# APÉNDICE B – METODOLOGÍA y RESULTADOS DE PCA SOBRE VARIABLES DE FORMA

Apéndice del artículo “Estudio de la evolución de la extremidad posterior en Titanosauriformes (Dinosauria, Sauropoda) mediante morfometría geométrica 3D”

Páramo, Adrián1,\*

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

# B.1. METODOLOGÍA

## B1.1. Digitalización 3D, muestreo de landmarks y reconstrucción

### B1.1.1. Digitalización 3D

Para cada taxón de saurópodo muestreado en este estudio se realizó una reconstrucción tridimensional mediante estereofotogrametría (ver figura B1) del fémur, tibia y fíbula de aquellos ejemplares que se pudo estimar un estadio ontogenético de adulto o subadulto basado en estudios paleohistológicos previos o en el estado de características 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 18-55mm f3.5, Canon 50mm f1.8 y Sigma 17-50mm f2.8. Los objetivos con rango variable se emplearon a una distancia focal entre 35 y 50mm puesto que son las menos afectadas por deformación de lente (ej., Collins & Gazley, 2017). *Diamantinasaurus* *matildae* fue reconstruido mediante tomografía computerizada (Poropat et al., 2023). 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+. 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). Las fotografías fueron procesadas en el software Agisoft Metashape® v1.8.1 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® v2.79b (Blender Online Community, 2018).

### B1.1.2. 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 IDAV Landmark Editor® v.3.66 (Wiley et al., 2005) 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 v4.1.3 (R Core Team, 2022) mediante los paquetes *geomorph* (Adams et al., 2019) y *Morpho* (Schlager, 2017). Los landmarks son coordenadas homólogas ligadas a estructuras anatómicas referenciables en todos los ejemplares de la muestra y por tanto cumplen un principio de homología (Zelditch et al., 2012). No obstante, las curvas deben ser procesada para asegurar la homología de coordenadas a lo largo de todos los ejemplares de la muestra.



Figura B1. 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.

Cada curva tiene definidos una serie de semilandmarks espaciados regularmente a lo largo de la longitud de la misma que posteriormente se someten al procedimiento de “sliding” o deslizado sobre la superficie de la malla 3D del archivo OBJ para asegurar que 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 semilandmarks 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 obtuvieron 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.

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 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 B2. 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 B3)



Figura B2. 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.

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* (van Buuren & Groothuis-Oudshoorn, 2011). Una vez estimada la longitud proximodistal del ejemplar, se 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.



Figura B3. 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. fíbula.



Figura B4. 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 cartílago articular sensu Voegele et al. (2022).

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 cartílago de elevado espesor en torno a las articulaciones de los elementos apendiculares (Bonnan 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 B4-5)



Figura B5. 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 B2). 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 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 obtenida 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 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).



Figura B6. Hipótesis filogenética de Csiki et al. (2010).

### B1.1.3. 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 Liranosauridae 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* (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* (Bapst, 2012). La hipótesis filogenética resultante puede observarse en la figura 3 del manuscrito.



Figura B7. Hipótesis filogenética de Mocho et al. (2024) basada en la matriz excluyendo taxones.

### B1.1.4. 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 distales (par tibia-fíbula). No obstante, el uso del centroide puede 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 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 *MASSTIMATE* (Campione, 2015).



Figura B8. Hipótesis filogenética de Navarro et al. (2022).

### B1.1.5. 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* (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 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 Χ2 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.



Figura B9. Superárbol resultante.

# B.2. RESULTADOS DE ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES

## B.2.2. PCA sobre coordenadas Procrustes de landmarks y curvas



Figura B10. 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 – *Bonatitan*, Boni – *Bonitasaura*, Dia – *Diamantinasaurus*, Dre – *Dreadnoughtus*, Euh – *Euhelopus*, Jai – *Jainosaurus*, Lig – *Ligabuesaurus*, Lir – *Lirainosaurus*, Loh – *Lohuecotitan*, Mag – *Magyarosaurus*, Men – *Mendozasaurus*, Muy – *Muyelensaurus*, Neu – *Neuquensaurus*, Sal – *Saltasaurus*.



Figura B11. 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 – *Bonatitan*, Boni – *Bonitasaura*, Dia – *Diamantinasaurus*, Dre – *Dreadnoughtus*, Euh – *Euhelopus*, Jai – *Jainosaurus*, Lig – *Ligabuesaurus*, Lir – *Lirainosaurus*, Loh – *Lohuecotitan*, Mag – *Magyarosaurus*, Men – *Mendozasaurus*, Muy – *Muyelensaurus*, Neu – *Neuquensaurus*, Sal – *Saltasaurus*.



Figura B12. 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 B13. PCA sobre las coordenadas Procrustes de landmarks, curvas y semilandmarks de superficie. Variables de PC1-PC5.



Figura B14. 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.

# REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

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

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 Adaptative 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

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 ‘ MASSTIMATE ’*.

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

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 fur Geologie und Palaontologie - Abhandlungen*, *258*(3), 297-324. https://doi.org/10.1127/0077-7749/2010/0098

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 Haţeg Island, with implications for titanosaurian biogeography. *Journal of Systematic Palaeontology*, *23*. https://doi.org/10.1080/14772019.2024.2441516

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 autralopithecine 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

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.

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

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

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.

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

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

Schlager, S. (2017). Morpho and Rvcg – Shape Analysis in R. En G. Zheng, S. Li, & G. Szekely (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., & Lacovara, K. J. (2016). Appendicular osteology of *Dreadnoughtus schrani*, 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

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

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