## FAUNAS DEL PÉRMICO Y PERMO-TRIÁSICO DE URUGUAY: BIOESTRATIGRAFÍA, PALEOBIOGEOGRAFÍA Y SISTEMÁTICA

## Graciela Piñeiro

Tesis de Doctorado, PE.DE.CI.BA.-UDELAR. Año 2004. Orientador: Dr. Martín Ubilla

## RESUMEN

Las unidades litoestratigráficas que representan el Pérmico y el Permo-Triásico de Uruguay contienen una rica fauna que incluye tanto vertebrados acuáticos y terrestres, como también invertebrados. A través de las asociaciones representadas en las distintas unidades, es posible reconstruir los cambios que se produjeron en las comunidades paleozoicas de esta área gondwánica a través de ese lapso de tiempo. Los resultados preliminares obtenidos en la primera etapa de esta investigación fueron evaluados desde un punto de vista filogenético, de manera de obtener un conocimiento mejor calibrado acerca de las relaciones de las faunas presentes en Uruguay con otras coetáneas de Gondwana y Pangea. Se postula que Mesosaurus tenuidens y Stereosternum tumidum constituyen los únicos Mesosauridae presentes en la Formación Mangrullo, determinados en base a la morfología de elementos del esqueleto craneano y postcraneano. Mientras tanto, no pudo ser reconocida ninguna autapomorfía que distinga a Brazilosaurus de los otros dos mesosáuridos, al menos en lo que respecta al esqueleto postcraneano. Un estudio filogenético que incluyó a Mesosaurus y Stereosternum junto a varios grupos de amniotas basales, mostró que estos dos taxones forman un clado que es el hermano de los Eosuchia, un grupo de diápsidos representados en el Pérmico Superior. A su vez, mesosáuridos y eosuquios podrían ser derivados Parareptilia, si consideramos los taxones que son incluidos actualmente en este último clado. Estos resultados son contrapuestos con los observados en la mayoría de las recientes filogenias, las cuales muestran solo a los Mesosauridae relacionados con los Parareptilia. Además, a pesar que los resultados de nuestro análisis indican que la monofilia de los Diapsida no está completamente resuelta, en el 50 % de los árboles más parsimoniosos, los diápsidos son un taxón monofilético que incluye a los Parareptilia. Este resultado es relevante si consideramos que para algunos autores los parareptiles constituyen un grupo aberrante de diápsidos, del cual las tortugas son su único representante actual.

Mientras tanto, en los depósitos de la Formación Buena Vista fue registrada una asociación de tetrápodos continentales que incluye reptiles procolofonoideos y arcosauromorfos, además de sinápsidos basales y temnospóndilos, los cuales forman parte de la nueva Fauna de Colonia Orozco. Entre los taxones representados en esta fauna, *Pintosaurus magnidentis* gen.et sp. nov. constituye una especie basal dentro de Procolophonoidea, la cual en el análisis filogenético efectuado es el taxón hermano de *Coletta seca*, un procolofonoideo del Triásico Inferior de Africa del Sur. Otros procolofonoideos provenientes de los mismos niveles que contienen los restos de *Pintosaurus*, presentan caracteres que los relacionan con los Procolophonidae, una familia de distribución casi exclusivamente triásica, con un único representante Pérmico conocido hasta el momento proveniente de la Plataforma Rusa. Los restos de procolofónidos de Uruguay comparten con el taxón ruso una morfología dentaria muy similar, la cual no es observada en ninguno de los componentes triásicos del grupo.

Los arcosauromorfos están representados en la fauna de Colonia Orozco por materiales muy fragmentarios, que impiden una determinación taxonómica más precisa. Sin embargo, varios especimenes presentan algunas de las principales sinapomorfías que diagnostican a un grupo de arcosauromorfos pérmicos y triásicos como los Prolacertiformes, también registrados en la Formación Sanga do Cabral de Brasil. Un fenómeno tafonómico similar ocurre con los sinápsidos basales ('Pelycosauria') representados en la Formación Buena Vista, de los cuales sólo han podido hallarse piezas desarticuladas, principalmente del postcráneo. La determinación de estos fragmentarios materiales está asimismo limitada por su patrón morfológico primitivo, el cual es similar al observado en muchos grupos de

tetrápodos basales. Sin embargo, existen evidencias que señalan que los Varanopidae formaban parte de la Fauna de Colonia Orozco y probablemente también los Sphenacodontidae.

Los temnospóndilos constituyen un taxón bien representado en la Formación Buena Vista y la buena preservación de muchos de los especimenes hallados, permitió la realización de estudios de carácter morfológico-comparativo y también filogenéticos. Ellos mostraron afinidades con los basales Rhinesuchidae y Mastodonsauridae, además de los Tupilakosauridae, grupos que forman parte de un gran clado de temnospóndilos como los Stereospondyli, muy diversificados durante el Triásico. Uno de los especimenes constituye una nueva especie que se postula como el taxón hermano de *Laidleria gracilis* del Triásico Temprano de Africa del Sur, compartiendo también algunos caracteres con los Plagiosauridae.

Desde el punto de vista bioestratigráfico, los datos reunidos a lo largo de esta investigación corroboran las correlaciones estratigráficas planteadas previamente entre las Formaciones Frayle Muerto, Mangrullo, Paso Aguiar y la Formación Yaguarí y las representadas en la columna de Brasil, aunque modifican sustancialmente la edad sugerida por los estudios palinológicos para las mismas. Existen claras evidencias de contemporaneidad entre la Formación Iratí de Brasil y la Formación Mangrullo de Uruguay, fundamentalmente relacionadas a la distribución de *Mesosaurus* y *Stereosternum*, así como también de los crustáceos Pygocephalomorpha hallados en ambas unidades. Basado en la presencia de estos grupos, las Formaciones Mangrullo e Iratí son contemporáneas con la Formación Whitehill de África del Sur.

Mientras tanto, en lo que respecta a la relación de la Formación Buena Vista con la Formación Sanga do Cabral, la situación es algo más compleja, dado que si bien ellas contienen asociaciones de similar composición taxonómica, las características evolutivas transicionales de la Fauna de Colonia Orozco, representada en la Formación Buena Vista, sugieren que podría ser algo más antigua que la Fauna de Catuçaba contenida en la Formación Sanga do Cabral. No obstante, no se encontraron evidencias concretas que determinen una edad Triásico Temprano para los depósitos brasileños, o que refuten que parte de su depositación se efectuó durante el Pérmico Tardío. Para dilucidar esta interrogante será necesaria la aplicación de análisis cladísticos que incluyan los taxones de Brasil y así poder establecer conclusiones más definitivas.

Respecto a otras regiones de Gondwana y Pangea, no se encontraron argumentos para relacionar a la Fauna de Colonia Orozco con alguna de las Zonas establecidas para Africa del Sur, sino que es más factible que ella sea equivalente de la Comunidad permo-triásica de Vyazniki de la Plataforma Rusa.

Por último, la Fauna de Colonia Orozco constituye uno de los escasos referentes de información en torno a los efectos de la extinción masiva que tuvo lugar a finales del Pérmico, sobre la composición de las comunidades que vivieron en las postrimerías del Pérmico y el comienzo del Triásico. Particularmente, esta información es relevante en lo que respecta a grupos poco conocidos y escasamente representados como los Procolophonoidea y los Temnospondyli. Los porcentajes de supervivencia calculados para estos dos grupos una vez incluidos los nuevos taxones de Uruguay, se incrementan significativamente, sugiriendo que los efectos de la extinción pudieron ser menos drásticos para las comunidades de tetrápodos continentales, comparado con los datos provenientes del ámbito marino. Si tenemos en cuenta además, el bajo nivel de extinción mostrado por los Diapsida, otro de los grupos sobrevivientes al evento del fin del Pérmico, el porcentaje de taxones afectados es aún menor. Estos resultados parecen apoyar hipótesis vertidas previamente, que sugieren que la extinción de los tetrápodos continentales verificada a finales del Paleozoico fue un proceso gradual, el cual improbablemente responda a las mismas causas que aquel que afectó a las comunidades en el ambiente marino.