

PEDECIBA BIOLOGÍA
Subárea ZOOLOGÍA
Tesis de Doctorado

Diversidad en Mantodea y estrategias reproductivas en Coptopterygidae de Uruguay

Lic. Mariana C. Trillo^{1, 2, 3, 4}

Orientación: Dra. Anita Aisenberg^{1, 4}

Co-orientación: Dra. Leticia Bidegaray-Batista^{2, 4}

Dra. Mariella Herberstein⁵

¹ Departamento de Ecología y Biología Evolutiva, Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable (IIBCE), MEC, Uruguay

² Departamento de Biodiversidad y Genética, IIBCE, MEC, Uruguay

³ Sección Entomología, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Uruguay

⁴ Centro de Investigación en Ciencias Ambientales, IIBCE, MEC, Uruguay

⁵ Faculty of Mathematics, Informatics and Natural Sciences, Universität Hamburg, Alemania



Programa de
Desarrollo de las
Ciencias Básicas



Ministerio
de Educación
y Cultura



MACQUARIE
University



FACULTAD DE
CIENCIAS
UDELAR | ciencias.udelar.edu.uy



UNIVERSIDAD
DE LA REPÚBLICA
URUGUAY



AGENCIA NACIONAL
DE INVESTIGACIÓN
E INNOVACIÓN



Universität Hamburg
DER FORSCHUNG | DER LEHRE | DER BILDUNG

Tribunal evaluador

Dr. Enrique Morelli

Sección Entomología, Facultad de Ciencias, Uruguay

Dra. Patricia González

Sección Entomología, Facultad de Ciencias, Uruguay

Dr. Julio Rivera

Département de Sciences Biologiques, Université de Montréal, Canada

Contenido

RESUMEN	3
MARCO GENERAL Y ESTRUCTURA DE LA TESIS	5
INTRODUCCIÓN GENERAL	5
OBJETIVO GENERAL	14
OBJETIVOS ESPECÍFICOS	14
HIPÓTESIS	15
CAPÍTULO 1.....	16
CAPÍTULO 2.....	17
CAPÍTULO 3.....	18
CAPÍTULO 4.....	19
SÍNTESIS DE RESULTADOS	20
DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES.....	21
RELEVANCIA DE LA INVESTIGACIÓN.....	28
LITERATURA CITADA.....	29
CONTRIBUCIONES GENERADAS DURANTE EL TRANCURSO DEL DOCTORADO	37

RESUMEN

Los mántidos (Mantodea), popularmente conocidos por su llamativa apariencia y comportamientos únicos, son un grupo sorprendentemente poco estudiado, especialmente en la Región Neotropical. En Uruguay, existían ejemplares depositados en la Colección de Entomología de Facultad de Ciencias con información de colecta que, hasta el momento, no habían sido identificados a nivel de especie. Los géneros más abundantes son *Brunneria* y *Coptopteryx*, ambos de la familia Coptopterygidae, que tiene una distribución tanto Neártica como Neotropical. Estos géneros exhiben un marcado dimorfismo sexual: los machos poseen alas funcionales, lo que les permite volar, mientras que las hembras son braquípteras, con alas no funcionales, lo que las lleva a una vida relativamente sedentaria. La especie *Brunneria subaptera*, en particular, está asociada a microhábitats herbáceos y es muy frecuente en Uruguay. Su coloración varía de marrón claro a verde, y observaciones ocasionales sugieren que su color puede cambiar según el color del hábitat circundante. A pesar de ser una especie dioica (con sexos separados) y muy común, no se han reportado machos en localidades de nuestro país en más de 50 años de registros. Esto sugiere un escenario extremo de proporción sexual sesgada hacia las hembras y posible reproducción por partenogénesis. Esta propuesta buscó estudiar la diversidad de mántidos en Uruguay, analizar las estrategias reproductivas y variación genética de la especie *Brunneria subaptera* (Coptopterygidae) mediante un abordaje interdisciplinario. En primer lugar, se recabó la información hasta el momento de las especies de mantis en Uruguay, se revisó el material depositado en la Colección Entomológica de la Facultad de Ciencias y se determinó los ejemplares provenientes de Uruguay. La revisión bibliográfica y de colección permitió actualizar y depurar el conocimiento taxonómico de los mántidos en Uruguay, confirmándose 11 especies y reportando nuevos registros de familias, géneros y especies para el país. Dado que se encontraron solamente hembras en colección, se realizaron muestreos y colectas en dos localidades del sur de Uruguay para corroborar que los registros de la colección reflejaban la situación actual de la especie en la naturaleza. En laboratorio, se crió la descendencia de hembras vírgenes de *Brunneria subaptera*, con el fin de confirmar su capacidad de reproducción por partenogénesis, la cual se confirmó como partenogenética. Con el

objetivo de analizar posibles causas de este fenómeno, se analizaron los tejidos reproductivos de hembras de dos localidades de Uruguay con el fin de evaluar mediante técnicas moleculares una posible infección por bacterias endosimbiontes del género *Wolbachia*, conocidas por manipular la reproducción en artrópodos y alterar las proporciones sexuales en beneficio de su propia dispersión. Por otro lado, para conocer la variación genética en esta especie, se analizó el gen mitocondrial citocromo oxidasa I (*cox1*) de hembras de *B. subaptera* de dos localidades de Uruguay, las cuales fueron comparadas con hembras y machos de una población sexual de Argentina. Adicionalmente, se contrastaron las secuencias del gen *cox1* con las de la especie norteamericana *Brunneria borealis*, especie conocida por reproducirse por partenogénesis obligada. Este trabajo contribuye al conocimiento taxonómico, biogeográfico, genético y comportamental de los mántidos en Uruguay, sino que también resalta la necesidad urgente de realizar revisiones integrales en grupos clave como *Brunneria*. La integración de enfoques morfológicos, moleculares, comportamentales y ecológicos permitió avanzar hacia una comprensión más completa de la biodiversidad y de las estrategias reproductivas de esta familia y orden de insectos. Asimismo, se profundizó sobre el conocimiento de una especie asociada a los pastizales, un ambiente que enfrenta serias amenazas de conservación.



MARCO GENERAL Y ESTRUCTURA DE LA TESIS

INTRODUCCIÓN GENERAL

Uruguay es un pequeño país localizado en el sur de Sudamérica, en la provincia Pampeana (Morrone 2014). Tradicionalmente el país era considerado un territorio homogéneo de praderas. Sin embargo, existe una gran evidencia de la existencia de la llamada “encrucijada biogeográfica” o “territorio transicional”, que se conecta y comparte diversidad con los países vecinos (Morrone 2001; Simó *et al.* 2014; Brazeiro 2015). Uruguay comparte con Brasil, Argentina y Paraguay muchas especies animales y vegetales de las provincias Pampeana y Chaqueña (Morrone 2001; Grela 2004; Morrone 2014; Brazeiro 2015). Es un área muy particular en términos de biodiversidad y distribución de su biota, dado el gradiente de condiciones climáticas, edáficas y vegetacionales que suceden en el país (Grela 2004; Simó *et al.* 2014, 2015; Brazeiro 2015).

En Uruguay, los pastizales ocurren en más del 60% del territorio, siendo una de las zonas de pastizales subhúmedos templados naturales más extensas y diversas del mundo, reconocida como área de prioridad de conservación en el Neotrópico (World Conservation Monitoring Centre 1992; Henwood 1998; Paruelo *et al.* 2007; Lezama *et al.* 2019; Baeza *et al.* 2022). El porcentaje restante del territorio corresponde a diferentes tipos de bosques (4.5%), y el 12% a una de las zonas de humedales más importantes de la región (Lista Ramsar) (Chebataroff 1951). La transformación de pastizales naturales en áreas destinadas a cultivos agrícolas y plantaciones forestales ha alcanzado niveles preocupantes, especialmente en la región de los Pastizales del Río de la Plata (Jobbágy *et al.* 2006; Baldi y Paruelo 2008; Baeza *et al.* 2022).

El orden Mantodea pertenece al clado Polyneoptera, caracterizado, entre otras cosas, por poseer alas posteriores que se extienden en forma de abanico y pueden plegarse sobre el cuerpo (Wipfler et al, 2019). Dentro de Polyneoptera se encuentra el supraorden Dictyoptera que incluye a Mantodea y Blattodea (cucarachas y termitas) (Klass 1997; Inward et al. 2007; Svenson & Whiting, 2009; Wieland, 2013; Legendre et al. 2015). Las mantis son insectos predadores, con alrededor de 29 familias, 436 géneros y 2494 especies/subespecies descritas (Wieland & Svenson 2018; Schwarz & Roy 2019). Son animales carismáticos y bien conocidos por el público general, dados la forma del cuerpo y comportamientos singulares. Sin embargo, los estudios sobre diversidad presentan grandes brechas de información, especialmente en la Región Neotropical (Rivera 2010). Su estilo de vida sedentario y aspecto extremadamente críptico con el ambiente, los hace a menudo difíciles de encontrar en la naturaleza, lo que podría explicar por qué han sido poco estudiados con relación a otros órdenes de insectos. Por lo tanto, la diversidad reportada en la actualidad probablemente se encuentre subestimada (Rivera & Svenson 2014). Históricamente, la sistemática del grupo ha tenido como foco la descripción taxonómica de géneros y especies en base a la genitalia masculina. La genitalia masculina (u órganos fálcos) se localiza en el noveno segmento abdominal y está compuesta por tres estructuras principales: el falómero derecho, el falómero izquierdo y el falómero ventral (Figura 1; Brannoch et al. 2017). En Dictyoptera, suelen estar divididos en tres partes, y en el caso particular de Mantodea, presentan una notable asimetría (Klass 1997). A pesar de que existen algunas descripciones de la genitalia femenina en Mantodea desde hace

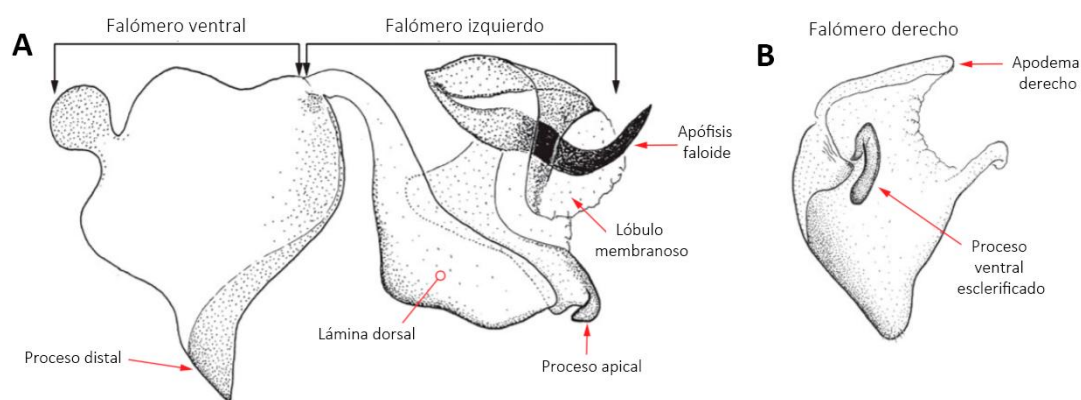


Figura 1. Vista esquemática de la genitalia de machos de Mantodea con las partes principales. (A) Falómero ventral con falómero izquierdo y (B) Falómero derecho. Tomado de Rivera & Svenson 2016 y traducido.

casi cinco décadas (Guerrero & Carlo 1976; Brannoch et al. 2017; Maldaner 2022), no se conocen para la mayoría de las especies del orden Mantodea, lo que implica grandes limitaciones taxonómicas (Agudelo & Rivera 2015; Rivera & Svenson 2020). Sin embargo, muy recientemente se han empezado a describir los caracteres de la genitalia femenina como parte de las diagnósicos en este orden de insectos (Rivera 2010; Brannoch & Svenson 2016; Ferraz & Souza Diaz 2025; Rivera et al. 2025).

Entre las apomorfías que sustentan al supraorden Dictyoptera, una de las más destacadas es la formación de ootecas (Wieland & Svenson 2018). Las ootecas son estructuras complejas especializadas para la puesta y protección de los huevos que realizan las hembras durante la oviposición (Fernández 2019). En las mantis, esta estructura es fabricada por glándulas accesorias ubicadas en el complejo genital de las hembras, que secretan unas sustancias espumosas junto con sus huevos y éstas, al mezclarse entre sí, se endurecen, formando una cápsula protectora que resguarda a la descendencia de factores ambientales y enemigos naturales (Brannoch et al. 2017). Cada ooteca puede contener desde decenas hasta cientos de huevos, dependiendo de la especie (Agudelo et al 2024). En general, no se observan comportamientos maternos asociados: las hembras simplemente elaboran las ootecas y las depositan en el entorno (Rivera & Svenson 2016). Dado que existen variaciones morfológicas en las ootecas entre familias e incluso entre géneros y especies de mantis, características como la forma y el tamaño, la composición de la pared externa, los puntos de adhesión, las cámaras de huevos y el área de emergencia pueden ser utilizadas como caracteres diagnósticos. Estas particularidades, al ser especie-específicas, resultan valiosas para complementar estudios de diversidad, distribución y taxonomía (Breland & Dobson 1947; Rivera & Svenson 2016; Brannoch et al. 2017). Varios autores han sugerido incorporar la información de las ootecas en estudios de diversidad y taxonomía en este orden (Roy 2002; Roy & Stiewe 2009; Svenson 2014; Tedrow et al. 2014; Rivera & Svenson 2016). Estas estructuras no sólo reflejan una adaptación morfológica clave para la supervivencia de la descendencia, sino que forman parte de un conjunto más amplio de estrategias reproductivas presentes en el orden Mantodea. Entre dichas estrategias se encuentran variaciones en la proporción sexual y la posibilidad de reproducción partenogenética, fenómenos que pueden influir de manera significativa en la dinámica poblacional y

evolutiva del grupo. En este contexto, el estudio de la proporción sexual constituye un componente central de la biología reproductiva y puede ofrecer información clave sobre la dinámica y estabilidad de las poblaciones.

La proporción sexual primaria es definida como la proporción de machos y hembras nacidos en una población, y su relación esperada es de 1:1 (Trivers & Willard 1973). Cualquier cambio en esta proporción puede modificar la selección inter e intra-sexual en las poblaciones, ya sea provocando excesiva o mínima competencia macho-macho, variación en los patrones e intensidad de elección femenina, o hasta inversión de tácticas sexuales generalizadas (Normark & Kirkendall 2009). Un escenario extremo de proporción sexual sesgada a hembras se puede encontrar cuando ocurre partenogénesis telitónica (Majerus 2003). Definimos partenogénesis como el desarrollo de descendencia a partir de huevos no fertilizados (Hughes 1989). En la reproducción partenogenética del tipo telitónica, las hembras son capaces de producir descendencia exclusivamente femenina a partir de sus huevos no fertilizados (Mayr 1963; Ma & Schwander 2017). Dado que la singamia (unión de gametos) está siempre ausente en estos casos, la recombinación y la segregación pueden ocurrir dependiendo de los mecanismos citogenéticos (Hughes 1989). La evidencia sugiere que la mayoría de los linajes partenogenéticos evolucionaron recientemente de ancestros sexuales (Butlin 2002), por lo que existen casos en los que coexisten la reproducción asexual y sexual, fenómeno conocido como partenogénesis facultativa. La hipótesis de la escasez de pareja asume que, en especies con partenogénesis facultativa, la reproducción sexual es el modo de reproducción favorecido selectivamente, ya que las hembras se reproducen por partenogénesis cuando no tienen posibilidad aparente de encontrar pareja (Kramer & Templeton 2001; Schwander et al. 2010; Burke et al. 2015). En organismos con partenogénesis facultativa, la reproducción por partenogénesis está bajo selección positiva por la mayor tasa de crecimiento poblacional que ésta conlleva, más especialmente cuando las poblaciones están creciendo en su rango de distribución (Law & Crespi 2002), o cuando las densidades son bajas, lo que limita el flujo génico y la adaptación local (Peck et al. 1998). En estos casos, las hembras no apareadas aún pueden reproducirse (Schwander et al. 2010;

Simon et al. 2003), aunque con una tasa de eclosión de crías menor que aquellas que sí se aparean (Kramer & Templeton 2001; Lamb & Willey 1979; Dao-Hong & Ando 1998).

En el orden Mantodea, la reproducción por partenogénesis ha sido documentada en pocas especies, entre ellas *Miomantis caffra* Saussure, 1871; *M. savignyi* Saussure, 1872; *Coptopteryx argentina* Giglio-Tos, 1915 (anteriormente reportada como *C. viridis* Giglio-Tos, 1915); *Orthoderella major* (Piza, 1962) (originalmente *Tithrone major* Piza, 1962); *Thesprotia graminis* (Scudder, 1878); y *Brunneria borealis* Scudder, 1896 (Adair 1924; White 1948; Cukier et al. 1979; Flechtmann & Rodrigues 1994; Vershinina & Kuznetsova 2016; McGregor et al. 2019). Además, existen reportes anecdóticos en foros de criadores y plataformas en línea que sugieren que la partenogénesis, particularmente la facultativa, podría estar más extendida de lo que reflejan los registros científicos actuales. La mayoría de las especies mencionadas presentan partenogénesis facultativa (Cukier et al., 1979), mientras que la especie *B. borealis* constituye el único caso conocido de partenogénesis apomíctica obligada (White, 1948; Hurd et al., 2024) que, a pesar de tener distribución Neártica, ha sido además registrada en una pequeña población en Barcelona (Cataluña, Península Ibérica), luego de una colonización en el continente europeo, posiblemente tras la liberación accidental de algún ejemplar partenogenético en pastizales de esa zona (Fernández-Henarejos & Santaefemia, 2016).

La partenogénesis telitólica puede ocurrir por mutaciones genéticas espontáneas, hibridación de dos especies con reproducción sexual, patrones ambientales, de distribución geográfica o por infección con bacterias endosimbiontes (Vershinina & Kuznetsova 2016). En este último caso, las bacterias pueden alterar la reproducción de las poblaciones para aumentar su propia propagación (Charlat et al. 2003). Bacterias de las familias Rickettsiaceae y Anaplasmataceae han sido reportadas infectando a un gran número de invertebrados, desde nemátodos a artrópodos (Werren 1997). Éstas se localizan en los tejidos reproductivos, son transmitidas por vía materna por el citoplasma y son capaces de manipular la reproducción de sus hospederos favoreciendo la reproducción y supervivencia de las hembras infectadas, e incrementando así su propia dispersión (Charlat et al. 2003; Goodacre & Martin 2013). Estas manipulaciones en la reproducción pueden ocurrir por diferentes mecanismos, como causar

incompatibilidad citoplasmática, feminización, muerte de machos, o inducción de partenogénesis (Charlat et al. 2003; Vanthournout et al. 2011). Hasta el momento, solamente bacterias del género *Wolbachia* son conocidas por provocar este último fenómeno (Werren 1997; Ma & Schwander 2017). En insectos diploides han sido muy escasos los estudios poniendo a prueba infecciones con bacterias endosimbiontes como posibles causantes de distorsiones en las proporciones sexuales (revisado en Vershinina & Kuznetsova 2016). Hasta el momento no se han detectado bacterias endosimbiontes causantes de cambios en las proporciones sexuales en el orden Mantodea (Vershinina & Kuznetsova 2016). Sin embargo, se puso a prueba en la especie *Mantis religiosa* (Linnaeus 1758), y se encontró infección por *Wolbachia*, aunque sin efectos fenotípicos observados (Bilousov et al. 2011).

La familia Coptopterygidae incluye mantis de tamaño mediano a grande (30–120 mm), distribuidas en las regiones Neártica y Neotropical (Rivera & Svenson 2016). Se caracterizan por la ausencia de alas metatorácicas desarrolladas en las hembras. La coloración corporal es variable, abarcando desde tonos verde intenso hasta marrón sepia, e incluyendo tonalidades grises. Una característica distintiva es la presencia en las patas raptoras de cinco espinas posteroventrales y tres espinas discoidales en los fémures anteriores. Presentan un marcado dimorfismo sexual: los machos poseen alas funcionales, mientras que las hembras son braquípteras, con alas anteriores reducidas que se extienden hasta el borde distal del primer tergito abdominal; las alas posteriores están siempre ausentes (Figura 2; Rivera & Svenson 2016). Las hembras llevan una vida relativamente sedentaria en comparación con los machos (Terra 1995; Rivera & Svenson 2020). En estos últimos, el falómero derecho de la genitalia presenta una estructura distintiva denominada proceso ventral, de forma ganchuda, proyectada posteriormente y esclerificada (Figura 3; Rivera & Svenson 2016). Hasta el momento, se reconocen sólo dos géneros dentro de la familia: *Coptopteryx* y *Brunneria*. Su relación filogenética está sólidamente respaldada como un linaje independiente dentro de la superfamilia Acanthopoidea (Rivera & Svenson 2016). Sin embargo, presentan notorias diferencias morfológicas: *Coptopteryx* exhibe una

morfología generalista, típica del orden, mientras que *Brunneria* presenta una forma baciliforme, interpretada como una adaptación especializada al camuflaje en ambientes de pastizales (Wieland & Svenson 2018; Figura 4). La literatura describe al género *Brunneria* como dioico, con machos tan frecuentes como hembras (Terra 1995), con la excepción de la especie partenogenética *B. borealis*, con distribución Neártica y población exótica establecidas en Europa (White 1948; Fernández-Henarejos & Santaefemia 2016). *Brunneria subaptera* tiene una amplia distribución por Sudamérica, donde se concentra la mayor área de pastizales del mundo (Agudelo & Chica, 2020; Brazeiro et al. 2020; Baeza et al. 2022).

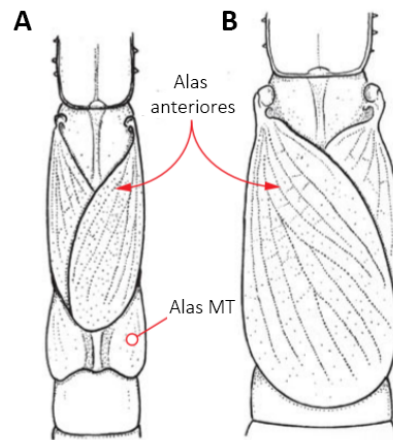


Figura 2. Vista dorsal de las alas de hembras en especies de la familia Coptopterygidae (A) *Brunneria*; (B) *Coptopteryx*. MT: metatorácicas. Tomado de Rivera & Svenson 2016 y traducido.

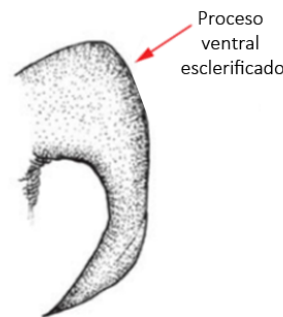


Figura 3. Proceso ventral esclerificado en el falómero derecho de la especie *Coptopteryx argentina*. Tomado de Rivera & Svenson 2016.

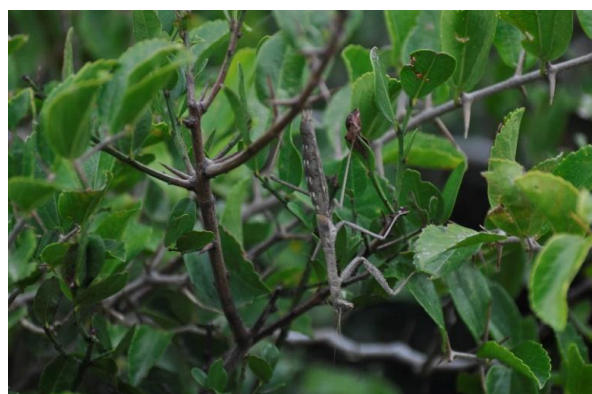


Figura 4. Variación en la forma del cuerpo de los miembros de la familia Coptopterygidae: (A) *Brunneria*, (B) *Coptopteryx*.

Dada la amplia distribución geográfica y potenciales adaptaciones ecológicas de *B. subaptera*, resulta pertinente complementar la evidencia morfológica con enfoques moleculares que permitan explorar la existencia de variación genética intraespecífica y posibles linajes crípticos. En este sentido, el gen mitocondrial citocromo oxidasa I (*cox1*), constituye un marcador molecular con alta variabilidad genética, fácil de analizar y aislar debido a su herencia materna haploide, ausencia de intrones, baja recombinación y alta universalidad de los cebadores utilizados para su amplificación (Saccone et al. 1999; Hebert et al. 2003; Wang et al. 2022). Es un gen que ha demostrado ser útil no solo para la identificación de especies, sino también para la identificación de biodiversidad oculta, revelando posibles linajes crípticos, incluso en casos donde no se observan diferencias morfológicas evidentes (Garcez et al. 2020; Arnaud et al. 2000; Hebert et al. 2003; Navajas & Boursot 2003; Hebert et al. 2004a,b; Pereira et al. 2021). Considerando lo anterior, el análisis de individuos mediante el gen *cox1* permite evaluar la diversidad genética en especies con poblaciones de reproducción sexual frente a localidades partenogenéticas, incluso en ausencia de diferencias morfológicas aparentes. Asimismo, la comparación entre especies y con las partenogenéticas obligadas puede ofrecer un panorama inicial de la variabilidad genética y la estructura poblacional, aportando perspectivas sobre la evolución, la dispersión y la dinámica ecológica de este género representativo de los pastizales. Esta variación genética también permite inferir las relaciones filogenéticas, estimar el ancestro común más reciente y los tiempos de diversificación entre especies, constituyendo así información fundamental para comprender la historia evolutiva y la diversificación dentro de un linaje. Además, este enfoque facilita la reconstrucción de relaciones filogenéticas, y la evaluación de la variabilidad genética generada por distintos modos de reproducción, ya sea sexual o partenogenética, entre otras. En la partenogénesis, se espera una menor variabilidad intraespecífica del gen *cox1* en comparación con aquellas de reproducción sexual. De este modo, el estudio del ancestro común proporciona un marco conceptual para interpretar patrones de adaptación, divergencia y estructuración poblacional dentro de géneros como *Brunneria*, aportando evidencia sobre cómo las especies han evolucionado en los pastizales de América.

La presente propuesta tiene como objetivo principal investigar la diversidad de mántidos en Uruguay, analizar las estrategias reproductivas y variación genética de la especie *Brunneria subaptera* (Coptopterygidae) mediante un abordaje interdisciplinario. Para ello, se revisaron los registros históricos y se determinaron ejemplares de la principal colección entomológica del país, además de realizarse muestreos y colectas en dos localidades seleccionadas. En el laboratorio, se crió la descendencia de hembras vírgenes de *Brunneria subaptera*, con el fin de corroborar su capacidad de reproducción por partenogénesis. Se estudiaron los tejidos reproductivos de hembras con el fin de evaluar una posible infección por bacterias endosimbiontes conocidas por manipular la reproducción en artrópodos y alterar las proporciones sexuales en beneficio de su propia dispersión. Por otro lado, se comparó la diversidad genética del gen *cox1* en hembras de *B. subaptera* de dos localidades de Uruguay, las cuales fueron comparadas con hembras y machos de una población de Argentina. Adicionalmente, se contrastaron las secuencias del gen *cox1* con aquellas de hembras partenogenéticas obligadas de la especie norteamericana *Brunneria borealis*.

OBJETIVO GENERAL

Contribuir al conocimiento de la diversidad de mántidos de Uruguay y estudiar las estrategias reproductivas, y variación genética en *Brunneria subaptera* (Coptopterygidae) en Uruguay.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

OE1: Revisar el estado actual e histórico del orden Mantodea en Uruguay.

OE2: Identificar y caracterizar la diversidad de Mantodea presente en Uruguay.

OE3: Corroborar la ausencia de machos de *Brunneria subaptera* (Coptopterygidae) en dos poblaciones de Uruguay.

OE4: Analizar la variación genética, inferir las relaciones genealógicas y estimar el marco temporal del ancestro común más reciente de individuos de *B. subaptera* de localidades de Argentina y Uruguay.

OE5: Confirmar la reproducción por partenogénesis en *B. subaptera* en poblaciones de Uruguay.

OE6: Determinar la presencia de infección por *Wolbachia* en *B. subaptera* de Uruguay, bacteria capaz de manipular la proporción sexual en artrópodos.

OE7: Analizar la variación, inferir las relaciones genealógicas y estimar el marco temporal del ancestro común más reciente de individuos de *B. subaptera* con *B. borealis* de Norteamérica.

HIPÓTESIS

Hipótesis OE1: La diversidad de Mantodea en Uruguay ha sido históricamente subestimada y se encuentra escasamente documentada en la literatura científica y colecciones biológicas.

Hipótesis OE2: Existen especies de Mantodea no registradas previamente en Uruguay, así como errores de identificación en registros históricos y actuales.

Hipótesis OE3: Las poblaciones de *B. subaptera* en Uruguay están compuestas exclusivamente por hembras, con una proporción sexual sesgada consistentemente hacia las hembras.

Hipótesis OE4: Las poblaciones de *Brunneria subaptera* muestreadas en Uruguay y la población sexual de Argentina pertenecen al mismo linaje y muestran baja diferenciación genética.

Hipótesis OE5: Las hembras de *B. subaptera* en Uruguay son capaces de reproducirse sin intervención de machos, produciendo descendencia viable exclusivamente por partenogénesis.

Hipótesis OE6: Las poblaciones partenogenéticas de *B. subaptera* en Uruguay presentan infección por *Wolbachia*, lo que podría estar asociado a la ausencia de machos y al modo reproductivo observado.

Hipótesis OE7: *Brunneria borealis* comparte un ancestro común reciente, pero con linajes diferenciados en comparación con *B. subaptera*, lo que sugiere que la primera pudo haberse originado a partir de una población sudamericana que colonizó Norteamérica en el pasado.

Esta tesis por compendio de artículos se encuentra organizada en cuatro capítulos. El primero corresponde con los Objetivos Específicos 1 y 2 acerca de la diversidad del orden Mantodea en el país; el segundo se corresponde con los Objetivos Específicos 3 y 4 acerca de las estrategias reproductivas y variación genética de *Brunneria subaptera* (Coptopterygidae); el tercero con los Objetivos Específicos 5 y 6 acerca de la biología reproductiva de *Brunneria subaptera* (Coptopterygidae); y el cuarto capítulo corresponde al Objetivo Específico 7 que se centra en la comparación entre *B. subaptera* y *B. borealis*.



CAPÍTULO 1

OBJETIVO ESPECÍFICO 1. REVISAR EL ESTADO ACTUAL E HISTÓRICO DEL ORDEN MANTODEA EN URUGUAY.

OBJETIVO ESPECÍFICO 2. IDENTIFICAR Y CARACTERIZAR LA DIVERSIDAD DE MANTODEA PRESENTE EN URUGUAY.

Artículo publicado

Trillo, M. C., Agudelo, A. A., Guerrero, J. C., Miguel, L., & Lorier, E. (2021). Mantodea (Insecta) of Uruguay: diversity and distribution. *Zootaxa*, 4963(3), zootaxa-4963.

<https://www.mapress.com/zt/article/view/zootaxa.4963.3.3>





CAPÍTULO 2

OBJETIVO ESPECÍFICO 3. CORROBORAR LA AUSENCIA DE MACHOS DE *BRUNNERIA SUBAPTERA* (COPTOPTERYGIDAE) EN DOS POBLACIONES DE URUGUAY.

OBJETIVO ESPECÍFICO 4. ANALIZAR LA VARIACIÓN GENÉTICA Y ESTIMAR EL TIEMPO DEL ANCESTRO COMÚN MÁS RECIENTE DE INDIVIDUOS DE *B. SUBAPTERA* DE LOCALIDADES DE ARGENTINA Y URUGUAY.

Artículo publicado

Trillo, M. C., Aisenberg, A., Herberstein, M. E., & Bidegaray-Batista, L. (2024). Amazons are back: absence of males in a praying mantis from Uruguayan Savannas. *Neotropical Entomology*, 53(2), 323-329.

<https://link.springer.com/article/10.1007/s13744-023-01114-5>





CAPÍTULO 3

OBJETIVO ESPECÍFICO 5. CONFIRMAR LA REPRODUCCIÓN POR PARTENOGENÉISIS EN *B. SUBAPTERA* EN POBLACIONES DE URUGUAY.

OBJETIVO ESPECÍFICO 6. DETERMINAR LA PRESENCIA DE INFECCIÓN POR *WOLBACHIA* EN *B. SUBAPTERA* DE URUGUAY, BACTERIA CAPAZ DE MANIPULAR LA PROPORCIÓN SEXUAL EN ARTRÓPODOS.

Artículo publicado

Trillo, M. C., Bidegaray-Batista, L., & Aisenberg, A. (2025). Revealing parthenogenetic reproduction in a praying mantis inhabiting South American grasslands. *Scientific Reports*, 15(1), 32812.

<https://www.nature.com/articles/s41598-025-17594-x>





CAPÍTULO 4

OBJETIVO ESPECÍFICO 7. ANALIZAR LA VARIACIÓN GENÉTICA Y ESTIMAR EL TIEMPO DEL ANCESTRO COMÚN MÁS RECIENTE DE INDIVIDUOS DE *B. SUBAPTERA* CON *B. BOREALIS* DE NORTEAMÉRICA.

Artículo publicado

Cabe, P. R., Trillo, M. C., Cooper, G. J., & Hurd, L. E. (2024). Is the mantid *Brunneria borealis* (Mantodea: Coptopterygidae) really a native North American, or actually a South American colonist?. *Annals of the Entomological Society of America*, 117(6), 281-285.

<https://academic.oup.com/aesa/article/117/6/281/7742104>



SÍNTESIS DE RESULTADOS

Las investigaciones desarrolladas en esta tesis sobre el orden Mantodea en Uruguay, con especial enfoque en la especie *Brunneria subaptera*, permitieron reconocer que la diversidad de este grupo en el país ha sido históricamente subestimada. La escasa documentación disponible en la literatura científica y en las colecciones biológicas, muestran la necesidad de continuar ahondando en esfuerzos de muestreos y estudios. En total, se confirmaron 11 especies válidas que se encuentran en la Colección de Entomología de Facultad de Ciencias, mientras que ocho reportes previos se consideran dudosos, posibles sinónimos o no pudieron ser corroborados en este estudio. Entre los nuevos registros para Uruguay se incluyen la familia Mantoididae, los géneros *Pseudovates*, *Musoniella* y *Metaphotina*, y las especies *Mantoida beieri*, *Eumusonia livida*, *Musoniella argentina*, *Metaphotina bimaculata* (considerada previamente como *M. brevipennis*), *Parastagmatoptera theresopolitana* y *Pseudovates iheringi*. Asimismo, se confirmó la presencia en el país de las especies *Brunneria subaptera*, *Coptopteryx argentina*, *Coptopteryx gayi*, *Orthoderella elongata* y *Stagmatoptera hyaloptera*. En particular se determinó que las poblaciones uruguayas de *B. subaptera* están exclusivamente conformadas por hembras, las cuales presentan la capacidad de reproducirse por partenogénesis, sin intervención de machos. Los análisis genéticos evidenciaron que las poblaciones uruguayas y argentinas comparten un ancestro común reciente, lo que sugiere una conexión evolutiva entre ambas regiones. Asimismo, la ausencia de infección por *Wolbachia* en las poblaciones analizadas indica que la partenogénesis encontrada no estaría asociada a esta bacteria endosimbionte. Finalmente, el haplotipo identificado en individuos de *B. borealis* provenientes de distintas localidades coinciden con los detectados en ejemplares de *B. subaptera*, lo que plantea interrogantes sobre la validez de su estatus como especies separadas y sugiere posible sinonimia entre ambas.

DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

La presente tesis incluye el primer catálogo de mántidos en Uruguay, lo cual representa un avance significativo en el conocimiento de la biodiversidad de este orden en el país. La identificación de 19 especies, combinando fuentes bibliográficas y material de colección actualiza el panorama taxonómico para este grupo de insectos en nuestro país. La incorporación de fotografías de los ejemplares, de la genitalia de los machos, ootecas y la incorporación de toda la información que se obtuvo hasta el momento, permitió generar una base sólida para futuros estudios en este orden en diversas disciplinas y también permite comenzar a trazar hipótesis biogeográficas y ecológicas.

Un hallazgo relevante es la distinción entre especies confirmadas mediante material revisado y aquellas conocidas únicamente por la literatura o ejemplares tipo. Esta situación refleja una brecha frecuente en estudios entomológicos regionales: la necesidad de validar históricamente los registros y asegurar su persistencia en el tiempo. La ausencia de ejemplares actuales de algunas especies podría deberse a diversos factores, entre ellos cambios en el uso del suelo, pérdida de hábitat, baja detectabilidad de especies con hábitos crípticos, o poblaciones reducidas. Son necesarios estudios taxonómicos actualizados y revisiones de varios géneros del orden para corroborar si existen especies sinónimas con las no encontradas en la colección. Tal es el caso de los géneros *Brunneria* y *Coptopteryx*, ambos de la familia Coptopterygidae que requieren una revisión profunda. A su vez, es fundamental continuar ingresando material a las colecciones y realizar colectas dirigidas a determinados puntos estratégicos del país, y así continuar completando la información disponible, actualizar los registros y corroborar o detectar la presencia de especies no reportadas o no encontradas en este trabajo. Ejemplos de esto último son el departamento de Flores que no tiene registros en colección o el departamento de Salto, que tiene muy pocos registros en relación con sus departamentos vecinos. La incorporación de la familia Mantoididae y del género *Pseudovates* representa un aporte especialmente significativo, ampliando los límites conocidos para estos taxones en el sur de América del Sur. La presencia de *Pseudovates iheringi*, registrada sólo dos

veces en un margen temporal de más de seis décadas, plantea interrogantes sobre su estado poblacional, sus requerimientos ecológicos y su posible rareza en la región.

La clasificación de la mantidofauna nacional en seis familias y la dominancia relativa de *Coptopterygidae* sugieren un ensamble faunístico fuertemente influenciado por la estructura del paisaje. El predominio de pastizales y praderas secas en Uruguay favorece la presencia de géneros como *Brunneria* y *Coptopteryx*, cuya morfología y comportamiento están bien adaptados a este tipo de ambientes abiertos y xerófilos. Esta relación entre hábitat y composición taxonómica evidencia la importancia de considerar factores ecológicos a la hora de interpretar patrones de distribución. Se observa un solapamiento con varias regiones biogeográficas del Neotrópico, lo que pone de manifiesto el valor del territorio uruguayo como zona de transición y mixtura asociados al clima templado-subtropical uruguayo, como ha sido reportado en plantas por Grela (2004) y evidenciado con diversos grupos de fauna (Simó et al. 2014, 2015; Brazeiro 2015) y flora (Brazeiro 2015). Los resultados no solo amplían los rangos de distribución conocidos para varias especies, sino que también sientan las bases para futuras investigaciones en aspectos aún poco explorados como la historia natural, la ecología y las interacciones reproductivas de los mántidos neotropicales. La incorporación de información sobre los hábitats es fundamental para comprender el rol funcional de estas especies en los ecosistemas y para diseñar estrategias de conservación que reconozcan su valor ecológico. Para avanzar en este sentido, resulta clave utilizar herramientas que permitan aproximarnos con mayor precisión a sus patrones de distribución. Dado que muchas de estas especies pueden identificarse fácilmente a partir de fotografías, sería valioso integrar registros provenientes de plataformas de ciencia ciudadana, como NaturalistaUY (<https://www.inaturalist.org>), lo que además permitiría identificar áreas estratégicas de forma más eficiente. A su vez, la combinación de los datos obtenidos a partir de ejemplares depositados en la Colección de Entomología de la Facultad de Ciencias con los registros disponibles en NaturalistaUY podría habilitar nuevas líneas de análisis, como el estudio de la presencia de mantis en determinados tipos de ambientes, su ocurrencia en áreas protegidas o su relación con gradientes de transformación del paisaje.

En otro orden, se corroboró la ausencia de machos y reproducción por partenogénesis de *B. subaptera* en las localidades estudiadas de Uruguay. La metodología aplicada y de forma anual permitió conocer las variaciones de abundancia y frecuencia relativa en estas dos localidades. La realización del muestreo en la localidad de Argentina evidenció que la metodología empleada fue acorde para encontrar machos en Uruguay (en caso de que hubiera), y que en esas coordenadas las poblaciones son sexuales, con machos tan frecuentes como hembras, a diferencia de lo que ocurre en Uruguay en que solamente se encuentran hembras. Tanto por las características morfológicas externas de las hembras de las localidades muestreadas, que resultaron muy similares entre sí, como por los análisis moleculares realizados en los que se encontró que no presentan linajes evolutivamente independientes según el gen de delimitación genética utilizado, no se observaron diferencias significativas como para considerarlos dos especies diferentes. En general, el modo reproductivo de las especies se encuentra estrechamente vinculado a factores ambientales (Domes-Wehner 2009), tanto el entorno físico, biológico como social en el cual están inmersas. La reproducción sexual ofrece ventajas en hábitats inestables, ya que la mayor diversidad genética facilita una adaptación más rápida frente a cambios en las condiciones ambientales (Williams 1975, Hamilton 1980). En contraste, las especies partenogenéticas suelen predominar en ambientes estables, donde la presión selectiva para responder a variaciones ambientales es menor (Domes-Wehner 2009). Aunque una divergencia del 5 % en el gen *cox1* se considera un umbral comúnmente aceptado para la delimitación de especies (Puillandre et al. 2012), y más aún cuando se acompaña de diferencias en las estrategias reproductivas, en este caso no se consideró suficiente para establecer la existencia de especies distintas de *Brunneria*, dado que según el conocimiento disponible en ese momento, la variación morfológica se interpretó como intraespecífica y no se contaba con evidencia genética o ecológica que sustentara una separación taxonómica. Este resultado pone de manifiesto la necesidad de realizar análisis adicionales en localidades intermedias y con la inclusión de otros marcadores moleculares que permitan una evaluación más robusta (Saccone et al. 1999; Puillandre et al. 2012; Chen et al. 2024; Emerson 2025; Meier et al. 2025). A su vez, *Brunneria subaptera* constituye un modelo particularmente relevante para analizar cómo las condiciones ecológicas pueden influir en las estrategias reproductivas, sugiriendo una posible relación entre

el ambiente y la expresión del modo reproductivo. Una posible explicación es la partenogénesis geográfica, un fenómeno en el que las especies presentan reproducción partenogenética en los márgenes de su distribución o en ambientes específicos, como latitudes altas, altitudes elevadas, desiertos, islas o zonas marginales, perturbadas o ecotonales. Futuros estudios podrán corroborar cuáles factores pueden estar determinando estas diferencias reproductivas.

En paralelo, observaciones recientes en los registros de la plataforma de Ciencia Ciudadana INaturalist (<https://uy.inaturalist.org/>) sustentan la ausencia de machos de *Brunneria subaptera* en Uruguay, pero sí en localidades limítrofes de Brasil y Argentina (datos no publicados). Asimismo, tanto en la colección de mantis del Museo de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia de Buenos Aires, como en la Colección de Entomología de la Universidad de Córdoba, Argentina, se observaron machos de *Brunneria subaptera* de diferentes provincias y localidades argentinas (Trillo obs pers). En este sentido, sería interesante continuar registrando individuos de este género y especie, tanto en colecciones científicas como en plataformas de Ciencia Ciudadana, para encontrar patrones espaciales de presencia/ausencia de machos, definir puntos de interés y áreas clave para el estudio de su distribución geográfica y biología reproductiva.

La incorporación de análisis con *Brunneria borealis*, especie con partenogénesis obligada, planteó nuevas preguntas e interpretaciones sobre las especies de este género y sus estrategias reproductivas. Por un lado, los análisis morfológicos y moleculares entre individuos de Argentina, Uruguay y Estados Unidos revelaron que los ejemplares no sólo fueron morfológicamente muy similares entre sí, sino que además los de Uruguay y Estados Unidos presentaron una menor distancia genética entre ellos que con respecto a los ejemplares de Argentina, lo que nos llevó a reconsiderar el estatus taxonómico de *Brunneria borealis*, evaluando si debe mantenerse como especie distinta o reconocerse como sinónima de *B. subaptera*. Este hallazgo resulta especialmente llamativo, considerando las amplias distancias geográficas involucradas, y el hecho de que el género *Brunneria* está presente en Sudamérica y Norteamérica, pero no en Centroamérica. A esto se suma que las hembras de la familia Coptopterygidae son braquípteras y no tienen la capacidad de volar o trasladarse naturalmente largas distancias. Se requieren más estudios comparativos para dilucidar

el origen de *Brunneria* en la región Neártica y permitir una mejor delimitación de las especies del género y sus distribuciones. El comercio internacional de mantis, tanto con fines ornamentales como educativos o de control biológico, está ampliamente extendido en todo el mundo (ver: <https://web.archive.org/web/20120115155728/http://www.mantispets.com/mantids-for-sale.html>). Esta actividad ha facilitado la colonización e introducción de diversas especies fuera de sus áreas de distribución natural. En Estados Unidos, por ejemplo, se han documentado varias especies exóticas introducidas: *Tenodera sinensis* (Saussure, 1871), originaria de Asia, fue introducida en 1896 (Blatchley, 1920), mientras que *Mantis religiosa* Linnaeus, 1758, proveniente de Europa, fue registrada por primera vez en 1899. Casos recientes también se han documentado. En Uruguay, se detectó un ejemplar de *Brunneria subaptera* proveniente de Brasil, hallado en un cargamento de arpillera procedente de Porto Alegre y detenido en la Aduana (Trillo, obs. pers.). Asimismo, en la ciudad de Barcelona se ha reportado la presencia de una población estable de *Brunneria borealis*, especie originalmente restringida a América del Norte (Fernández-Henarejos, 2016). Puede haber ocurrido que *Brunneria* llegó a Estados Unidos desde Sudamérica y se instaló allí, colonizando el sureste de Estados Unidos, como se discute en Cabe et al. (2024).

Una tendencia similar se observó en los haplotipos: el único haplotipo detectado en múltiples estados de Estados Unidos mostró mayor similitud con los haplotipos de Uruguay que con los registrados en la localidad argentina. De forma aún más sorprendente, uno de los haplotipos encontrados en Argentina resultó más similar a los de Uruguay que a los otros haplotipos de Argentina, o incluso al haplotipo disponible en GenBank proveniente de Bolivia. Una posible explicación para este resultado es la coexistencia en Argentina de al menos dos especies del género *Brunneria*, una sexual y otra partenogenética, lo cual podría explicar la mayor similitud genética entre algunos ejemplares de Argentina con los de Uruguay y Estados Unidos. Estos hallazgos subrayan la importancia de profundizar en el estudio comparativo de las especies del género *Brunneria*, tanto a nivel morfológico como genético, con el objetivo de delimitar adecuadamente las especies y comprender sus estrategias reproductivas. Asimismo, si bien sería valioso continuar generando secuencias del gen mitocondrial *cox1*, ampliamente utilizado en estudios de DNA barcoding, es aún más relevante incorporar otros marcadores moleculares, particularmente

nucleares, que aporten una mayor resolución en la delimitación de especies. Esto es especialmente importante en géneros como *Brunneria*, donde las diferencias morfológicas externas son escasas y probablemente insuficientes para resolver límites específicos de manera robusta. En este contexto, los marcadores SNPs (Single Nucleotide Polymorphisms) permiten explorar variación a nivel de genoma completo o de regiones específicas, ofreciendo una alta resolución para detectar estructuras poblacionales finas, inferir relaciones filogenéticas recientes y delimitar especies crípticas. (Puillandre et al. 2012; Zhang et al. 2013; Emerson 2025; Meier et al. 2025).

Además, dado que las descripciones históricas de las especies de este grupo se han basado predominantemente en la genitalia masculina, esto resulta una limitante para el estudio de especies con poblaciones partenogenéticas, donde los machos pueden estar ausentes o ser extremadamente raros. Por lo tanto, una revisión taxonómica integral del género *Brunneria* debería incorporar de forma sistemática la morfología de la genitalia femenina, la cual podría aportar caracteres diagnósticos clave para una delimitación más precisa de las especies. Todo esto sin dejar de lado futuros estudios que incluyan un muestreo geográfico más amplio, la incorporación de marcadores moleculares adicionales (tanto mitocondriales como nucleares), así como análisis de comportamiento reproductivo, serán fundamentales para evaluar la posible existencia de especies crípticas dentro del género (Saccone et al. 1999).

La reproducción por partenogénesis en *Brunneria subaptera* de Uruguay hasta el momento no puede explicarse por infección por *Wolbachia*. Podría estar ocurriendo una partenogénesis geográfica, en la que las especies son partenogenéticas en sus límites de distribución, como se ha encontrado en otras especies (Kearney 2005), o que se trate de más de una especie. Sería interesante conocer si existen modificaciones en el reconocimiento entre machos provenientes de poblaciones sexuales y hembras de poblaciones partenogenéticas, lo que permitiría poner a prueba hipótesis sobre posibles mecanismos involucrados en la aparición de la partenogénesis observada en *B. subaptera* en Uruguay.

Este trabajo contribuye al conocimiento taxonómico, biogeográfico, genético y comportamental de los mántidos en Uruguay, sino que también resalta la urgente necesidad de revisiones integrales en

grupos clave como *Brunneria*. La integración de enfoques morfológicos, genéticos, comportamentales y ecológicos permitirá avanzar hacia una comprensión más completa de la biodiversidad y de las estrategias reproductivas de esta familia y orden de insectos. Asimismo, profundiza el conocimiento sobre una especie asociada a los pastizales, un ambiente que enfrenta serias amenazas de conservación.

RELEVANCIA DE LA INVESTIGACIÓN

Esta tesis integró aspectos hasta ahora poco estudiados dentro del orden Mantodea mediante un abordaje multidisciplinario que incluyó trabajo de campo, estudios taxonómicos, genéticos y comportamentales. De este modo, impulsa el desarrollo de una línea de investigación hasta el momento nunca abordada en Uruguay, lo que representa un avance significativo en el conocimiento de la biodiversidad entomológica del país.

Considerando el escaso conocimiento que se tiene de este grupo, esta propuesta constituye un valioso aporte que sentará las bases para el desarrollo de nuevas líneas de



Ejemplar de la especie *Brunneria subaptera* en la naturaleza

investigación tanto a nivel nacional como regional. Además, contribuirá a la generación de datos fundamentales para la conservación y manejo de estos insectos, especialmente en un contexto de creciente presión ambiental y pérdida de hábitats.

El enfoque integrado permitirá, por primera vez, caracterizar de forma detallada la diversidad de mántidos presentes en Uruguay, su distribución geográfica, relaciones filogenéticas y aspectos clave de su biología y ecología.

Asimismo, los resultados de este estudio podrán servir como referencia para estudios comparativos en otros países de la región, promoviendo colaboraciones científicas internacionales y posicionando a Uruguay como un referente emergente en el estudio del orden Mantodea. En conjunto, esta investigación representa una contribución significativa al conocimiento científico y a la valorización del patrimonio natural regional.

LITERATURA CITADA

- Adair, E.W. (1924) On parthenogenesis in *Miomantis savigny* Saussure. Bulletin de la Société Entomologique d'Egypte, Cairo. 8, 104–148.
- Agudelo, A. A., Scherrer, M. V., & Favacho, C. A. (2024) Capítulo 22: Mantodea Latreille, 1802. Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia. 2ª ed.
- Agudelo, A. A. & Chica, L. M. (2002) Una nueva especie de *Brunneria* Saussure, 1869 de Colombia (Mantodea: Vatiidae: Photininae). Boletín Científico Museo de Historia Natural Universidad de Caldas. 6, 91–93.
- Agudelo, A. A. & Rivera, J. (2015) Some taxonomic and nomenclatural changes in American Mantodea (Insecta, Dictyoptera) — part I. Zootaxa. 3936(3), 335–356.
- Arnaud, S., Monteforte, M., Galtier, N., Bonhomme, F., & Blanc, F. (2000) Population structure and genetic variability of pearl oyster *Pinctada mazatlanica* along Pacific coasts from Mexico to Panama. Conservation Genetics. 1, 299–308.
- Baeza, S., Vélez-Martin, E., De Abelleira, D., Banchero, S., Gallego, F., Schirmbeck, J., ... & Hasenack, H. (2022) Two decades of land cover mapping in the Río de la Plata grassland region: The MapBiomass Pampa initiative. Remote Sensing Applications: Society and Environment. 28, 100834.
- Baldi, G., & Paruelo, J. M. (2008) Land-use and land cover dynamics in South American temperate grasslands. Ecology and Society. 13(2).
- Barry, K. L. (2015) Sexual deception in a cannibalistic mating system? Testing the Femme Fatale hypothesis. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 282(1800), 20141428.
- Bilousov, O. O., Chaplinska, M. V., Zhuk, O. W. & Gorobchyshyn, V. A. (2011) *Mantis religiosa* (Dictyoptera, Mantidae) infected by *Wolbachia*. Vestnik Zoologii. 45, 269–271.
- Brannoch, S. K., & Svenson, G. J. (2016) Leveraging female genital characters for generic and species delimitation in *Nilomantis* Werner, 1907 and *Ilomantis* Giglio-Tos, 1915 (Mantodea, Nilomantinae). Insect Systematics & Evolution. 47(3), 209–244.
- Brannoch, S. K., Wieland, F., Rivera, J., Klass, K. D., Béthoux, O. & Svenson, G. J. (2017) Manual of praying mantis morphology, nomenclature, and practices (Insecta, Mantodea). ZooKeys. (696), 1–100.

Brazeiro, A. (2015) Eco-Regiones de Uruguay: Biodiversidad, Presiones y Conservación. Aportes a la Estrategia Nacional de Biodiversidad. Facultad de Ciencias, CIEDUR, VS-Uruguay, SZU. Montevideo. 122 pp.

Brazeiro, A., Achkar, M., Toranza, C. & Bartesaghi, L. (2020) Agricultural expansion in Uruguayan grasslands and priority areas for vertebrate and woody plant conservation. *Ecology and Society*. 25(1), 15.

Breland, O. P., & Dobson, J. W. (1947) Specificity of mantid oothecae (Orthoptera: Mantidae). *Annals of the Entomological Society of America*. 40(4), 557–575.

Burke, N. W., Crean, A. J., & Bonduriansky, R. (2015) The role of sexual conflict in the evolution of facultative parthenogenesis: a study on the spiny leaf stick insect. *Animal Behaviour*. 101, 117–127.

Butlin, R. (2002) The costs and benefits of sex: new insights from old asexual lineages. *Nature Reviews Genetics*. 3(4), 311–317.

Charlat, S., Hurst, G. D. D. & Mercot, H. (2003) Evolutionary consequences of *Wolbachia* Infections. *Trends in Genetics*. 19, 217–223.

Chebataroff, J. (1951) Las regiones naturales de Río Grande del Sur y de la República Oriental del Uruguay. *Revista Geográfica*. 11(31/36), 59–95.

Chen, Y., Yuan, Y., Yang, W., Storey, K. B., Zhang, J., & Yu, D. (2024) Insight into the Phylogenetic Relationships of Phasmatodea and Selection Pressure Analysis of *Phraortes liaoningensis* Chen & He, 1991 (Phasmatodea: Lonchodidae) Using Mitogenomes. *Insects*. 15(11), 858.

Cukier M., Guerrero G. A. & Maggese M. C. (1979) Parthenogenesis in *Coptopteryx viridis*, Giglio Tos (1915) (Dictyoptera, Mantidae). *The Biological Bulletin*. 157(3), 445–452.

Dao-Hong, & Ando (1998) Parthenogenesis in Three Species of Genus *Oxya*. Zhu Dao Hong and Yoshikazu Ando (Laboratory of Entomology, Faculty of Agriculture, Hirosaki University, Hirosaki 036-8561 Japan). *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology*. 42, 65–69.

Domes-Wehner, K. (2009). Parthenogenesis and sexuality in oribatid mites: Phylogeny, mitochondrial genome structure and resource dependence (Doctoral dissertation, Technische Universität Darmstadt). 175 pp.

Emerson, B. C. (2025) Delimiting species—prospects and challenges for DNA barcoding. *Molecular Ecology*. 34(5), e17677.

Fernández, M. D. (2019) Sobre las ootecas de los mántidos (Insecta, Mantodea) de Castilla-La Mancha (España). Boletín de la SEA. 65, 233–236.

Fernández-Henarejos Jiménez, D. & Santaefemia, X. (2016) Primera cita a Europa d'un pregadéus d'origen americà, *Brunneria borealis* Scudder, 1896 (Insecta: Mantodea: Mantidae). Butlletí de la Institució Catalana d'Història Natural. 80, 141–144.

Ferraz, B. R., & Souza-Dias, P. G. (2025) Redescription of females of four species of the Neotropical dwarf mantis genus *Acontista* Saussure and Zehntner, 1894 (Mantodea: Acontistidae) and enhancement of diagnostic characters based in female genitalia. Journal of Natural History. 59(17-20), 1353–1381.

Flechtmann, C. A. H., & Rodrigues, S. R. (1994) Biological aspects of *Thesprotia macilenta* Sauss. and Zht. and *Tithrone major* Piza (Mantodea). Anais da Sociedade Entomológica do Brasil. 23(3), 479–486.

Garcez, D. K., de Fernandes, M. O., da Ozório, G. R., Volcan, M. V., & Robe, L. J. (2020). Phylogenetic structure of Neotropical annual fish of the genus *Cynopoecilus* (Cyprinodontiformes: Rivulidae), with an assessment of taxonomic implications. Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. 58(4), 1123-1134.

Goodacre, S. & Martin, O. (2013) Endosymbiont Infections in Spiders. In Spider Ecophysiology (ed. Nentwig, W.). 93–105 (Springer). Grela, I. (2004) Geografía florística de las especies arbóreas de Uruguay: propuesta para la delimitación de dendrofloras. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas, Opción Botánica. Universidad de la República. PEDECIBA. 97 pp.

Guerrero, G. & De Carlo, J. M. (1976) Contribución al conocimiento del aparato genital femenino y fases del desarrollo de *Coptopteryx viridis* (Insecta, Mantodea). Physis. 35(90). 125–137.

Hamilton, W. D. (1980) Sex versus non-sex versus parasite. Oikos 35, 282–290.

Hebert, P. D. N., Ratnasingham, S., de Waard, J. R. (2003) Barcoding animal life: cytochrome c oxidase subunit 1 divergences among closely related species. Proceedings of the Royal Society B. 270(1), S96–S99.

Hebert, P. D. N., Stoeckle, M. Y., Zemlak, T. S., & Francis, C. M. (2004a) Identification of birds through DNA barcodes. PloS Biology. 2, e312.

Hebert, P. D. N., Penton, E. H., Burns, J. M., Janzen, D. H., Hallwachs, W. (2004b) Ten species in one: DNA barcoding reveals cryptic species in the neotropical skipper butterfly *Astraptes fulgerator*. Proceedings of the National Academy of Science USA. 101, 14812–14817.

Henwood W. D. (1998) An overview of protected areas in the temperate grasslands biome. *Parks*. 8(3), 3–8.

Hurd, L. E., Cooper, G. J., & Cabe, P. R. (2024) No mitochondrial DNA variation in COI gene among widely distributed populations of a parthenogenetic praying mantid: a biogeographic puzzle. *Annals of the Entomological Society of America*. 117(3), 196–198.

Hughes RN (1989) *A Functional Biology of Clonal Animals*, Chapman and Hall, London.

Inward, D., Beccaloni, G., Eggleton, P. (2007) Death of an order: a comprehensive molecular phylogenetic study confirms that termites are eusocial cockroaches. *Biology Letters*. 3(3): 331–5.

Jobbágy, E. G., Vasallo, M., Farley, K. A., Piñeiro, G., Garbulsky, M. F., Noretto, M. D., ... & Paruelo, J. M. (2006) Forestación en pastizales: hacia una visión integral de sus oportunidades y costos ecológicos. *Agrociencia*, 10(2), 109–124.

Klass, K. D. (1997) The external male genitalia and the phylogeny of Blattaria and Mantodea. *Bonner Zoologische Monographien*. 42, 1–341.

Kramer, M. G., & Templeton, A. R. (2001) Life-history changes that accompany the transition from sexual to parthenogenetic reproduction in *Drosophila mercatorum*. *Evolution*. 55(4), 748–761.

Lamb, R. Y., & Willey, R. B. (1979) Are parthenogenetic and related bisexual insects equal in fertility?. *Evolution*. 33(2), 774–775.

Law, J. H., & Crespi, B. J. (2002) The evolution of geographic parthenogenesis in *Timema walking-sticks*. *Molecular ecology*. 11(8), 1471–1489.

Legendre, F., Nel A., Svenson, G. J., Robillard, T., Pellens, R. & Grandcolas, P. (2015) Phylogeny of Dictyoptera: dating the origin of cockroaches, praying mantises and termites with molecular data and controlled fossil evidence. *PLoS ONE*. 10: e0130127.

Lezama, F., Pereira, M., Altesor, A., & Paruelo, J. M. (2019) Grasslands of Uruguay: classification based on vegetation plots. *Phytocoenologia*. 49(3).

Liske, E. & Davis, W. J. (1987) Courtship and mating behaviour of the Chinese praying mantid, *Tenodera aridifolia sinensis*. *Animal Behavior*. 35, 1524–1537.

Ma, W. J. & Schwander, T. (2017) Patterns and mechanisms in instances of endosymbiont-induced parthenogenesis. *Journal of evolutionary biology*. 30(5), 868–888.

Majerus, M. E. N. (2003) Sex Wars: Genes, Bacteria, and Biased Sex Ratios. Princeton University Press. 264 pp.

Maldaner, C. (2022) Morfologia comparada da genitália feminina de Mantodea (Dictyoptera). Tesis <https://repositorio.inpa.gov.br/handle/1/38507>

Mayr, E. (1963) Animal species and evolution. Animal species and evolution. Bellknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass.

McGregor, B., Burkett-Cadena, N., & Lucky, A. (2019) Grass-like mantid, American grass mantid, *Thesprotia graminis*, (Scudder, 1878) (Insecta: Mantodea: Thespidae): EENY-719/IN1235, 1/2019. EDIS. (2), 5–5.

Meier, R., Lawniczak, M. K., & Srivathsan, A. (2025) Illuminating entomological dark matter with DNA barcodes in an era of insect decline, deep learning, and genomics. Annual Review of Entomology. 70(1), 185–204.

Morrone, J. J. (2014) Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. Zootaxa. 3782(1), 1–110.

Morrone, J. J. (2001) Homology, biogeography and areas of endemism. Diversity and Distributions. (6), 297–300.

Navajas, M., Boursot, P. (2003) Nuclear ribosomal DNA monophyly versus mitochondrial DNA polyphyly in two closely related mite species: the influence of life history and molecular drive. Proceedings Biological sciences / The Royal Society. 270, S124–127.

Normark B. B. & Kirkendall R. L. (2009) Parthenogenesis in Insects and Mites. In Resh V. H., Cardé R. T. (Eds.) Encyclopedia of Insects. Academic Press, London. 753–757.

Paruelo J. M., Jobbágy E. G., Oesterheld M., Golluscio R. A. & Aguiar M. R. (2007) The grasslands and steppes of Patagonia and the Río de la Plata plains. The physical geography of South America. 232–248.

Peck, J. R., Yearsley, J. M., & Waxman, D. (1998) Explaining the geographic distributions of sexual and asexual populations. Nature. 391(6670), 889–892.

Pereira, L. H. G., Castro, J. R. C., Vargas, P. M. H., Gomez, J. A. M., & Oliveira, C. (2021) The use of an integrative approach to improve accuracy of species identification and detection of new species in studies of stream fish diversity. Genetica. 149(2).

Puillandre, N., Lambert, A., Brouillet, S., & Achaz, G. J. M. E. (2012) ABGD, Automatic Barcode Gap Discovery for primary species delimitation. Molecular ecology. 21(8), 1864–1877.

Rivera J. (2010) (A) A historical review of praying mantid taxonomy and systematics in the Neotropical Region: State of knowledge and recent advances (Insecta: Mantodea). *Zootaxa*. 2638, 44–64.

Rivera J. & Svenson G. J. (2014) Editorial—a revived focus on the praying mantises. *Zootaxa*. 3791, 5–6.

Rivera J. & Svenson G. J. (2016) The Neotropical ‘polymorphic earless praying mantises’—Part I: molecular phylogeny and revised higher level systematics (Insecta: Mantodea, Acanthopoidea). *Systematic Entomology*. 41(3), 607–649.

Rivera, J., & Svenson, G. J. (2020) The Neotropical polymorphic earless praying mantises: A taxonomic review of the genera and checklist of species.

Rivera, J., Hausherr, N., & Lanna, L. M. (2025) Discovery and formal description of the female of *Microphotina* Beier, 1935 (Mantodea: Photinaidae), with an updated key to species and remarks on the role of Citizen Science in advancing Mantodea biodiversity studies. *Zootaxa*. 5621(2), 231–248.

Roy, R. (2002) Une remarquable espèce nouvelle d'*Acanthops* Audinet-Serville, 1831, en Guyane Française (Dictyoptera, Mantodea). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 107(3), 297–300.

Roy, R., & Stiewe, M. B. (2009) Contribution to the knowledge of Eastern African *Amorphoscelis* Stål, 1871, with description of two new species (Dictyoptera, Mantodea, Amorphoscelidae). *Bulletin de la Société entomologique de France*. 114(2), 195–209.

Saccone, C., De Giorgi, C., Gissi, C., Pesole, G., & Reyes, A. (1999) Evolutionary genomics in Metazoa: the mitochondrial DNA as a model system. *Gene*, 238(1), 195–209.

Schwander, T., & Crespi, B. J. (2009) Multiple direct transitions from sexual reproduction to apomictic parthenogenesis in *Timema* stick insects. *Evolution*. 63(1), 84–103.

Schwarz C. J. & Roy R. (2019) The systematics of Mantodea revisited: an updated classification incorporating multiple data sources (Insecta: Dictyoptera). *Annales de la Société Entomologique de France* (NS). 55 (2): 101–196.

Simó M., Guerrero J. C., Giuliani L., Castellano I. & Acosta L. (2014) A predictive modeling approach to test distributional uniformity of Uruguayan harvestmen (Arachnida: Opiliones). *Zoological Studies*. 53: 1–13.

Simon J. C., Delmotte F., Rispe C. & Crease T. (2003) Phylogenetic relationships between parthenogens and their sexual relatives: the possible routes to parthenogenesis in animals. *Biological Journal of the Linnean Society*. 79(1): 151–163.

Svenson, G. J. (2014) Revision of the neotropical bark mantis genus *Liturgusa* Saussure, 1869 (Insecta, Mantodea, Liturgusini). ZooKeys. (390), 1.

Svenson, G. J., & Whiting, M. F. (2009) Reconstructing the origins of praying mantises (Dictyoptera, Mantodea): the roles of Gondwanan vicariance and morphological convergence. Cladistics. 25(5), 468–514.

Tedrow, R., Nathan, K., Richard, N., & Svenson, G. J. (2014) A new species of *Dystacta* Saussure, 1871 from Nyungwe National Park, Rwanda (Insecta, Mantodea, Dystactinae). ZooKeys, (410), 1.

Terra, P. S. (1995) Revisão sistemática dos gêneros de louva-a-deus da região Neotropical (Mantodea). Revista brasileira de Entomologia. 39(1), 13–94.

Vanthournout, B., Swaegers, J. & Hendrickx, F. (2011) Spiders do not escape reproductive manipulations by *Wolbachia*. BMC Evolutionary Biology. 11 (1), 15.

Vershinina, A. O., & Kuznetsova, V. G. (2016) Parthenogenesis in Hexapoda: Entognatha and non-holometabolous insects. Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. 54(4), 257–268.

Wang, W., Wang, H., Huang, H., Zhao, Y., & Zhou, Z. (2022). Mitochondrial genomes of 10 Mantidae species and their phylogenetic implications. Archives of Insect Biochemistry and Physiology. 111(1), e21874.

Werren, J. H. (1997) Biology of *Wolbachia*. Annual Review of Entomology. 42, 587–609.

White, M. J. D. (1948) The chromosomes of the parthenogenetic mantid *Brunneria borealis*. Evolution. 2, 90–93.

Wieland, F. (2013). The phylogenetic system of Mantodea (Insecta: Dictyoptera). Göttingen: Universitätsverlag Göttingen.

Wieland, F. & Svenson, G. J. (2018) Biodiversity of Mantodea. Insect Biodiversity: Science and Society. 2, 389–416.

Williams, G. C. (1975) Sex and Evolution. Princeton University Press, Princeton.

Wipfler, B., Letsch, H., Frandsen, P. B., Kapli, P., Mayer, C., Bartel, D., ... & Simon, S. (2019) Evolutionary history of Polyneoptera and its implications for our understanding of early winged insects. Proceedings of the National Academy of Sciences. 116(8), 3024–3029.

World Conservation Monitoring Centre (1992) Global Biodiversity: Status of the Earth's living resources. Chapman & Hall, London. 594 pp.

Zhang, J., Kapli, P., Pavlidis, P., & Stamatakis, A. (2013) A general species delimitation method with applications to phylogenetic placements. *Bioinformatics*. 29(22), 2869–2876.



CONTRIBUCIONES GENERADAS DURANTE EL TRANSCURSO DEL DOCTORADO

INVESTIGACIÓN

Pasantías y estadías científicas

2023_ Colección Entomológica del Museo de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Buenos Aires, Argentina. Revisión de Colección de Mantodea, específicamente de los ejemplares de la especie *Brunneria subaptera*.

2019_ Laboratorio de Biología Reproductiva y Evolución de la Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.

2018_ Colección Entomológica de Córdoba (ENTOCOR), Argentina. Identificación de ejemplares, acondicionamiento, digitalización en planilla electrónica con fotografías, clasificación, mantenimiento de Colección de Orden Mantodea.

2018_ Laboratorio de Biología Reproductiva y Evolución de la Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.

2017_ Laboratorio de Entomología Sistemática y Forense (LESUF) del Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Coordenação de Biodiversidade/ Entomologia. Manaus, Amazonas, Brasil.

Artículos científicos publicados en Revistas Científicas Arbitradas

2025_ Trillo, M. C., Bidegaray-Batista, L., & Aisenberg, A. (2025). Revealing parthenogenetic reproduction in a praying mantis inhabiting South American grasslands. Scientific Reports, 15(1), 32812. <https://www.nature.com/articles/s41598-025-17594-x>

2024_ Cabe, P. R., Trillo, M. C., Cooper, G. J., & Hurd, L. E. (2024). Is the mantid *Brunneria borealis* (Mantodea: Coptopterygidae) really a native North American, or actually a South American colonist?. Annals of the Entomological Society of America, saae022. <https://doi.org/10.1093/aesa/saae022>

2024_ Trillo, M. C., Aisenberg, A., Herberstein, M. E., & Bidegaray-Batista, L. (2024). Amazons Are Back: Absence of Males in a Praying Mantis from Uruguayan Savannas. *Neotropical Entomology*, 1-7. <https://doi.org/10.1007/s13744-023-01114-5>

2021_ Trillo, M.C., Agudelo, A., Guerrero, J.C., Miguel, L. & Lorier, E. Mantodea of Uruguay (Insecta): diversity and distribution. *Zootaxa* (revista arbitrada). 4963 (3): 423–456. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4963.3.3>

Reconocimientos

2025_ Premio Fortalecidas Juntas de la Intendencia de Montevideo al Colectivo Belleza Inesperada: exploradoras de la naturaleza, Responsables Anita Aisenberg y Mariana Trillo. Proyecto titulado: Ciencia al toque: construyendo futuros juntas. 12 meses.

2024_ Ingreso al Sistema Nacional de Investigadores. Agencia Nacional de Investigación e Innovación. Nivel Iniciación.

2022_ Latin American Travel Award. Para el viaje a presentación en ABS Meeting 2022. San José, Costa Rica. Presentación oral (Trillo). Animal Behavior Society.

2018_ Premio a mejor tesis de Maestría IIBCE, en representación del Departamento de Ecología y Biología Evolutiva (IIBCE) en la Segunda Jornada de Reconocimiento de la Ciencia: juntos en desarrollo de investigación. Organizado por la Dirección para el Desarrollo de la Ciencia y el Conocimiento (D2C2).

Seminarios y simposios

2023_ Presentación de Seminario en Museo de Historia Natural Bernardino Rivadavia. Buenos Aires, Argentina.

2021_ Invitación a participar como disertante en el simposio “Artrópodos del Cono Sur: conociendo su valor a la luz de investigaciones doctorales”. VI Congreso Uruguayo de Zoología. Coordinadoras: Dra. Leticia Bidegaray-Batista (Departamento de Biodiversidad y Genética, Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable (IIBCE), Ministerio de Educación y Cultura (MEC), Uruguay, y Dra. Macarena González (Departamento de Ecología y Biología Evolutiva, IIBCE, MEC, Uruguay).

2018_ Disertante en el simposio “Caracterización de ootecas para contribuir al conocimiento de la diversidad de Mantodea en Uruguay”. Simposio diversidad de artrópodos en Uruguay: un encuentro megadiverso. V CUZ: Congreso uruguayo de Zoología.

2018_ Invitación a participar como disertante en el simposio “Partenogénesis y posible infección por bacterias manipuladoras de la proporción sexual en Mantodea de Uruguay”, II Simposio Latinoamericano de Dictyoptera (Blattaria, Isoptera y Mantodea). V Congreso Colombiano de Zoología. Bogotá, Colombia.

2018_ Invitación a participar en Seminarios del Laboratorio de Biología Reproductiva y Evolución de la Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. “Cuando el príncipe azul no llega: testeando la reproducción por partenogénesis inducida por bacterias endosimbiontes en *Brunneria subaptera* (Mantodea)”.

Apoyos para actividades científicas

2023_ Programa de Movilidad para Participación en Congresos Latinoamericanos. Dirección Nacional de Innovación, Ciencia y Tecnología del Ministerio de Educación y Cultura para asistir a la IV Reunión de Biología del Comportamiento del Cono Sur. 7 al 9 de agosto de 2023 en Universidad de Buenos Aires, Argentina. Financiación de pasaje, el seguro de viaje y la estadía.

2022_ Asistencia a congresos de estudiantes de posgrado, PEDECIBA para la presentación de *Amazons are back: parthenogenesis in the praying mantis Brunneria subaptera* from Uruguay. ABS Meeting 2022. San José, Costa Rica. Presentación oral (Trillo). PEDECIBA: \$20.000.

2022_ Latin American Travel Award. Para el viaje a la presentación de *Amazons are back: parthenogenesis in the praying mantis Brunneria subaptera* from Uruguay. ABS Meeting 2022. San José, Costa Rica. Presentación oral (Trillo). Animal Behavior Society: U\$S 1.000.

2020_ Asistencia a pasantías en el exterior para estudiantes de posgrado, PEDECIBA para asistir al Laboratorio de Biología Reproductiva y Evolución de la Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. Del 24 de febrero al 12 de marzo. Experiencia de campo asociado a feromonas en *Brunneria subaptera* en Capilla del Monte, Córdoba; experiencias de cortejo y cópula en la misma especie en condiciones de laboratorio. Financiado por PEDECIBA: \$40.000. No fue usufructuada dada la situación sanitaria de alerta por Coronavirus.

2019_ Asistencia a Pasantías en el Exterior. Laboratorio de Biología Reproductiva y Evolución. Universidad de Córdoba. A realizarse en febrero-marzo 2020.

2019_ Asistencia a Cursos en el Exterior. Ecología Química: la química de las Interacciones Biológicas. Universidad de Buenos Aires.

2018_ Asistencia al Congreso Colombiano de Zoología. Inscripción al Congreso. Sociedad Colombiana de Zoología.

2018_ Asistencia al Congreso Colombiano de Zoología. Viáticos y Pasajes. PEDECIBA.

2018_ Asistencia a congreso V CCZ: Quinto Congreso Colombiano de Zoología (Bogotá, Colombia) para la presentación de Trillo, M.C., Bidegaray-Batista, L., Herberstein, M. & Aisenberg, A. Partenogénesis y posible infección por bacterias manipuladoras de la proporción sexual en Mantodea de Uruguay. II Simposio Latinoamericano de Dictyoptera (Blattaria, Isoptera y Mantodea). Presentación oral (Trillo). Asociación Colombiana de Zoología: US \$100.

2018_ Asistencia de estudiantes de posgrado a congresos, PEDECIBA para la presentación de Trillo, M.C., Bidegaray-Batista, L., Herberstein, M. & Aisenberg, A. Partenogénesis y posible infección por bacterias manipuladoras de la proporción sexual en Mantodea de Uruguay. II Simposio Latinoamericano de Dictyoptera (Blattaria, Isoptera y Mantodea). V Congreso Colombiano de Zoología. Bogotá, Colombia. Presentación oral (Trillo). PEDECIBA: \$20.000.

Presentaciones en congresos

2025_ Trillo M. C., Bidegaray-Batista L. & Aisenberg A. "Diversidad en Mantodea y estrategias reproductivas en Coptopterygidae de Uruguay" en simposio titulado "Estudios actuales en artrópodos de Uruguay desarrollados en el marco de tesis doctorales". VIII Congreso Uruguayo de Zoología. 7 al 12 de diciembre. Presentación oral, por invitación. Moderado por Laborda Á. y Rojas C.

2023_ Trillo M.C., Aisenberg A., Herberstein M. & Bidegaray-Batista L. "Las Amazonas han vuelto: partenogénesis en la mantis *Brunneria subaptera* de Uruguay". IV Reunión de Biología del Comportamiento del Cono Sur. Buenos Aires, Argentina. Presentación oral, 7 al 9 de agosto de 2023.

2022_ Trillo M.C., Aisenberg A., Herberstein M. & Bidegaray-Batista L. "Amazons are back: parthenogenesis in the praying mantis *Brunneria subaptera* from Uruguay". Sesión titulada "I've Got You Under My Skin: Mating Systems and Physiological Effects". ABS Meeting (in person), San José, Costa Rica. Presentación oral (Trillo), 21 de julio de 2022. Versión online disponible en el ABS Virtual Meeting 2022.

2021_ Trillo, M.C., Bidegaray-Batista, L., Herberstein, M., Aisenberg, A. "Superheroínas de la nueva era: las mantis y sus estudios en Diversidad, Biología Reproductiva y Molecular en Uruguay". Simposio titulado

“Artrópodos del Cono Sur: conociendo su valor a la luz de investigaciones doctorales”. VI Congreso Uruguayo de Zoología. 5 al 10 de diciembre. Presentación oral, por invitación.

2021_ Guerrero, J. C., Lorier, E., Trillo, M.C. Identificación de áreas favorables para dos especies de mántidos del Uruguay (Insecta: Mantodea). VI Congreso Uruguayo de Zoología. 5 al 10 de diciembre. Presentación oral (Guerrero).

2018_ Trillo, M.C., Bidegaray-Batista, L., Herberstein, M. & Aisenberg, A. Caracterización de ootecas para contribuir al conocimiento de la diversidad de Mantodea en Uruguay. Simposio diversidad de artrópodos en Uruguay: un encuentro megadiverso. V CUZ: Congreso uruguayo de Zoología. Presentación oral en simposio (Trillo).

2018_ Trillo, M.C., Bidegaray-Batista, L., Herberstein, M. & Aisenberg, A. ¿Dónde y cuándo?: Estudio anual de dos poblaciones de *Brunneria subaptera* en Uruguay (Mantodea). V CUZ: Congreso uruguayo de Zoología. Presentación de póster (Trillo).

2018_ Trillo, M.C., Bidegaray-Batista, L., Herberstein, M. & Aisenberg, A. Partenogénesis y posible infección por bacterias manipuladoras de la proporción sexual en Mantodea de Uruguay. II Simposio Latinoamericano de Dictyoptera (Blattaria, Isoptera y Mantodea). V Congreso Colombiano de Zoología. Bogotá, Colombia. Presentación oral (Trillo).

2017_ Trillo, M.C., Bidegaray-Batista, L. Herberstein, M.E. & Aisenberg, A. Cuando el Príncipe Azul no llega: poniendo a prueba la reproducción por partenogénesis inducida por bacterias endosimbiontes en Mantodea. Primeras Jornadas de Investigación Científica “Profesor Clemente Estable” en el marco de los 90 años de IIBCE por el Departamento de Ecología y Biología Evolutiva.

2016_ Trillo, M.C., Agudelo, A., Miguel, L., Lorier, E. Las especies de Mantoididae, Thespidae y Acanthopidae (Mantodea) en Uruguay. IV CUZ: Congreso uruguayo de Zoología. Presentación de poster (Trillo).

Docencia

2025 – Dictado de clases sobre el orden Mantodea en diversas actividades académicas de grado, posgrado y educación permanente, incluyendo los cursos Diversidad Animal: Artrópodos, Taxonomía de Insectos, Bichos de Pastizal, Bichos del Bosque, Etnoentomología y Entomología.

2024 – Dictado de clases teóricas y prácticas sobre el orden Mantodea en los cursos Diversidad, Taxonomía y Ecología de Polyneoptera (Insecta), Etnoentomología y Entomología.

2023 – Dictado de clase sobre Mantodea en el curso Etnoentomología.

2019 – Dictado de clase sobre Mantodea y líneas de investigación actuales en Mantodea en el curso Entomología.

2018 – Dictado de clase sobre líneas de investigación actuales y Mantodea en el curso Sistemática y Taxonomía de Insectos.

Organización de actividades

Nacionales

2025_ Equipo de organización del VIII Congreso Uruguayo de Zoología. A realizarse del 7 al 12 de diciembre de 2025. Montevideo, Uruguay.

2025_ Coordinación del Simposio “Insectos del Cono Sur: avances en Biodiversidad, Taxonomía, Ecología y Conservación”. A realizarse del 7 al 12 de diciembre de 2025. Montevideo, Uruguay. Lorier, E., Pacheco, V. & Trillo, M. C.

2019_ Coordinación de Simposio: “Diversidad de artrópodos en Uruguay: un encuentro megadiverso”. V Congreso Uruguayo de Zoología, 9-14 Diciembre, Montevideo, Uruguay. M.C. Trillo & E. Stanley.

Internacionales

2018_ Coordinación por invitación de II Simposio Latinoamericano de Dictyoptera (Blattaria, Isoptera y Mantodea). V Congreso Colombiano de Zoología (3 al 7 diciembre de 2018, Bogotá, Colombia) en conjunto con Dr. Antonio Agudelo, Dra. Andrea Vargas y Mag. Gloria Ariza. VCCZ: V Congreso Colombiano de Zoología, 2-7 Diciembre, Bogotá, Colombia. <http://vccz.aczcolombia.org/dictyoptera/>

-2017_ Colaboración en la organización del Workshop Internacional sobre louva-a-deus neotropicais. Del 25 al 27 de abril. 12 horas de teórico. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Manaus, Amazonas, Brasil. Coordinador: Agudelo, A.

2017_ Colaboración en la organización del Curso de Taxonomía dos louva-a-deus neotropicais (Insecta: Mantodea. 25 horas de teórico y 15 horas de práctico en campo. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Manaus, Amazonas, Brasil. Por invitación. Coordinador: Agudelo, A.

Becas de posgrado

2024_ Beca de finalización de Doctorado Udelar, Doctorado, 2021; Comisión Académica de Posgrado, Universidad de la República con el proyecto titulado “Diversidad en Mantodea y estrategias reproductivas en Coptopterygidae de Uruguay”. 30 horas semanales por 12 meses, tomando posesión el 1 de junio de 2024. Código de Beca: BDDX_2021_1#39818985.

2020_ Beca de Doctorado de apoyo a docentes para estudios de posgrado en la Udelar, Doctorado, 2021; Comisión Académica de Posgrado, Universidad de la República con el proyecto titulado “Diversidad en Mantodea y estrategias reproductivas en Coptopterygidae de Uruguay”. 30 horas semanales por 36 meses, tomando posesión el 1 de junio de 2021. Código de Beca: BFPD_2024_1#39818985.

2019_ Beca de Maestría de Posgrados Nacionales de la Agencia Nacional de Investigación e Innovación (ANII) y Comité de Evaluación y Seguimiento de Becas (CESBE), (Código de Beca: POS_NAC_2018_1_151161) con el proyecto titulado “Diversidad en Mantodea y estrategias reproductivas en Coptopterygidae de Uruguay”. ANII: \$21.047 (30 horas semanales) por doce meses, tomando posesión de la Beca durante el año 2019 y hasta marzo de 2020.

2019_ Beca de Maestría de Apoyo para la finalización de estudios de posgrado en la Udelar, Maestría, 2019 de la Comisión Académica de Posgrado (CAP), (Código de Beca: BFPM_2019_1#39818985) con el proyecto titulado “Diversidad en Mantodea y estrategias reproductivas en Coptopterygidae de Uruguay”. CAP: \$22.227 (30 horas semanales) por nueve meses, no tomando posesión de la Beca por incompatibilidad con ANII.

DIVULGACIÓN

Participación en libros

2018_ Libro “¿Cómo duermen los animales del Uruguay?: Libro de ilustraciones, música y poesía”. Financiado por los Fondos Concursables del Ministerio de Educación y Cultura de Uruguay en 2017, y realizado en 2018. Colaboración técnica.

2017_ Libro “Mentes en juego: los científicos se divierten” Divulgación de la Ciencia de Lic. Daniela Hirschfeld y Proyecto de Popularización de la Ciencia y Tecnología “Mentes en Juego: cómo se divierten los científicos uruguayos”. Responsable: Virginia Arlington. Investigadores: Gianfranco Grompone, Cecilia Ortiz, Florencia Benítez, Ana Inés Zambrana, Eduardo Boido, Pablo Musé y Mariana Trillo. Editorial Palabra Santa. Agencia financiadora: ANII.

2016_ Guía de Insectos del Uruguay. Primera edición.

-Trillo, M.C. Ficha de la especie *Orthoderella elongata* (Mantodea). Morelli. E. & Casacuberta M. (eds). Ediciones de la Fuga, Colección Ciencia amiga. Páginas 110-111.

-Trillo, M.C. Ficha de la especie *Coptopteryx argentina* (Mantodea). Morelli. E. & Casacuberta M. (eds). Ediciones de la Fuga, Colección Ciencia amiga. Páginas 112-113.

-Trillo, M.C. Ficha de la especie *Parastagmatoptera theresopolitana* (Mantodea). Morelli. E. & Casacuberta M. (eds). Ediciones de la Fuga, Colección Ciencia amiga. Páginas 114-115.

Artículos de divulgación

2024_ Trillo, M. Ficha zoológica *Brunneria subaptera* Saussure, 1869 (Insecta, Dictyoptera, Mantodea, Coptopterygidae). Noticias de la SZU, 64, 26–27.

2023_ Trillo M.C., Bidegaray-Batista L. & Aisenberg, A. “El multiverso de las mantis religiosas”. Libro Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable, 95° Aniversario. 140-142.

2022_ Trillo, M.C., Agudelo A., Guerrero, J.C., Miguel, L. & Lorier, E. Las mantis: pequeños cazadores con superpoderes. Almanaque BSE 2022 (Banco de Seguros del Estado). 180-183

2020_ Trillo M.C. Fauna Nativa que aún se puede ver (organizado por Coendú). Mantis Palo (*Brunneria subaptera*). Diario El Telégrafo. Paysandú, Uruguay. Publicado el 02/07/2020.
<https://www.facebook.com/CoenduOng/photos/a.3107169052644888/3506336759394780/?type=3>

2020_ Trillo M.C. Nuestra Fauna: Mantis palo. Matriarcado en los pastizales de Uruguay. Montevideo Portal. Uruguay. Publicado el 19/11/2020. <https://www.montevideo.com.uy/Ciencia-y-Tecnologia/Matriarcado-en-los-pastizales-de-Uruguay-Por-Coendu-uc771029>

Entrevistas

2025_ Entrevista y nota titulada “Las mantis sin pareja: el secreto de las hembras uruguayas que se reproducen solas para sobrevivir”. María de los Ángeles Orfila de Diario El País.
<https://www.elpais.com.uy/domingo/las-mantis-sin-pareja-el-secreto-de-las-hembras-uruguayas-que-se-reproducen-solas-para-sobrevivir>

2025_ Programa de TV 5 sentidos del canal TNU, entrevista por Gabriela Lavarello acerca de las mantis y nuevas investigaciones e importancia.
<https://www.youtube.com/live/cinv0mwnVNQ?si=2ptp16jUTaUHEH6L>

2024_ Entrevista en Radio Sarandí 690 AM con el periodista Jaime Clara, del programa Sábados en Sarandí, en conjunto con Nadia Kacevas, con motivo de promocionar muestra fotográfica del Proyecto Ciencia que Siembra. http://audios.sarandi690.com.uy/sarandi/sabadosarandi/SabadoSarandi_240601.mp3.

2024_ Programa de Radio Del Sol, entrevista titulada ellas les come la cabeza.

2019_ Entrevista en vivo acerca de las mantis y esta investigación en el programa Cambiando el aire de TNU.

2018_ Programa Transformaciones “¿A dónde me llevaron mis bichos?”, Radio Sarandí 690 AM.

2017_ Programa Efecto Mariposa, Radio Uruguay “La Mantis: entre Hannibal Lecter y la telenovela”.
<http://radiouruguay.uy/la-mantis-entre-hannibal-lecter-y-la-telenovela/>

2017_ Jorge Traverso en Programa de TV Hora Pico (VTV) por el libro “Mentes en juego: los científicos se divierten”.

2017_ Martin Otheguy. En Uruguay una Sociedad prescinde de los machos y prospera sin ningún problema. Montevideo Portal. <http://www.montevideo.com.uy/Ciencia-y-Tecnologia/En-Uruguay-unasociedadprescinde-de-los-machos-y-prospera-sin-ningun-problema-uc665024#>

Otros

2025_ Coordinación de Ciencia Joven - Micropasantía PEDECIBA-ANEP titulada “Diversidad y comportamiento en el Orden Mantodea de Uruguay”. Realizada junto a Bidegaray-Batista, Gonnet, González, Kacevas. Del 8 al 10 de octubre.

2019_ Equipo Técnico en Revista Fénix- Carnaval de las Promesas 2019-2020 con el espectáculo SimbioSys, sobre la fauna de Uruguay, con una pareja de la especie autóctona *Coptopteryx gayi* (Coptopterygidae) como protagonistas.

2019_ Conferencia titulada “Como las amazonas. La particular reproducción de una mantis uruguaya”. 25 de julio. Museo Torres de la Llosa.

2019_ Colaboración técnica en libreto de Revista Fénix de Carnaval de las Promesas, asesoramiento sobre fauna y flora nativa de Uruguay.

2019_ Seminarios en el Departamento de Biodiversidad y Genética y Departamento de Ecología y Biología Evolutiva del IIBCE con los avances generados.

2018_ Taller Locos por la Ciencia: etología, ecología y evolución hechas en Uruguay. UTU Colón.

2018_ Seminario en Laboratorio de Biología Reproductiva y Evolución de la Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.

2018_ Seminario en el Departamento de Ecología y Biología Evolutiva del IIBCE con los avances generados.

2017_ Participación en capítulo de serie infantil “Crónica animal: el noticiero salvaje” dirigida por Guillermo Kloetzer, productora De la Raíz Films y emitida por TNU y TV Ciudad.

2017_ Seminarios en el Departamento de Biodiversidad y Genética y Departamento de Ecología y Biología Evolutiva del IIBCE con los avances generados.

2017_ Charla “Cuando el Príncipe Azul no llega: buscando bacterias feministas en mantis de Uruguay” por Ciclo de Charlas del Oeste de Montevideo. Coordinadora: Lorena Coelho.