

**Charles University, Faculty of Science**

**Department of Zoology**

**PhD study program: Zoology**



**Emmanuel Arriaga Varela, MSc.**

**Understanding the biodiversity boom in terrestrial hydrophilid beetles**

-

**Co stojí za evoluční explozí diverzity terestrických vodomilů?**

**Summary of doctoral thesis**

**Supervisor: Martin Fikáček**

**Prague, 2019**



## SUMMARY

The research contained in this thesis explores the phylogenetic systematics, taxonomy, evolution and biogeography of tribe Megasternini (Coleoptera: Hydrophilidae: Sphaeridiinae). Megasternines are an outstandingly diverse group of terrestrial water scavenger beetles with almost 600 described species and probably up to 1,000 species in total. Its species can be found in a wide array of habitats with abundant decaying material like humid leaf litter, dung, rotten cacti, beach wrack, flowers, etc. The specific and ecological diversity as well as their global distribution makes Megasternini an interesting model group for the understanding of processes underlying the diversification, biogeography and evolution of beetles. The scientific part of the thesis contains seven papers: three published, one accepted, one submitted and two manuscripts. **Chapters 1–4** are focused on the taxonomy of selected groups. These chapters aim to cover a variety of cases in terms of biogeography (the Greater Antilles, northern Neotropics, Africa and Southeast Asia), ecology (species associated with leaf litter, dung, flower and rotten cacti) and different taxonomic scenarios. One new extant genus and eight new extant species are described in these chapters. **Chapter 5** is a revision of all known hydrophilid fossils from Baltic amber. I used micro-CT technology in order to observe their morphology otherwise not accessible due to the suboptimal preservation of the specimens. Three new fossil species are described and their systematic relationships discussed. The identity of the only fossils specimen reported as belonging to Megasternini (*Cercyon* sp.) is corrected as a member of the family Phalacridae. The diversification and evolution of ecological preferences in family Hydrophilidae is investigated in **Chapter 6** on the basis of a comprehensive sampling of terrestrial representatives and incorporating the findings from **Chapter 5** for the divergence dating analyses. Megasternini tribe was found to have the most extended increase in diversification in the family. Diversification patterns in terrestrial hydrophilids are linked to their ability to transition between habitats. In **Chapter 7** I present a phylogenetic analyses based on a multigene dataset obtained from an extensive sampling of tribe Megasternini. Our results support the division of Megasternini in two main clades: Oosternina new subtribe and Megasternina. These lineages are diagnosable based on the morphology of male terminalia. Our analyses on the historical biogeography indicate that the hypothermic conditions of the early Eocene allowed the intercontinental dispersion of megasternines in multiple and opposite directions. The climatic changes that occurred during the Eocene seem to have had a differential effect on the diversification patterns in both subtribes.

## SOUHRN

Výsledky obsažené v této disertační práci shrnují výzkum zaměřený na systematiku, taxonomii, evoluční historii a biogeografii tribu Megasternini (Coleoptera: Hydrophilidae: Sphaeridiinae), skupiny vodomilovitých brouků vyznačující se mimořádnou druhovou diverzitou 600 popsáných druhů a ca. 1000 druhů celkem. Zástupci této skupiny obývají široké spektrum habitatů bohatých na rozkládající se materiál, např. listovou hrabanku, mrtvé pletivo kaktusů, mořské řasy naplavené na pobřeží, květy atd. Vysoká druhová a ekologická diverzita a celosvětové rozšíření dělají z tribu Megasternini modelovou skupinu pro studium procesů ovlivňujících diverzifikaci, biogeografii a evoluci brouků, tj. nejúspěšnější skupiny živočichů. Vědecká část této práce obsahuje sedm studií: tři publikované články, jeden akceptovaný k tisku, jeden zaslaný do redakce a dva rukopisy.

**Kapitoly 1-4** jsou zaměřeny na taxonomii vybraných skupin různého rozšíření (Velké Antily, severní neotropy, Afrika a JV Asie) a ekologie (druhy obývající hrabanku, rozkládající se kaktusy a květy). Je popsán jeden nový rod a osm nových druhů. **Kapitola 5** je revizí všech známých vodomilovitých brouků z baltského jantaru. Ke studiu suboptimálně zachovaných kusů, jejichž znaky nejsou dobře viditelné, jsem použil techniku microCT. Jsou popsány tři nové fosilní druhy a je diskutována jejich systematika. Jediná fosilie dříve řazená do tribu Megasternini (*Cercyon* sp.) je přerazena do čeledi Phalacridae. Diverzifikace a evoluce ekologických preferencí v celé čeledi Hydrophilidae je analyzována v **Kapitole 6** na základě reprezentativního vzorku terestrických druhů a s využitím výsledků **Kapitoly 5** k nadatování fylogenetického stromu. Ukazuje, že v tribu Megasternini došlo k nejvyššímu nárůstu diverzifikační rychlosti v celé čeledi. Rozdíly v diverzifikační dynamice terestrických vodomilů jsou spojeny s jejich schopností osídlit nové biotopy. V **Kapitole 7** shrnuji výsledky fylogenetické multi-genové analýzy založené na reprezentativním vzorku tribu Megasternini. Ty ukazují, že tribus Megasternini se dělí na dva základní subtriby, Oosternina a Megasternina, jejichž zástupce je možné rozeznat i podle morfologie samčích terminálií. Analýza historické biogeografie ukazuje, že teplé klima na začátku eocénu umožnilo obousměrnou disperzi mezi kontinenty. Klimatické změny během eocénu měly pravděpodobně odlišný vliv na diverzifikační dynamiku v každém podtribu.

## PAPERS AND MANUSCRIPTS INCLUDED IN THE PhD THESIS

### Chapter 1

**Title: A review of the *Cercyon* Leach (Coleoptera, Hydrophilidae, Sphaeridiinae) of the Greater Antilles (Published paper)**

**Emmanuel Arriaga-Varela, Matthias Seidel, Albert Deler-Hernández, Victor Senderov & Martin Fikáček (2017) *Zookeys*, 681, 39-93.**

[EN]

Ten species were recognized, including five new ones endemic to a single island, four to La Hispaniola and one to Jamaica. Two introduced species from the Old World are recorded. Three of the new species from La Hispaniola are part of the *Cercyon gimmeli* species group, a lineage of coprophagous beetles whose adults can be distinguished through comparison of male genitalia and molecular markers such as mitochondrial cytochrome oxidase I. To complicate things, species of this group are partially sympatric and can be found in the same piece of excrement. Larvae of two species, *C. taino* sp. nov. (*C. gimmeli* group) and *C. insularis* Chevrolat were associated to adults using COI sequences. Described larvae shows previously unknown morphological features.

[CZ]

Rozlišili jsme 10 druhů rodu *Cercyon* vyskytujících se na Velkých Antilách, včetně pěti druhů endemických pro daný ostrov (čtyři pro Hispaniolu a jeden pro Jamajku). Dva druhy jsou zatažené ze Starého světa. Tři nové druhy z Hispanioly jsou součástí druhové skupiny *C. gimmeli*, jejíž dospělci jsou odlišitelní pouze podle morfologie samčích genitálií a pomocí molekulárních markerů. Situace je komplikována i tím, že druhy jsou částečně sympatrické a mohou se spolu vyskytovat v tom samém exkrementu. Larvy dvou druhů, *C. taino* sp. nov. (skupina *C. gimmeli*) a *C. insularis* Chevrolat byli asociovány s dospělci pomocí sekvencí *col*. Tyto larvy vykazují některé dříve neznámé stavy znaků.

### Chapter 2

**Title: A new genus of coprophagous water scavenger beetle from Africa (Coleoptera, Hydrophilidae, Sphaeridiinae, Megasternini) with a discussion on the *Cercyon* subgenus *Acycreon* (published paper)**

**Emmanuel Arriaga-Varela, Matthias Seidel & Martin Fikáček, 2018. *African Invertebrates*, 59, 1-23.**

[EN]

The morphology of the *Cercyon* (*Acycreon*) subgenus is reviewed. The particular morphological features of African coprophagous species *Cercyon* (*Acycreon*) *pulsatus* justifies the description of a new taxon, *Evanesternum* gen. nov., to accommodate it on the basis of unique mesoventrite and genital segment. The subgenus *Acycreon* was raised for species with mesoventral plate declined anteriorly; comparison of remaining species in subgenus *Acycreon* suggest the taxon is very likely not monophyletic.

[CZ]

Revidovali jsme morfologické znaky druhů podrodu *Cercyon* (*Acycreon*). Druh *Cercyon* (*Acycreon*) *pulsatus* se výrazně liší od ostatních studovaných zástupců morfologií mesoventra a genitálií, a byl proto přesunut do nového rodu *Evanesternum* gen. nov. Podrod *Acycreon* byl původně vyčleněn pro druhy s vpředu klesající mesoventrální destičkou, ale naše studie ukázala, že tento taxon není velmi pravděpodobně monofyletický.

### Chapter 3

**Title: Review of the flower-inhabiting water scavenger beetle genus *Cycreon* (Coleoptera, Hydrophilidae), with descriptions of new species and comments on its biology** (*published paper*)

**Emmanuel Arriaga-Varela**, Sin Yeng Wong, Alexander Kirejshuk, and Martin Fikáček (2018) *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, 65, 99-115.

[EN]

Southeast Asian genus *Cycreon* was previously known from two historical specimens. We described two new species and one new subspecies based on abundant recently collected material mainly obtained during the survey of pollinators and visitor of Araceae inflorescences. Field observations and mid gut contents indicate that *Cycreon* specimens feed on organic material including pollen of the host plant and probably contribute to the pollination of a variety of species.

[CZ]

Rod *Cycreon* obývající jihovýchodní Asii byl původně znám ze dvou historických kusů. Na základě nově nasbíraného materiálu, shromážděného zejména v rámci studia opylovačů áronovitých rostlin, jsme popsali dva nové druhy a jeden nový poddruh. Terénní pozorování a analýza obsahu střeva ukázala, že druhy rodu *Cycreon* se živí organickými zbytky hostitelské rostliny včetně pylu, a pravděpodobně přispívají k opylování některých druhů.

### Chapter 4

**Title: Water scavenger beetles in rotten cacti: A review of *Agna* with the description of a new species from Mexico (Coleoptera: Hydrophilidae: Sphaeridiinae)** (*accepted manuscript*)

**Emmanuel Arriaga-Varela**, Jesús Cortés-Aguilar, Martin Fikáček. (*Accepted*). *Revista Mexicana de Biodiversidad*

[EN]

The Rotten cacti specialist genus *Agna* Smetana is reviewed. Three species are recognized including a new one from central and southern Mexico. A summary of all known hydrophilids associated to decaying stems of family Cactaceae is presented, including new distribution records.

[CZ]

Je revidován rod *Agna* specializovaný na rozkládající se tkáň kaktusů. Rozeznali jsme tři druhy, včetně jednoho nového druhu ze středního a jižního Mexika. Uvádíme rovněž souhrn všech známých druhů vodomilovitých brouků asociovaných s kaktusy, včetně několika nových údajů o jejich rozšíření.

### Chapter 5

**Title: Micro-CT reveals hidden morphology and clarifies the phylogenetic position of Baltic amber water scavenger beetles (Coleoptera: Hydrophilidae)** (*submitted manuscript*)

**Emmanuel Arriaga-Varela**, Adam Brunke, Jennifer C. Girón, Karol Szawaryn, Jana Bruthansová and Martin Fikáček.

[EN]

All available hydrophid fossil embeded in amber from the Baltic region were scanned using micro-CT technology in order to examine their morphology. Micro-CT scans allowed us to see characters not visible under conventional tools in detail. Three species are described in genera *Crenitis*, *Anacaena* (Chaetarthrinae) and *Helochares* (Acidocerinae). Only known fossil Megasternine, *Cercyon* sp. (Kubisz 2002), was examined and we discovered it really belong in family Phalacridae.

[CZ]

Pomocí techniky micro-CT jsme studovali všechny dostupné kusy vodomilovitých brouků z baltského jantaru. Micro-CT bylo použito pro zobrazení znaků, které by běžnými metodami nebyly viditelné. Jsou popsány tři nové druhy v rodech *Crenitis*, *Anacaena* (oba Chaetarthriinae) a *Helochares* (Acidocerinae). Jediný známý zástupce tribu Megasternini, *Cercyon* sp., patří dle našeho pozorování do čeledi Phalacridae, a nikoliv do čeledi Hydrophilidae.

## Chapter 6

### Phylogeny, habitat shifts and diversification of terrestrial water scavenger beetles (Hydrophiloidea: Hydrophilidae) (*unpublished manuscript*)

Emmanuel Arriaga-Varela, Vít Sýkora, Hamid Ghanavi, Matthias Seidel & Martin Fikáček

[EN]

We assembled a multigene dataset of 236 hydrophilid taxa, including the most comprehensive sampling of terrestrial hydrophilids. The time tree was calibrated with a set of eight fossils including the changes and additions from Chapter 5. We reconstructed the ancestral states for the evolution of habitat preferences between 12 different options. Leaf litter was found to be the ancestral condition of the MRCA of the terrestrial clade (Cylominae + Sphaeridiinae) and for all of their main tribal lineages except the two with the least diversity, Sphaeridiini and Protosternini. The branch specific diversity was estimated. Megasternini was corroborated as showing the most extendend increase in diversification in the family. This increase is, however, more accentuated in the *Cercyon* group of genera. Additional shifts were found in particular lineages in Hydrophyliinae (*Limnoxenus*), Cylominae (New Zealand genera *Cyloma*, *Adolopus* and *Rygmodus*) and Coelostomatini (*Phaenonotum*). These shifts can be explained by the colonization of insular environments that likely promoted their ecological and taxonomical diversification. The increase in diversification rate in Megasternini is likely linked to a wider array of colonized habitats.

[CZ]

Sestavili jsme více-genový dataset 236 druhů vodomilovitých brouků včetně reprezentativního vzorku terestrických skupin. Fylogenetický strom byl datován pomocí osmi vybraných fosilií včetně těch studovaných v kapitole 5. Na základě známých bionomických údajů dnešních vodomilů, které jsme rozdělili do 12 kategorií, jsme rekonstruovali ancestrální stavy a evoluci habitatových preferencí u této čeledi. Listová hrabanka byla rekonstruována jako původní habitat pro společného předka podčeledí Cylominae a Sphaeridiinae a pro předka všechny tribů s výjimkou těch nejméně početných (Protosternini, Sphaeridiini). XXX. Tribus Megasternini vykazuje nejvyšší nárůst diverzifikační rychlosti v celé čeledi, tento nárůst je více patrný u skupiny rodů kolem rodu *Cercyon*. Výrazně vyšší diverzifikační rychlost vykazovali také některé linie podčeledi Hydrophilinae (*Limnoxenus*), Cylominae (novozélandské *Cyloma*, *Adolopus* a *Rygmodus*) a Coelostomatini (*Phaenonotum*), u nichž lze nárůst vysvětlit kolonizací ostrovů s pravděpodobnou následnou ekologickou a taxonomickou radiací. Nárůst diverzifikační rychlosti u tribu Megasternini je pravděpodobně zapříčiněn tím, že zástupci této skupiny obývají širší spektrum habitatů než příbuzné skupiny.

## Chapter 7

**Title: Molecular phylogeny of terrestrial water scavenger beetle tribe Megasternini (Hydrophilidae: Sphaeridiinae) reveals repeated and bidirectional continental interchange during the Eocene (*unpublished manuscript*)**

**Emmanuel Arriaga-Varela** and Martin Fikáček

[EN]

The phylogenetic relationships of members of tribe Megasternini are investigated on the basis of a multigene dataset obtained from extensive taxonomic sampling. Our results support the division of Megasternini in two main clades: Oosternina new subtribe and Megasternina. These lineages are diagnosable based on the morphology of male terminalia. Twelve clades are recognized, nine in Megasternina and three in Oosternina, and their morphological patterns discussed. Our analyses on the historical biogeography indicate that the hypothermic conditions of the early Eocene allowed the intercontinental dispersion of megasternines in multiple and opposite directions. The climatic changes that occurred during the Eocene seem to have had a differential effect on the diversification patterns in both subtribes.

[CZ]

Na základě více-genového datasetu a taxonomicky reprezentativního výběru taxonů jsme provedli analýzu fylogenetických vztahů uvnitř tribu Megasternini. Výsledky ukazují na rozdělení tohoto tribu na dvě hlavní linie: nový podtribus Oosternina a podtribus Megasternina. Obě skupiny jsou diagnostikovány na základě morfologie samčích terminálií. Rozeznali jsme 12 velkých kládů (9 v podtribu Megasternina, tři v podtribu Oosternina), jejichž morfologické znaky jsou diskutovány. Analýza historické biogeografie této skupiny ukázala, že teplé a vlhké klima v raném eocénu umožnilo oboustrannou mezikontinentální výměnu faun u několika linií. Klimatické změny v eocénu měly pravděpodobně odlišný dopad na diverzifikační dynamiku v obou podtribech.



## CURRICULUM VITAE

**Born:** July 15<sup>th</sup>, 1984 in Guadalajara, Mexico

### Education

**2007:** BSc. in Biology at University of Guadalajara, Guadalajara, Mexico.  
Graduation by scientific publication: "A synopsis of the Endomychidae (Coleoptera: Cucujoidea) of México".

**2012:** MSc. in Biology (Systematics) at National Autonomous University of Mexico.  
MsC thesis: "Revision of the genus *Stenotarsus* Perty, 1832 (Coleoptera: Endomychidae) of Mexico".

### Current positions

**Since 2015:** PhD student in Zoology at Charles University, Prague, Czechia.

**Since 2015:** Associated researcher, National Museum, Entomology Department, Prague, Czechia.

### Professional experience

**2014 – 2015:** High school teacher, subjects: biology, ecology and chemistry. Instituto Terranova. Ajijic, Mexico.

**2012 – 2014:** Research assistant in the project "Biodiversity and function of riparian ecosystems in a fragmented landscape". Instituto de Ecología A.C. – CONACYT, Xalapa, Mexico.

**2012 – 2013:** Research assistant in the project "Ecological Patterns and social perception of biodiversity of the city of Xalapa: A multidisciplinary approach. Phases I and II" Instituto de Ecología A.C. – CONACYT, Xalapa, Mexico.

**2011 – 2014:** Wildlife specialist on vertebrates and vascular plants surveys for environmental impact studies for Evolve Acuambiental and Roberto Maciel Flores y Asociados consulting firms. Jalisco, Mexico.

**2007:** Entomologist in project: "Study and Faunistic Inventory on the site of Arcediano, Jalisco", for the company "ASME Asesoría Ambiental". Jalisco, Mexico.

### Publications

[18] **Arriaga-Varela, E.**, Cortés-Aguilar, J. and Fikáček, M. *Accepted*, Water scavenger beetles in rotten cacti: a review of *Agna* with the description of a new species from Mexico (Coleoptera: Hydrophilidae: Sphaeridiinae). *Revista Mexicana de Biodiversidad*.

[17] **Arriaga-Varela, E.**, Tomaszewska, W. and Fikáček, M., 2019. A New Genus of Endomychinae (Coleoptera: Endomychidae) from the Neotropics with Unusual Mouthparts. *Neotropical*

*Entomology*, 48(2), pp.290-301.

- [16] Seidel, M., **Arriaga-Varela, E.** and Sousa, R., 2018. Catalogue of the Incini with the description of the first *Archedinus* species from Honduras (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae). *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae*, 58(2), pp.389-405.
- [15] **Arriaga-Varela, E.**, Wong, S.Y., Kirejtshuk, A. and Fikáček, M., 2018. Review of the flower-inhabiting water scavenger beetle genus *Cycreon* (Coleoptera, Hydrophilidae), with descriptions of new species and comments on its biology. *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, 65, 99-115.
- [14] **Arriaga-Varela, E.**, Tomaszewska, W., Huo, L. and Seidel, M. 2018. On Neotropical Merophysiinae with descriptions of a new genus and new species (Coleoptera, Endomychidae). *ZooKeys*, 736: 1-41.
- [13] **Arriaga-Varela, E.**, Seidel, M., Fikáček, M. 2018. A new genus of coprophagous water scavenger beetle from Africa (Coleoptera, Hydrophilidae, Sphaeridiinae, Megasternini) with a discussion on the *Cercyon* subgenus *Acycreon*. *African Invertebrates*, 59(1): 1-23.
- [12] **Arriaga-Varela, E.**, Seidel, M., Deler-Hernández, A., Senderov, V. and Fikacek, M. 2017. A review of *Cercyon* Leach (Coleoptera, Hydrophilidae, Sphaeridiinae) of the Greater Antilles. *ZooKeys*, 681: 39-93
- [11] Toussaint E. A. F., Seidel M., **Arriaga-Varela E.**, Hájek J., Král D., Sekerka L., Short A. E. Z. and Fikáček M. 2017. The peril of dating beetles. *Systematic Entomology*, 42(1): 1-10.
- [10] **Arriaga-Varela, E.** and Tomaszewska, W. 2016: *Hylaperdina squamosa*, a new species of Neotropical Lycoperdininae (Coleoptera, Endomychidae) from Brazil. *Zootaxa*, 4161(4): 567–572.
- [9] Seidel M., **Arriaga-Varela, E.** and Fikacek M. 2016. Establishment of Cylominae Zaitzev, 1908 as a valid name for the subfamily Rygmodinae Orchymont, 1916 with an updated list of genera (Coleoptera: Hydrophilidae). *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae*, 56(1): 159-165.
- [8] **Arriaga-Varela, E.** and Escobar, F. 2014. *Electribius relictus*, a new extant species of Armatopodidae (Coleoptera: Elateroidea) from Veracruz, Mexico. *Zootaxa*, 3895 (2): 292-296.
- [7] Arce-Pérez, R., **Arriaga-Varela, E.**, Cifuentes-Ruiz, P. and Escobar, F. 2014. Rediscovery of the genus *Ersachus* Erichson in Veracruz, Mexico, with a description of the female of *Ersachus erichsonianus* Sharp (Coleoptera: Byrrhoidea: Limnichidae). *Coleopterists Bulletin*, 68(4): 765-769.
- [6] **Arriaga-Varela, E.**, Aguilar-López, J. L. and Rivera-Gasperín, S. L. 2014: A new record of *Dialithus magnificus* Parry (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae: Trichiini) in Mexico. *Dugesiana*, 21(1): 31-32.
- [5] **Arriaga-Varela, E.**, Tomaszewska K. W. and Shockley F. W. 2014. Two new species of *Epipocus* (Coleoptera: Endomychidae) from Mexico and Costa Rica, with a discussion on species groups in *Epipocus*. *Canadian Entomologist*, 147(2): 148-157.
- [4] **Arriaga-Varela, E.** 2013. Primer registro para México de *Anidrytus guatemalae* Arrow, 1920 (Coleoptera: Endomychidae: Epipocinae) con comentarios sobre la variación de coloración. *Dugesiana*, 20(1): 47-48.
- [3] **Arriaga-Varela, E.**, Zaragoza-Caballero, S., Tomaszewska, K. W. and Navarrete-Heredia J. L.

2013. Preliminary review of the genus *Stenotarsus* Perty (Coleoptera: Endomychidae) from México, Guatemala and Belize, with descriptions of twelve new species. *Zootaxa*, 3645: 1-79.

- **Arriaga-Varela, E.** and Shockley, F. W. 2010. New records of the Neotropical handsome fungus beetle genus *Ephebus* Gerstaecker (Endomychidae: Epipocinae) from Mexico and Costa Rica. *Dugesiana*, 17(2): 209-211.

- **Arriaga-Varela, E.**, Tomaszewska K. W. and Navarrete-Heredia J.L. 2007. A synopsis of Endomychidae (Coleoptera: Cucujoidea) of México. *Zootaxa*, 1594: 1-38.





