroceridae includes small to medium sized semiaquatic Coleoptera, commonly known as variegated mud-loving beetles. The group is cosmopolitan, with representatives in all continents except Antarctica. They are present in central and northern Argentina, where both adults and larvae construct branched tubular networks of tunnels in the sand or mud near water bodies. As distinctive morphological features, the adults have the front tibiae armed with rows of robust spines, and the elytra are frequently maculate. Larvae are campodeiform, with prognathous head, well developed thoracic segments, fossorial prolegs and 10-segmented abdomen, with the last segment pygopod-like. The Argentinean fauna of Heteroceridae comprises one subfamily, two tribes, two genera (*Heterocerus* Fabricius and *Tropicus* Pacheco) and 22 species (slightly less than 5% of world's total). This chapter presents an overview of the most important aspects of the biology and morphology of heterocerids, and of current knowledge on the family in Argentina. A generic key to adults of the local fauna is also included.

## Introducción

Los heterocéridos, vulgarmente conocidos como escarabajos variegados amantes del barro, son coleópteros semiacuáticos de tamaño pequeño a mediano (2-8 mm), relativamente comunes aunque no muy conspicuos, que habitan en todos los continentes con excepción de la Antártida, aunque son más diversos en regiones tropicales y subtropicales (King & Lago, 2012). Tanto las larvas como los adultos habitan en galerías que construyen en zonas riparias. Sin embargo, muestran grandes capacidades adaptativas ya que han colonizado también algunos ambientes extremos como franjas aledañas a litorales marítimos, áreas montañosas, tundras, salinas y hasta desiertos (Sazhnev,

2020). El modo de vida particular que exhiben (ver abajo) parece haber favorecido una gran uniformidad en su anatomía externa, por lo que a menudo son difíciles de identificar al nivel de especie usando características externas (Charpentier, 1965; King & Lago, 2012).

El primer heterocérido conocido fue descrito como *Dermestes fenestratus* Thunberg, 1784. Pocos años más tarde, Fabricius erigió el género *Heterocerus* Fabricius, 1792 para una especie descrita previamente como *Apate marginatus* Fabricius, 1787. La familia Heteroceridae fue creada por MacLeay en 1825. El trabajo taxonómico más significativo sobre la familia fue publicado por Pacheco (1964), en el cual dividió a los heterocéridos en 19 géneros sobre la base de caracteres de los genitales masculinos. De esta manera, es casi imposible identificar la mayor parte de las hembras a nivel de género, excepto por asociación con los machos (King & Lago, 2012). La posición filogenética de Heteroceridae ha sido objeto de controversia. Estudios basados en caracteres moleculares apoyan su inclusión en Dryopoidea (Hunt *et al.*, 2007). Sin embargo, estudios basados en caracteres morfológicos (Lawrence & Newton, 1995) y moleculares (McKenna *et al.*, 2015) sugieren que la familia es parte de Byrrhoidea. Las relaciones intergenéricas fueron abordadas más recientemente sobre la base de caracteres moleculares (King *et al.*, 2011). Como resultado, la mayor parte de los géneros erigidos por Pacheco (1964) fueron sinonimizados con *Heterocerus* y *Augyles* (King & Lago, 2012).

Actualmente, las Heteroceridae comprenden seis géneros: *Elythomerus* Waterhouse, 1874, *Augyles* Schiødte, 1866, *Micilus* Mulsant & Rey, 1872, *Haraia* García & Jiménez-Ramos, 2020, *Heterocerus* Fabricius, 1792 y *Tropicus* Pacheco, 1964, de los cuales los tres últimos están presentes en América del Sur, y los dos últimos en la Argentina. Litovkin *et al.* (2019) destacan que aún quedan muchos taxones con poca representación de muestreo, que una posible identificación incorrecta de los ejemplares utilizados para los análisis moleculares podría explicar la parafilia de algunos géneros, y que son necesarios más estudios con técnicas moleculares para poder tener un panorama más completo de la sistemática, diversidad y evolución de Heteroceridae.

Un catálogo que trata todos los nombres dentro de la familia y refleja las conclusiones filogenéticas más recientes fue desarrollado por Sazhnev (2022a). Se trata de una herramienta de suma utilidad para quienes estudian esta familia. La clasificación que se sigue aquí (Apéndice 1) está basada en este catálogo. Asimismo, Sazhnev (2022b) elaboró un registro bibliográfico completo de la familia, disponible en internet y de actualización periódica.

## Aspectos biológicos fundamentales

Como característica sobresaliente, tanto los adultos como las larvas construyen redes de túneles tubulares en la arena o lodo adyacente a los cuerpos de agua, tanto lóticos como lénticos, incluyendo hábitats desde dulceacuícolas hasta intermareales (Vanin *et al.*, 2016; Sazhnev, 2018a). Más de una especie puede coexistir en el mismo hábitat (Aguilera *et al.*, 1998), habiéndose identificado hasta cua-

tro (Sazhnev, 2018a). La humedad de los sustratos colonizados varía de 30% a 70% (Kaufmann & Stansly, 1979). Se ha notado que las larvas habitan sectores más cercanos al agua, y por lo tanto más húmedos. Esto probablemente esté relacionado con sus actividades excavatorias menos prominentes que las de los adultos (Sazhnev, 2018a).

Las morfologías de las galerías han sido ilustradas para *Augyles auromicans* (Kiesenwetter, 1851) (Gwynn Silvey, 1935), *Heterocerus freudei* (Pacheco, 1973) (Vanin *et al.*, 1995), *H. pallidus* Say, 1823 (Kaufmann & Stansly, 1979) y *Tropicus bergi* (Grouvelle, 1905) (Trémouilles, 1991). El trabajo más completo sobre la morfología de los túneles fue publicado por Clark & Ratcliffe (1989), y presenta fotografías de alta definición del interior de las galerías de *Heterocerus brunneus* Melsheimer, 1844. Clark & Ratcliffe (1989) confirman la observación de Gwynn Silvey (1935) al respecto de que las galerías de las larvas son de menor diámetro que la de los adultos, pero también mencionan que pueden intersectarse, y que además las larvas producen galerías de pocos centímetros en profundidad por debajo de las galerías donde se desplazan los adultos. Las galerías construidas por las larvas tienen paredes lisas (Fig. 3.4 en Clark & Ratcliffe, 1989), en tanto que aquellas por donde se desplazan los adultos presentan algunas zonas con una serie de estrías. Tales marcas son el resultado del empuje de las tibias espinosas de los adultos que dejan su impronta mientras se desplazan o construyen los tubos (Fig. 2.3 en Clark & Ratcliffe, 1989). Además de presentar hibernáculos para los adultos, en las galerías también se construyen cámaras donde se depositan los huevos en grupos (Kaufmann & Stansly, 1979). En condiciones de laboratorio, un adulto de *H. pallidus* puede construir, en promedio, 16 cm de recorrido de galerías por día, hasta un máximo de 40 cm (Kaufmann & Stansly, 1979).

Los datos fenológicos de las especies neotropicales son escasos. Se ha observado que tanto larvas como adultos de *Heterocerus freudei* pueden encontrarse a lo largo de todo el año, con abundancias mayores en las zonas más cercanas al agua (Vanin *et al.*, 1995). En esta especie, entre 18-32 huevos son enterrados en grupos en el sustrato, a profundidades de 15-30 mm. Kaufmann & Stansly (1979) señalaron que *H. pallidus* coloca 40-60 huevos en cámaras entre 40 y 50 mm por debajo de la superficie, mientras que *A. auromicans* coloca grupos de 10-30 huevos a una profundidad de 20-30 mm (Gwynn Silvey, 1935). Folkerts (1989) observó cuidados parentales sobre los huevos de *Heterocerus collaris* Kiesenwetter, 1851. Hay cinco estadios larvales (Gwynn Silvey, 1935; Kaufmann & Stansly, 1979). La pupación, por su parte, tiene lugar en una celda de barro que la larva madura construye al final de la galería donde habita. Al completar el ciclo, el adulto emerge por un conducto tubular de la celda. Terzani *et al.* (2010) documentaron fotográficamente las celdas de *Heterocerus fenestratus* Thunberg, 1784.

El microhábitat de los heterocéridos puede considerarse inestable debido a que la estructura de sus galerías depende de la humedad del sustrato, y por consiguiente está sometido a una gran presión cuando el nivel de los cuerpos de agua adyacentes varía. En particular, si se producen inundaciones repentinas los adultos emergen a la superficie flotando gracias a la sobrecompensación corporal



**Fig. 1-7.** 1-3, Hábitos en vista dorsal de los géneros argentinos de Heteroceridae: 1, *Tropicus*, adulto; 2, *Heterocerus*, adulto; 3, *Heterocerus*, larva; 4-7, larva de *Heterocerus*: 4, hábito dorsal (porción anterior); 5, cápsula cefálica, vista dorsal; 6, pata protorácica derecha, vista posterior; 7, complejo maxilolabial, vista ventral. Escalas: figs. 1-4: 1 mm; figs. 5-7: 0.2 mm.



que se logra gracias al aire retenido por su pubescencia hidrófuga. Pueden entonces rápidamente volar y reconstruir galerías (y la población) en un sector más alejado de la zona de inundación, lo que no ocurre con el resto de las fases del ciclo de vida (huevos, larvas, pupas) que mueren. Si las inundaciones son más graduales, las larvas también son capaces de moverse hacia zonas donde el sustrato tenga menor saturación de agua. Como técnica de recolección puede emplearse la siguiente metodología: se realiza un lavado de la orilla del cuerpo de agua, mojando las galerías. De esta manera, la superficie de los túneles se desintegra y los adultos y las larvas son arrastrados por la corriente de lavado. Los adultos emprenderán vuelo de inmediato, por lo que se recomienda recolectarlos primero. Para coleccionar las larvas, que quedan flotando en el ambiente disturbado, se pueden emplear pequeñas redes de acuario.

La posición de los heterocéridos en la red trófica de las comunidades riparias fue recientemente resumida por Sazhnev (2018a). Cuando se encuentran en sus galerías, estos insectos pueden ser depredados por aves que escarban en la arena con sus picos, y también por sapos y hasta por otros coleópteros, como cicindélidos o estafilínidos (Vanin *et al.*, 1995; Sazhnev, 2018a). Al ser molestados, muchos adultos emprenden rápidamente el vuelo (Kaufmann & Stansly, 1979; Trémouilles, 1998) y frecuentemente caen al agua donde también son depredados por peces si no logran volar rápidamente (Vanin *et al.*, 1995). Los heterocéridos se orientarían visualmente para el vuelo, utilizando señales del paisaje como ser las diferencias de brillo entre el agua y el horizonte terrestre (Scapini *et al.*, 1993). Los adultos pueden dispersarse por vuelo y suelen ser atraídos a la luz durante la noche, a veces en grandes cantidades. En las trampas de luz su movimiento es muy lento en contraposición al veloz escape de las galerías cuando se los disturba (Trémouilles, 1998).

Con respecto a la alimentación, algunos autores (Kaufmann & Stansly, 1979; Lawrence, 1991; Vanin *et al.*, 1995) han reportado que tanto larvas como adultos se alimentan del barro blando que forma el sustrato donde viven, del cual extraen algas, diatomeas y otros materiales orgánicos. De esta forma, los heterocéridos son detritívoros no selectivos o microfítópagos, que consumen detritos orgánicos junto con el sustrato (Trémouilles, 1998; Sazhnev, 2018a).

Se han reportado especies simbióticas (Nematoda, Acari, Gregarinida, Chalcidoidea y Ascomycota), algunas de ellas parasíticas, de diferentes heterocéridos (Sazhnev, 2018b). Finalmente, más datos bionómicos sobre estacionalidad, comportamiento, oviposición y desarrollo gonadal de la especie neártica *H. pallidus* pueden consultarse en Kaufmann & Stansly (1979).

### Características morfológicas principales

Los hábitos cavadores de adultos y larvas, y las modificaciones morfológicas correlacionadas con estos hábitos, pueden considerarse una sinapomorfía compleja de las especies de la familia (Vanin *et al.*, 2016). Los adultos tienen el cuerpo deprimido y cubierto por una fina pubes-

encia (Figs. 1-2). La longitud total de las especies argentinas se encuentra en el orden de los 4 mm. Generalmente existe dimorfismo sexual, con los machos más cortos y compactos que las hembras. La cabeza es prognata con ojos compuestos pequeños. Antenas con 9-11 antenómeros, últimos 6-7 antenómeros formando maza aserrada. Mandíbulas generalmente grandes, sexualmente dimórficas en muchas especies. Machos de algunas especies de *Heterocerus* presentan formas con mandíbulas típicas, intermedias e hipermandibuladas (Trémouilles 1981, 2002, 2003). Élitros frecuentemente maculados (Fig. 2). Tibias armadas con hileras de espinas robustas en el margen posterior (Figs. 1-2). Producen sonidos con el arco estridulatorio, más distintivo en machos que en hembras, presente en los laterales del primer urosternito visible.

Las larvas (Figs. 3-4) son campodeiformes, subcilíndricas, pubescentes, con la cabeza prognata y algo deprimida al igual que el tórax, que es la región más ancha del cuerpo. Longitud oscila entre dos y 10 mm dependiendo de la especie y el momento del desarrollo. Stemmata bien desarrollados, contándose cinco a cada lado de la cabeza (Fig. 5). Antenas muy cortas, compuestas por tres antenómeros, y mandíbulas simétricas y con ápice bidentado (Fig. 5). Piezas bucales ventrales forman complejo maxilolabial (Fig. 7) con palpos maxilares de tres artejos y palpos labiales de dos artejos. Segmentos del tórax bien desarrollados, con pronoto algo más grande que el mesonoto y metanoto (Fig. 4). Patas compuestas por cinco artejos (Fig. 6), primer par es cavador. Abdomen cilíndrico (Fig. 3), formado por 10 segmentos, con segmento X pigopodial y orientado ventralmente. Pupa elongada, exarata, blanquecina a amarillenta, superficie dorsal cubierta con numerosos estilos o setas, muy abundantes en pronoto y pterotecas. Segmentos abdominales I-VIII con hilera dorsolateral de ocho estilos (seis centrales, largos; dos laterales más pequeños), segmento VIII con dos estilos largos y dos cortos, y segmento IX con dos proyecciones terminales o cercos (Vanin *et al.* 1995). La presencia de numerosos estilos en el dorso de la pupa (habitual también en otras pupas de Coleoptera) podría estar relacionada con eludir el contacto del tegumento del insecto contra las paredes de la cámara pupal, ya que las pupas se posicionan en las mismas sobre su dorso (Kaufmann & Stansly, 1979; Costa & Ide, 2006).

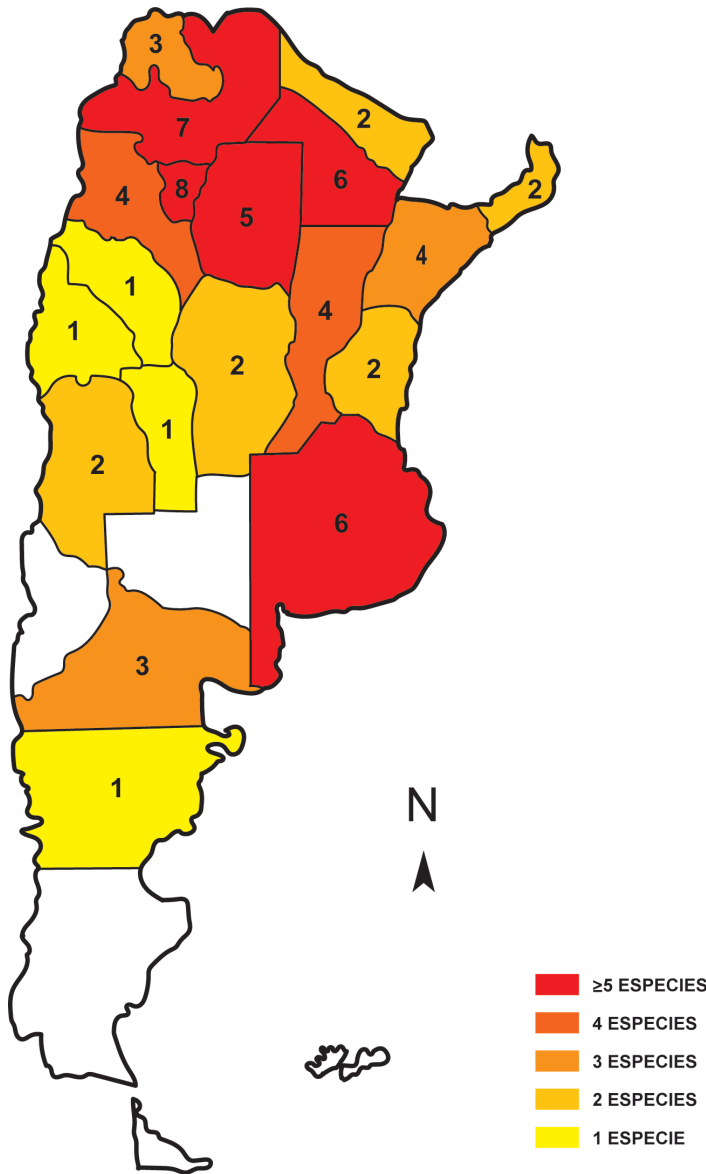
### Clave para los géneros argentinos (adultos)

(Modificada de King & Lago, 2012)

- 1- Longitud total 2,0-3,5 mm; antena compuesta por nueve antenómeros; coloración elitral uniforme, castaño anaranjado o negro, sin un patrón trifasciado (Fig. 1).....  
 ..... *Tropicus*  
 -Longitud total 2,5-7,0 mm; antena compuesta por 11 antenómeros; élitros con patrón trifasciado, al menos vagamente visible (Fig.2).....*Heterocerus*

### Conocimiento de la fauna argentina

Siguiendo la clasificación actual (Sazhnev, 2022a), la familia cuenta con dos subfamilias, seis tribus, seis géneros y 364 especies a nivel mundial. En la Argentina se ha



**Fig. 8.** Biodiversidad de la familia Heteroceridae en la Argentina. Dentro de cada provincia se indica el número de especies registradas.

registrado hasta el momento una subfamilia, dos tribus, dos géneros y 22 especies (cerca de 5% del total mundial; Apéndice 1), distribuidas mayormente en el centro y norte del país (Fig. 8). No obstante, el número de especies actual muy probablemente se incremente en prácticamente todas las provincias si se intensifican las colectas.

La fauna argentina ha sido documentada principalmente por entomólogos extranjeros, siendo pioneros el alemán Eduard Steinheil y el francés Antoine Henri Grouvelle en la segunda mitad del siglo XIX. Ya en el siglo XX, aportaron descripciones o nuevos registros el mexicano Francisco Pacheco, los italianos Alessandro Mascagni y Cinzia Monte, y el checo Stanislav Skalický (Pacheco, 1964; Mascagni, 1993; Mascagni & Monte, 2010; Skalický, 2002, 2003, 2021). El único investigador argentino que ha trabajado en esta familia es Edgardo Trémouilles, aportando descripciones de especies nuevas y tratamientos morfológicos de especies sudamericanas (Trémouilles, 1981, 1992, 1999, 2002, 2003), así como una reseña de la familia para la Argentina (Trémouilles, 1998). La única clave para géneros argentinos fue publicada por Trémouilles *et al.* (1995),

pero los taxones allí incluidos fueron luego sinonimizados: *Efflagiatus* Pacheco, 1964, *Erus* Pacheco, 1964 y *Gradus* Pacheco, 1964 con *Heterocerus* Fabricius, 1792 (King & Lago, 2012). No se han publicado revisiones taxonómicas recientes para las especies argentinas. Sin embargo, dada la gran cantidad de especies descritas en los últimos años en países limítrofes como Chile, Bolivia, Brasil y Paraguay (Mascagni & Monte, 2010; Skalický, 2002, 2003, 2004, 2006, 2008a, b, 2015, 2016, 2017, 2019, 2021) hacen esperable que puedan ocurrir nuevos registros de estas especies, o incluso nuevas especies para la ciencia, al explorar más la fauna de coleópteros acuáticos del norte de la Argentina. El registro argentino más austral para la familia (Chubut) corresponde a *Heterocerus similis* Grouvelle, 1896 (Archangelsky, 2022; este trabajo, Fig. 2). No se conocen citas de Santa Cruz o Tierra del Fuego; sin embargo, debe tenerse en cuenta que la especie más austral de América del Sur, *H. subantarticus* Trémouilles, 1999, descrita de Punta Arenas (Chile), fue recientemente sinonimizada con *H. fenestratus* (Thunberg, 1784), la especie más ampliamente distribuida de la familia (Sazhnev, 2019, 2022a).

La mayor parte del material tipo de las especies argentinas se encuentra depositada en museos del extranjero. No obstante, ejemplares tipo de *Heterocerus bruchi* Grouvelle, 1905, *H. validus* Grouvelle, 1905, y de las especies descritas por Trémouilles (1999) se encuentran depositados en el Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" (MACN) Ciudad Autónoma de Buenos Aires (Bachmann, 2003). Los especímenes de *Tropicus bergi* Grouvelle, 1905 rotulados como tipo en esta institución no están incluidos en la serie original (ver Bachmann, 2003). La colección de heteroceridos del MACN, preparada por Trémouilles, es relativamente numerosa y reúne material interesante. Con respecto a las larvas, no se han publicado hasta el momento descripciones o tratamientos de las especies argentinas, y los trabajos son escasos a nivel mundial.

## Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) por el apoyo para realizar investigaciones en taxonomía y sistemática animal. Se recibió financiamiento de las siguientes entidades: Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (PICT-2017-1177 para PLMT, GR y MA), Universidad de Buenos Aires (UBA-CyT-20020190100240BA para PLMT y GR) y CONICET (PIP 112-200801-01907 para MA).

## Literatura citada

- AGUILERA, P., MASCAGNI, A. & RIBERA, I. 1998. The family Heteroceridae MacLeay, 1825 (Coleoptera, Dryopoidea) in the Iberian Peninsula and the Balearic Islands. *Miscellanea Zoologica* 21: 75-100.
- ARCHANGELSKY, M. 2022. The larval stages of the variegated mud-loving beetle *Heterocerus similis* Grouvell (Coleoptera: Heteroceridae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 81 (4): 21-26.
- BACHMANN, A.O. 2003. A catalog of the types of Gyridae, Halplidae, Noteridae, Dytiscidae, Limnichidae, Elmidae, Dryopidae, Heteroceridae and Scirtidae (Insecta, Coleoptera) deposited in the Museo Argentino de Ciencias Naturales, Buenos Aires. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, nueva serie* 5: 63-71.
- CHARPENTIER, R. 1965. *A monograph of the family Heteroceridae of the Ethiopian region. Chapter III*. Statens Naturvetenskapliga Forskningsrad, Estocolmo.
- CLARK, G.R. & RATCLIFFE, B.C. 1989. Observations on the tunnel morphology of *Heterocerus brunneus* Melsheimer (Coleoptera: Heteroceridae) and its paleoecological significance. *Journal of Paleontology* 63: 228-232.
- COSTA, C. & IDE, S. 2006. Coleoptera. En: Costa, C., Ide, S. & Simonka, C.E. (eds.) *Insectos inmaduros, metamorfosis e identificación. Monografía Tercer Milenio, vol. 5.*, páginas 99-134. Sociedad Entomológica Aragonesa, CYTED-RIBES, Zaragoza.
- FOLKERTS, G.W. 1989. Egg guarding and its significance in the heterocerid beetle, *Dampfius collaris* (Kies.). *Journal of Insect Behavior* 2: 139-141.
- GWYNN SILVEY, J.K. 1935. An investigation of the burrowing inner-beach insects of some fresh-water lakes. *Michigan Academy of Sciences, Arts and Letters* 21: 655-696.
- HUNT, T., BERGSTEN, J., LEVKANICOVA, Z., PAPADOPOULOU, A., ST. JOHN, O., WILD, R., HAMMOND, P.M., AHRENS, D., BALKE, M. et al. 2007. A comprehensive phylogeny of beetles reveals the evolutionary origins of a super-radiation. *Science* 318: 1913-1916.
- KAUFMANN, T. & STANSLY, P. 1979. Bionomics of *Neoheteroceus pallidus* Say (Coleoptera: Heteroceridae) in Oklahoma. *Journal of the Kansas Entomological Society* 52: 565-577.
- KING, J.G. & LAGO, P.K. 2012. The variegated mud-loving beetles (Coleoptera: Heteroceridae) of Mississippi and Alabama, with discussion and keys to the species occurring in the southeastern United States. *Insecta Mundi* 275: 1-53.
- KING, J.G., STARR, J.R. & LAGO, P.K. 2011. Molecular data resolve relationships within Heteroceridae (Dryopoidea: Coleoptera). *Systematic Entomology* 36: 435-445.
- LAWRENCE, J.F. 1991. Order Coleoptera. En: Stehr, F.W. (ed.) *Immature insects, Volume 2*, páginas 144-658. Kendall Hunt Publishing Company, Dubuque, Iowa.
- LAWRENCE, J.F. & NEWTON JR, A.F. 1995. Families and subfamilies of Coleoptera (with selected genera, notes, references and data on family-group names). En: Pakaluk J. & Slipinski S.A. (eds.) *Biology, phylogeny, and classification of Coleoptera: Papers celebrating the 80<sup>th</sup> birthday of Roy A. Crowson*, páginas 779-1006. Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Varsovia.
- LITOVKIN, S.V., SAZHNEV, A.S. & FEDOR, C. 2019. Validation of *Heterocerus heydeni* Kuwert, 1890 based on morphology and DNA barcoding, with notes on the problems of classification of the Heteroceridae (Coleoptera). *Zootaxa* 4614: 160-172.
- MASCAGNI, A. 1993. La collezione eteroceridologica del Carnegie Museum of Natural History di Pittsburgh (U.S.A.), con descrizione di quattro nuove specie (Coleoptera: Heteroceridae). *Opuscula Zoologica Fluminensia* 103: 1-12.
- MASCAGNI, A. & MONTE, C. 2010. Three new species and new records of Heteroceridae from the Neotropical region (Coleoptera: Heteroceridae). *Koleopterologische Rundschau* 80: 159-166.
- MCKENNA, D.D., WILD, A.L., KANDA, K., BELLAMY, C.L., BEUTEL, R.G., CATERINO, M.S., FARNUM, C.W., HAWKS, D.C., IVIE, M.A. et al. 2015. The beetle tree of life reveals that Coleoptera survived end-Permian mass extinction to diversify during the Cretaceous terrestrial revolution. *Systematic Entomology* 40: 835-880.
- PACHECO, F. 1964. *Sistemática, filogenia y distribución de los Heteroceridos de América (Coleoptera: Heteroceridae)*. Monografías del Colegio de Postgraduados, No.1, Escuela Nacional de Agricultura, Chapingo, México, Vol. 1.
- SAZHNEV, A.S. 2018a. On the position of Heteroceridae (Insecta: Coleoptera) in food webs in riparian communities. *Ecosystem Transformation* 1: 1-8.
- SAZHNEV, A.S. 2018b. Symbiotic associations between beetles of family Heteroceridae (Insecta: Coleoptera) and other organisms. *Water Biology* 11: 108-110.
- SAZHNEV, A.S. 2019. A new synonymy of *Heterocerus fenestratus* (Thunberg, 1784) (Coleoptera: Heteroceridae) and its first records for South Hemisphere. *Zootaxa* 4624: 589-592.
- SAZHNEV, A.S. 2020. Beetles of the family Heteroceridae (Insecta: Coleoptera) in extreme environments. *Ecosystem Transformation* 3: 22-31.
- SAZHNEV, A.S. 2022a. Checklist of the Heteroceridae (Insecta, Coleoptera) of the world (ver. 3/01/2022). Distribuido en PDF por Internet. Disponible en DOI: 10.13140/RG.2.2.33704.26885
- SAZHNEV, A.S. 2022b. The variegated mud-loving beetles (Coleoptera: Heteroceridae) of the world. Bibliographic Index. (ver. 2.1) (7/04/2022). Distribuido en PDF por Internet. Disponible en DOI: 10.13140/RG.2.2.22079.71846
- SCAPINI, F., MASCAGNI, A. & SFORZI, A. 1993. Zonal recovery and orientation in respect to various stimuli of *Heterocerus fenestratus* Thunberg, 1784 (Coleoptera, Heteroceridae). *Journal of Insect Physiology* 39: 665-675.
- SKALICKÝ, S. 2002. New species and new records of Heteroceridae from Argentina and Paraguay (Coleoptera: Heteroceridae). *Koleopterologische Rundschau* 72: 169-182.

- SKALICKÝ, S. 2003. New species of Heteroceridae from Argentina, Brazil and Chile (Insecta: Coleoptera). *Mitteilungen des Internationalen Entomologischen Vereins* 28: 1-12.
- SKALICKÝ, S. 2004. *Tropicus migueli* n. sp. from Paraguay. *Mitteilungen des Internationalen Entomologischen Vereins* 29: 11-16.
- SKALICKÝ, S. 2006. New species of Heteroceridae from Bolivia (Coleoptera: Heteroceridae). *Entomological Problems* 36: 85-90.
- SKALICKÝ, S. 2008a. New species of *Tropicus* Pacheco, 1964 from Paraguay and Ecuador (Coleoptera: Heteroceridae). *Entomologica Basiliensis* 30: 27-34.
- SKALICKÝ, S. 2008b. *Tropicus manni* n. sp. from Bolivia. *Mitteilungen des Internationalen Entomologischen Vereins* 33: 17-25.
- SKALICKÝ, S. 2015. *Tropicus kolouseki* sp.n. from Bolivia (Coleoptera: Heteroceridae). *Koleopterologische Rundschau* 85: 239-242.
- SKALICKÝ, S. 2016. New species and new records of *Tropicus* Pacheco, 1964 from Paraguay (Coleoptera: Heteroceridae). *Koleopterologische Rundschau* 86: 213-222.
- SKALICKÝ, S. 2017. New faunistic records of Heteroceridae, mainly from Brazil, with description of a new species of *Heterocer* Fabricius, 1792 (Coleoptera: Heteroceridae). *Koleopterologische Rundschau* 87: 275-281.
- SKALICKÝ, S. 2019. Description of six new species of Heteroceridae (Coleoptera) from Bolivia. *Acta Musei Moraviae, Scientiae Biologicae* 104: 121-137.
- SKALICKÝ, S. 2021. New species and new records of Heteroceridae from Argentina (Coleoptera: Heteroceridae). *Koleopterologische Rundschau* 91: 145-151.
- TERZANI, F., MASCAGNI, A., MONTE, C. & CIANFERONI, F. 2010. Qualche considerazione sulle celle pupali di *Heterocer* fenestratus (Thunberg, 1784) raccolte in Italia Centrale (Coleoptera, Heteroceridae). *Onychium* 8: 14-21.
- TRÉMOUILLES, E.R. 1981. Relaciones morfométricas en machos polimórficos de *Efflagitatus similis* (Grouvelle) (Coleoptera, Heteroceridae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 40: 49-60.
- TRÉMOUILLES, E.R. 1991. Observaciones preliminares bioecológicas en *Tropicus bergi* (Grouvelle) (Coleoptera: Heteroceridae) en el Delta del Paraná. *Biología Acuática* 15: 250-251.
- TRÉMOUILLES, E.R. 1992. La identidad de *Heterocer* bergi Grouvelle 1905 y *Heterocer* bruchi Grouvelle 1905 (Coleoptera, Heteroceridae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 50: 24.
- TRÉMOUILLES, E.R. 1998. Heteroceridae. En: Morrone, J.J. & Coscarón, S. (dirs.) *Biodiversidad de artrópodos argentinos: Una perspectiva biotaxonomica*, páginas. 227-231. Ediciones Sur, La Plata.
- TRÉMOUILLES, E.R. 1999. Descripción de tres nuevas especies de *Heterocer* Fabricius, de América del Sur (Coleoptera, Heteroceridae). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, nueva serie* 1: 103-108.
- TRÉMOUILLES, E.R. 2002. Variabilidad y distribución de cuatro especies sudamericanas de *Heterocer* (Coleoptera, Heteroceridae, Heterocerini). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, nueva serie* 4: 215-223.
- TRÉMOUILLES, E.R. 2003. Polimorfismo de la estructura mandibular en especies sudamericanas de *Heterocer* Fabricius (Coleoptera: Heteroceridae: Heterocerini). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, nueva serie* 5: 113-118.
- TRÉMOUILLES, E.R., OLIVA, A. & BACHMANN, A.O. 1995. Insecta, Coleoptera. En Lopretto, E.C. & Tell, G. (eds.) *Ecosistemas de aguas continentales*, páginas 1133-1195. Ediciones Sur, La Plata.
- VANIN, S.A., COSTA, C. & GIANUCA, N.M. 1995. Larvae of Neotropical Coleoptera XXI.: Description of immatures and ecology of *Efflagitatus freudei* Pacheco, 1973 (Dryopoidea, Heteroceridae). *Iheringia, Série Zoologia* 78: 99-112.
- VANIN, S.A., COSTA, C., IDE, S. & BEUTEL R.G. 2016. Heteroceridae MacLeay, 1825. En: Beutel, R.G. & Leschen, R.A.B. (eds.) *Handbook of Zoology, vol. 4 Arthropoda: Insecta. Part 38. Coleoptera, volume 1 (2nd ed.): Morphology and Systematics (Archostemata, Adephaga, Myxophaga, Polyphaga (partim))*, páginas 612-615. Walter de Gruyter, Berlin y Nueva York.

## Apéndice 1. Géneros y especies de Heteroceridae presentes en la Argentina y su distribución por provincias (Fig. 8). Basado en: Mascagni & Monte (2010), Sazhnev (2022a), Skalický (2002, 2003, 2004, 2008b, 2017, 2021) y Trémouilles (1992, 1998, 1999, 2002, 2003).

### Subfamilia Heterocerinae

#### Tribu Heterocerini

*Heterocer* Fabricius, 1792

*Heterocer* bruchi Grouvelle, 1905. Bs.As., R.N.

*Heterocer* catamarcensis Skalický, 2003. Cm.

*Heterocer* ciliaticollis Steinheil, 1869. Bs.As., Cha., Cs., S.E., S.Fe, Tuc.; Bolivia, Brasil, Paraguay.

*Heterocer* jujuyensis Trémouilles, 1999. Ju.

*Heterocer* kocouri Skalický, 2021. Sal.

*Heterocer* kiesenwetteri Steinheil, 1869. Bs.As., Mza., S.L.

*Heterocer* pachecoi Skalický, 2002. S.E.; Bolivia, Paraguay.

*Heterocer* penai Mascagni & Monte, 2010. Tuc.

*Heterocer* quadricollis Grouvelle, 1905. Tuc.

*Heterocer* reticulatus (Pacheco, 1964). Cha., Fo., S.Fe.

*Heterocer* santacruzensis Trémouilles, 1999. Cm., Sal., Tuc.; Bolivia.

*Heterocer* similis Grouvelle, 1896. Bs.As., Cba., Cha., Cm., Cs., E.R., Fo., Ju., Mnes., Mza., R.N., Sal., S.E., Tuc.; Bolivia, Brasil, Chile, Paraguay, Uruguay, Venezuela.

*Heterocer* validus Grouvelle, 1905. Bs.As.

*Heterocer* woodruffi (Pacheco, 1975). Cha., Ju., R.N., Sal., S.E., Tuc.; Brasil, Bolivia, Paraguay.

*Heterocer* sp. Argentina: L.R.

#### Tribu Tropicini

*Tropicus* Pacheco, 1964

*Tropicus* alcornis Mascagni, 1989. Cs.

*Tropicus* alpachinchensis Skalický, 2002. Cm., L.R., S.J.

*Tropicus* bartolozzii Mascagni, 1994. Ch., Cs., Sal.; Bolivia, Ecuador, Paraguay, Perú.

*Tropicus* bergi Grouvelle, 1905 [= *Tropicus* imperator Pacheco 1964; sinonimia en Trémouilles (1992)]. Bs.As., Ch., E.R., Sal., S.Fe, Tuc.; Bolivia, Brasil, Paraguay.

*Tropicus* milleri Mascagni, 1993. Mnes.; Paraguay.

*Tropicus* sanisidroensis Skalický, 2002. Cs.; Paraguay.

*Tropicus* squamosus Pacheco, 1964. Cba., S.E., S.Fe; Bolivia, Brasil, Paraguay.

*Tropicus* tuberculatus Pacheco, 1964. Ch.; Bolivia, Brasil, Paraguay.

*Tropicus* tucumanensis Pacheco, 1964. Sal., Tuc.; Bolivia.