

Maestría en Ciencias Biológicas - Opción Zoología

PEDECIBA Biología



2016

PALEO-OOLOGÍA DE URUGUAY: SISTEMÁTICA,
PALEBIOLOGÍA Y TAFONOMÍA DE HUEVOS
FÓSILES



Lic. Andrés Batista
Maestría 2012-2016



UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE CIENCIAS (MONTEVIDEO – URUGUAY)
PROGRAMA DE DESARROLLO DE CIENCIAS BÁSICAS
(PEDECIBA)
MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS, OPCIÓN ZOOLOGÍA

La presente tesis de Maestría fue realizada en el Departamento de Paleontología del Instituto de Ciencias Geológicas (Facultad de Ciencias-UdelaR)



Y el apoyo financiero de la Agencia Nacional de Investigación e Innovación (ANII)



Montevideo, Octubre de 2016

PALEO-OLOGÍA DE URUGUAY: SISTEMÁTICA, PALEOBIOLOGÍA Y TAFONOMÍA DE HUEVOS FÓSILES

por

Lic. Andrés Batista

Director: Dr. Daniel Perea

Departamento de Paleontología, Instituto de Ciencias Geológicas
(Facultad de Ciencias – Uruguay)

Co-Director: Dr. Lucas Fiorelli

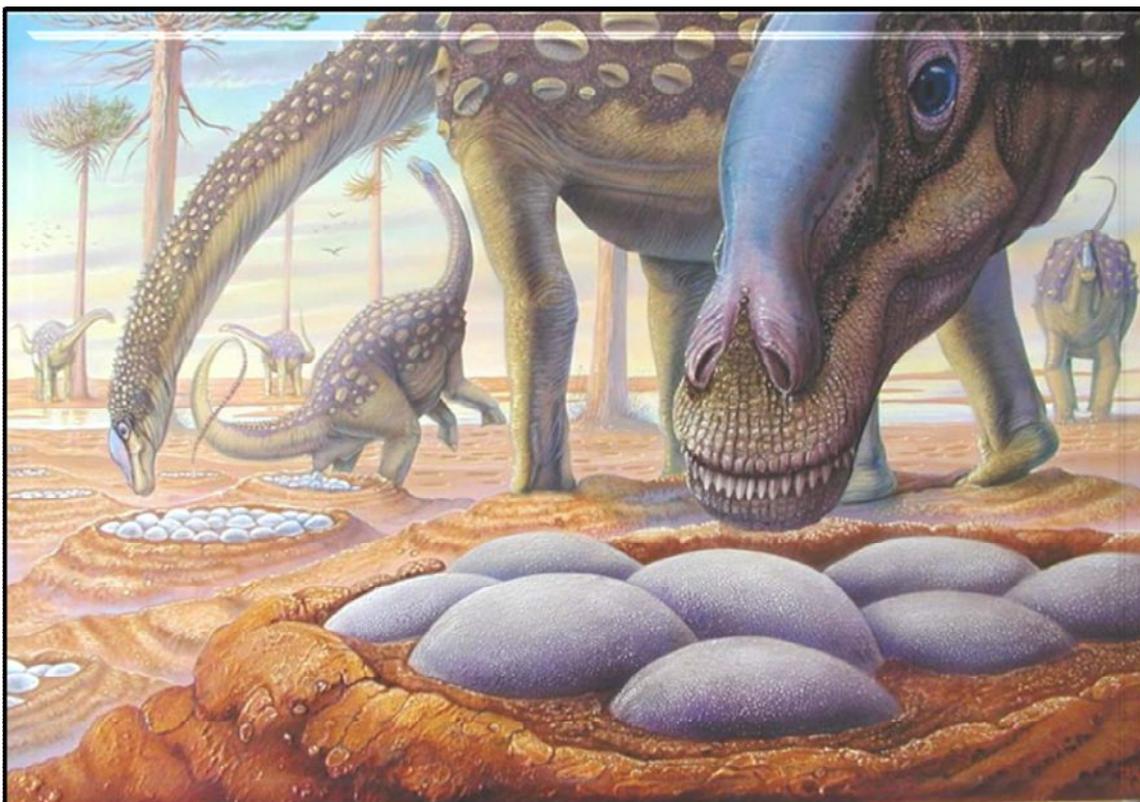
Área de Paleontología, Departamento de Geociencias – Centro
Regional de Investigaciones Científicas y Transferencia
Tecnológica de La Rioja (Conicet - Argentina)

Tribunal:

Dr. Martin Ubilla (Departamento de Paleontología, Facultad de
Ciencias – Uruguay)

Dr. Washington Jones (Sección Ornitología, Museo Nacional de
Historia Natural – Uruguay)

Dr. Leonardo Salgado (Instituto de Investigaciones en
Paleobiología y Geología, Universidad Nacional de Rio Negro –
Argentina)



*"...No more can they keep us in
Listen, damn it, we will win
They see it right, they see it well
But they think this saves us from our hell..."*

Welcome Home (Sanitarium), Master of Puppets - METALLICA

(James Hetfield, Lars Ulrich, Cliff Burton y Kirk Hammett, 1986)

Agradecimientos

A mi familia y amigos que con gran interés me apoyaron, ayudaron y bancaron directa o indirectamente en el transcurso de la Maestría y el desarrollo de la presente tesis. Gracias, amolos!!

A mis tutores (Daniel Perea y Lucas Fiorelli) y miembros del tribunal (Martin Ubilla, Leonardo Salgado, Washington Jones) que con sus comentarios, discusiones y enseñanzas, me hicieron crecer como investigador y paleontólogo.

A las instituciones y personas responsables que prestaron materiales a estudiar: Colección Paleontológica de la Facultad de Ciencias, Museo Nacional de Historia Natural, Museo Alejandro Berro, Museo Municipal Bautista Rebbufo, Museo de Geociencias de Tacuarembó, Centro de interpretación y museo Lacán Guazú, Sra. Maria Luisa Menoza, Sr. Gustavo Acuña, Sr. Daniel Suarez y Sr. Gustavo Lecona.

A los diferentes servicios de la Facultad de Ciencias (Laboratorios del Instituto de Geociencias, Microscopía Electrónica) y del Hospital de Clínicas (Servicio de radiología) y sus funcionarios por disponer de sus recursos materiales y académicos.

A los siguientes proyectos que con su financiamiento logré cumplir gran parte de los objetivos planteados en esta investigación: ANII Fondo Clemente Estable “Paleobiodiversidad y paleoecología de moluscos continentales. El Paleógeno de Uruguay como caso de estudio”, responsable Msc. Fernanda Cabrera (2014-2015); CSIC Investigación y Desarrollo “El Mesozoico de Uruguay (Jurásico Tardío - Cretácico Temprano): biotas, estratigrafía, geocronología y ambientes, responsable Dr. Daniel Perea (2013).

A la ANII por el financiamiento de una beca de posgrado en el 2015-2016.

Al Programa de Desarrollo de Ciencias Básicas (PEDECIBA), en donde se enmarca la realización de este posgrado.

ÍNDICE TEMÁTICO

1 - Resumen/Abstract -----	9
2 - Introducción -----	13
2.1 - Antecedentes -----	15
2.2 - Parataxonomía oológica y sus problemas -----	18
2.3 - Marco geológico -----	22
- <i>Formación Mercedes</i> -----	23
- <i>Formación Queguay</i> -----	24
- <i>Formación Dolores</i> -----	25
2.4 - Hipótesis -----	26
2.5 - Objetivos -----	27
- <i>Objetivos específicos</i> -----	27
2.6 – Figuras-----	28
3 - Abreviaciones -----	31
4 - Diseño de investigación y metodología -----	31
4.1 - Materiales -----	32
4.2 - Metodología -----	32
- <i>Toma de muestras</i> -----	32
- <i>Preparación de muestras para laboratorio</i> -----	33
- <i>Análisis por Tomografía Computarizada</i> -----	34
- <i>Análisis estadísticos</i> -----	34
- <i>Estudios filogenéticos</i> -----	40
- <i>Infraestructura</i> -----	40

4.3 - Tablas y figuras -----	42
5 - Paleo-ología sistemática – Caracterización de huevos y cáscaras fósiles -----	51
- Formación Mercedes (Cretácico Tardío) -----	52
- <i>Titanosauria</i> -----	52
- <i>Avetheropoda</i> -----	59
- <i>Averostra</i> -----	60
- <i>Maniraptora</i> -----	65
- <i>Avialae</i> -----	68
- Formación Queguay (Cretácico Tardío) -----	69
- <i>Titanosauria</i> -----	69
- Formación Dolores (Pleistoceno Tardío) -----	71
- <i>Tinamidae</i> -----	71
6 – Discusión Sistemática -----	73
6.1 - Descripción morfológica y sistemática -----	73
- <i>Titanosauria</i> -----	73
- <i>Avetheropoda</i> -----	77
- <i>Averostra-Maniraptora</i> -----	77
- <i>Avialae</i> -----	80
- <i>Palaegnthae, Tinamidae</i> -----	81
6.2 - Análisis filogenético -----	82
6.3 - Figuras -----	85
7 - Estadística -----	106
7.1 - La estadística como herramienta clasificatoria -----	106
- <i>Análisis de correspondencia</i> -----	106

- <i>Análisis de similaridad (Jaccard y Ochiai)</i> -----	108
- <i>Análisis de modelo de escalamiento no métrico (NMDS)</i> -----	109
- <i>Análisis de componentes principales (ACP)</i> -----	109
- <i>Análisis discriminante</i> -----	111
7.2 - Estadística tafonómica -----	111
7.3 - Tablas y figuras -----	113
8 - Tafonomía, paleobiología y estratigrafía -----	138
9 - Conclusiones -----	143
10 - Bibliografía -----	145

I. RESUMEN/ABSTRACT

Los huevos y agrupaciones de huevos fósiles de dinosaurios en unidades mesozoicas son los más conocidos dentro del grupo paleo-oológico a nivel mundial, y nuestro país no es la excepción. En Uruguay desde los años 80's se han descrito fragmentos de cáscaras, huevos aislados y agrupaciones de huevos de dinosaurios. La disciplina paleontológica encargada del estudio de este tipo de fósiles, la paleo-ología, intenta develar aspectos importantes de la evolución biológica del huevo amniota. En paleontología se usa la parataxonomía para la creación de claves identificatorias y así generar un sistema de clasificación paralela en estructuras biológicas cuya asignación taxonómica es dudosa o faltante. Paleontólogos que estudian huevos fósiles la usan frecuentemente, aunque la misma resulta incongruente y débil ya que no considera al huevo como una entidad biológica determinada genéticamente, generando a su vez grupos artificiales y patrones no evolutivos. Por ello, su aplicabilidad en paleo-ología no sería correcta ya que la biomineralización de la cáscara y su formación es el producto de procesos fisiológicos complejos controlados hormonal y genéticamente. El hecho de utilizar la metodología parataxonómica como eje central en los estudios de huevos fósiles se encuentra actualmente en discusión y puede ser reemplazada en el futuro por nuevas metodologías. Debido a estas razones, en este manuscrito se tomarán en cuenta ciertos términos nomenclaturales de algunas características provenientes de la parataxonomía oológica pero no se seguirán las normas estrictas de clasificación de la misma. Por lo que la sistemática se centrará en intentar asignar los especímenes estudiados al posible taxón productor, ya que una cáscara de huevo o un huevo fósil es una respuesta genética de una especie dada, y por lo tanto, corresponde a parte del mismo organismo específico. Esta tesis tiene como principal hipótesis de investigación que los huevos fósiles hallados en el territorio uruguayo representan una amplia diversidad, no verificada en los hallazgos de fósiles corpóreos en unidades geológicas coetáneas. Como principal objetivo es ampliar el conocimiento sobre faunas y los paleoambientes del Mesozoico y Cenozoico de Uruguay y Sudamérica, a través de sus materiales oológicos fósiles. El estudio paleontológico de los huevos fósiles de dinosaurios de nuestro país, como así también su entorno geológico y paleoambiental, contribuirá al conocimiento de las comunidades de arcosaurios de Sudamérica. El conocimiento de la diversidad de huevos fósiles de Uruguay aportará información relevante sobre ciertos momentos de la evolución de la fauna de vertebrados

continentales sudamericanos durante los últimos 90 Ma. Para esto se relevaron afloramientos conocidos y nuevos, posibles portadores de estos fósiles. Se visitaron colecciones públicas y privadas nacionales. Las cáscaras y huevos objetivos de estudio fueron sometidos a observaciones bajo lupa binocular, microscopio electrónico de barrido y microscopio petrográfico (láminas delgadas) para su posterior caracterización morfológica y sistemática. Se realizaron análisis filogenéticos sobre caracteres oológicos con caracteres óseos, para así determinar patrones evolutivos en cáscaras de huevos fósiles de Dinosauria. Por otro lado, se someten a los materiales a análisis estadísticos como método de clasificación, en base a caracteres morfológicos de cáscaras y huevos, y evaluar su peso sistemático, y a su vez, determinar sus características tafonómicas/diagenéticas. Se notifican y caracterizan en profundidad los materiales oológicos (huevos y cáscaras fósiles) registrados para el Cretácico Tardío (Formación Mercedes y Formación Queguay) y el Cuaternario (Formación Dolores) de Uruguay. En particular se realizan su descripción morfológica, sistemática, tafonómica y paleobiológica. Los huevos y cáscaras fósiles evidencian una alta biodiversidad en Uruguay (Saurópoda: Titanosauria, Theropoda: Avetheropoda, Averostra y Avialae) no registrada por los restos óseos, ya que estos son escasos o ausentes en las mismas unidades sedimentarias. Por otro lado, se reporta en esta tesis el primer hallazgo de un huevo fósil para el Cuaternario de Uruguay. El mismo es asignado al clado Tinamidae (Notopalaeognathae). Los materiales oológicos provenientes de unidades del Cretácico Tardío de Uruguay presentan una historia diagenética particular (alta silicificación), producto de procesos epigenéticos que las mismas unidades sufrieron. Sin embargo, las cáscaras registradas en la Formación Queguay muestran alteraciones carbonáticas. La paleobiología y la historia tafonómica, junto con las características geológicas permiten determinar aspectos paleoambientales de las unidades portadoras de huevos, y facilita la asignación estratigráfica para aquellos materiales oológicos cuya procedencia es incierta.

Fossil eggs and eggshells of dinosaur in Mesozoic units are best known within the global paleo-ological group, and our country is not the exception. In Uruguay since the 80s have been described dinosaur eggshells, isolated clusters of eggs and eggs. Paleontological discipline responsible for the study of such fossils, paleo-ology, tries to reveal aspects of the biological evolution of amniote egg. In paleontology, it used the parataxonomy to create identificatory keys and generate a parallel system of classification in biological structures whose taxonomic assignment is questionable or missing. Paleontologists use it frequently to study fossil eggs, although it is inconsistent and weak because it does not consider the egg as a determined genetically biological entity, in turn generating artificial groups and evolutionary patterns. Therefore, its applicability in paleo-ology not be correct since the biomineralization of shell and training is the product of complex genetically controlled hormonal and physiological processes. The fact parataxonomía use as the core methodology in studies of fossil eggs are currently under discussion and may be replaced in the future by new methodologies. Because of these reasons, this manuscript certain nomenclatural terms of some features from the oológica parataxonomía be taken into account but strict classification rules it can not continue. So the systematic will focus on trying to assign the specimens studied the possible taxon producer, as an eggshell or a fossil egg is a genetic response of a given species, and therefore corresponds to part of the specific organism. This thesis has as main research hypothesis that fossil eggs found in Uruguayan territory represent a wide diversity, not verified the findings of body fossils in coeval geological units. Main objective is to expand the knowledge of faunas and paleoenvironments of the Mesozoic and Cenozoic of Uruguay and South America, through its fossil oológicos materials. The paleontological study of fossil dinosaur eggs of our country, as well as geological and paleoenvironmental environment, contribute to the knowledge of archosaurs communities in South America. Knowledge of the diversity of fossil eggs of Uruguay will provide relevant information about certain moments of the evolution of the South American continental vertebrate fauna during the last 90 Ma. For this known and new outcrops, possible carriers of these fossils were surveyed. national public and private collections were visited. Egg shells and study objectives were subjected to observation under binocular microscope, scanning electron microscope and microscope petrographic (thin sheets) for further morphological and systematic characterization. Phylogenetic analysis of oológicos characters with bone characters were performed to determine evolutionary patterns in fossil shells of eggs

Dinosauria. On the other hand, they are subjected to statistical analysis materials as a method of classification based on morphological characters of shells and eggs and systematically assess their weight, and in turn, determine their taphonomic / diagenetic features. They are reported and characterized in depth oológicos materials (eggs and fossil shells) recorded for the Late Cretaceous (Education and Training Queguay Mercedes) and Quaternary (Training Dolores) of Uruguay. In particular morphological, systematic, taphonomic and paleobiological description are made. Eggs and fossil shells show a high biodiversity in Uruguay (Sauropoda: Titanosauria, Theropoda: Avetheropoda, Averostra and Avialae) not registered by the skeletal remains, as these are rare or absent in the same sedimentary units. On the other hand, it is reported in this thesis the first finding of a fossil egg for Quaternary of Uruguay. The same is assigned to the clade Tinamidae (Notopalaeognathae). Oological materials from the Late Cretaceous units of Uruguay have particular diagenetic history (high silicification), product of epigenetic processes that suffered the same units. However, the registered carbonatic eggshells to Queguay Formation show alterations. Palaeobiology and taphonomic history, along with the geological characteristics can determine paleoenvironmental aspects of egg-carrying units and facilitates the stratigraphic position of materials whose origin is uncertain.

2. INTRODUCCIÓN

La reproducción es un proceso natural y común en todo organismo viviente, el cual permite crear descendencia y perpetuidad de las especies en el tiempo. Esta puede darse de forma asexual o sexual y solo puede generar organismos de una misma especie que se reproduce.

En el reino animal se encuentran presentes ambos mecanismos de reproducción. La reproducción asexual origina, mediante diferentes tipos de mecanismos (por ej. fisión binaria), la descendencia de organismos genéticamente idénticos a sus progenitores. Sin embargo, la reproducción sexual, a pesar de ser un proceso costoso debido a la inversión energética que los organismos demandan para promover el acto sexual y la fecundación de los gametos progenitores y así generar descendencia, es un proceso biológico altamente exitoso. Esto se debe a que este mecanismo es capaz de generar variabilidad genética en la progenie y por lo tanto promueve la evolución de las especies. Teniendo en cuenta que esta variabilidad genética está ligada a mutaciones genotípicas producidas durante la mitosis y meiosis del oogonio, y sabiendo que estas “variantes genéticas” promueven a un fenotipo determinado en un individuo, este puede ser seleccionado naturalmente por una adaptación al ambiente siempre cambiante. Es decir, se seleccionan ciertas características en un individuo debido a la adaptación que este presenta a un medio, permitiendo así la evolución de la especie. Por lo que la reproducción sexual es un proceso que lleva a que la vida se dirija de forma compleja y no homogénea, evidenciado por el registro fosilífero y la dinámica geológica, ambiental y climática de la Tierra en toda su historia (Campbell y Reece 2007).

El origen del huevo amniota es uno de los eventos más significantes en la evolución de los vertebrados terrestres y en la vida de la Tierra (Elinson y Beckham 2002). Este evento surgido posiblemente en el Carbonífero Superior (Reisz y Müller 2004) se debe a una adaptación biológica propia de tetrápodos al independizarse del medio acuático para el evento reproductivo. El huevo amniota es aislado y protegido del ambiente durante el período de desarrollo embrionario por una serie de membranas extraembrionarias (corion, alantoides y amnios), y con frecuencia, por una cáscara impermeable flexible o rígida. Este se encuentra presente en grupos de reptiles, aves y mamíferos monotremas, pero en los “verdaderos” terios (Metatheria y Eutheria) el oogonio es retenido en el interior de la hembra progenitora, en donde el embrión se

desarrolla, obtiene nutrientes y oxígeno y es protegido del medio exterior (Laurin y Reisz 1997).

En el registro fósil se preservan con alta frecuencia las “partes duras” o membranas calcificadas de esta estructura biológica y que constituye la cáscara del huevo. Como se nombró anteriormente, este es un órgano que aísla físicamente al embrión del medio pero a su vez genera una comunicación con este mediante el intercambio gaseoso. Por eso cumple un doble rol, representa un órgano protector y de respiración para el embrión. También evita la desecación del embrión permitiendo la independización a un medio acuoso para la reproducción, por lo que favoreció (en parte) la conquista del medio terrestre por parte de los primeros vertebrados (Hirsch y Packard 1987; Hirsch 1994).

Las cáscaras fósiles poseen estructuras y morfologías que representan ciertos aspectos fisiológicos del huevo (por ej. sistema de poros) y responden también a comportamientos de incubación de los productores. Estas estructuras (macro- y micro-morfológicas), a su vez, permiten asociar estos caracteres oológicos y sus huevos a grupos taxonómicos concretos, por lo que, para estudiar la evolución del huevo amniota a lo largo de la historia geológica es importante estudiar en detalle la morfología de la cáscara de huevos fósiles. Es por esto que existe una disciplina paleontológica exclusiva para el estudio de huevos fósiles: la Paleo-ología. El análisis morfológico y tafonómico de las cáscaras fósiles, así como también de su contexto geológico, permiten reconstruir aspectos paleobiológicos y paleoambientales de alta relevancia (ej.: patrones de nidificación, comportamientos reproductivos de sus productores, condiciones paleoambientales de nidificación) (Grellet-Tinner *et al.* 2010). Además, es posible identificar patrones evolutivos, mediante el uso de herramientas filogenéticas, que permiten establecer relaciones de parentesco entre taxa productores de huevos, y así también observar la evolución del huevo amniota en su historia (e.g. Hirsch 1994; Iverson y Evert 1995; Grellet-Tinner *et al.* 2010).

En Uruguay, en los últimos años la paleo-ología ha adquirido una relevancia inusual a través de investigaciones realizadas por el tesista y sus directores, lo que ha incrementado sustancialmente el conocimiento sobre la biodiversidad fósil de dicho país. Específicamente estas investigaciones aumentaron el conocimiento sobre las biotas de amniotas del Cretácico y Terciario de Uruguay, a través de la determinación de taxones no representados por materiales óseos a partir del análisis de oofomas fósiles,

como se evidencia en la presente tesis de Maestría (Batista 2012; Batista y Perea 2010a, 2010b; Batista *et al.* 2012).

2.1. Antecedentes

Los huevos y agrupaciones de huevos fósiles de dinosaurios en unidades mesozoicas son los más conocidos dentro del grupo paleo-oológico a nivel mundial (Carpenter *et al.* 1994); este tipo de fósiles se encuentran en todos los continentes (excepto la Antártida) y muestran una gran diversidad de tamaños y morfologías (Carpenter *et al.* 1994; Mikhailov 1997; Hechenleitner *et al.* 2015). Los registros más antiguos (Triásico tardío – Jurásico temprano) corresponden, por un lado, a nidos con huevos asociados a una serie de embriones, juveniles y adultos del sauropodomorfo basal *Mussaurus*, proveniente de la Formación Laguna Colorada de Patagonia, Argentina (Bonaparte y Vince 1979; Otero y Pol 2013); y por otro lado, a nidos con embriones de *Massospondylus* proveniente de la Formación Upper Elliot de Sudáfrica (Reisz *et al.* 2012). Durante las últimas décadas, los registros de fragmentos de cáscaras y huevos de dinosaurios han tenido un incremento exponencial (Grellet-Tinner y Fiorelli 2010).

Algunos países Sudamericanos, como Perú, Argentina, Uruguay y Brasil, son bien conocidos por sus registros de huevos y fragmentos de cáscaras de huevos, tanto de dinosaurios como también de otros vertebrados (cocodrilos, pterosaurios, geckonidos, quelonios y aves) (e.g., Kérourio y Sigé 1984; Mourier *et al.* 1988; Faccio 1994; Vianey-Liaud *et al.* 1997; Azevedo *et al.* 1999; Grellet-Tinner *et al.* 2006; Grellet-Tinner y Zaher 2007; Grellet-Tinner y Fiorelli 2010; Grellet-Tinner *et al.* 2012, Fernández *et al.* 2013; Hechenleitner *et al.* 2016). Tal es así que los sitios de nidificación de dinosaurios más prolíficos en la actualidad se encuentran localizados en las provincias argentinas de Rio Negro, Neuquén y La Rioja (Chiappe *et al.* 1998, 2000; Salgado *et al.* 2007, 2009; Grellet-Tinner y Fiorelli 2010). Los sitios de nidificación argentinos han proporcionado datos primordiales para nuestra comprensión de la paleobiología, la identificación taxonómica de huevos fósiles, la fidelidad de nidificación al sitio por parte de los productores, la biología reproductiva y los comportamientos de nidificación de los dinosaurios del Cretácico, sobre todo para los titanosaurios (Chiappe *et al.* 1998, 2000; Salgado *et al.* 2007, 2009; Grellet-Tinner *et al.*

2012, Fiorelli *et al.* 2012; García *et al.* 2015; Hechenleitner *et al.* 2015). También en Sudamérica existen algunos registros de huevos y fragmentos de cáscaras fósiles de terópodos, aunque éstos son definitivamente escasos comparados al registro oológico de saurópodos (Kellner *et al.* 1998; Salgado *et al.* 2007; Agnolin *et al.* 2012; Fernández *et al.* 2013; Marsola *et al.* 2014).

En Uruguay desde los años 80's se han descrito fragmentos de cáscaras, huevos aislados y agrupaciones de huevos de dinosaurios, a excepción de una evidencia de un embrión de mesosaurio encerrado en una "cáscara de huevo" del Pérmico temprano (ver Faccio 1994, Batista y Perea 2010, Piñeiro 2012). En 1980, el paleontólogo uruguayo Álvaro Mones describe dos ejemplares casi completos y, basado en la clasificación parataxonómica, los asignó a dos ooespecies diferentes (Mones 1980). Sin embargo, las características micromorfológicas de estos huevos no fueron consideradas en la descripción original. *Tacuarembovum oblongum* (Mones 1980) corresponde a uno de los dos ejemplares descritos, definido a partir de un único espécimen procedente del departamento de Tacuarembó y asignado inicialmente de forma tentativa a *Ornithischia* (Mones 1980). Se desconoce su procedencia estratigráfica exacta, aunque originalmente se asignó a la Formación Asencio (hoy correspondiente a parte de la Formación Mercedes; según Goso Aguilar y Perea 2004). En el año 2012 se redescubrió el material tipo de *T. oblongum* junto con nuevos ejemplares inéditos (Batista y Perea 2010a, 2010b; Batista 2012; Batista *et al.* 2012). En base a las características macro- y micromorfológicas de estos materiales, estos autores propusieron la presencia de huevos de terópodos no-avianos y avianos para el Cretácico tardío de Uruguay, hecho hasta el momento no verificado por restos óseos; de acuerdo la clasificación parataxonómica los autores asignan estos materiales a la oofamilia *Elongatoolithidae*. En cuanto a su asignación estratigráfica, esta sigue siendo incierta, debido a que todos estos restos no fueron hallados *in situ*. Sin embargo, es sugerente que procedan del miembro Yapeyú de la Formación Mercedes (Cretácico tardío), ya que se ha identificado esta unidad en las cercanías de los hallazgos y, principalmente, debido a los rasgos diagenéticos (silicificación) presentes en estos fósiles, característica que tipifica esta unidad (Batista y Perea 2010a, 2010b; Batista 2012; Batista *et al.* 2012).

Otra ooespecie definida por Mones fue "*Sphaerovum erbeni*" (Mones 1980). El holotipo corresponde a un huevo de contorno esférico, de diámetro variable entre 150 y 206 mm, espesor de cáscara de entre 4.2mm y 5.0mm, y ornamentación compuesta por pequeñas mamilas redondeadas a alargadas, proveniente también de la Formación

Asencio. Otros restos referidos a "*S. erbeni*" fueron hallados en el Miembro Yapeyú de la Formación Mercedes (Ford y Gancio 1988). Por esto, y de acuerdo a varios autores, gran parte de los huevos completos y fragmentos de cáscaras de similares características hallados en esta unidad estratigráfica serían asignables a "*S. erbeni*" (Ford y Gancio 1988; Faccio *et al.* 1990, 1993; Faccio 1994; Faccio y Montaña 1994; Mones 1997; Veroslavsky *et al.* 2004; Verde y Soto 2005; Alonso-Zarza *et al.* 2011). Entre estos hallazgos, Faccio (1994) y Faccio y Montaña (1994) describen una agrupación de cáscaras de huevos y huevos completos en la localidad de Palmitas (departamento Soriano) en areniscas de la Formación Mercedes. Estos ejemplares se corresponden con la oofamilia Faveoolithidae, debido a su microestructura filiesferulítica y a un sistema de poros multicanaliculado, y sus autores los asignan a "*S. erbeni*" debido a la similaridad con el holotipo descrito por Mones. Dichas asociaciones son inválidas, debido a que el holotipo de "*S. erbeni*" nunca fue descrito y estudiado en detalle dentro de la visión actual de la oología. Por otro lado, algunos autores determinan a esta ooespecie como *nomen dubium*, argumentando que la misma no posee características diagnósticas (Grellet-Tinner y Fiorelli 2010; Fernández 2013). Faccio (1994b) también describe un huevo faveoolithidae "multicáscara" asignable a "*S. erbeni*". El autor lo asigna a una condición patológica denominada "*ovum in ovo*", resultante de factores estresantes que sufre la hembra y provocan la retención del huevo en el oviducto conduciendo a una repetitiva formación de la cáscara (Sturkie 1965; Erben *et al.* 1979; Hirsch 1989; Grellet-Tinner *et al.* 2010). Cabe destacar que "*S. erbeni*" es registrado también en la Formación Guichón (Cretácico Tardío) por fragmentos de cáscaras y huevos parcialmente completos (Soto *et al.* 2008). En general, los huevos de gran tamaño y de contorno esférico se asocian a dinosaurios saurópodos (Mones 1980; Powell 1987; Mikhailov *et al.* 1996). Por ejemplo, el sitio de nidificación de Auca Mahuida en la provincia de Neuquén, Argentina, constituye una de las localidades más importantes del mundo en cuanto al registro de nidificación de saurópoda. Allí fueron descubiertas decenas de agrupaciones de huevos fósiles y restos embrionarios *in ovo*, permitiendo así asociar a estos ejemplares con más detalle a Titanosauria (Chiappe *et al.* 1998; Grellet-Tinner *et al.* 2004; García *et al.* 2015). En Uruguay no se han registrado hasta el momento restos de embriones *in ovo*, por lo que carecemos de evidencia directa para determinar con certeza a qué grupos pertenecieron los huevos comúnmente asignados a "*S. erbeni*". Sin embargo, estos ejemplares se asocian tentativamente a neosauropodos, debido a sus características micro-morfológicas y a la alta presencia de sus restos óseos

en el mismo rango temporal (Grellet-Tinner y Fiorelli 2010). Algunas unidades de Argentina y Uruguay han sido datadas de forma relativa como Cretácico tardío alto (Campaniano - Maastrichtiano), debido a la biodiversidad de microfósiles guías que estas unidades presentan. Éstas son: Formación Mercedes en Uruguay (Goso Aguilar y Perea 2004; Daners y Guerstein 2004); formaciones Allen y Los Alamitos en Argentina (Leanza *et al.* 2004); formaciones Colorado y Los Llanos en Argentina se les ha asignado la misma edad debido a la presencia de “*Sphaerovum erbeni*” (Casadio *et al.* 2002; Tauber 2007), ya que dicha ooespecie se encuentra presente en dichas unidades. Debido a que la ooespecie es considerada *nomen dubium* (ej.: Grellet-Tinner y Fiorelli 2010), la misma carece de valor bioestratigráfico. Además, los restos oológicos no pueden considerarse “fósiles guías” y ser utilizados en bioestratigrafía debido a que los mismos fueron tradicionalmente considerados dentro de un sistema de clasificación oológica con falencias cronoestratigráficas no resueltas (para mayor detalle ver 2.2. La parataxonomía oológica y sus problemas).

2.2. La parataxonomía oológica y sus problemas

Las cáscaras de huevos amniotas se clasifican en apergaminadas, flexibles y rígidas (Hirsch 1994; Mikhailov 1997). En los primeros dos grupos, su composición es mayoritariamente constituida de materia orgánica y en menor proporción de carbonato de calcio pobremente organizado en la membrana proteica. Es así que, debido a la estructura que éstas poseen tienen muy poco potencial de fosilización. Por otra parte, los huevos de cáscara rígida se caracterizan por tener una composición mayoritaria de carbonato de calcio, con una mayor organización en su estructura, sobre la materia orgánica que la constituye. Y por esto, este grupo de huevos amniotas son los comúnmente hallados en el registro paleontológico (Hirsch y Packard 1987). Este tipo de cáscaras rígidas se encuentran en algunos quelonios, en todos los geconidos, cocodrilos, pterosaurios, aves y dinosaurios (Hirsch 1994). Un objetivo central en el estudio de huevos fósiles es realizar comparaciones con casos actuales ya que la identidad taxonómica de huevos modernos une aspectos fisiológicos y filogenéticos a las características de sus cáscaras. Desafortunadamente, muchos tipos de cáscaras carecen de análogos modernos (ej., huevos de dinosaurios titanosaurios).

Konstantin E. Mikhailov, biólogo, fotógrafo naturalista y paleontólogo por afición, es quien estableció y uniformizó los métodos de descripción y estudio sistemático de los huevos actuales y fósiles. Creó un sistema de nomenclatura

parataxonómica binomial oológica –paleontólogos chinos ya la usaban mucho tiempo antes–, denominada Veterovata (“huevos antiguos”), cuyas bases abordan tres niveles estructurales diferentes en huevos de cáscara rígida (Mikhailov 1991, 1996, 1997; Mikhailov *et al.* 1996): macroestructura, microestructura (histoestructura y ultraestructura) y textura, clasificando a los huevos y fragmentos de cáscara de huevos como ootaxones, los cuales incluyen oofamilias, oogeneros y ooespecies, regulados por el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (1999). El sistema parataxonómico resultó similar al usado en taxones modernos para describir las características morfológicas y estructurales de las cáscaras y distinguir huevos ante la ausencia, por ejemplo, de restos embrionarios.

Un estudio a nivel macroestructural consta en analizar, principalmente, las dimensiones del huevo en cuestión (largo axial, diámetro mayor, espesor de la cáscara), su forma (oval, oblongo, esférico) y ornamentación de la cáscara. A nivel microestructural (estructuras que se estudian bajo instrumentos técnicos de magnificación), el análisis parataxonómico se enfoca en la estructura y disposición de las unidades de cáscara (histoestructura) y en las dimensiones, morfología y cantidades de unidades sub-horizontales que estas componen (ultraestructura). Los elementos ultraestructurales de la cáscara del huevo fueron estudiadas inicialmente por Erben (1970) utilizando microscopía electrónica de barrido e identificando así, en base a la disposición de los cristales que conforman la microestructura de la cáscara, diferentes zonas ultraestructurales: una zona radial aragonítica, una zona escamosa y una zona externa de cristales verticales (Mikhailov 1991, 1992). Zelenitsky y colaboradores (1996) en base al morfotipo Dinosaurio-esferulítico sugiere un término más a los ya propuestos por Mikhailov (1991, 1992), la zona ultraestructural calcítica esferulítica.

El último nivel estructural necesario para el estudio sistemático de huevos y fragmentos de cáscara de huevos es el textural. El mismo tiene un importante papel en la clasificación parataxonómica y determina diferentes tipos básicos de organización de cáscara de huevos. Las diferentes asociaciones de estructuras macro y micro-morfológicas permiten generar morfotipos estructurales de cáscaras de huevos fósiles, y que a su vez responden a grupos taxonómicos determinados.

En líneas generales, la parataxonomía es una herramienta muy utilizada en estudios ecológicos, como por ejemplo en aquellos referentes a densidad poblacional, evaluación de la biodiversidad, e incluso en análisis aplicados a la conservación (Basset *et al.* 2004; Janzen 2004; Krell 2004; Baraloto *et al.* 2007; Abadie *et al.* 2008). Por

ejemplo, y ante determinados impedimentos, ofrece una rápida respuesta para evaluar la biodiversidad reconociendo unidades taxonómicas –morfoespecies–; sin embargo, no es seguro que cada morfoespecie corresponda a una especie biológica distinta. Aquí radica el problema, porque incluso para los casos actuales, la parataxonomía en ecología y biodiversidad tiene serias limitaciones metodológicas y repercuten similarmente en los estudios parataxonómicos del registro fósil (Dzik 1996; Krell 2004; Ward & Stanley 2004; Baraloto *et al.* 2007).

En paleontología la parataxonomía ha sido usada como una forma de clasificar estructuras asociadas con un organismo pero que no son parte del organismo mismo, como por ejemplo sobre estudios de huellas y trazas fósiles –icnología– y la designación de icnoespecies/icnotaxones (ej., Sarjeant 1979; Gillette y Lockley 1989; Woolfe 1990; Lockley 1991; Crimes y Droser 1992; Donovan 1994; Miller 2007) o sobre la determinación de restos conflictivos de vertebrados basales (ver Märss 2006). Asimismo, la metodología parataxonómica es ampliamente usada en paleobotánica para producir claves identificatorias (ver Philippe y Bamford 2008).

A pesar de que esta metodología es ampliamente utilizada por paleontólogos que estudian huevos fósiles, la misma resulta incongruente y débil ya que no considera al huevo como una entidad biológica determinada genéticamente, generando a su vez grupos artificiales y patrones no evolutivos (Grellet-Tinner y Fiorelli 2010). Por ello, su aplicabilidad en paleo-ología no sería correcta ya que la biomineralización de la cáscara y su formación es el producto de procesos fisiológicos complejos controlados hormonal y genéticamente (Carrino *et al.*, 1996; Nys *et al.*, 1999, 2004; Grellet-Tinner, 2006). En referencia a esto, el gran número de proteínas que conforman la cáscara (ej., ovocleidina, ovoalbúmina, ovocalixina, ovotransferina, Colágeno tipo X, Keratán Sulfato y Dermatán Sulfato, entre otras), determinan los procesos de deposición –de la cáscara– o inhibición –espacio del poro– de la calcita, y sugieren un complejo mecanismo de regulación que depende de profundos y precisos moderadores genéticamente sincronizados (Arias *et al.* 1993, 2007; Carrino *et al.* 1996; Lavelin *et al.* 1998; Fernández *et al.* 2003; Lakshminarayanan *et al.* 2005; Gautron *et al.* 2007; Nys y Gautron 2007; Hincke *et al.* 2008; Rose y Hincke 2009).

Por lo expuesto hasta aquí, los huevos y las cáscaras poseen cierto grado de información evolutiva, un aspecto importante a tener en cuenta en investigaciones sobre huevos fósiles. Los grupos artificiales generados por la parataxonomía resultan prácticos para la paleo-ología; sin embargo generan una sobreestimación específica de

ootaxones en base a características no reflejadas en la evolución del huevo amniota. Además, muchas macro- y microcaracterísticas son incongruentes; por ejemplo, el patrón de ornamentación, el contorno y el tamaño del huevo no es homogéneo ni exclusivo en un mismo ejemplar o en un mismo nido. Esto indica que una misma especie es capaz de oviponer varios huevos, siendo algunos de ellos levemente diferente. Según los criterios parataxonómicos, cada huevo correspondería a un grupo – ooespecie, oofamilia– diferente, generando una sobreestimación específica, sin considerar su monoespecificidad (Grellet-Tinner y Fiorelli 2010; Fiorelli 2012). Esta condición redundante en el problema de utilizar a los parataxones como fósiles guía, ya que estos no tienen definido sus límites cronoestratigráficos por la correspondencia de múltiples parataxones a un grupo específico natural, y viceversa.

Recientemente, fue comprobado que muchas categorías de la parataxonomía oológica de arcosaurios resultan en agrupaciones parafiléticas, generando clasificaciones no naturales/grupos artificiales (Grellet-Tinner *et al.* 2006; Zelenitzky y Therrien 2008; Fiorelli y Grellet-Tinner 2009; Grellet-Tinner y Fiorelli 2010). El hecho de utilizar la metodología parataxonómica como eje central en los estudios de huevos fósiles se encuentra actualmente en discusión y puede ser reemplazada en el futuro por nuevas metodologías. Recientemente, y considerando al huevo y su cáscara una entidad biológica con información evolutiva, se han llevado a cabo estudios filogenéticos utilizando caracteres oológicos observados en huevos fósiles para los cuáles se ha podido identificar el taxón o grupo taxonómico al cual pertenece. Estos estudios se cotejaron con filogenias basadas en caracteres osteológicos de diferentes grupos de amniotas (principalmente arcosaurios) resultando y validando la información filogenética presente en caracteres oológicos (Zelenitzky y Modesto 2003; Grellet-Tinner y Chiappe 2004; Grellet-Tinner 2006; Grellet-Tinner *et al.* 2006). Además, y basadas en estas metodologías cladísticas se pueden obtener procesos y patrones evolutivos del huevo y su cáscara, como también comportamientos reproductivos desde una visión evolutiva (Grellet-Tinner *et al.* 2006). Estas investigaciones concluyen en que la evolución de los caracteres reproductivos son correlacionables con profundos cambios fisiológicos y metabólicos ocurrido dentro de los diferentes clado (Grellet-Tinner *et al.* 2006).

Debido a estas razones, en este manuscrito se tomarán en cuenta ciertos términos nomenclaturales de algunas características provenientes de la parataxonomía oológica pero no se seguirán las normas estrictas de clasificación de la misma. Por lo que la

sistemática se centrará en intentar asignar los especímenes estudiados al posible taxón productor, ya que una cáscara de huevo o un huevo fósil es una respuesta genética de una especie dada, y por lo tanto, corresponde a parte del mismo organismo específico.

2.3. Marco geológico

A continuación se detalla una breve descripción de las unidades fosilíferas en donde se hallaron los fragmentos de cáscaras y huevos fósiles estudiados.

En la región oeste del país, afloran sedimentos correspondientes a la Sub-Cuenca Litoral de Uruguay (sector sur-oeste de la Cuenca Norte). Estos representan depósitos post-basálticos, cuya edad abarca desde el Cretácico Tardío hasta el Eoceno (con ciertas dudas en el límite cronológico superior). Estos afloramientos comprenden, de base a techo, las formaciones Guichón, Mercedes, Asencio y Queguay (Bossi 1996) (Fig. 1). El pasaje entre estas unidades, así como sus límites litoestratigráficos, fue y es de alta discrepancia entre paleontólogos y geólogos de Uruguay. Según Bossi (1966) y Bossi y Navarro (1991), existe un pasaje concordante entre estas unidades, mientras otros autores afirman una discordancia entre las formaciones Guichón y Mercedes (Goso Aguilar y Perea 2004). Todas estas unidades estratigráficas experimentaron fenómenos epigenéticos, en mayor o menor medida (ferrificación, calcretización, silicificación), lo cuáles dieron lugar a unidades no depositacionales (ej.: Fm. Queguay). Estos procesos, tradicionalmente, se asignan a fenómenos que ocurrieron sobre las rocas cretácicas durante el Paleógeno (Goso Aguilar y Perea 2004; Martínez y Veroslavsky 2004). Sin embargo, la relación que presentan las unidades depositacionales con las unidades quimioestratigráficas (como lo definen Goso Aguilar y Perea 2004), son de altas discusiones entre diferentes autores.

Para ejemplificar algunas de las dificultades que presenta la litoestratigrafía del Cretácico cuspidal de Uruguay tenemos el caso de la Formación Asencio objeto de permanente discusión entre paleontólogos y geólogos. Originalmente, la designación de esta unidad como formación, la acuña Bossi (1966). Hasta ese momento eran conocidas como “areniscas de dinosaurios” (Walther 1930) o “areniscas de Asencio” (Caorsi y Goñi 1958). Bossi (1966) divide a dicha unidad en dos miembros; Miembro Yapeyú (inferior) y Miembro del Palacio (superior). En 1985, Preciozzi y colaboradores agregan un miembro más a la unidad (Miembro Algorta; Preciozzi *et al.* 1985), el cual estaba definido exclusivamente por los niveles calcáreos que presentaba esta unidad.

Posteriormente, otros autores sugieren la correspondencia del Miembro Yapeyú de la Formación Asencio a la Formación Mercedes, reduciendo a la Formación Asencio a las areniscas moteadas y corazas ferruginosas (Ford y Gancio 1988). Incluso se propuso la inclusión completa de esta unidad a la Formación Mercedes (Bossi y Ferrando 2001, Goso Aguilar y Perea 2004), sugiriendo la siguiente configuración a la Formación Mercedes (de base a techo): Miembro Del Chileno (areniscas conglomerádicas) – Miembro Yapeyú (areniscas grises a pardas) - Miembro Del Palacio (areniscas moteadas y ferricretas de Formación Asencio). Sin embargo, otros autores distinguen a la Formación Mercedes de la Formación Asencio, exclusivamente porque esta última la componen ferricretas asociadas a paleosuelos con una gran diversidad de nidos de insectos y trazas afines (e.g. Alonso-Zarza *et al.* 2011), lo que constituye una correspondencia nomenclatural errónea en acuerdo con las definiciones originales de estas unidades.

Los niveles calcáreos, originalmente se separan como una unidad independiente; “Calizas del Queguay” (Lambert 1939, 1940) o Formación Queguay (Goso y Bossi 1966 en Bossi 1966), definición preferida por Martínez y Veroslavsky (2004) y Cabrera (2015). Otros autores la incluyen dentro de la Formación Mercedes (Bossi *et al.* 1975) o parte de la Formación Asencio (Preciozzi *et al.* 1985). Por último, algunos autores reconocen dos litofacies calcáreas, una correspondiente a la Formación Mercedes y otra a la Formación Queguay, asegurando la ocurrencia de un mismo proceso (calcretización) en dos momentos temporales diferentes (Alonso-Zarza *et al.* 2011). El origen de las calizas (lacustre, por precipitación química de freáticas o procesos pedogenéticos en diversos ambientes), el número de fenómenos de calcretización (uno o varios), y su edad (Cretácico Tardío, Paleoceno, Eoceno) son todos tópicos polémicos (e.g. Martínez y Veroslavsky 2004).

Esta tesis no tiene como fin develar ni corroborar estos interrogantes, incluyendo la información paleontológica dentro del siguiente marco litoestratigráfico:

- Formación Mercedes

Muchos de los especímenes estudiados aquí poseen una cuestionable ubicación estratigráfica, debido a que fueron hallados décadas atrás durante el arado de cultivos o rodados a lo largo de corrientes de agua sin un control estratigráfico preciso. Sin embargo existen evidencias concretas que pueden asociar algunos de estos materiales a la Formación Mercedes (Ver Secciones Tafonomía y Paleobiología; Geología y

Estratigrafía), los cuáles se presentan en afloramientos en el litoral del Río Uruguay, en los departamentos de Colonia, Soriano, Durazno, Flores, Florida y Río Negro (Goso Aguilar y Perea 2004) (Fig. 1).

La Formación Mercedes, de origen fluvial con condiciones aluviales torrenciales (Apesteguía *et al.* 2013 en Candeiro y Avila 2013), fue caracterizada, mapeada y datada como Cretácico Tardío primariamente por Lambert (1939, 1940) y Serra (1943, 1945). Como se mencionó anteriormente, esta formación fue de alta controversia en relación a sus límites litoestratigráficos, problema que persiste hasta la actualidad (e.g., Bossi 1966; Goso Aguilar y Perea 2004; Alonso Zarza *et al.* 2011; Martínez *et al.* 2015). Serra (1943, 1945) define a la Formación Mercedes como depósitos de areniscas conlomerádicas, blanquecinas a rojizas, con intercalaciones de material calcáreo, en algunos casos recristalizados, y que afloran en la Cuenca Litoral de Uruguay (Fig. 2). Posteriormente, Goso Aguilar (1999) caracterizó esta unidad con una gran diversidad litológica, de litologías clásticas (predominantemente areniscas y conglomerados) a niveles de calcretas, ferricretas y silcretas, dividiendo a la unidad en dos miembros, Del Chileno y Yapeyú. Esta unidad posee un marcado proceso epigenético (ferrificación, calcretización y silicificación) ocurrido durante el Cretácico Tardío al Oligoceno inclusive (Goso Aguilar y Perea 2004). Estas alteraciones post-depositacionales se encuentran evidenciadas concomitantemente en el sedimento y los restos fósiles (Goso Aguilar y Perea *op. cit.*). Para más detalle y discusión en la geología y sedimentología de la Fm. Mercedes, ver Veroslavsky *et al.* 1997a, 1997b; Goso Aguilar y Perea 2004; Tófaló y Pazos 2009; Alonso Zarza *et al.* 2011; Genise *et al.* 2011. En esta unidad se hallan, además de cáscaras y huevos, restos óseos abundantes de saurópodos, posiblemente titanosaurios, y restos de plantas ideterminadas (para más detalle ver Goso Aguilar y Perea 2004, y Soto *et al.* 2010).

- Formación Queguay

Al igual que la Fm. Mercedes, esta unidad se encuentra en el ojo de la discusión en cuanto a su edad (Cretácico Tardío – Paleoceno?), origen y límites estratigráficos. Por lo que pasaremos a describirla de acuerdo a lo establecido por Goso Aguilar y Perea (2004) basados en Bossi (1966). Estos autores determinan a “las Calizas del Queguay” como Formación Queguay, cuyas características litológicas la definen como depósitos

calcáreos producto de la calcretización sufrida en sedimentos arenosos y conglomerádicos de la Formación Mercedes, así como también sobre unidades más antiguas, como la Formación Cerrezuelo del Devónico (departamento Durazno) y en rocas graníticas del basamento proterozoico (departamentos Flores y Colonia).

Los niveles fosilíferos de esta unidad afloran en dos grandes áreas: al sur de la Cuenca Santa Lucía (Departamento de Canelones) y en el litoral del Río Uruguay siguiendo como parte de la conformación de la Cuenca Norte (departamentos de Colonia, Soriano, Paysandú, Río Negro, Flores y Durazno) (Cabrerá 2015) (Fig. 3). En la primera, se distinguen unidades de calcretes masivos y paleosuelos fosilíferos apoyados, en su mayoría, sobre unidades neocretácicas. En la Cuenca Norte se distinguen paleosuelos calcareos y calcosilicosos fosilíferos con niveles de calcretes y silcretos (Veroslavsky *et al.* 1997; Martínez y Veroslavzky 2004; Tófaló y Morras 2009; Alonso-Zarza *et al.* 2011).

La Formación Queguay es altamente fosilífera, en ella se hallan una gran diversidad de invertebrados continentales (gasterópodos terrestres y dulceacuícolas, ostrácodos), icnofósiles (principalmente nidos de insectos), rizolitos, semillas de *Celtis* y estructuras reproductoras de *Charáceas* (para más detalle ver Cabrerá 2015). En últimas campañas, se ha podido determinar también la presencia de fragmentos de cáscaras de huevos de dinosaurios, las cuáles se estudian en la presente Tesis, y representan el primer hallazgo directo de vertebrados para esta unidad.

- Formación Dolores

Esta unidad es la única formación cenozoica referida en esta tesis, debido a que en estos sedimentos se ha realizado el novedoso hallazgo de un huevo completo, el primero de su tipo para el país, y cuya descripción se detalla más adelante. La Formación Dolores es caracterizada principalmente por su composición de arcilla limosa y limo arcilloso, depósitos de arcilla, arena y gravilla, de colores grisáceos a verdosos (Martínez y Ubilla 2004; Ubilla y Martínez, 2016). El ambiente de depositación es interpretado como cursos de agua en condiciones climáticas de aridez presente durante el último glacial (Pleistoceno Tardío) (Ubilla y Perea 1999; Martínez y Ubilla 2004).

Esta unidad aflora en varias localidades del país, teniendo una fuerte expresión principalmente al Sur del país (Martínez y Ubilla 2004, Ubilla y Martínez, 2016) (Fig. 1). Su registro fosilífero abarca una gran diversidad de vertebrados (tortugas terrestres, mamíferos) y moluscos dulceacuícolas (Ubilla y Perea 1999; Martínez y Ubilla 2004). Dataciones radiométricas y por termoluminiscencia acotan a la unidad al intervalo 10.140 +/- 50 y 32.230 +/- 2640 años AP (Martínez y Ubilla 2004; Ubilla y Martínez, 2016).

Las localidades y posición estratigráfica en donde se encuentran los materiales estudiados está detallada en la sección “Paleo-ología sistemática-Characterización de huevos y cáscaras fósiles”, siguiendo el esquema descriptivo de cada material estudiado.

2.4. Hipótesis

La principal hipótesis de investigación del proyecto es que los huevos fósiles hallados en el territorio uruguayo representan una amplia diversidad, no verificada en los hallazgos de fósiles corpóreos en unidades geológicas coetáneas.

- Los huevos fósiles cretácicos representan a dos grandes clados de dinosaurios: saurópodos y terópodos.
- Los restos de huevos de saurópodos corresponderían a Titanosauria.
- La microestructura de las cáscaras de huevos revela aspectos importantes sobre la paleobiología y los patrones de nidificación de sus organismos productores.
- Los rasgos diagenéticos sobre los huevos fósiles indican aspectos del contexto tafonómico de las unidades portadoras.
- La paleobiología y la historia tafonómica junto con las características geológicas permiten determinar los aspectos paleoambientales de las unidades portadoras.

2.5. Objetivos

La tesis propuesta tiene como principal objetivo ampliar el conocimiento sobre faunas y los paleoambientes del Mesozoico y Cenozoico de Uruguay y Sudamérica, a través de sus materiales oológicos fósiles. Contribuir al conocimiento de las comunidades de arcosaurios de Sudamérica mediante el estudio paleontológico de los huevos fósiles de dinosaurios de nuestro país, como así también su entorno geológico y paleoambiental. Aportar información relevante sobre ciertos momentos de la evolución de la fauna de vertebrados continentales sudamericanos durante los últimos 90 Ma en base al conocimiento de la diversidad de huevos fósiles de Uruguay

OBJETIVOS ESPECÍFICOS:

- Determinar la diversidad de huevos fósiles de Uruguay.
- Caracterizar morfológicamente los restos de huevos fósiles.
- Contrastar resultados filogenéticos en caracteres oológicos con caracteres óseos, y determinar patrones evolutivos en cáscaras de huevos fósiles de Dinosauria.
- Identificar las herramientas estadísticas como método de clasificación, en base a caracteres morfológicos de cáscaras y huevos, y evaluar su peso sistemático.
- Evaluar la validez taxonómica de "*Sphaerovum erbeni*" y su actual estado *nomen dubium*.
- Determinar las características tafonómicas/diagenéticas de los huevos fósiles de Uruguay.
- Determinar los aspectos comportamentales de nidificación de los dinosaurios de Uruguay.

2.6. Figuras

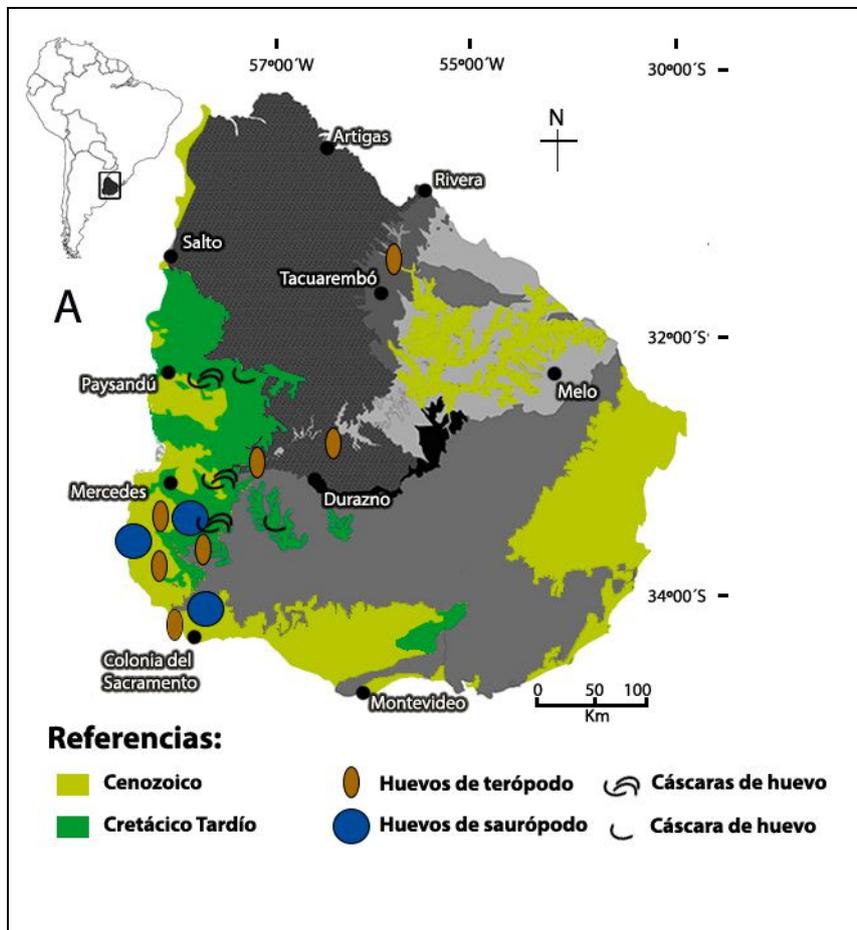


Fig. 1: Mapa con localidades en donde se hallaron los huevos y fragmentos de cáscaras que se estudiaron para esta tesis. Las áreas coloreadas de verde representan afloramientos de las formaciones Mercedes y Queguay (Cretácico Tardío), y aquellas coloreadas de amarillo representan a unidades cenozoicas continentales aflorando, principalmente la Formación Dolores. Las tonalidades de grises en el mapa representan otras unidades geológicas presentes en Uruguay.

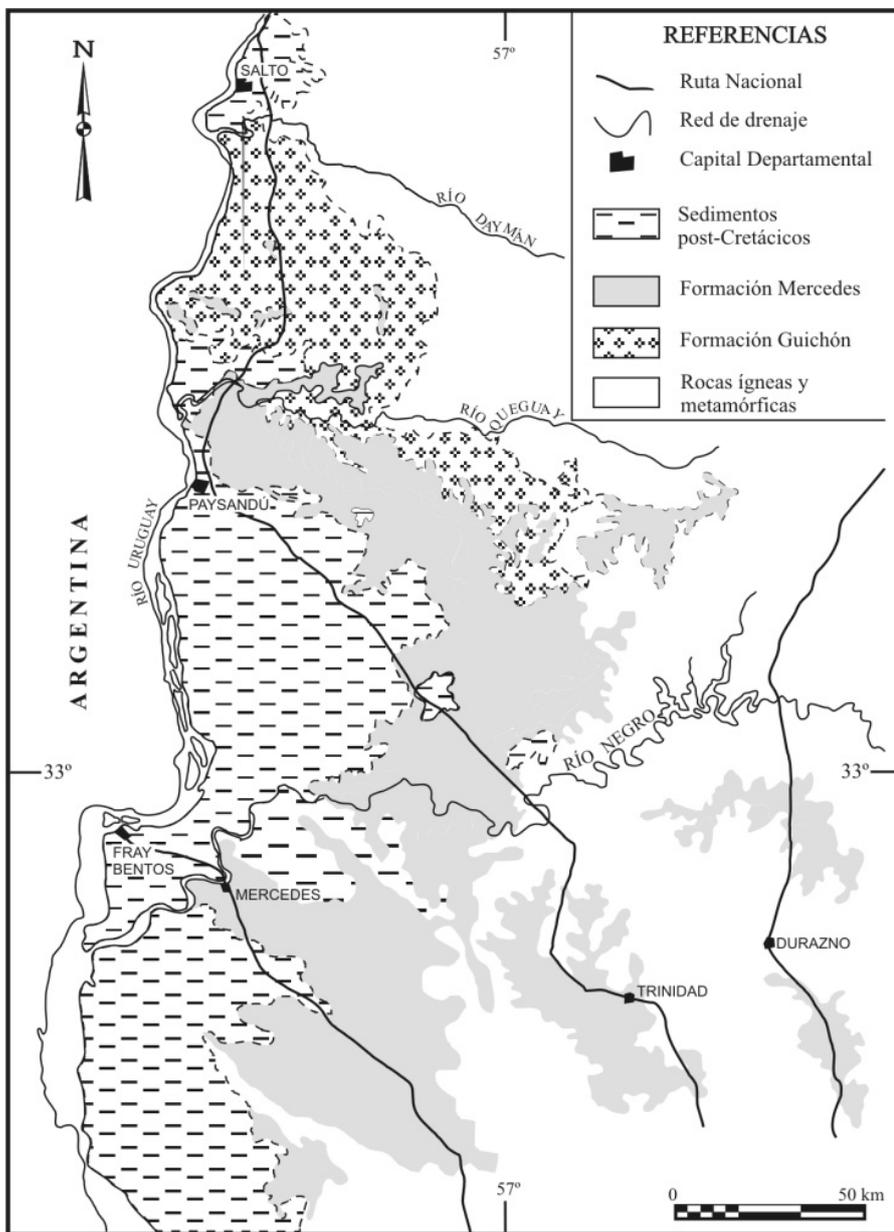


Fig. 2: Mapa geológico del oeste de Uruguay. Detalle del área que abarcan los afloramientos de la Formación Mercedes. Tomado de [Goso Aguilar y Perea 2004](#).

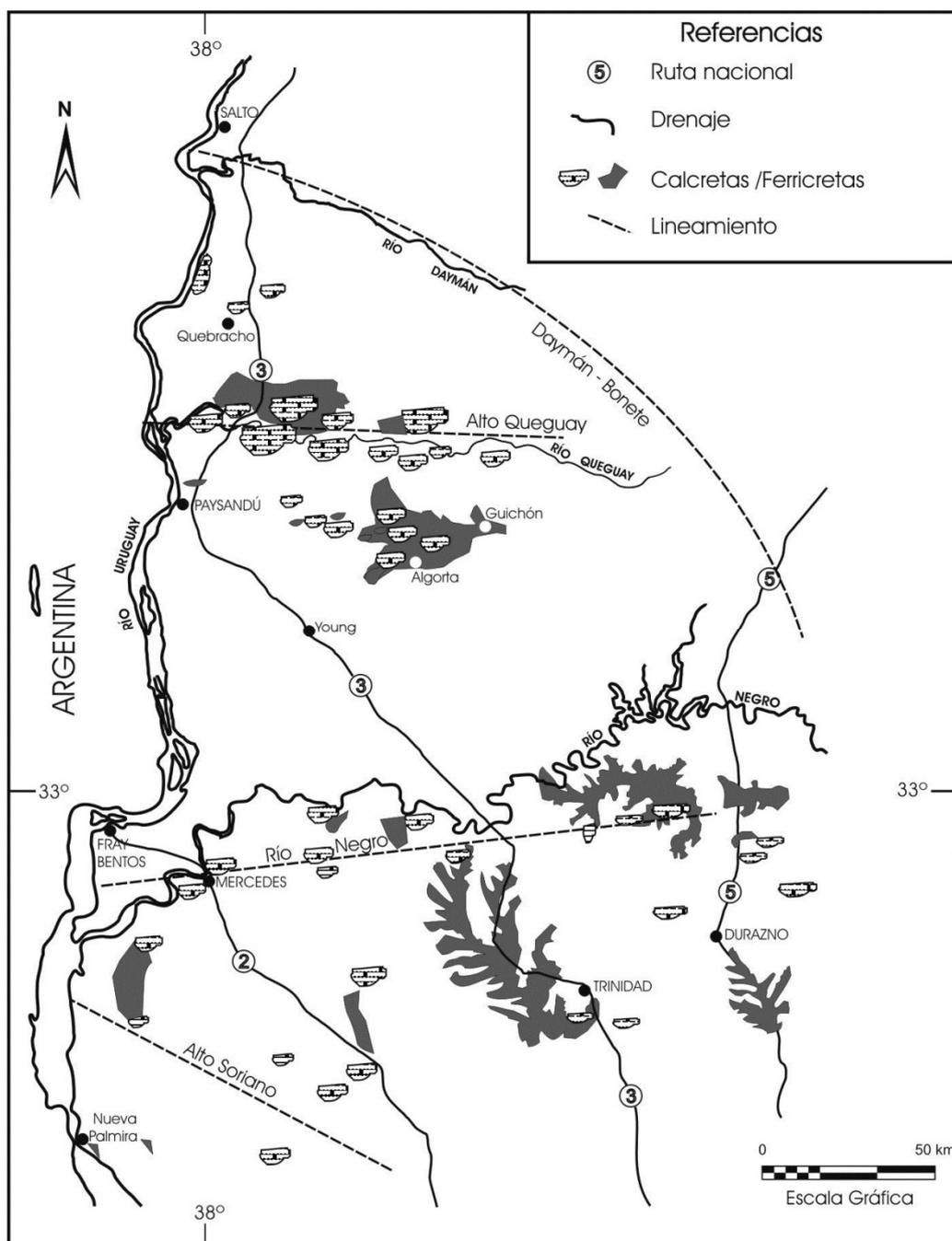


Fig. 3: Mapa de afloramientos de la Formación Queguay (calcretas) y otros registros no depositacionales (ferricretas) sobre la Cuenca Litoral de Uruguay. Tomado de [Martínez y Veroslavsky 2004](#).

3. ABREVIATURAS

Abreviaturas institucionales: **MM**, Museo Municipal “Bautista Rebuffo”, Colonia de Sacramento, Colonia, Uruguay; **MNHN**, Museo Nacional de Historia Natural, Montevideo, Uruguay; **MGC**, Museo de Geociencias, Tacuarembó, Uruguay; **MLG**, Centro de interpretación y Museo “Lacán Guazú”, Dolores, Soriano, Uruguay; **MPAB**, Museo Paleontológico “Alejandro Berro”, Mercedes, Soriano, Uruguay; **CPDS**, Colección Particular de Daniel Suarez, Maldonado, Uruguay; **FCDPV**, Colección Paleontológica de Facultad de Ciencias (Vertebrados), Montevideo, Uruguay.

Abreviaturas técnicas: **MEB**, Microscopía Electrónica de Barrido; **MLP**, Microscopía de luz de polarizada; **LB**, Lupa Binocular; **TC**, Tomografía computarizada; **MTC**, Micro Tomografía computarizada; **CL**, Catodoluminiscencia.

4. DISEÑO DE INVESTIGACIÓN Y METODOLOGÍA

Hasta el momento, en Uruguay, los hallazgos de huevos fósiles se restringen al grupo Dinosauria en unidades mesozoicas. Es por esto que la línea metodológica principal radica en el muestreo realizado en yacimientos que han aportado huevos fósiles y en aquellos que son posibles portadores de este tipo de materiales, así como también, en el relevamiento de cáscaras y huevos fósiles en colecciones paleontológicas públicas y privadas.

Los afloramientos prospectados se encuentran localizados en los departamentos de Colonia, Soriano, Durazno, Flores, Paysandú y Río Negro (Fig. 4). Muchas de estas localidades corresponden a yacimientos ya frecuentados en busca de material oológico, mientras que otras son novedosas (para mayor detalle ver Tabla 1). Las instituciones relevadas fueron: Colección Paleontológica de Facultad de Ciencias, Museo Paleontológico “Alejandro Berro” (Mercedes, Soriano), Museo Nacional de Historia Natural (Montevideo), Museo Municipal “Bautista Rebuffo” (Colonia del Sacramento,

Colonia), Centro de interpretación y Museo “Lacán Guazú” (Dolores, Soriano), Museo de Geociencias (Tacuarembó) y Colección particular del Sr. Daniel Suarez (Cerros azules, Maldonado).

4.1. Materiales

Los materiales fósiles estudiados y analizados para esta tesis corresponden a cáscaras y huevos de vertebrados hallados en el territorio uruguayo. En su mayoría corresponden a afloramientos del Cretácico Tardío de las formaciones Mercedes y Queguay, y por otro lado, material fósil para el Cuaternario, procedente de la Formación Dolores.

Se estudiaron 76 fragmentos de cáscaras de huevos fósiles, 10 huevos fósiles completos y una asociación oológica fósil (ver Tabla 2).

4.2. Metodología

Se emplearon las técnicas convencionales para la extracción y preparación de materiales, y las cáscaras se prepararon y analizaron siguiendo las metodologías descritos por Hirsch y Packard (1987), Hirsch (1979, 1983), y Hirsch y Quinn (1990).

Se realizaron exploraciones a varios afloramientos y yacimientos conocidos y a otros nuevos con un previo análisis en fotos aéreas (Fig. 4).

- Toma de muestras

Se realizaron muestreos selectivos sobre afloramientos donde se encontraban cáscaras rodadas e incluídas en el sedimento original (*in-situ*), así como también muestras de roca –regolito– para su posterior análisis de laboratorio, en busca de más materiales fósiles. Este regolito estuvo constituido principalmente por sedimento friable y suelo, debido a que en las formaciones Mercedes y Queguay es fácilmente edafizable y se encuentra en zonas forestadas.

Para aquellos huevos completos depositados en colecciones paleontológicas, se les extrajo pequeños fragmentos de cáscara para su posterior análisis de laboratorio.

Todas las muestras obtenidas durante el trabajo de campo, así como las láminas delgadas resultantes de huevos y cáscaras extraídas en campo como de materiales depositados en colecciones públicas y privadas, se almacenaron en la Colección de Vertebrados Fósiles del Departamento de Paleontología de la Facultad de Ciencias. En el caso de las láminas delgadas, éstas son numeradas igual a la muestra estudiada y catalogadas en la colección.

- Preparación de muestras para laboratorio

Para la preparación de las muestras en el laboratorio se siguió la metodología ofrecida por Grellet-Tinner (2000, 2006). Los fragmentos pequeños (1 cm² aprox.) extraídos de cada una de las cáscaras y huevos fósiles se prepararon para ser analizados bajo LB, MLP y MEB por separado. Cada uno de los ejemplares fueron sumergidos por media hora en agua en una cubeta de ultrasonidos (Branson 1510 MT) para eliminar cualquier rastro de sedimento e impurezas. Luego de terminar el proceso, los materiales podían ser analizados con LB (Nikon SMZ800), o ser procesados a posteriori para su observación con MLP (Nikon Eclipse 50i POL) y MEB (Jeol, JSM-5900 LV).

Para el estudio bajo LB, se realizaron observaciones en vista radial y sobre la superficie del material, en busca de ornamentación y poros. Así es que se logró identificar características macroestructurales que luego fueron fotografiadas. Estas fotografías fueron realizadas con cámara Nikon Digital Sight Fil y posteriormente procesadas con el Software NIS F4.30.01.

Algunos de los fragmentos extraídos se los montó en soportes metálicos con una cinta adhesiva de carbono, para luego ser sombreados con partículas de oro en un Metalizador (Desk II, Dentom Vacuum) y así ser observados con mayor detalle en el MEB. Se les tomaron fotografías a las secciones radiales de los fragmentos de cáscaras, región de interés para observar microestructuras de la cáscara (estructura y disposición de las Unidades de Cáscara y la cantidad y espesor de sus capas sub-horizontales).

Otros fragmentos de cáscaras fueron separados para realizar láminas delgadas. Para esto cada muestra fue pegada con resina en un portaobjetos, de tal manera que la vista radial sea la que se pueda analizar posteriormente. Luego se desbastaron las muestras hasta que las mismas alcanzaran un espesor de 30 µm. Primero se lo hizo con la Desbastadora (Buehler PetroThinTM) y luego, para algunas, manualmente con polvo abrasivo Carborundo (Carburo de Silicio). Algunas muestras fueron reducidas mas allá

de las 30 μm en busca de microestructuras mejor detalladas, sin tener muchos resultados, estas se perdían en el proceso. Más tarde, las láminas delgadas resultantes fueron apreciadas con mayor detalla bajo el MLP con luz transmitida y luz polarizada, y fotografiadas y procesadas posteriormente (Cámara Nikon Digital Sight Fi1, Software NIS F4.30.01). Al igual que en el MEB, en el MLP se pueden observar con detalle microestructuras de la cáscara del huevo, información necesaria para su identificación, caracterización y posterior estudio sistemático.

Para la toma de medidas de los ejemplares en cuestión, se siguió el siguiente esquema representativo (Fig. 5).

- *Análisis por Tomografía Computarizada*

Aquellos ejemplares completos y/o con relleno sedimentario se los sometió a un análisis en un tomógrafo computarizado, con el fin de develar restos óseos de juveniles o embrionarios dentro del huevo. Esta técnica fue implementada con éxito anteriormente en paleontología, tanto para la reconstrucción de esqueletos de Vertebrados (e.g. [Conroy y Vannier 1984](#); [Luo y Ketten 1991](#); [Rowe y Carlson 1992](#)), en el estudio de trazas de insectos (e.g. [Genise y Cladera 1995](#)), y para la preparación y reconstrucción de restos óseos embrionarios hallados dentro de huevos fósiles (e.g. [Balanoff et al. 2008](#); [Fernandez et al. 2015](#)). Recientemente se aplicó esta técnica a nidos y huevos de dinosaurios de Argentina con interesantes resultados ([Hechenleitner et al. 2016](#)).

- *Análisis estadísticos*

La parataxonomía es discutida por algunos investigadores especialistas debido a los serios problemas descritos anteriormente y la variabilidad existente en cada uno de los caracteres en cuestión ([Grellet-Tinner et al. 2010](#); [Fernández 2013](#); [Moreno-Azanza et al. 2016](#)). Por ejemplo, un mismo tipo de ornamentación puede observarse en diferentes grupos de huevos, así como también, un mismo ejemplar puede presentar más de un tipo de ornamentación ([Grellet-Tinner 2006](#)). Por otro lado, algunos autores incluyen rasgos comportamentales (modo de incubación, cuidado parental, termofisiología etc.) como caracteres evolutivos importantes y testeables filogenéticamente asociados a determinados grupos de huevos fósiles ([Grellet-Tinner 2006](#); [Grellet-Tinner et al. 2012](#); [Birchard et al. 2013](#)). Otros problemas presentes al momento de clasificar parataxonómicamente diferentes ejemplares de huevos fósiles

son los procesos tafonómicos y de fosilización permitiendo que estos materiales se preserven hasta nuestros días. Es así que encontramos en el registro geológico materiales sueltos y muy fragmentados o incluso alterados diagenéticamente que dificultan la identificación de caracteres diagnósticos (Clayburn *et al.* 2004; Grellet-Tinner *et al.* 2010; Moreno-Azanza *et al.* 2016).

Debido a estas y otras cuestiones, en los últimos tiempos se ha implementado herramientas estadísticas para incorporar caracteres de tipo cuantitativo y cualitativo al momento de clasificar huevos fósiles (e.g. Deeming 2006, 2013 Bravo y Marugán-Lobón 2012; Tanaka *et al.* 2012; Birchard *et al.* 2013; Fernández 2013; Deeming y Ruta 2015). Sin embargo, los análisis estadísticos no solo son usados en la clasificación de materiales fósiles, sino también para revelar aspectos importante de la diagénesis de los materiales en cuestión (e.g. Previtiera *et al.* 2013).

En la tesis presentada se realizaron dos tipos de estudios estadísticos, los cuáles poseen diferentes objetivos a abordar.

El programa utilizado para aplicar todas estas herramientas estadísticas fue PAST v. 2.15 (Hammer *et al.* 2001), y los estudios de SEM-EDX se realizaron en el laboratorio de Microscopía Electrónica de la Facultad de Ciencias (UdelaR-Uruguay).

Análisis estadístico aplicado a la clasificación oológica --- En una primera instancia se realizó una serie de análisis estadísticos sobre dos tipos de matrices de datos informativos (cualitativos y cuantitativos) con el fin de evaluar el peso sistemático que poseen diferentes caracteres oológicos (micro y macroestructurales) al momento de asignar huevos fósiles a posible productores y parentales. Con esto se pretende observar si estos caracteres, los que poseen un mayor peso sistemático, son correlacionables con los utilizados en la parataxonomía oológica. Para la realización de este trabajo se obtuvieron datos cualitativos y cuantitativos de 16 ejemplares correspondientes a ootaxones diferentes. De este grupo de especímenes, 7 ejemplares corresponden a hallazgos realizados en nuestro país. Los otros especímenes, se dividen en ootaxones de otras partes del mundo pertenecientes a quelonios, a dinosaurios saurópodos y a dinosaurios terópodos avianos y no avianos. El estudio estadístico se centra principalmente sobre los especímenes correspondiente a terópodos avianos y no avianos, y dentro de ellos a los ejemplares hallados en nuestro país. Por ello se seleccionaron, debido a sus características, los clados **Titanosauria** y **Podocnemis**

como “grupos externos” del estudio. Se realizaron dos tablas de datos, correspondientes a dos grupos informativos: cualitativos y cuantitativos (Tabla 3 y 4 respectivamente). En esta se detallan a los ejemplares a ser estudiados en una columna vertical, mientras que cada una de las variables se ilustra en la horizontal correspondiente. Se destaca la ausencia de algunos datos (representados con una “?”) debido a que algunos de los ejemplares presentan características faltantes por fragmentación y/o son alteradas debido a procesos de fosilización. Toda la información relevante para el análisis estadístico se extrajo de su correspondiente bibliografía (Tabla 5). Al no pertenecer a un proceso descriptivo, el Índice de Elongación fue calculado con la siguiente fórmula: Dm/L (Diámetro máximo/Longitud).

Los datos pertenecientes a la **Tabla 3** corresponden a información cualitativa de los diferentes ejemplares en estudio representados en una matriz de presencia/ausencia. Los mismos fueron sometidos a un análisis de correspondencia. Este estudio estadístico se centra en observar, desde un punto de vista gráfico, las relaciones de dependencia e independencia de un conjunto de variables categóricas a partir de los datos de una tabla de contingencia. Es decir, similar al Análisis de Componentes Principales (ACP) pero correspondiente a un análisis doble, o sea, sobre las filas y las columnas de la matriz original. Es así que dicho estudio permite relacionar de forma concomitante sitios y variables. Luego de realizado el mismo, se procedió a analizar nuevamente, con la misma técnica, la matriz de datos, esta vez utilizando algunas pocas variables seleccionadas. Esto es debido a que el Relay Plot de la matriz original permitió observar y separar aquellas variables que aportaban más a la diferenciación de los sitios que de las que no lo hacían. De la misma matriz de presencia/ausencia se obtuvieron resultados a partir de un análisis por similaridad. Esta compara la lista de ejemplares en cuestión y las relaciona de acuerdo a las características que estas presentan. Esta relación es reflejada mediante un índice de similaridad. Existen varios, y estos dependen de las relaciones para medir la semejanza entre los sitios de estudio. En general, todos siguen los siguientes criterios: *i*) mientras más características compartan los especímenes en estudio, ya sea por su presencia o ausencia, mas semejantes son entre ellos (modo Q); *ii*) mientras más ejemplares sean agrupados por sus características, mas semejantes serán entre ellas (modo R), y por lo tanto serán reflejados en un dendrograma. El análisis en cuestión se hizo con el modo Q, ya que, nuestro objetivo fue separar y agrupar especímenes en base a las variables presentes, y se utilizaron los índices de similaridad de Jaccard y Ochiai. Ambos índices de similaridad poseen como propiedades básicas las

siguientes: Monotonocidad (reflejan la similaridad en composición), Invarianza por Densidad (no son sensibles a diferencias en abundancias, solo a diferencias en abundancias relativas), Invarianza por Replicación (si subconjuntos del conjunto de datos son idénticos en composición, los índices deben resultar en la máxima similaridad tanto para los subconjuntos como para el conjunto de datos). De forma complementaria al análisis anterior se le aplicó a los datos el método de escalamiento no-métrico (NMDS). Este método no presupone una relación lineal entre las proximidades y las distancias de los “individuos” analizados, establece una relación monótona creciente entre ambas. En primer lugar, el modelo transforma la matriz de proximidades en una matriz de rangos, desde 1 hasta $(n(n-1))/2$. Luego se obtiene una matriz X ($n \times m$) de coordenadas aleatorias, que nos da la distancia entre las variables. Seguidamente, compara las proximidades y las distancias de los datos obteniéndose así las disparidades. Éstas son reflejadas en los gráficos resultantes, entre ellos el diagrama de Shepard. El método fue realizado con los índices de similaridad utilizados para el análisis de agrupamiento, Jaccard y Ochiai. El método sobre la matriz de datos cualitativos fue realizado por el modo Q, como en análisis de similaridad explicado anteriormente, y luego se traspuso la matriz para aplicar nuevamente el método (modo R) y observar así qué variables se relacionan y aportan a conformar los diferentes grupos. Para evaluar la fiabilidad de nuestro modelo sobre los datos analizados, el mismo posee un índice, este se denomina Stress (0.2 – Pobre; 0.1 – Aceptable; 0.05 – Bueno; 0.025 – Muy Aceptable; 0.0 – Excelente; [Kruskal 1964](#)). Con el fin de reducir el valor de Stress, se procedió a aumentar el número de dimensiones en el escalamiento (2D a 3D), en un segundo análisis.

La información presente en la **Tabla 4** fue analizada con un método descriptivo de simplificación de la dimensión de los datos: el Análisis de Componentes Principales (ACP). El mismo fue elegido, ya que no requiere una hipótesis previa acerca de la distribución de los datos, así como de su estructura en conjunto. Por lo tanto, el ACP, cuyo principal objetivo es reducir las dimensiones del problema en cuestión, ayuda a deducir que variable/s explica/n la mayor proporción de variabilidad en la muestra. A partir de esto, se generan nuevas variables que representan el contenido de la muestra original y se descartan aquellas variables originales que brindan poca información. Debido a que la matriz se conforma por datos con diferentes unidades, se realizó un análisis de ACP por correlación. Este análisis es del modo Q, con el fin de observar la variabilidad de la muestra en base a las variables existentes. Es decir, distinguir como se

agrupan los diferentes ejemplares en base a datos cuantitativos. El estudio se inicia con una matriz de datos $n \times p$ e intenta condensar la información de las p variables en $m < p$ variables nuevas, cuya denominación pasa a ser *componentes* o *factores*, cada una de las cuales es una función lineal de las p variables originales. El caso estudiado corresponde a datos cuantitativos de diferentes ejemplares representados en una matriz de correlación de 16 X 8 (tabla 4). Luego de analizar los datos de la muestra original, se los sometieron a una transformación logarítmica con el objetivo de tener una mejor ordenación de la información y hacer los datos más comparables. Con la misma matriz de datos cuantitativos se realizó un análisis estadístico del tipo discriminante. El mismo fue elegido debido a que tenemos un grupo de “individuos”, en donde se conocen las variables actuantes para cada uno de ellos, y nuestro objetivo es explicar la pertinencia a uno u otro en función de dichas variables, cuantificando la importancia relativa de cada una de ellas. Por otro lado, intentamos por este medio predecir a qué grupo pertenecen los “individuos” que no forman parte de los datos analizados, y del cual conocemos las variables que actúan sobre este. El análisis discriminante parte de una muestra de N sujetos en los que se miden p variables cuantitativas independientes, las que son responsables, mediante un modelo matemático estimado, de definir la clasificación de los sujetos, y distribuir a estos en diferentes grupos. Un criterio útil de clasificación es que el máximo número posible de funciones discriminantes es el menor de estos dos: o bien el número de grupos definido por la variable dependiente menos 1, o bien el número de variables independientes. Debido a que la matriz estudiada la compone datos con diferentes unidades, se utilizó la matriz transformada a Logaritmo Neperiano. Este estudio se realizó en dos partes. Se analizaron independientemente: los datos correspondientes a los grupos terópodos no avianos y aves, los datos correspondientes a los grupos terópodos no avianos y grupo externo y los datos referentes a los grupos de terópodos junto a los de los ejemplares estudiados. El fin de realizar análisis discriminantes por separado es tener una mejor comparación estadística entre los grupos preestablecido de interés, así como también, separar con apoyo estadístico los diferentes grupos preestablecidos.

Análisis estadístico aplicado a aspectos tafonómicos --- Este nuevo enfoque estadístico se realizó con el fin de obtener información acerca de la diagénesis presente en los materiales oológicos estudiados y como estos se relacionan a las diferentes unidades sedimentarias en las que se encontraron. Las diferentes unidades sedimentarias en estudio, principalmente Fm. Mercedes y Fm. Queguay, sufrieron grandes

alteraciones epidiagnéticas (silicificación y calcetización) que afectaron, no solo al sedimento, sino también a los fósiles presentes en ellos. Esta metodología permite abordar a los fósiles y dilucidar aspectos de su historia tafonómica, y principalmente sobre aquellos materiales “rodados” se es capaz de asignarle de forma empírica y cuantificada una procedencia estratigráfica.

Para esto se analizaron 6 ejemplares oológicos, sin importar su asignación taxonómica, y muestras sedimentarias representativas a las Formaciones Mercedes y Queguay (Tabla 6) usando SEM-EDX. A cada material estudiado, ya sea fósil o sedimentario, se le tomaron tres puntos aleatorios de análisis EDX (espectroscopía de difracción de rayos-X). Esta herramienta permite cuantificar la abundancia de átomos presente en el material de estudio, en un punto determinado o en un área concreta (e.g. [Goldstein et al. 1992, 2007](#)). Los datos semi-cuantitativos derivados de SEM-EDX (se tuvieron en cuenta solo aquellos elementos detectados por desprendimiento de electrones en el orbital K) fueron evaluados según su composición química, mediante un análisis de componentes principales (ACP). Es así que, debido a las características matemáticas presentes en esta herramienta estadística y a que esta se define por trabajar sin hipótesis previa, fue elegida para así obtener nuevos conocimientos sobre las diferentes vías diagenéticas de la microestructura oológica. Cabe destacar que los valores obtenidos por el SEM-EDX poseen un porcentaje de error, como consecuencia se estima que los valores finales del ACP tendrán menos de un 10% de error. Las cáscaras de huevos originalmente se componen por carbonato de calcio, pero a lo largo de su historia diagenética estas sufren procesos de recristalización y sustitución, así como lo evidencian las observaciones y descripciones morfológicas. El gráfico resultante permitirá clasificar a los diferentes especímenes oológicos de acuerdo a la alteración diagenética que presentan y asociar a los mismos a diferentes grupos minerales que actuaron durante su tafonomía. Esta metodología ha sido usada anteriormente en la Paleontología, principalmente en estudios de histología quimiométrica en restos óseos (e.g. [Previtera et al. 2013](#)).

- Estudios filogenéticos

El análisis filogenético fue realizado con fin de obtener una relación de estos materiales oológicos entre sí, y en el contexto filogenético de Dinosauria, teniendo un especial énfasis en los huevos fósiles de terópodos.

Para la elección de los taxones y los caracteres informativos se tomaron y modificaron matrices de trabajos anteriores, los cuáles intentan reflejar la asociación de huevos fósiles con amniotas productores (Grellet-Tinner *et al.* 2006; Zelenitsky y Therrien 2008; López-Martínez y Vicens 2012). Los taxones elegidos representan a una gama de huevos fósiles completos hallados en el mundo, debido a que presentan un gran esquema informativo (*Deynonichus antirrophus*, *Cittipati osmolskae*, *Troodon formosus* y *Proteoceraptosidovum sincerum*/Oviraptorosauria), y así realizar un análisis filogenético con huevos fósiles de terópodos de Uruguay. Como grupo externo, se seleccionó ejemplares completos de huevos correspondientes al grupo Titanosauria (Saurópodo) y un ejemplar fósil asignado al género *Podocnemis* (Chelonia). También, se seleccionó huevos fósiles de aves (Enantiornitidae, Phoenicopteriforme y *Numida meleagris*) y un ejemplar peculiar de huevo fósil asignado a *Torvosaurus* (Araujo *et al.* 2013), cuyas características evidencian importantes rasgos filogenéticos y patrones evolutivos del huevo amniota dentro de Dinosauria.

Los caracteres fueron codificados en una matriz informativa de 16x16 usando el programa NDE (Nexus Data Editor, Page 2001). En aquellos ejemplares con caracteres faltantes por fragmentación o se encuentran alteradas por procesos de fosilización, se representaron con “?”. Luego se realizó un análisis cladístico por parsimonia usando TNT (Tree analysis using New Technology, Goloboff *et al.* 2008a, 2008b) y aplicando enumeración y peso implícito sobre el estudio filogenético.

Para mayor detalle de los ejemplares estudiados, las citas de donde se obtuvieron los datos, la lista de caracteres analizados y la matriz informativa, ver Tablas 4 y 5.

- Infraestructura

Para gran parte del desarrollo de esta tesis se usaron las instalaciones del Laboratorio de Paleontología del Departamento de Paleontología del Instituto de Ciencias Geológicas de la Facultad de Ciencias (UdelaR-Uruguay). Por lo que se

procedió al uso de vehículos (camioneta pick-up 4x4), así como también del equipo de campo (piquetas, bolsas, marcadores, destornilladores, cinceles, martillos, etc.), para el trabajo práctico de campo. La preparación de muestras se realizó en el mismo laboratorio donde se cuenta con el espacio y las herramientas necesarias (LB, instrumental para preparación y equipos de fotografía e informática). La realización de las láminas delgadas y su posterior observación en el MLP se efectuaron en las instalaciones del Laboratorio de Geología del Instituto de Ciencias Geológicas (Facultad de Ciencias, UdelaR-Uruguay). Los análisis de las muestras bajo el MEB se realizaron en el Laboratorio de Microscopía Electrónica de la Facultad de Ciencias (UdelaR-Uruguay). El tomógrafo empleado para la obtención de imágenes computarizadas pertenece al área de Radiología del Hospital de Clínicas (UdelaR-Uruguay). Las muestras obtenidas en el campo y procesadas posteriormente fueron depositadas en la colección paleontológica (Vertebrados) de la Facultad de Ciencias.

4.3. Tablas y figuras

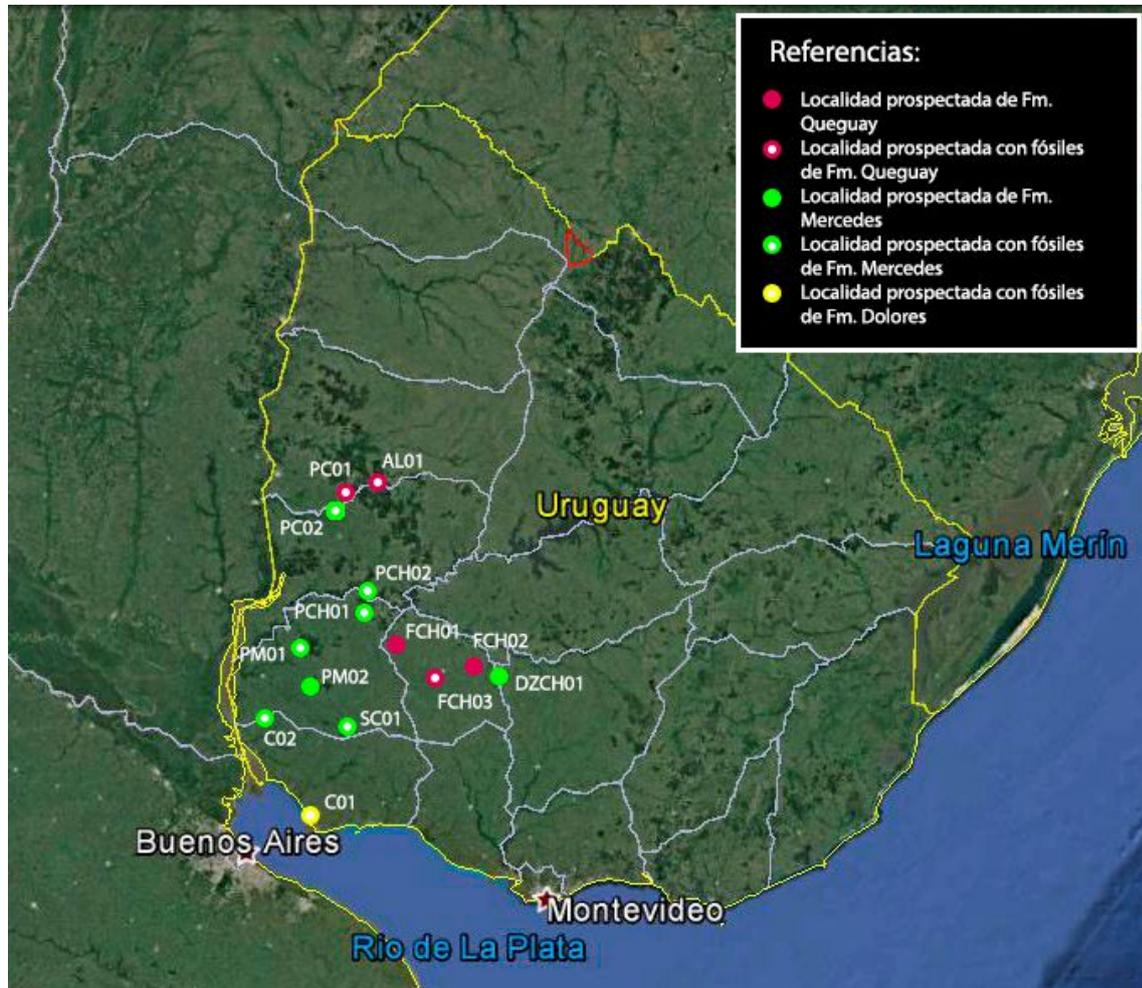


Fig. 4: Mapa de localidades prospectadas, las cuales algunas presentan fósiles oológicos.

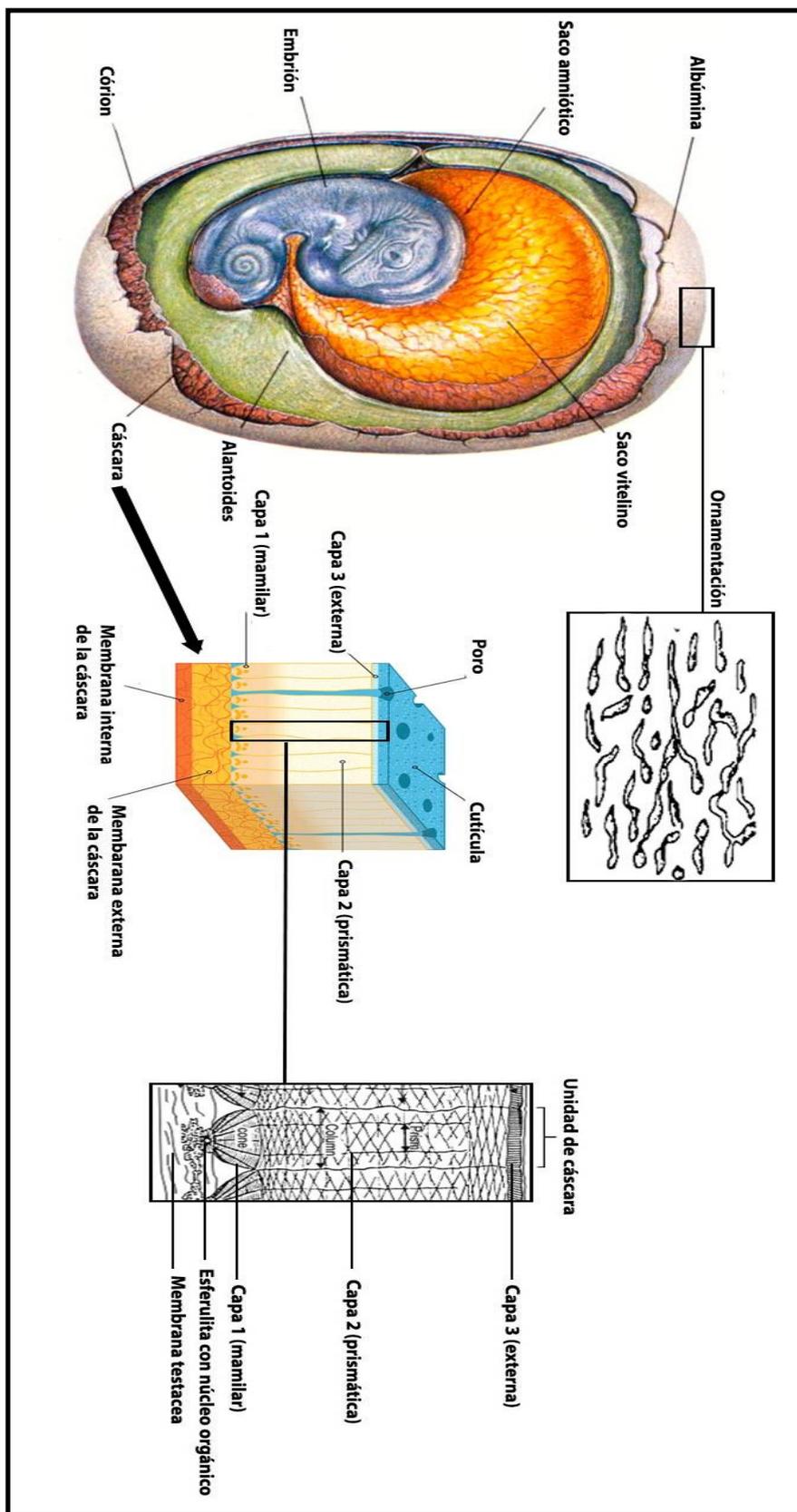


Fig. 5: Esquema representativo de características macro- y micro-morfológicas de un huevo y su cáscara.

Tabla 1: Datos de localidades prospectados durante el trabajo de campo de tesis.

Yacimientos (Código)	Fecha	Formación sedimentaria	Procedencia Geográfica	Coordenadas (hh,mm,ss)
PCH01	24/06/2013 - 5/8/2013	Fms. Mercedes y Queguay	Cercanías de Palmar (Soriano)	33° 6.144'S - 57° 28.088'O
PCH02	24/06/2013 - 5/8/2013	Fms. Mercedes y Queguay	Cercanías de Palmar (Soriano)	33° 6.144'S - 57° 28.088'O
PC01	25/06/2013	Fm. Queguay	Piedras Coloradas (Forestal Oriental - Paysandú)	32° 27.754'S - 57° 35.409'O
PC02	25/06/2013	Fm. Mercedes	Piedras Coloradas (Forestal Oriental - Paysandú)	32° 27.782'S - 57° 35.769'O
AL01	25/06/2013	Fm. Queguay	Ruta 90 camino a Guichón (Paysandú)	32° 23.627'S - 57° 21.584'O
FCH01	06/08/2013	Fm. Queguay	Ruta 14 al norte de Trinidad (Flores)	33° 16.306'S - 57° 14.129'O
FCH02	06/08/2013	Fm. Queguay	Ruta 14 al oeste de la ciudad de Durazno (La Cordobesa/Flores)	33° 24.889'S - 56° 38.998'O
FCH03	06/08/2013	Fm. Queguay	Hipódromo de Trinidad (Flores)	33° 32.691'S - 56° 52.095'O
DZCH01	06/08/2013	Fm. Mercedes	Ruta 5 al sur de la ciudad de Durazno	33° 27.918'S - 56° 27.538'O
SC01	07/06/2012	Fm. Mercedes	Estancia "Las Coronas", a 20 kms de Cordona por Ruta 2 (Región Sur-Este del Depto. Soriano)	33°43'07'' S - 57°30'34'' O
C01	08/09/2015	Fm. Dolores	Balneario "El Caño" (Colonia)	34° 23'S - 57° 53'O
C02	07/06/2012	Fm. Mercedes	Aº Víboras (Región Noroeste del Dpto. Colonia)	33°54'23'' S - 58°10'34'' O
PM01	07/06/2012	Fm. Mercedes	Cercanías de Palmitas (Soriano)	33° 32.283'S - 58° 2.461'O
PM02	08/04/2016	Fm. Mercedes	Localidad "El Águila", cercanías de Palmitas (Soriano)	33° 37' 32,29'' S - 57° 50' 44,86'' O

Tabla 2: Datos de materiales fósiles estudiados.

Material Repositorio	Descripción preliminar	Formación sedimentaria	Procedencia geográfica
MNHN-2688	Un huevo fósil completo de terópodo	Fm. Mercedes	Ciudad de Durazno - Localización más precisa incierta
MPAB - 2208	Un huevo fósil completo de terópodo	Fm. Mercedes	Región oeste del Departamento de Durazno (Barra del Río Yí con Río Negro)- Localización más precisa incierta
MGC - 1148	Un huevo fósil completo de terópodo	Fm. Mercedes	Aº Cuaró (Dpto. Tacuarembó) - Localización más precisa incierta
MM-13-1312	Un huevo fósil completo de terópodo	Fm. Mercedes	Estancia "Las Coronas", a 20 kms de Cordona por Ruta 2 (Región Sur-Este del Depto. Soriano) ; 33º43' 07" S - 57º30' 34" O
MLG - 34	Un huevo fósil completo de terópodo	Fm. Mercedes	Aº Víboras (Región Noroeste del Dpto. Colonia) ; 33º54' 23" S - 58º10' 34" O
MLG - 35	Un huevo fósil completo de terópodo	Fm. Mercedes	Paraje El Espinillo (Dpto. Soriano) - Localización más precisa incierta
CPDS S/N	Un huevo fósil completo de ave	Fm. Dolores	Balneario El Caño (Dpto. Colonia) ; 34º23' S - 57º53' O
FCDPV - 2885	32 cáscaras fósiles de nesosaurópodos (Morfotipo I)	Fm. Mercedes	Cercanías de Palmar (Soriano) ; 33º 6.144'S - 57º 28.088'O
FCDPV - 2886	12 cáscaras fósiles de terópodos y ornamentadas (Morfotipo II)	Fm. Mercedes	Cercanías de Palmar (Soriano) ; 33º 6.144'S - 57º 28.088'O
FCDPV - 2887	11 cáscaras fósiles de terópodos sin ornamentación externa (Morfotipo III)	Fm. Mercedes	Cercanías de Palmar (Soriano) ; 33º 6.144'S - 57º 28.088'O
FCDPV - 2888	10 cáscaras fósiles de neosaurópodos	Fm. Queguay	Piedras Coloradas (Forestal Oriental - Paysandú) ; 32º 27.754'S - 57º 35.409'O
FCDPV - 2882	9 cáscaras fósiles de nesosaurópodos	Fm. Queguay	Piedras Coloradas (Forestal Oriental - Paysandú) ; 32º 27.754'S - 57º 35.409'O
FCDPV - 2883	Una cáscara fósil de neosaurópodo	Fm. Queguay	Hipódromo de Trinidad (Flores) ; 33º 32.691'S - 56º 52.095'O
FCDPV - 2884	Una cáscara fósil de neosaurópodo	Fm. Queguay	Ruta 90 camino a Guichón (Paysandú) ; 32º 23.627'S - 57º 21.584'O
MNHN DP - 712	Un huevo fósil - Paratipo de " <i>Sphaerovum erbeni</i> "	Fm. Mercedes	Río Uruguay (Soriano) - Localización más precisa incierta
MNHN DP - 713	Un huevo fósil "multicáscara" - Paratipo de " <i>Sphaerovum erbeni</i> "	Fm. Mercedes	Próximo a Palmitas (Soriano) - Localización más precisa incierta
MNHN DP - 714	Un huevo fósil - Holotipo de " <i>Sphaerovum erbeni</i> "	Fm. Mercedes	Arroyo Tala de Miguelete del Departamento de Colonia (Padrón Nº 3514)
FCDPV - 873	Asociación oológica - "nidada"	Fm. Mercedes	Cercanías de Palmitas (Soriano); 33º 32.283'S - 58º 2.461'O

Tabla 3: Matriz informativa de datos cualitativos de ejemplares analizados (arriba) y referencia de caracteres cualitativos y sus estados (abajo). Se agruparon taxones para una mejor visualización de los datos; Grupo externo (rojo), Theropoda (azul), Avialae (verde), huevos terópodos de Uruguay en estudio (violeta). (Tomado y modificado de Grellet-Tinner *et al.* 2006 y Zelenitzky y Therrien 2008).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>Podocnemis sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0
<i>Titanosauridae</i>	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0
<i>Torvosaurus</i>	?	0	1	?	1	0	0	?	0	0	?	2	?	0	0	0
<i>Citipati osmolskai</i>	2	0	1	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0
<i>Troodon formosus</i>	2	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	2	0	0	1	1
<i>Protoceratopsidovum sincerum</i>	2	0	1	0	1	1	0	1	1	0	0	2	0	1	0	0
<i>Deynonichus antirrophus</i>	1	0	0	0	1	1	0	1	?	0	0	?	?	1	0	0
<i>Enantiornithidae</i>	2	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	2	1	0	1	1
<i>Phoenicopteriformes</i>	2	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	2	1	0	1	1
<i>Numida meleagris</i>	2	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	2	1	0	1	1
<i>MNHN-2688</i>	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	?	?	?	1	0	0
<i>MPAB-2208</i>	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	?	?	?	1	0	0
<i>MGC-1148</i>	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	?	?	?	0	1	0
<i>MM-13-1312</i>	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	?	?	?	0	1	0
<i>MLG-34</i>	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	?	?	?	0	1	0
<i>MLG-35</i>	2	0	1	0	1	1	1	1	1	0	?	?	?	0	1	0

Carácter	Estado 0	Estado 1	Estado 2
1 Contorno del huevo (ooforma)	Esférico	Elipsoidal	Ovoide
2 Presencia de ornamentación nodular	No	Si	*****
3 Presencia de ornamentación linearitubercular	No	Si	*****
4 Ornamentación homogénea	No	Si	*****
5 Cristales aciculares en bloque en la microestructura de la cáscara	No	Si	*****
6 Presencia de cristales aciculares en capa 1, perpendicular a cristales horizontales de capa 2	No	Si	*****
7 Presencia de capa 3 con arreglo vertical de cristales	No	Si	*****
8 Presencia de proto-célula aérea	No	Si	*****
9 Forma predominante de canal aéreo	No tubular	Tubular	*****
10 Capa 1 más ancha que capa 2	No	Si	*****
11 Comportamiento de incubación	Bajo sustrato	Nido aéreo	*****
12 Configuración nidial	En masa	En anillo	Circular
13 Número e oviductos funcionales	Dos	Uno	*****
14 Presencia de dos capas aprismáticas	No	Si	*****
15 Presencia de dos o tres capas prismáticas	No	Si	*****
16 Ausencia de ornamentación superficial de cáscara	Si	No	*****

Tabla 4: Matriz informativa de datos cuantitativos de ejemplares analizados. Se agruparon taxones para una mejor visualización de los datos; Grupo externo (rojo), Theropoda (azul), Avialae (verde), huevos terópodos de Uruguay en estudio (violeta).

	Diámetro max. (mm)	Longitud (mm)	Índice de elongación D/L	Máximo espesor de cáscara (mm)	Capa1 o Capa Mamilar (mm)	Capa 2 o Capa Continua/esponjosa (mm)	Capa 3 o Capa Externa (mm)	Número de capas sub-horizontales
<i>Podocnemis sp.</i>	43	43	1	1,07	1,07	0	0	1
<i>Titanosauridae</i>	200	200	1	1,78	1,78	0	0	1
<i>Torvosaurus</i>	?	?	?	1,2	1,2	0	0	1
<i>Citipati osmolskae</i>	60	120	0,5	0,95	0,25	0,75	0	2
<i>Troodon formosus</i>	70	160	0,44	1	0,11	0,89	0	2
<i>Protoceratopsidovum sincerum</i>	50	120	0,42	1,2	0,5	0,5	0	2
<i>Deynonichus antirrophus</i>	70	?	?	0,6	0,33	0,67	0	2
<i>Enantiornithidae</i>	15,9	25,5	0,62	0,166	0,5	0,35	0,15	3
<i>Phoenicopteriformes</i>	30	45	0,66	0,47	0,33	0,54	0,12	3
<i>Numida meleagris</i>	39	52,66	0,74	0,34	?	?	?	3
<i>MNHN-2688</i>	77	130	0,59	1,06	0,483	0,624	0	2
<i>MPAB-2208</i>	80	110	0,72	1,04	0,336	0,538	0	2
<i>MGC-1148</i>	76,2	118,3	0,64	1,14	0,384	0,64	0	2
<i>MM-13-1312</i>	76	112	0,68	1,2	0,375	0,739	0	2
<i>MLG-34</i>	85	113	0,75	1,38	0,46	0,4	0,3	3
<i>MLG-35</i>	81	110	0,74	1	0,37	0,475	0,358	3

Tabla 5: Bibliografía correspondiente a cada ejemplar utilizado en estudios estadísticos y filogenéticos.

<i>Podocnemis sp.</i>	Azevedo <i>et al.</i> 1999
<i>Titanosauridae</i>	Mones 1980; Chiappe <i>et al.</i> 1998, 2001, 2004; Zelenitsky y Therrien 2008
<i>Torvosaurus</i>	Araujo <i>et al.</i> 2013
<i>Citipati osmolskae</i>	Norell <i>et al.</i> 1994, 1995; Dong y Currie 1996; Clark <i>et al.</i> 2001; Zelenitsky y Therrien 2008
<i>Troodon formosus</i>	Horner y Weishampel 1996; Varricchio <i>et al.</i> 1997, 2002; Zelenitsky <i>et al.</i> 1996; Zelenitsky y Therrien 2008
<i>Protoceratopsidovum sincerum</i>	Mikhailov 1994; Mikhailov <i>et al.</i> 1994; Zelenitsky y Therrien 2008
<i>Deynonichus antirroplus</i>	Grellet-Tinner y Makovicky 2006; Zelenitsky y Therrien 2008
<i>Enantiornithidae</i>	Grellet-Tinner y Norell 2002
<i>Phoenicopteriformes</i>	Grellet-Tinner <i>et al.</i> 2012
<i>Numida meleagris</i>	Tabesi <i>et al.</i> 2012
MNHN-2688	Batista 2012
MPAB-2208	Batista 2012
MGC-1148	Batista 2012
MM-13-1312	Batista 2012
MLG-34	Batista 2012
MLG-35	Batista 2012

Tabla 6: Datos de análisis EDX-SEM en ejemplares oológicos y muestras sedimentarias. Los datos coloreados corresponden a los utilizados para el estudio estadístico de ACP. nd: no detectado.

	Puntos EDX	C	O	Na	Mg	Al	Si	P	S	Cl	K	Ca	Ti	Fe	Cr	Mn
FCDPV 2883	#1	nd	69.211	0.618	0.475	8.535	16.096	0.546	0.957	nd	nd	0.464	0.188	1.223	nd	nd
	#2	25.979	52.049	0.457	0.625	4.547	11.594	nd	nd	nd	0.128	0.332	0.207	3.693	nd	nd
	#3	10.340	59.166	0.684	0.732	5.921	19.027	nd	nd	0.131	nd	0.377	0.178	1.441	nd	nd
FCDPV 2884	#1	nd	52.703	0.195	nd	nd	45.428	nd	nd	0.082	nd	nd	nd	nd	nd	nd
	#2	15.892	46.016	0.347	nd	0.659	34.225	nd	nd	0.714	0.369	0.634	nd	0.381	nd	nd
	#3	4.207	48.946	0.177	nd	0.046	44.413	nd	nd	0.336	nd	nd	nd	nd	nd	nd
FCDPV 2888	#1	nd	49.339	nd	nd	nd	38.936	nd	nd	nd	nd	nd	0.351	0.130	nd	nd
	#2	nd	58.683	nd	nd	nd	35.198	nd	nd	nd						
	#3	nd	60.481	nd	nd	nd	35.486	nd	nd	nd						
FCDPV 2882	#1	1.99	63.13	nd	0.34	4.96	28.22	nd	nd	nd	nd	0.11	0.12	1.13	nd	nd
	#2	4.95	61.54	nd	0.40	3.78	27.92	nd	nd	nd	0.18	0.21	0.15	0.87	nd	nd
	#3	0.62	56.74	nd	nd	1.38	39.86	nd	nd	nd	0.19	0.14	0.13	0.95	nd	nd
FCDPV 2885	#1	1.087	55.179	nd	nd	0.400	38.219	nd	1.259	nd	nd	0.505	nd	0.235	nd	nd
	#2	nd	60.675	0.294	nd	0.244	33.892	nd	nd	nd	nd	nd	nd	0.117	nd	nd
	#3	nd	52.811	nd	nd	nd	45.044	nd	nd	nd						
FCDPV 2886	#1	6.262	42.569	0.324	1.019	6.955	28.718	nd	nd	0.320	1.519	0.665	0.472	4.867	0 nd	0,471
	#2	nd	58.201	nd	nd	nd	36.225	nd	nd	0.094						
	#3	nd	58.402	nd	nd	nd	35.666	nd	nd	nd						
Muestra sedimentaria Fm Queguay (Piedras Coloradas) - Qpc	Puntos EDX															
	#1	nd	64.195	0.645	nd	0.529	31.491	nd	nd	nd	nd	nd	nd	0.097	nd	nd
	#2	nd	62.281	0.331	nd	0.343	33.606	nd	nd	nd	nd	nd	nd	0.150	nd	nd

Maestría en Ciencias Biológicas - Opción Zoología

	#3	nd	60.476	0.399	nd	nd	34.926	nd	nd	nd	nd	nd	0.054	nd	nd	
Fm. Queguay (Trinidad - Flores) - Qtf	#1	nd	63.511	0.278	nd	0.107	33.067	nd	nd	nd	nd	nd	0.069	nd	nd	
	#2	nd	60.528	0.406	0.240	0.686	34.555	nd	nd	nd	nd	nd	0.360	nd	nd	
	#3	nd	61.420	0.410	0.212	0.749	33.914	nd	nd	nd	nd	0.038	0.342	nd	nd	
Fm. Queguay (Sauce Solo) - Qss	#1	nd	63.047	0.235	2.122	2.848	18.282	0.601	nd	nd	0.141	10.745	0.153	0.977	0.351	nd
	#2	0.954	60.186	0.093	1.370	1.747	10.222	nd	nd	nd	0.113	24.070	0.132	0.784	0.330	nd
	#3	nd	60.635	0.070	1.575	2.185	15.524	0.286	nd	nd	0.112	17.775	0.205	0.919	0.339	nd
Fm. Mercedes (Palmitas - Soriano) - Mps	#1	nd	55.952	0.594	nd	0.249	40.010	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd
	#2	nd	63.247	0.414	0.463	1.699	30.954	nd	nd	nd	nd	nd	0.065	0.725	nd	nd
	#3	nd	65.598	0.582	0.325	0.977	30.221	nd	nd	nd	nd	nd	0.045	0.869	nd	nd

Ejemplar fósil

Puntos EDX

El caño	#1	0.911	46.371	0.924	0.903	0.317	0.526	17.699	nd	nd	nd	31.840	0.313	0.197	nd	nd
	#2	nd	57.348	2.161	1.972	0.261	0.043	17.337	nd	nd	nd	20.404	nd	nd	nd	nd
MNHN DP 713	#1 "capa superior"	5.069	52.321	nd	0.457	2.013	27.764	nd	4.665	0.461	nd	6.105	nd	1.144	nd	nd
	#2 "capa media"	7.908	48.493	0.432	nd	0.257	31.889	nd	nd	0.365	0.363	nd	nd	nd	nd	nd
	#3 "capa inferior"	0.891	57.111	nd	nd	0.853	24.270	nd	6.710	nd	nd	10.165	nd	nd	nd	nd
	#4 "cristales"	11.453	41.833	0.777	0.678	5.255	33.820	nd	0.624	0.756	0.610	2.029	nd	2.165	nd	nd

5. PALEO-OOLOGÍA SISTEMÁTICA – Caracterización de huevos y cáscaras fósiles

Considerando al huevo amniota como una entidad biológica y a su cáscara como resultado de la biomineralización determinada por respuestas hormonales y genéticas del individuo ovipositor y por consiguiente conteniendo información filogenética (e.g. [Arias et al. 1993](#); [Nys et al. 1999, 2004](#); [Grellet-Tinner 2006](#); [Hincke et al. 2012](#); [Rodríguez-Navarro et al. 2015](#)), los huevos y cáscaras de huevos fósiles descritas aquí corresponden con certeza a clados específicos de dinosaurios dentro de Saurischia. Además, y de acuerdo a [Grellet-Tinner \(2006\)](#) y [Grellet-Tinner y colaboradores \(2006\)](#), las características oológicas y reproductivas puede ser fácilmente testeables filogenéticamente. Por esta razón, y otras presentadas en la sección 2.2, los materiales de estudio no se clasificaron siguiendo la metodología clásica de la parataxonomía oológica (i.e., “Veterovata”; *sensu* [Mikhailov et al. 1996](#)); por lo que se consideró analizar a estos huevos fósiles y cáscaras de huevos fósiles bajo un método cladístico en el contexto de la biología evolutiva de amniotas.

Algunas de las cáscaras estudiadas presentan una fuerte alteración producto de la diagénesis, por lo que ciertas características, como las micro-morfológicas, son difíciles de ser apreciadas. Sin embargo, otras características de morfología macro permiten asignarlas al clado Theropoda o Sauropoda dependiendo el material.

En esta tesis se describen cáscaras y huevos con características macro y micro-morfológicas asignables al clado Sauropoda. Con menor inclusión es posible asignar estos materiales al clado Titanosauria, debido al rango temporal (Cretácico Tardío) y al contexto geográfico (Uruguay) en donde estos fósiles fueron hallados. Además, al igual que en las cáscaras teropodias, se tiene cautela en la clasificación oológica, debido a que las cáscaras de capa única formadas por cristales aciculares de calcita deja de ser un carácter sinapomórfico en saurópodos ([Araujo et al. 2013](#)). Sin embargo, muchas de estas cáscaras y huevos fósiles poseen otras características macro y micro-morfológicas que permiten identificarlas, con certeza a neosaurópodos, y con cierta afinidad a Titanosauria. Además, en las mismas unidades fosilíferas en donde se hallan estos huevos y fragmentos de cáscaras, también se hallan restos óseos perteneciente a este

grupo (Goso Aguilar y Perea 2004; Soto *et al.* 2010, 2011, 2012; Apesteguía *et al.* 2013 en Candeiro y Avila 2013).

Por otro lado, en un estudio reciente (ver Araujo *et al.* 2013) enfocado en el patrón evolutivo de huevos teropodios, los autores sugieren que la adquisición evolutiva de la segunda capa estructural de la cáscara (prismática o aprismática) ocurrió durante la evolución temprana del clado Tetanurae, mientras que el carácter de capa estructural única es una condición plesiomórfica en cáscaras de huevos de terópodos (Araujo *et al.* 2013). Respecto a esto, la presencia de dos capas estructurales en la cáscara no representa una sinapomorfia para terópodos pero podría serlo para clados como Avetheropoda o Coelurosauria. Por este motivo, los huevos y cascaras de huevos descritos en esta tesis, los cuáles muestran características del clado Theropoda, podrían considerarse como Coelurosauria o incluso dentro del linaje aviano, en Maniraptora. Sin embargo, hay que ser cautos hasta no tener una mayor precisión oológico-morfológica en clados basales de Terópodos (es decir, Ceratosauria). Por ello, y de acuerdo a Araujo *et al.* (2013) estos huevos son asignados a un clado más inclusivo (por ejemplo, Averostra), ya que sus características podrían ser producto probablemente de homoplasia (Araujo *et al.* 2013). Otras, debido a sus estructuras morfológicas, como la ornamentación, permiten asignarlos con certeza al clado de Paraves para el Cretácico Tardío de Uruguay.

Finalmente, se describe aquí por primera vez el hallazgo de un huevo de ave proveniente del Cuaternario uruguayo.

A continuación se presenta la descripción morfológica y sistemática de los ejemplares estudiados separados por sus rangos taxonómicos y por las unidades sedimentarias en donde se han encontrado. Por otro lado, se describe la diagnosis enmendada de los parataxones *Sphaerovum erbeni* y *Tacuarembovum oblongum*:

Formación Mercedes (Cretácico tardío)

Dinosauria Owen, 1842

Sauopoda Marsh, 1878

Neosaurópoda Bonaparte, 1986

Macronaria Wilson y Sereno, 1998

Titanosauria Bonaparte y Coria, 1993

Titanosauria *indet.*

Especie parataxonómica: "*Sphaerovum erbeni*" Mones 1980

Holotipo: MNHN DP - 714 (fragmento de huevo algo menor de la mitad del total).

Paratipos: MNHN DP – 712 (ejemplar casi completo).

MNHN DP – 713 (ejemplar casi completo).

Diagnos enmendada: Huevo esférico, de diámetro variable entre 150 y 206 mm, con la cáscara de entre 5.0 y 4.2 mm de espesor y ornamentada homogéneamente por domos redondeados, de sección circular e independientes (diámetro promedio de 0.63 mm de longitud). Microestructura mono-capa compuesta por unidades de cáscaras alargadas y columnares cuya proyección hacia el exterior es algo sinuosa o unidades de cáscara en forma de abanicos alargados e independientes. Canales de poros verticales y rectos, alineados y paralelos; otros poros se ramifican (en forma de “Y”) frecuentemente con interconexiones laterales.

Horizonte y localidad: Formación Mercedes, Cretácico Tardío. MNHN DP – 714; A° Tala de Miguelete, Departamento de Colonia (Padrón N° 3514). MNHN DP – 712; localidad incierta a orillas del Río Uruguay. MNHN DP – 713; Estación Palmitas, Departamento de Soriano.

Descripciones:

MNHN DP – 714 (Fig. 6) – Este espécimen corresponde al holotipo de "*Sphaerovum erbeni*" descrito originalmente por Mones en 1980. MNHN DP – 714 fue hallado a orillas del Arroyo Tala de Miguelete del Departamento de Colonia (Padrón N° 3514). Corresponde a un huevo casi completo de contorno esférico, cuyo diámetro es de 142 mm. El ejemplar presenta su forma y contorno 3D bien preservado y no presenta deformación, aunque carece parcialmente de una porción de la cáscara debido a la

extracción de la misma por otros autores para estudios preliminares no publicados hasta el momento. La superficie externa, así como el sistema de poros, presenta una fuerte alteración diagenética; sin embargo, la ornamentación es claramente distinguible, así como su sistema de poros. Al igual que todos los ejemplares hallados en la Formación Mercedes, este ejemplar presenta una fuerte silicificación en su cáscara y en su interior, evidenciada por el crecimiento recrystalizado de sílice y de cristales de cuarzo prismático, fusionándose con la cáscara, siendo difícil distinguir el límite interno de ésta (Fig. 6A). Este patrón se observa por la meteorización y parcial disolución que posee la cáscara en ciertas zonas del huevo, principalmente sobre la ornamentación de la misma (Fig. 6A). La cáscara tiene un espesor aproximado de 4.5 mm de longitud. En vista radial bajo el MLP y el MEB, se distingue la presencia de una sola capa estructural, compuesta por unidades de cáscaras alargadas y columnares cuya proyección hacia el exterior es algo sinuosa (Fig. 6B). Las unidades están separadas una de otras por múltiples canales de poros verticales y rectos, alineados y paralelos; otros poros se ramifican (en forma de “Y”) frecuentemente con interconexiones laterales (Fig. 6B). Estos canales se observan muy alterados, evidenciado por la presencia de recrystalización de minerales silíceos y de cuarzos en su interior (Fig. 6B y 6C). Por otro lado, se observa también la disolución diagenética de las paredes internas de los poros, afectando así las medidas de diámetros de los canales (promedio de 0.21 mm). A pesar de la pobre preservación de la cáscara y de sus estructuras remineralizadas –silicificadas–, se sugiere la presencia de esferulitas en la base de la cáscara, formando un semi-círculo tipo abanico alrededor de un centro de nucleación radial (Fig. 6C). A partir de estas esferulitas, se observa líneas de crecimiento radial en las diferentes unidades de cáscaras (Fig. 6B). Según la parataxonomía oológica, la distribución estructural de las unidades de cáscara y su sistema de poros representa el morfotipo Filiesferulítico de faveoolithidos. La ornamentación superficial de la cáscara es homogénea en todo el huevo, compuesta por domos redondeados, de sección circular e independientes (diámetro promedio de 0.63 mm de longitud), patrón que asemeja al compactituberculado según Mikhailov (1997) (Fig. 6A).

MNHN DP – 712 (Fig. 7) – Este espécimen corresponde a uno de los paratipos, seleccionados por Mones (1980), de “*Sphaerovum erbeni*”. La ubicación geográfica de este ejemplar es muy incierta. Mones (1980) explica que el mismo fue hallado en el Departamento de Soriano, sobre el Río Uruguay, pero sin ninguna localidad precisa. Es un huevo fósil incompleto de contorno esférico al cuál le falta una gran porción. Se

estima que tendría un diámetro cercano a los 140 mm de longitud. El ejemplar presenta su contorno 3D bien preservado y sin presencia de deformación, aunque carece de una gran porción del material, probablemente resultado de la erosión e intemperismo. Este ejemplar presenta también una fuerte silicificación en su cáscara, y en su interior. Se observan por debajo de la cáscara recristalización de sílice en forma botroidal y microcherts que abarca en su totalidad el interior (Fig. 7A). La presencia de estos minerales son típicos indicios de una extrema alteración de silicificación bajo condiciones excepcionales durante su diagénesis. El patrón de ornamentación superficial de la cáscara es afectado en ciertas zonas por la disolución química también durante la diagénesis. La cáscara tiene un espesor aproximado de 4.65 mm de longitud. En vista radial, bajo el MLP y el MEB, se observa una única capa estructural compuesta por unidades de cáscaras alargadas y columnares cuya proyección hacia el exterior es algo sinuosa, separadas entre sí por canales de poros ramificados y otros independientes (Fig. 7B). Estos canales porales se observan altamente digenetizados, donde se encuentran rellenos de sílice recristalizados. En algunas zonas de la cáscara se observa como la sílice recristalizada se dispone en la base de la cáscara y sobre los domos que ornamentan la superficie de la misma. En otras zonas, el sílice atraviesa las unidades de cáscara, fragmentando así las microestructuras (Fig. 7B). También, se observa la disolución diagenética de las paredes internas de los poros, afectando así las medidas de diámetro del canal poral (promedio de 0.20 mm). A pesar de la pobre preservación de la cáscara y de sus estructuras silicificadas, se sugiere la presencia de esferulitas en la base de la cáscara, formando un semi-círculo alrededor de un centro de nucleación radial (Fig. 7C). Según la parataxonomía oológica, la distribución estructural de las unidades de cáscara y su sistema de poros representa el morfotipo Filiesferulítico de la oofamilia Faveoololithidae. La ornamentación superficial de la cáscara es homogénea en todo el huevo, compuesta por domos redondeados, de sección circular-rectangular-poligonal e independientes (diámetro promedio de 0.292 mm de longitud), patrón que asemeja al compactituberculado según Mikhailov (1997) (Fig. 7A y 7C).

MNHN DP – 713 (Fig. 8) - Al igual que el ejemplar anterior, este huevo es un paratipo del ootaxón "*Sphaerovum erbeni*" Mones (1980). Este material fue hallado en el Departamento de Soriano, próximo a Estación Palmitas, aunque Mones no define una ubicación geográfica más precisa. MNHN DP – 713 es un huevo fósil esférico de gran tamaño, al cual le falta una pequeña porción producto del trabajo de anteriores investigadores. Su tamaño es difícil de estimar, ya que este huevo tiene la particularidad

de presentar, a simple vista, tres “cáscaras” superpuestas. Teniendo en cuenta esta característica, el diámetro del ejemplar varía desde; 174 mm tomando las tres “cáscaras”, 169.34 mm tomando las dos primeras “cáscaras” y 163.47 mm si el huevo tendría solo la “cáscara” inferior. El ejemplar presenta su contorno 3D esférico bien preservado y sin presencia de deformación, aunque sí presenta algunas grietas producto de fragmentaciones pre-enterramiento y su ornamentación se encuentra algo erosionada, producto agentes físicos o químicos. Al igual que casi todos los huevos estudiados en esta tesis, este ejemplar presenta una fuerte silicificación en su cáscara y en su interior. Se observa recristalización de calcedonia, sílice y minerales de cuarzo formando una fina capa por debajo de las tres “cáscaras”, en algunas zonas formando “travertinos” (Fig. 8). La presencia de estos minerales son típicos indicios de una extrema alteración de silicificación bajo condiciones excepcionales de fosilización. Las “cáscaras” poseen un espesor variable aproximado de 4.66 mm (cáscara superior), 5.69 mm (cáscara media) y 5.87 mm (cáscara inferior) de longitud. En vista radial, bajo el MLP y el MEB, se observa en primer lugar que la condición multicáscara no es verdadera. Estudiando la microestructura del material, se sugiere que la segunda cáscara es la cáscara verdadera del huevo en cuestión. Mientras que las estructuras o pseudo-capas presentes por arriba y por debajo de la cáscara son recristalizaciones de cristales de sílice y cuarzo que adoptan una morfología similar a la cáscara de huevo, imitando ciertos aspectos que confunden, por ejemplo la ornamentación superficial del huevo (Fig. 8). Las unidades de cáscara y las estructuras micro-morfológicas típicas de cáscaras de huevos de dinosaurios son fácilmente identificables en la segunda capa de cáscara, mientras que las otras capas, se observan bajo el MLP cristales amorfos, prismáticos y botroidales, especialmente de sílice (Fig. 8B, C y D). La cáscara “verdadera” presenta una única capa estructural compuesta por unidades de cáscaras en forma de abanicos alargados e independientes, separadas entre sí por canales de poros independientes algo sinuosos (Fig. 8D). Estos canales porales se observan altamente diagenetizados, donde se encuentran recristalizados y rellenos de sílice. En algunas zonas la sílice atraviesa las unidades de cáscara, fragmentando así los cristales formados por la diagénesis (Fig. 8B y C). También, se observa la disolución diagenética de las paredes internas de los poros, afectando así las medidas de diámetro del canal poral (promedio de 0.15 mm). A pesar de la pobre preservación de la cáscara y de sus estructuras silicificadas, se sugiere la presencia de esferulitas en la base de la cascara verdadera, formando un semi-circulo alrededor de un centro de nucleación radial (Fig. 8C y D). A partir de estas esferulitas,

se observa líneas de crecimiento radial de las diferentes unidades de cáscaras con cristales de cuarzo y sílice (Fig. 8C y D). Según la parataxonomía oológica, la distribución estructural de las unidades de cáscara y su sistema de poros representa el morfotipo Tuboesferulítico de la oofamilia Megaloolithidae. La ornamentación superficial de la cáscara es homogénea en todo el huevo, compuesta por domos redondeados, de sección circular-rectangular-poligonal e independientes (diámetro promedio de 1.03 mm de longitud), patrón que asemeja al compactituberculado según Mikhailov (1997), aunque esta es menos distinguible que en los otros ejemplares de "*S. erbeni*". Sin embargo, se sugiere que esta ornamentación no es la original, debido a que la misma es resultado de artefactos diagenéticos formados por el crecimiento de cristales depositados sobre la verdadera cáscara (Fig. 8A).

Dinosauria [Owen, 1842](#)

Sauopoda [Marsh, 1878](#)

Neosaurópoda [Bonaparte, 1986](#)

Macronaria [Wilson y Sereno, 1998](#)

Titanosauria [Bonaparte y Coria, 1993](#)

Titanosauria *indet.*

FCDPV – 2885 (Fig. 9) – Estos materiales corresponden a 32 fragmentos de cáscaras de huevos fósiles hallados en la localidad de Palmar, Departamento de Soriano. Las mismas fueron agrupadas debido a que omparten morfológicamente las mismas características macro y micro; además todas pertenecen a una misma localidad puntual. La superficie externa, así como el sistema de poros, presenta una fuerte alteración diagenética. Sin embargo, la ornamentación es claramente distinguible, así como su sistema de poros. Las cáscaras tienen un espesor promedio de 2.21 mm de longitud. En vista radial bajo el MLP y el MEB, se distingue la presencia de una única capa estructural, compuesta por unidades de cáscaras en forma de abanicos alargados e independientes, separadas una de otras por canales de poros independientes algo sinuosos (Fig. 9B). Estos canales se observan altamente diagenetizados, evidenciado por la presencia de recristalización de minerales silíceos en su interior (Fig. 9B y C). Por

otro lado, se observa también la disolución diagenética de las paredes internas de los poros, afectando así las medidas de diámetro del canal poral (promedio de 0.079 mm). En algunas zonas de las cáscaras se observa una fuerte diagenetización, también por venas de sílice que atraviesan las unidades de cáscara, fragmentándolas y alterando la microestructura (Fig. 9B). A pesar de la pobre preservación de la cáscara y de sus estructuras silicificadas, se sugiere la presencia de esferulitas en la base de la cáscara, formando un semi-círculo alrededor de un centro de nucleación radial (Fig. 9C). Según la parataxonomía oológica, la distribución estructural de las unidades de cáscara y su sistema de poros representa el morfotipo Tuboesferulítico de la oofamilia Megaloolithidae. La ornamentación superficial de las cáscaras está compuesta por domos redondeados, de sección circular e independientes (diámetro promedio de 0.73 mm de longitud), patrón que asemeja al compactituberculado según Mikhailov (1997) (Fig. 9A).

FCDPV – 873 (Fig. 10) – Este material corresponde a cáscaras de huevos fósiles hallados *in situ* por investigadores de la Facultad de Ciencias en la localidad de Palmitas (Departamento de Soriano), sitio estudiado años atrás por Faccio y colaboradores en 1990. Dichos autores procedieron al estudio morfológico de los ejemplares del sitio, afirmando que se estaba ante la presencia de una “nidada” *in situ*. El fragmento de roca **FCDPV – 873** corresponde al sitio estudiado por Faccio pero su descripción morfológica para esta tesis es novedosa. Corresponde a un bloque conteniendo varios huevos -al menos 4- parcialmente completos y que conforman una verdadera agrupación oológica; por sus características probablemente representa parte de una agrupación mayor no extraída completamente. El diámetro de los huevos es variable entre cada espécimen, teniendo un promedio de 183 mm. El espesor de las cáscaras también varía; hay cáscaras que alcanzan un espesor de 6.15 mm y otras con espesores (mínimo de 1.24 mm). Se observa una fuerte alteración diagenética (silicificación) en estos huevos como así también en el sedimento que los contiene. En vista radial, bajo el MLP, se observa dos tipos de micro-morfologías, dependiendo del espesor de la cáscara analizada. En las cáscaras gruesas con un espesor de ~6 mm, se distingue la presencia de una única capa estructural, compuesta por unidades de cáscaras alargadas y columnares cuya proyección hacia el exterior es algo sinuosa, separadas entre sí por canales de poros ramificados y otros independientes (Fig. 10B). Este morfotipo correspondería a Faveoololithidae en la parataxonomía oológica. En cambio, en

cáscaras finas (entre 1 - 2 mm de grosor), se observa también una única capa estructural pero compuesta por unidades de cáscaras en forma de abanicos alargados e independientes, separadas una de otras por canales de poros independientes algo sinuosos (Fig. 10C), características que tipifican el morfotipo Megaloolithidae. Ambos tipos de cáscaras poseen un mismo patrón de ornamentación, domos redondeados-rectangulares, de sección circular e independientes, y que cada uno responde al extremo exterior de cada unidad de cáscara. Un caso similar y bien estudiado lo presentan los huevos del sitio de nidificación de Sanagasta en La Rioja, Argentina (Grellet-Tinner y Fiorelli 2010; Grellet-Tinner *et al.* 2012), en los cuales al menos 2 familias parataxonómicas están presentes en la misma agrupación y incluso en el mismo huevo.

Dinosauria Owen, 1842

Theropoda Marsh, 1881

Neotheropoda Bakker, 1986

Tetanurae Gauthier, 1986

Avetheropoda Paul, 1988

Avetheropoda *indet.*

FCDPV – 2886 (Fig. 11) – Estos materiales corresponden a 12 fragmentos de cáscaras de huevos fósiles hallados en la localidad de Palmar, Departamento de Soriano. Las mismas fueron agrupadas debido a sus características macro y micro morfológicamente similares, y todas fueron halladas en una misma localidad puntual. La superficie externa, así como el sistema de poros, presenta una fuerte alteración diagenética. Sin embargo, la ornamentación es claramente distinguible, así como su sistema de poros. El promedio del espesor de cáscara es aproximadamente 1.09 mm con ornamentación y 0.96 mm en los valles entre las crestas de esta ornamentación (Fig. 11A). En vista radial bajo MEB, se distingue la presencia de dos capas estructurales prismáticas (Fig. 11C). La capa 1 o capa mamilar representa la porción más interna de la cascara; esta demuestra un crecimiento hacia el exterior de su ultraestructura de forma fibrosa y radial por cristales de calcendonina diagenetizados, y su espesor

promedio es de 228 μm . El crecimiento original acicular de sus cristales están completamente obliterado, haciendo difícil distinguir las diferentes unidades de cáscaras (Fig. 11B y C). La capa 2 se observa mucho más silicificada, y esta se presenta más caótica sin un claro patrón de crecimiento radial, posiblemente debido a que se perdió y se obliteró su crecimiento prismático original durante la diagénesis. El espesor de esta capa tiene un promedio de 629 μm y su superficie externa es ondulada producto del tipo de ornamentación que presenta. Se visualizan, bajo el MLP y el MEB, canales de poros altamente diagenetizados, evidenciado por la presencia de recristalización de minerales silíceos en su interior (Fig. 11B y C). Estos poros son independientes, algunos de ellos atraviesan la cáscara de forma oblicua, y poseen un diámetro promedio de 0.05 mm) (Fig. 11B). En algunas zonas de las cáscaras se observa la fuerte diagenetización, también por venas de sílice que atraviesan las unidades de cáscara, fragmentándolas y alterando la microestructura (Fig. 11B). La pobre preservación de la cáscara y de sus estructuras silicificadas no permite reconocer estructuras esferulíticas, unidades de cáscaras ni núcleos de crecimientos pero es posible individualizar sus capas estructurales y distinguir su condición prismática (Fig. 11C). La ornamentación superficial de la cáscara está compuesta por crestas finas y sinuosas paralelas entre sí (Fig. 11A), recordando al patrón linearituberculado de la parataxonomía oológica (ver [Mikhailov 1997](#)). La agrupación de estas características permiten asignar estos materiales como Avetheropoda indet.

Dinosauria [Owen, 1842](#)

Theropoda [Marsh, 1881](#)

Neotheropoda [Bakker, 1986](#)

Averostra [Paul, 2002](#) (*sensu* [Ezcurra 2006](#))

Averostra indet.

Especie parataxonómica: "*Tacuarembovum oblongum*" [Mones 1980](#)

Holotipo: MGC - 1148 (huevo casi completo)

Diagnosis enmendada: Huevo prolato elipsoidal, de 118.3 mm de longitud en el eje mayor y 76.2 mm de longitud de diámetro máximo, con espesor de cáscara aproximadamente 1.14 mm considerando la ornamentación y 0.6 mm en los valles entre las crestas de la ornamentación. Ornamentación superficial variable; ornamentación compuesta de finas crestas orientadas de forma longitudinal (zona ecuatorial), y ornamentación irregular, similar a una red (zona polar). Los canales de poros son estrechos e independientes (promedio de 0.278 mm). Microestructura bi-capa prismática. Capa mamilar aproximadamente 1/3 del espesor de la cáscara; crecimiento hacia el exterior y su ultraestructura fibrosa radial. Capa escumática aproximadamente 2/3 del espesor de la cáscara con un arreglo pseudo-prismático, de forma caótica.

Horizonte y localidad: Formación Mercedes, Cretácico Tardío. Departamento de Tacuarembó, a orillas del A° Cuaró. Localidad más precisa incierta.

Descripción:

MGC-1148 (Fig. 12) — Este espécimen corresponde al holotipo de *Tacuarembovum oblongum* descrito originalmente por Mones (1980). *MGC-1148* fue hallado en una localidad incierta a orillas del Arroyo Cuaró en el Departamento de Tacuarembó (Norte de Uruguay). Relacionado a esto, y al igual que muchos de estos materiales, su procedencia estratigráfica es dudosa, aunque con certeza su procedencia es de la Formación Mercedes (ver sección Tafonomía, Paleobiología y Estratigrafía). Este huevo prolato elipsoidal posee 118.3 mm de longitud en el eje mayor y 76.2 mm de longitud de diámetro máximo. A pesar de que revela una porción de forma parasagital parcialmente erosionada, su contorno 3D se encuentra bien preservado, sin ningún tipo de deformación, y con los dos polos redondeados similares entre sí (Fig. 12A). El ejemplar posee una superficie con 932680 mm² de área total y 359250 mm³ de volumen total (calculado por dimensiones lineales). Sobre la porción erosionada, se observa una fuerte recristalización evidenciada por su alta silicificación y la presencia de cristales prismáticos de calcita en su interior (Fig. 12A). La superficie externa muestra una incipiente ornamentación y una gran cantidad de grandes poros. La cascara presenta una fuerte silicificación con proyecciones de cuarzo en su interior. El espesor total de la cascara del huevo tiene aproximadamente 1.14 mm considerando la ornamentación y 0.6 mm en los valles entre las crestas de la ornamentación. Bajo el MLP, en vista radial de la cáscara se observa dos capas estructurales prismáticas con diferentes espesores. La capa más interna (capa 1 o capa mamilar) comprende aproximadamente 1/3 del espesor

de la cáscara con un promedio de 384 μm . Esta capa muestra un crecimiento hacia el exterior y su ultraestructura fibrosa radial se dispone por cristales diagenetizados de calcedonia. Su crecimiento acicular original está completamente obliterado pero permite observar núcleos de crecimientos y esferulitas (Fig. 12B y C). La capa 2 tiene 640 μm de promedio de espesor y con un arreglo pseudo-prismático de cristales de calcedonia que crecen, claramente, de forma caótica. La ornamentación superficial varía a lo largo de todo el huevo. En la zona ecuatorial, la ornamentación está compuesta de finas crestas orientadas de forma longitudinal, recordando al patrón linearitubercular de Mikhailov (1997), mientras en las zonas polares la ornamentación es irregular, similar a una red (Fig. 12A). Los canales de poros son estrechos e independientes (promedio de 0.278 mm), similar al patrón tubocaniculado (*sensu* parataxonomía). Estos poros están probablemente afectados por alteraciones diagenéticas, sobreestimando así el diámetro de sus canales. En uno de los polos, los poros se disponen en forma de halo. La agrupación de estas características permiten asignar estos materiales como *Averostra* indet.

Dinosauria Owen, 1842

Theropoda Marsh, 1881

Neotheropoda Bakker, 1986

Averostra Paul, 2002 (*sensu* Ezcurra 2006)

Averostra indet.

MNHN-2688 (Fig. 13) — Este espécimen corresponde a un único y casi completo huevo hallado en el Departamento de Durazno (región central de Uruguay), en un campo cultivado cerca de la ciudad de Durazno. La localidad geográfica más precisa es incierta debido a que este material fue encontrado hace décadas por un aficionado y donado posteriormente al MNHN, por lo que se perdió parte de la información. *MNHN-2688* representa un huevo elipsoidal cuyo eje mayor es de 130 mm y su diámetro máximo es de 77 mm de longitud (Fig. 13A). El ejemplar presenta una alta silicificación

y se encuentra relleno por un sedimento consolidado silicoclástico con una matriz silíceo entre los clastos de grava y arena. Presenta un contorno 3D bien preservado sin ninguna deformación, mientras que una porción parasagital muestra erosión parcial. La superficie externa, así como los poros muestran una severa alteración diagenética (Fig. 13A, C y D). Este patrón se observa por la meteorización y parcial disolución que posee la cáscara, claramente observable en algunos poros el diámetro del canal muy engrosado, por lo que no representan el diámetro original. Sin embargo, más allá de estas alteraciones, la ornamentación superficial está presente y claramente observable, lo que sugiere una historia tafonómica con diversos procesos de alteración sobre el huevo (ver sección Tafonomía, Paleobiología y Estratigrafía). Basado en estas alteraciones, las medidas obtenidas del huevo y del espesor de la cáscara deberían ser consideradas con cuidado. El promedio del espesor de cascara es aproximadamente 1.06 mm con ornamentación y ~ 0.902 mm en los valles entre las crestas de esta ornamentación (Fig. 13C). La presencia de microcherts, una variedad de calcedonia y agregados de epidoto son típicos indicios de una extrema alteración de silicificación bajo condiciones de diagénesis excepcionales (Fig. 13A). En vista radial, la cascara muestra dos capas aprismáticas y cada una de ellas representan la mitad del espesor total. La capa 1 o capa mamilar representa la porción más interna de la cascara; esta evidencia un crecimiento hacia el exterior de su ultraestructura de forma fibrosa y radial por cristales de calcendonia diagenetizados (la calcita acicular original de sus cristales está completamente obliterada), y su espesor promedio es de $483 \mu\text{m}$ (Fig. 13B). La capa 2 se observa mucho más silicificada, y esta se presenta más caótica sin un claro patrón de crecimiento radial, posiblemente debido a que se perdió y se obliteró su crecimiento prismático original durante la diagénesis. El espesor de esta capa tiene un promedio de $624 \mu\text{m}$ y su superficie externa es ondulada producto del tipo de ornamentación que presenta el huevo (Fig. 13B). La ornamentación superficial varía a lo largo del huevo; en la zona ecuatorial, su ornamentación está compuesta por crestas finas y sinuosas entre surcos orientadas de forma longitudinal al ejemplar (Fig. 13A y C), recordando al patrón linearituberculado de la parataxonomía oológica (ver [Mikhailov 1997](#)); en la zonas polares, las crestas adoptan una forma irregular, similar a una red. Los poros son estrechos, independientes no ramificados, y se observan en la superficie de la cáscara como grandes aperturas externas con un diámetro promedio de $348 \mu\text{m}$ (Fig. 13C). Como se comentó anteriormente, la gran apertura externa de los poros probablemente sea por el resultado de la diagénesis y su diámetro se encuentra

sugestivamente sobreestimado. La agrupación de estas características permiten asignar estos materiales como *Averostra* indet.

MPAB-2208 (Fig. 14) — Este espécimen corresponde a un huevo completo hallado en la región oeste del Departamento de Durazno, cercano al límite del Departamento de Rio Negro. Su precisa ubicación geográfica es incierta debido a que, al igual que el ejemplar anterior, este espécimen fue hallado décadas atrás por un aficionado y sin un correcto registro. MPAB-2208 es un huevo elipsoidal y prolato esferoide con un eje mayor de 110 mm y un diámetro máximo de 86 mm de longitud. El contorno 3D del huevo se encuentra bien preservado sin ningún tipo de deformación, y su forma es claramente elongada con polos redondeados y similares entre sí (Fig. 14A). Este ejemplar posee 930657 mm² de área total de su superficie ornamentada y 425492 mm³ de volumen total (calculado por dimensiones lineales). Al igual que los demás ejemplares estudiados, este huevo se encuentra totalmente silicificado; además posee una densa recristalización en su interior, inmediatamente debajo de la cascara, con una capa calcedonítica, una segunda capa fina de cuarzo y finalmente una capa de ópalo blanco botroidal (Fig. 14A). El espesor de la cáscara es de 1.04 mm con ornamentación (considerando a las crestas) y 0.71 mm en el valle entre las crestas. Bajo el MLP, en la cascara se identifican dos capas estructurales aprismáticas y silicificadas, las cuales muestran diferentes espesores. La capa inferior (capa 1 o capa mamilar) comprende 1/3 del espesor total de la cascara, con un promedio de 336 μm. Esta capa evidencia un crecimiento hacia el exterior y su ultraestructura fibrosa radial se dispone por cristales de calcedonia; en la base desarrolla (con alteraciones) centro de nucleación y origen de las unidades de cáscara, esferulitas y/o cristales aciculares (Fig. 14D); sin embargo, debido a la completa obliteración de estas estructuras, no es posible determinar las unidades de cáscaras. La capa 2 tiene un promedio de espesor de 538 μm con un patrón pseudo-prismático de cristales de calcedonia pero claramente se muestra un crecimiento caótico. La ornamentación superficial es completamente homogénea en todo el huevo, y está compuesta por nodos irregulares conformando un patrón irregular (similar a una red) -ornamentación ramotuberculada según la parataxonomía oológica (Fig. 14C)-. Los canales de poros son estrechos e independientes, y se asemejan al patrón tubocaniculado (*sensu* parataxonomía) pero es probablemente que estas estructuras posean alteraciones diagenéticas (Fig. 14C). Las aperturas externas de los poros poseen un diámetro variable (249 μm en promedio), a pesar de que estas medidas se encuentran

sobreestimados debido a la diagénesis presente en el material. La agrupación de estas características permiten asignar estos materiales como *Averostra* indet.

MM-13-1312 (Fig. 15) — Este espécimen corresponde a un ejemplar casi completo proveniente de la localidad de Cardona (región sur-este del Departamento de Soriano). Es un huevo elipsoidal cuyo eje mayor es de 112 mm de longitud y diámetro máximo de 76 mm de longitud. Su contorno 3D se encuentra muy bien preservado sin ninguna deformación, con una forma claramente elongada con polos redondeados y similares entre sí (Fig. 15A). Este espécimen se encuentra completamente silicificado y tiene inmediatamente debajo de la cáscara una densa recristalización de calcedonia y otros minerales de cuarzo (Fig. 15A). El espesor total de la cáscara tiene aproximadamente 1.2 mm y 1.1 mm con y sin ornamentación, respectivamente. En las micrografías, se observa la presencia de dos capas estructurales prismáticas en la cáscara. La capa 1, con un promedio de 375 μm de espesor, es difícil de identificar, mostrando un crecimiento hacia el exterior y una ultraestructura fibrosa radial compuesta por cristales diagenetizados de calcedonia. Debido a estas alteraciones (obliteración de estas estructuras), no se observan con claridad núcleos de crecimiento, esferulitas o cristales aciculares, y debido a esto no es posible determinar los límites de las unidades de cáscara (Fig. 15B). La capa 2, con un promedio de 739 μm de espesor, presenta un arreglo pseudo-prismático de cristales con un crecimiento caótico, pero es identificada por la presencia de vesículas (Fig. 15B y C). La ornamentación superficial de la cáscara varía a lo largo del huevo. En la zona ecuatorial, la ornamentación se encuentra compuesta por finas crestas que se disponen de forma longitudinal, recordando al patrón linearitubercular de Mikhailov (1997), mientras que en las zonas polares, esta posee un patrón irregular, similar a una red. Los canales de poros son estrechos e independientes (promedio de 0.545 mm), similar al patrón tubocaniculado. Estos poros están probablemente afectados por alteraciones diagenéticas, sobreestimando así el diámetro de sus canales. En uno de los polos, los poros se disponen en forma de halo (Fig. 15A). La agrupación de estas características permiten asignar estos materiales como *Averostra* indet.

Dinosauria [Owen, 1842](#)

Theropoda [Marsh, 1881](#)

Neotheropoda Bakker, 1986

Tetanurae Gauthier, 1986

Avetheropoda Paul, 1988

Coelurosauria von Huene, 1914

Maniraptora Gauthier, 1986

Maniraptora *indet.*

MLG-34 (Fig. 16) — Este espécimen corresponde a un ejemplar casi completo proveniente del A° Víboras (región nor-oeste del Departamento de Colonia). Este es un huevo elipsoidal que presenta fracturas, dividiendo al material en fragmentos de cáscaras dislocados de su posición original. Algunas cáscaras se posicionan montadas sobre otras. El espécimen presenta una fuerte silicificación y relleno de un sedimento silicoclástico consolidado con una matriz silíceo entre los clastos (Fig. 16A). **MLG-34** tiene un largo estimado de 113 mm y un diámetro máximo estimado de 85 mm. El espesor de la cáscara es de 1.38 y 1.2 mm aproximadamente con y sin ornamentación, respectivamente. Bajo el MLP y el MEB, la cáscara muestra tres capas estructurales prismáticas (Fig. 16B y D). Cada capa comprende aproximadamente 1/3 del espesor total de la cáscara. La capa 1, con un promedio de 460 μm de espesor, muestra un crecimiento hacia el exterior y una ultraestructura fibrosa radial compuesta por cristales diagenetizados de calcedonia. Debido a estas alteraciones, no se observan con claridad núcleos de crecimiento, esferulitas o cristales aciculares y, debido a la completa obliteración de estas estructuras, no es posible determinar los límites de las unidades de cáscara (Fig. 16D). Entre la capa 1 y 2 hay un contacto prismático. La capa 2, con un promedio de 400 μm de espesor, presenta un arreglo pseudo-prismático con cristales de crecimiento caótico, probablemente correspondiente a la “capa escumática” de Mikhailov (1997). La capa superior a esta (capa 3) posee un menor espesor (promedio de 300 μm) y tiene un arreglo de cristales compactos y dispuestos de forma vertical (Fig. 16C). Esta capa corresponde a la “zona externa” de la cáscara en la parataxonomía oológica. La ornamentación superficial de la cáscara varía a lo largo del huevo. En la zona ecuatorial, la ornamentación esta compuesta por finas crestas longitudinales, similar al patrón linearitubercular de Mikhailov (1997), mientras que en las zonas

polares, la ornamentación es irregular similar a una red (Fig. 16A). Las aperturas externas de los poros poseen diámetros variables (promedio de 0.287 mm), y conforman un sistema de poros estrechos e independientes; aparentemente con cierta preferencia hacia las zonas polares. La agrupación de estas características permiten asignar estos materiales como *Maniraptora* indet.

MLG-35 (Fig. 17) — Este espécimen corresponde a un ejemplar completo proveniente de la localidad de “El Espinillo” (Departamento de Soriano). Es un huevo ovoide cuyo eje mayor es de 110 mm y su diámetro máximo es de 81 mm. El contorno 3D del huevo se encuentra muy bien preservado sin deformación alguna, y de forma claramente ovoide, condición que distingue al ejemplar de los anteriores descritos. El espesor total de la cáscara es aproximadamente de 1.0 mm. Esta se encuentra totalmente silicificada y en su interior se observa una recristalización diferencial de calcedonia y otros minerales de cuarzo. Su ornamentación se encuentra parcialmente erosionada, aunque esta alteración no varía el espesor de la cáscara del espécimen. Los análisis de la sección radial de la cáscara bajo el MEB y el MLP revelan que esta presenta tres capas estructurales prismáticas (Fig. 17B y C). La capa 1, con un promedio de 370 μm , muestra un crecimiento hacia el exterior y una ultraestructura fibrosa radial compuesta por cristales diagenetizados de calcedonia. Debido a estas alteraciones, no se observan con claridad núcleos de crecimiento, esferulitas o cristales aciculares y, debido a la completa obliteración de estas estructuras, no es posible determinar los límites de las unidades de cáscara (Fig. 17B y C). En la capa 2, de mayor tamaño al anterior (promedio de 475 μm), tiene un arreglo prismático de sus cristales. La capa 3, más finas que las previas capas (con un promedio de 358 μm), tiene un arreglo vertical y compacto de los cristales. Esta capa corresponde a la “zona externa” de la cáscara de la parataxonomía oológica. La ornamentación superficial de la cáscara varía a lo largo del huevo. En la zona ecuatorial, la ornamentación esta compuesta por finas crestas longitudinales, similar al patrón linearitubercular de Mikhailov (1997), mientras que en las zonas polares, la ornamentación es irregular similar a una red. Las aperturas externas de los poros poseen diámetros variables (promedio de 1.3 mm), y conforman un sistema de poros estrechos e independientes. La agrupación de estas características permiten asignar estos materiales como *Maniraptora* indet.

Dinosauria Owen, 1842

Theropoda Marsh, 1881

Neotheropoda Bakker, 1986

Tetanurae Gauthier, 1986

Avetheropoda Paul, 1988

Coelurosauria von Huene, 1914

Maniraptora Gauthier, 1986

Paraves Sereno, 1997

Avialae Gauthier, 1986

Avialae indet.

FCDPV – 2887 (Fig. 18) – Estos materiales corresponden a 11 fragmentos de cáscaras de huevos morfológicamente similares y asociadas, hallados en la localidad de Palmar, Departamento de Soriano. La superficie externa, así como el sistema de poros, presenta una fuerte alteración diagenética, al igual que los demás ejemplares de estudio en esta tesis. Sin embargo se distinguen ciertas estructuras de interés diagnóstico. El promedio del espesor de cascara es aproximadamente de 0.97 mm (Fig. 18A). En vista radial bajo MEB, se distingue la presencia de tres capas estructurales aprismáticas. La capa 1 o capa mamilar representa la porción más interna de la cascara; con un espesor promedio es de 282 μm , esta demuestra un crecimiento hacia el exterior de su ultraestructura de forma fibrosa y radial por cristales diagenetizados actualmente de calcendonía (el crecimiento original acicular de sus cristales están completamente obliterados, haciendo difícil distinguir las diferentes unidades de cáscaras; Fig. 18C). La capa 2 se observa aún más silicificada, y esta se presenta más caótica sin un claro patrón de crecimiento. El espesor de esta capa tiene un promedio de 328 μm . La capa 3, con un promedio de 329 μm de grosor, tiene un arreglo vertical y compacto de los cristales y corresponde a la “zona externa” de la cáscara. Bajo el MLP y el MEB, se visualizan canales de poros muy alterados por diagénesis, evidenciado por la presencia de recristalización de minerales silíceos en su interior (Fig. 18B y C). Estos poros son

independientes y poseen un diámetro de canal promedio de 0.05 mm. En algunas zonas de las cáscaras se observa la fuerte diagenetización, también por venas de sílice que atraviesan las unidades de cáscara, fragmentándolas y alterando la microestructura (Fig. 18B). La pobre preservación de la cáscara y de sus estructuras silicificadas no permite reconocer estructuras esferulíticas, unidades de cáscaras ni núcleos de crecimientos pero es posible individualizar sus capas estructurales y distinguir su condición aprismática (Fig. 18C). La ornamentación superficial de la cáscara es microscópica - lisa al tacto (Fig. 18B) característica que junto a la presencia de tres capas estructuras sub-horizontales permiten ubicar a estos ejemplares dentro del clado de Paraves.

- Formación Queguay (Cretácico Tardío)

Dinosauria [Owen, 1842](#)

Sauropoda [Marsh, 1878](#)

Neosaurópoda [Bonaparte, 1986](#)

Macronaria [Wilson y Sereno, 1998](#)

Titanosauria [Bonaparte y Coria, 1993](#)

Titanosauria *indet.*

FCDPV – 2882 y FCDPV – 2888 (Fig. 19) - Estos materiales corresponden a 20 cáscaras de huevos fósiles hallados en la localidad de Piedras Coloradas, Departamento de Soriano. Las mismas fueron agrupadas debido a que se asimilan morfológicamente en sus características macro y micro, y a que todas pertenecen a una misma localidad puntual. La superficie externa, así como el sistema de poros, presenta una fuerte alteración diagenética. Debido a esto, la ornamentación es difícil de distinguir. Las cáscaras tienen un espesor promedio de 5.05 mm de longitud. En vista radial bajo el MLP y el MEB, se distingue la presencia de una única capa estructural, compuesta por unidades de cáscaras alargadas y columnares cuya proyección hacia el exterior es algo

sinuosa, separadas una de otras por canales de poros ramificados y otros independientes (Fig. 19B). En algunas zonas de las cáscaras se observa la fuerte diagenetización en las microestructuras, y a simple vista se observa un agregado amorfo de cristales, aumentando así el espesor de la cáscara. La pobre preservación de la cáscara y de sus estructuras silicificadas, no permiten visualizar esferulitas, núcleos de radiación ni unidades de cáscaras (Fig. 19A y B). Según la parataxonomía oológica, la distribución estructural de las unidades de cáscara permiten relacionarlos a Faveoolithidae. La ornamentación superficial de las cáscaras está compuesta por domos redondeados, de sección circular e independientes muy erosionados (diámetro promedio de 0.37 mm de longitud), patrón que asemeja al compactituberculado según Mikhailov (1997) (Fig. 19B). La agrupación de estas características permiten asignar estos materiales como Titanosauria indet.

FCDPV – 2883 (Fig. 20) – Este material corresponde a un fragmento de cáscara de huevo fósil hallado en la localidad de Trinidad, Departamento de Flores. La misma tiene la particularidad, junto al ejemplar FCDPV – 2884, de ser blanquecinas, al igual a los sedimentos calcáreos de la Fm. Queguay, en donde se encontraron. Este color, así como su textura, sugieren que este material sufrió una historia diagenética diferente a la vista en ejemplares hallados en la Fm. Mercedes o Fm. Guichón (Para mayor detalle ver Tafonomía y Estratigrafía). Sin embargo, la ornamentación es claramente distinguible, así como su sistema de poros. Las cáscaras tienen un espesor de 2.19 mm de longitud. En vista radial bajo el MEB, se distingue la presencia de una única capa estructural, compuesta por unidades de cáscaras en forma de abanicos alargados e independientes, separadas una de otras por canales de poros independientes (Fig. 20B y C). En algunas zonas de las cáscaras se observa recristalización de sílice, impidiendo la visualización de ciertas micro-estructuras (Fig. 20C). A pesar de la pobre preservación de la cáscara y de sus estructuras, se sugiere, por un lado, la presencia de esferulitas en la base de la cáscara, formando un semi-círculo alrededor de un centro de nucleación radial, y por otro lado, la individualización de cada una de las unidades de cáscaras (Fig. 20B). Según la parataxonomía oológica, la distribución estructural de las unidades de cáscara y su sistema de poros representa el morfotipo Tuboesferulítico de la oofamilia Megalolithidae. La ornamentación superficial de las cáscaras está compuesta por domos redondeados, de sección circular e independientes (diámetro promedio de 0.73 mm de longitud), patrón que asemeja al compactituberculado según Mikhailov (1997)

(Fig. 20A). La agrupación de estas características permiten asignar estos materiales como Titanosauria indet.

FCDPV – 2884 (Fig. 21) – Este material corresponde a un fragmento de cáscara de huevo fósil hallado próximo a la localidad de Guichón, Departamento de Paysandú. Este ejemplar, al igual que al FCDPV – 2883, presenta un color blanquecino, similar al presente en sedimentos calcáreos de la Fm. Queguay, en donde se encontraron (Fig. 21A). La ornamentación es claramente distinguible, así como su sistema de poros. La cáscara tienen un espesor de 5.52 mm de longitud. En vista radial bajo el MLP y el MEB, se distingue la presencia de una sola capa estructural, compuesta por unidades de cáscaras alargadas y columnares cuya proyección hacia el exterior es algo sinuosa, separadas una de otras por canales de poros ramificados (algunos en forma de “Y”) y otros independientes (Fig. 21B y C). Por otro lado, se observa la disolución diagenética de las paredes internas de los poros, afectando así las medidas de diámetro del canal poral (promedio de 0.06 mm). A pesar de la pobre preservación de la cáscara y de sus estructuras (se observan estructuras silíceas amorfas entre las unidades de cáscaras), se sugiere la presencia de esferulitas en la base de la cáscara, formando un semi-círculo alrededor de un centro de nucleación radial (Fig. 21B). A partir de estas esferulitas, se observa líneas de crecimiento radial de las diferentes unidades de cáscaras (Fig. 21B). Según la parataxonomía oológica, la distribución estructural de las unidades de cáscara y su sistema de poros representa el morfotipo Filiesferulítico de Faveoololithidae. La ornamentación superficial de la cáscara está compuesta por domos redondeados, de sección circular-rectangular e independientes (diámetro promedio de 0.79 mm de longitud), patrón que asemeja al compactituberculado según Mikhailov (1997) (Fig. 21A). La agrupación de estas características permiten asignar estos materiales como Titanosauria indet.

- *Formación Dolores (Pleistoceno Tardío)*

Dinosauria [Owen, 1842](#)

Theropoda [Marsh, 1881](#)

Neotheropoda [Bakker, 1986](#)

Avialae Gauthier, 1986

Neornithes Gadow, 1893

Palaeognathae Pycraft, 1900

Tinamidae Gray, 1840

Tinamidae *gen. et sp. indet.*

CPDS - S/N (Fig. 22) - Este espécimen corresponde a un ejemplar completo proveniente de la localidad de “El Caño” (Departamento de Colonia). Es un huevo elipsoide cuyo eje mayor es de 73 mm y su diámetro máximo es de 48 mm, aproximadamente. El contorno 3D del huevo presenta una leve compresión lateral. El espesor total de la cáscara es aproximadamente de 0.91 mm. Esta se encuentra diagenetizada. En la superficie del huevo se visualiza la presencia de carbonato, mineral frecuente en esta unidad pleistocénica. Los análisis de la sección radial de la cáscara bajo el MEB y el MLP revelan que ésta presenta tres capas estructurales aprismáticas (Fig. 22A). La capa 1 o mamilar, con un promedio de 209.5 μm , muestra un crecimiento hacia el exterior y una ultraestructura fibrosa radial. Núcleos de crecimiento, esferulitas o cristales aciculares, son difíciles de observar debido a la completa obliteración de estas estructuras, y no es posible determinar los límites de las unidades de cáscara (Fig. 22B). En la capa 2, de mayor tamaño (promedio de 704 μm), tiene un arreglo prismático de sus cristales, de crecimiento más caótico y con presencia de vesículas (Fig. 22B). La capa 3, más fina que las capas previas (con un promedio de 176.6 μm), posee un arreglo vertical y compacto de sus cristales. Esta última capa corresponde a la “zona externa” de la cáscara de la parataxonomía oológica. En las microestructuras de las capas sub-horizontales se visualizan crecimientos de cristales carbonáticos, producto de su recristalización durante la diagénesis. La ornamentación superficial es lisa, típica de huevos avianos. Las aperturas externas de los poros poseen diámetros variables (promedio de 100 μm), y conforman un sistema de poros estrechos y en forma de “Y”, debido a que sus aperturas hacia la superficie se encuentran de manera dicotómica (Fig. 22A). La agrupación de estas características permiten asignar estos materiales como Tinamidae *indet.*

6. DISCUSIÓN SISTEMÁTICA

Existen cuatro maneras de asignar con certeza cáscaras y huevos fósiles a un clado amniota: 1) huevo dentro del productor (e.g. [Zlenitzky 2006](#); [Wang et al. 2015](#)), donde el huevo es hallado dentro del oviducto de su productor parental; 2) parental empollando (e.g. [Norell et al. 1995](#)), donde el huevo o nido es hallado junto a su productor parental el cual se encuentra en posición de vida e incubando; 3) embriones *in ovo* (e.g. [Norell et al. 1994](#); [Chiappe et al. 2001](#); [Clark et al. 2001](#); [Grellet-Tinner 2012](#); [Reisz et al. 2012](#)), donde se hallan fósiles de embriones dentro del huevo; 4) inferencias filogenéticas del huevo y su cáscara (e.g. [Buffetaut et al. 2005](#), [Grellet-Tinner 2006](#), [Reisz et al. 2012](#), [Marzola et al. 2014](#)), donde se comparan árboles filogenéticos basados en caracteres oológicos por un lado, y caracteres osteológicos de sus posibles productores amniotas. En esta sección de la tesis, se discute acerca de la asociación sistemática de los huevos estudiados a un clado de amniota determinado, basado en análisis filogenéticos y en la descripción morfológica de los especímenes.

Cabe destacar que se necesitan estudios más detallados que puedan testear las hipótesis presentadas en este manuscrito. Por ejemplo, las observaciones de catodoluminiscencia son de gran importancia para corroborar o refutar la presencia de ciertas microestructuras, las cuales son diagnósticas ([Grellet-Tinner 2006](#)).

6.1. Descripción morfológica y sistemática

En base a sus características macro y micromorfológicas, se agrupan a los especímenes estudiados en 11 morfotipos y se separan según su asignación taxonómica:

- *Titanosauria*

Muchos de los ejemplares estudiados en esta tesis corresponden a fragmentos de cáscaras fósiles. Esto implica que mucha información de índole macro-morfológica, como lo es el contorno y dimensiones del huevo, es faltante. Sin embargo, es posible

realizar estimaciones e interpretaciones debido a que todavía presentan características micro-morfológicas diagnósticas al momento de la clasificación. Es así que la micro-morfología presente en las cáscaras y huevos fósiles asignados como Titanosauria, permite separarlos en dos morfotipos característicos. Por un lado, los ejemplares **FCDPV – 873, FCDPV – 2882, FCDPV – 2884, FCDPV – 2888, MNHN DP – 712 y MNHN DP – 714 (Morfotipo I)** se caracterizan por poseer una ultraestructura Faveoololitida, según la parataxonomía oológica. En esta morfología, las unidades de cáscaras se disponen de forma columnar y muestran ramificaciones y entrecruzamientos, cuyo crecimiento –a partir del centro de nucleación de las esferulitas– hacia el exterior es algo sinuoso. Entre las unidades se desarrolla un sistema de canales de poros complejos, ramificados y algunos con forma de “Y” (Fig. 8D). Por otro lado, los ejemplares **FCDPV – 873, FCDPV – 2883, FCDPV – 2885 y MNHN DP – 713 (Morfotipo II)** poseen una ultraestructura del tipo Megaloolithidae, según la parataxonomía oológica. Su morfología consta de unidades de cáscaras independientes cuya forma se asemejan a un abanico. Crecen desde el centro de nucleación de las esferulitas de forma rectilínea hacia el exterior, y se separan una de otra por canales de poros simples e independientes, y algunos ramificados. Ambos morfotipos presentan una ornamentación similar en la superficie de la cáscara: nodos independientes algo redondeado y de sección circular, en algunos casos presentan una forma más alargada (ovalada) de sus nodos superficiales.

"*Sphaerovum erbeni*" descrito por Mones en 1980 se encuentra representado por un holotipo (**MNHN DP – 714**) y dos paratipos (**MNHN DP – 712 y MNHN DP – 713**). Este ootaxón, como antes se había comentado, fue descrito originalmente solo por su macromorfología. En esta tesis se presenta una descripción extensa de estos especímenes. De la descripción morfológica se desprende que el conjunto de materiales que conforman el tipo de este ootaxón difiere en su micro-morfología, representado por dos oofamilias. Esto implica que, permaneciendo en la línea de la parataxonomía oológica, se debería separar al ejemplar **MNHN DP – 713** del conjunto tipo, ya que presenta una zona ultraestructural diferente al holotipo, y así evitar la condición *Nomen dubium* del ootaxón. Existen casos de restos oológicos hallados con similares características a "*S. erbeni*" y que fueron asignados a Faveoololithidae, pero carecen de un estudio detallado para afirmar feacientemente que corresponden a este ootaxón (e.g. Ford y Gancio 1988; Faccio *et al.* 1990, 1993; Faccio 1994; Faccio y Montaña 1994; Manera de Bianco 1996; Mones 1997; Casadío *et al.* 2002; de Valais *et al.* 2003;

Veroslavsky *et al.* 2004; Verde y Soto 2005; Simón 2006; Tauber 2007; Alonso-Zarza *et al.* 2011). Por otro lado, Sander y colaboradores (2008) sugieren que "*S. erbeni*" corresponde a la oofamilia Megaloolithidae, sin haber prestado cautela en la descripción del material tipo. Se sugiere, por ende, una revisión de todos los materiales asignados en su momento a este ootaxón, y uniformizar a los mismos dentro de un sistema de clasificación concreto y estable.

Ambas micromorfologías se encuentran asociadas a huevos de neosaurópodos, sugerentemente a titanosaurios (Mones 1980; Powel 1987; Mikhailov *et al.* 1996; Auca Mahuida - Chiappe *et al.* 1998; García *et al.* 2015 y Sanagasta – Fiorelli *et al.* 2012; Hechenleitner *et al.* 2016). Por esto se sugiere que todas estas cáscaras y huevos con los morfotipos descritos anteriormente fueron producidos por titanosaurios, a pesar de que difieren en su micro-morfología, ya que ambas zonas ultraestructurales se asocian a este clado de saurópodo (e.g. Chiappe *et al.* 1998, 2000, 2004; Grellet-Tinner y Zaher 2007; Grellet-Tinner *et al.* 2012). Esto redundaría en lo saludable de descartar y dispensar de un sistema de clasificación paralelo –parataxonómico– durante el estudio de huevos fósiles, sabiendo que la morfología de cáscaras y huevos fósiles responden genéticamente a un taxón específico, y que puede ser corroborador durante su descripción, comparación y estudio filogenético.

Finalmente, la asociación oológica descrita originalmente por Faccio (1994) y Faccio & Montaña (1994) presenta cáscaras de ambos morfotipos. La disparidad parataxonómica presente en este material, representada por la variación morfológica y estructural de las cáscaras de un mismo huevo, podría ser resultado de múltiples causas. Si entendemos que cada morfotipo responde a diferentes especies ovipositoras, podríamos estar frente a un caso de cría parasitaria, donde diferentes especies oviponen huevos aprovechando la estructura de nidificación de otra especie, comportamiento que puede observarse en algunas especies de patos (Anatidae – e.g. *Bucephala sp* o *Heteronetta atricapilla*; Andersson y Eriksson 1982), en aves índigo y viudas (Viduidae; Payne 2010) o cuculidos (Sorenson y Payne 2001, 2002). Incluso muchas especies de aves poseen comportamientos de nidificación complejos que resultan en múltiples beneficios biológicos para las especies actuantes (Fontaine y Martin 2006; Lima 2009; Parejo y Avilés 2010). Por otro lado, podemos estar frente a un sitio de nidificación, en donde se observa la múltiple ocurrencia de dinosaurios nidificando en la misma área (Faccio y Montaña 1994). Esta hipótesis es evidenciada en otras localidades de América del Sur, como en el Cretácico Tardío de Río Negro (Argentina), Bajo de

Santa Rosa (Salgado *et al.* 2007; Coria *et al.* 2010). Sin embargo, en FCDPV – 873 no se observan evidencias de comportamientos de crianza parasitaria o nidificación y/o crianza comunal, debido a que es más probable que los diferentes morfotipos oológicos pertenezcan a una misma especie de saurópodo (caso similar al presentado Grellet-Tinner y Fiorelli 2010; Grellet-Tinner *et al.* 2012 para el sitio de nidificación de Sanagasta, La Rioja, Argentina), ya que estas se encuentran en una misma agrupación oológica o “nidada”.

La presencia de embriones *in ovo* es la manera más certera de asignar taxonómicamente huevos y cáscaras fósiles (Grellet-Tinner y Chiappe 2004; Grellet-Tinner *et al.* 2006, 2011), sin embargo es difícil obtener evidencias diagnósticas de restos óseos de embriones de dinosaurios, siendo muy pocos los casos hasta ahora reportados (Norell *et al.* 1994, 2001; Chiappe *et al.* 1998; Schweitzer *et al.* 2002; Varricchio *et al.* 2002; Buffetaut *et al.* 2005; Reisz *et al.* 2005, 2010; Balanoff *et al.* 2008; Weishampel *et al.* 2008; Grellet-Tinner *et al.* 2011). Por eso se utilizan otros indicadores para la identificación huevo-productor, como se explica a comienzos del presente capítulo. Debido a esto, es posible generar una asociación directa entre determinadas estructuras morfológicas y comportamentales de anidación y reproducción, y morfologías de cáscaras y huevos con taxas naturales (Grellet-Tinner *et al.* 2006). Ninguno de los huevos y cáscaras fósiles descritas en esta tesis poseen restos de embriones *in ovo*, hecho no registrado hasta el momento para Uruguay, lo que dificulta la asociación directa de estos materiales oológicos con algún taxa en particular. Así, y en concordancia con Grellet-Tinner y Fiorelli (2010), la asociación taxonómica huevo-taxón parental se basa sólo en comparaciones con materiales similares combinados con materiales *in situ*.

La zonación microestructural, así como la condición de mono-capa y su ornamentación nodular en la superficie de la cáscara, en los materiales oológicos de los **morfotipos I y II**, permiten identificar dos oofamilias: Meglolithidae y Faveolithidae. Estas morfologías son comparables con huevos y cáscaras registrados en otras localidades de América del Sur (e.g. Manera de Bianco 1996; Casadío *et al.* 2002; Grellet-Tinner *et al.* 2004, 2006; Simón 2006; Salgado *et al.* 2007, 2009; Grellet-Tinner y Fiorelli 2010; Hechenleitner *et al.* 2016) y en los países asiáticos de China, Mongolia y Corea del Sur (e.g. Zhao y Ding 1976; Mikhailov *et al.* 1994; Huh y Zelenitsky 2002; Paik *et al.* 2004; Zhang 2010). Vale destacar que recientes hallazgos descartan a la condición mono-capa sumado a la presencia de cristales aciculares de

calcita como sinapomorfia en huevos de saurópodos, registrado y presente en clados de terópodos basales (Araujo *et al.* 2013). Sin embargo, estas micro-características, en conjunto a otras de índole comportamental (por ejemplo, la oviposición “en masa” registrada para huevos de dinosaurios saurópodos -Grellet-Tinner *et al.* 2012-, y presente en **FCDPV – 873**), indican un linaje parental dentro de los grandes saurisquios no terópodos, sugiriendo un linaje parental en dinosaurios saurópodos. Una búsqueda más detallada, así como las evidencias resultantes por los análisis cladísticos realizados aquí en esta tesis (Ver sección **Análisis Filogenético**), permiten identificar a todos estos materiales dentro del linaje Titanosauria, debido a que este clado saurópoda es el único presente hasta finales del Cretácico Tardío (Campaniano-Maastrichtiano); conjuntamente, las unidades portadoras de estos ejemplares oológicos se encuentran acotadas a este rango temporal (Fig. 23).

- Avetheropoda

El **Morfotipo III** lo integran las cáscaras del conjunto **FCDPV – 2887**. Estas se diferencian de los demás ejemplares de huevos y cáscaras fósiles teropodias, debido a que presentan pocas características morfológicas identificables que permitan ahondar con mayor detalle en su asignación taxonómica. Esto se debe a que presentan fuertes alteraciones diagenéticas (Fig. 11B y C), principalmente sobre la micro-morfología y la ultraestructura. Sin embargo, la presencia de dos capas estructurales, así como la ornamentación linearitubercular (*sensu* parataxonomía) en la superficie externa de la cáscara, posibilitan registrar a estos materiales como Avetheropoda no Maniraptora (de acuerdo con lo presentado por Araujo *et al.* 2013).

- Averostra - Maniraptora

En los especímenes **MM-13-1312**, **MGC-1148** y **MNHN-2688 (Morfotipo IV)**, bajo el MLP como en las micrografías, se observan dos capas estructurales, las cuales representan al menos dos zonas ultraestructurales. La capa 1 o capa mamilar en el sistema paratxonómico es la capa mas interna de la exosferita, la cual posee una forma relativamente cónica en contacto con la membrana testácea del huevo y esta representa cada unidad de cáscara, principalmente distinguible en esta clase de huevos. En la capa 2 o capa continua/escuamática por Mikhailov (1997), se caracteriza como un área histoestructural homogénea y en ella no se distinguen unidades de cáscaras.

MPAB-2208 (Morfortipo V) posee las mismas micro-características que los especímenes del **Morfortipo IV**, pero su morfología externa es algo diferente. Este ejemplar es un huevo prolato elipsoidal con tendencia a una forma esférica (comparado con los otros huevos teropodios estudiados), y tiene una ornamentación homogénea a lo largo de la superficie de la cáscara. Esta ornamentación recuerda a la ramotuberculada de la clasificación parataxonómica (arreglo de nodos como una red).

Los ejemplares **MLG-34 y MLG-35 (Morfortipo VI)** se distinguen de los demás materiales porque, por un lado, exhiben un área ultraestructural donde los cristales se arreglan de forma vertical y empaquetada, la capa 3. Esta capa es característica de cáscaras y huevos de terópodos avianos. Por otro lado, la capa 1 y 2 de estos ejemplares se observan bajo el MLP y en las micrografías. Estos especímenes poseen tres capas. Vale decir que no existe hasta el momento otro grupo de amniotas con esta zonación ultraestructural (más de una capa estructural), sinapomorfía exclusiva de terópodos derivados ([Chiappe y Vargas, 2003](#); [Grellet-Tinner, 2006](#); [Grellet-Tinner *et al.*, 2006](#); [Grellet-Tinner *et al.*, 2010](#)). Sin embargo, estudios recientes en huevos de megalosáuridos determinaron que la presencia de una única capa estructural sería un carácter compartido por terópodos basales no aveterópodos ([Araujo *et al.* 2013](#)). La ornamentación y contorno de los ejemplares estudiados aquí poseen características típicas de huevos terópodos basales, por lo que podríamos estar frente a huevos correspondientes a posibles especímenes que muestra características transicionales, entre terópodos no-avianos y avianos. Seguramente estos ejemplares corresponden a huevos de aveterópodos no avianos pero muy relacionados evolutivamente con la línea aviana (Maniraptora, [Gauthier, 1986](#)).

Muchos de los huevos completos estudiados aquí poseen un contorno elongado con dos polos simétricos y redondeados, excepto **MLG-35**. Este ejemplar tiene un polo menos redondeado, lo que lo hace el único huevo fósil estudiado con forma oval, carácter típicamente aviano (Fig. 17A). Esta característica se interpreta como resultado de la presencia de una pequeña cámara aérea (proto cámara o cámara aérea completamente desarrollada), estructura que se dispone en el polo más ancho y permite un mejor intercambio gaseoso entre el embrión y el exterior del huevo, especialmente durante el período de oviposición ([Norell *et al.* 1995](#); [Clark *et al.* 1999](#); [Grellet-Tinner *et al.* 2006](#)). Esta particularidad se encuentra ausente en huevos simétricos de crocodyliformes ([Iverson y Evert 1995](#); [Grellet-Tinner y Chiappe 2004](#)), ornitisquios

(Mikhailov 1990), sauropodos (Grellet-Tinner *et al.* 2004, 2006) y en terópodos no maniraptores (Grellet-Tinner *et al.* 2006).

La ornamentación linearituberculada presente en los huevos estudiados se caracteriza por crestas paralelas sub-horizontales, las cuales forman líneas longitudinales a lo largo del huevo. En los valles de estas crestas se disponen las aperturas de los canales porales y que en conjunto representan el sistema respiratorio del huevo. Este tipo de ornamentación facilita la circulación de aire a lo largo del huevo hacia el polo más ancho e indirectamente confirma la presencia de una cámara o proto-cámara aérea en este tipo de huevo (Sabath 1991). Por lo tanto, se sugiere la presencia de esta estructura aérea, o al menos una proto-cámara aérea, en todos los especímenes completos de huevos teropodios, debido a que presentan todas estas características. Todos los ejemplares presentan una alta concentración de canales porales en sus polos, en algunos casos formando una especie de halo. Esta condición sugiere la presencia de una proto-cámara aérea, como lo sugieren algunos autores (e.g. Grellet-Tinner *et al.* 2006).

Cuando se comparan estos materiales con huevos de terópodos, ciertamente identificables por evidencias directas y concretas (e.g. embrión *in ovo*, huevo y parental asociado), no se observan coincidencias. *T. formosus* (Varricchio *et al.* 2002) y *C. osmolskae* (Norell *et al.* 1994, 2001) difieren en la morfología y tamaño de sus dos capas estructurales de cáscara con los especímenes estudiados aquí, y además difieren de **MLG-34** y **MLG-35** debido a su condición de triple capa estructural. La condición prismática de **MM-13-1312**, **MGC-1148**, **MLG-34** y **MLG-35** se encuentra evidenciada también en troodontidos (Varricchio *et al.* 2002) y aves neognathas (Grellet-Tinner 2000; Grellet-Tinner y Chiappe 2004).

En Sudamérica, como se explicó anteriormente, es pobre el registro de huevos y cáscaras fósiles de terópodos, pero cabe destacar que los especímenes estudiados aquí poseen similitud en su macromorfología (tamaño, contorno, ornamentación y espesor de cáscara) con los huevos fósiles hallados en Brasil, de la Formación Uberaba (Cretácico Tardío). Estos autores definen a estos materiales a la oofamilia parataxonómica elongatoolithidae, aunque no esclarecen aspectos de su micromorfología. Por lo que, no se puede asegurar con certeza si los huevos fósiles de terópodos hallados en Uruguay corresponden a los mismos ootaxones que los hallados en Brasil (Kellner *et al.* 1998; Kellner y Campos 2000).

Los huevos del **morfotipo V** se encuentran más relacionados cercanamente al clado aviano que los demás especímenes, pero las macro- y micro-morfologías incluyen a todos los especímenes en el grupo *Averostra*.

- *Avialae*

Los ejemplares reunidos bajo el número de colección **FCDPV – 2886** fueron descritos en esta tesis e incluidos en el clado *Avialae*. En ellas se observan una serie de evidencias que permiten asociar dichas cáscaras a este rango taxonómico. En primer lugar, estos materiales presentan tres capas estructurales aprismáticas, condición diagnóstica que permite asociarlas a los terópodos avianos. Por otro lado, las mismas presentan una superficie ausente de ornamentación, lisa al tacto, característica presente en aves actuales (Schweitzer *et al.* 2002; Grellet-Tinner *et al.* 2006). Esta macro-morfología, en conjunto con la condición de triple capa, permite asignar a estos materiales dentro del clado *Paraves* (Serenó 1997). Este clado se encuentra conformado por varios subclados, pero principalmente por dos importantes grupos de terópodos avianos: *i*) *Deinonychosauria* y *ii*) *Avialae* (Gauthier 1986; Xu *et al.* 2002; Zhang *et al.* 2008). En el caso de *Deinonychosauria*, este grupo se encuentra representado por troodontidos y dromaeosáuridos en el registro paleo-oológico. Sus huevos se caracterizan, entre otros caracteres, por la condición triple-capa prismática en *Troodon formosus* (Varricchio *et al.* 2002; Grellet-Tinner *et al.* 2006) y doble-capa aprismática en *Deinonychus antirrhopus* (Grellet-Tinner y Makovicky 2006). Sin embargo, **FCDPV – 2886** se describe como triple-capa pero aprismática. Lo que permite determinar con mayor certeza a estos materiales al clado *Avialae*, siendo este el primer hallazgo de cáscaras de huevos estrictamente avianos para el Mesozoico de Uruguay. Por sus características generales y el rango temporal podemos sugerir que estos huevos pertenecían a *Enantiornithes*, ya que poseen características comparables con huevos descritos para este grupo de aves Cretácicas (Schweitzer *et al.* 2002; Grellet-Tinner *et al.* 2006; Fernández *et al.* 2013; Varricchio y Barta 2015; Varricchio *et al.* 2015).

El registro fósil mesozoico de aves es muy extenso en todo el mundo (Brocklehurst *et al.* 2012). Además, han habido importantes descubrimientos de huevos fósiles de aves incluyendo registros de *Gobipteryx* y posibles neognathos de Mongolia (Elzanowski 1981; Mikhailov 1991, 1997; Grellet-Tinner y Norell 2002; Varricchio y Barta 2015), *Ornithothoraces* de la Patagonia Argentina (Schweitzer *et al.* 2002; Grellet-

Tonner *et al.* 2006; Fernandez *et al.* 2013) y Brasil (Marsola *et al.* 2014), Enanthiornithes de China (Zhou y Zhang 2004) y terópodos avianos de España (López-Martínez y Vicens 2012). La pobre preservación de las cáscaras estudiadas, de sus estructuras silicificadas y de la ausencia de estructuras macromorfológicas debido a su condición fragmentaria, imposibilitan ahondar más en su rango taxonómico, y por ende, definir comparaciones con otros registros fósiles.

- *Palaeognathae, Tinamidae*

Se presenta en la tesis el primer hallazgo de un huevo fósil del Cenozoico, el ejemplar CPDS –S/N Este fue encontrado en la Fm. Dolores, Pleistoceno Tardío (Fig. 4). Este huevo fósil carece de ornamentación, posee canales de poros estrechos, independientes (algunos en forma de “Y”) y presenta un contorno alargado. En las micrografías y bajo el MLP, se observan tres capas estructurales bien delimitadas e identificables, por lo que le confiere su condición aprismática. A pesar de que la mayoría de las especies de aves actuales poseen una “fina capa cuticular” (Houde 1988), la cual cubre la superficie externa del huevo luego de la oviposición y durante las etapas temprana de la incubación (Deeming y Ferguson 1991), en este ejemplar no se ha podido identificar. Esto puede ser debido a que esta estructura es de composición enteramente orgánica, por lo que su potencial de fosilización es bajo, y para que esta se preserve debería haber estado bajo condiciones especiales. Estructuras “blandas” en huevos fósiles han sido registradas más de una vez en sedimentos cuya preservación lo permita (e.g. Zelenitsky *et al.* 2002; Grellet-Tinner 2005; Grellet-Tinner y Dike 2005). La capa 1 o mamilar, aunque se nota algo fragmentada, tiene aproximadamente un espesor de 209.5 μm ; la capa 2 o escumática tiene aproximadamente un espesor de 704 μm ; y la capa 3 o externa tiene un espesor aproximado de 176.6 μm . Esto implica que la capa 2 es mayor en tamaño que las restantes. Todas estas características permiten asignar a este ejemplar como un huevo fósil de ave. Especialmente, la condición aprismática de sus capas estructurales, poros en forma de “Y” y la presencia de una capa 2 de mayor tamaño a las restantes, resultan diagnósticas de huevos de aves palaeognatos (Grellet-Tinner y Dike 2005; Grellet-Tinner *et al.* 2006).

Teniendo en cuenta esta premisa sistemática, y la ubicación geográfica y estratigráfica del material, se sugiere la siguiente hipótesis: la especie ovipositora del huevo fósil en cuestión existe en la actualidad, ya que se entiende que la diversidad de

aves en el Pleistoceno Tardío no ha variado en gran medida hasta la actualidad en la región Neotropical del Río de la Plata. Los palaeognatos están representados en la actualidad por más de 50 especies, divididos en dos grupos -tinámúes y ratites-, por lo que se sugiere que el mismo corresponde a un huevo fósil de un tinámido, debido a su forma (tinámidos actuales-huevos elípticos), a las dimensiones que esta presenta (huevos de ratites son más grandes) y a que presenta un índice de elongación similar a huevos actuales de tinámidos (1.50 aprox.).

6.2. Análisis filogenéticos

En general, en análisis cladísticos de huevos y caracteres reproductivos se producen árboles menos robustos que aquellas filogenias resultantes de caracteres óseos. Esto se debe a que existen menos caracteres considerados en ejemplares de huevos fósiles que de los óseos (e.g. [Zelenitsky y Therrien 2008](#)). Muchos de los clados de árboles derivados de caracteres oológicos, se encuentran débilmente soportados; en algunos casos se observa el colapso de nodos, generando politomías, luego de haber generado el consenso por parsimonia ([Varricchio y Jackson 2004](#), [García *et al.* 2006](#), [Grellet-Tinner y Mackovicky 2006](#), [Zelenitsky y Therrien 2008](#)). Además, la relación de grupos hermanos (e.g. clado: *Deinonychus-Cittipatti osmolskae*; [Grellet-Tinner y Mackovicky 2006](#)) y politomías (e.g. terópodos basales con hadrosaurios y titanosaurios) en filogenias de huevos difiere obviamente del generado por caracteres óseos. Sin embargo, como se comentó anteriormente, los análisis filogenéticos sobre materiales oológicos permiten develar aspectos evolutivos y comportamentales de sus productores, y sobre todo como este componente biológico –el huevo– evoluciona en el clado amniota. Por esto, los estudios filogenéticos utilizando caracteres óseos, oológicos y reproductivos permiten obtener información, con mayor certeza, acerca de la evolución de clados fósiles y actuales.

Los constantes trabajos de recientes hallazgos de huevos fósiles con asociación directa a un taxón natural permiten descubrir e identificar características oológicas diagnósticas a un clado amniota particular. Debido a esto, se puede reconstruir, junto a los estudios en la morfología ósea, la línea evolutiva del clado amniota, y cómo en esta evoluciona el huevo. Es así que se diferencian caracteres oológicos ancestrales y derivados en un mismo clado. A modo de ejemplo, el clado Theropoda es caracterizado

por huevos de microestructura compleja, unidades de cáscaras originados a partir de un núcleo adyacente a la membrana testácea, y que de este crecen cristales de calcita de forma radial; formación de al menos dos capas estructurales (en Avetheropoda, [Araujo et al. 2013](#)); ornamentación linearitubercular o ramotubercular (según la parataxonomía oológica) y la ausencia de ornamentación en huevos de grupos típicamente avianos (e.g. [Chiappe y Vargas 2003](#)).

En este trabajo, se observan politomías y relaciones filogenéticas diferentes a las observadas en árboles de caracteres óseos, así como nodos con bajo soporte en árboles consenso de parsimonia. Sin embargo, se observan datos interesantes durante la evolución del huevo en Theropoda y con esto, las implicancias de los huevos fósiles uruguayos estudiados aquí.

El consenso estricto de los cuatro árboles más parsimoniosos fueron obtenidos a partir de un análisis filogenético por enumeración implícita con peso implícito ($K = 3000$), cuyo score es 26, y enraizado por *Podocnemis sp.* como grupo externo. En el árbol consenso resultante se observa una clara monofilia en el clado Theropoda, incluyendo a los ejemplares uruguayos del Cretácico Tardío. Esto corrobora la presencia de huevos de terópodos para el territorio uruguayo. Se verifica, basado en estudios morfológicos y filogenéticos, que estos especímenes corresponden a productores averostres o incluso maniraptores. Por otro lado, se observa un claro grupo monofilético de ootaxones y taxones avianos (*Numida meleagris*, Phoenicopteriformes, Enantiornithidae). Para los especímenes **MLG-34** y **MLG-35**, ejemplares asignados en el análisis morfológico a huevos de terópodos transicionales entre no avianos y avianos (Maniraptora), se colocan en la filogenia cercano a grupos avianos. Esto es debido a que estos especímenes poseen características compartidas entre ambos grupos. Estas evidencias soportan la hipótesis de que los restos oológicos son de gran importancia para dilucidar aspectos evolutivos del origen de las aves en la línea teropodiana y permiten posicionar a estos ejemplares dentro de esta línea evolutiva con rasgos importantes a estudiar (Fig. 24).

Comparando estos resultados con árboles de consenso basados en caracteres óseos (e.g. [Grellet-Tinner y Mackoviky 2006](#), [Brusatte et al. 2014](#)), se observa en primer término la clara monofilia de Maniraptora (Fig. 24). En ella se discriminan a los ejemplares de huevos fósiles uruguayos y apoyan las evidencias morfológicas a la asignación de estos materiales como huevos de Averostrá, e incluso Maniraptora. Por

otro lado, se distingue a las Aves como grupo monofilético, y como grupo hermano relacionado a *Troodon formosus*. Esta evidencia coincide con filogenias basadas en materiales óseos, convirtiendo a los troodontidos junto a los dromeosauridos (Deinonychosauria; *sensu Xu et al. 2002*), como grupos hermanos del clado Avialae. En segundo plano, figuran los especímenes **MLG-34** y **MLG-35** como grupo cercano filogenéticamente a los terópodos avianos. No se tiene certeza directa a que especie de terópodo pertenecen estos ejemplares, pero si es posible identificar que debido a sus características (morfologías mixtas entre terópodos no avianos y avianos, ver Descripción morfológica y sistemática) corresponden a especies transitorias en la línea aviana dentro de clado Maniraptora. Por otro lado, se observan politomías de nodos no resueltos dentro del mismo clado. Estos resultados son esperados debido al débil soporte que poseen los análisis cladísticos basados en caracteres oológicos (*Varricchio y Jackson 2004, García et al. 2006, Grellet-Tinner y Mackovicky 2006, Zelenitsky y Therrien 2008*). *Torvosaurus*, como terópodo basal es separado del resto de los ejemplares de Theropoda debido a que presentan muchas diferencias, principalmente debido a que los huevos de este taxón poseen una microestructura única, compuesta por una única capa estructural (*Araujo et al. 2013*). Por lo que se advierte que la condición doble-capa estructural en Theropoda, no es sinapomórfica, sino que representa una condición propia de Avetheropoda (Allosauroidea + Coelurosauroidea; *Paul 1988*), como por ejemplo en *Lourinhanosaurus* y maniraptoriformes (*Araujo et al. 2013*).

Cómo se había comentado anteriormente, resulta redundante y artificial utilizar un sistema de clasificación paralelo cuando corresponde considerar a los huevos como entidades biológicas, que responden al propio pool génico de cada especie, y por ende conteniendo información filogenética pudiendo ser testado y asignarlos a determinados amniotas productores.

6.3. Figuras

Referencias de figuras: uc – unidad de cáscara; si – cristales de sílice; no – núcleo orgánico; esf – esferulita; cp – canal porales; ap – apertura poral; lc – líneas de crecimientos; rc – recristalización; cac – carbonato de calcio; m – mamelones de ornamentación de cáscara; c1 – capa 1 o mamilar; c2 – capa 2 o escumática; c3 – capa 3 o externa; cs1 – “falsa cáscara” inferior; cs2 – “falsa cáscara” media; cs3 - “falsa cáscara” superior; cfl – cáscara faveoolithidae; cml – cáscara megalolithidae

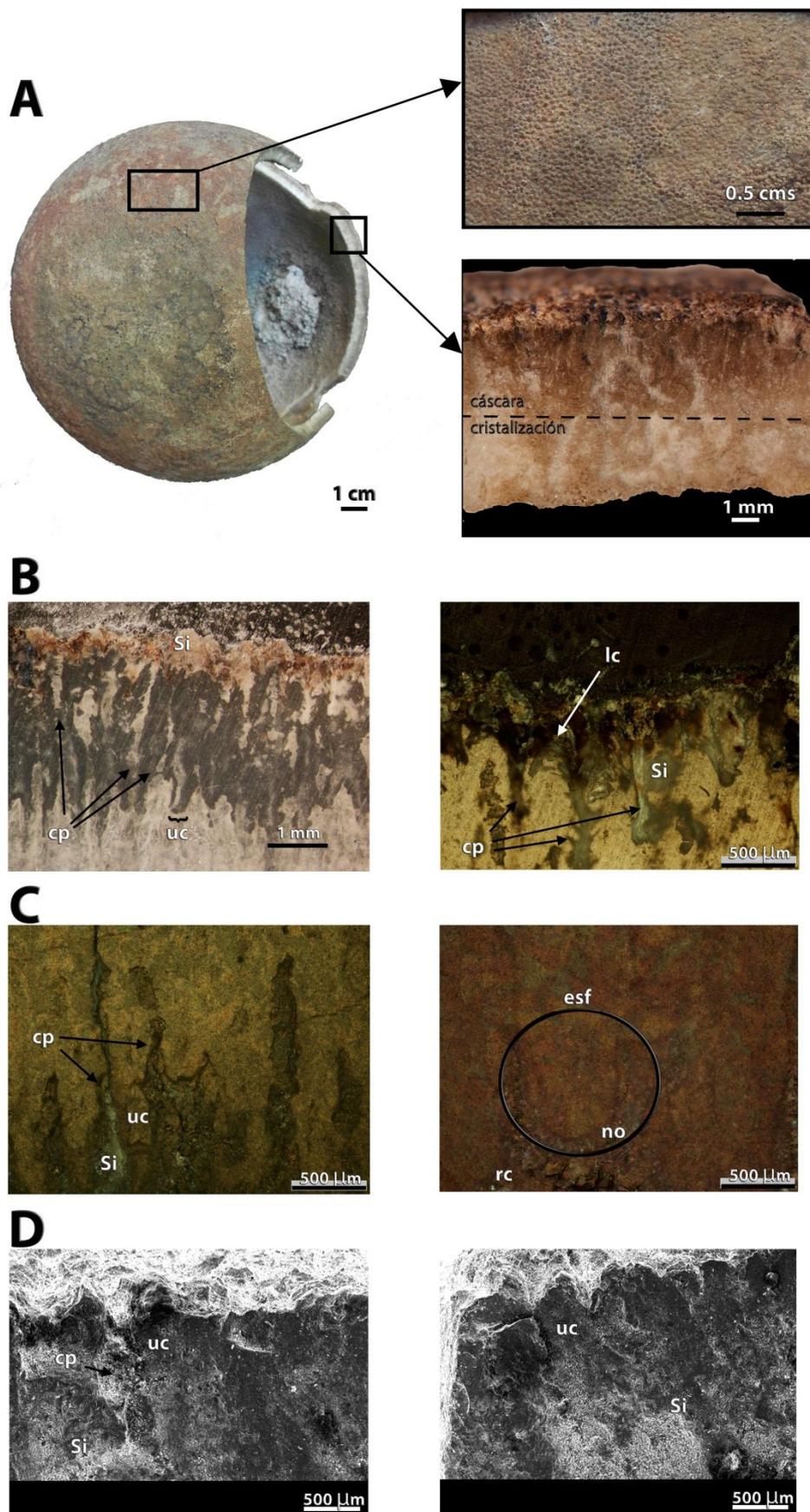


Fig. 6: Fotografías del huevo fósil MNHN DP 714 (A), láminas delgadas (B y C) y micrografías (D).

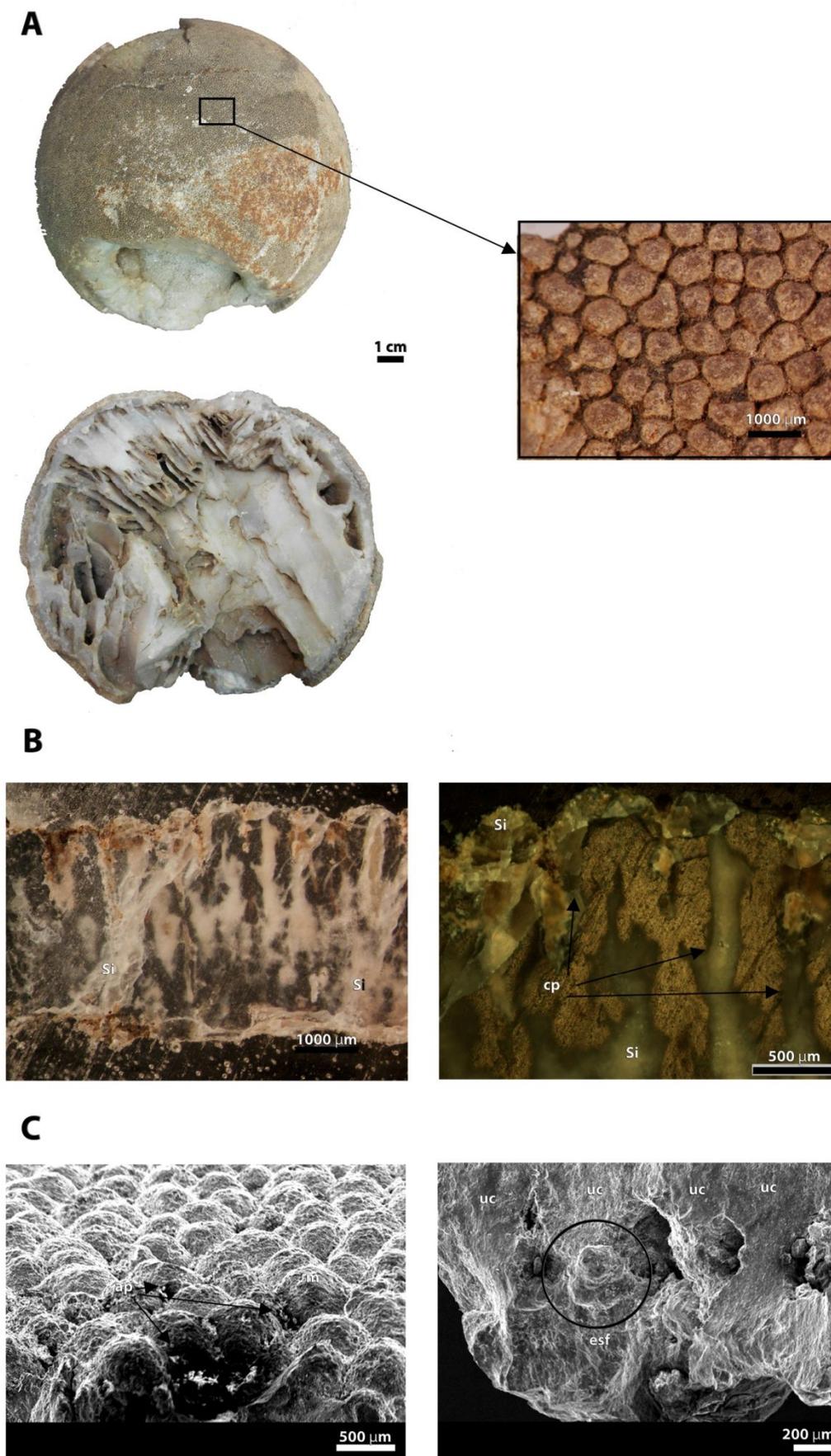


Fig. 7: Fotografías del huevo fósil MNHN DP 712 (A), láminas delgadas (B) y micrografías (C).

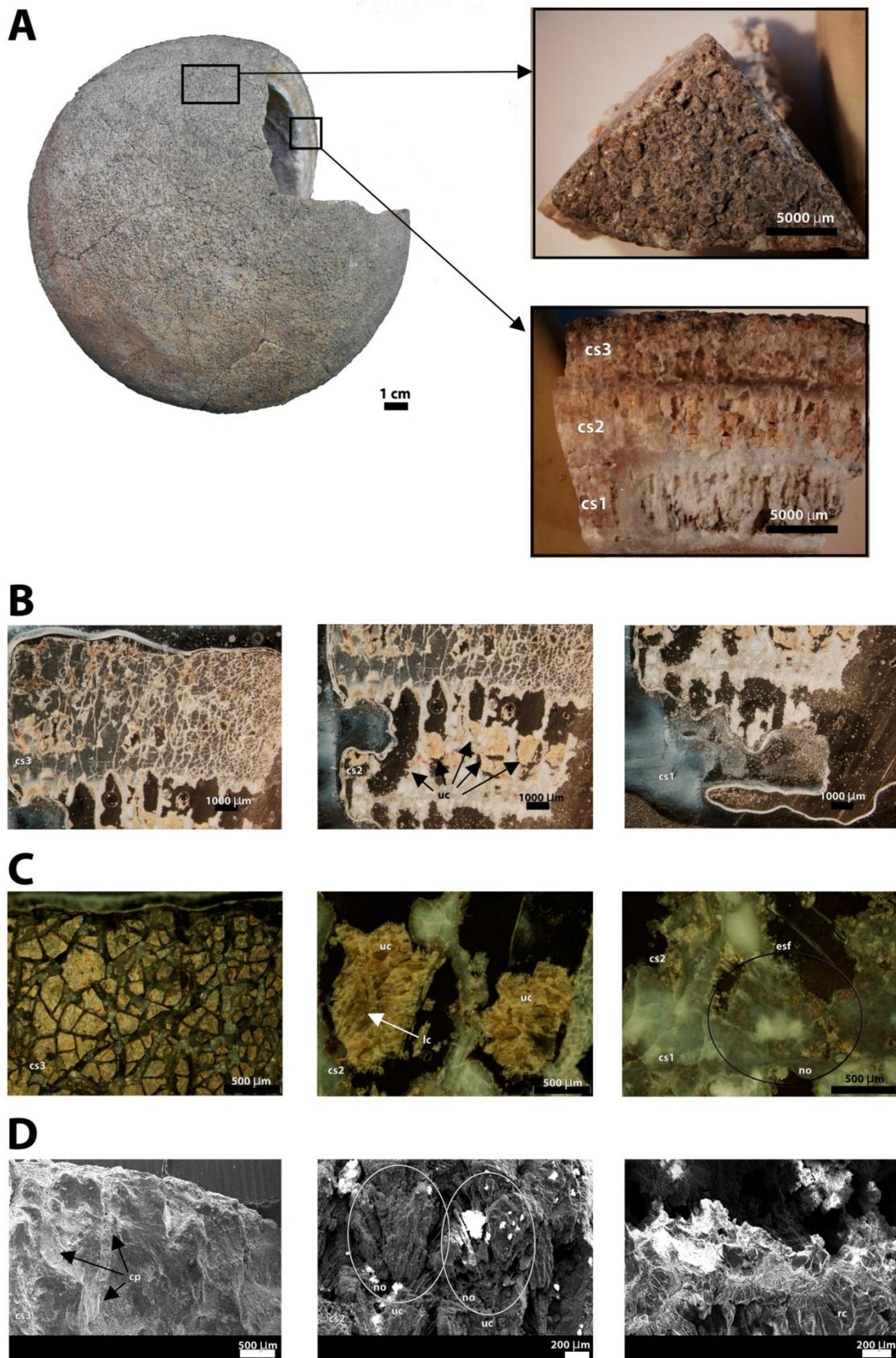
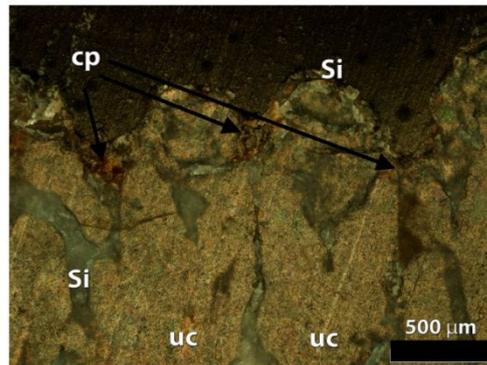
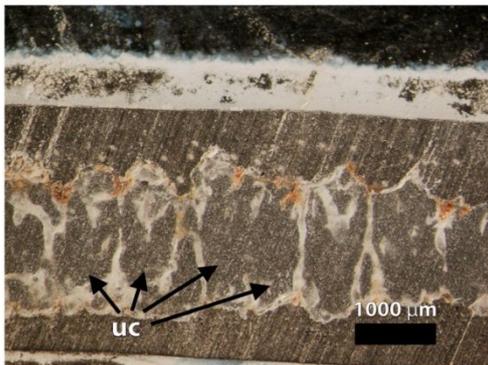


Fig. 8: Fotografías del huevo fósil MNHN DP 713 (A), láminas delgadas (B y C) y micrografías (C).



B



C

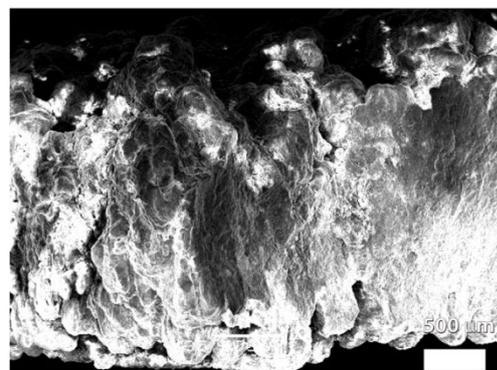
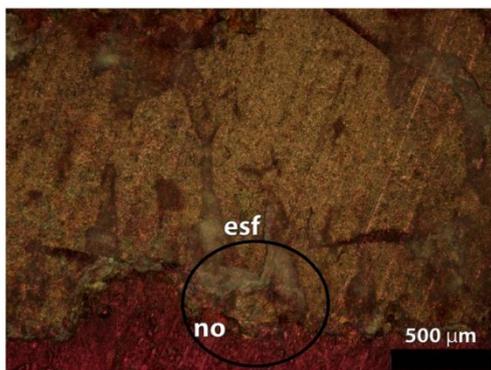


Fig. 9: Fotografías de cáscaras fósil FCDPV 2885 (A), láminas delgadas (B y C) y micrografía (C).

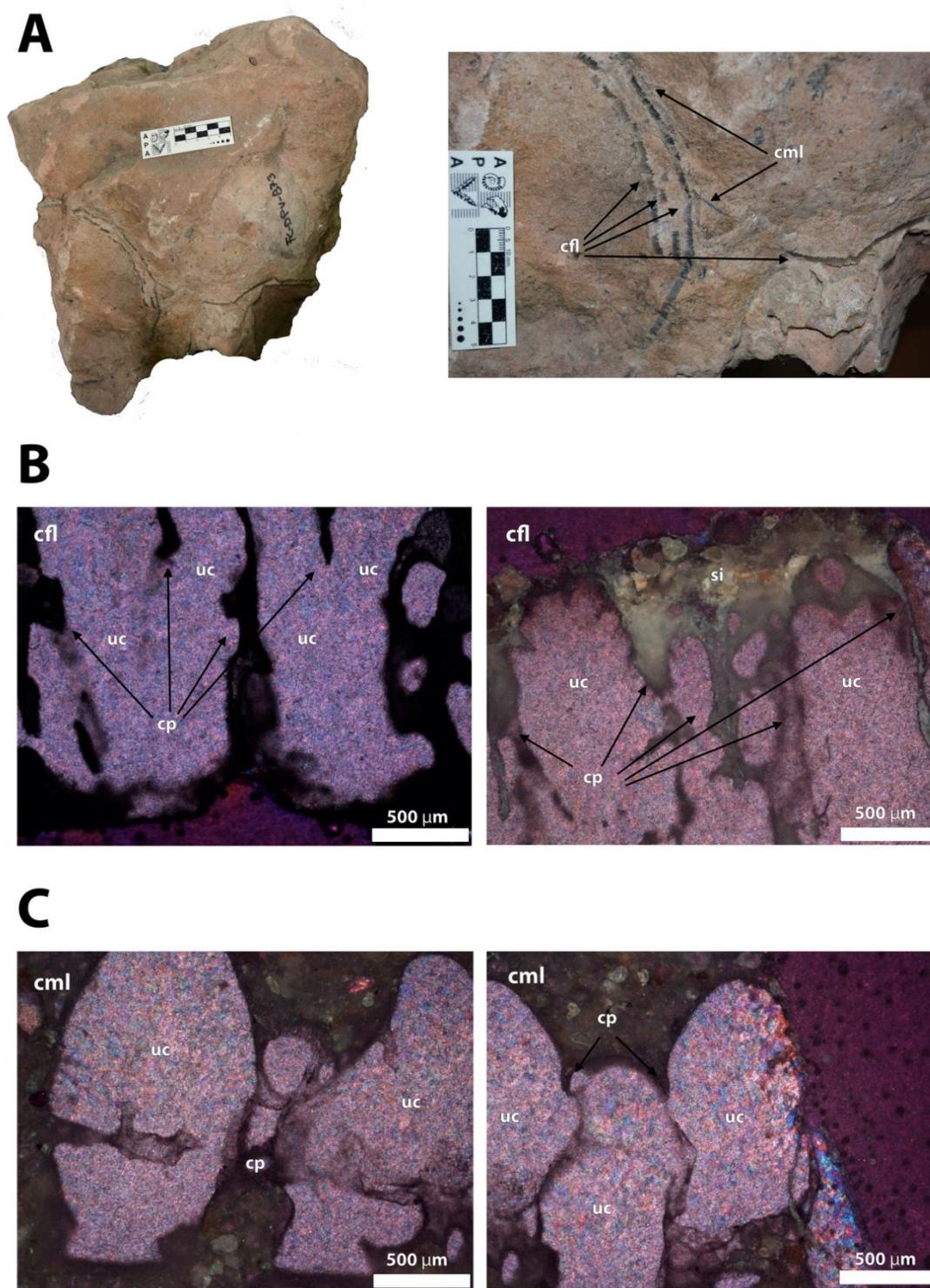


Fig. 10: Fotografías de FCDPV 873 (A) y láminas delgadas (B y C).

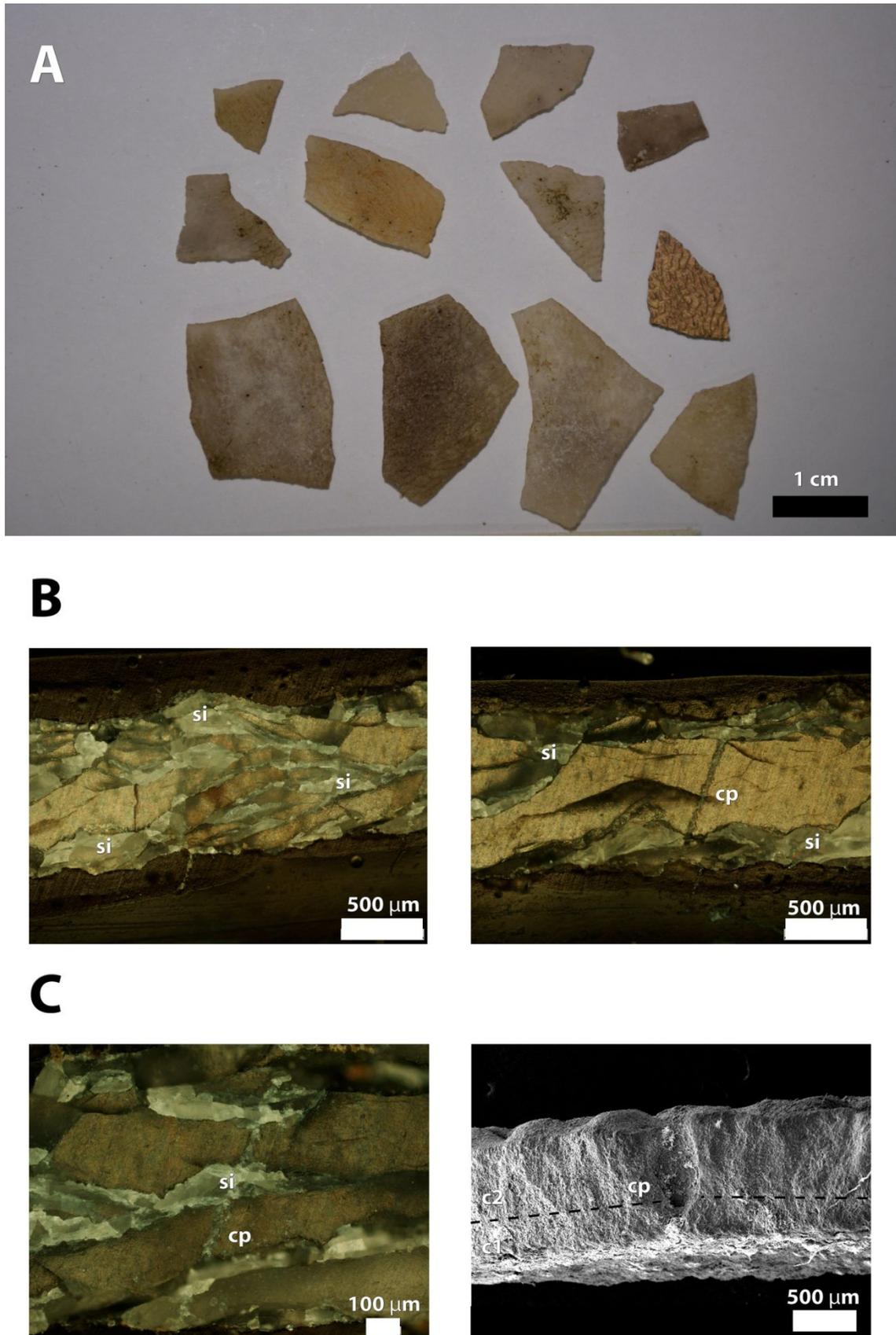


Fig. 11: Ftografías de cáscaras fósil de FCDPV 2886 (A), láminas delgadas (B y C) y micrografías (C).

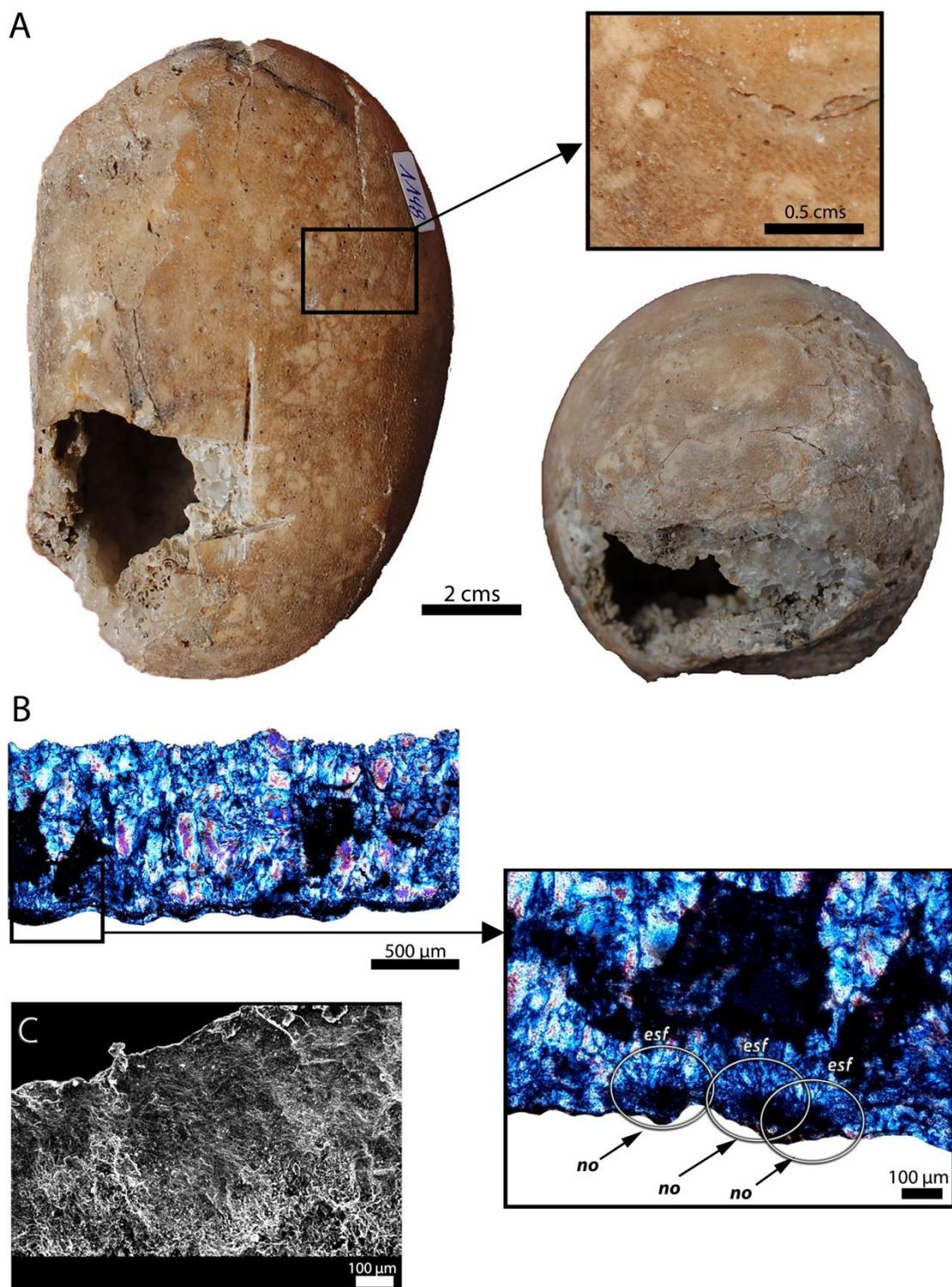


Fig. 12: Fotografías de huevo fósil MGC 1148 (A), láminas delgadas (B) y micrografía (C).

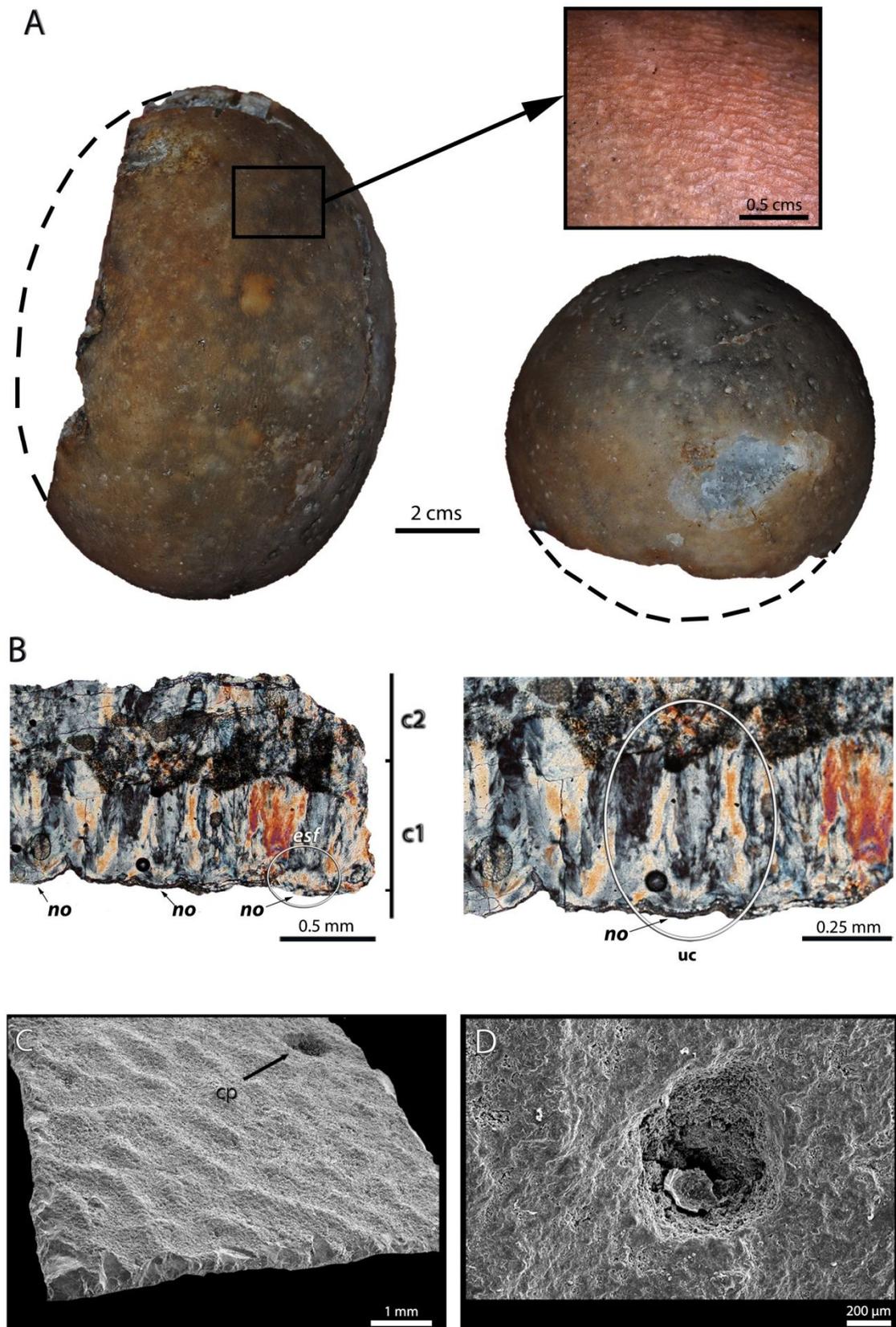


Fig. 13: Fotografías de huevo fósil MNHN 2688 (A), láminas delgadas (B) y micrografías (C y D).

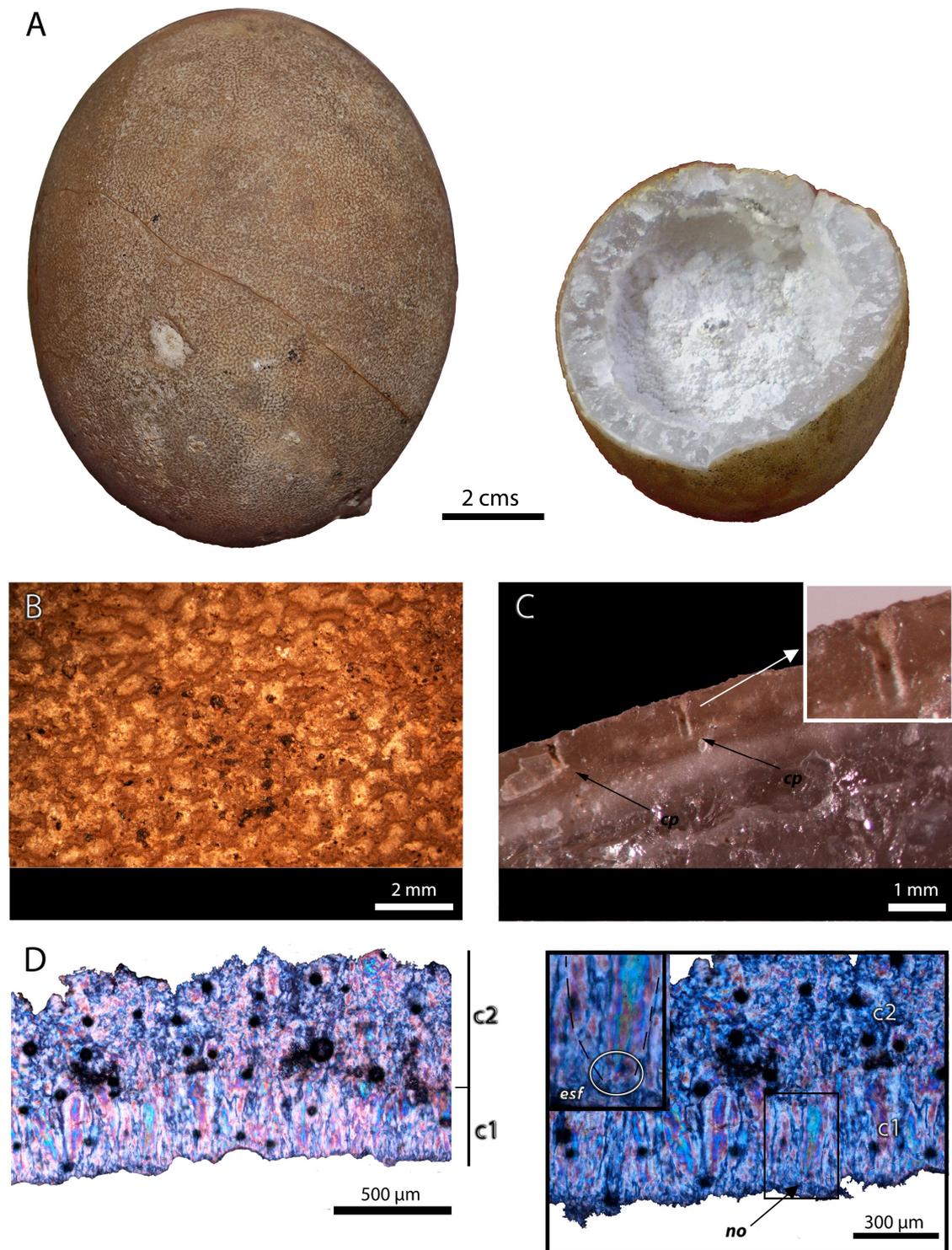


Fig. 14: Fotografías de huevo fósil MPAB 2208 (A, B y C) y láminas delgada (D).

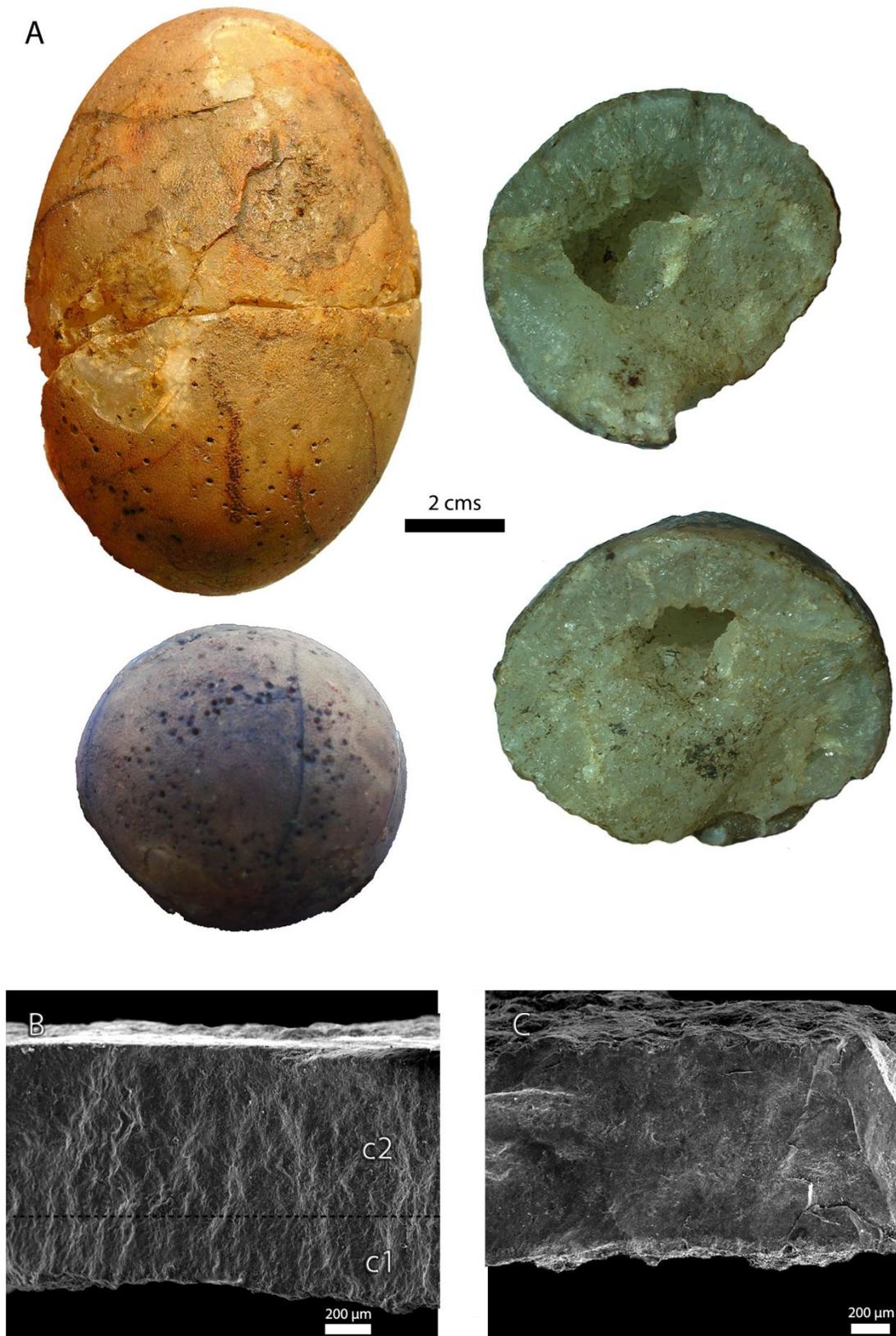


Fig. 15: Fotografía de huevo fósil MM 13 1312 (A) y micrografías (B y C).

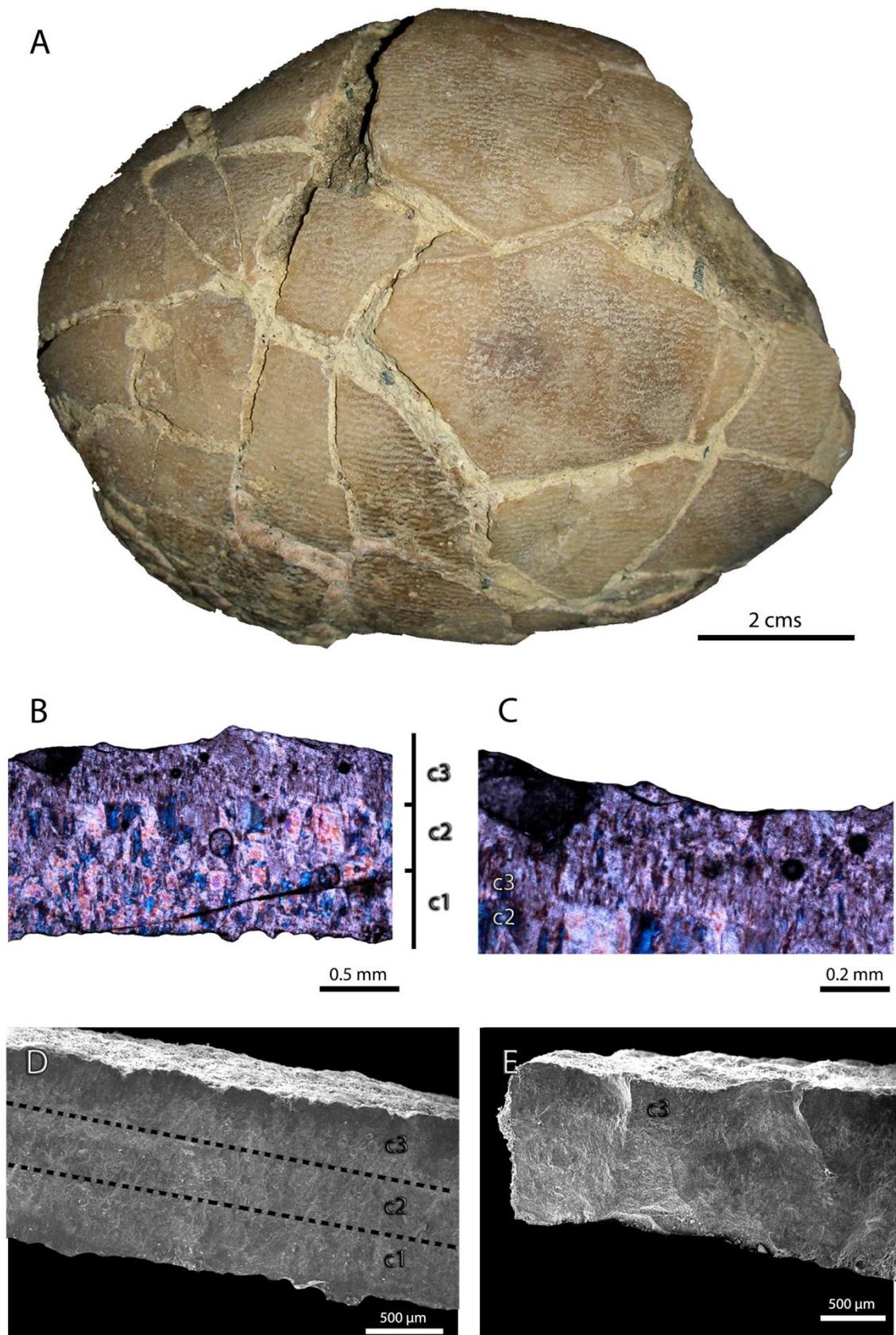


Fig. 16: Fotografía de huevo fósil MLG 34 (A), láminas delgadas (B y C) y micrografías (D y E).

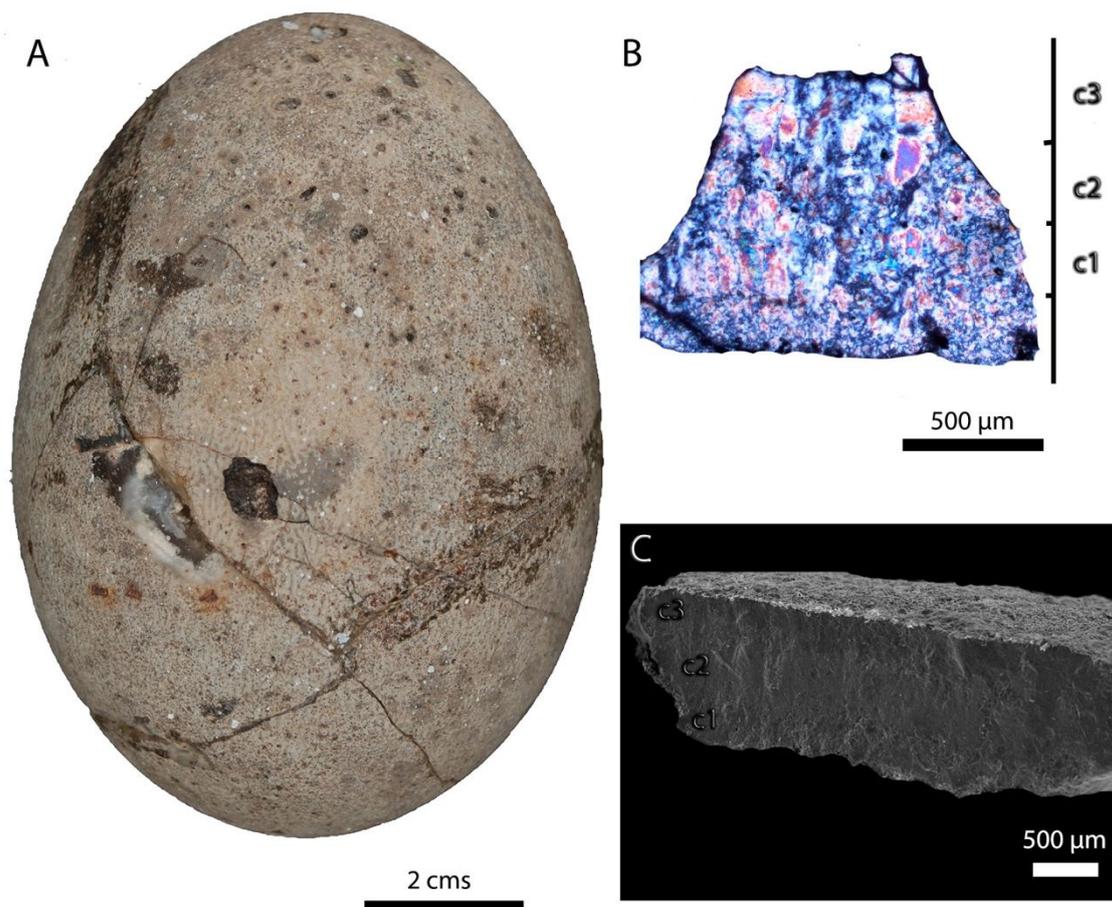


Fig. 17: Fotografía de huevo fósil MLG 35 (A), lámina delgada (B) y micrografía (C).

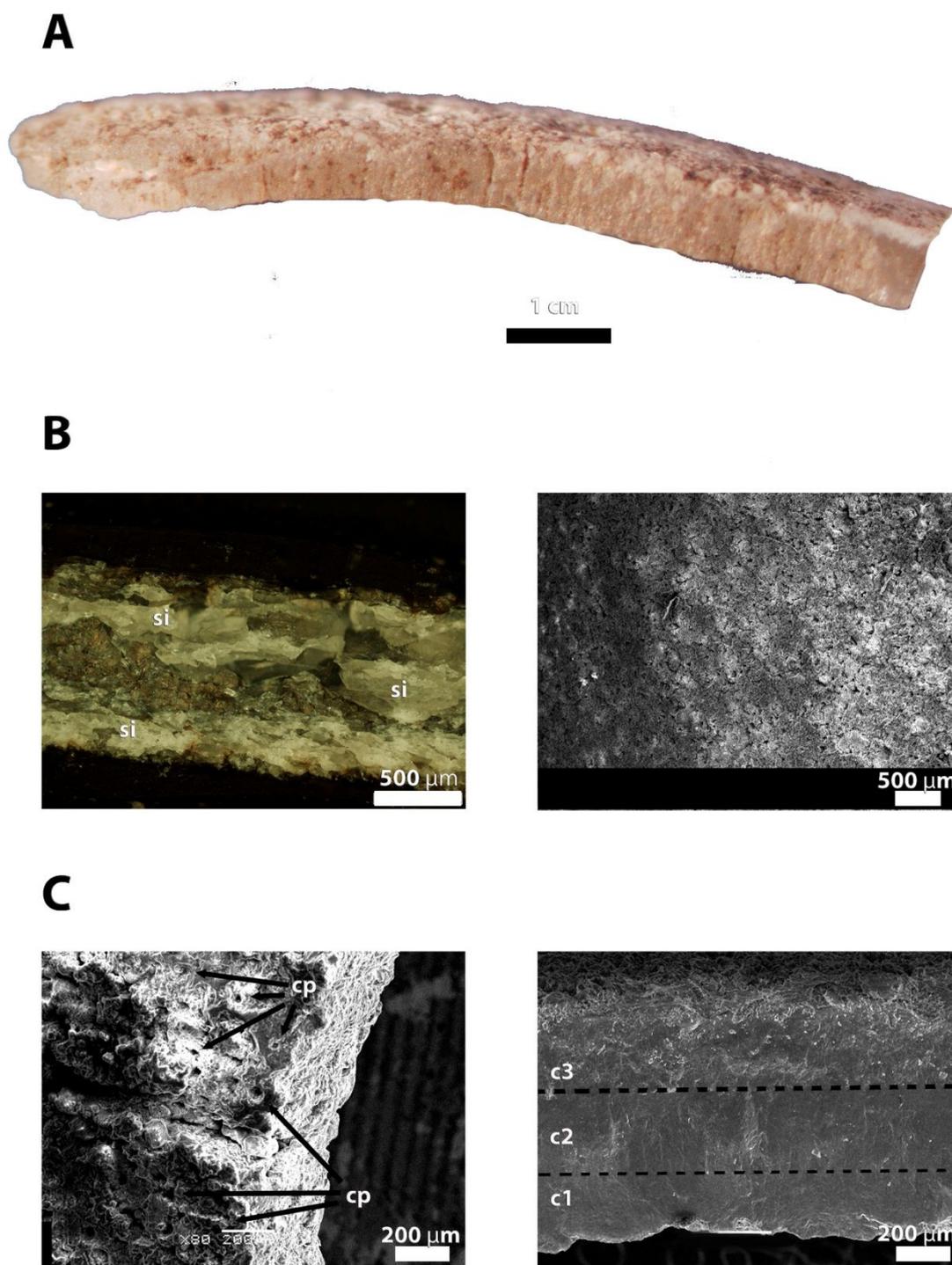


Fig. 18: Fotografía de cáscaras fósil de FCDPV 2887 (A), lámina delgada (B) y micrografías (B y C).



B

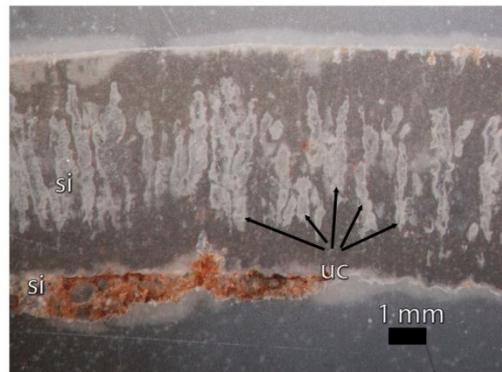
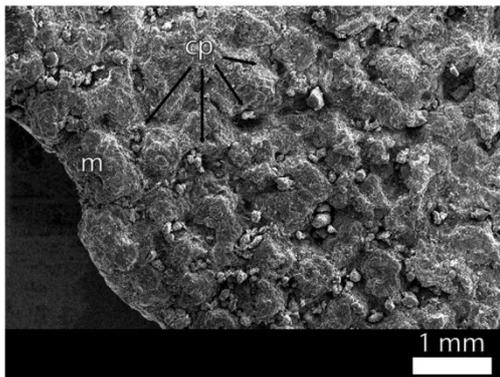


Fig. 19: Fotografía de cáscaras fósiles de FCDPV 2882 y 2888 (A), láminas delgada y micrografías (B y C).

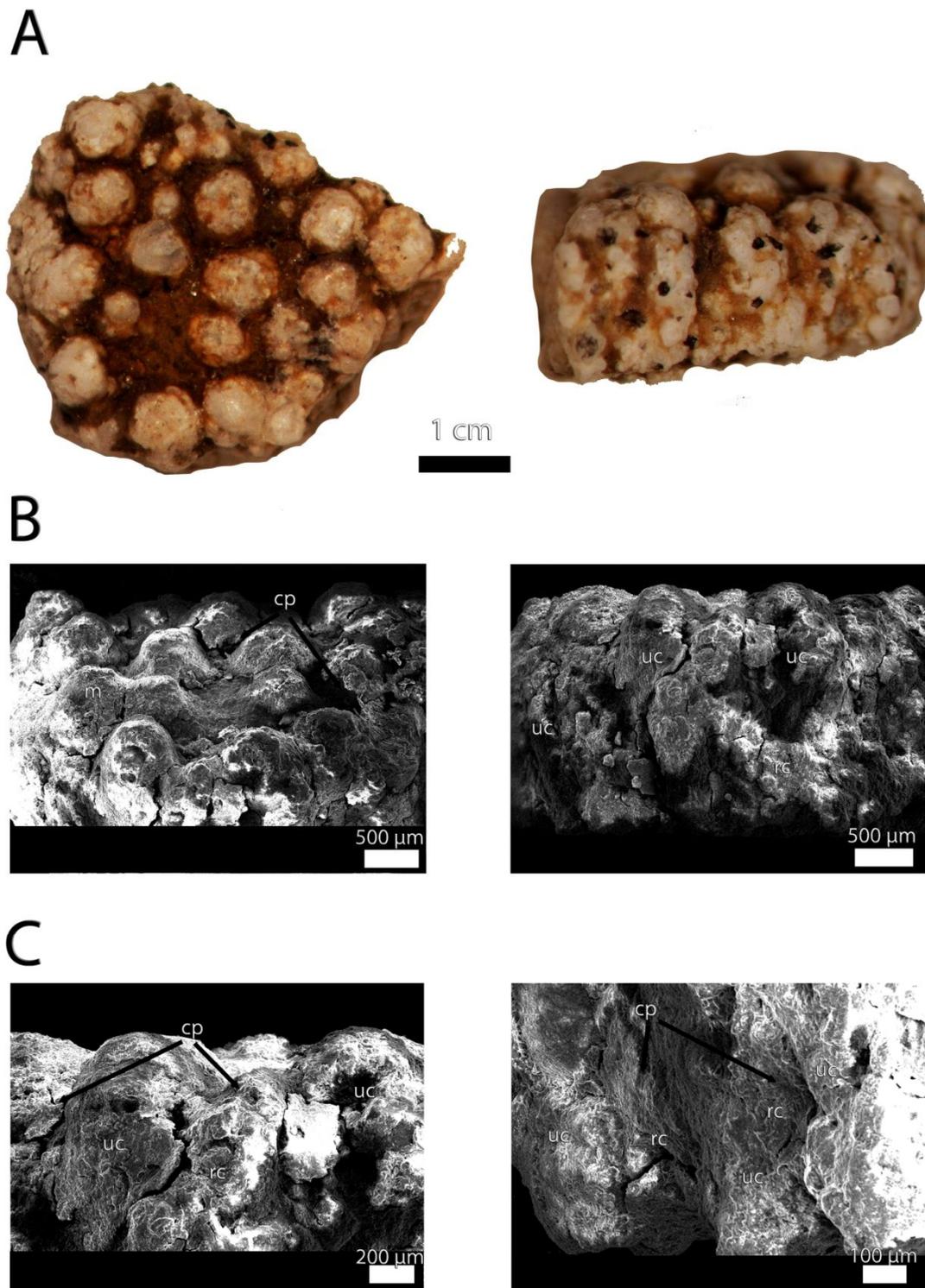


Fig. 20: Fotografía de cáscara fósil FCDPV 2883 (A) y micrografías (B y C).

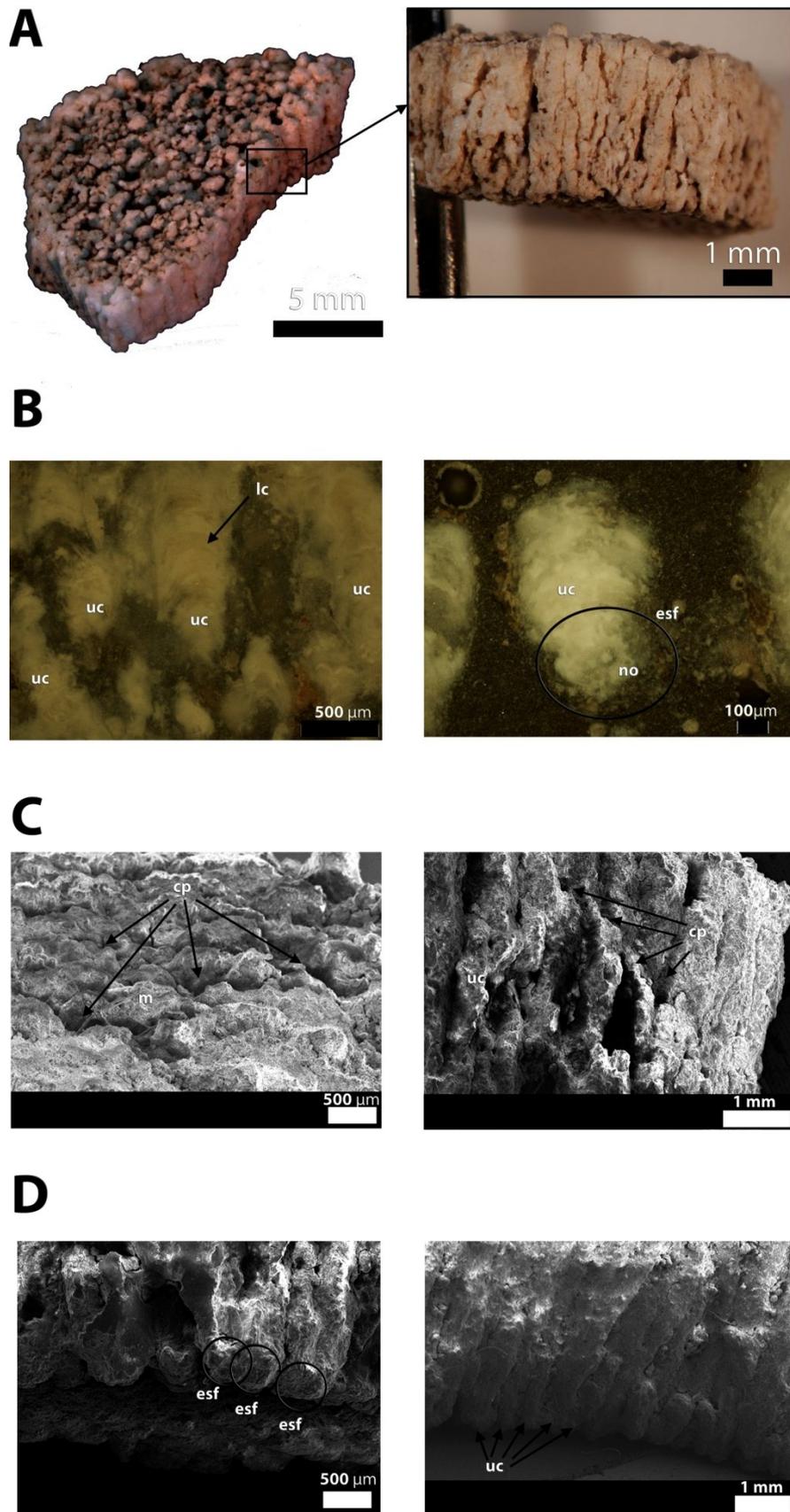


Fig. 21: Fotografía de cáscara fósil FCDPV 2884 (A), láminas delgadas (B) y micrografías (C y D).

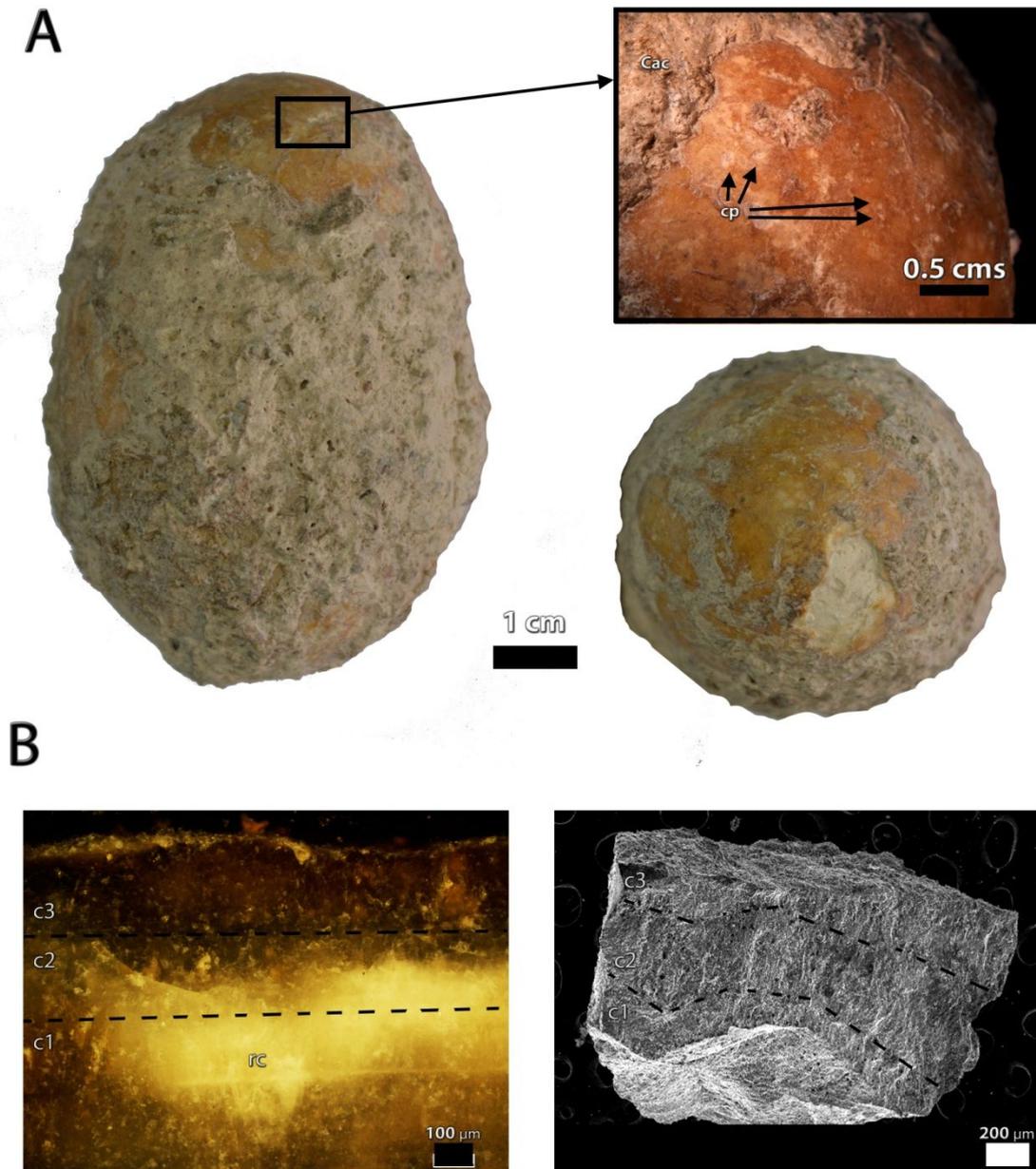


Fig. 22: Fotografía de huevo fósil CPDS – S/N (A), lámina delgada y micrografía (B).

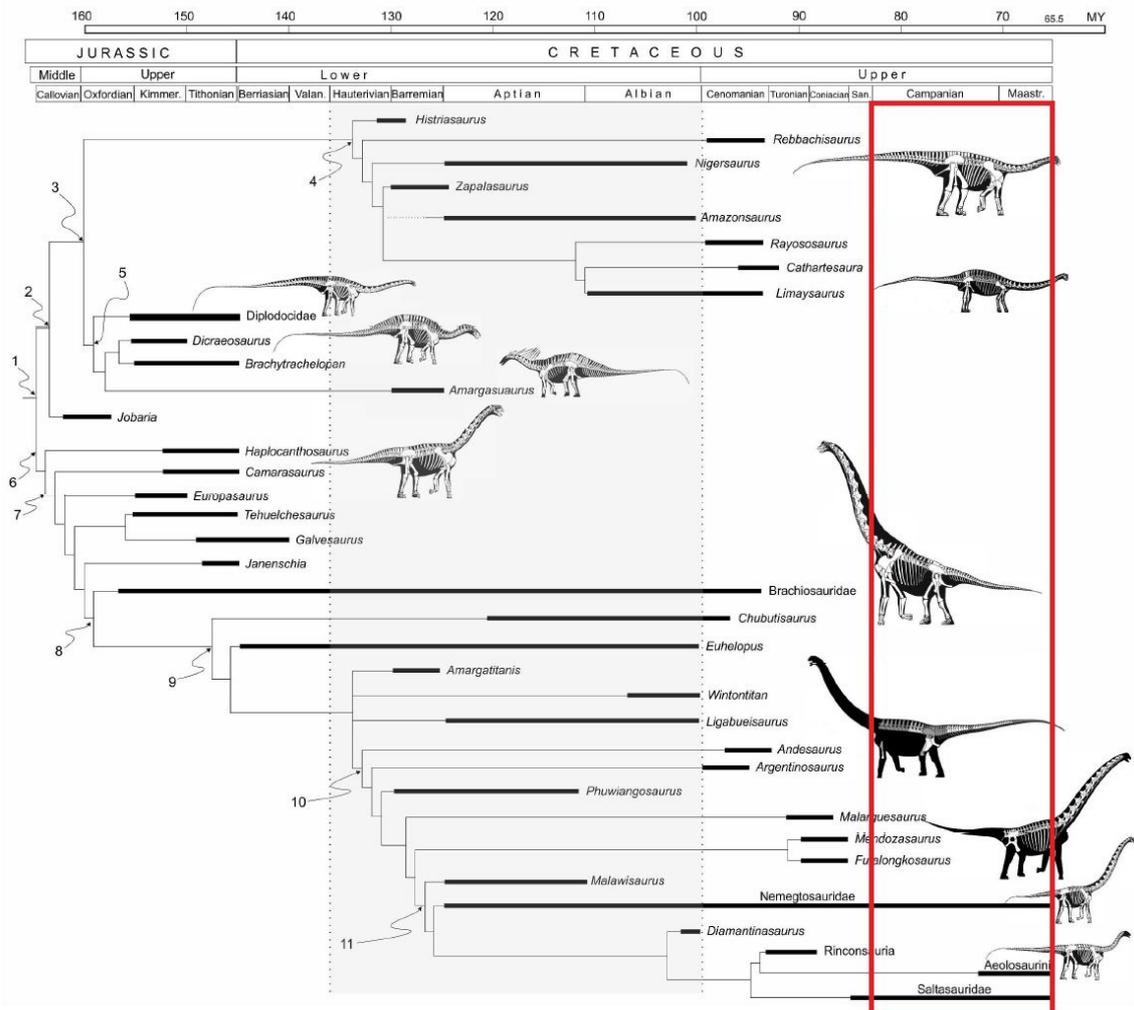


Fig. 23: Relaciones filogenéticas de Neosauropoda mostrando los posibles grupos parentales (rectángulo rojo) de los huevos fósiles de titanosaurias de Uruguay (tomado y modificado de [Fiorelli 2012](#)). 1: Neosauropoda. 2: Diplodoicoidea. 3: Diplodocimorpha. 4: Rebbachisauridae. 5: Flagelicaudata. 6: Macronaria. 7: Camarasauromorpha. 8: Titanosauriformes. 9: Somphospondyli. 10: Titanosauria. 11: Lithostrotia.

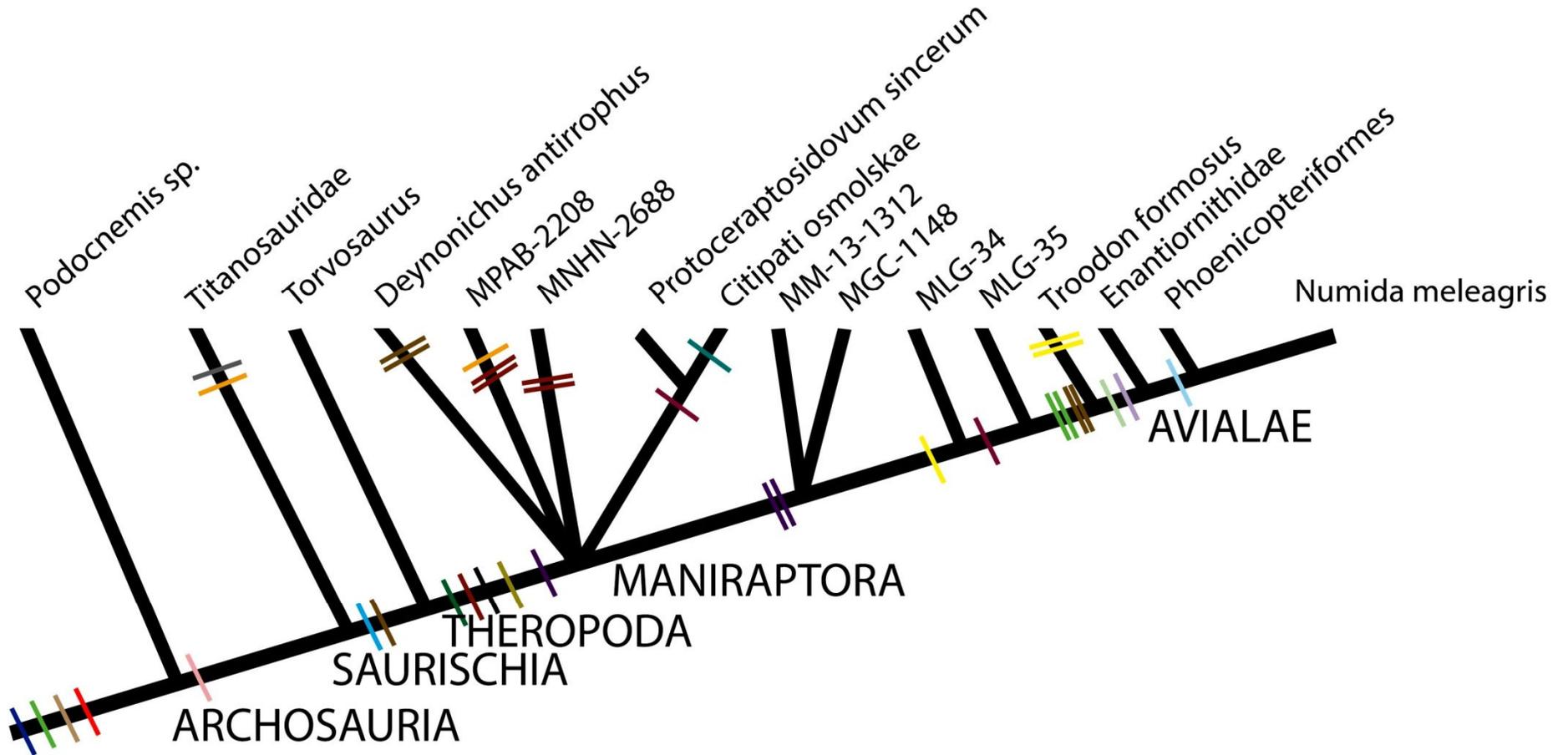


Fig. 24 (página anterior): Cladograma obtenido del análisis filogenético sobre huevos fósiles de terópodos de Uruguay, en comparación con otros materiales oológicos de la región y el mundo. a: huevo esférico. b: huevo elipsoidal. c: huevo ovoide. d: ornamentación nodular. e: ornamentación linearitubercular. f: ornamentación homogénea. g: cristales aciculares como bloques en micro-estructura de la cáscara. h: cristales aciculares en capa 1 perpendicular a cristales de capa 2. i: capa 3 o externa con cristales verticales. j: proto-célula aérea. k: canal de poro tubular. l: capa 1 mas ancha que capa 2. m: nido aéreo. n: nido bajo sustrato. o: arreglo en anillo de nido. p: arreglo circular de nido. q: arreglo en masa/aleatorio de huevos en nido. r: un oviducto funcional. s: dos capas aprismáticas. t: ornamentación superficial. e': ausencia de ornamentación linearitubercular. i': ausencia de capa 3 o externa con cristales verticales. j': ausencia de proto-célula aérea. s': dos a tres capas prismáticas. t': ausencia de ornamentación superficial. (Tomado y modificado de [Grellet-Tinner *et al.* 2006](#); [Zelenitzky y Therrien 2008](#)).

7. ESTADÍSTICA

7.1. La estadística como herramienta para la clasificación

- Análisis de correspondencia

El estudio resuelve que los primeros dos ejes son los que explican la mayor parte de la variabilidad de la muestra (casi el 80% de la misma) (Tabla 7).

Al eje I, que explica el 48.76% de la variabilidad total, aporta en sentido positivo *Titanosauria* (por parte de los taxones analizados), *Ornamentación nodular (On)*, *Ornamentación homogénea (Oh)*, *Cristales aciculares formando bloques estructurales de cáscaras (Ca)* (por parte de las variables); y en sentido negativo solo por las variables *Contorno (Cont)*, *Presencia de cámara aérea (P/Ca)* y *Patrón de nidificación (Nido)*. Al eje II, que explica el 21.55% de la variabilidad total, aporta en sentido positivo *Cittipati osmolskae*, *Protoceraptosidovum sincerum*, *Deynonichus antirroplus*, *MNHN-2688*, *MPAB-2208* (por parte de los taxones analizados), *Ornamentación linearitubercluar (Ol)*, *Cristales aciculares en capa 1 orientados a 90° con los cristales de la capa 2 (CayCo)*, *Forma del canal poral (Cp)* y *la Presencia de dos capas aprismáticas (2Ac)* (por parte de las variables); y en sentido negativo *Troodon formosus*, *Enantionithidae*, *Numida meleagris*, *Phoenicopteriforme* (por parte de los taxones analizados), *Presencia de capa 3 con arreglo vertical de sus cristales (C3)*, *Capa 1 mayor a capa 2 (L1^L2)*, *Comportamiento de incubación (Ci)*, *Número de oviductos funcionales (Of)*, *Presencia de 2 o 3 capas prismáticas (2o3Pc)* y *Ausencia de ornamentación superficial (Os)* (por parte de las variables) (Tabla 8). Este resultado es representado en el gráfico (Fig. 25), donde se relacionan ejes I y II, y se observa una gran diferenciación de los grupos preestablecidos.

Por otro lado, el Relay Plot resultante del análisis (Fig. 26) indica que hay una serie de variables que no aportarían mucho en la diferenciación de los diferentes materiales en estudio. Es así que, se seleccionan solo aquellas variables que aportan con altos valores y actúan en más especímenes, y se vuelve a correr el análisis (Tabla 9). La resolución de este nuevo estudio indica que al eje I, que explica el 40.62% de la variabilidad total, aporta en sentido positivo *Cittipati osmolskae*, *Protoceraptosidovum sincerum*, *Deynonichus antirroplus*, *MNHN-2688*, *MPAB-2208* (por parte de los

ootaxones), y *Presencia de cámara aérea* (por parte de las variables); y en sentido negativo *Torvosaurus*, *Enantiornithidae*, *Phoenicopteriformes*, *Numida meleagris*, *MGC-1148*, *MM-13-1312*, *MLG-34*, *MLG-35* (por parte de los taxones), *Comportamiento de incubación* y *Número de oviductos funcionales* (por parte de las variables). Al eje II, que explica el 22.82% de la variabilidad total, aporta en sentido positivo solo *Podocnemis sp.* por parte de los taxones analizados y *Forma del canal poral* por parte de las variables; y en sentido negativo solo por la variable *Cristales aciculares formando bloques estructurales de cáscaras* y *Titanosauria* por parte de los taxones analizados. El nuevo Relay Plot indica que las variables seleccionadas (*Comportamiento de incubación*, *Número de oviductos funcionales*, *Presencia de cámara aérea*, *Cristales aciculares formando bloques estructurales de cáscaras*, *Forma del canal poral*, *Contorno*, *Cristales aciculares en capa 1 orientados a 90° con los cristales de la capa 2* y *Patrón de nidificación*) aportan de muy buena manera en la variabilidad a gran parte de los huevos fósiles en estudio (Tabla 10). En la gráfica resultante del análisis (Fig. 27), la cual relaciona los primeros dos ejes, se observa una diferenciación de los grupos preestablecidos.

En el primer análisis (Fig. 25) se observan a los ejemplares uruguayos estudiados (huevos fósiles completos asignados al grupo *Averostra*) aglomerados dentro del conjunto de huevos fósiles de terópodos, y a su vez estos se separan de los grupos exclusivamente avianos (*Enantiornithidae*, *Phoenicopteriformes* y *Numida meleagris*) y del grupo externo seleccionado (*Titanosauria* y *Podocnemis sp.*). Este último se dispone alejado de los demás ejemplares estudiados. Este análisis sugiere la inclusión de los ejemplares fósiles uruguayos al clado Theropoda. En cuanto a los ejemplares *MLG-34* y *MLG-35* se observan muy cercanos al grupo de aves, corroborando así la relación evolutiva en la línea aviana que estos ejemplares uruguayos poseen dentro del clado Theropoda, sugerido también por las evidencias morfológicas.

En base al último análisis (Fig. 27) se destaca que todos los huevos fósiles, incluyendo a los exclusivamente avianos, son diferenciados y agrupados en un conjunto. Este conjunto fácilmente se puede explicar debido a la presencia de características típicamente teropodias (e.g. *Cristales aciculares formando bloques estructurales de cáscaras*, *Forma del canal poral*, *Contorno*, *Cristales aciculares en capa 1 orientados a 90° con los cristales de la capa 2*).

- Análisis de similaridad (Jaccard y Ochiai)

A partir del análisis de similaridad del modo Q, se obtuvieron dos dendrogramas en base a dos índices de similaridad (Jaccard y Ochiai) (Figs. 28 y 29).

El dendrograma resultante del análisis por índice de Jaccard fue realizado con un Bootstrap de 999, y posee un coeficiente de correlación cofenético alto (0.9559) (Fig. 28). En el mismo se observan agrupaciones por similaridad en base a las variables analizadas. Se destaca, en primer lugar, la separación de *Podocnemis* del resto de los ejemplares, con un índice de sustentación de 100 (los demás ootaxones son agrupados bajo un IS de 83). Esto es de esperarse, ya que este ejemplar corresponde a un huevo de testudino, grupo filogenéticamente lejano al resto del espacio muestral (huevos de dinosaurios). En segundo lugar, se observa un grupo altamente sustentado (IS 71) que agrupa a los huevos de terópodos, y los separa de *Titanosauria*. *Torvosaurus* se individualiza de los demás taxones teropodios (con un IS de 60). Esto es explicable debido a que este ejemplar corresponde a una especie de tetanuro no Avetheropoda, cuyas características permiten individualizarlo y colocarlo en una posición basal dentro del grupo Therópoda, no solamente por sus características osteológicas, sino también por las oológicas. El resto de la muestra de terópodos, inclusive a los ejemplares uruguayos, corresponde a terópodos derivados, algunos incluso relacionados cercanamente a las aves. Finalmente, se destaca la agrupación de los huevos avianos (*Enantionithidae*, *Phoenicopteriformes* y *Numida meleagris*) muy soportado (IS 77) dentro de un grupo más grande de huevos de terópodos. Esto apoya, a través de las características oológicas, la teoría de que las aves son dinosaurios terópodos derivados. En cuanto a los ejemplares uruguayos, se resuelve con un buen soporte (IS 55) la agrupación de *MLG-34* y *MLG-35*. Estos ejemplares se desprenden del resto de los especímenes uruguayos por poseer características compartidas con morfotipos avianos y no avianos. Sin embargo, este análisis no indica una proximidad directa con el grupo aviano, más que pertenecer a un grupo hermano, junto a *Troodon formosus*, *MM-13-1312* y *MGC-1148* (IS 43).

El dendrograma resultante del análisis por índice de Ochiai fue realizado con un Bootstrap de 999, y posee un coeficiente de correlación cofenético alto (0.9678) (Fig. 29). En este análisis se observa el mismo resultado al obtenido con el índice de Jaccard.

- Análisis de modelo de escalamiento no métrico (NMDS)

Complementariamente al análisis de similaridad, se realizó un análisis por modelo de escalamiento no métrico, utilizando los índices de Jaccard y Ochiai. Se centralizó en los resultados obtenidos en el segundo análisis realizado, luego de haber aumentado el número de dimensiones en el escalamiento (2D a 3D), y sabiendo que esto permitió disminuir el valor de Stress del modelo. Los diagramas de Sheppard indican una relación dispersa de puntos, aunque con unos valores de Stress buenos según Kruskal (1964) (0.05999 para Jaccard; 0.05688 para Ochiai) (Figs. 30 y 31). Las gráficas correspondientes para el análisis por medio de los índices de Jaccard y Ochiai, del modo Q, demuestran una clara diferenciación de los grupos preestablecidos, principalmente con el índice de Ochiai (Figs. 32 y 33).

Con respecto a estos resultados, se destaca la clara diferenciación de los grupos, permitiendo observar la relación cercana que poseen los ejemplares uruguayos con otros ejemplares de *terópodos*. A su vez, este grupo guarda una relación más cercana al grupo de *aves* que al *grupo externo*. Esta afirmación apoya la relación de las aves con grupos de *terópodos* extintos, y como fueron sus patrones evolutivos. Se aprecia la separación abrupta de *Podocnemis sp.* del resto del espacio muestral en el análisis por Jaccard, debido a su lejana relación filogenética con los dinosaurios. En este mismo análisis, se observa una cercana relación de los ejemplares *MLG-34* y *MLG-35* con aquellos ejemplares avianos, como se verifica en observaciones morfológicas, análisis sistemáticos y otros análisis estadísticos.

- Análisis de componentes principales (ACP)

En primer lugar, el Jolie Cut Off y el diagrama de broken stick indican que el CP 1, que explica el 49.85% de la variabilidad total, aporta en sentido positivo *Titanosauria* y *Torvosaurus*, y en sentido negativo *Eneantiornithidae*, *Phoenicopteriforme* y *Numida meleagris*. El CP 2, que explica el 25.01% de la variabilidad total, aporta en sentido positivo *Cittipati osmolskae*, *Troodon formosus*, *MNHN-2688*, *MGC-1148*, *MM-13-1312*, y en sentido negativo solo *Podocnemis sp.* El CP3, que explica el 16.38% de la variabilidad total, aporta en sentido positivo *MLG-34* y *MLG-35* (Fig. 34). En el gráfico de la figura 35, donde se relacionan el componente 1 con el componente 2, se observa un claro diferenciamiento de los tres grupos predefinidos [*Terópodos no avianos*

(incluye a los ejemplares uruguayos); *Aves*; *Grupo externo*]. En el diagrama de valores de coeficientes “PCA loadings” se observa que el mayor aporte a la explicación de los datos los dan las variables *Capa 1* (0,8683) y *Capa 2* (0,8389) para el CP1, y las variables *Longitud* (0.5094) y *Capa 2* (0.504) (Fig. 36).

En segundo lugar, para tener un mejor ordenamiento de los datos, se transformaron los datos originales a logaritmo neperiano (Tabla 11). Se corrió nuevamente el análisis, y el mismo resultó en que los CP 1, CP 2 y CP3 siguen explicando toda la variabilidad de la muestra (más del 92% de la misma), observado en el Jolie Cut Off y el diagrama del brocken stick (Fig. 37). El CP 1, que explica el 46.42% de la variabilidad total, aporta en sentido positivo *Titanosauria* y *Torvosaurus*, y en sentido negativo *Deynonichus antirrophus*, *Enantionithidae*, *Phoenicopteriforme* y *Numida meleagris*. El CP 2, que explica el 29.88% de la variabilidad total, aporta en sentido positivo *Cittipati osmolskae*, *Troodon formosus*, *Protoceratopsidovum sincerum*, *MNHN-2688*, *MPAB-2208*, *MGC-1148* y *MM-13-1312* y en sentido negativo *Podocnemis sp.* El CP 3, que explica el 15.96% de la variabilidad total, aporta en sentido positivo *MLG-34* y *MLG-35*. En el gráfico, donde se relacionan el componente 1 con el componente 2, se observa una separación de los datos en cuestión, diferenciando así a cada uno de los grupos preestabilizados, al igual que el análisis anterior. La diferencia radica en que en este nuevo análisis, los grupos resultantes se ven más distanciados entre sí. Sin embargo, en ambos estudios ACP se visualiza la inclusión de los ejemplares uruguayos estudiados al grupo de huevos de terópodos, verificando así una vez más su correcta asignación por otros métodos, y sin la necesidad de generar un sistema de clasificación paralelo –parataxonómico– (Fig. 38). En el diagrama de valores de correlación de “PCA loadings” se observa que el mayor aporte a la explicación de los datos los dan, esta vez, las variables *Número de capas sub-horizontales* (0,8601) y *Capa 2* (0.8543) para el CP1; y las variables *Longitud* (0.8226) y *Capa 2* (0.7145) para el CP 2. En el diagrama de correlaciones de “PCA loadings” se observa la correlación de cada variables a los ejes (Fig. 39).

Basándonos principalmente en el segundo análisis, podemos diferenciar con fiabilidad la separación de tres grupos; i) *Terópodos no avianos*; ii) *Aves*; iii) *Grupo externo*. Se denota la inclusión de los ejemplares uruguayos en el grupo de terópodos, definidos principalmente por su forma y tamaño, así como por sus capas estructurales sub-horizontales. Por otro lado, se observa la alejada posición de *Torvosaurus* dentro de este mismo grupo. Como se mencionó anteriormente, esto se debe a que dicho taxón

corresponde a un tetanuro basal con características micro-morfológicas ancestrales (capa estructural única en su cáscara), caracter plesiomórfico para Theropoda (Araujo *et al.* 2013). Otro punto a destacar, es que el análisis resulta en un *grupo externo* disperso, como lo comprueba la misma gráfica. Esto es de esperar debido a que el grupo lo componen huevos de grupos de amniotas filogenéticamente no emparentados directamente (Testudinata y Sauropoda).

- Análisis discriminante

En este análisis se observa y verifica la hipótesis pre-establecida por evidencias morfológicas y filogenética en esta tesis y en otros trabajos previos, en donde separa certeramente los diferentes grupos (*Terópodos no avianos*, *Aves* y *Grupo externo*) (Fig. 40).

7.2. Estadística tafonómica

La matriz diseñada a partir de los datos obtenidos durante el análisis de SEM-EDX fueron sometidos a un análisis de componentes principales (ACP). Para gran parte de las muestras estudiadas, ya sean cáscaras fósiles como muestras sedimentarias de diferentes localidades, fueron encontrados diferentes proporciones de C, Si, Ca, Na, Mg, Mn, Ti, Al, Fe, O, P, S, Cl, K y Cr (Tabla 6). El ACP resultó de la elección de la matriz de varianza-covarianza, debido a que los datos analizados presentan la misma unidad del porcentaje de peso atómico de cada elemento presente en la muestra analizada. El Jolie Cut Off y el diagrama de broken stick indican que el CP 1, que explica el 57.89% de la variabilidad total, aporta en sentido positivo *FCDPV2883#1*, *FCDPV2883#3*, *Qss#1*, *Qss#2* y *Qss#3*, y en sentido negativo *FCDPV2884#1*, *FCDPV2884#3*, *FCDPV2888#1*, *FCDPV2888#2*, *FCDPV2888#3*, *FCDPV2882#3*, *FCDPV2885#1*, *FCDPV2885#3*, *FCDPV2886#2*, *FCDPV2886#3*, *Qpc#3*, *Qtf#2* y *Mps#1*. El CP 2, que explica el 26.19% de la variabilidad total, aporta en sentido positivo *FCDPV2883#2*, *FCDPV2884#2* y *FCDPV2886#1*, y en sentido negativo *FCDPV2885#2*, *Qpc#1*, *Qpc#2*, *Qtf#1*, *Qtf#3*, *Mps#2* y *Mps#3*. El CP3, que explica el 12.51% de la variabilidad total, aporta en sentido positivo *FCDPV2882#1* y *FCDPV2882#2* (Fig. 41). En el gráfico de la figura 42, donde se relacionan el componente 1 con el componente 2, se

observa un claro diferenciamiento de aquellos materiales en donde fueron alterados diagenéticamente principalmente por minerales de carbonato y silicatos. En el diagrama de valores de coeficientes “PCA loadings” se observa que el mayor aporte a la explicación de los datos los dan las variables *Si* (0,9951), *Mg* (0,7893) y *Ca* (0,6774) para el CP1, y las variables *C* (0,8767), *O* (0,8226) y *Cl* (0,6524) para el CP2. En el diagrama de correlaciones de “PCA loadings” se observa la correlación de cada variable a los ejes (Fig. 43).

De este análisis estadístico se desprende una serie de resultados tafonómicos que permiten discernir diferentes aspectos de la historia diagenética de los materiales estudiados, los cuáles se explicarán con mayor detalle en la sección Tafonomía, Paleobiología y Estratigrafía.

7.3. Tablas y figuras

Tabla 7: Esquema representativo de la variabilidad de la muestra (en porcentaje) por cada eje, en el Análisis de Correspondencia.

Axis	Eigenvalue	% del total
1	0,462093	48,768
2	0,204246	21,555
3	0,0723122	7,6316
4	0,0646154	6,8193
5	0,0474479	5,0075
6	0,0300692	3,1734
7	0,0231645	2,4447
8	0,0156567	1,6524
9	0,0144221	1,5221
10	0,00877925	0,92653
11	0,00334953	0,3535
12	0,00085532	0,090267
13	0,00052546	0,055455
14	1,30E-18	1,38E-16
15	0	0

Tabla 8: Esquema en donde se diferencia el porcentaje explicable de la variabilidad total en cada eje. En amarillo se resaltan los valores que explican la mayor variabilidad de cada variable.

	Axis 1	Axis 2	Axis 3
Podocnemis_sp.	-0,22722	0,44374	0,53082
Titanosauria	4,271	-0,35733	-0,098453
Torvosaurus	0,01324	0,20447	-0,30898
Citipati_osmolskae	-0,11845	0,61342	0,097088
Troodon_formosus	-0,19632	-0,20087	-0,015735
Protoceratopsidovum_sincerum	-0,12737	0,56765	0,078457
Deynonichus_antirrophus	-0,080556	0,48059	0,31323
Enantiornithidae	-0,17009	-0,44357	0,0036398
Phoenicopteriformes	-0,18682	-0,6334	0,2766
Numida_meleagris	-0,18682	-0,6334	0,2766
MNHN-2688_	-0,065175	0,58895	0,21732
MPAB-2208_	0,46381	0,5897	0,32238
MGC-1148_	-0,13351	0,091551	-0,36979
MM-13-1312_	-0,13351	0,091551	-0,36979
MLG-34_	-0,15714	-0,098871	-0,3761
MLG-35_	-0,16474	-0,082027	-0,33773
Cont	-0,16478	0,040625	0,014488
On	6,283	-0,79067	-0,36612
OI	-0,069116	0,63096	-0,43267
Oh	3,2662	0,26929	0,31853
Ca	0,29692	0,11482	-0,072207
CayCo	-0,14221	0,15851	0,033234
C3	-0,25468	-0,83697	-0,11677
P/Ca	-0,20632	-0,018377	-0,20605
Cp	-0,15446	0,20054	0,14274
L1^L2	-0,27483	-1,4015	1,0286
Ci	-0,16625	-0,51802	0,10408
Nido	-0,14118	0,070372	-0,023992
Of	0,25236	-0,34329	0,067722
2Ac	0,021258	1,2569	0,76493
2o3Pc	-0,24437	-0,52802	-0,42408
Os	-0,27217	-1,0573	0,50305
Total-----	7	19	6

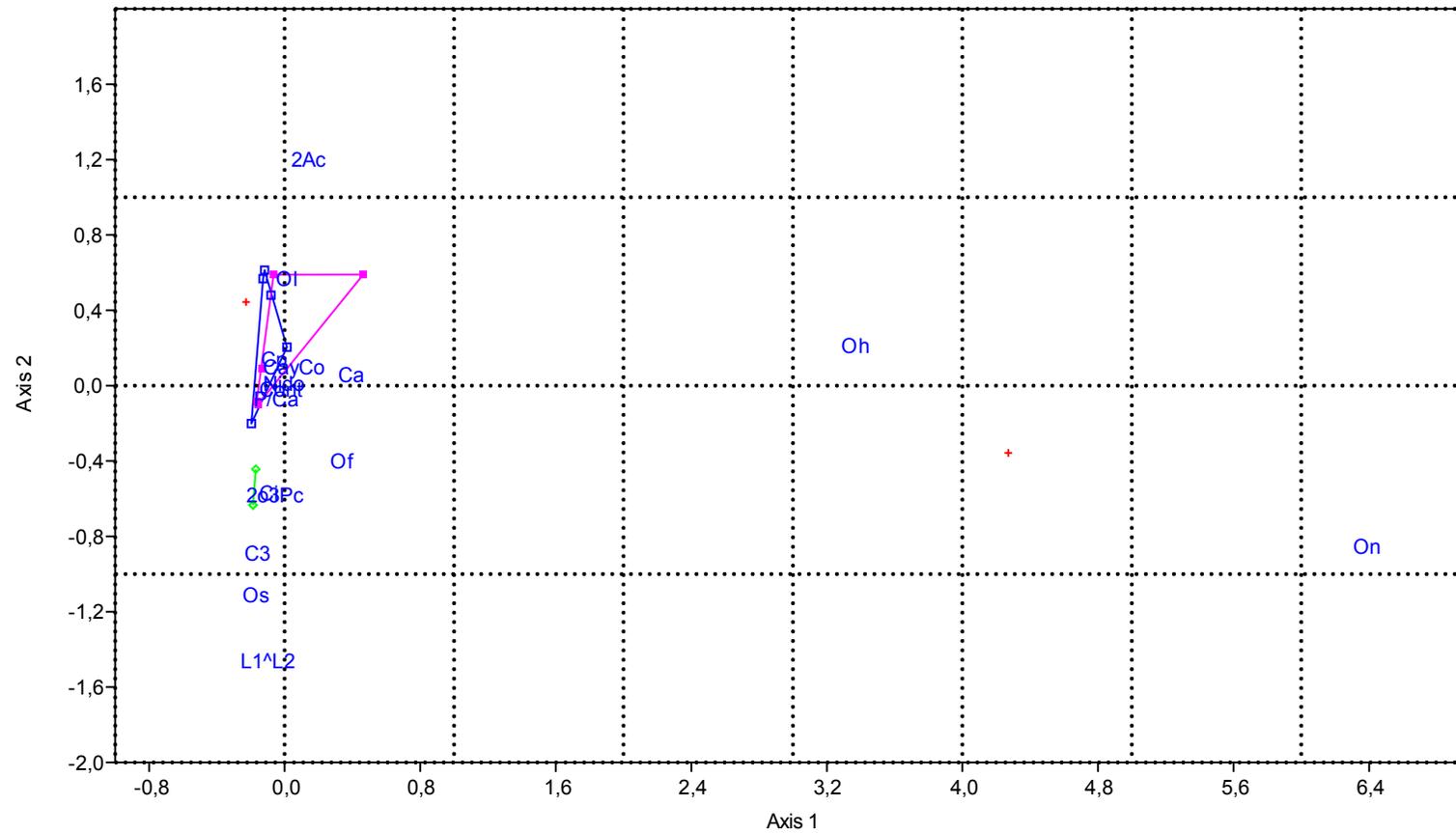


Fig. 25: Gráfico en donde se relacionan los ejes 1 y 2 (los ejes que explican la mayor variabilidad de la muestra) del análisis de correspondencia, y se representan la diferenciación de los tres grupos pre-establecidos, incluyendo a los huevos de estudio uruguayos dentro del grupo teropodiano. Grupo externo (rojo), Theropoda (azul), Avialae (verde), huevos terópodos de Uruguay en estudio (violeta).

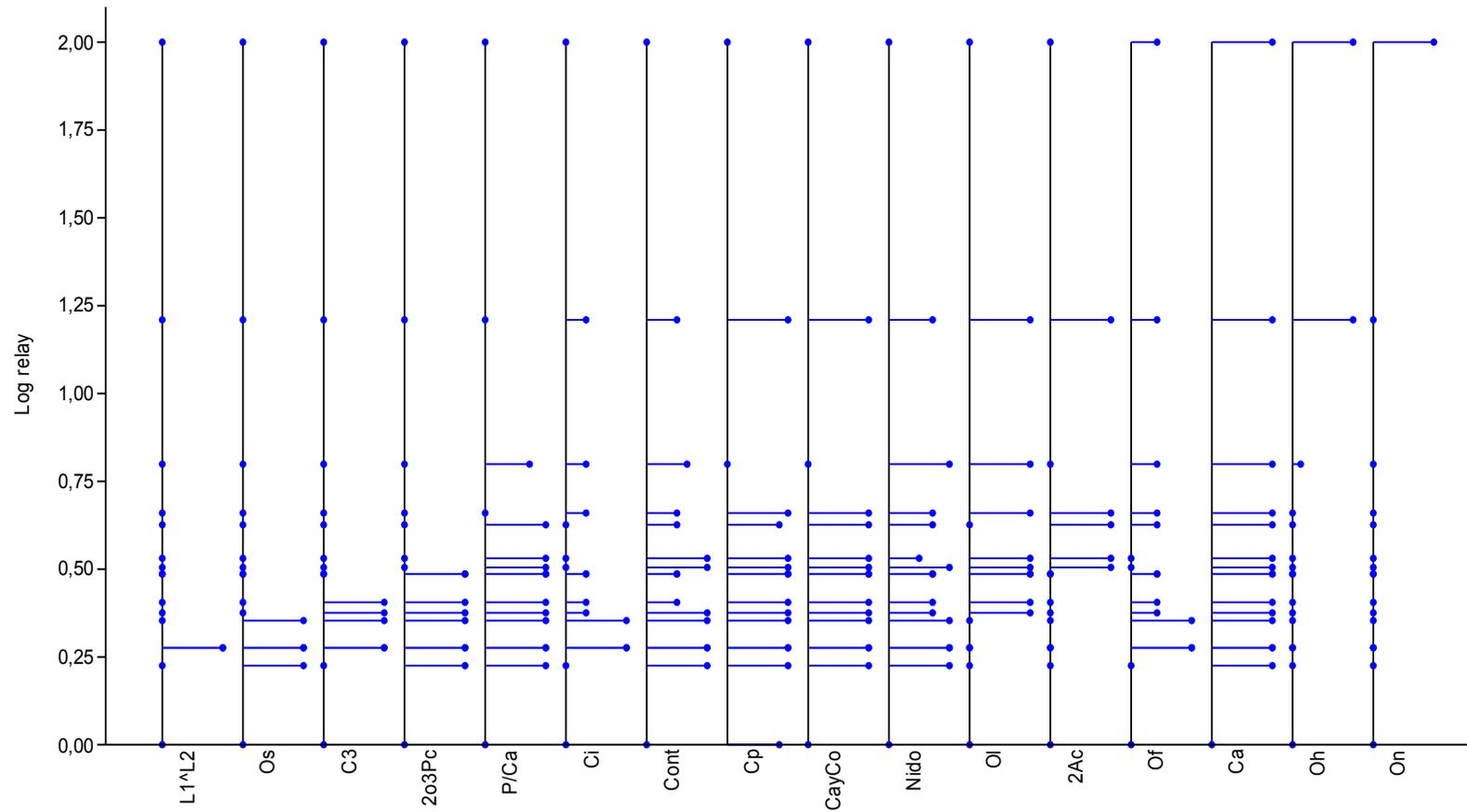


Fig. 26: Relay Plot del primer análisis de correspondencia, en donde se observa el aporte de cada variable a la diferenciación de los taxos en estudio.

Tabla 9: Variables con mayor aporte son seleccionados (amarillo), y se descartan aquellas que no aportan (rojo), para un segundo análisis de correspondencia. Se muestran los diferentes índices Relay para cada taxa y como cada uno de ellos es explicado por cada uno de los variables.

	Relay indx	L1^L2	Os	C3	2o3Pc	P/Ca	Ci	Cont	Cp	CayCo	Nido	Ol	2Ac	Of	Ca	Oh	On
Podocnemis_sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	6,25	0	0	0	0	0	0	0	0
Titanosauria	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6,25	6,6667	46,875	100
Torvosaurus	0,7988	0	0	0	0	6,25	6,25	6,25	0	0	8,6538	11,111	0	6,25	6,6667	6,25	0
Citipati_osmolskae	0,53069	0	0	0	0	8,5227	0	9,375	7,2917	7,6923	4,3269	11,111	20	0	6,6667	0	0
Troodon_formosus	0,22531	0	25	0	12,5	8,5227	0	9,375	7,2917	7,6923	8,6538	0	0	0	6,6667	0	0
Protoceratopsidovum_sincerum	0,5048	0	0	0	0	8,5227	0	9,375	7,2917	7,6923	8,6538	11,111	20	0	6,6667	0	0
Deynonichus_antirroplus	0,62612	0	0	0	0	8,5227	0	4,6875	6,25	7,6923	6,25	0	20	6,25	6,6667	0	0
Enantiornithidae	0,35359	0	25	20	12,5	8,5227	18,75	9,375	7,2917	7,6923	8,6538	0	0	14,583	6,6667	0	0
Phoenicopteriformes	0,27626	50	25	20	12,5	8,5227	18,75	9,375	7,2917	7,6923	8,6538	0	0	14,583	6,6667	0	0
Numida_meleagris	0,27626	50	25	20	12,5	8,5227	18,75	9,375	7,2917	7,6923	8,6538	0	0	14,583	6,6667	0	0
MNHN-2688_	0,65957	0	0	0	0	0	6,25	4,6875	7,2917	7,6923	6,25	11,111	20	6,25	6,6667	0	0
MPAB-2208_	1,2097	0	0	0	0	0	6,25	4,6875	7,2917	7,6923	6,25	11,111	20	6,25	6,6667	46,875	0
MGC-1148_	0,48606	0	0	0	12,5	8,5227	6,25	4,6875	7,2917	7,6923	6,25	11,111	0	6,25	6,6667	0	0
MM-13-1312_	0,48606	0	0	0	12,5	8,5227	6,25	4,6875	7,2917	7,6923	6,25	11,111	0	6,25	6,6667	0	0
MLG-34_	0,40525	0	0	20	12,5	8,5227	6,25	4,6875	7,2917	7,6923	6,25	11,111	0	6,25	6,6667	0	0
MLG-35_	0,37566	0	0	20	12,5	8,5227	6,25	9,375	7,2917	7,6923	6,25	11,111	0	6,25	6,6667	0	0

Tabla 10: Esquema representativo del segundo análisis de correspondencia, en donde se muestra la variabilidad de la muestra por cada eje. En amarillo se pintan las celdas que explican con un mayor valor de variabilidad.

	Axis 1	Axis 2
Podocnemis_sp.	0,57549	1,9563
Titanosauria	-0,42674	-1,2791
Torvosaurus	-0,30054	-0,22825
Citipati_osmolskae	0,51961	0,016066
Troodon_formosus	-0,039164	0,21359
Protoceratopsidovum_sincerum	0,43893	0,0099188
Deynonichus_antirrophus	0,44865	-0,13991
Enantiornithidae	-0,3397	0,0027757
Phoenicopteriformes	-0,3397	0,0027757
Numida_meleagris	-0,3397	0,0027757
MNHN-2688_	0,4843	-0,19255
MPAB-2208_	0,4843	-0,19255
MGC-1148_	-0,19431	0,11587
MM-13-1312_	-0,19431	0,11587
MLG-34_	-0,19431	0,11587
MLG-35_	-0,17316	0,12397
Cont	-0,014835	0,046257
Ca	-0,031203	-0,32967
CayCo	-0,15096	0,13231
Cp	0,20389	0,5194
Ci	-0,55486	-0,027493
Nido	-0,044589	-0,0087908
Of	-0,43115	-0,36285
P/Ca	1,3412	-0,3759
Total-----	16	4

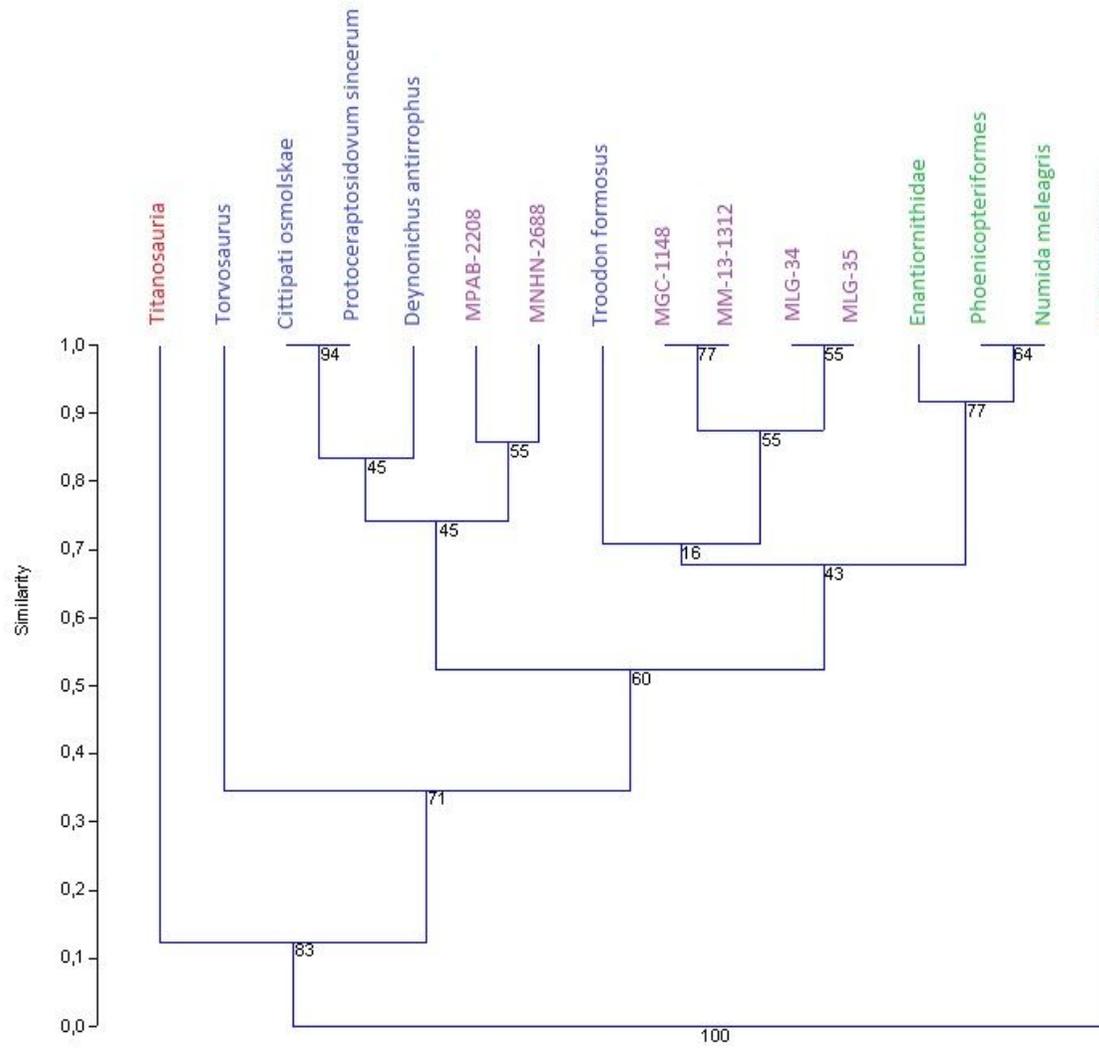


Fig. 28: Dendrograma de similitudes (índice de Jaccard) entre los taxos de estudio en base a sus características (modo Q).

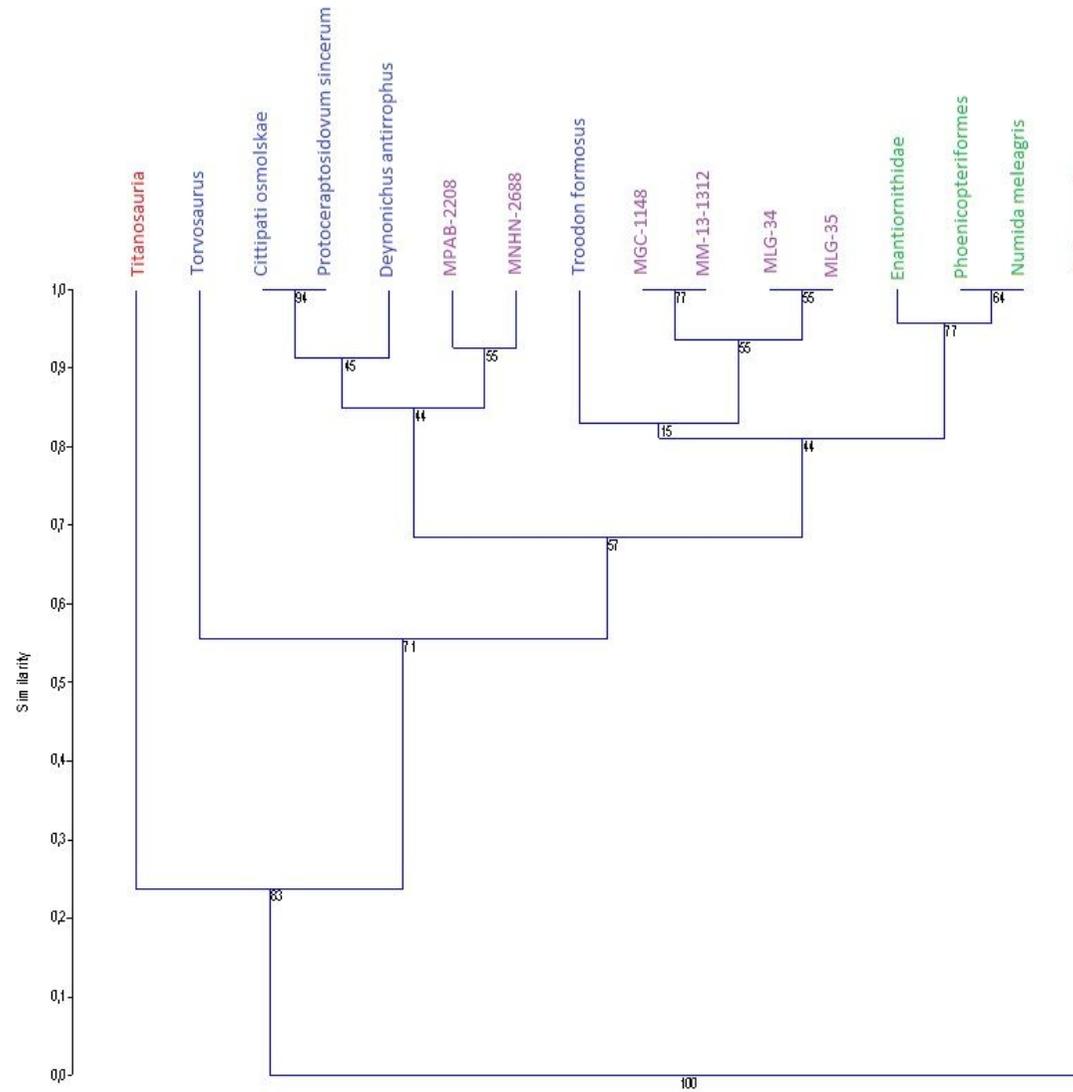


Fig. 29: Dendrograma de similitudes (índice de Ochiai) entre los taxos de estudio en base a sus características (modo Q).

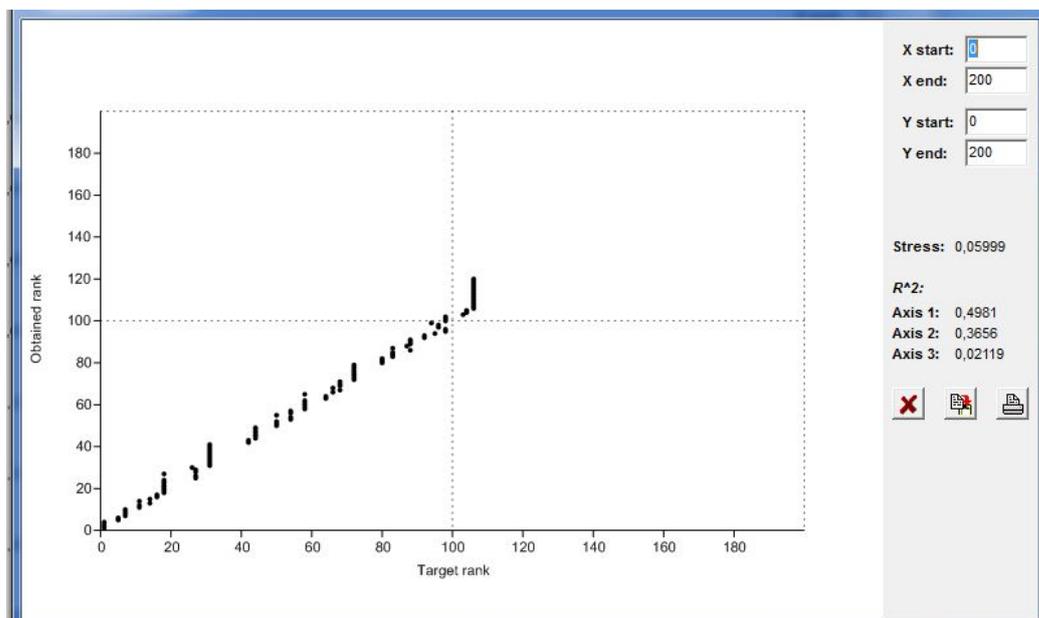


Fig. 30: Diagrama de Sheppard (3D – modo Q), cuyo valor de stress por índice de Jaccard es de 0.5999.

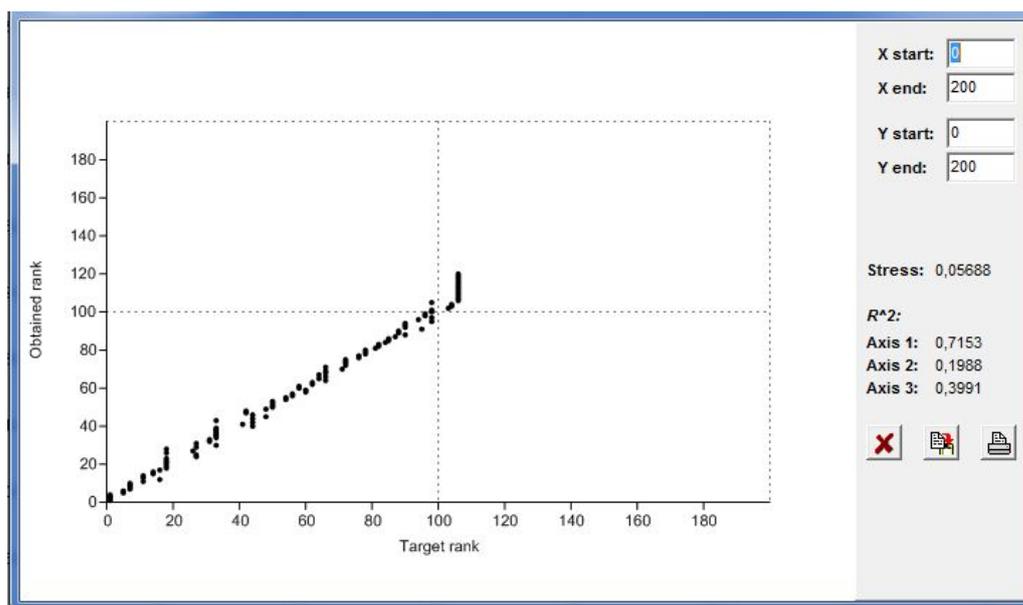


Fig. 31: Diagrama de Sheppard (3D – modo Q), cuyo valor de stress por índice de Ochiai es de 0.5688.

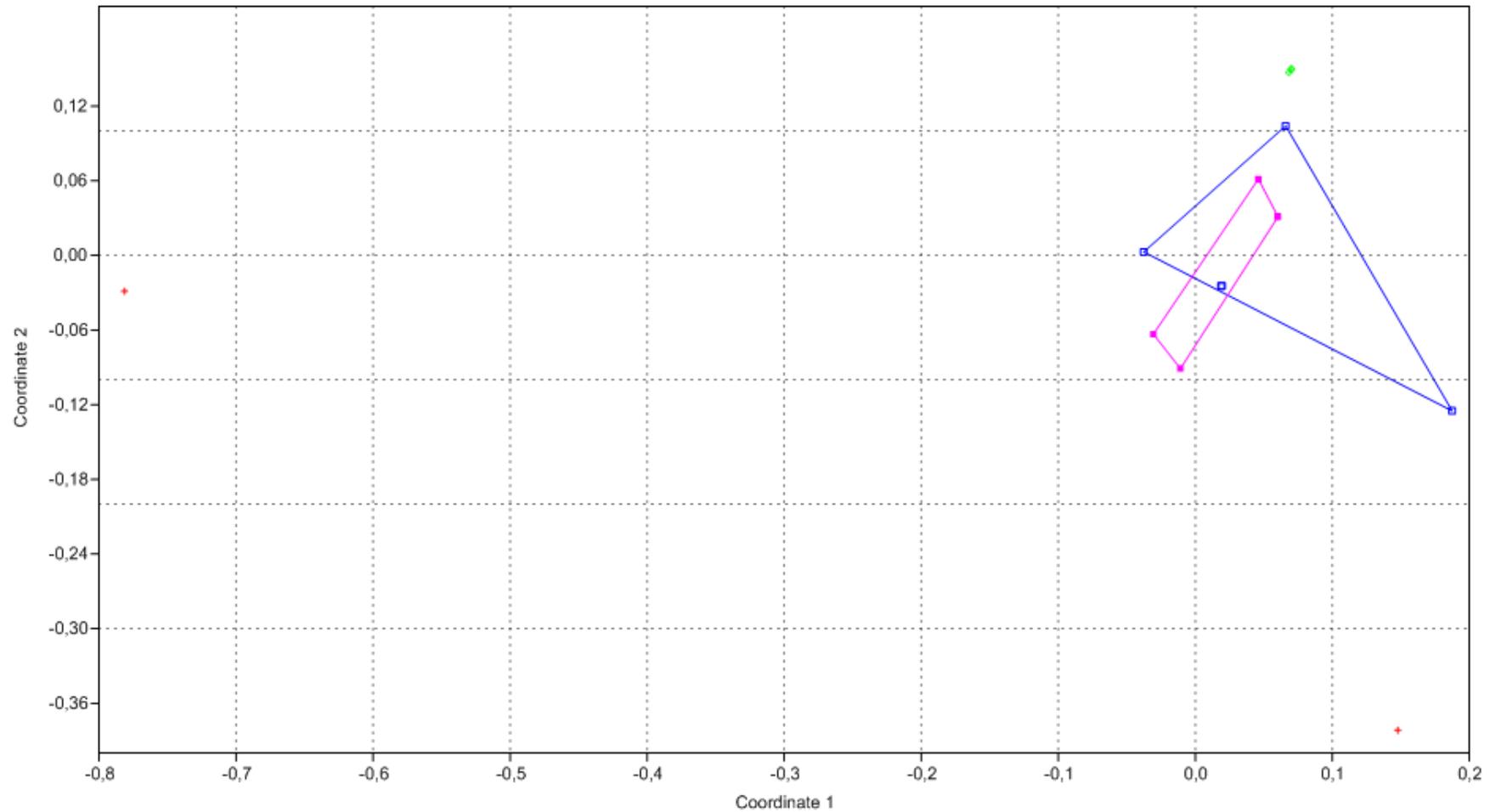


Fig. 32: Gráfico de puntos de NMDS por índice de Jaccard. En el mismo se observa la diferenciación de los grupos pre-establecidos, con la esperable agrupación de huevos de terópodos de Uruguay con los otros ejemplares del mismo rango taxonómico. Grupo externo (rojo), Theropoda (azul), Avialae (verde), huevos terópodos de Uruguay en estudio (violeta).

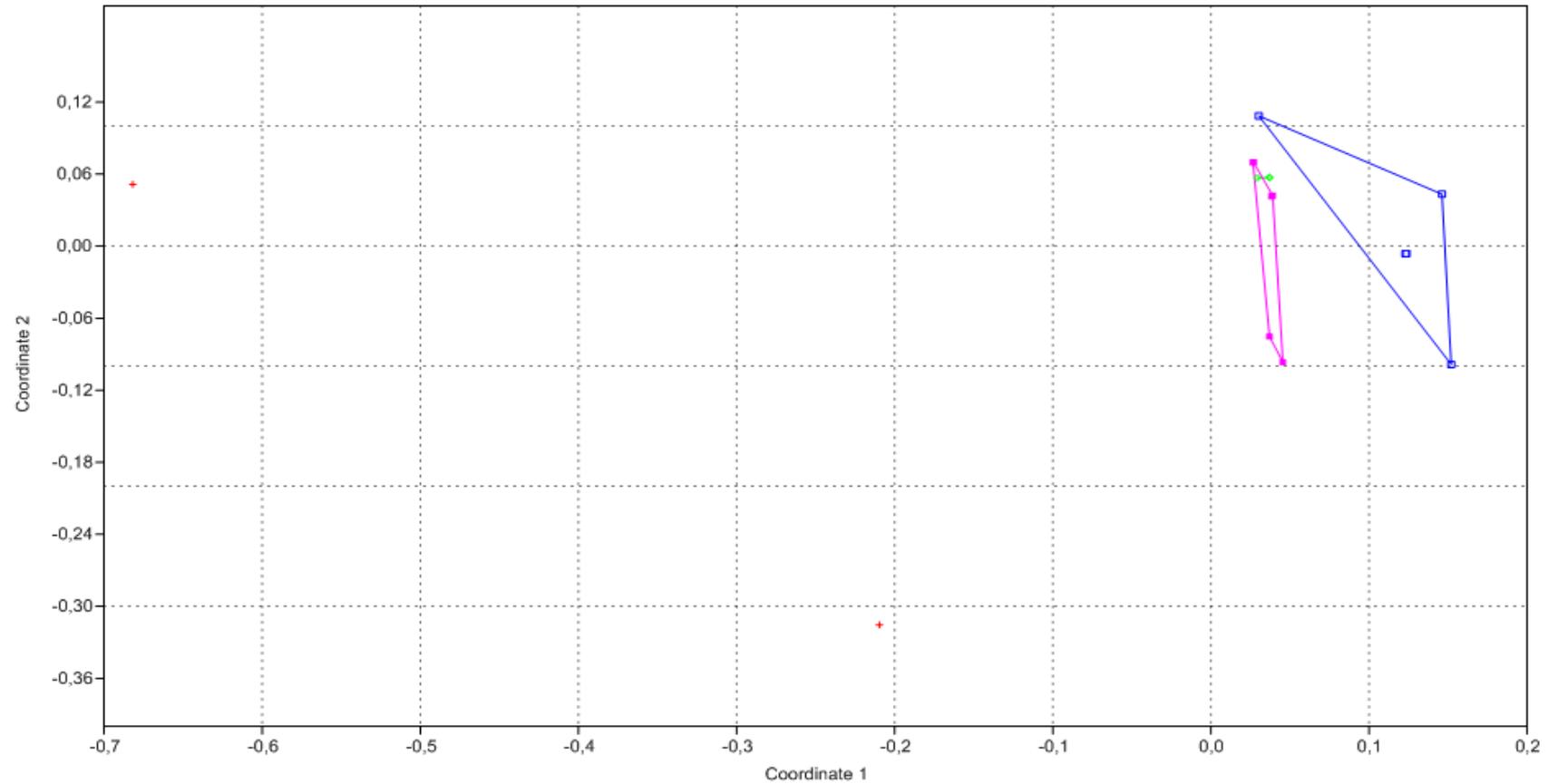


Fig. 33: Gráfico de puntos de NMDS por índice de Ochiai. En el mismo se observa la diferenciación de los grupos pre-establecidos. Detalle de la cercanía que comparten los taxos MLG-34 y MLG-35 con los taxos avianos. Grupo externo (rojo), Theropoda (azul), Avialae (verde), huevos terópodos de Uruguay en estudio (violeta).

	Axis 1	Axis 2	Axis 3
Podocnemis_sp.	1,7851	-2,5568	-1,6203
Titanosauriforme	5,9213	-0,070276	0,89209
Torvosaurus	2,1369	-0,83021	-1,2266
Citipati_osmolskae	-0,85559	1,5201	-0,4775
Troodon_formosus	-0,85113	2,5777	-0,10841
Protoceratopsidovum_sincerum	-0,31375	1,2211	-0,59331
Deynonichus_antirrophus	-0,69334	0,46473	-0,58976
Enantiornithidae	-2,5446	-2,0378	-0,34343
Phoenicopteriformes	-2,2416	-1,1321	-0,008188
Numida_meleagris	-1,6793	-1,4439	-0,33413
MNHN-2688_	0,055636	1,1367	-0,22339
MPAB-2208_	0,12955	0,48371	-0,21878
MGC-1148_	0,02323	1,0044	-0,18982
MM-13-1312_	-0,011214	1,0451	-0,13706
MLG-34_	-0,071377	-0,58873	2,5271
MLG-35_	-0,7898	-0,79375	2,6514
Total-----	5	6	2

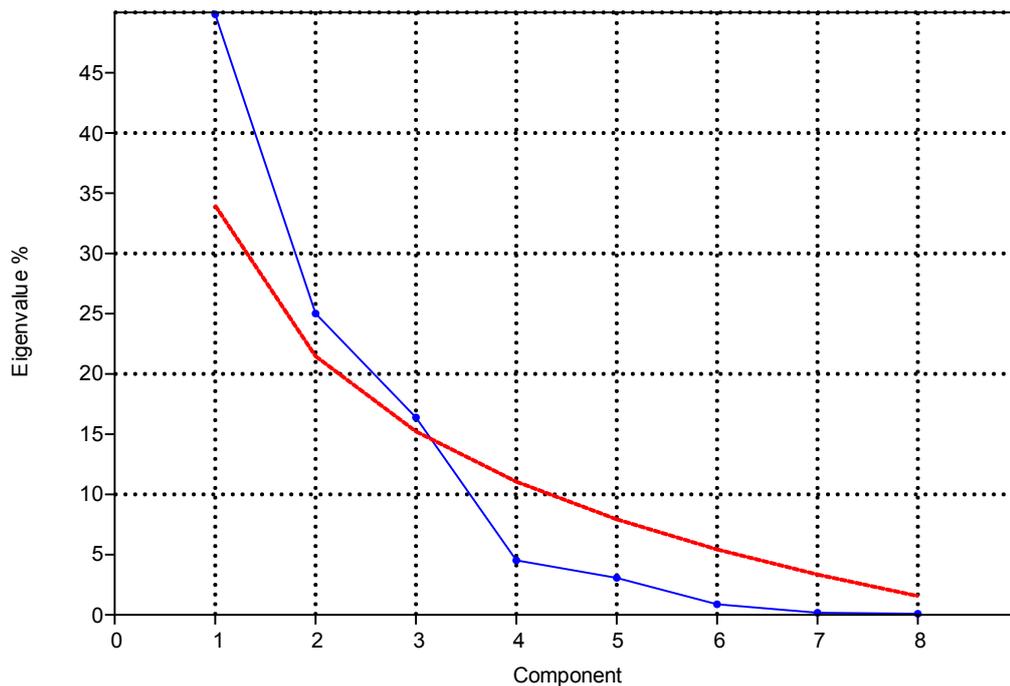


Fig. 34: Esquema representativo del ACP, en donde se muestra la variabilidad de la muestra por cada eje. En amarillo se pintan las celdas que explican con un mayor valor de variabilidad (arriba), y Jolie cut off y broken stick del mismo análisis (abajo), en donde se observa que el 90% de la variabilidad de la muestra la explican los CP1, 2 y 3.

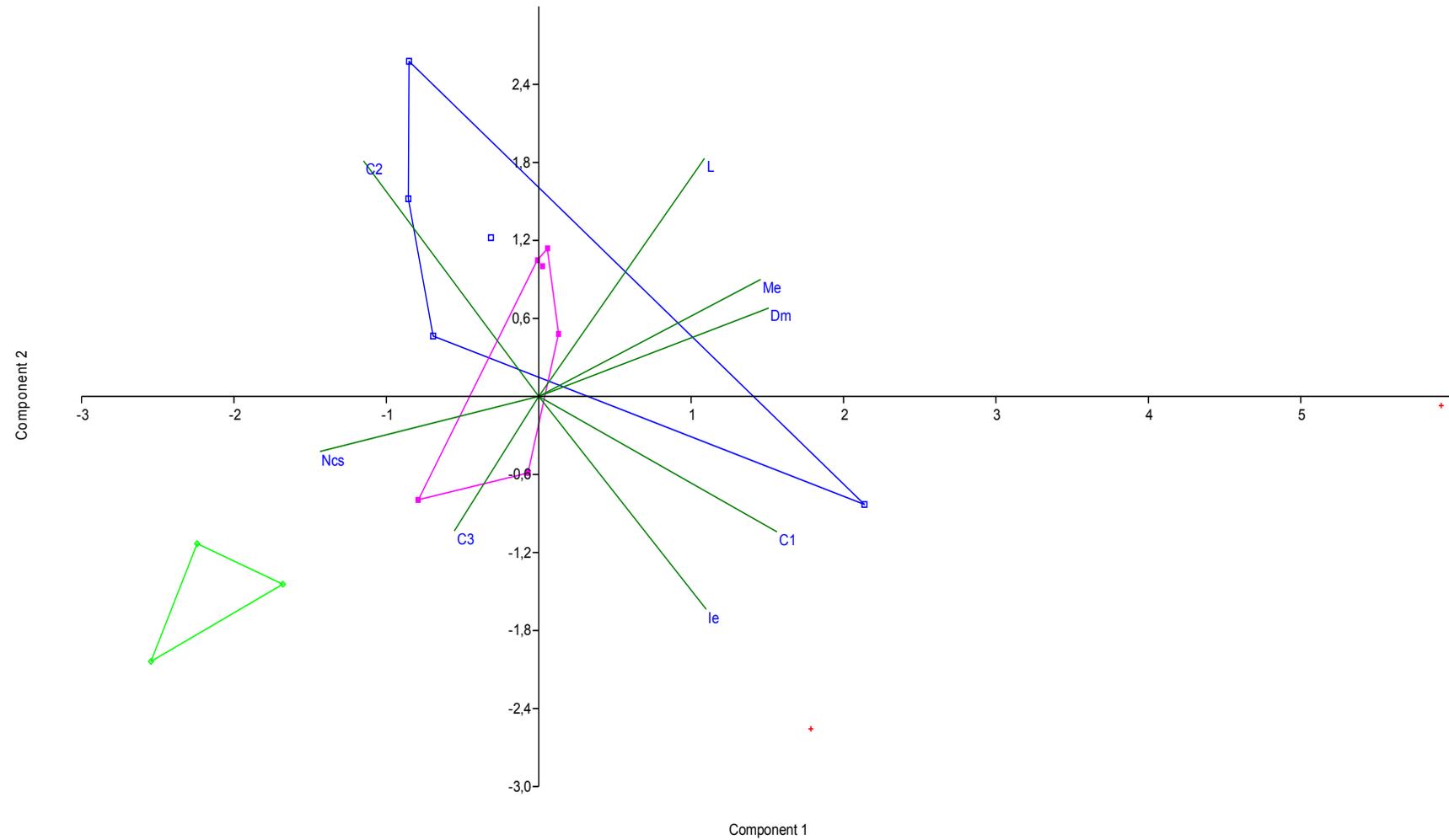


Fig. 35: Gráfico del ACP, en donde se relacionan los CP1 y CP2. Grupo externo (rojo), Theropoda (azul), Avialae (verde), huevos terópodos de Uruguay (violeta).

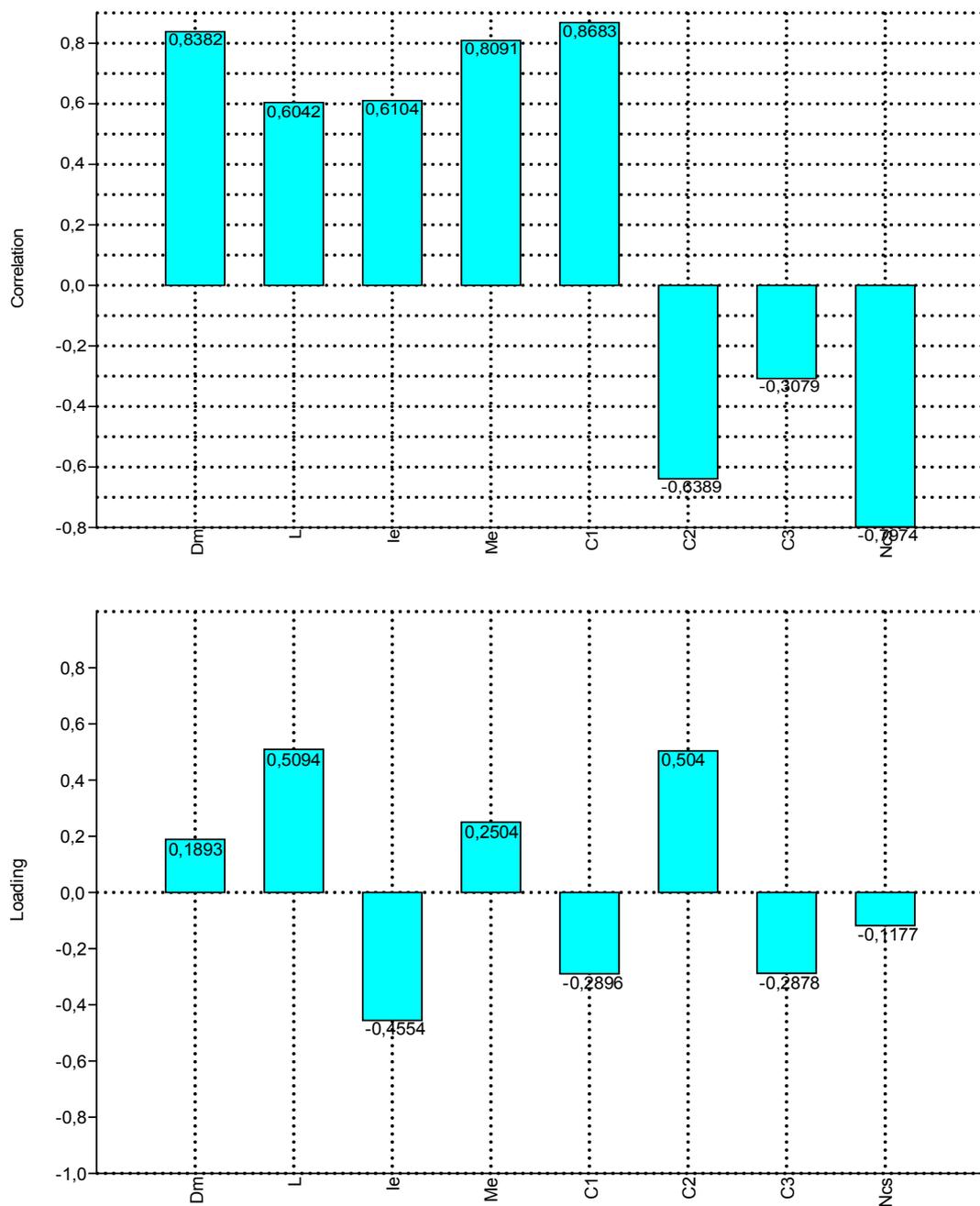


Fig. 36: Diagrama de valores de Correlación en CP1 (arriba) y CP2 (abajo).

Tabla 11: Esquema representativo de la transformación de la matriz cuantitativa a logaritmo neperiano.

	Diámetro max. (mm)	Longitud (mm)	Índice de elongación D/L	Máximo espesor de cáscara (mm)	Capa1 o Capa Mamilar (mm)	Capa 2 o Capa Continua/esponjosa (mm)	Capa 3 o Capa Externa (mm)	Número de capas sub-horizontales
<i>Podocnemis sp.</i>	3,784189634	3,784189634	0,693147181	0,727548607	0,727548607	0	0	0,693147181
<i>Titanosauriforme</i>	5,303304908	5,303304908	0,693147181	1,022450928	1,022450928	0	0	0,693147181
<i>Torvosaurus</i>	?	?	?	0,78845736	0,78845736	0	0	0,693147181
<i>Citipati osmolskae</i>	4,110873864	4,795790546	0,405465108	0,667829373	0,223143551	0,559615788	0	1,098612289
<i>Troodon formosus</i>	4,262679877	5,081404365	0,364643114	0,693147181	0,104360015	0,636576829	0	1,098612289
<i>Protoceratopsidovum sincerum</i>	3,931825633	4,795790546	0,350656872	0,78845736	0,405465108	0,405465108	0	1,098612289
<i>Deynonichus antirrophus</i>	4,262679877	?	?	0,470003629	0,285178942	0,512823626	0	1,098612289
<i>Enantiornithidae</i>	2,827313622	3,277144733	0,482426149	0,153579088	0,405465108	0,300104592	0,139761942	1,386294361
<i>Phoenicopteriformes</i>	3,433987204	3,828641396	0,506817602	0,385262401	0,285178942	0,431782416	0,113328685	1,386294361
<i>Numida meleagris</i>	3,688879454	3,982667845	0,553885113	0,292669614	?	?	?	1,386294361
<i>MNHN-2688</i>	4,356708827	4,875197323	0,463734016	0,722705983	0,394067063	0,484892242	0	1,098612289
<i>MPAB-2208</i>	4,394449155	4,709530201	0,542324291	0,712949808	0,289680075	0,430482871	0	1,098612289
<i>MGC-1148</i>	4,346399457	4,781641329	0,494696242	0,760805829	0,324977857	0,494696242	0	1,098612289
<i>MM-13-1312</i>	4,343805422	4,727387819	0,518793793	0,78845736	0,318453731	0,553310235	0	1,098612289
<i>MLG-34</i>	4,454347296	4,736198448	0,559615788	0,867100488	0,378436436	0,336472237	0,262364264	1,386294361
<i>MLG-35</i>	4,406719247	4,709530201	0,553885113	0,693147181	0,31481074	0,38865799	0,306013029	1,386294361

	Axis 1	Axis 2	Axis 3
Podocnemis_sp.	2,0922	-2,8955	-0,7752
Titanosauriforme	5,021	-0,42037	0,63656
Torvosaurus	2,3842	-1,2109	-0,95911
Citipati_osmolskae	-0,73024	1,5005	-0,76585
Troodon_formosus	-0,89604	2,4351	-0,73506
Protoceratopsidovum_sincerum	-0,21702	1,1417	-0,92934
Deynonichus_antirrophus	-0,60818	0,43905	-0,54689
Enantiornithidae	-3,1541	-2,8667	-0,3916
Phoenicopteriformes	-2,323	-1,1902	0,11388
Numida_meleagris	-1,6433	-1,4374	-0,078192
MNHN-2688_	0,19628	1,1572	-0,37341
MPAB-2208_	0,26664	0,71774	-0,12203
MGC-1148_	0,16762	1,1076	-0,26646
MM-13-1312_	0,15376	1,1348	-0,19132
MLG-34_	-0,020146	0,25101	2,6201
MLG-35_	-0,68967	0,13629	2,764
Total-----	5	7	2

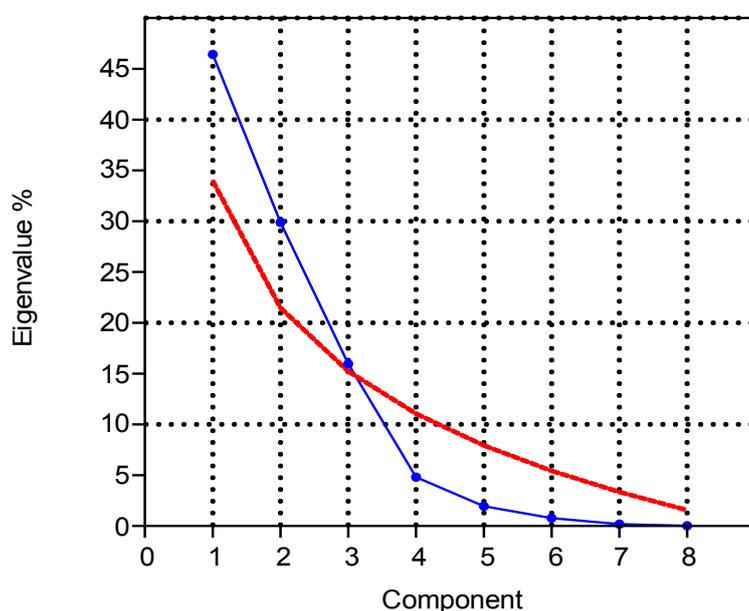


Fig. 37: Esquema representativo del segundo ACP, en donde se muestra la variabilidad de la muestra por cada eje. En amarillo se pintan las celdas que explican con un mayor valor de variabilidad (arriba), y Jolie cut off y broken stick del mismo análisis (abajo), en donde se observa que el 90% de la variabilidad de la muestra la explican los CP1, 2 y 3.

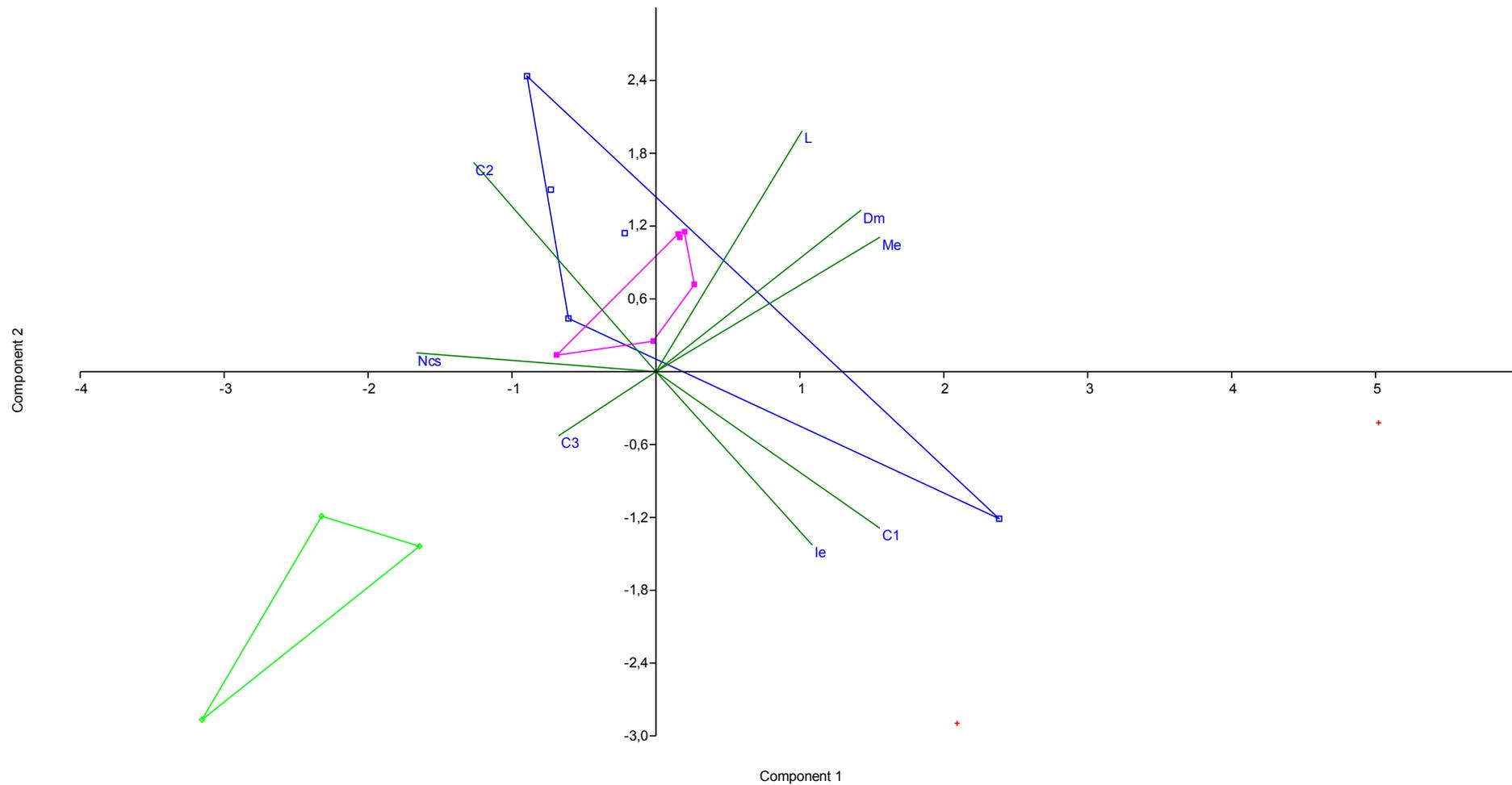


Fig. 38: Gráfico del ACP, en donde se relacionan los CP1 y CP2. Grupo externo (rojo), Theropoda (azul), Avialae (verde), huevos terópodos de Uruguay en estudio (violeta).

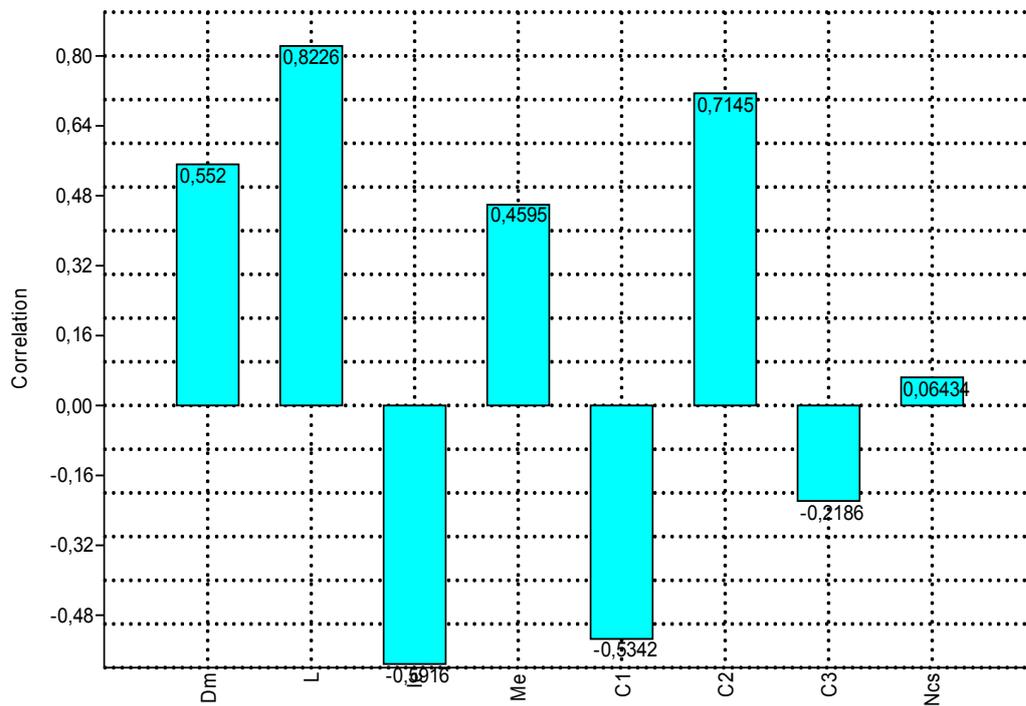
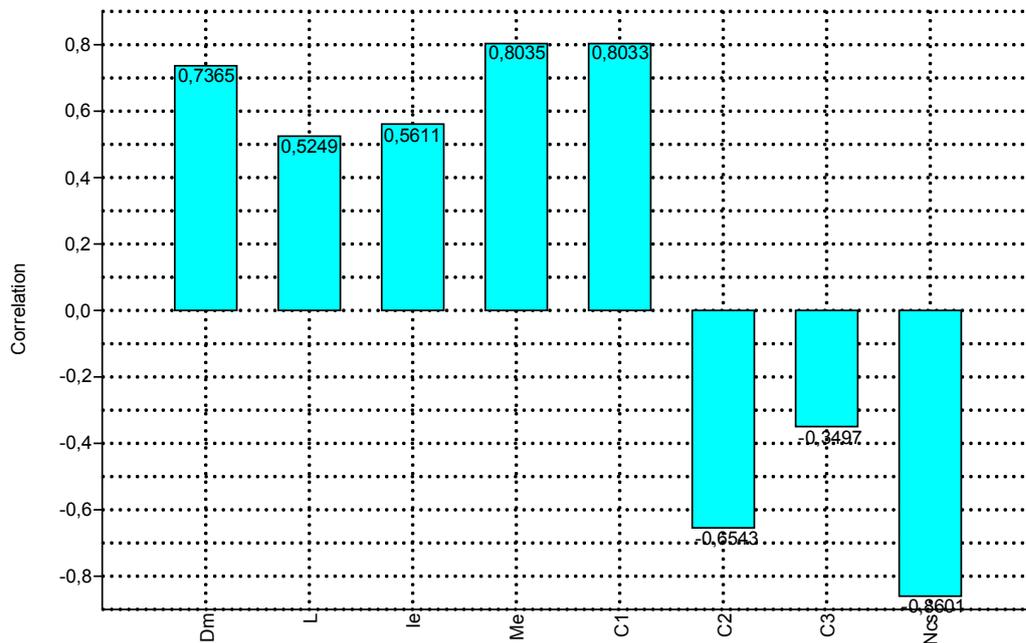
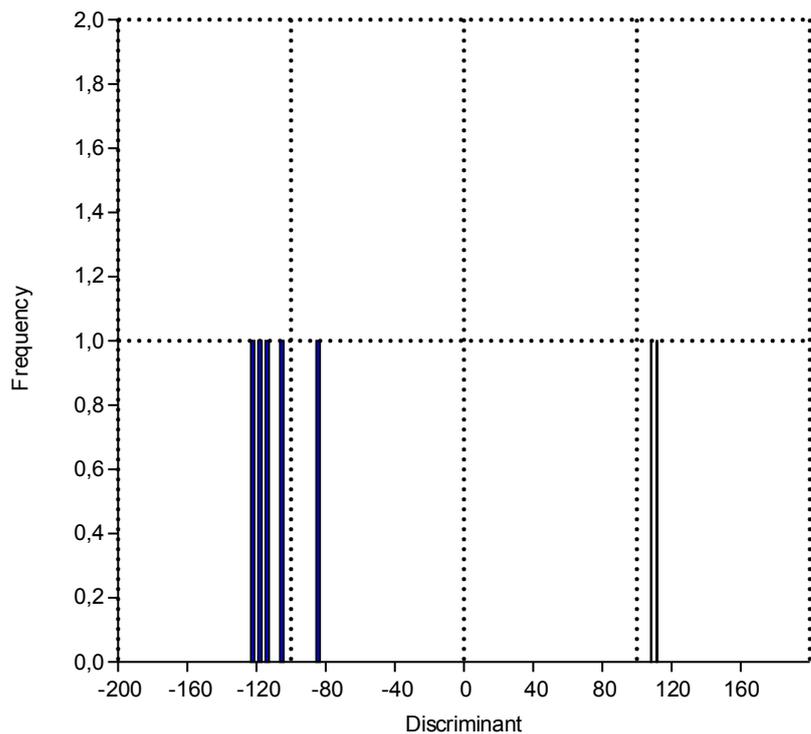
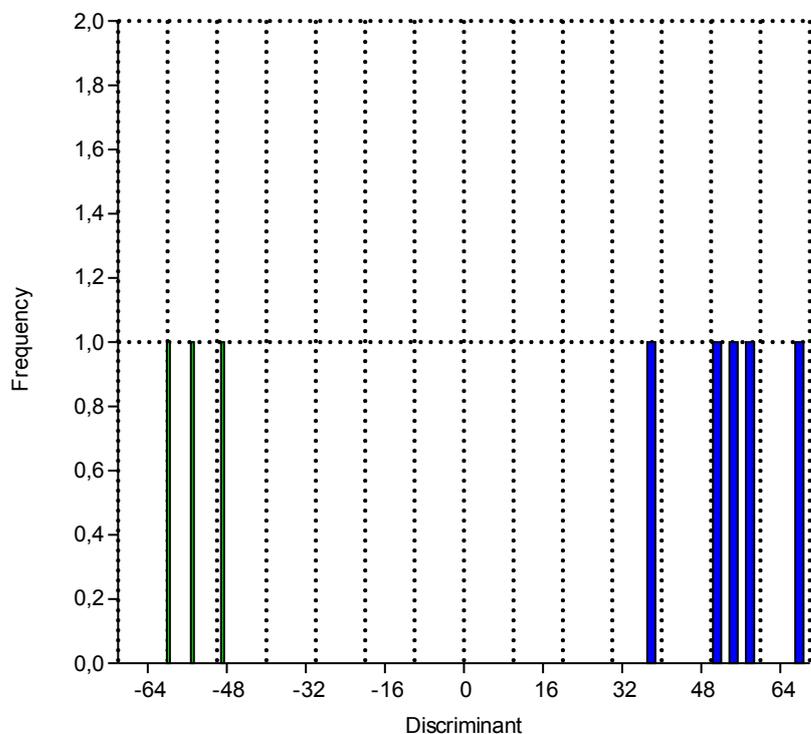


Fig. 39: Diagrama de valores de Correlación en CP1 (arriba) y CP2 (abajo) del segundo ACP.



	Score	Group	Classif.
Podocnemis	108,11	1	1
Titanosaurid	111,82	1	1
Torvosaurus	-105,59	2	2
Citipati_osmd	-83,315	2	2
Troodon_for	-125,36	2	2
Protoceratop	-119,26	2	2
Deynonichus	-116,3	2	2

Percent correctly classified: 100



	Score	Group	Classif.
Torvosaurus	59,525	1	1
Citipati_osmd	37,067	1	1
Troodon_for	70,37	1	1
Protoceratop	53,136	1	1
Deynonichus	53,82	1	1
Enantiornithid	-60,761	2	2
Phoenicopter	-48,563	2	2
Numida_mele	-55,027	2	2

Percent correctly classified: 100

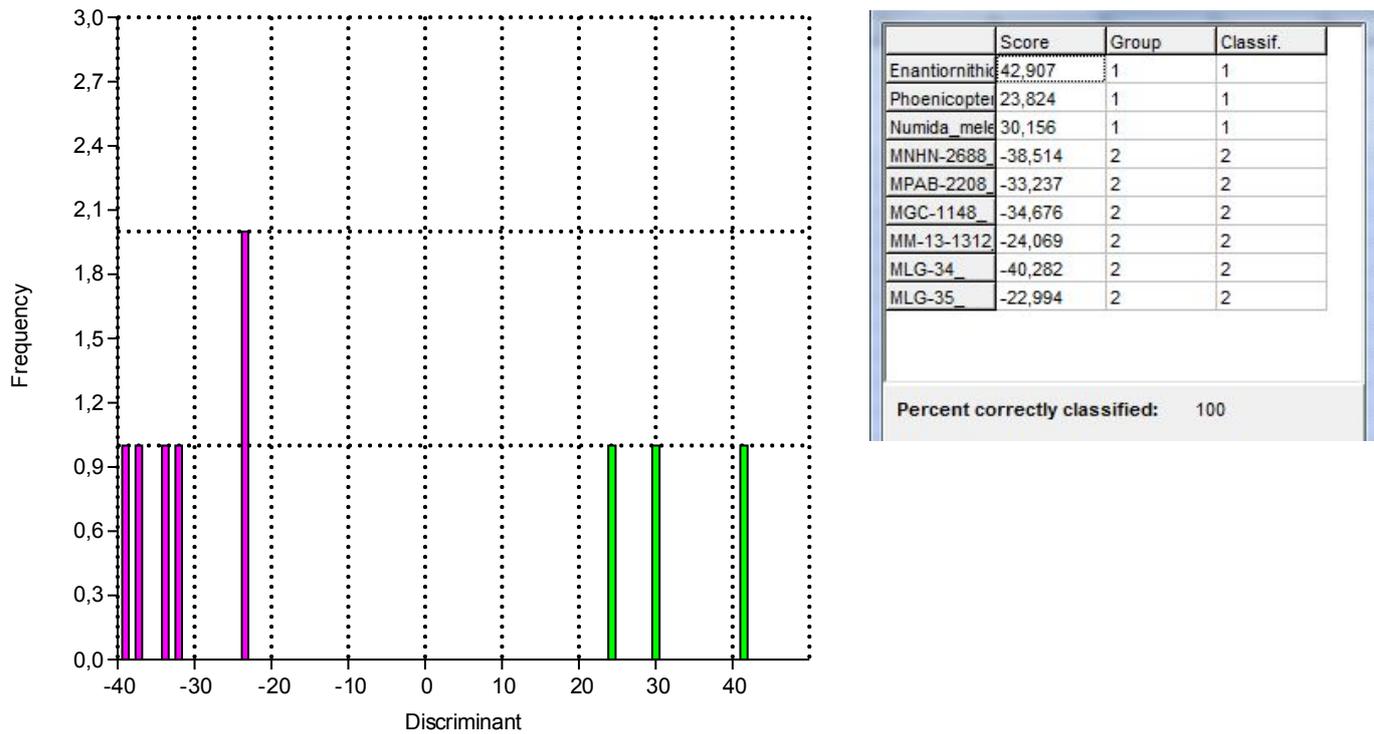


Fig. 40 (página actual y anterior): Gráficos resultantes de un análisis discriminante de Grupo externo-Theropoda (arriba), Theropoda-Avialae (medio) y Avialae-Theropoda uruguayos. De los mismos se desprende la verificación de la hipótesis pre-establecida; el diferenciamiento entre los diferentes grupos de estudio.

	Axis 1	Axis 2	Axis 3
FCDPV2883#1	15,761	-7,5602	8,7061
FCDPV2883#2	20,374	22,594	8,0788
FCDPV2883#3	12,588	6,2372	6,1448
FCDPV2884#1	-14,902	1,3625	-3,9118
FCDPV2884#2	-3,2283	17,739	-1,5211
FCDPV2884#3	-14,022	6,9548	-4,3877
FCDPV2888#1	-9,8546	4,0873	-4,8357
FCDPV2888#2	-4,6509	-2,1465	0,25861
FCDPV2888#3	-4,5369	-3,4042	1,122
FCDPV2882#1	3,5456	-2,9386	4,5781
FCDPV2882#2	3,878	0,11488	4,4466
FCDPV2882#3	-8,7701	-0,48081	-0,94406
FCDPV2885#1	-7,5947	0,8203	-1,8316
FCDPV2885#2	-3,0505	-3,4122	1,4511
FCDPV2885#3	-14,542	1,3098	-3,8171
FCDPV2886#1	0,33585	14,635	-4,5224
FCDPV2886#2	-5,6558	-1,8756	-0,1017
FCDPV2886#3	-5,1214	-1,9809	0,063936
Qpc#1	-0,17187	-5,6747	3,5374
Qpc#2	-2,4542	-4,4922	2,3023
Qpc#3	-4,039	-3,3616	1,1949
Qtf#1	-1,7627	-5,3336	2,9394
Qtf#2	-3,5843	-3,2954	1,3674
Qtf#3	-2,8293	-3,8685	1,8972
Qss#1	15,502	-5,3635	-3,6757
Qss#2	26,728	-4,2363	-14,509
Qss#3	19,817	-4,5896	-10,175
Mps#1	-9,4198	-0,53288	-1,6128
Mps#2	0,31325	-4,8431	3,2983
Mps#3	1,3467	-6,4636	4,4589
Total-----	18	10	2

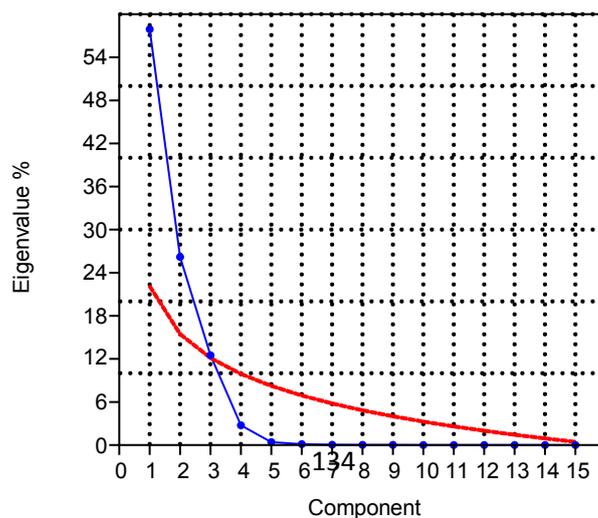


Fig. 41 (página anterior): Esquema representativo del ACP realizado sobre datos tafonómicos (EDX-SEM), en donde se muestra la variabilidad de la muestra por cada eje. En amarillo se pintan las celdas que explican con un mayor valor de variabilidad (arriba), y Jolie cut off y broken stick del mismo análisis (abajo), en donde se observa que el 90% de la variabilidad de la muestra la explican los CP1, 2 y 3.

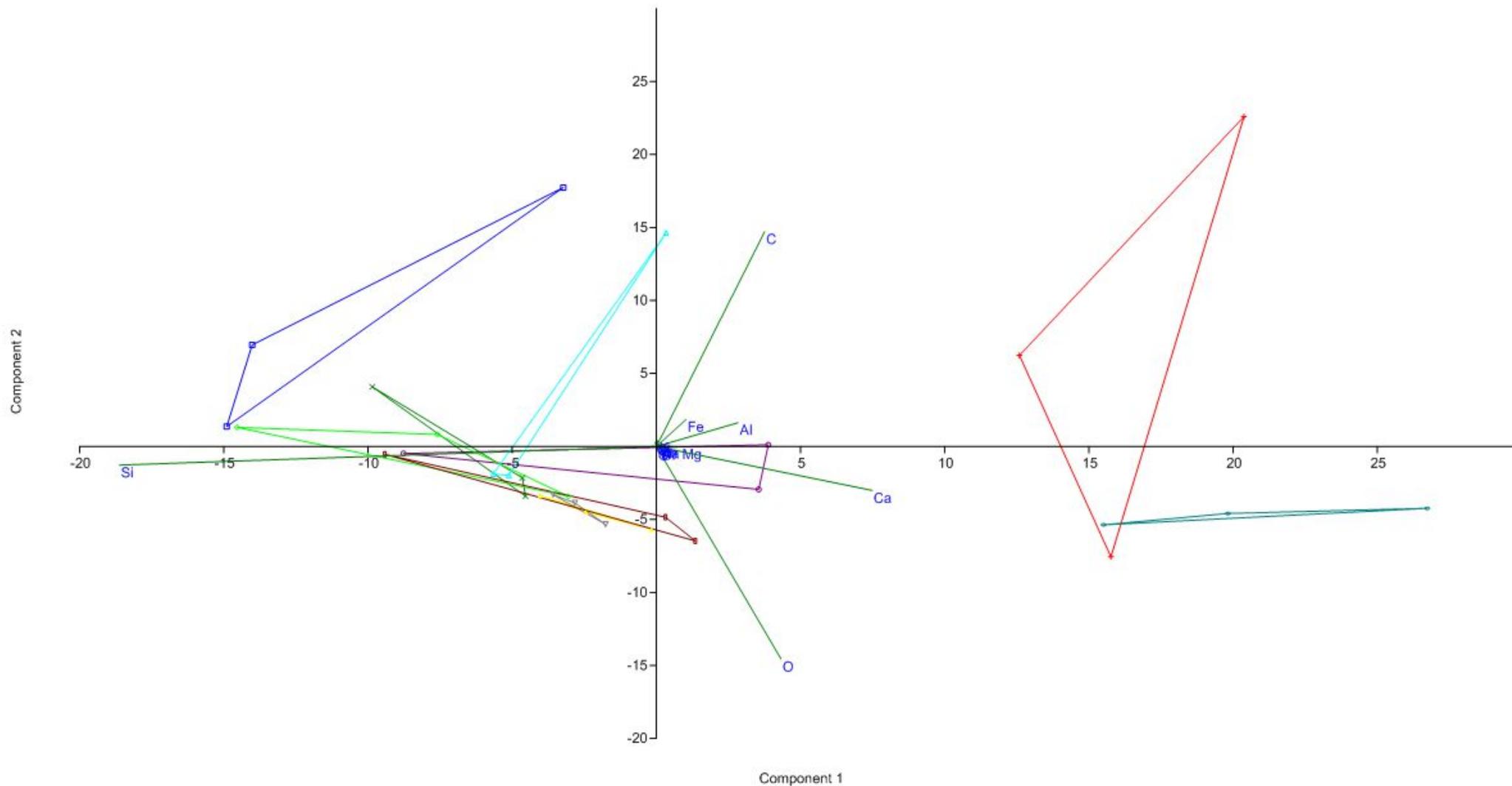


Fig. 42: Gráfico resultante del ACP realizado sobre datos tafonómicos. Ejemplares FCDPV 2883 (rojo), FCDPV 2884 (azul), FCDPV 2888 (verde oscuro), FCDPV 2882 (violeta), FCDPV 2885 (verde claro), FCDPV 2886 (celeste) y muestras sedimentarias Qpc/Fm. Queguay-Piedras Coloradas (amarillo), Qtf/Fm. Queguay-Trinidad (gris), Qss/Fm. Queguay-Sauce Solo (azul claro) y Mps/Fm. Mercedes-Palmitas (bordó) analizadas.

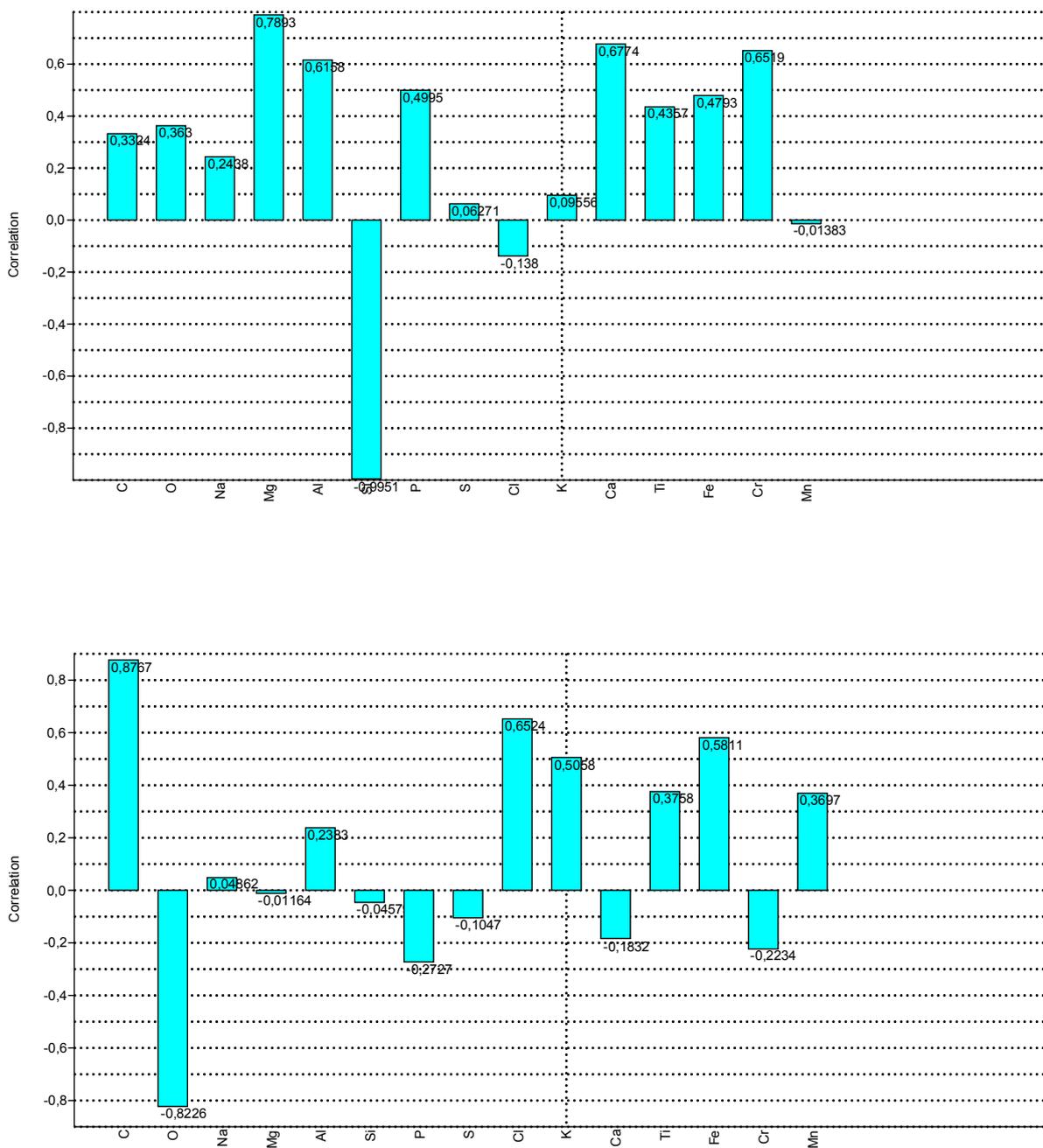


Fig. 43: Diagrama de valores de Correlación en CP1 (arriba) y CP2 (abajo) del segundo ACP.

8. TAFONOMÍA, PALEOBIOLOGÍA Y ESTRATIGRAFÍA

Las cáscaras rígidas de huevos amniotas se caracterizan por tener una composición mayoritaria de carbonato de calcio en su facie inorgánica. El carbonato de calcio puede presentarse en forma de calcita, como en las cáscaras de huevos de cocodrilos, aves, dinosaurios, pterosaurios y geckos, o en forma de aragonita, presente en cáscaras de huevos de algunas tortugas. A lo largo de toda la historia tafonómica de un huevo o cáscara fósil, se sustituye o recristaliza este mineral de acuerdo a las condiciones físico-químicas del medio. Todos los ejemplares mesozoicos estudiados aquí presentan una alta sustitución y recristalización por minerales de sílice, así como lo evidencian los análisis morfológicos (estructuras oológicas silicificadas, ej.: fig. 16), como los SEM-EDX aplicados sobre los materiales (Tabla 6). Esta condición diagenética es congruente con los procesos epigenéticos de silicificación que sufrieron la Formación Mercedes y la Formación Queguay (Goso Aguilar y Perea 2004). Por ello, es posible asignar con certeza a los ejemplares de dudosa procedencia estratigráfica (**MNHN DP – 712, MNHN DP – 713, MNHN-2688, MPAB-2208, MGC-1148, MM-13-1312, MLG-34 y ML-35**) a estas unidades sedimentarias, debido a que los procesos de silicificación se encuentran presentes, no solo en el sedimento, sino también en los fósiles. Por otro lado, **FCDPV – 2883 y FCDPV – 2884**, como lo demuestran los estudios estadísticos sobre datos EDX, presentan valores de sílice mas bajos y valores apreciables de carbonato de calcio (representados por los elementos de C y Ca) (Tabla 6). Esta información representa una historia diagenética totalmente diferente a la presentada en otros materiales oológicos de la Formación Mercedes. En esta ocasión, las cáscaras recristalizan minerales carbonáticos producto de un medio calcretizado, característico de la Formación Queguay. Sin embargo, se destaca la presencia de altos valores de sílice, ya que como se mencionó anteriormente, esta unidad sedimentaria también presenta rasgos epigenéticos de silicificación, representadas en la actualidad por cherts y silcretas (Goso Aguilar y Perea 2004).

Del Análisis de Componentes Principales (ACP) sobre datos de EDX en cáscaras de huevos fósiles y sedimentos de las formaciones Mercedes y Queguay, es posible discernir varios aspectos de la tafonomía de estos especímenes. Por un lado, como se

puede observar en la gráfica de ACP (Fig. 42) se discriminan los grupos de cáscaras analizados, principalmente por su contenido de Si y C. Esto implica, por un lado, que ciertas cáscaras, como **FCDPV-2883** y **FCDPV-2884**, se encuentren discriminadas en el componente 2 esencialmente por C, y se relacionen cercanamente a los sedimentos provenientes de la Formación Queguay (e.g. **Qss**). Estas últimas cáscaras, a simple vista, presentan una coloración blancuzca, sugerente de una recristalización de carbonato del medio, y se diferencian de aquellas halladas en sedimentos de la Formación Mercedes, con una coloración y aspecto vitrificado, producto de su alta silicificación. Cabe destacar que ciertas cáscaras (**FCDPV-2882** y **FCDPV-2888**) halladas en la Formación Queguay poseen este último aspecto, y en el ACP son agrupadas con cáscaras halladas en la Formación Mercedes, debido a que presentan altos valores de sílice. Estos materiales pueden ser retrabajo de la Formación Mercedes. Por otro lado, las cáscaras halladas y analizadas de la Formación Mercedes (**FCDPV-2885** y **FCDPV-2886**) son agrupadas junto a los sedimentos provenientes de esta unidad, debido a su alto contenido de Si, elemento que explica la discriminación en el componente 1. Estas no presentan rasgos de elementos originales de su cáscara (Carbonato de Calcio), lo que implica que durante su historia diagenética los fenómenos epigenéticos de silicificación que afectaron a esta unidad provocaron grandes alteraciones diagenéticas en las cáscaras y huevos fósiles, al punto de sustituir por completo su composición original. En estas cáscaras es difícil observar ciertas estructuras micro-morfológicas, las cuáles presentan un alto valor diagnóstico, y por lo tanto es compleja una asignación taxonómica precisa de ciertos ejemplares. De estos estudios se observa también la presencia de elementos como Mg, Na, P, S (minerales de sulfuros) y Cl, K, Ti, Cr, Mn (probablemente de minerales de óxidos). Esta herramienta estadística es muy usada en la paleontología, siendo novedosa la idea de asignar con certeza los niveles estratigráficos de ciertos ejemplares en base a sus alteraciones diagenéticas, cuya procedencia es incierta.

Los huevos completos de *Averostra* y *Titanosauria* son los que presentan con mayor claridad los efectos de las alteraciones diagenéticas. Estos evidencian un aumento exagerado del diámetro de los canales porales, producto de la disolución química ([Grellet-Tinner et al. 2010](#)), y en algunos casos se observan cristales de sílice sustituyendo al material original (ej.: fig. 16). Además, su micromorfología se encuentra muy diagenizada, en algunos casos imposibilitando la observación de estructuras de importancia diagnóstica (esferulitas, centro de nucleación, límites de unidades de

cáscaras, etc). Este proceso es reflejado también en la macro-morfología de muchos ejemplares, ya que muestran agregados de capas de calcedonia y minerales de cuarzo (ej.: Fig. 7). En cuanto a su historia de pre-enterramiento, se puede identificar que los huevos completos sufrieron poco o nulo transporte, en comparación a los restos óseos hallados en la Formación Mercedes. Además, se conoce que las cáscaras poseen una alta resistencia a agentes erosivos (Tokaryk y Storer 1991), permitiendo así identificar la ornamentación superficial de muchos materiales estudiados. Los especímenes **MNHN-2688** y **MGC-1148** preservan gran parte de sus cáscaras, faltando una sección de morfología plana y longitudinal (Fig. 13 y 15). Este tipo de preservación puede ser explicado por varias hipótesis. En primer lugar, el material pudo haber estado expuesto a agentes erosivos físicos y/o químicos, precisamente sobre el sector ausente del huevo. Por otro lado, el sustrato donde se conformó el nido pudo presentar altos valores de acidez ($\text{pH} < 7$). Esta causa, en conjunto con rápidos cambios de temperatura, podrían alterar la configuración rígida de la cáscara, haciéndola más flexible, lo que disminuiría su potencial de fosilización (Clayburn *et al.* 2004). También, la estructura aplanada longitudinal puede ser evidencia del comportamiento de nidificación y del arreglo de puesta, patrón de nidificación observado en nidos atribuibles a terópodos (e.g. Norell *et al.* 1995). Finalmente, estos huevos podrían haber eclosionado. La zona de cáscara faltante podría ser la apertura por donde el embrión eclosionó, aunque esta hipótesis no puede ser comprobada con la información actual. La cáscara de **MLG-34** se encuentra fracturada en varios fragmentos, los cuales se encuentran algo dislocados de su posición original. Este patrón de fracturas sugiere que el huevo fue expuesto a diversas fuerzas compresivas y expansivas luego del enterramiento y litificación de la matriz sedimentaria (ver Mueller-Töwe *et al.* 2002; Fig. 17).

CPDS S/N presenta valores altos de Ca, C y O (Tabla 6) lo que implica que el material estudiado, junto a su descripción morfológica, presenta parte de su material original (Carbonato de Calcio) bien preservado y en algunas zonas neutras recristalización de la calcita. Este ejemplar cuaternario se diferencia de los demás especímenes oológicos, ya que estos últimos presentan altos valores de Si producto de un proceso epigenético que afectó las unidades portadoras, Formación Mercedes y Formación Queguay.

El ejemplar **MNHN DP-713** (paratipo de "*S. erbeni*") representa un caso interesante en lo que refiere a las alteraciones tafonómicas presentes. Este espécimen fue descrito por Mones (1980) como un huevo patológico, el cuál muestra una sucesión

de tres cáscaras. El huevo es considerado por este autor como “multicáscara” producto de una deficiencia hormonal de la hembra ovipositora (Mones 1980). Esta condición patológica es descrita en otros ejemplares en Uruguay por Faccio (1994b) (de tres a cuatro cáscaras). Dicho autor lo define como “*ovum in ovo*”, resultante por factores estresantes que sufre la hembra ovipositora y provocan la retención del huevo en el oviducto conduciendo a una repetitiva formación de la cáscara (Sturkie 1965; Erben *et al.* 1979; Hirsch 1989; Grellet-Tinner *et al.* 2010). Según Grellet-Tinner y colaboradores (2010) esta condición patológica es más compleja de determinar que la simple observación macroscópica del material. Según estos autores, la presencia de varias cáscaras no necesariamente es producto de una patología, sino que pueden deberse a alteraciones diagenéticas. Para esto, es de gran importancia tratar al material con herramientas que permiten observar y describir su micro-morfología (distribución y estructura de las unidades de cáscaras), por ejemplo, catodoluminiscencia, MLP y MEB. Luego de un análisis exhaustivo de la micro-morfología de **MNHN DP-713**, se sugiere que el mismo posee una condición “multicáscara” debido a efectos diagenéticos. De las tres “cáscaras” observables, la que se posiciona en el medio es la cáscara real, mientras que las otras dos, las posicionadas sobre y por debajo de esta, representan a artefactos diagenéticos (Fig. 8). Esto se determina porque la cáscara original presenta unidades bien delimitadas, con líneas de crecimientos, núcleos y esferulitas. En ella también se observan efectos diagenéticos producto de la silicificación. Las “pseudo-cáscaras” observables por debajo y encima de la original muestran una cristalización amorfa, y en algunas zonas de forma botroidal, de cristales de sílice de manera análoga al material oológico de Entre Ríos, Argentina (ver Grellet-Tinner *et al.* 2012). Esta estructura cristalográfica se diferencia de las zonas ultraestructurales de la cáscara original, pero a nivel macroscópico ésta continúa su configuración, copiando la ornamentación original de la cáscara sobre su superficie externa. La presencia de esta ornamentación, junto a la morfología macrosocópica de varias cáscaras, genera la confusión por una condición patológica (Fig. 8).

Los ejemplares oológicos completos (**MLG-34**, **MLG-35** y **CPDS S/N**) sometidos a estudios bajo tomografía computarizada no presentan restos embrionarios en su interior. Esto sugiere que no fueron preservados, o bien estos ejemplares corresponden a huevos no fecundados.

La gran mayoría de los materiales estudiados en esta tesis corresponden a huevos y cáscaras hallados en el registro estratigráfico de forma aislada. La excepción es

FCDPV 873 el cual corresponde a huevos y cáscaras en un bloque de arenisca de la Formación Mercedes, proveniente del sitio estudiado y descrito preliminarmente en [Faccio *et al.* 1990, 1993, Faccio 1994, Faccio y Montaña 1994](#). Como se explicó anteriormente, dichos autores obvian estudios de índole paleobiológico *in situ* sobre la nidada y su sitio de nidificación. Debido a todo esto, aspectos importantes del comportamiento reproductivo y de oviposición del amniota productor, son difíciles de determinar y describir. Sin embargo, se sugiere en esta tesis que durante el Cretácico Tardío, el territorio uruguayo, principalmente sobre el litoral del Río Uruguay donde se registran los hallazgos de huevos fósiles (departamentos de Colonia, Soriano, Flores, Durazno, Rio Negro y Paysandú), albergaba grandes áreas reproductivas y sitios de nidificaciones de titanosaurios. Esto se explica por la abundancia de hallazgos de acumulaciones de huevos y cáscaras de dinosaurios saurópodos y muy separados espacialmente en el Oeste Uruguayo. Este comportamiento de nidificación en saurópodos es descrito en actuales regiones áridas de Argentina (ej., Auca Mahuida – [Chiappe *et al.* 1998; García *et al.* 2015](#) y Sanagasta – [Fiorelli *et al.* 2012; Hechenleitner *et al.* 2016](#)), donde los hallazgos se dan en afloramientos poco erosionados y pobremente vegetados, a diferencia de nuestro país, donde la vegetación y la edafización es recurrente y dificulta el estudio *in situ* de las agrupaciones de huevos y cáscaras fósiles.

Actualmente, la especie de tinámido que habría ovipuesto el ejemplar **CPDS – S/N** se distribuye por todo el neotrópico, y es común encontrarlo en casi todos los hábitats, desde bosques tropicales a campos abiertos ([Cabot 2016](#)). Sin embargo, la Formación Dolores donde fue hallado el material oológico, muestra características de depósitos de ambiente continental-fluvial, asociados a un clima frío y árido a semi-árido, sugerido por su paleobiodiversidad y sus dataciones radiométricas ([Martínez y Ubilla 2004; Ubilla y Martínez 2016](#)). Por ello, se sugiere que este taxón correspondería a una biodiversidad típica de ambientes de campos de pastizales abiertos.

9. CONCLUSIONES

En la tesis presentada se notifican y caracterizan en profundidad los materiales oológicos (huevos y cáscaras fósiles) registrados para el Cretácico Tardío (Fm. Mercedes y Fm. Queguay) y el Cuaternario (Fm. Dolores) de Uruguay. En particular se realizan sus descripciones morfológicas, sistemáticas, tafonómicas y paleobiológicas. Luego de un análisis exhaustivo de los materiales en cuestión, desde varios puntos de vista, se concluye que:

- Los huevos y cáscaras fósiles evidencian una alta biodiversidad en Uruguay, no registrada por los restos óseos, ya que estos son escasos o ausentes en las mismas unidades sedimentarias.

- En el registro fosilífero oológico de Uruguay se reportan dos grandes clados de dinosaurios: saurópodos y terópodos.

- Los restos oológicos de saurópodos pertenecerían a Titanosauria. Sus huevos y cáscaras se caracterizan por tener la siguiente morfología diagnóstica: contorno del huevo esférico, ornamentación nodular de la superficie de la cáscara, condición monocapa formada por unidades constituidas por cristales aciculares rombohédricos de calcita, canales porales individuales y ramificados, en ocasiones con forma de “Y”.

- Teniendo en cuenta el sistema de clasificación parataxonómico, se registran para Uruguay por primera vez dos oofamilias: Megaloolithidae y Faveoololithidae.

- Megaloolithidae y Faveoololithidae corresponden a un mismo clado de Saurópoda: Titanosauria. Ambos morfotipos se encuentran presentes en una misma asociación oológica e incluso en un mismo huevo en Uruguay, y evidenciado en La Rioja, por lo que el sistema de clasificación parataxonómico pierde validez.

- La microestructura de estas cáscaras de huevos revela aspectos importantes sobre patrones de nidificación de sus productores. Aquí se sugiere que el actual territorio del Oeste de Uruguay, durante el Cretácico Tardío, albergaba grandes y extensos sitios de nidificación y colonias de reproducción de titanosaurios.

- En base a estudios morfológicos y filogenéticos, se determina la presencia de dinosaurios pertenecientes al clado Averostra, Maniraptora y Avialae para el Cretácico Tardío de Uruguay. Estos huevos y cáscaras fósiles se caracterizan por tener la siguiente diagnosis oológica: contorno del huevo elongado u oblongo, ornamentación lineal de la

superficie de la cáscara en huevos averostra, y ausente en huevos avianos, condición bi-capa (Averostra) y tri-capa (Avialae), canales porales individuales.

- Se reporta en esta tesis el primer hallazgo de un un huevo fósil para el Cuaternario de Uruguay. El mismo es asignado al clado Tinamidae (Notopalaeognathae).

- Los materiales oológicos provenientes de unidades del Cretácico Tardío de Uruguay presentan una historia diagenética particular (alta silicificación), producto de procesos epigenéticos que las mismas unidades sufrieron. Sin embargo, las cáscaras registradas en la Formación Queguay muestran alteraciones carbonáticas.

- La paleobiología y la historia tafonómica, junto con las características geológicas permiten determinar aspectos paleoambientales de las unidades portadoras de huevos, y facilita las asignación estratigráfica para aquellos materiales oológicos cuya procedencia es incierta.

- La presencia de cascaras de dinosaurios para la Formación Queguay permite apoyar la hipótesis sobre la edad Cretácica Tardío para dicha unidad.

10. BIBLIOGRAFÍA

- Abadie, J.C., Andrade, C., Machon, N. y Porcher, E. 2008. On the use of parataxonomy in biodiversity monitoring: a case study on wild flora. *Biodiversity and Conservation*, 17: 3485–3500.
- Agnolin, F., Powell, J., Novas F. y Kundrát, M. 2012. New alvarezsaurid (Dinosauria, Theropoda) from uppermost Cretaceous of north-western Patagonia with associated eggs. *Cretaceous Research* 35 (2012) 33-56.
- Alonso-Zarza, A. M., Genise, J. F., y Verde, M. 2011. Sedimentology, diagenesis and ichnology of Cretaceous and Palaeogene calcretes and palustrine carbonates from Uruguay. *Sedimentary Geology* : 236 (1), 45-61.
- Andersson, M. y Eriksson, M. 1982. Nest parasitism in goldeneyes *Bucephala clangula*: some evolutionary aspects. *American Naturalist*, 120: 1–16.
- Apesteguía, S., Gallina, P., Gianechini, F., Soto, M. y Perea, D. en Candeiro y Avila 2013. Dinosaurios cretácicos del Triángulo Mineiro (Grupo Baurú, Brasil), el Grupo Paysandú (Uruguay Occidental) y la Cuenca Neuquina (Grupo Neuquén, Argentina). En: Fósseis de vertebrados e plantas do período dos dinossauros de regio do Triangulo Mineiro. Letra Capital Editorial, Río de Janeiro, Brasil, 185-244.
- Araujo, R., Castanhinha, R., Martins, R., Mateus, O., Hendrickx, C., Beckmann, F., Schell, N. y Alves, L. 2013. Filling the gaps of dinosaurs eggshell phylogeny: Late Jurassic Theropod clutch with embryos from Portugal. *Nature/Scientific Reports* 3:1924, DOI: 10.1038/srep01924.
- Arias, J.L., Fink, D.J., Xiao, S., Heuer, A. y Capland, A. 1993. Biomineralization and eggshells: cell-mediated acellular compartments of mineralized extracellular matrix. *International Review of Cytology*, 145: 217–50.

- Arias, J.L., Mann, K., Nys, Y., García Ruíz, J.M. y Fernández, M.S. 2007. Eggshell growth and matrix macromolecules. In: Bäurerlein, E.; Pickett-Heaps, J. (eds.), *Handbook of biomineralization: Biological aspect and structure formation*. Wiley-VHC Published: 471 pp.
- Azevedo, S. A., Gallo, V. y Ferigolo, J. 1999. A possible chelonian egg from the brazilian Late Cretaceous. *Anais da Academia Brasileira de Ciencias*, jun; año/vol. 72, numero 002. Academia Brasileira de Ciencias. Rio de Janeiro, Brasil. Pp. 187-193.
- Bakker, R.T. 1986. *The Dinosaur Heresies*. William Morrow, New York. 481 pp.
- Balanoff, A.M., Norell, M.A., Grellet-Tinner, G. y Lewin, M.R. 2008. Digital preparation of a probable neoceratopsian preserved within an egg, with comments on microstructural anatomy of ornithischian eggshells. *Naturwissenschaften*, 95: 493–500.
- Baraloto, C., Ferreira, E., Rockwell, C. y Walthier, F. 2007. Limitations and applications of parataxonomy for community forest management in Southwestern Amazonia. *Ethnobotany. Research & Applications*, 5: 77–84.
- Basset, Y., Novotny, V., Miller, S.E., Weiblen, G.D., Missa, O y Stewart, A.J.A. 2004. Conservation and biological monitoring of tropical forests: the role of parataxonomists. *Journal of Applied Ecology*, 41: 163–174.
- Batista, A. 2012. Análisis morfológico y sistemático de *Tacuarembovum oblongum* Mones 1980 y otras ooformas similares (Dinosauria), Cretácico Tardío de Uruguay: Implicancias Estratigráficas y Paleoambientales. Tesis de Grado de la Licenciatura de Ciencias Biológicas – Orientación Paleontología. Facultad de Ciencias – Universidad de la República. 103 pp.
- Batista, A. y Perea, D. 2010a. Nuevos restos de huevos de dinosaurios (Jurásico Tardío? – Cretácico Tardío?), Uruguay. X Congreso Argentino Paleontología y

Bioestratigrafía y el VII Congreso Latinoamericano de Paleontología. La Plata – Argentina.

Batista, A. y Perea, D. 2010b. Los huevos de dinosaurios de Uruguay, estado actual de su conocimiento. I Congreso Uruguayo de Zoología y X Jornadas de Zoología del Uruguay. Montevideo - Uruguay.

Batista, A., Perea, D. y Vede, M. 2012. Primeros registros de la oofamilia Elongatoolithidae (Cretácico Tardío?) para Uruguay: Sistemática, Paleobiología y Estratigrafía de ooformas oblongas. XXVI Jornadas argentinas de Paleontología de Vertebrados. Bs. As. – Argentina.

Birchard, G., Ruta, M., Deeming, D. 2013. Evolution of parental incubation behaviour in dinosaurs cannot be inferred from clutch mass in birds. Biol Lett 20130036. <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2013.0036>

Bonaparte, J.F. 1978. El Mesozoico de América del Sur y sus tetrápodos. *Opera Lilloana*, 26: 596 pp.

Bonaparte, J.F. 1986. The early radiation and phylogenetic relationships of the Jurassic sauropod dinosaurs, based on vertebral anatomy. In K. Padian (ed.), *The Beginning of the Age of Dinosaurs: Faunal Change Across the Triassic–Jurassic Boundary*. Cambridge University Press, Cambridge 247-258

Bonaparte, J. F. y Vince, M. 1979. El hallazgo del primer nido de dinosaurios triásicos (Saurischia, Prosaurópoda), Triásico Superior de Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 16: 173-182.

Bonaparte J. F. y R. A. Coria. 1993. Un nuevo y gigantesco saurópodo titanosaurio de la Formación Rio Limay (Albanio-Cenomaniano) de la Provincia del Neuquén, Argentina [A new and huge titanosaur sauropod from the Rio Limay Formation (Albian-Cenomanian) of Neuquén Province, Argentina]. *Ameghiniana* **30(3)**:271-282

- Bossi, J. 1966. *Geología del Uruguay*. Departamento de Publicaciones de la Universidad de la República, Montevideo. 469 pp.
- Bossi, J. y Navarro, R. 1991. *Geología del Uruguay*. Departamento de Publicaciones de la Universidad de la República. Montevideo. 967 pp.
- Bossi, J. y Ferrando, L. 2001. Carta Geológica del Uruguay. Escala 1:500.000. Edición Geoeditores SRL (CD-ROM). Montevideo.
- Bravo, A.M. y Marugán-Lobón, J. 2012. Morphometric analysis of dinosaur eggshells: constraints of size on shape, *Historical Biology: An International Journal of Paleobiology*, DOI:10.1080/08912963.2012.744989
- Brocklehurst, N., Upchurch, P., Mannion, P.D. y O'Connor, J. 2012. The completeness of the fossil record of Mesozoic birds: Implications for early avian evolution. *Plos One* 7, 21 pp., e39056.
- Brusatte, S.L., Lloyd, G.T., Wang, S.C. y Norell, M.A. 2014. Gradual assembly of avian body plan culminated in rapid rates of evolution across dinosaur-bird transition. *Current Biology* 24(20): 2386–2392. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2014.08.034>
- Buffetaut, E., Grellet-Tinner, G., Suteethorn, V., Cuny, G., Tong, H., Körsir, A., Cavin, L., Chitsing, S., Griffiths, P.J., Tabouelle, J. y Le Loeuff, J. 2005. Minute theropod eggs and embryo from the Lower Cretaceous of Thailand and the dinosaur-bird transition. *Naturwissenschaften*, 92: 477–482.
- Cabot, J. 2016. Tinamous (Tinamidae). In: del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D.A. & de Juana, E. (eds.). *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona. (retrieved from <http://www.hbw.com/node/52189> on 25 October 2016).
- Cabrera, F. 2015. Paleodiversidad y paleoecología de moluscos continentales: El Cretácico Tardío-Paleógeno de Uruguay como caso de estudio. Tesis de posgrado

de la Maestría de Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias – Universidad de la República. 125 pp.

Campbell, N.A. y Reece, J.B. 2007. Biología. Ed. Médica Panamericana. ISBN: 8479039981, 9788479039981. 1532 pp.

Caorsi, J. y Goñi, J. 1958. Geología Uruguaya. *Instituto Geológico del Uruguay, Boletín* 37: 1 - 73.

Carpenter, K., Hirsch, K.F. y Horner, J.R. 1994. Dinosaur Eggs and Babies. Cambridge UK: Cambridge Univ. Press: 372 pp.

Carrino, D.A., Dennis, J.E., Wu, T.M., Arias, J.L., Fernández, M.S., Rodríguez, J.P., Fink, D.J., Heuer, A.H. y Caplan, A I. 1996. The avian eggshell extracellular matrix as a model for biomineralization. *Connective Tissue Research*, 35: 325–329.

Casadío, S., Manera, T., Parras, A. y Montalvo, C. 2002. Huevos de dinosaurios (Faveoolithidae) del Cretácico Superior de la cuenca del Colorado, provincia de La Pampa, Argentina. *AMEGHINIANA (Rev. Asoc. Paleontol. Argent.)* - 39 (3): 285-293.

Chiappe, L. M. y Vargas, A. 2003. Emplumando dinosaurios: La transición evolutiva de Terópodos a Aves. Punto de vista: Ideas, Opinión, Revisión. *Hornero* 18(1): 1-11, 2003.

Chiappe, L.M., Coria, R.A., Dingus, L., Jackson, F., Chinsamy, A. y Fox, M. 1998. Sauropod dinosaur embryos from the Late Cretaceous of Patagonia. *Nature*, 396: 258–262.

Chiappe, L. M., Dingus, L., Jackson, F., Grellet-Tinner, G., Aspinall, R., Clarke, J., Coria, R., Garrido, A. y Loope, D. 2000. Sauropod eggs and embryos from the Late Cretaceous of Patagonia. First International Symposium on dinosaurs, eggs and babies/extended abstract.

- Chiappe, L.M., Salgado, L. y Coria, R.A. 2001. Embryonic skulls of titanosaur sauropod dinosaurs. *Science*, 293: 2444–2446.
- Chiappe, L.M., Schmitt, J.G., Jackson, F.D., Garrido, A., Dingus, L. y Grellet-Tinner, G. 2004. Nest structure for sauropods: sedimentary criteria for recognition of dinosaur nesting traces. *Palaios*, 19: 89–95.
- Clark, J. M., Norell, M. A. y Chiappe, L. M. 1999. An oviraptorid skeleton from the Late Cretaceous of Ukhaa Tolgod, Mongolia, preserved in an avian-like brooding position over and oviraptorid nest. *American Museum Novitates*, 3265, 1–36.
- Clark, J.M., Norell, M.A. y Barsbold, R. 2001. Two new oviraptorids (Theropoda: Oviraptorosauria), Upper Cretaceous Djadokhta Formation, Ukhaa Tolgod, Mongolia. Rapid communication. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21(2):209–213.
- Clayburn, J.K., Smith, D.L. y Hayward, J.L. 2004. Taphonomic effects of pH and temperature on extant avian dinosaur eggshell. *Palaios*, 19: 170–177.
- Código Internacional de Nomenclatura Zoológica 1999. c/o The Natural History Museum – Cromwell Road – London SW7 5BD – UK.
- Conroy, G. C. y Vannier, M. W. 1984. Noninvasive three-dimensional computer Imaging of matrix filled fossil Skull by high-resolution computed tomography. *Science*. 226: 456 – 458.
- Crimes, T.P. y Droser, M.L. 1992. Trace fossils and bioturbation: The other fossil record. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, 23: 339–360.
- Daners, G. y Guerstein, G.R. 2004. Dinoflagelados del Maastrichtienese-Paleogeno en la Formación Gaviotín, cuenca Punta del Este. En: Veroslavsky, G., Ubilla, M. & Martínez, S. (eds.). *Cuencas sedimentarias de Uruguay: Geología, Paleontología y Recursos Naturales. Cenozoico*. DIRAC, Montevideo, pp. 37-62.

- de Valais, S., Apesteguía, S. y Udrizar Sauthier, D. 2003. Nuevas evidencias de dinosaurios de la Formación Puerto Yeruá (Cretácico), Provincia de Entre Ríos, Argentina. *Ameghiniana*, 40: 631–635.
- Deeming, D.C. 2006. Ultrastructural and functional morphology of eggshells supports the idea that dinosaur eggs were incubated buried in a substrate. *Palaeontology*, Vol. 49, Part 1, 2006, pp. 171–185.
- Deeming, D.C. 2013. Effects of female body size and phylogeny on avian nest dimensions. *AVIAN BIOLOGY RESEARCH* 5 (4). doi: 10.3184/175815512X13528955707337.
- Deeming, D.C. y Ferguson, M.W.J. 1991. Egg incubation: its effects on embryonic development in birds and reptiles. Cambridge University Press, Cambridge, UK: 448 pp.
- Deeming, D.C. y Ruta, M. 2014. Egg shape changes at the theropod–bird transition, and a morphometric study of amniote eggs. *R. Soc. open sci.* 1: 140311. <http://dx.doi.org/10.1098/rsos.140311>
- Dong, Z. y Currie, P.J. 1996. On the discovery of an oviraptorid skeleton on a nest of eggs at Bayan Mandahu, Inner Mongolia, People's Republic of China. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 33, 631-636.
- Donovan, S.K. 1994. The palaeobiology of trace fossils. John Wiley & Sons Ltd.: 308 pp.
- Dzik, J. 1996. Notostracan trackways and parataxonomy. *Acta Palaeontologica Polonica*, 41: 58.
- Elinson, R. y Beckham, Y. 2002. Development in frogs with large eggs and the origin of amniotes. *Zoology*, Vol. 15, Issue 2. 105-117 pp.

- Elzanowsky, A. 1981. Embryonic bird skeletons from the Late Cretaceous of Mongolia. *Palaeontologia Polonica* 42, 148–179.
- Erben, K. H. 1970. Ultrastrukturen und Mineralisation rezenter und fossiler Eischalen bei Voegeln und Reptilien. *Biominerelisation*, 1:1-66.
- Erben, H. K., Hoefs, J y Wedepohl, K. H. 1979. Paleobiological and isotopic studies of eggshells from declining dinosaur species. *Paleobiology*, 5 (4): 380-414.
- Ezcurra, M. D. 2006. A review of the systematic position of the dinosauriform archosaur *Eucoelophysis baldwini* Sullivan & Lucas, 1999 from the Upper Triassic of New Mexico, USA. *Geodiversitas* **28(4)**:649-684
- Faccio, G. 1994a. Dinosaurian eggs from the upper Cretaceous of Uruguay in K. Carpenter, J. R. Horner & K. F. Hirsch (eds.): *Dinosaur eggs and babies*, pp. 47-53, figs. 1-5. Cambridge University Press.
- Faccio, G. 1994b. Un inusual huevo multicáscara de dinosaurio. *Paleociencias del Uruguay*, (Serie Didáctica) 2: 15. Montevideo.
- Faccio, G. y Montaña, J. 1994. Registro fósil in situ de huevos de dinosaurios del Cretácico superior de Durazno y la presencia de Faveoolithidae (Zhao et Ding 1976) en huevos de dinosaurios del Uruguay. *Paleociencias del Uruguay*, (Serie Didáctica) 2: 16-18. Montevideo.
- Faccio, G., Ford, I. y Gancio, F. 1990. Primer registro fósil in situ de huevos de dinosaurios del Cretácico superior del Uruguay (Fm. Mercedes). Facultad de Agronomía, *Boletín de Investigaciones*, 26: 1-12, lám. 1, figs. 1-6. Montevideo.
- Faccio, G., Montaña, J. y Gancio, F. 1993. Huevos de dinosaurios del Cretácico de Durazno (Comunicación preliminar). En: *Geología y recursos minerales del Departamento de Durazno*. Imprenta del M.D.N., Durazno. pp. 85-87.
- Fernández, M. 2013. 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. *AMEGHINIANA* - 2013 - Tomo 50 (1): 79 – 97.

Fernández, M.S., Escobar, C., Lavelin, I., Pines, M. y Arias, J.L. 2003. Localization of osteopontin in oviduct tissue and eggshell during different stages of the avian egg laying cycle. *Journal of Structural Biology*, 143: 171–180.

Fernández, M., García, R., Fiorelli, L., Scolaro, A., Salvador, R.B., Cotaro, C., Kaiser, G. y Dyke, G. 2013. A Large Accumulation of Avian Eggs from the Late Cretaceous of Patagonia (Argentina) Reveals a Novel Nesting Strategy in Mesozoic Birds. *PLoS ONE* 8(4): e61030. doi:10.1371/journal.pone.0061030.

Fiorelli, L.E. 2012. El sitio de nidificación de dinosaurios del Parque geológico Sanagasta, La Rioja, Argentina. Tesis doctoral de Geología. Universidad Nacional de Córdoba. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Departamento de Geociencias del Centro Regional de Investigaciones Científicas y Transferencia Tecnológica de La Rioja (CRILAR – CONICET), 367 pp.

Fiorelli, L.E. y Grellet-Tinner, G. 2009. Micro and ultrastructural characterization of the eggshell in dinosaurs eggs from Sanagasta (Upper Cretaceous), La Rioja Province, Argentina. *Ameghiniana*, 46(4, Suppl.): 25R.

Fiorelli, L.E., Grellet-Tinner, G., Alasino, P.H. y Argañaraz, E. 2012. The geology and paleoecology of the newly discovered Cretaceous neosauropod hydrothermal nesting site in Sanagasta (Los Llanos Formation), La Rioja, northwest Argentina. *Cretaceous Research*, 35: 94–117.

Fontaine, J.J. y Martin, T.E. 2006. Habitat selection responses of parents to offspring predation risk: an experimental test. *American Naturalist*, 168: 811–818.

Ford, I. y Gancio, F. 1988. Huevos fósiles de dinosaurios en Uruguay. *Notas Informativas de la Facultad de Agronomía* 1 (5): 3. Montevideo. Uruguay.

- Gadow, H. 1893. Vogel. II. Systematischer Theil. Pp. 1–303, *in* Klassen und Ordnungen des Their-Reichs (H. G. Bronn, ed.). C. F. Winter, Leipzig, Germany.
- García, G., Marivaux, L., Péliissié, T. y Vianey-Liaud, M. 2006. Earliest Laurasian sauropod eggshells. *Acta Palaeontologica Polonica*, 51: 99–104.
- García, R.A., Salgado, L., Fernández, M.S., Cerda, I., Carabajal, A.P., Otero, A., Coria, R.A. y Fiorelli, L.E. 2015. Paleobiology of Titanosaurs: reproduction, development, histology, pneumaticity, locomotion and neuroanatomy from the South American fossil record. *Ameghiniana* 52: 29–68.
- Gauthier, J. 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds. Pp. 1–55, *in* The Origin of Birds and the Evolution of Flight (K. Padian, ed.). California Academy of Science, San Francisco, California.
- Gautron, J., Nau, F., Mann, K., Guerin-Dubiard, C., Renault, S., Hincke, M.T. y Nys, Y. 2007. Molecular approaches for the identification of novel egg components. *World's Poultry Science Journal*, 63: 82–90.
- Genise, J. F. & Cladera, G. 1995. Application of computerized tomography to study insect traces. *An International Journal for Plant and Animal Traces. Ichnos*, v. 4, pp. 77 – 81, 1995.
- Genise, J.F., Bellosi, E.S., Verde, M. y González, M.G. 2011. Large ferruginized palaeorhizospheres from a Paleogene lateritic profile of Uruguay, Sediment. Geol. (2011), doi:10.1016/j.sedgeo.2011.08.008
- Gillette, D.D. y Lockley, M.G. 1989. Dinosaur tracks and traces. Cambridge University Press: 480 pp.
- Goldstein, J.I., Newbury, D.E., Echlin, P., Joy, D.C., Romig, A.D., Jr., Lyman, C.E., Fiori, C. y Lifshin, E. 1992. *Scanning Electron Microscopy and X-ray Microanalysis: A Text for Biologists, Material Scientists and Geologists; second Edition*. Plenum Press, New York, 820 p.

- Goldstein, J.I., Newbury, D.E., Joy, D.C., Lyman, C.E., Echlin, P., Lifshin, E., Sawyer, L.C. y Michael, J.R. 2007. *Scanning Electron Microscopy and X-ray Microanalysis; third edition*. Springer, New York, 586 p.
- Goloboff, P.A., Farris, J.S., Nixon, K.C. 2008a. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24: 1-13.
- Goloboff, P.A., Farris, J.S., Nixon, K.C. 2008b. TNT (Tree analysis using new technology) (BETA) ver. 1.1.
- Goso Aguilar, C. 1999. *Análise estratigráfica do Grupo Paysandú (Cretáceo) na Bacia do Litoral Uruguai*. Tese de Doutorado IGCE-UNESP. Rio Claro. pp. 184.
- Goso, H. y Bossi, J. 1966. *El Cenozoico*, pp. 259-301 de Bossi J (1966): *Geología del Uruguay*. Departamento de Publicaciones de la Universidad de la República, Montevideo.
- Goso Aguilar, C. y Perea, D. 2004. El Cretácico post-basáltico de la Cuenca litoral del Río Uruguay: geología y paleontología. En: Veroslavsky, G., Ubilla, M., Martínez S. (Eds.): *Cuencas sedimentarias de Uruguay: geología, paleontología y recursos naturales - Mesozoico*: 141-169. DIRAC-Facultad de Ciencias, Montevideo, Uruguay.
- Gray, G. R. 1840. A list of the genera of birds, with their synonyma an indication of the typical species of each genus. Compiled from various sources. Richard & Taylor. - pp. i-viii [= 1-8], i-ii [= 1-2], 1-80. London, England.
- Grellet-Tinner, G. 2000. Phylogenetic interpretation of eggs and eggshells. In: Bravo, A.M., Reyes, T. (eds.), *First International Symposium on Dinosaur Eggs and Babies*, Isona I Conca Dellà Catalonia, Spain: 61–75.

- Grellet-Tinner, G. 2005. Membrana testácea of titanosaurid dinosaur eggs from Auca Mahuevo (Argentina): implications for the exceptional preservation of soft tissue in Lagerstätten. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25: 99–106.
- Grellet-Tinner, G. y Norell, M. 2002. An avian egg from the Campanian of Bayn Dzak, Mongolia. Note, *Journal of Vertebrate Paleontology* 22(3):719–721.
- Grellet-Tinner, G. y Chiappe, L.M. 2004. Dinosaur eggs and nestings: implications for understanding the origin of birds. In: Currie, P.J., Koppelhus, E.B., Shugar, M.A. y Wright, J.L. (eds.), *Feathered Dragons: Studies on the Transition from Dinosaurs to Birds*: 185–214.
- 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. y Dike, G. 2005. The eggshell of the Eocene bird *Lithornis* *Acta Palaeontol. Pol.* 50 (4): 831–835, 2005.
- Grellet-Tinner, G. 2006. Phylogenetic interpretation of eggs and eggshells: implications for phylogeny of Palaeognathae. *Alcheringa*, 30: 141–182.
- Grellet-Tinner, G., Chiappe, L.M., Norell, M. y Bottjer, D. 2006. Dinosaur eggs and nesting behaviors: A paleobiological investigation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 232: 294–321.
- Grellet-Tinner, G. y Makovicky, P.J. 2006. A possible egg of the theropod *Deinonychus antirrhopus*: phylogenetic and biological implications. *Canadian Journal of Earth Science*, 43: 705–719.
- Grellet-Tinner, G. y Zaher, H. 2007. Taxonomic identification of the Megaloolithid egg and eggshells from the Cretaceous Bauru Basin (Minas Gerais, Brazil):

comparison with the Auca Mahuevo (Argentina) titanosaurid eggs. *Papéis Avulsos de Zoología*, 47: 105–112.

Grellet-Tinner, G. y Fiorelli, L.E. 2010. A new Argentinean nesting site showing neosauropod dinosaur reproduction in a Cretaceous hydrothermal environment. *Nature Communications* 1: 32. doi: [10.1038/ncomms1031](https://doi.org/10.1038/ncomms1031)

Grellet-Tinner, G.; Corsetti, F. y Buscalioni, A. 2010. The importance of microscopic examinations of eggshells: discrimination of bioalteration and diagenetic overprints from biological features. *Journal of Iberian Geology*, 36: 181–192.

Grellet-Tinner, G., Sim, C.M., Kim, D.H., Trimby, P., Higa, A., An, S.L., Oh, H.S., Kim, T.J. 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.

Grellet-Tinner, G., Fiorelli, L.E. y Salvador, R.B. 2012. Water vapor conductance of the Lower Cretaceous dinosaurian eggs from Sanagasta, La Rioja, Argentina: paleobiological and paleoecological implications for South American faveoolithid and megaloolithid eggs. *Palaios*, 27: 35–47.

Hammer, O. y Harper, D.A.T. 2006. *Paleontological Data Analysis*. Blackwell Publishing.

Hechenleitner, E.M., Grellet-Tinner, G. y Fiorelli, L.E. 2015. What do giant titanosaur dinosaurs and modern Australasian megapodes have in common? *PeerJ* 3:e1341; DOI [10.7717/peerj.1341](https://doi.org/10.7717/peerj.1341)

Hechenleitner, E.M., Fiorelli, L.E., Grellet-Tinner, G., Leuzinger, L., Basilici, G., Taborda, J.R.A., de la Vega, S.R. y Bustamante, R.A. 2016. A new Upper Cretaceous titanosaur nesting site from La Rioja (NW Argentina), with implications for titanosaur nesting strategies. *Paleontology*. DOI: [10.1111/pala.12234](https://doi.org/10.1111/pala.12234)

- Hincke, M.T., Wellman-Lanadie, O., McKee, M.D., Gautron, J., Nys, Y. y Mann, K. 2008. Biosynthesis and structural assembly of eggshell components. In: Yoshinori, M. (ed.), *Egg bioscience and biotechnology*. Wiley-Interscience, Hoboken, New Jersey: 97–128.
- Hincke, M. T., Nys, Y., Gautron, J., Karlheinz, M., Rodriguez-Navarro, A.B. y McKee, M.D. 2012. The eggshell: Structure, composition and mineralization. *Front. Biosci.* 17:1266–1280.
- Hirsch, K. F. 1979. The oldest vertebrate egg?. *Journal of Paleontology*, 53 (5): 1068-1084.
- Hirsch, K. F. 1983. Contemporary and fossil Chelonian eggshells. *Copeia* 1983 (2): 382-395.
- Hirsch, K. F. 1989. Upper Jurassic Dinosaur Eggs from Utah. *Science*. 243: 1711-713.
- Hirsch, K. F. 1994. The fossil record of vertebrate eggs. In Stephen, K. y Donovan, J. (Eds.): *The Palaeobiology of trace fossils*, John Hiley Sons, 308 pp.
- Hirsch, K. F. & Packard, M. J. 1987. Review of fossil eggs and their shell structure. *Scanning Microscopy*, 1 (1): 383-400.
- Hirsch, K. F. & Quinn, B. 1990. Eggs and eggshell fragments from the Upper Cretaceous Two Medicine formation of Montana. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 10 (4): 491-511.
- Horner, J.R. y Weishampel, D.B. 1996. A comparative embryological study of two ornithomimid dinosaurs (correction). *Nature*, 383, 103.
- Houde, P.W. 1988. *Paleognathous Birds from the Early Tertiary of the Northern Hemisphere*. Nuttall Ornithological Club, Cambridge, Massachusetts.

- Huene, F. von. 1914. Beitrage zur Geschichte der Archosaurier. Geologische und Palaontologische Abhandlungen 13: 1-53.
- Huh, M. y Zelenitsky, D.K. 2002. Rich dinosaur nesting site from the Cretaceous of Bosung County, Chullanam-Do Province, South Korea. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22: 716–718.
- Iverson, J.B. y Evert, M.A. 1995. Physical characteristics of reptilian eggs and a comparison with avian eggs. In: D. C. Deeming, D.C. y M. W. J. Ferguson, M.W.J (Eds.), *Egg Incubation: Its Effects on Embryonic Development in Birds and Reptiles*, Cambridge University Press, New York, p.87-101.
- Janzen, D.H. 2004. Setting up tropical biodiversity for conservation through non-damaging use: participation by parataxonomists. *Journal of Applied Ecology*, 41: 181–187.
- Kellner, P., Campos, D., Azevedo, S. y Carvalho, L. 1998. Theropod dinosaur eggs from the continental Upper Cretaceous of Minas Gerais, Brazil. Abstracts of Papers, *Journal of Vertebrate Paleontology*, 18:S3, 1-94. 55 A
- Kellner, A. y Campos, D. 2000. Brief review of dinosaurs studies and perspectives in Brazil. *An. Acad. Bras. Ci.*, (2000) 72 (4).
- Kerourio, P. y Sigé, B. 1984. L'apport des coquilles d'oeufs de dinosaures de Laguna Umayo à l'âge de la Formation Vilquechico et à la compre − hension de *Perutherium altiplanense*. *Newsletters on Stratigraphy* 13: 133–142.
- Krell, F.-T. 2004. Parataxonomy vs. taxonomy in biodiversity studies—pitfalls and applicability of 'morphospecies' sorting. *Biodiversity and Conservation*, 13: 795–812.

- Kruskal, J. B. 1964. Nonmetric multidimensional scaling: a numerical method. *Psychometrika* 29: pp. 115-129.
- Lambert, R. 1939. Memoria explicativa del mapa geológico de los terrenos sedimentarios y las rocas efusivas del Departamento de Durazno, Boletín del Instituto Geológico del Uruguay 25:1-37.
- Lambert, R. 1940. Memoria explicativa de un mapa geológico de reconocimiento del departamento de Paysandú y de los alrededores de Salto. Boletín N° 27b, Instituto Geológico del Uruguay: 1-41. Montevideo, Uruguay.
- Lakshminarayanan, R., Joseph, J.S., Kini, R.M. y Valiyaveetil, S. 2005. Structure–function relationship of avian eggshell matrix proteins: a comparative study of two major eggshell matrix proteins, ansocalcin and OC-17. *Biomacromolecules*, 6: 741–751.
- Laurin, M. y Reisz, R.R. 1997. A new perspective on tetrapod phylogeny. En: Sumida, S. y Martin, K.L.M. (eds.), *Amniote origins: completing the transition to land*. San Diego, Academic Press. 9-59 pp.
- Lavelin, I., Yarden, N., Ben-Bassat, S., Bar, A. y Pines, M. 1998. Regulation of Osteopontin gene expression during egg shell formation in the laying Hen by mechanical strain. *Matrix Biology*, 17: 615–623.
- Leanza, H.A., Apesteguía, S., Novas, F.E. y de la Fuente, M.S. 2004. Cretaceous terrestrial beds from the Neuquén Basin (Argentina) and their tetrapod assemblages. *Cretaceous Research* 25:61–87.
- Lima, S.L. 2009. Predators and the breeding bird: behavioral and reproductive flexibility under the risk of predation. *Biological Reviews*, 84: 485–513.
- Lockley, M.G. 1991. *Tracking Dinosaurs: A New Look at an Ancient World*. Cambridge University Press: 264 pp.

- López-Martínez y Vicens 2012. A new peculiar dinosaur egg, Sankofa pirenaica oogen. Nov. oosp. Nov. from the Upper Cretaceous coastal deposits of the Aren Formation, South-Central Pyrenees, Lleida, Catalonia, Spain. *Palaeontology*, Vol. 55, Part 2, 2012, pp. 325–339.
- Luo, Z. y Ketten, D. R. 1991. CT Scanning and computerized reconstructions of the inner ear of multituberculate mammals. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 11: 220 – 228.
- 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 N°4*. Primera Reunión Argentina de Icnología: 59–67.
- Marsh, O.C. 1878. Principal characters of American Jurassic dinosaurs, Part I. *American Journal of Science (series 3)*, 16: 411–416.
- Marsh, O. C. 1881. Principal characters of American Jurassic dinosaurs. Part V. *The American Journal of Science and Arts, series 3* 21:417-423
- Märss, T. 2006. Exoskeletal ultrastructure of early vertebrates. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26: 235–252.
- Martínez, S. y Ubilla, M. 2004. El Cuaternario en Uruguay; pp. 195–227 in G. Veroslavsky, M. Ubilla, and S. Martínez (eds.), *Cuencas Sedimentarias del Uruguay: Geología, Paleontología y Recursos Naturales–Cenozoico*. DIRAC, Montevideo.
- Martinez, S. y Veroslavsky, G. 2004. Registros continentales no depositacionales del Terciario Temprano. En: Veroslavsky, G., Ubilla, M., Martinez S. (Eds.): *Cuencas sedimentarias de Uruguay: geología, paleontología y recursos naturales - Cenozoico*: 63-82. DIRAC-Facultad de Ciencias, Montevideo, Uruguay.

- Martínez, S., Veroslavzky, G. y Cabrera, F. 2015. Calizas del Queguay: un enfoque hacia la arqueología. *Revista de Antropología del Museo de Entre Ríos*. 1 (2): 1-10. Paraná, Entre Ríos, Argentina.
- Marzola, M., Russo, J. y Mateus, O. 2014. Identification and comparison of modern and fossil crocodylian eggs and eggshell structures. *Historical Biology*. DOI: 10.1080/08912963.2013.871009
- Mikhailov, K.E. 1991. Classification of fossil eggshells of amniotic vertebrates. *Acta Paleontologica Polonica*, 36: 193–238.
- Mikhailov, K.E. 1992. The microstructure of avian and dinosaurian eggshell: phylogenetic implications. En Campbell Jr, K. E. (Ed.): *Papers in avian Paleontology*. Natural History Museum of Los Angeles County: 361-373.
- Mikhailov, K.E. 1994. Theropod and protoceratopsian dinosaur eggs from the Cretaceous of Mongolia and Kazakhstan. *Paleontological Journal*, 28, 101-120.
- Mikhailov, K.E. 1997. Fossil and recent eggshell in amniotic vertebrates: fine structure, comparative morphology and classification. *Special Papers in Palaeontology*, 56: 1–80.
- Mikhailov, K., Sabath, K. y Kurzanov, S. 1994. Eggs and nests from the Cretaceous of Mongolia. In: Carpenter, K.; Hirsch, K.F.; Horner, J.R. (eds.), *Dinosaur Eggs and Babies*. Cambridge Univ. Press, Cambridge: 88–115.
- Mikhailov, K.E., Bray, E.S. y Hirsch, K.F. 1996. Parataxonomy of fossil egg remains (Vertebrata): principles and applications. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16: 763–769.
- Mikhailov, K.E. 1996. The eggs of birds in the Upper Cretaceous of Mongolia. *Paleontologicheskii Zhurnal*, 1:119-121. Russia.
- Miller, W. 2007. *Trace Fossils: concepts, problems, prospects*. Elsevier Science, 632pp.

- Mones, A. 1980. Nuevos elementos de la paleoherpetofauna del Uruguay (Crocodylia Y Dinosauria). Actas 2º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y 1º Congreso Latinoamericano de Paleontología, 1: 265-277, láms. 1-3. Buenos Aires.
- Mones, A. 1997. Los vertebrados mesozoicos del Uruguay y sus relaciones con los de áreas vecinas. Pp. 205-222 *in* Arroyo Cabrales, J. & Polaco, O.J. (coords.), *Homenaje al Profesor Ticul Álvarez. Colección Científica 357*: 205-222. Instituto Nacional de Antropología e Historia, México.
- Moreno-Azanza, M., Bauluz, B., Canudo, J.L., Gasca, J.M. y Torcida Fernández-Baldor, F. 2016. Combined use of electron and light microscopy techniques reveals false secondary shell units in Megaloolithidae eggshells. Plos One 11(5): e0153026. Doi: 10.1371/journal.pone.0153026
- Mourier, T., Bengtson, P., Bonhomme, M., Buge, M., Cappetta, H., Crochet, J., Feist, M., Hirsch, K., Jaillard, E., Laubacher, G., Lefranc, J., Moullade, M., Noblet, C., Pons, D., Rey, J., Sigé, B., Tambareau, Y. y Taquet, P. 1988. The Upper Cretaceous - Lower Tertiary marine to continental transition in the ?Bagua basin, northern Peru. Paleontology, biostratigraphy, radiometry, correlations. Newsl. Stratigr. 19 (3) 143-177 3 Fig., 4 Tab. Berlin . Stuttgart, 20. 10.
- Mueller-Towe, I.J., Sander, P.M., Schuller, H. y Thies, D. 2002. Hatching and infilling of dinosaur eggs as by computed tomography. Palaeontographica Abteilung A, 267: 119-168.
- Norell, M. A., Clark, J. M., Dashzeveg, D., Barsbold, R., Chiappe, L. M., Davidson, R., McKenna, M. C., Perle, A., y Novacek, M. J., 1994. A theropod dinosaur embryo and the affinities of the Flaming Cliffs dinosaur eggs. Science, 256, p. 779-782.
- Norell, M. A., Clark, J. A. y Dashzeveg, D. 1995. A nesting dinosaur. Nature, 378, 774-776.

- Norell, M.A., Clark, J.M. y Chiappe, L.M. 2001. An embryonic oviraptorid (Dinosauria: Theropoda) from the Upper Cretaceous of Mongolia. *American Museum Novitates*, 3325: 1–17.
- Nys, Y., Hincke, M.T., Arias, J.L., Garcia-Ruiz, J.M. y Solomon, S.E. 1999. Avian eggshell mineralization. *Poultry and Avian Biology Reviews*, 110: 143–166.
- Nys, Y., Gautron, J., Garcia-Ruiz, J.M. y Hincke, M.T. 2004. Avian eggshell mineralization: biochemical and functional characterization of matrix proteins. *Comptes Rendus Palevol*, 3: 549–562.
- Nys, Y. y Gautron, J. 2007. Structure and formation of the eggshell. In: Huopalahti, R.; López-Fandinó, R.; Anton M.; Rüdiger S. (eds.), *Bioactive Egg Compounds*, Springer: 99–102.
- Otero, A. y Pol, D. 2013. Postcranial anatomy and phylogenetic relationships of *Mussaurus patagonicus* (Dinosauria, Sauropodomorpha). *Journal of Vertebrate Paleontology* 33, 1138–1168. <http://dx.doi.org/10.1080/02724634.2013.769444>
- Owen, R. 1842. Report on British fossil reptiles. Report of the British Association for the Advancement of Science 11, 60–294.
- Page, R.D.M. 2001. Nexus Data Editor 0.5.0. <http://taxonomy.zoology.gla.ac.uk/rdo/rdo.html>
- Paik, I.S., Huh, M. y Kim, H.J. 2004. Dinosaur egg-bearing deposits (Upper Cretaceous) of Boseong, Korea: occurrence, palaeoenvironments, taphonomy, and preservation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 205, 155–168.
- Parejo, D. y Avilés, J.M. 2010. Predation risk determines breeding territory choice in a Mediterranean cavity-nesting bird community. *Oecologia*, 165: 185–191.

- Paul, G.S. 1988. *Predatory dinosaurs of the world*. Simon and Schuster. New York. Simon and Schuster. 464p.
- Paul, G.S. 2002. *Dinosaurs of the Air*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, 472 pp.
- Payne, R. 2010. Family Viduidae (Whydahs and Indigobirds). In: del Hoyo *et al.* (eds.), *Handbook of the Birds of the World. Vol 15: Weavers to New World Warblers*. Barcelona: Lynx Edicions.
- Philippe, M. y Bamford, M.K. 2008. A key to morphogenera used for Mesozoic conifer-like woods. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 148: 184–207.
- Piñeiro, G., Ferigolo, J., Meneghel, M. y Lauren, M. 2012. The oldest known amniotic embryos suggest viviparity in mesosaurs. *Historical Biology: An international journal of paleontology*, DOI: 10.1080/08912963.2012.662230.
- Powell, J. E. 1987. Part VI: The Titanosaurids. En: J. F. Bonaparte (ed.), *The Late Cretaceous fauna of Los Alamitos, Patagonia, Argentina*. Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernadino Rivadavia” e Instituto Nacional de Investigaciones de las Ciencias Naturales, Paleontología 3: 147-161.
- Preciozzi, F., Spoturno, J., Heinsen, W. y Rossi, P. 1985. *Carta geológica del Uruguay (1:500.000)*. Direccion Nacional de Minería y Geología (DINAMIGE), Montevideo. pp. 90.
- Previtera, E., D’angelo, J. y Mancuso, A. 2013. Preliminary chemometric study of bone diagenesis in Early Triassic cynodonts from Mendoza, Argentina. *AMEGHINIANA* - 2013 - Tomo 50 (4): 460 – 468
- Pycraft, 1900. On the morphology and phylogeny of the *Palaeognathæ* (*Ratitæ* and *Crypturi*) and *Neognathæ* (*Carinataæ*). *Transactions of the Zoological Society of London*, 15:149–290.

- Reisz, R.R. y Müller, J. 2004. Molecular timescales and the fossil record: a paleontological perspective. *Trends in genetic*. Vol. 20, Issue 5. 237-241 pp.
- Reisz, R.R., Scott, D., Sues, H.-D., Evans, D.C. y Raath, M.A. 2005. Embryos of an Early Jurassic prosauropod dinosaur and their evolutionary significance. *Science*, 309: 761–764.
- Reisz, R.R., Evans, D.C., Sues, H.-D. y Scott, D. 2010. Embryonic skeletal anatomy of the sauropodomorph dinosaur *Massospondylus* from the Lower Jurassic of South Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30: 1653–1665.
- Reisz, R., Evans, D., Roberts, E., Sues, H. y Yates, A., 2012. Oldest known dinosaurian nesting site and reproductive biology of the Early Jurassic sauropodomorph *Massospondylus*. PNAS 109, 2428–2433.
<http://dx.doi.org/10.1073/pnas.1109385109>
- Rodriguez-Navarro, A.B., Marie, P., Nys, Y., J.M. y Hincke, Gautron, J. 2015. Amorphous calcium carbonate controls avian eggshell mineralization: a new paradigm for understanding rapid eggshell calcification. *Journal of Structural Biology* 190, 291–303. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jsb.2015.04.014>
- Rose, M.L.H. y Hincke, M.T. 2009. Protein constituents of the eggshell: eggshell-specific matrix proteins. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 66: 2707–2719.
- Rowe, C. y Carlson, W. 1992. Digital map of the skull of *Thrinaxodon liorhinus*: Hiresolution and CT imagery published on CD-ROM. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 12: 49.
- Sabath, K. 1991. Upper Cretaceous amniotic eggs from the Gobi Desert. *Palaeontologica*, 36, 151–192.
- Salgado, L., Coria, R., Magalhaes 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. 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.M., García, R.A. y Fernández, M.S. 2009. Late Cretaceous Megaloolithid eggs from Salitral de Santa Rosa (Río Negro, Patagonia, Argentina): inferences on the titanosaurian reproductive biology. *Ameghiniana*, 46: 605–620.
- Sander, P.M., Peitz, C., Jackson, F.D. y Chiappe, L.M. 2008. Upper Cretaceous titanosaur nesting sites and their implications for sauropod dinosaur reproductive biology. *Palaeontographica A*, 284: 69–107.
- Sarjeant, W.A.S. 1979. Code for trace fossil nomenclature. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 28: 147–67.
- Schweitzer, M.H., Jackson, F.D., Chiappe, L.M., Schmitt, J.G., Calvo, J.O. y Rubilar, D.E. 2002. Late cretaceous avian eggs with embryos from Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22: 191–195.
- Sereno, P.C. 1997. The origin and evolution of dinosaurs. *Annual Review of Earth & Planetary Sciences* 25:435- 489
- Serra, N. 1943. Mapa geológico del Departamento de Colonia. Instituto Geológico del Uruguay, Boletín N° 30. 47pp.
- Serra, N. 1945. *Mapa geológico del Departamento de Soriano*. Instituto Geológico del Uruguay, Boletín N° 32. 42pp.
- Simón, M. E. 2006. Cáscaras de huevos de dinosaurios de la Formación Allen (Campaniano-Maastrichtiano), en Salitral Moreno, provincia de Río Negro, Argentina: *Ameghiniana*, v. 43, p. 513–528.

- Sorenson, M.D. y Payne, R.B. 2001. A single ancient origin of brood parasitism in African finches: implications for host-parasite coevolution. *Evolution*, 55: 2550–2567.
- Sorenson, M.D. y Payne, R.B. 2002. Molecular genetic perspectives on avian brood parasitism. *Integrative and Comparative Biology*, 42: 388–400.
- Soto, M., Perea, D., Veroslavsky, G., Rinderknecht, A., Ubilla, M. y Lecuona, G. 2008. Nuevos hallazgos de restos de dinosaurios y consideraciones sobre la edad de la Formación Guichón. *Revista de la Sociedad Uruguaya de Geología*, 15: 11-23.
- Soto, M., Montenegro, F. y Perea, D. 2010. Primeros restos óseos de titanosaurios (Dinosauria, Sauropoda) con control estratigráfico en la Formación Mercedes (Cretácico Tardío, Uruguay). *VI Congreso Uruguayo de Geología*, 12 al 14 de mayo de 2010, Minas, 10.
- Soto, M., Pol, D. y Perea, D. 2011. A new specimen of *Uruguaysuchus aznarezi* (Crocodyliformes: Notosuchia) from the Cretaceous of Uruguay and its phylogenetic relationships. *Zoological Journal of the Linnean Society, Special Issue "1st Symposium on the Evolution of Crocodyliforms"*, 163:S173-S198.
- Soto, M., Perea, D. y Cambiaso, A. 2012. First sauropod (Dinosauria: Saurischia) remains from the Guichón Formation, Late Cretaceous of Uruguay. *Journal of South American Earth Sciences*, 33(1):68-79.
- Sturkie, P. D. 1965. *Avian Physiology*, 2nd (Ithaca: Cornell University Press).
- Tabesi, T., Madibela, O.R. y Moreki, J.C. 2012. Effect of storage time on internal and external characteristics of Guinea Fowl (*Numida meleagris*) eggs. *J Anim Sci Adv* 2012, 2(6):534-542.
- Tanaka, K., Lu, J., Liu Yi, Huang, Z., Kobayashi, Y., Huang, D. y Zelenitzky D. 2012. Statistical approach for classification of dinosaur eggs from the Heyuan basin at the

Northeast of Guangdong Province. *Acta Geologica Sinica*. Vol. 86, No. 2, pp. 294-303.

Tauber, A.A. 2007. Primer yacimiento de huevos de dinosaurios (Cretácico Superior) de la provincia de La Rioja, Argentina. *Ameghiniana* 44(1): 11-28.

Tófalo, O.R. y Morras, H.J.M. 2009. Evidencias paleoclimáticas en duricostras, paleosuelos y sedimentitas silicoclasticas, del Cenozoico de Uruguay. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, **65**(4): 674-686.

Tófalo, O.R. y Pazos, P.J. 2009. Paleoclimatic implications (Late Cretaceous - Paleogene) from micromorphology of calcretes, palustrine limestones and silcretes, southern Parana Basin, Uruguay. *Journal of South American Earth Sciences*. Doi: 10.1016/j.jsames.2009.09.002.

Tokaryk, T. T., y J. E. Storer 1991. Dinosaur eggshell fragments from Saskatchewan, and evaluation of potential distance of eggshell transport. *Journal of Vertebrate Paleontology* 11, supplement to number 3: 58A.

Turner, A.H., Makovicky, P.J. y Norell, M. 2012. A review of dromaeosaurid systematics and paravian phylogeny. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **371**: 1-206.

Ubilla, M. y D. Perea. 1999. Quaternary Fossil Vertebrates of Uruguay: a biostratigraphic, biogeographic and climate overview. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 12:75– 90.

Ubilla, M. y Martínez, S. 2016. *Geology and Paleontology of the Quaternary of Uruguay*. Springer Briefs in Earth System Sciences. United Nations University.

Varricchio, D.J., Jackson, F.D., Borkowsky, J.J. y Horner, J.R. 1997. Nest and egg clutches of dinosaur *Troodon formosus* and the evolution of avian reproductive traits. *Nature*, 385, 247-250.

- Varricchio, D.J., Horner, J.R. y Jackson, F. 2002. Embryos and eggs for the Cretaceous theropod dinosaur *Troodon formosus*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22: 564–576.
- Varricchio, D.J., Balanoff, A. y Norell, M. 2015. Reidentification of avian embryonic remains from the cretaceous of Mongolia. *PLoS One* 10(6): e0128458.
- Varricchio, D.J. y Jackson, F.D. 2004. A phylogenetic assessment of prismatic dinosaur eggs from the Cretaceous Two Medicine Formation of Montana. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24: 931–937.
- Varricchio, D.J. y Barta, D.E. 2015. Revisiting Sabath's "Larger avian eggs" from the Gobi Cretaceous. *Acta Palaeontologica Polonica* 60(1): 11-25.
- Verde, M. y Soto, M. 2005. Sobre una asociación de huevos de dinosaurios y coprolitos del Cretácico Superior de Uruguay. XXI Jornadas argentinas de paleontología de vertebrados (Argentina, 2005).
- Veroslavsky, G., de Santa Ana, H., Goso, C. y Gonzalez, S. 1997a. Calcretas y silcretas de la region Oeste del Uruguay (Queguay), Cuenca de Parana (Cretacico Superior - Terciario inferior). *Geociências*, 16(1): 205-224.
- Veroslavsky, G., Martinez, S. y de Santa Ana, H. 1997b. Calcretas de aguas subterráneas y pedogenicas: genesis de los depositos carbonaticos de la Cuenca de Santa Lucia, sur del Uruguay (Cretacico Superior?-Paleogeno). *Revista de la Asociación Argentina de Sedimentología*, 4(1): 25-35.
- Veroslavsky, G., Ubilla, M. y Martínez S. 2004. Cuencas sedimentarias de Uruguay: geología, paleontología y recursos naturales - Mesozoico. DIRAC-Facultad de Ciencias, Montevideo, Uruguay.
- Vianey-Liaud, M., Hirsch, K., Sahni, A. y Sige, B. 1997. Late Cretaceous Peruvian eggshells and their relationships with Laurasian and eastern Gondwanian material. *Geobios*, 30: 75–90.

- Walther, K. 1930. Sedimentos pelíticos y clastopelíticos del Cretácico superior y Terciarios uruguayos. *Instituto Geología y perforaciones*, **13**: 1-142.
- Wang, X., Kellner, A., Cheng, X., Jiang, S., Wang, Q., Sayao, J., Rodrigues, T., Costa, F., Li, N., Meng, X. y Zhou, Z. 2015. Eggshell and Histology Provide Insight on the Life History of a Pterosaur with Two Functional Ovaries. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* (2015) (Annals of the Brazilian Academy of Sciences)
- Ward, D.F. y Stanley, M.C. 2004. The value of RTUs and parataxonomy versus taxonomic species. *New Zealand Entomologist*, **27**: 3–9.
- Weishampel, D.B., Fastovsky, D.E., Watabe, M., Varricchio, D., Jackson, F., Tsogtbaatar, K. y Barsbold, R. 2008. New oviraptorid embryos from Bugin-tsav, Nemegt Formation (Upper Cretaceous), Mongolia, with insights into their habitat and growth. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **28**: 1110–1119.
- Wilson, J.A. y Sereno, P.C. 1998. Early evolution and higher-level phylogeny of sauropod dinosaurs. *Memoir of the Society of Vertebrate Paleontology*, **5**: 1–68.
- Woolfe, K.J. 1990. Trace fossils as paleoenvironmental indicators in the Taylor Group (Devonian) of Antarctica. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **80**: 301–310.
- Xu, X., Norell, M. A., Wang, X., Makovicky, P. J. y Wu, X.-C., 2002. A basal troodontid from the Early Cretaceous of China. *Nature*: Vol. 415, pp. 780-784
- Zhang, F., Zhou, Z., Xu, X., Wang, X. y Sullivan, C. 2008. A bizarre Jurassic maniraptoran from China with elongate ribbon-like feathers. *Nature* **455** (7216): 1105-1108.

- Zelenitsky, D. K., Hills, L. V. y Currie, P. J. 1996. Parataxonomic classification of ornithoid eggshell fragments from the Oldman Formation (Judith River group: Upper Cretaceous), Southern Alberta. *Canadian Journal of Earth Science*, 33: 1655-1667.
- Zelenitsky, D.K. 2006. Reproductive traits of non-avian theropods. *Journal of the Paleontological Society of Korea*, 22: 209–216.
- Zelenitsky, D.K. y Modesto, S.P. 2003. New information on the eggshell of ratites (Aves) and its phylogenetic implications. *Canadian Journal of Zoology*, 81: 962–970.
- Zelenitsky, D.K. y Therrien, F. 2008. Phylogenetic analysis of reproductive traits of maniraptoran theropods and its implications for egg parataxonomy. *Palaeontology*, 51: 807–816.
- Zelenitsky, D.K., Modesto, S.P. y Currie, P.J. 2002. Bird-like characteristics of troodontid theropod eggshell. *Cretaceous Research*, 23: 297–305.
- Zhang, S.K. 2010. A parataxonomic revision of the Cretaceous faveololithid eggs of China. *Vertebrata Palasiatica*, 48: 203–219.
- Zhao, Z.K. y Ding, S.R. 1976. Discovery of the dinosaur eggs from Alashanzuoqi and its stratigraphical meaning. *Vertebrata Palasiatica*, 14: 42–44.
- Zhou, Z. y Zhang, F. 2004. A precocial avian embryo from the Lower Cretaceous of China. *Science* 306, 653.