

**CARACTERIZACIÓN DE UNA RELACIÓN
ALOMÉTRICA EN THEROPODA (DINOSAURIA)
CON ÉNFASIS EN SU EXTENSIÓN E
IMPLICACIONES EVOLUTIVAS**

**Tesis
Entregada A La
Universidad De Chile
En Cumplimiento Parcial De Los Requisitos
Para Optar Al Grado De**

Magíster en Ciencias Biológicas

Facultad De Ciencias

Por

José Antonio Palma Liberona

Mayo, Año 2018

Director de Tesis Dr. Alexander O. Vargas Milne

Co-Director de Tesis Dr. Marco A. Méndez Torres

Proyecto Financiado mediante proyecto Anillo ACT172099 y Fondecyt 1150906

FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE
INFORME DE APROBACIÓN
TESIS DE MAGÍSTER

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Magíster presentada por el candidato.

José Antonio Palma Liberona

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Magíster en Ciencias Biológicas, en el examen de Defensa Privada de Tesis rendido el día 4 de Abril del 2018

Director de Tesis:

Dr. Alexander O. Vargas Milne

Co-Director de Tesis

Dr. Marco A. Méndez Torres

Comisión de Evaluación de la Tesis

Dr. Claudio P. Veloso Iriarte

Dr. Mauricio Canals Lambarri

*“He impaired his vision by holding the object too close.
He might see, perhaps, one or two points with unusual clearness, but in
doing so he, necessarily, lost sight of the matter as a whole.
Thus there is such thing as being too profound.”*

– Edgar Allan Poe, *The Murders in the Rue Morgue*

BIOGRAFÍA



José Antonio Palma Liberona nació el 1 de marzo de 1990, hijo de José Palma Keller y Flavia Liberona Céspedes. Creció junto con sus hermanos jugando en los cerros del Cajón del Maipo. Curso su educación básica en el colegio Francisco de Miranda y su educación media en el Colegio Waldorf de Santiago.

Ingresó al programa de Bachillerato de la Universidad de Chile desde el cual, una vez completado, se transfirió a la carrera de licenciatura en Ciencias con mención en Biología. Finalmente ingresó al programa de Magister en Ciencias Biológicas de la Universidad de Chile donde, bajo la tutela del profesor Alexander Vargas, se dedicó a trabajar en la presente tesis.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a mi tutor, Alexander Vargas, por sugerir el tema de la presente tesis, así como su continua ayuda, apoyo y paciencia durante el desarrollo de esta. También a mi co-tutor, Marco Méndez, por su disponibilidad y ayuda al introducirme y guiarme en los tópicos de método comparado, así como darse el tiempo de revisar y resolver mis dudas metodológicas.

Agradezco a Sergio Soto por su valiosa ayuda al momento de compilar datos de especímenes fósiles, facilitándome artículos que me resultaban imposibles de encontrar. Además de su ayuda con la construcción de las topologías utilizadas en los análisis realizados.

Quiero además dar las gracias a mis revisores, Mauricio Canals y Claudio Veloso, por el tiempo que dedicaron a leer y revisar esta tesis, y por sus comentarios y observaciones.

Finalmente agradezco a Judas Priest, Motörhead y Accept porque su música me permitió pasar noches en vela procesando datos.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN	1
Hipótesis de trabajo	7
Objetivos.....	8
Objetivo general:.....	8
Objetivos específicos:	8
MATERIALES Y MÉTODOS	9
Especímenes y Medidas	9
Topologías filogenéticas.....	11
Regresiones y pruebas estadísticas.....	17
RESULTADOS.....	23
Patrones Alométricos Generales.....	23
Patrones Alométricos por Clado.....	32
Patrones Alométricos Intraespecíficos	40
DISCUSIÓN	42
CONCLUSIONES	47
BIBLIOGRAFÍA.....	49
APÉNDICE 1: DATOS.....	56
Referencias	62
APENDICE 2: TOPOLOGÍAS FILOGENÉTICAS.....	69

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1: Parámetros agrupados estimados para regresiones generadas bajo BM.....	24
Tabla 2: Parámetros agrupados estimados para regresiones generadas bajo OU	25
Tabla 3: valores p agrupados obtenidos tras primera ronda de ANCOVA filogenético para evaluar diferencias significativas de coeficiente alométrico	28
Tabla 4: Parámetros agrupados estimados para regresiones generadas bajo BM tras la remoción de clados significativamente distintos.....	30
Tabla 5: valores p agrupados obtenidos tras segunda ronda de ANCOVA filogenético para evaluar diferencias significativas de coeficiente alométrico	31
Tabla 6: Parámetros agrupados estimados para regresiones generadas bajo OU tras la remoción de clados significativamente distintos.....	32
Tabla 7: Regresiones agrupadas por clado bajo BM y set de datos completo	37
Tabla 8: Regresiones agrupadas por clado bajo OU y set de datos completo.....	39
Tabla 9: Regresiones intraespecíficas realizadas mediante OLS	41
Tabla 1-A1: Medidas, edades y estadios ontogenéticos (E. Ont.) compilados en base a publicaciones de materiales fósiles descritos.....	56

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1: Procedimiento utilizado para la construcción de árboles dicotómicos calibrados	14
Figura 2: Procedimiento utilizado para la estimación de regresiones, agrupación de sus parámetros y evaluación de diferencias significativas por taxa	19
Figura 3: Regresiones alométricas agrupadas para topologías 1 a 6	27
Figura 4: Coeficientes alométricos agrupados por clado obtenidos bajo BM	33
Figura 5: Coeficientes alométricos agrupados por clado obtenidos bajo OU.....	34
Figura 1-A2: Topologías base utilizadas en los análisis.....	69

LISTA DE ABREVIATURAS

PCM: Método comparativo filogenético (Phylogenetic Comparative Method)

PIC: Contrastes independientes filogenéticos (Phylogenetic Independent Contrasts)

BM: Modelo Browniano (Brownian Model)

GLS: Mínimos cuadrados generalizados (Generalized Least Squares)

PGLS: Mínimos cuadrados generalizados filogenéticos (Phylogenetic Generalized Least Squares)

OU: Proceso de Ornstein-Uhlenbeck (Ornstein-Uhlenbeck process)

OLS: Mínimos cuadrados ordinarios (Ordinary Least Squares)

ANCOVA: Análisis de covarianza (Analysis of Covariance)

LAG: Líneas de Crecimiento en hueso (Lines of Arrested Growth)

RESUMEN

El origen del vuelo en Aves está marcado tanto por disminuciones significativas en tamaño corporal como por el aumento en tamaño relativo de las extremidades anteriores. No obstante, previo al origen del vuelo, la evolución de ambos caracteres pudo estar asociada mediante de un patrón alométrico evolutivo negativo para las extremidades anteriores de terópodos. Esta relación ha sido descrita para la mayor parte de Theropoda, perdiéndose en la base de Aves (desde *Archaeopteryx lithographica*), clado donde se describen en su lugar isometrías o alometrías positivas tanto evolutivas como ontogénicas. No obstante, las publicaciones donde estas alometrías han sido descritas no corrigen apropiadamente la no-independencia estadística presente entre especies emparentadas. Además, a pesar de que se ha sugerido, ningún estudio a la fecha ha evaluado formalmente la posibilidad de la pérdida del patrón de alometría evolutiva negativa para extremidades anteriores en otros taxa pertenecientes a Theropoda. Del mismo modo la posible relación entre el patrón alométrico evolutivo negativo para extremidades anteriores y un patrón equivalente en la ontogenia no ha sido discutida.

En el presente estudio se procedió a re-evaluar el patrón alométrico evolutivo negativo para extremidades anteriores en Theropoda, además de posibles desviaciones respecto a este, utilizando datos de longitudes de húmero y fémur correspondientes a

163 especímenes distribuidos en 108 géneros, incorporando variabilidad intraespecífica, incerteza filogenética y dos modelos evolutivos alternativos a las correcciones filogenéticas utilizadas en los análisis realizados. Mediante estos análisis se recuperaron valores de alometría negativa para el conjunto de los terópodos no-avianos encontrándose además que Coelophysoidea, Ornithomimosauria y Oviraptorosauria presentan diferencias significativas respecto al patrón alométrico general bajo ambos modelos evolutivos, exhibiendo isometría. Se encontró alometría evolutiva negativa para extremidades anteriores en Dromaeosauridae, corroborando que, probablemente, este patrón alométrico evolutivo estaba presente en formas cercanas a Aves.

Al revisar la evidencia publicada respecto a alometrías negativas ontogenéticas para extremidades anteriores en Theropoda se encontraron patrones similares a los patrones alométricos evolutivos obtenidos, del mismo modo esta correspondencia se encontró en Aves y otros clados cercanos a Theropoda permitiendo proponer que, además de una órbita y caja craneana expandidas, la paedomorfosis observada en el origen de Aves incluyó extremidades anteriores proporcionalmente mayores como otro rasgo juvenil.

ABSTRACT

The origin of flight in Aves is marked both by significant decreases in body size and by the increase in relative forelimb size. However, before the origin of flight, the evolution of both characteristics may have been coupled through a pattern of negative forelimb evolutive allometry in Theropoda. This pattern was lost at the origin of Aves (since *Archaeopteryx lithographica*), clade where isometry or positive allometry has been described instead for both: the phylogeny and ontogeny. However, the publications where these allometries have been described do not properly correct for the statistical non-independence present among related species. Furthermore, even though it has been suggested, no study has formally tested if other taxa in Theropoda show loss of the negative allometric pattern as well. Similarly, the possible relation between the negative forelimb evolutive allometric pattern and an equivalent ontogenetic one has not been discussed.

In the present study we re-evaluated the negative forelimb allometric pattern found in the evolution of Theropoda and tested for significant deviations from it using femur and humerus lengths from 163 specimens representing 108 genera, we also incorporated intraspecific variation, phylogenetic uncertainty and two alternative evolutionary models to the phylogenetic corrections used in the analyses. We recovered an evolutionary negative forelimb allometry for all non-avian theropods; we also identified that Coelophysoidea, Ornithomimosauria and Oviraptorosauria show

significant differences from the general allometric pattern presenting isometry. We found evolutionary negative forelimb evolute allometry in Dromaeosauridae showing that this pattern was, most likely, still present in forms close to Aves.

Upon reviewing published evidence for ontogenetic negative forelimb allometry in Theropoda we found similar patterns to the ones obtained through our analysis, we also observed similarities between ontogenetic and evolute forelimb allometric patterns described for Aves and other taxa close to Theropoda suggesting that, in addition to an expanded orbit and braincase, the pedomorphosis observed at the origin of birds probably included proportionally larger arms as another juvenile trait.

INTRODUCCIÓN

A lo largo de la transición de terópodos basales a aves se observan importantes modificaciones del plan corporal general, es en esta transición en que, además, se encuentra el origen evolutivo del vuelo aviano, siendo este uno de los fenómenos evolutivos más estudiados dentro de Theropoda (por ejemplo: Nopcsa 1923, Bock 1969, Ostrom 1979, Garner y col. 1999, Dial 2003 y Sullivan y col. 2016). Dos transformaciones morfológicas que han sido consideradas clave para la evolución del vuelo son la reducción del tamaño corporal (Brusatte y col. 2014, Lee y col. 2014) y el incremento en tamaño relativo de las extremidades anteriores (Chatterjee y Templin 2004, Xu y col. 2011); no obstante, estas no son independientes, patrones de correlación han sido descritos para Theropoda tal que las extremidades anteriores son proporcionalmente más pequeñas en especies de mayor tamaño corporal. Esta tendencia alométrica puede ser descrita siguiendo la fórmula exponencial:

$$y = a \cdot x^b \quad (1)$$

o su forma lineal:

$$\log(y) = b \cdot \log(x) + \log(a) \quad (2)$$

Las ecuaciones (1) y (2) representan relaciones alométricas las cuales describen los cambios de tamaño y sus consecuencias sobre determinados caracteres (Huxley 1932,

Gould 1966), es así que las ecuaciones describen los cambios en y en función de x , representada invariablemente por el tamaño corporal absoluto, siendo esta relación modulada por el parámetro b , denominado coeficiente alométrico, definiendo b si los cambios observados en y son proporcionales a los de x (isometría), mayores (alometría positiva) o menores (alometría negativa). Cabe además destacar que la naturaleza de las relaciones alométricas ha sido tradicionalmente dividida en tres fuentes de variación, demarcando tres tipos de alometrías conceptualmente distintas (Cock 1966, Gould 1966): alometría estática, la cual describe patrones de variación asociados a diferencias en tamaño absoluto entre individuos de la misma especie en el mismo estadio ontogenético; alometría ontogenética, la cual describe los cambios alométricos asociados al crecimiento y desarrollo de individuos pertenecientes a la misma especie, es decir describe la covarianza de rasgos asociados a los cambios de tamaño propios del desarrollo de un determinado individuo o especie; finalmente se reconoce también alometría filogenética o evolutiva, la cual describe los patrones alométricos asociados a la variación de tamaño entre individuos de diferentes especies en un mismo estadio ontogenético. No obstante, se debe tener en cuenta que estos tipos de alometría presentan frecuentemente grados de correlación entre sí, consecuentemente estas no son independientes estando en muchos casos estrechamente relacionadas (Alberch y col. 1979, Cheverud 1982, Rieppel 1990, Klingenberg y Zimmermann 1992). Destaca entre estas correlaciones la correspondencia entre alometrías evolutivas y ontogenéticas, donde la alometría evolutiva dentro un clado se considera como una consecuencia de la presencia de una tendencia alométrica equivalente en la ontogenia del ancestro común más reciente. Esta tendencia ontogenética, al ser heredada sin cambios a la mayor parte

del grupo, resulta en la evolución de nuevas proporciones en las formas adultas de tamaños más grandes o más pequeños, siendo estas proporciones las esperadas según la alometría ontogenética ancestral (Gould 1966, Alberch y col. 1979, Larson 2005). Estas nuevas proporciones encontradas en formas adultas serían entonces una consecuencia directa del cambio en el tamaño corporal adulto y el patrón alométrico del grupo, sin necesitar de procesos o fuerzas evolutivas adicionales para ser explicadas.

El patrón de relación de alometría evolutiva negativa entre el tamaño corporal y las extremidades anteriores de terópodos fue descrito primero por Vargas (1999) y posteriormente por Dececchi y Larsson (2013). Dicho patrón estipula que terópodos de mayor tamaño absoluto presentarán extremidades anteriores de menor longitud proporcional que aquellos de menor tamaño, pudiendo explicarse la elongación relativa de las extremidades anteriores de manera conjunta con la reducción de tamaño corporal observada en Theropoda al acercarse a Aves. Vargas (1999) propuso que esta alometría evolutiva en Theropoda podría deberse a la presencia de una alometría ontogenética en el grupo, no obstante, esta hipótesis no ha sido puesta a prueba pese a que, en algunas especies, se conocen posibles formas juveniles, o bien variación instraespecífica de tamaño corporal que podría representar diferentes edades. Adicionalmente ha sido previamente descrito que el patrón alométrico evolutivo negativo de extremidades anteriores se pierde hacia el origen de Aves, grupo que exhibe en su lugar isometría o alometría positiva entre representantes fósiles tempranos (Dececchi y Larsson 2013) y alometría positiva entre especies actuales (Nudds 2007). Sin embargo, es posible que otros grupos dentro de Theropoda también hayan perdido el patrón de alometría

evolutiva negativa. Grupos como Therizinosauria y Ornithomimosauria han sido sugeridos como clados donde el patrón alométrico evolutivo negativo podría perderse debido a la presencia de extremidades anteriores claramente alargadas incluso en formas adultas de gran tamaño corporal (Dececchi y Larsson 2013), habiéndose encontrado sustento para este cambio en el patrón alométrico en el caso de Oviraptorosauria (Lü y col. 2013). Sin embargo, ningún análisis publicado a la fecha ha puesto tales sugerencias a prueba de manera explícita.

Cabe destacar para estudios de alometría evolutiva que especies estrechamente emparentadas descienden de un ancestro común más reciente y, por lo tanto, exhiben no-independencia estadística, siendo esta más pronunciada mientras más cercanas son las especies en cuestión. Dado esto es necesario el uso de técnicas de método comparativo filogenético (PCM), el cual comprende un conjunto de técnicas, aproximaciones y análisis estadísticos avocados a posibilitar inferencias correctas derivadas a partir de datos correspondientes a especies filogenéticamente emparentadas (Paradis 2014).

Uno de los primeros métodos estadísticos formalizados dentro de PCM es el de contrastes filogenéticos independientes (PIC), desarrollado por Felsenstein (1985), presentando este método importantes avances, pero también limitaciones. Una de estas limitantes es el asumir un modelo de evolución Browniano (BM) estricto, el cual estipula una evolución continua de caracteres a tasa constante, carente de tendencia o selección (Felsenstein 1973, 1985, O'Meara 2006). Este método fue posteriormente generalizado para modelos lineales por Grafen (1989) adaptando el método de regresión de mínimos cuadrados generalizados (GLS) a modo de incorporar la información

filogenética en la estructura de covarianza entre especies, generando así el método de mínimos cuadrados generalizados filogenéticos (PGLS). Posteriores modificaciones sobre PGLS permiten correcciones filogenéticas que consideran estructuras evolutivas más complejas; ya sea mediante el uso de medidas de señal filogenética, la cual estima el grado de determinación filogenética de la distribución de rasgos observados y, consecuentemente permite ponderar de manera apropiada las covarianzas entre especies (Pagel 1999, Revell 2009, Symonds y Blomberg 2014); o mediante la incorporación de modelos evolutivos alternativos al BM, permitiendo así la corrección filogenética ante modelos evolutivos más complejos (Martins y Hansen 1997, Hansen y col. 2008). Esta última resulta de particular interés debido a que la evolución del tamaño corporal en Theropoda ha sido descrita tanto bajo un modelo Browniano (Sookias y col. 2012) como siguiendo un proceso evolutivo de Ornstein-Uhlenbeck (OU), proceso que modela la evolución de caracteres de acuerdo a su atracción hacia un valor central u óptimo (Benson y col. 2014).

Dado que previos estudios no presentan corrección filogenética alguna (Vargas 1999) o buscan dar cuenta del efecto de la filogenia mediante el uso de reconstrucción de caracteres ancestrales y su comparación con regresiones directas (Dececchi y Larsson 2013), y que regresiones sin corrección filogenética resultan en errores tipo I elevados y posibles sesgos en los parámetros estimados (Rohfl 2006), existe la posibilidad de que la alometría negativa evolutiva descrita para brazos en Theropoda no se recupere al incluir dichas correcciones. Es bajo estas consideraciones que, en el presente trabajo, se buscó re-evaluar el patrón de alometría evolutiva negativa reportado para extremidades

anteriores de terópodos mediante PGLS, incluyendo además los efectos de la incerteza filogenética y variabilidad intraespecífica, modelando la evolución de caracteres tanto mediante un BM con señal filogenética como siguiendo un OU, y realizando además pruebas explícitas para evaluar posibles desviaciones del patrón alométrico evolutivo negativo en múltiples taxa de terópodos no-avianos. Adicionalmente se procedió a examinar y discutir si la evidencia fósil actualmente disponible permite evaluar la presencia de una alometría negativa ontogenética dentro de alguna especie perteneciente a Theropoda.

Hipótesis de trabajo

1. Existe una relación alométrica evolutiva negativa para las extremidades anteriores de Theropoda la cual será confirmada tras incorporar el efecto de la incertidumbre filogenética, varianza intraespecífica y diferentes modelos evolutivos a las correcciones filogenéticas realizadas.
2. Se encontrarán desviaciones significativas respecto a la tendencia alométrica negativa general en aquellos clados con formas que presentan elongación de extremidades anteriores a grandes tamaños corporales: Ornithomimosauria, Therizinosauria y Oviraptorosauria.

Objetivos

Objetivo general:

1. Entender el patrón de alometría evolutiva negativa previamente descrito para terópodos considerando el efecto de la incertidumbre filogenética y variabilidad intraespecífica sobre las estimaciones de dicho patrón.

Objetivos específicos:

1. Evaluar la existencia y características del patrón alométrico evolutivo de extremidades anteriores previamente descrito para Theropoda mediante el uso de PGLS considerando la evolución del tamaño corporal bajo un modelo browniano ponderado por la señal filogenética estimada para los datos.
2. Evaluar la existencia y características del patrón alométrico evolutivo de extremidades anteriores en Theropoda mediante el uso de PGLS considerando que la evolución del tamaño corporal sigue un proceso de Ornstein-Uhlenbeck.
3. Evaluar la existencia de desviaciones sobre el patrón alométrico evolutivo general de Theropoda en taxa específicos, además de Aves.
4. Evaluar la posible existencia de alometrías ontogenéticas dentro de especies de Theropoda en las que se conocen juveniles y/o especímenes de diferentes tamaños

MATERIALES Y MÉTODOS

Especímenes y Medidas

A fin de estudiar la relación alométrica presente en Theropoda entre tamaño corporal y longitud de extremidades anteriores se compilaron medidas de longitudes próximo-distales de húmero y fémur de 163 especímenes terópodos pertenecientes a 108 géneros, se excluyeron los especímenes perteneciente a Aves, considerado como el clado que contiene al último ancestro común de *Archaeopteryx lithographica*, *Vultur gryphus* y todos sus descendientes (Zhang y col. 2008); posibles excepciones a esto son los especímenes pertenecientes a Scansoriopterygidae, así como los correspondientes a las especies *Anchiornis huxleyi*, *Aurornis xui* (el cual ha sido recientemente propuesto como sinónimo de *Anchiornis huxleyi* en Pei y col. 2017 pero debido a la carencia estudios adicionales que apoyen dicha sinonimia fue considerado bajo la clasificación tradicional para este estudio), *Xiaotingia zhengi*, *Eosinopteryx brevipenna* y *Serikornis sungei* (referidos de aquí en adelante como taxa cercanos a *Anchiornis*); dichos especímenes representan individuos probablemente voladores que, bajo ciertas hipótesis evolutivas, son considerados como pertenecientes a Aves o se ubican en posiciones cercanas a este grupo (Senter 2007, Agnolín y Novas 2013, Lee y col. 2014). Las medidas de longitud de húmero y fémur fueron tomadas tanto de publicaciones donde el material fósil fue originalmente descrito, como de estudios publicados donde dichas medidas fueron

compiladas; en ambos casos se corroboró que los elementos en cuestión (húmero y fémur) estuviesen adecuadamente identificados y preservados a fin de establecer la validez de las medidas consideradas.

Se seleccionaron medidas de longitud de fémur como proxy de tamaño corporal debido a que este elemento se conserva frecuentemente en su totalidad reportándose además su medida absoluta, la cual presenta una fuerte correlación con el tamaño corporal (Carrano 2006, Sookias y col. 2012, Lee y col. 2014, Hendrick y col. 2015), de manera consistente en descripciones de materiales fósiles publicadas. En contraste con esto, otras aproximaciones usadas, tales como la longitud hocico-cloaca, requieren la preservación de una mayor cantidad de elementos óseos, incurriendo en errores adicionales al estimar las medidas de aquellos elementos faltantes. No obstante, debe considerarse que la longitud femoral puede estar sujeta a procesos evolutivos particulares en ciertos clados, pudiendo esto resultar en variaciones de las medidas de longitud femoral no asociadas a variaciones en tamaño corporal y, por lo tanto, conducir a algún grado de error (Dececchi y Larsson 2013). A pesar de esto se prefirió utilizar la longitud femoral a modo de proxy de tamaño corporal por sobre otras alternativas debido a que esta permitió maximizar la cantidad de individuos considerados en el estudio, minimizando así el error asociado a tamaños muestrales pequeños; de manera análoga se optó por el uso de la longitud humeral como proxy para el tamaño de extremidades anteriores.

En base a las medidas compiladas se construyeron dos set de datos: un primer set de datos incluyendo la totalidad de los 163 especímenes (set de datos completo),

considerando múltiples especímenes por especie según la disponibilidad de los materiales fósiles publicados, con el fin de minimizar los problemas asociados a tamaños de muestra reducidos, además de incluir y evaluar el efecto de la variabilidad intraespecífica (Garamszegi 2014); el segundo set de datos considera 113 especímenes (set de datos reducido), en este se conserva únicamente el espécimen de mayor tamaño para cada especie, descartando de este modo el efecto de la variabilidad intraespecífica además de minimizar la presencia de posibles juveniles y, por lo tanto, el efecto de posibles alometrías ontogenéticas.

No se incluyó ningún espécimen embrionario en los sets de datos; no obstante, dada la dificultad para discernir entre especímenes juveniles y especies pequeñas o paedomórficas, se consideraron especímenes que se ha argumentado corresponden a juveniles cuyo húmero y fémur estuviesen apropiadamente conservados. Los especímenes, medidas utilizadas y publicaciones desde las cuales se compilaron los datos se muestran en el apéndice 1

Topologías filogenéticas

Debido a la imposibilidad de producir la filogenia real o, alternativamente, de asegurar el valor de verdad asociado a una filogenia particular, es necesario reconocer e incorporar la incertidumbre filogenética en los análisis que recurran a método comparado (Huelsenbeck 2000, Pagel y Lutzoni 2002, Felsenstein 2004, Rangel y col 2015); para este fin se construyeron seis superárboles informales a partir de

combinaciones de filogenias publicadas; posteriormente se consideraron numerosas posibles resoluciones al azar de las politomías presentes en estos árboles y múltiples posibles calibraciones para sus largos de rama (Fig. 1), incorporando así la incertidumbre filogenética asociada tanto a posiciones de taxa y especies, como a la datación de cada espécimen y nodo.

Los seis superárboles informales utilizados se construyeron representando diferentes posiciones para Megaraptora y los taxa cercanos a Aves (per Zhang 2008) basándose en diversas filogenias publicadas; estos superárboles (referidos de ahora en adelante como topologías) presentan las siguientes estructuras base: la Topología 1 considerando a Megaraptora más cercano a *Allosaurus* que a *Tyrannosaurus* (Benson y col. 2010), Troodontidae y Scansoriopterygidae más cercanos a Aves que Dromaeosauridae y los taxa cercanos a *Anchiornis* más cercanos a Aves que a Dromaeosauridae (Lee y col. 2014); la Topología 2 conservando la misma estructura para Troodontidae, Scansoriopterygidae, Dromaeosauridae, taxa cercanos a *Anchiornis* y Aves que en la Topología 1, pero considerando a Megaraptora como más cercano a *Tyrannosaurus* que a *Allosaurus* (Novas y col. 2013, Porfiri y col. 2014); la Topología 3 considerando a Megaraptora como más cercano a *Allosaurus*, Dromaeosauridae y Troodontidae como más cercanos entre sí que a Aves y a Scansoriopterygidae como el grupo hermano de Aves (Senter 2007); la Topología 4 difiere de la Topología 3 únicamente en la posición de Megaraptora, considerando dicho grupo como más cercano a *Tyrannosaurus* que a *Allosaurus*; la Topología 5 considera a Megaraptora como más cercano a *Allosaurus* que a *Tyrannosaurus*, los taxa cercanos a *Anchiornis* como grupo

hermano de Aves, Dromaeosauridae más cercano a Aves que a Troodontidae y Scansoriopterygidae como grupo hermano de Oviraptorosauria (Agnolín y Novas 2013); finalmente la Topología 6 presenta la misma estructura que la Topología 5 con la excepción de la posición de Megaraptora el cual se considera más cercano a *Tyrannosaurus* que a *Allosaurus*. A fin de maximizar el número de especímenes e información filogenética considerada en cada topología se utilizó una versión modificada del método descrito por Rangel y col. (2015), procediéndose a insertar las especies no representadas en las hipótesis evolutivas consideradas para construcción de las topologías, pero presentes en el set de datos, utilizando la información filogenética publicada disponible a fin de asignarles una posición dentro de cada topología; en los casos donde esta información fuese controversial o solo existiese una asignación filogenética general se procedió a insertar las especies en politomías al mayor nivel de resolución taxonómica no controversial.

Adicionalmente se construyó una séptima topología representando una hipótesis evolutiva nula, esta topología (Topología 7 o nula) carece de resolución filogenética entre taxa representando una filogenia en estrella para todas las especies consideradas, permitiendo esto evaluar y contrastar el efecto de incerteza filogenética máxima asociada a posición en las regresiones realizadas. Todas las topologías fueron construidas en Mesquite v3.34 (Maddison y Maddison 2017, Fig 1A). Las topologías utilizadas se muestran en el apéndice 2.

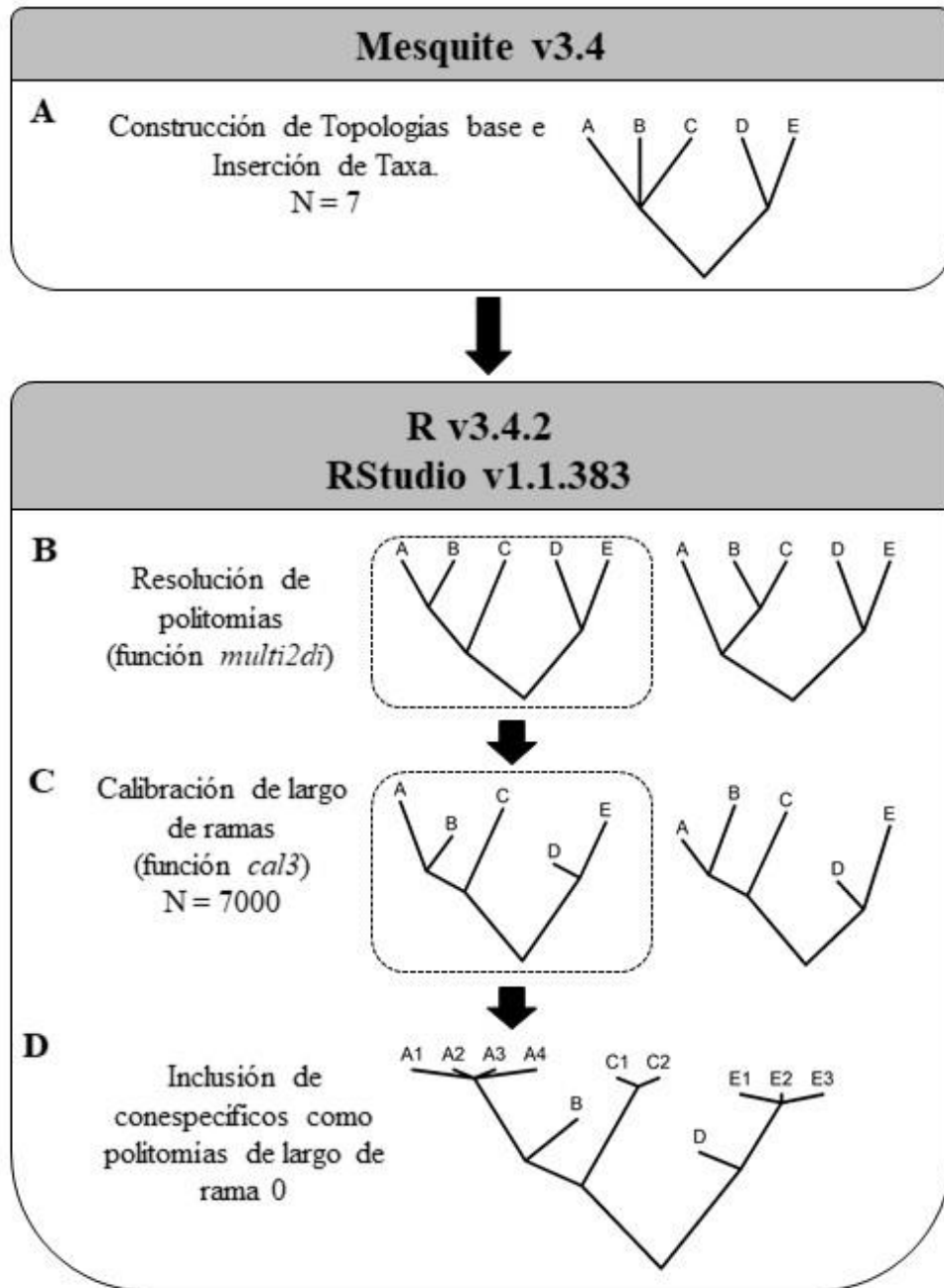


Figura 1: Procedimiento utilizado para la construcción de árboles dicotómicos calibrados. (A) topologías base son construidas manualmente en Mesquite; (B) las topologías base son importadas a RStudio, sus politomías resueltas de manera aleatoria; (C) los largos de ramas son calibrados acorde a las edades de cada especie, múltiples árboles son generados en los pasos B y C para reflejar la incerteza asociada a las topologías y dataciones; (D) las especies representadas por múltiples especímenes en el set de datos son reemplazadas por politomías de largo de rama 0 a fin de considerar la totalidad de estos dentro del análisis.

Las 7 topologías previamente descritas fueron importadas a RStudio v1.1.383 (RStudio Team 2016) el cual fue utilizado como ambiente para realizar los procedimientos y análisis pertinentes en R v3.4.2 (R Core Team 2017). Una vez importadas las topologías, a fin de incorporar la incerteza filogenética asociada tanto a las politomías no resueltas como a la edad de cada especie, se procedió a generar 1000 árboles completamente dicotómicos con largos de rama calibrados para cada topología; para esto primero se resolvieron todas las politomías presentes en cada topología de manera aleatoria mediante el uso de la función *multi2di* del paquete de R *ape* v4.1 (Paradis y col. 2004, Fig. 1B), y, posteriormente, se calibraron los largos de ramas presentes en cada árbol dicotómico utilizando el algoritmo *cal3* del paquete de R *paleotree* v2.7 (Bapst 2012, Bapst 2013, Bapst y Hopkins 2017, Fig. 1C). El algoritmo *cal3* utiliza las tasas de muestreo, extinción y diversificación del grupo a calibrar para generar un muestreo estocástico de edades para cada nodo relativo a su probabilidad bajo un modelo de nacimiento-muerte-muestreo; para este estudio se utilizó la tasa de muestreo estimada por Starrfelt y Liow (2016) para Theropoda y, mediante esta, se estimó la tasa de extinción; dada la dificultad para estimar la tasa de diversificación de manera apropiada se procedió a asumir tasas de extinción y diversificación idénticas (Bapst y Hopkins 2017). Los rangos de edades correspondientes para cada espécimen se compilaron utilizando las edades estimadas reportadas en las publicaciones correspondientes o los rangos etarios compilados en la base de datos paleobiológica (PaleoDB, <https://paleobiodb.org/#/>), para aquellos especímenes carentes de edades estimadas reportadas se procedió a asignarles el rango de edad asociado al clado completo al que corresponden con el fin de cubrir el rango de edades probables en su

totalidad. Finalmente, tras calibrar los largos de rama para cada árbol se procedió a sumarles una unidad temporal a todas las ramas a fin de evitar la pérdida de la estructura topológica inicial producida por el colapso de nodos y, al mismo tiempo, mantener las distancias relativas generadas a través de la calibración de largo de ramas.

Con el propósito de incorporar los efectos de variabilidad intraespecífica a los análisis realizados se adaptó el método descrito por Felsenstein (2008) para PIC; adaptación que resulta posible dada la equivalencia entre PGLS y PIC (Blomberg y col. 2012, Paradis 2012). Es así que, para reflejar la máxima cantidad de historia evolutiva compartida entre especímenes de la misma especie, se buscó maximizar la covarianza de conspecíficos en los árboles, minimizando así sus pesos relativos (Revell 2009, Symonds y Blomberg 2014). Para esto se procedió a sustituir en cada uno de los 7000 árboles generados las especies representadas por más de un espécimen por una politomía de largo de rama 0, la cual contiene a todos los especímenes considerados en el set de datos (Fig. 1D). Cabe destacar que una politomía de largo de rama 0 refleja tiempos de divergencia nula entre los especímenes, esto tiene como consecuencias que se asume que los especímenes pertenecientes a la misma especie tienen historia evolutiva compartida y covarianza máximas, descartando otros efectos que podrían reducir su covarianza, adicionalmente esto implica que se les asigna a todos los especímenes exactamente la misma edad.

Regresiones y pruebas estadísticas

A fin de evaluar los patrones de alometría evolutiva para extremidades anteriores presentes en Theropoda se ejecutaron cuatro series de regresiones utilizando PGLS (Grafen 1989), se eligió PGLS como método de regresión dada su flexibilidad para considerar diversos modelos evolutivos al momento de computar las covarianzas asociadas a parentesco filogenético (Martins y Hansen 1997, Hansen y col. 2008, Symonds y Blomberg 2014). Esto es de particular importancia para estudios de alometría en Theropoda ya que la evolución del tamaño corporal en este grupo ha sido descrita tanto mediante un modelo de movimiento browniano (Sookias y col. 2012), el cual describe la evolución continua de caracteres bajo una tasa de variación constante (Felsenstein 1973, 1985); como mediante un proceso de Ornstein-Uhlenbeck (Benson y col. 2014), el cual mide la fuerza de atracción de los caracteres hacia un valor central mediante la estimación de un parámetro α (Hansen 1997, Cooper y col. 2016).

Combinando estos diferentes modelos evolutivos con los sets de datos previamente descritos, se definieron 4 condiciones para realizar las series regresiones, estas condiciones consistieron en: Regresiones utilizando un BM con estimaciones simultáneas de señal filogenética y ponderación de los valores de covarianza mediante el parámetro λ de Pagel (Pagel 1999, Revell 2009, Münkemüller y col. 2012) efectuado sobre el set de datos completo (incluyendo todos los especímenes); regresiones utilizando el mismo modelo (BM) sobre el set de datos reducido, excluyendo así el efecto de variación intraespecífica y minimizando el efecto ontogenético; regresiones bajo OU utilizando el set de datos completo y regresiones utilizando este modelo (OU)

sobre el set de datos reducido. Para aquellas regresiones realizadas bajo BM en las cuales no fue posible estimar la señal filogenética se procedió a realizar una regresión utilizando un valor fijo de $\lambda = 1$, además de calcular regresiones no filogenéticas vía mínimos cuadrados ordinarios (OLS), lo cual es equivalente a una regresión mediante GLS con un valor fijo de $\lambda = 0$, a fin de ilustrar el posible rango de valores que las regresiones podrían entregar en función del valor de λ . Cabe mencionar que la estimación de señal filogenética es inadecuada para modelos evolutivos distintos al modelo browniano ya que dichos parámetros se calculan comparando la distribución de los caracteres observados con la distribución de caracteres esperada bajo BM (Pagel 1991, Blomberg y col. 2003, Münkemüller y col. 2012). Las regresiones fueron realizadas sobre las medidas colectadas luego de que estas fueron transformadas logarítmicamente utilizando Log_{10} . Todas las regresiones fueron efectuadas utilizando los paquetes de R *nlme* v.31 (Pinheiro y col. 2017) y *ape* v4.1 (Paradis y col. 2004).

Cada serie de regresiones realizada bajo un modelo evolutivo y set de datos consistió en una regresión mediante PGLS para cada uno de los 1000 árboles generados para cada topología (Fig. 2A). Los parámetros de regresión estimados para cada árbol fueron posteriormente agrupados en parámetros únicos (Fig. 2B) a fin evaluar regresiones únicas que incorporan el efecto de la incerteza filogenética. Las regresiones fueron combinadas utilizando métodos estadísticos de imputación múltiple mediante el paquete de R *mice* v2.30 (Buuren y Groothuis-Oudshoorn 2011) generándose regresiones combinadas para cada una de las 7 topologías base utilizadas más una regresión combinada adicional considerando las topologías 1 a 6. Vale la pena señalar

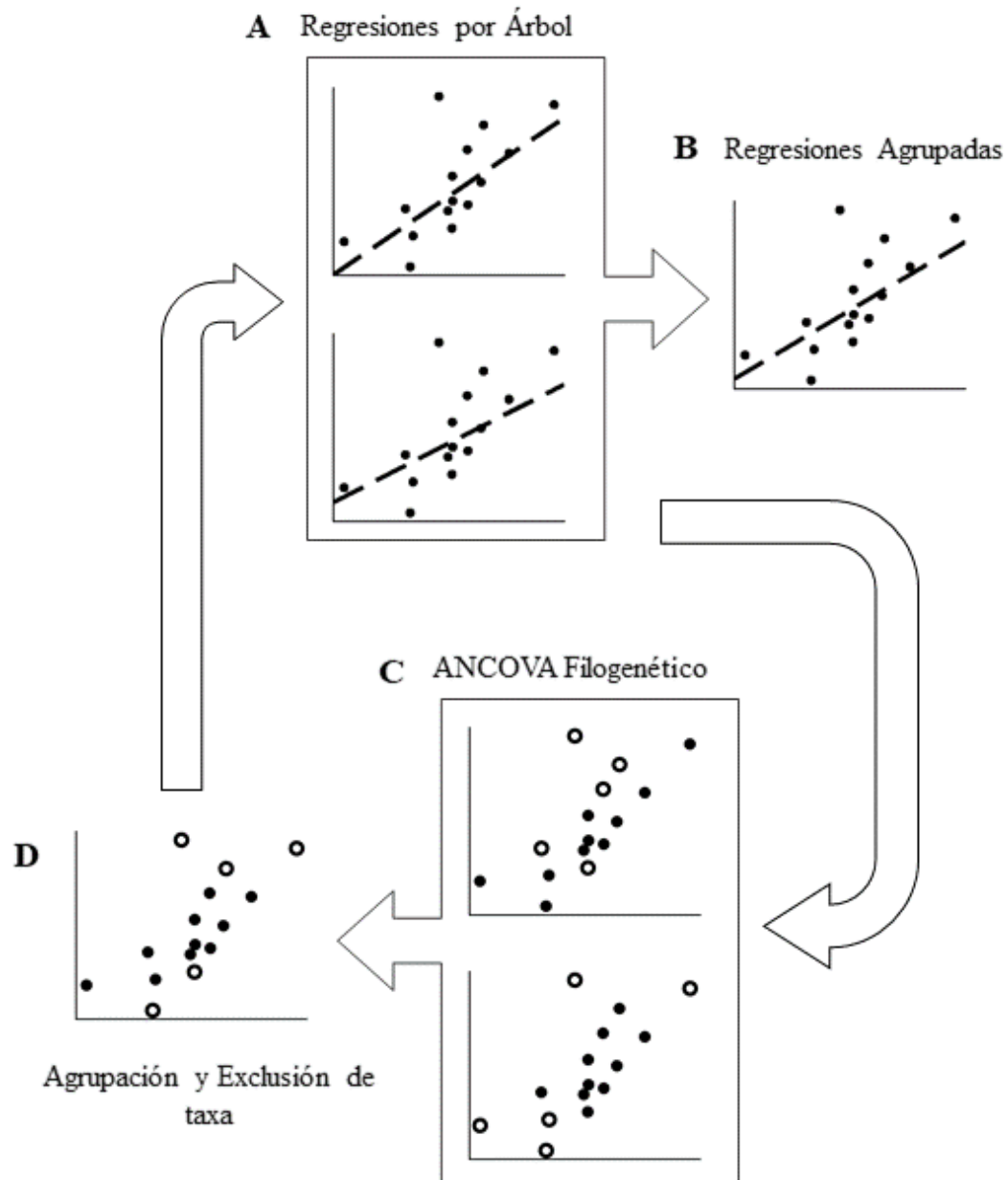


Figura 2: Procedimiento utilizado para la estimación de regresiones, agrupación de sus parámetros y evaluación de diferencias significativas por taxa. (A) Regresiones mediante PGLS realizadas para cada árbol; (B) Regresiones agrupadas construidas mediante la combinación de los parámetros de las regresiones obtenidas en A; (C) Evaluación de diferencias significativas en pendiente (coeficiente alométrico) para taxa específicos mediante ANCOVA filogenético realizado en un subconjunto de árboles para cada topología; (D) Agrupación de valores p obtenidos en C a fin de definir los clados a excluir para el siguiente ciclo de regresiones (A).

que los métodos de imputación múltiple aquí utilizados (Rubin 1987, Buuren 2012) son equivalentes a los métodos presentados por Martins (1996) para análisis de método comparado en casos donde la filogenia es desconocida, así como la modificación de estos utilizada por Rangel y col. (2015) a fin de integrar incertidumbre filogenética, cuando la cantidad de árboles filogenéticos considerados es alta.

Para evaluar si clados específicos presentan diferencias significativas respecto al patrón alométrico evolutivo general de Theropoda se utilizó el método de ANCOVA filogenético propuesto en Smaers y Rohlf (2016), realizando mediante este pruebas de diferencias significativas de coeficientes alométricos al integrar los valores de covarianza filogenética a un ANCOVA (Fig. 2C). Utilizando este método se procedió a evaluar si los siguientes clados presentan diferencias significativas respecto al patrón alométrico evolutivo general de Theropoda: Scansoriopterygidae, Troodontidae, Dromaeosauridae, Oviraptorosauria, Therizinosauria, Ornithomimosauria, Compsognathidae, Tyrannosauroidae, Megaraptora, Megalosauroidae, Ceratosauria y Coelophysoidea además del conjunto de taxa cercanos a *Anchiornis*. Las pruebas estadísticas de ANCOVA filogenético se realizaron en un subconjunto de 200 árboles seleccionados al azar para cada topología debido a restricciones computacionales. Los valores p asociados a cada ANCOVA filogenético fueron posteriormente combinados por topología mediante el método de agrupación de valores p para pruebas realizadas sobre datos no independientes presentado en Poole y col. (2016) (Fig. 2D); dado que este método requiere vectores de los datos utilizados para cada prueba a agrupar a fin de determinar empíricamente la covarianza de estas y corregir apropiadamente, se procedió

a transformar los datos pertinentes para cada ANCOVA filogenético (matriz de varianza-covarianza derivada del árbol, medidas transformadas logarítmicamente y parámetros adicionales λ y α dependiendo del modelo evolutivo utilizado) a forma vectorial para la correcta ejecución de este método. Una vez identificados los clados que presentan desviaciones significativas del patrón alométrico evolutivo general de Theropoda, se estimaron nuevas regresiones excluyendo dichos clados (Fig. 2A), seguido de nuevas pruebas de ANCOVA filogenético (Fig. 2C y 2D) a fin de evaluar la posibilidad de que clados presentasen desviaciones significativas respecto de los nuevos patrones alométricos estimados.

Adicionalmente se realizaron regresiones para cada clado considerado en el set de datos a fin de evaluar sus alometrías particulares; regresiones para cada especie representada por tres especímenes o más con el propósito de evaluar alometrías ontogenéticas y contrastarlas con las regresiones de sus taxa correspondientes; realizándose también dos regresiones generales para todo Theropoda: una considerando solamente especímenes descritos como juveniles y otra considerando únicamente especímenes adultos (excluyendo aquellos descritos como juveniles), permitiendo evaluar si los patrones alométricos de juveniles y adultos difieren significativamente. Las regresiones por clado fueron realizadas utilizando métodos de PGLS bajo modelos evolutivos, set de datos y métodos de agrupación de regresiones similares a los previamente descritos para todo Theropoda, aplicándose en esta ocasión a el o los clados de interés. Las regresiones intraespecíficas se realizaron utilizando métodos no filogenéticos, en particular el método de mínimos cuadrados ordinarios (OLS);

adicionalmente se realizó una regresión por OLS para el ave basal *Archaeopteryx lithographica*, especie excluida de los análisis generales para la cual se colectaron medidas de 8 individuos. Para las regresiones en Theropoda que consideraron únicamente especímenes juveniles y exclusivamente especímenes adultos la clasificación de juvenil fue tomada de las descripciones publicadas para cada espécimen; debido al bajo número de especímenes identificado como juveniles ($n = 37$), y la remoción de la mayoría de estos en el set de datos reducido, las regresiones fueron realizadas considerando únicamente al set de datos completo, posteriormente los valores de regresiones obtenidas para juveniles y adultos fueron contrastadas a fin de evaluar diferencias en los patrones alométricos encontrados para cada uno; no obstante este análisis debe ser considerado únicamente como una estimación preliminar debido a la falta de un examen crítico de las clasificaciones ontogenéticas publicadas, lo que, en conjunto con las dificultades asociadas a la correcta evaluación de estadios ontogenéticos en fósiles, podría implicar la presencia clasificaciones incorrectas en el set de datos utilizado.

RESULTADOS

Patrones Alométricos Generales

Las series de regresiones realizadas bajo un mismo modelo evolutivo y set de datos resultaron en valores similares entre topologías, tanto para los coeficientes alométricos, como para los parámetros adicionales (λ y α ; Tablas 1 y 2); dado esto los parámetros combinados para las topologías 1 a 6 resultan ser una buena aproximación a los valores correspondientes a cada topología, permitiendo comparaciones más simples entre regresiones obtenidas bajo diferentes modelos evolutivos y set de datos. Es así que se puede apreciar que los valores de coeficiente alométrico obtenidos bajo BM y set de datos completo (0,914; IC 95% [0,864; 0,964]) son similares a los obtenidos bajo el mismo modelo utilizando el set de datos reducido (0,901; IC 95% [0,843; 0,959]), mostrando este último, valores ligeramente más bajos. Por otra parte, los valores de coeficiente alométrico obtenidos bajo OU resultaron en valores cuya diferencia es más pronunciada obteniéndose un coeficiente alométrico de 0,941(IC 95% [0,900; 0,982]) para el set de datos completo y de 0,906 (IC 95% [0,848; 0,965]) para el reducido. No obstante, todas las regresiones obtenidas resultaron en valores correspondientes a un patrón de alometría evolutiva negativa siendo todas las pendientes significativamente diferentes de la isometría (coeficiente alométrico = 1).

Las diferencias encontradas para las regresiones realizadas considerando sólo

especímenes juveniles vs. adultos fueron muy bajas al utilizar BM como modelo evolutivo resultando en coeficientes alométricos de 0,885 (IC 95% [0,798; 0,973]; $\lambda = 0,949$) para juveniles y 0,877 (IC 95% [0,808; 0,945]; $\lambda = 0,944$) para adultos; mientras que para OU estas fueron más altas obteniéndose valores de 0,938 (IC 95% [0,839; 1,037]; $\alpha = 0,007$) para juveniles y de 0,877 (IC 95% [0,758; 0,996]; $\alpha = 0,493$) para adultos, no obstante estas nunca resultaron en diferencias significativas entre juveniles y adultos; es además importante notar que el valor de α estimado para juveniles bajo OU es extremadamente bajo, implicando baja fuerza de atracción al valor medio y, por lo tanto, que OU puede no ser un buen modelo para dichos datos (Cooper y col. 2016).

Tabla 1: Parámetros agrupados estimados para regresiones generadas bajo BM utilizando el set de datos completo y reducido; λ denota la señal filogenética media para la o las topologías especificadas medida a través de λ de Pagel.

set de datos	Topologías	Intercepto	Pendiente	IC 95%	λ
Completo	1	-0,163	0,921	(0,872; 0,969)	0,929
	2	-0,173	0,922	(0,874; 0,971)	0,930
	3	-0,156	0,912	(0,863; 0,961)	0,930
	4	-0,170	0,915	(0,866; 0,963)	0,931
	5	-0,128	0,907	(0,858; 0,955)	0,929
	6	-0,141	0,909	(0,860; 0,957)	0,930
	1-6 combinadas	-0,155	0,914	(0,864; 0,964)	0,930
	Nula	-0,162	0,828	(0,771; 0,886)	0,715
Reducido	1	-0,128	0,909	(0,853; 0,965)	0,954
	2	-0,142	0,912	(0,856; 0,968)	0,952
	3	-0,116	0,898	(0,842; 0,955)	0,953
	4	-0,133	0,902	(0,845; 0,959)	0,949
	5	-0,085	0,892	(0,836; 0,948)	0,959
	6	-0,100	0,895	(0,839; 0,952)	0,956
	1-6 combinadas	-0,112	0,901	(0,843; 0,959)	0,954
	Nula	0,195	0,818	(0,758; 0,878)	0,000

Tabla 2: Parámetros agrupados estimados para regresiones generadas bajo OU utilizando el set de datos completo y reducido; α denota la media de fuerza de atracción hacia el valor medio de los datos para la o las topologías especificadas.

set de datos	Topologías	Intercepto	pendiente	IC 95%	α
Completo	1	-0,150	0,943	(0,902; 0,983)	0,013
	2	-0,150	0,939	(0,898; 0,980)	0,012
	3	-0,148	0,943	(0,902; 0,983)	0,012
	4	-0,151	0,940	(0,899; 0,981)	0,012
	5	-0,143	0,942	(0,902; 0,983)	0,014
	6	-0,148	0,940	(0,899; 0,980)	0,012
	1-6 combinadas	-0,148	0,941	(0,900; 0,982)	0,013
	Nula	0,114	0,883	(0,747; 1,019)	0,526
Reducido	1	-0,099	0,913	(0,857; 0,970)	0,012
	2	-0,108	0,916	(0,856; 0,973)	0,012
	3	-0,075	0,903	(0,846; 0,960)	0,014
	4	-0,087	0,907	(0,849; 0,964)	0,014
	5	-0,053	0,900	(0,840; 0,955)	0,013
	6	-0,062	0,901	(0,843; 0,958)	0,013
	1-6 combinadas	-0,088	0,906	(0,848; 0,965)	0,013
	Nula	0,187	0,817	(0,762; 0,872)	1,123

Clados con patrones alométricos significativamente diferentes de los observados para Theropoda fueron identificados primero, tentativamente, al observar las distribuciones de datos respectivas a cada clado y posteriormente a través de pruebas de significación para cada clado mediante el uso de ANCOVA filogenético (Smaers y Rohlf 2016). Al graficar los datos se observó que Oviraptorosauria y Ornithomimosauria parecen exhibir patrones alométricos diferentes mostrando pendientes más altas que la observada para el resto de Theropoda (Fig. 3). Al realizar las pruebas de diferencia significativa para coeficientes alométricos mediante ANCOVA filogenético se comprobó que

Oviraptorosauria y Ornithomimosauria presentan desviaciones significativas respecto al coeficiente alométrico de Theropoda bajo los dos modelos evolutivos usados (BM y OU) presentando estos grupos valores $p < 0.05$ para todas las topologías; adicionalmente se identificaron otros clados que exhiben diferencias significativas bajo cada modelo, siendo estos Tyrannosauroida y Coelophysoidea bajo BM y Scansoriopterygidae bajo OU; otros clados fueron segregados bajo la topología nula pero, dado que no se encontró correspondencia con otras topologías, estos fueron desestimados como particularidades producidas por la carencia de información filogenética válida en los árboles correspondientes a dicha topología (Tabla 3). Los clados que presentaron diferencias significativas respecto al coeficiente alométrico general de Theropoda fueron segregados y excluidos para la siguiente ronda de regresiones generales; adicionalmente se excluyó a *Mononykus olecranus* debido a que, a pesar de la imposibilidad de realizar una prueba estadística formal para evaluar diferencias significativas para un único dato, este claramente representa un dato atípico dadas sus características morfológicas. *Mononykus* posee un esternón osificado con quilla asociado a extremidades anteriores cortas y robustas con alto grado de desarrollo muscular, siendo estas similares a las adaptaciones de tetrápodos excavadores. La mano es monodáctila presentando un dígito y ungual de gran tamaño, el radio y ulna son cortos con un gran olecranon y el húmero es robusto y con grandes superficies para inserciones musculares (Senter 2005); esta morfología derivada, la cual difiere significativamente de la de *Haplocheirus sollers* (el espécimen más cercano presente en el set de datos) en conjunto con la posición que *Mononykus* ocupa en la distribución de datos (Fig. 3) informó la decisión de excluirlo de futuras regresiones.

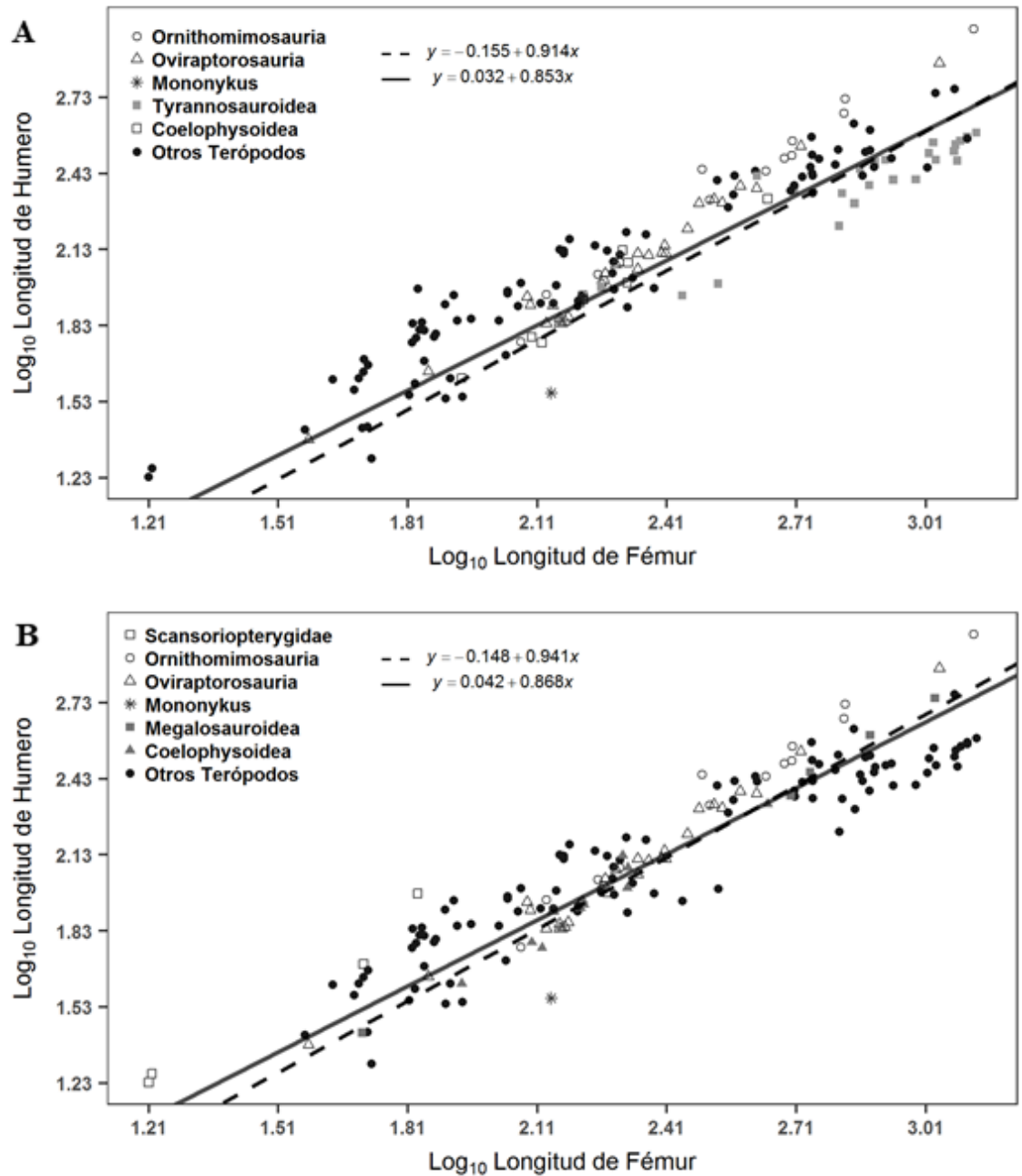


Figura 3: Regresiones alométricas agrupadas para topologías 1 a 6 para todo Theropoda (línea punteada) y tras excluir los clados con diferencias significativas de coeficiente alométrico (línea continua) bajo BM (**A**) y OU (**B**), los clados e individuos excluidos son Oviraptorosauria, Ornithomimosauria, Coelophysoidea y *Mononykus* bajo ambos modelos evolutivos, excluyéndose además Tyrannosauoidea en **A** y Scansoriopterygidae y Megalosauoidea en **B**.

Tabla 3: valores p agrupados obtenidos tras primera ronda de ANCOVA filogenético para evaluar diferencias significativas de coeficiente alométrico respecto a la tendencia general de Theropoda. Se presentan los valores p para los clados señalados bajo BM y OU. Valores p menores a 0.05 son mostrados en **negrita**.

Clados	Topologías							
	1	2	3	4	5	6	1-6	Nula
BM								
Scansoriopterygidae	0,403	0,421	0,480	0,444	0,433	0,433	0,436	0,000
Cercanos a Anchiornis	0,965	0,967	0,969	0,964	0,971	0,966	0,967	1,000
Troodontidae	0,532	0,840	0,489	0,755	0,486	0,757	0,635	1,000
Dromaeosauridae	0,400	0,363	0,394	0,423	0,367	0,428	0,396	1,000
Oviraptorosauria	0,048	0,049	0,030	0,035	0,000	0,000	0,000	0,000
Therizinosauria	0,914	0,916	0,962	0,965	0,971	0,968	0,951	1,000
Ornithomimosauria	0,000	0,000	0,003	0,002	0,000	0,000	0,000	0,000
Compsognathidae	0,360	0,347	0,349	0,326	0,443	0,429	0,374	0,000
Tyrannosauroidea	0,011	0,013	0,006	0,006	0,009	0,010	0,009	0,000
Megaraptora (inc. Megaraptoridae)	0,644	0,664	0,620	0,633	0,621	0,635	0,637	1,000
Megalosauroidea	0,277	0,270	0,352	0,337	0,356	0,334	0,319	0,000
Ceratosauria	0,656	0,662	0,580	0,588	0,576	0,588	0,608	1,000
Coelophysoidea	0,014	0,014	0,017	0,017	0,017	0,016	0,015	0,000
OU								
Scansoriopterygidae	0,027	0,000	0,030	0,028	0,000	0,029	0,000	0,000
Cercanos a Anchiornis	0,786	0,779	0,785	0,774	0,786	0,780	0,782	1,000
Troodontidae	0,945	0,962	0,952	0,978	0,953	0,981	0,963	1,000
Dromaeosauridae	0,394	0,453	0,421	0,461	0,419	0,476	0,437	1,000
Oviraptorosauria	0,001	0,001	0,001	0,001	0,000	0,000	0,001	0,000
Therizinosauria	0,880	0,874	0,854	0,846	0,860	0,857	0,863	1,000
Ornithomimosauria	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Compsognathidae	0,420	0,416	0,425	0,417	0,455	0,453	0,431	0,700
Tyrannosauroidea	0,701	0,713	0,686	0,725	0,691	0,701	0,704	1,000
Megaraptora (inc. Megaraptoridae)	0,841	0,836	0,840	0,835	0,839	0,836	0,839	1,000
Megalosauroidea	0,076	0,075	0,076	0,073	0,077	0,074	0,075	0,000
Ceratosauria	0,603	0,594	0,605	0,590	0,606	0,598	0,600	1,000
Coelophysoidea	0,068	0,063	0,066	0,061	0,065	0,064	0,064	0,000

Tras excluir los clados señalados mediante ANCOVA filogenético para cada modelo evolutivo se realizó un nuevo conjunto de regresiones en las cuales se excluyó adicionalmente a *Mononykus olecranus*; de este modo fueron excluidos Oviraptorosauria, Ornithomimosauria y *Mononykus olecranus* para todas las regresiones, excluyéndose además Tyrannosauroida y Coelophysoidea para las regresiones bajo BM y Scansoriopterygidae para las regresiones bajo OU. Los valores de coeficientes alométricos obtenidos en este segundo set de regresiones fueron consistentemente más bajos que los correspondientes a todo Theropoda tanto cuando se utilizó BM (0,853 IC 95% [0,789; 0,917] para el set de datos completo y 0,833 IC 95% [0,765; 0,900] para el reducido; Tabla 4) como bajo OU (0,906 IC 95% [0,849; 0,964] para el set de datos completo y 0,875 IC 95% [0,805; 0,945] para el reducido), exhibiendo nuevamente escasa diferencia entre las distintas topologías bajo el mismo modelo evolutivo y set de datos, y pendientes significativamente distintas de la isometría. Tras obtener estos resultados se procedió a realizar una segunda ronda de ANCOVA filogenético para probar si los clados no excluidos presentan diferencias significativas en coeficiente alométrico ante los patrones establecidos después de remover a los taxa previamente identificados. Esta segunda ronda de ANCOVA filogenético no identificó a ningún taxa de manera consistente bajo BM, resultando en diferentes clados mostrando diferencias significativas para cada topología; por el contrario bajo OU se identificó a Coelophysoidea y Megalosauroida como clados con diferencias significativas respecto a la tendencia alométrica general para todas las topologías (Tabla 5); tras remover los clados segregados por la segunda ronda de ANCOVA filogenético bajo OU se obtuvieron valores de coeficiente alométrico de

0,868 (IC 95% [0,797; 0,974]) para el set de datos completo y de 0,842 (IC 95% [0,767; 0,918]) para el reducido, mostrando nuevamente escasa diferencia entre topologías y valores significativamente distintos de 1 (Tabla 6). Una tercera ronda de ANCOVA filogenético efectuada bajo OU con el fin de evaluar la existencia de clados adicionales que presenten diferencias significativas respecto a los valores de coeficiente alométrico general resultaron en clados segregados de manera inconsistente entre topologías.

Tabla 4: Parámetros agrupados estimados para regresiones generadas bajo BM tras la remoción de clados significativamente distintos para el set de datos completo y reducido. Los clados excluidos fueron identificados mediante una ronda de ANCOVA filogenético; λ denota la señal filogenética media para la o las topologías especificadas media a través de λ de Pagel.

set de datos	Topologías	Intercepto	pendiente	IC 95%	λ
Completo	1	0,026	0,859	(0,797; 0,922)	0,939
	2	0,011	0,862	(0,800; 0,923)	0,939
	3	0,035	0,849	(0,787; 0,912)	0,938
	4	0,019	0,851	(0,789; 0,914)	0,936
	5	0,057	0,848	(0,784; 0,911)	0,937
	6	0,043	0,849	(0,785; 0,913)	0,936
	1-6 combinadas	0,032	0,853	(0,789; 0,917)	0,938
	Nula	0,225	0,809	(0,745; 0,872)	0,740
Reducido	1	0,079	0,840	(0,772; 0,908)	0,892
	2	0,068	0,840	(0,773; 0,907)	0,877
	3	0,092	0,831	(0,763; 0,899)	0,878
	4	0,081	0,831	(0,764; 0,898)	0,860
	5	0,115	0,827	(0,761; 0,893)	0,875
	6	0,108	0,827	(0,762; 0,892)	0,848
	1-6 combinadas	0,091	0,833	(0,765; 0,900)	0,872
	Nula	0,255	0,800	(0,731; 0,869)	0,000

Es así que se identificaron 3 clados que presentan diferencias significativas respecto al patrón alométrico general de Theropoda de manera consistente bajo los 2 modelos evolutivos utilizados: Oviraptorosauria, Ornithomimosauria y Coelophysoidea (Tabla 3 y 5, Fig. 4 y 5).

Tabla 5: valores p agrupados obtenidos tras segunda ronda de ANCOVA filogenético para evaluar diferencias significativas de coeficiente alométrico respecto a la tendencia general de Theropoda tras la exclusión de clados segregados en la primera ronda. se presentan valores p para los clados señalados bajo BM y OU. Valores p menores a 0.05 son mostrados en negrita.

Clados	Topologías							
	1	2	3	4	5	6	1-6	Nula
BM								
Scansoriopterygidae	0,000	0,000	0,000	0,000	0,431	0,497	0,000	0,003
Cercanos a Anchiornis	0,000	0,000	0,000	0,000	0,972	0,968	0,000	1,000
Troodontidae	0,000	0,000	0,000	0,000	0,492	0,792	0,000	1,000
Dromaeosauridae	0,386	0,000	0,388	0,000	0,000	0,000	0,000	1,000
Therizinosauria	0,000	0,000	0,000	0,000	0,972	0,969	0,000	1,000
Compsognathidae	0,339	0,000	0,325	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Megaraptora (inc. Megaraptoridae)	0,618	0,659	0,609	0,000	0,593	0,000	0,000	1,000
Megalosauroida	0,262	0,310	0,375	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Ceratosauria	0,611	0,635	0,535	0,583	0,000	0,000	0,000	0,000
OU								
Cercanos a Anchiornis	0,520	0,524	0,607	0,597	0,529	0,552	0,555	1,000
Troodontidae	0,619	0,622	0,663	0,656	0,623	0,625	0,635	1,000
Dromaeosauridae	0,243	0,225	0,343	0,307	0,267	0,256	0,271	0,000
Therizinosauria	0,733	0,729	0,640	0,632	0,648	0,648	0,672	1,000
Compsognathidae	0,304	0,302	0,348	0,339	0,419	0,416	0,352	0,280
Tyrannosauroida	0,973	0,972	0,964	0,970	0,974	0,969	0,971	1,000
Megaraptora (inc. Megaraptoridae)	0,701	0,696	0,732	0,728	0,711	0,708	0,714	1,000
Megalosauroida	0,013	0,014	0,021	0,020	0,015	0,015	0,016	0,000
Ceratosauria	0,345	0,346	0,400	0,395	0,358	0,361	0,367	0,676
Coelophysoidea	0,018	0,017	0,025	0,025	0,018	0,018	0,020	0,000

Tabla 6: Parámetros agrupados estimados para regresiones generadas bajo OU tras la remoción de clados significativamente distintos para el set de datos completo y reducido. Los clados excluidos fueron identificados mediante dos rondas de ANCOVA filogenético; α denota la media de fuerza de atracción hacia el valor medio de los datos para la o las topologías especificadas.

set de datos	Topologías	Intercepto	pendiente	IC 95%	α
Completo	1	0,023	0,874	(0,813; 0,934)	0,014
	2	0,039	0,865	(0,802; 0,929)	0,017
	3	0,033	0,873	(0,812; 0,933)	0,014
	4	0,047	0,863	(0,798; 0,927)	0,028
	5	0,032	0,877	(0,816; 0,937)	0,012
	6	0,072	0,857	(0,757; 0,958)	0,356
	1-6 combinadas	0,042	0,868	(0,797; 0,974)	0,074
	Nula	0,115	0,893	(0,813; 0,974)	0,048
Reducido	1	0,102	0,835	(0,761; 0,909)	0,016
	2	0,089	0,841	(0,766; 0,916)	0,017
	3	0,093	0,839	(0,765; 0,913)	0,016
	4	0,078	0,845	(0,769; 0,920)	0,016
	5	0,087	0,845	(0,771; 0,919)	0,013
	6	0,071	0,851	(0,775; 0,926)	0,014
	1-6 combinadas	0,087	0,842	(0,767; 0,918)	0,015
	Nula	0,328	0,753	(0,688; 0,818)	1,026

Patrones Alométricos por Clado

Una vez realizadas las regresiones para cada clado se observó que los valores de coeficientes alométricos encontrados para Oviraptorosauria (0,987 IC 95% [0,937; 1,037] bajo BM y 1,012 IC 95% [0,945; 1,079] bajo OU), Ornithomimosauria (1,057 IC 95% [0,928; 1,186] bajo BM y 1,072 IC 95% [0,924; 1,220] bajo OU) y Coelophysoidea (1,073 IC 95% [0,863; 1,282] bajo BM y 1,068 IC 95% [0,858; 1,279] bajo OU) son consistentes con los resultados obtenidos mediante el uso de ANCOVA filogenético

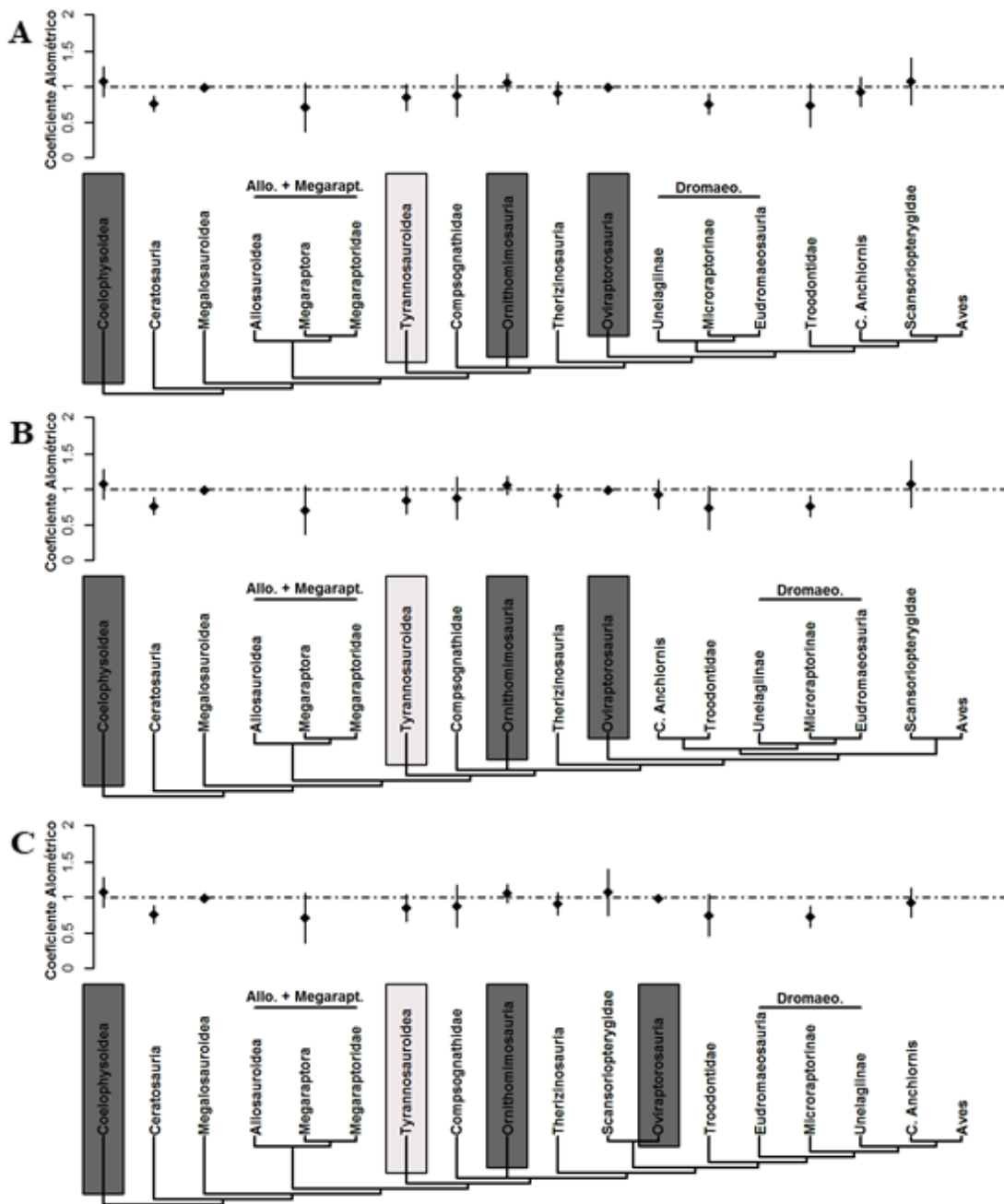


Figura 4: Coeficientes alométricos agrupados por clado obtenidos bajo BM sobre una versión simplificada de las topologías 1 (A), 3 (B) y 5 (C), las barras indican el intervalo de confianza del 95% para los coeficientes alométricos presentados, se destacan en gris oscuro aquellos clados identificados como significativamente distintos de la tendencia alométrica general de Theropoda bajo ambos modelos evolutivos, en gris claro aquellos identificados únicamente bajo BM.

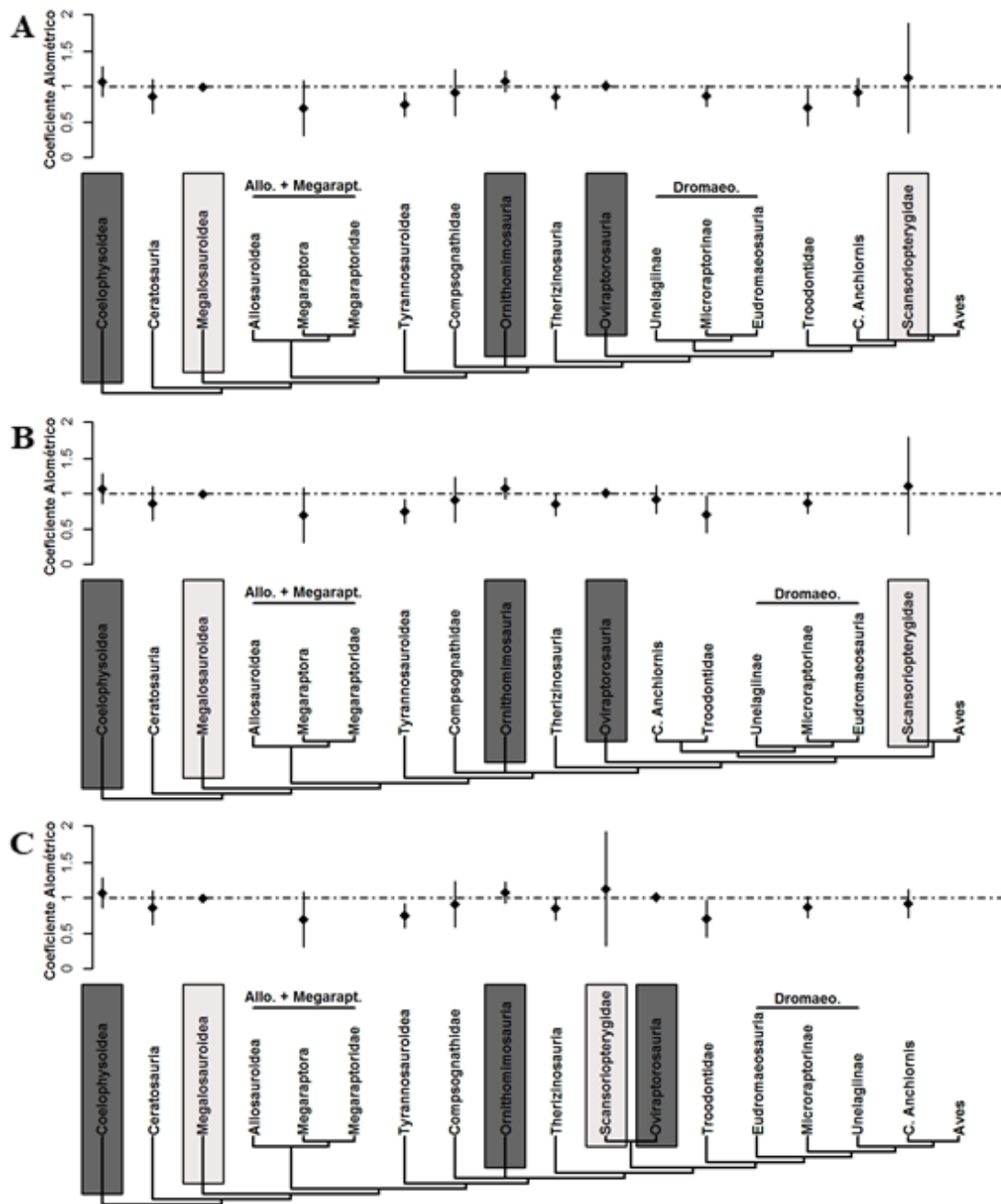


Figura 5: Coeficientes alométricos agrupados por clado obtenidos bajo OU sobre una versión simplificada de las topologías 1 (A), 3 (B) y 5 (C), las barras indican el intervalo de confianza del 95% para los coeficientes alométricos presentados, se destacan en gris oscuro aquellos clados identificados como significativamente distintos de la tendencia alométrica general de Theropoda bajo ambos modelos evolutivos, en gris claro aquellos identificados únicamente bajo OU.

encontrándose en estos clados, los únicos que exhibieron diferencias significativas para valores de coeficiente alométrico general de Theropoda en todas las topologías bajo ambos modelos evolutivos, valores cercanos a la isometría que no difieren significativamente de esta, siendo en el caso de Oviraptorosauria valores menores a los previamente descritos (coeficiente alométrico = 1,014, n = 12; Lü y col. 2013). Por otra parte aquellos clados que resultaron en rechazo de la hipótesis nula de igualdad de coeficiente alométrico únicamente bajo uno de los dos modelos evolutivos usados no muestran un patrón claro: Scansoriopterygidae exhibe valores de coeficientes alométricos altos de manera consistente, no obstante las estimaciones de este parámetro están asociadas a niveles muy altos de incerteza (1,073 IC 95% [0,741; 1,404] bajo BM, 1,117 IC 95% [0,377; 1,858] bajo OU) especialmente cuando OU fue utilizado como modelo evolutivo (Fig. 4 y 5), intervalos de confianza de tal amplitud probablemente se deben al bajo número de especímenes (n = 4) presentes en este grupo; por otra parte Megalosauroidea muestra valores cercanos a la isometría con intervalos de confianza bien acotados de manera consistente (0,988 IC 95% [0,930; 1,046] bajo BM y 0,991 IC 95% [0,940; 1,041]) los cuales son comparables a los obtenidos para Oviraptorosauria a pesar de estar representado por una cantidad muy inferior de especímenes (Megalosauroidea n = 5, Oviraptorosauria n = 28), sin embargo, este clado no llegó a mostrar diferencias significativas de la tendencia general bajo BM cuando esta se probó mediante ANCOVA filogenético; finalmente Tyrannosauroidea fue el único de estos clados que presenta un coeficiente alométrico indicativo de alometría negativa (0,852 IC 95% [0,665; 1,039] bajo BM y 0,749 IC 95% [0,575; 0,922] bajo OU), debido a esto se probó re-integrar este taxa al set de datos a fin de comprobar si su previa exclusión bajo

BM fue efecto de un coeficiente alométrico general aumentado por la presencia de clados con coeficientes isométricos en el set de datos, no obstante tras un nuevo ANCOVA filogenético Tyrannosauroidea fue nuevamente excluido.

Entre los taxa ubicados en posiciones más basales se encontraron coeficientes que denotan alometría negativa significativamente distinta de 1 en Ceratosauria bajo BM (0,763 IC 95% [0,642; 0,884]) pero no bajo OU (0,859 IC 95% [0,618; 1,101]), y en regresiones realizadas considerando todos los especímenes pertenecientes a Tetanurae no maniraptoriformes bajo ambos modelos (0,896 IC 95% [0,811; 0,980] y 0,845 IC 95% [0,769; 0,921] bajo BM y OU, respectivamente), si bien otros clados basales también exhiben coeficientes alométricos bajos de forma individual, la dispersión de dichos datos o el bajo tamaño de muestra no permiten asegurar diferencias significativas respecto a isometría (Tabla 7 y 8).

Al examinar los taxa cercanos a Aves así como las combinaciones de dichos clados propuestas en algunas de las hipótesis evolutivas utilizadas (Dromaeosauridae + Troodontidae y Troodontidae + taxa cercanos a *Anchiornis*) se encontró que: los taxa cercanos a *Anchiornis* (0,928 IC 95% [0,723; 1,132] BM; 0,919 IC 95% [0,720; 1,118] OU) presentan valores medios correspondientes a alometría negativa, pero sin diferencias significativas respecto a la isometría; por otra parte Troodontidae presenta coeficientes alométricos considerablemente menores (0,739 IC 95% [0,436; 1,042] bajo BM; 0,706 IC 95% [0,445; 0,967] bajo OU), siendo su coeficiente alométrico significativamente distinto de la isometría bajo un modelo evolutivo de OU; es

Tabla 7: Regresiones agrupadas por clado bajo BM y set de datos completo, IC 95% indica el intervalo de confianza del 95% para la pendiente, λ indica señal filogenética media para el clado evaluada mediante lambda de Pagel.

Clado	N	Topologías	Intercepto	Pendiente	IC 95%	λ
Scansoriopterygidae	4	1-6	-0,053	1,073	(0,741; 1,404)	1
		-	-0,075	1,085	(0,527; 1,644)	0
Troo. + cercanos a	20	1-4	0,354	0,743	(0,538; 0,947)	1
<i>Anchiornis</i>		-	0,685	0,577	(0,380; 0,774)	0
Cercanos a	11	1-6	0,067	0,928	(0,723; 1,132)	1
<i>Anchiornis</i>		-	0,025	0,962	(0,659; 1,264)	0
Drom.+ Troodon.	32	1-2	0,144	0,833	(0,698; 0,969)	0,813
		3-4	0,133	0,839	(0,702; 0,976)	0,813
		5-6	0,176	0,832	(0,698; 0,966)	0,800
Troodontidae	9	1-6	0,300	0,739	(0,436; 1,042)	1
		-	0,186	0,797	(0,479; 1,115)	0
Dromaeosauridae	23	1-4	0,328	0,757	(0,609; 0,904)	1
		5-6	0,399	0,728	(0,581; 0,875)	1
		-	0,271	0,823	(0,689; 0,958)	0
Dromaeosauridae sin <i>Microraptor</i>	16	1-6	-0,155	0,914	(0,864; 0,964)	0,930
Oviraptorosauria	28	1-4	-0,204	0,988	(0,939; 1,037)	0,947
		5-6	-0,184	0,985	(0,935; 1,034)	0,946
Therizinosauria	5	1-6	0,062	0,912	(0,755; 1,070)	1
		-	0,217	0,849	(0,587; 1,111)	0
Ornithomimosauria	16	1-6	-0,348	1,057	(0,928; 1,186)	1
		-	-0,543	1,143	(1,040; 1,245)	0
Compsognathidae	7	1-6	-0,042	0,876	(0,580; 1,172)	0,718
Tyrannosauroida	23	1-6	0,028	0,852	(0,665; 1,039)	0,444
Tyrann. +	25	2, 4, 6	-0,0171	0,882	(0,709; 1,054)	0,772
Megaraptoridae						
Allo. +	6	1, 3, 5	0,453	0,709	(0,158; 1,260)	0,288
Megaraptora						
Megalosauroida	5	1-6	-0,258	0,988	(0,930; 1,046)	1
		-	-0,268	0,991	(0,909; 1,073)	0
Ceratosauria	10	1-6	0,276	0,763	(0,642; 0,884)	0,930
Coelophysoidea	10	1-6	-0,463	1,073	(0,863; 1,282)	1
		-	-0,407	1,054	(0,842; 1,265)	0
Tetanurae	44	1-6	-0,047	0,896	(0,811; 0,980)	0,763
no maniraptoriforme						

interesante notar que al considerar ambos clados en conjunto (taxa cercanos a *Anchiornis* y Troodontidae) se obtuvieron valores de alometría negativa significativamente distintos de la isometría tanto bajo BM (0,743 IC 95% [0,538; 0,947]) como bajo OU (0,691 IC 95% [0,513; 0,868]).

Dromaeosauridae presenta un patrón similar al encontrado en Troodontidae pero con intervalos de confianza más acotados (BM: 0,747 IC 95% [0,597; 0,897], OU: 0,870 IC 95% [0,719; 1,022]), este clado presenta coeficientes alométricos significativamente menores que la isometría bajo todas las topologías, incluyendo en su condición parafilética en las topologías 5 y 6, cuando BM es el modelo evolutivo utilizado (Tabla 6, Fig. 4) y cuando el modelo utilizado es OU presenta valores negativos no obstante, estos no son significativamente distintos de la isometría (Tabla 7, Fig. 5); al considerar a Dromaeosauridae excluyendo a todos los especímenes de *Microraptor* se obtuvieron coeficientes alométricos significativamente distintos de la isometría para ambos modelos evolutivos recuperándose para BM (0,914 IC 95% [0,864; 0,964], Tabla 7) y OU (0,941 IC 95% [0,901; 0,982], Tabla 8) alometrías negativas; esta diferencia en significancia podría tener relación con las capacidades de vuelo descritas para *Microraptor* (Xu y col. 2003, Chatterjee y Templin 2007) o con el rango morfológico reducido resultante tras la remoción de este.

Tabla 8: Regresiones agrupadas por clado bajo OU y set de datos completo, IC 95% indica el intervalo de confianza del 95% para la pendiente, α indica la fuerza de atracción hacia el valor medio de los datos.

Clado	N	Topologías	Intercepto	Pendiente	IC 95%	α
Scansoriopterygidae	4	1-6	-0,130	1,117	(0,377; 1,858)	2,882
Troo. + <i>C. Anchiornis</i>	20	1-4	0,440	0,691	(0,513; 0,868)	0,598
Cercanos a <i>Anchiornis</i>	11	1-6	0,084	0,919	(0,720; 1,118)	1,175
Drom. + Troodon.	32	1-6	0,036	0,905	(0,765; 1,046)	0,994
Troodontidae	9	1-6	0,383	0,706	(0,445; 0,967)	0,923
Droameosauridae	23	1-6	0,153	0,870	(0,719; 1,022)	1,046
Dromaeosauridae sin <i>Microraptor</i>	16	1-6	-0,148	0,941	(0,901; 0,982)	0,011
Oviraptorosauria	28	1-6	-0,264	1,012	(0,945; 1,079)	0,674
Therizinosauria	5	1-6	0,217	0,849	(0,688; 1,010)	1,000
Ornithomimosauria	16	1-6	-0,365	1,072	(0,924; 1,220)	1,000
Compsognathidae	7	1-6	-0,106	0,913	(0,591; 1,235)	0,877
Tyrannosauroidea	23	1-6	0,251	0,749	(0,575; 0,922)	0,996
Tyrann. + Megaraptoridae	25	1-6	0,301	0,738	(0,556; 0,919)	0,994
Allo. + Megaraptora	6	1-6	0,497	0,695	(0,304; 1,087)	1,045
Megalosauroidea	5	1-6	-0,268	0,991	(0,940; 1,041)	1,168
Ceratosauria	10	1-6	0,000	0,859	(0,618; 1,101)	0,994
Coelophysoidea	10	1-6	-0,453	1,068	(0,858; 1,279)	1,001
Tetanurae no maniraptoriforme	44	1-6	0,044	0,845	(0,769; 0,921)	0,974

Cuando se realizaron regresiones para Dromaeosauridae en conjunto con Troodontidae los valores del coeficiente alométrico mantuvieron diferencias significativas respecto a la isometría bajo BM (0,835 IC 95% [0,699; 0,970]) y nuevamente, bajo OU, el valor resulto no ser significativamente distinto de 1 (0,905 IC 95% [0,765; 1,046]); en ambos casos los valores medios resultaron ser mayores que cuando se consideró únicamente a Dromaeosauridae.

Patrones Alométricos Intraespecíficos

Las regresiones realizadas mediante OLS para datos intraespecíficos resultaron, en su gran mayoría, en la ausencia de un patrón alométrico claro debido a grandes intervalos de confianza (Tabla 9). Posible isometría o alometría positiva fue encontrada para *Microraptor*, el cual reúne a *M. zhaoianus*, *M. gui* y *M. hanqingi* dada la poca claridad existente respecto a la validez de estos como especies distintas y respecto a la estructura de parentesco entre estas especies; encontrándose valores similares también en *Similicaudipteryx yixianensis* y *Gorgosaurus libratus*, poniendo en duda la validez de los valores medios encontrados los grandes intervalos de confianza asociados a los parámetros estimados; en cambio *Ingenia yanshini* y *Sinornithomimus dongi* exhiben posibles alometrías positivas (1,124 IC 95% [0,986; 1,262] y 1,237 IC 95% [0,913; 1,560] respectivamente) con intervalos de confianza más acotados; estas posibles alometrías positivas serían coherentes con las estimadas para Oviraptorosauria y Ornithomimosauria.

El valor de coeficiente alométrico de *Tyrannosaurus rex* pareciese indicar una alometría negativa extrema (0,457 IC 95% [0,065; 0,850]), no obstante estos valores son completamente contingente a la presencia del espécimen BMR 2002.4.1 “*Nanotyrannus*”, cuya clasificación como *Tyrannosaurus rex* ha sido cuestionada (Larson 2013), en ausencia de este *Tyrannosaurus rex* carece de un patrón alométrico discernible (1,581 IC 95% [-0,228; 3,390]) posiblemente debido al reducido rango morfológico representado.

Solamente para *Archaeopteryx lithographica* y *Coelophysis bauri* se encontraron patrones alométricos claros que excluyen completamente valores de isometría. En el caso de *Archaeopteryx* se encontró una clara alometría positiva (1,181 IC 95% [1,065; 1,230]) la cual se corresponde con la alometría ontogenética positiva previamente descrita en Houck y col. (1990) y en Bennett (2008 b). Un caso similar es observado en *Coelophysis bauri* ya que este también exhibe alometría positiva (1,576 IC 95% [1,204; 1,948]) a pesar de presentar intervalos de confianza más amplios, es además relevante notar que parte de los especímenes considerados para *C. bauri* en el presente estudio han sido clasificados como juveniles (Colbert 1989), sin embargo sería necesario un estudio más detallado analizando la correspondencia entre tamaños y estadios ontogenéticos a fin de evaluar la posibilidad de que el patrón alométrico obtenido corresponda efectivamente a una alometría ontogenética.

Tabla 9: Regresiones intraespecíficas realizadas mediante OLS, IC 95% denota el intervalo de confianza del 95% para la pendiente, N indica el número de especímenes considerados en cada regresión.

Especie	N	Intercepto	Pendiente	IC 95%
<i>Archaeopteryx lithographica</i>	8	-0,235	1,181	(1,065; 1,297)
<i>Anchiornis huxleyi</i>	7	0,181	0,883	(0,478; 1,288)
<i>Microraptor</i>	7	-0,146	1,056	(0,585; 1,528)
<i>Similicaudipteryx yixianensis</i>	3	-0,132	0,956	(0,659; 1,252)
<i>Caudipteryx zoui</i>	5	0,421	0,658	(-1,362; 2,678)
<i>Ingenia yanshini</i>	3	-0,555	1,124	(0,986; 1,262)
<i>Sinornithomimus dongi</i>	5	-0,776	1,237	(0,913; 1,560)
<i>Ornithomimus edmontonicus</i>	3	1,932	0,203	(-2,765; 3,172)
<i>Gorgosaurus libratus</i>	5	-1,560	1,359	(0,269; 2,449)
<i>Tyrannosaurus rex</i>	7	1,132	0,457	(0,065; 0,850)
<i>Tyrannosaurus rex</i> sin BMRP 2002.4.1	6	-2,347	1,581	(-0,2278; 3,3901)
<i>Coelophysis bauri</i>	5	-1,549	1,576	(1,2039; 1,9479)

DISCUSIÓN

Los resultados generales obtenidos corroboran el patrón de alometría evolutiva negativa observada en extremidades anteriores de Theropoda, tanto ante un modelo evolutivo de movimiento Browniano, como ante un modelo de atracción a un óptimo (proceso de Ornstein-Uhlenbeck). No obstante, la interpretación de las regresiones generadas bajo OU debe ser cuidadosa ya que este modelo resulta poco confiable para tamaños de muestra bajos y/o valores bajos de α (Cooper y col. 2016), siendo esto una posible explicación para los intervalos de confianza comparativamente mayores observados bajo OU respecto a los obtenidos bajo BM (Fig. 4 y 5).

Pruebas de ANCOVA filogenético permitieron identificar la pérdida del patrón de alometría evolutiva negativa, bajo ambos modelos evolutivos, en 3 grupos adicionales a la pérdida previamente descrita para Aves (Dececchi y Larsson 2013): Oviraptorosauria, Ornithomimosauria y Coelophysoidea, reflejándose en estos grupos lo que podrían ser tres eventos adicionales e independientes de pérdida de dicho patrón.

Dado que los patrones alométricos evolutivos y ontogenéticos suelen estar estrechamente relacionados (Gould 1977, Alberch y col. 1979, Rieppel 1990) los patrones alométricos presentados en este estudio sugieren que la mayoría de los clados de terópodos debiesen presentar alometría ontogenética negativa, por el contrario aquellos clados que pierden la alometría evolutiva negativa debiesen mostrar patrones

alométricos ontogenéticos coherentes con dicha pérdida, es entonces posible que Oviraptorosauria, Ornithomimosauria y Coelophysoidea presenten patrones alométricos ontogenéticos de isometría.

Lamentablemente es difícil encontrar evidencia que apoye directamente esta noción dada la escasez de series ontogenéticas encontradas en el registro fósil, aunque existen algunos antecedentes de ésta en la literatura. Por ejemplo, a pesar de que no se encontraron patrones alométricos claros para *Tyrannosaurus* en este estudio, alometría ontogenética negativa respecto al tamaño de húmero ha sido reportada para Tyrannosauridae (Currie 2003), sin embargo, debe tenerse en cuenta que no existe un consenso respecto a la validez de los juveniles utilizados en dicho estudio (por ejemplo: Larson 2013). Otro ejemplo que apoya esta idea es el de *Allosaurus* donde, a través del estudio de elementos fósiles desarticulados y sus tasas de crecimiento mediante el uso de LAGs (Lines of Arrested Growth) para estimar edades, se encontró un patrón de alometría ontogenética negativa para el húmero respecto al fémur (Bybee y col. 2006), dicho patrón resulta coherente con al patrón de alometría evolutiva negativa encontrado en este estudio para Tetanurae no maniraptoriformes (0,896 IC 95% [0,811; 0,980] bajo BM, 0,845 IC 95% [0,769; 0,921] bajo OU).

Evidencias que apoyan esta noción también pueden ser encontradas en grupos externos a Theropoda siendo interesante explorar las condiciones basales a este en relación a alometrías negativas para extremidades anteriores, ya sean estas evolutivas u ontogenéticas; es así que si bien arcosauromorfos como *Teleocrater* eran cuadrúpedos (Nesbitt y col. 2017), ya había, al menos, bipedalismo facultativo en Dinosauromorpha y

Sauropodomorpha, cambiando hacia cursorialidad bípeda cerca del origen de Theropoda. En Sauropodomorpha basal un estudio ontogenético sobre *Riojasaurus incertus* resulto en un patrón de alometría ontogenética negativa para el húmero (Kilbourne y Makovicky 2010); encontrándose también alometría ontogenética negativa similar para *Massospondylus carinatus* en un estudio realizado incluyendo embriones, para esta especie se arguye que las crías son cuadrúpedas debido al tamaño de las extremidades anteriores y cabeza, adquiriendo el bipedalismo durante el desarrollo (Reisz y col. 2005); de manera similar las crías de algunos terópodos pueden haber sido cuadrúpedas y posteriormente haber progresado hacia el bipedalismo absoluto, así reducciones en el crecimiento fueron, probablemente, consecuencias inevitables de dicha transición, pues el desarrollo musculo-esquelético depende de carga y estimulación mecánica (Carter y Beupré 2007, Felsenthal y Zelzer 2017).

Del mismo modo que el estudio de formas basales a Theropoda puede esclarecer la naturaleza de la interacción entre los patrones alométricos evolutivos y ontogenéticos observados, lo mismo es cierto respecto a grupos derivados a partir de Theropoda. Es así que la alometría evolutiva positiva descrita por Dececchi y Larsson (2013) para Aves basales (coeficiente alométrico 1.169) es muy cercana a la alometría encontrada para *Archaeopteryx* en este estudio (coeficiente alométrico 1.181) la cual se sabe corresponde a una alometría ontogenética (Houck y col. 1990, Bennett 2008 b). Un patrón similar se encuentra en estudios de aves actuales: estudios ontogenéticos para las aves *Oceanodroma leucorhoa* (Ricklefs y col. 1980), *Larus californicus* (Carrier y Leon 1990) y *Anous minutus* (Bennett 2008 a) resultaron en alometrías ontogenéticas positivas

para el tamaño de húmero y del ala en general las cuales son coherentes con la alometría positiva interespecífica (evolutiva) reportada por Nudds (2007).

Una alometría negativa ontogenética en extremidades anteriores podría no solo explicar la alometría evolutiva observada en Theropoda, sino también haber tenido consecuencias para el origen de las aves. Los terópodos cercanos a Aves muestran una considerable disminución en tamaño corporal (Brusatte y col. 2014, Lee y col. 2014) la cual es acompañada consistentemente por paedomorfosis en la morfología craneana (Thulborn 1985, Bhullar y col. 2012); es así que, dada una alometría negativa ontogenética para las extremidades anteriores, la paedomorfosis podría haber generado, en conjunto con orbitas oculares y cráneos de mayor tamaño, brazos proporcionalmente más largos (Vargas 1999). La presencia de un patrón de alometría evolutiva negativa en Dromaeosauridae es de particular interés dada la cercanía que este tiene con Aves, pudiendo incluso ser, en forma parafilética, ancestro directo (Agnolín y Novas 2013). Es probable que dinosaurios dromaeosáuridos tuviesen plumas remigias (Agnolín y Novas 2013), inclusive al eclosionar, del mismo modo que se ha reportado para Aves basales (Zhou y Zhang 2004) siendo coherente con este desarrollo temprano de plumaje la posibilidad de que el vuelo surgiese primero en juveniles, quizás como un mecanismo para la evasión de depredadores, y que, posteriormente, esta característica fuese adoptada por los adultos mediante paedomorfosis. Tal progresión parece ser apoyada por la descripción de un espécimen juvenil de *Deinonychus antirrhopus*, cuyos fragmentos de extremidades anteriores sugieren extremidades anteriores proporcionalmente más largos en juveniles que en adultos implicando una posible alometría negativa

ontogenética, además de una morfología de olecranon que permitiría mayor rango de movimiento en juveniles (Parsons y Parsons 2015). Bajo esta misma línea lógica es interesante hacer notar que tanto Oviraptorosauria como Ornithomimosauria poseen características propias de un cráneo paedomórfico tales como orbitas oculares proporcionalmente más grandes que otros terópodos y ausencia de dientes; estas características coinciden con el patrón de isometría o alometría evolutiva positiva para extremidades anteriores encontrado en estos clados, sugiriendo que un proceso paedomórfico pudo jugar un papel en la pérdida de alometría negativa de extremidades en ellos resultando en un mayor largo de brazos a todos los tamaños adultos, similar a lo observado en aves.

Como siempre más y mejores materiales fósiles son necesarios, especialmente de juveniles, para poder confirmar tanto alometrías ontogenéticas negativas, como posibles diferencias locomotoras entre juveniles y adultos.

CONCLUSIONES

Los análisis realizados en el presente estudio corroboran la alometría negativa evolutiva previamente descrita para extremidades anteriores de Theropoda, dicha relación alométrica fue significativamente distinta de la isometría tanto en las regresiones realizadas para cada topología como en las regresiones agrupadas obtenidas al combinarlas. No se observaron diferencias significativas sobre las regresiones realizadas al incluir o excluir el efecto de varianza intraespecífica ni al evaluar el efecto de especímenes juveniles, favoreciéndose por lo tanto su inclusión a fin de maximizar la información considerada en los análisis realizados. Ambos modelos evolutivos utilizados (BM y OU) resultaron en valores de coeficientes alométricos mayoritariamente consistentes para Theropoda en general, encontrándose, no obstante, diferencias al evaluar clados individuales.

Tras evaluar las desviaciones de clados específicos respecto al patrón alométrico general de Theropoda mediante el uso de ANCOVA filogenético se encontró que, de los clados que inicialmente se pensaba presentarían diferencias, solo Oviraptorosauria y Ornithomimosauria exhibieron tendencias alométricas significativamente distintas a la encontrada en Theropoda; Therizinosauria, a pesar de ser un candidato a grupo en que la alometría negativa se pierde dada la elongación de las extremidades anteriores observada

en el grupo (Dececchi y Larsson 2013), no presenta diferencias significativas respecto a la alometría general de Theropoda, no obstante, esto puede ser consecuencia del bajo número de especímenes considerados en este estudio ($N = 5$). Adicionalmente se encontró que en Coelophysoidea también se pierde la alometría negativa descrita para Theropoda observándose valores de isometría para este clado. Adicionalmente se encontraron diferencias significativas respecto al coeficiente alométrico para Theropoda bajo un único modelo evolutivo en Tyrannosauoidea (bajo BM) y en Scansoriopterygidae y Megalosauoidea (bajo OU).

Finalmente, no se encontraron diferencias significativas al comparar el patrón alométrico obtenido para especímenes adultos con el obtenido para Juveniles.

BIBLIOGRAFÍA

- Agnolín, F. Y Novas, F.E. 2013. *Avian Ancestors*. Springer, Dordrecht. 96 p.
- Alberch, P. Gould, S.J. Oster, G.F. Y Wake, D.B. 1979. Size and Shape in Ontogeny and Phylogeny. *Paleontol. Soc.* 5: 296–317.
- Bapst, D.W. 2012. paleotree: an R package for paleontological and phylogenetic analyses of evolution. *Methods Ecol. Evol.* 3: 803–807.
- Bapst, D.W. 2013. A stochastic rate-calibrated method for time-scaling phylogenies of fossil taxa. *Methods Ecol. Evol.* 4: 724–733.
- Bapst, D.W. Y Hopkins, M.J. 2017. Comparing cal3 and other a posteriori time-scaling approaches in a case study with the pterocephaliid trilobites. *Paleobiology.* 43: 49–67.
- Bennett, M.B. 2008 a. Post-hatching growth and development of the pectoral and pelvic limbs in the black noddy, *Anous minutus*. *Comp. Biochem. Physiol. - A Mol. Integr. Physiol.* 150: 159–168.
- Bennett, S.C. 2008 b. Ontogeny and Archaeopteryx. *J. Vertebr. Paleontol.* 28: 535–542.
- Benson, R.B.J. Campione, N.E. Carrano, M.T. Mannion, P.D. Sullivan, C. Upchurch, P. Y Evans, D.C. 2014. Rates of Dinosaur Body Mass Evolution Indicate 170 Million Years of Sustained Ecological Innovation on the Avian Stem Lineage. *PLoS Biol.* 12: e1001853.
- Benson, R.B.J. Carrano, M.T. Y Brusatte, S.L. 2010. A new clade of archaic large-bodied predatory dinosaurs (Theropoda: Allosauroidea) that survived to the latest Mesozoic. *Naturwissenschaften.* 97: 71–78.
- Bhullar, B.S. Marugán-Lobón, J. Racimo, F. Bever, G.S. Rowe, T.B. Norell, M. A. Y Abzhanov, A. 2012. Birds have pedomorphic dinosaur skulls. *Nature.* 487: 223–226.
- Blomberg, S.P. Garland, T. Y Ives, A.R. 2003. Testing for Phylogenetic Signal in Comparative Data: Behavioral Traits Are More Labile. *Evolution.* 57: 717.

Blomberg, S.P. Lefevre, J.G. Wells, J.A. Y Waterhouse, M. 2012. Independent contrasts and PGLS regression estimators are equivalent. *Syst. Biol.* 61: 382–391.

Bock, W.J. 1969. THE ORIGIN AND RADIATION OF BIRDS*. *Annals of the New York Academy of Sciences* 167: 147–155.

Brusatte, S.L. Lloyd, G.T. Wang, S.C. Y Norell, M.A. 2014. Gradual Assembly of Avian Body Plan Culminated in Rapid Rates of Evolution across the Dinosaur-Bird Transition. *Curr. Biol.* 24: 2386–2392.

Buuren, S. 2012. Flexible Imputation of Missing Data. Chapman and Hall/CRC, Boca Ratón. 297 pp.

Buuren, S. Y Groothuis-Oudshoorn K. 2011. mice: Multivariate Imputation by Chained Equations in R. *J. Stat. Softw.* 45: 1–67.

Bybee, P.J. Lee, A.H. Y Lamm, E.T. 2006. Sizing the Jurassic theropod dinosaur *Allosaurus*: Assessing growth strategy and evolution of ontogenetic scaling of limbs. *J. Morphol.* 267: 347–359.

Carrano, M.T. 2006. Body-Size Evolution in the Dinosauria. En M.T. Carrano T.J. Gaudin R.W. Blob y J.R. Wible (eds), *Amniote paleobiology: perspectives on the evolution of mammals, birds, and reptiles.* pp 225–268. University of Chicago Press, Chicago.

Carrier, D. Y Leon, L.R. 1990. Skeletal growth and function in the California gull (*Larus californicus*). *J. Zool.* 222: 375–389.

Carter, D.R. Y Beaupré, G.S. 2007. *Skeletal Function and Form.* Cambridge University Press, Cambridge. 332 pp.

Chatterjee, S. Y Templin, R.J. 2004. Feathered coelurosaurs from China: New light on the arboreal origin of avian flight. pp. 251–280. En: Currie, P.J. Koppelhus, E.B. Shugar, M.A. Y Wright, J.L. (eds), *Feathered Dragons: Studies on the Transition from Dinosaurs to Birds,* Indiana University Press, Bloomington.

Chatterjee, S. Y Templin, R.J. 2007. Biplane wing planform and flight performance of the feathered dinosaur *Microraptor gui*. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104: 1576–1580.

Cheverud, J.M. 1982. Relationships among ontogenetic, static, and evolutionary allometry. *Am. J. Phys. Anthropol.* 59: 139–149.

Cock, A.G. 1966. Genetical Aspects of Metrical Growth and Form in Animals. *Q. Rev. Biol.* 41: 131–190.

Colbert, E.H. 1989. The Triassic dinosaur *Coelophysis*. Museum North. Arizona Bull. Ser. 57: 1–160.

Cooper, N. Thomas, G.H. Venditti, C. Meade, A. Y Freckleton, R.P. 2016. A cautionary note on the use of Ornstein Uhlenbeck models in macroevolutionary studies. *Biol. J. Linn. Soc.* 118: 64–77.

Currie, P.J. 2003. Allometric growth in tyrannosaurids (Dinosauria: Theropoda) from the Upper Cretaceous of North America and Asia. *Can. J. Earth Sci.* 40: 651–665.

Dececchi, T.A. Y Larsson H.C.E. 2013. Body and limb size dissociation at the origin of Birds: Uncoupling Allometric constraints across a Macroevolutionary transition. *Evolution.* 67: 2741–2752.

Dial, K.P. 2003. Wing-Assisted Incline Running and the Evolution of Flight. *Science* 299: 402–404.

Felsenstein, J. 1973. Maximum-Likelihood Estimation of Evolutionary Trees from Continuous Characters. *Am. J. Hum. Genet.* 25: 471–492.

Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the Comparative Method. *Am. Nat.* 125: 1–15.

Felsenstein, J. 2004. *Inferring Phylogenies*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. 664 pp.

Felsenstein, J. 2008. Comparative Methods with Sampling Error and Within-Species Variation: Contrasts Revisited and Revised. *Am. Nat.* 171: 713–725.

Felsenthal, N. Y Zelzer, E. 2017. Mechanical regulation of musculoskeletal system development. *Development.* 144: 4271–4283.

Garamszegi, L.Z. 2014. Uncertainties Due to Within-Species Variation in Comparative Studies: Measurement Errors and Statistical Weights. pp. 157–199. En: Garamszegi L.Z. (eds), *Modern Phylogenetic Comparative Methods and Their Application in Evolutionary Biology*, Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg.

Garner, J.P., Taylor, G.K. and Thomas, A.L.R. 1999. On the origins of birds: the sequence of character acquisition in the evolution of avian flight. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 266: 1259–1266.

Gould, S.J. 1966. Allometry and Size in Ontogeny and Phylogeny. *Biol. Rev.* 41: 587–638.

Gould, S.J. 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. Harvard University Press, Cambridge MA. 501 pp.

Grafen, A. 1989. The Phylogenetic Regression. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 326: 119–157.

Hansen, T.F. 1997. Stabilizing Selection and the Comparative Analysis of Adaptation. *Evolution*. 51: 1341.

Hansen, T.F. Pienaar, J. Y Orzack, S.H. 2008. A Comparative Method for Studying Adaptation to a Randomly Evolving Environment. *Evolution*. 62: 1965–1977.

Hedrick, B.P. Manning, P.L. Lynch, E.R. Cordero, S.A. Y Dodson, P. 2015. The geometry of taking flight: Limb morphometrics in Mesozoic theropods. *J. Morphol.* 276: 152–166.

Houck, M.A. Gauthier, J.A. Y Strauss, R.E. 1990. Allometric Scaling in the Earliest Fossil Bird, *Archaeopteryx lithographica*. *Science*. 247: 195–198.

Huelsenbeck, J.P. 2000. Accommodating Phylogenetic Uncertainty in Evolutionary Studies. *Science*. 288: 2349–2350.

Huxley, J.S. 1932. *Problems of Relative Growth*. Methuen & Co, London. 276 p.

Kilbourne, B.M. Y Makovicky, P.J. 2010. Limb bone allometry during postnatal ontogeny in non-avian dinosaurs. *J. Anat.* 217: 135–152.

Klingenberg, C.P. Y Zimmermann, M. 1992. Static, Ontogenetic, and Evolutionary Allometry: A Multivariate Comparison in Nine Species of Water Striders. *Am. Nat.* 140: 601–620.

Larson, P.M. 2005. Ontogeny, phylogeny, and morphology in anuran larvae: Morphometric analysis of cranial development and evolution in *Rana* tadpoles (Anura: Ranidae). *Journal of Morphology* 264: 34–52.

Larson, P. 2013. The Case for *Nanotyrannus*. pp. 14–53. En: Parrish J.M., Molnar R.E., Currie P.J., & Koppelhus E.B. (eds), *Tyrannosaurid Paleobiology*, Indiana University Press, Bloomington, Indiana.

Lee, M.S.Y. Cau, A. Naish, D. Y Dyke, G.J. 2014. Sustained miniaturization and anatomical innovation in the dinosaurian ancestors of birds. *Science*. 345: 562–566.

Lü, J. Yi, L. Zhong, H. Y Wei, X. 2013. A New Oviraptorosaur (Dinosauria: Oviraptorosauria) from the Late Cretaceous of Southern China and Its Paleocological Implications. *PLoS One*. 8: e80557.

Maddison, W.P. Y Maddison, D.R. 2017. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Versión 3.31 <<http://mesquiteproject.org>>.

Martins, E.P. Y Hansen, T.F. 1997. Phylogenies and the Comparative Method: A General Approach to Incorporating Phylogenetic Information into the Analysis of Interspecific Data. *Am. Nat.* 149: 646–667.

Münkemüller, T. Lavergne, S. Bzeznik, B. Dray, S. Jombart, T. Schiffrers, K. Y Thuiller, W. 2012. How to measure and test phylogenetic signal. *Methods Ecol. Evol.* 3: 743–756.

Nesbitt, S.J. Butler, R.J. Ezcurra, M.D. Barrett, P.M. Stocker, M.R. Angielczyk, K.D. Smith, R.M.H. Sidor, C.A. Niedzwiedzki, G. Sennikov, A.G. Y Charig, A.J. 2017. The earliest bird-line archosaurs and the assembly of the dinosaur body plan. *Nature.* 544: 484–487.

Nopcsa, B.F. 1923. On the Origin of Flight in Birds. *Proceedings of the Zoological Society of London* 93: 463–477.

Novas, F.E. Agnolín, F.L. Ezcurra, M.D. Porfiri, J. Y Canale, J.I. 2013. Evolution of the carnivorous dinosaurs during the Cretaceous: The evidence from Patagonia. *Cretac. Res.* 45: 174–215.

Nudds, R.L. 2007. Wing-bone length allometry in birds. *J. Avian Biol.* 38: 515–519.

O’Meara, B.C. Ané, C. Sanderson, M.J. Y Wainwright, P.C. 2006. Testing for different rates of continuous trait evolution using likelihood. *Evolution.* 60: 922–933.

Ostrom, J.H. 1979. Bird flight: How did it begin? *American Scientist* 67: 46–56.

Pagel, M. 1999. Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature.* 401: 877–884.

Pagel, M. Y Lutzoni, F. 2002. Accounting for phylogenetic uncertainty in comparative studies of evolution and adaptation. pp. 148–161. In: Lässig M. & Valleriani A. (eds), *Biological Evolution and Statistical Physics*, Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg.

Paradis, E. 2012. *Analysis of Phylogenetics and Evolution with R*. Springer New York, New York, NY. 151 pp.

Paradis, E. 2014. An Introduction to the Phylogenetic Comparative Method. pp. 3–18. En: Garamszegi, L.Z. (eds), *Modern Phylogenetic Comparative Methods and Their Application in Evolutionary Biology*, Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg.

Paradis, E. Claude, J. Y Strimmer, K. 2004. APE: Analyses of Phylogenetics and Evolution in R language. *Bioinformatics.* 20: 289–290.

Parsons, W.L. Y Parsons, K.M. 2015. Morphological Variations within the Ontogeny of *Deinonychus antirrhopus* (Theropoda, Dromaeosauridae). *PLoS One*. 10: e0121476.

Pei, R. Li, Q. Meng, Q. Norell, M.A. Y Gao, K. 2017. New Specimens of *Anchiornis huxleyi* (Theropoda: Paraves) from the Late Jurassic of Northeastern China. *Bull. Am. Museum Nat. Hist.* 411: 1–67.

Pinheiro, J. Bates, D. DebRoy, S. Sarkar, D. Y R Core Team 2017. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. Versión 3.1.

Poole, W. Gibbs, D.L. Shmulevich, I. Bernard, B. Y Knijnenburg, T.A. 2016. Combining dependent P- values with an empirical adaptation of Brown's method. *Bioinformatics*. 32: i430–i436.

Porfiri, J.D. Novas, F.E. Calvo, J.O. Agnolín, F.L. Ezcurra, M.D. Y Cerda, I.A. 2014. Juvenile specimen of *Megaraptor* (Dinosauria, Theropoda) sheds light about tyrannosauroid radiation. *Cretac. Res.* 51: 35–55.

R Core Team 2017. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Versión 3.4.2 <<http://www.r-project.org/>>.

Rangel, T.F. Colwell, R.K. Graves, G.R. Fučíková, K. Rahbek, C. Y Diniz-Filho, J.A.F. 2015. Phylogenetic uncertainty revisited: Implications for ecological analyses. *Evolution*. 69: 1301–1312.

Reisz, R.R. 2005. Embryos of an Early Jurassic Prosauropod Dinosaur and Their Evolutionary Significance. *Science*. 309: 761–764.

Revell, L.J. 2009. Size-correction and principal components for interspecific comparative studies. *Evolution*. 63: 3258–3268.

Rohlf, F.J. 2006. A comment on phylogenetic correction. *Evolution* 60: 1509.

Ricklefs, R.E. White, S. Y Cullen, J. 1980. Postnatal development of Leach's storm- petrel. *Auk*. 97: 768–781.

Rieppel, O. 1990. Ontogeny-a way forward for systematics, a way backward for phylogeny. *Biol. J. Linn. Soc.* 39: 177–191.

RStudio Team 2016. RStudio: Integrated Development Environment for R. Versión 1.1.383 <<http://www.rstudio.com/>>.

Rubin, D.B. 1987. Multiple Imputation for Nonresponse in Surveys. John Wiley & Sons, Inc., New York. 258 pp.

Senter, P. 2005. Function in the stunted forelimbs of *Mononykus olecranus* (Theropoda), a dinosaurian anteater. *Paleobiology*. 31: 373–381.

Senter, P. 2007. A new look at the phylogeny of coelurosauria (Dinosauria: Theropoda). *J. Syst. Palaeontol.* 5: 429–463.

Smaers, J.B. Y Rohlf, F.J. 2016. Testing species' deviation from allometric predictions using the phylogenetic regression. *Evolution.* 70: 1145–1149.

Sookias, R.B. Butler, R.J. Y Benson, R.B.J. 2012. Rise of dinosaurs reveals major body-size transitions are driven by passive processes of trait evolution. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 279: 2180–2187.

Starrfelt, J. Y Liow, L.H. 2016. How many dinosaur species were there? Fossil bias and true richness estimated using a Poisson sampling model. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 371: 20150219.

Sullivan, C., Xu, X. and O'Connor, J.K. 2016. Complexities and novelties in the early evolution of avian flight, as seen in the Mesozoic Yanliao and Jehol Biotas of Northeast China. *Palaeoworld* 26: 212–229.

Symonds, M.R.E. Y Blomberg, S.P. 2014. A Primer on Phylogenetic Generalised Least Squares. pp. 105–130. En: Garamszegi, L.Z. (eds), *Modern Phylogenetic Comparative Methods and Their Application in Evolutionary Biology*, Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg.

The Paleobiology Database [en línea] <<https://paleobiodb.org/#/>> [consulta: 28 septiembre 2017]

Thulborn, R.A. 1985. Birds as neotenus dinosaurs. *Rec. New Zeal. Geol. Surv.* 9: 90–92.

Vargas, A.O. 1999. Evolution of arm size in theropod dinosaurs: a developmental hypothesis. *Not. Mens. del Mus. Nac. Hist. Nat.* 338: 16–19.

Xu, X. You, H. Du, K. Y Han, F. 2011. An Archaeopteryx-like theropod from China and the origin of Avialae. *Nature.* 475: 465–470.

Xu, X. Zhou, Z. Wang, X. Kuang, X. Zhang, F. Y Du, X. 2003. Four-winged dinosaurs from China. *Nature.* 421: 335–340.

Zhang, F. Zhou, Z. Xu, X. Wang, X. Y Sullivan, C. 2008. A bizarre Jurassic maniraptoran from China with elongate ribbon-like feathers. *Nature.* 455: 1105–1108.

Zhou, Z. Y Zhang, F. 2004. A Precocial Avian Embryo from the Lower Cretaceous of China. *Science.* 306: 653–653.

APÉNDICE 1: DATOS

Tabla 1-A1: Medidas, edades y estadios ontogenéticos (E. Ont.) compilados en base a publicaciones de materiales fósiles descritos.

Clado	Especie	Espécimen	Longitud Húmero (mm)	Longitud Fémur (mm)	Edad Máxima (Ma)	Edad Mínima (Ma)	E. Ont.	Referencia
Archaeopterygidae	<i>Archaeopteryx lithographica</i>	WDC-CSG-100	56.90	50.30	150.80	145.00		Mayr y col. 2007
		BSP 1999 I 50	55.00	46.50	150.80	145.00		Mayr y col. 2007
		HMN MB 1880/81	63.00	52.20	150.80	145.00		Mayr y col. 2007
		BMNH 37001	75.00	61.00	150.80	145.00		Mayr y col. 2007
		BMMS 500	83.00	67.00	150.80	145.00		Mayr y col. 2007
		JM SoS 2257	41.50	37.00	150.80	145.00		Mayr y col. 2007
		colección privada, perdido (espécimen Maxberg)	72.00	58.00	150.80	145.00		Mayr y col. 2007
		colección privada (onceavo espécimen)	65.60	55.30	150.80	145.00		Foth y col. 2014
Scansoriopterygidae	<i>Epidexipteryx hui</i>	IVPP V15471	50.00	51.00	164.70	161.20	Adulto	Zhang y col. 2008
	<i>Epidendrosaurus ningchengensis</i>	CAGS02-IG-gausa-1/DM 607	18.50	16.50	164.70	161.20	Juvenil	Zhang y col. 2008
		IVPP V12653	17.10	16.20	164.70	161.20	Juvenil	Zhang y col. 2008
	<i>Yi qi</i>	STM 31-2	94.80	68.00	166.10	157.30	Adulto	Xu y col. 2015
cercano a <i>Anchiornis</i>	<i>Anchiornis huxleyi</i>	IVPP V14378	41.50	43.20	167.70	150.80	Adulto	Xu y col. 2009 b
		LPM-B00169	69.00	66.20	167.70	150.80	Adulto	Hu y col. 2009
		YFGP-T5199	70.00	69.50	167.70	150.80	Adulto	Lindgren y col. 2015
		PKUP V1068	72.20	90.50	167.70	150.80	Adulto	Pei y col. 2017
		BMNHC PH804	44.50	50.90	167.70	150.80	Adulto	Pei y col. 2017
		BMNHC PH822	64.90	70.50	167.70	150.80	Adulto	Pei y col. 2017
	BMNHC PH823	65.20	68.70	167.70	150.80	Adulto	Pei y col. 2017	
	<i>Aurornis xui</i>	YFGP-T5198	58.00	66.00	167.70	150.80	Adulto	Godefroit y col. 2013 a

	<i>Eosinopteryx brevipenna</i>	YFGP-T5197	37.90	48.50	167.70	150.80	Juvenil	Godefroit y col. 2013 b
	<i>Serikornis sungei</i>	PMOL-AB00200	60.70	67.40	166.00	152.00	Juvenil	Lefevre y col. 2017
	<i>Xiaotingia zhengi</i>	STM 27-2	71.00	84.00	167.70	150.80	Adulto	Xu y col. 2011
Troodontidae	<i>Jinfengopteryx elegans</i>	CAGS-IG-04-0810	49.22	70.32	129.40	125.00	Adulto	Ji y col. 2005
	<i>Mei long</i>	IVPP V12733	42.00	81.00	139.80	122.46	Adulto	Xu y Norell 2004
		DNHM D2514	36.00	65.00	139.80	122.46	Adulto	Gao y col. 2012
	<i>Sinovenator changii</i>	IVPP V12583	71.00	105.00	139.80	122.46	Adulto	Xu 2002
	<i>Daliansaurus liaoningensis</i>	DNHM D2885	82.90	130.80	139.80	113.00	Adulto	Shen y col. 2017
	<i>Sinornithoides youngi</i>	IVPP V9612	83.20	140.00	139.80	100.50	Adulto	Russell y Dong 1993
	<i>Jianianhuanlong tengi</i>	DLXH 1218	80.80	116.00	139.80	113.00	Adulto	Xu y col. 2017
	<i>Gobivenator mongoliensis</i>	MPC-D 100/86	108.90	192.00	130.00	122.46	Adulto	Tsuhiji y col. 2014
	<i>Linhevenator tani</i>	LHV0021	95.00	240.00	83.60	72.10	Adulto	Xu y col. 2011
Dromaeosauridae	<i>Mahakala ommogovae</i>	IGM 100/1033	35.00	79.00	83.50	70.60	Adulto	Turner y col. 2007
	<i>Dakotaraptor steini</i>	PBMNH.P.10.113.T	320.00	558.00	70.60	66.00	Adulto	DePalma y col. 2015
	<i>Tianyuraptor ostromi</i>	STM1-3	129.00	200.00	129.40	125.00	Adulto	Dececchi y Larsson 2013
	<i>Zhenyuanlong suni</i>	JPM-0008	121.10	193.40	139.80	113.00	Juvenil	Lü y Brusatte 2015
	<i>Austroraptor cabazai</i>	MML-195	265.00	560.00	83.50	66.00	Adulto	Novas y col. 2009
	<i>Buitreraptor gonzalesorum</i>	MPCA 245	135.00	145.00	99.60	93.50	Adulto	Makovicky y col. 2005
		MPCN-PV-598	130.00	148.00	99.60	93.50	Juvenil	Novas y col. 2017
	<i>Unenlagia comahuensis</i>	MCF PVPH 78	265.00	368.00	93.50	85.80	Adulto	Novas y col. 2009
	<i>Changyuraptor yangi</i>	HG B016	148.90	153.00	130.00	122.46	Adulto	Han y col. 2014
	<i>Sinornithosaurus millenii</i>	IVPP V12811	134.00	148.00	130.00	122.46	Adulto	Xu y col. 1999
Dromaeosauridae	ideterminado	NGMC 91	90.80	109.80	130.00	113.00	Juvenil	Ji y col. 2001
	<i>Microraptor zhaoianus</i>	BMNHC PH881	47.40	52.10	125.00	113.00	Juvenil	Pei y col. 2014
		CAGS 20-7-004	61.25	74.26	125.00	113.00	Adulto	Hwang y col. 2002
		CAGS 20-8-001	62.88	74.77	125.00	113.00	Adulto	Hwang y col. 2002
		IVPP V13475	42.00	49.70	125.00	113.00	Juvenil	Xu 2002
	<i>Microraptor gui</i>	IVPP V13972B	89.40	82.30	125.00	113.00	Adulto	O'Connor y col. 2011
		IVPP V13352	82.00	78.70	125.00	113.00	Adulto	O'Connor y col. 2011
	<i>Microraptor hanqingi</i>	LVH 0026	92.60	109.80	125.00	113.00	Adulto	Gong y col. 2012
	<i>Bambiraptor feinbergi</i>	FIP 001 (AMNH 001)	100.00	118.00	85.80	72.10	Juvenil	Burnham 2004
	<i>Linheraptor exquisitus</i>	IVPP V16923	155.00	230.00	83.60	72.10	Adulto	Xu y col. 2010

	<i>Velociraptor mongoliensis</i>	IGM 100/982	140.00	175.00	100.50	66.00	Adulto	Csiki y col. 2010, Norell y Makovicky 1999
	<i>Deinonychus antirrhopus</i>	MCZ 4371	254.00	336.00	125.00	100.50	Adulto	Ostrom 1976
Oviraptorosauria	<i>Protarchaeopteryx robusta</i>	NGMC 2125	88.00	122.00	130.00	122.46	Adulto	Ji y Ji 1997, Quiang y col. 1998
	<i>Similicaudipteryx yixianensis</i>	IVPP V12556	130.00	220.00	125.00	113.00	Adulto	He y col. 2008
		STM4-1	24.00	38.00	125.00	113.00	Juvenil	Dececchi y Larsson 2013
		STM22-6	81.00	140.00	125.00	113.00	Juvenil	Dececchi y Larsson 2013
	<i>Caudipteryx zoui</i>	NGMC 97-4-A	69.00	147.00	130.00	122.46	Adulto	Quiang y col. 1998
		NGMC 97-9-A	70.00	149.00	130.00	122.46	Adulto	Quiang y col. 1998
		BPM 0001	72.00	145.00	130.00	122.46	Adulto	Zhou y col. 2000
	<i>Caudipteryx dongi</i>	IVPP V12344	73.00	152.00	130.00	122.46	Adulto	Zhou y Wang 2000
	<i>Caudipteryx sp.</i>	IVPP V12430	69.00	145.00	130.00	122.46	Adulto	Zhou y col. 2000
	<i>Microvenator celer</i>	AMNH 3041	81.50	124.00	125.00	100.50	Juvenil	Makovicky y Sues 1998
	<i>Avimimus portentosus</i>	PIN 3907/1	95.00	188.00	83.60	72.10	Adulto	Kurzanov 1987
	<i>Gigantoraptor earlianensis</i>	LH V0011	735.00	1100.00	83.50	70.60	Adulto	Benson y Xu 2008
	<i>Apatoraptor pennatus</i>	TMP 1993.051.0001	206.00	345.00	83.50	70.60	Adulto	Funston y Currie 2016
	<i>Anzu wiley</i>	CM 78000	345.00	525.00	70.60	66.00	Adulto	Lamanna y col. 2014
	<i>Oviraptoridae incertae sedis</i>	MPC sin catalogar 1	113.00	220.00	100.50	66.00	Adulto	Fanti y col. 2012
	<i>Citipati osmolskae</i>	MPC-D100/978	235.00	415.00	83.60	72.10	Adulto	Dececchi y Larsson 2013
	<i>Citipati sp.</i>	IGM 100/42	205.00	305.00	83.60	72.10	Adulto	Fanti y col. 2012
	<i>Corythoraptor jacobsi</i>	JPM.2015-001	212.90	330.50	83.60	66.00	Adulto	Lu y col. 2017
	<i>Nankangia jiangxiensis</i>	GMNH F10003	240.00	380.00	72.10	66.00	Adulto	Lu y col. 2013 b
	<i>Rinchenia mongoliensis</i>	MPC-D 100/32A	163.00	287.00	83.60	66.00	Adulto	Fanti y col. 2012
	<i>Tongtianlong limosus</i>	DYM-2013-8	131.00	250.00	72.10	66.00	Adulto	Lü y col. 2016
	<i>Yulong mini</i>	HGM 41HIII-0107	44.60	72.00	100.50	66.00	Juvenil	Lu y col. 2013 a
	<i>Heyuannia huangi</i>	HYMV 1-2	130.00	255.00	72.10	66.00	Adulto	Fanti y col. 2012
	<i>Ingenia yanshini</i>	MPC-D 100/32	140.00	254.00	83.60	72.10	Adulto	Fanti y col. 2012
		MPC-D 100/33	128.00	233.00	83.60	72.10	Adulto	Fanti y col. 2012
		MPC-D 100/34	69.00	135.00	83.60	72.10	Adulto	Lü y col. 2013

	<i>Khaan mckennai</i>	IGM 100/1127	108.60	185.00	83.60	72.10	Adulto	Balanoff y Norell 2012
		IGM 100/1002	117.50	196.00	83.60	72.10	Adulto	Balanoff y Norell 2012
Therizinosauria	<i>Jianchangosaurus yixianensis</i>	HGM 41HIII-0308A	158.50	206.60	145.00	100.50	Juvenil	Pu y col. 2013
	<i>Alxasaurus elesitaiensis</i>	IVPP 88402	375.00	555.00	125.00	113.00	Adulto	Russell y Dong 1993
	<i>Erliansaurus bellamamus</i>	LH V0002	276.00	412.00	83.50	70.60	Adulto	Xu y col. 2002
	<i>Neimongosaurus yangi</i>	LH V0001	222.00	366.00	83.50	70.60	Adulto	Zhang y col. 2001
	<i>Nothronychus graffami</i>	UMNH VP16420	424.00	696.00	99.60	89.30	Adulto	Zanno y col. 2009
Alvarezsauridae	<i>Haplocheirus sollers</i>	IVPP V15988	104.32	214.32	163.50	157.30	Adulto	Choinere y col. 2010
	<i>Mononykus olecranus</i>	GI N107/6	36.70	138.60	72.10	66.00	Adulto	Perle y col. 1994
Ornithomimosauria	<i>Nqwebasaurus thwazi</i>	AM 6040	58.50	118.00	145.00	132.90	Juvenil	De Klerk y col. 2000
	<i>Hexing qingyi</i>	JLUM-JZ07b1	90.00	135.00	130.00	122.46	Adulto	Jin y col. 2012
	<i>Deinocheirus mirificus</i>	MPC-D 100/127	1000.00	1320.00	100.50	66.00	Adulto	Lee y col. 2014
	<i>Beishanlong gryis</i>	FRDC-GS GJ (06) 01-18	465.00	660.00	125.00	100.50	Adulto	Makovicky y col. 2009
	<i>Sinornithomimus dongi</i>	IVPP V11797-10	212.00	323.00	93.90	89.80	Adulto	Kobayashi y Lu 2003
		IVPP V11797-11	120.20	200.00	93.90	89.80	Juvenil	Kobayashi y Lu 2003
		IVPP V11797-12	108.00	178.00	93.90	89.80	Juvenil	Kobayashi y Lu 2003
		IVPP V11797-14	102.00	184.00	93.90	89.80	Juvenil	Kobayashi y Lu 2003
		IVPP V11797-15	99.00	181.00	93.90	89.80	Juvenil	Kobayashi y Lu 2003
	<i>Ornithomimus edmontonicus</i>	ROM 581	276.00	435.00	83.50	66.00	Adulto	Russell 1972
		CMN 8632	280.00	310.00	83.50	66.00	Adulto	Sternberg 1933
		CMN 12441	317.00	500.00	83.50	66.00	Adulto	Russell 1972
	<i>Struthiomimus altus</i>	AMNH 5339	310.00	480.00	83.60	70.60	Adulto	Russell 1972
		UCMZ 1980.1	362.00	502.00	83.60	70.60	Adulto	Nicholls y Russell 1981
	<i>Gallimimus bullatus</i>	IGM 100/11	530.00	665.00	83.60	66.00	Adulto	Osmolska y col. 1972
Maniraptoriformes	<i>Fukuivenator paradoxus</i>	FPDM-V8461	134.00	187.00	131.00	113.00	Juvenil	Azuma y col. 2016
Compsognathidae	<i>Huaxiagnathus orientalis</i>	CAGS-IG02-301	88.20	163.30	130.00	122.46	Adulto	Dececchi y Larsson 2013
	<i>Sinosauropteryx prima</i>	NIGP 127586	20.30	53.20	130.00	122.46	Adulto	Chen y col., 1998
		NIGP127587	35.50	86.40	130.00	122.46	Adulto	Chen y col., 1998
	<i>Compsognathus longipes</i>	BSP AS I 536	40.00	67.00	152.10	145.00	Adulto	Ostrom 1978
		CNJ 79	51.90	108.80	152.10	145.00	Adulto	Peyer y col., 2006
	<i>Juravenator starki</i>	JME Sch 200	27.00	52.00	155.70	150.80	Juvenil	Chiappe y Göhlich 2010

	<i>Scipionyx samniticus</i>	SBA-SA 163760	26.30	37.30	112.03	109.00	Juvenil	Dal Sasso & Maganuco 2011
Coeluridae	<i>Tanycolagreus topwilsoni</i>	TPII 2000-09-29	198.00	356.00	157.30	145.00	Adulto	Carpenter y col., 2005
Tyrannosauroidae	<i>Guanlong wucaii</i>	IVPP V14531	263.00	416.00	163.50	157.30	Adulto	Sereno y col. 2009
	<i>Dilong paradoxus</i>	IVPP V14243	96.00	181.00	130.00	122.46	Juvenil	Xu y col. 2004
	<i>Eotyrannuus lengi</i>	MIWG 1997.550	230.00	508.00	136.40	125.45	Juvenil	Dececchi y Larsson 2013
	<i>Dryptosaurus aquilungus</i>	ANSP 9995	300.00	781.00	83.60	66.00	Adulto	Bursatte y col. 2011
	<i>Raptorax kriegsteini</i>	LH PV18	99.00	338.00	129.40	122.46	Juvenil	Sereno y col. 2009
	<i>Gorgosaurus libratus</i>	CMN 2120	324.00	1040.00	83.60	70.60	Adulto	Lambe 1917
		TMP 91.36.500	167.00	645.00	83.60	70.60	Juvenil	Dececchi y Larsson 2013
		AMNH 5664	205.00	700.00	83.60	70.60	Adulto	Matthew y Brown 1923
		TMC 2001.89.1	305.00	825.00	83.60	70.60	Adulto	Larson 2008
		USNM 12814	254.00	860.00	83.60	70.60	Adulto	Russell 1970
	<i>Albertosaurus sarcophagus</i>	ROM 807	305.00	1080.00	83.60	66.00	Adulto	Dececchi y Larsson 2013
		CMN 11315	225.00	655.00	83.60	66.00	Adulto	Russell 1970.
	<i>Teratophoneus curriei</i>	Holotipo, múltiples numeros asignados	241.90	757.00	83.60	70.60	Adulto	Carr y col. 2011
	<i>Daspletosaurus torosus</i>	CMN 8506	357.00	1065.00	83.60	70.60	Adulto	Russell 1970, Dececchi y Larsson 2013
	<i>Shanshanosaurus huoyanshanensis</i>	IVPP V4878	88.80	279.00	83.60	66.00	Juvenil	Currie y Dong 2001
	<i>Tarbosaurus bataar</i>	PIN 552-1	255.00	970.00	83.60	66.00	Adulto	Maleev 1974
	<i>Tyrannosaurus rex</i>	CMN 9380	350.00	1200.00	83.60	66.00	Adulto	Larson 2008
		BHI 6230	330.00	1190.00	83.60	66.00	Adulto	Larson 2008
		BMRP 2002.4.1	280.00	720.00	83.60	66.00	Juvenil	Larson 2008
		FMNH PR2081	390.00	1340.00	83.60	66.00	Adulto	Brochu 2003, Larson 2008
		MOR 555	375.00	1275.00	83.60	66.00	Adulto	Larson 2008
		MOR 980	362.00	1232.00	83.60	66.00	Adulto	Larson 2008
		RTMP 81.6.1	302.00	1210.00	83.60	66.00	Adulto	Larson 2008
Megaraptora (Megaraptoridae)	<i>Fukuiraptor kitadanensis</i>	FPMN 97122	242.00	507.00	136.40	125.00	Juvenil	Azuma y Currie 2000
	<i>Australovenator wintonensis</i>	AODF 604	307.35	578.00	99.60	93.50	Adulto	White y col. 2012, 2013
Megaraptora (Basal)	<i>Chilantaisaurus tashuikouensis</i>	IVPP V2884	580.00	1190.00	93.90	89.80	Adulto	Benson y Xu 2008
	<i>Gualicho shinyae</i>	MPCN PV 0001	286.00	775.00	100.00	89.80	Adulto	Apesteuguía et al 2016

Allosauroidea	<i>Deltadromeus agilis</i>	SGM-Din 2	328.00	740.00	99.60	93.50	Adulto	Sereno y col. 1996
	<i>Concavenator corcovatus</i>	MCCM-LH 6666	226.00	560.00	130.00	125.45	Adulto	Ortega y col. 2010
	<i>Acrocanthosaurus atokensis</i>	NCSM 14345	370.00	1277.00	125.00	112.03	Adulto	Currie y Carpenter 2000
Megalosauroidea	<i>Allosaurus fragilis</i>	USNM 4734	310.00	850.00	157.30	145.00	Adulto	Gilmore 1920
	<i>Piatnitzkysaurus floresi</i>	PVL 4073	286.00	552.00	166.10	163.50	Adulto	Bonaparte 1986
	<i>Eustreptospondylus oxoniensis</i>	OUM J13558	231.00	498.00	164.70	161.20	Juvenil	Sadleir 2008
Ceratosauria	<i>Afrovenator abakensis</i>	UC OBA 1	400.00	760.00	174.10	145.00	Adulto	Sereno 1994
	<i>Sciurumimus albersdoerferi</i>	BMMS BK 11	26.80	50.60	155.70	150.80	Juvenil	Rauhut y col. 2012
	<i>Suchomimus tenerensis</i>	MNN GDF500	560.00	1075.00	125.00	100.50	Adulto	Sereno y col. 1998
	<i>Elaphrosaurus bambergi</i>	MB R 4960	262.00	529.00	155.70	93.50	Adulto	Rauhut y Carrano 2016
	<i>Limusaurus inextricabilis</i>	IVPP V15923	80.00	208.00	163.50	157.30	Adulto	Xu y col. 2009 a
	<i>Ceratosaurus nasicornis</i>	MWC 1	292.00	630.00	157.30	145.00	Adulto	Madsen y Welles 2000
		UMNH 5278	333.00	759.00	157.30	145.00	Adulto	Madsen y Welles 2000
	<i>Eoabelisaurus mefi</i>	MPEF PV 3990	335.00	640.00	174.10	168.30	Adulto	Pol y Rauhut 2012
	<i>Masiakasaurus knopfleri</i>	FMNH PR 2481	94.30	193.60	72.10	66.00	Adulto	Carrano y col. 2011
		FMNH PR 2485	80.80	159.80	72.10	66.00	Adulto	Carrano y col. 2011
Dilophosauridae	<i>Carnotaurus sastrei</i>	MACN-CH 894	284.00	1030.00	83.50	66.00	Adulto	Bonaparte y col. 1990
	<i>Aucasaurus garridoi</i>	MCF-PVPH 236	265.00	730.00	83.50	70.60	Adulto	Grillo y Delcourt 2017
	<i>Dilophosaurus wetherilli</i>	UCMP 37302	270.00	557.00	199.30	182.70	Adulto	Welles 1984
Coelophysoidea	<i>Liliensternus liliensterni</i>		214.00	440.00	228.00	208.50	Adulto	Welles 1984
	<i>Podokesaurus holyokensis</i>		42.00	86.00	201.30	190.80	Adulto	Talbot 1911
	<i>Coelophysis bauri</i>	AMNH 7223	120.00	209.00	228.00	201.30	Adulto	Colbert 1989
		AMNH 7224	134.00	203.00	228.00	201.30	Adulto	Colbert 1989
		AMNH 7227	86.00	165.00	228.00	201.30	Juvenil	Colbert 1989
		AMNH 7228	89.00	164.00	228.00	201.30	Juvenil	Colbert 1989
		AMNH 7230	61.00	125.00	228.00	201.30	Juvenil	Colbert 1989
		AMNH 7231	58.00	132.00	228.00	201.30	Juvenil	Colbert 1989
		MCZ 4331	83.40	162.00	228.00	201.30	Adulto	Colbert 1989
		QG 1	100.00	208.00	237.00	190.80	Adulto	Raath 1977
Theropoda	<i>Coelophysis rhodensis</i>		100.00	208.00	237.00	190.80	Adulto	Raath 1977
	<i>Eodromaesus murphi</i>	PVSJ 562	85.00	160.00	237.00	228.00	Adulto	Martinez y col. 2011
	<i>Chilesaurus diegosuarezi</i>	SNGM-1935	97.80	142.40	152.10	145.00	Juvenil	Novas y col. 2015

Referencias

- Apesteuguía, S. Smith, N.D. Juárez Valieri, R. Y Makovicky, P.J. 2016. An Unusual New Theropod with a Didactyl Manus from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *PLoS One*. 11: e0157793.
- Azuma, Y. Xu, X. Shibata, M. Kawabe, S. Miyata, K. Y Imai, T. 2016. A bizarre theropod from the Early Cretaceous of Japan highlighting mosaic evolution among coelurosaurians. *Sci. Rep.* 6: 1–13.
- Azuma, Y. Y Currie, P.J. 2000. A new carnosaur (Dinosauria: Theropoda) from the Lower Cretaceous of Japan. *Can. J. Earth Sci.* 37: 1735–1753.
- Balanoff, A.M. Y Norell, M.A. 2012. Osteology of *Khaan mckennai* (Oviraptorosauria: Theropoda). *Bull. Am. Museum Nat. Hist.* 372: 1–77.
- Benson, R.B.J. Y Xu, X. 2008. The anatomy and systematic position of the theropod dinosaur *Chilantaisaurus tashuikouensis* Hu, 1964 from the Early Cretaceous of Alanshan, People's Republic of China. *Geol. Mag.* 145: 778–789.
- Bonaparte, J.F. 1986. Les dinosaures (Carnosaures, Allosauridés, Sauropodes, Cétosauridés) du Jurassique Moyen de Cerro Cándor (Chubut, Argentina). *Ann. Paléontologie.* 72: 247–289.
- Bonaparte, J.F. Novas, F.E. Y Coria, R. A. 1990. *Carnotaurus sastrei* Bonaparte, the horned, lightly built carnosaur from the Middle Cretaceous of Patagonia. *Contrib. Sci.* 1–42.
- Brochu, C.A. 2003. Osteology of *Tyrannosaurus Rex*: Insights from a nearly complete Skeleton and High-Resolution Computed Tomographic Analysis of the Skull. *J. Vertebr. Paleontol.* 22: 1–138.
- Brusatte, S.L. Benson, R.B.J. Y Norell, M.A. 2011. The Anatomy of *Dryptosaurus aquilunguis* (Dinosauria: Theropoda) and a Review of Its Tyrannosauroid Affinities. *Am. Museum Novit.* 3717: 1–53.
- Burnham, D.A. 2004. New Information on *Bambiraptor feinbergi* (Theropoda: Dromaeosauridae) from the Late Cretaceous of Montana. pp. 67–111. En: Currie P.J., Koppelhus E.B., Shugar M.A., & Wright J.L. (eds), *Feathered Dragons: Studies on the Transition from Dinosaurs to Birds*. pp 67-111. Indiana University Press, Bloomington, Indiana.
- Carpenter, K. Y Miles, C. 2005. New Small Theropod from the Upper Jurassic Morrison Formation of Wyoming. pp. 23–38. En: Carpenter K. (eds), *The Carnivorous Dnosaur*, Indiana University Press, Bloomington.
- Carr, T.D. Williamson, T.E. Britt, B.B. Y Stadtman, K. 2011. Evidence for high taxonomic and morphologic tyrannosauroid diversity in the Late Cretaceous (Late Campanian) of the American Southwest and a new short-skulled tyrannosaurid from the Kaiparowits formation of Utah. *Naturwissenschaften.* 98: 241–246.
- Carrano, M.T. Loewen, M.A. Y Sertich, J.J.W. 2011. New materials of *Masiakasaurus knopfleri* Sampson, Carrano, and Forster, 2001, and implications for the morphology of the Noasauridae (Theropoda: Ceratosauria). *Smithson. Contrib. to Paleobiol.* 1–53.
- Chen, P. Dong, Z. Y Zhen, S. 1998. An exceptionally well-preserved theropod dinosaur from the Yixian Formation of China. *Nature.* 391: 147–152.
- Chiappe, L.M. Y Göhlich, U.B. 2010. Anatomy of *Juravenator starki* (Theropoda: Coelurosauria) from the Late Jurassic of Germany. *Neues Jahrb. für Geol. und Paläontologie - Abhandlungen.* 258: 257–296.
- Choiniere, J.N. Xu, X. Clark, J.M. Forster, C.A. Guo, Y. Y Han, F. 2010. A Basal Alvarezsauroid Theropod from the Early Late Jurassic of Xinjiang, China. *Science.* 327: 571–574.

- Colbert, E.H. 1989. The Triassic dinosaur *Coelophysis*. *Museum North. Arizona Bull. Ser.* 57: 1–160.
- Csiki, Z. Vremir, M. Brusatte, S.L. Y Norell, M. 2010. An aberrant island-dwelling theropod dinosaur from the Late Cretaceous of Romania. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 107: 15357–15361.
- Currie, P.J. Y Carpenter, K. 2000. A new specimen of *Acrocanthosaurus atokensis* (Theropoda, Dinosauria) from the Lower Cretaceous Antlers Formation (Lower Cretaceous, Aptian) of Oklahoma, USA. *Geodiversitas.* 22: 207–246.
- Currie, P.J. Y Zhiming, D. 2001. New information on *Shanshanosaurus huoyanshanensis*, a juvenile tyrannosaurid (Theropoda, Dinosauria) from the Late Cretaceous of China. *Can. J. Earth Sci.* 38: 1729–1737.
- Dal Sasso, C. Y Maganuco, S. 2011. *Scipionyx samniticus* (Theropoda: Compsognathidae) from the Lower Cretaceous of Italy. *Memorie della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano, Milan.* pp 288.
- De Klerk, W.J. Forster, C.A. Sampson, S.D. Chinsamy, A. Y Ross, C.F. 2000. A new coelurosaurian dinosaur from the Early Cretaceous of South Africa. *J. Vertebr. Paleontol.* 20: 324–332.
- De Palma, R.A. Burnham, D.A. Martin, L.D. Larson, P.L. Y Bakker, R.T. 2015. The first giant raptor (Theropoda: Dromaeosauridae) from the Hell Creek Formation. *Paleontol. Contrib.* 1–16.
- Dececchi, T.A. Y Larsson, H.C.E. 2013. Body and limb size dissociation at the origin of Birds: Uncoupling Allometric constraints across a Macroevolutionary transition. *Evolution.* 67: 2741–2752.
- Fanti, F. Currie, P.J. Y Badamgarav, D. 2012. New Specimens of *Nemegtomaia* from the Baruungoyot and Nemegt Formations (Late Cretaceous) of Mongolia. *PLoS One.* 7: e31330.
- Foth, C. Tischlinger, H. Y Rauhut, O.W.M. 2014. New specimen of *Archaeopteryx* provides insights into the evolution of pennaceous feathers. *Nature.* 511: 79–82.
- Funston, G.F. Y Currie, P.J. 2016. A new caenagnathid (Dinosauria: Oviraptorosauria) from the Horseshoe Canyon Formation of Alberta, Canada, and a reevaluation of the relationships of Caenagnathidae. *J. Vertebr. Paleontol.* 36: e1160910.
- Gao, C. Morschhauser, E.M. Varricchio, D.J. Liu, J. Y Zhao, B. 2012. A Second Soundly Sleeping Dragon: New Anatomical Details of the Chinese Troodontid *Mei long* with Implications for Phylogeny and Taphonomy. *PLoS One.* 7: e45203.
- Gilmore, C.W. 1920. Osteology of the Carnivorous Dinosauria in the United States National Museum, with Special Reference to the Genera *Antrodemus* (*Allosaurus*) and *Ceratosaurus*. *Bull. United States Natl. Museum.* 110: 1–159.
- Godefroit, P. Cau, A. Dong-Yu, H. Escuillié, F. Wenhao, W. Y Dyke, G. 2013 a. A Jurassic avialan dinosaur from China resolves the early phylogenetic history of birds. *Nature.* 498: 359–362.
- Godefroit, P. Demuyneck, H. Dyke, G. Hu, D. Escuillié, F. Y Claeys, P. 2013 b. Reduced plumage and flight ability of a new Jurassic paravian theropod from China. *Nat. Commun.* 4: 1–6.
- Gong, E.P. Martin, L.D. Burnham, D.A. Falk, A.R. Y Hou, L.H. 2012. A new species of *Microraptor* from the Jehol Biota of northeastern China. *Palaeoworld.* 21: 81–91.
- Grillo, O.N. Y Delcourt, R. 2017. Allometry and body length of abelisauroid theropods: *Pycnonemosaurus nevesi* is the new king. *Cretac. Res.* 69: 71–89.
- Han, G. Chiappe, L.M. Ji, S.A. Habib, M. Turner, A.H. Chinsamy, A. Liu, X. Y Han, L. 2014. A new raptorial dinosaur with exceptionally long feathering provides insights into dromaeosaurid flight performance. *Nat. Commun.* 5: 9.
- He, T. Wang, X.L. Y Zhou, Z.H. 2008. A new genus and species of caudipteroid dinosaur from the Lower Cretaceous Jiufotang formation of western Liaoning, China. *Vertebr. Palasiat.* 46: 178–189.
- Hwang, S.H. Norell, M.A. Qiang, J. Y Keqin, G. 2002. New Specimens of *Microraptor zhaoianus* (Theropoda: Dromaeosauridae) from Northeastern China. *Am. Museum Novit.* 3381: 1–44.
- Ji, Q. Ji, S. Lü, J. You, H. Chen, W. Liu Y. Y Liu, Y. 2005. First avialian bird from China. *Geol. Bull. China.* 24: 197–210.

- Ji, Q. Norell, M.A. Gao, K.Q. Ji, S.A. Y Ren, D. 2001. The distribution of integumentary structures in a feathered dinosaur. *Nature*. 410: 1084–1088.
- Ji, Q. Y Ji, S. 1997. A Chinese archaopterygian, *Protarchaeopteryx* gen. nov. *Geol. Sci. Technol.* 238: 38–41.
- Jin, L. Chen, J. Y Godefroit, P. 2012. A new basal ornithomimosaur (Dinosauria: Theropoda) from the early Cretaceous Yixian formation, Northeast China. pp. 467–487. In: Farlow J.O. (eds), *Bernissart Dinosaurs and Early Cretaceous Terrestrial Ecosystems*, Indiana University Press, Bloomington, Indiana.
- Kobayashi, Y. Y Lü, J.C. 2003. A new Ornithomimid Dinosaur with gregarious habits from Late Cretaceous of China. *Acta Paleontol. Pol.* 42: 235–259.
- Kurzanov, S.M. 1987. Avimimidae and the problem of the origin of birds. *Trans. Jt. Sov. Paleontol. Exped.* 31: 1–96.
- Lamanna, M.C. Sues, H.D. Schachner, E.R. Y Lyson, T.R. 2014. A New Large-Bodied Oviraptorosaurian Theropod Dinosaur from the Latest Cretaceous of Western North America. *PLoS One*. 9: e92022.
- Lambe, L.M. 1917. The Cretaceous theropodous dinosaur *Gorgosaurus*. *Geol. Surv. Canada, Mem.* 100: 1–84.
- Larson, P. 2008. Variation and sexual dimorphism in *Tyrannosaurus rex*. pp. 103–128. En: Larson P. & Carpenter K. (eds), *Tyrannosaurus rex, The Tyrant King*, Indiana University Press, Bloomington, Indiana.
- Lee, Y.N. Barsbold, R. Currie, P.J. Kobayashi, Y. Lee, H.J. Godefroit, P. Escuillié, F. Y Chinzorig, T. 2014. Resolving the long-standing enigmas of a giant ornithomimosaur *Deinocheirus mirificus*. *Nature*. 515: 257–260.
- Lefèvre, U. Cau, A. Cincotta, A. Hu, D. Chinsamy, A. Escuillié, F. Y Godefroit, P. 2017. A new Jurassic theropod from China documents a transitional step in the macrostructure of feathers. *Sci. Nat.* 104: 74.
- Lindgren, J. Sjövall, P. Carney, R.M. Cincotta, A. Uvdal, P. Hutcheson, S.W. Gustafsson, O. Lefèvre, U. Escuillié, F. Heimdal, J. Engdahl, A. Gren, J.A. Kear, B.P. Wakamatsu, K. Yans, J. Y Godefroit, P. 2015. Molecular composition and ultrastructure of Jurassic paravian feathers. *Sci. Rep.* 5: 1–13.
- Lü, J. Chen, R. Brusatte, S.L. Zhu, Y. Y Shen, C. 2016. A Late Cretaceous diversification of Asian oviraptorid dinosaurs: evidence from a new species preserved in an unusual posture. *Sci. Rep.* 6: 1–12.
- Lü, J. Currie, P.J. Xu, L. Zhang, X. Pu, H. Y Jia, S. 2013 a. Chicken-sized oviraptorid dinosaurs from central China and their ontogenetic implications. *Naturwissenschaften*. 100: 165–175.
- Lü, J. Li, G. Kundrát, M. Lee, Y.N. Sun, Z. Kobayashi, Y. Shen, C. Teng, F. Y Liu, H. 2017. High diversity of the Ganzhou Oviraptorid Fauna increased by a new “cassowary-like” crested species. *Sci. Rep.* 7: 6393.
- Lü, J. Y Brusatte, S.L. 2015. A large, short-armed, winged dromaeosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the Early Cretaceous of China and its implications for feather evolution. *Sci. Rep.* 5: 1–11.
- Lü, J. Yi, L. Zhong, H. Y Wei, X. 2013 b. A New Oviraptorosaur (Dinosauria: Oviraptorosauria) from the Late Cretaceous of Southern China and Its Paleoecological Implications. *PLoS One*. 8: e80557.
- Madsen, J. Y Welles, S. 2000. *Ceratosaurus* (Dinosauria, Theropoda): a revised osteology. *Utah Geological Survey*, 1-80 pp.
- Makovicky, P.J. Apesteguía, S. Y Agnolín, F.L. 2005. The earliest dromaeosaurid theropod from South America. *Nature*. 437: 1007–1011.

- Makovicky, P.J. Li, D. Gao, K.Q. Lewin, M. Erickson, G.M. Y Norell, M.A. 2009. A giant ornithomimosaur from the Early Cretaceous of China. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 277: 191–198.
- Makovicky, P.J. Y Sues, H.D. 1998. Anatomy and phylogenetic relationships of the theropod dinosaur *Microvenator celer* from the Lower Cretaceous of Montana. *Am. Museum Novit.* pp 27.
- Maleev, E.A. 1974. Giant carnosaurs of the family Tyrannosauridae. *Jt. Sov. Paleontol. Exped.* 1: 132–191.
- Martinez, R.N. Sereno, P.C. Alcober, O.A. Colombi, C.E. Renne, P.R. Montanez, I.P. Y Currie, B.S. 2011. A Basal Dinosaur from the Dawn of the Dinosaur Era in Southwestern Pangaea. *Science.* 331: 206–210.
- Matthew, W.D. Y Brown, B. 1923. Preliminary notices of skeletons and skulls of Deinodontidae from the Cretaceous of Alberta. *Am. Museum Novit.* 1–10.
- Mayr, G. Pohl, B. Hartman, S. Y Peters, D.S. 2007. The tenth skeletal specimen of *Archaeopteryx*. *Zool. J. Linn. Soc.* 149: 97–116.
- Nicholls, E.L. Y Russell, A.P. 1981. A new specimen of *Struthiomimus altus* from Alberta, with comments on the classificatory characters of Upper Cretaceous ornithomimids. *Can. J. Earth Sci.* 18: 518–526.
- Norell, M.A. Y Makovicky, P.J. 1999. Important features of the dromaeosaurid skeleton II: Information from newly collected specimens of *Velociraptor mongoliensis*. *Am. Museum Novit.* 1–45.
- Novas, F.E. Brissón Egli, F. Agnolin, F.L. Gianechini, F.A. Y Cerda, I. 2017. Postcranial osteology of a new specimen of *Buitreraptor gonzalezorum* (Theropoda, Unenlagiidae). *Cretac. Res.* 1–41.
- Novas, F.E. Pol, D. Canale, J.I. Porfiri, J.D. Y Calvo, J.O. 2009. A bizarre Cretaceous theropod dinosaur from Patagonia and the evolution of Gondwanan dromaeosaurids. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 276: 1101–1107.
- Novas, F.E. Salgado, L. Suárez, M. Agnolín, F.L. Ezcurra, M.D. Chimento, N.R. de la Cruz, R. Isasi, M.P. Vargas, A.O. Y Rubilar-Rogers, D. 2015. An enigmatic plant-eating theropod from the Late Jurassic period of Chile. *Nature.* 522: 331–334.
- O'Connor, J. Zhou, Z. Y Xu, X. 2011. Additional specimen of *Microraptor* provides unique evidence of dinosaurs preying on birds. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 108: 19662–19665.
- Ortega, F. Escaso, F. Y Sanz, J.L. 2010. A bizarre, humped Carcharodontosauria (Theropoda) from the Lower Cretaceous of Spain. *Nature.* 467: 203–206.
- Osmólska, H. Roniewicz, E. Y Barsbold, R. 1972. A new dinosaur, *Gallimimus bullatus* n. gen., n. sp. (Ornithomimidae) from the Upper Cretaceous of Mongolia. *Palaeontol. Pol.* 27: 103–196.
- Ostrom, J.H. 1976. On a new specimen of the lower Cretaceous theropod dinosaur *Deinonychus antirrhopus*. *Breviora.* 439: 1–21.
- Ostrom, J.H. 1978. The Osteology of *Compsognathus longipes* Wagner. *Zitteliana.* 4: 73–118.
- Pei, R. Li, Q. Meng, Q. Gao, K.Q. Y Norell, M.A. 2014. A New Specimen of *Microraptor* (Theropoda: Dromaeosauridae) from the Lower Cretaceous of Western Liaoning, China. *Am. Museum Novit.* 3821: 1–28.
- Pei, R. Li, Q. Meng, Q. Norell, M.A. Y Gao, K.Q. 2017. New Specimens of *Anchiornis huxleyi* (Theropoda: Paraves) from the Late Jurassic of Northeastern China. *Bull. Am. Museum Nat. Hist.* 411: 1–67.
- Perle, A. Chiappe, L.M. Barsbold, R. Clark, J.M. Y Norell, M.A. 1994. Skeletal Morphology of *Mononykus olecranus* (Theropoda: Avialae) from the Late Cretaceous of Mongolia. *Am. Museum Novit.* 1–29.
- Peyer, K. 2006. A reconsideration of *Compsognathus* from the upper Tithonian of Canjuers, southeastern France. *J. Vertebr. Paleontol.* 26: 879–896.

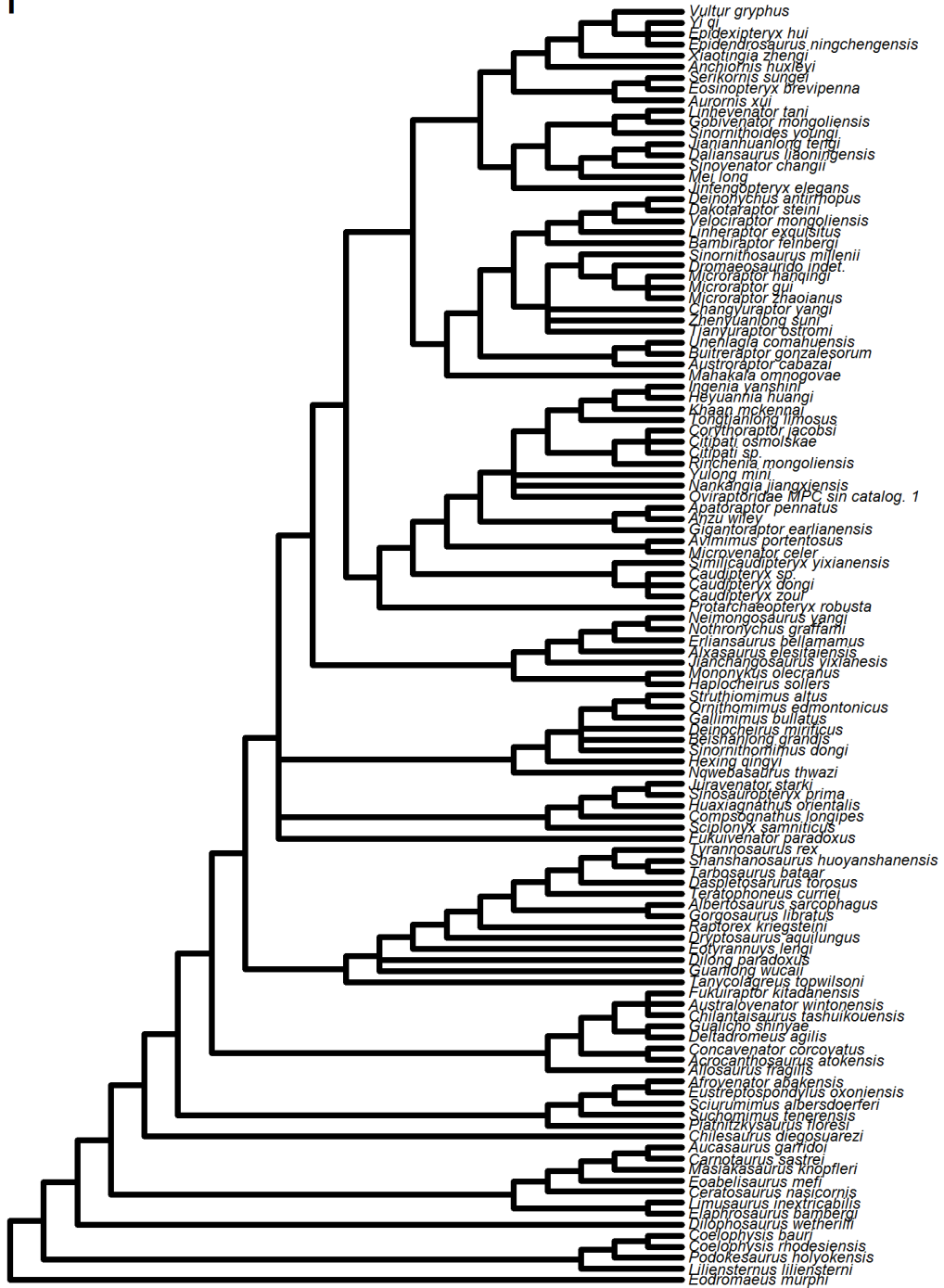
- Pol, D. Y Rauhut, O.W.M. 2012. A Middle Jurassic abelisaurid from Patagonia and the early diversification of theropod dinosaurs. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 279: 3170–3175.
- Pu, H. Kobayashi, Y. Lü, J. Xu, L. Wu, Y. Chang, H. Zhang, J. Y Jia, S. 2013. An Unusual Basal Therizinosaur Dinosaur with an Ornithischian Dental Arrangement from Northeastern China. *PLoS One.* 8: e63423.
- Quiang, J. Currie, P.J. Norell, M.A. Y Ji, S.A. 1998. Two feathered dinosaurs from northeastern China. *Nature.* 393: 753–761.
- Raath, M.A. 1977. The anatomy of the Triassic theropod *Syntarsus rhodesiensis* (Saurischia; Podokesauridae) and a consideration of its biology. Tesis (Doctorado), Salisbury, Rhodesia. Rhodes University, pp 233.
- Rauhut, O.W.M. Foth, C. Tischlinger, H. Y Norell, M.A. 2012. Exceptionally preserved juvenile megalosauroid theropod dinosaur with filamentous integument from the Late Jurassic of Germany. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 109: 11746–11751.
- Rauhut, O.W.M. Y Carrano, M.T. 2016. The theropod dinosaur *Elaphrosaurus bambergi* Janensch, 1920, from the Late Jurassic of Tendaguru, Tanzania. *Zool. J. Linn. Soc.* 178: 546–610.
- Russell, D.A. 1970. Tyrannosaurs from the late Cretaceous of Western Canada. *Natl. Museum Nat. Sci. Publ. Paleontol.* 1: 1–34.
- Russell, D.A. 1972. Ostrich Dinosaurs from the Late Cretaceous of Western Canada. *Can. J. Earth Sci.* 9: 375–402.
- Russell, D.A. Y Dong, Z.M. 1993. A nearly complete skeleton of a new troodontid dinosaur from the Early Cretaceous of the Ordos Basin, Inner Mongolia, People’s Republic of China. *Can. J. Earth Sci.* 30: 2163–2173.
- Sadleir, R. Barrett, P.M. Y Powell, H.P. 2008. The Anatomy and Systematics of *Eustreptospondylus oxoniensis*, a Theropod Dinosaur from the Middle Jurassic of Oxfordshire, England. *Monogr. Paleontogr. Soc. London.* 1–82.
- Sereno, P.C. 1994. The pectoral girdle and forelimb of the basal theropod *Herrerasaurus ischigualastensis*. *J. Vertebr. Paleontol.* 13: 425–450.
- Sereno, P.C. 1998. A Long-Snouted Predatory Dinosaur from Africa and the Evolution of Spinosaurids. *Science.* 282: 1298–1302.
- Sereno, P.C. Dutheil, D.B. Iarochene, M. Larsson, H.C.E. Lyon, G.H. Magwene, P.M. Sidor, C.A. Varricchio, D.J. Y Wilson, J.A. 1996. Predatory Dinosaurs from the Sahara and Late Cretaceous Faunal Differentiation. *Science.* 272: 986–991.
- Sereno, P.C. Tan, L. Brusatte, S.L. Kriegstein, H.J. Zhao, X. Y Cloward, K. 2009. Tyrannosaurid Skeletal Design First Evolved at Small Body Size. *Science.* 326: 418–422.
- Shen, C. Lü, J. Liu, S. Kundrát, M. Brusatte, S.L. Y Gao, H. 2017. A New Troodontid Dinosaur from the Lower Cretaceous Yixian Formation of Liaoning Province, China. *Acta Geol. Sin.* 91: 763–780.
- Sternberg, C.M. 1933. A new *Ornithomimus* with Complete Abdominal Cuirass. *Can. F. Nat.* 47: 79–83.
- Talbot, M. 1911. *Podokesaurus holyokensis*, a new dinosaur from the Triassic of the Connecticut Valley. *Am. J. Sci.* 31: 469–479.
- Tsuihiji, T. Barsbold, R. Watabe, M. Tsogtbaatar, K. Chinzorig, T. Fujiyama, Y. Y Suzuki, S. 2014. An exquisitely preserved troodontid theropod with new information on the palatal structure from the Upper Cretaceous of Mongolia. *Naturwissenschaften.* 101: 131–142.
- Turner, A.H. Pol, D. Clarke, J. Erickson, G.M. Y Norell, M. 2007. A Basal Dromaeosaurid and Size Evolution Preceding Avian Flight. *Science.* 317: 1378–1381.
- Welles, S.P. 1984. *Dilophosaurus wetherilli* (Dinosauria, Theropoda) Osteology and Comparisons. *Paleontogr. Abteilung A.* 85–180.

- White, M.A. Cook, A.G. Hocknull, S.A. Sloan, T. Sinapius, G.H.K. Y Elliott, D.A. 2012. New Forearm Elements Discovered of Holotype Specimen *Australovenator wintonensis* from Winton, Queensland, Australia. *PLoS One*. 7: e39364.
- White, M.A., Benson, R.B.J. Tischler, T.R. Hocknull, S.A. Cook, A.G. Barnes, D.G. Poropat, S.F. Wooldridge, S.J. Sloan, T. Sinapius, G.H.K. Y Elliott, D.A. 2013. New *Australovenator* Hind Limb Elements Pertaining to the Holotype Reveal the Most Complete Neovenatorid Leg. *PLoS One*. 8: e68649.
- Xu, X. 2002. Deinonychosaurian Fossils from the Jehol group of western Liaoning and the Coelurosaurian Evolution. Tesis (Doctorado en Paleontología), Beijing, China. Chinese Academy of Sciences, pp 321.
- Xu, X. Choiniere, J.N. Pittman, M. Tan, Q. Xiao, D. Li, Z. Tan, L.I.N. Clark, J.M. Norell, M.A. Hone, D.W.E. Y Sullivan, C. 2010. A new dromaeosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the Upper Cretaceous. *Zootaxa*. 2403: 1–9.
- Xu, X. Clark, J.M. Mo, J. Choiniere, J. Forster, C. A. Erickson, G.M. Hone, D.W.E. Sullivan, C. Eberth, D. A. Nesbitt, S. Zhao, Q. Hernandez, R. Jia, C. Han, F. Y Guo, Y. 2009 a. A Jurassic ceratosaur from China helps clarify avian digital homologies. *Nature*. 459: 940–944.
- Xu, X. Currie, P. Pittman, M. Xing, L. Meng, Q. Lü, J. Hu, D. Y Yu, C. 2017. Mosaic evolution in an asymmetrically feathered troodontid dinosaur with transitional features. *Nat. Commun*. 8: 14972.
- Xu, X. Norell, M.A. Kuang, X. Wang, X. Zhao, Q. Y Jia, C. 2004. Basal tyrannosauroids from China and evidence for protofeathers in tyrannosauroids. *Nature*. 431: 680–684.
- Xu, X. Tan, Q. Sullivan, C. Han, F. Y Xiao, D. 2011. A Short-Armed Troodontid Dinosaur from the Upper Cretaceous of Inner Mongolia and Its Implications for Troodontid Evolution. *PLoS One*. 6: e22916.
- Xu, X. Wang, X. Y Wu, X. 1999. A dromaeosaurid dinosaur with a filamentous integument from the Yixian Formation of China. *Nature*. 401: 262–266.
- Xu, X. Y Norell, M. 2004. A new troodontid dinosaur from China with avian-like sleeping posture. *Nature*. 431: 838–841.
- Xu, X. You, H. Du, K. Y Han, F. 2011. An Archaeopteryx-like theropod from China and the origin of Avialae. *Nature*. 475: 465–470.
- Xu, X. Zhang, X.H. Sereno, P. Zhao, X.J. Kuang, X.W. Han, J. Y Tan, L. 2002. A new therizinosauroid (Dinosauria, Theropoda) from the Upper Cretaceous Iren Dabasu Formation of Nei Mongol. *Vertebr. Palasiat*. 40: 228–240.
- Xu, X. Zhao, Q. Norell, M. Sullivan, C. Hone, D. Erickson, G. Wang, X. Han, F. Y Guo, Y. 2009 b. A new feathered maniraptoran dinosaur fossil that fills a morphological gap in avian origin. *Chinese Sci. Bull*. 54: 430–435.
- Xu, X. Zheng, X. Sullivan, C. Wang, X. Xing, L. Wang, Y. Zhang, X. O'Connor, J.K. Zhang, F. Y Pan, Y. 2015. A bizarre Jurassic maniraptoran theropod with preserved evidence of membranous wings. *Nature*. 521: 70–73.
- Zanno, L.E. Gillette, D.D. Albright, L.B. Y Titus, A.L. 2009. A new North American therizinosaurid and the role of herbivory in “predatory” dinosaur evolution. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci*. 276: 3505–3511.
- Zhang, F. Zhou, Z. Xu, X. Wang, X. Y Sullivan, C. 2008. A bizarre Jurassic maniraptoran from China with elongate ribbon-like feathers. *Nature*. 455: 1105–1108.
- Zhang, X.H. Xu, X. Zhao, X.J. Sereno, P. Kuang, X.W. Y Tan, L. 2001. A long necked Therizinosauroid Dinosaur from the Upper Cretaceous Iren Dabasu formation of Nei Mongol, People’s Republic of China. *Vertebr. Palasiat*. 39: 282–290.
- Zhou, Z.H. Wang, X.L. Zhang, F.C. Y Xu, X. 2000. Important features of *Caudipteryx* - Evidence from two nearly complete new specimens. *Vertebr. Palasiat*. 38: 241–254.

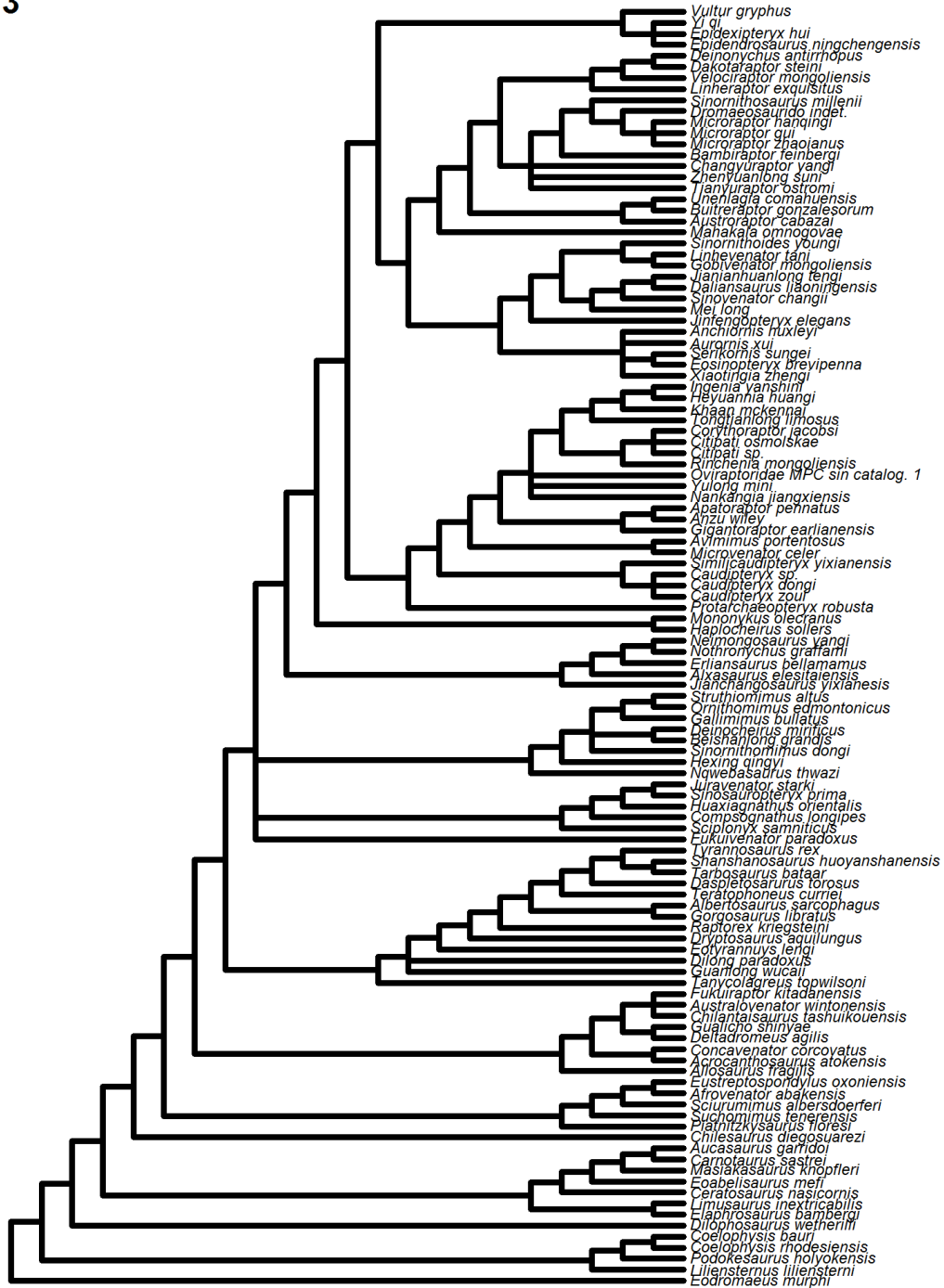
Zhou, Z.H. Y Wang, X.L. 2000. A New Species of Caudipteryx from the Yixian Formation of Liaoning, Northeast China. *Vertebr. Palasiat.* 38: 111–127.

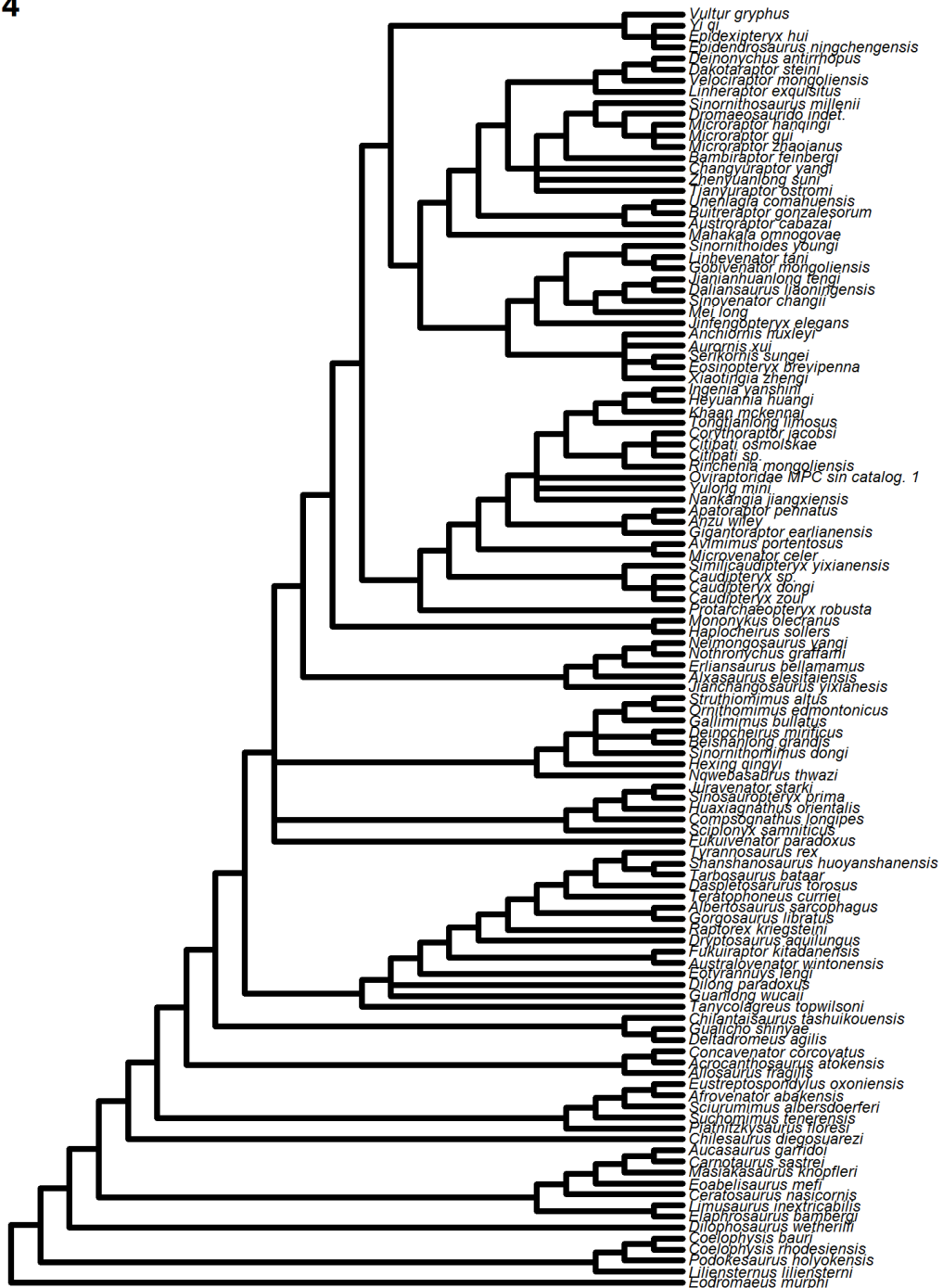
APENDICE 2: TOPOLOGÍAS FILOGENÉTICAS

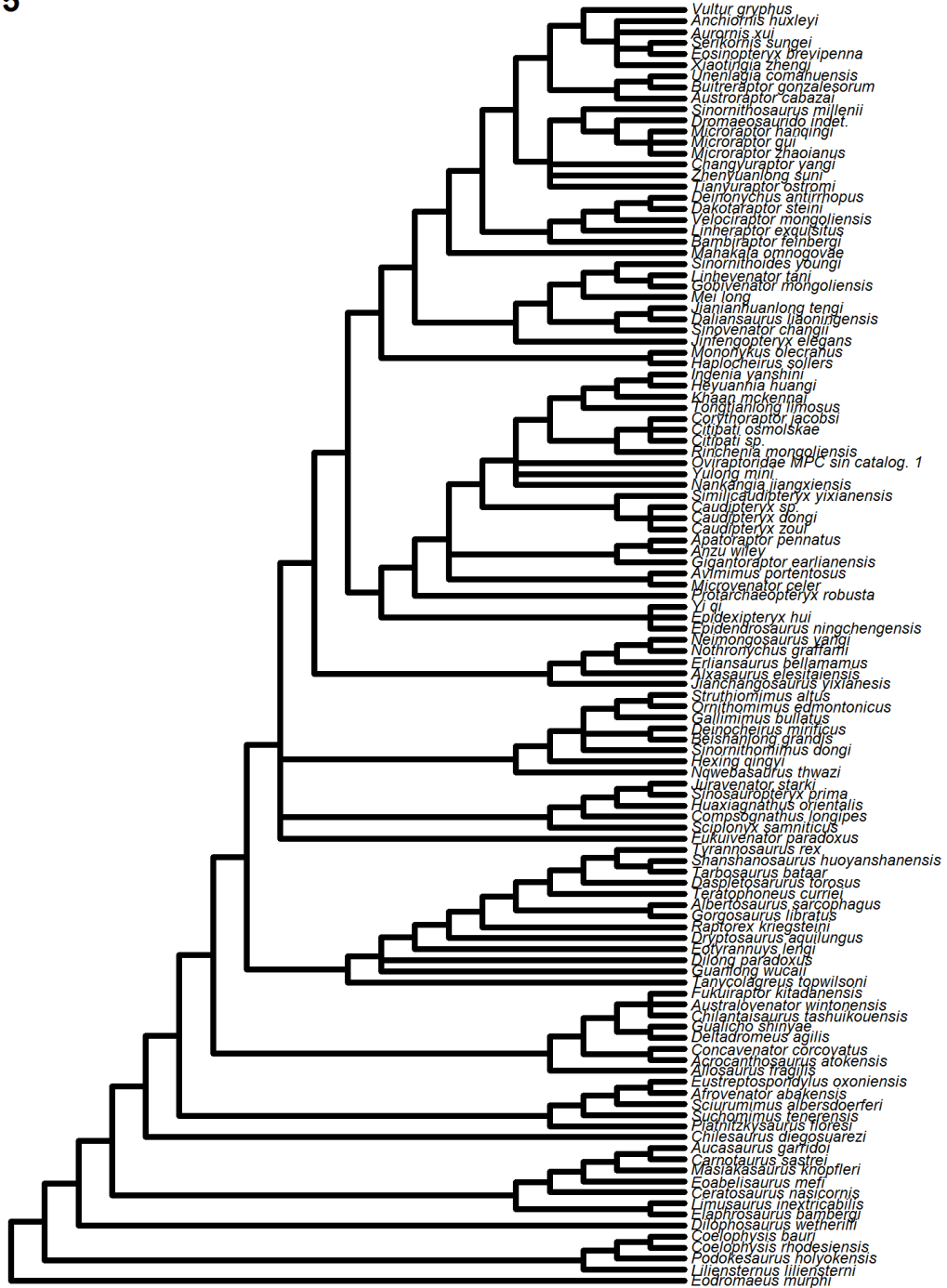
Figura 1-A2: Topologías base utilizadas en los análisis, la numeración presentada es correspondiente a la descrita en materiales y métodos

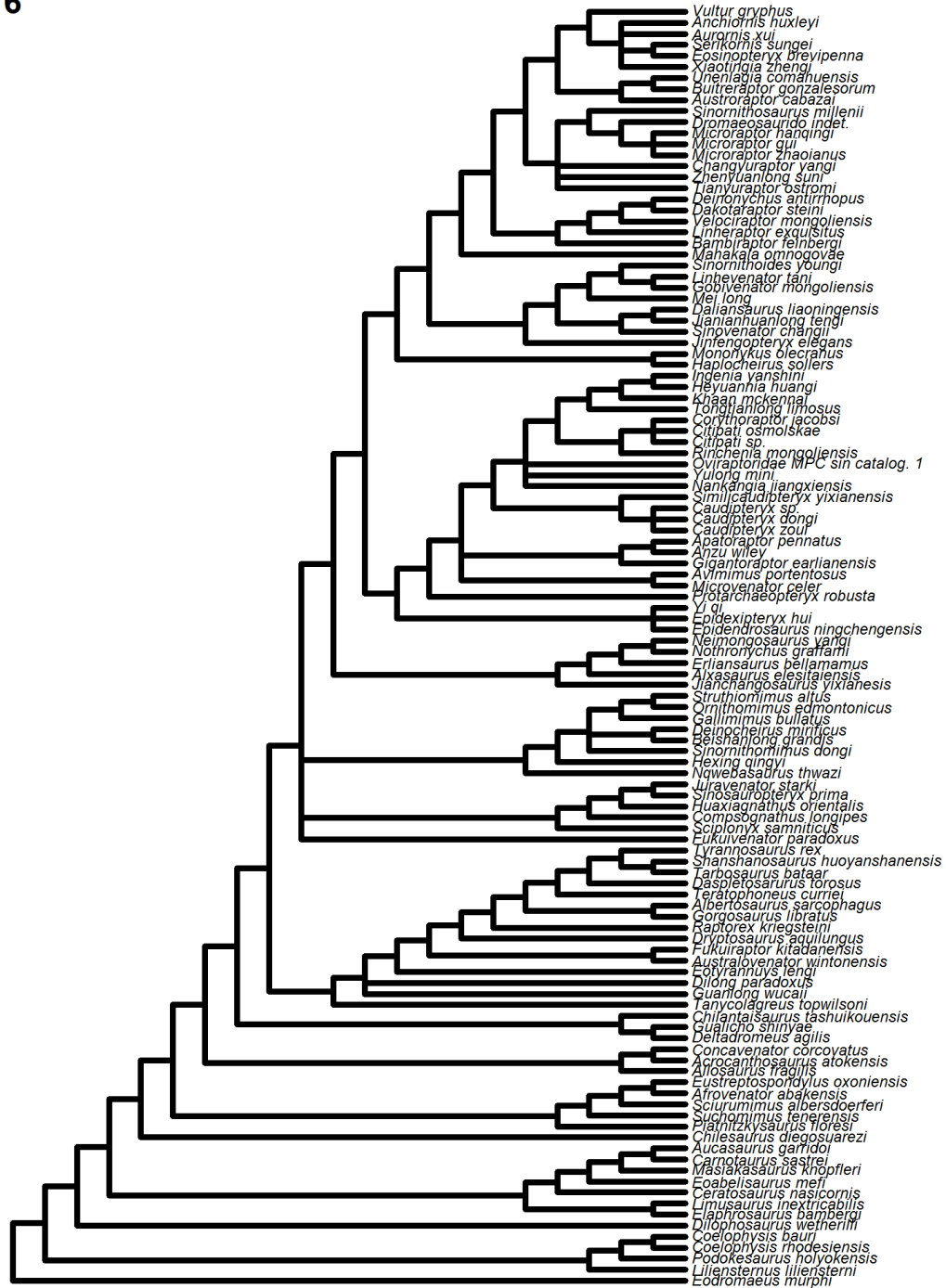












	<i>Yi qi</i>
	<i>Epidendrosaurus ningchengensis</i>
	<i>Denonychus antinohopus</i>
	<i>Dakotaraptor steini</i>
	<i>Velociraptor mongoliensis</i>
	<i>Linheraptor exquisitus</i>
	<i>Sinornithosaurus millenii</i>
	<i>Dromaeosaurus indet.</i>
	<i>Microaptor hanqingi</i>
	<i>Microaptor gui</i>
	<i>Microaptor zhaopianus</i>
	<i>Sambiraptor feihergi</i>
	<i>Changyuraptor yangi</i>
	<i>Zhenyuanlong suni</i>
	<i>Jianyraptor ostrorami</i>
	<i>Sinovenator comahuensis</i>
	<i>Buitreraptor gonzalessorum</i>
	<i>Austroraptor cabazai</i>
	<i>Mahakala omnogovae</i>
	<i>Sinornithoides youngi</i>
	<i>Linhevenator tani</i>
	<i>Gobivenator mongoliensis</i>
	<i>Mel long</i>
	<i>Sinovenator changii</i>
	<i>Jianianhuanlong tengi</i>
	<i>Daliansaurus liaoningensis</i>
	<i>Jinmengopteryx elegans</i>
	<i>Anchiroptis huxleyi</i>
	<i>Auromis xui</i>
	<i>Eosinopteryx brevipenna</i>
	<i>Serikornis sungeli</i>
	<i>Xiaotingia zhengi</i>
	<i>Ingenia yanshimi</i>
	<i>Heyuanhia huangi</i>
	<i>Khaan mckennai</i>
	<i>Longjianlong lithosus</i>
	<i>Corythoraptor jacobsi</i>
	<i>Citipati osmolskae</i>
	<i>Citipati sp.</i>
	<i>Kirchenia mongoliensis</i>
	<i>Oviraptoridae MPC sin catalog. 1</i>
	<i>Yulong mini</i>
	<i>Nankangia jiangxiensis</i>
	<i>Apatoraptor pernatus</i>
	<i>Anzu wileyi</i>
	<i>Gigantoraptor earlianensis</i>
	<i>Avimimus portentosus</i>
	<i>Microvenator celer</i>
	<i>Similicaudipteryx yixianensis</i>
	<i>Caudipteryx sp.</i>
	<i>Caudipteryx dongi</i>
	<i>Caudipteryx zoui</i>
	<i>Protarchaeopteryx robusta</i>
	<i>Neimongosaurus yangi</i>
	<i>Eriamosaurus bellamachus</i>
	<i>Notornithus graffami</i>
	<i>Alxasaurus elesiatisensis</i>
	<i>Jianchangosaurus vixianensis</i>
	<i>Mononykus olecranius</i>
	<i>Haplocheirus siliers</i>
	<i>Struthiomimus altus</i>
	<i>Ornithomimus edmontonicus</i>
	<i>Gallimimus bullatus</i>
	<i>Bellonchaeus mirificus</i>
	<i>Baishanornis grandis</i>
	<i>Sinornithomimus dongi</i>
	<i>Hexing qingyi</i>
	<i>Ngweosaurus thwazi</i>
	<i>Juravenator starki</i>
	<i>Sinosauropteryx prima</i>
	<i>Huaxiagnathus orientalis</i>
	<i>Compsognathus longipes</i>
	<i>Sciuronyx sammiticus</i>
	<i>Eukuivenator paradoxus</i>
	<i>Tyrannosaurus rex</i>
	<i>Shanshanosaurus huoyanshanensis</i>
	<i>Tarbosaurus bataar</i>
	<i>Daspletosaurus torosus</i>
	<i>Teratophoneus curiei</i>
	<i>Alberosaurus sarcophagus</i>
	<i>Gorgosaurus libratus</i>
	<i>Raptorex kriegsteini</i>
	<i>Rukwiraaptor kiadanensis</i>
	<i>Australovenator wintonensis</i>
	<i>Chilantaisaurus tashuikouensis</i>
	<i>Gualicho shinyae</i>
	<i>Deiadiromeus agilis</i>
	<i>Dryosaurus aculeungus</i>
	<i>Eotyrannus lengi</i>
	<i>Dilong paradoxus</i>
	<i>Guantong wucaili</i>
	<i>Tanycolagreus topwilsoni</i>
	<i>Acrocanthosaurus atokensis</i>
	<i>Concavenator corcovatus</i>
	<i>Allosaurus fragilis</i>
	<i>Eusreptospondylus oxoniensis</i>
	<i>Afrovenator abakensis</i>
	<i>Sciurumimus albersdoerferi</i>
	<i>Suchomimus tenerensis</i>
	<i>Sialitzyksaurus ilicesi</i>
	<i>Chilesaurus diegосуarezi</i>
	<i>Aucasaurus garridoi</i>
	<i>Vannotasaurus sastrei</i>
	<i>Vannotasaurus klopfleri</i>
	<i>Eoabelisaurus mafi</i>
	<i>Ceratosaurus nasicornis</i>
	<i>Limosaurus inextricabilis</i>
	<i>Barroisaurus barroisi</i>
	<i>Dilophosaurus wetherilli</i>
	<i>Coelophysis bauri</i>
	<i>Coelophysis rhodesiensis</i>
	<i>Odocoileosaurus holycensis</i>
	<i>Liliensternus liliensterni</i>
	<i>Eodromaeus murphi</i>