

ANÁLISIS DE CÁSCARAS DE HUEVOS DE DINOSAURIOS DE LA FORMACIÓN ALLEN, CRETÁCICO SUPERIOR DE RÍO NEGRO (CAMPANIANO-MAASTRICHTIANO): UTILIDAD DE LOS MACROCARACTERES DE INTERÉS PARATAXONÓMICO



MARIELA SOLEDAD FERNÁNDEZ

Instituto de Investigaciones en Biodiversidad y Medioambiente (INIBIOMA - CONICET), Quintral 1250, R8400FRF San Carlos de Bariloche, Argentina. fernandezms@comahue-conicet.gob.ar

Resumen. El presente estudio es una contribución más al conocimiento de la parataxonomía de las cáscaras de huevos de dinosaurios procedentes del Salitral de Santa Rosa y Salitral Ojo de Agua de la provincia de Río Negro, Argentina. Para dicho trabajo fueron estudiados 4469 fragmentos de cáscaras de huevos de la Formación Allen, Cretácico Superior (Campaniano-Maastrichtiano). Doce de estas cáscaras fueron sometidas a un Análisis de Componentes Principales, para clasificarlas y analizar las relaciones entre los caracteres utilizados comúnmente en las clasificaciones parataxonómicas. Por otra parte se estudiaron 4264 cáscaras con lupa binocular, 57 cáscaras con microscopio óptico y microscopio de polarización y por último 14 cáscaras con microscopio electrónico de barrido. Fueron identificados dos grandes grupos, cáscaras del tipo 1 afines a la oofamilia Megaloolithidae con cinco subtipos y cáscaras del tipo 2, sin subtipos. Los caracteres relevantes encontrados con el estudio de ACP fueron: el espesor de la cáscara, la anchura de las unidades de cáscara, el diámetro de los nódulos y el diámetro de las mamilas. Los diferentes tipos de cáscaras registrados fueron comparados con diversos ootaxones de América del Sur y del resto del mundo.

Palabras clave. Huevos. Parataxonomía. Ooespecies. América del Sur. Titanosaurios. Saurópodos.

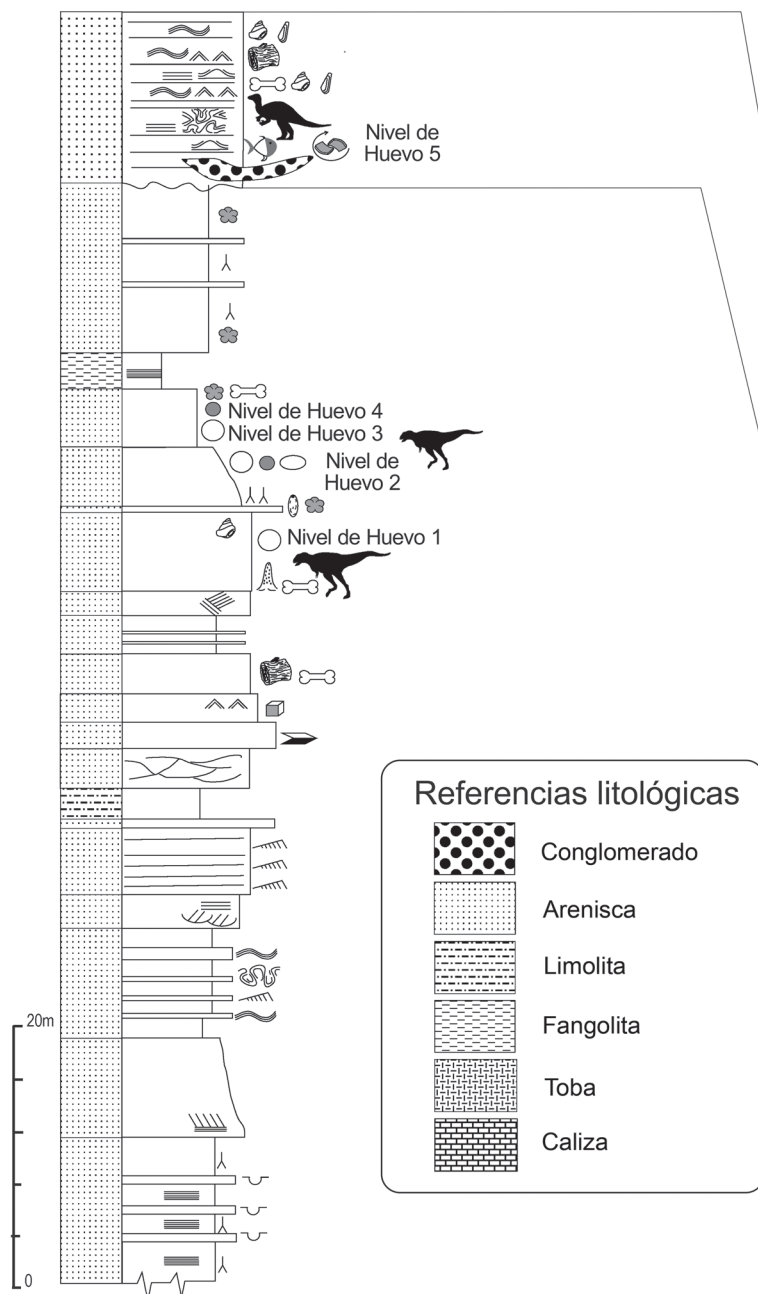
Abstract. ANALYSIS OF DINOSAUR EGGSSHELLS OF ALLEN FORMATION, UPPER CRETACEOUS OF THE RIO NEGRO PROVINCE (CAMPANIAN-MAASTRICHTIAN): USEFULNESS OF MACROCHARACTERS OF PARATAXONOMIC INTEREST. The present study is a further contribution to the parataxonomy knowledge of dinosaur eggshells from Salitral de Santa Rosa and Salitral Ojo de Agua, Río Negro province, Argentina. We studied 4469 fragments of dinosaur eggshells Allen Formation, Upper Cretaceous (Campanian-Maastrichtian). Twelve of these shells were subject to a principal component analysis (PCA) to classify and establish the relationships between characters commonly used in parataxonomic classifications. We studied under binocular scope 4264 eggshells (BL), 57 eggshells under transmitted light microscope (TLM) and polarized light microscope (PLM), 14 eggshells under scanning electron microscope (SEM). We identified two main groups, type 1 eggshells related to the oofamily Megaloolithidae with five subtypes and type 2 eggshells, with no subtypes assigned. Relevant traits found with the ACP study were: shell thickness, the width of the shell units, the diameter of the nodules, and the diameter of the mamila. Different types of eggshells found were compared with various ootaxa from South America and other regions of the world.

Key words. Eggs. Parataxonomy. South America. Oospecies. Titanosaur. Sauropod.

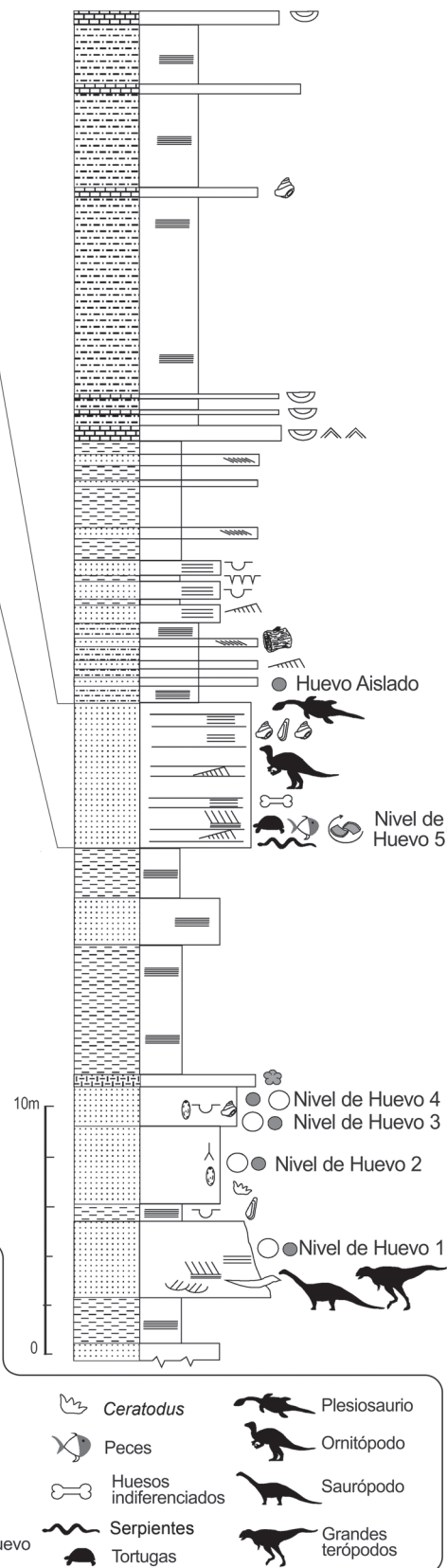
En los últimos años se han publicado extensos trabajos sobre la clasificación de las cáscaras de huevos actuales y fósiles (Mikhailov, 1991, Mikhailov, *et al.*, 1996; Sahni, *et al.*, 1994; Vianey-Liaud y Crochet, 1993; Vianey-Liaud *et al.*, 2003), que utilizan los caracteres de interés parataxonómico de manera arbitraria, sin conocer de manera fundamentada el grado de relación que existe entre los mismos. En algunos casos los caracteres tomados como de interés taxonómico son redundantes y en otros casos son afectados por erosión, desgaste o recristalizaciones dificultando su uso para establecer comparaciones taxonómicas (Fernández y Matheos, 2011). En este trabajo se presenta una clasificación de los materiales colectados en dos localidades de los bajos interiores de la provincia de Río Negro (Salitral de

Santa Rosa y Salitral Ojo de Agua; ver Salgado *et al.*, 2007, fig. 1). Para esta clasificación, se tomaron en cuenta sólo aquellos caracteres que se consideraron relevantes luego de haberse efectuado un análisis de componentes principales (ACP). El presente trabajo busca por un lado resaltar los caracteres de interés a la hora de realizar descripciones y/o clasificaciones de las cáscaras de huevos fósiles, y por otro utilizarlos para ordenar en base a su similitud la biodiversidad de las cáscaras fósiles registradas en los bajos interiores de la provincia de Río Negro (hasta que se cuente con información de los dinosaurios productores de los diferentes tipos de huevos). Por último se realizó una comparación de los materiales estudiados con diversos restos oológicos de otras regiones del mundo.

Salitral Ojo de Agua



Salitral de Santa Rosa Salinas de Trapalcó



MARCO GEOLÓGICO

En la región central de la Provincia de Río Negro existe una serie de áreas deprimidas originadas como resultado de la acción combinada de procesos tectónicos y erosivos, en particular deflación (González-Días y Malagnino, 1984), en donde ocasionalmente existen salinas o salitrales. Los materiales de huevos fósiles que se estudian aquí se hallaron en sitios ubicados en las pendientes de dos de estos bajos interiores, en donde aflora la Formación Allen. La edad de esta formación está actualmente restringida al Campaniano-Maastrichtiano (probablemente al Campaniano medio-Maastrichtiano temprano), en base al estudio de foraminíferos (Ballent, 1980) y palinomorfos (Salgado *et al.*, 2007).

Salgado *et al.* (2007) indicaron que en las áreas de Salitral de Santa Rosa-Salinas de Trapalcó y Salitral Ojo de Agua es posible reconocer dos subunidades de la Formación Allen: (1) una inferior caracterizada por depósitos de arena de grano fino con capas subordinadas de fangolitas y algunos niveles finos de evaporitas y (2) una sucesión superior de gran espesor, compuesta por limolitas y fangolitas con delgados niveles de calizas ricas en ostrácodos, y niveles finos de arenas. La última subunidad se encuentra expuesta en Salinas de Trapalcó y en Salitral Ojo de Agua y no en Salitral de Santa Rosa. Sobre la base de estudios sedimentológicos, estos autores concluyeron que la subunidad inferior, que se caracteriza por brindar restos de vertebrados fósiles, corresponde a un ambiente de lagunas salobres supramareales asociados a dunas y depósitos de ríos efímeros. La unidad portadora de huevos contiene abundantes rizoturbaciones, estructuras de termiteros y caliche. Todas estas estructuras indican la presencia de paleosuelos presumiblemente desarrollados en un entorno supramareal próximo a las costas. En la parte media y superior de la subunidad inferior se identificaron cinco niveles con huevos (Fig. 1; ver Salgado *et al.*, 2007).

MATERIALES Y MÉTODOS

Abreviaturas. **MML-Pv**, Museo Municipal de Lamarque, Paleovertebrados; **MML-PH**, Museo Municipal de Lamarque, Paleohistología; **LB**, lupa binocular; **MO**, microscopio óptico; **MP**, microscopio de polarización; **MEB**, microscopio electrónico de barrido; **CL**, catodoluminiscencia; **ACP**, Análisis de Componentes Principales. **BL**, binocular loupe. **TLM**, transmitted light microscope. **PLM**, polarized light microscope. **SEM**, scanning electron microscope. **EmN**, eje

mayor nódulo; **EmN**, eje menor nódulo; **EI**, espacio intermamilar; **CPM**, anchura del canal del poro medio; **AIU**, anchura inferior de la unidad; **AMU**, anchura media de la unidad; **ASU**, anchura superior de la unidad; **EC**, espesor de la cáscara; **M**, diámetro de la mamila; **MCoales**, medida de las mamilas coalescentes.

Las cáscaras fueron observadas a simple vista y con una LB Nikon SMZ 645 con aumentos 10x, 20x, 30x y 40x. Previo a su estudio fueron limpiadas con una lavadora de ultrasonido TESTLAB® modelo TB04TA. Los macrocaracteres fueron observados con LB y con MEB. Los mismos fueron medidos con dos métodos distintos: (1) con un retículo con escala milimétrica del ocular de la LB y (2) en el programa ImageJ (Schneider *et al.*, 2012) tomando como referencia la escala gráfica en las fotografías.

Para la observación de los microcaracteres se utilizó un MP LabKlass, modelo JPL-1350. Se confeccionaron cortes delgados de 57 cáscaras, que fueron analizados mediante estudios petrográficos estándar con y sin analizador. Los cortes fueron preparados de acuerdo a la metodología planteada por Chinsamy y Raath (1992). Para las fotografías se utilizó una cámara digital Nikon 8.1 Mpx. Para el estudio de la ultraestructura se analizaron 14 cáscaras mediante un MEB Phillips SEM 515.

Se realizó un estudio multivariado de doce cáscaras que fueron fotografiadas con una cámara incorporada a la LB y fotografías tomadas con SEM. Cada uno de los caracteres cuantitativos estudiados (Tab. 1 y Fig. 2) se midió en estas imágenes utilizando el programa ImageJ (Schneider *et al.*, 2012). Posteriormente, se confeccionó una tabla de datos en donde los individuos (12 cáscaras) se corresponden a las filas y las variables se corresponden a las columnas (Tab. 1) y se la ingresó como base en el programa SPAD para su análisis. Los caracteres estudiados son cuantitativos, por lo que el tipo de análisis escogido fue el de ACP (Fine, 1996; Mikhailov, 1997; Panadés I Blas, 2005).

Luego, se estudió con estadística descriptiva el total de las cáscaras colectadas, 4264 especímenes. Para ello se construyeron tablas de rangos por frecuencias para cada uno de los caracteres cuantitativos en estudio y se graficaron los rangos en Excel®. Si bien se observaron todos los materiales colectados con LB, se tomaron medidas solamente de un 10% del total de cáscaras por lote en estudio, siendo este porcentaje representativo de la cantidad de cáscaras de los diferentes ti-

Figura 1. Correlación de los perfiles estratigráficos de Salitral Ojo de Agua (izquierda) y Salitral de Santa Rosa-Salinas de Trapalcó (derecha)/ *Correlation of stratigraphic sections of Salitral Ojo de Agua (left) and Salinas de Trapalcó-Salitral de Santa Rosa (right)*. Modificado de Salgado *et al.* (2007)/ *modified from Salgado et al., 2007*.

pos 1 y 2 en cada lote (materiales estudiados ver Material Suplementario online).

RESULTADOS

En base al estudio de las 4264 cáscaras mediante estadística descriptiva y de las 12 cáscaras con el Análisis de Componentes Principales, se identificaron dos grandes grupos: cáscaras tipo 1 (pertenecientes a la Oofamilia Megaloolithidae) y cáscaras tipo 2 (pertenecientes a la Oofamilia Faveoololithidae) de acuerdo a sus características microestructurales (ver sección Paleontología Sistemática). Dentro del grupo de cáscaras identificadas como tipo 1 se distinguieron 5 grupos de acuerdo a rangos de espesores denominados Tipo 1 “a”, “b”, “c”, “d” y “e”. Estos 5 subtipos de cáscaras fueron comparados con diferentes ooespecies del mundo (ver Paleontología Sistemática, Análisis estadístico de los fragmentos de cáscaras, y Tab. 2).

Resultados del análisis de componentes principales

En la Figura 3 se muestran las proyecciones de los doce individuos (cáscaras) en el primer plano factorial formado por los factores 1 y 2. Tomando en cuenta los cosenos cuadrados (Tab. 3) se observa que con los primeros 3 factores se acumula un 78,82% de la inercia total de los datos. En el primer plano factorial los individuos 1, 2, 9 y 10 se encuentran próximos entre sí (todos del tipo 1 “d”) y asociado a ellos el individuo 4 (tipo 1 “e”). Por otra parte, se observó que los individuos 7, 12, 3, y 11 se encuentran próximos y asociados en el factor 1, al observar el factor 2 del mismo plano facto-

TABLA 1 - Individuos vs. Variables (mm)/ Individuals vs. Variables

	EMN	EmN	EI	AIU	AMU	ASU	EC	CPM	M	Mcoal
1	0,97	0,86	0,2	0,69	1,03	1,17	3,45	0,09	0,70	1,33
2	1,10	0,90	0,12	0,50	0,81	1,27	3,64	0,07	0,61	1,39
3	0,71	0,61	0,07	0,46	0,53	0,66	5,63	0,24	0,87	1,56
4	1,50	1,00	0,16	0,71	1,16	1,46	4,60	0,19	0,60	1,34
5	0,89	0,74	0,12	0,3	0,51	0,72	5,42	0,12	0,67	1,40
6	0,76	0,62	0,14	0,58	0,86	0,97	4,63	0,61	0,57	1,22
7	0,79	0,65	0,17	0,28	0,42	0,59	6,37	0,26	0,47	0,96
8	0,80	0,64	0,39	0,50	0,89	0,94	3,96	0,17	0,52	1,30
9	1,06	0,81	0,14	0,71	1,16	1,18	3,6	0,34	0,49	1,29
10	1,11	0,86	0,12	0,65	0,94	1,06	3,76	0,28	0,66	1,94
11	0,76	0,63	0,16	0,87	0,81	1,00	6,04	0,24	0,70	1,50
12	0,85	0,77	0,05	0,20	0,60	0,68	1,54	0,25	0,20	0,63

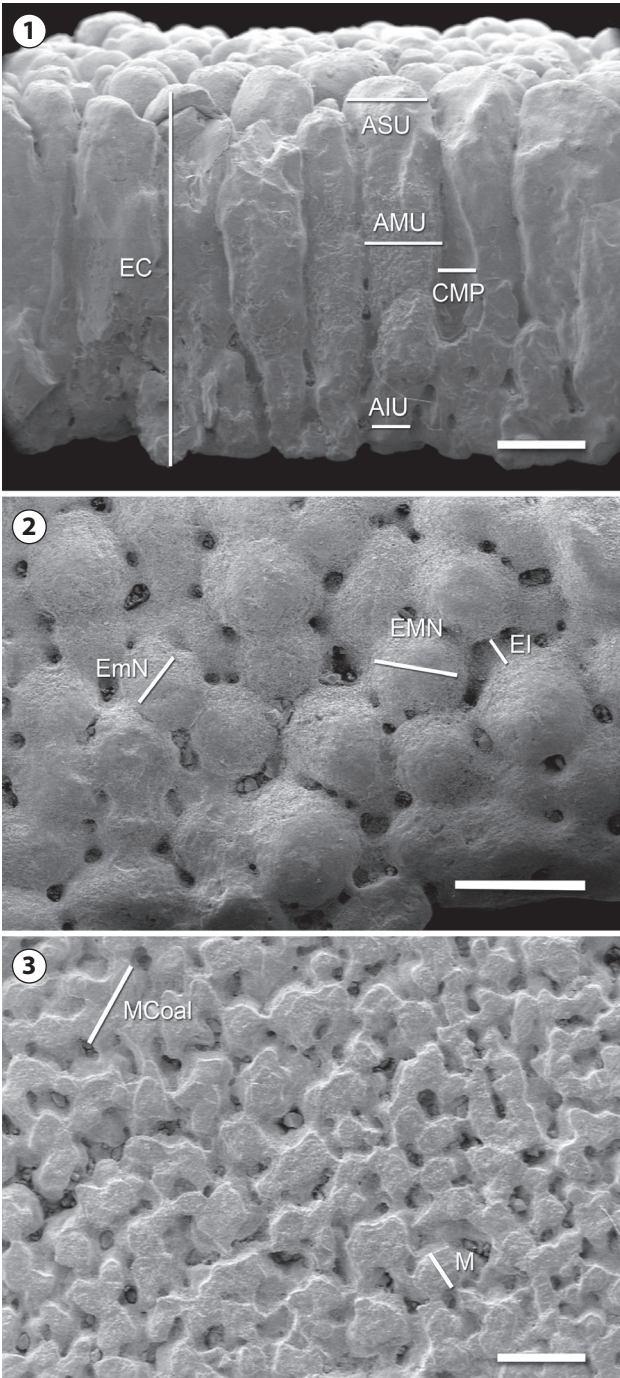


Figura 2. 1–3, fotografías de microscopio electrónico de barrido/SEM pictures; 1, vista radial: EC: espesor de la cáscara; ASU: anchura superior de la unidad de cáscara; AMU: anchura media de la unidad de cáscara; AIU: anchura inferior de la unidad de cáscara; CPM: anchura del canal-poro medio/ radial view: EC: eggshell thickness; ASU: width of the upper shell unit; AMU: half width of the shell unit; AIU: lower width of the shell unit; CPM: width of the middle pore-channel; 2, superficie externa: EMN: eje mayor del nódulo; EmN: eje menor del nódulo; EI: Espacio internodular/ external view: EMN: nodule greater axis; EmN: .nodule minor axis; EI: Internodular space; 3, superficie interna: M: medida de la mamila; Mcoales: medida de las mamilas coalescentes / inner surface. M: measure of the mammillae; Mcoal: measure of coalescing mammillae. Escala/ Scale bar = 1 mm

rial, el individuo 12 se separa de los anteriores. El individuo 12 pertenece al tipo 1, y los restantes elementos pertenecen al tipo 2 (individuos 3, 7 y 11). Los individuos 5, 6 y 8 se encuentran mal representados en este plano, por lo que se los excluye del análisis en este plano factorial.

En el segundo plano factorial, formado entre los factores 1 y 3 (Fig. 4), se observan a los individuos 2, 9 y 10 (todos tipo 1 “d”) próximos entre sí. El individuo 4 (tipo 1 “e”) se encuentra próximo a este último grupo señalado, pero al observar su relación en el factor 1 se nota que el mismo se encuentra distanciado. También se observa en el factor 1 a los individuos 3, 5, 8 y 11 (tipo 1) próximos entre sí, y los individuos 6 y 8 (tipo 2) se encuentran bien representados en el factor 3, en donde estos dos elementos se encuentran próximos entre sí. Los individuos 5 y 6, que por el eje 1 aparecen asociados en los gráficos, se encuentran separados en el eje 3, que es el eje en el que se encuentran mejor representados (Figs. 4–5). Este caso vuelve a separar claramente los elementos que pertenecen a diferentes tipos, ya que el

individuo 5 pertenece al tipo 2 y el individuo 6 pertenece al tipo 1 “e”. En la Figura 4 puede observarse en primera instancia a los individuos 8 y 9 (ambos pertenecientes al tipo 1) muy bien representados, próximos en el factor 3.

El valor relativo de contribución de los individuos es de 8,33, calculado como $100/N^{\circ}$ de individuos (en este caso 12). Los individuos cuyos valores de contribución son mayores que 8,33 para un factor son los que están participando en buena medida en la conformación de ese factor (Tab. 3).

En la figura 6 se observa la calidad de representación de las 10 variables. Cuando el valor de los cosenos cuadrados se acerca a uno, significa que para este eje la variable se encuentra bien representada y el vector, en el caso que valga 1 llegaría a tocar el borde de la circunferencia. De acuerdo a esta técnica, se considera que valores mayores a 0,60 indicarían una buena representación de la variable en el plano factorial estudiado (Tab. 3 y Fig. 6).

Para la interpretación de los ejes se utilizan los elementos contributivos a cada uno de ellos, y a partir de los elementos bien representados en el plano se conforman los grupos de individuos y se los caracteriza en base al gráfico

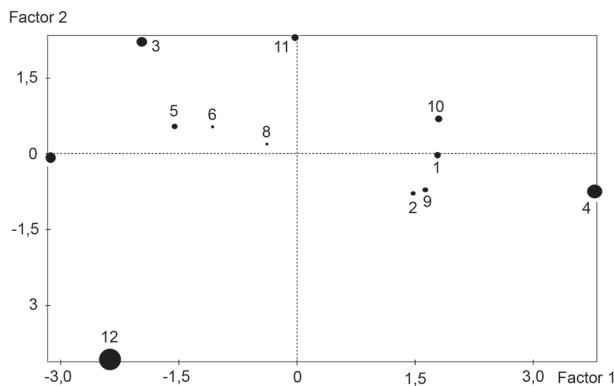


Figura 3. Plano formado por los factores 1 y 2, donde se observa los 12 individuos/ factorial plane with factors 1 and 2, showing 12 individuals

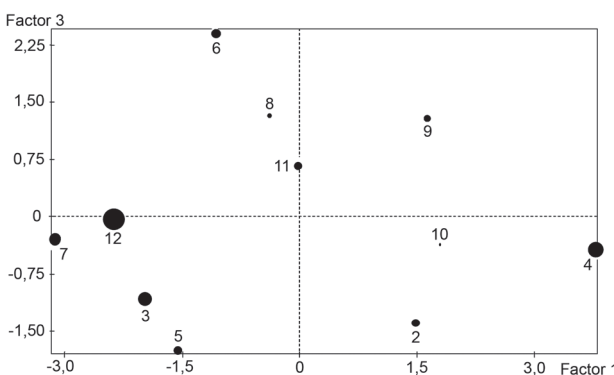


Figura 4. Plano formado por los factores 1 y 3, donde se observan los 12 individuos/ factorial plane with factors 1 and 3, showing 12 individuals.

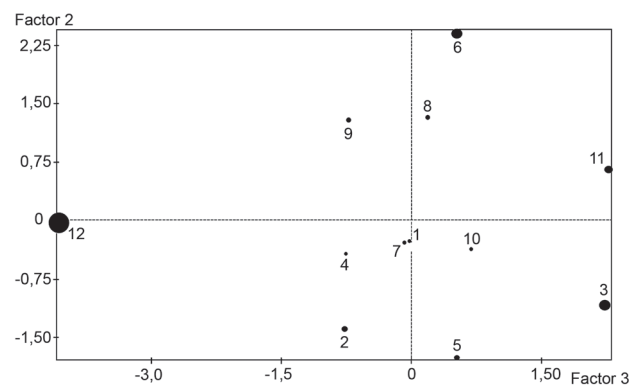


Figura 5. Plano formado por los factores 2 y 3, donde se observa los 12 individuos/ Factorial plane with factors 2 and 3, showing 12 individuals.

TABLA 2 - Tipos de cáscaras por parámetro (mm)/ Types of shells per parameter (mm)

Tipo de Cáscara	Espesores	Diám. Nódulo	AUC	Diám. Mamila
1a	0,9 - 1,7	0,5 - 1,0	0,4 - 0,9	0,15 - 0,6
1b	1,8 - 2,3	0,4 - 1,3	0,1 - 0,5	0,15 - 1,0
1c	2,6 - 2,8	0,3 - 1,0	0,5 - 0,7	0,4 - 0,5
1d	3,4 - 3,6	0,5 - 1,7	1,0 - 1,2	0,4 - 0,7
1e	4,1 - 4,3	0,4 - 1,1	0,5 - 0,9	0,4 - 1,0
2	3,5 - 7,5	0,3 - 1,1	0,3 - 1,0	0,2 - 1,1

de la variable (Fig. 6). Los vectores que representan a las variables y que llegan más cerca del borde del círculo son los que se encuentran mejor representados (Fig. 6). Las variables *EmN*, *EMN*, *AMU*, *ASU*, *AIU*, *MCoales*, *M* y *EC* están bien representadas, mientras que otros vectores cortos, como *EI* y *CPM*, tienen una mala representación. El gráfico

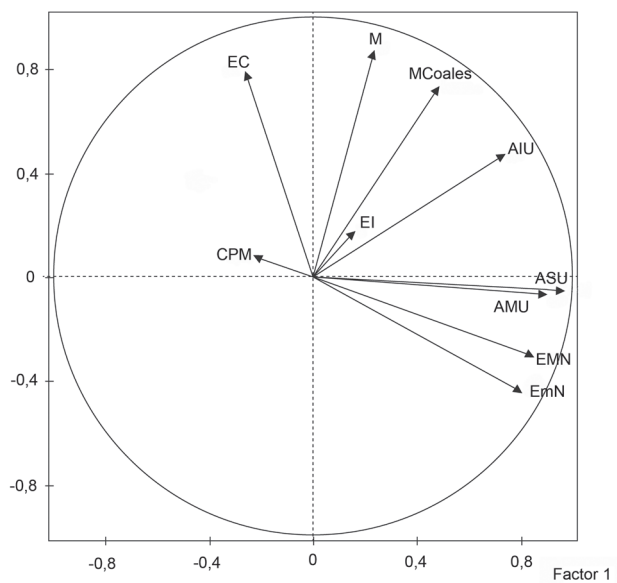


Figura 6. Gráfico de las variables, se muestra como se relacionan entre ellas las 10 variables/ graphic of the variables shown as 10 variables are related to each other..

de las variables (Fig. 6) y la tabla 4 muestran los valores de correlación entre los ejes y las variables, evidenciando qué factor las explica mejor.

Las variables *EMN* y *EmN* están bien explicadas por el factor 1 y en la Figura 6 se observa que se encuentran más asociadas a este factor. La variable *AIU* tiene un valor de 0,73 y está bien representada por el factor 1. Las variables *AMU* y *ASU* también están bien representadas por el factor 1, con un valor de 0,90 y 0,96 (respectivamente) y en la Figura 6 se observa que son casi paralelas al eje de este factor. El vector de la variable *EC* no es tan largo como el de otras variables, estando mejor representado por el plano formado entre los factores 1 y 2, y siendo mejor explicada por el factor 2 (en donde toma un valor de 0,79). Las variables *EI* y *CPM* no están bien representadas. Por último, *M* y *MCoales* se encuentran mejor representadas por el plano formado por los factores 1 y 2, pero más asociadas al segundo factor (con valores de 0,88 y 0,73, respectivamente). Se ve claramente que existe una asociación positiva entre las variables *EmN*, *EMN*, *AMU* y *ASU* (esta última también se encuentra asociada a *AIU*). Todas estas variables están asociadas al factor 1. Por otra parte, asociadas al eje del factor 2, se observa que la variable *Mcoales* se encuentra relacionada con la variables *M* y *EC*. Excepto por las variables *EC* y *CPM* (esta última por su mala representación no se tomó en cuenta), todas las variables se relacionan entre

TABLA 3 - Coordenadas, contribución de los cosenos cuadrados de los individuos a los ejes y calidad de representación/ Coordinates, contribution of the squared cosines of individuals to the axes, and quality representation

Individuos		Coordenadas				Contribución				Cosenos Cuadrados			
Ident.	P. Rel.	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
1	8,33	1,79	-0,03	-0,27	-0,88	6,60	0,00	0,40	5,80	0,61	0,00	0,01	0,15
2	8,33	1,49	-0,77	-1,40	-0,15	4,60	2,00	12,00	0,20	0,42	0,11	0,37	0,00
3	8,33	-1,98	2,24	-1,10	0,84	8,00	16,90	7,30	5,20	0,34	0,44	0,11	0,06
4	8,33	3,78	-0,75	-0,43	0,19	29,40	1,90	1,10	0,30	0,83	0,03	0,01	0,00
5	8,33	-1,74	0,52	-1,77	-0,18	4,90	0,90	19,10	0,20	0,40	0,05	0,52	0,01
6	8,33	-1,07	0,52	2,41	1,41	2,30	0,90	35,40	14,80	0,12	0,03	0,60	0,20
7	8,33	-3,13	-0,08	-0,29	-0,48	20,20	0,00	0,50	1,70	0,80	0,00	0,01	0,02
8	8,33	-0,38	0,19	1,32	-2,84	0,30	0,10	10,60	60,20	0,01	0,00	0,17	0,77
9	8,33	1,63	-0,73	1,28	0,62	5,50	1,80	10,00	2,80	0,50	0,10	0,30	0,07
10	8,33	1,80	0,69	-0,37	0,93	6,70	1,60	0,90	6,50	0,47	0,07	0,02	0,13
11	8,33	-0,03	2,28	0,66	0,01	0,00	17,60	2,60	0,00	0,00	0,72	0,06	0,00
12	8,33	-2,37	-4,07	-0,03	0,55	11,60	56,20	0,00	2,20	0,24	0,72	0,00	0,01

sí en el cuadrante positivo. En base a la relación del *EC* con las variables *EmN*, *EMN*, *AMU* y *ASU* muestra que a mayor tamaño de nódulo y de anchura de las unidades de la cáscara se corresponden cáscaras de menores espesores. La matriz de correlación entre las variables (Tab. 5) muestra que las variables *EMN* y *EmN* son las más altamente correlacionadas, con un valor de correlación de 0,93. Asimismo, *ASU* está altamente correlacionada con *EMN* y *EmN*, ya que las medidas de los nódulos corresponden justamente con la superficie externa de la cáscara. También se observa que *AMU* se encuentra correlacionada con estas dos medidas de los nódulos (*EMN* y *EmN*) con valores de 0,66 y 0,56, respectivamente. Por otra parte, *AIU* también guarda una relación muy cercana con *AMU*, *ASU* y *MCoales*. Otra correlación encontrada es entre *EC* y *M*. Por último, existe una baja correlación negativa entre las variables *EMN* y *EmN* en relación al *EC*, con valores de correlación de -0,27 y -0,47 respectivamente (Tab. 5).

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA Y ESTRATIGRÁFICA

El mayor número de cáscaras tipo 1 pertenecen a los subtipos “a” y “b”, los cuales presentan una amplia distribución geográfica y estratigráfica (Tab. 6). El resto de los subtipos de cáscaras tipo 1 (“c”, “d” y “e”) se encuentra separados geográfica y estratigráficamente del resto de los especímenes del tipo 1, estando principalmente asociados con cáscaras del tipo 2 (ver Salgado *et al.*, 2007). Los especímenes de subtipo “a” y “b” se encuentran en altas concentraciones en los sitios Mansilla I y II, siendo los del tipo “a” los de mayor densidad. En cambio, los subtipos “c”, “d” y “e” presentan una densidad muy baja en relación a los tipos “a” y “b”.

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Oofamilia MEGALOOOLITHIDAE Zhao, 1979

Oogénero indet.

Figuras 7–9

Cáscaras tipo 1

Diagnosís. Poseen un morfotipo estructural tuboesferulítico, sistema de poros tubocanalículado, ornamentación externa compactituberculada. Huevos de gran tamaño (por encima de los 25 cm de diámetro), subesféricos, ubicados de manera desordenado dentro del nido.

Descripción. Las unidades de cáscara presentan un crecimiento de tipo esferulítico y poseen una ultraestructura radial de calcita (Fig. 7.1–3). En estas muestras no se pudo observar el núcleo orgánico (Fig. 7.3–4). Por otra parte, también se observó la estructura tabular (Fig. 7.2), donde se ven las cuñas, con una estriación transversal regular (líneas de clivaje) de las subunidades de la cáscara. Además, las cáscaras de este tipo presentan una única capa. Este conjunto de caracteres permite identificar a estos materiales como afines al tipo básico “dinosaurioide-esferulítico” de la clasificación parataxonómica (Hirsch y Quinn, 1990).

Las unidades de la cáscara poseen forma de abanico, y en su base se observa la mamila en forma de cono (Figs. 7.1–2, 8.1–4). Dentro de ese “tipo básico”, las cáscaras se corresponden con el morfotipo “tuboesferulítico” (Mikhailov, 1991) que se caracteriza por presentar elevaciones nodulares en la superficie externa de la cáscara, en general compactas, algunas coalescentes, unidades de cáscara en forma de abanico, y líneas de crecimiento arqueadas (Mikhailov *et al.*, 1996). La característica fundamental de este morfotipo es que las unidades de cáscara se encuentran separadas en-

TABLA 4 - Coordenadas y correlación de las variables en los ejes 1, 2, 3 y 4/ Coordinates and correlation of the variables on the axes 1, 2, 3, and 4.

Individuos		Coordenadas				Correlación			
Ident.	Carácter	1	2	3	4	1	2	3	4
C2	EMN	0,84	-0,30	-0,24	0,10	0,84	-0,30	-0,24	0,10
C3	EmN	0,80	-0,44	-0,37	0,09	0,80	-0,44	-0,37	0,09
C4	EI	0,16	0,18	0,40	-0,86	0,16	0,18	0,40	-0,86
C5	AIU	0,73	0,47	0,36	0,08	0,73	0,47	0,36	0,08
C6	AMU	0,90	-0,06	0,41	-0,02	0,90	-0,06	0,41	-0,02
C7	ASU	0,96	-0,05	0,12	-0,01	0,96	-0,05	0,12	-0,01
C8	EC	-0,26	0,79	-0,12	-0,01	-0,26	0,79	-0,12	-0,01
C9	CPM	-0,23	0,08	0,74	0,57	-0,23	8,00	0,74	0,57
C10	M	0,24	88,00	-0,31	0,07	0,24	0,88	-0,31	0,07
C11	MCoal	0,48	0,73	-0,19	0,12	0,48	0,73	-0,19	0,12

tre sí en forma clara (Fig. 8.1–2). Asimismo, es particular el patrón antes nombrado en forma de abanico, las líneas de crecimiento más o menos arqueadas (Fig. 8.3), y la superficie externa presentando elevaciones nodulares, las cuales derivan claramente de las líneas de crecimiento de cada una de las

unidades (Fig. 8.3). Estas cáscaras presentan una ornamentación denominada compactituberculada. La superficie de la cáscara se encuentra totalmente cubierta por dichos nódulos, cada uno de los cuales constituye el techo en forma de domo de cada unidad de cáscara. Como se encuentra en la literatu-

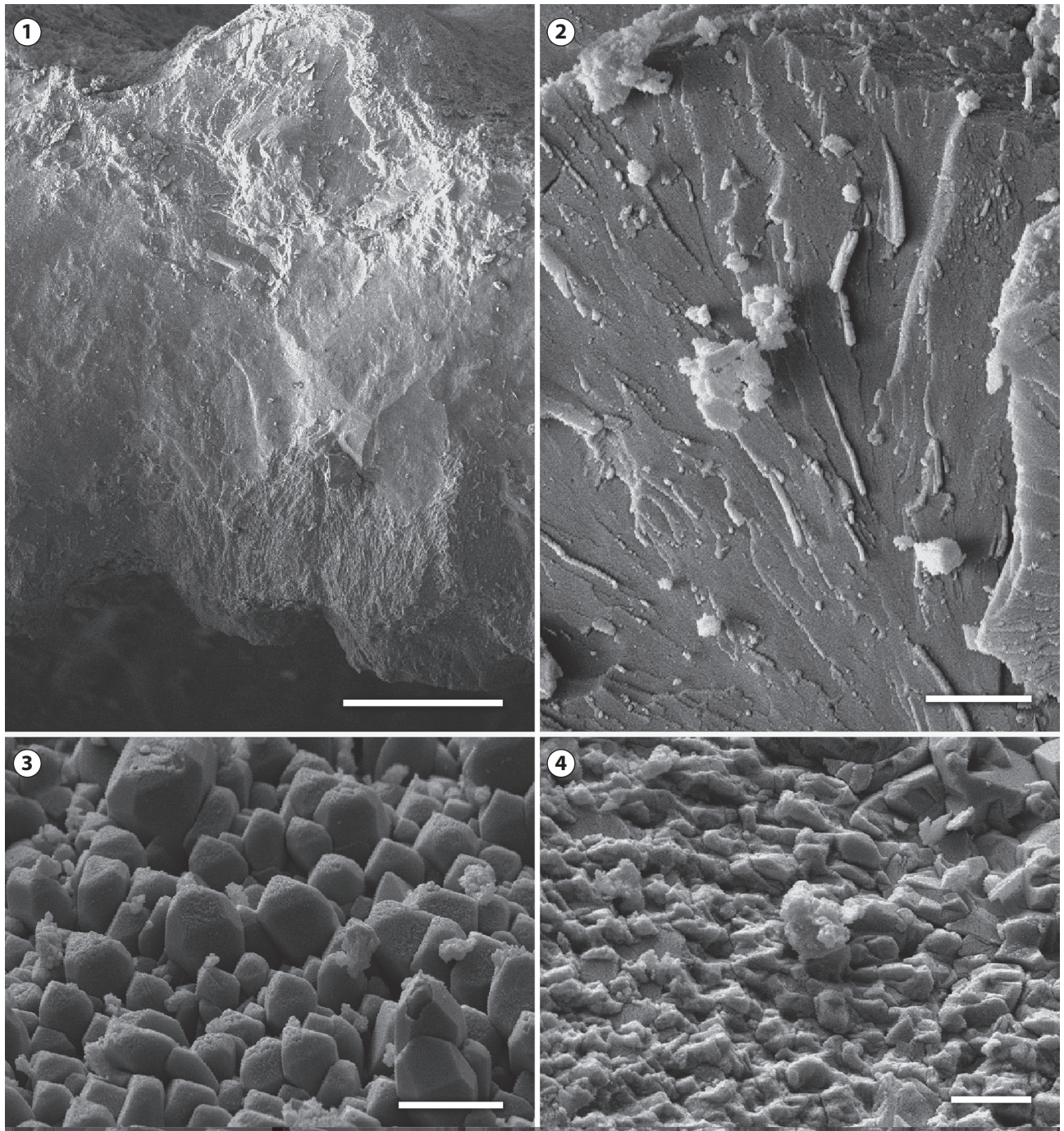


Figura 7. Imágenes de MEB/ SEM pictures: **1,** Se observa en vista radial una cáscara del morfotipo estructural tuboferulítico/ *radial view of tubosferulithic morphotype*; **2,** detalle de las cuñas en la unidad de la cáscara/ *detail of the wedges in the eggshell unit*; **3,** detalle de los cristales de calcita en la base de la mamila/ *detail of calcite crystals in the base units*; **4,** detalle de la calcita en la unidad de la cáscara/ *detail of calcite crystals in the units*.

ra, este tipo de ornamentación es típica de huevos esféricos (Fig. 9.1).

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Oofamilia FEVEOLOOLITHIDAE Zhao y Ding, 1976

Oogénero indet.

Figuras 10–12

Cáscaras tipo 2.

Diagnosis. Se caracteriza por tener un morfotipo filiesferulítico, sistema de poros multicanaliculado, superficies lisas o levemente rugosas, la cabeza de los prismas están densamente empaquetadas, huevos de forma esférica o elipsoidal, cáscaras gruesas igual o mayores a 2 mm (Zhao y Ding, 1976; Mikhailov, 1991).

Descripción. Las unidades presentan un crecimiento de tipo esferulítico, con cristales tabulares que crecen regularmente a partir de la base, en estas muestras el núcleo orgánico no se pudo observar (Fig. 10.4, 11.3, 12.1–2), por estas características se consideró que las cáscaras de este tipo son afines al tipo básico “dinosaurioide-esferulítico” de la clasificación parataxonómica (Hirsch y Quinn, 1990).

Dentro de ese “tipo básico”, estas cáscaras se corresponden con el morfotipo filiesferulítico (Fig. 10.4, 11.3, 12.1–2), con un sistema de poros multicanaliculado (Figs. 12.4, 13.3).

Las imágenes de MEB y LB muestran que la cáscara presenta nódulos subcirculares en su superficie externa (Figs. 10.1–2, 11.1). Los nódulos, por lo general, no se encuentran contactando unos con otros. Entre ellos se abren los poros, con aberturas ovaladas y diámetros medios de 0,004 mm. En vista radial, se observa el crecimiento esferulítico de los cristales (Figs. 10.4, 11.3, 12.1). Las unidades crecen bifurcándose y entre ellas se abren camino los canales de los poros de manera irregular, dispuestos de manera ramificada (Fig.

10.4). Las unidades de cáscara presentan líneas de crecimiento arqueadas (Fig. 12.1–3).

Análisis estadístico de los fragmentos de cáscaras

Para analizar y clasificar los especímenes estudiados, en primera instancia se tomaron medidas de los parámetros de mayor interés parataxonómico, identificados en el estudio previo de ACP. Los caracteres que resultaron de interés fueron *AMU*, *EMN*, *M* y *EC*. Se eliminó de la lista de caracteres de interés *EI*, *CPM* y *MCoal* ya que se encuentran mal representados y los mismos son vulnerables a sufrir alteraciones diagenéticas (disolución en los canales de poro y erosión del *EI*). Por otra parte, aunque *EmN* está bien representado, se encuentra altamente correlacionado con el *EMN* por lo que se utilizó solamente uno de ellos. El carácter *ASU* se encuentra altamente correlacionado con *EMN* y *EmN* ya que es una medida de la terminación de la unidad de las cáscaras desde un plano radial. Por último, *AIU* se correlaciona altamente con *M*, ya que es el mismo carácter pero en vista radial. Para ello, se tomaron datos de los espesores de las cáscaras, la anchura de las unidades de cáscaras (*AMU*), diámetro de los nódulos (*EMN*) y diámetro de las mamilas (*M*).

Cáscaras tipo 1. Se tomaron 171 medidas de cada uno de los 4 caracteres seleccionados. Se construyeron tablas de “Rangos Vs. Frecuencias” de todos los materiales del tipo 1 y se graficaron los resultados.

Para los espesores, fueron observados 5 picos correspondientes con los cinco subtipos del tipo 1 (Fig. 13). Como se observa en el gráfico de los espesores (Fig. 13), las poblaciones de cáscaras tipo 1 “a” y “b” poseen distribuciones muy cercanas, sin embargo un estudio de la varianza con el test no paramétrico Kruskal-Wallis (el programa INFOSTAT versión 2006) indicó que los tipos 1 “a” y “b” son significa-

TABLA 5 - Matriz de correlación/ Correlation matrix.

	<i>EMN</i>	<i>EmN</i>	<i>EI</i>	<i>AIU</i>	<i>AMU</i>	<i>ASU</i>	<i>AC</i>	<i>CPM</i>	<i>M</i>	<i>MCoal</i>
<i>EMN</i>	1,00									
<i>EmN</i>	0,93	1,00								
<i>EI</i>	-0,06	-0,16	1,00							
<i>AIU</i>	0,34	0,23	0,22	1,00						
<i>AMU</i>	0,66	0,59	0,30	0,78	1,00					
<i>ASU</i>	0,80	0,75	0,19	0,73	0,90	1,00				
<i>EC</i>	-0,27	-0,47	0,09	0,13	-0,36	-0,26	1,00			
<i>CPM</i>	-0,27	-0,42	-0,17	0,11	0,07	-0,14	0,08	1,00		
<i>M</i>	-0,02	-0,08	0,00	0,46	0,05	0,15	0,59	-0,18	1,00	
<i>MCoal</i>	0,22	0,14	0,06	0,58	0,31	0,35	0,32	-0,10	0,80	1,00

tivamente diferentes con un $H_{(1,135)}=85,52$; $P= 0,0001$. La mediana para las cáscaras tipo 1 “a” es 1,4 y para las cáscaras tipo 1 “b” es de 2,1.

Para las cáscaras del tipo 1 “a” y “b” se midió un 10% de los especímenes disponibles dado que poseen un elevado n , y los especímenes que pertenecen a los grupos “c”, “d” y “e” fueron descriptos en su totalidad, debido al bajo n que presentaron. Los rangos para cada parámetro de cada grupo delimitado se detallan en la Tabla 2.

Cáscaras tipo 2. Para el análisis de las cáscaras de tipo 2 fueron observadas y medidas 245 cáscaras. Al igual que para los materiales del tipo 1, se construyeron tablas de “Rangos vs. Frecuencias”, se graficaron los resultados y se agruparon en una tabla los resultados para cada carácter medido de las cáscaras del tipo 2 (Tab. 2). Para el caso de los espesores de todos los materiales del tipo 2 se obtuvo una distribución acampanada para los espesores (Fig. 14), por lo que no fueron diferenciados subgrupos dentro de esta categoría.

DISCUSIÓN

Análisis de Componentes Principales

Las unidades de cáscara de huevos de dinosaurios presentan patrones de relación en cuanto a su estructura, lo que permite identificar unidades concretas. Los análisis efectuados muestran las relaciones entre las diferentes variables medidas en las unidades de las cáscaras. Por ejemplo, el eje mayor y menor de los nódulos de la superficie se encuentran altamente correlacionados entre sí; por otra parte, se observa que los diámetros de los nódulos (EmN y EMN) se encuentran correlacionados en mayor medida con la anchura superior de la unidad de cáscara, y también con la anchura media e inferior de la unidad (de modo que cuando la unidad de cáscara se hace más ancha, mayores serán los nódulos de la superficie). Al estar correlacionados ASU , AMU y AIU , se demuestra que la unidad de la cáscara mantiene su forma, aumentando todas sus partes proporcionalmente (Tab. 5 y Fig. 6). Las cáscaras que pertenecen al tipo 1, afines a

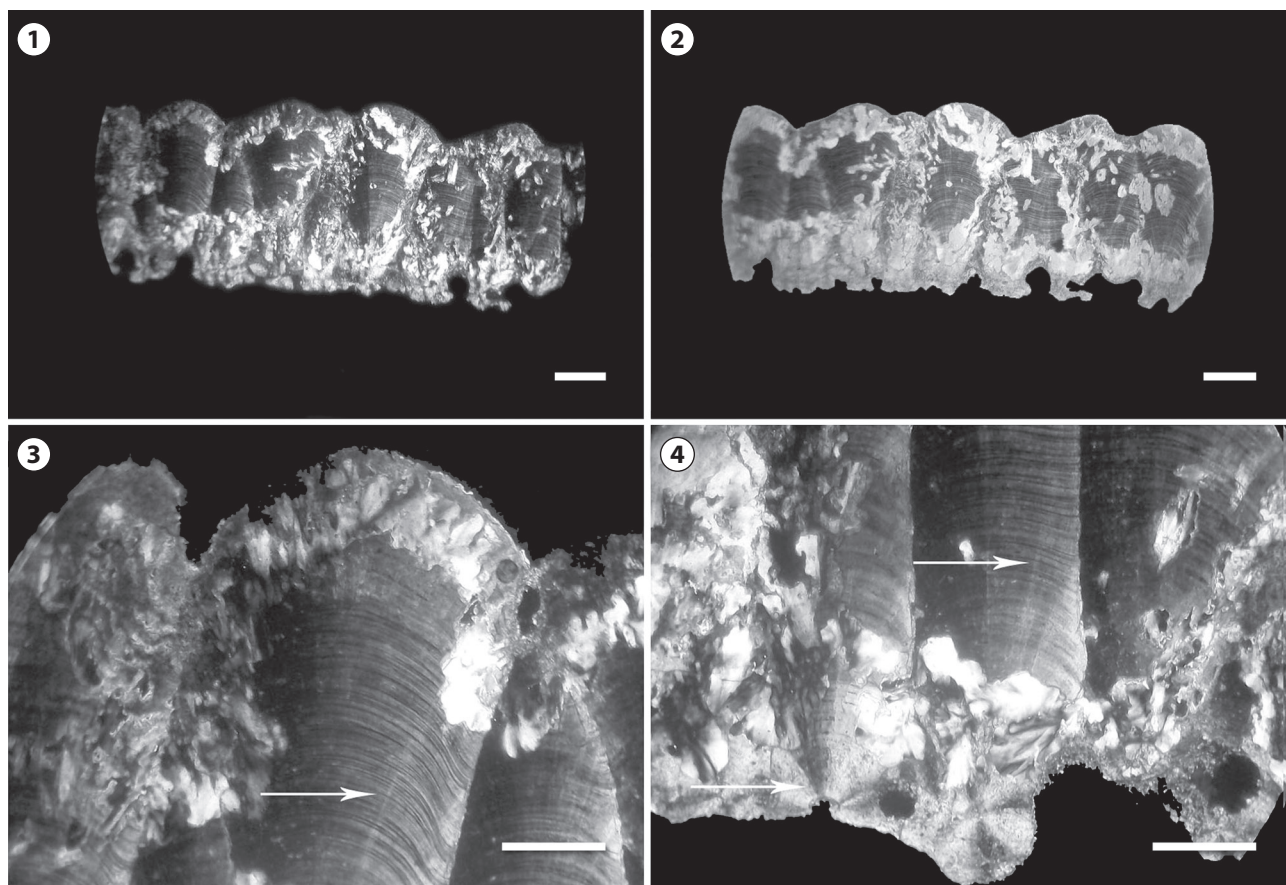


Figura 8. MML-PH 1122 fotografías de cortes delgados/ *thin section pictures*. **1**, con analizador, se observan las unidades de cáscara discretas en forma de abanico/ *fan-shaped eggshell units under polarized light*. Escala/ *Scale bar*= 1.25 mm; **2**, sin analizador, se observan las líneas de crecimiento arqueadas/ *radial section, view of accretion lines*. Escala/ *Scale bar*= 1.25 mm; **3**, detalle de las líneas de crecimiento arqueadas, se nota cómo éstas forman el nódulo de la superficie externa/ *detail of accretion lines*. Escala/ *Scale bar*= 0.245 mm.; **4**, detalle de la mamila, que presenta las cuñas bien definidas; se observan líneas que atraviesan las cáscaras longitudinalmente/ *detail of unit wedges*. Escala/ *Scale bar*= 0.245 mm.

la oofamilia Megaloolithidae, son más finas que las cáscaras que pertenecen al tipo 2, afines a la oofamilia Faveoloolithidae, aunque obviamente existen excepciones. Las diferencias entre estos dos grandes grupos se reflejan en los resultados que se obtuvieron en el ACP. Los nódulos de las cáscaras tipo 1 son mayores que los nódulos de las cáscaras tipo 2. Las unidades de cáscara de los especímenes tipo 1 son más anchas que las del tipo 2, y el diámetro de las mamilas de las cáscaras tipo 1 es menor al de las de tipo 2. De esto se desprende que a menores espesores se tienen mayores nódulos y mayores anchuras de unidades de cáscaras (Tab. 4). En cuanto a las unidades en sí mismas, se observa que las medidas inferior, media y superior de las unidades tienen una correlación positiva, lo que indica que las unidades mantienen un patrón de forma; del mismo modo se correlacionan las dos principales

medidas de los nódulos (los cuales son ovalados): sus ejes mayor y menor (*EMN* y *EmN*).

Al analizar los ejes de los planos vectoriales del ACP se observa que los individuos del mismo tipo (1 o 2) generalmente se encuentran bien agrupados. En los casos en los que un eje agrupa especímenes del tipo 1, y el eje 2 los presenta separados, se observa que esto se corresponde con los subgrupos identificados ("a", "b", "c", "d" y "e"). Esto podría significar la separación de los subtipos en diferentes oogéneros (ya que en la clasificación parataxonómica vigente los macrocaracteres utilizados han sido usados para separar oogéneros), o simplemente indicar que hay variabilidad dentro del mismo grupo. Alternativamente podría incorporarse el diámetro de los huevos, en el caso de poseer huevos completos, de modo de conocer su relación con las demás variables.

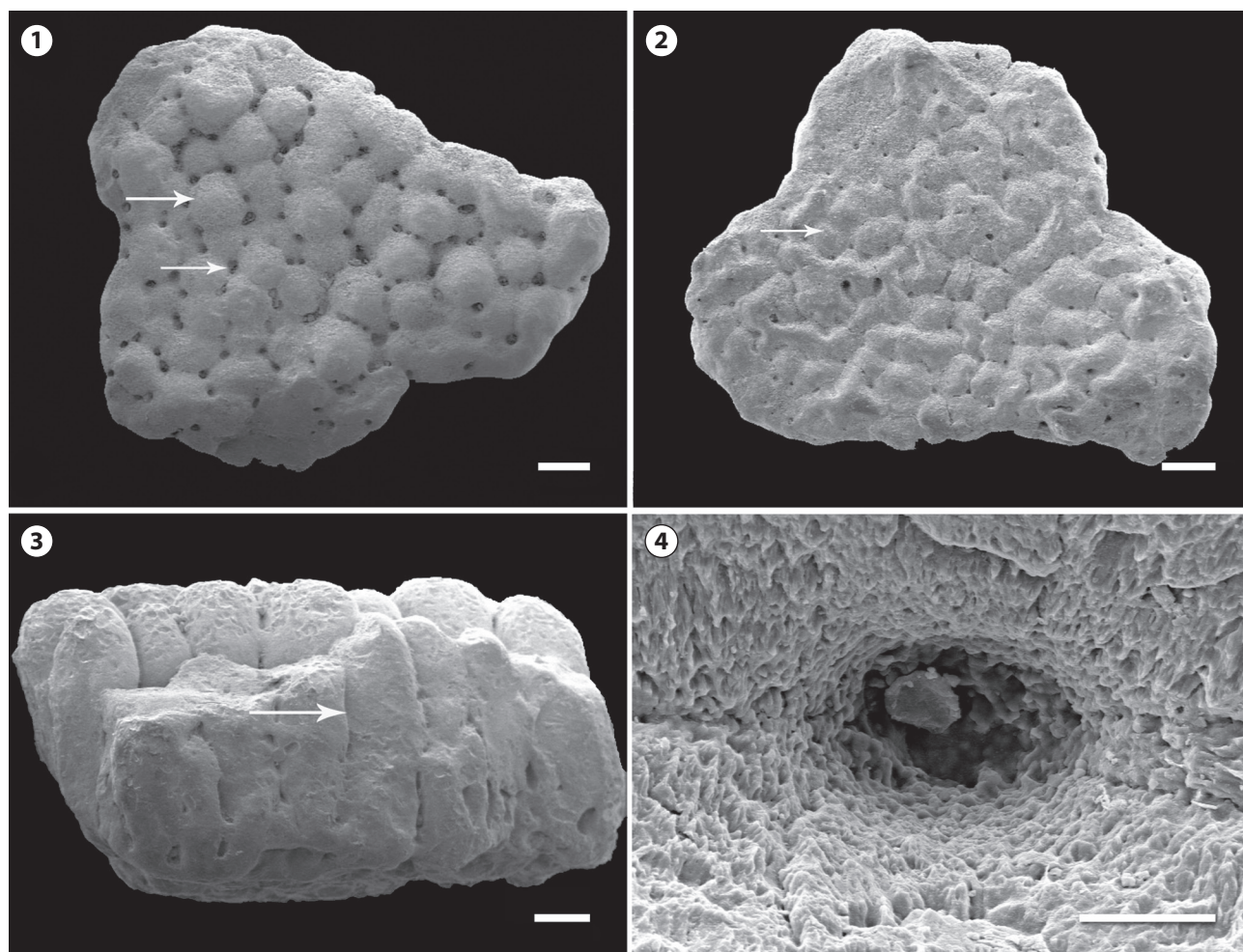


Figura 9. MML-Pv 1168 imágenes de microscopio electrónico/ *SEM pictures*. **1**, superficie externa de la cáscara, la flecha superior señala un nódulo circular levemente pulido, la flecha inferior señala un poro que abre en la superficie/ *external surface*, *arrow shows the pore aperture*. Escala/Scale bar= 1mm; **2**, superficie interna de la cáscara, la flecha señala una mamila que han sufrido erosión/ *internal surface of the shell*. *Arrow shows an eroded mamilla*. Escala/Scale bar= 1mm; **3**, vista radial de la cáscara, pueden observarse claramente las unidades de cáscara, la flecha señala el límite entre las mismas/ *radial view*, *arrow shows the boundary between units*. Escala/Scale bar= 1mm; **4**, detalle de un poro/ *detail of a pore*. Escala/Scale bar= 4µm.

Comparación con otros ootaxones procedentes de América del Sur y del resto del mundo

Cáscaras del tipo 1. Como ya se mencionó, estos materiales son asignables a la oofamilia Megaloolithidae (Zhao, 1979; Mikhailov, 1991; Hirsch, 1994; Vianey-Liaud *et al.*, 1994). Dentro de este grupo se incluye las cáscaras tipo 1 *a* que presentan espesores que varían entre 0,9 y 1,7 mm, poseen anchuras de unidades de cáscaras de entre 0,3 y 0,9 mm, diámetros de nódulos de 0,5 a 1,1 mm y diámetros de mamilas que varían entre 0,1 y 0,6 mm.

Con respecto a otros materiales hallados en la provincia de Río Negro, Simón (2006) estudió diferentes especímenes provenientes de la Formación Allen y registró un grupo de cáscaras que asignó a un nuevo ootaxón de la oofamilia Megaloolithidae, *Patagoolitus salitralensis* Simón, 2006. Sus materiales presentan un rango de espesores de 1,05 a 1,61 mm, comparables a los del grupo de cáscaras del tipo 1 “a” estudiados. La superficie externa de las cáscaras de Salitral Moreno estudiadas por Simón (2006) presenta nódulos coalescentes con diámetros de 0,6 mm en promedio, los cuales se separan por espacios internodulares muy variables. La re-

lación altura/anchura es de 2,28, mientras que esta relación para nuestras cáscaras es de 2,54.

Salgado *et al.* (2007) distinguieron dentro de las cáscaras de la oofamilia Megaloolithidae dos grupos, denominados en ese trabajo *type 2 A* y *type 2 B*. De acuerdo con sus espesores, tamaños de huevos, tamaños de mamilas, y otros parámetros estudiados por esos autores, las cáscaras *type 2 A* de dicho estudio se corresponderían también a las cáscaras denominadas tipo 1 “a” en este trabajo. Del mismo modo, los materiales tipo 1 “a” son comparables a los hallados en la localidad Auca Mahuevo (Chiappe *et al.*, 2000b). En efecto, los huevos allí descriptos fueron asignados a la oofamilia Megaloolithidae, y de acuerdo al tamaño del huevo, espesores de cáscara, forma y tamaño de las unidades, se corresponden al tipo 1 “a” descripto en este trabajo. Debe recordarse que los huevos hallados en Auca Mahuevo han preservado embriones de saurópodos titanosaurios en su interior (Chiappe *et al.*, 1998, 2000a; García, 2009), por lo que es posible suponer que los materiales que las cáscaras y huevos tipo 1 “a” estudiados en este trabajo podrían corresponder también a ese grupo de dinosaurios.

Existe un amplio registro de la oofamilia Megaloolithidae en todo el mundo. Comparados con los materiales estudiados por Vianey-Liaud *et al.* (1994), las cáscaras tipo 1 “a” muestran gran similitud con el oogénero *Dughiolithus* Vianey-Liaud, M., Mallan, P., Buscali, O. y Montgelard, C. 1994, que se caracteriza por tener superficies ligeramente ornamentadas, aunque podría tratarse simplemente por efecto de la erosión. La microestructura de la ooespecie que constituye este género monoespecífico, posee espesores que varían entre 1,4 y 1,7 mm, rango que coincide con el de los materiales que pertenecen al tipo 1 “a”.

De acuerdo a sus espesores de cáscaras y diámetros de los huevos, los materiales rionegrinos del tipo 1 “a” son también comparables con varias ooespecies del oogénero *Megaloolithus* Vianey-Liaud, M., Mallan, P., Buscali, O. y Montgelard, C. 1994. *Megaloolithus aureliensis* Vianey-Liaud, M., Mallan, P., Buscali, O. y Montgelard, C. 1994, presenta espesores de 0,8 a 1,5 mm; estos huevos son ligeramente elípticos con diámetros de entre 14,5 y 18,5 cm. Los huevos del tipo 1 “a” completos hallados en el área de estudio varían entre 10 y 14 cm, lo cual presenta una leve diferencia con *M. aureliensis*. Por otra parte, *Megaloolithus baghensis* Khosla y Sahni, 1995, posee espesores de cáscara de entre 1 y 1,7 mm, y huevos con diámetros que varían entre 14 y 20 cm. En *Megaloolithus balasinorensis* Mohabey, 1998, los espesores de cáscara varían entre 1,45 y 1,65 mm y sus huevos esféricos poseen diámetros de entre 12 y 20 cm.

TABLA 6 - Distribución por sitio y por nivel de los tipos de cáscaras de huevos de dinosaurios/ Egg level and eggshell type distribution at the sites included in the study.

Sitios	Nivel	T1 a	T1 b	T1 c	T1 d	T1 e	T2
Mansilla I	3	x	x				x
Mansilla II	3	x	x				x
C° Bonaparte	2						x
SE C° Bonaparte	2						x
Berthe II	1						x
Berthe II	5					x	
Berthe III	2	x					x
Berthe IV	3	x					x
Berthe V	4				x		x
Berthe VI	4				x		x
García I	3	x					x
Santos I	2						x
Santos II	3						x
Santos II A	3						x
Santos II B	3			x			x
Santos III	3						x
Arriagada I	4	x					x
Arriagada III	2		x				x

Con respecto a las cáscaras del tipo 1 “b”, las mayores similitudes se dan con *Megaloolithus patagonicus* Calvo, J.O., Enegeand, S., Heredia, S.E. y Salgado, L. 1997. Este ootaxón fue el primer registro de cáscaras de huevos de dinosaurios de la oofamilia Megaloolithidae para la provincia de Neuquén. Los materiales provienen de la Formación Bajo de la Carpa (Coniaciano–Santoniano; Cretácico Superior) de la ciudad de Neuquén, y consisten principalmente en cáscaras y huevos fragmentarios. En la descripción de los mismos, Calvo *et al.* (1997) estimaron que los huevos de Neuquén son subsféricos, con diámetros de hasta 16 cm, mientras que el espesor de las cáscaras varía entre 1,7 y 2,1 mm. Los nódulos de las cáscaras estudiadas por Calvo *et al.* (1997) presentan contornos circulares, con diámetros que varían

entre 0,5 y 0,9 mm, y son independientes entre sí (no coalescentes). A su vez, el diámetro de los poros varía entre 0,07 y 0,11 mm. Los huevos de tipo 1 “b” presentan una ornamentación compactituberculada con nódulos de contorno circular con diámetros que varían entre 0,5 y 1,3 mm, es decir, apenas mayores que los reportados por Calvo *et al.* (1997). Los espesores de las cáscaras 1 “b” varían entre 1,8 y 2,6 mm, correspondiendo a un rango más amplio que el registrado en la ooespecie *M. patagonicus*. Calvo *et al.* (1997) no mencionan las anchuras de las unidades de cáscara, pero sí la relación altura/anchura, que es de 1,5 a 2,5, mientras que en los materiales tipo 1 “b” la relación altura/anchura es bastante mayor, de 3,66.

Al comparar las cáscaras de tipo 1 “b”, se observa que co-

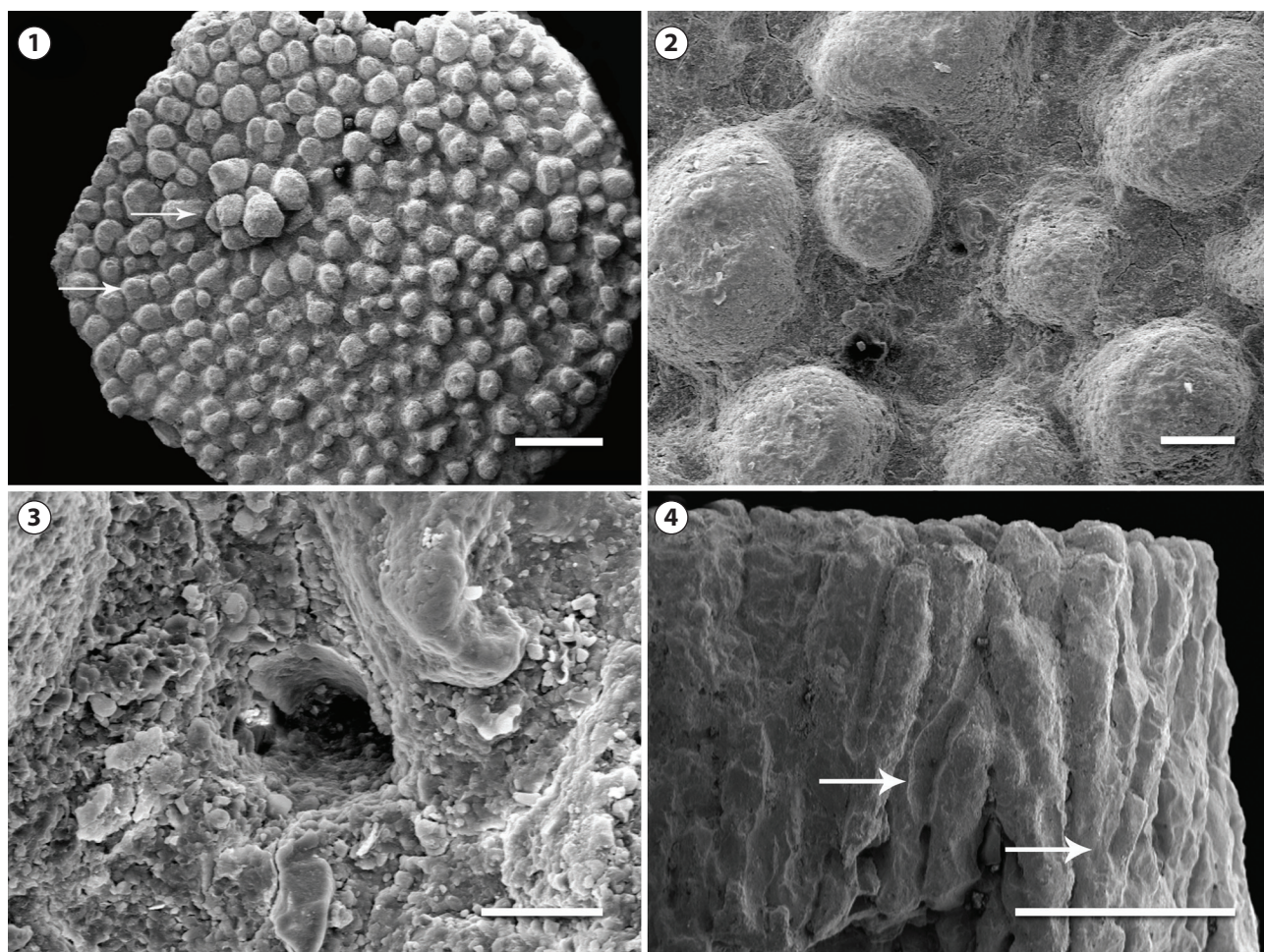


Figura 10. MML-Pv 1162 tipo básico dinosaurioide esferulítico/ MML-Pv Basic type dinosauroid-spherulitic. **1**, superficie externa de la cáscara. La flecha superior señala una roseta patológica en su superficie. La flecha inferior señala un nódulo superficial / external view of the eggshell. The upper arrow shows a pathological structure, the lower arrow shows a surface node. Escala/Scale bar= 1mm; **2**, detalle de los nódulos de la superficie externa/ detailed surface nodes. Escala/Scale bar= 0.5mm; **3**, la flecha señala un poro en detalle/ arrow shows a detailed pore. Escala/Scale bar= 4μm; **4**, sección radial; la flecha derecha e inferior señalan la bifurcación de las esferulitas creciendo en fuerte competencia unas con otras, mientras que la flecha superior izquierda señala un canal de poro del sistema multicanaliculado/ radial thin section, the arrow points to the right and bottom bifurcation of the spherulites grow in strong competition with each other, while the left upper arrow indicates one pore channel multicanalicular system. Escala/Scale= 2.5 mm.

inciden muy bien con las del *type 2 B* de Salgado *et al.* (2007, 2009). En estos trabajos, los autores indican que las cáscaras *type 2 B* presentan espesores de 1,8 a 2 mm.

Se compararon las cáscaras del tipo 1 “b” de Río Negro, con las cáscaras denominadas tipo A descritas por Erben (1970) procedentes del Cretácico Tardío de Francia. En cuanto a la forma de las unidades de las cáscaras, los espesores, el diámetro de los nódulos y los diámetros de los poros,

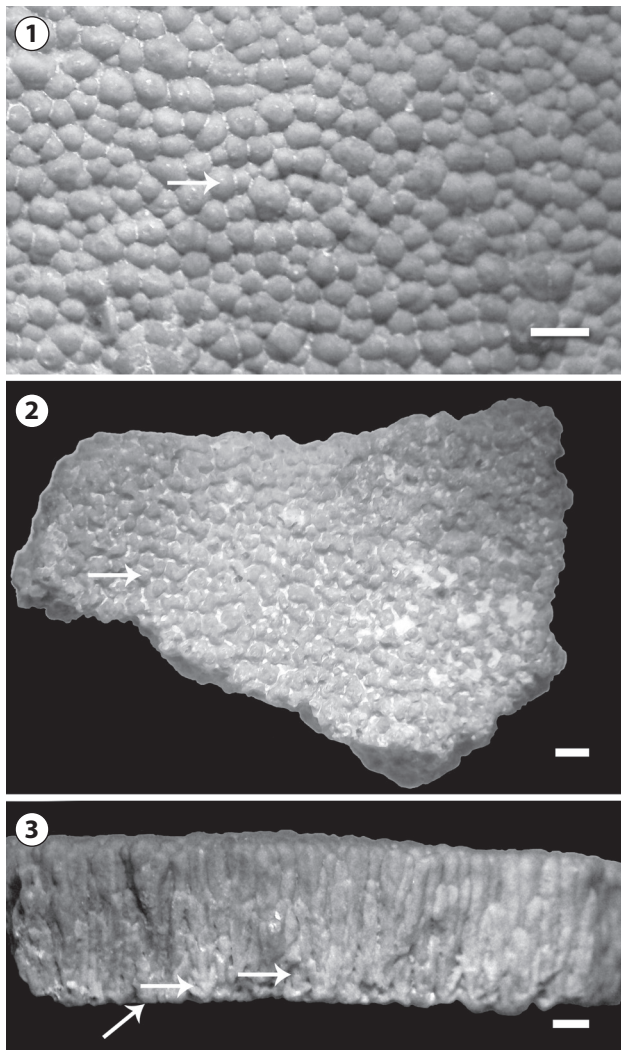


Figura 11. MML-Pv 899 cáscara observada con lupa binocular/ *Eggshells under binocular loupe*. **1**, superficie externa. Se observa la ornamentación compactituberculada, la flecha señala un nódulo de la superficie/ *external surface ornamentation*. Escala/ *Scale bar*= 1mm; **2**, superficie interna, la flecha señala una mamila/ *inner surface*. Escala/ *Scale bar*= 1mm; **3**, vista radial de la cáscara; se observa cómo las unidades de la cáscara se ramifican desde la base. La flecha inferior señala la base de las mamilas desde donde crecen varios cristales hacia la superficie externa; las dos flechas restantes señalan bifurcaciones de las unidades. Se ve cómo entre las unidades se abren camino los canales de los poros/ *radial view of the eggshell*. Arrows indicates bifurcation of eggshell units and between those are seen the pore-channels. Escala/ *Scale bar*=1mm.

se observa que los materiales tipo 1 “b” de Río Negro son comparables a las cáscaras procedentes de Francia e India de la oofamilia Megaloolithidae (Sahni *et al.*, 1994; Vianey-Liaud *et al.*, 1994), aunque presentan algunas diferencias. Por ejemplo, la ooespecie *Megaloolithus mamillare* Vianey-Liaud, M., Mallan, P., Buscali, O. y Montgelard, C. 1994 posee espesores que varían entre 1,2 y 2,1 mm; este intervalo de espesores se superpone con los rangos de espesores de las cáscaras tipo 1 “a” y “b”. En *Megaloolithus mamillare* Vianey-Liaud M., Mallan, P., Buscali, O. y Montgelard, C. 1994, el diámetro de los nódulos es de 1 mm, mientras que las cáscaras tipo 1 “a” poseen diámetros medios de 0,72 mm y las cáscaras tipo 1 “b” de 0,8 mm.

El espesor de la cáscara, el diámetro de los huevos y el morfotipo estructural de los materiales aquí descritos como tipo 1 “b” y “c” son comparables a aquellos estudiados por Grigorescu *et al.* (1994) provenientes del Cretácico Tardío de la cuenca Hateg (Rumania). Estos investigadores describieron nidos (asociados a restos esqueléticos de hadrosaurios, más precisamente de *Telmatosaurus transylvanicus* Nopcsa, 1899) con huevos de diámetros que varían entre 15,6 y 17,5 cm, de cáscaras que presentan un sistema de poros tubocanalículado, y con espesores de cáscaras que varían entre 2,1 y 2,7 mm. Al igual que en los huevos tipo 1 “b” y “c” la superficie externa de la cáscara de los huevos de Rumania se encuentra ornamentada con nódulos hemisféricos con diámetros de 0,15 y 0,2 mm, es decir, un valor que se solapa con el de los tipos 1 “b” y “c”, del interior de Río Negro.

Las cáscaras tipo 1 *d* presentan espesores mayores que las cáscaras tipo 1 “a”, “b” y “c” y difieren en la forma de la unidad de la cáscara. No existen hasta el momento restos oológicos de América del Sur comparables al tipo de cáscaras 1 “d”, por lo tanto este sería el primer registro sudamericano de cáscaras de este espesor pertenecientes a la oofamilia Megaloolithidae. Las cáscaras de tipo 1 “d”, sin embargo, son comparables a materiales provenientes de otras áreas del mundo. En cuanto a las unidades de cáscara, puede apreciarse que su forma es similar a la de ciertas cáscaras de la India asignadas a la oofamilia Megaloolithidae. Estas fueron identificadas como (?)Titanosaurid Type I (Sahni *et al.*, 1994), que poseen espesores que varían entre 2 y 3,5 mm. Asimismo, éstas poseen, al igual que las cáscaras rionegrinas, una única capa con unidades largas y comprimidas de forma cilíndrica, de manera que dichas unidades no se encuentran fusionadas con las adyacentes. Los límites entre las unidades en las cáscaras tipo 1 “d” de Río Negro y las de Titanosaurid Type I de la India son casi paralelos. Ambos grupos presen-

tan pequeñas mamilas y líneas de crecimiento arqueadas. En las cáscaras tipo 1 “d” se observó con MP, el patrón de extinción en forma de abanico, como en las cáscaras (?)Titanosaurid Type I (Sahni *et al.*, 1994). Las cáscaras de Río Negro, al igual que las de la India, presentan un sistema de canales de poro tubocanaliculado y una superficie externa con nódulos de contorno circular a ovalados bien separados entre sí. En los materiales de India Titanosaurid Type I, el diámetro de las mamilas varía entre 0,2 y 0,5 mm; en las cáscaras tipo 1 “d”, estas mamilas poseen tamaños mayores. Algunos autores consideran que el Titanosaurid Type I podría ser comparable a los materiales hallados en el Cretácico Superior de Aix-en-Provence, Francia (Vianey-Liaud *et al.*, 1987, 1994). Estos

especímenes fueron originalmente relacionados con el saurópodo *Hypselosaurus*, debido a que se encontraron en los alrededores restos de estos dinosaurios (Buffeteau y Le Loewf, 1994; Cousin *et al.*, 1994; Sahni *et al.*, 1994; Vianey-Liaud *et al.*, 1994). Sin embargo no han sido hallados restos de embriones en ninguno de los materiales comparables a las cáscaras tipo 1 “d”.

Por último, tampoco han sido registradas previamente en América del Sur cáscaras similares a las identificadas como tipo 1 “e”. Este tipo de cáscaras tampoco es muy común en otras regiones del mundo, siendo quizás solamente comparable con la ooespecie *Megaloolithus megadermus* Mohabey, 1998 del Cretácico Superior de India (Formación Lameta,

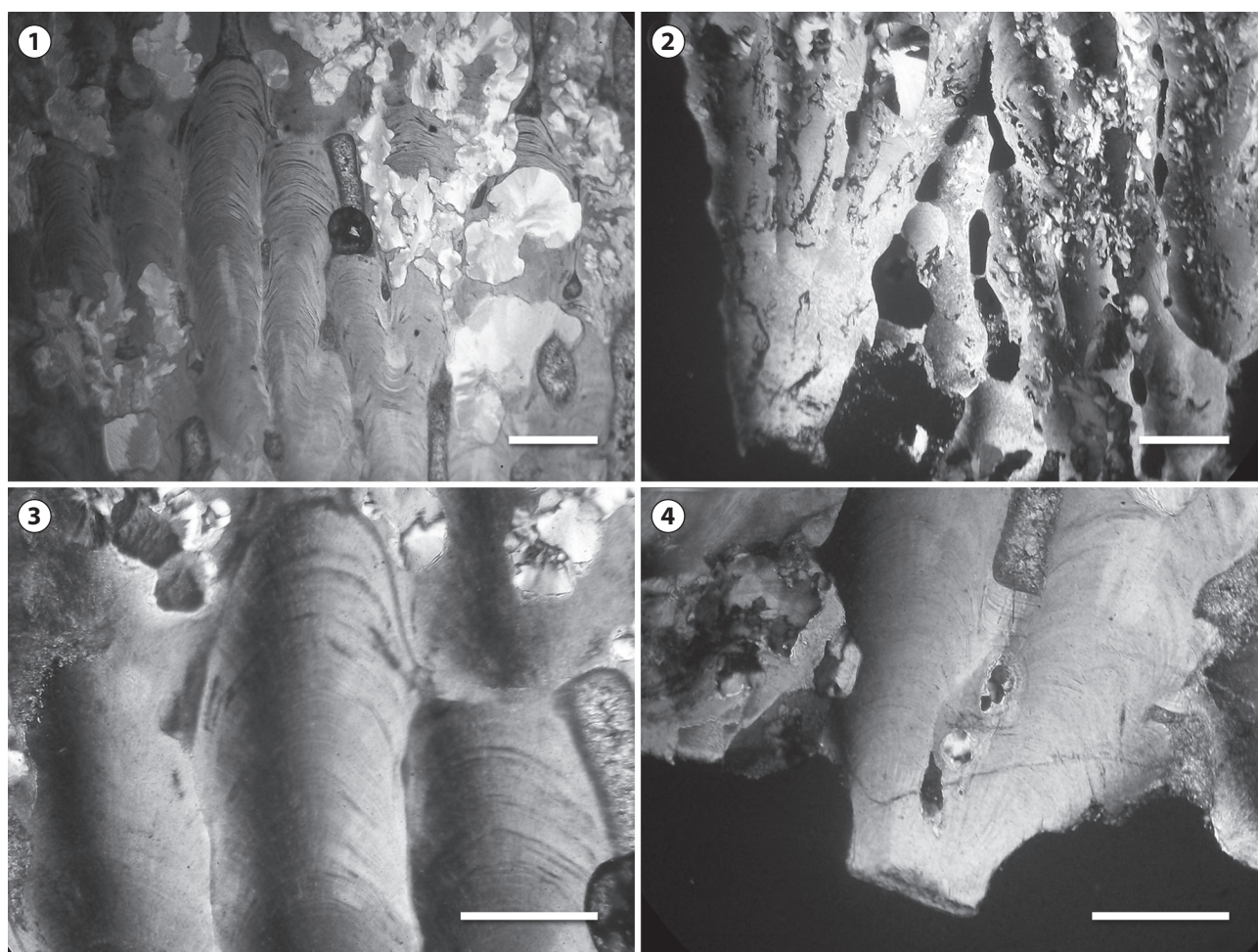


Figura 12. MML-Pv 1144 fotografías de MP y MO/ MML-PH 1144 pictures with PLM and TLM. **1**, se observan varias esferulitas que quedaron a mitad de camino en su desarrollo. La flecha superior señala una esferulita que abortó su desarrollo, la flecha del medio señala un punto de ramificación y la inferior señala un canal de poro/ the upper arrow points to a spherulite which aborted its development, middle arrow indicates the point of branching and the lower indicates a pore channel. Escala/Scale bar= 1.25 mm; **2**, fotografía con analizador, la flecha señala una unidad con tres ramificaciones / the arrow indicates a three branching unit. Escala/Scale bar= 0.294 mm; **3**, detalle de una de las unidades. La flecha señala las líneas de crecimiento arqueadas/ the arrow indicates arched growth lines. Escala/Scale bar= 0.294 mm; **4**, detalle de un cono mamilar, la flecha superior señala las cuñas. Se observan líneas verticales que nacen de la mamila. La flecha inferior señala la base de la mamila / detail of a mamillary cone. The upper arrow points out a wedge. The lower arrow indicates the mamillary base. Escala/Scale bar= 0.294 mm.

en los distritos de Panchmahal y Kheda), que poseen un rango de espesor de 4 a 4,8 mm. La ornamentación de las cáscaras 1 “e” y la de *Megaloolithus megadermus* es comparable, ya que es compactituberculada, con unidades discretas altas y delgadas, y los márgenes de las unidades son casi paralelos y rectos. La relación altura/anchura de las unidades de cáscara es mayor en *M. megadermus* (9,6) que en las cáscaras de Río Negro de tipo 1 “e” (6,08). La oospecie de India, al igual que las cáscaras 1 “e” rionegrinas, presenta un sistema de poros tubocanalículado y mamilas pequeñas.

Cáscaras del tipo 2. Como ya se mencionó, son asignables a la oofamilia Faveoololithidae (Zhao y Ding, 1976). La oofamilia fue creada por Zhao y Ding (1976), a partir de una serie de cáscaras y huevos con superficie lisa, de morfotipo estructural filiesferulítico y con sistema de poros multicanaulículado. Los huevos de esta oofamilia son esféricos a elipsoidales con diámetros de 12 a 20 cm. Los huevos se disponen en el sustrato desordenadamente en dos a tres capas (Zhao y Ding, 1976; Carpenter, 1999). Estos materiales presentan espesores que varían entre 3,5 y 7,5 mm, poseen anchuras de unidades de cáscaras de entre 0,3 y 1,1 mm, diámetros de nódulos de 0,2 a 1,1 mm y diámetros de mamilas que varían entre 0,2 y 1,61 mm.

Estos tipos de cáscaras presentan un amplio registro en la provincia de Río Negro y en otras localidades del Cretácico de Argentina (La Rioja y La Pampa) y Uruguay (Mones, 1980; Powell, 1985, 1987, 1992; Manera de Bianco, 1996; Casadío *et al.*, 2002). Las cáscaras sobre las que Zhao y Ding (1976) se basaron para erigir la oofamilia poseían superficies lisas a levemente rugosas, muy diferentes a las cáscaras de similar morfotipo estructural que se registran en el Hemisferio Sur. Si bien es posible que esa condición de las cáscaras estudiadas por Zhao y Ding (1976) sea el resultado de la erosión,

no hay dudas de que estos materiales de China y Mongolia presentan cáscaras mucho más delgadas. Los materiales rionegrinos, al igual que los otros registros de América del Sur (tanto de Argentina como de Uruguay), presentan superficies muy ornamentadas y espesores ampliamente mayores.

Hecha esta salvedad, y quedando claro que los huevos sudamericanos del tipo 2 difieren significativamente de otros asignados a la misma oofamilia, se comparan los huevos de Río Negro con dos oospecies de faveooloolitos de China: *Faveoololithus ningxiaensis* Zhao y Ding, 1976 y *Youngoolithus xiaguanensis* Zhao, 1979.

La primera de estas oospecies proviene del Cretácico Superior de China y Mongolia, son huevos casi esféricos con diámetros que varían entre 12,6 y 14,2 cm y cuyas cáscaras presentan espesores entre 1,8 y 2,6 mm. La superficie de las cáscaras es lisa, y los poros son muy numerosos. Los nidos de este tipo contienen hasta 45 huevos, agrupados en dos y tres filas. A su vez, la ooespecie *Youngoolithus xiaguanensis* Zhao, 1979 proviene del Cretácico Superior de China y presenta huevos ovalados, muy diferentes a los del tipo 2 descritos en este trabajo y a los de *Faveoololithus ningxiaensis*, con un eje mayor que varía entre 16 y 17,5 cm y un eje menor de 9 a 10,2 cm. Los espesores de las cáscaras de este ootaxón varían entre 1,38 y 1,75 mm. La superficie de estas cáscaras es lisa, los canales de los poros son rectos, ramificados y muy numerosos. Los nidos presentan hasta 16 huevos ubicados en hileras alternadas.

Los diámetros de los huevos de *Faveoololithus ningxiaensis* y *Youngoolithus xiaguanensis* son menores que los hallados en Río Negro correspondientes al tipo 2; del mismo modo, las superficies de las cáscaras son lisas, a diferencia de las del tipo 2, las cuales son siempre muy ornamentadas. Por último, los espesores de estos huevos de Asia son mucho menores a los registrados en América del Sur. En definitiva, el único carácter en común que poseen los ootaxones asiáticos asignados

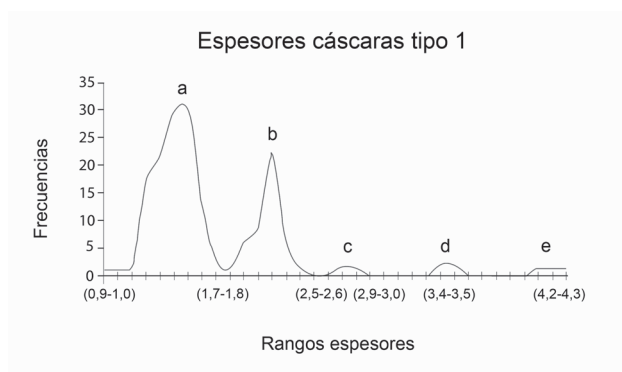


Figura 13. Frecuencias de espesores, donde se indican 5 picos denominados a, b, c, d y e/ thickness frequency, where 5 types are identified and named a, b, c, d and e.

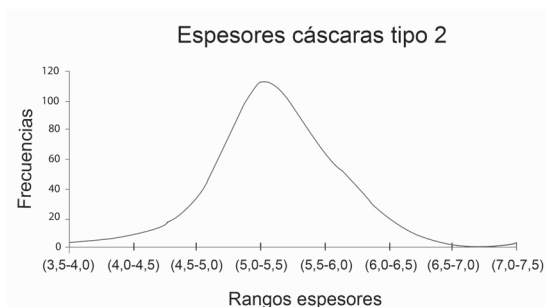


Figura 14. Gráfico de la distribución de las frecuencias de los espesores de las cáscaras de huevos de dinosaurios tipo 2/ graphic of thickness frequency distribution of dinosaur eggs type 2.

a Faveoololithidae y las cáscaras tipo 2, es su morfotipo estructural filisferulítico. Como aún se ignora si ese morfotipo estructural es, desde un punto de vista filogenético, derivado o plesiomórfico, no se sabe si la oofamilia Faveoololithidae caracteriza un grupo monofilético de taxones productores o no. Como el estudio filogenético de las cáscaras de huevo se halla aún en etapa incipiente (Grellet-Tinner *et al.*, 2004, 2006, 2011; Grellet-Tinner y Fiorelli, 2010), y como el marco general de este trabajo es el de la parataxonomía, este trabajo se limita a destacar que, aun desde un punto de vista parataxonómico, la inclusión de los huevos de tipo 2 (con cáscara gruesa) en la oofamilia Faveoololithidae junto a los huevos asiáticos arriba mencionados es al menos forzada.

En América del Sur muchos de los hallazgos de huevos de cáscara gruesa han sido tradicionalmente asignados a la ooespecie *Sphaerovum erbeni* Mones, 1980. Hasta la creación de *Paquiloolithus rionegrinus* Simón, 1999, *Sphaerovum* Mones, 1980 era el único paratáxon de cáscara gruesa en Argentina y Uruguay. Evidentemente, el gran grosor de las cáscaras es un carácter lo suficientemente elocuente como para considerarlo de valor taxonómico. Sin embargo, la microestructura de los materiales tipo estudiados por Mones se encuentran muy silicificados, con lo cual consideramos al igual que Grellet-Tinner y Fiorelli (2010) como *nomen dubium* a esta ooespecie. Magalhães Ribeiro (1997) describió materiales de cáscara gruesa provenientes del Bajo de Santa Rosa que asignó a la oofamilia Dendroolithidae, la cual presenta externamente los mismos caracteres que *Sphaerovum erbeni*, lo que indica que existiría más de un ootaxón de cáscara gruesa. Por lo tanto, es incorrecto asignar cáscaras a Faveoololithidae sólo teniendo en cuenta su gran espesor.

Al comparar los materiales tipo 2 con los estudiados por Powell (1985, 1987, 1992), provenientes de Salitral Ojo de Agua y asignados por este autor a titanosaurios, se observa que presentan espesores, ornamentación y diámetro de huevos similares. Este autor no realizó estudios microestructurales por lo que podría tratarse de huevos del tipo 1 *e*, ya que los macrocaracteres son similares a los del tipo 2, o podrían pertenecer a la oofamilia Dendroolithidae citada por Magalhães Ribeiro (1997) para Río Negro, dado que dichas diferencias solo pueden ser observadas en un estudio histológico. Otros materiales que muestran gran similitud con los huevos del tipo 2 de Salitral Ojo de Agua y Salitral de Santa Rosa-Salinas de Trapalcó son aquellos provenientes de Cerro Blanco, Yaminué, del sur la provincia de Río Negro (Manera de Bianco, 1996). Los mismos son semejantes en la forma esférica de los huevos, en el rango de espesores de

la cáscara y en la ornamentación superficial de las mismas. Además, los que aquí fueron estudiado y los publicados por Manera de Bianco (1996) presentan semejanzas en la forma y tamaño de las unidades de la cáscara y en el sistema de poros multicanaliculado, por lo que probablemente se trate del mismo ootaxón. También existen parecidos con los materiales identificados como "Morfotipo A" estudiados por Magalhães Ribeiro (1997) provenientes de Salitral de Santa Rosa, Río Negro.

Las cáscaras de tipo 2 también son comparables con las colectadas en el sudeste de La Pampa, en la Formación Colorado (Cretácico Superior) (Casadio *et al.*, 2002). En ellos puede observarse bien que el tipo de ornamentación, el tamaño de los nódulos y la forma del huevo son los mismos. En cuanto a la microestructura de los materiales pampeanos, se observa que las unidades fueron descritas como filisferulíticas con un sistema de poros multicanaliculado, igual que en los especímenes de tipo 2 de Río Negro.

Por último, tanto los materiales descriptos por Simón (2006) provenientes en Salitral Moreno, como los descriptos por Salgado *et al.* (2007) como *Type 1* indicaría que se trataría de un mismo ootaxón. En primer lugar, Simón refirió que estos huevos serían esféricos y que tendrían diámetros de hasta 21 cm. Según la misma autora, los espesores de cáscara de los huevos de Salitral Moreno varían entre 3,85 y 6,70 mm, con un valor medio de 5,51 mm. El rango de espesores de estos materiales se encuentra incluido dentro del rango de espesores de las cáscaras correspondientes al tipo 2, aunque son levemente menores. Los diámetros de los nódulos de los materiales de Salitral Moreno son también algo menores, tanto el mínimo como el máximo. El diámetro de las mamilas es similar. Por último, las anchuras de las unidades de cáscara son menores en los materiales de Salitral Moreno.

CONCLUSIONES

En base al estudio de ACP se realizó una clasificación preliminar diferenciando dos grandes grupos de cáscaras: tipo 1 y tipo 2. Por otro lado, se establecieron los caracteres de mayor importancia que deberían usarse para realizar clasificaciones: diámetro de los nódulos, anchura media de las unidades de la cáscara, diámetro de las mamilas y espesor de la cáscara. Los resultados de la correlación entre variables permitieron dar cuenta de la relación que existe entre los diferentes caracteres.

Se estudiaron con diferentes métodos las cáscaras colectadas en Salitral Ojo de Agua y Salitral de Santa Rosa, de la Formación Allen y posteriormente se identificaron dos

grandes grupos: (1) cáscaras tipo 1, con un tipo básico de organización Dinosaurioide-esferulítico, morfotipo estructural Tuboesferulítico, Oofamilia Megaloolithidae y (2) cáscaras tipo 2, con un tipo básico de organización Dinosaurioide-esferulítico, morfotipo estructural Filisferulítico, Oofamilia Faveoloolithidae.

Estos dos grupos fueron comparados con diferentes ootaxones. Dentro de las cáscaras tipo 1 se distinguieron 5 grupos “a”, “b”, “c”, “d” y “e”. Las del tipo 1 “a”, se las refirió a la ooespecie *Patagoolithus salitralensis* y se indicó que se trataría del mismo ootaxón registrado en Auca Mahuevo, por lo que este grupo de huevos pueden asignarse a saurópodos Titanosauria. Las cáscaras tipo 1 “b”, pertenecen a la ooespecie *Megaloolithus patagonicus*, para este subtipo, así como para los restantes, se desconocen los posibles dinosaurios productores. Las cáscaras tipo 1 “c”, son comparables a aquellas provenientes de la cuenca Hateg (Rumania). Las cáscaras tipo 1 “d”, representan el primer registro sudamericano de este ootaxón. Las mismas fueron comparadas con (?)Titanosaurid Type I, las cuales podrían ser similares a los materiales hallados en el Cretácico Superior de Aix-en-Provence (Francia). Estos materiales franceses fueron originalmente relacionados con el saurópodo *Hypselosaurus*. Por último, las cáscaras del tipo 1 “e”, constituyen el primer registro Sudamericano de cáscaras de la oofamilia Megaloolithidae con estos espesores y son comparables con la ooespecie *Megaloolithus megadermus* del Cretácico Superior de India (Formación Lameta, en los distritos de Panchmahal y Kheda). Finalmente, el segundo grupo de cáscaras denominadas como tipo 2 fueron identificadas como *Paquiloolithus rionegrinus*, dentro del conjunto de cáscaras no se distinguieron subgrupos y se consideró que los ootaxones descriptos en La Rioja, en La Pampa, en Río Negro y Uruguay también pertenecen a la mismas ooespecie. Hasta la fecha, se desconoce el probable dinosaurio productor de este tipo de huevo, ya que no han sido encontrados asociados a embriones o juveniles.

AGRADECIMIENTOS

Deseo agradecer muy especialmente a L. Salgado por sus valiosos aportes a este manuscrito, a C. Magalhães Ribeiro por su ayuda en la descripción de estos materiales. A A. Ruffini del laboratorio de mediana y alta complejidad del CRUB por el préstamo de los equipos, a R. García, I. Cerda, L. Vejsbjerg, R. Coria, E. Simón, por el apoyo brindado a lo largo de los años de mi tesis doctoral. A S. Apesteguía, B. González Riga, F. Cruz, T. Manera de Bianco y D. Pol por los valiosos aportes en la redacción de este manuscrito. A M. Cocco por su apoyo y compañerismo, a D. Cabaza por su logística en las campañas realizadas, a la Familia Berthe, a N. Francisco y M. Green por su ayuda técnica en el preparado de las imágenes. A M. Simoncini, S. Somadossi, C. Cotaro del Centro Atómico Bariloche. Por otra parte deseo

agradecer al CONICET PIP 6455 y Agencia PICT 2006-00357 por financiar los trabajos de campo. Este trabajo forma parte de la tesis Doctoral de la autora.

BIBLIOGRAFÍA

- Ballent, S.C., 1980. Ostrácodos de ambiente salobre de la Formación Allen (Cretácico Superior) en la Provincia de Río Negro (República Argentina). *Ameghiniana* 7: 67–82.
- Buffetaut, E., y Le Loeuff, J. 1994. The discovery of dinosaur eggshells in nineteenth-century France. En: K. Carpenter, K.F. Hirsch, K.F. y J. Horner (Eds.), *Dinosaur eggs and babies*. Cambridge University Press, Nueva York, p. 31–34.
- Calvo, J.O., Engelland, S., Heredia, S.E. y Salgado, L. 1997. First record of dinosaur eggshells (?Sauropoda-Megaloolithidae) from Neuquén, Patagonia, Argentina. *GALA* 14: 23–32.
- Carpenter, K. 1999. First discoveries. En: Carpenter, K.F. (Ed.), *Eggs, nests, and baby dinosaurs*. Indiana University Press, Bloomington e Indianapolis, pp. 1–5.
- Carpenter, K., Hirsch, K.F., y Horner, J.R., 1994. Introduction. En: K. Carpenter, K.F. Hirsch y J.R. Horner (Eds.), *Dinosaur eggs and babies*. Cambridge University Press, Nueva York, p. 366–370.
- Casadío, S., Manera, T., Parras, A. y Montalvo, C. 2002. Huevos de dinosaurios (Faveoloolithidae) del Cretácico Superior de la cuenca del Colorado, provincia de La Pampa, Argentina. *Ameghiniana* 39: 285–293.
- Chiappe, L.M., Coria, R.A., Dingus, L., Jackson, F., Chinsamy, A. y Fox, M. 1998. Sauropod dinosaur embryos from Late Cretaceous of Patagonia. *Nature* 396: 358–361.
- Chiappe, L.M., Schmitt, J.G., Jackson, F.D., Garrido, A., Dingus, L. y Grellet-Tinner, G. 2000a. Nest structure for sauropods: sedimentary criteria for recognition of dinosaur nesting traces. *Palaio* 19: 89–95.
- Chiappe, L., Dingus, L., Jackson, F., Grellet-Tinner, G., Aspinall, R., Clarke, J., Coria, R., Garrido, A. y Loope, D. 2000b. Sauropod egg and embryos from the Late Cretaceous of Patagonia. *First International Symposium on Dinosaur Eggs and Babies, Extended Abstract* p. 23–29.
- Chinsamy, A. y Raath, M.A. 1992. Preparation of fossil bone for histological examination. *Palaentologia Africana* 29: 39–44.
- Cousin, R., Breton, B., Fournier, R. y Watté, 1994. Dinosaur egg laying and nesting in France. En: K. Carpenter, K.F. Hirsch y J. Horner (Eds.), *Dinosaur eggs and babies*. Cambridge University Press, Nueva York, p. 56–74.
- Erben, K.H. 1970. Ultrastrukturen und mineralisation rezenter und fossiler Eischalen bei Vögeln u. Reptilien. *Biomineralisation* 1: 2–34.
- Fernández, M.S. y Matheos, S.D. 2011. Alteraciones en cáscaras de huevos de dinosaurios en el Cretácico Superior de la provincia de Río Negro, Argentina. *Ameghiniana* 48: 605–620.
- Fine, J. 1996. Iniciación a los análisis de datos multidimensionales a partir de ejemplos. Ed. Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.
- García, R.A. 2008. [Estudio sobre embriones de dinosaurios titanosaurios de Patagonia: aspectos filogenéticos y evolutivos implicados]. Tesis Doctoral. Universidad Nacional del Comahue. Centro Regional Universitario Bariloche. pp. 329. Inédita]
- González Díaz, E.F. y Malagnino, E.C. 1984. Geomorfología de la Provincia de Río Negro. *Actas del IX Congreso Geológico Argentino*, San Carlos de Bariloche, Publicación Especial, p. 1–159.
- Grellet-Tinner, G., Chiappe, L. y Coria, R. 2004. Eggs of titanosaurid sauropods from the Upper Cretaceous of Auca Mahuevo (Argentina). *Canadian Journal of Earth Sciences* 41: 949–960.
- Grellet-Tinner, G., Chiappe, L., Norell, M., y Botjter, D. 2006. Dinosaur eggs and nesting behaviors: a paleobiological investigation. *Palaeoogeography, Palaeooclimatology, Palaeoecology* 232: 294–321.
- Grellet-Tinner, G. y Fiorelli, L.E. 2010. A new Argentinean nesting site showing neosauropod dinosaur reproduction in a Cretaceous hydrothermal environment. *Nature Communication* 1: 32.
- Grellet-Tinner, G., Sim, C.M., Kim, D.H., Trimby, P., Higa, A., An,

- S.L., Oh, H.S., Kim, T., y Kardjilov, N. 2011. Description of the first lithostrotian titanosaur embryo in ovo with Neutron characterization and implications for lithostrotian Aptian migration and dispersion. *Gondwana Research* 20: 621–629.
- Grigorescu, D., Weishampel, D., Norman, D., Seclamen, M., Rusu, M., Baltres, A., y Teodorescu, V. 1994. Late Maastrichtian dinosaur eggs from the Hateg Basin (Romania). En: K. Carpenter, K.F. Hirsch, K.F. y J. Horner (Eds.), *Dinosaur eggs and babies*. Cambridge University Press, Nueva York, p. 75–87.
- Hirsch, K.F. 1994. Upper Jurassic eggshells from the western interior of north America. En: K. Carpenter, K.F. Hirsch y J.R. Horner (Eds.), *Dinosaur eggs and babies*. Cambridge University Press, Nueva York, p. 137–150.
- Khosla, A. y Sahni, A. 1995. Parataxonomic classification of Late Cretaceous dinosaur eggshells from India. *Journal of the Palaeontological Society of India* 40: 87–102.
- Manera de Bianco, T. 1996. Nueva localidad con nidos y huevos de dinosaurios (Titanosauridae) del Cretácico Superior, Cerro Blanco, Yaminué, Río Negro, Argentina. *Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial* 4: 59–67.
- Magalhães Ribeiro, C.M. 1997. [Descrição de caracteres morfológicos e estudo composicional de cascaras de ovo de dinossauros da Formação Allen (Cretáceo Superior), do Bajo de Santa rosa, Provincia de Río Negro (Argentina). Tesis de Master, Universidad Federal do Río de Janeiro, Brasil. 222 p. Inédita]
- Mikhailov, K.E. 1991. Classification of fossil eggshells of amniotic vertebrates. *Acta Palaeontologica Polonica* 36: 193–238.
- Mikhailov, K. 1997. Fossil and recent Gesell in amniotic vertebrales: fine structure, comparative morphology and classification. *The Palaeontological Association, Special Papers in Palaeontology* 56:1–80.
- Mikhailov, K.E., Bray, E.S. y Hirsch, K.F. 1996. Parataxonomy of fossil egg remains (Veterovata): Principles and aplications. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16: 763–769.
- Mohabey, D.M. 1998. Systematic of Indian Upper Cretaceous dinosaur and chelonian eggshells. *Journal of Vertebrate Paleontology* 18: 384–362.
- Mones, A., 1980. Nuevos elementos de la paleoherpetofauna del Uruguay (Crocodila y Dinosauria). *2º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y 1º Congreso Latinoamericano de Paleontología, Actas* 1: 265–277.
- Nopcsa, F. 1899. *Telmatosaurus*, new name for the dinosaur *Limnosaurus*. *Geological Magazine* 10: 94–95.
- Panadés I Blas, X. 2005. Diversity versus variability in Megaloolithid dinosaur eggshells. *PalArch's Journal of Vertebrate Paleontology* 2: 1–13.
- Powell, J.E. 1985. Hallazgo de nidadas de huevos de dinosaurios (Sauropoda-Titanosauridae) del Cretácico superior del Salitral Ojo de Agua, Provincia de Río Negro. *2º Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, Resumen* 15.
- Powell, J. E. 1987. The Late Cretaceous fauna of Los Alamitos, Patagonia, Argentina:Part VI. The Titanosaurids. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"* 3: 147–153.
- Powell, J.E. 1992. Hallazgo de huevos asignables a dinosaurios titanosáuridos (Saurischia, Sauropoda) de la Provincia de Río Negro, Argentina. *Acta Zoológica Lilloana* 41: 381–389.
- Sahni, A., Tandon, A., Jolly, A., Bajpai, S., Sood, A. y Srinivasan, S. 1994. Upper Cretaceous dinosaur eggs and nesting sites from the Deccan volcano-sedimentary province of peninsular India. En: K. Carpenter, K.F. Hirsch y J.R. Horner (Eds.), *Dinosaur eggs and Babies*. Cambridge University Press, Nueva York, p. 204–226.
- Salgado, L., Coria, R.A., Magalhães-Ribeiro, C.M., Garrido A., Rogers, R., Simón, M.E., Arcucci, A.B., Curry Rogers, K., Carabajal, A.P., Apesteguía, S., Fernández, M., García, R.A. y Talevi, M. 2007. Upper Cretaceous dinosaur nesting sites of Río Negro (Salitral Ojo de Agua and Salinas de Trapalcó-Salitral de Santa Rosa), northern Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research* 28: 392–404.
- Salgado, L., Magalhães Ribeiro, C., García, R.A. y Fernández, M. 2009. Late Cretaceous Megaloolithid eggs from Salitral de Santa Rosa (Río Negro, Patagonia, Argentina) inferences on the titanosaurian reproductive biology. *Ameghiniana* 46: 605–620.
- Schneider, C.A., Rasband, W.S. y Eliceiri, K.W. 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods* 9: 671–675.
- Simón, M.E. 2006. Cáscaras de huevos de dinosaurios de la Formación Allen (Campaniano-Maastrichtiano), Salitral Moreno, provincia de Río Negro, Argentina. *Ameghiniana* 43: 513–528.
- Simón, M.E. 1999. [Estudio de fragmentos de cáscaras de huevos de la Formación Allen (Campaniano-Maastrichtiano), provincia de Río Negro, Argentina. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional de Córdoba, Facultad de Ciencias Exactas Físicas y Naturales, Departamento de Geología Básica, Cátedra de Paleontología. p. 249.]
- Vianey-Liaud, M., Jain, S.L. y Sahni, A. 1987. Dinosaur eggshells (Saurischia) from the Late Cretaceous Intertrappean and Lameta Formations (Deccan, India). *Journal of Vertebrate Paleontology* 7: 408–424.
- Vianey-Liaud, M. y Crochet, J-Y. 1993. Dinosaur eggshells from the Late Cretaceous of Languedoc (Southern France). *Revue de Paléobiologie* 7: 237–249.
- Vianey-Liaud, M., Mallan, P., Buscali, O. y Montgelard, C. 1994. Review of French dinosaur eggshells: Morphology, structure, mineral and organic coposition. En: K. Carpenter, K.F. Hirsch y J.R. Horner (Eds.), *Dinosaur eggs and babies*. Cambridge University Press, Nueva York, p. 151–183.
- Vianey-Liaud, M., Khosla, A. y García, G. 2003. Relationships between European and Indian dinosaur eggs and eggshells of the oofamily Megaloolithidae. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 575–585.
- Zhao, Z. 1979. Discovery of the dinosaurian eggs and footprint from Neixian County, Henan Province. *Vertebrata Palasiatica* 17: 304–309.
- Zhao, Z y Ding, S. 1976. Discovery of the dinosaurian eggshells from Alxa, Ningxia and its stratigraphic significance. *Vertebrata Palasiatica* 14: 42–44.

doi: 10.5710/AMGH.14.11.2012.586

Recibido: 23 de mayo de 2012

Aceptado: 14 de noviembre de 2012