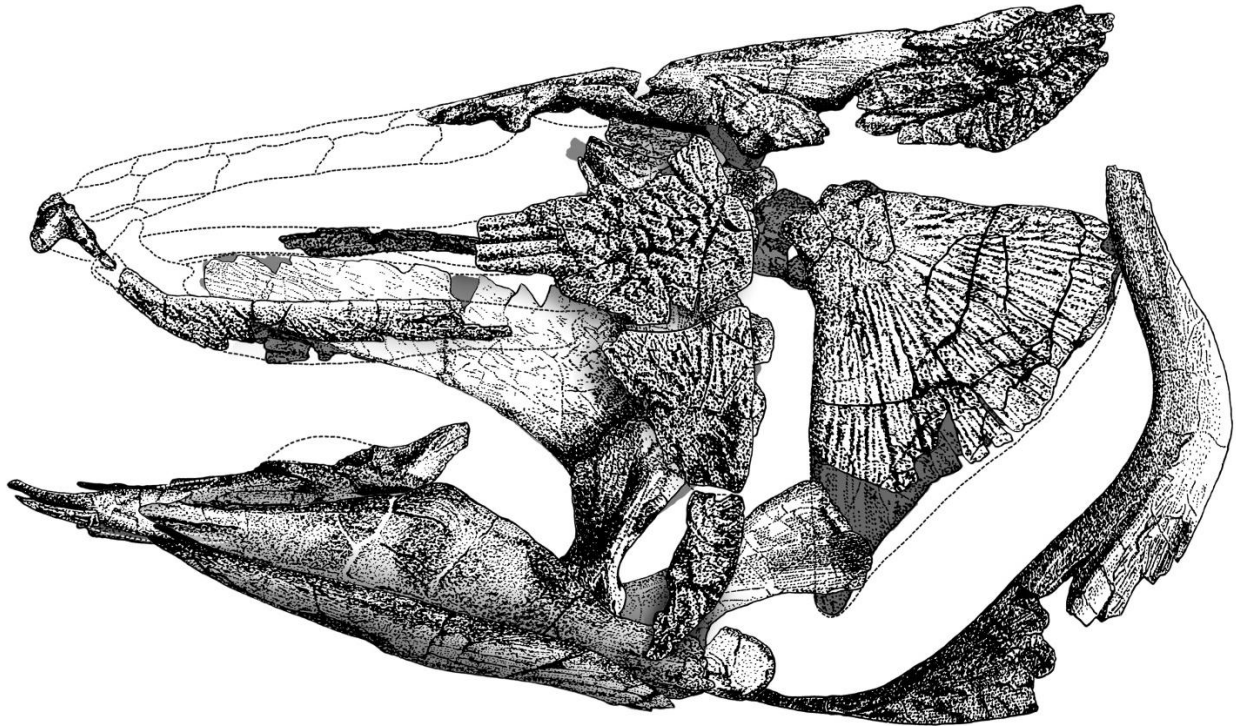


EL GÉNERO *MAWSONIA* (ACTINISTIA, LATIMERIOIDEI) EN LA ICTIOFAUNA DE LA FORMACIÓN TACUAREMBÓ

(JURÁSICO TARDÍO - CRETÁCICO TEMPRANO, URUGUAY)

SISTEMÁTICA, OSTEOLOGÍA Y ANATOMÍA COMPARADA



Pablo Toriño

**Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas, opción Zoología.
Facultad de Ciencias (UdelaR)**

**Orientador: Dr. Daniel Perea. Co-orientador: Dr. Matías Soto
Instituto de Ciencias Geológicas. Facultad de Ciencias, UdelaR.**

Tribunal:

**Dra. Marise Sardenberg Salgado de Carvalho. Universidade Federal do Rio de Janeiro.
Dr. Marcelo Loureiro, Dr. Fernando Pérez Miles. Facultad de Ciencias, UdelaR.**

Montevideo, 2018.

Imagen de portada:

Reconstrucción gráfica de la cabeza del ejemplar más completo estudiado en el presente trabajo, asignado a *Mawsonia gigas* (FC-DPV 2977, cleitro izq. 2341), hallado en el Departamento de Tacuarembó (Uruguay).

Procedencia estratigráfica: Formación Tacuarembó (Jurásico Tardío - Cretácico Temprano).

Para Vale y Mathi

*Vive sin respirar;
frío como la muerte;
nunca sediento, siempre bebiendo,
viste de malla y no tintinea.
Se ahoga en el desierto,
y cree que una isla
es una montaña,
y una fuente una ráfaga.
¡Tan bruñido y tan bello!
¡Qué alegría encontrarlo!
Sólo tenemos un deseo:
¡que atrapemos un pez
jugoso y succulento!*

*Gollum,
en J. R. R. Tolkien: "Las Dos Torres"*

Indice

Resumen	6
Abstract	7
1. Introducción	8
1.1. Antecedentes y fundamentación	8
1.2. Hipótesis de trabajo	18
1.3. Objetivos	19
2. Materiales y métodos	20
2.1. Recolección y preparación de los materiales	20
2.2. Análisis comparativo	21
2.3. Reconstrucción tridimensional	25
2.4. Análisis filogenéticos	27
3. Resultados	30
3.1. Taxonomía: descripción comparativa	30
3.2. Reconstrucción tridimensional	68
3.3. Análisis filogenéticos	73
4. Discusión	94
4.1. Paleobiología de <i>Mawsonia</i>	94
4.2. Clasificación y filogenia de los Actinistia	96
4.3. Consideraciones finales	102
5. Referencias	103
Anexo I: Nomenclatura osteológica y neuroanatómica	114
Anexo II: Ejemplares estudiados	116
Anexo III: Información suplementaria del modelo de estimación de longitud corporal	127
Anexo IV: Información suplementaria de análisis filogenéticos	130
Créditos de las imágenes	142
Agradecimientos	143

Resumen

En los últimos años el conocimiento de la paleofauna de la Formación Tacuarembó se ha ampliado notablemente, gracias al hallazgo de nuevas localidades fosilíferas y a la realización de numerosas campañas en el departamento homónimo. Entre los últimos registros se encuentran restos fragmentarios de peces celacantos (*Actinistia*) asignables a la familia Mawsoniidae, previamente conocida para Brasil, África y Europa. En la presente tesis se dan a conocer nuevos hallazgos de significancia taxonómica y paleoecológica; así como tafonómica, atendiendo a la biofábrica y notable estado de conservación de la mayoría de los restos. Entre los nuevos materiales reportados se destaca un ejemplar representado por numerosos huesos del cráneo y postcráneo en asociación espacial, comprendiendo buena parte del dermatocráneo, *cheek bones* y opérculos, neurocráneo, paladar, mandíbula, aparatos hioideo y branquial; así como parte de la cintura escapular y pélvica. A su vez, el presente registro se ve complementado por el hallazgo de numerosos huesos aislados. La morfología general de los restos, configuración del escudo postparietal y ornamentación externa de los huesos dérmicos, permiten asignar la totalidad de los ejemplares a la especie *Mawsonia gigas*. Se considera que el ejemplar más completo estudiado en el presente trabajo constituye uno de los registros anatómicamente más informativos referibles a esta especie, y al género, por cuanto incluye la presencia de huesos bien preservados, escasamente representados en hallazgos previos por su delicada configuración. Así, la nueva información aportada por los análisis comparativos es utilizada con los siguientes fines: complementar la diagnosis del género; ofrecer una reconstrucción tridimensional del cráneo, mandíbula, aparato branquial y cintura escapular mediante tomografía computada; estimar la longitud corporal del ejemplar más completo por métodos de regresión; y someter hipótesis taxonómicas previas en un contexto de análisis filogenético actualizado de los *Actinistia*. El análisis comparativo de los materiales avala propuestas taxonómicas previas, referentes a la existencia de variabilidad en morfología, tamaños y ornamentación que caracterizan a *M. gigas*, y que la posicionan como única especie reconocible para el género en Sudamérica. Por otra parte, los resultados obtenidos del análisis cladístico avalan la posición de *Mawsonia* dentro de los Mawsoniidae, como taxón estrechamente vinculado al género *Axelrodichthys*, tal como ha sido observado en análisis previos. No obstante, los resultados cuestionan al menos parte de la composición taxonómica propuesta para esta familia. Con respecto a este último punto, se discute la necesidad de una futura reformulación de caracteres que se han utilizado a lo largo de los últimos veinte años, a la luz de los nuevos hallazgos y taxones que se han reportado desde entonces.

Abstract

THE GENUS MAWSONIA (ACTINISTIA, LATIMERIOIDEI) IN THE ICHTHYOFAUNA OF THE TACUAREMBÓ FORMATION (LATE JURASSIC - EARLIEST CRETACEOUS, URUGUAY): SYSTEMATICS, OSTEOLOGY AND COMPARED ANATOMY. –

During last years, knowledge of the vertebrate fauna of the Tacuarembó Formation has been increased notoriously, due to the discovery of new fossiliferous outcrops and the execution of several campaigns at the homonymous department. Among the most recent records are fragmentary remains of coelacanth fishes (Actinistia) referable to the family Mawsoniidae, previously recorded in Brazil, Africa and Europe. In this contribution new findings with taxonomic, paleoecological and taphonomic significance are presented, considering the biofabric and remarkable state of preservation of most of the specimens. Among the new materials recorded, it is included a specimen represented by several cranial and postcranial remains found in spatial association, including skull roof, cheek bones and opercula, neurocranium, palate, lower jaw, branchial and hyoid apparatuses; and also part of the shoulder and pelvic girdles. Also, the present record is complemented through the finding of several isolated bones. General morphology of the bones, postparietal shield configuration and external ornamentation of dermic bones, allow to refer all the specimens to the species *Mawsonia gigas*. It is considered that the most complete specimen studied in this work constitutes one of the anatomically most informative records referable to this species, and to the genus, due to the presence of complete bones scarcely represented in previous records due to its delicate configuration. The new information provided by the comparative analyses is used for the following purposes: to complement the diagnosis of the genus; to obtain a three-dimensional reconstruction of the skull, mandible, branchial apparatus and shoulder girdle through computed tomography; to estimate the body length through regression techniques; and to test previous taxonomic hypotheses in the context of an updated phylogenetic analysis of Actinistia. The comparative analysis supports previous taxonomic proposals, regarding the existence of morphological, size and ornamental variabilities, which as a whole characterize *M. gigas* and place it as the only recognized species to this genus in South America. On the other hand, the cladistic analysis support the position of *Mawsonia* among the Mawsoniidae, as a sister taxon of the genus *Axelrodichthys*, as was observed in previous analyses. Nevertheless, the results call into question at least part of the taxonomic composition of the family. Regarding this, the need of a future reformulation of characters used through the last twenty years is discussed, considering the new findings and new taxa reported since then.

1. Introducción

1.1. Antecedentes y fundamentación

Ya sea por los avatares históricos que llevaron al conocimiento de su existencia, o por su particular historia evolutiva, los Actinistia o celacantos constituyen un singular grupo de peces óseos. El interés que inspira el estudio de este grupo se refleja en una voluminosa producción bibliográfica, principalmente a partir de la notificación del hallazgo de ejemplares vivos en la primera y segunda mitad del siglo XX (e.g. Smith, 1939, 1953). Paradojalmente, por casi 100 años los celacantos fueron considerados una agrupación extinta a fines del Período Cretácico.

En la actualidad el grupo se halla representado únicamente por dos especies: *Latimeria chalumnae* SMITH, 1939, habitante de la costa oriental de África, y *L. menadoensis* POUYAUD ET AL., 1999, descubierto más recientemente en las costas de Indonesia. Ambas especies habitan aguas profundas y sus poblaciones se estiman desde unos pocos cientos a miles de individuos (Forey, 2009).

El registro fósil de los celacantos comprende cientos de especies descritas, con una interesante variabilidad morfológica, abarcando una importante diversidad de ambientes (marinos, fluviales y lacustres). La historia evolutiva del grupo se remonta a comienzos del Devónico, y se halla pautada por dos grandes picos de diversidad: el mayor a comienzos del Período Triásico y el segundo a fines del Jurásico (Forey, 1998).

Acompañando esta variabilidad, los celacantos también ofrecen una notable diversidad de tamaños. Mientras que las formas paleozoicas se caracterizan por presentar pequeñas dimensiones, durante el Mesozoico dos fenómenos convergentes de “gigantismo” caracterizan a representantes de las familias Latimeriidae (con el género marino *Megalocoelacanthus* SCHWIMMER, STEWART & WILLIAMS, 1994) y Mawsoniidae (con el género dulceacuícola *Mawsonia* WOODWARD, in MASON & WOODWARD, 1907), esta última con importante representación en Sudamérica. Esta tendencia hacia el gigantismo también se ve acompañada por la persistencia de una condición “edéntula” (cavidad bucal tapizada únicamente por pequeños dentículos), que ha dado lugar a discusiones en torno al modo de alimentación de estas formas (Maisey, 1986, 1991, 1994; Dutel et al., 2012; Meunier et al., 2018).

En Sudamérica, el registro del grupo se encuentra tradicionalmente –y casi exclusivamente– dominado por numerosos hallazgos producidos en unidades cretácicas de Brasil, correspondientes a los celacantos mawsonídeos *Mawsonia* y *Axelrodichthys* MAISEY, 1986 (e.g.

Carvalho, 1976, 1982; Maisey, 1986; 1991; Brito & Martill, 1999; Carvalho, 2002; Yabumoto, 2002, 2008; Carvalho & Maisey, 2008; Carvalho *et al.*, 2013; Yabumoto & Brito, 2013; Fragoso, 2014; Cupello *et al.*, 2016; Fragoso *et al.*, 2018) (véase Fig. 1). Recientemente Gouiric-Cavalli *et al.* (2017) reportan un fragmento óseo que asignan a esta familia, procedente del Triásico Tardío de La Rioja (Argentina).

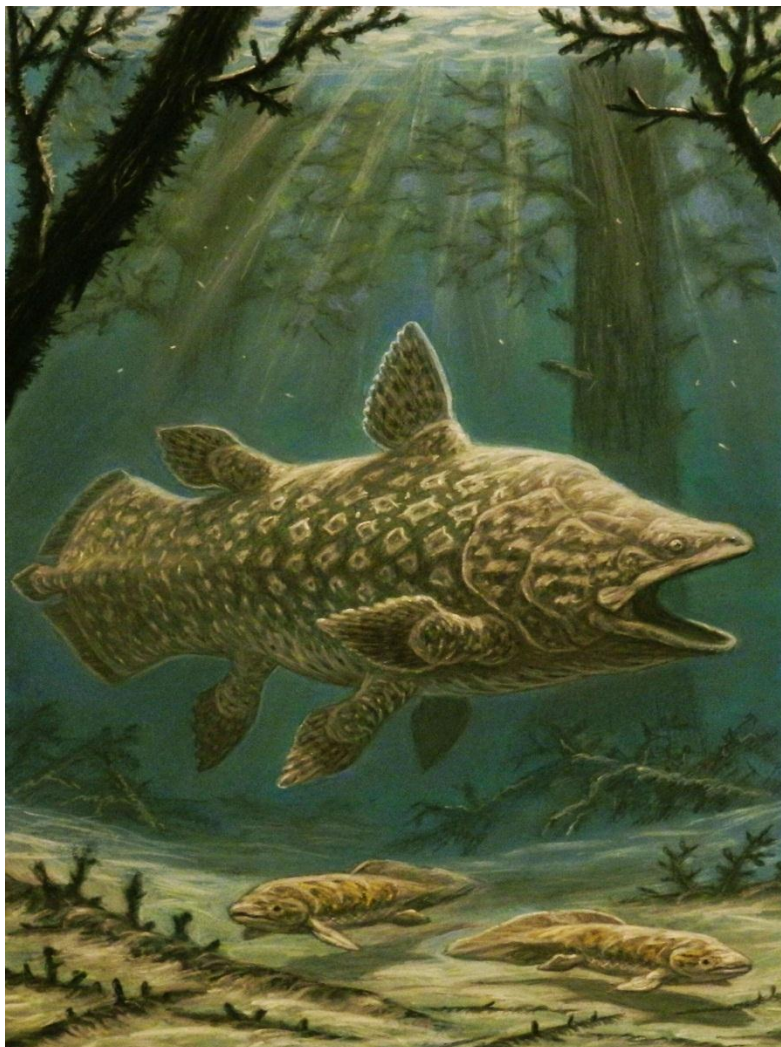


Figura 1. Reconstrucción paleobiológica de *Mawsonia*, por © Andrey Belov (*DeviantArt*).

EL GÉNERO MAWSONIA

Consideraciones taxonómicas

El género *Mawsonia* y su especie tipo (*M. gigas* WOODWARD, *in* MASON & WOODWARD, 1907) son originalmente descritos a partir de un ejemplar representado por partes de un cráneo, mandíbula y aparato branquial, además de un postparietal y un opérculo aislados pertenecientes a otros individuos, todos provenientes del Neocomiense (Cretácico Inferior) del Noreste de Brasil.

En años subsiguientes nuevos restos son asignados a esta especie, y nuevas especies son descritas para el género, procedentes tanto de unidades cretácicas de Brasil como de África. Más recientemente, el género es reportado también para el Jurásico Tardío - Cretácico Temprano de Uruguay (Soto *et al.*, 2012a).

Considerando que la mayoría de las especies han sido descritas sobre ejemplares fragmentarios, no existe consenso en cuanto a la validez o eventuales sinonimias que puedan presentarse entre las mismas. De hecho, únicamente *M. gigas* constituye una especie conocida por varios ejemplares (algunos de ellos representados por varios elementos óseos; véase Maisey, 1986, 1991 a modo de ejemplo), siendo el resto conocidas prácticamente por sus ejemplares tipo. Una excepción podría constituir la problemática especie "*Mawsonia*" *lavocati* TABASTE, 1963, descrita sobre un angular incompleto procedente de Marruecos, a la cual autores posteriores han asignado más ejemplares (Wenz, 1981; Cavin & Forey, 2004; Yabumoto & Uyeno, 2005). No obstante, recientemente Fragoso *et al.* (2018) transfieren la misma al género *Axelrodichthys*. Es de notar que para Carvalho & Maisey (2008) la especie podría estar representada por más de un taxón.

En el presente trabajo se sigue el criterio taxonómico de Carvalho (1976, 1982, 2002) y Carvalho & Maisey (2008), según el cual se reconoce una única especie para Sudamérica: *M. gigas*. Para África, estos últimos autores reconocen la presencia de la especie tipo en el Neocomiense del Congo (por sinonimia con *Mawsonia ubangiana* CASIER, 1961, véase más adelante), como así también a *M. tegamensis* WENZ, 1975, descrita sobre buena parte de una cabeza y varios elementos articulados o aislados de otros individuos, todos de pequeñas dimensiones, procedentes del Aptiense (Cretácico Inferior) de Níger.

Por su parte, la validez de la especie *Mawsonia libyca* WEILER, 1935 permanece incierta. Esta especie ha sido descrita empleando varios restos fragmentarios procedentes del Cenomaniense (Cretácico Superior) de Egipto (destruidos durante la Segunda Guerra Mundial, véase Wenz, 1981; Carvalho, 2002; Carvalho & Maisey, 2008), y carece de designación de holotipo. Autores como Forey (1998) y Carvalho & Maisey (*op. cit.*) reconocen importantes similitudes entre esta especie y *M. gigas*, pero estrictamente no formalizan una sinonimia. Los últimos autores citados proponen el estado de *incertae sedis* para la especie y discuten sobre la pertinencia de designación de un lectotipo para la misma, con los eventuales problemas taxonómicos que conllevaría esta maniobra. En el presente trabajo se considera más apropiado para este caso el uso del término *species inquirenda* ("especie interrogante"), también contemplado por el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN, 1999).

Finalmente, Brito *et al.* (2018) describen una nueva especie, *Mawsonia soba*, para el Berriasiense-Barremiense (Cretácico Inferior) de Camerún, sobre un fragmento de cráneo. Debido al carácter reciente de la referida descripción, la validez de esta especie aún no ha sido motivo de discusión.

A propósito de *Mawsonia gigas*

Siguiendo las propuestas de Carvalho (1976, 1982, 2002) y Carvalho & Maisey (2008), las especies: *Mawsonia minor* WOODWARD, 1908 (basada en buena parte de un esqueleto postcraneano, y huesos aislados de otros individuos, procedentes de Brasil), *M. brasiliensis* YABUMOTO, 2002 (basada en un ejemplar prácticamente completo procedente de Brasil, más un conjunto de individuos previamente asignados a *M. gigas* por Maisey, 1986, 1991) y *M. ubangiana* CASIER, 1961 (basada en parte de un escudo postparietal y un fragmento de angular, procedentes del Neocomiense del Congo) caen dentro de la sinonimia de *M. gigas*, posicionándose esta última como única especie reconocida para Sudamérica (Fig. 2).

Esta propuesta taxonómica se ampara en la documentación de un continuo de variabilidad morfológica, tamaños y grados de ornamentación entre los ejemplares involucrados, atribuidos a variaciones intraespecíficas y estadios de desarrollo ontogenético.



Figura 2. Distribución geográfica y estratigráfica de *Mawsonia gigas* en Sudamérica. Referencias: C: Cenomaniense. Al: Albiense. Ap: aptiense. B: Barremiense. N: Neocomiense. JT: Jurásico Tardío. Los puntos indican sitios fosilíferos. Adaptado de Carvalho & Maisey (2008) y Soto *et al.* (2012a).

A modo de ejemplo, Wenz (1975, 1980, 1981) y Carvalho (1976, 1982) consideran que las dimensiones reducidas y ornamentación más fina que caracterizan a los ejemplares de la serie típica de *M. minor* conllevan un significado ontogenético, siendo individuos juveniles de *M. gigas*. Por otra parte, de acuerdo con Forey (1998) las descripciones de Casier (1961, 1969) de *M. ubangiana* no ofrecen caracteres distintivos de la especie tipo. Para Carvalho & Maisey (2008) el holotipo de *M. brasiliensis* es muy similar a otros ejemplares previamente referidos a *M. gigas*. Yabumoto & Uyeno (2005), Yabumoto (2008), Fragoso (2014), Fragoso & Brito (2017) y Fragoso *et al.* (2018) no concuerdan con estos criterios y reivindican la totalidad de las especies descriptas, desde un enfoque morfotípico.

Consideraciones anatómicas

Los registros de *Mawsonia* son relativamente frecuentes en unidades cretácicas de Brasil y África. Sin embargo, se desconocen aspectos de su anatomía y paleobiología. Probablemente ello se deba a la naturaleza de la mayoría de los registros: elementos aislados, en ocasiones altamente fragmentarios (*e.g.* Weiler, 1935; Casier, 1961, 1969; Tabaste, 1963; Carvalho, 2002; Yabumoto & Uyeno, 2005; Carvalho & Maisey, 2008; Soto *et al.*, 2012a; Cupello *et al.*, 2016), ó individuos completos pero contenidos en concreciones carbonáticas de difícil preparación, que requieren de fractura mecánica y tratamiento en ácido (*e.g.* Maisey, 1986, 1991). Individuos completos o casi completos constituidos por huesos liberados de la matriz rocosa no son conocidos a la fecha. Estas particularidades se traducen en una limitación de la información anatómica disponible, lo cual genera dificultades a la hora de extrapolar dicha información a un contexto de análisis filogenético.

CONSIDERACIONES FILOGENÉTICAS

El estudio de las relaciones filogenéticas entre los celacantos con base en una metodología cladística ha sido motivo de discusión desde la década de 1980, a partir de los primeros análisis realizados por Forey (1981, 1984, 1988). Previo al comienzo de esta etapa, es posible encontrar varias propuestas de clasificación linneanas basadas en niveles jerárquicos (Lehman, 1966; Forey, 1998). Una excepción para su época la constituye Schaeffer (1941), siendo el primer autor que propone una filogenia en forma de árbol para el grupo (“Coelacanthini” según el autor), basada en criterios cualitativos.

Hacia la década de 1990 destacan los análisis cladísticos realizados por Cloutier (1991a, b) y Forey (1991), que resultan más exhaustivos en relación con los anteriores, por cuanto incorporan una mayor cantidad de taxones y caracteres. El análisis de Forey (1998) constituye el punto de partida

para una matriz que con ajustes, correcciones y agregado de taxones se ha venido utilizando en todos los análisis subsiguientes (Clément, 2005; Friedman & Coates, 2006; Yabumoto, 2008; Geng *et al.*, 2009; Wendruff & Wilson, 2012; Zhu *et al.*, 2012; Dutel *et al.*, 2012; Cavin *et al.*, 2013; Wen *et al.*, 2013; Fragoso, 2014; Cavin & Grădinaru, 2014; Gess & Coates, 2015; Dutel *et al.*, 2015; Arratia & Schultze, 2015; Cavin *et al.*, 2017).

Un estudio comparativo de la totalidad de estos análisis realizados desde Forey (1998) permite advertir que las sucesivas modificaciones e incorporación de taxones efectuadas a la matriz original han seguido distintos caminos, no siendo aplicadas por la totalidad de los autores. Ello se traduce en la imposibilidad de alcanzar una matriz de consenso total, tanto en lo que respecta a la cantidad y definición de los caracteres utilizados, como a la propia composición taxonómica de la muestra.

A pesar de estas diferencias de criterios, ya desde los primeros análisis es posible reconocer tendencias en relación con las topologías de los árboles obtenidos. En primer lugar se encuentran los géneros paleozoicos, que en general tienden a posicionarse con arreglos internos variables dependiendo del análisis considerado; seguidos de un clado que contiene a la mayoría de los géneros mesozoicos. Este último clado, considerado por Forey (1998) y autores subsiguientes como equivalente al suborden Latimerioidei de Schultze (1993), se subdivide en dos grupos monofiléticos, considerados a su vez como equivalentes a las familias Mawsoniidae y Latimeriidae *sensu* Schultze (*op. cit.*). A modo de ejemplo, en la Fig. 3 se presentan las dos filogenias más recientes, obtenidas por Dutel *et al.* (2015) y Cavin *et al.* (2017).

En lo que respecta a la familia Mawsoniidae, si bien su composición taxonómica y arreglos internos presentan variaciones dependiendo del análisis considerado, en general se observan como tendencias una dicotomía conformada por el género *Diplurus* NEWBERRY, 1879 (Triásico Superior - Jurásico Inferior de Norteamérica), por un lado, y el resto de los géneros por otro, incluyendo a *Chinlea* SHAEFFER, 1967 (Triásico Superior de Norteamérica), *Parnaibaia* YABUMOTO, 2008 (Jurásico Superior de Brasil), *Axelrodichthys* (Cretácico Temprano de Sudamérica y África, y Cretácico Tardío de Madagascar y Europa) y *Mawsonia*. A su vez, *Mawsonia* y *Axelrodichthys* son recuperados como géneros hermanos.

No obstante, es de notar que en su reciente revisión de *Axelrodichthys*, Fragoso *et al.* (2018) cuestionan la posición de este género como taxón hermano de *Mawsonia*, y proponen que el mismo podría estar más cercanamente emparentado con otras formas más primitivas de la familia. Es de destacar que la referida propuesta se basa únicamente en criterios comparativos cualitativos, no habiendo sido contrastada aún en un contexto cladístico.

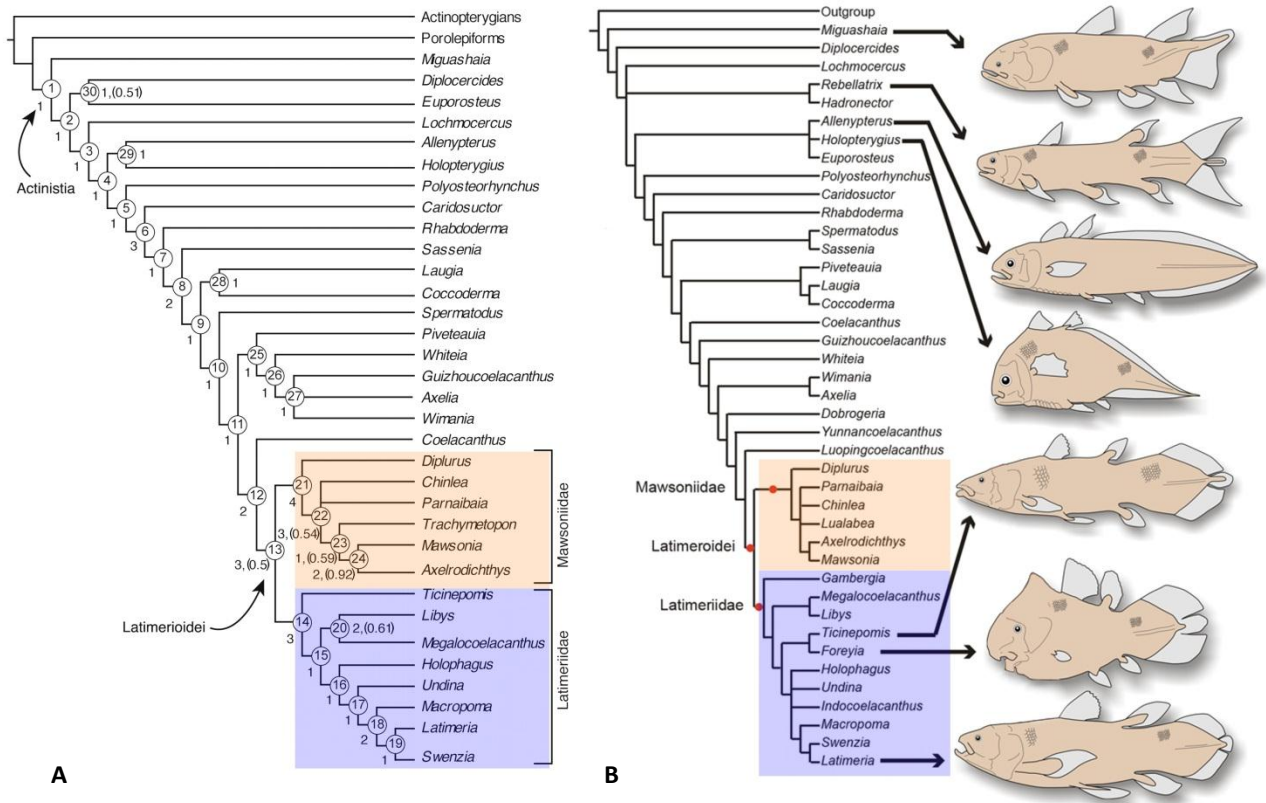


Figura 3. Consensos estrictos de las dos filogenias de celacantos más recientes publicadas. **A**, adaptado de Dutel *et al.* (2015). **B**, adaptado de Cavin *et al.* (2017). En naranja: clado Mawsoniidae; en azul: clado Latimeriidae. Los números entre paréntesis de la figura A indican porcentajes de bootstrap mayores a 50%, los números precedentes corresponden a soportes de Bremer.

EL REGISTRO DE MAWSONIA EN URUGUAY

Los primeros materiales referidos a celacantos mawsonídeos de Uruguay son restos aislados procedentes de la Formación Tacuarembó (Jurásico Tardío - Cretácico Temprano), recolectados en localidades del departamento homónimo (Figs. 4 y 5). Los mismos son reportados por Soto *et al.* (2010a,b,c, 2011) en una serie de comunicaciones preliminares en eventos académicos; y posteriormente por Soto *et al.* (2012a), instancia en la que son formalmente asignados a *Mawsonia* sp. Vale notar que los materiales estudiados por estos autores, como así también los de la presente tesis, conllevan implicancias paleobiogeográficas y bioestratigráficas, al constituir uno de los registros más australes para la familia Mawsoniidae, y uno de los más antiguos.

En comunicaciones subsiguientes, Soto *et al.* (2012b, 2013, 2014) presentan los primeros huesos completos procedentes de la misma unidad litoestratigráfica, incluyendo los que serían los primeros elementos recuperados del ejemplar más completo que se describe en la presente tesis. Una última puesta a punto que incluye parte de estos materiales es efectuada por Soto (2016), en el marco de una revisión de la fauna de vertebrados de la Formación Tacuarembó.

Más recientemente, nuevos materiales asignables a este género han sido reportados por Toriño *et al.* (2016, 2017, 2018a,b) en el marco de eventos académicos, destacándose el estado de preservación de los restos considerados.

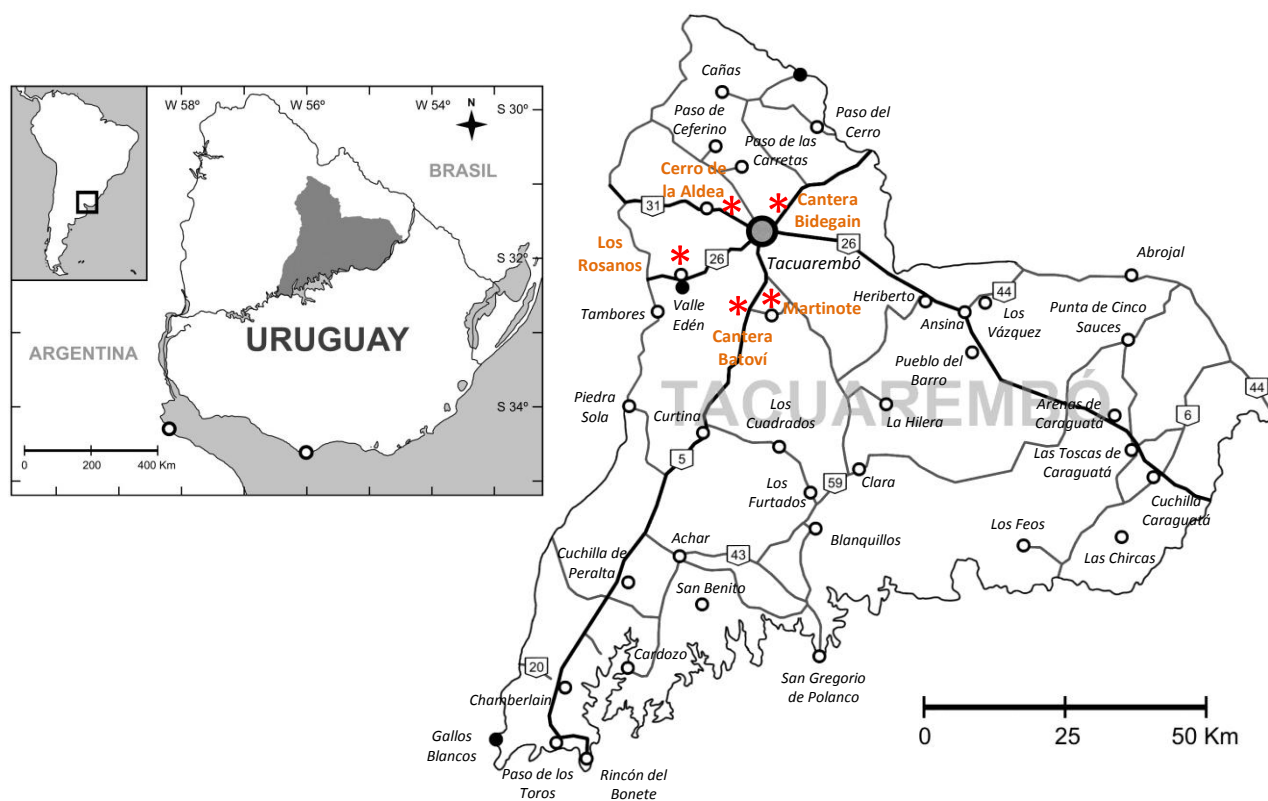


Figura 4. Mapa indicando la ubicación de las localidades de procedencia de materiales asignables a *Mawsonia* en Uruguay (asteriscos rojos): Cantera Batoví (31° 52' 43,90" S – 56° 1' 18,53" W), Cantera Bidegain (31° 42' 7,80" S – 55° 57' 43,20" W), Cerro de la Aldea (31° 42' 38,00" S – 56° 3' 12,62" W), Los Rosanos (31° 47' 51,00" S – 56° 07' 38,32" W) y Martinote (31° 52' 08,80" S – 55° 53' 50,51" W).

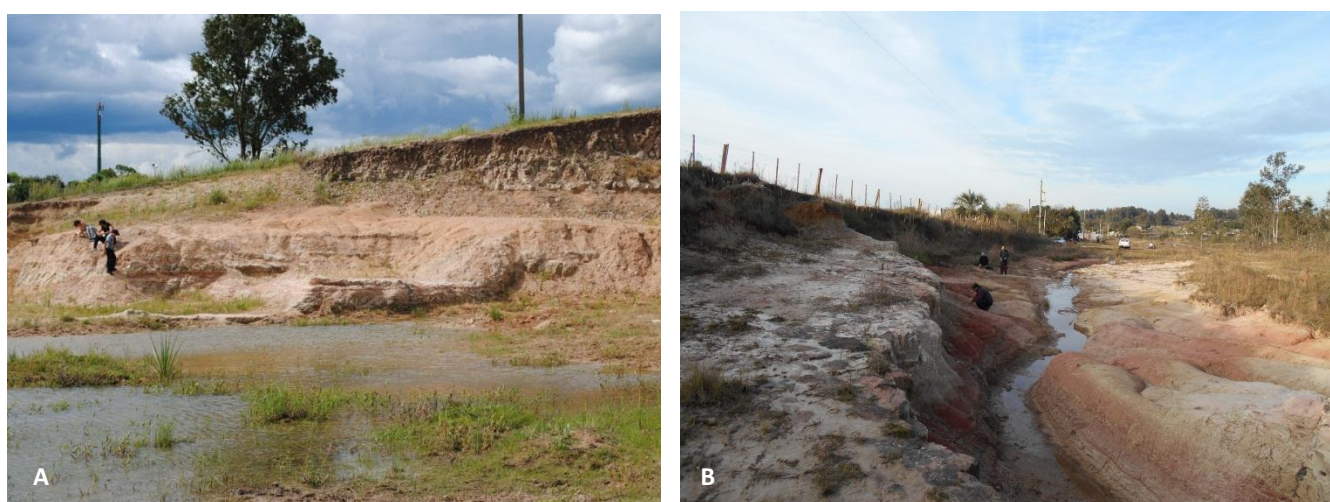


Figura 5. Fotografías panorámicas de las localidades de procedencia de los nuevos materiales descritos en el presente trabajo. A, Cantera Bidegain. B, Cerro de la Aldea.

La Formación Tacuarembó aflora en la región Norte de Uruguay. De los dos Miembros reconocidos para esta unidad, el Miembro Batoví (inferior) es a la fecha el único fosilífero. Su litología caracterizada por predominancia de areniscas indica condiciones de semi-aridez, con presencia de ambientes fluviales en un contexto desértico, alternando con episodios de mayor aridez que se intensifican hacia el Miembro Rivera (superior), en donde encuentran su máxima expresión (Perea *et al.*, 2009).

La fauna documentada en el Miembro Batoví incluye abundantes fósiles de cuerpo de invertebrados (bivalvos, gasterópodos y conostráecos), peces (tiburones hibodóntidos, ginglimodios, dipnoos y celacantos), y reptiles (tortugas, crocodyliformes, dinosaurios terópodos y pterosaurios), incluyendo algunas formas endémicas (Perea *et al.*, *op. cit.*; 2011, 2018; Soto, 2016). Recientemente, se suma a este registro la presencia de icnofósiles de dinosaurios saurópodos, ornitópodos y terópodos (Mesa & Perea, 2015). En su conjunto, esta fauna indica un intervalo cronológico que abarca desde el Jurásico Tardío al Cretácico Temprano.

Sobre el hallazgo de los ejemplares

El desarrollo de la presente investigación incluyó numerosas instancias de trabajo de campo. Una parte importante de los nuevos materiales reportados proviene de la localidad Cantera Bidegain (véase Figs. 4 y 5a en pág. 15), por lo que la reseña que sigue a continuación referirá principalmente a la prospección sistemática desarrollada en este yacimiento durante los últimos años.

La gran mayoría de los materiales recolectados está constituida por huesos aislados, en general en buen estado de preservación, no exentos de numerosas fracturas. Este último rasgo demanda que la actividad de colecta sea desarrollada con precisión, para evitar la disgregación del material y consecuente pérdida de información anatómica. De acuerdo con Soto *et al.* (2014), Mesa (2016) y Soto (2016) el tipo de preservación documentado en este yacimiento obedece a procesos posteriores al soterramiento, con una primer etapa compresiva debida al peso de la columna sedimentaria, seguida de una etapa descompresiva ocurrida durante la exhumación por causas naturales. A ellas se puede sumar la acción del propio efecto de recolección. En este sentido, varios huesos (particularmente los de configuración más delicada) presentan notorias señales de aplastamiento.

Es de notar que de acuerdo con las características litofaciológicas del yacimiento y la biofábrica del material recolectado, Mesa (2016) infiere condiciones paleoambientales correspondientes a un sistema fluvial efímero, o una planicie de inundación poco desarrollada.

Un caso particular representa el ejemplar FC-DPV 2977, constituido por una agrupación de alrededor de 50 huesos concentrados en un cuadrante de aproximadamente 1,5 m². Varios de estos huesos se encontraron en asociación espacial, parcialmente solapados e incluso algunos en posición anatómica, indicando un fenómeno de sepultamiento rápido y escaso transporte (véase referencias *ut supra*).

La hipótesis de que la totalidad de los huesos recolectados en este sector puede corresponder a un mismo individuo, surgió gradualmente durante las primeras instancias de preparación en el Laboratorio de Paleontología de la Facultad de Ciencias (Montevideo). En las mismas, se percibió la ausencia de elementos repetidos, y la presencia de huesos pares de dimensiones equiparables, así como coincidencias entre las suturas articulares que unen a los huesos del techo craneano. Adicionalmente, varios fragmentos óseos recolectados en este cuadrante en diferentes campañas coincidieron entre sí, permitiendo la recuperación de piezas completas.

1.2. Hipótesis de trabajo

Taxonómicas:

-La totalidad del registro del género *Mawsonia* en Sudamérica es referible a su especie tipo, *Mawsonia gigas*, siendo esta a su vez la especie mejor caracterizada del género (e.g. Carvalho, 1976, 1982, 2002; Carvalho & Maisey, 2008).

-*M. gigas* ofrece patrones de diversidad morfológica y ornamental, así como un amplio rango de tamaños, propios de una variabilidad intraespecífica (e.g. por estadios de desarrollo ontogenético) (Carvalho, 2002; Carvalho & Maisey, 2008).

Anatómica:

-*M. gigas* presenta caracteres distintivos (morfología, ornamentación) que posibilitan su identificación a partir de elementos aislados (e. g. huesos del techo craneano, *cheek bones*, opérculos, angular) (Woodward, 1907; Carvalho, 1976, 1982, 2002; Maisey, 1986, 1991; Carvalho & Maisey, 2008).

Tafonómica:

-Considerando las características depositacionales inferidas para el yacimiento Cantera Bidegain (Soto *et al.*, 2014; Mesa, 2016; Soto, 2016), los materiales catalogados en el presente trabajo bajo el repositorio FC-DPV 2977 representan los restos de un único individuo (al cual se asigna también el cleitro FC-DPV 2341, véase sección 2.1 en pág. 21).

Cladísticas:

-La familia Mawsoniidae representa un grupo monofilético constituido por los géneros *Diplurus*, *Chinlea*, *Parnaibaia*, *Axelrodichthys* y *Mawsonia* (e.g. Forey, 1998; Dutel *et al.*, 2012, 2015; Cavin *et al.*, 2017).

-Los géneros *Mawsonia* y *Axelrodichthys* son taxones hermanos.

1.3. Objetivos

General:

Contribuir con el conocimiento sobre la presencia del género *Mawsonia* en Uruguay, mediante un abordaje anatómico integral, taxonómico y cladístico, a la luz de nuevos hallazgos y de las últimas investigaciones publicadas sobre la temática.

Específicos:

- Efectuar una descripción actualizada sobre la anatomía osteológica craneana y poscraneana de *Mawsonia*, a través del análisis de nuevos materiales y su comparación con registros previos de este género y de formas afines.
- Actualizar la codificación de los caracteres de *Mawsonia* en la matriz desarrollada por Forey (1998), utilizada por autores posteriores.
- Poner a prueba hipótesis filogenéticas previas en relación con la posición de *Mawsonia* dentro de los Mawsoniidae, así como con la composición taxonómica de este clado, a través de un nuevo análisis extensivo a todos los géneros de celacantos que han sido codificados a la fecha.

2. Materiales y métodos

2.1. Recolección y preparación de los materiales

Sobre el ejemplar FC-DPV 2977

La recolección de este ejemplar se produjo en varias etapas, a lo largo de ocho campañas realizadas entre los años 2013 y 2016 (véase detalles en Anexo II, págs. 117-118) (Fig. 6). La dilación de esta instancia se debe a que el conjunto de huesos fue descubierto paulatinamente barranca adentro, mediando la acción de los propios procesos naturales erosivos. Durante el desarrollo de las excavaciones se delimitó una cuadrícula de 1,8 m².

Los huesos fueron rotulados con un número del I al VIII, correspondiendo al número de colecta en la que fueron recuperados.



Figura 6. Selección de imágenes de la excavación del ejemplar FC-DPV 2977. A, año 2013. B, 2014. C, 2015. D, 2016.

En el presente trabajo se maneja la hipótesis del que el cleitro izquierdo catalogado como FC-DPV 2341 corresponde a este mismo ejemplar. Ello responde a los siguientes argumentos: este cleitro fue colectado relativamente cerca del núcleo osario que constituye al referido ejemplar (aproximadamente a un metro de distancia); mientras que entre los restos de este último no se incluye un cleitro izquierdo, pero sí uno derecho, resultando ambos huesos totalmente simétricos (coincidentes en morfología, tamaño y ornamentación).

Por último, las instancias de preparación de los materiales en el laboratorio incluyeron la remoción de sedimento con ayuda de instrumental de precisión (lupa binocular, tornos), así como la consolidación de los huesos mediante el uso de aglutinantes varios (Fig. 7).



Figura 7. Instancias de preparación de los materiales en el Laboratorio de Paleontología de la Facultad de Ciencias (Montevideo).

2.2. Análisis comparativo

Se realizó un análisis comparativo de los materiales disponibles con base en los registros previos más significativos del género *Mawsonia*, incluyendo, entre otros, los ejemplares tipo de *M. gigas* descritos por Woodward (1907), y los materiales estudiados por Maisey (1986, 1991), Carvalho (2002) y Carvalho & Maisey (2008). En el primer caso, se contó con fotografías en alta resolución proporcionadas por el Natural History Museum (Londres), mientras que para los demás se consultaron las colecciones del American Museum of Natural History (Nueva York), Museu de Ciências da Terra (Rio de Janeiro) y Universidade Federal do Rio de Janeiro.

Por otra parte, también se tuvieron en cuenta otros ejemplares en buen estado de conservación, disponibles a través de la bibliografía, entre ellos los ejemplares tipo de *M. tegamensis* descritos por Wenz (1975), y el holotipo de *M. brasiliensis* descrito por Yabumoto (2002).

Adicionalmente, se consideraron ejemplares correspondientes al género *Axelrodichthys*, incluyendo los integrantes de la serie típica de *A. araripensis* (consultados de primera mano en las colecciones del AMNH), además de otros ejemplares descritos y figurados por Forey (1998), Carvalho *et al.* (2013) y Cavin *et al.* (2016).

Descripciones anatómicas detalladas de los celacantos latiméricos *Latimeria chalumnae* y *Megalocoelacanthus dobiei* (Millot & Anthony, 1958; Forey, 1998; Dutel *et al.*, 2012, 2013, 2014) fueron de utilidad para poder identificar y posicionar anatómicamente huesos cuyo registro en ejemplares previamente descritos de *Mawsonia* resulta incompleto o nulo. Tal es el caso de los componentes del aparato branquial y de la cintura escapular.

Un registro fotográfico pormenorizado e ilustraciones interpretativas de confección propia acompañan la descripción de los restos más significativos.

RELEVAMIENTO DE COLECCIONES

Colecciones relevadas en el marco de la presente investigación, y sus abreviaturas

Uruguay:

FC-DPV: Facultad de Ciencias. Departamento de Paleontología, Colección de Vertebrados - UdelaR. Montevideo.

MGCT: Museo de Geociencias de Tacuarembó. Tacuarembó.

Brasil:

MCT-DNPM: Museu de Ciências da Terra, Departamento Nacional da Produção Mineral. Rio de Janeiro.

UFRJ-DG: Universidade Federal do Rio de Janeiro. Departamento de Geología. Rio de Janeiro.

Estados Unidos:

AMNH: American Museum of Natural History. New York.

Otras colecciones citadas

MNHN-P: Muséum national d'Histoire naturelle. París, Francia.

MNHN-P GDF: Muséum national d'Histoire naturelle, colección Gadoufaoua (Níger). París, Francia.

NHM-L: National History Museum. Londres, Inglaterra.

NSM-PV: National Science Museum. Tokyo, Japón.

SIO: Scripps Institution of Oceanography. University of California, San Diego. La Jolla, California. Estados Unidos.

VIMS: Virginia Institute of Marine Science, School of Marine Science. Gloucester Point, Estados Unidos.

KMNH: Kitakyushu Museum of Natural History and Human History. Fukuoka, Japón.

UERJ: Universidade do Estado de Rio de Janeiro. Brasil.

Otras abreviaciones:

CCC: Coelacanth Conservation Council (sigla correspondiente al inventario internacional de ejemplares de *Latimeria*, actualizado por Nulens *et al.*, 2011).

ESTIMACIÓN DE LONGITUD CORPORAL

Estimaciones de la longitud corporal en celacantos a partir de individuos incompletos, incluso huesos aislados, han sido motivo de discusión. En el caso de *Mawsonia*, extrapolaciones lineales directas han sido propuestas por autores como Wenz (1980), Maisey (1986, 1991), Carvalho & Maisey (2008) y Medeiros *et al.* (2011), bajo el supuesto de un modelo de crecimiento isométrico. Recientemente, Hauser & Martill (2013) y Schultze & González Rodríguez (2016) proponen la existencia de una correlación lineal entre la longitud de la placa gular y la longitud corporal. Los últimos autores desarrollan un modelo que pretende ser predictivo para casos en los que se disponga de la placa gular, y se busque estimar la longitud corporal. En el presente trabajo se utilizó la base de datos generada por estos últimos autores y se propuso un ajuste a este modelo que mejora la significancia estadística de sus parámetros y aumenta su poder predictivo. El modelo ajustado fue puesto a prueba mediante un t-test, análisis de varianza y análisis residual. Seguidamente, se utilizó el mismo para estimar la longitud corporal del ejemplar FC-DPV 2977, el único de la muestra estudiada que cuenta con placas gulares completas. Los análisis fueron realizados combinando las herramientas de los programas de uso libre Paleontological Statistics (PAST), versión 3.18 (Hammer *et al.*, 2001; Hammer, 2017), Gnumeric 1.12 (GNOME Project) y SegReg standard (Oosterbaan, 2017).

SOBRE NOMENCLATURA OSTEOLÓGICA Y NEUROANATÓMICA

La escasez de consenso que caracteriza a la nomenclatura anatómica de peces, tanto extintos como actuales, deriva en un problema a la hora de abordar su estudio. De acuerdo con Wenz (1975), la causa de la multiplicidad de propuestas es la existencia de diferentes hipótesis de homologías entre sarcopterigios, actinopterigios y estegocéfalos, entre otros grupos; a las que se suma una discusión sobre el rol de posibles fenómenos evolutivos de fusión/fragmentación de estructuras. En el caso de los celacantos, es posible señalar la existencia de al menos dos grandes escuelas: una francesa y una anglosajona, con variantes dentro de cada una de ellas. A modo de ejemplo, Schaeffer (1952) presenta una tabla de equivalencias parciales en la nomenclatura osteológica craneana de celacantos, transitando por numerosos criterios utilizados desde Woodward (1909) hasta Parrington (1948).

Hacia la segunda mitad del siglo XX, la publicación del primer tomo de “Anatomie de *Latimeria chalumnae*” (Millot & Anthony, 1958), marca un referente en el desarrollo de estudios comparativos entre celacantos actuales y fósiles, constituyéndose este tratado en una obra de consulta prácticamente ineludible. Su criterio nomenclatural, sin embargo, no ha sido

uniformemente seguido por autores posteriores. Mayor aceptación, al menos dentro de autores de lengua francesa, ha tenido la propuesta incluida en el trabajo sintético de Lehman (1966) (con influencia directa en los trabajos de Wenz, 1975, 1981 sobre registros de *Mawsonia* en África).

Tal como indica Wenz (1975), la propuesta de Lehman (*op. cit.*) se caracteriza por tener especialmente en cuenta los fenómenos de fusión/fragmentación. Es de notar que similares criterios nomenclaturales también son encontrados en otros autores de la escuela francesa, radicando allí una característica que puede definir a la misma. Por ejemplo: “*supraángulo-angular*” *sensu* Tabaste (1963) = “*esplenio-subangular*” *sensu* Lehman (1966) = “*subángulo-angular*” *sensu* Wenz (1975, 1981) (= “angular”, en la bibliografía anglosajona). O “*parieto-dermopterótico*” *sensu* Casier (1961) y Wenz (*op. cit.*) (= “postparietal” en la bibliografía anglosajona reciente).

Problemáticas similares afectan también a la nomenclatura de los canales del sistema sensorial lateral. Por su parte, la nomenclatura de los accidentes óseos parece ser más estable, permitiendo la realización de traducciones literales entre trabajos de lengua francesa e inglesa, sin mayores dificultades.

Hacia finales del siglo XX, una nomenclatura anglosajona más estable comienza a ganar terreno, principalmente a partir de la publicación de la obra de síntesis de Forey (1998), la cual constituye un referente en términos anatómicos, taxonómicos y filogenéticos. La nomenclatura utilizada por Forey (*op. cit.*), ha sido seguida prácticamente por la totalidad de los trabajos subsiguientes.

En el Anexo I (tablas I y II, págs. 114-115) se presentan tablas de equivalencias de nomenclatura osteológica y neuroanatómica, confeccionadas con una selección de obras publicadas en la segunda mitad del siglo XX, con influencia en el estudio del género *Mawsonia* y formas afines. Tales tablas fueron elaboradas durante la realización del presente trabajo, con motivo de facilitar la comprensión y el cruce de información entre las descripciones anatómicas dadas por los diferentes autores. Es de notar que en algunos trabajos más recientes la nomenclatura de Forey (*op. cit.*) ha sido traducida literalmente al portugués (*e.g.* Carvalho, 2002; Medeiros *et al.*, 2011; Fragoso, 2014).

En la presente contribución se efectúa una traducción literal de la nomenclatura de Forey (*op. cit.*) al español. En casos puntuales en donde no existe una terminología anatómica formal correspondiente para este idioma, se optó por mantener la denominación original (*i.e.* *cheek bones*).

2.3. Reconstrucción tridimensional

Una reconstrucción anatómica tridimensional del ejemplar más completo descrito en el presente trabajo, fue realizada mediante técnicas de tomografía computada y renderización volumétrica.

MONTAJE ANATÓMICO

El tratamiento dado al ejemplar, previo a su escaneo, incluyó el montaje de los huesos en una matriz de sostén. Tal matriz debía ser capaz de suspender las piezas en la posición seleccionada, a la vez que presentar una densidad sensiblemente menor que aquellas. Esto último garantiza que el tomógrafo pueda discriminar ampliamente entre ambas densidades en la modalidad de escaneo “volumen óseo”, lo cual a su vez permite la tarea posterior de retiro virtual de la matriz por variación del umbral de reconocimiento de densidad (*threshold*), sin que ello interfiera con la visualización de los huesos. Atendiendo a estas consideraciones, se propuso la utilización a modo de matriz de una solución concentrada de colágeno de uso comercial.

Con el propósito de evitar el contacto de los huesos con la solución de colágeno, los mismos fueron cubiertos con film plástico.

Ubicación espacial de los huesos

El posicionamiento anatómico de los huesos se efectuó siguiendo dos vías principales de información.

En primer lugar, el estudio de ejemplares articulados o parcialmente articulados asignados a *Mawsonia*, incluyendo los descriptos por Maisey (1986, 1991, los cuales fueron consultados de primera mano), y el holotipo de *M. brasiliensis* (KMNH VP 100,247) descrito por Yabumoto (2002), así como de las ilustraciones interpretativas que brindan ambos autores de los materiales estudiados. Con respecto a este último punto, es de destacar que Maisey (*op. cit.*) ofrece una reconstrucción gráfica del cráneo de *Mawsonia*, basada en una serie de ejemplares procedentes del Noreste de Brasil.

Información anatómica adicional correspondiente al género *Axelrodichthys* también fue consultada, incluyendo los ejemplares descriptos y figurados por Maisey (*op. cit.*) y Forey (1998).

La otra vía de información la constituye el celacanto viviente *Latimeria chalumnae*, el cual naturalmente representa la forma mejor conocida del grupo en términos de anatomía del sistema

esquelético; ya que para la otra especie del género, *L. menadoensis*, no se han publicado descripciones osteológicas detalladas. Ejemplares esqueletizados de *L. chalumnae* exhibiendo huesos parcialmente articulados (AMNH 58675 SD, AMNH ??), así como secciones histológicas de la cabeza de un embrión (AMNH 32949, parcialmente publicadas por Northcutt & Bemis, 1993; equivalente a CCC 29.1 del inventario de Nulens *et al.*, 2011) fueron consultados de primera mano.

Fotografías e ilustraciones interpretativas del esqueleto montado y desarticulado en ejemplares adultos de esta especie, así como de láminas histológicas de ejemplares *in toto*, disponibles en Millot & Anthony (1958), Forey (1998) y Dutel *et al.* (2013, 2014) constituyeron igualmente material de referencia de especial significancia.

Adicionalmente, también se estudiaron fotografías y/o videos de tomografías computadas, resonancias magnéticas y reconstrucciones tridimensionales de la cabeza, correspondientes a los siguientes ejemplares:

Embrión AMNH 32949 (equivalente a CCC 29.2 del inventario de Nulens *et al.*, 2011), disponible en la base de datos de acceso libre *DigiMorph*.

Adultos VIMS 8118, MNHN-P C24 y AMNH 32949 (equivalentes respectivamente a CCC 141, CCC 27 y CCC 29 del inventario de Nulens *et al.*, 2011), estudiados respectivamente por Schultze & Cloutier (1991), Dutel *et al.* (2013, 2014) y Sefton *et al.* (2016).

La información recabada de la totalidad de estos ejemplares permitió comprender y evaluar las posiciones relativas de los huesos a distintos niveles de la cabeza, como ejercicio previo a la intervención del ejemplar en estudio.

ESCANEADO Y OBTENCIÓN DE IMÁGENES

El escaneo del montaje fue realizado en un tomógrafo Siemens Somatom Sensation 64, en la Sección Tomografía Computada, Departamento Clínico de Imagenología del Hospital de Clínicas (UdelaR) (Fig. 8).

El ejemplar fue escaneado en el plano coronal con un voltaje de 120 KV y una corriente de 155 mA, con una resolución de 0,6 mm. Se obtuvieron un total de 1394 cortes, que fueron visualizados utilizando software de uso libre (RadiAnt DICOM viewer, versión de evaluación 4.6.5 y 3D Slicer versión 4.8, Fedorov *et al.*, 2012).

Renderización volumétrica

Un modelo tridimensional del escaneo fue generado por renderización volumétrica, utilizando el software 3D Slicer en modalidad CT-bone. Al igual que con las imágenes de las secciones, la matriz de colágeno fue virtualmente retirada regulando el filtro de densidad (*threshold*).

Un video del modelo fue obtenido mediante el software de uso libre Meshlab 2016 (Cignoni *et al.*, 2008), exhibiendo una rotación completa del ejemplar sobre un eje dorso-ventral.



Figura 8. Escaneo por tomografía computada del ejemplar montado en colágeno. En la fotografía de la derecha, al fondo, se observa al ejemplar en el tomógrafo.

2.4. Análisis filogenéticos

Se efectuó una revisión de los caracteres y taxones utilizados en los sucesivos análisis desde Forey (1998), con motivo de arribar a una matriz tendiente a ser lo más completa posible. Seguidamente, se revisaron las asignaciones de estados de caracteres para el género *Mawsonia*, a la luz de la información aportada por los nuevos materiales descritos, y las nuevas comparaciones realizadas. La matriz fue confeccionada con el software de uso libre Nexus Data Editor (NDE), versión 0.5.0 (Page, 2001).

Se realizó una búsqueda tradicional heurística utilizando el software de uso libre Tree Analysis Using New Technology (TNT), versión 1.5 (Goloboff & Catalano, 2016), empleando el algoritmo *Tree Bisection Reconnection* (TBR), con 10 árboles salvados por replicación. Se optó por este algoritmo en lugar del *Subtree Pruning Regrafting* (SPR) por ser más exhaustivo en su método de búsqueda, y por ser el más utilizado en los análisis previos realizados para este grupo. Adicionalmente, se indicó una selección de 1000 árboles de Wagner para la búsqueda, y se trabajó con un límite de 10.000 árboles de memoria. Por último, se determinaron medidas de

apoyo utilizando la técnica de bootstrap (con 1000 pseudoréplicas) y soportes de Bremer. Se consideró a la totalidad de los caracteres como no aditivos.

Un primer análisis se efectuó sin otorgar pesos a los caracteres, tal como se ha hecho en la mayoría de los análisis previos. Una segunda prueba fue realizada otorgando pesos implícitos (Goloboff, 1993; Goloboff *et al.*, 2008).

Adicionalmente, se utilizaron las herramientas que ofrece TNT para búsqueda e identificación de potenciales taxones inestables. Una vez siendo estos identificados, se procedió a su retiro de la matriz y a la realización de un nuevo análisis.

SOBRE LA ELECCIÓN DE TAXONES

La matriz original de Forey (1998) se compone de 30 géneros de celacantos y dos grupos externos, estos últimos comprendiendo a los actinopterygios (Actinopterygii) y Porolepiformes, los cuales han sido mantenidos en análisis subsiguientes. Según el propio autor, los Actinopterygii han sido codificados tomando como base al género extinto *Mimia* GARDINER & BARTRAM, 1977¹ (nombre más recientemente sustituido por *Mimipiscis* CHOO, 2012), siendo este uno de los géneros paleozoicos mejor conocidos para el grupo, proveniente del Devónico Superior de Australia.

Por su parte, de acuerdo con Dutel *et al.* (2015), la codificación que ofrece Forey (*op. cit.*) para los Porolepiformes (grupo extinto de sarcopterigios devónicos) corresponde al género *Porolepis* WOODWARD, 1891b.

Es de notar que Forey (*op. cit.*) propone el uso de géneros como Unidades Taxonómicas Operativas (UTOs), en lugar de especies. Esto se debe a que según el autor, para el caso de celacantos, por un lado varios géneros resultan monoespecíficos, y por otro en aquellos géneros que cuentan con más de una especie suele cumplirse que sólo una de ellas ofrece suficiente información morfológica como para ser razonablemente codificada. Autores posteriores no han cuestionado este criterio y lo han mantenido. Únicamente Fragoso (2014) realiza un análisis a nivel genérico, pero en el que codifica de manera independiente a las especies *M. gigas* y *M. brasiliensis* (esta última considerada sinónimo junior de la primera, de acuerdo con el criterio taxonómico seguido en el presente trabajo).

Tal como se indicó anteriormente, desde el análisis de Forey (*op. cit.*) varios taxones han sido adicionados a la matriz. No obstante, los análisis más recientes no incorporan a la totalidad de los taxones adicionados en análisis previos.

¹ Homónimo junior de *Mimia* EVANS, 1953 (mariposa).

A modo de ejemplo, el género *Parnaibaia* YABUMOTO, 2008, a pesar de hallarse descrito sobre ejemplares prácticamente completos, y de presentar una buena cantidad de codificaciones no ambiguas (establecidas por el propio autor), no es utilizado en los análisis realizados por Zhu *et al.* (2012), Wen *et al.* (2013) y Gess & Coates (2015).

Otro tanto acontece con los géneros *Serenichtys* GESS & COATES, 2015 (Devónico Superior de Sudáfrica) y *Atacamaia* ARRATIA & SCHULTZE, 2015 (Jurásico Inferior de Chile), los cuales no son incluidos en el análisis más reciente efectuado por Cavin *et al.* (2017). Del mismo modo, estos últimos autores tampoco incluyen al género *Trachymetopon* HENNIG, 1951 (Jurásico Inferior de Alemania y Jurásico Medio de Francia), a pesar de que el mismo ha sido revisado y codificado por Dutel *et al.* (2015). Por su parte, los estados de carácter del género *Ticinepomis* RIEPPEL, 1980 (Triásico Medio de Suiza) han sido revisados independientemente por Dutel *et al.* (2015) y Cavin *et al.* (2017), presentando diferencias en ambos casos (en el presente trabajo se sigue la revisión más reciente). En la totalidad de estos casos listados, los autores involucrados no hacen siquiera mención de estas omisiones o diferencias.

Diferente es el caso de los géneros *Yunnancoelacanthus* WEN ET AL., 2013 y *Luopingcoelacanthus* WEN ET AL., 2013 (Triásico Medio de China), los cuales son deliberadamente excluidos por Dutel *et al.* (2015), argumentando que la codificación de los mismos realizada por Wen *et al.* (*op. cit.*) ofrece inconsistencias. Ello, a pesar de que al menos la codificación de *Luopingcoelacanthus* es revisada por Cavin & Grădinaru (2014).

El criterio que se ha adoptado en el presente trabajo es elaborar una matriz lo más representativa posible en cuanto a cantidad de géneros incluidos. De esta manera, se ha integrado la información aportada por todos los trabajos previamente citados, incluyendo las codificaciones más actualizadas disponibles para diferentes géneros, y teniendo en cuenta eventuales diferencias de criterios.

Así, la matriz generada comprende un total de 46 géneros de celacantos, más los dos grupos externos (véase Anexo IV). Todos los detalles referentes a la revisión bibliográfica realizada para la construcción de esta matriz se incluyen en el anexo de notas que acompañan a la misma. El lector interesado podrá consultarlas si así lo desea.

La preparación de la matriz incluyó una revisión detallada de la asignación de estados para el género *Mawsonia*. Adicionalmente, se realizó una comparación con el género hermano *Axelrodichthys*, y a su vez una revisión completa de la codificación del mismo. Secundariamente, se realizó una revisión del género mawsónido *Parnaibaia* (Anexo IV).

3. Resultados

3.1. Taxonomía: descripción comparativa

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Superclase **OSTEICHTHYES** Huxley, 1880

Clase **SARCOPTERYGII** Romer, 1955

Subclase **ACTINISTIA** Cope, 1871

Orden **COELACANTHIFORMES** Huxley, 1861

Suborden **LATIMERIOIDEI** Schultze, 1993

Familia **MAWSONIIDAE** Schultze, 1993

Mawsonia WOODWARD *in* MAWSON & WOODWARD, 1907

Mawsonia WOODWARD *in* MAWSON & WOODWARD, 1907

Woodward *in* Mason & Woodward, 1907: 134-137; Láms. VII-VIII (Figs. 1-6). *nov. gen.*

ESPECIE TIPO.– *Mawsonia gigas* WOODWARD *in* MAWSON & WOODWARD, 1907.

OTRAS ESPECIES.– *M. libyca* WEILER, 1935 *species inquirenda*; *M. tegamensis* WENZ, 1975; *M. soba* BRITO, CUPELLO, YABUMOTO, HELL, BRUNET & OTERO, 2018.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA Y ESTRATIGRÁFICA.– Sudamérica: Brasil (Estados de Maranhão, Ceará, Alagoas, Bahia, Minas Gerais, Pernambuco; Jurásico Tardío y Neocomiense - Cenomaniense, Cretácico Temprano-Tardío); Uruguay (Departamento de Tacuarembó, Kimmeridgiense-Hauteriviense, Jurásico Tardío - Cretácico Temprano). África: Egipto, Níger, República Democrática del Congo, Camerún; Neocomiense - Cenomaniense, Cretácico Temprano-Tardío.

DIAGNOSIS ENMENDADA.– [basada en Carvalho (1976, 1982, 2002); Maisey (1986, 1991); Forey (1998); Carvalho & Maisey (2008); Fragoso (2014); y nuevas observaciones realizadas con base en los materiales estudiados en el presente trabajo (texto en negrita)]

Generalidades: Celacanto de gran tamaño (entre los mayores actinistios conocidos). Cuerpo robusto y corto en relación con la cabeza. Cráneo largo y alto. Huesos dérmicos ornamentados externamente con gruesas rugosidades **y/o tubérculos** (dificultando la observación de los poros

de los canales sensoriales) y crestas prominentes. Estas últimas orientadas en sentido longitudinal en angulares, **postparietales y parietales**. Y radialmente orientadas en opérculos y **gulares**. Denticulos con estrías longitudinales, **desde bajos y redondeados, a elongados y recurvados hacia atrás**.

Techo craneano: Huesos gruesos. Escudo postparietal corto y ancho, con márgenes laterales posteriores paralelos. Dos extraescapulares firmemente suturados al escudo postparietal, asemejándose a un par adicional de postparietales. Extraescapular mediano ausente. Escudo parietonasal estrecho, generalmente más del doble de largo que el escudo postparietal, dorsalmente convexo en vista lateral y transversa. Dos pares de parietales elongados anteroposteriormente. Hocico compuesto por un mosaico de huesos con forma de estrella. Rostral lateral estrecho anteriormente, extendiéndose delante del ojo y curvado dorsalmente en su extremo anterior. Preorbital ausente. Placas escleróticas ausentes. Serie tectal y supraorbital tan ancha como la serie parietonasal, y compuesta usualmente por pocos huesos (*i.e.* 6). Parietales posteriores usualmente contactando a los 3 supraorbitales más posteriores. Supratemporales sin proceso descendente (condición derivada).

Cheek bones y opérculos: Lacrimoyugal elongado y delgado, curvado hacia arriba en su extremo anterior, con el canal sensorial infraorbital ubicado en su margen ventral. Postorbital con una proyección anterior. Escamoso conspicuo, groseramente cuadrangular **o triangular, de tamaño variable en relación con el postorbital. Preopérculo presente**. Opérculo groseramente triangular, **con el margen antero-ventral de igual longitud o más largo que el póstero-dorsal**.

Neurocráneo: Etmoides lateral de la caja craneana con proceso posterodorsal muy pronunciado, contactando la superficie ventral del techo craneano. Basiesfenoides robusto, con procesos antóticos prominentes, de márgenes paralelos, similar a *Moenkopia* SCHAEFFER & GREGORY, 1961.

Palatoc cuadrado: Extremo anterior del pterigoides muy delgado, con una única cresta en su superficie lateral. Autopalatino pequeño.

Mandíbula: Angular grueso, amplio y bajo, con poros del canal sensorial mandibular relativamente grandes. Coronoide principal con forma de silla de montar en vista lateral, y con el extremo posterior más alto. Contacto entre el coronoide principal y el proceso dorsal del angular presente a través de una pequeña superficie sutural, **o ausente**. Extensa área de contacto entre el dentario y el angular. Dentario elongado y delgado anteriormente, sin dientes. "Pit lines" constituidas por poros pequeños en el dentario, y mayores en el angular. Coronoide cuarto presente.

Postcráneo: **Cleitro dorso-ventralmente elongado, con curvatura anterior pronunciada y porción ventral larga y bien desarrollada. Clavícula similar a la de Megalocoelacanthus, con extremo anterior y posterior igualmente desarrollados, con aspecto característico de "hélice"**

torcionada. Base de la primera aleta dorsal amplia y triangular, con faceta articular gruesa. Aletas pélvicas apartadas de las pectorales. Costillas pleurales delgadas, alcanzando la línea ventral del cuerpo. **Cintura pélvica comparable a la de Rhabdoderma REIS, 1888, pero con el proceso anterior bifurcado.** Vejiga osificada. Radios de las aletas finos y articulados en pequeños segmentos, sin ornamentación.

REFERENCIAS PARA URUGUAY:

Mawsonia

Soto *et al.*, 2010a: 11; 2010b: 211-212; 2010c: 125. / Soto *et al.*, 2011: R208-R209. / Soto *et al.*, 2012a: 530-537; 2012b: 104. / Soto *et al.*, 2013: 5. / Soto *et al.*, 2014: 618. / Soto, 2016: 171-196. / Soto *et al.*, 2016: 31-32. / Toriño *et al.*, 2016: 162; 2017: 96. / Perea *et al.*, 2018: 299. / Toriño *et al.*, 2018a: 88-89; 2018b: 224.

OBSERVACIONES.— En la presente contribución se considera que las morfologías y ornamentaciones de los materiales recolectados en Uruguay a la fecha, se encuentran dentro de los rangos de variabilidad propuestos por Carvalho (2002) y Carvalho & Maisey (2008) para *Mawsonia gigas*. Por consiguiente, se asigna la totalidad de estos materiales a la especie.

***Mawsonia gigas* WOODWARD in MAWSON & WOODWARD, 1907**

(Figs. 9-30)

“Pterosaurian”

Woodward, 1891a: 314, fig. 2.

“Pterodactyl”

Woodward, 1896: 255, fig. 4A-C.

***Mawsonia gigas* WOODWARD in MAWSON & WOODWARD, 1907**

Woodward in Mason & Woodward, 1907: 134-137; Láms. VII-VIII (Figs. 1-6). **nov. gen. et nov. sp.**

***Mawsonia minor* WOODWARD, 1908**

Woodward, 1908: 358-359; Pls. XLII. **nov. sp.**

Carvalho, 1982: 522-524. *Nueva sinonimia*

***Mawsonia ubangiana* CASIER, 1961**

Casier, 1961: 23-36; Pls. II-III (fig. 1-2). **nov. sp.**

Carvalho & Maisey, 2008: 113, 137-138. *Nueva sinonimia*

***Mawsonia ubangiensis* CASIER, 1969**

Casier, 1969: 16-18; Pl. II (Fig. 2). *Emmendatio illegitima, pro Mawsonia ubangiana*

Carvalho & Maisey, 2008: 113, 137-138. *Nueva sinonimia*

***Mawsonia brasiliensis* YABUMOTO, 2002**

Yabumoto, 2002: 343-350 (figs. 1-4). **nov. sp.**

Carvalho & Maisey, 2008: 113, 137-138. *Nueva sinonimia*

TIPOS.— Holotipo: **NHM-L P 10355.** Parte de un cráneo, mandíbula y aparato branquial,

incluyendo: parietal posterior, pterigoides, metapterigoides, paraesfenoides, basiesfenoides, cuadrado, articular, coronoides principal, prearticular, retroarticular, angular, placa gular. Almeida Brandão, Salvador (Bahia, Noreste de Brasil). Fm. Marfim (*sensu* Brito & Richter, 2015), Cretácico Temprano (Neocomiense).

Paratipos: **NHM-L P 10356**. Postparietal derecho. / **MHM-L P 10357**. Opérculo derecho. Almeida Brandão, Salvador (Bahia, Noreste de Brasil). Fm. Marfim (*sensu* Brito & Richter, 2015), Cretácico Temprano (Neocomiense).

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA Y ESTRATIGRÁFICA.— Sudamérica: Brasil (Estados de Maranhão, Ceará, Alagoas, Bahia, Minas Gerais, Pernambuco; Jurásico Tardío y Neocomiense - Cenomaniense, Cretácico Temprano-Tardío); Uruguay (Departamento de Tacuarembó, Kimmeridgiense-Hauteriviense, Jurásico Tardío - Cretácico Temprano). África: República Democrática del Congo (Neocomiense, Cretácico Temprano).

DIAGNOSIS ENMENDADA.— [basada en Carvalho (1976, 1982, 2002); Maisey (1986, 1991); Forey (1998); Carvalho & Maisey (2008); Fragoso (2014); dos Reis Polck *et al.* (2015)]

Generalidades: Especie de gran tamaño, con la cabeza ocupando aproximadamente un tercio de la longitud corporal total. Mayor altura del cuerpo a nivel de la primera aleta dorsal.

Techo craneano: Apertura anterior del canal sensorial ótico en el postparietal ubicada cerca de la apófisis anterior.

Cheek bones: Preopérculo tan grande o más grande que el escamoso, pero no contactando al lacrimoyugal. Opérculo triangular, ornamentado con crestas que irradian desde su centro de osificación (ángulo supero-anterior).

Postcráneo: Radios de la primera aleta dorsal gruesos y segmentados en sus tercios distales. Aletas pectorales con 20 radios, gruesos, bifurcados en la base y segmentados en sus dos tercios distales. Aletas pélvicas ubicadas a la altura de la primera dorsal. Longitud de la aleta caudal equivalente aproximadamente a un tercio de la longitud corporal, con aproximadamente 20 radios en el lóbulo superior y en el inferior. Escamas más largas (sentido antero-posterior) que altas (sentido dorso-ventral), con el borde posterior redondeado y ornamentado con crestas paralelas gruesas, dispuestas en sentido longitudinal.

OBSERVACIONES.— Tal como se mencionó anteriormente, en la presente contribución se sigue el criterio de Carvalho (2002) y Carvalho & Maisey (2008). Más aún, se considera que los materiales de Uruguay contribuyen a reforzar la hipótesis de variabilidad morfológica y ornamental para la especie.

La enmienda que realiza Casier (1969) al epíteto específico de *M. ubangiana* no constituye una maniobra estrictamente necesaria (*i.e.* el epíteto original no representa un error de imprenta, ni incumple normas gramaticales del latín). Por consiguiente *M. ubangiensis* constituye meramente un sinónimo posterior objetivo de *M. ubangiana*. Este hecho es implícitamente notado por Carvalho (1976, 1982), Maisey (1986), Cavin & Forey (2004) y Yabumoto & Uyeno (2005) pero no por otros autores. Véase ICZN (1999: Arts. 32, 33).

ESTRUCTURA DE LA DESCRIPCIÓN COMPARATIVA.— En la siguiente sección se presenta un análisis comparativo de los nuevos materiales procedentes de Uruguay, tomando como referencia el ejemplar más completo recolectado (FC-DPV 2977) (véase Fig. 9). Para el desarrollo de la descripción se han considerado las siguientes regiones anatómicas, adaptadas de Forey (1998): techo craneano, neurocráneo y paraesfenoides, palatoc cuadrado, *cheek bones* y opérculos, mandíbula y región gular, aparato hioideo y branquial, y esqueleto postcraneano.

De esta manera, para cada sección se presentan en detalle los correspondientes huesos preservados, con énfasis en los del ejemplar referido, y —cuando corresponde— acompañados de piezas homólogas de otros individuos, de modo de ilustrar potenciales similitudes y diferencias.

En el Anexo II (págs. 116-126) se lista la totalidad de los materiales estudiados procedentes de Uruguay, así como los ejemplares comparativos utilizados.

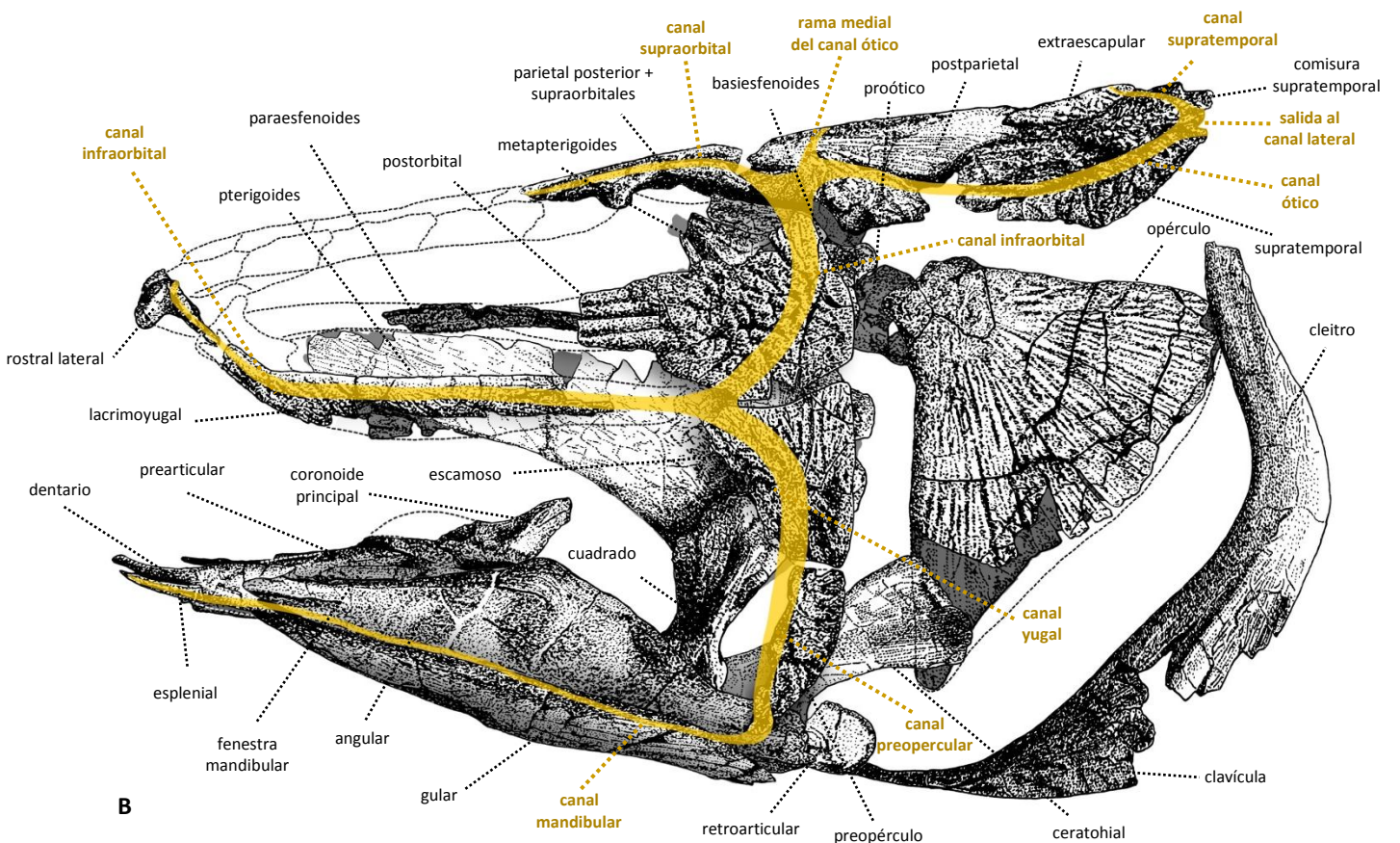


Figura 9. *Mawsonia gigas* (FC-DPV 2977, cleitro izq. 2341). A, reconstrucción fotográfica de la cabeza en vista lateral izquierda. B, ilustración interpretativa señalando los huesos y principales vías del sistema sensorial lateral (en amarillo). Líneas punteadas ilustrativas (región rostral y nasal hipotetizada, basada en el ejemplar AMNH 11758).

TECHO CRANEANO

Al igual que acontece en otros grupos de peces sarcopterigios, los celacantos se caracterizan por presentar el cráneo dividido en una sección anterior (etmoesfenoidea) y una posterior (ótico-occipital), conectadas por medio de una articulación intracraneal móvil (Lehman, 1966; Forey, 1998; Schultze, 2004).

Esta configuración se refleja en el techo craneano, el cual se halla dividido en un escudo anterior (parietonasal) y uno posterior (postparietal).

Una buena parte del techo craneano se encuentra preservada en el ejemplar FC-DPV 2977, comprendiendo el escudo postparietal casi completo y parte de la región posterior y anterior del escudo parietonasal. En la Fig. 10 se ilustran ambos escudos en posición anatómica, pudiendo observarse la articulación intracraneal entre ambos.

Adicionalmente, también han sido recuperados huesos aislados (completos o fragmentarios) correspondientes a otros individuos.

Escudo postparietal

POSTPARIETALES.— Ambos postparietales se encuentran prácticamente completos en el ejemplar FC-DPV 2977. Adicionalmente, la muestra comprende otros dos postparietales derechos de menores dimensiones (Fig. 11).

El estado de conservación de estos huesos (principalmente los de FC-DPV 2977), permite apreciar los principales accidentes óseos, así como las aperturas y forámenes del canal sensorial ótico; incluyendo la apertura de la rama medial de este (observable a la altura del tercio anterior de la sutura longitudinal que une a ambos postparietales).

Los postparietales de mayor tamaño (Fig. 11E-F) se presentan con una ornamentación externa más definida (constituida por una zona periférica con crestas longitudinales bien marcadas, y una zona medial con tubérculos), y más largos que anchos (hecho que no se observa en los otros dos ejemplares).

El postparietal de tamaño mediano (Fig. 11C-D), presenta una ornamentación externa menos definida y una superficie más porosa en relación con el ejemplar mayor, rasgos que podrían ser indicativos de un individuo en un estadio ontogenético relativamente menos maduro. No obstante, el más pequeño de los postparietales (Fig. 11A-B) presenta una ornamentación externa relativamente acusada.

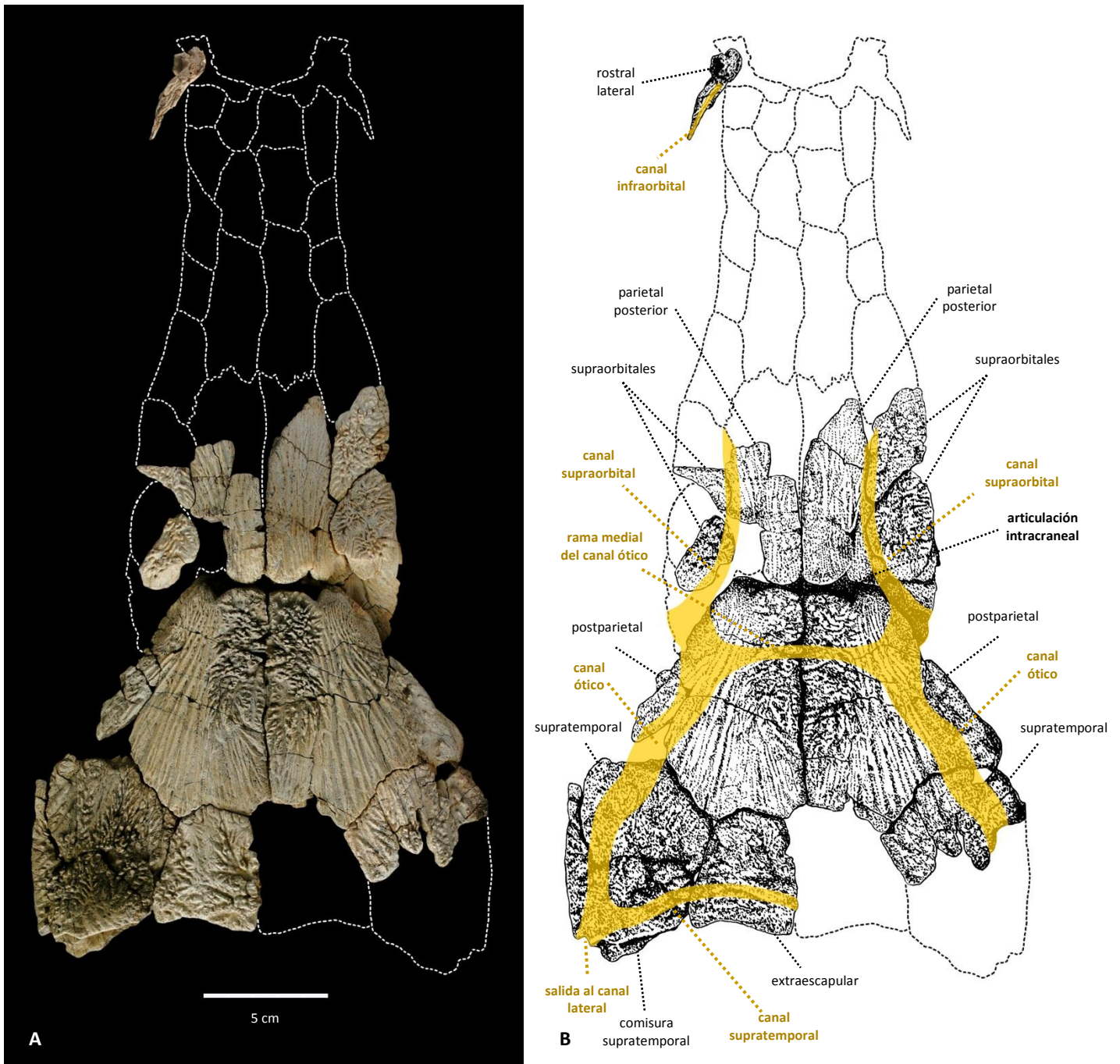


Figura 10. *Mawsonia gigas* (FC-DPV 2977). A, parte del techo craneano en vista dorsal. B, ilustración interpretativa señalando los huesos y principales vías del sistema sensorial lateral (en amarillo). Líneas punteadas ilustrativas (región rostral y nasal hipotetizada, basada en el ejemplar AMNH 11758).

En su conjunto, se considera que tanto la morfología general (*e.g.* longitud vs. ancho), como el grado de desarrollo y robustez de los principales accidentes (*e.g.* apófisis anterior, proceso descendente y puente óseo que comunica a ambos; faceta para articulación intracraneal), o la acentuación de la ornamentación externa, se encuentran dentro de los rangos de variación

morfológica general reconocidos por Carvalho & Maisey (2008) para *Mawsonia gigas*, y atribuidos a estadios de desarrollo ontogenético.

Es de notar que Wenz (1975) al describir la especie *M. tegamensis*, duda en asignar a la misma un posparietal aislado (MNHN-P GDF 406), bajo el único argumento de que resulta más largo que ancho (en contraposición al resto de la muestra considerada por la autora). No obstante, es probable que este taxón africano también ofrezca patrones de variabilidad comparables a los de su contraparte sudamericana.

La rama medial del canal sensorial ótico se encuentra indudablemente presente en los ejemplares estudiados (Figs. 10 y 11). Debe hacerse esta salvedad dado que no en todos los posparietales asignados a *Mawsonia* se ha documentado esta rama. Particularmente, en el holotipo de *M. ubangiana* descrito por Casier (1961), y en ejemplares referidos a "*M.* *lavocati*" por Wenz (1981) la misma aparentemente estaría ausente. Maisey & Carvalho (2008) cuestionan el valor sistemático de estas diferencias.

SUPRATEMORALES.— El supratemporal izquierdo y parte del derecho se encuentran preservados en FC-DPV 2977 (Fig. 12A-D). La muestra estudiada también incluye un supratemporal izquierdo de menor tamaño que los anteriores (Fig. 12E-F). La ornamentación externa de este último presenta menos desarrollo de rugosidades y tubérculos, presumiblemente constituyendo un rasgo ontogenético. El estado de conservación de los supratemporales más completos permite apreciar las aperturas de los canales sensoriales. La apertura ubicada en el margen posterior comunica con el canal sensorial lateral, mientras que la ubicada en el margen medial del hueso corresponde a la rama transversal que corre a lo largo de su tercio posterior (véase reconstrucción de la vía en Fig. 10, pág. 37). A lo largo del margen posterior del hueso destaca la presencia de un surco, considerado en el presente trabajo como una comisura supratemporal (Fig. 12A). Existe confusión en la terminología relacionada a este último accidente óseo y al canal que corre por dentro del hueso, dado que autores como Wenz (1975), Maisey (1986, 1991), Forey (1998) y Cavin & Forey (2004) consideran a ambos bajo la misma denominación. Más aún, Maisey (*op. cit.*) indica que el canal sensorial transversal corre por dentro de la comisura supratemporal, y que el hecho de que esta se halle posteriormente abierta en algunos individuos constituye posiblemente un rasgo ontogenético. No obstante, a la vista de los materiales estudiados se propone una relación independiente entre el surco que se halla en el margen posterior del hueso y la rama sensorial transversal que corre por dentro del mismo. Esta rama puede ser referida directamente como canal supratemporal (Figs. 9, 10, 12A).

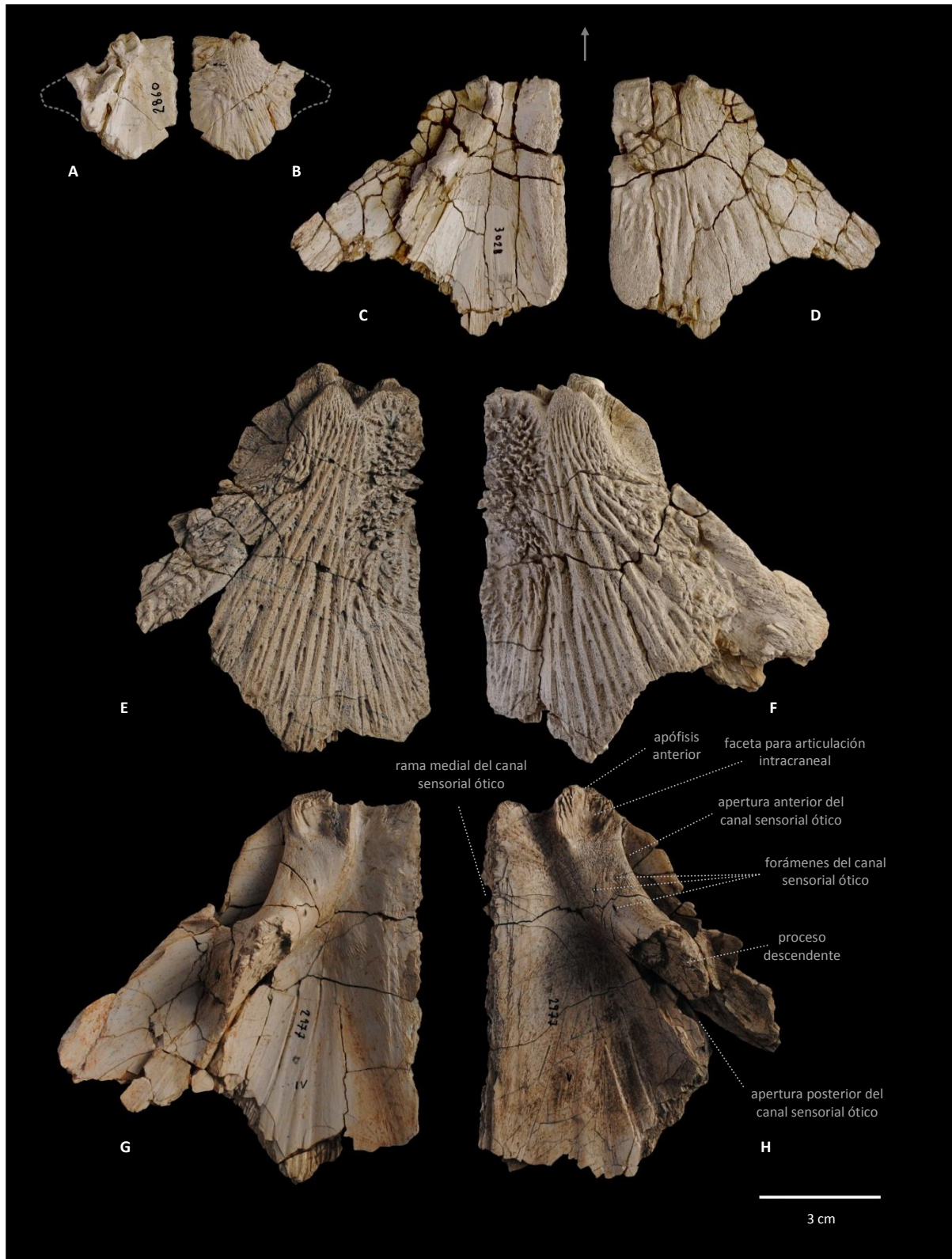


Figura 11. *Mawsonia gigas*. Postparietales. A y B, postparietal derecho (FC-DPV 2860) en vista interna y externa, respectivamente. C y D, postparietal derecho (FC-DPV 3028), en vista interna y externa, respectivamente. E y H, postparietal izquierdo (FC-DPV 2977) en vistas externa e interna, respectivamente. F y G, postparietal derecho (FC-DPV 2977) en vistas externa e interna, respectivamente. Se señalan a modo de ejemplo los principales accidentes óseos y vías de los canales sensoriales para FC-DPV 2977. La flecha indica la región anterior. Líneas punteadas ilustrativas.

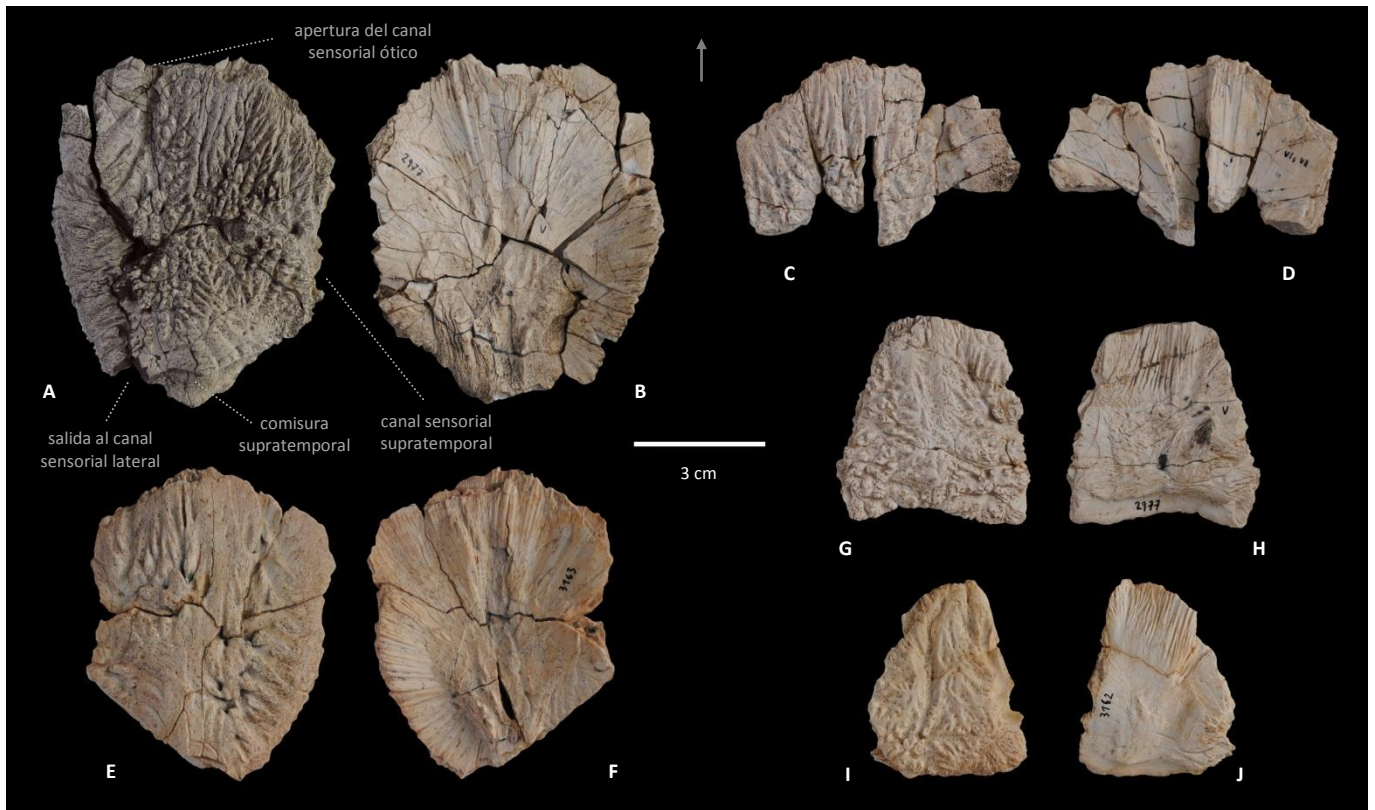


Figura 12. *Mawsonia gigas*. Supratemporales y extraescapulares. A y B, supratemporal izquierdo (FC-DPV 2977) en vista externa e interna, respectivamente. C y D, parte anterior del supratemporal derecho (FC-DPV 2977), en vista externa e interna, respectivamente. E y F, supratemporal derecho (FC-DPV 3163) en vista externa e interna, respectivamente. G y H, extraescapular izquierdo (FC-DPV 2977), en vista externa e interna, respectivamente. I y J, extraescapular (FC-DPV 3162), en vista externa e interna, respectivamente. La flecha indica la región anterior.

En vista interna, destaca la ausencia de un proceso descendente, carácter compartido con formas paleozoicas. Para Forey (1998) la ausencia de esta estructura representa una pérdida secundaria, dado que la misma se halla presente en el resto de los mawsónidos (incluyendo *Axelrodichthys*).

EXTRAESCAPULARES.— Tal como es característico de este género, el escudo postparietal incorpora dos extraescapulares suturados (véase Fig. 10 en pág. 37). El ejemplar FC-DPV 2977 conserva únicamente el izquierdo. Otro extraescapular aislado también forma parte de la muestra estudiada (Fig. 12G-J). En vista lateral es posible observar los orificios del canal sensorial transversal que corre por el tercio posterior de estos huesos.

Escudo parietonasal

PARIETALES POSTERIORES.— FC-DPV 2977 conserva parte de ambos parietales posteriores (Figs. 10 y 13). Su ornamentación externa consistente en crestas longitudinales es característica del género. El parietal posterior derecho conserva su proceso descendente completo, exhibiendo la carilla que articula con el correspondiente proceso antótico del basiesfenoides (Fig. 13B). Sobre el

proceso descendente del parietal derecho y a lo largo del margen lateral de este hueso se observa un surco que constituye parte del canal supraorbital, compartido con el margen medial de los correspondientes supraorbitales. Como se verá en la sección 3.3 (pág. 80), esta particularidad tiene implicancias para la codificación del carácter 19 de la matriz de Forey (1998). En vista posterior, además de este surco, se visualiza un orificio que representa el canal del nervio oftálmico superficial (*sensu* Maisey, 1986) (Fig. 13C).

Los márgenes posteriores de estos parietales, como así también los del primer par de supraorbitales, se presentan redondeados. Una disposición similar se observa en los márgenes anteriores de los postparietales. En su conjunto esta configuración otorga un aspecto “festoneado” a la articulación intracraneal (Fig. 10). Una morfología similar, pero mucho menos acusada, se observa en el holotipo de *M. tegamensis* (MNHN-P GDF 401, véase Wenz, 1975) y en el ejemplar AMNH 11758 asignado a *M. gigas* por Maisey (1986), en los cuales a primera vista la articulación intracraneal parece casi recta. Es de notar que estos ejemplares presentan dimensiones notoriamente menores en comparación con FC-DPV 2977, por lo que la acentuación de este rasgo podría conllevar un significado ontogenético.

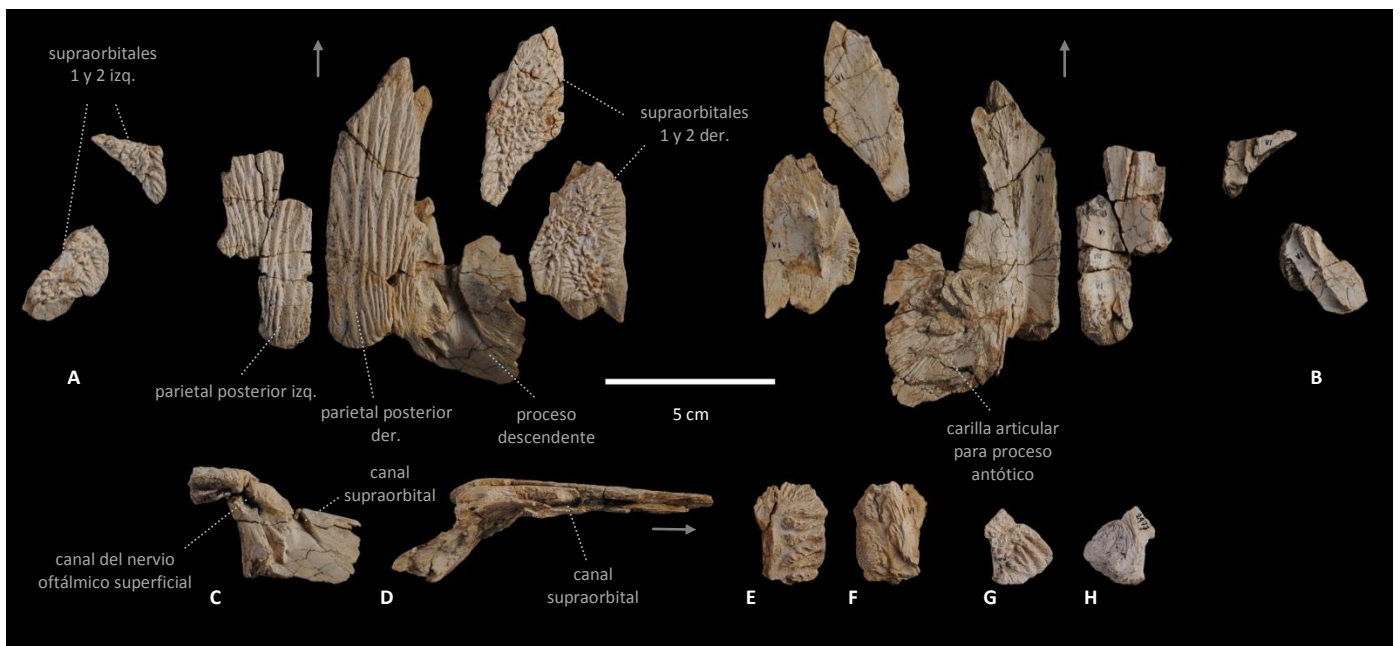


Figura 13. *Mawsonia gigas*. Componentes del escudo parietonasal, parcialmente desarticulados (FC-DPV 2977) (compárese con Fig. 10). A, en vista dorsal. B, en vista ventral. C y D, parietal posterior derecho en vistas posterior y lateral, respectivamente. E y F, posible tectal en vistas dorsal y ventral, respectivamente. G y H, *ídem*. Se señalan los principales accidentes óseos. Las flechas indican la región anterior.

SUPRAORBITALES.— Los supraorbitales 1 y 2 del lado derecho se conservan completos en FC-DPV 2977, los del lado izquierdo se hallan incompletos (Fig. 13A-B). Sus caras externas exhiben numerosos tubérculos y rugosidades. Al faltar el resto de la serie, no es posible afirmar cuántos supraorbitales integran el escudo.

Fragmentos aislados de posición incierta también integran el lote FC-DPV 2977, entre ellos fragmentos de posibles supraorbitales, dos posibles tectales (Fig. 13E-H) y un fragmento de parietal anterior ó de nasal.

ROSTRAL LATERAL.— El ejemplar FC-DPV 2977 incluye un rostral lateral izquierdo bien preservado (Fig. 14). A nivel del género, este hueso ha sido previamente reportado únicamente para el holotipo de *M. tegamensis* (MNHN-P GDF 401) y el ejemplar AMNH 11758 asignado a *M. gigas* por Maisey (1986, 1991), donde se preservan en posición anatómica. No obstante, su morfología no ha sido descrita en detalle. El ejemplar en estudio aporta información novedosa, por cuanto permite la visualización de sus carillas articulares, e hipotetizar a su vez sobre relaciones topológicas con huesos vecinos. La posición anatómica de este hueso se indica en las Figs. 9 y 10. En términos generales su morfología resulta similar a la documentada para *L. chalumnae* (Millot & Anthony, 1958; Forey, 1998).

La región anterior (proceso ventral según Forey, 1998) presenta en su cara medial una superficie articular para el etmoides lateral (Fig. 14B). El margen anterodorsal de este proceso presenta un surco longitudinal profundo, el cual —por comparación con *L. chalumnae*— ha de corresponder al tubo nasal, y sus extremos a las narinas anterior y posterior (Fig. 14A). En la conformación del citado tubo y de las narinas han de participar también los tectales vecinos (nótese en la Fig. 14A la presencia de superficies suturadas en ambos márgenes del surco).

La apófisis posterior del hueso es portadora de tres forámenes, correspondientes al canal sensorial infraorbital (Fig. 14A). La punta de esta apófisis se orienta hacia el extremo anterior del lacrimoyugal (Fig. 9 en pág. 35). En comparación con AMNH 11758, en el ejemplar estudiado la apófisis se presenta más delgada y elongada, con sus forámenes relativamente de menor tamaño.

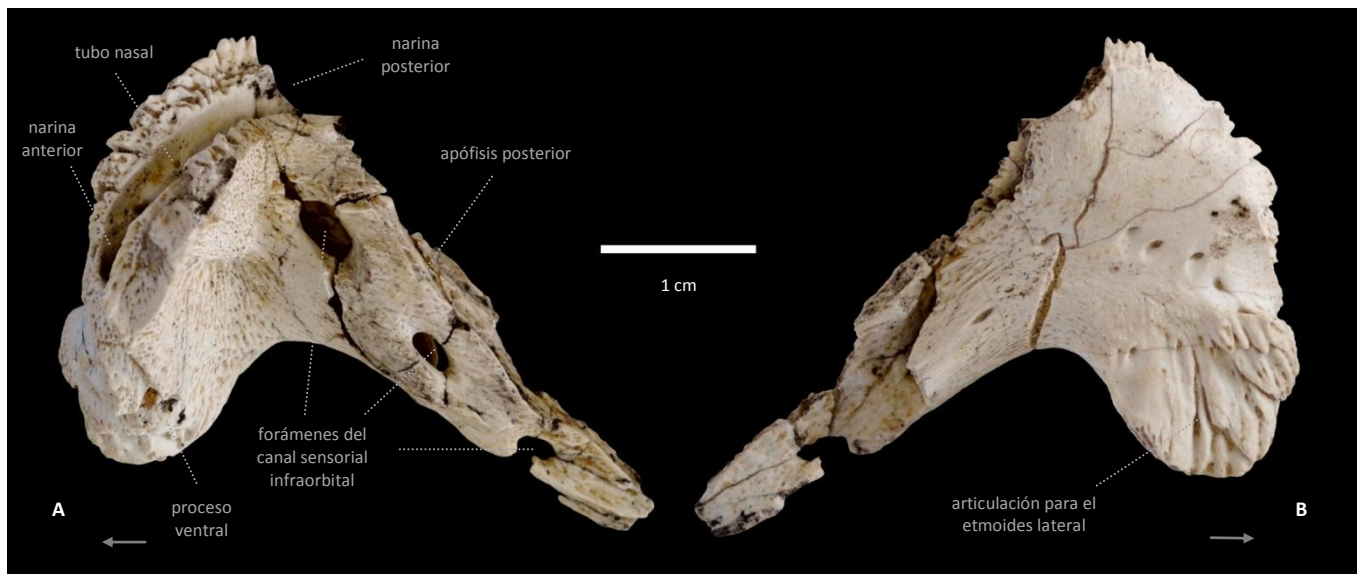


Figura 14. *Mawsonia gigas*. Rostral lateral izquierdo (FC-DPV 2977). A, vista lateral. B, vista medial. Se señalan los principales accidentes óseos. Las flechas indican la región anterior.

NEUROCRÁNEO Y PARAESFENOIDES

Del neurocráneo, el basiesfenoides y uno de los proóticos son las únicas estructuras preservadas en FC-DPV 2977.

BASIESFENOIDES.— Este hueso se halla relativamente bien preservado a nivel de su cara dorsal. No obstante, su porción ventral se encuentra sensiblemente aplastada y desplazada hacia el lado derecho (Fig. 15), pudiendo responder este hecho a la presencia de una osificación endocondral menos mineralizada. La morfología general de los procesos antóticos resulta similar a la de otros ejemplares referidos a *M. gigas* (e.g. AMNH 11758, MCT 1364a-P; véase Maisey, 1986, 1991; Carvalho, 2002; Carvalho & Maisey, 2008). Es de notar que las carillas dorsales de estos procesos se fusionan con los correspondientes procesos descendentes de los parietales posteriores. En este sentido, la carilla articular dorsal del proceso antótico derecho, coincide en cuanto a sus suturas con la carilla articular del proceso descendente del parietal posterior derecho (Fig. 13B).

El *dorsum sellae* se presenta como un puente óseo poco pronunciado que conecta a ambos procesos antóticos.

En las caras laterales de la porción ventral de este hueso, se encuentran depresiones destinadas a articular con los proóticos, denominadas *processus connectens* (Fig. 15A,E-F). La cara ventral presenta estrías longitudinales, destinadas a articular con el extremo posterior del paraesfenoides (Fig. 15B) (véase más adelante). En esta misma vista, es posible apreciar cómo los procesos antóticos se presentan fuertemente estriados; a través de esta cara estos procesos articulan con los metapterigoides del complejo palatoc cuadrado.

Según autores como Schaeffer (1952) y Forey (1998) la cavidad central que queda delimitada por los procesos antóticos corresponde a la fosa pituitaria (o “silla turca”), la cual alojaría al saco vascular, más la parte intermedia (*pars intermedia*) y parte nerviosa (*pars nervosa*) del cuerpo o glándula pituitaria (=hipófisis) (Schaeffer, *op. cit.*).

A modo de nota, algunos autores (*e.g.* Yabumoto & Uyeno, 2005) denominan esta fosa como “cavidad craneana” en sentido amplio. No obstante, tal denominación no resulta anatómicamente correcta, dado que la cavidad craneana comprende un espacio mucho más amplio (véase, a modo de ejemplo, el corte transversal de la Fig. 29B en pág. 70, que se presenta en la sección de reconstrucción tridimensional).



Figura. 15. *Mawsonia gigas* (FC-DPV 2977). Basiesfenoides en seis vistas: A, dorsal. B, ventral. C, posterior. D, anterior. E, lateral izquierda. F, lateral derecha. Se señalan los principales accidentes óseos. Las flechas indican la región anterior.

PROÓTICO.– Únicamente se conserva el proótico derecho de FC-DPV 2977, en regular estado de preservación. En él puede reconocerse el proceso ascendente (que articula con el proceso descendente del postparietal), parte de la faceta hiomandibular (en la cara lateral), así como el proceso proótico o carilla articular para el *processus connectens* del basiesfenoides (en la cara medial). La lámina posterior se preserva incompleta. Según Maisey (1986, 1991) la cara lateral de esta lámina incluye una faceta articular para el primer epibranchial.

La morfología general resulta congruente con la reportada por Maisey (1986, 1991) para *M. gigas* (e.g. AMNH 11758, 12218) (Fig. 16A-B).

PARAESFENOIDES.– Del paraesfenoides de FC-DPV 2977 únicamente se ha preservado un fragmento correspondiente a la región posterior (Fig. 16C-D). El mismo conserva parte de la superficie dentada, como así también parte de la proyección posterior del hueso. Entre los demás materiales estudiados se encuentra una porción posterior de un paraesfenoides más pequeño. En él se preserva el extremo posterior completo, portando dos proyecciones posteriores que articulan con la cara ventral del basiesfenoides (Fig. 16E-F). Es notorio en este último ejemplar el hecho de que la zona central más elevada que correspondería a la superficie dentada se presenta totalmente lisa, pudiendo constituir este rasgo un carácter ontogenético. El contorno posterior de esta zona elevada se agudiza hacia el margen posterior, de manera similar a como acontece en uno de los ejemplares asignado a "*Mawsonia*" *lavocati* por Yabumoto & Uyeno (2005) (NSM-PV 20994).

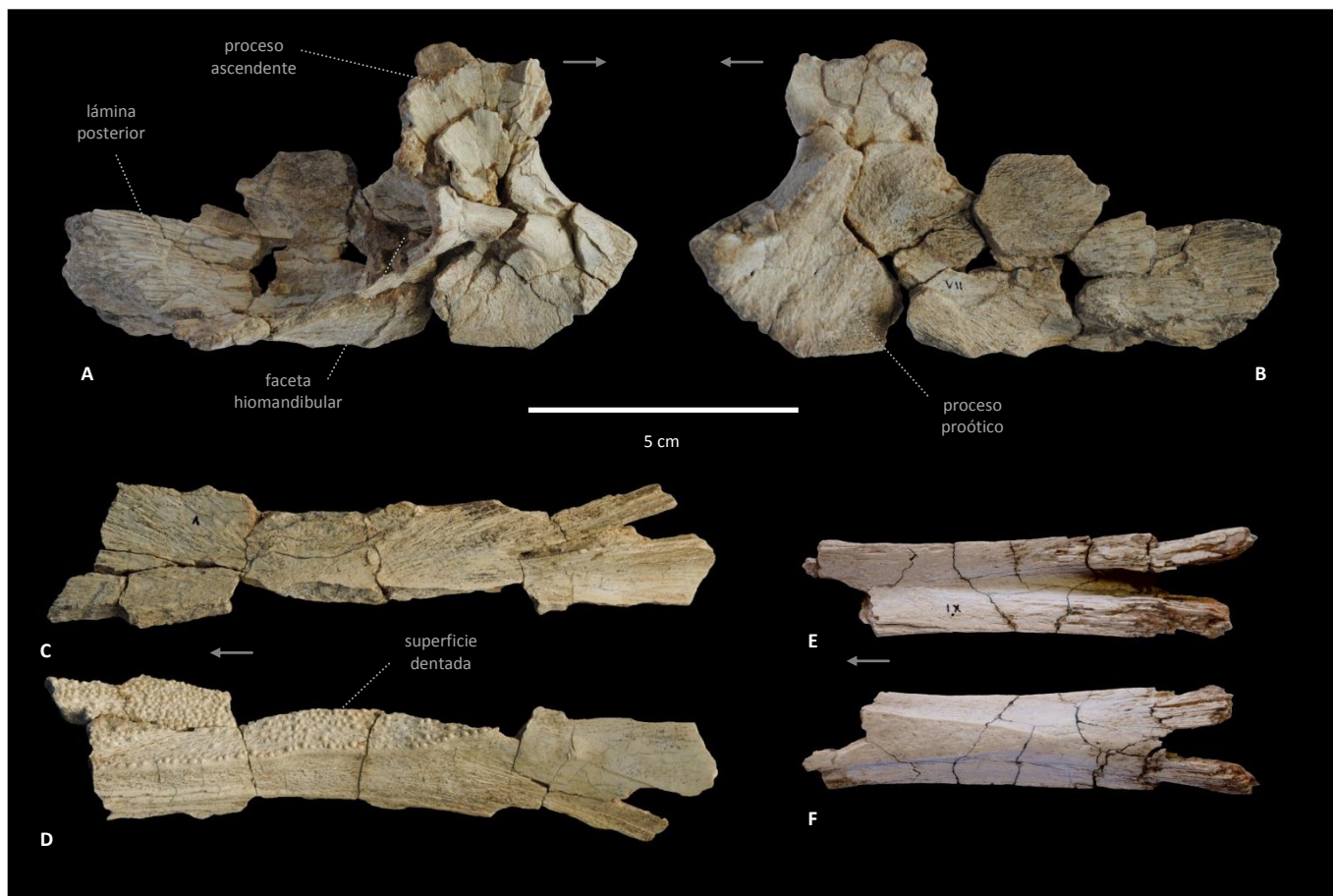


Figura. 16. *Mawsonia gigas*. A y B, proótico derecho (FC-DPV 2977) en vistas lateral y medial, respectivamente. C y D, fragmento posterior de paraesfenoides (FC-DPV 2977) en vistas dorsal y ventral, respectivamente. E y F, porción posterior de paraesfenoides (FC-DPV 3165) en vistas dorsal y ventral, respectivamente. Se señalan los principales accidentes óseos. Las flechas indican la región anterior.

PALATOCUADRADO

En la muestra estudiada, el complejo palatocuadrado (o *suspensorium*) se encuentra representado por pterigoides, metapterigoides y cuadrados, además de un posible autopalatino de pequeñas dimensiones.

CUADRADOS.— Cuatro cuadrados casi completos han sido recuperados a la fecha, uno de ellos correspondiente a FC-DPV 2977 (Fig. 17). En su conjunto, tanto la porción condilar como la que articula con el pterigoides ofrecen importantes variaciones de tamaño y robustez. Variaciones similares han sido documentadas por Carvalho (2002) y Carvalho & Maisey (2008) para ejemplares de *M. gigas* de la Cuenca Sanfranciscana de Brasil.

Tal como es característico en celacantos, el cóndilo medial se presenta desplazado anteriormente, en comparación con el lateral. Como particularidad, el cuadrado de FC-DPV 2977 se presenta relativamente menos expandido en sentido antero-posterior, y con sus cóndilos transversalmente más enfrentados (Fig. 17D).

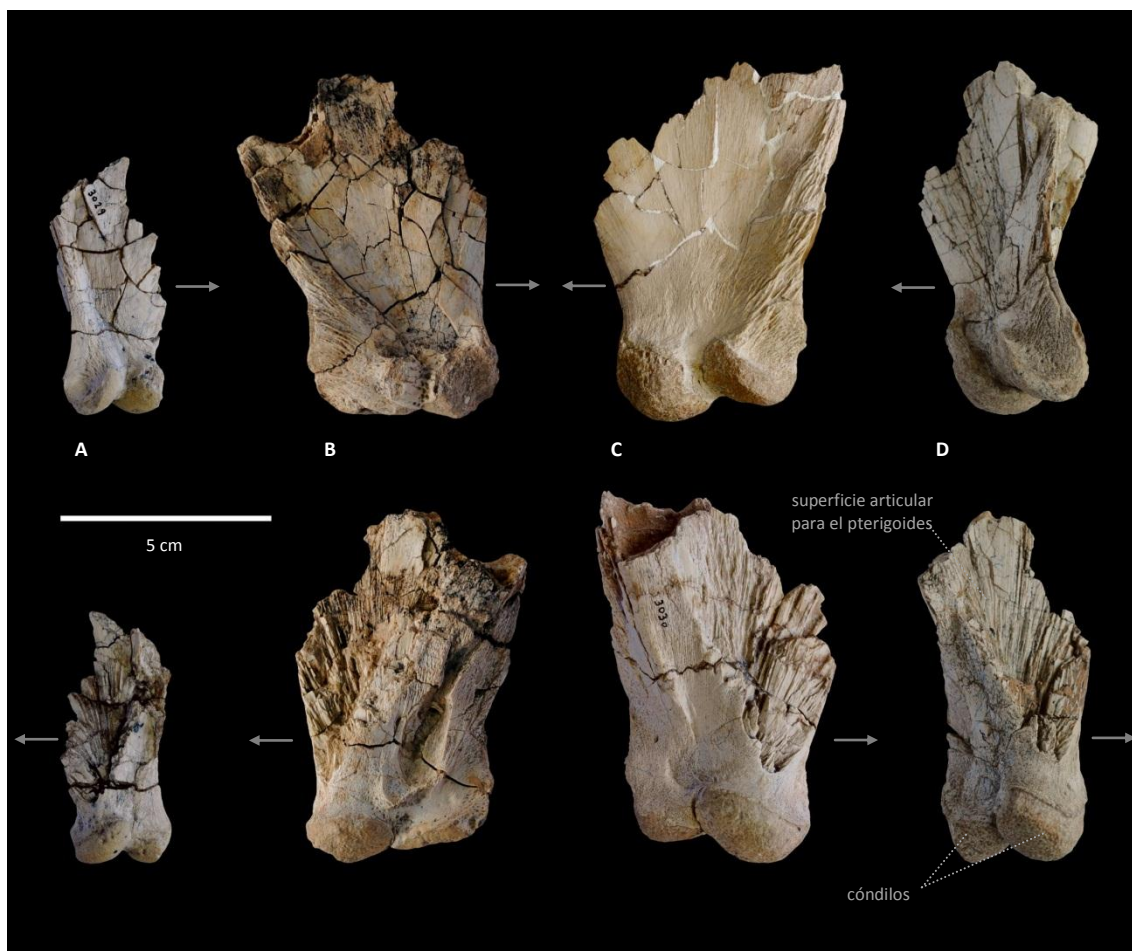


Figura. 17. *Mawsonia gigas*. Cuadrados en vista lateral (arriba) y medial (abajo). A y B, cuadrados derechos (FC-DPV 3029 y 2988, respectivamente). C y D, cuadrados izquierdos (FC-DPV 3030 y 2977, respectivamente). Se señalan los principales accidentes óseos en FC-DPV 2977. Las flechas indican la región anterior.

PTERIGOIDES.— Ambos pterigoides de FC-DPV 2977 se preservan casi completos. Su morfología general se asemeja a la del ejemplar AMNH 11758 (asignado a *M. gigas* por Maisey, 1986, 1991, y Carvalho & Maisey, 2008). Presentan un proceso anterior bien desarrollado y carecen del ensanchamiento a nivel ventral que caracteriza a latiméridos como *Macropoma* AGASSIZ, 1843, *Latimeria* y *Megalocoelacanthus* (Dutel *et al.*, 2012), y que según Fragoso *et al.* (2018) también se halla presente en ejemplares de *Axelrodichthys*. En su porción posterior, en vista lateral, se observan dos superficies articulares rugosas, una ventral que articula con el cuadrado y una dorsal que articula con el metapterigoides. Esta última presenta un surco en el que se aloja el margen anterior del metapterigoides (Fig. 18A,G). En vista medial se observa la superficie del proceso anterior cubierta en su mayor parte por pequeños dentículos con estrías longitudinales (Fig. 18B). En su amplia mayoría estos dentículos se presentan bajos y redondeados. No obstante, hacia el extremo anterior se observan algunos puntiagudos y curvados hacia atrás.

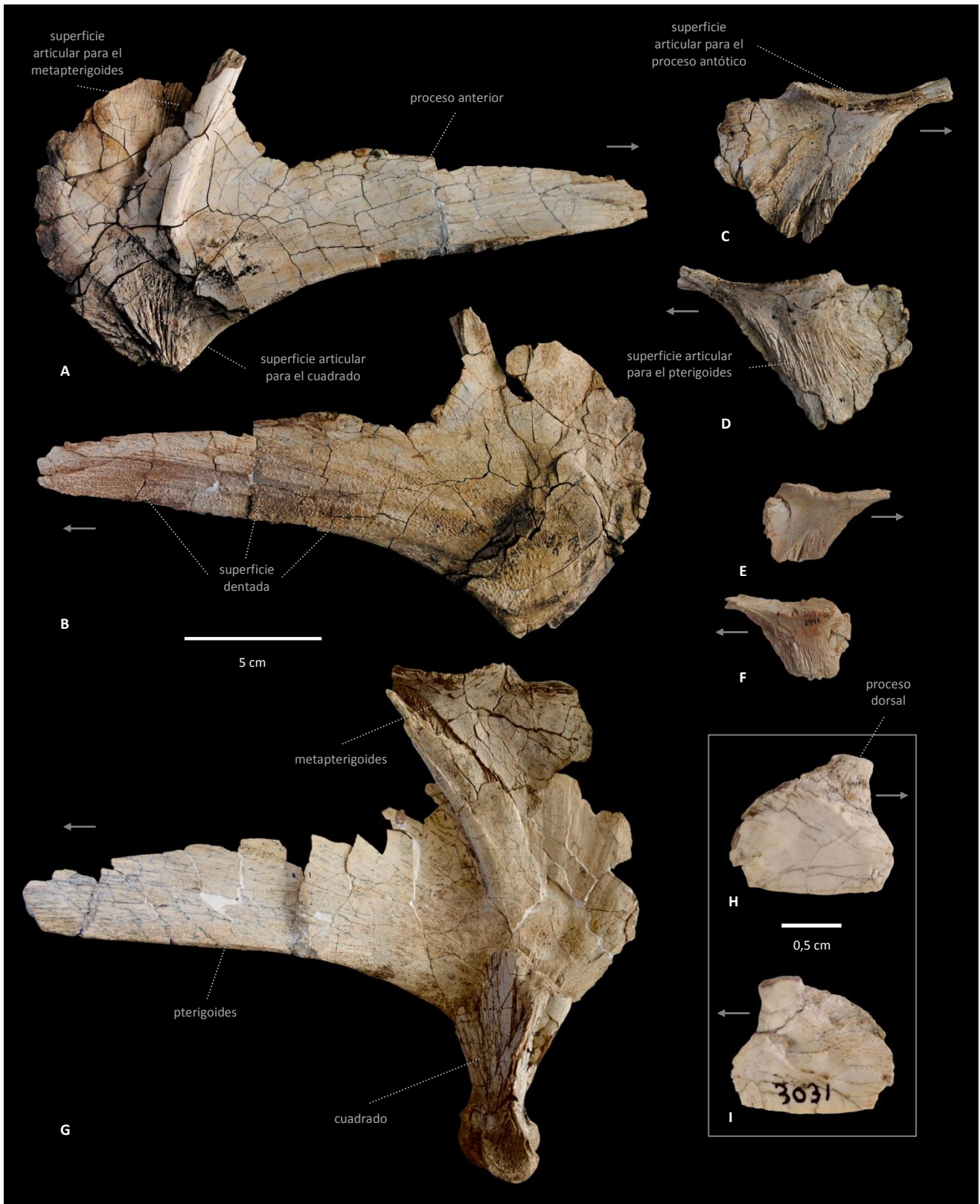


Figura. 18. *Mawsonia gigas*. Componentes del palatocaudal. A y B, pterigoides derecho en vistas lateral y medial, respectivamente (FC-DPV 2977). C y D, metapterigoides derecho en vistas lateral y medial, respectivamente (FC-DPV 2977). E y F, *ídem* (FC-DPV 2991). G, fotografía compuesta del complejo palatocaudal izquierdo, mostrando el metapterigoides, pterigoides y cuadrado en posición anatómica (FC-DPV 2977). H e I, autopalatino derecho (?) en vistas lateral y medial, respectivamente (FC-DPV 3031). Se señalan los principales accidentes óseos. Las flechas indican la región anterior.

METAPTERIGOIDES.— Ambos metapterigoides se conservan en FC-DPV 2977, además de uno derecho de menor tamaño (Fig. 18C-F). Al igual que acontece con los pterigoides, su morfología general se asemeja a la AMNH 11758 (Maisey, 1986, 1991), como así también a la de los ejemplares descritos por Carvalho (2002) y Carvalho & Maisey (2008).

La cara medial y el borde anterior presentan una amplia superficie de contacto para el pterigoides. La cara dorsal presenta una superficie que a través de cartílago contacta con el proceso antótico del basiesfenoides.

Un posible autopalatino derecho, aislado y de pequeñas dimensiones, forma parte de la muestra obtenida (Fig. 18H-I). Presenta un proceso dorsal poco desarrollado. Su morfología resulta similar a la de los reportados por Carvalho (2002) y Carvalho & Maisey (2008) (UFRJ-DG 350-P; MCT 1376).

CHEEK BONES Y OPÉRCULOS

De los *cheek bones*, el ejemplar FC-DPV 2977 conserva ambos postorbitales, escamosos, lacrimoyugales y el preopérculo izquierdo. Los postorbitales y escamosos se presentan relativamente en buen estado de preservación, si bien afectados por aplastamiento (considérese que se trata de huesos laminares, parcialmente huecos por la presencia de canales sensoriales). Los lacrimoyugales y el preopérculo se encuentran en estado más fragmentario. No obstante, en general la preservación de estos huesos permite notar la ausencia de suturas entre ellos (si bien no se descarta que hayan estado en contacto en vida del animal).

POSTORBITALES.— Este hueso se caracteriza por presentar una proyección anterior, también observada en los holotipos de *M. tegamensis* (Wenz, 1975) y *M. brasiliensis* (Yabumoto, 2002), y en el ejemplar AMNH 11758 asignado a *M. gigas* por Maisey (1986, 1991) (Fig. 19A,B). En FC-DPV 2977 esta proyección se presenta más ancha que en los dos últimos ejemplares, asemejándose más a *M. tegamensis* en este sentido.

La superficie externa de ambos postorbitales se presenta irregularmente ornamentada con poros y tubérculos. Su superficie interna es más lisa, y en ella puede observarse en relieve el trayecto que recorre el canal sensorial infraorbital (Fig. 19B, y véase representación del trayecto en Fig. 9, pág. 35). El mismo tiene forma de “U”, ingresando al hueso por su margen póstero-dorsal, y emergiendo por su margen antero-ventral. Estas particularidades conllevan una dificultad a la hora de considerar si el canal pasa por el centro del hueso o por su margen posterior, tal como discuten Maisey (1986, 1991) y Fragoso (2014).

De acuerdo con la disposición del canal, la proyección anterior del hueso debe ubicarse anatómicamente sobre el lacrimoyugal. Consecuentemente, debido a la presencia de esta proyección, la órbita ocular podría hallarse en una posición considerablemente más anterior que en la mayoría de los celacantos, en los cuales el margen posterior de esta se ubica aproximadamente a la altura de la articulación intracraneal (véase Maisey, 1986; y Fig. 9, pág. 35).

ESCAMOSOS.— Los escamosos se presentan como huesos de contorno groseramente triangular (como en el holotipo de *M. tegamensis*), de menor tamaño que los postorbitales (Fig. 19C,D). Su ornamentación externa consta de poros, rugosidades y crestas irregulares. En su cara interna se observa el trayecto del canal sensorial yugal (Fig. 19D, y véase representación del trayecto en Fig. 9, pág. 35).

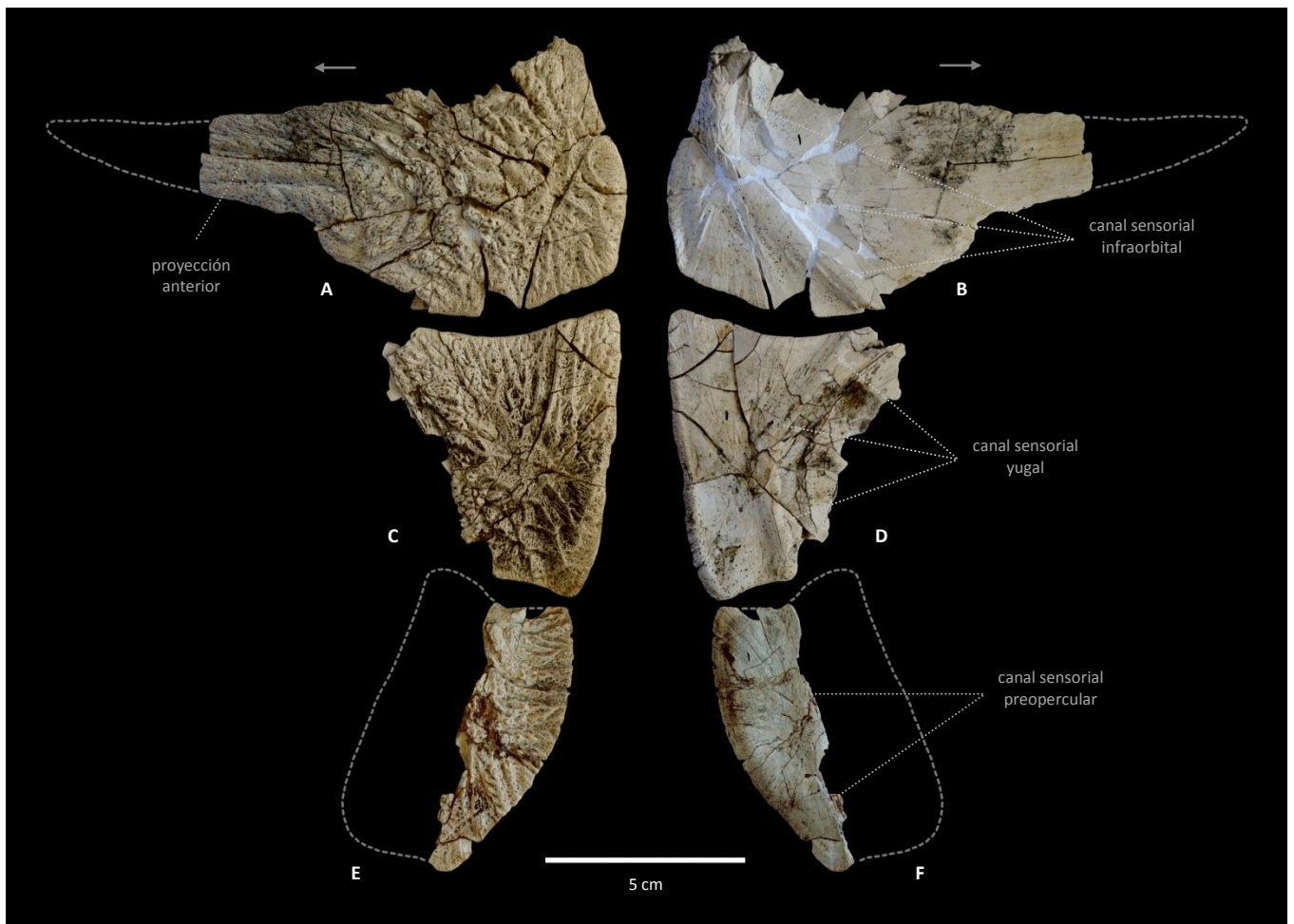


Figura 19. *Mawsonia gigas* (FC-DPV 2977). Postorbital, escamoso y preopérculo izquierdos en posición anatómica (compárese con Fig. 9). A, postorbital en vista lateral. B, *ídem*, en vista medial. C, escamoso en vista lateral. D, *ídem*, en vista medial. E, preopérculo en vista lateral. F, *ídem*, en vista medial. Se señalan las principales vías de los canales sensoriales, reconocibles en vista medial. Las flechas indican la región anterior. Líneas punteadas ilustrativas.

PREOPÉRCULO.— Del preopérculo izquierdo se conserva un fragmento mayor. Su margen redondeado se interpreta como correspondiente a la región posterior (por comparación con los holotipos de *M. tegamensis* y *M. brasiliensis*). Su ornamentación externa es similar a la del escamoso. Preserva parte del canal sensorial preopercular, visible desde el margen anterior como un surco de trayecto dorso-ventral (Fig. 19E,F y véase representación del trayecto en Fig. 9, pág. 35).

Es de notar que Yabumoto (2002) interpreta que en el holotipo de *M. brasiliensis* el canal preopercular se bifurca dentro del preopérculo. El nuevo material estudiado no permite confirmar ni refutar esta particularidad.

LACRIMOYUGALES.— Ambos huesos se presentan como elongados y tendientes a rectos. Sus superficies externas son rugosas, con presencia de poros, y de surcos y crestas dirigidos postero-ventralmente (Fig. 20). Su morfología general recuerda a la de AMNH 11758 (Maisey, 1986 1991), como así también a la de los holotipos de *M. tegamensis* y *M. brasiliensis*.

El lacrimoyugal izquierdo se preserva más completo en su longitud, incluyendo parte de su curvatura anterior. En su cara interna se aprecia parte del canal infraorbital, deformado por el aplastamiento del hueso (Fig. 20B). Este canal parece presentar una luz ancha, a modo de “cinta”, ocupando una parte importante del ancho dorso-ventral del hueso y no necesariamente confinado a su margen ventral.

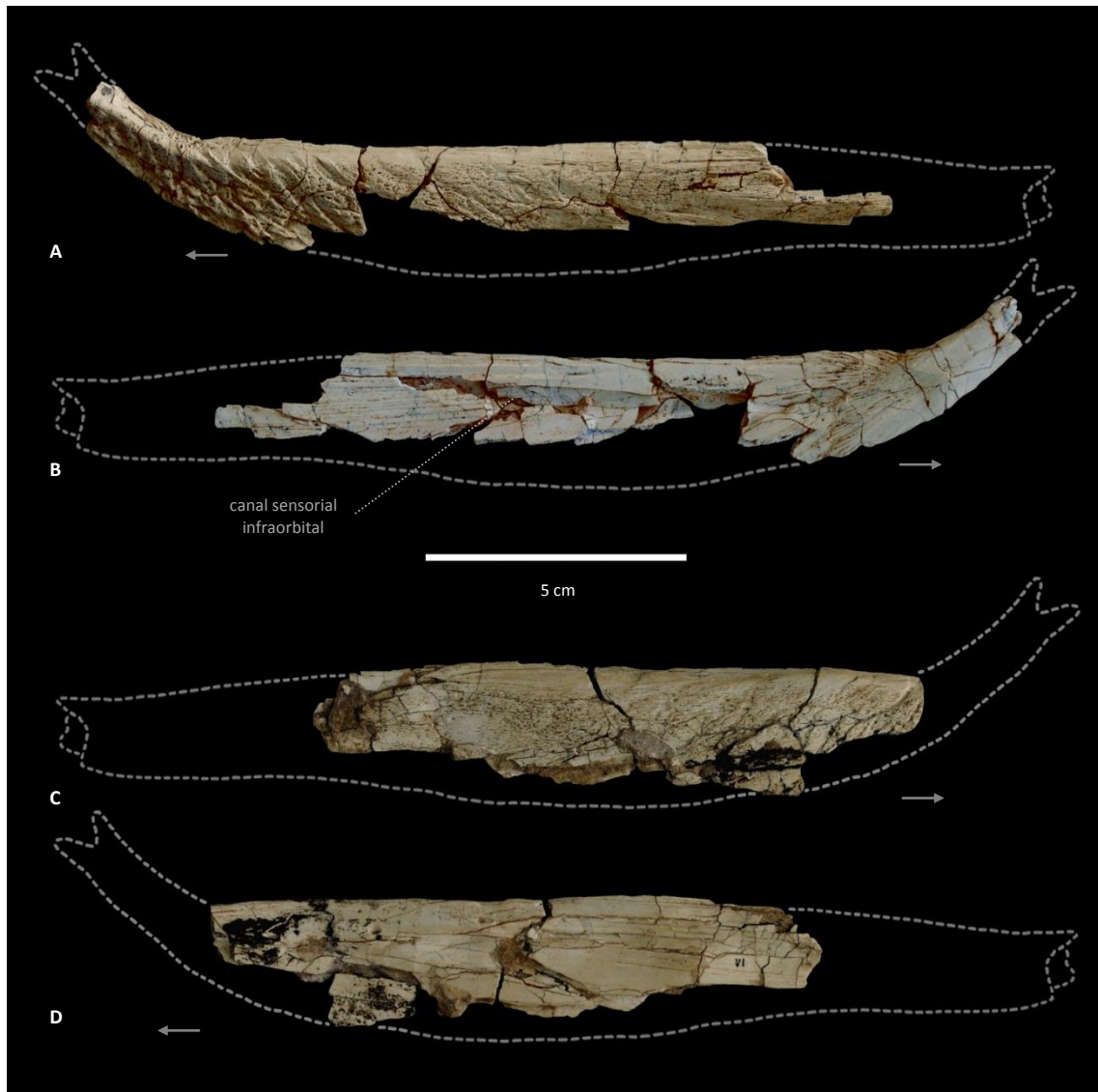


Figura 20. *Mawsonia gigas* (FC-DPV 2977). Lacrimoyugales. A y B, lacrimoyugal izquierdo en vistas externa e interna, respectivamente. C y D, lacrimoyugal derecho en vistas externa e interna, respectivamente. Las flechas indican la región anterior. Líneas punteadas ilustrativas, basadas en ejemplar AMNH 11758.

OPÉRCULOS.— Ambos opérculos se preservan en FC-DPV 2977, el derecho prácticamente completo y el izquierdo careciendo de parte de su extremo ventral (Fig. 21A-D). Otro opérculo derecho de iguales dimensiones integra la muestra (Fig. 21E,F). Soto (2016) también reporta un opérculo izquierdo de iguales dimensiones (MGCT 2604). Sus contornos tendientes a triangulares y su ornamentación consistente en crestas prominentes irradiando desde el extremo antero-dorsal son característicos del género (*e.g.* Wenz, 1975; Maisey, 1986, 1991; Yabumoto, 2002). El opérculo derecho FC-DPV 2977 permite observar que el margen anterior se presenta más largo que el dorsal, y el margen posterior tiende a ser recto, pero con una ligera concavidad hacia el extremo ventral.

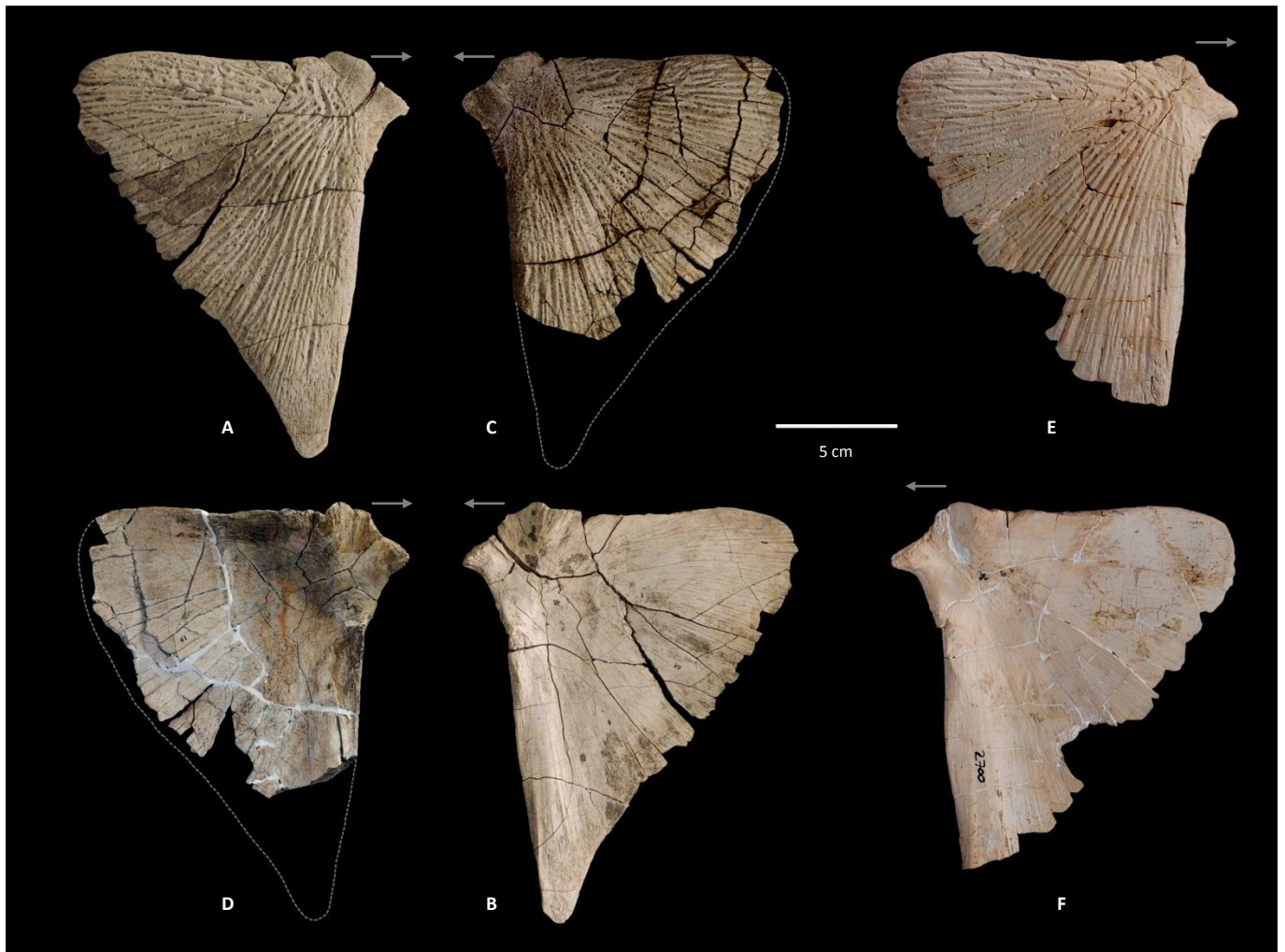


Figura 21. *Mawsonia gigas*. Opérculos. A y B, opérculo derecho en vistas lateral y medial, respectivamente (FC-DPV 2977). C y D, opérculo izquierdo en vistas lateral y medial, respectivamente (FC-DPV 2977). E y F, opérculo derecho en vistas lateral y medial, respectivamente (FC-DPV 2700). Las flechas indican la región anterior. Líneas punteadas ilustrativas.

Esta morfología ha sido observada para el holotipo de *M. brasiliensis* (Yabumoto, 2002) y en ejemplares asignados a *M. gigas* por Fragoso (2014) y Cupello *et al.* (2016). Es de notar que en el opérculo descrito por Wenz (1975) para *M. tegamensis* (paratipo MNHN-P GDF 412) los márgenes anterior y dorsal se presentan del mismo tamaño, y el margen posterior se presenta convexo, al igual que en *Axelrodichthys*.

MANDÍBULA Y REGIÓN GULAR

El aparato mandibular se halla bien representado en FC-DPV 2977, comprendiendo casi la totalidad de los huesos, a excepción del dentario, esplenial, articular y retroarticular derechos. También preserva ambas placas gulares. Algunos huesos aislados correspondientes a otros individuos integran la muestra.

ANGULAR.— La muestra estudiada comprende ambos angulares de FC-DPV 2977 prácticamente completos, además de otro de mayor tamaño y un fragmento de uno más pequeño (Fig. 22).

Constituye este el hueso de mayor tamaño de la mandíbula. Como es característico en el género, la ornamentación externa se define por la presencia de rugosidades y crestas longitudinales, mientras que el proceso dorsal se halla aproximadamente a la mitad de la longitud del hueso (Fig. 22C,E). A diferencia de lo que acontece en ejemplares estudiados por Yabumoto (2002) (holotipo de *M. brasiliensis*), Carvalho (2002) y Carvalho & Maisey (2008) este proceso carece de una superficie articular suturada para el coronoide principal. Es de notar que Forey (*op. cit.*) y Carvalho & Maisey (*op. cit.*) consideran a este carácter una sinapomorfía de *Mawsonia* y *Axelrodichthys*. La ausencia de este contacto sutural en los ejemplares de Uruguay conlleva implicancias en la codificación del carácter 66 para *Mawsonia*, en la matriz de Forey (1998) (véase sección 3.3, pág. 82).

El ejemplar de mayor tamaño (FC-DPV 3166, Fig. 22E-F) exhibe una ornamentación con mayor cantidad de rugosidades, en comparación con los otros. Posiblemente ello responda a variaciones ontogenéticas. Sobre el margen ventral externo del hueso se aprecian los forámenes del canal sensorial mandibular (se estima un total de cinco forámenes en los ejemplares FC-DPV 2977 y 3166). Por debajo del nivel de estos forámenes la superficie del hueso se torna menos ornamentada. Posiblemente esta zona sea cubierta por el margen externo de las placas gulares (Carvalho & Maisey, 2008; y véase reconstrucción anatómica en Fig. 9, pág. 35). A nivel anterior se observan dos surcos, uno de posición dorsal y otro ventral, que se interpretan como zonas de contacto con el dentario y el esplenial, respectivamente (Fig. 22C). Nótese que este último surco constituye una continuación del canal sensorial mandibular (el cual se continúa a su vez en el esplenial). En vista interna se observa el surco para la rama mandibular externa del nervio VII (facial), recorriendo toda la longitud del hueso. Este nervio contacta con el canal sensorial mandibular a través de ramificaciones (Forey, 1998).

ARTICULAR Y RETROARTICULAR.— Ambos huesos representan osificaciones del cartílago de Meckel. Los correspondientes al lado izquierdo se hallan presentes en FC-DPV 2977 (Fig. 23E-F). Por comparación con *L. chalumnae*, se deduce que en vida del animal la fosa glenoidea (que articula con los cóndilos del cuadrado) queda conformada por ambos huesos parcialmente embebidos por cartílago meckeliano, y adheridos a su vez a la fosa meckeliana del angular. El articular conserva parte de las dos concavidades destinadas a alojar a los cóndilos del cuadrado. El retroarticular presenta un margen posterior rugoso para la inserción del ligamento hiomandibular-retroarticular, que participa de la conformación de una segunda articulación entre el cráneo y la mandíbula, lo cual es característico de celacantos (Millot & Anthony, 1958; Forey, 1998; Dutel *et al.*, 2013, 2014).

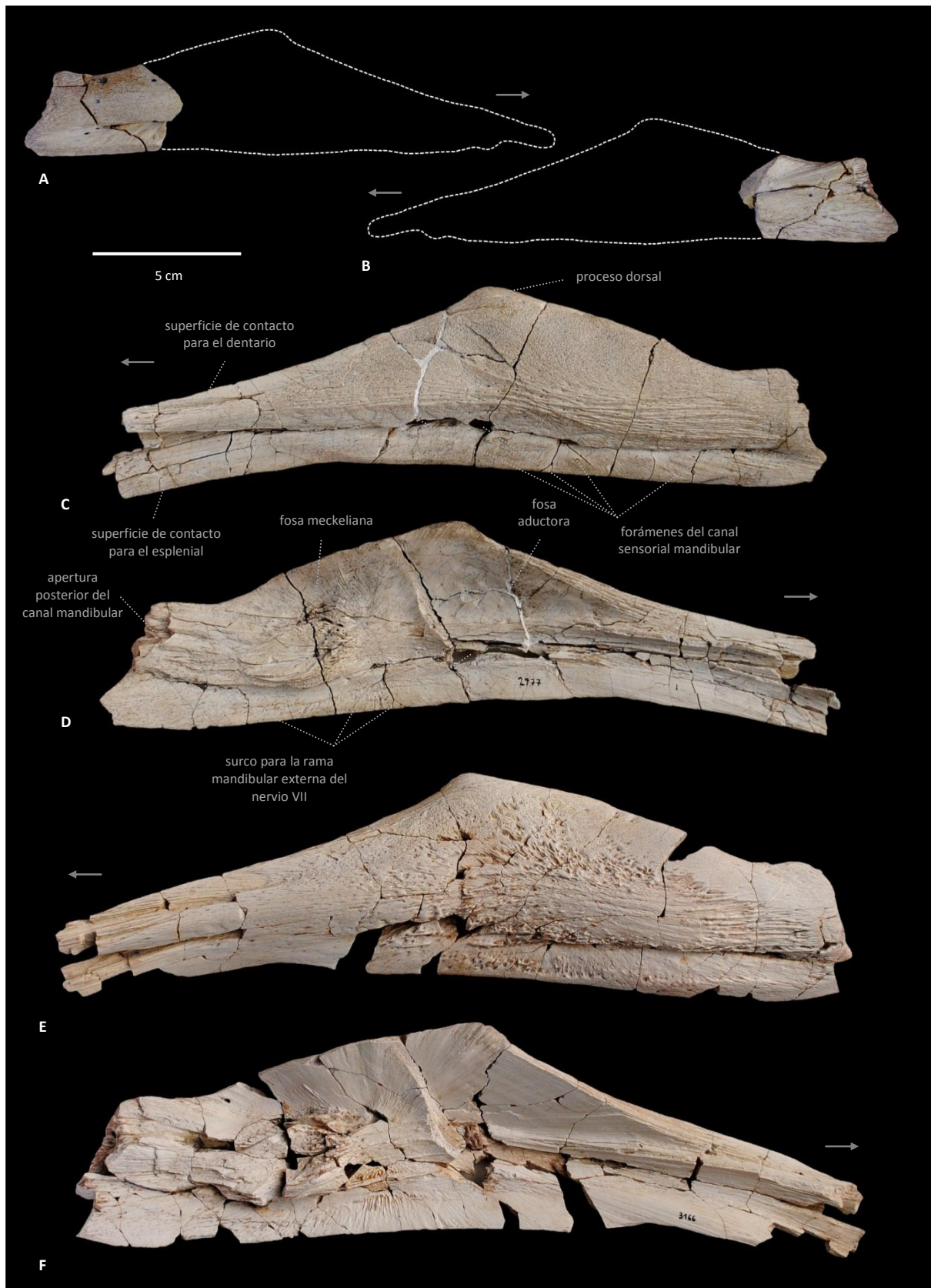


Figura 22. *Mawsonia gigas*. Angulares. A y B, fragmento posterior de angular derecho en vistas latero-ventral y medio-ventral, respectivamente (FC-DPV 3161). C y D, angular izquierdo en vistas latero-ventral y medio-ventral, respectivamente (FC-DPV 2977). E y F, *idem.* (FC-DPV 3166). Se señalan los principales accidentes óseos para FC-DPV 2977, a modo de ejemplo. Las flechas indican la región anterior. Líneas punteadas ilustrativas.

DENTARIO Y ESPLLENIAL.— Ambos huesos del lado izquierdo se preservan en FC-DPV 2977, además de otros dos espleniales (izquierdo y derecho) (Fig. 23A-D).

El dentario ha sido reportado para los holotipos de *M. tegamensis* (Wenz, 1975, si bien esta autora no lo ilustra) y *M. brasiliensis* (Yabumoto, 2002), y en estado fragmentario para ejemplares asignados a *M. gigas* (Carvalho, 2002; Carvalho & Maisey, 2008) y *M. cf. M. gigas* (Cupello *et al.*, 2016). Presenta una forma característica, con un proceso anterior elongado (a diferencia de *Axelrodichthys*, en el que es corto y redondeado) orientado hacia la cara medial, y dos procesos posteriores: uno ventral que articula con el angular, y uno dorsal que articula con el prearticular (Fig. 23D). Ambos procesos forman la parte anterior de una gran fenestra elongada, que queda posteriormente constituida por el prearticular y el coronoide principal (véase Fig. 9, pág. 35). Posicionando el dentario en vista lateral, por delante del margen anterior de esta fenestra se observa una depresión para el pliegue pseudomaxilar (*sensu* Forey, 1998). Delante de esta el dentario se ensacha lateralmente.

El esplenial ha sido reportado para los holotipos de *M. tegamensis* (Wenz, 1975, si bien esta autora no lo ilustra) y *M. brasiliensis* (Yabumoto, 2002), y como elementos aislados asignados a *M. gigas* por Carvalho (2002) y Carvalho & Maisey (2008). Se presenta como un hueso aplanado dorso-ventralmente, portador de forámenes del canal sensorial mandibular, visibles en la cara ventral (Fig. 23A-C). El foramen más anterior se ubica en el extremo del hueso, por encima de una pequeña apófisis dirigida hacia la cara medial (Fig. 23A). En este sector el canal mandibular contacta con su homólogo del lado opuesto, a través de una sínfisis conformada por el cartílago mentomeckeliano. En vista dorsal se observa un surco destinado a articular con la cara ventral del dentario.

Los tres espleniales estudiados presentan diferentes tamaños, proporciones y ornamentación. Asimismo, sus forámenes presentan diferentes posiciones y tamaños. La morfología general de estos huesos es congruente con la de los estudiados por los autores citados, por lo que se considera que sus diferencias responden a variabilidad intraespecífica. Los tres se preservan incompletos en su extremo posterior, no siendo posible precisar el número total de forámenes que portan.

GULARES.— Ambos gulares se preservan casi completos en FC-DPV 2977 (en la Fig. 23G se ilustra el izquierdo). Su morfología general es congruente con la del holotipo de *M. gigas* (MHM-L P 10355) y ejemplares referidos al género (*e.g.* UERJ.MC 1; Gallo *et al.*, 2010). Su superficie externa presenta una ornamentación constituida por surcos y crestas irradiando desde el centro de osificación, tal como es característico en este género, lo que imposibilita la identificación de *pit lines*.

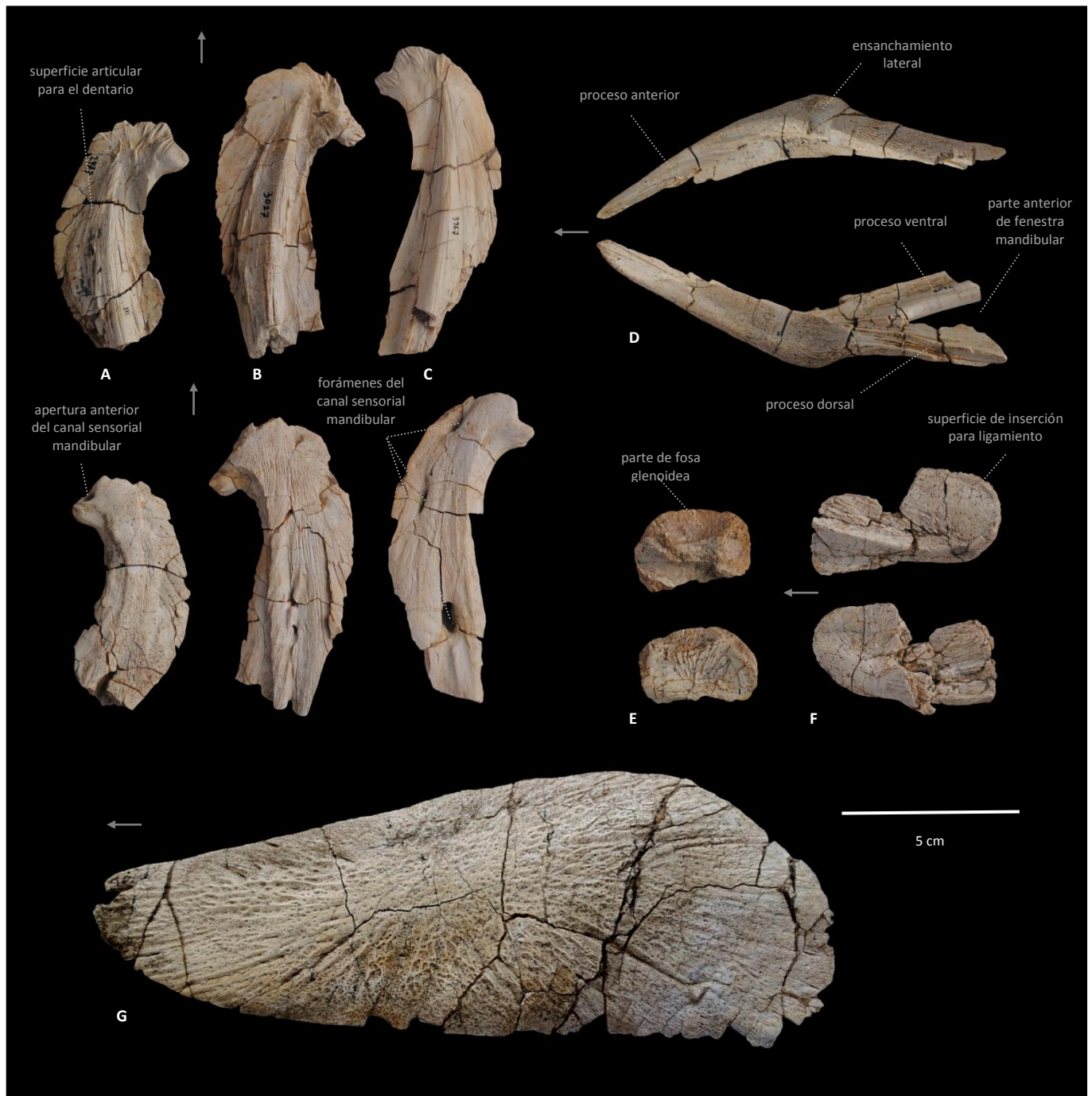


Figura 23. *Mawsonia gigas*. Componentes de la mandíbula y región gular. A-C, espleniales en vista dorsal (arriba) y ventral (abajo). A, esplenial izquierdo (FC-DPV 2977). B, *idem* (FC-DPV 3027). C, esplenial derecho (FC-DPV 3067). D, dentario izquierdo (FC-DPV 2977), en vista dorsal (abajo) y ventral (arriba). E, articular izquierdo (FC-DPV 2977) en vista medial (arriba) y lateral (abajo). F, retroarticular izquierdo (FC-DPV 2977) en vistas lateral (arriba) y medial (abajo). G, gular izquierdo en vista ventral (FC-DPV 2977). Se señalan los principales accidentes óseos. Las flechas indican la región anterior.

PREARTICULAR Y CORONOIDES.— Ambos prearticulares, coronoides cuartos y coronoides principales se hallan presentes en FC-DPV 2977 (Fig. 24). Prearticulares completos y coronoides cuartos completos no han sido previamente descritos para el género, por lo que su presencia aporta

información novedosa, particularmente en relación con la dentición. Los prearticulares se presentan como huesos elongados, abarcando casi la totalidad de la longitud del angular. Sobre su margen antero-dorsal presentan una carilla cóncava, que articula con el margen ventral convexo del coronoide cuarto (Fig. 24B). Posteriormente a esta carilla se ubica otra que articula con el margen ventral del coronoide principal. Se deja constancia de que la nomenclatura utilizada para referir al coronoide cuarto se basa en la propuesta de Forey (1998), que considera como coronoides a las tres pequeñas placas dentarias más conspicuas que se apoyan sobre el dentario en *L. chalumnae* y *Axelrodichthys*, siendo el coronoide cuarto la placa dentaria de mayor tamaño que le sigue a estas, en sentido antero-posterior. El coronoide principal equivaldría al quinto de la serie.

Ambos coronoides principales se encuentran incompletos a nivel anterior. No obstante, en asociación espacial con el derecho se recuperó un fragmento que se interpreta como su extremo anterior (Fig. 24C).

La dentición de este complejo integrado por el prearticular, coronoide cuarto y coronoide principal abarca aproximadamente la mitad anterior de la superficie interna del prearticular y gran parte de la superficie de los coronoides. Consiste en dentículos estriados longitudinalmente, bajos y redondeados, que hacia la parte anterior comienzan a alternar gradualmente con otros elongados y recurvados hacia atrás.

La configuración general que presenta este complejo se asemeja notablemente a la descrita e ilustrada por Forey (1998) para *Axelrodichthys*.

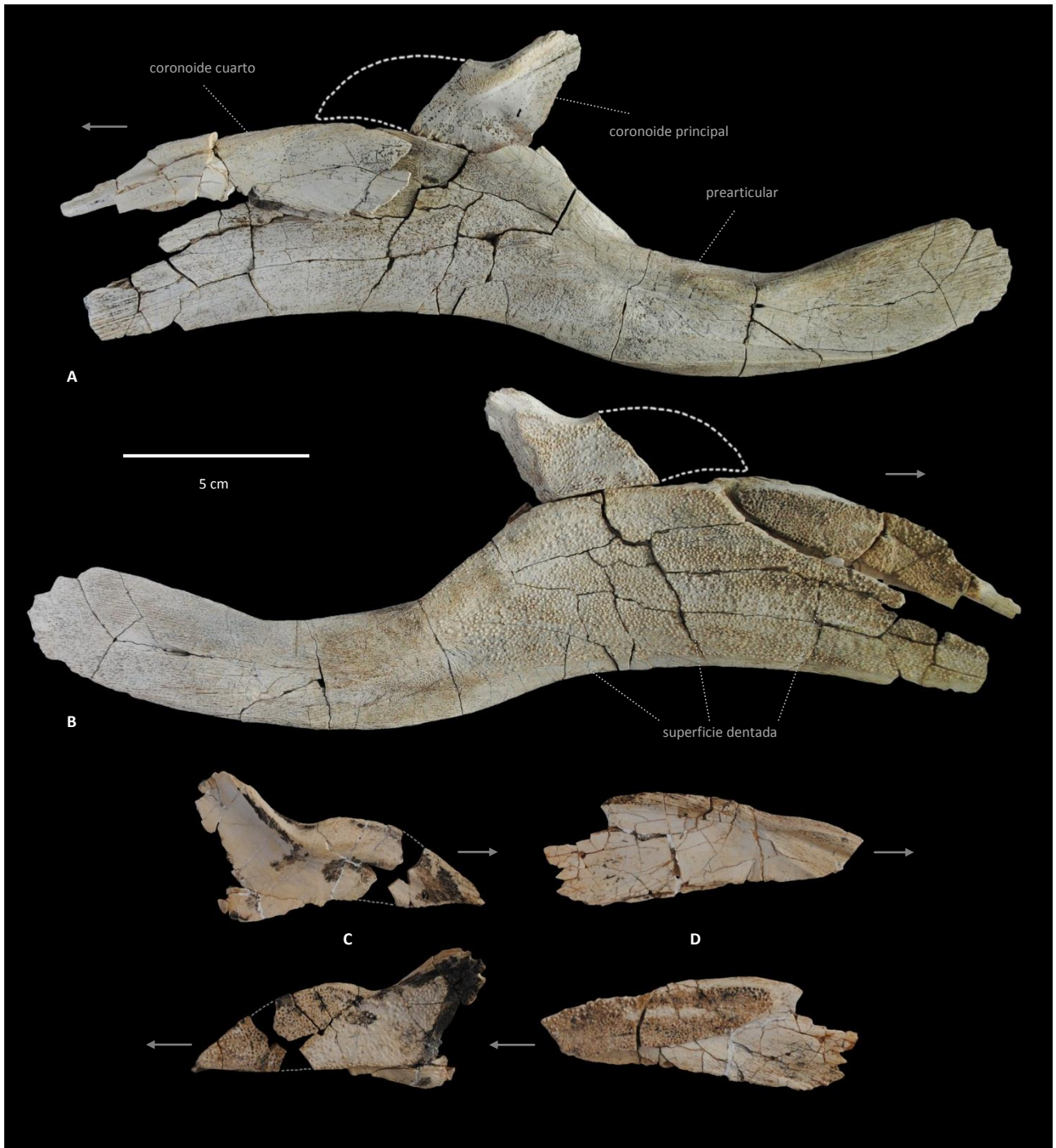


Figura 24. *Mawsonia gigas*. Complejo prearticular + coronoides (FC-DPV 2977). A, prearticular, coronoide cuarto y coronoide principal izquierdos en posición anatómica, en vista lateral. B, *ídem*, en vista medial. C, coronoide principal derecho en vistas lateral (arriba) y medial (abajo). D, coronoide cuarto derecho en vistas lateral (arriba) y medial (abajo). Las flechas indican la región anterior. Líneas punteadas ilustrativas.

APARATO HIOIDEO Y BRANQUIAL

Del aparato hioideo y branquial únicamente se han conservado componentes en FC-DPV 2977, comprendiendo ambos ceratohiales, cuatro ceratobranquiales izquierdos y uno derecho, y una placa dentaria posiblemente correspondiente al basibranchial (Fig. 25).

CERATOHIALES.— Sus características generales responden a las de la mayoría de los actinistios, por tratarse de huesos de morfología relativamente conservada (Fig. 25A-B). Presentan un proceso anterior de sección transversal ovoide, con su eje mayor en sentido dorso-ventral; y un proceso posterior de sección más aplanada y dorso-ventralmente más expandido. A nivel de la parte media de su longitud se observa una expansión ventral bien desarrollada, característica del grupo. A nivel del género, este hueso ha sido previamente reportado únicamente por Wenz (1975) para *M. tegamensis* (si bien la autora no lo ilustra), y por Maisey (1986) y Carvalho & Maisey (2008) para un ejemplar asignado a *M. gigas* (AMNH 11758). En este último, la expansión ventral se presenta menos desarrollada que en el ejemplar estudiado.

CERATOBANQUIALES.— FC-DPV 2977 incluye cinco ceratobranquiales de diferentes dimensiones y curvaturas, y en diferentes estados de preservación (Fig. 25C-D). Este hallazgo cobra relevancia si se tiene en cuenta que a nivel del género el registro de ceratobranquiales en buen estado de conservación es escaso (*e.g.* en el holotipo de *M. tegamensis* son solo parcialmente visibles, mientras que para *M. gigas* solo han sido reportados fragmentos; véase Wenz, 1975; Maisey, 1986; Carvalho, 2002; Carvalho & Maisey, 2008).

La identificación y posicionamiento relativo de estos huesos se ha realizado combinando descripciones anatómicas de *L. chalumnae* (Millot & Anthony, 1958; Northcutt & Bemis, 1993; Forey, 1998; Dutel *et al.*, 2013, 2014; Sefton *et al.*, 2016), con observaciones realizadas para los géneros *Axelrodichthys* (Forey, 1998), *Megalocoelacanthus* (Dutel *et al.*, 2012) y *Trachymetopon* (Dutel *et al.*, 2015).

En general, cada ceratobranquial está constituido por una porción posterior orientada dorsalmente, y una anterior orientada ventralmente. Esta última se presenta más aplanada y contacta con las caras laterales del basibranchial a través de cartílago. La porción posterior remata en dos proyecciones delgadas, que a través de cartílago articulan con el correspondiente hueso epibranchial. El margen posterior del hueso está constituido por un surco que en vida del animal aloja los vasos branquiales aferente y eferente, y la base de la branquia. Los cinco pares de ceratobranquiales (numerados consecutivamente del I al V) presentan longitud y robustez decrecientes en sentido antero-posterior, y su curvatura anterior tiende a ser más pronunciada en este mismo sentido. A su vez, debido a la forma del basibranchial, los pares de

ceratobranquiales más anteriores se presentan medialmente más separados entre sí que los subsiguientes. Según Forey (1998), los ceratobranquiales del par V son los más pequeños, y pueden estar adosados a los del par IV.

FC-DPV 2977 incluye cuatro ceratobranquiales de diferente tamaño, correspondientes al mismo lado, que pueden ser ordenados secuencialmente. Considerando su cara más convexa como lateral, y su cara cóncava como medial, estos huesos se asignan al lado izquierdo. A su vez, un quinto ceratobranquial correspondiente al lado contrario (de cual se conserva aproximadamente su mitad anterior), exhibe mayor robustez que los demás y se presenta más recto, por lo que se lo considera como el ceratobranquial I derecho, y a los demás como los II a V del lado izquierdo (Fig. 25C-D).

PLACA DENTARIA DEL BASIBRANQUIAL.— Próximo a algunos de los ceratobranquiales y ceratohial derecho se colectó una pequeña placa dentaria. Por su morfología y delicada conformación se propone que la misma corresponde a una de las placas dentarias posteriores que porta el basibranchial (Fig. 25E-F). Esta determinación se basa en la observación de las correspondientes placas de *L. chalumnae* (descriptas e ilustradas en detalle por Millot & Anthony, 1958, y Forey, 1998, y además observadas directamente en el ejemplar AMNH 58675 SD), como así también de *Axelrodichthys* (Forey, 1998; Fragoso, 2014) y *Megalocoelacanthus* (Dutel *et al.*, 2012). Material de este tipo no ha sido reportado previamente para el género *Mawsonia*.

ESQUELETO POSTCRANEANO

CINTURA ESCAPULAR.— El ejemplar FC-DPV 2977 conserva ambas clavículas y el cleitro derecho casi completo. Un cleitro izquierdo de iguales características (FC-DPV 2341) al anterior es asignado al mismo individuo, considerando los argumentos señalados en la sección 2.1 (pág. 21). Entre los materiales estudiados también se incluyen otros dos cleitros de diferentes tamaños (Fig. 26).

A la fecha, el cleitro de *Mawsonia* únicamente ha sido reportado para *M. tegamensis* (Wenz, 1975, si bien esta autora no lo ilustra) y para el holotipo de *M. brasiliensis* (KMNH PV 100,247; véase Yabumoto, 2002); y la clavícula únicamente para este último. No obstante, el estado de preservación de este ejemplar (incluido en una matriz carbonática) no permite la completa visualización de estos huesos. Carvalho (2002), Carvalho & Maisey (2008) y Soto *et al.* (2012a) reportan para *Mawsonia* fragmentos óseos aislados que identifican como partes de cleitros. Por consiguiente, los nuevos materiales estudiados aportan información novedosa para la caracterización de la cintura escapular del género.

Los cleitros se presentan como huesos elongados en sentido dorsoventral, relativamente delgados (característico de formas mesozoicas, véase Schaeffer, 1941) y con una curvatura anterior fuertemente pronunciada (más pronunciada por ejemplo que en el género *Axelrodichthys*, y que en los latiméridos *Latimeria* y *Megalocoelacanthus*) (Fig. 26A-H). La porción dorsal presenta en su cara interna una superficie articular estriada para el anocleitro (el cual no se ha conservado en ninguno de los ejemplares estudiados) (Fig. 26H). La porción ventral se presenta bien desarrollada. En su cara posterior presenta una depresión de superficie estriada, ubicada inmediatamente por debajo de la altura del hueso donde se produce su curvatura, la cual es interpretada como una carilla articular para el extracleitro (este hueso tampoco se conserva en la muestra estudiada) (Fig. 26F). Como se verá en la sección 3.3 (pág. 83), esta particularidad tiene implicancias para la codificación del carácter 88 de la matriz de Forey (1998). Al igual que en

Axelrodichthys, hacia su parte media el cleitro tiende a aplanarse en sentido transversal, y a expandirse antero-posteriormente.

Las clavículas presentan su extremo anterior y posterior de dimensiones similares, y se asemejan a las descritas para *Megalocoelacanthus* (Dutel *et al.*, 2012). Como es característico en celacantos, el extremo anterior se torciona hacia la parte medial del cuerpo, lo que en este caso otorga al hueso un aspecto de “hélice” torcionada. Considerando lo que acontece en *L. chalumnae*, los extremos anteriores de las clavículas debían contactar entre sí medialmente a través de cartílago, y al mismo tiempo con la parte posterior del urohial. A su vez, el extremo posterior de la clavícula debía cubrir parte de la cara lateral de la porción ventral del cleitro (Millot & Anthony, 1958; Dutel *et al.*, 2013, 2014) (véase Fig. 9 en pág. 35).

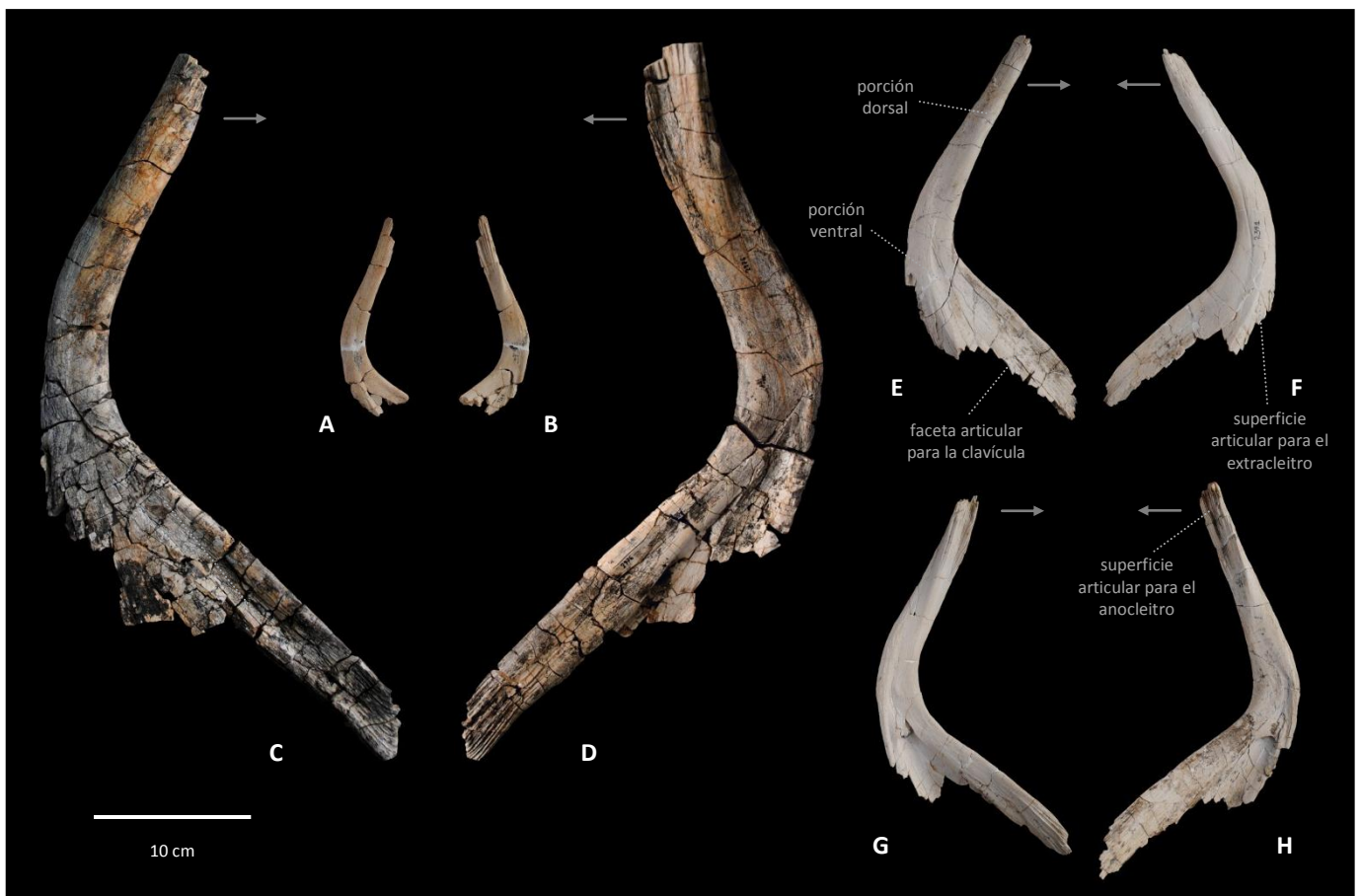


Figura 26. *Mawsonia gigas*. Cintura escapular. A y B, parte de cleitro derecho en vistas lateral y medial, respectivamente (FC-DPV 3164). C y D, cleitro derecho en vistas lateral y medial, respectivamente (FC-DPV 2977). E y F, cleitro derecho (FC-DPV 2977) e izquierdo (FC-DPV 2341), respectivamente, ambos en vista lateral. G y H, cleitro izquierdo (FC-DPV 2341) y derecho (FC-DPV 2977), respectivamente, ambos en vista medial. Las flechas indican la región anterior. I y J, clavícula izquierda (FC-DPV 2977), en vista lateral y medial, respectivamente.

CINTURA PÉLVICA.— Partes de la cintura pélvica han sido previamente reportadas para *Mawsonia* únicamente en dos ejemplares: uno de los paratipos de *M. tegamensis* (MNHN-P GDF 422; Wenz, 1975), y el holotipo de *M. brasiliensis* (KMNH VP 100,247; Yabumoto, 2002), aunque su estado de conservación es regular en este último caso.

El ejemplar FC-DPV 2977 presenta la hemi-cintura pélvica derecha preservada (Fig. 27). Su configuración general responde a la del ejemplar descrito por Wenz (*op. cit.*: Pl. III, fig. 6).

Constituye este un hueso de morfología relativamente conservada en varios celacantos (no así en todos, véase Schaeffer, 1941), presentándose como una lámina comprimida en sentido dorso-ventral, con tres procesos diferenciados:

Un *proceso anterior* (*sensu* Forey, 1998; división anterior *sensu* Schaeffer, 1941; miembro anterior *sensu* Wenz, *op. cit.*), equivalente al pubis de los tetrápodos, y característico de celacantos más plesiomórficos. Presenta su extremo anterior típicamente bifurcado (véase Fig. 27).

Un *proceso medial* (*sensu* Schaeffer, 1941; Forey, 1998; o apófisis lateral interna *sensu* Millot & Anthony, 1958; Wenz, *op. cit.*), equivalente al isquion de los tetrápodos, orientado hacia el eje del cuerpo y que en vida del animal contacta con el correspondiente del lado opuesto a través de tejido conectivo (nótese en la Fig. 27 su superficie estriada para la inserción del tejido).

Un *proceso lateral* (*sensu* Forey, 1998; división posterior *sensu* Schaeffer, 1941; apófisis lateral externa *sensu* Millot & Anthony, 1958; o zona posterior *sensu* Wenz, *op. cit.*), equivalente al íleon de los tetrápodos, el cual en vida del animal se halla cubierto por un gran cuerpo cartilaginoso que articula a su vez con el primer mesómero de la aleta pélvica.

Considerando lo antedicho, y suponiendo una mayor convexidad para la cara externa (o inferior), y concavidad para la interna (o superior) se propone que el material estudiado corresponde al lado derecho. La morfología general del hueso se asemeja particularmente a la de *Rhabdoderma* (Carbonífero Superior de Norteamérica y Europa, Triásico Inferior de Madagascar; *e.g.* Moy-Thomas, 1937; Schaeffer, 1941; Forey, 1998; si bien en este género el proceso anterior se presenta tri-radiado), *Diplurus* (Triásico Superior - Jurásico Inferior de Norteamérica; Schaeffer, 1948, 1952) y *Luopingcoelacanthus* (Triásico Medio de China, Wen *et al.*, 2013), como así también en términos generales a la de *Latimeria* (*e.g.* Millot & Anthony, 1958; Forey, 1998); mientras que se diferencia de la de *Axelrodichthys*, que presenta los procesos medial y lateral relativamente menos desarrollados (*e.g.* Maisey, 1986, 1991; Fragoso, 2014, Fragoso *et al.*, 2018).

Es de notar que de acuerdo con Wenz (*op. cit.*) las proporciones relativas de los procesos en su ejemplar (comparables a su vez a las del material estudiado) pueden tomarse como elementos diagnósticos para el género.

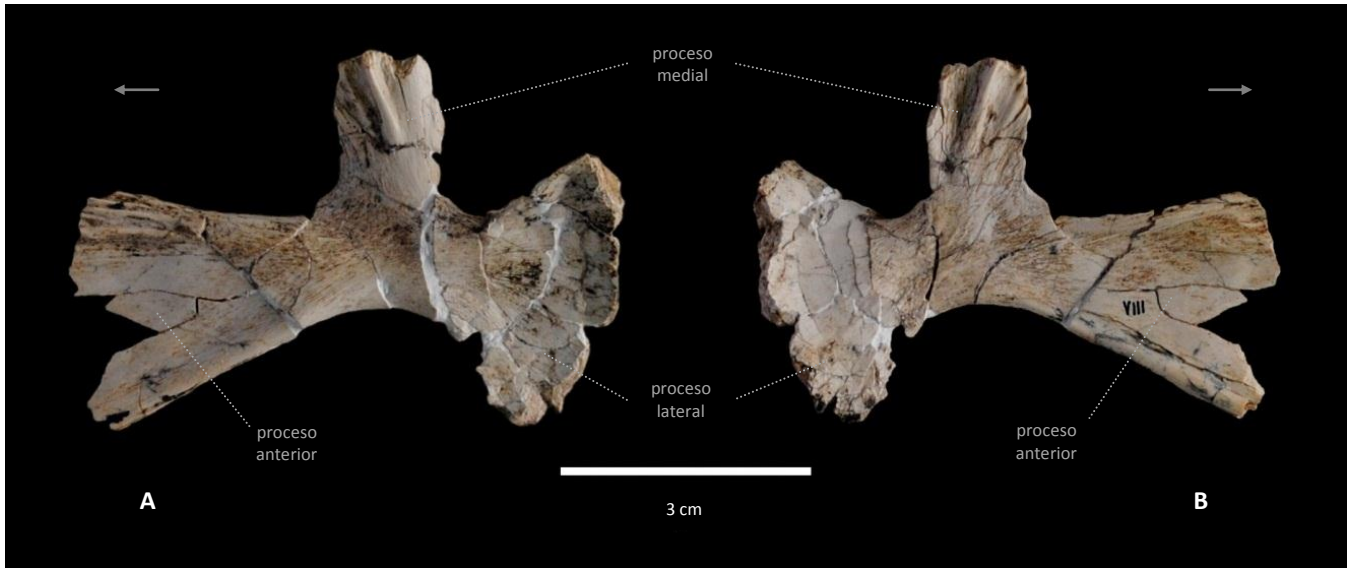


Figura 27. *Mawsonia gigas* (FC-DPV 2977). Hueso pélvico derecho, en vistas: A, inferior. B, superior. Las flechas indican la región anterior.

A excepción de pequeños fragmentos de radios, otros restos postcraneanos (incluyendo escamas) no han sido encontrados a la fecha.

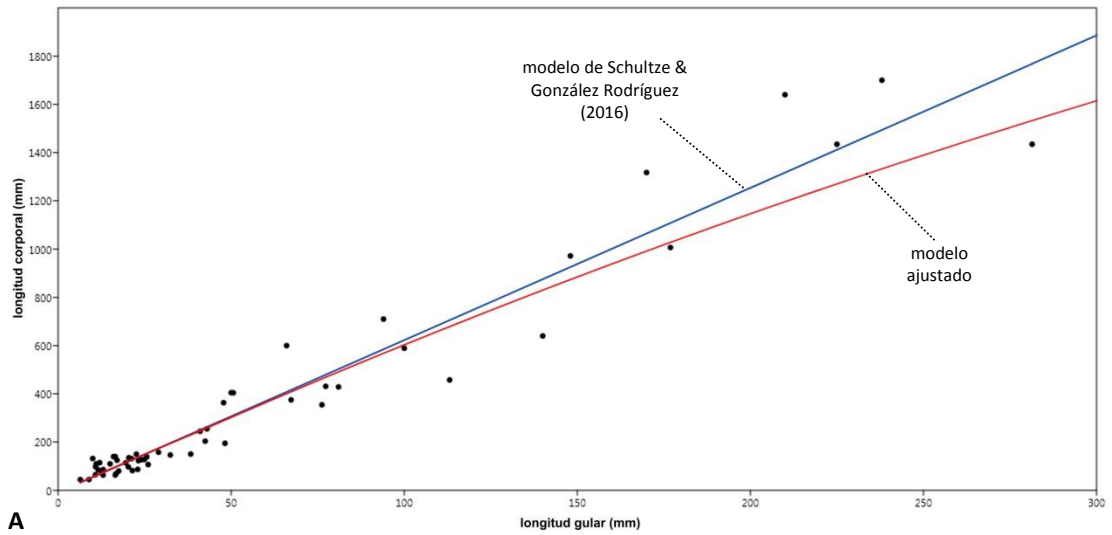
ESTIMACIÓN DE LONGITUD CORPORAL EN FC-DPV 2977

El poder de predicción del modelo de correlación lineal de Schultze & González Rodríguez (2016) fue puesto a prueba mediante un análisis de varianza y análisis residual. En la Tabla III (Anexo III) se listan los taxones y sus correspondientes medidas utilizadas para testear el modelo.

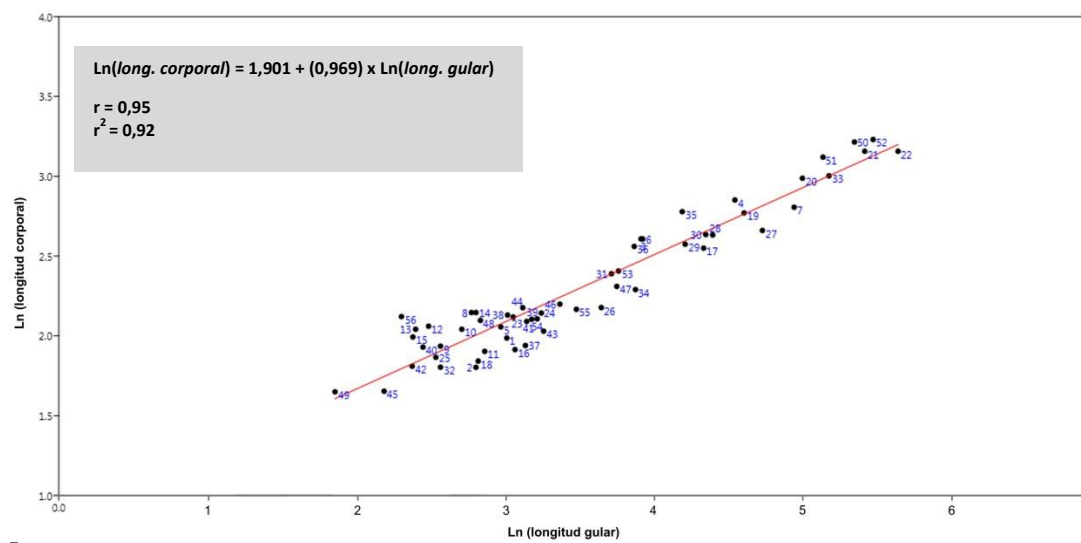
Si bien los coeficientes de correlación (r) y de determinación (r^2) obtenidos son elevados (véase Tabla IV en Anexo III), y el valor del estadístico F indica un buen poder predictivo (p -valor $< 0,05$), dos problemas son detectados en cuanto a la significancia estadística del modelo: el p -valor asociado al parámetro a (intercepto en la ecuación de la recta) es $>0,05$, por tanto el valor de este parámetro no es estadísticamente confiable. Por otra parte, el test de normalidad de Lilliefors efectuado a los residuos de la longitud corporal (diferencias entre los valores observados y los estimados por el modelo) indica que estos no tienen distribución normal, y el ploteo de los mismos muestra una tendencia multiplicativa en lugar de una distribución aleatoria (Fig. I en Anexo III). Ambos aspectos no se condicen con los supuestos de un modelo lineal (véase Sokal & Rohlf, 1995).

Considerando estos resultados se partió de una nueva hipótesis: la relación entre la longitud de la placa gular y la longitud corporal es de tipo potencial. Por tanto se efectuó una transformación de los datos mediante logaritmo neperiano, y se puso el modelo nuevamente a prueba repitiendo los análisis anteriores (Fig. 28A-B; y véase Tabla V y Fig. II en Anexo III). Los datos transformados fueron analizados con el software SegReg para determinar la posible existencia de uno o más puntos de quiebre (regresión segmentada). El análisis de regresión arrojó la existencia de una única línea sin puntos de quiebre (Fig. 28B).

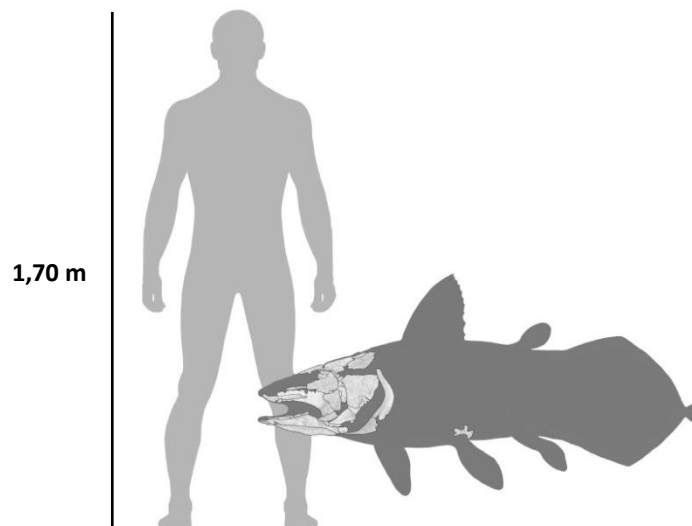
Los resultados obtenidos indican significancia estadística para ambos parámetros de la ecuación de recta (a y b), así como normalidad y distribución aleatoria para los residuos. Por tanto, el nuevo modelo es estadísticamente más confiable y predictivo. Aplicando la ecuación obtenida (Fig. 28B) a la longitud promedio de ambas placas gulares de FC-DPV 2977 ($=20,6$ cm), se obtiene una longitud corporal estimada de $1,17$ m (Fig. 28C).



A



B



C

Figura 28. A, dos modelos de correlación entre la longitud de la placa gular y la longitud corporal en actinistios, propuestos en Schultze & González Rodríguez (2016) y en este trabajo. B, gráfico de logaritmos de las variables (véase referencias de números en Tabla III, Anexo III, pág. 126). C, representación hipotetizada de FC-DPV 2977(+2341). Longitud total estimada: aprox. 1,2 m, siguiendo el modelo de estimación ajustado.

3.2. Reconstrucción tridimensional

La técnica de tomografía computada utilizada para la reconstrucción anatómica del ejemplar FC-DPV 2977, además de permitir la obtención de imágenes al corte de los objetos escaneados, brinda la posibilidad de recuperar volúmenes virtuales de tales objetos. Estos volúmenes pueden ser procesados mediante un correspondiente software de edición, permitiendo su visualización desde múltiples perspectivas por rotación sobre sus tres ejes.

El objetivo de este procedimiento consistió en la generación de imágenes del conjunto de huesos que integran al ejemplar, emulando su posicionamiento anatómico en vida del animal.

MONTAJE ANATÓMICO

El montaje se efectuó primeramente por unidades anatómicas (techo craneano + neurocráneo; palatocuadrados; hemimandíbulas + placas gulares; *cheek bones* + rostral lateral izquierdo + opérculos; cinturas escapulares), las cuales fueron posteriormente articuladas para dar una pieza única. Por último, se agregaron los huesos del aparato hioideo y branquial (ceratohiales, ceratobranquiales, placa dentaria del basibranchial) y la parte conservada del paraesfenoides.

Durante el montaje se prestó atención en cuidar aspectos de simetría, dentro de lo que el estado de conservación de los huesos así lo permitió (considérese la deformación parcial por aplastamiento que presentan los *cheek bones* y ceratohiales, o la deformación lateral del *processus connectens* del basiesfenoides).

A título aclaratorio, se deja constancia de que, por causa del estado de conservación que exhiben los pterigoides, la posición de los metapterigoides en el montaje se encuentra desplazada aproximadamente 1 cm hacia atrás y hacia afuera de lo que se estima sería su posición original con respecto a aquellos. Esto se debe a que los surcos destinados a alojar los márgenes anteriores de los metapterigoides se encuentran deformados en ambos pterigoides, impidiendo la correcta articulación entre estos huesos (véase Fig. 18, pág. 48).

Tal como se indicó en las secciones 1.2 y 2.1, en el presente trabajo se maneja la hipótesis de que el cleitro izquierdo FC-DPV 2341 corresponde al ejemplar FC-DPV 2977. Por tanto, el mismo fue incluido en el montaje anatómico.

OBTENCIÓN DE IMÁGENES

En su conjunto, las imágenes obtenidas otorgan una visión anatómica integral del ejemplar.

A modo de ejemplo, en la Fig. 29 se ilustran tres secciones coronales obtenidas en las proximidades de la articulación intracraneal (delante, inmediatamente detrás, y a nivel del margen anterior de los opérculos). Cada una de ellas constituye una imagen compuesta que integra información gráfica de aproximadamente 2 cm de espesor. Se ha escogido esta sección de la cabeza para su representación, atendiendo a la cantidad de huesos que concentra y a su significancia anatómica.

En la sección más cercana a la articulación intracraneal (Fig. 29B), se puede apreciar el basiesfenoides completo, con el *processus connectens* deformado hacia el lado derecho. Asimismo, se observa en su interior el espacio que constituye la fosa pituitaria, comunicando a su vez con el resto de la cavidad craneana suprayacente, la cual queda dorsalmente delimitada por la parte anterior de los postparietales en esta región. Siguiendo la anatomía del encéfalo de *Latimeria chalumnae*, descrita por Nieuwenhuys *et al.* (1977) y Nieuwenhuys (1998), esta zona correspondería al telencéfalo.

Adicionalmente, es posible observar algunas de las principales vías de los canales que integran el sistema sensorial lateral. Entre aquellas que mejor se aprecian, se encuentra el canal supraorbital derecho a la altura del parietal posterior (véase Fig. 29A), y los canales óticos a la altura de la parte media de los postparietales (véase Fig. 29C).

Renderización volumétrica

El modelo tridimensional obtenido por renderización volumétrica permite apreciar el ejemplar desde diferentes ángulos y direcciones, pudiendo evidenciarse cuán completo se encuentra este y notándose *a priori* únicamente la ausencia de la parte anterior del escudo parietonasal.

En la Fig. 30 se exhibe una selección de capturas del modelo efectuadas desde seis perspectivas diferentes. Adicionalmente, como anexo a la presente sección se incluye un video del modelo exhibiendo una rotación completa del ejemplar sobre un eje dorso-ventral. El mismo se encuentra disponible a través del siguiente link:

<https://drive.google.com/file/d/1TotjIgiXgCwBu1g7C8ukhfluYuuD3Eda/view>

Atendiendo a su corta duración (15 segs.), se recomienda su descarga y visualización en modo de reproducción continua, de modo de mejorar su apreciación.

Utilizando el software RadiAnt DICOM viewer se estimaron las siguientes medidas generales del ejemplar:

Longitud máxima de la cabeza (tomada desde el extremo anterior del dentario izquierdo al margen posterior de los cleitros): 48,5 cm

Ancho de la cabeza a nivel de la articulación intracraneal: 22,6 cm.

Altura de la cabeza (tomada desde el margen posterior de las placas gulares a la articulación intracraneal): 24,7 cm.

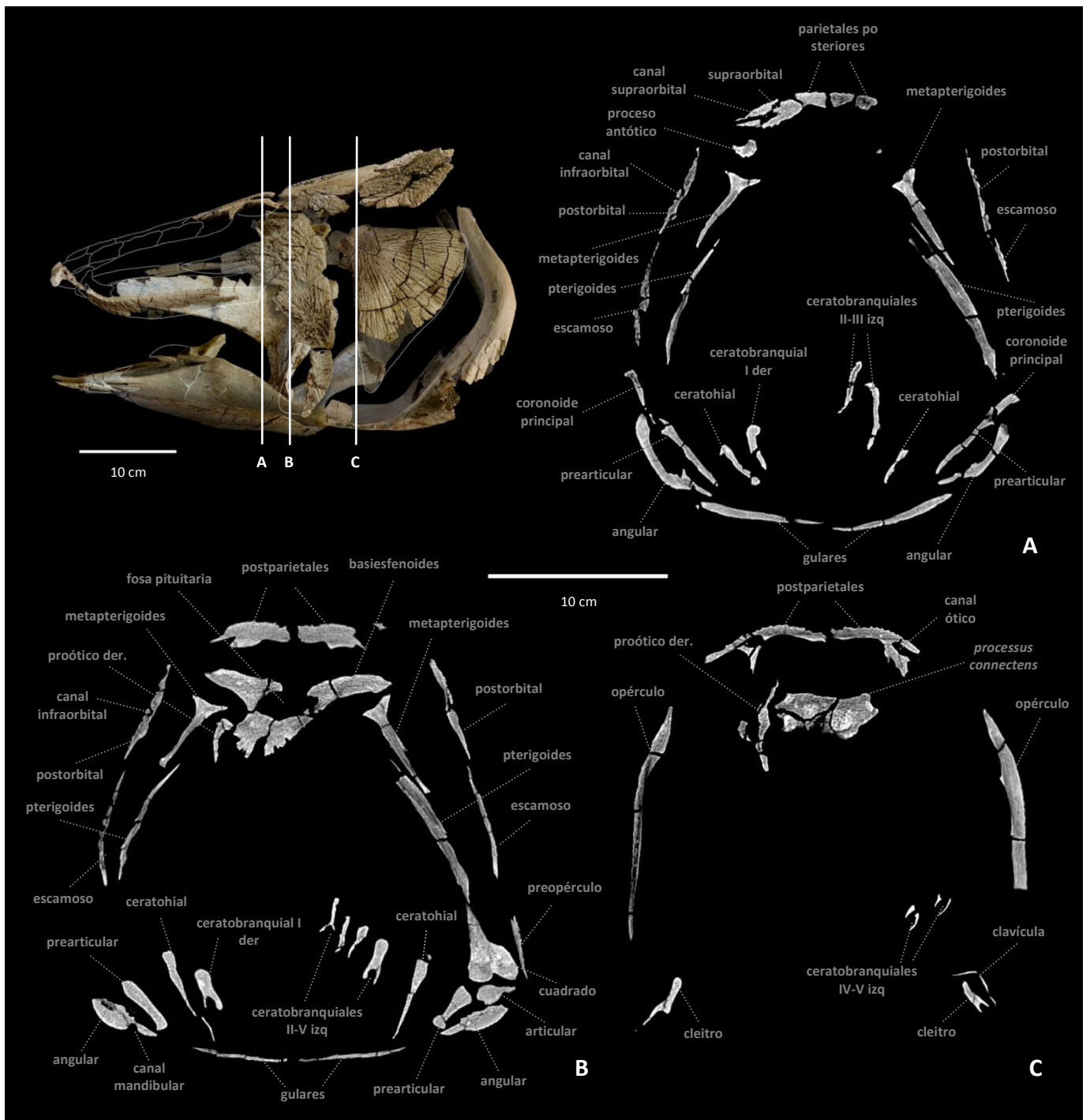


Figura 29. *Mawsonia gigas* (FC-DPV 2977, + cleitro izq. 2341). Tomografía computada del ejemplar montado en matriz de colágeno. A-C: Cortes transversales en tres niveles: A, delante de la articulación intracraneal. B, inmediatamente detrás de la articulación. C, a nivel del margen anterior de los opérculos. Se señalan los principales huesos y canales sensoriales (la parte anterior del ejemplar se ubica hacia el lector).

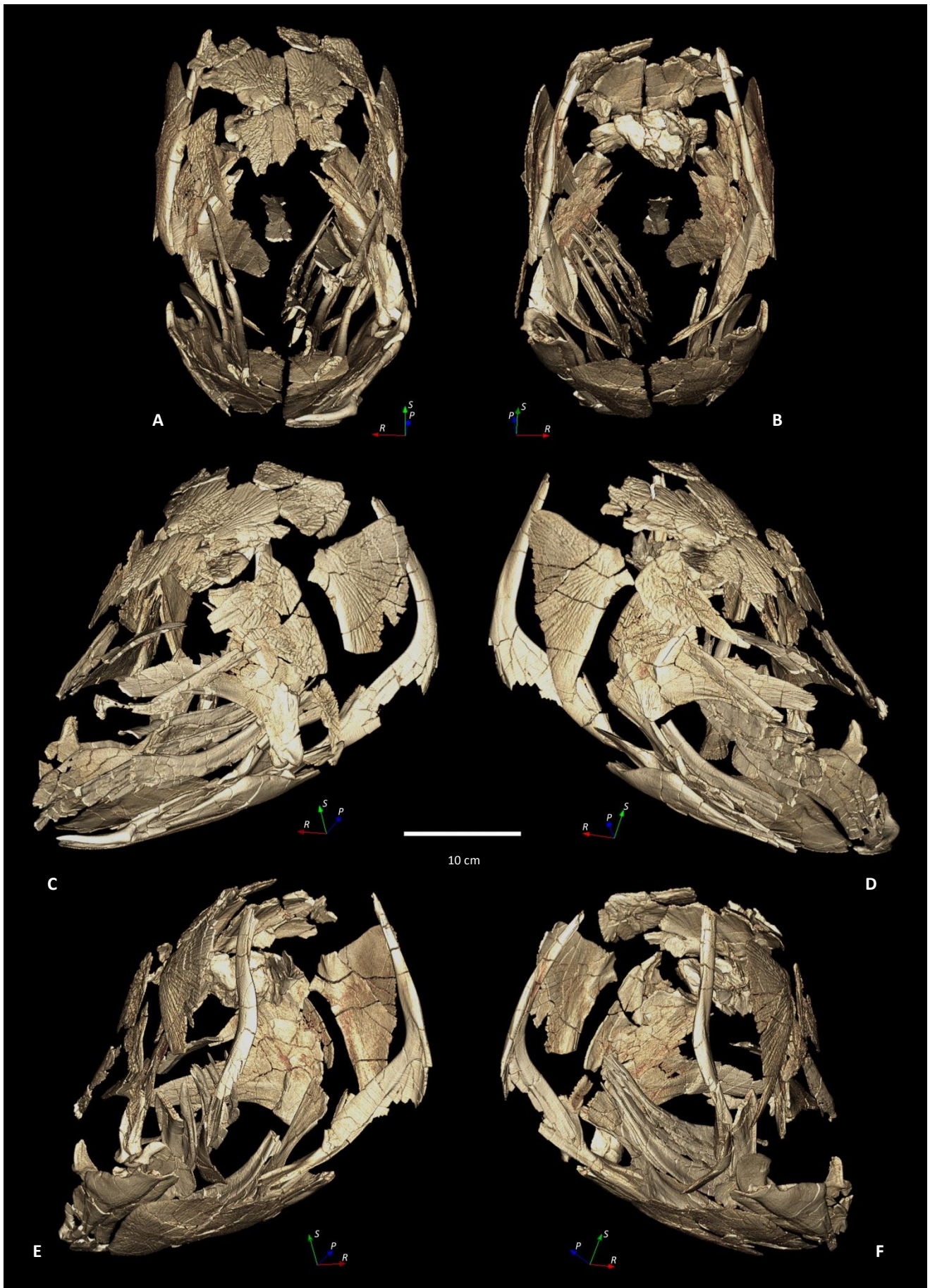
La reconstrucción posibilita a su vez la completa visualización de estructuras anatómicas complejas, compuestas por varias piezas, tales como la mandíbula (con su fenestra mandibular), la región lateral (*cheek bones*), el techo craneano y la secuencia de arcos branquiales, entre otras. Más aún, permite apreciar la forma general de la cabeza y los tamaños relativos de las cavidades craneal y bucal.

En términos generales, se considera que el modelo obtenido constituye una herramienta interactiva que contribuye a mejorar tanto el conocimiento anatómico de la especie (y del género), como su comparación con otros celacantos.

Desde la perspectiva anatómica integral que ofrecen las imágenes obtenidas, resulta pertinente retomar la discusión sobre el posicionamiento de las órbitas oculares en *Mawsonia*. Tal como se mencionó en la sección 3.1 (págs. 49-50), la configuración de los postorbitales constituye un carácter singular en este género, destacándose la presencia de una larga proyección anterior, y no pudiendo reconocerse a priori una carilla que actúe como borde posterior de la órbita. Para Maisey (1986) la órbita se encontraría mucho más adelante que en la mayoría de los celacantos (donde el borde posterior del ojo tiende a situarse aproximadamente al nivel de la articulación intracraneal), más aún de lo que estaría en *Axelrodichthys*.

De hallarse las órbitas por delante de la proyección anterior del postorbital, tal posicionamiento – en vista de la configuración general de la cabeza– resulta notoriamente anterior (Fig. 30C-D).

Figura 30 (página siguiente). *Mawsonia gigas* (FC-DPV 2977, + cleitro izq. 2341). Modelo tridimensional de la cabeza generado a partir de tomografía computada, en seis vistas ilustrativas: A, vista anterior. B, posterior. C, antero-lateral izquierda. D, antero-lateral derecha. E, postero-lateral izquierda. F, postero-lateral derecha. Referencias de ejes: P, posterior. R, derecha. S, superior. Para una visualización completa, consultar video anexo a la presente tesis.



3.3. Análisis filogenéticos

DEFINICIÓN DE CARACTERES

Forey (1998) define un total de 108 caracteres (87 craneanos y 21 postcraneanos), los cuales han sido utilizados en todos los análisis subsiguientes. Dos caracteres más han sido agregados por Friedman & Coates (2006) y Dutel *et al.* (2012), respectivamente, y han sido utilizados prácticamente por todos los autores posteriores. Únicamente Wen *et al.* (2013) no utilizan el carácter de Dutel *et al.* (2012); mientras que Arratia & Schultze (2015), no utilizan el carácter de Friedman & Coates (2006), pero sí el siguiente.

Es de notar que varios de los caracteres propuestos por Forey (*op. cit.*) han experimentado modificaciones en su formulación y/o número de estados. En la lista de caracteres utilizados que se brinda a continuación se incluyen observaciones con respecto a estas enmiendas y los autores que las propusieron. Se deja constancia de que en el presente trabajo se propone una nueva definición para el estado 1 del carácter 96.

En casos en que la traducción del nombre de un carácter o sus estados puede generar dudas, se optó por agregar la expresión original en inglés entre paréntesis.

Los caracteres adicionales propuestos por Zhu *et al.* (2012), Fragoso (2014) y Gess & Coates (2015) no han sido utilizados en la presente contribución, dado que no han sido aplicados en trabajos subsiguientes. Adicionalmente, una eventual implementación de estos caracteres implicaría una revisión profunda de todos los taxones que han sido agregados a la matriz con posterioridad a los citados trabajos.

Caracteres utilizados

a. CARACTERES DEL TECHO CRANEANO:

1. Margen de la articulación intracraneal:

0. recto
1. fuertemente interdigitado
2. ondulado (*)

(*) Estado agregado por Arratia & Schultze (2015) para *Atacamaia*.

2. Huesos del rostro:

0. libres entre sí
1. consolidados, edéntulos (*)
2. consolidados, dentados (*)

(*) Estados propuestos por Cavin *et al.* (2017).

3. rostral mediano:

0. único
1. varios rostrales medianos (internasales)

4. Premaxilas:

0. pareadas
1. fragmentadas

5. Premaxila:

0. con lámina dorsal
1. sin lámina dorsal

6. Apertura anterior del órgano rostral

- contenida:**
0. dentro de la premaxila
 1. dentro de osículos rostrales separados
- 7. Parietales: (*)**
0. un par
 1. dos pares
- (*) Forey (1998) codifica originalmente los estados como "1" y "2", respectivamente. Friedman & Coates (2006), corrigen los estados a 0 y 1, respectivamente, tanto en la formulación del carácter como en la matriz (corrección que es seguida por Zhu *et al.*, 2012; Cavin *et al.*, 2013; Cavin & Grădinaru, 2014 y Cavin *et al.*, 2017, pero no por otros autores). Es de notar que Arratia & Schultze (2015) proponen un tercer estado: "2. más de dos pares", y en su matriz lo asignan a varios géneros, entre ellos *Mawsonia* y *Axelrodichthys* (que en realidad tienen dos pares, es decir estado 1), posiblemente arrastrando parte de la codificación original de Forey (1998). Por consiguiente, en la presente contribución se opta por seguir la propuesta de Friedman & Coates (2006).
- 8. Pares anterior y posterior de parietales:**
0. de tamaño similar
 1. de tamaño diferente
- 9. Número de supraorbitales/tectales:**
0. menos de 8
 1. más de 10
- 10. Preorbital:**
0. ausente
 1. presente
- 11. Proceso descendente del parietal:**
0. ausente
 1. presente
- 12. Intertemporal:**
0. ausente
 1. presente
- 13. Proceso descendente del postparietal:**
0. ausente
 1. presente
- 14. Proceso descendente del supratemporal:**
0. ausente
 1. presente
- 15. Extraescapulares:**
0. suturados con los postparietales
 1. libres
- 16. Extraescapulares:**
0. detrás del nivel del neurocráneo
 1. formando parte del techo craneano
- 17. Número de extraescapulares:**
0. tres
 1. cinco
 2. más de siete
 3. dos (*)
- (*) Estado agregado por Fragoso (2014) para poder codificar a *Mawsonia*. En el presente trabajo se considera pertinente la adición de este estado.
- 18. Margen posterior del techo craneano:**
0. recto
 1. cóncavo ("embayed")
- 19. Canal sensorial supraorbital:**
0. corriendo a través de centros de osificación
 1. siguiendo un curso a través de suturas
- 20. Rama medial del canal ótico:**
0. ausente
 1. presente
- 21. Canal ótico:**
0. Uniéndose al canal supratemporal dentro del extraescapular lateral
 1. en el supratemporal
- 22. Ramas anteriores del canal comisural supratemporal:**
0. ausentes
 1. presentes
- 23. Canales sensoriales supraorbitales abriéndose a través de los huesos:**

0. como grandes poros únicos
1. poros bifurcados
2. muchos poros pequeños
3. un gran surco continuo
atravesado por pilares
4. un gran surco continuo sin
pilares (*)
- (*) Estado agregado por Cavin *et al.* (2017),
para *Foreyia*.
- 24. Pit line anterior:**
0. ausente
1. presente
- 25. Pit lines mediana y posterior:**
0. dentro de la mitad posterior de
los postparietales
1. dentro del tercio anterior
- 26. Pit lines:**
0. marcando a los postparietales
1. no marcando a los
postparietales
- 27. Parietales y postparietales:**
0. ornamentados con
crestas/tubérculos cubiertos de
enamel
1. huesos no ornamentados
2. huesos marcados por
rugosidades gruesas
- 28. Parietales y postparietales:**
0. sin áreas elevadas
1. con áreas elevadas
- b. CARACTERES DE LOS CHEEK BONES:**
- 29. Cheek bones:**
0. suturados entre sí
1. separados unos de otros
- 30. Espiracular (postespiracular):**
0. ausente
1. presente
- 31. Preopérculo:**
0. ausente
1. presente
- 32. Subopérculo:**
0. ausente
1. presente
- 33. Cuadratoyugal:**
0. ausente
1. presente
- 34. Escamoso:**
0. limitado a la región media de la
mejilla
1. extendiéndose detrás del
postorbital hasta alcanzar el
techo craneano
- 35. Lacrimoyugal:**
0. no expandido anteriormente
1. expandido anteriormente
- 36. Lacrimoyugal:**
0. sin ángulo anterior
1. flexionado (“angled”)
anteriormente
- 37. Escamoso:**
0. grande
1. reducido a un tubo estrecho
únicamente rodeando al canal
sensorial yugal
- 38. Preopérculo:**
0. grande
1. reducido a un tubo estrecho
únicamente rodeando al canal
preopercular
- 39. Preopérculo:**
0. indiferenciado
1. desarrollado como una
porción posterior
portadora de canal, con
forma de tubo, y una
porción anterior con
forma de cuchilla
- 40. Postorbital:**
0. simple, sin excavación
anterodorsal
1. con excavación anterodorsal
- 41. Postorbital:**

0. sin proceso anterior
1. con proceso anterior
- 42. Postorbital:**
0. grande
1. reducido a un tubo estrecho únicamente rodeando al canal sensorial
- 43. Postorbital:**
0. enteramente detrás del nivel de la articulación intracraneal
1. abarcando la articulación intracraneal
- 44. Canal infraorbital dentro del postorbital:**
0. con poros simples abriéndose directamente desde el canal principal
1. ramas anteriores y posteriores dentro del postorbital
- 45. Canal sensorial infraorbital:**
0. corriendo a través del centro del postorbital
1. corriendo en el margen anterior del postorbital
- 46. Canal sensorial yugal:**
0. simple
1. con ramas prominentes
- 47. Canal yugal:**
0. corriendo a través del centro del hueso
1. corriendo a lo largo del margen ventral del escamoso
- 48. Pit lines:**
0. marcando a los huesos de la mejilla (*cheek bones*)
1. no marcando a los huesos de la mejilla (*cheek bones*)
- 49. Ornamentación sobre los *cheek bones*:**
0. ausente
1. tubercular
2. representada como una rugosidad superficial gruesa
- 50. Canales sensoriales infraorbital, yugal y preopercular:**
0. abriéndose a través de muchos poros pequeños
1. abriéndose a través de unos pocos poros grandes
2. un gran surco continuo atravesado por pilares
- 51. Contacto entre el lacrimoyugal y la serie preorbital o tectal-supraorbital: (*)**
0. presente
1. ausente
(*) Carácter redefinido por Cavin *et al.* (2017).
- 52. Osículos escleróticos:**
0. ausentes
1. presentes
- c. CARACTERES DE LA MANDÍBULA:**
- 53. Retroarticular y articular:**
0. co-osificados
1. separados
- 54. Dientes del dentario:**
0. fusionados al dentario
1. separados del dentario
- 55. Número de coronoides anteriores:**
0. 0
1. 1
2. 2
3. 3
4. 4
- 56. Coronoide opuesto al extremo posterior del dentario: (*)**
0. no modificado
1. modificado
(*) Siguiendo la descripción dada por Forey (1998), se trata del coronoide cuarto.
- 57. Dentario:**
0. simple
1. con forma de gancho
- 58. Pit line oral:**
0. confinada al angular
1. extendiéndose hasta el dentario

y/o esplenial

PARAESFENOIDES Y VÓMER:

59. Pit line oral:

- 0. Ubicada en el centro de osificación del angular
- 1. Desplazada del centro de osificación

60. Rama subopercular del canal sensorial mandibular:

- 0. ausente
- 1. presente

61. Poro sensorial del dentario:

- 0. ausente
- 1. presente

62. Ornamentación:

- 0. con crestas
- 1. granular

63. Dentario:

- 0. con ornamentación
- 1. sin ornamentación

64. Esplenial:

- 0. con ornamentación
- 1. sin ornamentación

65. Dentario:

- 0. Sin ensanchamiento lateral prominente
- 1. con ensanchamiento

66. Coronoide principal:

- 0. libre
- 1. suturado al angular

67. "Colmillos" coronoides:

- 0. ausentes
- 1. presentes

68. Dientes prearticulares y/o coronoideos:

- 0. puntiagudos y lisos
- 1. redondeados y marcados con finas estriaciones irradiándose desde la corona
- 2. puntiagudos y marcados con finas estriaciones (*)

(*) Estado agregado por Wen *et al.* (2013)

d. CARACTERES DEL NEUROCRÁNEO,

69. Regiones orbitoesfenoidea y basiesfenoidea:

- 0. co-osificadas
- 1. separadas

70. Foramen óptico:

- 0. delimitado por el basiesfenoides, extendiéndose hacia adelante
- 1. dentro de una osificación o cartílago interorbital separado

71. Processus connectens: (*)

- 0. no contactando al paraesfenoides
- 1. contactando al paraesfenoides

(*) Según redacción propuesta por Cavin & Grădinaru (2014). Estos autores indican que la redacción original de Forey (1998) era opuesta a la codificación del carácter que se observa en la matriz, por lo que lo reescriben invirtiendo los estados.

72. Proceso basipterigoideo:

- 0. ausente
- 1. presente

73. Proceso antótico:

- 0. no cubierto por el proceso descendente del parietal
- 1. cubierto

74. Excavación temporal:

- 0. alineada con el hueso
- 1. no alineada

75. Ótico-occipital:

- 0. sólido
- 1. separado en proótico/opistótico

76. Supraoccipital:

- 0. ausente
- 1. presente

77. Fontanela vestibular:

- 0. ausente
- 1. presente

78. Canal bucohipofisario:

0. cerrado
1. abriéndose a través del paraesfenoides
- 79. Paraesfenoides:**
0. sin lámina ascendente anterior
1. con lámina ascendente
- 80. Proceso suprapterigoideo:**
0. ausente
1. presente
- 81. Vómeres:**
0. no encontrándose en la línea media
1. encontrándose medialmente
- 82. Proótico:**
0. Sin sutura compleja con el basioccipital
1. con una sutura compleja
- 83. Rama oftálmica superficial del nervio anterodorsal de la línea lateral:**
0. no perforando el proceso antótico
1. perforando el proceso antótico
- 84. Proceso en la caja craneana para articulación del infrabranquial 1:**
0. ausente
1. presente
- 85. Etmoides laterales separados:**
0. ausente
1. presente
- 86. Basioccipital separado:**
0. ausente
1. presente
- 87. Dorsum sellae:**
0. pequeño
1. grande y reduciendo la entrada a la cavidad craneana, delante de la articulación intracraneal
- e. CARACTERES DEL ESQUELETO POSTCRANEANO Y ESCAMAS:**
- 88. Extracleitro:**
0. ausente
1. presente
- 89. Anocleitro:**
0. simple
1. con forma de horquilla ("forked")
- 90. Espinas neurales y hemales posteriores:**
0. apoyándose entre sí
1. no apoyándose
- 91. Arcos neurales occipitales:**
0. no expandidos
1. expandidos
- 92. Costillas osificadas:**
0. ausentes
1. presentes
- 93. Cola díficerc:**
0. ausente
1. presente
- 94. Radios de aletas:**
0. más numerosos que los radiales
1. iguales en número
- 95. Radios de aletas:**
0. ramificados
1. no ramificados
- 96. Radios de aleta D1:**
0. > 10
1. **8-10 (*) (nueva definición de estado)**
2. < 8
- (*) Redactado originalmente por Forey (1998) como "8-9", y mantenido por autores subsiguientes. Se propone redefinir este estado, considerando la existencia de ejemplares de *Mawsonia* y *Axelrodichthys* con 10 radios en esta aleta.
- 97. Lóbulos caudales:**
0. simétricos
1. asimétricos
- 98. Aleta D1:**
0. sin denticulos
1. con denticulos
- 99. Radios de aletas pareadas:**

- | | |
|--|--|
| <p>0. no expandidos</p> <p>1. expandidos</p> <p>100. Pelvis:</p> <p>0. abdominal</p> <p>1. torácica</p> <p>101. Placa basal de aleta D1:</p> <p>0. con margen ventral liso</p> <p>1. escotado (“emarginated”) y alojando las puntas de las espinas neurales adyacentes</p> <p>102. Soporte basal de la aleta D2:</p> <p>0. simple</p> <p>1. con forma de horquilla (“forked”) anteriormente</p> <p>103. Radios de aletas medianas:</p> <p>0. no expandidos</p> <p>1. expandidos</p> <p>104. Ornamentación de las escamas:</p> <p>0. no diferenciada</p> <p>1. diferenciada</p> <p>105. Aperturas de la línea lateral en escamas:</p> <p>0. única</p> <p>1. múltiple</p> <p>106. Escamas:</p> <p>0. ornamentadas con crestas o tubérculos</p> <p>1. rugosas</p> <p>107. Vejiga osificada: (*)</p> <p>0. ausente</p> | <p>1. presente</p> <p>(*) El carácter es redactado originalmente por Forey (1998) como “vejiga natatoria osificada/no osificada”. No obstante, es redefinido por Dutel <i>et al.</i> (2012), teniendo en cuenta los estudios histológicos de Brito <i>et al.</i> (2010) con ejemplares de <i>Axelrodichthys</i> y <i>Latimeria</i>. Según estos últimos autores, se trata de una vejiga (eventualmente osificada) con función respiratoria, en lugar de natatoria. Esta hipótesis ha sido corroborada en investigaciones más recientes (Cupello <i>et al.</i>, 2015, 2017a, b).</p> <p>108. Huesos pélvicos de cada lado:</p> <p>0. permanecen separados</p> <p>1. fusionados en la línea media</p> <p>f. <u>Carácter propuesto por Friedman & Coates (2006):</u></p> <p>109. Escamas de la quilla ventral:</p> <p>0. ausentes</p> <p>1. presentes</p> <p>g. <u>Carácter propuesto por Dutel et al. (2012):</u></p> <p>110. Ensanchamiento ventral del palatoc cuadrado:</p> <p>0. ausente</p> <p>1. presente</p> |
|--|--|

CODIFICACIÓN DE MAWSONIA

Revisión de caracteres conflictivos y nuevas codificaciones

Parte de las asignaciones de estados para el género *Mawsonia* se han mostrado conflictivas desde Forey (1998). En el presente trabajo se efectuó una revisión completa de los estados asignados a los 110 caracteres en *Mawsonia*, considerando a diferentes autores. Así, en la Tabla VI (Anexo IV, pág. 129) se muestran las codificaciones alternativas detectadas en la bibliografía consultada.

Se considera que la totalidad del material estudiado permite tomar decisiones en relación con parte de las asignaciones de estados conflictivos. También permite desambiguar caracteres previamente considerados como interrogantes (debido a falta de información anatómica).

A continuación se presenta una lista de aquellos caracteres cuyas asignaciones de estado han sido modificadas, junto a los correspondientes argumentos considerados.

Los caracteres que no se mencionan permanecen codificados como en Forey (1998).

-Carácter 14 (proceso descendente del supratemporal):

Desde Forey (1998), prácticamente en todos los análisis se ha indicado el estado 0 (proceso ausente) para este carácter. Maisey (1986) indica que este proceso se haya ausente en el material que asigna a *Mawsonia cf. M. gigas*. Por su parte, Carvalho & Maisey (2008) indican lo mismo en la diagnosis enmendada que proponen para el género. Fragoso (2014) es el único autor que asigna el estado 1 (proceso presente) para *M. gigas* y *M. brasiliensis*, si bien no justifica este cambio. En el presente trabajo se mantiene la asignación original de Forey (*op. cit.*).

-Carácter 17 (número de extraescapulares):

Reasignado según Fragoso (2014). Desde Forey (1998) este carácter permanecía referido al estado 1 (5 extraescapulares), cuando en realidad el género cuenta con 2 extraescapulares (véase Fig. 10 en sección 3.1, pág. 37). Ante la ausencia de este estado en la formulación original del carácter, Fragoso (*op. cit.*) propone agregar un cuarto estado (estado 3: 2 extraescapulares), constituyendo una autapomorfía de *Mawsonia*. En la presente contribución se considera pertinente la implementación de esta corrección.

-Carácter 19 (vía del canal sensorial supraorbital):

Desde Forey (1998) se le asigna el estado de interrogante (“?”). No obstante, Wenz (1975: 180, fig. 2; Pl. III) indica para uno de los paratipos de *M. tegamensis* (MNHN-P GDF 404) que la disposición del canal supraorbital es “intrasutural”, estando conformado por la unión del borde externo del parietal posterior y el interno del supraorbital correspondiente. Tal como se ha indicado en la sección 3.1, el nuevo ejemplar estudiado también permite apreciar que el canal sigue su curso por la sutura entre los parietales posteriores y supraorbitales (véase Fig. 13, pág. 42). Se asigna el estado 1 al presente carácter.

-Carácter 30 (presencia de espiracular):

Se considera pertinente asignar el estado de este carácter como interrogante, dado que su ausencia (estado 0), atribuida desde Forey (1998), puede deberse a un artefacto de preservación.

-Carácter 31 (presencia de preopérculo):

Desde Forey (1998) varios autores han indicado el estado de este carácter como interrogante. No obstante, tal como se indicó en la sección 3.1 (págs. 50-51), se debe notar que Wenz (1975) describe e ilustra el preopérculo para el holotipo de *M. tegamensis*, y otro tanto hace Yabumoto (2002) para el holotipo de *M. brasiliensis*.

Por otra parte, Clément (2005) advierte varias inconsistencias para la codificación de este carácter en la mayoría de los géneros de la matriz de Forey (1998). Es más, para el caso de *Mawsonia* este autor también nota que el holotipo de *M. tegamensis* tiene preopérculo asociado. Si bien Clément (2005) efectúa correcciones a los estados del carácter para varios de los géneros, curiosamente en el caso de *Mawsonia* mantiene la asignación “?”. Más aún, Friedman & Coates

(2006), de manera independiente advierten el mismo problema con la codificación de este carácter, e incorporan nuevas asignaciones de estados aportadas por el propio Forey *in* Friedman & Coates (2006) (coincidiendo con Clément, 2005). Nuevamente, el estado para *Mawsonia* es mantenido como “?”.

Yabumoto (2008) es el primer autor en asignar el estado 1 (preopérculo presente) para este carácter. No obstante, esta corrección no ha sido aplicada en todos los análisis subsiguientes (*e.g.* Geng *et al.*, 2009; Dutel *et al.*, 2012, 2015; Wendruff & Wilson, 2012; Zhu *et al.*, 2012; Cavin *et al.*, 2013, 2017; Wen *et al.*, 2013; Cavin & Grădinaru, 2014; Gess & Coates, 2015; Arratia & Schultze, 2015), a excepción de Frago (2014).

-Carácter 32 (presencia de subopérculo):

Se considera pertinente asignar el estado de este carácter como interrogante, dado que su ausencia (estado 0), atribuida desde Forey (1998), puede deberse a un artefacto de preservación.

-Carácter 35 (expansión anterior del lacrimoyugal) y 36 (flexión anterior del lacrimoyugal):

Desde Forey (1998), se ha codificado este hueso como portador de una expansión anterior (carácter 35, estado 1) y sin flexión anterior (carácter 36, estado 0). No obstante, el estudio de los ejemplares más completos asignables al género (incluyendo los estudiados por Maisey, 1986, Yabumoto, 2002 y el estudiado en el presente trabajo), permiten postular que el hueso no se expande anteriormente, y que se presenta flexionado (véase descripción en sección 3.1, y Fig. 20, págs. 51-52). Por tanto, estos caracteres son codificados de manera inversa a como lo han hecho autores anteriores. Se deja constancia de que Frago (2014) sí repara en la ausencia de flexión anterior (carácter 36).

-Carácter 38 (desarrollo del preopérculo):

Resulta llamativo que desde Forey (1998) varios autores han codificado este carácter en el estado 1 (preopérculo reducido a un tubo estrecho), cuando al mismo tiempo lo consideran ausente (carácter 32, estado 0). Atendiendo al desarrollo que presenta el preopérculo en los holotipos de *M. tegamensis* (Wenz, 1975) y *M. brasiliensis* (Yabumoto, 2002), se considera pertinente codificar el presente carácter con el estado 0 (preopérculo grande).

-Carácter 51 (contacto entre el lacrimoyugal y la serie tectal-supraorbital):

Cavin *et al.* (2017) redefinen este carácter. Es llamativo que estos autores enuncian explícitamente que en *Mawsonia* y *Coelacanthus* existe un gap entre el lacrimoyugal y la serie (lo que correspondería al estado 1 de la nueva definición), pero lo refieren al estado 0 para ambos géneros. En esta contribución se realiza la corrección pertinente para *Mawsonia*, al tiempo que se considera que el caso de *Coelacanthus* amerita una revisión.

-Carácter 60 (presencia de rama sensorial subopercular):

Desde Forey (1998) el presente carácter es codificado en el estado 0 (ausente). No obstante, sería pertinente la realización de un análisis detallado de la anatomía interna de angulares bien preservados (ej: mediante cortes histológicos o tomografía computada de alta resolución), para descartar efectivamente la presencia de la referida rama. Mientras tanto, se propone asignar el estado “?” al presente carácter.

-Carácter 62 (ornamentación a nivel de la mandíbula):

Desde Forey (1998) el presente carácter es referido como interrogante; excepto por Frago (2014), quien le asigna el estado 0 (“con crestas”). Se considera pertinente esta última asignación (considérese la ornamentación del angular como ejemplo, abordada en la sección 3.1, págs. 54-55).

-Carácter 66 (coronoide principal suturado o no al angular):

Excepto por Cavin & Grădinaru (2014) y Cavin *et al.* (2017), la mayoría de los autores anteriores han considerado al coronoide principal suturado (estado 1). Esta observación puede ser avalada por el holotipo de *M. brasiliensis*. No obstante, tal como se señala en la sección 3.1 (págs. 57-59), en el nuevo ejemplar estudiado el coronoide principal no se encuentra suturado al angular. Por consiguiente, se considera que ambos estados pueden hallarse presentes en *Mawsonia*.

-Carácter 68 (morfología de dientes prearticulares y coronoideos):

Desde Forey (1998) se ha codificado a los dientes de *Mawsonia* en el estado 1 (redondeados y con finas estriaciones). No obstante, es de notar que Wen *et al.* (2013) también proponen un tercer estado para el carácter: puntiagudos y con finas estriaciones. Siguiendo lo observado en el nuevo ejemplar estudiado (dientes estriados, tanto redondeados como puntiagudos, véase sección 3.1, págs. 45-49, 57-59), se asignan los estados 1 y 2 para este género.

-Carácter 71 (processus connectens contactando al paraesfenoides):

En todos los análisis realizados desde Forey (1998) se ha asignado el estado “?” al presente carácter, a excepción de Fragoso (2014) que asigna el estado 0 para *M. gigas* (equivalente a 1, en la codificación de Cavin *et al.*, 2017, seguida en el presente trabajo), si bien sin realizar comentarios al respecto. En el presente trabajo se pudo observar en detalle los ejemplares AMNH 12216 y 12217, descritos e ilustrados por Maisey (1986: Figs. 3A-B; 4A-B; 1991: 320) como *Mawsonia cf. M. gigas*. Posiblemente estos se traten de los únicos ejemplares conocidos a la fecha que conservan la porción posterior del paraesfenoides en posición anatómica, y que permiten a la vez su observación en vista ventral. En los mismos se pueden observar en detalle cómo el paraesfenoides se bifurca hacia su porción posterior, formando dos láminas que contactan ampliamente con el *processus connectens*. Se asigna el estado 1 al presente carácter.

-Carácter 72 (proceso basipterigoideo):

Desde Forey (1998) se ha asignado el estado “?” al presente carácter. No obstante, Maisey (1986), al describir en detalle la articulación entre el basiesfenoides y el proótico en ejemplares de *Mawsonia cf. M. gigas*, observa que el referido proceso se encuentra ausente. Se asigna el estado 0 al presente carácter.

-Carácter 73 (proceso antótico del basiesfenoides cubierto o no por el proceso descendente del parietal posterior):

En todos los análisis realizados desde Forey (1998) se ha asignado el estado “?” al presente carácter. No obstante, el análisis de los ejemplares asignados a *Mawsonia cf. M. gigas* estudiados por Maisey (1986), así como del nuevo ejemplar estudiado, permite afirmar que los procesos antóticos quedan cubiertos por los procesos descendentes de los parietales posteriores.

-Carácter 75 (ótico-occipital sólido, o separado en proótico-opistótico):

Forey (1998) y autores subsiguientes han asignado el estado “?” al presente carácter. No obstante, es claro que en el presente género los proóticos se presentan como osificaciones separadas. Se asigna el estado 1 al presente carácter.

-Carácter 76 (supraoccipital):

Forey (1998) y autores subsiguientes han asignado el estado “?” al presente carácter. Sin embargo, Maisey (1986: Fig. 6) describe e ilustra el supraoccipital para un ejemplar asignado a *Mawsonia cf. M. gigas* (AMNH 11758). Se asigna el estado 1 al presente carácter.

-Carácter 79 (lámina ascendente anterior del paraesfenoides):

Desde Forey (1998) se ha asignado el estado “?” al presente carácter. Es de notar que Maisey (1991) indica que en el material referido por Wenz (1981: Fig. 1) a *Mawsonia lavocati* es posible observar semejante lámina, lo cual habilitaría proponer la asignación del estado 1 para el género.

No obstante, teniendo en cuenta que esta especie ha sido recientemente transferida por Fragoso *et al.* (2018) al género *Axelrodichthys*, se considera que la asignación taxonómica del material estudiado por Wenz (*op. cit.*) debe ser revisada. Adicionalmente, Fragoso *et al.* (*op. cit.*) señalan expresamente que esta lámina se encuentra ausente en *Axelrodichthys*. Atendiendo a estas vicisitudes, se propone mantener provisionalmente el estado asignado por Forey (*op. cit.*) al presente carácter.

-Carácter 82 (sutura entre el proótico y el basioccipital):

Desde Forey (1998) se ha asignado el estado “?” a este carácter. Únicamente Fragoso (2014) asigna el estado 1 (sutura compleja) para *M. gigas*, aunque sin brindar una justificación. En el presente trabajo se opta por mantener el criterio de Forey (*op. cit.*).

-Carácter 83 (relación espacial entre la rama oftálmica superficial del nervio anterodorsal de la línea lateral, y el proceso antótico):

Autores anteriores han asignado el estado “?” al presente carácter. Sin embargo, de la descripción e ilustración brindada por Maisey (1986: Fig. 2) de un escudo parietonasal en vista posterior (correspondiente a un ejemplar referido a *Mawsonia cf. M. gigas*) se desprende que el referido nervio corre por arriba del proceso antótico, y no lo atraviesa. Lo mismo es observado en el nuevo ejemplar estudiado. Se asigna el estado 0 al presente carácter.

-Carácter 87 (desarrollo del dorsum sellae):

Desde Forey (1998) se ha asignado el estado “?” al presente carácter. Únicamente Fragoso (2014) considera a este proceso desarrollado (estado 1), al igual que en *Axelrodichthys*. En la presente contribución se concuerda con este último autor.

-Carácter 88 (presencia de extracleitro):

Es de notar que Yabumoto (2002) reporta e ilustra la presencia del extracleitro conservado en el holotipo de *Mawsonia brasiliensis*. No obstante, desde Forey (1998) se sigue asignando el estado “?” al presente carácter. Solamente Fragoso (2014) repara en esto y asigna el estado 1 para *M. brasiliensis*. Por otra parte, tal como se señala en la sección 3.1 (págs. 62-63), los cleitros de FC-DPV 2977 presentan una superficie articular para el extracleitro, y por ende se puede inferir su presencia (véase Fig. 26, pág. 63). Por consiguiente, se considera pertinente asignar el estado 1 a este carácter.

-Carácter 96 (número de radios de la aleta dorsal 1):

Desde Forey (1998) se ha asignado el estado “?” al presente carácter (a pesar de que este mismo autor señala en su diagnóstico del género que este cuenta con al menos 8 radios). Únicamente Fragoso (2014) asigna el estado 1 (“8-9 radios”, *sensu* Forey, 1998). Es de notar que Carvalho (1976, 1982) reporta 8 radios para esta aleta en ejemplares asignados a *M. gigas*, mientras que Yabumoto (2002) reporta 10 radios para el holotipo de *M. brasiliensis*.

Considerando a su vez que en el presente trabajo se redefine el estado 1 como “8-10 radios” (véase sección anterior, pág. 78), se asigna este estado 1 al presente carácter.

-Carácter 98 (presencia de dentículos en la aleta dorsal 1):

Desde Forey (1998) prácticamente en todos los análisis realizados se ha señalado el estado 1 para este carácter (dentículos presentes). A la fecha, restos de la primera aleta dorsal únicamente son conocidos para los siguientes ejemplares: el holotipo de *M. minor* (véase Woodward, 1908); ejemplares referidos a *M. gigas* estudiados por Carvalho (1976, 1982), y el holotipo de *M. brasiliensis* (Yabumoto, 2002). En los primeros dos casos no se constata la presencia de dentículos [considérese a modo de nota que en su diagnosis enmendada del género, Carvalho (1976, 1982) indica explícitamente que las lepidotriquias no cuentan con dentículos; véase además Forey *in* Maisey (1986: 29)]. No obstante, más recientemente Fragoso (2014) señala que en el holotipo de *M. brasiliensis* las bases de los radios en la referida aleta sí están cubiertas de dentículos. Por consiguiente, se asignan ambos estados al presente carácter.

-Carácter 101 (margen ventral de la placa basal de la aleta dorsal 1):

Desde Forey (1998) prácticamente en todos los análisis realizados se ha señalado el estado 0 para este carácter (margen liso). Únicamente, Fragoso (2014) asigna el estado 1 (margen escotado) para el holotipo de *M. brasiliensis*. Por consiguiente, se asignan ambos estados al presente carácter.

-Carácter 104 (ornamentación de las escamas):

Desde Forey (1998) prácticamente en todos los análisis realizados se ha señalado el estado 1 para este carácter (ornamentación diferenciada), a excepción de Fragoso (2014), que asigna el estado 0 (ornamentación no diferenciada) para el holotipo de *M. brasiliensis*. No obstante, tanto Yabumoto (2002) como Fragoso (*op. cit.*) reconocen la presencia de finas crestas en las escamas de este ejemplar. En el presente trabajo se mantiene el criterio original de Forey (*op. cit.*).

-Carácter 106 (tipo de ornamentación de las escamas):

Se considera que la codificación de este carácter amerita una revisión para la totalidad de los taxones de la matriz. A modo de ejemplo, desde Forey (1998) el presente género ha sido codificado con el estado 1 (ornamentación rugosa), cuando sus escamas (al igual que las de *Axelrodichthys*) se caracterizan por presentar crestas desarrolladas (estado 0) (véase Carvalho, 1976, 1982). En el presente trabajo se mantiene la asignación de estados dada por Forey (*op. cit.*) únicamente a título provisional. Véase comentarios adicionales en referencia núm. 26 al pie de la matriz (Anexo IV).

-Carácter 107 (vejiga osificada):

Desde Forey (1998) varios autores han asignado el estado “?” al presente carácter. No obstante, es de notar que Carvalho (1976, 1982) menciona y figura la presencia de vejiga osificada en ejemplares que asigna a *M. gigas*; y Yabumoto (2002) reporta la presencia de esta estructura en el holotipo de *M. brasiliensis*. Dutel *et al.* (2012) son los primeros autores en asignar el estado 1 (vejiga presente) para este género.

-Carácter 110 (ensanchamiento ventral del pterigoides):

Desde que este carácter fuera agregado por Dutel *et al.* (2012), en prácticamente todos los análisis se ha asignado el estado 0 (ensanchamiento ausente) para *Mawsonia*. Únicamente Fragoso (2014) propone asignar el estado 1

(ensanchamiento presente) para *M. gigas*, y “?” para *M. brasiliensis*, aunque sin profundizar en tales asignaciones. En el presente trabajo se mantiene el criterio de Dutel *et al.* (*op. cit.*).

ANÁLISIS FILOGENÉTICO DE ACTINISTIA

El análisis realizado arrojó un total de 531 árboles más parsimoniosos, de 352 pasos. La Fig. 31 ilustra el consenso estricto de estos árboles. Los índices de consistencia (IC = 0,352) y retención (IR = 0,666), representan valores congruentes con los obtenidos en otros análisis. El primero indica la existencia de un efecto no menor de homoplasias, y el segundo una moderada retención de información por sinapomorfías.

Por otra parte, al igual que en análisis previos (*e.g.* Zhu *et al.*, 2012; Dutel *et al.*, 2012, 2015; Gess & Coates, 2015) las medidas de apoyo resultan notoriamente bajas en el presente análisis. Los soportes de Bremer obtenidos indican que la mayoría de los nodos están a un paso de colapsar (solamente en dos casos el soporte adquiere un valor de 2). Considérese que para un árbol de 352 pasos, un soporte de 1 adquiere un valor relativo de $1/352$ (=0,0028).

Por su parte, los valores de bootstrap se encuentran por debajo de 50% en casi todos los casos, a excepción del nodo que separa a los Porolepiformes de los Actinistia (100%). Es notorio el hecho de que el nodo que agrupa a *Mawsonia* y *Axelrodichthys* presenta un apoyo de 41%, cuando en los análisis anteriormente citados adquiere valores superiores a 50% (véase Fig. 3 en sección 1.1, pág. 14).

En el Anexo IV, Fig. IV (pág. 139) se incluye una lista completa de las sinapomorfías arrojadas por el análisis.

La topología del árbol resulta parcialmente congruente con la de la mayoría de los análisis realizados a la fecha (véase sección 1.1): *Miguashaia* (del Devónico Superior de Canadá) es recuperado como el género hermano de los restantes Actinistia, seguido de un stock de formas paleozoicas (y algunas mesozoicas) con sus relaciones internas no del todo resueltas. Seguidamente, se reconoce un clado constituido enteramente por formas mesozoicas (considerado como Latimerioidei, siguiendo la definición filogenética de Dutel *et al.*, 2012; véase Discusión), caracterizado por la presencia de dos grupos monofiléticos (considerados como Latimeriidae y Mawsoniidae, también siguiendo a Dutel *et al.*, *op. cit.*), donde se concentran los arreglos mejor resueltos.

El árbol de mayoría (con un umbral seleccionado de 50%), exhibe una topología mucho mejor resuelta y con porcentajes de ocurrencia en su mayoría elevados (Fig. 32).

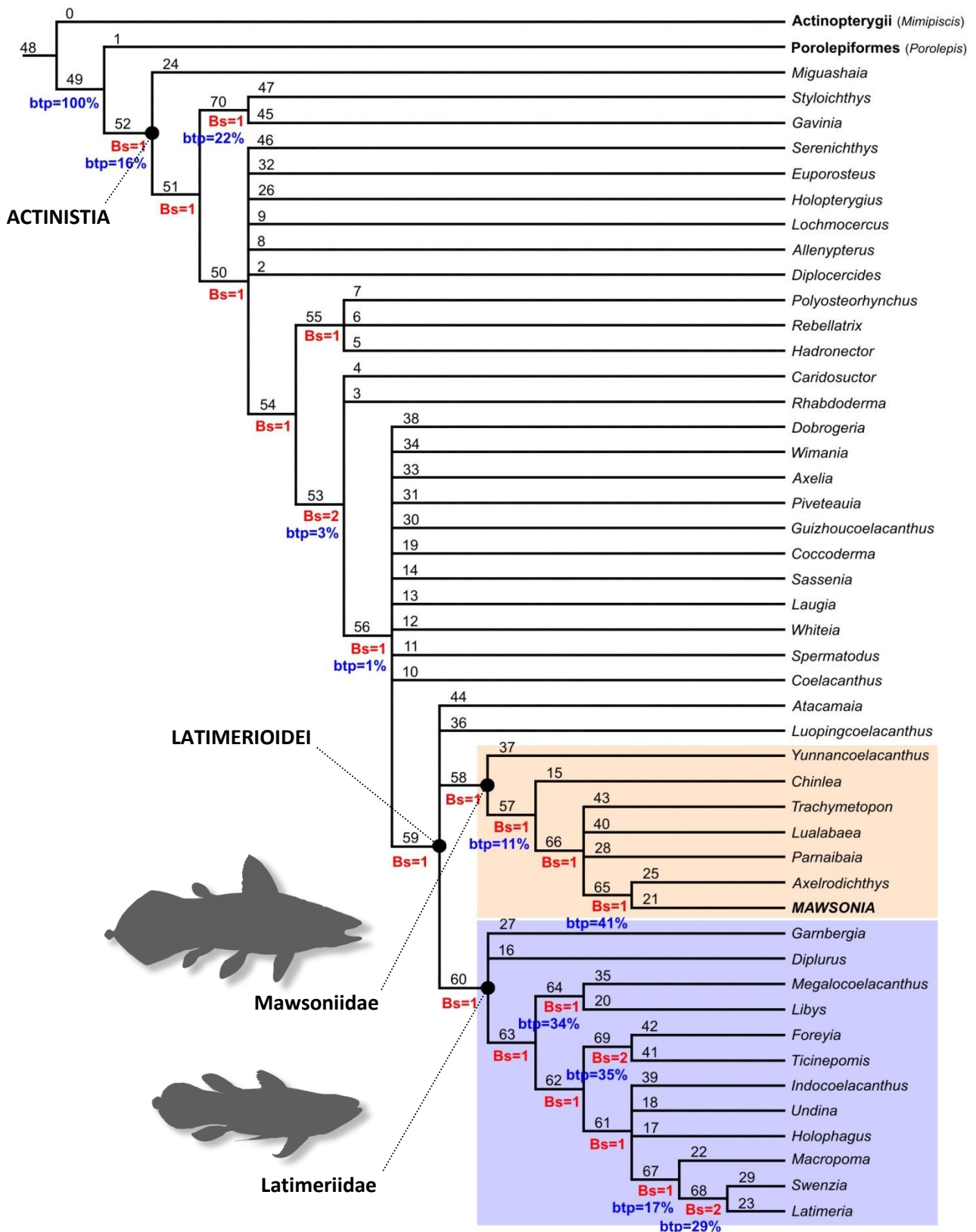


Figura 31. Resultado de primer análisis filogenético basado en 48 taxones y 110 caracteres. Consenso estricto de 531 árboles igualmente parsimoniosos. Longitud= 352; IC= 0,352; IR= 0,666. En negro: ramas numeradas del 1 al 70 (véase las sinapomorfías correspondientes en la Fig. IV del Anexo IV, pág. 139). Bs: valores de soporte de Bremer. btp: valores de bootstrap obtenidos de 1000 pseudoréplicas.

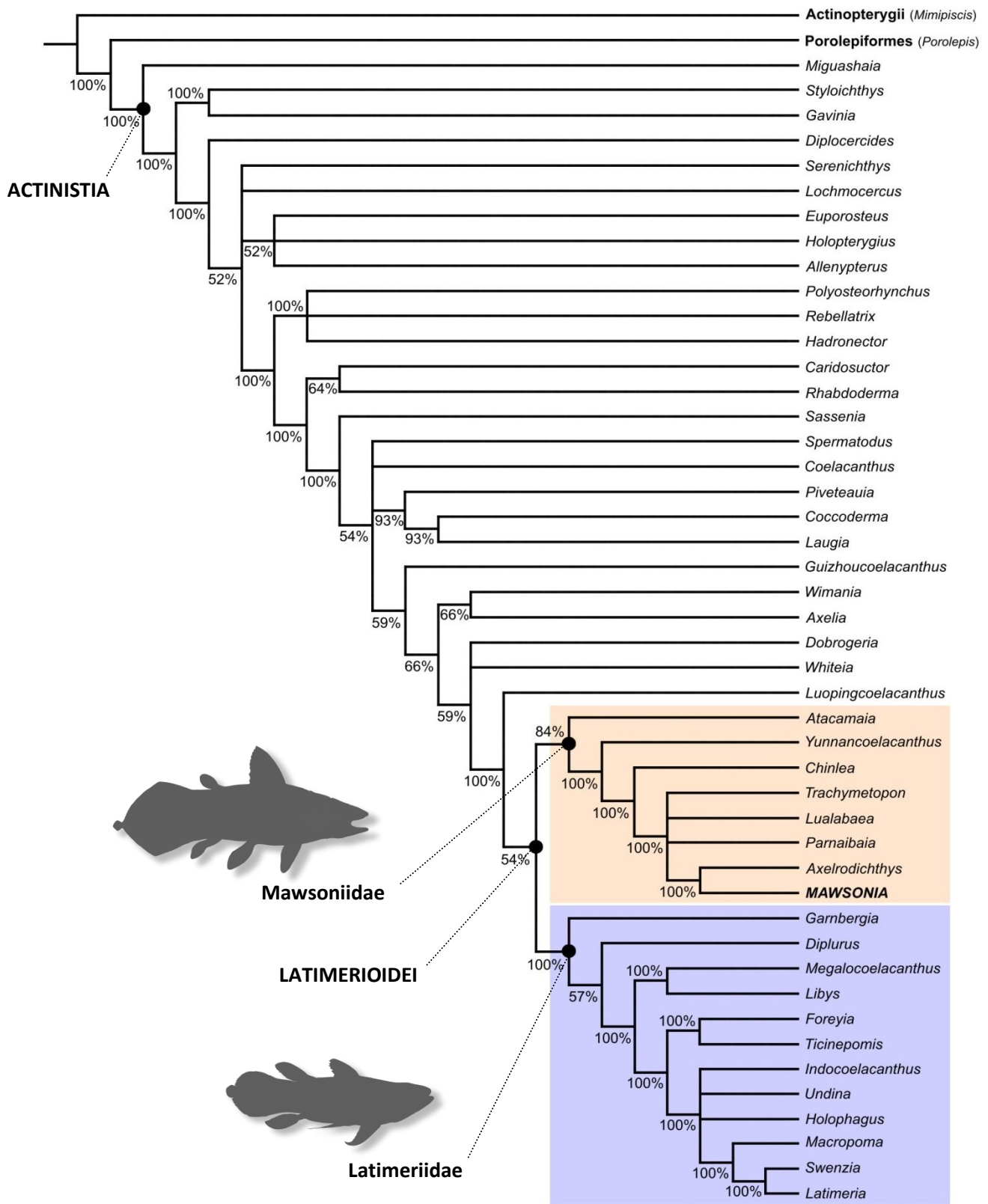


Figura 32. Resultado de primer análisis filogenético basado en 48 taxones y 110 caracteres. Árbol de consenso por regla de la mayoría (umbral seleccionado: 50%).

Pesado de caracteres por pesos implícitos

Únicamente Forey (1998), Yabumoto (2008) y Zhu *et al.* (2012) realizan análisis complementarios otorgando pesos diferenciales a los caracteres, a través de un pesado posterior de acuerdo con el índice reescalado de consistencia (*successive weighting*, Farris, 1969).

En el presente trabajo se efectuó una serie de pruebas de pesado de caracteres por pesos implícitos (“implied weighting”). Este método asigna pesos (*W*: “weights”) a los caracteres según su homoplasia, determinada esta última por la cantidad de pasos extra (*Es*: “extra steps”) que presenta el carácter en un árbol, o lo que es lo mismo la cantidad de veces que se repite en la topología (Goloboff, 1993). Esto se traduce en que a los caracteres más homoplásicos se les asignará un peso menor. Por consiguiente, es un método de pesaje simultáneo al análisis.

El peso de un carácter es una función cóncava de la homoplasia, determinada como: $W = K / (K+Es)$, en donde *K* es la constante de concavidad seleccionada por el usuario, que determinará el tipo de decaimiento que experimentará *W* (el peso) a medida que aumenta el valor de *Es* (la homoplasia).

Goloboff (1993) recomienda experimentar con variaciones de *K* en un rango de valores que va de 3 a 6. No obstante, Goloboff *et al.* (2008) reconocen que no es sencillo determinar un valor de *K* “óptimo”, y que es recomendable experimentar con un rango amplio de valores, observando qué cambios se producen en las topologías resultantes y qué agrupaciones permanecen más estables. Empleando la opción “implied weights” que ofrece TNT, y utilizando los mismos parámetros que en el análisis anterior, se efectuaron varias pruebas con los siguientes valores de *K*: 0,12 / 0,25 / 0,5 y 1 a 20 (véase Fig. 33).

Para los valores de *K* comprendidos entre 15 y 20 no se observaron diferencias significativas con la topología obtenida en el análisis sin pesos, por lo cual no se consideró pertinente continuar probando con valores más altos. Por otra parte, es notorio que para valores inferiores se observa una tendencia a la reducción en el número de politomías, principalmente las que afectan al stock de formas paleozoicas. El número de árboles recuperados fue variable, aunque en general para los valores más altos de *K* se obtuvieron más árboles (Fig. 33).

Adicionalmente, ante valores de *K* menores a 15, se observó que la posición de *Diplurus* comienza a cambiar gradualmente, pasando en primera instancia a ser el género hermano del resto de los Latimeriidae (con valores de *K* entre 10 y 13), y luego “saltando” al clado Mawsoniidae como parte de una politomía (con valores de *K* entre 5 y 9). Finalmente, ante valores de *K* más bajos (1 e inferiores) este clado tiende a resolverse, en favor de la inclusión de *Diplurus* como género hermano del resto de los Mawsoniidae tradicionalmente reconocidos, tal como ha sido recuperado en la mayoría de los análisis previos.

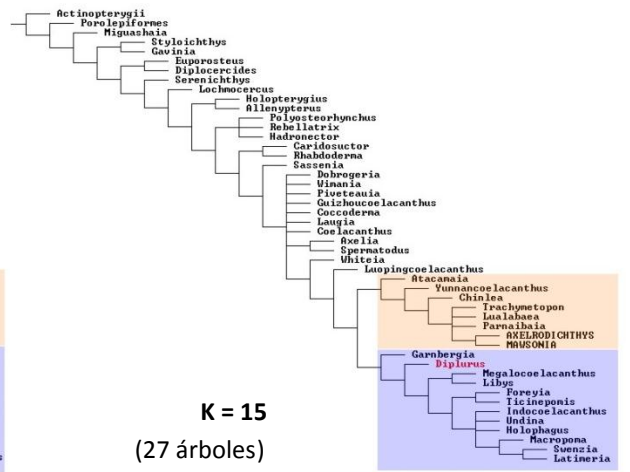
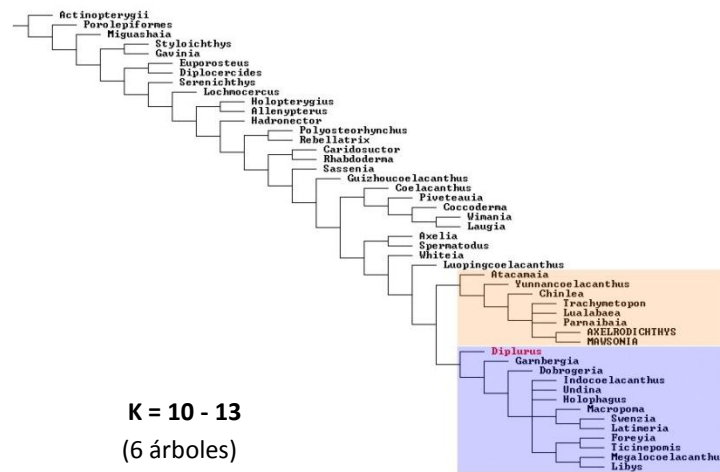
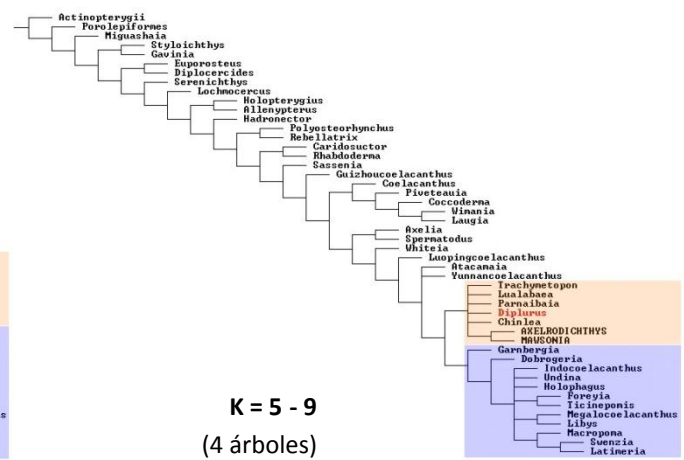
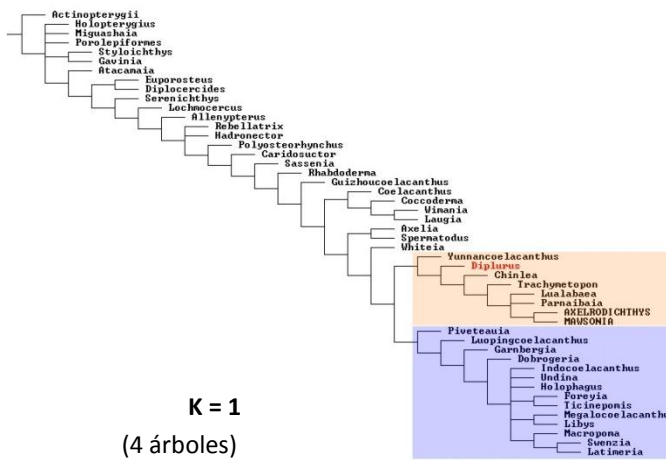
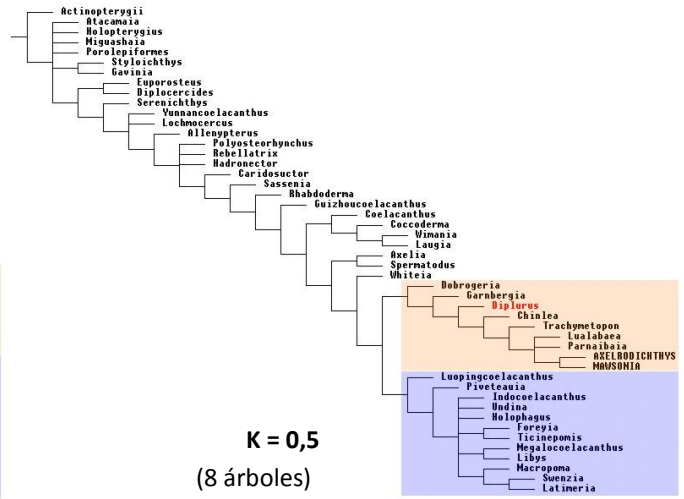
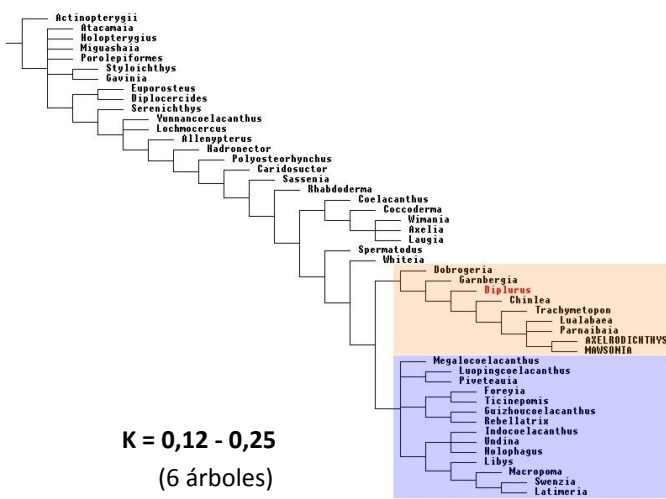


Figura 33. Ejemplos de árboles de consenso estricto obtenidos en función de distintos valores seleccionados para la constante de concavidad K (misma referencia de colores que en Figs. 31 y 32). Se destaca en rojo la posición de *Diplurus*.

Búsqueda de taxones inestables

Una búsqueda de potenciales taxones inestables fue realizada utilizando el comando `pcr.>0;nelsen//{0}` en TNT. La búsqueda arrojó un total de siete taxones: *Spermatodus*, *Guizhoucoelacanthus*, *Euporosteus*, *Wimania*, *Luopingcoelacanthus*, *Indocoelacanthus* y *Lualabaea*. En la Fig. 34 se ilustra un árbol de consenso reducido señalando las posiciones en las que fluctúan estos taxones.

La posición de *Euporosteus* (Devónico Inferior y Medio de China y Alemania, respectivamente) fluctúa entre algunas de las formas más plesiomórficas de los Actinistia. *Spermatodus* (Pérmico Inferior de Estados Unidos), *Guizhoucoelacanthus* (Triásico Inferior-Medio de China) y *Wimania* (Triásico Inferior de Noruega), oscilan por fuera del clado Latimerioidei.

Por su parte, la posición de *Luopingcoelacanthus* (Triásico Medio de China) resulta notoriamente incierta, fluctuando tanto fuera como dentro de los Latimerioidei, y en este último caso a su vez ya sea como un género hermano del resto de los Mawsoniidae, o de los Latimeriidae.

Por último *Lualabaea* (Jurásico Superior de República Democrática del Congo) e *Indocoelacanthus* (Jurásico Inferior de India), fluctúan dentro de los Mawsoniidae y de los Latimeriidae, respectivamente.

Siguiendo las consideraciones de Dutel *et al.* (2015) un segundo análisis fue realizado, retirando estos taxones inestables.

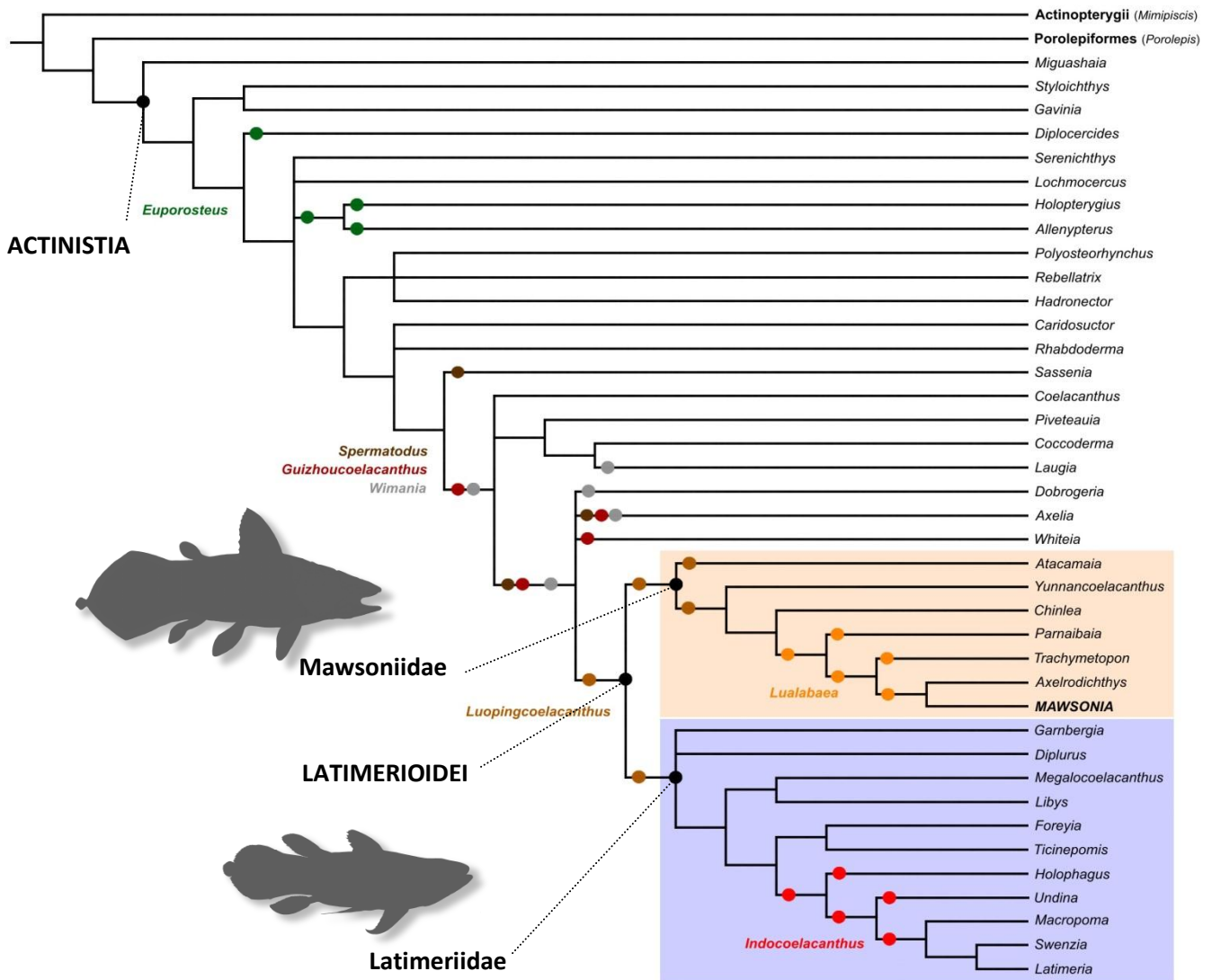


Figura 34. Resultado de primer análisis filogenético basado en 48 taxones y 110 caracteres. Consenso estricto reducido de 531 árboles igualmente parsimoniosos, mostrando posiciones alternativas para 7 taxones inestables indicados por el análisis.

ANÁLISIS DE ACTINISTIA EXCLUYENDO TAXONES INESTABLES

El presente análisis fue realizado empleando los mismos parámetros del análisis anterior (véase sección 2.4, págs. 27-28). El análisis arrojó un total de 8 árboles igualmente parsimoniosos, con una longitud de 324 pasos. En las Figs. 35 y 36 se ilustran respectivamente el consenso estricto y por regla de la mayoría de estos árboles, y en la Fig. III del Anexo IV (pág. 138) se incluye la totalidad de los árboles obtenidos.

Los índices de consistencia (IC = 0,383) y retención (IR = 0,676), no son significativamente diferentes a los del análisis anterior. Las medidas de apoyo continúan siendo relativamente bajas, como en el análisis previo.

Siguiendo la definición de Dutel *et al.* (2012), en el consenso estricto el nodo Latimerioidei constituye una gran politomía. Mientras que los taxa que quedan por fuera de este nodo se observan mucho mejor resueltos que en el análisis anterior.

Por su parte, los Mawsoniidae (siguiendo a Dutel *et al.*, *op. cit.*) se resuelven con una topología similar a la de análisis previos (*e.g.* Wendruff & Wilson, 2012; Dutel *et al.*, 2015).

El árbol de mayoría exhibe prácticamente todos los nodos resueltos, en general con altos porcentajes de ocurrencia (Fig. 36). Una excepción la constituye una tricotomía dentro de los Latimeriidae, que incluye a *Diplurus*.

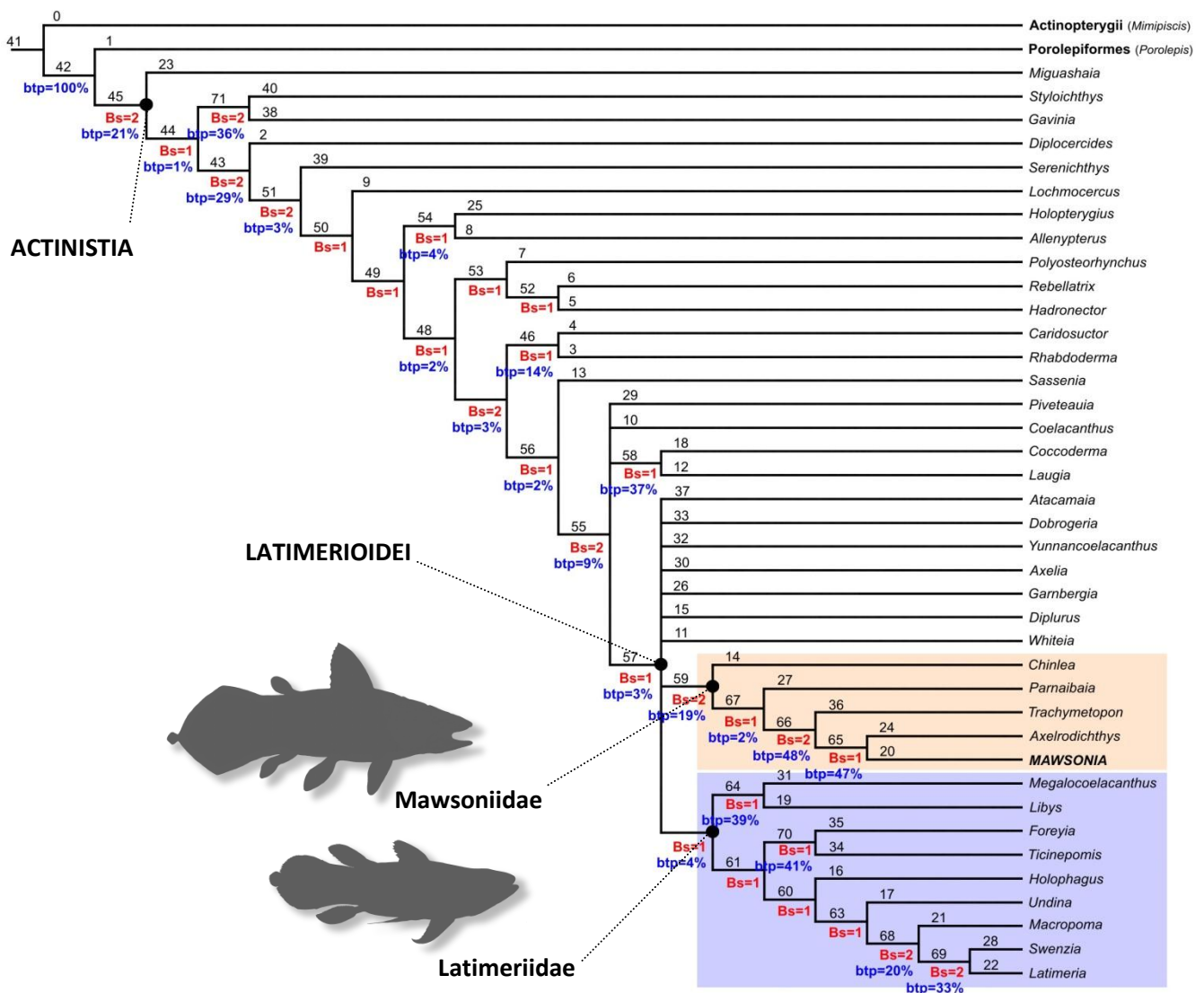


Figura 35. Resultado de segundo análisis filogenético basado en 41 taxones y 110 caracteres. Consenso estricto de 8 árboles igualmente parsimoniosos (ilustrados en la Fig. III del Anexo IV, pág. 138). Longitud= 324; IC= 0,383; IR= 0,676. En negro: ramas numeradas del 1 al 71 (véase lista de sinapomorfías correspondientes en la Fig. V del Anexo IV). En rojo: valores de soportes de Bremer. En azul: valores de bootstrap obtenidos de 1000 pseudoréplicas.

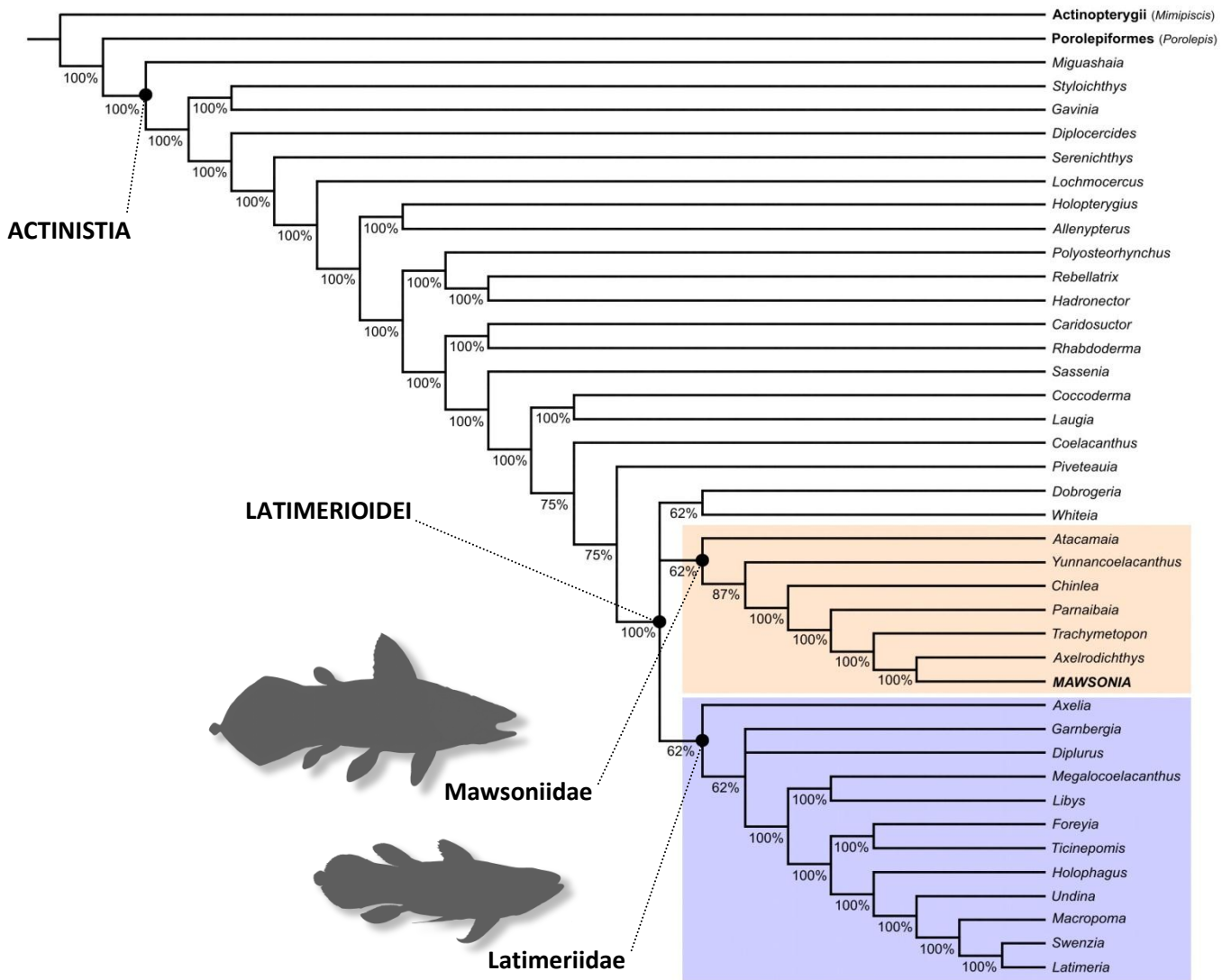


Figura 36. Resultado de segundo análisis filogenético basado en 41 taxones y 110 caracteres. Árbol de consenso por regla de la mayoría (umbral seleccionado: 50%).

4. Discusión

4.1. Paleobiología de *Mawsonia*

PATRONES DE VARIABILIDAD

La totalidad de los nuevos materiales estudiados permite documentar patrones de variabilidad para *Mawsonia*, del mismo modo en que Carvalho (2002) y Carvalho & Maisey (2008) lo hacen para la Cuenca Sanfranciscana de Brasil. La heterogeneidad de tamaños, robustez y grados de ornamentación entre los distintos huesos son atribuidas a variaciones intraespecíficas, y pueden responder a estadios de desarrollo ontogenético, o simplemente a diferencias individuales. Patrones similares a los observados, en los que el mayor tamaño es acompañado de un desarrollo creciente de la ornamentación, han sido documentados en otros géneros, tales como en el mawsónido *Chinlea* (Schaeffer, 1967) y en *Serenichthys* (Gess & Coates, 2015), particularmente en el opérculo en este último caso.

Ante un escenario de falta de consenso en la taxonomía interna de *Mawsonia* a nivel de especies, se considera que el presente aporte contribuye a la comprensión de esta variabilidad, inclinándose en favor de una reducción del número de especies nominales tradicionalmente reconocidas, particularmente de aquellas descritas bajo un criterio tipológico empleando ejemplares altamente fragmentarios.

La recolección de nuevos materiales contribuirá a una mejor comprensión de aspectos anatómicos y ontogenéticos aún poco conocidos. En este sentido, las cualidades del material recuperado a la fecha señalan la necesidad de un esfuerzo continuo de prospección en las localidades del Departamento de Tacuarembó.

SOBRE ESTIMACIONES DE LONGITUD CORPORAL

No existe a la fecha evidencia empírica suficiente a favor o en contra de una hipótesis de crecimiento isométrico en celacantos. No obstante, cuando menos a nivel de la placa gular, un modelo de crecimiento lineal carece del apoyo estadístico necesario para su validación, presentándose una curva potencial como una opción con mayor soporte.

Observando el gráfico de la Fig. 28A resulta interesante notar cómo para los individuos más pequeños existe una zona en la cual las estimaciones obtenidas por ambos modelos no presentan

diferencias significativas. No obstante, hacia valores mayores el modelo lineal tiende gradualmente a sobreestimar la longitud con respecto al modelo potencial.

En este sentido, debe tenerse en cuenta que algunas estimaciones lineales realizadas para *Mawsonia* pueden representar sobreestimaciones. Tal es el caso de la estimación realizada por Soto *et al.* (2012b, 2013, 2014) para el ejemplar FC-DPV 2977, comprendida entre 2 y 3 m según los autores. Considérese también que Medeiros *et al.* (2011) estiman la longitud de ejemplares de *Mawsonia gigas* en más de 4,5 m, con base en material fragmentario; mientras que dos Reis Polck *et al.* (2015) indican que la especie alcanzaría hasta 5 m.

PERSPECTIVAS

Entre las interrogantes que pueden enumerarse en torno a *Mawsonia* se encuentran tres íntimamente relacionadas con su paleoecología: dieta, modo de alimentación y rol trófico dentro de las comunidades. En este sentido, es de destacar que tradicionalmente se ha considerado a estos celacantos como posiblemente planctívoros de hábitos filtradores (*e.g.* Maisey, 1994; Forey, 1998; Cavin, 2017); una visión que es compartida con la propuesta para otras formas de celacantos que alcanzan grandes dimensiones, tales como *Megalocoelacanthus* (Dutel *et al.*, 2012). No obstante, recientemente Cavin *et al.* (2015) retoman esta hipótesis para *Mawsonia* y *Axelrodichthys*, y discuten la posibilidad de que puedan tratarse de depredadores activos del tipo “succionador”, de manera similar a como se ha propuesto para *Latimeria*. Estos autores reconocen la falta de evidencias para optar por una u otra hipótesis, y la necesidad de efectuar nuevas investigaciones tendientes a dilucidar esta cuestión.

Observaciones realizadas en la dentición de FC-DPV 2977 permiten afirmar que la anatomía, variabilidad y funcionalidad de los dientes en estos celacantos han sido largamente subestimadas, y que las mismas pueden resultar más congruentes con lo observado en un depredador “succionador” (ej: *Latimeria*), que con lo esperable para un pez filtrador. Sin duda, en su conjunto estas observaciones preliminares ameritan un estudio anatómico comparativo detallado.

En lo referente a estudios ontogenéticos, es de destacar que para *Latimeria* se han propuesto estadios de crecimiento basados en el grado de ramificación de los canales sensoriales del sistema lateral, a nivel de la cabeza (Hensel, 1986; Hensel & Balon, 2001). Partiendo de esta base, los nuevos materiales estudiados brindan la posibilidad de proponer un abordaje neuroanatómico mediante técnicas de imagenología: la reconstrucción volumétrica de los canales sensoriales en huesos homólogos de distintos tamaños, y una contrastación del modelo ontogenético de *Latimeria* aplicado a *Mawsonia*.

4.2. Clasificación y filogenia de los Actinistia

No existe un consenso en el uso y en la nomenclatura de categorías supragenéricas de celacantos, como así tampoco en la asignación de niveles jerárquicos para las mismas. Hasta bien entrada la segunda mitad del siglo XX, autores como Berg (1955) y Lehman (1966) continúan utilizando el término “Crossopterygii” (propuesto por Huxley, 1861), para incluir a los Actinistia (celacantos) y “Rhipidistia” (grupo de sarcopterigios extintos, actualmente considerado parafilético; véase Forey, 1998). A su vez, en este marco, dentro de los Actinistia los celacantos son considerados como “Orden Coelacanthiformes”.

De las diferentes propuestas linneanas, la de Schulz (1993) ha sido la más seguida hasta el presente, si bien no en su totalidad. De acuerdo con el autor, los Actinistia (considerados como infraclase) son subdivididos en cuatro subórdenes (que implícitamente han de estar dentro de un Orden Coelacanthiformes, si bien el autor no lo menciona), tres de ellos constituidos esencialmente por formas paleozoicas, y un cuarto por la mayoría de las formas mesozoicas. Únicamente este último, Suborden Latimerioidei, ha encontrado apoyo en los sucesivos análisis cladísticos desarrollados para el grupo a partir de la década de 1990 (véase secciones 1.1 y 3.3). En el presente trabajo se ha adaptado el criterio taxonómico de Schultz (*op. cit.*) para la clasificación del género *Mawsonia*.

DEFINICIONES FILOGENÉTICAS E IMPLICANCIAS TAXONÓMICAS

A través de una serie de definiciones filogenéticas, Dutel *et al.* (2012) concilian la topología de su árbol obtenido con algunas de las categorías supragenéricas provenientes de la clasificación linneana de Schultz (*op. cit.*). Tales definiciones son adoptadas en la mayoría de los análisis subsiguientes, y del mismo modo se considera que pueden ser aplicadas al análisis desarrollado en este trabajo.

Dutel *et al.* (2012) consideran a los géneros *Latimeria* (a través de la especie *L. chalumnae*) y *Mawsonia* (a través de *M. gigas*) como referentes de los clados Latimeriidae y Mawsoniidae, respectivamente. La elección de estos géneros se ampara en el hecho de que están entre los mejores conocidos de sus agrupaciones, y han permanecido relativamente estables en las sucesivas topologías de los subsecuentes análisis realizados, hallándose profundamente anidados dentro de sus clados, entre las formas más terminales. Este argumento continúa siendo válido para los análisis realizados con posterioridad, incluyendo el de esta tesis.

De esta manera, Latimeriidae BERG, 1940 se define como el clado más inclusivo conteniendo a *L. chalumnae*, pero excluyendo a *M. gigas*. Contrariamente, Mawsoniidae SCHULTZE, 1993 se define como el clado más inclusivo conteniendo a *M. gigas*, pero excluyendo a *L. chalumnae*. Esta última definición cobra mayor importancia si se considera que en la propuesta original de Schultze (*op. cit.*) la familia no cuenta con una diagnosis (tal como señalan Dutel *et al.*, 2012, la primera diagnosis para esta familia es presentada por Forey, 1998).

A su vez, como en el análisis realizado por Dutel *et al.* (*op. cit.*) estos clados constituyen una dicotomía, la categoría Latimerioidei SCHULTZE, 1993 es definida por estos autores como el clado menos inclusivo que contiene a *L. chalumnae* y a *M. gigas*. O más sencillamente, como el nodo Latimeriidae + Mawsoniidae.

Siguiendo esta línea argumental, es posible también aplicar una definición filogenética de Actinistia, considerándolo como el grupo monofilético que contiene a *Miguashaia*, *Latimeria*, su ancestro común más reciente y todos sus descendientes. En las Figs. 31 a 36 se han aplicado estas definiciones, con vistas a indagar en la composición taxonómica de los grupos resultantes.

En cuanto a los Latimerioidei, en el árbol de consenso estricto (Fig. 31) los géneros *Atacamaia* y *Luopingcoelacanthus* pasarían a formar parte del clado (lo cual no ha sido propuesto en ningún análisis previo), mientras que siguiendo un consenso de mayoría (Fig. 32) *Luopingcoelacanthus* quedaría excluido. En el único análisis en el que se ha incluido a *Atacamaia* hasta ahora, Arratia & Schultze (2015) lo recuperan como un integrante de los “Whiteiidae”, un clado que no es soportado por el presente análisis.

Otra particularidad la constituye *Diplurus*, recuperado en la amplia mayoría de los análisis desde Forey (1991) como género hermano de los restantes Mawsoniidae, mientras que en el presente análisis se recupera dentro de los Latimeriidae. Algo similar acontece en los análisis de Geng *et al.* (2009) y Wendruff & Wilson (2012).

Por su parte, el género *Yunnancoelacanthus* (Triásico Medio de China) es recuperado en ambos consensos como un Mawsoniidae, cuando en análisis anteriores es recuperado por fuera de los Latimerioidei (Wen *et al.*, 2013; Cavin & Grădinaru, 2014; Cavin *et al.*, 2017).

Composición taxonómica de los Mawsoniidae

La presencia de *Mawsonia* y *Axelrodichthys* conformando un único clado dentro de los Mawsoniidae constituye uno de los denominadores más comunes en todos los análisis cladísticos realizados desde Forey (1988). Un ejemplo similar lo constituye el clado (*Macropoma* + (*Swenzia*+*Latimeria*)), obtenido recurrentemente desde Clément (2005). En el presente análisis también se recuperan dichos clados.

Atendiendo a la estabilidad del clado *Mawsonia* + *Axelrodichtys*, Soto (2016) propone el término “Mawsoniini”, un criterio que se considera razonable en el presente trabajo. Este autor propone también definiciones filogenéticas para las agrupaciones Mawsoniidae, “Mawsoniinae” y “Diplurinae” MAISEY, 1991². No obstante, todas ellas se basan en la presencia de *Diplurus* como género hermano del resto de los Mawsoniidae, por lo cual no son aplicables en el presente contexto filogenético.

Recientemente, Fragoso *et al.* (2018) proponen que *Axelrodichtys* representaría una forma más plesiomórfica dentro de la familia, más relacionada con *Diplurus*, *Chinlea*, *Parnaibaia* y *Lualabaea*, que con *Mawsonia*. La persistencia del clado Mawsoniini observada en el presente análisis no se condice con esta propuesta. Este hecho cobra mayor significado aún si se tiene en cuenta que la propia codificación de *Axelrodichtys* fue actualizada siguiendo la revisión del género que realizan Fragoso *et al.* (*op. cit.*).

En referencia al género *Trachymetopon*, su posición como grupo hermano de los “Mawsoniini” (propuesta por Dutel *et al.*, 2015; véase Fig. 3A en sección 1.1, pág. 14) no es soportada en el presente análisis, al formar parte de una politomía junto con *Lualabaea* y *Parnaibaia*.

En síntesis, la composición taxonómica de los Mawsoniidae se muestra parcialmente congruente con la de análisis previos, al incluir géneros tales como *Chinlea*, *Parnaibaia*, *Trachymetopon*, *Axelrodichtys* y *Mawsonia*; pero a la vez incluyendo a géneros previamente recuperados en otros clados, como *Yunnancoelacanthus* y *Atacamaia* (este último con menor apoyo); y excluyendo a *Diplurus*.

A excepción de la incorporación de *Diplurus*, el clado Latimeriidae se muestra bastante congruente con el obtenido por Cavin *et al.* (2017) (véase Fig. 3B en sección 1.1). Teniendo en cuenta que en el presente trabajo no se han introducido modificaciones en la codificación de *Diplurus*, se considera que los ajustes propuestos para otros géneros (*Mawsonia*, *Axelrodichtys*, *Parnaibaia*) pueden estar influyendo indirectamente en la posición de aquél. Evidentemente, estas diferencias observadas responden a la acción de homoplasias, tal como se deduce de los resultados del análisis realizado con pesos implícitos (Fig. 33, pág. 89).

Taxones inestables

En los análisis cladísticos desarrollados con celacantos no existe un consenso sobre qué taxones deberían ser incluidos o excluidos de la matriz, de acuerdo con la cantidad de codificaciones ambiguas que contienen por falta de información anatómica. A modo de ejemplo, considérese

² Nombre pre-ocupado por la familia de arañas Diplurinae SIMÓN, 1889.

que Cloutier (1991b) expresa que su criterio de selección se basa en incluir taxones únicamente con más del 60% de información morfológica codificada.

Forey (1998) y Dutel *et al.* (2012) atribuyen la falta de resolución que observan en sus análisis para los clados Mawsoniidae y Latimeriidae, a la inestabilidad que ofrecen particularmente los géneros *Lualabaea* e *Indocoelacanthus*. A su vez, consideran que esta inestabilidad se debe a un alto porcentaje de caracteres no codificados por falta de información. Por este motivo, estos autores realizan un segundo análisis en donde retiran a estos taxones. Más aún, autores posteriores como Clément (2005), Friedman & Coates (2006), Geng *et al.* (2009), Wendruff & Wilson (2012), Zhu *et al.* (2012), Cavin *et al.* (2013), Wen *et al.* (2013), Gess & Coates (2015) y Arratia & Schultze (2015) directamente no incluyen a estos taxones en sus análisis (si bien tampoco hacen comentarios al respecto).

Más recientemente, Dutel *et al.* (2015) identifican para su análisis un total de seis taxones inestables, incluyendo a *Rebellatrix* (Triásico Inferior de Canadá), *Dobrogeria* (Triásico Inferior de Rumania), *Lualabaea*, *Hadronector* (Carbonífero Inferior de Estados Unidos), *Garnbergia* (Triásico Medio de Alemania) e *Indocoelacanthus*. Para los primeros tres géneros, los autores proponen a sus bajos porcentajes de caracteres codificados como la causa de su inestabilidad. Mientras que en los casos de *Garnbergia* e *Indocoelacanthus* se suma una codificación conflictiva de caracteres. En el contexto filogenético de esta tesis, *Lualabaea* e *Indocoelacanthus* también son recuperados como taxones inestables.

En el segundo análisis realizado, excluyendo a los taxones inestables, los Latimerioidei (siguiendo la definición de Dutel *et al.*, 2012) constituyen una gran politomía. Esto se explicaría por las variaciones topológicas que se producen en las proximidades del nodo Latimerioidei en los árboles obtenidos (véase Fig. III en Anexo IV).

Índices y medidas de apoyo

Desde el análisis de Forey (1998) hasta el desarrollado en esta tesis se percibe una tendencia a la reducción en los valores de los índices de consistencia y retención (compárese los valores de Forey, *op. cit.*: IC= 0,46, IR= 0,69, con los de la Fig. 31), acompañada por un aumento en el número de taxones incluidos (*e.g.* 32 taxones en Forey, *op. cit.*, contra 48 en este trabajo). Ambos fenómenos podrían estar correlacionados, con el agregado de taxones generando o aumentando la homoplasia de ciertos caracteres, lo cual se traduce en la aparición de nodos colapsados y nuevos arreglos (considérese el “salto” en la posición de *Diplurus* como un ejemplo de lo último). A su vez, en los análisis en los que se han incluido medidas de apoyo (soportes de Bremer, bootstrap; véase Zhu *et al.*, 2012; Dutel *et al.*, 2012, 2015; Gess & Coates, 2015; Arratia & Schultze, 2015), las mismas tienden a resultar bajas, al igual que en el presente trabajo.

SOBRE LA MATRIZ UTILIZADA

Si bien las codificaciones de algunos géneros que integran la matriz han sido recientemente revisadas (e.g. *Megalocoelacanthus*, *Euporosteus*, *Guizhoucoelacanthus*, *Dobrogeria*, *Trachymetopon*, *Ticinepomys*, *Foreyia*; véase comentarios al pie de la matriz en Anexo IV), otras permanecen incambiadas desde Forey (1998). Más allá de las nuevas codificaciones que son propuestas para *Mawsonia* con base en los nuevos materiales estudiados, la revisión detallada efectuada a la codificación de este género también permitió detectar varias inconsistencias, cuya resolución podría haberse efectuado anteriormente con la evidencia ya disponible. Problemáticas similares afectaban también a los géneros *Axelrodichthys* y *Parnaibaia*, y se estima que lo mismo puede acontecer con otros taxones no revisados desde Forey (*op. cit.*). Un ejemplo de ello puede ser el género *Miguashaia* (recuperado en la amplia mayoría de los análisis como el género hermano del resto de los Actinistia), que cuenta con otra especie descrita desde el año 2000 (Forey *et al.*, 2000).

Caracteres potencialmente conflictivos

Por su formulación, algunos caracteres propuestos por Forey (1998) pueden generar conflicto a la hora de designarles un estado, tal como acontece con aquellos que intentan discretizar variaciones que pueden resultar continuas. Un ejemplo lo constituye el carácter 1 (margen de la articulación intracraneal). Forey (*op. cit.*) lo define poniendo como ejemplo a *L. chalumnae* para el estado 0 (margen recto), y a *Spermatodus* COPE, 1894 para el estado 1 (margen interdigitado). Para el caso de *L. chalumnae* es de notar que el autor basa sus observaciones en un embrión, en el cual efectivamente la articulación se observa tendiente a recta (Forey, *op. cit.*: 43). No obstante, en ejemplares adultos consultados directamente (e.g. AMNH 58675 SD) este rasgo no resulta tan evidente. En contraparte, la articulación observada en *Spermatodus* (Forey, *op. cit.*: 68) podría interpretarse como una sutura ondulada, en lugar de una verdadera interdigitación. En este sentido, la propuesta de Arratia & Schultze (2015) de agregar un estado 2 (margen ondulado) a este carácter, únicamente para codificar a *Atacamaia*, puede traer más confusión a futuro.

En el caso de *Mawsonia*, si bien es tradicionalmente codificado en el estado 1, pueden observarse ciertas diferencias en esta articulación, de acuerdo con el tamaño de los ejemplares considerados. En FC-DPV 2977 la articulación presenta un aspecto “festoneado” (véase sección 3.1 y Fig. 10, págs. 36-42), mientras que en ejemplares de *M. gigas* mucho más pequeños como AMNH 11758 (estudiado por Maisey, 1986, 1991), MCT 1364a-P (Carvalho & Maisey, 2008), MGCT 1090 (Soto *et al.*, 2012a), y en el holotipo de *M. tegamensis* (MNHN-P GDF 401), la articulación a primera vista resulta casi recta. Posiblemente estas variaciones a nivel de la

articulación puedan tener un componente ontogenético, con una acentuación creciente en el grado de interdigitación u ondulamiento de la sutura a lo largo del crecimiento.

Otro problema surge con caracteres de tipo contable, como el carácter 96 (número de radios de la primera aleta dorsal). Forey (*op. cit.*) no explica cuál es el criterio empleado para discriminar “categorías” de número de radios de la aleta. Dutel *et al.* (2012) cuestionan la pertinencia de este carácter.

Por otra parte, tal como se ha indicado en la sección 3.3 (pág. 84), y en las referencias al pie de la matriz (Anexo IV), la codificación del carácter 106 (ornamentación de las escamas) resulta confusa y amerita una revisión de todos los taxones. Otros caracteres que intentan discriminar la ornamentación de los huesos con estados tales como “granular” y “tubercular” (*e.g.* carácter 49) también pueden resultar conflictivos en cuanto a su codificación, dando lugar a interpretaciones alternativas.

El carácter 62 (ornamentación a nivel de la mandíbula) también puede generar dudas, dado que esta región anatómica está conformada por varios huesos, que pueden presentar distintos tipos de ornamentación.

Para el propio Forey (1998) el carácter 14 –presencia de un proceso descendente en el supratemporal– es homoplásico ya desde su formulación, dado que el autor reconoce que en *Mawsonia* la ausencia de este proceso constituye una pérdida secundaria.

Caracteres como estos deberían ser sometidos a una revisión y posiblemente a una reformulación, incluso teniendo en cuenta propuestas previas a las de Forey (*op. cit.*), como por ejemplo las de Cloutier (1991a,b).

PERSPECTIVAS

Fragoso (2014), Soto (2016) y Fragoso *et al.* (2018) indican que el estudio de las interrelaciones de la familia Mawsoniidae amerita la realización de un análisis cladístico más exhaustivo, con la incorporación de especies como unidades operativas, en lugar de géneros. Resulta complejo, no obstante, determinar qué especies deberían ser incluidas (dado que a este nivel varios taxones se encuentran descritos sobre ejemplares notoriamente fragmentarios), y a su vez qué caracteres deberían ser utilizados. Fragoso (*op. cit.*) y Soto (*op. cit.*) sugieren incorporar mayor cantidad de caracteres a nivel del opérculo, neurocráneo y escudo parietonasal.

Se considera pertinente la futura implementación de esta propuesta, en tanto sea acompañada de una revisión taxonómica de aquellas especies que resultan más conflictivas, como es el caso de *Axelrodichthys lavocati*.

4.3. Consideraciones finales

A modo de síntesis, y en relación con las hipótesis presentadas en la sección 1.2 (pág. 18), se establecen las siguientes consideraciones finales:

- **Aún teniendo en cuenta diferencias de tamaño y ornamentación entre los ejemplares estudiados, la totalidad del material presentado en esta tesis es referible a la especie *Mawsonia gigas*.**

En este sentido, la variabilidad observada en la muestra es consistente con la que ya se ha documentado para la especie en Brasil (Carvalho, 2002; Carvalho & Maisey, 2008). Parte de esta variabilidad podría corresponderse con estadios de desarrollo ontogenético.

- **El ejemplar más completo estudiado aporta información anatómica novedosa que permite complementar la diagnosis de *Mawsonia*.**

La diagnosis propuesta comprende caracteres enmendados en relación con la ornamentación externa, dentición, morfología de los *cheek bones* y opérculos, y configuración de la mandíbula; así como nuevos caracteres para las cinturas escapular y pélvica. Asimismo, la hipótesis de que los restos que constituyen a este ejemplar efectivamente representan a un único individuo, se refuerza ante la presencia de huesos pares de iguales dimensiones, con la misma morfología y ornamentación, y ausencia de elementos repetidos. En cuanto al tamaño máximo que podría alcanzar el género, el nuevo modelo ajustado de correlación entre la longitud de la placa gular y la longitud corporal en celacantos, induce a considerar que estimaciones previas basadas en extrapolaciones lineales pueden representar claras sobreestimaciones.

- **Los géneros *Chinlea*, *Parnaibaia*, *Trachymetopon*, *Mawsonia* y *Axelrodichthys* son recuperados como un grupo monofilético, considerado como equivalente o parcialmente equivalente a la familia Mawsoniidae, en comparación con los análisis filogenéticos más recientes (e.g. Dutel *et al.*, 2015; Cavin *et al.*, 2017).**

No obstante, la acción de homoplasias conlleva a la exclusión del género *Diplurus* de este clado y su incorporación dentro del clado Latimeriidae, cuestión que junto a otras deberá ser evaluada en el marco de una futura revisión de los caracteres utilizados desde Forey (1998). Por su parte, *Mawsonia* y *Axelrodichthys* son recuperados como géneros hermanos, constituyendo así uno de los clados más estables en los análisis filogenéticos de los Actinistia.

5. Referencias

- Agassiz, L. 1843. De la famille des célacanthes. pp. 168-180. En: *Recherches Sur Les Poissons Fossiles*, Tome II, 1835-1845 (livr. 18). Imprimerie de Petitpierre. Neuchatel.
- Arratia, G. & H.-P. Schultze. 2015. A new fossil actinistian from the Early Jurassic of Chile and its bearing on the phylogeny of Actinistia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Vol. 35 (5): e983524 (pp. 1-12). DOI: <http://dx.doi.org/10.1080/02724634.2015.983524>
- Berg, L. S. 1940. Classification of fishes, both recent and fossil. *Trudy Zoologicheskogo Instituta, Akademiya Nauk SSSR, Leningrad*, 5: 1-431.
- Berg, L. S. 1955. Classification of fishes and fish-like vertebrates (Second Edition). *Trudy Zoologicheskogo Instituta, Leningrad*, 20: 1-286.
- Brito, P. M. & D. M. Martill. 1999. Discovery of a juvenile coelacanth in the Lower Cretaceous, Crato Formation, Northeastern Brazil. *Cybium*, 23 (3): 311-314.
- Brito, P. M.; F. J. Meunier; G. Clément & D. Geffard-Kuriyama. 2010. The histological structure of the calcified lung of the fossil coelacanth *Axelrodichthys araripensis* (Actinistia: Mawsoniidae). *Palaeontology*, Vol. 53 (Part 6): 1281-1290. DOI: [10.1111/j.1475-4983.2010.01015.x](https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2010.01015.x)
- Brito, P. M. & M. Richter. 2015. The contribution of Sir Arthur Smith Woodward to the palaeoichthyology of Brazil – Smith Woodward's types from Brazil. En: Z. Johanson; P. M. Barrett; M. Richter & M. Smith (eds.). *Arthur Smith Woodward: His Life and Influence on Modern Vertebrate Palaeontology*. Geological Society, London, Special Publications, 430: 17 pp. DOI: <http://doi.org/10.1144/SP430.12>
- Brito, P. M.; C. Cupello; Y. Yabumoto; J. V. Hell; M. Brunet & O. Otero. 2018. First occurrence of a mawsoniid (Sarcopterygii: Actinistia), *Mawsonia soba* sp. nov., in pre-Aptian Cretaceous deposits from Cameroon. *Cretaceous Research*, 86: 91-96. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2017.12.014>
- Carvalho, M. S. S. de. 1976. *O gênero Mawsonia na ictiofauna do Cretáceo do Estado da Bahia*. Dissertação de mestrado. 61 pp, VIII Láms. Universidade Federal de Rio de Janeiro. Instituto de Geociências. Inédito.
- Carvalho, M. S. S. de. 1982. O gênero *Mawsonia* na ictiofauna do Cretáceo do Estado da Bahia. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 54 (3): 519-539.
- Carvalho, M. S. S. de. 2002. *O gênero Mawsonia (Sarcopterygii, Actinistia), no Cretáceo das bacias Sanfranciscana, Tucano, Araripe, Parnaíba e São Luís*. xix + 177 pp. Tese de doutorado. Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio de Janeiro. Programa de Pós-graduação em Geologia. Inédito.
- Carvalho, M. S. S. de & J. G. Maisey. 2008. New occurrence of *Mawsonia* (Sarcopterygii: Actinistia) from the Early Cretaceous of the Sanfranciscana Basin, Minas Gerais, southeastern Brazil. En: L. Cavin; A.

- Longbottom & M. Richter (Eds.). *Fishes and the Break-up of Pangaea*. Geological Society, London, Special Publications, 295: 109-144.
- Carvalho, M. S. S. de; V. Gallo & H. R. S. Santos. 2013. New species of coelacanth fish from the Lower Cretaceous (Albian) of the Grajaú Basin, NE Brazil. *Cretaceous Research*, 46: 80-89. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.cretres.2013.09.006>
- Cavin, L. 2017. *Freshwater Fishes: 250 Million Years of Evolutionary History*. xiv + 199 pp. ISTE Press Ltd. – Elsevier Ltd. London-Kidlington.
- Cavin, L. & P. L. Forey. 2004. New mawsoniid coelacanth (Sarcopterygii: Actinistia) remains from the Cretaceous of the Kem Kem beds, Southern Morocco. pp. 493-506. En: G. Arratia & A. Tintori. (eds.). *Mesozoic Fishes 3. Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil. München.
- Cavin, L.; L. Boudad; H. Tong; E. Läng; J. Tabouelle & R. Vullo. 2015. Taxonomic Composition and Trophic Structure of the Continental Bony Fish Assemblage from the Early Late Cretaceous of Southeastern Morocco. *PLoS ONE*, 10 (5): 1-32. e0125786. DOI: [10.1371/journal.pone.0125786](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0125786)
- Cavin, L. & E. Grădinaru (2014). *Dobrogeria aegyssensis*, a new early Spathian (Early Triassic) coelacanth from North Dobrogea (Romania). *Acta Geologica Polonica*, Vol. 64 (No. 2): 161-187. DOI: [10.2478/agp-2014-0010](https://doi.org/10.2478/agp-2014-0010)
- Cavin, L.; X. Valentin & G. Garcia. 2016. A new mawsoniid coelacanth (Actinistia) from the Upper Cretaceous of Southern France. *Cretaceous Research*, 62: 65-73. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.cretres.2016.02.002>
- Cavin, L.; B. Menecart; C. Obrist; L. Costeur & H. Furrer. 2017. Heterochronic evolution explains novel body shape in a Triassic coelacanth from Switzerland. *Scientific Reports*, 7 (13695): 1-7. DOI: [10.1038/s41598-017-13796-0](https://doi.org/10.1038/s41598-017-13796-0)
- Casier, E. 1961. Matériaux pour la faune ichthyologique Eocritacique du Congo. *Musée Royal de l'Afrique Centrale, Annales, Série in 8^o, Sciences Géologiques*, n^o 39: 1-96.
- Casier, E. 1969. Addenda aux connaissances sur la faune ichthyologique de la Série de Bokungu (Congo). *Musée Royal de l'Afrique Centrale, Annales, Série in 8^o, Sciences Géologiques*, n^o 62, 1–20.
- Choo, B. 2011. Revision of the actinopterygian genus *Mimipiscis* (= *Mimia*) from the Upper Devonian Gogo Formation of Western Australia and the interrelationships of the early Actinopterygii. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 102: 77-104.
- Cignoni, P.; M. Callieri; M. Corsini; M. Dellepiane; F. Ganovelli & G. Ranzuglia. 2008. MeshLab: an Open-Source Mesh Processing Tool. pp. 129-136. En: V. Scarano; R. De Chiara & U. Erra (Eds.). *Sixth Eurographics Italian Chapter Conference*. Salerno.
- Clément, G. 2005. A new coelacanth (Actinistia, Sarcopterygii) from the Jurassic of France, and the question of the closest relative fossil to *Latimeria*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25 (3): 481-491.

- Cloutier, R. 1991a. Interrelationships of Paleozoic actinistians: patterns and trends. pp. 379-428. En: M. Chang, Y.-L. Lui & G.-M. Zhang (Eds.) *Early Vertebrate Studies and Related Problems of Evolutionary Biology*. Science Press. Beijing.
- Cloutier, R. 1991b. Patterns, trends, and rates of evolution within the Actinistia. pp. 23-58. En: J. A. Musick; M. N. Bruton & E. K. Balon (Eds.). *The biology of Latimeria chalumnae and evolution of coelacanths*. Reprinted from *Environmental biology of fishes*, 32 (1-4). 446 pp.
- Cope, E. D. 1871. Contribution to the Ichthyology of the Lesser Antilles. *Transactions of the American Philosophical Society held at Philadelphia, for promoting useful knowledge*, Vol. XIV (part III): 445-483.
- Cope, E. D. 1894. New and little known Paleozoic and Mesozoic fishes. *Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 2nd series, Vol. IX (Part 4): 427-448, Pls. XVIII-XX.
- Cupello, C.; P. M. Brito; M. Herbin; F. J. Meunier; P. Janvier; H. Dutel & G. Clément. 2015. Allometric growth in the extant coelacanth lung during ontogenetic development. *Nature Communications*, 6 (8222): 1-5. DOI: [10.1038/ncomms9222](https://doi.org/10.1038/ncomms9222)
- Cupello, C.; T. A. Batista; L. G. Fragoso & P. M. Brito. 2016. Mawsoniid remains (Sarcopterygii: Actinistia) from the lacustrine Missão Velha Formation (Lower Cretaceous) of the Araripe Basin, North-East Brazil. *Cretaceous Research*, 65: 10-16. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.cretres.2016.04.009>
- Cupello, C.; F. J. Meunier; M. Herbin; G. Clément & P. M. Brito. 2017a. Lung anatomy and histology of the extant coelacanth shed light on the loss of air-breathing during deep-water adaptation in actinistians. *Royal Society Open Science*, 4 (161030): 1-8. DOI: <http://dx.doi.org/10.1098/rsos.161030>
- Cupello, C.; F. J. Meunier; M. Herbin; P. Janvier; G. Clément & P. M. Brito. 2017b. The homology and function of the lung plates in extant and fossil coelacanths. *Scientific Reports*, 7 (9244): 1-8. DOI: [10.1038/s41598-017-09327-6](https://doi.org/10.1038/s41598-017-09327-6)
- Cupello, C.; P. M. Brito; M. Herbin; F. J. Meunier; P. Janvier; H. Dutel & G. Clément. 2015. Allometric growth in the extant coelacanth lung during ontogenetic development. *Nature communications*, 6: 8222. 6 pp. DOI: [10.1038/ncomms9222](https://doi.org/10.1038/ncomms9222)
- dos Reis Polck, M. A.; M. S. s. de Carvalho; R. Miguel & V. Gallo. 2015. *Guia de Identificação de Peixes Fósseis das Formações Crato e Santana da Bacia do Araripe*. 69 pp. Companhia de Pesquisa de Recursos Minerais, Serviço Geológico do Brasil.
- Dutel, H.; J. G. Maisey; D. R. Schwimmer; P. Janvier; M. Herbin & G. Clément. 2012. The Giant Cretaceous Coelacanth (Actinistia, Sarcopterygii) *Megalocoelacanthus dobiei* Schwimmer, Stewart & Williams, 1994, and Its Bearing on Latimerioidei Interrelationships. *PLoS ONE*, 7 (11): 1-27. e49911. DOI: [10.1371/journal.pone.0049911](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0049911)
- Dutel H.; A. Herrel; G. Clément & M. Herbin. 2013. A reevaluation of the anatomy of the jaw-closing system in the extant coelacanth *Latimeria chalumnae*. *Naturwissenschaften*, 100 (11): 1007-1022. doi: [10.1007/s00114-013-1104-8](https://doi.org/10.1007/s00114-013-1104-8)

- Dutel H.; A. Herrel; G. Clément & M. Herbin. 2014. Redescription of the hyoid apparatus and associated musculature in the extant coelacanth *Latimeria chalumnae*: functional implications for feeding. *The Anatomical Record*, 298 (3): 579-601. DOI: [10.1002/ar.23103](https://doi.org/10.1002/ar.23103)
- Dutel, H.; M. Herbin & G. Clément. 2015. First occurrence of a Mawsoniid coelacanth in the Early Jurassic of Europe. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 35 (3): e929581 (pp. 1-13). DOI: [10.1080/02724634.2014.929581](https://doi.org/10.1080/02724634.2014.929581)
- Farris, J. S. 1969. A Successive Approximations Approach to Character Weighting. *Systematic Zoology*, Vol. 18 (No. 4): 374-385.
- Fedorov A.; R. Beichel; J. Kalpathy-Cramer; J. Finet; J.C. Fillion-Robin; S. Pujol; C. Bauer; D. Jennings; F. Fennessy; M. Sonka; J. Buatti; S. R. Aylward; J. V. Miller; S. Pieper & R. Kikinis. 2012. 3D Slicer as an Image Computing Platform for the Quantitative Imaging Network. *Magnetic Resonance Imaging*, 30 (9): 1323-1341. DOI: [10.1016/j.mri.2012.05.001](https://doi.org/10.1016/j.mri.2012.05.001)
- Fragoso, L. G. C. 2014. *Revisão do ramo gondwânico da família Mawsoniidae (Sarcopterygii, Actinistia, Coelacanthiformes)*. Universidade do Estado de Rio de Janeiro, Programa de Pós-Graduação em Biociências. Tese de doutorado. 213 pp. Inédito.
- Fragoso, L. G. C. & P. M. Brito. 2017. Sobre a posição taxonômica de *Mawsonia minor* (Sarcopterygii, Actinistia). *Paleontologia em destaque, Ano 32, edição Especial. XXV Congresso Brasileiro de Paleontologia. Boletim de resumos*: 115.
- Fragoso, L. G. C.; P. Brito & Y. Yabumoto. 2018. *Axelrodichthys araripensis* Maisey, 1986 revisited. *Historical Biology*: 1-23. DOI: [10.1080/08912963.2018.1454443](https://doi.org/10.1080/08912963.2018.1454443)
- Forey, P. L. 1981. The coelacanth *Rhabdoderma* in the Carboniferous of the British Isles. *Palaeontology*, Vol. 24 (part 1): 203-229.
- Forey, P. L. 1984. The Coelacanth as a Living Fossil. pp. 166-169. En: N. Eldredge & S. M. Stanley (Eds.). *Living Fossils*. 291 pp. Springer Verlag.
- Forey, P. L. 1988. Golden jubilee for the coelacanth *Latimeria chalumnae*. *Nature*, Vol. 336: 727-732.
- Forey, P. L. 1991. *Latimeria chalumnae* and its pedigree. pp. 75-97. En: J. A. Musick; M. N. Bruton & E. K. Balon (Eds.). *The biology of Latimeria chalumnae and evolution of coelacanths*. Reprinted from *Environmental biology of fishes*, 32 (1-4). 446 pp.
- Forey, P. L. 1998. *History of the Coelacanth Fishes*. xiii + 418 pp. Chapman & Hall. London.
- Forey, P. L. 2009. *Coelacanth: Portrait of a living fossil*. 205 pp. Forrest Text. London.
- Forey, P. L.; P. E. Ahlberg; E. Luksevics, & I. Zupins. 2000. A new coelacanth from the Middle Devonian of Latvia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20 (2):243-252.
- Friedman; M. & M. I. Coates. 2006. A newly recognized fossil coelacanth highlights the early morphological diversification of the clade. *Proceedings of the Royal Society, B*, 273: 245-250. DOI:[10.1098/rspb.2005.3316](https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3316)
- Gallo, V.; M. S. S. de Carvalho & H. R. S. Santos. 2010. New occurrence of †Mawsoniidae (Sarcopterygii, Actinistia) in the Morro do Chaves Formation, Lower Cretaceous of the Sergipe-Alagoas Basin, Northeastern Brazil. *Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi. Cienc. Nat., Belém*, Vol. 5 (n. 2): 195-205.

- Gardiner, B. G. 1960. A revision of certain actinopterygian and coelacanth fishes, chiefly from the Lower Lias. *Bulletin of the British Museum (Natural History). Geology*, Vol. 4 (No. 7): 239-384, Pls. 36-43.
- Gardiner, B. G. & A. W. H. Bartram. 1977. The homologies of ventral cranial fissures in osteichthyans. pp. 227-245. En: S. M. Andrews; R. S. Miles & A. D. Walker. (eds.). *Problems in Vertebrate Evolution*. Academic Press. Londres.
- Geng, B.-H.; M. Zhu & F. Jin. 2009. A revision and phylogenetic analysis of *Guizhoucoelacanthus* (Sarcopterygii, Actinistia) from the Triassic of China. *Vertebrata Palasiatica*, 47: 311-329.
- Gess, R. W. & M. I. Coates. 2015. Fossil juvenile coelacanths from the Devonian of South Africa shed light on the order of character acquisition in actinistians. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 175: 360-383. DOI: [10.1111/zoj.12276](https://doi.org/10.1111/zoj.12276)
- Goloboff, P. A. 1993. Estimating character weights during tree search. *Cladistics*, 9: 83-91.
- Goloboff, P. A.; J. M. Carpenter; J. Salvador Arias & D. R. Miranda Esquivel. 2008. Weighting against homoplasy improves phylogenetic analysis of morphological data sets. *Cladistics*, 24: 1-16. DOI: [10.1111/j.1096-0031.2008.00209.x](https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2008.00209.x)
- Goloboff, P. A. & S. A. Catalano. 2016. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics*, 32: 221-238. DOI: [10.1111/cla.12160](https://doi.org/10.1111/cla.12160)
- Gouiric-Cavalli, S.; J. B. Desojo; M. D. Ezcurra; L. E. Fiorelli & A. G. Martinelli. 2017. First fish remains from the Earliest Late Triassic of the Chañares Formation (La Rioja, Argentina) and their paleobiogeographic implications. *Ameghiniana*, Vol. 54 (2): 137-150. DOI: <http://dx.doi.org/10.5710/AMGH.10.10.2016.3015>
- Hammer, Ø. 2017. *PAST: PAleontological STatistics. Version 3.18. Reference manual*. 259 pp. University of Oslo.
- Hammer, Ø; D. A. T. Harper and P. D. Ryan. 2001. Past: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, vol. 4, issue 1, art. 4: 1-9.
- Hauser, L. M. & D. M. Martill. 2013. Evidence for coelacanths in the Late Triassic (Rhaetian) of England. *Proceedings of the Geologists' Association*, Vol. 124 (Iss. 6): 982-987. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.pgeola.2013.07.005>
- Hennig, E. 1951. *Trachymetopon liassicum*, Ald., ein Riesen-Crossopterygier aus Schwäbischem Ober-Lias. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 94: 67-79.
- Hensel, K. 1986. Morphologie et interprétation des canux et canalicules sensoriels céphaliques de *Latimeria chalumnae* Smith, 1939 (Osteichthyes, Crossopterygii, Coelacanthiformes). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 4^a sér., 8 (section A, n^o 2): 379-407.
- Hensel, K. & E. K. Balon. 2001. The sensory canal systems of the living coelacanth, *Latimeria chalumnae*: a new instalment. *Environmental Biology of Fishes*, 61: 117-124.

- Huxley, T. H. 1861. Preliminary Essay Upon the Systematic Arrangement of the Fishes of the Devonian Epoch. *Memoirs of the Geological Survey of the United Kingdom*, Vol. 10: 1-40.
- Huxley, T. H. 1880. On the Application of the Laws of Evolution to the Arrangement of the Vertebrata, and more particularly of the Mammalia. *Proceedings of the Scientific Meeting of the Zoological Society of London for the year 1880*: 649-662.
- ICZN (International Commission on Zoological Nomenclature). 1999. *International Code of Zoological Nomenclature*. Fourth Edition, adopted by the International Union of Biological Sciences. xxix + 306 pp. International Trust for Zoological Nomenclature. London. Disponible en: <http://www.iczn.org/iczn>
- Lehman, J.-P. 1966. Crossopterygii. En: J. Piveteau (Dir.). *Traité de Paléontologie*, tomo IV (volumen 3): 301-412. Masson et C^{ie}, Éditeurs. Paris.
- Long, J. A. 1999. A new genus of fossil coelacanth (Osteichthyes: Coelacanthiformes) from the Middle Devonian of southeastern Australia. *Records of the Western Australian Museum*, Supplement No. 57: 37-53.
- Maisey, J. G. 1986. Coelacanths from the Lower Cretaceous of Brazil. *American Museum Novitates*, 2866: 1-30.
- Maisey, J. G. 1991. *Mawsonia* Woodward, 1907. pp. 316-323. En: J. G. Maisey (Ed.). *Santana Fossils: an Illustrated Atlas*. TFH Publications.
- Maisey, J. G. 1994. Predator-prey relationships and trophic level reconstruction in a fossil fish community. *Environmental Biology of Fishes*, 40: 1-22.
- Mawson, J. & A. S. Woodward, A. S. 1907. On the Cretaceous Formation of Bahia (Brazil), and on Vertebrate Fossils collected therein. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, 63 (250): 128-139. DOI: <https://doi.org/10.1144/GSL.JGS.1907.063.01-04.11>
- Medeiros, A. M.; M. S. S. de Carvalho; M. A. M. da Silva; A. A. Pereira; M. N. Araujo; N. N. Ferreira & I. V. Bôas. 2011. O senhor dos rios: *Mawsonia Gigas* (Mawsoniidae) do Cenomaniano de Maranhão, Brasil. En: I. S. Carvahô; N. K. Srivastava; O. Strohschoen Jr. & C. Cunha Lana (Eds.). *Paleontologia: Cenários de Vida. Volume 4*. pp. 573-581. Editora Interciência. Rio de Janeiro.
- Mesa, V. 2016. *Caracterización litofaciológica y análisis paleoambiental del Miembro Batoví de la Formación Tacuarembó (Jurásico Tardío – Cretácico Temprano) en los alrededores de la ciudad de Tacuarembó*. Trabajo Final, Licenciatura en Geología. Facultad de Ciencias, Universidad de la República. 118 pp. Inédito.
- Mesa, V. & D. Perea. 2015. First Record of Theropod and Ornithopod Tracks and Detailed Description of Sauropod Trackways from the Tacuarembó Formation (Late Jurassic-?Early Cretaceous) of Uruguay. *Ichnos*, 22: 109-121. DOI: [10.1080/10420940.2015.1030075](https://doi.org/10.1080/10420940.2015.1030075)
- Meunier, F. J.; C. Cupello; Y. Yabumoto & P. M. Brito. 2018. The diet of the Early Cretaceous coelacanth †*Axelrodichthys araripensis* Maisey, 1986 (Actinistia: Mawsoniidae). *Cybium*, 42 (1): 105-111.
- Millot, J. & J. Anthony. 1958. *Anatomie de Latimeria chalumnae. Tome I. Squelette, Muscles et Formations de soutien*. Éditions du Centre National de la Recherche Scientifique. 121 pp. + LXXX Pls. Paris.

- Moy-Thomas, M. A. 1937. The Carboniferous Coelacanth Fishes of Great Britain and Ireland. *Proceedings of the Zoological Society of London, B*, 3: 383-415; Pls. I-IV.
- Newberry, J. S. 1879. Descriptions of New Fossil Fishes from the Trias. *Annals of the New York Academy of Sciences*, Vol. 1 (Issue 1): 127-128.
- Nieuwenhuys, R.; J. P. M. Kremers & C. van Huijzen. 1977. The Brain of the Crossopterygian Fish *Latimeria chalumnae*: A Survey of Its Gross Structure. *Anatomy and Embryology*, 151: 157-169.
- Nieuwenhuys, R. 1998. The Coelacanth *Latimeria chalumnae*. pp. 1007-1043. En: R. Nieuwenhuys; H. J. ten Donkelaar & C. Nicholson. *The Central Nervous System of Vertebrates*, Volume 2. Springer.
- Northcutt, R. G. & W. E. Bemis. 1993. Cranial nerves of the Coelacanth, *Latimeria chalumnae* [Osteichthyes: Sarcopterygii: Actinistia], and Comparisons with other Craniata. *Brain, Behaviour and Evolution*, Vol. 42 (Suppl. 1): x + 76.
- Nulens, R.; L. Scott & M. Herbin. 2011. An updated inventory of all known specimens of the coelacanth, *Latimeria* spp. *Publications in Aquatic Biodiversity. Smithiana Special Publication*, 3: 1-52.
- Oosterbaan, R. J. 2017. Statistical significance of segmented linear regression with break-point, using variance analysis (ANOVA) and F-tests. 13 pp. <https://www.waterlog.info/pdf/anova.pdf>
- Page, R. D. M. 2001. *Nexus Data Editor (NDE) for Windows. Version 0.5.0.* <http://www.softpedia.com/get/Science-CAD/NEXUS-Data-Editor.shtml>
- Parrington, F. R. 1949. A theory of the relations of lateral lines to dermal bones. *Proceedings of the Zoological Society of London*, Vol. 119: 65-78.
- Perea, D.; M. Soto; G. Veroslavsky; S. Martínez & M. Ubilla. 2009. A Late Jurassic assemblage in Gondwana: biostratigraphy and correlations of Tacuarembó Formation, Paraná Basin, Uruguay. *Journal of South American Earth Sciences*, 28: 168-179.
- Perea, D.; S. Martínez & M. Soto. 2011. Tacuarembó: una peculiar fauna jurásico-cretácica. pp. 211-219, 242-243 (Lám. V). En: D. Perea (Ed.). *Fósiles de Uruguay* [2nda edición]. Ediciones DI.R.A.C. Universidad de la República - Facultad de Ciencias. Montevideo.
- Perea, D; M. Soto; P. Toriño; V. Mesa & J. G. Maisey. 2018. A Late Jurassic-earliest Cretaceous Ctenochasmatid (Pterosauria, Pterodactyloidea): The first report of pterosaurs from Uruguay. *Journal of South American Earth Sciences*, 85: 298-306. DOI: [10.1016/j.jsames.2018.05.011](https://doi.org/10.1016/j.jsames.2018.05.011)
- Pouyaud, L.; S. Wirjoatmodjo; I. Rachmatika; A. Tjakrawidjaja; R. Hadiaty & W. Hadie. 1999. Une nouvelle espèce de coelacanth. Preuves génétiques et morphologiques. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series III - Sciences de la Vie*, Vol, 322 (Iss. 4): 261-267.
- Reis, O. M. 1888. Die Coelacanthinen mit besonderer Berücksichtigung der im Weissen Jura Bayerns vorkommenden. *Palaeontographica*, Band 35 (Lieferung 1): 1-96.
- Rieppel, O. 1980. A new coelacanth from the Middle Triassic of Monte San Giorgio, Switzerland. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 73 (3): 921-939.
- Romer, A. S. 1955. Herpetichthyes, Amphibioidei, Choanichthyes or Sarcopterygii? *Nature*, Vol. 176: 126. DOI: [10.1038/176126a0](https://doi.org/10.1038/176126a0)

- Schaeffer, B. 1941. A revision of *Coelacanthus newarki* and notes on the evolution of the girdles and basal plates of the median fins in the Coelacanthini. *American Museum Novitates*, 1110: 1-17.
- Schaeffer, B. 1948. A study of *Diplurus longicaudus* with notes on the body form and locomotion of the Coelacanthini. *American Museum Novitates*, 1378: 1-32.
- Schaeffer, B. 1952. The Triassic coelacanth fish *Diplurus*, with observations on the evolution of the Coelacanthini. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, Vol. 99: 25-78, Pls. 5-16.
- Schaeffer, B. 1967. Late Triassic fishes from the Western United States. *Buletin of the American Museum of Natural History*. Vol. 135 (Art. 6): 285-342; Pls. 8-30.
- Schaeffer, B. & J. T. Gregory. 1961. Coelacanth Fishes from the Continental Triassic of the Western United States. *American Museum Novitates*, 2036: 1-18.
- Schwimmer, D. R.; J. D. Stewart & G. D. Williams. 1994. Giant fossil coelacanths of the Late Cretaceous in the eastern United States. *Geology*, Vol. 22 (6): 503-506. DOI: [10.1130/0091-7613\(1994\)022<0503:gfcotl>2.3.co;2](https://doi.org/10.1130/0091-7613(1994)022<0503:gfcotl>2.3.co;2)
- Schultze, H.-P. 1993. Osteichthyes: Sarcopterygii. pp. 657-663. En: M. J. Benton (Ed.). *The Fossil Record* 2. xviii + 845 pp. Chapman & Hall. Londres.
- Schultze, H.-P. 2004. Mesozoic sarcopterygians. pp. 463-492. En: G. Arratia & A. Tintori (eds.). *Mesozoic Fishes 3. Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil. München.
- Schultze, H.-P. & R. Cloutier. 1991. Computed Tomography and Magnetic Resonance Imaging studies of *Latimeria chalumnae*. pp. 159-181. En: J. A. Musick; M. N. Bruton & E. K. Balon (Eds.). *The biology of Latimeria chalumnae and evolution of coelacanths*. Reprinted from *Environmental biology of fishes*, 32 (1-4). 446 pp.
- Schultze, H.-P. & K. A. González Rodríguez. 2016. Actinistian gular plates from the Cretaceous of Mexico and the problems assigning gular plates taxonomically. *Fossil Record*, 19: 101-117. DOI: [10.5194/fr-19-101-2016](https://doi.org/10.5194/fr-19-101-2016)
- Sefton, E. M.; B.-A. S. Bhullar; Z. Mohaddes & J. Hanken. 2016. Evolution of the head-trunk interface in tetrapod vertebrates. *eLife*, 5:e09972. pp. 1-18. DOI: [10.7554/eLife.09972](https://doi.org/10.7554/eLife.09972)
- Smith, J. L. B. 1939. A living fish of Mesozoic type. *Nature*, 143: 455-456.
- Smith, J. L. B. 1953. The second coelacanth. *Nature*, 171: 99-101.
- Sokal, R. R. & J. F. Rohlf. 1995. Biometry. The principles and practice of statistics in biological research. Third edition. xx + 889 pp. W. H. Freeman and company. New York.
- Soto, M.; V. Mesa & D. Perea. 2010a. Restos de vertebrados de gran tamaño de la Formación Tacuarembó, Miembro Batoví (Jurásico Tardío-?Cretácico Temprano, Uruguay). *VI Congreso Uruguayo de Geología, programa*: 11. Minas, Lavalleja.
- Soto, M.; M. S. S. de Carvalho; J. G. Maisey & V. Mesa. 2010b. New vertebrate remains from the Batoví Member (Late Jurassic-?Early Cretaceous) of the Tacuarembó Formation (Uruguay), and the southernmost occurrence of mawsoniid coelacanths. *X Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, VII Congreso Latinoamericano de Paleontología. Resúmenes*: 211-212.

- Soto, M.; V. Mesa; D. Perea & J. Da Silva. 2010c. Gigantes del Jurásico: Celacantos y dinosaurios de la Formación Tacuarembó, Uruguay. *Primer Congreso Uruguayo de Zoología, X Jornadas de Zoología del Uruguay* [libro de resúmenes]: 125. Montevideo.
- Soto, M.; D. Perea; J. Da Silva; V. Mesa; P. Toriño & A. Batista. 2011. A new fossil vertebrate locality in the Tacuarembó Formation, Late Jurassic-Early Cretaceous of Uruguay. *Ameghiniana*, Tomo 48 (Núm. 4), Suplemento 2011-Resúmenes, IV Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados: R208-R209.
- Soto, M.; M. S. S. de Carvalho; J. G. Maisey; D. Perea & J. Da Silva. 2012a. Coelacanth remains from the Late Jurassic-Earliest Cretaceous of Uruguay: The southernmost occurrence of the Mawsoniidae. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32 (3): 530-537. DOI: <http://dx.doi.org/10.1080/02724634.2012.660899>
- Soto, M.; D. Perea; V. Mesa; P. Toriño & J. Da Silva. 2012b. Nuevos restos de sarcopterigios (Dipnoi y Actinistia) y actinopterigios (Ginglymodi) de la Formación Tacuarembó (Jurásico Tardío-Cretácico Temprano), Uruguay. *II Congreso Uruguayo de Zoología* [libro de resúmenes]: 104. Montevideo.
- Soto, M.; V. Mesa; D. Perea; P. Toriño & A. Batista. 2013. Nuevos restos de vertebrados de la Formación Tacuarembó (Jurásico Tardío-Cretácico Temprano), Uruguay. *VII Congreso Uruguayo de Geología, I Simposio de Minería y Desarrollo del Cono Sur. Programa*: 5. Montevideo.
- Soto, M.; V. Mesa; D. Perea; P. Toriño & Andrés Batista. 2014. New remains of *Mawsonia* (Actinistia: Mawsoniidae) from the Late Jurassic-Earliest Cretaceous of Uruguay. *4th International Palaeontological Congress. Abstract Volume*: 618. Mendoza.
- Soto, M. 2016. *Fósiles de cuerpo de vertebrados de la Formación Tacuarembó (Jurásico Tardío-Cretácico Temprano), Uruguay: Implicancias bioestratigráficas, biogeográficas y paleoambientales*. Tesis de doctorado en Ciencias Biológicas. 503 pp. PEDECIBA. Facultad de Ciencias, UdelaR. Inédito.
- Soto, M.; P. Toriño; A. Manzuetti, D. Perea; V. Mesa. 2016. Una nueva localidad fosilífera en la Formación Tacuarembó (Jurásico Tardío - Cretácico Temprano) Uruguay. *VIII Congreso Uruguayo de Geología, I Simposio de Recursos Hídricos de la Cuenca del Plata. Programa*: 31-32. Montevideo.
- Tabaste, N. 1963. Étude de restes de poissons du Crétacé Saharien. *Mélanges Ichthyologiques á la mémoire d'Achille Valenciennes. Mémoire de l'Institut Fondamental d'Afrique Noire, Mélanges Ichthyologiques*, 68, 437-485; Pls. I-XIII.
- Toriño, P.; M. Soto; D. Perea; V. Mesa; A. Batista; A. Manzuetti & A. Corona. 2016. Nuevos registros de celacantos (Actinistia, Latimerioidei) en la Formación Tacuarembó (Jurásico Tardío - Cretácico Temprano, Uruguay). *IV Congreso Uruguayo de Zoología* [libro de resúmenes]: 162. Montevideo.
- Toriño, P.; M. Soto & D. Perea. 2017. New remains of the coelacanth *Mawsonia* (Actinistia, Latimerioidei) from the Late Jurassic-Early Cretaceous of Uruguay. *Reunião Anual da Sociedade Brasileira de Paleontologia - Núcleo Rio Grande do Sul. Boletim de resumos*: 96. Rio Grande.
- Toriño, P.; M. Soto; D. Perea & V. Ezquerro. 2018a. Three-dimensional reconstruction of the head of the coelacanth *Mawsonia* (Actinistia, Latimerioidei), using CT-scanning. *Memorias VI Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados*: 88-89. Villa de Leyva.

- Toriño, P.; M. Soto; D. Perea & V. Ezquerro. 2018b. Reconstrucción tridimensional de la cabeza del celacanto *Mawsonia* Woodward (Actinistia, Latimerioidei), utilizando tomografía computada. *V Congreso Uruguayo de Zoología* [libro de resúmenes]: 224. Montevideo.
- Weiler, W. 1935. Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptens. II. Wirbeltierreste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 16. Neue Untersuchungen an den Fischresten. *Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-naturwissenschaftliche Abteilung*, 32: 1-57; Taf. I-III.
- Wen, W.; Q.-Y. Zhang; S.-X. Hu; M. J. Benton; C.-Y. Zhou; X. Tao; J.-Y. Huang & Z.-Q. Chen. 2013. Coelacanths from the Middle Triassic Luoping Biota, Yunnan, South China, with the earliest evidence of ovoviviparity. *Acta Palaeontologica Polonica*, 58 (1): 175–193. DOI: <http://dx.doi.org/10.4202/app.2011.0066>
- Wendruff, A. J. 2011. *Lower Triassic Coelacanths of the Sulphur Mountain Formation (Wapiti Lake) in British Columbia, Canada*. Master Thesis, University of Alberta. xviii + 304 pp. Inédito. <http://hdl.handle.net/10048/2033>
- Wendruff, A.J. & M. V. H. Wilson. 2012. A fork-tailed coelacanth, *Rebellatrix divaricerca*, gen. et sp. nov. (Actinistia, Rebellatricidae, fam. nov.), from the Lower Triassic of Western Canada. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32: 499-511. DOI: [10.1080/02724634.2012.657317](https://doi.org/10.1080/02724634.2012.657317)
- Wenz, S. 1975. Un nouveau coelacanthidé du Crétacé inférieur du Niger, remarques sur la fusion des os dermiques. *Colloques internationaux du Centre National de la Recherche Scientifique*, N° 218 (1) *Problèmes actuels de Paléontologie (Évolution des Vertébrés)*. pp. 175-190, Pls. I-V. Centre National de la Recherche Scientifique. Paris.
- Wenz, S. 1980. A propos du genre *Mawsonia*, Coelacanth géant du Crétacé Inférieur d'Afrique et du Brésil. *Mémoire de la Société Géologique de France*, N. S. n° 139, 187-190.
- Wenz, S. 1981. Un coelacanth géant: *Mawsonia lavocati* Tabaste, de l'Albien-base du Cenomanien du sud Marocain. *Annales de Paléontologie - Vertébrés*, Vol. 67 (Fasc. 1): 1-20.
- Woodward, A. S. 1891a. Evidence of the occurrence of pterosaurians and plesiosaurians in the Cretaceous of Brazil, collected by Joseph Mawson. *Annals and Magazine of Natural History*, Series 6 (8) (46): 314-317.
- Woodward, A.S. 1891b. The Devonian fish-fauna of Spitsbergen. *The Annals and Magazine of Natural History*, Sixth Series (No. 43): 1-15; Pls. I-III. DOI: [10.1080/00222939109460384](https://doi.org/10.1080/00222939109460384)
- Woodward, A. S. 1896. On the quadrate bone of a gigantic pterodactyl, discovered by Joseph Mawson, Esq., F.G.S. in the Cretaceous of Bahia. *Annals and Magazine of Natural History*, Series 6 (17) (99): 255-257.
- Woodward, A. S. 1909. *The Fossil Fishes of the English Chalk. Part V*. Monographs of the Palaeontographical Society, Vol. 63: 153-184; Pls. 33-38. Cambridge Library Collection.
- Woodward, A. S. 1891. Evidence of the occurrence of Pterosaurians and Plesiosaurians in the Cretaceous of Brazil, discovered by Joseph Mawson, Esq., F.G.S. *Annals and Magazine of Natural History*, series 6 (8): 314-317.

- Woodward, A. S. 1896. On the quadrate bone of a gigantic pterodactyl, discovered by Joseph Mawson, Esq., F.G.S., in the Cretaceous of Bahia, Brazil. *Annals and Magazine of Natural History*, N. ser., 6 (17): 255-257.
- Woodward, A. S. 1908. On some fossil fishes discovered by Prof. Ennes de Souza in the Cretaceous Formation at Ilhéos (State of Bahia), Brazil. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, LXIII: 358–362; Pl. XLII-XLIII.
- Yabumoto, Y. 2002. A new coelacanth from the Early Cretaceous of Brazil (Sarcopterygii, Actinistia). *Paleontological Research*, vol. 6, (no. 4): 343-350.
- Yabumoto, Y. 2008. A new Mesozoic coelacanth from Brazil (Sarcopterygii, Actinistia). *Paleontological Research*, vol. 12, (no. 4): 329-343.
- Yabumoto, Y. & P. M. Brito, 2013. The second record of a mawsoniid coelacanth from the Lower Cretaceous Crato Formation, Araripe Basin, northeastern Brazil, with comments on the development of coelacanths. pp. 489-497. En: G. Arratia; H.-P. Schultze & M. V. H. Wilson (Eds.). *Mesozoic Fishes 5: Global Diversity and Evolution*. Verlag. München.
- Yabumoto, Y. & T. Uyeno. 2005. New materials of a Cretaceous coelacanth, *Mawsonia lavocati* Tabaste from Morocco. *Bulletin of the National Science Museum, Tokyo, Series C (Geology & Paleontology)*: 31: 39-49.
- Zhu, M.; X. Yu, X; L. Lu; T. Qiao; W. Zhao & L. Jia. 2012. Earliest known coelacanth skull extends the range of anatomically modern coelacanths to the Early Devonian. *Nature Communications*, 3 (772): 1-8. DOI: [10.1038/ncomms1764](https://doi.org/10.1038/ncomms1764).

Fuentes de obtención de software y material complementario:

- http://digimorph.org/specimens/Latimeria_chalumnae/whole/
- <http://www.digitalfishlibrary.org/library/ViewSpecies.php?id=124>
- <https://www.radiantviewer.com/>
- <https://www.slicer.org>
- <http://gnumeric.org/>
- <https://www.waterlog.info/segreg.htm>

Anexo I:

Nomenclatura osteológica y neuroanatómica

Tabla I. Ejemplos de diferentes criterios de nomenclatura osteológica aplicados a celacantos desde la segunda mitad del siglo XX, en trabajos con influencia en descripciones de *Mawsonia* y géneros afines. Los guiones (-) indican huesos no mencionados por los respectivos autores.

región anatómica	Millot & Anthony (1958)	Wenz (1975, 1981) ^a	Carvalho (1976, 1982) ^b	Maisey (1986, 1991) ^c	Forey (1998)	región anatómica	Millot & Anthony (1958)	Wenz (1975, 1981) ^a	Carvalho (1976, 1982) ^b	Maisey (1986, 1991) ^c	Forey (1998)
techo craneano	-	<u>escudo parieto-extraescapular</u> (o escudo parietal)	-	<u>mitad ótica</u>	<u>escudo post-parietal</u>	neurocráneo, paraesfenoides y vómer	<u>bloque craneano posterior</u>	-	-	<u>región ótico-occipital</u>	<u>porción ótico-occipital</u>
	supratemporal	dermopterótico posterior	-	supratemporal	supratemporal		masa proótica	masa proótica	-	proótico	proótico
	extraescapular	parietal posterior	extraescapular	postparietal	extraescapular		basioccipital	basioccipital subcordal	-	-	basioccipital
	intertemporal	parieto-dermopterótico	parieto-dermopterótico	parietal	postparietal		supraoccipital	supraoccipital	-	supraoccipital	supraoccipital
	-	<u>escudo fronto-etmoidal</u>	-	<u>mitad frontonasal</u>	<u>escudo parieto-nasal</u>		exoccipital	-	-	-	exoccipital (opistótico)
	frontal	frontal posterior	-	frontal posterior	parietal posterior		<u>bloque encondral</u>	-	-	<u>región etmoesfenoidea</u>	<u>porción etmoesfenoidea</u>
	nasal III	frontal anterior	-	frontal anterior	parietal anterior		basiesfenoides	-	basiesfenoides	basiesfenoides	basiesfenoides
	nasal ¹	nasal	-	nasal	nasal		paraesfenoides	paraesfenoides	paraesfenoides	paraesfenoides	paraesfenoides
	supraorbital	supraorbital	-	supraorbital	supraorbital		ectemoides	ectemoides	-	ectemoides	etmoide lateral
	tectal	tectal	-	tectal	tectal		-	-	-	-	catagigales
	rostral lateral	rostral lateral	-	rostral lateral	rostral lateral		-	-	-	-	anazigal
cheek bones	espiracular	-	-	-	espiracular	"palatoc cuadrado"	autopalatino	-	-	autopalatino	autopalatino
	postorbital	postorbital	-	dermosfenótico	postorbital		dermopalatino ²	-	-	-	dermopalatino
	preopérculo dorsal	preopérculo dorsal	-	escamoso	escamoso		ectopterigoides	-	-	ectopterigoides	ectopterigoides
	preopérculo-cuadrato-yugal	preopérculo inferior	-	preopérculo	preopérculo		entopterigoides	entopterigoides	pterigoides	pterigoides	pterigoides
	?	-	-	subopérculo	subopérculo		metapterigoides	-	metapterigoides	metapterigoides	metapterigoides
	infraorbital	infraorbital	lacrimoyugal	lacrimoyugal	lacrimoyugal		cuadrado	-	cuadrado	cuadrado	cuadrado
	opérculo	opérculo	opérculo	opérculo	opérculo		aparato hioideo y branquial	hiomandibular	-	hiomandibular	hiomandibular
mandíbula	susángulo-angular	susángulo-angular	angular	angular	angular	epihial?		-	-	-	interhial
	dentario	dentario	-	dentario	dentario	simpléctico		-	simpléctico	-	simpléctico
	esplénial	-	-	esplénial	esplénial	ceratohial		-	ceratohial	ceratohial	ceratohial
	hueso de Meckel	-	-	-	retroarticular	ceratobranquial		ceratobranquial	-	-	ceratobranquial
	hueso de Meckel	-	hueso de Meckel	articular	articular	urohial		-	-	-	urohial
	prearticular	prearticular	prearticular	prearticular	prearticular	copa		-	-	-	basibranquial
	coronoide	coronoide	pos-coronoide	coronoide	coronoide principal	epibranquial	-	-	epibranquial	epibranquial	
	precoronoide	-	coronoide	-	coronoide cuarto	faringobranquial	-	-	-	faringobranquial	
	-	-	-	-	coronoides 1 a 3	cintura escapular	anocleitro	-	-	supracleitro	anocleitro
	gular	gular	gular	-	gular		cleitro	cleitro	-	cleitro	cleitro
					extracleitro		-	-	extracleitro	extracleitro	
					clavícula		-	-	clavícula	clavícula	
					"endoesqueleto"	-	-	escápulo-coraoides	escápulo-coraoides		

^a Basado en Lehman (1966).

^b Basado en Gardiner (1960) y Schaeffer (1967).

^c Basado principalmente en Forey (1981).

¹ Estos autores consideran la presencia de tres pares de nasales y un solo par de frontales para *Latimeria*.

² Los autores también reconocen un pre-dermopalatino en *Latimeria*.

Tabla II. Ejemplos de diferentes criterios de nomenclatura referida a los canales sensoriales aplicados a celacantos desde la segunda mitad del siglo XX, en trabajos con influencia en descripciones de *Mawsonia* y géneros afines. Los guiones (-) indican canales no mencionados por los respectivos autores.

región anatómica	Millot & Anthony (1958, 1965)	Wenz (1975)	Maisey (1986)	Hensel (1986)	Maisey (1991)	Northcutt & Bemis (1993)	Forey (1998)	Hensel & Balon (2001) ^a
techo craneano	comisura supratemporal	rama lateral mediana	comisura supratemporal	canal supratemporal	canal sensorial comisural transverso	canal sensorial supratemporal	comisura supratemporal	canal sensorial (comisural) supratemporal
	canal ótico	porción ótica del canal infraorbital	canal sensorial ótico	canal temporal	-	canal sensorial ótico	canal sensorial ótico	canal sensorial temporal
	rama transversal del canal ótico	rama transversal mediana	rama transversal del canal sensorial ótico	canal intertemporal	rama medial del canal sensorial ótico	canal sensorial mediano	rama medial del canal sensorial ótico	canal sensorial intertemporal
	sistema sensorial supraorbital	canal supraorbital	canal sensorial supraorbital	canal supraorbital	-	canal sensorial supraorbital	canal sensorial supraorbital	canal sensorial supraorbital
	comisura transversa	-	-	canal comisural transversal posterior	-	-	-	-
	anastomosis	-	-	canal etmoidal posterior	-	comisura etmoidal posterior	-	canal sensorial (comisural) etmoidal
	anastomosis	-	-	canal etmoidal anterior	-	comisura etmoidal anterior	comisura etmoidal	- ¹
cheek bones	canal postorbital + canal suborbital	canal infraorbital + porción postorbital del canal infraorbital	canal sensorial infraorbital	canal infraorbital	canal sensorial infraorbital	canal sensorial infraorbital	canal sensorial infraorbital	canal sensorial infraorbital
	canal yugal	-	canal sensorial infraorbital	canal yugal	canal sensorial yugal	canal sensorial preopercular	canal sensorial yugal	?
	canal preopercular	-	-	canal preopérculo-mandibular	-	canal sensorial preopercular	canal sensorial preopercular	canal sensorial preopérculo-mandibular
	canal subopercular	-	-	canal subopercular	-	canal sensorial subopercular	rama subopercular del canal preopercular	canal sensorial subopercular
mandíbula	línea sensorial mandibular	canal sensorial mandibular	-	canal preopérculo-mandibular	-	canal mandibular	canal sensorial mandibular	canal sensorial preopérculo-mandibular
postcráneo	canal lateral	-	-	canal lateral	-	canal sensorial posttemporal + canal sensorial lateral del tronco	línea lateral	canal sensorial lateral (tronco)

^a Basado en Hensel (1986)

¹ Los autores consideran al canal etmoidal anterior de Hensel (1986) como una continuación del canal sensorial infraorbital.

Anexo II:

Ejemplares estudiados

Procedentes de Uruguay:

PREVIAMENTE ESTUDIADOS:

Mawsonia

Soto *et al.*, 2010a: 11; 2010b: 211-212; 2010c: 125. / Soto *et al.*, 2011: R208-R209. / Soto *et al.*, 2013: 5. / Soto *et al.*, 2014: 618. / Soto *et al.*, 2016: 31-32. / Perea *et al.*, 2018: 299.

Mawsoniidae

Soto *et al.*, 2012b: 104.

Mawsonia sp.

Soto *et al.*, 2012a: 530-537; 2012b: 104.

Mawsonia cf. *M. gigas*

Soto, 2016: 171-196.

FC-DPV 629: Lote de fragmentos de huesos craneanos. Los Rosanos (dpto. de Tacuarembó). Miembro Batoví, Fm. Tacuarembó (Jurásico Tardío – Cretácico Temprano).

FC-DPV 2341: Cleitro izquierdo casi completo. Cantera Bidegain (dpto. de Tacuarembó). Colectado *in situ* el 25-26 de abril de 2013 por Daniel Perea, Matías Soto, Andrés Batista y Pablo Toriño. Miembro Batoví, Fm. Tacuarembó (Jurásico Tardío – Cretácico Temprano). Descripto originalmente como “lácrimoyugal” por Soto *et al.* (2013). * Nota: En el presente trabajo se maneja la hipótesis de que este material pueda corresponderse con el individuo **FC-DPV 2977** (véase Sección 2.1, pág. 21, para más detalle).

FC-DPV 2342: Fragmento de pequeña placa gular. Cantera Bidegain (dpto. de Tacuarembó). Colectado *in situ* el 25-26 de abril de 2013 por Daniel Perea, Matías Soto, Andrés Batista y Pablo Toriño. Miembro Batoví, Fm. Tacuarembó (Jurásico Tardío – Cretácico Temprano).

FC-DPV 2603: Pterigoides parcialmente preservado. Martinote (dpto. de Tacuarembó). Miembro Batoví, Fm. Tacuarembó (Jurásico Tardío – Cretácico Temprano).

FC-DPV 2604: Opérculo pequeño. Camino a Cantera Batoví (dpto. de Tacuarembó). Miembro Batoví, Fm. Tacuarembó (Jurásico Tardío – Cretácico Temprano).

FC-DPV 2700: Opérculo derecho casi completo. Cantera Bidegain (dpto. de Tacuarembó). Colectada *in situ* el 16 de diciembre de 2011 por Daniel Perea, Valeria Mesa, Matías Soto, Andrés Batista y Pablo Toriño. Miembro Batoví, Fm. Tacuarembó (Jurásico Tardío – Cretácico Temprano).

FC-DPV 2701: Placa gular incompleta, en dos partes. Cantera Bidegain (dpto. de Tacuarembó). Colectada *in situ* el 16 de diciembre de 2011 por Daniel Perea, Valeria Mesa, Matías Soto, Andrés Batista y Pablo Toriño. Miembro Batoví, Fm. Tacuarembó (Jurásico Tardío – Cretácico Temprano).

FC-DPV 2937: Fragmento óseo indeterminado. Los Rosanos (dpto. de Tacuarembó). Miembro Batoví, Fm. Tacuarembó

(Jurásico Tardío – Cretácico Temprano).

MGCT 1090: Pequeño basiesfenoides con parte de los parietales posteriores. Cantera Bidegain (dpto. de Tacuarembó). Colectado *in situ* por Jorge Da Silva. Miembro Batoví, Fm. Tacuarembó (Jurásico Tardío – Cretácico Temprano).

MGCT 1137: Basiesfenoides parcialmente preservado. Cantera Bidegain (dpto. de Tacuarembó). Colectado *in situ* por Jorge Da Silva. Miembro Batoví, Fm. Tacuarembó (Jurásico Tardío – Cretácico Temprano).

MGCT 1168: Lote de material fragmentario. Cantera Bidegain (dpto. de Tacuarembó). Colectado *in situ* por Jorge Da Silva. Miembro Batoví, Fm. Tacuarembó (Jurásico Tardío – Cretácico Temprano).

MGCT 1203: Opérculo parcialmente preservado. Cantera Bidegain (dpto. de Tacuarembó). Colectado *in situ* por Jorge Da Silva. Miembro Batoví, Fm. Tacuarembó (Jurásico Tardío – Cretácico Temprano).

MGCT s/n: Dentario. Cantera Bidegain (dpto. de Tacuarembó). Colectado *in situ* por Jorge Da Silva. Miembro Batoví, Fm. Tacuarembó (Jurásico Tardío – Cretácico Temprano).

NUEVOS MATERIALES:

Mawsonia

Toriño *et al.*, 2016: 162; 2017: 96.

Mawsonia sp.

Toriño *et al.*, 2018a: 88-89; 2018b: 224.

FC-DPV 2860: Pequeño postparietal derecho. Cantera Bidegain (dpto. de Tacuarembó). Miembro Batoví, Fm. Tacuarembó (Jurásico Tardío – Cretácico Temprano).

FC-DPV 2976: Cleitro derecho de gran tamaño, casi completo. Camino a Cerro Aldea (dpto. de Tacuarembó). Colectado *in situ* el 15 de junio de 2016 por Daniel Perea, Matías Soto, Aldo Manzuetti y Pablo Toriño. Miembro Batoví, Fm. Tacuarembó (Jurásico Tardío – Cretácico Temprano).

FC-DPV 2977: Conjunto de aproximadamente 50 huesos de cráneo y postcráneo presumiblemente correspondientes a un mismo individuo. Cantera Bidegain (dpto. de Tacuarembó). Miembro Batoví, Fm. Tacuarembó (Jurásico Tardío – Cretácico Temprano). Colectado *in situ* en las siguientes instancias:

Colecta I: (14-15 de octubre de 2013, colectores: Daniel Perea, Matías Soto y Pablo Toriño) Conjunto de huesos del lado izquierdo: postorbital, escamoso y preopérculo (parcial), angular, articular, retroarticular, prearticular, coronoide cuarto, coronoide principal, cuadrado, pterigoides (sin rama anterior).

Colecta II: (11 de noviembre de 2013, colectores: Daniel Perea, y Pablo Toriño) Rama anterior del pterigoides izquierdo, ceratohial izquierdo, parte de ceratobranquial, lacrimoyugal izquierdo fragmentario.

Colecta III: (8-9 de mayo de 2014, colectores: Daniel Perea, Matías Soto y Pablo Toriño) Esplénica y dentario izquierdos.

Colecta IV: (4 de diciembre de 2014, colectores: Daniel Perea, Aldo Manzuetti y Pablo Toriño) Postparietal derecho.

Colecta V: (14 de noviembre de 2015, colectores: Andrea Corona, Fernanda Cabrera, Andrés Batista y Mariano Verde) Postparietal izquierdo, supratemporal izquierdo, extrascapular izquierdo, ceratobranquial, fragmento de

paraesfenoides.

Colecta VI: (16-17 de junio de 2016, colectores: Daniel Perea, Matías Soto, Aldo Manzuetti y Pablo Toriño) Opérculo izquierdo. Conjunto de huesos del lado derecho: coronoide principal, prearticular, coronoide cuarto, angular, postorbital, escamoso, pterigoides, ceratohial, parietal posterior con proceso descendente, primer y segundo supraorbitales. Ambas placas gulares, ambos metapterigoides, basiesfenoides, dos ceratobranquiales y parte de otro. Al pie de la barranca se hallaron pequeños fragmentos del opérculo izquierdo, parietal posterior izquierdo, primer y segundo supraorbitales izquierdos, y otros fragmentos indeterminados del escudo parietonasal, además de pequeñas placas dentarias con dientes elongados y recurvados.

Colecta VII: (27-28 de julio de 2016, colectores: Daniel Perea, Matías Soto, Andrés Batista, Andrea Corona y Pablo Toriño) Porción anterior del supratemporal derecho, parte del ceratobranquial, opérculo derecho, cleitro derecho, proótico derecho, clavícula izquierda.

Colecta VIII: (27-28 de septiembre de 2016, colectores: Daniel Perea, Andrés Batista, Aldo Manzuetti y Pablo Toriño) Clavícula derecha, hueso pélvico derecho.

FC-DPV 2988: Cuadrado derecho. Cantera Bidegain (dpto. de Tacuarembó). Colectado *in situ* el 16-17 de junio de 2016 por: Daniel Perea, Matías Soto, Aldo Manzuetti y Pablo Toriño. Miembro Batoví, Fm. Tacuarembó (Jurásico Tardío – Cretácico Temprano).

FC-DPV 2990: Pequeño fragmento de hueso dentado (paraesfenoides?). Cantera Bidegain (dpto. de Tacuarembó). Colectado *in situ* el 27-28 de septiembre de 2016 por Daniel Perea, Andrés Batista, Aldo Manzuetti y Pablo Toriño. Miembro Batoví, Fm. Tacuarembó (Jurásico Tardío – Cretácico Temprano).

FC-DPV 2991: Pequeño metapterigoides derecho. Cantera Bidegain (dpto. de Tacuarembó). Colectado *in situ* el 14-15 de octubre de 2013 por Daniel Perea, Matías Soto, y Pablo Toriño. Miembro Batoví, Fm. Tacuarembó (Jurásico Tardío – Cretácico Temprano).

FC-DPV 3027: Esplénial izquierdo. Cantera Bidegain (dpto. de Tacuarembó). Colectado *in situ* el 27-28 de septiembre de 2016 por Daniel Perea, Andrés Batista, Aldo Manzuetti y Pablo Toriño. Miembro Batoví, Fm. Tacuarembó (Jurásico Tardío – Cretácico Temprano).

FC-DPV 3028: Postparietal derecho. Cantera Bidegain (dpto. de Tacuarembó). Colectado *in situ* el 6-8 de enero de 2017 por Valeria de Olivera y Pablo Toriño. Miembro Batoví, Fm. Tacuarembó (Jurásico Tardío – Cretácico Temprano).

FC-DPV 3029: Pequeño cuadrado derecho. Cantera Bidegain (dpto. de Tacuarembó). Colectado *in situ* el 6-8 de enero de 2017 por Valeria de Olivera y Pablo Toriño. Miembro Batoví, Fm. Tacuarembó (Jurásico Tardío – Cretácico Temprano).

FC-DPV 3030: Cuadrado izquierdo. Cantera Bidegain (dpto. de Tacuarembó). Colectado *in situ* el 6-8 de enero de 2017 por Valeria de Olivera y Pablo Toriño. Miembro Batoví, Fm. Tacuarembó (Jurásico Tardío – Cretácico Temprano).

FC-DPV 3031: Pequeño autopalatino derecho?. Cantera Bidegain (dpto. de Tacuarembó). Colectado *in situ* el 6-8 de enero de 2017 por Valeria de Olivera y Pablo Toriño. Miembro Batoví, Fm. Tacuarembó (Jurásico Tardío – Cretácico Temprano).

FC-DPV 3161: Fragmento posterior de angular derecho. Cantera Bidegain (dpto. de Tacuarembó). Colectado *in situ* el 6-8 de enero de 2017 por Valeria de Olivera y Pablo Toriño. Miembro Batoví, Fm. Tacuarembó (Jurásico Tardío – Cretácico Temprano).

FC-DPV 3162: Extraescapular. Cantera Bidegain (dpto. de Tacuarembó). Colectado *in situ* el 20-22 de febrero de 2017 por Daniel Perea, Valeria Mesa, Aldo Manzuetti y Pablo Toriño. Miembro Batoví, Fm. Tacuarembó (Jurásico Tardío – Cretácico Temprano).

FC-DPV 3163: Supratemporal derecho. Cantera Bidegain (dpto. de Tacuarembó). Colectado *in situ* el 25-27 de octubre de 2017 por Daniel Perea, Andrés Batista, Aldo Manzuetti y Guillermo García. Miembro Batoví, Fm. Tacuarembó (Jurásico Tardío – Cretácico Temprano).

FC-DPV 3164: Pequeño cleitro derecho. Cantera Bidegain (dpto. de Tacuarembó). Colectado *in situ* el 25-27 de octubre de 2017 por Daniel Perea, Andrés Batista, Aldo Manzuetti y Guillermo García. Miembro Batoví, Fm. Tacuarembó (Jurásico Tardío – Cretácico Temprano).

FC-DPV 3165: Porción posterior de paraesfenoides pequeño. Cantera Bidegain (dpto. de Tacuarembó). Colectado *in situ* el 6-8 de enero de 2017 por Valeria de Olivera y Pablo Toriño. Miembro Batoví, Fm. Tacuarembó (Jurásico Tardío – Cretácico Temprano).

FC-DPV 3166: Angular izquierdo. Cantera Bidegain (dpto. de Tacuarembó). Colectado *in situ* el 14 de julio de 2017 por Leonardo y Alejandro Rodríguez. Miembro Batoví, Fm. Tacuarembó (Jurásico Tardío – Cretácico Temprano).

FC-DPV 3167: Esplénial derecho. Cantera Bidegain (dpto. de Tacuarembó). Colectado *in situ* el 25-27 de octubre de 2017 por Daniel Perea, Andrés Batista, Aldo Manzuetti y Guillermo García. Miembro Batoví, Fm. Tacuarembó (Jurásico Tardío – Cretácico Temprano).

Ejemplares comparativos estudiados:

AMNH 11758: Individuo representado por escudo postparietal completo, escudo parietonasal casi completo, basiesfenoides, proóticos, *cheek bones* del lado derecho, postorbital y escamoso izquierdos, palatocadrado derecho completo, coronoide principal derecho, parte de angular derecho con articular adherido, opérculos incompletos fragmento de ceratobranquial, ceratohial, escápulo-coracoide, zigales, fragmentos indeterminados. Identificado como *Mawsonia cf. gigas* por Maisey (1986, 1991), y paratipo de *M. brasiliensis* YABUMOTO, 2002. Chapada do Araripe, estado de Ceará, Brasil. Miembro Romualdo, Formación Santana, Aptiense-Albiense (Cretácico Inferior).

AMNH 11759: Esqueleto completo contenido en concreción calcárea. Holotipo de *Axelrodichthys araripensis* MAISEY, 1986. Chapada do Araripe, estado de Ceará, Brasil. Miembro Romualdo, Formación Santana, Aptiense-Albiense (Cretácico Inferior).

AMNH 11760: Individuo representado por escudo postparietal casi completo con proóticos articulados, escudo parietonasal casi completo articulado al basiesfenoides y paraesfenoides, palatocadrado derecho casi completo, cuadrado izquierdo incompleto, porción posterior de angular derecho con articular, retroarticular y coronoide principal articulados, tres ceratobranquiales incompletos, urohial?, fragmentos indeterminados. Paratipo de *Axelrodichthys araripensis* MAISEY, 1986. Chapada do Araripe, estado de Ceará, Brasil. Miembro Romualdo, Formación Santana, Aptiense-Albiense (Cretácico Inferior).

AMNH 12216: Individuo representado por un conjunto de huesos articulados, incluidos en matriz sedimentaria y comprendiendo el techo craneano incompleto (con su superficie externa parcialmente erosionada), basiesfenoides, proóticos y parte posterior del paraesfenoides (estos parcialmente cubiertos por el sedimento). Identificado como

Mawsonia cf. gigas por Maisey (1986, 1991), y paratipo de *M. brasiliensis* YABUMOTO, 2002. Chapada do Araripe, estado de Ceará, Brasil. Miembro Romualdo, Formación Santana, Aptiense-Albiense (Cretácico Inferior).

AMNH 12217: Basiesfenoides de gran tamaño con parte del paraesfenoides, y parte de los parietales posteriores adheridos, ambos metapterigoides en regular estado de conservación, fragmento óseo indeterminado. Identificado como *Mawsonia cf. gigas* por Maisey (1986, 1991), y paratipo de *M. brasiliensis* YABUMOTO, 2002. Chapada do Araripe, estado de Ceará, Brasil. Miembro Romualdo, Formación Santana, Aptiense-Albiense (Cretácico Inferior).

AMNH 12218: Basiesfenoides de gran tamaño, en regular estado de conservación, ambos proóticos, basioccipital, zigales. Identificado como *Mawsonia cf. gigas* por Maisey (1986, 1991), y paratipo de *M. brasiliensis* YABUMOTO, 2002. Chapada do Araripe, estado de Ceará, Brasil. Miembro Romualdo, Formación Santana, Aptiense-Albiense (Cretácico Inferior).

AMNH 12220: Individuo casi completo preparado en ácido, montado en base de resina (parte y contraparte). Paratipo de *Axelrodichthys araripensis* MAISEY, 1986. Chapada do Araripe, estado de Ceará, Brasil. Miembro Romualdo, Formación Santana, Aptiense-Albiense (Cretácico Inferior).

AMNH 13962: Individuo casi completo preparado en ácido, montado en base de resina (parte y contraparte). Asignado a *Axelrodichthys araripensis* MAISEY, 1986. Chapada do Araripe, estado de Ceará, Brasil. Miembro Romualdo, Formación Santana, Aptiense-Albiense (Cretácico Inferior).

AMNH 14026: Individuo casi completo preparado en ácido, montado en base de resina (parte y contraparte). Asignado a *Axelrodichthys araripensis* MAISEY, 1986. Chapada do Araripe, estado de Ceará, Brasil. Miembro Romualdo, Formación Santana, Aptiense-Albiense (Cretácico Inferior).

AMNH 32949: Hembra adulta de *Latimeria chalumnae* conservada en alcohol, conteniendo 5 embriones con sacos vitelinos (= CCC 29 del inventario de Nulens *et al.*, 2011). Capturada en Mutsamudu, isla de Anjouan, archipiélago Comores, costa oriental de África, el 7-8 de enero de 1962. Embriones estudiados:

CCC 29.1: (inventario de Nulens *et al.*, 2011; = AMNH 32949 H) La cabeza de este embrión ha sido seccionada en 1013 cortes histológicos, de los cuales se preservan 915 (según Northcutt & Bemis, 1993). El resto del cuerpo se preserva en líquido. Estudiado por Northcutt & Bemis (*op. cit.*). Parte de los cortes histológicos se encuentran disponibles en: <http://sci-web-001.amnh.org/db/emuwebamnh/Display.php?i=0>

CCC 29.2: (inventario de Nulens *et al.*, 2011) Embrión conservado completo, con saco vitelino anexo. Videos obtenidos de tomografías computadas en planos coronal, horizontal y sagital, y renderizaciones volumétricas tando del cuerpo completo como de la cabeza, se encuentran disponibles en: http://digimorph.org/specimens/Latimeria_chalumnae/whole/

CCC 29.3: (inventario de Nulens *et al.*, 2011; = AMNH 32949 SW según Forey, 1998) Embrión decolorado y teñido con rojo Alizarin, conservado en glicerina. Aparato branquial, aleta pectoral izquierda y cintura con aleta pélvica izquierda retiradas, figuradas por Forey (1998: 201, 215).

AMNH 58675 SD: Esqueleto completo de individuo adulto (probablemente CCC 151 del inventario de Nulens *et al.*, 2011). Capturado en isla Grande Comore, archipiélago Comores, costa oriental de África, en el verano de 1987.

MCT 1048-P: Porción inferior de cuadrado de gran tamaño, conservando ambos cóndilos. Asignado a *Mawsonia gigas* por Carvalho (2002) y Carvalho & Maisey (2008). Brejo de Tracupá, Tucano, estado de Bahía, Brasil. Colectado por L. I. Price en 1940. Neocomiense (Cretácico Inferior).

MCT 1364a-P: Basiesfenoides con parte de los parietales posteriores adheridos. Asignado a *Mawsonia gigas* por Carvalho (2002) y Carvalho & Maisey (2008). Fazenda Teresa, aprox. 40 Km de João Pinheiro, estado de Minas Gerais, Sureste de Brasil. Formación Areado. Barremiense-Aptiense (Cretácico Inferior).

MCT 1364b-h-P: Fragmentos de basiesfenoides. Asignados a *Mawsonia gigas* por Carvalho (2002) y Carvalho & Maisey (2008). Fazenda Teresa, aprox. 40 Km de João Pinheiro, estado de Minas Gerais, Sureste de Brasil. Formación Areado. Barremiense-Aptiense (Cretácico Inferior).

MCT 1368-P: Fragmento anterior de pequeño lacrimoyugal. Asignado a *Mawsonia gigas* por Carvalho (2002) y Carvalho & Maisey (2008). Fazenda Teresa, aprox. 40 Km de João Pinheiro, estado de Minas Gerais, Sureste de Brasil. Formación Areado. Barremiense-Aptiense (Cretácico Inferior).

MCT 1370a-t-P: Fragmentos de angulares. Asignados a *Mawsonia gigas* por Carvalho (2002) y Carvalho & Maisey (2008). Fazenda Teresa, aprox. 40 Km de João Pinheiro, estado de Minas Gerais, Sureste de Brasil. Formación Areado. Barremiense-Aptiense (Cretácico Inferior).

MCT 1371a-f-P: Espleniales completos y fragmentarios. Asignados a *Mawsonia gigas* por Carvalho (2002) y Carvalho & Maisey (2008). Fazenda Teresa, aprox. 40 Km de João Pinheiro, estado de Minas Gerais, Sureste de Brasil. Formación Areado. Barremiense-Aptiense (Cretácico Inferior).

MCT 1373a-g-P: Articulares. Asignados a *Mawsonia gigas* por Carvalho (2002) y Carvalho & Maisey (2008). Fazenda Teresa, aprox. 40 Km de João Pinheiro, estado de Minas Gerais, Sureste de Brasil. Formación Areado. Barremiense-Aptiense (Cretácico Inferior).

MCT 1374a-h-P: Coronoides principales. Asignados a *Mawsonia gigas* por Carvalho (2002) y Carvalho & Maisey (2008). Fazenda Teresa, aprox. 40 Km de João Pinheiro, estado de Minas Gerais, Sureste de Brasil. Formación Areado. Barremiense-Aptiense (Cretácico Inferior).

MCT 1376a-b-P: Autopalatinos. Asignados a *Mawsonia gigas* por Carvalho (2002) y Carvalho & Maisey (2008). Fazenda Teresa, aprox. 40 Km de João Pinheiro, estado de Minas Gerais, Sureste de Brasil. Formación Areado. Barremiense-Aptiense (Cretácico Inferior).

MCT 1378a-k-P: Metapterigoides. Asignados a *Mawsonia gigas* por Carvalho (2002) y Carvalho & Maisey (2008). Fazenda Teresa, aprox. 40 Km de João Pinheiro, estado de Minas Gerais, Sureste de Brasil. Formación Areado. Barremiense-Aptiense (Cretácico Inferior).

MCT 1380a-j-P: Fragmentos de proóticos. Asignados a *Mawsonia gigas* por Carvalho (2002) y Carvalho & Maisey (2008). Fazenda Teresa, aprox. 40 Km de João Pinheiro, estado de Minas Gerais, Sureste de Brasil. Formación Areado. Barremiense-Aptiense (Cretácico Inferior).

MCT 1383a-j-P: Zigales y occipitales. Asignados a *Mawsonia gigas* por Carvalho (2002) y Carvalho & Maisey (2008). Fazenda Teresa, aprox. 40 Km de João Pinheiro, estado de Minas Gerais, Sureste de Brasil. Formación Areado. Barremiense-Aptiense (Cretácico Inferior).

MCT 1384a-j-P: Postparietales completos y fragmentarios. Asignados a *Mawsonia gigas* por Carvalho (2002) y Carvalho & Maisey (2008). Fazenda Teresa, aprox. 40 Km de João Pinheiro, estado de Minas Gerais, Sureste de Brasil. Formación Areado. Barremiense-Aptiense (Cretácico Inferior).

MCT 1385a-o-P: Supratemporales. Asignados a *Mawsonia gigas* por Carvalho (2002) y Carvalho & Maisey (2008). Fazenda Teresa, aprox. 40 Km de João Pinheiro, estado de Minas Gerais, Sureste de Brasil. Formación Areado. Barremiense-Aptiense (Cretácico Inferior).

MCT 1384a-e-P: Extraescapulares. Asignados a *Mawsonia gigas* por Carvalho (2002) y Carvalho & Maisey (2008). Fazenda Teresa, aprox. 40 Km de João Pinheiro, estado de Minas Gerais, Sureste de Brasil. Formación Areado. Barremiense-Aptiense (Cretácico Inferior).

MCT 1389a-f-P: Escápulo-coracoides. Asignado a *Mawsonia gigas* por Carvalho (2002) y Carvalho & Maisey (2008). Fazenda Teresa, aprox. 40 Km de João Pinheiro, estado de Minas Gerais, Sureste de Brasil. Formación Areado. Barremiense-Aptiense (Cretácico Inferior).

MCT 1392: Huesos basales de aleta dorsal 1, y mesómeros de aletas. Asignados a *Mawsonia gigas* por Carvalho (2002) y Carvalho & Maisey (2008). Fazenda Teresa, aprox. 40 Km de João Pinheiro, estado de Minas Gerais, Sureste de Brasil. Formación Areado. Barremiense-Aptiense (Cretácico Inferior).

UFRJ-DG 220-P: Individuo representado por diversos huesos en asociación espacial, contenidos en matriz carbonática, incluyendo parte del techo craneano, neurocráneo, cheek bones, mandíbula, placas gulares, palatoc cuadrado, arcos hioideo y branquial, cintura escapular. Holotipo de *Axelrodichthys maiseyi* CARVALHO, GALLO & SANTOS, 2013. Río Itapecuru, estado de Maranhão, Noreste de Brasil. Formación Codó, Albiense (Cretácico Inferior).

UFRJ-DG 227-P: Fragmentos de ceratobranquiales y otros huesos indeterminados. Asignados a *Mawsonia gigas* por Carvalho & Maisey (2008). A 2 Km de Missão Velha, estado de Ceará, Noreste de Brasil. Formación Brejo Santo. Berriasiense (Cretácico Inferior).

UFRJ-DG 300-P: Opérculo contenido en matriz sedimentaria y huesos indeterminados. Asignados a *Mawsonia gigas* por Carvalho (2002) y Carvalho & Maisey (2008). Fazenda Teresa, aprox. 40 Km de João Pinheiro, estado de Minas Gerais, Sureste de Brasil. Formación Areado. Barremiense-Aptiense (Cretácico Inferior).

UFRJ-DG 312-P: Fragmento de angular. Asignado a *Mawsonia gigas* por Carvalho (2002) y Carvalho & Maisey (2008). Ilha de Cajual, cerca de Alcântara, estado de Maranhão, Noreste de Brasil. Formación Itapecuru. Albiense-Cenomaniese (Cretácico Inferior-Superior).

UFRJ-DG 341a-e-P: Lote de basiefenoides incompletos. Asignados a *Mawsonia gigas* por Carvalho (2002) y Carvalho & Maisey (2008). Fazenda Teresa, aprox. 40 Km de João Pinheiro, estado de Minas Gerais, Sureste de Brasil. Formación Areado. Barremiense-Aptiense (Cretácico Inferior).

UFRJ-DG 342a-n-P: Lote de fragmentos de paraesfenoides. Asignados a *Mawsonia gigas* por Carvalho (2002) y Carvalho & Maisey (2008). Fazenda Teresa, aprox. 40 Km de João Pinheiro, estado de Minas Gerais, Sureste de Brasil. Formación Areado. Barremiense-Aptiense (Cretácico Inferior).

UFRJ-DG 343a-d-P: Lote de parietales y supraorbitales. Asignados a *Mawsonia gigas* por Carvalho (2002) y Carvalho & Maisey (2008). Fazenda Teresa, aprox. 40 Km de João Pinheiro, estado de Minas Gerais, Sureste de Brasil. Formación Areado. Barremiense-Aptiense (Cretácico Inferior).

UFRJ-DG 345a-u-P: Lote de angulares fragmentarios. Asignados a *Mawsonia gigas* por Carvalho (2002) y Carvalho & Maisey (2008). Fazenda Teresa, aprox. 40 Km de João Pinheiro, estado de Minas Gerais, Sureste de Brasil. Formación Areado. Barremiense-Aptiense (Cretácico Inferior).

UFRJ-DG 346a-d-P: Lote de espleniales fragmentarios. Asignados a *Mawsonia gigas* por Carvalho (2002) y Carvalho & Maisey (2008). Fazenda Teresa, aprox. 40 Km de João Pinheiro, estado de Minas Gerais, Sureste de Brasil. Formación Areado. Barremiense-Aptiense (Cretácico Inferior).

UFRJ-DG 347a-e-P: Lote de dentarios fragmentarios. Asignados a *Mawsonia gigas* por Carvalho (2002) y Carvalho & Maisey (2008). Fazenda Teresa, aprox. 40 Km de João Pinheiro, estado de Minas Gerais, Sureste de Brasil. Formación Areado. Barremiense-Aptiense (Cretácico Inferior).

UFRJ-DG 349a-f-P: Lote de coronoides principales fragmentarios. Asignados a *Mawsonia gigas* por Carvalho (2002) y Carvalho & Maisey (2008). Fazenda Teresa, aprox. 40 Km de João Pinheiro, estado de Minas Gerais, Sureste de Brasil. Formación Areado. Barremiense-Aptiense (Cretácico Inferior).

UFRJ-DG 350a-b-P: Dos autopalatinos. Asignados a *Mawsonia gigas* por Carvalho (2002) y Carvalho & Maisey (2008). Fazenda Teresa, aprox. 40 Km de João Pinheiro, estado de Minas Gerais, Sureste de Brasil. Formación Areado. Barremiense-Aptiense (Cretácico Inferior).

UFRJ-DG 351a-m-P: Lote de pterigoides fragmentarios. Asignados a *Mawsonia gigas* por Carvalho (2002) y Carvalho & Maisey (2008). Fazenda Teresa, aprox. 40 Km de João Pinheiro, estado de Minas Gerais, Sureste de Brasil. Formación Areado. Barremiense-Aptiense (Cretácico Inferior).

UFRJ-DG 352a-k-P: Lote de metapterigoides. Asignados a *Mawsonia gigas* por Carvalho (2002) y Carvalho & Maisey (2008). Fazenda Teresa, aprox. 40 Km de João Pinheiro, estado de Minas Gerais, Sureste de Brasil. Formación Areado. Barremiense-Aptiense (Cretácico Inferior).

UFRJ-DG 353a-j-P: Lote de cuadrados fragmentarios. Asignados a *Mawsonia gigas* por Carvalho (2002) y Carvalho & Maisey (2008). Fazenda Teresa, aprox. 40 Km de João Pinheiro, estado de Minas Gerais, Sureste de Brasil. Formación Areado. Barremiense-Aptiense (Cretácico Inferior).

UFRJ-DG 354a-i-P: Lote de proóticos. Asignados a *Mawsonia gigas* por Carvalho (2002) y Carvalho & Maisey (2008). Fazenda Teresa, aprox. 40 Km de João Pinheiro, estado de Minas Gerais, Sureste de Brasil. Formación Areado. Barremiense-Aptiense (Cretácico Inferior).

UFRJ-DG 356a-j-P: Lote de postparietales. Asignados a *Mawsonia gigas* por Carvalho (2002) y Carvalho & Maisey (2008). Fazenda Teresa, aprox. 40 Km de João Pinheiro, estado de Minas Gerais, Sureste de Brasil. Formación Areado. Barremiense-Aptiense (Cretácico Inferior).

UFRJ-DG 357a-n-P: Lote de supratemporales. Asignados a *Mawsonia gigas* por Carvalho (2002) y Carvalho & Maisey (2008). Fazenda Teresa, aprox. 40 Km de João Pinheiro, estado de Minas Gerais, Sureste de Brasil. Formación Areado. Barremiense-Aptiense (Cretácico Inferior).

UFRJ-DG 358a-d-P: Lote de extraescapulares. Asignados a *Mawsonia gigas* por Carvalho (2002) y Carvalho & Maisey (2008). Fazenda Teresa, aprox. 40 Km de João Pinheiro, estado de Minas Gerais, Sureste de Brasil. Formación Areado. Barremiense-Aptiense (Cretácico Inferior).

UFRJ-DG 359a-e-P: Lote de ceratobranquiales fragmentarios. Asignados a *Mawsonia gigas* por Carvalho (2002) y Carvalho & Maisey (2008). Fazenda Teresa, aprox. 40 Km de João Pinheiro, estado de Minas Gerais, Sureste de Brasil. Formación Areado. Barremiense-Aptiense (Cretácico Inferior).

UFRJ-DG 360a-f-P: Lote de fragmentos de cleitros (y posibles fragmentos de clavículas). Asignados a *Mawsonia gigas* por Carvalho (2002) y Carvalho & Maisey (2008). Fazenda Teresa, aprox. 40 Km de João Pinheiro, estado de Minas Gerais, Sureste de Brasil. Formación Areado. Barremiense-Aptiense (Cretácico Inferior).

UFRJ-DG 361a-b-P: Dos escapulo-coracoides. Asignados a *Mawsonia gigas* por Carvalho (2002) y Carvalho & Maisey (2008). Fazenda Teresa, aprox. 40 Km de João Pinheiro, estado de Minas Gerais, Sureste de Brasil. Formación Areado. Barremiense-Aptiense (Cretácico Inferior).

UFRJ-DG 362-P: Basioccipital. Asignado a *Mawsonia gigas* por Carvalho (2002) y Carvalho & Maisey (2008). Fazenda Teresa, aprox. 40 Km de João Pinheiro, estado de Minas Gerais, Sureste de Brasil. Formación Areado. Barremiense-Aptiense (Cretácico Inferior).

Otros ejemplares considerados:

KMNH VP 100,247: Esqueleto completo contenido en concreción calcárea. Holotipo de *Mawsonia brasiliensis* YABUMOTO, 2002. Chapada do Araripe, estado de Ceará, Brasil. Localidad precisa y procedencia estratigráfica desconocidas. Probablemente Miembro Romualdo, Formación Santana, Aptiense-Albiense (Cretácico Inferior).

MNHN-P C24: Macho adulto de *Latimeria chalumnae* conservado en líquido (= CCC 27 del inventario de Nulens *et al.*, 2011). Capturado en las costas de Grande Comore, archipiélago Comores, costa oriental de África, el 4 de agosto de 1961. Dutel *et al.* (2013, 2014) realizan una reconstrucción tridimensional del cráneo y mandíbula por tomografía computada. Videocapturas de esta reconstrucción se encuentran disponibles en: <http://bcove.me/zi0r9u4c> y <http://bcove.me/syz4dtqi>

MNHN-P GDF 400, 408, 413: Tres supratemporales izquierdos. Paratipos de *Mawsonia tegamensis* WENZ, 1975. Gadoufaoua, Sur del desierto de Ténéré, Níger. Aptiense (Cretácico Inferior).

MNHN-P GDF 401: Individuo representado por un conjunto de huesos parcialmente articulados, incluidos en matriz sedimentaria y comprendiendo el escudo postparietal completo, escudo parietonasal casi completo, *cheek bones* del lado izquierdo, palatocuadrados, partes de la mandíbula, del neurocráneo y del aparato branquial, opérculos incompletos. Holotipo de *Mawsonia tegamensis* WENZ, 1975. Gadoufaoua, Sur del desierto de Ténéré, Níger. Aptiense (Cretácico Inferior).

MNHN-P GDF 402: Individuo representado por un conjunto de huesos parcialmente articulados, incluidos en matriz sedimentaria y comprendiendo parte de los escudos postparietal y parietonasal, de los *cheek bones*, de los opérculos y del esqueleto visceral. Paratipo de *Mawsonia tegamensis* WENZ, 1975. Gadoufaoua, Sur del desierto de Ténéré, Níger. Aptiense (Cretácico Inferior).

MNHN-P GDF 403, 404, 405: Tres parietales posteriores derechos. Paratipos de *Mawsonia tegamensis* WENZ, 1975. Gadoufaoua, Sur del desierto de Ténéré, Níger. Aptiense (Cretácico Inferior).

MNHN-P GDF 406: Postparietal izquierdo. Identificado como *Mawsonia aff. Tegamensis* por WENZ (1975). Gadoufaoua, Sur del desierto de Ténéré, Níger. Aptiense (Cretácico Inferior).

MNHN-P GDF 407: Postparietal derecho. Paratipo de *Mawsonia tegamensis* WENZ, 1975. Gadoufaoua, Sur del desierto de Ténéré, Níger. Aptiense (Cretácico Inferior).

MNHN-P GDF 409: Postorbital izquierdo. Paratipo de *Mawsonia tegamensis* WENZ, 1975. Gadoufaoua, Sur del desierto de Ténéré, Níger. Aptiense (Cretácico Inferior).

MNHN-P GDF 410: Postorbital derecho. Paratipo de *Mawsonia tegamensis* WENZ, 1975. Gadoufaoua, Sur del desierto de Ténéré, Níger. Aptiense (Cretácico Inferior).

MNHN-P GDF 412: Opérculo izquierdo. Paratipo de *Mawsonia tegamensis* WENZ, 1975. Gadoufaoua, Sur del desierto de Ténéré, Níger. Aptiense (Cretácico Inferior).

MNHN-P GDF 414, 415, 416: Tres supratemporales derechos. Paratipos de *Mawsonia tegamensis* WENZ, 1975. Gadoufaoua, Sur del desierto de Ténéré, Níger. Aptiense (Cretácico Inferior).

MNHN-P GDF 417: Angular derecho. Paratipo de *Mawsonia tegamensis* WENZ, 1975. Gadoufaoua, Sur del desierto de Ténéré, Níger. Aptiense (Cretácico Inferior).

MNHN-P GDF 418: Coronoides principal izquierdo. Paratipo de *Mawsonia tegamensis* WENZ, 1975. Gadoufaoua, Sur del desierto de Ténéré, Níger. Aptiense (Cretácico Inferior).

MNHN-P GDF 419: Pterigoide izquierdo. Paratipo de *Mawsonia tegamensis* WENZ, 1975. Gadoufaoua, Sur del desierto de Ténéré, Níger. Aptiense (Cretácico Inferior).

MNHN-P GDF 420: Pterigoide derecho. Paratipo de *Mawsonia tegamensis* WENZ, 1975. Gadoufaoua, Sur del desierto de Ténéré, Níger. Aptiense (Cretácico Inferior).

MNHN-P GDF 421: Paraesfenoides. Paratipo de *Mawsonia tegamensis* WENZ, 1975. Gadoufaoua, Sur del desierto de Ténéré, Níger. Aptiense (Cretácico Inferior).

MNHN-P GDF 422: Hueso pélvico izquierdo. Paratipo de *Mawsonia tegamensis* WENZ, 1975. Gadoufaoua, Sur del desierto de Ténéré, Níger. Aptiense (Cretácico Inferior).

NHM-L P 10355: Parte de un cráneo, mandíbula y aparato branquial, incluyendo: parietal posterior, pterigoides, metapterigoides, paraesfenoides, basiesfenoides, cuadrado, articular, coronoides principal, prearticular, retroarticular, angular, placa gular. Holotipo de *Mawsonia gigas* WOODWARD in MASON & WOODWARD, 1907. Almeida Brandão, Salvador, Bahía, Noreste de Brasil. Formación Marfim (*sensu* Brito & Richter, 2015), Neocomiense (Cretácico Temprano).

NHM-L P 10356: Postparietal derecho. Paratipo de *Mawsonia gigas* WOODWARD in MASON & WOODWARD, 1907. Almeida Brandão, Salvador, Bahía, Noreste de Brasil. Formación Marfim (*sensu* Brito & Richter, 2015), Neocomiense (Cretácico Temprano).

NHM-L P 10357: Opérculo derecho. Paratipo de *Mawsonia gigas* WOODWARD in MASON & WOODWARD, 1907. Almeida Brandão, Salvador (Bahía, Noreste de Brasil). Formación Marfim (*sensu* Brito & Richter, 2015), Neocomiense (Cretácico Temprano).

NHM-L P 10567, 10568: Individuo representado por parte del postcráneo parcialmente articulado, incluyendo la cola casi completa, aleta anal, aletas dorsales 1 y 2, entre otros restos, en parte y contraparte. Holotipo de *Mawsonia minor* WOODWARD, 1908. Ilhéos, Bahia, Noreste de Brasil. Grupo Ilhas, Formación Morro do Barro (*sensu* Brito & Richter, 2015), Neocomiense (Cretácico Temprano).

NHM-L P 10569: Individuo representado por opérculo izquierdo, angular derecho, entre otros restos, en parte y contraparte. Paratipo de *Mawsonia minor* WOODWARD, 1908. Ilhéos, Bahia, Noreste de Brasil. Grupo Ilhas, Formación Morro do Barro (*sensu* Brito & Richter, 2015), Neocomiense (Cretácico Temprano).

NSM-PV 20994: Porción etmoesfenoidea de cráneo, conteniendo escudo parietonasal casi completo, etmoides laterales, basiesfenoides y paraesfenoides. Asignado a "*Mawsonia*" *lavocati* por Yabumoto & Uyeno (2005). Kem Kem, Marruecos. Albiense (Cretácico Inferior).

SIO 75-347: Macho adulto de *Latimeria chalumnae* (= CCC 88 del inventario de Nulens *et al.*, 2011). Capturado en Grande Comore, archipiélago Comores, costa oriental de África. Comprado el 22 de noviembre de 1973.

Imágenes y videos obtenidos de resonancias magnéticas en planos coronal, horizontal y sagital, y renderizaciones volumétricas de la cabeza, se encuentran disponibles en:

<http://www.digitalfishlibrary.org/library/ViewSpecies.php?id=124>

UERJ.MC 1: Individuo representado por componentes del palatoc cuadrado, mandíbula y región gular, en asociación espacial y contenidos en matriz sedimentaria. Asignado a *Mawsonia* sp. por Gallo *et al.* (2010). Cantera Atol, São Miguel dos Campos, estado de Alagoas, Noreste de Brasil. Formación Morro do Chaves. Barremiense (Cretácico Inferior).

VIMS 8118: Hembra inmadura de *Latimeria chalumnae* (= CCC 141 del inventario de Nulens *et al.*, 2011). Capturada en la costa occidental de Grande Comore, archipiélago Comores, costa oriental de África, en noviembre de 1986. Schultze & Cloutier (1991) presentan imágenes de secciones obtenidas por tomografía computada y resonancia magnética.

Anexo III:

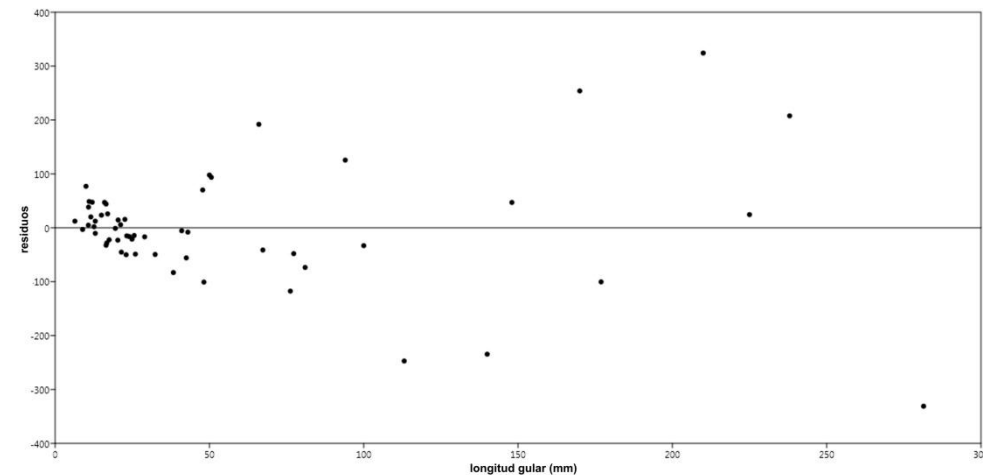
Información suplementaria del modelo de estimación de longitud corporal

Tabla III. Medidas de longitud gular y longitud corporal utilizadas en el modelo de regresión
(fuente: Schultze & González Rodríguez, 2016).

	taxón	longitud gular (mm)	longitud corporal (mm)
1	<i>Alcoveria brevis</i>	20,3	97
2	<i>Allenypterus montanus</i>	16,5	63,5
3	<i>A. araripensis</i>	50	405
4	<i>A. araripensis</i>	94	710
5	<i>Caridosuctor populosum</i>	19,5	113,8
6	<i>Coelacanthus granulatus</i>	50,6	404,6
7	<i>Diplurus longicaudatus</i>	140	640
8	<i>Diplurus newarki</i>	16	140
9	<i>Diplurus newarki</i>	13	86,2
10	<i>Diplurus newarki</i>	15	110
11	<i>Diplurus newarki</i>	17,5	80
12	<i>Diplurus newarki</i>	12	115
13	<i>Diplurus newarki</i>	11	110
14	<i>Diplurus newarki</i>	16,5	140
15	<i>Diplurus newarki</i>	10,8	98,4
16	<i>Graphiurichthys callopterus</i>	21,45	82
17	<i>Guizhoucoelacanthus guanlingensis</i>	76,2	354,8
18	<i>Hadronector dombairdi</i>	16,75	69,5
19	<i>Holophagus gulo</i>	100	589,2
20	<i>L. chalumnae</i>	148	972
21	<i>L. chalumnae</i>	225	1434,8
22	<i>L. chalumnae</i>	281,4	1434,8
23	<i>Laugia groenlandica</i>	21,2	131,3
24	<i>Laugia groenlandica</i>	25,6	139,02
25	<i>Lochmocercus aciculodontus</i>	12,6	73,4
26	<i>Luopingcoelacanthus eurylacrimalis</i>	38,3	150,4
27	<i>Macropoma lewesiensis</i>	113,1	457,7
28	<i>Macropoma mantelli</i>	81	429
29	<i>Macropoma speciosum</i>	67,3	375
30	<i>Macropoma speciosum</i>	77,3	431,3
31	<i>Macropoma willemoesii</i>	41	245
32	<i>Macropomoides orientalis</i>	13	63,6
33	<i>Mawsonia brasiliensis</i>	176,9	1006,7
34	<i>Miguashaia bureaui</i>	48,2	195
35	<i>Palaeoctopus pelagicus</i>	66	600
36	<i>Parnaibaia maranhaoensis</i>	47,8	363,4
37	<i>Piveteaui madagascariensis</i>	23	87
38	<i>Piveteaui madagascariensis</i>	20,4	135
39	<i>Polyostorhynchus simplex</i>	24,9	127,8
40	<i>Rhabdoderma ardrossense</i>	11,56	85
41	<i>Rhabdoderma elegans</i>	23,2	123,2
42	<i>Rhabdoderma huxleyi</i>	10,75	64,5
43	<i>Rhabdoderma lepturus</i>	26	107
44	<i>Rhabdoderma madagascariensis</i>	22,6	150
45	<i>Serenichthys kouiensis</i>	8,9	45
46	<i>Swenzia latimerae</i>	29	158
47	<i>Swenzia latimerae</i>	42,5	204
48	<i>Ticnepomys peyeri</i>	17	125
49	<i>Ticnepomys peyeri</i>	6,4	44,6
50	<i>Trachymetopon liassicum</i>	210	1640
51	<i>Trachymetopon liassicum</i>	170	1317,5
52	<i>Trachymetopon liassicum</i>	238	1700
53	<i>Undina acutidens</i>	43	255
54	<i>Whiteia woodwardi</i>	24	127
55	<i>Whiteia woodwardi</i>	32,4	146,7
56	<i>Youngichthys xinghusinsis</i>	10	132

Tabla IV. Estadísticos de regresión, análisis de varianza y t-test del modelo de correlación propuesto por Schultze & González Rodríguez (2016). Se indica en naranja el p-valor no significativo para el parámetro α (intercepto).

Estadísticas de regresión									
R múltiple	0,969354634								
Cuadrado R	0,939648406								
Error estándar	105,7769								
Cuadrado R ajustado	0,938530784								
Observaciones	56								
Análisis de varianza									
	df	Suma de los cuadrados	Media cuadrática	F	Significancia de F				
Regresión	1	9407019,999	9407019,999	840,7568169	1,33E-34				
Residual	54	604192,6389	11188,75257						
Total	55	10011212,64							
	Coefficientes	Error estándar	Estadísticas-t	Valor-P					
Intercepto (α)	-8,059070803	18,80411894	-0,42858008	0,669933649	-45,7590594	29,6409178			
pendiente (β)	6,30383248	0,21740495	28,99580689	1,33E-34	5,867962476	6,739704019			
Constante	long. gular (mm)	Prediction	long. corporal (mm)	Residual	Leverages	Internally studentized	Externally studentized	p-Value	
1	20,3	119,9087441	97	-22,90874413	0,023560196	-0,2192	-0,2172	82,89%	
1	16,5	95,95417779	63,5	-32,45417779	0,024800826	-0,3107	-0,3081	75,92%	
1	50	307,1325916	405	97,86740842	0,018066688	0,9337	0,9324	35,53%	
1	94	584,5012545	710	125,4987455	0,023626799	1,2007	1,2054	23,34%	
1	19,5	114,8656775	113,8	-1,065677528	0,023811243	-0,0102	-0,0101	99,20%	
1	50,6	310,9148915	404,6	93,68510847	0,018032506	0,8938	0,892	37,64%	
1	140	874,4775839	640	-234,4775839	0,04692835	-2,7706	-2,3594	2,20%	
1	16	92,80226116	140	47,19773884	0,024973149	0,4519	0,4485	65,56%	
1	13	73,89076142	86,2	12,30923858	0,026051443	0,1179	0,1168	90,74%	
1	15	86,49842791	110	23,50157209	0,025324132	0,225	0,2231	82,43%	
1	17,5	102,258011	80	-22,25801103	0,024462516	-0,213	-0,2112	83,36%	
1	12	67,58692817	115	47,41307183	0,026427771	0,4543	0,4509	65,39%	
1	11	61,28309492	110	48,71690508	0,026812549	0,4669	0,4634	64,50%	
1	16,5	95,95417779	140	44,04582221	0,024800826	0,4217	0,4184	67,73%	
1	10,8	60,02232827	98,4	38,37767173	0,026890518	0,3678	0,3648	71,67%	
1	21,45	127,1581524	82	-45,15815236	0,023208789	-0,432	-0,4287	66,99%	
1	76,2	472,2930227	354,8	-117,4930227	0,019407425	-1,1217	-1,1242	26,60%	
1	16,75	97,5301361	69,5	-28,0301361	0,024715457	-0,2683	-0,266	79,13%	
1	100	622,324254	589,2	-33,12425397	0,025652294	-0,3172	-0,3146	75,43%	
1	148	924,9082499	972	47,09175014	0,052805702	0,4574	0,454	65,17%	
1	225	1410,30341	1434,8	24,49659006	0,137023427	0,2493	0,2471	80,58%	
1	281,4	1765,839605	1434,8	-331,0396051	0,230492987	-3,5677	-3,9064	0,03%	
1	21,2	125,582194	131,3	5,71780595	0,023284232	0,0547	0,0542	95,70%	
1	25,6	153,3190603	139,02	-14,29906034	0,022033583	-0,1367	-0,1354	89,28%	
1	12,6	71,36922812	73,4	2,030771881	0,02620096	0,0195	0,0193	98,47%	
1	38,3	233,3777426	150,4	-82,97774259	0,019341154	-0,7922	-0,7893	43,35%	
1	113,1	704,9044695	457,7	-247,2044695	0,031131592	-2,3743	-2,481	1,63%	
1	81	502,5514223	429	-73,55142227	0,020281636	-0,7025	-0,6991	48,75%	
1	67,3	416,1889068	375	-41,18890677	0,018301564	-0,393	-0,3899	69,82%	
1	77,3	479,2272392	431,3	-47,92723925	0,019590572	-0,4576	-0,4542	65,15%	
1	41	250,3980924	245	-5,398092355	0,018944395	-0,0515	-0,051	95,95%	
1	13	73,89076142	63,6	-10,29076142	0,026051443	-0,0986	-0,0977	92,26%	
1	176,9	1107,089031	1006,7	-100,3890307	0,0785425	-0,9887	-0,9878	32,78%	
1	48,2	295,7856917	195	-100,7856917	0,018187482	-0,9616	-0,9608	34,10%	
1	66	407,9939235	600	192,0360765	0,018196349	1,8319	1,8729	6,66%	
1	47,8	293,2641584	363,4	70,13584156	0,018218043	0,6692	0,6657	50,85%	
1	29	136,9290939	87	-49,9290939	0,022752833	-0,4775	-0,474	63,74%	
1	20,4	120,5391275	135	14,46087255	0,023529196	0,1383	0,1371	89,15%	
1	24,9	148,9063771	127,8	-21,10637707	0,022221609	-0,2018	-0,2	84,23%	
1	11,56	64,81324154	85	20,18675846	0,026596032	0,1934	0,1917	84,87%	
1	23,2	138,1989605	123,2	-14,98986055	0,022695478	-0,1433	-0,142	88,76%	
1	10,75	59,70713661	64,5	4,79286339	0,026910063	0,0459	0,0455	96,39%	
1	26	155,8405936	107	-48,84059364	0,021927999	-0,4669	-0,4635	64,49%	
1	22,6	134,4075606	150	15,5924394	0,022868556	0,1491	0,1478	88,31%	
1	8,9	48,0450451	45	-3,045045102	0,027648081	-0,0292	-0,0289	97,70%	
1	29	174,7520934	158	-16,75209338	0,021179202	-0,1601	-0,1586	87,46%	
1	42,5	259,8538422	204	-55,85384223	0,018750587	-0,5331	-0,5295	59,87%	
1	17	99,10609441	125	25,8939059	0,024630615	0,2479	0,2457	80,69%	
1	6,4	32,28546198	44,6	12,31453802	0,028691342	0,1181	0,117	90,73%	
1	210	1315,745911	1640	324,2540888	0,116688754	3,2617	3,5554	0,08%	
1	170	1063,592581	1317,5	253,9074187	0,071756476	2,4915	2,6115	1,17%	
1	238	1492,253242	1700	207,7467578	0,156184465	2,1381	2,1981	3,23%	
1	43	263,0057589	255	-8,005758851	0,018690209	-0,0764	-0,0757	93,99%	
1	24	143,2329271	127	-16,23292714	0,022469944	-0,1552	-0,1538	87,83%	
1	32,4	196,1851264	146,7	-49,48512642	0,020422488	-0,4727	-0,4692	64,08%	
1	10	54,97926167	132	77,02073833	0,027205774	0,7383	0,735	46,56%	



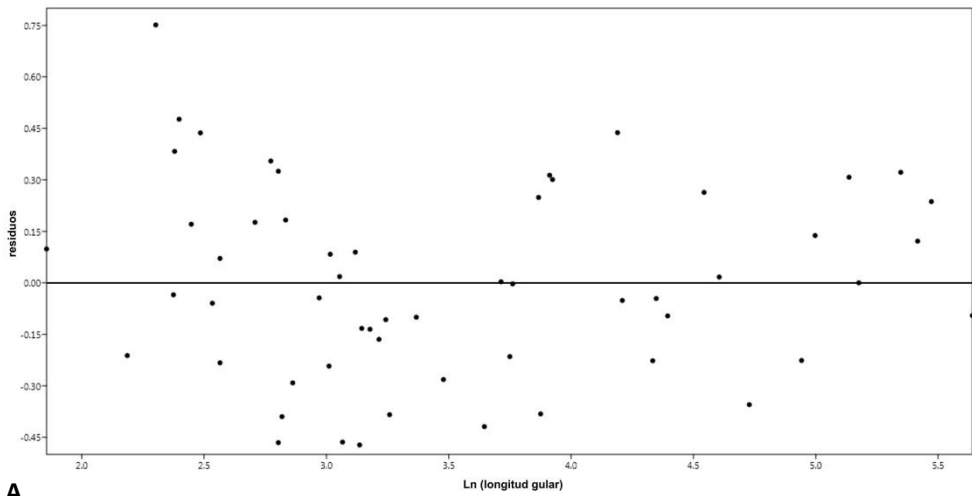
normalidad residuos	
Lilliefors (Kolmogorov-Smirnov) Test	
Alpha	0,05
p-Value	0,001034209
Statistic	0,160320298
N	56
Conclusion	Not normal

B

Figura I. A, Ploteo de valores de longitud de placa gular vs. residuos de longitud corporal (nótese su distribución no homogénea). B, resultado de test de Lilliefors.

Tabla V. Estadísticos de regresión, análisis de varianza y t-test del modelo ajustado propuesto en este trabajo.

Estadísticas de regresión									
R múltiple	0,95953105								
Cuadrado R	0,920698826								
Error estándar	0,281266371								
Cuadrado R ajustado	0,919231315								
Observaciones	56								
Análisis de varianza									
	df	Suma de los cuadrados	Media cuadrática	F	Significancia de F				
Regresión	1	49,59905029	49,59905029	626,9569795	2,14E-31				
Residual	54	4,271981656	0,079110771						
Total	55	53,87103195							
	Coefficientes	Error estándar	Estadísticas-t	Valor-P					
Intercepto (a)	1,901011467	0,141765417	13,40955722	8,01E-19	1,61678892	2,185234015			
pendiente (b)	0,968647756	0,038685392	25,039109	2,14E-31	0,891088214	1,046207298			
Constante	Ln(long. gular)	Prediction	Ln(long. corporal)	Residual	Leverages	Internally studentized	Externally studentized	p-Value	
1	3,010620886	4,817242633	4,574710979	-0,242531654	0,023027794	-0,8724	-0,8703	38,81%	
1	2,803360381	4,61648021	4,151039906	-0,465440304	0,027940087	-1,6784	-1,7066	9,37%	
1	3,912023005	5,690383773	6,003887067	0,313503294	0,0205686	1,1263	1,1288	26,40%	
1	4,543294782	6,301863763	6,56526497	0,263401207	0,037149467	0,9544	0,9533	34,48%	
1	2,970414466	4,778296774	4,734442522	-0,043854252	0,023853668	-0,1578	-0,1564	87,63%	
1	3,923951576	5,701938356	6,002898925	0,300960568	0,020742155	1,0813	1,0828	28,38%	
1	4,941642423	6,687722311	6,464681176	-0,226254135	0,055371242	-0,8277	-0,8249	41,31%	
1	2,772589722	4,586673312	4,941642423	0,354969111	0,02880797	1,2806	1,2878	20,34%	
1	2,564949257	4,28543907	4,456670178	0,071126271	0,035606696	0,2575	0,2553	79,95%	
1	2,708052021	4,524158218	4,700480366	0,176322148	0,030744576	0,6368	0,6321	52,94%	
1	2,862200881	4,673475928	4,382026635	-0,291449293	0,026380299	-1,0501	-1,0509	29,81%	
1	2,484906655	4,308010718	4,744932128	0,436921411	0,038654823	1,5843	1,6059	11,42%	
1	2,397895273	4,223727343	4,700480366	0,476753023	0,042249822	1,732	1,7634	12,42%	
1	2,803360381	4,61648021	4,941642423	0,325162213	0,027940087	1,1726	1,1763	24,47%	
1	2,379546134	4,20953491	4,589040804	0,383087314	0,043044515	1,3923	1,4037	16,62%	
1	3,065724645	4,870618766	4,406719247	-0,463899518	0,021995269	-1,6678	-1,6955	9,58%	
1	4,33361463	6,098512324	5,8715425	-0,226254135	0,029968074	-0,8193	-0,8166	41,78%	
1	2,818398258	4,631046616	4,241326753	-0,389719863	0,027528991	-1,4051	-1,4174	16,22%	
1	4,605170186	6,361799234	6,378765685	0,016966451	0,039586013	0,0616	0,061	95,16%	
1	4,997212274	6,741549923	6,87935804	0,137805882	0,058390367	0,5049	0,5013	61,82%	
1	5,416100402	7,147304968	7,268780746	0,121475777	0,084908384	0,4515	0,4481	65,99%	
1	5,63977145	7,363968943	7,268780746	-0,095188197	0,101787321	-0,3571	-0,3541	72,46%	
1	3,054001182	4,859262859	4,877484781	0,018221922	0,022205321	0,0655	0,0649	94,85%	
1	3,242925251	5,041941272	4,934617808	-0,107323465	0,019457293	-0,3853	-0,3823	70,38%	
1	2,533696814	4,355271201	4,295923936	-0,059347265	0,03676433	-0,215	-0,2131	83,21%	
1	3,645449896	5,432168329	5,013298412	-0,418699917	0,018094524	-1,5029	-1,5205	13,43%	
1	4,728272383	6,481041901	6,126213948	-0,354827953	0,044864331	-1,2908	-1,2981	19,99%	
1	4,394449155	6,15768478	6,061456919	-0,096278661	0,031881523	-0,3477	-0,3449	73,16%	
1	4,209160237	5,978205085	5,926926026	-0,051279059	0,026494973	-0,1848	-0,1831	85,54%	
1	4,347693956	6,112395461	6,066803904	-0,045591558	0,030399768	-0,1646	-0,1631	87,10%	
1	3,713572067	5,498154717	5,501258211	0,003103494	0,018471028	0,0111	0,011	99,12%	
1	2,564949257	4,28543907	4,15261347	-0,132393036	0,035606696	-0,8433	-0,8408	40,42%	
1	5,175584601	6,914328877	6,914432934	0,000103056	0,06887078	0,0004	0,0004	99,97%	
1	3,873359021	5,654869287	5,272299559	-0,381869728	0,020068859	-1,3715	-1,3826	17,26%	
1	4,189654742	5,959311132	6,396929655	0,437618524	0,026004944	1,5765	1,5981	11,60%	
1	3,867025639	5,646797176	5,895504156	0,24870698	0,019962366	0,8932	0,8914	37,68%	
1	3,135494216	4,938200904	4,465908119	-0,472252785	0,020852752	-1,697	-1,7269	9,00%	
1	3,015534901	4,822002582	4,905274778	0,083272196	0,022931051	0,2995	0,297	76,76%	
1	3,214867803	5,015089551	4,850466542	-0,164619409	0,019776907	-0,5912	-0,5875	55,93%	
1	2,447550863	4,271826119	4,442651256	0,170825138	0,040163141	0,6199	0,6163	54,04%	
1	3,144152279	4,946587517	4,813809051	-0,132778466	0,020723817	-0,477	-0,4736	63,77%	
1	2,374905755	4,20145897	4,166665224	-0,034793373	0,043247506	-0,1265	-0,1253	90,08%	
1	3,258096538	5,05699368	4,672828834	-0,384130533	0,019291236	-1,3791	-1,3905	17,02%	
1	3,117949906	4,92106647	5,010635294	0,089428647	0,021122717	0,3214	0,3187	75,12%	
1	2,186051277	4,018525131	3,80666249	-0,211862641	0,052200124	-0,7737	-0,7764	44,44%	
1	3,36729583	5,162735017	5,062595033	-0,100139984	0,018379272	-0,3594	-0,3564	72,29%	
1	3,749504076	5,532960177	5,318119994	-0,214840183	0,018740349	-0,7711	-0,7681	44,58%	
1	2,833213344	4,643397215	4,828313737	0,182916522	0,027132352	0,6593	0,6558	51,48%	
1	1,85629799	3,69911035	3,79773859	0,098623509	0,07106712	0,3638	0,3608	71,97%	
1	5,347107531	7,080475178	7,402451521	0,321976343	0,080084072	1,1935	1,197	23,66%	
1	5,135798437	6,875791099	7,18349128	0,307700182	0,066428805	1,1322	1,1343	26,18%	
1	5,472270674	7,201714176	7,43838353	0,236669354	0,088969075	0,8816	0,8792	38,33%	
1	3,761200116	5,544289519	5,541263545	-0,003025974	0,018838553	-0,0109	-0,0108	99,15%	
1	3,17805383	4,979426179	4,844187086	-0,135239092	0,020246251	-0,4858	-0,4823	63,16%	
1	3,478158423	5,270121819	4,988389685	-0,281732134	0,017914935	-1,0108	-1,0108	31,67%	
1	2,302585093	4,131405351	4,882801923	0,751396572	0,046516425	2,7359	2,9095	0,53%	



normalidad residuos	
Lilliefors (Kolmogorov-Smirnov) Test	
Alpha	0,05
p-Value	0,835112681
Statistic	0,063220483
N	56
Conclusion	Possibly normal

B

Figura II. A, Ploteo de valores de logaritmo neperiano de longitud de placa gular vs. residuos de longitud corporal (nótese su distribución más homogénea, en comparación con la Fig. I). B, resultado de test de Lilliefors.

Anexo IV:

Información suplementaria de análisis filogenéticos

Tabla VI. Cuadro comparativo ilustrando distintas codificaciones propuestas por diferentes autores para el género *Mawsonia*. En gris: codificaciones discutidas en el presente trabajo.

carácter	Forey (1998)	Clement (2005)	Friedman & Coates (2006); Wen et al. (2013)	Yabumoto (2008)	Wendruff & Wilson (2012)	Dutel et al. (2012)	Zhu et al. (2012)	Cavin et al. (2013)	Cavin & Gradinaru (2014)	Fragoso (2014). M. gigas	Fragoso (2014). M. brasiliensis	Gess & Coates (2015)	Arratia & Schultze (2015)	Dutel et al. (2015)	Cavin et al. (2017)	Este trabajo
1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
2	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	?	?	?	?	?
3	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
4	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
5	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
6	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
7	2	2	2	2	2	2	1	1	1	2	2	2	2	2	1	1
8	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1
9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
13	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
17	1	1	1	1	1	1	1	1	1	3	3	1	1	1	1	3
18	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
19	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
20	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
21	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
22	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
23	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
24	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0
25	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
26	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	1	1	1	1	1
27	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
28	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
29	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?
31	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
32	0	0	0	0	0	0	0	?	?	0	0	0	0	0	0	?
33	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
34	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
35	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
36	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
37	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
38	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0
39	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
40	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
41	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
42	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
43	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
44	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
45	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0
46	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
47	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0
48	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
49	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
50	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
51	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
52	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
53	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
54	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	1	1	1	1	1
55	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
56	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
57	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
58	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
59	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
60	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?
61	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
62	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
63	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
64	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
65	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
66	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0.1
67	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
68	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	1	1	1	1	1.2
69	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
70	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
71	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
72	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
73	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
74	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
75	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
76	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
77	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
78	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
79	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
80	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
81	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
82	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
83	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
84	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
85	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
86	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
87	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?
88	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?
89	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
90	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
91	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
92	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
93	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
94	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
95	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
96	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
97	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
98	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0.1
99	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
101	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0.1
102	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
103	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
104	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1
105	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
106	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	1	1	1	1	1
107	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	?	1	1	1	1
108	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
109	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
110	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

^{1, 2} **Grupos externos:** Tomados de Forey (1998). De acuerdo con Forey (1998) y Dutel *et al.* (2015) la codificación de estos grupos corresponde a los géneros que se indican entre paréntesis.

³⁻⁶ **Diplocercides, Rhabdoderma, Caridosuctor y Hadronector:** Según Forey (1998).

⁷ **Rebellatrix:** Según Wendruff & Wilson (2012).

⁸⁻¹³ **Polyosteorhynchus, Allenypterus, Lochmocercus, Coelacanthus, Spermatodus y Whiteia:** Según Forey (1998).

¹⁴ **Laugia:** Según Forey (1998). Estado de carácter 2, reasignado según Cavin *et al.* (2017).

¹⁵ **Sassenia:** Según Forey (1998).

¹⁶⁻¹⁹ **Chinlea, Diplurus, Holophagus y Undina:** Según Forey (1998). Estado de carácter 51 reasignado según Cavin *et al.* (2017).

^{20, 21} **Coccoderma y Libys:** Según Forey (1998).

²² **MAWSONIA:** El tratamiento pormenorizado dado a este género es desarrollado en la sección 3.3 (págs. 79-84).

²³ **Macropoma:** Según Forey (1998). Estado de carácter 2, reasignado según Cavin *et al.* (2017).

^{24, 25} **Latimeria y Miguashaia:** Según Forey (1998).

²⁶ **Axelrodichthys:** Codificación original según Forey (1998), con actualizaciones derivadas de trabajos posteriores (detallados a continuación). Se debe notar que la codificación realizada por Forey fue realizada en un contexto taxonómico diferente al actual, en el cual el género incluía una sola especie (*A. araripensis*). Si bien en años recientes han sido descritas dos especies más (*A. maiseyi* y *A. megadromos*), y una tercera ha sido reasignada al género (*A. lavocati*), es posible afirmar que la codificación continúa refiriendo a la especie tipo, la única conocida por individuos completos y por ende la mejor caracterizada.

-Carácter 2 (huesos del hocico):

Forey (1998) y autores subsiguientes han señalado el estado 0 para este carácter (huesos libres). No obstante, en la presente contribución se considera que la asignación de un estado para este carácter no es clara en este género (*i.e.* es difícil percibir si los huesos están consolidados o no, y además los hay edéntulos y con dientes). Por consiguiente se asigna el estado “?”.

-Carácter 6 (ubicación de la apertura anterior del órgano rostral):

Desde Forey (1998) se ha asignado el estado 1 para este carácter (ubicación dentro de un osículo rostral separado), excepto por Fragoso (2014), quien le asigna el estado 0 (apertura contenida dentro de la premaxila). Adicionalmente, es de notar que en su revisión de *A. araripensis*, Fragoso *et al.* (2018) explicitan que esta apertura se haya dentro de la premaxila, al igual que acontece en celacantos más primitivos, constituyendo según los autores una reversión hacia un estado ancestral. En el presente trabajo se sigue el criterio de Fragoso (*op. cit.*) y Fragoso *et al.* (*op. cit.*).

-Carácter 14 (proceso descendente del supratemporal):

Forey (1998) y autores subsiguientes han indicado el estado 0 para este carácter (proceso ausente). No obstante, Maisey (1986, 1991) indica que este proceso se encuentra presente, y en forma de una pequeña cresta (a diferencia de *Mawsonia*, en donde está ausente).

Es de notar que Fragoso (2014) es el único autor que considera el estado 1 (proceso presente). En el presente trabajo se sigue el criterio de este último autor.

-Carácter 17 (número de extraescapulares):

Forey (1998) y autores subsiguientes indican el estado 1 para este carácter (5 extraescapulares). No obstante, el techo craneano de este género se caracteriza por tener 3 extraescapulares (estado 0). Fragoso (2014) es el único

autor en reparar en esto y realizar la correspondiente corrección. En la presente contribución se sigue a este último autor.

-Carácter 20 (rama medial del canal ótico):

Desde Forey (1998), en distintos análisis se ha asignado el estado “?” para este carácter. Fragoso (2014) es el único autor que propone asignar el estado 0 (rama ausente), si bien no aplica esta corrección en su matriz. Más recientemente, Fragoso *et al.* (2018) ofrecen una reconstrucción de las vías de los canales sensoriales en el techo craneano de *A. araripensis*, basada en ejemplares completos y parcialmente erosionados. Estos autores interpretan que la referida rama se halla ausente. En el presente trabajo se sigue el criterio de estos autores.

-Carácter 23 (aperturas del canal sensorial supraorbital):

Forey (1998) y autores subsiguientes proponen el estado 2 para este carácter (varios poros pequeños). Fragoso (2014) es el único autor que asigna el estado 0 (poros únicos grandes), pero no justifica esta propuesta. En el presente trabajo se mantiene la asignación original de Forey (*op. cit.*).

-Carácter 31 (presencia de preopérculo):

Forey (1998) asigna el estado “?” al presente carácter, cuando en realidad Maisey (1986) describe e ilustra el preopérculo para *A. araripensis*. Clément (2005) y Friedman & Coates (2006) de manera independiente corrigen este carácter, asignando el estado 1 (preopérculo presente).

-Carácter 36 (extremo anterior del lacrimoyugal):

Desde Forey (1998) se ha asignado el estado 0 (sin ángulo anterior) a este carácter en prácticamente todos los análisis. No obstante, tal como puede apreciarse en los ejemplares que constituyen la serie típica de *A. araripensis* (véase Maisey, 1986), el lacrimoyugal se presenta curvado anteriormente (estado 1). Se debe reconocer que únicamente Fragoso (2014) asigna el estado 1 al presente carácter, criterio que es seguido en esta contribución.

-Carácter 47 (trayecto del canal sensorial yugal):

Desde Forey (1998), prácticamente en todos los análisis se ha asignado el estado 0 (canal corriendo por el centro del hueso). Únicamente Fragoso (2014) asigna el estado 1 (canal corriendo a lo largo del margen ventral del escamoso).

No obstante, se debe notar que en su revisión de *A. araripensis*, Fragoso *et al.* (2018) describen expresamente un ejemplar que presenta los poros del canal corriendo por el centro del escamoso, y a la vez se basan en el mismo para presentar una reconstrucción general del trayecto (figura 2 B del citado trabajo).

Por consiguiente, se mantiene el estado 0 para el presente carácter.

-Carácter 51 (contacto entre el lacrimoyugal y el preorbital o la serie tectal-supraorbital):

Notar que este carácter es redefinido por Cavin *et al.* (2017). Estos autores indican para el mismo el estado “?”. No obstante, en la diagnosis enmendada del género publicada recientemente por Fragoso *et al.* (2018), estos autores indican explícitamente que el lacrimoyugal no alcanza al rostral lateral, lo que corresponde al estado 1 de este carácter (contacto ausente).

-Carácter 55 (número de coronoides):

A excepción de Fragoso (2014), en todos los análisis realizados desde Forey (1998) se asigna a este carácter el estado 4 (4 coronoides). Fragoso (*op. cit.*) propone un estado “5” como autapomorfía de *Axelrodichthys*, sin comentar al respecto. Posiblemente este autor esté considerando al coronoide principal en el conteo total, lo cual implícitamente no es realizado por los demás autores. Esta modificación no ha sido seguida por autores posteriores. En la presente contribución se opta por seguir el criterio de los demás análisis (estado 4).

-Carácter 56 (coronoide opuesto al extremo posterior del dentario):

A excepción de Fragoso (2014), en todos los análisis realizados desde Forey (1998) se asigna a este carácter el estado 0 (no modificado). En la presente contribución se opta por seguir el criterio de los demás análisis.

-Carácter 62 (ornamentación de la mandíbula):

Notoriamente, desde Forey (1998) se ha asignado “?” al presente carácter. Únicamente Fragoso (2014) asigna el estado 0 (con crestas). En la presente contribución se concuerda con este último autor.

-Carácter 66 (coronoide principal libre o suturado):

Desde Forey (1998) se ha considerado al coronoide principal suturado al angular (estado 1). Únicamente Cavin & Grădinaru (2014) y Cavin *et al.* (2017) asignan el estado “?”, aunque sin justificarlo. En los ejemplares que constituyen la serie típica de *A. araripensis* (descritos por Maisey, 1986) es posible observar el coronoide principal suturado, lo cual es reafirmado en la reciente revisión que Fragoso *et al.* (2018) realizan para esta especie. Adicionalmente, el holotipo de *A. maiseyi* cuenta con este coronoide suturado (Carvalho *et al.*, 2013), mientras que el angular del holotipo de *A. megadromos* presenta una sutura para el coronoide (Cavin *et al.*, 2016). Por consiguiente, se opta por mantener el estado 1 para el presente carácter.

-Carácter 79 (lámina ascendente anterior del paraesfenoides):

Desde Forey (1998) prácticamente todos los autores han asignado el estado “?” al presente carácter, a excepción de Fragoso (2014) que asigna el estado 0 (lámina ausente).

Es de notar que si bien Maisey (1991) señala que esta lámina se encuentra presente en *A. araripensis*, en su reciente revisión efectuada a esta especie Fragoso *et al.* (2018) indican expresamente lo contrario. En el presente trabajo se sigue el criterio de asignación de Fragoso (2014).

-Carácter 80 (presencia de proceso suprapterigoideo):

Desde Forey (1998) se ha asignado el estado “?” al presente carácter. Únicamente Fragoso (2014) asigna el estado 0 (proceso ausente). En la presente contribución se concuerda con este último autor.

-Carácter 89 (anocleitro simple o con forma de horquilla):

Desde Forey (1998) se ha asignado el estado “?” al presente carácter. Únicamente Fragoso (2014) asigna el estado 0 (simple). Tanto este último autor como Fragoso *et al.* (2018) reportan e ilustran la presencia del anocleitro conservado en un ejemplar asignado a *A. araripensis* (AMNH 14026). En la última contribución citada se lo describe como un hueso simple, lateralmente comprimido y de forma sigmoidal. Por consiguiente, en el presente trabajo se concuerda con el criterio de Fragoso (2014), asignándose el estado 0 para este carácter.

-Carácter 96 (radios de aleta D1):

Desde Forey (1998), en todos los análisis se ha asignado el estado 1 (equivalente a 8-9 radios, en el criterio original del citado autor). No obstante, se debe recordar que el estado 1 es redefinido en el presente trabajo, como “8-10” (sección 3.3, pág. 78).

Se debe notar que Maisey (1986, 1991) indica que el género cuenta con 10-11 radios en esta aleta. Por su parte, Fragoso *et al.* (2018), en su diagnosis enmendada de *A. araripensis*, indican que cuenta con 9-10 radios. Considerando las contribuciones de estos autores, en el presente trabajo se asignan los estados 0 y 1 a este carácter.

-Carácter 101 (margen ventral de la placa basal de la aleta dorsal 1):

Desde Forey (1998) en todos los análisis realizados se ha señalado el estado 0 para este carácter (margen liso). No obstante, Fragoso (2014) asigna el estado 1 (margen escotado). En el presente trabajo se sigue el criterio de este último autor.

-Carácter 106 (tipo de ornamentación de las escamas):

Tal como se menciona en la sección 3.3 (pág. 84) y en la Discusión, la formulación de este carácter resulta confusa, y su codificación en la matriz se muestra inconsistente para varios taxones, lo que ameritaría una revisión completa. En este sentido, desde Forey (1998) se ha asignado el estado 1 (escamas rugosas) tanto para este género como para *Mawsonia*, cuando en realidad ambos géneros se caracterizan por presentar escamas con desarrollo de crestas (véase Carvalho, 1976, 1982 para *Mawsonia*; y Fragoso, 2014 y Fragoso *et al.*, 2018 para *Axelrodichthys*). Fragoso (2014) asigna el estado 0 (escamas con crestas o tubérculos) para *Axelrodichthys*, y mantiene el estado 1 para *Mawsonia gigas*, siendo que ambos taxones presentan notoria similitud en la ornamentación de sus escamas. Si bien el criterio que adopta Fragoso (*op. cit.*) para *Axelrodichthys* parece razonable, su aplicación debería realizarse en el marco de una revisión completa del carácter para todos los taxones de la matriz. En el presente trabajo se opta por mantener la codificación original de Forey, a título provisorio.

²⁷ ***Holopterygius***: Según Friedman & Coates (2006).

²⁸ ***Garnbergia***: Según Forey (1998). Estado de carácter 51 reasignado según Cavin *et al.* (2017).

²⁹ ***Parnaíbaia***: Codificación original según Yabumoto (2008), con actualizaciones derivadas de trabajos posteriores (detallados a continuación):

-Carácter 2 (huesos del hocico):

Desde Yabumoto (2008) en la mayoría de los análisis se ha considerado el estado 1 para este carácter (“huesos consolidados”, según la formulación original del estado dada por Forey, 1998). Fragoso (2014) y Cavin *et al.* (2017) consideran el estado 0 (huesos libres). En el presente trabajo se sigue a estos últimos autores.

-Carácter 7 (número de parietales):

Recordar que Friedman & Coates (2006) corrigen la formulación original de este carácter dada por Forey (1998), renombrando el estado “1” como 0, y el “2” como 1 (véase sección 3.3, pág. 74). No obstante, en varios análisis posteriores, incluyendo el de Yabumoto (2008), se sigue utilizando la codificación original de Forey (estados “1” y “2”), lo que puede dar lugar a confusión. Cavin & Grădinaru (2014) y Cavin *et al.* (2017) siguen el criterio de Friedman & Coates (*op. cit.*) y corrigen esta codificación para *Parnaíbaia*, entre otros géneros.

-Carácter 8 (parietales posteriores y anteriores):

Desde Yabumoto (2008) en prácticamente todos los análisis se ha asignado el estado 0 (tamaño similar) al presente carácter. Únicamente Fragoso (2014) asigna el estado 1 (tamaño diferente), aunque sin brindar una justificación. En el presente trabajo se sigue el criterio de Yabumoto (*op. cit.*).

-Carácter 15 (extraescapulares suturados o libres):

Es notorio que Yabumoto (2008) indica en la diagnosis que los extraescapulares no se encuentran fusionados en el techo craneano (lo que correspondería al estado 1 de este carácter), pero los codifica como suturados (estado 0) en la matriz. Fragoso (2014) es el único autor que nota esta particularidad, y sugiere la asignación del estado 1. No obstante, esta corrección no aparece aplicada en su matriz. En el presente trabajo se incorpora a la matriz la sugerencia de este último autor.

-Carácter 17 (número de extraescapulares):

Yabumoto (2008) indica en la diagnosis del género y especie (*P. maranhaensis*), y en la descripción del holotipo de esta última, que el número de extraescapulares es de 6. Recuérdese que en la codificación del carácter propuesta por Forey (1998), solo quedan comprendidos los siguientes casos: 3, 5 y más de 7 extraescapulares. Yabumoto (*op. cit.*) asigna el estado 1 (5 extraescapulares) al presente carácter, posiblemente por aproximación.

Esta asignación ha sido mantenida en prácticamente todos los análisis posteriores, a excepción de Fragoso (2014), que le asigna el estado 2 (más de 7 extraescapulares). Este último autor reinterpreta la configuración del escudo postparietal del referido holotipo, y considera que cuenta con 7 extraescapulares (3 pares, más un elemento medial). En la presente contribución se considera que el estado de preservación del ejemplar dificulta la identificación y numeración de estos huesos (véase Yabumoto, *op. cit.*: Fig. 3). En este sentido, se opta por mantener –si bien a título provisorio– el criterio original del autor del taxón.

-Carácter 23 (aperturas del canal sensorial supraorbital):

Yabumoto (2008) indica expresamente en la discusión de su trabajo que los canales sensoriales se abren a través de pequeños poros. Desde este autor, prácticamente en todos los análisis se ha asignado el estado 2 (muchos poros pequeños) al presente carácter. Únicamente Fragoso (2014) asigna el estado 0 (grandes poros únicos), aunque sin comentar su propuesta.

En el presente trabajo se mantiene el criterio original de Yabumoto (*op. cit.*).

-Carácter 24 (pit line anterior):

Es notorio que Yabumoto (2008) reporta la presencia de las *pit lines* media y posterior, pero no menciona la anterior. Para este carácter, este autor asigna el estado “?”, mantenido en casi todos los análisis subsiguientes, a excepción de Fragoso (2014), que asigna el estado 0 (ausente).

En el presente trabajo se sigue el criterio de este último autor.

-Carácter 25 (pit lines mediana y posterior):

Yabumoto (2008) asigna el estado “?” para el presente carácter, mantenido por autores posteriores, a excepción de Fragoso (2014), que asigna el estado 0 (*pit lines* dentro de la mitad posterior de los postparietales).

En el presente trabajo se sigue el criterio de este último autor.

-Carácter 26 (pit lines marcando o no a los postparietales):

Es notorio que Yabumoto (2008) asigna el estado 1 (*pit lines* no marcando a los postparietales) para el presente carácter, cuando las describe e ilustra en su trabajo. Únicamente Fragoso (2014) propone asignar el estado 0 (*pit lines* marcando a los postparietales). En el presente trabajo se sigue el criterio de este último autor.

-Carácter 27 (ornamentación de parietales y postparietales):

Yabumoto (2008) asigna el estado 2 (huesos marcados por rugosidades gruesas) al presente carácter. No obstante, Dutel *et al.* (2012) asignan el estado 1 (huesos no ornamentados), modificación que es seguida por Cavin *et al.* (2013, 2017), Cavin & Grădinaru (2014), Dutel *et al.* (2015) y Arratia & Schultze (2015). Por su parte, Fragoso (2014) asigna el estado “?”. En el presente trabajo se opta por seguir el criterio original de Yabumoto (*op. cit.*).

-Carácter 30 (presencia de espiracular):

Yabumoto (2008) enuncia explícitamente la ausencia de espiracular para este taxón. No obstante, asigna al presente carácter el estado 1 (presente), lo cual es mantenido por autores subsiguientes. Únicamente Fragoso (2014) asigna el estado 0 (ausente). En el presente trabajo se sigue el criterio de este último autor.

-Carácter 31 (presencia de preopérculo):

En su trabajo, Yabumoto (2008) no hace mención al preopérculo, pero curiosamente asigna el estado 1 (presente) a este carácter. Autores subsiguientes mantienen esta asignación, excepto Fragoso (2014), quien asigna el estado 0 (ausente). En el presente trabajo se opta por asignar el estado “?”.

-Carácter 32 (presencia de subopérculo):

Desde Yabumoto (2008) se ha asignado el estado 0 (ausente) a este carácter. En el presente trabajo se opta por asignar el estado “?”, dado que su ausencia puede ser un artefacto de conservación.

-Caracteres 38 (tamaño del preopérculo) y 39 (forma del preopérculo):

Al igual que para el carácter 31, es de notar que en su descripción del taxón, Yabumoto (2008) no hace mención al preopérculo. Aún así, para estos dos caracteres asigna el estado 0 (preopérculo grande, e indiferenciado, respectivamente). En análisis posteriores se han mantenido estas asignaciones, excepto en el de Fragoso (2014), quien les asigna el estado “?”. En la presente contribución se sigue el criterio de este último autor.

-Carácter 43 (posición del postorbital):

Desde Yabumoto (2008), en todos los análisis se ha asignado el estado 1 (postorbital abarcando la articulación intracraneal) al presente carácter. En la presente contribución se considera que el estado de conservación del postorbital en el holotipo (a priori el único ejemplar en el que se visualiza este hueso) dificulta la asignación de un estado. Por consiguiente se refiere el mismo como “?”.

-Carácter 49 (ornamentación de los *cheek bones*):

Yabumoto (2008) asigna el estado 2 (*cheek bones* con rugosidad superficial gruesa) al presente carácter. Sin embargo, Dutel *et al.* (2012) asignan el estado 1 (ornamentación tubercular), criterio seguido en análisis posteriores en los que el género ha sido incluido (Cavin *et al.*, 2013; Cavin & Grădinaru, 2014; Dutel *et al.*, 2015; Arratia & Schlitz, 2015; Cavin *et al.*, 2017), excepto en el de Fragoso (2014), quien retoma la asignación original de Yabumoto (*op. cit.*). En el presente trabajo se concuerda con el criterio de este último autor.

-Carácter 50 (aperturas de los canales sensoriales infraorbital, yugal y preopercular):

Desde Yabumoto (2008) se ha asignado el estado “?” al presente carácter. Únicamente Fragoso (2014) asigna el estado 1 (pocos poros grandes). En el presente trabajo se concuerda con el criterio de Yabumoto (*op. cit.*), dado que a priori la preservación de los ejemplares dificultaría la visualización de los poros.

-Carácter 51 (contacto entre el lacrimoyugal y la serie preorbital o tectal-supraorbital):

Recordar que Cavin *et al.* (2017) reformulan este carácter. Según los referidos autores, en el nuevo concepto corresponde el estado 0 (contacto presente) para este género.

-Carácter 62 (ornamentación de huesos de la mandíbula):

En su descripción del taxón, Yabumoto (2008) señala expresamente que la ornamentación del angular es granular. Adicionalmente, asigna el estado 1 (ornamentación granular) al presente carácter, criterio seguido en prácticamente todos los análisis posteriores en los que se ha incluido el género. Únicamente Fragoso (2014) asigna el estado 0 (ornamentación con crestas), aunque sin discutir la propuesta.

En el presente trabajo se sigue el criterio original de Yabumoto (*op. cit.*).

-Carácter 78 (canal bucohipofisario):

Desde Yabumoto (2008) en casi todos los análisis que incluyen a este género se ha asignado el estado “?” al presente carácter. No obstante, Fragoso (2014: Fig. 137) documenta fotográficamente este canal en el paraesfenoides de uno de los paratipos de *P. maranhaoensis*. A su vez, este autor asigna el estado 1 (canal abriéndose a través del paraesfenoides) para este carácter. Por consiguiente, se adopta el criterio de Fragoso (*op. cit.*).

-Carácter 86 (basioccipital separado):

Desde Yabumoto (2008) en casi todos los análisis que incluyen a este género se ha asignado el estado “?” al presente carácter. No obstante, Fragoso (2014: Fig. 138) documenta fotográficamente el basioccipital en uno de los paratipos de *P. maranhaoensis*. A su vez, este autor asigna el estado 1 (basioccipital separado presente) para este carácter. Por consiguiente, se adopta el criterio de Fragoso (*op. cit.*).

-Carácter 101 (placa basal de la aleta D1):

Desde Yabumoto (2008) en casi todos los análisis que incluyen a este género se ha asignado el estado 0 al presente carácter (margen liso). No obstante, Fragoso (2014) asigna el estado 1 (margen escotado). En el presente trabajo se sigue el criterio original de Yabumoto (*op. cit.*).

³⁰ **Swenzia**: Según Clément (2005). Estado de carácter 2 reasignado según Cavin *et al.* (2017).

³¹ **Guizhoucoelacanthus**: La asignación original de estados corresponde a Geng *et al.* (2009). No obstante, la misma ha sido revisada y corregida por Cavin & Grădinaru (2014) debido a la constatación de inconsistencias (en los caracteres 8, 32, 33, 43 y 44). Estos cambios han sido seguidos por Dutel *et al.* (2015) y Cavin *et al.* (2017).

³² **Piveteauia**: Según Wendruff (2011).

³³ **Euporosteus**: Asignación original de estados según Forey (1998). Actualizado según Zhu *et al.* (2012).

^{34, 35} **Axelia y Wimanía**: Según Forey (1998).

³⁶ **Megalocoelacanthus**: Según Dutel *et al.* (2012). Asignación de estado del carácter 2, según Cavin *et al.* (2017).

³⁷ **Luopingcoelacanthus**: Según Wen *et al.* (2013). Estado de carácter 12 corregido, según Cavin & Grădinaru (2014).

³⁸ **Yunnancoelacanthus**: Según Wen *et al.* (2013).

³⁹ **Dobrogeria**: Según Cavin & Grădinaru (2014).

^{40, 41} **Indocoelacanthus y Lualabaea**: Según Forey (1998).

⁴² **Ticinepomis**: Se sigue la codificación más reciente, efectuada por Cavin *et al.* (2017) (basada a su vez en Cavin *et al.*, 2013 y Cavin & Grădinaru, 2014, con correcciones en los caracteres 8, 12, 27, 28, 33, 37, 40, 52 y 75). Es de notar que existen importantes diferencias entre esta codificación y la propuesta por Dutel *et al.* (2015). Más aún, si bien Cavin *et al.* (2017) indican que codifican los caracteres 57 y 62 para este género como polimórficos, en su matriz no se observan estados polimórficos para estos caracteres.

⁴³ **Foreyia**: Según Cavin *et al.* (2017).

⁴⁴ **Trachymetopon**: Según Dutel *et al.* (2015).

⁴⁵ **Atacamaia**: Según Arratia & Schultze (2015).

⁴⁶ **Gavinia**: Zhu *et al.* (2012) son los primeros autores en incluir este género en un análisis cladístico. Posteriormente, Gess & Coates (2015) ofrecen una codificación con menos asignaciones ambiguas. En el presente trabajo se sigue a estos últimos autores. Es de notar que en trabajos subsiguientes este género no ha sido incluido. Se debe de notar que Gess & Coates (2015) utilizan los 108 caracteres de Forey (1998), más el carácter 109 de Friedman & Coates (2006), al tiempo que adicionan 9 caracteres más. No obstante, en esta contribución no se consideran estos últimos caracteres.

Recuérdese que el carácter 110 del presente trabajo corresponde al propuesto por Dutel *et al.* (2012). De esta manera, para el caso de este género se asigna el estado "?", dado que la anatomía del pterigoides es poco conocida (véase Long, 1999).

^{47, 48} **Serenichthys y Styloichthys**: Según Gess & Coates (2015). Es de notar que en trabajos subsiguientes a este, estos géneros no han sido incluidos.

Los referidos autores utilizan los 108 caracteres de Forey (1998), más el carácter 109 de Friedman & Coates (2006), al tiempo que adicionan 9 caracteres más. No obstante, en esta contribución no se consideran estos últimos caracteres.

La asignación de estados en el carácter 7 (número de parietales) es corregida para ambos géneros, atendiendo a la nueva formulación del carácter propuesta por Cavin & Grădinaru (2014) (véase sección 3.3, pág. 74).

Al igual que se señala para el género *Gavinia*, se debe recordar que el carácter 110 del presente trabajo corresponde al propuesto por Dutel *et al.* (2012). Para el caso de estos géneros se asigna el estado "?", dado que la anatomía del pterigoides es poco conocida (*Serenichthys*), o no se conoce (*Styloichthys*).

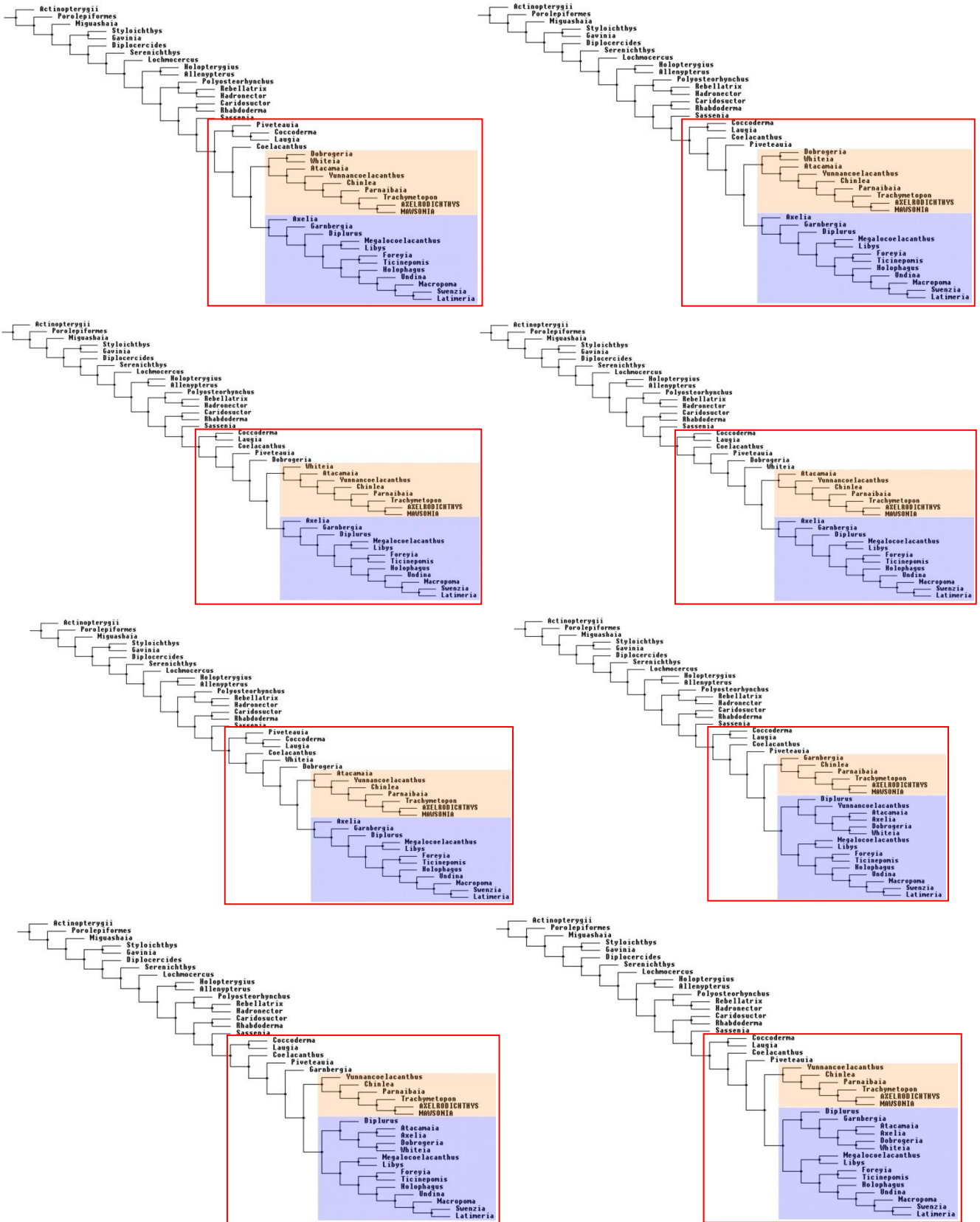


Figura III. 8 árboles igualmente parsimoniosos obtenidos en el segundo análisis filogenético basado en 41 taxones y 110 caracteres. Longitud= 324; IC= 0,383; IR= 0,676. Se señala la región donde se observan cambios de topología, principalmente debidos a la fluctuación de taxones cercanos al clado Latimerioidei. Misma referencia de colores que en Figs. 31-36.

Actinopterygii :
 All trees:
 No autapomorphies:

Poolepiformes :
 All trees:
 Char. 1: 1 --> 0
 Char. 66: 0 --> 1
 Char. 79: 0 --> 1

Diploercidae :
 Some trees:
 Char. 7: 0 --> 1
 Char. 79: 0 --> 1

Rhabdoderma :
 All trees:
 Char. 45: 0 --> 1
 Some trees:
 Char. 7: 1 --> 0
 Char. 76: 1 --> 0
 Char. 77: 1 --> 0
 Char. 96: 1 --> 0

Cariductor :
 Some trees:
 Char. 96: 0 --> 1

Hadronector :
 All trees:
 No autapomorphies:

Rebellatrix :
 All trees:
 No autapomorphies:

Polyosteorhynchus :
 Some trees:
 Char. 20: 0 --> 1
 Char. 96: 0 --> 1
 Char. 100: 0 --> 1
 Char. 101: 1 --> 0

Allenpterus :
 Some trees:
 Char. 58: 0 --> 1

Lochnocercus :
 All trees:
 Char. 20: 0 --> 1
 Some trees:
 Char. 100: 0 --> 1

Coelacanthus :
 All trees:
 Char. 3: 0 --> 1
 Char. 9: 1 --> 0
 Char. 26: 0 --> 1
 Char. 41: 0 --> 1
 Some trees:
 Char. 0: 1 --> 0
 Char. 25: 0 --> 1
 Char. 26: 0 --> 1
 Char. 46: 0 --> 1

Spermatodus :
 Some trees:
 Char. 44: 0 --> 1
 Char. 50: 0 --> 1
 Char. 55: 0 --> 1
 Char. 67: 0 --> 1
 Char. 69: 1 --> 0

Whiteia :
 Some trees:
 Char. 44: 1 --> 0
 Char. 71: 01 --> 0
 Char. 25: 01 --> 0
 Char. 45: 0 --> 1
 Char. 56: 0 --> 1
 Char. 60: 0 --> 1
 Char. 65: 0 --> 1
 Char. 106: 1 --> 0

Lagzia :
 All trees:
 Char. 55: 1 --> 0
 Some trees:
 Char. 61: 1 --> 0
 Char. 25: 01 --> 0
 Char. 30: 1 --> 0

Sassenia :
 Some trees:
 Char. 22: 0 --> 1
 Char. 33: 0 --> 1
 Char. 50: 0 --> 1
 Char. 83: 0 --> 1

Chinlea :
 All trees:
 Char. 66: 0 --> 1
 Char. 97: 1 --> 0
 Char. 105: 0 --> 1

Diplurus :
 All trees:
 Char. 81: 0 --> 1
 Char. 131: 0 --> 1
 Char. 41: 0 --> 1
 Char. 45: 0 --> 1
 Char. 49: 0 --> 1
 Char. 55: 0 --> 1
 Char. 91: 0 --> 1
 Some trees:
 Char. 42: 2 --> 0
 Char. 40: 1 --> 0
 Char. 56: 1 --> 0
 Char. 103: 0 --> 1

Holophagus :
 All trees:
 Char. 0: 0 --> 1
 Some trees:
 Char. 98: 0 --> 1

Undina :
 All trees:
 Char. 62: 1 --> 0
 Some trees:
 Char. 4: 1 --> 0

Coccoderma :
 All trees:
 Char. 26: 0 --> 1
 Char. 37: 0 --> 1
 Char. 48: 1 --> 0
 Char. 88: 0 --> 1
 Char. 99: 1 --> 0
 Char. 105: 0 --> 1
 Some trees:
 Char. 29: 0 --> 2
 Char. 25: 1 --> 0

Libus :
 All trees:
 No autapomorphies:

MANSONIA :
 All trees:
 Char. 16: 0 --> 3
 Char. 34: 1 --> 0
 Some trees:
 Char. 70: 0 --> 1

Macropoma :
 All trees:
 Char. 1: 0 --> 2
 Char. 66: 1 --> 0
 Char. 83: 0 --> 1
 Char. 103: 0 --> 1

Latimeria :
 All trees:
 Char. 3: 0 --> 1
 Char. 45: 0 --> 1
 Char. 49: 0 --> 1
 Char. 106: 1 --> 0

Miguashaia :
 All trees:
 Char. 65: 0 --> 1

AXELRODICHTHYS :
 All trees:
 Char. 19: 1 --> 0
 Char. 37: 0 --> 1

Holopterygius :
 Some trees:
 Char. 63: 1 --> 0
 Char. 92: 0 --> 1
 Char. 98: 0 --> 1

Garnbergia :
 All trees:
 Char. 97: 1 --> 0

Parnaibaia :
 Some trees:
 Char. 2: 0 --> 1
 Char. 34: 0 --> 1
 Char. 49: 0 --> 1
 Char. 25: 1 --> 0
 Char. 77: 0 --> 1

Swenzia :
 All trees:
 Char. 1: 0 --> 1

Guizhoucoelacanthus :
 All trees:
 Char. 51: 1 --> 0
 Char. 105: 0 --> 1
 Some trees:
 Char. 0: 1 --> 0
 Char. 14: 1 --> 0
 Char. 16: 1 --> 0
 Char. 24: 1 --> 0
 Char. 30: 0 --> 1
 Char. 35: 0 --> 1
 Char. 42: 0 --> 1
 Char. 94: 1 --> 0
 Char. 95: 0 --> 2
 Char. 104: 1 --> 0

Piveteauia :
 All trees:
 Char. 12: 0 --> 1
 Char. 46: 0 --> 1
 Char. 55: 0 --> 1
 Char. 70: 0 --> 1

Euporosteus :
 All trees:
 Char. 103: 0 --> 1
 Some trees:
 Char. 12: 0 --> 1
 Char. 14: 0 --> 1
 Char. 30: 1 --> 0
 Char. 39: 1 --> 0
 Char. 79: 0 --> 1

Axelia :
 Some trees:
 Char. 61: 1 --> 0
 Char. 67: 0 --> 1

Wimania :
 Some trees:
 Char. 6: 1 --> 0
 Char. 30: 1 --> 0
 Char. 35: 0 --> 1

Megalocoelacanthus :
 All trees:
 Char. 4: 1 --> 0
 Char. 55: 1 --> 0

Luopingcoelacanthus :
 Some trees:
 Char. 34: 1 --> 0
 Char. 95: 1 --> 0

Yunnancoelacanthus :
 All trees:
 Char. 15: 0 --> 1
 Char. 16: 1 --> 0
 Char. 21: 0 --> 0
 Char. 63: 1 --> 0
 Char. 67: 0 --> 2
 Some trees:
 Char. 56: 1 --> 0

(continuación)

Dobrogeria :
 Some trees:
 Char. 0: 0 --> 1
 Char. 12: 0 --> 1
 Char. 58: 0 --> 1

Indocoelacanthus :
 All trees:
 No autapomorphies:

Lualabaia :
 All trees:
 No autapomorphies:

Ticineponis :
 All trees:
 Char. 54: 4 --> 3

Forexia :
 All trees:
 Char. 55: 1 --> 0
 Char. 103: 0 --> 1

Trachymetopon :
 Some trees:
 Char. 64: 1 --> 0
 Char. 69: 0 --> 1
 Char. 81: 1 --> 0
 Char. 95: 1 --> 0

Atacamia :
 All trees:
 Char. 61: 1 --> 0
 Char. 27: 0 --> 1
 Char. 41: 0 --> 1
 Some trees:
 Char. 0: 0 --> 2
 Char. 1: 0 --> 1
 Char. 18: 1 --> 0
 Char. 43: 1 --> 2

Gavinia :
 All trees:
 No autapomorphies:

Serenichthys :
 All trees:
 Char. 16: 0 --> 1
 Char. 95: 0 --> 1

Styloichthys :
 All trees:
 No autapomorphies:

Node 49 :
 All trees:
 No autapomorphies

Node 50 :
 All trees:
 Char. 6: 0 --> 1
 Char. 11: 1 --> 0
 Char. 18: 0 --> 1
 Char. 63: 1 --> 0
 Char. 94: 0 --> 1

Node 51 :
 All trees:
 Char. 57: 0 --> 1

Node 52 :
 All trees:
 Char. 32: 1 --> 0
 Char. 87: 0 --> 1

Node 53 :
 All trees:
 Char. 23: 0 --> 1
 Char. 12: 0 --> 1
 Char. 55: 0 --> 1
 Some trees:
 Char. 16: 0 --> 1
 Char. 66: 0 --> 1

Node 54 :
 All trees:
 Char. 93: 0 --> 1
 Some trees:
 Char. 0: 0 --> 1
 Char. 53: 0 --> 1
 Char. 57: 1 --> 0
 Char. 101: 0 --> 1

Node 55 :
 All trees:
 Char. 58: 0 --> 1
 Some trees:
 Char. 62: 0 --> 1
 Char. 90: 0 --> 1

Node 56 :
 All trees:
 Char. 28: 0 --> 1
 Char. 61: 0 --> 1
 Some trees:
 Char. 22: 0 --> 2

Node 57 :
 All trees:
 Char. 9: 1 --> 0
 Char. 26: 0 --> 2
 Char. 40: 1 --> 2
 Char. 91: 0 --> 1

Node 58 :
 All trees:
 Char. 14: 1 --> 0
 Some trees:
 Char. 24: 1 --> 0

Node 59 :
 All trees:
 Char. 31: 1 --> 0
 Some trees:
 Char. 4: 0 --> 1
 Char. 12: 0 --> 1
 Char. 47: 0 --> 1
 Char. 103: 0 --> 1

Node 60 :
 Some trees:
 Char. 9: 1 --> 0
 Char. 16: 1 --> 2
 Char. 46: 0 --> 1
 Char. 51: 1 --> 0
 Char. 90: 0 --> 1

Node 61 :
 Some trees:
 Char. 0: 0 --> 1
 Char. 63: 1 --> 0

Node 62 :
 All trees:
 Char. 66: 0 --> 1

Node 63 :
 All trees:
 Char. 102: 0 --> 1
 Some trees:
 Char. 55: 1 --> 0
 Char. 59: 0 --> 1
 Char. 70: 0 --> 1
 Char. 109: 0 --> 1

Node 64 :
 All trees:
 Char. 49: 0 --> 2
 Char. 67: 0 --> 1
 Some trees:
 Char. 22: 2 --> 3

Node 65 :
 All trees:
 Char. 0: 0 --> 1
 Some trees:
 Char. 105: 0 --> 1

Node 66 :
 Some trees:
 Char. 29: 1 --> 0
 Char. 55: 1 --> 0
 Char. 64: 0 --> 1

Node 67 :
 All trees:
 Char. 38: 0 --> 1
 Char. 39: 0 --> 1
 Some trees:
 Char. 60: 0 --> 1
 Char. 63: 0 --> 1
 Char. 95: 1 --> 2

Node 68 :
 All trees:
 Char. 25: 1 --> 0
 Char. 29: 0 --> 1

Node 69 :
 All trees:
 Char. 7: 1 --> 0
 Char. 41: 0 --> 1
 Char. 42: 0 --> 1
 Char. 106: 1 --> 0

Node 70 :
 All trees:
 Char. 30: 1 --> 0
 Char. 61: 0 --> 1

Figura IV. Lista de sinapomorfías arrojada por el primer análisis realizado (48 taxones, 110 caracteres). Nota: Para la lectura de esta lista se debe tener en cuenta que el software TNT numera los caracteres de 0 a 109 (en lugar de 1 a 110 como se ha hecho en el presente trabajo).

```

Actinopterygii :
  All trees:
  No autapomorphies:
Porolepiformes :
  All trees:
  Char. 11: 1 --> 0
  Char. 66: 0 --> 1
  Char. 79: 1 --> 0
Diploercoides :
  All trees:
  Char. 79: 0 --> 1
  Char. 82: 0 --> 1
Rhabdoderma :
  All trees:
  Char. 71: 1 --> 0
  Char. 45: 0 --> 1
  Char. 96: 1 --> 0
Caridosuctor :
  All trees:
  No autapomorphies:
Hadronector :
  All trees:
  No autapomorphies:
Rebellatrix :
  All trees:
  No autapomorphies:
Polyosteorhynchus :
  All trees:
  Char. 20: 0 --> 1
  Char. 100: 0 --> 1
Allenkypteris :
  All trees:
  Char. 58: 0 --> 1
Lochmocerous :
  All trees:
  Char. 20: 0 --> 1
  Char. 100: 0 --> 1
Coelacanthus :
  All trees:
  Char. 3: 0 --> 1
  Char. 26: 0 --> 1
  Char. 36: 0 --> 1
  Char. 41: 0 --> 1
  Some trees:
  Char. 0: 1 --> 0
  Char. 9: 1 --> 0
  Char. 46: 0 --> 1
Whiteia :
  Some trees:
  Char. 4: 1 --> 0
  Char. 37: 1 --> 0
  Char. 39: 1 --> 0
  Char. 43: 1 --> 0
  Char. 45: 0 --> 1
  Char. 47: 0 --> 1
  Char. 55: 0 --> 1
  Char. 56: 0 --> 1
  Char. 58: 0 --> 1
  Char. 60: 0 --> 1
  Char. 61: 1 --> 0
  Char. 106: 1 --> 0
Laugia :
  All trees:
  Char. 6: 1 --> 0
  Char. 55: 1 --> 0
  Some trees:
  Char. 47: 0 --> 1
  Char. 95: 0 --> 1
Sassenia :
  All trees:
  Char. 33: 0 --> 1
  Char. 37: 0 --> 1
  Char. 38: 0 --> 1
  Some trees:
  Char. 22: 0 --> 2
Chinlea :
  All trees:
  Char. 65: 0 --> 1
  Char. 105: 0 --> 1
  Some trees:
  Char. 97: 1 --> 0
Diplurus :
  All trees:
  Char. 84: 0 --> 1
  Char. 13: 1 --> 0
  Char. 42: 0 --> 1
  Char. 55: 1 --> 0
  Char. 91: 0 --> 1
  Some trees:
  Char. 26: 0 --> 1
  Char. 41: 0 --> 1
  Char. 43: 1 --> 0
  Char. 45: 0 --> 1
  Char. 46: 0 --> 1
  Char. 103: 0 --> 1
  Char. 106: 1 --> 0
Holophagus :
  All trees:
  Char. 0: 0 --> 1
  Char. 98: 0 --> 1
Undina :
  All trees:
  Char. 4: 1 --> 0
  Char. 62: 1 --> 0
Coccoderma :
  All trees:
  Char. 26: 0 --> 1
  Char. 35: 0 --> 1
  Char. 43: 0 --> 1
  Char. 48: 1 --> 0
  Char. 65: 1 --> 0
  Char. 98: 1 --> 0
  Char. 105: 0 --> 1
  Char. 22: 0 --> 2
Libys :
  All trees:
  No autapomorphies:
MAMSONIA :
  All trees:
  Char. 16: 0 --> 3
  Char. 34: 1 --> 0
  Some trees:
  Char. 70: 0 --> 1
Macropoma :
  All trees:
  Char. 1: 0 --> 2
  Char. 19: 0 --> 0
  Char. 88: 0 --> 1
  Char. 103: 0 --> 1
Latimeria :
  All trees:
  Char. 3: 0 --> 1
  Char. 45: 0 --> 1
  Char. 49: 0 --> 1
  Char. 106: 1 --> 0
Miguashaia :
  All trees:
  Char. 65: 0 --> 1
AXELRODICHTHYS :
  All trees:
  Char. 19: 1 --> 0
  Char. 37: 0 --> 1
Holopterygius :
  All trees:
  Char. 98: 1 --> 0
  Char. 98: 0 --> 1
Gambusia :
  Some trees:
  Char. 35: 0 --> 1
  Char. 97: 1 --> 0
Parnabaia :
  All trees:
  Char. 3: 0 --> 1
  Char. 14: 0 --> 0
  Some trees:
  Char. 25: 1 --> 0
  Char. 27: 0 --> 1
Swenzia :
  All trees:
  Char. 1: 0 --> 1
Plyeteauia :
  All trees:
  Char. 21: 0 --> 1
  Char. 78: 0 --> 1
  Some trees:
  Char. 12: 0 --> 1
  Char. 48: 1 --> 0
  Char. 55: 0 --> 1
  Char. 99: 0 --> 1
Anglia :
  Some trees:
  Char. 61: 1 --> 0
  Char. 67: 0 --> 1
Megalocoelacanthus :
  All trees:
  Char. 41: 1 --> 0
  Char. 55: 1 --> 0
Yunnanocoelacanthus :
  All trees:
  Char. 15: 0 --> 1
  Char. 16: 12 --> 0
  Char. 53: 1 --> 0
  Char. 67: 0 --> 2
  Some trees:
  Char. 9: 0 --> 1
  Char. 15: 0 --> 0
  Char. 24: 1 --> 0
  Char. 33: 01 --> 0
  Char. 37: 0 --> 1
Dobroseria :
  All trees:
  Char. 0: 0 --> 1
  Char. 35: 0 --> 1
  Char. 60: 0 --> 1
Ticineponis :
  All trees:
  Char. 54: 4 --> 3
Foreya :
  All trees:
  Char. 95: 1 --> 0
  Char. 103: 0 --> 1
Trachymetopon :
  All trees:
  Char. 95: 1 --> 0
  Some trees:
  Char. 69: 0 --> 1
  Char. 81: 1 --> 0
Atacamaia :
  All trees:
  Char. 10: 1 --> 0
  Char. 27: 0 --> 1
  Some trees:
  Char. 0: 0 --> 2
  Char. 1: 0 --> 0
  Char. 61: 1 --> 0
  Char. 22: 0 --> 2
  Char. 41: 0 --> 2
  Char. 43: 1 --> 2
Gavinia :
  All trees:
  No autapomorphies:

```

(continuación)

```

Serenichthys :
  All trees:
  Char. 85: 0 --> 1
Styloichthys :
  All trees:
  No autapomorphies:
Node 42 :
  All trees:
  No synapomorphies
Node 43 :
  All trees:
  Char. 61: 0 --> 1
  Char. 11: 0 --> 0
  Char. 33: 1 --> 0
  Char. 32: 0 --> 1
  Char. 34: 0 --> 1
Node 44 :
  All trees:
  Char. 57: 0 --> 1
Node 45 :
  All trees:
  Char. 2: 1 --> 0
  Char. 29: 0 --> 1
Node 46 :
  All trees:
  Char. 66: 0 --> 1
  Char. 100: 0 --> 1
Node 47 :
  All trees:
  Char. 0: 0 --> 1
  Char. 10: 0 --> 1
  Char. 35: 0 --> 1
  Some trees:
  Char. 21: 1 --> 0
Node 48 :
  All trees:
  Char. 57: 1 --> 0
  Char. 93: 0 --> 1
Node 49 :
  All trees:
  Char. 33: 0 --> 1
  Char. 96: 0 --> 1
Node 50 :
  All trees:
  Char. 39: 0 --> 1
Node 51 :
  All trees:
  Char. 33: 1 --> 0
  Char. 44: 0 --> 1
Node 52 :
  All trees:
  Char. 36: 1 --> 0
Node 53 :
  All trees:
  Char. 58: 0 --> 1
  Some trees:
  Char. 90: 0 --> 1
Node 54 :
  All trees:
  Char. 108: 0 --> 1
Node 55 :
  All trees:
  Char. 74: 0 --> 1
  Some trees:
  Char. 31: 1 --> 0
  Char. 47: 0 --> 1
Node 56 :
  All trees:
  Char. 63: 0 --> 1
  Some trees:
  Char. 22: 0 --> 2
Node 57 :
  Some trees:
  Char. 12: 0 --> 1
  Char. 14: 0 --> 1
  Char. 14: 0 --> 1
  Char. 35: 0 --> 1
  Char. 50: 1 --> 0
  Char. 67: 1 --> 0
  Char. 97: 0 --> 1
Node 58 :
  All trees:
  Char. 29: 1 --> 0
  Char. 50: 0 --> 1
  Some trees:
  Char. 31: 01 --> 0
  Char. 44: 1 --> 0
  Char. 46: 0 --> 1
  Char. 93: 0 --> 1
  Char. 107: 0 --> 1
Node 59 :
  All trees:
  Char. 48: 1 --> 2
  Some trees:
  Char. 9: 1 --> 0
  Char. 35: 01 --> 1
  Char. 42: 0 --> 1
  Char. 91: 0 --> 1
  Char. 103: 0 --> 1
Node 60 :
  All trees:
  Char. 8: 0 --> 1
Node 61 :
  All trees:
  Char. 31: 0 --> 1
  Char. 66: 0 --> 1
Node 62 :
  All trees:
  Char. 59: 1 --> 0
  Char. 59: 0 --> 1
  Char. 100: 0 --> 1
  Some trees:
  Char. 5: 0 --> 1
  Char. 55: 0 --> 1
Node 63 :
  All trees:
  Char. 102: 1 --> 0
Node 64 :
  All trees:
  Char. 49: 0 --> 2
  Char. 67: 0 --> 1
  Some trees:
  Char. 52: 0 --> 0
  Char. 28: 0 --> 1
Node 65 :
  All trees:
  Char. 0: 0 --> 1
  Char. 105: 0 --> 1
Node 66 :
  All trees:
  Char. 10: 0 --> 1
  Char. 10: 1 --> 0
  Char. 61: 1 --> 0
Node 67 :
  All trees:
  Char. 60: 1 --> 0
  Char. 65: 0 --> 0
  Some trees:
  Char. 97: 01 --> 1
Node 68 :
  All trees:
  Char. 38: 0 --> 1
  Char. 39: 0 --> 1
  Char. 90: 1 --> 2
Node 69 :
  All trees:
  Char. 65: 1 --> 0
  Char. 59: 0 --> 1
Node 70 :
  All trees:
  Char. 71: 1 --> 0
  Char. 41: 0 --> 1
  Char. 48: 0 --> 1
  Char. 106: 1 --> 0
Node 71 :
  All trees:
  Char. 38: 1 --> 0
  Char. 61: 0 --> 1

```

Figura V. Lista de sinapomorfias arrojada por el segundo análisis realizado (41 taxones, 110 caracteres). Nota: Para la lectura de esta lista se debe tener en cuenta que el software TNT numera los caracteres de 0 a 109 (en lugar de 1 a 110 como se ha hecho en el presente trabajo).

Créditos de las imágenes

Se indica la autoría de las imágenes incluidas, únicamente cuando la misma corresponde a terceros. Para los casos en que la autoría no se señala, la misma corresponde al autor de esta tesis. En todos los casos el procesamiento, edición y diagramación de las imágenes corresponden al autor del presente trabajo.

Fotografías:

Fig. 5A. Cortesía Daniel Perea.

Fig. 5B. Cortesía Aldo Manzuetti.

Fig. 6A. Cortesía Matías Soto.

Fig. 6B. Cortesía Daniel Perea.

Fig. 6C. Cortesía Andrea Corona.

Fig. 7 (der.). Cortesía Daniel Perea.

Fig. 8. Cortesía Valeria de Olivera.

Ilustraciones:

Fig. 1. © Andrey belov (*DeviantArt*).

Fig. 2. Adaptado de Carvalho & Maisey (2008) y Soto *et al.* (2012a).

Fig. 3A. Adaptado de Dutel *et al.* (2015).

Fig. 3B. Adaptado de Cavin *et al.* (2017).

Agradecimientos

“No me da...”. Esas fueron mis primeras palabras cuando Daniel Perea allá por 2014 me ofreció meterme de lleno en el mundo de los vertebrados mesozoicos, animándome a encarar una tesis de maestría. Venir del lado de los mamíferos cenozoicos se sentía en ese entonces como si fuera una limitante. Y tuvo que pasar casi un año para darme cuenta de que, más que un cambio, lo que estaba en juego era la posibilidad de expandirme a algo nuevo.

Mucho antes de tener si quiera una remota noción de las ideas que se expresan en este trabajo, mi interés por los celacantos fósiles no distaba mucho del que tendría cualquier curioso a la hora de encarar el armado de un enorme rompecabezas. Desde fines de 2011, así fueron llegando a mis manos, poco a poco, los primeros huesos del total de ejemplares que acabarían siendo estudiados en esta tesis. Como preparador, era mi deber entonces acondicionar estos materiales de la mejor manera posible, para que otros en el futuro pudieran sacar el mayor provecho de ellos. Los años se fueron sucediendo y un sentimiento de arraigo fue creciendo, quizás motivado primero por el haber sido partícipe de los hallazgos, y luego por las largas horas dedicadas a la preparación, que se tradujeron en semanas y meses, y a fin de cuentas años.

Debo a la invitación de Daniel y al aliento y entusiasmo constante de Matías Soto el que esa afinidad por estos materiales se transformara en fuente de inspiración para embarcarme en este trabajo. Como orientador y co-orientador, ambos me dieron total libertad para escoger el rumbo que deseaba darle a la investigación, y me apoyaron en las decisiones que tomé para cumplir con las metas propuestas. Confiaron en la idea de que se les podía “sacar jugo” a estos huesos, de varias formas y hasta empleando técnicas no convencionales. Va entonces mi reconocimiento a ambos por todo ello, y mi más sincero agradecimiento.

Varias campañas en Tacuarembó fueron necesarias para poder reunir todo el nuevo material que aquí se presenta. Andrés Batista, Andrea Corona, Valeria de Olivera, Guillermo García, Aldo Manzuetti, Valeria Mesa, Daniel Perea, Matías Soto, Sofía Alonso, Natalia Correa, Camila Fogliani y Florencia Pereyra, prestaron su colaboración en estas instancias. Junto a ellos se suma el entusiasmo de los jóvenes hermanos Leonardo y Alejandro Rodríguez, quienes hallaron, recolectaron y donaron ejemplares, algunos de ellos utilizados en este trabajo.

Se deja constancia de un especial agradecimiento a la familia Bidegain, quienes de manera totalmente desinteresada autorizaron la realización de trabajos de campo en la cantera de su propiedad.

En cuanto al trabajo de laboratorio, debo a la gentileza de Daniel Perea y Mariano Verde el haber podido disponer de equipamiento de alta precisión, que posibilitó las tareas de preparación del material y su documentación fotográfica.

La sesión de tomografía computada a la que fue sometido el ejemplar más completo pudo ser realizada gracias a la autorización de Luis Dibarboure (Director del Departamento Clínico de Imagenología del Hospital de Clínicas, UdelaR) y a la pericia de Víctor Ezquerro (sección Tomografía Computada del citado Departamento). Debo a ambos la concreción de esta instancia, que al momento de imaginarla se veía como una posibilidad remotísima. El procesamiento de las imágenes obtenidas fue realizado gracias a los recursos de hardware aportados por Mariano Verde.

Varias instancias de consulta de material comparativo fueron necesarias para el desarrollo de esta investigación. Alejandra Rojas (Facultad de Ciencias, UdelaR) y Jorge Da Silva (Museo de Geociencias de Tacuarembó) facilitaron el acceso a colecciones a nivel nacional.

Marise Sardenberg Salgado de Carvalho (Museu de Ciências da Terra, Departamento Nacional da Produção Mineral, Rio de Janeiro), Flavia Alessandra Figueiredo y Joao C. Rodrigues (Departamento de Geologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro), brindaron una excelente y cálida atención durante las tareas de relevamiento realizadas en sus respectivas colecciones. A su vez, el valioso asesoramiento y la enorme disposición y entusiasmo mostrados por Marise durante mi estadía, fueron el motor que posteriormente motivó su invitación a participar como integrante del tribunal de esta tesis. Se suman a estos reconocimientos la colaboración prestada por Valeria de Olivera durante las tareas de relevamiento fotográfico de los materiales estudiados en Brasil.

En 2017, la necesidad –y la obsesión– por acceder a la mayor cantidad de material comparativo posible me llevaron hasta las puertas del American Museum of Natural History. Durante mi brevísima estadía por Nueva York, Alana Gishlick (Fossil Fish Collection), Thomas R. Vigliotta y Chloé A. H. Lewis (Department of Ichthyology) brindaron toda su colaboración para acceder a una importante cantidad de ejemplares, tanto fósiles como actuales. Debo a Thomas y Chloé la inolvidable experiencia de haber podido observar y fotografiar ejemplares de *Latimeria chalumnae* enteros y esqueletizados, los cuales fueron de enorme valor para desarrollar el enfoque anatómico comparativo que se pretendió incluir en este trabajo, y para aprender más sobre la osteología del grupo utilizando a *Latimeria* como modelo. Va mi reconocimiento también a John Maisey y Scott A. Schaefer, quienes autorizaron el acceso a estas colecciones.

Dejo constancia también de mi agradecimiento a Emma Bernard y Martha Ritcher (Natural History Museum, Londres), por el envío de una serie de fotografías en alta resolución de los ejemplares tipo de *Mawsonia gigas* y *Mawsonia minor*.

Numerosas consultas efectuadas a varios colegas fueron necesarias a lo largo de esta investigación. Marise Sardenberg Salgado de Carvalho (Museu de Ciências da Terra), John Maisey (American Museum of Natural History), Hugo Dutel (Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris), respondieron amablemente mis correos electrónicos, lo cual me permitió despejar diversas dudas y me ayudó a comprender las implicancias del material que tenía entre manos. Los comentarios de Melitta Meneghel y Miguel Simó (Facultad de Ciencias, Udelar) sirvieron, respectivamente, para comprender aspectos anatómicos comparativos y definir la estructura y enfoque general dados a este trabajo.

Sebastián Tambusso (Facultad de Ciencias, Udelar), fue de enorme ayuda para concretar el tratamiento informático dado a la tomografía realizada en el Hospital de Clínicas, que permitió la obtención del modelo tridimensional.

En lo referente a cuestiones de cladística, Fernando Pérez Miles y Carlos Perafán (Facultad de Ciencias, Udelar) brindaron asesoramiento para el uso de los programas TNT y Nexus Data Editor, a través de su curso “Sistemática Biológica” y de consultas efectuadas con posterioridad al mismo. Jeffrey A. Wilson (University of Michigan, Estados Unidos), respondió varias inquietudes durante su curso “Critical Evaluation of Phylogenetic Hypotheses”, ofrecido en Colombia durante el VI Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados. Por último, en acuerdo con lo indicado en el programa TNT versión 1.5, se deja constancia de un agradecimiento a la Willi Hennig Society por autorizar el uso del mismo.

El asesoramiento de Walter Norbis (Facultad de Ciencias, Udelar) permitió mejorar la significancia estadística del modelo de estimación de longitud corporal.

Debo a la gentileza de los siguientes investigadores el haber podido contar con varias de las fuentes bibliográficas que aquí se citan, las cuales me fueron remitidas a través de correo electrónico y de las plataformas Researchgate, Academia.edu y sendspace:

Lionel Cavin (Muséum d'Histoire Naturelle de la Ville de Genève, Suiza), Camila Cupello, Léo Galvao Carnier Fragoso y Valéria Gallo (Universidade do Estado de Rio de Janeiro), Jens Frahm (Biomedizinische NMR Forschungs GmbH, Alemania), Bernd Fritsch (Deutsche Akademie der Naturforscher Leopoldina, Alemania), Karol Hensel (Comenius University, Bratislava, Slovakia), Anthony Herrel (Ghent University, Bélgica), Francois Meunier (Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris), Felipe Montenegro y Matías Soto (Facultad de Ciencias, Udelar), Martha Ritcher (Natural History Museum, Londres), Marise Sardenberg Salgado de Carvalho (Museu de Ciências da Terra), Yoshitaka Yabumoto (Kitakyushu Museum of Natural History and Human History, Japón), Hans-Peter Schultze (University of Kansas, Estados Unidos), David R. Schwimmer

(Columbus State University, Estados Unidos). Dejo constancia de la atenta colaboración de Marcus Eckhardt (Karger Medical and Scientific Publishers, Suiza), que permitió el acceso a material publicado por su editorial.

Finalmente, agradezco al personal de la Biblioteca de Facultad de Ciencias (UdelaR), quienes contribuyeron con la búsqueda de material bibliográfico.

Léo Galvao Carnier Fragoso (Universidade do Estado do Rio de Janeiro), compartió fotografías e información sobre ejemplares de *Axelrodichthys*. El sitio Digimorph proporcionó imágenes de un embrión de *L. chalumnae*, obtenidas por tomografía computada. Rachel Berquist y Laurence Frank (Digital Fish Library, University of California, Estados Unidos), compartieron varios sets de imágenes de un ejemplar de *L. chalumnae* obtenidas por resonancia magnética. Kawilarang W. A. Masengi (Sam Ratulangi University, Manado, Indonesia), respondió gentilmente varias consultas realizadas sobre *Latimeria menadoensis*. Andrés Rinderknecht (Museo Nacional de Historia Natural, Montevideo), cedió en calidad de préstamo material osteológico comparativo actual de actinoptergios, que me ayudó a entrar gradualmente en el vasto mundo de los peces.

Debo decir que de ninguna manera hubiera podido concretar la presentación y defensa de esta maestría en los plazos estipulados, de no ser por la actuación del tribunal. Marise Sardenberg Salgado de Carvalho (Museu de Ciências da Terra), Fernando Pérez Miles y Marcelo Loureiro (Facultad de Ciencias, UdelaR), asumieron el compromiso de leer y corregir este manuscrito en un tiempo verdaderamente record. No tengo palabras para agradecer a los tres por ello, y por las acertadas sugerencias que realizaron, que permitieron mejorar sustancialmente tanto la estructura final dada a este trabajo como la calidad de su contenido. Va un especial agradecimiento a Marise, quien no solamente aceptó el reto de integrar el tribunal, sino el de viajar hasta Uruguay para asistir a la defensa. El haber contado con su presencia será recordado por mí como un verdadero privilegio.

La presente tesis es una contribución al proyecto de posgrado "*Nuevos aportes al conocimiento de la ictiofauna de la Formación Tacuarembó (Jurásico Tardío – Cretácico Temprano, Uruguay)*", financiado por el Sistema Nacional de Becas – Agencia Nacional de Investigación e Innovación (ANII POS_FCE_2015_1_1005307, 2016-2018), desarrollado por quien suscribe. Asimismo, es una contribución a los proyectos "*Vertebrados, estratigrafía y ambientes de la Formación Tacuarembó (Jurásico tardío – Cretácico temprano), Uruguay*", financiado por el Fondo Prof. Clemente Estable (ANII FCE_1_2014_1_104620, 2015-2017); y "*El Mesozoico de Uruguay (Jurásico Tardío - Cretácico Tardío): biotas, estratigrafía, geocronología y ambientes*", financiado por la Comisión Sectorial de

Investigación Científica (CSIC-UdelaR C028-348, 2011-2013); ambos desarrollados por Daniel Perea.

El programa de becas Collection Study Grants del American Museum of Natural History co-financió el viaje realizado a Nueva York y la estadía, con motivo de visitar las colecciones paleontológica e ictiológica de este Museo. Debo decir que tanto en lo profesional como en lo personal este viaje representó una experiencia excepcional, que marcó un hito en el desarrollo de este posgrado.

La alícuota otorgada por el Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA), permitió co-financiar los viajes realizados a Brasil y Estados Unidos, y la compra de bibliografía en el exterior.

El Programa de Movilidad e Intercambios Académicos de CSIC-UdelaR, a través de su modalidad científicos visitantes, co-financió el traslado y estadía de Marise Sardenberg Salgado de Carvalho, lo que permitió contar con su presencia como integrante del tribunal de esta tesis.

He dejado para el final una reflexión y un reconocimiento muy especiales. Es que quién podría imaginar al momento de iniciar esta maestría, que las últimas y más vertiginosas etapas de la misma ya me encontrarían siendo papá. Para Vale y para mí, hace tan solo un par de años atrás la llegada de Mathias ("el Mathi") hubiera sido algo insospechado. Ser madre y padre no puede ser otra cosa más que el acontecimiento más importante y removedor para una persona. Para mí, es la oportunidad de dejar de ser solo un hijo, para pasar a ser hijo y padre a la vez. Es cambiar el rumbo y empezar a ver y entender las cosas pasadas, presentes y venideras de una manera diferente; es descubrir todos los días cosas nuevas, en él y en mí. Es volver a ver las cosas como un niño también, y volver a ser niño también.

Pero tan importante como ello, es reconocer todo el esfuerzo que recayó en Vale durante los primeros meses de vida de Mathi, que me encontraron en medio de un torbellino académico. Allí, Vale y Mathi debieron verse obligados a tolerar mis largas ausencias, incluso estando bajo el mismo techo, sumido en la desesperación de poder encontrar el final de estas páginas. Sin ese esfuerzo, *su* esfuerzo, este trabajo no podría haber llegado a buen puerto en tiempo y forma.

Sepan entonces que estas páginas están dedicadas a una mamá guerrera, y a un niño guerrero también.