

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA. PEDECIBA, AREA BIOLOGÍA, SUBÁREA  
ZOOLOGÍA.



TESIS DE MAESTRÍA:

REEVALUACIÓN DE *Pintosaurus magnidentis* PIÑEIRO *et al.* 2004 (PARAREPTILIA-  
**PROCOLOPHONOIDEA**), Y NUEVOS APORTES BIOESTRATIGRÁFICOS Y  
PALEOBIOGEOGRÁFICOS DE LA FORMACIÓN BUENA VISTA, CERRO LARGO,  
URUGUAY.

**Tribunal**

Presidente:  
Dr. Martín Ubilla

Vocales:  
Dr. Jorge Ferigolo  
Dr. Juan Carlos Cisneros  
Dra. Ana María Ribeiro  
Dr. César Goso

PABLO VELOZO DELGADO, 2017

ORIENTADOR: Dra. Graciela Piñeiro.

## **AGRADECIMIENTOS**

A mis abuelos, a su dulzura y sabiduría infinita, siempre estarán presentes en mis pasos, acciones y pensamientos.

A mi madre, por su canto, por su ejemplo de que todo se puede, por su palabra certera y su naturaleza incansable.

A mi padre, por su amor y por su ejemplo de incansable trabajador, por estar siempre en todo momento a pesar de las distancias físicas.

A toda mi familia, a su coherencia, militancia, solidaridad y consecuencia que han moldeado lo que somos.

A la Doctora Graciela Piñeiro por abrirme las puertas de su laboratorio y por dejar rodearme de fósiles tan interesantes. Por las salidas, por llevarme a conocer el Uruguay y su mundo paleontológico, eternamente agradecido.

A todos mis amigos que me han hecho sentir bienvenido en el Uruguay, a todos los que invaden mi entorno diario y los que me han ayudado a levantarme de tantas situaciones difíciles que se han presentado. Por estar ahí para escucharme y por estar ahí para compartir momentos inolvidables. Muchas aventuras por venir, muchas rocas por escalar.

Al Uruguay y su gente, por recibirme, y dejarme aprender en este pequeño gran país.

Al gobierno Bolivariano y Socialista de Venezuela y a los organismos estatales que permitieron mantenerme con vida durante mi primer año de estudios en Uruguay. Gracias a esos programas de apoyo a estudiantes en el exterior que surgieron en revolución y que se vieron truncados, asaltados y maltratados por el oportunismo de muchos, por la falta de conciencia y la devastadora corrupción que envuelve la burocracia venezolana.

Al Gobierno Uruguayo y en específico a la ANII quien me otorgó la BECA de Posgrados nacionales, gran alivio económico que permitió un mejor desempeño durante mi período de maestría.

A la Facultad de Ciencias de la Udelar, al PEDECIBA-Biología y PEDECIBA-Geociencias entre los cuales un paleontólogo hace sinergia. A todos los compañeros de facultad, a todos los profesores y a todos los que hacen posible que todo esto funcione.

A la Facultad de Odontología, a su decano Dr. Hugo Calabria, y al Dr. Gainer por su colaboración para desarrollar tomografías computarizadas de los fósiles. De igual manera al departamento de Imagenología del Hospital de Clínicas.

También agradecer a Santiago Reuil, por la preparación previa y tan profesional de los materiales estudiados y a Martín Ezcurra por proporcionarnos las fotografías de Procolophon trigoniceps incluidas en esta tesis.

Obviamente falta mucho por agradecer, por eso les digo a todos aquellos que han formado parte de esta etapa en mi vida, muchas gracias.

## ÍNDICE

RESUMEN.....	8
ABSTRACT.....	9
INTRODUCCIÓN.....	11
OBJETIVOS.....	17
HIPÓTESIS.....	18
MATERIALES Y MÉTODOS.....	18
<i>Materiales</i> .....	18
<i>Preparación de los materiales</i> .....	19
SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA.....	24
DESCRIPCIÓN.....	27
<i>Tabla craneana</i> .....	27
<i>Paladar</i> .....	41
DISCUSIÓN.....	47
Relaciones filogenéticas.....	51
Paleobiología.....	54
Bioestratigrafía.....	57
CONCLUSIONES.....	61
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	62
APÉNDICES.....	86

## ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1. Holotipo de *Pintosaurus magnidentis* (Piñeiro *et al*, 2004). FC-DPV 1181. **A.** Vista dorsal. **B.** Vista lateral. Escala 5mm.....69
- Figura 2. *Pintosaurus magnidentis* **A.** FC-DPV 2505 y **B.** FC-DPV 2506. Vista dorsal del cráneo Escala: 10 mm.....70
- Figura 3. Figura 3. Localidad. **A.** Ubicación geográfica de la zona de afloramientos de la Formación Buena Vista. Departamento de Cerro Largo, Uruguay. Modificado de Piñeiro *et al.* (2004). **B y C.** Punto de colecta de los materiales. **D.** Clastos de arcilla donde se encontró el material.....71
- Figura 4. **A B y C.** *Pintosaurus magnidentis* FC-DPV 2505. La flecha roja muestra el escalón (“step”), presente en la articulación entre maxila y premaxila. **D y E.** *Coletta seca* (GHG 228), mostrando la extensa depresión maxilar presente en este taxón. Fotografías de *Coletta seca*, cortesía de Juan Carlos Cisneros.....72
- Figura 5. Tomografía computada del cráneo de *Pintosaurus magnidentis* FC-DPV 2505. **A** Corte sagital a la altura de la base del diente. **B.** Corte en vista lateral de la maxila derecha mostrando altura de corte en **A.** **C.** Corte sagital a la altura de la zona media del diente. **D.** Corte en vista lateral de la maxila derecha mostrando altura de corte en **C** y **F** Corte sagital de la región de las cúspides. **G.** Corte en vista lateral de la maxila derecha mostrando altura de corte en **F.** Líneas rojas muestran la separación entre la dentición de la maxila derecha y de la hemimandíbula derecha, además se observa el arreglo en paralelo de los dientes. Flecha roja señalando diente maxilar sin expansión labiolingual.....73
- Figura 6. *Pintosaurus magnidentis* FC-DPV 2506. Dentición de la maxila, mostrando diente con una sola cúspide. Escala 5 mm.....74

Figura 7. <i>Pintosaurus magnidentis</i> (Piñeiro <i>et al</i> , 2004) A. FDCPV-2505 y B. FC-DPV 2506. Vista lateral derecha. Escala 10mm.....	75
Figura 8. <i>Pintosaurus magnidentis</i> FCDPV-2505 vista lateral izquierda Escala 10mm .....	76
Figura 9. Interpretación del procolofónido <i>Sauropareion anoplus</i> (Modesto <i>et al.</i> , 2001), de la Formación Katberg, Vangfontein, Sur de África. Triásico Inferior. NMQR 3556. Adaptado de McDougall, <i>et al</i> (2013) Escala 10mm .....	77
Figura 10. <i>Pintosaurus magnidentis</i> . FCDPV-2506, prefrontal (en rojo), mostrando el proceso medial bien desarrollado.....	78
Figura 11. <i>Pintosaurus magnidentis</i> A. FC-DPV 2505 y B. FC-DPV 2506. Vistas ventrales. Escala 10 mm.....	79
Figura 12. Imagen de Tomografía computada mostrando el desarrollo ventral del flanco transversal del pterigoides y ectopterigoides. FDCPV-2505. Escala 10mm.....	80
Figura 13. Comparación en el ordenamiento de los huesos que conforman el borde posterior de la tabla craneana. <b>A.</b> <i>Pintosaurus magnidentis</i> FCDPV-2505. <b>B.</b> <i>Nyctiphrutetus acudens</i> (Saila, 2010). <b>C.</b> , <i>Procolophon trigoniceps</i> (interpretación de NHMUK R4087. <b>D.</b> <i>Millereta rubidgei</i> (Gow, 1972). <b>E.</b> <i>Sauropareion anoplus</i> (Modesto & Damiani, 2007) Escala 10mm .....	81
Figura 14. Vista dorsal de A, <i>Pintosaurus magnidentis</i> FC-DPV 2505; B. <i>Procolophon trigoniceps</i> (NHMUK R4088). Escala 10mm.....	82
Figura 15. Vista lateral FC-DPV 2505. Interpretación del postorbital en el borde posteromedial de la órbita Escala 10mm .....	83
Figura 16. Tomografía computada del cráneo de <i>Pintosaurus magnidentis</i> FC-DPV 2505. <b>A</b> Corte sagital a la altura de la cúspide del diente. <b>B.</b> Corte en vista lateral de la hemimandíbula	

derecha mostrando altura de corte en A. **C.** Corte sagital a la altura de la zona media del diente. **D.** Corte en vista lateral de la hemimandíbula derecha mostrando altura de corte en C y **E** Corte sagital de la región de la base de los dientes de la hemimandíbula. **F.** Vista lateral lateral de la hemimandíbula derecha mostrando altura de corte en E. Líneas rojas muestran la separación entre la dentición de la maxila derecha y de la hemimandíbula derecha, además se observa el arreglo en paralelo de los dientes. Flecha roja indicando diente mandibular con base circular. ....84

Figura 16. Árbol de consenso. Longitud de árbol =110. Con 5000 réplicas. P=33. Otros Procolofónidos: *Eumetabolodon bathycephalus*, '*Eumetabolodon*' *dongshengensis*, *Hypsognathus fenneri*, *Kapes* spp., *Leptopleuron lacertinum*, *Neoprocolophon asiaticus*, *Pentaedrusaurus ordosianus*, *Phaanthosaurus* spp., *Phonodus dutoitorum*, *Procolophon trigoniceps*, *Sclerosaurus armatus*, *Scoloparia glyphanodon*, *Soturnia caliodon*, *Teratophon spinigenis*, *Theledectes perforatus*, *Thelephon contritus*, *Thelerpeton oppressus*, *Timanophon raridentatus* y *Tichvinskia vjatkensis*.....85

## RESUMEN

*Pintosaurus magnidentis* es el primer procolofonoideo descrito para la Formación Buena Vista; su descripción se basó en un cráneo incompleto con ambas hemimandíbulas articuladas. Sin embargo, a pesar de su magra preservación, se lograron reconocer autapomorfías e identificar características plesiomórficas de este taxón mediante análisis anatómico-comparativos y de relaciones filogenéticas que le confieren una posición basal dentro de Procolophonoidea. Es así que en estos análisis preliminares, *Pintosaurus* se posiciona hermanado a *Coletta seca* y a *Sauropareion anoplus*, y los tres a su vez como grupo hermano de Procolophonidae. Algunos autores han considerado a *Pintosaurus* como un taxón no válido ya que, en su concepto, carece de claras autapomorfías y por ende no ha sido incluido en análisis filogenéticos de sus más recientes contribuciones. De igual manera se ha cuestionado la edad Pérmico Tardío o Permo-Triásica recientemente sugerida para la Formación Buena Vista, la cual históricamente ha sido considerada como un equivalente lateral de la Formación Sanga do Cabral (Brasil) ubicada bioestratigráficamente en el Triásico por la presencia del ampliamente distribuido *Procolophon trigoniceps*. Sin embargo, la correspondencia entre ambas unidades no resulta clara al comparar sus asociaciones faunísticas. Los estudios sobre la fauna de Colonia Orozco (Formación Buena Vista), sugieren una edad Permo-Triásica o cercana al límite que marca el fin del Pérmico, ya que los grupos descritos para esta formación muestran características transitorias entre las formas Pérmicas y Triásicas. Aquí presentamos una redescipción de *Pintosaurus magnidentis* basada en un cráneo casi completo y mandíbula asociados en un excepcional estado de preservación, en donde se corroboran las autapomorfías descritas previamente para este taxón, como la presencia de un diente de mayor tamaño en la región anterior del palatino cerca de la sutura con el vómer y de un escalón entre la maxila y la premaxila. Se incluye además, una diagnosis ampliada para *Pintosaurus*,

el cual posee un cráneo triangular con ausencia de cuernos cuadratoyugales, dientes cónicos, no recurvados con bases circulares o subcirculares, un aglomerado de dientes vomerinos paracoanales sin orden aparente y con varios dentículos asociados, una hilera de dientes intervomerinos, tres dientes en la región posterior del palatino cerca de la sutura con el ectopterigoideo, ausencia o escaso desarrollo de la depresión maxilar, dentición en el pterigoideo, entre otros, todos caracteres plesiomórficos y transicionales dentro del grupo, que ubican a *Pintosaurus* en una posición basal y transitoria entre los Owenettidae y los Procolophonidae. Estos resultados revalorizan las evidencias previamente sugeridas de que las correlaciones a nivel faunístico con las formaciones Triásicas no se corresponden y que los caracteres que se manifiestan en los taxones descritos para la Formación Buena Vista podrían soportar una edad Pérmica o Permo-Triásica.

## **ABSTRACT**

*Pintosaurus magnidentis* is the first procolophonoid described for the Buena Vista Formation. The erection of this taxon was based on an incomplete skull with articulated jaws. However, despite its poor preservation, autapomorphies and plesiomorphic features were recognized and identified by anatomical-comparative studies and analyses of phylogenetic relationships that place it in a basal position within Procolophonoidea. These preliminary analyses showed *Pintosaurus* twinned to *Coletta seca* and *Sauropareion anoplus*, and the three as a sister group of Procolophonidae. Some authors have considered *Pintosaurus* as an invalid taxon since, in their concept, it lacks clear autapomorphies and therefore it has not been included in phylogenetic analyses of their most recent contributions. Similarly, the Late Permian or Permo-Triassic age recently suggested for the Buena Vista Formation has been questioned, because historically, it has been considered as a lateral equivalent of the Sanga do Cabral

Formation (Brazil), which is biostratigraphically placed in the Triassic due to the presence of the widely distributed species *Procolophon trigoniceps*. However, the correspondence between the two units is not clear comparing their faunistic associations. The studies on the Colonia Orozco fauna (Buena Vista Formation) suggest a Permo-Triassic age for this unit, or close to the limit that marks the end of the Permian. The groups described for this formation shown transitional features between the Permian and Triassic forms. Here we present a redescription of the procolophonoid *Pintosaurus magnidentis* based on an almost complete skull and associated jaws in an exceptional state of preservation, where the autapomorphies previously described for this taxon are corroborated, a larger tooth placed in the anterior region of the palatine near the suture with the vomer and the presence of a step between the maxilla and premaxilla. Also we perform an extended diagnosis for *Pintosaurus*, being characterized by a triangular skull with absence of quadratojugal horns, non-recurved conical teeth showing circular or subcircular bases, presence of a cluster of paracoanal vomerine teeth without apparent order, associated to several tinny denticles, a row of intervomerine teeth, presence of three teeth in the posterior part of the palatine near the suture with the ectopterygoid, maxillary depression absent or poorly developed, dentition in the pterygoid, among others, all these plesiomorphic and transitional characters within the group that locate *Pintosaurus* in a basal and transitory position between the Owenettidae and the Procolophonidae. These results revalue the previously suggested evidence about the lack of faunistic correspondence between the Buena Vista assemblages and the Triassic formations and that the characters that appear in the taxa described for the Buena Vista Formation could support a Permian or Permo-Triassic age.

## INTRODUCCIÓN

La extinción masiva del límite Permo-Triásico ocurrida hace 251 millones de años, es aceptada como el mayor evento conocido que afectó la biodiversidad del planeta. Datos globales indican que el 50 % de las familias desaparecieron, tanto en tierra como el mar, lo que refleja una pérdida entre el 80 y 96% de las especies (Benton *et al.*, 2004). Estos datos han sido confirmados por estudios locales y regionales de secciones marinas. Sin embargo, el registro terrestre ha sido difícil de analizar al mismo detalle porque las respuestas específicas de los grupos fósiles a los procesos de extinción han sido dispares y por ende no siempre documentadas adecuadamente en secuencias continentales, donde la ubicación del límite Permo-Triásico es discutida (ver Kitching, 1977; Ochev & Shishkin, 1989; Faccini, 1989; Golubev, 2000; Ward *et al.*, 2000; Smith & Ward, 2001; Steiner *et al.*, 2003; Ward *et al.*, 2005; Surkov *et al.*, 2005; Smith & Botha, 2005; Sennikov & Golubev, 2006; Krassilov & Karasev, 2009; Newell *et al.*, 2010; Piñeiro *et al.*, 2012, entre otros). Por ejemplo, mientras algunos clados de plantas y animales fueron afectados mínimamente por estos eventos, en otros casos, el grado de afectación observada es variable. Uno de los retos que está pendiente en este sentido, es la integración de los patrones globales de extinción a nivel terrestre y de grupos específicos, para entender como ellos contribuyeron a los procesos locales y globales (Ruta *et al.*, 2011).

El origen y radiación de los amniotas en el Carbonífero temprano marca el comienzo de la primera colonización total del espacio terrestre por parte de los vertebrados, adquiriéndose una gradual independencia del agua luego del surgimiento de la estrategia reproductiva que incluye el huevo amniota (Piñeiro *et al.*, 2012b). Esto ha sido considerado como uno de los eventos claves en la evolución de los tetrápodos (Reisz, 1997; Piñeiro *et al.*, 2012b). Los amniotas tempranos pueden ser subdivididos en tres grandes clados, los

Synapsida Osborn, 1903, que incluyen a los mamíferos, los Eureptilia Olson, 1947, que incluyen reptiles diápsidos y los Parareptilia Olson (1947), que en conjunto con los Eureptilia forman el clado Reptilia Laurenti, 1768 (Tsuji & Müller, 2009).

Los Parareptilia son un grupo diverso de reptiles que ocurrieron a partir del final del Pérmico y su biocrón se extiende hasta finales del Triásico. Dentro de este clado, considerado recientemente como anidado con los diápsidos por Laurin & Piñeiro (2017), se incluyen a los Procolophonoidea, uno de los grupos aparentemente más diversificados dentro de los Parareptiles (Tsuji & Muller, 2009; Cisneros & Ruta, 2010; Ruta *et al.*, 2011). Procolophonoidea, en su gran mayoría, incluye taxones que constituyen los únicos representantes de Parareptilia que sobrevivieron al gran evento de extinción del límite Permo-Triásico, diversificándose posteriormente en el Triásico y alcanzando distribuciones cosmopolitas (Colbert, 1946; Ivakhnenko, 1979; Reisz & Laurin, 1991; Laurin & Reisz, 1995; Lee, 1995; deBraga & Reisz, 1996; Modesto *et al.*, 2001; Reisz & Scott, 2002; Modesto *et al.*, 2003; deBraga, 2003; Piñeiro *et al.*, 2004; Tsuji & Müller, 2009; Cisneros & Ruta, 2010).

Los procolofonoideos son un grupo de pequeños y medianos lagartos (Piñeiro *et al.*, 2004, Ruta *et al.*, 2011) considerados por algunos autores como los ancestros o el taxón más cercano de las tortugas (Reisz & Laurin 1991; Laurin & Reisz, 1995; Lee, 1995; Ruta, *et al.*, 2011). Los reptiles que pertenecen a este grupo se caracterizan, entre otros atributos, por la ausencia del hueso tabular, por presentar una contribución del yugal a la emarginación ventral posterior de la mejilla, acompañada de una elevación del margen ventral de la región temporal del cráneo y por la ausencia de dentición en el borde transversal del pterigoides (Modesto & Damiani 2007; Säilä, 2008; Cisneros & Ruta, 2010). Además, los registros de algunos taxones parecen ser abundantes en los lugares donde están presentes (Kitching, 1977; Botha *et al.*, 2007; Modesto *et al.*, 2010).

Gracias a la gran cantidad de taxa descritos y a su distribución cosmopolita, estos lagartos antiguos poseen una gran significancia zoológica (Ruta *et al.*, 2011); ellos están siendo ampliamente estudiados en el contexto de los índices de supervivencia en el ámbito continental durante la extinción del límite Permo-Triásico. Los procolofonoideos son, en este aspecto, un interesante caso de estudio ya que permiten dilucidar tendencias macroevolutivas, patrones biogeográficos, transformaciones morfológicas y determinar la magnitud de los cambios morfológicos luego de este gran evento de extinción (Modesto *et al.*, 2001; Reisz & Scott, 2002; Benton *et al.*, 2004; Modesto & Damiani 2007; Ruta *et al.*, 2011). El clado de los Procolophonoidea fue propuesto por Romer (1956) para unificar a los Procolophonidae (43 especies de los cuales 5 aparecen dudosas o muy poco conocidas) y a los Owenettidae. Este último taxón, erigido por Broom (1939) (Lee, 1995; Piñeiro, 2004; Cisneros & Ruta, 2010) es conocido exclusivamente del Pérmico tardío y del Triásico temprano de Sudáfrica (Gow, 2000; Modesto *et al.*, 2002, 2003; Reisz & Scott, 2002; Cisneros *et al.*, 2004) a excepción de *Barasaurus besairei*, un owenétido del Pérmico tardío y Triásico temprano de Madagascar (Ketchum & Barrett, 2004; Piñeiro, 2004) y el owenétido más joven conocido *Candelaria barbouri* Price, 1947 del Triásico Medio de Brasil, que sugiere que este clado perduró más de lo que anteriormente se pensaba (Cisneros *et al.*, 2004). Todos los demás owenétidos se extinguieron en el término del Induano, Triásico temprano (Modesto *et al.*, 2003, Tsuji, *et al.*, 2013).

El otro clado de los Procolophonoidea está representado por los Procolophonidae, dentro de estos se reconocen dos grupos, los Procolophoninae y los Leptopleuroninae (Ivakhnenko, 1979; Modesto *et al.*, 2002, Piñeiro *et al.*, 2004, Cisneros & Ruta, 2010). Los Procolophoninae incluyen los procolofónidos de Gondwana, dentro del que se puede destacar el género *Procolophon*, del Triásico temprano de África del Sur, América del Sur y Antártica y *Tichvinskia* del Triásico temprano de Rusia (Ivakhnenko, 1979; Carroll & Lindsay, 1985).

Los Leptopleuroninae incluyen los taxa más derivados, como *Leptopleuron lacertinum* Owen, 1851, del Triásico tardío de Escocia, *Soturnia caliodon* Cisneros & Schultz, 2003 del Triásico tardío del Brasil, e *Hypsognathus fenneri* Gilmore, 1928 y *Scoloparia glyphanodon* Sues & Baird, 1998, ambos del Triásico de Norteamérica (Sues *et al.*, 2000; Modesto *et al.*, 2002; Cisneros & Schultz, 2003; deBraga, 2003, Piñeiro *et al.*, 2004; Cisneros, 2008a; Säilä, 2010a).

Los análisis filogenéticos que incluyen a los Procolophonoidea, muestran la potencial existencia de un grupo intermedio que se encuentra hermanado a todos los Procolophonidae, pero que caen en una posición más derivada que los Owenettidae. Este grupo está representado por taxones basales dentro de Procolophonoidea como *Coletta seca* y *Sauropareion anoplus* (Modesto *et al.*, 2001; Modesto *et al.*, 2002) y los dos a su vez son taxones hermanos de un clado que incluye a todos los Procolophonidae (Piñeiro *et al.*, 2004; Cisneros, 2008). No obstante, esa parafilia podría significar una debilidad en torno a la sustentabilidad de los Parareptilia como un taxón monofilético (ver Laurin & Piñeiro, 2017), aspecto que será indagado en un próximo trabajo.

*Pintosaurus magnidentis* Piñeiro *et al.* (2004) es el primer y hasta ahora único procolofonoideo descrito para el Uruguay, proviene de la Formación Buena Vista (Pérmico-Triásico), aflorante en el departamento de Cerro Largo. La descripción original de este taxón se basó en un cráneo con parte de los huesos de la bóveda craneana, la región palatal y ambas ramas mandibulares íntimamente asociadas (Piñeiro *et al.*, 2004).

*Pintosaurus* es un pequeño reptil distinguido por un contacto entre la premaxila y maxila casi recto y que forma un escalón bien definido, donde la superficie lateral de la premaxila está levemente rebajada en relación con la superficie lateral de la maxila. Además, *Pintosaurus* posee la premaxila con un proceso dorsal expandido posteriormente; la maxila dorsoventralmente poco expandida, carente de proceso premaxilar y de la depresión lateral de la maxila y por la presencia de un diente palatino que diverge de los demás por su gran tamaño,

posicionado cerca de la sutura entre el vómer y el palatino. Según Piñeiro *et al.* (2004), *Pintosaurus* se distingue de los owenétidos por la presencia de dos líneas de dientes paracoanales y de los procolofónidos por poseer dientes marginales con base circular y coronas cónicas y puntiagudas, no curvadas y por la ausencia de dientes expandidos labiolingualmente, siendo estos caracteres plesiomórficos para Procolophonoidea. Los primeros análisis filogenéticos de *Pintosaurus* (Piñeiro *et al.*, 2004), lo ubican ocupando una posición basal dentro de los Procolophonoidea, hermanado con *Coletta* y *Sauropareion* en el grupo parafilético intermedio que se forma entre los owenétidos y los procolofónidos, respaldando la hipótesis biogeográfica del origen Gondwánico del grupo propuesta por Modesto *et al.* (2002). Esto se refleja en la presencia de caracteres morfológicos transicionales en *Pintosaurus*, probablemente adquiridos de los miembros más primitivos del grupo, teniendo además en cuenta la edad Pérmico tardío o Permo-Triásico de los sedimentos de la Formación Buena Vista (Piñeiro *et al.*, 2004).

La Formación Buena Vista es considerada como un equivalente lateral de la Formación Sanga do Cabral de Rio Grande do Sul, Brasil (Bossi & Navarro, 1991). Sin embargo, estudios sobre la composición faunística de Buena Vista sugieren una edad Permo-Triásica o cercana al límite que marca el fin del Pérmico (Piñeiro & Ubilla, 2003; Piñeiro *et al.*, 2003; Piñeiro, 2004; Piñeiro *et al.*, 2007a; Piñeiro *et al.*, 2007a, b,c ; Piñeiro *et al.*, 2014), mientras que a la Formación Sanga do Cabral se la ubica en el Triásico temprano (Días-da-Silva *et al.*, 2007). La fauna de tetrápodos de Buena Vista y en particular la descripción de vértebras de sinápsidos varanópodos son muestra de una afinidad pérmica de los sedimentos de esta formación (Piñeiro *et al.*, 2003). Algunos autores como Días-Da-Silva *et al.* (2006) han cuestionado la asignación de estas vértebras a “Pelicosauria”, ya que ellos consideran que poseen características de diápsidos y llegan a la conclusión de que no hay evidencias para asignar una edad Pérmica a la Formación Buena Vista, sino una Triásica inferior equivalente a las unidades triásicas del

Brasil. Sin embargo, Días-Da-Silva *et al* (2006), no proporcionan un análisis anatómico-comparativo para fundamentar su crítica y actualmente, la presencia de sinápsidos basales no es el único argumento que apoya una edad dentro del Pérmico para la Formación Buena Vista o dentro del pasaje hacia el Triásico (ver Piñeiro *et al.*, 2007a,b,c; Piñeiro *et al.*, 2012a; Ezcurra *et al.*, 2015). Es así que la correspondencia temporal entre Sanga do Cabral y Buena Vista no resulta clara al comparar la composición faunística de las dos unidades.

Los trabajos que se vienen realizando en la Formación Buena Vista sugieren que los tetrápodos reportados (temnospóndilos, arcosauromorfos, pelicosaurios y procolofónidos) muestran afinidades pérmicas y caracteres transicionales dentro de sus grupos (Piñeiro *et al.*, 2004; Cisneros, 2008a,b,c; Piñeiro *et al.*, 2012a; Piñeiro *et al.*, 2014). No obstante, la edad de la Formación Buena Vista sigue siendo controversial y amerita estudios más profundos que incluyan correlaciones con otras secuencias Permo-Triásicas bien conocidas de Gondwana y Pangea, como lo son las sudafricanas y las rusas (Piñeiro *et al.*, 2004; Piñeiro *et al.*, 2012a, Ezcurra *et al.*, 2015).

Si el límite Permo-Triásico (LPT) se encuentra representado en la Formación Buena Vista, sería un avance importante en el desarrollo de estudios sobre el evento de extinción Permo-Triásica porque podría representar el tercer sistema continental que resguarda los procesos de extinción y recuperación de tetrápodos después del LPT (*sensu* Botha & Smith, 2006) (Piñeiro, 2004; Modesto & Botha, 2010b; Piñeiro *et al.*, 2012a).

En este contexto y basado en nuevos materiales colectados en la Formación Buena Vista, se realizará una redescipción del procolofonoideo *Pintosaurus magnidentis*. Los materiales fueron colectados en depósitos con intraconglomerados con grandes clastos de arcilla, de manera que esta característica ha favorecido su alto grado de preservación.

La descripción completa y detallada de *Owenetta kitchingorum* por Reisz & Scott, 2002, así como también las redescipciones de *Coletta seca* Gow, 2000, reevaluado por

Modesto *et al.*, 2002 y de *Sauropareion anoplus* Modesto *et al.*, 2001 reevaluado por Modesto & Damiani, 2007, han sido un aporte invaluable para el análisis de la evolución de los procolofónidos, específicamente para *Coletta* y *Sauropareion*, taxones que podrían ser filogenéticamente muy cercanos a *Pintosaurus* (Cisneros, 2008c; Cisneros & Ruta, 2010).

Los nuevos restos hallados constituyen un material mucho más completo y mejor preservado que el holotipo de la especie *Pintosaurus magnidentis*. Ellos permitirán realizar una reevaluación de la anatomía craneana de *Pintosaurus*, en orden de calibrar mejor su posición filogenética dentro de los Procolophonoidea, así como también realizar inferencias bioestratigráficas y paleobiogeográficas basadas en los resultados de los análisis filogenéticos.

## **OBJETIVO GENERAL**

Hacer una reevaluación anatómica y taxonómica de la especie *Pintosaurus magnidentis* Piñeiro *et al.* (2004), basada fundamentalmente en restos craneanos.

## **OBJETIVOS ESPECÍFICOS**

- a) Determinar preliminarmente las afinidades filogenéticas de esta especie.
- b) Establecer relaciones bioestratigráficas entre las unidades uruguayas y otras sucesiones Pérmicas y Permo-Triásicas de Gondwana y Pangea en base a los restos de procolofonoideos hallados.
- c) Establecer hipótesis paleobiogeográficas, las cuales estarán sustentadas por los resultados obtenidos en los análisis cladísticos de los grupos presentes en las unidades de estudio.

## **HIPÓTESIS.**

*Pintosaurus magnidentis* ocupa una posición basal dentro de los Procolophonidae, mostrando caracteres primitivos respecto de taxones filogenéticamente cercanos como *Coletta seca* y

*Sauropareion anoplus*, respaldando la hipótesis biogeográfica del origen Gondwánico de los Procolophonoidea y una edad Permo-Triásica o cercana al límite que marca el fin del Pérmico, para la Formación Buena Vista.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Materiales:

El espécimen en estudio (FC-DPV 2505), consiste en un cráneo completo y mandíbulas en íntima asociación, junto a gran parte del postcráneo. Tanto el cráneo como el postcráneo se encuentran embebidos en una matriz de clastos de arcilla y areniscas rojas.

Todos los materiales objeto de estudio fueron colectados por la Dra. Graciela Piñeiro, las muestras analizadas provienen de los intraconglomerados de la Formación Buena Vista, Cerro Largo, Uruguay y todas ellas pertenecen a la colección del Departamento de Paleontología de Vertebrados de la Facultad de Ciencias de la Universidad de la República (FC-DPV), bajo los siguientes números de catálogo, 2505, 2506 y el holotipo de *Pintosaurus magnidentis* FCDPV-1181. Asimismo, se usaron como materiales de referencia, especímenes provenientes de las siguientes instituciones: Museo de Ciencias Naturales (Fundación Zoobotánica de Rio Grande del Sur) y del Museo Nacional de Historia Natural de Paris, Francia (ver cuadro siguiente para mayores detalles).

<i>Procolophon pricei</i>	UFRGS PV 231T, Holotipo.
<i>Procolophon brasiliensis</i>	MCN PV 1904, Holotipo.
<i>Procolophon trigoniceps</i>	NHMUK R4087 (fotografía).
<i>Procolophon trigoniceps</i>	NHMUK R4088 (fotografía).
<i>Lasasaurus beltenae</i>	MNHN.F.MAE 3039. Holotipo.

La redescrición de *Pintosaurus magnidentis* está basada en el espécimen FC-DPV 2505 que posee un buen estado de preservación, consiste en un cráneo casi completo incluyendo el occiput, este último paradójicamente, está mal conservado y es poco informativo. Los arcos mandibulares están preservados en íntima asociación con el cráneo y parte del postcráneo, bien preservado, puede ser también observado asociado a ese complejo. Otro espécimen, FCDPV-2506, el cual también fue evaluado para este estudio, es un cráneo parcialmente preservado con las ramas mandibulares unidas al cráneo, aunque bastante deterioradas. Para este trabajo nos enfocaremos en el estudio de materiales craneanos, mientras que el postcráneo será objeto de estudio en una siguiente contribución.

### **Preparación de los materiales:**

Las muestras fueron preparadas mecánica y químicamente mediante la utilización de rotores (fresadora), agujas y químicos antioxidantes. Toda la región palatal se encontraba embebida en la matriz de arcilla y arenisca, el trabajo de remoción mayor se efectuó con la fresadora, luego para una limpieza con mayor detalle y de manera de evitar dañar el material, se procedió a remover la matriz utilizando agujas y ácido fosfórico  $H_3PO_4$ , al 20%. Los clastos que forman la matriz están unidos por óxidos, lo que permite que el producto químico actúe sobre ella y no sobre el fósil que posee una composición distinta. Finalmente, el fósil fue estabilizado con el polímero Butvar (B-76) diluido en acetona.

Si bien se ha realizado una extensiva preparación mecánica del material, se decidió someterlo también a un estudio bajo metodologías digitales y de tomografía computada, el

cual, sin duda, complementó la información anatómica y favoreció la interpretación de las estructuras presentes.

### ***Tafonomía y preparación***

Un detalle de importancia es la naturaleza de las suturas entre algunos huesos del cráneo, específicamente para ciertas articulaciones que estaremos nombrando durante la descripción del mismo. Esta particularidad tiene relevancia en cuanto a una evaluación de la tafonomía de estos reptiles y de los pasos que resultan imprescindibles para lograr una buena preparación de los fósiles.

No solamente en *Pintosaurus* sino también en los demás fósiles colectados en la Formación Buena Vista, se observa que durante la preparación de los materiales o de la extracción *in situ* del material fósil, la capa más externa de la cortical del hueso, permanece en la roca (entiéndase en el molde que deja el hueso en la roca matriz luego de ser colectado). Esta ligera capa del color del material, se descarta porque resulta imposible preservarla y/o prepararla. Los materiales fósiles que son encontrados en esta formación son muy frágiles y su preparación debe ser extremadamente cuidadosa para evitar el barrido de estructuras de importancia taxonómica. Un ejemplo claro son los dientes palatales, los cuales muchas veces no pueden describirse adecuadamente como consecuencia de una preparación defectuosa. Este inconveniente, sumado a la forma en que los huesos se desprenden de la matriz, la mayoría de las veces por meteorización reciente, altera la morfología de algunos de ellos y así mismo enmascara ciertos caracteres importantes para establecer las comparaciones morfológico-comparativas que serán cruciales para los análisis filogenéticos. Por tanto, es menester que esta problemática sea tenida en cuenta cuando se estudian las convergencias y diferencias anatómicas entre los taxones.

### ***Factor intraconglomerado***

Otro factor tafonómico a tener en cuenta y que ha sido evaluado previamente para esta unidad (Piñeiro, 2004; Piñeiro et al., 2012a) es el factor intraconglomerado que sugiere la presencia de eventos de alta energía y time averaging, ligados a episodios de alta pluviosidad que pueden haber provocado aumentos bruscos de los caudales del/los ríos que depositaron la Formación Buena Vista, y el retrabajamiento de niveles arcillosos infrayacentes y la incorporación de restos fósiles que estaban ya incluidos en capas de arcilla de mayor antigüedad (Piñeiro, 2004).

### ***Fotografiado y estudios de Tomografía Computarizada***

Posteriormente a su preparación, FC-DPV 2505 fue fotografiado con una cámara Nikon Coolpix P530 y esas fotografías fueron procesadas con Adobe Photoshop CS6, mediante el cual se dibujaron los contornos y límites de los huesos y los caracteres resaltantes en las vistas dorsal, ventral y lateral del cráneo.

Además, se realizaron fotografías detalladas bajo la lupa utilizando Lumen Era Infinity 1, y el software Infinity Analyze, con el fin de lograr un mayor detalle de las zonas de difícil interpretación.

No se pudo llegar a despejar completamente ciertas áreas muy delicadas del material debido a la fragilidad del mismo y a la íntima articulación entre cráneo y mandíbulas. Esta condición de preservación entorpece la correcta visualización y análisis de la dentición marginal y palatal, así como también de ciertos accidentes de la región postero-lateral del cráneo. Por tanto, para solucionar esta dificultad, se realizaron 3 tomografías a fin de tener mayor información sobre la morfología de la superficie oclusal y la forma de los dientes. Estos estudios fueron posibles gracias a la gentileza de los responsables de las clínicas de Odontoradiología Uruguay, del área de Radiología del Hospital de Clínicas y también de la

Facultad de Odontología de la Universidad de la República. Únicamente logramos obtener buenos resultados de los escaneos realizados en el tomógrafo de la Facultad de Odontología, dada la naturaleza compacta de la matriz y el poco alcance de algunos de los equipos. Para los escaneos se utilizaron varios parámetros y se realizaron 6 sesiones, para análisis con diferentes parámetros.

Los parámetros establecidos donde se logró la mayor nitidez y diferenciación entre la matriz y el fósil, fueron de 60 KV 6,3 mA con un tamaño de voxel de 0,09 mm. Posteriormente se exportaron los archivos como DICOM, se visualizaron en CS 3D *imaging* y se procesaron en el software 3D *slicer*, donde se logró observar la morfología oclusal y dentaria de la muestra.

#### ***Análisis filogenéticos.***

En orden de probar la hipótesis de que *Pintosaurus magnidentis* (Piñeiro *et al.*, 2004) ocupa una posición basal dentro de los Procolophonidae, mostrando caracteres primitivos respecto de taxones posiblemente cercanos desde el punto de vista filogenético, como *Coletta seca* y *Sauropareion anoplus*, modificamos algunos caracteres y adicionamos otros a la matriz de Cisneros (2008a) solamente tomando en cuenta los caracteres del cráneo (41 caracteres), sin incluir los 16 restantes, correspondientes al postcráneo (Apéndices I y II). *Nyctiphruretus acudens* se seleccionó para formar el grupo externo, al igual que en otros estudios que incluían una evaluación previa de las afinidades de *Pintosaurus magnidentis*, sugiriendo que es un taxón basal entre los procolofonoideos. Se logró codificar a *Pintosaurus* en 31 de los 41 caracteres evaluados.

Se realizaron algunos cambios en la matriz filogenética propuesta por Cisneros (2008a) que incluyen la modificación de algunos estados de los caracteres seleccionados por

este autor para *Coletta seca*: Carácter (0), proceso subnarial premaxilar de la maxila codificado como “0” presente; Carácter (1), narina externa ubicada posteriormente o al nivel del primer diente de la maxila codificado como “0”; Carácter (10), postfrontal contactando el frontal, parietal y postorbital se cambió a “0”; Carácter (24), relación del hueso articular con la dentición marginal y el carácter (37), dentición del pterigoides, se codificaron como indeterminados (“?”). Estas modificaciones se basaron en el trabajo de Modesto *et al.*, (2010), en el cual se incluye una actualización de las características de la especie *Coletta seca*. Además, adicionamos a *Kitchingnathus untabeni* (Cisneros, 2008b) y para *Sauropareion anoplus* se codificó el carácter (6), prefrontal con proceso medial en el borde interno, como polimórfico (“0&1”), ya que el holotipo está dañado en esta región y es mejor basarse en un mejor espécimen en el que se observa dicho proceso (fotografía de MacDougall *et al.* (2013) del ejemplar NMQR 3556) (ver fig.9).

El análisis de la matriz fue desarrollado en el programa TNT (Goboloff *et al.*, 2003), utilizando el algoritmo de Enumeración implícita y Regla de colapso 1 (minimum length = 0), y al igual que en Cisneros (2008b), fueron ordenados algunos caracteres (0, 7, 17, 25, 30, 31), todos con pesos iguales.

### ***Abreviaturas anatómicas***

angular (**an**), cuadrado (**c**), coana (**coa**), dentario (**d**), depresión maxilar (**dm**), diente magno (**dmag**), ectopterigoides (**ec**), frontal (**f**), yugal (**j**), lacrimal (**la**), maxila (**m**), foramen maxilar (**mf**), nasal (**n**), flanco occipital del parietal (**ofpa**), parietal (**p**), palatino (**pal**), postfrontal (**pf**), foramen pineal (**pfo**), premaxilla (**pm**), posparietal (**pp**), proótico (**pr**), prearticular (**pra**), prefrontal (**prf**), pterigoides (**pt**), cuadratoyugal (**qj**), supraangular (**sa**), hueso supranumerario (**sb**), foramen suborbital (**sof**), esplénico (**sp**), escamoso (**sq**), supratemporal (**st**) y tabular (**t**).

## SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

PARAREPTILIA Olson, 1947

PROCOLOPHONIA Seeley, 1888

PROCOLOPHONOIDEA Romer, 1956

PROCOLOPHONIDAE Cope, 1889

*Pintosaurus magnidentis* Piñeiro, Rojas & Ubilla, 2004

**FC-DPV 1181 Holotipo (Fig. 1 A y B):** Cráneo parcialmente preservado y ambas ramas mandibulares en íntima asociación.

### *Materiales Referidos*

**FC-DPV 2505 (Fig. 2A):** Cráneo casi completamente preservado y ambas ramas mandibulares en íntima oclusión. El cráneo posee forma triangular, midiendo veintiocho milímetros de largo por veintitrés milímetros en la zona más ancha, ubicada en la región posterior a la órbita. La longitud máxima de la órbita es doce milímetros. Muestra un desgaste importante en los huesos de la tabla que dificulta el establecimiento de límites de ciertas estructuras. La región palatal está bien preservada, en la cual se puede observar el comportamiento de los huesos que la conforman y la dentición. Las estructuras de la región occipital y ótica están poco preservadas y se encuentran en la matriz de arenisca, desasociados del cráneo.

**FC-DPV 2506 (Fig. 2B):** Cráneo con parte de la tabla y región palatal muy degradada, afectando también a la dentición, rama mandibular derecha asociada en íntima oclusión mostrando bastante desgaste. El cráneo mantiene la forma triangular, pareciendo ser de menor tamaño que FC-DPV 2505, con veintisiete milímetros de largo por veinte de ancho, sin embargo, se observa una deformación en la parte anterior del cráneo donde se puede observar un rostro achatado y sobre el lateral derecho de la muestra alterando la forma general del cráneo y reduciendo el largo y ancho de la misma. Las órbitas sin embargo, en FC-DPV 2506 resultan ser un poco más largas, con doce milímetros con nueve décimos (12,9 mm). A pesar de la magra preservación de algunas áreas, tanto la morfología como la disposición de los huesos y asimismo la dentición, muestran el mismo patrón que en FC-DPV 2505.

**Localidad y Horizonte:** Localidad cercana a Colonia Orozco, ubicada en el km. 13 de la Ruta Nacional N° 7, que une la Ciudad de Melo con Paso Centurión, Cerro Largo, Uruguay (Fig. 3). Esta localidad parece comparable con el punto dos (P2) de Colonia Orozco por presentar una importante predominancia de las litologías arcillosas. En caso de confirmarse esta correlación se podría sugerir que *Pintosaurus* es un táxon ampliamente distribuido en la unidad y que se encuentra en todos los niveles de intraconglomerados, indicando posiblemente que la Formación Buena Vista se retrabaja a sí misma.

**Diagnosis ampliada: FC-DPV 2505.** Cráneo triangular con ausencia de cuernos cuadratoyugales; dientes cónicos, no recurvados y con bases circulares; presencia de dientes vomerianos paracoanales sin un orden aparente, un aglomerado de dientes intervomerianos; un diente magno en la porción anterior del palatino y un conjunto de tres dientes adicionales en la parte posterior de este hueso, cerca de la articulación con el ectopterigoideo; presencia de escalón entre la maxila y premaxila; dentición en el pterigoideo acompañando la aguzada

vacuidad interpterigoidea; ausencia o poco desarrollo de la depresión maxilar; presencia de una emarginación ventral temporal bien desarrollada.

**Comparación con el holotipo (FC-DPV 1181) (Fig. 1 A y B):**

El espécimen en estudio fue identificado como *Pintosaurus* ya que se distinguen ambas autapomorfías descritas por Piñeiro *et al*, (2004) la presencia de un diente de mayor tamaño en la región anterior del palatino, cerca de la sutura con el vómer y un escalón entre premaxila y maxila. En la vista dorsal de FC-DPV 2505 se logra reconocer una ligera discontinuidad en el contacto premaxila-maxila, no obstante, no es tan marcado como en el holotipo. Esto quizás es debido a que los procesos subnariales de la premaxila y su articulación con la maxila no se encuentran preservados en su totalidad (ver Fig. 4). Por otro lado, en el holotipo se describió un único diente para el palatino, mientras que en FC-DPV 2505 se observa una hilera de tres dientes adicionales cerca de la articulación con el ectopterigoideo.

Otra característica que FC-DPV 2505 comparte con el holotipo es la forma cónica y no recurvada de los dientes de la maxila, en los que se observa una reducción gradual de tamaño entre el primero y el último. Ambos especímenes presentan la misma cantidad de dientes maxilares. Sin embargo, en FC-DPV 2505 se observa un espacio vacío en el segmento anterior de la maxila, cerca de la articulación con la premaxila, donde podría ubicarse otro diente. Otro carácter compartido con el holotipo podría ser la ausencia de depresión maxilar, o un escaso desarrollo de la misma. Esta condición está presente en la mayoría de los procolofonoideos, pero ausente en los miembros más basales como *Nyctiphruretus acudens* y *Owenetta* (Cisneros, 2008a)

Existen algunas diferencias con el holotipo atribuidas probablemente a la variación individual dentro de la especie, a variaciones ontogenéticas y al estado de preservación de los especímenes. Ese es el caso de la ubicación del foramen maxilar antero-lateral y del foramen

supralabial, los cuales se encuentran un poco desplazados posteriormente, en comparación con el holotipo. El foramen antero-lateral está ubicado sobre el espacio formado entre el segundo y tercer diente y el foramen supralabial se ubica sobre el séptimo. Mientras tanto en el holotipo, la ubicación de los forámenes se muestra un poco desplazada hacia la parte anterior, ubicándose el foramen antero-lateral de la maxila sobre el tercer diente y el foramen supralabial sobre el octavo diente. Este desplazamiento podría atribuirse a un factor ontogenético.

## DESCRIPCIÓN

### **Tabla Craneana (FC-DPV 2505) (Fig. 2A):**

#### ***Premaxila***

Debido al desgaste de la porción anterodorsal del hocico, los premaxilares no están completamente preservados. No obstante, se logra observar dos dientes premaxilares posteriores bastante desgastados antes de la articulación con la maxila. Además, la premaxila parece expandirse postero-dorsalmente de manera similar a lo que ocurre en *Coletta seca* y otros procolofonoideos basales, pero el desgaste de la zona no permite asegurarlo con certeza.

#### ***Maxila***

La maxila es muy similar a la descrita para el holotipo FC-DPV 1181, con un contorno semejante al observado en la maxila de *Coletta seca* (Modesto *et al*, 2002), de *Sauropareion anoplus* (Modesto *et al*, 2001, Modesto & Damiani, 2007) y de los owenétidos (Broom, 1939; Reisz & Scott, 2002), presentando un proceso anterodorsal menos extendido que en estos últimos y en donde el proceso posterior llega a contribuir con la fenestra orbitotemporal. En

vista dorsal y en la base de la órbita se observa como el yugal articula con el lacrimal internamente a este proceso de la maxila. En vista lateral la maxila se extiende postero-ventralmente externamente al yugal, más allá de su articulación con el lacrimal hasta alcanzar la mitad de la órbita, como se observa en *Coletta*, *Sauropareion* y en *Kapes majmesculae* (Novikov & Sues, 2004). En el punto más alto del proceso anterodorsal y hacia su porción anterior, la maxila comienza a descender gradualmente en dirección a la articulación con la premaxila.

Al igual que en el holotipo, no se observa la “depresión maxilar” (*sensu* Carroll & Lindsay, 1985), presente en *Coletta*, *Sauropareion* y en otros procolofónidos. La ausencia de la fosa anterodorsal de la maxila es una plesiomorfía compartida entre *Pintosaurus*, *Nyctiphruretus acudens* y los owenétidos (Piñero *et al.*, 2004). En *Pintosaurus*, sin embargo, en una vista general del hocico se observa una compresión del mismo formada por la maxila y el nasal, pero la maxila no muestra una excavación prominente y conspicua como en los demás taxones donde ha sido descrita (Fig. 4).

Debido al desgaste y a la pobre preservación de la premaxila no se observa claramente la presencia de un proceso subnarial, sin embargo, la maxila en su borde anterior muestra una superficie de articulación casi recta como ha sido descrita para el holotipo, ocurriendo justo en la zona donde se forma el escalón propuesto como autapomorfía para *Pintosaurus* (Piñeiro *et al.*, 2004) (Fig. 4).

Dorsalmente al espacio formado entre el segundo y tercer diente se ubica el foramen maxilar antero-lateral, presente en la mayoría de los Parareptiles (Laurin & Reisz, 1995; DeBraga & Reisz, 1996) y posteriormente sobre el séptimo diente se muestra un segundo y más pequeño foramen supralabial. Al igual que en el holotipo se observan 9 dientes maxilares, los cuales son cónicos y puntiagudos, similares a los que muestran *Coletta*, *Sauropareion* y

los taxones rusos *Kapes* (Novikov & Sues, 2004) y *Tichvinskia* (Ivachnenko, 1973). En FC-DPV 2505, se observa un espacio sin dientes en el segmento anterior de la maxila, cerca de la articulación con la premaxila, que podría albergar el primer diente maxilar para completar un total de 10.

Los dientes de FC-DPV 2505 no son recurvados y la mayoría de ellos poseen alturas similares a excepción del primero y el último que son más pequeños; el mismo patrón que se observa en el holotipo de *Pintosaurus magnidentis*. Contrariamente a lo observado por Cisneros (2008) quien describe bases labio-lingualmente expandidas para *Pintosaurus magnidentis*, los dientes de este taxón poseen bases circulares (Fig. 5) tal como se observa en FC-DPV 1181, 2506 (ver fig. 6) y todos los especímenes disponibles que pueden asignarse a esta especie. Los dientes de la maxila están anclados a la maxila por una unión de hueso esponjoso, como muestra el holotipo y *Sauropareion*, lo que es consistente con la implantación prototecodonta sugerida para los Procolophonoidea (Small, 1997; Piñero *et al*, 2004).

La forma de la maxila es un carácter importante dentro del grupo, pero pueden presentarse características tafonómicas o ligadas a la preparación que pueden alterar la forma en cómo la vemos en referencia a su morfología original. Como regla general y como ha sido mencionado anteriormente, debido a la fragilidad de los huesos y su comportamiento durante la preparación, así como también por las características tafonómicas de la Formación Buena Vista, existe un cierto grado de perturbación en algunos huesos que se presta a interpretaciones diferentes sobre su morfología. Específicamente, entre la maxila y el lacrimal se observa cómo el tamaño y la forma de estos huesos pueden ser mal interpretados debido a una fractura durante la preparación por la cual una parte de la maxila fue alterada (e.g. su capa más externa fue dañada). Este inconveniente, dejaba entrever que existía una depresión a modo de muesca en el borde dorsal de la maxila, producida artificialmente durante la preparación. El hueso que

se observaba debajo y que llenaba el espacio de la muesca era en realidad el lacrimal, y la maxila presenta una articulación montante respecto del lacrimal. Entonces, el lacrimal ganaba espacio y aparentaba ser de mayor tamaño respecto de lo que se observa en otros taxones donde la maxila no había sido dañada.

### *Nasal*

Los nasales se encuentran sobre los bordes dorsales de las narinas externas, sobre estos mismos bordes y en conjunto con la maxila se forma una ligera compresión del hocico, que involucra tanto al nasal como la maxila sin llegar a observarse la "depresión maxilar" sobre la maxila (ver Fig. 4A y 4B). En *Procolophon* (Carroll & Lindsay, 1985) y *Tichvinskia* (Ivachnenko, 1979) la depresión maxilar en su totalidad se forma en la maxila, sin contribución del nasal (Modesto et al, 2002).

Debido al desgaste de la porción anterior del cráneo no puede observarse la parte anterior del nasal y cómo articula el proceso posterodorsal de la premaxila. En su porción posterior, el nasal se articula con el frontal, prefrontal y gracias a una aguda prolongación lateral también lo hace con el lacrimal, mostrando el mismo arreglo que se observa en *Owenetta rubigdei* (Reisz & Scott, 2002), *Owenetta kitchingorum* (Reisz & Laurin, 1991: Reisz & Scott, 2002), *Coletta seca* (Modesto et al, 2002), *Sauropareion anoplus* (Modesto et al 2001, Modesto & Damiani, 2007), *Procolophon* (Carroll & Lindsay, 1985), *Kapes* (Novikov & Sues, 2004) y *Tichvinskia* (Ivachnenko, 1973). En su borde lateral se articula con el proceso anterodorsal de la maxila.

El cráneo de *Pintosaurus* es comprimido dorso-ventralmente, similar al cráneo de los owenétidos, uno de los huesos que contribuye a esta condición es el nasal que muestra tener un menor grado de exposición lateral comparado con *Coletta*, *Sauropareion* y *Procolophon*.

### ***Lacrima***

Ambos lacrimales se encuentran preservados, sin embargo, en el lacrima derecho no son claros los límites y suturas. En el lado izquierdo, no obstante, se observa claramente su morfología y su relación con los huesos circundantes (Figs. 7 y 8).

La forma del lacrima de *Pintosaurus* se asemeja a lo que se observa en los owenétidos, *Saurodectes rogersorum* (Modesto *et al*, 2003) *Barasaurus besairiei*, *Owenetta rubidge*, *Owenetta kitchingorum*, (Reisz & Scott, 2002) *Candelaria barbouri* (Cisneros *et al*, 2004) y al igual que en *Coletta seca* (Modesto *et al*, 2002), es un hueso grande que ocupa la mitad lateral de la órbita.

### ***Frontal***

Los frontales se encuentran dominando la región interorbital, en su porción anterior se proyectan un poco por delante del límite anterior de la órbita para llegar a articularse con los nasales y antero lateralmente con los prefrontales. El proceso posterior del prefrontal y el postfrontal tienden a encontrarse uno con el otro, sin embargo, el frontal contribuye con parte del borde de la órbita.

En su parte posterior los frontales desarrollan procesos posterolaterales que acompañan al postfrontal hasta un poco más allá de la mitad de este hueso. Estos procesos son muy similares a los que muestra *Owenetta kitchingorum* (Reisz & Scott, 2002) y *Saurodectes rogersorum* (Modesto *et al*, 2003). En *Procolophon* se desarrollan los mismos procesos, pero estos no alcanzan el borde posterior del postfrontal. En *Coletta* y *Sauropareion* estos procesos no son tan desarrollados posteriormente. Con respecto al foramen pineal, en *Pintosaurus* los

procesos posterolaterales del frontal alcanzan a sobrepasar el borde anterior del orificio pineal, extendiéndose casi hasta la parte media del mismo, similar a lo que se observa en *Procolophon* y *Saurodectes*.

Existe una particularidad en la región anterior del frontal derecho, se observan suturas en su porción anterior, delimitando una posible fractura o un posible hueso supernumerario (Fig. 2).

### ***Prefrontal***

El prefrontal forma el borde anteromedial de la abertura orbitotemporal, tiene un proceso posterodorsal que se extiende hacia el postfrontal pero no llega a alcanzarlo (Fig. 2B). El borde medial de este hueso no es completamente recto, como ha sido descrito para *Coletta*, y ha sido ilustrado en la descripción del cráneo de *Sauropareion anoplus* (Modesto *et al.*, 2001). A diferencia de lo que se muestra en la interpretación del cráneo de *Owenetta kitchingorum* realizada por Reisz & Scott (2002), donde ambos prefrontales se unen en la línea media del cráneo y separan los nasales de los frontales, en *Pintosaurus* existe un proceso medial que se desarrolla en dirección al prefrontal opuesto, pero no logra alcanzarlo, permitiendo que se mantenga la articulación fronto-nasal (Fig. 2). Esta configuración de *Owenetta kitchingorum* está también presente en *Candelaria barbouri* de acuerdo con la reevaluación de Cisneros *et al.* (2004).

Este proceso medial del prefrontal que no llega a unirse en la línea media con el del hueso opuesto, fue un carácter evaluado en los análisis filogenéticos realizados por Cisneros (2008a), quien observó la condición en *Anomoidon*, *Kapes*, *Eumetabolodon dongshengensis* y *Theledectes perforatus*. Sin embargo, Cisneros (2008a) no incluye este estado de carácter para *Sauropareion* dado que este no fue considerado en la descripción de este taxón por Modesto & Damiani (2007). En *Pintosaurus*, este proceso medial del prefrontal es similar al

que muestra el cráneo de *Sauropareion anoplus* descrito por McDougall *et al.* (2013) (ver figs. 9 y 10).

En el ejemplar FC-DPV 2505 no se logra observar tan claramente las suturas del prefrontal, sin embargo, en FC-DPV 2506, se muestra claramente el proceso medial que alcanza la mitad del hueso frontal, dejando solamente la otra mitad para que se articule con el nasal.

Una de las características que muestra el prefrontal de *Pintosaurus* es la carencia de la espuela medial ventral descrita para aquellos procolofónidos que preservan esta región (Modesto *et al.*, 2002). Sin embargo, el borde interno y anterior de la órbita se encuentra cubierto de matriz lo que impide observar si dicha espuela se manifiesta internamente por detrás del lacrimal.

### ***Postfrontal***

Los postfrontales son estructuras en forma de espuelas que se encuentran formando el borde posterodorsal de la órbita, acompañando a los procesos posterolaterales del frontal y llegando a articularse en su parte posterior con los postorbitales.

El contacto entre el postfrontal y postorbital es una configuración normal de los amniotas, formando parte del anillo circumborbital y excluyendo al parietal de la órbita. Sin embargo, en los Procolophonidae se observa cómo el parietal muestra un ensanchamiento lateral que llega a formar parte del borde posterodorsal de la órbita. Solamente *Coletta seca* muestra un ligero contacto entre el postfrontal y el postorbital (Modesto *et al.*, 2002). Esta condición del parietal formando parte del anillo circunorbital ha sido considerada monofilética para los procolofónidos (Lee, 1995).

En *Pintosaurus*, el postfrontal está en su posición anatómica correcta y articula con el postorbital y no llega a articularse con el supratemporal, característica exclusiva de los owenétidos (Reisz & Scott, 2002). El postfrontal articulándose con los postorbitales es una característica compartida con los owenétidos, *Nyctiphruretus* (Carrol & Lindsay, 1985) y con *Coletta* donde los autores infieren que existe un contacto reducido entre el postfrontal y el postorbital, a pesar de que esta región no está muy bien preservada (Modesto *et al*, 2002).

El postfrontal de *Pintosaurus* posee una forma similar al de *Coletta seca* (Modesto *et al.*, 2002) y *Sauropareion anoplus* (Modesto & Damiani, 2007), así como también al de *Procolophon trigoniceps* (Carrol & Lindsay, 1985) y otros procolofónidos. Sin embargo, en *Sauropareion* no existe contacto entre el postfrontal y el postorbital, al igual que se observa en *Procolophon* y en taxones más derivados, a excepción de *Tichvinskia* (Ivakhnenko, 1973), *Kapes* (Novikov & Sues, 2004), *Hypsognathus* (Sues *et al.*, 2000) donde el postfrontal parece fusionarse al postorbital o parietal.

### ***Parietal***

Los parietales se encuentran circundando el bien desarrollado foramen pineal, el cual se encuentra inmerso en una depresión superficial formada por los mismos parietales, como se observa en *Owenetta* (Reisz & Laurin, 1991; Reisz & Scott, 2001) y *Coletta* (Modesto *et al*, 2002), considerada esta una característica primitiva dentro de los procolofónidos (Cisneros, 2008a).

En cuanto a la porción anterior de esta estructura, se observa cómo el parietal no forma parte de la órbita quedando excluido de ésta por la unión entre el postfrontal y postorbital (ver fig. 2). Esta condición, que está presente en la mayoría de los amniotas basales (Romer, 1956) se asemeja a lo que presumiblemente ocurre en *Nyctiphruretus acudens* (Säilä, 2010b), en los owenétidos (Reisz & Scott, 2002), *Saurodectes rogersorum* (Modesto *et al*, 2003) y en *Coletta*

*seca* (Modesto *et al*, 2002). Esta interpretación sugeriría que *Pintosaurus* posee una expansión anterolateral del parietal inmediatamente posterior a la órbita como se observa en los Procolophonidae, pero el contacto del postfrontal y el postorbital impide que alcance en margen orbital. En esta interpretación, el parietal llega a alcanzar el primer tercio del margen orbital en vista dorsal, condición similar a lo que muestra *Nyctiphruretus* (Säilä, 2010b) y *Saurodectes* (Modesto *et al*, 2003).

En FC-DPV 2505 el parietal articula con el supratemporal en su borde posterior, y lateralmente con el escamoso. Su contribución al borde posterior de la tabla craneana parece ser muy mínima, mediante una delgada lámina a cada lado de los postparietales. Sin embargo, en FC-DPV 2506 se observa una contribución mayor del borde posterior del parietal al borde posterior de la tabla craneana, dado que los supratemporales son más pequeños y están desplazados lateralmente.

### ***Postparietales***

Estos huesos pares se ubican posteriormente al parietal y en general tienen una posición occipital en los amniotas basales, con raras excepciones donde ellos parecen formar parte de la tabla craneana. El postparietal es un hueso par o que puede estar fusionado formando un solo hueso y ha sido descrito para los taxones más basales como *Nyctiphruretus acudens* (Säilä, 2010b), *Owenetta kitchingorum* (Reisz & Scott, 2002), *Barasaurus* (Cisneros, 2008a) y *Sauropareion anoplus* (Modesto & Damiani, 2007), pudiendo considerarse un carácter plesiomórfico para Procolophonoidea. En *Pintosaurus* el postparietal es un hueso par y se posiciona en la tabla craneana (Fig. 2).

### ***Postorbital***

El postorbital se encuentra ubicado en la parte posterior y dorsal de la fenestra orbitotemporal, en su borde medial articula con el postfrontal y el parietal y en su extremo posterior con el supratemporal. Lateralmente articula con el escamoso y en su extremo ventral llega a articularse con el yugal.

La forma del postorbital en *Pintosaurus* no se asemeja a ninguno de los taxones dentro de los Procolophonidae, sin embargo, guarda una disposición similar con respecto a lo que se observa en las interpretaciones del cráneo de *Nyctiphruretus acudens* (Säilä, 2010a) y en los owenétidos. A pesar de esto, una característica que diferencia a *Pintosaurus* de los owenétidos es la morfología del postfrontal, el cual no posee la expansión posterior característica de ese grupo. El comportamiento de este hueso, el cual llega a articularse en su extremo posterior con el supratemporal es una característica que podría contribuir a restringir una expansión lateral del parietal. De igual forma, en algunos especímenes de *Procolophon* el desarrollo lateral del parietal y su participación en la órbita puede llegar a restringirse debido al contacto del postfrontal con el supratemporal (Graciela Piñeiro com.pers). En los Procolophonidae y en *Pintosaurus* se observa un postfrontal pequeño que no llega a proyectarse más allá del borde posterior de la órbita.

### ***Yugal***

Formando el borde inferior de la fenestra orbitotemporal se encuentran los yugales, en su parte anterior llegan a articularse con el proceso posteroventral del lacrimal, como en *Coletta* y *Owenetta*, dicho contacto se observa en vista dorsal, sin embargo, en vista lateral, el proceso posterior de la maxila parece formar parte de la órbita como en *Owenetta rubidgei* (Broom, 1939; Reisz & Scott, 2002).

La forma del yugal es similar a la observada en *Coletta* y *Sauropareion*, sin embargo, es un poco más robusto comparado con estos taxones. En su borde medial inferior muestra una superficie de articulación en forma de muesca para el cuadratoyugal, similar a lo que se observa en *Procolophon* y *Tichvinskia*. En comparación con *Coletta* y *Sauropareion* el yugal muestra un mayor contacto con el cuadratoyugal. Hacia su parte posterior y dorsal se articula con el postorbital y, posteriormente llega a articularse con el escamoso (ver figs. 7 y 8).

Entre el yugal y el cuadratoyugal y con una pequeña contribución de la maxila se forma la emarginación subtemporal, similar en forma a lo que se observa en *Owenetta* y en otros procolofónidos basales como *Coletta* y *Sauropareion*. En *Pintosaurus*, esta emarginación es menos aguda y estrecha que en *Sauropareion* y *Saurodectes*, siendo más parecida a la condición mostrada por *Coletta seca* y *Kitchingnathus untabeni* (Cisneros, 2008b).

### ***Cuadratoyugal***

Una de las características más evidentes que muestra FCDPV-2505 es la ausencia de cuernos cuadratoyugales. Esta característica, presente en los procolofónidos más derivados, es una de las condiciones que no pudieron ser observadas en el holotipo debido a la falta de preservación de la región posterior del cráneo. La ausencia de cuernos cuadratoyugales ya sitúa a *Pintosaurus* en una posición basal dentro del grupo, mostrando una forma del cráneo similar a *Owenetta rubidgei*, *Owenetta Kitchingorum* (Reisz & Scott, 2002), *Coletta seca* (Modesto *et al.*, 2002), *Sauropareion anoplus* (Modesto & Damiani, 2007), *Kitchingnathus untabeni* (Cisneros, 2008b) *Lasasaurus beltanae* (Falconnet, 2012), *Phonodus dutoitorum* (Modesto *et al.*, 2010) y a los procolofónidos rusos *Contritosaurus* (Ivakhnenko, 1974), *Tichvisnkia* (Ivakhnenko, 1973) y *Kapes* (Novikov & Sues, 2004).

El cuadratoyugal consta de dos partes, una facial y otro flanco medial que llega a articularse con el hueso escamoso verticalizado. En su parte facial, el cuadratoyugal llega a articularse con el yugal anterodorsalmente y posterodorsalmente con la porción del escamoso que forma parte de la tabla craneana. Hacia su parte ventral el cuadratoyugal se reduce en tamaño, pero su borde anterior es irregular mostrando una concavidad y luego una ligera convexidad, formando un borde posterior irregular de la emarginación ventral, y al final se observa el proceso anteroventral similar al que muestra *Coletta seca* (Modesto, 2002) *Sauropareion anoplus* (Modesto & Damiani, 2007) y *Owenetta* (Reisz & Scott, 2002). El comportamiento posteroventral de este hueso y su articulación con el cuadrado es difícil de interpretar dado que esta zona está cubierta por sedimento y es muy frágil. Una preparación adicional del área implicaría un alto riesgo.

El flanco medial del cuadratoyugal se logra observar en vista lateral (Fig. 7A), sin embargo, en mucho menor grado comparado con *Procolophon* (Carroll & Lindsay, 1985) y *Sauropareion*.

### ***Supratemporal***

El espécimen de *Pintosaurus* en estudio, FCDPV 2505 muestra un par de estructuras óseas muy bien delimitadas ubicadas lateralmente al parietal y los postparietales, que se pueden interpretar como los supratemporales. El posible, aunque muy escaso contacto de los supratemporales con los postparietales, no se observa en ningún otro procolofonoideo. Por ese motivo, esta condición puede ser un reflejo de la deformación que pudo haber sufrido el cráneo en su etapa de diagénesis (Graciela Piñeiro, com. pers.) Cabe destacar la forma prominente de la articulación entre los supratemporales y los parietales a modo de arcadas, posiblemente para inserción muscular.

En la interpretación de *Nyctiphruretus acudens* hecha por Säilä (2010b), en vista dorsal y formando parte de la tabla se observa un único postparietal, anteriormente y en parte, lateralmente a este se encuentran los parietales formando el borde posterior de la tabla, quienes, a su vez, articulan lateralmente con los supratemporales y estos lateralmente con el escamoso. Esta configuración se asemeja a lo que se observa en *Pintosaurus magnidentis* FC-DPV 2505. Sin embargo, en la parte posterior de la tabla de *Pintosaurus* parecen observarse dos postparietales extendiéndose posteriormente en la línea media, es decir, que estos huesos parecen pertenecer a la tabla craneana y no a la región occipital (Fig. 2). Si seguimos el ordenamiento propuesto por Säilä (2010b) para *Nyctiphruretus acudens*, y lo que muestran *Barasaurus besairiei* (Cisneros, 2008a), *Owenetta kitchingorum* (Reisz & Scott, 2002) y *Sauropareion anoplus* (Modesto & Damiani, 2007), lateralmente siguiendo el borde posterior de la tabla, deberían ubicarse los parietales. Sin embargo, en FC-DPV 2505 existe una delgada proyección del parietal entre los postparietales y los supratemporales, dando la impresión que esos huesos se encuentran en contacto. Mientras tanto, en FC-DPV 2506, el parietal forma el borde posterior del cráneo, y se pueden observar los supratemporales mucho más pequeños y lateralizados (Figs. 2B y 7B).

Si este hueso que se observa en *Pintosaurus* es el supratemporal entonces sería una condición única entre los procolofonoideos en la que los supratemporales no forman parte de la esquina de la tabla, permitiendo que el escamosal ocupe esa posición extendiéndose ventralmente mediante un proceso prominente que llega a articularse con el cuadratoyugal y el cuadrado (ver figs. 7 y 13).

### ***¿Tabular?***

Otra posible interpretación del ordenamiento de los huesos de la parte posterior del cráneo podría incluir la presencia del hueso tabular, pero éste es considerado ausente en los

captorinidos y en los procolofónidos (Carrol & Lindsay, 1985) y cuando está presente tiene forma de tablilla y se ubica en la región occipital lateralizado en conjunto con los supratemporales. La presencia de esos huesos pares ubicados lateralmente a los postparietales sería comparable con lo que sucede en los Milleretidae, en los cuales se ha discutido mucho sobre la presencia o no del tabular.

### ***Escamoso***

El hueso escamoso se encuentra bien representado en la tabla craneana, se encuentra lateralmente al supratemporal y articula anteriormente con el postorbital. En vista lateral se observa cómo se torna ventral junto con el cuadratoyugal hasta alcanzar el área donde articula con el cuadrado. La articulación entre el escamoso y el cuadratoyugal es casi vertical, similar a lo que se observa en *Nyctiphruretus*, *Coletta* y *Sauropareion*. En una vista lateral de *Procolophon trigoniceps* se observa como esta articulación es casi horizontal, similar a lo que se observa en los owenétidos.

### ***Cuadrado***

En vista ventral se observa el cuadrado articulándose lateralmente a la rama cuadrada del pterigoides. Ambos huesos forman el borde posterior de la fenestra subtemporal, donde el cuadrado contribuye a formar un poco menos de la mitad de la misma. No se logra observar la morfología de las superficies condilares del cuadrado, ya que las ramas mandibulares se encuentran en íntima asociación y lo impiden (ver fig. 11A).

### ***Paladar***

El paladar muestra la presencia de todos sus componentes, vómer, palatino, pterigoides y ectopterigoides y a excepción de este último, todos poseen dientes verdaderos, cónicos y

con bases circulares (Fig. 11). Debido a la fragilidad del material y lo complicado de la preparación algunos dientes vomerinos fueron dañados, en particular las cúspides de dientes paracoanales del parche del vómer derecho, pudiéndose observar las cavidades pulpares.

### ***Vómer***

Como en el holotipo de *Pintosaurus* el vómer es ancho y el derecho sutura con el izquierdo a lo largo de toda la línea media ocupando la mitad anterior del paladar. En el borde anterior no se logra observar como articula con la premaxila, dicha articulación está oculta por las ramas mandibulares que se encuentran en íntima asociación con la maxila. Sin embargo, esta articulación con la premaxila se encuentra bien anterior, comparada con *Procolophon trigoniceps* (Carroll & Lindsay, 1985). Posterolateralmente el vómer articula con el palatino y con el pterigoides en su parte más posterior como en la mayoría de los procolofónidos. En el vómer derecho desde la región anterior y acompañando a la coana se desarrolla un parche de 11 dientes correspondientes a la dentición vomeriana paracoanal, y varios dentículos asociados de muy pequeño tamaño. En este parche no se observa un orden aparente de los dientes, a diferencia del holotipo donde existen dos líneas paralelas, también presentes en *Coletta seca* (Modesto et al., 2002) y *Contritossaurus* (Ivakhnenko, 1974). Esta condición parece sugerir una amplia variación en el patrón de dientes palatinos, tal como ya fuera observada para *Procolophon* (Cisneros, 2008c).

No es posible que esta diferencia sea ontogenética, dado que en especímenes de menor tamaño (juveniles), los dientes se arreglan en dos hileras paracoanales.

De este parche vomeriano, se destaca la diferencia de tamaño de los dientes, donde el primero muestra ser de mayor tamaño (como se observa en el holotipo de *Pintosaurus*) y en *Procolophon trigoniceps* (Carroll & Lindsay, 1985). Los demás dientes del parche varían en tamaño manteniéndose de mayor talle los dientes vestibulares y de menor tamaño los

linguales. El último diente es de mayor tamaño que los anteriores, pero no mayor que el primer diente. La distribución del parche de dientes en el vómer izquierdo no se logra observar ya que se encuentran embebidos en la matriz de sedimento y no se procedió con la limpieza a fin de preservar las cúspides de los dientes ya descubiertos y la dentición en su totalidad. Se podrá observar la región no preparada mediante futuros escaneos de tomografía computada. Parte de las cúspides de los dientes de la dentición paracoanal fueron dañadas durante la preparación, a pesar de que se trabajó con cautela, la fragilidad y el tamaño del espécimen repercutieron en la alteración del material.

A diferencia del holotipo, FC-DPV 2505 presenta una línea de dientes cerca de la sutura intervomeriana, similar a la que se observa en algunos procolofónidos rusos (e.g., *Contritosauros*, *Kapes*, *Tichvinskia*) y en *Owenetta*. Cisneros (2008a), basado en el holotipo de *Pintosaurus*, sostuvo que la ausencia de dientes intervomerianos en la parte posterior del vómer es un carácter que comparte este taxón con *Coletta seca*. Sin embargo, la región posterior del vómer no se encuentra preservada en el holotipo y no es posible observar dichas estructuras. Otra característica relevante es que no se muestra simetría en cuanto al número de dientes de esta hilera intervomerina; pueden observarse 4 dientes cónicos en el vómer derecho y solo 3 en el izquierdo, todos estos soportados por una matriz de sedimento.

### ***Palatino***

Ambos palatinos se encuentran preservados y puede observarse la morfología dentaria simétrica entre ambos.

Uno de los caracteres que nos lleva a identificar el espécimen FC-DPV 2505 como *Pintosaurus* es la presencia de un diente de mayor tamaño en el palatino, cerca de la sutura con el vómer y que parece representar el último diente de los parches paracoanales. En el holotipo, el palatino no se encuentra preservado en su totalidad, pero en FC-DPV 2505 ambos

huesos palatinos están completamente preservados, incluyendo la dentición. A diferencia del holotipo, el palatino de FC-DPV 2505 muestra más dientes, aspecto que podría explicarse por el diferente estadio ontogenético de los especímenes, aunque no puede descartarse que responda a una variación intraespecífica. Posteriormente al diente de mayor tamaño (“diente magno”), le sigue un segmento del palatino sin dientes, posterior a éste y alineados con la sutura con el pterigoides, se observa una hilera de tres dientes cónicos, de bases circulares y de menor tamaño. Esta hilera de dientes es semejante a la presente en *Tichvinskia vjatkensis* (Ivakhnenko, 1973, Spencer & Benton, 2000), *Contritosaurus simus* (Ivakhnenko, 1974) y el holotipo de *Sauropareion anoplus* (Modesto & Damiani, 2007), siendo considerada homóloga del aglomerado de dientes pterigo-palatino de los amniotas basales (Modesto & Damiani, 2007). Esta disposición de dientes en el palatino de *Pintosaurus* es similar a la que se observa en *Tichvinskia*, donde hay un diente anterior cerca de la sutura con el vómer, último diente del parche de dientes paracoanales, seguido de un segmento sin dientes, mostrando al final una hilera de tres dientes justo antes de la sutura con el pterigoides.

### ***Pterigoides***

Como en otros amniotas, el pterigoides es el elemento más complejo y con mayor tamaño del paladar, en su porción anterior la rama palatal se extiende anteriormente hasta hacer contacto con el vómer justo por detrás del parche de dientes intervomerianos y articulándose con el palatino anterolateralmente, de forma similar a lo que se observa en *Procolophon*, *Sauropareion*, *Coletta* y *Kapes*. En *Contritosaurus* y *Tichvinskia* el contacto del pterigoides con el vómer es casi nulo.

En la parte media, el pterigoides muestra su expansión lateral mayor o flanco transversal que se articula con el ectopterigoides, extendiéndose en conjunto ventralmente hasta casi el nivel más ventral de la rama mandibular (ver Fig. 11 y 12). En su línea media y

entre ambos pterigoides se forma una bien desarrollada vacuidad interpterigoidea que surge de la articulación anterior de estos huesos y se ensancha hacia su parte posterior terminando en las superficies articulares del basicráneo. Su forma se asemeja a la que se observa en *O. rubidgei*, *O. kitchingorum*, *Coletta*, *Sauropareion* y *Kapes*. Desde la parte más anterior, la vacuidad interpterigoidea está acompañada por una hilera de 10 dientes que abarcan más de la mitad de la vacuidad, el último diente llegando a la altura donde surge el flanco transverso.

En un tercer segmento del pterigoides, en su porción posterior, se observan las superficies articulares para el basicráneo al final de la vacuidad interpterigoidea, de las cuales se destaca la orientación de las mismas formando un ángulo recto con respecto a la línea media del cráneo. Esta condición es similar a la que muestran las ilustraciones de *O. kitchingorum* y *O. rubidgei* (Reisz & Scott, 2002) y *Kapes* (Novikov & Sues, 2004). Sin embargo, en estos últimos, el ángulo de las superficies articulares no llega a ser completamente recto. Posteriormente a las superficies articulares del basicráneo se desarrolla medialmente la rama cuadrada del pterigoides y dorsolateralmente a ésta se desarrolla el proceso cuadrado del pterigoides el cual se articula con el cuadrado (Fig. 11).

### ***Ectopterigoides***

La morfología del ectopterigoides se asemeja a lo que se observa en los demás procolofónidos, en vista ventral se articula anteriormente al palatino, sigue posteriormente acompañando todo el borde lateral externo del pterigoides, casi alcanzando su borde más ventral, formando en conjunto el borde anterior de la fenestra subtemporal (ver fig. 12). En FC-DPV 2505 no se observa en su sutura con la maxila el foramen suborbital.

## **Mandíbula**

A pesar que ambas hemimandíbulas se encuentran preservadas en FC-DPV 2505, en vista lateral están embebidas en la matriz de sedimento lo que hace difícil interpretar las estructuras que la conforman y como se relacionan entre ellas.

Sin embargo, en la cara medial de la hemimandíbula derecha se logra observar la presencia del *prearticular*, el cual se muestra de forma similar a lo que se observa en *Procolophon* y en *Sauropareion*. Sin embargo, en *Pintosaurus* no se puede interpretar el grado de contribución de cada estructura al proceso retroarticular.

Articulándose lateralmente al prearticular se observa el *angular* quien muestra un alargamiento anterior que no llega a sobrepasar el extremo anterior de la vacuidad interptigoidea, una característica común dentro de los procolofónidos. Anteriormente al angular se observa el *dentario* dominando en vista ventral ocupando más de la mitad de la hemimandíbula hasta alcanzar anteromedialmente al otro dentario. No se logra observar el *surangular*.

Gracias a la tomografía se observan 11 dientes mandibulares y un ligero aumento gradual de tamaño en sus bases circulares hacia los dientes posteriores (ver fig. 16).

## **Dentición**

### *Maxila*

Se observan nueve dientes maxilares, además de un espacio entre la maxila y premaxila que podría albergar un diente más para un total de diez dientes. Todos los dientes de la maxila son monocúspides, cónicos, con ausencia de expansión labiolingual, por el contrario, se llega a observar incluso una ligera compresión labiolingual en FC-DPV 2505 y FC-DPV 2506.

*Mandíbula*

Según lo que se observa en la tomografía, se pueden identificar 11 dientes en la hemimandíbula derecha, los cuales poseen bases circulares. Además, la tomografía muestra como los dientes aumentan gradualmente de tamaño en sus bases posteriormente.

*Vómer*

Este hueso presenta 11 dientes que forman la dentición vomeriana paracoanal y varios dentículos asociados de muy pequeño tamaño, todos los dientes son cónicos, con bases circulares. Además, se observa un aglomerado de dientes sobre la sutura intervomeriana pueden observarse 4 dientes cónicos en el vómer derecho y solo 3 en el izquierdo. (15/14 dientes más dentículos asociados)

*Palatino.*

En el palatino, se puede observar un diente de gran tamaño (diente magno), ubicado cerca de la sutura con el vómer, y tres dientes cónicos, de bases circulares y de menor tamaño cerca de la sutura con el ectopterigoideo. (4 dientes)

*Pterigoides:*

El pterigoides muestra dos hileras de dientes que acompañan desde el extremo anterior de la vacuidad interpterigoidea hasta un poco más de la mitad de esta vacuidad. Muestra diez dientes a cada lado. Está acompañada por una hilera de 10 dientes en cada pterigoides, que abarcan más de la mitad de la vacuidad (10 dientes a cada lado de la vacuidad)

**DISCUSIÓN**

**El peso de la subjetividad y las condiciones tafonómica en la interpretación de los huesos de la tabla y sus relaciones anatómicas.**

Como se ha observado en la descripción de los distintos huesos presentes en FC-DPV 2505, existe cierta problemática al tratar de establecer la morfología de algunos huesos de la región postorbital, particularmente del postfrontal, postorbital, parietal, supratemporal y escamosal. Es posible que esta dificultad se deba a una mala preservación de esa zona del cráneo, a una posible fusión de ciertos huesos y a una eventual subjetividad a la hora de reconocer las suturas.

Si nos guiamos por la configuración mayormente presente en amniotas basales podemos reconocer un patrón que está presente en algunos procolofonoideos sin lugar a dudas, pero es difícil de identificar en todos los taxones. Dentro de los Parareptilia, por ejemplo, en los Millerettidae (Gow, 1972) del Pérmico Superior hay retención de los caracteres primitivos de la región temporal. En la región posterior del cráneo formando parte de la tabla se encuentra el parietal, el cual presenta además una extensión hacia la región occipital. Posteriormente a estos se encuentran los postparietales, los cuales lateralmente articulan con los tabulares, y estos a su vez lateralmente con los supratemporales, ya sea cuando estos huesos se posicionan en la tabla craneana o cuando ellos adoptan una ubicación occipital (ver fig. 13D). La presencia del tabular y/o supratemporal ha sido un tema ampliamente debatido en los Millerettidae y otros amniotas basales, muchas veces determinado por la preparación de los materiales, la preservación y por supuesto la interpretación de los autores. Sin embargo, Gow (1972), realiza una revisión exhaustiva del grupo donde revela la presencia de ambos huesos en los Millerettidae. En el caso de *Pintosaurus*, los postparietales son bastante reducidos en comparación con los de Millerettidae, sin embargo, lateralmente a estos se sigue un orden similar en cuanto a las estructuras óseas. No obstante, en Millerettidae toda esta región se encuentra en el área occipital del cráneo, inclusive la parte posterior de la tabla subyace occipitalmente, mostrando además crestas, levantamientos, solapamientos y superficies

interpretados por Gow (1972) como zonas de inserción muscular. Mientras tanto, en *Pintosaurus*, estos huesos están completamente restringidos a la tabla.

En el caso del postorbital, es común que este hueso se ubique en la región posterior de la órbita y forme parte de su margen. Por tanto, el postorbital presenta facetas de articulación para el posfrontal medialmente, y para el jugal lateralmente, mientras que posteriormente, puede o no articular con el supratemporal, y es casi constante su contacto con el escamosal (ver Romer, 1956). En *Pintosaurus*, se ofrecen aquí dos posibilidades en cuanto a las relaciones del postorbital con el postfrontal y el supratemporal, fundamentalmente, en respuesta a una interpretación que incluya un mayor o menor desarrollo lateral que puede tener el parietal, eliminando el contacto entre el postorbital y el postfrontal y desplazándolo al primero lateralmente. Las observaciones de esta última condición desde las ilustraciones y fotografías de los taxones que podrían poseerla, se tornan muy difíciles de evaluar ya que en algunos casos, el postfrontal puede extenderse posterolateralmente para contactar el postorbital, pero la preservación de los fósiles enmascara este contacto que puede producirse a lo largo del borde orbital (Graciela Piñeiro, com.pers.) .

#### ***Supratemporal, parietal y postorbital.***

Con respecto al supratemporal y sus posibles interpretaciones, el papel de la subjetividad y la interpretación de cada investigador puede repercutir en generar hipótesis y relaciones filogenéticas distintas.

Se ha generado una discusión interesante sobre los supratemporales y su ubicación, además de todos los huesos que vinculan a la región temporal, que como es bien sabido, sufre cambios importantes en la evolución de los procolofonoideos.

Según la descripción que hemos realizado y según las descripciones del holotipo, *Pintosaurus* muestra caracteres transicionales entre los procolofonoideos basales y los

derivados y muchos cambios e interpretaciones se manifiestan en la región temporal ahora conocida a través de FC-DPV 2505, zona que ha sido difícil de interpretar debido a las características de los fósiles y lo complicado de discernir entre fracturas y suturas.

Durante el desarrollo de esta tesis se dieron discusiones interesantes debido a distintas interpretaciones de los huesos que aquí se identifican como posibles supratemporales, particularmente en FC-DPV 2505. La principal duda surgió debido a la errónea interpretación de que esos huesos redondeados ubicados en el margen posterior de la tabla craneana contactaban con los postparietales, una condición nunca observada en los amniotas basales que los poseen. No obstante, una observación más detallada del ejemplar nos indicó que no es así; se puede observar claramente que el parietal extiende una delgada lámina para contactar lateralmente a los supratemporales, existiendo entonces una configuración normal. Esta confusión se produjo a su vez por una errónea delimitación del parietal y por una deformación del espécimen que debe haberse producido durante la etapa diagenética, afectando la región posterior del cráneo, hipótesis que está fundamentada en la pobre preservación que ostenta la región occipital, la cual parece como acorchada contra la tabla. No obstante ello, es menester notar que la ubicación de los huesos tan medialmente, no formando parte de la esquina de la tabla es un carácter único, que no había sido observado previamente en otros taxones. Por ese motivo, la discusión incluyó la hipótesis de que esos huesos podrían ser virtuales, correspondiendo a una zona de menor espesor óseo del parietal que había colapsado. La evidencia que podría sustentar esta hipótesis es la presencia de ciertas rugosidades observadas en fotografías de un cráneo asignado a la especie *Procolophon trigoniceps* (e.g. NHMUK R4088), proveniente de la Cuenca del Karroo, las cuales se desarrollan en un área equivalente de la región posterior del cráneo, aunque más lateralizadas (ver fig. 14).

No obstante, es claro que en *Pintosaurus* existe una verdadera sutura delimitando estos huesos. La fusión de huesos en los procolophonoideos es un aspecto que debe ser estudiado y

verificar si es un fenómeno más frecuente que en otros amniotas basales. Pero para ello se necesitará un análisis anatómico-comparativo pormenorizado de aquellos taxones que resulten filogenéticamente relacionados, el cual será el objeto de la segunda parte de este trabajo.

Otro aspecto de discusión fue la identificación de verdaderas suturas en relación a posibles fracturas o áreas deprimidas rellenas de sedimento que pueden observarse en el cráneo de FC-DPV 2505 y 2506. Un ejemplo claro para ilustrar estas dificultades, puede representarse con la observación de una línea de posible sutura en zig-zag sobre lo que fue interpretado como el hueso yugal, en la región temporal del cráneo. Esta “sutura” fue observada en el cráneo inmediatamente después de colectado, el cual no había sido sometido a más intervenciones que una limpieza del sedimento y había sido cubierto con una capa de adhesivo instantáneo cianoacrilato. Luego de una preparación más profunda del material, la cual incluyó la remoción del cianoacrilato, la supuesta “sutura” desapareció, aunque puede aún observarse como una línea muy tenue y profunda en el espécimen en su versión actual.

En caso de que la línea en zig-zag fuese una sutura, podría estar delimitando un postorbital ubicado lateralmente en el cráneo (ver Figs. 15), como se observa en taxones más derivados (e.g. *Procolophon*), aunque también presente en *Sauropareion anoplus* (ver figs. 13C y 13E).

No obstante, existe una sutura clara en la región dorsal del cráneo, tanto en FC-DPV 2505 y 2506, que delimita un postorbital en la región posterior de la órbita y contactando con el postfrontal medialmente y con el yugal y escamosal lateral y posterolateralmente, respectivamente, la cual descartaría esa hipótesis.

Es difícil hacer una comparación a través de fotografías, sin embargo, los estados que resultaron problemáticos son caracteres que poseen un peso importante en la confección de hipótesis filogenéticas para la especie. Sería óptimo realizar una revisión exhaustiva de los especímenes disponibles de distintos procolofonoideos, a fin de aclarar posibles

interpretaciones erróneas, además de tomar en cuenta los factores ontogenéticos de las especies y posibles variaciones intraespecíficas.

### **Relaciones filogenéticas**

Los resultados filogenéticos son presentados en un árbol de consenso de tres árboles encontrados (Fig. 17), donde se observa a *Pintosaurus magnidentis* (Piñeiro *et al.*, 2004), ocupando una posición más basal que *Coletta seca* (Modesto *et al.*, 2002), considerado hasta ahora el más basal de los procolofónidos (Modesto *et al.* 2001, Modesto & Damiani, 2007, Säilä, 2008). *Coletta* se encuentra además hermanado a *Sauropareion anoplus*.

Los estudios previos sobre las relaciones filogenéticas de *Pintosaurus* lo mostraban hermanado a *Coletta* y *Sauropareion* (Piñeiro *et al.*, 2004, Cisneros, 2008a). Sin embargo, estos nuevos resultados lo ubican en una posición más basal, debido a la configuración de ciertos caracteres que gracias a los nuevos materiales han permitido enriquecer las matrices filogenéticas y realizar nuevos análisis, al menos de carácter preliminar.

Ciertos caracteres definen la posición basal de *Pintosaurus*, uno de ellos es la *depresión maxilar* (*sensu* Carroll & Lindsay, 1985) que al igual que en el holotipo se encuentra ausente o poco desarrollada, considerado este un carácter plesiomórfico y compartido con *Nyctiphruretus* y con los owenétidos. En *Pintosaurus* (FCD-PV 2505) se observa una leve compresión lateral en el hocico que hace que esta zona del cráneo se observe comprimida lateral y dorsalmente, involucrando al nasal y a los procesos anterodorsales de la maxila (ver Fig. 4).

Otros caracteres que definen a *Pintosaurus* se observan en la dentición marginal y palatal. En el estudio realizado por Cisneros (2008a) una de las características diagnósticas del grupo de los procolofónidos es la aparición de bases labiolingualmente expandidas como muestra *Coletta seca*, uno de los miembros basales del grupo (Modesto *et al.*, 2002). Por otro

lado, en *Sauropareion anoplus* no es claro si las bases de los dientes son circulares o labiolingualmente expandidas (Cisneros, 2008a), a pesar de la descripción realizada por Modesto *et al.* (2001) quienes describen bases aparentemente subcirculares sin la expansión labiolingual prominente de taxa derivados.

En su análisis de los registros pérmicos de Procolophonoidea, Cisneros (2008a y b) comenta sobre la dentición de *Pintosaurus* deduciendo que este taxón posee dientes con bases labiolingualmente expandidas similar a lo que se observa en *Coletta*. Sin embargo, tanto en el holotipo como en FC-DPV 2505 y en FC-DPV 2506, las bases de los dientes marginales son circulares o subcirculares, ya sea en la maxila como en el dentario (Figs. 5, 6 y 16).

A diferencia del holotipo, FC-DPV 2505 y FC-DPV 2506 presentan una línea de dientes cerca de la sutura intervomeriana, similar a la que se observa en algunos procolofónidos rusos (e.g., *Contritrosaurus*, *Kapes*, *Tichvinskia*) y en *Owenetta* (Reisz & Scott, 2002). Basado en el holotipo de *Pintosaurus*, Cisneros (2008b) sostiene que la ausencia de dientes intervomerianos en la parte posterior del vómer, es un carácter que comparte este taxón con *Coletta seca*. En el holotipo no se encuentra preservada la parte posterior del vómer y no fue posible observar dichas estructuras. Otra característica relevante es que no se muestra simetría en cuanto al número de dientes intervomerianos, el derecho posee cuatro dientes cónicos y el izquierdo solo tres, soportados por una matriz de sedimento similar a lo que se observa en la ilustración de *Tichvisnkia* (Ivakhnenko, 1979), el cual presenta la misma asimetría pero ordenada de forma contraria, tres dientes cónicos intervomerianos en el vómer derecho y cuatro en el izquierdo. Por lo tanto, estas observaciones dan mayor soporte a la hipótesis de gran variabilidad en la dentición de los procolofonoideos en general.

La configuración de caracteres que han sido identificados para *Pintosaurus magnidentis*, entre ellos la ausencia de depresión maxilar o su escaso desarrollo y las bases circulares o subcirculares de la dentición marginal y un aglomerado de dientes

intervomerianos, ubican a este taxón en una posición transitoria entre los owenetidos y los Procolophonidae.

Cisneros (2008a) incluye a *Pintosaurus* dentro del clado de los Procolophonidae debido a que, en su concepto, *Pintosaurus* es un taxón más cercanamente relacionado a *Procolophon trigoniceps* Owen, 1876 que a *Owenetta rubidge* Broom, 1939. Sin embargo, ciertas sinapomorfías no ambiguas definidas para el grupo no parecen ser compartidas por *Pintosaurus* (presencia de depresión maxilar y dentición de la maxila con bases labiolingualmente expandidas). Por tanto, la posición filogenética de *Pintosaurus* es un aspecto que queda en suspenso en el presente trabajo, y se analizará con mayor detalle en la siguiente etapa de este estudio.

## **Paleobiología**

### ***Dentición***

Las grandes modificaciones del arco mandibular de los Procolophonoidea, así como los cambios de forma, tamaño y número de dientes, la heterodoncia y la ampliación de superficies para inserción muscular y modificación del paladar, ya han sido bien estudiadas y ampliamente descritas (Gow, 1977; Li, 1983; Reisz & Scott, 2002; Cisneros, 2008a, b). Ellas son resultado de adaptaciones a distintos hábitos alimentarios durante la historia evolutiva del grupo, existiendo desde formas carnívoras a otras que parecen más adaptadas a una dieta herbívora. En este sentido, se observa una transición evolutiva en relación a estos cambios, donde los procolofónidos más basales poseen numerosos dientes de pequeño tamaño, cónicos y con bases circulares, mientras los más derivados muestran una reducción en el número de dientes, los cuales incrementan su tamaño y desarrollan superficies oclusales amplias y bicúspides.

Los hábitos alimenticios de los procolofónidos se han inferido en base a la dentición, *Pintosaurus* muestra un tipo de dentición comparable con los taxones más basales y con los owenétidos, a pesar que posee un número comparativamente menor de dientes. *Pintosaurus* posee un gran número de dientes en el paladar, inclusive, ostenta la presencia de pequeños denticulos en el vómer no observados en otros taxones como en *Coletta* y *Sauropareion*, aunque este carácter podría estar influido por aspectos tafonómicos y la forma de preparación de los especímenes. En el caso de *Pintosaurus* los dientes son cónicos en maxila, mandíbula (aunque algunos muestran una superficie oclusal desgastada y plana), vómer (dentición paracoanal e intervomeriana), en el palatino y en el pterigoides, comparable con lo que muestran los owenétidos y los procolofónidos más basales (e.g. *Sauropareion*, *Phaantosaurus*). Este tipo de dentición sugiere un hábito alimenticio insectívoro ya que ellos presentan numerosos dientes monocúspides, cónicos y no oclusivos, u omnívoro si consideramos el desgaste dentario o hasta podrían haber desarrollado hábitos carroñeros. Mientras tanto, los taxones más derivados se consideran herbívoros por presentar una reducción en el número de piezas de la dentición marginal, la cual presenta coronas bicúspides y dientes molariformes (Cisneros, 2010).

### ***Tamaño y orientación de las órbitas***

Un importante número de procolofonoideos ha sido descrito alrededor del mundo, determinando una distribución cosmopolita para el grupo. Además, estos reptiles fueron poco impactados por el mayor evento de extinción masiva de la historia evolutiva de la Tierra que se produjo al final del Pérmico, alcanzando una gran significancia zoológica y evolutiva (Ruta *et al.*, 2001).

Se han hecho varias inferencias específicas sobre la dentición y las transformaciones de la región temporal, la aparición de cuernos cuadratoyugales y la amplificación de superficies óseas para aumentar y mejorar la inserción muscular. Se infiere que estos cambios están asociados a modificaciones y adaptaciones de estos animales a nuevos nichos ecológicos, moldeados por los grandes cambios ambientales ocurridos durante su evolución.

Otros estudios paleoecológicos se han realizado en los procolofónidos *Sauropareion*, *Teratophon*, y *Procolophon*, incluyendo estudios de la microestructura de los huesos (Botha-Brink & Smith, 2012) y otros se han focalizado en el estudio del postcráneo y del esqueleto apendicular (MacDougall *et al.*, 2013; Modesto & Botha-Brink, 2010a), permitiéndose inferir hábitos excavadores que surgieron en la evolución temprana del grupo. Este comportamiento de excavadores y de construcción de madrigueras para refugio puede haber ayudado a la supervivencia de este grupo durante las impredecibles y cambiantes condiciones ambientales que ocurrieron durante la transición Permo-Triásica (Bordy *et al.*, 2011; Botha & Smith, 2006; Smith & Botha-Brink, 2009; Botha-Brink & Smith, 2012).

Sin embargo, una de las características que define a los procolofonoideos es el gran tamaño de sus órbitas (fenestra orbitotemporal), una característica que podría resultar informativa si se profundizara en un análisis actualista. Es difícil poder inferir la utilidad de ojos de gran tamaño más allá de concluir que los estímulos visuales eran de gran importancia para estos pequeños reptiles, lo cual se muestra contradictorio con la revelación de sus posibles hábitos excavadores.

El estudio de los comportamientos en animales fósiles es un tema que requiere de mucho análisis de la morfología esquelética, así como también de las características del ambiente en que vivieron. Otro aspecto que aporta información para el establecimiento de hipótesis paleobiológicas para una especie determinada, es contar con la preservación de individuos en distintos estadios evolutivos. En el caso de *Pintosaurus*, se cuenta con cuatro

especímenes que representan una sucesión ontogenética de interesante significancia, la cual será abordada en un próximo trabajo.

### **Bioestratigrafía**

Históricamente, la Formación Buena Vista ha sido considerada como un equivalente lateral de la Formación Sanga do Cabral de Rio Grande do Sul, Brasil (Bossi & Navarro, 1991; Días-da-Silva *et al.*, 2007; Días-da-Silva *et al.*, 2017). Sanga do Cabral ha sido ubicada bioestratigráficamente en el Triásico Temprano por la presencia de *Procolophon pricei* y *Procolophon brasiliensis*, sinonimizados por Cisneros (2008b) a *Procolophon trigoniceps*, el cual entonces poseería una amplia distribución gondwánica (Días-Da-Silva *et al.*, 2017). Sin embargo, los trabajos que se vienen realizando en la Formación Buena Vista muestran que las composiciones faunísticas de ambas formaciones son distintas (Piñeiro *et al.*, 2007a; 2012a; Ezcurra *et al.*, 2015), lo que evidentemente genera la posibilidad de establecer diferentes hipótesis biogeográficas.

La edad de la Formación Buena Vista ha estado sujeta a una gran controversia ya que se le ha ubicado en el Pérmico Tardío o en el límite Permo-Triásico (Piñeiro *et al.*, 2003, 2004, 2007a, b, c; 2012; Ezcurra *et al.*, 2015) y también en el Triásico Inferior (Induano) (Dias-da-Silva *et al.* 2007; Días-da-silva *et al.*, 2017; Modesto & Botha-Brink, 2010b)

Los estudios sobre la composición faunística de la Formación Buena Vista han evidenciado la presencia de tetrápodos (*temnospóndilos*, *arcosauromorfos*, *pelicosaurios* y *procolofónidos*) que muestran afinidades pérmicas y caracteres transicionales dentro de sus grupos (Piñeiro *et al.*, 2004; Cisneros, 2008; Piñeiro *et al.*, 2012a; Piñeiro *et al.*, 2014) lo que sugeriría una edad Permo-Triásica o cercana al límite que marca el fin del Pérmico (Piñeiro

& Ubilla, 2003; Piñeiro *et al.*, 2003; Piñeiro, 2004; Piñeiro *et al.*, 2007a,b,c; Piñeiro *et al.*, 2012a; Piñeiro *et al.*, 2014, Ezcurra *et al.*, 2015).

Entre los grupos reportados para la Formación Buena Vista, están los sinápsidos varanópodos (Piñeiro *et al.*, 2003) mostrando una afinidad pérmica de los sedimentos de esta formación. Sin embargo, Dias-da-Silva *et al.* (2007) han cuestionado la asignación de estas vértebras a “Pelicosauria”, ya que ellos consideran que poseen características de diápsidos y llegan a la conclusión de que no hay evidencias para asignar una edad Pérmica a la Formación Buena Vista, sino una Triásica inferior equivalente a las unidades triásicas del Brasil. Dias-Da-Silva *et al.* (2007), no proporcionan un análisis anatómico-comparativo para fundamentar su crítica, y actualmente la presencia de synápsidos basales no es el único argumento que apoya una edad dentro del Pérmico o en el pasaje hacia el Triásico para la Formación Buena Vista (Piñeiro *et al.*, 2003; Piñeiro & Ubilla, 2003; Piñeiro *et al.*, 2004; 2007a,b,c, Piñeiro *et al.*, 2012; Ezcurra *et al.*, 2015).

Otro grupo de vertebrados que muestran características plesiomórficas son los temnospóndilos presentes en la Formación Buena Vista, se destaca el caso de *Arachana nigra* (Piñeiro *et al.*, 2012) y de *Uruiella liminea* (Piñeiro *et al.*, 2007a) quienes muestran una combinación de caracteres primitivos y derivados que sugieren una transición entre los taxones típicos pérmicos y los triásicos.

Además de los taxones mencionados, se ha descrito *Pintosaurus magnidentis* (Piñeiro *et al.*, 2004) para la Formación Buena Vista, el cual, hasta el momento, es el único procolofonoideo reportado para esta unidad. En algunos trabajos recientes que incluyen análisis filogenéticos de Procolophonoidea no se ha considerado a *Pintosaurus* debido a la naturaleza fragmentaria del holotipo (Cisneros, 2010; McDougall & Modesto, 2011)., por la cual los autores no han podido codificar algunos caracteres en las matrices filogenéticas. Los análisis filogenéticos realizados por Piñeiro *et al.* (2004) muestran a *Pintosaurus* anidado a

los taxones más basales del grupo *Coletta seca* (Modesto *et al.*, 2002) y *Sauropareion anoplus* (Modesto & Damiani, 2007), los cuales provienen de estratos estratigráficamente ubicados en el Triásico inferior de África del Sur (Induano). Sin embargo, ambos taxones son considerados miembros basales de los Procolophonidae, para los cuales se reconoce un linaje fantasma que determina un origen en el Pérmico tardío para los mismos (Modesto *et al.*, 2001).

Algunos autores como Modesto & Botha-Brink, (2010b) y Dias-da-Silva *et al.* (2017) indican que *P. magnidentis* no es un buen indicador para datar la Formación Buena Vista, ya que los Procolophonidae (*sensu* Modesto & Damiani, 2007) son conocidos desde el Pérmico Superior hasta el Triásico Superior, diversificándose y siendo más abundantes y miembros comunes en las comunidades faunísticas del Triásico temprano. Estos autores sugieren una edad Triásica temprana para la Formación Buena Vista por el hecho de que esta unidad muestra características litoestratigráficas, continuidad física y patrones fluviales que sugieren que Buena Vista y Sanga do Cabral corresponden a una sola cuenca aloestratigráfica y probablemente coetánea. Esa conclusión a la que llegan los autores mencionados, en referencia a la continuidad física de Buena Vista y Sanga do Cabral es absolutamente aceptada, pero no significa que los niveles fosilíferos preservados en ambos países sean coetáneos. Sanga do Cabral ha sido bioestratigráficamente ubicada en el Triásico por la presencia del ampliamente distribuido *Procolophon trigoniceps*, siendo entonces relacionada con unidades del Triásico temprano (Induano) de Rusia y de África del Sur donde, no obstante, se encuentran pequeños grupos de procolofónidos más basales que *Procolophon*. Además, el registro pérmico de los Procolophonidae *sensu* Cisneros, (2008) ha sido reducido a solo dos taxa, ambos representados por un simple espécimen y muy pobremente preservados, *Kinelia broomi* Bulanov, 2002 y *Spondylolestes rubidge* Broom, 1937. De este último, han surgido dudas sobre la edad de los sedimentos donde se ha encontrado y no es posible ubicarlo con certeza en el Pérmico. Sin embargo, en trabajos posteriores, *Suchonosaurus minimus*

Tverdokhlebova & Ivakhnenko, 1994 ha sido reconocido como el único registro inequívoco de Procolophonidae para el Pérmico (Säilä, 2009).

Estudios realizados sobre el grado de afectación que sufrieron los procolofónidos por la extinción Permo-Triásica sugieren que el grupo muestra un grado de supervivencia de hasta un 86 % (Ketchum & Barret, 2004). Otros estudios realizados en la cuenca del Karoo en África del Sur hablan de que al menos cinco linajes de procolofónidos han pasado el límite Permo-Triásico (rango de Supervivencia del 73%) (Modesto *et al.*, 2001, Modesto *et al.*, 2003), indicando que la evolución temprana del grupo no fue perturbada por la extinción masiva de finales del Pérmico (Modesto *et al.*, 2010). No obstante, se debe considerar que estos taxones se originaron en el Pérmico y que no hay registros de ellos más allá del Triásico temprano.

El que los procolofonoideos sean más diversos y más abundantes en el Triásico y el alto porcentaje de supervivencia que aparentemente muestra el grupo y su posterior diversificación en el Triásico, junto a la presencia confirmada de los procolofónidos *Kinelia broomi* Bulanov, 2002 (Cisneros, 2008) y de *Suchonosaurus minimus* Tverdokhlebova & Ivakhnenko, 1994 en el Pérmico de la plataforma Rusa (Säilä, 2009), además de los caracteres primitivos que muestra la reevaluación de *Pintosaurus* y de los resultados de los análisis filogenéticos preliminares ubicándolo en una posición basal dentro del grupo, hacen a *Pintosaurus* parte de una asociación faunística que estaría indicando afinidades Pérmicas o cercanas al evento de extinción que se verifica en el límite Permo-Triásico para la Formación Buena Vista. En Uruguay, los taxones registrados son parte de una unidad comparable con algunas de la Plataforma Rusa. Esta posibilidad, reforzaría la hipótesis de la existencia de corredores faunísticos a través de Pangea que habrían conectado amplias áreas paleogeográficas fundamentalmente durante el Pérmico Tardío, pero también en el Triásico Temprano, como ha sido sugerido previamente (e.g. Piñeiro *et al.*, 2012; Cisneros *et al.*, 2012)

Queda pendiente investigar más a fondo, las posibles relaciones que podría tener la Fauna de Colonia Orozco con las unidades del Pérmico y Triásico de Brasil, con las sucesiones Pérmicas del Sur de África y con la plataforma Rusa.

## CONCLUSIONES

Con esta reevaluación de *Pintosaurus magnidentis* se corroboran ambas autapomorfías descritas por Piñeiro *et al* (2004), tanto la presencia del escalón entre la premaxila y la maxila y la presencia de un diente magno en el palatino cerca de la sutura con el vómer. Sin embargo, la naturaleza de los nuevos materiales han permitido realizar una diagnosis ampliada de este taxón, en el caso del palatino el único diente de mayor tamaño en la porción anterior del palatino no es el único diente presente, sino que posee tres dientes más cerca de la sutura con el ectopterigoides. También, en el paladar se observa la presencia de un aglomerado de dientes en la parte posterior de la sutura intervomeriana, característica que no se observó en el holotipo debido a la falta de preservación de esta zona. Además, existen diferencias en el vómer y la dentición paracoanal ya que en los nuevos materiales no se observa el ordenamiento de los dientes en dos líneas paralelas que muestra el holotipo, por el contrario, la dentición paracoanal en los materiales referidos se muestra sin orden aparente.

Al igual que en el holotipo no se observa la depresión maxilar, o ella posee un escaso desarrollo, como hemos comentado. Se observan el mismo número de dientes maxilares, cónicos, no recurvados y con bases circulares o subcirculares como ha sido descrito para el holotipo, lo que ha sido verificado en todos los materiales referidos.

Como resultado de los análisis filogenéticos preliminares *Pintosaurus magnidentis* muestra caracteres plesiomórficos dentro de Procolophoidea que lo ubican en una posición basal, incluso más basal que *Coletta seca*, quien ha sido considerado como el representante

más antiguo del grupo. Esos caracteres confirman una posición transicional para el taxón de Uruguay, entre los owenétidos y los Procolophonidae, quienes, a pesar de ser más abundantes en el Triásico, se ha demostrado su presencia en el Pérmico a través de bien establecidos linajes fantasma, que los califican como uno de los grupos poco afectados por la extinción masiva del Permo-Triásico. Sin embargo, queda profundizar en el aspecto filogenético, complementar con un análisis del postcráneo y quizás proponer nuevos caracteres o estados de carácter en las matrices filogenéticas.

Estos resultados respaldan la hipótesis de una edad Pérmica o Permo-Triásica para la Formación Buena Vista, la cual históricamente y bioestratigráficamente ha sido ubicada en el Triásico Inferior, siendo correlativa de la Formación Sanga do Cabral, en Brasil. Sin embargo, las diferencias en la composición faunística entre ambas unidades son claras y dificultan todos los intentos de correlacionar los niveles estudiados en ambas unidades. Se están realizando trabajos de paleomagnetismo y dataciones absolutas para las unidades uruguayas a fin de esclarecer y soportar las hipótesis de una edad Pérmica o Permo-Triásica para las mismas.

A pesar del esfuerzo por conseguir realizar escaneos en el nuevo material descrito en este trabajo (FC-DPV 2505) utilizando tomógrafos de Uruguay, no se logró llegar a la resolución deseada con el objeto de observar algunas estructuras con mayor detalle, en especial la dentición. Debido a la fragilidad e importancia del espécimen *Pintosaurus magnidentis* FC-DPV 2505, y el buen estado de preservación de ciertas regiones de la dentición palatal, no pudieron ser despejados todas las piezas; por lo tanto, el uso de la tomografía computada estuvo fundamentalmente ligada a este aspecto, con miras de obtener información a través de estas tecnologías no invasivas, que no son agresivas para los fósiles.

A fin de conocer más sobre la anatomía, y fundamentar con mayor respaldo las hipótesis filogenéticas y con el fin de poder realizar inferencias paleobiológicas que permitan enriquecer la información generada por esta reevaluación de *Pintosaurus*, en un futuro trabajo

se evaluarán los estadios ontogenéticos de este taxón y la anatomía comparativa del postcráneo.

A través de estudios filogenéticos más profundos y detallados planteados a desarrollarse en una siguiente etapa de esta investigación agregará seguramente mayor información respecto de aspectos paleobiogeográficos que pueda aportar la presencia de *Pintosaurus* en Gondwana.

Ha sido complejo el establecimiento de los límites de ciertas estructuras, sobretodo en la región temporal. Dilucidar entre suturas y fracturas es complejo y pequeños cambios y distintas ópticas pueden influir en las conclusiones de los análisis que se desarrollen. Ha quedado expuesto en la discusión de este trabajo que ciertas estructuras han generado confusión y debate y se han discutido diferentes posibilidades y distintas interpretaciones. A pesar de tener materiales con un gran estado de preservación ha sido muy complejo y quedan muchas preguntas por resolver, teniendo en cuenta la historia del grupo, las variaciones intraespecíficas y ontogenéticas. Además, es clave la revisión de los materiales de otros procolofonoideos para poder realizar mejores interpretaciones, basarse en fotografías o interpretaciones de otros autores, es complicado, sobretodo en este grupo tan complejo donde incluso, es posible que se verifiquen fusiones de huesos del cráneo. Estos aspectos deben ser ampliamente revisados para evitar la generación de hipótesis erróneas.

## **REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.**

Benton, M.J., Tverdokhlebov, V.P. & Surkov, M.V. 2004. Ecosystem remodelling among vertebrates at the Permo-Triassic boundary in Russia. *Nature*, 432: 97–100.

Bossi, J., & Navarro, R. 1991. Geología del Uruguay. Departamento de Publicaciones, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay, 970 pp.

Botha, J., & Smith, R.M.H. 2006. Rapid vertebrate recuperation in the Karoo Basin of South Africa following the end-Permian extinction. *Journal of African Earth Sciences*, 45: 502–514.

- Botha, J., & Smith, R.M.H. 2012. Palaeobiology of Triassic procolophonids, inferred from bone Microstructure. *Comptes Rendus Palevol*, 11: 419–433.
- Botha, J., S. P. Modesto, & R. M. H. Smith. 2007. Extended Procolophonoid reptile survivorship after the end-Permian extinction. *South African Journal of Science*, 103:54–56.
- Broom, R. 1937. A further contribution to our knowledge of the fossil reptiles of the Karroo. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 107(3): 299–31.
- Broom, R. 1939. A new type of cotylosaurian, *Owenetta rubidgei*. *Annales of the Transvaal Museum*, 19: 319–321.
- Bulanov, V.V. 2002. New data on procolophons from the Permian of eastern Europe. *Paleontological Journal*, 36: 525–530.
- Carroll, R.L., & W. Lindsay. 1985. Cranial anatomy of the primitive reptile *Procolophon*. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 22: 1571–1587.
- Cisneros, J. C. & Schultz, C. 2004. *Procolophon brasiliensis* n. sp., a new procolophonid reptile from the Lower Triassic of southern Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 11:641–648.
- Cisneros, J. C., Damiani, R., Schultz, C, da Rosa, A., Schwanke, C., Neto, L. W. & Aurelio, P. L. P. 2004. A procolophonoid reptile with temporal fenestration from the Middle Triassic of Brazil. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 271: 1541–1546.
- Cisneros, J.C. 2008a. Phylogenetic relationships of procolophonid parareptiles with remarks on their geological record. *Journal of Systematic Paleontology*, 6 (3): 345–366.
- Cisneros, J.C. 2008b. New basal procolophonid reptile from the Katberg formation (Lower Triassic) of the South African Karoo. *Palaeoworld*, 17: 126–134.
- Cisneros, J.C. 2008c. Taxonomic status of the reptile genus *Procolophon* from the Gondwanan Triassic. *Palaeontologia Africana*, 43: 7–17.
- Cisneros, J. C. & Ruta, M. 2010. Morphological diversity and biogeography of procolophonids (Amniota: Parareptilia). *Journal of Systematic Palaeontology*, 8: 607–625.
- Cisneros, J.C. Abdala, F., Atayman-Güven, S., Rubidge, B.S. Sengor- Celâl, A.M. & Schultz, C.L. 2012. Carnivorous dinocephalian from the Middle Permian of Brazil and tetrapod dispersal in Pangaea. *PNAS* 109 (5).  
[www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1115975109](http://www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1115975109)
- Colbert, E.H. 1946. *Hypsognathus*, a Triassic reptile from New Jersey. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 86: 225–274.
- Cope, E.D. 1886. A contribution to the vertebrate paleontology of Brazil. *Proceedings of the American Philosophical Society*. Philadelphia, 23: 7–15.

Dias-da-Silva, S., Modesto, S.P., & Schultz, C.L. 2006. New material of *Procolophon* (Parareptilia:Procolophonidae) from the Lower Triassic of Brazil, with remarks on the ages of the Sanga do Cabral and Buena Vista formations of South America. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 43: 1685–1693.

Dias-da-Silva, S., Pinheiro, F.L., Stock Da-Rosa, Á. Augusto., Martinelli, Agustí.G., Schultz, C.L., Silva-Neves, E., Modesto, S.P. 2017. Biostratigraphic reappraisal of the Lower Triassic Sanga do Cabral Supersequence from South America, with a description of new material attributable to the parareptile genus *Procolophon*. *Journal of South American Earth Sciences*, 79: 281–296.

deBraga, M. & Reisz, R. R. 1996. The Early Permian reptile *Acleistorhinus pteroticus* and its phylogenetic position. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16: 384–395.

deBraga, M. 2003. The postcranial skeleton, phylogenetic position, and probable lifestyle of the Early Triassic reptile *Procolophon trigoniceps*. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 40: 527–556.

Ezcurra, M; Velozo, P; Meneghel, M; Piñeiro, G. 2015. Early archosauromorph remains from the Permo-Triassic Buena Vista Formation of north-eastern Uruguay. *PeerJ*, 3:e776; DOI 10.7717/peerj.776.

Faccini, U. F. 1989. O Permico Triassico de Rio Grande do Sul: Uma análise sob o ponto de vista das sequencias deposicionales. Dissertacao de Maestrado. Universidade Federal Rio Grande do Sul. Porto Alegre.

Falconnet, J, Andriamihaja, M., Läng, E. & Steyer, J.S. 2012. First procolophonid (Reptilia, Parareptilia) from the Lower Triassic of Madagascar. *Comptes rendus Palevol*, 11(5): 357–369.

Gilmore, 1928. A new fossil reptile from Triassic of New Jersey. *Proceedings of the United States National Museum*, 73(7): 1-8.

Gobulev V.K. 2000. The faunal assemblages of Permian terrestrial vertebrates from Eastern Europe. *Paleontological journal*, 34 (2):211–224.

Goloboff, P.A., Farris, J.S., Nixon, K.C., 2003. TNT: Tree Analysis using New Technology (version 1.1 for Windows).

Gow, C.E. 1972. The osteology and relationships of the Millerettidae (Reptilia: Cotylosauria). *Journal of Zoology*, 167: 219–264.

Gow, C.E. 1977. Tooth function and succession in the Triassic reptile *Procolophon trigoniceps*. *Palaeontology*, 20: 695–704.

Gow, C.E. 2000. A new procolophonid (Parareptilia) from the *Lystrosaurus* Assemblage Zone, Beaufort Group, South Africa. *Palaeontologia Africana*, 36: 21–23.

- Ivakhnenko, M.F. 1973. Skull structure in the Early Triassic procolophonian *Tichvinskia vjatkensis*. *Paleontological Journal*, 7: 511–518.
- Ivakhnenko, M.F. 1974. New data on the Early Triassic procolophonids of the U.S.S.R. *Paleontological Journal*, 8: 346–351.
- Ivakhnenko, M.F. 1979. Permian and Triassic procolophonids of the Russian Platform. *Akademiya Nauk SSSR*, 164: 1–80. [En Ruso]
- Ketchum, H. & Barret, P. 2004. New reptile material from the Lower Triassic of Madagascar: implications for the Permian–Triassic extinction event. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 41:1–8.
- Kitching, J. W. 1977. The distribution of the Karroo vertebrate fauna. *Bernard Price Institute for Palaeontological Research, Memoir*, 1:1–131.
- Krassilov, V. A. & Karasev, E. 2009. Paleofloristic evidence of climate change near and beyond the Permian–Triassic boundary. *Palaeogeography Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 284(3-4): 326–336.
- Laurin, M. & Reisz R. 1995. A reevaluation of early amniote phylogeny. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 113:165–223.
- Laurin M & Piñeiro G.H. 2017. A Reassessment of the Taxonomic Position of *Mesosaurus*, and a Surprising Phylogeny of Early Amniotes. *Frontiers in Earth Science*, 5:88. doi: 10.3389/feart.2017.00088
- Laurenti, J. N. 1768. *Classis Reptilium. Specimen medicum, exhibens synopsis Reptilium emendatum, cum experimentis circa venena et antidote Reptilium Austriacorum*. Joan. Thomae, Nob. de Trattner, Vienna.
- Lee, M. S. Y. 1995. Historical burden in systematics and the interrelationships of “parareptiles”. *Biological Review*, 70: 459–547.
- Li, J.L. 1983. Tooth replacement in a new genus of procolophonid from the Early Triassic of China. *Palaeontology*, 26: 567–583.
- Macdougall, Mark J. & Modesto, Sean P. 2011. New information on the skull of the Early Triassic parareptile *Sauropareion anoplus*, with a discussion of tooth attachment and replacement in procolophonids'. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 31: 2, 270–278. DOI: 10.1080/02724634.2011.549436
- MacDougall, M.J., Modesto, S.P., & Botha–Brink, J. 2013. The postcranial skeleton of the Early Triassic parareptile *Sauropareion anoplus*, with a discussion of possible life history. *Acta Palaeontologica Polonica*, 58 (4): 737–749.
- Modesto, S.P., Sues H.-D & Damiani R. J. 2001. A new Triassic procolophonoid reptile and its implications for procolophonoid survivorship during the Permo-Triassic extinction event. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 268: 2047–2052.

- Modesto, S.P., Damiani, R.J. y Sues, H.-D. 2002. A reappraisal of *Coletta seca*, a basal procolophonoid reptile from the Lower Triassic of South Africa. *Palaeontology*, 45(5):883–895.
- Modesto, S.P., Damiani, R.J., Neveling, J. & Yates, A.M. 2003. A new Triassic owenettid parareptile and the mother of mass extinctions. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23, 715–719.
- Modesto, S.P. & Damiani, R. 2007. The procolophonoid reptile *Sauropareion anoplus* from the Lowermost Triassic of South Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27: 337–349.
- Modesto, S.P. & Botha, J. 2010a. A burrow cast with *Lystrosaurus* skeletal remains from the Lower Triassic of South Africa. *Palaios*, 2: 274–281.
- Modesto, S.P. & Botha, J. 2010b. Problems of correlation of South African and South American tetrapod faunas across the Permian–Triassic boundary. *Journal of African Earth Sciences*, 57: 242–248. DOI: 10.1016/j.jafrearsci.2009.08.004
- Modesto, S.P., Scott, D.M., Botha-Brink, J. & Reisz, R.R. 2010. A new and unusual procolophonid parareptile from the Lower Triassic Katberg Formation of South Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30: 715–723.
- Novikov, I. V. & Sues, H.-D. 2004. Cranial osteology of *Kapes* (Parareptilia:Procolophonidae) from the Lower Triassic of Orenburg Province, Russia. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 232: 267–281.
- Newell, A.J., Sennikov, A.G., Benton, M.J., Molostovskaya, I.I., Golubev, V.K., Minikh, A.V., Minikh, M.G. 2010. Disruption of playa-lacustrine depositional systems at the Permo-Triassic boundary: evidence from Vyazniki and Gorokhovets on the Russian Platform. *Journal of the Geological Society*, 167, 695–716.
- Ochev V.G., Shishkin M.A. 1989. On the principles of global correlation of the continental Triassic on the tetrapods. *Acta Paleontologica. Polonica*, 34(2): 149–173.
- Olson, E. C. 1947. The Family Diadectidae and its bearing on the classification of reptiles. – *Fieldiana: Geology*, 11 (1): 1–53.
- Osborn, H. F. 1903. On the primary division of the Reptilia into two sub-classes, Synapsida and Diapsida. *Science*, 17: 275–276.
- Owen, R. 1851. Vertebrate air-breathing life in the Old Red Sandstone. *Literary Gazette, and Journal of Belles Lettres*. 2
- Piñeiro, G. 2004. Paleofaunas del Pérmico y Permo-Triásico de Uruguay. Bioestratigrafía, Paleobiogeografía y Sistemática. Tesis de Doctorado, Inédita. PEDECIBA. Universidad de la República, Montevideo. 215 pp.
- Piñeiro, G. & Ubilla, M. 2003. Unidades Pérmico-Triásicas en la Cuenca Norte: paleontología y ambientes. In: Veroslavsky, G., Ubilla, M. & Martínez, S. (eds.). Cuencas sedimentarias de Uruguay: geología, paleontología y recursos minerales, Mesozoico. DIRAC, Facultad de Ciencias, Montevideo. pp. 33–49.

- Piñeiro, G., Verde, M., Ubilla, M. & Ferigolo, J. 2003. First basal synapsids (“pelycosaurs”) from the Upper Permian-Lower Triassic of Uruguay, South America. *Journal of Paleontology*, 77: 389–392.
- Piñeiro, G., Rojas, A. & Ubilla, M. 2004. A new procolophonoid (Reptilia, Parareptilia) from the Upper Permian of Uruguay. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24: 814–821.
- Piñeiro, G., Marsicano, C. & Damiani R. 2007a. Mastodonsaurid temnospondyls from the Upper Permian-Lower Triassic of Uruguay: the earliest record from South America. *Acta Palaeontologica Polonica*, 52: 695–703.
- Piñeiro, G., Marsicano, C. & Lorenzo, N. 2007b. A new temnospondyl from the Permo-Triassic Buena Vista Formation of Uruguay. *Palaeontology*, 50: 627–640.
- Piñeiro, G., Marsicano, C., Goso, C. & Morosi E. 2007c. Temnospondyl diversity of the Permian-Triassic Colonia Orozco Local Fauna (Buena Vista Formation) of Uruguay. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 10: 169–180.
- Piñeiro, G., Ramos, A. & Marsicano, C. 2012. A rhinesuchid-like temnospondyl from the Permo-Triassic of Uruguay. *Comptes Rendus Palevol*, 11: 65–78.
- Piñeiro, G., Meneghel, M., Velozo, P., Ferigolo, J., Ribeiro, A. & Ezcurra, M. D. 2014. First record of proterosuchid (Diapsida: Archosauriformes) from the Late Permian-Early Triassic Buena Vista Formation of Uruguay. III Congreso Uruguayo de Zoología, p.119. Montevideo, Uruguay.
- Price, L. I. 1946. Um procolophoideo do Triássico do Rio Grande do Sul. *Boletim da Divisao de Geologia e Minería*, 122: 7–26.
- Reisz, R. R. & Laurin, M. 1991. *Owenetta* and the origin of turtles. *Nature*, 349: 324–326.
- Reisz, R.R. 1997. The origin of early evolutionary history of amniotes. *Tree*, 12(6): 218–222.
- Reisz, R.R., Scott, D., 2002. *Owenetta kitchingorum*, sp. nov., a small parareptile (Procolophonia: Owenettidae) from the Lower Triassic of South Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22: 244–256.
- Romer, A. S. 1956. *Osteology of the Reptiles*. University of Chicago Press, Chicago, 772 pp.
- Ruta, M., Cisneros, J.C., Liebrecht, T., Tsuji, L.A. & Müller, J. 2011. Amniotes through major biological crises: faunal turnover among parareptiles and the end-Permian mass extinction. *Palaeontology*, 54: 1117–1137.
- Säilä, L. K. 2008. The osteology and affinities of *Anomoiodon liliensterni*, a procolophonid reptile from the Lower Triassic Bundsandstein of Germany. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28: 1199–1205.
- Säilä, L.K. 2009. Alpha taxonomy of the Russian Permian procolophonoid reptiles. *Acta Palaeontologica Polonica* 54 (4): 599–608. doi:10.4202/app.2009.0017

Säilä, L. 2010. Osteology of *Leptopleuron lacertinum* Owen, a procolophonoid parareptile from the Upper Triassic of Scotland, with remarks on ontogeny, ecology and affinities. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 101: 1–25. doi:10.1017/S1755691010009138

Säilä, L. 2010. The phylogenetic position of *Nyctiphruretus acudens*, a parareptile from the Permian of Russia. *Journal of Iberian Geology*, 36 (2): 123–143. doi:10.5209/rev\_JIGE.2010.v36.n2.2

Sennikov, A.G & Golubev, V.K. 2006. Vyazniki biotic assemblage of the terminal Permian. *Paleontological Journal*, 40 (4): 475–481.

Seeley, H. G. 1988. Researches on the structure, organization, and classification of the fossil Reptilia. VI. On the anomodont Reptilia and their allies. *Proceedings of the Royal Society of London*, 44: 381–383.

Small, B. J. 1997. A new procolophonid from the Upper Triassic of Texas, with a description of tooth replacement and implantation. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 17:674–678.

Smith, R. & Botha, J. 2005. The recovery of terrestrial vertebrate diversity in the South African Karoo Basin after the End-Permian extinction. *Comptes rendus Palevol*, 4: 555–568.

Smith, R.M.H., Ward, P.D. 2001. Pattern of vertebrate extinctions across an event bed at the Permian–Triassic boundary in the Karoo Basin of South Africa. *Geological Society of American Bulletin*, 29: 1147–1150.

Spencer, P. S. & Benton, M.J. 2000. Procolophonoids from the Permo-Triassic of Russia. Pp. 160-176. En: Benton, M. J., Shishkin, M. A., Unwin, D. M., and Kurochkin, E. N. (Eds) *The age of dinosaurs in Russia and Mongolia*. Cambridge University Press, Cambridge. 696 pp.

Steiner, M.B., Y. Eshet, M.R. Rampino, & Schwindt, D.M. 2003. Fungal abundance spike and the Permian-Triassic boundary in the Karoo Supergroup (South Africa). *Palaeogeography Palaeoclimatology, Palaeogeography*, 194: 405–414.

Sues, H.-D & Baird, D. 1998. Procolophonidae (Reptilia: Parareptilia) from Upper Triassic Wolfville formation of Nova Scotia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 18: 525.

Sues, H.-D., P. E. Olsen, D. M. Scott, & P. S. Spencer. 2000. Cranial osteology of *Hypsognathus fenneri*, a latest Triassic procolophonid reptile from the Newark Supergroup of eastern North America. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 20: 275–284.

Surkov, V., Kalandadze, N. & Benton, M. 2005. *Lystrosaurus georgi*, a dicynodont from the Lower Triassic of Russia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25(2): 402–413.

Tsuji, L.A. y Müller, J., 2009. Assembling the history of the Parareptilia: phylogeny, diversification, and a new definition of the clade. *Fossil Record*, 12: 71–81.

Tsuji, L. A; Sobral, G. & Müller, J. 2013. *Ruhuhuaria reiszi*, a new procolophonoid reptile from the Triassic Ruhuhu Basin of Tanzania. *Comptes rendus Palevol*, 12: 487–494.

Ward, P.D., Montgomery, D.R., Smith, R., 2000. Altered river morphology in South Africa related to the Permian-Triassic Extinction. *Science*, 289: 1740–1743.

Ward, P.D., Botha, J., Buick, R., De Kock, M.O., Erwin, D.H., Garrison, G.H., Kirschvink, J.L., Smith, R. 2005. Abrupt and gradual extinction among Late Permian land vertebrates in the Karoo Basin, South Africa. *Science*, 307: 709–714.

## FIGURAS

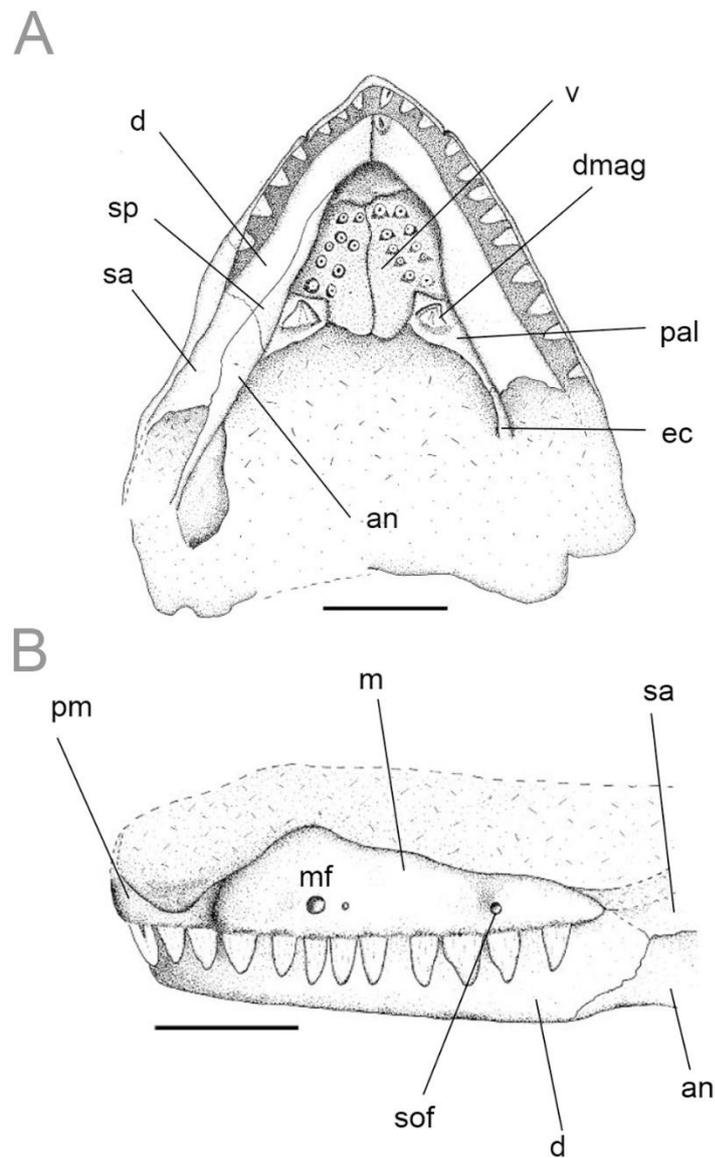


Figura 1. Holotipo *Pintosaurus magnidentis* (Piñeiro *et al*, 2004). FC-DPV 1181. A. Vista dorsal. B. Vista lateral. Escala 5mm.

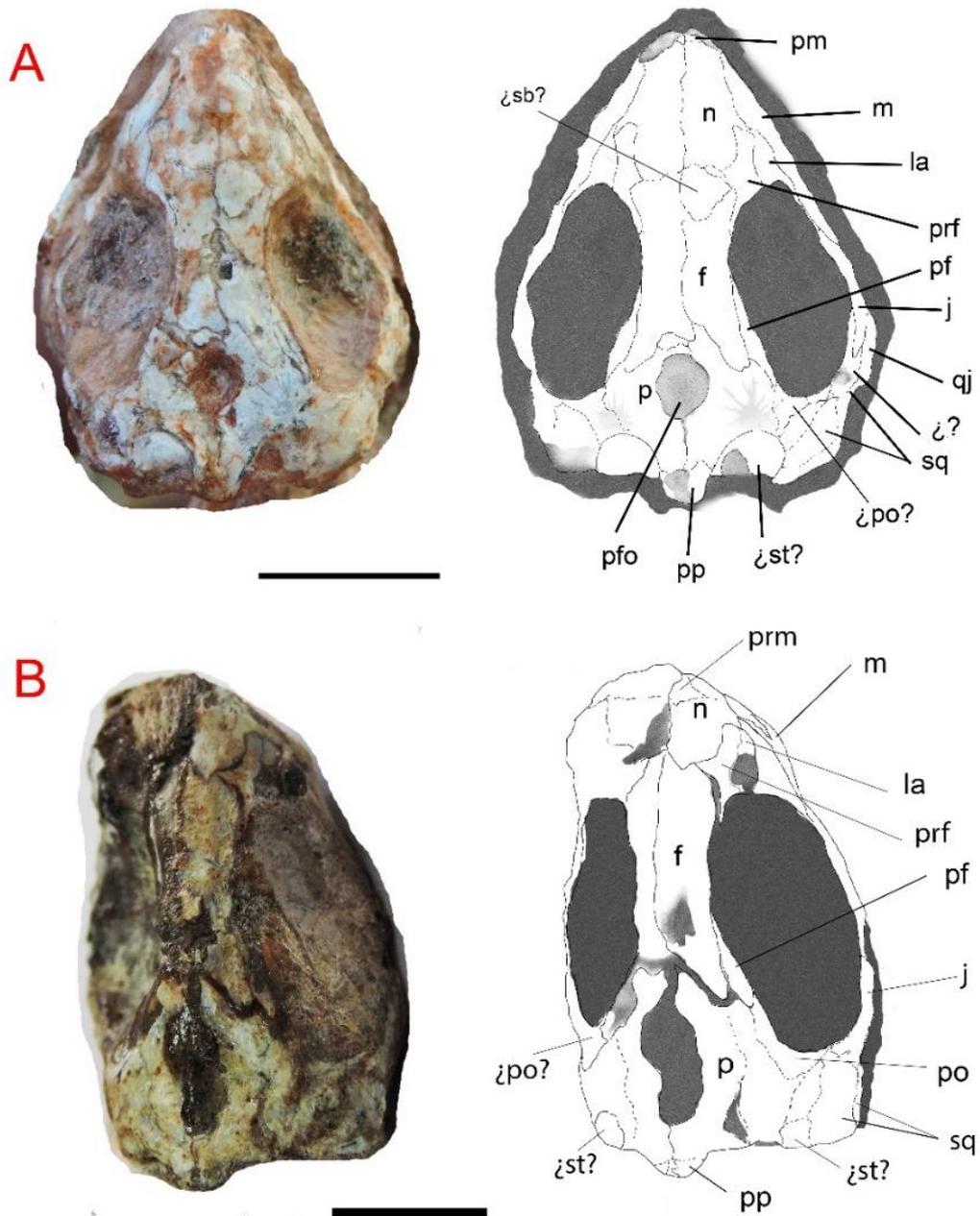


Figura 2. *Pintosaurus magnidentis* A. FC-DPV 2505 y B. FC-DPV 2506. Vistas dorsales. Escala: 10 mm.

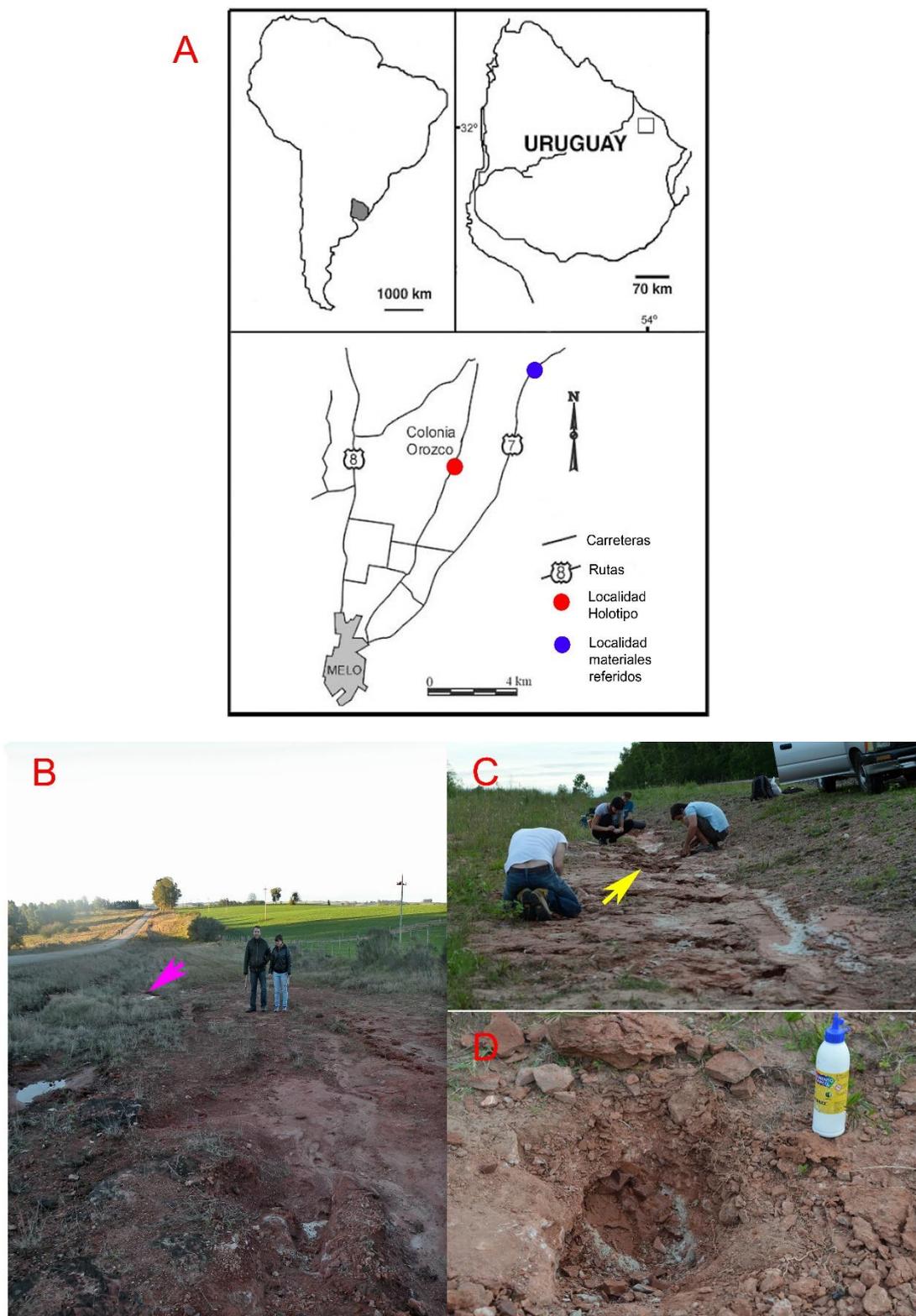


Figura 3. Figura 3. Localidad. A. Ubicación geográfica de la zona de afloramientos de la Formación Buena Vista. Departamento de Cerro Largo, Uruguay. Modificado de Piñeiro *et al.*, 2004. B y C. Punto de colecta de los materiales. D. Clastos de arcilla donde se encontró el material.

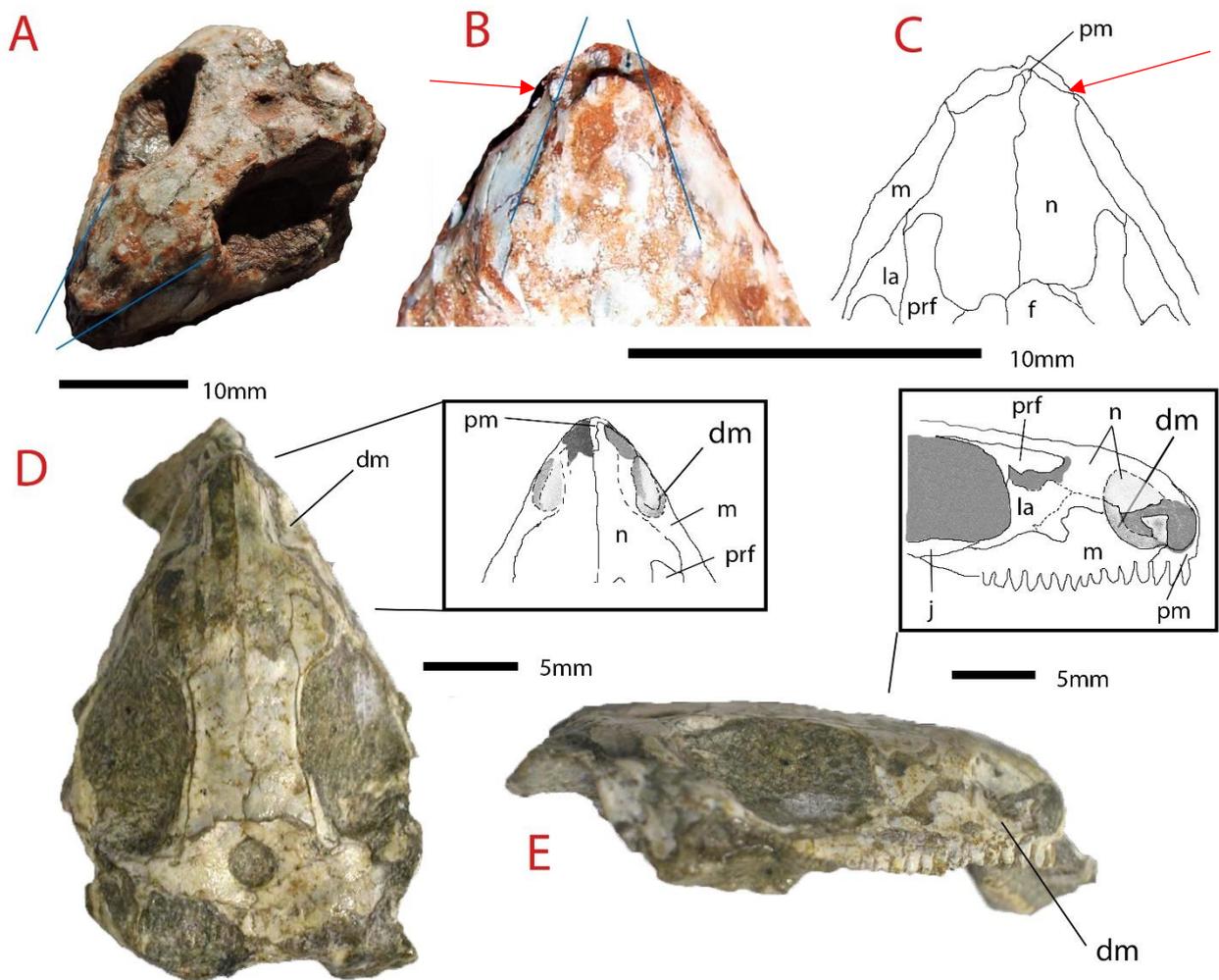


Figura 4. **A B y C.** *Pintosaurus magnidentis* FCDPV 2505. La flecha roja muestra el escalón, presente en la articulación entre maxila y premaxila. Líneas azules muestran compresión del hocico. **D y E.** *Coletta seca* (GHG 228), mostrando la extensa depresión maxilar presente en este taxón. Fotografías de *Coletta seca*, cortesía de Juan Carlos Cisneros.

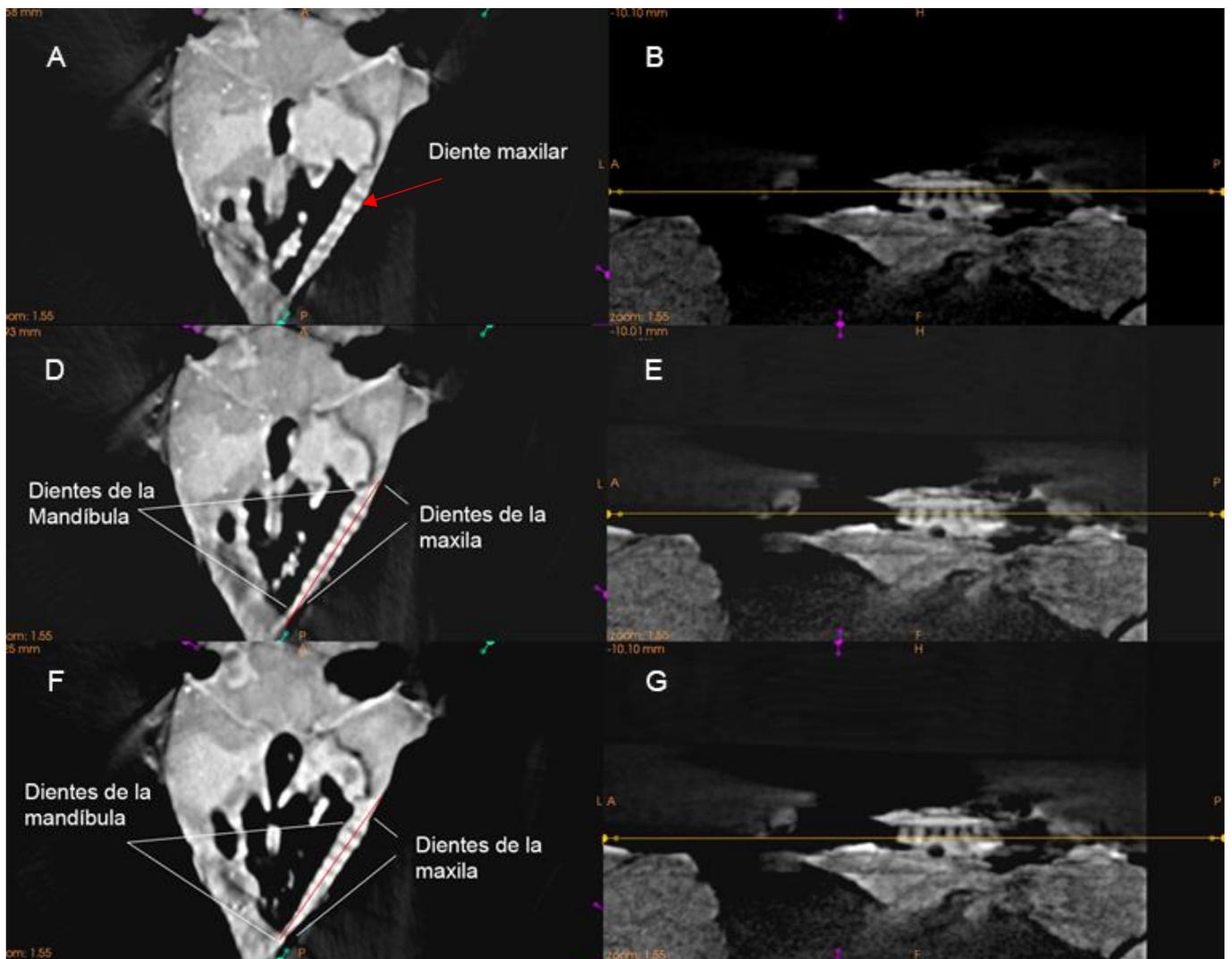


Figura 5. Tomografía computada del cráneo de *Pintosaurus magnidentis* FC-DPV 2505. **A** Corte sagital a la altura de la base del diente. **B**. Corte en vista lateral de la maxila derecha mostrando altura de corte en A. **C**. Corte sagital a la altura de la zona media del diente. **D**. Corte en vista lateral de la maxila derecha mostrando altura de corte en C y **F** Corte sagital de la región de las cúspides. **G**. Corte en vista lateral de la maxila derecha mostrando altura de corte en F. Líneas rojas muestran la separación entre la dentición de la maxila derecha y de la hemimandíbula derecha, además se observa el arreglo en paralelo de los dientes. Flecha roja señalando diente maxilar sin expansión labiolingual.

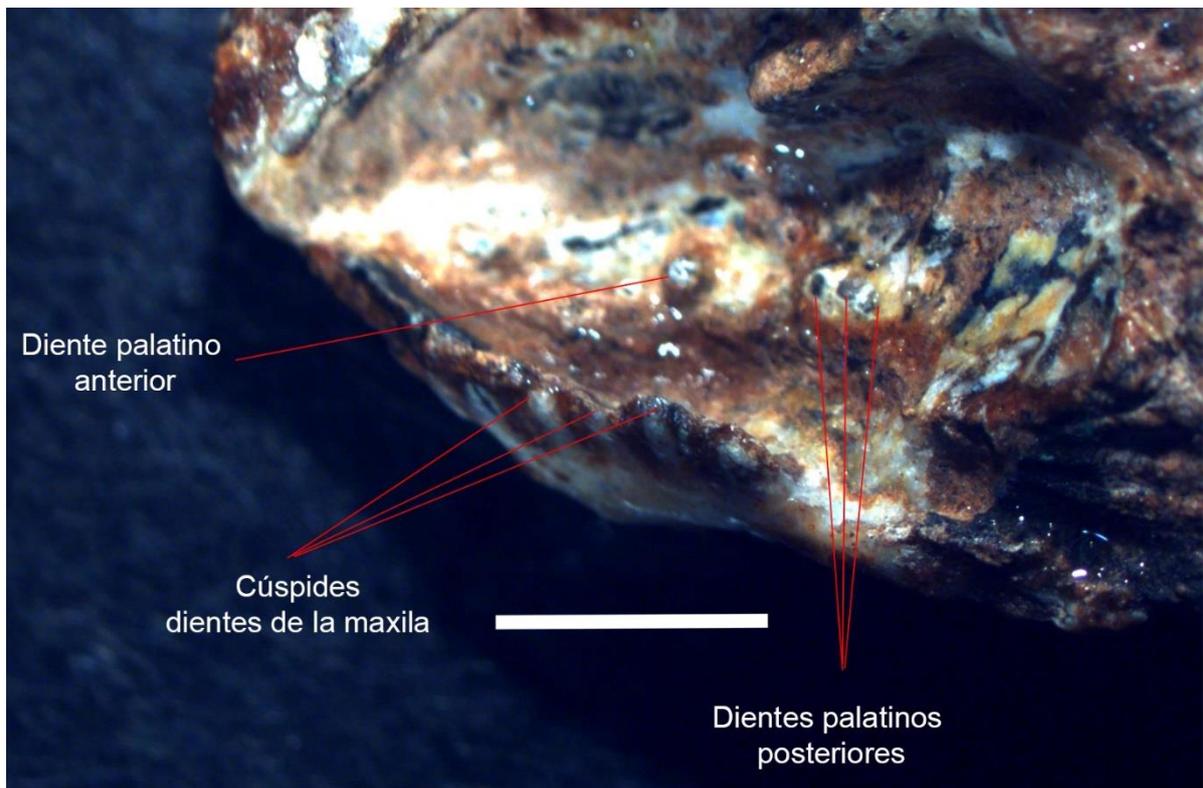


Figura 6. *Pintosaurus magnidentis* FC-DPV 2506. Dentición de la maxila, mostrando dientes con una sola cúspide. Escala 5 mm.

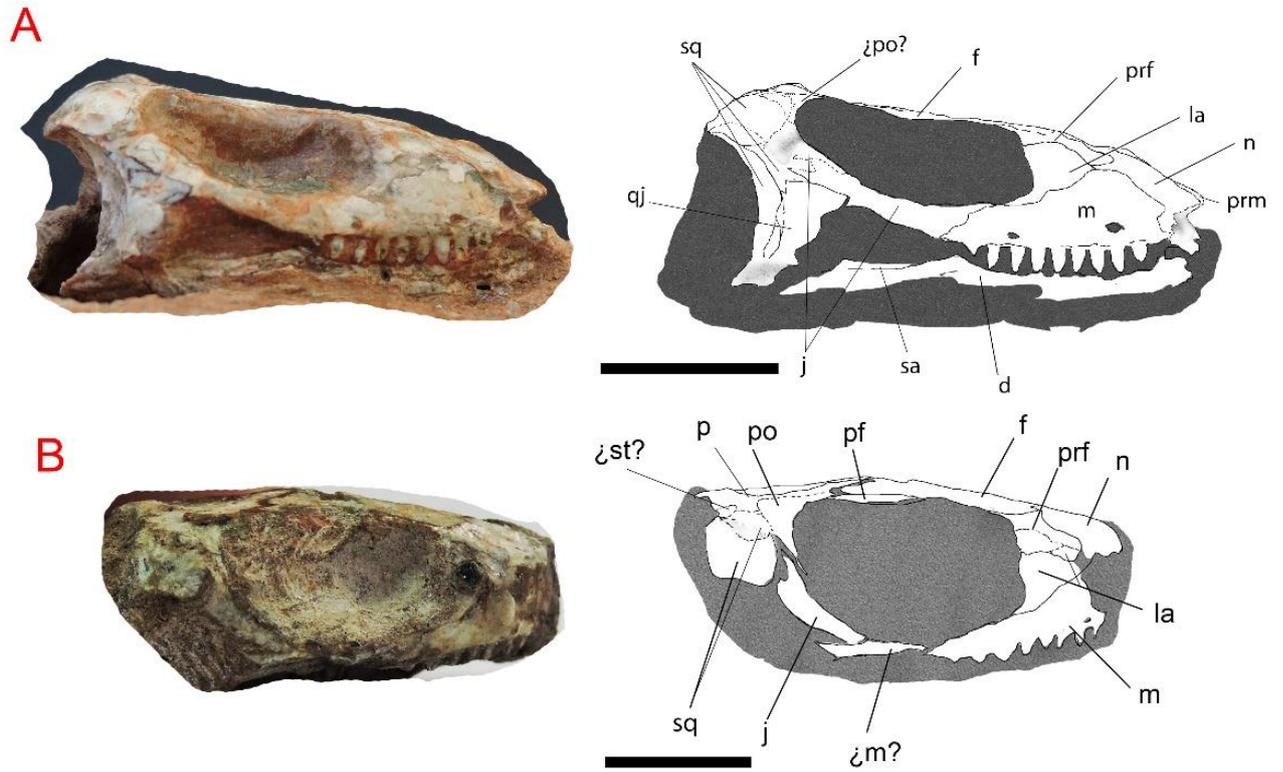


Figura 7. *Pintosaurus magnidentis* (Piñeiro *et al.*, 2004) A. FDCPV-2505 y B. FC-DPV 2506. Vista lateral derecha. Escala 10mm.

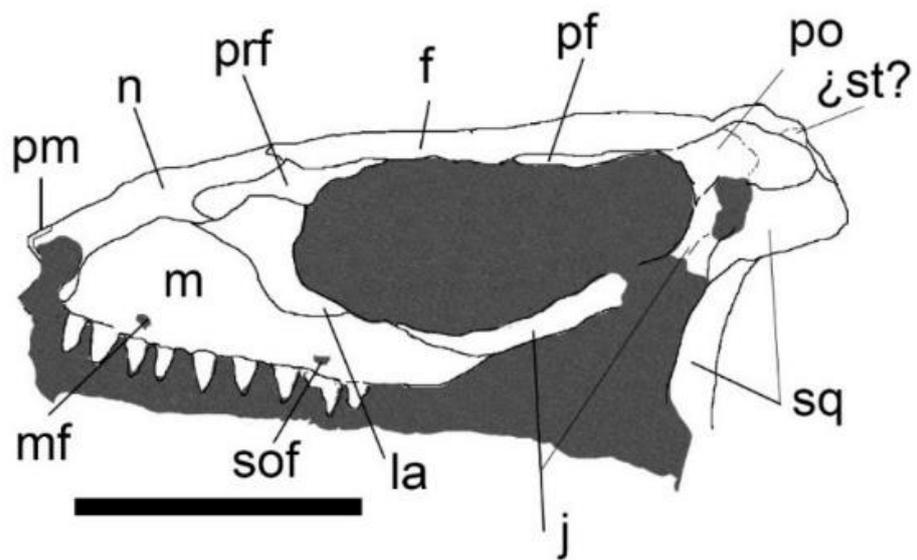


Figura 8. *Pintosaurus magnidentis* FCDPV-2505 vista lateral izquierda. Escala 10mm.

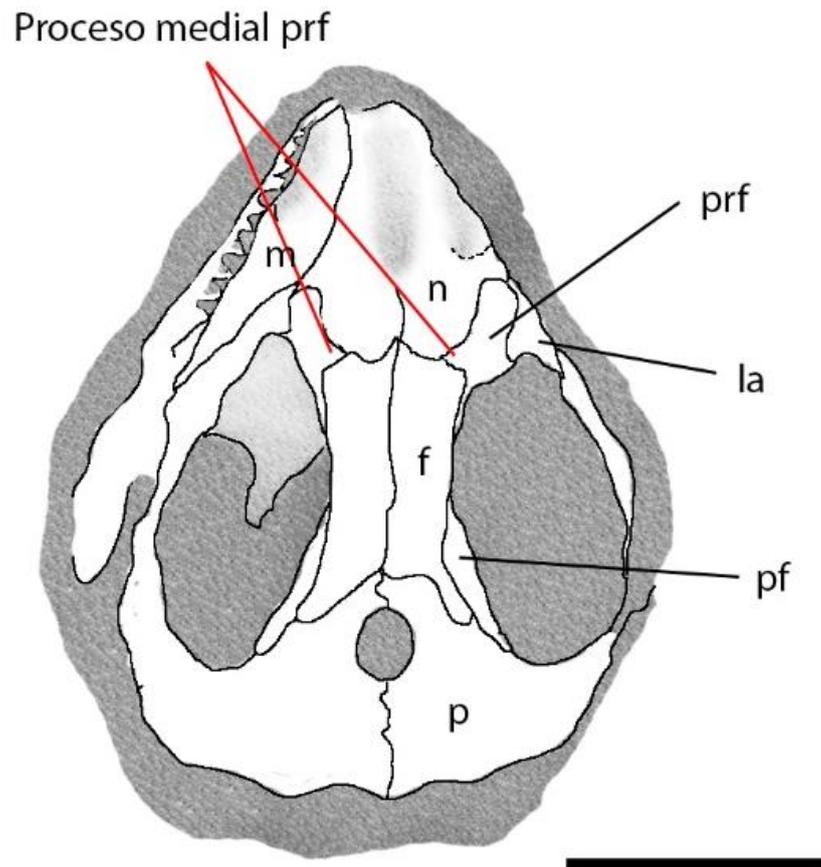


Figura 9. Interpretación del procolophonido *Sauropleuron anoplus* (Modesto *et al.*, 2001), de la Formación Katberg, Vangfontein, Sur de África. Triásico Inferior. NMQR 3556. Adaptado de McDougall, *et al* (2013). Escala 10mm

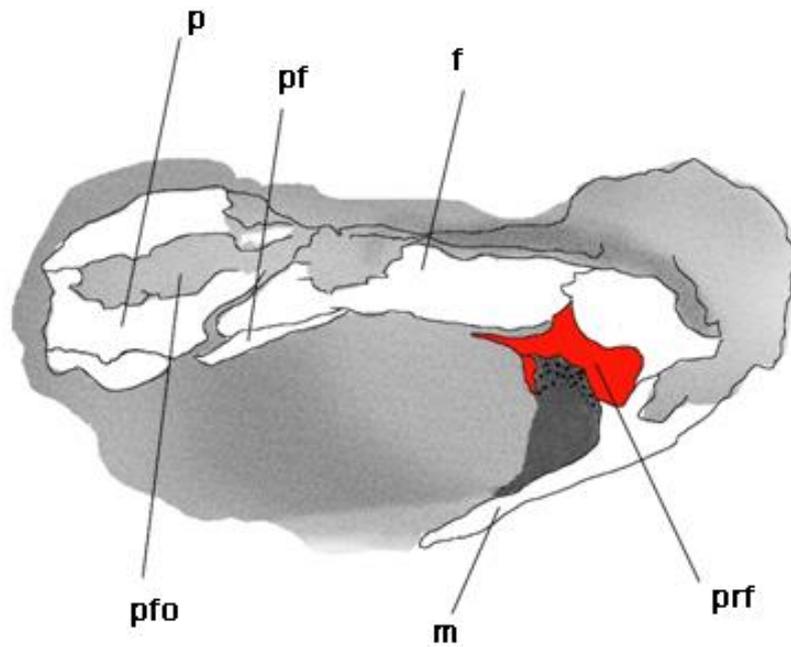


Figura 10. *Pintosaurus magnidentis*. FCDPV-2506, prefrontal (en rojo), mostrando el proceso medial bien desarrollado. Escala 10mm

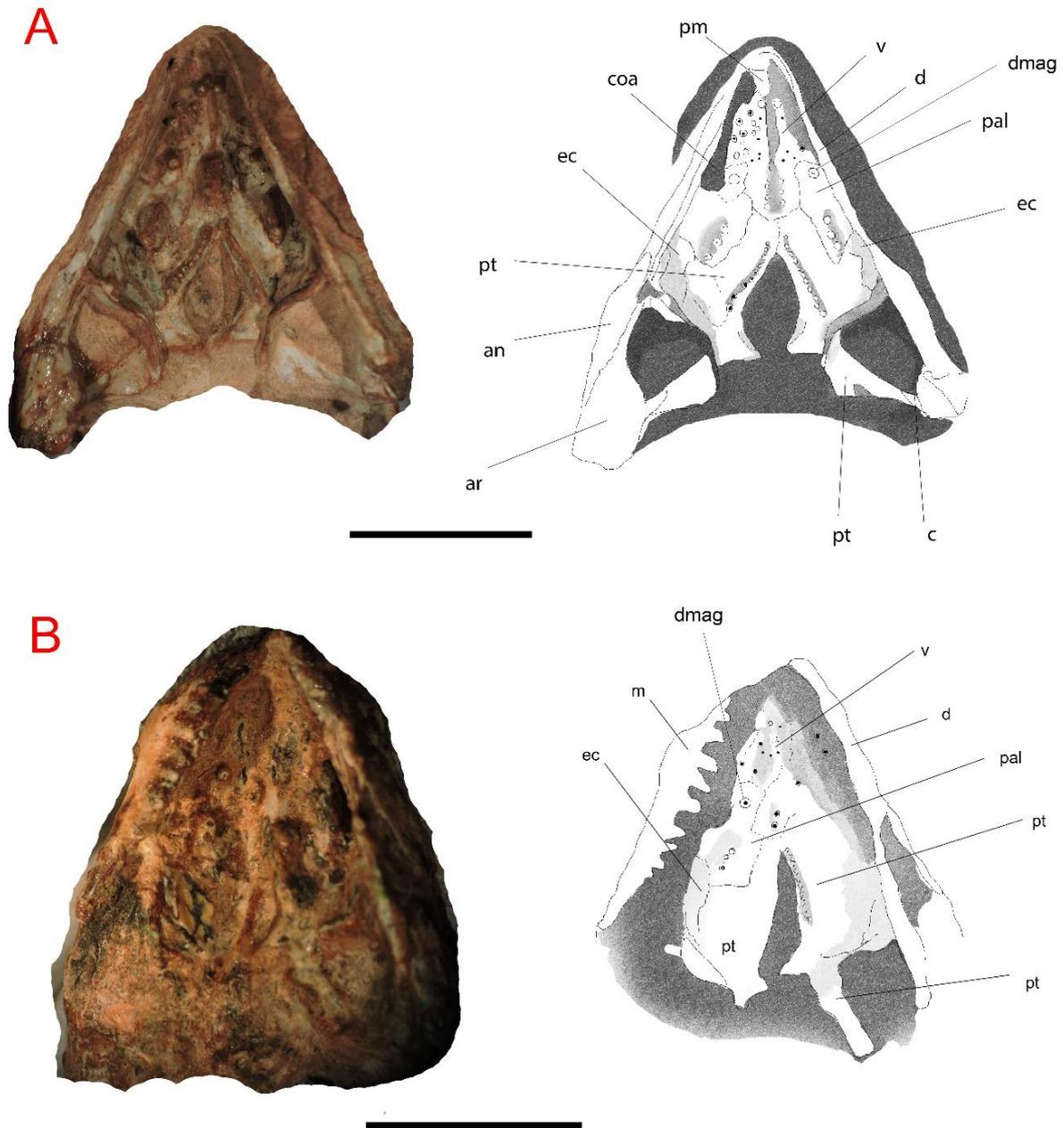


Fig. 11. *Pintosaurus magnidentis* A. FC-DPV 2505 y B. FC-DPV 2506. Vistas ventrales. Escala: 10 mm.

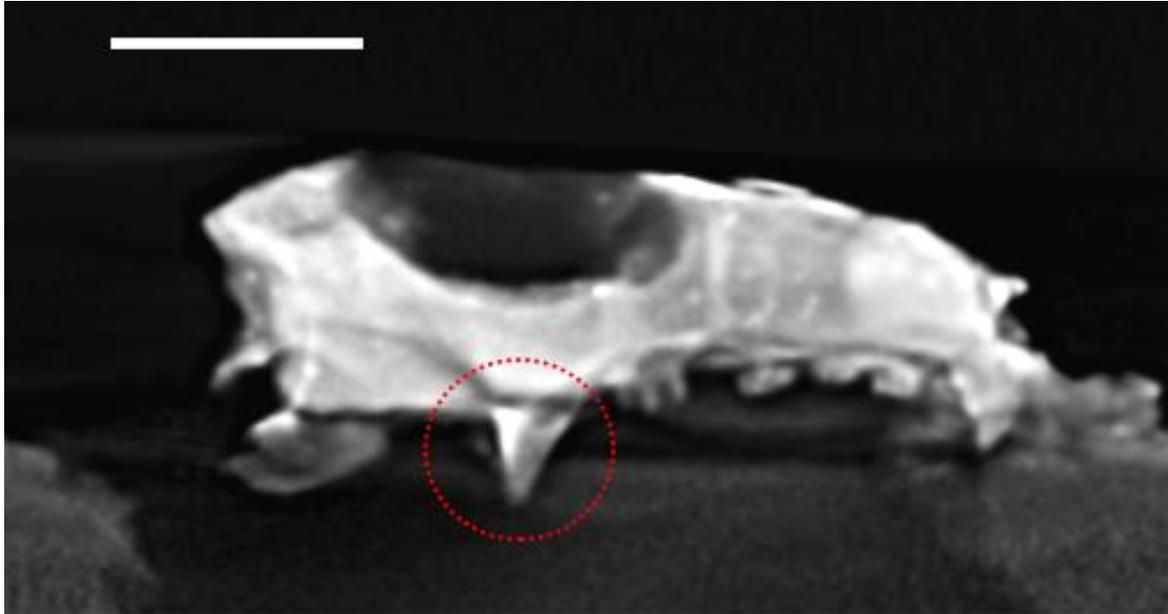


Fig. 12. Imagen de Tomografía computada mostrando el desarrollo ventral del flanco transverso del pterigoides y ectopterigoides. FDCPV-2505. Escala 10mm.

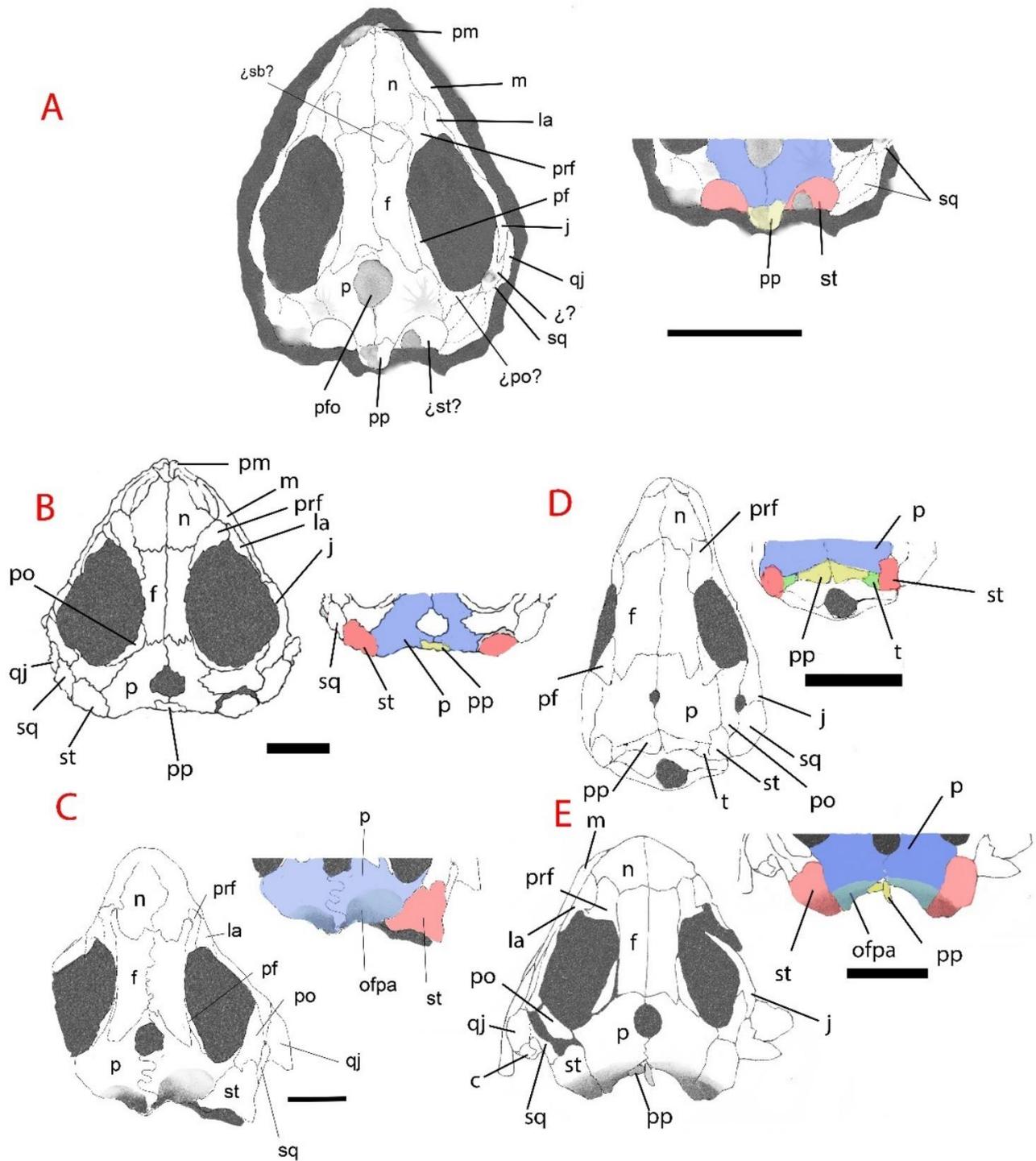


Figura 13. Comparación en el ordenamiento de los huesos que conforman el borde posterior de la tabla craneana. **A.** *Pintosaurus magnidentis* FCDPV-2505. **B.** *Nyctiphrutetus acudens* (Saila, 2010). **C.**, *Procolophon trigoniceps* (interpretación de NHMUK R4087. **D.** *Millereta rubidgei* (Gow, 1972). **E.** *Sauropareion anoplus* (Modesto & Damiani, 2007). Escala 10mm

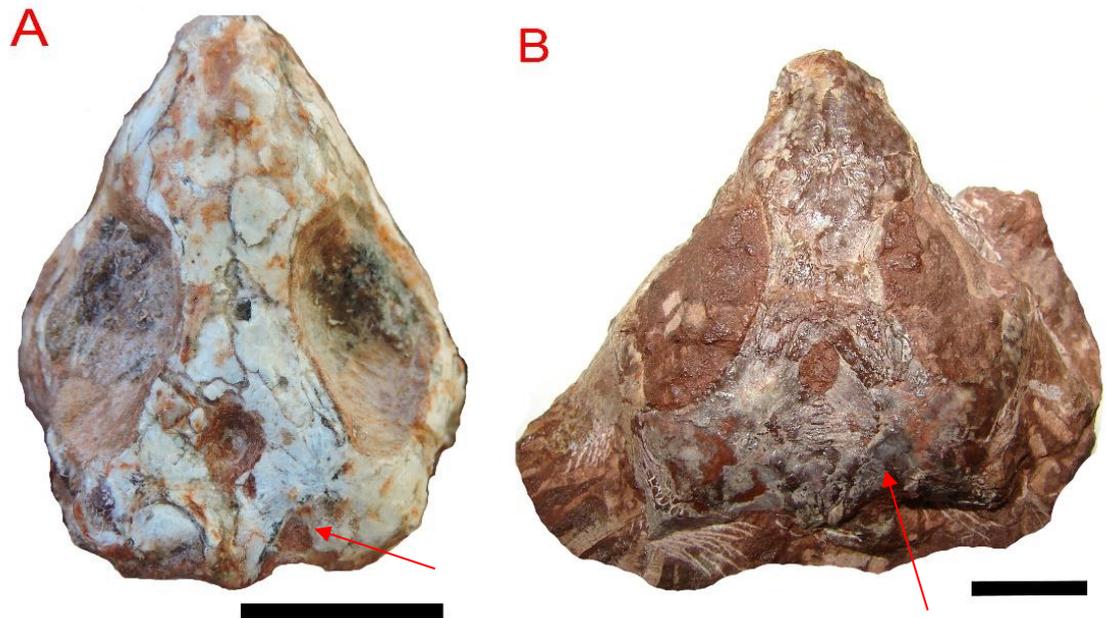


Figura 14. Vista dorsal de A, *Pintosaurus magnidentis* FC-DPV 2505; B, *Procolophon trigoniceps* (NHMUK R4088).

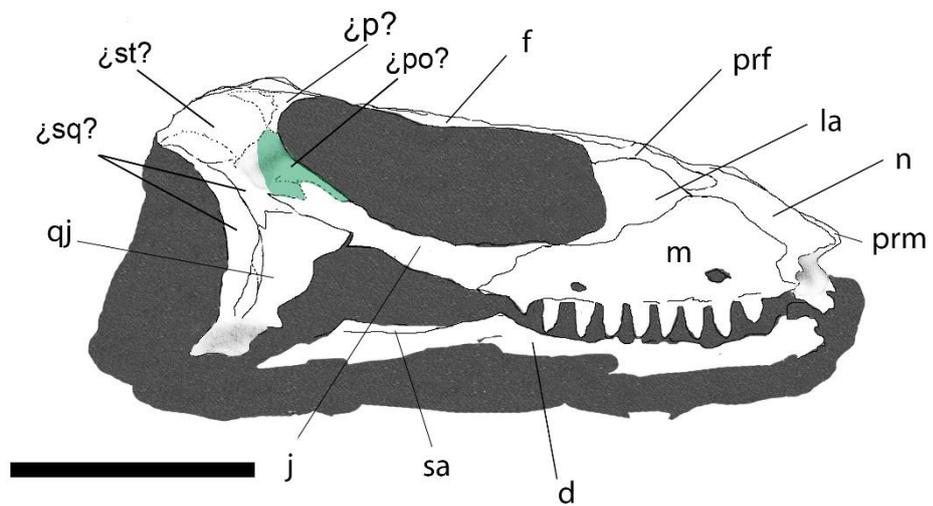


Fig 15. Vista lateral FC-DPV 2505. Interpretación del postorbital en el borde posteromedial de la órbita.

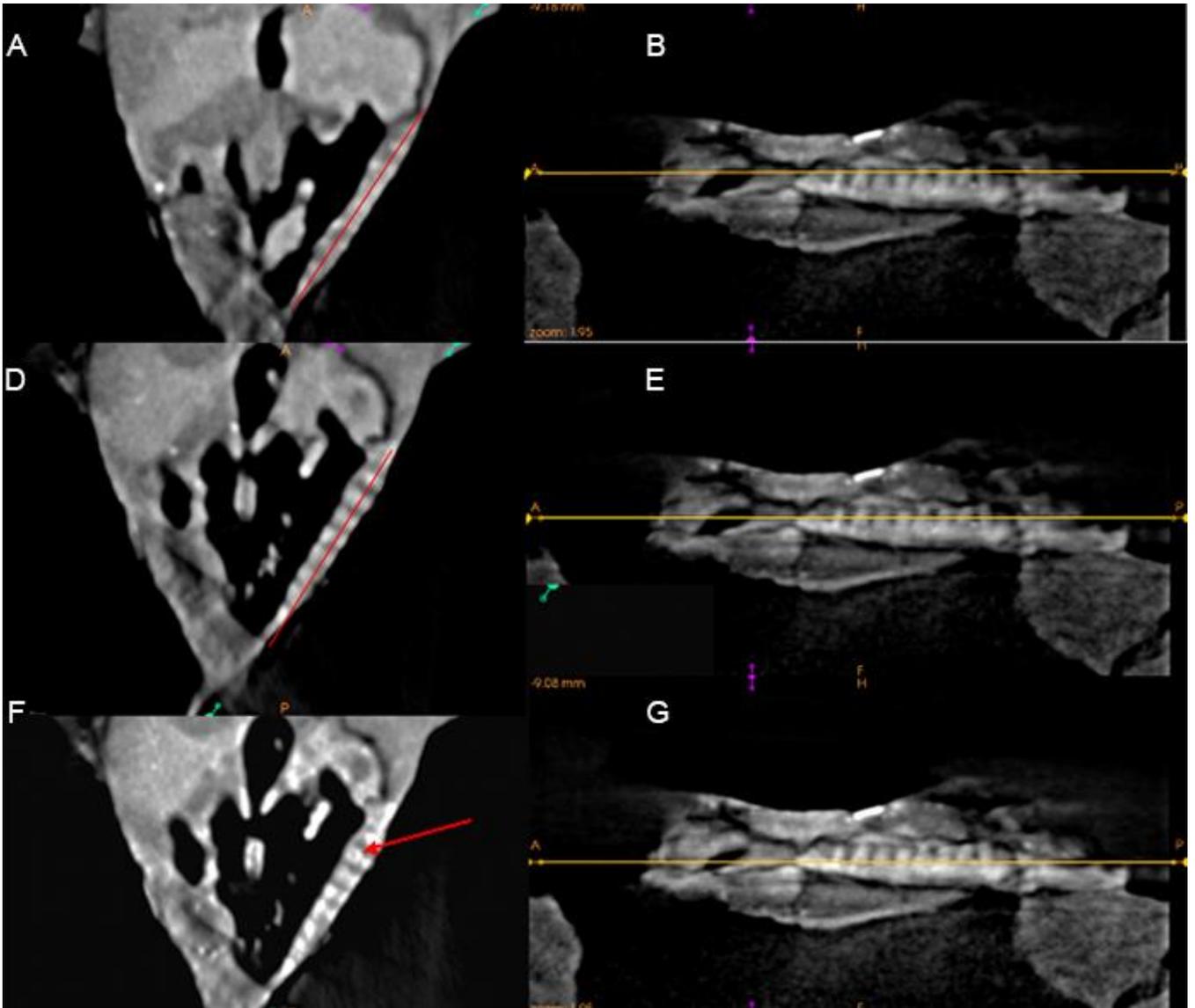


Figura 16. Tomografía computada del cráneo de *Pintosaurus magnidentis* FC-DPV 2505. **A** Corte sagital a la altura de la cúspide del diente. **B**. Corte en vista lateral de la hemimandíbula derecha mostrando altura de corte en A. **C**. Corte sagital a la altura de la zona media del diente. **D**. Corte en vista lateral de la hemimandíbula derecha mostrando altura de corte en C y **E** Corte sagital de la región de la base de los dientes de la hemimandíbula. **F**. Vista lateral lateral de la hemimandíbula derecha mostrando altura de corte en E. Líneas rojas muestran la separación entre la dentición de la maxila derecha y de la hemimandíbula derecha, además se observa el arreglo en paralelo de los dientes. Flecha roja indicando diente mandibular con base circular.

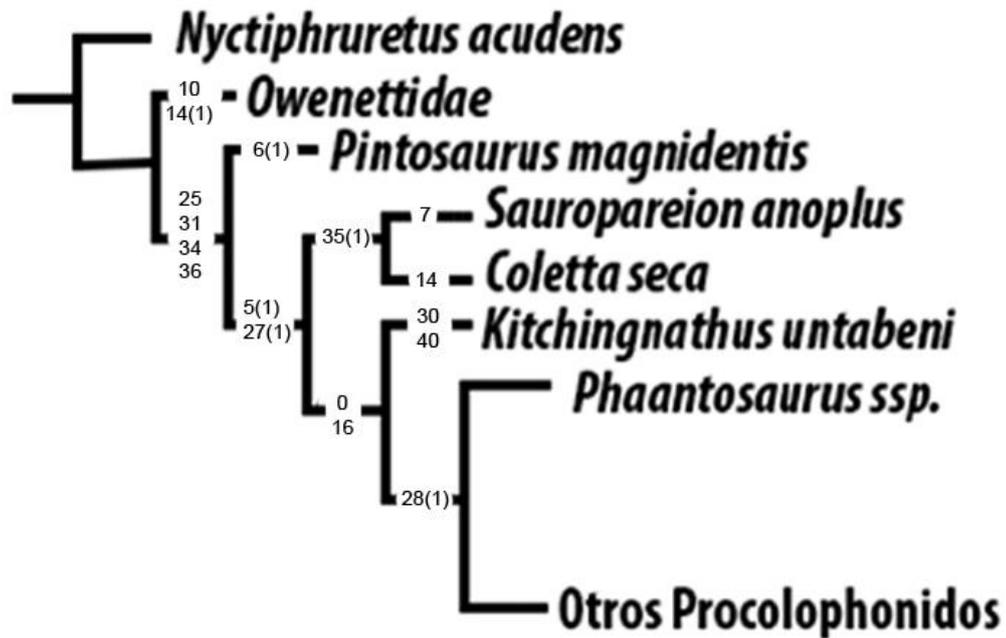


Figura 17. Árbol de consenso, mostrando sinapomorfías. Longitud de árbol =110. Con 5000 réplicas. P=33.  
 Otros Procolophonidos: *Eumetabolodon bathycephalus*, '*Eumetabolodon*' *dongshengensis*, *Hypsognathus fenneri*, *Kapes* spp., *Leptopleuron lacertinum*, *Neoprocolophon asiaticus*, *Pentaedrusaurus ordosianus*, *Phaanthosaurus* spp., *Phonodus dutoitorum*, *Procolophon trigoniceps*, *Sclerosaurus armatus*, *Scoloparia glyphanodon*, *Soturnia caliodon*, *Teratophon spinigenis*, *Theledectes perforatus*, *Thelephon contritus*, *Thelerpeton oppressus*, *Timanophon raridentatus* y *Tichvinskia vjatkensis*.

## APÉNDICES.

### Apéndice I.

#### Lista de Caracteres. (Cisneros, 2008a)

0. Proceso subnarial premaxilar de la maxila: (0) presente; (1) ausente (2) premaxila posterodorsalmente expandida.
1. Narina externa: (0) ubicada posteriormente o a nivel del primer diente maxilar (1) anterior al primer diente maxilar.
2. Narina externa: (0) elongada anteroposteriormente (1) subcircular o expandida dorsoventralmente.
3. Barra internarial ancha: (0) ausente (1) presente.
4. Hocico: (0) largo y aplanado (1) corto y profundo.
5. Depresión maxilar: (0) ausente (1) presente.
6. Prefrontal: (0) borde interno recto (1) borde interno con proceso medial (2) confinado al anillo orbital.
7. Margen posterior de la fenestra orbitotemporal: (0) anterior al margen posterior de foramen pineal (1) a nivel del margen posterior del foramen pineal (2) más allá del margen posterior del foramen pineal (3) considerablemente más allá del margen posterior del foramen pineal.
8. Inserción de la abertura pineal: (0) en una fosa profunda (1) al mismo nivel de la superficie dorsal de la tabla.
9. Contorno del foramen pineal (0) redondeado (1) en forma de lágrima (2) borde posterior recto.
10. Postfrontal (0) Contactando el frontal, parietal y postorbital (1) Contactando frontal, parietal, postorbital y supratemporal (2) contactando parietal y frontal solamente (3) ausente con el parietal en su lugar o fusionado al parietal.
11. Proceso lateral del yugal: (0) ausente (1) uno (2) dos.

12. Emarginación ventral temporal: (0) Convexa (1) más o menos recta (2) agudamente emarginada (3) ampliamente excavada.
13. Superficie lateral del cuadratoyugal: (0) sin espina (1) con una espina (2) con dos o más espinas.
14. Terminación del margen ventral del escamoso: (0) hasta el margen ventral del cuadratoyugal (1) dorsalmente al cuadratoyugal en la sección timpánica.
15. Margen posterior de la tabla craneana: (0) cóncavo (1) agudo (2) mostrando una amplia emarginación.
16. Postparietales: (0) presentes (1) ausentes o fusionados.
17. Margen posterolateral del supratemporal: (0) redondeado (1) aguzado (2) con una espina prominente.
18. Ancho del vómer: (0) más amplio que las coanas (1) más o menos igual o más estrecho.
19. Columella, Epipterigoides. (0) terminando libremente (1) contactando dorsalmente al proótico y supraoccipital.
20. Proceso cultriforme del parasfenoides: (0) proyectado anteriormente y haciendo estrecho hacia la punta (1) proyectándose verticalmente como un pilar robusto.
21. Relación entre el tubérculo basioccipital y el cóndilo del cuadrado (0) aproximadamente al mismo nivel (1) basioccipital proyectado posteriormente.
22. Cóndilo occipital (0) uniforme (1) tripartito.
23. Superficies ventrales y dorsales del dentario: (0) casi paralelas (1) oblicuas.
24. Relación del hueso articular con la dentición marginal: (0) casi en línea (1) bien por debajo.
25. Número de dientes premaxilares: (0) 5 o más (1) 4, (2) 3, (3) 2.
26. Dientes premaxilares: (0) alturas similares (1) dientes mediales agrandados.
27. Dientes maxilares con bases labiolingualmente expandidas: (0) ausentes; (1) presentes.
28. Presencia de dientes prominentes bulbosos en la maxila: (0) ausentes (1) presentes.

29. Cuello de los dientes maxilares: (0) sin mostrar constricción; (1) con constricción.
30. Cúspides de los dientes maxilares: (0) una (1) dos (2) dos y con dientes monocúspides anteriores ausentes.
31. Número de dientes maxilares: (0) 40 o más (1) 35 a 15; (2) 12 a 10; (3) 8 o 6; (4) 5 o menos.
32. Dientes de la maxila: (0) insertados (1) no insertados.
33. Depresión oclusal profunda en dientes maxilares: (0) ausente; (1) presente.
34. Dentición anterior del vómer: (0) varios dentículos (1) dientes verdaderos (2) dientes completamente ausentes.
35. Dentículos o verdaderos dientes en el borde medial del vómer: (0) presentes; (1) ausentes.
36. Dentición palatina: (0) dentículos (1) verdaderos dientes (2) ausente.
37. Dentición del pterigoides: (0) presente (1) ausente.
38. Incisivos: (0) dos o más (1) uno.
39. Dientes del dentario en sección basal: (0) circulares (1) expandidos labiolingualmente (2) alargados mesiodistalmente.
40. Cúspides dentarias de los molariformes: (0) una (1) dos cúspides adyacentes (2) dos cúspides ampliamente separadas.

## Apéndice II.

## Matriz filogenética.

taxón /caracteres	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	3	3	3	3	3	3	3	3	3	4					
Nyctiphretus acudens	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
Owenettidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	1	1	1	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0				
Coletta seca	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	2	0	1	?	?	?	0	?	?	?	?	0	?	1	0	1	0	0	0	2	0	0	1	1	?	?	0	?	0		
Pintosaurus magnidentis	?	?	?	?	0	0	1	0	0	0	0	2	0	?	?	1	0	0	0	?	?	?	?	0	0	2	0	0	0	0	2	0	0	1	0	1	0	?	0	0		
Sauropareion anoplus	?	?	?	?	?	1	1	1	0	0	2	0	2	0	0	1	0	0	?	?	?	?	0	0	?	?	?	0	0	2	0	0	1	1	1	0	?	?	?			
Kitchingnathus untabeni	2	0	?	?	0	1	0	?	0	0	2	0	2	0	?	1	1	0	?	?	?	?	?	0	0	2	0	1	0	0	1	2	0	0	?	?	?	?	?	1	2	
Phaantosaurus spp.	1	0	1	0	1	1	0	0	?	?	2	0	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	0	2	0	1	1	0	0	2	0	0	1	0	1	?	0	1	0		
Phonodus dutoitorum	1	?	?	1	1	1	?	?	?	?	0	0	0	1	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	?	?	0	?	1	1	2	1	?	?	?	?		
Eumetabolodon dongshengensis	?	?	?	?	?	1	1	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	0	3	0	0	1	?	1	?	?	?	0	0		
Theledectes perfortus	?	?	?	?	?	?	1	2	1	0	3	0	3	0	?	1	1	?	?	?	?	?	0	?	2	1	0	1	0	0	3	0	0	?	?	?	0	0	0	0		
Tichvinskia vjatkensis	1	?	1	0	0	1	0	2	1	0	3	0	3	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	2	1	1	1	0	1	3	1	0	1	0	1	?	0	1	2	
Timanophon rarietatus	?	?	?	?	?	1	0	2	0	1	2	0	3	1	0	0	1	0	1	?	0	1	0	?	0	2	?	1	1	0	1	3	?	0	1	0	1	0	0	1	2	
Kapes ssp.	1	1	1	1	?	1	1	2	0	1	3	0	3	0	0	1	1	1	1	?	?	?	?	0	0	2	1	1	1	0	1	3	1	0	1	0	1	0	0	2	1	
Thelephon contritus	?	?	?	?	?	?	1	2	0	1	2	0	3	0	?	1	1	1	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	1	0	1	4	1	0	1	?	1	0	?	?	?	
Eumetabolodon bathycephalus	2	1	1	1	1	1	0	2	1	0	2	0	3	1	0	?	?	2	1	?	?	1	0	0	0	2	1	1	1	0	1	3	1	0	1	0	1	0	0	1	2	
Procolophon trigoniceps	2	1	1	1	1	1	0	1	1	0	2	0	3	1	0	1	1	2	1	0	0	1	0	0	0	2	1	?	0	0	2	3	1	0	1	1	1	0	0	1	2	
Theleperon oppressus	2	?	1	1	1	?	0	1	1	0	2	0	3	1	0	1	1	2	1	?	?	1	?	0	0	2	1	1	1	0	1	4	1	0	1	0	1	0	0	1	?	
Teratophon spinigenis	2	1	1	1	1	1	1	1	1	0	3	0	3	1	0	1	1	2	1	?	0	1	0	0	0	2	1	1	1	0	1	3	1	0	1	0	1	0	0	?	?	
Pentaedrosaurus ordocianus	2	1	1	1	1	1	0	2	1	2	3	0	3	1	0	1	1	1	1	?	?	?	?	1	1	2	1	1	1	0	1	3	1	?	1	1	1	0	0	1	B	
Neoprocolophon asiaticus	?	?	1	1	1	1	?	2	1	2	?	0	3	1	?	2	1	2	1	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	1	4	1	?	1	1	?	0	?	?	?	
Sclerosaurus armatus	?	?	?	?	?	?	?	3	1	0	?	?	0	2	?	2	?	?	?	?	?	?	?	?	?	3	?	?	1	?	2	3	1	?	?	?	?	?	?	?	?	
Scoloparia glyphanodon	?	?	?	?	?	0	0	3	1	?	3	2	0	2	?	?	?	1	?	?	?	?	?	1	?	3	1	1	0	0	2	4	1	0	?	?	?	?	0	1	2	
leptopleuron lacertinum	?	1	1	0	0	0	2	2	1	0	3	1	0	2	?	2	1	2	1	1	1	?	?	1	1	1	3	?	1	1	1	2	4	1	?	1	1	2	1	1	?	1
Soturnia caliodon	1	0	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	1	1	3	1	1	1	1	2	4	1	1	2	?	?	?	1	2	0
Hypsognathus fenneri	?	0	1	1	0	0	2	3	1	0	3	2	0	2	1	2	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	3	1	1	1	1	4	1	1	2	1	2	1	1	?	?	