



FACULTAD DE
CIENCIAS

UDELAR | fcien.edu.uy

Curso: Herpetología Neotropical
Postgrado 2026

Evolución de los tetrápodos continentales de América del Sur

Graciela Piñeiro
2026

Graciela Piñeiro, PhD. (fossil@fcien.edu.uy)

Departamento de Paleontología

Facultad de Ciencias, Montevideo, Uruguay

TEMAS A DESARROLLAR

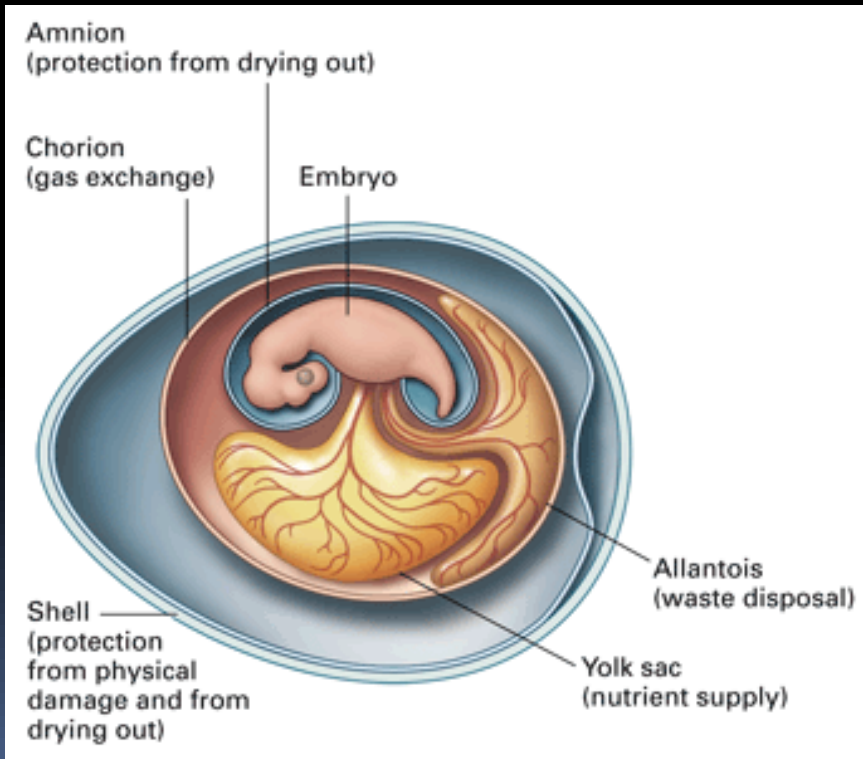
1-Breve descripción del huevo amniota. El registro fósil de los primeros amniotas y su problemática

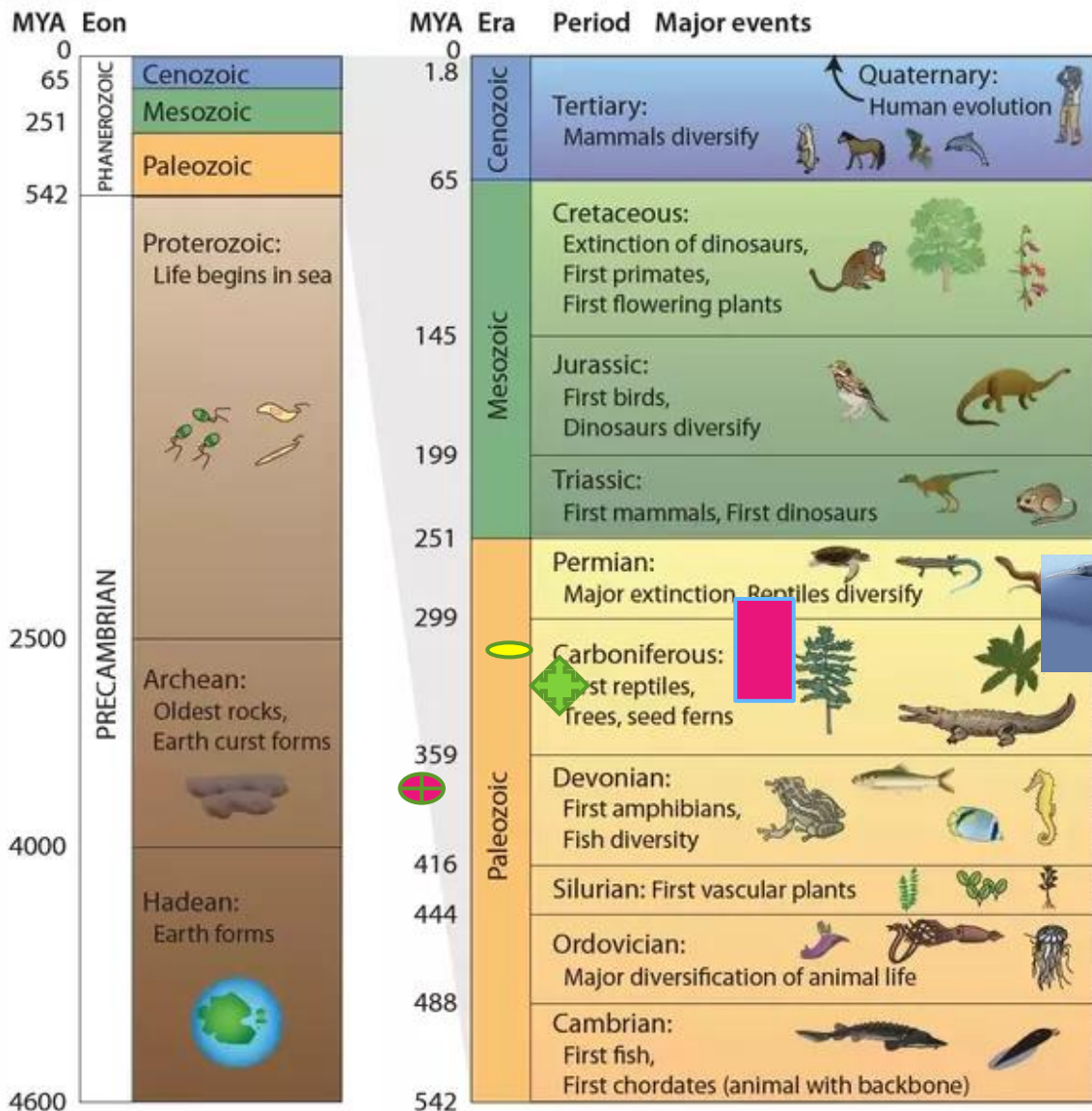
2- Características osteológicas que permiten diferenciar un amniota de un no-amniota

Principales grupos de anfibios y reptiles Paleozoicos representados en América del Sur, basado en el registro fósil de Uruguay

El huevo amniota se desarrolla en reptiles, aves y mamíferos.

Posee membranas embrionarias que protegen al embrión y permiten su independencia del agua





El origen del huevo amniota ocurre hace algo más de 300 millones de años, en el período Carbonífero

Origen huevo amniota



Adapted from Encyclopedia Britannica and www.enchantedlearning.com

EL ORIGEN DE LOS AMNIOTAS

Los amniotas son un grupo de vertebrados que incluye a los reptiles, las aves y los mamíferos.

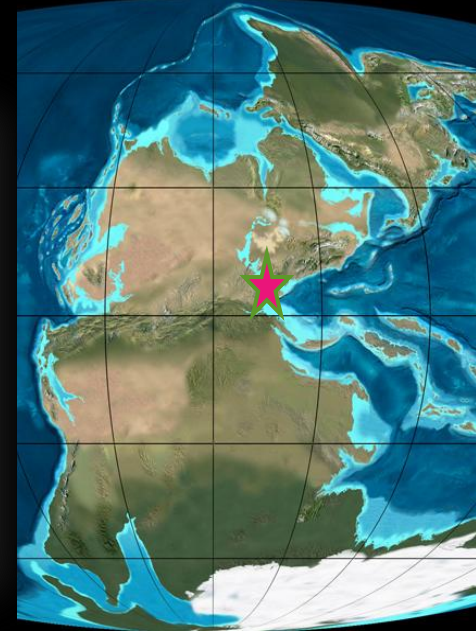
Se caracterizan por poseer un huevo con varias membranas embrionarias entre las que se encuentra el amnios.

Los amniotas más antiguos, provienen del Carbonífero Superior de Norte América o de Gondwana?

HISTORIA EVOLUTIVA DE LOS AMNIOTAS

Hylonomus layielli
Paleotyris acadiana

Joggins Canadá



1) Estos reptiles fueron hallados por Dawson & Lyell (1852) embebidos en troncos fosilizados.

2) En general parecen ser formas gráciles de pequeño tamaño (30 cm).

3) *Hylonomus lyelli* Dawson, 1859 (Familia Protorothyridae) se encuentra entre los amniotas más antiguos conocidos.

Los amniotas más antiguos



Paleothyris acadiana



Hylonomus lyelli

La preservación de *Hylonomus*



WHO ACTUALLY DISCOVERED *HYLONOMUS*?

Sir William Dawson explored the fossil forest below Coal Mine Point for decades in search of tetrapods, after he and Sir Charles Lyell made their first, famous discovery there in 1852 of a tetrapod entombed within a fossil tree. In 1859, Dawson found another tree that bore the fossilized bones of the creature that he would name *Hylonomus lyelli*. Interestingly, the fossil remains of other tetrapods were also present in Lyell and Dawson's tree, and Dawson came to believe that among them were the remains of *Hylonomus*.



The Joggins Fossil Cliffs: Coal Age Galápagos



Dibujo interpretativo de *Hylonomus Lyelli*, el amniota más antiguo conocido (Carroll, 1964)

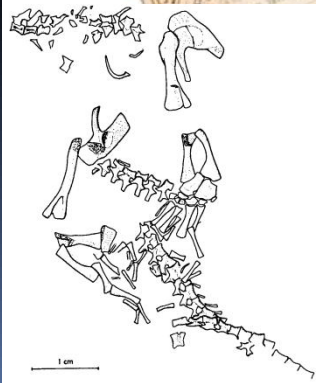
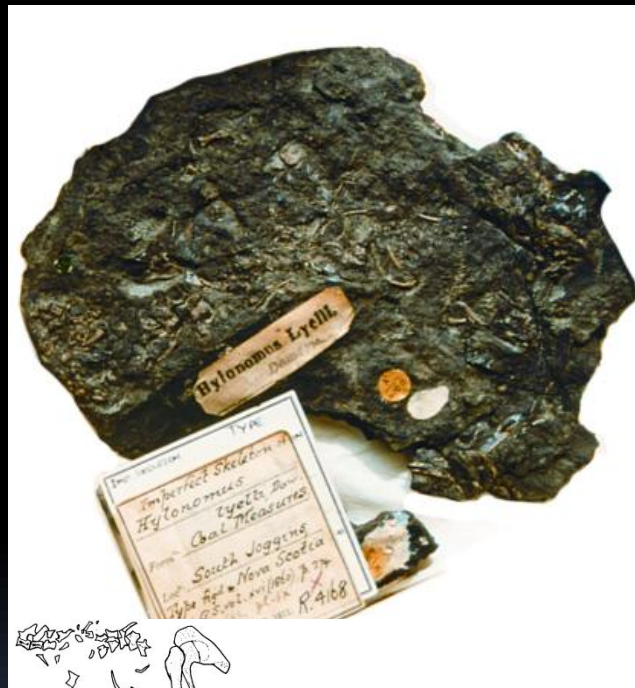


Fig. 8. *Hylonomus lyelli*. NMC 10048. Twice natural size.

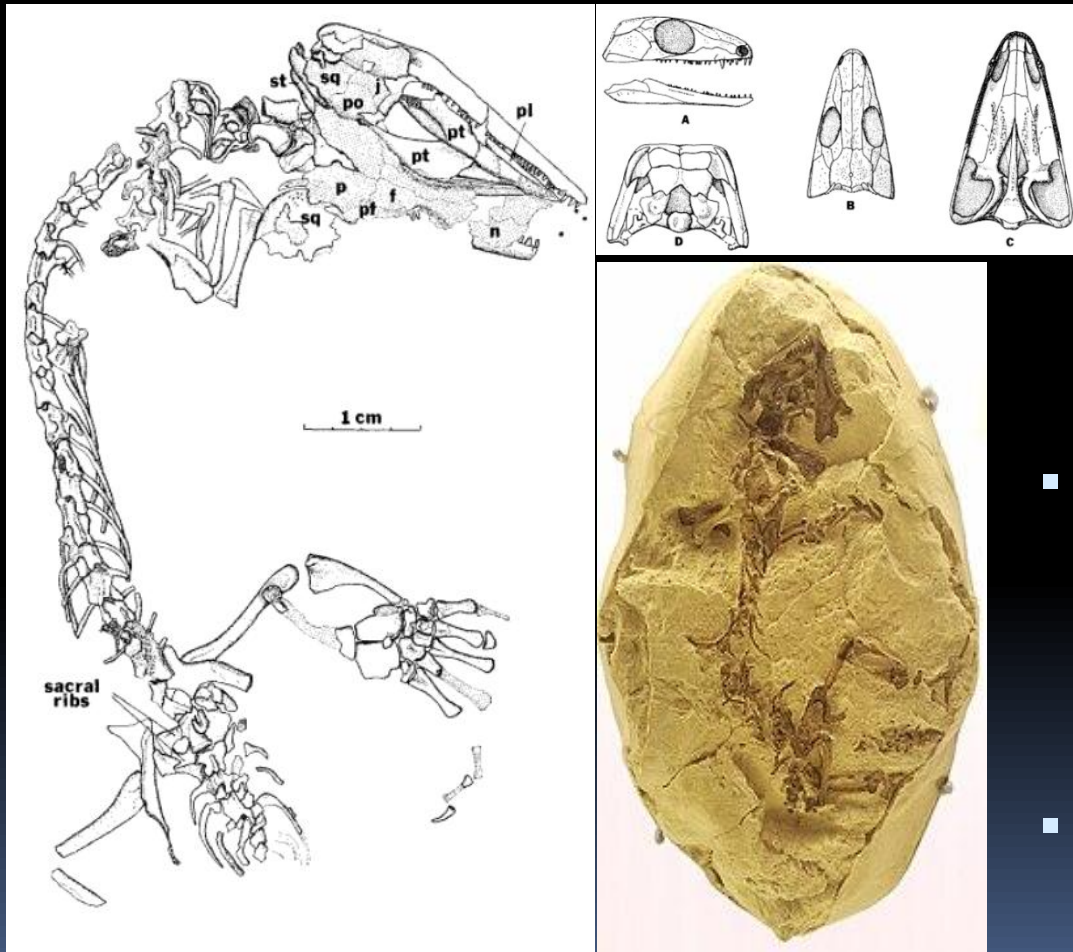


Fig. 1. *Hylonomus lyelli*. Holotype, BM(NH) R.4168. Twice natural size.

BM (NH) R 4168 (Holotipo)

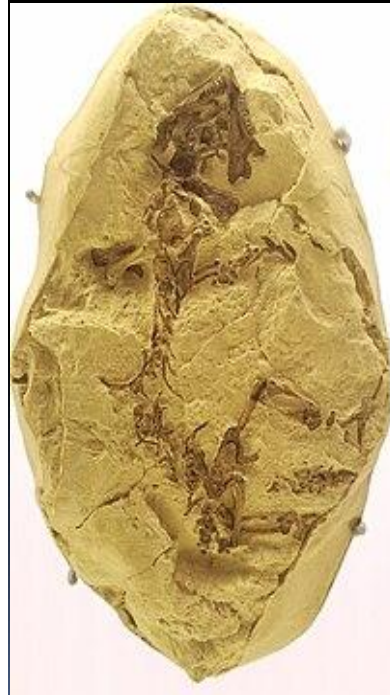
NMC 10048 (?paratipo) Este material no es parte del holotipo, aunque según Carroll (1964) fue colectado en el mismo nivel.

Paleothyris acadiana (Carroll, 1969)



Este espécimen es el holotipo de *Paleothyris acadiana*, tal como *vera publicado por Carroll (1969)*. Es un taxón que proviene de depósitos del Carbonífero Superior (Westfaliano) pero de Nova Scotia, Canadá.

- En su descripción de *Paleothyris*, Carroll no menciona a *Hylonomus* ni proporciona detalles de su posición estratigráfica relativa.
- La reconstrucción del cráneo no muestra fenestración temporal.



The Joggins fossil cliffs, UNESCO world heritage site, Nova Scotia, Canada



'Coal Age' Life at Joggins



Lepidodendron, one of the towering lycopsid trees; framework of the 'Coal Age' wetland system that grew over 30 metres.

Life in the Wetland Forest

terrestrial invertebrates		tetrapods	
ARTHROPODA Chelicerata Arachnida Arachnida (1) Pterygota (1) Insecta Pterygota Megaseptera (1)	Myriapoda Diplopoda Scolopendra (2) Insectae seds Arthropoda	Nectropsoda Stephentia (1)	Amphibia Temnospondyl (4) Microsauria (2) Anthracosauria (1)
	MOLLUSCA Gastropoda Ostreata (2)	Reptilia Captorhinomorphia (1) Pelycosauria (1)	

Hylonomus lyelli, the earliest known reptile, inside a hollow lycopsid tree as wildfire sweeps the wetland forest.



Life in the Waters

aquatic invertebrates		sharks & ray-like fishes		bony fishes	
PROTISTA Sarcodina Foraminifera (3)	Chelicerata Merostomata Algonuita (1)	Acanthodi Cycacanthidae (1)	Actinopterygii Paleacanthiformes (2)		
ANNELIDA Polychaeta Isarobdi (1)	Euryptera	Elaenobranchii Acanthoptera (1) Centacanthiformes (1)	Sarcopterygii Crossopterygii (2) Coelacanthia (1+) Dipnoi (1)		
ARTHROPODA Crustacea Ostracoda Podocosta (3)	MOLLUSCA Bivalvia Dyzonitina (3) Univalvia (1)	Insectae seds Pelycosauria (1) Insectae seds (1)	Wrayfish (1)		

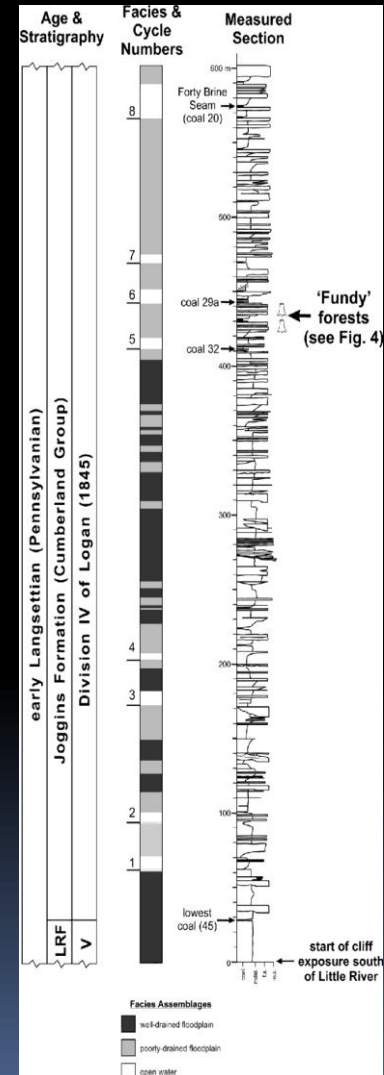
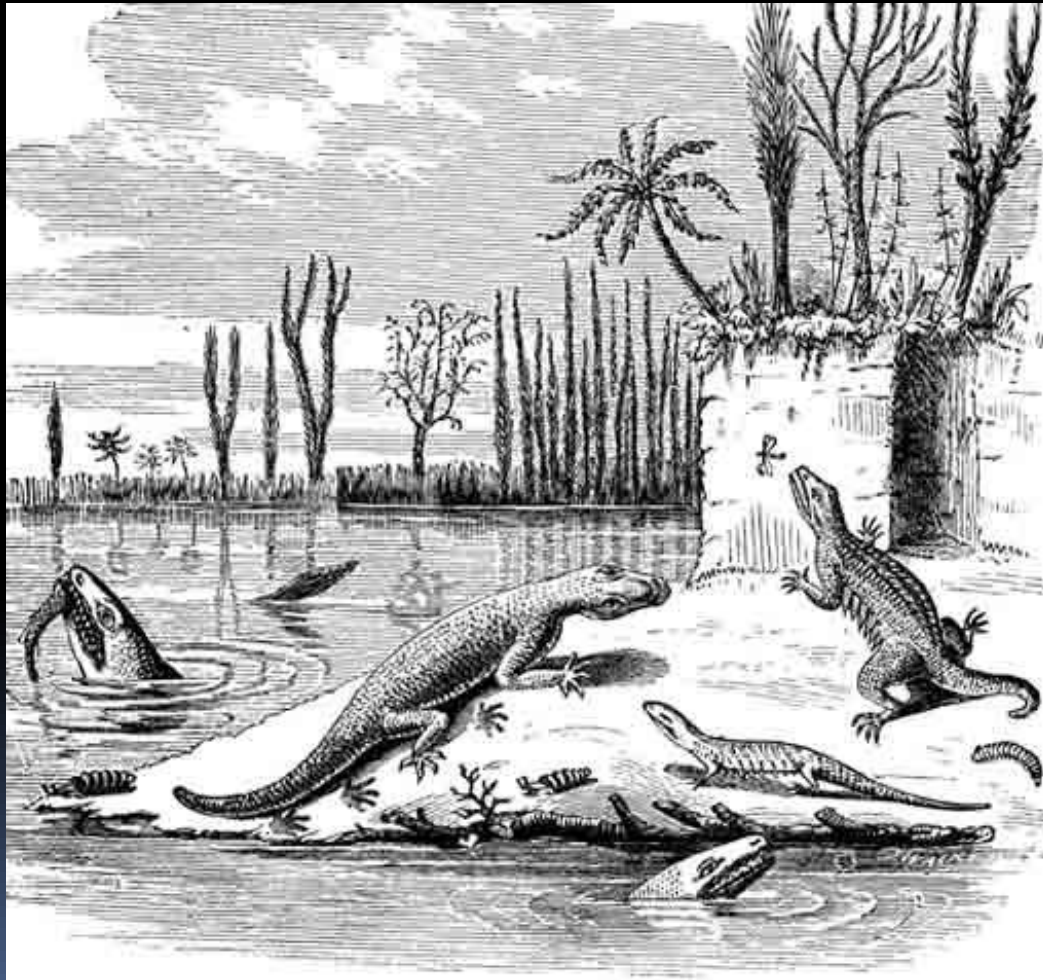
Joggins provides humankind with a rare view of life 300 million years ago ~ here we provide a glimpse of that record.

Joggins Fossil Cliffs

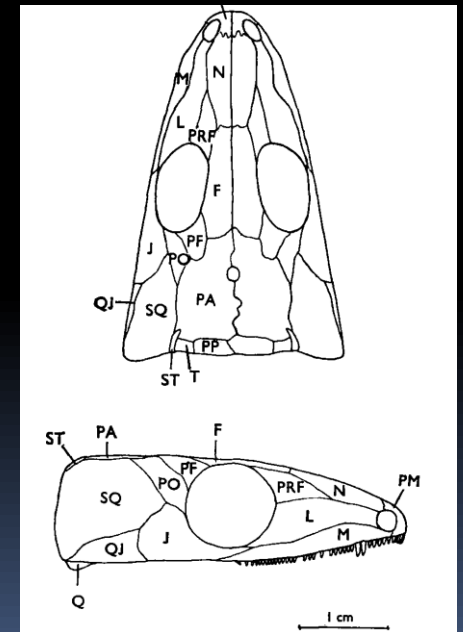
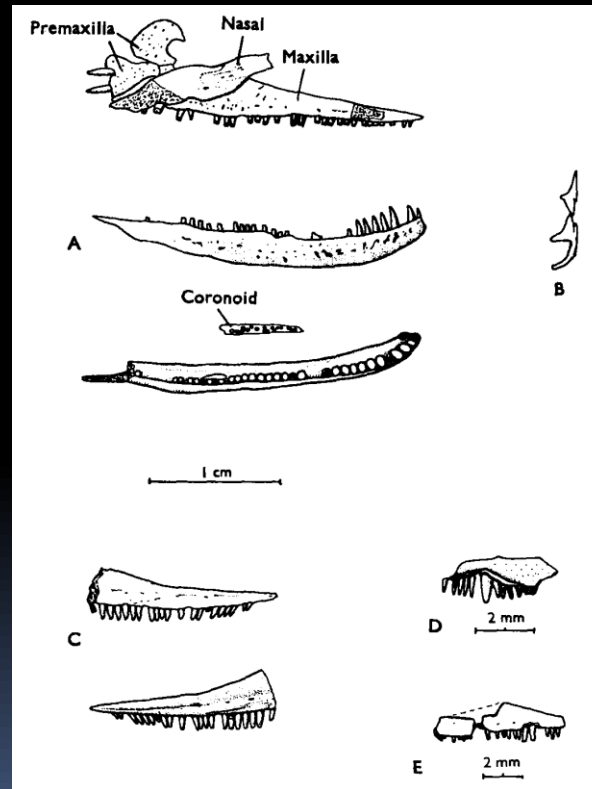
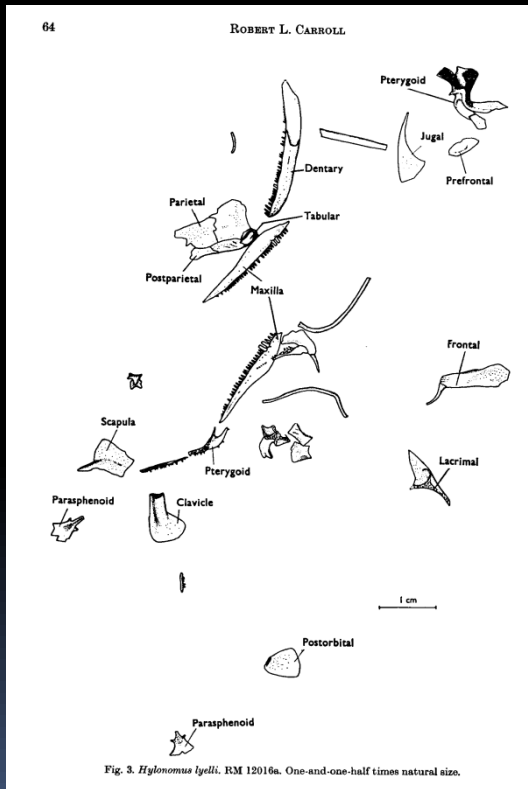



NOVA SCOTIA

Reconstrucción de la comunidad de Jogjins por Dawson (1863)



La reconstrucción del cráneo de *Hylonomus* fue realizada a través de huesos aislados, de acuerdo a Carroll (1964)

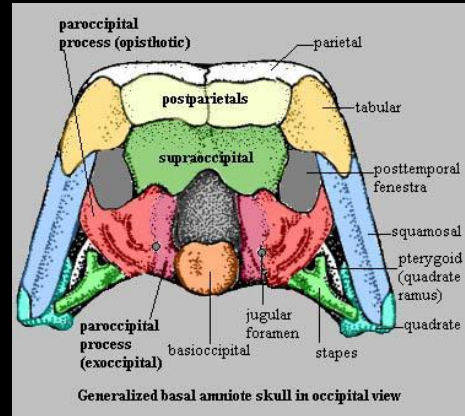




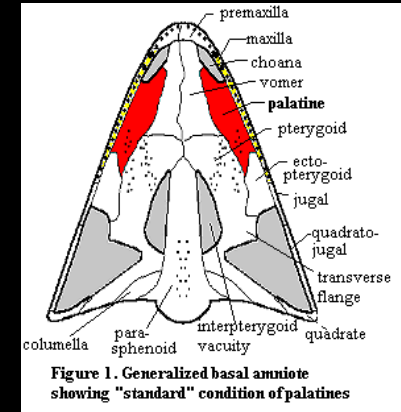
A pesar de no haberse encontrado evidencias de su modo de reproducción, estos fósiles de Joggins son considerados reptiles y no anfibios. Porqué?

En Paleontología podemos reconocer un amniota basándonos en ciertas innovaciones osteológicas:

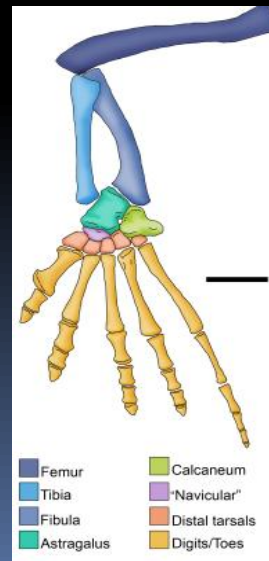
- 1) Aparición de nuevos huesos y accidentes craneanos
 - 2) Supraoccipital (en verde lámina 1)
 - Flanco transverso del pterigoides
 - Tarso con astrágalo y calcáneo
-
- 3) Diferenciación de las vértebras cervicales respecto de las primeras dorsales, para la mejor delimitación del cuello
-
- 4) Dominancia del pleurocentro sobre el intercentro a lo largo de la columna, a excepción de las vértebras caudales



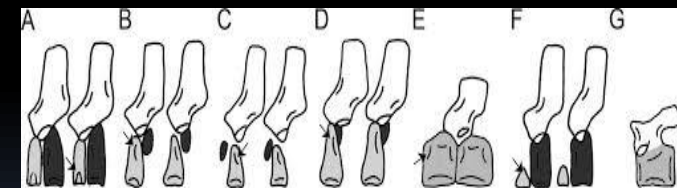
<http://palaeos.com/vertebrates/bones/braincase/opisthotic.html>



<http://palaeos.com/vertebrates/bones/dermal/palatal-palatines.html>



■ Femur	■ Calcaneum
■ Tibia	■ "Navicular"
■ Fibula	■ Distal tarsals
■ Astragalus	■ Digits/Toes

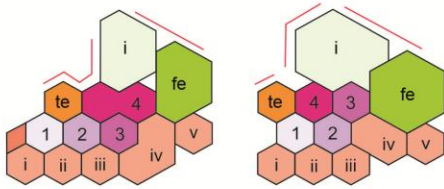


[Konietzko-Meier et al., 2014](#)

Piñeiro et al., 2016

Evolución de los amniotas a través de la morfología del tarso

Amphibian-like tarsus

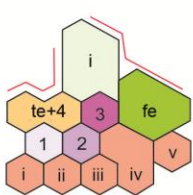


Acheloma

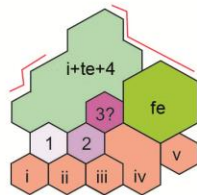
Greererpeton

Tetrapoda

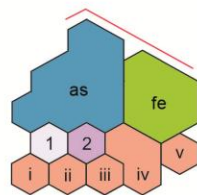
Amniote-like tarsus



Proterogyrinus

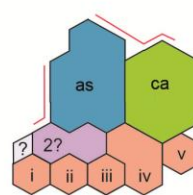


Gephyrostegus

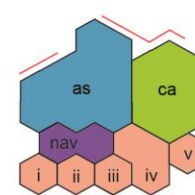


Westlothiana

Embolomeri



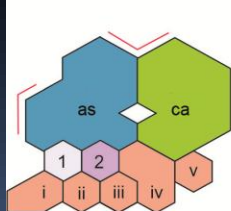
Pantylus



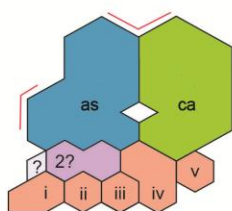
Tuditanus

Microsauria

Amniote primitive tarsus

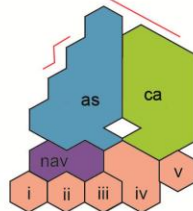


Ophiacodon

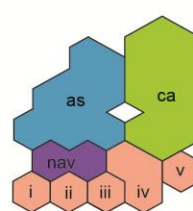


Haptodus

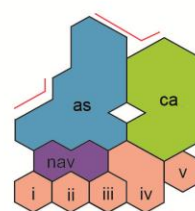
Synapsida



Hylonomus

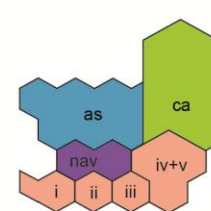


Captorhinus

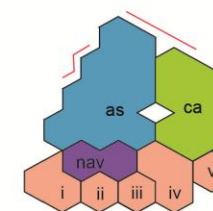


Petrolacosaurus

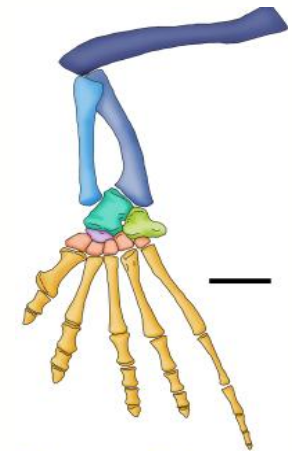
Sauropsida



Milleropsis

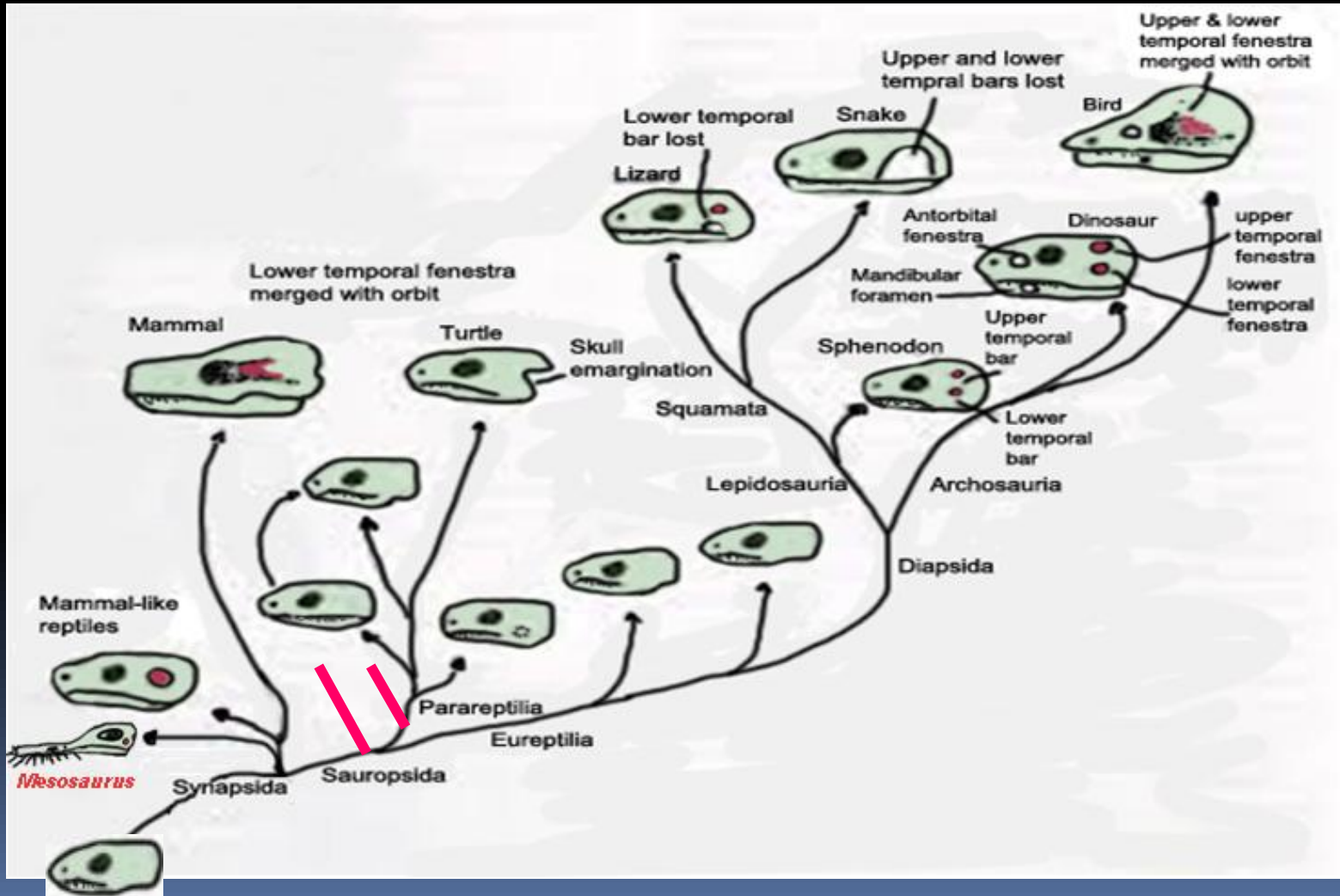


Mesosaurus



- Femur
- Tibia
- Fibula
- Astragalus
- Calcaneum
- "Navicular"
- Distal tarsals
- Digits/Toes

Fenestra temporal y la clasificación de los amniotas



Primeros amniotas fueron: anápsidos, sinápsidos y diápsidos



Diapsida



Anapsida

Hylonomus



Petrolacosaurus

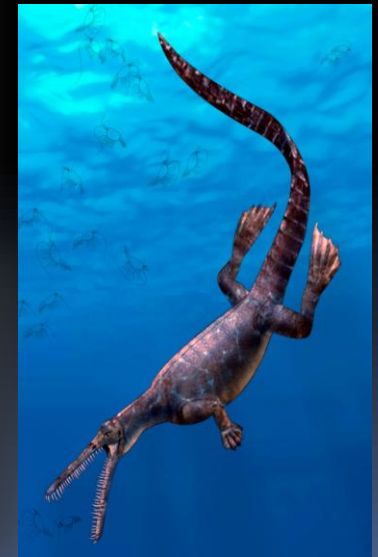


Synapsida



Ophiacodon

Ophiacodon



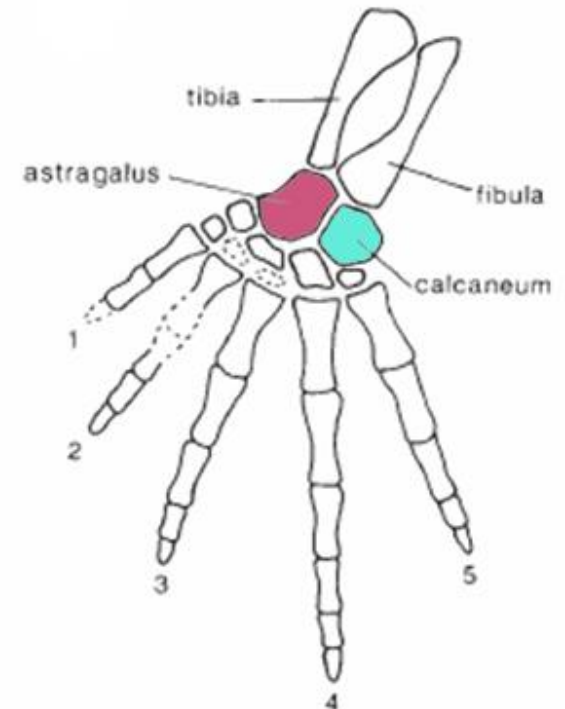
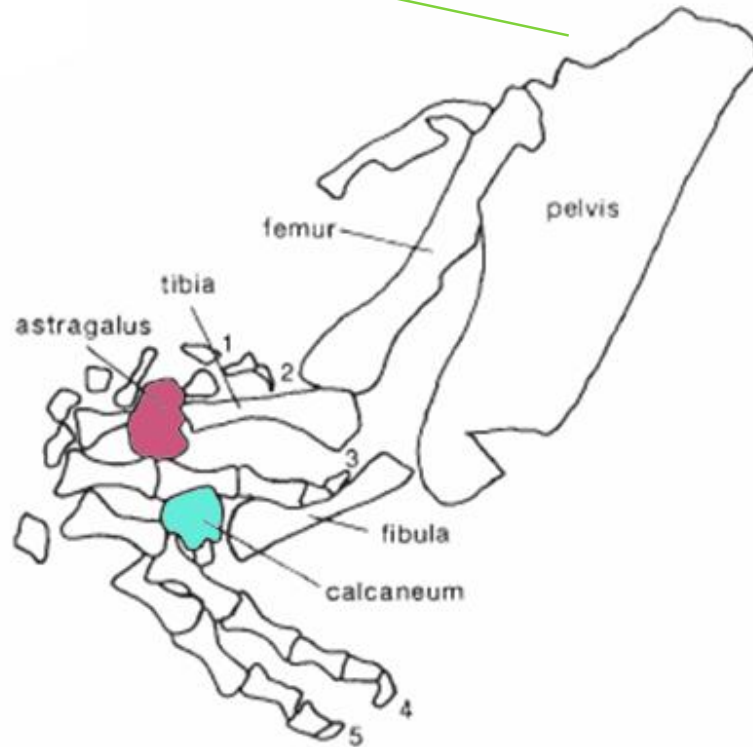
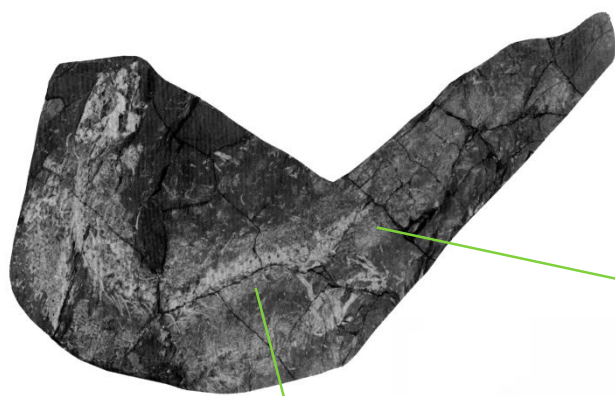
Mesosaurus

Qué pasó con *Westlothiana*?

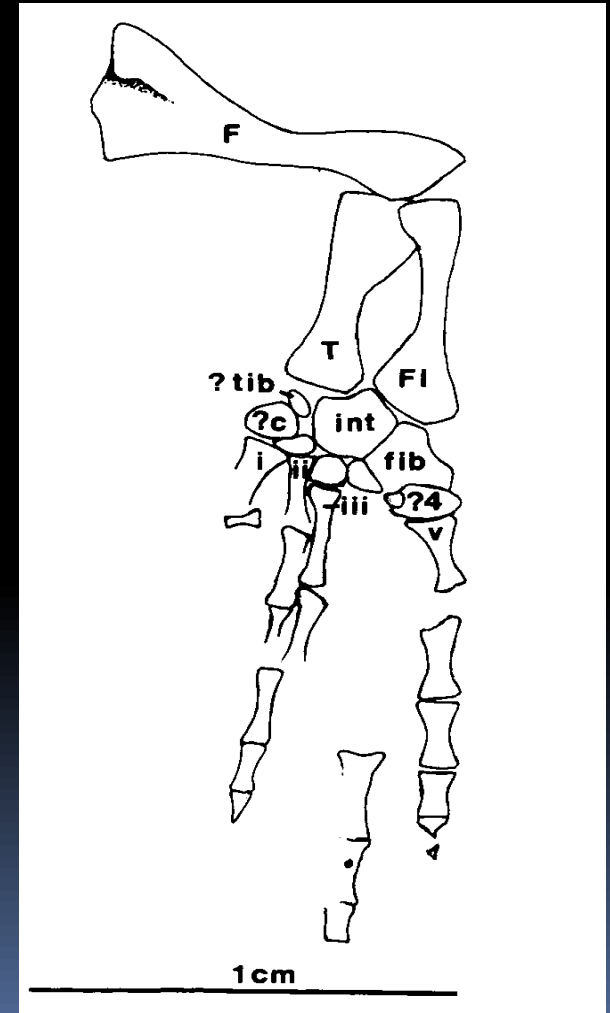
- En 1989 Smithson describe *Westlothiana lizzie*, como el amniota más antiguo del mundo, proveniente de las calizas de East Kirkton (Escocia), consideradas de edad Carbonífero Inferior a Medio (335 Ma) por las asociaciones plantíferas (básicamente similares a las de Joggins,,,, y a las de Mangrullo)
- Luego en 1993, Smithson publica otro artículo junto a Carroll y otros (Smithson et al., 1993), donde consideran que *Westlothiana* es un stem Amniota. *Hylonomus* sigue siendo el más antiguo reptil conocido.



Interpretación y reconstrucción del tarso de *Westlothiana* por Smithson (1989)



La nueva interpretación del tarso de Smithsonian et al. (1993)



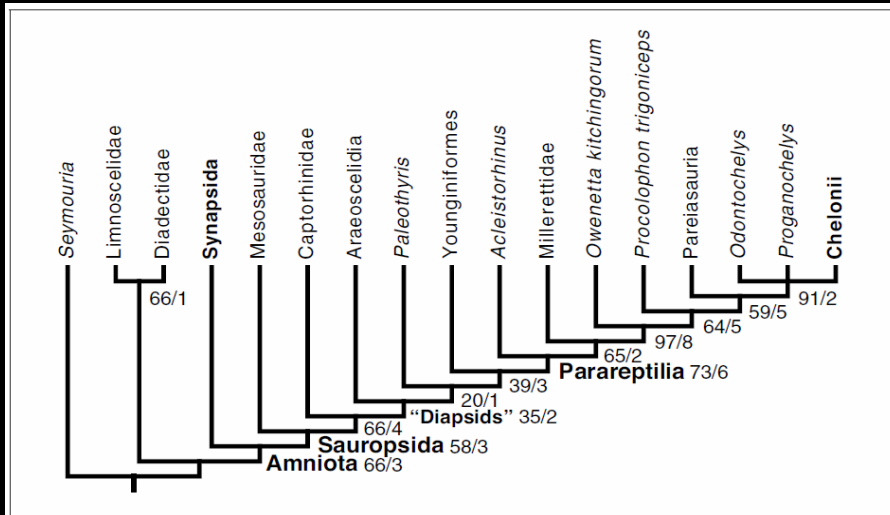
Solenodontosaurus janenschi: otro caso similar a *Westlothiana*



- Carbonífero Superior de República Checa
- Interclavícula de tipo amniota
- Supraoccipital presente
- Pleurocentro dominante
- Porqué no es un amniota?

Y *Diadectes*? Y *Seymouria*?

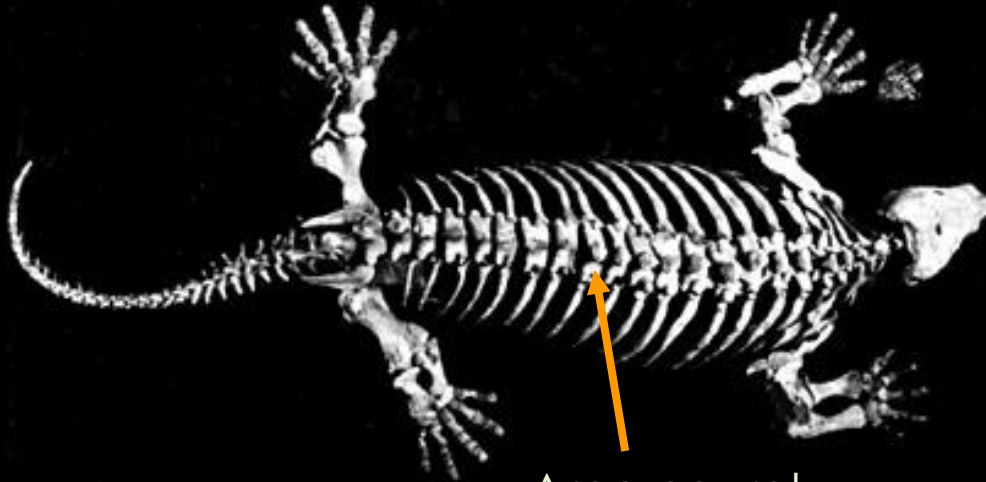
Diadectomorpha



Seymouriamorpha

Contrasta con el pequeño tamaño de los primeros amniotas de Joggins, generando controversia en este aspecto. Los diadectomorfos son amniotas para muchos investigadores, lo cual cambia el panorama filogenético.

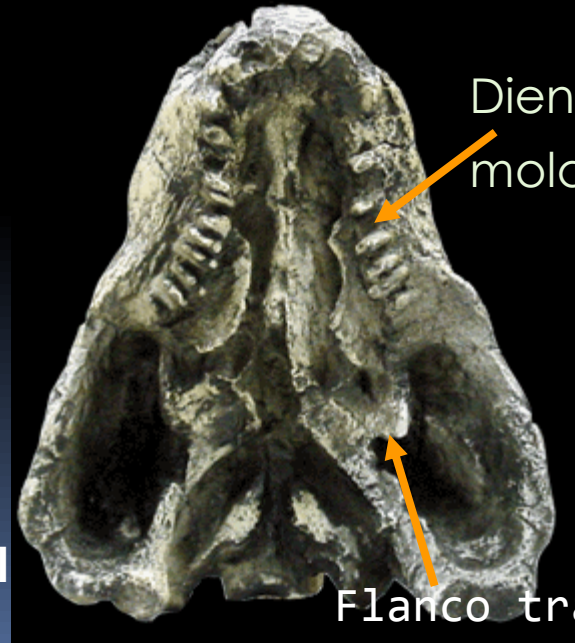
Diadectes: formas robustas y herbívoras.. quizás un stem Parareptilia?



Arco neural
expandido
lateralmente

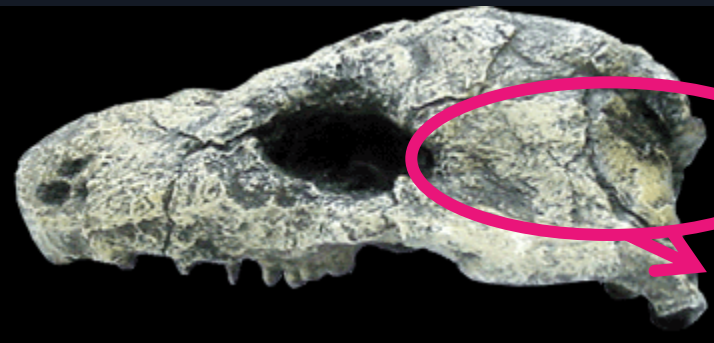


Pleurocentro
dominante



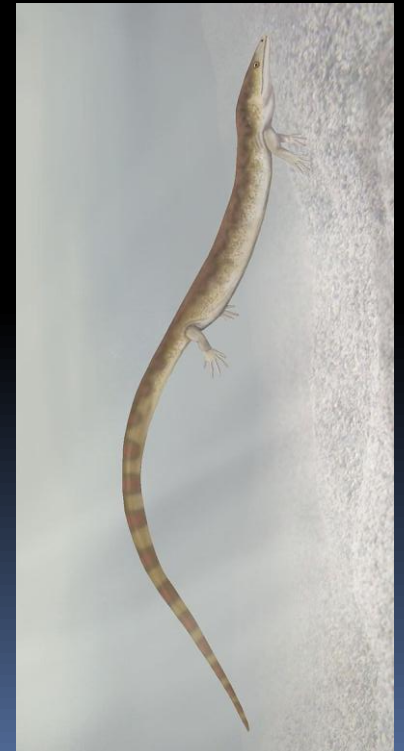
Dientes
molariformes

Flanco transverso
del pterigoides



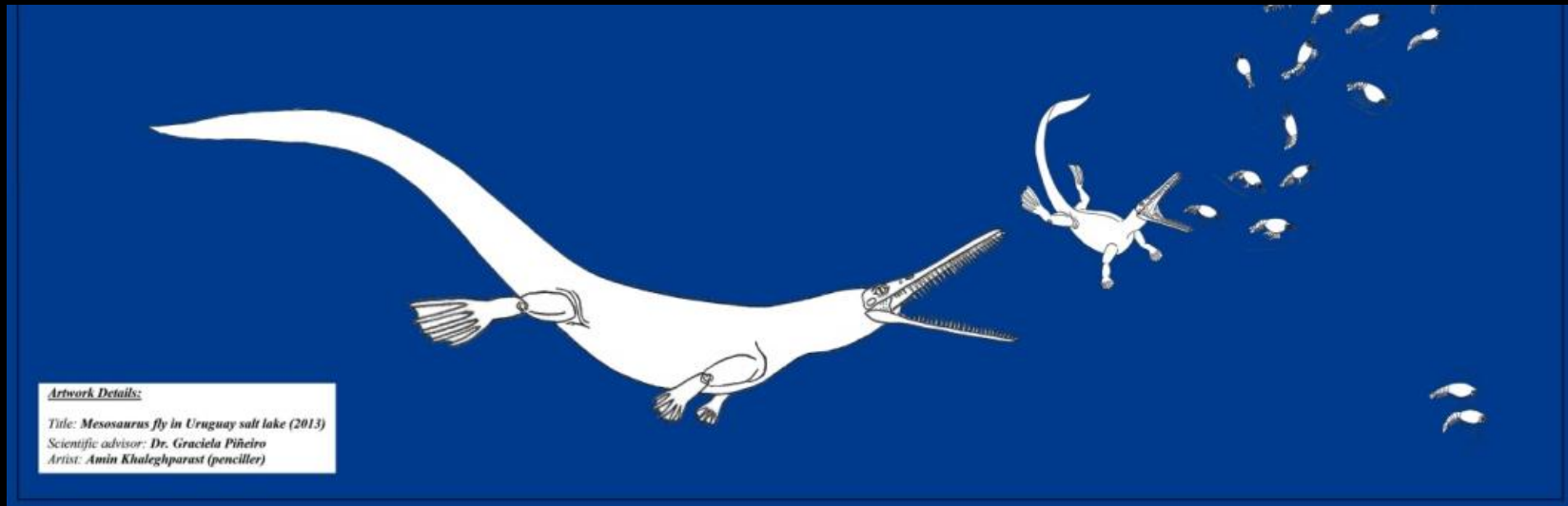
Región temporal
cerrada

Ancestros de los Amniotas: formas gráciles acuáticas o terrestres robustas? Hipótesis de Robert Carroll





Los mesosaurios: los más antiguos amniotas de Gondwana



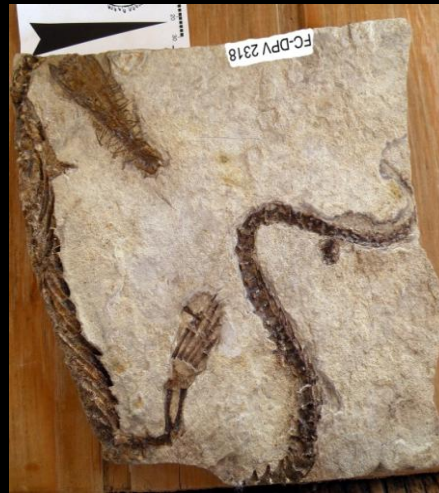
Credits: Amin Kaleghpharast

En contraposición con los amniotas de Joggins que se consideran terrestres, los hábitos acuáticos o semiacuáticos de los mesosaurios (Núñez Demarco et al., 2018,2019) podrían estar en consonancia con hipótesis previas sobre el origen del huevo amniota.

Mesosaurus tenuidens: pequeños o robustos reptiles semiacuáticos



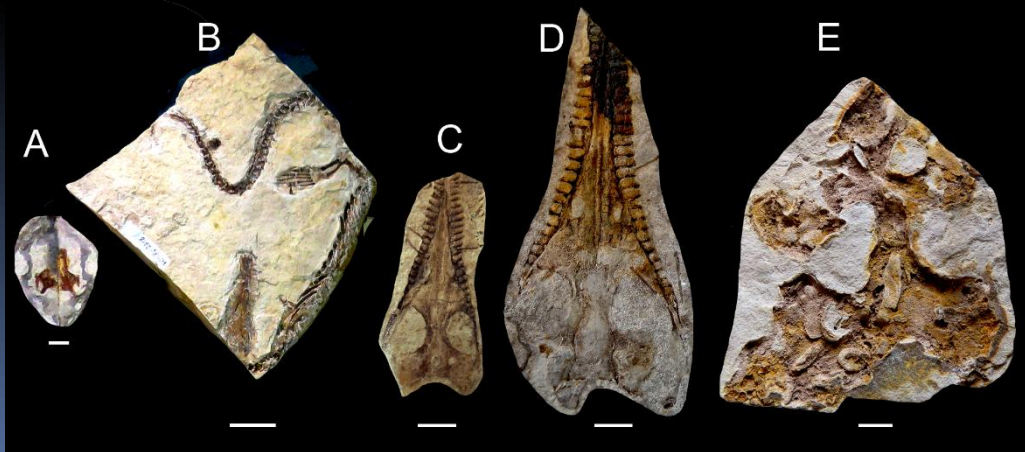
~40 cm



~65 cm

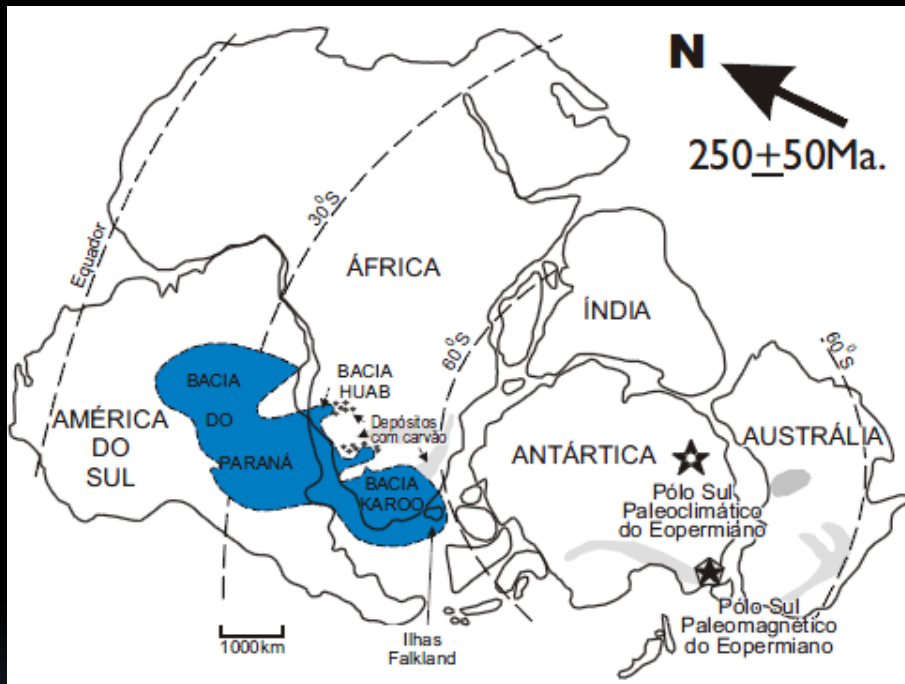


~90 cm



Piñeiro et al., 2025

Los mesosaurios: ambiente y edad



Tomado de Lages (2004)

Distribución geográfica de los mesosaurios: (América del Sur y África)

Distribución estratigráfica: (Carbonífero-Pérmico de Gondwana)

**The
Break-up of
Pangaea**

@ZoomDinosaurs.com

- *Importante argumento de la teoría de la deriva continental
- *Buenos fósiles guía del límite Permo-Carbonífero

Taxonomía de los Mesosauridae

❖ Se reconocieron históricamente tres géneros monoespecíficos: *Mesosaurus tenuidens*, *Stereosternum tumidum* y *Brazilosaurus sanpauloensis*.

❖ *Mesosaurus* tendría un cuello más corto y un cráneo más grande

❖ *Stereosternum* tendría el cuello y el cráneo proporcionados

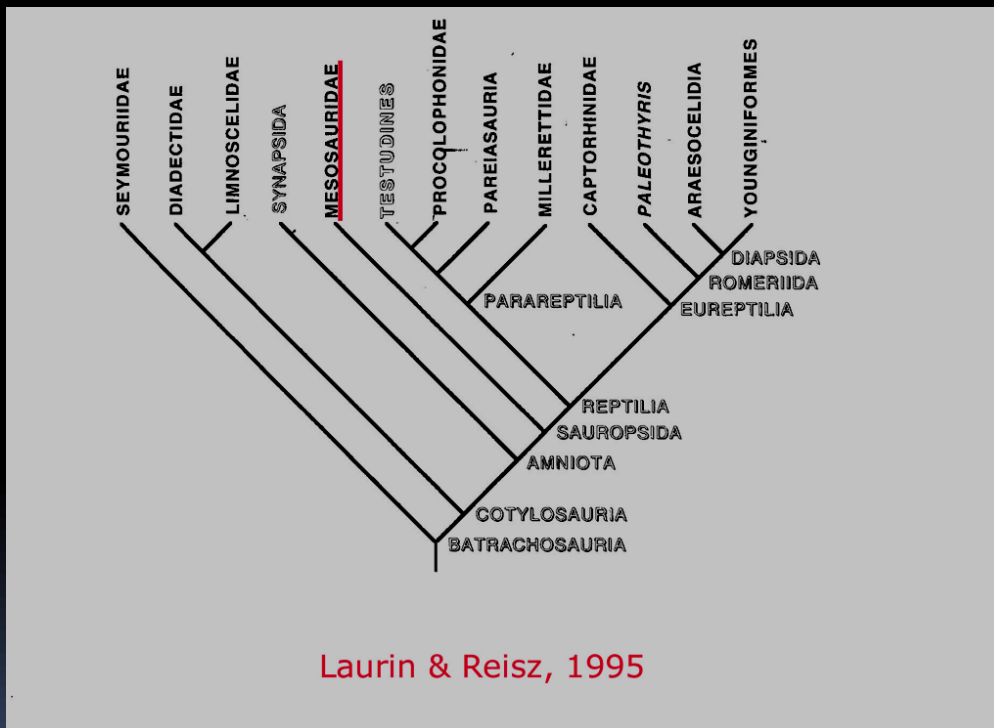
❖ *Brazilosaurus* tendría un cuello más largo y un cráneo más corto.

Estudios recientemente publicados reconocen un solo taxón como taxonómicamente válido: *Mesosaurus tenuidens* (Piñeiro et al., 2021)

Las hipótesis filogenéticas

Los Mesosaurios serían los saurópsidos más antiguos.

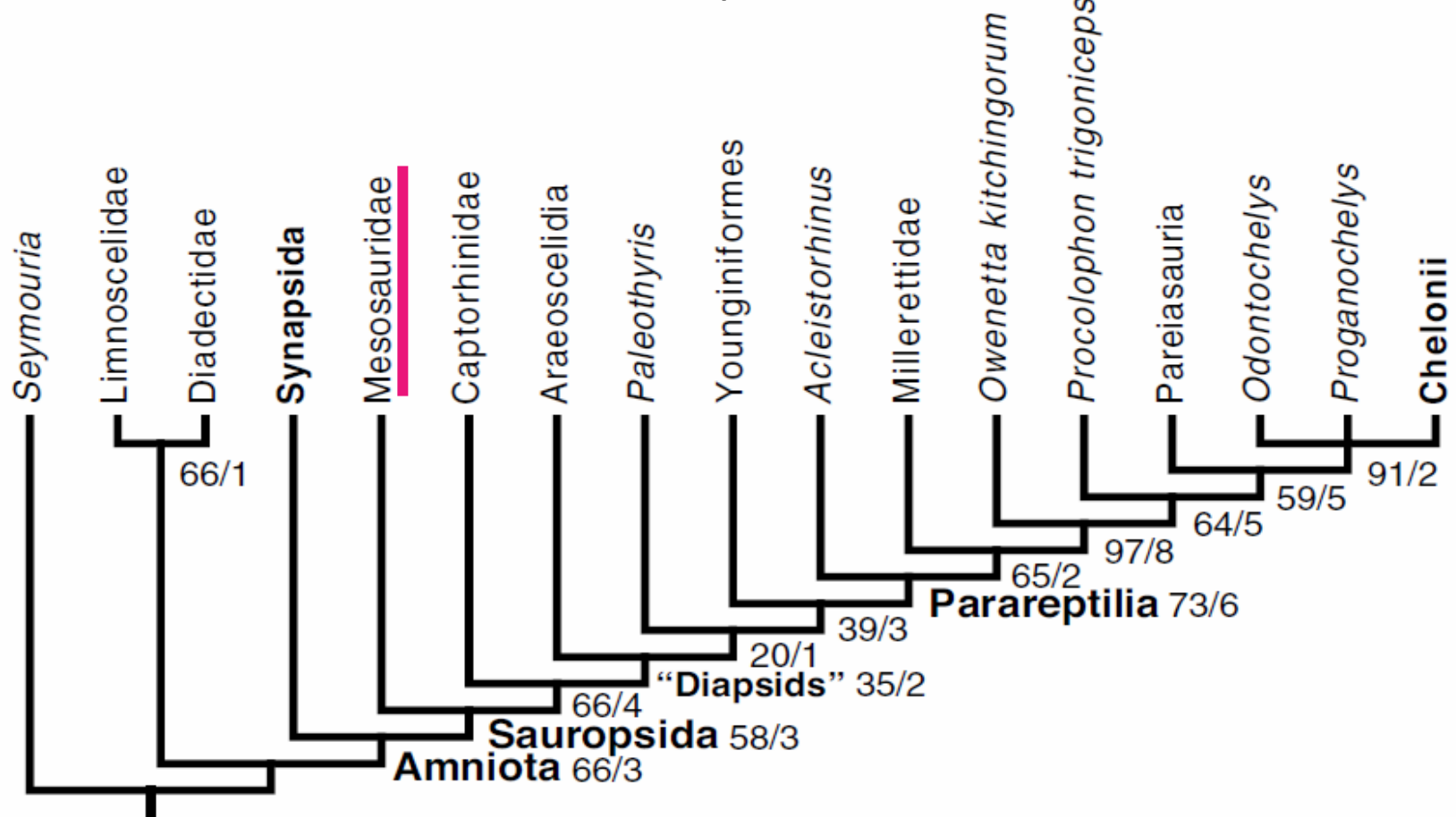
- La clásica hipótesis de [Laurin & Reisz \(1995\)](#), separando Synapsida y Sauropsida en la base del clado Amniota.
- Parareptilia y Eureptilia representan a los Reptilia. Los grupos ancestrales serían los Diadectomorfos y los Seymouriamorfos.



Nota: No incluye los taxones de Joggins

Filogenia de Laurin & Piñeiro (2017) desata preocupación y controversia

Ubica a los mesosaurios como los saurópsidos más basales



Filogenia de MacDougall et al. (2018)

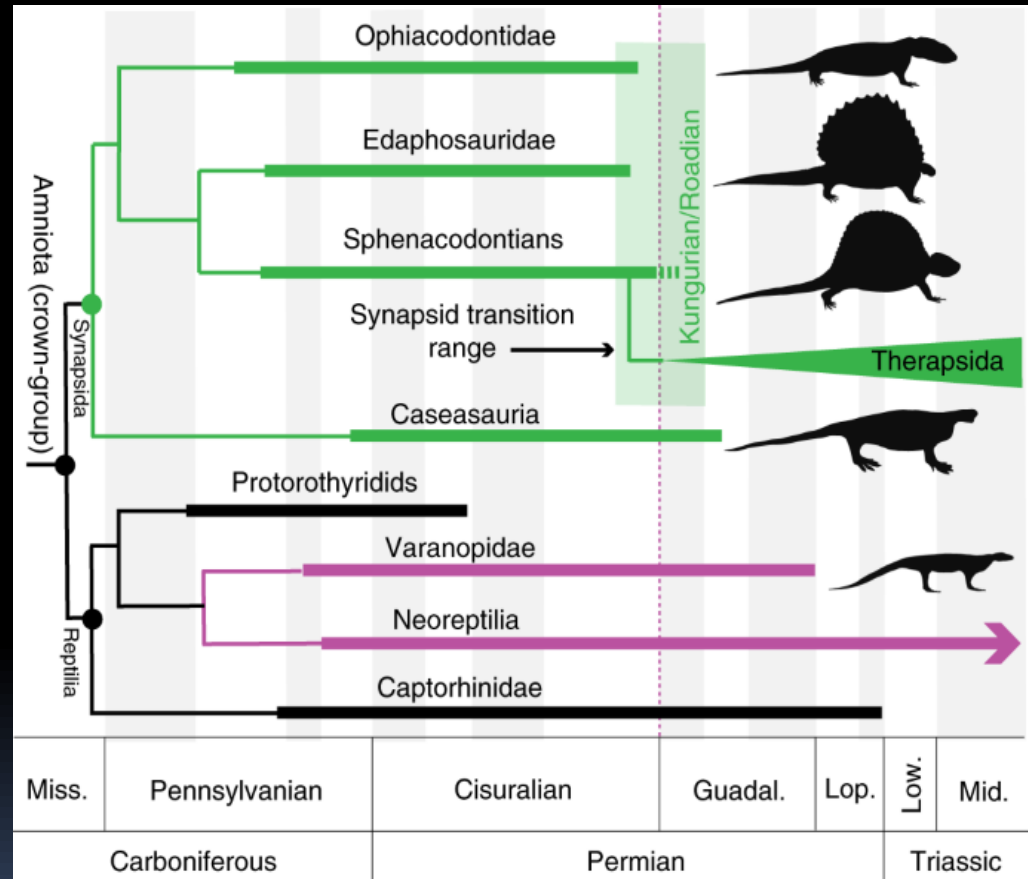
En respuesta a Laurin & Piñeiro (2017) coloca a *Mesosaurus* en la base de Parareptilia (Modesto, 1999, 2006; 2010).



La topología sugiere que los Pelycosauria no serían monofiléticos.

Filogenia de Ford & Benson (2020)

- Restituyen la monofilia de Pelycosauria, reportando que los Varanópidos y los Parareptilia son diápsidos y apoyan la topología hallada por MacDougall et al., (2018) donde los mesosaurios son parareptiles.
- Las afinidades diápsidas de los parareptiles ya habían sido sugeridas por Piñeiro (2004) y más recientemente por Laurin & Piñeiro (2017)



LOS ESPECÍMENES DE MESOSAURUS DE URUGUAY Y SU CONTRIBUCIÓN AL CONOCIMIENTO DE LOS AMNIOTAS BASALES

(Piñeiro, 2006; 2008; Piñeiro et al., 2012a,b,c,d; Piñeiro et al., 2016,2021, 2025a,b; Villamil et al., 2015; Laurin & Piñeiro, 2017,2018; Silva et al., 2017; Calisto & Piñeiro, 2019; Núñez Demarco et al., 2018,2019; 2022).

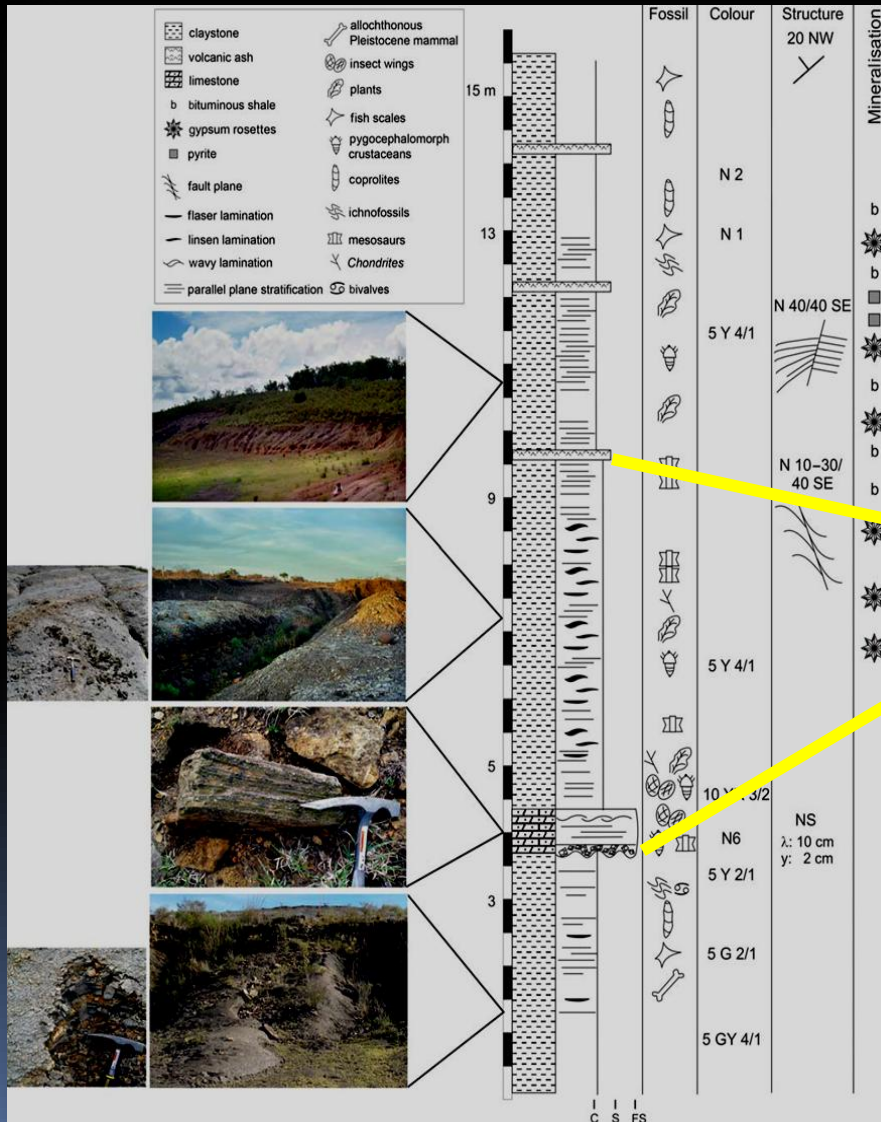
La Formación Mangrullo, Permo-Carbonífero de Uruguay)



Contiene una comunidad de baja diversidad que denominamos “Mesosaur Community” que se verifica también en Brasil, Sudáfrica y en parte, en Paraguay.

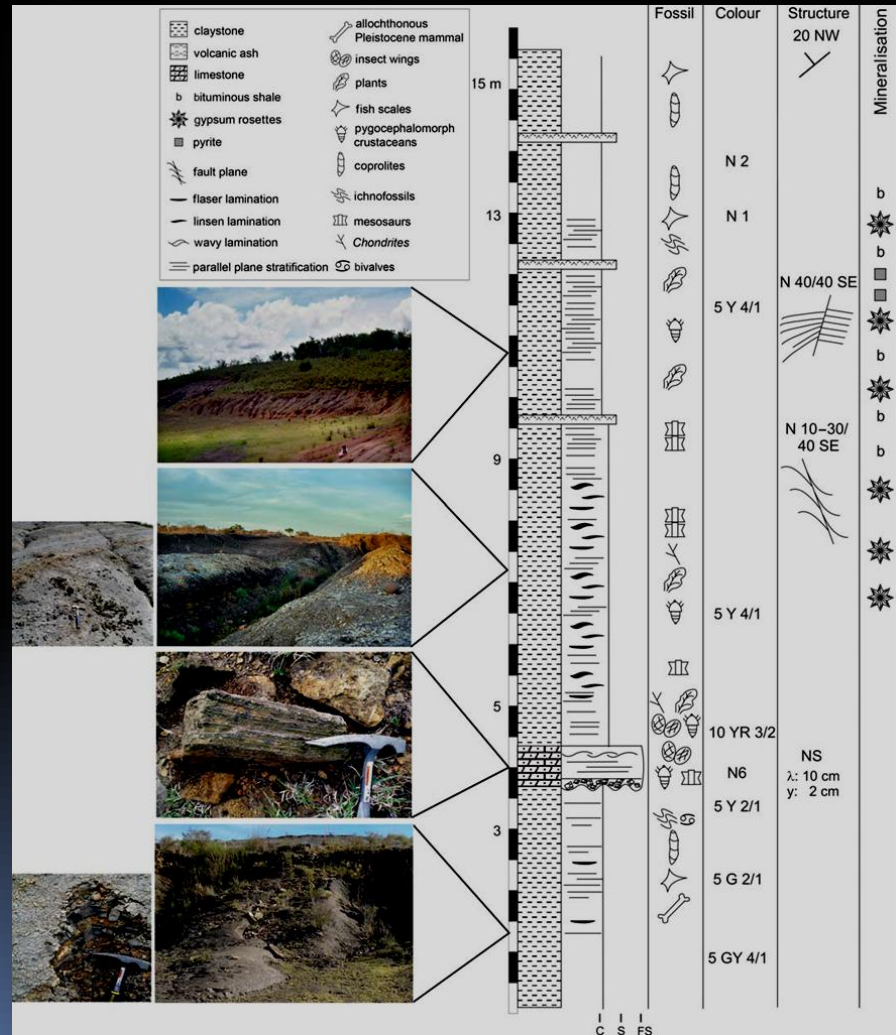


Distribución estratigráfica de los mesosaurios en la sección generalizada de la Formación Mangrullo

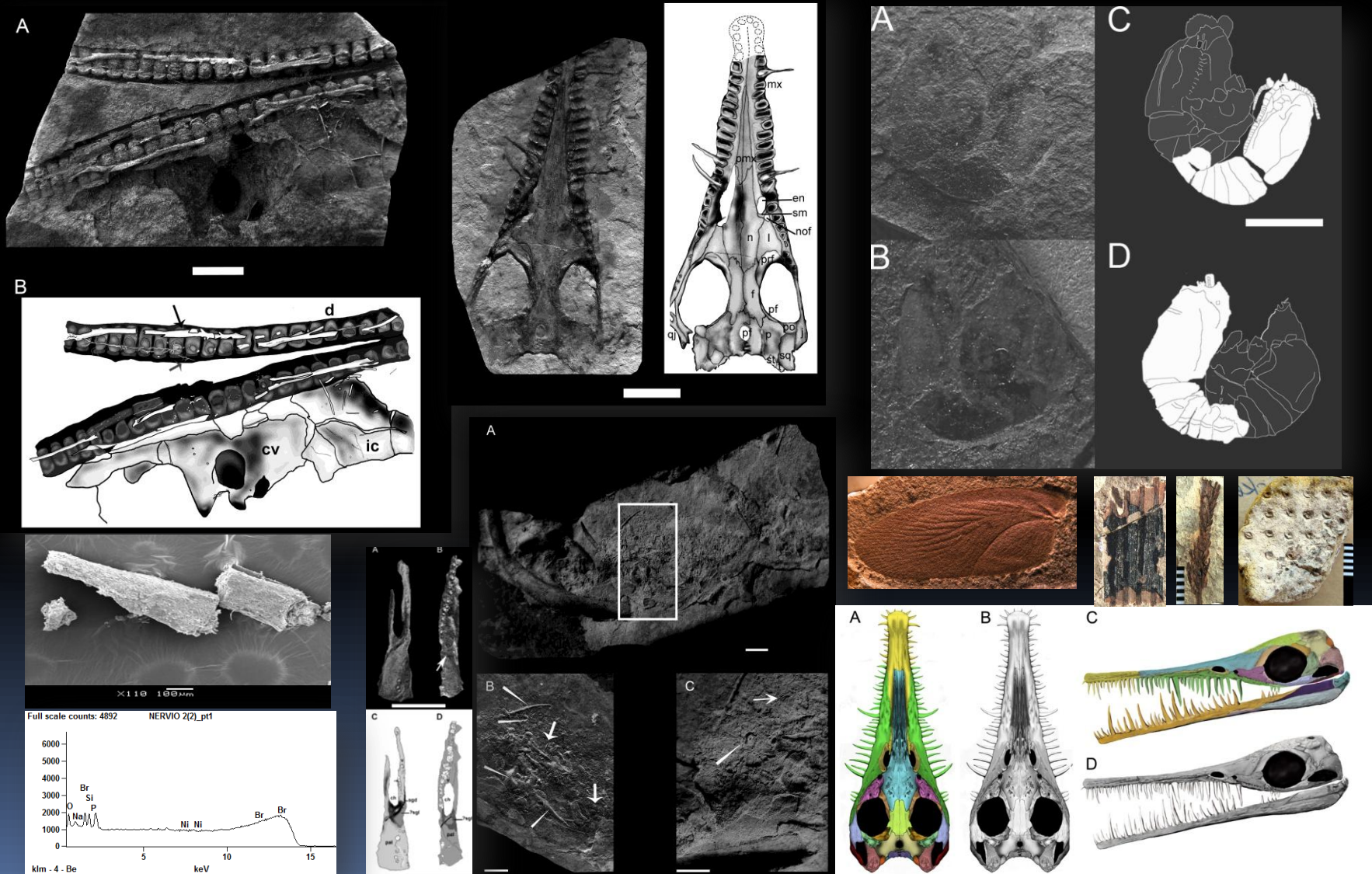


Estudios estratigráficos, paleoambientales y paleoecológicos sugieren que la Formación Mangrullo formó parte de un sistema marginal, somero, restricto y estratificado que pasó por períodos de alta salinidad y anoxia por acumulación de materia orgánica y periódica actividad volcánica afectando la cuenca.

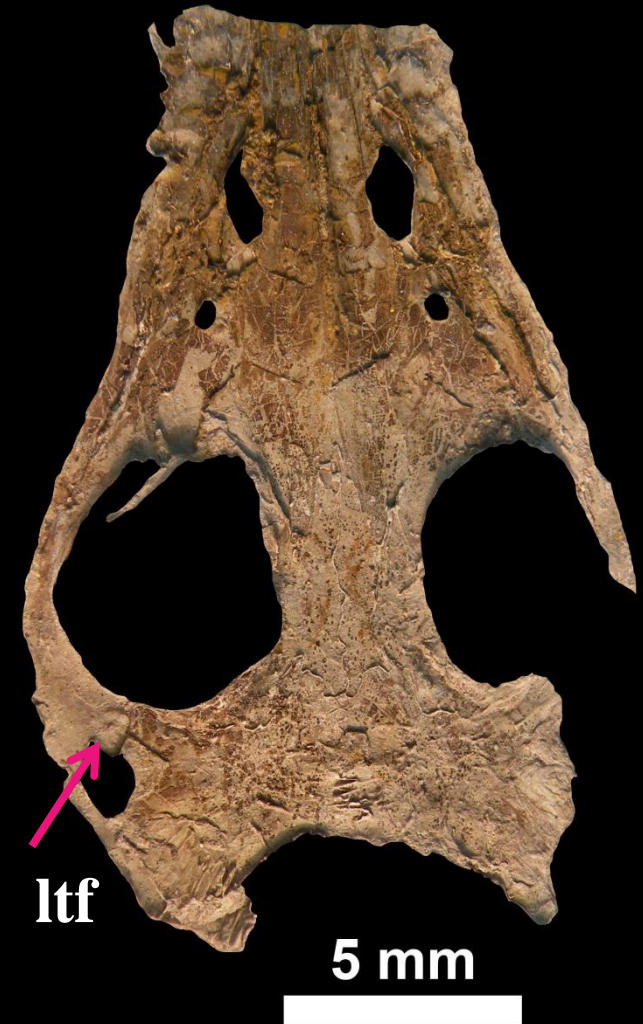
Los hábitos piscívoros sugeridos para los mesosáuridos son un mito



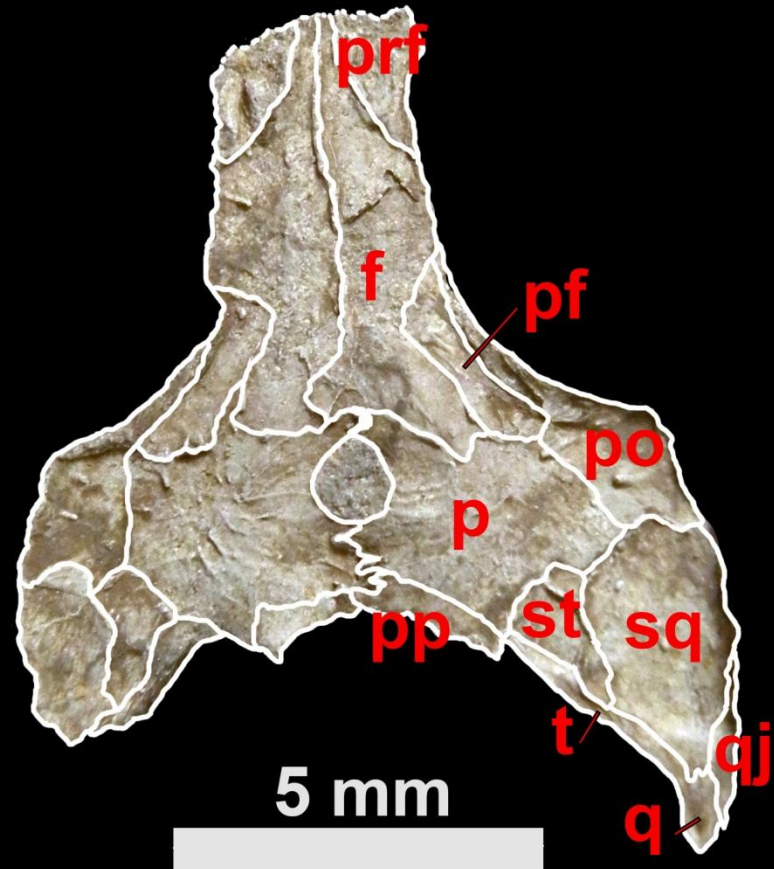
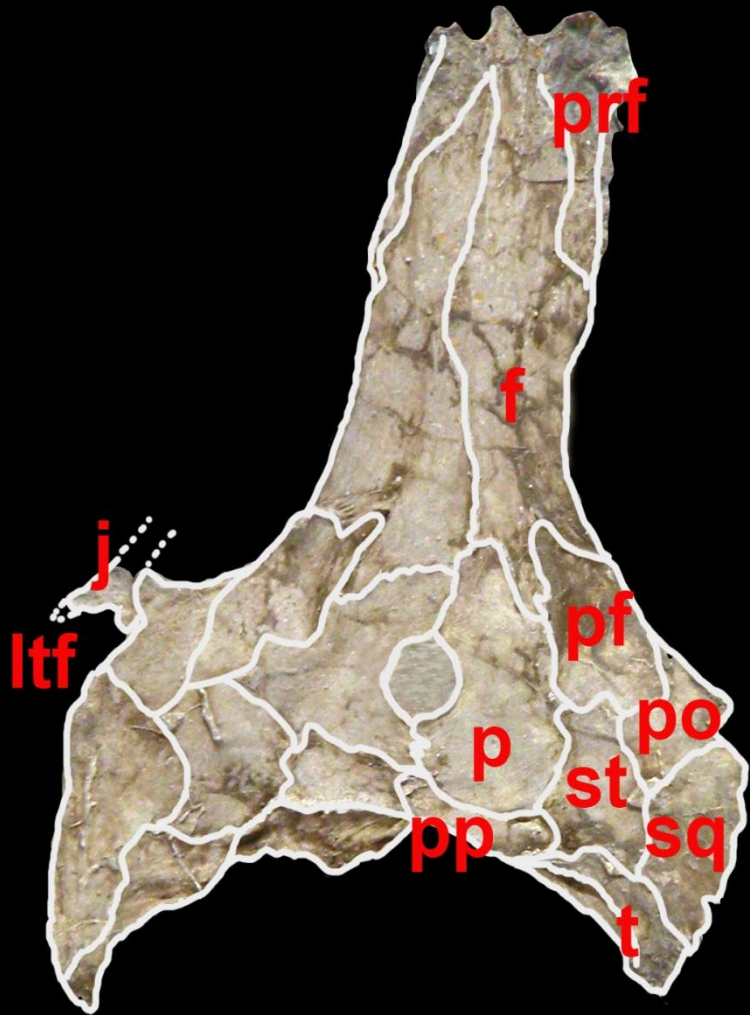
Formación Mangrullo: el *Konservat Lagerstätte* más antiguo de América del Sur (Piñeiro et al., 2012a)



Interpretamos la dislocación de algunos huesos debido a la compresión de los sedimentos (Piñeiro et al., 2012b).

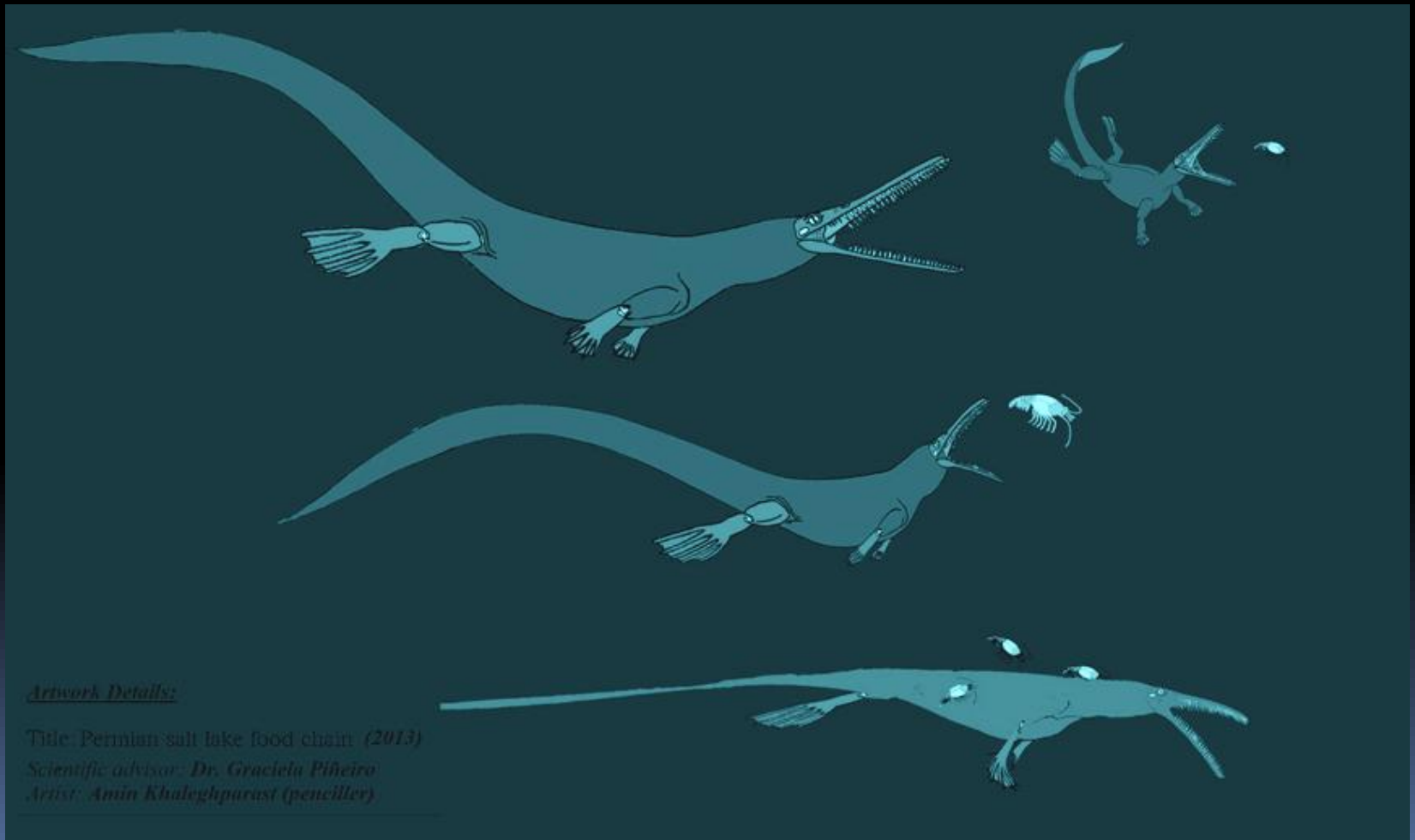


Y observamos que los especímenes se preservan como parte y contraparte, las cuales pueden ser distintas (Piñeiro et al., 2012a-b).



Paleoecología:

Relaciones tróficas en el lagoon de Mangrullo.



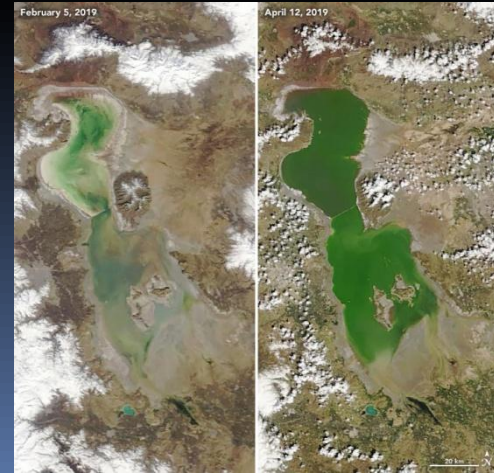
Ambiente hipersalino similar al que ocupaban los mesosaurios



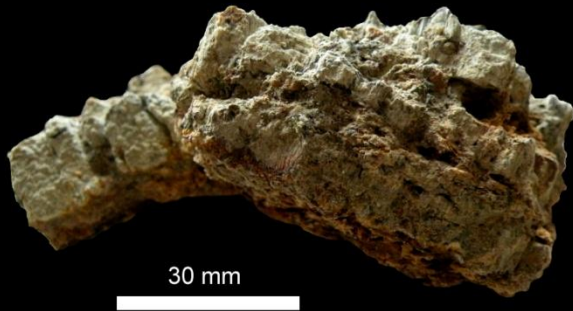
2011



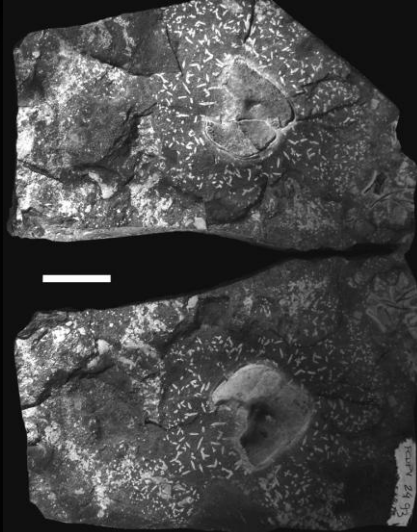
Lago Urmia, Irán



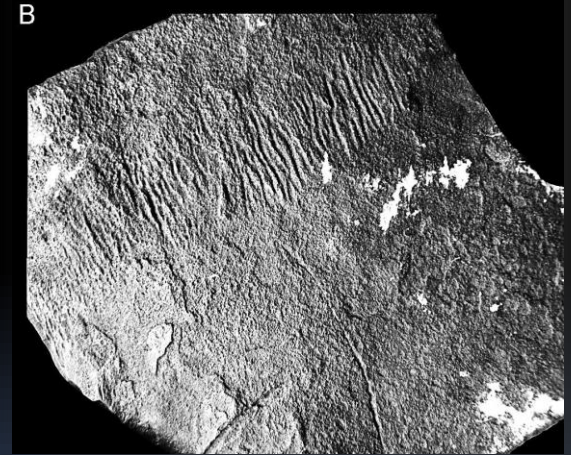
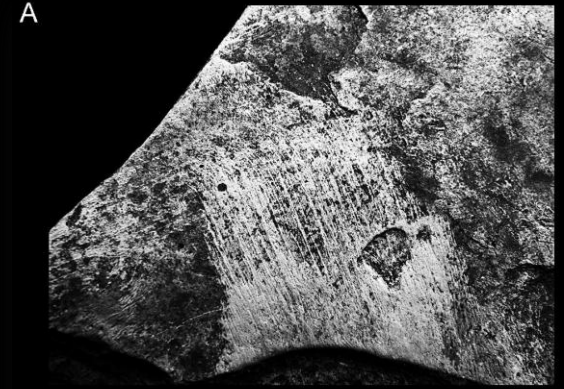
El ecosistema de los mesosaurios: hipersalinidad y anoxia



Cristales de yeso

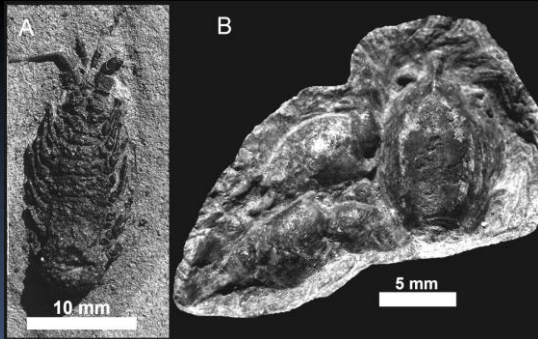


Trazas fósiles
asignadas
tentativamente a
Chondrites isp.

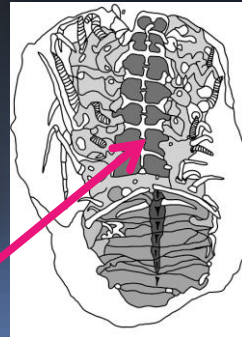


Matas de algas

Crustáceos Pygocephalomorpha:
Hoplita ginsburgi



endoesqueleto



Costillas engrosadas
(paquiosclerosis)

Por qué los mesosaurios podrían estar dentro de los amniotas más antiguos conocidos?

- La edad Carbonífero superior de los depósitos en los que sus restos se encuentran.
- Originalmente, se pensaba que los mesosaurios de América del Sur habrían vivido durante el Pérmico Tardío (hace 260 Ma), basado en la edad que le otorgaban los palinomorfos a las formaciones Iratí de Brasil y Mangrullo de Uruguay.
- Posteriormente, se revisaron esos datos y fueron calibrados con recientes dataciones absolutas y estudios bioestratigráficos comparativos en base a los nuevos registros, sugiriéndose una edad Permo-Carbonífero (290-300 Ma), coherente con la sugerida para la Formación Whitehill de África del Sur, que también ha brindado restos de mesosaurios.

Cronoestratigrafía de la Formación Mangrullo

Geochronology *				Lithostratigraphy				
Period	Epoch	Stage	Age (Ma)	Traditional stratigraphic column (gaps are not represented)				
PERMIAN	Lopingian	Changhsingian	251.0 ± 0.4	Passa Dois Group	Rio do Rasto Formation			
		Wuchiapingian	253.8 ± 0.7					
	Guadalupian	Capitanian	260.4 ± 0.7			Teresina Formation		
		Wordian	265.8 ± 0.7					
		Roadian	268.0 ± 0.7					
	Cisuralian	Kungurian	270.6 ± 0.7			Serra Alta Formation		
		Artinskian	278.4 ± 2.2				Irati Formation	
		Sakmarian	284.4 ± 0.7					Palermo Formation
		Asselian	294.6 ± 0.7					
		Gzhelian	299.0 ± 0.8					Itararé Group
UPPER CARBONIFEROUS	Pennsylvanian	Kasimovian	303.9 ± 0.9					
		Moscovian	306.5 ± 1.0					
		Bashkirian	311.7 ± 1.1					
			318.1 ± 1.3					

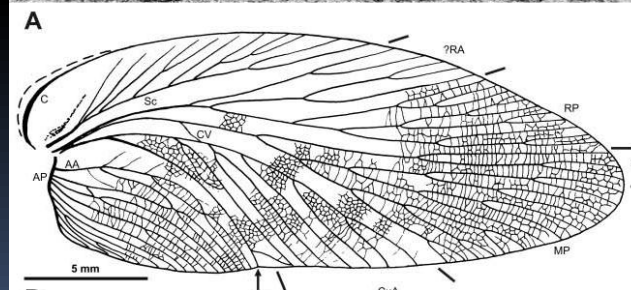
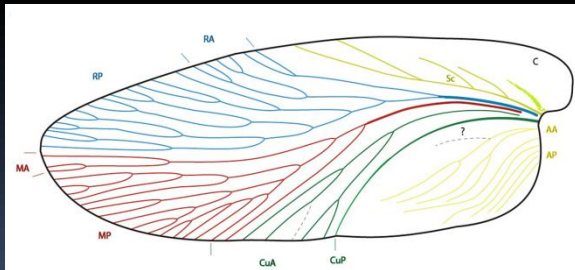
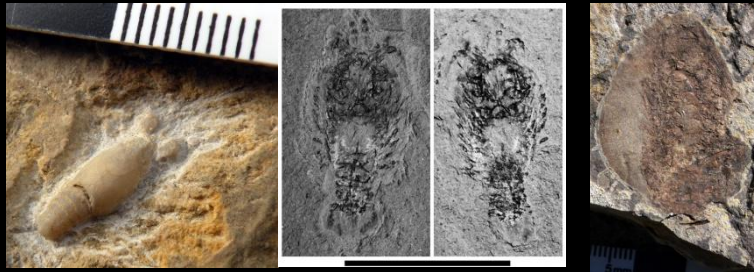


Santos et al., 2006

Rocha- Campos,
Personal
Communication,
2013

* according to Gradstein et al. (2004)


Recientemente, el estudio de las plantas, insectos y crustáceos que convivieron con los mesosaurios, nos sugiere una edad por lo menos cercana al límite Permo-Carbonífero (~290-300 Ma).



Barona arcuata
Calisto & Piñeiro, 2019
Uruguay

Quilianiblatia namurensis
Zhang et al. 2012
China

Lycopsideos
Stigmaria y
Calamites



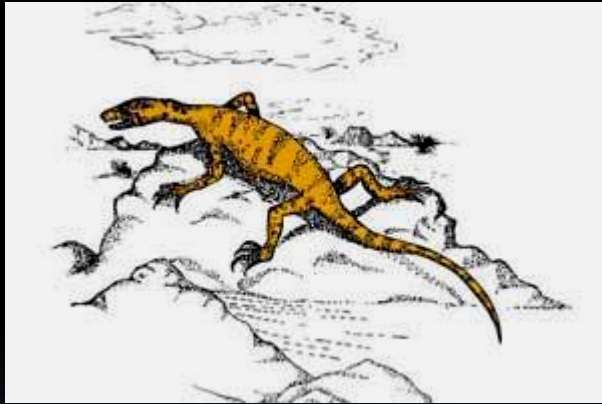
El rol de los Mesosauridae en el origen de la estrategia reproductiva de los amniotas

Hipótesis sobre el origen del huevo amniota



Hipótesis 1 (Carroll, 1969; 1970)

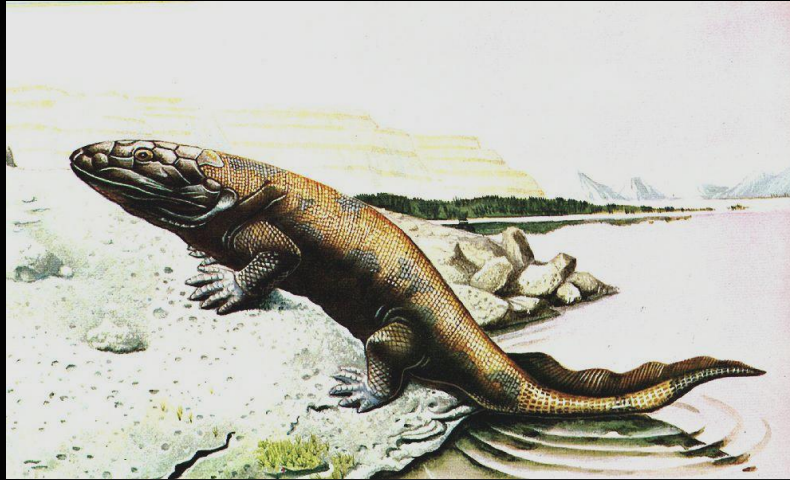
- El huevo amniota (y el desarrollo gradual de membranas embrionarias) surge como una adaptación a la vida en tierra firme.



Huevos de mayor tamaño y con más yema reducirían gradualmente los estadios larvarios



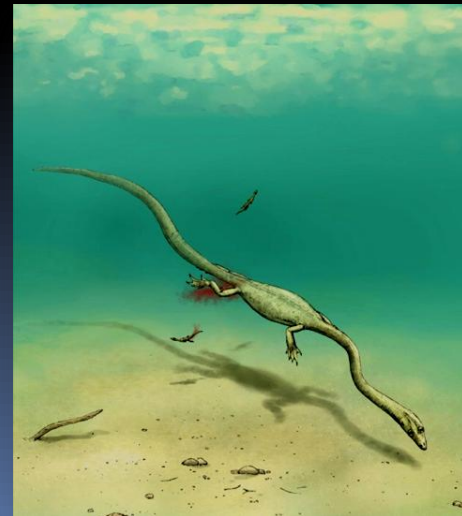
Hipótesis 2 (Romer, 1957, 1964)




- El huevo amniota aparece en animales acuáticos que por presiones relacionadas con predación y deterioro del ambiente (e.g. desecación) tuvieron que adaptarse a poner sus huevos en tierra.

Hipótesis 3 (Hubrecht, 1912; Mossman, 1987; Lombardi, 1994; Laurin & Reisz, 1997)

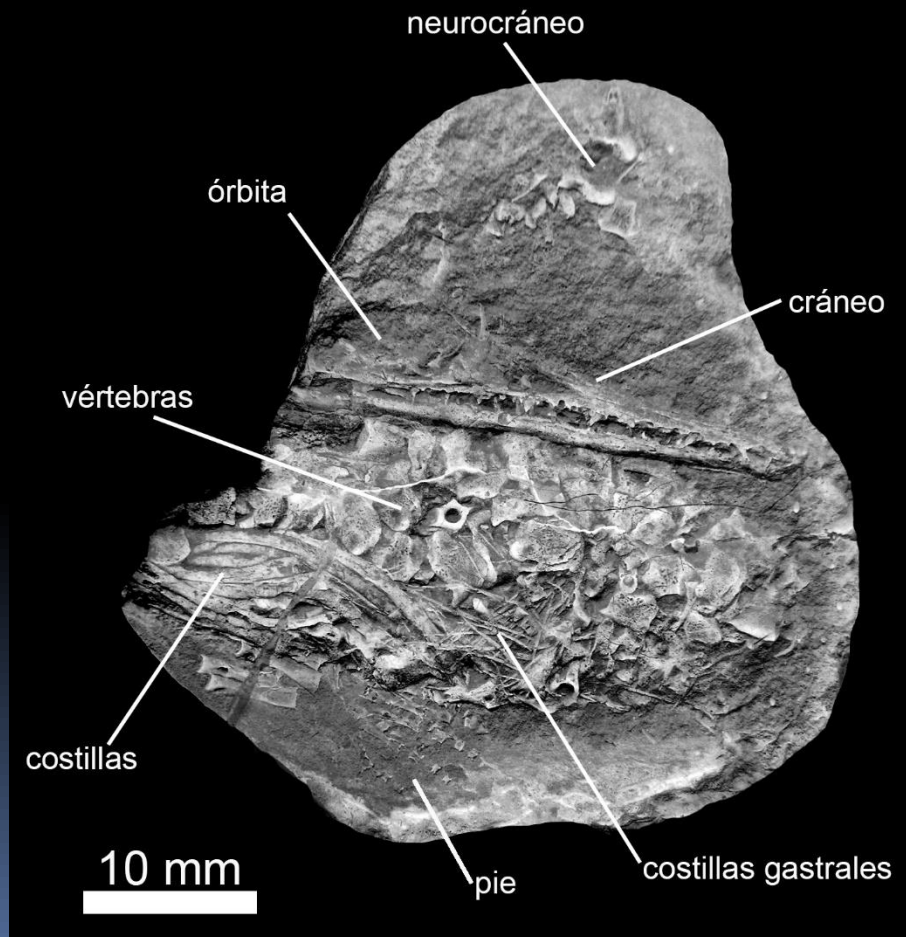
- El huevo amniota surge en animales que retienen sus huevos en el oviducto hasta avanzadas etapas del desarrollo o que son vivíparos. La necesidad de intercambio con la madre favorece el desarrollo de membranas embrionarias.





La sorpresa para el mundo fue que los mesosaurios de la Fm. Mangrullo de Uruguay nos mostraron cuál de estas hipótesis fue la más cercana a la realidad

El huevo y el embrión amniota más antiguo conocido



El embrión es una copia en miniatura del adulto, no hay fase larvaria. Pero tampoco la hay en los Microsaurios

Se infiere fecundación interna y retención embrionaria

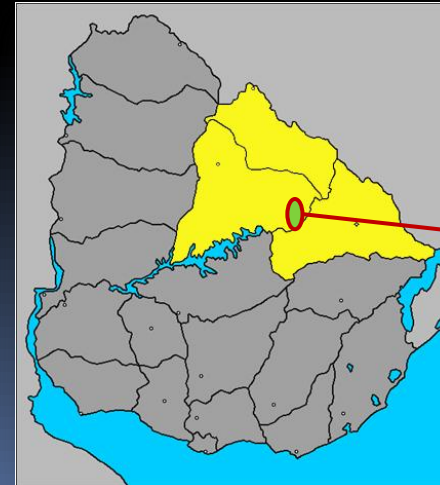
No hay evidencia de cáscara calcárea, se infiere una cobertura coriácea o membranosa

(Piñeiro et al., 2012c)

Hallazgo del huevo y el embrión de *M. tenuidens* en depósitos de la Fm. Mangrullo de Uruguay. Febrero de 2010

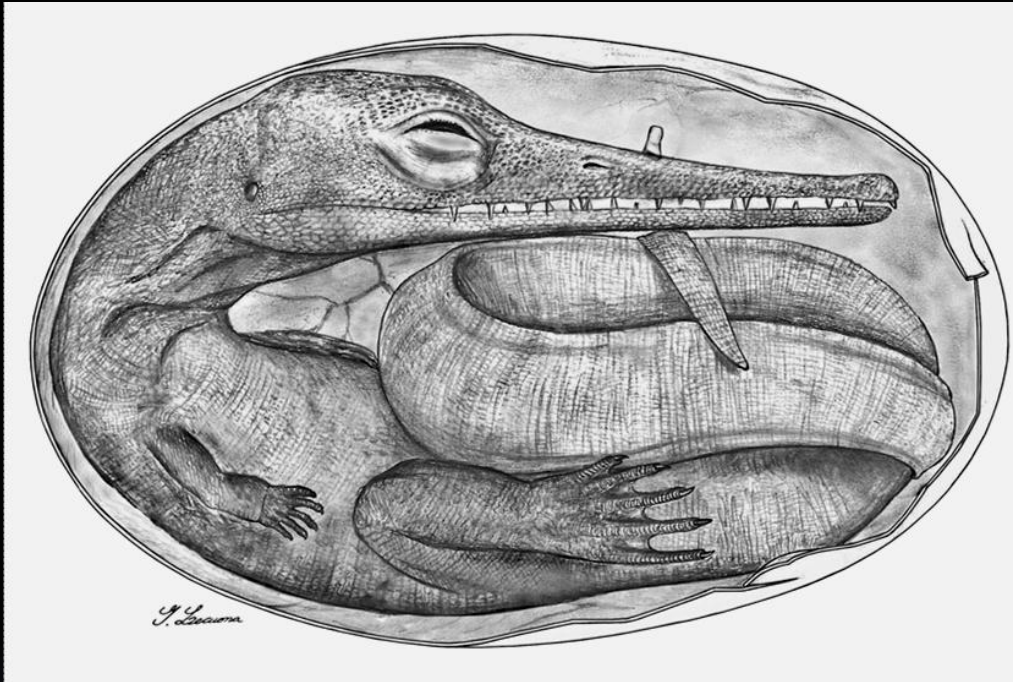


- En la Formación Mangrullo, cualquier fragmento de roca puede contener especímenes fantásticos, hay que esperarlos.



Yacimiento
hoy
destruido

Reconstrucción del huevo (Créditos: Gustavo Lecuona)

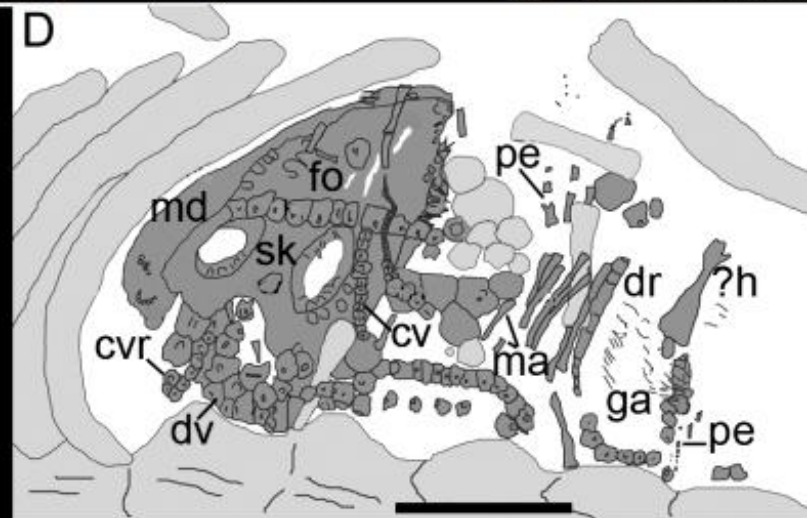
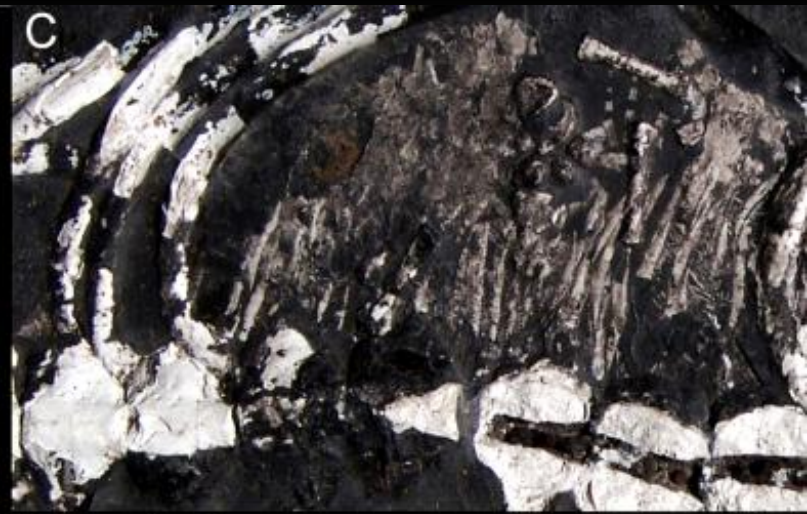
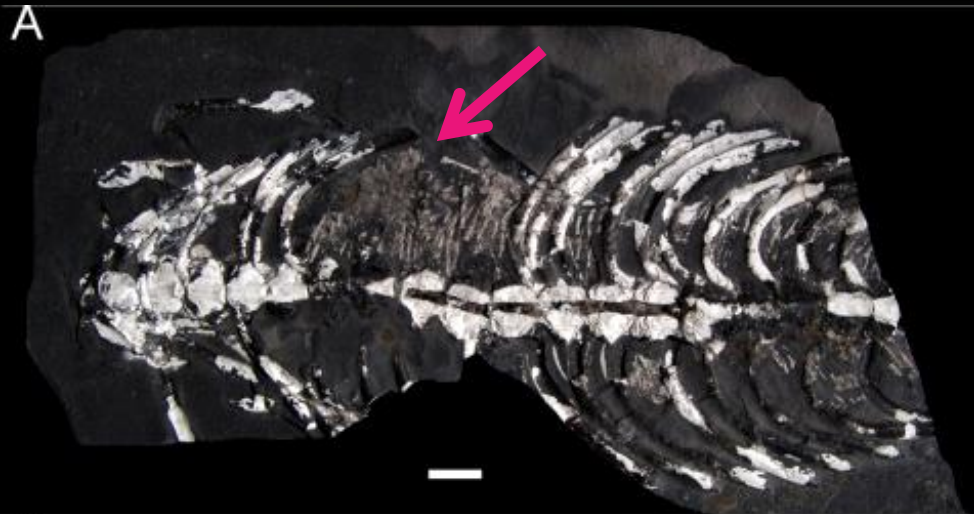


- El estudio bajo SEM (EDS) mostró restos de calcio en el halo (amnios?, corion?) que contiene al embrión.

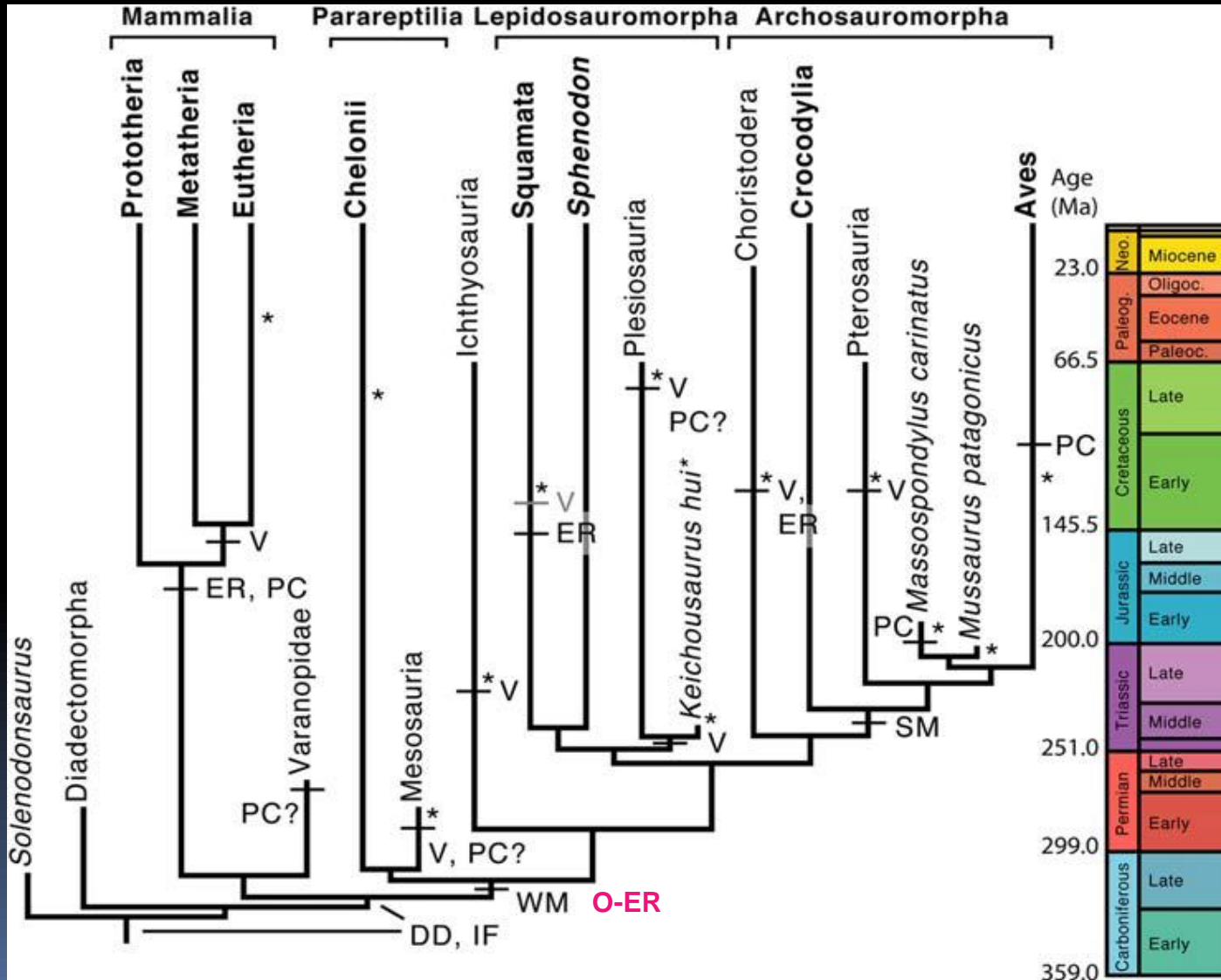
Inferimos la presencia de una cáscara coriácea, no mineralizada como la de algunas tortugas (Piñeiro et al., 2012c).



Otro embrión, más pequeño fue hallado dentro del vientre de la madre...



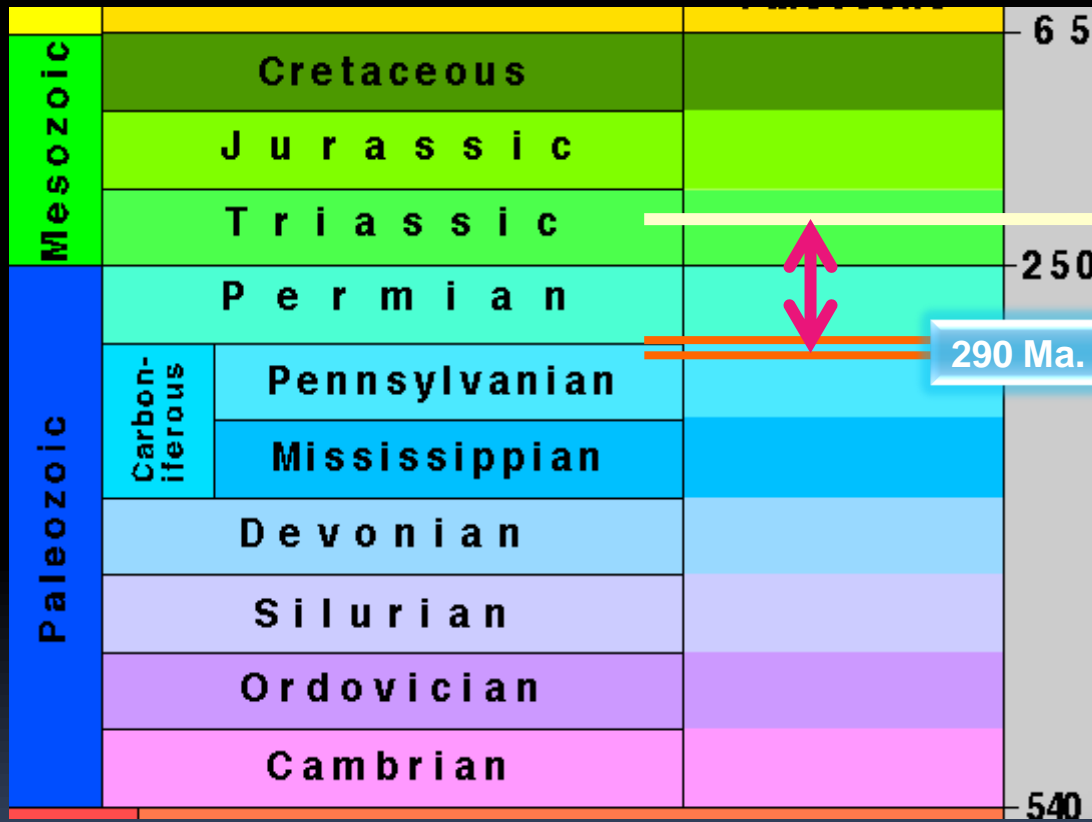
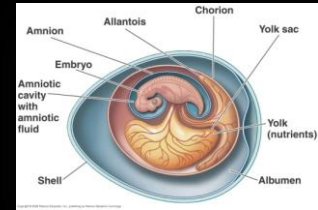
Calibración de las estrategias reproductivas de los amniotas teniendo en cuenta el nuevo hallazgo de Uruguay (Piñeiro et al., 2012c).



*: Registro más antiguo de huevos y embriones en los linajes representados
 ER: retención embrionaria
 O-ER: ovíparos con retención embrionaria
 PC: Cuidado parental
 V: Vivíparos

DD: Desarrollo Directo
 WM: cáscara poco mineralizada
 IF: fertilización interna
 SM: cáscara muy mineralizada

El huevo amniota de Uruguay llenó un vacío de información de más de 60 millones de años de búsqueda exhaustiva



Segundo registro más antiguo de reproducción en amniotas

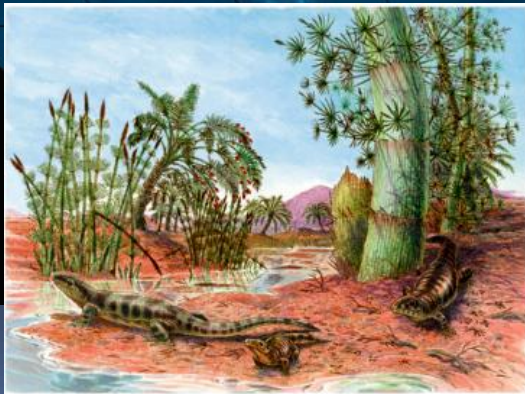
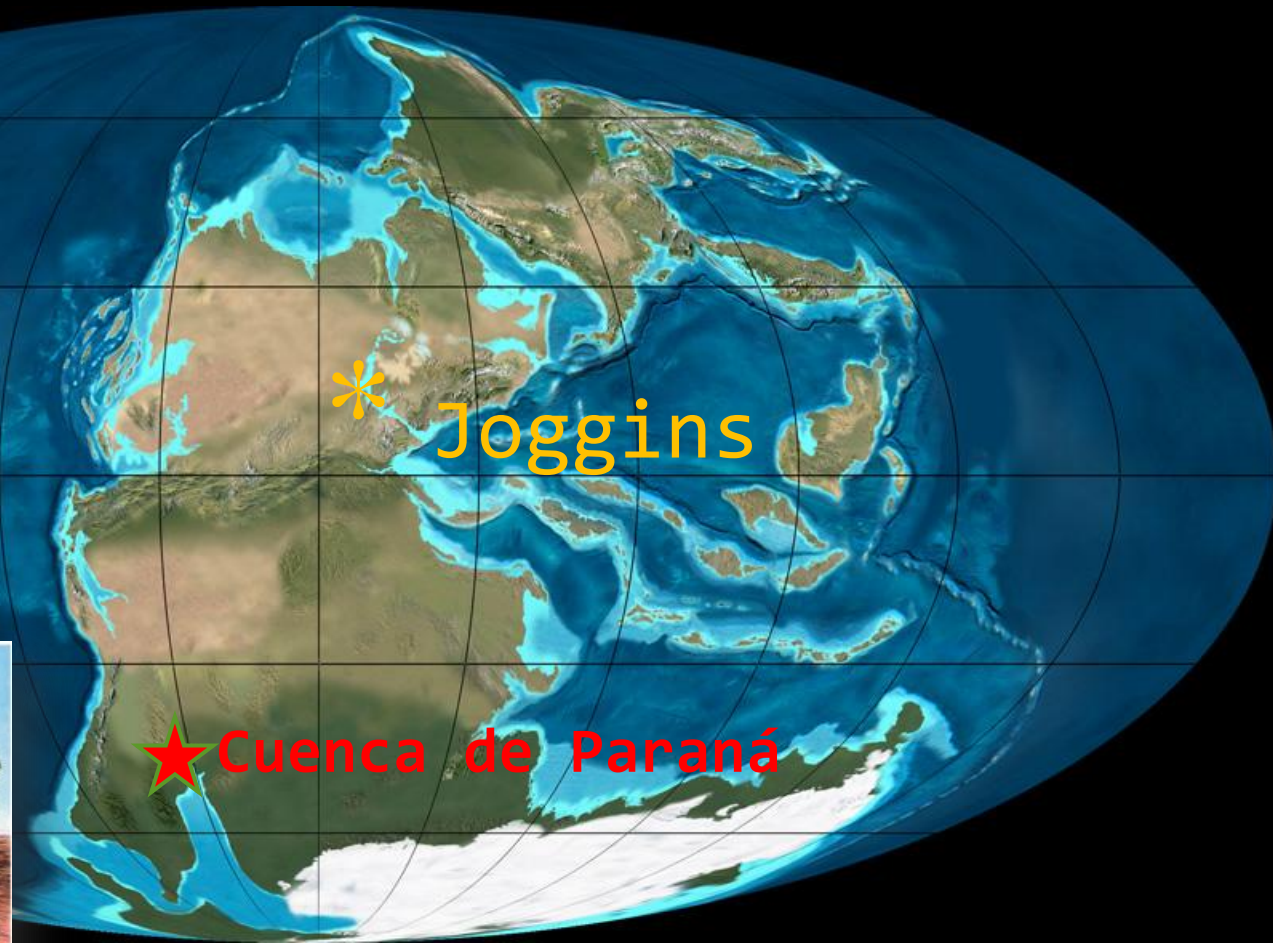
Registro más antiguo del huevo amniota y de cuidado parental (*Mesosaurus*)

Origen de los amniotas

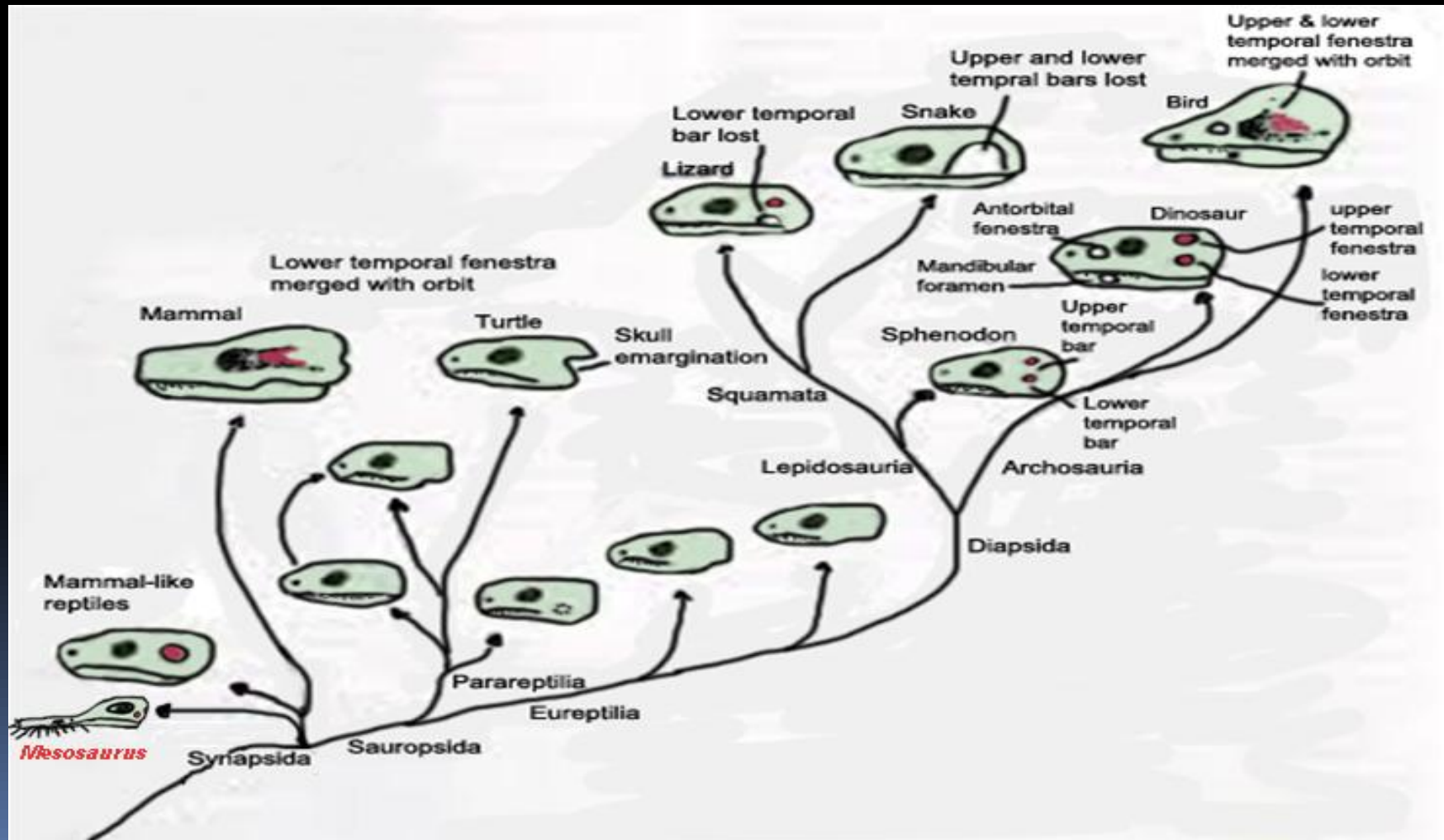


El lagoon donde vivían los mesosaurios hace 300 millones de años, no se conectaba con el mar abierto

Las masas de tierra formaban un único continente llamado Pangea sin barreras geográficas



La evolución de las faunas de tetrápodos hacia la configuración actual



Fósiles del Pérmico Medio (Guadalupiano-Lopingiano) de Uruguay y la evolución de las faunas hacia los grupos con representación actual

- La evolución paleoclimática durante el Pérmico, cuando todos los continentes estuvieron unidos provocó un cambio en la representación de los ecosistemas.
- Durante el período Pérmico el clima fue frío y seco al inicio con tendencia a cálido y árido.
- Hacia el Pérmico Medio (270-260 Ma) se produjo un descenso de la biodiversidad, producido por eventos tectónicos, probablemente relacionados con la consolidación de la Pangea. En Uruguay este evento podría estar representado en la Formación Yaguarí.

Mientras no hallamos fósiles de cuerpo de tetrápodos en la Fm. Yaguarí (260 Ma), sí tenemos estructuras sedimentarias y huellas que nos cuentan una historia de ese momento



LINEA MAMMALIANA: Enormes huellas de tetrápodos halladas en la Fm. Yaguarí sugieren la presencia de therápsidos gorgonópsidos (260 Ma.)

Cf. *Karooes isp.*



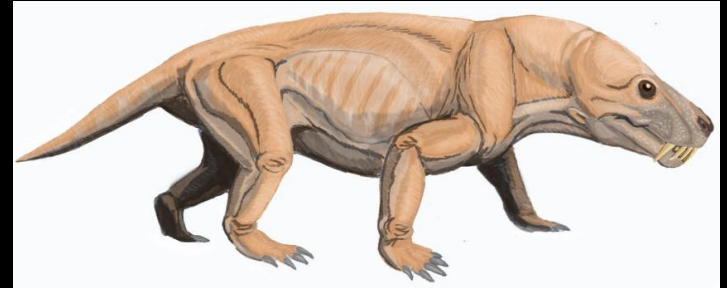
<https://kids.kiddle.co/Gorgonopsid>



Piñeiro et al., 2022

La asociación de ichnotaxa encontrada sugiere una edad Guadalupiano-Lopingiano (260 Ma) para estos depósitos.

Therocephalidos también están representados



<https://fossil.fandom.com/wiki/Therocephalia>



Línea reptiliana (diápsida?) Parareptilia: Pareiasauria (grandes y pequeños reptiles herbívoros)

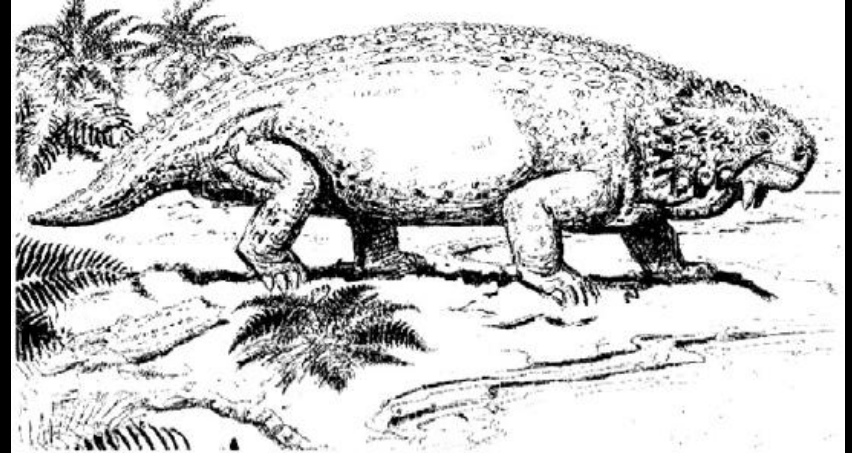
Cf. *Pachypes* isp.

D



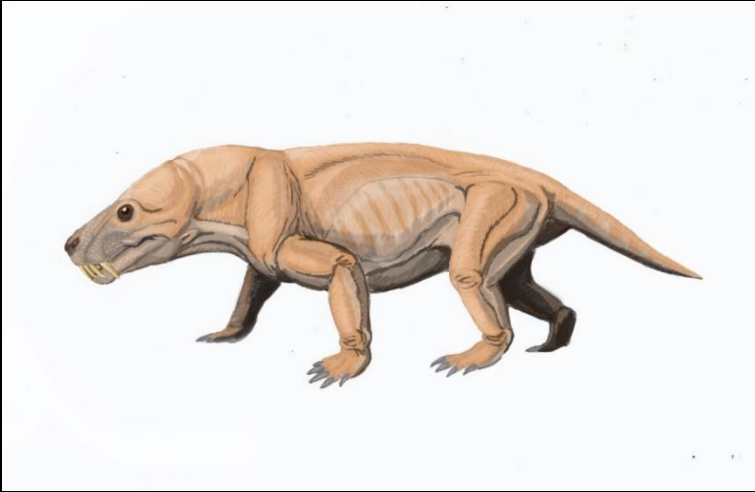
5 cm

Piñeiro et al., 2022



Benton et al., 2012

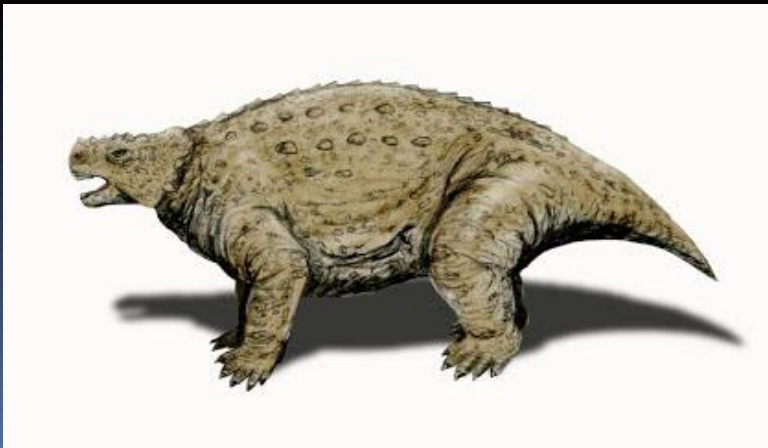
Las huellas representan el primer registro de vertebrados para la Fm. Yaguarí que no se conocían aún para América del Sur (Piñeiro et al., 2022)



Terápsidos therocefalios, primer registro para América del Sur



Terápsidos gorgonopsidos
Primer registro para América del Sur



Pareiasaurios: primer registro para Uruguay

Ambientes sugeridos para los taxa encontrados

- Para los pareiasaurios se sugiere un ambiente deltaico, asociado a lagos y lagoons o ambientes de plataforma proximal. Se supone que se alimentaban de vegetación blanda por el poco desgaste de los dientes de individuos adultos maduros.
- Para los terápsidos que eran carnívoros se infiere un ambiente más fluvial, aunque podía haber habido una partición de los diferentes hábitats que compartían con los anfibios de la época.
- Estos grupos, ya sea los terocefalios y los gorgonópsidos, desaparecen con la extinción que comenzó a mediados del Pérmico debido posiblemente al amalgamamiento definitivo de Pangea, cuando las condiciones climáticas se volvieron severas.
- Posiblemente fueron sustituidos por una comunidad de animales de menor tamaño como los que encontramos en la sección superior del Miembro Villa Viñoles en la zona de Colonia Orozco (Cerro Largo), que corresponderían a la conocida Fm. Buena Vista.

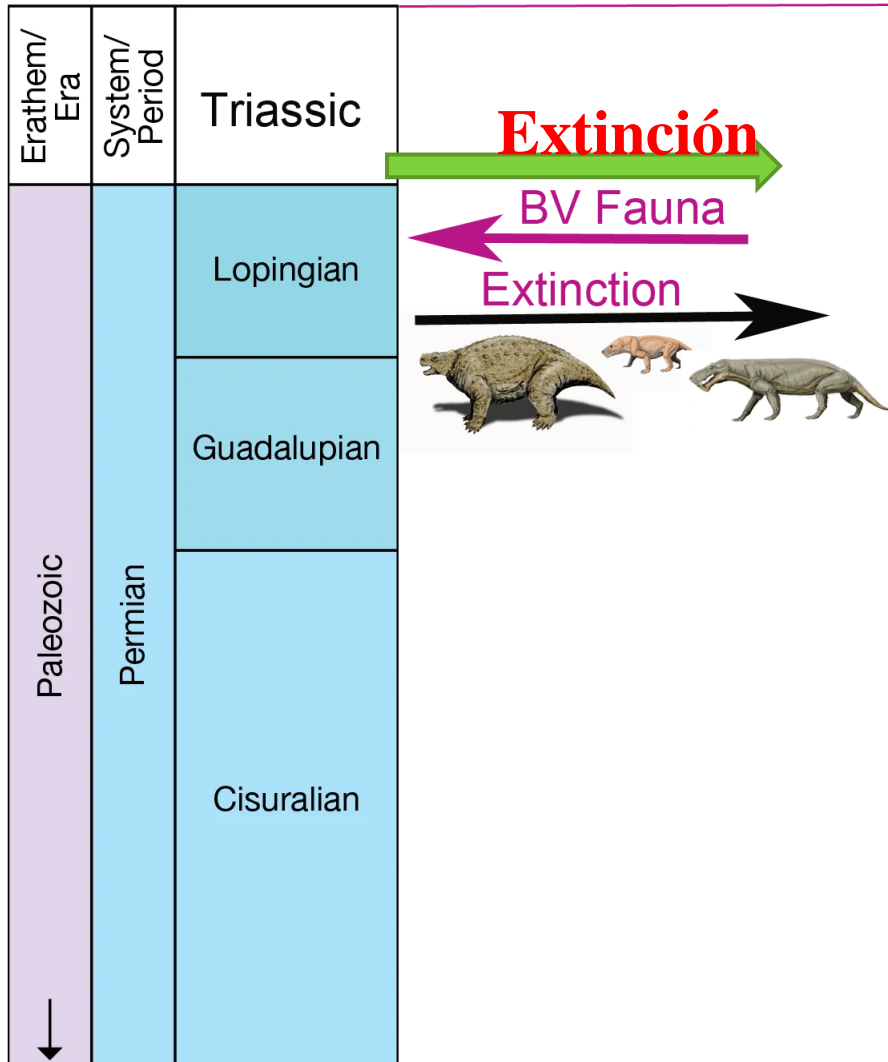
Fauna de Colonia Orozco

Formación Buena Vista (Pérmico Medio) (Piñeiro, 2006)

- Consiste en una comunidad de tetrápodos continentales (anfibios y reptiles) asociada a ríos entrelazados, posiblemente tributarios del sistema deltaico que se ha instalado desde el comienzo de la depositación pérmica.
- Si bien los estudios que venimos realizando sugieren que esta comunidad vivió durante el Pérmico Medio, la mayoría de los grupos representados sobreviven en el Triásico. Los únicos que desaparecen son los pelycosaurios (antepasados más antiguos de los mamíferos).

Lo que nos muestran los fósiles del grupo Yaguarí-Buena Vista

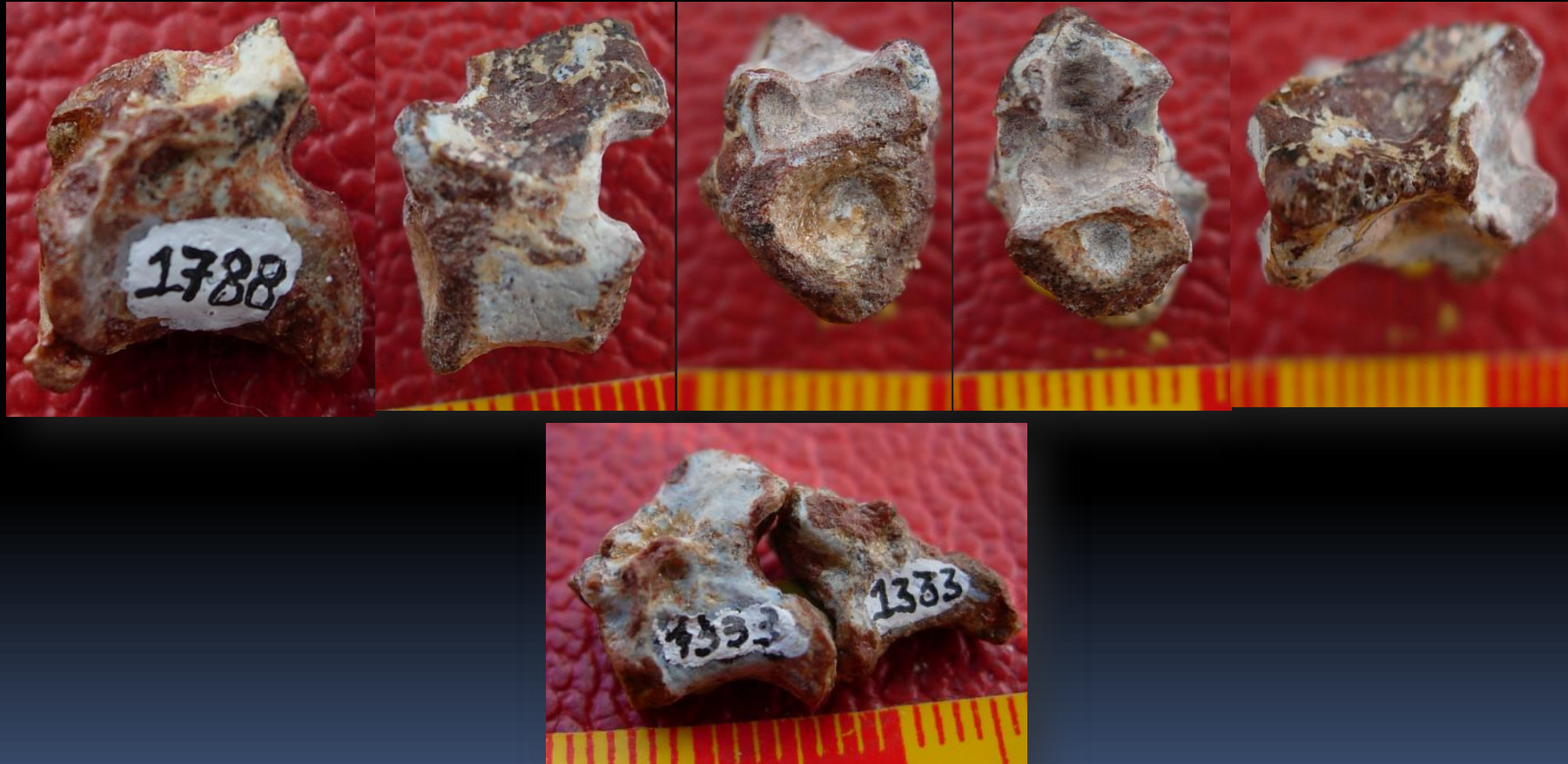
Permian Period



Actividad tectónica en el Pérmico Medio

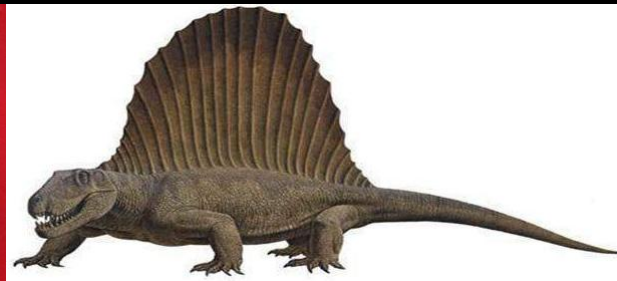


Fósiles del Miembro Buena Vista Sinápsidos basales: Varanopidae

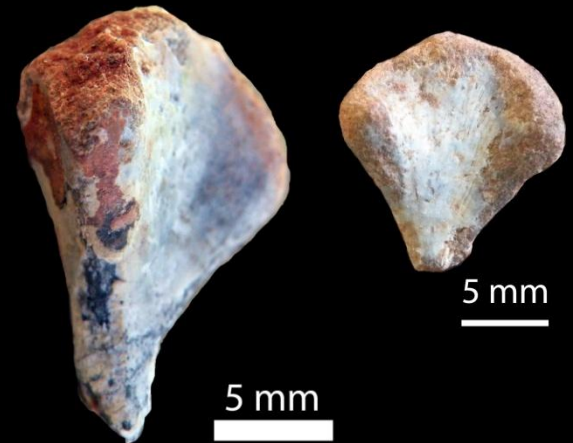


Piñeiro, 2002; Piñeiro et al, 2003

Sinápsidos basales: Sphenacodontidae de depósitos basales de Buena Vista



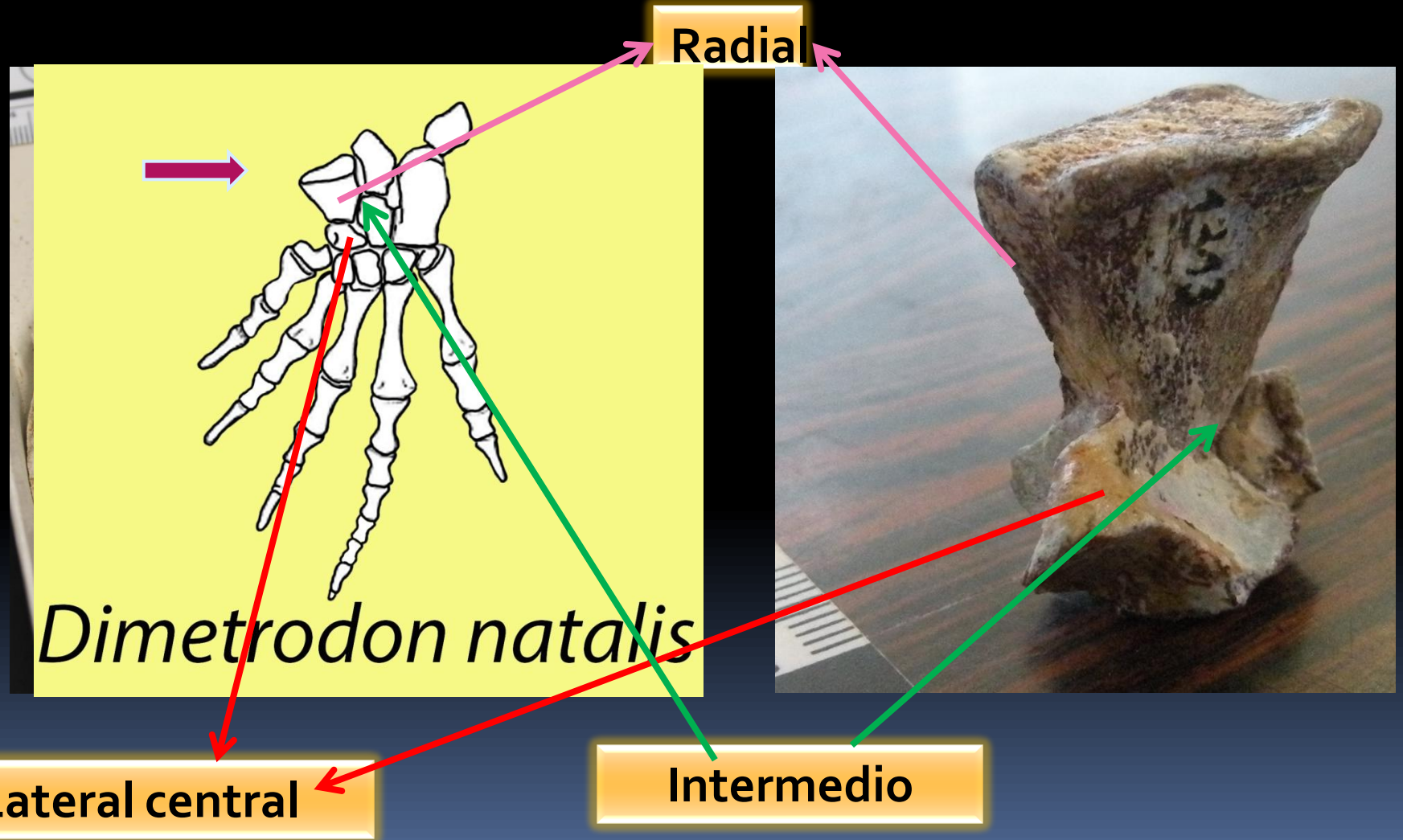
(Piñeiro et al., 2013; Spindler et al., 2013)



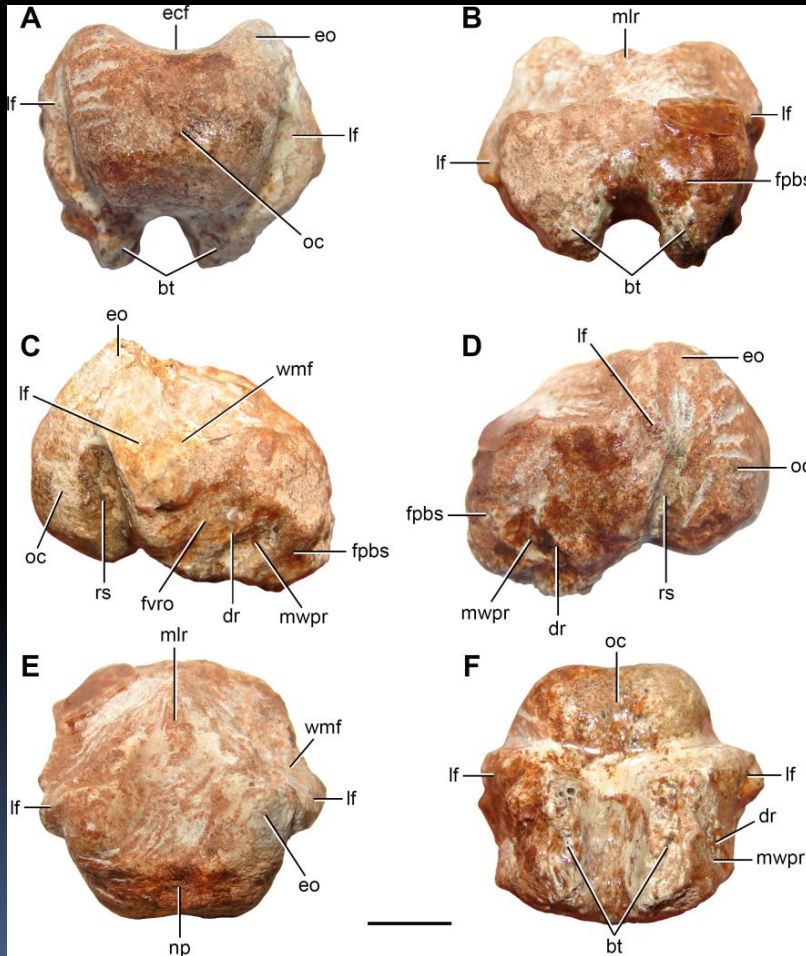
FC-DPV 1313. Fragmento de carpo preservando el radial, el lateral central y parte del intermedio (izquierda); epífisis proximal y distal de húmero (derecha)

Estudio comparativo muestra que un pariente de *Dimetrodon* podría haber vivido en Uruguay

Mano de *Dimetrodon natalis*



Archosauriformes o Sphenacodontidae?



Región occipital de cráneo de un posible archosauromorfo del Pérmico es muy similar a la misma región en los pelycosaurios tipo *Dimetrodon* y *Haptodus* (Ezcurra.. and Piñeiro, 2015)

Tetrapodos Temnospondily



10 mm

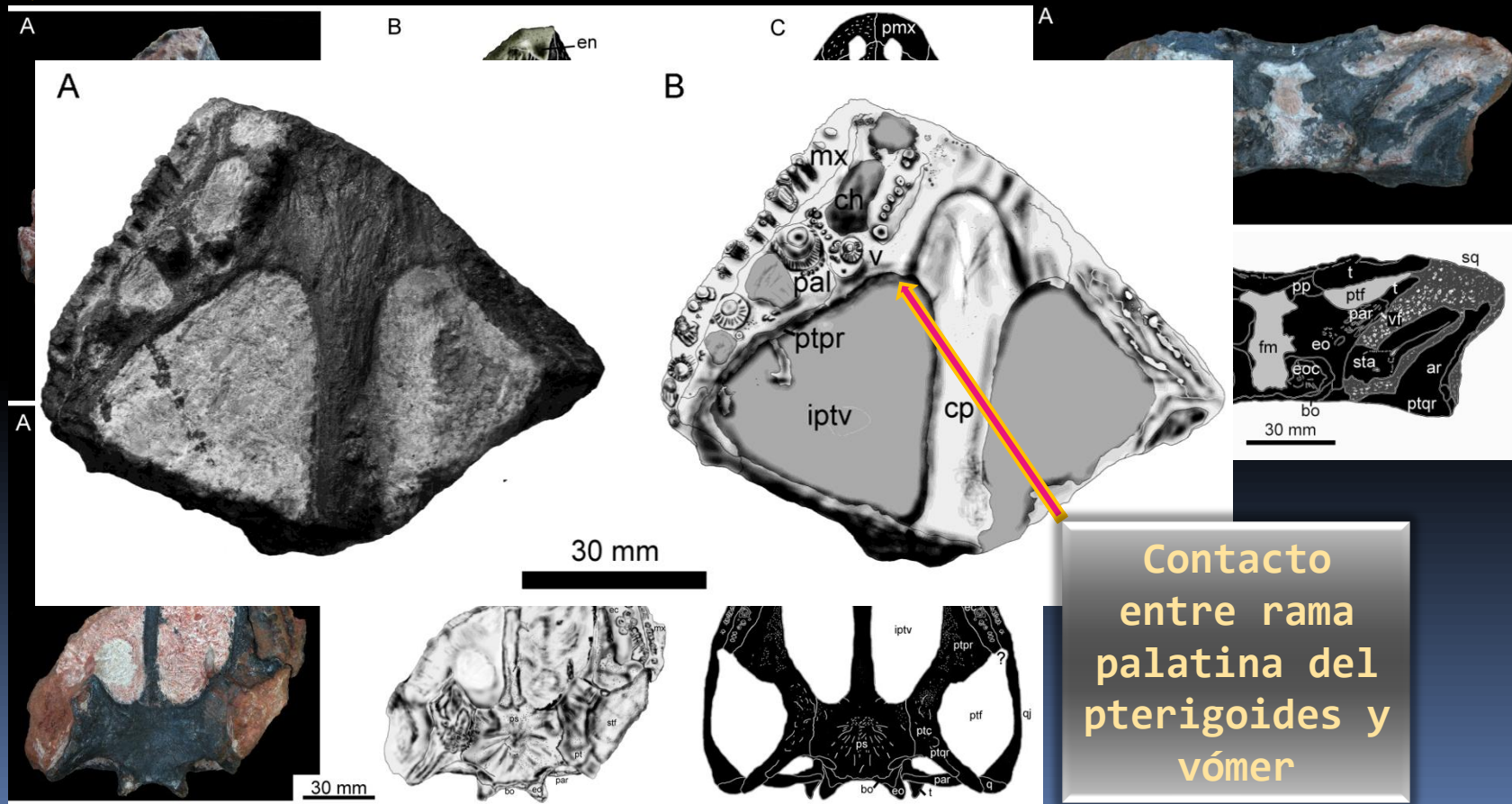


Vértebras diplospóndilas

Temnospondilo basal relacionado inicialmente con el clado *Dvinosaurus*-Tupilakosauridae por Marsicano et al., 2000. Este material fue posteriormente revisado y redescrito como un dvinosaurido cercano a *Dvinosaurus*, taxón presente en la fauna Permo-Triásica de Vyazniki de la Plataforma Rusa (Piñeiro et al., 2007a.).

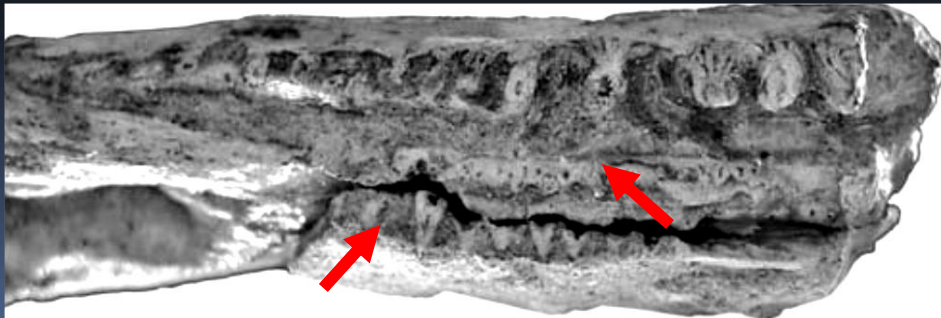
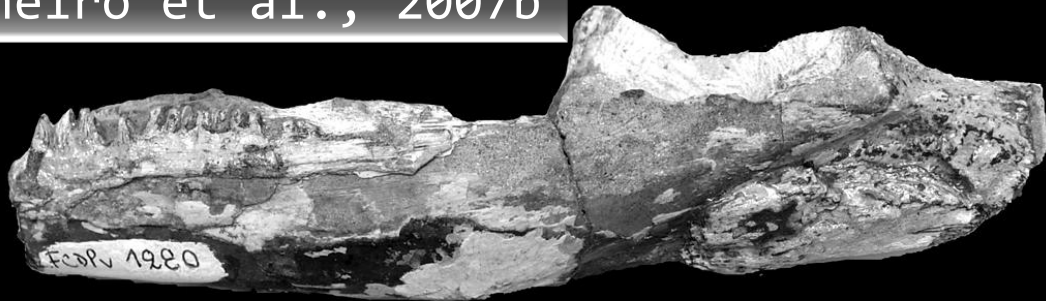
Taxones con caracteres transicionales:

Arachana nigra, un temnospóndilo transicional entre los Rhinesuchidae (básicamente Pérmicos) y los Lydekkerinidae (básicamente Triásicos). Presenta caracteres no hallados en ningún representante de los Stereospondyli Triásicos (Piñeiro et al., 2012).

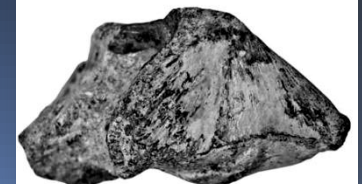
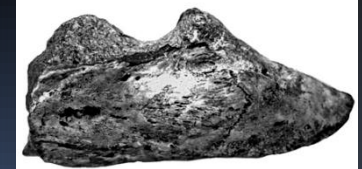


Taxones típicos del Triásico con retención de caracteres plesiomórficos para el grupo.
Temnospondyli: Mastodonsauridae

Piñeiro et al., 2007b



Dos hileras de dientes en el coronoideo posterior

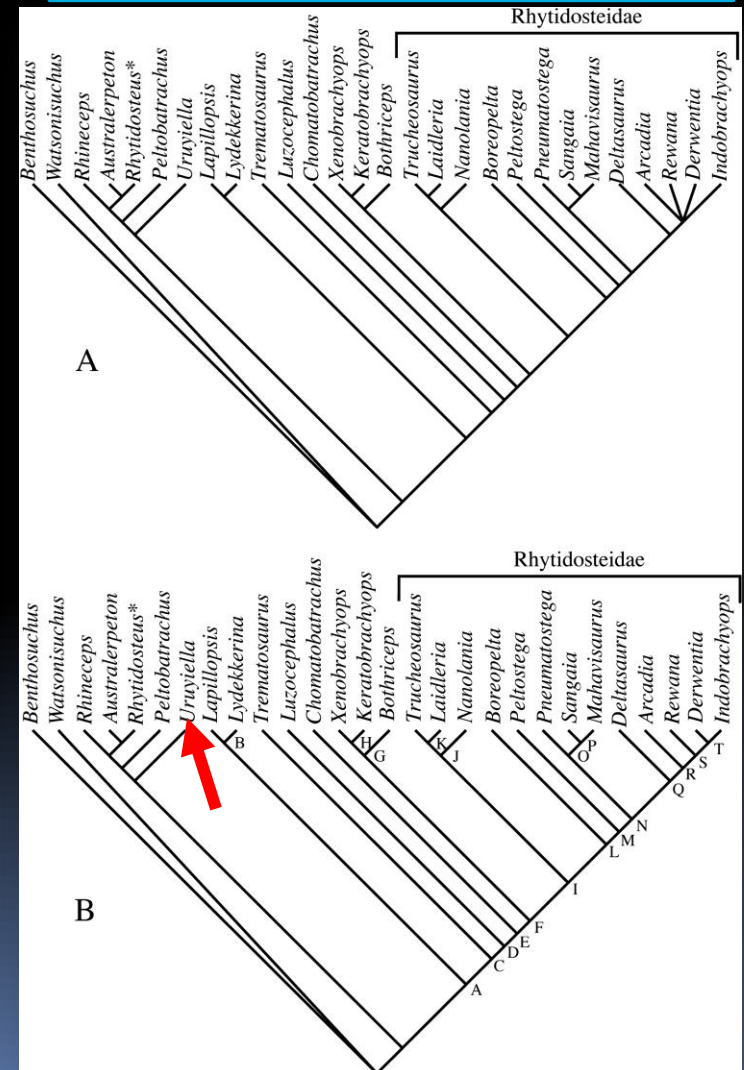
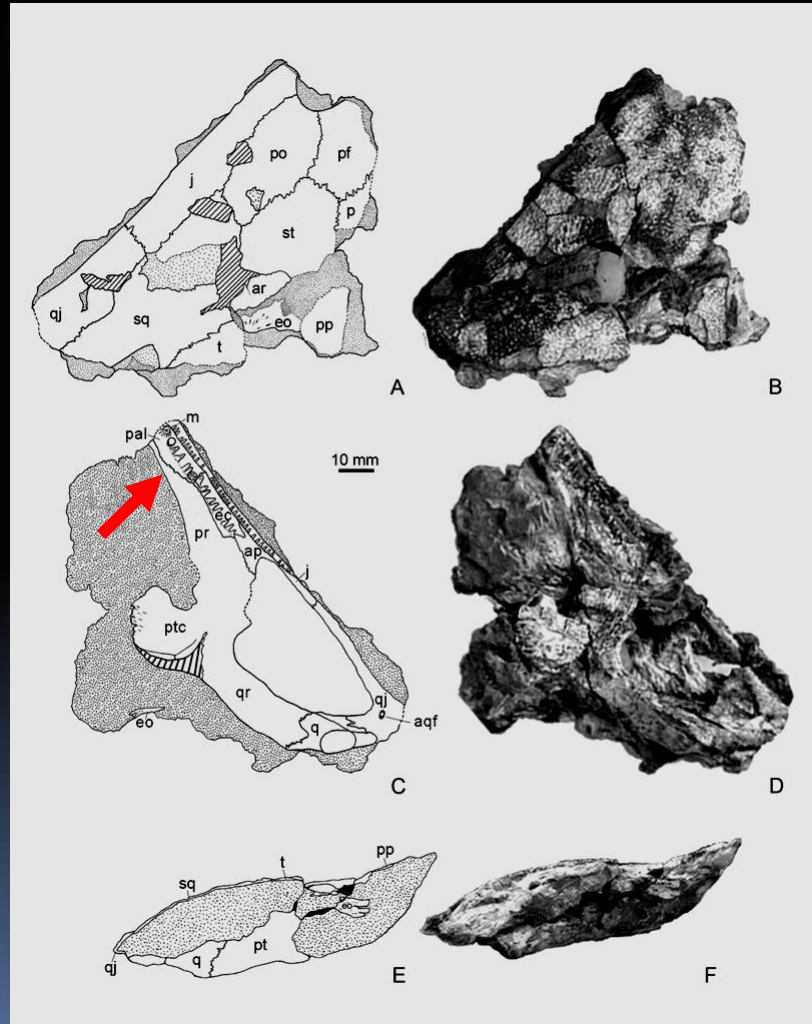


Reciente hallazgo de la mandíbula de
Arachana obliqua a revisar
Mastodonsauridae



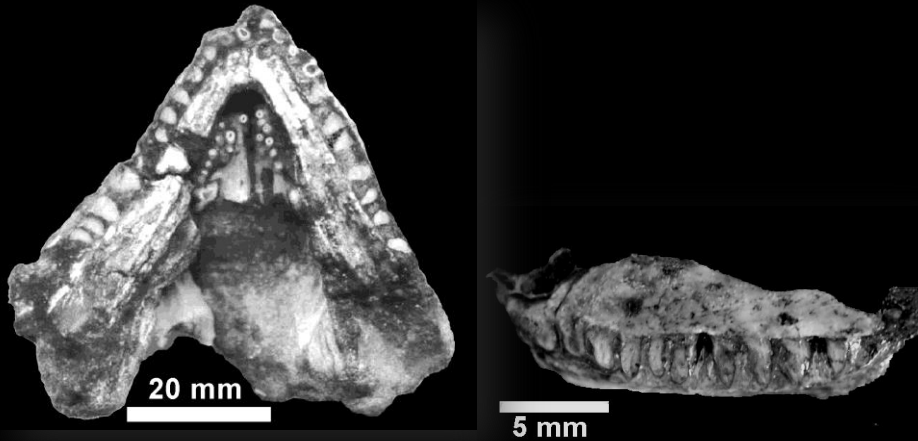
Uruiella liminea: un temnospóndilo laidleriido basal (Piñeiro et al., 2007)

Dias da-Silva &
Marsicano, 2010

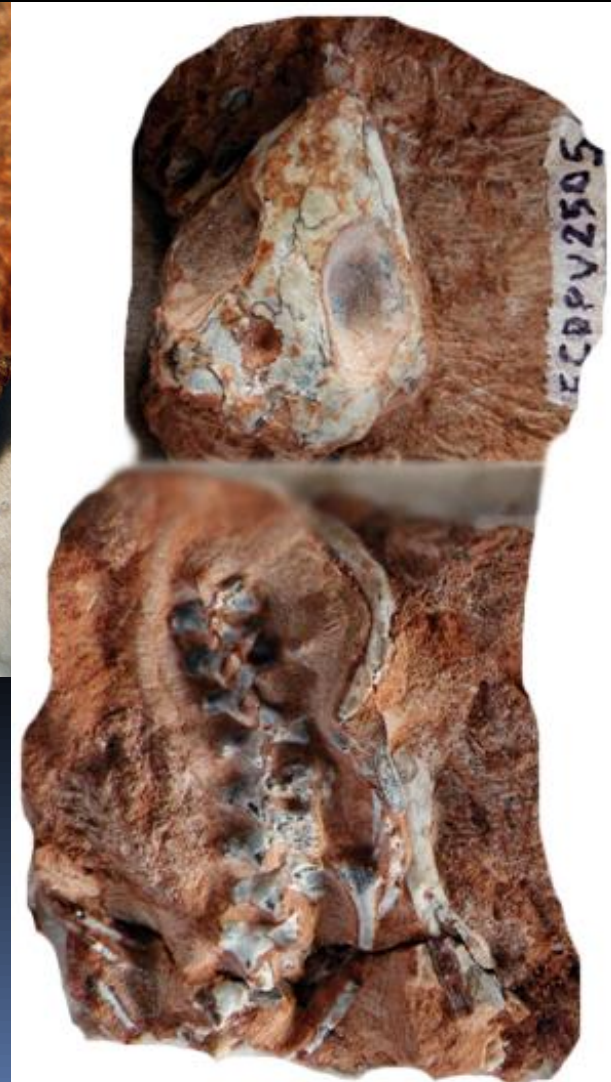
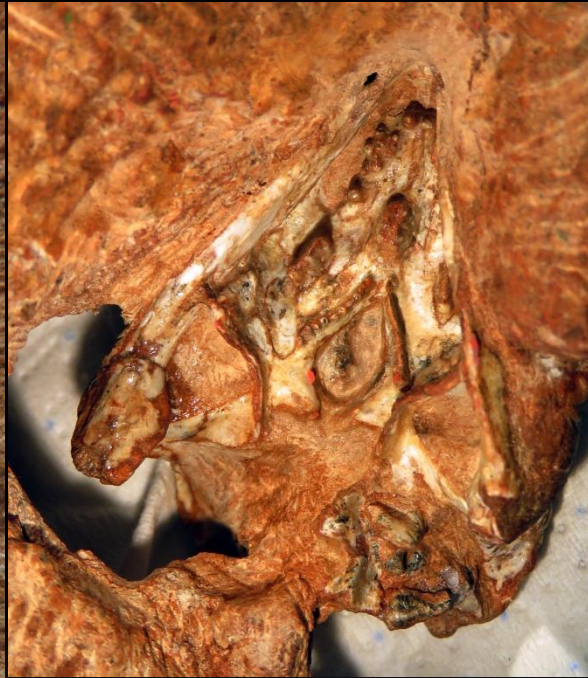


LÍNEA REPTILIANA REPTILIA: PARAREPTILIA

Pintosaurus magnidentis (Piñeiro et al. 2004) el primer registro de Procolophonoidea de Uruguay (260-270 Ma)



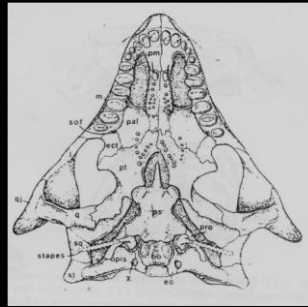
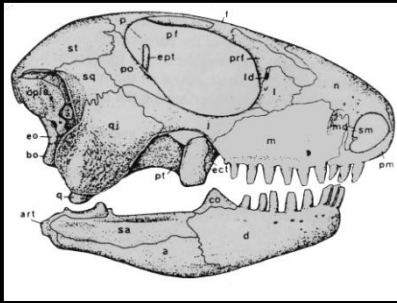
Reptiles de los depósitos de Buena Vista:
Pintosaurus magnidentis Piñeiro et al.
2004; redescrito por Velozo (2017)



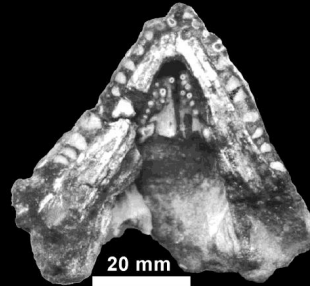
Restos más
completos de este
taxón esperan aún
ser formalmente
descriptos.

Evolución de los procolofonoideos: la relevancia de *Pintosaurus*

TRIÁSICO



Procolophon



Pintosaurus



PÉRMICO

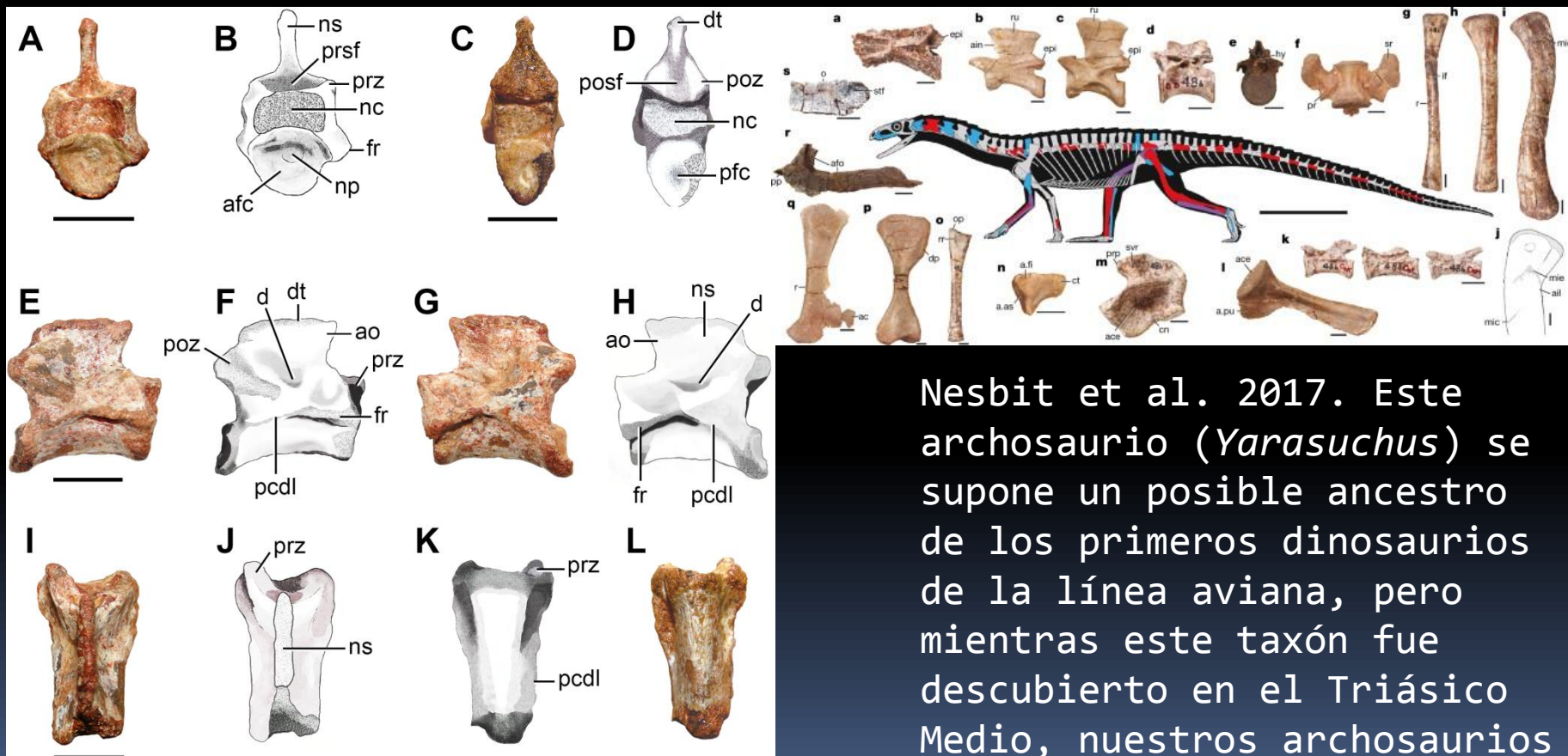


1 cm

Owenetta



Diapsida: Basal Archosauromorpha, parientes lejanos de los dinosaurios?



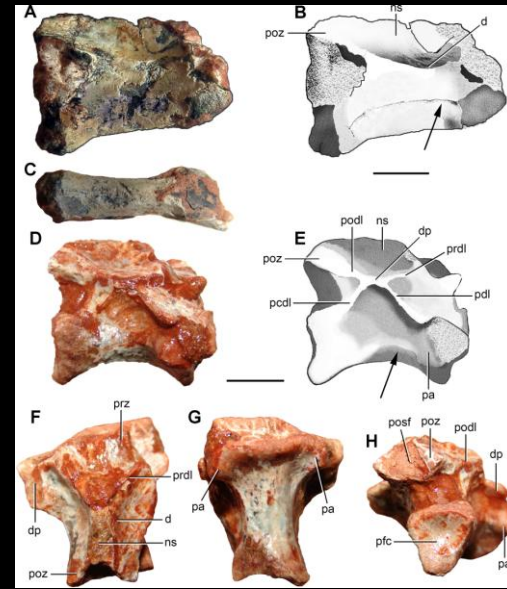
Nesbit et al. 2017. Este archosaurio (*Yarasuchus*) se supone un posible ancestro de los primeros dinosaurios de la línea aviana, pero mientras este taxón fue descubierto en el Triásico Medio, nuestros archosaurios son del Pérmico Medio.

Diapsida: Archosauriformes

Possibles ?Tanystropheidae en el Pérmico Medio a Superior de Uruguay



Ezcurra, Velozo, Meneguel,
Piñeiro., 2015



DE OLIVEIRA ET AL.—EARLY TRIASSIC ARCHOSAURIFORMS FROM BRAZIL

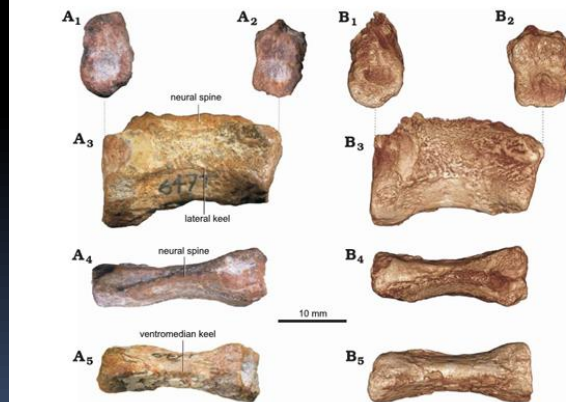
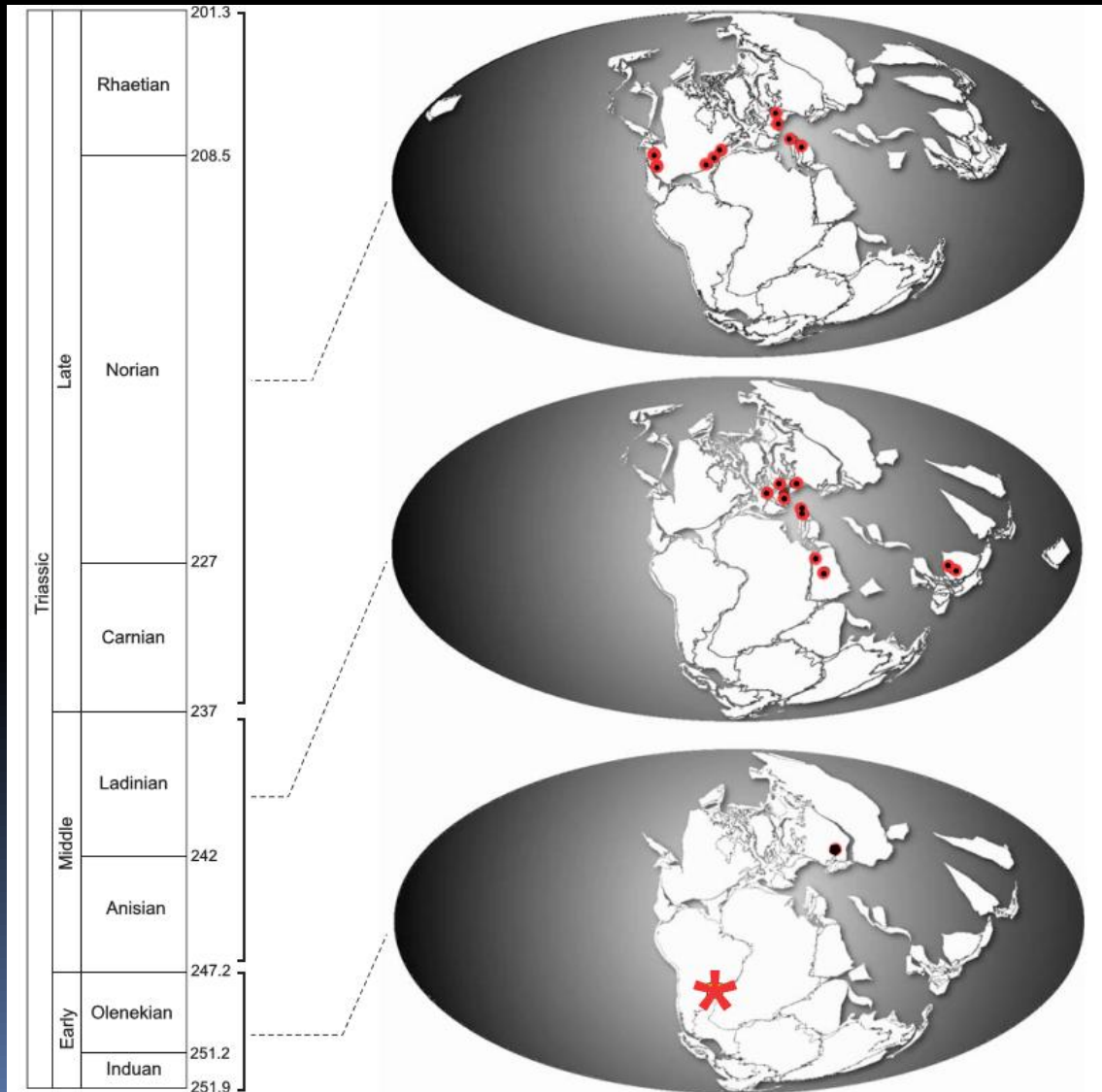


Fig. 3. Cervical vertebra (UFRGS-PV-647-T) of ?Tanystropheidae indet. from Sanga do Cabral Formation (Induan-early Olenekian). A. Photographs.

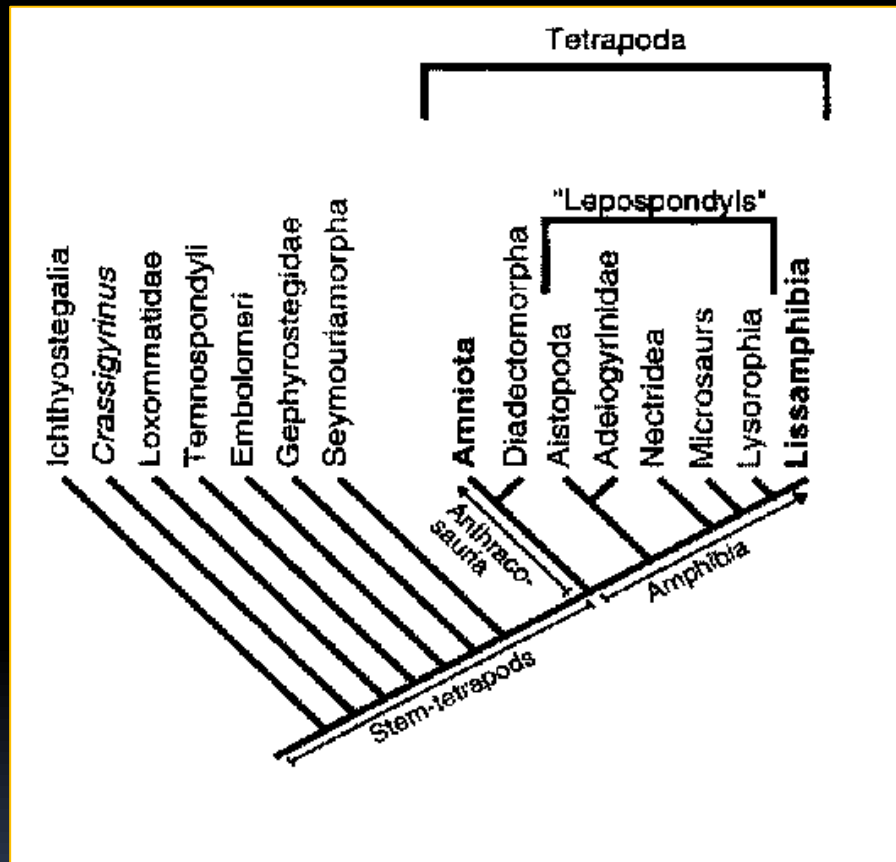
De Oliveira et al., 2018 describen
vértebras similares
para el Triásico de Brasil

De acuerdo a la distribución temporal de los Tanystropheidos, Uruguay tendría el registro más antiguo conocido

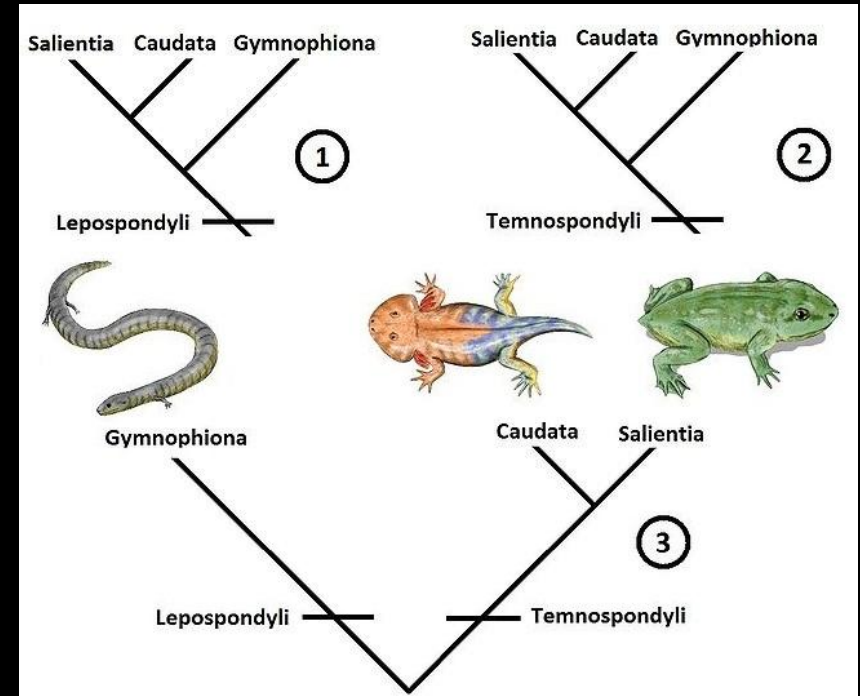


Modificado de De Oliveira et al., 2018

Las hipótesis sobre el origen de los Lissamphibia



Origen Monofilético: lisanfibios derivan de leospóndilos (Laurin & Reisz, 1997; Marjanović & Laurin, 2019)



Origen Polifilético: ranas y salamandras derivan de temnospondilos y cecilias derivan de leospóndilos (Carroll, 2000, 2004, 2007). Otras hipótesis sugieren un origen monofilético a partir de los Temnospondyli (Romer, 1956).