

Estudio de la evolución de la extremidad posterior en Titanosauriformes (dinosauria, sauropoda) mediante morfometría geométrica 3D

ADRIÁN PÁRAMO^{1*}

RESUMEN

Los saurópodos titanosauriformes experimentan un proceso evolutivo en el que adquieren una variante innovadora de la locomoción graviportal, extendiendo las extremidades lateralmente respecto al eje de simetría corporal. En este proceso adquieren lo que se ha propuesto como postura de vía ancha, que permitiría un rango dinámico mucho mayor. No obstante, aún se desconoce la evolución de la extremidad posterior en posición anatómica, responsable del soporte principal de la masa corporal del animal. Tampoco se conoce el impacto de la adquisición de esta postura innovadora en el modelo de cascada evolutiva que permitió a los saurópodos adquirir el gigantismo, representado en casos extremos en Titanosauria. En este estudio se observa la tendencia filética al arqueamiento de la extremidad, desligada al aumento de la masa corporal entre titanosauriformes de ramificación profunda. Además, puede ser que algunos titanosaurios pudiesen adquirir de manera secundaria una postura de extremidades más columnar pese al arqueamiento de las extremidades.

Palabras clave: *Postura de vía ancha, Paleontología computacional, Graviportalidad, Semilandmarks de superficie.*

Titanosauriform sauropods underwent an evolutionary process in which they acquired an innovative variant of graviportal locomotion, extending their limbs laterally with respect to the body sagittal plane. In this process, they developed what has been proposed as a wide-gauge stance, which has been proposed to allow them for a much greater dynamic range. However, the evolution of the hind limb in anatomical

¹ Instituto en Investigaciones en Computación Científica (SCRIUR). Universidad de La Rioja, C Madre de Dios 53, 26004, Logroño, La Rioja (España).

* Autor de correspondencia. Email: adrian.paramo@unirioja.es

DOI: <https://doi.org/10.66737/ier-pub.1.13>

position, which is responsible for bearing the principal share of the animal body mass, remains unknown. The impact of the acquisition of this innovative posture on the current evolutionary cascade model that enabled sauropods to attain gigantism, expressed in extreme cases within Titanosauria, is likewise not yet understood. This study reports a phyletic trend toward limb bowing, decoupled from increases in body mass among deeply branching titanosauri forms. Moreover, it is possible that some titanosaurs may have secondarily adopted a more columnar limb posture despite exhibiting the characteristic limb bowing arching.

Keywords: Wide-gauge posture, computational paleontology, Graviportal, Surface semilandmarks.

1. INTRODUCCIÓN

El plan corporal de los dinosaurios saurópodos es bastante característico y conservativo a lo largo del árbol evolutivo de Sauropodomorpha desde el desarrollo de la locomoción cuadrúpeda y postura graviportal (Bates *et al.*, 2016; Sander, 2013; Vidal *et al.*, 2020). Sin modificar la estructura básica de un cuello elongado con cabeza pequeña, cuerpo masivo soportado por cuatro patas y una cola alargada, se pueden reconocer varios cambios evolutivos clave que han repercutido en un cambio general de la postura del animal (Sander, 2013). Una tendencia evolutiva de Sauropoda mantenida a lo largo del tiempo profundo es el desarrollo del gigantismo, cuya hipótesis evolutiva se puede resumir con un modelo de cascada multifactorial (Sander, 2013). Otra de las innovaciones evolutivas más importantes es el desarrollo de una postura graviportal particular conocida como postura de vía ancha o de “wide-gauge”, por la que las extremidades se encuentran más separadas lateralmente del eje de simetría corporal y con una morfología arqueada en taxones de ramificación más profunda dentro de Titanosauriformes (Bates *et al.*, 2016; Sander, 2013; Wilson & Carrano, 1999). Esta separación de las extremidades del plano corporal es aún poco comprendida, especialmente su importancia en el desarrollo del gigantismo (Bates *et al.*, 2016; Sander, 2013), su relación con la postura general del esqueleto axial (Vidal *et al.*, 2020), así como sus implicaciones para la locomoción (Klinkhamer *et al.*, 2018). Hay autores que apuntan a la ventaja que supone una morfología arqueada de las extremidades para la distribución del peso (Carrano, 2005; Wilson & Carrano, 1999). Es especialmente relevante en el caso de la extremidad posterior como principal apoyo de la masa corporal del animal dado que el centro de masa de estos organismos se encuentra en la región posterior del cuerpo, incluso entre aquellos saurópodos cuyo centro de masa está desplazado anteriormente (ej. *Giraffatitan brancai*, *Sauroposeidon proteles*; Bates *et al.*, 2016; Henderson, 2006; Ullmann *et al.*, 2017). Pudiese ser esperable que la tendencia a la adquisición de un mayor tamaño corporal fuese correlativa a la de una mayor separación mediolateral de las extremidades con respecto al plano sagital corporal. No obstante, estudios recientes centrados en formas de ramificación profunda dentro de la filogenia de Sauropoda parecen indicar que la tendencia al gigantismo extremo disminuye en Titanosauria (Bates *et al.*, 2016; aunque también ver Benson *et al.*, 2018), o incluso pudiera producirse una inversión en esa tendencia inicial hacia el gigantismo (de Souza & Santucci, 2014). Además, los taxones con las extremidades más arqueadas y desplazadas lateralmente son saurópodos de pequeño tamaño que están bajo condicionantes filéticos específicos como insularidad (ej., *Saltasaurus loricatus*, *Neuquensaurus australis*;

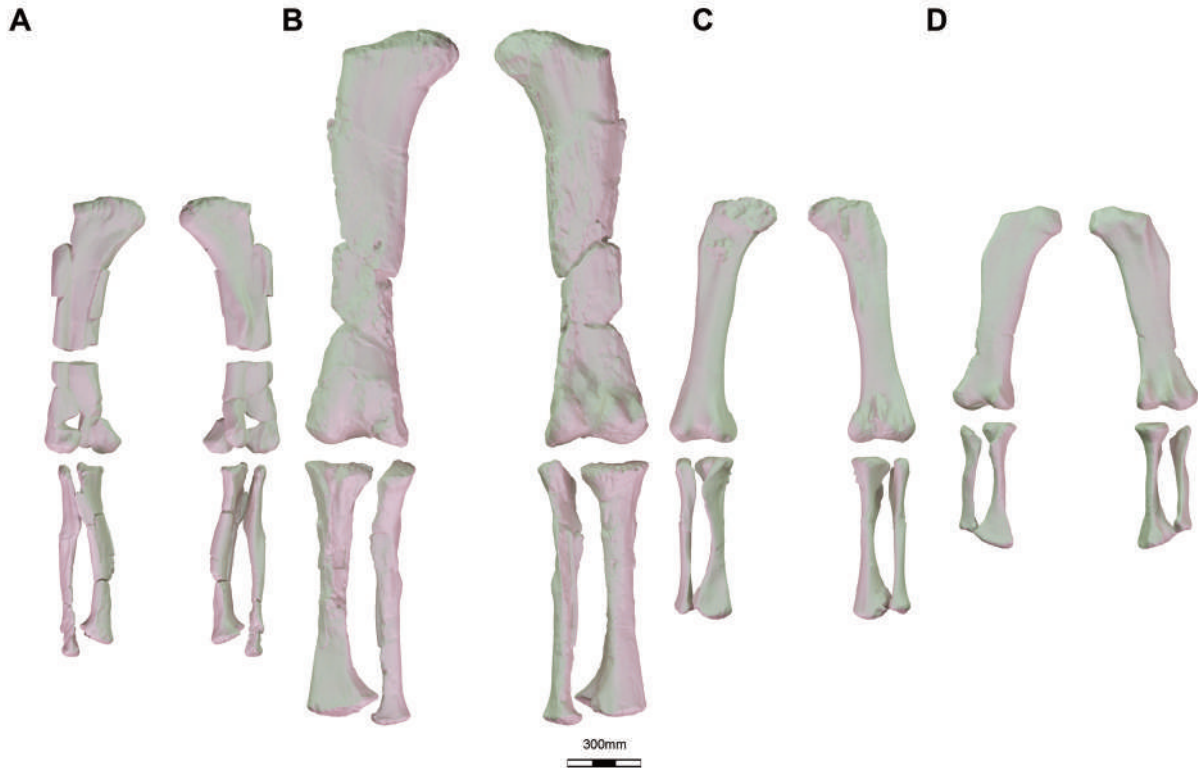


Figura 1. Reconstrucciones tridimensionales de las extremidades posteriores de saurópodos macronarios en postura anatómica, en sentido de ramificación temprana (Macronaria no-Titanosauriformes) a ramificación más profunda (Titanosauria, Saltasauridae). A. *Oceanotitan dantasi*. B. *Drednoughtus schrani*. C. *Lobuecotitan pandaflandi*. D. *Saltasaurus loricatus*.

ver figura 1). En este trabajo se trata de comprobar si los saurópodos Titanosauriformes contravienen la regla de Cope (los linajes tienden a incrementar el tamaño en tiempo evolutivo, ej. Hone *et al.*, 2005), al contrario de los resultados de análisis previos (ver Benson *et al.*, 2018) y si el arqueamiento de la extremidad posterior está correlacionado con la evolución del tamaño corporal en estos animales. También se pretende conocer cómo ha sido la evolución de la extremidad posterior, la rotación de las articulaciones y el desarrollo de las zonas de inserción de los principales grupos musculares.

2. METODOLOGÍA

Este estudio se puede considerar una ampliación de Páramo *et al.* (2025), como parte de la línea de investigación que actualmente se está desarrollando en el Instituto de Computación Científica e Innovación Tecnológica en evolución del plan corporal y aspectos dinámicos de dinosaurios saurópodos. Se analizó la morfología de la extremidad posterior de 18 taxones de dinosaurios saurópodos dentro del clado Macronaria (tabla 1). 17 de estos taxones son representantes de Titanosauriformes, desde Somphospondyli basales a titanosaurios del subclado Saltasauridae, siendo *Diamantinasaurus matildae* el nuevo saurópodo

Taxón	Subclado	L extremidad posterior
<i>Aeolosaurus</i>	Aeosaurini	1839
<i>Ampelosaurus</i>	Lirainosaurinae	1411
<i>Antarctosaurus</i>	Colossosauria*	2351
<i>Bonatitan</i>	Lithostrotia ^a	963
<i>Bonitasaura</i>	Lithostrotia ^a	1987
<i>Diamantinasaurus</i>	Lithostrotia ^a	2290
<i>Dreadnoughtus</i>	Titanosauria ^o	3184
<i>Eubelopus</i>	Euhelopodidae	1683
<i>Jainosaurus</i>	Colossosauria*	2188
<i>Ligabuesaurus</i>	Somphospondyli ^z	2866
<i>Lirainosaurus</i>	Lirainosaurinae	1074
<i>Lobuecotitan</i>	Lirainosaurinae	1120
<i>Magyarosaurus</i>	Lithostrotia ^a	803
<i>Mendozasaurus</i>	Colossosauria*	2334
<i>Muyelensaurus</i>	Colossosauria*	1450
<i>Neuquensaurus</i>	Saltosauridae	1200
<i>Oceanotitan</i>	Macronaria ^z	1892
<i>Saltasaurus</i>	Saltosauridae	1230

Tabla 1. Muestra de taxones empleada en este estudio. L - Longitud medida en mm. &Macronaria no-Titanosauriformes, Titanosauria no-Colossosauria, no-Lithostrotia, *Colossosauria no-Aeosaurini, ^aLithostrotia no-Saltosauridae, no-Lirainosaurinae.

sonfospóndilo incorporado a la muestra previa. El macronario no-Titanosauriformes *Oceanotitan dantasi* se incluyó en este estudio como outgroup con el que polarizar filogenéticamente los análisis.

Para el análisis de la morfología de la extremidad se emplearon técnicas de morfometría geométrica 3D por sus ventajas para cuantificar la morfología, identificar aspectos sutiles de la varianza morfológica, visualizar los datos, así como reducir factores de confusión (ej. capacidad de extraer las diferencias en orientación o tamaño entre ejemplares de las variaciones de forma, Zelditch *et al.*, 2012) o capacidad de aplicar test estadísticos para comprobar hipótesis evolutivas (Lefebvre *et al.*, 2022; Ullmann *et al.*, 2017). Se digitalizaron tridimensionalmente las extremidades posteriores (fémur, tibia y fibula montadas en posición anatómica) de los 18 taxones de saurópodos mediante fotogrametría a partir de los ejemplares originales. En el caso de los taxones con múltiples ejemplares referidos, se utilizaron las propias técnicas de morfometría geométrica 3D para obtener una configuración de coordenadas geométricas o landmarks, y una malla 3D del ejemplar promedio de fémur, tibia y fibula previamente al montaje en posición anatómica (cf. Unidad Taxonómica Operativa, OTU). Para la articulación de los elementos se asumió la separación producida por la enorme capa de cartilago articular que existe entre las articulaciones apendiculares en saurópodos (Schwarz *et al.*, 2007), asumiendo un 2% de volumen adicional de cada elemento (de acuerdo a Voegelé *et al.*, 2022; ver

Figura 1). Es habitual que los ejemplares fósiles estén incompletos por ausencia de preservación, procesos diagenéticos posteriores a su fosilización o a veces la propia erosión (Arbour & Brown, 2014). Es necesario completar los ejemplares de manera virtual, y para evitar incrementar el error de muestreo e incorporar sesgos de reconstrucción de los ejemplares, se utilizaron de nuevo los propios métodos de morfometría geométrica 3D y métodos de imputación múltiple de datos para estimar las coordenadas ausentes una vez muestreados los ejemplares en lugar de técnicas de modelado 3D manual (Arbour & Brown, 2014). Estudios recientes discuten la pertenencia de algunos ejemplares del estudio previo referidos a los taxones utilizados en el este estudio, pudiendo pertenecer en realidad a otros morfotipos no descritos en su lugar (*Ampelosaurus atacis*, Díez Díaz *et al.*, 2023; *Neuquensaurus* spp., Otero, 2010). En estos casos, se decidió reconstruir la extremidad posterior de la OTU *Ampelosaurus* basada en el material apendicular referido en Le Loeuff (2005), omitiendo el resto de ejemplares hallados en el área de Bellevue, y omitir los ejemplares de “*Neuquensaurus robustus*” en la estimación del ejemplar promedio de la OTU *Neuquensaurus*. En el caso de *Magyarosaurus* spp. se han digitalizado los ejemplares atribuidos de las colecciones del barón Nopsca depositadas en el Natural History Museum de Londres (ver Nopsca, 1915). No obstante, un reestudio reciente de las faunas del Hațeg indica que muchos de estos ejemplares pudieran ser atribuidos a distintos morfotipos que no se corresponden con el único taxón válido de este género, *Magyarosaurus dacus* (Díez Díaz *et al.*, 2025). La extremidad posterior de la OTU *Magyarosaurus* se ha reconstruido mediante los ejemplares N y O de Díez Díaz *et al.* (2025), asumiendo que estos individuos de la Formación Sînpetru pertenezcan a un morfotipo de cf. *Magyarosaurus dacus* cercano en la filogenia. Una vez reconstruidas las extremidades posteriores en montaje anatómico virtual, se procedió al muestreo de las coordenadas landmarks en las principales estructuras anatómicas (ej., puntos que definen el contorno de la articulación de la cabeza femoral, cuarto trocánter femoral, proceso ascendente anterior del distal de la tibia, etc.; ver Anexo B para definición de landmark y también las definiciones de las distintas coordenadas usadas en este estudio) y en el caso de crestas longitudinales, estructuras curvas o contornos (ej., el propio contorno de las articulaciones proximal y distal del fémur) mediante semilandmarks (Gunz *et al.*, 2005; Zelditch *et al.*, 2012; ver definición de término y las curvas empleadas en este estudio en Anexo B). Los landmarks tienen una cualidad de homología a lo largo de la muestra al estar definidos sobre una estructura anatómica concreta, no obstante, los semilandmarks requieren de un proceso de normalización (y correspondiente pseudohomología) para ser comparables entre sí a lo largo de toda una muestra (Gunz *et al.*, 2005). Este proceso conocido como deslizado o “sliding” de los semilandmarks a lo largo de la superficie del modelo tridimensional para procurar una cierta equidistancia a lo largo de la curvatura común entre todos los ejemplares de estudio se realizó siguiendo la metodología propuesta por Botton-Divet *et al.* (2015). Se modeló en 3D una extremidad posterior de saurópodo teórica, esculpida manualmente en Blender® v.2.79b (Blender Online Community, 2018) para utilizar como plantilla para el “sliding” de semilandmarks en las curvas definidas sobre los ejemplares. Esta plantilla también se empleó para la reconstrucción de las extremidades posteriores tras el proceso de estimación de las coordenadas de landmarks en ejemplares incompletos. La plantilla con los 28 landmarks, 12 curvas de semilandmarks (n=250) así como los 2471 semilandmarks de superficie (ver más abajo) definidos para este estudio se pueden ver en la figura 2.

Los landmarks y curvas de semilandmarks se muestrearon mediante el software Slicermorph® v.5.8.1 (Rolfe *et al.*, 2021). Las coordenadas tridimensionales de landmarks y semilandmarks se analizaron por

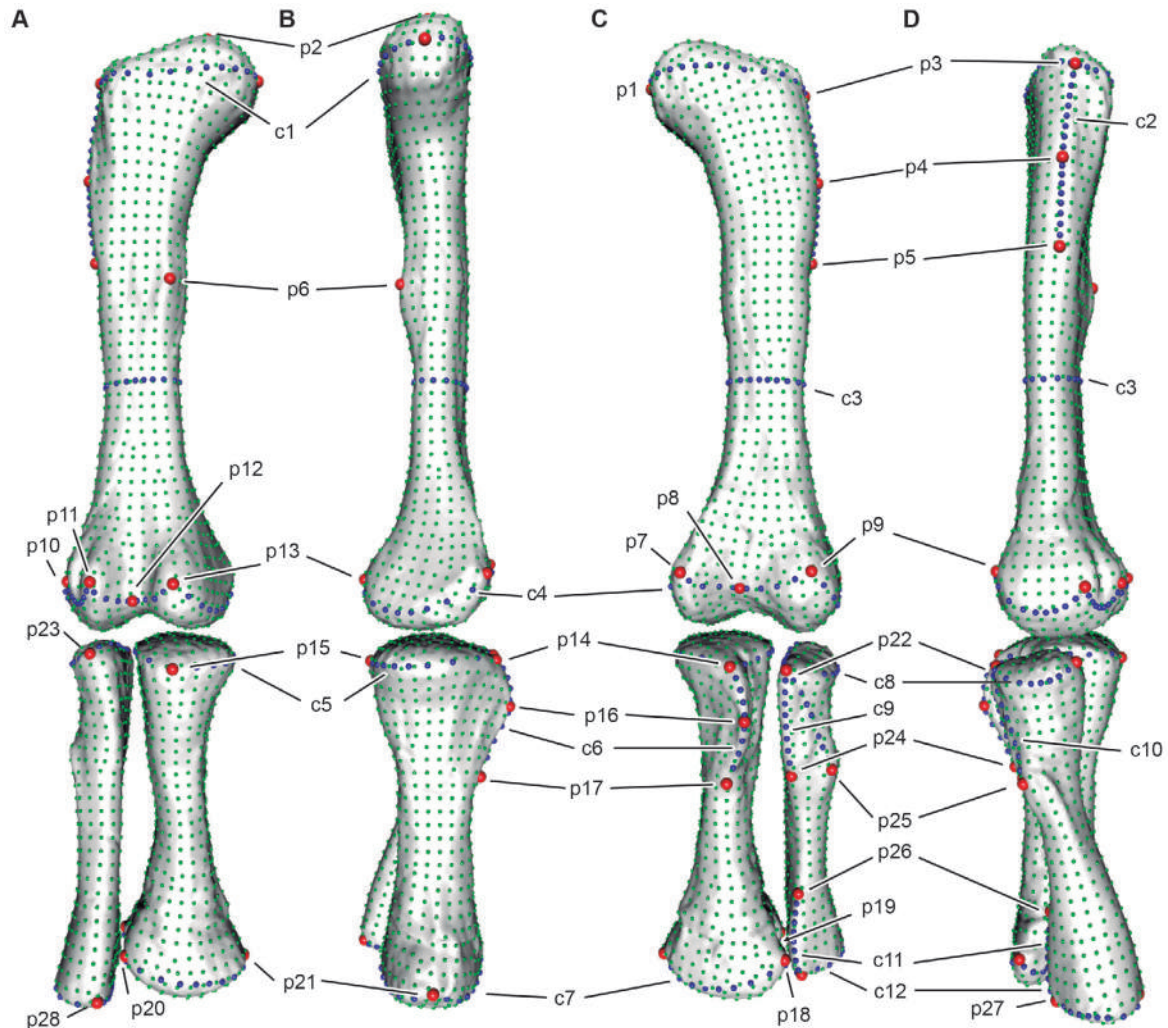


Figura 2. Plantilla de landmarks, curvas de semilandmarks y semilandmarks de superficie definidos para este estudio. p - punto, c - curva.

morfometría geométrica en el entorno de programación R v.4.4 (R Core Team, 2022) mediante los paquetes “Morpho” v.2.12 (Schlager, 2017) y “geomorph” v.4.0.6 (Adams *et al.*, 2019). Las correlaciones incorporando la topología del árbol filogenética se realizaron empleando también el paquete “ape” v.5.7 (Paradis & Schliep, 2018). Para poder correlacionar y discutir las relaciones de los cambios morfológicos a lo largo de la filogenia, se empleó una topología de superárbol de consenso (de acuerdo a Bininda-Emonds *et al.*, 2007) basada en filogenias recientes a partir de Páramo *et al.* (2025). Estudios recientes presentan hipótesis filogenéticas innovadoras muy diferentes a la topología de árboles en estudios previos en sistemática de titanosaurios de ramificación profunda (Díez Díaz *et al.*, 2025; Mocho *et al.*, 2024; Vila *et al.*, 2022). En este estudio se emplearon las hipótesis filogenéticas más actuales para los saurópodos propuestas por Navarro *et al.* (2022), Poropat *et al.* (2023) y Mocho *et al.* (2024). Se omitió provisionalmente la filogenia de Díez Díaz *et al.* (2025) porque queda parcialmente recogida en Navarro *et al.* (2022), y presenta una posición conflictiva del subclado Lirainosaurinae

con respecto al resto de hipótesis filogenéticas hasta la fecha utilizadas en este estudio, dificultando la obtención de una topología congruente de superárbol filogenético. La longitud de las ramas del superárbol podado a los taxones empleados en este estudio se calculó mediante la edad de los nodos y ramas por el método de presencia más antigua y más moderna de cada OTU (Bapst, 2014). Los árboles filogenéticos empleados y el superárbol resultante completo pueden encontrarse en el apéndice A. El superárbol podado a las OTUs empleadas en este estudio se puede observar en figura 3. Como una aproximación al tamaño corporal de las distintas especies se empleó la estimación del tamaño corporal a partir de la fórmula de Campione (2017) con el paquete “MASSTIMATE” v.2.0 (Campione, 2015), y el tamaño del centroide obtenido durante el análisis generalizado Procrustes para ecualizar las configuraciones de landmarks y semilandmarks. Los resultados no tuvieron variaciones significativas entre ambos métodos de aproximar el tamaño del dinosaurio.

Para poder analizar la evolución de los principales grupos musculares, aproximados por la morfología de las áreas donde sería más probable su inserción en el caso de aquellas que no tienen una inserción cartilaginosa ligada a trocánteres, se acudió a semilandmarks de superficie (ver Páramo *et al.*, 2020). En este estudio el uso de superficies permite analizar con mayor precisión que en estudios anteriores (Lefebvre *et al.*, 2022; Páramo *et al.*, 2025) la evolución de algunos caracteres y regiones localizadas de la extremidad posterior que carecen de inserciones en forma de trocánteres o protuberancias y por tanto impiden fijar coordenadas homólogas concretas. El método de definición de la plantilla de semilandmarks de superficie se describe en detalle en el apéndice B. Un total de 2471 semilandmarks de superficie fueron proyectados en cada ejemplar de extremidad posterior en este estudio (y por tanto pseudohomólogos) para su correspondiente análisis.

Una recopilación exhaustiva de los resultados puede encontrarse en el apéndice B (PCAs) y C (tests estadísticos). El código para este estudio se puede encontrar en el apéndice D.

3. RESULTADOS

Los resultados de los PCA (figura 4) sobre la configuración de coordenadas Procrustes de los landmarks y curvas resumen la varianza

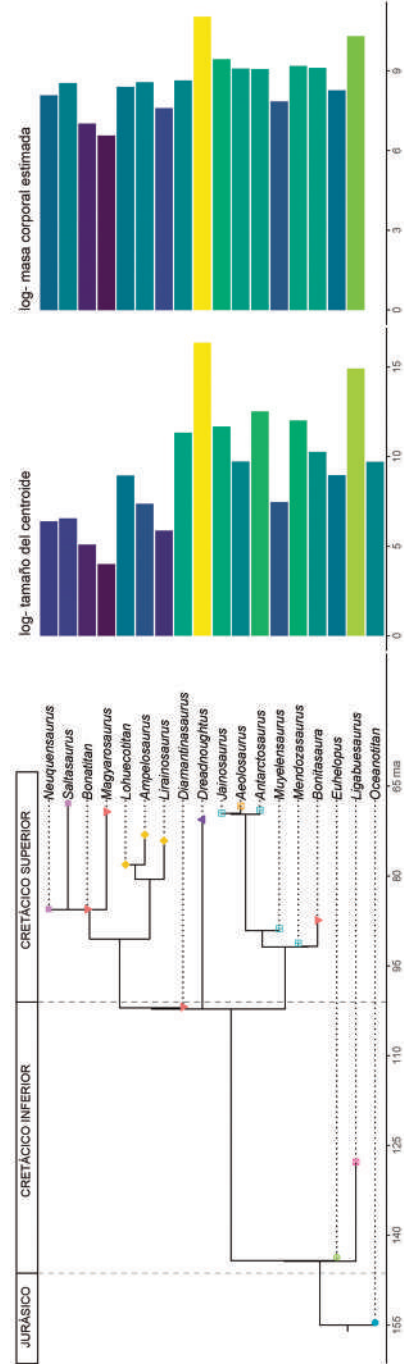


Figura 3. Hipótesis filogenética calibrada temporalmente empleada en este estudio, derivada de un superárbol filogenético podado para los taxones de la muestra. Tamaño del centroide y masa corporal estimada en escala logarítmica. ma – millones de años

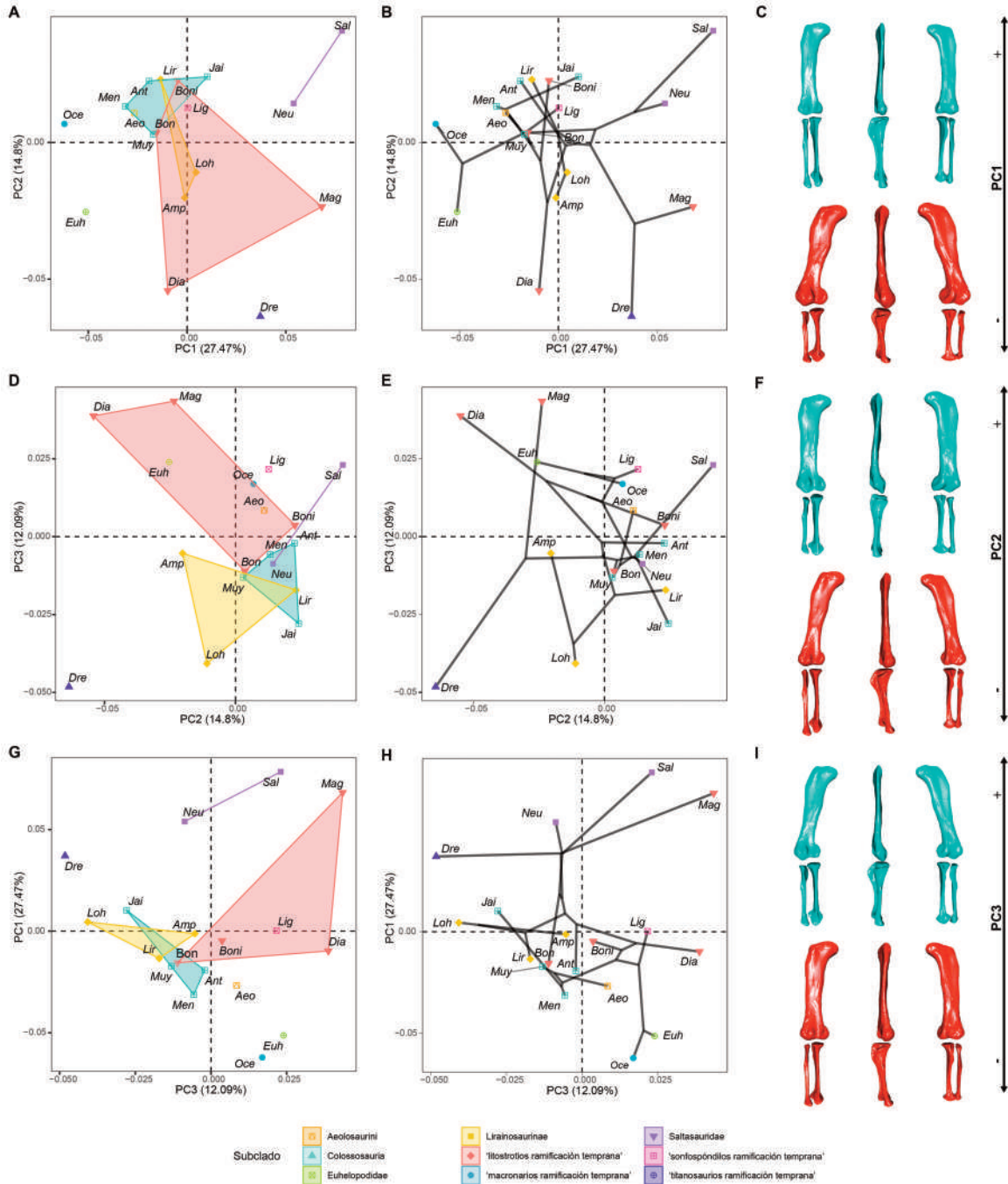


Figura 4. PCA sobre las coordenadas Procrustes de landmarks y curvas. A. Morfoespacio PC1-PC2. B. Filomorfoespacio PC1-PC2 con filogenia sobreimpuesta. C. Variación de morfología a lo largo de PC1. D. Morfoespacio PC2-PC3. E. Filomorfoespacio PC2-PC3 con filogenia sobreimpuesta. F. Variación de morfología a lo largo de PC2. G. Morfoespacio PC1-PC3. H. Filomorfoespacio PC1-PC3 con filogenia sobreimpuesta. I. Variación de morfología a lo largo de PC3. Aeo – *Aeolosaurus*, Amp – *Ampelosaurus*, Ant – *Antarctosaurus*, Bon – *Bonatitan*, Boni – *Bonitasaura*, Dia – *Diamantinasaurus*, Dre – *Dreadnoughtus*, Euh – *Eubelopus*, Jai – *Jainosaurus*, Lig – *Ligabuesaurus*, Lir – *Liramosaurus*, Loh – *Lobuecotitan*, Mag – *Magyarosaurus*, Men – *Mendozasaurus*, Muy – *Muyelensaurus*, Neu – *Neuquensaurus*, Sal – *Saltasaurus*.

en 18 componentes principales (PCs), de los cuales los 7 primeros PCs capturan más del 80% de la varianza de la muestra (tabla 2). Por brevedad se describirán aquí los tres primeros PCs (resumen 54.36% de la varianza total). El PC1 (representa 27.47% de la varianza total) permite observar la variación entre extremidades columnares, con el fémur menos curvado mediolateralmente y menor expansión tanto mediolateral como anteroposterior de la cabeza femoral y articulación distal del fémur, proximal de la tibia y distal de la tibia en valores negativos de PC1 (figura 4a-c). También en los valores negativos se proyectan ejemplares en los que se observan extremidades con los elementos distales más alargados, con la cresta cnemial tibial más flexionada hacia lateral y una fíbula orientada proximodistalmente recta con el trocánter lateral poco desplazado hacia la zona anterior (figura 4a-c). Por otro lado, en valores positivos de PC1 encontramos proyectados los ejemplares con una extremidad mucho más desplazada hacia el lateral, por una flexión de la diáfisis del fémur. Los ejemplares representados en valores positivos de PC1 tienen también una expansión mucho mayor de las caras articulares de los elementos, un fémur y tibia mucho más robustos, con una cresta cnemial de la tibia dirigida más anterolateral que lateralmente y una fíbula ligeramente rotada en vista lateral, con la articulación proximal y trocánter anterior adelantados (figura 4a-c). Observando los filomorfoespacios, los taxones de ramificación temprana están proyectados en valores negativos de PC1, mientras que progresivamente los titanosaurios de ramificación más profunda se proyectan hacia valores positivos de PC1 (figura 4b). Algunos ejemplares de lithostrotios no-saltosaurinos de ramificación temprana y algunos subclados de ramificación más profunda, como los ejemplares referidos a *Lirinosaurinae*, se pueden observar representados en posiciones ligeramente más cercanas a valores negativos de PC1 (figura 4b). Mientras que ejemplares de *Saltosauridae* ocupan los valores más positivos de PC1 (figura 4b).

El PC2 (resume 14.8% de la varianza total) permite observar la variación entre ejemplares proyectados en valores negativos de PC2 con una extremidad mucho más columnar, ligera proyección hacia ventral del cóndilo fibular del fémur ligado a una fíbula dorsoventralmente corta (figura 4d-f). Además, los ejemplares representados en valores negativos exhiben una cabeza femoral flexionada anteriormente, una tibia mediolateralmente comprimida con la articulación proximal en el mismo eje que la articulación distal, y la cresta cnemial anteroposteriormente corta en vista lateral, junto con una fíbula verticalizada (figura 4f). Mientras tanto, los ejemplares representados en valores positivos de PC2 presentan una extremidad más arqueada respecto al eje mediolateral, con elementos ligeramente más anchos anteroposteriormente (figura 4d-f). También se puede observar que los ejemplares representados en valores positivos de PC2 presentan una tibia con una cresta cnemial más expandida anteriormente en vista lateral, y una fíbula ligeramente más sigmoidal, con la región proximal proyectada anteriormente (figura 4f). Este PC no reproduce exactamente el PC1, sino que los elementos más arqueados representados en valores positivos de PC2 representarían extremidades en posición casi columnar, puesto que los elementos distales estarían proyectados medialmente, especialmente debido al alargamiento proximodistal de la fíbula en estos ejemplares (figura 4e). Observando el filomorfoespacio de PC2, podemos observar que miembros de ramificación más temprana de *Macronaria* estarían proyectados en valores próximos a 0 y tenderían a valores más negativos de PC2 (figura 4e). No obstante, subclados de ramificación más tardía, como *Lithostrotia*, estarían representados en valores que solapan con taxones más primitivos dentro de *Macronaria*, como *Oceanotitan*, y se representarían progresivamente hacia valores más positivos de PC2 (figura 4e).

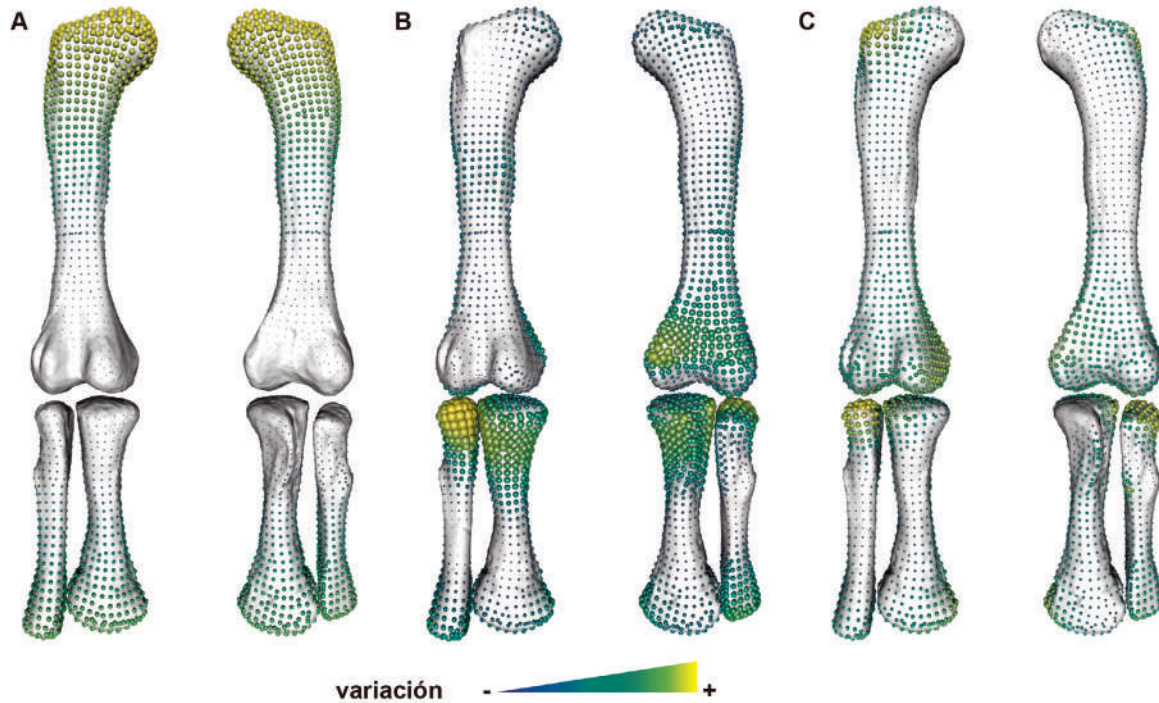


Figura 5. Rango de variación en cada eje de PCA sobre coordenadas Procrustes incluyendo semilandmarks de superficie. A. Variación a lo largo de PC1. B. Variación a lo largo de PC2. C. Variación a lo largo de PC3. Escala semicualitativa a partir de las distancias euclídeas entre coordenadas en valores máximos y mínimos de cada PC.

El PC3 (resume el 12.09% de la varianza total) representa en valores negativos de PC3 ejemplares con la extremidad más arqueada en el eje mediolateral, más grácil en términos generales, con la diáfisis del fémur mucho más comprimida anteroposteriormente y las articulaciones proximales y distales de todos los elementos más reducidas anteroposteriormente en vista lateral (figura 4g-i). Los ejemplares representados en valores negativos de PC3 también presentan una comba lateral del fémur reducida proximodistal y mediolateralmente, una cresta cnemial de la tibia mucho más expandida tanto anteriormente como proximodistalmente en vista lateral y una fíbula recta con un trocánter lateral expandido (figura 4i). Por otra parte, los ejemplares representados en valores positivos de PC3 presentan una extremidad más columnar y robusta, con una expansión anteroposterior mucho mayor de las caras articulares, especialmente del fémur, al igual que otras inserciones de los principales grupos musculares y la comba lateral (figura 4g-i). Los ejemplares proyectados en valores positivos de PC3 también presentan una tibia y fíbula ligeramente proyectadas hacia la región anterior en vista lateral, con una articulación de la fíbula en la cresta cnemial ligeramente rotada, una cresta cnemial de la tibia anteroposteriormente estrecha, pero en general una fíbula recta, en lugar de sigmoidal como cabría esperar con este desplazamiento, y solo ligeramente rotada en vista anterior con el proximal adelantado (figura 4i). Observando el filomorfoespacio, los ejemplares de taxones de ramificación temprana en Macronaria estarían representados en valores positivos de PC3 (figura 4h) y taxones de ramificación más profunda estarían proyectados hacia valores más negativos (figura 4h). Solo Saltasauridae + *Magyarosaurus*, entre los taxones de ramificación más profunda, estarían representados de nuevo hacia valores positivos de PC3 (figura 4h).

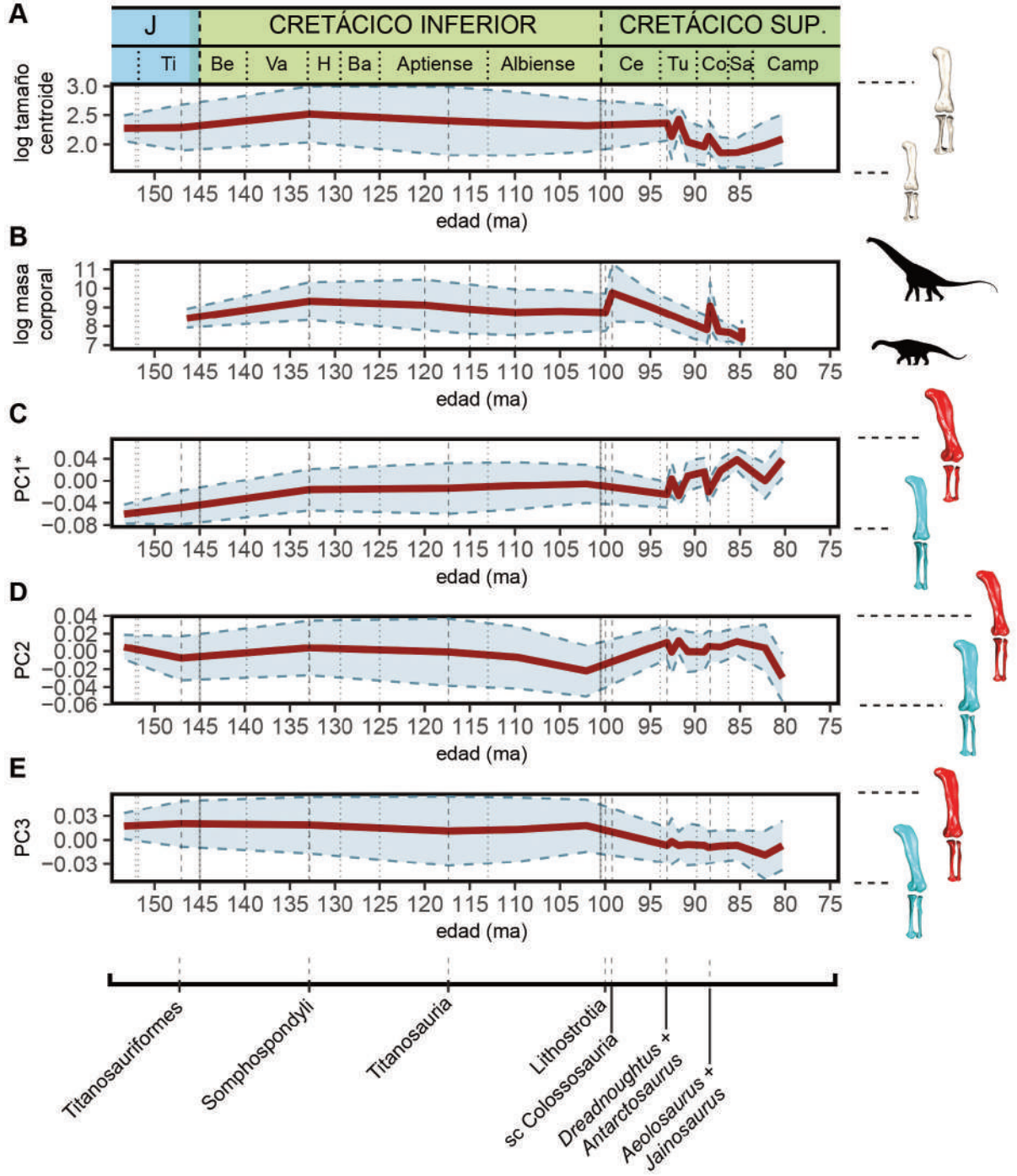


Figura 6. Evolución del tamaño y variables de forma en Titanosauriformes. A. Estimación de Caracteres Ancestrales (ACE) para el tamaño del centroide. B. ACE para la masa corporal estimada. C. ACE para PC1 sobre las coordenadas Procrustes de landmarks y curvas. D. ACE para PC2. E. ACE para PC3. * - señal filogenética estadísticamente significativa para $p < 0.05$, log - logaritmo, ma - millones de años, sc - subclado. Ba - Barremiense, Be - Berriasiense, Camp - Campaniense, Ce - Cenomaniense, Co - Conaciense, H - Hauteriviense, Sa - Santoniense, Ti - Titónico, Tu - Turoniense.

El PCA sobre las coordenadas Procrustes de todos los landmarks, incluyendo superficies, capturó toda la varianza muestral en 18 PCs, de los cuales los primeros 5 resumen el 80.88% de la varianza total. El PC1 (50.94% de la varianza total de la muestra) muestra que la mayor parte de variación se concentra en la cabeza femoral, el tercio proximal de la diáfisis del fémur y el tercio distal del par tibia-fíbula (figura 5a). El PC2 (10.58% de la varianza total de la muestra) permite observar la mayor parte de la variación restante influye en la morfología de parte posterior de la fíbula respecto al tercio proximal de la tibia, incluyendo la cresta cnemial, así como la porción posterolateral del cuarto distal del fémur (figura 5b). También se observa algo de variación en la zona de la cresta anterolateral de la fíbula en distal (figura 5b). El PC3 (7.46% de la variación total de la muestra) permite observar que la restante variación entre los ejemplares se concentra en la morfología del trocánter mayor del fémur y la articulación proximal de la fíbula, y en menor medida de la tibia (figura 5c). Se pueden observar con más detalle todos los PCs en el apéndice B.

El test de la señal filogenética sobre el tamaño de centroide, longitud femoral, masa corporal estimada y las variables de forma encontró que tan solo los PC1 ($\lambda = 0.862$, p-valor < 0.001), PC5 ($\lambda = 0.795$, p-valor = 0.001) y PC7 ($\lambda = 0.493$, p-valor = 0.005) muestran señal filogenética (Apéndice C) para un valor de significancia de 0.05. Entre las variables de forma que mantenían una señal significativa. Además, se puede observar que todos los cambios son hacia valores positivos para PC1 hacia los lithostrotios más profundamente ramificados (figura 6; tablas en Apéndice C).

4. DISCUSIÓN

Los resultados permiten observar una tendencia filética al arqueamiento de las extremidades posteriores previamente identificada para los saurópodos titanosauriformes (Bates *et al.*, 2016; Lefebvre *et al.*, 2022; Salgado *et al.*, 1997; Ullmann *et al.*, 2017; Wilson & Carrano, 1999) y que se expresaría de manera extrema en los taxones de Saltasauridae, subclado de ramificación profunda en Titanosauria. Al contrario que en un estudio previo, esta tendencia se mantiene de manera significativa incluso entre los titanosaurios (ver tabla 8 en Páramo *et al.*, 2025). Además, los análisis permiten observar un proceso interesante cuando se tienen en cuenta las variables de forma que explican menores cantidades de varianza residual (PC2–PC5). Se puede observar una tendencia a la verticalización de la extremidad posterior entre los tipos de extremidad más arqueados con los cóndilos distales del fémur desplazados respecto a la cabeza femoral en medial (ej., PC3, figura 4 y 6). Esto contrasta con la condición plesiomórfica en Neosauropoda no-Titanosauriformes de ramificación temprana, en los cuales la extremidad mantiene una estructura columnar con poco o ningún desplazamiento lateral (Lefebvre *et al.*, 2022; Ullmann *et al.*, 2017; Wilson & Carrano, 1999).

Esta verticalización de la extremidad posterior se lograría por una posición ligeramente rotada medialmente desde vista anterior, y una fíbula alargada en algunos casos sobrepasando la longitud de la tibia, además de exhibir poca rotación lateral en vista lateral (figura 4). Este puede ser el caso de ejemplares como *Jainosaurus cf. septentrionalis*, *Muyelensaurus pecheni* o *Lobuecotitan pandafilandi*. Todos ellos muestran una fíbula alargada, del mismo tamaño o ligeramente más larga proximodistalmente respecto a la tibia

(figura 4g-h). Pese a disponer de una extremidad posterior más verticalizada y separada del plano sagital del cuerpo en posición anatómica, cada elemento muestra todas las características de titanosaurios de ramificación profunda asociadas típicamente con la postura arqueada de vía ancha (sensu Wilson & Carrano, 1999). Esto podría influir en la postura que podría tener la extremidad, permitiendo que por rotación medial vuelva a disponerse en una posición mucho más parasagital que otros taxones de ramificación profunda como por ejemplo Saltosauridae. O incrementar el rango de posturas posibles, dado que hoy en día sabemos que un mismo individuo de saurópodo puede producir variaciones en una misma rastrillada que dificultan su determinación como paso de vía ancha o estrecha (Castanera *et al.*, 2012). Las explicaciones que se han buscado a este tipo de variaciones suelen ser extrínsecas, ligadas a aspectos dinámicos condicionados por el sustrato, preservación o tipo de terreno (ej., Wilson & Carrano, 1999). No obstante, nuestros análisis permiten plantear que sea también una adaptación de la extremidad arqueada, que admite una mayor amplitud de movimiento mediolateral de la extremidad. A falta de más datos especialmente en la zona del astrágalo, elemento no muestreado en este estudio, no podemos saberlo con seguridad y va más allá de los objetivos presentes.

Sí es cierto que los resultados de los análisis de superficie evidencian que hay una elevada variación residual concentrada en la morfología de las articulaciones proximal y distal de la tibia y fíbula, así como el tamaño relativo de la fíbula respecto a la tibia, una vez se aíslan los cambios morfológicos filéticos relacionados con el arqueamiento de las extremidades (figura 5b-c). Los análisis también permiten observar que existe también cierta variación en la zona del cóndilo distal tibial en vista posterior del fémur, donde se puede observar un grado de rotación en taxones como *Lobuecotitan pandafilandi* o *Dreadnoughtus schrani*, en los que no está orientado perpendicular al eje de la diáfisis. En menor medida, el cóndilo fibular también presenta cierta variación en su altura proximodistal relativa, y ambas características pudieran estar relacionadas con la mencionada amplitud de rango de posiciones que puede adoptar la extremidad con la longitud y posición fibular. Desgraciadamente, pensamos que la variación registrada en el cóndilo fibular del fémur está afectada por un grado de error inducido por la deformación tafonómica de *D. schrani*, así que no se discutirá el impacto que tiene esta característica en las variaciones morfológicas de la extremidad posterior.

Con las nuevas hipótesis filogenéticas, la evolución del tamaño y masa corporal de estos animales no es tan clara, al contrario que estudios previos donde se observaba un decrecimiento del tamaño filético (Páramo *et al.*, 2025). Aunque los resultados de las variables de forma reproducen resultados parecidos a estudios previos, no hay una tendencia filética clara con el tamaño corporal dada la nueva posición de algunos taxones. Esto es debido a que tanto Aeolosaurini como algunos taxones previamente considerados Titanosauria de ramificación temprana, como *Antarctosaurus* spp., ahora son considerados Colossosauria, titanosaurios de ramificación mucho más profunda respectivamente. Aunque sigue habiendo un decrecimiento del tamaño de la extremidad y la masa corporal estimada (ver Apéndice C), estos no tienen señal filogenética significativa. Por tanto, no podemos asegurar que la hipótesis de un decrecimiento filético del tamaño en Titanosauriformes de ramificación profunda sea cierta. Sería necesario aumentar la muestra a tenor de los cambios en las hipótesis filogenéticas más recientes y ver cómo son las variaciones en la masa corporal estimada en tiempo profundo a lo largo de la ramificación de Neosauropoda.

5. CONCLUSIONES

La extremidad posterior, el principal soporte de la masa corporal en los dinosaurios saurópodos, experimenta un proceso evolutivo de arqueamiento con posible distanciamiento del plano sagital del cuerpo en Titanosauriformes de ramificación más profunda. Los resultados de este estudio son congruentes con esta hipótesis. No obstante, entre las variables de forma que no muestran señal filogenética, se puede observar una convergencia morfológica entre subclados muy diversos de Titanosauriformes de ramificación profunda no Saltosauridae. En este estudio se propone que algunos taxones con extremidades arqueadas dentro de Titanosauria pudieran tener una extremidad posterior más verticalizada debido a la rotación del fémur y disposición de la parte distal del arco que describe la extremidad más próxima al eje parasagital gracias a una fíbula más alargada y menos rotada anteroposteriormente en vista lateral. No se puede asegurar que sea un verdadero caso de convergencia evolutiva, puesto que, aunque reúne algunos requisitos como la ausencia de señal filogenética clara, la muestra es demasiado pequeña y está condicionada por deformación tafonómica en algunos taxones. El uso de semilandmarks de superficie permite acotar las zonas donde se produce la mayor parte de los cambios morfológicos en la evolución de la extremidad posterior. Por último, los resultados impiden aceptar la hipótesis de un decrecimiento de la masa corporal en Titanosauria de ramificación profunda en base a las nuevas hipótesis filogenéticas presentes.

6. AGRADECIMIENTOS

El autor quiere agradecer a S. Poropat (CU, Australia) por ceder los datos tridimensionales de *Diamantinasaurus matildae*, así como extender el agradecimiento a todos los investigadores y conservadores que han permitido el acceso a los saurópodos muestreados en este estudio.

Este estudio ha sido posible gracias al proyecto DINOIBERIAK PID2023-148083NB-I00 financiado por el Ministerio de Ciencia, Innovación y Universidades; y el proyecto PaleoComp-25 OTCA250509 financiado por un plan de investigación del Instituto de Estudios Riojanos.

DISPONIBILIDAD DE DATOS

Los datos, métodos y código empleados en este estudio pueden encontrarse en los apéndices de este artículo o en el repositorio Github: https://github.com/AdrPB/Paramo_et_al_2025_PalaDino_Evolution-hindlimb-Titanosauriformes_surfaces.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS (INCLUIDAS LAS DE LOS APÉNDICES)

ADAMS, D. C., COLLYER, M. L., & KALIONTZOPOULOU, A. (2019). *Geomorph: Software for geometric morphometric analyses. R package version 3.1.0*. <https://cran.r-project.org/package=geomorph>

- ALLISON, P. D. (2000). Multiple Imputation for Missing Data. *Sociological Methods & Research*, 28(3), 301-309. <https://doi.org/10.1177/0049124100028003003>
- ARBOUR, J. H., & BROWN, C. M. (2014). Incomplete specimens in geometric morphometric analyses. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(1), 16-26. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12128>
- BAPST, D. W. (2012). paleotree: An R package for paleontological and phylogenetic analyses of evolution. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(5), 803-807. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00223.x>
- BAPST, D. W. (2014). Assessing the effect of time-scaling methods on phylogeny-based analyses in the fossil record. *Paleobiology*, 40(3), 331-351. <https://doi.org/10.1666/13033>
- BATES, K. T., MANNION, P. D., FALKINGHAM, P. L., BRUSATTE, S. L., HUTCHINSON, J. R., OTERO, A., SELLERS, W. I., SULLIVAN, C., STEVENS, K. A., & ALLEN, V. (2016). Temporal and phylogenetic evolution of the sauropod dinosaur body plan. *Royal Society Open Science*, 3(3), 150636. <https://doi.org/10.1098/rsos.150636>
- BENSON, R. B. J., CAMPIONE, N. E., CARRANO, M. T., MANNION, P. D., SULLIVAN, C., UPCHURCH, P., & EVANS, D. C. (2014). Rates of Dinosaur Body Mass Evolution Indicate 170 Million Years of Sustained Ecological Innovation on the Avian Stem Lineage. *PLOS Biology*, 12(5), e1001853. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001853>
- BENSON, R. B. J., HUNT, G., CARRANO, M. T., & CAMPIONE, N. E. (2018). Cope's Rule and the Adaptive Landscape of Dinosaur Body Size Evolution. *Palaeontology*, 61(1), 13-48. <https://doi.org/10.1111/pala.12329>
- BININDA-EMONDS, O. R. P. (2004). The evolution of supertrees. *Trends in ecology & evolution*, 19(6), 315-322. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.03.015>
- BININDA-EMONDS, O. R. P., GITTLEMAN, J. L., & PURVIS, A. (2007). Building large trees by combining phylogenetic information: A complete phylogeny of the extant Carnivora (Mammalia). *Biological Reviews*, 74(2), 143-175. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1999.tb00184.x>
- BLENDER ONLINE COMMUNITY. (2018). *Blender—A 3D modelling and rendering package* [Software]. Blender Institute. <http://www.blender.org>
- BONNAN, M. F. (2007). Linear and Geometric Morphometric Analysis of Long Bone Scaling Patterns in Jurassic Neosauropod Dinosaurs: Their Functional and Paleobiological Implications. *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology*, 290(9), 1089-1111. <https://doi.org/10.1002/ar.20578>
- BONNAN, M. F., SANDRIK, J. L., NISHIWAKI, T., WILHITE, R. D., ELSEY, R. M., & VITTORE, C. (2010). Calcified cartilage shape in archosaur long bones reflects overlying joint shape in stress-bearing elements: Implications for nonavian dinosaur locomotion. *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology*, 293(12), 2044-2055. <https://doi.org/10.1002/ar.21266>
- BOOKSTEIN, F. L. (1991). *Morphometric Tools for Landmark Data*. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511573064>
- BOTTON-DIVET, L., HOUSSAYE, A., HERREL, A., FABRE, A.-C., & CORNETTE, R. (2015). Tools for quantitative form description; an evaluation of different software packages for semi-landmark analysis. *PeerJ*, 3, e1417. <https://doi.org/10.7717/peerj.1417>
- BROWN, C. M., ARBOUR, J. H., & JACKSON, D. A. (2012). Testing of the effect of missing data estimation and distribution in morphometric multivariate data analyses. *Systematic Biology*, 61(6), 941-954. <https://doi.org/10.1093/sysbio/sys047>
- BUTLER, R. J., & GOSWAMI, A. (2008). Body size evolution in Mesozoic birds: Little evidence for Cope's rule. *Journal of Evolutionary Biology*, 21(6), 1673-1682. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2008.01594.x>

- CAMPIONE, N. E. (2015). Package 'MASSIMATE'.
- CAMPIONE, N. E. (2017). Extrapolating body masses in large terrestrial vertebrates. *Paleobiology*, 43(4), 693-699. <https://doi.org/10.1017/pab.2017.9>
- CAMPIONE, N. E., & EVANS, D. C. (2012). A universal scaling relationship between body mass and proximal limb bone dimensions in quadrupedal terrestrial tetrapods. *BMC Biology*, 10. <https://doi.org/10.1186/1741-7007-10-60>
- CAMPIONE, N. E., & EVANS, D. C. (2020). The accuracy and precision of body mass estimation in non-avian dinosaurs. *Biological Reviews*, 95(6), 1759-1797. <https://doi.org/10.1111/brv.12638>
- CARRANO, M. T. (2005). The Evolution of Sauropod Locomotion. En K. A. Curry Rogers & J. A. Wilson (Eds.), *The Sauropods: Evolution and Paleobiology* (pp. 229-250). University of California Press.
- CASTANERA, D., PASCUAL, C., CANUDO, J. I., HERNÁNDEZ, N., & BARCO, J. L. (2012). Ethological variations in gauge in sauropod trackways from the Berriasian of Spain: *Gauge variations in sauropod trackways*. *Lethaia*, 45(4), 476-489. <https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.2012.00304.x>
- COLLINS, K. S., & GAZLEY, M. F. (2017). Does my posterior look big in this? The effect of photographic distortion on morphometric analyses. *Paleobiology*, 43(3), 508-520. <https://doi.org/10.1017/pab.2016.48>
- CSIKI, Z., CODREA, V. A., JIPA-MURZEA, C., & GODEFROIT, P. (2010). A partial titanosaur (Sauropoda, Dinosauria) skeleton from the Maastrichtian of Na'lat-Vad, Hateg Basin, Romania. *Neues Jahrbuch für Geologie und Palaontologie - Abhandlungen*, 258(3), 297-324. <https://doi.org/10.1127/0077-7749/2010/0098>
- DE SOUZA, L. M., & SANTUCCI, R. M. (2014). Body size evolution in Titanosauriformes (Sauropoda, Macronaria). *Journal of Evolutionary Biology*, 27(9), 2001-2012. <https://doi.org/10.1111/jeb.12456>
- DÍEZ DÍAZ, V., MALLISON, H., ASBACH, P., SCHWARZ, D., & BLANCO, A. (2021). Comparing surface digitization techniques in palaeontology using visual perceptual metrics and distance computations between 3D meshes. *Palaeontology*, 64(2), 179-202. <https://doi.org/10.1111/pala.12518>
- DÍEZ DÍAZ, V., MANNION, P., CSIKI-SAVA, Z., & UPCHURCH, P. (2025). Revision of Romanian sauropod dinosaurs reveals high titanosaur diversity and body-size disparity on the latest Cretaceous Hateg Island, with implications for titanosaurian biogeography. *Journal of Systematic Palaeontology*, 23. <https://doi.org/10.1080/14772019.2024.2441516>
- DÍEZ DÍAZ, V., VILA, B., SELLÉS, A., & LE LOEUFF, J. (2023, junio). *On the taxonomy and diversity of the Upper Cretaceous titanosaurian bonebed of Bellevue (France)*. 20th European Association of Vertebrate Paleontologists Conference, Sabadell, Spain.
- GORSCAK, E., LAMANNA, M. C., SCHWARZ, D., DÍEZ DÍAZ, V., SALEM, B. S., SALLAM, H. M., & WIECHMANN, M. F. (2022). A new titanosaurian (Dinosauria: Sauropoda) from the Upper Cretaceous (Campanian) Quseir Formation of the Kharga Oasis, Egypt. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 42(6), e2199810. <https://doi.org/10.1080/02724634.2023.2199810>
- GUNZ, P. (2005). *Statistical and geometric morphometric reconstruction of hominid crania. Reconstructing australopithecine ontogeny*. University of Vienna.
- GUNZ, P., MITTEROECKER, P., & BOOKSTEIN, F. L. (2005). Semilandmarks in three dimensions. En D. E. Slice (Ed.), *Modern Morphometrics in Physical Anthropology* (pp. 73-98). KLUWER ACADEMIC PUBL.
- GUNZ, P., MITTEROECKER, P., NEUBAUER, S., WEBER, G. W., & BOOKSTEIN, F. L. (2009). Principles for the virtual reconstruction of hominin crania. *Journal of Human Evolution*, 57(1), 48-62. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2009.04.004>
- HENDERSON, D. M. (2006). Burly gaits: Centers of mass, stability, and the trackways of sauropod dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26(4), 907-921. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2006\)26](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2006)26)

- HONE, D. W. E., KEESEY, T. M., PISANI, D., & PURVIS, A. (2005). Macroevo­lutionary trends in the Dinosauria: Cope's rule. *Journal of evolutionary biology*, 18(3), 587-595. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2004.00870.x>
- IKEJIRI, T. (2004). *Anatomy of Camarasaurus lentus (Dinosauria: Sauropoda) from the Morrison Formation (Late Jurassic), Thermopolis, central Wyoming, with Determination and Interpretation of Ontogenetic, Sexual Dimorphic and Individual Variation in the Genus: Vol. MSc.* Fort Hays State University.
- JAKOB, W., TARINI, M., PANOZZO, D., & SORKINE-HORNUNG, O. (2015). Instant Field-Aligned Meshes. *ACM Transactions on Graphics (Proceedings of SIGGRAPH Asia 2015)*, 1-15.
- KLINKHAMER, A. J., MALLISON, H., POROPAT, S. F., SINAPIUS, G. H. K., & WROE, S. (2018). Three-Dimensional Musculoskeletal Modeling of the Sauropodomorph Hind Limb: The Effect of Postural Change on Muscle Leverage. *The Anatomical Record*, 301(12), 2145-2163. <https://doi.org/10.1002/ar.23950>
- LE LOEUFF, J. (2005). Osteology of *Ampelosaurusatacis* (Titanosauria) from Southern France. En *Thunder-Lizards: The Sauropodomorph Dinosaurs* (1st ed., pp. 115-140). Indiana University Press.
- LEFEBVRE, R., HOUSSAYE, A., MALLISON, H., CORNETTE, R., & ALLAIN, R. (2022). A path to gigantism: Three-dimensional study of the sauropodomorph limb long bone shape variation in the context of the emergence of the sauropod bauplan. *Journal of Anatomy*. <https://doi.org/10.1111/joa.13646>
- MALLISON, H. (2011). Digitizing Methods for Paleontology: Applications, Benefits and Limitations. En A. Elewa (Ed.), *Computational Paleontology* (pp. 7-43). Springer.
- MANNION, P. D., UPCHURCH, P., JIN, X., & ZHENG, W. (2019). New information on the Cretaceous sauropod dinosaurs of Zhejiang Province, China: Impact on Laurasian titanosauriform phylogeny and biogeography. *Royal Society Open Science*, 6(8). <https://doi.org/10.1098/rsos.191057>
- MAZZETTA, G., CHRISTIANSEN, P., & FARIÑA, R. (2004). Giants and Bizarres: Body Size of Some Southern South American Cretaceous Dinosaurs. *Historical Biology*, 16(2-4), 71-83. <https://doi.org/10.1080/08912960410001715132>
- MOCHO, P., ESCASO, F., MARCOS-FERNÁNDEZ, F., PÁRAMO, A., SANZ, J. L., VIDAL, D., & ORTEGA, F. (2024). A Spanish saltasauroid titanosaur reveals Europe as a melting pot of endemic and immigrant sauropods in the Late Cretaceous. *Communications Biology*, 7(1), 1016. <https://doi.org/10.1038/s42003-024-06653-0>
- MOCHO, P., ROYO-TORRES, R., & ORTEGA, F. (2019). A new macronarian sauropod from the Upper Jurassic of Portugal. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 39(1), 1-23. <https://doi.org/10.1080/02724634.2019.1578782>
- MORRIS, T. P., WHITE, I. R., & ROYSTON, P. (2014). Tuning multiple imputation by predictive mean matching and local residual draws. *BMC Medical Research Methodology*, 14(1). <https://doi.org/10.1186/1471-2288-14-75>
- NAVARRO, B. A., GHILARDI, A. M., AURELIANO, T., DÍAZ, V. D., BANDEIRA, K. L. N., CATTARUZZI, A. G. S., IORI, F. V., MARTINE, A. M., CARVALHO, A. B., ANELLI, L. E., FERNANDES, M. A., & ZAHER, H. (2022). A new nanoid titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Cretaceous of Brazil. *Ameghiniana*, 59(5), Article 5. <https://doi.org/10.5710/AMGH.25.08.2022.3477>
- NOPSCA, B. F. (1915). Die dinosaurier der Siebenbürgischen landesteile Ungarns. *Ungarischen Geologischen Reichsanstalt*, 23, 1-24.
- OTERO, A. (2010). Comments on the taxonomic status of *Neuquensaurus robustus* (Huene) (Sauropoda, Titanosauria). *X Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía -VII Congreso Latinoamericano de Paleontología*.
- PAGEL, M. (1999a). Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature*, 401(6756), 877-884. <https://doi.org/10.1038/44766>

- PAGEL, M. (1999b). The Maximum Likelihood Approach to Reconstructing Ancestral Character States of Discrete Characters on Phylogenies. *Systematic Biology*, 48(3), 612-622. <https://doi.org/10.1080/106351599260184>
- PAGEL, M., MEADE, A., & BARKER, D. (2004). Bayesian estimation of ancestral character states on phylogenies. *Systematic biology*, 53(5), 673-684. <https://doi.org/10.1080/10635150490522232>
- PARADIS, E., & SCHLIEP, K. (2018). ape 5.0: An environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in {R}. *Bioinformatics*, 35, 526-528.
- PÁRAMO, A. (2020). *The appendicular skeleton variability of the Sauropoda Titanosauria from the Upper Cretaceous of Lo Hueco (Cuenca, Spain)*. Universidad Autónoma de Madrid.
- PÁRAMO, A., MOCHO, P., ESCASO, F., & ORTEGA, F. (2025). *Evolution of hind limb morphology of Titanosauriformes (Dinosauria, Sauropoda) analyzed via 3D Geometric Morphometrics reveals wide-gauge posture as an exaptation for gigantism*. eLife Sciences Publications, Ltd. <https://doi.org/10.7554/elife.92498>
- PÁRAMO, A., MOCHO, P., & ORTEGA, F. (2020). Three-dimensional analysis of the titanosaurian limb skeleton: Implications for systematic analysis. *Journal of Iberian Geology*, 46, 369-402. <https://doi.org/10.1007/s41513-020-00139-8>
- POROPAT, S. F., MANNION, P. D., RIGBY, S. L., DUNCAN, R. J., PENTLAND, A. H., BEVITT, J. J., SLOAN, T., & ELLIOTT, D. A. (2023). A nearly complete skull of the sauropod dinosaur *Diamantinasaurus matildae* from the Upper Cretaceous Winton Formation of Australia and implications for the early evolution of titanosaurs. *Royal Society Open Science*, 10(4), 221618. <https://doi.org/10.1098/rsos.221618>
- R CORE TEAM. (2022). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- REVELL, L. J. (2012). phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 217-223.
- ROLFE, S., PIEPER, S., PORTO, A., DIAMOND, K., WINCHESTER, J., SHAN, S., KIRVESLAHTI, H., BOYER, D., SUMMERS, A., & MAGA, A. M. (2021). SlicerMorph: An open and extensible platform to retrieve, visualize and analyse 3D morphology. *Methods in Ecology and Evolution*, 12(10), 1816-1825. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13669>
- ROYSTON, P. (2004). Multiple Imputation of Missing Values. *The Stata Journal: Promoting communications on statistics and Stata*, 4(3), 227-241. <https://doi.org/10.1177/1536867X0400400301>
- SALGADO, L., CORIA, R. A., & CALVO, J. O. (1997). Evolution of titanosaurid sauropods. I: Phylogenetic analysis based on the postcranial evidence. *Ameghiniana*, 34(1), 3-32.
- SALLAM, H. M., GORSCAK, E., O'CONNOR, P. M., EL-DAWOUDI, I. A., EL-SAYED, S., SABER, S., KORA, M. A., SERTICH, J. J. W., SEIFFERT, E. R., & LAMANNA, M. C. (2018). New Egyptian sauropod reveals Late Cretaceous dinosaur dispersal between Europe and Africa. *Nature Ecology & Evolution*, 2(3), 445-451. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0455-5>
- SANDER, P. M. (2013). An Evolutionary Cascade Model for Sauropod Dinosaur Gigantism—Overview, Update and Tests. *PLoS ONE*, 8(10), e78573. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0078573>
- SCHLAGER, S. (2017). Morpho and Rvcg – Shape Analysis in R. En G. Zheng, S. Li, & G. Székely (Eds.), *Statistical Shape and Deformation Analysis* (pp. 217-256). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-810493-4.00011-0>
- SCHLIEP, K., POTTS, A. J., MORRISON, D. A., & GRIMM, G. W. (2017). Intertwining phylogenetic trees and networks. *Methods in Ecology and Evolution*, 8, 1212-1220.
- SCHLUTER, D., PRICE, T., MOOERS, A. Ø., & LUDWIG, D. (1997). Likelihood of ancestor states in adaptive radiation. *Evolution*, 51(6), 1699-1711. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1997.tb05095.x>

- SCHWARZ, D., WINGS, O., & MEYER, C. A. (2007). Super sizing the giants: First cartilage preservation at a sauropod dinosaur limb joint. *Journal of the Geological Society*, 164(1), 61-65. <https://doi.org/10.1144/0016-76492006-019>
- ULLMANN, P. V., BONNAN, M. F., & LACOVARA, K. J. (2017). Characterizing the Evolution of Wide-Gauge Features in Stylopodial Limb Elements of Titanosauriform Sauropods via Geometric Morphometrics. *The Anatomical Record*, 300(9), 1618-1635. <https://doi.org/10.1002/ar.23607>
- ULLMANN, P. V., & LACOVARA, K. J. (2016). Appendicular osteology of Dreadnoughtusschrani, a giant titanosaurian (Sauropoda, Titanosauria) from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 36(6). <https://doi.org/10.1080/02724634.2016.1225303>
- UPCHURCH, P., BARRETT, P. M., & DODSON, P. (2004). Sauropoda. En D. B. Weishampel, P. Dodson, & H. Osmolska (Eds.), *The Dinosauria (2a, pp. 259-322)*. University of California Press. <http://eprints.ucl.ac.uk/36391/>
- VAN BUUREN, S., & GROOTHUIS-OUDSHOORN, K. (2011). mice: Multivariate Imputation by Chained Equations in R. *Journal of Statistical Software*, 45(3), 1-67. <https://doi.org/10.18637/jss.v045.i03>
- VIDAL, D., MOCHO, P., ABERASTURI, A., SANZ, J. L., & ORTEGA, F. (2020). High browsing skeletal adaptations in *Spinophorosaurus* reveal an evolutionary innovation in sauropod dinosaurs. *Scientific Reports*, 10(1), 6638. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-63439-0>
- VILA, B., SELLÉS, A., MORENO-AZANZA, M., RAZZOLINI, N. L., GIL-DELGADO, A., CANUDO, J. I., & GALOBART, À. (2022). A titanosaurian sauropod with Gondwanan affinities in the latest Cretaceous of Europe. *Nature Ecology & Evolution*. <https://doi.org/10.1038/s41559-021-01651-5>
- VOEGELE, K. K., BONNAN, M. F., SIEGLER, S., LANGEL, C. R., & LACOVARA, K. J. (2022). Constraining Morphologies of Soft Tissues in Extinct Vertebrates Using Multibody Dynamic Simulations: A Case Study on Articular Cartilage of the Sauropod Dreadnoughtus. *Frontiers in Earth Science*, 10. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/feart.2022.786247>
- WILEY, D. F., AMENTA, N., ALCANTARA, D. A., GHOSH, D., KIL, Y. J., DELSON, E., HARCOURT-SMITH, W., ROHLF, F. J., JOHN, K. S., HAMANN, B., JOHN, K. S., HAMANN, B., JOHN, K. S., & HAMANN, B. (2005). Evolutionary Morphing. *Proceedings of IEEE Visualization 2005*, 1-8. <https://doi.org/10.1109/VIS.2005.30>
- WILSON, J. A. (2002). Sauropod dinosaur phylogeny: Critique and cladistic analysis. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 136(2), 215-275. <https://doi.org/10.1046/j.1096-3642.2002.00029.x>
- WILSON, J. A., & CARRANO, M. T. (1999). Titanosaurs and the origin of «wide-gauge» trackways; a biomechanical and systematic perspective on sauropod locomotion. *Paleobiology*, 25(2), 252-267.
- ZELDITCH, M. L., SWIDERSKI, D. L., & SHEETS, H. D. (2012). *Geometric Morphometrics for Biologists* (2nd ed.). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-386903-6.00001-0>

APÉNDICE A - METODOLOGÍA y RESULTADOS DE PCA SOBRE VARIABLES DE FORMA

A1. METODOLOGÍA

A1.1. DIGITALIZACIÓN 3D, MUESTREO DE LANDMARKS Y RECONSTRUCCIÓN

A1.1.1. DIGITALIZACIÓN 3D

Para cada taxón de saurópodo muestreado en este estudio se realizó una reconstrucción tridimensional mediante fotogrametría (ver figura A.1) del fémur, tibia y fíbula de aquellos ejemplares en los que se pudo estimar un estadio ontogenético de adulto o subadulto basado en estudios paleohistológicos previos o en el estado de características osteológicas relativas a las principales inserciones musculares y las caras articulares (Ikejiri, 2004; Páramo, 2020). La reconstrucción mediante fotogrametría se realizó siguiendo una combinación de solape de fotografías en torno al ejemplar (Díez Díaz *et al.*, 2021; Mallison, 2011) y ejemplar en mesa rotatoria (Mallison, 2011). Las fotografías se tomaron con las cámaras Canon EOS 1100D DSLR y Canon EOS 80D DSLR con objetivos Canon 18–55 mm f3.5, Canon 50 mm f1.8 y Sigma 17–50 mm f2.8. Los objetivos con rango variable se emplearon a una distancia focal entre 35 y 50 mm puesto que son las menos afectadas por deformación de lente (ej., Collins & Gazley, 2017). Las fotografías fueron obtenidas en formato RAW sin eliminación automática de la deformación de lente, ya que fue procesada posteriormente en el software Camera Raw® v.14.5+. Las fotografías fueron procesadas en el software Agisoft Metashape® Professional v.1.8.1, resultando en reconstrucciones 3D de los ejemplares exportadas en formato OBJ y con la topología corregida mediante el software Instant Meshes (Jakob *et al.*, 2015) y el software Blender® v.2.79b (Blender Online Community, 2018). En el caso del ejemplar de *Diamantinasaurus matildae*, este fue reconstruido mediante tomografía computarizada (Poropat *et al.*, 2023). A partir de estos modelos 3D se generaron los montajes de extremidades posteriores en posición anatómica. Para los taxones con más de un individuo o procedentes de yacimientos con múltiples ejemplares, se reconstruyeron todos los ejemplares de cada tipo de elemento referidos a ese taxón y se procedió luego a obtener una morfología intermedia a partir de los propios métodos de morfometría geométrica (ver abajo). Este método produciría una morfología media de la extremidad, por lo que epistémicamente sería similar a denominar una Unidad Operativa Taxonómica (OTU) que aglutinase todas las características osteológicas de una especie (ver Upchurch *et al.*, 2004; Wilson, 2002).

A1.1.2. MORFOMETRÍA GEOMÉTRICA 3D BASADA EN LANDMARKS

Los archivos OBJ de los elementos reconstruidos fueron la base para la muestra de coordenadas landmarks y semilandmarks en el software SlicerMorph® v.5.8.1 (Rolfe *et al.*, 2021), utilizando la metodología de una plantilla para proyección de las curvas de semilandmarks y superficies (Botton-Divet *et al.*, 2015). Las coordenadas de landmarks y curvas fueron importadas en el entorno estadístico R v.4.4 (R Core Team, 2022) mediante los paquetes *geomorph* v.4.0.6 (Adams *et al.*, 2019) y *Morpho* v.2.12 (Schlager, 2017). Los landmarks son coordenadas homólogas ligadas a estructuras anatómicas referenciables en todos los

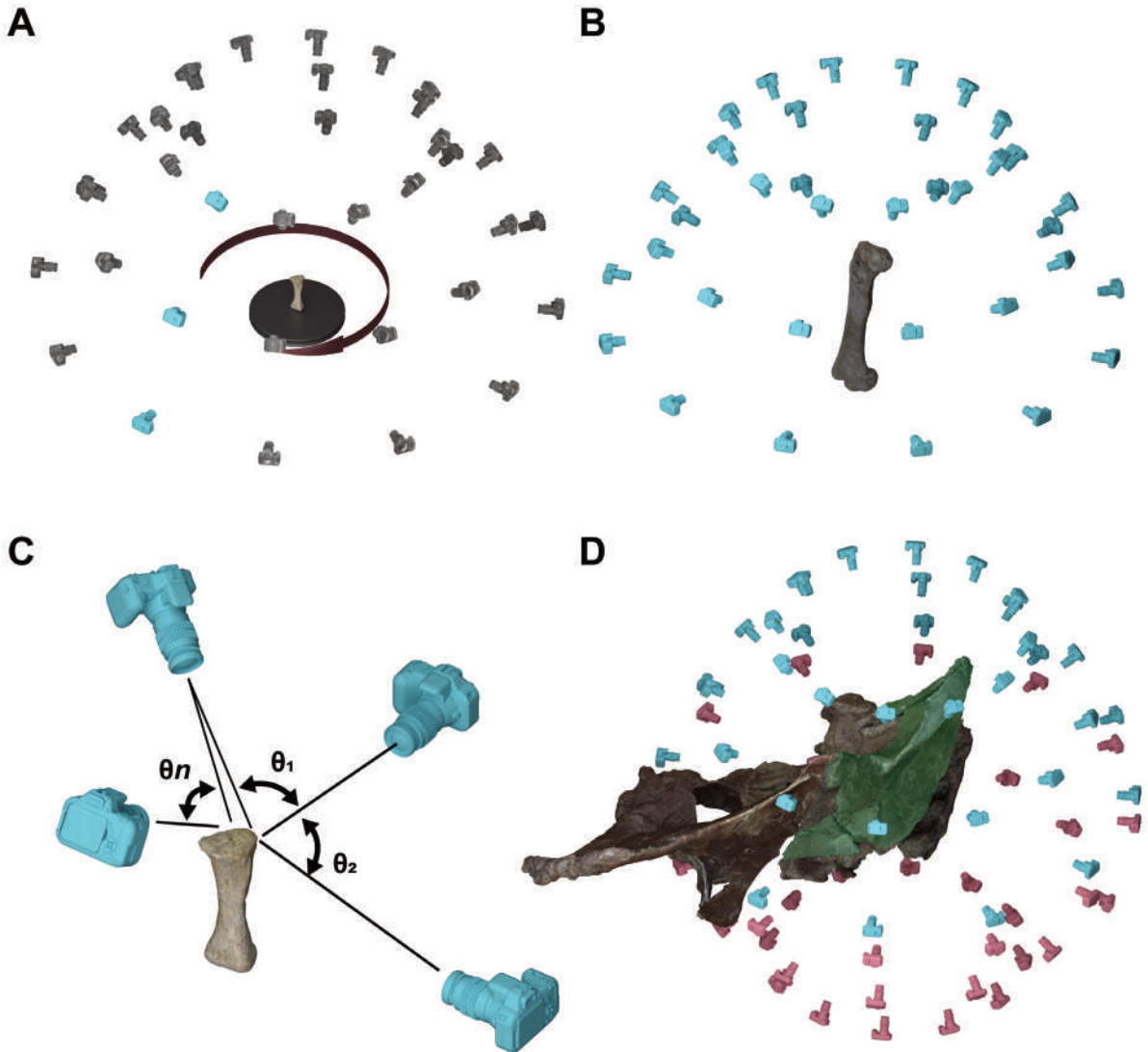


Figura A.1. Procedimiento de estereofotogrametría para reconstruir tridimensionalmente los ejemplares en gabinete. A. fotogrametría con ejemplar en base rotaria. B. fotogrametría con toma de fotografías rotando en torno al ejemplar. C. Diferencias de ángulos entre las fotografías para producir la triangulación de los píxeles. D. Ensamblado de varias secuencias de fotografías en torno al ejemplar para producir la reconstrucción 3D completa.

ejemplares de la muestra y por tanto cumplen un principio de homología (Zelditch *et al.*, 2012). No obstante, las curvas deben ser procesadas para asegurar la homología de coordenadas a lo largo de todos los ejemplares de la muestra.

Cada curva tiene definidos una serie de semilandmarks espaciados regularmente a lo largo de la longitud de esta que posteriormente se someten al procedimiento de “sliding” o deslizado sobre la superficie de la malla 3D del archivo OBJ para asegurar su espaciado regular en cada ejemplar (Gunz *et al.*, 2005) y por tanto pseudohomologizar todas las coordenadas de semilandmarks a lo largo de la muestra. Esto es, cada

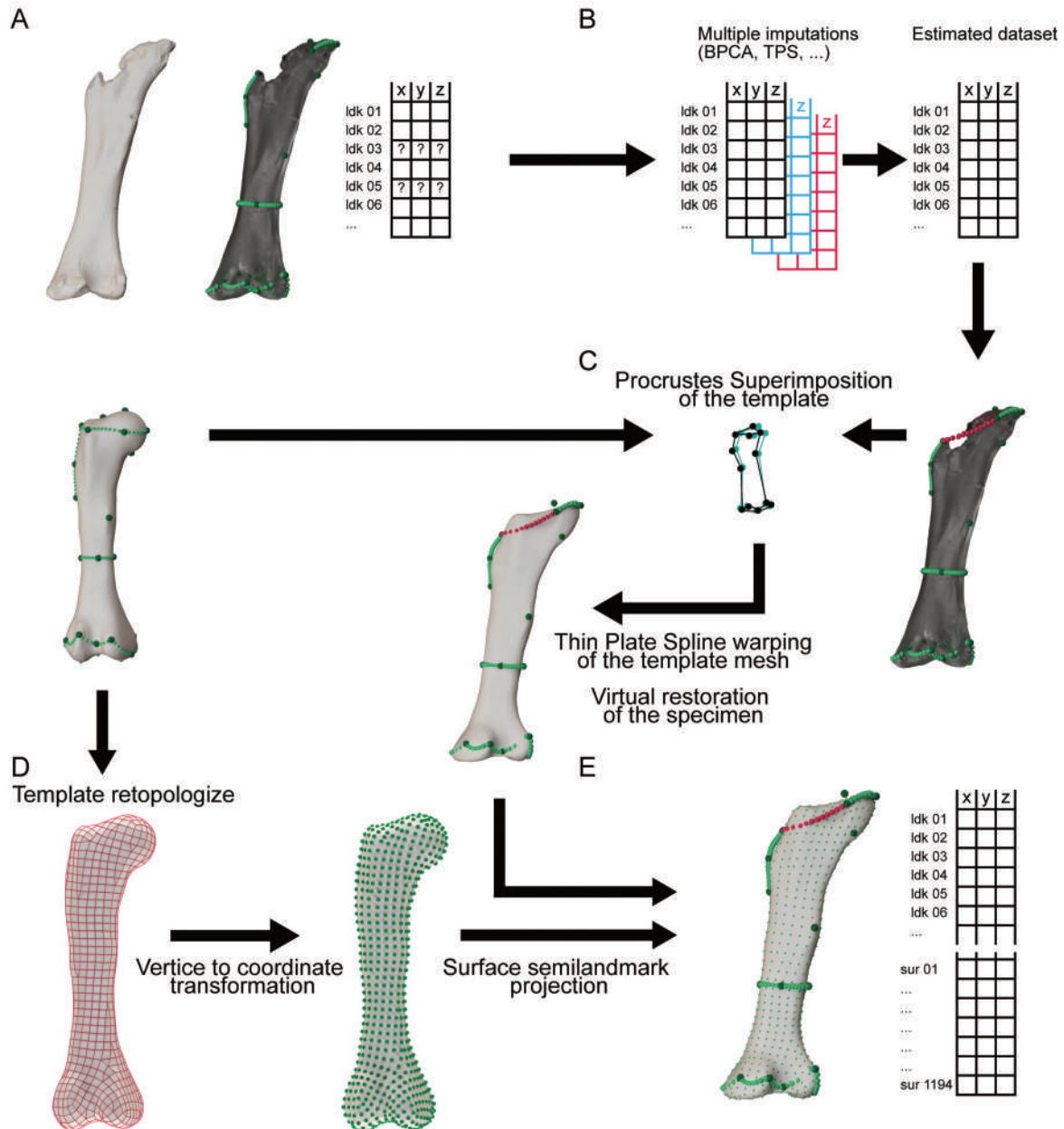


Figura A.2. Procedimiento de estimación de landmarks y semilandmarks ausentes a lo largo de estructuras no preservadas o fracturadas en ejemplar fósil. A. Las coordenadas originales. B. estimación de las coordenadas mediante métodos de imputación múltiple. C. la malla de la plantilla es deformada a esta nueva configuración completa para obtener una reconstrucción completa del modelo 3D. D. retopología de la malla plantilla al número deseado de semilandmarks de superficie para convertir los vértices en las coordenadas de semilandmarks de superficie.

semilandmark se asumiría que registra la misma estructura, como ocurre con los landmarks fijados en inserciones musculares, máximos de curvatura de una cara articular, etc. A partir de estas mismas coordenadas landmarks se obtuvo la morfología intermedia de cada tipo de elemento para los taxones de saurópodo muestreados en el caso de más de un ejemplar del mismo tipo de elemento.

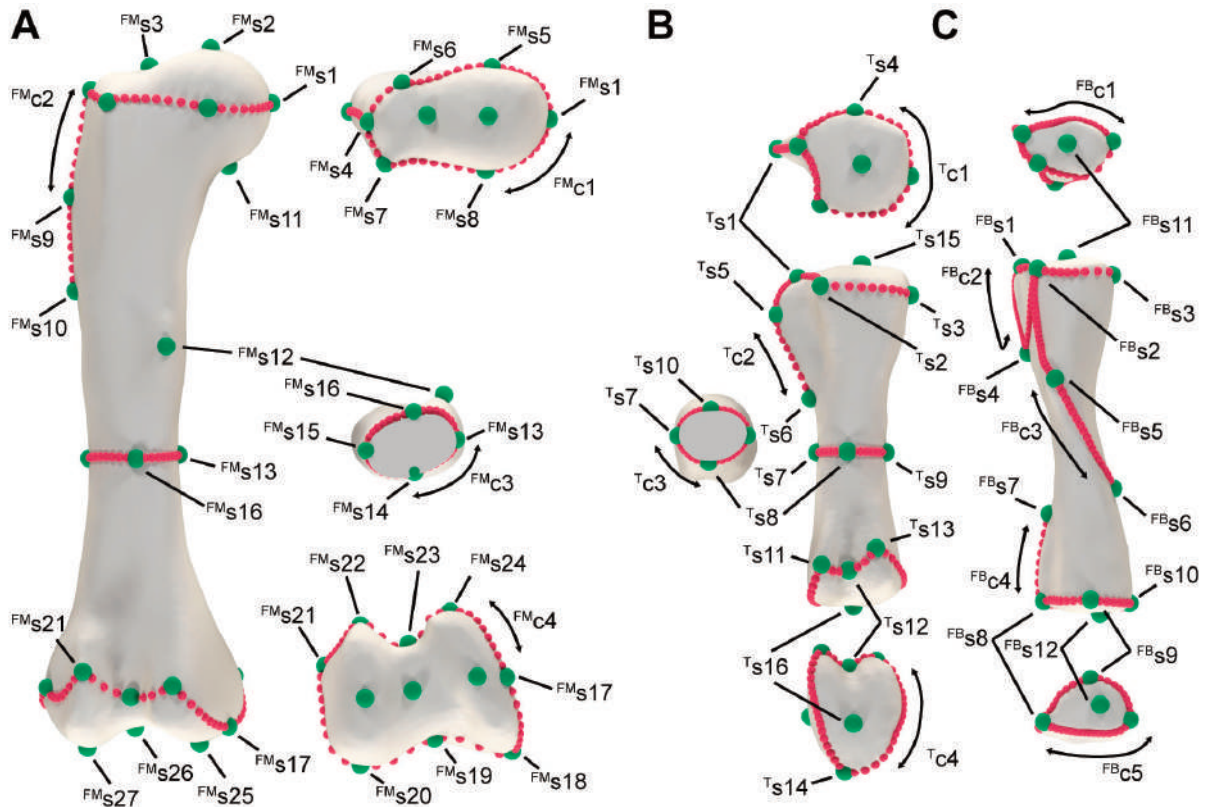


Figura A.3. Set de landmarks y curvas para estimación de landmarks, restauración virtual y cálculo de la morfología media en caso de OTUs con múltiples ejemplares del mismo tipo de elemento. A. Landmarks y curvas definidas en el fémur. B. tibia. C. fibula.

A menudo muchos ejemplares anatómicos fósiles están incompletos debido a falta de preservación, fracturación, tafonomía o erosión (Brown *et al.*, 2012; ver también Ullmann & Lacovara, 2016). Para obtener la morfología media de cada tipo de elemento en las distintas OTUs se empleó un flujo de trabajo de Restauración Virtual de los elementos siguiendo la propuesta en el trabajo de Páramo *et al.* (2020) y resumida en la figura A.2. Las coordenadas de landmarks y curvas de semilandmarks se estiman empleando el mismo algoritmo de “Thin Plate Spline” (TPS; Gunz, 2005; Gunz *et al.*, 2009) empleado para el deslizado de los semilandmarks. Este algoritmo permite estimar la posición en la secuencia de las coordenadas ausentes a partir de la combinación de la correlación entre las coordenadas landmarks dentro de un mismo ejemplar y entre las coordenadas de todos los ejemplares de la muestra. Para este procedimiento preliminar se empleó un set de landmarks propuesto en estudios previos (ver Páramo, 2020; figura A.3).

En el caso de ejemplares muy incompletos como es *Oceanotitan dantasi*, cuyo fémur es fragmentario y falta la parte intermedia de la diáfisis (Mocho *et al.*, 2019), primero se emplearon métodos de imputación múltiple (Emparejamiento de media predictiva o PMM; Allison, 2000; Morris *et al.*, 2014; Royston, 2004) a partir de varias medidas lineales tomadas en los fémures de la muestra mediante el paquete mice v.3.16.0 (van Buuren & Groothuis-Oudshoorn, 2011). Una vez estimada la longitud proximodistal del ejemplar, se



Figura A.4. Reconstrucción de extremidad posterior tipo con elementos en posición anatómica. Vista anterior, medial, lateral y posterior. Se muestran los landmarks empleados para este estudio en rojo, y las curvas y respectivos semilandmarks en azul. Nótese la distancia entre los elementos proximales y distales de la extremidad, espacio que ocuparía en teoría la capa de cartilago articular sensu Voegele *et al.* (2022).

procedió al montaje virtual de los fragmentos del fémur para continuar con el proceso de muestreo de los landmarks y curvas, su importación en el entorno R y estimación de las coordenadas restantes.

Con este procedimiento preliminar se obtuvo un set completo de configuraciones de landmarks y curvas, así como mallas 3D reconstruidas para cada taxón. En el caso de taxones con múltiples ejemplares se estimó la morfología media de cada tipo de elemento, resultando en una morfología de fémur, tibia y fíbula unitaria de todos los ejemplares referidos a individuos en estado adulto o subadulto para un mismo taxón. Con estos ejemplares completos se procedió al montaje en posición anatómica de los elementos de la extremidad posterior y el muestreo de los landmarks y curvas de estudio. Hay que tener en cuenta que los dinosaurios en general, y saurópodos en particular, presentan una capa de cartilago de elevado espesor en torno a las articulaciones de los elementos apendiculares (Bonnar *et al.*, 2010; Schwarz *et al.*, 2007). Para este estudio se asumió la estimación más reciente de un 2% añadido al volumen de los elementos (Voegele *et al.*, 2022) con un 4% adicional de la altura proximodistal total entre elementos de la extremidad. Una vez los elementos fueron montados en posición anatómica, se procedió a muestrear el set final de landmarks y curvas de estudio (figuras A.4–5).

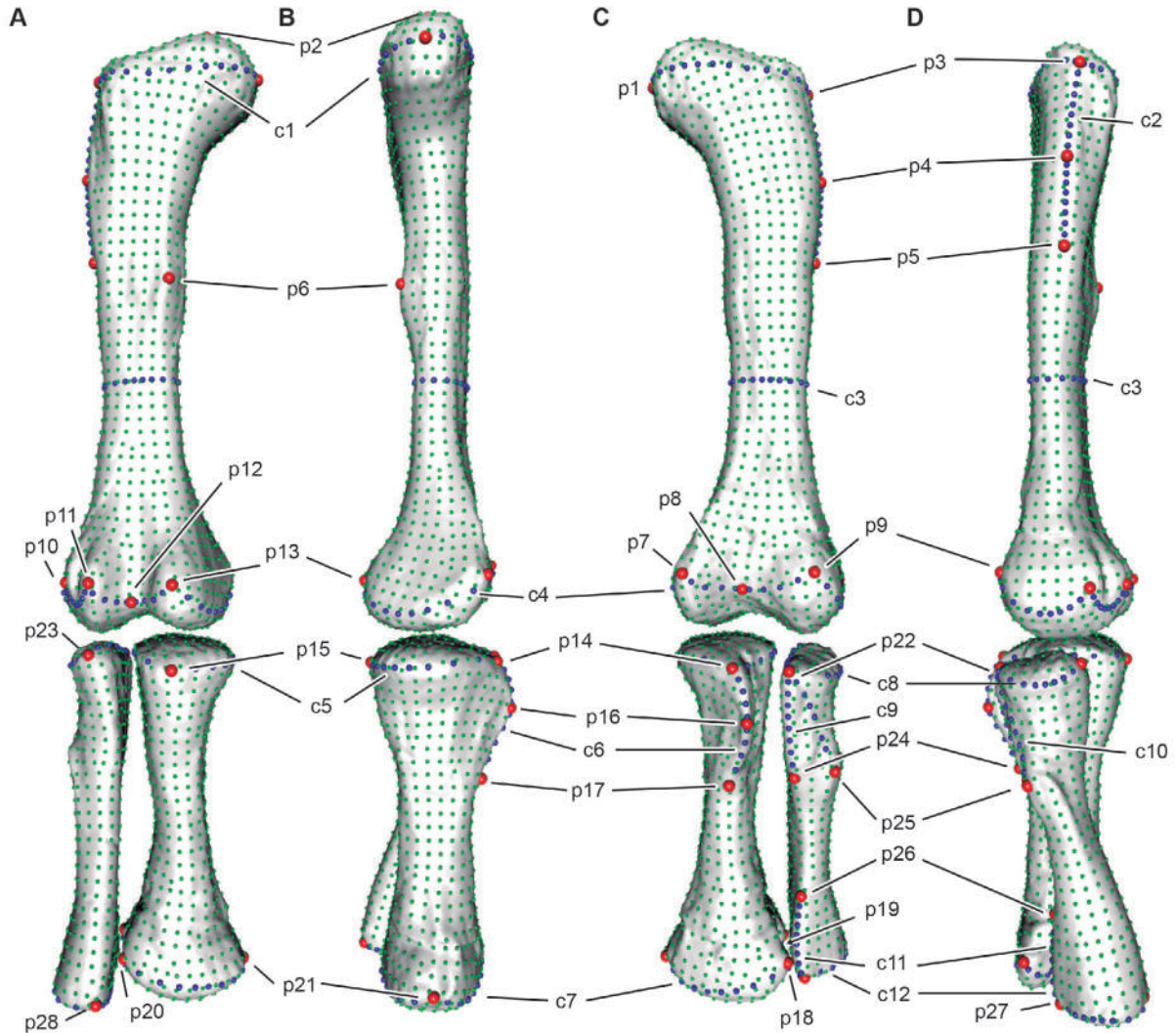


Figura A.5. Muestra de landmarks, curvas y superficies empleadas en este estudio. A. vista posterior. B. vista medial. C. vista anterior. D. vista lateral.

Para el despliegue de semilandmarks de superficie se procedió con la metodología propuesta por Botton-Divet *et al.* (2015) modificada por Páramo *et al.* (2020). Se realizó una retopología de la extremidad posterior teórica empleada como plantilla hasta el número deseado de vértices equivalente al número deseado de semilandmarks representativos de la superficie (ver figura A.2). La conversión de los vértices de esta malla simplificada en coordenadas de semilandmarks de superficie se llevó a cabo en R. Después se empleó el método de Botton-Divet *et al.* (2015) para proyectar los landmarks de la plantilla en el resto de los ejemplares mediante deslizado de semilandmarks en la superficie de las mallas 3D de las extremidades posteriores de los taxones para asegurar la homología a lo largo de la muestra.

Una vez obtenidas las muestras de landmarks, curvas y superficie, se realizó un análisis generalizado Procrustes para eliminar de la muestra los efectos de las diferencias de tamaño entre las OTUs, así como

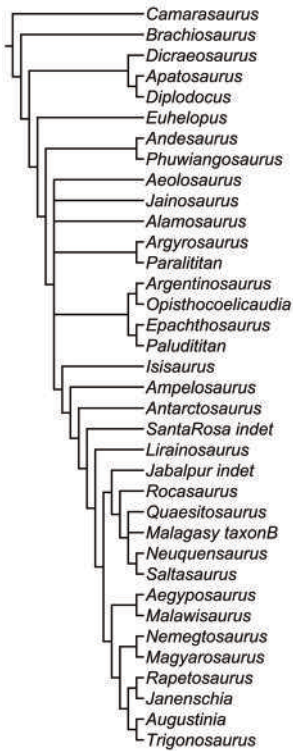


Figura A.6. Hipótesis filogenética de Csiki *et al.* (2010).

defectos de posición y rotación de los modelos 3D que interfieran en los análisis (Zelditch *et al.*, 2012). Las coordenadas Procrustes permiten que la comparativa entre los ejemplares de estudio sea solo relativa a la variación en la morfología entre las distintas OTUs. Para resumir y visualizar las variaciones morfológicas se realizó un análisis de componentes principales (PCA) sobre estas coordenadas Procrustes, obteniendo lo que se conoce como variables de forma (los componentes principales).

A1.1.3. HIPÓTESIS FILOGENÉTICA PARA TITANOSAURIA

Hasta la fecha no existe una hipótesis filogenética estable para los saurópodos titanosaurios (Díez Díaz *et al.*, 2025; Gorscak *et al.*, 2022; Mannion *et al.*, 2019; Mocho *et al.*, 2024; Navarro *et al.*, 2022; Sallam *et al.*, 2018) ni una única hipótesis que agrupe a todos los taxones muestreados (Páramo *et al.*, 2025). Por ello se decidió estimar una filogenia de consenso utilizando la metodología de superárbol filogenético mediante representación parsimoniosa de matrices (MRP; Bininda-Emonds, 2004) a partir de algunas de las hipótesis filogenéticas más recientes (Csiki *et al.*, 2010; Mocho *et al.*, 2024; Navarro *et al.*, 2022; ver figura B6–9). Se decidió omitir la hipótesis filogenética más reciente para *Magyarosaurus* spp. debido a la posición conflictiva de algunos taxones de Lirainosauridae, al igual que algunos taxones de titanosaurios no Lirainosauridae de ramificación profunda, y se optó por emplear la hipótesis filogenética en la que se basa anteriormente propuesta por Navarro *et al.*

(2022). Las topologías originales de Csiki *et al.* (2010), hipótesis tras exclusión de taxones de Mocho *et al.* (2024) y la hipótesis de Navarro *et al.* (2022) se convirtieron en matrices con el método MRP mediante el paquete *phangorn* v.2.11.1 (Schliep *et al.*, 2017).

Después se utilizaron estas matrices para obtener un superárbol (figura B9) y se podaron las ramas a las OTUs empleadas en este estudio. Por último, se calculó la longitud de las ramas del árbol basado en la estimación de la edad de cada nodo por el método de presencia más antigua–más moderna (Bapst, 2014) mediante el paquete *paleotree* v.3.4.5 (Bapst, 2012). La hipótesis filogenética resultante puede observarse en la figura 3 del manuscrito.

A1.1.4. APROXIMACIONES AL TAMAÑO CORPORAL

El tamaño de la extremidad posterior de los dinosaurios saurópodos ofrece una buena aproximación al tamaño del organismo, ya que existe una buena correlación entre las proporciones de los elementos y la masa corporal (Benson *et al.*, 2014, 2018; Mazzetta *et al.*, 2004). Este fue aproximado a partir del centroide de la configuración de landmarks y semilandmarks, que es una suma de las distancias cuadráticas entre los mismos (Bookstein, 1991; Zelditch *et al.*, 2012). Este aglutina información en el tamaño tanto del elemento proximal (fémur) como de los distales (par tibia-fíbula). No obstante, el uso del centroide puede

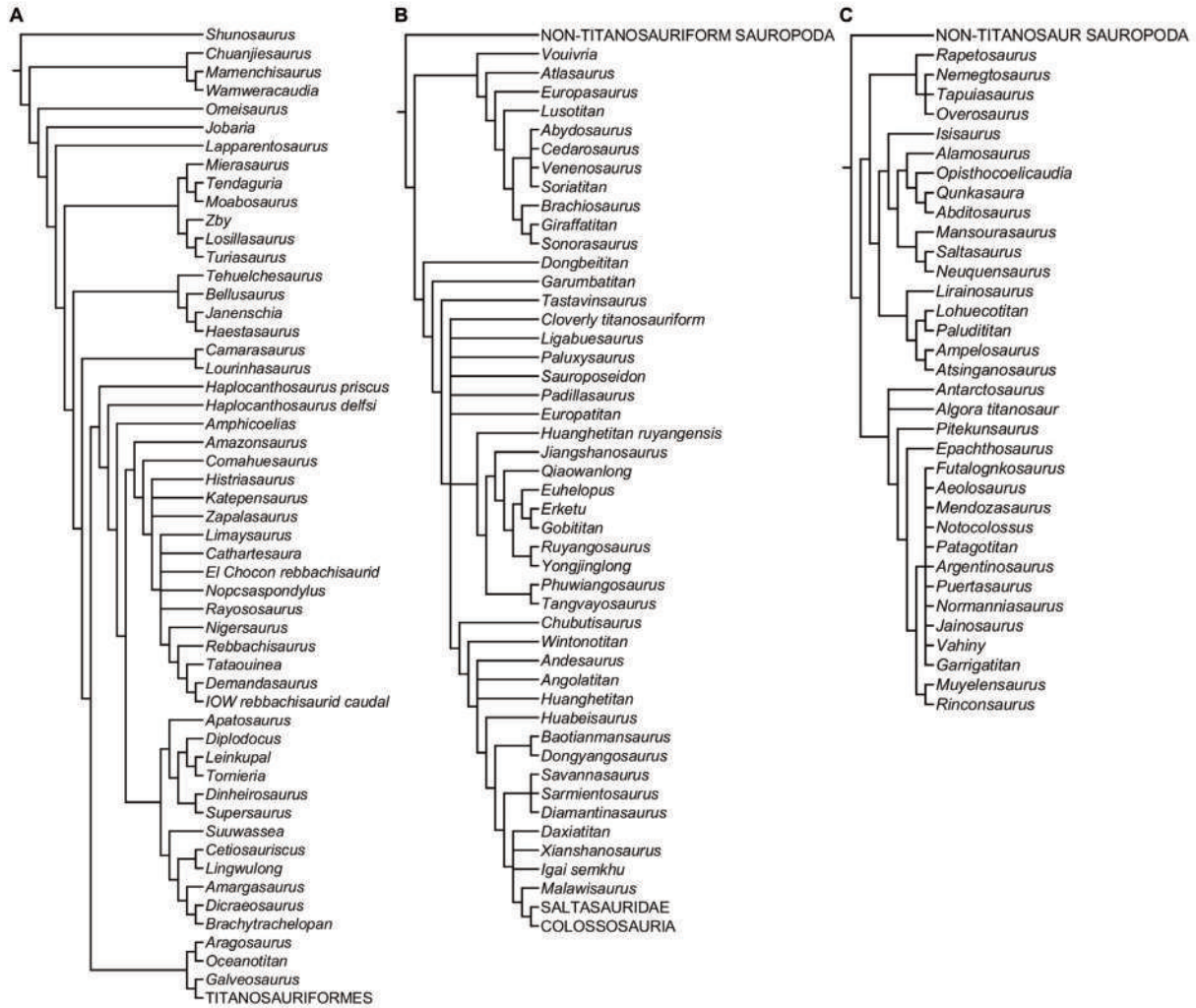


Figura A.7. Hipótesis filogenética de Mocho *et al.* (2024) basada en la matriz excluyendo taxones indicados. A. saurópodos no titanosauriformes, B. titanosauriformes no saltasauridos, no colososaurios. C. titanosaurios.

ser problemático debido a que es independiente de la forma (ecuación del tamaño de centroide y procedimiento de análisis generalizado Procrustes, Zelditch *et al.*, 2012) y que puede depender del número de landmarks (y semilandmarks) entre ejemplares (ver también Zelditch *et al.*, 2012). Como la configuración empleada en este estudio es similar entre todos los taxones muestreados, no hay problemática de variaciones en función del número de landmarks. Pero puede complicar las comparaciones con otros estudios futuros que utilicen otras configuraciones y, por ende, número de landmarks y semilandmarks. Por ello también se empleó la longitud proximodistal del fémur como aproximación al tamaño (ej., Bonnan, 2007), y la estimación de la masa corporal. Para la estimación de la masa corporal, el método más correcto emplea ecuaciones alométricas cuadráticas basada en la combinación de datos de la extremidad anterior y posterior dado que se trata de organismos cuadrúpedos (Campione & Evans, 2020). Aunque la metodología más precisa empleada actualmente es a partir de modelos volumétricos totales utilizando la

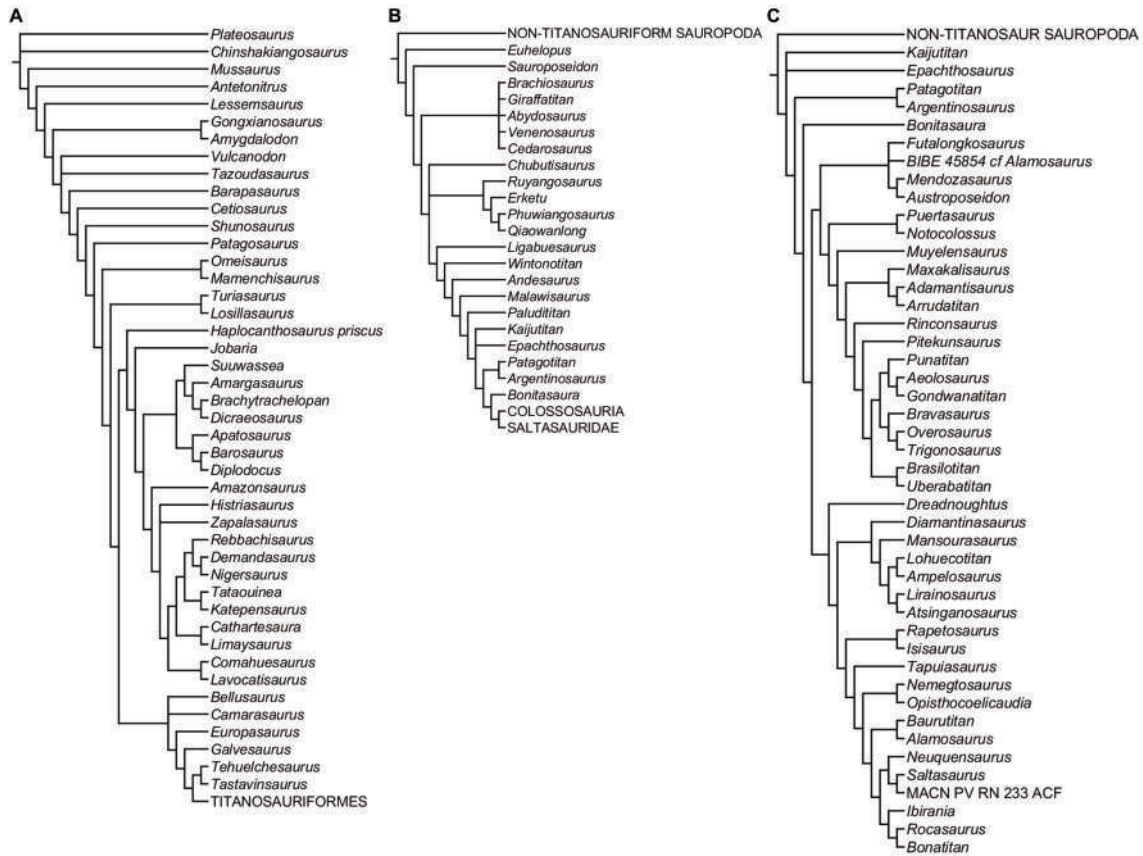


Figura A.8. Hipótesis filogenética de Navarro *et al.* (2022). A. saurópodos no titanosauriformes, B. titanosauriformes no saltasauridos, no colososaurios, C. titanosaurios.

reconstrucción tridimensional de todo el esqueleto (Bates *et al.*, 2016), el uso de ecuaciones alométricas es una buena aproximación. Además, por desgracia no se ha preservado el esqueleto completo de todos los taxones muestreados en este estudio. Por ello, se estimó la masa corporal a partir de ecuaciones alométricas utilizando medidas lineales del húmero y fémur de los ejemplares de estudio siguiendo la propuesta de Campione y Evans (2012, 2020) mediante el paquete *MASSIMATE* v.2.0 (Campione, 2015).

A1.1.5. ESTIMACIÓN DE CARACTERES ANCESTRALES Y TEST DE SEÑAL FILOGENÉTICA

Para saber si existen tendencias filéticas observables en las variaciones en las características osteológicas identificadas por medio de los análisis, o las aproximaciones al tamaño corporal, se estimó la lambda de Pagel (λ ; Pagel, 1999a). La λ de Pagel se estimó mediante el paquete *phytools* v.2.0-3 (Revell, 2012) bajo un modelo sencillo de evolución dinámica Browniana, calculando si es significativa para un valor de alfa de 0.05. Los resultados de estas estimaciones pueden encontrarse en el Anexo C. Para observar los cambios evolutivos estimaron los caracteres ancestrales (ACE; Pagel, 1999b) utilizando la hipótesis filogenética del superárbol podado a las OTUs de estudio mediante un modelo de máxima similitud y evolución por

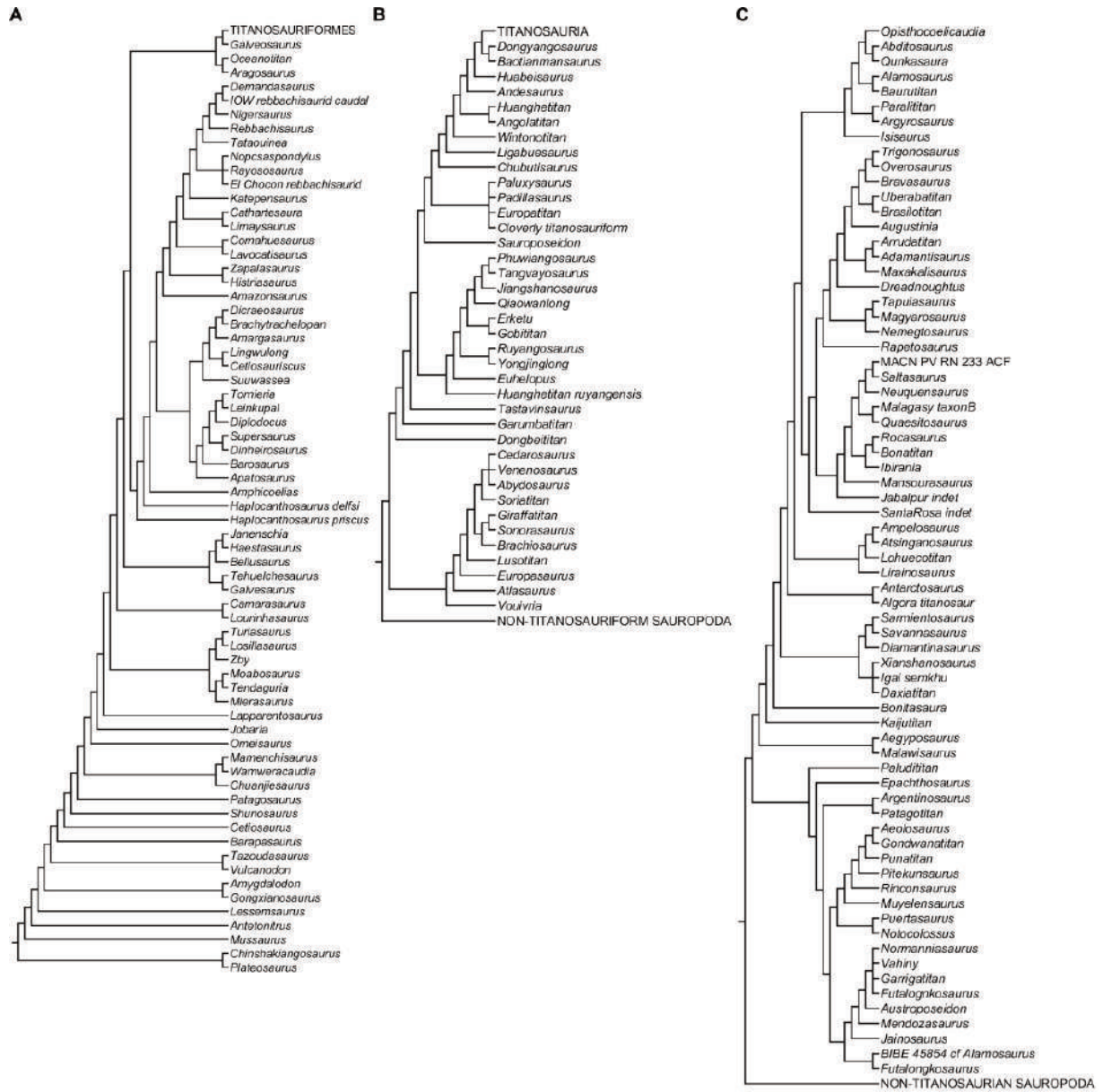


Figura A.9. Superárbol resultante. A. saurópodos no titanosauriformes, B. titanosauriformes no titanosaurios, C. Titanosauria.

dinámica Browniana sencilla (Pagel, 1999b; Pagel *et al.*, 2004; Schluter *et al.*, 1997) similar al empleado para el cálculo de la λ de Pagel.

Esta estimación permite visualizar los cambios temporales que ha experimentado un carácter cuantitativo, sea una variable de forma o el tamaño (con las diversas aproximaciones empleadas en este estudio; ver figura 6 en manuscrito principal). Además, también permite comprobar la hipótesis de tendencias significativas a lo largo de la filogenia. No obstante, la muestra es pequeña como para realizar un modelo

de alometría filogenética o tests más avanzados. En su lugar empleamos el método de Butler y Goswami(2008) que consiste en un test de χ^2 de bondad de ajuste entre los cambios experimentados a lo largo de los nodos de la hipótesis filogenética para saber si hay un cambio a misma frecuencia (50-50%) o la frecuencia difiere positiva o negativamente de manera estadísticamente significativa para un valor alfa de 0.05. Se evaluaron las diferencias en el logaritmo del tamaño del centroide, el logaritmo de la longitud proximodistal del fémur, el logaritmo de la masa corporal estimada, y las variables de forma (PCs del análisis sobre las coordenadas Procrustes de landmarks y curvas solamente) entre los nodos internos de Titanosauriformes, Somphospondyli, Titanosauria y Lithostrotia en nuestra hipótesis filogenética. La suma de cambios, media, mediana y los cambios positivos y negativos se pueden encontrar en el Anexo C junto al test de bondad de ajuste.

A2. RESULTADOS DE ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES

A2.1. PCA SOBRE COORDENADAS PROCRUSTES DE LANDMARKS Y CURVAS

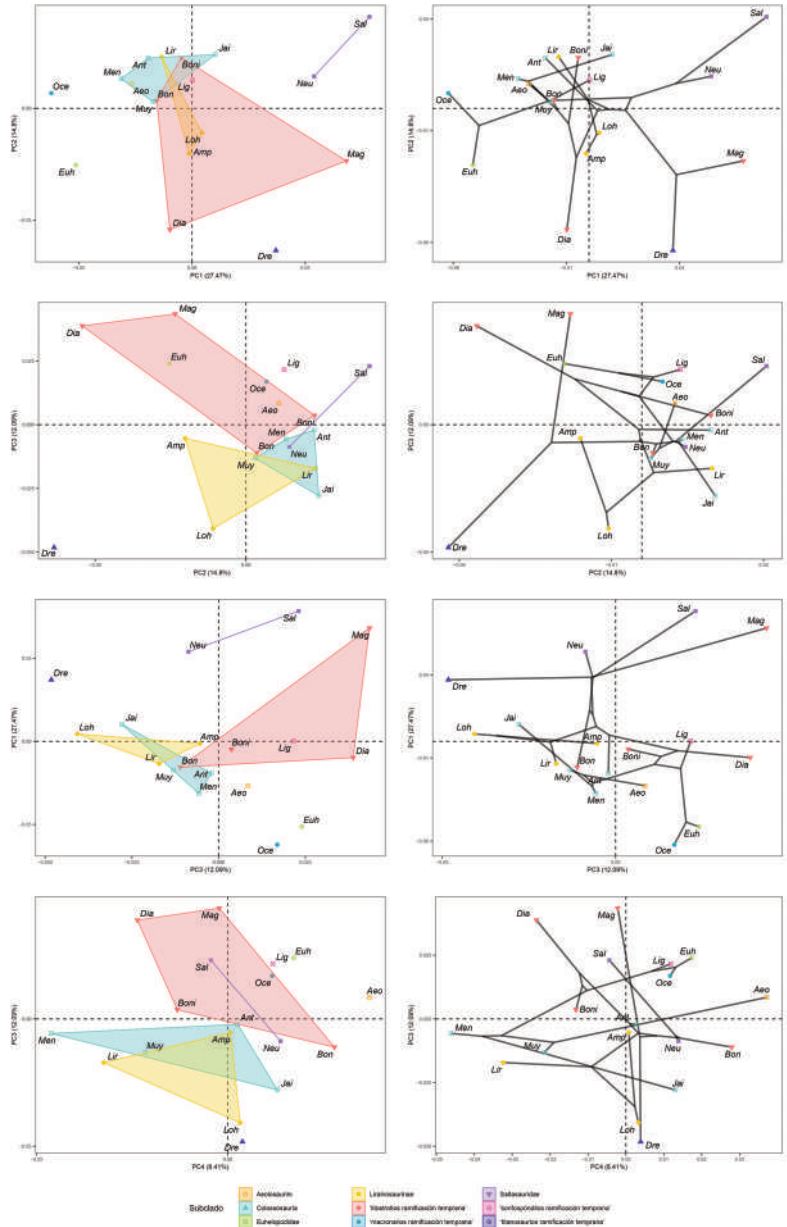


Figura A.10. PCA sobre las coordenadas Procrustes de landmarks y curvas de la muestra de estudio. Derecha los gráficos de morfoespacios bicomponentes de PC1-PC4, izquierda filomorfoespacios con hipótesis filogenética sobreimpuesta. Aeo – *Aeolosaurus*, Amp – *Ampelosaurus*, Ant – *Antarctosaurus*, Bon – *Bonaitan*, Boni – *Bonitasaura*, Dia – *Diamantinasaurus*, Dre – *Dreadnoughtus*, Euh – *Eubelopus*, Jai – *Jainosaurus*, Lig – *Ligabuesaurus*, Lir – *Liraimosaurus*, Loh – *Lobuecotitan*, Mag – *Magyarosaurus*, Men – *Mendozasaurus*, Muy – *Muyelensaurus*, Neu – *Neuquensaurus*, Sal – *Saltasaurus*.

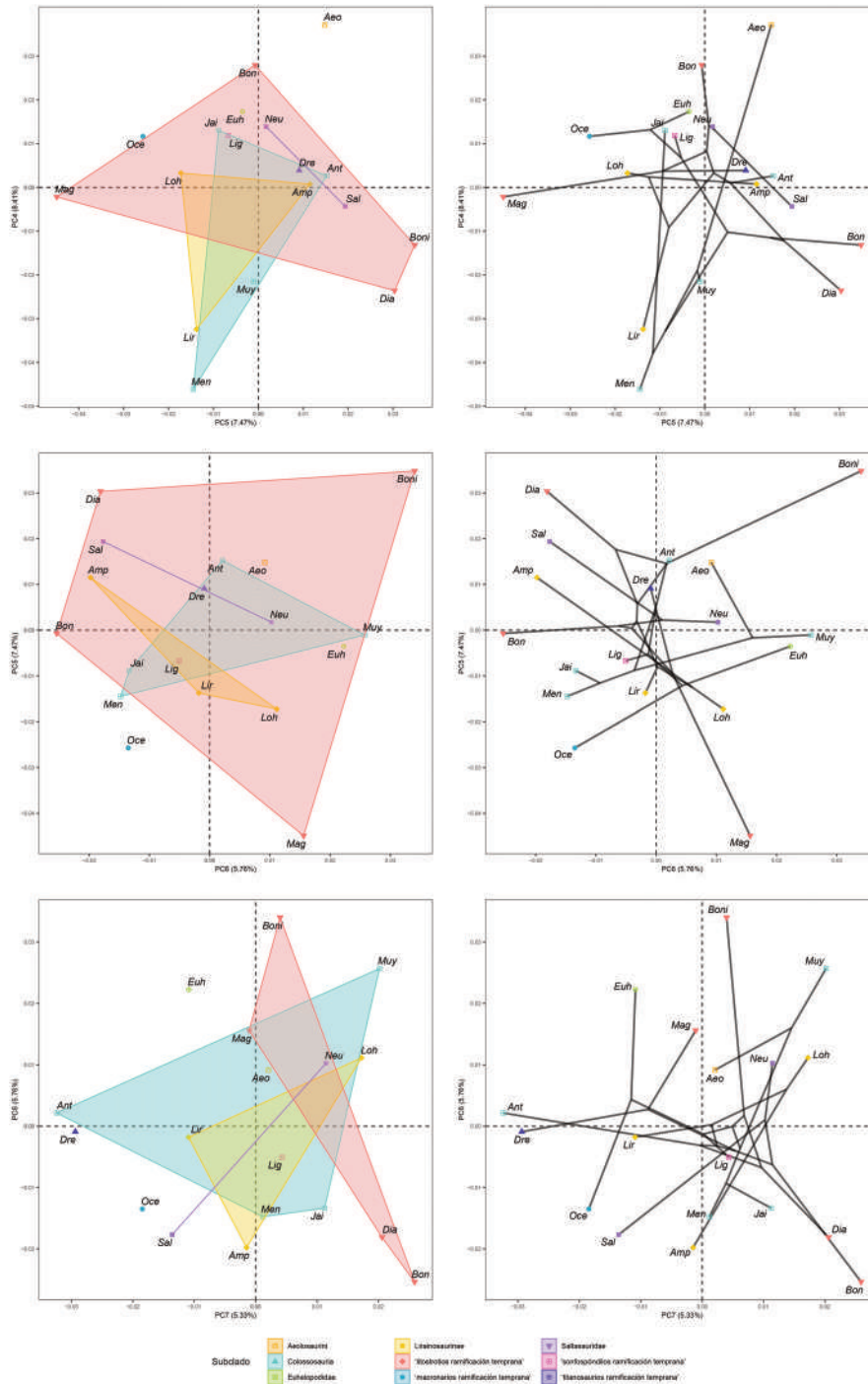


Figura A.11. PCA sobre las coordenadas Procrustes de landmarks y curvas de la muestra de estudio. Derecha los gráficos de morfoespacios bicomponentes de PC5-PC7, izquierda filomorfoespacios con hipótesis filogenética sobreimpuesta. Aeo – *Aeolosaurus*, Amp – *Ampelosaurus*, Ant – *Antarctosaurus*, Bon – *Boniatitan*, Boni – *Bonitasaura*, Dia – *Diamantinasaurus*, Dre – *Dreadnoughtus*, Euh – *Eubelopus*, Jai – *Jainosaurus*, Lig – *Ligabuesaurus*, Lir – *Liraimosaurus*, Loh – *Lobuecotitan*, Mag – *Magyarosaurus*, Men – *Mendozasaurus*, Muy – *Muyelensaurus*, Neu – *Neuquensaurus*, Sal – *Saltasaurus*.

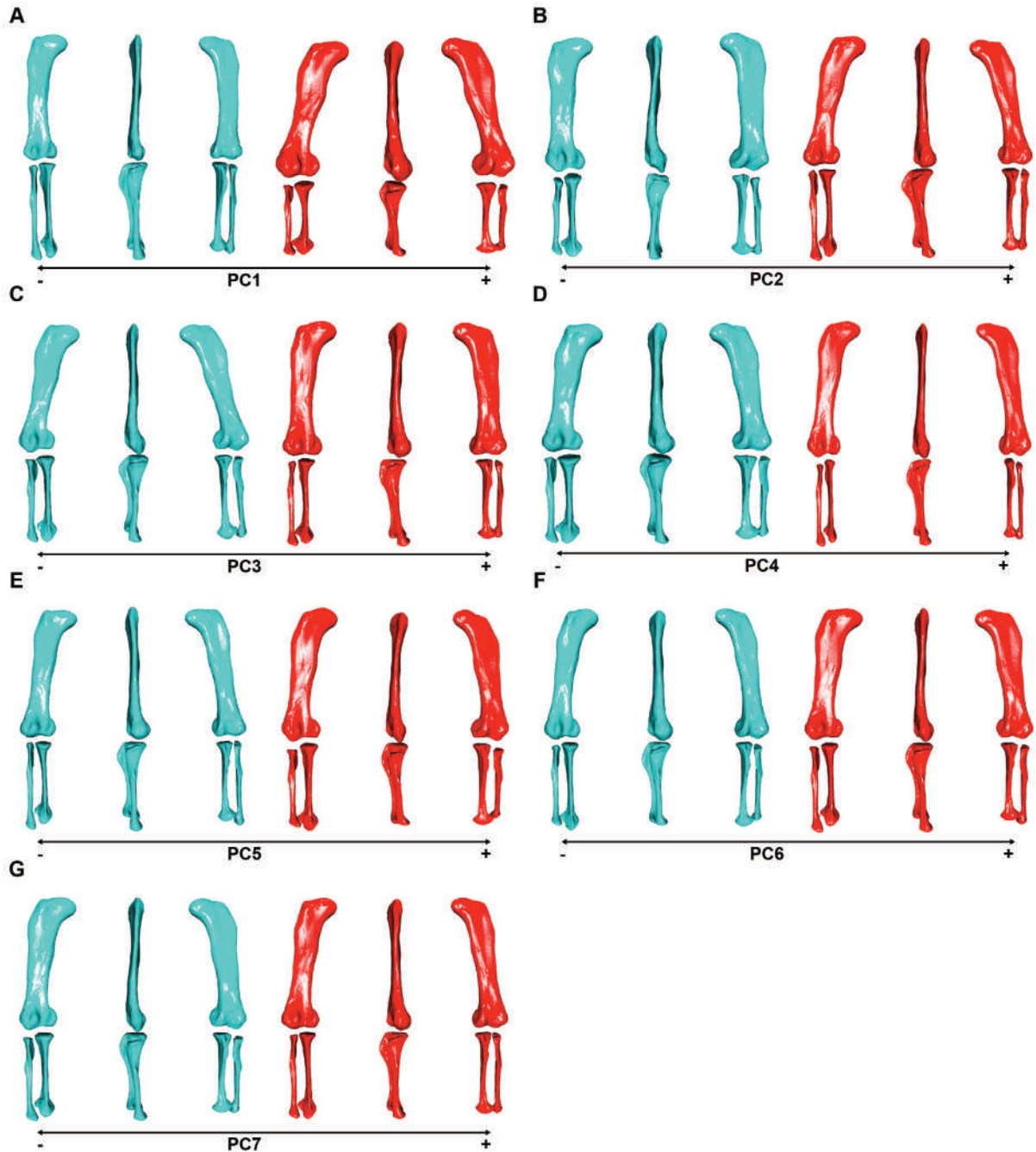


Figura A.12. Variación morfológica resumida por el PCA sobre las coordenadas Procrustes de landmarks y curvas de la muestra de estudio. A. PC1 en vistas posterior, lateral y anterior respectivamente. B. PC2 en vistas posterior, lateral y anterior respectivamente. C. PC3 en vistas posterior, lateral y anterior respectivamente. D. PC4 en vistas posterior, lateral y anterior respectivamente. E. PC5 en vistas posterior, lateral y anterior respectivamente. F. PC6 en vistas posterior, lateral y anterior respectivamente. G. PC7 en vistas posterior, lateral y anterior respectivamente.

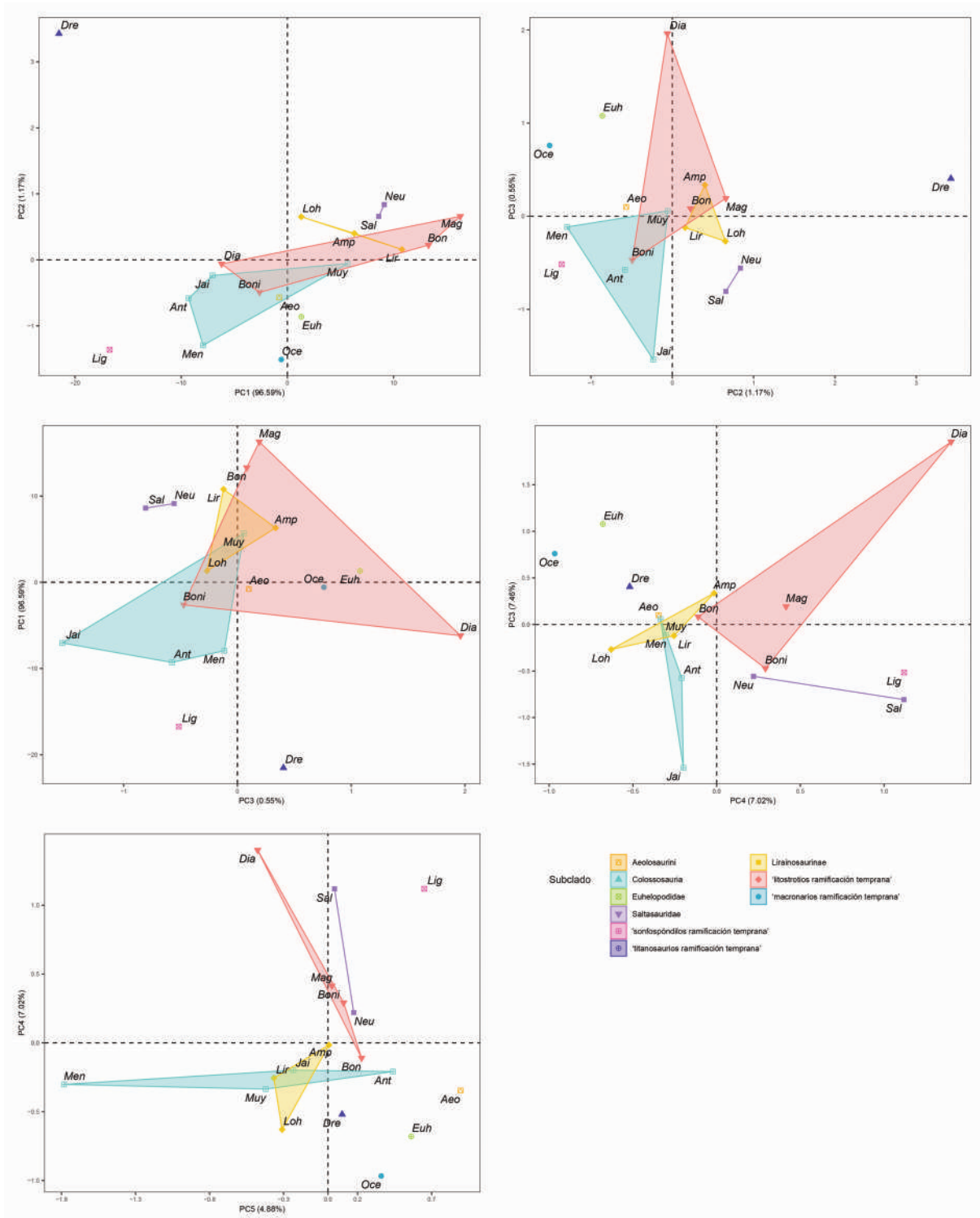


Figura A.13. PCA sobre las coordenadas Procrustes de landmarks, curvas y semilandmarks de superficie. Variables de PC1-PC5.

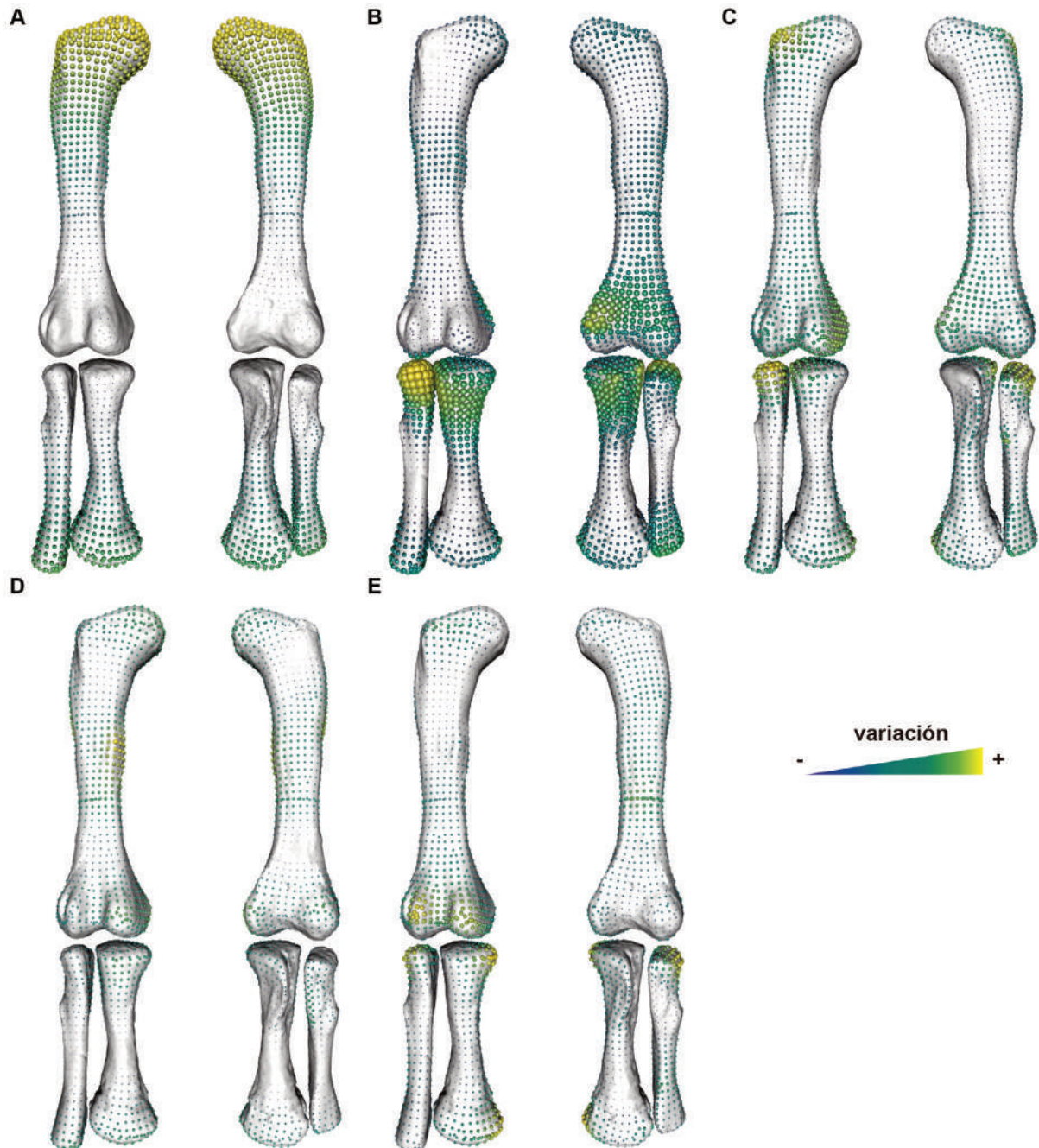


Figura A.14. Rango de variación en cada eje de PCA sobre coordenadas Procrustes incluyendo semilandmarks de superficie. Escala semicualitativa a partir de las distancias euclídeas entre coordenadas en valores máximos y mínimos de cada PC. A. Variación a lo largo de PC1. B. Variación a lo largo de PC2. C. Variación a lo largo de PC3. D. Variación a lo largo de PC4. E. Variación a lo largo de PC5.

APÉNDICE B - RESULTADOS DE LOS TESTS

En este anexo se aportan los resultados de los test de señal filogenética, estimación de caracteres ancestrales y cambios experimentados en los respectivos nodos de la filogenia.

Variable	lambda	p-valor
log-tamaño centroide	0,020	0,915
log-longitud femoral	0,015	0,935
log-masa corporal	0,000	1,000
PC1	0,862	<0,001*
PC2	1,000	0,556
PC3	0,307	0,076
PC4	0,167	0,256
PC5	0,795	0,001*
PC6	0,713	0,084
PC7	0,493	0,005*

Tabla B1. Test de señal filogenética. *Estadísticamente significativo para $p < 0.05$

Variables	Subclado	Media	Suma	Sesgo	Mediana	nodos internos + taxones terminales	Cambios positivos	Cambios negativos	Chi ²	p-valor
log-tamaño de centroide	Titanosauriformes	-0,097	-3,302	-0,334	-0,084	34	14	20	1,059	0,303
	Somphospondyli	-0,114	-3,637	-0,269	-0,113	32	13	19	1,125	0,289
	Titanosauria	-0,357	-10,704	-0,208	-0,372	30	3	27	19,2	<0.001*
	Lithostrotia	-0,269	-7,538	-0,197	-0,266	28	6	22	9,143	0.002*
log-longitud femoral	Titanosauriformes	-0,101	-3,444	0,096	-0,12	34	11	22	3,667	0,056
	Somphospondyli	-0,111	-3,537	0,154	-0,125	32	10	22	4,5	0.034*
	Titanosauria	-0,366	-10,981	0,221	-0,389	30	3	27	19,2	<0.001*
	Lithostrotia	-0,218	-6,114	0,244	-0,239	28	7	21	7	0.008*
log-masa corporal estimada	Titanosauriformes	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Somphospondyli	-	-	-	-	32	5	29	16,941	<0.001*
	Titanosauria	-1,025	-6,151	0,514	-1,192	6	0	6	6	0.014*
	Lithostrotia	-0,769C	-1,539	0	-0,769	2	0	2	2	0,157

Tabla B2. Test de Godall de bondad de ajuste en los cambios evolutivos entre nodos del árbol evolutivo.

ESTUDIO DE LA EVOLUCIÓN DE LA EXTREMIDAD POSTERIOR EN TITANOSAURIFORMES (DINOSAURIA, SAUROPODA)

PC1°	Titanosauriformes	0,059	2,013	0,587	0,056	34	33	1	30,118	<0.001*
	Somphospondyli	0,051	1,628	0,864	0,046	32	31	1	28,125	<0.001*
	Titanosauria	0,021	0,63	1,011	0,016	30	23	7	8,533	0.003*
	Lithostrotia	0,019	0,542	0,933	0,013	28	19	8	4,481	0.034*
PC2	Titanosauriformes	-0,006	-0,197	-0,939	-0,001	34	14	19	0,758	0,384
	Somphospondyli	0,007	0,218	-0,931	0,012	32	23	9	6,125	0.013*
	Titanosauria	-0,004	-0,125	-0,984	0	30	14	14	0	1
	Lithostrotia	0	0,007	-0,93	0,005	28	16	9	1,96	0,162
PC3	Titanosauriformes	-0,018	-0,618	-0,077	-0,023	34	8	25	8,758	0.003*
	Somphospondyli	-0,022	-0,717	0,037	-0,026	32	5	27	15,125	<0.001*
	Titanosauria	-0,022	-0,671	0,182	-0,025	30	4	26	16,133	<0.001*
	Lithostrotia	-0,016	-0,456	0,327	-0,018	28	5	23	11,571	0.001*
PC4	Titanosauriformes	-0,014	-0,471	-0,457	-0,009	34	8	24	8	0.005*
	Somphospondyli	-0,016	-0,511	-0,343	-0,012	32	5	25	13,333	<0.001*
	Titanosauria	-0,011	-0,32	-0,271	-0,006	30	8	22	6,533	0.011*
	Lithostrotia	0,006	0,168	-0,24	0,011	28	18	10	2,286	0,131
PC5°	Titanosauriformes	0,023	0,79	-0,125	0,023	34	32	2	26,471	<0.001*
	Somphospondyli	0,013	0,406	-0,204	0,012	32	27	4	17,065	<0.001*
	Titanosauria	0,006	0,185	-0,274	0,006	30	19	11	2,133	0,144
	Lithostrotia	-0,004	-0,117	-0,271	-0,005	28	10	18	2,286	0,131
PC6	Titanosauriformes	0,011	0,369	0,481	0,01	34	27	7	11,765	0.001*
	Somphospondyli	-0,004	-0,134	0,447	-0,005	32	9	23	6,125	0.013*
	Titanosauria	0,001	0,021	0,508	0	30	14	14	0	1
	Lithostrotia	0	-0,012	0,462	-0,002	28	12	15	0,333	0,564
PC7°	Titanosauriformes	0,02	0,666	-0,737	0,021	34	31	3	23,059	<0.001*
	Somphospondyli	0,015	0,471	-0,943	0,016	32	29	3	21,125	<0.001*
	Titanosauria	0,003	0,103	-1,038	0,005	30	22	8	6,533	0.011*
	Lithostrotia	-0,001	-0,034	-0,961	0	28	14	14	0	1

Par	Ancestro	Descendiente	log-tamaño centroide	log-longitud femoral	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6	PC7
1	19	20	0,01	0,003	0,012	-0,013	0,003	0,001	0,012	0,015	0,006
2	19	15	-0,002	0	-0,002	0,002	0	0	-0,002	-0,002	-0,001
3	19	21	0,241	0,246	0,044	-0,001	0,001	-0,005	0,019	0,01	0,018
4	19	1	-0,083	-0,103	0,009	-0,03	0,007	0,005	0,02	0,033	0,007

Tabla B3. Comparación por pares de los cambios evolutivos producidos entre los nodos internos del árbol evolutivo entre Titanosauriformes.

ADRIÁN PÁRAMO

5	19	22	0,126	0,071	0,046	-0,006	-0,006	-0,022	0,029	0,011	0,022
6	19	10	0,427	0,47	0,061	0,008	0,004	0	0,017	0,006	0,022
7	19	23	0,089	0,102	0,035	0,005	-0,024	-0,045	0,015	0,007	0,024
8	19	26	0,08	-0,026	0,051	-0,012	-0,004	-0,023	0,038	0,013	0,024
9	19	24	-0,142	-0,123	0,04	0,001	-0,027	-0,031	0,022	0,027	0,032
10	19	25	0,151	0,167	0,033	0,007	-0,024	-0,05	0,012	0,002	0,021
11	19	27	0,043	-0,163	0,055	-0,027	0,001	-0,024	0,042	0,004	0,027
12	19	16	0,053	0,101	0,056	0,018	-0,014	-0,025	0,059	0,045	0,021
13	19	2	-0,001	-0,011	0,034	0,006	-0,009	0,025	0,039	0,02	0,02
14	19	13	-0,265	-0,24	0,043	-0,002	-0,03	-0,033	0,023	0,037	0,038
15	19	12	0,212	0,232	0,029	0,008	-0,023	-0,058	0,009	-0,004	0,019
16	19	3	0,183	0,171	0,071	0,019	-0,045	0,001	0,015	-0,002	0,029
17	19	28	-0,14	-0,174	0,064	-0,006	-0,019	-0,011	0,03	0,008	0,017
18	19	14	0,154	-0,29	0,051	-0,059	0,021	-0,035	0,054	-0,007	0,038
19	19	29	-0,233	-0,242	0,069	-0,005	-0,023	-0,009	0,026	0,008	0,02
20	19	5	0,253	0,267	0,041	0,018	-0,019	-0,009	0,039	0,013	-0,015
21	19	30	-0,29	-0,279	0,06	-0,001	-0,036	-0,021	0,016	0,011	0,019
22	19	32	-0,315	-0,301	0,076	-0,006	-0,024	-0,004	0,024	0,007	0,023
23	19	31	-0,122	-0,118	0,064	-0,017	-0,052	-0,009	0,011	0,017	0,031
24	19	6	-0,505	-0,47	0,047	0,018	-0,034	-0,044	0,01	0,009	0,007
25	19	33	-0,183	-0,121	0,099	-0,035	-0,024	-0,008	0,014	0,014	0,009
26	19	34	-0,424	-0,399	0,079	0	-0,025	0,002	0,025	0,005	0,029
27	19	4	-0,278	-0,249	0,059	-0,025	-0,023	-0,011	0,035	-0,009	0,016
28	19	11	-0,084	-0,085	0,065	-0,016	-0,058	-0,009	0,007	0,022	0,035
29	19	9	-0,89	-0,797	0,128	-0,028	0,026	-0,014	-0,021	0,027	0,016
30	19	17	0,52	0,605	0,097	-0,068	-0,066	-0,008	0,033	0,01	-0,012
31	19	35	-0,374	0,099	0,006	-0,024	-0,066	0,001	0,026	0,012	0,028
32	19	18	-0,65	-0,644	0,045	-0,001	-0,028	0,016	0,023	-0,014	0,043
33	19	8	-0,396	-0,315	0,139	0,036	0,006	-0,016	0,043	-0,007	0,004
34	19	x7	-0,42	-0,355	0,114	0,009	-0,026	0,002	0,026	0,021	0,029

ESTUDIO DE LA EVOLUCIÓN DE LA EXTREMIDAD POSTERIOR EN TITANOSAURIFORMES (DINOSAURIA, SAUROPODA)

Par	Ancestro	Descendiente	log-tamaño centroide	log-longitud femoral	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6	PC7
1	20	21	0,231	0,244	0,032	0,012	-0,002	-0,006	0,007	-0,006	0,012
2	20	1	-0,093	-0,106	-0,003	-0,018	0,004	0,004	0,009	0,018	0,001
3	20	22	0,115	0,068	0,035	0,007	-0,009	-0,023	0,017	-0,004	0,016
4	20	10	0,417	0,467	0,049	0,02	0,001	-0,001	0,005	-0,009	0,016
5	20	23	0,078	0,1	0,024	0,018	-0,027	-0,046	0,003	-0,008	0,018
6	20	26	0,07	-0,029	0,04	0,001	-0,007	-0,025	0,027	-0,003	0,018
7	20	24	-0,152	-0,126	0,028	0,013	-0,03	-0,032	0,01	0,012	0,026
8	20	25	0,141	0,165	0,022	0,02	-0,027	-0,051	0,001	-0,014	0,015
9	20	27	0,033	-0,165	0,043	-0,014	-0,002	-0,025	0,03	-0,011	0,021
10	20	16	0,043	0,098	0,044	0,03	-0,017	-0,026	0,047	0,03	0,016
11	20	2	-0,011	-0,014	0,022	0,019	-0,012	0,024	0,027	0,005	0,014
12	20	13	-0,275	-0,243	0,031	0,011	-0,033	-0,035	0,011	0,021	0,032
13	20	12	0,202	0,229	0,017	0,021	-0,026	-0,059	-0,002	-0,019	0,013
14	20	3	0,173	0,168	0,059	0,032	-0,048	0	0,003	-0,018	0,023
15	20	28	-0,15	-0,177	0,052	0,007	-0,022	-0,012	0,018	-0,007	0,011
16	20	14	0,143	-0,293	0,039	-0,047	0,018	-0,037	0,043	-0,022	0,032
17	20	29	-0,244	-0,244	0,058	0,007	-0,026	-0,01	0,014	-0,008	0,014
18	20	5	0,243	0,264	0,029	0,03	-0,022	-0,011	0,027	-0,002	-0,021
19	20	30	-0,3	-0,282	0,048	0,012	-0,039	-0,022	0,004	-0,004	0,013
20	20	32	-0,325	-0,304	0,065	0,007	-0,027	-0,005	0,013	-0,008	0,017
21	20	31	-0,132	-0,121	0,052	-0,004	-0,055	-0,011	0	0,002	0,025
22	20	6	-0,516	-0,473	0,035	0,031	-0,037	-0,046	-0,002	-0,006	0,001
23	20	33	-0,193	-0,124	0,087	-0,022	-0,027	-0,009	0,003	-0,002	0,003
24	20	34	-0,435	-0,402	0,067	0,012	-0,028	0,001	0,013	-0,011	0,023
25	20	4	-0,289	-0,252	0,047	-0,013	-0,026	-0,012	0,024	-0,024	0,01
26	20	11	-0,094	-0,088	0,053	-0,003	-0,061	-0,01	-0,005	0,007	0,029
27	20	9	-0,9	-0,799	0,117	-0,016	0,023	-0,015	-0,033	0,011	0,011
28	20	17	0,51	0,602	0,086	-0,056	-0,069	-0,009	0,021	-0,005	-0,018
29	20	35	-0,431	-0,377	0,087	0,019	-0,027	0	0,014	-0,003	0,022
30	20	18	-0,66	-0,647	0,033	0,011	-0,031	0,015	0,011	-0,03	0,037
31	20	8	-0,406	-0,318	0,127	0,049	0,003	-0,018	0,032	-0,022	-0,002
32	20	7	-0,43	-0,358	0,103	0,022	-0,029	0,001	0,014	0,006	0,023

Tabla B4. Comparación por pares de los cambios evolutivos producidos entre los nodos internos del árbol evolutivo entre Somphospondyli.

Par	Ancastro	Descendiente	log-masa corporal estimada
1	18	19	-0,326
2	18	1	-0,51
3	18	20	-0,598
4	18	10	0,73
5	18	21	-0,8
6	18	24	-1,942
7	18	22	-1,734
8	18	23	-1,845
9	18	25	-2,284
10	18	15	-1,18
11	18	2	-1,727
12	18	13	-1,006
13	18	12	-1,308
14	18	3	-0,487
15	18	26	-1,696
16	18	14	-0,143
17	18	27	-0,784
18	18	5	-1,042
19	18	28	-0,857
20	18	30	-0,487
21	18	29	-0,591
22	18	6	-0,467
23	18	31	0,274
24	18	32	NA
25	18	4	-0,388
26	18	11	-1,983
27	18	9	1,465
28	18	16	-2,566
29	18	33	NA
30	18	17	-0,919
31	18	8	-3,015
32	18	7	-1,503

Tabla B5. Comparación por pares de los cambios evolutivos producidos entre los nodos internos del árbol evolutivo entre Somphospondyli solo para la estimación de la masa corporal estimada.

ESTUDIO DE LA EVOLUCIÓN DE LA EXTREMIDAD POSTERIOR EN TITANOSAURIFORMES (DINOSAURIA, SAUROPODA)

Par	Ancestro	Descendiente	log-tamaño centroide	log-longitud femoral	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6	PC7
1	21	22	-0,116	-0,176	0,002	-0,005	-0,008	-0,017	0,01	0,001	0,005
2	21	10	0,186	0,224	0,017	0,009	0,003	0,005	-0,001	-0,004	0,004
3	21	23	-0,152	-0,144	-0,009	0,006	-0,025	-0,04	-0,004	-0,002	0,006
4	21	26	-0,161	-0,272	0,007	-0,011	-0,006	-0,018	0,02	0,003	0,007
5	21	24	-0,383	-0,37	-0,004	0,002	-0,028	-0,026	0,004	0,017	0,014
6	21	25	-0,09	-0,079	-0,011	0,008	-0,025	-0,045	-0,006	-0,008	0,004
7	21	27	-0,198	-0,409	0,011	-0,026	-0,001	-0,019	0,023	-0,005	0,009
8	21	16	-0,188	-0,146	0,012	0,019	-0,015	-0,02	0,04	0,035	0,004
9	21	2	-0,242	-0,257	-0,01	0,007	-0,01	0,03	0,02	0,01	0,002
10	21	13	-0,506	-0,486	-0,001	-0,001	-0,032	-0,028	0,004	0,027	0,02
11	21	12	-0,029	-0,014	-0,015	0,009	-0,024	-0,053	-0,009	-0,013	0,001
12	21	3	-0,058	-0,076	0,027	0,02	-0,047	0,006	-0,004	-0,012	0,011
13	21	28	-0,381	-0,42	0,02	-0,005	-0,021	-0,006	0,011	-0,002	-0,001
14	21	14	-0,088	-0,536	0,007	-0,058	0,02	-0,03	0,036	-0,017	0,02
15	21	29	-0,475	-0,488	0,025	-0,004	-0,024	-0,003	0,007	-0,002	0,002
16	21	5	0,012	0,021	-0,003	0,019	-0,021	-0,004	0,021	0,003	-0,033
17	21	30	-0,531	-0,526	0,016	0	-0,038	-0,016	-0,003	0,002	0,001
18	21	32	-0,556	-0,548	0,032	-0,005	-0,025	0,001	0,006	-0,003	0,005
19	21	31	-0,363	-0,364	0,02	-0,016	-0,053	-0,004	-0,007	0,007	0,014
20	21	6	-0,747	-0,717	0,003	0,019	-0,036	-0,039	-0,008	0	-0,011
21	21	33	-0,424	-0,368	0,055	-0,034	-0,026	-0,003	-0,004	0,004	-0,009
22	21	34	-0,666	-0,645	0,035	0,001	-0,026	0,007	0,006	-0,005	0,011
23	21	4	-0,52	-0,496	0,015	-0,024	-0,024	-0,006	0,017	-0,018	-0,002
24	21	11	-0,325	-0,331	0,021	-0,015	-0,059	-0,003	-0,012	0,012	0,017
25	21	9	-1,131	-1,043	0,084	-0,027	0,025	-0,009	-0,04	0,017	-0,001
26	21	17	0,279	0,358	0,053	-0,067	-0,067	-0,003	0,014	0	-0,03
27	21	35	-0,662	-0,62	0,055	0,007	-0,025	0,006	0,007	0,002	0,01
28	21	18	-0,891	-0,89	0,001	0	-0,03	0,021	0,005	-0,024	0,026
29	21	8	-0,637	-0,562	0,095	0,037	0,004	-0,011	0,025	-0,016	-0,014
30	21	7	-0,661	-0,601	0,07	0,01	-0,027	0,007	0,007	0,012	0,011

Tabla B6. Comparación por pares de los cambios evolutivos producidos entre los nodos internos del árbol evolutivo entre Titanosauria.

Par	Ancestro	Descendiente	log-masa corporal estimada
1	19	22	-1,408
2	19	23	-1,519
3	19	2	-1,401
4	19	13	-0,68
5	19	12	-0,982
6	19	3	-0,161

Tabla B7. Comparación por pares de los cambios evolutivos producidos entre los nodos internos del árbol evolutivo entre Titanosauria solo para la estimación de la masa corporal estimada.

Par	Ancestro	Descendiente	log-tamaño centroide	log-longitud femoral	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6	PC7
1	22	23	-0,037	0,032	-0,011	0,011	-0,018	-0,023	-0,014	-0,004	0,001
2	22	26	-0,045	-0,097	0,005	-0,006	0,002	-0,001	0,009	0,002	0,002
3	22	24	-0,267	-0,194	-0,006	0,007	-0,02	-0,009	-0,007	0,016	0,01
4	22	25	0,026	0,097	-0,013	0,013	-0,018	-0,028	-0,017	-0,009	-0,001
5	22	27	-0,083	-0,233	0,008	-0,021	0,007	-0,002	0,013	-0,007	0,005
6	22	16	-0,072	0,03	0,009	0,024	-0,008	-0,003	0,03	0,034	-0,001
7	22	2	-0,127	-0,082	-0,013	0,012	-0,003	0,047	0,01	0,009	-0,003
8	22	13	-0,391	-0,311	-0,003	0,004	-0,024	-0,011	-0,006	0,026	0,015
9	22	12	0,086	0,161	-0,017	0,014	-0,017	-0,036	-0,02	-0,015	-0,004
10	22	3	0,058	0,1	0,024	0,025	-0,039	0,023	-0,014	-0,013	0,006
11	22	28	-0,265	-0,245	0,018	0	-0,013	0,011	0,001	-0,003	-0,005
12	22	14	0,028	-0,361	0,004	-0,053	0,028	-0,013	0,025	-0,018	0,016
13	22	29	-0,359	-0,312	0,023	0	-0,017	0,014	-0,003	-0,003	-0,002
14	22	5	0,127	0,196	-0,005	0,023	-0,013	0,013	0,01	0,002	-0,037
15	22	30	-0,415	-0,35	0,013	0,005	-0,03	0,001	-0,013	0	-0,003
16	22	32	-0,441	-0,372	0,03	0	-0,018	0,018	-0,005	-0,004	0,001
17	22	31	-0,247	-0,189	0,017	-0,011	-0,046	0,013	-0,018	0,006	0,009
18	22	6	-0,631	-0,541	0	0,024	-0,028	-0,022	-0,019	-0,002	-0,016
19	22	33	-0,309	-0,192	0,052	-0,029	-0,018	0,014	-0,015	0,003	-0,014
20	22	34	-0,55	-0,47	0,033	0,006	-0,019	0,024	-0,004	-0,006	0,007
21	22	4	-0,404	-0,32	0,013	-0,019	-0,017	0,011	0,006	-0,02	-0,006
22	22	11	-0,209	-0,156	0,018	-0,01	-0,052	0,014	-0,022	0,011	0,012
23	22	9	-1,016	-0,867	0,082	-0,023	0,032	0,008	-0,05	0,016	-0,006

Tabla B8. Comparación por pares de los cambios evolutivos producidos entre los nodos internos del árbol evolutivo entre Lithostrotia.

24	22	17	0,395	0,534	0,051	-0,063	-0,059	0,014	0,004	-0,001	-0,034
25	22	35	-0,547	-0,445	0,052	0,012	-0,018	0,023	-0,003	0,001	0,005
26	22	18	-0,776	-0,715	-0,002	0,005	-0,022	0,038	-0,006	-0,025	0,021
27	22	8	-0,521	-0,386	0,092	0,042	0,012	0,006	0,014	-0,018	-0,019
28	22	7	-0,546	-0,426	0,068	0,015	-0,02	0,024	-0,003	0,01	0,007

Par	Ancestro	Descendiente	log-masa corporal estimada
1	20	2	-1,13
2	20	13	-0,409

Tabla B9. Comparación por pares de los cambios evolutivos producidos entre los nodos internos del árbol evolutivo entre Lithostrotia solo para la estimación de la masa corporal estimada.

APÉNDICE C - CÓDIGO

El código para los análisis en el lenguaje estadístico R. El siguiente código debe copiarse en formato texto plano tal y como se provee aquí a un blog de notas o interfaz en la que se trabaje.

https://github.com/AdrPB/Paramo_2025_PalaDino_Evolution-hindlimb-Titanosauriformes_surfaces/blob/cf28129e751e3e1192e7c3a88b56f89f6697017b/Paramo_PalaDino_Appendix_C_code.R

