



Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco  
Facultad de Ciencias Naturales y Ciencias de la Salud  
Departamento de Geología



**Trabajo Final**  
**Carrera de Geología**

**CARACTERIZACIÓN DEL PRIMER REGISTRO DE CÁSCARAS DE  
HUEVOS DEL GRUPO CHUBUT, FORMACIÓN LAGO COLHUÉ HUAPI  
(CRETÁCICO SUPERIOR), CUENCA DEL GOLFO SAN JORGE,  
ARGENTINA**

Alumna: Noelia Victoria Cardozo

Director: Dr. Gabriel Andrés Casal (UNPSJB)

Co-Director: Dr. Lucio Manuel Ibiricu (CONICET)

**Año 2023**

## ÍNDICE

<b>RESUMEN</b> .....	1
<b>1.INTRODUCCIÓN</b> .....	3
1.1-Antecedentes de huevos y cáscaras de huevos de dinosaurio en Argentina.....	7
1.2-Ubicación del área de estudio.....	11
<b>2.GEOLOGÍA REGIONAL</b> .....	12
2.1-Formación Lago Colhué Huapi.....	15
<b>3.OBJETIVOS</b> .....	17
3.1-Objetivo general.....	17
3.2-Objetivos específicos.....	17
<b>4.HIPÓTESIS DE TRABAJO</b> .....	18
<b>5.MATERIALES Y METODOLOGÍA</b> .....	18
5.1-Materiales.....	18
5.2-Metodología.....	18
5.2.1-Gabinete.....	18
5.2.1-Campo.....	19
5.2.3-Laboratorio.....	19
<b>6.RESULTADOS</b> .....	24
6.1-Contexto paleoambiental en “Cerro del Hadro”.....	24
6.1.1-Perfil Estratigráfico.....	24
6.1.2-Descripción e interpretación de litofacies.....	24
6.1.3-Asociación de litofacies.....	28
6.2-Descripciones de fragmentos de cáscaras de huevos.....	31
6.2.1-Descripción bajo lupa binocular.....	33

6.2.2-Descripción bajo microscopio petrográfico.....	37
6.2.3-Descripción en microscópico electrónico de barrido.....	40
6.2.4-Difracción de rayos x.....	41
<b>7.DISCUSIÓN.....</b>	<b>42</b>
7.1-Paleoambiente sedimentario.....	42
7.2-Interpretación de caracteres en cáscaras fósiles.....	46
7.2.1-Cáscaras de Tipo 1b.....	47
7.2.2-Cáscaras de Tipo 2.....	49
7.3-Comparación de macrocaracteres (espesor, ornamentación y sistema de poros) entre cáscaras de Tipo Megaloolithidae y Faveoloolithidae de la Formación Lago Colhué Huapi.....	53
7.3.1-Espesor.....	53
7.3.2-Ornamentación externa y el ambiente.....	55
7.3.3-Sistema de poros.....	56
<b>8.CONCLUSIONES.....</b>	<b>57</b>
<b>9.AGRADECIMIENTOS.....</b>	<b>58</b>
<b>10.REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....</b>	<b>60</b>

## RESUMEN

Si bien el registro de cáscaras de huevos de vertebrados fósiles es relativamente abundante en Patagonia, para la cuenca del Golfo San Jorge hasta el momento era inexistente. En el año 2015 se hallaron los primeros restos de estas estructuras reproductivas, en un afloramiento denominado informalmente “Cerro del Hadro” en la margen sur del río Chico en la Estancia Puesto El Colorado, Departamento Sarmiento (Chubut, Argentina). Este trabajo final de la carrera de Geología tiene como objetivo principal caracterizar y describir estos primeros fragmentos fósiles de cáscaras de huevos (UNPSJB-PV 1082) hallados en niveles asignados al Maastrichtiano tardío de la Formación Lago Colhué Huapi (Conienciano-Maastrichtiano) del Grupo Chubut. La asignación en ootaxones de estos restos contribuirá al conocimiento de la parataxonomía de las cáscaras de huevo de los amniotas que existieron poco tiempo antes de la gran extinción del K/Pg. Este material oológico fue hallado tanto de forma rodada como *in situ*, y particularmente estos últimos estaban lateralmente asociados a restos esqueléticos de dinosaurios, realzando su interés desde el punto de vista paleoecológico.

Para la caracterización de los fósiles se realizaron estudios a diferentes escalas de trabajo, incluyendo observaciones bajo lupa binocular, secciones delgadas de 30  $\mu\text{m}$  de espesor analizados con microscopio petrográfico, fragmentos metalizados al microscopio electrónico de barrido, y muestras pulverizadas mediante difracción de rayos X. Se tomaron como referencia los parámetros y la terminología para la identificación de las oofamilias propuestos por Mikhailov (1991,1997) y Fernández (2013).

Se identificaron dos tipos de cáscaras de huevos a partir de sus características: 1) para las cáscaras de Tipo 1b se observaron unidades de cáscaras compatibles con el morfotipo estructural tuboesferulítico/discretiesferulítico, un sistema poral de tipo tubocaniculata y una ornamentación externa compactituberculata. Todas estas características las hacen afines a la oofamilia Megaloolithidae. 2) para las cáscaras de Tipo 2 se observaron unidades de cáscaras con un morfotipo estructural filiesferulítico, un sistema poral de tipo multicanaliculado y una ornamentación externa de tipo compactituberculata. Estas características permiten asociar a las cáscaras de Tipo 2 a la oofamilia Faveoololithidae.

Asimismo, en esta tesis de grado se propone el grupo de vertebrados productor de las cáscaras aquí estudiadas, contribuyendo al conocimiento paleoecológico del sitio de hallazgo, a partir de los caracteres presentes en las mismas.

Las dos oofamilias (*Megaloolithidae* y *Faveoololithidae*) son asignables exclusivamente a dinosaurios, permitiendo descartar su afinidad con otros vertebrados contemporáneos como cocodrilos, tortugas, aves y reptiles voladores. Finalmente, el hallazgo de restos óseos de hadrosáuridos en los mismos niveles estratigráficos y también en equivalentes, que las cáscaras de la oofamilia *Megaloolithidae* permitirían vincular al menos este grupo de cáscaras con estos dinosaurios ornitópodos, particularmente abundantes en los niveles superiores de la Formación Lago Colhué Huapi.

Los resultados obtenidos mediante el estudio de las cáscaras de huevo sugieren un ambiente húmedo, coincidiendo con el de las condiciones ambientales propuestas por estudios micropaleontológicos y sedimentológicos previos.

## 1.INTRODUCCIÓN

El huevo amniota representa un hito significativo en la evolución de los tetrápodos durante el Carbonífero, ya que les permitió independizarse del agua para la reproducción, así como también la conquista de diversos ambientes terrestres (Meléndez, 1979). Esto, se debe precisamente al desarrollo embrionario completo en el interior del huevo, favorecido por su estructura que está integrada por varias membranas que rodean (Fig. 1), protegen y alimentan al embrión en su interior, además de poseer una cáscara externa. La membrana más interna es el *amnios*, la cual encierra en un ambiente líquido al embrión otorgándole humedad y protección. Otro saco embrionario es el *alantoides* que almacena los desechos metabólicos que produce el embrión. Por otro lado, el alimento es proporcionado por el vitelo del saco vitelino. Ambas membranas se encuentran rodeadas por una tercera capa denominada *corion*, que al igual que el alantoides está muy vascularizado. De esta forma, el alantoides y el corion forman un órgano respiratorio eficaz en el intercambio de oxígeno y dióxido de carbono a través de la cáscara dura, porosa y coriácea (Hickman *et al.*, 2002; Halpern y Pisano, 2009; Apesteguía y Ares, 2010). Esta cáscara no solo evita la desecación del huevo, conservando el ambiente húmedo interno e imposibilitando la pérdida de agua por evaporación, sino que además permite el intercambio de gases con el ambiente a través de los poros. Su composición química es principalmente de carbonato de calcio, por lo que es dura y resistente a efectos mecánicos externos, constituyendo una estructura protectora (Norell *et al.*, 2020). Además, estas características mencionadas favorecen su preservación en el registro fósil.

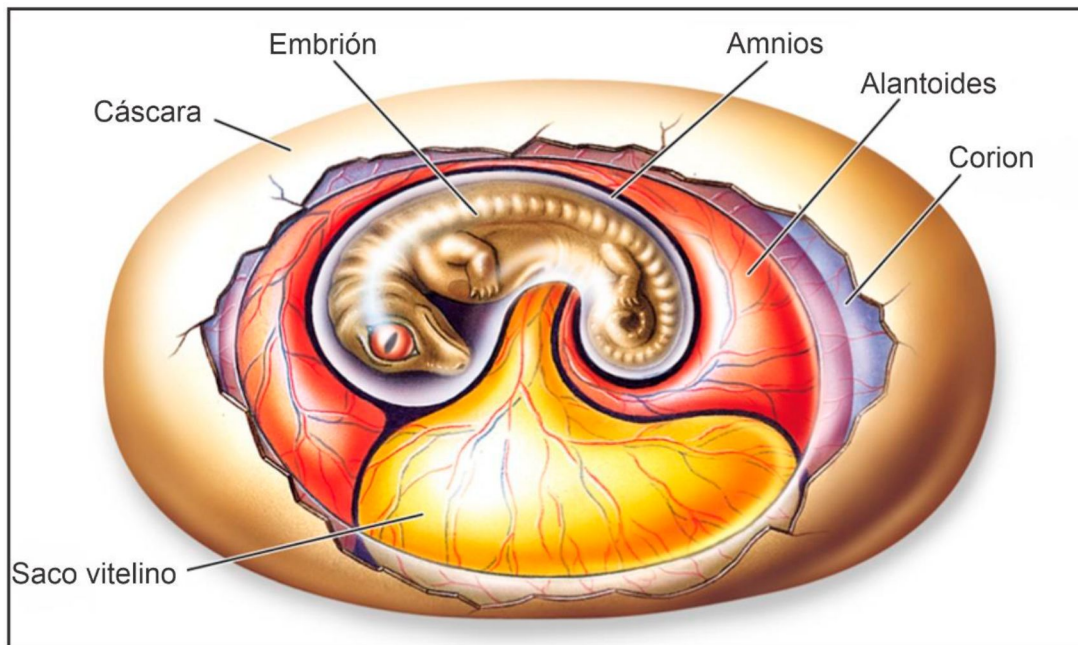


Figura 1. El huevo amniota con las membranas que rodean al embrión (tomado de Hickman *et al.*, 2002).

Varios grupos de vertebrados tetrápodos comparten esta estrategia reproductiva a través del huevo amniota, constituyendo el Clado Amniota; este grupo está integrado, aunque con notables diferencias en la naturaleza y estructuras de las cáscaras de los huevos, por saurópsidos, y sinápsidos (Hirsch, 1979). En este sentido Hirsch y Packard (1987) reconocen tres tipos de cáscaras de huevo amniota de acuerdo al grado de mineralización: a) cáscaras de huevo blandas asociadas a serpientes, lagartos y monotremas, b) cáscaras calcáreas flexibles, que se pueden encontrar en tortugas actuales y algunos ejemplares fósiles, y c) cáscaras calcáreas rígidas que se pueden encontrar en cocodrilos, aves, algunas tortugas y dinosaurios.

El primer registro de vertebrados amniotas se remonta al Carbonífero Superior y corresponde a restos de esqueletos provenientes de la Formación Joggins en Nueva Escocia, Canadá, con una edad de entre 313 y 316 Ma (Modesto *et al.*, 2015). Mientras que el primer huevo amniota fósil se conoce con seguridad para el Triásico (Halpern y Pisano, 2009). Posiblemente, esto se deba a que inicialmente la cáscara de los huevos de los primeros vertebrados amniotas, aun no estaría lo suficientemente mineralizada como para fosilizarse (Apesteguía y Ares, 2010).

Romer y Price (1939) describieron un huevo fósil del Pérmico Inferior en la Formación Admiral en Texas, aunque la composición de la cáscara fue puesta en duda (Hirsch, 1979), estos autores lo consideraron el registro de huevo amniota más antiguo. En Patagonia, existen menciones de la presencia de huevos amniotas muy bien documentados para rocas inicialmente asignadas al Triásico Superior de la Formación El Tranquilo (*sensu* Herbst, 1965), en la provincia de Santa Cruz. Estos hallazgos consisten, en numerosos huevos que, en algunos casos, incluyen restos de embriones, y también de individuos juveniles asignados a dinosaurios sauropodomorfos basales (Bonaparte y Vince 1979; Pol *et al.*, 2021). Trabajos recientes han propuesto que los primeros dinosaurios, surgidos a partir del Triásico, podrían haber puesto huevos con cáscara blanda, y que el huevo calcificado y de cáscara dura habría evolucionado durante el mesozoico (Norell *et al.*, 2020). Esta interpretación contradice la opinión predominante de que todos los representantes de Dinosauria pusieron huevos con cáscara dura desde su aparición (Hirsch y Packard, 1987).

Recientemente, se halló un nuevo tipo de huevo, asignado a la ooespecie *Antarcticoolithus bradyi*, descubierto en depósitos marinos de la Formación López de Bertodano (Cretácico Superior) de la Antártida (Legendre *et al.*, 2020). Este huevo está caracterizado por poseer cáscara blanda, y si bien se desconoce a qué vertebrado perteneció, los autores consideran que probablemente corresponda a un reptil marino específicamente a un mosasaurio. En este sentido, debe destacarse que las condiciones para la eficiencia en la reproducción de un amniota que pone huevos de cáscara blanda en tierra firme, varía a de aquellas para la reproducción subacuática. Legendre *et al.* (2020) plantean para este caso en particular, la posibilidad de un estilo de vida ovovivíparo, es decir, en el que el embrión se desarrollaría en un huevo "vestigial" dentro de la madre que eclosionaría inmediatamente después de su puesta.

Aunque en los últimos años los descubrimientos de huevos de dinosaurios han aumentado exponencialmente en el Cretácico de Sudamérica, y en particular de Patagonia, en la cuenca del Golfo San Jorge aún no había registros. Recién en el año 2015, en un afloramiento de la Formación Lago Colhué Huapi

(Coniaciano-Maastrichtiano) ubicado en las nacientes del río Chico en el sur de Chubut (Fig. 2), se dio a conocer una asociación de fósiles que incluían el primer registro de estromatolitos dulceacuícolas en la cuenca del Golfo San Jorge (Casal *et al.*, 2020a), restos de dinosaurios hadrosaurios (Ibiricu *et al.*, 2021), posibles restos de maderas fósiles aún en estudio, una asociación de palinomorfos que incluyen marcadores bioestratigráficos para el Maastrichtiano tardío e indicadores paleoambientales (Vallati *et al.*, 2016, 2020) y las primeras cáscaras de huevos del Grupo Chubut. Si bien la presencia de estas estructuras reproductivas fue mencionada por Casal *et al.* (2020a), por Ibiricu *et al.* (2021) y Cardozo *et al.* (2022a, b) no habían sido estudiadas en detalle. De esta manera, en este trabajo se presenta el estudio del primer registro de cáscaras de huevos del Grupo Chubut en la cuenca del Golfo San Jorge procedentes de niveles superiores de la Formación Lago Colhué Huapi. Como se mencionó anteriormente, estos niveles portadores fueron al Maastrichtiano tardío, por lo que la posición estratigráfica de las cáscaras de huevos realza su interés debido a su proximidad con el límite Cretácico/Paleógeno.

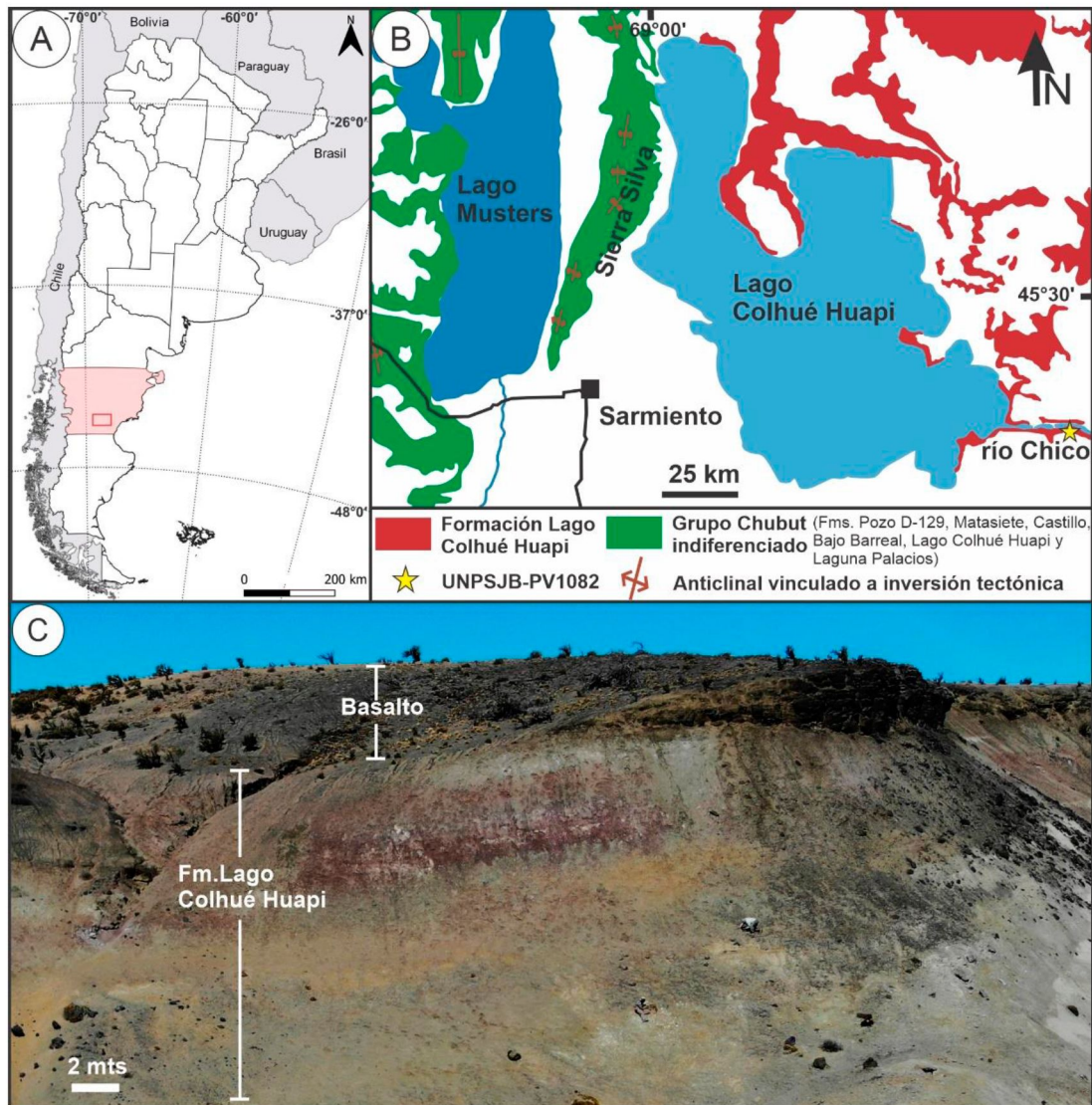


Figura 2. A) Mapa de Argentina con la ubicación geográfica de la provincia del Chubut y el rectángulo rojo que señala la zona de interés detallada en B. B) Mapa geológico de la zona de interés (tomado de Casal *et al.*, 2020a). B) Afloramiento en las nacientes del río Chico, en donde se hallaron los fragmentos de cáscaras de huevos UNPSJB-PV 1082.

### 1.1-Antecedentes de huevos y cáscaras de huevos de dinosaurio en Argentina

En Argentina el registro fósil de estas estructuras reproductivas se encuentra muy bien documentado en las provincias de Río Negro y Neuquén principalmente, pero también están presentes en otras provincias tales como Santa Cruz, Chubut, La Rioja, La Pampa, Entre Ríos y Salta (Fernández *et al.*, 2022) (Fig. 3).

El primer registro en Argentina procede de la provincia de Santa Cruz y fue dado a conocer por Bonaparte y Vince (1979), para niveles del Triásico Superior asignados inicialmente a Formación El Tranquilo (*sensu* Herbst, 1965) y reasignado posteriormente a Formación Laguna Colorada, Grupo El Tranquilo (*sensu* Jalfin y Herbst, 1995) en la cuenca homónima. El hallazgo consistió en huevos fósiles e individuos juveniles asociados, asignados a sauropodomorfos e identificados como *Mussaurus patagonicus* (Bonaparte y Vince, 1979). Norell *et al.* (2020) proponen en base a evidencia mineralógica, organoquímica y ultraestructural que estos huevos habrían sido de naturaleza blanda sin biomineralización. Recientemente en estos mismos niveles, Pol *et al.* (2021) hallaron numerosos restos de huevos con embriones excepcionalmente preservados en la misma localidad, contribuyendo al mayor conocimiento de estas estructuras reproductivas. Además, estos autores proponen para estos niveles fosilíferos una edad jurásica temprana, en base a análisis de U-Pb realizados en intercalaciones de limolitas tobáceas.

Posteriormente a los hallazgos de Bonaparte y Vince (1979) mencionados previamente, los siguientes registros de huevos y cáscaras aisladas se produjeron principalmente en rocas sedimentarias de edad Cretácica de diversas localidades (Simón, 2006). Específicamente en la provincia de Santa Cruz, Novas *et al.* (2019) reconocieron en afloramientos de la Formación El Chorrillo (Campaniano-Maastrichtiano inferior) en la cuenca Austral, dos sitios con fragmentos de cáscaras de huevos asociadas a dinosaurios saurópodos y terópodos.

Para la cuenca Neuquina el registro es mucho más abundante y comprende materiales hallados en las provincias de Río Negro, Neuquén y La Pampa. Para la primera provincia mencionada, el registro oológico es abundante y procede principalmente de la Formación Allen (Campaniano–Maastrichtiano). En esta unidad, se han reconocido nidadas de huevos muy bien conservadas, fragmentos de cáscaras de huevos, y huevos aislados (Frenguelli, 1951; Simón, 2006; Salgado *et al.*, 2007; Fernández, 2013, entre otros).

En Neuquén, Chiappe *et al.* (1998) dieron a conocer la localidad de Auca Mahuevo, considerada como un *fossil-lagerstätten* (Grellet-Tinner, 2005). Allí, en niveles de la Formación Anacleto (Campaniano temprano), se han recuperado

decenas de huevos *in situ* con material embrionario en su interior, restos óseos e impresiones de piel asignados a saurópodos titanosaurios (Chiappe *et al.*, 1998, 2003). Asimismo, el área de anidación se extiende hacia la localidad de los Barreales, que se encuentra a unos 25 km de Auca Mahuevo, ocupando un área total de aproximadamente 60 km<sup>2</sup> (Garrido, 2010).

En la provincia de La Pampa, Casadío *et al.* (2002) describieron lo que hasta el momento es el primer y único registro de fragmentos de cáscaras de huevos en la Formación Colorado (Campaniano-Maastrichtiano).

Hacia los últimos años, el hallazgo de restos de estas estructuras reproductivas se ha extendido a otras regiones del país. En este sentido, en la provincia de Entre Ríos, fueron encontrados y descritos por primera vez, escasos y fragmentarios restos de cáscaras y un huevo aislado, procedentes de la Formación Puerto Yerúa, en la cuenca Chaco-Paranaense y asignadas al Cretácico Superior (De Valais *et al.*, 2003). Tanto el huevo como los fragmentos fueron comparados por estos autores con materiales hallados en la Formación Mercedes, en el territorio uruguayo y asignados a dinosaurios titanosaurios.

Para la provincia de Salta, Zacarías y Alonso (2016) dieron a conocer el primer registro de huevos de dinosaurios para la Formación Yacoraite (Maastrichtiano) en la cuenca de Salta en el NOA (Noroeste argentino). Estos restos fósiles fueron posteriormente redescritos y comparados con el material oológico encontrado en las provincias de Río Negro y Neuquén, lo que permitió asociarlos a saurópodos titanosaurios (Capurro *et al.*, 2019).

Asimismo, en la provincia de la Rioja, se han reconocido y descrito en niveles cretácicos de la Formación Los Llanos en la cuenca de La Rioja, nidos y abundantes cáscaras de huevos de dinosaurios en la localidad de Sanagasta y Tama. Estos restos estaban asociados a saurópodos titanosaurios (Hünicken *et al.*, 2001; Hünicken, 2005; Tauber 2007; Hechenleitner *et al.*, 2016a). El hallazgo es muy particular ya que el área de nidificación se desarrolla en un ambiente hidrotermal. Grellet-Tinner y Fiorelli (2010) y Hechenleitner *et al.* (2018) sostienen que el geotermalismo habría actuado como fuente de calor alternativa, haciendo analogías a estrategias de nidificación que utilizan diversas especies de aves actuales del grupo de las megápodos, en Australia, Nueva Guinea,

Micronesia, Melanesia y Polinesia. Recientemente, Hechenleitner *et al.* (2020) dieron a conocer en la localidad de Quebrada de Santo Domingo en la provincia de la Rioja numerosas acumulaciones de huevos asignados a titanosaurios, en tres niveles estratigráficos que se extienden por más de 3 km en la Formación Ciénaga del Río Huaco (Campaniano-Maastrichtiano).

Los registros más recientes de estos restos fósiles fueron realizados en Chubut. Argañaraz *et al.* (2013) dieron a conocer los primeros restos de material oológico para la provincia, consistentes en dos huevos fósiles incompletos y numerosos fragmentos asilados. Todos los materiales proceden del Miembro Cerro Castaño de la Formación Cerro Barcino (Aptiano–Albiano), Grupo Chubut, en la cuenca de Cañadón Asfalto y asignados a saurópodos titanosaurios.

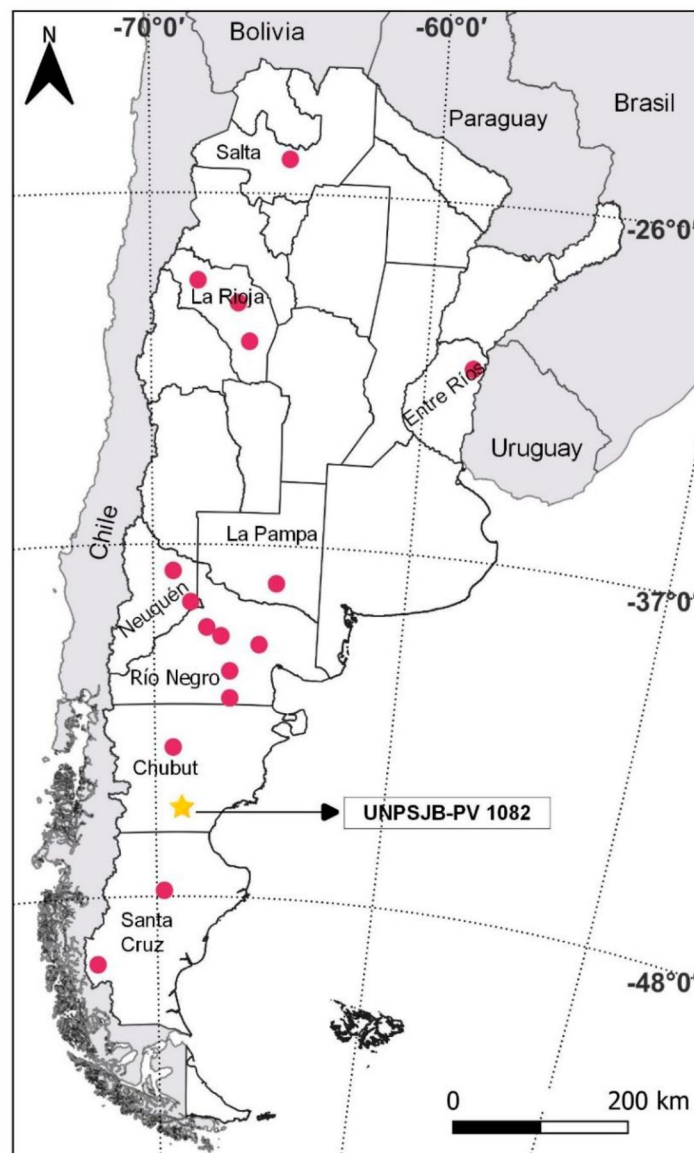


Figura 3. Ubicación de sitios de hallazgo de huevos y cáscaras de huevos fósiles de dinosaurios en Argentina (modificado de Fernández *et al.*, 2022).

## 1.2-Ubicación del área de estudio

El área de trabajo se localiza en el sector centro-sur de la provincia de Chubut (Argentina), en el Departamento de Sarmiento, en el margen sur de las nacientes del río Chico, en la Estancia Puesto El Colorado. Particularmente el hallazgo de los materiales fósiles UNPSJB-PV 1082 objeto de este estudio, se realizó en un afloramiento de la Formación Lago Colhué Huapi denominado informalmente “Cerro del Hadro”, donde se expone con claridad niveles correspondientes a la sección superior de la unidad.

El sitio se ubica al oeste de la ciudad de Comodoro Rivadavia y se accede desde esta ciudad transitando por ruta nacional 26 durante 90 km aproximadamente, y luego en dirección el norte por camino petrolero hasta la margen sur del río Chico (Fig. 4)

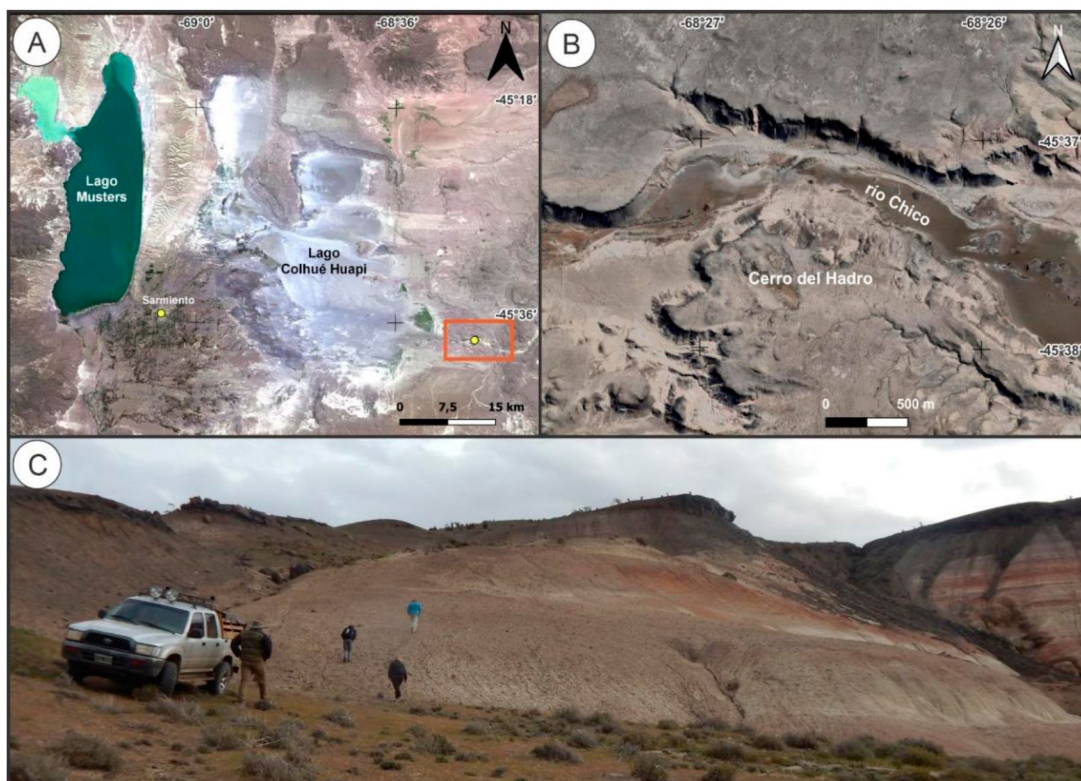


Figura 4. A) Imagen satelital Landsat 8 con la localización en recuadro naranja de la Estancia Puesto El Colorado en donde se encuentra el sitio de hallazgo (punto amarillo). B) Imagen satelital *Google Earth* del Valle del río Chico en donde se ubica

“Cerro del Hadro” en el margen sur del río Chico. D) Afloramiento de “Cerro del Hadro” en donde se colectaron los fragmentos UNPSJB-PV 1082, vista al sur.

## 2. GEOLOGÍA REGIONAL

La cuenca del Golfo San Jorge se encuentra ubicada en la Patagonia central, entre los 44° y 47° de latitud Sur, y los 71 y 66° de longitud oeste con una orientación general E-O (Rodríguez y Littke 2001; Sylwan *et al.*, 2001, 2011 entre otros). La misma se extiende sobre un área de aproximadamente 170.000 km<sup>2</sup>, abarcando regiones tanto *off-shore* como *on-shore* al sur de la provincia de Chubut y norte de la provincia de Santa Cruz (Sylwan, 2001, Sylwan *et al.*, 2011 entre otros) (Fig. 5). Sus límites geológicos incluyen al Macizo Nordpatagónico (= Macizo de Somuncurá) al norte, al sur el Macizo del Deseado, al este la plataforma continental atlántica y al oeste con la Cordillera Patagónica (Sylwan *et al.*, 2001, 2011, entre otros).

Se interpreta como una cuenca de tipo intracratónica con un origen extensional a partir del Jurásico Superior, que se asocia a la ruptura de Gondwana, la apertura del océano Atlántico y la deriva de la placa Sudamericana hacia el oeste (Fitzgerald *et al.*, 1990; Figari *et al.*, 1999, Sylwan *et al.*, 2011). Sin embargo, desde hace algunos años se ha propuesto que la depositación del Grupo Chubut tuvo lugar en un contexto de antepaís (Folguera y Ramos, 2011; Ramos, 2015, Gianni *et al.*, 2015, 2018, 2020).

La cuenca se divide en base al estilo estructural en cinco sectores que son: el Flanco Oeste, la Faja Plegada de San Bernardo (FPSB) y un Flanco Este que a su vez se subdivide en Flanco Norte, Sur y Centro de Cuenca (Figari *et al.*, 1999).

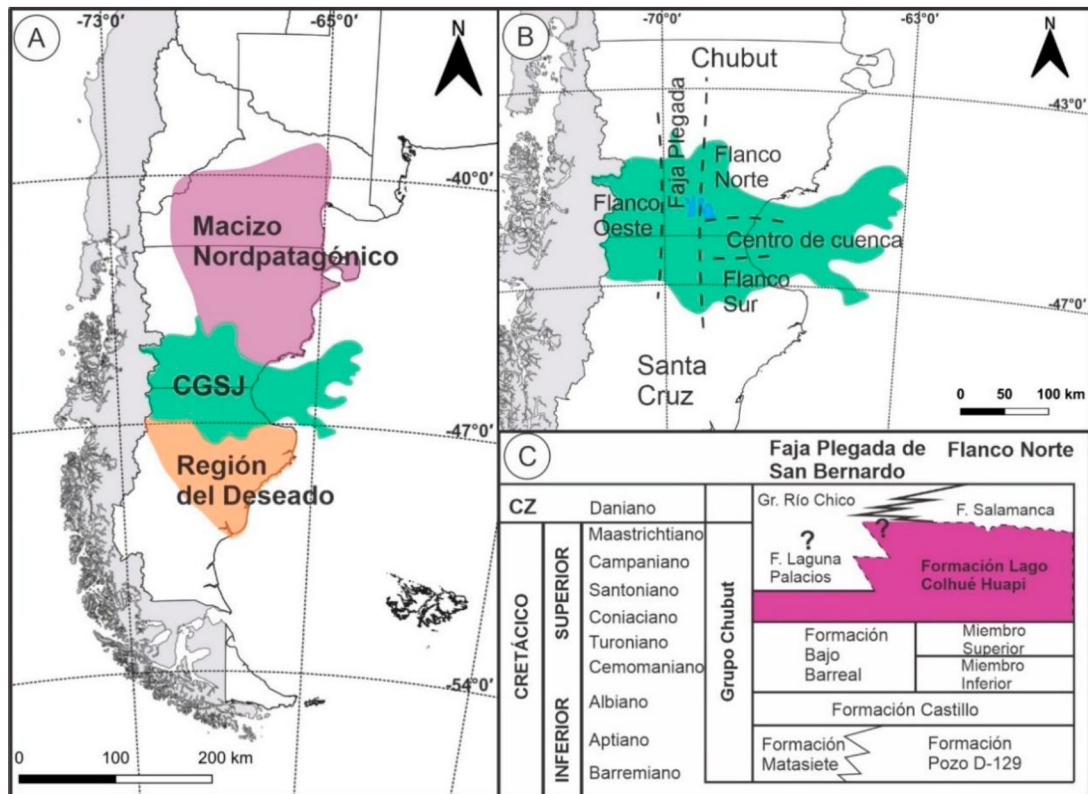


Figura 5. A) Mapa de Argentina con la localización de la cuenca del Golfo San Jorge. B) Estructura de la cuenca (modificado de Figari *et al.*, 1999 y Vallati *et al.*, 2020). C) Cuadro estratigráfico de la cuenca (tomado de Casal *et al.*, 2015).

El basamento estructural o pre Cretácico de la cuenca está conformado por diferentes unidades litoestratigráficas para diferentes posiciones de la misma (Barcat *et al.*, 1984; Sylwan *et al.*, 2011). Estas unidades incluyen rocas metamórficas y granitoides paleozoicos, sedimentitas del Carbónico-Pérmico (Grupo Tepuel Genoa) y rocas sedimentarias liásicas (Figari *et al.*, 1999; Sylwan *et al.*, 2011). Sobre el basamento se apoya el Complejo Volcánico Sedimentario (Clavijo, 1986) que está constituido por rocas volcánicas y volcanoclásticas de composición ácida a intermedia del Jurásico Medio a Superior. Esta unidad comprende el relleno inicial de la cuenca y se vincula a una etapa de *sin-rift* temprana (Clavijo, 1986; Fitzgerald *et al.*, 1990; Figari *et al.*, 1999; Sylwan *et al.*, 2011). El registro cretácico comienza con los depósitos continentales neocomianos del Grupo Las Heras, que incluye las unidades de subsuelo Formación Pozo Anticlinal Aguada Bandera de origen lacustre y Formación Pozo Cerro Guadal de origen deltaico-estuárico (Ferello y Lesta, 1973; Lesta, *et al.*, 1980; Figari *et al.*, 1999). Estas unidades se desarrollan bajo un contexto

sinextensional durante una etapa de *sin-rift* tardío (Fitzgerald *et al.*, 1990; Figari *et al.*, 1999, 2002). Posteriormente se depositaron en discordancia angular unidades de origen continental que conforman el Grupo Chubut (Lesta y Ferello, 1972) caracterizado por sistemas lacustres y fluvio-lacustres con variable participación de ceniza volcánica (Umazano *et al.*, 2008, 2012; Paredes *et al.*, 2007, 2021, entre otros). Los depósitos del Grupo Chubut comprenden gran parte del intervalo estratigráfico del Cretácico de la cuenca del Golfo San Jorge, desde el Barremiano hasta el Maastrichtiano (Vallati, 2013, 2016; Casal *et al.*, 2015). La unidad más antigua que lo integra es la Formación Pozo D-129 asignada al Barremiano?-Aptiano (Hechem *et al.*, 1987; Vallati, 2013) y de origen lacustre (Lesta, 1968; Paredes *et al.* 2014); recientemente sus términos más altos fueron incluso asignados al Albiano a partir de dataciones radimétricas (Allard *et al.*, 2022). La misma se relaciona lateralmente con la Formación Matasiete de edad Aptiana y caracterizada por sus depósitos fluviales con planicie de inundación epiclástica (Lesta y Ferello, 1972; Paredes *et al.*, 2003, 2007, 2014). Por encima, se encuentra la Formación Castillo (Lesta y Ferello, 1972) de edad Albiana y de origen fluvial-aluvial con abundante contenido de tobas (Paredes *et al.*, 2015). El registro continúa con los depósitos de la Formación Bajo Barreal (Teruggi y Rossetto, 1963) de edad Cenomaniano temprano-Turoniano tardío y está representada por depósitos fluviales fuertemente influenciados por el volcanismo explosivo contemporáneo (Umazano *et al.*, 2008, Paredes *et al.*, 2016). Suprayaciendo a esta unidad se encuentra la formación Laguna Palacios (Lesta y Ferello, 1972), que está representado por el desarrollo de paleosuelos, *loess* y presencia de material volcaniclástico (Genise *et al.*, 2002) y se le asigna una edad Santoniana a Maastrichtiana (Sciutto, 1981; Fitzgerald *et al.*, 1990; Genise *et al.*, 2002). Hacia el tope del Grupo Chubut, y en relación lateral con la Formación Laguna Palacios al menos parcial y por encima de la Fm Bajo Barreal, se dispone la Formación Lago Colhué Huapi (Casal *et al.*, 2015) asignada al Conienciano-Maastrichtiano. Se interpreta para estos depósitos más jóvenes del Grupo Chubut, un paleoambiente fluvial con sistemas canalizados de moderada a alta sinuosidad y con planicies de inundación bien drenadas, bajo condiciones climáticas cálidas con períodos secos al menos para la “sección media” de la unidad (Allard y Casal., 2013; Casal *et al.*, 2015). Hacia la “sección superior”, los canales

aumentan su sinuosidad próximos a su desembocadura, y bajo condiciones climáticas cálidas y húmedas (Casal *et al.*, 2015, 2016; Vallati *et al.*, 2016, 2017, 2020). Para Allard *et al.* (2020), la depositación de la Formación Lago Colhué Huapi coincide con el inicio de la inversión tectónica de la cuenca.

Finalmente, el registro Cenozoico comprende una sucesión de rocas marinas y continentales, que representan sucesivas transgresiones atlánticas seguidas de regresiones (Legarreta y Uliana, 1994; Figari *et al.*, 1990, Foix *et al.*, 2021). Estas rocas están incluidas en las formaciones Salamanca (Lesta y Ferello, 1972; Foix *et al.*, 2015, entre otros), el Grupo Río Chico (Legarreta y Uliana, 1994; Raigemborn *et al.*, 2010; Foix *et al.*, 2013 entre otros), Formación Sarmiento (Legarreta y Uliana, 1994), Formación Chenque (Bellosi, 1990; Paredes, 2002), Formación Santa Cruz (Legarreta y Uliana, 1994). Coronando la columna se encuentran rocas sedimentarias gravosas, conocidos como Rodados Patagónicos de origen fluvio-glaciar y de edad plio-pleistocena (Césari y Simeoni, 1994; Simeoni, 2008).

## **2.1-Formación Lago Colhué Huapi**

La Formación Lago Colhué Huapi (Coniánico-Maastrichtiano) ha sido reconocida tanto en afloramiento como en subsuelo (Foix *et al.*, 2020).

Esta unidad se dispone por encima y de forma transicional con la Formación Bajo Barreal (Casal *et al.*, 2015). Y de acuerdo a su posición en la cuenca, es cubierta por depósitos marinos de la Formación Salamanca o por depósitos de la Formación Laguna Palacios (Casal *et al.*, 2015). En la región del río Chico es cubierta por coladas basálticas conocidas en la bibliografía como basalto “pre-salamanquense” (*sensu* Ferello, 1969) o pre-Salamanca (*sensu* Sciutto *et al.*, 2008) y cuya edad fue establecida en base a dataciones radimétricas en  $62.8 \pm 0.8$  y  $64 \pm 0.8$  Ma, es decir que correspondería al Daniano (Marshall *et al.*, 1981). Este manto efusivo, también fue llamado Basalto La Angostura por Clyde *et al.* (2014), quienes lo asignaron al Maastrichtiano tardío, también en base a datos radimétricos. Recientemente, Mora Romero *et al.* (2022) documentaron la presencia de foraminíferos indicadores del Daniano en coquinas y areniscas marinas de la Formación Salamanca, ubicadas por encima de la Formación Lago Colhué Huapi e inmediatamente por debajo de esta colada basáltica. Esto

refuerza la propuesta de Vietto (2001), quien interpretó la presencia de dos coladas en la zona del río Chico. De esta manera, un primer evento probablemente sería Maastrichtiano tardío y el posterior correspondería al Daniano. Sin embargo, esto requiere trabajos más específicos que exceden el objetivo de esta tesis.

La Formación Lago Colhué Huapi es muy prolífera en términos de descubrimientos fósiles de diversos grupos. La fauna de vertebrados está constituida por restos de saurópodos titanosaurios (Casal *et al.*, 2015, 2016; Ibiricu *et al.*, 2020), terópodos representados por megaraptóridos (Casal *et al.*, 2020b) y abelisáuridos (Cardozo *et al.*, 2022b). También se han descrito ornitópodos con representantes del clado Elasmaria (Ibiricu *et al.*, 2019, 2020; Casal *et al.*, 2022) y restos de Hadrosáuridos (Becerra *et al.*, 2018; Casal *et al.*, 2020a; Ibiricu *et al.*, 2021; Caglianone *et al.*, 2022a, b). Además, se han documentado otros vertebrados no dinosaurios como restos de tortugas por Casal *et al.* (2016), Becerra *et al.* (2018) e Ibiricu *et al.* (2020) y cocodriliformes por Casal *et al.* (2016), Ibiricu *et al.* (2020) y Lamanna *et al.* (2019). Así como también Casal *et al.* (2016) registró una placa dentaria de un pez dipnoo.

La unidad se puede dividir informalmente, desde el punto de vista paleontológico, en tres secciones a partir del contenido faunístico de vertebrados (Ibiricu *et al.*, 2021; Casal *et al.*, 2022). La sección inferior, que ha sido reconocida principalmente en el codo del Senguer, se caracteriza por la presencia principalmente de restos de saurópodos titanosáuridos hasta el momento. La sección media aflora en la costa oriental del lago Colhué Huapi y se caracteriza por el registro dominante de restos de ornitópodos elasmáridos. La sección superior aflora en el área de las nacientes del río Chico, con una gran diversidad fosilífera predominio de restos de dinosaurios hadrosáuridos (Ibiricu *et al.*, 2021; Casal *et al.*, 2022).

Los restos vegetales que conforman la palinoflora se han registrado únicamente hasta el momento en la sección superior de la unidad. Vallati *et al.* (2016) han documentado la presencia de una asociación palinológica con 26 especies de esporas y granos de polen que incluyen indicadores bioestratigráficos del Maastrichtiano tardío. Además, se han registrado carbonizaciones e impresiones de hojas y fragmentos de plantas, en donde se reconocieron 8 morfotipos

foliares, entre los que se destaca la presencia de compresiones e impresiones de hojas de monocotiledóneas, de afinad con las *Arecaceae*, particularmente muy semejante a la *Nypa* actual (De Sosa Tomas *et al.*, 2017). Este tipo de palmera actualmente se encuentra restringida a zonas de manglares, este tipo de biomasa solo se dan en zonas próximas a un mar (De Sosa Tomas *et al.*, 2017). Por otro lado, Vallati *et al.* (2020) han reconocido la presencia de restos de *charcoal*, que incluyen fragmentos de leños de coníferas. Este hallazgo sugiere que, al menos en algún momento de la depositación de los sedimentos lagunares, se desarrollaron paleoincendios superficiales de baja intensidad.

Además, Casal *et al.* (2020a) dieron a conocer el primer registro de bioconstrucciones dulceacuícolas correspondientes a estromatolitos, en la cuenca del Golfo San Jorge. Estas estructuras biogénicas en conjunto a las asociaciones palinológicas registradas por Vallati *et al.* (2016) sugieren la presencia de aguas de escasa energía, limpias, templadas y someras.

### **3.OBJETIVOS**

#### **3.1-Objetivo general**

Caracterizar e identificar morfológicamente los fragmentos de cáscaras de huevos procedentes de niveles maastrichtianos de la Formación Lago Colhué Huapi, en el sur de Chubut.

#### **3.2-Objetivos específicos**

- Analizar el contexto paleoambiental a partir de estudios previos y la realización e interpretación de un perfil estratigráfico.
- Identificar a que grupo de vertebrados pertenecen las cáscaras de huevos.
- Determinar el morfotipo estructural al que pertenecen las cáscaras de huevos.
- Identificar la oofamilia a la que pertenecen las cáscaras de huevos.

## **4.HIPÓTESIS DE TRABAJO**

- a. Las cáscaras de huevos corresponden a dinosaurios y probablemente a hadrosáuridos.
- b. Las cáscaras de huevos corresponden a la oofamilia Megaloolithidae.
- c. El paleoambiente sedimentario donde se preservaron es similar a los sitios de nidificación identificados en otros hadrosáuridos.

## **5.MATERIALES Y METODOLOGÍA**

### **5.1-MATERIALES**

Se recuperaron 229 fragmentos de cáscaras de huevos y se realizaron 8 secciones delgadas con un espesor de 30 micrones. Estos materiales están resguardados en la colección de Paleovertebrados del Repositorio científico y didáctico Dr. Eduardo Musacchio de la Facultad de Ciencias Naturales y Ciencias de la Salud bajo el acrónimo UNPSJB-PV 1082 y UNPSJB-SD-CGAC279—286.

### **5.2-METODOLOGÍA**

#### **5.2.1-Gabinete**

Se recopilaron antecedentes geológicos y paleontológicos de la Formación Lago Colhué Huapi en general, y del sitio a estudiar en particular. Se realizó la búsqueda de bibliografía específica sobre estudios en cáscaras de huevos fósiles.

A través de programas de diseño gráfico se procedió a la edición de las imágenes y digitalización del perfil estratigráfico. Los diagramas de rosas se confeccionaron con el *software* GeoOrient y para la clasificación e interpretación de litofacies se siguieron los criterios de Miall (1996). Se obtuvieron archivos vectoriales desde la página del Instituto Geográfico Nacional (<https://www.ign.gob.ar/>) para la realización de los mapas en el *software* de uso libre y gratuito QGis 3.22.13, complementando con *Google Earth Pro*. Se obtuvieron imágenes satelitales Landsat 8 a través del Servicio Geológico de los

Estados Unidos (<https://www.usgs.gov/>) para la confección de las figuras de localización del área de estudio.

### 5.2.2-Campo

Se realizó un perfil estratigráfico con el objetivo de ubicar estratigráficamente el nivel con cáscaras de huevos halladas *in situ* y las colectadas en forma rodada. Para ello se utilizó báculo de Jacob, brújula geológica de tipo Brunton y lupa de mano. Se caracterizaron la litología, las estructuras sedimentarias, la geometría de los depósitos, los contactos y se midieron las paleocorrientes. Además, se tomaron fotografías digitales en afloramiento con cámara Nikon Coolpix L830.

### 5.2.3-Laboratorio

Inicialmente se procedió a la limpieza y preparación de los restos fósiles (n= 229) con un cepillo y agua en el Laboratorio de Paleontología de Vertebrados de la Facultad de Ciencias Naturales y Ciencias de la Salud de la UNPSJB. Para el estudio se tomó como referencia el trabajo realizado por Fernández (2013) (Tabla 1). Para el estudio de los fragmentos hallados en la Formación Lago Colhué Huapi, de forma preliminar se utilizó el espesor de las cáscaras para la diferenciación de grupos, y posteriormente se seleccionaron los fragmentos mejor preservados para la medición de otros caracteres. Se siguió la terminología descriptiva propuesta por Mikhailov (1991,1997) para la identificación del morfotipo estructural de la unidad de cáscara (Fig. 6), tipo de sistema poral (Fig. 7), de ornamentación externa (Fig. 8), tipo básico de organización (Fig. 9) y consecuentemente determinar la oofamilia.

Tipo de cáscara	Espesores	Diámetro del nódulo	Anchura unidad de cáscara	Diámetro de mamila
1a	0,9—1,7	0,5—1,0	0,4—0,9	0,15—0,6
1b	1,8—2,3	0,4—1,3	0,1—0,5	0,15—1,0
1c	2,6—2,8	0,3—1,0	0,5—0,7	0,4—0,5
1d	3,4—3,6	0,5—1,7	1,0—1,2	0,4—0,7
1e	4,1—4,3	0,4—1,1	0,5—0,9	0,4—1,0
2	3,5—7,5	0,3—1,1	0,3—1,0	0,2—1,1

Tabla 1. Diferentes parámetros con valores que permiten identificar los diferentes tipos de cáscaras, según la propuesta de Fernández (2013).

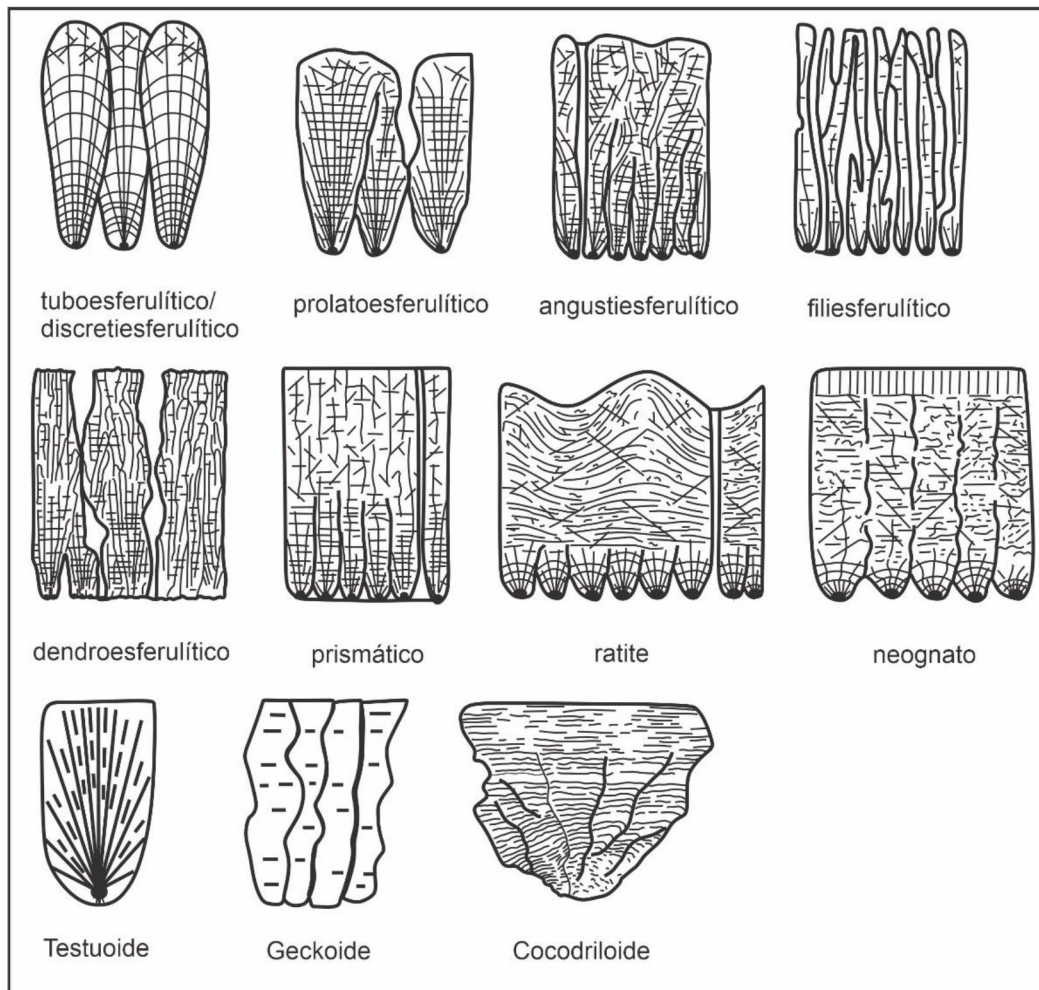


Figura 6. Morfotipo estructural de unidades de cáscara (tomado de Mikhailov, 1991).

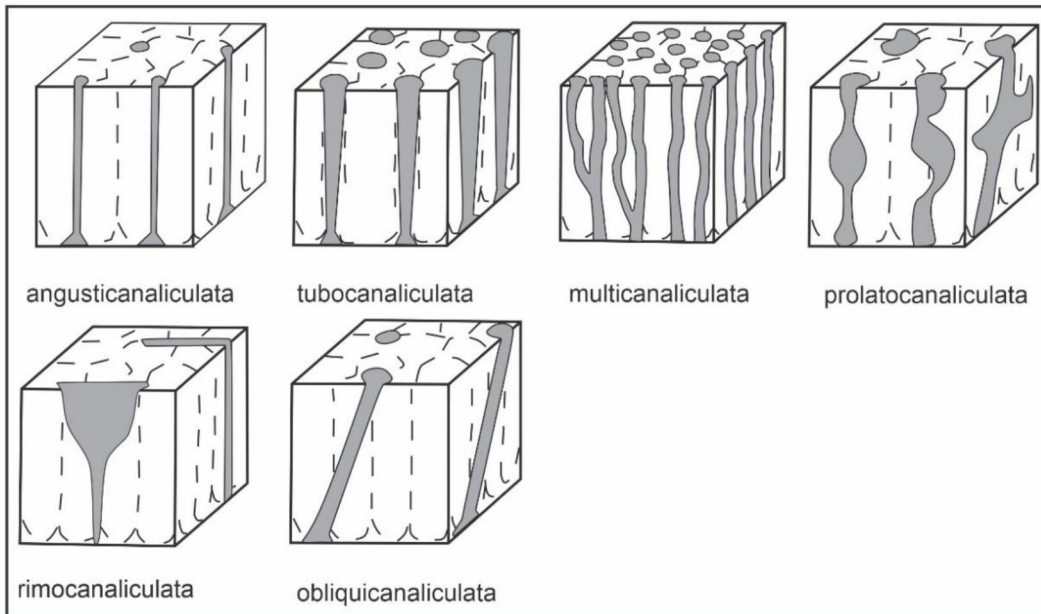


Figura 7. Tipos de sistema poral en cáscaras de huevos (tomado de Mikhailov, 1997).

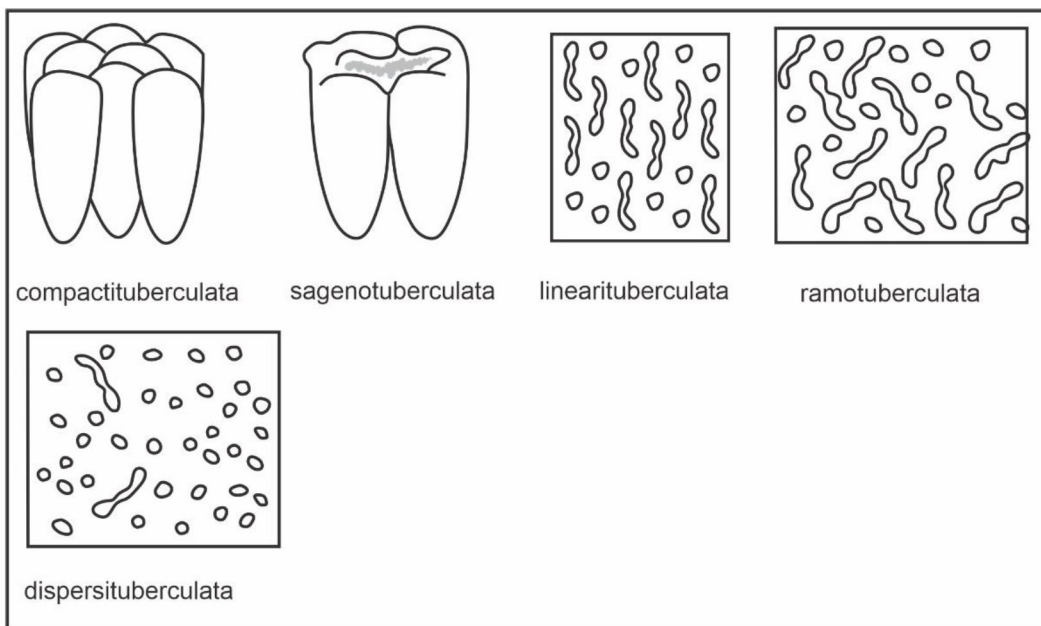


Figura 8. Tipos de ornamentación externa en cáscaras de huevos (tomado de Mikhailov, 1997).

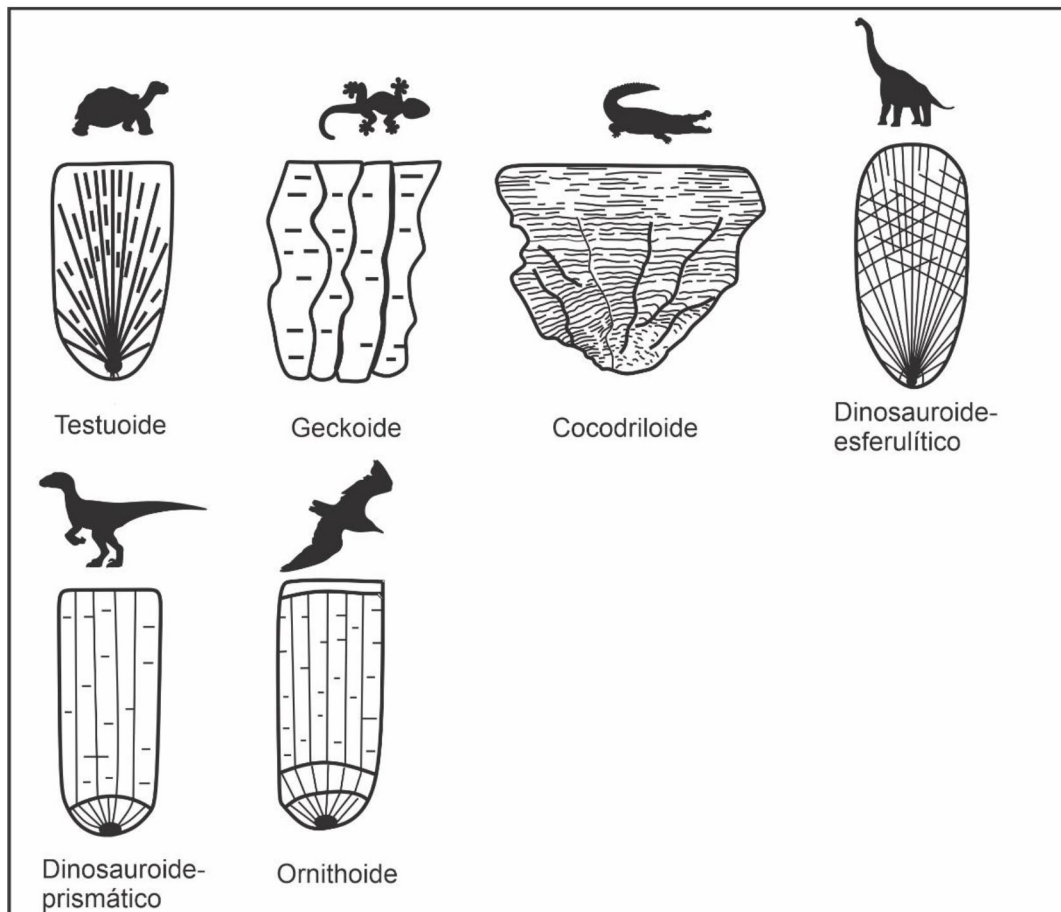


Figura 9. Tipo básico de organización en cáscaras duras (tomado y modificado de Hirsch y Quinn, 1990).

De esta manera, se midieron espesores de los fragmentos con calibre digital Stainless Hardened para determinar el tipo de cáscara. Los valores fueron volcados a una tabla Excel para la mejor observación de la distribución de los tamaños de los fragmentos. Posteriormente se procedió a realizar un análisis en vista radial y tangencial (Fig. 10) más detallado con lupa binocular Motic SMZ-168 en el Laboratorio de Bioestratigrafía “Dr. Eduardo Musacchio” del Departamento de Geología de la UNPSJB, para la determinación de macrocaracteres tales como la ornamentación externa, morfotipo de unidad de cáscara y rasgos menores como líneas de acreción sobre las unidades de cáscara. Estas últimas observadas en vista lateral sobre la sección de rotura de las cáscaras.

Se realizaron 8 cortes delgados de 30 micrones de espesor, 4 paralelos a la superficie de la cáscara y 4 transversales a las mismas, en el Laboratorio de Cortes de la Universidad Nacional de San Luis. Estos cortes fueron analizados

con microscopio petrográfico Zeiss Axionskop 40 en el Laboratorio Patagónico de Petrotectónica de la UNPSJB, para identificar con mayor precisión la unidad de cáscara, las líneas de crecimiento, canales porales y el patrón de extinción de la misma, lo que permitió determinar el morfotipo estructural de los restos fósiles.

En el Laboratorio de Microscopia Electrónica perteneciente a la Secretaría de Ciencia y Técnica de la UNPSJB, se tomaron fotografías mediante el uso de un Microscopio Electrónico de Barrido (MEB) marca JEOL JSM-6510LV. Esto permitió distinguir con mayor claridad las características de la superficie externa de las cáscaras y la morfología de los nodos, así como también la identificación del sistema poral.

La determinación mineralógica se realizó sobre 8 fragmentos mediante difracción de rayos X (DRX) utilizando un difractómetro PW1710 del Laboratorio de Fluorescencia y Difracción de Rayos X "Lic. Arturo Canero" de la UNPSJB.

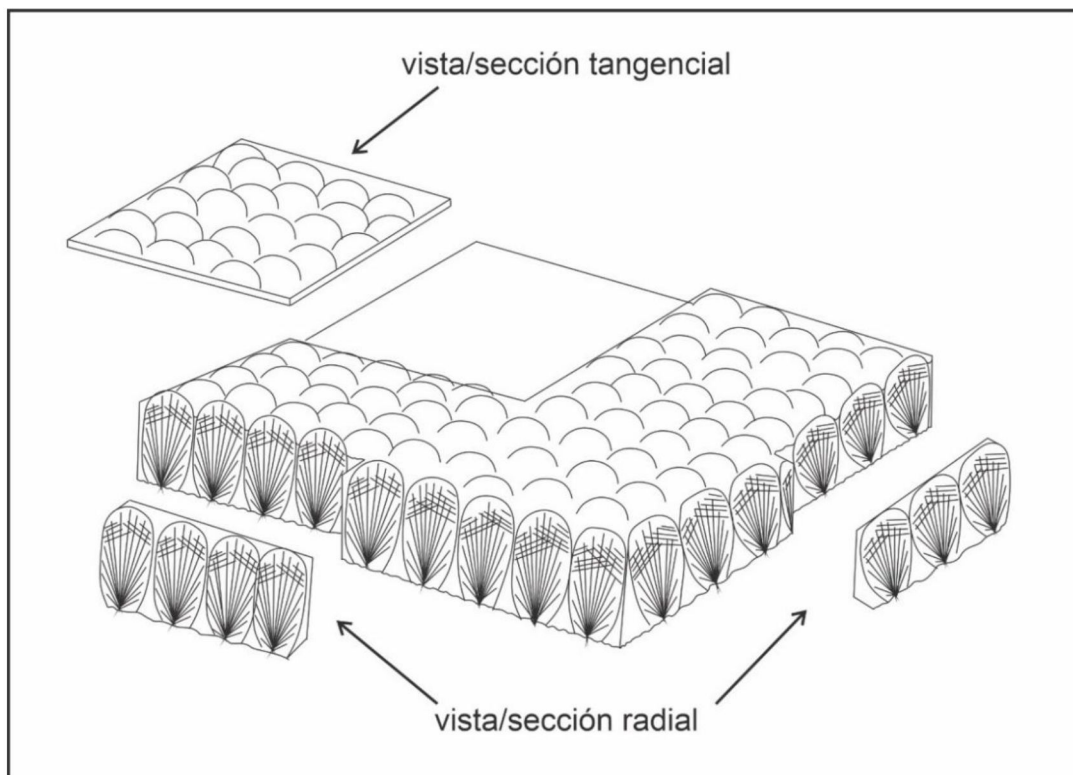


Figura 10. Vista tangencial y radial en fragmento de cáscara (tomado y modificado de Sabath, 1991).

## **6-RESULTADOS**

Los resultados del trabajo incluyeron tanto la descripción estratigráfica y sedimentológica del perfil analizado, como la descripción de las cáscaras de huevos (lupa binocular, microscopio petrográfico y microscopio electrónico de barrido).

### **6.1-CONTEXTO PALEOAMBIENTAL EN CERRO DEL HADRO**

#### **6.1.1-Perfil estratigráfico**

A continuación, se realiza la descripción e interpretación de las litofacies en base a la elaboración del perfil estratigráfico en “Cerro del Hadro”, en un afloramiento ubicado en la ladera norte y sobre el margen sur del cauce del río Chico, a unos 5 km al este de su nacimiento. En la región no se expone la base de la Formación Lago Colhué Huapi, pero están bien expuestos los niveles que informalmente se denominan “sección superior” de la unidad (*sensu* Casal *et al.*, 2016, 2019, 2020a; Ibiricu *et al.*, 2021, entre otros).

Específicamente en “Cerro del Hadro”, hacia el este del sitio con las cáscaras de huevos fósiles, se encuentra un doble deslizamiento rotacional favorecido por la presencia del basalto mencionado con anterioridad, y que enmascara todo el afloramiento de ese sector. Hacia el oeste, las pendientes de las laderas son extremadamente pronunciadas, lo que imposibilitó el levantamiento de otras columnas sedimentarias. No obstante, para salvar este problema también se utilizó la información disponible de trabajos previos publicados para el sector estudiado (ver Casal *et al.*, 2020a) y zonas aledañas (ver Casal *et al.*, 2015, 2019; Vallati *et al.*, 2016, 2020), lo que permitió enriquecer la información sedimentológica para cada subambiente sedimentario interpretado.

El perfil levantado incluyó 37 m de espesor, dentro de lo que correspondería a los niveles superiores de la Formación Lago Colhue Huapi. La columna sedimentaria se caracteriza por presentar poca variación litológica tanto en la vertical, en donde abunda la alternancia de areniscas-pelitas, como en la lateral. Dominan las secuencias granodecipientes vinculadas a subambientes de canal fluvial, planicie de inundación proximal y distal. Los canales registrados son de naturaleza gravo-arenosa, con paleocorrientes en dirección N135° en términos

generales. Particularmente los fragmentos de cáscaras de huevos *in situ* están presentes hacia el tope de la columna, en pelitas macizas de coloración grisácea.

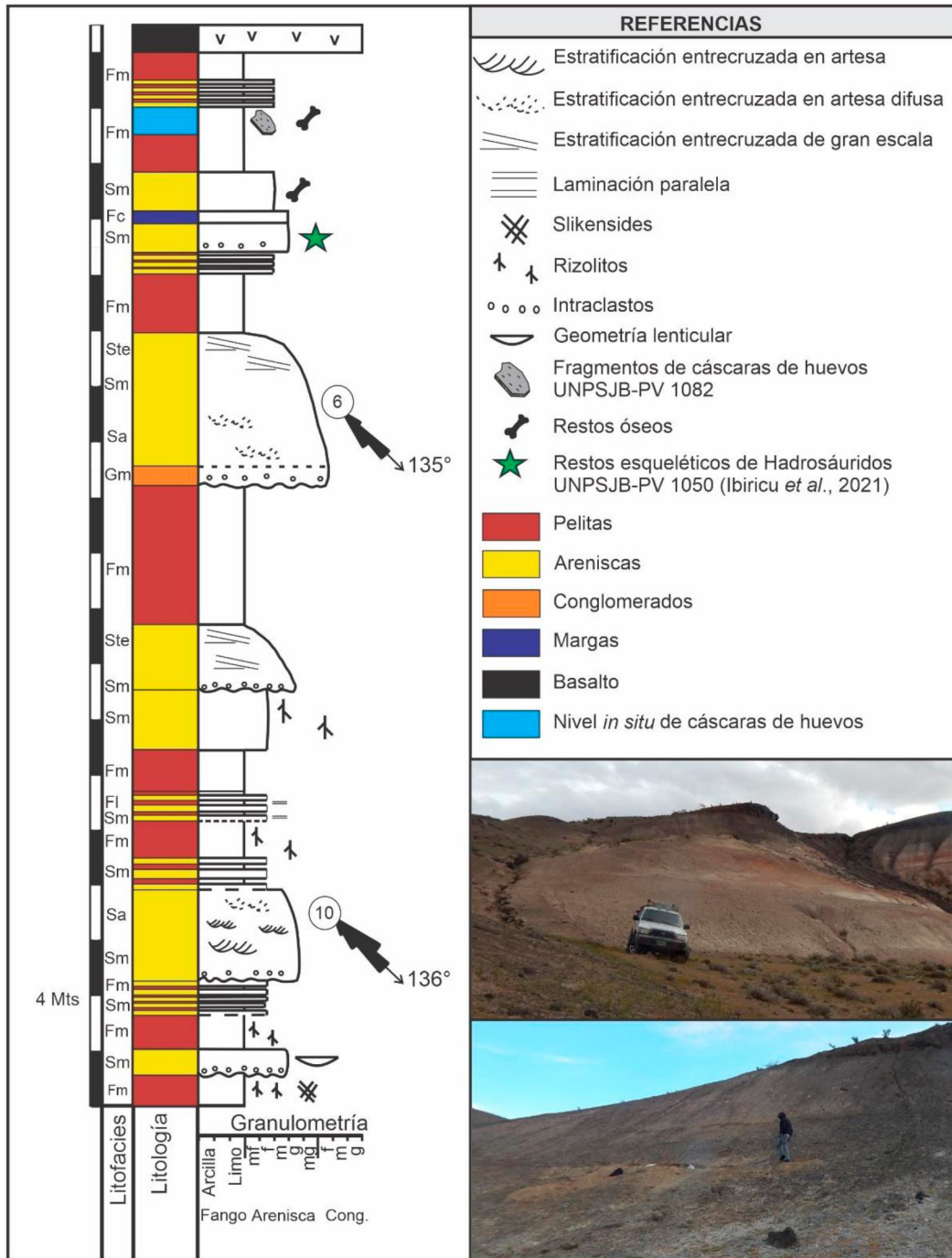


Figura 11. Columna estratigráfica de la Fm. Lago Colhué Huapi realizada en el sitio de estudio.

### 6.1.2-Descripción e interpretación de litofacies

Se reconocieron 8 litofacies epiclásticas, las cuales se agruparon de acuerdo a sus relaciones genéticas en asociaciones de litofacies y con el objetivo de caracterizar el contexto paleoambiental donde se hallaron los fósiles estudiados.

**Litofacies Gm:** conglomerado fino, matriz sostén, macizo, con presencia de intraclastos arcillosos y líticos volcánicos. Base erosiva, sin cambios granulométricos en la vertical y un espesor de 40 cm aproximadamente (Fig.12A).

Interpretación: depósito vinculado a flujos hiperconcentrados (baja relación agua/sedimento) (Miall, 1996).

**Litofacies Ste:** arenisca gruesa con estratificación entrecruzada de gran escala y de bajo ángulo que ocasionalmente se presenta difusa, y coloración blanquecina. Base transicional y tendencia granodecreciente en la vertical. Potencias que varían entre 2 y 4 m (Fig. 12B).

Interpretación: depósito originado por la migración de macroformas a partir de un flujo diluido, tractivo y unidireccional de bajo régimen (Miall, 1996).

**Litofacies Sa:** arenisca gruesa, con estratificación entrecruzada en artesa y de coloración blanquecina. La base es transicional a areniscas macizas (Sm) y muestra una tendencia granodecreciente en la vertical. La potencia varía entre 1,40 y 3,70 m y las paleocorrientes medidas a partir de estructuras tractivas indican un valor medio de N130° (Fig. 12C).

Interpretación: depósitos originados por la migración de dunas 3D a partir de flujos acuosos diluidos, tractivos, turbulentos y unidireccionales en condiciones de bajo régimen (Miall, 1996).

**Litofacies Sm:** arenisca maciza de granulometría gruesa a media con matriz pelítica y de coloración blanquecina a amarillenta. Base erosiva con intraclastos pelíticos subredondeados de 1 cm de diámetro, y líticos volcánicos de 3 mm en la base (Fig. 12D). Geometría lenticular. Sin tendencia en la vertical y una potencia que varía entre 0,50 cm y 1,20 m (Fig. 12E). Generalmente con rizolitos pequeños de hasta 2 cm de longitud aproximadamente.

Interpretación: depósito vinculado a flujos acuosos con alta carga de sedimento en transporte, de tipo hiperconcentrados (Miall, 1996; Van Marren *et al.*, 2009). La presencia de rizolitos evidencian el desarrollo de vegetación, exposición subaérea (Parada, 2019) así como también un periodo de estabilización o de escasa o nula depositación (Paz *et al.*, 2014).

**Litofacies F1:** pelitas con laminación paralela difusa y de coloración rojiza. Base neta y potencia de 30 cm aproximadamente (Fig. 12F).

Interpretación: depósito vinculado a la decantación por disminución de la energía de corrientes acuosas diluidas que transportaban el material fino en suspensión (Miall, 1996).

**Litofacies Fm:** pelitas macizas de coloración rojiza (Fig. 12E) o grisácea (Fig. 12G). Geometría tabular, presencia de rizolitos y *slikensides*. Potencia que puede variar desde unos pocos centímetros hasta 4,30 m. Ocasionalmente con presencia de restos de huesos y fragmentos de cáscaras de huevos *in situ* en las pelitas grisáceas.

Interpretación: depósitos vinculados a la decantación por disminución o cese de la energía de corrientes acuosas que transportaban el material fino en suspensión (Miall, 1996). La coloración rojiza se asocia a procesos de oxidación, mientras que la coloración grisácea se vincula a un ambiente reductor con baja oxigenación (Ghosh *et al.*, 2006). La presencia de rizolitos evidencian el desarrollo de vegetación, exposición subaérea (Parada, 2019) así como también un periodo de estabilización o de escasa o nula depositación (Paz *et al.*, 2014).

**Litofacies Fc:** fangolita carbonática con laminación horizontal de coloración blanquecina. Base neta y geometría tabular. Potencia de 70 cm y lateralmente se relaciona con estromatolitos dómicos dulceacuícolas y cuenta con una potencia 70 cm (Fig. 12H). Incluye restos carbonosos de pequeños tallos.

Interpretación: depósito vinculado a la decantación de la carga pelítica suspendida en el flujo en un contexto de baja energía y con alta participación de carbonatos (Kelts y Hsü, 1978).

**Litofacies e:** Depósitos carbonáticos laminados, con geometría cómica. Espesor de 1 m aproximadamente (Fig. 12H).

Interpretación: la construcción de estas estructuras biogénicas se atribuye a los tapices microbianos que generan las cianobacterias fotosintéticas mientras se produce la decantación de pelitas (Walter *et al.*, 1992; Reid *et al.*, 2000).

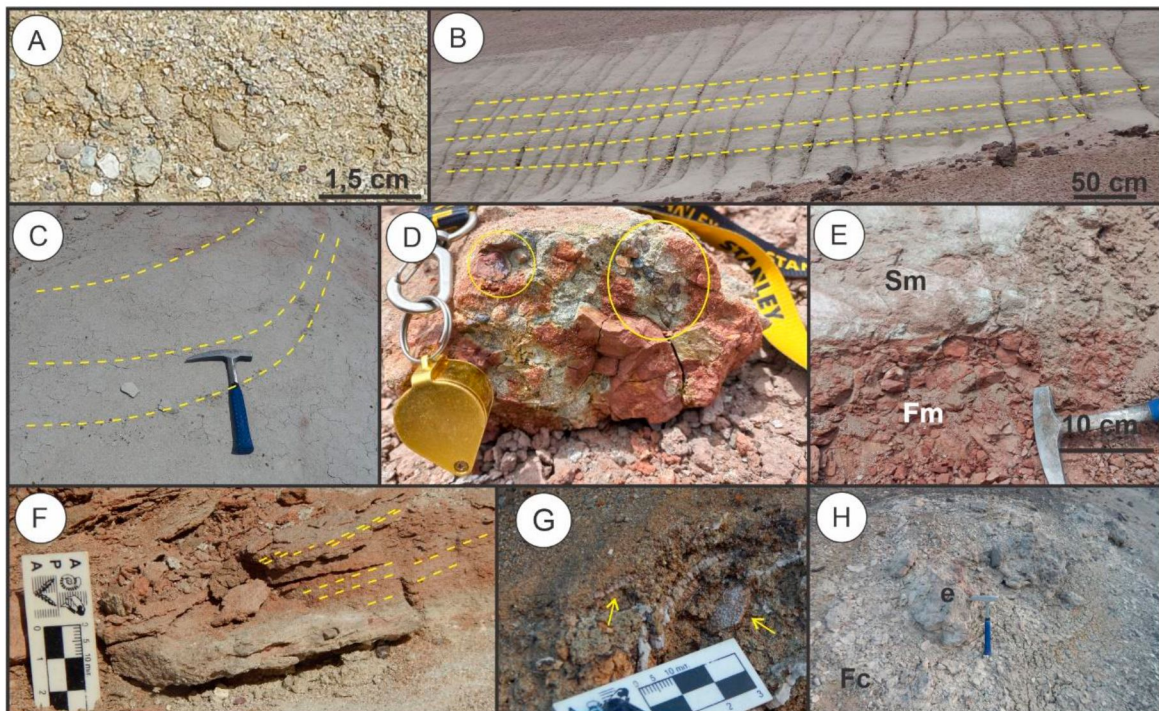


Figura 12. Litofacies identificadas en afloramiento. A) Gm: conglomerado fino matriz sostén. B) Ste: arenisca con estratificación entrecruzada de gran escala y de bajo ángulo. C) Sa: arenisca con estratificación entrecruzada en artesa. D) Sm: arenisca maciza con lítica volcánica. E) Intercalación de arenisca maciza (Sm) y pelita maciza (Fm). F) pelita con laminación paralela difusa (Fl). G) Fm: pelitas macizas grisáceas. Las flechas indican fragmentos de cáscara *in situ*. H) Estromatolito (e) y fangolitas carbonáticas (Fc).

### 6.1.3-Asociación de Litofacies

#### A. Canal gravo-arenoso:

Esta asociación está limitada en su base por una superficie erosiva y constituida de base a techo por depósitos macizos conglomerádicos (Gm) o arenosos (Sm) con intraclastos pelíticos subredondeados de 1 cm de diámetro y lítica volcánica de 3 mm de diámetro, areniscas con estratificación entrecruzada en artesa (Sa) y areniscas con estratificación entrecruzada de gran escala (Ste). Esta asociación cuenta con una tendencia granodecreciente en la vertical y potencias que rondan los 4 m.

Interpretación: representa depósitos que rellenan el canal. El relleno basal y erosivo de la asociación se vincula con la incisión y erosión fluvial (Raigemborn, 2007). Los niveles macizos se relacionan a flujos con alta concentración de sedimentos en transporte de tipo hiperconcentrado (Beverage y Culberston, 1964; Miall, 2006). Debido a la alta viscosidad del flujo y la baja velocidad de decantación de las partículas, no se puedan generar formas de lecho tridimensionales (Harms *et al.*, 1982). La presencia de estructuras de tipo entrecruzada en artesa se atribuye a la migración de formas de fondo con crestas sinuosas (dunas 3D) generado por flujos acuosos diluidos, tractivos, unidireccionales y en condiciones de bajo régimen (Miall, 1996). Esto indica que hubo una dilución del flujo hiperconcentrado y un aumento en la relación agua/sedimento (Miall, 1996). La presencia de estructuras de gran escala se asocia a la migración de macroformas (Allen, 1965; Bridge *et al.*, 2000) generado por flujos acuosos, diluidos, tractivos, unidireccionales y en condiciones de bajo régimen. Esto indica un aumento en la relación agua/sedimento (Miall, 1996).

#### **B. Planicie de inundación proximal:**

Está constituida por areniscas macizas (Sm) con intraclastos pelíticos subredondeados de 1 cm de diámetro aproximadamente en la base y presencia de rizolitos de hasta 2 cm de longitud hacia el techo. Estos niveles alternan con pelitas macizas (Fm) y ocasionalmente laminadas (Fl) cuyo espesor pueden variar entre 10-30 cm. La asociación en general se caracteriza por espesores máximos de 1,20 m y continuidad lateral de unos pocos metros, con geometría tabular.

Interpretación: Algunos autores plantean que la parte proximal de este tipo de depósitos puede ser más arenosa mientras que las partes más distales son predominantemente fangosas (Arnaud-Fassetta, 2013; Colombera y Mountney, 2021). La presencia de niveles pelíticos en los depósitos arenosos, sugiere una alternancia entre periodos de mayor energía con periodos de menor energía cuando se produce la decantación del material fino que es transportado en suspensión (Lynds y Hajek 2006). Los intraclastos pelíticos subredondeados presentes en la base indican la llegada del flujo con suficiente energía y erosiona

el sustrato pelítico infrayacente. La presencia de rizolitos indica el desarrollo de vegetación y períodos de escasa o nula depositación.

### **C. Planicie de inundación distal subaérea:**

Depósitos agradacionales conformados por pelitas macizas (Fm), que se caracterizan por su fuerte coloración rojiza, con geometría tabular, potencia variable a lo largo de la columna alcanzando valores de hasta 4,30 m y una continuidad lateral de decenas de metros. Ocasionalmente se intercalan delgados depósitos de areniscas macizas (Sm). De forma subordinada hay presencia de rizolitos de hasta 4 cm de longitud.

Interpretación: representa el subambiente de baja energía y alejado del canal activo, en donde predomina la depositación de los sedimentos más finos por decantación. Durante eventos de alta descarga del canal, los desbordamientos pueden alcanzar esta zona depositando sedimentos algo más gruesos que se intercalan con las pelitas. La coloración rojiza de las pelitas se relaciona con las condiciones de oxigenación, en este caso el nivel freático estaría muy bajo posiblemente durante períodos de mayor aridez climática (Pereda-Suberbiola *et al.*, 2000; Ghosh *et al.*, 2006). La presencia de rizolitos indica el desarrollo de vegetación y períodos de escasa o nula depositación.

#### **C.1-Planicie de inundación distal subácuea:**

Se trata de un depósito granodecreciente limitado en la base por una incisión erosiva cóncava, y que se inicia con areniscas macizas (Sm) de granulometría media portadoras de restos de vertebrados fósiles (Ibiricu *et al.*, 2021) y que lateralmente pasan a areniscas gruesas conformando parte del relleno basal (Casal *et al.*, 2020a; Ibiricu *et al.*, 2021). Por encima de las areniscas macizas (Sm) se depositaron las margas (Fc) que en la lateral se relacionan con cuerpos con geometría cóncavas de tipo estromatolitos desarrollados en las márgenes del cuerpo de agua dulce (Casal *et al.*, 2020a). La parte superior del relleno continúa una alternancia de pelitas macizas (Fm) y areniscas macizas (Sm) con potencias de 1,60 m, grandes espesores de pelitas grisáceas macizas (Fm) de hasta 4,30 m de potencia, y que además contienen fragmentos de cáscara de huevos y abundantes palinomorfos del Maastrichtiano tardío (Vallati *et al.*, 2016).

Interpretación: representan un subambiente de baja energía en donde predominaron los procesos de decantación en condiciones de pobre oxigenación o reductoras y el aporte de abundante carbonato (Casal *et al.*, 2020a). Los niveles más arenosos, así como también el abundante registro paleontológico (Vallati *et al.*, 2016, 2018; Casal *et al.*, 2020a; Ibiricu *et al.*, 2021) indicaría que ocasionalmente recibiría aporte de agua y sedimento. Los palinomorfos hallados en pelitas de este cuerpo de agua sugieren condiciones climáticas cálidas y húmedas (Vallati *et al.*, 2016), asimismo se sugiere una cercanía del mar en estos depósitos (De Sosa Tomas *et al.*, 2017; Vallati *et al.*, 2020; Ibiricu *et al.*, 2021).

## **6.2-DESCRIPCIONES DE FRAGMENTOS DE CÁSCARAS DE HUEVOS**

El hallazgo comprende fragmentos de cáscaras de huevos que fueron encontradas mayormente rodados, pero también *in situ*. Para el estudio de estos restos se tomó como referencia el trabajo de Fernández (2013), usando únicamente el espesor de cáscara para la separación de los fragmentos según su tipo. A partir de este parámetro, se identificaron 2 tipos de cáscaras en “Cerro del Hadro” (Tabla 2). En particular, dentro de las cáscaras de Tipo 1 se distinguieron 5 subtipos (a, b, c, d, e) y dos fragmentos que por su mala preservación no se pudieron identificar (Fig. 13).

Las cáscaras de Tipo 1 son las que, si bien en su mayoría se encontraron rodadas, también fueron halladas *in situ* en un nivel de pelitas macizas (Fig. 14A). A diferencia de las de Tipo 2 que se han encontrado todas rodadas hasta el momento, siempre en niveles por debajo del portador de los restos *in situ* (Fig. 14B).

Dentro de las cáscaras de Tipo 1, las del Subtipo 1b, y las de Tipo 2, son las que se encuentran mejor representadas con un 89% del total de los fragmentos, entre ambas. Específicamente, un 56 % de la totalidad de los restos corresponde a las cáscaras de tipo 1b y con espesores que oscilan entre 1,83-2,38 mm. Mientras que los restos de cáscaras de tipo 2, conforman el 33 % del total y presentan espesores que varían entre 3,71-5,82 mm. El 11% restante está conformado por las cáscaras de tipo 1a, 1c, 1d y 1e, así como también por los fragmentos no identificados (Tabla 1).

Tipo de Cáscara	Cantidad	Espesores (mm)	Porcentaje (%)	N° de registro UNPSJB-PV
Tipo 1a	5	1,48-1,77	2	1082/1—/5
Tipo 1b	129	1,83-2,38	56	1082/6—/134
Tipo 1c	1	2,82	0	1082/135
no identificado	2	2,9-3,12	1	1082/136—/137
Tipo 1d	4	3,4-3,58	2	1082/138—/141
Tipo 1e	13	4,10-4,37	6	1082/142—/154
Tipo 2	75	3,71-5,82	33	1082/155—/229
Total	229		100	

Tabla 2. Tipos de cáscaras y su cantidad según espesor (mm) obtenidos en los restos UNPSJB-PV 1082 procedentes de la Formación Lago Colhué Huapi.

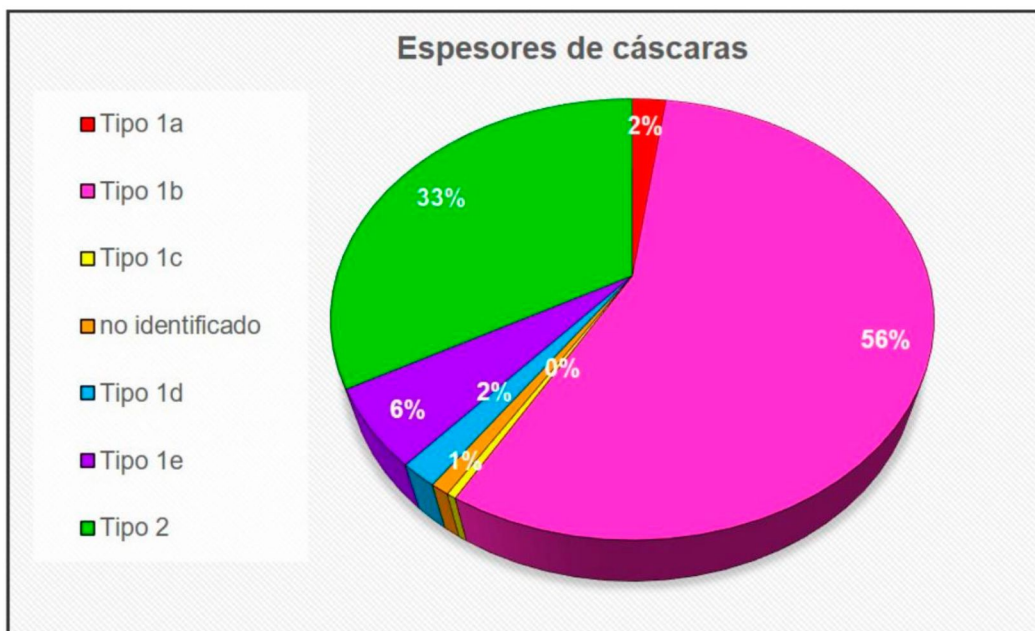


Figura 13. Gráfico porcentual de los tipos de cáscaras identificados a partir de los espesores de los fragmentos, según la propuesta de Fernández (2013).

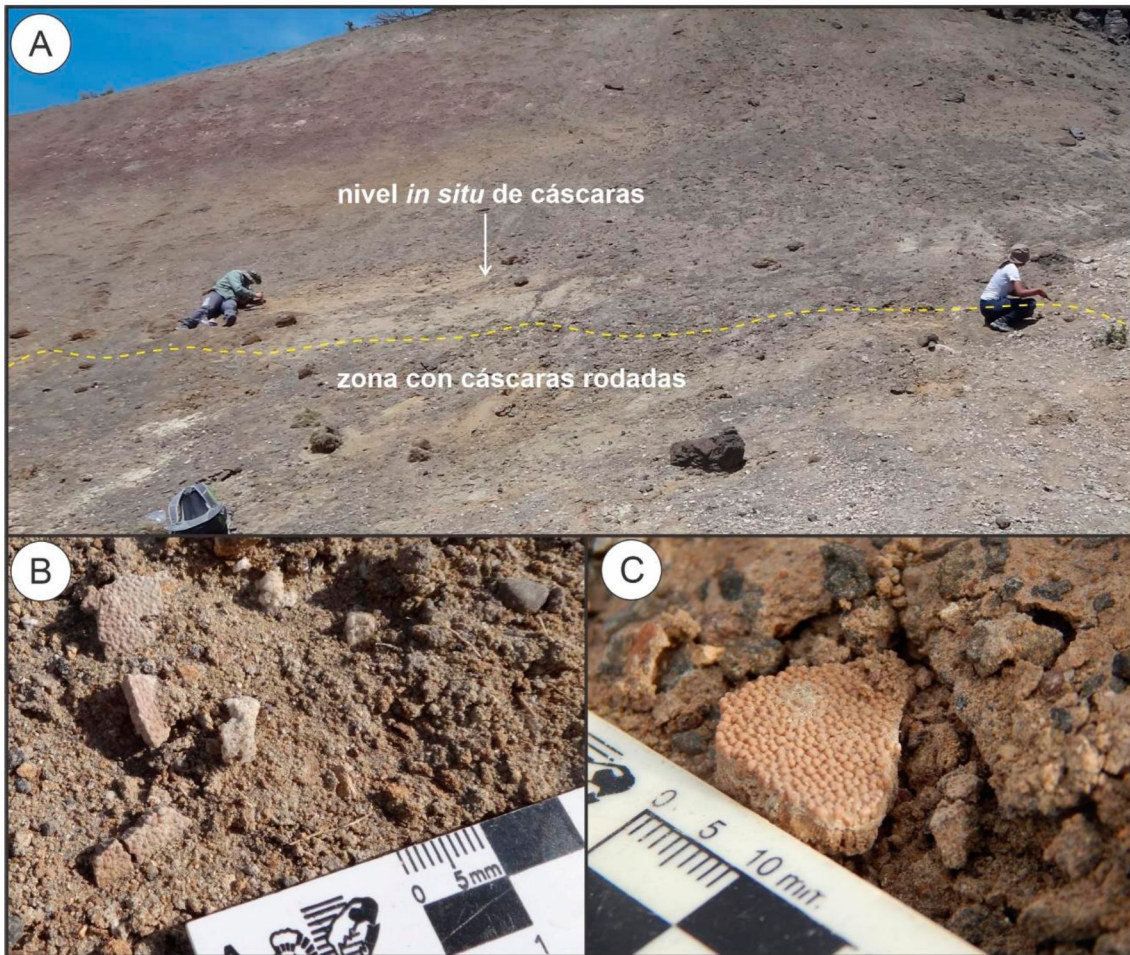


Figura 14. A) Afloramiento “Cerro del Hadro” con nivel *in situ* y zona en donde se hallaron de forma dispersa los fragmentos rodados. B) Fragmentos de cáscaras halladas en el nivel *in situ*. C) Fragmento de cáscara rodado.

De estos grupos mayoritarios, se seleccionaron las cáscaras de Tipo 1b (n= 129) y de Tipo 2 (n= 75) mejor preservadas y representadas para realizar un análisis a diferentes escalas de trabajo. De esta manera, se observaron y describieron con lupa binocular, microscopio petrográfico y microscopio electrónico de barrido, a fin de efectuar una caracterización morfológica de estas cáscaras, así como también su identificación taxonómica a nivel de oofamilia.

### 6.2.1-DESCRIPCIÓN BAJO LUPA BINOCULAR

La unidad de cáscara es un elemento básico de la microestructura de la cáscara de huevo, cuya estructura cristalina difiere en los diversos huevos amniotas (Mikhailov, 1991, 1997, 2014). Su crecimiento es en dirección vertical respecto a la superficie interna de la cáscara y a partir de un núcleo orgánico que se

localiza en la parte más baja de la mamila o cono mamilar (Mikhailov, 1991, 1997, 2014) (Fig. 15).

Para las cáscaras de Tipo 1b procedentes de la Formación Lago Colhué Huapi, en vista radial las unidades de cáscara presentan forma de abanico, y los límites entre dichas unidades son claros y bien definidos, es decir que no se observa fusión entre las mismas (Fig. 16A, B) y ocasionalmente se pueden presentar líneas de crecimiento o también denominadas líneas de acreción arqueadas (Fig. 16C). Mientras que para el segundo grupo de cáscaras identificado como Tipo 2, se observó que las unidades de cáscara poseen forma de abanico y que se bifurcan (Fig. 17A, B). En la superficie externa de los fragmentos de ambos tipos se distinguen elevaciones nodulares que constituyen el techo en forma de domo de cada unidad de cáscara (Figs. 16D, 17C). Sin embargo, en las cáscaras de Tipo 1b los nódulos presentan una morfología fuertemente circular, mientras que los nódulos de las cáscaras de Tipo 2 presentan una morfología que puede variar entre subcircular a levemente elongada (Fig. 18A, B).

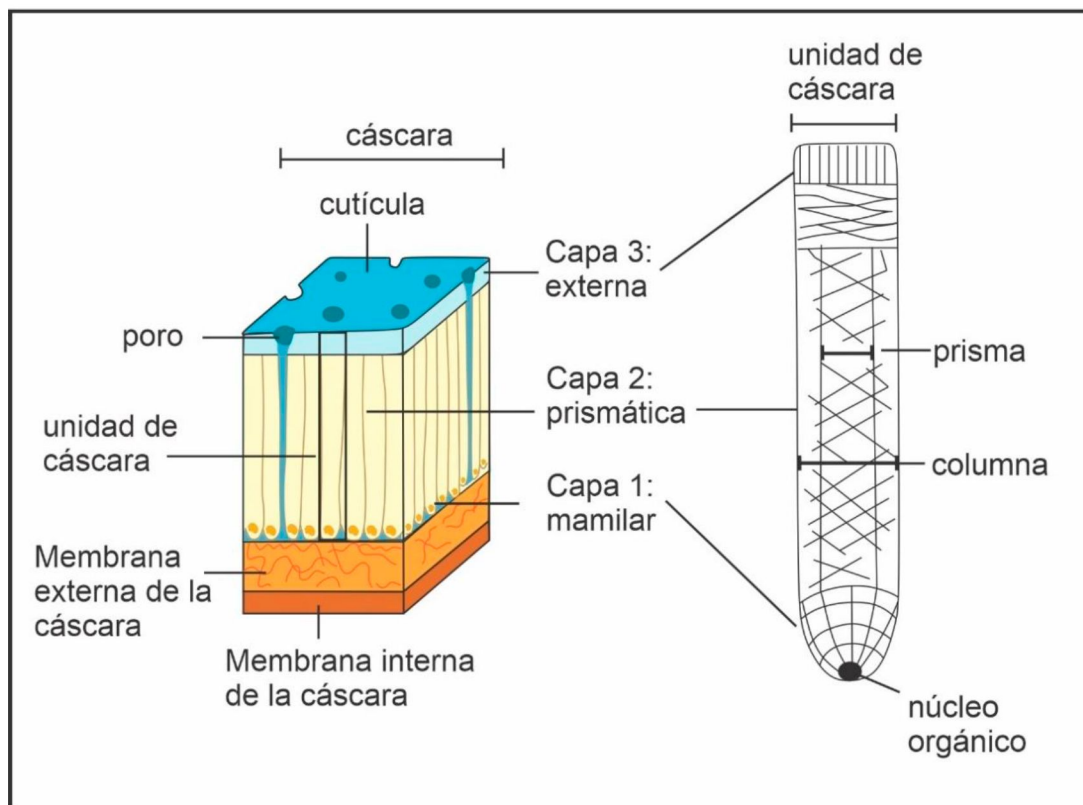


Figura 15. Esquema de la estructura general de la cáscara (tomado de Batista, 2016).

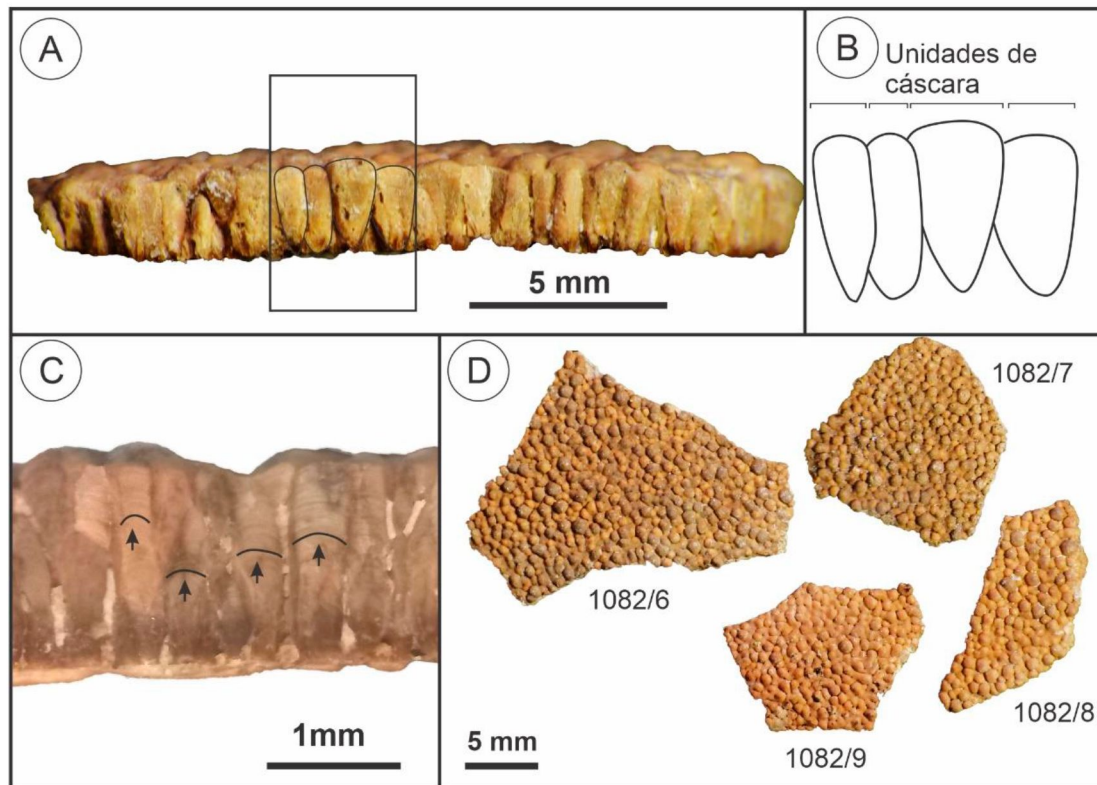


Figura 16. Cáscaras de Tipo 1b. A) Fragmento UNPSJB-PV 1082/9 en vista radial donde se observan las unidades de cáscara con forma de abanico y con límites claros. B) Esquema de unidades de cáscara sin fusionarse. C) Vista radial del fragmento UNPSJB-PV 1082/10 en donde se observan líneas de crecimiento arqueadas en unidades de cáscara. D) Vista de la superficie externa de los fragmentos UNPSJB-PV 1082/6/7/8/9 en donde se observan los nódulos que conforman la ornamentación.

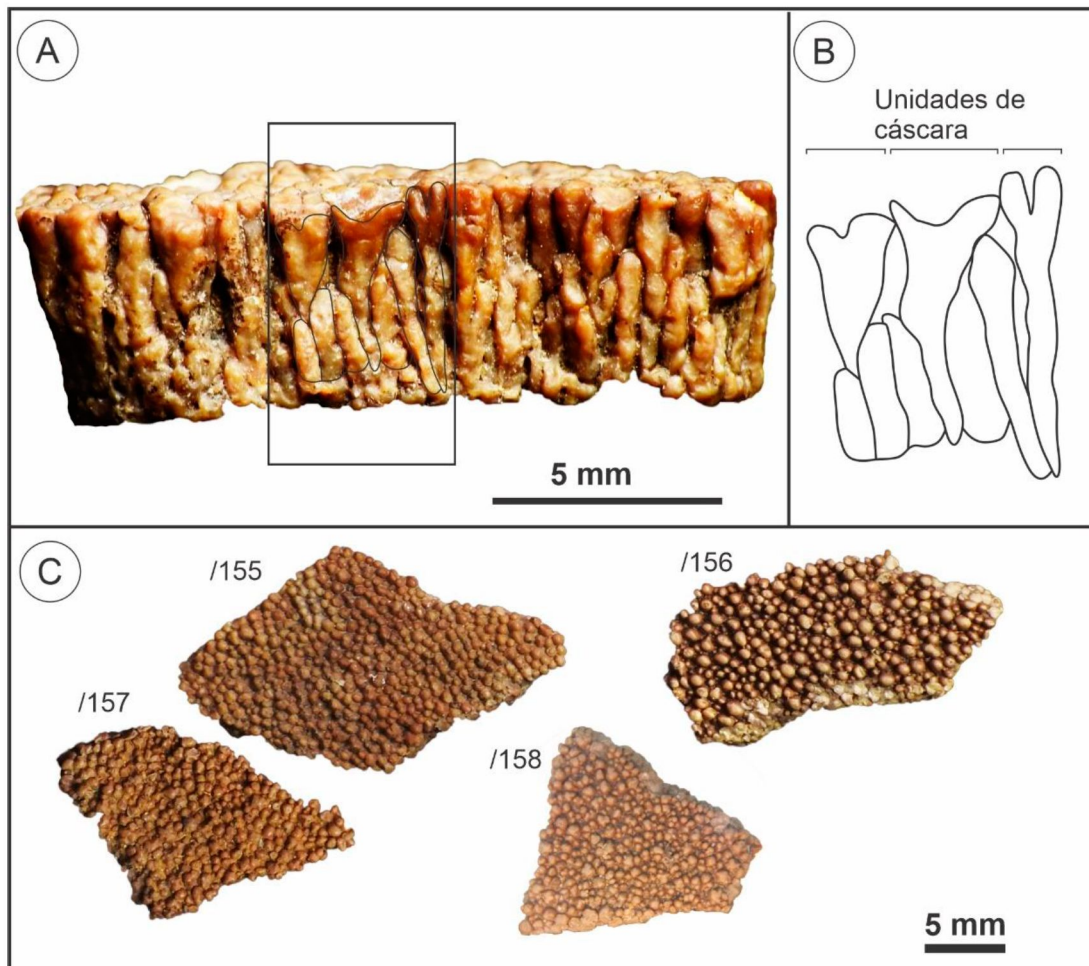


Figura 17. Cáscaras de Tipo. A) Vista radial de fragmento UNPSJB-PV 1082/155 en donde se observan unidades de cáscara en forma de abanico que se bifurcan. B) Esquema de unidades de cáscara. C) Vista de la ornamentación externa de los fragmentos UNPSJB-PV 1082/155/156/157/158 con los nódulos que conforman el techo de cada unidad de cáscara.

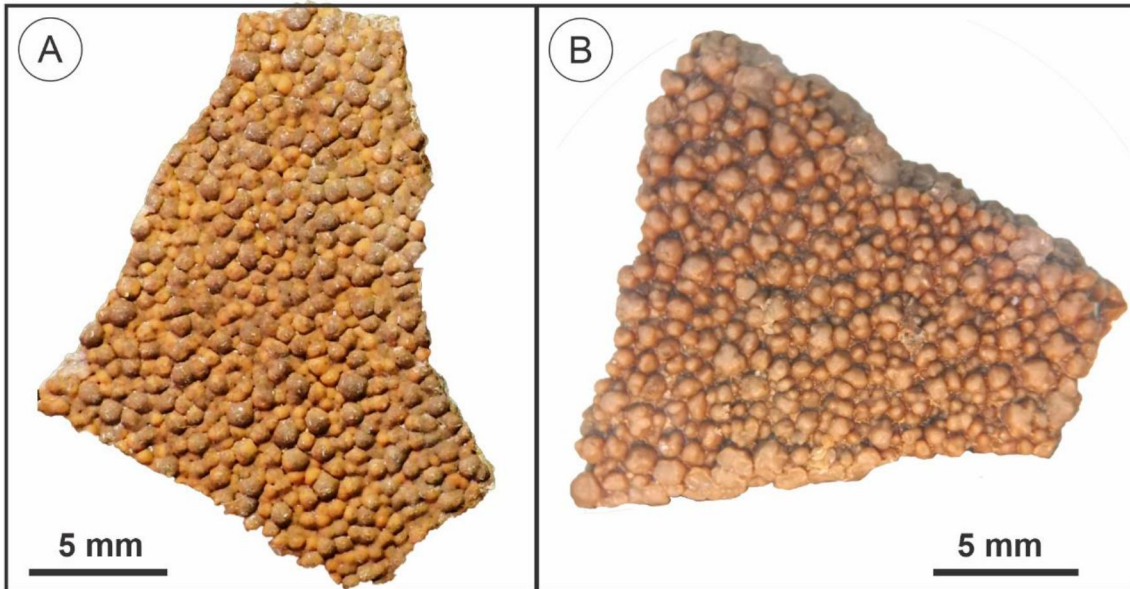


Figura 18. Ornamentación externa. A) Fragmento de cáscara de Tipo 1b UNPSJB-PV 1082/6, con nódulos con morfología fuertemente circular. B) Fragmento de cáscara de Tipo 2 UNPSJB-PV 1082/158 con nódulos que varían entre subcircular a levemente elongada.

### 6.2.2-DESCRIPCIÓN BAJO MICROSCÓPIO PETROGRÁFICO

En cortes delgados realizados de forma transversal en fragmentos de cáscaras de Tipo 2 y en vista radial a nicoles paralelos, se observan las unidades de cáscara en forma de abanico y como crecen por ramificaciones de las esferulitas (Fig. 19A, B y C). Estas unidades llegan a la superficie externa constituyendo los nódulos (Fig. 19D). Además, se observan líneas que atraviesan la unidad de cáscara longitudinalmente (Fig. 19D, E), es decir transversales a la superficie externa de la cáscara, y líneas de crecimiento arqueadas transversales (Fig. 19D, E) a la unidad de cáscara que se encuentran desde la base hasta los nódulos y a su vez, paralelas a la superficie externa de la cáscara. Estas líneas de crecimiento se restringen a cada unidad de cáscara. Además, se observan canales porales irregulares que se abren paso entre las unidades (Fig. 19D) y se muestran rellenos con cristales de calcita. A nicoles cruzados y al girar la platina, se observa que las unidades de cáscara presentan un patrón de extinción en forma de abanico (Fig. 19B). En la base de las unidades de cáscara se observan las mamilas, y conos mamilares identificados por su morfología cónica, que representan la parte inferior de cada unidad de cáscara. Las mamilas están

fusionadas, y se observa una distancia intermamilar de aproximadamente 0,3 mm (Fig. 19B).

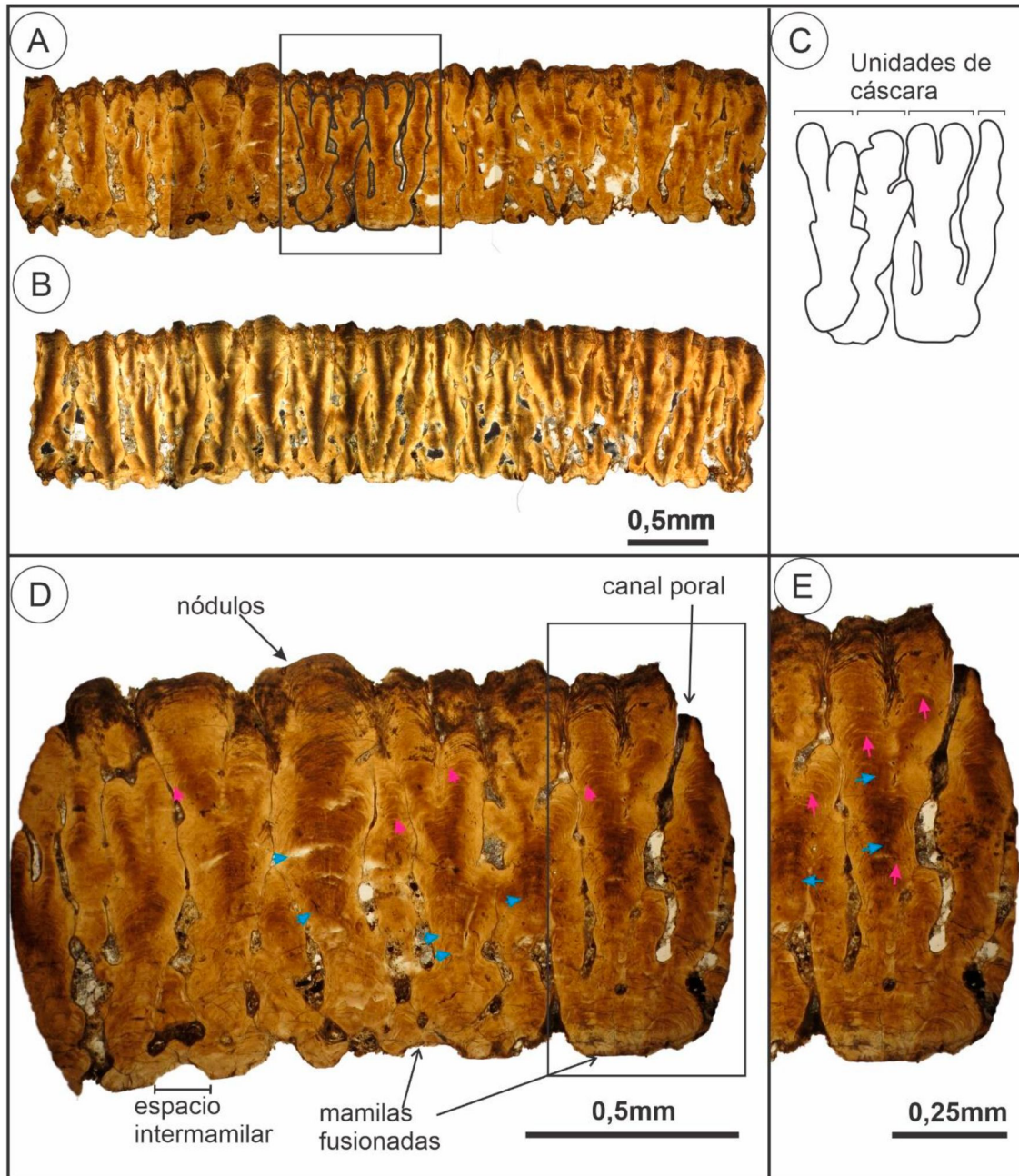


Figura 19. Corte delgado de fragmento UNPSJB-SD-CGAC 279. A) Vista radial de cáscara de Tipo 2 en corte delgado a nicols paralelos, en donde se observan las unidades de cáscara que se bifurcan. B) Vista radial de cáscara de Tipo 2 en corte delgado a nicols cruzados, con patrón de extinción en abanico. C) Esquema de las unidades de cáscara bifurcándose. D) Unidades de cáscara en donde se observan los nódulos conformando el techo de las unidades, canales porales, mamilas fusionadas. Las flechas en celeste señalan líneas longitudinales a la unidad, las flechas en fucsia

indican líneas de crecimiento arqueadas transversales a la unidad de cáscara, en verde un canal poral y la flecha en negro señala conos mamilares fusionados. E) Detalle de una unidad de cáscara.

En sección longitudinal sobre la superficie externa de los fragmentos de cáscaras de Tipo 2, se observan los nodos con morfología circular a subcircular con diámetros que varían entre 0,3 y 0,2 mm, y que en algunas ocasiones se encuentran en contacto entre sí (Fig. 20A, B). Los canales porales ubicados entre los nodos, presentan una morfología circular con diámetros menores a 0,1 mm a elíptico (Fig. 20A, B). Estos canales porales son vías de conducción, cuya función se asocia al intercambio de gases y vapores entre el medio externo y el embrión que se encuentra en el interior del huevo (Tullet, 1984). En sección tangencial sobre la superficie interna de los fragmentos de cáscaras se observan cráteres erosivos (Moreno-Azanza *et al.*, 2009), y con las bases de las mamilas fusionadas (Figs. 20B, 21A).

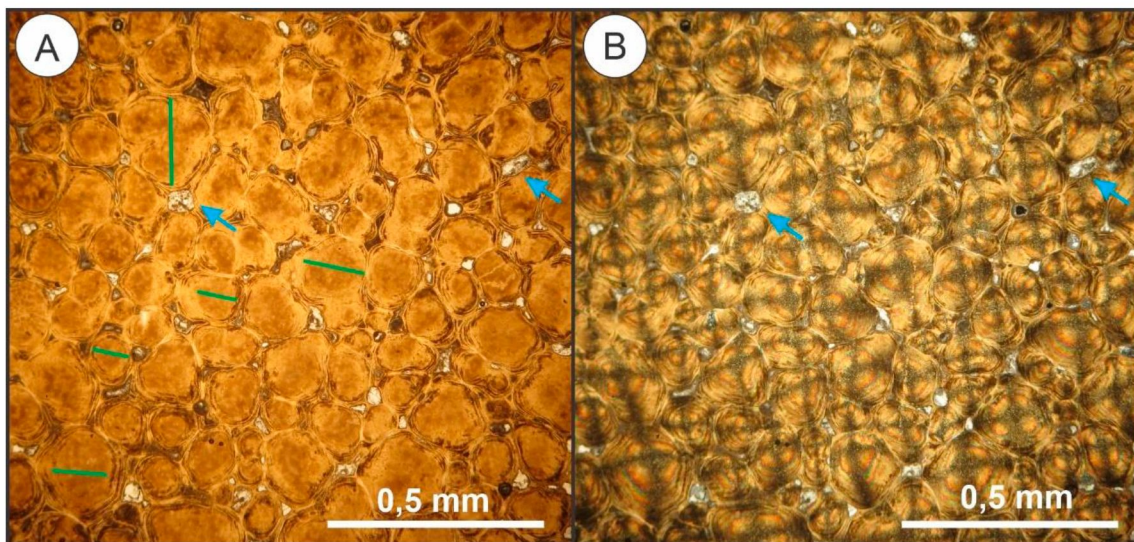


Figura 20. Corte delgado de fragmento UNPSJB-SD-CGAC 280. A) Vista tangencial de la superficie externa en corte delgado en cáscaras de Tipo 2 a nicoles paralelos, en donde las líneas verdes indican los diámetros de los nódulos que conforman el techo de cada unidad de cáscara. La flecha en celeste señala canales porales con sección subcircular. B) Vista tangencial en corte delgado a nicoles cruzados.

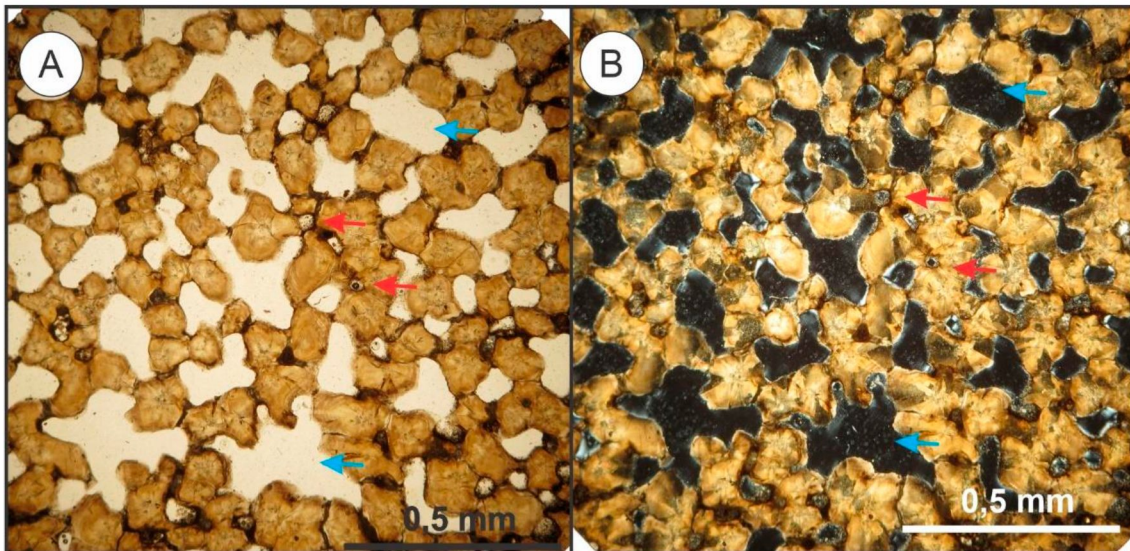


Figura 21. Corte delgado de fragmento UNPSJB-SD-CGAC 281. A) Vista tangencial en corte delgado a nicoles paralelos de la superficie interna en corte delgado en cáscaras de Tipo 2 a nicoles paralelos, en donde la flecha roja señala las mamilas o conos mamilares fusionados. La flecha en verde señala cráteres erosivos. B) Vista tangencial en corte delgado a nicoles cruzados.

### 6.2.3-DESCRIPCIÓN EN MICROSCÓPICO ELECTRÓNICO DE BARRIDO

Los resultados obtenidos a partir del MEB fueron coincidentes con las descripciones realizadas mediante microscopio petrográfico y lupa binocular. En vista radial sobre las unidades de cáscaras de ambos tipos, se observaron las líneas de crecimiento que se presentan como capas convexas paralelas a la superficie externa depositadas por crecimiento esferulítico de los cristales (Simón, 2006). Estas líneas se observan mejor definidas en las cáscaras de Tipo 2 (Fig. 22A) en comparación a las del Tipo 1b (Fig. 22B). Además, para las cáscaras de Tipo 1b los canales porales tienen forma de tubo recto y se ubican entre las unidades de cáscara (Fig. 22A). Mientras que para las cáscaras de Tipo 2, los canales porales tienen una morfología irregular y se ramifican abriéndose paso entre las unidades de cáscaras (Fig. 22B). Asimismo, se observó que el techo de cada unidad está conformado por nódulos para ambos tipos de cáscaras. En este sentido, para las cáscaras de Tipo 1b se observaron nódulos con morfología circular y diámetros que oscilan entre los 0,2 y 0,5 mm (Fig. 23A). En tanto los nódulos de las cáscaras de Tipo 2, muestran morfología subcircular a elíptica con diámetros que varían entre 0,2 y 1mm (Fig. 23B).

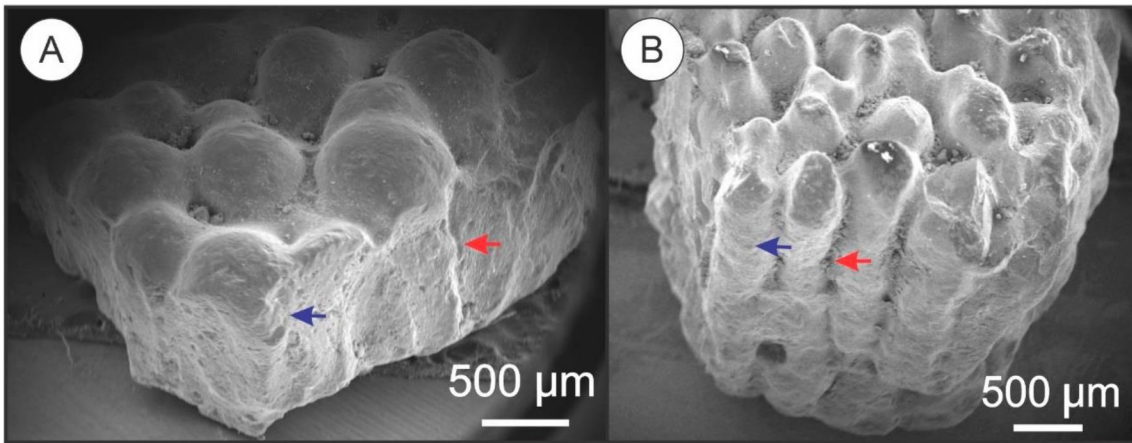


Figura 22. Fragmentos de cáscaras de huevo UNPSJB-PV 1082 al MEB. A) Cáscara UNPSJB-PB 1082/10 de Tipo 1b en donde la flecha roja indica un canal poral y la azul las líneas de crecimiento arqueadas. B) Cáscaras UNPSJB-PB 1082/159 de Tipo 2, en donde en donde la flecha roja indica un canal poral y la azul las líneas de crecimiento arqueadas.

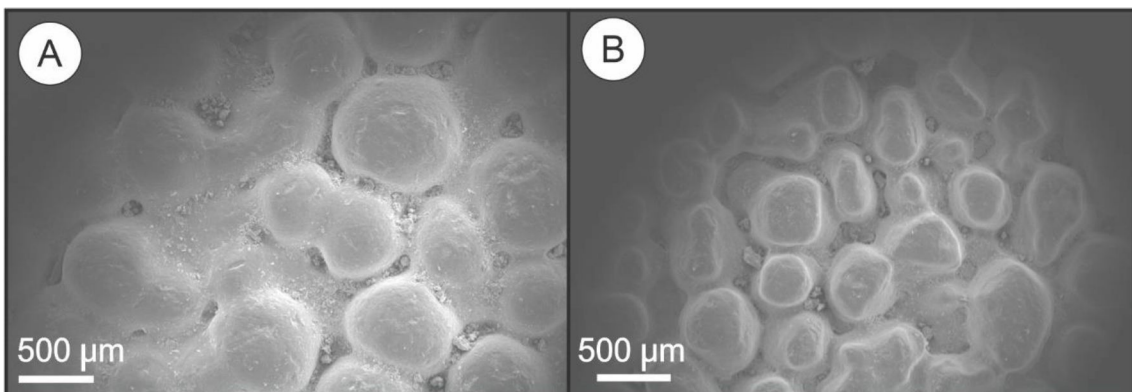


Figura 23. Superficie externa de cáscara de huevo UNPSJB-PV 1082 al MEB. A) Fragmento UNPSJB-PB 1082/10 de Tipo 1b con nódulos con morfología fuertemente circular. B) Fragmento UNPSJB-PB 1082/159 de Tipo 2 con nódulos con morfología subcircular a elíptica.

#### 6.2.4-DIFRACCIÓN DE RAYOS X

Con el objetivo de determinar la composición química de los fragmentos de cáscaras, se hicieron 4 determinaciones por difracción de rayos X. Los difractogramas obtenidos indican que tanto la cáscara de Tipo 1b como Tipo 2 están compuestos predominantemente por carbonato de calcio en forma de calcita con un valor de 3,02 (Fig. 24A, B).

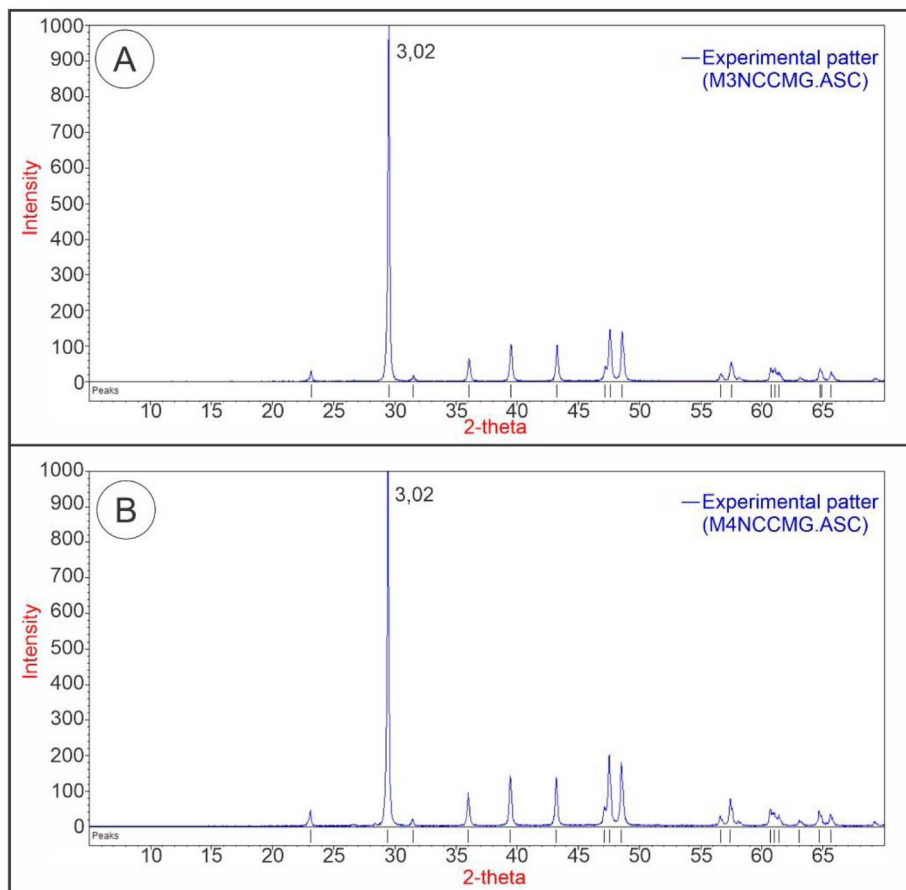


Figura 24. Difractogramas de rayos X, con valores de intensidad en las ordenadas y  $2\theta$  en abscisas. A) Fragmentos de cáscara de Tipo 1b. B) Fragmentos de cáscaras de Tipo 2.

## 7. DISCUSIÓN

### 7.1-PALEOAMBIENTE SEDIMENTARIO

Los restos oológicos aquí presentados provienen del “Cerro del Hadro” (Fig. 2B, 14A) en niveles asignados al Maastrichtiano tardío a partir de los paliomorfos documentados por Vallati *et al.* (2016, 2020). Esta asociación palinológica reconocida en niveles cuspidales de la Formación Lago Colhué Huapi y que incluyen indicadores bioestratigráficos del Maastrichtiano tardío permite asignar las cáscaras de huevos UNPSJB-PV 1082 a esta edad.

En este sitio está representada la sección superior de la Formación Lago Colhué Huapi, donde a partir de las observaciones de campo se sugiere que los canales aumentarían su sinuosidad próximos a su desembocadura, y bajo condiciones

paleoclimáticas cálidas y húmedas (Allard y Casal, 2013; Casal *et al.*, 2015, 2019; Vallati *et al.*, 2016, 2017, 2020) (Fig. 25)

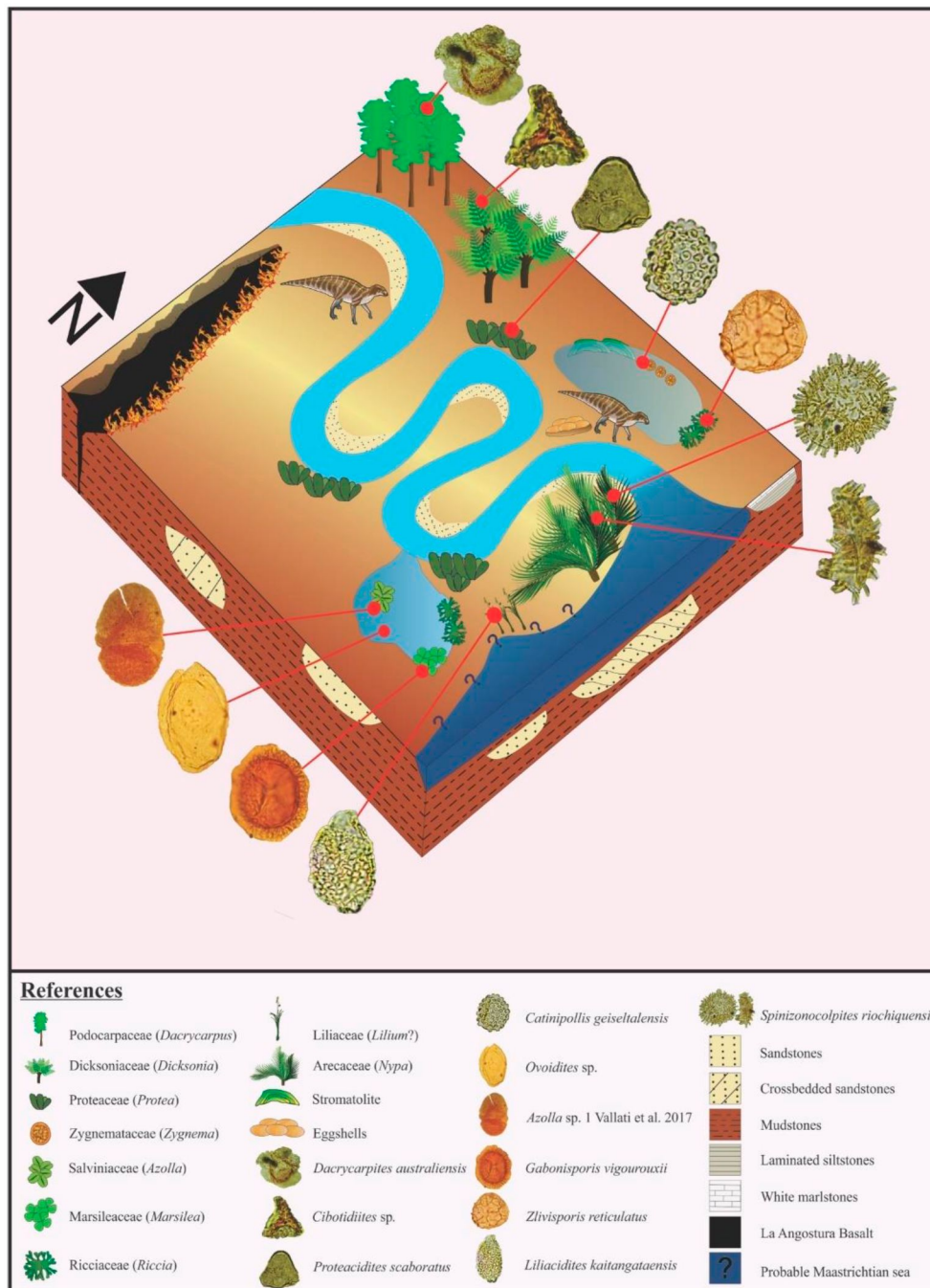


Figura 25. Interpretación del paleoambiente sedimentario para los niveles superiores de la Formación Lago Colhué Huapi en las nacientes del río Chico (tomado de Ibericu *et al.*, 2021).

Por otro lado, de este afloramiento también se dio a conocer el primer registro de estromatolitos, en la cuenca del Golfo San Jorge (Casal *et al.*, 2020a). El estudio de estas estructuras biogénicas al igual que las asociaciones palinológicas que

incluyen indicadores paleoambientales como la presencia de zigosporas de zygnemataceas sugieren la presencia de aguas de escasa energía, limpias, templadas y someras (Vallati *et al.*, 2016; Casal *et al.*, 2020a). Posteriormente, Vallati *et al.* (2020) realizan una reconstrucción paleoambiental considerando todos los restos vegetales recuperados de la sección superior de la Formación Lago Colhué Huapi en el área de las nacientes del río Chico.

Los niveles portadores de las cáscaras de huevos UNPSJB-PV 1082, se encuentran en pelitas macizas de coloración grisácea (Litofacies Fm en Fig. 12G) que, a su vez, forman parte de una sucesión granodecreciente interpretada como un cuerpo de agua dulce de escasa energía, aguas limpias, templadas y de poca profundidad (Vallati *et al.*, 2016; Casal *et al.*, 2020a).

En niveles interpretados preliminarmente como equivalentes a los depósitos lagunares de “Cerro del Hadro”, De Sosa Tomas *et al.* (2017) describieron carbonizaciones e impresiones de hojas y fragmentos de plantas de afinidad con las *Arecaceae* semejante a la *Nypa* actual, que sólo encuentra en zonas cercanas al mar. Esta afinidad botánica propuesta por De Sosa Tomas *et al.* (2017) tiene sustento con los registros de granos de polen asignados al género *Spinizonocolpites*, morfogénero asociado sin dudas a la Familia *Arecaceae* (Vallati *et al.*, 2016, 2020).

En cuanto al registro de vertebrados fósiles, en estos niveles del Maastrichtiano tardío también expuestos hacia el zanjón del Valle Hermoso al sur del valle del río Chico, específicamente en “Cerro de Hadro”, Ibiricu *et al.* (2021) documentaron la presencia de restos de hadrosáuridos con al menos dos individuos, asociados a diferentes estadios ontogenéticos. La ubicación estratigráfica de este último hallazgo es relevante, ya que se encontró en areniscas subyacentes a las pelitas con restos de las cáscaras UNPSJB-PV 1082, dentro del cuerpo lagunar interpretado para este afloramiento. A esto, debe sumarse la reciente comunicación realizada por Cardozo *et al.* (2022b), quienes dieron a conocer el hallazgo también en “Cerro del Hadro”, de un pequeño centro vertebral anficélico rodado (Fig. 26), y que en vista ventral presenta forma de “reloj de arena” (Fig. 26A). Estas características morfológicas la hacen atribuible a ornitópodos, y preliminarmente a hadrosáuridos. Su tamaño es muy pequeño con 1,4 cm de largo y 1 cm de alto, y la marcada sutura entre el centro vertebral

y el arco neural (Fig. 26B), permiten interpretar que correspondería posiblemente a una cría.

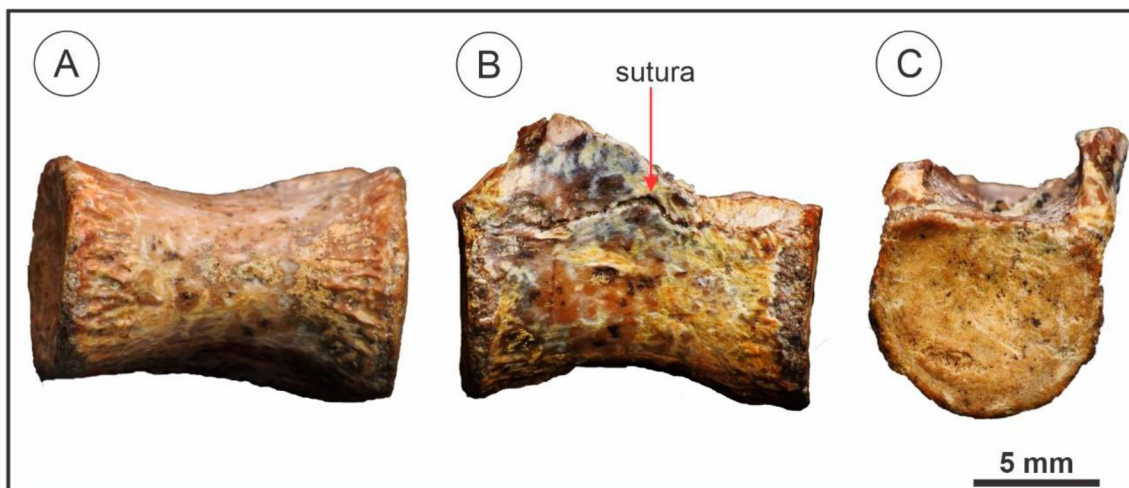


Figura 26. Vértebra UNPSJB-PV 1141 asignada a Ornithopoda indet. A) En vista ventral con una morfología característica de reloj de arena. B) En vista lateral izquierda en donde se observa la sutura que correspondería a la unión del arco neural y el centro vertebral. C) En vista anterior en donde se observa la cara articular anficélica.

Complementariamente, en este mismo afloramiento se documentó la presencia de restos fragmentarios de dientes de terópodos (Cardozo *et al.*, 2022b).

No obstante, y si bien la riqueza fosilífera de “Cerro del Hadro” ha quedado evidenciada con lo anteriormente expuesto, debe mencionarse que en la última campaña paleontológica realizada en el marco de este trabajo se hallaron nuevos restos de dinosaurios. Preliminarmente, estos presentarían claras afinidades morfológicas con hadrosáuridos (Ibircu com. pers. 2022), y que aún se encuentran en etapa de extracción. Esto, incrementa el registro de este clado de ornitópodos en el Maastrichtiano tardío de la cuenca del Golfo San Jorge. Se destaca que estos materiales se encuentran en el mismo nivel estratigráfico de las cáscaras de huevos halladas *in situ*, y a escasa distancia de las mismas.

Por lo tanto, y basados en el registro fósil de vertebrados mencionado se destaca la abundancia de hadrosaurios en los niveles maastrichtianos tardío (“sección superior”) de la Formación Lago Colhué Huapi. Esto es acorde con las interpretaciones ya planteadas por Ibircu *et al.* (2021) quienes sostienen que en América del Sur, la distribución de este grupo de dinosaurios ornitópodos en ambientes litorales, habría estado fuertemente influenciada por las trasgresiones

atlánticas que tuvieron lugar a partir del Maastrichtiano. A favor de estas interpretaciones, Horner *et al.* (2004) sostiene que generalmente restos de hadrosáuridos juveniles asociados a cáscaras de huevos, se encuentran en paleoambientes costeros o con influencia marina.

Por otro lado, la biodiversidad presente en los niveles del Maastrichtiano tardío de la Formación Lago Colhué Huapi, se podría comparar con niveles contemporáneos de la Formación Allen, en cuenca Neuquina (Casal *et al.*, 2016).

En cuanto al registro de cáscaras de huevos en diversos subambientes sedimentarios, se menciona que, en un afloramiento en la localidad de Loma Puntuda en la provincia de Río Negro, se reconoció una sucesión estratigráfica con un diverso registro fósil. En base a estudios sedimentológicos, el registro de cáscaras de huevos de dinosaurios, restos de vertebrados, junto con una asociación microfaunística conformada por ostrácodos y moluscos, se interpretó que los depósitos estaban vinculados a un cuerpo de agua somero, de baja energía y cercano a la costa, el cual posiblemente haya formado parte de un estuario (Carignano y Varela, 2011). Esto sugiere un ambiente similar al interpretado en “Cerro del Hadro” y de donde provienen las cáscaras de huevos UNPSJB-PV 1082, sustentando que estos ambientes lagunares y cercanos al mar serían favorables para la nidificación.

De esta manera, preliminarmente se interpreta que los fragmentos de cáscaras de huevos UNPSJB-PV 1082 colectadas *in situ* en “Cerro del Hadro”, estarían vinculadas con hadrosáuridos. Esto se sustenta a partir de no solo la dominancia de este clado en niveles del Maastrichtiano tardío, sino también en la presencia de restos esqueléticos *in situ* en el mismo nivel y a escasa distancia de 1,10 m.

## **7.2-INTERPRETACIÓN DE CARACTERES EN CÁSCARAS FÓSILES**

El estudio de las características macro y microestructurales de los fragmentos de cáscaras de huevos UNPSJB-PV 1082, permite realizar una aproximación a la oofamilia a la que son afines dichos restos. De esta manera, a continuación, se discutirán los caracteres observados en los diferentes tipos de cáscaras identificadas, con el objetivo de poder interpretarlas y realizar una asignación ootaxonómica.

### 7.2.1-Cáscaras de Tipo 1b

En este material las unidades de cáscaras se caracterizan por presentar forma de abanico, y líneas de crecimiento que se encuentran desde la base hasta el techo de la unidad. Los límites de estas unidades son claros y bien definidos. Estas características mencionadas son compatibles con las descritas como diagnósticas del morfotipo estructural tuboesferulítico/discretiesferulítico (Fig. 27A, B, C) (Mikhailov, 1991). En cuanto al sistema de poros, las cáscaras de Tipo 1b se caracterizan por presentar una morfología de tubo recto y estar ubicados entre las unidades de cáscara. Esto, sugiere que corresponderían al tipo tubocanaliculata (Fig. 27D, E), de acuerdo con la propuesta de Mikhailov (1991). La ornamentación externa presenta elevaciones nodulares que constituyen el techo de cada unidad de cáscara, por lo tanto, corresponderían al tipo compactituberculata (Fig. 27D, F) (Mikhailov, 1991).

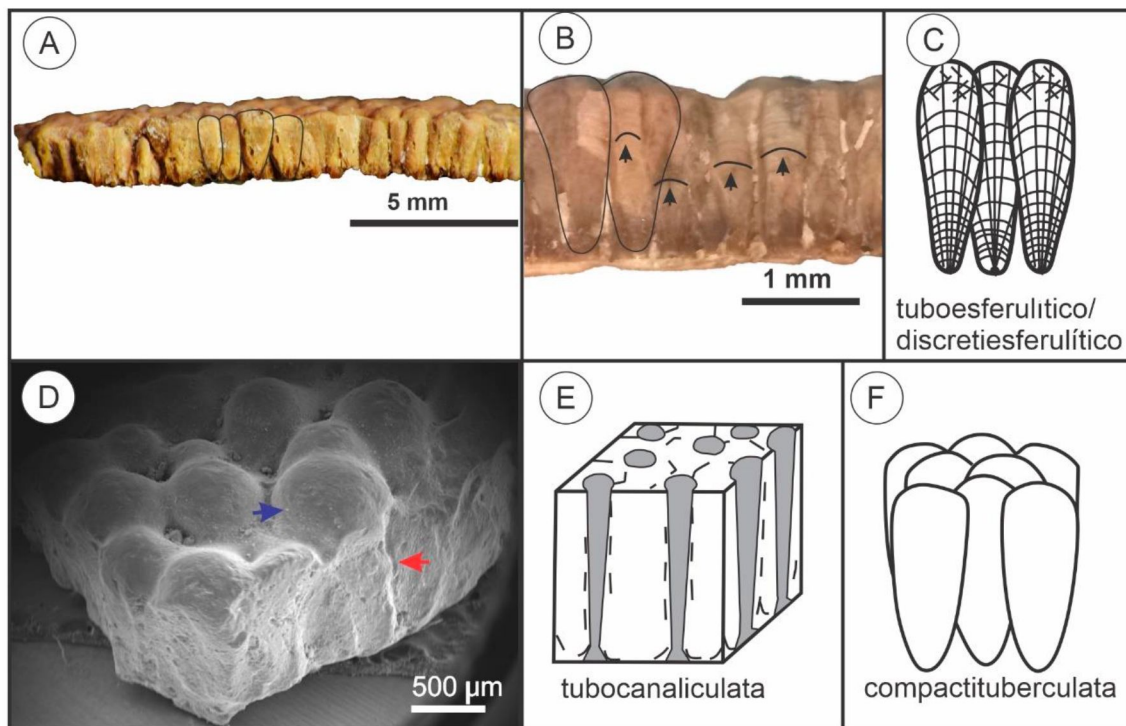


Figura 27. Fragmentos de Tipo 1b. A) Unidades de cáscaras de fragmento UNPSJB-PV 1082/9 con límites claros y en forma de abanico. B) Unidades de cáscaras de fragmento UNPSJB-PV 1082/10 en donde se observan las líneas de crecimiento arqueadas y la forma de abanico. C) Morfotipo estructural de tipo tuboesferulítico/discretiesferulítico (tomado de Mikhailov, 1991). D) Imagen al MEB mostrando fragmentos de cáscara UNPSJB-PV 1082/10 con nodos conformando el techo de la unidad de cáscara y un canal poral entre las mismas. E) Sistema poral de tipo

tubocanaliculata (tomado de Mikhailov, 1997). F) Ornamentación externa compactituberculata (tomado de Mikhailov, 1997).

Considerando estas características estructurales de las cáscaras de huevos procedentes de la Formación Lago Colhué Huapi, el material oológico UNPSJB-PV 1082/6-/134 identificado a partir del espesor de cáscara como de Tipo 1b según de Fernández (2013), es asignable a la oofamilia Megaloolithidae establecida por Zhao (1979). Adicionalmente, en Argentina ya se documentaron cáscaras afines a esta oofamilia en Formación Allen (Campaniano-Maastrichtiano) por diversos autores (Simón, 2006; Salgado *et al.*, 2007; Coria *et al.*, 2010; Fernández, 2013; entre otros). En Formación Anacleto (Campaniano) su presencia fue mencionada por Calvo *et al.* (1997), Chiappe *et al.* (1998, 2003), Garrido (2010), entre otros. Además se registraron en Formación Los Llanos (Campaniano-Maastrichtiano) por Hechenleitner *et al.* (2016a, b) y en la provincia del Chubut, en la Formación Cerro Barcino (Albiano-Aptiano) por Argañaraz *et al.* (2013).

La ocurrencia de las cáscaras de tipo Megaloolithidae es abundante en el registro fósil a nivel mundial (Fernández, 2013) y hasta el momento, han sido asignados exclusivamente a dinosaurios titanosaurios (Grigorescu *et al.*, 2010). Esto se ha sustentado fundamentalmente a partir del hallazgo de huevos bien preservados con este tipo de cáscaras, que incluía restos embrionarios de titanosaurios en su interior, en niveles de la Formación Anacleto aflorados en la localidad de Auca Mahuevo (Chiappe *et al.*, 1998, 2003). Sin embargo, hay antecedentes de la presencia de cáscaras de la oofamilia Megaloolithidae asociadas con restos neonatos de hadrosaurios asignables a *Telmatosaurus transsylvanicus*, dentro de una nidada y en sus alrededores. Estos hallazgos provienen de la Formación Densuş-Ciula (Maastrichtiano) en la localidad de Tuştea, en el noroeste de la cuenca de Hateg en Rumania (Grigorescu *et al.*, 2010). En este sentido, es necesario destacar que los restos de cáscaras de Tipo 1b y afines a la oofamilia Megaloolithidae procedentes de los niveles superiores de la Formación Lago Colhué Huapi en “Cerro del Hadro”, se relacionan lateral y cercanamente, con material óseo asignable a hadrosáuridos (L. Ibricu y G. Casal, com. pers. 2022). Por lo tanto, esta asociación de cáscaras Megaloolithidae con restos de

hadrosáuridos acompañaría lo propuesto por Grigorescu *et al.* (2010), en donde los autores proponen que huevos con este tipo de cáscaras también podrían haber sido puestos por otro grupo de dinosaurios, en este caso hadrosáuridos (Fig. 28), además de saurópodos titanosaurios.



Figura 28. Ilustración de un nido de hadrosáuridos (autora Julieta Caglianone).

### 7.2.2-Cáscaras de Tipo 2

En este material las unidades de cáscara están formadas por ramificaciones de las esferulitas (Fig. 29A, B), por lo que corresponderían al morfotipo estructural filiesferulítico (Mikhailov, 1991). La ornamentación externa presenta elevaciones nodulares que constituyen el techo de cada unidad de cáscara, de modo que

pertenerían al tipo compactituberculada según la propuesta de Mikhailov (1991) (Fig. 29A, C). En cuanto al sistema de poros, los restos de cáscaras procedentes de “Cerro del Hadro” se caracterizan por su morfología irregular y disponerse entre las unidades de cáscara. Esto, permite caracterizar a los poros como del tipo multicanaliculado (Mikhailov, 1991) (Fig. 29D, E).

En secciones delgadas realizadas en los fragmentos de cáscara de Tipo 2 objeto de estudio, al microscopio petrográfico se observa que al girar la platina se presenta un patrón de extinción en forma de abanico, por ende, se los atribuye al tipo básico de organización dinosauroide-esferulítico de acuerdo con Hirsch y Quinn, (1990) y Mikhailov (1991) (Fig. 29E, F). Considerando estas características descriptivas, el material oológico UNPSJB-PV 1082/2 identificado a partir del espesor de cáscara como de Tipo 2 según la propuesta de Fernández (2013), es asignable a la oofamilia Faveoololithidae de Zhao y Ding (1976).

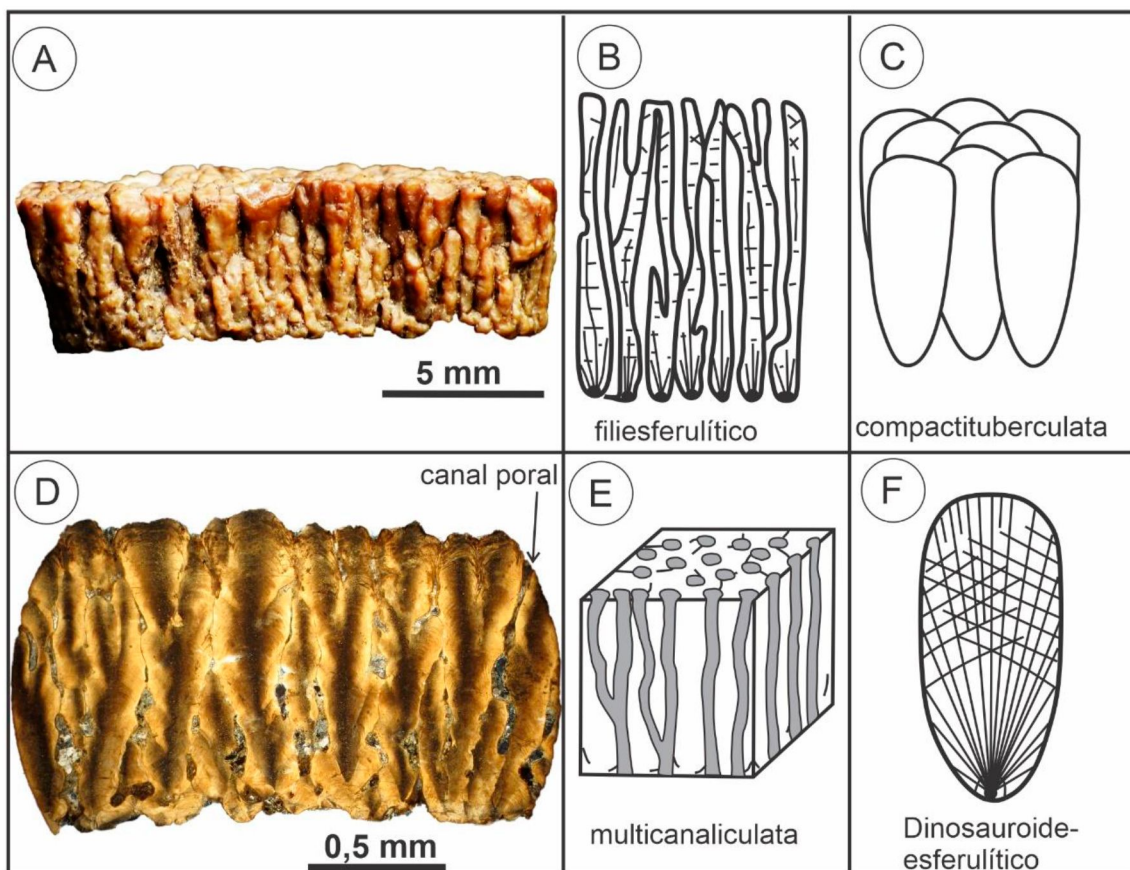


Figura 29. Cáscaras de Tipo 2. A) Unidades de cáscara que se bifurcan en fragmento UNPSJB-PV 1082/155. B) Morfotipo estructural filiesferulítico (tomado de Mikhailov, 1991). C) Ornamentación externa compactituberculata (tomado de Mikhailov, 1997). D) Corte delgado UNPSJB-SD-CGAC 279 en vista radial a nicoles cruzados con un

patrón de extinción en abanico y un canal poral que se abre paso entre las unidades de cáscara. E) Sistema poral de tipo multicanaliculata (tomado de Mikhailov, 1997). F) Tipo básico de organización dinosauroide-esferulítico (tomado de Hirsch y Quinn, 1990).

El registro de este tipo de cáscaras es abundante en Sudamérica (Fernández *et al.*, 2022), por ejemplo, en Argentina fueron registradas en la Formación Allen (Campaniano-Maastrichtiano) por Frenguelli (1951), Simón (2006), Salgado *et al.* (2007), Fernández (2013), Fernández y Koshla (2015), entre otros. En la Formación Colorado (Campaniano-Maastrichtiano) documentadas por Casadío *et al.* (2002), en la Formación Los Llanos (Campaniano-Maastrichtiano) por Hünicken *et al.* (2001), Hünicken (2005), Tauber (2007), Grellet-Tinner y Fiorelli (2010), entre otros. También en la Formación Puerto Yerúa (Cretácico) fueron mencionadas por De Valais *et al.* (2003). Pese al amplio registro aún no se ha encontrado material embrionario asociado con este tipo de huevos, ni otro tipo de restos óseos de juveniles o adultos que permitan vincular los huevos con un posible productor de estas estructuras reproductivas. Sin embargo, hay antecedentes que atribuyen las cáscaras de la oofamilia Faveoolithidae a saurópodos (Powell, 1987; Mikhailov, 1996; Simón, 2006; Salgado *et al.*, 2007, entre otros). Esta asociación con estos dinosaurios fue realizada en base a determinadas características de los huevos tales como su gran tamaño, morfología esférica a subesférica y el arreglo espacial de los mismos en el nido (Fernández *et al.*, 2022). Sin embargo, también se ha propuesto que la morfología esférica de huevos sería compartida con otros grupos de dinosaurios como los hadrosaurios y también algunos terópodos (Fernández, 2022), consecuentemente no sería exclusiva de los saurópodos. Por lo que su presencia en la Formación Lago Colhué Huapi donde predominan hadrosáuridos, permite pensar en una posible asociación.

Asimismo, Fernández *et al.* (2022) destaca la diferencia entre cáscaras de esta oofamilia para Sudamérica y Asia, por lo que propone que se trataría de un grupo endémico portador de este tipo de huevos, que habría habitado América del Sur durante el Cretácico Superior.

Hasta el momento, todas las características presentes en los fragmentos de cáscaras de huevos UNPSJB-PV-1082 procedentes de “Cerro del Hadro”, las

hacen asignables a las oofamilias Megaloolithidae y Faveoolithidae, ambas asignables exclusivamente a dinosaurios (Mikhailov, 1991, 1997). Esto, permite descartar su pertenencia a otros grupos de vertebrados no dinosaurios que también se reproducían a través de huevos, y que están presentes en el registro fósil de la Formación Lago Colhué Huapi a través de restos esqueléticos como tortugas, documentados por Casal *et al.* (2016), Becerra *et al.* (2018) e Ibiricu *et al.* (2020), y cocodriliformes por Lamanna *et al.* (2019). En cuanto a aves y pterosaurios, por el momento no existen registros en la Formación Lago Colhué Huapi. No obstante, las cáscaras de estos vertebrados difieren de las de “Cerro del Hadro”. Los pterosaurios pueden presentar tanto cáscaras blandas (Ji *et al.*, 2004; Wang y Zhou, 2004), como cáscaras duras (Chiappe *et al.*, 2004; Grellet-Tinner *et al.*, 2004, 2014). Si bien el estudio de las características de los huevos de estos reptiles voladores es muy escaso y limitado, Chiappe *et al.* (2004) y Grellet-Tinner *et al.* (2004) documentaron cáscaras duras de composición calcárea extremadamente finas con espesores que pueden tener 30 o 50 micrones. Esta característica los diferenciaría claramente de los restos UNPSJB-PV 1082 que presentan espesores muy superiores y que rondan entre 1,48 mm y 5,82 mm. Mientras que los huevos de aves del Cretácico Superior se caracterizan por cáscaras muy finas con espesores menores a 1 mm, con un morfotipo estructural ratite, asociada al tipo básico de organización ornithoide, un sistema poral angusticanaliculado y una superficie externa que puede ser lisa a levemente rugosa por lo que se asignan a la oofamilia Laevisoolithidae establecida por Mikhailov (1991). También, se distinguen por cáscaras con un morfotipo estructural ratite, vinculada al tipo básico de organización ornithoide, con sistema poral de tipo angusticanaliculado y una superficie externa lisa, por lo que se asignan a la oofamilia Gobioolithidae establecida por Mikhailov (1996).

Respecto a la pertenencia a otros clados de dinosaurios no hadrosáuridos presentes en los niveles superiores de esta unidad, como son los terópodos, cuyo registro está representado por megarraptóridos (Casal *et al.*, 2020b) y abelisáuridos (Cardozo *et al.*, 2022b), quedarían excluidos ya que en este grupo las cáscaras se suelen atribuir a la oofamilia Prismatoolithidae establecida por Hirsch (1994). Estas cáscaras se caracterizan por su morfotipo estructural prismático asociado al tipo básico de organización dinosaurioide prismático, un

sistema poral de tipo angusticanaliculata u obliquicanaliculata y una ornamentación externa de tipo linearituberculata (Mikhailov, 1991, 1997). Así como también la oofamilia Elongatoolithidae definida por Zhao (1975) y caracterizada por el morfotipo estructural ratite asociado al tipo básico de organización ornithoide, un sistema de poros angusticanaliculata y una ornamentación de tipo dispersituberculata o linearituberculata (Mikhailov, 1991, 1997). Agnolin *et al.* (2012) establecieron una nueva oofamilia para huevos de terópodos, Arriagadoolithidae. Esta oofamilia se caracteriza por su sistema poral de tipo tubocanaliculata a obliquicanaliculata y una ornamentación que varía entre plexi-ramo-tuberculata a dendro-reticulada. Todos rasgos ausentes en los materiales de la Formación Lago Colhué Huapi.

Finalmente, se menciona que existen antecedentes que asocian cáscaras pertenecientes a la oofamilia Spheroolithidae establecida por Zhao (1979) con dinosaurio hadrosáuridos (Mikhailov, 1997; Barta *et al.*, 2013; Xing *et al.*, 2022 entre otros). Estas, se caracterizan por presentar unidades de cáscaras con un morfotipo prolatosferulítico, vinculado al tipo básico de organización dinosauroide esferulítico, con un sistema poral protocanaliculata y una superficie externa de tipo sagenotuberculata (Mikhailov, 1997). Todos caracteres no registrados en las cáscaras UNPSJB-PV 1082.

### **7.3-COMPARACIÓN DE MACROCARACTERES (ESPESOR, ORNAMENTACIÓN Y SISTEMA DE POROS) ENTRE CÁSCARAS DE TIPO MEGALLOLITHIDAE Y FAVEOLOLITHIDAE DE LA FORMACIÓN LAGO COLHUÉ HUAPI**

#### **7.3.1-Espesor**

El espesor de la cáscara de huevos está relacionada a la protección mecánica que tiene el huevo ante fuerzas externas. Esto, junto a otras propiedades como la densidad de poros y el tamaño de los mismos, sirven para regular la cantidad de gases que se intercambian entre el embrión y el medio externo, lo que es vital para su desarrollo durante la incubación (Tullet, 1984; Burton y Tullett, 1983 Grellet-Tinner *et al.*, 2012; Gautron *et al.*, 2021). Para los fragmentos UNPSJB-PV 1082 encontrados en la Formación Lago Colhué Huapi, se observó que las cáscaras afines a la oofamilia Megaloolithidae, si bien tienen menor espesor que

aquellos fragmentos que se asignan a la oofamilia Faveoolithidae, cuentan con mayor variabilidad en su espesor (Tabla 2). Si bien para ejemplares fósiles, este macro carácter se utiliza para realizar una aproximación a la identificación de la cáscara, autores como Fernández (2016) cuestionan si la variación en el espesor de las cáscaras verdaderamente tiene un valor taxonómico o simplemente tiene que ver con una variación ontogenética para un mismo taxón. Por ejemplo, en diversas aves actuales la variación de espesor en las cáscaras de los huevos se relaciona con factores biológicos tales como el tamaño y edad de la hembra, el grupo taxonómico productor, disponibilidad de ciertos nutrientes y elementos externos como la presencia de sustancias tóxicas (Bravo *et al.*, 2009; Fernández, 2016). Para el caso de reptiles actuales se menciona que, entre las modificaciones que sufren los huevos durante el período de incubación, se encuentra el adelgazamiento de la cáscara, tanto en la zona de los polos como en el ecuador (Simoncini *et al.*, 2014). Asimismo, estos autores sostienen que la reducción en el espesor podría estar vinculada a factores internos y externos al huevo. Por un lado, los factores intrínsecos se relacionan con la necesidad de calcio para el desarrollo y maduración ósea del embrión, que es proporcionado por el vitelo durante una etapa temprana de la incubación (Packard y Packard, 1989; Simoncini *et al.*, 2014), pero en estadios más avanzados el calcio sería movilizado desde la cáscara, reduciendo el espesor de la misma y aumentando la flexibilidad (Claessen, 1979; Simoncini *et al.*, 2014). Mientras que los factores extrínsecos se relacionarían con la materia vegetal con la que se cubre el nido. La posterior descomposición de esa materia orgánica generaría soluciones ácidas que contribuirían a debilitar la cáscara por disolución, bajo condiciones naturales facilitando así la eclosión del huevo (Bond *et al.*, 1988; Simoncini *et al.*, 2014). Mientras, Hechenleitner *et al.* (2018) sostienen que, si esta disminución del espesor no se hubiera llevado a cabo, y la cáscara se hubiera mantenido gruesa durante todo el proceso de incubación, habría sido perjudicial tanto para el desarrollo del embrión como para la eclosión del huevo. Por lo tanto, ambos factores, podrían explicar la variación de espesores obtenidos en fragmentos de cáscaras UNPSJB-PV 1082 dentro de una misma oofamilia, correspondiendo posiblemente las más finas a la zona de los polos y ecuador del huevo, cómo lo plantea Simoncini *et al.* (2014) para reptiles actuales.

Bravo *et al.* (2009), afirman que factores tafonómicos podrían alterar el espesor en mayor o menor medida para materiales fósiles. En este sentido, Fiorelli *et al.* (2013) y Fernández *et al.* (2022) sostienen que aquellos fragmentos de cáscaras que tuvieran mayor espesor tendrían mayor resistencia a la erosión y por lo tanto un mayor potencial de fosilización.

Un caso particular de estudio corresponde a nidos con huevos fósiles hallados en la localidad de Sanagasta, en la provincia de La Rioja (Grellet-Tinner y Fiorelli, 2010; Grellet-Tinner *et al.*, 2012; entre otros), donde se registró una variación en el espesor de la cáscara para un mismo huevo. El mayor espesor se encontraba hacia la base de apoyo del huevo en el nido y el menor hacia el tope del mismo (Grellet-Tinner y Fiorelli, 2010; Fiorelli *et al.*, 2013). En este caso, para estos autores la diferencia de espesor no tendría significado taxonómico, sino que se debería a la acción de fluidos hidrotermales durante la incubación del huevo. Estas soluciones habrían provocado disolución en la superficie externa del huevo, y una consecuente disminución del espesor, provocando un incremento en la difusión de gases con el medio externo y una disminución de la resistencia mecánica de la cáscara del huevo durante las etapas tardías del desarrollo del embrión, asegurando el éxito en la eclosión del mismo (Grellet-Tinner *et al.*, 2012; Fiorelli *et al.*, 2013). La peculiaridad de este sitio, resulta en una dificultad para realizar comparaciones en cuanto al espesor con otros hallazgos, incluyendo los materiales UNPSJB-PV 1082 de la Formación Lago Colhué Huapi, en donde la nidificación no se desarrolla en un ámbito hidrotermal.

### **7.3.2-Ornamentación externa y el ambiente**

En cuanto a la ornamentación externa de las cáscaras, autores como Cousin y Breton (2000) manifiestan que la superficie externa provee información sobre el sustrato en el que tuvo lugar la puesta del nido o el material que lo rodea. Por ejemplo, Grellet-Tinner *et al.* (2017) observaron en dos especies de aves megápodas actuales que habitan en Australia, diferencias en la superficie externa de las cáscaras y su relación con el clima y la vegetación. La especie *Alectura lathamii* nidifica en ambientes costeros y más húmedos, por lo que presenta cáscaras con una ornamentación externa con nódulos más desarrollados y pronunciados. Mientras que la otra especie *Leipoa ocellata*, nidifica en ambientes semiáridos del interior de Australia con cáscaras con

nódulos pobremente definidos. Se considera que este tipo de ornamentación representarían una especialización en la conducción de gases y vapor de agua entre el embrión y el medio, a través de los poros que los rodean (Sabath, 1991; Grellet-Tinner *et al.*, 2004, 2006). Estos autores sostienen que de esta forma se impediría que las aberturas porales sean obstruidas por sedimento del medio circundante.

Al respecto, los fragmentos de cáscaras que se hallaron en la Formación Lago Colhué Huapi, si bien cuentan con una ornamentación externa de tipo compactituberculata muestran una leve variación en el tamaño y forma de los nódulos. Por un lado, los fragmentos UNPSJB-PV 1082/1 asociados a la oofamilia Megaloolithidae cuentan con un diámetro menor y morfología fuertemente circular de los nódulos, mientras que los restos UNPSJB-PV 1082/2 vinculados a la oofamilia Faveoolithidae presentan diámetros mayores y morfologías que pueden variar entre subcircular a levemente elongada (Fig. 23). Estos últimos fragmentos son los que, en su totalidad, hasta el momento se encuentran rodados, por lo que esta variación podría estar asociado en este caso a erosión. Teniendo en cuenta las observaciones de Grellet-Tinner *et al.* (2017), la puesta de los nidos en este caso posiblemente se haya desarrollado en un ambiente húmedo, tal cual lo indican las interpretaciones de los depósitos lagunares en “Cerro del Hadro” y las condiciones paleoclimáticas cálidas y húmedas en estos niveles cuspidales de la Formación Lago Colhué Huapi (Vallati *et al.*, 2016, 2017, Casal *et al.*, 2020a).

Además, la ornamentación de tipo compactituberculata que se encuentra presente en ambos tipos de cáscaras UNPSJB-PV 1082/1 y /2 correspondería a la ornamentación típica presente en huevos de morfología esféricos (Fernández, 2013).

### **7.3.3-Sistema de poros**

El tamaño, geometría y número de canales porales se relaciona con la conductividad de gases y vapor de agua que tiene la cáscara y a su vez reflejarían el ambiente en donde se incubaron los huevos (Grellet-Tinner, 2006; Fernández, 2016). Es posible obtener valores de conductividad de vapor de agua (GH<sub>2</sub>O) para cáscaras fósiles a partir de observaciones y mediciones en el

sistema poral, que permitirían realizar inferencias paleoambientales en el entorno del sitio de nidificación (Grellet-Tinner *et al.*, 2012). Asimismo, estos autores proponen que los valores de conductividad también permiten inferir estrategias en la puesta de los huevos, contemplando la posibilidad de que, en el nido, los huevos estuvieran cubiertos o no durante su incubación (Jackson *et al.*, 2008; Fernández, 2016). Si bien los fragmentos de cáscaras UNPSJB-PV 1082/1 y UNPSJB-PV 1082/2 estudiados en este trabajo cuentan con un sistema de poros de tipo tubocanaliculata y multicanaliculata respectivamente y siguiendo la terminología propuesta por Mikhailov (1991), la realización de un análisis más detallado que permita cuantificar la conductividad de vapor de agua para estos fragmentos fósiles excede los objetivos de esta tesina por lo que se espera en un futuro, realizar más estudios no solo para realizar comparaciones con otros ejemplares sino también para poder contribuir a las interpretaciones paleoambientales para los niveles superiores de la Formación Lago Colhué Huapi.

## 8. CONCLUSIONES

- El hallazgo de las cáscaras de huevos UNPSJB-PV 1082 en la Formación Lago Colhué Huapi constituye el primer registro de este tipo de fósiles en el Grupo Chubut, cuenca del Golfo San Jorge.
- Las cáscaras de Tipo 1b son asignables a la oofamilia Megaloolithidae. y las de Tipo 2 a la oofamilia Faveoolithidae.
- Preliminarmente se interpreta que los fragmentos de cáscaras de huevos UNPSJB-PV 1082 colectados *in situ* en “Cerro del Hado”, estarían vinculados con ornitópodos hadrosáuridos.
- Los nuevos hallazgos de restos esqueléticos de hadrosáuridos y la asignación de cáscaras a este taxón, refuerzan la propuesta de un predominio de este clado en el Maastrichtiano tardío de la Formación Lago Colhué Huapi.
- La asociación de cáscaras asignadas a la oofamilia Megaloolithidae con restos de hadrosáuridos contribuiría a la propuesta de Grigorescu *et al.* (2010), quienes sostienen que huevos con este tipo de cáscaras también podrían haber sido puestos por otro grupo de dinosaurios como hadrosáuridos, y no exclusivamente por saurópodos.

- La ornamentación externa en ambos tipos de cáscara presentes en la Formación Lago Colhué Huapi se ajusta a la nidificación en un ambiente húmedo.
- La ornamentación externa en las cáscaras UNPSJB-PV 1082 permite inferir que los huevos serían de morfología esférica.
- El sitio de hallazgo de las cáscaras sería un ambiente ecológicamente favorable para la nidificación, coincidiendo con los depósitos lagunares, de aguas templadas y tranquilas, posiblemente cercanos al mar interpretados para el área de estudio en antecedentes previos.

## **9.AGRADECIMIENTOS**

En este apartado deseo expresar un profundo agradecimiento a todas las personas que, de diferentes formas me acompañaron y asistieron a lo largo del recorrido para culminar mi carrera universitaria.

A mis directores Gabriel Casal y Lucio Ibiricu por su acompañamiento y asistencia en las salidas campo, así como también en el ámbito académico. Sin sus orientaciones, apoyo y excelente predisposición a sacarme todas las dudas, la experiencia en la elaboración de esta tesina no habría sido la misma.

A Mariela Fernández por sus aportes y sugerencias con el estudio de las cáscaras de huevos.

Al resto del equipo de paleontología de la UNPSJB por permitirme formar parte del mismo, brindarme los materiales y el espacio necesario para la redacción de mi trabajo final de carrera. Así como también por todas sus sugerencias que me ayudan a mejorar día a día.

A Andrea de Sosa Tomas por su apoyo, compartirme su conocimiento y asistencia en todo momento.

A Marcelo Luna por su constante ayuda, apoyo y amabilidad para la enseñanza de nuevas cosas. Así como también por facilitarme el material fotográfico de excelente calidad que he usado en diversas oportunidades.

A Bruno Alvarez por sus valiosas sugerencias en momentos de dudas y su asistencia tanto en el campo como en la universidad.

A Ivanna Mora por todas las charlas y momentos compartidos durante los años de cursadas y salidas de campo.

A Julieta Caglianone por su acompañamiento, brindarme su tiempo con momentos de charlas y mates en el campo y la universidad. Y también por aceptar la realización de una ilustración para este trabajo.

A César Navarrete por facilitar el uso del microscopio petrográfico y su cámara fotográfica.

A Celina Tiedemann por su asistencia con el Microscopio Electrónico de Barrido.

A Agustín Echeverría y Adriana Nillni por la realización del análisis de difracción de rayos X y su asistencia en la interpretación de los difractogramas.

Al Laboratorio de Cortes de la Universidad Nacional de San Luis, por la realización de las secciones delgadas.

A la Familia Insúa, propietarios de la Estancia Puesto El Colorado por facilitarme el acceso al sitio de estudio.

A la educación pública, gratuita y de calidad que nos brinda la UNPSJB.

Al jurado encargado de la revisión de este trabajo, que con sus aportes y sugerencias van a enriquecer el mismo.

A las amistades de toda la vida por las charlas, horas de risa y muchísimos momentos compartidos. Por sus palabras de aliento cuando las cosas no salían bien y su apoyo en todo momento.

A los amigos y compañeros de cursada, por las tardes de estudio, mates y salidas de campo.

Por último, infinitas gracias a mi familia por todo el acompañamiento en lo que quise hacer a lo largo de mi vida, por su ayuda, por creer en mi e impulsarme a la meta final. A mis padres Héctor y Mercedes, por su amor infinito, trabajo y sacrificio para que yo hoy pueda ser profesional. Gracias por sus consejos, palabras de aliento y los valores que me inculcaron como persona. A mis hermanos, Nico y Fede por todas las alegrías, los consejos, las charlas e infinitos momentos que atesoro con la vida. A mi cuñada Mica por estar siempre presente, acompañarme y ayudarme en muchísimas ocasiones.

## 10.REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agnolin, F.L., Powell, J.E., Novas, F.E. y Kundrát, M. (2012). New alvarezsaurid (Dinosauria, Theropoda) from uppermost Cretaceous of north-western Patagonia with associated eggs. *Cretaceous Research*, 35, 33-56.
- Allard, J.O. y Casal, G.A. (2013). Análogos de afloramiento del Cretácico Superior en las nacientes del Río Chico: Sedimentología, paleoambiente, características geométricas y heterogeneidades intra-reservorio. En J. M. Paredes y N. Foix (Eds.), *Resúmenes Primeras Jornadas Geológicas de la Cuenca del Golfo San Jorge* (pp.17-28). Comodoro Rivadavia.
- Allard, J.O., Foix, N., Urrez, N. y Cuello, M.J. (2022). Edades U-Pb del Grupo Chubut en el Codo del Río Senguerr, cuenca del Golfo San Jorge (Patagonia extraandina): calibración cronoestratigráfica e impacto en el análisis del sistema petrolero. *11° Congreso de Exploración y Desarrollo de Hidrocarburos* (pp.215-222). Mendoza.
- Allen, J.R.L. (1965). The sedimentation and palaeogeography of the Old Red Sandstone of Anglesey, north Wales. *Proceedings of the Yorkshire Geological Society*, 35(2), 139-185.
- Apesteguía, S. y Ares, R. (2010). El impulso inicial y arrollador de los amniotas. En V.Mazzini (Ed), *Vida en Evolución: la historia natural vista desde Sudamérica* (pp. 205-233). Buenos Aires.
- Argañaraz, E., Grellet-Tinner, G., Fiorelli, L.E., Krause, J.M. y Rauhut, O.W.M. (2013). Huevos de saurópodos del Aptiano-Albiano, Formación Cerro Barcino (Patagonia, Argentina): Un enigma paleoambiental y paleobiológico. *Ameghiniana*, 50(1), 33–50. <https://doi.org/10.5710/AMGH.9.11.2012.551>
- Arnaud-Fassetta, G. (2013). Secuencias sedimentarias de ruptura de diques y grietas en el delta del Ródano, Francia, causadas por una inundación extrema de diciembre de 2003. *Geografía Física e Dinámica Cuaternaria*, 36 (1), 19.
- Barcat, C., Cortiñas, J.S., Nevestic, V.A., Stach, N.H. y Zucchi, H.E. (1984). Geología de la región comprendida entre los Lagos Musters - Colhue Huapi y la Sierra Cuadrada, Departamentos Sarmiento y Paso de Indios, Provincia

- del Chubut. *Actas IX. Congreso Geológico Argentino* (pp. 263-282). San Carlos de Bariloche.
- Barta, D.E., Brundridge, K.M., Croghan, J.A., Jackson, F.D., Varricchio, D.J., Jin, X. y Poust, A.W. (2014). Eggs and clutches of the Spheroolithidae from the Cretaceous Tiantai basin, Zhejiang Province, China. *Historical Biology*, 26(2), 183-194.
- Batista, A. (2016). Paleo-ología de Uruguay: sistemática, paleobiología y tafonomía de huevos fósiles [Tesis de maestría, Instituto de Ciencias Geológicas].
- Becerra, M.G., Casal, G.A., Sterli, J., Ibiricu, L.M. y Onorato, A.M. (2019). New fossil remains from the Lago Colhue Huapi Formation (Coniacian-Maastrichtian): Increasing the record of vertebrate diversity and the paleoecological knowledge for the Late Cretaceous of Patagonia. *Reunión de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina*, R27, Puerto Madryn.
- Bellosi, E.S. (1990). Formación Chenque: registro de la transgresión patagónica en el Golfo San Jorge. *Actas del XI. Congreso Geológico Argentino* (pp. 57-60). San Juan.
- Beverage, J.P. y Culbertson, J.K. (1964). Hyperconcentrations of suspended sediment. *Journal of the hydraulics division*, 90(6), 117-128.
- Bonaparte, J.F. y Vince, M. (1979). El hallazgo del primer nido de dinosaurios triásicos, (Saurischia, Prosauropoda), Triásico Superior de Patagonia, Argentina. *Ameghiniana*, 16(1-2), 173-182.
- Bond, G.M., Board, R.G. y Scott, V.D. (1988). A comparative study of changes in the fine structure of avian eggshells during incubation. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 92(2), 105-113.
- Bravo, A.M., Yébenes, A. y Abad, H.M. (2009). Cáscaras de huevo de tipo *Aepyornis* del Mioceno Superior de Alicante (España). Aproximación filogenética. *Revista Española de Paleontología*, 24(1), 47-58.

- Bridge, J.S., Jalfin, G.A. y Georgieff, S.M. (2000). Geometry, lithofacies, and spatial distribution of Cretaceous fluvial sandstone bodies, San Jorge Basin, Argentina: outcrops analog for the hydrocarbon-bearing Chubut Group. *Journal of Sedimentary Research*, 70, 319-337.
- Burton, F.G. y Tullett, S.G. (1983). A comparison of the effects of eggshell porosity on the respiration and growth of domestic fowl, duck and turkey embryos. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 75(2), 167-174.
- Caglianone, J.L., Ibiricu, L.M., Alvarez, B.N., Cardozo, N., Mora Romero I., De Sosa Tomas, A., Luna, M. y Casal, G.A. (2022a). Un nuevo registro de hadrosauridae para la Formación Lago Colhué Huapi (Coniaciano-Maastrichtiano), centro sur de la provincia de Chubut. *Resúmenes XXXV Jornadas Argentina de Paleontología de Vertebrados* (R17). Trelew.
- Caglianone, J.L., Ibiricu, L.M., Cardozo, N., Alvarez, B.N. y Casal, G.A. (2022). Los ornitópodos del Cretácico de la cuenca del Golfo San Jorge: nuevos hallazgos provenientes de la Formación Lago Colhué Huapi. En B. N. Alvarez y L. Farías Fuenzalida (Eds), *Resúmenes X Jornadas de las Ciencias de la Tierra "Dr. Eduardo Musacchio"* (pp. 30–31). UNPSJB. Comodoro Rivadavia.
- Calvo, J.O., Engelland, S., Heredia, S.E. y Salgado, L. (1997). First record of dinosaur eggshells (? Sauropoda-Megaloolithidae) from Neuquén, Patagonia, Argentina. *Gaia*, 14, 23-32.
- Capurro, I.O., Fernández, M.S., Zacarías, G., Apesteguía, S. y Alonso, R. (2019). Huevos del tipo fusioolítidos del Cretácico de Salta, Argentina. *Reunión de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina* (pp 44). Buenos Aires.
- Cardozo, N.V, Casal, G., Ibiricu, L., Alvarez, B., Caglianone, J.L. y Fernández, M. (2022a). Primer registro de cáscaras de huevos del Grupo Chubut, Formación Lago Colhué Huapi (Cretácico Superior), cuenca del Golfo San Jorge, Argentina. Resultados preliminares. *Resúmenes XXXV Jornadas Argentina de Paleontología de Vertebrados* (R18). Trelew.

- Cardozo, N.V., Casal, G.A., Ibiricu, L.M., Alvarez, B.N. y Caglianone, J.L. (2022b). Biodiversidad en el registro fósil del maastrichtiano tardío de la Formación Lago Colhué Huapi, centro-sur de Chubut, Argentina. En B. N. Alvarez y L. Farías Fuenzalida (Eds), *Resúmenes X Jornadas de las Ciencias de la Tierra "Dr. Eduardo Musacchio"* (pp. 32–33). UNPSJB. Comodoro Rivadavia.
- Carignano, A.P. y Varela, J.A. (2011). Ostrácodos (Crustacea) de la Formación Allen (Cretácico Tardío), Cuenca Neuquina, Argentina. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 14(2), 167-178. doi:10.4072/rbp.2011.2.05
- Casadío, S., Manera, T., Parras, A. y Montalvo, C.I. (2002). Huevos de dinosaurios (Faveoololithidae) del Cretácico Superior de la cuenca del Colorado, provincia de La Pampa, Argentina. *Ameghiniana*, 39(3), 285–293.
- Casal, G.A., Allard, J.O. y Foix, N. (2015). Análisis estratigráfico y paleontológico de afloramientos del Cretácico Superior en la cuenca del Golfo San Jorge: propuesta de nueva unidad litoestratigráfica para el Grupo Chubut. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 72, 81-99.
- Casal, G.A., Martínez, R.D., Luna, M. y Ibiricu, L.M. (2016). Ordenamiento y caracterización faunística del Cretácico Superior del grupo Chubut, cuenca del Golfo San Jorge, Argentina. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 19(1), 53–70. <https://doi.org/10.4072/rbp.2016.1.05>
- Casal, G.A., Nillni, A.M., Valle, M.N., González Svoboda, E., Tiedemann, C., Ciapparelli, H., Ibiricu, L.M. y Luiz, M.M. (2019). Fosildiagénesis en restos de dinosaurios preservados en depósitos fluviales de la Formación Lago Colhué Huapi (Cretácico Superior). Cuenca del Golfo San Jorge, Argentina. *Andean Geology*, 49, 620-692.
- Casal, G.A., Vallati, P., Ibiricu, L.M., De Sosa Tomas, A., Foix, N., Allard, J.O. y Martínez, R.D. (2020a). Primer registro de estromatolitos en el Maastrichtiano tardío del Grupo Chubut, Cuenca del Golfo San Jorge, Patagonia central, Argentina. *Andean Geology*, 47(1), 162–178. <https://doi.org/10.5027/andgeov47n1-3177>
- Casal, G.A., Ibiricu, L.M., Alvarez, B.N., Luna, M. y Martínez, R.D. (2020b).

Nuevos materiales de Megaraptoridae del Maastrichtiano de la Formación Lago Colhué Huapi, Grupo Chubut, Patagonia, Argentina. *Reunión de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina*, R69. La Plata, Argentina.

Casal, G.A., Ibiricu, L.M. y Martínez, R.D. (2022). Vertebrados continentales cretácicos del Grupo Chubut. En R. E. Giacosa (Ed.), *Relatorio XXI Congreso Geológico Argentino* (pp. 806-833). Puerto Madryn.

Clyde, W.C., Wilf, P., Iglesias, A., Slingerland, R.L., Barnum, T., Bijl, P. K., ... y Zamaloa, M.D.C. (2014). New age constraints for the Salamanca Formation and lower Río Chico Group in the western San Jorge Basin, Patagonia, Argentina: Implications for Cretaceous-Paleogene extinction recovery and land mammal age correlations. *Bulletin*, 126(3-4), 289-306.

Césari, O. y Simeoni, A. (1994). Planicies fluvio-glaciares terrazadas y bajos eólicos de la Patagonia Central, Argentina. *13º Symposium Latin-American Geosciences, Zentralblatt für Geologie und Paläontologie*, 1, 155-164.

Chiappe, L.M., Coriat, R.A., Dingus, L., Jackson, F., Chinsamy, A. y Fox, M. (1998). Sauropod dinosaur embryos from the late Cretaceous of Patagonia. *Nature*, 396(6708), 258–261. <https://doi.org/10.1038/24370>

Chiappe, M.L., Coria, R.A., Jackson, F.D. y Dingus, L. (2003). The Late Cretaceous nesting site of Auca mahuevo (Patagonia, Argentina): Eggs, nests, and embryos of titanosaurian sauropods. *Palaeovertebrata*, 32, 97–108.

Chiappe, L.M., Codorniú, L.S., Grellet-Tinner, G. y Rivarola, D. (2004). Argentinian unhatched pterosaur fossil. *Nature*, 432, 571-572.

Claessen, H. (1979). Reproduction eggs: factors associated with incubation and hatching and suggestion for laboratory rearing. *Journal of Herpetology*, 13, 472-475.

Clavijo, R. (1986). Estratigrafía del Cretácico Inferior en el sector occidental de la Cuenca del Golfo San Jorge. *Boletín de Informaciones Petroleras*, 9, 15-32.

- Colombera, L. y Mountney, N.P. (2021). Influence of fluvial crevasse-splay deposits on sandbody connectivity: Lessons from geological analogues and stochastic modeling. *Marine and Petroleum Geology*, 128, 105060.
- Coria, R.A., Salgado, L. y Chiappe, L.M. (2010) Multiple dinosaur egg-shell occurrence in an Upper Cretaceous nesting site from Patagonia. *Ameghiniana*, 47(1),107–110. <https://doi.org/10.5710/AMGH.v47i1.4>
- Cousin, R. y Breton, G. (2000). A precise and complete excavation is necessary to demonstrate a dinosaur clutch structure. *First International Symposium on Dinosaur Eggs and Babies, Extended Abstract* (pp. 31-42). Spain.
- De Sosa Tomas, A., Vallati, P., Casal, G.A y Calo, M. (2017). Hojas de angiospermas de la Formación Lago Colhué Huapi (Maastrichtiano), Cuenca del Golfo San Jorge. En A. De Sosa Tomas, G. Casal e I. Castro (Eds), *V Jornadas de las Ciencias de la Tierra "Dr. Eduardo Musacchio"* (pp.37-39). Comodoro Rivadavia.
- De Valais, S., Apesteguía, S. y Sauthier, D.U. (2003). Nuevas evidencias de dinosaurios de la Formación Puerto Yeruá (Cretácico), Provincia de Entre Ríos, Argentina. *Ameghiniana*, 40(4), 631–635.
- Ferello, R. (1969). Intento de sistematización geocronológica de las rocas eruptivas básicas en sectores del Chubut y Santa Cruz Norte. *Actas 4° Jornadas Geológicas Argentinas*, 1, 293-310.
- Ferello, R. y Lesta, P. (1973). Acerca de la existencia de una dorsal interior en el sector Central de la Serranía de San Bernardo (Chubut). *V Congreso Geológico Argentino* (pp. 19-26). Córdoba.
- Fernández, M.S. (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*, 50(1), 79–97. <https://doi.org/10.5710/AMGH.14.11.2012.586>
- Fernández, M.S. y Khosla, A. (2015). Parataxonomic review of the Upper Cretaceous dinosaur eggshells belonging to the oofamily Megaloolithidae from India and Argentina. *Historical Biology*, 27(2), 158-180.

- Fernández, M.S. (2016). Important contributions of the South American record to the understanding of dinosaur reproduction. En A. Khosla y S.G. Lucas (Eds.), *Cretaceous Period: Biotic Diversity and Biogeography*, 71 (pp. 91-150). New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin. Albuquerque Press.
- Fernández, M.S., Vila, B. y Moreno-Azanza, M. (2022). Eggs, Nests, and Reproductive Biology of Sauropodomorph Dinosaurs from South America. En A. Otero, J.L. Carballido y D. Pol (Eds), *South American Sauropodomorph Dinosaurs: Record, Diversity and Evolution* (pp. 393-441). Springer Earth System Sciences. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-95959-3\\_11](https://doi.org/10.1007/978-3-030-95959-3_11)
- Figari, E.G., Strelkov, E., Laffitte, G., Cid de la Paz, M.S., Courtade, S.F., Celaya, J., Vottero, A., Lafourcade, P., Martinez, R. y Villar, H. (1999). Los sistemas petroleros de la cuenca del Golfo San Jorge: síntesis Estructural, Estratigráfica y Geoquímica. *Actas del IV Congreso de Exploración y Desarrollo de Hidrocarburos* (pp. 197–237). Mar del Plata
- Figari, E.G., Strelkov, E., Cid de la Paz, M.S., Celaya, J., Laffitte, G. y Villar, H. (2002). Cuenca del Golfo San Jorge: Síntesis estructural, estratigráfica y geoquímica. *Relatorio del XV Congreso Geológico Argentino* (pp. 571-601). El Calafate.
- Fiorelli, L.E., Grellet-Tinner, G., Argañaraz, E. y Salgado, L. (2013). Tafonomía del sitio de nidificación de neosaurópodos de Sanagasta (La Rioja, Argentina): ejemplo de preservación excepcional en un paleoambiente hidrotermal del Cretácico. *Ameghiniana*, 50(4), 389-406.
- Fitzgerald, M.G., Mitchum, Jr, R.M., Uliana, M.A. y Biddle, K.T. (1990). Evolution of the San Jorge Basin, Argentina. *The American Association of Petroleum Geologists Bulletin*, 74 (6), 879-920.
- Foix, N., Paredes, J.M. y Giacosa, R.E. (2013). Fluvial architecture variations linked to changes in accommodation space: Río Chico Formation (late Paleocene), Golfo San Jorge basin, Argentina. *Sedimentary Geology*, 294, 342-355.

- Foix, N., Paredes, J. M., Giacosa, R.E. y Allard, J.O. (2015). Arquitectura estratigráfica del paleoceno en el flanco norte de la cuenca del golfo San Jorge, Patagonia central. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 72(1), 96-106.
- Foix, N., Krause, M.J., Bellosi, E. y Raigemborn, M.S. (2021). Sedimentitas paleógenas y neógenas del margen atlántico. En R. E. Giacosa (Ed.), *Relatorio XXI Congreso Geológico Argentino* (pp. 489-521). Puerto Madryn.
- Folguera, A. y Ramos, V.A. (2011). Repeated eastward shifts of arc magmatism in the Southern Andes: a revision to the long-term pattern of Andean uplift and magmatism. *Journal of South American Earth Sciences*, 32(4), 531-546.
- Frenguelli, J. (1951). Un huevo fósil del Rocanense. *Revista de La Asociación Geológica Argentina*, 6(2), 108–112.
- Garrido, A.C. (2010). Paleoenvironment of the Auca Mahuevo and Los Barreales sauropod nesting-sites (Late Cretaceous, Neuquén Province, Argentina). *Ameghiniana*, 47(1), 99–106. <https://doi.org/10.5710/AMGH.v47i1.8>
- Gautron, J., Stapane, L., Le Roy, N., Nys, Y., Rodriguez-Navarro, A. B. y Hincke, M. T. (2021). Avian eggshell biomineralization: an update on its structure, mineralogy and protein tool kit. *BMC molecular and cell biology*, 22(1), 1-17.
- Genise, J.F., Sciutto, J.C., Laza, J.H., González, M.G. y Bellosi, E.S. (2002). Fossil bee nests, coleopteran pupal chambers and tuffaceous paleosols from the Late Cretaceous Laguna Palacios Formation, Central Patagonia (Argentina). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 177 (3-4), 215-235.
- Ghosh, P., Sarkar, S. y Maulik, P. (2006). Sedimentology of a muddy alluvial deposit: Triassic Denwa Formation, India. *Sedimentary Geology*, 191, 3-36.
- Gianni, G., Navarrete, C., Orts, D., Tobal, J., Folguera, A. y Giménez, M. (2015). Patagonian broken foreland and related synorogenic rifting: the origin of the Chubut Group Basin. *Tectonophysics* 649, 81–99.
- Gianni, G.M., Dávila, F.M., Echaurren, A., Fennell, L., Tobal, J., Navarrete, C. y

- Giménez, M. (2018). A geodynamic model linking Cretaceous orogeny, arc migration, foreland dynamic subsidence and marine ingression in southern South America. *Earth-Science Reviews*, 185, 26-462.
- Gianni, G.M., Navarrete, C., Echaurren, A., Díaz, M., Butler, K., Horton, B.K., Encinas, A. y Folguera, A. (2020). Northward propagation of Andean genesis: Insights from Early Cretaceous synorogenic deposits in the Aysén-Río Mayo basin. *Gondwana Research*, 77, 238-259.
- 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(8), 949-960.
- Grellet-Tinner, G. (2005). Membrana testacea of titanosaurid dinosaur eggs from Auca Mahuevo (Argentina): Implications for exceptional preservation of soft tissue in Lagerstätten. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25(1), 99-106. [https://doi.org/10.1671/02724634\(2005\)025\[0099:MTOTDE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/02724634(2005)025[0099:MTOTDE]2.0.CO;2)
- Grellet-Tinner, G., Chiappe, L., Norell, M. y Bottjer, D. (2006). Dinosaur eggs and nesting behaviors: a paleobiological investigation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 232(2-4), 294-321.
- Grellet-Tinner, G. y Fiorelli, L.E. (2010). A new Argentinean nesting site showing neosauropod dinosaur reproduction in a Cretaceous hydrothermal environment. *Nature Communications*, 1(3). <https://doi.org/10.1038/ncomms1031>
- 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 faveololithid and megalolithid eggs. *Palaios*, 27(1), 35-47.
- Grellet-Tinner, G., Thompson, M.B., Fiorelli, L.E., Argañaraz, E., Codorniú, L. y Hechenleitner, E.M. (2014). The first pterosaur 3-D egg: Implications for *Pterodaustro guinazui* nesting strategies, an Albian filter feeder pterosaur from central Argentina. *Geoscience Frontiers*, 5(6), 759-765.
- Grellet-Tinner, G., Lindsay, S. y Thompson, M.B. (2017). The biomechanical, chemical and physiological adaptations of the eggs of two Australian

megapodes to their nesting strategies and their implications for extinct titanosaur dinosaurs. *Journal of Microscopy*, 267(2), 237-249.

Grigorescu, D., Garcia, G., Csiki, Z., Codrea, V. y Bojar, A.V. (2010). Uppermost Cretaceous megaloolithid eggs from the Hațeg Basin, Romania, associated with hadrosaur hatchlings: Search for explanation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 293(3-4), 360-374.

Halpern, K. y Pisano, M.F. (2009). Paleozoico Superior. En Fundación de Historia Natural Félix de Azara. Ministerio de Educación de la Nación (ed.). *Los que aquí vivieron: Paleontología Argentina* (pp. 81-94). Buenos Aires.

Harms, J.C., Southard, J.B. y Walker, R.G. (1982). *Structures and Sequences in Clastic Rocks*. Society for Sedimentary Geology.

Hechem, J.J., Figari, E.G. y Musacchio, E.A. (1987). Cuenca del Golfo San Jorge. Hallazgo de la Formación D-129. Información estratigráfica y paleontológica. *Petrotecnia*, 28(11), 13-15.

Hechenleitner, E.M., Fiorelli, L.E., Grellet-Tinner, G., Leuzinger, L., Basilici, G., Taborda, J.R.A., de la Vega, S.R. y Bustamante, C.A. (2016a). A new Upper Cretaceous titanosaur nesting site from La Rioja (NW Argentina), with implications for titanosaur nesting strategies. *Palaeontology*, 59(3), 433–446. <https://doi.org/10.1111/pala.12234>

Hechenleitner, E.M., Grellet-Tinner, G., Foley, M., Fiorelli, L.E. y Thompson, M. B. (2016b). Micro-CT scan reveals an unexpected high-volume and interconnected pore network in a Cretaceous Sanagasta dinosaur eggshell. *Journal of the Royal Society Interface*, 13(116). <https://doi.org/10.1098/rsif.2016.0008>

Hechenleitner, E.M., Taborda, J.R.A., Fiorelli, L.E., Grellet-Tinner, G. y Nuñez-Campero, S.R. (2018). Biomechanical evidence suggests extensive eggshell thinning during incubation in the Sanagasta titanosaur dinosaurs. *PeerJ*, 2018(6), 1–19. <https://doi.org/10.7717/peerj.4971>

Hechenleitner, E.M., Leuzinger, L., Martinelli, A.G., Rocher, S., Fiorelli, L.E., Taborda, J.R.A. y Salgado, L. (2020). Two Late Cretaceous sauropods reveal titanosaurian dispersal across South America. *Communications*

*Biology*, 3(1), 1–14. <https://doi.org/10.1038/s42003-020-01338-w>

- Herbst, R. (1965). La flora fósil de la Formación Roca Blanca, provincia de Santa Cruz, Patagonia. Con consideraciones geológicas y estratigráficas. *Opera Lilloana*, 12, 7-101.
- Hickman, C.P., Roberts, L.S. y Larson, A. (2002). Reptiles. En McGraw-Hill Higher Education (Ed), *Animal Diversity* Third Edition (pp. 340-357). New York, USA.
- Hirsch, K.F. (1979). The oldest vertebrate egg ?. *Journal of Paleontology*, 53(5), 1068–1084.
- Hirsch, K.F. y Packard, M.J. (1987). Review of Fossil Eggs and Their Shell Structure. *Scanning Micros*, 1(1), 383–400.
- Hirsch, K.F. y Quinn, B. (1990). Eggs and eggshell fragments from the Upper Cretaceous two medicine formation of Montana. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 10(4), 491-511.
- Hirsch, K.F. (1994). The fossil record of vertebrate eggs. En S. K. Donovan (Ed.), *The palaeobiology of trace fossils* (pp. 269–294). Johns Hopkins University Press, Baltimore
- Horner, J.R., Weishampel, D.B. y Forster, C.A. (2004). Hadrosauridae. En: D.B. Weishampel, P. Dodson, H. Osmolska (Eds.), *The Dinosauria: Second Edition* (pp. 438–463). University of California Press.
- Hünicken, M.A., Tauber, A.A. y Leguizamón, R.R. (2001). Hallazgo de huevos y nidos de dinosaurios, asociados a restos de vegetales silicificados: asignación al Cretácico de las secuencias portadoras aflorantes en Sanagasta, provincia de La Rioja. *Ameghiniana*, 38, R10.
- Hünicken, M.A. (2005). La Formación Sanagasta y el Parque Geológico (Cretácico Superior) con nidos y huevos de dinosaurios, Valle de Sanagasta, Provincia de La Rioja, Argentina. *INSUGEO, Serie Correlación Geológica*, 19(1911), 75–82.
- Ibiricu, L. M., Casal, G.A., Martínez, R.D., Alvarez, B.N. y Poropat, S.F. (2020). New materials and an overview of Cretaceous vertebrates from the Chubut

Group of the Golfo San Jorge Basin, central Patagonia, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 98, 102460.

Ibiricu, L.M., Casal, G.A., Alvarez, B.N., De Sosa Tomas, A., Lamanna, M.C. y Cruzado-Caballero, P. (2021). New hadrosaurid (Dinosauria: Ornithopoda) fossils from the uppermost Cretaceous of central Patagonia and the influence of paleoenvironment on South American hadrosaur distribution. *Journal of South American Earth Sciences*, 110, 103369. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2021.103369>

Jackson, F.D. y Schmitt, J.G. (2008). Recognition of vertebrate egg abnormalities in the Upper Cretaceous fossil record. *Cretaceous Research*, 29 (1), 27-39.

Jalfin, G.A. y R, Herbst. (1995). La flora triásica del Grupo El Tranquilo, provincia de Santa Cruz (Patagonia). *Ameghiniana* 32(3), 211-229.

Ji, Q., Ji, S.A., Cheng, Y.N., You, H.L., Lü, J.C., Liu, Y.Q. y Yuan, C.X. (2004). Pterosaur egg with a leathery shell. *Nature*, 432(7017), 572-572.

Kelts, K. y Hsü, K. J. (1978). Freshwater Carbonate Sedimentation. En A. Lerman (Ed). *Lakes Chemistry Geology Physics* (pp. 295-324). Springer-Verlag

Lamanna, M.C., Casal, G.A., Ibiricu, L.M. y Martínez, R.D. (2019). A new peirosaurid crocodyliform from the Upper Cretaceous Lago Colhué Huapi Formation of Central Patagonia, Argentina. *Annals of Carnegie Museum*, 85(3), 193-211.

Legarreta, L. y Uliana, M.A. (1994). Asociaciones de fósiles y hiatos en el Supracretácico-Neógeno de Patagonia: una perspectiva estratigráfico-secuencial. *Ameghiniana*, 31 (3), 257-281.

Legendre, L.J., Rubilar-Rogers, D., Musser, G.M., Davis, S.N., Otero, R.A., Vargas, A.O. y Clarke, J.A. (2020). A giant soft-shelled egg from the Late Cretaceous of Antarctica. *Nature*, 583 (7816), 411–414. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-2377-7>

Lesta, P.J. (1968). Estratigrafía de la cuenca del Golfo San Jorge. *Actas III Jornadas Geológicas Argentinas*, 1, 251-289.

Lesta, P.J. y Ferello, R. (1972). Región Extraandina de Chubut y Norte de Santa

- Cruz. En A.F. Leanza (Ed). *I Simposio de Geología Regional Argentina, Academia Nacional de Ciencias* (pp. 601-653). Córdoba, Argentina.
- Lesta, P., Ferello, R. y Chebli G. (1980). Chubut Extraandino. En J. C. M. Turner (Ed.), *II Simposio Geología Regional Argentina* (pp. 1307-1387). Córdoba.
- Lynds, R. y Hajek, E. (2006). Conceptual model for predicting mudstone dimensions in sandy braided-river reservoirs. *AAPG bulletin*, 90(8), 1273-1288.
- Marshall, L.G., Butler, R., Drake, R.E. y Curtis, G.H. (1981). Calibration of the beginning of the age of Mammals in Patagonia. *Science*, 212, 43-45.
- Miall, A.D. (1996). *The Geology of Fluvial Deposits: Sedimentary Facies, Basin Analysis and Petroleum Geology*. Springer Verlag, Berlin.
- Miall, A.D. (2006). Reconstructing the architecture and sequence stratigraphy of the preserved fluvial record as a tool for reservoir development: a reality check. *AAPG Bulletin*, 90, 989-1002.
- Mikhailov, K.E. (1991). Classification of fossil eggshells of amniotic vertebrates. *Acta Palaeontológica Polonia*, 36(2), 193–238.
- Mikhailov, K.E. (1996). Bird Eggs in the Upper Cretaceous of Mongolia. *Palaeontological Journal*, 30 (1), 114-116.
- Mikhailov, K.E. (1997) Fossil and recent eggshell in amniotic vertebrates: fine structure, comparative morphology and classification. *Palaeontological association*, 56, 1–80.
- Mikhailov, K.E. (2014). Eggshell structure, parataxonomy and phylogenetic analysis: some notes on articles published from 2002 to 2011. *Historical Biology*, 26(2), 144-154.
- MeléndeZ, B. (1979). Reptiles: radiación basal. En Paraninfo (Ed), *Paleontología. Tomo 2. Vertebrados. Peces, Anfibios, Reptiles y Aves*. Madrid.
- Modesto, S.P., Scott, D.M., MacDougall, M.J., Sues, H.D., Evans, D.C. y Reisz, R.R. (2015). The oldest parareptile and the early diversification of reptiles. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1801).

<https://doi.org/10.1098/rspb.2014.1912>

- Mora Romero, I.A., Náñez, C.A., De Sosa Tomas, A. y Casal, G. (2022). Foraminíferos danianos de la Formación Salamanca en las nacientes del río Chico, cuenca del Golfo San Jorge, Chubut, Argentina. *Reunión de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina* (pp. 179). Salta
- Moreno-Azanza, M., Canudo, J.I. y Gasca, J.M. (2009). Fragmentos de cáscara de huevo de Megaloolithidae en el Cretácico Inferior de la provincia de Zaragoza (Formación Villanueva de Huerva, España). *Actas de las IV Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno* (pp. 253-262). Salas de los Infantes.
- Norell, M.A., Wiemann, J., Fabbri, M., Yu, C., Marsicano, C.A., Moore-Nall, A., Varricchio, D.J., Pol, D. y Zelenitsky, D.K. (2020). The first dinosaur egg was soft. *Nature*, 583(7816), 406–410. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-2412-8>
- Novas, F.E., Agnolin, F.L., Rozadilla, S., Aranciaga-Rolando, A.M., Brisson-Egli, F., Motta, M.J., Cerroni, M., Ezcurra, M.D., Martinelli, A.G., D'angelo, J.S., Alvarez-Herrera, G., Gentil, A.R., Bogan, S., Chimento, N.R., García-Marsà, J.A., Coco, G. Lo, Miquel, S.E., Brito, F.F., Vera, E. I., ... y Salgado, L. (2019). Paleontological discoveries in the Chorrillo Formation (upper Campanian-lower Maastrichtian, Upper Cretaceous), Santa Cruz Province, Patagonia, Argentina. *Revista Del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Nueva Serie*, 21(2), 217–293. <https://doi.org/10.22179/REVMACN.21.655>
- Packard, M.J. y Packard, G.C. (1989). Mobilization of calcium, phosphorus, and magnesium by embryonic alligators (*Alligator mississippiensis*). *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 257(6), 1541-1547.
- Parada, M.N. (2019). Análisis sedimentológico e icnológico de la sección basal de la Formación Picún Leufú (Tithoniano-Berriasiano) en su localidad tipo, cuenca Neuquina, Argentina. [Tesis de grado, Universidad Nacional de Río Negro].
- Paredes, J.M. (2002). Asociaciones de facies y correlación de los sedimentos de

la Formación Chenque (Oligoceno-Mioceno) de los alrededores de Comodoro Rivadavia, Cuenca del Golfo San Jorge, Argentina. *Revista de la Asociación Argentina de Sedimentología*, 9 (1), 53-64.

Paredes, J.M., Foix, N., Colombo, F., Nillni, A., Allard, J.O. y Marquillas, R. (2007). Volcanic and climatic control on fluvial style in a high energy system: the Lower Cretaceous Matasiete Formation, Golfo San Jorge Basin, Argentina. *Sedimentary Geology*, 202 (1-2), 96-123

Paredes, J.M., Allard, J.O., Foix, N., Álvarez, B. y Olazábal, S.X. (2014). Sedimentología y perfiles de rayos gamma de la Formación Pozo D-129 (Aptiano) en la Sierra de San Bernardo, Chubut. *Actas del IX Congreso de Exploración y Desarrollo de Hidrocarburos* (pp. 455-479). Mendoza.

Paredes, J.M., Foix, N., Allard, J.O., Colombo, F. y Tunik, M.A. (2015). Alluvial architecture of reworked pyroclastic deposits in peri-volcanic basins: Castillo Formation (Albian) of the Golfo San Jorge basin, Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 72 (1), 38-58.

Paredes, J.M., Foix, N. y Allard, J.O. (2016). Sedimentology and alluvial architecture of the Bajo Barreal Formation (Upper Cretaceous) in the Golfo San Jorge Basin: Outcrop analogues of the richest oil-bearing fluvial succession in Argentina. *Marine and Petroleum Geology*, 72, 317-335.

Paredes, J.M., Foix, N. y Allard, J.O. (2021). Estratigrafía cretácica de la cuenca del Golfo San Jorge. En R. E. Giacosa (Ed.) *Relatorio XXI Congreso Geológico Argentino* (pp. 142-186). Puerto Madryn.

Paz, M., Baez, A. D., Pino, D. A., Yunes, Y. S., Garat, L. M., Ponce, J. J. y Tunik, M. A. (2014). Análisis sedimentológico de depósitos lacustres y eólicos del Cretácico Tardío en la localidad Paso Córdoba, cuenca Neuquina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 71(4), 459-471.

Pereda-Suberbiola, X., Astibia, H., Murelaga, X., Elorza, J.J. y Gómez-Alday, J.J. (2000). Taphonomy of the Late Cretaceous dinosaur-bearing beds of the Laño Quarry (Iberian Peninsula). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 157, 247-275.

Pol, D., Mancuso, A.C., Smith, R.M.H., Marsicano, C.A., Ramezani, J., Cerda, I.

- A., Otero, A. y Fernandez, V. (2021). Earliest evidence of herd-living and age segregation amongst dinosaurs. *Scientific Reports*, 11(1), 1-9. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-99176-1>
- Powell, J.E. (1987). The Late Cretaceous fauna of Los Alamitos, Patagonia, Argentina. VI: The titanosaurids. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia e Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales Paleontología*, 3(3), 147-153.
- Ramos, V.A. (2015). Evolución de la cuenca del Golfo San Jorge: Su estructuración y régimen tectónico. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 72(1), 12-20.
- Reid, R.P., Visscher, P.T., Decho, A.W., Stolz, J.F., Bebout, B.M., Dupraz, C. y Des Marais, D.J. (2000). The role of microbes in accretion, lamination and early lithification of modern marine stromatolites. *Nature*, 406(6799), 989-992.
- Raigemborn, M.S. (2007). Estudio estratigráfico, sedimentológico y composicional de las sedimentitas del Terciario Inferior (Grupo Río Chico) en el sector Sudoriental del Chubut Extraandino [Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata].
- Raigemborn, M.S., Krause, J.M., Bellosi, E. y Matheos, S.D. (2010). Redefinición estratigráfica del Grupo Río Chico (Paleógeno Superior), en el norte de la cuenca del Golfo San Jorge, Chubut. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 67, 239–256.
- Rodríguez, J.F.R. y Littke, R. (2001). Petroleum generation and accumulation in the Golfo San Jorge Basin, Argentina: A basin modeling study. *Marine and Petroleum Geology*, 18(9), 995–1028. [https://doi.org/10.1016/S0264-8172\(01\)00038-1](https://doi.org/10.1016/S0264-8172(01)00038-1)
- Romer, A.S. y Price, L. (1939). The oldest vertebrate egg. *American Journal of Science*, 237(11), 826–829.
- Sabath, K. (1991). Upper Cretaceous amniotic eggs from the Gobi Desert. *Acta Palaeontologica Polonica*, 36 (2), 151-192.

- Salgado, L., Coria, R.A., Magalhaes Ribeiro, C.M., Garrido, A., Rogers, R., Simón, M.E., Arcucci, A.B., Rogers, K.C., Carabajal, A.P., Apesteguía, S., Fernández, M., García, R.A. y Talevi, M. (2007). Upper Cretaceous dinosaur nesting sites of Río Negro (Salitral Ojo de Agua and Salinas de Trapalcó-Salitral de Santa Rosa), northern Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research*, 28(3), 392–404. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2006.06.007>
- Sciutto, J.C. (1981). Geología del Codo del Río Senguerr, Chubut, Argentina. *Actas del 8° Congreso Geológico Argentino* (pp. 203-219). San Luis.
- Simeoni, A. (2008). Mesetas y bajos de la Patagonia central extraandina. La Inversión del Relieve. En Comisión Sitios de Interés Geológico de la República Argentina (Ed), *Sitios de Interés Geológico de la República Argentina Tomo II – Sur* (pp. 729-745). Servicio Geológico Minero Argentino.
- Simón, M.E. (2006). Cáscaras de huevos de dinosaurios de la Formación Allen (Campaniano-Maastrichtiano), en Salitral Moreno, provincia de Río Negro, Argentina. *Ameghiniana*, 43(3), 513–528.
- Simoncini, M.S., Fernández, M.S. y Lungman, J. (2014). Cambios estructurales en cáscaras de huevos de *Caiman latirostris*. *Revista mexicana de biodiversidad*, 85(1), 78-83. DOI: 10.7550/rmb.36240
- Sylwan, C.A. (2001). Geology of the Golfo San Jorge Basin , Argentina. *Journal of Iberian Geology*, 27, 123–157.
- Sylwan, C.A., Droeven, C., Iñigo, J., Mussel, F. y Padva, D. (2011). Cuenca del Golfo San Jorge. *VIII Congreso de Exploración y Desarrollo de Hidrocarburos* (pp. 139-183). Mar del Plata.
- Teruggi, M.E. y Rosetto, H. (1963). Petrología del Chubutiano del codo del río Senguerr. *Boletín de Informaciones Petroleras*, 354, 18-35.
- Tauber, A.A. (2007). Primer yacimiento de huevos de dinosaurios (Cretácico Superior) de la provincia de la Rioja, Argentina. *Ameghiniana*, 44(1), 11–28
- Tullett, S.G. (1984). The porosity of avian eggshells. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 78(1), 5-13. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(84\)90083-5](https://doi.org/10.1016/0300-9629(84)90083-5)

- Umazano, A.M., Bellosi, E., Visconti, G. y Melchor, R. (2008). Mechanism of aggradation in fluvial systems influenced by explosive volcanism: An example from the Upper Cretaceous Bajo Barreal Formation, San Jorge Basin, Argentina. *Sedimentary Geology*, 203 (3-4), 213-228
- Umazano, A.M., Bellosi, E.S., Visconti, G. y Melchor, R.N. (2012). Detecting allocyclic signals in volcanoclastic fluvial successions: facies, architecture and stacking pattern from the Cretaceous of central Patagonia, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 40, 94-115.
- Van Maren, D.S., Winterwerp, J.C., Wu, B.S. y Zhou, J.J. (2009). Modelling hyperconcentrated flow in the Yellow River. *Earth Surface Processes and Landforms*, 34(4), 596-612.
- Vallati, P. (2013). A mid-Cretaceous palynoflora with *Tucanopollis crisopolensis* from D-129 Formation, San Jorge Gulf Basin, Argentina. *Revista Brasileira de Paleontología*, 16 (2), 237-244.
- Vallati, P., Casal, G.A., Foix, N., Allard, J., De Sosa Tomas, A. y Calo, M. (2016). First report of a Maastrichtian palynoflora from the Golfo San Jorge Basin, central Patagonia, Argentina. *Ameghiniana*, 53(4), 495-505.
- Vallati, P., De Sosa Tomas, A., Casal, G.A. y Calo, M. (2017). Salviniaceae from the Late Cretaceous of the Golfo San Jorge Basin. *Cretaceous Research*, 74, 45-55
- Vallati, P., De Sosa Tomas, A. y Casal, G. (2020). A Maastrichtian terrestrial palaeoenvironment close to the K/Pg boundary in the Golfo San Jorge basin, Patagonia, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 97, 102401. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2019.102401>
- Vietto, M.E. (2001). Coladas basálticas (Pre-Salamanquense), tramo superior del río Chico, provincia del Chubut. Informe interno U.N.P.S.J.B. (cátedras de Petrología y Sedimentología). Comodoro Rivadavia.
- Walter, M.R., Bauld, J., Des Marais, D.J. y Schopf, J.W. (1992). A general comparison of microbial mats and microbial stromatolites: bridging the gap between the modern and the fossil. In J. W. Schopf y C. Klein (Eds), *The Proterozoic Biosphere, A Multidisciplinary Study* (pp. 335-338). Cambridge

University Press. New York.

- Wang, X. y Zhou, Z. (2004). Pterosaur embryo from the Early Cretaceous. *Nature*, 429(6992), 621-621.
- Xing, L., Niu, K., Yang, T.R., Wang, D., Miyashita, T. y Mallon, J. C. (2022). Hadrosauroid eggs and embryos from the Upper Cretaceous (Maastrichtian) of Jiangxi Province, China. *BMC Ecology and Evolution*, 22(1), 60.
- Zacarías, G.G. y Alonso R.N. (2016). Primer registro de huevos de Dinosaurios en la Formación Yacoraite (Cretácico Tardío) en el Norte de Argentina. *XI Congreso de la Asociación Paleontológica Argentina*. Río Negro.
- Zhao, Z. (1975). Microestructure of the dinosaurian eggshells of Nanxiong, Guangdong, and the problems in dinosaur egg classification. *Vertebrata PalAsiatica*, 13, 105-117.
- Zhao, Z. (1979). Discovery of the dinosaurian eggs and footprint from Neixian County, Henan Province. *Vertebrata PalAsiatica*, 17, 304–309.
- Zhao, Z y Ding, S. (1976). Discovery of the dinosaurian eggshells from Alxa, Ningxia and its stratigraphic significance. *Vertebrata PalAsiatica* 14, 42–44.