

Auca Mahuevo, un extraordinario sitio de nidificación de dinosaurios saurópodos del Cretácico Tardío, Neuquén, Argentina

Luis M. CHIAPPE¹ y Rodolfo A. CORIA²

Abstract. AUCA MAHUEVO, AN EXTRAORDINARY LATE CRETACEOUS SAUROPOD DINOSAUR NESTING SITE, NEUQUÉN, ARGENTINA. Since its discovery in 1997, the Auca Mahuevo nesting site (Anacleto Formation, Campanian, Neuquén Province, Argentina) has produced a large amount of sauropod eggs, many of them containing the delicate remains of embryos. Scientific investigations made at this site have produced a great deal of information about the development of the embryos, the morphology and shell microstructure of the eggs, and the reproductive behavior of sauropod dinosaurs. Cranial features present in the embryos have allowed their identification as those of titanosaurid sauropods. Differences in the texture of the sediments that contain some of the egg-clutches have clarified features related to their nest architecture. Maps showing the spatial distribution of eggs and clutches, the stratigraphic distribution of the egg-layers, and the sedimentological context in which they are contained, have provided the basis for several inferences about the nesting behavior and site fidelity of these dinosaurs. The taxonomic control of the eggs from Auca Mahuevo, together with the extensive sampling carried on, has illuminated important aspects of the life history of sauropod dinosaurs. This contribution provides a summary of the results obtained during several years of research and a discussion of the significance of these results for understanding the reproductive biology of these colossal animals.

Resumen. Desde su descubrimiento en 1997, el sitio de nidificación de Auca Mahuevo (Formación Anacleto, Campaniano, Neuquén, Argentina) ha brindado una gran cantidad de huevos de dinosaurios saurópodos, muchos de ellos conteniendo en su interior delicados restos de embriones. Investigaciones taxonómicas, ontogenéticas y tafonómicas han permitido obtener abundante información acerca del desarrollo embrionario, la estructura y morfología de los huevos, así como del comportamiento reproductivo de los dinosaurios saurópodos. Caracteres craneanos presentes en los embriones han permitido asignarlos a saurópodos Titanosauridae. Diferencias en la textura de los sedimentos que contienen algunas de las puestas han permitido interpretar caracteres relacionados con la arquitectura de los nidos. Mapas de la distribución espacial de los huevos y puestas analizados en su contexto estratigráfico y paleoambiental permiten inferir aspectos del comportamiento de nidificación de estos dinosaurios como hábitos gregarios y de fidelidad al sitio. El control taxonómico de los huevos de Auca Mahuevo y su intenso muestreo esclarecen aspectos importantes del ciclo de vida de algunos dinosaurios saurópodos. Este trabajo provee un sumario de lo realizado durante el desarrollo de este programa científico y se desarrolla una discusión del significado de los resultados obtenidos en lo que hace a la reconstrucción de la biología reproductiva de estos gigantescos animales.

Key words. Dinosaurs. Sauropods. Eggs. Nests. Late Cretaceous. Patagonia.

Palabras clave. Dinosaurios. Saurópodos. Huevos. Nidos. Cretácico Tardío. Patagonia.

Auca Mahuevo: marco geológico y paleoambiental

Auca Mahuevo se ubica a unos 120 km al noroeste de la ciudad de Neuquén, al norte de la Patagonia, Argentina (figura 1). Este yacimiento está contenido en una secuencia estratigráfica de 85 metros de espesor de la Formación Anacleto (Ramos, 1981; Lega-

retta y Gulisano 1989; Leanza, 1999; Dingus *et al.*, 2000). Sobre la base de estudios paleomagnéticos, las areniscas y pelitas de esta secuencia han sido recientemente datadas como Campaniano Temprano-Medio (~ 83,5-79,5 millones de años) (Dingus *et al.*, 2000).

En Auca Mahuevo, las exposiciones incluyen al menos cuatro niveles diferentes de huevos (figura 2), todos ellos contenidos en depósitos clásticos de llanura de inundación (Chiappe *et al.*, 2000). Dos de estos niveles (3 y 4) tienen continuidad lateral por varios kilómetros. En su mayoría, las puestas de huevos están contenidas en pelitas rojizas que representan ambientes distales de llanura aluvial. No obstante, en unos pocos casos, éstas están contenidas en

¹Department of Vertebrate Paleontology, Natural History Museum of Los Angeles County, 900 Exposition Boulevard, Los Angeles, CA 90007, USA Fax: 213-746-7431. chiappe@nhm.org

²CONICET, Subsecretaría de Cultura de Neuquén, Av. Córdoba 55, Plaza Huincul, 8318 Neuquén, Argentina. coriarod@copelnet.com.ar

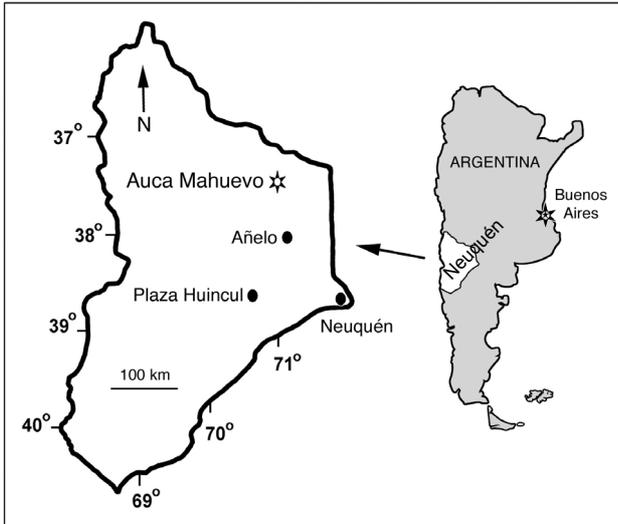


Figura 1. Mapa de la provincia del Neuquén, Argentina, indicando la ubicación de Auca Mahuevo / Map of Neuquén Province, Argentina, showing the location of Auca Mahuevo.

areniscas interpretadas como depósitos de canales abandonados o de *crevasse splay*.

Las puestas del nivel 3 están contenidas en vertisuelos fósiles (Chiappe y Dingus, 2001), reconocibles por la abundancia y orientación de *slickensides*, estructuras estriadas producidas por el movimiento de la arcilla dentro del suelo. Este tipo de suelo se encuentra asociado con climas que experimentan ciclos áridos y húmedos bajo condiciones ambientales semiáridas a subhúmedas. Condiciones climáticas semejantes a estas han sido inferidas para los depósitos del Jurásico Tardío - Cretácico Tardío del norte de la Patagonia (Andreis, 2001).

Huevos, puestas y nidos

Los huevos hasta ahora encontrados de Auca Mahuevo tienen aproximadamente el mismo tamaño y forma subsférica (~13-15 cm de diámetro), la misma microestructura de tipo *Megaloolithidae* (un agrupamiento de la parataxonomía tradicional de huevos de dinosaurios; Carpenter *et al.*, 1994; Mikhailov *et al.*, 1996) y una superficie con la misma ornamentación de tubérculos redondeados. Las puestas *in situ* varían de 15 a casi 40 huevos (figura 3), los que se encuentran apilados sin ningún ordenamiento espacial. Durante las expediciones de 1999 y 2000, más de trescientos huevos fueron expuestos en una cantera de aproximadamente 35 m² de superficie (Chiappe *et al.*, 2000). Los mapas de las puestas que se encuentran expuestas en superficies de erosión del nivel 3, muestran concentraciones promedio entre 4,3 a 6,4 puestas por cada 100 m². Concentraciones semejantes fueron mapeadas en el nivel 4.

Seis puestas del nivel 4 han provisto información sobre la arquitectura del nido. Los huevos contenidos en estas puestas son similares en tamaño, forma y microestructura a otros huevos conteniendo restos embrionarios de saurópodos titanosáuridos (Chiappe *et al.*, 2001). Estas seis puestas están contenidas en depresiones irregulares desarrolladas en un substrato psamítico, cuyo perímetro está delimitado por un reborde elevado con igual litología. Tanto los espacios entre los huevos de la puesta, como la depresión, están completamente rellenos por sedimentos pelíticos. Estas depresiones han sido interpretadas como nidos (Garrido *et al.*, 2001) dado el truncamiento de la estratigrafía primaria del substrato arenoso y las diferencias de textura entre el substrato y el relleno de la depresión. El reborde periférico ha sido interpretado

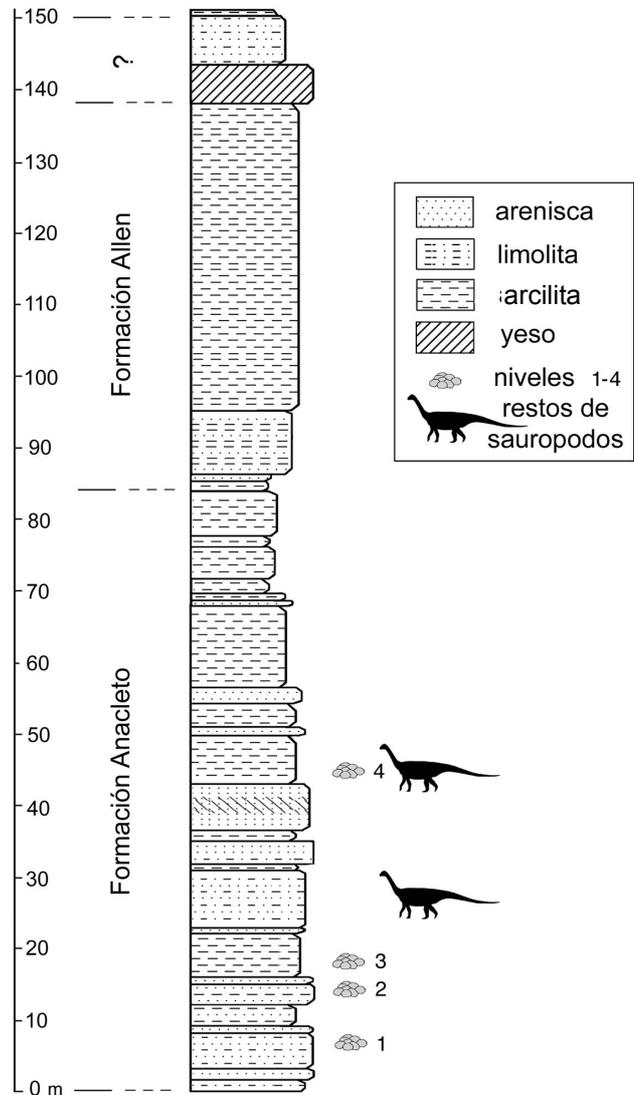


Figura 2. Perfil estratigráfico de Auca Mahuevo indicando la posición de los cuatro niveles de huevos de titanosáuridos / Stratigraphic section of Auca Mahuevo indicating the four titanosaur egg-bearing layers.

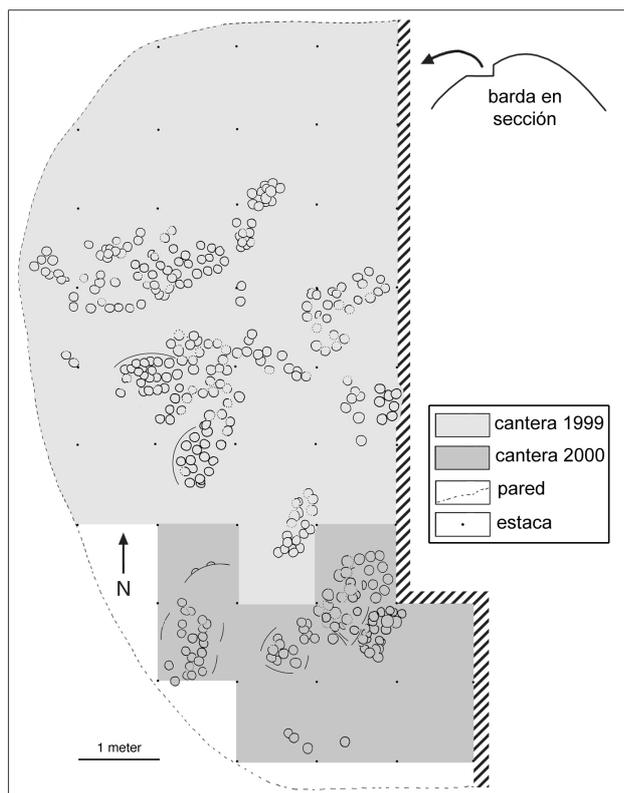


Figura 3. Mapa en vista de planta de los huevos expuestos durante dos excavaciones (1999 y 2000) en una cantera del nivel 3 de Auca Mahuevo. La superficie total excavada es de unos 35 m² / Plan view of eggs exposed during two field seasons (1999 and 2000) at a quarry of Auca Mahuevo's egg-layer 3. The total excavated surface is approximately 35 m².

como el resultado del acumulamiento de substrato alrededor de la depresión producto del proceso de excavación del nido, y el relleno pelítico de la depresión como el depósito resultante de la inundación del área de nidificación (véase Dingus *et al.*, 2000). El hecho de que en todos los casos en los que estas estructuras se han reconocido los huevos están rodeados por pelitas en vez de areniscas, sugiere que los saurópodos que construyeron estos nidos no enterraban sus huevos dentro del substrato arenoso.

Anatomía embrionaria, sistemática y desarrollo ontogenético

Hasta el momento, todos los embriones coleccionados en Auca Mahuevo provienen del nivel 3. Pequeñas porciones del tegumento se encuentran preservadas como impresiones negativas en matrices calcíticas o como réplicas positivas compuestas también de material calcáreo. Estas porciones de piel preservan diversos ordenamientos de tubérculos no superpuestos que incluyen arreglos en forma de flor, rosetas, e hileras de tubérculos grandes atrave-

sando áreas de tubérculos mucho más pequeños (Chiappe *et al.*, 1998). Debido a que estas porciones de piel no se encuentran cubriendo áreas articuladas del esqueleto, es imposible determinar con precisión la ubicación de estas estructuras en el cuerpo de los embriones.

De los restos osteológicos, el material craneano se encuentra en general mejor osificado y preservado que el material postcraneano (figura 4). La información osteológica disponible nos permite identificar a estos embriones como saurópodos titanosáuridos (Chiappe *et al.*, 2001). Por ejemplo, la presencia de un proceso jugal del postorbital mucho más largo que la extensión rostrocaudal de la porción dorsal de este hueso es una sinapomorfía de Sauropoda (Gauthier, 1986). A su vez, el escalonamiento del margen anterior del rostro, la ausencia de una fosa antorbital rodeando la fenestra antorbital, la expansión rostral del cuadrado-yugal y la ausencia de un contacto entre este hueso y el escamoso son sinapomorfías que sustentan la asignación de los embriones a los Eusauropoda, el clado que incluye a todos los saurópodos más cercanamente emparentados a *Saltasaurus* que a *Vulcanodon* (Wilson y Sereno, 1998). Dentro de Eusauropoda, la presencia de coronas dentales carentes de denticulos y la forma de lápiz de los pequeños dientes son sinapomorfías que permiten reconocer a los embriones como miembros de Neosauropoda (figura 5), el grupo que incluye el ancestro común de *Diplodocus* y *Saltasaurus* y todos sus descendientes (Wilson y Sereno, 1998). Aunque esta morfología dental no permite distinguir si los embriones corresponden a diplodocoideos (Diplodocidae y Dicraeosauridae) o a titanosaurios, la existencia de una escotadura ventral semejante a la presente en los titanosaurios *Rapetosaurus* y *Nemegtosaurus* del Cretácico Tardío de Madagascar (Curry-Rogers y Forster, 2001) y Mongolia (Nowinsky, 1971) respectivamente, y la presencia de una mandíbula baja con un cráneo posteriormente muy ancho, ambos caracteres presentes en titanosaurios del Cretácico Tardío de Patagonia (Coria y Salgado, 1999), sustenta la inclusión de los embriones de Auca Mahuevo dentro de Titanosauria (saurópodos más cercanos a *Saltasaurus* que a *Brachiosaurus*; Wilson y Sereno, 1998). Aunque las comparaciones con otros titanosaurios se encuentran limitadas al escaso material craneano conocido (Salgado y Calvo, 1997; Curry-Rogers y Forster, 2001), la presencia de dientes en forma de lápiz sugiere que los embriones pertenecen a un subgrupo de Titanosauridae que excluye formas basales como *Malawisaurus* del Cretácico Temprano de Malawi (Jacobs *et al.*, 1993), cuyos dientes presentan la condición ancha y espatulada de saurópodos más basales.

A pesar de lo tentativo de esta asignación taxonómica, las comparaciones entre los cráneos de los em-

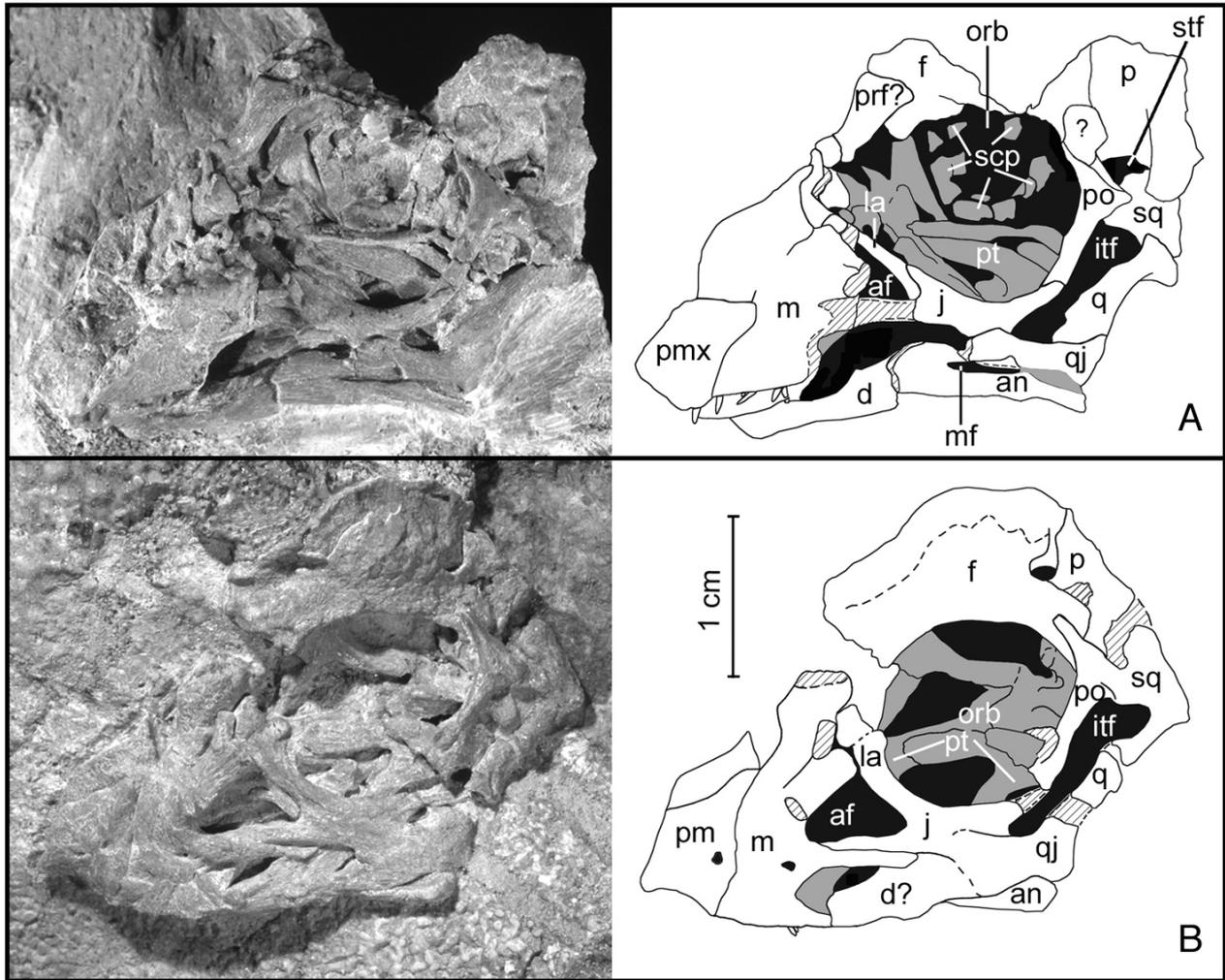


Figura 4. Cráneos de dos embriones de titanosáuridos del nivel 3 de Auca Mahuevo (superior, MCF-PVPH-272; inferior, MCF-PVPH-263). Abreviaturas: af, fenestra antorbital; an, angular; d, dentario; f, frontal; itf, fenestra infra temporal; j, yugal; la, lacrimal; m, maxilar; mf, fenestra mandibular; orb, órbita; p, parietal; pmx, premaxilar; po, postorbital; prf?, prefrontal?; pt, pterigoides; q, cuadrado; qj, cuadrado-yugal; scp, placas escleróticas; sq, escamoso; stf, fenestra supra temporal / *Skulls of two titanosaur embryos from Auca Mahuevo's egg-layer 3 (above, MCF-PVPH- 272; bottom, MCF-PVPH-263). Abbreviations: an, angular; d, dentary; f, frontal; itf, infratemporal fenestra; j, jugal; la, lacrimal; m, maxilla; mf, mandibular fenestra; orb, orbit; p, parietal; pmx, premaxilla; po, postorbital; prf?, prefrontal; pt, pterygoides; q, quadrate; qj, quadratejugal; scp, sclerotic plates; sq, squamosal; stf, supratemporal fenestra.*

briones de Auca Mahuevo y el limitado material craneano de titanosáuridos adultos permiten reconocer una serie de transformaciones que habrían caracterizado el desarrollo ontogenético del cráneo de estos saurópodos. Estas comparaciones evidencian que durante la ontogenia, posiblemente postnatal, los frontales y parietales redujeron sustancialmente su tamaño, y migraron caudalmente hacia la región posterior de la órbita. Esta última sufrió un angostamiento ventral y adoptó la forma de gota invertida característica de la órbita de muchos saurópodos. El rostro de estos dinosaurios sufrió un pronunciado alargamiento, posiblemente como consecuencia de la expansión del maxilar, y este último hueso entró en contacto con el cuadrado-yugal, excluyendo así al yugal del margen ventral del cráneo. Además, los orificios nasales se expandieron en tamaño y migra-

ron posteriormente, reubicándose por encima de la órbita.

Inferencias sobre el comportamiento reproductivo de los titanosáuridos

Muy ocasionalmente, el registro fósil conserva evidencias claras e inequívocas sobre actividades y comportamientos de un organismo extinguido. Indudablemente, las puestas de huevos de Auca Mahuevo constituyen el producto reproductivo de una especie de titanosáurido y su distribución tanto espacial como estratigráfica han brindado la oportunidad de estudiar el comportamiento reproductivo de estos dinosaurios (Chiappe *et al.*, 2000; Chiappe y Dingus, 2001).

Por ejemplo, la gran concentración de puestas distribuidas en los niveles 3 y 4 sugiere un cierto nivel

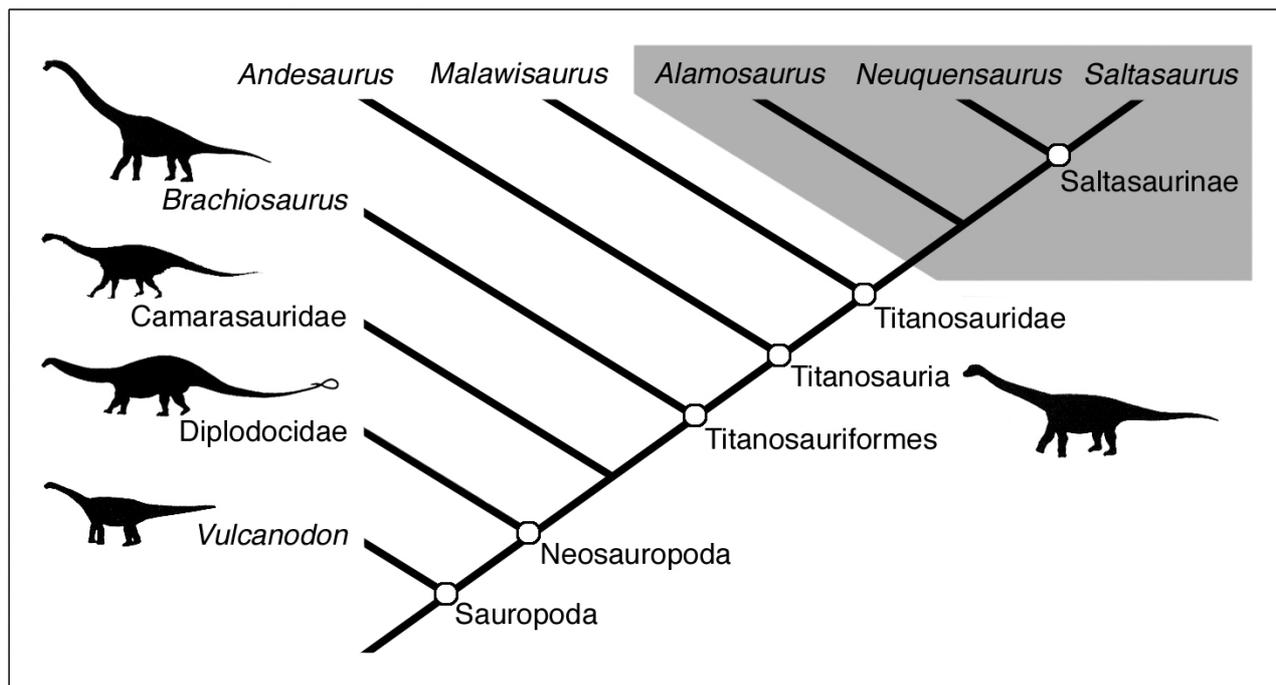


Figura 5. Relaciones filogenéticas de Sauropoda (Salgado *et al.*, 1997) / *Phylogenetic relationships of Sauropoda* (Salgado *et al.*, 1997).

de gregarismo durante el período de nidificación donde los adultos se congregaban dentro de un área relativamente pequeña. A su vez, la presencia de al menos cuatro niveles estratigráficos conteniendo huevos de morfología similar sugiere que los titanosáuridos (o al menos la especie que anidaba en Auca Mahuevo) frecuentaba periódicamente los mismos sitios para anidar. Además, el descubrimiento de trazas de nidos evidencia que los titanosáuridos construían sus propios nidos y que los huevos, una vez depositados en depresiones excavadas en el substrato, no eran enterrados.

Agradecimientos

Le agradecemos a M. Schwengle por haber producido las ilustraciones y al gran número de colegas, estudiantes, técnicos y voluntarios que por varios años contribuyeron con los trabajos de campo y de laboratorio. A. Paulina Carabajal colaboró en la edición del manuscrito. C.M. Magalhães Ribeiro y B. González Riga revisaron el manuscrito y aportaron importantes comentarios. Este proyecto de investigación ha sido financiado mediante subsidios de la Fundación Antorchas, la Fundación Ann and Gordon Getty, el Charlotte and Walter Kohler Charitable Trust, la Dirección General de Cultura de Neuquén, la Fundación Infoquest y la Municipalidad de Plaza Huincul.

Bibliografía

Andreis, R. R. 2001. Paleogeology and environments of the Cretaceous sedimentary basins of Patagonia (southern Argentina). *Publicación Especial, Asociación Paleontológica Argentina* 7: 7-14.

Carpenter, K., Hirsch, K. F. y Horner, J. R. 1994. *Dinosaur Eggs and Babies*. Cambridge University Press, New York, 372 p.

Chiappe, L.M. y Dingus, L. 2001. *Walking on eggs*. Scribner, New York, 219 pp.

Chiappe, L. M., Coria, R. A., Dingus, L., Jackson, F., Chinsamy, A. y Fox, M. 1998. Sauropod dinosaur embryos from the Late Cretaceous of Patagonia. *Nature* 396: 258-261.

Chiappe, L.M., Dingus, L., Jackson, F., Grellet-Tinner, G., Aspinall, R., Clarke, J., Coria, R.A., Garrido, A. y Loope, D. 2000. Sauropod eggs and embryos from the Upper Cretaceous of Patagonia. *1° Symposium of Dinosaur Eggs and Embryos* (Isona, 2000?), p. 23-29.

Chiappe, L.M., Salgado, L. y Coria, R. A. 2001. Embryonic skulls of titanosaur sauropod dinosaurs. *Science* 293: 2444-2446.

Coria, R.A. y Salgado, L. 1999. Nuevos aportes a la anatomía craneana de los saurópodos titanosáuridos. *Ameghiniana* 36: 98.

Curry-Rogers, K. y Forster, C. 2001. The last of the dinosaur titans: a new sauropod from Madagascar. *Nature* 412: 530-534.

Dingus, L., Clarke, J., Scott, G.R., Swisher, C.C. III, Chiappe, L.M. y Coria, R.A. 2000. First magnetostratigraphic/faunal constraints for the age of sauropod embryo-bearing rocks in the Neuquén Group (Late Cretaceous, Neuquén Province, Argentina). *American Museum Novitates* 3290: 1-11.

Garrido, A.C., Chiappe, L.M., Jackson, F., Schmitt, J. y Dingus, L. 2001. First sauropod nest structures. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21 (Suppl.3): 53A.

Gauthier, J. 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds. *Memoirs of the California Academy of Science* 8: 1-55.

Jacobs, L. L., Winkler, D.A., Downs, W.R. y Gomani, E. 1993. New material of an Early Cretaceous titanosaurid sauropod dinosaur from Malawi. *Palaeontology* 26: 523-534.

Legarretta, L. y Gulisano, C. 1989. Análisis estratigráfico secuencial de la Cuenca Neuquina (Triásico Superior-Terciario Inferior). En: G. Chebli y L. Spalletti (eds.), *Cuencas Sedimentarias Argentinas*, Serie de Correlación Geológica Nro. 6, Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán, pp. 221-243.

Leanza, H.A. 1999. The Jurassic and Cretaceous terrestrial beds from southern Neuquén Basin, Argentina. *Instituto Superior de Correlación Geológica, Serie Miscelanea* 4: 1-30.

Mikhailov, K.E., Bray, E.S. y Hirsch, K.F. 1996. Parataxonomy of Fossil Egg Remains (Veterovata): Principles and applications. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16: 763-769.

- Nowinsky, A. 1971. *Nemegtosaurus mongoliensis* n. gen., n. sp. (Sauropoda) from the Uppermost Cretaceous of Mongolia. *Palaeontologia Polonica* 25: 57-81.
- Ramos, V.A. 1981. Descripción geológica de la hoja 33c, Los Chihuidos Norte, Provincia del Neuquén. *Servicio Nacional de Minería y Geología, Boletín* 182.
- Salgado, L. y Calvo, J.O. 1997. Evolution of titanosaurid sauropods. II: The cranial evidence. *Ameghiniana* 34: 33-48.
- Salgado, L., Coria, R.A. y Calvo, J.O. 1997. Evolution of titanosaurid sauropods. I: Phylogenetic analysis based on the postcranial evidence. *Ameghiniana* 34: 3-32.
- Wilson, J.A. y Sereno, P.C. 1998. Early Evolution and Higher-Level Phylogeny of sauropod dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 18 (Suppl. to 2): 1-68.

Recibido: 25 de marzo de 2004.

Aceptado: 10 de noviembre de 2004.