

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/249335743>

Fragmentos de cáscara de huevo de Megaloolithidae en el Cretácico Inferior de la provincia de Zaragoza (Formación Villanueva de Hueva, España)

Chapter · January 2009

CITATIONS

8

READS

93

3 authors:



Miguel Moreno-Azana

New University of Lisbon

94 PUBLICATIONS 484 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



José Ignacio Canudo

University of Zaragoza

493 PUBLICATIONS 4,277 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



José Manuel Gasca

University of Zaragoza

71 PUBLICATIONS 336 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)

Some of the authors of this publication are also working on these related projects:



Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza [View project](#)



VI Symposium on Dinosaur Eggs and Babies. Caparica, October 2017 [View project](#)



Fragmentos de cáscara de huevo de **Megaloolithidae** en el Cretácico Inferior de la provincia de Zaragoza (Formación Villanueva de Huerva, España)

Megaloolithidae eggshell fragments
from the Lower Cretaceous of Zaragoza Province
(Villanueva de Huerva Formation, Zaragoza, Spain)

M. Moreno-Azanza, J. I. Canudo y J. M. Gasca

Grupo Aragosaurus, Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias, Universidad de Zaragoza,
Pedro Cerbuna 12, 50009 Zaragoza; mmanzana@gmail.com (<http://www.aragosaurus.com/>)

Recibido el 29 de diciembre de 2007, aceptado el 26 de junio de 2008

Resumen

En este trabajo se describen por primera vez fragmentos de cáscara de huevo de la oofamilia *Megaloolithidae*, en el Cretácico Inferior de la provincia de Zaragoza (España). Estos fragmentos proceden del yacimiento Pochancalo 1, situado en la Formación Villanueva de Huerva (Valanginiense-Hauteriviano), cuyo afloramiento se restringe al flanco norte del Anticlinal de Aguilón (Zaragoza).

Se han reconocido dos tipos de *Megaloolithus* (sp. 1 y sp. 2). Son cáscaras finas con ornamentación externa compactituberculada formada por nodos circulares o subcirculares. En su superficie interna presentan las bases de las mamilas fusionadas en grupos de hasta cinco mamilas. Pertenecen al género *Megaloolithus* por presentar morfotipo discretosferulítico y sistema de poros tubocanaliculado.

El análisis cladístico confirma la asignación sistemática de los fragmentos de cáscara de Pochancalo 1 al situarlas como grupo hermano de las ooespecies de *Megaloolithus* del Cretácico Superior y de las cáscaras de *Megaloolithus* del Jurásico francés.

Palabras clave: Dinosaurios, cáscaras de huevo, *Megaloolithus*, Cretácico Inferior, Cordillera Ibérica, España.

Abstract

Eggshell fragments assigned to the oofamily *Megaloolithidae* from the Lower Cretaceous of Zaragoza are described for first time in this communication. This eggshell fragments come from Pochancalo 1 site, located in the Villanueva de Huerva Formation (Valanginian-Hauterivian).

Two types of *Megaloolithus* (sp.1 and sp.2) are distinguished. They have thin eggshells with a compactituberculate outer surface with circular or nearly circular nodes. On the inner surface, the base of the mammillae is fused in groups of

up to five. As they correspond to the discretispherulitic morphotype and display a tubocaniculate pore system, they are assigned to the oogenus *Megaloolithus*.

The cladistic analysis corroborates the megaloolithid affinities of the described eggshell fragments, as the Pochancalo ootaxones appear to be a sister group of the Upper Cretaceous *Megaloolithus* and the French Jurassic *Megaloolithus* eggshells.

Key words: Dinosaurs, eggshells, *Megaloolithus*, Lower Cretaceous, Iberian Range, Spain.

INTRODUCCIÓN

Los huevos y fragmentos de cáscara de huevo son fósiles mucho más frecuentes de lo que se pensaba hasta hace unos años. De hecho, se han recolectado en todos los continentes excepto Australia y la Antártida (Carpenter *et al.*, 1994). Sin embargo, los huevos y fragmentos de cáscara de huevo de dinosaurio son raros en materiales anteriores al Cretácico Superior, siendo este sesgo uno de los aspectos más intrigantes de la paleoecología. Por esta razón las cuencas con sedimentos del tránsito Jurásico-Cretácico y del Cretácico Inferior de la Cordillera Ibérica en España son una de las áreas más interesantes para el estudio de las cáscaras de huevo de dinosaurio en materiales pre-Cretácico Superior. Los sedimentos continentales y de transición presentan gran abundancia de fragmentos de cáscaras de huevo de dinosaurios y de otros tetrapodos terrestres, si bien su estudio se encuentra en una fase muy preliminar, siendo muy escasos los trabajos realizados al respecto (Kohring, 1990; Amo Sanjuán *et al.*, 2000, Moreno-Azanza *et al.*, 2008).

El registro de la oofamilia Megaloolithidae es muy abundante en el Cretácico Superior de Gondwana (Khosla y Shani, 1995; Calvo *et al.*, 1997; Simón, 2006; Gottfried *et al.*, 2004; Grellet-Tinner *et al.*, 2004) y Laurasia (Griboescu *et al.*, 1994; Vianey-Liaud *et al.*, 1994; García y Vianey-Liaud, 2001; Codrea *et al.*, 2002), incluyendo la Península Ibérica (Moratalla, 1992; Sanz *et al.*, 1995; Vianey-Liaud y López-Martínez, 1997; Izquierdo *et al.*, 1999; Moratalla y Bravo 2002; Bravo *et al.*, 2006; Vila *et al.*, 2006; Galobart Lorente, 2007). Sólo existen dos referencias fuera del Cretácico Superior: García *et al.* (2006) citan la presencia de *Megaloolithus* sp. en el Jurásico Medio de Francia, siendo éste el registro más antiguo para esta oofamilia. Por otro lado, Mikhailov (1997) asigna a *Megaloolithus* las cáscaras esferulíticas descritas por Kohring (1990) en el Cretácico Inferior de Galve (Teruel, España).

En este trabajo se describen por primera vez fragmentos de cáscara de huevo asignables a la oofamilia Megaloolithidae Zhao, 1979, en el Cretácico Inferior de la provincia de Zaragoza. Estos fragmentos proceden del yacimiento Pochancalo 1, de edad Valanginiense-Hauteriviana.

SITUACIÓN GEOGRÁFICA Y CONTEXTO GEO-LÓGICO

El yacimiento de fragmentos de cáscara de huevo de Pochancalo 1 se halla en un afloramiento situado al Sur de Villanueva de Huerva (Zaragoza), a lo largo de un barranco perpendicular al valle excavado por el río Huerva, y ligeramente al Norte del anticlinal de Aguilón (Fig. 1).

En el noreste de la Placa Ibérica se desarrolla durante el Mesozoico una extensa cuenca intracrática denominada, de forma genérica, Cuenca Ibérica. La tectónica extensiva que se inicia al final del Jurásico implica la ruptura de las extensas plataformas carbonatadas del Jurásico Superior, que se extendían por amplios dominios de la Cuenca Ibérica (Aurell *et al.*, 2003). Como consecuencia, se individualizan una serie de subcuenca en las que se depositan potentes sucesiones de rocas carbonatadas y silicicísticas de ambientes continentales a marinos someros (Salas *et al.*, 2001). Al noroeste de la cuenca se formó, a partir del Titónico inferior, la Sub-cuenca de Cameros. En la zona central y oriental, en la denominada Sub-cuenca del Maestrazgo, se originaron una serie de cubetas de sedimentación aisladas, cada una de ellas con un relleno sedimentario particular (Soria de Miguel, 1997). Estas subcuenca tuvieron unas condiciones adecuadas para la conservación de restos directos e indirectos de vertebrados. La calidad y continuidad de estos afloramientos continentales, que presentan una gran abundancia de yacimientos, los convierte en un área clave en el estudio de los vertebrados del Cretácico Inferior (Sanz *et al.*, 1987; Ruiz-Omeñaca *et al.*, 2004).

La Formación Villanueva de Huerva es el único registro continental del Valanginiense – Hauteriviano en la Rama Aragonesa de la Cordillera Ibérica, restringiéndose la sedimentación a la Cubeta de Aguilón (Soria de Miguel, 1997). Se encuentra actualmente en pequeños afloramientos junto a otros depósitos mesozoicos fosilizados por el Terciario continental del Valle del Ebro (Fig. 1). El depósito de la Formación Villanueva de Huerva se produjo un sistema fluvio-lacustre sobre el que se instaló un sistema lacustre somero (tramos B y C de Soria, 1997). El yacimiento de Pochancalo 1 se encuentra hacia el techo del Tramo B de esta autora, en un nivel de lutitas grises depositado durante un periodo de anoxia en el sistema lacustre

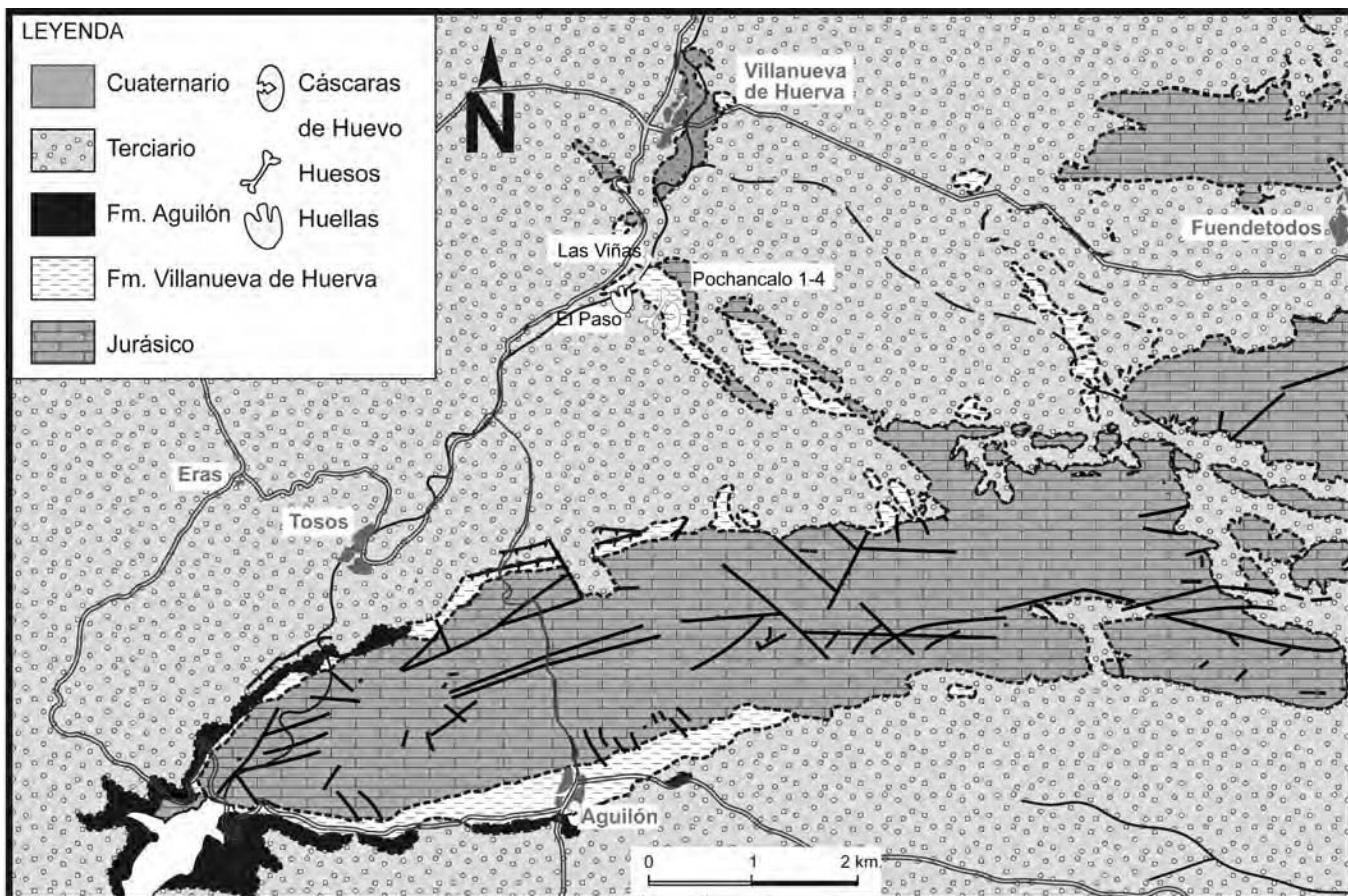


FIGURA 1. Mapa geológico de la localidad de Villanueva de Huerva. (Modificado de Soria de Miguel, 1997).

que favoreció la conservación de abundantes restos de vertebrados (Infante *et al.*, 2005) y plantas. En niveles estratigráficos más altos que Pochancalo 1, pero en la misma formación Villanueva de Huerva se han descrito icnitas aisladas de dinosaurios terópodos (Soria de Miguel, 1997, Canudo *et al.*, 2006).

El nivel fosilífero es rico en restos de microvertebrados, cáscaras de huevo y pequeños fragmentos vegetales. Entre los microvertebrados se han identificado dientes de “peces” semionotiformes e hibodontídos, restos postcraniales de anfibios, placas de quelonios, dientes aislados de cocodrilos pertenecientes a las familias Atoposauridae, Bernissartidae y Goniopholidae, pterosaurios, mamíferos y dinosaurios saurópodos y terópodos. Entre los más de 100 fragmentos de cáscaras de huevo recolectados hasta el momento hay al menos 7 ootaxones diferentes, todavía en fase de estudio (Moreno-Azanza *et al.*, 2008). Con respecto a su contenido en restos de huevos de vertebrados, Pochancalo 1 es un yacimiento formado por la acumulación de sedimentos provenientes de una o varias áreas de nidificación posiblemente alejadas del área de depósito. Es equivalente al yacimiento Tipo 4 (*mixed eggsite*) de López-Martínez, 2000. En este trabajo se describen las cáscaras correspondientes al tipo básico esferulítico.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los fragmentos de cáscara descritos en este trabajo se han obtenido por el método de lavado-tamizado de una muestra de unos 40 kg. de sedimento. En este trabajo se estudian 14 fragmentos de cáscara siglados como MPZ-2007/2216 a MPZ-2007/2218; MPZ-2007/2222 a MPZ-2007/2225; MPZ-2007/2258 y MPZ-2007/2260 a MPZ-2007/2263 y depositados en el Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza.

Los fragmentos de cáscara de huevo estudiados son calcíticos, y algunos están parcialmente recristalizados. Se han realizado observaciones de las superficies interna y externa, así como secciones radiales. Para ello, se han utilizado secciones finas (30 μ m.) observadas mediante microscopio de luz transmitida. Mediante el Microscopio Electrónico de Barrido (MEB) se realizaron observaciones de las superficies externas e internas de los fragmentos de cáscara, así como de secciones radiales tanto frescas como alteradas. Los ejemplares observados (Fig. 2 y 3) no han sufrido ningún proceso de preparación con ácido.

La nomenclatura usada en la descripción de la ornamentación interna, externa y en morfología de los poros es la propuesta por Mikhailov (1991, 1997).

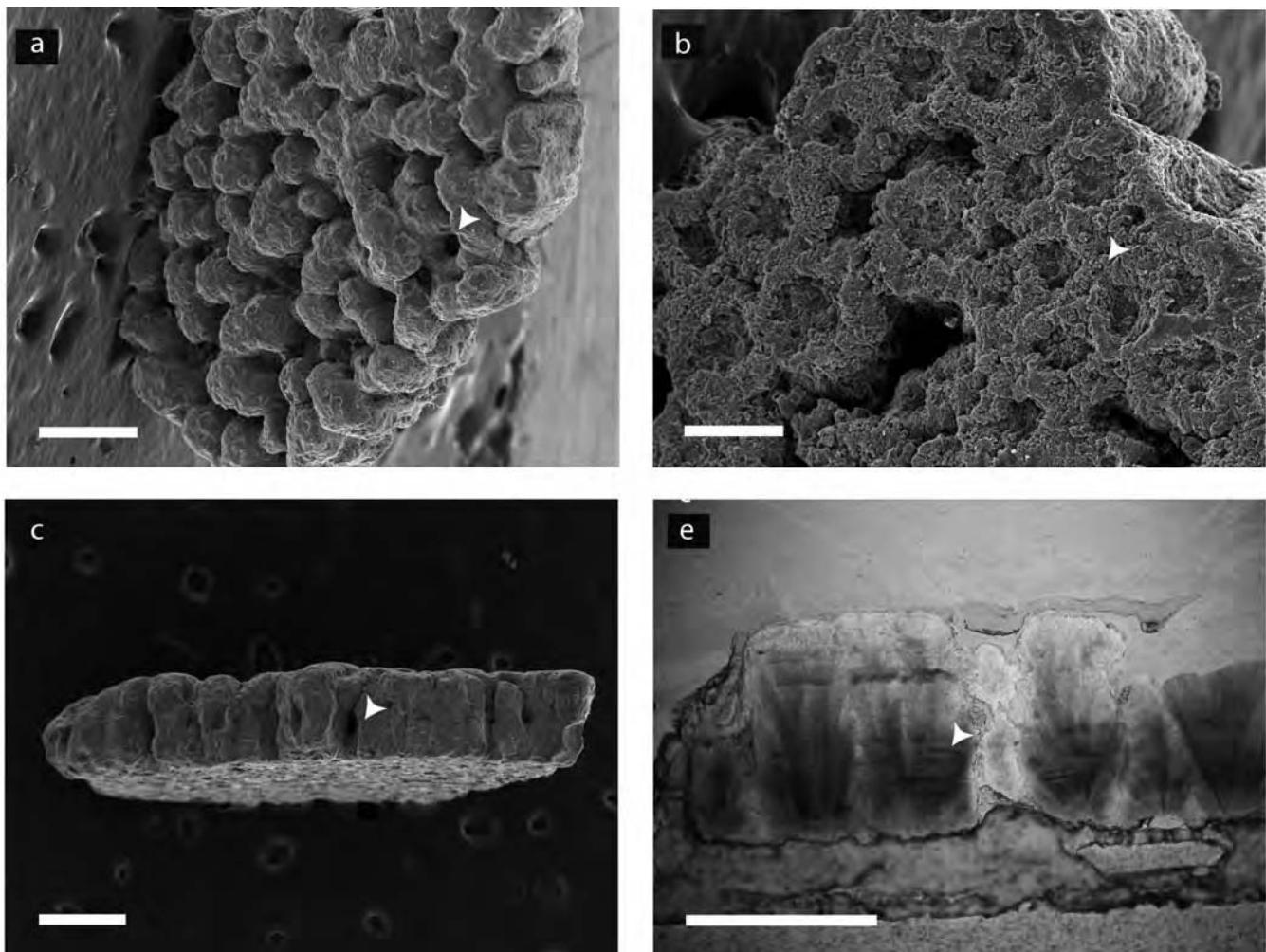


FIGURA 2. *Megaloolithus* sp. 1. Escala = 500 μ m. MPZ-2007/2217 (a y c), MPZ-2007/2218 (b), Imágenes de MEB, y MPZ-2007/2246 (d), microscopio de transmisión con nícoles paralelos. a) Superficie externa donde se observa la ornamentación compactituberculada a base de nodos circulares y ovalados, en algunos casos coalescentes. La flecha señala una apertura de poro de forma circular. b) Superficie interna fuertemente erosionada, los cráteres erosivos (flecha) han destruido los núcleos orgánicos. Se observan mamilas fusionadas en grupos de hasta cinco mamilas. c) Sección radial. Se observa la forma en abanico de las unidades de cáscara, que son más altas que anchas. Los canales de poro (flecha) son rectos, no están interconectados y varían su diámetro a lo largo de la sección de la cáscara. d) Sección radial. La cáscara presenta tipo básico esferulítico y morfotipo discretiesferulítico. Se observan líneas de crecimiento semiconcéntricas (flecha) a lo largo de todo el espesor de la cáscara.

El análisis cladístico se ha llevado a cabo a través del programa PAUP v4.0b10 Beta (Swofford, 1998), y siguiendo la matriz de caracteres propuesta por García *et al.*, (2006). De esta matriz se han tomado los 27 caracteres originalmente propuestos y 9 ootaxones, a los que se han añadido los fragmentos de cáscara descritos en este trabajo y la ooespecie *Patagoolithus salitrалensis* Simón, 2006 (tabla 1). De esta forma se han incluido en el análisis los tres oogéneros descritos para la oofamilia Megaloolithidae. Se han añadido a la matriz dos ooespecies no pertenecientes a la oofamilia Megaloolithidae ni al tipo básico dinosauroide esferulítico (*Krokolithes helleri* y *Macroolithus rugustus*) que han sido utilizados como grupo externo. Se han seleccionado estos dos ootaxones por pertenecer a dos taxones de arcosaurios distintos a saurópodos, el pro-

bable grupo productor de los huevos de la oofamilia Megaloolithidae (Chiappe *et al.*, 1998, 2001, Salgado *et al.*, 2005) y por presentar caracteres más primitivos (*Krokolithes helleri*) y más derivados (*Macroolithus rugustus*) que los ootaxones incluidos en el grupo interno.

Se ha realizado una búsqueda heurística (número máximo de árboles=100) con las siguientes opciones: se ha utilizado la parsimonia como criterio de optimización. El árbol inicial se obtuvo por adición paso a paso (*stepwise*), reteniendo un árbol en cada paso. Como algoritmo de intercambio de ramas se ha utilizado el *tree-bisection-reconnection* (TBR), con secuencia de adición aleatoria (“*addseq=random*”). No se ha utilizado la opción “*steepest descent*”. Si la longitud de las ramas es igual a cero, estas colapsan, generando politomías. La opción “*Multrees*” esta

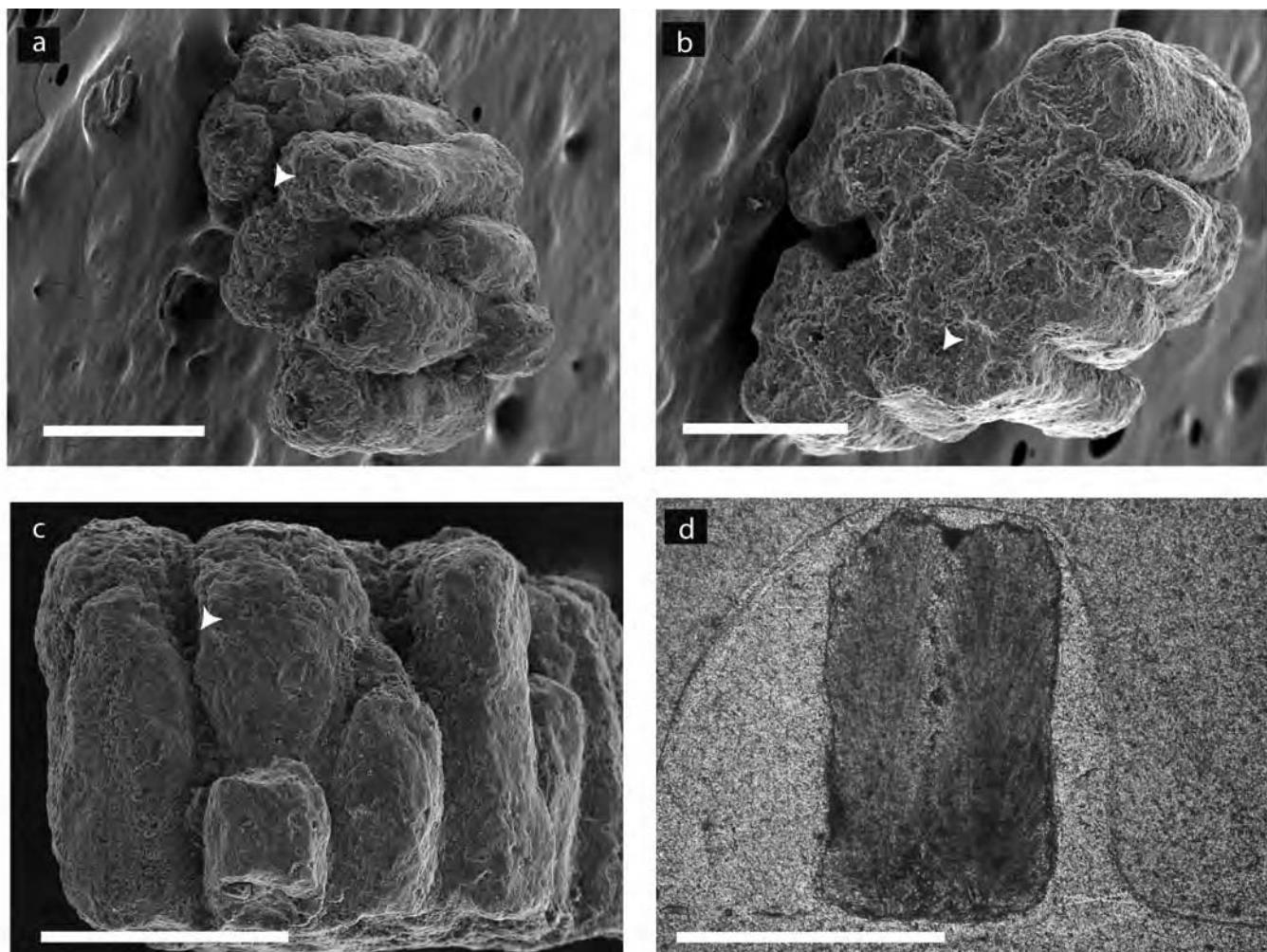


FIGURA 3. *Megaloolithus* sp. 2. Escala = 500 μ m. MPZ-2007/2216 (a-c), Imágenes de MEB, y MPZ-2007/2262 (d), microscopio de transmisión con nícoles paralelos. a) Superficie externa donde se observa la ornamentación compactituberculada a base de nodos circulares y ovalados, en algunos casos coalescentes. La flecha señala una apertura de poro de forma ovalada. b) Superficie interna fuertemente erosionada, los cráteres erosivos (flecha) han destruido los núcleos orgánicos. Se observan mamilas fusionadas en grupos de hasta cinco mamilas. c) Sección radial. Se observa la forma tubular de las unidades de cáscara, que son más altas que anchas. Los canales de poro (flecha) son rectos, no están interconectados y varían su diámetro a lo largo de la sección de la cáscara. d) Sección radial fotografiada en microscopio de transmisión con nícoles paralelos. La cáscara presenta tipo básico esferulítico y morfotipo discretosferulítico. No se observan líneas de crecimiento.

activada. No se han forzado restricciones topológicas. Los árboles obtenidos no están enraizados. Todos los caracteres tienen el mismo peso, y algunos de ellos (ver apéndice I) están ordenados, en caso de que la transición de un estado a otro exija uno o varios pasos intermedios (Slowinski, 1993). La polaridad de los caracteres ha sido definida por el criterio del grupo externo (Watrous y Wheeler, 1981).

PARATAXONOMÍA

Oofamilia *Megaloolithidae* Zhao, 1979

Oogénero *Megaloolithus* Vianey-Liaud, Mallan, Buscaïl y Montgelard, 1994

Ooespecie *Megaloolithus* sp. 1

Material: 5 fragmentos de cáscara

Descripción

Los fragmentos de cáscara son calcíticos y se encuentran parcialmente recristalizados. Presentan fuertes signos de erosión en las superficies internas, que son menos evidentes en las superficies externas. Los fragmentos suelen ser de pequeño tamaño. Las cáscaras de esta ooespecie son finas, con un espesor medio de 500 μ m, incluyendo la ornamentación (Lám. 1). La superficie externa es rugosa, con ornamentación compactituberculada formada por nodos circulares u ovalados en ocasiones coalescentes de 220 μ m de diámetro mayor. Poros circulares de 100 μ m de diámetro medio. La superficie interna está fuertemente craterada, con las bases de las mamilas fusionadas en grupos de hasta cinco mamilas, con una densidad de 20 mamilas

TABLA 1. Matriz de caracteres. Estados de los caracteres 0, 1, 2, 3, ordenados; ?, desconocido o incompleto; -, ausente. Caracteres tomados de García *et al.*, 2006 para todos los ootaxones, excepto *Patagoolithus salitralensis* (Simón, 2006) y *Megaloolithus* sp.1 y *Megaloolithus* sp.2 (este trabajo).

<i>Krokolithes helleri</i>	100-000——0000100000011?12
<i>Macrooolithus rugustus</i>	11001120200031110000012002
<i>Cairanoolithus dughii</i>	110-10100?02210100100?00001
<i>Megaloolithus aureliensis</i>	110-10200101200100110100000
<i>Megaloolithus mamillare</i>	110-10200101200100110100000
<i>Megaloolithus siruguei</i>	110-20200101200100110100000
<i>Megaloolithus cylindricus</i>	110-10200101200110110100000
<i>Megaloolithus jabalpurensis</i>	110-202001012001001?0?00000
<i>Megaloolithus</i> sp. de Francia	110-0?2?00?12001001101??10
<i>Megaloolithus</i> sp. 1	110-0?2?01?2200100110??????
<i>Megaloolithus</i> sp. 2	110-0?2?00?2200100110?????00
<i>Patagoolithus salitralensis</i>	110-102010022101100000?????0

por mm². En sección radial se observan canales rectos, sin puentes de conexión entre canales adyacentes y sistema de canales del tipo tubocanaliculado. La cáscara presenta ultraestructura calcítica radial y morfotipo estructural discretiesferulítico, con unidades de cáscara discretas o parcialmente fusionadas. Las unidades de cáscara tienen forma de abanico y son más altas que anchas y presentan una relación altura/anchura de 2/1. Las líneas de crecimiento son tenues, y se aprecian mejor en la zona mamilar de las unidades cristalinas. Presentan extinción ondulante. Las zonas superiores de la unidad cristalinas, que forman los nodos, se encuentran parcialmente recristalizadas. No se conserva el núcleo orgánico, posiblemente debido a la fuerte erosión de las bases de las mamilas.

Ooespecie *Megaloolithus* sp. 2

Material: 9 fragmentos de cáscara.

Descripción

Los fragmentos de cáscara son calcíticos y se encuentran parcialmente recristalizados. Presentan un estado de conservación similar al de las cáscaras de *Megaloolithus* sp. 1, aunque los fragmentos suelen ser de mayor tamaño que en el tipo anterior. Las cáscaras de esta ooespecie son finas, con un espesor medio de 700 µm, incluyendo ornamentación (Lám. 2). La superficie externa es rugosa, con ornamentación compactituberculada a base de nodos subcirculares de 315 µm de diámetro mayor. Las aberturas de los poros son circulares (90 µm de diámetro), y la superficie interna está fuertemente craterada, con las bases de las mamilas fusionadas en grupos de hasta cinco mamilas, con una densidad de 10 mamilas por mm². En sección radial se observan los canales de los poros, que son rectos, sin puentes que conecten canales adyacentes. El sistema de canales es del tipo tubocanaliculado. La cáscara presenta ultraes-

tructura calcítica radial y morfotipo estructural discretiesferulítico. Las unidades de cáscara tienen forma cilíndrica, son más altas que anchas, y presentan una relación altura/anchura de 2/1,5. Las líneas de crecimiento están bien conservadas, siendo paralelas a la superficie de los nodos y ligeramente convexas. No se observa el núcleo orgánico, posiblemente debido a la fuerte reabsorción erosión de las bases de las mamilas, como sucede en *Megaloolithus* sp. 1.

DISCUSIÓN

El análisis cladístico de los 27 caracteres para un total de 12 ootaxones ha producido un total de 13.764 reorganizaciones a partir de las cuales se han obtenido 19 árboles con una longitud de 35 pasos. En la fig. 4 se presenta el consenso estricto de los 19 árboles más parsimoniosos, que presentan un Índice de Consistencia (Consistency Index, CI) de 0,7143 y un Índice de Retención (Retention Index, RI) de 0,6429. Se realizaron búsquedas heurísticas por medio de adiciones progresivas e introducción aleatoria de los taxones. Los caracteres recibieron los mismos pesos. La matriz de caracteres se muestra en la tabla 1 y la descripción de los caracteres en el Apéndice I.

La topología del árbol obtenido es consistente con la propuesta por García *et al.*, 2006. El análisis filogenético muestra que *Patagoolithus*, *Cairanoolithus* y *Megaloolithus* forman un grupo monofilético consistente con la definición de la oofamilia *Megaloolithidae*. *Megaloolithus* aparece como un grupo monofilético que incluye los ocho ootaxones previamente asignados a este género que se han incluido en el análisis. Los ootaxones pertenecientes al Cretácico Superior forman un grupo monofilético que excluye los ootaxones descritos en el Jurásico Medio de Francia (García *et al.*, 2006) y los ootaxones descritos en este trabajo.

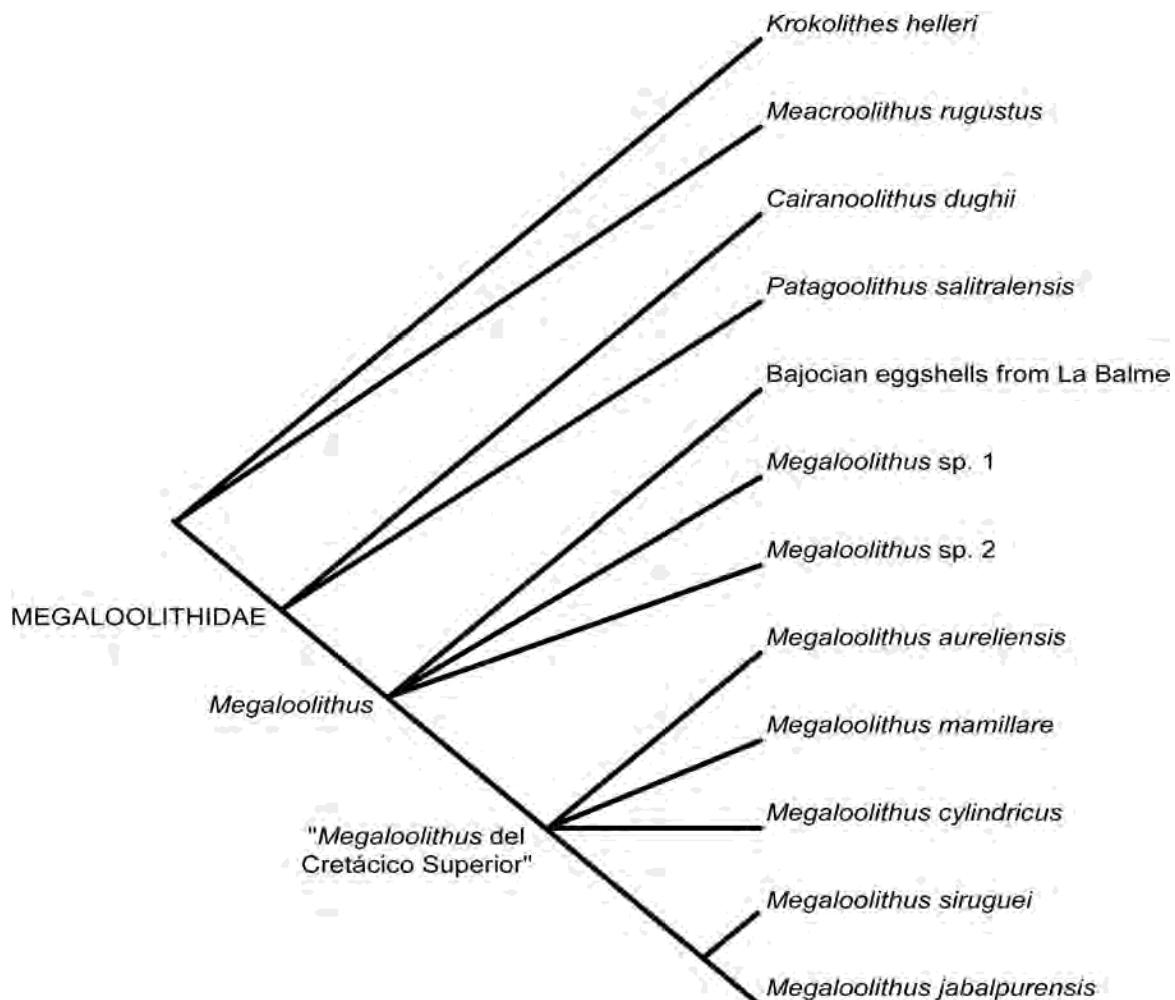


FIGURA 4. Consenso estricto de los 19 árboles más parsimoniosos basado en el análisis de 27 caracteres de la cáscara de huevo (García *et al.*, 2006). La longitud de cada árbol es de 35 pasos y presentan un índice de consistencia (CI) de 0,7143 y un índice de retención (RI) de 0,6429. Las reconstrucciones filogenéticas se llevaron a cabo con el software PAUP 4.0 (Swofford, 1998) Búsquedas heurísticas realizadas por medio de adiciones progresivas e introducción aleatoria de los taxones. Los caracteres recibieron los mismos pesos. Matriz de caracteres en la tabla 1 y descripción de los caracteres en Apéndice I.

Los fragmentos de cáscara estudiados en este trabajo presentan un conjunto de caracteres consistente con su adscripción al morfotipo discretiesferulítico al presentar unidades de cáscara con forma de abanico discretas o parcialmente fusionadas y canales de poro rectos. El conjunto de caracteres presentes sitúa estos ootaxones dentro de la familia *Megaloolithidae* por presentar además ornamentación compactituberculada. Además pertenecen al oogénero *Megaloolithus* por presentar un sistema de poros tubocanalulado (Vianey-Liaud *et al.*, 1994), sin embargo asignarlas a alguno de los taxones descritos resulta más complicado. Dentro de este oogénero se han definido 22 ootaxones de las cuales *Megaloolithus* sp. 1 y sp. 2 difieren de todas en presentar un espesor menor de la cáscara y presentar menor tamaño de los nodos. La cáscaras descritas en el Jurásico de Francia (García *et al.*, 2006) presentan un espesor menor. *Megaloolithus* sp. 2 difiere de

Megaloolithus sp. 1 en el espesor de cáscara menor, en presentar un menor tamaño de los nodos y una relación anchura / altura menor. La presencia de nodos coalescentes en *Megaloolithus* sp. 1 es esporádica y puede deberse a un deficiente estado de conservación. La escasez de material disponible no permite descartar por completo que las diferencias entre *Megaloolithus* sp. 1 y sp. 2 se deban a una variación intraespecífica, pudiendo representar incluso diferentes áreas de un mismo huevo.

Los representantes conocidos de *Megaloolithidae* presentan una significativa diferencia en el grosor de las cáscaras según la edad en que se han encontrado. Así las más gruesas son típicas de los ootaxones del Cretácico Superior y las más finas son las del Jurásico Medio, lo que indica que en esta oofamilia se produce un engrosamiento de la concha a lo largo del Cretácico. Esta hipótesis es consistente con el grosor de las cáscaras de *Megaloolithus* de Po-

chancalo 1, de posición cronoestratigráfica intermedia (Cretácico Inferior) entre las cáscaras del Jurásico Medio y las del Cretácico Superior.

CONCLUSIONES

Se han descrito por primera vez cáscaras de morfotipo discretosferulítico en el Valanginiense-Hauteriviano a nivel mundial.

La evidencia actual permite diferenciar *Megaloolithus* sp. 1 y *Megaloolithus* sp. 2 como dos nuevos ootaxones diferentes, sin embargo no se puede descartar que ambos tipos representen una variaciones en el seno de una única ooespecie. El material recuperado hasta el momento es demasiado escaso para acometer una descripción formal.

La oofamilia Megaloolithidae es un grupo monofilético de distribución pangeática que incluye tres oogéneros *Patagoolithus*, *Cairanoolithus* y *Megaloolithus*, que constituyen a su vez tres grupos naturales. Dentro del oogénero *Megaloolithus*, las ooespecies descritas en el Cretácico Superior de Francia forman un grupo monofilético que excluye los ootaxones descritos en el Jurásico de Francia y el Cretácico Inferior de la Península Ibérica.

Se observa un engrosamiento de la cáscara dentro de la oofamilia Megaloolithidae a lo largo del Mesozoico. El espesor de los nuevos ootaxones presentados en este trabajo es coherente con esta hipótesis.

AGRADECIMIENTOS

Los autores quieren agradecer a Ana Bravo y al revisor anónimo sus comentarios, correcciones y sugerencias, que han contribuido a mejorar de forma considerable el presente manuscrito. Este trabajo se enmarca en el proyecto CGL2007/62469/BTE del Ministerio de Educación y Ciencia de España, por los fondos Feder y Gobierno de Aragón (Financiación de Grupos Consolidados 2008). La Dirección General de Patrimonio Cultural del Gobierno de Aragón ha financiado los trabajos de prospección. Las fotografías de MEB las ha realizado Cristina Gállego del Servicio Microscopía Electrónica de la Universidad de Zaragoza.

REFERENCIAS

- Amo Sanjuán, O., Canudo, J. I. y Cuenca-Bescós, G. (2000): First record of elongatoolithid eggshells from the Lower Barremian (Lower Cretaceous) of Europe (Cuesta Corrales 2, Galve Basin, Teruel, Spain). En: *First International symposium on Dinosaur eggs and babies. Extendend abstracts. Isona i Conca Dellà, 23-26 September 1999.* (A. M. Bravo y T. Reyes, Eds.). 7-14.
- Aurell, M., Robles, S., Rosales, I., Quesada, S., Meléndez, A., Bádenas, B. y García-Ramos, J. C. (2003): Transgressive-regressive cycles and Jurassic palaeogeography of northeast Iberia. *Sedimentary Geology*, 162: 239-261.
- Bravo, A. M., Huerta, P., Izquierdo Montero, L. A., Montero Huerta, D., Pérez Martínez, G., Torcida Fernández-Baldor, F. y Urién Montero, V. (2006): Un nuevo yacimiento de cáscaras de huevo de dinosaurio de la provincia de Burgos, España (Maastrichtiense, Fm Santibañez del Val). En: *Actas de las III Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno.* (Colectivo Arqueológico y Paleontológico de Salas, Ed.) Salas de los Infantes, 223-234.
- 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.
- Canudo, J. I., Barco, J. L., Cuenca-Bescós, G. y Ruiz-Omeñaca, J. I. (2005): Presence of two different theropod footprints in the Valanginian-Hauterivian (Lower Cretaceous) of Villanueva de Huerva (Zaragoza, Aragón, Spain). En: *Abstract Book-International Symposium on dinosaurs and other vertebrates Palaeoichnology* (October 4-8th 2005) Fumanya, Barcelona, 42-43.
- Carpenter, K., Hirsch, K. F. y Horner, J. R. (1994): Introduction. En: *Dinosaur eggs and babies.* (K. Carpenter, K. F. Hirsch y J. R. Horner, Eds.). Cambridge University Press, 1-11.
- Chiappe, L. M., Salgado, L. y Coria, R. A. (2001): Embryonic skulls of titanosaur sauropod dinosaurs. *Science* 293: 2444-2446.
- Chiappe, L., Coria, R., Dingus, F., Jackson, F., Chinsamy, A. y Fox, M. (1998): Sauropod dinosaur embryos from the Late Cretaceous of Patagonia. *Nature*, 396: 258-261.
- Codrea, V., Smith, T., Dica, P., Folie, A., García, G., Godefroit, P. y Van Itterbeeck, J. (2002): Dinosaur egg nests, mammals and other vertebrates from a new Maastrichtian site of the Hateg Basin (Romania). *Comptes Rendus Palevol*, 1: 173-180.
- Galobart Lorente, A. (2007): Importancia del registro español de huevos de dinosaurio. En: *Los dinosaurios en el siglo XXI.* (J. L. Sanz Ed.). Editorial Tusquets. Barcelona, 89-117.
- García, G. y Vianey-Liaud, M. (2001): Nouvelles données sur les coquilles d'oeufs de dinosaures Megaloolithidae du Sud de la France: systématique et variabilité intraspécifique. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 332: 185-191.
- García, G., Marivaux, L., Pélissé, T. y Vianey-Liaud, M. (2006): Earliest laurasiatic sauropod eggshells. *Acta Palaeontologica Polonica*, 51 (1): 99-104.
- Gottfried, M. D., O'Connor, P. M., Jackson, F. D., Roberts, E. M. y Chami, R. (2004): Dinosaur eggshell from the Red Sandstone group of Tanzania. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24 (2): 494-497.

- Grellet-Tinner, G., Chiappe, L. M. 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.
- Grigorescu, D., Weishampel, D., Norman, D., Seclamen, M., Rusu, M., Baltres, A. y Teodorescu, V. (1994): Late Maastrichtian dinosaur eggs from the Hateg Basin (Romania). En: *Dinosaur eggs and babies*, (K. Carpenter, K. F. Hirsch y J. R. Horner, Eds.). Cambridge University Press, 75-88.
- Infante, P., Canudo, J. I., Aurell, M., Ruiz-Omeñaca, J. I., Sender, L. M. y Zamora, S. A. (2005): Primeros datos sobre los dinosaurios de Zaragoza (Theropoda, Valanginiense-Hauteriviense, Cretácico Inferior). *XXI Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología. Gestión e Investigación de la Paleontología en el Siglo XXI*. Sevilla 4-8 de octubre de 2005. Libro de Resúmenes. (E. Bernáldez, E. Mayoral y A. Guerreiro dos Santos, Eds.), 119-120.
- Izquierdo, L. A., Montero, D., Pérez, G. y Urién, V. (1999): Macroestructura de los huevos de dinosaurios de La Rosaca (Burgos, España). *I Jornadas Internacionales sobre Paleontología de dinosaurios y su entorno*. Dossier y resúmenes. Salas de los Infantes, Burgos, 27.
- Kohring, R. (1990): Fossile Reptil-Eirschalen (Chelonia, Crocodilia, Dinosauria) aus dem unterem Barremium von Galve (provinz Teruel, SE Spanien). *Paläontologische Zeitschrift*, 64 (3/4): 392-344.
- Khosla, A. y Sahni, A. (1995): Parataxonomic classification of Late Cretaceous dinosaur eggshells from India. *Journal of the Palaeontological Society of India*, 40: 87-102.
- López-Martínez, N. (2000): Eggshell sites from the Cretaceous-Tertiary transition in south-Central Pyrenees (Spain). First International symposium on Dinosaur eggs and babies. Extendend abstracts. Isona i Conca Dellà, 23-26 September 1999. (A. M. y T. Reyes, Eds.), 95-115.
- Mikhailov, K. E. (1991): Classification of fossil eggshells of amniotic vertebrates. *Acta Palaeontologica Polonica*, 36: 193-238.
- Mikhailov, K. E. (1997): Fossil and Recent eggshell in amniotic vertebrates; fine structure, comparative morphology and classification. *Special Papers in Palaeontology*, 56, 80 pp.
- Moratalla, J. J. (1992): Dinosaurian and crocodilian eggshells. En: Pol, C., Buscalioni, A., Carballeira, J., Francés, V., López Martínez, N., Marandat, B., Moratalla, J. J., Sanz, J. L., Sigé, B. y Villatte, J. 1992. Reptiles and mammals from the Late Cretaceous new locality Quintanilla del Coco (Burgos Province, Spain). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, 184 (3): 279-314.
- Moratalla, J. J. y Bravo, A. M. (2002): Restos de huevos de dinosaurios en el Cretácico español: una breve síntesis. In: *Congreso Internacional sobre Dinosaurios y otros Reptiles Mesozoicos de España*, Logroño 27-29 de noviembre de 2002. Resúmenes de las comunicaciones y ponencias (F. Pérez-Lorente, Coord.), 35.
- Moreno-Azanza, M., Gasca, J. M. y Canudo, J.I. (2008): Fragmentos de cáscara de huevo del tipo básico Testudoide del Cretácico Inferior de Zaragoza (Formación Villanueva de Huerva, Hauteriviense-Valanginiense). En: (Esteve, J. y Meléndez, G., Eds.). *Paleontologica Nova. Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza*, 8: 233-234.
- Ruiz-Omeñaca, J. I., Canudo, J. I., Aurell, M., Badenas, B., Cuenca-Bescós, G. e Ipas, J. (2004): Estado de las investigaciones sobre los vertebrados del Jurásico superior y el Cretácico inferior de Galve (Teruel). *Estudios geológicos*, 60: 179-202.
- Salas, R., Guimerà, J., Mas, R., Martín-Closas, C., Meléndez, A. y Alonso, A. (2001): Evolution of the Mesozoic Central Iberian Rift System and its Cainozoic inversion (Iberian chain). En: (P.A. Ziegler, W. Cavazza, A.H.F. Robertson, and S. Crasquin-Soleau, Eds.), *Peri-Tethys Memoir 6: Peri-Tethyan Rift/Wrench Basin and Passive Margins. Mémoires du Muséum National d'Histoire naturelle*, 186: 145-185.
- Salgado, L., Coria, R. A. y Chiappe, L. M. (2005): Osteology of the sauropod embryos from the Upper Cretaceous of Patagonia. *Acta Palaeontologica Polonica*, 50 (1): 79-92.
- Sanz, J. L., Buscalioni, A. D., Casanovas, M. L. y Santafé, J. V. (1987): Dinosaurios del Cretácico Inferior de Galve (Teruel, España). *Estudios geológicos*, vol. extr. Galve - Tremp: 45-64.
- Sanz, J. L., Moratalla, J. J., Díaz-Molina, M., López-Martínez, N., Kälin, O. y Vianey-Liaud, M. (1995): Dinosaur nests at the sea shore. *Nature*, 376: 731-732.
- 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.
- Slowinski, J.B. (1993): “Unordered” versus “ordered” characters. *Systematic Biology*, 42: 155-165.
- Soria de Miguel, A. R. (1997): *La sedimentación en las cuencas marginales del Surco Ibérico durante el Cretácico Inferior y su contorno estructural*. Servicio de Publicaciones de la Universidad de Zaragoza, 363 pp.
- Swofford, D. L. (1998): *PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods)*. Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Vianey-Liaud, M. y López-Martínez, N. (1997): Late Cretaceous dinosaur eggshells from the Tremp basin, southern Pyrenees, Lleida, Spain. *Journal of Paleontology*, 71 (6): 1157-1171.
- Vianey-Liaud, M., Mallan, P., Buscail, O. y Montgelard, C. (1994): Review of French dinosaur eggshells: morphology, structure, mineral, and organic composition. En: *Dinosaur eggs and babies* (K. Carpenter, K. F.

- Hirsch y J. R. Horner, Eds.). Cambridge University Press, 151-183.
- Vila, B., Gaete, R., Galobart, A., Oms, O., Peralba, J. y Escuer, J. (2006): Nuevos hallazgos de dinosaurios y otros tetrápodos continentales en los Pirineos sur-centrales y orientales: resultados preliminares. En: *Actas de las III Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno*. (Ed. Colectivo Arqueológico y Paleontológico de Salas). Salas de los Infantes, 365-378.
- Watrous, L.E. y Wheeler, Q.D. (1981): The outgroup comparison method of character analysis. *Systematic Zoology*, 30: 1-11.
- Zhao, Z. (1979): Progress in the research of dinosaur eggs. Mesozoic and Cenozoic Red Beds of South China. *Science Press*, 387-394.

APÉNDICE 1 - DESCRIPCIÓN DE LOS CARÁCTERES.

Todos los caracteres tienen el mismo peso. Se indica para cada carácter si los estados son ordenados o desordenados.

1. Composición de la cáscaras (desordenado): 0, aragonito; 1, calcita.
2. Núcleo orgánico (Ordenado): 0, ausente; 1, presente.
3. Capa externa (ordenado): 0, ausente; 1, presente.
4. Relación entre la capa continua o prismática y la capa mamilar (ordenado): 0, menor que 4:1; 1, mayor que 4:1.
5. Espesor de la cáscara (ordenado): 0, $X < 1$ mm; 1, $1 < X < 2$ mm; 2, $X > 2$ mm.
6. Variación del espesor en un mismo huevo (desordenado): 0, homogéneo; 1, variable.
7. Ornamentación de la superficie externa (ordenado): 0, lisa; 1, irregular; 2, bien ornamentada.
8. Variación de la ornamentación en un mismo huevo (desordenado): 0, homogéneo; 1, variable.
9. Tipo de ornamentación (desordenado): 0, nodos; 1, crestas; 2, crestas y nodos (ornamentaciones líneari-tuberculada y sagenotuberculada)

10. Tamaño de los nodos (desordenado): 0, $X > 0,3$ mm; $X < 0,3$ mm.
11. Orientación de la ornamentación (desordenado): 0, ausente; 1, presente.
12. Mamilas (superficie interna) (ordenado): 0, separadas; 1, algunas veces agrupadas; 2, agrupadas.
13. Forma de las unidades cristalinas (desordenado): 0, en cuñas; 1, Testudoide; 2, Esferulítico; 3, Ornitóide.
14. Fusión de las unidades cristalinas (ordenado): 0, ausente; 1, presente.
15. Número de capas (ordenado): 0, una; 1, dos.
16. Líneas de acreción (ordenado): 0, ausentes; 1, presentes.
17. Aperturas de los poros ovaladas/redondeadas (desordenado): 0, ausentes; 1, presentes.
18. Aperturas de los poros irregulares/redondeadas (desordenado): 0, ausente; 1, ausente.
19. Disposición de las aperturas de los poros (desordenado): 0, aislados; 1, organizados (en grupos o cadenas)
20. Diámetro de los canales de los poros (desordenado): 0, regular; 1, irregular.
21. Canales de poro (ordenado): 0, rectos; 1, oblicuos.
22. Ramificación de los canales de poro (ordenado): 0, ausente; 1, presente.
23. Sección en la parte ecuatorial de 1 huevo (desordenado): 0, circular o subcircular; 1, ovalada.
24. Elongación del huevo (desordenado): 0, longitud igual al diámetro en sección ecuatorial; 1, longitud mayor que el diámetro en la sección ecuatorial; 2, longitud más de dos veces mayor que el diámetro en la sección ecuatorial.
25. Extremos del huevo (desordenado): 0, iguales; 1 uno de los extremos acuminado.
26. Presencia de líneas de crecimiento (ordenado): 0, a lo largo de todo el espesor de cáscara; 1, en parte del espesor de la cáscara.
27. Forma de las líneas de crecimiento (ordenado): 0, semiconcéntricas; 1, sinuosas; 2, horizontales.