UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA

FACULTAD DE CIENCIAS - PEDECIBA

ÁREA BIOLOGÍA- SUBÁREA ZOOLOGÍA

TESIS DE MAESTRÍA

Paleoentomofauna del Pérmico temprano en Uruguay

Viviana Calisto

Directora de tesis: Dra. Graciela Piñeiro

Co-director de tesis: Dr. Enrique Morelli

TRIBUNAL

Presidente: Dr. Claudio Gaucher

Vocales: Dra. Ana Verdi y Dra. Patricia González Vainer

Diciembre, 2018

ÍNDICE

RESUMEN 4

ABSTRACT 5

ÍNDICE DE FIGURAS 7

CAPÍTULO 1 11

INTRODUCCIÓN 11

a. Los primeros insectos fósiles 11

b. Preservación de los insectos fósiles 12

c. Caracterización de la Formación Mangrullo 14

d. Registros de insectos fósiles en Uruguay 16

HIPÓTESIS 18

OBJETIVO GENERAL 18

OBJETIVOS ESPECÍFICOS 18

MATERIALES Y METODOLOGÍAS 19

a. Materiales 19

b. Área de estudio y colecta 19

c. Fotografías y diagramación 22

CAPÍTULO 2 - BLATTARIA 23

Antecedentes de Blattaria 23

Material de estudio 25

Resultados 25

Sistemática Paleontológica 25

Diagnosis del nuevo género 25

Descripción 26

Discusión 28

Conclusiones para el espécimen 1 34

CAPÍTULO 3 - COLEOPTERA 36

Antecedentes de Coleoptera 36

Material de estudio 38

Resultados 39

Sistemática Paleontológica 39

Descripción 39

ÍNDICE

Discusión..... 41

Conclusiones para el espécimen 2..... 46

CAPÍTULO 4 - GLOSSELYTRODEA..... 47

Antecedentes de Glosselytrodea 47

Material de estudio..... 48

Resultados..... 48

Sistemática Paleontológica..... 48

Diagnosis del nuevo género..... 49

Descripción..... 49

Discusión..... 51

Conclusiones para LA NUEVA ESPECIE N° 3..... 56

CAPÍTULO 5 - PERMOPSOCIDA..... 57

Antecedentes de Permopsocida..... 57

Material de estudio..... 59

Resultados 59

Sistemática Paleontológica..... 59

Diagnosis del nuevo género..... 59

Descripción..... 60

Discusión..... 62

Conclusiones para LA NUEVA ESPECIE N° 4..... 67

CAPÍTULO 6 - MECOPTERA 68

Antecedentes de Mecoptera..... 68

Material de estudio..... 69

Resultados 70

Sistemática Paleontológica..... 70

Diagnosis del nuevo género 70

Descripción..... 70

Discusión..... 72

Conclusiones para LA NUEVA ESPECIE N°5..... 77

CAPÍTULO 7 - CONCLUSIONES FINALES..... 78

AGRADECIMIENTOS..... 81

BIBLIOGRAFÍA..... 82

RESUMEN

El objeto de estudio de esta tesis es la determinación taxonómica de los insectos fósiles recolectados en la Formación Mangrullo (Dpto. Cerro Largo), la cual representa un antiguo *Konservat-Lagerstätte* del Paleozoico superior, y así explorar la diversidad de insectos que integran el ecosistema del Pérmico temprano de Uruguay. Los materiales fueron fotografiados, estudiados bajo el microscopio estereoscópico, y dibujados con el programa Adobe Illustrator para su posterior identificación. Los especímenes estudiados de insectos fueron identificados como pertenecientes a los órdenes: **Blattaria, Coleoptera, Glosselytrodea, Permopsocida** y **Mecoptera, y constituyen los primeros registros fósiles de esos órdenes para Uruguay**. De los cinco materiales de estudio, se llegó a determinar cuatro nuevos géneros y especies, todas especies extintas en la actualidad. Es importante destacar que la diversidad de insectos en la Formación es relativamente alta, aunque se recolectó un ejemplar fósil por cada orden mencionado. Dado que la preservación de estructuras tan delicadas como las alas de insectos se hace dificultosa, se necesitará realizar futuras salidas de campo y una exhaustiva búsqueda en los niveles portadores de insectos para determinar su abundancia.

El espécimen de **Blattaria**, corresponde a un nuevo género y especie denominada *Barona arcuata* que comparte caracteres con taxones carbonífero-pérmicos de China, Brasil y Argentina. La morfología similar entre estas especies, podría sugerir una datación dentro del Pérmico más temprano.

El espécimen de **Protocoleoptera** (Insecta: Coleoptera) ha sido asignado a la familia Permocupedidae al igual que otros registros de la región. Es una de las especies de permocupédido más antiguas, ya que esta familia está integrada principalmente por coleópteros del Pérmico medio a tardío de Rusia. Una asignación taxonómica completa y definitiva es imposible pues carecemos

del extremo apical del élitro. Se precisa de posteriores hallazgos de este espécimen para concretar su precisa asignación taxonómica.

Glosselytrodea y **Permopsocida** corresponden a dos órdenes de insectos extintos en la actualidad. La nueva especie de Glosselytrodea comparte caracteres diagnósticos con insectos del Pérmico de Francia y Rusia. Mientras que el permosócido comparte caracteres diagnósticos con insectos del Pérmico temprano de Kansas. **Mecoptera** es un orden actualmente presente en Uruguay, el fósil recolectado muestra mayores afinidades con los taxones más basales del Pérmico, y es asignado a una familia extinta, y a un nuevo género y especie.

Los insectos de la Fm. Mangrullo se relacionan principalmente con representantes carbonífero-pérmicos de: Brasil, Argentina, Rusia, Francia, Estados Unidos y China aportando evidencia del supercontinente Pangea. Las cinco especies estudiadas corresponden a los registros de insectos más antiguos para Uruguay y la región.

ABSTRACT

The goal of this thesis is determining the fossil insects collected in the Mangrullo Formation (Cerro Largo Department), which represents an ancient Konservat-Lagerstätte of late Paleozoic, and thus explore the diversity of fossil insects that make up the early Permian ecosystem of Uruguay. The materials were photographed, studied in the laboratory with the stereoscopic microscope, and were drawn with the Adobe Illustrator program for later identification. The studied specimens of insects were identified as belonging to the orders: Blattaria, Coleoptera, Glosselytrodea, Permopsocida and Mecoptera, and constitute the first fossil records of these insect orders for Uruguay. Of the five study materials, four new genera and species of insects were determined, all extinct species at present. It is important to note the high diversity of insects in the Mangrullo Formation but only one

specimen was collected for each order mentioned. So, future field trips and exhaustive searches are required to determine their abundance.

The specimen of **Blattaria** corresponds to a new genus and species named *Barona arcuata*, which shares characters with Carboniferous-Permian species from China, Brazil and Argentina. The similar morphology among these species, could suggest a more earlier dating for the levels of the Mangrullo Formation.

The specimen of **Protocoleoptera** (Insecta: Coleoptera) has been assigned to the family Permocupedidae, as other records in the region, but it is one of the oldest representatives of Permocupedidae, which is composed mainly of beetles of the middle-late Permian of Russia. A complete and final taxonomic assignment is impossible because we lack the apical end of the elytra. Later finds of similar fossils are needed to complete its precise taxonomic assignation.

Glosselytrodea and **Permopsocida** are 2 extinct orders of insects. The new species of Glosselytrodea shares diagnostic characters with Permian insects from France and Russia, and the Permopsocida shares diagnostic characters with insects of the early Permian of Kansas. **Mecoptera** is an order present in Uruguay, the fossil collected shows greater affinities with the basal most taxa from the Permian, and is assigned to an extinct family, and a new genus and species.

The insects of the Fm. Mangrullo are mainly related to Carboniferous-Permian representatives from Brazil, Argentina, Rusia, Francia, United States and China providing evidence of the existence of the Pangea supercontinent. The five species studied correspond to the oldest insect records for Uruguay and the region.

INDICE DE FIGURAS

Figura 1. Perfil estratigráfico de la Formación Mangrullo. Tomado y modificado de Piñeiro et al., 2012b…….15

Figura 2. Diseño de las impresiones alares de: (A) *Paracicadopsis mendezalzolai*. (B) *Perlapsocus formosoi* (Tomado de Piñeiro, 2008) 17

Figura 3. Posición geográfica de la Estancia "El Barón" (asterisco rosado) correspondiente a la Fm. Mangrullo en el Dpto. de Cerro Largo (Tomado de: Piñeiro et al., 2012a) …… 20

Figura 4. (A) Fotografías de los depósitos de Mangrullo donde los insectos fueron recolectados: (1) la flecha blanca indica el nivel donde se recolectaron los fósiles FC-DPI 8710 y FC-DPI 4597; (2) la flecha violeta indica los niveles de fósiles de insectos muy fragmentados; (3) la flecha roja indica los niveles donde se hallaron los fósiles: FC-DPI 8722, FC-DPI 8723 y FC-DPI 8724. (B) Sección estratigráfica de la localidad Mangrullo donde los fósiles de insectos fueron hallados. (Tomado y modificado de: Piñeiro et al., 2012 b)……..21

Figura 5. Diseño alar de Odonatoptera. Terminología: C, Costa; CA, Costa Anterior; CP, Costa Posterior; Sc, Subcosta; ScA Subcosta Anterior; ScP Subcosta Posterior; RA, Radial Anterior; RP, Radial Posterior; MA, Mediana Anterior; MP, Mediana Posterior; CuA, Cubital Anterior; CuP, Cubital Posterior; AA, Anal Anterior; AP, Anal Posterior; JA, Jugal Anterior; JP, Jugal Posterior (Tomado de Kukalová-Peck, 2008)……..22

Figura 6. FC-DPI 8710 *Barona arcuata* Holotipo. Dibujo esquemático del diseño alar. Terminología: C, Costa; Sc, Subcosta; RA, Radial Anterior; RP, Radial Posterior; MA, Mediana Anterior; MP, Mediana Posterior; CuA, Cubital Anterior; CuP, Cubital Posterior; AA, venas anales…….. 26

Figura 7. FC-DPI 8710 *Barona arcuata* Holotipo. (A) y (B) Parte y contraparte……. 27

Figura 8. (A) *Xenoblatta russoma* (Stefaniano de Alemania); (B) Mylacris *pennsylvanica* (Westfaliano de Kansas); (C) *Necymylacris heros* (Westfaliano de Kansas); (D) *Archoblattina clarkii* (Westfaliano de Rhode Island) (Tomadas y modificadas de Schneider, 1983) ……. 29

Figura 9. (A) *Poroblattina parvula* (Tomada y modificada de Schneider, 1978); (B) *Neorthroblattina germari* (Tomada y modificada de Schneider, 1980) …….. 30

Figura 10. (A) *Anthracoblattina mendesi* (Phyloblattidae) del Permocarbonífero de Brasil (Tomado y modificado de Ricetti et al., 2016); (B) *Qilianiblatta namurensis* del Carbonífero de China (Tomado y modificado de Zhang et al., 2012) ……. 33

Figura 11. FC-DPI 4597 Gen. et sp. indet. (A) Fotografía de la PARTE del ala preservada. (B) Dibujo esquemático del diseño alar. Terminología: C, Costa; R, Radial; M, Mediana; CuA, Cubital Anterior; A2, Anal 2; A3, Anal 3. Las líneas grises representan estructuras parcialmente preservadas……. 40

Figura 12. (A) *Tshekardocoleus minor* (Tshekardocoleidae) Pérmico temprano de Rusia; (B) *Votocoleus submissus* (Tshekardocoleidae) Pérmico temprano de la República Checa (Tomado y modificado de Harriet, 2007) 42

Figura 13. (A) *Coleopsis archaica* (Coleopsidae) Aseliano de Alemania (Tomado y modificado de Kirejtshuk et al., 2013); (B) *Asiocoleus novojilovi* (Asicoleidae) Roadiano de Rusia (Tomado y modificado de Orlov, 1962); (C) *Cytocupes angustus* (Permocupedidae) del Roadiano de Rusia (Tomado y modificado de Orlov, 1962); (D) *Eocupes lukjanovitshi* (Permocupedidae) Roadiano de Rusia (Tomado y modificado de Orlov, 1962)..... 43

Figura 14. (A) *Afrocupes firmae* (Permocupedidae) Artinskiano de Sudáfrica; (B) *Archicupes jacobsoni* (Permocupedidae) Roadiano de Rusia; (C) *Kaltanicupes ponomarenkoi* (Permocupedidae) del Kunguriano de Brasil; (D) *Kaltanocoleus pospelovi* (Permocupedidae) Roadiano de Rusia (Tomado y modificado de Harriet, 2007)..... 45

Figura 15. FC-DPI 8723. Gen. et sp. nov. Holotipo. (A) Fotografía de la PARTE del ala preservada. (B) Dibujo esquemático del diseño alar. Terminología: RA, Radial Anterior; RP, Radial Posterior; MA, Mediana Anterior; MP, Mediana Posterior; CuA, Cubital Anterior; CuP, Cubital Posterior…….. 50

Figura 16. (A) *Eoglosselytrum biarmicum* Pérmico medio a tardío de Rusia (Tomado de Aristov et al., 2013); (B) *Eoglosselytrum kultshumovenese* Pérmico tardío de Rusia (Tomado de Aristov et al., 2013); (C) *Surijoka lutevensis* del Pérmico tardío de Francia (Tomado de Bethoux et al., 2001)…..55

Figura 17. FC-DPI 8724**.** Gen. et sp. nov. Holotipo. Holotipo (A) Fotografía de la PARTE del ala preservada. (B) Dibujo esquemático del diseño alar. En color gris se representa las venas poco definidas. Terminología: ScP, Subcosta Posterior; RA, Radial Anterior; RP, Radial Posterior; Pt, Pterostigma; M, Mediana; CuA, Cubital Anterior; CuP, Cubital Posterior; A1, vena Anal 1; A2, vena Anal 2; ap., areola postica ……. 61

Figura 18. (A) *Permopsocus latipennis* del Pérmico temprano (Artinskiano) de Kansas; (B) *Austropsocidium pincombei* del Pérmico tardío de Australia; (C) *Archipsylla turanica* del Jurásico de Kazajistán (Tomado de Smithers, 1972) ……. 63

Figura 19. (A) *Hypopsylla belmontensis* del Pérmico tardío de Australia (Tomado de Prokop et al., 2016); (B) *Dichentomum tinctum* del Pérmico temprano (Artinskiano) de Kansas (Tomado de Smithers, 1972); (C) *Dichentomum arroyo* del Pérmico temprano (Asseliano) de Nuevo México

(Tomado de Rasnitsyn, 2004); (D) *Stenopsocidium elongatum* del Pérmico tardío de Australia (Tomado de Smithers, 1972)…….. 66

Figura 20. FC-DPI 8722. Gen. et sp. nov. Holotipo. (A) Fotografía de la PARTE del ala preservada. (B) Dibujo esquemático del diseño alar. Terminología: Sc, Subcosta; RA, Radial Anterior; RP, Radial Posterior; Pt, Pterostigma; MA, Mediana Anterior; MP, Mediana Posterior; M5, vena Mediana 5; CuA, Cubital Anterior; CuP, Cubital Posterior; A1, vena Anal 1; A2, vena Anal 2; A3, vena Anal 3…… 71

Figura 21. (A) *Kamochorista novokshonovi* (Kaltanidae) del Pérmico temprano-Artinskiano de Rusia (Modificado de Bashkuev, 2007); (B) *Parachorista splendida* (Parachoristidae) del Pérmico tardío de Australia (Parachoristidae) (Modificado de Carpenter, 1992); (C) *Permopanorpa inaequalis* (Permopanorpidae) del Pérmico temprano-Artinskiano de Kansas (Modificado de Lin et al., 2016)…….. 74

Figura 22. (A) *Asiachorista europaea* (Permochoristidae) del Pérmico Urzhumiano de Rusia (Modificado de Aristov & Bashkuev, 2008); (B) *Petromantis udmurtica* (Permochoristidae) del Pérmico Urzhumiano de Rusia (Modificado de Aristov & Bashkuev, 2008); (C) *Protopanorpa longicubitalis* (Permochoristidae) del Pérmico temprano-Ufimiano de Rusia (Modificado de Bashkuev, 2010)…….. 76

Capítulo 1

INTRODUCCIÓN

a. Los primeros insectos fósiles

Las primeras evidencias de artrópodos hexápodos se presentan en el Devónico (414-358 Ma) (Grimaldi & Engel, 2005), el colémbolo *Rhyniella praecursor* (Entognatha: Collembola) de Escocia es el hexápodo fósil más antiguo (396 Ma) hallado hasta el momento (Whalley & Jarzembowski, 1981). Mientras que los verdaderos insectos, tienen como registro más antiguo los fragmentos de un arqueognato (Insecta: Archaeognata) del Devónico de Norteamérica, *Gaspea palaeoentognatha* (Labandeira et al., 1988), grupo que recién en el Carbonífero tardío pasó a registrarse en números significativos (Brauckmann et al., 1995).

Posteriormente, Engel y Grimaldi (2004) proponen a la especie fósil *Rhyniognatha hirsti* como el registro más antiguo de un insecto alado (396 Ma), y en base a esto sugieren que los insectos no alados tendrían que haber aparecido en el Silúrico (443-414 Ma). El fósil de *R. hirsti* consiste en un par de mandíbulas dicóndilas similares a Monura, Thysanura y Pterigota, pero de posición incierta. Sin embargo, debido a lo incompleto del fósil conocido de *R. hirsti* la posición sistemática de este taxón ha sido recientemente puesta en duda (Rasnitsyn & Quicke, 2002; Haug & Haug, 2017).

Hay pocos registros de insectos en el Carbonífero temprano, pero se cree que en ese momento Pterigota ya se había diversificado. En el Carbonífero tardío, los paleópteros estaban representados por Meganisoptera, Ephemeroptera y Palaeodictyoptera, siendo tan abundantes como Neoptera. En el Pérmico, los principales fósiles de insectos registrados corresponden a los grupos: Blattaria, Coleoptera, Meganisoptera, Ephemeroptera, Palaeodictyoptera, Grylloblattida, Hemiptera, Mecoptera, Cnemidolestida, Glosselytrodea, Permopsocida y Neuroptera, de yacimientos en Brasil,

Argentina, Estados Unidos, Francia, Sudáfrica, Alemania, Australia, Rusia y China (Grimaldi & Engel, 2005; Martínez-Delclós, 1996; Carpenter, 1992).

b. Preservación de los insectos fósiles

Los insectos fósiles no solo se estudian a nivel taxonómico y sistemático, también generan aportes en las reconstrucciones paleogeográficas, paleoambientales y tafonómicas, siendo también indicadores paleoclimáticos. Aportan información sobre radiaciones, extinciones y evolución de linajes, y sobre variaciones en comportamientos y estructuras adaptativas del insecto frente a los cambios ambientales, permitiendo comprender mejor la evolución de los grupos actuales.

El ambiente lacustre es un denominador común entre los depósitos de fósiles de plantas e insectos. Los insectos allí preservados pueden considerarse autóctonos o parautóctonos, según sus restos hayan llegado al yacimiento mediante el propio vuelo de los individuos, o por el contrario hayan sido arrastrados por vientos. Los estudios tafonómicos permiten conocer como los insectos se preservaron y los factores ambientales que influenciaron en su preservación, y así entender las diferencias en la preservación de los organismos, la ecología de los insectos extintos y es fundamental para interpretar el rol de los insectos en los ecosistemas actuales (Grimaldi & Engel, 2005; Martínez-Delclós et al., 2004).

La dificultad en la preservación de las estructuras anatómicas de la Clase Insecta ha generado desafíos a la Paleoentomología, constituyendo un campo de estudio amplio y en constante crecimiento. Los insectos se pueden preservar como compresiones orgánicas e impresiones inorgánicas en rocas, inclusiones en ámbar, concreciones y en algunos casos como réplicas en carbón, fosfato, pirita o sílice. Los icnofósiles o rastros de actividad vital dejada por el insecto, como

pueden ser galerías, tubos de larvas, nidos, trazas, agallas y evidencias de masticación en plantas, también constituyen una rama de estudio con aportes importantes (Grimaldi & Engel, 2005).

Dentro de la variedad de rocas sedimentarias, el ámbar y las rocas carbonatadas son las más importantes. En las rocas carbonatadas se preservan un amplio rango de taxones de insectos y de diversos tamaños, los principales procesos tafonómicos que rigen la preservación en estas rocas son: el tamaño del insecto y del ala, la composición microbiana, la depredación, la temperatura, salinidad y densidad del agua, y los procesos de mineralización y carbonización. Mientras que la preservación en ámbar está restringida a determinados grupos y tamaños de insectos, los procesos tafonómicos en el ámbar son diferentes y se encuentran regidos por: presencia de productores de resina, viscosidad de la resina, tamaño y comportamiento del insecto, clima, efectos de las tormentas e incendios, composición del suelo, y procesos de oxidación y carbonización. En casos excepcionales se ha registrado la presencia de ADN en insectos en ámbar, pero la preservación de estas biomoléculas es controversial pues son susceptibles al daño oxidativo e hidrolítico y a la contaminación con ADN reciente (Martínez-Delclós et al., 2004). Hay registros de extracción de ADN fósil en una termita, *Mastotermes electrodominicus,* preservada en ámbar de hace 25 Ma a partir del cual se extrajeron fragmentos de genes mitocondriales y nucleares (Desalle et al., 1992), y del coleóptero *Libanorhinus succinus* en ámbar de 135 Ma (Cano et al., 1993).

Así como en vertebrados se preservan los huesos y los dientes, en los insectos el registro consiste principalmente de alas, y en menor medida por ejemplares enteros o fragmentados y escleritos aislados. Las alas de insectos son los fósiles que se preservan con más frecuencia, ya que no se descomponen ni se digieren fácilmente por los depredadores. La venación alar permite recabar información de suma importancia en la taxonomía de los insectos fósiles (Grimaldi & Engel, 2005; Kukalová-Peck, 2008).

El carbohidrato quitina, es un componente importante en el exoesqueleto del insecto, bajo condiciones adecuadas la quitina tiene la propiedad de preservarse por más tiempo, existiendo registros de quitina en insectos fósiles de más de 25 Ma (Oligoceno) en yacimientos de Alemania (Stankiewicz et al., 1997; Gupta, 2011). En registros anteriores al Cenozoico tardío, la quitina y las proteínas de la cutícula no se preservan, pues son alteradas a un compuesto químico orgánico denominado querógeno (Martínez-Delclós et al., 2004).

c. Caracterización de la Formación Mangrullo

La Formación Mangrullo (Bossi, 1966) es una unidad litoestratigráfica del Pérmico temprano que aflora en los departamentos de Cerro Largo, Rivera y Tacuarembó. El yacimiento de Mangrullo ubicado en la represa de la Cañada de "El Barón" es considerado un hipoestratotipo de la unidad (de Santa Ana et al., 2006). Según dataciones con el método U-Pb SHRIMP, oscila entre los valores: 276 ± 5 Millones de años (Ma) y 270 ± 5 Ma (Rocha-Campos et al., 2006), mientras que, según las dataciones de los niveles de cenizas procedentes de "El Barón", oscila entre 270 ± 5 a 279 ± 6 Ma (de Santa Ana et al. 2011). Mangrullo representa un antiguo Konservat-Laggerstätte con un abundante registro fósil de invertebrados y vertebrados acuáticos y terrestres, y con un alto potencial de preservación de partes blandas, lo que queda demostrado por la calidad y cantidad de los fósiles registrados, en forma de fósiles de cuerpo, carbonizaciones, moldes e impresiones (Piñeiro et al., 2010; Piñeiro et al., 2012).

Esta unidad se correlaciona con la Formación Iratí en Brasil (Mones & Figueiras, 1981) datada en: 279 ± 5 Ma a 276 ± 4 Ma según Rocha-Campos *et al.* (2006), y 278 ± 2 Ma según Santos *et al.* (2006), y es contemporánea a la Formación Whitehill en Sudáfrica (Piñeiro, 2004), datada en 279 ± 2 Ma (Stollhofen et al., 2008). Los sedimentos de la Fm. Mangrullo presentan una coloración negra, gris y

marrón rojiza con la presencia de lutitas, limolitas, calcilutitas, calizas dolomíticas y dolomías, con delgadas intercalaciones de niveles detríticos, algo carbonosas y con presencia de esquistos pirobituminosos (Fig. 1) (de Santa Ana et al., 2006; Piñeiro, 2008).

La Fm. Mangrullo se depositó como en un ambiente lagunar hipersalino del tipo *lagoon*, con abundante materia orgánica y poca oxigenación. Las condiciones climáticas del Pérmico temprano en Uruguay se caracterizaban por predominancia de bajas temperaturas y condiciones áridas, que se alternaban con períodos húmedos y templados.

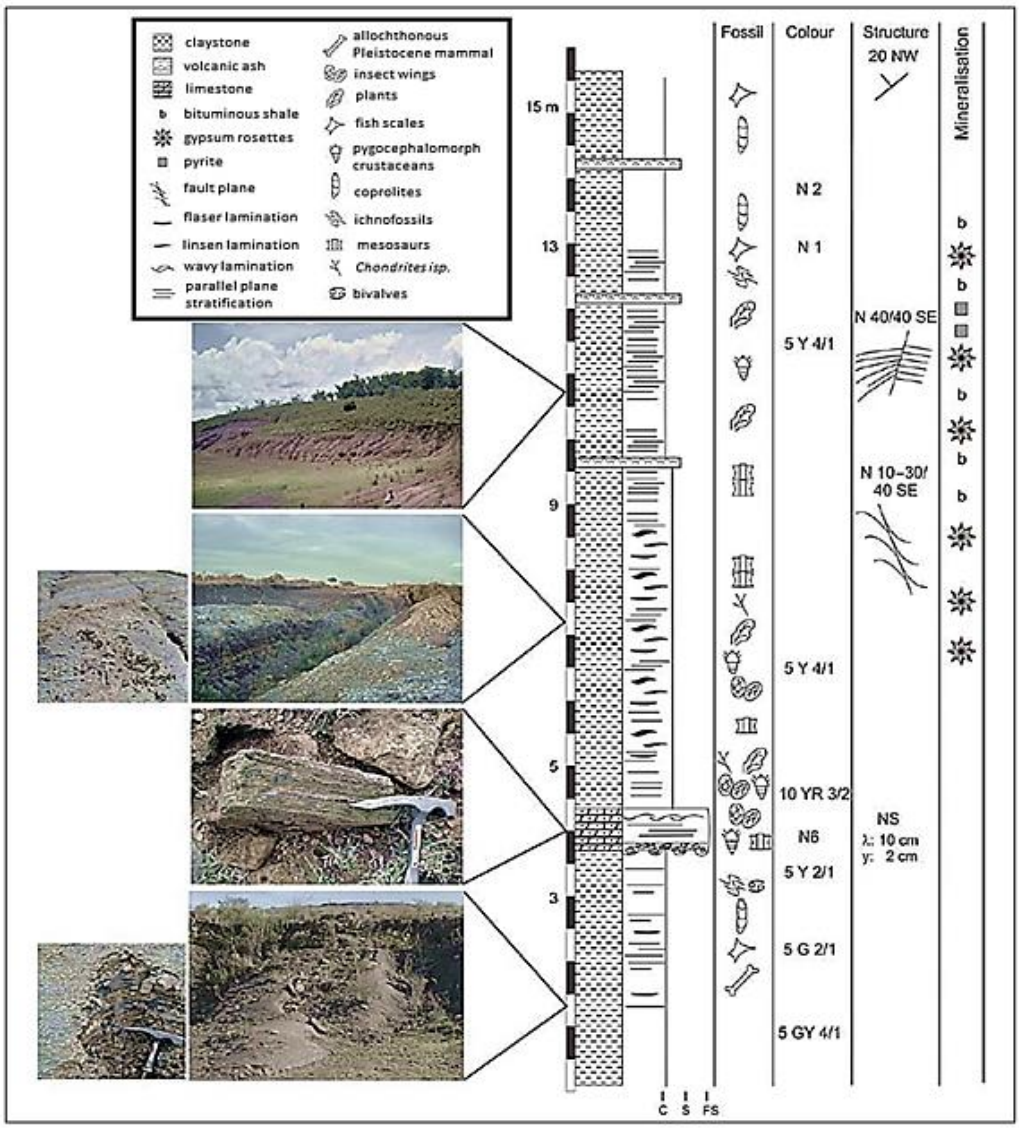

Figura 1- Perfil estratigráfico de la Formación Mangrullo. Abreviaturas: C: Clay (arcilla), S: Silt (limo), FS: Fine Sand (arena fina) (Tomado y modificado de Piñeiro et al., 2012b)

Mangrullo se depositó en estas últimas condiciones climáticas, en la que convivieron los diferentes grupos de insectos y los restantes organismos que integraban el mencionado ecosistema pérmico (Piñeiro et al., 2012b). En los afloramientos de Mangrullo, se han realizado numerosos hallazgos que indican una asociación fosilífera muy particular, de elementos autóctonos integrados por fósiles de reptiles mesosaurios, crustáceos Pygocephalomorpha, e icnofósiles del icnogénero *Chondrites* (Piñeiro, 2002) cuyo autor es aún desconocido pero que quizás fue producida por un animal oportunista debido a que esta traza indica condiciones de fondo parcial o totalmente carentes de oxígeno (Piñeiro, 2002; Pinto et al., 2000). Entre los fósiles colectados en el yacimiento, los Mesosauridae presentan numerosos hallazgos y en excelente estado de preservación. Se han registrado esqueletos completos y con diferentes grados de desarticulación, cráneos casi completos o completos, paquetes de huesos desarticulados (*bone beds*) y huesos aislados de mesosaurios (Piñeiro, 2008). Como elementos parautóctonos se han constatado para esta unidad, restos de plantas, granos de polen monocolpados y bicolpados, esporas monolete y trilete (Beri et al., 2011), troncos petrificados, impresiones de conos reproductores y hojas de gimnospermas, y alas de insectos (Piñeiro, 2002; Pinto et al., 2000). Las escamas y dientes de peces Paleonisciformes y Coelacanthidae son comunes en los estratos que subyacen a las calizas con fósiles de insectos, mientras que los restos de cráneos e individuos articulados de reptiles Mesosauridae se distribuyen principalmente en capas de esquistos bituminosos y no bituminosos por encima del paquete de calcarenitas (Piñeiro, 2004; Piñeiro et al., 2012b).

d. Registros de insectos fósiles en Uruguay

Los registros más antiguos de nuestros insectos corresponden a la Formación (Fm) Mangrullo (Pérmico temprano) donde se han recolectado fósiles correspondientes a impresiones de alas de

pequeños insectos hemípteros, permitiendo describir dos nuevas especies: *Paracicadopsis mendezalzolai* y *Perlapsocus formosoi* (Fig. 2- A y B), que están asociados a crustáceos pigocefalomorfos (Pinto et al., 2000). Los insectos de Mangrullo se relacionan con representantes del Carbonífero superior de Norteamérica y Pérmico inferior de Rusia aportando evidencia de la existencia del supercontinente Pangea (Pinto et al., 2000; Piñeiro, 2008). La presencia de marcas de ondas en los sedimentos de algunos sectores de Mangrullo y asociadas a los fósiles de cuerpo de estos insectos, refuerzan la evidencia de un ambiente costero cercano (Piñeiro, 2008).

En las últimas salidas de campo a la Fm. Mangrullo se han recolectado ejemplares fósiles de insectos que son objeto de estudio en esta tesis de posgrado. Se destaca el buen estado de preservación de los ejemplares fósiles, revelando que la importancia está en la calidad de la preservación y no en la abundancia.

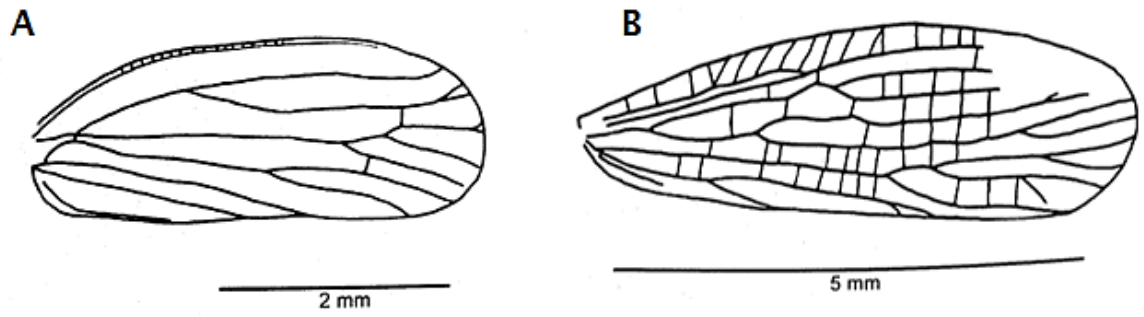

Figura 2- Diseño de las impresiones alares de: (A) *Paracicadopsis mendezalzolai*. (B) *Perlapsocus formosoi* (Tomado de Pinto et al., 2000)

En las *Areniscas del Palacio* (Terciario temprano y medio), en la Formación Mercedes (dpto. de Mercedes), se hallan representantes de una icnofauna de insectos del Cretácico tardío de Uruguay, principalmente escarabajos coprófagos y abejas (Verde & Perrea, 2008). *Coprinisphaera* corresponde a una bola nido de escarabajos coprófagos, *Teisseirei* es poco conocido y podría

representar la cámara pupal de algún coleóptero u otro insecto, *Monesichnus* perteneciente quizás a la actividad de escarabajos peloteros y *Uruguay* correspondiente a nidos de abejas. Estas asociaciones apoyan la existencia de ambientes tipo pradera o sabanas con pastizales, en el Cretácico tardío en Mercedes (Verde & Perea, 2008). En la Fm Queguay (Terciario temprano y medio) hay registros de nidos de abejas del icnogénero *Celliforma* y capullos pupales de avispas *Rebuffoichnus*. Mientras que en la Fm. Fray Bentos (Terciario medio- Oligoceno), se vuelven a registrar los icnogéneros *Coprinisphaera* y *Celliforma* (Verde & Perea, 2008).

HIPÓTESIS

Los insectos fósiles de la Formación Mangrullo son integrantes de una entomofauna diversa, asociada a un ambiente costero, con una posible presencia de hemípteros y representantes de los órdenes del Pérmico temprano de Brasil, Sudáfrica, Estados Unidos y Rusia, y constituyendo el registro de insectos más antiguos de Uruguay y la región.

OBJETIVO GENERAL

Explorar y estudiar la diversidad de insectos fósiles integrados a las rocas que componen la Formación Mangrullo (Pérmico temprano) de Uruguay.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Determinar los ejemplares fósiles recolectados hasta la mínima categoría taxonómica posible.

2. Identificar y determinar la abundancia relativa de los taxones presentes.

MATERIALES Y METODOLOGÍAS

a. Materiales

Los materiales estudiados corresponden a cinco especímenes,

FC-DPI 8710- Colectado por la Dra. Graciela Piñeiro

FC-DPI 4597- Colectado por la Dra. Graciela Piñeiro

FC-DPI 8723- Colectado por el Dr. Olivier Bethoux

FC-DPI 8724- Colectado por el Dr. Olivier Bethoux

FC-DPI 8722- Colectado por el Dr. Olivier Bethoux

Son impresiones de alas fósiles recolectadas en las salidas de campo realizadas a la Estancia "El Barón" (dpto. de Cerro Largo) durante el año 2015, y materiales de la misma procedencia existente en la Colección de Paleontología de la Facultad de Ciencias. Estos materiales forman parte de la Colección de Paleontología de Invertebrados de la Facultad de Ciencias (FC-DPI), de la Universidad de la República.

b. Área de estudio y colecta

Los especímenes muestreados fueron recolectados en la Estancia "El Barón" (32°03'32''S, 54°05'21''W) en el departamento de Cerro Largo, mientras que la procedencia estratigráfica corresponde a la Formación Mangrullo (Fig. 3) con una edad Pérmico temprano.

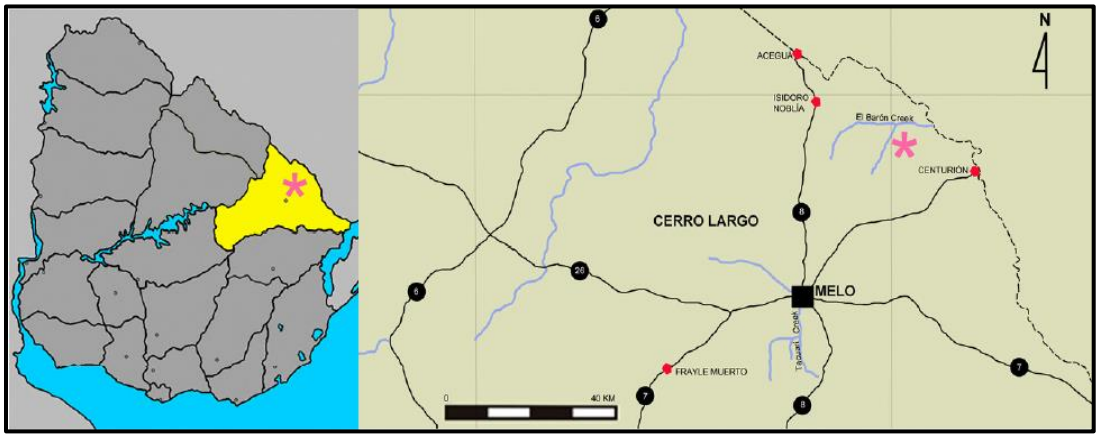

Figura 3- Posición geográfica de la Estancia "El Barón" (asterisco rosado) correspondiente a la Fm. Mangrullo en el Dpto. de Cerro Largo (Tomado y modificado de Piñeiro et al., 2012a).

Los fósiles fueron extraídos mediante el uso de piquetas y cinceles. Los especímenes fósiles FC-DPI 8710 y FC-DPI 4597 se hallaron en los niveles de arcilla, mientras que las restantes especies de insectos fósiles se recolectaron en los niveles de calizas (Fig. 4- A y B). Previo a su traslado se envolvieron en papel absorbente, y fueron colocados en bolsas de nylon con datos de localización, fecha y recolector. Posteriormente se transportaron al laboratorio de Paleontología de la Facultad de Ciencias donde fueron analizados e identificados a partir del diseño alar, incluyendo las principales nervaduras.

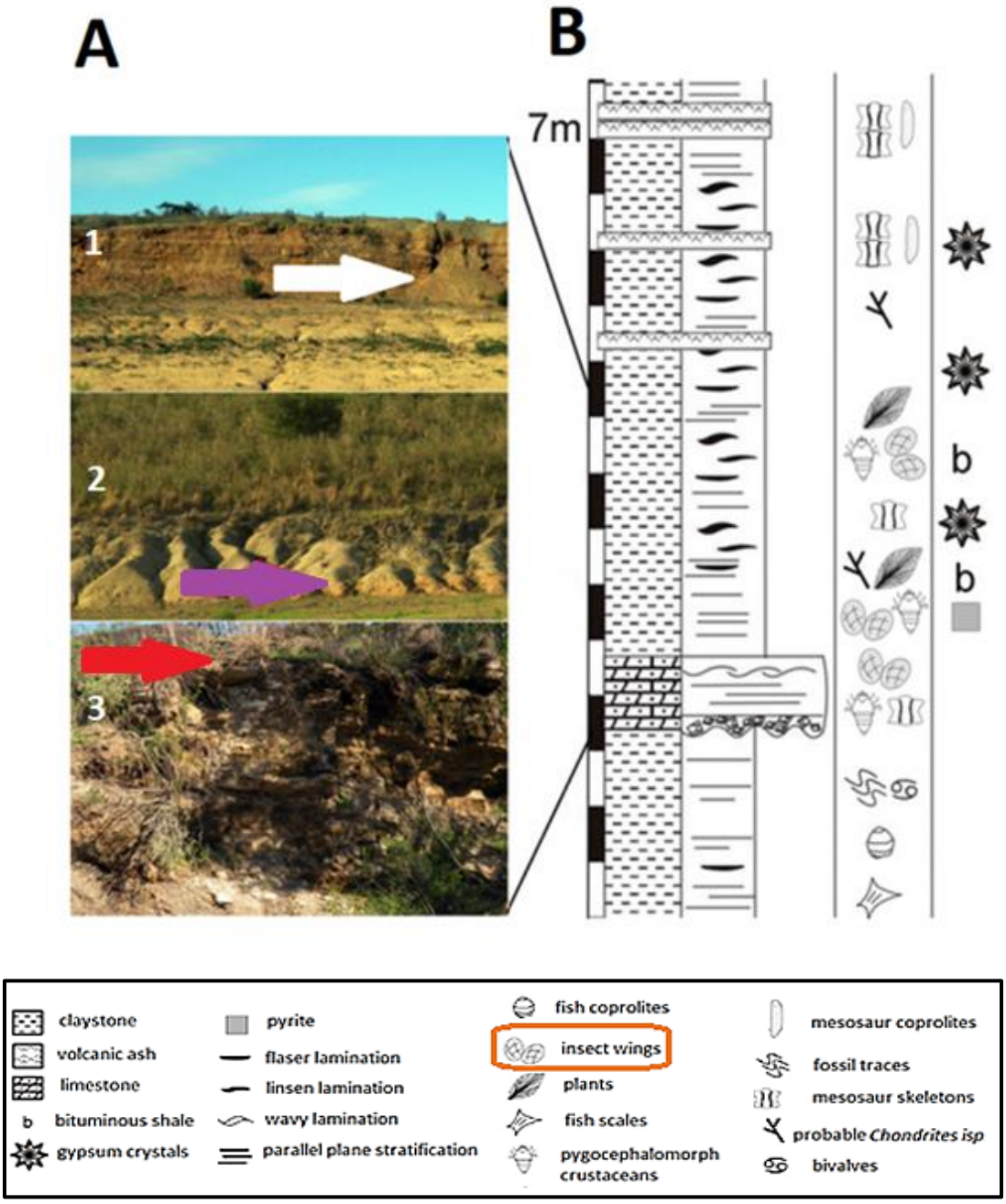

Figura 4- (A) Fotografías de los depósitos de Mangrullo donde los insectos fueron recolectados (1) la flecha blanca indica el nivel donde se recolectaron los fósiles FC-DPI 8710 y FC-DPI 4597; (2) la flecha violeta indica los niveles de fósiles de insectos muy fragmentados; (3) la flecha roja indica los niveles donde se hallaron los fósiles: FC-DPI 8722, FC-DPI 8723 y FC-DPI 8724. (B) Sección estratigráfica de la localidad Mangrullo donde los fósiles de insectos fueron hallados. (Tomado y modificado de: Piñeiro et al., 2012 b).

c. Fotografías y diagramación

Los materiales fueron observados mediante lupa binocular con cámara incorporada y fotografiados con cámara digital NIKON. Los dibujos científicos se realizaron con microscopio estereoscópico con cámara clara incorporada, y posteriormente se procesaron con el programa Adobe Illustrator CS6. Los materiales se midieron con regla milimétrica, y la escala está incluida en cada uno de los dibujos realizados.

Para la elaboración de los dibujos se siguió el plan de venación propuesto por Lameere (1923), Zhang et al. (2012) y Kukalová-Peck (2008), teniendo en cuenta la siguiente terminología (Fig. 5): C, Costa; CA, Costa Anterior; CP, Costa Posterior; Sc, Subcosta; ScA Subcosta Anterior; ScP Subcosta Posterior; RA, Radial Anterior; RP, Radial Posterior; MA, Mediana Anterior; MP, Mediana Posterior; CuA, Cubital Anterior; CuP, Cubital Posterior; AA, Anal Anterior; AP, Anal Posterior; JA, Jugal Anterior; JP, Jugal Posterior. Los materiales estudiados están depositados en la Colección de Paleontología de la Facultad de Ciencias (FC-DPI).

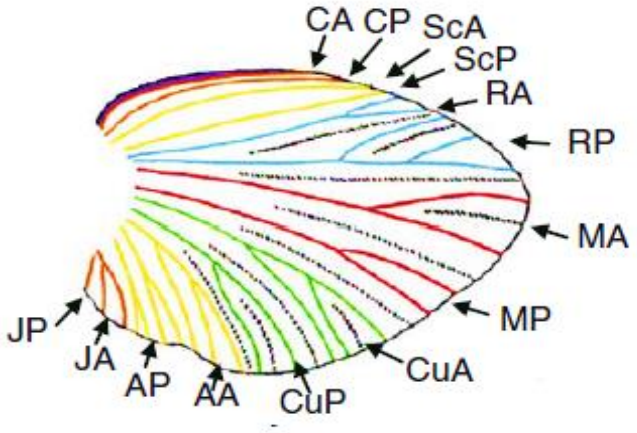

Figura 5- Diseño alar de Odonatoptera. Terminología: C, Costa; CA, Costa Anterior; CP, Costa Posterior; Sc, Subcosta; ScA Subcosta Anterior; ScP Subcosta Posterior; RA, Radial Anterior; RP, Radial Posterior; MA, Mediana Anterior; MP, Mediana Posterior; CuA, Cubital Anterior; CuP, Cubital Posterior; AA, Anal Anterior; AP, Anal Posterior; JA, Jugal Anterior; JP, Jugal Posterior (Tomado de Kukalová-Peck, 2008).

Capítulo 2

Blattaria

ANTECEDENTES DEL REGISTRO FÓSIL DE BLATTARIA

Blattaria es un orden que integra a los insectos comúnmente conocidos como “cucarachas”, es uno de los más antiguos filogenéticamente y uno de los más importantes desde el punto de vista ecológico. Durante los 320 Ma de evolución, se han registrado un total de 27 familias (Zhang et al., 2012; Wei & Ren, 2013). Los registros más antiguos conocidos datan del Carbonífero tardío (Namuriano) sin embargo es posible que estuvieran presentes desde el Devónico (Zhang et al., 2012).

El registro fósil de este grupo es diverso y abundante, y en algunos casos con una excepcional preservación, brindando importante información sobre la anatomía de estos insectos. Los registros fósiles corresponden al cuerpo entero o partes del mismo, predominando la presencia del primer par de alas denominadas tegminas, y en algunos casos el segundo par de alas membranosas. A lo largo de millones de años de evolución, el tamaño de las tegminas presenta una gran variación intra e interespecífica (Zhadi et al., 2016), y muestran evidencia de que han sido adaptadas para la protección (Zhang et al., 2012).

Este orden de insectos tiene registros principalmente en el Carbonífero de Marruecos, China, Argentina, Estados Unidos, Canadá, Francia, Reino Unido, Rusia y Alemania; en el límite Carbonífero-Pérmico de Rusia, China, Alemania, Brasil, Argentina, México y Estados Unidos y en el Pérmico de la República Checa, Francia, Rusia, Sudáfrica, Brasil, Argentina y Estados Unidos. Mientras que el Carbonífero temprano (Misisipiano) presenta un escaso registro de pterigotas (Zhang et al., 2012), el Carbonífero tardío (Pensilvaniano) y el Pérmico tardío (Lopingiano) son períodos de mayor

abundancia y diversidad de Blattaria y de insectos en general, pero esta distribución podría estar relacionada a un mal muestreo o a la ausencia de depósitos fosilíferos de edad Carbonífero temprano.

Uno de los registros más antiguos dentro de Blattaria y de ubicación taxonómica incierta, corresponde a la especie *Qilianiblatta namurensis* perteneciente al Carbonífero tardío (Namuriano) de China (Zhang et al., 2012). En el Paleozoico han sido registradas las familias extintas: Archimylacridae, Archoblattinidae, Mylacridae, Neorthroblattinidae, Necymylacridae, Poroblattinidae, Spiloblattinidae, Mutoviidae y Phyloblattidae (Vrsansky & Aristov, 2012; Schneider, 1980, 1983, 2004).

En América del Sur hay registros de ocho especies de la familia Phyloblattidae en el estado brasilero de Paraná (Rösler et al., 1981; Pinto, 1972 a,b; Pinto & de Ornellas, 1978, 1980; Pinto, 1990). Cinco especies corresponden al Permocarbonífero de Lutitas Teixeira Soares (Fm. Paraná- Grupo Itararé), *Anthracoblattina oliveirai, Anthracoblattina langei, Phyloblatta roxoi, Phyloblatta pauloi y Phyloblatta sommeri*. Dichos registros se hallan asociados a fósiles de plantas, braquiópodos y coprolitos de peces. Mientras que *Anthracoblattina mendesi* fue registrada en Lutitas Lontras de la Formación Campo Mourão (Permocarbonífero), Grupo Itararé. Otras dos especies *Archangelskyblatta vishniakovae* y *Anthracoblattina archangelskyi* pertenecen al Carbonífero de la Formación Río Genoa en Argentina (Zhadi et al., 2016).

MATERIAL DE ESTUDIO

El material de estudio (FC-DPI 8710, Tipo) (Fig. 7- A y B) consiste en parte y contraparte completas de una tegmina izquierda del primer par de alas. Fue recolectado por la Dra. Graciela Piñeiro en la Fm. Mangrullo-Konservat Lagerstätte, datada en el Pérmico temprano. El material se encuentra depositado en la Colección de Paleontología de Invertebrados de la Facultad de Ciencias (FC-DPI), de la Universidad de la República.

RESULTADOS

Sistemática Paleontológica

Clase Insecta Linnaeus, 1758

Superorden Dictyoptera Latreille, 1929

Orden Blattaria Latreille, 1810

Familia *incertae sedis*

Género *Barona* Calisto & Piñeiro, 2018

Especie *B. arcuata* Calisto & Piñeiro, 2018

Diagnosis del género: morfología única de las venas anales que se disponen en forma sigmoidal y dirigidas apicalmente, amplio espacio entre la vena CuP y las venas anales, región basal gruesa y bien marcada por donde emergen las 4 venas de manera separada: Sc, R, M y Cu.

Etimología: el epíteto genérico ***Barona*** es femenino y deriva de "El Barón" donde el fósil fue recolectado. El epíteto especifico deriva del latín ***arcuata*** (género femenino), y se refiere a la forma arqueada de la vena CuP.

DESCRIPCIÓN

El material corresponde a una tegmina izquierda (Fig. 6), tiene forma elipsoidal y alargada, dos veces y media más larga que ancha (Largo/ancho: 32mm/12.5mm). Vena C se dispone a lo largo del margen alar. El espacio costal es largo y estrecho con forma de cuña, y con un pequeño relieve sigmoidal en la base. Sc es pectinada anteriormente con al menos 4 venas terminales en ángulo de 45°, de las cuales 2 alcanzan el borde del ala. R sigmoidal con 5 ramas bifurcadas, dividida en RA y RP. M con 4 ramas bifurcadas y dividido en MA y MP. Sc, R, M y Cu delimitan un grueso sector basal donde emergen estas venas. Las venas Sc, R, M y Cu emergen de manera separada. CuA estrecha y poco marcada, bifurcada y con 4 o 5 venas terminales. CuP muy bien diferenciada, con forma arqueada, curvándose posteriormente. Vena conectora (CV) o *arculus* (*sensu* Bethoux, 2005) entre M y CuA, no preservada o ausente. Venación anal mal preservada, AA y AP con numerosas ramas sigmoidales y en dirección apical (Fig. 7-C). Las venas transversales se perdieron por las condiciones de preservación del material o están ausentes.

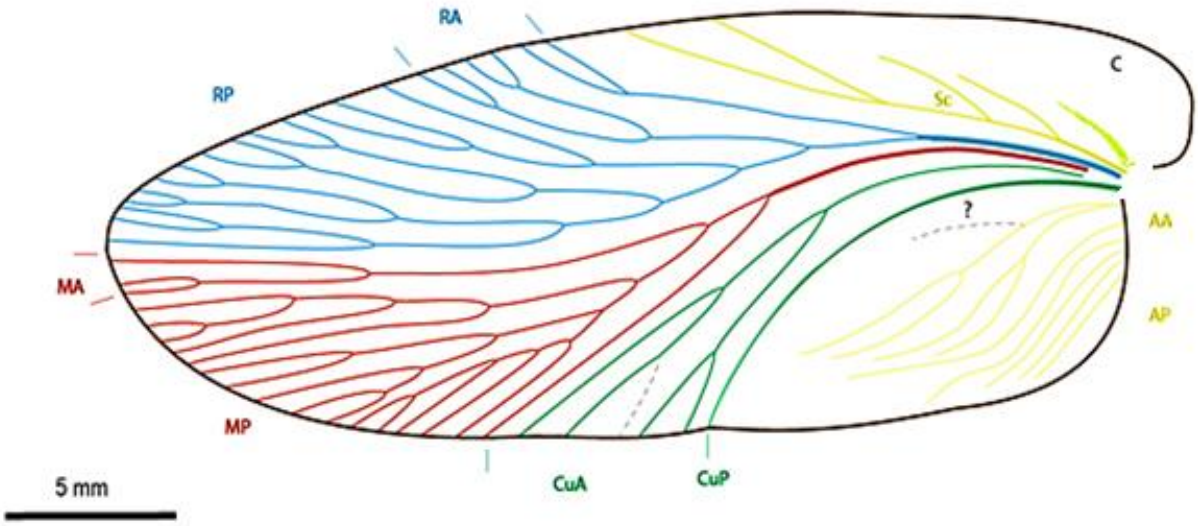

Figura 6- FC-DPI 8710 *Barona arcuata* Holotipo. Dibujo esquemático del diseño alar. Terminología: C, Costa; Sc, Subcosta; RA, Radial Anterior; RP, Radial Posterior; MA, Mediana Anterior; MP, Mediana Posterior; CuA, Cubital Anterior; CuP, Cubital Posterior; AA, venas anales anteriores; AP, venas anales posteriores. En gris se representan venas poco claras de identificar.

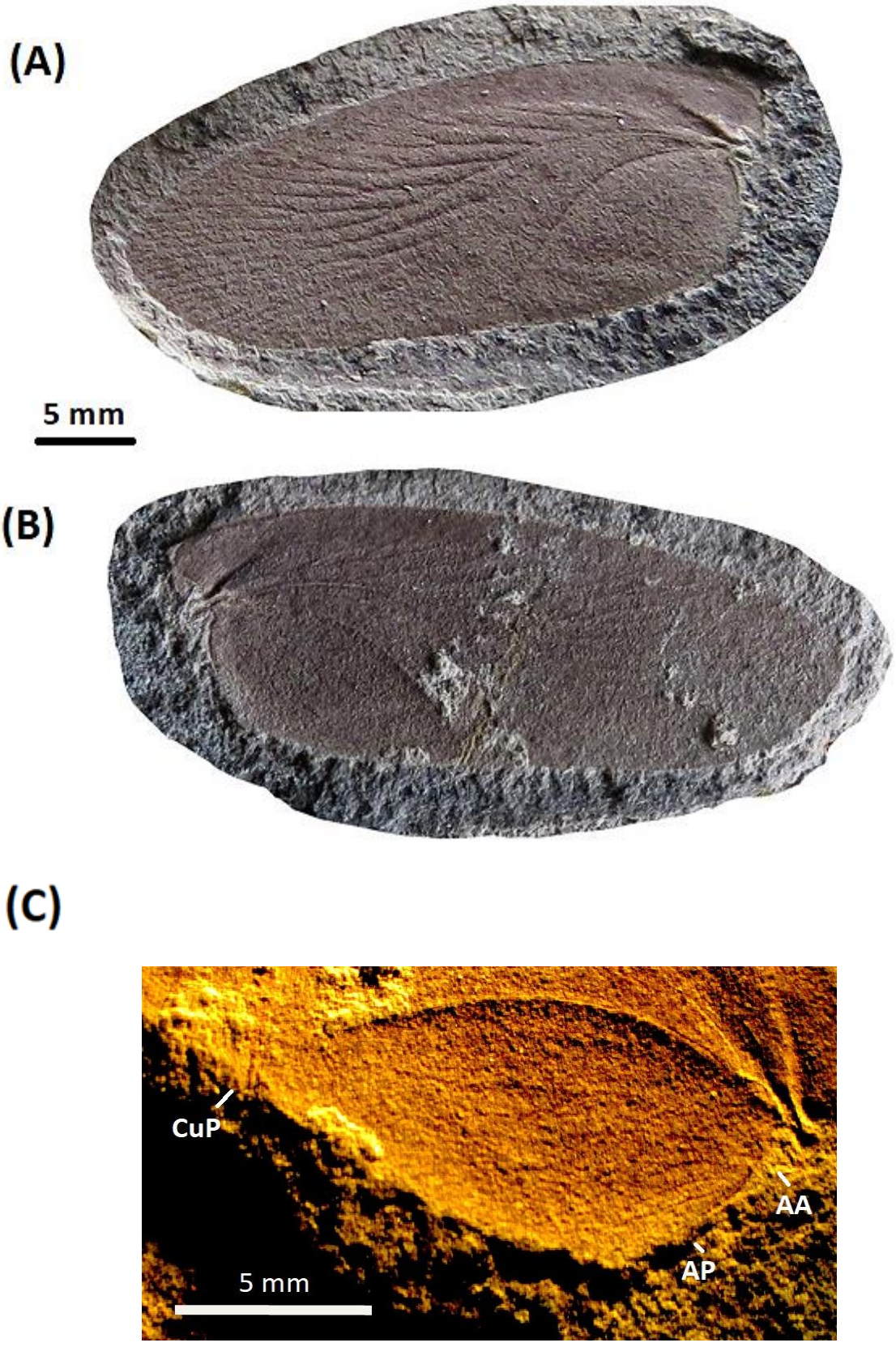

Figura 7- FC-DPI 8710 *Barona arcuata* Holotipo. (A) y (B) Parte y contraparte. (C) Contraparte invertida y fotografiada con la cámara y programa Infinit para observar la región de venas anales. Terminología: CuP, Cubital Posterior; AA, venas anales anteriores; AP, venas anales posteriores.

DISCUSIÓN

El *Barona arcuata* integra el orden **Blattaria**, por consistir en un ala tipo tegmina, con forma ovalada, la vena Costa es completamente marginal, venas R, M y CuA están bien desarrolladas, y CuP bien marcada y cóncava (Carpenter, 1992). Es asignado a un nuevo género y especie, y a una familia incierta dentro de Blattaria. El nuevo género presenta como caracteres diagnósticos:

-morfología única de las venas anales que se disponen en forma sigmoidal y dirigidas apicalmente.

-región basal gruesa y bien marcada, por donde emergen las 4 venas de manera separada: Sc, R, M y Cu.

-amplio espacio entre la vena CuP y las venas anales.

Es importante destacar que la diagnosis de la nueva especie es igual a la del género por monotipia.

La venación presente en *B. arcuata* coincide con algunos caracteres de la familia **Phyloblattidae** (sensu Schneider, 1983, 2004; Schneider, comunicación personal 2018): la vena Sc es larga, pectinada y corre oblicua al margen anterior del ala, CuA sigmoidal y hay un amplio espacio entre las venas CuP y las venas anales. Con respecto al espacio costal, *B. arcuata* tiene forma de cuña similar a *Xenoblatta russoma* (Fig. 8-A), pero diferente de los restantes Phyloblattidae. Sin embargo, *X. russoma* presenta una Sc con mayor número de ramificaciones y CuA se dirige de manera recta e inclinada. La diferencia a nivel de la venación transversal y escaleriforme es difícil de comparar debido a la no preservación o ausencia en *B. arcuata.*

Tiene algunas similitudes con **Mylacridae**, contrastando con *Mylacris pennsylvanica* (Fig. 8-B) ambos comparten una vena M gruesa y marcada, mientras que CuA es más estrecha y poco profunda. El espacio costal y una Sc estrecha y con distribución casi vertical (Schneider, 1983), son caracteres que la diferencian de *B. arcuata.*

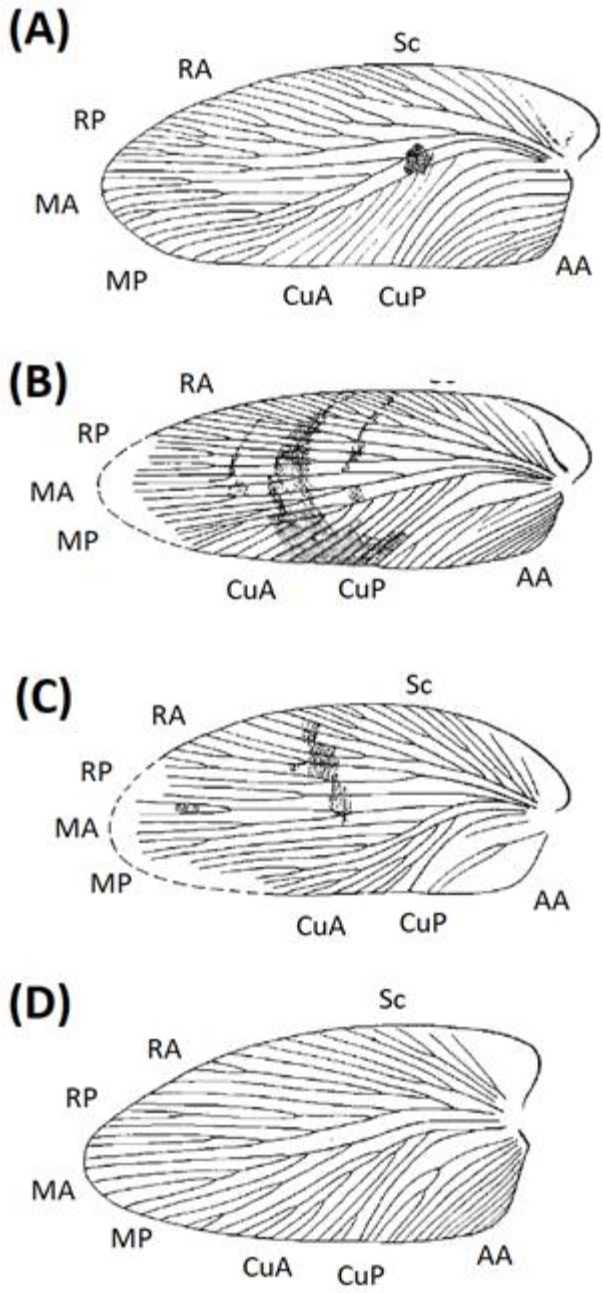

Figura 8- (A) *Xenoblatta russoma* (Stefaniano de Alemania); (B) *Mylacris pennsylvanica* (Westfaliano de Kansas); (C) *Necymylacris heros* (Westfaliano de Kansas*)*; (D) *Archoblattina clarkii* (Westfaliano de Rhode Island). Terminología: Sc, Subcosta; RA, Radial Anterior; RP, Radial Posterior; MA, Mediana Anterior; MP, Mediana Posterior; CuA, Cubital Anterior; CuP, Cubital Posterior; AA, venas anales. (Tomadas y modificadas de Schneider, 1983)

Necymylacris heros **(Necymylacridae)** (Fig. 8-C) y *Archoblattina clarkii* **(Archoblattinidae)** (Fig. 8-D), coinciden con *B. arcuata* en la presencia de un área costal estrecha y con forma de cuña, y se diferencian por presentar Sc con mayor número de ramificaciones. Adicionalmente, *B. arcuata* se distingue de Necymylacridae por la distribución de las venas M, CuA y AA (Schneider, 1983).

Poroblattina parvula **(Poroblattinidae)** (Fig. 9-A) comparte la forma sigmoidea de R y M, una vena CuA estrecha, y la disposición de las venas anales, además dista de *B. arcuata* por presentar una corta Sc, el tamaño del ala no supera 1 cm y la forma del ala es redondeada (Schneider, 1978). *Neorthroblattina germari* (**Neorthroblattinidae)** (Fig. 9-B) se diferencia en el espacio costal y el tamaño del ala no supera los 1.5 cm (Schneider, 1980; 1983). Las semejanzas con Neorthroblattinidae están en la forma pectinada de Sc, y en la ramificación, forma sigmoidea y el lineamiento apical de las venas anales.

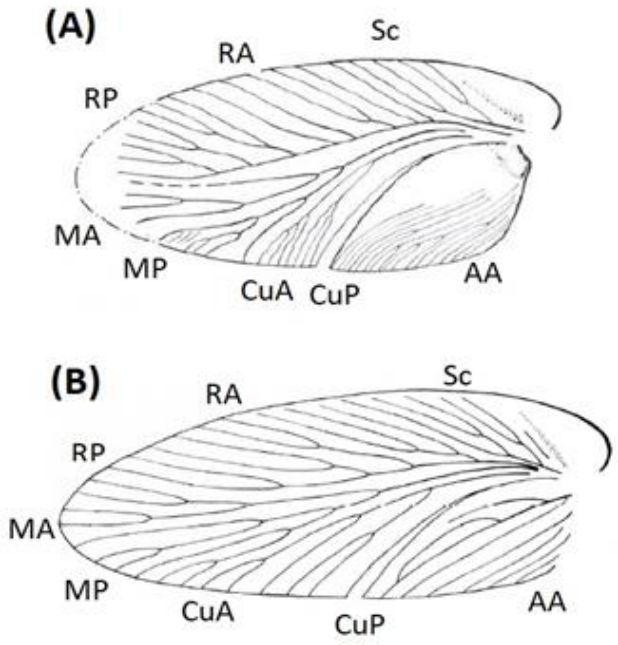

Figura 9- (A) *Poroblattina parvula* (Tomada y modificada de Schneider, 1978); (B) *Neorthroblattina germari*. Terminología: Sc, Subcosta; RA, Radial Anterior; RP, Radial Posterior; MA, Mediana Anterior; MP, Mediana Posterior; CuA, Cubital Anterior; CuP, Cubital Posterior; AA, venas anales (Tomada y modificada de Schneider, 1980).

En Necymylacridae, Mylacridae y en Phyloblattidae (*Xenoblatta sp.*), CuA se dispone de manera recta, mientras que en los archimilácridos y *B. arcuata* se manifiesta con una simple curvatura (Zhang et al., 2012). Archimylacridae y Necymylacridae presentan una distribución concéntrica de venas transversales, mientras que *Xenoblatta sp.* (Phyloblattidae) presenta venas transversales concentradas en una pequeña área de la región central del ala (Zhang et al., 2012). En la especie uruguaya, no se constata la presencia de venas transversales, pero este carácter puede ser variable, incluso de forma intraespecífica (Vrsansky, comunicación personal, 2018), o puede estar enmascarado por la forma de preservación.

El blatario ***Anthracoblattina mendesi*** (Fig. 10-A) (Phyloblattidae) del límite Carbonífero-Pérmico de Brasil, se diferencia de *B. arcuata* por presentar un área costal estrecha, alargada y uniforme, vena Sc con más ramificaciones alcanzando dos tercios del borde anterior del ala, las venas RA, RP, MA y MP están escasamente bifurcadas a nivel del borde del ala, la vena CuA se dispone de manera recta y tiene un mayor número de ramificaciones ocupando más de tres cuartos del borde posterior del ala (Riccieti et al., 2016). Ambos especímenes coinciden en el gran tamaño del ala (42 mm en *A. mendesi* y 32 mm en *B. arcuata*), las venas R y M no están fusionadas y, existe un amplio espacio entre CuP y las venas anales, siendo este espacio menor en *A. mendesi.* Estos últimos caracteres también son compartidos por *Anthracoblattina archangelsky* del Carbonífero de Argentina (Pinto & Mendes, 2002).

Qilianiblatta namurensis (Fig. 10-B) del Carbonífero (Namuriano-Westfaliano) de China, es de posición familiar incierta debido a la combinación de caracteres plesiomorficos (Zhang et al., 2012; Guo et al., 2013). *Q. namurensis* es considerado hasta el momento como uno de los representantes más antiguos dentro de Blattaria. *B. arcuata* comparte la misma distribución de las venas C, Sc, RA, RP, MA, MP, CuA y CuP que lo observado en *Q. namurensis*, variando en el número de ramificaciones y en la presencia de venas transversales (ausentes o no preservadas en el fósil de Uruguay). Ambas

especies también comparten un espacio costal en forma de cuña (ancho en la base y estrecho en la región distal), la misma disposición arqueada de la vena CuP, una amplia separación entre CuP y las venas anales, y la base del ala con un alto grado de esclerotización delimitando claramente un grueso sector de venas primarias, siendo este último uno de los caracteres más plesiomórficos dentro del orden Blattaria.

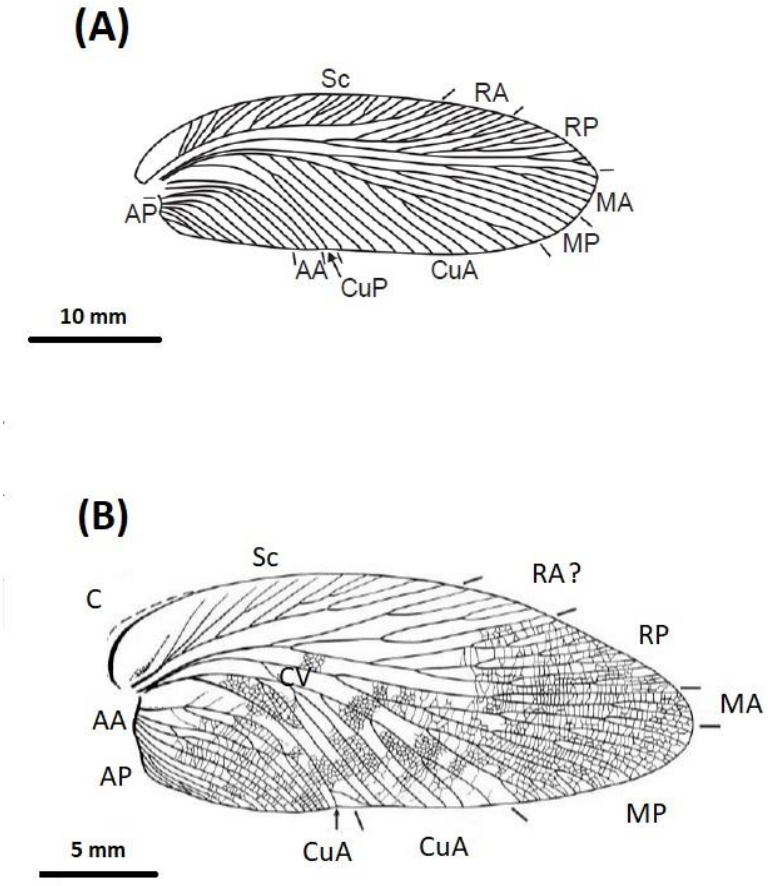

Figura 10- (A) *Anthracoblattina mendesi* (Phyloblattidae) del Permocarbonífero de Brasil (Tomado y modificado de Ricetti et al., 2016); (B) *Qilianiblatta namurensis* del Carbonífero de China. Terminología: C, Costa; Sc, Subcosta; RA, Radial Anterior; RP, Radial Posterior; MA, Mediana Anterior; MP, Mediana Posterior; CuA, Cubital Anterior; CuP, Cubital Posterior; AA, venas anales anteriores; AP, venas anales posteriores; CV, Vena Conectora (Tomado y modificado de Zhang et al., 2012).

Comparación entre *B. arcuata, Q. namurensis* y *A. mendesi*:

-Comparten un tamaño alar grande: 42 mm en *A. mendesi*, 32 mm en la especie uruguaya, y 18-25 mm en *Q. namurensis,* destacándose el gran tamaño en *A. mendesi.*

-El espacio costal tiene forma de cuña en la especie uruguaya y *Q. namurensis*, mientras que en *A. mendesi* es estrecha y uniforme.

-En *B. arcuata* y en *Q. namurensis* RA y RP están bien diferenciadas, conservando una disposición plesiomórfica, mientras que en *A. mendesi* apenas están diferenciadas (Guo et al., 2013).

-Los tres especímenes comparten una CuA bifurcada. La disposición de CuA de manera sigmoidea en *B. arcuata* y *Q. namurensis* ocupando un corto espacio del borde posterior, las diferencian de una CuA en línea recta y extendida hasta más del punto medio del borde posterior presente en *A. mendesi.*

-La especie uruguaya y *Q. namurensis* comparten el gran espacio sin nervaduras evidentes entre CuP y las venas anales, mientras que en *A. mendesi* este espacio, aun considerado ancho y por tanto un carácter plesiomórfico, es más estrecho que en las otras dos especies.

-La disposición de la vena Sc muy separada de la vena R permite colocar a *B. arcuata* dentro de los blatarios más antiguos conocidos.

La diferencia en el tamaño del ala entre *B. arcuata* (32 mm) y *Q. namurensis* (25mm como máximo), y la diferencia en el número de ramificaciones, puede ser considerada una variación intraespecífica (Bethoux, et al., 2011; Cornwell, 1968; Roth, 1990). Sin embargo, creemos que la diferencia notoria en la distribución de las venas anales (sigmoidales en la especie uruguaya), más la diferente ubicación geográfica y posición estratigráfica entre ambos especímenes, soporta la creación de un nuevo taxón dentro de Blattaria (Calisto & Piñeiro, 2018).

El plan de venación de *B. arcuata* es considerado el más plesiomórfico dentro de Blattaria (Schneider, 1983), a partir del cual pueden haber evolucionado los derivados Phyloblattidae y Mylacridae (comunicación personal de Peter Vrsansky, 2018; Zhang, 2012). Los caracteres únicos de este ejemplar permitieron crear un nuevo género y especie para Uruguay, sin embargo, su ubicación a nivel de Familia es incierto debido a que constituye un único ejemplar, una situación que comparte con *Q. namurensis* del Westfaliano de China.

CONCLUSIONES PARA EL ESPECÍMEN 1

Blattaria integra la paleoentomofauna de Mangrullo confirmando la amplia distribución de este grupo en América del Sur, constituye uno de los más antiguos registros de este orden para la región.

La nueva especie denominada *Barona arcuata* comparte caracteres plesiomórficos con las cucarachas carboníferas: región basal gruesa y bien delimitada donde emergen cuatro venas separadas: Sc, R, M y Cu; Sc se extiende casi hasta la mitad del ala; las venas R y M ocupan gran parte del área alar; la vena CuA está bifurcada, CuP asume una disposición arqueada, y existe un amplio espacio entre CuP y las venas anales (Calisto & Piñeiro, 2018).

Las cucarachas pérmicas se distinguen por la fusión entre R y M (Sellards, 1904; 1906), este carácter no está presente en el material de estudio, asemejándolo a las especies de *Anthracoblattina*, como *A. mendesi* (Ricetti et al., 2016) del límite Carbonífero- Pérmico de Brasil y *A. archangelsky* del Carbonífero de Argentina (Pinto & Mendes, 2002).

La morfología similar entre la especie uruguaya y las especies carboníferas, podrían sugerir una datación dentro del Pérmico más temprano o quizás más cercana al límite Carbonífero-Pérmico. Esto también se ve apoyado por las asociaciones de plantas que contienen taxones de distribución

pre-Pérmica y la presencia de pigocefalomorfos representantes de familias carboníferas en Mangrullo (Piñeiro et al., 2012a; 2012b).

La ubicación taxonómica a nivel de Familia es incierta, no fue posible ubicarla dentro de ninguna de las ya existentes dentro de Blattaria. Analizando los caracteres plesiomorficos de la nueva especie se podría sugerir que pertenece a una nueva familia dentro de Blattaria, pero no es conveniente generar una nueva familia en base a las características de un solo ejemplar. Por tanto, se realizarán nuevas prospecciones en la Fm. Mangrullo con el fin de registrar eventualmente más especímenes que permitan afirmar la presencia de un nuevo taxón a nivel familiar para Blattaria (Schneider comunicación personal, 2018). Mientras tanto, es destacable que los caracteres diagnósticos únicos y, la diferente ubicación geográfica y posición estratigráfica entre *Qilianiblatta* y el fósil de Mangrullo, permitieron confirmar la creación de un nuevo género y especie basados en un solo espécimen.

Capítulo 3

Coleoptera

ANTECEDENTES DEL REGISTRO FÓSIL DE COLEOPTERA

Con más de 350.000 especies descritas, los coleópteros son los insectos más diversos en la actualidad, comprendiendo cerca del 40% de las especies de insectos conocidas, y es quizás el orden más diverso de animales con representantes en casi todos los ambientes terrestres. El éxito de los coleópteros es debido a la presencia de un tegumento con un alto grado de esclerotización, y un primer par de alas transformadas en élitros, que protegen las alas posteriores y el vulnerable abdomen permitiendo habitar sitios diversos (Bentancourt et al., 2009).

Según los últimos análisis de secuencias de ADN y comparando caracteres del segundo par de alas, articulaciones y plegado de alas, se ha confirmado que el grupo hermano de Coleoptera es Strepsiptera, formando la subdivisión Coleopterida, siendo monofiléticos cada uno de los cuatros subórdenes de Coleoptera: Archostemata, Adephaga, Polyphaga y Myxophaga (Mckenna et al., 2015; Kukalová-Peck & Lawrence, 2004).

Los coleópteros más antiguos son escasamente conocidos, debido a que el cuerpo de un coleóptero rara vez fosiliza y es por esto que los registros fósiles están representados principalmente por élitros aislados (Kirejtshuk et al., 2013). En contraste con los modernos coleópteros que tienen élitros con venación reducida, los primitivos coleópteros pérmicos y del Mesozoico temprano, presentaban élitros con venación parcial o totalmente completa con venas: C, Sc, R, M, CuA, CuP, A1, A2 y A3, las cuales estaban ramificadas en las especies más ancestrales. Esta venación de los élitros es utilizada en la identificación taxonómica de coleópteros pérmicos y mesozoicos (Harriet, 2007; Kukalová-Peck, 1969). La evidencia fósil demuestra que los Archostemata corresponden al grupo basal de

Coleoptera, teniendo representantes pérmicos con élitros de venación definida homóloga a otros órdenes de insectos. Los élitros de Polyphaga y Adephaga pueden presentar estrías, que se corresponden con la venación de los arcaicos Archostemata, siendo la modificación del primer par de alas en élitros esclerotizados, la característica más notoria de los coleópteros. Archostemata se compone en la actualidad de cinco familias, de las cuales la mejor representada es la familia Cupedidae con élitros formados por hileras de celdillas cuadrangulares (Carpenter, 1992).

Los fósiles más antiguos de coleópteros corresponden al Pérmico temprano (Kukalová-Peck & Lawrence, 2004). *Coleopsis archaica* (Coleopsidae) del Asseliano de Alemania, es el coleóptero más antiguo descripto hasta el momento (Kirejtshuk et al., 2013), y en segundo lugar están los integrantes de Tshekardocoleidae de la República Checa (Sakmariano) (Kukalova Peck, 1968). Existen registros de coleópteros pérmicos en Norteamérica, Rusia, Australia, África Austral y Europa (Carpenter, 1992). En el Pérmico temprano están presentes las familias: Coleopsidae (Asseliano de Alemania), Tshekardocoleidae (Sakmariano de la República Checa), Permocupedidae (Artinskiano de Sudáfrica) y la familia Oborocoleidae (Sakmarian de la República Checa) de posición dudosa (Kirejtshuk et al., 2013). En el Pérmico medio a tardío y Jurásico datan las familias Permocupedidae, Rhombocoleidae, Asiocoleidae, Taldycupedidae, Schizocoleidae, Sojanocoleidae, Permosynidae y Cupedidoidea (Ponomarenko, 2015; Harriet, 2007). El género *Permocoleus* del Artinskiano de la Formación Wellington es considerado el primer registro de coleópteros para Norteamérica (Lubkin & Engel, 2005).

La posición de la extinta Familia Tshekardocoleidae es incierta. Kukalová-Peck (1968), Grimaldi & Engel (2005) y Crowson (1975) afirman que los tsekardocoleidos no son verdaderos coleópteros, posicionándolos en el orden extinto Protelytroptera (Kukalová-Peck, 1968), o dentro del suborden Protocoleoptera ubicado basal y parafilético respecto a Coleoptera (Grimaldi & Engel, 2005; Crowson, 1975). Afirman que contemporáneos a los protocoleópteros surgen los Archecoleoptera

(Pérmico temprano-tardío) un grupo que estaría integrado por cinco familias ya extintas de insectos basales que dieron origen a los verdaderos coleópteros del Triásico (Grimaldi & Engel, 2005; Crowson, 1975; Chatzimanolis et al., 2012).

Otros autores como Carpenter (1992) y Bouchard et al. (2011) confirman que los tsekardocoleidos son verdaderos coleópteros. Carpenter (1992) los posiciona dentro del suborden Archostemata (Coleoptera: Archostemata), y Bouchard et al. (2011) dentro del suborden extinto Protocoleoptera (Coleoptera: Protocoleoptera). En esta tesis adoptamos la clasificación propuesta por Bouchard *et al.* (2011), la cual considera que el suborden Protocoleoptera (Coleoptera: Protocoleoptera) está integrado por las familias extintas: Tshekardocoleidae, Coleopsidae, Labradorocoleidae Oborocoleidae, Permocupedidae, Taldycupedidae, Ademosynidae y Permosynidae.

MATERIAL DE ESTUDIO

El material de estudio FC-DPI 4597 (Fig. 11-A) consiste en un élitro incompleto, preservado como parte y contraparte. Fue recolectado por la Dra. Graciela Piñeiro en el yacimiento de El Barón (Fm. Mangrullo, Dpto. Cerro Largo), y está depositado en la Colección de Paleontología de Invertebrados de la Facultad de Ciencias (FC-DPI), de la Universidad de la República.

RESULTADOS

Sistemática Paleontológica

Clase Insecta Linnaeus, 1758

Orden Coleoptera Linnaeus, 1758

Suborden Protocoleoptera Tillyard, 1934 (sensu Bouchard, 2011)

Familia Permocupedidae Martynov, 1932

Gen et sp. indet.

DESCRIPCIÓN

El fósil consiste en un élitro parcialmente completo (Fig. 11- A y B). Largo/ancho del fragmento: 5.8 mm/ 2 mm, largo estimado: 8 mm. El ejemplar fósil tiene forma estrecha y alargada, con unas 8 hileras de celdillas cuadrangulares a pentagonales preservadas. El extremo distal del élitro no está preservado. Venas C, R, M, CuA, A2 y A3 presentes, y paralelas a los márgenes del élitro. R se extiende a lo largo de todo el élitro y con posible ramificación, la cual es poco distinguible, en un área con hileras de celdillas cuadrangulares dispuestas en zigzag. Región basal de R poco preservada. M se dispone a lo largo de toda el ala, y no se fusiona basalmente con CuA. Vena CuP no está presente. Venas A2 y A3 presentes, A3 paralela al margen alar posterior recorriendo casi toda su longitud, A2 corta y curva finalizando en la región basal del borde posterior del ala.

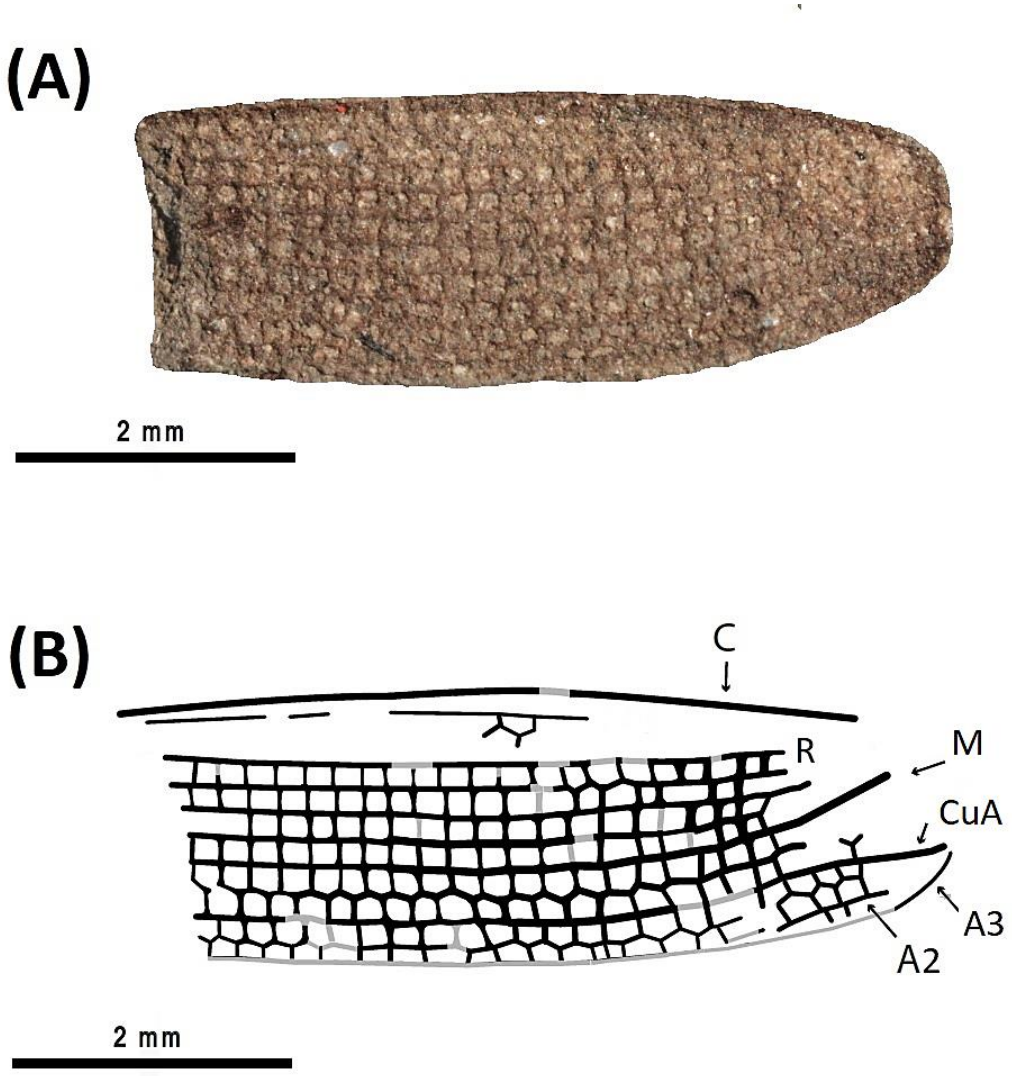

Figura 11- FC-DPI 4597. Gen. et sp. indet. (A) Fotografía de la PARTE del ala preservada. (B) Dibujo esquemático del diseño alar. Terminología: C, Costa; R, Radial; M, Mediana; CuA, Cubital Anterior; A2, Anal 2; A3, Anal 3. Las líneas grises representan estructuras parcialmente preservadas.

DISCUSIÓN

El material de estudio es asignado al suborden **Protocoleoptera** debido a que presenta élitros similares a tegminas y con remanentes de la venación primaria. Y es posicionado dentro de la familia **Permocupedidae** debido a que comparte los caracteres diagnósticos: élitros reticulados con una venación que puede llegar a ser completa, en la mayoría de las especies M y CuA no comparten una misma rama de origen, y CuP puede o no estar presente (Carpenter, 1992**;** Lubkin & Engel, 2005).

Coleopsis archaica (**Coleopsidae**) (Fig. 13-A) es el coleóptero más antiguo, está datado en el Asseliano de Alemania. La venación es completa: C, Sc, RA, RP, M, CuA, CuP, A1, A2, y A3, y con numerosas ramificaciones (Kirejtshuk et al., 2013). Estos caracteres diagnósticos no son compartidos con el espécimen en estudio.

El fósil de Mangrullo es descartado de la familia **Tshekardocoleidae** pues a diferencia de otros coleópteros presentan élitros más largos que el abdomen, similares a tegminas, con 1 a 5 hileras de celdillas entre cada vena, la venación es completa (C, Sc, RA, RP, M, CuA, CuP, A1, A2, A3) y comúnmente muy ramificada (Harriet, 2007; Prokop, 2014). Comparando con *Tshekardocoleus minor* y *Votocoleus submissus* (Fig. 12- A y B), se observa que el espécimen en estudio carece de ramificaciones en las venas, las venas Sc, CuP y A1 están ausentes, y tiene un menor número de hileras de celdillas. Mientras que *Asiocoleus novojilovi* (**Asicoleidae**) (Fig. 13-B) del Roadiano de Rusia, presenta una vena CuP corta, y unión en X de las venas M, CuA y A1 (Orlov, 1962; Harriet, 2007) que lo diferencian del espécimen de Mangrullo.

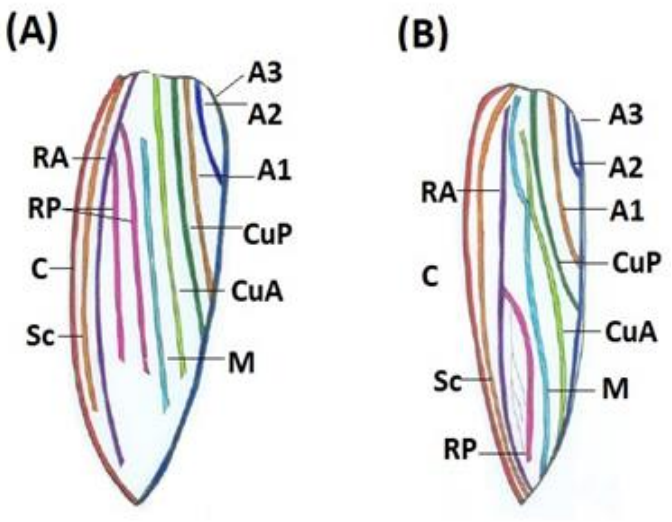

Figura 12- (A) *Tshekardocoleus minor* (Tshekardocoleidae) Pérmico temprano de Rusia; (B) *Votocoleus submissus* (Tshekardocoleidae) Pérmico temprano de República Checa. Terminología: C, Costa; Sc, Subcosta; R, Radial; RA, Radial Anterior; RP, Radial Posterior; M, Mediana; CuA, Cubital Anterior; CuP, Cubital Posterior; A1, Anal 1; A2, Anal 2; A3, Anal 3 (Tomado y modificado de Harriet, 2007).

La família **Oborocoleidae** del Sakmariano de República Checa, está integrada por *Liberocoleus intactus* y *Oborocoleus rohdendorfi*, ambos son espécimenes de posición dudosa. Oborocoleidae se diferencia de la muestra en estudio por presentar las venas M y CuA reducidas, y A1 larga y dispuesta a lo largo del ala (Carpenter, 1992).

El material en estudio comparte los caracteres diagnósticos de la familia **Permocupedidae** y de esta manera es asignado a esta categoría taxonómica. Al comparar con ***Cytocupes angustus*** (Fig. 13-C) (**Permocupedidae**) del Roadiano ruso, coincide con el fósil de Mangrullo en: ausencia de Sc, la vena R está presente, M presente y se extiende a lo largo de toda el ala, CuA se origina independiente de M, CuP y A1 están ausentes, y la vena A2 está presente. *C. angustus* tiene un tamaño cercano a los 5 mm, mientras que la especie uruguaya alcanza los 8 mm. La especie rusa presenta RP con dos ramas, RA y RP se unen en la región central del ala, vena M con una ramificación, y la posibilidad de unión entre R y M en el extremo basal del ala, siendo estos últimos caracteres difíciles de comparar pues el espécimen de Mangrullo está incompleto.

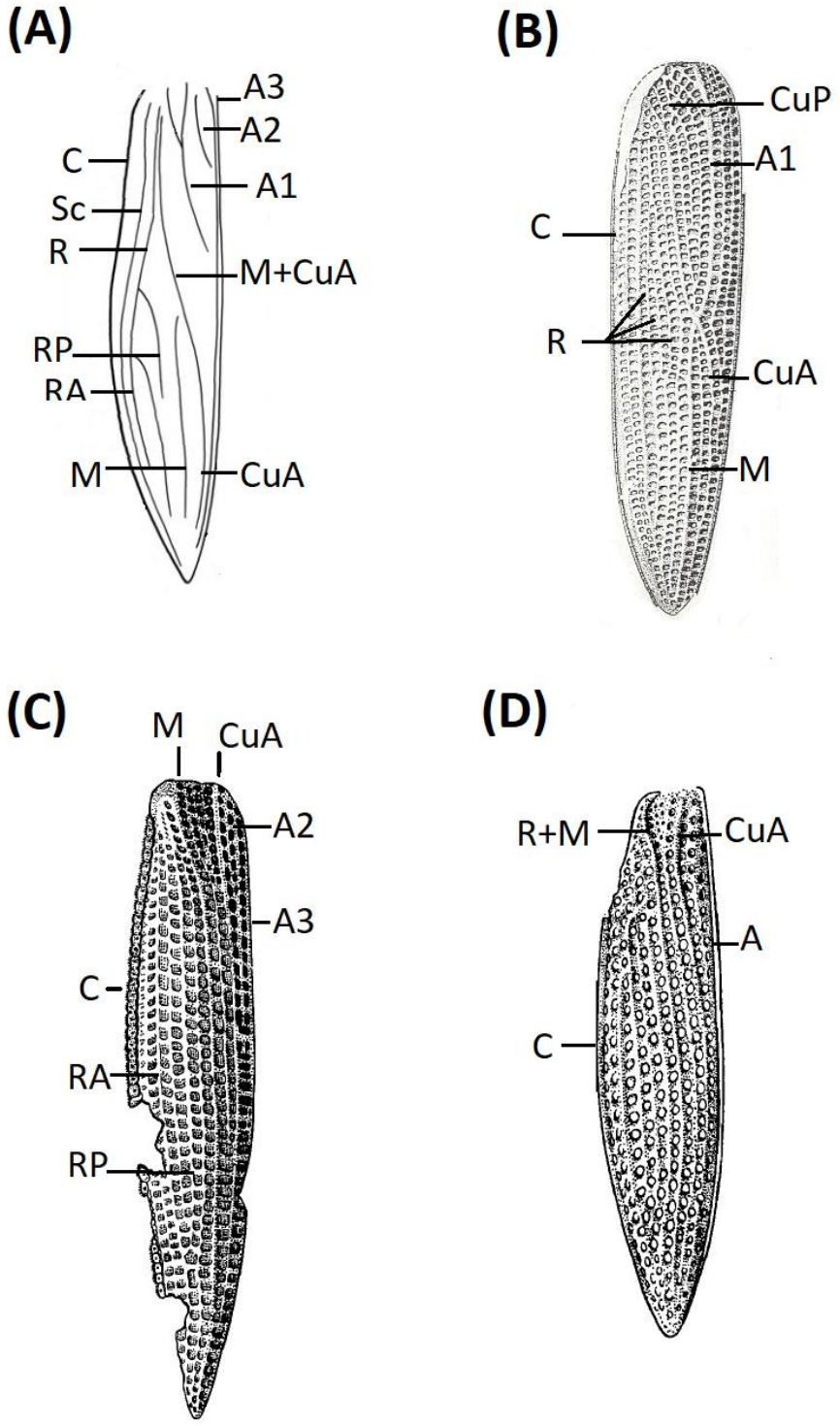

Figura 13- (A) *Coleopsis archaica* (Coleopsidae) Asseliano de Alemania (Tomado y modificado de: Kirejtshuk et al., 2013); (B) *Asiocoleus novojilovi* (Asicoleidae) Roadiano de Rusia (Tomado y modificado de: Orlov, 1962); (C) *Cytocupes angustus* (Permocupedidae) Roadiano de Rusia (Tomado y modificado de: Orlov, 1962); (D) *Eocupes lukjanovitshi* (Permocupedidae) Roadiano de Rusia. Terminología: C, Costa; Sc, Subcosta; R, Radial; RA, Radial Anterior; RP, Radial Posterior; M, Mediana; CuA, Cubital Anterior; CuP, Cubital Posterior; A1, Anal 1; A2, Anal 2; A3, Anal3 (Tomado y modificado de: Orlov, 1962)

Mientras que ***Eocupes lukjanovitshi*** (Fig. 13-D) (Permocupedidae) del Roadiano ruso, presenta una fusión basal de R+M que la separa del espécimen en estudio.

Analizando a ***Afrocupes firmae*** (Fig. 14-A) del Pérmico temprano (Artinskiano de Sudáfrica), *A. firmae* tiene la venación completa y dispuesta paralela a los bordes del margen alar, mientras que el espécimen de Mangrullo carece de las venas Sc, CuP y A1, y presenta un menor número de venas ramificadas. *A. firmae* está posicionada en Permocupedidae sin embargo su venación es más similar a Tshekardocoleidae, y por lo tanto puede ser asignada de posición incierta (Harriet, 2007).

Archicupes jacobsoni (Fig. 14-B) es un permocupédido del Roadiano de Rusia y se diferencia de la muestra en estudio por presentar vena Sc extendida por toda el ala, R no está presente, y las venas M y CuA se unen en el tercio proximal del ala. Mientras que ***Kaltanicupes ponomarenkoi*** (Fig. 14-C) un permocupédido del Kunguriano de Brasil, presenta una similar disposición de R y M, pero no coincide con del élitro de Mangrullo por mostrar las venas Sc, CuP y A1.

Kaltanocoleus pospelovi (Fig. 14-D) (Permocupedidae) del Roadiano de Rusia, a diferencia del espécimen de Mangrullo, *K. pospelovi* presenta la vena Sc, vena M y CuA se unen en la región media-basal del ala, y A1 está presente.

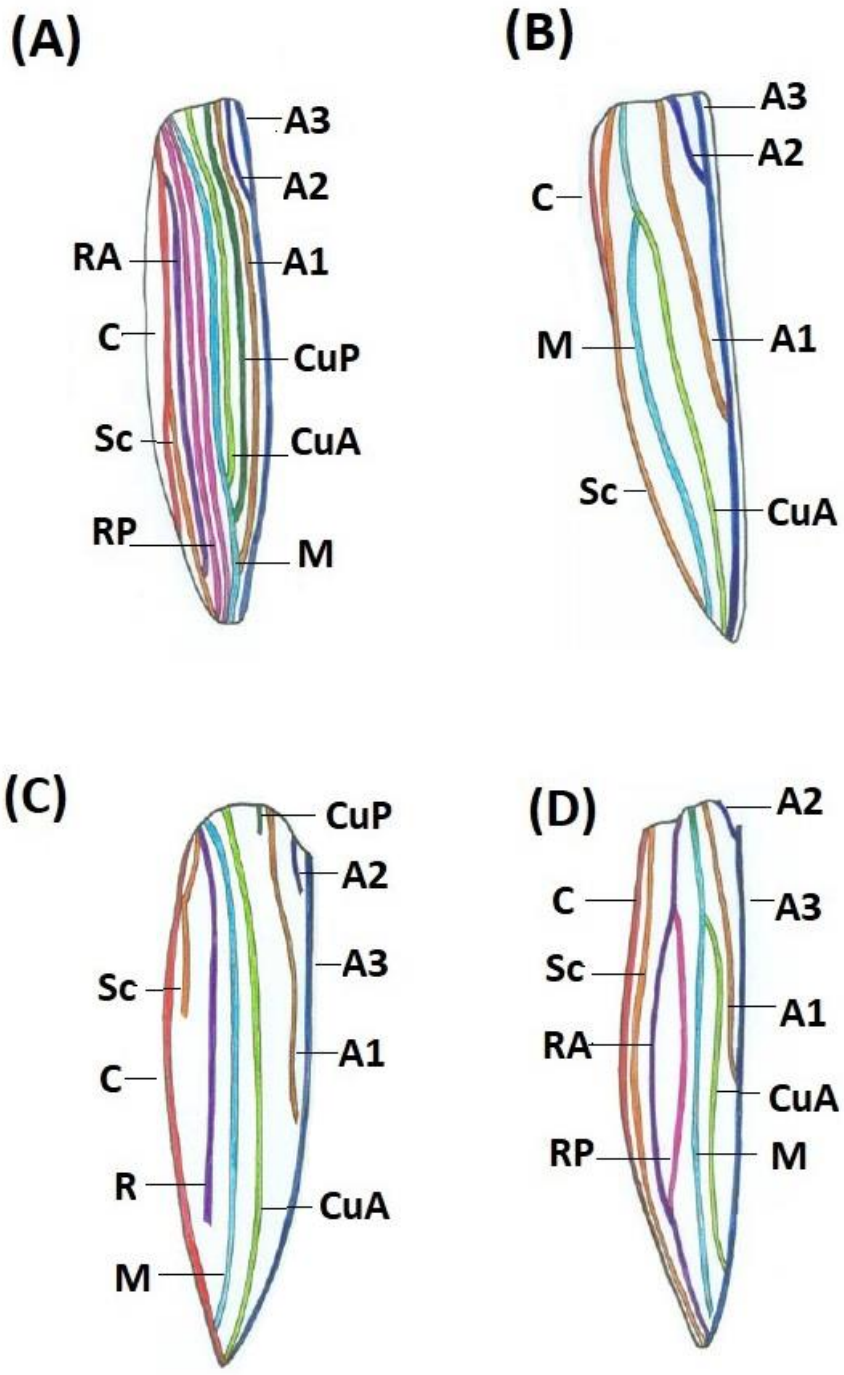

Figura 14- (A) *Afrocupes firmae* (Permocupedidae) Artinskiano de Sudáfrica; (B) *Archicupes jacobsoni* (Permocupedidae) Roadiano de Rusia; (C) *Kaltanicupes ponomarenkoi* (Permocupedidae) del Kunguriano de Brasil; (D) *Kaltanocoleus pospelovi* (Permocupedidae) Roadiano de Rusia. Terminología: C, Costa; Sc, Subcosta; R, Radial; RA, Radial Anterior; RP, Radial Posterior; M, Mediana; CuA, Cubital Anterior; CuP, Cubital Posterior; A1, Anal 1; A2, Anal 2; A3, Anal3. (Tomado y modificado de Harriet, 2007).

CONCLUSIONES PARA EL ESPECIMEN 2

El élitro en estudio es asignado a la familia **Permocupedidae** por compartir los siguientes caracteres diagnósticos: élitros reticulados con la mayoría de la venación presente, las venas M y CuA no se fusionan, y la vena CuP no está presente.

En base a esto, el espécimen de Uruguay integra el extinto suborden Protocoleoptera compuesto por coleópteros ancestrales. Junto con *Kaltanicupes ponomarenkoi,* el protocoleóptero del Pérmico temprano de Brasil (Fm. Iratí), el ejemplar de Mangrullo (Pérmico temprano de Uruguay) corresponde a uno de los registros más antiguos para la región, y junto con *Afrocupes firmae* (Pérmico temprano de Sudáfrica) son los integrantes más antiguos dentro de la familia Permocupedidae.

Dentro de Permocupedidae, el espécimen en estudio coincide en un mayor número de caracteres con *Cytocupes angustus* del Pérmico medio (Roadiano) de Rusia diferenciándose en el gran tamaño de la especie uruguaya. Ambos especímenes comparten: la ausencia de vena Sc, la vena R está presente, M presente y se extiende a lo largo de toda el ala, CuA se origina independiente de M, CuP y A1 están ausentes, y la vena A2 está presente. Las diferencias consisten en que *C. angustus* presenta una vena RP con dos ramas, RA y RP se unen en la región central del ala, vena M con una ramificación, y la posibilidad de unión entre R y M en el extremo basal del ala. Sin embargo, estos últimos caracteres diagnósticos en *C. angustus* son difíciles de comparar debido a la naturaleza fragmentaria del material de Uruguay, y por lo tanto se hace difícil confirmar o descartar la afinidad de estas dos especies, de manera segura. Debido a que la especie uruguaya está parcialmente preservada, la ubicación taxonómica a nivel de género y especie no es posible, se precisan de más ejemplares para una correcta determinación.

Capítulo 4

Glosselytrodea

ANTECEDENTES DEL REGISTRO FÓSIL DE GLOSSELYTRODEA

Glosselytrodea es un orden extinto de pequeños insectos alados, holometábolos, con pocas especies conocidas. Hasta el momento se conocen aproximadamente treinta de ellas distribuidas en siete familias: Permoberothidae, Archoglossopteridae, Glosselytridae, Jurinidae, Glossopteridae, Uskatelyridae y Polycytellidae (Bethoux et al., 2001). Este orden, posiblemente tuvo una distribución global entre el Paleozoico tardío y el Mesozoico temprano. Los registros fósiles datan del Pérmico de Estados Unidos, China, Francia, Kazajistán, Mongolia y Rusia, habiendo registros en el Triásico de Sudáfrica, Brasil, Chile, Argentina y Australia, y en el Jurásico de Mongolia y Argentina (Huang et al., 2007). En Argentina hay registros de la familia Polycytellidae del Triásico tardío, y de la especie *Chanarelytrina nana* del Jurásico tardío (Martins Neto et al., 2006).

La mayoría de los fósiles consisten en alas aisladas, existiendo poca información de los segmentos anatómicos del cuerpo. Las alas son membranosas, y en pocos casos presentan cierto grado de esclerotización asemejándolos a las tegminas. El primer par de alas tiene el área precostal comúnmente bien desarrollada formando una proyección prominente en el margen proximal del ala (ver Fig. 16-C). La superficie alar está cubierta por venas transversales que forman celdillas regulares e irregulares, y en algunas especies cubierta por numerosas sedas (Carpenter, 1992).

Basándose en la escasa información disponible del orden, ha sido planteado como una agrupación de familias Permo-triásico-jurásico, integrantes del clado Paraneoptera + Holometabola (Bethoux et al., 2007). Martynov (1938) consideró a Glosselytrodea como un miembro del superorden

Orthopteroidea, mientras que otros autores lo consideraron como un grupo hermano de los actuales Neuroptera (Carpenter, 1992; Rohdendorf & Rasnitsyn, 1980).

Dentro de Glosselytrodea la familia Permoberothidae tiene una posición dudosa, debido a las similitudes en la venación alar, algunos autores proponen excluir a Permoberothidae del orden e incluirlo en el clado Neuropteroidea: Neuroptera + Raphidioptera + Megaloptera (Bethoux et al., 2001).

MATERIAL DE ESTUDIO

El material de estudio FC-DPI 8723 (Fig. 15-A) consiste en la parte y contraparte de un fragmento costo apical correspondiente al primer par de alas. Las estructuras de la región basal se desconocen. Fue recolectado por el Dr. Olivier Bethoux en El Barón (Fm. Mangrullo, Dpto. Cerro Largo), y está depositado en la Colección de Paleontología de Invertebrados de la Facultad de Ciencias (FC-DPI), de la Universidad de la República.

RESULTADOS

Sistemática Paleontológica

Clase Insecta Linnaeus, 1758

Orden Glosselytrodea Martynov, 1938

Familia Jurinidae Zalessky, 1929

Gen et sp. nov. (N°3)

DIAGNOSIS DEL NUEVO GÉNERO:

-RP con 3 ramas.

-las celdillas de RP tienen forma de pentágono o hexágono y se disponen en zigzag y orientadas hacia el margen superior del ala.

-presencia de dos hileras de celdillas cilíndricas suprayacentes y dos hileras de celdillas cilíndricas subyacentes, a las venas paralelas del eje axial.

(La diagnosis de la nueva especie igual que la del género por monotipia)

DESCRIPCIÓN

El material examinado (Fig. 15-B) es un fragmento costo apical correspondiente al primer par de alas. Largo/ancho del fragmento: 4.5 mm/2.5 mm. Longitud estimada del ala: 7 mm. Las áreas precostal y anal no están preservadas. El espécimen tiene forma elongada con borde apical redondeado. Las venas longitudinales en el área central y anterior del ala se disponen en zigzag. Aproximadamente 21 venas transversales que conectan C con RA están preservadas. RA se extiende paralela al borde costal hasta casi el extremo apical del ala. RP con unas 3 ramas formando un reticulado en zigzag de celdillas pentagonales y hexagonales, dispuestas con una leve orientación hacia el margen anterior del ala. Parte de RP y MA están fusionadas (RP+MA). La región basal de RP+MA no está preservada. MP y CuA se extienden en el eje axial en línea recta, paralelas y muy cercanas, separadas 0.10 mm, y con unas 5 venas transversales que las conectan. Entre el eje axial del ala y RA, hay 5 hileras de celdillas, finalizando con unas 3 hileras cerca del extremo apical. Las celdas supra y subyacentes al eje axial del ala tienen forma cilíndrica y son dos veces más altas que anchas. CuP preservada en el borde posterior del ala y con una hilera de celdas.

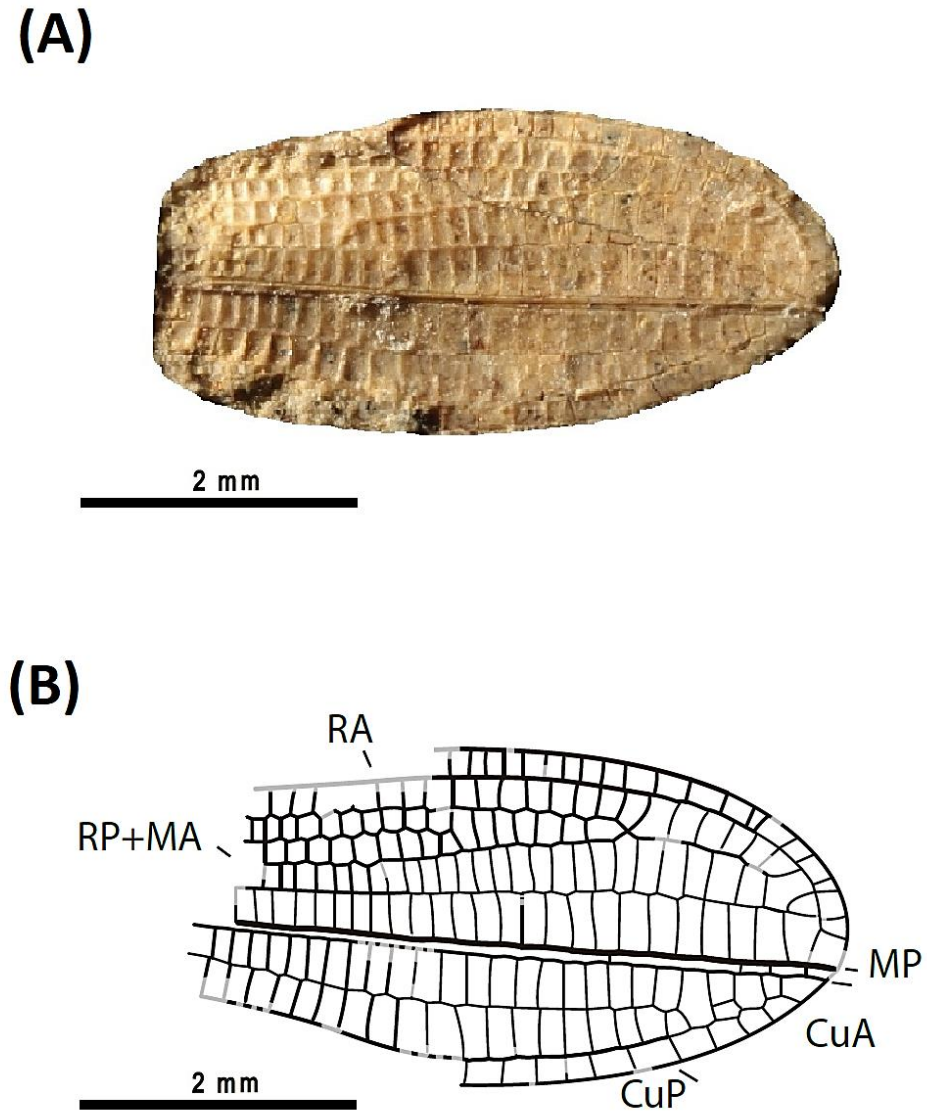

Figura 15- FC-DPI 8723 *Gen.* et sp. nov. N°3. Holotipo. (A) Fotografía de la PARTE "B" del ala preservada. (B) Dibujo esquemático del diseño alar. Terminología: RA, Radial Anterior; RP, Radial Posterior; MA, Mediana Anterior; MP, Mediana Posterior; CuA, Cubital Anterior; CuP, Cubital Posterior.

DISCUSIÓN

El material se asigna al orden **Glosselytrodea** pues comparte los siguientes caracteres diagnósticos: la vena R se extiende hasta cerca del ápice del ala y corre paralela al margen anterior del ala, RP usualmente ramificada, RP y MA coalesce basalmente, CuP usualmente en línea recta, y la superficie alar presenta numerosas venas transversales que generan un reticulado (Carpenter, 1992; Aristov et al., 2013; Bethoux et al., 2001). Es posicionado dentro de la familia **Jurinidae** debido a que comparte los caracteres diagnósticos: RA y CuP paralelas al margen alar y no llegan a juntarse en el extremo apical del ala, RP con hasta 3 ramas, presencia de un par de venas paralelas y dispuestas en el eje axial, y cerca de 8 hileras de celdas en la región media del ala, entre el borde anterior y el borde posterior (Aristov et al., 2013).

Con respecto a las venas MA, MP y CuP, se tomó en cuenta la interpretación de Bethoux et al. (2001) y Martynova (1961) que plantean que la vena MP y la rama anterior de la vena CuA se disponen de manera recta y paralela en la región media del ala, con excepción de la familia Permoberothidae en la cual las venas MA y MP se disponen de manera recta y paralela a nivel de toda la región media del ala (eje axial del ala). En los registros de Glosselytrodea del Triásico y Jurásico, el modelo de venación alar cambia, las venas paralelas en el eje axial se fusionan, disminuyendo el número de hileras y celdas en toda la superficie del ala (Aristov et al., 2013).

Analizando la familia **Permoberothidae** se observa que la nueva especie N°1 no comparte los caracteres diagnósticos de familia: RP presenta dos ramas (a diferencia de una RP con 3 ramas en la especie uruguaya), y MA y MP muy próximas en el eje axial del ala mientras que en el fósil uruguayo corresponden a MP y CuA. Las otras diferencias entre Permoberothidae y las restantes familias de Glosselytrodea es a nivel de las venas ScP y ScA (Bethoux et al., 2001), pero no están preservadas en la nueva especie.

Polycytellidae presenta a CuP paralela al margen posterior alar, siendo este aspecto compartido por la nueva especie en estudio. Sin embargo, Polycytellidae tiene como caracteres diagnósticos la unión de CuP y RA en el ápice del ala, y la fusión total de las venas paralelas MP y CuA. La ausencia de estos caracteres permite diferenciar a la nueva especie, quedando por fuera de esta familia (Aristov et al., 2013).

En **Archoglossopteridae** la vena Sc se extiende hasta casi la mitad del margen anterior del ala y predominan celdillas pentagonales y cuadradas en toda la superficie alar. En **Glosselytridae** RA y CuP se unen en el ápice del ala, las venas paralelas y axiales están casi o totalmente fusionadas, RP tiene al menos 5 ramas y la superficie alar consiste en un reticulado de más de 10 hileras de celdas. Estos caracteres permiten diferenciar a la especie de Mangrullo de estas dos familias (Aristov et al., 2013; Carpenter, 1992).

El fósil en estudio es asignado a **Jurinidae** que está integrado por los géneros *Protojurina*, *Eoglosselytrum*, *Surijoka* y *Jurina,* representantes del Pérmico temprano y tardío de Australia, Europa y Asia. El género *Isadelytron* presenta un diseño alar transicional entre el Pérmico y el Triásico. *Mesojurina, Ladinoglosselytron, Shaanxygklosselytron* y *Sinoglosselytron*, son representantes del Triásico tardío al Jurásico temprano de China y Asia Central.

Protojurina (Pérmico medio), *Eoglosselytrum* (Pérmico temprano-Kunguriano a Pérmico tardío), *Surijoka* (Pérmico medio y tardío) y *Jurina* (Pérmico temprano-Kunguriano) comparten con la especie en estudio la disposición de: pocas venas longitudinales y el similar número de hileras de celdas entre el borde dorsal y el borde ventral en la región media del ala (Aristov et al., 2013).

Comparando con ***Protojurina cellulosa*** y ***Protojurina juchnevskae*** del Pérmico medio de Rusia, difieren de la especie uruguaya por presentar como carácter diagnóstico la presencia de hileras de celdillas cilíndricas y dispuestas en línea recta en toda la superficie alar (Rohdendorf et al., 1961).

Jurina (Jurinidae) está integrada por cuatro especies descriptas del Pérmico de Rusia*, J. scutulata, J. marginata, J. reducta, J. sojanensis*. La especie *J. marginata* comparte con la especie en estudio, las venas transversales que conectan ambas venas paralelas en el eje axial. La diferencia es a nivel del número de hileras de celdas, cuatro hileras por encima de las venas del eje axial y dos hileras por debajo, alcanzan el ápice del ala, y por presentar únicamente de celdillas con forma cilíndrica; no se dispone de más información del ejemplar. Con respecto a las otras especies la información es escasa, el espécimen tipo de *J. scutulata* está poco preservado y, el dibujo interpretativo y la descripción son escasos e incompletos (Bethoux et al., 2001).

Analizando ***Eoglosselytrum*** (Jurinidae) de edad Pérmico temprano-Kunguriano a Pérmico tardío, el material en estudio comparte la presencia de más de 16 celdas de forma cilíndrica a lo largo de las venas paralelas dispuestas en el eje axial. Y diferenciándose por el numero de ramificaciones de RP, que en *Eoglosselytrum* consiste en 1 o 2 ramas, mientras que en la especie uruguaya RP llega a 3 ramas (Aristov et al., 2013).

Comparando con ***Eoglosselytrum biarmicum*** (Fig. 16-A), la especie de Mangrullo comparte la disposición de las venas paralelas con una leve inclinación hacia el margen posterior del ala, la presencia de hileras de celdillas en zigzag a nivel de RP, y el mismo número de hileras de celdas cilíndricas entre CuA y CuP. La diferencia es a nivel del número de hileras de celdas entre RA y las venas paralelas, *E. biarmicum* presenta 4 hileras de celdas por encima de las venas paralelas del eje axial y finaliza con unas 3 o 4 hileras, mientras que en la especie en estudio comienza con 5 hileras de celdas y finaliza en 3 hileras. Otra diferencia es a nivel del tamaño, la especie en estudio tiene una longitud estimada de 7 mm y 2.5 mm de ancho, mientras que las medidas en *E. biarmicum* son 6.1 mm y 2.2 mm respectivamente. Sin embargo, hay registros de longitud alar de hasta 7mm en los paratipos de *E. biarmicum* (Aristov et al., 2013), pudiendo considerarse al material en estudio dentro del rango no diferenciable con *E. biarmicum.*

Analizando a ***Eoglosselytrum kultshumovenese*** (Fig. 16-B), las diferencias radican en que *E. kultshumovenese* tiene mayor tamaño (Largo/ancho: 8.8 mm/3.1 mm), un menor número de hileras de celdas (4 hileras) por encima de las líneas paralelas y las celdas no se disponen en zigzag. La especie en estudio presenta venas transversales que conectan ambas venas paralelas del eje axial y también están presentes en el paratipo de *E. kultshumovenese* (Aristov et al., 2013).

Surijoka lutevensis (Fig. 16-C) (Jurinidae) y la especie uruguaya comparten la región en zigzag de RP tiene una leve orientación hacia el margen anterior del ala. Las diferencias consisten en: la longitud del ala es mayor y el ancho es menor en *S. lutevensis* (8.1 mm/2.1 mm) y su forma es alargada y puntiaguda, difiere en el número de hileras de celdas por encima de las venas paralelas en el eje axial, y las venas MP y CuA se disponen de manera paralela y en línea recta sin tendencia a inclinarse. El espécimen en estudio presenta un mayor número de venas transversales que conectan C con RA con *respecto a S. lutevensis* (Bethoux et al., 2001).

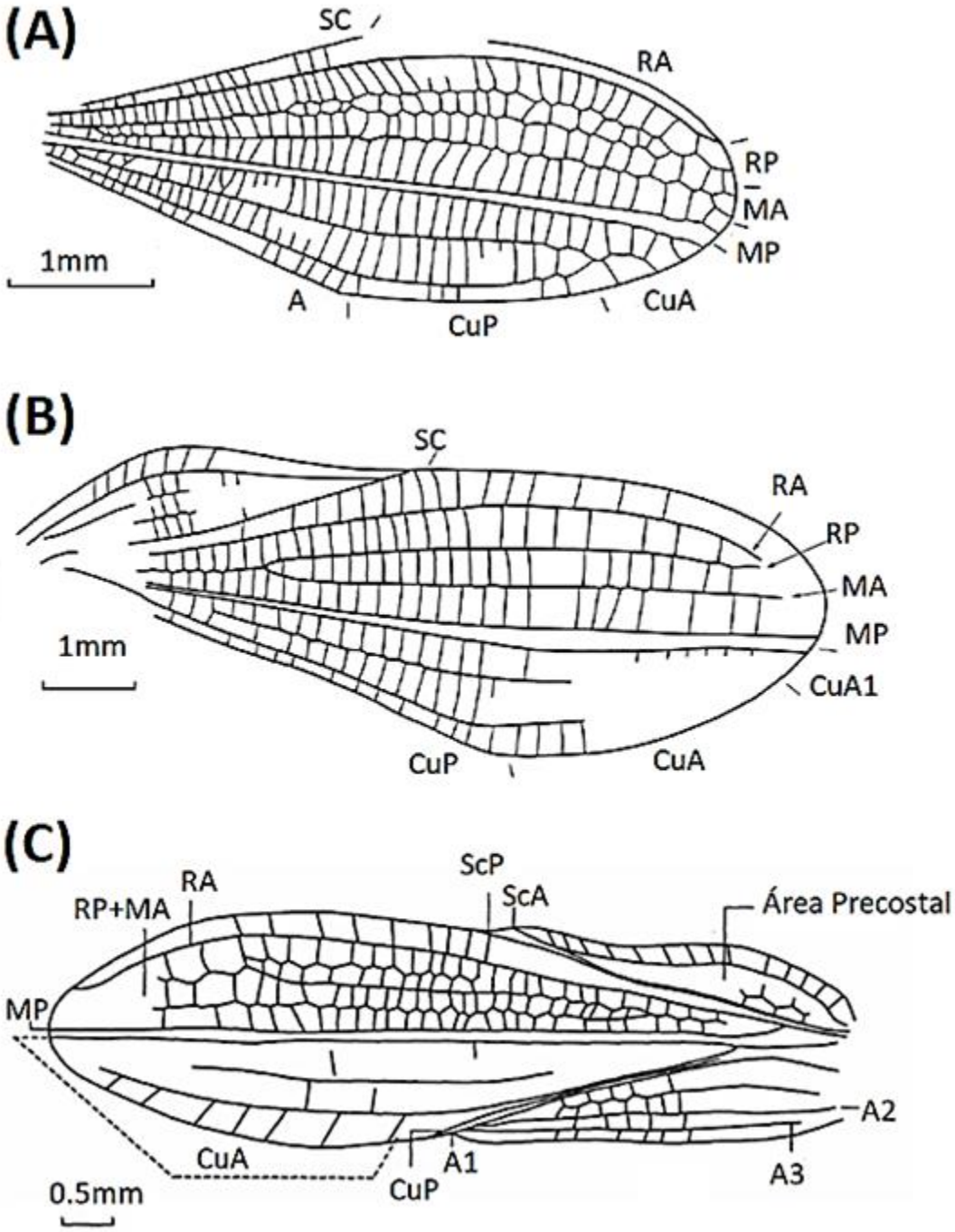

Figura 16- (A) *Eoglosselytrum biarmicum* Pérmico medio a tardío de Rusia (Tomado de Aristov et al., 2013); (B) *Eoglosselytrum kultshumovenese* Pérmico tardío de Rusia (Tomado de Aristov et al., 2013); (C) *Surijoka lutevensis* del Pérmico tardío de Francia. Terminología: SC, Subcosta; ScA, Subcosta Anterior; ScP, Subcosta Posterior; RA, Radial Anterior; RP, Radial Posterior; MA, Mediana Anterior; MP, Mediana Posterior; CuA, Cubital Anterior; CuP, Cubital Posterior; A1, Anal 1; A2, Anal 2; A3, Anal 3 (Tomado de Bethoux et al., 2001).

CONCLUSIONES PARA LA NUEVA ESPECIE N°3

La NUEVA ESPECIE N°3 es asignada a la familia **Jurinidae** por presentar los siguientes caracteres diagnósticos de familia: RA y CuP paralelas al margen alar, claramente pronunciadas, y no llegan a juntarse en el extremo apical del ala, RP con hasta 3 ramas, presencia de un par de venas paralelas y dispuestas en el eje axial, y cerca de 8 hileras de celdas entre el borde dorsal y el borde ventral en la región media del ala (Aristov et al., 2013).

Con el género *Eoglosselytrum* comparte la presencia de más de 16 celdas de forma cilíndrica a lo largo de las venas paralelas dispuestas en el eje axial. Y diferenciándose por el número de ramificaciones de RP, que en *Eoglosselytrum* consiste en 1 o 2 ramas, mientras que en la especie uruguaya RP llega a 3 ramas (Aristov et al., 2013).

Mientras que con *Surijoka lutevensis* comparte la disposición y orientación de las hileras de celdillas de RP en zigzag y con una leve orientación hacia el margen superior del ala, y se diferencia por presentar las venas MP y CuA de manera paralela y en línea recta sin tendencia de inclinación.

Es de destacar que el espécimen de Mangrullo comparte caracteres diagnósticos con *Eoglosselytrum* y con *Surijoka*, sin embargo, presenta caracteres propios permitiendo asignar al espécimen de Mangrullo a un nuevo género y especie.

A pesar de que el material está fragmentado, los caracteres diagnósticos que separan los géneros pueden ser determinados a partir de la región preservada.

Capítulo 5

Permopsocida

ANTECEDENTES DEL REGISTRO FÓSIL DE PERMOPSOCIDA

Permopsocida es un pequeño orden de insectos extinto que integra el clado Acercaria [Psocoptera+(Permopsocida+(Hemiptera+Thysanoptera)]. Antiguamente los permopsócidos eran considerados una familia integrante del orden Psocoptera, sin embargo, a partir de nuevos registros fósiles y el estudio de nuevos datos morfológicos se apoya la creación del Orden Permopsocida, que junto con el clado (Hemiptera+Thysanoptera) son grupo hermano de los psocópteros (Huang et al., 2016).

Existe controversia con algunas familias y géneros debido a la escasez de información y de materiales preservados y completos. Permopsocida tiene unas 25 especies descriptas divididas en tres familias: Psocidiidae, Archipsyllidae y Permopsocidae. Existen representantes desde el Asseliano del Pérmico temprano (298 Ma) hasta el Cretácico tardío (93 Ma) (Prokop et al., 2016).

Psocidiidae presenta como representantes pérmicos a *Stenopsocidium* (Pérmico tardío de Australia), *Dichentomum* (Asseliano-Artinskiano, Pérmico temprano de Kansas y Rusia) e *Hypopsylla* (Pérmico tardío de Australia). La familia Permopsocidae fue registrada en el Pérmico de Kansas, mientras que Archypsillidae presenta a *Eopsylla sojanense* datada en edad Pérmico temprano (Kunguriano) en Rusia (Huang et al., 2016). Permopsocidae es considerada la familia más primitiva, donde *Permopsocus* es el género con más caracteres plesiomórficos, con un mayor número de venas ramificadas y venas transversales. Los géneros *Megapsocidium, Austropsocidium* y *Liassopsocus* son de posición dudosa fueron descartados del orden Permopsocida (Smithers, 1972).

El orden está integrado por pequeños insectos de venación reducida. Sin embargo, dicha simplificación no llega al grado de reducción y especialización que presentan los ejemplares de

psocópteros actuales. Por ejemplo, en Permopsocida la vena Mediana presenta 4 o 5 ramas y la presencia de una segunda vena anal es común, así como un mayor número de venas transversales. En Permopsocida el primer y segundo par de alas son similares en tamaño y diseño alar, sin embargo, en los ejemplares actuales de Psocoptera el segundo par de alas está muy reducida en tamaño y en venación. La reducción también se manifiesta a nivel de otros escleritos corporales como por ejemplo el número de segmentos tarsales (Smithers, 1972).

Los registros fósiles de este orden son escasos, sin embargo, recientes hallazgos apoyan la hipótesis de que Permopsocida representa un linaje evolutivo de transición entre el aparato bucal masticador y el aparato bucal picador suctor (Huang et al., 2016). La identificación de polen de angiospermas, en contenidos digestivos de permopsócidos preservados en ámbar del Cretácico, documenta el rol ecológico de estos insectos y el proceso coevolutivo entre las angiospermas y los insectos. Los permopsócidos tenían piezas bucales masticadoras en una "disposición cónica", siendo un paso intermedio hacia las piezas bucales suctoras de trips y hemípteros. Algunos autores proponen que en el Carbonífero tardío y Pérmico temprano predominaron insectos con piezas bucales adaptadas a la masticación y succión de plantas, mientras que en el Triásico se incorporaron las piezas bucales suctoras y otras destinadas a la alimentación de partículas en ambientes acuáticos (Labandeira, 1997). De todas maneras, los fósiles de permopsócidos son escasos por lo tanto los cambios morfológicos en este orden de insectos constituyen un enigma evolutivo con numerosas interrogantes aún sin responder (Huang et al., 2016).

Los permopsócidos sobrevivieron durante el Jurásico y Cretácico, pero tuvieron que competir con numerosas especies de insectos polinívoros, y su extinción final en el Cretácico fue quizás influenciada por la radiación de las angiospermas y los insectos polinizadores (Huang et al., 2016).

MATERIAL DE ESTUDIO

El material de estudio FC-DPI 8724 (Fig. 17-A) consiste en la parte y contraparte completas de un ala correspondiente al primer par de alas. Fue recolectado por el Dr. Olivier Bethoux en El Barón (Fm. Mangrullo, Dpto. de Cerro Largo), y está depositado en la Colección de Paleontología de Invertebrados de la Facultad de Ciencias (FC-DPI), de la Universidad de la República.

RESULTADOS

Sistemática Paleontológica

Clado Acercaria Börner, 1904 (sensu Huang et al., 2016)

Orden Permopsocida Tillyard, 1926 (sensu Huang et al., 2016)

Familia Psocidiidae Tillyard, 1926

Gen et sp. nov. N°4

DIAGNOSIS DEL NUEVO GÉNERO

-pterostigma alargado y curvo, dispuesto en la región media del ala.

-RA finaliza en una vena transversal que une RP con Costa.

-unión basal entre R y M.

-rama posterior de M con dos venas terminales.

(La diagnosis de la nueva especie igual que la del género por monotipia)

DESCRIPCIÓN

El material de estudio consiste en un ala completa correspondiente al primer par de alas (Fig. 17-B). Largo/ancho: 5.2 mm/1.8 mm. El ejemplar tiene forma elongada con borde apical redondeado. Vena ScP presente, es corta y se dispone paralela al borde anterior del ala terminando en una curvatura que la une a la región media de RA. La vena ScP se une a Costa por una vena transversal y delimita al pterostigma en parte de su borde proximal. RA y RP están bien desarrolladas. Pterostigma (Pt) presente, alargado y estrecho, con curvatura, y sin esclerotización evidente en el fósil. RA no está ramificada, y finaliza en una curvatura delimitando el borde posterior de Pt. RP con dos ramas terminales y una vena trasversal que forma el borde distal del pterostigma. M y R están unidas y divergen en el sector basal del ala. M con cuatro ramas terminales, y una vena transversal que une la región media de M con RP. CuA alargada y con curvatura, terminando en dos ramas. CuP simple y curva. A1 y A2 presentes, y sin ramificaciones. Presencia de areola postica (ap), dos veces más ancho que alto.

El ejemplar fósil presenta algunas venas poco preservadas que son representadas en el dibujo esquemático con color gris: vena transversal que conecta RP con el margen costal del ala, fragmento proximal de RP, fragmento medio y proximal en M, fragmento inicial de CuP, borde posterior del ala a nivel de la areola postica.

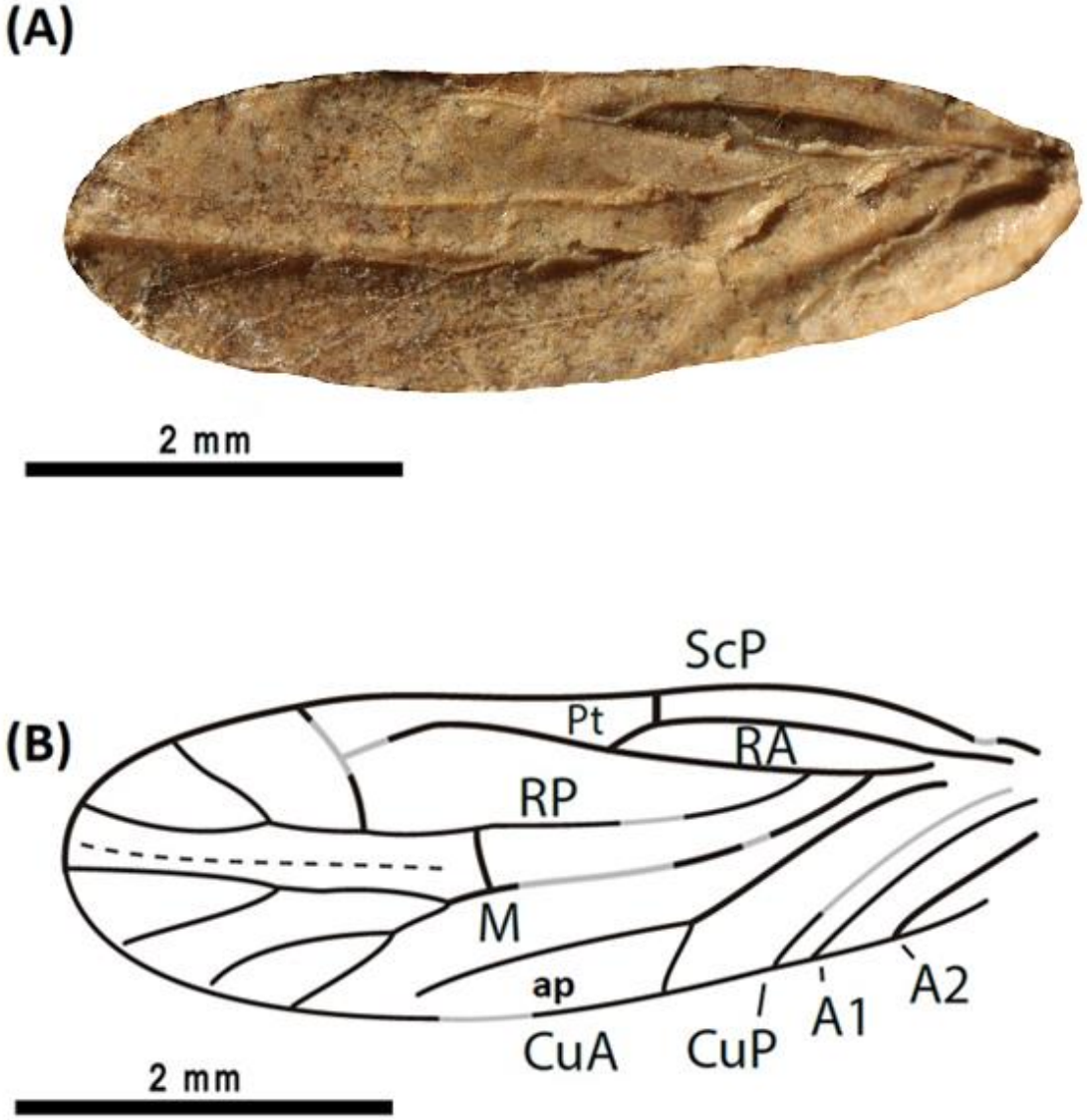

Figura 17- Gen. et sp. nov. N°4. Holotipo. FC-DPI 8724. Holotipo (A) Fotografía de la PARTE "B" del ala preservada. (B) Dibujo esquemático del diseño alar. En color gris se representa las venas poco definidas. Terminología: ScP, Subcosta Posterior; RA, Radial Anterior; RP, Radial Posterior; Pt, Pterostigma; M, Mediana; CuA, Cubital Anterior; CuP, Cubital Posterior; A1, vena Anal 1; A2, vena Anal 2; ap., areola postica.

DISCUSIÓN

El espécimen en estudio es asignado al orden **Permopsocida** por presentar los siguientes caracteres diagnósticos: presencia de pterostigma limitado por el margen costal y la curvatura posterior de RA (Huang et al., 2016). Es posicionado dentro de la familia **Psocidiidae** por compartir los caracteres diagnósticos: ScP alargada terminando en RA, RP con una bifurcación terminal, M con al menos cuatro ramas, areola postica más ancha que alta y existe una bifurcación terminal en CuA (Prokop et al., 2016).

Al comparar con la familia **Permopsocidae**, este grupo se caracteriza por presentar una vena que une M con la areola postica y, ScP y RA se disponen paralelas y alcanzando tres cuartos de la longitud del ala, aspectos que no son compartidos por el fósil uruguayo. Comparando con *Permopsocus latipennis* (Fig. 18-A) del Artinskiano de Kansas (285Ma), *P. latipennis* presenta una vena que une RP con M en la región medial del ala y otra vena que une RP con M a nivel de la región distal del ala, la areola postica es más alta que ancha y, CuP es larga y se dispone de manera casi recta (Carpenter, 1992; Smithers, 1972). La familia Permopsocidae y *P. latipennis* se diferencian del ejemplar en estudio por presentar una vena que une M con la areola postica, ScP y RA se disponen de manera paralela casi a lo largo del margen costal del ala, una vena que une RP con M a nivel de la región distal del ala, CuP es larga y casi recta, y la areola postica es más alta que ancha (Carpenter, 1992; Smithers, 1972).

Según el género *Austropsocidium*, antes integrante del orden Permopsocida y ahora de posición incierta, y comparando con ***Austropsocidium pincombei*** (Fig. 18-B) del Pérmico tardío de Australia (254 Ma), *A. pincombei* difiere de la especie en estudio por la presencia de pterostigma triangular y carece de vena trasversal entre ScP y Costa (Smithers, 1972).

La familia **Archypsillidae** está registrada en el Jurásico de China, Alemania y Kazajistán. La familia presenta como caracteres diagnósticos la presencia de ScP corta, ScP termina en el margen Costal cerca de la base del ala y luego diverge finalizando en RA, características no compartidas por la

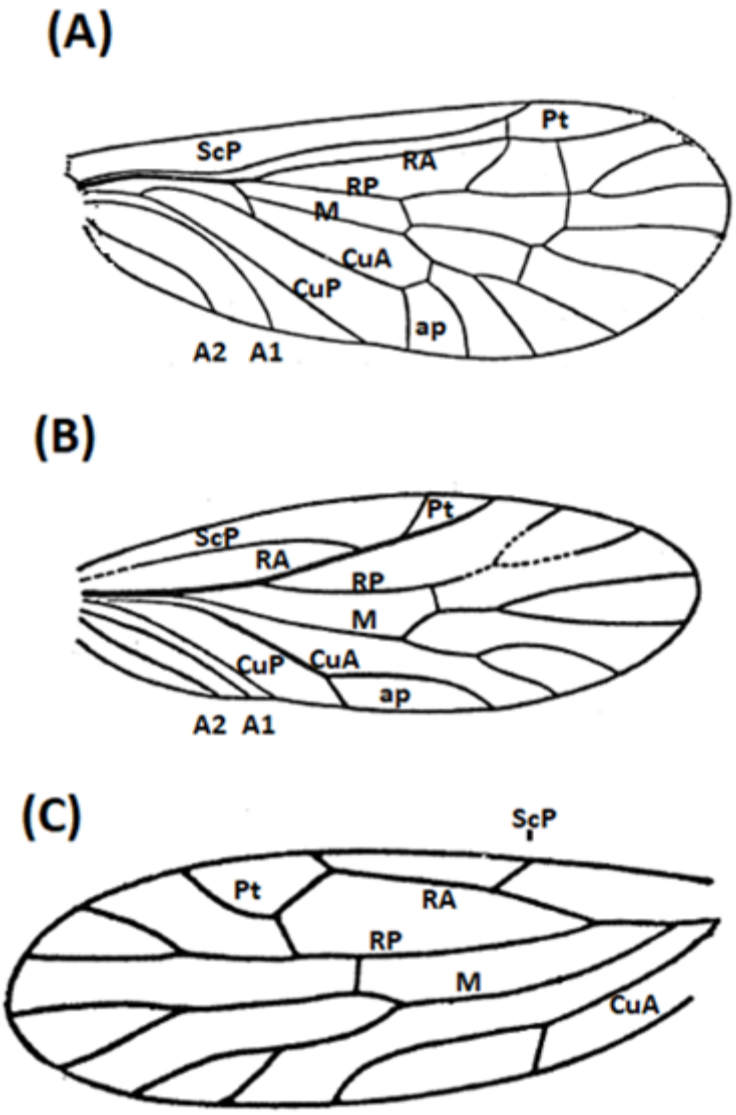

Figura 18- (A) *Permopsocus latipennis* del Pérmico temprano (Artinskiano) de Kansas; (B) *Austropsocidium pincombei* del Pérmico tardío de Australia; (C) *Archipsylla turanica* del Jurásico de Kazajistán. Terminología: ScP, Subcosta Posterior; RA, Radial Anterior; RP, Radial Posterior; Pt, Pterostigma; M, Mediana; CuA, Cubital Anterior; CuP, Cubital Posterior; A1, vena Anal 1; A2, vena Anal 2; ap., areola postica. (Tomado de Smithers, 1972)

especie uruguaya. Comparando con *Archipsylla turanica* (Fig. 18-C), el pterostigma es corto y ancho en esta especie, presenta M+CuA fusionada basalmente con R y el área anal está reducida. Estos caracteres diagnósticos de *Archipsylla turanica* difieren de la especie en estudio (Carpenter, 1992; Smithers, 1972).

El espécimen de Mangrullo comparte los caracteres diagnósticos de **Psocidiidae** que tiene como representantes pérmicos a *Stenopsocidium*, *Dichentomum* e *Hypopsylla*. Comparando con ***Hypopsylla*** (Psocidiidae) datada en el Pérmico tardío (255 Ma) de Australia, el género comparte con el espécimen de Mangrullo la presencia de una vena transversal entre ScP y Costa, y la curvatura en RA. *Hypopsylla belmontensis* (Fig. 19-A) es el único representante de este género, y difiere por la presencia de un pterostigma bien esclerotizado y de menor tamaño, por la presencia de tres ramas en MP, una vena que conecta M y CuA, y ScP termina en la región basal de RA (Prokop et al., 2016).

Analizando a ***Dichentomum*** (Psocidiidae) con registros desde el Asseliano hasta el Kunguriano del Pérmico temprano (298-272 Ma), el género tiene como caracteres diagnósticos: el pterostigma está bien desarrollado y tiene curvatura, RA delimita basalmente y posteriormente al pterostigma, y la región basal de M y CuA está separada de R, difiriendo con la especie uruguaya en este último carácter. Comparando con *Dichentomum tinctum* (Fig. 19-B) del Artinskiano de Kansas, ScP termina en la región media de RA, el pterostigma es alargado y con curvatura, y no hay unión basal entre M y CuA, estos aspectos son compartidos con la especie en estudio. Las diferencias consisten en que RA finaliza en Costa, mientras que en la especie en estudio RA finaliza en una vena trasversal que une RP con la vena Costa (Carpenter, 1992; Smithers, 1972).

Comparando con *Dichentomum arroyo* (Permopsocida: Psocidiidae) del Asseliano (298-295 Ma, Pérmico temprano) de Nuevo México (Rasnitsyn, 2004), *D. arroyo* (Fig. 19-C) comparte con la especie en estudio la presencia de: un pterostigma con curvatura, M con cuatro ramas terminales y

la areola postica es más ancha que alta. *D. arroyo* se diferencia de la especie en estudio por presentar un menor tamaño (3.9 mm de largo), RA se dispone de manera paralela y muy próximo al margen costal del ala y simula finalizar en el margen costal, el pterostigma es alargado alcanzando casi todo el borde anterior del ala y las ramas de separación de M en M_1+M_2 y M_3+M_4 son venas largas y paralelas. En *D. arroyo* la vena ScP no está preservada y no es posible compararla. Hay que tener en cuenta que la descripción de *D. arroyo* está basada en una única ala parcialmente fragmentada y poco preservada, y es asignado de manera tentativa al género *Dichentomum* (Rasnitsyn, 2004).

El género ***Stenopsocidium*** (Psocidiidae) (254Ma), y su único representante *Stenopsocidium elongatum* (Fig. 19-D) de Australia, comparte con la especie en estudio la presencia de una vena trasversal entre ScP y Costa y no hay unión basal entre M y CuA. No obstante, difiere con el ejemplar de Mangrullo por presentar 5 ramas en M, RA finaliza en Costa, el pterostigma es pequeño, triangular y pigmentado, y carece de vena A2 (Smithers, 1972).

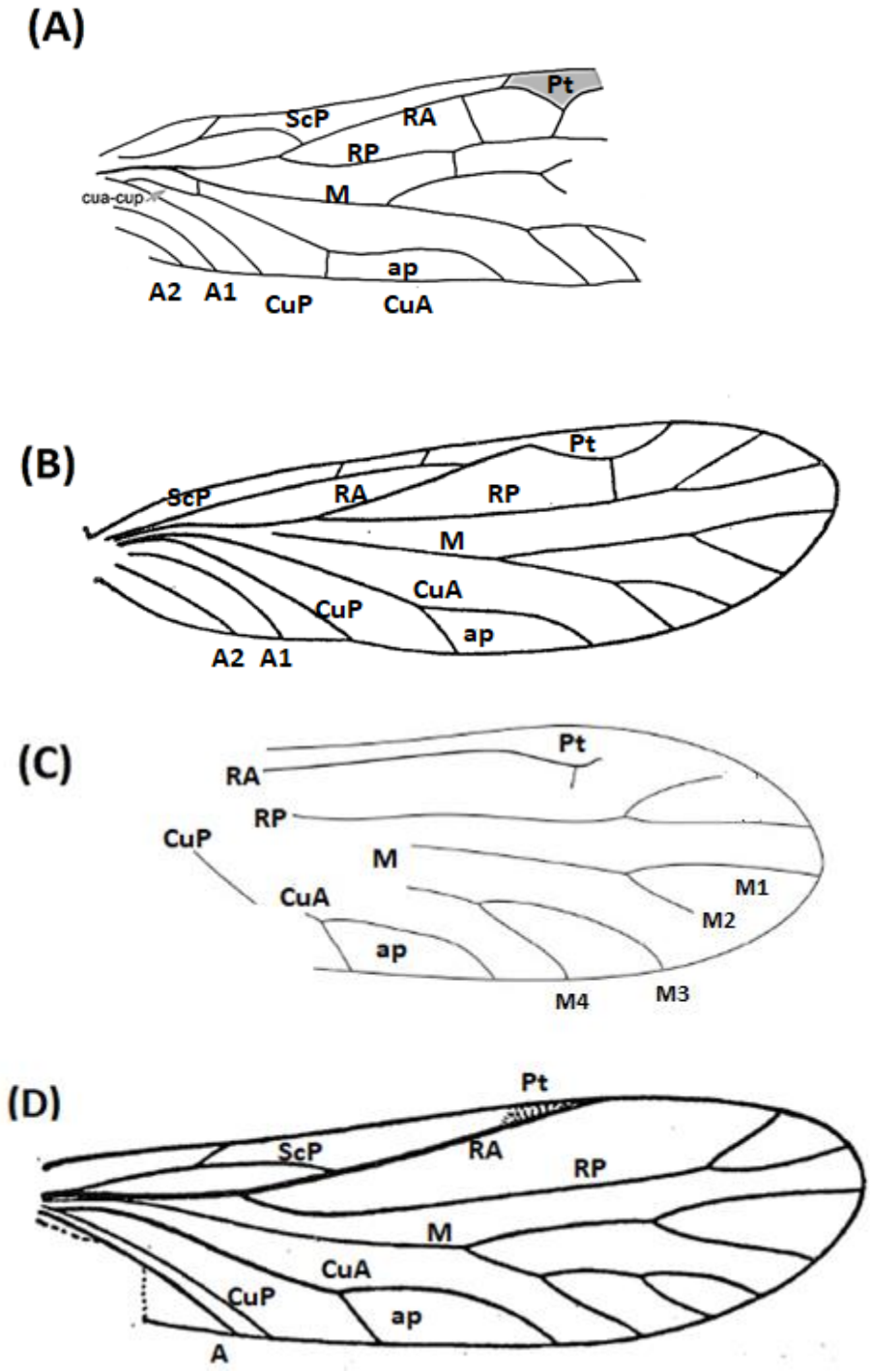

Figura 19- (A) *Hypopsylla belmontensis* del Pérmico tardío de Australia (Tomado de Prokop et al., 2016); (B) *Dichentomum tinctum* del Pérmico temprano (Artinskiano) de Kansas (Tomado de: Smithers, 1972); (C) *Dichentomum arroyo* del Pérmico temprano (Asseliano) de Nuevo México (Tomado de Rasnitsyn, 2004); (D) *Stenopsocidium elongatum* del Pérmico tardío de Australia. Terminología: ScP, Subcosta Posterior; RA, Radial Anterior; RP, Radial Posterior; Pt, Pterostigma; M, Mediana; M1, mediana 1; M2, mediana 2; M3, mediana 3; M4, mediana 4; CuA, Cubital Anterior; CuP, Cubital Posterior; A, vena anal; A1, vena Anal 1; A2, vena Anal 2; ap., areola postica (Tomado de: Smithers, 1972).

CONCLUSIONES PARA LA NUEVA ESPECIE N° 4

La NUEVA ESPECIE N°4 es asignada a la familia **Psocidiidae**, debido a que comparte los caracteres diagnósticos del clado: ScP alargada terminando en RA, RP con una bifurcación terminal, M con al menos cuatro ramas, areola postica más ancha que alta, y CuA presenta una bifurcación terminal (Prokop et al., 2016). Sin embargo, la especie uruguaya presenta el pterostigma más cerca de la región media del ala, a diferencia de los taxones descritos para esta familia. Además, es importante destacar que también muestra mayores afinidades con los taxones más basales del Pérmico temprano, aunque no es posible asignar el material de Uruguay a ninguna especie ya descripta.

En vista de las diferencias encontradas en la comparación realizada con los géneros descriptos dentro de Psocidiidae, el espécimen de Mangrullo es asignado a un nuevo género y una nueva especie.

Capítulo 6

Mecoptera

ANTECEDENTES DEL REGISTRO FÓSIL DE MECOPTERA

Los mecópteros son insectos holometábolos, de pequeño a mediano tamaño y cuerpo esbelto, que habitan zonas con abundante vegetación y cercanas a cursos de agua dulce. El orden tiene aproximadamente 600 especies que en su mayor parte habitan ambientes templados a tropicales, y unas pocas en ambientes fríos. En Uruguay son insectos poco conocidos (Bentancourt et al., 2009). Los más antiguos mecópteros son registrados en formaciones carbonífero-pérmicas de Norteamérica (Rasnitsyn, 2004). En el pasado, Mecoptera era un grupo muy importante y más diversificado que en la actualidad. El Pérmico fue el auge de los mecópteros, manteniéndose como uno de los órdenes más abundantes hasta el Cretácico, posteriormente la diversidad y abundancia fue decayendo hasta alcanzar los niveles actuales (Bashkuev, 2010).

Algunos de los primeros mecópteros tenían aparato bucal con forma de "sifón", y podrían ser considerados como los primeros insectos polinizadores de gimnospermas (Grustán, 2015). Ren et al. (2009) registraron once especies de mecópteros extintos con probóscide sifonada, y sugieren que eran utilizadas para alimentarse de líquidos provenientes de las estructuras reproductivas de gimnospermas, actuando como polinizadores de gimnospermas durante el Mesozoico, mucho tiempo antes que se estableciera la asociación coevolutiva entre insectos y angiospermas.

Las familias representantes del Pérmico temprano son: Permochoristidae (Artinskiano de Kansas y Rusia), Permopanorpidae (Artinskiano de Kansas y Oklahoma), Parachoristidae y Kaltanidae; esta última con un género de posición dudosa. Los mecópteros del Pérmico tardío están representados en todos los continentes (excepto la Antártida y Norteamérica) por las familias: Permochoristidae, Permopanorpidae, Kaltanidae, Mesopsychidae, Permocentropidae, Permotipulidae,

Robinjohniidae, Permotanyderidae, Parachoristidae, Nedubroviidae y Belmontiidae (Rasnitsyn & Quicke, 2002; Ren et al., 2009; Carpenter, 1992). En Brasil se hallaron mecópteros pérmicos en la Fm. Iratí, y están representados por dos géneros de Permochoristidae y tres especies, del Kunguriano de Rio Grande do Sul: *Petromantis rieki, Petromantis evansi* y *Asiachorista beckermigdisovae* (Moura- Junior, et al., 2018)

La mayor abundancia de mecópteros pérmicos está registrada en las Formaciones del Kunguriano europeo-ruso, con representantes de Permochoristidae. El género más abundante es *Agetopanorpa* y en menor proporción *Protopanorpa* y *Petromantis*. En el Ufimiano de Rusia, se registraron integrantes de la familia Permochoristidae, con representantes de los géneros *Petromantis*, *Protopanorpa* y *Tjulkinella*, mientras que en el Kazaniano temprano de Rusia predominaron los hallazgos de *Petromantis,* y en menor cantidad *Agetopanorpa* y *Protopanorpa*. Las alas de insectos se encontraron asociadas a conchostráceos, ostrácodos, bivalvos, escamas de peces y plantas (Bashkuev, 2010).

MATERIAL DE ESTUDIO

El material de estudio FC-DPI 8722 (Fig. 20-A) consiste en la parte y contraparte completa de un ala correspondiente al segundo par de alas. Fue recolectado por el Dr. Olivier Bethoux en El Barón (Fm. Mangrullo, Dpto. Cerro Largo), y está depositado en la Colección de Paleontología de Invertebrados de la Facultad de Ciencias (FC-DPI), de la Universidad de la República.

RESULTADOS

Sistemática Paleontológica

Clase Insecta Linnaeus, 1758

Orden Mecoptera Packard, 1886

Familia Permochoristidae Tillyard, 1917

Gen *et* Sp. Nov. (N°5)

DIAGNOSIS DEL NUEVO GÉNERO (en base al segundo par de alas)

-Sc simple

-RA bifurcado y delimitando al pterostigma.

-RP con dos ramas terminales.

-MP con cinco venas que alcanzan el borde del ala.

(La diagnosis de la nueva especie igual que la del género por monotipia)

DESCRIPCIÓN

El material examinado consiste en un ala completa correspondiente al segundo par de alas (Fig. 20-B). Presenta forma subtriangular con borde apical redondeado. Largo/ancho: 9.8 mm/3.9 mm. Vena Sc parcialmente preservada, alcanzando hasta la región media del ala y finalizando en Costa. Sc simple, sin ramas visibles. Pterostigma (Pt) bien desarrollado, con forma triangular y ubicado en la región media distal del borde anterior del ala. RA delimita a Pt, RA no tiene ramas que dividan a Pt. Vena RP se bifurca terminando en dos ramas que alcanzan el borde del ala. MA y MP se bifurcan en

la región basal del ala. MA con dos ramas terminales unidas por una vena trasversal. MP con cinco venas terminales, con una vena transversal que une la primera rama con la segunda rama, y una vena que une la segunda bifurcación de MP. MA unida a MP mediante tres venas transversales. MP y CuA unidas basalmente por una vena que corresponde a M5. CuA simple sin ramificaciones. Vena CuP dispuesta en línea recta y paralela a CuA. Área anal con tres venas, A1 se fusiona a CuP basalmente y luego emerge finalizando en el borde alar, A1 unida a A2 mediante una vena transversal.

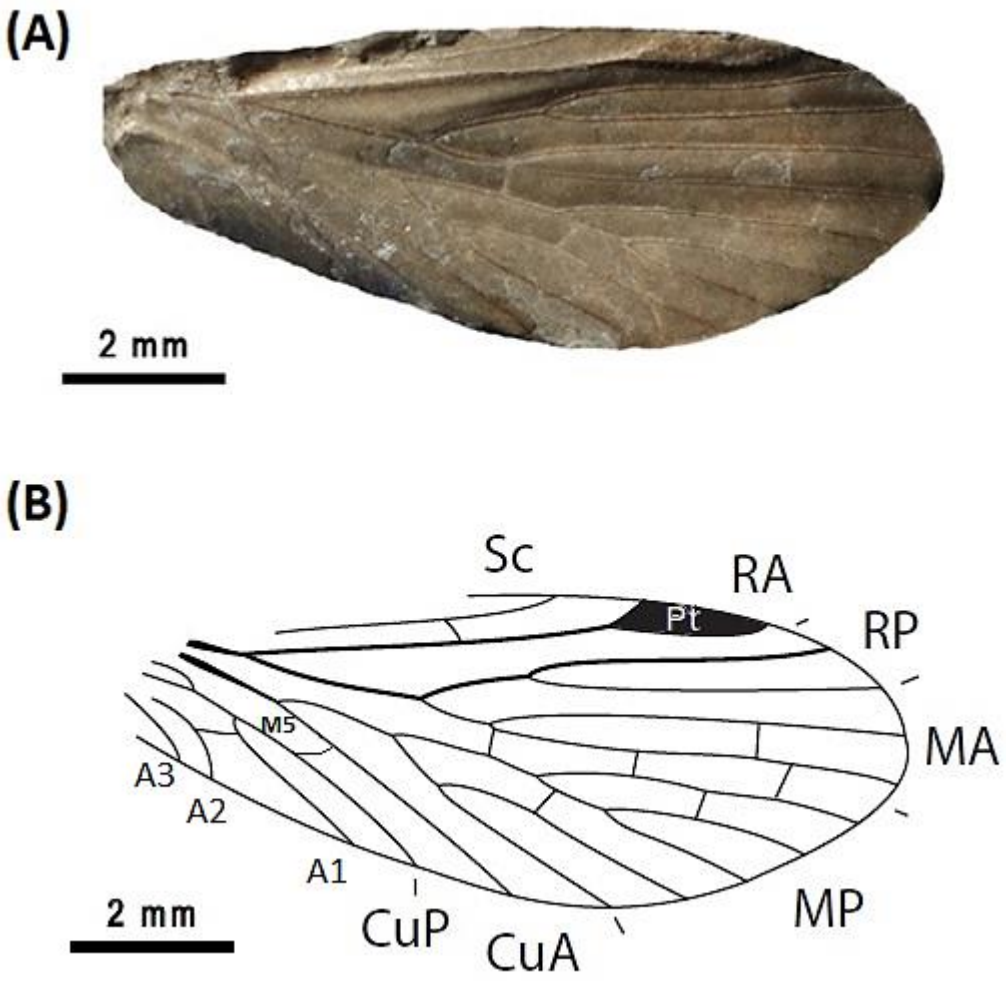

Figura 20- Gen. et sp. nov. N°5. Holotipo. FC-DPI 8722. (A) Fotografía de la PARTE "A" del ala preservada. (B) Dibujo esquemático del diseño alar. Terminología: Sc, Subcosta; RA, Radial Anterior; RP, Radial Posterior; Pt, Pterostigma; MA, Mediana Anterior; MP, Mediana Posterior; M5, vena Mediana 5; CuA, Cubital Anterior; CuP, Cubital Posterior; A1, vena Anal 1; A2, vena Anal 2; A3, vena Anal 3.

DISCUSIÓN

El espécimen en estudio es asignado al orden **Mecoptera** debido a que comparte los caracteres diagnósticos del grupo (Carpenter, 1992; Rasnitsyn & Quicke, 2002; Bashkuev, 2011):

-presencia de venas con ramificación dicotómica.

-pterostigma usualmente presente.

-vena Sc de disposición submarginal, finalizando en la vena Costa.

-MA y MP presentes; venas medianas con hasta doce ramificaciones.

-MP usualmente conectada con CuA basalmente.

-CuP se puede anastomosar basalmente con A1 en el segundo par de alas.

-usualmente presencia de tres venas anales (A1, A2 Y A3), que alcanzan el margen alar de manera separada.

-segundo par de alas de menor tamaño y con forma subtriangular.

El fósil de Mangrullo es posicionado en **Permochoristidae** debido a que comparte los caracteres diagnósticos de familia: la presencia de pterostigma, Sc alcanza la mitad del ala (y en general no está ramificada en el segundo par de alas), RA y RP usualmente bifurcada en el segundo par de alas, MP con 5 o 6 venas terminales y CuA está conectada con MP mediante M5 (Carpenter, 1992).

Analizando a la familia **Kaltanidae** (Fig. 21-A) (Pérmico temprano-Pérmico tardío), se diferencia del ejemplar en estudio pues Kaltanidae generalmente carece de pterostigma, Sc presenta numerosas ramificaciones y CuA finaliza con una ramificación dicotómica (Carpenter, 1992; Bashkuev, 2007).

Analizando los caracteres diagnósticos de **Parachoristidae** y a la especie *Parachorista splendida* (Fig. 21-B) del Pérmico tardío de Australia, esta familia se diferencia de la especie uruguaya por presentar Sc con bifurcación terminal, RA es simple y RP presenta numerosas ramificaciones (Hong, 2009).

La familia **Permopanorpidae** está integrada por especies de pequeño tamaño, con alas estrechas y delgadas que no superan los 3 a 4 mm (Carpenter, 1992), mientras que el fósil uruguayo tiene una longitud de 9.8 mm. Los permopanórpidos comparten con el espécimen en estudio la presencia de Sc extendida hasta la mitad del ala y el pterostigma bien desarrollado. En esta familia la ramificación de Sc es escasa, sin embargo, en la especie uruguaya no se observa ramas en esa región. Comparando con *Permopanorpa inaequalis* (Permopanorpidae) (Fig. 21-C), esta presenta las venas RA y RP cada una con tres ramas terminales, MA con 4 ramas que alcanzan el borde del ala, y MP coalesce más distalmente con RA+RP+MA, caracteres diagnósticos que la diferencian del mecóptero de Uruguay.

La especie de Mangrullo es posicionada en la familia **Permochoristidae** que está bien representada en el Pérmico de Australia, Siberia y Norteamérica, y con algunos representantes en China. Permochoristidae es un grupo parafilético a partir del cual quizás surgieron los mecópteros actuales. Esta familia se extiende desde el Pérmico temprano (Artinskiano) hasta el Jurásico tardío (Lin et al., 2010).

El género ***Asiachorista*** (Permochoristidae) del Artinskiano al Urzhumiano de Rusia y Brasil, y comparando con la especie *Asiachorista europaea* (Fig. 22-A), esta última se diferencia por presentar Sc con 3 ramas terminales, vena RA simple con pterostigma poco evidente, 2 venas transversales que conectan CuA

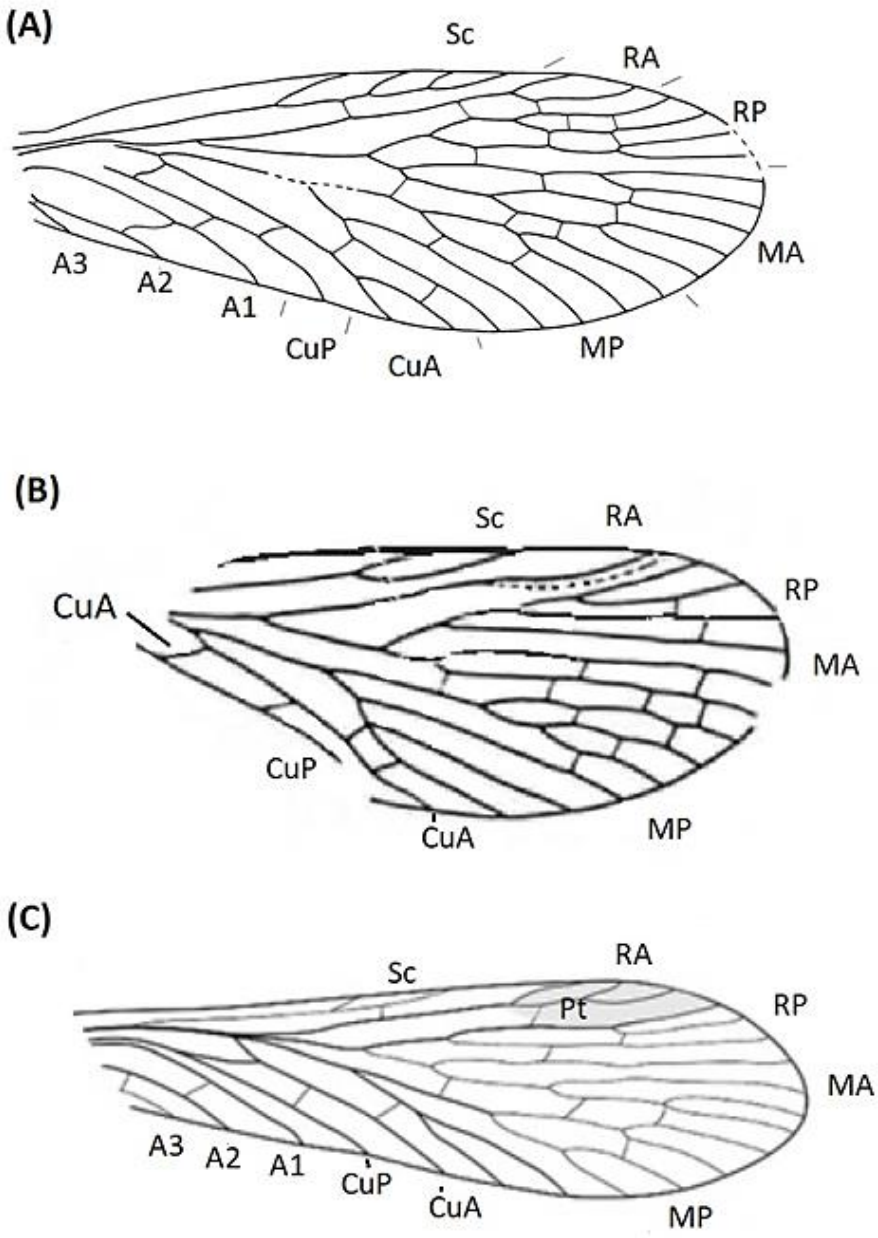

Figura 21- (A) *Kamochorista novokshonovi* (Kaltanidae) del Pérmico temprano-Artinskiano de Rusia (Tomado y modificado de Bashkuev, 2007); (B) *Parachorista splendida* (Parachoristidae) del Pérmico tardío de Australia (Parachoristidae) (Tomado y modificado de Carpenter, 1992); (C) *Permopanorpa inaequalis* (Permopanorpidae) del Pérmico temprano-Artinskiano de Kansas Terminología: Sc, Subcosta; RA, Radial Anterior; RP, Radial Posterior; Pt, Pterostigma; MA, Mediana Anterior; MP, Mediana Posterior; CuA, Cubital Anterior; CuP, Cubital Posterior; A1, vena Anal 1; A2, vena Anal 2; A3, vena Anal 3 (Tomado y modificado de Lin et al., 2016).

con CuP y numerosos tubérculos en las venas longitudinales (Aristov & Bashkuev, 2008). *A. europea* y el espécimen de Mangrullo coinciden en: similar tamaño alar (*A. europaea* longitud: 7.8 mm), la disposición de RP y MA con bifurcación, RP+MA emergen de un tronco diferente a la vena MP, presencia de al menos 5 ramas terminales en MP, y presencia de A1, A2 y A3 (Aristov & Bashkuev, 2008).

El género ***Petromantis*** (Permochoristidae) del Kunguriano al Roadiano de Brasil y Rusia, y comparado con *Petromantis udmurtica* (Fig. 22-B), comparte con el espécimen de Mangrullo: el gran tamaño alar (*P. udmurtica* longitud: 9.8 mm), RP y MA bifurcadas, y presencia de A1, A2 y A3. *P. udmurtica* se diferencia por la presencia de RA simple, pterostigma poco distinguible, MP con 6 ramas terminales, y CuA conectado a la rama de MP mediante una vena transversal posterior (Aristov & Bashkuev, 2008).

Analizando los ejemplares de ***Protopanorpa*** (Permochoristidae) del Artinskiano al Roadiano de Kansas y Rusia, *Protopanorpa* tiene como caracteres diagnósticos que la diferencian del ejemplar de Mangrullo: RA con tres ramas terminales, MP con 6 ramas terminales, y Sc está ramificada (Carpenter, 1992; Bashkuev, 2010).

La longitud de *Protopanorpa* oscila entre 4.8 y 8.7 mm. Comparando con *P. longicubitalis* (Fig. 22-C), esta especie presenta mayor número de venas transversales dispuestas en toda la superficie alar, Sc está ramificada, RA con 3 ramas terminales, y MP con 7 ramas que alcanzan el borde del ala y CuA se conecta con CuP mediante 2 venas transversales (Bashkuev, 2010); estos caracteres no son compartidos con el mecóptero de Mangrullo.

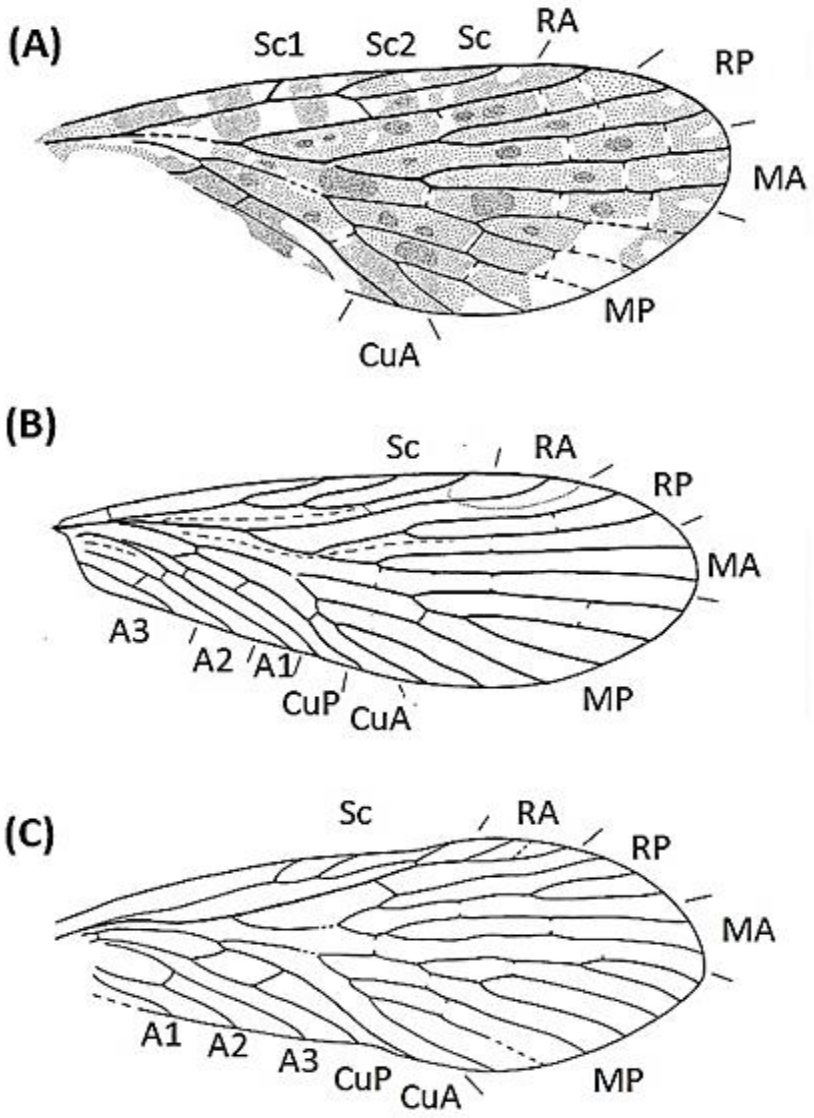

Figura 22- (A) *Asiachorista europaea* (Permochoristidae) del Pérmico Urzhumiano de Rusia (Tomado y modificado de Aristov & Bashkuev, 2008); (B) *Petromantis udmurtica* (Permochoristidae) del Pérmico Urzhumiano de Rusia (Tomado y modificado de Aristov & Bashkuev, 2008); (C) *Protopanorpa longicubitalis* (Permochoristidae) del Pérmico Ufimiano de Rusia. Terminología: Sc, Subcosta; RA, Radial Anterior; RP, Radial Posterior; Pt, Pterostigma; MA, Mediana Anterior; MP, Mediana Posterior; CuA, Cubital Anterior; CuP, Cubital Posterior; A1, vena Anal 1; A2, vena Anal 2; A3, vena Anal 3 (Tomado y modificado de Bashkuev, 2010).

CONCLUSIONES PARA LA NUEVA ESPECIE N°5

La NUEVA ESPECIE N°5 es asignada a la familia **Permochoristidae**, debido a que comparte los caracteres diagnósticos del clado: presencia de pterostigma, Sc alcanza la mitad del ala (y en general no está ramificada en el segundo par de alas), RA y RP usualmente bifurcada en el segundo par de alas, MP con 5 o 6 venas terminales y CuA está conectada con MP mediante M5 (Carpenter, 1992). Estos caracteres permiten ubicar a la especie de Mangrullo en esta categoría taxonómica.

Es necesario destacar que el ejemplar en estudio muestra mayores afinidades con taxones basales del Pérmico, aunque no es posible asignar el material de Uruguay a ninguna especie ya descripta.

Al comparar los caracteres diagnósticos entre la especie en estudio y los géneros ya descriptos de Permochoristidae se han encontrado diferencias significativas, permitiendo asignar el espécimen de la Formación Mangrullo a un nuevo género y una nueva especie.

Capítulo 7

Conclusiones finales

-Los especímenes de insectos estudiados fueron identificados como pertenecientes a los órdenes: **Blattaria, Coleoptera, Glosselytrodea, Permopsocida** y **Mecoptera**, y constituyen **los primeros registros fósiles de esos órdenes para Uruguay**. Se relacionan principalmente con los representantes del Carbonífero y Pérmico de: Brasil, Argentina, Rusia, Francia, Estados Unidos, y China aportando evidencia sobre la dinámica paleobiogeográfica de las especies durante la existencia del supercontinente Pangea.

-Se descarta de la hipótesis la presencia de fósiles de Hemiptera, así como registros que se relacionen con representantes del Carbonífero-Pérmico de Sudáfrica, dichos resultados pueden ser producto del escaso número de fósiles que tenemos hasta el momento.

-De los cinco grupos de estudio, se llegó a determinar cuatro nuevos géneros y especies, todas extintas en la actualidad.

-El espécimen de **Blattaria**, presenta caracteres diagnósticos únicos que permitieron la creación de un nuevo género y especie denominada *Barona arcuata*. La ubicación taxonómica a nivel de Familia es incierta, no fue posible ubicarla dentro de ninguna de las ya existentes dentro de Blattaria, lo que estaría sugiriendo que pertenece a una nueva familia. No obstante, no se consideró conveniente generar una nueva categoría taxonómica en base a los caracteres de un solo ejemplar disponible hasta el momento. El blatario de Uruguay comparte caracteres con los especímenes del límite Carbonífero-Pérmico de Brasil y, carboníferas de Argentina y China, sugiriendo para la Fm. Mangrullo una datación dentro del Pérmico más temprano o más cercana al límite Carbonífero-Pérmico. Esto último está apoyado por la presencia de representantes de taxones carboníferos de

crustáceos pigocefalomorfos y taxones de plantas con distribución anterior al Pérmico (Piñeiro et al. 2012a; 2012b).

-El espécimen de **Protocoleoptera** ha sido asignado a la familia Permocupedidae al igual que otros registros de la región. Una asignación taxonómica a nivel de género y especie es imposible pues carecemos del extremo apical del élitro, pero sí se puede afirmar que comparte la mayoría de los caracteres con una especie del Pérmico medio de Rusia, aunque por la incompleta preservación del único espécimen disponible es difícil descartar su afinidad de manera segura; desafortunadamente se desconoce de una región del fósil que es diagnóstica para el grupo. El protocoleóptero uruguayo, que fue hallado en los mismos niveles fosilíferos donde se recolectó el blátido, constituye uno los registros más antiguos (si no el más antiguo) en esta familia que está integrada principalmente por ejemplares del Pérmico medio a tardío.

-El espécimen asignado al orden **Glosselytrodea,** constituye un nuevo género y especie dentro de la familia Jurinidae. El fósil de Uruguay comparte caracteres diagnósticos con géneros de insectos del Pérmico de Francia y Rusia, pero tiene caracteres únicos que permiten su asignación a un nuevo género y especie.

-El espécimen integrante del orden **Permopsocida,** es asignado a la familia Psocidiidae. Muestra mayores afinidades con los taxones del Pérmico temprano, aunque no es posible asignar el material de Uruguay a ninguna especie ya descripta, apoyando la creación de un nuevo género y especie.

-Mientras tanto, el espécimen asignado al orden **Mecoptera**, es ubicado dentro de la extinta familia Permochoristidae, constituyendo un nuevo género y especie de mecóptero que tiene afinidades con los taxones más basales dentro del orden.

-Es de destacar que la diversidad de la Fm. Mangrullo es relativamente alta, aunque hasta el momento solo se recolectó un ejemplar fósil por cada orden mencionado. Dado que la preservación de estructuras tan delicadas como las alas de insectos se hace dificultosa, se necesitará realizar

futuras salidas de campo y una exhaustiva búsqueda en los niveles portadores de insectos para determinar su abundancia relativa.

AGRADECIMIENTOS

A mi padre que generó mi gusto por la Biología desde muy niña, y por su ejemplo que me ha moldeado en lo que soy. Y a mi hermana que me apoyó, escuchó y aconsejó en todo momento.

A mi amor Andrés que está siempre presente, me motiva a seguir adelante y me ayuda a desestresarme. Y junto con toda su familia que me acompañan continuamente.

A la Dra. Graciela Piñeiro que me abrió las puertas de su laboratorio, me permitió conocer lugares hermosos y con una gran riqueza paleontológica, y me apoyó, aconsejó y estuvo siempre presente durante todos estos años de estudio.

Al Dr. Enrique Morelli que me orientó y compartió todos sus conocimientos del maravilloso mundo de los insectos, y me abrió las puertas de su laboratorio.

A la Dra. Ana Verdi, Dra. Patricia González Vainer y Dr. Claudio Gaucher, que brindan su tiempo y conocimientos en mejorar mi formación profesional.

A la Dra. Graciela Piñeiro y el Dr. Olivier Bethoux que recolectaron los fósiles que son objeto de estudio en mi tesis.

A mis amigos, compañeros de trabajo, y personas que me rodean, y que están siempre cerca.

A la familia Hastings, que nos abrió las puertas a los yacimientos en El Barón y nos dio un cálido alojamiento.

A la Facultad de Ciencias de la UdelaR y PEDECIBA que permiten que los estudiantes continúen formándose. A los compañeros y compañeras, profesores y profesoras de facultad que hacen posible que esto funcione.

Y por su puesto que falta mucho por agradecer, y por eso a todas las personas que me acompañan les digo ¡muchas gracias!

BIBLIOGRAFÍA

ALEXANDER, K, RIVERA, I. & MELIC, A. 2015. Orden Psocoptera. *Sociedad Entomológica Aragnonesa,* 50.

ARISTOV, D.S. & A.S. BASHKUEV. 2008. New insects (Insecta: Mecoptera, Grylloblatida) from the Middle Permian Chepanikha Locality Udmurtia. *Paleontological Journal*, 42 (2): 54-59.

ARISTOV, D.S., BASHKUEV, A. S., GOLUBEV, V. K., GOROCHOV, A. V., KARASEV, E. V., KOPYLOV, D. S., PONOMARENKO, A. G., RASNITSYN, A.P, RASNITSYN D.A., SINITSHENKOVA, N. D., SUKATSHEVA I. D. & D. V. VASSILENKO. 2013. Fossil insects from the Middle and Upper Permian of European Russia. *Paleontological Journal*, 47: 641- 832.

BASHKUEV, A.S. 2007. The First Record of Kaltanidae (Insecta: Mecoptera: Kaltanidae) from the Permian of European Russia. *Paleontological Journal*, 42 (4): 65-69.

BASHKUEV, A.S. 2010. New scorpionflies (Insecta: Mecoptera: Permochoristidae) from the Ufimian of Cisuralian. *Paleontological Journal*, 3: 46-50.

BENTANCOURT, C.M., SCATONI, I.B. & E. MORELLI. 2009. Insectos del Uruguay. Facultad de Agronomía, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo.

BERI, A., GUTIERREZ, P. & BALARINO, L. 2011. Palynostratigraphy of the late Palaeozoic of Uruguay, Paraná Basin. *Review of Palaeobotany and Palynology,* 16-29.

BETHOUX, O. 2005. Wing venation pattern of Plecoptera (Neoptera). *Illesia*. 1: 52–81.

BETHOUX, O. BEATTIE R.G. & A. NEL. 2007. Wing venation and relationships of the order Glosselytrodea (Insecta) *Alcheringa,* 31(3): 285-296.

BETHOUX 0., NEL A., GAND G. & J. LAPEYRIE. 2001. *Surijoka lutevensis* nov. sp.: the first Glosselytrodea (Insecta) from the Upper Permian of France (Lodeve Bassin). *Geobios,* 34 (4): 405-413.

BETHOUX, O., SCHNEIDER, J.W. & K.D. KLASS. 2011. Redescription of the holotype of *Phyloblatta gaudryi* (Agnus, 1903) (Pennsylvanian; Commentry, France), an exceptionally wellpreserved stem-dictyopteran. *Geodiversitas,* 33: 4.

BOSSI, J. 1966. *Geología del Uruguay*. Montevideo: Universidad de la República.

BRAUCKMANN, C., BRAUCKMANN, B. & E. GRÖNING. 1995. The stratigraphical position of the oldest known Pterygota (Insecta, Carboniferous, Namurian). Annales de la Société Geologique de Belgique, 117:47-56.

CALISTO, V. & G. PIÑEIRO. 2018. A large cockroach from the mesosaur-bearing Konservat-Lagerstätte (Mangrullo Formation), Late Paleozoic of Uruguay. *PeerJ*.

CANO, R.J., POINAR, H.N., PIENIAZEK N.J., ACRA, A. & G.O. POINAR. 1993. Amplification and sequencing of DNA from a 125-135-million-year-old weevil. *Nature*, 363: 536-538

CARPENTER F.M. 1992. Artropoda Superclass Hexapoda. En: Selden P, ed. *Treatise on invertebrate paleontology*. Kansas: The Geological Society of America and the University of Kansas Press. xxi+655pp.

CHATZIMANOLIS, S., GRIMALDI, D., ENGEL, M. & N. FRASER. 2012. *Leermania prorova*, the earliest staphyliniform beetle from the Late Triassic of Virginia (Coleoptera: Staphylinidae). *American Museum Novitates,* 3761, 28pp.

CROWSON, R.A. 1975. The evolutionary history of Coleoptera, as documented by fossil and comparative evidence. *Actas del X Congresso Nazionale Italiano di Entomologia* 1974: 47–90.

DE SANTA ANA, H., GOSO, C. & G. DANERS. 2006. Cuenca Norte: estratigrafía del Carbonífero Pérmico: 147-208. En: Veroslavsky, G., Ubilla, M. & Martínez, S. (eds.) *Cuencas sedimentarias de Uruguay: geología, paleontología y recursos naturales – Paleozoico*, DI.R.A.C./Facultad de Ciencias, Uruguay.

DESALLE, R., GATESY, J., WHEELER, W.C. & D. GRIMALDI. 1992. DNA Sequences from a Fossil Termite in Oligo-Miocene Amber and Their Phylogenetic Implications. *Science (New York, N.Y.),* 257: 1933-1936.

ENGEL, M.S. & D.A. GRIMALDI. 2004. New light shed on the oldest insect. *Nature,* 427: 627–630. DOI 10.1038/nature02291

GALLEGO, O., MARTINS NETO, R.G. & M.J. CARMONA. 2001. Nuevos registros de artrópodos (Insecta y Conchostraca) en el Triásico de la Argentina: comentarios sobre su afinidad con faunas de Laurasia y Gondwana. En http://www.unne.edu.ar/unnevieja/Web/cyt/cyt/2001/6-Biologicas/B-057.pdf

GRIMALDI, D. & M.S. ENGEL. 2005. *Evolution of the Insects.* Cambridge University Press, New York, xv+755 pp.

GUO Y., BETHOUX O., GU J., D. REN. 2013. Wing venation homologies in Pennsylvanian 'cockroachoids' (Insecta) clarified thanks to a remarkable specimen from the Pennsylvanian of Ningxia (China). *Journal of Systematic Palaeontolology,* 11:41-46. DOI: 10.1080/14772019.2011.637519

GUPTA, N.S. 2011. *Chitin, formation and diagenesis.* Springer, 34: 172pp.

HARRIET, S. 2007. Taxonomic studies on Paleozoic and Mesozoid beetles, with phylogenetic interpretation based on elytral venation and structure. Cornell University, 164pp.

HAUG, C. & J.T. HAUG. 2017. The presumed oldest flying insect: more likely a myriapod? *PeerJ*, 5: e3402. DOI 10.7717/peerj.3402

HMICH, D., SCHNEIDER, J.W., SABER, H. & M. EL WARTIRI. 2005. Spiloblattinidae (Insecta: Blattida) from the Carboniferous of Morocco, North Africa implications for bioestratigraphy. En: Lucas S.G. and Zeigler, K.E. (editors). The nonmarine Permian. New Mexico Museum of Natural History and Science, 30: 111-114.

HONG, Y.C. 2009. First discovery of fossil Parachoristidae (Insecta: Mecoptera) in China. *Geological Bulletin of China.* 28 (10): 1382- 1389.

HUANG, D., BECHLY, G., NEL, P., ENGEL, M.S, PROKOP, J., AZAR, D., CAI, C., VAN DE KAMP, T., STANICZEK A.H., GARROUSTE R., KROGMANN L., DOS SANTOS ROLO, T., BAUMBACH, T., OHLHOFF, R., SHMAKOV, A.S., BOURGOIN, T. & A. NE. 2016. New fossil insect order Permopsocida elucidates major radiation and evolution of suction feeding in hemimetabolous insects (Hexapoda: Acercaria). *Scientifics reports,* 6(23004): 1-9 DOI: 10.1038/srep23004.

HUANG, D., NEL, A., LIN, Q, & F. DONG. 2007. The first Glosselytrodea (Insecta) from the latest Middle Permian of Anhui Province, China. *Bulletin de la Societe entomologique de France,* 112(2): 179-182.

KIREJTSHUK, A.G. & A. NEL. 2016. Origin of the Coleoptera and significance of the fossil record. *Euroasian Entomological Journal*, 15(S1): 66-73.

KIREJTSHUK, A.G., POSCHMANN M., PROKOP, J., GARROUSTE, R. & A. NEL. 2013. Evolution of the elytral venation and structural adaptations in the oldest Palaeozoic beetles (Insecta: Coleoptera: Tshekardocoleidae). *Journal of Systematic Palaeontology.* DOI: 10.1080/14772019.2013.821530

KUKALOVÁ-PECK, J. 1968. On the systematic position of the supposed Permian beetles, Tschecardocoleidae, with a description of a new collection from Moravia. *Sbornik geologickych ved, paleontologie,* 11:139-161

KUKALOVÁ-PECK, J. 2008. Phylogeny of Higher Taxa in Insecta: Finding Synapomorphies in the Extant Fauna and Separating Them from Homoplasies. *Evolutionary Biology,* 35: 4-51. DOI 10.1007/s11692-007-9013

KUKALOVÁ-PECK, J. & F. LAWRENCE. 2004. Relationships among coleopteran subordens and major endoneopteran linages: Evidence from hind wing characters. *European Journal of Entomology*, 101: 95-144.

LABANDEIRA, C. 1997. Insect Mouthparts: ascertaining the Paleobiology of Insect Feeding Strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28: 153-193

LABANDEIRA, C.C., BEALL, B. S. & F.M. HUEBER. 1988. Early insect diversification: Evidence from a Lower Devonian bristletail from Québec. *Science,* 242: 913–916.

LAMEERE, A. 1923. On the wing-venation of insects. *Psyche, 30,* 123–132.

LIN, Q.B., NEL, A. & D. HUANG. 2010. The first agetopanorpine mecopteroid insect from Middle Permian of China (Insect: Mecoptera: Permochoristidae). *Annales de la Societé Entomologique de Frrance*, 46 (1-2): 62-66.

LUBKIN S.H. & M.S. ENGEL. 2005. *Permocoleus*, New Genus, the First Permian Beetle (Coleoptera) from North America. *Annals of the Entomological Society of America,* 98(1): 73-76.

MARTINEZ DELCLÓS, X. 1996. El registro fósil de los insectos. *Boletín Asociación Española de Entomología*, 20(1-2): 9-30.

MARTINEZ DELCLÓS, X., BRIGGS, D. & E. PEÑALVER. 2004. Taphonomy of insects in carbonates and amber. Palaeo, 19-64.

MARTINS NETO, R.G., BRAUXKMANN, C., GALLEGO, O.F., & M.J. CARMONA. 2006. The Triassic insect fauna from Argentina. - Blattoptera, Glosselytrodea, Mio- moptera, Auchenorrhyncha, and Coleoptera

from the Los Rastros Formation (Bermejo Basin), Los Chañares locality (La Rioja Province). *Ameghiniana*, 46(2).

MARTYNOV, A.V. 1938. On a new Permian order of orthopteroid insects, Glosselytrodea. *Bulletin de´l Academie des Sciences de l´U.R.S.S. Biologie*: 187-206.

MARTYNOVA, O.M. 1961. Otryad Glosselytrodea [order Glosselytrodea]. p. 247-269. In: Rohdendorf B.B., BeckerMigdisova E.E., Martynova A.M. & Sharov A.G. (eds). Paleozojskie nasekomye kuznetskogo bassejna [Paleozoic insects of the Kuznetsk basin]. Trudy Paleontologicheskogo Instituta Akademiinauk SSSR, 85: 1-704.

MCKENNA, D.D., WILD, A.L., KANDA, K., BELLAMY C.L., BEUTEL R., CATERINO M.S., FARNUM C.W., HAWKS D.C., IVIE M.A., JAMESON M.L., LESCHEN R.B., MARVALDI A.E., MCHUGH J.V., NEWTON A.F., ROBERTSON J.A., THAYLER M.K., WHITING M.F., LAWRENCE J.F., SLIPINSKI A., MADDISON D.R. & B.F. FARRELL. 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.

MONES, A. & A. FIGUEIRAS. 1981. A geo-paleontological synthesis of the Gondwana formations of Uruguay. En: Cresswell, M.M. & P. Vella, eds. GONDWANA FIVE (Proccedings of the 5th International Gondwana Symposium, Wellington. A.A. Balkema, Rotterdam. p. 47- 52.

MOURA-JÚNIOR, D.A., SCHEFFLER, S.M. & A.C.S. FERNANDES. 2018. The Brazilian fossil insects: Current scenario. Anuario do Instituto de Geociencias- UFRJ. 41: 142-166.

ORLOV, YU.A. 1962. *Fundamentos de Paleontologia*. Ed. Academia de Ciencias de la URSS, Moscú. En:
http://www.geokniga.org/bookfiles/geokniga1962osnovypaleontologii9chlenistonogijetrahejnyjeichelicerovyje.pdf (En ruso)

PINTO I.D. 1972a. New Insecta, "*Archangelskyblatta vishniakovae*" Pinto, gen. nov., sp. nov, a Permian Blattoid from Patagonia, Argentina. *Ameghiniana*, 9:79–89.

PINTO I.D. 1972b. Permian Insects from the Parana Basin, South Brazil I: Mecoptera. *Revista Brasileira de Geociências*, 2:105–116.

PINTO I.D. 1990. Permian insects from Parana basin, South Brazil. *Pesquisas*, 17:3–6.

PINTO, I.D. & M. MENDES. 2002. A second upper Paleozoic blattoid (Insecta) from Betancourt, Chubut Province, Argentina. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 4:45-50

PINTO I.D. & L.P. ORNELLAS. 1978. Carboniferous insects Protorthoptera and Paraplecoptera from the Gondwana (South America, Africa, Asia). *Pesquisas*, 11:305–321.

PINTO I.D. & L. PINTO DE ORNELLAS. 1980. Permian insects from Paraná Basin, South Brasil III Homoptera- 1- Pereboridae. *Anais do II Congresso Latinoamericano de Paleontologia,* 209–219.

PINTO, I.D., PIÑEIRO, G. & M. VERDE. 2000. First Permian insects from Uruguay. *Pesquisas em Geociencias*, 21(1): 89-96

PIÑEIRO, G. 2002. Paleofauna del Pérmico-Eotriásico de Uruguay. Tesis de Maestría. PEDECIBA. Universidad de la República. Montevideo, Uruguay. 208p+28figs.

PIÑEIRO, G. 2004. Paleofaunas del Pérmico y Pérmico-Triásicas del Uruguay: Bioestratigrafía, Paleobiogeografía y Sistemática. Tesis de doctorado. PEDECIBA. Universidad de la República. Montevideo, Uruguay. 206 p.

PIÑEIRO, G. 2006. Nuevos aportes a la paleontología del Pérmico de Uruguay. pp. 257–279. En: Veroslavsky, G., Ubilla, M. & Martínez, S. (eds.) *Cuencas sedimentarias de Uruguay: geología, paleontología y recursos naturales – Paleozoico*, DI.R.A.C./Facultad de Ciencias, Uruguay.

PIÑEIRO, G. 2008. Los mesosaurios y otros fósiles de fines del Paleozoico. En: Perea, D., ed. *Fósiles del Uruguay* (1ª edición), 179-203. Dirac- Facultad de Ciencias, Uruguay.

PIÑEIRO G., MOROSI E., RAMOS A. & F. SCARABINO. 2012a. Pygocephalomorph crustaceans from the Early Permian of Uruguay: constraints on taxonomy. *Revista Brasileira de Paleontologia,* 15:33–48 DOI: 10.4072/rbp.2012.1.03

PIÑEIRO G., RAMOS A., GOSO C., SCARABINO F. & M. LAURIN. 2012b. Unusual environmental conditions preserve a Permian mesosaur-bearing Konservat-Lagerstätte from Uruguay. *Acta Palaeontologica Polonica,* 7:299–318 DOI 10.4202/app.2010.0113

PIÑEIRO, G., RAMOS, A., MOROSI, E. & M. LAURIN. 2010. A Konservatt Lagerstatte from the Lower Permian of Uruguay. Publicaciones del X Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía & VII Congreso Latinoamericano de Paleontología. p: 199.

PONOMARENKO, A.G. 2000. New beetles from the Permian of European Russian. *Paleontology Journal*, 34(3): S312-S316.

PONOMARENKO, A.G. 2015. New beetles (Insecta, Coleoptera) from the Nedubrovo locality, terminal Permian or basal Triassic of European Russia. *Paleontology Journal,* 49: 39-50

PROKOP, J., GARROUSTE, R. & A. NEL. 2016. A new permopsocidan genus and species from the Late Permian of Australia (Insecta: Acercaria: Psociididae). *Zootaxa,* 4147 (5):589-592.

RASNITSYN, A.P. 2004. Leposmatona, Caloneurida, Hypoperlida, Hemiptera, Palaeomanteida, Eoblattida, in Important new insect fossils from Carrizo Arroyo and the Permo-Carboniferous faunal boundary. Carboniferous-Permian transition, New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin 25:215-246

RASNITSYN A.P. & D.L. QUICKE. 2002. *History of insects*. Kluwer Academic Publishers; Dordrecht.

REN D., LABANDEIRA C.C., SANTIAGO-BLAY J.A., RASNITSYN A.P., SHIH C.K. & A.S. BASHKUEV. 2009. A probable pollination mode before angiosperms: Eurasian, long-proboscid scorpionflies. *Science*

RICETTI J.H.Z., SCHNEIDER J.M., IANNUZZI R. & L.C. WEINSSCHÜTZ. 2016. *Anthracoblattina mendesi* Pinto et sedor (Blattodea, Phyloblattidae): the most completely preserved South American Palaeozoic cockroaches. *Revista Brasileira de Paleontología,* 19:181–194.

ROCHA-CAMPOS, A.C., BASEI, M.A.S., NUTMAN, A.P., SANTOS, A.P. & DOS, P.R. 2006. SHRIMP U-Pb Zircon Geochronological Calibration of the Late Paleozoic supersequence, Paraná Basin, Brazil. Punta del Este, Uruguay, *Actas V South American Symposium Isotopic Geology*: 298-301.

ROHDENDORF, B.B., BECKERER-MIGDISOV, E.E., MARTYNOVA, M.M. & A.G. SHAROV. 1961. Insectos paleozoicos de la cuenca de Kuznetsk. Academia URSS, Obras del Instituto Paleontológico. 750pp (En ruso)

ROHDENDORF, B.B. & A.P. RASNITSYN. 1980. [The historical development of the class Insecta]. Trudy Paleontologiceskogo Instituta Akademie U.S.S.R., Moscow 175, 1-269 (En ruso)

RÖSLER, O., RHON, R. & L. ALBAMONTE. 1981. Libélula permiana do Estado de São Paulo, Brasil (Formação Irati): Gonvanoptilon brasiliense Gen. et sp. nov. *Anais do Congresso Latinoamericano de Paleontologia*: 221–232.

ROSS, A.J. 2010. A review of the Carboniferous fossil insects from Scotland. *Scottish Journal of Geology*, 46:157–168. DOI 10.1144/0036-9276/01-413.

SANTOS, R.V., SOUZA P.A., SOUZA DE ALVARENGA, C.J., DANTAS, E.L., PIMENTEL, M.M., GOUVEIA DE OLIVEIRA, C & L. MEDEIROS DE ARAUJO. 2006. *Gondwana Research*, 456-463.

SCHNEIDER, J. 1978. Revision der Poroblattinidae (Insecta, Blattodea) des europäischten und nordamericanischten Oberkarbon und Perm. Freiberger Forsch H. C342, Leipsig, 55–66. 5 Taf.

SCHNEIDER, J. 1980. Zur Taxonomie der jungpaläozoischen Neorthroblattinidae (Insecta, Blattodea). *Freiberger Forschungsheft*, (C) 348: 31–39.

SCHNEIDER J. 1983. Die Blattodea (Insecta) des Paläozoikums Teil 1: Systematik, Ökologie und Biostratigraphie. *Freiberger Forschungshefte*, (C) 382: 106–145.

SCHNEIDER, J., LUCAS, G. & M. ROWLAND. 2004. The Blattida (Insecta) fauna of Carrizo Arroyo, New Mexico – bioestratigraphic link between marine and nonmarine Pennsylvanian/Permian boudary profiles. In: Lucas S.G. and Zeigler, K.E., ed. Carboniferous Permian Transition at Carrizo Arroyo, Central New Mexico. New Mexico Museum of Natural History and Science, 25. p. 247-262.

SELLARDS EH. 1904. A study of the structure of Paleozoic cockroaches, with descriptions of new forms from the Coal Measures. *American Journal of Science,* 4:113–134, 213–227.

SELLARDS EH. 1906. Geological history of cockroaches. *Popular Science Monthly*, 68:244–250.

SMITHERS, C.N. 1972. The classification and phylogeny of the Psocoptera. *Australian Museum Memoir*, Australian Museum-Sydney. 14: 1-349. DOI:10.3853/j.0067-1967.14.1972.424

STANKIEWICZ, B.A., D.E.G. BRIGGS, EVERSHED, R.P. & I.J. DUNCAN. 1997. Chemical preservation of insect cuticle from the Pleistocene asphalt deposits of California, USA. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 61 (11): 2247-2252.

STOLLHOFEN, H., WERNER, M. STANISTREET & ARMSTRONG R.A. 2008. Single-zircon U-Pb dating of Carboniferous-Permian tuffs, Namibia, and the intercontinental deglaciation cycle framework. The Geological Society of America, special paper 441: 83-96.

VERDE, M. & D. PEREA. 2008. Icnofósiles. En: Perea, D., ed. Fósiles del Uruguay (1ª edición), 135- 163. Dirac- Facultad de Ciencias, Uruguay.

VRSANSKY, P & D. ARISTOV. 2012. Enigmatic Late Permian cockroaches from Isady, Russia (Blattida: Muttovidae fam. n.). *Zootaxa*, 3247: 19-31.

WANG, T., REN D., LIANG J.H. & C. SHIH. 2007. New Mesozoic Cockroaches (Blattaria: Blattulidae) from Jehol biota of Western Liaoning in China. *Annales Zoologici.* 57(3): 483-495.

WEI, D & D. REN. 2013. Completely preserved cockroaches of the family Mesoblattinidae from the Upper Jurassic- Lower Cretaceous Yixian Formation (Liaoning Province, NE China). *Geologica Carpathica*, 64(4): 291-304.

WHALLEY, P & E.A. JARZEMBOWSKI. 1981. A new assessment of *Rhyniella*, the earliest known insect, from the Devonian of Rhynie, Scotland. *Nature*, 291-317. DOI 10.1038/291317a0

ZAHDI, J.H., SCHNEIDER, J.M., IANNUZZI, R. & L.C. WEINSSCHÜTZ. 2016. *Anthracoblattina mendesi* Pinto *et* sedor (Blattodea, Phyloblattidae): the most completely preserved South American Palaeozoic cockroaches. *Revista Brasileira de Paleontologia,* 19(2): 181-194.

ZHANG, S.Z., SCHNEIDER, J.W. & Y. HONG. 2012. The most ancient roach (Blattodea): a new genus and species from the earliest Late Carboniferous (Namurian) of China, with a discussion of the phylomorphogeny of early blattids. *Journal of Systematic Palaeontology*, DOI: 10.1080/14772019.2011634443.