



Naturalis

Repositorio Institucional
<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar>

Universidad Nacional de La Plata
Facultad de Ciencias Naturales y Museo



Los Panochthini [Xenarthra, Glyptodontidae] : sistemática y evolución

Zamorano, Martín

Doctor en Ciencias Naturales

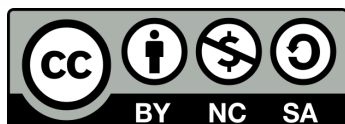
Dirección: Scillato-Yané, Gustavo Juan

Co-dirección: Zurita, Alfredo Eduardo

Facultad de Ciencias Naturales y Museo
2012

Acceso en:

<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar/id/20120917001258>



Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons
Atribución-NoComercial-CompartirIgual 4.0 Internacional



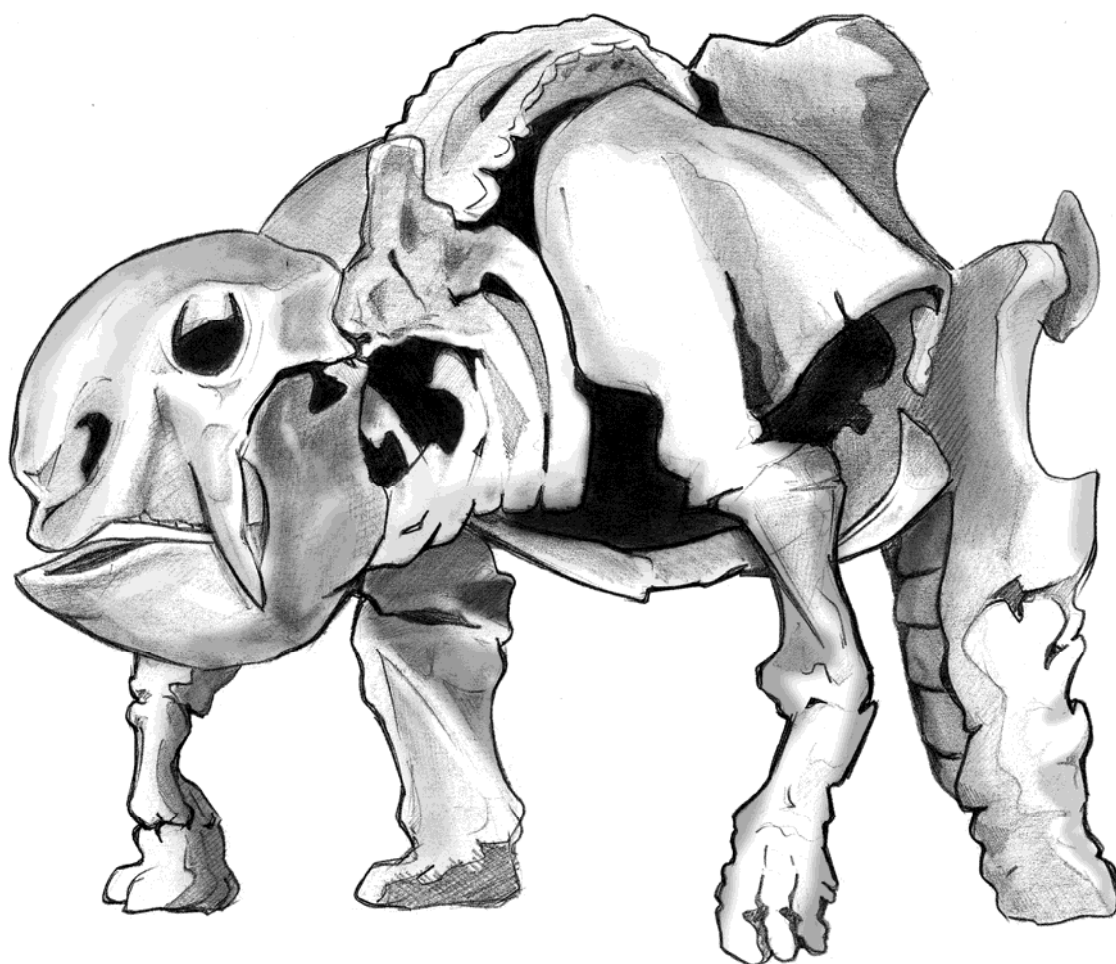
Naturalis

Repositorio Institucional
FCNyM - UNLP

Los Panochthini (Xenarthra, Glyptodontidae): Sistemática y Evolución

Tesis para optar al título de Doctor en Ciencias Naturales

Licenciado Martín Zamorano



Director: Gustavo Juan Scillato-Yané

Codirector: Alfredo Eduardo Zurita

Facultad de Ciencias Naturales y Museo
Universidad Nacional de La Plata

La Plata, 2012

***A MI PAPÁ Y MI MAMÁ
POR MÁS DE 33 AÑOS
DE GENUINO CARÍÑO***

ÍNDICE

Agradecimientos.....	I
Resumen.....	V
Abstract.....	VII

1. INTRODUCCIÓN

1. 1. Glyptodontidae: un peculiar grupo de Xenarthra.....	1
1. 2. Características anatómicas de los Glyptodontidae.....	4
1. 3. Ubicación de la familia Glyptodontidae (según distintos esquemas de consenso entre los propuestos por distintos autores).....	7
1. 4. Los Panochthini dentro de los Glyptodontidae: distintas propuestas.....	8
1. 5. Estado del conocimiento de los géneros y especies de la Tribu Panochthini en el momento de iniciar esta Tesis (2007)	13
1. 6. Objetivos.....	18
1. 7. Hipótesis.....	19

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2. 1. Terminología anatómica utilizada y aspectos nomenclaturales y bioestratigráficos.....	20
2. 2. Repositorios y abreviaturas.....	21
2. 3. Ejemplares estudiados: número de repositorio, restos, procedencia geográfica y estratigráfica.	25
2. 4. Metodología aplicada.....	35
2. 5. Medidas calculadas.....	38
Figuras I-XIV.....	39

3. SISTEMÁTICA

3. 1. Aspectos históricos y nomenclaturales de los géneros de Panochthini.....	48
3. 2. Revisión sistemática y contexto estratigráfico de los géneros y las especies de Panochthini considerados válidos en esta Tesis.....	52
3. 2. 1. <i>Nopachtus</i> Ameghino, 1888.....	52
3. 2. 2. <i>Nopachtus coagmentatus</i> Ameghino, 1888.....	53
Figuras 1-2.....	58
3. 2. 3. <i>Nopachtus cabrerai</i> Zamorano et al., 2011.....	60
Figura 3.....	62
3. 2. 4. <i>Propanochthus</i> Castellanos, 1925.....	63
3. 2. 5. <i>Propanochthus bullifer</i> (Burmeister, 1874).....	63
Figuras 4-5.....	67
3. 2. 6. <i>Panochthus</i> Burmeister, 1866.....	69
3. 2. 7. <i>Panochthus tuberculatus</i> (Owen, 1845).....	70
Figuras 6-9.....	83
3. 2. 8. <i>Panochthus frenzelianus</i> Ameghino, 1889.....	87
Figuras 10-13.....	94
3. 2. 9. <i>Panochthus intermedius</i> Lydekker, 1895.....	97
Figuras 14-16.....	106
3. 2. 10. <i>Panochthus subintermedius</i> Castellanos, 1937.....	109
Figuras 17-20.....	115
3. 2. 11. <i>Panochthus greslebini</i> Castellanos, 1942.....	119
Figuras 21-22.....	123
3. 2. 12. <i>Panochthus jaguaribensis</i> Moreira, 1965.....	125
Figuras 23-24.....	128
3. 2. 13. <i>Panochthus</i> cf. <i>subintermedius</i>	130
Figuras 25-27.....	134
3. 3. Especies nominadas de panochtinos consideradas no válidas o mal asignadas genéricamente.....	137
3. 3. 1. <i>Panochthus giganteus</i> Serres, 1866 (in Pouchet, 1866).....	137
3. 3. 2. <i>Panochthus bullifer</i> Burmeister, 1874.....	138
3. 3. 3. <i>Panochthus lundii</i> Burmeister, 1874.....	138
3. 3. 4. <i>Panochthus morenoi</i> Ameghino, 1881.....	139

3. 3. 5. <i>Panochthus eocenus</i> Scalabrini, 1887.....	141
3. 3. 6. <i>Panochthus beyrichi</i> Roth, 1888.....	142
3. 3. 7. <i>Panochthus brocherii</i> Moreno, 1888.....	142
3. 3. 8. <i>Panochthus trouessarti</i> Moreno, 1888.....	143
3. 3. 9. <i>Panochthus vogti</i> Roth, 1888.....	143
3. 3. 10. <i>Panochthus</i> (?) <i>nodotianus</i> Ameghino, 18089.....	144
3. 3. 11. <i>Panochthus voghti</i> Ameghino, 1889.....	146
3. 3. 12. <i>Panochthus interundatus</i> (Ameghino, 1885) Lydekker 1895.....	147
3. 3. 13. <i>Nopachtus trouessarti</i> (Moreno, 1888) Castellanos, 1925.....	147
3. 3. 14. <i>Panochthus oliveiraroxoi</i> Castellanos, 1942.....	148
3. 3. 15. <i>Panochthus rusconii</i> Castellanos, 1942.....	148
3. 3. 16. <i>Panochthus rochai</i> Paula Couto, 1954.....	149
3. 3. 17. <i>Parapanochthus jaguaribensis</i> (Moreira, 1965) Moreira, 1971.....	149

4. FILOGENIA

4. 1. Análisis filogenéticos de los Glyptodontidae.....	151
4. 2. Descripción, codificación e ilustración de los caracteres empleados en el análisis filogenético.....	153
4. 3. Descripción de la elaboración del análisis filogenético.....	183
4. 4. Resultados del análisis filogenético.....	186
4. 5. Discusiones sobre los resultados del análisis filogenético.....	186

5. DISTRIBUCIÓN CRONOLÓGICA Y GEOGRÁFICA DE LOS PANOCTINOS

5. 1. Distribución cronológica de los panoctinos.....	198
5. 2. Distribución geográfica de los panoctinos.....	208

6. DISCUSIÓN.....	228
--------------------------	------------

7. CONCLUSIONES.....	231
-----------------------------	------------

8. APENDICE. Matriz e índices calculados en los análisis filogenéticos.....	235
--	------------

9. BIBLIOGRAFÍA.....	237
-----------------------------	------------

<p>Se hace notar que el texto de esta Tesis Doctoral se atiene a las normas de la “Ortografía de la lengua española” (2011), la cual ha innovado sobre todo en lo atinente a la acentuación de numerosos vocablos.</p>
--

“Hay hombres que luchan un día y son buenos.
Hay otros que luchan un año y son mejores.
Hay quienes luchan muchos años, y son muy buenos.
Pero hay los que luchan toda la vida,
esos son los imprescindibles”.

Bertolt Brecht (1898-1956).

AGRADECIMIENTOS

Procurando nombrar a todas las personas a las cuales deseo agradecer el incommensurable apoyo y la vital colaboración que me brindaron durante la elaboración de esta Tesis, arrancaré a escribir estos renglones. El orden de aparición no será riguroso, me resultaría imposible encontrarle valor a la ayuda. Quiero agradecer extraordinariamente a Gustavo Scillato-Yané, director y amigo, quien estuvo a mi lado en todo momento, enriqueciéndome en todos los sentidos, colaborando así en mi desarrollo como científico y como persona. Le agradezco a mi codirector y amigo también, Alfredo Zurita, de quien, aunque estando a varios cientos de kilómetros, siempre que necesité conté con su ayuda.

Agradezco infinitamente la colaboración en varios aspectos (filogenéticos, biogeográficos y logísticos en general para concluir esta Tesis) de Diego Brandoni. Asimismo a Javier Gelfo por la ayuda con los análisis, en la aclaración de conceptos, siempre con nitidez al expresarse, y por tantas veces que me salió a buscar para entrar al Museo.

Agradezco la imprescindible ayuda de mis compañeros y amigos de laboratorio, Laureano González Ruiz, Flávio Góis y, nombraré nuevamente a mi amigo y director, Gustavo Scillato-Yané, quien por su humildad supo actuar como uno más; ellos tres colaboraron conmigo no solo a nivel “paleontológico”, sino en entradas y salidas del Museo, alcanzándome libros de estantes altos, fósiles y otras tantas, sacando fotos, midiendo material, contándome de regiones de ejemplares exhibidos que yo no llegaba a ver, y compartiendo reuniones, jornadas, simposios, congresos, etc.

A Esteban Soilbenzon, también la ayuda en los eventos mencionados, las idas al MACN, las excelentes fotografías, el tiempo dedicado a saciar mis dudas laborales y por tantas veces que me salió a buscar para entrar al Museo. Esto último se lo voy agradecer especialmente, también a Guillermo López y a Diego Nadalin, por la cantidad de veces en todos estos años; hago esta aclaración, ya que dicho agradecimiento correspondería y me gustaría hacerlo extensivo a todo el Departamento de Paleontología

Vertebrados y a algunos otros amigos del MLP, como a uno de los porteros, Marcelo Retamazo, ya que todos lo han hecho.

A Álvaro Mones, muchísimo por la inmensa cantidad de publicaciones enviadas y por las innumerables consultas realizadas que pese a estar en Alemania siempre respondió a la brevedad; junto a él tuve el placer de compartir la autoría de un trabajo y allí reafirmó su riqueza de conocimientos y su calidez humana.

A Eduardo Tonni, quien ha saciado mis dudas incontables veces, con la destreza propia del que tiene claridad de conceptos, y por haberme facilitado bibliografía en muchísimas ocasiones.

A Alberto Cione, quien también ha sido víctima de varias consultas, y tanto a él como a Mariano Bond les agradezco por hacerme partícipe de las charlas con Gustavo Scillato-Yané, de un enorme nivel, ricas en historia y cultura en general. A Mariano también le agradezco la colaboración que me brindó para cumplir con los requisitos de mi primera Beca.

A Guiomar Vucetich y Cecilia Deschamps, por la siempre buena disposición, consultas, sugerencias, distintas colaboraciones y numerosos libros prestados.

A Alfredo Carlini, por fotografías traídas desde Suiza de uno de los ejemplares estudiados en esta Tesis, explicaciones anatómicas y consultas en general.

A Martín Ciano, Cecilia Krmpotic, Leopoldo Soilbenzon, Zulma Gasparini, Marta Fernández, Juan Pablo Pérez Panera, Germán “Chino” Gasparini, Michel Arnal, Claudia Tambussi, “Piky”, Alejo Scarano, Martín de los Reyes y Clelia Mosto, por compartir información y estar siempre dispuestos a colaborar paleontológica y humanamente.

A Sergio Vizcaíno y Susana Bargo, por tantas veces que los consulté y obtuve valiosas respuestas, y por haberme facilitado la bibliografía eventualmente solicitada.

A Miguel Manceñido, por las consultas nomenclaturales realizadas y que siempre amable y claramente me respondió.

A Laura Cruz y Cristián Oliva, por el envío de innumerables fotografías y datos; también, por las charlas en las que siempre se compartió información.

A Lilian Bergqvist y Kleber Porpino, por la amabilidad de enviarme fotos e información desde Brasil.

A Marcelo Reguero, Lucas Pomi, “Juanjo” Moly, Leonel Acosta (MLP); Jing Meng (AMNH); Tony Current (BM[NH]); Alejandro Kramarz y Juan Fernicola

(MACN), por colaborar con los materiales de las citadas colecciones. A Fernicola, también le agradezco las charlas y la información compartida.

A Cecilia Morgan, Mariano Donato, Paula Bona, Carolina Acosta-Hospitaleche, Mariano Merino, Laura Zampatti, Diego Verzi, Itatí Olivares, Carolina Vieytes, Javier Posik, Néstor Toledo, Francisco Goin y Guillermo Cassini por consultas y la amabilidad diaria. A Ceci M., también le agradezco las traducciones realizadas y la evacuación de muchas inquietudes.

A los integrantes del jurado, Alfredo Carlini, Juan Carlos Fernicola y Daniel Perea, quienes con sus sugerencias y correcciones enriquecieron considerablemente esta Tesis.

A Jorge Casciotta y Adriana Almirón, representando a la Cátedra de Vertebrados, por los conocimientos compartidos y su cálida amistad. En esta cátedra conocí, especialmente, a un amigo de los buenos, Pablo Petracci, con quien comparto mucho, él me demostró lo que es verdadero interés por la biología y a él le debo mis primeras salidas al campo.

A Anita Gaddi, por el tremendo gesto que tuvo al devolver una notebook, con irrecuperable información, que encontró en la calle; la cual olvidé subir al auto, y por posteriores e interesantes charlas e intercambio de mails.

A Paula, por las calcadas realizadas con exquisita mano de arquitecta y el interés por mis temas de investigación. A Pochi, por las sabrosas cenas y los apetitosos chocolates y helados. A Pau, por la agradable compañía y los momentos vividos. A Paulalia, por la dulzura compartida.

A mi primo Ezequiel, por las horas compartidas mientras yo solo miraba la computadora; horas siempre acompañadas por incontables cafés con música de fondo y agradables conversaciones que se extendían hasta la madrugada y su siempre buena disposición para darme una mano.

A Cristina y Silvia, mis adoradas hermanas; asimismo a mis queridos cuñados, Gonzalo y Alberto, por el interés en mis actividades y las distintas colaboraciones. Y a mis amados sobrinos, Viole, Juli, Lulo y Emi, por el cariño entregado.

A mi tío Cacho, por ayudarme a completar los epígrafes. A mis tíos y primos de Mar del Plata y tíos de La Pampa, quienes, de alguna manera, estuvieron siempre cerca.

A mis venerados papás, a quienes les he dedicado esta Tesis, por la imprescindible ayuda cotidiana.

A mis amigos, que colaboraron más de los que imaginan, solo nombraré a: Gime, Caro, Lucas, Sil, Yami, Majo y Juan F., menciono solo a ellos sino, por suerte, la lista sería muy extensa, pero quiero que todos los amigos y amigas que no nombré también sepan que tengo mucho que agradecerles.

Por último, por el arte de tapa y mucha colaboración que, desde miles de kilómetros, recibí de mi gran amigo Juan Cruz.

Y ruego a las personas que de alguna forma hayan colaborado y olvidé nombrar sepan que les agradezco mucho.

RESUMEN

El objetivo principal de esta contribución fue llevar a cabo un estudio sistemático y evolutivo de los Panochthini (Glyptodontidae “Hoplophorinae”) (Mioceno tardío-Pleistoceno tardío), evaluando su importancia como indicadores bioestratigráficos. Los taxones tradicionalmente incluidos dentro de los Panochthini (*sensu* Simpson, 1945; Hofstetter, 1958) corresponden a tres géneros, *Propanochthus*, *Nopachtus* y *Panochthus*.

Siguiendo al Código Internacional de Nomenclatura Zoológica vigente se corrige la grafía enmendada ilegítimamente de *Nopachtus* Ameghino, 1888. Asimismo, se designa el ejemplar MLP 16-29, proveniente del Bonaerense (Pleistoceno medio) de Tapalqué (Partido de Tapalqué, centro de la Provincia de Buenos) como neotipo de *P. tuberculatus*.

Previamente a esta contribución, se reconocían 14 especies dentro de los Panochthini, de las cuales 9 resultaron ser válidas. Estas son: 1) *Nopachtus coagmentatus* Ameghino, 1888; 2) *N. cabrerai* Zamorano et al., 2011; 3) *Propanochthus bullifer* (Burmeister, 1874) ; 4) *Panochthus intermedius* Lydekker, 1895; 5) *P. subintermedius* Castellanos, 1937 ; 6) *P. tuberculatus* (Owen, 1845) [= *P. morenoi* Ameghino, 1889, *non* Ameghino, 1881 = *P. vogthi* = *P. rusconii*]; 7) *P. frenzelianus* Ameghino, 1889 ; 8) *P. greslebini* Castellanos, 1942; y 9) *P. jaguaribensis* Moreira, 1965. En este marco, se reconoció una nueva especie para *Nopachtus*, *N. cabrerai*, al tiempo que se transfirió *N. trouessarti* (Moreno, 1888) al género *Phlyctaenopyga*, *Phlyctaenopyga trouessarti*. Como consecuencia, se mejoró notablemente la caracterización morfológica de los géneros y especies que se reconocieron como válidos, y se enmendaron la mayoría de las diagnós. En el caso de *N. cabrerai*, *Propanochthus bullifer* y *P. frenzelianus* se proveyeron por primera vez diagnós formales. Los análisis filogenéticos realizados evidencian que la Tribu Panochthini no constituye un grupo natural, refutando una de hipótesis planteadas; de esta forma, los panochtinos son polifiléticos. Sin embargo, el género *Panochthus* sí es monofilético, en tanto *Hoplophorus euphractus* aparece como el grupo hermano (coincidiendo con recientes propuestas filogenéticas). En este contexto, las formas terciarias de “Panochthini” (*Nopachtus coagmentatus*, *N. cabrerai* y *Propanochthus bullifer*) se vinculan muy estrechamente con

algunos taxones de “Plohohorini” (particularmente *Stromaphorus compressidens* y *Phlyctaenopyga ameghini*), lo que permite corroborar otra de las hipótesis planteadas originalmente.

Desde una perspectiva crono-estratigráfica, *Nopachtus* y *Propanochthus* se registran desde el Mioceno tardío al Plioceno? El género *Panochthus* abarca el lapso Pleistoceno temprano tardío al Pleistoceno tardío. Más precisamente la distribución geográfica y estratigráfica de los taxones tratados son: 1) *Nopachtus coagmentatus*, “Brocherense”, *sensu* Castellanos, 1942a (Mioceno tardío-Plioceno?) de los valles de las Sierras Pampeanas del centro-oeste de Córdoba, en las cercanías de Villa Cura Brochero; 2) *N. cabrerai*, Formación Monte Hermoso (Montehermosense, Mioceno tardío-Plioceno temprano?) del SO de la provincia de Buenos Aires; 3) *Propanochthus bullifer*, “Brocherense”, *sensu* Castellanos, 1942a (Mioceno tardío-Plioceno?) de los valles de las Sierras Pampeanas del centro-oeste de Córdoba, en las cercanías de Villa Cura Brochero; 4) *Panochthus intermedius*, Ensenadense (Pleistoceno temprano tardío) de la ciudad de Buenos Aires, Argentina y Cochabamba, Bolivia; 5) *Panochthus subintermedius* Ensenadense (Pleistoceno temprano tardío) de la ciudad de Buenos Aires; 6) *P. tuberculatus* Bonaerense-Lujanense (Pleistoceno medio-Pleistoceno tardío) del sur, centro norte de Argentina, Uruguay, sur y centro de Bolivia y sudeste de Brasil; 7) *P. frenzelianus*, Bonaerense (Pleistoceno medio-Pleistoceno tardío) de la provincia de Buenos Aires y los alrededores de Montevideo; 8) *P. greslebini* y *P. jaguaribensis*, Pleistoceno del noreste de Brasil.

Desde un punto de vista bioestratigráfico, los “Panochthini” no son buenos indicadores, dada la baja frecuencia de registros terciarios, y de registros cuaternarios, a excepción de *P. tuberculatus*, cuya frecuencia de registros es alta y limitada al lapso Bonaerense-Lujanense. Finalmente, la evidencia sugierente que los “Panochthini” son gliptodótididos mayormente asociados a ambientes áridos o semiáridos pudo corroborarse solo parcialmente, a base de la distribución geográfica de los registros.

Man can believe the impossible,
but man can never
believe the improbable.

Oscar Wilde (1854-1900).

ABSTRACT

The main purpose of this contribution was to carry out a systematic and evolutive study of the Panochthini (Glyptodontidae, “Hoplophorinae”) (late Miocene-late Pleistocene), evaluating their importance as biostratigraphic indicators.

The recognized taxa traditionally included in the Panochthini (*sensu* Simpson, 1945; Hofstetter, 1958) correspond to three genera: *Propanochthus*, *Nopachtus* and *Panochthus*.

According to the ICZN, the correct spelling is *Nopachtus*, whereas the material MLP 16-29 is erected as the neotype of *P. tuberculatus*, coming from the Bonaerian (middle Pleistocene) of Tapalqué, Buenos Aires province.

Previous to this contribution, 14 species were recognized mostly in a typologic/morphologic taxonomic context. The taxonomic results show that only 9 species can be considered as valid: 1) *Nopachtus coagmentatus* Ameghino, 1888; 2) *N. cabrerai* Zamorano et al., 2011; 3) *Propanochthus bullifer* (Burmeister, 1874); 4) *Panochthus intermedius* Lydekker, 1895; 5) *P. subintermedius* Castellanos, 1937; 6) *P. tuberculatus* (Owen, 1845) [= *P. morenoi* Ameghino, 1889, *non* Ameghino, 1881 = *P. vogthi* = *P. rusconii*]; 7) *P. frenzelianus* Ameghino, 1889; 8) *P. greslebini* Castellanos, 1942; and 9) *P. jaguaribensis* Moreira, 1965. In this context a new species of *Nopachtus*, *N. cabrerai*, was recognized, whereas *N. trouessarti* was transferred to the genus *Phlyctaenopyga* (*P. trouessarti*). As a consequence of this, the morphological characterization of the mentioned species was notably improved; in addition, most of the diagnosis were completed, and in some cases (e.g. *N. cabrerai*, *P. bullifer*, and *P. frenzelianus*) a formal diagnosis was provided for the first time.

The phylogenetic analysis shows that the Panochthini are not a natural group, which refutes one of the hypothesis; however, *Panochthus* emerge as a monophyletic group, being *Hoplophorus euphractus* as the sister taxa. In this context, the Tertiary taxa (*Nopachtus coagmentatus*, *N. cabrerai* and *Propanochthus bullifer*) appear more phylogenetically linked to the “Hoplophorini” (*Stromaphorus compressidens* and *Phlyctaenopyga ameghini*).

From a chrono-stratigraphic point of view, *Nopachtus* and *Propanochthus* are registered from the late Miocene up to the Pliocene. The genus *Panochthus* involves the lapse early-late Pleistocene-late Pleistocene. More precisely, the geographic and stratigraphic distribution of the taxa are: 1) *Nopachtus coagmentatus*, “Brocherian” (late Miocene-Pliocene?) from the mountain regions of Córdoba, near Villa Cura Brochero; 2) *N. cabrerai*, Monte Hermoso Fm. (Montehermosan, late Miocene-Pliocene?) from the SW area of Buenos Aires province; 3) *Propanochthus bullifer*, “Brocherian” (Late Miocene-Pliocene?) from the mountains regions of Córdoba, near Villa Cura Brochero; 4) *Panochthus intermedius*, Ensenadan (early-late Pleistocene) of Buenos Aires city, Argentina, and from Cochabamba, Bolivia; 5) *Panochthus subintermedius*, Ensenadan (early-late Pleistocene) of Buenos Aires city; 6) *P. tuberculatus*, Bonaerian-Lujanian (middle Pleistocene-late Pleistocene) from the southern and center-northern areas of Argentina, Uruguay, south and central areas of Bolivia and southeastern region of Brazil; 7) *P. frenzelianus*, Bonaerian-Lujanian (middle Pleistocene-late Pleistocene) of Uruguay; 8) *P. greslebini* and *P. jaguaribensis*, Pleistocene of northeastern Brazil.

From a biostratigraphic viewpoint the “Panochthini” can not be considered as good indicators, since most of the Tertiary and Quaternary taxa have a low frequency of records, with the exception of *P. tuberculatus*, which is limited to the lapse Bonaerian-Lujanian. Finally, the suggestive evidence that the “Panochthini” are Glyptodontidae mostly associated to semiarid/arid environments could only be corroborated partially, with the geographic distribution of the registries.

“Cambiaré de opinión tantas veces
como adquiriera nuevos conocimientos.
El día que perciba que mi cerebro
ha dejado de ser apto para esos cambios,
dejaré de trabajar.
Compadezco de todo corazón a todos los que
después de haber adquirido y expresado una
opinión no puedan abandonarla nunca jamás”.

Florentino Ameghino (1854-1911).

Capítulo 1. INTRODUCCIÓN

1. 1. Glyptodontidae: un peculiar grupo de Xenarthra

Como lo mencionara Hoffstetter (1982: 390), “*peu d’ordres —ou mêmes de superordres— de Mammifères ont connu autant de changements que les Édentés dans leur compréhension*”. Incluso, desde la década de 1990, la condición de grupo natural de los Edentata *s. lato* (incluyendo Pholidota, etc.), hasta ese momento sostenida por muchos autores (ver, entre otros, Scillato Yané & Pascual, 1984; Scillato-Yané, 1986) ha sido cuestionada con nueva evidencia (Rose & Emry, 1993; McKenna & Bell, 1997; Szalay & Schrenk, 1998). En consecuencia, es difícil actualmente precisar las relaciones entre Xenarthra, Palaeonodonta, Pholidota y otros taxones aparentemente afines, tales como *Eurotamandua* Storch (Gaudin et al., 2009) y *Ernanodon* Ding (Vizcaíno et al., 2004). Así, son muchos los autores que discuten las relaciones citadas (Weber, 1904; Matthew, 1918; Simpson, 1931 y 1945; Emry, 1970; McKenna, 1975; Scillato-Yané, 1980 y 1986; Cifelli, 1983; Novacek & Wyss, 1986; Rose et al., 1991; Novacek, 1992; Patterson et al., 1992; Rose & Emry, 1993; Vizcaíno, 1994; Bergqvist et al., 2004). Asimismo, la idea de un ancestro común para los órdenes Xenarthra y Pholidota es descartada en sucesivos estudios moleculares (de Jong et al., 1985; Sarich, 1985; Shoshani, 1986; Delsuc et al., 2001 y 2002; Madsen et al., 2001; Murphy et al., 2001; Amrine-Madsen et al., 2003). De hecho, para de Jong et al. (1985), Eizirik et al. (2001), Murphy et al. (2001), Delsuc et al. (2002) y Amrine-Madsen et al. (2003) los Pholidota son el grupo hermano de los Carnivora. Esta posición también es sostenida en filogenias a base de datos morfológicos (Shoshani & McKenna, 1998) (ver Krmpotic, 2009).

En cuanto a los Xenarthra, parece indudable su condición de grupo natural, fuertemente sugerida por caracteres morfológicos tales como la xenartría, la forma y relación de las metapófisis vertebrales, el sinsacro, la unión isquio-sacra, la fenestra

sacroisquiática y aquellas vinculadas a la dentición (homodoncia, atelodoncia, reducción o ausencia de esmalte, monofiodoncia y euhipsodoncia, todo esto con algunas excepciones de dudosa interpretación) (Scillato-Yané, 1982; Engelmann, 1985; Patterson et al., 1989 y 1992; Gaudin, 1999; Castro et al., 2010 y 2011; Ciancio et al., 2010 y 2012). Justamente la xenartría, o presencia de articulaciones xenartrales intervertebrales, ha dado origen al nombre del grupo: Xenarthra (del griego latinizado, *xenos*= extraño, y *arthros*= articulación).

El primer autor que realizó un análisis filogenético de los Xenarthra y los consideró un grupo natural fue Engelmann (1985); en su opinión, la monofilia de los Xenarthra estaba sustentada con las siguientes sinapomorfías: las articulaciones xenartrales intervertebrales, la fusión de los procesos transversos de las vértebras caudales anteriores al isquión, las osificaciones dermales, la simplificación dentaria, la fusión isquio-sacra, la presencia de una espina escapular secundaria, etc. Posteriores estudios filogenéticos morfológicos de Gaudin (1995, 1999 y 2004), Gaudin et al. (1996), McDonald (2003) y Rose et al. (2005) agregaron nuevas sinapomorfías: contacto entotimpánico/pterigoides, ausencia del contacto ectotimpánico/aliesfenoides y ausencia de la arteria estapedial en adultos. Asimismo los estudios filogenéticos a base de datos moleculares soportan un ancestro común para los Xenarthra y por ende sostienen que este último es un grupo natural (de Jong et al., 1985; Sarich, 1985; Delsuc et al., 2001 y 2002; Madsen et al., 2001; Murphy et al., 2001).

Los xenartros constituyen un muy particular grupo de mamíferos característico de la Región Neotropical, ampliamente representado en el registro fósil de América del Sur, tanto por su extensión temporal como por su frecuencia de registros (Paula Couto, 1979; Scillato-Yané, 1982 y 1995; Wetzel, 1982; Scillato-Yané & Carlini, 1995). Puede afirmarse que prácticamente no existe ninguna unidad estratigráfica continental fosilífera del Cenozoico argentino que no sea portadora de restos de xenartros, de donde resulta obvia la importancia de estos a los efectos de la correlación estratigráfica (Scillato-Yané, 1982; ver también Ameghino, 1889 y 1906; Kraglievich, 1934; Rusconi, 1937; Scillato-Yané, 1986). La gran mayoría de los taxones de xenartros se registran en América del Sur (Paleoceno tardío-Actualidad) (Scillato-Yané, 1976 y 1982; Vicaíno et al., 1990; Scillato-Yané et al., 1995; Carlini et al., 1998 y 2010; Croft et al., 2007; Porpino et al., 2009) y, en menor medida, en América del Norte (Mioceno tardío-Actualidad) (Stehli & Webb, 1985; Webb, 2006; Carlini & Zurita, 2010). También

existen registros en el Eoceno de Antártida originalmente atribuidos a xenartros (Carlini et al., 1994; Vizcaíno & Scillato-Yané, 1995; pero ver MacPhee & Reguero, 2010).

Xenarthra, grupo con jerarquía taxonómica de superorden según algunos autores (Scillato-Yané, 1986; Scillato-Yané & Pascual, 1985; Mones, 1987; Porpino & Bergqvist, 2002), incluye 31 especies vivientes agrupadas en 14 géneros (Wetzel, 1985; Redford & Eisenberg, 1992; McKenna & Bell, 1997); de esas 31 especies 17 o 18 se distribuyen en la Argentina (*Myrmecophaga tridactyla*, *Tamandua tetradactyla*, *Dasypus novemcinctus*, *D. septemcinctus*, *D. hybridus*, *D. yepesi*, *Chaetophractus villosus*, *C. vellerosus*, *C. nationi*, *Euphractus sexcinctus*, *Cabassous chacoensis*, *C. tatouay*, *Zaedyus pichy*, *Tolypeutus matacus*, *Priodontes maximus*, *Chlamyphorus truncatus*, *Calyptophractus retusus* y se ha mencionado, alguna vez, aunque requiere confirmación, la presencia de *Bradypus variegatus* para las provincias de Misiones y Salta) (Parera, 2002; Barquez et al., 2006; Zamorano & Scillato-Yané, 2008). De ellas, 6 o 7 especies (*Myrmecophaga tridactyla*, *Cabassous tatouay*, *Priodontes maximus*, *Chaetophractus nationi*, *Chlamyphorus truncatus*, *Calyptophractus retusus* y *Bradypus variegatus*) son consideradas amenazadas de extinción (Díaz & Ojeda, 2000; Chebez, 2008; Montero & Autino, 2009).

Durante gran parte del Cenozoico América del Sur estuvo aislada, comportándose como un continente isla (Benedetto, 2010), y esa condición favoreció la notable evolución y diversificación de los xenartros; los representantes de este grupo se expandieron y adaptaron para explotar la gran diversidad de ambientes (Patterson & Pascual 1968; Pascual, 2006). A partir del Mioceno tardío, como resultado del intercambio biótico americano, se registran xenartros en América del Norte como inmigrantes de origen sudamericano (ver Webb, 1978, 1991 y 2006; Reig, 1981; Marshall et al., 1982; Carlini et al., 2008; Carlini & Zurita, 2010). En consecuencia, la mayor diversificación del grupo estuvo representada en el pasado, con más de 160 géneros fósiles reconocidos (ver Hoffstetter, 1958 y 1982; McKenna & Bell, 1997) y probablemente con más de 400 especies (ver Mones, 1986), los cuales se suceden durante casi todo el Cenozoico.

Considerando la diversificación de los gliptodontes, varios autores (Ameghino, 1889; Castellanos, 1931, 1932 y 1959; Simpson, 1945a; Hoffstetter, 1958; Paula Couto 1979; Scott 1903-1904; McKenna & Bell, 1997; Fernicola, 2008), realizaron distintas propuestas de esquemas filogenéticos (*vide infra*, en el apartado 1. 4., de este capítulo).

1. 2. Características anatómicas de los Glyptodontidae

Los Xentahra se dividen, principalmente, en dos grandes grupos: Pilosa (cubiertos por un pelaje denso; a su vez, subdividido en dos grupos: Vermilingua y Tardigrada) y Cingulata (“acorazados”); en estos últimos, la presencia de una coraza bien desarrollada formada por placas óseas dérmicas (osteodermos) es la característica más evidente para diferenciar a los Cingulata en particular (Wetzel, 1985; Redford & Eisenberg, 1992; McKenna & Bell, 1997).

Los Cingulados son los más antiguos en el registro y están representados por dos grupos principales: 1) Dasypodoidea (“armadillos”, “peludos”, “mulitas”, etc., actuales y extintos), y 2) Glyptodontoidea (gliptodontes y pampatéridos, ambos extintos). Asimismo, permanece dudosa la ubicación de ciertos grupos de Cingulata, como los Palaeopeltidae= (?) Pseudorophodontidae. Por otra parte, en un contexto sistemático cladístico, es factible que los “gliptodontoideos” constituyan el grupo hermano de algún clado particular de “armadillos”, y que en consecuencia deban ser formalmente incluidos entre los dasipodoideos (ver Vizcaíno et al., 2004). Algunos trabajos de los últimos años (e. g. Abrantes et al., 2006) plantean la monofilia de los Dasypodoidea, mientras que filogenias resultantes en otros trabajos (e. g. Ciancio, 2010) no soportan dicha monofilia. Actualmente debe tenerse en cuenta la hipótesis de una relación parental entre los armadillos Eutatini y los Glyptodontoidea Pampatheriidae y Glyptodontidae. Originalmente propuesta por Winge (1941), esta hipótesis ha soportado hasta ahora la contrastación con la evidencia empírica provista tanto por la anatomía comparada como por los estudios morfofuncionales y biomecánicos (ver Engelmann, 1985; Vizcaíno et al., 2004; Fernicola, 2005 y 2008, así como la bibliografía citada en estos trabajos).

Los Cingulata poseen caracteres esquelético-dentarios que los distinguen claramente de los Tardigrada, Pleiodonta (ver Scillato-Yané, 1977; Hoffstetter, 1982) y Vermilingua. A partir de Engelmann (1985), sucesivos trabajos filogenéticos y morfológicos (Gaudin, 1995, 1999 y 2004; McDonald, 2003; Gaudin & Wible, 2006), así como moleculares (de Jong et al., 1985; Sarich, 1985; Delsuc et al., 2002 y 2003) apoyan la idea de un ancestro común para los Cingulata, a base de sinapomorfías morfológicas como los osteodermos articulados, fusión del axis con una o más vértebras cervicales siguientes, fusión proximal y distal de la tibia-fíbula, desarrollo de una cresta lateral en la articulación radial de la tróclea humeral, trocánter mayor del fémur

extendiéndose proximalmente a la cabeza, proceso paraoccipital expandido, articulaciones xenartrales entre anapófisis y costillas en las vértebras torácicas y anapófisis y procesos transversos en las vértebras lumbares, dentición homodonta, dientes inferiores posteriores cubiertos lateralmente por la rama mandibular ascendente, foramen carotídeo entre el basiesfenoides y el petroso, apertura nasal externa inclinada antero-ventralmente en vista lateral, etc.

Los gliptodontes (del griego *glyptos*= tallado, y *odontes*= dientes) constituyen un grupo de Cingulata, muchos de tamaño gigantesco (Scillato-Yané & Carlini, 1998; Fariña, 2000), hoy completamente extinguido. Están emparentados con los armadillos actuales, pero se distinguen de éstos por un conjunto de caracteres. La coraza dorsal está compuesta por osteodermos articulados por suturas rígidas en toda la extensión del dorso, sin presentar en la región intermedia (o en la parte anterior e intermedia) las bandas transversales continuas móviles, típicas de los armadillos. Los osteodermos de la región dorsal de la coraza generalmente son pentagonales o hexagonales, mientras que aquellos de la región lateral tienden a ser rectangulares con su eje mayor orientado en sentido antero-posterior (ver Croft et al., 2007). El cráneo es corto y alto, con el occipital inclinado anteriormente y una gran apófisis descendente del arco cigomático. La rama ascendente de la mandíbula es sumamente elevada e inclinada hacia adelante para formar con la rama horizontal un ángulo de menos de 90 grados. Cada molariforme es trilobulado, salvo los más anteriores, en algunos casos. Los molariformes tienen osteodentina en el centro, la cual generalmente conforma una cresta axial que se ramifica en los lóbulos; está rodeada por la ortodentina y esta, a su vez, por una fina capa de cemento (ver Ferigolo, 1985). El desplazamiento de la dentición, directamente por debajo del neurocráneo, le ha otorgado al cráneo de los gliptodontes su configuración única (ver Fariña, 1985; Fariña & Vizcaíno, 2001). La columna vertebral presenta extensa y variable fusión de piezas vertebrales (Ameghino, 1889). Asimismo, se distinguen de armadillos y pampaterios por poseer diferente número de molariformes y miembros “elefantinos” (Fericola, 2008).

Desde una perspectiva histórica, restos de gliptodontes se cuentan entre aquellos de los mamíferos fósiles más tempranamente mencionados por diversos cronistas del s. XVIII. Asimismo, durante la primera mitad del s. XIX tienen lugar los primeros reconocimientos formales de taxones como *Glyptodon* Owen, 1838 y *Hoplophorus* Lund, 1839. Durante la segunda mitad del s. XIX, obras como las de Ameghino (1883 y

1889, y la bibliografía en ellas citada), explican, entre otras cosas, el grado superlativo de complejidad y confusión que había alcanzado ya la nomenclatura de los Glyptodontoidea. Sin duda autores como Burmeister (1874, *passim*) y Ameghino (1889, *passim*) contribuyeron en buena medida a establecer un cierto orden en este caos. Durante el s. XX, trabajos como los de Simpson (1945b) y Hoffstetter (1958) sintetizaron una clasificación de los Glyptodontidae en subfamilias y tribus que, en general, permaneció casi invariable hasta las últimas décadas (ver también Patterson & Pascual, 1972). Aportes como el de Scillato-Yané (1977) dieron a conocer nuevas y gigantescas formas en yacimientos paleógenos. Por último, desde hace unos veinte años, la sistemática filogenética está abriendo nuevas perspectivas y permitiendo la proposición de hipótesis mucho más ricas, audaces y detalladas (Gaudin, 1995, 1999 y 2004; Croft et al, 2007; Fernicola, 2008; Porpino et al., 2009 y 2010; entre otras publicaciones)

1. 3. Ubicación de la familia Glyptodontidae (según distintos esquemas de consenso entre los propuestos por distintos autores)

El siguiente es un esquema de clasificación de los Xenarthra, en una de las tantas variantes que cuentan con relativa aceptación (síntesis de Scillato-Yané, 1982 y 1986):

Superorden Xenarthra Cope, 1889

Orden Cingulata Illiger, 1811

Superfam. Dasypodoidea Bonaparte, 1838

Fam. Dasypodidae Bonaparte, 1838

Superfam. Glyptodontoidea Burmeister, 1879

Fam. Glyptodontidae Burmeister, 1879

Fam. Pampatheriidae Paula Couto, 1954

Fam. Palaeopeltidae Ameghino, 1895

Orden Pilosa, Flower, 1883

Suborden Vermilingua Illiger, 1811

Superfam. Myrmecophagoidea Bonaparte, 1838

Fam. Myrmecophagidae Bonaparte, 1838

Fam. Cyclopidae Pocock, 1924

Suborden Pleiodonta Ameghino, 1889

Fam. Entelopidae Ameghino, 1889

Suborden Tardigrada Latham y Davies, 1795

Superfam. Megatherioidea Owen, 1843

Fam. Megatheriidae Owen, 1843

Fam. Megalonychidae Ameghino, 1889

Superfam. Mylodontoidea Gill, 1872

Fam. Mylodontidae Gill, 1872

Fam. Orophodontidae Ameghino, 1895

1. 4. Los Panochthini dentro de los Glyptodontidae: distintas propuestas

Aunque no siempre basándose en los mismos caracteres, distintos autores (Ameghino, 1889; Castellanos, 1931, 1932 y 1959; Simpson, 1945a; Hoffstetter, 1958; Paula Couto 1979; Scott 1903-1904; McKenna & Bell, 1997; Fernicola, 2008), han propuesto diferentes esquemas sistemáticos, en los cuales ubican a los panochinos, ya sea como grupo o refiriéndose solamente géneros (*e. g.* Fernicola, 2008), quien en su análisis filogenético solamente usa uno (*Panochthus*) de los tres géneros (*Propanochthus*, *Nopachtus* y *Panochthus*) que se tienen en cuenta en esta Tesis Doctoral.

El primero en presentar una síntesis sistemática fue Florentino Ameghino en 1889. Esta clasificación de su orden Glyptodontia (*sic*) se basó en la morfología exoesquelética. Así, Ameghino (1889) estableció el criterio de dividir los Glyptodontia en tres familias: 1) Glyptodontidae; 2) Hoplophoridae, en la cual incluye *Nopachtus* y *Panochthus*; y 3) Doedicurinae.

Scott (1903-1904) modificó levemente la clasificación de Ameghino (1889): agrupó algunos géneros en la familia Glyptodontidae y, con dudas, agregó *Metopotoxus* en la familia Doedicuridae, y señaló allí que este último género podría relacionarse con *Panochthus*.

Luego, Castellanos, también basándose en las propuestas morfoevolutivas asumidas por Ameghino (*passim*), realizó dos síntesis sistemáticas (una en 1931 y 1932, y la otra en 1959), notoriamente distintas a la de Ameghino (1889). En la primera (Castellanos, 1931 y 1932) señaló cinco familias 1) Palaeopeltidae; 2) Glyptodontidae; 3) Propalaeohoplophoridae, con las subfamilias Propalaeohoplophorinae y Glyptatelineae; 4) Doedicuridae, con las subfamilias Doedicurinae y Panochthinae; 5) Hoplophoridae (=Sclerocalyptidae), con la subfamilia Hoplophorinae (=Sclerocalypinae) y Plohophorinae (=Palaeohoplophorinae Castellanos, 1931).

En 1959 Castellanos presentó su última síntesis sistemática, la cual contiene cambios taxonómicos y nuevas hipótesis genealógicas. En ella estableció una superfamilia Glyptodontoidea, en la cual colocó dos familias, Palaeopeltidae, con un solo género (*Palaeopeltis*), y Glyptodontidae, la cual subdividió en cuatro subfamilias: 1) Palaeohoplophorinae; 2) Glyptodontinae; 3) Hoplophorinae (=Sclerocalypinae), en la cual incluyó las tribus Trachycalyptini, Hoplophorini y Plohophorini; 4) Doedicurinae, en esta incluyó, ahora con rango de tribu, Doedicurini y Panochthini. Según Castellanos

(1959) el Doedicurini *Castellanosia* Kraglievich habría originado la tribu Panochthini. Es preciso señalar que Ameghino (1889) relacionaba los panochinos con los plohoforinos por similitudes en los osteodermos y *Castellanosia* es conocido solamente por elementos del esqueleto postcraneal (ver Fernicola, 2008).

Simpson (1945a) clasificó la familia Glyptodontidae reconociendo cuatro subfamilias: 1) Propalaehoplophorinae; 2) Hoplophorinae; 3) Doedicurinae, incluyendo en ésta las tribus Panochthini y Doedicurini; y 4) Glyptodontinae.

Hoffstetter (1958) estableció su síntesis sistemática a base de la morfología de la coraza dorsal y el tubo caudal. Para ello dividió a los gliptodóntidos en cinco subfamilias: 1) Glyptatelinae; 2) Propalaehoplophorinae; 3) Glyptodontinae; 4) Doedicurinae; y 5) Hoplophorinae (=Sclerocalyptinae). A esta última la subdividió en siete tribus: a) Palaehoplophorini; b) Neuryurini; c) Neothoracophorini; d) Plohophorini; e) Sclerocalyptini (=Hoplophorini); f) Lomaphorini; y g) Panochthini. Refiriéndose a la tribu Plohophorini, Hoffstetter (1958) aclaró que dicho agrupamiento, y quizá algún otro, podrían corresponder a lo que hoy denominamos como “grupo no natural”. Añadió que el aumento de figuritas periféricas en los osteodermos de la coraza de los Plohophorini indicaría una estrecha relación filogenética con la tribu Panochthini. También sugirió que la presencia de depresiones de forma elíptica, muy rugosas y, a menudo, con una prominencia en el centro, en el tubo caudal del género *Hoplophorus* (*sensu* Paula Couto, 1957) lo asemejan a *Panochthus*; asimismo, que el escudo cefálico de *Panochthus* y *Neuryurus* son muy similares.

El esquema clasificatorio que propuso Paula Couto (1979) no difiere mucho de la síntesis sistemática de Hoffstetter (1958). La principal diferencia reside en el tratamiento de los gliptodóntidos basales, puesto que no reconoce los Glyptatelinae y los incluye dentro de los Propalaehoplophorinae.

McKenna & Bell (1997) siguen, aunque con leves cambios, la síntesis sistemática establecida por Hoffstetter (1958). Dividen, como Hoffstetter (1958), la familia Glyptodontidae en cinco subfamilias: 1) Glyptatelinae; 2) Propalaehoplophorinae; 3) Hoplophorinae; 4) Doedicurinae; 5) Glyptodontinae. Además, agregan la tribu Neothoracophorini, aislada dentro de la familia Glyptodontidae (aunque deberían haberla ubicado como Glyptodontidae *incertae sedis*). A la subfamilia Hoplophorinae la subdividen en seis tribus: a) Hoplophorini; b) Palaehoplophorini; c) Lomaphorini; d) Plohophorini; e) Panochthini; y f) Neuryurini; y

a la subfamilia Glyptodontinae en dos tribus: a) Glyptodontini; y b) Glyptotherini.

Fernicola (2008) propone un análisis filogenético basado en caracteres cráneo-mandibulares. De los tres géneros de panochinos (*Nopachtus*, *Propanochthus* y *Panochthus*) solamente de uno (*Panochthus*) se conoce el cráneo. De los resultados obtenidos tras el análisis efectuado por él, propone la monofilia de un grupo previamente reconocido, que incluye *Neosclerocalyptus* y *Panochthus*, y que presenta el mayor soporte del cladograma. La síntesis sistemática propuesta por Fernicola (2008) propone la división de los géneros aquí estudiados en dos tribus: *Panochthus* en la Tribu Panochthini, y *Nopachtus* y *Propanochthus* en la Tribu Neothoracophorini. La contribución de Fernicola (2008) aporta otras novedades, que no atañen directamente a la posición sistemática de los panochinos.

En el análisis filogenético elaborado por Porpino et al. (2009), para el cual utilizó solamente caracteres del esqueleto postcraneal (ya que también únicamente de *Panochthus* se conoce material del esqueleto postcraneal), obtuvo como resultado el mismo grupo monofilético propuesto por Fernicola (2008): *Neosclerocalyptus* y *Panochthus*.

Sin embargo, en los análisis filogenéticos propuestos por Porpino et al. (2010) y por Fernicola & Porpino (2012) se observa un grupo monofilético diferente formado por *Panochthus* y *Hoplophorus*; para realizar estos análisis se extrajeron caracteres craneanos, dentarios y postcraneanos, dicha agrupación es mayormente soportada por caracteres del tubo caudal. En ese trabajo, a su vez, los autores proponen la restricción de la tribu Hoplophorini al linaje representado por *Hoplophorus*, reconociendo a la tribu como el grupo hermano de Panochthini agrupando ambas tribus dentro de Panochthinae (= *Hoplophorus* + *Panochthus*); y el reconocimiento de una nueva subfamilia, Neosclerocalyptinae, representada por *Neosclerocalyptus*, quedando así esta última como el grupo hermano de Panochthinae.

Las siguientes listas expresan sintéticamente los principales esquemas clasificatorios, los cuales han sido históricamente utilizados para el estudio de la sistemática de los gliptodontes, propuestos por Ameghino (1889), Castellanos (1931, 1932 y 1959) y Hoffstetter (1958). También se incluye uno de los más recientes esquemas (Fernicola, 2008).

Ameghino (1889)

Orden Gliptodontia

Fam. Glyptodontidae

Fam. Hoplophoridae (*Nopachtus*, *Panochthus*)

Fam. Doedicuridae

Castellanos (1931 y 1932)

Fam. Palaeopeltidae

Fam. Glyptodontidae

Fam. Propalaehoplophoridae

Subfam. Propalaehoplophorinae

Subfam. Glyptatelinesae

Fam. Doedicuridae

Subfam. Doedicurinae

Subfam. Panochthinae

Fam. Hoplophoridae (=Sclerocalyptidae)

Subfam. Hoplophorinae (=Sclerocalyptinae)

Subfam. Plohophorinae (=Palaeohoplophorinae Castellanos, 1931)

Hoffstetter (1958)

Fam. Glyptodontidae

Subfam. Glyptatelinesae

Subfam. Propalaehoplophorinae

Subfam. Glyptodontinae

Subfam. Doedicurinae

Subfam. Hoplophorinae (=Sclerocalyptinae)

Tribu Palaeohoplophorini

Tribu Neuryurini

Tribu Neothoracophorini

Tribu Plohophorini

Tribu Sclerocalyptini (=Hoplophorini)

Tribu Lomaphorini

Tribu Panochthini

Castellanos (1959)

Superfam. Glyptodontoidea

Fam. Palaeopeltidae

Fam. Glyptodontidae

Subfam. Palaehoplophorinae

Subfam. Glyptodontinae

Subfam. Hoplophorinae (=Sclerocalyptinae)

Tribu Trachycalyptini

Tribu Hoplophorini

Tribu Plohophorini

Subfam. Doedicurinae

Tribu Doedicurini

Tribu Panochthini

Fernicola (2008)

Magnorden Xenarthra

Orden Cingulata

Infraorden Glyptodontoini

Superfam. Glyptodontoidea

Fam. Panochthidae

Subfam. Panochthinae

Tribu Panochthini

Tribu Neothoracophorini

Fam. Glyptodontidae

Tribu Palaehoplophorini

Subfam. Plohophorinae

Tribu Plohophorini

Subfam. Glyptodontinae

Tribu Doedicurini

Tribu Neuryurini

Fam. Glyptatelidae

Tribu Glyptodontini

Infraorden Propalaehoplophorini

Superfam. Propalaehoplophoroidea

Fam. Propalaehoplophoridae

1. 5. Estado del conocimiento de los géneros y especies de la Tribu Panochthini en el momento de iniciar esta Tesis (2007)

En este apartado se dan a conocer las vicisitudes que atravesó este particular grupo de gliptodontes y la situación sistemática y nomenclatural en la cual se encontraban los miembros de la Tribu en el momento de comenzar con esta Tesis Doctoral (2007).

Inicialmente, Ameghino (1889) incluyó *Panochthus* y *Nopachtus* dentro de la familia Hoplophoridae, la que, con un sentido muy comprensivo, abarcó géneros tales como *Hoplophorus*, *Propalaehoplophorus*, *Palaeoplophorus*, *Plophorus* y *Lomaphorus*.

Panochthus Burmeister 1866, *Nopachtus* Ameghino, 1888 y *Propanochthus* Castellanos, 1925, fueron reconocidos por primera vez como conformando un grupo por Castellanos (1927), quien lo nominó como la subfamilia Panochthinae, incluida en la familia Daedicuridae. Dichos géneros se registran desde el Mioceno tardío hasta el Pleistoceno tardío de América del Sur (Scillato-Yané et al., 1995; Cione et al., 1999). Esta Subfamilia, junto a los Daedicurinae (*sic*), conforman la familia Daedicuridae (Castellanos, 1942a) (*sic*). Simpson (1945a) dio a este grupo la categoría taxonómica de tribu Panochthini (ver Cattoi, 1966; Scillato-Yané et al., 1995; Scillato-Yané & Carlini, 1998; Porpino & Bergqvist, 2002; Zamorano, 2005; Zamorano & Scillato-Yané, 2006 y Zurita, 2007), incluyendo en ella los tres géneros mencionados por Castellanos.

El género *Nopachtus* fue fundado por Ameghino (1888); Castellanos (1925) ilegítimamente lo enmendó como *Nopachthus* (ICZN, 1999, Art. 33) (ver Mones, 1986). Dentro de *Nopachtus*, Ameghino solamente incluyó una especie, *N. coagmentatus*, que reconoció a base de un trozo lateral derecho de la coraza dorsal, la mitad derecha y un fragmento de la parte superior del tubo caudal; todo el material corresponde al mismo individuo, y fue hallado en las Sierras de Córdoba, en las cercanías de Villa Cura Brochero (ver Castellanos, 1942a).

Moreno (1888) describió *Panochthus trouessarti* sobre la base de un trozo del borde posterodorsal de la coraza, proveniente de la barranca de Monte Hermoso. Castellanos (1925) la ubicó como otra especie del género, *N. trouessarti* (Moreno, 1888), alegando que difiere de *N. coagmentatus* específicamente.

El género ***Propanochthus*** fue fundado por Castellanos en 1925 para incluir una especie, *Pr. bullifer*, inicialmente atribuida al género *Panochthus* por Burmeister (1874).

La mayoría de las especies de esta tribu corresponden al género ***Panochthus*** Burmeister, 1866. *Panochthus* fue descripto originalmente como un subgénero de *Glyptodon* Owen 1839 (Burmeister 1866: 190-191). Hoffstetter (1955) demostró que el género *Glyptodon* Owen, 1838 (non Owen 1839) se fundó (sin designar la especie correspondiente) sobre un diente aislado que en realidad pertenecía a una especie indeterminada de *Panochthus* Burmeister, 1866 (Mones, 1994). La especie tipo de *Panochthus* es *Glyptodon tuberculatus* Owen, 1845, como lo estableció Burmeister (1866).

Panochthus intermedius Lydekker, 1895, fue descripta a base de una coraza dorsal casi completa hallada en el Puerto de Buenos Aires; se encuentra entre los mayores gliptodontes conocidos, junto con *Doedicurus clavicaudatus* (Owen), *Glyptodon elongatus* Burmeister y *Glyptodon munizi* Ameghino, entre otros (Fariña et al., 1998; Scillato-Yané & Carlini, 1998; Fariña 2000; Soilbenzon et al., 2006; Zamorano & Scillato-Yané, 2006; Cruz et al., 2007 y 2011; Zamorano, 2009; Zurita et al., 2011).

En 1933 Castellanos mencionó una nueva especie, *P. subintermedius*, sin caracterizarla, por lo que debería considerarse un *nomen nudum* (ICZN, 1999, Art. 13). El mismo autor (Castellanos, 1937), no obstante, le dio validez a base de un ejemplar consistente en grandes fragmentos de coraza y un tubo caudal, extraídos de una excavación en Palermo (Ciudad de Buenos Aires). *Panochthus subintermedius* es de tamaño similar a *P. intermedius*. Estas dos últimas especies son las únicas del género que se registran en la Edad Ensenadense.

La especie *P. lundii* Burmeister, 1874, fue descripta sobre las figuras de la parte anterior de un cráneo, un pie y “canilla” (*sic*; ha de tratarse de un hueso largo indeterminado), publicadas por Lund (1844; *non vide*). El paleontólogo danés había reunido estos restos bajo el nombre de *Hoplophorus euphractus*, aunque, según Burmeister (1874), pertenecían a distintas especies de xenartros (los detalles sobre estos materiales y algunos más atribuidos por Burmeister [1874] a *Panochthus lundii* se mencionan en el apartado 4. 3. 3.).

Panochthus morenoi Ameghino, 1881 fue fundada sobre trozos de coraza hallados en los alrededores de Montevideo (Ameghino 1881: 309). Ameghino (1889)

ofreció caracteres del cráneo y del tubo caudal basándose en nuevos restos procedentes de Montevideo y distintos puntos de la provincia de Buenos Aires (Ameghino, 1889: 834).

Ameghino (1889) reconoció dos nuevas especies: *Panochthus frenzelianus* y *P. voghti*. La primera fue descrita sobre un esqueleto casi completo y la coraza completa (escudete cefálico, coraza dorsal y tubo caudal) del mismo individuo, pero Ameghino nunca aclaró su procedencia geográfica; no obstante, indicó que la especie en cuestión se registra en la provincia de Buenos Aires y en los alrededores de Montevideo. *Panochthus voghti* fue fundada sobre la vista fotográfica del cráneo hallado junto con una parte considerable del esqueleto en el Arroyo de Pergamino (norte de la provincia de Buenos Aires). Esta última especie está citada por Ameghino en el trabajo original en dos páginas consecutivas con dos gráficas distintas (Ameghino, 1889: 836 y 837), *P. voghti* y *P. voghtii*, respectivamente. A su vez, Castellanos (1942a) hace referencia a esta como *P. vogti*. Al reconocerla Ameghino expresa que se la dedica al naturalista suizo Carlos Voght, que en verdad es Karl Christoph Vogt (1817-1895), de origen alemán. La enmienda de Castellanos (1942a) es injustificada y lo más sensato parece ser colocarle una sola “i” (ICZN, 1999, Art 32; Mones y Mehl, 1990); por lo tanto, su nombre correcto sería: *P. voghti*. Santiago Roth fue quien identificó y mencionó por primera vez ésta especie, luego le cedió a Florentino Ameghino una fotografía del cráneo y le señaló las características por las cuales consideraba que el material correspondía a una nueva especie. Cuando Roth (1888: 401) la mencionó, *P. vogti* Roth, 1888 quedó como *nomen nudum* (ver Ameghino, 1889; Mones, 1986). Por lo tanto la forma válida es *P. voghti* Ameghino, 1889.

También en la magna obra de 1889 Ameghino reconoció una especie de la que se encuentra dibujada la extremidad del tubo caudal en la *Ostéographie* de De Blainville (1864), reproducida luego por Nodot (1957) sin darle un nombre. Según Burmeister (1874) la pieza correspondería a *P. tuberculatus*, aunque Ameghino expresa: “Es evidente que esta pieza procede, sinó de una especie del género *Panochthus*, á lo menos de un género muy cercano, pero la extremidad de la cola formada por dos enormes verrugas elípticas separadas en su extremidad posterior por una hendidura perpendicular, y muy poco divergentes por adelante, no permiten identificarla con ninguna de las especies de *Panochthus*, constituyendo evidentemente una especie distinta que designo con el nombre de *Panochthus* (?) *Nodotianus* en honor de Nodot, que es quien la ha dado a conocer” (Ameghino, 1889: 837, *sic*).

Castellanos (1942a) fundó tres nuevas especies de *Panochthus* basándose casi únicamente en vistas fotográficas. Son ellas: (1) *P. rusconii*, basada en un tubo caudal del “Pampeano” (Lydekker, 1895: 111), presumiblemente de la región pampeana, del cual Castellanos solo observó la figura de Lydekker (1895, lám. XXIV, figs. 1 y 1a), presentada por el paleontólogo británico como de *P. tuberculatus*; (2) *P. oliveiraroxoi*, reconocida por un tubo caudal del Pleistoceno de Ceará (Brasil), observado por Castellanos en las colecciones del Museo Nacional de Río de Janeiro y luego caracterizado a base de fotografías; (3) *P. greslebini*, reconocida mediante la observación de cuatro fotografías que le fueron enviadas desde Brasil; las imágenes son de un tubo caudal casi completo del Pleistoceno del Estado de Ceará, Brasil.

Paula Couto (1954) fundó la especie *Panochthus rochai*, sobre la base de un fragmento distal de tubo caudal. Estudiando nuevamente los panochinos de Brasil, Moreira (1971) y Porpino & Bergqvist (2002) sinonimizaron *P. oliveiraroxoi* y *P. rochai* con *P. greslebini*.

En 1965 Moreira reconoció una nueva especie, que incluyó en el género *Panochthus*, *P. jaguaribensis*, basándose en un tubo caudal y en un trozo del anillo caudal más distal que provienen del Pleistoceno del Estado de Ceará, Brasil. Luego, en 1971, después de reexaminar el material tipo y compararlo con otro tubo caudal y partes de coraza colectados en Taperoá, Estado de Paraíba, Brasil, el mismo autor propuso un nuevo género, *Parapanochthus*, y estableció así la nueva combinación *Parapanochthus jaguaribensis*. Bergqvist (1993) revisó nuevamente el material analizado por Moreira (1965) y lo comparó con el de diversas especies de *Panochthus*; no observó diferencias que justifiquen ubicar la especie en un nuevo género. De tal modo, volvió a transferirla al género *Panochthus* y sinonimizó *Parapanochthus* con *Panochthus* (Bergqvist, 1993).

Para concluir con el estado del conocimiento que hasta el 2007 existía sobre *Panochthus*, cabe mencionar tres especies, a dos de las cuales les corresponde la categoría de *nomen nudum* (ICZN, 1999, Art. 12): *P. eocenus* Scalabrini, 1887 y *P. beyrichi* Roth, 1888. Asimismo, Burmeister (1874: 140-141) transfiere a *Panochthus* la especie *Glyptodon giganteus* Serres, 1866 (in Pouchet, 1866) (ver Pouchet, 1866; Burmeister, 1874).

Sobre todas estas especies se tratará detalladamente en el apartado “Sistemática”, capítulo 4 de esta Tesis; allí figurarán las observaciones originales del autor.

En la siguiente lista se consignan los géneros y las especies de panochinos generalmente considerados válidos hasta el 2007 (año del inicio de esta Tesis Doctoral).

Tribu Panochthini Castellanos, 1927

Nopachtus Ameghino, 1888

N. coagmentatus Ameghino, 1888 [especie tipo]

N. trouessarti (Moreno, 1888)

Propanochthus Castellanos, 1925

Pr. bullifer (Burmeister, 1874) [especie tipo]

Panochthus Burmeister, 1866

P. tuberculatus (Owen, 1845) [especie tipo]

P. intermedius Lydekker, 1895

P. subintermedius Castellanos, 1937

P. lundii Burmeister, 1874

P. morenoi Ameghino, 1881

P. frenzelianus Ameghino, 1889

P. voghti Ameghino, 1889

P. (?) nodotianus Ameghino, 1889

P. rusconii Castellanos, 1942

P. greslebini Castellanos, 1942

P. jaguaribensis Moreira, 1965

Esta lista, comparada con la del apartado “7. 2. Conclusiones sistemáticas”, pone de manifiesto el cambio resultante de la labor desarrollada en el curso de esta Tesis Doctoral. En el apartado “4. Sistemática” se detallan las concepciones cambiantes acerca de los Panochthini, desde el reconocimiento de cada uno de los taxones (géneros y especies) hasta la situación taxonómica actual.

Es preciso referirse, ya que llamará mucho la atención, al año “1895” que se menciona para la publicación de Lydekker: Contributions to a Knowledge of the Fossil Vertebrates of Argentina. 2. The Extinct Edentates of Argentina. *Anales del Museo de La Plata (Paleontología Argentina III)*: 1-118. Ya que esta obra es comúnmente citada como aparecida en 1894 (y 1894 es, en efecto, el año que figura impreso en dicha obra). Se realiza esta enmienda debido a que Ameghino (1895: 97) afirma que la obra del autor británico apareció a principios del año en curso (o sea, en 1895). Estos casos ambiguos son los que ICZN llama “indicios”; al no haber sido refutada la aseveración de Ameghino por ninguno de los interesados (en este caso Lydekker o Moreno) debe aceptarse la corrección (de 1894 a 1895) (Mones, com. pers., 2011; y ver Zamorano et al., 2012).

1. 6. Objetivos

El Objetivo Principal es realizar un estudio completo de los Hoplophorinae Panochthini, los cuales se registran a partir del Mioceno tardío y se extinguen en el Pleistoceno tardío, conjuntamente con la mayoría de la megafauna sudamericana.

En este orden de ideas, se persiguen los siguientes Objetivos Particulares:

- 1) Aclarar el panorama sistemático: tribu, géneros y especies representados, sinonimia y reconocimiento eventual de nuevos taxones. Para ello es necesario realizar un estudio anatómico detallado de los restos conocidos.
- 2) Analizar la evolución de los Panochthini en el marco de la problemática de los Glyptodontidae de América del Sur.
- 3) Estudiar algunos aspectos paleoecológicos de los Panochthini en el marco de las paleocomunidades reconocidas.
- 4) Analizar la distribución geográfica de los Panochthini en América del Sur, delimitando las áreas de distribución de los taxones bien definidos.
- 5) Analizar el valor bioestratigráfico de las especies de la tribu, en el contexto de los esquemas estratigráficos propuestos.

1. 7. Hipótesis

A) Sistemáticas y filogenéticas

- a) Los Panochthini son un grupo natural, cuyos integrantes comparten efectivas sinapomorfías.
- b) Los Panochthini están relacionados filogenéticamente con algunas especies actualmente ubicadas como “Plohophorini”.
- c) Los Panochthini son el grupo más derivado de Hoplophorinae, lo cual se manifiesta en los caracteres de los osteodermos, morfología de la región anterior del cráneo, alto grado de neumatización, etc.

B) Bioestratigráficas

- Los géneros y especies de Panochthini son buenos indicadores bioestratigráficos, desde el Mioceno tardío hasta el Pleistoceno tardío de la Argentina.

C) Paleoambientales y paleoclimáticas

- Los Panochthini son gliptodóntidos que están relacionados mayormente a ambientes áridos o semiáridos.

“¿Cómo empieza la elaboración del conocimiento?,
una respuesta viene de la mano de una pregunta,
una pregunta de la mano de una inquietud,
y una inquietud de la mano de un estímulo que nos
llega del exterior vía sensorium, o sea, por los sentidos”.

Jorge Wagensberg (n. 1948).

Capítulo 2. MATERIALES Y MÉTODOS

2. 1. Terminología anatómica utilizada y aspectos nomenclaturales y bioestratigráficos

La terminología anatómica empleada para realizar la descripción de los materiales proviene principalmente de las contribuciones de Burmeister (1874), Ameghino (1889), Castellanos (1942a), Paula Couto (1957), Sisson & Grossman (1959) y Gillette & Ray (1981). Asimismo, para caracteres particulares se utilizó terminología anatómica más actualizada (Zurita, 2007; Krmpotic et al., 2009). Se utiliza “cf.” en el sentido dado por Bengtson (1988).

La nomenclatura seguida en esta contribución se ajusta a las normas adoptadas por la Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica, en el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN, 1999). El término *nomen dubium* se emplea según lo propuesto oportunamente por Mones (1989), es decir: para aquellos taxones nominales que, sobre la base de la evidencia disponible, son de dudosa aplicación, pero cuya situación podría ser dilucidada con el eventual hallazgo de nuevo material (ver apartado 4. 3 de esta Tesis).

Los esquemas cronológicos y bioestratigráficos básicos de esta Tesis se basan mayormente en los de Cione & Tonni (1995b, 1999 y 2005), así como en las publicaciones citadas en el capítulo 5.

2. 2. Repositorios y abreviaturas

ARGENTINA

- **Ciudad Autónoma de Buenos Aires**
 - **MACN:** Sección Paleontología Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”. Colección Nacional Ameghino (**A**) y Colección Paleovertebrados (**Pv**).
- **Provincia de Buenos Aires**
 - **MD-FM:** Museo Municipal de Ciencias Naturales Carlos Darwin (Punta Alta); colección Farola Monte Hermoso.
 - **MHM-P:** Museo Histórico Municipal Alfredo Enrique Múlgura, General Belgrano.
 - **MLP:** Museo de la Plata, División Paleontología Vertebrados, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata.
 - **MMH-FMH:** Museo Municipal de Ciencias Naturales de Monte Hermoso (Monte Hermoso); colección Farola Monte Hermoso.
 - **MMP:** Museo Municipal de Ciencias Naturales "Lorenzo Scaglia" (Mar del Plata).
- **Provincia de Córdoba**
 - **MDVS:** Museo Dalmacio Vélez Sarsfield (Amboy, Calamuchita).
- **Provincia de Corrientes**
 - **CTES-PZ** (UNNE): Paleozoología Corrientes, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, Universidad Nacional del Nordeste.
- **Provincia de Entre Ríos**
 - **CICYTTP:** Centro de Investigaciones Científicas y de Transferencia de Tecnología a la Producción, Colecciones paleontológicas, Diamante.
 - **UAP:** Museo de la Universidad Adventista del Plata, Villa Libertador General San Martín.

- **Provincia de Santa Fe**

- **MUFyCA:** Museo Universitario Florentino y Carlos Ameghino, Rosario.

- **Provincia de San Juan**

- **MMB:** Museo Municipal de Barreal, departamento de Barreal.

BOLIVIA

- **MHNC:** Museo de Historia Natural de Cochabamba “Alcide d’Orbigny”.
- **CNM:** Casa Nacional de la Moneda, Potosí.

BRASIL

- **DGM:** Divisão de Geologia e Mineralogia, Rio de Janeiro.
- **MCC:** Museu Câmara Cascudo, Natal.
- **MNRJ:** Museo Nacional, Rio de Janeiro.
- **MRFC:** Museu Rocha, Fortaleza, Ceará.
- **SGB:** Serviço Geológico de Rio de Janeiro.
- **UFMG:** Museo de la Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte.

DINAMARCA

- **ZMK:** Zoologik Museum, Colección Peter W. Lund, Kjöbenhan.

ESTADOS UNIDOS DE AMERICA

- **AMNH:** American Museum of Natural History, New York.

FRANCIA

- **MHNP:** Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

INGLATERRA

- **BM(NH):** British Museum (Natural History), London.
- **RCS:** Royal College of Surgeons Museum, London.

SUIZA

- **MHNG:** Musée d'Histoire Naturelle, Genève.

URUGUAY

- **FC-DPV:** Departamento de Paleontología de la Facultad de Ciencias, Universidad de la República.

Abreviaciones y términos mencionados en el texto

AP: Antes del Presente.

ca.: *circa*.

IC: Índice de Consistencia.

ICR: Índice de Consistencia Reescalado.

ICsA: Índice de Consistencia sin Autopomorfias.

ICZN: International Commission on Zoological Nomenclature / Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica (Código Internacional de Nomenclatura Zoológica).

IR: Índice de retención.

ISC: International Stratigraphic Chart (International Commission on Stratigraphy).

GIBA o GABI: Gran Intercambio Biótico Americano o Great American Biotic Interchange.

L: pasos de los árboles filogenéticos.

Ma: *Mega-annum*, millones de años.

msnm: metros sobre el nivel del mar.

Estuche caudal: La coraza de los Cingulata comprende el escudete cefálico, la coraza dorsal y el estuche caudal. En los Glyptodontidae, el estuche caudal está constituido por anillos caudales y, muy a menudo, también por un tubo caudal rígido.

Molariforme: Se denomina así cada uno de los dientes de los xenartros, puesto que estos mamíferos no tienen homología cierta con la dentición de los mamíferos. Se identifican con “M” los molariformes superiores y con “m” los inferiores. En los gliptodóntidos, se enumeran de 1 a 8 anteroposteriormente.

2. 3. Ejemplares estudiados: número de repositorio, restos, procedencia geográfica y estratigráfica

Los Pisos/Edades que se mencionan a continuación, tanto los que actualmente están aceptados como los que no, serán analizados en el apartado “5. 1. Distribución estratigráfica de los Panochthini” de esta Tesis. Como así también serán señalados, en el mismo capítulo (apartado “5. 2. Distribución geográfica de los panochthinos”), los registros geográficos aquí citados.

Nopachtus coagmentatus Ameghino, 1888

- MLP 16-122 (holotipo), fragmento de tubo caudal; la coraza (de, aproximadamente 0,60 m x 1 m) originalmente asociada está extraviada. Procedencia estratigráfica y geográfica: Formación Brochero (“Brocherense”, *sensu* Castellanos, 1942a [Mioceno tardío-Plioceno?]) de los Valles de las Sierras de Córdoba, en las cercanías de Villa Cura Brochero, Argentina.
- MACN-A 1208/09, fragmento, aproximadamente de tres osteodermos, de la región anterior de la coraza. Procedencia estratigráfica y geográfica: sin datos.

Nopachtus cabrerai Zamorano et al., 2011

- MACN-Pv 2670 (holotipo), mitad lateral derecha de la coraza dorsal. Procedencia estratigráfica y geográfica: Formación Monte Hermoso (Montehermosense, Mioceno tardío-Plioceno temprano?) de la base de la barranca de Monte Hermoso, provincia de Buenos Aires, Argentina (ver Castellanos, 1942a: 456).
- MD-FM-05-265, trozo de coraza de aproximadamente 400 x 200 mm. Procedencia estratigráfica y geográfica: Formación Monte Hermoso (Montehermosense, Mioceno tardío-Plioceno temprano?) de Monte Hermoso, provincia de Buenos Aires, Argentina.
- MMH-FMH-84-1-7, fragmento de la región anterior de la coraza dorsal, compuesta por siete osteodermos. Procedencia estratigráfica y geográfica: Formación Monte Hermoso (Montehermosense, Mioceno tardío-Plioceno temprano?) de Monte Hermoso, provincia de Buenos Aires, Argentina.

***Propanochthus bullifer* (Burmeister, 1874)**

- MACN-Pv 1761 (holotipo), fragmento de la región posterodorsal de la coraza dorsal, incluido parte del borde posterior; y tubo caudal completo. Procedencia estratigráfica y geográfica: Se desconoce con exactitud la procedencia estratigráfica. Procede del lado occidental de la Sierra Alta, cerca de Mina Clavero, propiedad del D. Arístides Ramallo, provincia de Córdoba, Argentina.
- MUFyCA 370, osteodermos sueltos de la coraza dorsal. Procedencia estratigráfica y geográfica: Formación Brochero, “Brocherense”, *sensu* Castellanos, 1942a (Mioceno tardío-Plioceno?) de las barrancas entre las de Catedral y El Divisadero, margen derecha del río Grande de Nono, Valle de Traslasierra, Nono, Córdoba, Argentina. Estos materiales fueron asignados por Castellanos (1942 y 1944) a *Nopachtus coagmentatus* (ver Cruz, 2011).

***Panochthus intermedius* Lydekker, 1895**

- MLP 16-36 (holotipo), coraza dorsal casi completa; le faltan los bordes laterales y el margen anterolateral derecho. Procedencia estratigráfica y geográfica: Según Lydekker (1895: 34). “Pampeano del Puerto de Buenos Aires”. Ensenadense (Pleistoceno temprano-medio) del Puerto de Buenos Aires (actualmente “Ciudad Autónoma de Buenos Aires”), Argentina.
 - MHNC-13491, un espécimen casi completo: cráneo y mandíbula, parte del esqueleto postcraneal, escudo cefálico, coraza dorsal casi completa, excepto la región posterodorsal, fragmentos de algunos anillos caudales y fragmento proximal del tubo caudal. Procedencia estratigráfica y geográfica: Formación Sacaba (Pleistoceno medio-tardío [ver Soruco y Díaz Martínez, 1996]) de Cochabamba, Bolivia.
 - CTES-PZ 7496, osteodermos aislados. Procedencia estratigráfica y geográfica: Formación Arroyo Toropí (Pleistoceno tardío) de Bella Vista, Departamento de Bella Vista, Corrientes.
 - CTES-PZ 7500, osteodermos aislados. Procedencia estratigráfica y geográfica: Formación Yupoí (Pleistoceno tardío) de Bella Vista, Departamento de Bella Vista, Corrientes.
- (Estos dos últimos materiales [CTES-PZ 7496 y CTES-PZ 7500], atribuidos a *Panochthus cf. intermedius* por Scillato-Yané et al. [1998], son considerados en esta Tesis como de *Panochthus* sp.).

***Panochthus subintermedius* Castellanos, 1937**

- MACN-Pv 5130 (holotipo), húmero derecho, sin la porción distal; fémur izquierdo, sin el segundo trocánter y parte del tercero, los cuales están quebrados; fragmento de la pelvis; varios fragmentos de la coraza dorsal correspondientes a la región antero-dorsal (dos filas solamente) y a las regiones media y postero-dorsal; tubo caudal completo, junto con el último anillo distal (están fusionados). Procedencia estratigráfica y geográfica: Formación Ensenada (Ensenadense, Pleistoceno temprano-medio) de la Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina.
- MUFyCA 342, fragmento distal del tubo caudal. Procedencia estratigráfica y geográfica: Pleistoceno del Río Carcaraña, Córdoba, Argentina (ver Cruz et al., 2011) (En esta Tesis se considera este material como de *P. cf. subintermedius*).

***Panochthus tuberculatus* (Owen, 1845)**

- RCS 3607 (ex RCS 558); RCS 3609 (ex RCS 559), (holotipo), dos trozos de coraza dorsal [extraviados]. Procedencia estratigráfica y geográfica: [Depósitos “terciarios” en las Pampas de Buenos Aires] “From the tertiary (sic) deposits in the Pampas of Buenos Ayres”, son los únicos datos que brinda Owen (1845: 120).
- MLP 16-29 (neotipo), cráneo, mandíbula, esqueleto postcraneal muy completo, coraza dorsal, anillos caudales y tubo caudal. Procedencia estratigráfica y geográfica: Formación Buenos Aires (Bonaerense, Pleistoceno medio tardío) de Tapalqué, partido de Tapalqué, centro de la provincia de Buenos Aires, Argentina.
- CNM s/n (colección antigua), cráneo y coraza dorsal incompletos y mal preservados. Procedencia estratigráfica y geográfica: Pleistoceno de Potosí, Bolivia.
- CYTTP-PV-M-1-78, fragmento de coraza. Procedencia estratigráfica y geográfica: Formación Ander Egg (Pleistoceno superior) del Arroyo Ensenada, Departamento de Diamante, Entre Ríos. Argentina.
- CICYTTP-PV-M-1-69, fragmentos de tubo caudal. Procedencia estratigráfica y geográfica: Formación Tezanos Pinto (Pleistoceno medio-superior) del Arroyo Ensenada, Departamento de Diamante, Entre Ríos. Argentina.

- MACN-A 2202, osteodermos aislados. Procedencia estratigráfica y geográfica: Formación Luján (Lujanense, Pleistoceno tardío) de Lujan, provincia de Buenos Aires, Argentina (el doctorando considera este material como de *Panochthus* sp.).
- MACN-Pv 1145, fragmento de coraza dorsal y tubo caudal incompleto. Procedencia estratigráfica y geográfica: Lujanense (Pleistoceno tardío) del Río Salado, partido de General Belgrano, provincia de Buenos Aires, Argentina.
- MACN-Pv 1745, tubo caudal. Procedencia estratigráfica y geográfica: "Pampeano" de la provincia de Buenos Aires, Argentina.
- MACN-Pv 2223, Cráneo muy incompleto. Procedencia estratigráfica y geográfica: Lujanense (Pleistoceno tardío) del Río Quequén Salado, partido de Coronel Dorrego, provincia de Buenos Aires, Argentina.
- MACN-Pv 5014, porción distal de tubo caudal. Procedencia estratigráfica y geográfica: Lujanense (Pleistoceno tardío) de la provincia de Buenos Aires, Argentina.
- MD-08-02, cráneo incompleto, sin la porción lateral derecha. Procedencia estratigráfica y geográfica: Lujanense (Pleistoceno tardío) de la "Secuencia Agua Blanca" en las costas de Pehuen C6, partido de Coronel Rosales, provincia de Buenos Aires, Argentina.
- MD-90-151, coraza dorsal casi completa asociada a un tubo caudal fragmentario. Procedencia estratigráfica y geográfica: Lujanense (Pleistoceno tardío) de la "Secuencia Agua Blanca" en las costas de Pehuen C6, partido de Coronel Rosales, provincia de Buenos Aires, Argentina.
- MD-90-37, coraza dorsal casi completa asociada con una rama mandibular incompleta y con fragmentos de la otra rama, anillos caudales fragmentarios y un escudo cefálico completo (la mandíbula es MD-90-37-C, la coraza dorsal MD-90-37-A, el escudete cefálico MD-90-37-B y los anillos caudales MD-90-37-D). Procedencia estratigráfica y geográfica: Lujanense (Pleistoceno tardío) de la "Secuencia Agua Blanca" en las costas de Pehuen C6, partido de Coronel Rosales, provincia de Buenos Aires, Argentina.
- MDVS-0008, tubo caudal. Procedencia geográfica y estratigráfica: Lujanense (Pleistoceno tardío) de Río Tercero, provincia de Córdoba, Argentina (En esta Tesis se considera este material como de *Panochthus* sp.).
- MHGN 633/02 (holotipo de *Panochthus voghti*), cráneo casi completo, sin la apófisis maxilar descendente derecha; parte del esqueleto postcraneal (húmero

izquierdo, radio, ulna, autopodio anterior izquierdo, fémur izquierdo, tibia-fíbula, autopodio posterior izquierdo y algunas vertebrae caudales); escudete cefálico; y trozo de la coraza dorsal de aproximadamente 900 x 500 mm. Procedencia geográfica y estratigráfica: Lujanense (Pleistoceno tardío) del arroyo Pergamino (norte de la provincia de Buenos Aires), Argentina.

- MLP 16-31, tubo caudal. Procedencia estratigráfica y geográfica: Sin datos.
- MLP 16-32, tubo caudal. Procedencia estratigráfica y geográfica: Sin datos.
- MLP 16-33 (holotipo de *Panochthus rusconii*), tubo caudal. Procedencia estratigráfica y geográfica: “Pampeano” de la provincia de Buenos Aires, Argentina.
- MLP 16-37 cráneo y mandíbula. Procedencia estratigráfica y geográfica: Sin datos.
- MLP 16-37a, tubo caudal. Procedencia estratigráfica y geográfica: Sin datos.
- MLP 16-37b, cráneo y mandíbula. Procedencia estratigráfica y geográfica: Sin datos.
- MLP 16-38, cráneo y mandíbula. Procedencia estratigráfica y geográfica: Sin datos.
- MLP 16-37a, cráneo y mandíbula. Procedencia estratigráfica y geográfica: Sin datos.
- MLP 10-VIII-4-1, húmero derecho e izquierdo. Procedencia estratigráfica y geográfica: Sin datos.
- MLP 80-VIII-13-30, varios osteodermos de la coraza dorsal. Procedencia estratigráfica y geográfica: Lujanense (Pleistoceno tardío) de Paso Otero (margen izquierdo), partido de Necochea, provincia de Buenos Aires, Argentina.
- MLP 86-III-25-5, varios fragmentos de la coraza dorsal. Procedencia estratigráfica y geográfica: Lujanense (Pleistoceno tardío) del Arroyo Tapalqué, partido de Olavarría, provincia de Buenos Aires, Argentina.
- MLP 91-IV-15-36, fragmento de coraza dorsal y varios osteodermos aislados. Procedencia estratigráfica y geográfica: Lujanense (Pleistoceno tardío) de Centinela del Mar, partido de General Alvarado, provincia de Buenos Aires, Argentina.
- UAP 1099, fragmentos de tubo caudal. Procedencia estratigráfica y geográfica: Sin datos.

***Panochthus frenzelianus* Ameghino, 1889**

- AMNH 11243 (holotipo), cráneo completo, esqueleto postcranial casi completo, escudete cefálico, coraza dorsal y tubo caudal. Procedencia estratigráfica y geográfica: Sin datos.

***Panochthus greslebini* Castellanos, 1942**

- DGM 1-M (ex SGB1784 [ver Mones, 1986: 239]) (holotipo), tubo caudal casi completo, sin el anillo caudal más distal fusionado. Procedencia estratigráfica y geográfica: “El tubo caudal procede del estado de Ceará (Brasil), pero se desconoce el horizonte y también los sedimentos que los contenían” (Castellanos 1942: 584).
- MNRJ 2760/1V, tubo caudal casi completo, le falta el extremo proximal. Procedencia estratigráfica y geográfica: Sin datos de la estratigrafía, procede de Campo Alegre, Municipio de Taperoá, Estado de Paraíba, Brasil.
- MNRJ 2760/2V, fémur derecho. Procedencia estratigráfica y geográfica: Sin datos de la estratigrafía, procede de Campo Alegre, Municipio de Taperoá, Estado de Paraíba, Brasil.
- MNRJ 2760/3V, fémur izquierdo. Procedencia estratigráfica y geográfica: Sin datos de la estratigrafía, procede de Campo Alegre, Municipio de Taperoá, Estado de Paraíba, Brasil.
- MNRJ 2760/4V, fragmento de tibia-fíbula derecha. Procedencia estratigráfica y geográfica: Sin datos de la estratigrafía, procede de Campo Alegre, Municipio de Taperoá, Estado de Paraíba, Brasil.
- MNRJ 2760/5V, trozo de la región dorsal de la coraza dorsal, aproximadamente de 500 x 450 mm. Procedencia estratigráfica y geográfica: Sin datos de la estratigrafía, procede de Campo Alegre, Municipio de Taperoá, Estado de Paraíba, Brasil.
- MNRJ 3768V, fragmento de coraza dorsal, seis osteodermos. Procedencia estratigráfica y geográfica: Sin datos.
- MNRJ 3772V, MNRJ 3773V y MNRJ 3774V, osteodermos del borde lateral de la coraza dorsal. Procedencia estratigráfica y geográfica: Sin datos.
- MRFC s/n, trozo de tubo caudal. Procedencia estratigráfica y geográfica: Sin datos.

- MMB-005, trozo distal de tubo caudal (mal preservado). Procedencia estratigráfica y geográfica: Pleistoceno tardío de Río Dulce, localidad del Dique “Los Quiroga”, Santiago del Estero, Argentina; en una zona conocida clásicamente como Subcuenca de Alhuampa (Russo et al., 1979) (ver Chimento & Agnolin, 2011) (en esta Tesis se considera este material como de *P. cf. greslebini*).

***Panochthus jaguaribensis* Moreira, 1965**

- IESC 1-PV (holotipo), tubo caudal casi completo de un individuo adulto, con la extremidad proximal un poco desgastada. Procedencia estratigráfica y geográfica: Según Moreira (1965: 2), podría corresponderse con el “Pampeno Superior” de Argentina. Municipio de Limoneiro del Norte, estado de Ceará (Brasil).
- MCC 1564V, osteodermos de la región dorsal de la coraza dorsal. Procedencia estratigráfica y geográfica: Sin datos.
- MNRJ 2759-V, tubo caudal completo de un individuo adulto con vértebras incluidas y soldadas; fragmentos de anillos caudales; fragmentos de osteodermos sueltos de la coraza dorsal. Bergqvist (1993: 150) ordena este material de la siguiente manera: MNRJ 2759/1V, tubo caudal; MNRJ 2759/2V y MNRJ 2759/3V, partes del primer anillo caudal semi-móvil; MNRJ 2759/5V, parte de coraza dorsal. Procedencia estratigráfica y geográfica: Sin datos de la estratigrafía, procede de Campo Alegre, Municipio de Taperoá, Estado de Paraíba, Brasil.

Panochthus cf. subintermedius

- MLP 84-IX-2-11, cráneo incompleto, que consiste en la mitad derecha no muy bien preservada. Falta el extremo anterior del rostro y los senos frontales. El arco cigomático está parcialmente completo, está rota la apófisis descendente y falta la apófisis postorbital. La serie dentaria sobre el maxilar derecho está completa, con sus ocho molariformes, aunque no están perfectamente conservados. En la serie del maxilar izquierdo solamente se hallan los tres molariformes posteriores parcialmente fragmentados. Procedencia estratigráfica y geográfica: Parte superior de la Formación Ensenada (Pleistoceno temprano

tardío) de la Cantera de Hernández, alrededores de La Plata, provincia de Buenos Aires, Argentina.

Glyptodon cf. clavipes

- MHM-P 34, cráneo completo y parte del esqueleto postcraneano, muy bien preservados. Procedencia estratigráfica y geográfica: Miembro La Chubiamba de la Formación Luján, Lujanense (Pleistoceno tardío) de Luján, provincia de Buenos Aires, Argentina.

***Glyptodon reticulatus* Owen, 1845**

- MACN-Pv 200 (holotipo), esqueleto completo y coraza. Burmeister (1874) figura y clasifica este material como *Glyptodon asper*. Procedencia estratigráfica y geográfica: Formación Luján (Lujanense, Pleistoceno tardío) de Salto, provincia de Buenos Aires, Argentina.

***Doedicurus clavicaudatus* (Owen, 1847)**

- MLP 16-24, esqueleto y coraza parcialmente incompleta; el cráneo ha sido figurado por Lydekker (1895, lám. XXVII). Procedencia estratigráfica y geográfica: Formación Luján (Lujanense, Pleistoceno tardío) de Luján, provincia de Buenos Aires, Argentina.

***Neosclerocalyptus ornatus* (Owen, 1845)**

- MLP 16-28 (neotipo), esqueleto y coraza dorsal completos (figurado por Lydekker, 1895; láms. XI, XII y XIII). Procedencia estratigráfica y geográfica: Ensenadense (Pleistoceno medio) de Mar del Plata, provincia de Buenos Aires, Argentina.

***Phlyctaenopyga ameghini* (Ameghino, 1889)**

- MLP 16-101 (holotipo), cráneo aislado, sin la mandíbula. Procedencia estratigráfica y geográfica: “Araucanense” (Mioceno tardío-Plioceno?), departamento de Santa María, provincia de Catamarca, Argentina.
- MLP 29-VIII-8-2: varios fragmentos de coraza dorsal. Procedencia estratigráfica y geográfica: “Araucanense” (Mioceno tardío-Plioceno?), Quebrada de la

Sepultura, Puerta de Corral Quemado, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina.

- MLP 29-X-10-1: escudete cefálico casi completo, varios osteodermos y otros restos hoy perdidos, entre ellos un cráneo (este ejemplar, por comparación del cráneo con aquél del holotipo, permite la asignación de los restos consistentes en corazas a *Phlyctaenopyga ameghini*). Procedencia estratigráfica y geográfica: “Araucanense” (Mioceno tardío-Plioceno?), Loma de la Greda SO de San Fernando provincia de Catamarca, Argentina.

***Plohophorus figuratus* Ameghino, 1887**

- MLP 16-153, (holotipo), cráneo, mandíbula y coraza dorsal y un tubo caudal incompleto. Procedencia estratigráfica y geográfica: Formación Monte Hermoso, Montehermosense (Mioceno tardío-Plioceno temprano). Farola Monte Hermoso, provincia de Buenos Aires, Argentina.
- MMP 4823, cráneo sin mandíbula. Procedencia estratigráfica y geográfica: Formación Monte Hermoso, Montehermosense (Mioceno tardío-Plioceno temprano). Farola Monte Hermoso, provincia de Buenos Aires, Argentina.

***Propalaeophorus australis* Ameghino, 1887**

- MLP 16-15, esqueleto completo (figurado por Lydekker, 1895, láms. XXXI y XXXII). Procedencia estratigráfica y geográfica: Formación Santa Cruz (Santacruzense, Mioceno medio) de la provincia de Santa Cruz, Argentina.
- MLP 91-II-25-6, coraza dorsal y esqueleto apendicular parcialmente preservado. Procedencia estratigráfica y geográfica: Formación Río Jeineneni, Colloncurese (Mioceno temprano) de Río Jeineneni, Santa Cruz, Argentina.

***Pseudoplohophorus absolutus* Perea, 2005**

- FC-DPV-475 y 595 (holotipo). cráneo, mandíbula, atlas y vértebra compuesta, húmero y mano izquierdos, algunas placas de anillos caudales, fragmentos de pelvis, de vértebras sacras y caudales; fragmento anterior y mitad posterior de la coraza dorsal, tubo caudal, osteodermos del escudete cefálico. Procedencia estratigráfica y geográfica: Formación Camacho (Mioceno tardío) de Arazatí, Departamento de San José, barrancas costeras del Río de la Plata, Uruguay.

***Stromaphorus compressidens* (Moreno & Mercerat, 1891)**

- MLP 16-138 (holotipo), rama mandibular incompleta (Originalmente mencionado como material tipo de *Neuryurus compressidens* Moreno y Mercerat, según la descripción original, también comprendía la rama mandibular derecha). Procedencia estratigráfica y geográfica: “Araucanense” (Mioceno tardío-Plioceno?), Bajo de Andalhuala, departamento de Santa María, provincia de Catamarca, Argentina.
- MLP 29-X-8-I, coraza dorsal, sin los márgenes laterales; cráneo, sin el arco cigomático derecho y con los molariformes maxilares y mandibulares rotos a nivel del borde alveolar, mandíbula incompleta. Procedencia estratigráfica y geográfica: “Araucanense” (Mioceno tardío-Plioceno?), Barranca del Palito Parado, Campo del Jarillar, Puerta de Corral Quemado, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina.
- MLP 29-X-8-9: tubo caudal completo. Procedencia estratigráfica y geográfica: “Araucanense” (Mioceno tardío-Plioceno?), Campo de Cáliba, Puerta de Corral Quemado, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina.

***Hoplophorus euphractus* Lund, 1839**

- ZMK (holotipo), fragmento lateral de coraza dorsal [extraviado]. Procedencia estratigráfica y geográfica: Pleistoceno tardío de Lagoa Santa, Estado de Minas Gerais, Brasil.
- UFMG 1235, cráneo, coraza dorsal, esqueleto apendicular, numerosos fragmentos de anillos caudales y tubo caudal Procedencia estratigráfica y geográfica: Pleistoceno tardío de Minas Gerais, Brasil.

2. 4. Metodología aplicada

El método fue el habitual utilizado en investigaciones paleomastozoológicas. Se estudió la osteología de los ejemplares comparando las estructuras homólogas. Se consideró imprescindible, asimismo, atenerse a criterios epistemológicos lo más estrictos posibles en esta rama de las ciencias. Ello implica la formulación de hipótesis, deducción, contrastación por la evidencia empírica, inducción, etc.

A) Para el análisis filogenético:

Aquí se hace una breve mención del método utilizado para realizar el análisis filogenético; la elaboración de este se detallará en el capítulo 4. Se utiliza la propuesta originalmente por Hennig (1968), posteriormente formalizada por Nelson & Platnick (1981) y Wiley (1981) para la sistemática filogenética o cladística, que sostiene que la clasificación biológica debe estar basada en la filogenia de los grupos en estudio. Estos se reconocen como grupos porque sus miembros poseen uno o más caracteres avanzados (apomórficos) en común (sinapomorfías). El estudio filogenético practicado estuvo centrado en la revisión de los géneros y especies de la Tribu Panochthini. Los pasos seguidos fueron:

- 1) Revisión bibliográfica: se compilaron las descripciones originales y las principales referencias posteriores de los taxones estudiados.
- 2) Estudio de los materiales depositados básicamente en las colecciones de diferentes museos del país o extranjeros, ya sea personalmente o, en el caso de otros países o de existir dificultad para realizar el traslado a otras localidades, mediante vistas fotográficas. Asimismo, se estudiaron materiales encontrados en recientes viajes de campaña realizados a diversas localidades fosilíferas.
- 3) Identificación del material, nuevas definiciones y delimitaciones de los taxones (“taxonomía alfa”): se consultaron las diagnósis y las descripciones originales de los diversos taxones hasta el nivel específico, así como los trabajos de revisión posteriores. En la mayoría de los casos fue necesario proveer nuevas diagnósis y descripciones (o detallarlas y ampliarlas) para los taxones conocidos y

considerados válidos; también se han reconocido nuevos taxones, propuesto nuevas combinaciones nomenclaturales y sinonimizado varias especies.

4) Análisis y polarización de los caracteres: se analizaron los caracteres morfológicos y morfométricos del esqueleto de los materiales pertenecientes a los taxones tratados. Los caracteres fueron codificados y llevados a una matriz de taxones por caracteres (ver Apéndice). La distribución de los caracteres homólogos en conjuntos restringidos (caracteres apomórficos) se determinó por medio del criterio de comparación con el grupo externo (Watrous & Wheeler, 1981). Con el fin de determinar grupos filogenéticamente emparentados se revisaron los caracteres que definieron sinapomorfías con taxones afines a los analizados. Se emplearon para realizar el análisis, además de todas las especies de panoclinos consideradas tradicionalmente (Simpson, 1945a; Hoffstetter, 1958; Zurita, 2007), otros taxones de gliptodóntidos, a saber: *Propalaehoplophorus australis* (Moreno) (Propalaehoplophorinae), *Glyptodon reticulatus* Owen (Glyptodontinae) y *Doedicurus clavicaudatus* (Owen) (Doedicurinae); también se incluyeron los siguientes Hoplophorinae “Plohophorini”: *Plohophorus figuratus* Ameghino, *Pseudoplohophorus absolutus* Perea, *Stromaphorus compressidens* (Moreno y Marcerat) y *Phlyctaenopyga ameghini* (Ameghino).

5) Construcción de cladogramas: se emplean técnicas basadas en el principio de parsimonia (Edwards & Cavalli-Sforza, 1963); es el criterio metodológico adoptado por el cladismo, en el cual el árbol más corto constituye la reconstrucción más probable de la filogenia del grupo (ver Crisci, 1982). Este principio sostiene que la explicación más simple (aquella con menor número de cambios evolutivos) es preferible a la más compleja (Camin & Sokal, 1965; Kluge & Farris, 1969). Los análisis fueron efectuados con el programa TNT 1.1 (Tree Analysis Using New Technology) (Goloboff et al. 2008a, b).

B) Para los estudios bioestratigráficos:

Una vez propuesta la distribución geográfica y cronológica actualizada de los Panochthini (expresada en el capítulo 5), se evaluaron novedades bioestratigráficas que

se discuten en el capítulo 6; asimismo, se elaboraron conclusiones que se detallan en el capítulo 7.

C) Para los estudios paleoambientales y paleoclimáticos:

Se basó en la más usual para estos campos de investigación. En principio tanto las rocas como los fósiles pueden suministrar información acerca de los ambientes antiguos. En este orden de ideas, se utilizaron criterios modernos (AA.VV., 2001) para someter a prueba la hipótesis propuesta (*vide supra*).

2. 5. Medidas calculadas

Todas las medidas incluidas en esta Tesis están expresadas en mm y fueron tomadas con calibre manual y con centímetro, en los materiales disponibles. En aquellos casos en que solamente se contó con fotografías y/o dibujos, las medidas fueron calculadas con el software “ImageJ v.1.40a”.

Las medidas utilizadas fueron:

a) Craneanas

- **AB:** ancho máximo bicigomático.
- **DACDO:** diámetro dorso-ventral del arco cigomático debajo de la órbita.
- **DADFT:** diámetro dorso-ventral del arco cigomático debajo de la fenestra temporal.
- **DAPFT:** diámetro antero-posterior máximo de la fenestra temporal.
- **DDMAC:** diámetro dorso-ventral máximo de la apertura de las coanas.
- **DDVFO:** diámetro dorso-ventral máximo de la fosa orbitaria.
- **DTBm:** diámetro transversal bicondilar mínimo; mínima distancia entre los cóndilos occipitales.
- **DTFO:** diámetro transversal máximo de la fosa orbitaria.
- **DTFT:** diámetro transversal máximo de la fenestra temporal.
- **DTMAC:** diámetro transversal máximo de la apertura de las coanas.
- **DTP:** diámetro transversal del paladar, trazando un eje transversal entre los molariformes 7 y 8.
- **LM:** longitud máxima; distancia extremo anterior de los nasales/borde superior del forámen *magnum*, tomado sobre el plano sagital.
- **LSD:** longitud de la serie dentaria; distancia extremo anterior del alveolo del M1/borde posterior del alveolo del M8.

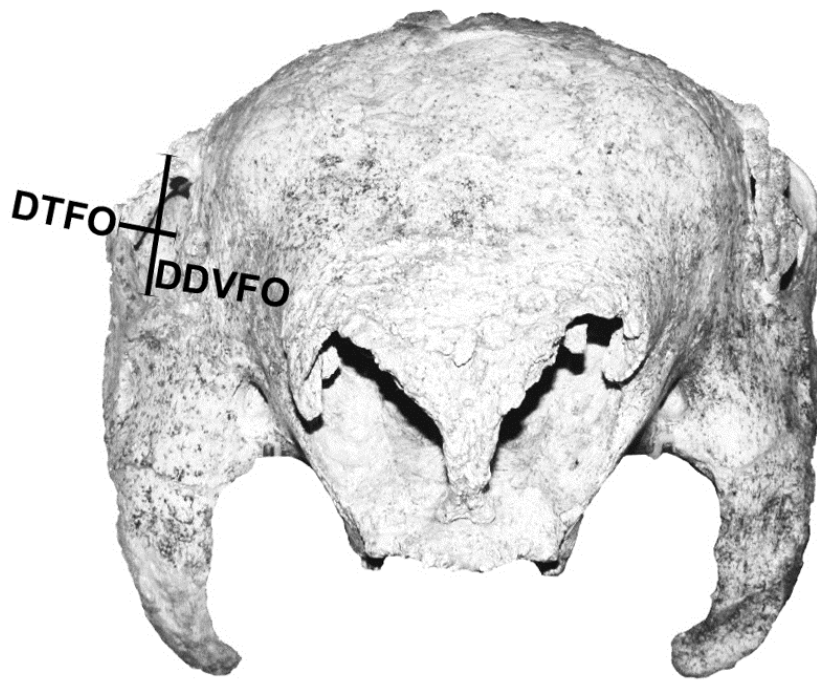


Figura I. *Panochthus intermedius* (MHNC-13491). Vista anterior.

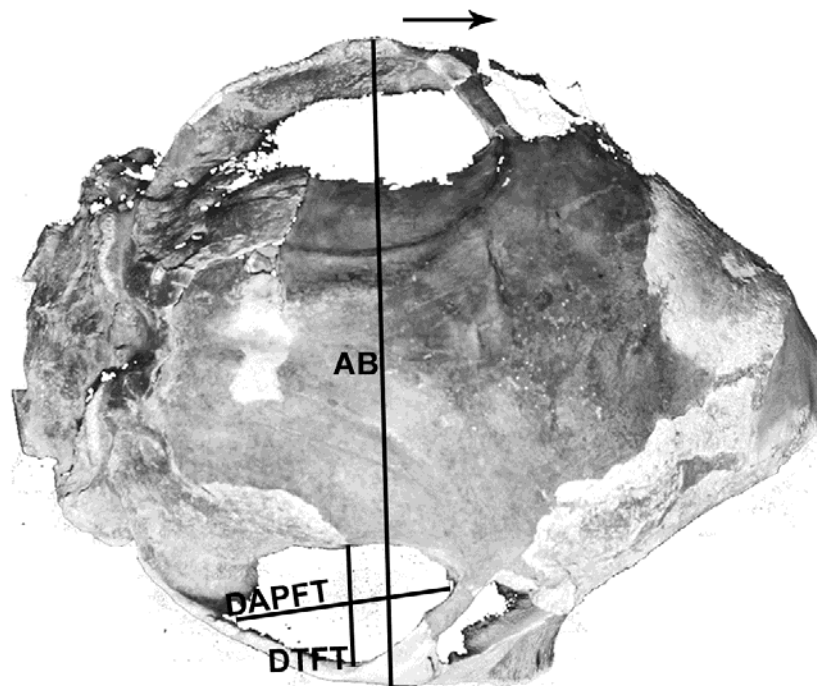


Figura II. *Panochthus tuberculatus*, neotipo (MLP 16-29). Vista dorsal. La flecha indica la parte anterior del cráneo.

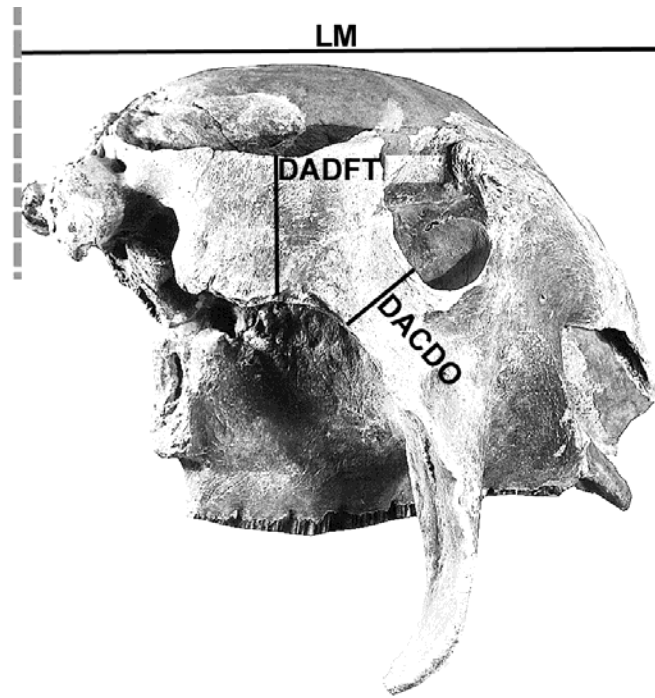


Figura III. *Panochthus tuberculatus*, neotipo (MLP 16-29). Vista lateral derecha.

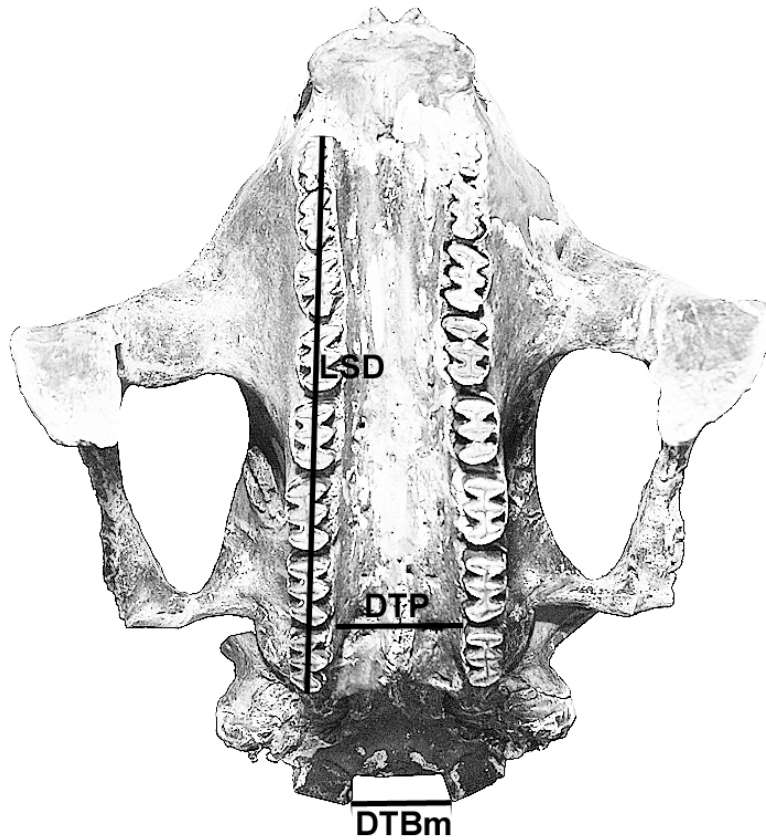


Figura IV. *Panochthus tuberculatus*, neotipo (MLP 16-29). Vista ventral.

b) Mandibulares

- **DDVRA:** diámetro dorso-ventral máximo de la rama ascendente; distancia borde superior del proceso coronoide a través del límite m7-m6 hasta el borde inferior de la rama horizontal.
- **DDVRH:** diámetro dorso-ventral máximo de la rama horizontal a nivel del lóbulo medio del m4.
- **LM:** longitud máxima (tomado a nivel alveolar); distancia extremo anterior de la sínfisis-borde posterior de la rama ascendente.
- **LSD:** longitud de la serie dentaria; distancia extremo anterior del alveolo del m1/borde posterior del alveolo del m8.

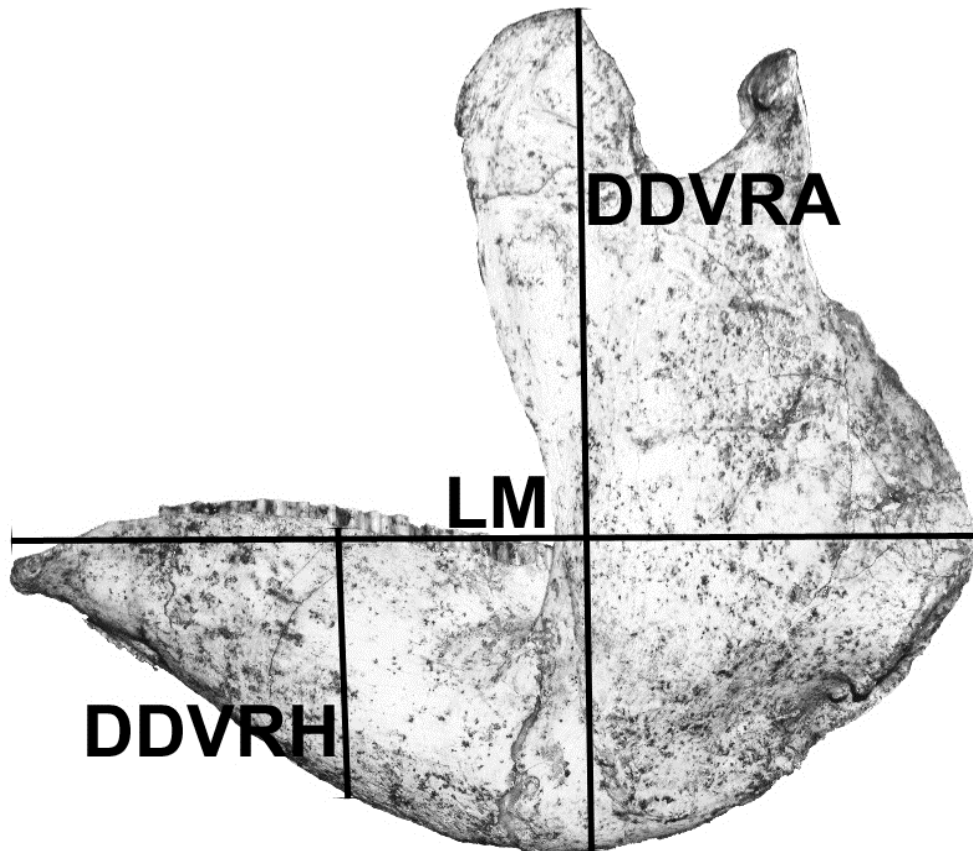


Figura V. *Panochthus intermedius* (MHNC-13491). Vista lateral izquierda.

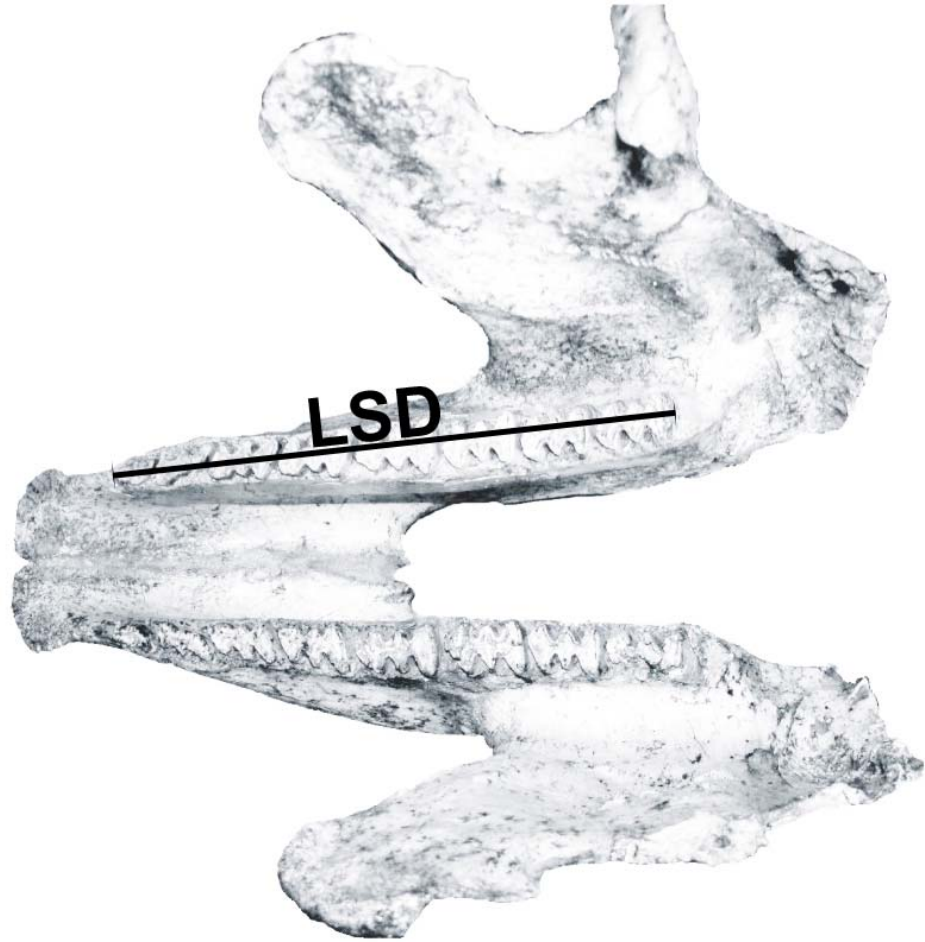


Figura VI. *Panochthus intermedius* (MHNC-13491). Vista dorsal.

c) Postcraneanas

- Húmero
 - **DTED:** diámetro transversal de la epífisis distal: distancia epitroclea/epicóndilo.
 - **DTEP:** diámetro transversal de la epífisis proximal.
 - **DTVd:** diámetro transversal máximo de la “V” deltoidea.
 - **LM:** longitud máxima; distancia superficie articular proximal de la cabeza humeral/extremidad distal de la faceta troclear.

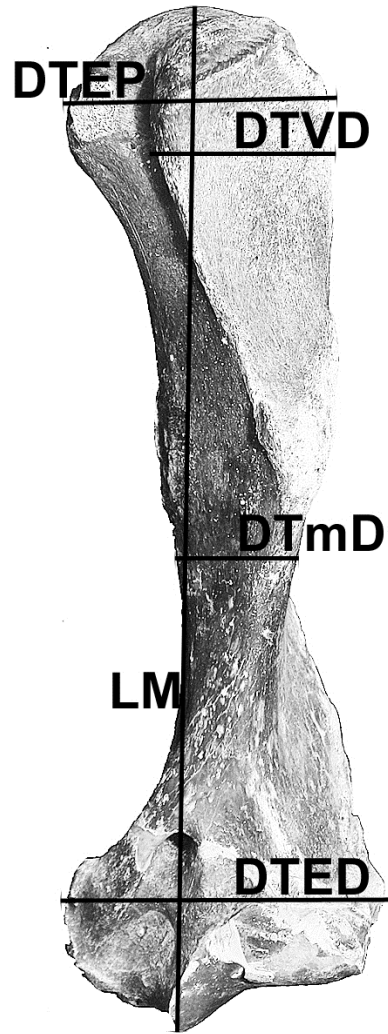


Figura VII. *Panochthus tuberculatus* (MLP 16-29). Vista anterior (húmero izquierdo).

- **Ulna**

- **DTm:** diámetro transversal mínimo.
- **LM:** longitud próximo-distal máxima.

- **Radio**

- **DTm:** diámetro transversal mínimo.
- **LM:** longitud máxima; distancia extremidad próximo-lateral/extremidad distal del proceso estiloides.

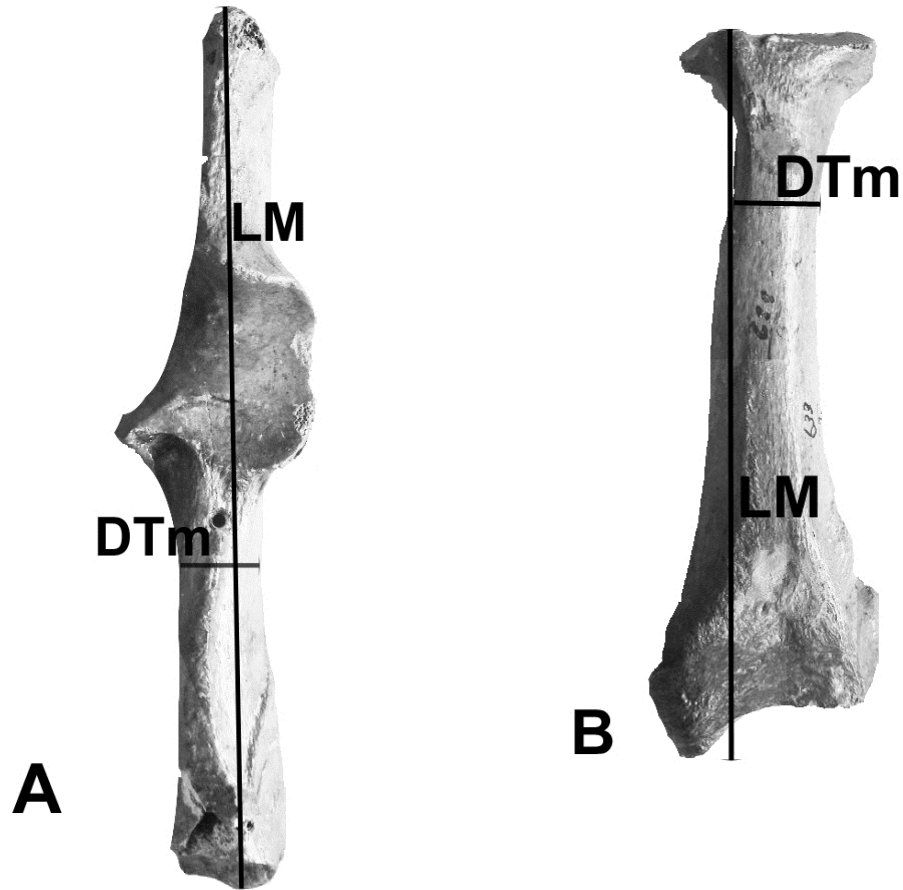


Figura VIII. *Panochthus tuberculatus*, neotipo (MLP 16-29). Vistas anteriores: A, ulna; B, radio.

- **Fémur**

- **DTD:** diámetro transversal de la diáfisis (a nivel medio del tercer trocánter).
- **DTED:** diámetro transversal de la epífisis distal; cóndilo interno-cóndilo externo.
- **DTmD:** diámetro transversal mínimo de la diáfisis (inmediatamente por arriba del tercer trocánter).
- **DTEP:** diámetro transversal de la epífisis proximal: distancia borde interno de la cabeza articular/ borde latero-externo del trocánter mayor.
- **LM:** longitud máxima; distancia borde superior del trocánter mayor/cóndilo interno.

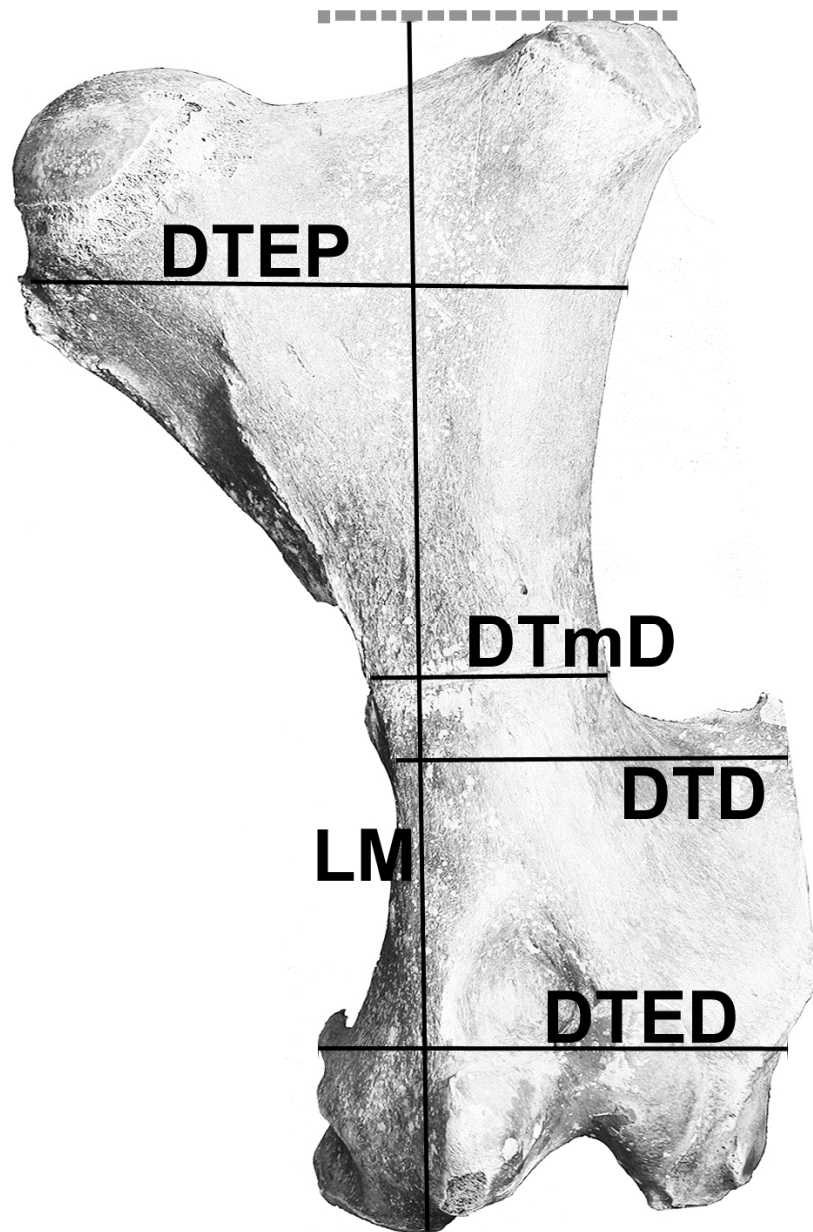


Figura IX. 00*Panochthus tuberculatus*, neotipo (MLP 16-29). Vista anterior (fémur izquierdo).

- **Tibia-fíbula**

- **DTmF**: diámetro transversal mínimo de la fíbula.
- **DTmT**: diámetro transversal mínimo de la tibia.
- **LM**: longitud máxima de la tibia-fíbula; distancia margen posterior de la faceta articular proximal/margen distal.

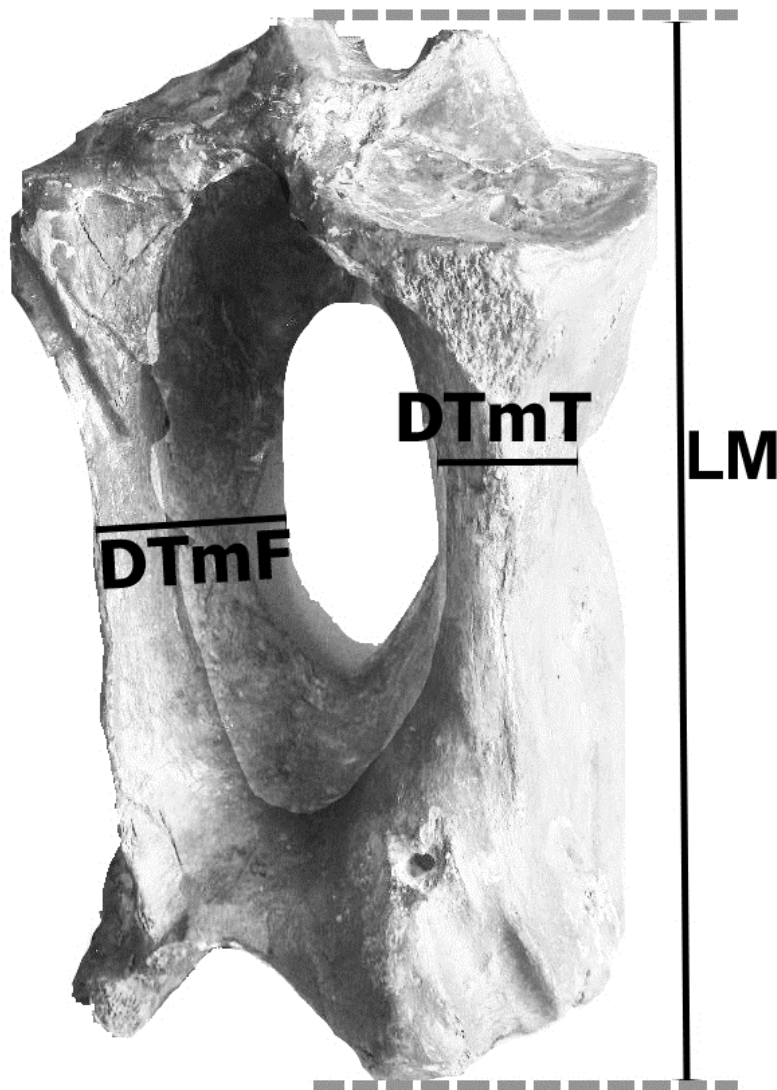


Figura X. *Panochthus tuberculatus*, neotipo (MLP 16-29). Vista posterior.

d) Escudete cefálico

- **DAPM:** diámetro antero-posterior máximo.
- **DTM:** diámetro transverso máximo.

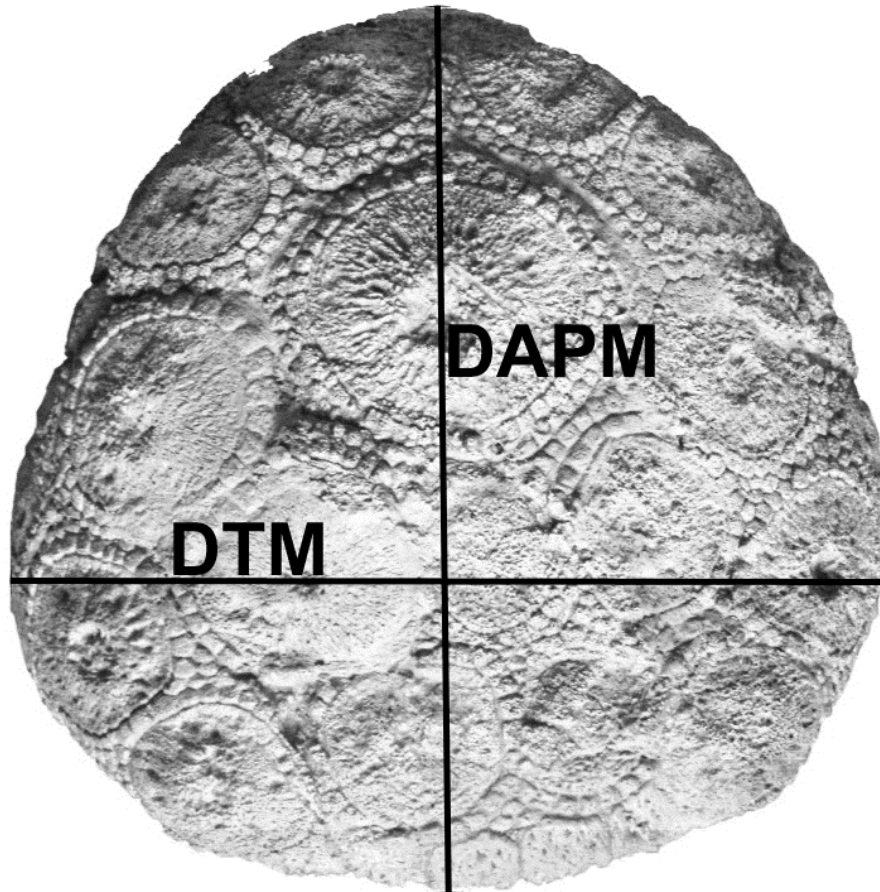


Figura XI. *Panochthus intermedius* (MHNC-13491). Vista dorsal.

e) Coraza dorsal

- **CSM:** Contorno sagital máximo; distancia escotadura cefálica/escotadura caudal a través de la curva dorsolumbar.

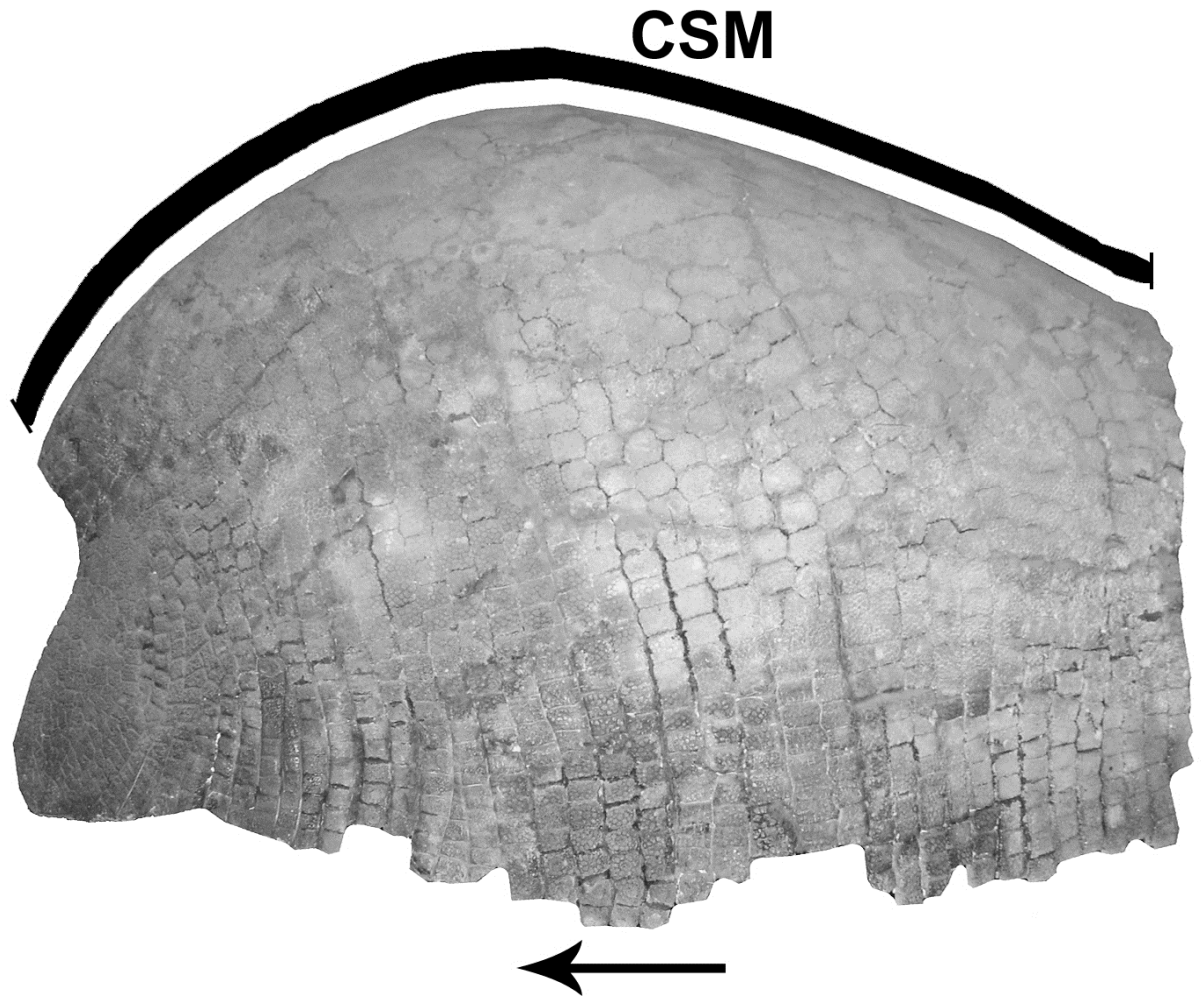


Figura XII. *Panochthus tuberculatus*, neotipo (MLP 16-29). Vista lateral izquierda. La flecha indica la parte anterior de la coraza.

f) Tubo caudal

- **DDV**: diámetro dorso-ventral del tubo a nivel a) distal; b) medio; c) proximal.
- **DT**: diámetro transversal del tubo a nivel a) distal; b) medio; c) proximal.
- **LM**: longitud máxima.
- **NFL**: número de figuras laterales (incluyendo la más distal [= terminal]): a) derecho; b) izquierdo.

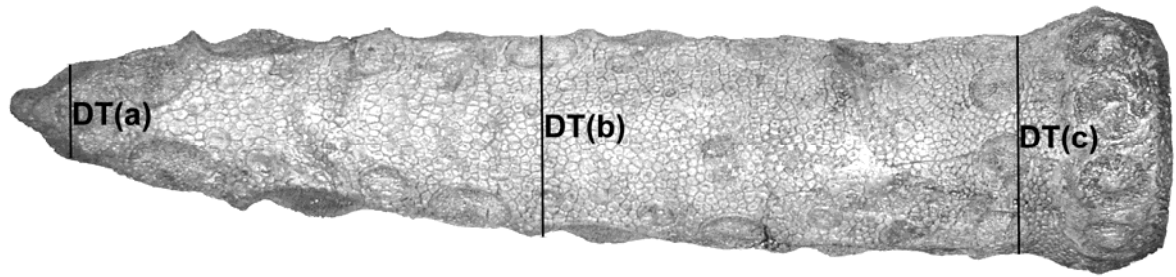


Figura XIII. *Panochthus subintermedius*, holotipo (MACN-Pv 5130). Vista dorsal.

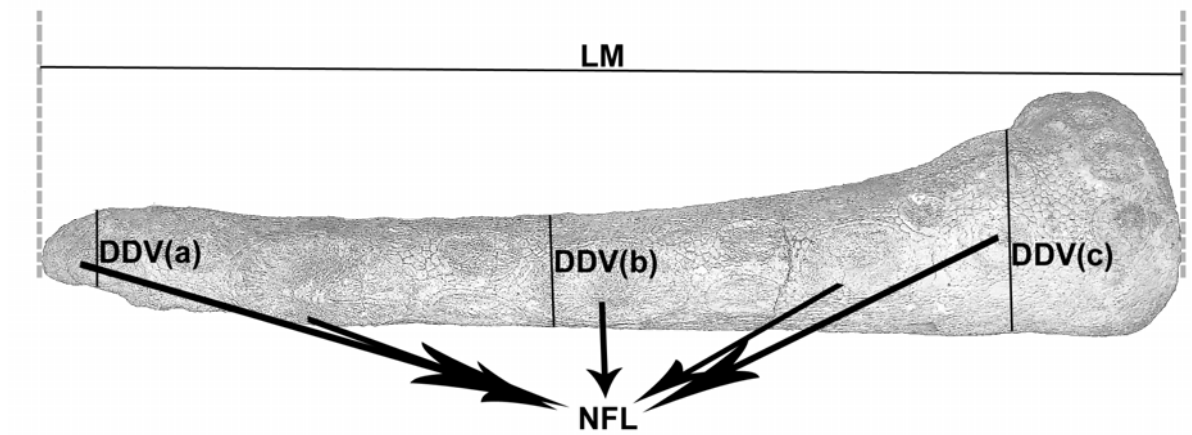


Figura XIV. *Panochthus subintermedius*, holotipo (MACN-Pv 5130). Vista lateral derecha.

Estas medidas estarán expresadas en tablas que aparecerán luego de la descripción de cada especie, en el apartado “3. 2. Revisión sistemática y contexto estratigráfico de los géneros y las especies de panochinos”, del capítulo 3.

“Nunca se insistirá bastante en la absoluta necesidad de definir, del modo más riguroso posible, los límites del grupo sobre el cual se hace el estudio y el o los caracteres recogidos en cada individuo. El desconocimiento de estos principios ha inducido a graves errores, las pretendidas contradicciones no tienen, a menudo, otro origen”.

André Vessereau.
-La Estadística (1963)-.

Capítulo 3. SISTEMÁTICA

3. 1. Aspectos históricos y nomenclaturales de los géneros de *Panochthini*

“Así como los hombres se equivocan en las cosas más triviales de la vida, así también suelen equivocarse los más grandes sabios en asuntos científicos. E. E. von Baer dice, que la tarea más grande de la ciencia está en destruir errores antiguos y la menor en descubrir nuevas verdades. Dos son las causas principales de las equivocaciones cometidas por los hombres en sus investigaciones científicas, á saber: errando en sus observaciones ó deduciendo conclusiones falsas de las observaciones ya hechas” (Roth, 1894: 1).

Este párrafo, extraído del trabajo intitulado “Embollos Científicos” y utilizado también por Mones (1994), es una excelente introducción a los avatares con los que el doctorando se enfrentó al escribir este capítulo. Asimismo, se cita otro párrafo del mismo trabajo: *“Si las observaciones ó los hechos en la naturaleza no concuerdan con teorías ya planteadas ó con deseos existentes, esas observaciones ó hechos no deben falsearse para acomodarlos a una teoría”* (Roth, 1894: 1).

Durante el desarrollo de este capítulo se intentará rectificar errores antiguos o ratificar aciertos; esto se hará con la máxima objetividad posible, evitando ideas que carecen de suficiente base empírica. También, se presentan algunas novedades nomenclaturales, taxonómicas y sistemáticas.

Tribu *Panochthini* Castellanos, 1927

Castellanos (1927) fue el primero en considerar los tres géneros tratados en esta Tesis, *Nopachthus* (sic) Ameghino, 1888, *Propanochthus* Castellanos, 1925 y *Panochthus* Burmeister, 1866, como un agrupamiento. En esa oportunidad le otorga a

dicho grupo la categoría taxonómica de Subfamilia y le da el nombre de Panochthinae. Asimismo, incluye las subfamilias Panochthinae y Daedicurinae (*sic*) en la Familia Doedicuridae (*sic*) (ver Castellanos, 1942a).

Simpson (1945a) le confiere a este agrupamiento de tres géneros (*Nopachtus*, *Propanochthus* y *Panochthus*) la categoría taxonómica de tribu (Tribu Panochthini). Esta última forma es la que se adopta para esta Tesis, coincidentemente con Cattoi (1966), Scillato-Yané et al. (1995), Scillato-Yané & Carlini (1998), Porpino & Bergqvist (2002), Zamorano (2005), Zamorano & Scillato-Yané (2006), Zurita (2007), Cruz et al. (2011) y Zamorano et al. (2011).

***Nopachtus* Ameghino, 1888**

Ameghino (1888a) reconoció el nuevo género y especie *Nopachtus coagmentatus*. El material fue hallado en las sierras de la provincia de Córdoba, en sedimentos mio-pliocenos aflorantes en las cercanías de Villa Cura Brochero (ver Castellanos, 1942a). Posteriormente, este género fue ilegítimamente enmendado por Castellanos (1925) como *Nopachthus* (ICZN, 1999, Art. 33; ver Mones, 1986). Ese mismo año, Moreno (1888) dio a conocer una nueva especie de Glyptodontidae, *Panochthus trouessarti*, a partir de un fragmento de la región posterodorsal izquierda de la coraza con cinco hileras transversales de osteodermos, procedente según este autor de “Monte Hermoso”, provincia de Buenos Aires, sin dar más detalles (Moreno, 1888). Años después, Castellanos (1925) ubicó dicha especie en el género *Nopachtus* Ameghino, 1888a. Posteriormente, Castellanos (1942a) atribuyó a *N. trouessarti* la mitad lateral derecha de una coraza, a la cual describe detalladamente, hallada en el mismo nivel y localidad que el holotipo de este taxón; no obstante, dicha atribución específica no está justificada.

Cabrera (1944) reconoció el género *Phlyctaenopyga*, basado en la especie *Plohophorus ameghini* Ameghino 1889 (originalmente un *nomen nudum* de Moreno, *Hoplophorus ameghini* Moreno, 1882), del “Araucanense” (Mioceno tardío-Plioceno) de Catamarca, Argentina (*Phlyctaenopyga ameghini*). El holotipo consiste en un cráneo aislado, sin la mandíbula. Asimismo, según Cabrera (1944: 56-57), el ya citado *Nopachtus trouessarti* podría corresponder al género *Phlyctaenopyga*, tal vez como una

especie diferente de *Phlyctaenopyga ameghini*, aunque no descarta la posibilidad de que en realidad esta última sea la única especie válida del género.

Luego de un análisis de las posiciones aludidas por Cabrera (1944) y la revisión y comparación de los especímenes tipo y materiales asignados, el autor de esta Tesis y otros (Zamorano et al., 2011) reconocen formalmente: (1) que *Phlyctaenopyga trouessarti* es una especie válida (o sea, la alternativa considerada más probable por Cabrera, 1944: 56-57) y (2) que la mitad derecha de la coraza atribuida por Castellanos (1942a: 459-464, figs. 188 y 189) a *Nopachtus trouessarti* no es asignable a esta especie y justifica el reconocimiento de una nueva especie de este género, *N. cabrerai* (Zamorano et al., 2011) (*vide infra*).

***Propanochthus* Castellanos, 1925**

Burmeister (1874) reconoció la especie *Panochthus bullifer*, a base de restos procedentes de sedimentos neógenos de las sierras de Córdoba. En 1925 Castellanos fundó, para esta especie, el género *Propanochthus*, considerando que los rasgos anatómicos de *Panochthus bullifer* son suficientemente diferentes como para sustentarlo. Castellanos (1925: 96) manifiesta que “...se puede establecer una serie: *Nopachtus*, *Propanochthus* y *Panochthus*”.

***Panochthus* Burmeister, 1866**

Este género fue descrito originalmente como un subgénero de *Glyptodon* Owen, 1839 (Burmeister 1866: 190-191). Hoffstetter (1955) demostró que el género *Glyptodon* Owen, 1838 (non Owen 1839) fue fundado (sin atribuirle ninguna especie) sobre un diente aislado que pertenecía a una especie indeterminada de *Panochthus* (Mones, 1994). La especie tipo de *Panochthus* es *Glyptodon tuberculatus* Owen, 1845; en la descripción original Burmeister (1866) también incluyó en *Panochthus* la especie *G. clavicaudatus* Owen, 1847. Más tarde, Burmeister (1874) incluyó esta última especie dentro de *Doedicurus* Burmeister, 1874.

Burmeister (1872: 261-262) eleva *Panochthus* a la categoría de género; incluye en él dos subgéneros: *Panochthus* y *Doedycura* (*sic*). Con respecto al género

Doedycura, cabe recordar lo expresado por Mones (1986: 242): “Entendemos que este es un caso claro en que, en procura de la estabilidad, deben aplicarse los Arts. 23b y 79c del *International Code of Nomenclature* (1985, 3d edition), ya que desde su publicación, hace 113 años, no ha sido utilizado, siendo sustituido por su sinónimo más reciente, *Doedicurus Burmeister 1874*”. A partir de Burmeister (1874: 394), *Doedicurus* será reconocido como género válido (Mones, 1994: 81).

Nodot (1855: 335-337) funda el género *Schistopleurum* e incluye tres especies: *S. typum* Nodot, *S. gemmatum* Nodot y *S. tuberculatus* (Owen, 1845). Las dos primeras especies no son descriptas por Nodot (1855); queda en consecuencia *S. tuberculatus* (= *P. tuberculatus*) como única especie válida dentro de *Schistopleurum* y, consecuentemente, como la especie tipo. Basándose en la monografía de Nodot (1857), y sin tomar en cuenta la publicación de 1855, la gran mayoría de los autores aceptó *S. typum* como especie tipo del género. El ICZN (1999, Art 27) aclara que un *nomen nudum* puede ser utilizado posteriormente sin inconveniente, lo que valida *S. typum* Nodot, 1857, pero no convierte a esta en la especie tipo del género. Por lo tanto, según el ICZN (1999, Art. 61.1.3), si los taxones tienen la misma especie tipo, sus nombres son sinónimos objetivos; es por esto que se afirma que *Schistopleurum* Nodot, 1855 y *Panochthus* Burmeister, 1866 lo son.

Por todo lo expuesto se concluye que: *Panochthus* Burmeister, 1866, es sinónimo de *Glyptodon* Owen, 1838 pero no de *Glyptodon* Owen, 1839; y también es sinónimo de *Schistopleurum* Nodot, 1855. Como *Panochthus* Burmeister, 1866 caería en la sinonimia de *Schistopleurum* Nodot, 1855, se opta, debido a que, como ya se mencionó el ICZN (1999, Art. 67) no acepta que *S. typum* Nodot, 1857 sea considerada especie tipo del género, por rechazar *S. typum* Nodot, 1855. Conformando así el criterio de estabilidad del ICZN, puesto que *Schistopleurum* no ha sido utilizado como nombre válido desde hace más de 60 años y *Panochthus* ha sido utilizado con suma frecuencia desde hace más de un siglo por diversos autores (*vide infra*, apartado 3. 2. 6.).

3. 2. Revisión sistemática y contexto estratigráfico de las especies de *Panochthini* considerados válidos en esta Tesis

Magnorden *Xenarthra* Cope, 1889

Orden *Cingulata* Illiger, 1811

Suborden *Glyptodontia* Ameghino, 1889

Superfamilia *Glyptodontoidea* Gray, 1869

Familia *Glyptodontidae* Gray, 1869

Subfamilia “*Hoplophorinae*” Huxley, 1864

Tribu *Panochthini* Castellanos, 1927

Diagnosis: Gliptodóntidos medianos o grandes. Osteodermos con figura central o sin ella; cuando está presente puede ser plana o convexa y, en general, rodeada por un número variable de hileras de figuritas periféricas (dos a siete); cuando no hay figura central la ornamentación del osteodermo está exclusivamente formada por pequeñas figuritas poligonales. Tubo caudal de longitud algo menor de los $\frac{2}{3}$ de aquella del largo de la coraza dorsal, con cuatro o cinco figuras grandes en toda su extensión, separadas entre sí por figuras más pequeñas.

3. 2. 1. Género *Nopachtus* Ameghino, 1888

Diagnosis (Zamorano et al., 2011): Gliptodóntidos de talla mediana a mediano-grande, algo mayor que *Phlyctaenopyga* pero menor que *Panochthus*. Osteodermos de la región posterior con la figura central rodeada generalmente por dos hileras de figuritas periféricas (la segunda hilera no siempre completa). Figuritas periféricas de la primera hilera que rodea la figura central en número de 9 a 12; en algunos osteodermos donde la segunda hilera es completa se cuentan hasta 21 figuritas. La figura central es muy convexa en la región posterior, pero menos que en *Phlyctaenopyga*, y plana en la anterior.

Especie tipo: *Nopachtus coagmentatus* Ameghino, 1888.

Sinonimia: *Panochthus* Moreno, 1888. *Plohophorus* Ameghino, 1889 (*partim*).

Especies referidas: *N. coagmentatus* Ameghino, 1888; *N. cabrerai* Zamorano et al., 2011.

Distribución estratigráfica y geográfica: Formación Brochero (“Brocherense”, *sensu* Castellanos, 1942a [Mioceno tardío-Plioceno?]) de las sierras de Córdoba, en las cercanías de Villa Cura Brochero (ver Cruz, 2011); Formación Monte Hermoso (Montehermosense, Mioceno tardío-Plioceno temprano?) del SO de la provincia de Buenos Aires.

3. 2. 2. *Nopachtus coagmentatus* Ameghino, 1888

(Figuras 1-2)

Diagnosis (Zamorano et al., 2011): Osteodermos de la región posterior del dorso con la figura central rodeada por una primera hilera de 12 figuritas periféricas, a su vez rodeada, solamente en algunos osteodermos, por una segunda hilera de hasta 20. Solamente en el tercio posterior de la coraza las figuras centrales de los osteodermos son más elevadas que las periféricas. Dichas figuras centrales son mucho menos elevadas que en *N. cabrerai*. Tubo caudal cónico-cilíndrico, con grandes figuras abultadas.

Holotipo: MLP 16-122, parte de la coraza dorsal y dos fragmentos del tubo caudal; la coraza y uno de los fragmentos del tubo están extraviados. Procedencia estratigráfica y geográfica: Formación Brochero (“Brocherense”, *sensu* Castellanos, 1942a [Mioceno tardío-Plioceno?]) de los valles de las Sierras Pampeanas del sud-oeste de Córdoba, en las cercanías de Villa Cura Brochero.

Hipodigma: El holotipo y MACN-A 1208/09, fragmento de la región anterior de la coraza.

Sinonimia: *Panochthus brocherii* Moreno, 1888 (*nomen nudum*). *Panochthus bullifer* Lydekker, 1895 (*partim*).

Distribución estratigráfica y geográfica: Formación Brochero (“Brocherense”, *sensu* Castellanos, 1942a [Mioceno tardío-Plioceno?]) de las sierras de Córdoba, en las cercanías de Villa Cura Brochero (ver Cruz, 2011).

Comentarios: Según la descripción original de Ameghino (1888a), la especie fue fundada a base de una porción de coraza y fragmentos del tubo caudal del mismo individuo; este es el holotipo, que por la fecha de 1888 debería estar depositado en el MLP. En esta colección se encuentra solamente un fragmento derecho del extremo distal de dicho tubo caudal (MLP 16-122). También debería hallarse la porción lateral derecha de la coraza, de 1 m de largo y 60 cm de alto, aproximadamente; esta pieza

tendría el “n.º 22 (antiguo)” del MLP (Castellanos, 1942a: 423 [*sic*]); no obstante, dicho número no responde a ninguno de los sistemas de ordenamiento de las antiguas colecciones de dicha institución (esta pieza fue hallada un mes después de la primer entrega de esta tesis; es decir no se puede agregar en esta última entrega, puesto que los Jurados de esta Tesis arbitraron la primer entregar). También menciona Castellanos (1942a: 423) un fragmento de la región superior del tubo caudal (que hoy tampoco se encuentra), sin número reconocido. Es por demás extraño que, de las tres piezas, dos tengan números distintos citados en la bibliografía y la tercera directamente carezca de número, pues al mismo tiempo hay consenso de que todas pertenecen al mismo individuo.

Ameghino (1888a: 16) y Castellanos (1942a: 424-433) describen el holotipo. Castellanos (1937 y 1942a: 433-434, figs. 171 y 172) da cuenta de un fragmento de coraza dorsal que procede del “Brocherense” del Valle de Los Reartes (Córdoba), sin indicar ni el repositorio ni el número del ejemplar. Además, Castellanos (1942a: 434-452) se refiere a otro ejemplar, representado por un esqueleto casi completo, incluyendo ambos maxilares con molariformes (Castellanos, 19442a, figs. 174 y 175), la rama mandibular izquierda (Castellanos, 1942a, figs. 176 a 178), fragmentos de la coraza dorsal, osteodermos sueltos de dicha coraza (Castellanos, 1942a, figs. 179 y 183) y de los anillos caudales (Castellanos, 1942a, fig. 184), así como del tubo caudal, procedentes del “Bocherense” de El Tránsito, en los alrededores de Villa Cura Brochero; tampoco indica dónde están depositados ni hace constar el número de repositorio. Por último, las figuras 185 y 186 de Castellanos (1942a) muestran osteodermos sueltos de la coraza dorsal de *N. coagmentatus*, según las leyendas “exhumadas por Hennig en marzo de 1941”, a los cuales no se hace ninguna referencia en el texto.

Cabe agregar que, a partir de las descripciones del holotipo (Castellanos, 1942a: 424, fig. 170) se puede inferir que la coraza dorsal es alargada, de perfil redondeado, el cual descende más bruscamente en la región posterior. La región antero-lateral se prolonga anteriormente a la escotadura y posee varias hileras de osteodermos imbricadas. A continuación se transcribe textualmente la descripción realizada por Castellanos (1942a: 430-433) sobre la coraza caudal de *N. coagmentatus*, la cual no figura y de la cual, como ya se mencionó, actualmente solamente se cuenta con un fragmento;

“CAUDA. – A. Generalidades. – La cola presenta anillos movibles con una ornamentación semejante a la que ofrece *Stromaphorus* y termina en un tubo caudal largo, bastante deprimido en sentido dorsoventral, más aún que el de *Panochthus*; en esta dirección tiene una altura de 74 mm. más o menos a nivel de las placas terminales y el espesor de la pared derecha del tubo es de 38 mm. entre la placa I lateral y la terminal.

La cara interna de las placas es lisa, pero con depresiones que dan una superficie irregular y con perforaciones perfectamente visibles.

La lámina XVII fig. 2ª. de la obra de Lydekker es una vista lateral derecha del fragmento de tubo caudal perteneciente al mismo individuo de la coraza descripta.

B. *Extremum remotum*. – Esta parte del tubo termina en un par de grandes placas.

Placas terminales. – Son de superficie externa irregular llena de perforaciones y estrías radiadas y longitudinales que le dan un aspecto rugoso. Cada placa mide en sentido anteroposterior 100 mm. y 28 de espesor.

La zona anterior de cada placa es más levantada que la posterior. En general las placas son convexas, pero presentan una excavación lateral en la parte distal de su mitad posterior. Después de esta excavación hay hacia delante, hasta terminar la figura, una superficie convexa en sentido dorsoventral de 10 mm. de longitud anteroposterior. En el apex las dos placas terminan en punta redondeada provista de fuertes depresiones en las proximidades del eje del tubo. Aquél está constituido, entonces, por las placas terminales unidas en la línea media pero separadas en la parte posterior por una gotera amplia a fondo rugoso.

Facies lateralis. – Adelante de las placas terminales se encuentran las I figuras laterales y más adelante vestigios de la II.

1er. par de figuras dorso-ventrales. – Se puede considerar que falta este par porque las figuras se hallan desplazadas a sus respectivas caras dorsal y ventral, pues la terminal y la lateral están en contacto y solamente se interpone entre ellas una fila de plaquetas alargadas como listoncitos óseos.

I placa lateral. – En su implantación es de contorno elíptico, con una longitud antero-posterior de 119 mm y un diámetro transversal de 71 mm.

La superficie externa es rugosa, de aspecto alveolar o trabecular a trabéculas muy pequeñas y apretadas. Es fuertemente levantada, a tal punto que el espesor de la placa, atrás de este levantamiento es de 41 mm. y en su parte culminante, de 58 mm. para disminuir a 40 mm. adelante de ella. Es un elevamiento cónico de cúspide truncada pero con declive hacia delante, mientras atrás termina casi a pique en forma de excavación quedando el pie de esta una meseta, para descender

nuevamente al plano del contorno de implantación de la figura. Entre la excavación y la meseta hay pequeñas depresiones.

Las figuritas periféricas que rodean esta placa constituyen una corona elíptica de una fila de figuritas o mejor dicho de listoncitos óseos que forman una cresta, porque se elevan aislados desde el plano de implantación de las grandes placas o figuras.

Las figuritas que separan la placa terminal y la I lateral forman una fila de listoncitos.

II placa lateral. – Por los restos que quedaron de ella se deduce que esta placa era menor que la anterior y de forma algo diferente. Su longitud debió alcanzar, tal vez, a 80 mm. y su ancho de 50 a 55mm.

Facies dorsualis. – Esta cara está adornada por placas grandes o figuras rodeadas de figuritas periféricas.

Filas marginales. – Hacia atrás las dos filas marginales se inician con una figura semiesférica interpuesta entre las terminales y el par de I laterales. Esta figura es muy levantada, de superficie fuertemente convexa, con una longitud de 54 mm. y rodeada por una fila de figuritas altas y de diversas formas, siendo por lo general alargadas. Entre esta ampolla y la figura terminal, las figuritas colocadas en los surcos son largas y estrechas, con 9 mm. de largo y 4 mm. de ancho. Se ensanchan hacia atrás haciéndose poligonales, como también hacia delante, alcanzando en su centro la forma pentagonal deprimida de 15 mm. de largo y 13 mm. de ancho. Entre esta ampolla y la otra que está situada en la misma dirección se halla una fila de plaquetas poligonales de superficie rugosa y levantada. Adelante, las ampollas son más chicas y menos levantadas, de forma subcircular y una de ellas con un diámetro antero-posterior de 25mm. y rodeada por una corona de 13 plaquetas dispuestas en una fila.

Surcos. – Todas las ampollas se hallan separadas de la corona de figuritas por un surco profundo y estrecho, especialmente en su parte posterior.

Facies ventralis. – En el fragmento conocido, sólo han quedado de esta cara pocos restos por estar por estar muy deteriorada. En ella se perciben varias filas de ampollas que faltan en los tubos caudales de los Panochtus. Contadas transversalmente en el trozo existente se notan 4 ampollas, algo levantadas pero deprimidas en el centro, son de contorno subelíptico, algunas con el eje antero-posterior muy alargado, están limitadas por surcos claros y rodeadas por figuritas dispuestas en corona. Entre una y otra ampolla hay una o dos filas de plaquetas poligonales que destacan de los surcos de implantación. Estas figuritas son muy semejantes aunque un poco menores que las que ofrece Panochtus.

En la parte posterior del fragmento, entre la figura terminal y la lateral, se interpone una ampolla en alto relieve. Esta se halla separada de la terminal por figuritas periféricas y donde ellas faltan, por un surco. De la figura lateral la ampolla que describimos se encuentra separada por una hilera de plaquetas muy delgadas en forma de crestas óseas”.

Ameghino (1888a) señala que existen restos de esta especie en Monte Hermoso, sin indicar cuáles son y sin darles número de repositorio.

Rusconi (1948 y 1949) figura y da las medidas de dos osteodermos procedentes del “Puelchense” *sensu* Rusconi (1948 y 1949) de Villa Ballester (provincia de Buenos Aires) como atribuibles a *N.coagmentatus* (N.º 1159 y N.º 1322), los cuales menciona (1948: 89 y 90) y figura (1949: lám. XI, figs. 6 y 7), respectivamente; sin indicar dónde están depositados. El doctorando considera que estos restos son asignables a *Propanochthus* cf. *bullifer*. Además, menciona otro osteodermo (1948: 90), manifestando: “Posiblemente, la (placa) n° 1034 corresponda a este género (*Nopachtus*), pero su escultura se halla muy destruída” (*sic*). En este último caso, se considera que no existen elementos de juicio suficientes como para formarse una opinión.

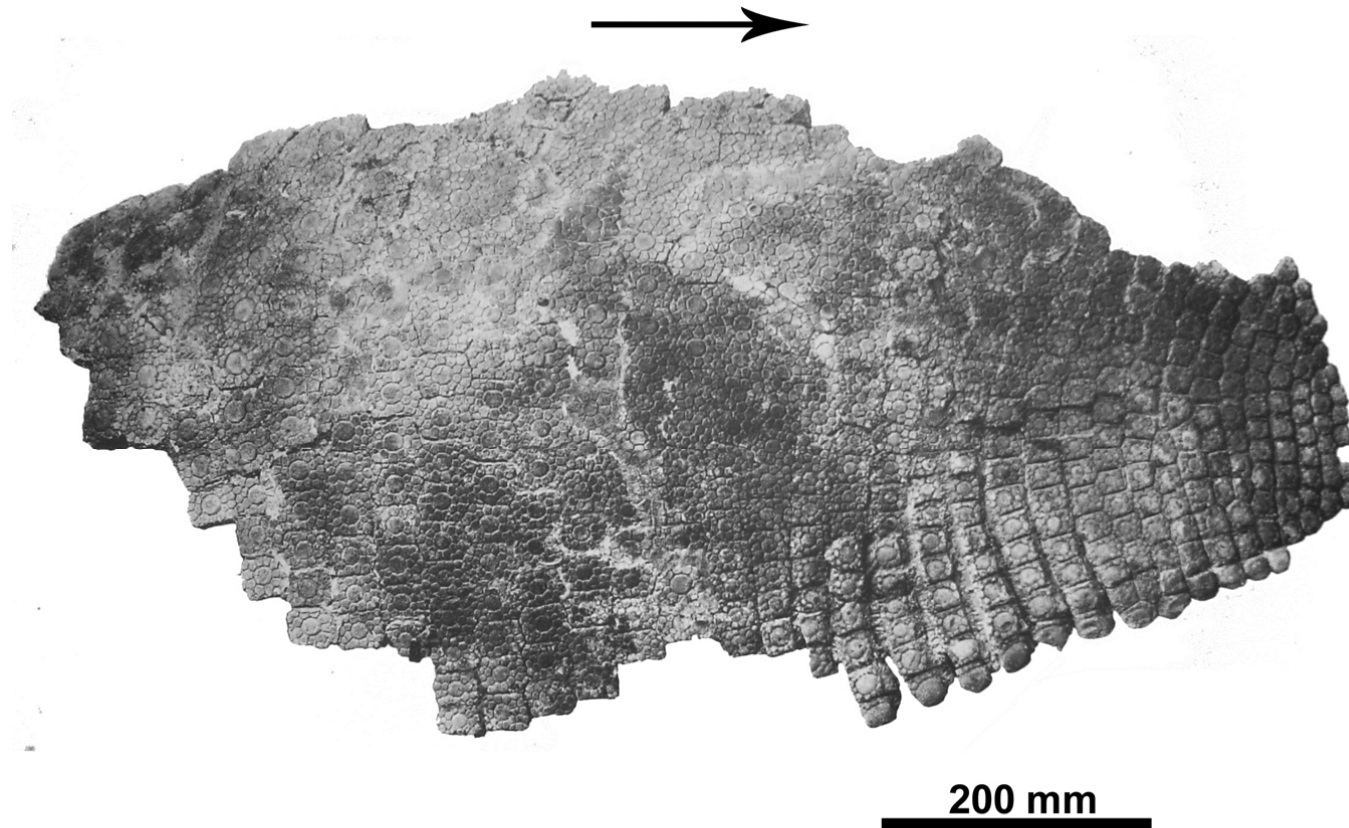


Figura 1. *Nopachtus coagmentatus*, holotipo (“n.º 22 [antiguo]” [extraviado]), porción lateral derecha de la coraza dorsal. (Tomada de la lám. XVII de Lydekker, 1895). La flecha indica la parte anterior de la coraza.

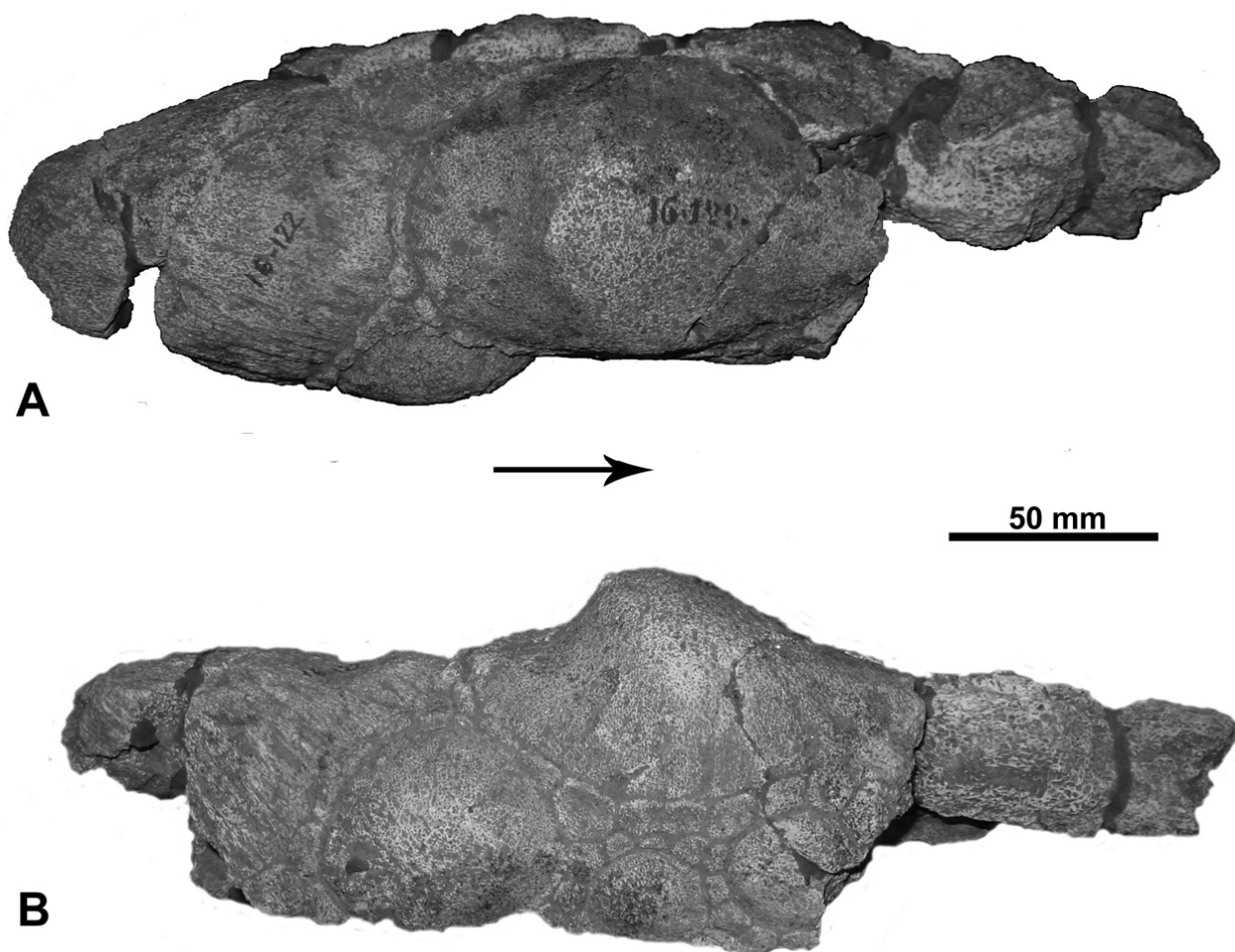


Figura 2. *Nopachtus coagmentatus*, holotipo (MLP 16-122), extremo distal del tubo caudal. A, vista lateral derecha; B, vista dorsal. La flecha indica la parte anterior del tubo caudal.

3. 2. 3. *Nopachtus cabrerai* Zamorano et al., 2011

(Figura 3)

Diagnosis (Zamorano et al., 2011): Osteodermos de la región posterior del dorso con la figura central rodeada por una primera hilera de hasta 12 figuritas periféricas a su vez rodeada, solamente en algunos osteodermos, por una segunda hilera de hasta 21. En la mitad posterior de la coraza las figuras centrales de los osteodermos son mucho más elevadas que las figuritas periféricas. En el tercio posterior de la coraza, dichas figuras centrales son mucho más elevadas que en *N. coagmentatus*, en forma de verdaderas ampollas. Las figuras centrales son planas en la región anterior.

Holotipo: MACN-Pv 2670, mitad lateral derecha de la coraza dorsal. Procedencia estratigráfica y geográfica: Formación Monte Hermoso (Montehermosense, Mioceno tardío-Plioceno temprano?) de la base de la barranca de Monte Hermoso (ver Castellanos, 1942a: 456).

Hipodigma: El holotipo y, con dudas, MD-FM-05-265, fragmento de coraza y MMH-FMH-84-1-7, fragmento de coraza.

Sinonimia: *Nopachtus trouessarti* Castellanos, 1942a.

Distribución estratigráfica y geográfica: Formación Monte Hermoso (Montehermosense, Mioceno tardío-Plioceno temprano?) del SO de la provincia de Buenos Aires.

Descripción: El material MACN-Pv 2670 corresponde a la mitad lateral derecha de la coraza que mide 1,05 m de longitud (en línea recta) y 0,70 m de altura (Fig. 3), lo cual permite inferir que se trata de un gliptodóntido de talla mediana, menor que *N. coagmentatus*.

En la coraza dorsal los osteodermos son generalmente de contorno hexagonal y están conformados por una figura central rodeada por una primera hilera de 9 a 12 figuritas periféricas, a su vez rodeada, en algunos osteodermos, por una segunda hilera (más externa) de 16 a 21 figuritas periféricas.

Región anterior. En la zona antero-dorsal las figuras centrales de los osteodermos son poco elevadas, algunas planas e incluso las hay deprimidas en el centro; las figuritas periféricas en esta zona son deprimidas en el centro. El contorno de la figura central es elíptico, y el de las 10 u 11 figuritas periféricas que la rodean es poligonal. Si bien en el sector latero-dorsal de esta región los osteodermos son hexagonales, hacia la zona más ventral toman forma pentagonal; los más ventrales son

rectangulares. Cerca de los márgenes, las figuras centrales son planas, algunas deprimidas en el centro y ocupan casi toda la superficie del osteodermo; a cada figura central la rodean 10 figuritas periféricas.

Región media. En la zona medio-dorsal las figuras centrales son todas elevadas y la mayoría con una depresión en el centro. Estas figuras están rodeadas por dos hileras de figuritas periféricas, la primera hilera constituida por 10 u 11 figuritas, y por 9 en los osteodermos más cercanos a los márgenes. Hay una segunda hilera con 12 figuritas periféricas. En muchos casos osteodermos contiguos comparten figuritas de esta segunda hilera.

Hacia la región medio-lateral los osteodermos disminuyen de tamaño cuando se acercan a los márgenes ventrales. La convexidad de las figuras centrales disminuye gradualmente, de manera que estas son planas en los osteodermos más ventrales. Las figuritas periféricas rodean la figura central formando una única hilera de entre 9 y 11.

Región posterior. En la región postero-dorsal, las figuras centrales de los osteodermos son casi todas muy elevadas, con forma de ampolla, que, en algunos casos, presenta una depresión en el centro. Dos hileras concéntricas de figuritas periféricas rodean la figura central; la primera consta de 12 figuritas, pero mayormente suelen ser menos en los osteodermos cercanos al margen posterior; la segunda hilera puede presentar hasta 21 figuritas. Los osteodermos de la región postero-lateral son de forma variable, romboidales los más cercanos al margen y hexagonales los más dorsales. Las figuras centrales no son muy convexas y las del margen lateral son deprimidas en el centro. Las figuritas periféricas forman una primera hilera con 12 figuritas que están rodeando la figura central, en tanto que la segunda hilera de figuritas periféricas es incompleta, limitada a las zonas anterior y posterior de los osteodermos.

Tabla 1. Medidas de la coraza dorsal de *N. cabrerai*.

	CSM
MACN-Pv 2670	215

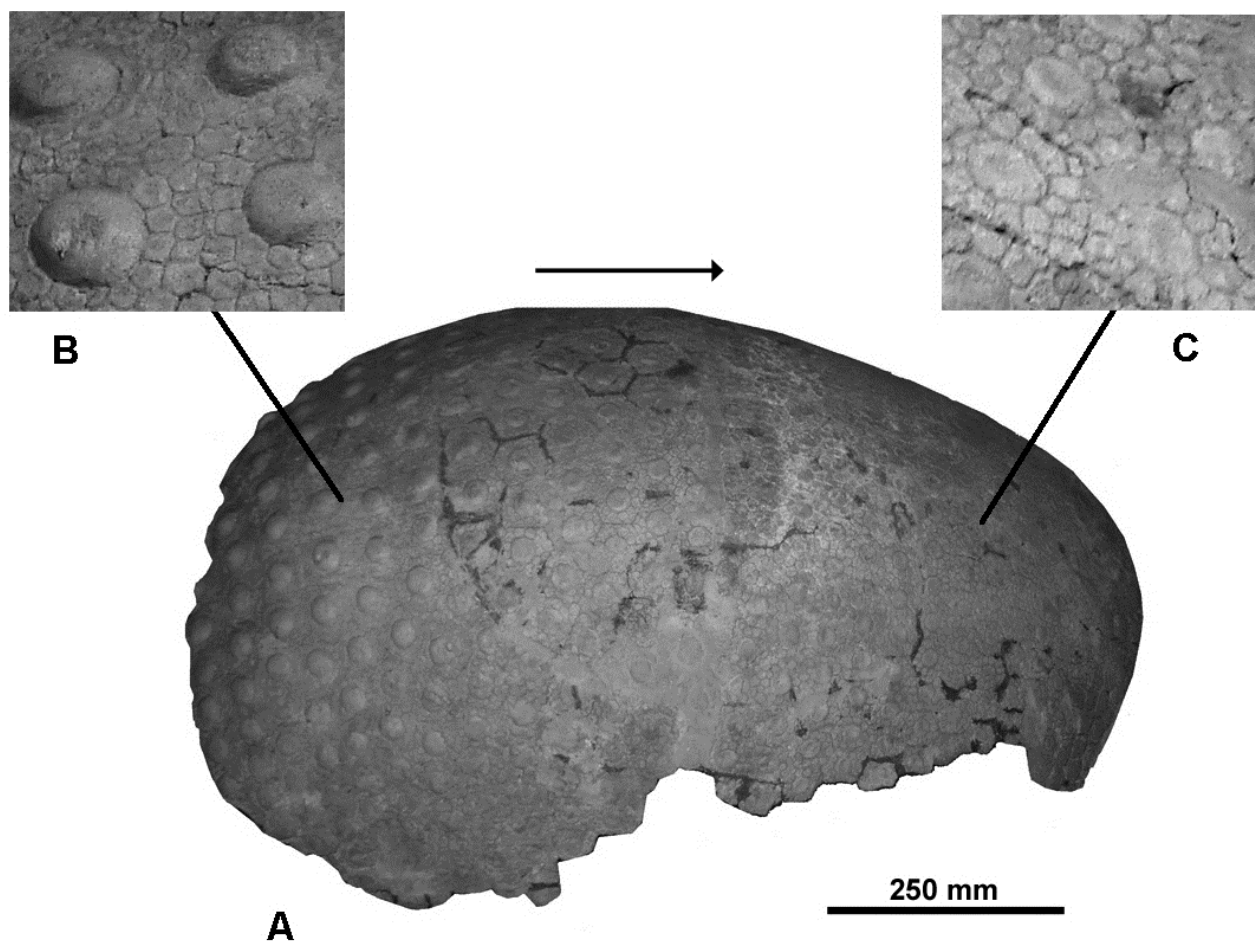


Figura 3. *Nopachtus cabrerai*, holotipo (MACN-Pv 2670). A, región dorso-lateral derecha de la coraza; B, detalle de osteodermos de la zona posterior; C, detalle de osteodermos de la zona anterior. La flecha indica la orientación de la coraza.

3. 2. 4. Género *Propanochthus* Castellanos, 1925

Diagnosis: Osteodermos de la región postero-dorsal de la coraza dorsal con figura central, plana o convexa, rodeada por entre tres y siete hileras de figuritas periféricas, a diferencia de *Nopachtus* que tiene, una o dos. Osteodermos de la escotadura caudal con la figura central desplazada posteriormente. Tubo caudal más grácil que en *Panochthus*, deprimido dorso-ventralmente, elevado en el extremo distal, el cual es notoriamente romo; ornamentación dorsal con figuras centrales planas rodeadas de una hilera de figuritas periféricas (excepcionalmente dos); lateralmente, cuatro grandes figuras subelípticas rugosas rodeadas por figuritas y separadas entre sí por dos figuras enfrentadas, menores, subelípticas y rugosas.

Especie tipo: *Propanochthus bullifer* (Burmeister, 1874) [originalmente como *Panochthus*].

Sinonimia: *Panochthus* Burmeister, 1874 (*partim*).

Especies referidas: *Propanochthus bullifer* (Burmeister, 1874).

Distribución estratigráfica y geográfica: Formación Brochero (“Brocherense”, *sensu* Castellanos, 1942a [Mioceno tardío-Plioceno?]) de las sierras de Córdoba, en las cercanías de Villa Cura Brochero (ver Cruz, 2011).

3. 2. 5. *Propanochthus bullifer* (Burmeister, 1874)

(Figuras 4-5)

Diagnosis: La misma que para el género (única especie conocida).

Sinonimia: *Panochthus bullifer* Burmeister, 1874.

Holotipo: MACN-Pv 1761, fragmento de la región postero-dorsal de la coraza dorsal, incluido parte del borde posterior, y tubo caudal. Procedencia estratigráfica y geográfica: Formación Brochero (“Brocherense”, *sensu* Castellanos, 1942a [Mioceno tardío-Plioceno?]) de las sierras de Córdoba, en las cercanías de Villa Cura Brochero (ver Cruz, 2011).

Hipodigma: El holotipo y MUFyCA 370, osteodermos sueltos de la coraza dorsal.

Estos materiales fueron asignados por Castellanos (1942 y 1944) a *Nopachtus coagmentatus* (ver Cruz, 2011).

Distribución estratigráfica y geográfica: La misma que para el género (única especie conocida).

Descripción:

Coraza dorsal. Los osteodermos preservados corresponden a la región postero-dorsal. Su ornamentación consiste en una gran figura central rodeada por varias hileras (hasta cinco) de figuritas periféricas (Fig. 4). Estas figuritas son semejantes a las que rodean la figura central en *Nopachtus*, en el cual es rodeada hasta por dos hileras. En *Pr. bullifer*, la figura central de los osteodermos de la región anterior es plana, como en la región anterior de la coraza de *Nopachtus cabrerai*. En los osteodermos cercanos a dicha escoradura, la figura central es convexa, en algunos casos bastante ampollada, como en la región posterior de la coraza de *Nopachtus cabrerai*. Las hileras de figuritas periféricas son numerosas, de tres a siete, a diferencia de las especies de *Nopachtus*, *Phlyctaenopyga* y *Stromaphorus*, que poseen de una a dos hileras. En los osteodermos del margen posterior, la figura central se ubica caudalmente, y está precedida por hasta siete hileras de figuritas.

Tubo caudal. Presenta menor tamaño y es más grácil que en las especies de *Panochthus*. Es deprimido dorso-ventralmente, aunque su sección proximal, como sucede en *Panochthus*, es más circular, disminuyendo su diámetro dorso-ventral en sentido distal. Al igual que en *Panochthus*, el tubo es dorsalmente cóncavo con la región distal más elevada. Su extremo distal es notoriamente romo (Fig. 5).

En vista dorsal, se observa que la ornamentación que cubre totalmente la superficie del tubo es ligeramente comparable a la presente en la coraza dorsal; hay figuras centrales rodeadas por hileras de figuritas periféricas, aunque en este caso solamente por una hilera (pocas veces dos) rodeando la central. Las figuras centrales siempre son planas, nunca convexas como en la coraza dorsal, ni rugosas como en *Panochthus*. Castellanos (1942a: 476) dice: “es un espécimen viejo y se halla gastada la parte apical”.

En vista ventral la ornamentación es similar a la de la cara dorsal, con las figuras centrales levemente mayores.

En vista lateral se ven dos figuras rugosas subcirculares seguidas, hacia el extremo distal, por cuatro figuras subelípticas rugosas más grandes y deprimidas; estas últimas se encuentran rodeadas por varias hileras de figuritas y entre ellas hay un par de figuras subelípticas rugosas de menor tamaño enfrentadas (“par dorso-ventral”, según Porpino & Bergqvist, 2002, para *Panochthus grelebini* y *P. jaguaribensis*), ubicadas una en el margen dorsal y la otra en el margen ventral.

Comentarios: Además de la coraza dorsal y el tubo caudal ya mencionados, el holotipo de *Pr. bullifer* incluía “...un pie anterior derecho casi completo con cúbito y radio; una

porción posterior de la pelvis y las cinco primeras vértebras caudales” (Castellanos, 1942a: 468), brevemente descriptos por Burmeister (1874) y Castellanos (1942a); pero estos materiales están extraviados.

Según Castellanos (1942a: 484-486): (1) las vértebras caudales son las cinco más proximales de las que se encuentran dentro del tubo caudal, y resultan más pequeñas que en *Panochthus*. Según Burmeister (1874), habría 6 o 7 más, con lo que *Pr. bullifer* tendría un total de 11 o 12 vértebras caudales; en cambio, *Panochthus tuberculatus* tiene 14, 6 proximales y 8 dentro del tubo (ver esqueleto MLP 16-29, que coincide con la estimación de Castellanos, 1942a: 484); (2) el fragmento de pelvis y de sinsacro conservado consiste, según Burmeister (1874: 154), “*en el arco sacral libre con las dos apófisis transversas de la última vértebra, que se unen con la ala ciática perpendicular*” (sic). Aunque la descripción es confusa, se deduce que ha de tratarse de parte del sinsacro fusionado con parte del isquion. Estos huesos son más pequeños y gráciles que los de *P. tuberculatus*, según Burmeister (1874) y Castellanos (1942a); (3) la ulna y el radio son más cortos y gráciles que en *Panochthus tuberculatus*; (4) los dedos son cuatro (que corresponden al II, III, IV y V) y tienen una longitud similar a los homólogos de *P. tuberculatus*.

Kraglievich (1934) menciona el hallazgo, en el Puerto de La Plata, de *Panochthus bullifer*. Pero este resto fue identificado por Ameghino y él confundía la especie citada con *P. intermedius*. Además, no se figura ni se indica dónde se conserva dicho material; de tal manera, esta asignación no puede comprobarse.

Esta especie es uno de los fósiles guías de la Biozona de Asociación de *Nonotherium hennigi* – *Propanochthus bullifer*, propuesta por Cruz (2011) para la provincia de Córdoba, referida al Montehermosense – Chapadmalalense (Mioceno tardío-Plioceno tardío) y correlacionable tentativamente con las biozonas de *Trigodon gaudryi*, *Neocavia depressidens* y *Paraglyptodon chapadmalensis* de la provincia de Buenos Aires (Cruz, 2011).

Tabla 2. Medidas de la ulna de *Pr. bullifer*.

	LM	Diámetro transversal máximo
MACN-Pv 1761 (tomado de Burmeister, 1874)	265	57

Tabla 3. Medidas del radio de *Pr. bullifer*.

	LM
MACN-Pv 1761 (tomado de Burmeister, 1874)	151

Tabla 4. Medidas del tubo caudal de *Pr. bullifer*.

	LM	DT a)	DT b)	DT c)	DDV a)	DDV b)	DDV c)	NFL a)	NFL b)
MACN-Pv 1761	795	97	129	156	78	107	155	4	4

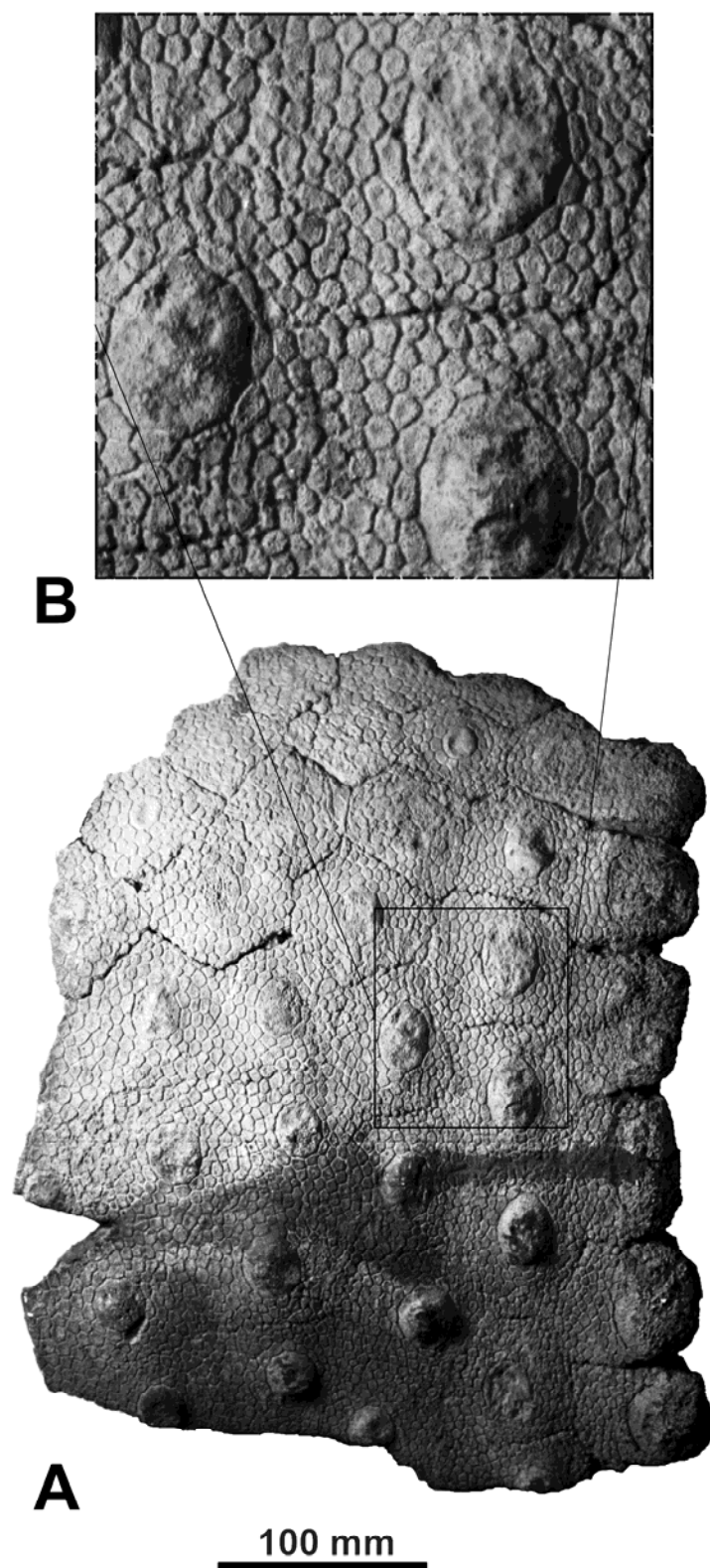


Figura 4. *Propanochthus bullifer*, holotipo (MACN-Pv 1761). A, fragmento de la región postero-dorsal de la coraza; B, detalle de osteodermos.

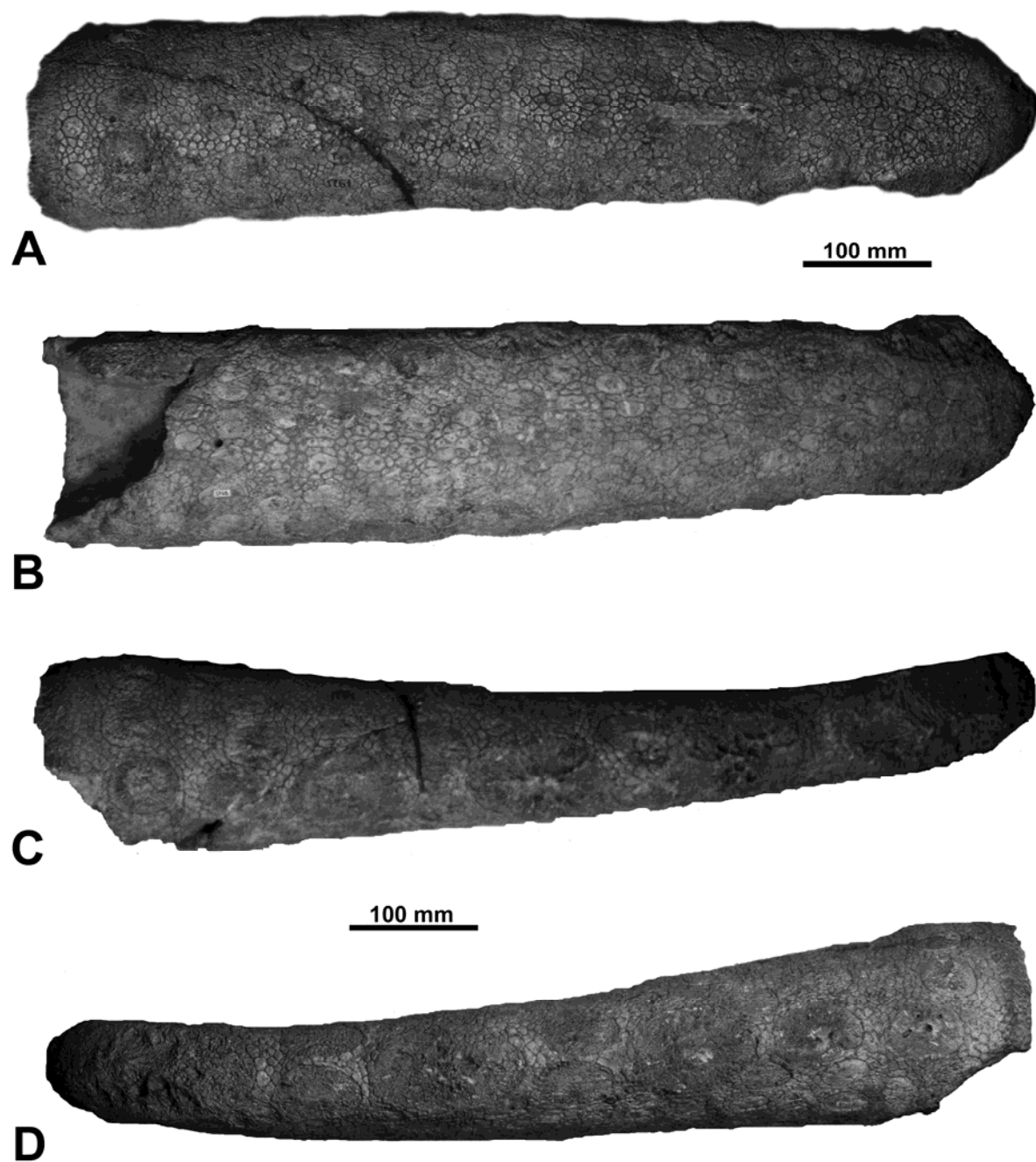


Figura 5. *Propanochthu bullifer*, holotipo (MACN-Pv 1761). Tubo caudal: A, vista dorsal; B, vista ventral; C, vista lateral izquierda; D, vista lateral derecha.

3. 2. 6. Género *Panochthus* Burmeister, 1866

Diagnosis (enmendado de Zamorano et al., 2012): Gliptodóntidos de gran tamaño. Cráneo con nasales oblicuamente descendentes hacia delante; distinto grado de neumatización según las especies. Aperturas nasales orientadas antero-ventralmente. Proceso postorbital completo o incompleto; fosas orbitaria y temporal, en vista externa, separadas o comunicadas según las especies. Molariformes trilobulados, con excepción del M1 del material MLP 84-IX-2-11 (*P. cf. subintermedius*). Escudete cefálico subcircular y convexo; osteodermos con figura central grande rodeada de una a siete hileras de figuritas periféricas, según las especies. Coraza dorsal con osteodermos gruesos, de superficie poligonal, con figuritas poligonales pequeñas (tubérculos), de superficie plana y tamaño similar, distribuidas por toda la superficie o rodeando una figura central, nunca elevada como en *Nopachtus* y *Propanochthus*. Tubo caudal cilíndrico en su región proximal, luego fuertemente deprimido, excepto en *P. subintermedius*; región dorsal con depresiones subelípticas rugosas sobre los márgenes; sector medial cubierto por figuritas, como en la coraza dorsal, con o sin figura central; extremidad distal roma o en punta; lados del tubo con grandes figuras subelípticas rugosas, deprimidas, con una elevación central.

Especie tipo: *Panochthus tuberculatus* (Owen, 1845) [originalmente como *Glyptodon*].

Sinonimia: *Glyptodon* Owen, 1838, *non* Owen, 1839; *Schistopleurum* Nodot, 1855; *Glyptodon* (*Panochthus*) Burmeister, 1866; *Panochthus* Burmeister, 1872, nuevo rango; *Parapanochthus* Moreira, 1971 (especie tipo: *Panochthus jaguaribensis* Moreira, 1965. Sinónimo de *Panochthus* según Bergqvist [1993]; ver Porpino & Bergqvist [2002]).

Especies referidas: *Panochthus tuberculatus* (Owen, 1845); *Panochthus frenzelianus* Ameghino, 1889; *Panochthus intermedius* Lydekker, 1895; *Panochthus subintermedius* Castellanos, 1937; *Panochthus greslebini* Castellanos, 1942; *Panochthus jaguaribensis* Moreira, 1965.

Distribución estratigráfica y geográfica: Ensenadense (Pleistoceno temprano tardío)-Lujanense (hasta ahora solamente en el lapso Pleistoceno tardío de esta Edad) de Argentina, Uruguay, Brasil, Paraguay y Bolivia.

3. 2. 7. *Panochthus tuberculatus* (Owen, 1845)

(Figuras 6-9)

Diagnosis (enmendado de Zamorano et al., 2012): Cráneo muy abovedado y de perfil dorsal muy convexo; nasales oblicuamente descendentes hacia delante; grado de neumatización mayor que en *P. frenzelianus* y mucho mayor que en el ejemplar MLP 84-IX-2-11 (*Panochthus* cf. *subintermedius*). Fosas orbitaria y temporal separadas en vista externa por un proceso postorbital completo. Techo del paladar plano, formando un ángulo recto con las paredes alveolares. Todos los molariformes trilobulados (menos evidente en el M1). Bordes de la “V” deltoidea del húmero casi rectos y convergentes distalmente; moldeando una “V” casi perfecta, a diferencia de *P. subintermedius*, en la cual el borde postero-externo es convexo y dirigido lateralmente. Fémur más grácil que en *P. subintermedius* y de robustez similar a *P. greslebini*. Escudete cefálico subcircular, con el borde posterior más trunco que el anterior, convexo; con osteodermos con una gran figura central rodeada hasta por cinco hileras de figuritas. Coraza dorsal elevada anteriormente y comprimida, con osteodermos de contorno poligonal, con figuritas poligonales pequeñas (tubérculos) de superficie plana y tamaño similar entre sí, formado un patrón reticular, distribuido por toda la coraza, sin figura central (excepto en los osteodermos más cercanos a los márgenes laterales), al igual que en todas las especies del género, salvo *P. intermedius* y *P. jaguaribensis*. Tubo caudal cilíndrico en su región proximal, y fuertemente deprimido en sentido distal. Región distal del dorso del tubo con dos grandes depresiones subelípticas rugosas, una de cada lado; por detrás de ellas, dos depresiones más pequeñas y subcirculares (solo una en *P. subintermedius* y *P. greslebini*), no simétricas (simétricas en *P. jaguaribensis*). Laterales del tubo con una depresión rugosa subcircular proximal, seguida por cuatro figuras subelípticas rugosas más grandes y deprimidas, con una elevación central.

Sinonimia: *Schistopleurum tuberculatum* (Owen) Nodot, 1855; *Glyptodon verrucosus* Nodot, 1857; *Glyptodon (Panochthus) tuberculatus* (Owen) Burmeister, 1866; *Panochthus morenoi* Ameghino, 1889, *non* Ameghino, 1881; *P. voghti* Ameghino, 1889; y *P. rusconii*, Castellanos, 1942.

Holotipo: RCS 3607 (ex RCS 558); RCS 3609 (ex RCS 559); corresponderían a dos trozos de coraza dorsal (extraviados). Procedencia estratigráfica y geográfica: “From the tertiary (*sic*) deposits in the Pampas of Buenos Ayres” (Depósitos “terciarios” en las Pampas de Buenos Aires), son los únicos datos que brinda Owen (1845: 120).

Neotipo: MLP 16-29: cráneo, mandíbula, esqueleto postcraneal muy completo, coraza dorsal, anillos caudales y tubo caudal. Procedencia estratigráfica y geográfica: Bonaerense (Pleistoceno medio) de Tapalqué (Partido de Tapalqué, centro de la Provincia de Buenos Aires) (ver Ameghino, 1895 y 1898; Figini et al., 1998).

Hipodigma: El neotipo y CNM s/n (colección antigua), cráneo y coraza dorsal incompletos; CICYTTP-PV-M-1-78, fragmento de coraza; CICYTTP-PV-M-1-69, fragmentos de tubo caudal; MACN-Pv 10145, osteodermos y tubo caudal; MACN-Pv 1745, tubo caudal; MACN-Pv 5014, porción distal de tubo caudal; MD-08-02, cráneo incompleto; MD-90-11, coraza dorsal casi completa asociada a un tubo caudal fragmentario; MD-90-37, coraza dorsal casi completa asociada con una rama mandibular y con fragmentos de la otra rama, anillos caudales fragmentarios y un escudete cefálico completo (la mandíbula es MD-90-370-C; la coraza dorsal, MD-90-37-A; el escudete cefálico, MD-90-37-B y los anillos caudales, MD-90-37-D); MHGN 633/02, escudete cefálico y trozo de la coraza dorsal cráneo casi completo sin la apófisis maxilar descendente derecha, parte del esqueleto postcraneal (húmero izquierdo, radio, ulna, autopodio posterior izquierdo, fémur izquierdo, tibia-fíbula, autopodio posterior izquierdo y algunas vertebrae caudales); MLP 16-30, esqueleto postcraneal incompleto; MLP 16-31, tubo caudal; MLP 16-33, tubo caudal; LP 80-VIII-13-30, osteodermos; MLP 86-III-25-5, osteodermos; MLP 91-IV-15-36, osteodermos; UAP 1099, fragmentos de tubo caudal.

Distribución estratigráfica y geográfica: Bonaerense y Lujanense (Pleistoceno medio-Pleistoceno tardío) de Argentina (regiones chacopampeana, mesopotámica, subandina y patagónica septentrional, el límite austral es la localidad de Fitz Roy, Departamento Deseado, Provincia de Santa Cruz [Tauber & Palacios, 2007]); Uruguay (Mones & Francis, 1973: 53-54), sur de Brasil (Rio Grande do Sul [Kerber & Oliveira, 2008]), Paraguay (Hoffstetter, 1978); Bolivia (valle de Tarija, como *P. cf. tuberculatus* [Hoffstetter, 1963, 1964; Zurita et al., 2009a] o como *Panochthus* sp. [Tonni et al., 2009]) y Potosí (inédito).

Descripción:

Cráneo. La conformación y dimensiones generales son similares a las de *Panochthus intermedius*, y notoriamente diferentes a las del ejemplar MLP 84-IX-2-11 (*P. cf. subintermedius*), cuyo cráneo es evidentemente menos neumatizado y de tamaño mayor, sin el proceso postorbital completo que se observa en *P. tuberculatus*.

En vista anterior, los nasales son descendentes, en consecuencia la región naso-frontal se inclina notablemente hacia abajo, en un ángulo superior a 45° con respecto al plano palatal. Esta región naso-frontal posee un mayor grado de neumatización comparada con *P. frenzelianus*. La escotadura orbitaria es semicircular, como en *P. intermedius*, y a diferencia de MLP 84-IX-2-11 (*P. cf. subintermedius*), en el que es alargada dorso-ventralmente. La fosa orbitaria y la fosa temporal están separadas en la vista externa por un proceso postorbital completo. En *P. frenzelianus* y en el ejemplar MLP 84-IX-2-11 (*P. cf. subintermedius*), a semejanza de *Glyptodon*, dicho proceso postorbital es incompleto, de manera que las fosas orbitaria y temporal están comunicadas. En el contorno de la escotadura orbitaria sobresale el tubérculo lacrimal, a diferencia de *P. frenzelianus*. La apófisis descendente del maxilar y el foramen infraorbitario tienen tamaños y formas similares a los de *P. intermedius* y *P. frenzelianus*.

En vista lateral (Fig 7, A), el arco cigomático se ensancha dorso-ventralmente debajo de la fosa temporal, a diferencia de *P. frenzelianus* y MLP 84-IX-2-11 (*P. cf. subintermedius*), en los cuales el diámetro dorso-ventral se mantiene más constante. La robustez del arco es similar a *P. intermedius* y mucho menor que en material de MLP 84-IX-2-11 (*P. cf. subintermedius*). En *P. frenzelianus* y MLP 84-IX-2-11 (*P. cf. subintermedius*), el arco cigomático sobresale lateralmente menos que en *P. tuberculatus* (ver Fig. 11). El arco cigomático, por detrás de la órbita, y hasta poco antes de su inserción, es horizontalmente recto, a diferencia de *P. frenzelianus* y del material MLP 84-IX-2-11 (*P. cf. subintermedius*), en los cuales es curvo. Los huesos frontales y nasales se expanden lateralmente, en correspondencia con la gran neumatización.

En vista dorsal se aprecia que el cráneo es muy abovedado. Lamentablemente en esta vista no se puede comparar con *P. frenzelianus*, del cual el único cráneo conocido se encuentra exhibido en el American Museum of Natural History (AMNH 11243) y no se le puede quitar el escudete cefálico para observar esta zona.

En vista posterior los dos cóndilos tienen forma subcuadrada y delimitan el foramen *magnum*, el cual es elíptico, con el diámetro mayor horizontal. El contorno de la abertura de ambas coanas es rectangular, con el diámetro mayor vertical, a diferencia de MLP 84-IX-2-11 (*P. cf. subintermedius*), en el cual el diámetro horizontal es ligeramente mayor que el vertical.

En vista ventral (Fig. 7, B), el paladar es plano, a diferencia del ejemplar MLP 84-IX-2-11 (*P. cf. subintermedius*), en el cual es transversalmente cóncavo y se une a

las paredes alveolares abruptamente, formando un ángulo recto; en cambio, en el material MLP 84-IX-2-11 (*P. cf. subintermedius*), la unión es gradual y el ángulo resultante es obtuso. Como consecuencia, el paladar, circunscrito por paredes alveolares rectas, presenta el aspecto de un canal invertido de sección rectangular.

Mandíbula. Es semejante a la de las otras especies del género. Es robusta, similar a la de las más grandes especies de *Glyptodon* (e.g. *G. munizi*, *G. reticulatus*; ver Soibelzon et al., 2006). Las ramas ascendentes, en vista lateral, ocultan los dos molariformes más posteriores (Fig. 7, C). Estas ramas, dirigidos hacia adelante, formando un ángulo ligeramente agudo con respecto a las ramas horizontales. Las apófisis coronoides tienen la misma altura que los cóndilos mandibulares. Se observa también que el borde alveolar es severamente sigmoide horizontal, el cual alcanza su máxima altura a nivel del tercer molariforme. La escotadura sigmoidea es más amplia y más profunda que la de *Glyptodon* y levemente más profunda que la de *Neosclerocalyptus*.

Dentición. La serie dentaria superior está compuesta por ocho molariformes, todos trilobulados (el M1 no presenta una trilobulación tan marcada como los M2-M8, el M1 varía ligeramente en algunos ejemplares), y con sus lóbulos alineados y de dimensiones similares, a diferencia de *P. cf. subintermedius*, en el cual el M1 es de sección subelíptica. En los tres primeros molariformes de *P. cf. subintermedius*, los lóbulos se disponen oblicuamente respecto del eje de la serie dentaria, con una orientación antero-lingual a postero-labial (ver Fig. 7, B).

En lo que respecta a la serie dentaria inferior, el m1 es trilobulado solo labialmente y sin surcos longitudinales linguales (como sucede con el M1, el m1 también puede variar ligeramente en distintos ejemplares, la condición descrita corresponde al neotipo [MLP 16-29]), en tanto que los m2-m8 son totalmente trilobulados (labial y lingualmente) (Fig. 7, D).

Esqueleto postcraneal. Hay muchos elementos del esqueleto postcraneal que en otras especies de *Panochthus* no se conocen, por lo cual aquí solamente se describirán comparativamente húmero y fémur, con los cuales el cotejo sí es posible. Asimismo, luego se describirá el resto del esqueleto postcraneal que en *P. tuberculatus* sí es conocido.

Húmero (Fig. 7, E): Tamaño menor que el de *P. subintermedius*. El diámetro trasverso y el antero-posterior de la cabeza humeral son similares. En cambio, en *P. subintermedius* el diámetro trasverso es mayor que el antero-posterior. La cabeza humeral de *Panochthus* no está circunscrita por un cuello bien acentuado. La corredera bicipital

está bien marcada, aunque no es tan profunda como en *Glyptodon*. En *P. tuberculatus*, la “V” deltoidea está muy desarrollada y sus bordes son practicamente rectos, formando una “V” casi perfecta, a diferencia de *P. subintermedius*, en la cual su borde postero-externo es convexo y dirigido hacia afuera. La superficie de la “V” deltoidea es lisa en todas las especies del género; es ligeramente cóncava en *P. tuberculatus*, pero lo es más pronunciadamente en *P. subintermedius*. Por debajo de la “V”, la diáfisis presenta un aspecto cónico que se va aplanando hacia la epífisis distal. Dicha epífisis presenta el foramen entepicondiliano, como en *Neosclerocalyptus*, *Doedicurus* y la mayoría de los géneros de gliptodóntidos, y a diferencia, por ejemplo, de *Glyptodon*. Este último foramen está ubicado en la zona antero-ventral de la epífisis y tiene un contorno subcircular. Inmediatamente por debajo, y más hacia el centro, existe una depresión subcircular, la cavidad coronoide, la que, como en los mencionados gliptodóntidos que poseen foramen entepicondiliano, no es muy profunda, a diferencia de *Glyptodon*, en el cual la cavidad coronoides es casi tan profunda como la cavidad olecraneana. En la cara posterior del húmero, a nivel de la epífisis distal, se aprecia que la cavidad olecraneana es amplia y está bien excavada, aunque no tanto como en *Glyptodon*. Presenta una forma subtriangular con su eje mayor ubicado en sentido transverso.

Fémur (Fig. 7, F): Es ligeramente más grácil que el de *P. subintermedius*, de robustez similar al de *P. greslebini*. En las epífisis, como en los demás Glyptodontidae, presenta un mayor desarrollo transversal que antero-posterior. En la epífisis proximal, la superficie articular de la cabeza femoral presenta forma subcircular, como en *P. greslebini* y *P. subintermedius*. En el sector externo de esta epífisis se encuentra el trocánter mayor cuya superficie tiene forma más laminar que en *P. greslebini*. El trocánter mayor está ubicado, al igual que en *P. greslebini*, y a diferencia de *Neosclerocalyptus* y *Propalaeohoplophorus*, en un plano ligeramente más elevado respecto de la cabeza femoral. Separando ambas estructuras no se aprecia (sobre el borde superior) una concavidad marcada, como sí se ve en *Panochthus subintermedius*. La superficie del hueso (en esta separación) es plana en *Panochthus*. En la cara anterior se observa que, al igual que en *P. greslebini*, la depresión triangular ubicada por debajo de la epífisis proximal es levemente más profunda que en *P. subintermedius*. La zona más distal de la diáfisis es de sección subcircular; aquí el hueso exhibe el menor diámetro. A este nivel, y antes de la epífisis distal, se encuentra sobre el borde externo, el tercer trocánter, de forma subtriangular, con su vértice ligeramente inclinado anteriormente; toda su morfología es muy similar a la de *Neosclerocalyptus*. En la

epífisis distal se observan los cóndilos medial y lateral y, entre ambos, la tróclea femoral. Inmediatamente por encima de esta tróclea está el hueco supratroclear, muy evidente en las especies de este género. El cóndilo medial está situado en un plano más bajo que el lateral. La cara posterior del fémur en este género es plana y su superficie es bastante lisa. En la epífisis proximal, se observa cómo la cabeza femoral y el trocánter mayor sobresalen lateralmente. En vista posterior, en la epífisis distal, los cóndilos son las dos zonas más conspicuas. La diáfisis es más plana que en la cara anterior, sin accidentes de relevancia; sobre todo, se puede apreciar una región plana rectangular que ocupa unos dos tercios del ancho de la diáfisis, delimitada por los márgenes del tercer trocánter que se une al epicóndilo externo. En otros gliptodóntidos, como *Propalaehoplophorus australis*, el tercer trocánter es más elevado y no se une al epicóndilo externo, de manera que no aparece la zona rectangular plana mencionada. En vista posterior, en la epífisis distal, los cóndilos son los dos elementos más proyectados que se pueden apreciar en el fémur.

Resto del esqueleto postcraneal. Como en el resto de los gliptodóntidos, la columna vertebral presenta extensa fusión de piezas. El atlas está libre y es relativamente más pequeño que el de *Glyptodon*. El axis se fusiona con las tres (o cuatro) vértebras cervicales siguientes, formando el hueso mesocervical, el cual presenta una alta y gruesa apófisis espinosa, que está ausente en *Glyptodon*. Continúa la sexta vértebra cervical, la cual es libre. Posteriormente el hueso postcervical, formado por la séptima vértebra cervical, la primera dorsal y la segunda. Lo sigue el tubo dorsal (10 vértebras); de este modo, el número total de vértebras dorsales es de doce. El tubo lumbar consta de ocho vértebras. Hay costillas que articulan con el tubo dorsal. El sinsacro es largo y poco convexo, casi recto en su perfil posterior, en tanto que en *Glyptodon reticulatus* Owen esta región es acentuadamente convexa. Existen 21 vértebras caudales, de las cuales 7 son libres y las otras 14 están incluidas en el tubo caudal.

Hay 12 pares de costillas; los dos pares más posteriores no contactan con el esternón.

En lo que atañe a la cintura escapular, el omóplato de *P. tuberculatus* es muy similar al de *G. reticulatus*, salvo por la espina, que es recurvada, cóncava hacia delante en la primera especie citada, y prácticamente recta en la segunda.

En cuanto al miembro anterior, el húmero de esta especie ya fue descrito en detalle y comparado con el de otros taxones (*vide supra*). El radio y la ulna están firmemente articulados entre sí. La ulna es posterior, más gruesa y aproximadamente un

tercio más larga que el radio (Fig. 8, A y C); en *Glyptodon* estos huesos son relativamente más gruesos y cortos. El autopodio anterior posee cuatro dedos, los cuales corresponden al II, III, IV y V, como en todos los gliptodóntidos (ver Burmeister, 1874; Vinacci Thul, 1943; Gillete & Ray, 1981).

La pelvis es relativamente más grande que la de *Glyptodon*. El perfil anterior del ala ascendente de los iliones está recurvado, cóncavo hacia delante, en tanto que es casi recto en *G. reticulatus*. El ala ascendente de los isquiones, en la articulación con la coraza dorsal, es levemente oblicua, dirigida hacia arriba, mientras que está dirigida más bien hacia atrás en *G. reticulatus*. El fémur fue descrito detalladamente (*vide supra*). A diferencia del zeugopodio del miembro anterior, en el del posterior la unión es ósea, tanto proximal como distal; la tibia y la fíbula están separados por una gran ventana oval (Fig. 8, D).

El autopodio del miembro posterior posee cuatro dedos (también II, III, IV y V, según Burmeister [1874]), los cuales son más finos y alargados que los de *Glyptodon*.

Escudete cefálico. La forma general es subcircular, con el borde posterior subcuadrado y el anterior subcircular, como en *P. frenzelianus* y *P. intermedius*. Está integrado por aproximadamente 20 osteodermos, todos de tamaño semejante, similares a los de *P. frenzelianus* y menores que los de *P. intermedius*; poseen una gran figura central rodeada, en los osteodermos centrales, hasta por cinco hileras de figuritas periféricas; en cambio, las figuras centrales de *P. frenzelianus* y *P. intermedius* nunca están rodeadas por más de dos hileras de figuritas periféricas (Fig 8, B).

Coraza dorsal. Su tamaño es semejante a la de *P. frenzelianus* y menor que la de *P. intermedius*. Aunque la coraza de *P. subintermedius* no está completa, esta última parecería ser similar, o levemente mayor, que la de *P. tuberculatus* (Cruz et al., 2007 y 2011). La coraza es de perfil más elevado y es más comprimida lateralmente que la de *P. frenzelianus* y *P. intermedius*, semejante a la de *P. subintermedius*. Los osteodermos son poligonales, tendiendo a ser hexagonales en la zona dorsal y cuadrangulares en los laterales (casi rectangulares) y en la zona cercana a las escotaduras anterior y posterior (Fig. 9, A). La ornamentación, en toda la coraza excepto en los márgenes, consiste en figuritas poligonales pequeñas (tubérculos), de superficie plana y similares en tamaño entre sí, distribuidas por toda la superficie, sin que aparentemente exista algún patrón de ordenamiento, como en *P. frenzelianus* y *P. subintermedius*; en cambio, en el único fragmento de coraza conservado (región dorsal según Moreira, 1971 y Porpino & Bergqvist, 2002) de *P. jaguaribensis*, y en las regiones antero-dorsal y postero-dorsal de

P. intermedius, los osteodermos presentan una figura central distinguible. Los ejemplares de esta especie (como en una gran parte de los gliptodóntidos conservados) tienen los márgenes laterales de la coraza dorsal rotos. En las cuatro hileras de osteodermos más cercanos al margen lateral de *P. tuberculatus*, se observa, según Burmeister (1874), una notable figura central rodeada por figuritas periféricas; en la coraza de *P. frenzelianus*, la cual está preservada completamente, también se observan estas cuatro hileras de osteodermos con figura central. La hilera marginal posterior posee osteodermos con figura central; los de la penúltima pueden tenerla o no (aparentemente se trata de una variación intraespecífica).

Anillos caudales. *Panochthus tuberculatus* posee seis anillos, el más distal articulado con el tubo caudal. Cada anillo está formado por dos series de osteodermos, cuya ornamentación es similar a aquellos de la coraza dorsal. Aparte del neotipo (MLP 16-29), el doctorando no ha observado otros ejemplares de esta especie en los que se preservan completamente todos los anillos (ver Fig. 6). En Burmeister (1874, pl. XIII, fig. 1) se presenta un ejemplar de *P. tuberculatus* con siete anillos, pero esa reconstrucción resulta muy dudosa, por la presencia de varias características anatómicas que no coinciden en absoluto con las de esta especie, documentadas por ejemplares adecuadamente reconstruidos. Por desgracia, tampoco en ninguna otra especie perteneciente al género se han conservado estos anillos. Es por ello que no se puede aseverar si el taxón de la figura de Burmeister tiene realmente siete anillos, en este caso podría tratarse de un *Pannochthus* indet, o si la reconstrucción es fallida.

Tubo caudal. Presenta un tamaño y una morfología similar al de las especies del género conocidas para el lapso Bonaerense-Lujanense; presenta un contorno cónico-cilíndrico en su extremo proximal y disminuye su diámetro dorso-ventral en sentido distal; el largo absoluto es bastante menor que el de *P. subintermedius*.

En vista dorsal (Fig. 9, B) se observan, desde la región proximal, depresiones circulares rugosas, cercanas a ambos márgenes laterales (figuras marginales [ver Porpino & Bergqvist, 2002: 55, fig. 3; para *P. greslebini* y *P. jaguaribensis*]); sin embargo, en *P. tuberculatus* son mucho más profundas que en *P. jaguaribensis* y más, aunque no tanto, que en *P. greslebini*, especies en las cuales además se encuentran en menor cantidad. En *P. tuberculatus*, la profundidad y cantidad de estas depresiones circulares rugosas es semejante a *P. frenzelianus*, a diferencia de *P. subintermedius*, en el que son más grandes y se encuentran aun más cercanas a los bordes laterales. Desde esta vista, distalmente se distinguen dos grandes depresiones subelípticas rugosas,

ubicadas simétricamente una a cada lado, las cuales logran apreciarse desde la vista lateral (figuras dorsales [ver Porpino & Bergqvist, 2002: 55, fig. 3]). Estas dos grandes depresiones subelípticas rugosas se presentan en todas las especies de *Panochthus*. En el extremo distal, posteriormente a las grandes depresiones recién mencionadas, hay dos depresiones más pequeñas y subcirculares (figuras apicales [ver Porpino & Bergqvist, 2002: 55, fig. 3]), no simétricas; en *P. jaguaribensis* estas son simétricas; en *P. greslebini* y *P. subintermedius* en este lugar hay una sola depresión, la cual está ubicada en el centro y posee un diámetro mayor.

En vista ventral tanto en los materiales de la especie que aquí se describe como en todos los conocidos para el género, se observa un diseño similar al de la cara dorsal, aunque con las figuritas y las rugosidades menos marcadas.

En vista lateral existe una depresión rugosa y subcircular seguida, 3distalmente, por cuatro figuras subelípticas rugosas más grandes, deprimidas y elevadas en el centro; estas se encuentran rodeadas por varias hileras de figuritas similares a las de la cara dorsal. En *P. frenzelianus* y *P. greslebini* también hay cuatro, en *P. jaguaribensis* hay cinco figuras subelípticas a continuación de la mencionada depresión subcircular, aunque una de ellas corresponde al par dorsal-ventral (ver Porpino & Bergqvist, 2002); *P. subintermedius* presenta seis figuras laterales en la porción izquierda y cinco en la porción derecha. Cabe mencionar que en publicaciones en las que han participado dos de los autores [M. Z. y G. J. S.-Y.] (e. g. Cruz et al., 2011) y en otras contribuciones previas (e. g. Castellanos, 1942; Moreira, 1971; Porpino & Bergqvist, 2002), la figura lateral más distal es mencionada como figura terminal.

Comentarios: El estudio comparativo de los materiales de esta especie permite reconocer una combinación exclusiva de caracteres anatómicos (e. g. cráneo con proceso postobital completo combinado con osteodermos de la coraza dorsal sin figura central (excepto lo de los márgenes más periféricos); cráneo con alto grado de neumatización combinado con un escudete cefálico con osteodermos de tamaños similares) (Zamorano et al., 2012).

Burmeister ([1874, pl. XIII, fig. 3) figura un dibujo de un escudete cefálico que atribuye a esta especie, con más de cien osteodermos, con las figuras centrales rodeadas en su mayoría solamente por una hilera de figuritas periféricas; la forma y dimensiones difieren notablemente de aquellas de los escudetes de los gliptodóntidos conocidos. Es difícil imaginarse con qué estructura anatómica se confundió el sabio alemán para llegar a esa reconstrucción.

Rusconi (1948 y 1949) figura y da las medidas de tres piezas que atribuye a *Panochthus*: 1) Rusconi (1948: 88), bajo el N.º 516 de su colección, menciona un osteodermo como de *Panochthus* indet., figurado en 1949 (lám. XII, fig. 4). 2) Considera y figura: “N.º 5396 (fig. 27). Molar superior, posiblemente el 5º; semeja al de *Panochthus tuberculatus*, pero podría tratarse también de *Nopachthus*” (1948: 89, *sic*). 3) En esa misma página, ilustra (fig. 28) lo que estima es un molar inferior y juvenil de *Panochthus?* sp. (N.º 1397, *sic*). Todos los materiales mencionados proceden del “Puelchense” *sensu* Rusconi (1948 y 1949) de Villa Ballester (provincia de Buenos Aires). El osteodermo seguramente es de *Panochthus* sp., pero los molariformes corresponden a Glyptodontidae indet.

Se incluye una figura tomada y modificada ligeramente de Lydekker (1895: láms XX-XXIII) ya que allí se ve el ejemplar MLP 16-29, armado por F. Ameghino (com. pers., L. Parodi a G. J. Scillato-Yané 1968) (Fig. 6).

Tabla 5. Medidas del cráneo de *P. tuberculatus*.

	LM	AB	DTFO	DDVFO	DTFT	DAPFT	DACDO	DADFT	DTP	LSD	DDMAC	DTMAC	DTBm
MLP 16-29	400	320	68	80	67	139	49	67	50	246	89	66	50
MLP 16-37	442	321	70	86	69	136	52	69	47	249	90	68	47
MLP 16-37b	410	325	73	87	70	120	43	71	50	230	91	69	43
MLP 16-38	425	330	63	74	66	121	47	65	49	233	82	64	51
MD 08-02	394	---	62	67	64	97	59	58	53	223	69	74	47
MHGN 633/02	397	318	60	69	59	106	45	60	56	220	72	70	51

Tabla 6. Medidas de la mandíbula de *P. tuberculatus*.

	LM	DDVRH	DDVRA	LSD
MD-90-37-C	372	---	---	229
MHGN 633/02	354	141	288	203
MLP 16-29	380	155	305	240
MLP 16-37	373	127	330	250
MLP 16-37b	370	109	300	225
MLP 16-38	368	115	310	199

Tabla 7. Medidas del húmero de *P. tuberculatus*.

	LM	DTEP	DTVD	DTmD	DTED
MHGN 633/02	368	85	50	44	115
MLP 16-29	370	93	89	45	123
MLP 10-VIII-4-1	375	105	90	50	133

Tabla 8. Medidas de la ulna de *P. tuberculatus*.

	LM	DTm
MHGN 633/02	200	60
MLP 16-29	270	65

Tabla 9. Medidas del radio de *P. tuberculatus*.

	LM	DTm
MHGN 633/02	130	27
MLP 16-29	160	30

Tabla 10. Medidas del fémur de *P. tuberculatus*.

	LM	DTEP	DTmD	DTD	DTED
MHGN 633/02	485	220	88	150	177
MLP 16-29	490	260	101	172	207

Tabla 11. Medidas de la tibia-fíbula de *P. tuberculatus*.

	LM	DTmT	DTmF
MHGN 633/02	300	95	83
MLP 16-29	306	100	90

Tabla 12. Medidas del escudete cefálico de *P. tuberculatus*.

	DTM	DAPM
MHGN 633/02	321	343

Tabla 13. Medidas de la coraza dorsal de *P. tuberculatus*.

	CSM
MLP 16-29	1770

Tabla 14. Medidas del tubo caudal de *P. tuberculatus*.

	LM	DT a)	DT b)	DT c)	DDV a)	DDV b)	DDV c)	NFL a)	NFL b)
MLP 16-29	78	106	176	164	82	93	152	4	4
MLP 16-31	90	113	184	173	85	124	194	4	4
MLP 16-32	94	110	179	168	87	120	186	4	4
MLP 16-33	82	108	164	157	89	94	153	4	4
MLP 16-37a	78	121	181	178	97	95	---	4	4

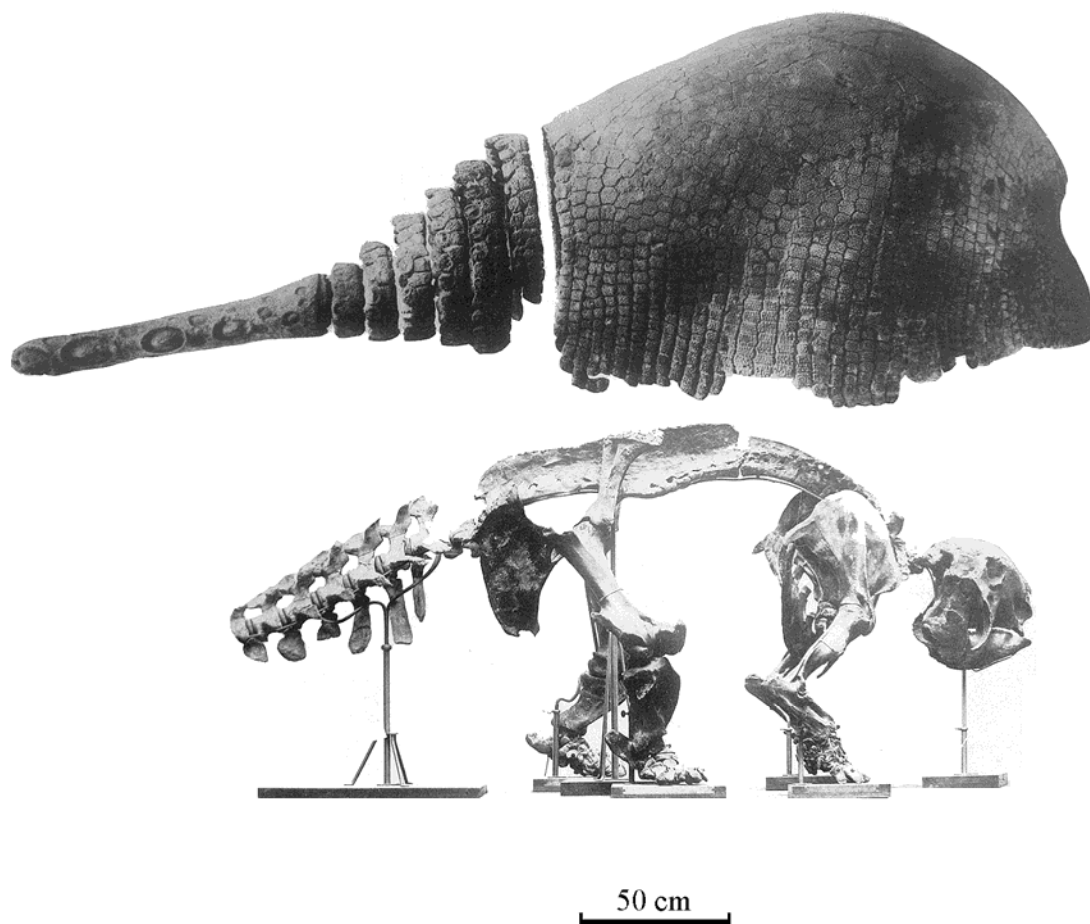


Figura 6. *Panochthus tuberculatus*, neotipo (MLP 16-29). Vista lateral de la coraza y el esqueleto. Armado bajo la dirección de F. Ameghino, reproducido y levemente modificado de Lydekker (1895: láms. XX y XXIII).

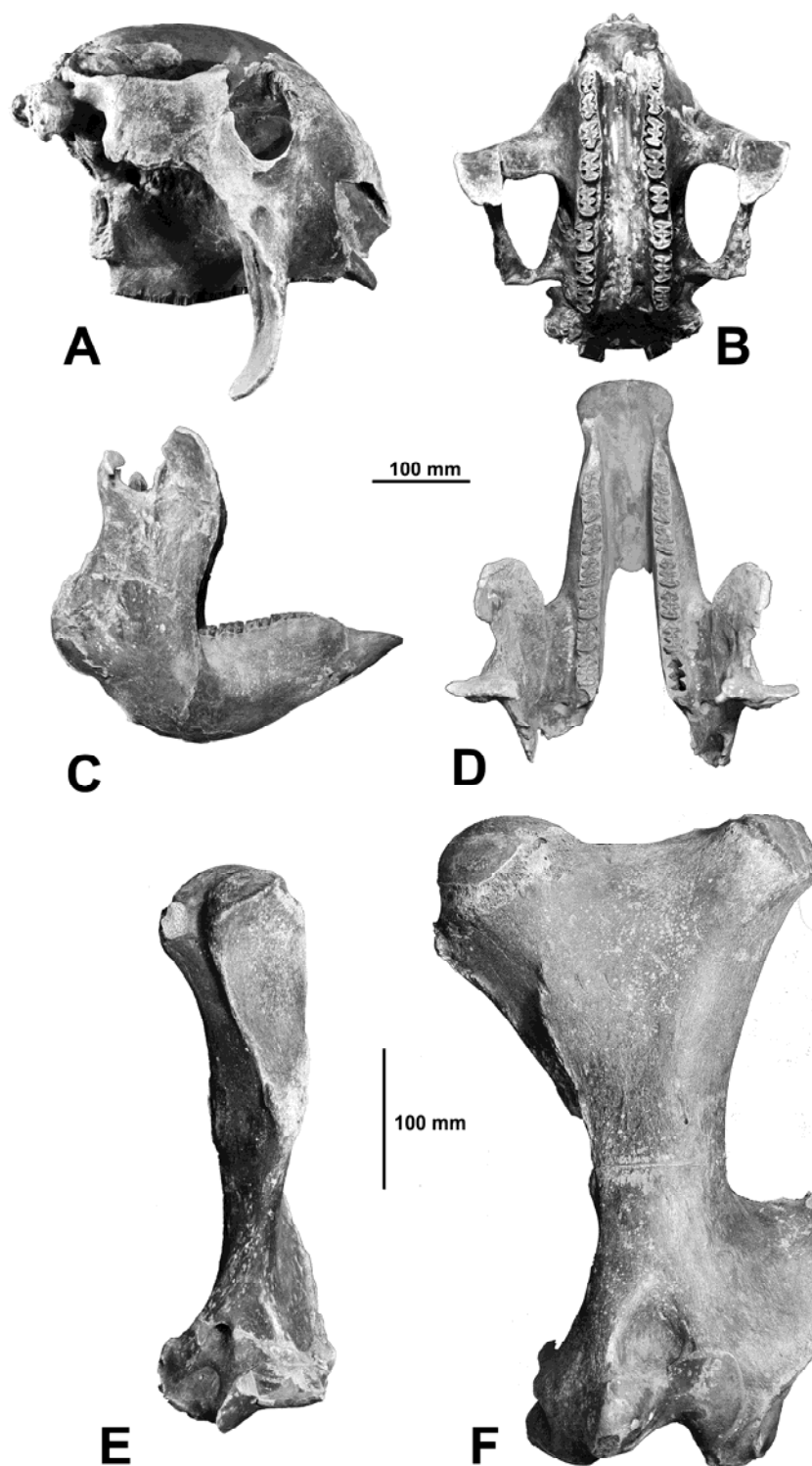


Figura 7. *Panochthus tuberculatus*, neotipo (MPL 16-29). Cráneo: A, vista lateral derecha; B, vista ventral. Mandíbula: C, vista lateral derecha; D, vista dorsal. Húmero izquierdo: E, vista anterior. Fémur izquierdo: F, vista anterior.

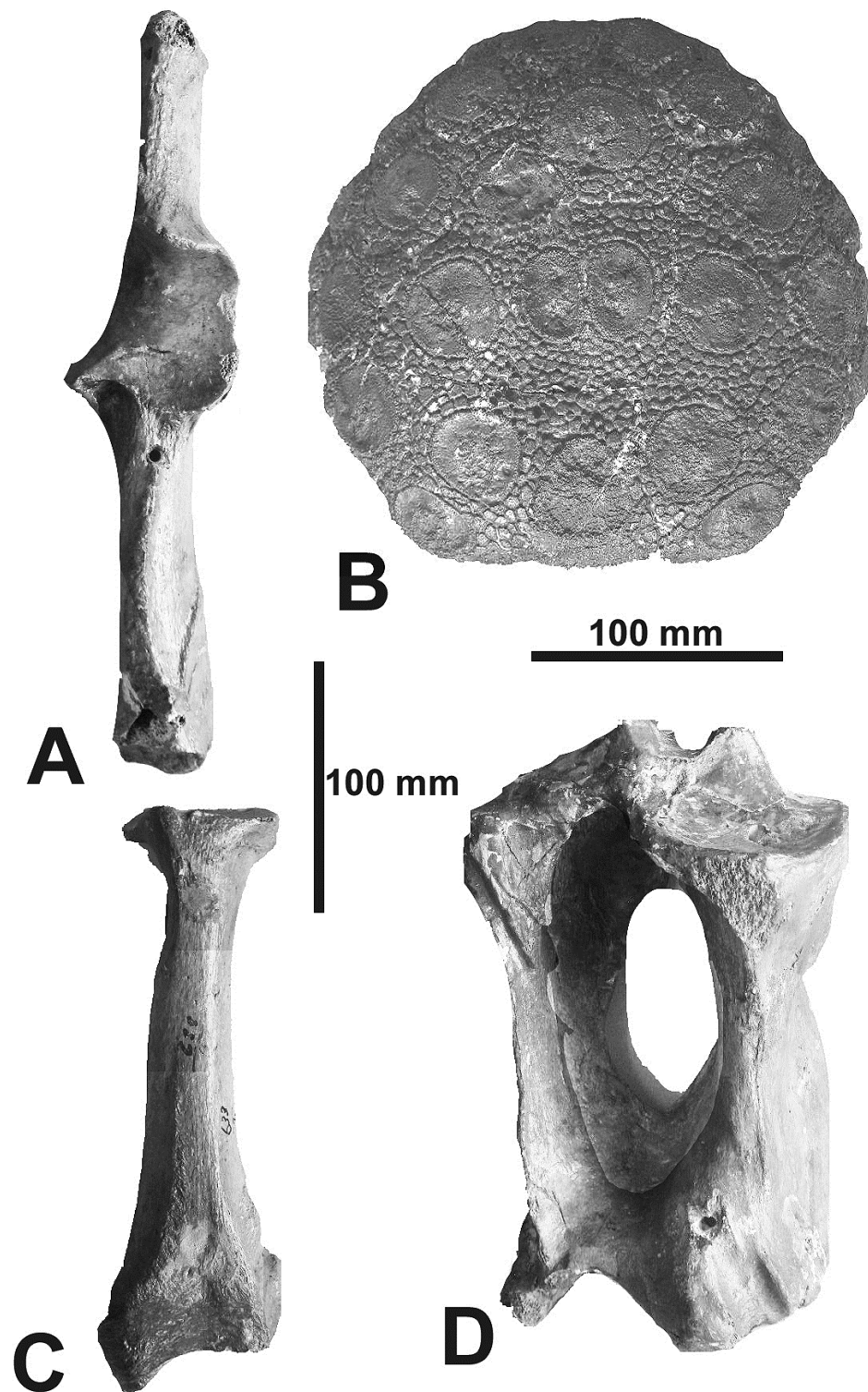


Figura 8. *Panochthus tuberculatus* (MHGN 633/02). A, ulna izquierda, vista anterior; B, escudete cefálico; C, radio izquierdo, vista anterior; D, tibia-fíbula izquierda, vista posterior.

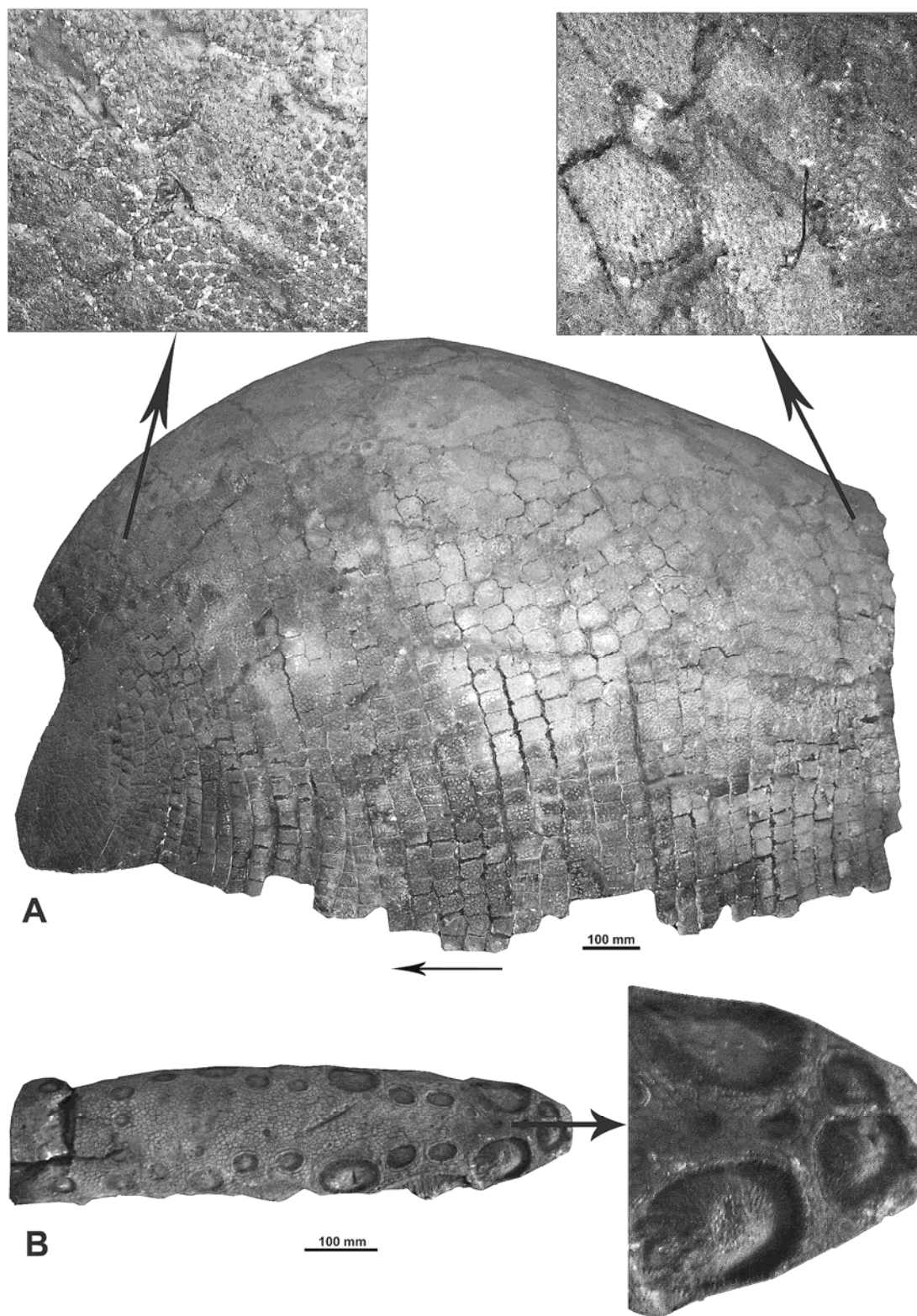


Figura 9. *Panochthus tuberculatus*, neotipo (MPL 16-29). A, coraza dorsal, vista lateral izquierda; B, tubo caudal, vista dorsal. Con detalles de ciertas regiones.

3. 2. 8. *Panochthus frenzelianus* Ameghino, 1889

(Figuras 10-13)

Diagnosis: Conformación y dimensión del cráneo similares a las de *Panochthus tuberculatus*, pero con menor grado de neumatización. Fosas orbitaria y temporal comunicadas, como en el ejemplar MLP 84-IX-2-11 (*Panochthus* cf. *subintermedius*); proceso postorbital incompleto, a diferencia de *P. tuberculatus*, en el que es completo. En el contorno orbitario el tubérculo lacrimal no sobresale, a diferencia de *P. tuberculatus*. Arco cigomático, debajo de la fosa temporal, de diámetro dorso-ventral constante; en *P. tuberculatus* dicho diámetro es mayor debajo de la fosa orbitaria. El arco cigomático sobresale lateralmente menos que en *P. tuberculatus* y su borde superior traza una diagonal ascendente hacia atrás y arriba (en *P. tuberculatus* es horizontalmente recto). Gran figura central de los osteodermos del escudete cefálico rodeada por dos hileras de figuritas periféricas, a diferencia de *P. tuberculatus* en el que se observan hasta cinco hileras. Perfil de la coraza dorsal uniformemente convexo. Coraza menos comprimida que en *P. tuberculatus*. Osteodermos del borde de la apertura caudal alargados; se abultan y finalizan con sección redondeada, casi cilíndricos.

Holotipo: AMNH 11243, cráneo y mandíbula; esqueleto postcraneal casi completo (*fide* Ameghino, 1889); escudete cefálico, coraza dorsal y tubo caudal. Procedencia estratigráfica y geográfica: Desconocida. Ni en Ameghino (1889), ni en ninguna otra publicación se señala la procedencia de este material.

Hipodigma: Solamente el holotipo.

Sinonimia: *Panochthus tuberculatus* Lydekker, 1895, *partim*, non Owen, 1845.

Distribución estratigráfica y geográfica: Ameghino (1889: 836) dice que se han encontrado restos de esta especie en la provincia de Buenos Aires y en los alrededores de Montevideo, del piso Bonaerense y piso “Belgranense” de la formación pampeana (ver detalle sobre estos “pisos” en “Consideraciones bioestratigráficas y biogeográficas”, capítulo 5 de esta Tesis), sin aclarar puntualmente de dónde proviene el holotipo.

Descripción:

Cráneo. La conformación y la dimensión son similares a las del cráneo de *Panochthus tuberculatus*, pero el grado de neumatización es menor. La principal diferencia radica en

que *P. frenzelianus* presenta el proceso postorbital incompleto y dicho proceso en la especie tipo del género es completo (ver Fig. 11).

En vista anterior los nasales son descendentes; la zona naso-frontal se inclina hacia abajo. En esta última la neumatización posee menor desarrollo que en *P. tuberculatus*. La escotadura orbitaria es semicircular, como en *P. tuberculatus*, y a diferencia del material MLP 84-IX-2-11 (*P. cf. subintermedius*), en el cual es alargada dorso-ventralmente. Las fosas orbitaria y temporal se comunican entre sí. En el holotipo (AMNH 11243) no se puede desmontar el escudete cefálico y no se puede apreciar esta condición tan importante, pero sí en Ameghino (1889, lám. LIX, figs. 1, 3-4). Se presenta aquí un fragmento de la descripción original realizada por Ameghino (1889: 835) al respecto, la cual no deja lugar a dudas: “Esta especie tenía la talla de *Panochthus Morenii* [esta última especie es considerada por el Doctorando un sinónimo de *P. tuberculatus* (*vide infra*)], pero se distingue inmediatamente tanto de él como de *P. tuberculatus*, por las órbitas abiertas atrás, que comunican libremente con las fosas temporales, en vez de estar cerradas por un arco óseo completo como en las mencionadas especies”. También se reproduce la figura de Ameghino (1889: lám. LIX, fig. 3) (Fig. 11). En MLP 84-IX-2-11 (*P. cf. subintermedius*) y en *Glyptodon* este rasgo es similar, a diferencia de *P. tuberculatus*, en el cual la fosa orbitaria y la fosa temporal están separadas en la vista externa por un proceso postorbital completo. El tubérculo lacrimal no sobresale al contorno orbitario, a diferencia de *P. tuberculatus*. La apófisis descendente del maxilar y el foramen infraorbitario tienen tamaños y formas similares a los de *P. tuberculatus*.

En vista lateral (Fig. 10) el arco cigomático mantiene su diámetro dorso-ventral constante debajo de la fosa temporal, como en MLP 84-IX-2-11 (*P. cf. subintermedius*) y a diferencia de *P. tuberculatus*, en el cual este diámetro aumenta. En cuanto a la robustez del arco, esta es mayor en MLP 84-IX-2-11 (*P. cf. subintermedius*) que en las especies de *Panochthus* del lapso Bonaerense-Lujánense, incluida *P. frenzelianus*. El arco cigomático no sobresale lateralmente tanto como en *P. tuberculatus*, a semejanza de MLP 84-IX-2-11 (*P. cf. subintermedius*). Dicho arco, como ocurre en MLP 84-IX-2-11 (*Panochthus cf. subintermedius*), por detrás de la órbita y hasta poco antes de su inserción posterior, describe una diagonal ascendente, a diferencia de *P. tuberculatus*, en el cual es horizontal.

A causa de que el ejemplar, como ya se ha mencionado, se encuentra constantemente dispuesto para su exhibición en el “American Museum of Natural

History”, no se puede observar la vista dorsal del cráneo porque sobre este se halla montado el escudete cefálico, que no puede ser removido. Tampoco es posible examinar el cráneo en vista posterior ni en vista ventral, debido a las exigencias de la aludida exhibición y pese a la gran gentileza del Dr. Jing Meng, curador de la colección de Paleontología de Vertebrados del American Museum of Natural History de New York, quien amablemente ha respondido al pedido y envió las mejores fotografías que pudo tomar del material en cuestión.

Mandíbula. Las características de la mandíbula de *P. frenzelianus* son semejantes a aquellas de *P. tuberculatus*.

Dentición. Puesto que al ejemplar no se le puede quitar la mandíbula, de la serie dentaria solamente se puede apreciar que los ocho molariformes son trilobulados, al menos labialmente.

Esqueleto postcraneal. Cuando Castellanos (1942a: 502) se refiere al material tipo sobre el cual se basó Ameghino para fundar la especie, señala que se trata de: “Un esqueleto casi completo que Ameghino vendió al paleontólogo norteamericano Cope (fig. 205) y que hoy forma parte de las colecciones del American Museum of Natural History de New York”. En esa misma página dice: “Del citado esqueleto Ameghino figuró el cráneo y la mandíbula (Mamíferos fósiles, pl. LIX, figs. 1, 3 y 4), el escudete cefálico (pl. LXXXVIII, fig. 536), un fragmento de la región postero-dorsal con parte del borde de la apertura caudal (pl. LXXXVIII, fig. 6) y porciones de anillos caudales (pl. LXXXVIII, figs 7 y 8)”. Pero nunca aclaran, ni Ameghino (1889: 835) ni Castellanos (1942a: 502), ni en la descripción original ni en publicaciones posteriores, de qué huesos del postcráneo consistía el holotipo. En el ejemplar exhibido solamente se ven claramente los cuatro autopodios, los cuales, como en *P. tuberculatus*, tienen cuatro dedos cada uno.

Escudete cefálico. El contorno general, como en *P. tuberculatus*, es subcircular, con el borde posterior más trunco; como en todas las especies de *Panochthus*, es convexo. El tamaño de los osteodermos que conforman el escudete es similar a los de *P. tuberculatus* y menor que los de *P. intermedius*. Sin embargo, la ornamentación de los osteodermos, se asemeja más a los de *P. intermedius*, puesto que el número de hileras de figuritas periféricas que rodean la gran figura central suele ser de dos como máximo, en tanto que en *P. tuberculatus* pueden hallarse de hasta cinco hileras de figuritas periféricas.

Coraza dorsal. Su tamaño es semejante a la de *P. tuberculatus*, levemente menor que la de *P. subintermedius* y menor que la de *P. intermedius*. El perfil dorsal de la coraza es convexo, similar a la de *P. intermedius*. La coraza es transversalmente menos

comprimida que la de *P. tuberculatus* y *P. subintermedius*, a semejanza de *P. intermedius*.

Como en *P. tuberculatus*, los osteodermos de *P. frenzelianus* son poligonales, más hexagonales en la zona dorsal y cuadrangulares, casi rectangulares, en la zona lateral; asimismo, son de menor tamaño y cuadrangulares en la zona cercana a las escotaduras cefálica y caudal. La ornamentación consiste en figuritas poligonales pequeñas (tubérculos), de superficie plana y similares en tamaño entre sí, distribuidas por toda la superficie, sin que aparentemente exista algún patrón de ordenamiento; lo mismo ocurre en *P. tuberculatus* y *P. subintermedius*; a diferencia del único fragmento de coraza conservado de *P. jaguaribensis* y de los osteodermos de las regiones antero-dorsal y postero-dorsal de *P. intermedius*, los cuales presentan una figura central distinguishible. En la especie que nos ocupa, los osteodermos de las cuatro filas más ventrales del borde lateral poseen una figura central distinguishible rodeada por figuritas periféricas, como en *P. tuberculatus*. Los osteodermos que forman la fila más posterior de la coraza, es decir el borde de la apertura caudal, son alargados, se abultan y finalizan con sección redondeada, de aspecto cilíndrico (Fig. 13, A).

Tubo caudal. No puede ser figurado ni descripto en detalle debido a las características de la exhibición del holotipo; está ubicado dentro de una vitrina inaccesible del American Museum of Natural History (ver Fig. 13, B). La opinión que sigue se basa en las fotografías enviadas desde dicha institución, así como en los comentarios y fotografías adicionales del Dr. Laureano González Ruiz. Se coincide con Ameghino (1889: 834) y con Castellanos (1942a: 506), quienes no señalan marcadas diferencias con el tubo caudal de *P. tuberculatus*.

Comentarios: Ameghino (1889: 835-836; lám. LIX, figs. 1, 3-4 y lám. LXXXVIII, figs. 5-7, 9) reconoce esta especie nominándola como *Panochthus Frenzelianus*; el ICNZ (1999, Art. 32.5.2.5) indica que el epíteto específico debe corregirse, escribiéndolo todo con minúscula, sin que esta enmienda traiga ninguna consecuencia nomenclatural. Allí dedica la especie usando estas palabras: “*Dedico la especie al distinguido zoólogo Dr. Juan Frenzel, mi sucesor en la cátedra de Zoología en la Universidad de Córdoba*” (Ameghino, 1889: 836).

Ameghino vendió a Cope el holotipo (AMNH 11243), que formaba parte de su colección personal, y se encuentra actualmente exhibido en el American Museum of Natural History. Allí también hay varios osteodermos sueltos (AMNH 11245)

determinados como de esta especie, pero de los mencionados osteodermos aislados no se puede confirmar la asignación específica.

Gracias al contacto con el curador de la colección del museo antes mencionado, responsable del material, y contando también con fotografías y comentarios de colegas que visitaron dicha institución, el doctorando pudo describir parcialmente el material, pero los restos exhibidos no se pueden retirar del sitio en el cual se hallan montados; es por esta razón que es imposible tomar fotografías de muchas regiones y observar en detalle algunas estructuras anatómicas.

En el American Museum of Natural History no se encuentran los anillos caudales; sin embargo, Ameghino (1889, lám. LXXXVIII, figs. 7 y 9) figura dos anillos y Castellanos (1942a: 506) los describe, sin proveer detalles significativos.

Castellanos (1942a: 506-507) describe y figura detalladamente un tubo caudal perteneciente al “Instituto de Fisiografía y Geología de Rosario”, sin fundamentar por qué lo atribuye a *P. frenzelianus* y sin indicar el número de repositorio, exponiendo en esas páginas con gran detalle la procedencia geográfica y estratigráfica del material. Dice textualmente:

“Tubo caudal perteneciente a las colecciones del Instituto de Fisiografía y Geología.—Este tubo fue adquirido por el Instituto al Sr. Federico Henning, procede de la margen izquierda del río Carcarañá, y ha sido encontrado a unos 400 m. aguas abajo del puente del F.C.C.A., entre las estaciones Aldao y Andino, mucho antes, por consiguiente, de llegar al puente del camino carretero que pasa cerca de la fábrica de papel, la que está situada más aguas abajo del lugar del hallazgo”.

En este trabajo Castellanos figura y explica un perfil geológico de las márgenes del Río Carcarañá en el lugar del hallazgo, manifestando (1942a: 509):

“J₂ - 1 m. a 3 m. – Belgranense superior. – Banco de arena fina cuarzosa, amarillenta, a veces micácea; en otros lugares se dispone en estratos, se carga de hidróxido de hierro volviéndose amarillo herrumbrosas. La arena es de grano mediano, alternando con arenas limoníticas cementadas por el hidróxido de hierro, y más aguas abajo, en las proximidades de Timbúes, son estratos intercalados de esta arena y arcilla y greda verdosa o amarillo-verdosa.

Las arenas sueltas y limpias han sido explotadas para las construcciones, pero se abandonó su extracción porque se cargan de limonita o de arcilla verde.

En esta capa se han exhumado numerosos restos fósiles en diversas oportunidades y por diferentes personas. De ella procede el tubo caudal de P.

frenzelianus Amegh. que describimos y que perteneció al Sr. Federico Henning”.

Castellanos (1944: 27) refiere a esta especie otro tubo caudal completo (MUFyCA 383) e indica que procede de sedimentos pampeanos (*sic*) de las barrancas de Pizarro, en la margen derecha del Río Grande de Nono en el valle de Nono, Córdoba, Argentina.

No pudiéndose comprobar la asignación taxonómica de los dos últimos materiales a esta especie se opta, por ahora, por no considerarlos parte del hipodigma.

Rusconi (1929) atribuye a *P. ?Frenzelianus (sic)* varios osteodermos hallados en el Ensenadense de Olivos (provincia de Buenos Aires). En ausencia de repositorio indicado, de una descripción y de fotografías, es imposible comprobar si esta asignación es correcta.

Las medidas son aproximadas, pues se han calculado con los inconvenientes mencionados (*vide supra*).

Tabla 15. Medidas del cráneo de *P. frenzelianus*.

	LM	AB	DTFO	DDVFO	DTFT	DAPFT	DACDO	DADFT	DTP	LSD	DDMAC	DTMAC	DTBm
AMNH 11243	330	---	50	70	---	100	45	45	---	---	---	---	---

Tabla 16. Medidas de la mandíbula de *P. frenzelianus*.

	LM	DDVRH	DDVRA	LSD
AMNH 11243	280	70	200	---

Tabla 17. Medidas del tubo caudal de *P. frenzelianus*.

	LM	DT a)	DT b)	DT c)	DDV a)	DDV b)	DDV c)	NFL a)	NFL b)
AMNH 11243 (tomado de Ameghino, 1889)	750 a 800	---	---	no + de 180	---	---	---	4	4



Figura 10. *Panochthus frenzelianus*, holotipo (AMNH 11243), vista lateral derecha del cráneo, mandíbula y escudete cefálico.

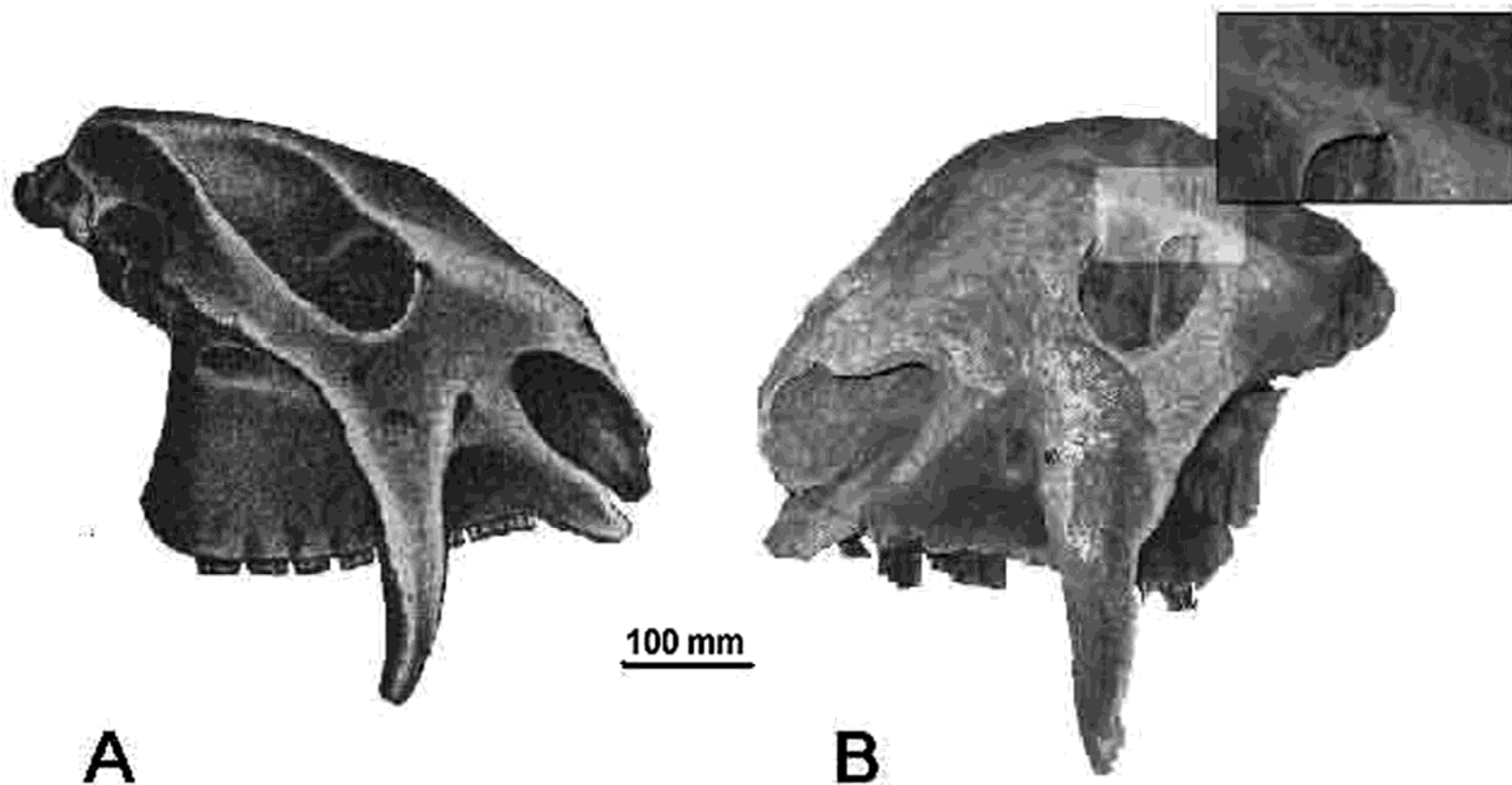


Figura 11. Comparación entre los cráneos: A, de *P. frenzelianus* (AMNH 11243) [tomado de Ameghino (1889, lám. LIX, fig. 1] y B, de *P. tuberculatus* (MLP 16-37b). Se observa claramente el proceso postorbital ausente y presente, respectivamente. Pero *cf.* Fig. 10; la arcada cigomática, tal como la dibuja Ameghino, difiere del material original.

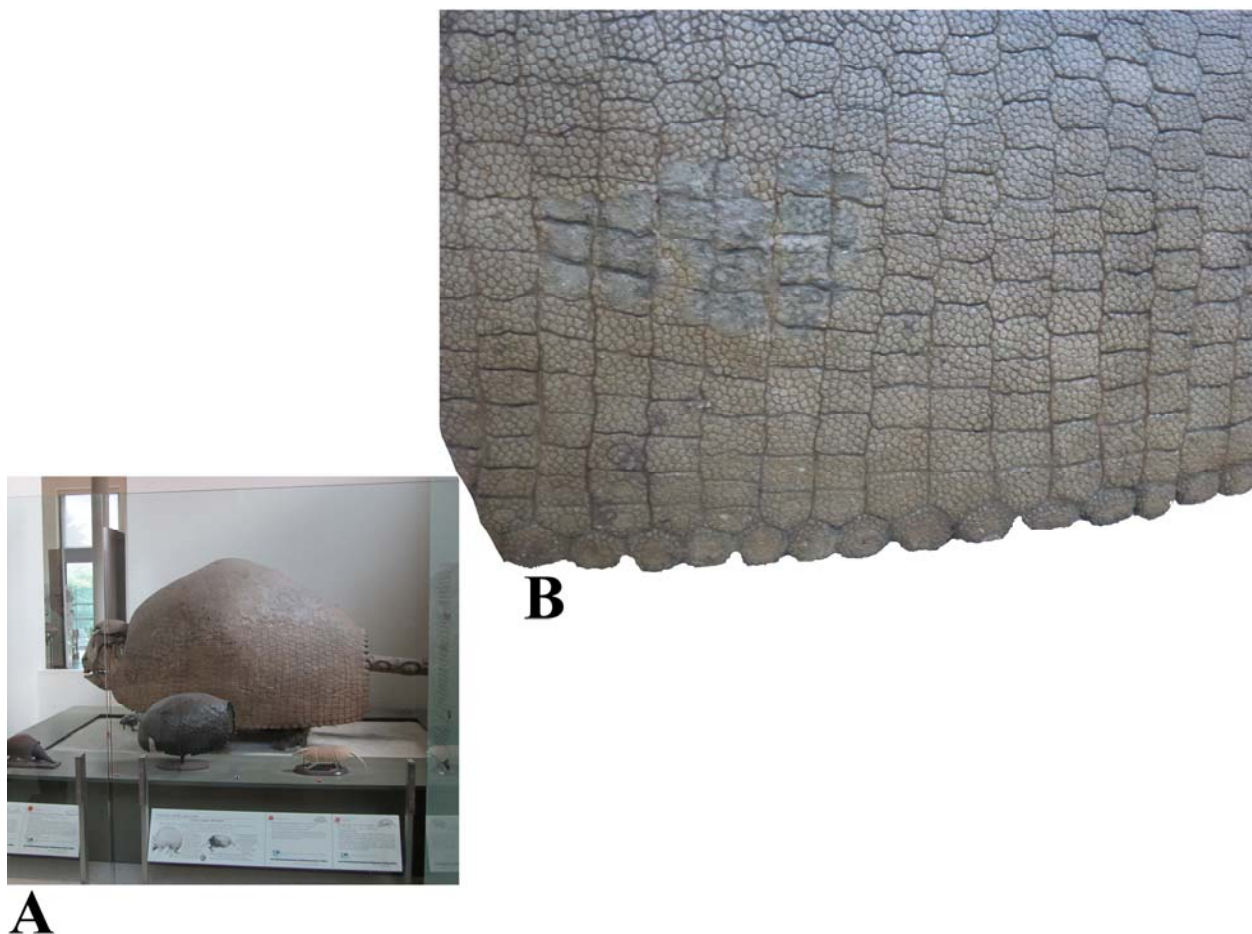


Figura 12. *Panochthus frenzelianus*, holotipo (AMNH 11243). A , ejemplar exhibido en el AMNH. B, Porción antero-lateral izquierda de la coraza dorsal.

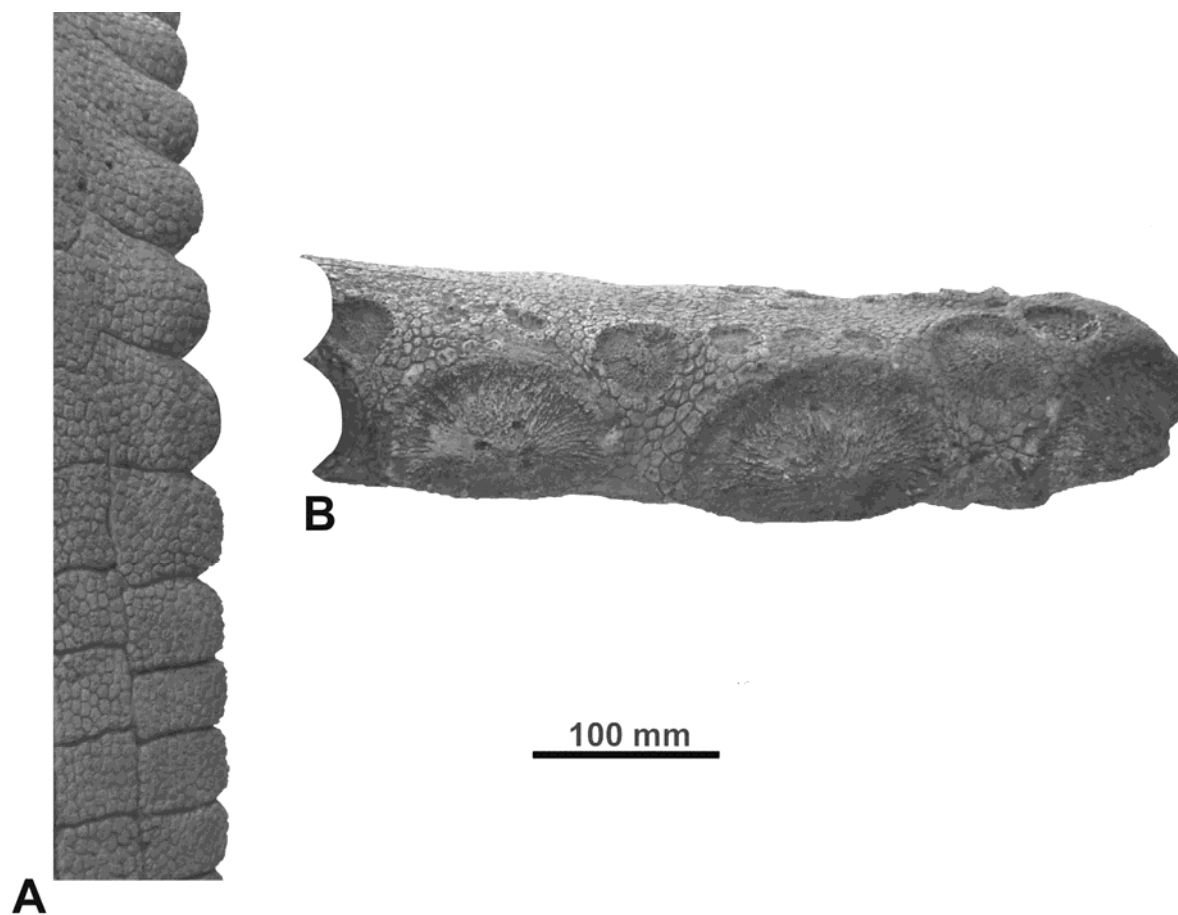


Figura 13. *Panochthus frenzelianus*, holotipo (AMNH 11243). A. Osteodermos del margen posterior de la coraza dorsal; vista lateral izquierda. B. Aproximadamente 2/3 del tubo caudal, tal como puede observarse en las actuales condiciones de exhibición; vista lateral izquierda. El tubo caudal está artificialmente “clavado” en la coraza dorsal; así se halla exhibido en el AMNH.

3. 2. 9. *Panochthus intermedius* Lydekker, 1895

(Figuras 14-16)

Diagnosis (enmendada de Zurita et al., 2011a): Glyptodontidae grande. Cráneo con menor neumatización fronto-nasal que *P. tuberculatus* y mayor que el ejemplar MLP 84-IX-2-11 (*Panochthus* cf. *subintermedius*). Frontales y nasales no tan ventralmente inclinados como en la especie tipo. Sin proceso postorbital completo, al igual que en *P. frenzelianus* y MLP 84-IX-2-11 (*P.* cf. *subintermedius*). Arcos cigomáticos y la mitad superior del proceso descendente de los maxilares mucho más robustos que en *P. tuberculatus* y *P. frenzelianus*, similares a MLP 84-IX-2-11 (*P.* cf. *subintermedius*) en su morfología. Escudete cefálico con osteodermos grandes; cada figura central rodeada por una o dos hileras de figuritas periféricas, como en *P. frenzelianus*. Perfil de la coraza dorsal regularmente convexo. Coraza dorsal ancha, sin elevación anterior ni compresión, a diferencia de *P. tuberculatus*. Osteodermos de la coraza dorsal con figura central distinguible, rodeada de figuritas periféricas, en las regiones postero-dorsal y antero-dorsal, y una ornamentación con figuritas poligonales, sin figura central, en las otras regiones, como en *P. tuberculatus*. Tubo caudal diferente al de otras especies de *Panochthus*, con figuras centrales rodeadas por una hilera de figuras periféricas, tanto en su superficie dorsal como en la ventral. Húmero y fémur ligeramente más gráciles que los de *P. tuberculatus*.

Sinonimia: *Panochthus bullifer* Ameghino, 1895.

Holotipo: MLP 16-36, coraza dorsal casi completa. Procedencia estratigráfica y geográfica: Según Lydekker (1895: 34). “Pampeano del Puerto de Buenos Aires”. Ensenadense (Pleistoceno temprano-medio) del Puerto de Buenos Aires (actualmente “Ciudad Autónoma de Buenos Aires”), Argentina.

Hipodigma: El holotipo y MHNC-13491, un espécimen casi completo, consistente en el cráneo y la mandíbula, parte del esqueleto postcraneal, escudete cefálico, coraza dorsal casi completa (aunque sumamente fragmentada), excepto parte de la región postero-dorsal, fragmentos de algunos anillos caudales y fragmento proximal del tubo caudal.

Distribución estratigráfica y geográfica: Ensenadense (Pleistoceno temprano-medio) del Puerto de Buenos Aires (actualmente “Ciudad Autónoma de Buenos Aires”),

Argentina; y Formación Sacaba (Pleistoceno medio-tardío [ver Soruco & Díaz Martínez, 1996]) de Cochabamba, Bolivia.

Descripción:

Cráneo. Está casi completo; faltan las regiones frontal y parietal. La conformación y dimensión son similares a las del cráneo de *Panochthus tuberculatus*. Es de tamaño más pequeño que el material MLP 84-IX-2-11 (*P. cf. subintermedius*). La neumatización es intermedia entre *P. cf. subintermedius* y las especies presentes en el lapso Bonaerense-Lujanense (*P. tuberculatus* y *P. frenzelianus*).

En vista anterior (Fig. 15, A) la zona rostral es más ancha que en *P. tuberculatus* y *P. frenzelianus*. Las aberturas nasales son más amplias que en las demás especies del género. La escotadura orbitaria es dorso-ventralmente alargada, y morfológicamente similar a *P. frenzelianus* y MLP 84-IX-2-11 (*P. cf. subintermedius*), pero diferente a la de *P. tuberculatus*, en la cual esta estructura es más circular. Como en *P. frenzelianus* y MLP 84-IX-2-11 (*P. cf. subintermedius*), la fosa orbitaria y la fosa temporal están separadas por un proceso postorbital incompleto, a diferencia de *P. tuberculatus*, en el cual el proceso postorbital es completo. El borde anterior de la fosa orbitaria presenta algunos osteodermos faciales irregulares, con morfología comparable a la observada en *Glyptodon munizi* (ver Soibelzon et al., 2006). Los frontales y los nasales están ventralmente inclinados, aunque no tanto como en *P. tuberculatus* y *P. frenzelianus*.

En vista lateral (Fig. 15, B) el arco cigomático y la mitad superior del proceso descendente de los maxilares son claramente más robustos que los de *P. tuberculatus* y de *P. frenzelianus*, asemejándose a MLP 84-IX-2-11 (*P. cf. subintermedius*). Como ocurre en *P. frenzelianus* y en el ejemplar MLP 84-IX-2-11 (*P. cf. subintermedius*) el arco cigomático no sobresale lateralmente, en cambio sí lo hace en *P. tuberculatus*.

En vista dorsal (Fig. 15, C) su morfología es similar a la de *P. tuberculatus*. Según lo mencionado, las fosas orbitaria y temporal se comunican en esta vista, como en *P. frenzelianus* y MLP 84-IX-2-11 (*P. cf. subintermedius*) y a diferencia de *P. tuberculatus*.

En vista posterior no presenta diferencias significativas con la especie tipo del género.

En vista ventral el techo del paladar no es tan plano como en *P. tuberculatus*, pero tampoco es cóncavo transversalmente como en el material MLP 84-IX-2-11 (*P. cf. subintermedius*); esto implica que no se une a las paredes alveolares tan abruptamente,

formando un ángulo recto, como se aprecia en *P. tuberculatus*. En *P. intermedius* las paredes alveolares tampoco son tan altas; así es como no tiene aspecto de “canaleta de sección rectangular”, condición que sí se aprecia en *P. tuberculatus*.

Mandíbula. La morfología de la mandíbula es semejante a la de las otras especies del género. Su tamaño es similar a *P. tuberculatus* y por su robustez se asemeja a las más grandes especies de *Glyptodon*. Las ramas ascendentes, en vista lateral (Fig. 15, E), ocultan completamente los dos molariformes más posteriores (m7-m8) y parte del m6. En esta vista se observa que el borde alveolar es más recto horizontalmente que en *P. tuberculatus*, en el cual dicho borde es sigmoide. La escotadura sigmoidea es similar a la de *P. tuberculatus*, más amplia y más profunda que la de *Glyptodon* y levemente más profunda que la de *Neosclerocalyptus*.

Dentición. Solamente se preservan el M1-M4 del maxilar derecho y el M1 del izquierdo. El M1 muestra una morfología más compleja que la de *P. cf. subintermedius*, en el cual este molariforme es simple, sin lobulación. El M1 de *P. intermedius* es morfológicamente similar al de *P. tuberculatus*, aunque no tan alargado antero-posteriormente. El M2 presenta una trilobulación más evidente. El M2 de MLP 84-IX-2-11 (*P. cf. subintermedius*) es semejante al M1 de *P. intermedius*. El M3 y M4 son similares a los del *P. tuberculatus* y de MLP 84-IX-2-11 (*P. cf. subintermedius*), pero se diferencian principalmente en su tercer lóbulo, donde hay dos muescas evidentes ubicadas en los márgenes labiales, las cuales no existen en las dos últimas especies citadas.

A nivel de la mandíbula, entre el m1-m3 es posible observar algunas imbricaciones (ver Fig. 15, F) que no están presentes en las otras especies del género (cabe recordar que no se conoce la mandíbula del ejemplar MLP 84-IX-2-11 [*P. cf. subintermedius*]). El m1 es similar al de *P. tuberculatus*, aunque menos lobulado. El m2 es más alargado antero-posteriormente que en *P. tuberculatus*, con menor lobulación, especialmente en su lado lingual. El m3 y m4 son similares a los de *P. tuberculatus*, pero con el margen anterior del primer lóbulo levemente más recto. Los molariformes restantes (m4-m8) son casi idénticos a los de *P. tuberculatus*.

Esqueleto postcraneal. Se preservan los húmeros, los fémures y la escápula derecha casi completa.

Húmero (Fig. 16, H): Es más grácil que en *P. tuberculatus* y dorso-ventralmente más expandido. Su morfología general se asemeja a la de *P. tuberculatus* y a la de la porción proximal preservada de *P. subintermedius*. La “V” deltoidea abarca, aproximadamente,

la mitad de la longitud total de la diáfisis, a diferencia de *P. tuberculatus*, en el cual dicha “V” ocupa 2/3 de la longitud total.

Fémur (Fig. 16, I): Es ligeramente más grácil que el de *P. subintermedius* y de tamaño y robustez similares a los de *P. tuberculatus* y *P. greslebini*. Antero-posteriormente es más expandido lateralmente que el de *P. tuberculatus* y *P. greslebini*, pero menos que el de *P. subintermedius*. En la cara anterior, los márgenes divergen levemente hacia el extremo próximo de la constricción máxima de la diáfisis, mientras que en *P. tuberculatus*, *P. subintermedius* y *P. greslebini* esta divergencia es marcada, formando una estructura triangular en la mitad proximal del fémur. El trocánter mayor se encuentra levemente más alto que la cabeza femoral, mientras que en *P. tuberculatus*, *P. subintermedius* y *P. greslebini* está ligeramente más bajo. La lámina que forma el tercer trocánter con el condilo interno se amplía menos que en *P. tuberculatus* y *P. greslebini*; en estas dos especies el margen de esta lámina se vuelca hacia la superficie y los extremos anteriores en una extremidad que sobresale dorsalmente. La fosa supracondílea es más estrecha y más extendida que en *P. tuberculatus* y *P. greslebini*, en las cuales es redondeada.

Escápula (Fig. 16, G): En el trozo preservado se observa la morfología que presenta este hueso en la especie tipo del género (ver Burmeister, 1874).

Escudete cefálico. El tamaño y la morfología general son parecidos a los de *P. tuberculatus* y *P. frenzelianus*, pero con algunas diferencias interesantes. Lateralmente se aprecia una convexidad más evidente que la observada en *P. tuberculatus* y *P. frenzelianus*, y los osteodermos son más grandes que en ellos. Además, cada figura central está rodeada por una o dos hileras de figuritas periféricas, como en *P. frenzelianus*, mientras que en *P. tuberculatus* dicha figura central está rodeada por hasta cinco hileras de figuritas periféricas (15, D).

Coraza dorsal (Fig. 14). Su tamaño es mayor que el de todas las especies del género. Es severamente convexa, similar a la de *P. frenzelianus*, aunque más alargada antero-posteriormente; y no tan comprimida como en *P. tuberculatus* y *P. subintermedius*. Los osteodermos son poligonales, tendiendo a ser hexagonales en la zona dorsal y cuadrangulares en los laterales y en la zona cercana a las escotaduras anterior y posterior. La ornamentación de los osteodermos de las regiones antero-dorsal y postero-dorsal consiste en una figura central claramente distinguible rodeada de hasta siete hileras de figuritas periféricas; en los osteodermos del único fragmento de coraza conservado de *P. jaguaribensis* (región dorsal según Moreira, 1971), también se

distingue una figura central. La ornamentación en el resto de las regiones de la coraza consiste en figuritas poligonales pequeñas (tubérculos), de superficie plana y similares en tamaño entre sí, distribuidas por toda la superficie, al igual que en *P. tuberculatus*, *P. frenzelianus* y *P. subintermedius*.

Anillos caudales. Hay tres anillos parcialmente preservados, aunque seguramente fueron más, que no muestran ninguna diferencia significativa con respecto a los de *P. tuberculatus*. Cada anillo caudal está formado por dos filas de osteodermos. Los proximales son de menor tamaño que los de la fila distal. La ornamentación de estos últimos osteodermos es similar a la de la región medio-dorsal de la coraza dorsal. La ornamentación de la fila de osteodermos distales presenta una figura central en la zona más distal y está precedida por uno o dos hileras de figuritas periféricas (Fig. 16, E). Esta morfología particular se asemeja a la de la coraza de los Glyptatelinae (Scillato-Yané, 1977, 1986).

Tubo caudal. Se preserva solamente la mitad proximal, que muestra una morfología diferente de aquellas de las especies del lapso Bonaerense-Lujanense de Argentina, y en este sentido es más parecida a la de *Propanochthus bullifer*. El contorno general es deprimido, como en *P. tuberculatus* y a diferencia de *P. subintermedius*, en el cual la región proximal del tubo es casi circular. En vista dorsal, el tubo caudal presenta figuras deprimidas y rugosas en toda la superficie preservada. Estas figuras son circulares en las dos filas más proximales, y luego se alargan antero-posteriormente y se comprimen levemente. Cada figura está rodeada por dos hileras de figuritas periféricas. Esta morfología particular es totalmente diferente a la del resto de las especies de *Panochthus*, en las cuales la superficie dorsal presenta un patrón reticular evidente, similar al observado en la región dorsal de la coraza dorsal. Esta condición de *P. intermedius* está presente en *Propanochthus bullifer*; sin embargo, en *P. intermedius* las figuras centrales son más circulares, no son deprimidas y su superficie expuesta es casi lisa. La región lateral del tubo caudal es casi idéntica a la de las otras especies de *Panochthus* (Fig. 16, F).

Comentarios: Zurita et al. (2009a) atribuyeron un material procedente de Bolivia a una posible nueva especie de *Panochthus*. Luego, Zurita et al. (2011a) este material proveniente de Bolivia se consideró como *P. intermedius* (Fig. 15 y 16).

El ejemplar tipo de *P. intermedius*, según Lydekker (1895: 34), está: “...conservado actualmente en el Museo de San Fernando”. Se ignora lo acaecido en cuanto a los cambios de repositorio, pero en realidad, como ya se ha dicho, la coraza se

encuentra hoy en el Museo de La Plata (MLP 16-36) (Scillato-Yané & Carlini, 1998; Zamorano & Scillato-Yané, 2006; Soibelzon et al., 2010) (ver Fig. 14).

Fernicola (2008) menciona como perteneciente a *P. intermedius* el cráneo MLP 16-36, el cual está exhibido junto con la coraza dorsal (holotipo) de *P. intermedius*; en realidad ese cráneo corresponde al MLP 16-37 que corresponde a un ejemplar de *P. tuberculatus*.

Cabe señalar que los materiales mencionado por Scillato-Yané et al. (1998) (CTES-PZ 7496 y CTES-PZ 7500), asignados a *Panochthus* cf. *intermedius*, que consisten en osteodermos aislados que proceden del arroyo Toropí y de la Formación Yupoi (Pleistoceno tardío, Corrientes, Argentina) son considerados aquí como de *Panochthus* sp. por carecer de suficientes caracteres diagnósticos que permitan su asignación.

Tabla 18. Medidas del cráneo de *P. intermedius*.

	LM	AB	DTFO	DDVFO	DTFT	DAPFT	DACDO	DADFT	DTP	LSD	DDMAC	DTMAC	DTBm
MHNC-13491	420	310	49	82	47	111	57	103	105	201	95	82	53

Tabla 19. Medidas de la mandíbula de *P. intermedius*.

	LM	DDVRH	DDVRA	LSD
MHNC-13491	325	133	270	198

Tabla 20. Medidas del húmero de *P. intermedius*.

	LM	DTEP	DTVD	DTmD	DTED
MHNC-13491	352	63	45	31	100

Tabla 21. Medidas de la ulna de *P. intermedius*.

	LM	DTm
MHNC-13491	265	73

Tabla 22. Medidas del radio de *P. intermedius*.

	LM	DTm
MHNC-13491	130	27

Tabla 23. Medidas del fémur de *P. intermedius*.

	LM	DTEP	DTmD	DTD	DTED
MHNC-13491	479	211	84	149	174

Tabla 24. Medidas de la escápula de *P. intermedius*.

	diámetro transversal
MHNC-13491	406

Tabla 25. Medidas del escudete cefálico de *P. intermedius*.

	DTM	DAPM
MHNC-13491	340	328

Tabla 26. Medidas de la coraza dorsal de *P. intermedius*.

	CSM
MLP 16-36	2030

Tabla 27. Medidas del tubo caudal de *P. intermedius*.

	LM	DT a)	DT b)	DT c)	DDV a)	DDV b)	DDV c)	NFL a)	NFL b)
MHNC-13491	---	---	---	173	---	---	100	---	---

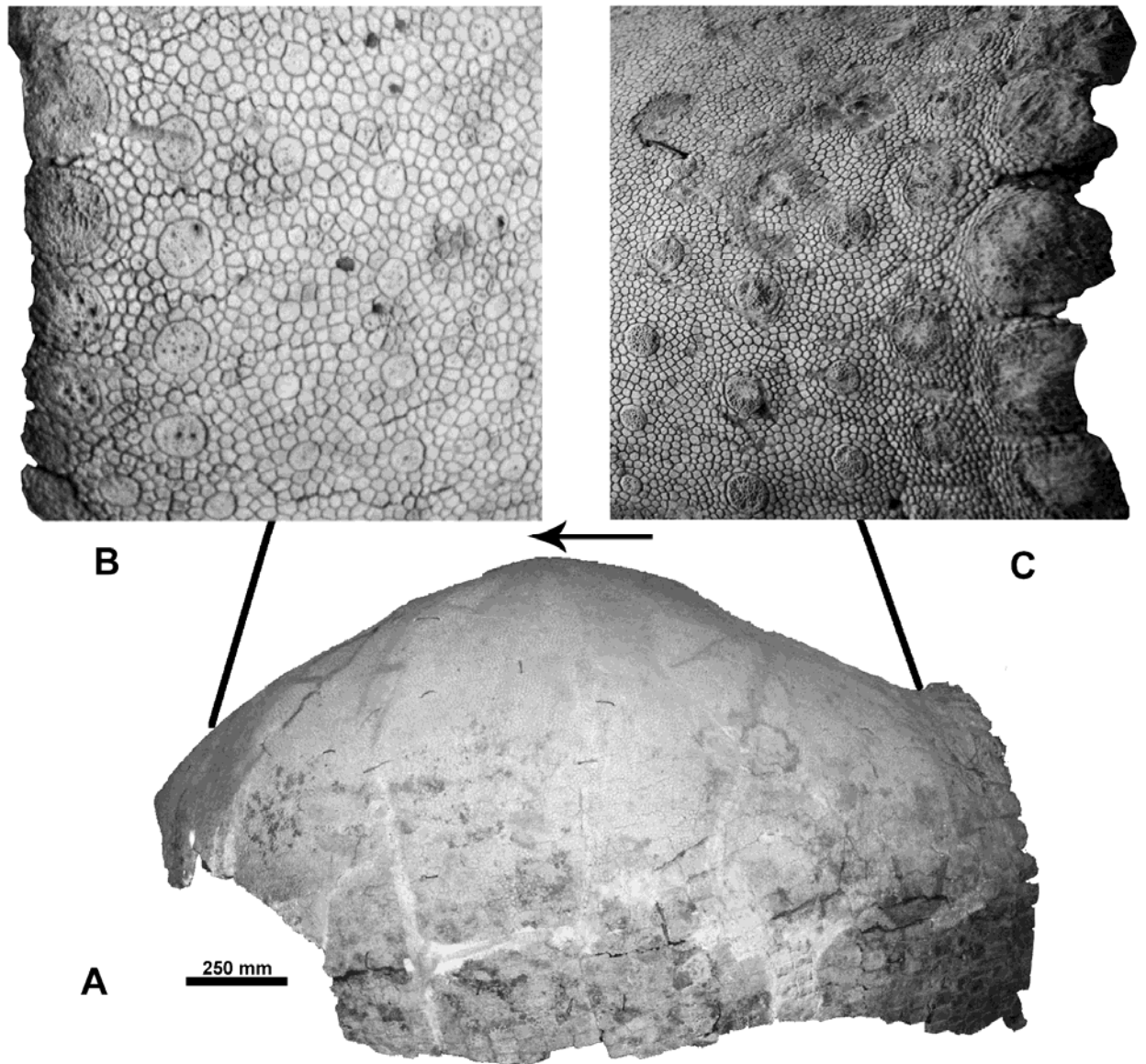


Figura 14. *Panochthus intermedius*, holotipo (MLP 16-36). A, coraza dorsal; B, detalle de osteodermos de la zona anterior; C, detalle de osteodermos de la zona posterior. La flecha indica la parte anterior de la coraza.

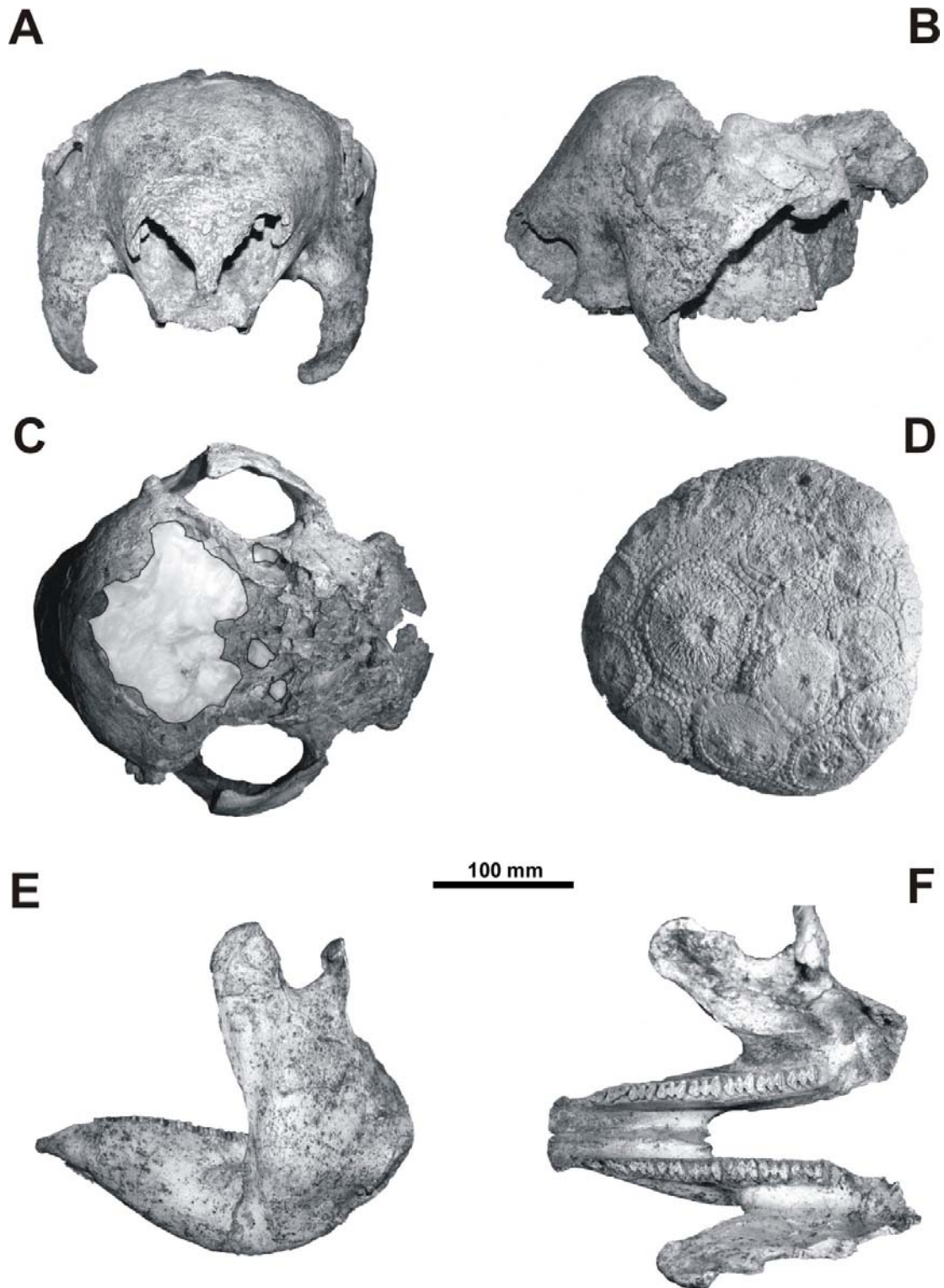


Figure 15. *Panochthus intermedius* (MHNC-13491). A-C, cráneo en vista: A, frontal; B, lateral; C, dorsal. D, escudete cefálico en vista dorsal. E-F, mandíbula en vista: E, lateral; F, dorsal.

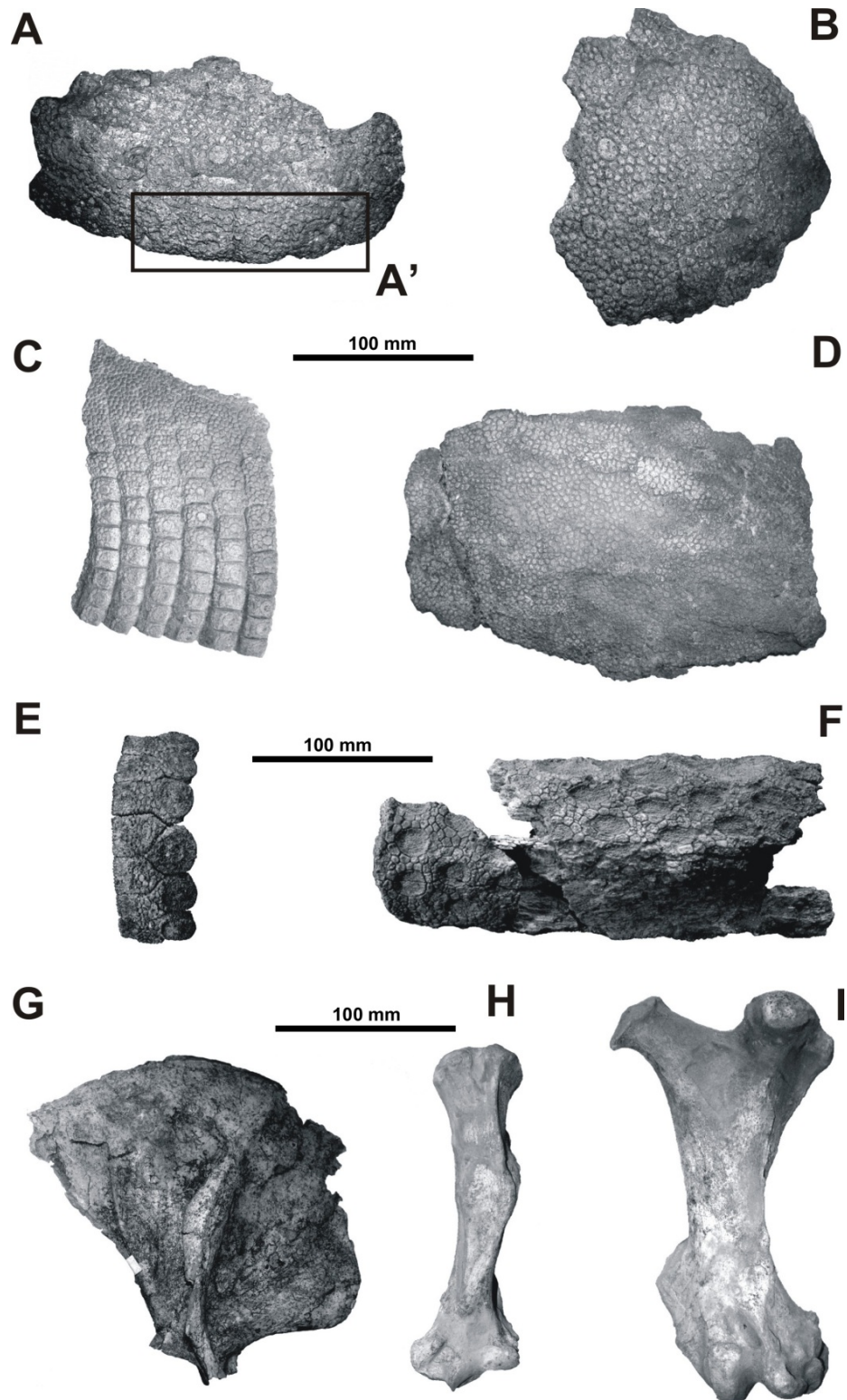


Figure 16. *Panochthus intermedius* (MHNC-13491). A-D, coraza dorsal, en vista: A-B, antero-dorsal; C, lateral; D, región centro-dorsal. E-F, tubo caudal. E, anillo caudal en vista dorsal; F, tubo caudal en vista dorsal. G, escápula derecha en vista lateral. H, húmero izquierdo en vista anterior. I, fémur derecho en vista anterior.

3. 2. 10. *Panochthus subintermedius* Castellanos, 1937

(Figuras 17-20)

Diagnosis (enmendada de Cruz et al., 2011: 148): Especie de grandes dimensiones; tamaño levemente menor que *P. intermedius* y mayor que *P. tuberculatus*. Coraza dorsal de forma similar a la de *P. tuberculatus*, elevada anteriormente y comprimida, diferente de aquellas de *P. intermedius* y *P. frenzelianus*, más convexas. Osteodermos de la coraza dorsal con figuritas poligonales y sin figura central distinguible, a semejanza de *P. tuberculatus* y *P. frenzelianus*, y a diferencia de *P. intermedius* y *P. jaguaribensis*. Osteodermos de la penúltima hilera lateral sin figura central, a diferencia de *P. tuberculatus* y *P. frenzelianus*. Tubo caudal con la extremidad distal en punta menos roma que en *P. tuberculatus*, *P. frenzelianus* y *P. jaguaribensis*. Superficie dorsal del tubo con una figura apical en su extremo distal, entre los primeros pares de figuras dorso-ventrales.

Holotipo: MACN-Pv 5130: Húmero derecho, sin la porción distal; fémur izquierdo, sin el segundo trocánter y parte del tercero; fragmento de la pelvis; varios fragmentos de la coraza dorsal correspondientes a la región antero-dorsal (dos filas solamente) y a las regiones media y postero-dorsal; tubo caudal completo, asociado al último anillo distal fusionado. Procedencia estratigráfica y geográfica: Ensenadense (Pleistoceno temprano-medio) de la Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina.

Hipodigma: Solamente el holotipo.

Distribución estratigráfica y geográfica: Ensenadense (Pleistoceno temprano-medio) de la provincia de Buenos Aires.

Descripción:

Esqueleto postcraneal. Comprende un fragmento proximal del húmero derecho, el fémur izquierdo y un fragmento de la pelvis.

Húmero (Fig. 17, E): Solamente se preserva el derecho, sin su porción distal, de la que solo se conserva el fragmento proximal del canal epitroclear. Presenta algunas de las secciones de sus superficies erosionadas, el borde de la articulación proximal (la cabeza) y parte del borde anterior de la tuberosidad mayor. Su tamaño es ligeramente superior al de *P. tuberculatus*. En la cabeza humeral, el diámetro trasverso es mayor que el diámetro antero-posterior; en cambio, en *P. tuberculatus* ambos diámetros son similares. Como se mencionó anteriormente para la especie tipo, la cabeza humeral de *Panochthus* no está circunscripta por un cuello bien acentuado; la corredera bicipital

está bien marcada, aunque no es tan profunda como en *Glyptodon*. Como en *P. tuberculatus*, está bien desarrollada la “V” deltoidea, cuyo borde postero-externo es convexo y dirigido hacia afuera, a diferencia de *P. tuberculatus*, en el cual los bordes son casi rectos, formando una “V” casi perfecta. La superficie de la “V” deltoidea es lisa y cóncava en todas las especies del género. La concavidad de la “V” deltoidea es más acentuada que en *P. tuberculatus*, en el cual es muy leve. Por debajo de la “V” deltoidea, la diáfisis presenta sección triangular cuya región más delgada se verifica hacia su porción distal.

Fémur (Fig. 17, D): Se conoce el fémur izquierdo casi completo. Está quebrado el segundo trocánter y parte del tercero. Al igual que en el húmero algunas sapiencias del hueso están deterioradas parcialmente por rodamiento; en este caso, los límites de la cabeza del fémur y ambos cóndilos distales. Es más robusto que los de *P. tuberculatus* y *P. greslebini*. En la epífisis proximal, la superficie articular de la cabeza femoral presenta forma subcircular, a semejanza de *P. tuberculatus* y *P. greslebini*. En el sector externo de esta epífisis se encuentra el trocánter mayor, cuya superficie, como en *P. tuberculatus*, presenta forma más laminar que en *P. greslebini*. El trocánter mayor está ubicado en un plano más elevado respecto de la cabeza femoral, al igual que en *Neosclerocalyptus* y *Propalaehoplophorus*. Separa ambas estructuras una concavidad bien marcada; esta concavidad no se distingue en *P. tuberculatus*. Su cara anterior es cóncava en la porción proximal, haciéndose convexa hacia la región distal, por el gran desarrollo del cóndilo distal externo; en *P. tuberculatus* y *P. greslebini*, la depresión triangular ubicada por debajo de la epífisis proximal es más leve. Entre ambos cóndilos distales se encuentra una gran fosa para la articulación de la rotula. Como en *P. tuberculatus*, la porción más distal de la diáfisis es de sección subcircular; adquiere aquí el menor diámetro. La cara posterior del fémur, como en *P. tuberculatus*, es plana y de superficie lisa. También, al igual que en *P. tuberculatus* y *P. greslebini*, la diáfisis presenta aquí un aspecto más plano que en la cara anterior, sin accidentes de relevancia.

Pelvis (17, C): El fragmento conservado no presenta ninguna cresta ilíaca completa y tampoco se distinguen ventanas. Si este material no estuviera asociado al holotipo no sería identificable con la especie en cuestión.

Coraza dorsal. Se preserva una gran porción de la coraza del espécimen MACN-Pv 5130, desde los osteodermos de la región antero-dorsal hasta los osteodermos del borde posterior de la región postero-dorsal, pero faltan ambos márgenes laterales (Fig. 17, A). Su tamaño, aunque la coraza no está completa, parecería ser similar o levemente mayor

que el de aquella de *P. tuberculatus* (Cruz et al., 2007 y 2011). La forma general de la coraza es similar a la de *P. tuberculatus*; ambas especies presentan un perfil elevado anteriormente y están comprimidas, a diferencia a la de *P. intermedius* y *P. frenzelianus*, en las cuales el perfil es más regularmente convexo, sin la mencionada elevación anterior. La convexidad corresponde a la del tubo lumbo-sacro y las alas ascendentes de los iliones.

Los osteodermos (excepto los del borde posterior) presentan varias figuritas poligonales de tamaño similar, cada una de ellas plana o levemente deprimida en el centro, sin figura central (Fig. 18). Erróneamente (se ignora por qué) Castellanos (1942a: 492) en su descripción original indicó:

“Su escultura externa se caracteriza por presentar en cada placa figuras centrales, como en Panochthus intermedius Lyd., pero se diferencian de las de éste porque son de menores dimensiones y la zona de la coraza que ofrecen estas figuras es más reducida. Por consiguiente, resulta una transición entre el Panochthus intermedius y los P. frenzelianus y P. tuberculatus, estos dos últimos con la ornamentación de sus caparazones muy semejante”.

La coraza dorsal de *P. intermedius* y la de *P. subintermedius* se diferencian claramente: los osteodermos de *P. intermedius* presentan en las regiones antero-dorsal y postero-dorsal una figura central distinguible, mientras que los de *P. subintermedius* no poseen figura central; en *P. subintermedius* en estas regiones existen solamente figuritas poligonales; únicamente la figura central está presente en el borde posterior de la coraza. La ornamentación de los osteodermos en la penúltima fila del borde posterior es una característica que, según Burmeister (1874) y Ameghino (1889), sirve para diferenciar entre ciertas especies de *Panochthus*. Los osteodermos de la penúltima fila de *P. subintermedius* no presentan figuras centrales, al igual que en *P. frenzelianus* y a diferencia de *P. intermedius*, en el cual la figura central está presente; pero en *P. tuberculatus* esta condición varía intraespecíficamente. Los osteodermos del borde posterior poseen una figura central que abarca casi toda la superficie. Esta figura está rodeada por una fila de figuritas poligonales; limitada a la región anterior del osteodermo, se encuentra una segunda fila de figuritas periféricas. Aunque se preservan solamente algunos osteodermos del borde posterior, es posible observar que se diferencian dependiendo de la región de la coraza en que se encuentren: la figura central es más pequeña en los que se ubican más cerca de los bordes laterales.

Tubo caudal. Es el más largo entre las especie del género, tanto en términos proporcionales como absolutos. El extremo proximal es casi circular, pero la superficie dorsal del tubo caudal desciende precipitadamente en el primer tercio de su longitud y el tubo se hace algo más deprimido, aunque no tanto como en *P. tuberculatus* y *P. frenzelianus*. Su extremo distal finaliza no tan romo como en *P. tuberculatus* y *P. jaguaribensis* (Figs. 17, B y 19).

En vista dorsal (Fig. 19) se observa que la superficie está cubierta por pequeñas figuras poligonales (como en la coraza dorsal) y numerosas figuras centrales sin un patrón de ordenamiento definido, mientras que en el tubo caudal de *Propanochthus bullifer* se encuentran transversalmente alineadas. En *Panochthus subintermedius* el número de figuras centrales es mayor que en *P. jaguaribensis*. En el extremo proximal existen dos hileras anulares de figuras prácticamente circulares y rugosas, en tanto que en la extremidad distal, se distingue una solafigura apical entre ambas depresiones subelípticas rugosas, carácter compartido solamente con *P. greslebini*, ya que en *P. tuberculatus*, *P. frenzelianus* y *P. jaguaribensis* estas figuras apicales dorsales son pares.

En vista ventral (Fig. 20, B), como es común a todas las especies de *Panochthus* se observa un diseño similar al de la cara dorsal, aunque con las figuritas y las rugosidades menos marcadas. La diferencia que desde esta vista se puede apreciar es que las grandes figuras laterales presentes en la extremidad distal son adyacentes, mientras que en *Propanochthus bullifer*, *Panochthus tuberculatus*, *P. frenzelianus* y *P. jaguaribensis* no contactan entre sí.

En vista lateral (Fig. 20, A) existe una depresión rugosa y subcircular seguida, hacia el extremo distal, por seis grandes figuras subelípticas rugosas en la porción izquierda y solamente cinco en la porción derecha; en *Propanochthus bullifer*, *Panochthus tuberculatus*, *P. frenzelianus* y *P. greslebini* existen cuatro de estas figuras a cada lado *P. jaguaribensis* hay cinco.

Comentarios: Castellanos (1942a) coloca en la lista sinonímica de *Panochthus subintermedius* a *P. ?Frenzelianus* Rusconi, 1929 y *P. intermedius* Kraglievich, 1934.

En los apartados de esta Tesis correspondientes a *P. frenzelianus* (3. 2. 8) y a *Pr. bullifer* (3. 2. 5) se comentan estos casos, siendo estas asignaciones de Castellanos inverificables.

En Cruz et al. (2007 y 2011), esta especie aparece como “*P. subintermedius* Castellanos, 1936”. La fecha correcta de publicación es 1937, según reza en el colofón

“se terminó de imprimir el 27 de febrero de 1937”, lo cual no se advirtió en su momento, ya que esta aclaración se encuentra en la contratapa; en la tapa dice “1936”, pero la de 1937 es la fecha válida (Mones, com. pers., 2011) (ver ICZN, 1999).

Cruz (2011) atribuye el material MUFyCA 342, fragmento distal del tubo caudal, del Pleistoceno del Río Carcaraña (Córdoba, Argentina), a *P. subintermedius*. Como se menciona en el apartado 2. 3, se considera este material como asignable a *P. cf. subintermedius*.

Tabla 28. Medidas del húmero de *P. subintermedius*.

	LM	DTEP	DTVD	DTmD	DTED
MACN-Pv 5130	---	105	64	38	---

Tabla 29. Medidas del fémur de *P. subintermedius*.

	LM	DTEP	DTmD	DTD	DTED
MACN-Pv 5130	550	231	117	---	193

Tabla 30. Medidas del tubo caudal de *P. subintermedius*.

	LM	DT a)	DT b)	DT c)	DDV a)	DDV b)	DDV c)	NFL a)	NFL b)
MACN-Pv 5130	960	70	153	198	74	104	201	5	6

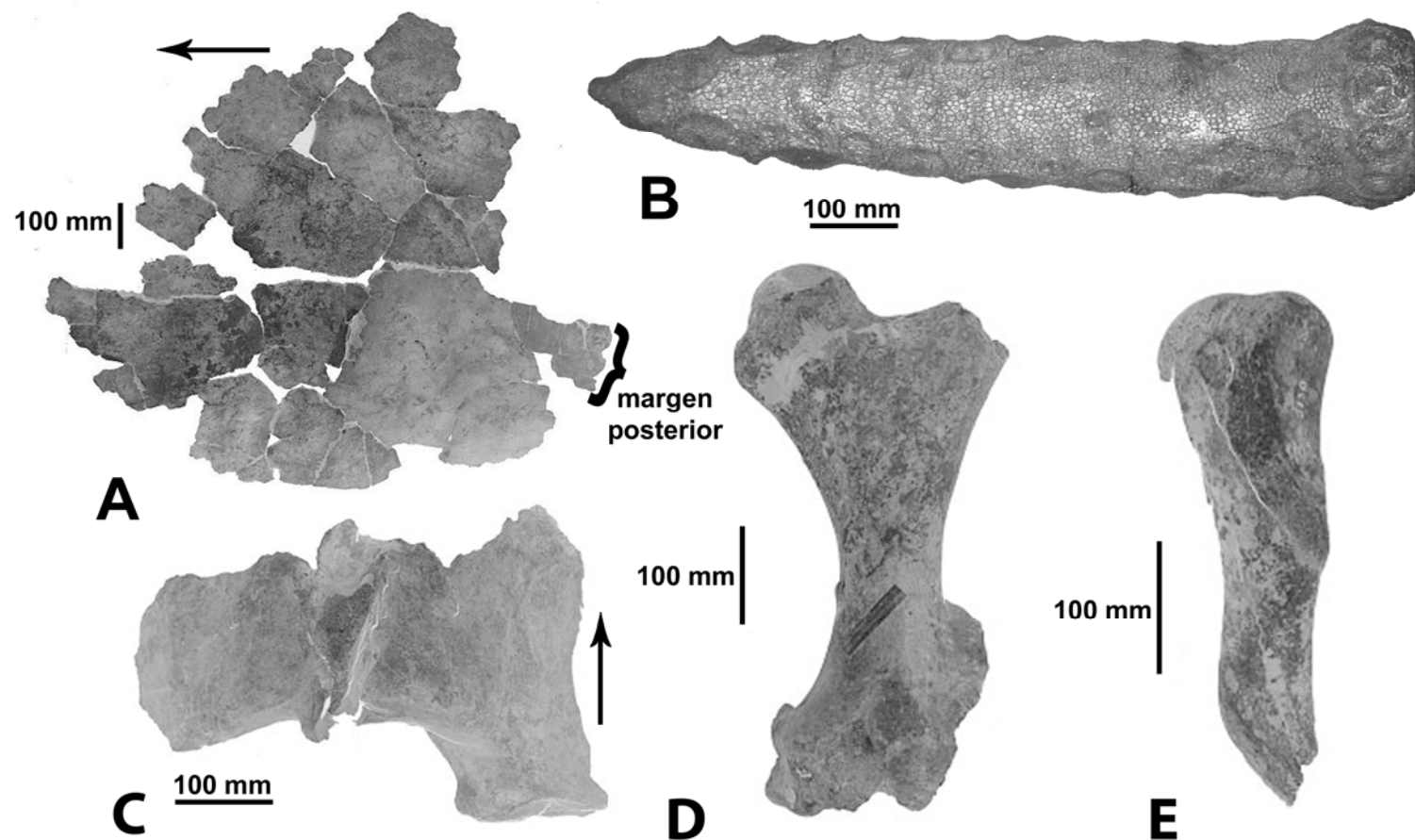


Figura 17. *Panochthus subintermedius*, holotipo (MACN-Pv 5130). A, fragmentos de la coraza dorsal; B, tubo caudal completo, junto con el último anillo distal fusionado; C, fragmento de la pelvis; D, fémur izquierdo; E, húmero derecho, sin la porción distal.

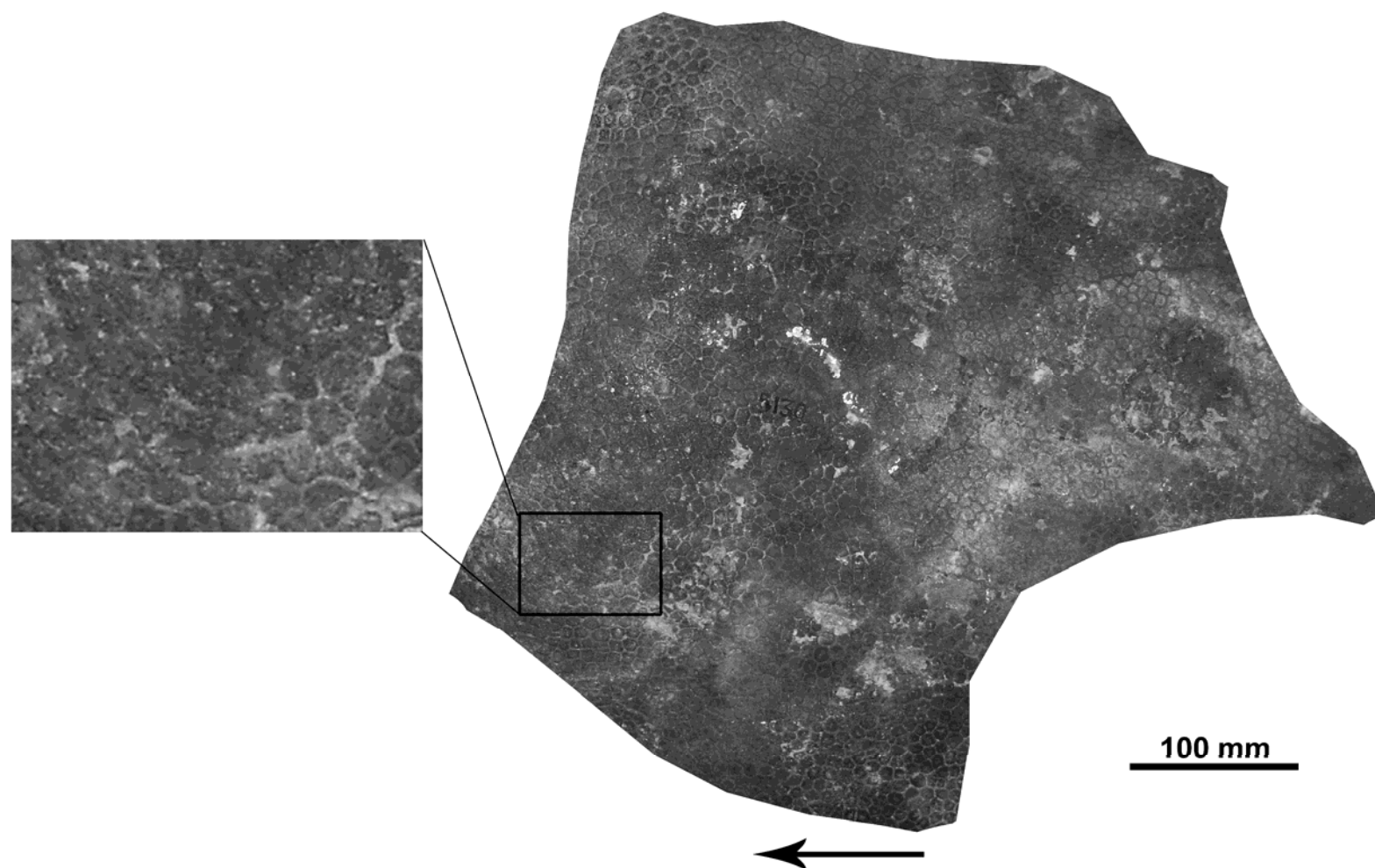


Figura 18. *Panochthus subintermedius*, holotipo (MACN-Pv 5130). Fragmento lateral izquierdo de coraza dorsal. La flecha indica al anterior.

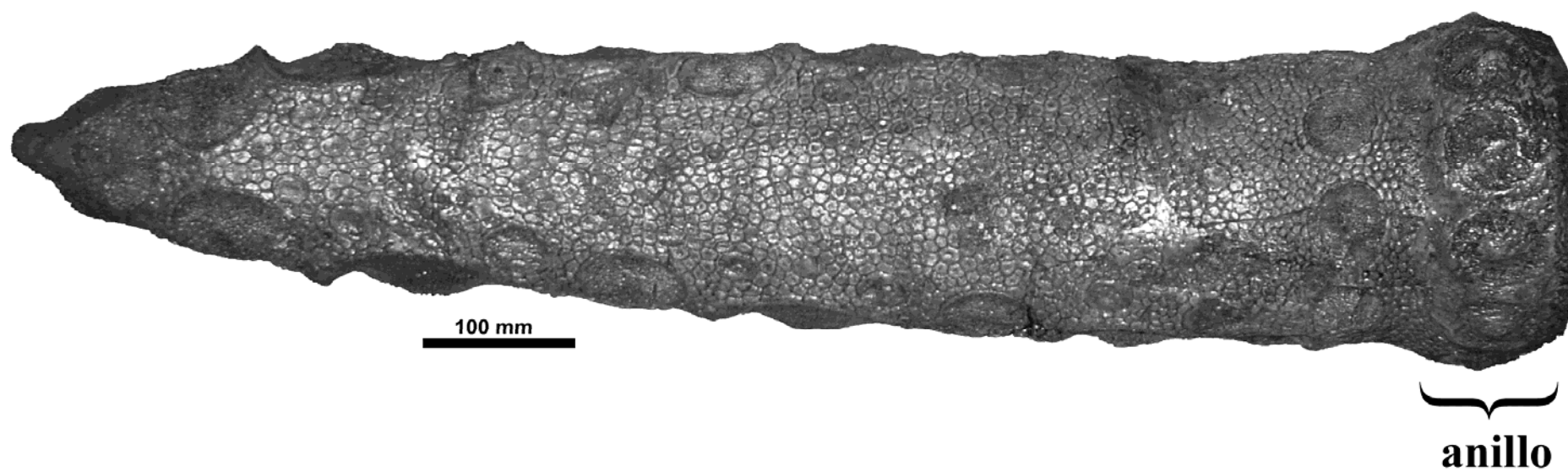


Figura 19. *Panochthus subintermedius*, holotipo (MACN-Pv 5130). Tubo caudal completo, con el último anillo distal fusionado.

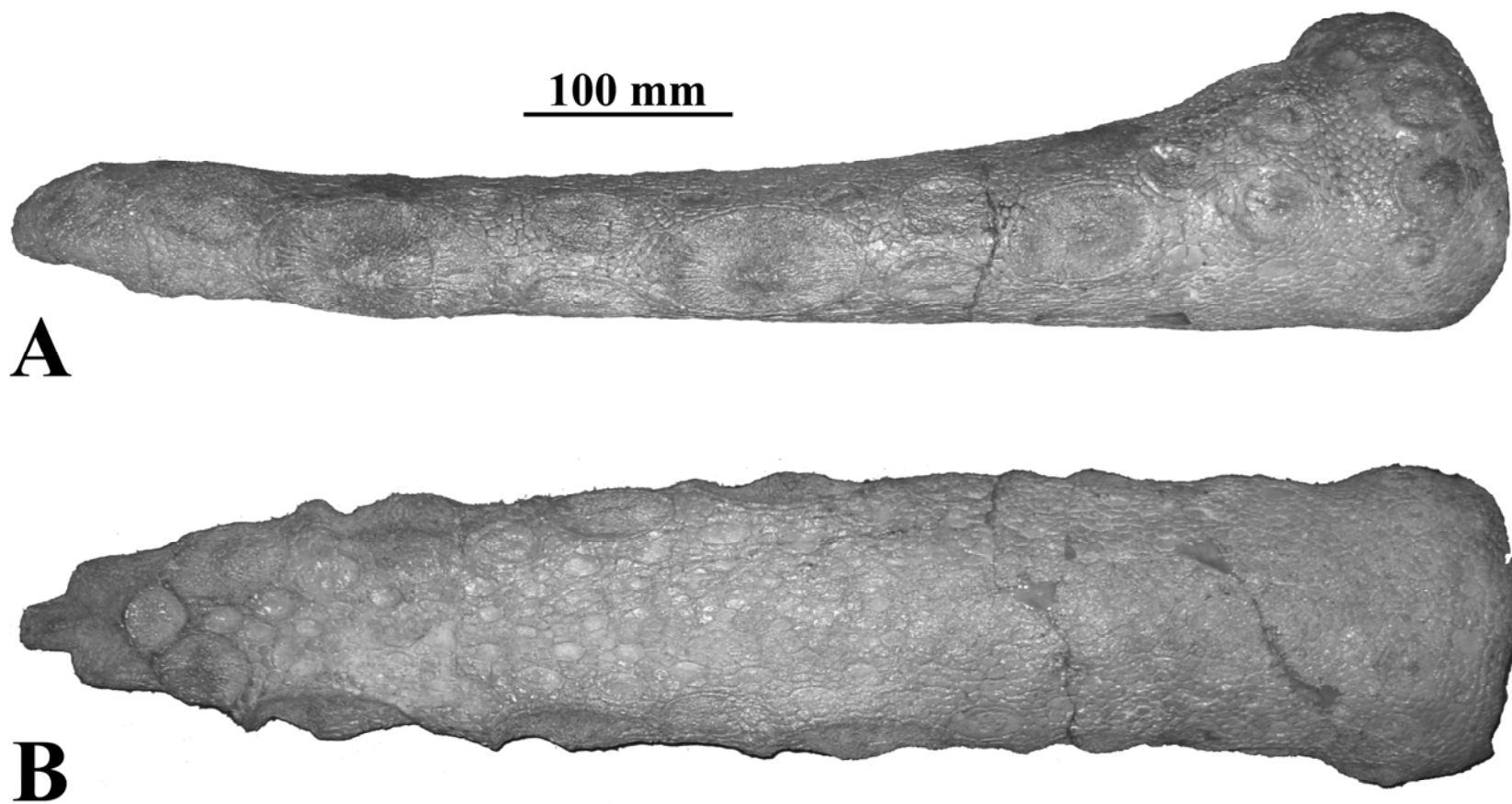


Figura 20. *Panochthus subintermedius*, holotipo (MACN-Pv 5130). Tubo caudal. A, vista lateral derecha; B, vista ventral.

3. 2. 11. *Panochthus greslebini* Castellanos, 1942

(Figuras 21-22)

Diagnosis (enmendada de Moreira, 1971: 540): Fémur semejante, por su aspecto general, al de *P. tuberculatus*, aunque más corto y levemente menos robusto, y más largo y más robusto que el de *Glyptodon clavipes*. Osteodermos de la región medio-dorsal de la coraza dorsal sin delimitaciones externamente visibles. Osteodermos poligonales, sin figura central distinguible y con patrón reticular sin un ordenamiento determinado. Tubo caudal deprimido, curvado longitudinalmente hacia arriba en el sector distal. Extremidad distal en punta, menos aguda que en *P. subintermedius*, pero no roma como en *P. tuberculatus*, *P. frenzelianus* y *P. jaguaribensis*. Superficie dorsal del tubo con una figura apical en su extremo distal, entre los primeros pares de figuras dorso-ventrales, similar a *P. subintermedius*. Cuatro figuras subelípticas rugosas más grandes, deprimidas y elevadas en el centro, en cada una de las caras laterales.

Holotipo: DGM 1-M (ex SGB1784 [ver Mones, 1986: 239]). Tubo caudal casi completo. Procedencia estratigráfica y geográfica: Castellanos (1942a: 584): “El tubo caudal procede del estado de Ceará (Brasil), pero se desconoce el horizonte y también los sedimentos que los contenían” (*sic*).

Hipodigma: El holotipo y MNRJ 2760/1V, tubo caudal; MNRJ 2760/2V, fémur derecho; MNRJ 2760/3V, fémur izquierdo; MNRJ 2760/4V, fragmento de tibia-fíbula derecha; MNRJ 2760/5V, coraza dorsal incompleta; MNRJ 292-V, fragmento de tubo caudal (*non vide*); MNRJ 2136-V, fragmento distal de tubo caudal (*non vide*); MRFC s/n, trozo de tubo caudal. (Paula Couto (1962) indica que los restos MNRJ 2760 [divididos por Bergqvist (1993), /1V, /2V, /3V, /4V y /5V] corresponden a un mismo individuo).

Sinonimia: *Panochthus oliveiraroxoi* Castellanos, 1942; *Panochthus rochai* Paula Couto, 1954 (ver los apartados “3. 3. 14.” y “3. 3. 16”).

Distribución estratigráfica y geográfica: Pleistoceno del Noreste de Brasil, estados de Ceará y Paraíba.

Descripción:

Esqueleto postcraneal. De esta especie se conocen ambos fémures del mismo individuo, bien preservados, y un pequeño fragmento de tibia-fíbula derecha.

Fémur (Fig. 21): La configuración general es similar a la de *P. tuberculatus*, pero es un poco más corto y muy levemente menos robusto; es, a su vez, más largo y más robusto

que en *Glyptodon clavipes*. Como ocurre en *P. tuberculatus* y *P. subintermedius*, en la epífisis proximal, la superficie articular de la cabeza femoral presenta forma subcircular. En el sector externo de esta epífisis se observa que la superficie del trocánter mayor es más rugosa que en *P. tuberculatus*. Al igual que en *Neosclerocalyptus* y *Propalaeohoplophorus*, el trocánter mayor está en un plano por encima de la cabeza femoral. La depresión triangular ubicada por debajo de la epífisis proximal es similar a la de *P. tuberculatus* y levemente más profunda que en *P. subintermedius*. La diáfisis es de sección subcircular. En dicha diáfisis, e inmediatamente por arriba de la epífisis distal, en el borde externo, se halla el tercer trocánter. Como en *P. tuberculatus*, el tercer trocánter es de forma subtriangular, con su vértice ligeramente inclinado hacia adelante; toda su morfología es muy similar a la de *Neosclerocalyptus*. El diámetro transversal de la epífisis distal es menor que en *P. tuberculatus*, pero mayor que en *G. clavipes*. Inmediatamente por encima de la tróclea está el hueco supratroclear, más profundo que en *G. clavipes*. La cara posterior de la diáfisis es más lisa que la cara anterior, sin accidentes de relevancia.

Coraza dorsal. Se conserva una porción reducida de la coraza. Allí los osteodermos son poligonales (hexagonales, pentagonales o subcuadrangulares). Externamente no son visibles las uniones entre los osteodermos, al igual que en *P. jaguaribensis*; estas suturas sí son muy evidentes en vista interna. La ornamentación de los osteodermos no presenta figuras centrales distinguibles, como en *P. tuberculatus*, *P. frenzelianus* y *P. subintermedius*; es homogénea y las figuritas poligonales no mantienen ningún patrón de ordenamiento.

Tubo caudal. Tamaño semejante al de *P. tuberculatus*. Deprimido, recurvado longitudinalmente hacia el sector distal. La extremidad distal finaliza en punta aguzada, aunque es menos aguda que en *P. subintermedius*, pero no es roma como en *P. tuberculatus*, *P. frenzelianus* y *P. jaguaribensis*. Como en todas las especies de *Panochthus*, las figuritas que cubren la superficie del tubo son semejantes a las de la coraza dorsal.

En vista dorsal (Fig. 22, A) se observan, desde la región proximal, depresiones circulares rugosas, cercanas a ambos márgenes laterales (figuras marginales [ver Porpino & Bergqvist, 2002: 55, fig. 3]), levemente más profundas que en *P. jaguaribensis* y ligeramente menos que en *P. tuberculatus*; además, en estas últimas dos especies dichas depresiones se hallan en menor cantidad. Como en todas las especies del género, desde esta vista, en la zona distal se evidencian dos grandes depresiones

subelípticas rugosas, ubicadas simétricamente una de cada lado, las cuales también se aprecian desde la vista lateral (figuras dorsales [ver Porpino & Bergqvist, 2002: 55, fig. 3]). En el extremo distal, por detrás de las grandes depresiones recién mencionadas, hay una depresión subcircular, la cual está ubicada en el centro (figuras apicales [ver Porpino & Bergqvist, 2002: 55, fig. 3]), al igual que en *P. subintermedius* y a diferencia de *P. tuberculatus* y *P. jaguaribensis*, en los cuales las depresiones subcirculares son dos y tienen menor diámetro.

En vista ventral (Fig. 22, C), tanto en el material que aquí se describe como en todos los conocidos para el género, se observa un diseño similar al de la cara dorsal, aunque con las figuritas y las rugosidades menos marcadas.

En vista lateral (Fig. 22, B), posteriormente a una depresión rugosa y subcircular, ubicada en la zona proximal, se presentan cuatro grandes figuras subelípticas rugosas, deprimidas y con una elevación central, las cuales están rodeadas por varias hileras de figuritas periféricas similares a las de la cara dorsal; en *P. tuberculatus* y *P. frenzelianus* también se observan cuatro grandes figuras subelípticas; en cambio, en *P. jaguaribensis* hay cinco figuras subelípticas a continuación de la citada depresión subcircular y en *P. subintermedius* seis figuras laterales en la porción izquierda y cinco en la porción derecha.

Comentarios: Castellanos (1942a: 583) reconoce esta especie manifestando:

“Ultimamente, el naturalista brasileño Mathias Oliveira Roxo me ha remitido cuatro fotografías de un tubo caudal que reproduzco en esta descripción y que revelan caracteres particulares distintivos entre los de este tubo y los conocidos, por cuya causa fundo una nueva especie que denomino Panochthus gresebini en homenaje a mi distinguido amigo, el ilustre arqueólogo argentino, arquitecto Héctor Greslebin”.

Chimento & Agnolin (2011) describen un trozo distal de tubo caudal (MMB-005) del Pleistoceno superior de Río Dulce, localidad del Dique “Los Quiroga”, Santiago del Estero, Argentina. En esta Tesis se considera este material, solo observado en vistas fotográficas, como asignable a *P. cf. gresebini*.

Tabla 31. Medidas del fémur de *P. greslebini*.

	LM	DTEP	DTmD	DTD	DTED
MNRJ 2760/2V	529	228	107	167	208

Tabla 32. Medidas del tubo caudal de *P. greslebini*.

	LM	DT a)	DT b)	DT c)	DDV a)	DDV b)	DDV c)	NFL a)	NFL b)
MNRJ 2760/1V	746	100	197	180	73	94	121	4	4

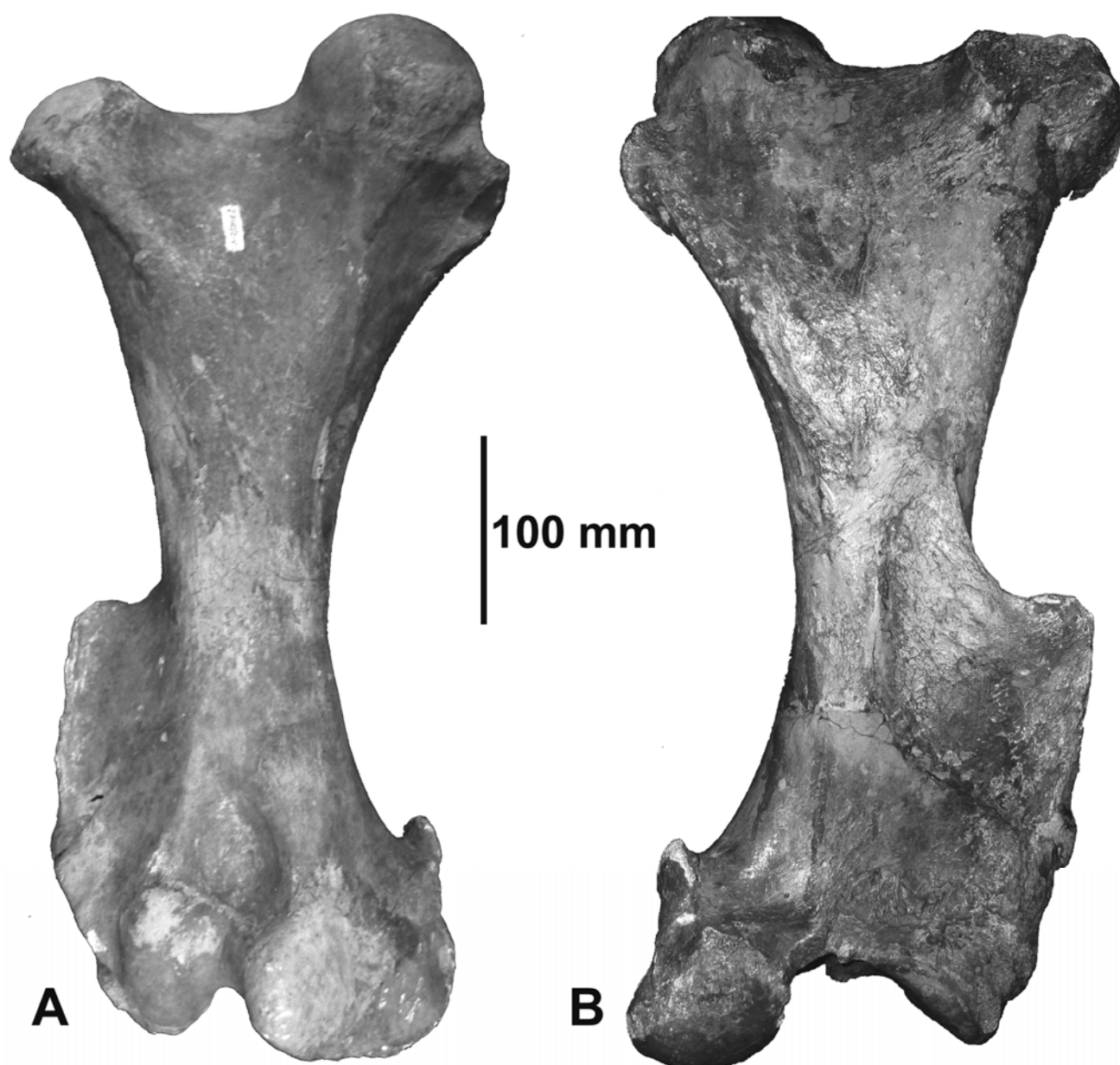


Figura 21. *Panochthus greslebini* (MNRJ 2760/2V). Fémur derecho. A, vista anterior; B, vista posterior.

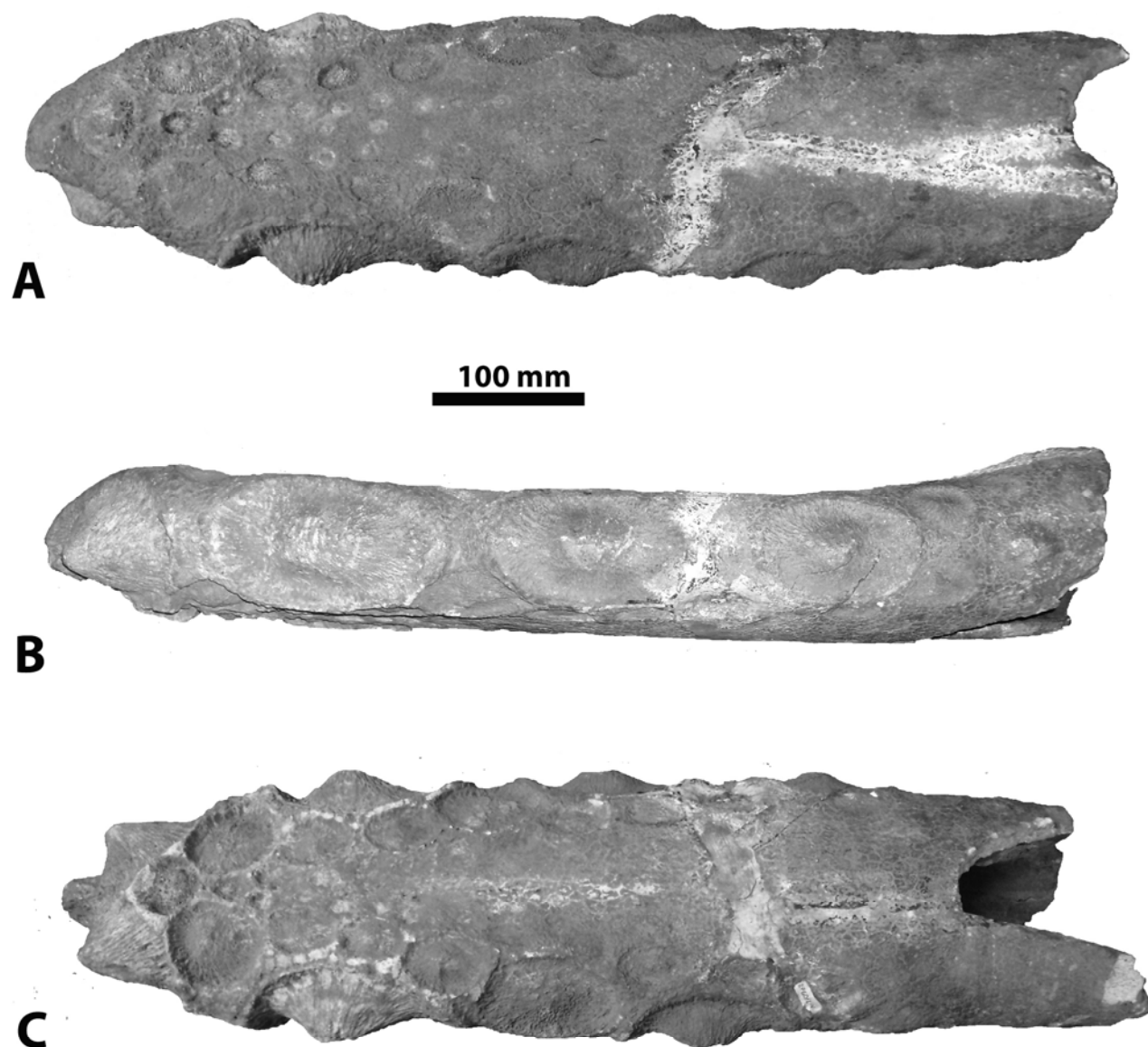


Figura 22. *Panochthus greslebini* (MNRJ 2760/1V). Tubo caudal. A, vista dorsal. B, vista lateral derecha. C, vista ventral.

3. 2. 12. *Panochthus jaguaribensis* Moreira, 1965

(Figuras 23-24)

Diagnosis (enmendada de Moreira, 1971: 531): Osteodermos de la coraza dorsal con figuras centrales subcirculares de superficie irregular, más grandes y rugosas que en *P. intermedius*. Cada figura central rodeada por figuritas periféricas poligonales, semejantes a las de *P. tuberculatus*. Externamente sin suturas entre osteodermos. Fragmentos del anillo caudal más distal con grandes figuras centrales rodeadas por figuritas periféricas. Tubo caudal más pequeño y más grácil que el de las especies de *Panochthus* del Bonaerense-Lujanense de Argentina. Figuritas poligonales en casi la totalidad de la cara dorsal, con pocas y leves depresiones rugosas cercanas a los márgenes. Extremo distal del tubo romo, con dos depresiones pequeñas y subcirculares, simétricas (asimétricas en *P. tuberculatus*). En vista lateral hay cinco figuras subelípticas grandes, rugosas, deprimidas y elevadas en el centro, posteriores a una depresión subcircular.

Holotipo: IESC 1-PV, tubo caudal casi completo, con la extremidad proximal apenas fragmentada. Procedencia estratigráfica y geográfica: Según Moreira (1965: 2), podría corresponderse con el “Pampeano Superior” de Argentina. Municipio de Limoneiro del Norte, estado de Ceará (Brasil).

Hipodigma: El holotipo y MNRJ 2759-V, tubo caudal completo, con vértebras incluidas y soldadas; fragmentos de anillos caudales; fragmentos de osteodermos sueltos de la coraza dorsal. Bergqvist (1993: 150) ordena este material de la siguiente manera: MNRJ 2759/1V, tubo caudal; MNRJ 2759/2V y MNRJ 2759/3V, partes del primer anillo caudal semi-móvil; MNRJ 2759/5V, parte de coraza dorsal. MCC 1564V, osteodermos de la región dorsal de la coraza dorsal. Presentados aparentemente como del mismo individuo.

Distribución estratigráfica y geográfica: Pleistoceno del Noreste de Brasil, estados de Ceará y Paraíba.

Descripción:

Esqueleto postcraneal. En el material MNRJ 2759-V, según Moreira (1971: 531), nueve o diez vértebras caudales están incluidas y fusionadas con el tubo caudal; dichas vértebras disminuyen de tamaño antero-posteriormente.

Coraza dorsal. En el mayor fragmento preservado (según Moreira [1971: 531] correspondiente a la región medio-dorsal), externamente no se observan suturas- entre

los osteodermos, pero sí se aprecian en vista interna; en la región dorsal de *P. tuberculatus*, *P. frenzelianus*, *P. intermedius* y *P. subintermedius* es donde menos se observan las mencionadas suturas. La ornamentación de los osteodermos consiste en grandes figuras centrales subcirculares, rodeadas por figuritas periféricas poligonales. En los osteodermos aislados también se presentan figuras centrales, las cuales son similares a las de *P. intermedius*. Las figuras centrales son de superficie irregular, más grandes y rugosas que las de *P. intermedius* (Fig. 23).

Anillos caudales. Los fragmentos del anillo caudal más distal presentan grandes figuras centrales rodeadas por figuritas periféricas similares a las de la coraza dorsal

Tubo caudal. De tamaño menor y una morfología similar, aunque es más grácil, que el de las especies del género conocidas para el lapso Bonaerense-Lujanense de Argentina; presenta un contorno cilíndrico-cónico y disminuye su diámetro dorso-ventral en sentido distal, mientras que la extremidad proximal es de contorno casi completamente circular; el largo es bastante menor al de *P. subintermedius*. El extremo distal es romo, como en *P. tuberculatus* y *P. frenzelianus*, a diferencia de *P. subintermedius* y *P. greslebini*. Las figuritas de la superficie dorsal del tubo son semejantes a las periféricas de los osteodermos de la coraza dorsal.

En vista dorsal (Fig. 24, A) se observan, desde la región proximal, depresiones circulares rugosas, cercanas a ambos laterales (figuras marginales [ver Porpino & Bergqvist, 2002: 55, fig. 3]), menos profundas que en *P. tuberculatus* y *P. greslebini*; en estas últimas especies dichas depresiones se encuentran en mayor cantidad; en *P. subintermedius* tienen mayor diámetro y mayor profundidad y se hallan más cercanas a los bordes laterales. Excepto estas leves depresiones, en la vista dorsal solamente se observan figuritas poligonales, a diferencia de *P. tuberculatus*, *P. frenzelianus*, *P. greslebini* y *P. subintermedius*, en las cuales se aprecian figuras centrales. En esta misma vista, distalmente se distinguen dos grandes depresiones subelípticas rugosas, ubicadas simétricamente, las cuales también se pueden observar lateralmente (figuras dorsales [ver Porpino & Bergqvist, 2002: 55, fig. 3]). Estas dos grandes depresiones subelípticas rugosas, como ya se mencionó, se presentan en todas las especies de *Panochthus*. En el extremo distal, por detrás y entre estas grandes depresiones, hay dos depresiones más pequeñas y subcirculares (figuras apicales [ver Porpino & Bergqvist, 2002: 55, fig. 3]), simétricas; en *P. tuberculatus* estas no son simétricas; en *P. greslebini* y *P. subintermedius* en dicha posición solamente se encuentra una depresión, la cual se halla en el centro y tiene mayor diámetro que en las especies que poseen dos.

En vista ventral (Fig. 24, C), como se ha reiterado en todas las especies del género, se observa un diseño similar al de la cara dorsal, aunque con las figuritas y las rugosidades menos marcadas.

En vista lateral (Fig. 24, B), existe, como en las especies de *Panochthus* antes descritas, una depresión rugosa y subcircular seguida, hacia el extremo distal, por cinco figuras subelípticas más grandes y más rugosa que la depresión subcircular más proximal, las cuales son deprimidas y elevadas en el centro (según Porpino & Bergqvist [2002: 55, fig. 3] una de ellas corresponde a la figura ventral del par dorsal-ventral); en *P. tuberculatus*, *P. frenzelianus* y *P. greslebini* existen cuatro grandes figuras subelípticas situadas distalmente a la citada subcircular; en *P. subintermedius* se presentan seis de esas figuras laterales en el lado izquierda y cinco en el derecho. Las grandes figuras están rodeadas por varias hileras de figuritas poligonales, similares a las de la cara dorsal.

Comentarios: Ver el apartado “3. 3. 17. *Parapanochthus jaguaribensis* (Moreira, 1965) Moreira, 1971”, en cuanto a las alternativas taxonómicas de *Panochthus jaguaribensis*.

Tabla 33. Medidas del tubo caudal de *P. jaguaribensis*.

	LM	DT a)	DT b)	DT c)	DDV a)	DDV b)	DDV c)	NFL a)	NFL b)
MNRJ 2759/1V	985	96	159	172	80	100	153	5	5

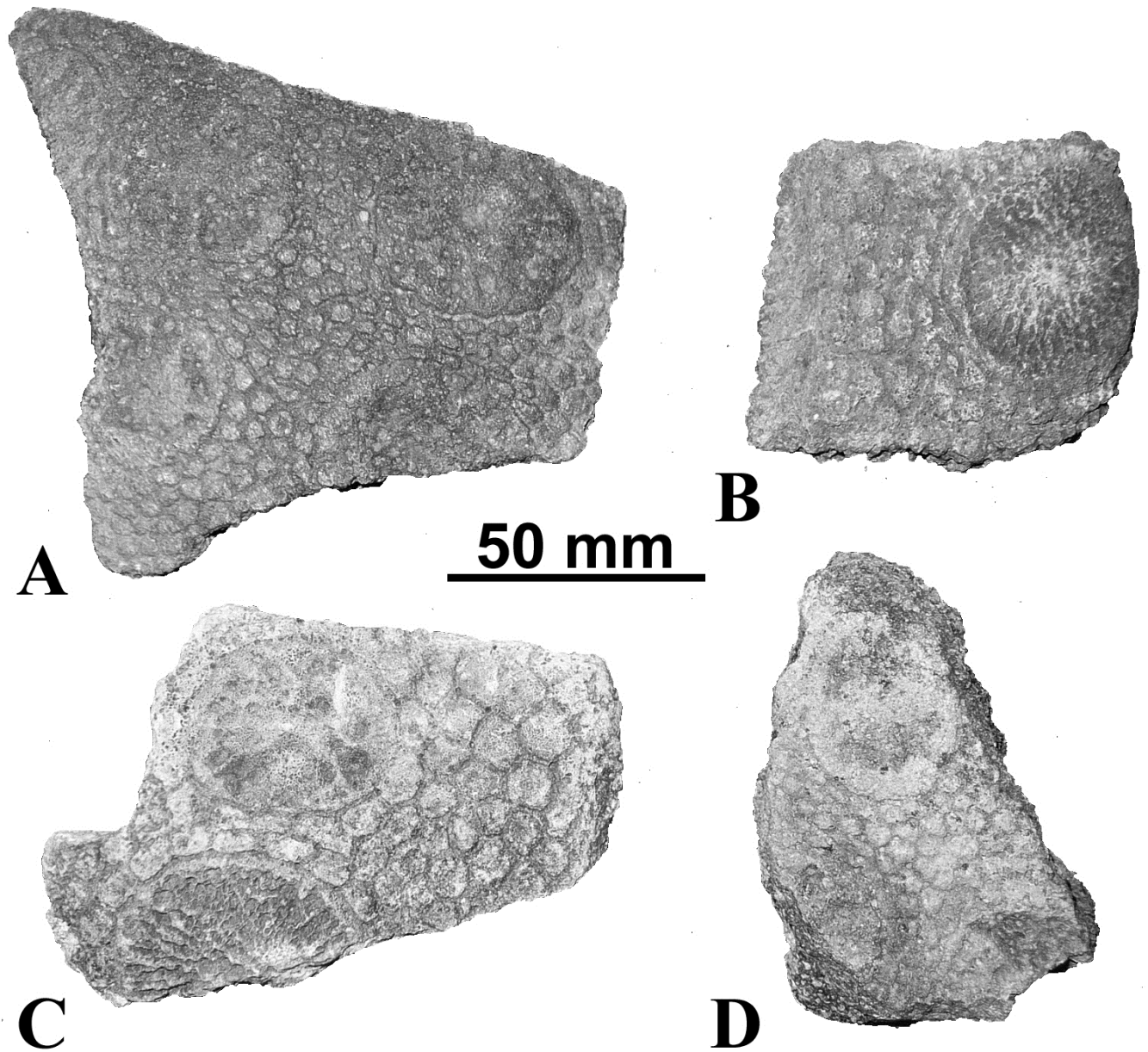


Figura 23. *Panochthus jaguaribensis* (MNRJ 2759-V). Fragmentos de la coraza dorsal. A, B, C, D, no es posible precisar la región de la coraza a la que pertenecen (Moreira [1971: 532-533] dice que son de la región de la coraza).

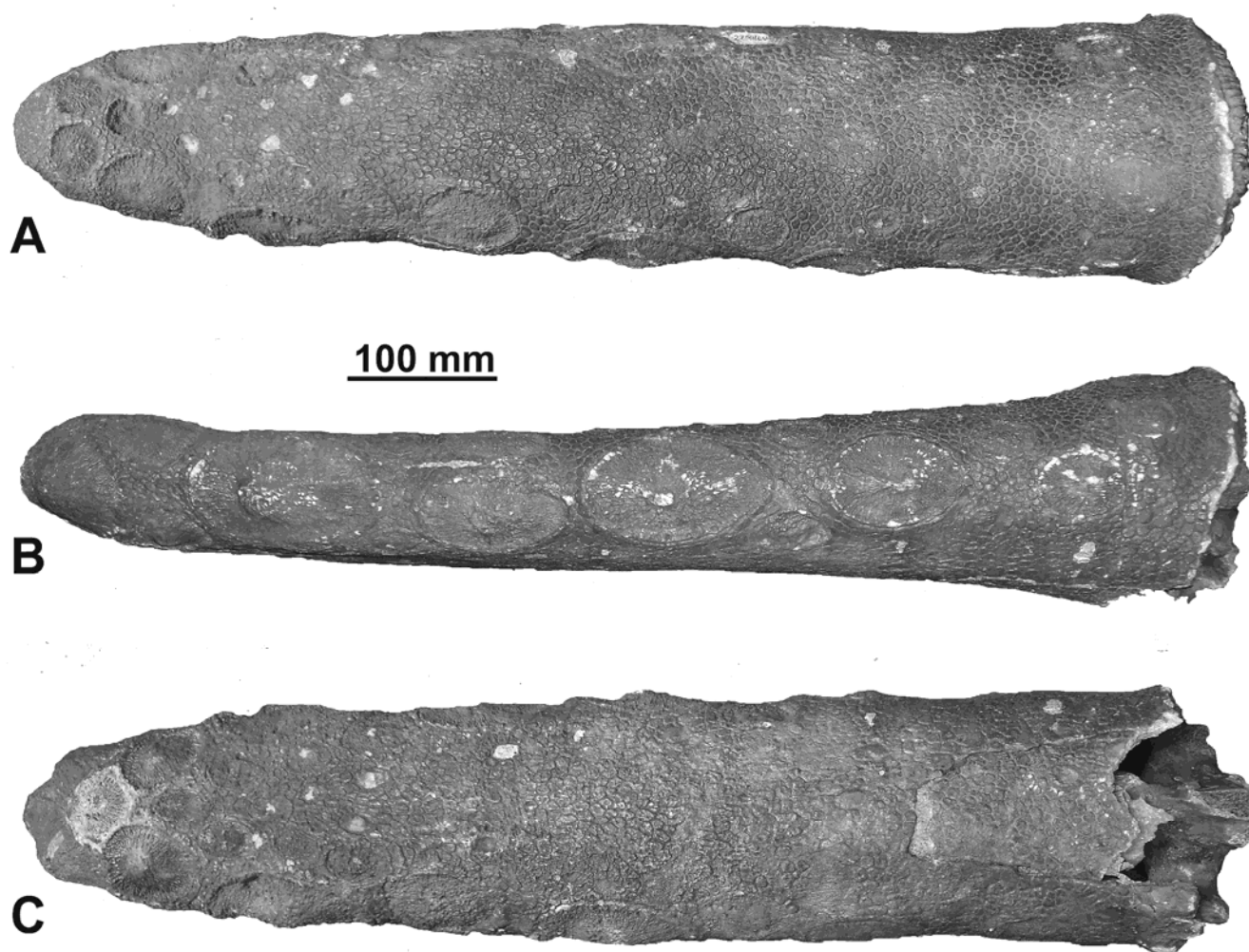


Figura 24. *Panochthus jaguaribensis* (MNRJ 2759-V). Tubo caudal. A, vista dorsal. B, vista lateral derecha. C, vista ventral.

3. 2. 13. *Panochthus* cf. *subintermedius* Castellanos, 1937

(Figuras 25-27)

Material: MLP 84-IX-2-11, cráneo incompleto.

Procedencia estratigráfica y geográfica: Parte superior de la Formación Ensenada (Pleistoceno temprano tardío) de la Cantera de Hernández, alrededores de La Plata, provincia de Buenos Aires, Argentina.

Estado de conservación: En el cráneo MLP 84-IX-2-11, la mitad derecha es la mejor preservada. Falta el extremo anterior de la región rostral y los senos frontales; el arco cigomático está incompleto, pues está rota la apófisis descendente; falta la apófisis postorbital. La serie dentaria superior derecha está completa, aunque los molariformes no están bien conservados. De la izquierda, solamente están los tres molariformes posteriores, parcialmente fragmentados, de los que el M6 preserva únicamente los dos lóbulos posteriores.

Descripción:

En vista anterior (Fig. 25, B) se observa, aunque los huesos nasales no se encuentran en buen estado de conservación, que estos son descendentes. Si bien en el cráneo MLP 84-IX-2-11 los nasales y frontales están parcialmente preservados, se puede inferir que el desarrollo de la neumatización no alcanza el grado de *P. tuberculatus*, *P. frenzelianus* y *P. intermedius* (Fig. 26). La escotadura orbitaria es alargada en sentido dorso-ventral, como en *P. frenzelianus* y *P. intermedius*, y a diferencia de *P. tuberculatus*, en el cual es más circular. La fosa orbitaria es de mayor tamaño que en todas las especies del género. Entre la fosa orbitaria y la temporal está el proceso postorbital, que no se une con el arco cigomático; en consecuencia, ambas fosas están comunicadas entre sí, tal como ocurre en *P. frenzelianus*, *P. intermedius* y en las especies del género *Glyptodon*; en cambio, en *P. tuberculatus* el proceso postorbitario es completo, incomunicando así, en vista externa, ambas fosas.

El contorno de la fosa orbitaria está roto en la zona en la cual se ubica el hueso lacrimal; sin embargo, se puede inferir que el tubérculo lacrimal sobresale, tal como ocurre en *P. tuberculatus*, y a diferencia de *P. frenzelianus*. La apófisis descendente del maxilar no está preservada, por lo que no se puede observar su longitud ni su morfología.

En vista lateral (Fig. 25, A) se observa que el arco cigomático es más robusto que en *P. intermedius*, *P. tuberculatus* y *P. frenzelianus*, al tiempo que disminuye su

diámetro dorso-ventral en sentido antero-posterior, a semejanza de *P. frenzelianus*. El diámetro dorso-ventral del arco es más constante que en *P. tuberculatus*, a semejanza de *P. frenzelianus*. Posteriormente a la fosa orbitaria, el arco cigomático no sobresale tanto lateralmente y en cambio comienza a acercarse gradualmente hacia la zona de su inserción temporal, tal como en *P. frenzelianus* y a diferencia de *P. tuberculatus*. El arco cigomático del cráneo MLP 84-IX-2-11 desde debajo de la órbita hasta su inserción en la zona temporal describe, una curva cóncava en sentido postero-dorsal, a semejanza de *P. frenzelianus* y *P. intermedius*; en contraste, en *P. tuberculatus* el arco cigomático, por detrás de la órbita y hasta poco antes de su inserción, se dispone recto horizontalmente.

El borde alveolar en los maxilares es irregular, pues se eleva en la zona media; esta morfología contrasta con lo observado en las otras especies del género, en las que el borde alveolar de los maxilares es más recto.

En vista dorsal (Fig. 25, C), pese a la mala conservación de los huesos parietales y frontales, se identifica una cresta sagital, ausente en *P. tuberculatus*. A su vez, la cresta lambdoidea o parieto-occipital se encuentra muy desarrollada más, que en *P. intermedius* y mucho más que en *P. tuberculatus*.

La fosa temporal es más amplia que en *P. tuberculatus*, debido a que el cráneo no se expande lateralmente, a diferencia de *P. tuberculatus*. En la mencionada fosa se ubica el músculo temporal, que actúa junto con el masetero y el pterigoideo para elevar la mandíbula (Sisson y Grossman, 1977: 245).

En vista posterior el foramen *magnum* es de sección elíptica, con su eje mayor dispuesto en sentido horizontal.

Los cóndilos occipitales de este ejemplar son de gran tamaño, de sección subelíptica y con su eje mayor dispuesto en sentido horizontal; en cambio, en *P. tuberculatus* y *P. intermedius*, estos son de tamaño proporcionalmente mucho menor y de sección subcuadrada.

Los bordes de la abertura de las narinas internas describen un contorno rectangular. El diámetro transversal de dicha abertura es levemente mayor que el dorso-ventral, a diferencia de *P. tuberculatus* y *P. intermedius*, en los cuales el diámetro transversal es el menor.

En vista ventral (Fig. 25, D) el arco cigomático está marcadamente más separado del neurocráneo que en vista dorsal (Fig. 25), a semejanza de *P. intermedius* y *P. tuberculatus*, aunque en estos taxones este rasgo está menos acentuado.

El paladar es cóncavo longitudinalmente (ver Figs. 25, E y F), a diferencia de *P. tuberculatus*, en el cual es plano. El paladar de este ejemplar desciende hasta unirse con los alvéolos gradualmente, formando un ángulo obtuso; en cambio en *P. tuberculatus* la unión es más abrupta casi formando un ángulo recto; en *P. intermedius* se observa una morfología intermedia entre las especies mencionadas.

Dentición (ver Fig. 27). De la serie dentaria izquierda se preservan los tres molariformes posteriores; al M6 le falta el lóbulo anterior. La serie dentaria del lado derecho está completa, con sus ocho molariformes. Es proporcionalmente más larga que la de *P. tuberculatus*. Los M2-M8 son trilobulados, similares a los de *P. tuberculatus*. El M1 es de sección subelíptica, a diferencia del M1 de *P. tuberculatus* y de *P. intermedius*, el cual es trilobulado, con los lóbulos isodiamétricos. Los M1-M3 de este ejemplar están imbricados; los lóbulos tienden a ubicarse paralelamente a la serie dentaria. Esta última característica no es compartida por ningún “Hoplophorinae”.

Comentarios: En trabajos previos (Scillato-Yané & Carlini, 1998; Tonni et al., 1999; Zamorano & Scillato-Yané, 2006), este ejemplar fue asignado a *P. cf. intermedius*. Sin embargo, Zurita et al. (2011) presenta nuevo material muy completo, procedente de Bolivia, que se atribuye a *P. intermedius* (*vide supra*) y el cráneo correspondiente es disímil a MLP 84-IX-2-11. La otra especie de *Panochthus* que proviene de niveles ensenadenses de la región pampeana es *P. subintermedius*, de la que no se conoce el cráneo. Considerando que *P. subintermedius* es una especie de grandes dimensiones y el cráneo MLP 84-IX-2-11 corresponde sin duda a una especie de *Panochthus*, el doctorando considera que la decisión más acertada es atribuir el cráneo MLP 84-IX-2-11 a *P. cf. subintermedius*.

Tabla de medidas del cráneo

	LM	AB	DTFO	DDVFO	DTFT	DAPFT	DACDO
MLP 84-IX-2-11	350 _(x)	---	86	98	86	111	66

DADFT	DTP	LSD	DDMAC	DTMAC	DTBm
63	61	250	91	95	48

_(x): Se estima que le faltan aproximadamente 100 mm para completar la longitud máxima (ver Fig. 26).

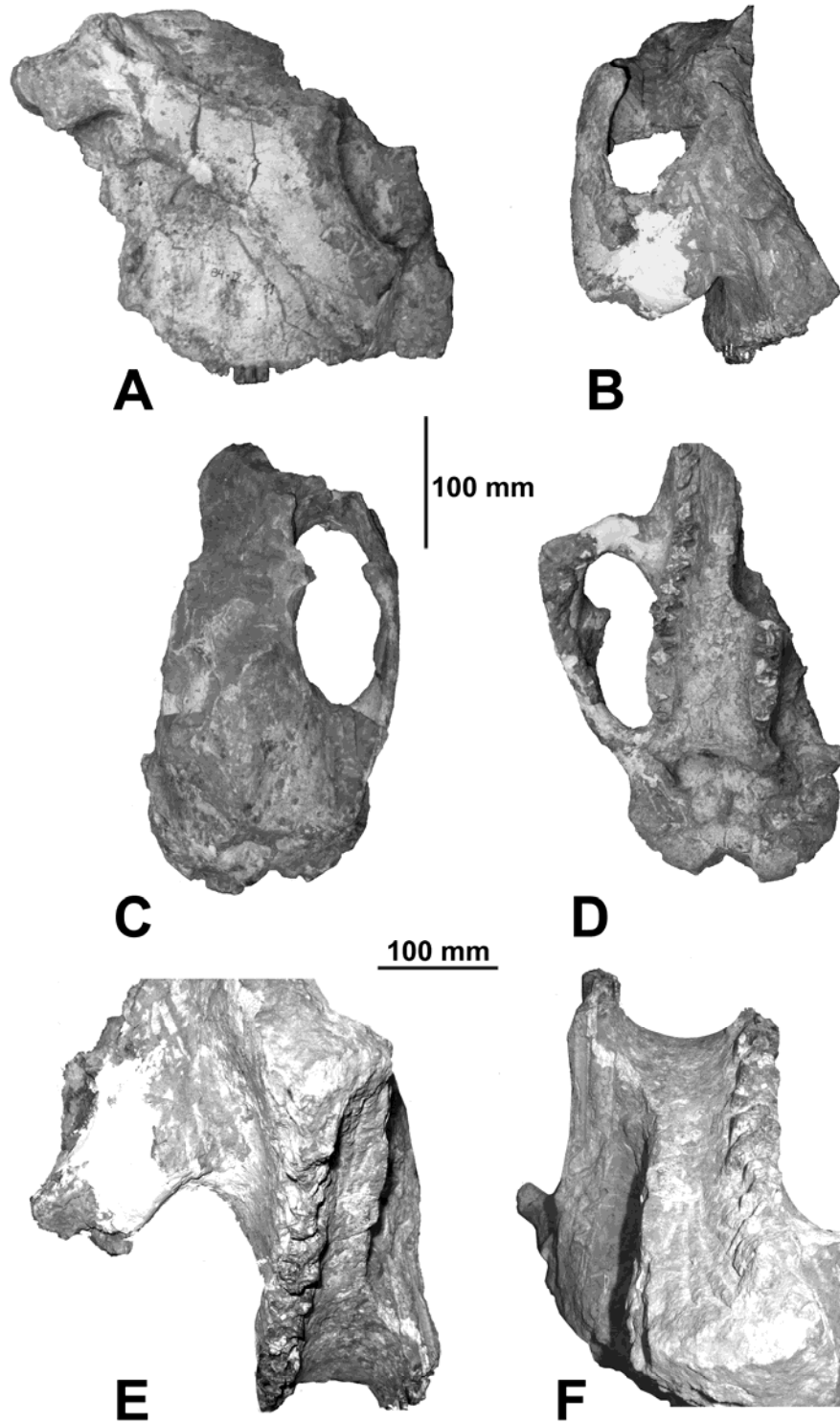


Figura 25. *Panochthus* cf. *subintermedius* (MLP 84-IX-2-11). Cráneo: A, vista lateral derecha; B, vista frontal; C, vista dorsal; D, vista ventral; E, vista antero-ventral, con el eje del paladar ubicado de adelante-arriba hacia atrás-abajo; F, vista antero-ventral, con el eje del paladar ubicado de adelante-abajo hacia atrás-arriba.

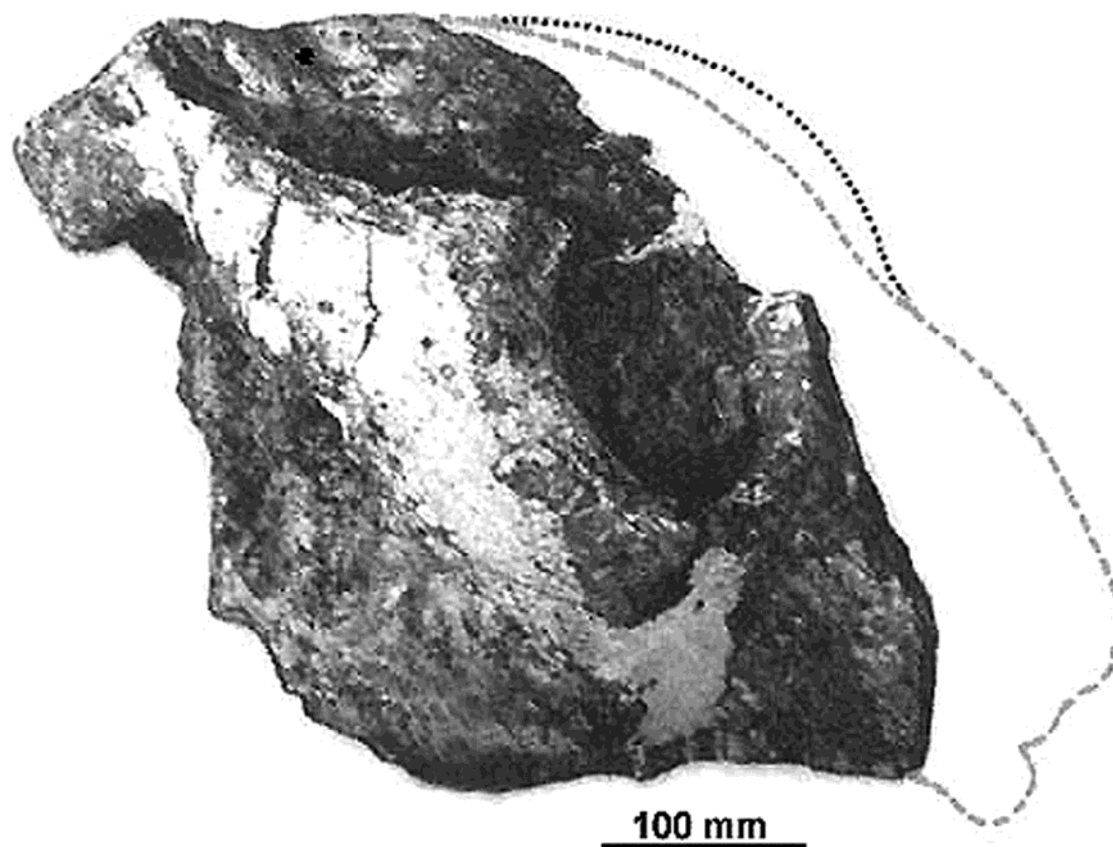


Figura 26. *Panochthus* cf. *subintermedius* (MLP 84-IX-2-11). Cráneo, vista lateral derecha, con trazos que reconstruyen el perfil probable. La línea de trazos corresponde a *P.* cf. *subintermedius* y la de puntos a *P. tuberculatus*. Tomado y modificado de Scillato-Yané & Carlini, 1998.

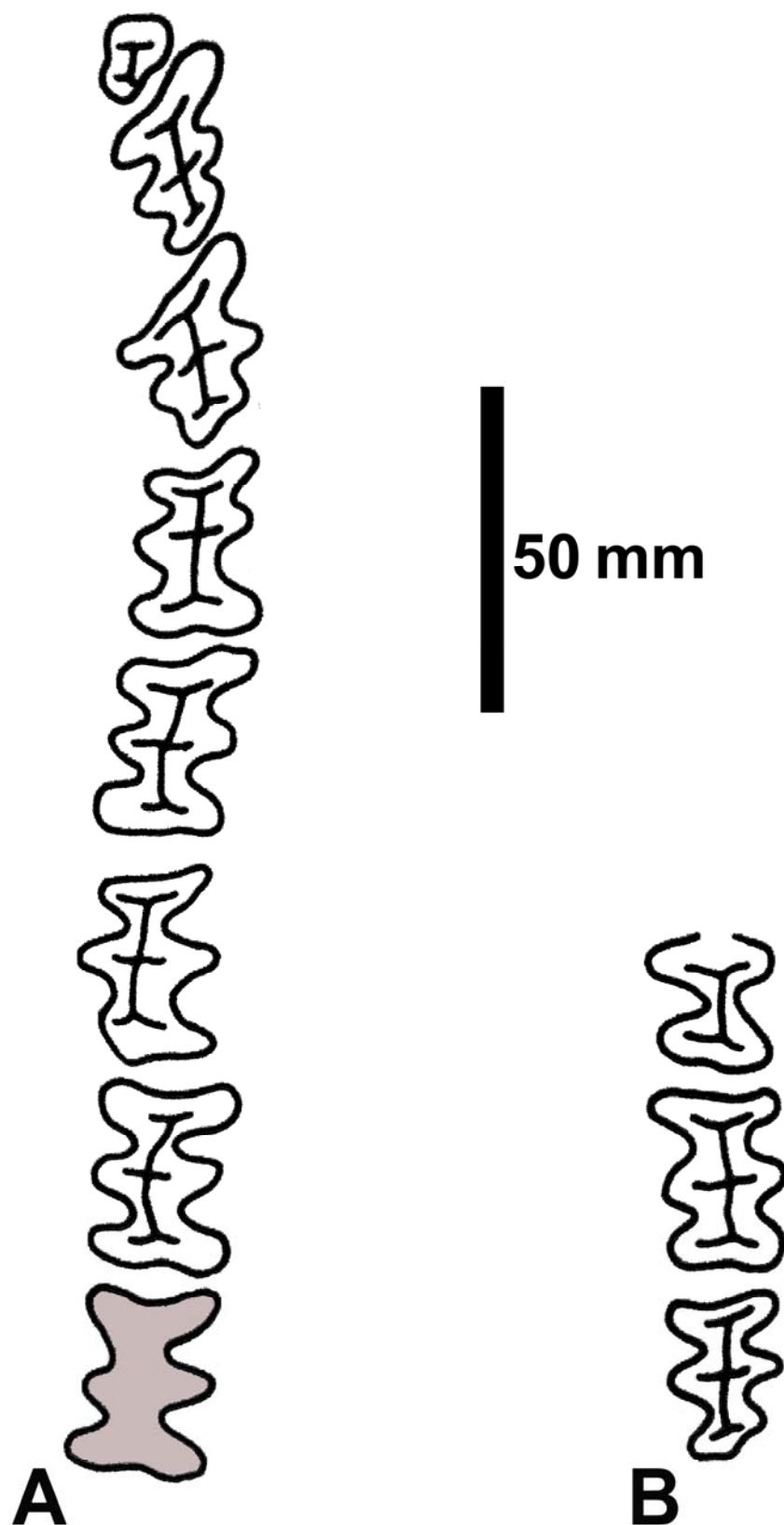


Figura 27. *Panochthus* cf. *subintermedius* (MLP 84-IX-2-11). Esquema de las series dentarias superiores. A, derecha y B, izquierda.

3. 3. Especies nominadas de panochinos consideradas no validas o mal asignadas genéricamente

3. 3. 1. *Panochthus giganteus* (Serres, 1866) (in Pouchet, 1866) Burmeister, 1874

Como se mencionó en el inciso 1-5, Burmeister (1874: 140-141) considera que el *Glyptodon giganteus* descrito por Pouchet (1866) –quien aclara en ese trabajo que dicha especie pertenece a Serres–, corresponde al género *Panochthus*. El mismo autor (Burmeister, 1866: 194) ubica *Glyptodon giganteus* como un sinónimo de *Panochthus tuberculatus*. Burmeister (1874: 140) reconoce que, después de estudiar el esqueleto completo de *P. tuberculatus*, considera a *G. giganteus* como sinónimo de *G. clavicaudatus*:

“...examinando el individuo completo de *Panochthus tuberculatus* he comprendido pronto, que la pelvis descrita por Pouchet no es de este animal, sino de una especie mucho mas grande, que no puede ser otra que la primera en nuestra clasificacion en el Tomo primero de los Anales página 191, descrita bajo el título *Glyptodon clavicaudatus* de Owen” (Burmeister, 1874: 140).

En la página siguiente, Burmeister (1874: 141) declara que, al leer la corta descripción de Owen (1846) sobre *G. clavicaudatus*, no encuentra en esta última características para considerar que *G. clavicaudatus* y *G. giganteus* sean la misma especie. Asimismo, le parece más apropiado denominarla *Panochthus giganteus*, “...según nuestros conocimientos actuales ella es en verdad la mas grande de todos los *Glyptodontes*” (Burmeister, 1874: 141).

Finalmente, luego de expresar, como se ha visto, distintas opiniones en el tomo II de su “Monografía de los Gliptodontes” (Burmeister, 1874), Burmeister concluye:

“En mi relación anterior, pág. 140, habia traído este animal al género *Panochthus*, por la similitud general de la configuración de la pelvis con la de *Panochthus tuberculatus*, y la del tubo terminal de la cola. Hoy, en poder de todos los huesos principales del esqueleto y principalmente del cráneo, sé muy bien, que el *Glyptodon giganteus* de Serres no es verdaderamente un *Panochthus*, sino un género particular cercano, diferente no solamente por la figura del tubo terminal de la cola en forma de clava, sino principalmente por la diferencia completa de la configuración del cráneo, y tambien por la falta del dedo último pequeño del pié anterior; el que no ha tenido mas que tres dedos completos en lugar de los cuatro de los géneros *Panochthus* y *Hoplophorus*. Por esta razon me

veo obligado á establecer para el *Glyptodon giganteus* de Serres un género nuevo aparte, al que daré el apelativo *Doedicurus*, derivado de dos palabras griegas, que significa un animal con cola hinchada, aludiendo á la figura de la clava del fin de la cola de este nuevo grupo genérico” (Burmeister, 1874: 394).

La gran mayoría de los autores posteriores a Burmeister toman como especie tipo de *Doedicurus* a *G. clavicaudatus* ignorando *G. giganteus*, aunque *Doedicurus* es sin duda un género que funda para incluir esta especie. Las dos especies mencionadas son consideradas sinónimos (Castellanos, 1940) (ver Mones, 1994: 81).

Cabe aclarar que el tomo II de la “Monografía de los Gliptodontes” (Burmeister, 1874) llevó años de elaboración y de edición, por lo cual al autor muchas veces le era imposible realizar correcciones sobre hojas antes por él escritas y entregadas a la imprenta. En consecuencia, resultan explicables las posiciones tan distintas asumidas por Burmeister en la misma obra.

3. 3. 2. *Panochthus bullifer* Burmeister, 1874

Burmeister (1874: 5) reconoce esta especie y en la página 103 de la misma monografía se refiere a ella nuevamente. Es considerada como *Propanochthus bullifer* (Burmeister, 1874) Castellanos, 1925 (ver el apartado 3. 2. 5).

3. 3. 3. *Panochthus lundii* Burmeister, 1874

La especie *P. lundii* Burmeister, 1874 está descripta sobre las figuras de la parte anterior de un cráneo y un pie dadas por Lund (1844), a las cuales este último autor reunió, junto con un trozo de coraza perteneciente, según Burmeister (1874: 29), al género *Glyptodon*, bajo el nombre de *Hoplophorus euphractus* Lund, 1839. Según Burmeister (1874: 29), las figuras presentadas por Lund (1844) corresponden a una especie de *Panochthus* diferente a *P. tuberculatus*. En este mismo trabajo, pero más adelante, Burmeister concluye que ambas figuras pertenecen muy probablemente a una especie por él fundada, *P. bullifer*, “porque ella ha vivido mas al norte, estendiendose fácilmente hasta el Brasil interior; pero como no hay probabilidad de certificar esta

cuestion, propongo aceptar la especie de Lund como separada, llamándola con el apelativo de su descubridor muy meritorio: *Panochthus Lundii*” (Burmeister, 1874: 103, *sic*). En esta última página Burmeister señala también que Lund (1844, *non vide*) figura una “canilla” (*sic*; seguramente una tibia) y se la asigna a *Scelidotherium Bucklandii* (*sic*), pero que para él pertenece a *P. lundii*.

Previamente, Lund (1839) refiere a *Hoplophorus euphractus* un hueso mesocervical y dientes, los cuales, según Burmeister (1874: 30), deben pertenecer a *Glyptodon*. En consecuencia Lund (1842 y 1844) incluye erróneamente (según Burmeister, 1874: 29-30, 103), dentro de *Hoplophorus euphractus*, materiales que corresponden tanto a especies de *Panochthus* como de *Glyptodon*.

Ameghino (1889) ubica *Hoplophorus euphractus* en la sinonimia de *Hoplophorus meyeri* Lund, 1844. Esta última especie la fundó Lund basándose en partes del holotipo de *H. euphractus* (ver Zurita, 2007). En trabajos más modernos, *e. g.* Mones (1986: 236) y Porpino et al. (2010: 911), se considera *H. meyeri* como sinónimo de *H. euphractus*.

3. 3. 4. *Panochthus morenoi* Ameghino, 1881

En las publicaciones de los últimos años, en las que aparecen listas con las especies incluidas en la Tribu Panochthini, esta especie es considerada válida (Scillato-Yané et al., 1995; Cione et al., 1999; Zamorano & Scillato-Yané, 2006; Zurita et al., 2009a). En esta Tesis y en Zamorano et al. (2012) se propone que *Panochthus morenoi* Ameghino, 1889, *non* Ameghino, 1881, quede como un sinónimo de *Panochthus tuberculatus*; a su vez, se considera *nomen dubium* *Panochthus morenoi* Ameghino, 1881, *non* Ameghino, 1889. No se puede observar el holotipo de *P. morenoi* Ameghino, 1881, el cual tampoco se ha figurado y del que se desconoce su paradero (Mones, 1986; Zamorano et al., 2012). Sobre dicho holotipo dice Ameghino (1877: 6):

“Mucho mas de estrañar es que a pesar de presentarse el terreno pampeano en los puntos que he recorrido mui desarrollado y de haberlo seguido por leguas enteras, no me haya sido posible encontrar huesos fósiles de los mamíferos característicos de esta formación si se esceptúan algunas mal conservadas placas de la coraza de un panocto estraídas de los depósitos cuaternarios que se hallan en la orilla del Plata en el mismo puerto de Montevideo”.

Para fundar esta especie Ameghino se basó sobre restos colectados por él mismo en la bahía de Montevideo, en diciembre de 1876, los cuales fueron los únicos de mamíferos fósiles encontrados durante esa excursión (ver Ameghino 1877). Las características que indica el autor para este material (holotipo de *P. morenoi*), cuya localidad tipo es Uruguay, Bahía de Montevideo son:

“Las placas de la coraza de esta especie se distinguen de las otras por sus arealitas rudimentarias unidas unas á otras por asperosidades. Los surcos que dividen las arealitas apenas están marcados, y toda la superficie de las placas presenta un gran número de agujeros aunque de pequeño diámetro” (Ameghino, 1881: 309, sic).

Más tarde, Ameghino (1889: 834, lám. LXV, figs. 1, 2, 3) agregó la descripción de un ejemplar muy completo (cráneo, esqueleto postcraneal, coraza dorsal, anillos caudales y tubo caudal) (ver Fig. 6), muy bien conservado, procedente de Tapalqué (centro de la Provincia de Buenos Aires), MLP 16-29. Fue Lydekker (1895: 36-39, láms. XX y XXIII) el primero que asignó los restos MLP 16-29 a *P. tuberculatus*; esta asignación coincide y sirve de precedente a la decisión adoptada en esta Tesis (*Panochthus morenoi* Ameghino, 1889, *non* Ameghino, 1881, queda como un sinónimo de *Panochthus tuberculatus*). También sirve de precedente Zamorano (2009) y, sobre todo, Zamorano et al. (2012). En este último trabajo se designa el ejemplar MLP 16-29 como neotipo de *P. tuberculatus*; esta decisión se adopta debido a que el material tipo (dos sintipos) debe considerarse perdido, ya que, pese a los esfuerzos realizados, no ha sido posible hallarlo en las colecciones del BM(NH) (Mones, 1986; Current, com. pers., 2010), donde oportunamente fue parcialmente depositada la colección paleontológica del Royal College of Surgeons de Londres.

En la crítica a las láminas de la obra de Lydekker, Ameghino (1920) dice de la lámina XX (1920: 857):

“Por las dimensiones poco considerables del ejemplar, por el pequeño número de pequeños tubérculos que hay en la superficie de las placas y por la ausencia de grandes figuras centrales en las placas de la penúltima hilera, considero a esta pieza como representativa de un ejemplar típico de Panochthus Morenoi”.

Y de la lámina XXIII dice (1920: 859-861):

“Este esqueleto es del mismo individuo que la coraza figurada en la lámina XX y es presentado por Lydekker como si fuese de Panochthus tuberculatus. De acuerdo con la pequeñez del esqueleto, la forma redondeada del cráneo, etc., lo considero como un ejemplar típico de Panochthus Morenoi”.

Cabe aclarar que en el material MLP 16-29, que utilizó Ameghino (1889: 834) para ampliar la descripción de *Panochthus morenoi*, no se observan las características indicadas en la descripción original de esta especie (Ameghino, 1881), las cuales, en la intención de nuestro sabio paleontólogo, deberían permitir identificar este ejemplar como una especie diferente de *Panochthus tuberculatus*. Es decir, en el individuo MLP 16-29, el cual se encuentra exhibido en la sala IX de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, los osteodermos no reproducen la descripción realizada por Ameghino (1881: 309), pues no se observan “...sus arealitas rudimentarias unidas unas á otras por asperosidades”. No se verifica que “Los surcos que dividen las arealitas apenas están marcados”. Tampoco se aprecia la última característica que Ameghino (1881: 309) señala para *P. morenoi*, a saber: “toda la superficie de las placas presenta un gran número de agujeros aunque de pequeño diámetro”; en definitiva, no se advierte, en el material MLP 16-29, ninguna de las características señaladas por Ameghino (1881).

En la publicación original, en la que Ameghino reconoce esta especie, la denomina *Panochthus Morenoii* (sic). Luego el mismo Ameghino (1889), sin dar las razones, modifica su ortografía a *P. Morenii* (sic). Las contribuciones más recientes, mencionan esta especie, como *P. morenoi* (Cione et al., 1999; Scillato-Yané et al., 1995; Zamorano & Scillato-Yané, 2006; Zurita et al., 2009a). Si bien “morenoi” es la grafía original, Lydekker (1887:125) la corrige correctamente a “morenoi”. Para que las dos “ii” fueran correctas el apellido debería latinizarse a Morenius, eliminar el sufijo “us” y entonces agregar la segunda “i”, con el resultado “morenii”. Ameghino (1895: 177) acepta sin comentarios la enmienda de Lydekker (Mones, com. pers., 2011), por lo cual prácticamente todos los autores continuaron refiriéndose a “*P. morenoi*”.

3. 3. 5. *Panochthus eocenus* Scalabrini, 1887

Esta especie, considerada *nomen nudum* (ICZN, 1999; ver Mones, 1986: 238), es nominada así, *P. eocenus* [originalmente con la grafía “*Eocenus*”], por P. Scalabrini, aunque haciendo clara alusión a que el material sobre el que se basó para reconocerla proviene del supuesto Oligoceno, seguramente de las barrancas entrerrianas del río Paraná. Scalabrini nombra por primera vez la especie diciendo (1877: 7): «*Pero de la época terciaria oligocena solo se tiene en el establecimiento (Museo de Paraná) un*

fragmento de la cola que dile el nombre específico de Panochthus Eocenus, en un trabajo que estoy preparando sobre “Los Glyptodontes de Entre-Rios”».

3. 3. 6. *Panochthus beyrichi* Roth, 1888

Roth (1888: 401) reconoció *P. beyrichi* [originalmente con la grafía “*Beyrichi*”]. Esta especie corresponde cae en la categoría de *nomen nudum* (ICZN, 1999) (ver Mones, 1986: 237). Roth (1888: 401) indica que la especie por él reconocida procede del “Pampeano inferior”. Ameghino (1908: 361) denota: “*Es, pues, evidente que, el pampeano inferior de Roth corresponde al pampeano inferior de Ameghino*”. El “pampeano inferior” de Ameghino (1881) es luego denominado por el mismo Ameghino (1889) como “ensenadense” y se corresponden con el Piso/Edad Ensenadense de Cione y Tonni (1999) (ver Soibelzon, 2008).

Aunque el autor no lo aclara, muy probablemente nominó esta especie en honor al destacado geólogo alemán Heinrich Ernst Beyrich (Berlín, 31 de agosto de 1815 – Berlín, 9 de julio de 1896), quien fue director de la colección paleontológica del Museo de Mineralogía de la Universidad de Berlín en 1857, y director de ese Museo en 1875. Reconoció pronto el valor de la Paleontología en el trabajo estratigráfico y llevó a cabo valiosas investigaciones. En 1854 sugirió el nombre de Oligoceno para ciertos estratos terciarios intermedios entre el Eoceno y el Mioceno, y el término fue adoptado oficialmente. En 1865 consiguió el cargo de profesor de Geología y Paleontología en la Universidad de Berlín, donde tuvo mucho éxito (Colaboradores de Wikipedia, 2010).

3. 3. 7. *Panochthus brocherii* Moreno, 1888

Moreno (1888: 9) nombra esta especie sin dar ninguna característica ni figura, por ende queda bajo la categoría de *nomen nudum* (ICZN, 1999; ver Mones, 1986: 237).

El nombre específico “brocherii” deriva del apellido del sacerdote católico José Gabriel del Rosario Brochero, a quien se homenajeó el 28/1/1916 denominando una localidad de Córdoba como “Villa Cura Brochero”. En el año en que Moreno nomina la especie la región se conocía como “Villa del tránsito”. Y se llamó originalmente

Quisquisacate; luego, durante el s. XVIII, Torolto (Denaro, 2007; Colaboradores de Wikipedia, 2011).

Esta especie se incluye en la lista sinonímica de *Nopachtus coagmentatus* (ver el apartado 3. 2. 2).

3. 3. 8. *Panochthus trouessarti* Moreno, 1888

Moreno (1888: 9) dio a conocer la especie *Panochthus trouessarti*, a partir de un fragmento de la región postero-dorsal izquierda de la coraza, con cinco hileras transversales de osteodermos; procede, según este autor, de “Monte Hermoso” (*sic*), provincia de Buenos Aires, sin más detalles (Moreno, 1888). Años después, Castellanos (1925) ubicó dicha especie en el género *Nopachtus* Ameghino, 1888. Posteriormente, Castellanos (1942a) atribuyó a *N. trouessarti* la mitad lateral derecha de una coraza, a la cual describe detalladamente; no obstante, dicha atribución específica no está justificada. Finalmente, Zamorano et al. (2011) reconocen una nueva combinación para el holotipo de este taxón, *Phlyctaenopyga trouessarti*, así como una nueva especie para el material de Castellanos (1942a), la mitad lateral derecha de una coraza, ahora holotipo de *Nopachtus cabrerai* (ver el apartado 3. 2. 3).

3. 3. 9. *Panochthus vogti* Roth, 1888

Roth (1888: 401), en la misma lista en la cual aparece *P. beyrichi* (apartado 3. 3. 6), ubica *P. vogti* [originalmente con la grafía “*Vogti*”], también considerada *nomen nudum* (ICZN, 1999; ver Mones, 1986: 238). Roth (1888: 401) indica como procedencia estratigráfica “Pampeano inferior”. Ver lo expresado en “*P. beyrichi*” sobre el “Pampeano inferior” de Roth. Ver más detalles sobre esta especie en el apartado 3. 3. 11.

3. 3. 10. *Panochthus* (?) *nodotianus* Ameghino, 1889

Nodot describe y figura (1857: 102-103, lám. 8, fig. 4) la extremidad distal del tubo cudal de un gliptodóntido, al cual ubica en su “Premier groupe: Queues conico-cylindroides. G. *Glyptodon*, Ow.”. Y manifiesta:

“Cet échantillon a vingt-six centimètres de longueur ; il appartient à l’extrémité libre de la queue et se prolonge un peu du côté droit ; la cassure s’est faite longitudinalement et juste dans l’axe, en laissant exister cependant une partie très-notable du côté gauche. On voit dans la cassure, d’abord une cavité médiane, conique, allongée, destinée à recevoir les vertèbres caudales ainsi que les chairs qui les recouvraient, ensuite l’épaisseur du teste, qui est de trois à quatre centimètres. On n’aperçoit pas de sutures sur cet échantillon, ce qui prouverait qu’il a appartenu à un individu très-adulte.

La surface supérieure de l’extrémité obtuse de cette queue se compose de deux disques presque elliptiques, d’un décimètre de longueur sur sept centimètres de largeur, qui s’articulent ensemble comme une coquille bivalve sur l’axe médian et renferment l’extrémité des vertèbres caudales. La surface supérieure de ces deux disques est recouverte d’aspérités et de lames minces très saillantes et ondulées qui s’étendent de la partie médiane, où règne une élévation sub-conique, à la circonférence, qui elle-même la forme d’un fort bourrelet.

Sur l’axe médian de cette queue, et intercallé dans l’angle entre les deux plaques ci-dessus décrites, se trouve un autre disque de quarante-cinq millimètres de diamètre, de forme subcirculaire, très-concave et couvert de rugosités ridées sur toute son étendue ; puis, au-dessus de celui-ci, deux autres disques plus grands, elliptiques, dont les grands axes, parallèles à l’axe de la queue, ont huit centimètres de longueur et sont articulés ensemble ; ces disques sont, comme ceux des extrémités de cette queue, recouverts d’asperités ondulées et de saillies rayonnant du centre un peu convexe à la circonférence, qui prend la forme d’un fort bourrelet. Ce dernier caractère donne à toutes ces surfaces elliptiques un aspect très-ressemblant à des empreintes sigillaires.

Enfin à l’extrémité de la partie qui reste intacte du côté droit, se trouve encore une grande surface de neuf à dix centimètres de long, toujours elliptique, qui ressemble en tout à celles qui terminent la queue, et dont elle n’est séparée que par un intervalle de cinq centimètres.

Une multitude de petites éminences, toutes élégamment saillantes et variant considérablement dans leurs formes polyédriques, entourent et remplissent toutes

les lacunes entre les surfaces elliptiques ci-dessus décrites. Toutes ces éminences sont très-nottement dessinées par un système de réticulation en forme de canaux assez régulier et lisse; ce qui donne un aspect très-agréable à cette portion de queue.

Cet échantillon, dont nous avons un plâtre, provient du crag de Montevideo; il fait partie de la collection de Muséum de Paris, qui l'a reçu de M. Villardebo".

Henrí M. D. de Blainville (1864), en su "Ostéographie", figura la extremidad del tubo caudal, reproducida de Nodot (1857) y sin ninguna indicación adicional.

Más adelante, Ameghino (1889: 834) reconoce el fragmento como de una nueva especie de *Panochthus*, *P. (?) nodotianus*:

"Es evidente que esta pieza procede, sinó de una especie del género Panochthus, á lo menos de un género muy cercano, pero la extremidad de la cola formada por dos enormes verrugas elípticas separadas en su extremidad posterior por una hendidura perpendicular, y muy poco divergentes por adelante, no permiten identificarla con ninguna de las especies de Panochthus, constituyendo evidentemente una especie distinta que designo con el nombre de Panochthus (?) Nodotianus en honor de Nodot, que es quien la ha dado a conocer" (Ameghino, 1889: 834).

Es esta tesis se le da la categoría de *nomen dubium*, nombre de aplicación dudosa, según el ICZN (1999). Claramente expresado por Mayr (1969: 407): "*The name of a nominal species for which available evidence is insufficient to permit recognition of the zoological species to which it was applied*" (ver Simpson, 1948; Chorn & W0hetstone, 1978; Mones, 1989). Coincidiendo con Ameghino, el fragmento visto en la figura pertenece a una especie del género *Panochthus*. Pero teniendo en cuenta que, dentro del género e incluso dentro de una misma especie de *Panochthus*, la ornamentación del tubo caudal es lo que más varía y dada la insuficiencia de los caracteres diagnósticos, no se puede reconocer el material en cuestión como correspondiente a una nueva especie. Por ende, a la extremidad del tubo caudal mencionado y figurado por Ameghino (1889: 834, lám. fig. 4) se la considera como de un *Panochthus* sp. indet.

A esto se le suma el inconveniente de no poder observar el material tipo. Solo se puede acceder a las figuras de Nodot (1857), Blainville (1864) y Ameghino (1889). El resto en cuestión, según Ameghino (1889), debería estar conservado en el Museo Nacional de Historia Natural de París (MHNP); actualmente no se encuentra allí (*fide*

Mones, 1986: 238, quien menciona para este material los números MNHNP PAM-292 [ex MNHNP A.C.-7506]).

Ameghino (1889), reproduciendo a Nodot (1857: 103), nos cuenta que dicha pieza fue colectada por Vilardebó en los alrededores de Montevideo; y agrega que, dada la cercanía con la Argentina del sitio de hallazgo, se puede asegurar que la especie a la cual corresponde el material también debe haber habitado la República Argentina. Ameghino (1889), atribuye este material a la Formación pampeana (*sic*).

3. 3. 11. *Panochthus voghti* Ameghino, 1889

Se coloca esta especie (*P. voghti*) en la sinonimia de *Panochthus tuberculatus*. Dicha especie fue reconocida por Ameghino (1889: 836-837, lám. LVII, fig. 4), a base de la vista fotográfica de un cráneo completo. Los restos en cuestión fueron hallados por Santiago Roth en el Arroyo Pergamino (norte de la provincia de Buenos Aires). Roth le obsequió la fotografía a Ameghino y le comunicó que la especie se distingue principalmente de *P. tuberculatus* por su tamaño bastante menor y por el tubo caudal más corto y más grueso (ver Ameghino, 1889; Castellanos, 1942a). El cráneo completo con el cual Ameghino reconoce la especie corresponde al ejemplar MHGN 633/02, el cual se encuentra depositado en la colección Roth del Muséum d'Histoire Naturelle (Genève, Suiza), junto con el escudete cefálico, un trozo de coraza dorsal y restos del esqueleto postcraneal (húmero izquierdo, radio, ulna, autopodio anterior izquierdo, fémur izquierdo, tibia-fíbula, autopodio posterior izquierdo, vértebras cervicales, atlas-axis) (ver algunos de estos materiales en la Fig. 9). Desafortunadamente no se ha podido hallar el tubo caudal que menciona Roth (ver Ameghino, 1889; Castellanos, 1942a).

Ni el cráneo, ni el resto del material mencionado, difieren significativamente de *P. tuberculatus* como para considerar que este material corresponda a una especie distinta. En una comunicación de Zamorano & Góis (2010) se evidencia que, a nivel craneal, no existe disparidad entre ambas especies. En dicha presentación se aplicó la técnica de morfometría geométrica, mediante el uso de semilandmarks en cráneos de *Panochthus* para interpretar variaciones interespecíficas e intraespecíficas.

Ameghino (1889: 836) da a la especie el nombre de *Panochthus Voghti* (*sic*), luego en ese mismo trabajo (1889: 837) lo nombra como *Panochthus Voghtii* (*sic*), diciendo: “*He designado esta especie con el nombre de Panochthus Voghtii, en honor a*

Carlos Voght, uno de los más ilustres naturalistas suizos contemporáneos". Siguiendo el artículo 32.2 del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN, 1999), *P. vogthi* es una grafía correcta, y también lo es *P. voghtii*, pues ambas responden a la latinización del nombre Vogt. Por lo tanto, la modificación posterior es una *enmendato illegitima*, como lo vemos en el artículo 33.4 del ICZN (1999; ver Mones & Mehl, 1990 para *Macroeuphractus morenii*). Como ya se mencionó en la "Introducción" de esta Tesis (apartado 1. 5), cuando Ameghino reconoce esta especie expresa que se la dedica al naturalista suizo Carlos Voght, pero que en verdad es Karl Vogt (Giessen, 1817-Ginebra, 1895), reconocido científico alemán.

La especie en cuestión fue mencionada por primera vez por Roth (1888: 401), como *P. vogti*, pero en esa obra no cumple con los requisitos expresados por el ICZN (1999, Art. 12) y por ende queda como *nomen nudum* (ver Ameghino, 1889; Mones, 1986: 238).

3. 3. 12. *Panochthus interundatus* (Ameghino, 1885) Lydekker, 1895

Lydekker (1895: 39) incluye dentro del género *Panochthus* una especie reconocida en 1885 por Ameghino, *Euryurus interundatus*. Lydekker (1895: 39) expresa: "*Esta especie nominal está fundada en placas separadas de las capas terciarias del Paraná, indicando indudablemente individuos jóvenes del género presente [Panochthus], pero que son así mismo insuficientes para dar la clave sobre las afinidades de su dueño, y nunca debieron haber sido nombradas*".

El género *Euryurus* Gervais & Ameghino, 1880, estaba ocupado designando un género de Crustáceo, por lo cual Ameghino (1889) nomina dicha especie como *Neuryurus interundatus*. Actualmente esta especie es incluida en el género *Urotherium* Castellanos 1926, *Urotherium interundatus* (ver González Ruiz et al., 2011a; Scillato-Yané et al., en prensa).

3. 3. 13. *Nopachtus trouessarti* (Moreno, 1888) Castellanos, 1925

Castellanos (1925: 96) ubica la especie *Panochthus trouessarti* Moreno, 1888 dentro del género *Nopachtus* Ameghino. En la publicación en cuestión, Castellanos

escribe *Nopachthus Trouessarti*. Ver más detalles sobre esta especie en el apartado 3. 3. 8.

3. 3. 14. *Panochthus oliveiraroxoi* Castellanos, 1942

Castellanos (1942a: 570) reconoció esta especie a base de un tubo caudal completo, proveniente del estado de Ceará (Brasil), depositado en el Museo Nacional de Río de Janeiro; originalmente se la denominó *P. oliveira-roxoi*. El autor aclara así el motivo de la dedicatoria:

“(...) me dirigí al paleontólogo Mathias G. de Oliveira Roxo, quien con toda amabilidad me remitió las fotografías que van insertas en el presente trabajo y el cuadro de medidas obtenido de acuerdo a una ordenación preparada por mí. Todas estas anotaciones obligan mi agradecimiento y deseo de retribuir sus atenciones le dedico esta especie” (Castellanos 1942a: 170-171).

Moreira (1971: 551) y Porpino & Bergqvist (2002: 52) deciden ubicar esta especie como sinónimo de *P. greslebini*.

Los estudios elaborados en el desarrollo de esta Tesis coinciden con Moreira (1971) y Porpino & Bergqvist (2002).

4. 3. 15. *Panochthus rusconii* Castellanos, 1942

Castellanos (1942a: 565) reconoce *P. rusconii* basándose en un tubo caudal figurado por Lydekker (1895, lám. XXIV, figs. 1 y 1a), atribuido a *P. tuberculatus* por este último autor. Castellanos (1942a: 566) señala:

“Sobre este tubo Ameghino ha manifestado en 1895, en su crítica a la obra de Lydekker, que es el mismo ejemplar agregado al esqueleto figurado en la lámina XXIII de la misma obra, aunque pertenece a otro individuo. Al mismo tiempo considera que no es la forma típica de Panochthus tuberculatus [sic], como la figurada en la misma lámina (XXIV) pero en las figs. 2 y 2a”.

Lydekker (1895) no aclara de dónde proviene el resto en cuestión; manifiesta que corresponde al “pampeano”. De dicho tubo, Castellanos (1942a: 566) expresa:

“Indudablemente el espécimen (figs. 224-225) posee muchos caracteres por los que no se puede considerar perteneciente a P. tuberculatus, como tampoco a

ninguna de las especies conocidas; por eso fundo una nueva, P. rusconii, dedicada a mi distinguido amigo el paleontólogo Carlos Rusconi, Director del Museo de Historia Natural «Juan Cornelio Moyano» de Mendoza”.

La especie no posee caracteres que estén fuera del probable rango de variabilidad intraespecífica de *P. tuberculatus*; por ende, se decide colocar *P. rusconii* en la sinonimia de *P. tuberculatus*.

Cabe reiterar aquí lo ya mencionado (*vide supra*), el tubo caudal (forma general y ornamentación) es el elemento anatómico más variable en las especies del género *Panochthus*.

3. 3. 16. *Panochthus rochai* Paula Couto, 1954

Paula Couto (1954) reconoce, a base de un fragmento distal de tubo caudal, la especie *P. rochai*. Este fragmento, figurado por Paula Couto (1954: 197-199, figs. 1-3), conserva tres grandes figuras laterales del lado derecho y dos del lado izquierdo (Paula Couto señala la figura lateral más distal como terminal). En ese trabajo el autor describe *P. rochai* y la compara detalladamente con *P. oliveraroxoi* y *P. greslebini*; en la discusión distingue la nueva especie de *P. tuberculatus*, *P. frenzelianus*, *P. morenoi*, *P. voghti*, *P. intermedius*, *P. subintermedium*, *P. rusconii*, *P. oliveraroxoi* y *P. greslebini*.

Finalmente, Moreira (1971: 551) y Porpino & Bergqvist (2002: 52) colocan esta especie, al igual que *P. oliveiraroxoi*, en la sinonimia de *P. greslebini*.

3. 3. 17. *Parapanochthus jaguaribensis* (Moreira, 1965) Moreira, 1971

Moreira (1965, 42), basándose en un tubo caudal procedente del estado de Ceará, reconoce una nueva especie que incluye en el género *Panochthus*, *P. jaguaribensis*: “*Este é um Nome geográfico, escolhido pelo fato do fósil haver sido recolhido às margenes do rio Jaguaribe, no Estado de Ceará*” (Moreira, 1965: 42). Luego, Moreira (1971: 530), atribuye a esta especie el ejemplar MNRJ 2759-V: un tubo caudal completo con vértebras caudales soldadas, fragmentos de osteodermos sueltos de la coraza dorsal y fragmentos de anillos caudales, colectados en Taperoá, estado de

Paraíba. El mismo autor propone, considerando estos nuevos restos, un nuevo género, *Parapanochthus*, y reconoce así la nueva combinación *Parapanochthus jaguaribensis*.

Bergqvist (1993: 150) examina los materiales y no observa diferencias que justifiquen reconocer un nuevo género para dicha especie. En consecuencia, la translada nuevamente a *Panochthus*, o sea, que sinonimiza *Parapanochthus* con *Panochthus* (Bergqvist, 1993) (ver apartado 3. 2. 6).

Para reconstruir genomas enteros habría que conocer las secuencias genómicas de los organismos actuales que descienden de aquellos, y esto actualmente no es realizable.

El registro fósil es ahora más importante que nunca, ya que constituye el único medio que permite conjeturar la sucesión de acontecimientos históricos que han dado forma a la biósfera actual

John Maddox (1925-2009).

-Lo que queda por descubrir (1999)-.

Capítulo 4. FILOGENIA

4. 1. Análisis filogenéticos de los Glyptodontidae

Los primeros intentos de elaborar un esquema sistemático que tenga en cuenta las tendencias evolutivas de los Glyptodontidae corresponden a Ameghino (1889), Scott (1903-1904), Castellanos (1931 y 1932), Simpson (1945a), Castellanos (1959), Hoffstetter (1958), Paula Couto (1979) y McKenna & Bell (1997). Estos esquemas fueron tratados en el apartado “1. 4. Los Panochthini dentro de los Glyptodontidae: distintas propuestas” de esta Tesis.

Los análisis estrictamente filogenéticos de los Glyptodontidae son muy escasos. Uno de los primeros intentos corresponde a Fariña (1993), cuyo análisis refuta la supuesta monofilia de los Hoplophorinae en tanto los Hoplophorini aparecen como el grupo hermano del clado compuesto por los Doedicurinae, Panochthini y Glyptodontinae. Otros análisis preliminares fueron efectuados por Fernicola et al., (2002) y Fernicola (2005), utilizando caracteres cráneo-mandibulares. En esta última contribución se propone como grupo natural (*Panochthus* + *Sclerocalyptus* [=Neosclerocalyptus]). Zurita (2007: 289), concluye:

“De acuerdo con lo expuesto, el estado actual del conocimiento resulta insuficiente para plantear adecuadamente hipótesis filogenéticas integrales acerca de los Hoplophorinae. Estas hipótesis no podrían ser aún puestas a prueba hasta que nuevos hallazgos permitan mejorar ostensiblemente la caracterización anatómica de las numerosas especies reconocidas. Como consecuencia, una de las hipótesis filogenéticas propuestas –‘Los Hoplophorini constituyen el grupo hermano del conjunto de las restantes tribus de Hoplophorinae (Palaehoplophorini, Lomaphorini, Panochthini, Plohophorini, Neuryurini y Neothoracophorini)’– no pudo ser puesta a prueba”.

Las últimas propuestas filogenéticas para los Glyptodontidae corresponden a Fernicola (2008), Porpino et al. (2009 y 2010) y Fernicola & Porpino (2012). Fernicola (2008), concordando con el resultado obtenido por él en el 2005, reafirma la monofilia de un grupo que incluye *Neosclerocalyptus* y *Panochthus*, el cual presenta el mayor soporte del cladograma. Como también ya se mencionó, este último análisis se basó exclusivamente en caracteres craneomandibulares; de los tres géneros que constituyen la Tribu Panochthini (*Nopachtus*, *Propanochthus* y *Panochthus*), solamente de uno de ellos (*Panochthus*) se conoce el cráneo.

En el análisis filogenético de Porpino et al. (2009), a diferencia de Fernicola (2008), se utilizan solo caracteres del esqueleto postcraneal. De los tres géneros de panochinos, también únicamente de *Panochthus* se conoce material del esqueleto postcraneal. Como resultado se obtuvo la monofilia del mismo grupo propuesto por Fernicola (2008), *Neosclerocalyptus* y *Panochthus*.

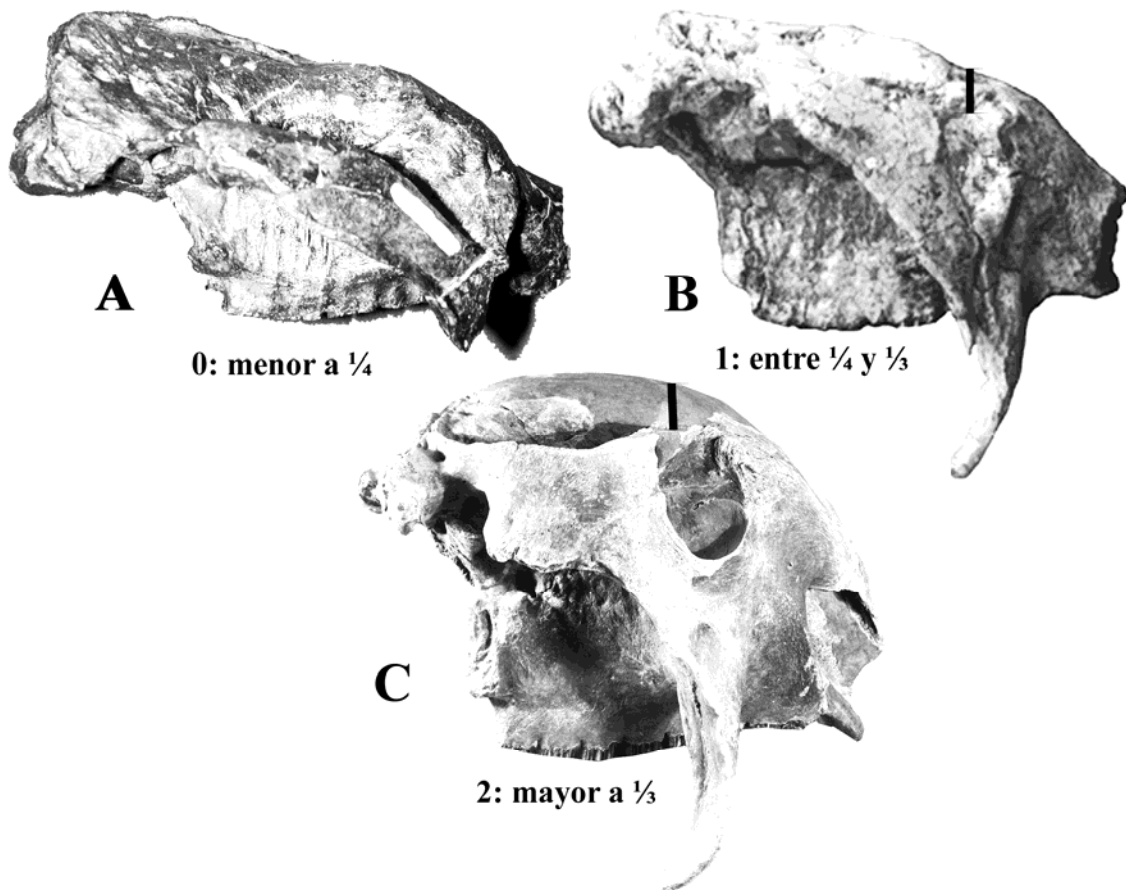
En los análisis filogenéticos realizados por Porpino et al. (2010) y por Fernicola & Porpino (2012) se observa un grupo monofilético formado por *Panochthus* y *Hoplophorus*; los caracteres empleados para estos análisis fueron tanto craneanos y dentarios, como postcraneanos asociados a la coraza dérmica. El grupo mencionado (*Panochthus* y *Hoplophorus*) se sustenta, sobre todo, por caracteres del tubo caudal.

4. 2. Descripción, codificación e ilustración de los caracteres empleados en el análisis filogenético

Craneanos

1. Grado de abovedamiento del techo craneal: La forma del techo varía en los cráneos de los gliptodóntidos. Esta condición está ligada, probablemente, al grado de neumatización. Para codificar este carácter se analizó la altura a la cual se eleva el techo craneano por sobre el borde superior de la órbita, a través de la proporción: la altura en cuestión / el diámetro dorso-ventral de la órbita.

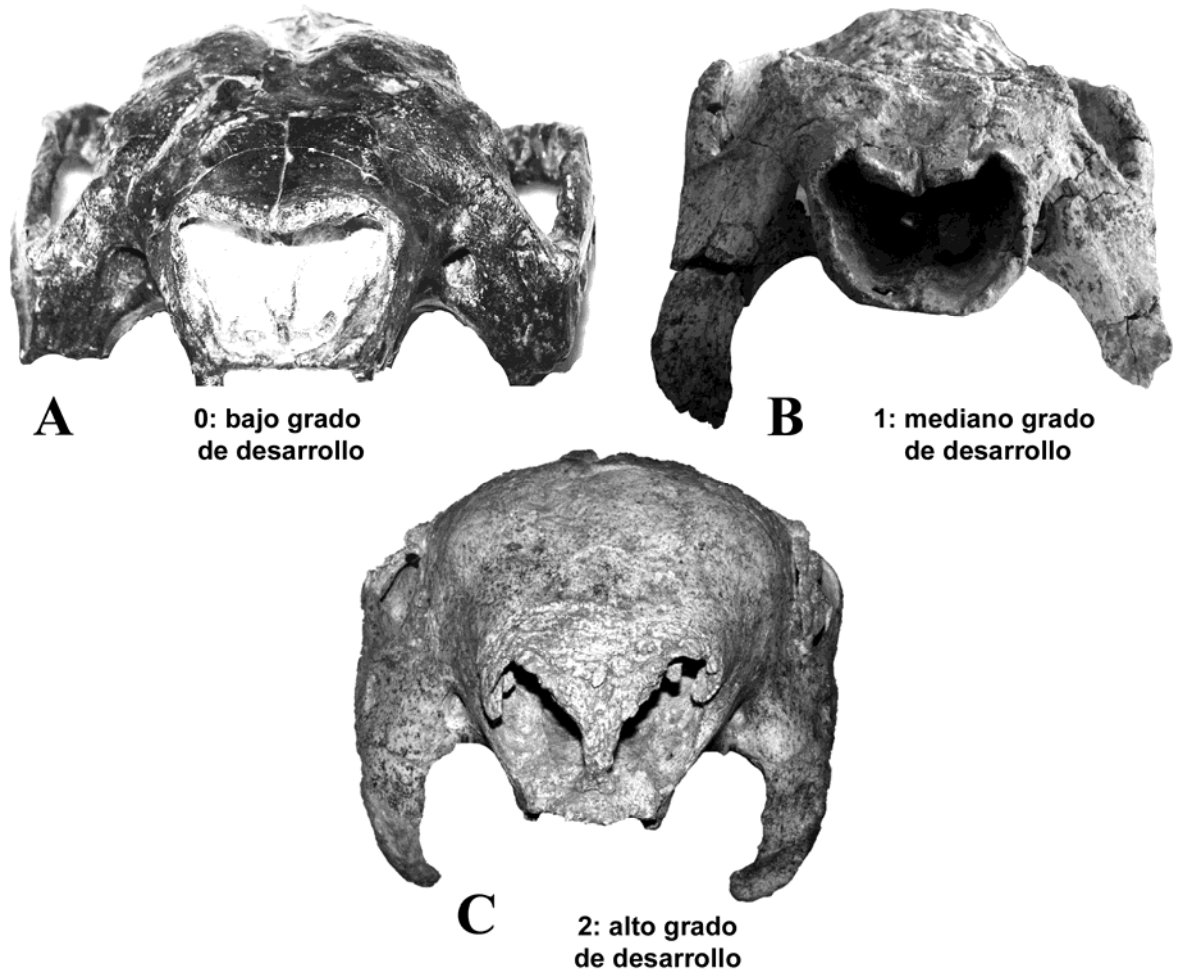
Codificación: 0, menor a $\frac{1}{4}$.
 1, entre $\frac{1}{4}$ y $\frac{1}{3}$.
 2, mayor a $\frac{1}{3}$.



Carácter 1. Vista lateral derecha del cráneo de: A, *Propalaeohoplophorus australis*, MLP 16-15; B, *Plohophorus figuratus*, MLP 16-153; C, *Panochthus tuberculatus*, MLP 16-29.

2. Grado de neumatización: La neumatización es un proceso por el cual se proyectan cavidades aéreas dentro de distintos huesos; se destacan los senos fronto-nasales. El aumento de estas cavidades se refleja en la ampliación de la superficie externa de la zona fronto-nasal. Por lo tanto, esta condición se puede evaluar considerando el tamaño externo de dichos huesos.

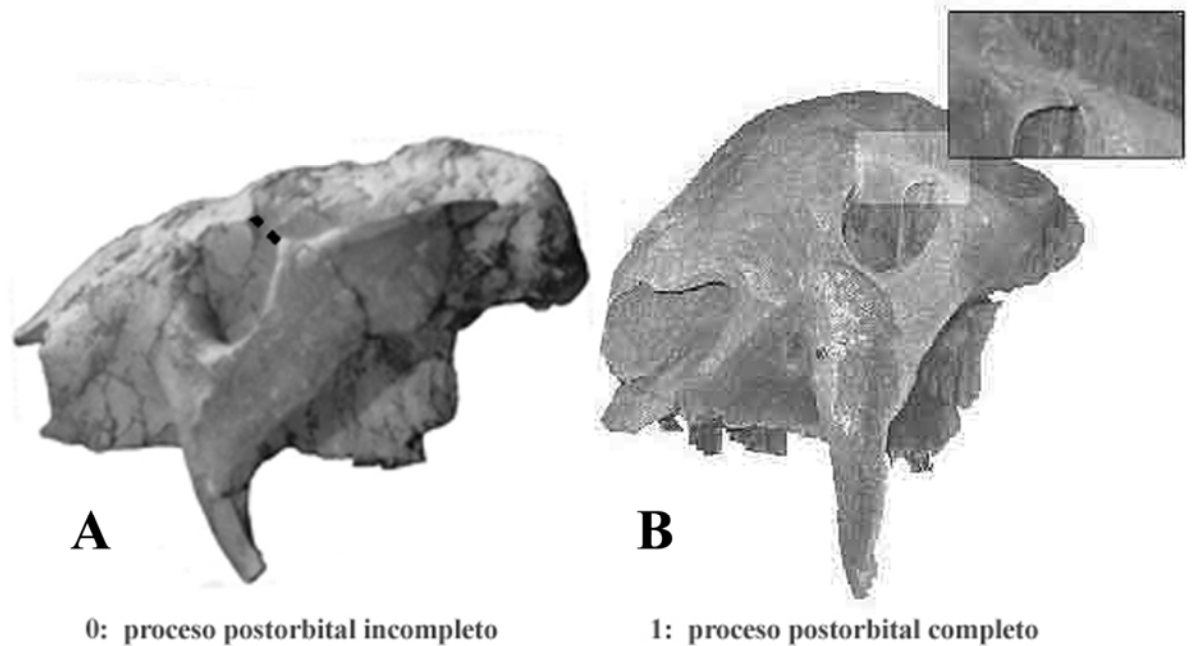
Codificación: 0, bajo grado de desarrollo.
1, mediano grado de desarrollo.
2, alto grado de desarrollo.



Carácter 2. Vista frontal del cráneo de: A, *Propalaehoplophorus australis*, MLP 16-15; B, *Plohophorus figuratus*, MMP 4823; C, *Panochthus intermedius*, MHNC-13491.

3. Desarrollo del proceso postorbital: La fosa orbitaria y la fosa temporal pueden estar separadas por un proceso postorbital completo, o bien comunicadas entre sí, al ser incompleto.

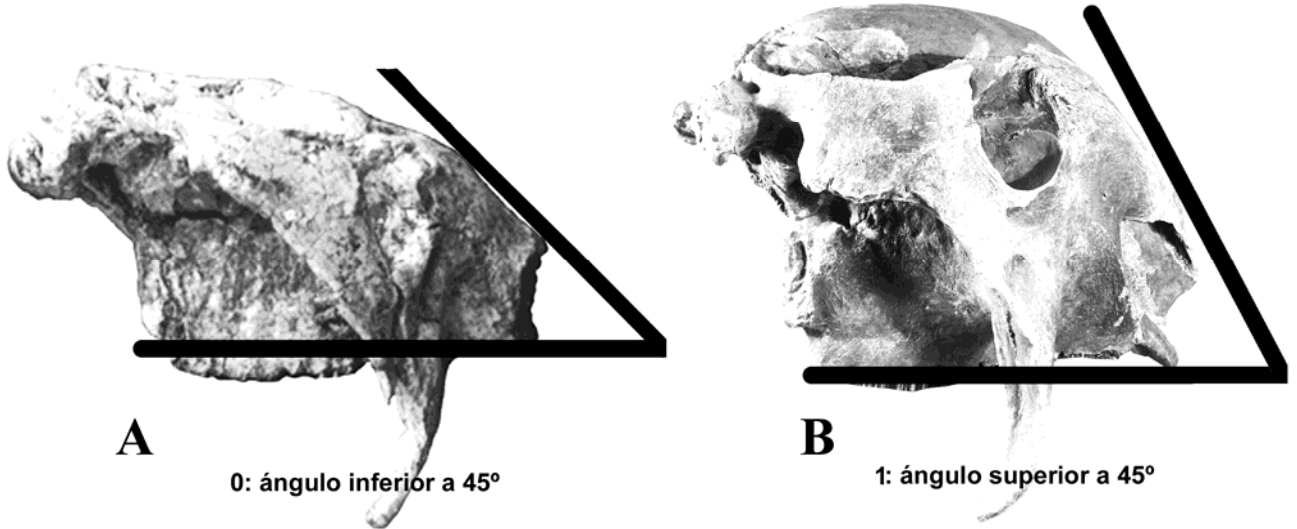
Codificación: 0, proceso postorbital incompleto.
1, proceso postorbital completo.



Carácter 3. Vista lateral izquierda del cráneo de: A, *Plohophorus figuratus*, MLP 16-153; B, *Panochthus tuberculatus*, MLP 16-37b.

4. Inclinación de la zona nasal: Los nasales son descendentes en los cráneos de todas las especies de *Panochthus* y la zona nasal se inclina hacia abajo en diferentes ángulos con respecto al plano palatal. El ángulo se mide entre una recta tangente a la zona mesial palatal y otra tangente a los huesos nasales.

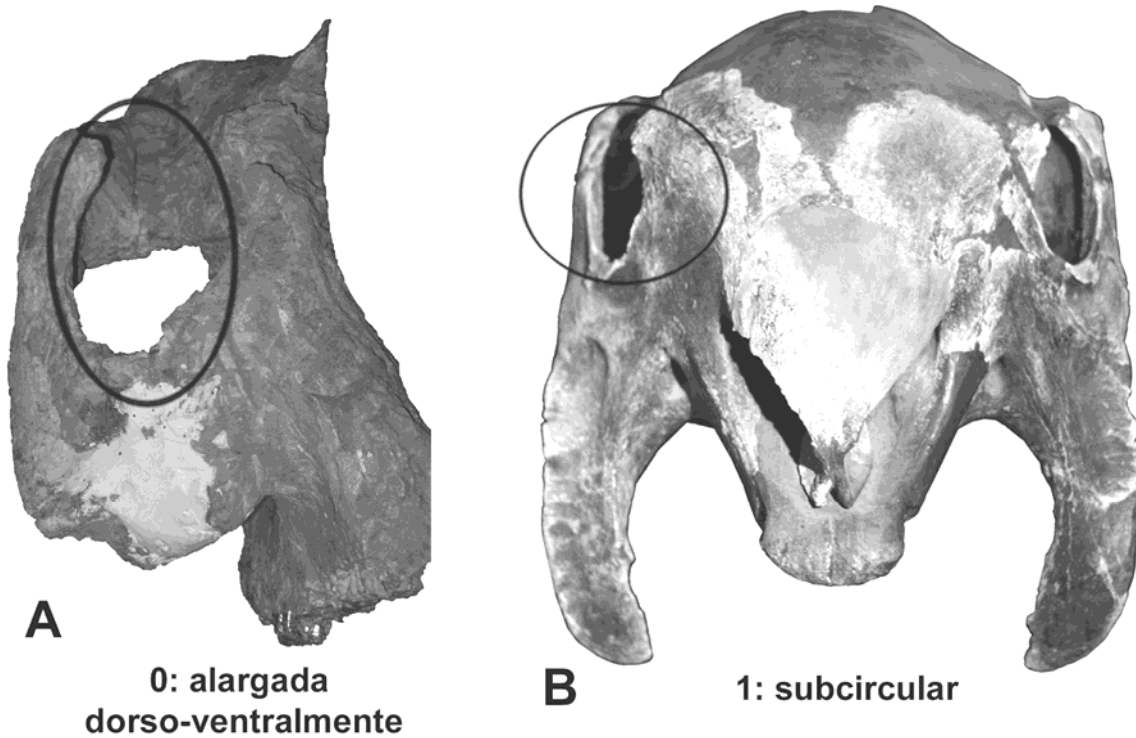
- Codificación: 0, zona naso-frontal inclinada antero-ventralmente, formando un ángulo inferior a 45° entre el plano palatal y el plano del área rostral.
- 1, zona naso-frontal muy inclinada antero-ventralmente, formando un ángulo superior a 45° entre el plano palatal y el plano del área rostral.



Carácter 4. Vista lateral derecha del cráneo de: A, *Plohophorus figuratus*, MLP 16-153; C, *Panochthus tuberculatus*, MLP 16-29.

5. Forma del contorno de la escotadura orbitaria, sobre el arco cigomático.

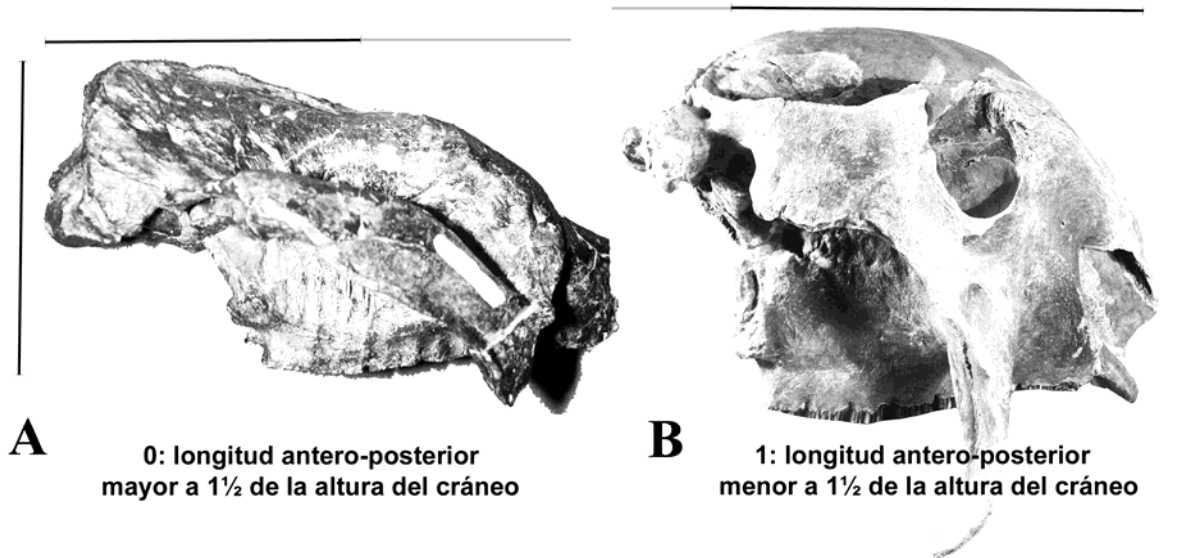
- Codificación: 0, alargada dorso-ventralmente.
- 1, subcircular.



Carácter 5. Vista frontal del cráneo de: A, MLP 84-IX-2-11 (*Panochthus* cf. *subintermedius*); B, *Panochthus tuberculatus*, MLP 16-29.

6. Coeficiente largo/alto: Es la longitud antero-posterior del cráneo calculada proporcionalmente a la altura del cráneo; para medir la altura no se consideran los procesos descendentes de la arcada cigomática.

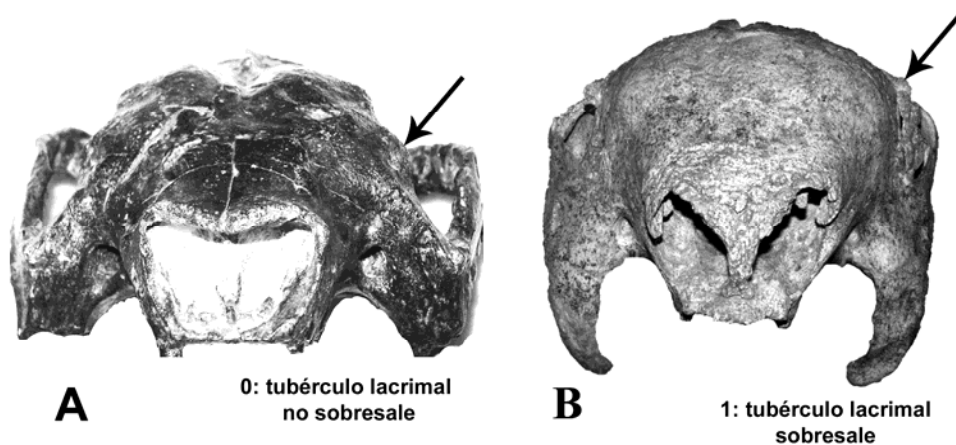
Codificación: 0, longitud antero-posterior mayor a $1\frac{1}{2}$ de la altura del cráneo.
1, longitud antero-posterior menor a $1\frac{1}{2}$ de la altura del cráneo.



Carácter 6. Vista lateral derecha del cráneo de: A, *Propalaeohoplophorus australis*, MLP 16-15; B, *Panochthus tuberculatus*, MLP 16-29.

7. Ubicación del tubérculo lacrimal con respecto al contorno de la órbita: En los cráneos de algunos gliptodóntidos el tubérculo lacrimal se encuentra por fuera del contorno de la órbita y en otros casos se halla por dentro.

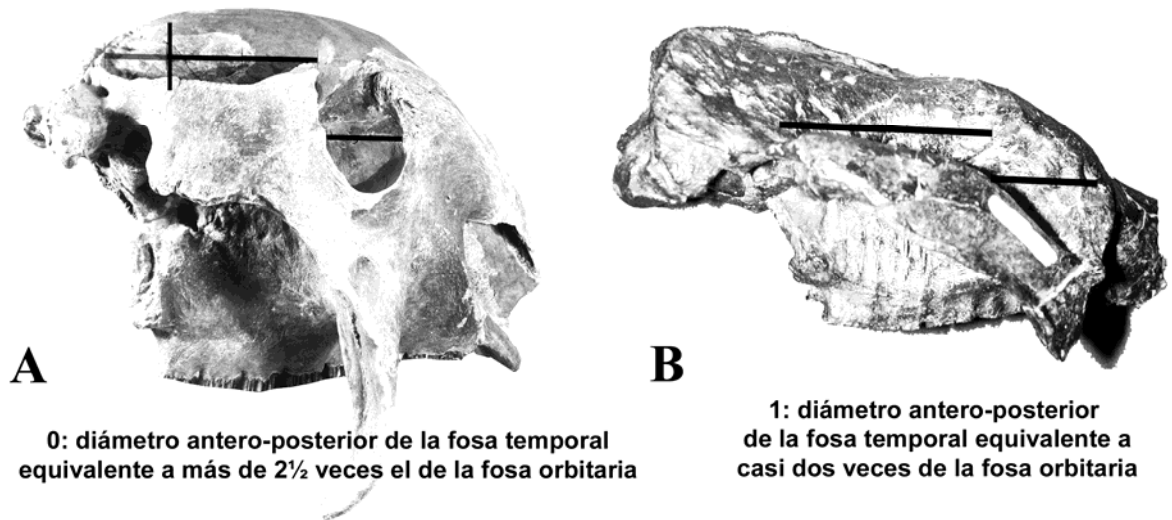
Codificación: 0, el tubérculo lacrimal no sobresale del contorno de la órbita.
1, el tubérculo lacrimal sobresale del contorno de la órbita



Carácter 7. Vista frontal del cráneo de: A, *Propalaeohoplophorus australis*, MLP 16-15; B, *Panochthus intermedius*, MHNC-13491.

8. Amplitud de la fosa temporal: En la fosa temporal se aloja el músculo temporal, es decir la masa de uno de los músculos mandibulares que actúan en la masticación (Turnbull, 1970; Olivares et al., 2004).

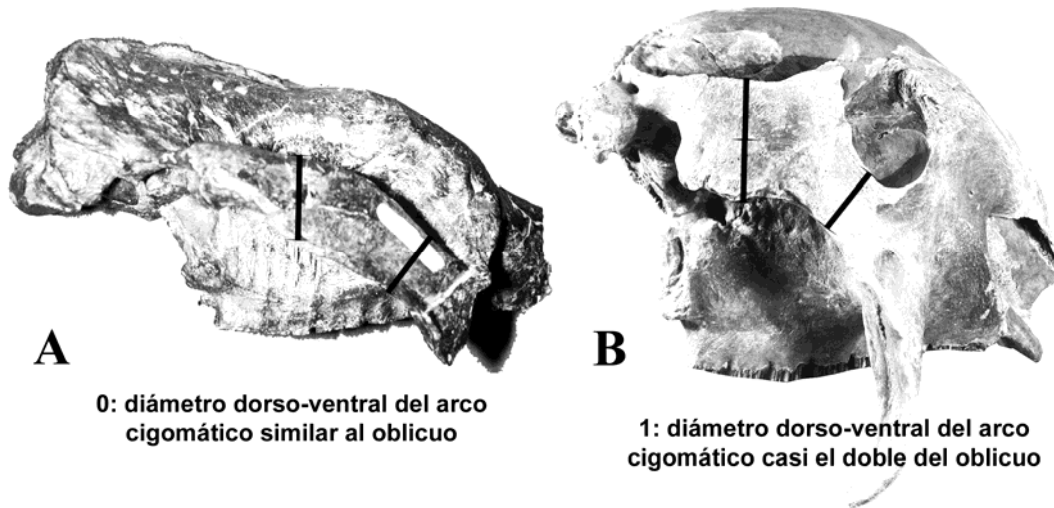
Codificación: 0, diámetro antero-posterior de la fosa temporal equivalente a más de 2½ veces el diámetro antero-posterior de la fosa orbitaria.
1, diámetro antero-posterior de la fosa temporal equivalente a casi dos veces el diámetro antero-posterior de la fosa orbitaria.



Carácter 8. Vista lateral derecha del cráneo de: A, *Panochthus tuberculatus*, MLP 16-29; B, *Propalaehoplophorus australis*.

9. Diámetro dorso-ventral del arco cigomático debajo de la fosa temporal: Este carácter varía notablemente en los taxones utilizados en el análisis.

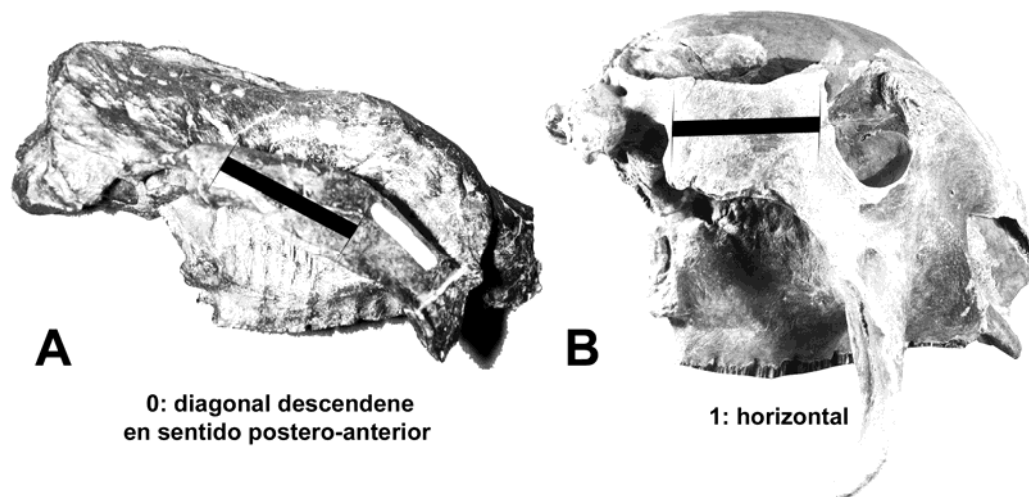
Codificación: 0, diámetro dorso-ventral del arco cigomático debajo de la fosa temporal similar al diámetro oblicuo del arco debajo de la fosa orbitaria.
1, diámetro dorso-ventral del arco cigomático debajo de la fosa temporal casi el doble del diámetro oblicuo del arco debajo de la fosa orbitaria.



Carácter 9. Vista lateral derecha del cráneo de: A, *Propalaehoplophorus australis*, MLP 16-15; B, *Panochthus tuberculatus*, MLP 16-29.

10. Orientación del yugal en el arco cigomático por debajo de la fosa temporal: El arco cigomático puede ser diagonal y descendente desde su unión en la zona temporal hasta por debajo de la órbita; o por detrás de la órbita y hasta poco antes de su inserción se dispone recto horizontalmente.

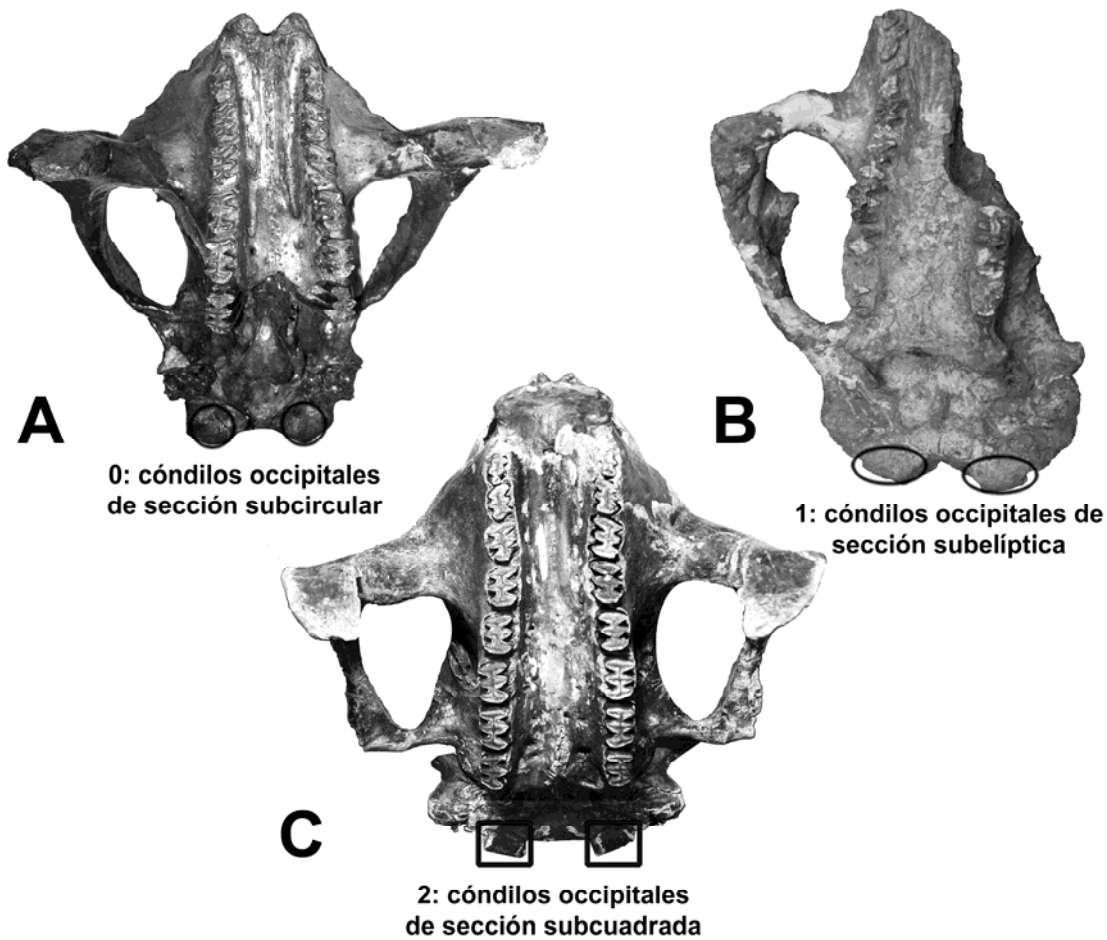
Codificación: 0, diagonal descendente en sentido postero-anterior.
1, horizontal.



Carácter 10. Vista lateral derecha del cráneo de: A, *Propalaehoplophorus australis*, MLP 16-15; B, *Panochthus tuberculatus*, MLP 16-29.

11. Sección de los cóndilos occipitales:

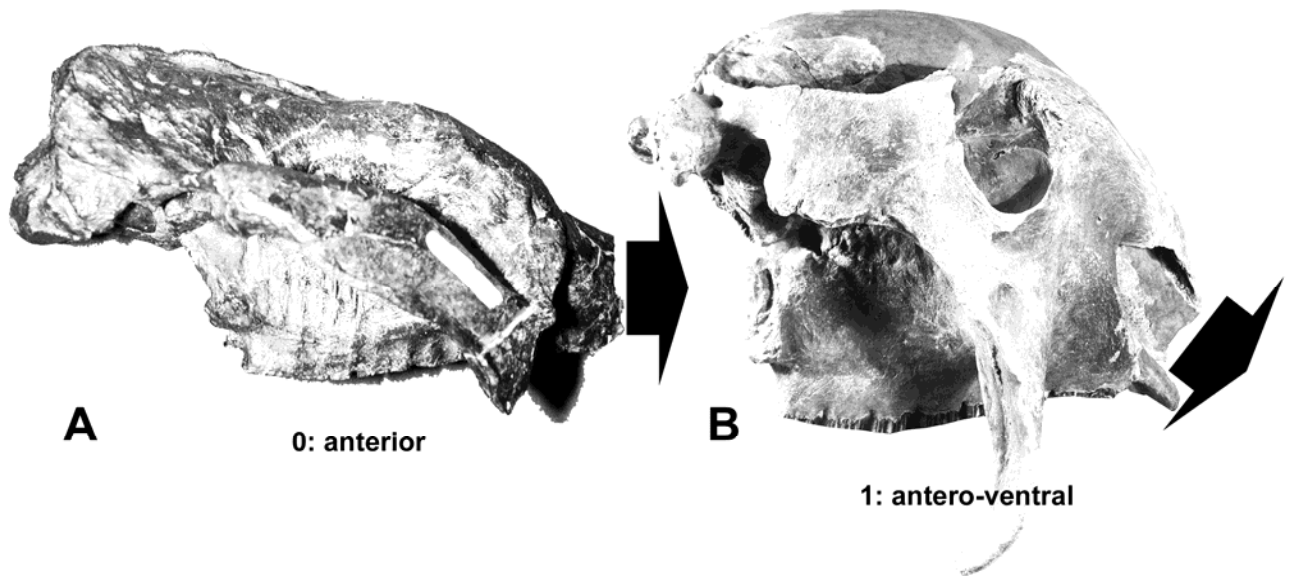
- Codificación: 0, cóndilos occipitales de sección subcircular.
 1, cóndilos occipitales de sección subelíptica, con su eje mayor dispuesto en sentido horizontal.
 2, cóndilos occipitales de sección subcuadrada.



Carácter 11. Vista ventral del cráneo de: A, *Glyptodon reticulatus*, MACN-Pv 200; B, MLP 84-IX-2-11 (*Panochthus* cf. *subintermedius*); C, *Panochthus tuberculatus*, MLP 16-29.

12. Orientación de las aberturas nasales externas.

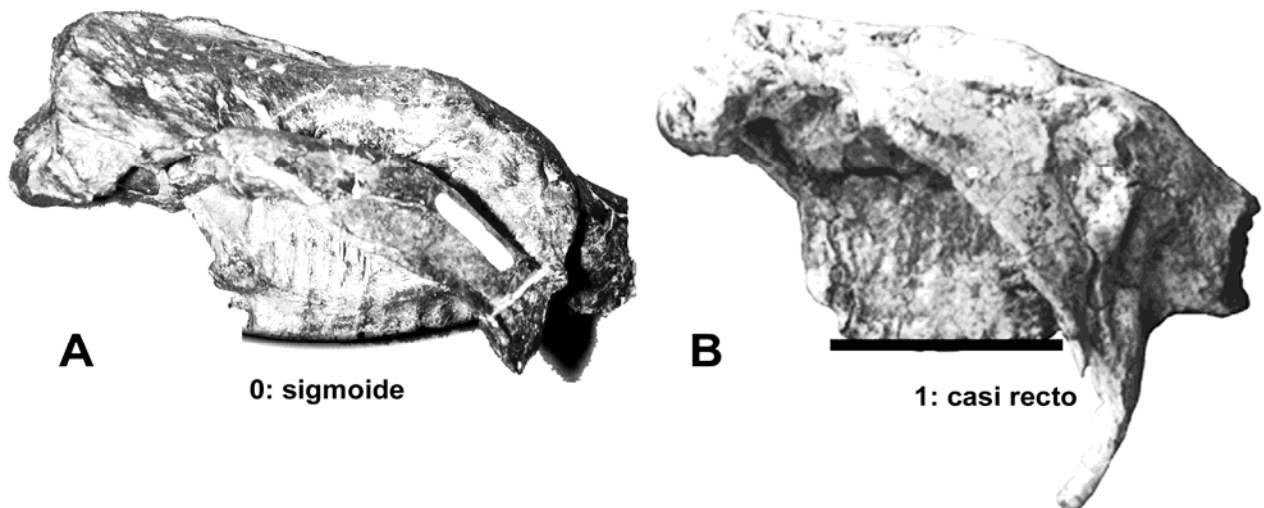
- Codificación: 0, anterior.
 1, antero-ventral.



Carácter 12. Vista lateral derecha del cráneo de: A, *Propalaehoplophorus australis*, MLP 16-15; B, *Panochthus tuberculatus*, MLP 16-29.

13. Forma del borde alveolar en los maxilares: El borde alveolar puede ser sigmoide; o bien dicho borde alveolar es casi recto.

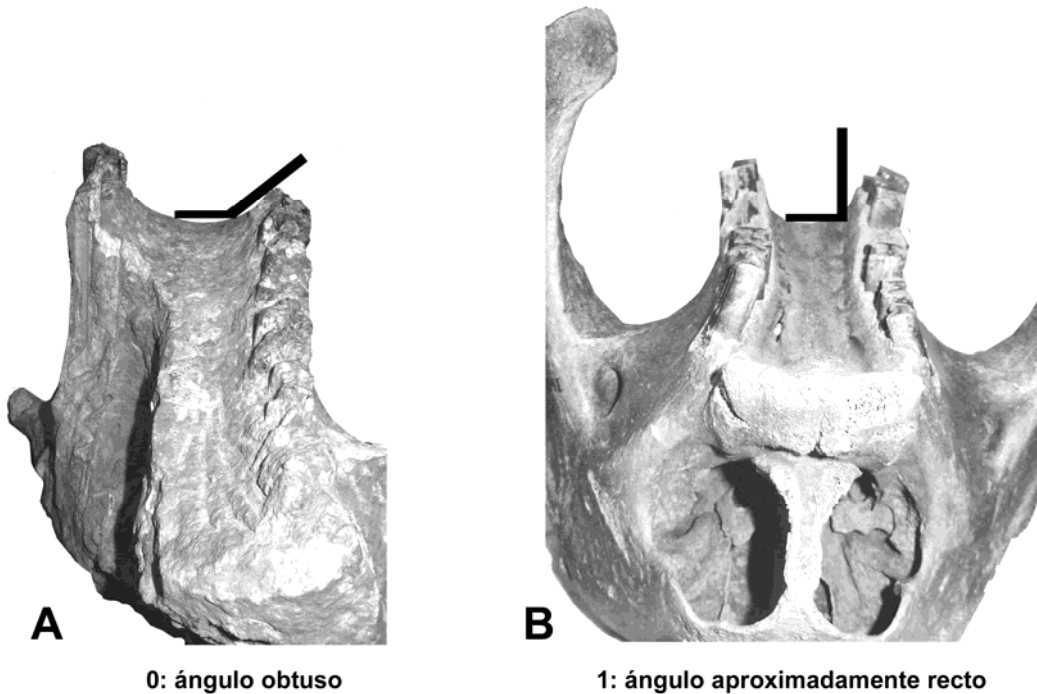
Codificación: 0, sigmoide.
1, casi recto.



Carácter 13. Vista lateral derecha del cráneo de: A, *Propalaehoplophorus australis*, MLP 16-15; B, *Plohophorus figuratus*, MLP 16-153.

14. Ángulo que forma el paladar con las paredes alveolares que lo limitan: La unión puede ser gradual, formando así un ángulo obtuso; o puede llevarse a cabo de manera más abrupta, formando así un ángulo aproximadamente recto.

Codificación: 0, ángulo obtuso.
1, ángulo aproximadamente recto.

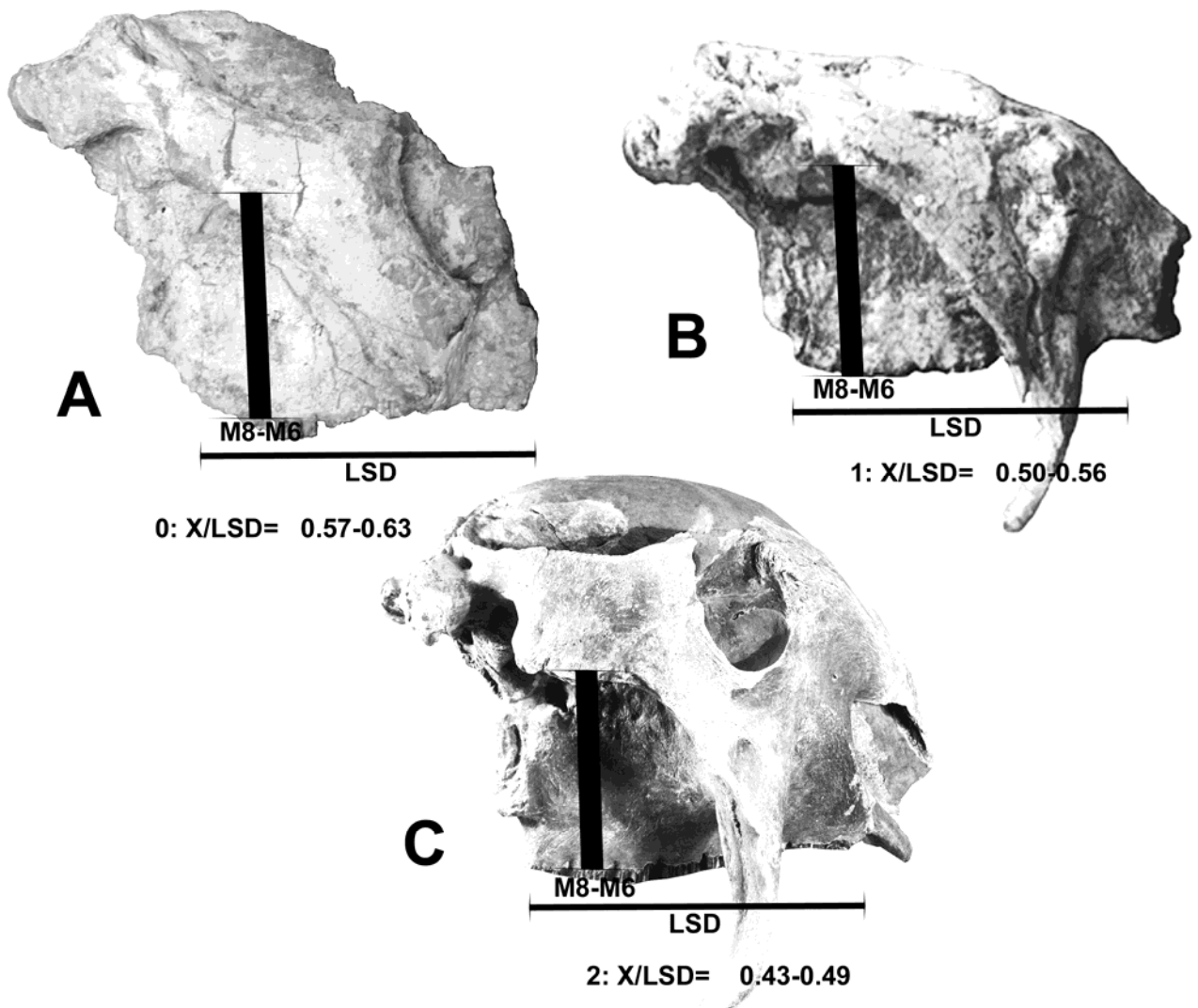


Carácter 14. Vista antero-ventral del cráneo de: A, MLP 84-IX-2-11 (*Panochthus* cf. *subintermedius*); B, *Panochthus tuberculatus*, MLP 16-37b.

Dentición superior

- 15 Índice de hipsodoncia (expresado como la relación entre el promedio de la altura del M6-M8 (X) / la longitud de la serie dentaria (LSD) (modificado del “carácter 12” de Zurita, 2007): Se toman convencionalmente rangos de 6 mm para las tres codificaciones, pues ellos abarcan todos los taxones considerados en este análisis.

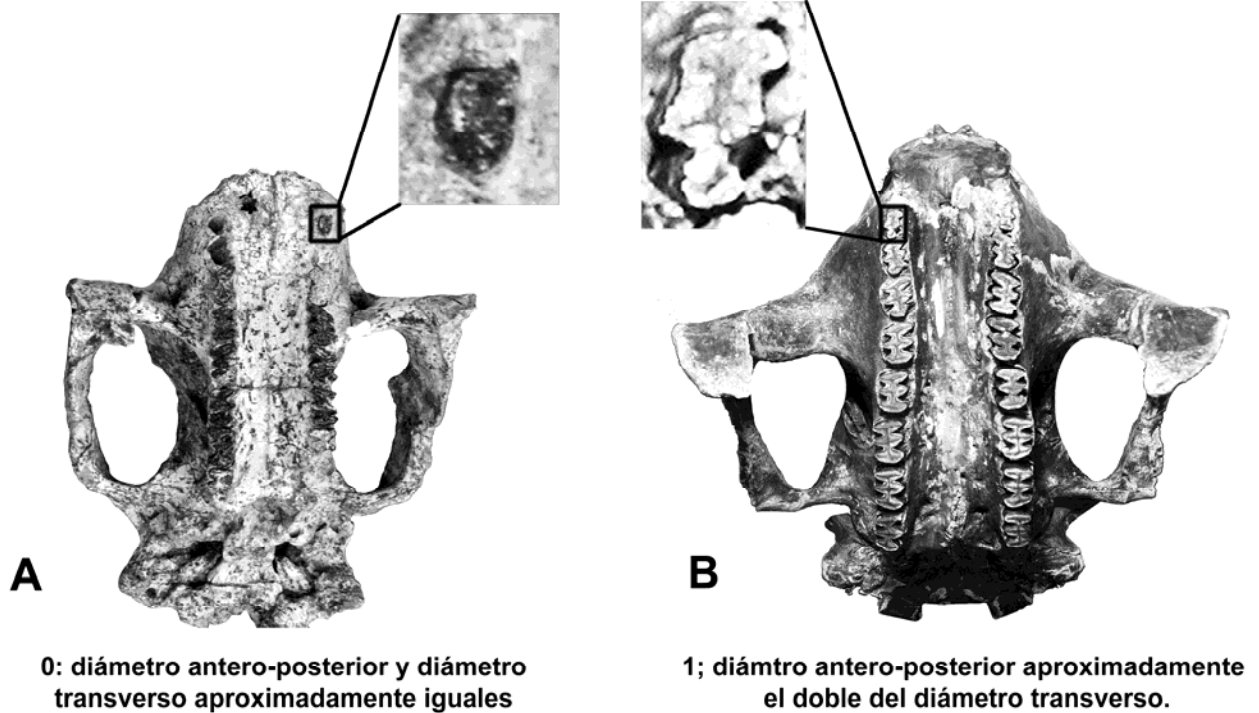
Codificación: 0, $X/LSD = 0.57-0.63$.
1, $X/LSD = 0.50-0.56$.
2, $X/LSD = 0.43-0.49$.



Carácter 15. Vista lateral derecha del cráneo de: A, MLP 84-IX-2-11 (*Panochthus* cf. *intermedius*); B, *Plohophorus figuratus*, MLP 16-153; C, *Panochthus tuberculatus*, MLP 16-29.

16. Sección del M1: La relación entre el diámetro antero-posterior y el diámetro transversal es variable. En algunos casos, los diámetros antero-posterior y transversal son aproximadamente iguales, mientras que en otros el diámetro antero-posterior representa aproximadamente el doble del diámetro transversal.

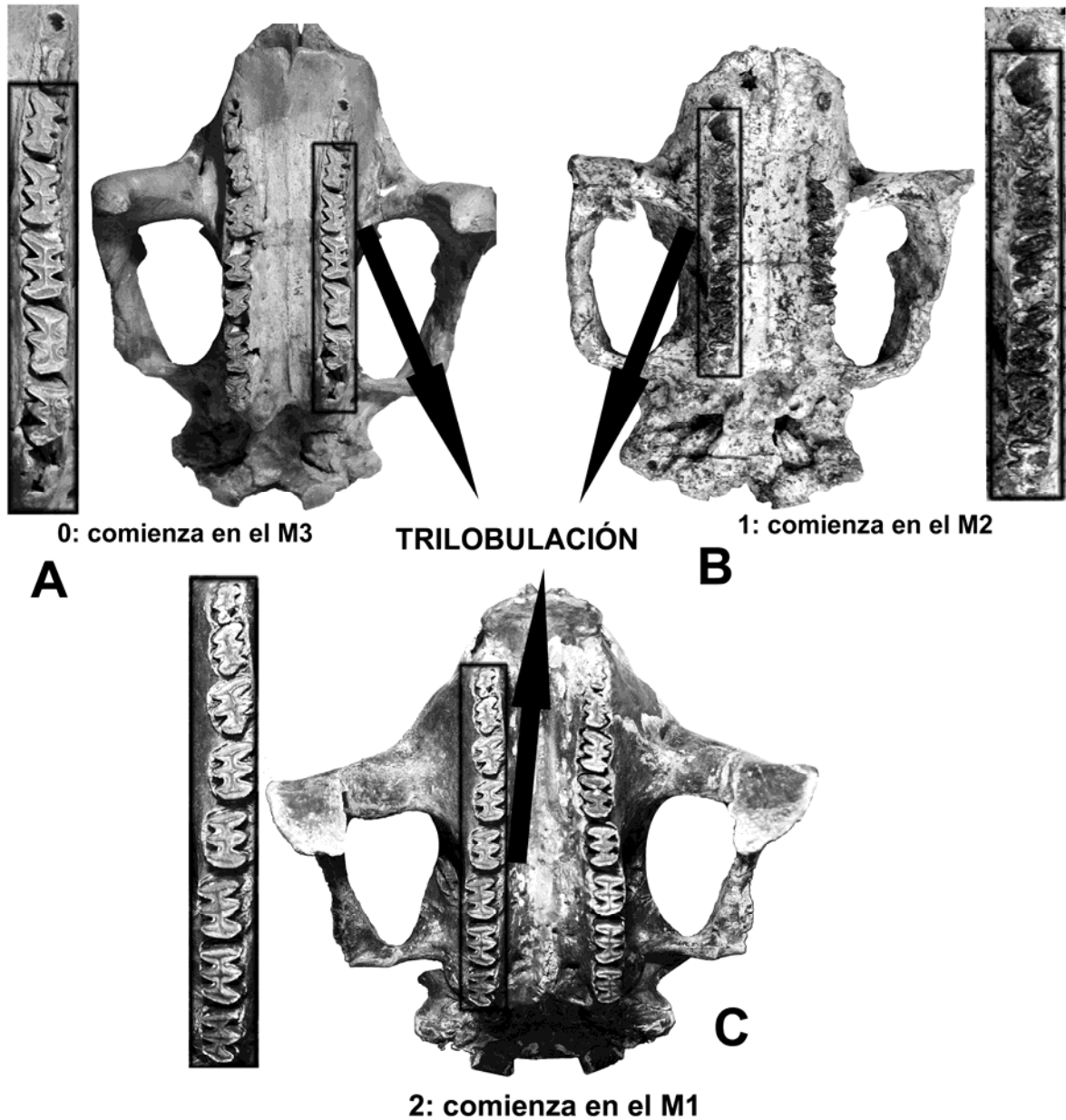
Codificación: 0, diámetro antero-posterior y diámetro transversal aproximadamente iguales.
 1, diámetro antero-posterior aproximadamente el doble del diámetro transversal.



Carácter 16. Vista ventral del cráneo de: A, *Plohophorus figuratus*, MLP 16-153; B, *Panochthus tuberculatus*, MLP 16-29.

17. Comienzo de la trilobulación de los molariformes:

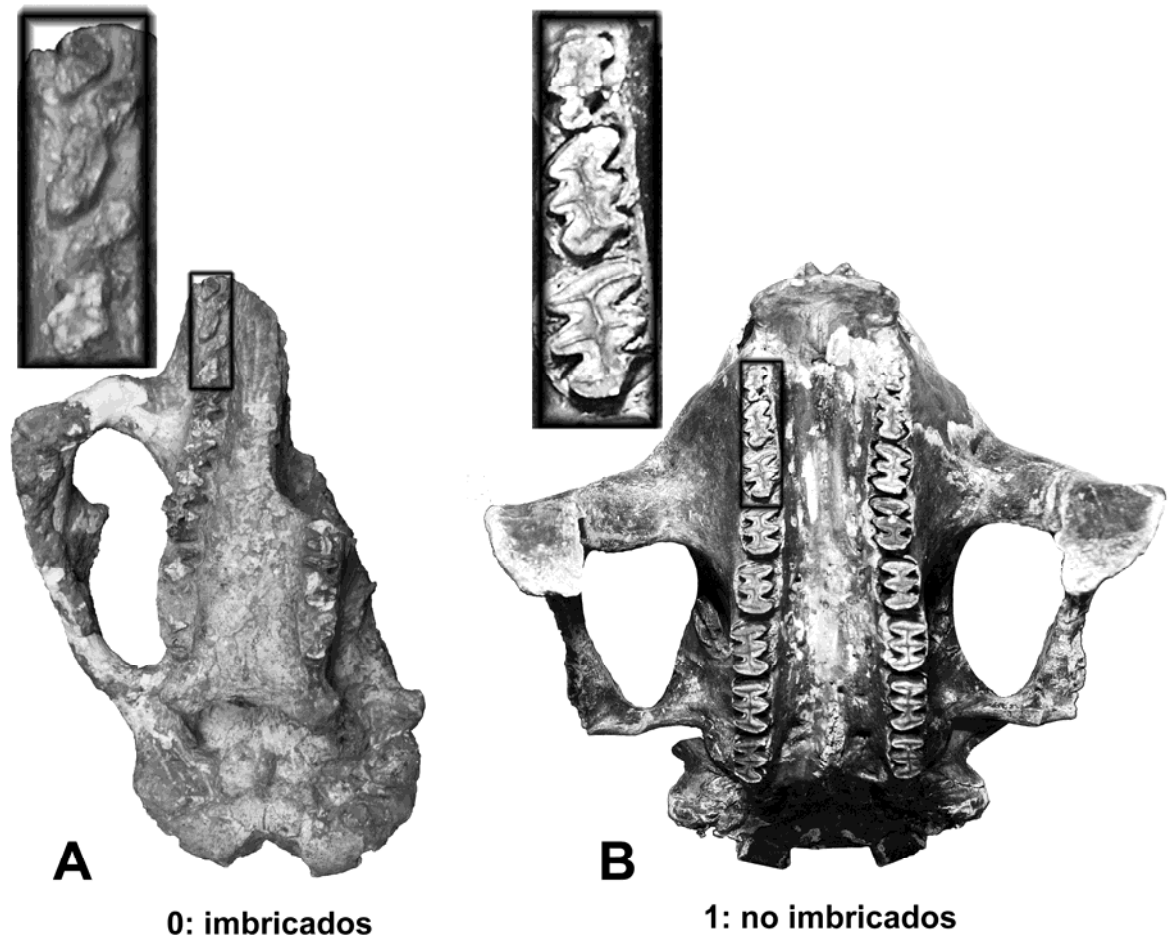
Codificación: 0, comienza en el M3.
 1, comienza en el M2.
 2, comienza en el M1.



Carácter 17. Vista ventral del cráneo de: A, *Propalaehoplophorus australis*, MLP 16-15; B, *Plohophorus figuratus*, MLP 16-153; C, *Panochthus tuberculatus*, MLP 16-29.

18. Imbricación de los tres molariformes anteriores: Dichos molariformes pueden estar imbricados; o bien no imbricados.

Codificación: 0, imbricados.
1, no imbricados.

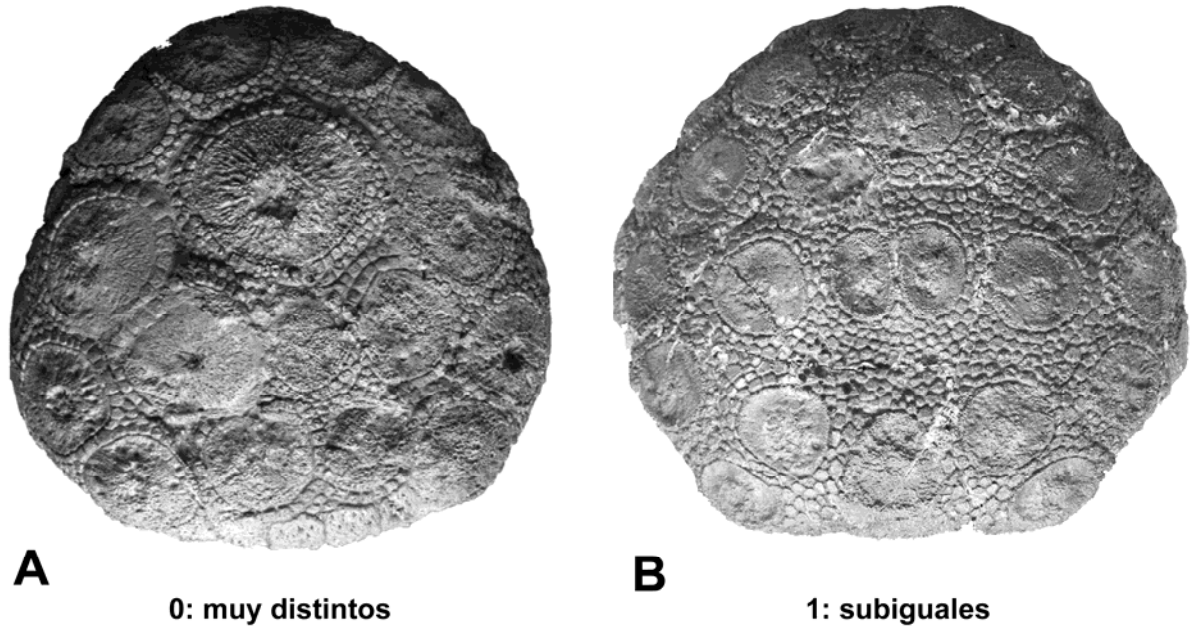


Carácter 18. Vista ventral del cráneo de: A, MLP 84-IX-2-11 (*Panochthus* cf. *intermedius*); B, *Panochthus tuberculatus*, MLP 16-29.

Escudete cefálico

19. Tamaño relativo de los osteodermos que conforman el escudete: Pueden ser, entre ellos, subiguales o de tamaño muy distinto.

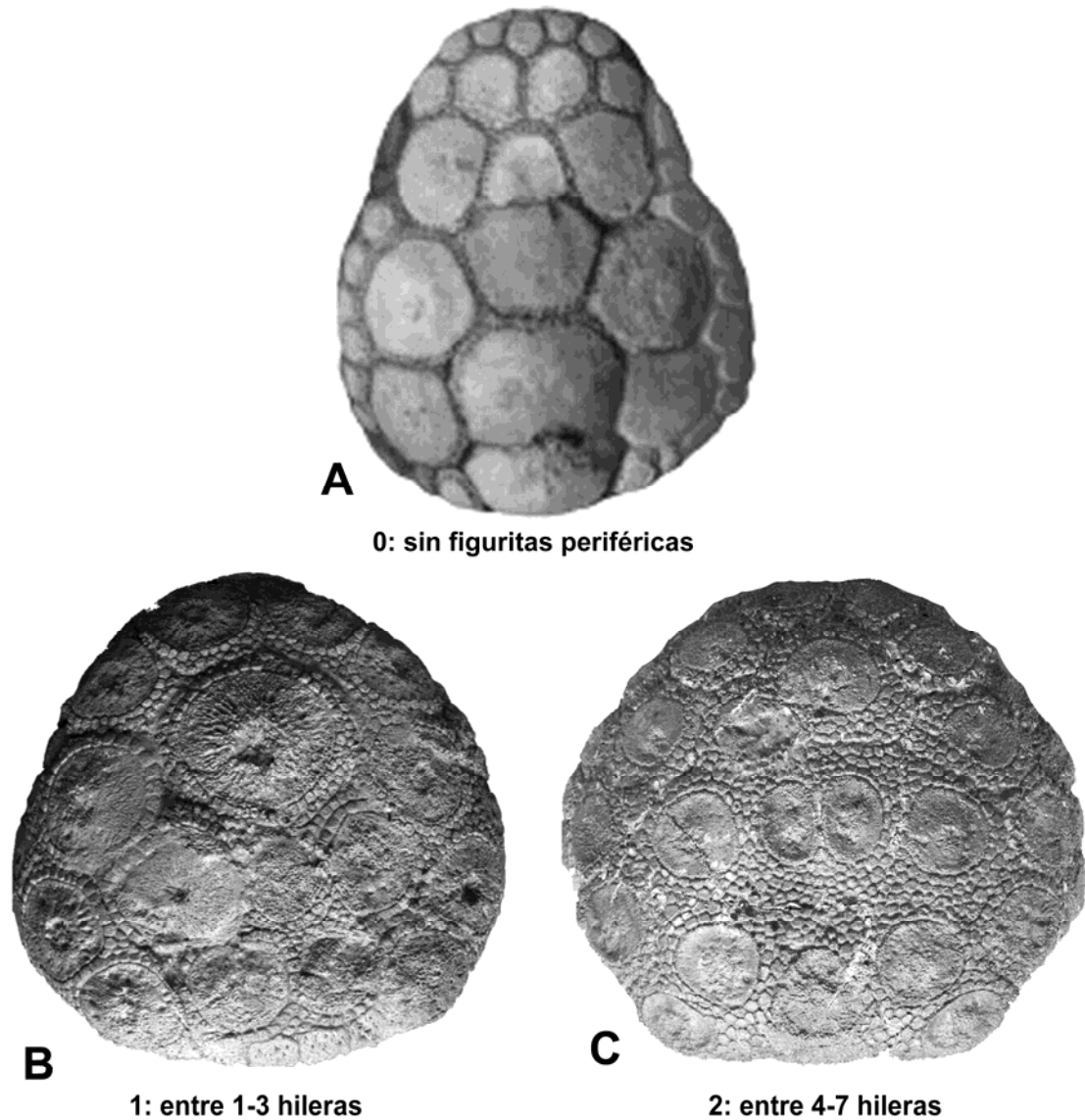
Codificación: 0, muy distintos.
1, subiguales.



Carácter 19. Vista dorsal del escudete cefálico de: A, *Panochthus intermedius*, MHNC-13491; B, *Panochthus tuberculatus*, MHGN 633/02.

20. Cantidad de hileras de figuritas periféricas que rodean la figura central de los osteodermos centrales. Convencionalmente, se escogen los siguientes estadios.

Codificación: 0, sin figuritas periféricas.
 1, entre 1-3 hileras.
 2, entre 4-7 hileras.

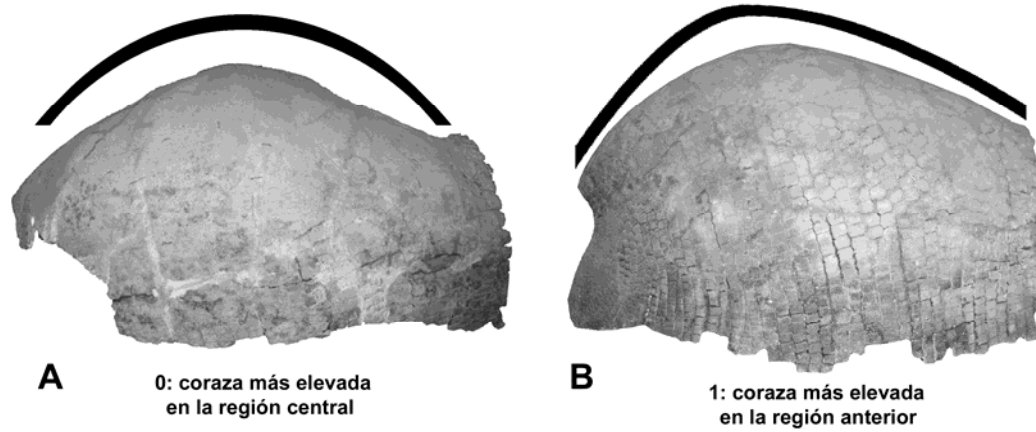


Carácter 20. Vista dorsal del escudete cefálico de: A, *Phlyctaenopyga ameghini* s/n; B, *Panochthus intermedius*, MHNC-13491; C, *Panochthus tuberculatus*, MHGN 633/02.

Coraza dorsal.

21. Contorno sagital de la coraza dorsal: Puede presentar una elevación anterior, o bien elevarse en la región central.

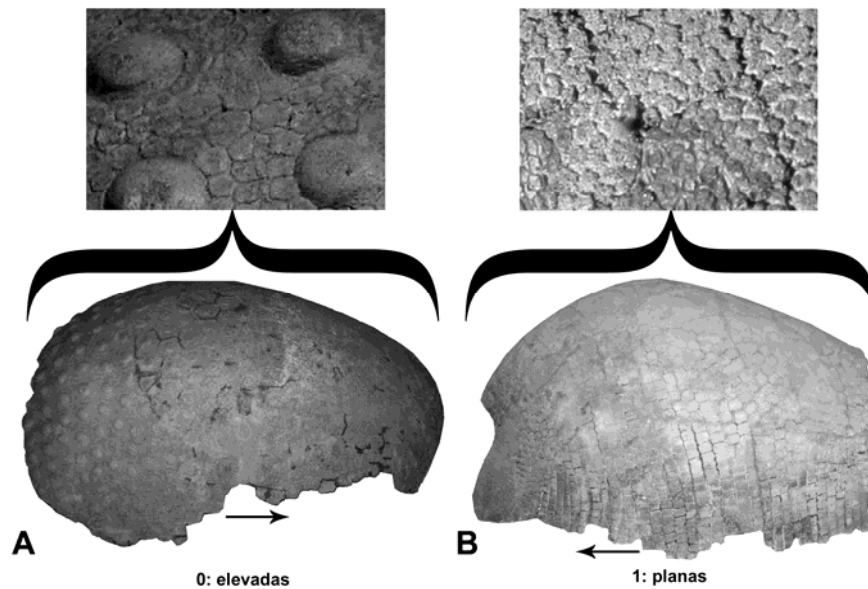
Codificación: 0, coraza más elevada en la región central.
1, coraza más elevada en la región anterior.



Carácter 21. Vista lateral izquierda de la coraza dorsal de: A, *Panochthus intermedius*, MLP 16-36; B, *Panochthus tuberculatus*, MLP 16-29.

22. Presencia de figuras elevadas o planas: Los osteodermos, sea en toda la coraza o al menos en alguna región, presentan figuras en el mismo plano, o bien figuras elevadas.

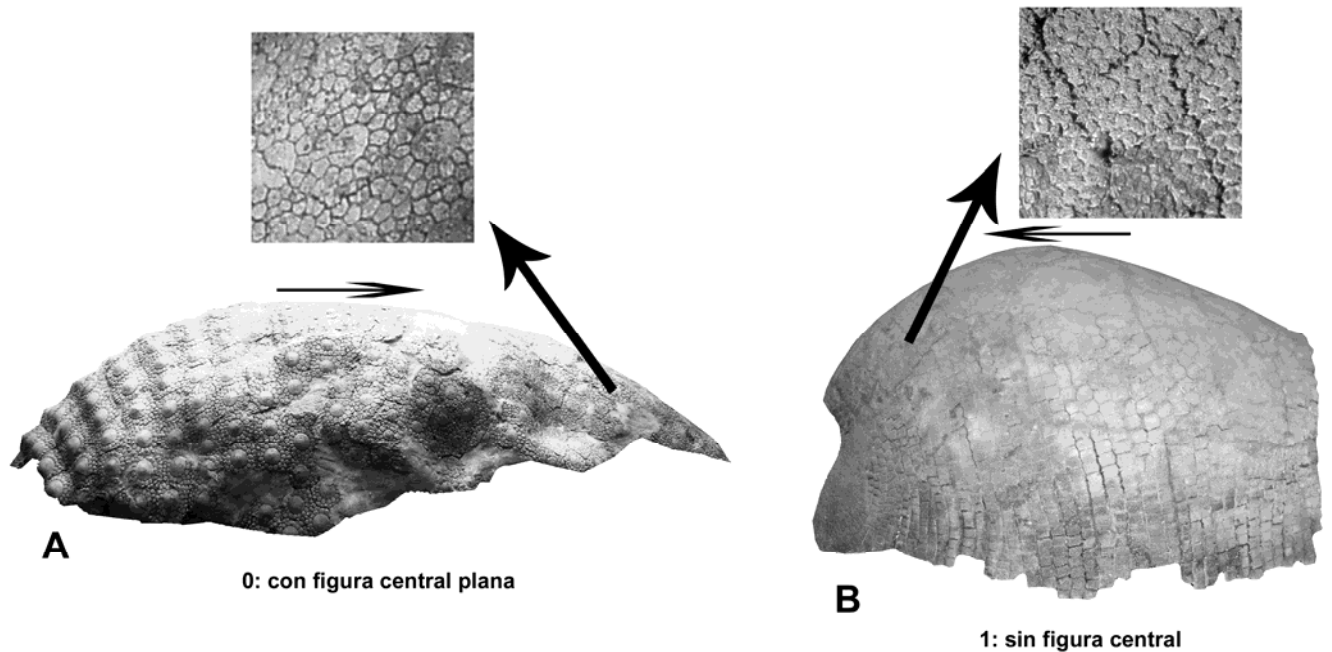
Codificación: 0, elevadas.
1, planas.



Carácter 22. Vista lateral de la coraza dorsal de: A, *Nopachtus cabrerai*, MACN-Pv 2670; B, *Panochthus tuberculatus*, MLP 16-29.

23. Osteodermos de la región anterior: La ornamentación de los osteodermos suele diferenciarse, según la región de la coraza dorsal, en un mismo individuo. Los osteodermos pueden poseer una figura central o carecer de ella; en este último caso presentan figuritas menores similares entre sí.

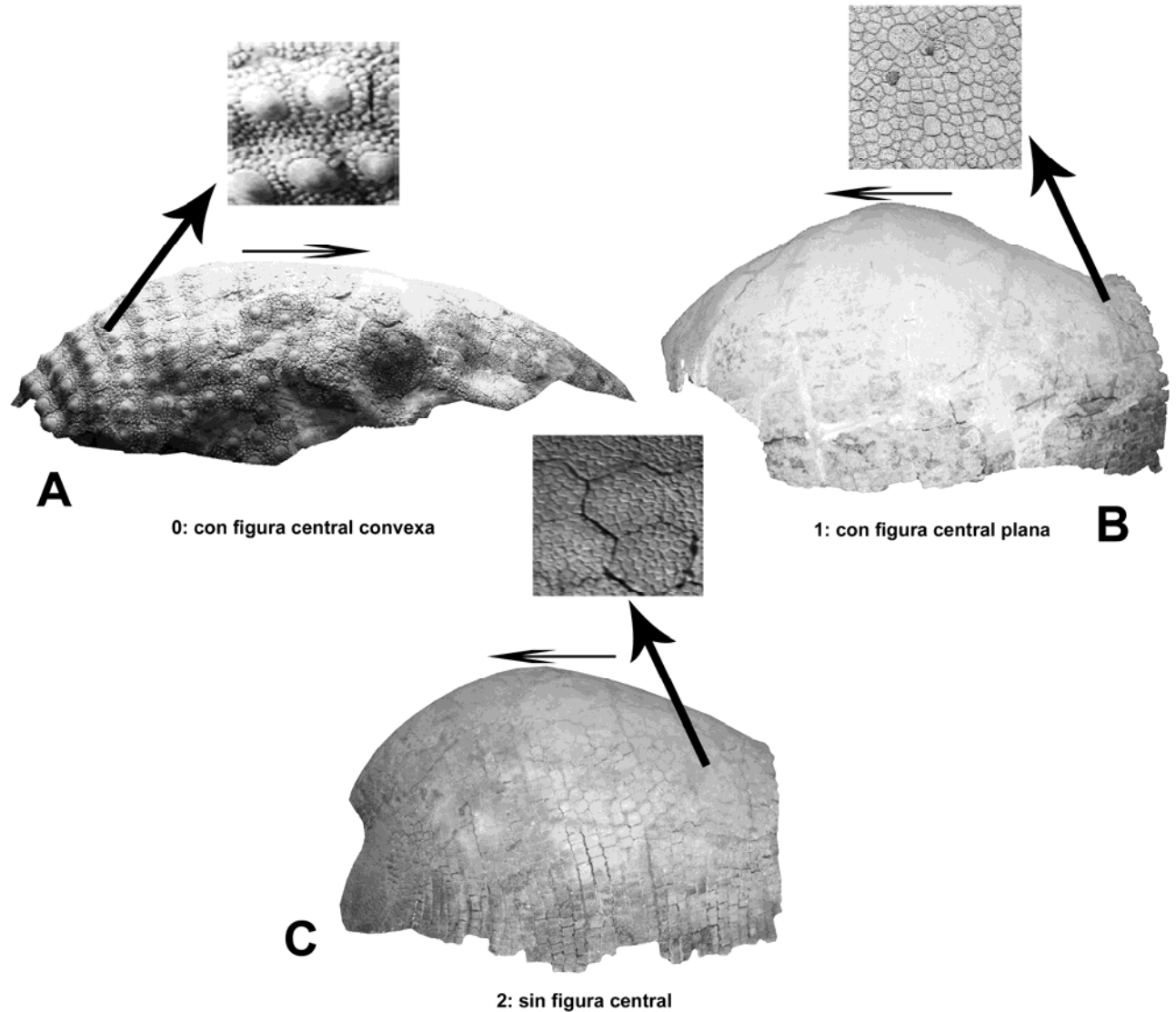
Codificación: 0, con figura central.
1, sin figura central.



Carácter 23. Vista lateral de la coraza dorsal de: A, *Phlyctaenopyga ameghini*, MLP 29-X-10-43; B, *Panochthus tuberculatus*, MLP 16-29.

24. Osteodermos de la región posterior: Considerando la región posterior, la figura central de los osteodermos puede ser convexa, plana o bien estar ausente.

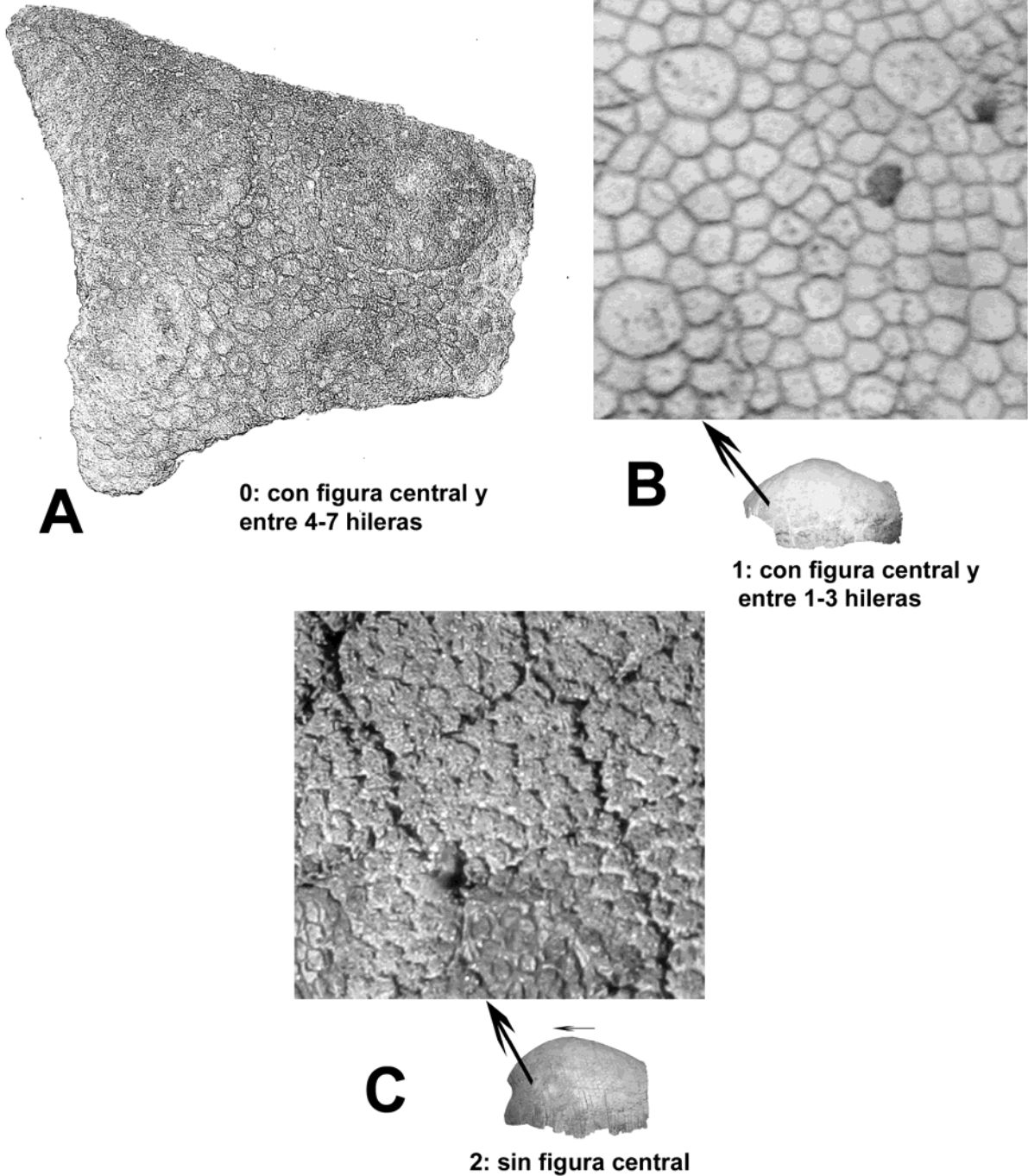
Codificación: 0, con figura central convexa.
1, con figura central plana.
2, sin figura central.



Carácter 24. Vista lateral de la coraza dorsal de: A, *Phlyctaenopyga ameghini*, MLP 29-X-10-43; B, *Panochthus intermedius*, MLP 16-36; C, *Panochthus tuberculatus*, MLP 16-29.

25. Disposición de las figuritas que ornamentan los osteodermos en la región anterior:
En los osteodermos de la coraza dorsal con figura central, dicha figura está rodeada por un número variable de hileras de figuritas periféricas, o bien el osteodermo no presenta figura central. Por otra parte, la región anterior de la coraza difiere de la posterior del mismo individuo, en este y en otros caracteres. Convencionalmente, se escogen intervalos adecuados a los taxones que aquí se tratan.

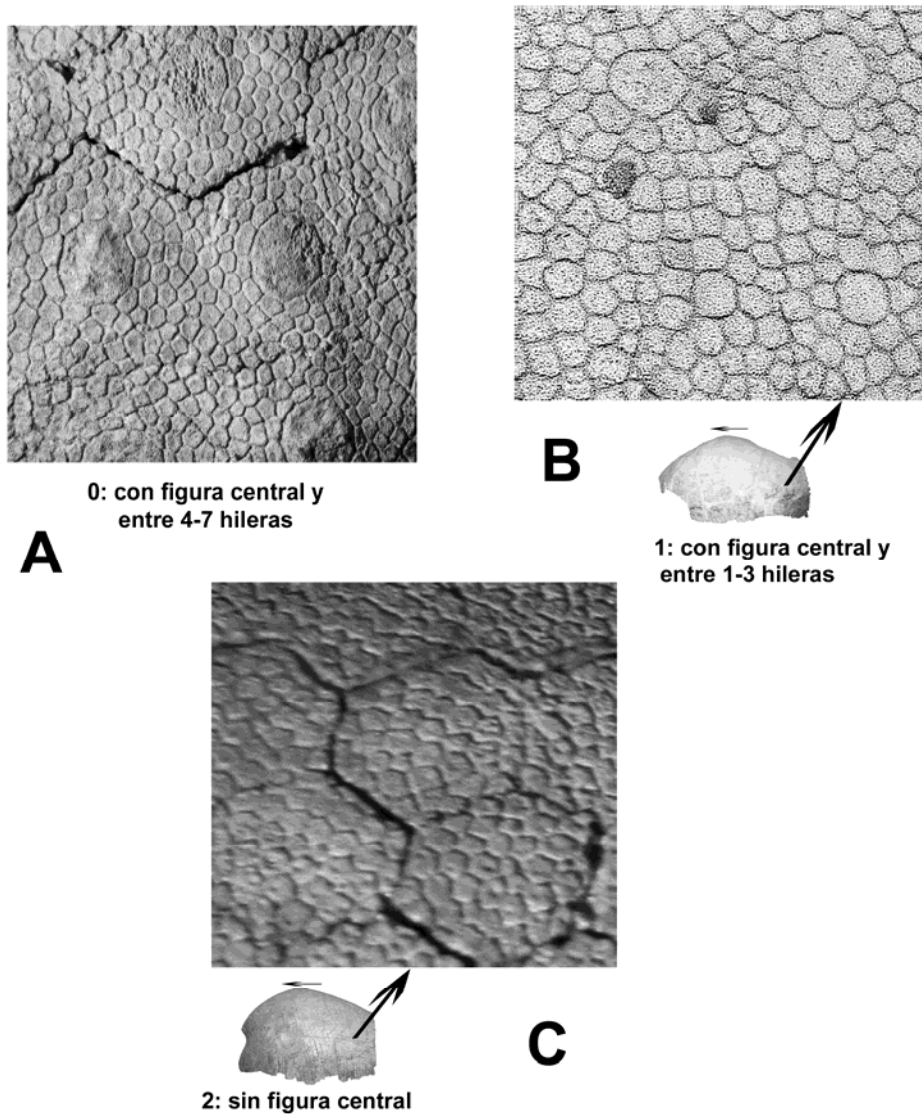
Codificación: 0, con figura central y entre 4-7 hileras.
 1, con figura central y entre 1-3 hileras.
 2, sin figura central.



Carácter 25. Vista lateral de la coraza dorsal de: A, *Panochthus jaguaribensis*, MNRJ 2759/5V; B, *Panochthus intermedius*, MLP 16-36; C, *Panochthus tuberculatus*, MLP 16-29.

26. Disposición de las figuritas que ornamentan los osteodermos en la región posterior. La región anterior de la coraza difiere de la posterior del mismo individuo, en este y en otros caracteres. Convencionalmente, se escogen intervalos adecuados a los taxones que aquí se tratan.

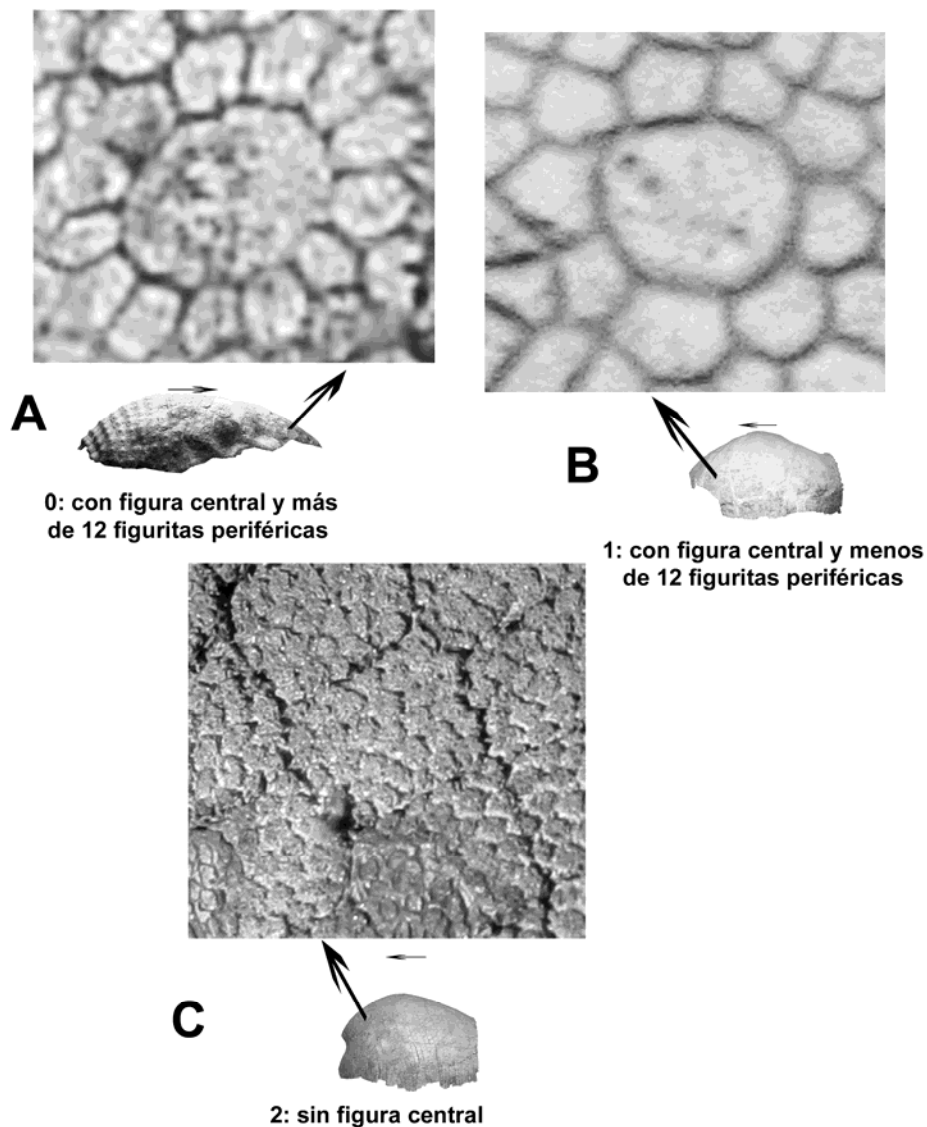
Codificación: 0, con figura central y entre 4-7 hileras.
 1, con figura central y entre 1-3 hileras.
 2, sin figura central.



Carácter 26. Vista lateral de la coraza dorsal de: A, *Propanochthus bullifer*, MACN-Pv 1761, (fragmento de la región postero-dorsal); B, *Panochthus intermedius*, MLP 16-36; C, *Panochthus tuberculatus*, MLP 16-29.

27. Número de figuritas periféricas de la primera hilera que rodea a la figura central, en la región anterior: Es la hilera más próxima a la figura central. Convencionalmente, se escogen límites que permiten diferenciar los taxones que aquí se analizan.

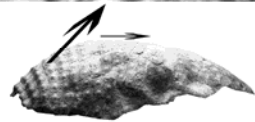
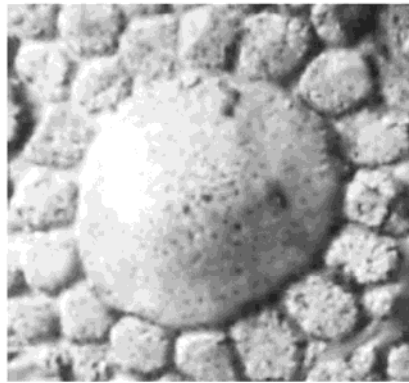
Codificación: 0, con figura central y más de 12 figuritas periféricas.
1, con figura central y menos de 12 figuritas periféricas.
2, sin figura central.



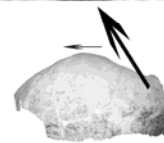
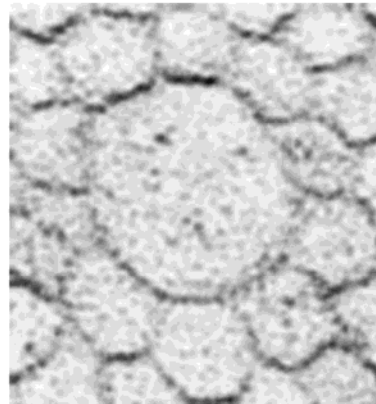
Carácter 27. Vista lateral de la coraza dorsal de: A, *Phlyctaenopyga ameghini*, MLP 29-X-10-43; B, *Panochthus intermedius*, MLP 16-36; C, *Panochthus tuberculatus*, MLP 16-29.

28. Número de figuritas periféricas de la primera hilera que rodea la figura central en la región posterior. Como en el ítem anterior, se escogen límites que permiten diferenciar los taxones correspondientes.

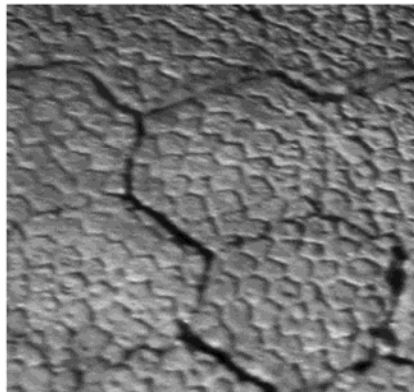
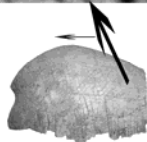
Codificación: 0, con figura central y más de 10 figuritas periféricas.
 1, con figura central y menos de 10 figuritas periféricas.
 2, sin figura central.

**A**

0: con figura central y más
de 10 figuritas periféricas

**B**

1: con figura central y menos
de 10 figuritas periféricas

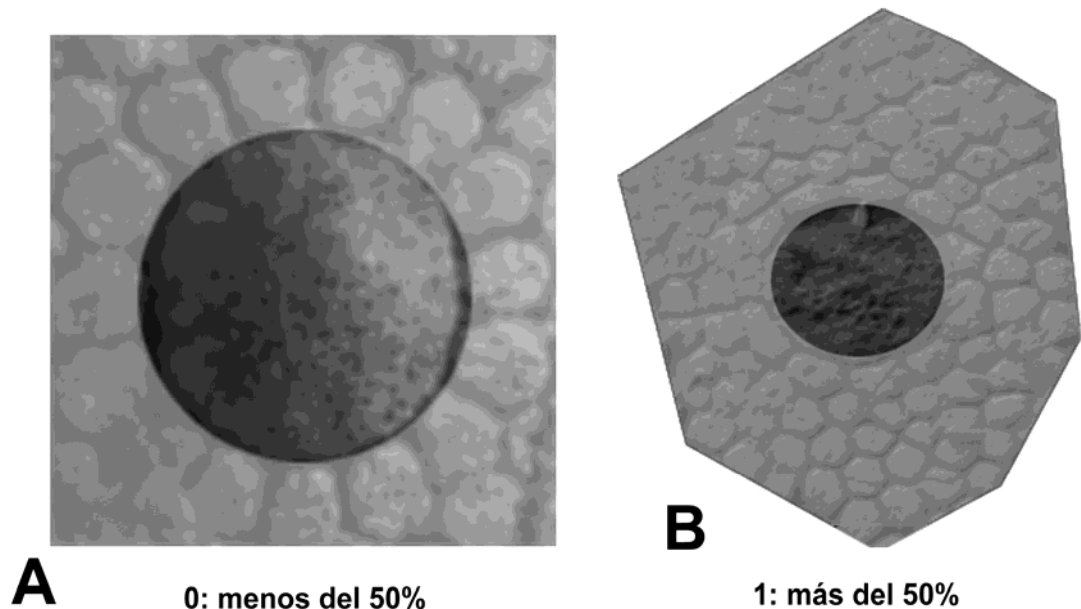
**C**

2: sin figura central

Carácter 28. Vista lateral de la coraza dorsal de: A, *Phlyctaenopyga ameghini*, MLP 29-X-10-43; B, *Panochthus intermedius*, MLP 16-36; C, *Panochthus tuberculatus*, MLP 16-29.

29. Porcentaje que ocupan las figuritas en los osteodermos de la región posterior: Se codifica como un carácter con dos estados; como “0” el estado en el cual las figuritas abarcan menos del 50% de la totalidad del osteodermo; y como “1” el estado en el cual las figuritas más pequeñas abarcan más del 50% de la totalidad del osteodermo, incluyendo el extremo máximo (100%), en el cual las figuritas ocupan toda la superficie del osteodermo, ya que no hay figura central.

Codificación: 0, menos del 50%.
 1, más del 50%



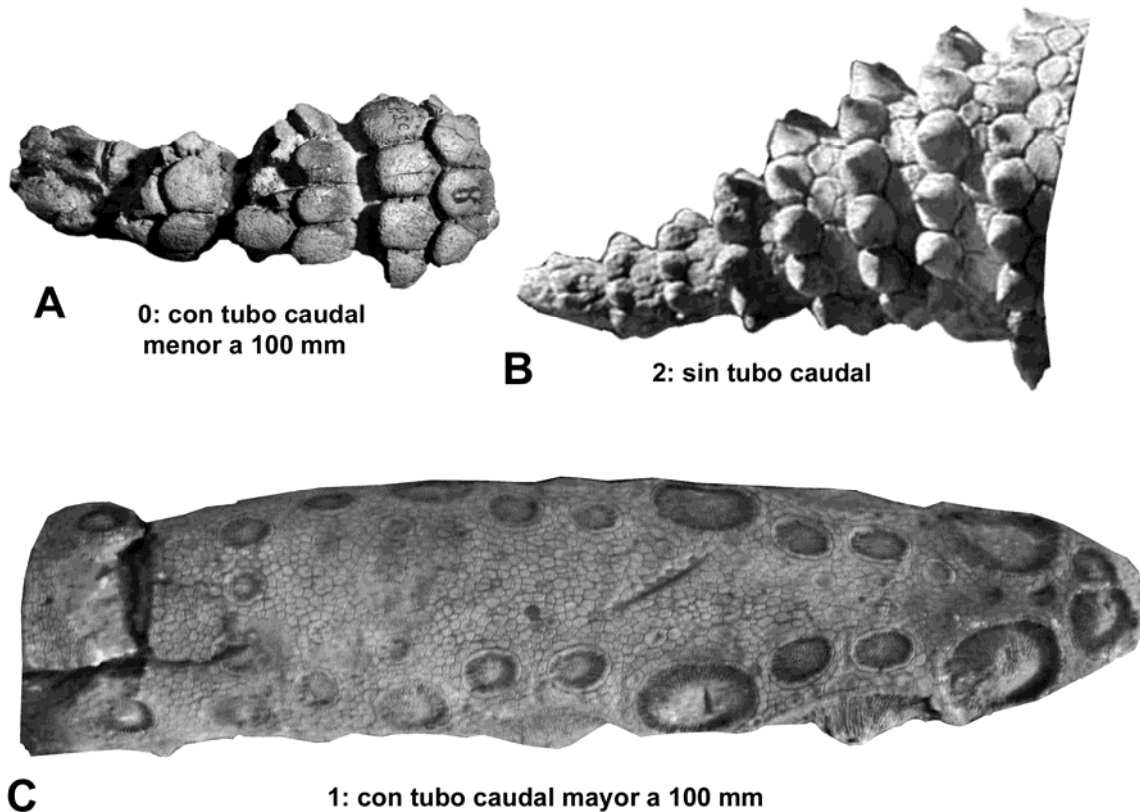
Carácter 29. Vista dorsal de un osteodermo de la coraza dorsal de: A, *Phlyctaenopyga ameghini*, MLP 29-X-10-43; B, *Panochthus intermedius*, MLP 16-36.

Estuche caudal

30. Grado de desarrollo del tubo caudal: Entre los gliptodóntidos aquí analizados, algunos no poseen un tubo caudal tan desarrollado como el de los “Hoplophorinae” (*e. g.* el tubo de *Propalaeohoplophorus australis* es mucho menor, mide aproximadamente 100 mm [ver Mercerat, 1891; Scott, 1903-1904; Paula Couto, 1979 y González Ruiz, 2010]) y otros carecen de tubo (*e. g.*

Glyptodon reticulatus), pues el estuche caudal está formado por anillos en toda su longitud (ver Pérez & Otero, 2003).

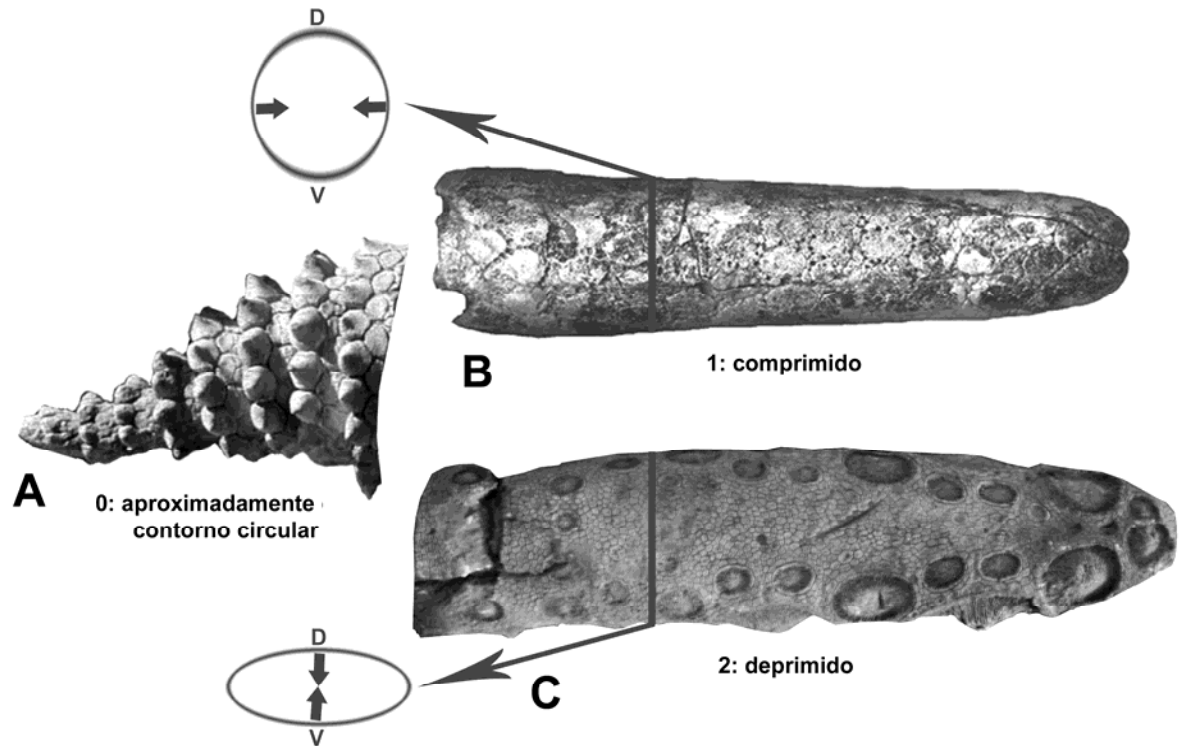
Codificación: 0, con tubo caudal menor a 100 mm.
1, con tubo caudal mayor a 100 mm.
2, sin tubo caudal.



Carácter 30. Vista latero-dorsal de: A, *Propalaehoplophorus australis*, MLP 16-16; B, *Glyptodon reticulatus*, MACN-Pv 200; y dorsal de: C, *Panochthus tuberculatus*, MLP 16-29.

31. Sección: Se considera la sección transversal del estuche caudal hacia la mitad de su largo total. A ese nivel, el estuche puede ser de sección aproximadamente circular, comprimido (más alto que ancho) o deprimido (más ancho que alto).

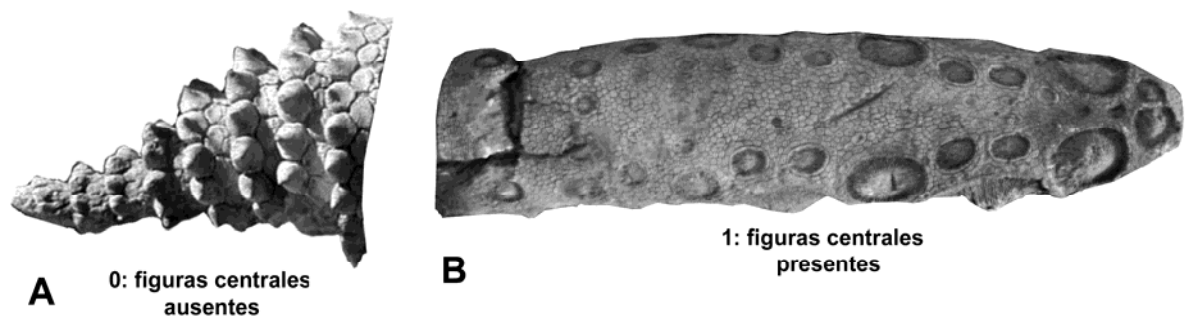
Codificación: 0, aproximadamente de contorno circular.
1, comprimido.
2, deprimido.



Carácter 31. Vista latero-dorsal de: A, *Glyptodon reticulatus*, MACN-Pv 200; y dorsal de: B, *Plohophorus figuratus*, MLP 16-153; C, *Panochthus tuberculatus*, MLP 16-29.

32. Figuras centrales: La región dorsal del estuche caudal puede presentar figuras centrales o no.

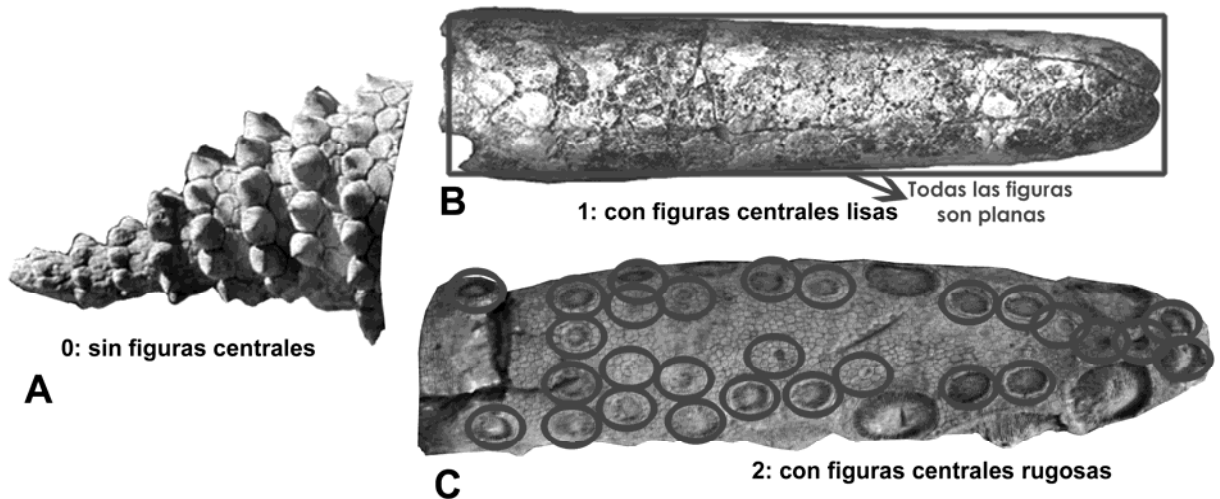
Codificación: 0, ausentes.
1, presentes.



Carácter 32. Vista latero-dorsal de: A, *Glyptodon reticulatus*, MACN-Pv 200; y dorsal de: B, *Panochthus tuberculatus*, MLP 16-29.

33. Morfología de las figuras centrales en la cara dorsal: En vista dorsal, el estuche caudal puede presentar figuras centrales planas o rugosas; aunque ambos tipos pueden coexistir, siempre una es preponderante.

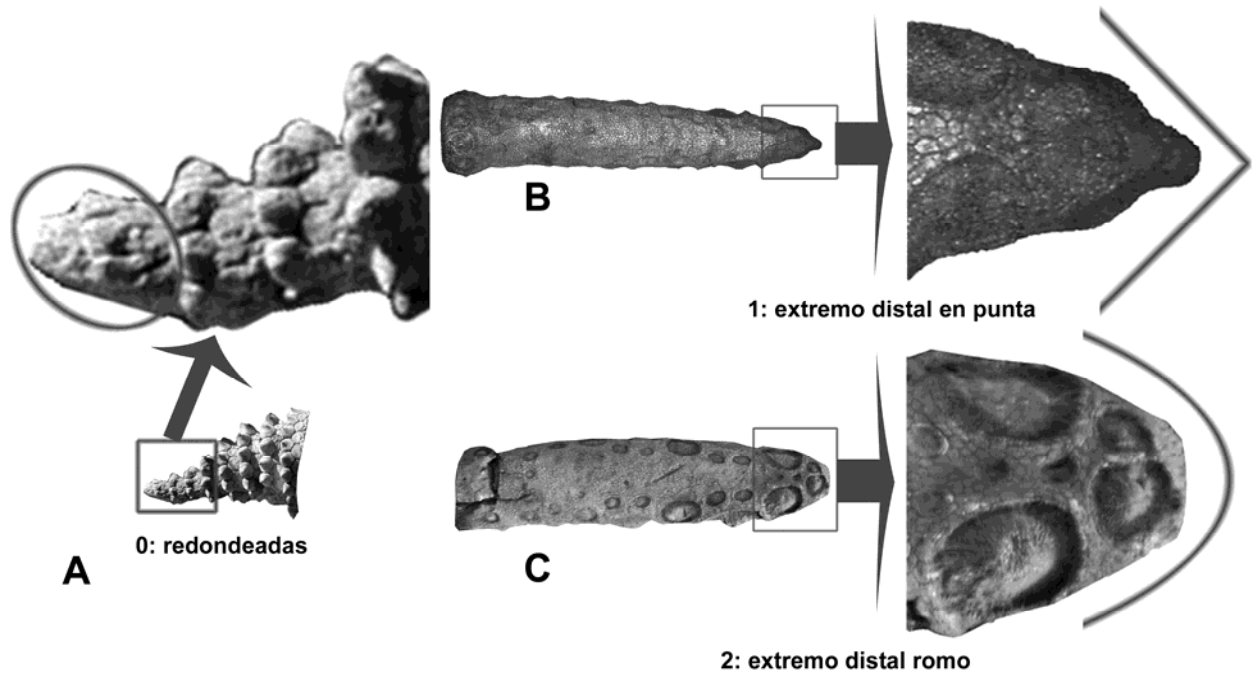
Codificación: 0, sin figuras centrales.
 1, con figuras centrales lisas.
 2, con figuras centrales rugosas.



Carácter 33. Vista latero-dorsal de: A, *Glyptodon reticulatus*, MACN-Pv 200; y dorsal de: B, *Plohophorus figuratus*, MLP 16-153; C, *Panochthus tuberculatus*, MLP 16-29.

34. Morfología general del extremo distal del estuche caudal: La forma del extremo distal del estuche es claramente distinguible tanto entre los gliptodóntidos como entre las especies de panoclinos en particular.

Codificación: 0, redondeada.
 1, en punta.
 2, romo.



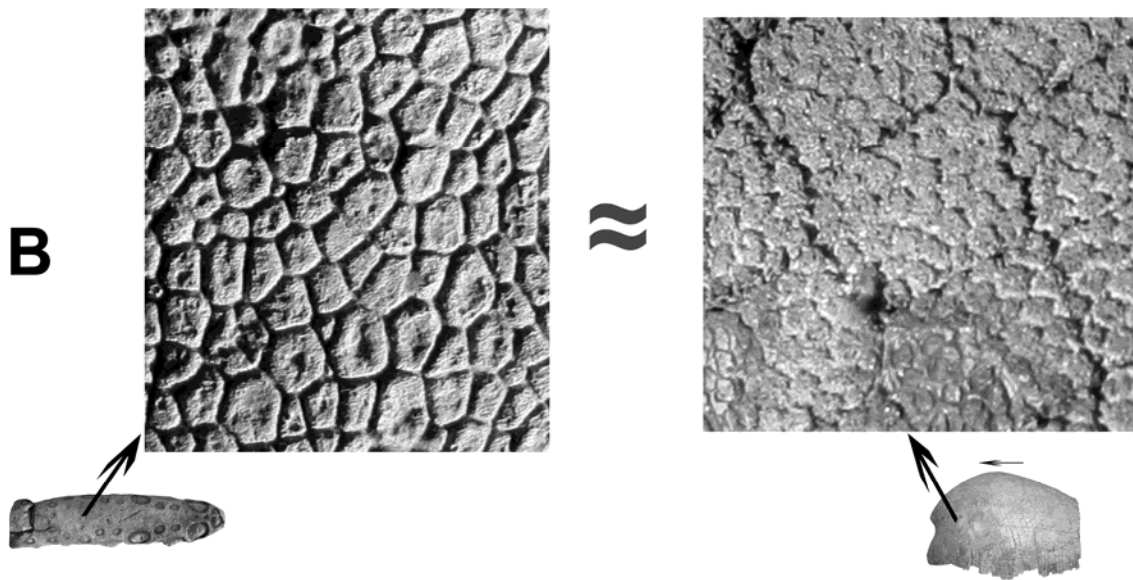
Carácter 34. Vista latero-dorsal de: A, *Glyptodon reticulatus*, MACN-Pv 200; y dorsal de: B, *Plohophorus figuratus*, MLP 16-153; C, *Panochthus tuberculatus*, MLP 16-29.

35. Ornamentación del tubo estuche caudal vs. ornamentación de la coraza dorsal (modificado del carácter 46 de Zurita, 2007): El patrón de ornamentación de ambos puede resultar similar, pero también puede suceder que sea diferente.

Codificación: 0, ambos con ornamentaciones diferentes.
1, ambos con ornamentaciones similares.



0: ambos con ornamentaciones diferentes



1: ambos con ornamentaciones similares

Carácter 35. Vista latero-dorsal del estuche caudal y de la coraza dorsal de: A, *Glyptodon reticulatus*, MACN-Pv 200; y dorsal de: del tubo caudal y lateral de la coraza dorsal de B, *Plohophorus figuratus*, MLP 16-153; C, *Panochthus tuberculatus*, MLP 16-29.

4. 3. Descripción de la elaboración del análisis filogenético

Elección del grupo externo: Brooks & Wiley (1988) proponen el uso del grupo externo (=outgroup) como un estimador del posible origen de los grupos o una forma de establecer la ancestría. El grupo externo no debe ser muy controvertido y debe ser lo suficientemente cercano para permitir la inferencia de los datos de secuencia o rasgos, pero lo suficientemente lejano para ser un grupo externo evidente (Woese, 1998). Para este análisis se optó por utilizar como grupo externo a las especies mejor caracterizadas de las subfamilias de Glyptodontidae tradicionalmente reconocidas (*sensu* Hoffstetter, 1958) [Propalaehoplophorinae, Glyptodontinae y “Hoplophorinae”]. Los Glyptatelinae fueron excluidos por su conocimiento muy parcial, dada la pobreza del material disponible (Carlini et al., 1997).

Los Doedicurinae (*Doedicurus*) fueron excluidos del análisis porque se trata de un taxón altamente derivado y, consecuentemente, muchas de sus estructuras anatómicas (*e. g.* osteodermos de la coraza dorsal, forma del tubo caudal) son tan diferentes de aquellas de los otros taxones utilizados que complican las relaciones observadas entre los taxones.

De los Propalaehoplophorinae se escogió *Propalaehoplophorus australis* (Moreno), especie bien caracterizada morfológicamente por Scott (1903-1905) y más recientemente por González Ruiz (2010). El taxón elegido de los Glyptodontinae fue *Glyptodon reticulatus* Owen, la especie de la subfamilia con ejemplares más completos. Ya que una de las hipótesis filogenéticas de esta Tesis es: “Los Panochthini están relacionados filogenéticamente con algunas especies actualmente ubicadas como “Hoplophorinae” “Plohophorini”, en el siguiente análisis también se agregaron especies tradicionalmente incluidas dentro de esta tribu: *Plohophorus figuratus* Ameghino; *Pseudoplohophorus absolutus* Perea; *Stromaphorus compressidens* (Moreno y Mercerat) y *Phlyctaenopyga ameghini* (Ameghino) (ver Hoffstetter, 1958 y Paula Couto, 1979). También se adiciona en este análisis *Hoplophorus euphractus* Lund, ya que este taxón, en los análisis filogenéticos elaborados por Porpino et al. (2010) y Fernicola & Porpino (2012), se ubica (a nivel genérico: *Hoplophorus*) como grupo hermano de *Panochthus*; a su vez, los estudios que se desarrollaron en el marco de esta tesis permitieron considerar que la morfología de *Hoplophorus euphractus* (forma de la coraza dorsal, ornamentación del estuche caudal, detalles de la anatomía craneana) se asemeja a la de las especies de *Panochthus*.

Además de los taxones recientemente mencionados (*Propalaehoplophorus australis*, *Glyptodon reticulatus*, *Plohophorus figuratus*, *Pseudoplohophorus absolutus*, *Stromaphorus compressidens*, *Phlyctaenopyga ameghini* y *Hoplophorus euphractus*) se adicionan las especies estudiadas y consideradas válidas en esta Tesis (inicialmente el grupo interno: *Nopachtus coagmentatus*, *N. cabrerai*, *Propanochthus bullifer*, *Panochthus tuberculatus*, *P. frenzelianus*, *P. intermedius*, *P. subintermedius*, *P. greslebini* y *P. jaguaribensis*).

En el capítulo 3 (“Sistemática”) se trata el ejemplar MLP 84-IX-2-11 (*Panochthus* cf. *subintermedius*) como un taxón aparte, ya que no integra el hipodigma de *P. subintermedius* (Manceñido, com. pers., 2011). Sin embargo, para el presente análisis filogenético se incluyó el cráneo incompleto MLP 84-IX-2-11, asignado a *P. cf. subintermedius*, como parte integrante de la caracterización morfológica de *P. subintermedius*. Se conocen solo dos especies de *Panochthus* del Ensenadense (*P. intermedius* y *P. subintermedius*), ambas representadas en la región Pampeana. Solo de la primera es conocido el cráneo, y este difiere del ejemplar MLP 84-IX-2-11. Consecuentemente, de acuerdo con el principio de economía de hipótesis, se considera más probable que este último ejemplar pertenezca a *P. subintermedius*, especie con la cual coincide por su tamaño mayor que el de *P. tuberculatus*. En consecuencia, para realizar este análisis filogenético se optó por registrar los datos relevados en este cráneo incompleto y conjugarlos con la información extraída de la coraza dorsal y el tubo caudal de *P. subintermedius* (ver Kearney & Clark, 2003). De esta manera también se evita agregar a la matriz una considerable cantidad de, “datos faltantes” (ver, entre otros, Kearney & Clark, 2003; Norell & Wheeler, 2003; Strauss et al., 2003; Wiens, 2003; Wilkinson, 2003).

La matriz incluye 35 caracteres morfológicos, de los cuales 21 son binarios y 14 son multiestado (series de transformación desordenadas) y 16 taxones (ver matriz en el Apéndice). De los 35 caracteres incluidos en la matriz, 18 corresponden al cráneo (14 osteológicos y 4 de la dentición), 2 al escudete cefálico, 9 a la coraza dorsal y 6 al estuche caudal. Los caracteres utilizados para el presente análisis se extrajeron de los materiales tipo y del mejor material disponible asignado para cada taxón. Para enraizar los árboles se empleó *Propalaehoplophorus australis*, ya que este taxón es el más antiguo de los que forman parte del análisis, y es el que con mayor probabilidad posee los caracteres más primitivos. Todos los caracteres fueron tratados como desordenados (ver De Queiroz, 1985), y a todos se les asignó el mismo peso (1.0), siguiendo la

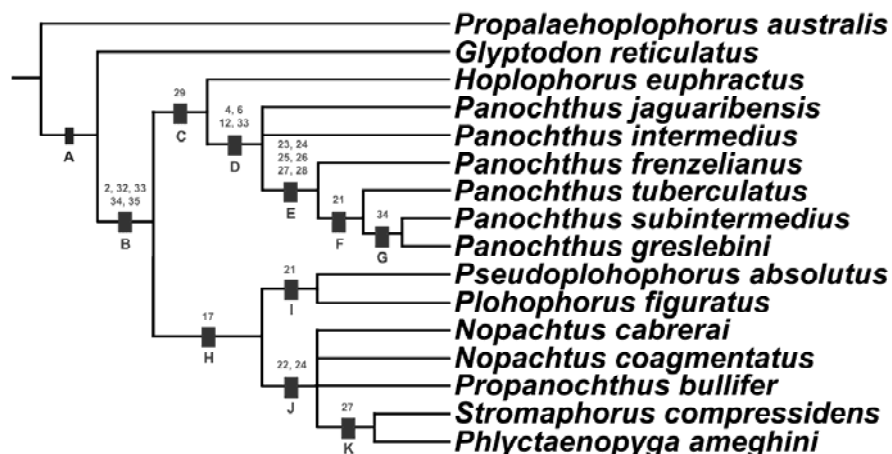
postura de Siebert (1992) (ver también Arnedo, 1999). Los estados de carácter que no se preservaron fueron codificados como “?”. La matriz fue construida a través del programa Mesquite, versión 2.73 (Maddison & Maddison, 2010).

Los análisis se efectuaron con el programa TNT (*Tree Analysis Using Parsimony*) 1.1 (Goloboff et al., 2008a y 2008b), realizándose una búsqueda exacta.

4. 4. Resultados del análisis filogenético

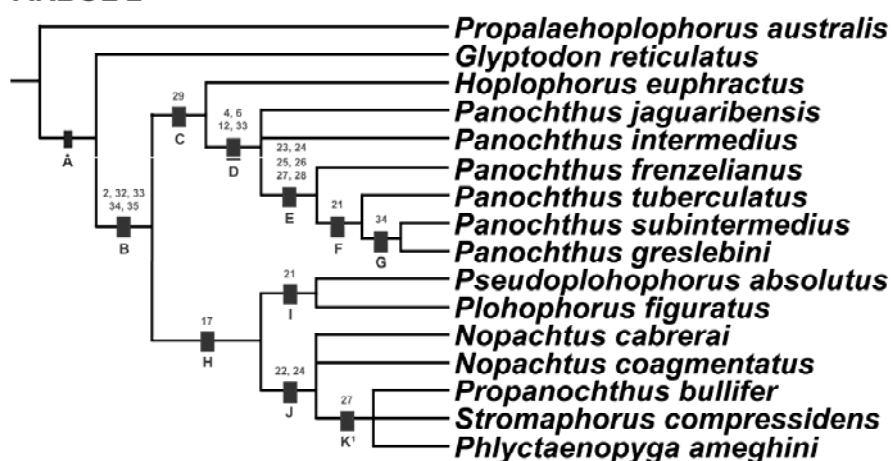
Se obtuvieron cuatro árboles de máxima parsimonia de 75 pasos (L) (Fig. 28) y se obtuvo el árbol de consenso estricto de 77 pasos (Fig. 29). De estos árboles se calculó: Índice de Consistencia (IC), Índice de Retención (IR), Índice de Consistencia Reescalado (ICR) e Índice de Consistencia sin Autopomorfias (ICsA) (ver más detalles sobre estos índices en el Apéndice). Asimismo, del árbol de consenso estricto se obtuvieron los valores del soporte Bremer absoluto/relativo (Goloboff & Farris, 2001) (*vide infra*).

ÁRBOL 1



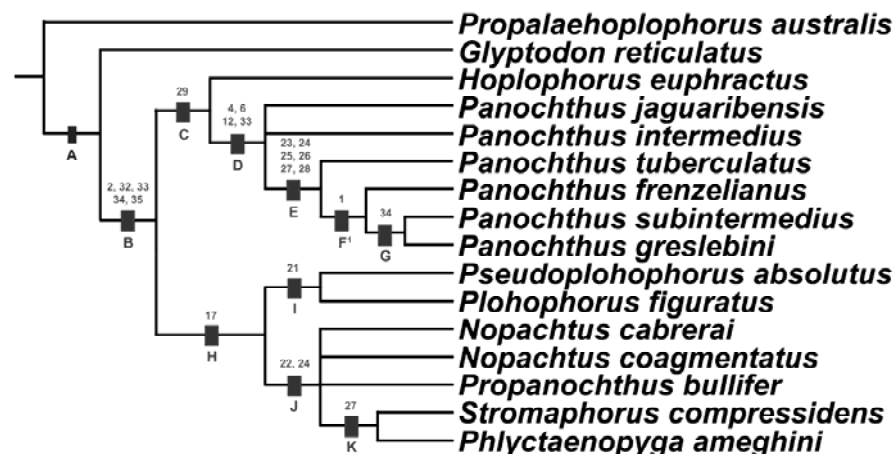
L: 75 IC: 0,65 IR: 0,70
 ICR: 0,46 ICsA: 0,62

ÁRBOL 2



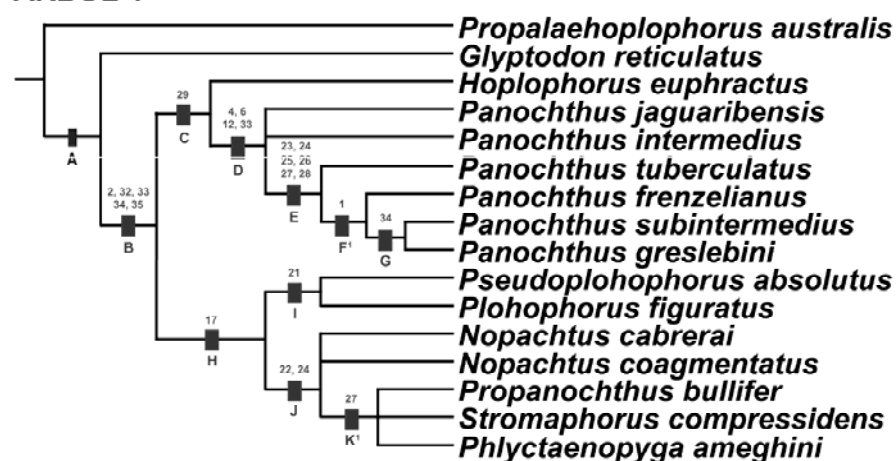
L: 75 IC: 0,65 IR: 0,70
 ICR: 0,46 ICsA: 0,62

ÁRBOL 3



L: 75 IC: 0,65 IR: 0,70
 ICR: 0,46 ICsA: 0,62

ÁRBOL 4



L: 75 IC: 0,65 IR: 0,70
 ICR: 0,46 ICsA: 0,62

Figura 28. Árboles de máxima parsimonia. Las letras indican los nodos y los números las sinapomorfías que soportan los clados. Índices calculados.

Descripción de los nodos

Nodo A (árboles 1, 2, 3 y 4): En este nodo se dividen 2 grupos (1) *Propalaeohoplophorus australis*, gliptodóntido escogido para enraizar el árbol, y (2) un clado que incluye a los restantes taxones utilizados en este análisis (*Glyptodon reticulatus*, *Plohophorus figuratus*, *Pseudoplohophorus absolutus*, *Stromaphorus compressidens*, *Phlyctaenopyga ameghini*, *Hoplophorus euphractus*, *Nopachtus coagmentatus*, *N. cabrerai*, *Propanochthus bullifer*, *Panochthus tuberculatus*, *P. frenzelianus*, *P. intermedius*, *P. subintermedius*, *P. greslebini* y *P. jaguaribensis*.

Nodo B (árboles 1, 2, 3 y 4). Este clado incluye a los siguientes taxones: *Plohophorus figuratus*, *Pseudoplohophorus absolutus*, *Stromaphorus compressidens*, *Phlyctaenopyga ameghini*, *Nopachtus coagmentatus*, *N. cabrerai*, *Propanochthus bullifer*, *Hoplophorus euphractus*, *Panochthus tuberculatus*, *P. frenzelianus*, *P. intermedius*, *P. subintermedius*, *P. greslebini* y *P. jaguaribensis*. Este agrupamiento es sostenido por cinco sinapomorfías: mediano grado de desarrollo de la neummatización (carácter 2 [1]); presencia de figuras centrales en la región dorsal del tubo caudal (carácter 32 [1]); figuras centrales, en la región dorsal del tubo caudal, preponderantemente lisas (carácter 33 [1]); el extremo distal del tubo caudal es romo (carácter 34 [2]); la ornamentación del tubo caudal y la de la coraza dorsal es similar (carácter 35 [1]).

Nodo C (árboles 1, 2, 3 y 4). A este clado lo forman *Hoplophorus euphractus* y *Panochthus* (*P. tuberculatus*, *P. frenzelianus*, *P. intermedius*, *P. subintermedius*, *P. greslebini* y *P. jaguaribensis*), y está soportado por una sinapomorfía: en los osteodermos de la coraza dorsal las figuritas ocupan un porcentaje superior al 50% de la superficie del osteodermo (carácter 29 [1]).

Nodo D (árboles 1, 2, 3 y 4). Este clado agrupa todas las especies del género *Panochthus*, soportado por cuatro sinapomorfías: la zona nasal está muy inclinada antero-ventralmente formando un ángulo entre el plano palatal y el plano del área rostral superior a 45° (carácter 4 [1]); Coeficiente largo/alto del cráneo es menor a 1½ de la altura de este último, sin tener en cuenta los procesos descendentes de la arcada cigomática (carácter 6 [1]); la orientación de las aberturas nasales externas es antero-

ventral (carácter 12 [1]); las figuras centrales, en la región dorsal del tubo caudal, son preponderantemente rugosas (carácter 33 [2]).

Nodo E (árboles 1, 2, 3 y 4). Soportado por seis sinapomorfías: los osteodermos de la región anterior de la coraza dorsal sin figura central (carácter 23 [1]); los osteodermos de la región posterior de la coraza dorsal sin figura central (carácter 24 [2]); los osteodermos de la región anterior de la coraza dorsal no disponen de figura central (carácter 25 [2]); los osteodermos de la región posterior de la coraza dorsal no forman hileras de figuritas periféricas, ya que no hay figura central (carácter 26 [2]); los osteodermos de la región anterior de la coraza dorsal carecen de primer hilera de figuritas periféricas porque no hay figura central (carácter 27 [2]); los osteodermos de la región anterior de la coraza dorsal no tienen primera hilera porque no hay figura central (carácter 28 [2]). Este clado reúne a cuatro especies de *Panochthus* (*P. subintermedius*, *P. tuberculatus*, *P. frenzelianus*, *P. greslebini*).

Nodo F (árboles 1 y 2). Este clado soportado por una sinapomorfía: la coraza dorsal es más elevada en la región anterior, aquí están agrupados *Panochthus tuberculatus*, *P. subintermedius* y *P. greslebini* (carácter 21 [1]).

Nodo F¹ (árboles 3 y 4). Este clado incluye *Panochthus frenzelianus*, *P. subintermedius* y *P. greslebini* y está soportado por una sola sinapomorfía: el techo del cráneo está elevado entre 15 mm y 30 mm por encima del borde superior de la escotadura orbitaria (carácter 1 [1]).

Nodo G (árboles 1, 2, 3 y 4). Incluidos en este clado están *Panochthus subintermedius* y *P. greslebini* soportados por una única sinapomorfía: la forma del extremo distal del tubo caudal es en punta (carácter 34 [1]).

Nodo H (árboles 1, 2, 3 y 4). Este clado está soportado por una sinapomorfía: la trilobulación de los molariformes comienza a partir del M2, incluye *Plohophorus figuratus*, *Pseudoplohophorus absolutus*, *Stromaphorus compressidens*, *Phlyctaenopyga ameghini*, *Nopachtus coagmentatus*, *N. cabrerai* y *Propanochthus bullifer* (carácter 17 [1]).

Nodo I (árboles 1, 2, 3 y 4). Este clado formado por *Plohophorus figuratus* y *Pseudoplohophorus absolutus* está soportado por una sinapomorfía: la coraza dorsal es más elevada en la región anterior (carácter 21 [1]).

Nodo J (árboles 1, 2, 3 y 4). Este clado reúne *Stromaphorus compressidens*, *Phlyctaenopyga ameghini*, *Nopachtus coagmentatus*, *N. cabrerai* y *Propanochthus bullifer* y está soportado por dos sinapomorfías: la ornamentación de los osteodermos presentan figuras de la coraza dorsal elevadas (carácter 22 [0]); la ornamentación de los osteodermos de la región posterior de la coraza dorsal presenta una figura central convexa (carácter 24 [0]).

Nodo K (árboles 1 y 3). Una sinapomorfía: los osteodermos de la región anterior de la coraza dorsal con figura central tienen en la primera hilera más de 12 figuritas periféricas (carácter 27 [0]), contiene el clado formado por *Stromaphorus compressidens* y *Phlyctaenopyga ameghini*.

Nodo K¹ (árboles 2 y 4). Una sinapomorfía, los osteodermos de la región anterior de la coraza dorsal con figura central tienen en la primera hilera más de 12 figuritas periféricas (carácter 27 [0]), soporta el clado que agrupa *Stromaphorus compressidens*, *Phlyctaenopyga ameghini* y *Propanochthus bullifer*.

Autoapomorfías:

- En *Glyptodon reticulatus*, tres: el ángulo que forma el techo del paladar con las paredes alveolares es aproximadamente recto (carácter 14 [0]); la coraza dorsal es más elevada en la región anterior (carácter 21 [1]); los osteodermos de la región anterior de la coraza dorsal con figura central tienen en la primera hilera menos de 10 figuritas periféricas (carácter 28 [1]).

- En *Panochthus jaguaribensis*, una: los osteodermos de la región posterior de la coraza dorsal con figura central están rodeados de 1 a 3 hileras de figuritas periféricas (carácter 26 [1]).

- En *Panochthus intermedius*, tres: alto grado de desarrollo de la neumatización (carácter 2 [2]); diámetro dorso-ventral del arco cigomático debajo de la fosa temporal casi el doble del diámetro dorso-ventral debajo de la fosa orbitaria (carácter 9 [1]);

orientación del yugal en el arco cigomático cuando pasa debajo de la fosa temporal recto horizontalmente (carácter 10 [1]).

- En *Panochthus tuberculatus*, cuatro: alto grado de desarrollo de la neumatización- (carácter 2 [2]); proceso postorbital completo (carácter 3 [1]); diámetro dorso-ventral del arco cigomático debajo de la fosa temporal casi el doble del diámetro dorso-ventral debajo de la fosa orbitaria (carácter 9 [1]); dirección del arco cigomático cuando pasa debajo de la fosa temporal recto horizontalmente (carácter 10 [1]).

- En *Pseudoplohophorus absolutus*, una: los osteodermos de la región anterior de la coraza dorsal con figura central tienen en la primera hilera, en la más próxima a la figura central, menos de 10 figuritas periféricas (carácter 28 [1]).

- En *Phlyctaenopyga ameghini*, una: los osteodermos de la región anterior de la coraza dorsal con figura central tienen en la primera hilera, es decir en la más próxima a la figura central, más de 12 figuritas periféricas (carácter 27 [0]).

- En *Stromaphorus compressidens*, seis: el tubérculo lacrimal no sobresale del contorno de la fosa orbitaria (carácter 7 [0]); dirección del arco cigomático cuando pasa debajo de la fosa temporal recto horizontalmente (carácter 10 [1]); el borde alveolar puede ser irregular, pues marca una leve “S” apaisada, elevada en la zona media (carácter 13 [0]); el índice de hipsodoncia (expresado como la relación entre el promedio de la altura del M6-M8 (X) / la longitud de la serie dentaria (LSD) está en el rango $X/LSD = 0.50-0.56$ (carácter 15 [1]); la coraza dorsal es más elevada dorsalmente en la región más anterior (carácter 21 [1]); los osteodermos de la región anterior de la coraza dorsal con figura central tienen en la primera hilera, es decir en la más próxima a la figura central, más de 12 figuritas periféricas (carácter 27 [0]).

- En *Propanochthus bullifer*, dos: los osteodermos de la región posterior de la coraza dorsal con figura central están rodeados de 4 a 7 hileras de figuritas periféricas (carácter 26 [0]); el aspecto general del tubo caudal es deprimido (carácter 31 [2]).

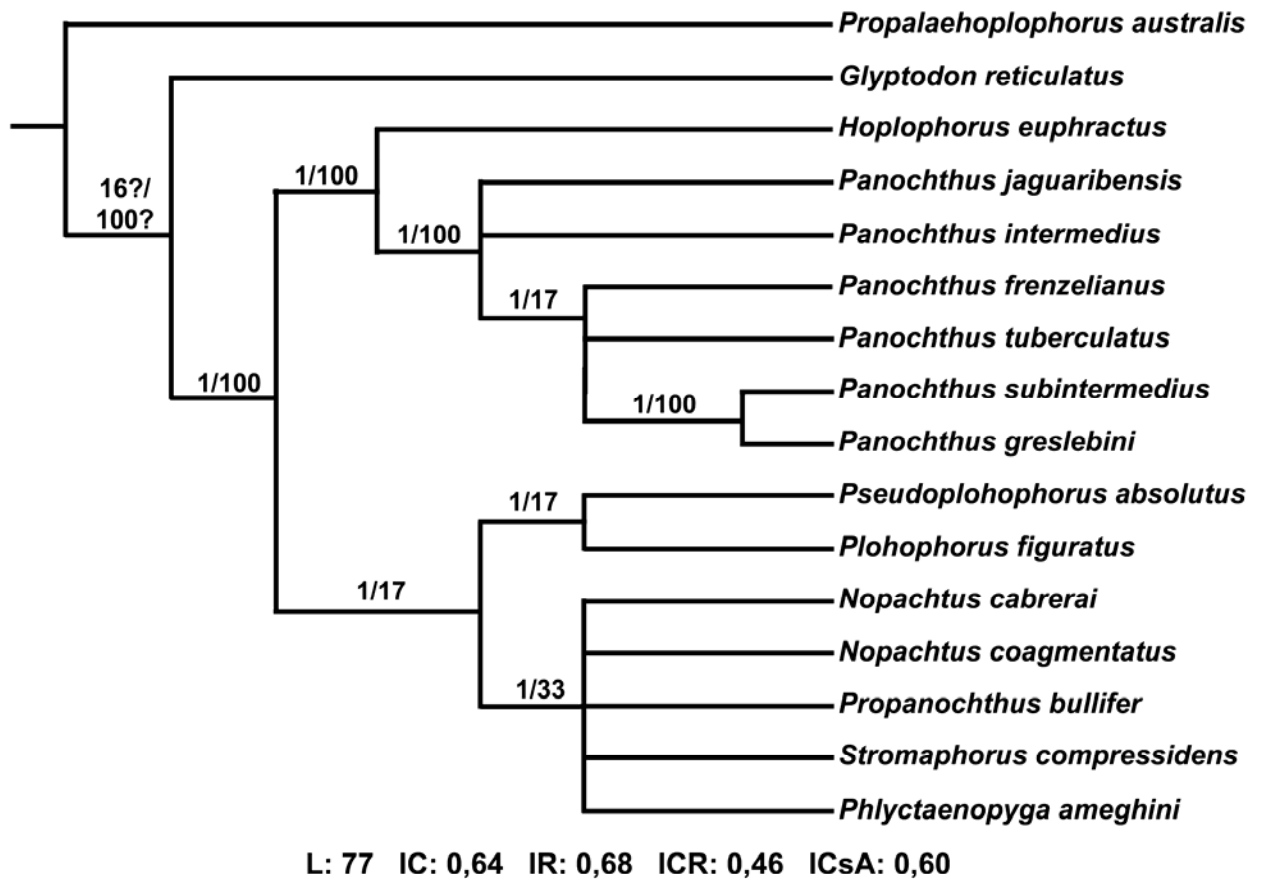
ÁRBOL DE CONSENSO ESTRICTO

Figura 29. Árbol de consenso estricto, los números sobre los nodos indican los valores del soporte de Bremer absoluto/relativo. Índices calculados.

4. 5. Discusiones sobre los resultados del análisis filogenético

Del resultado del análisis filogenético se desprende claramente que la Tribu Panochthini no es un grupo natural; es un grupo polifilético, ya que está integrado por los descendientes de distintas líneas ancestrales (Morrone et al., 1992) (ver Fig. 30).

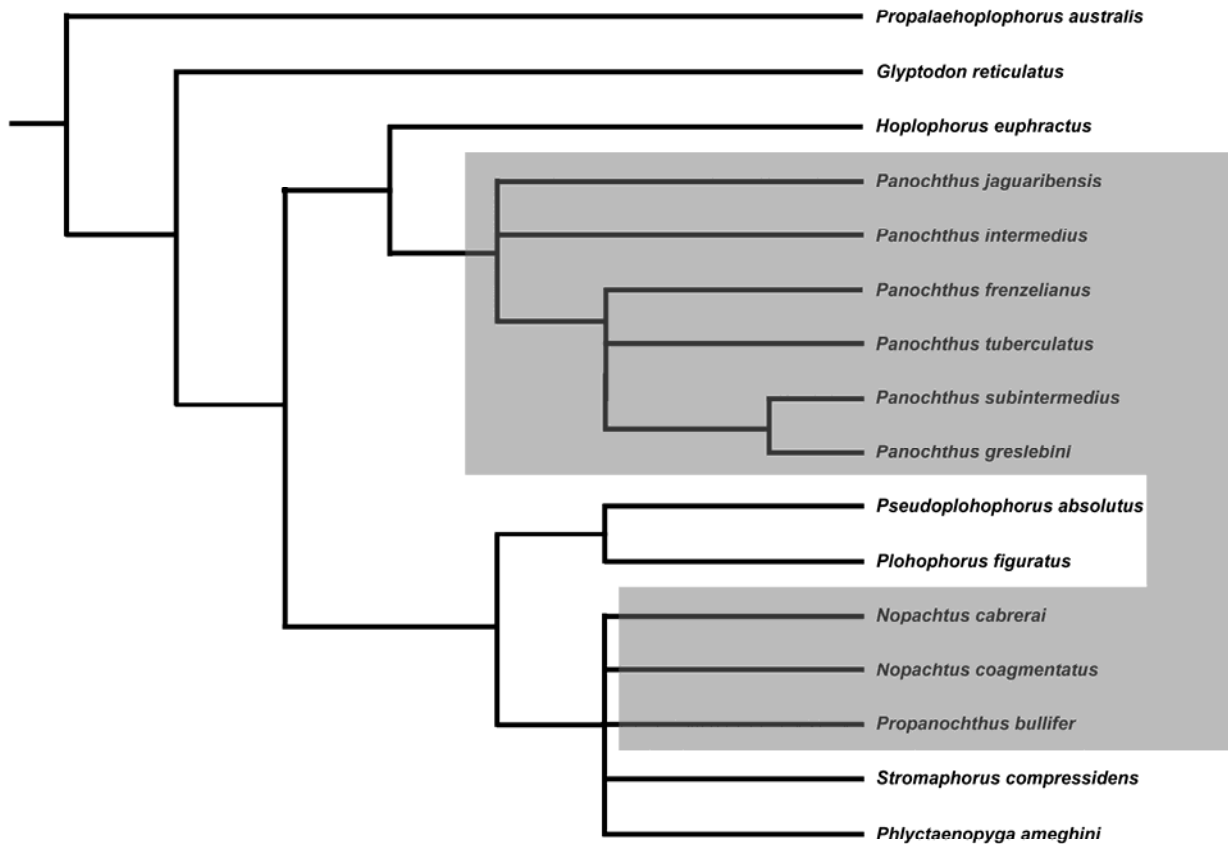
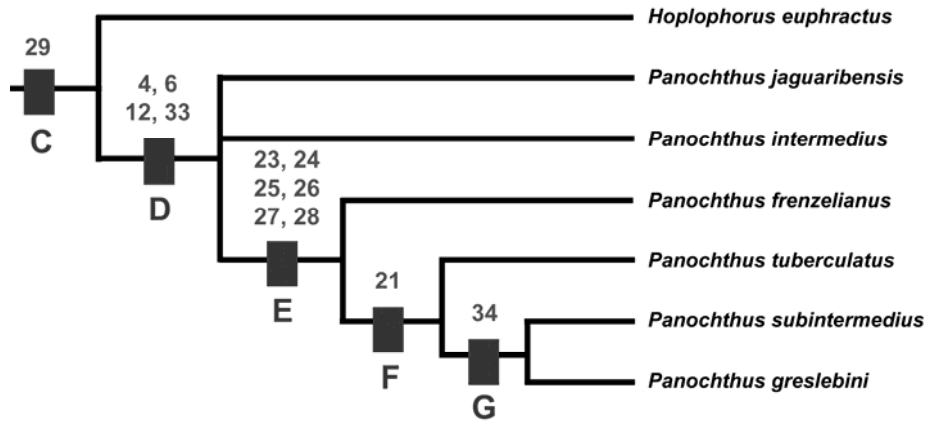
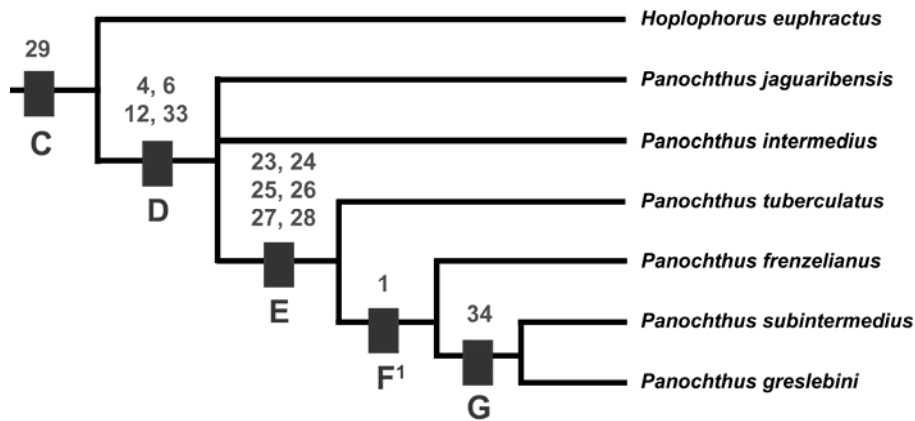


Figura 30. Cladograma que señala la condición polifilética de los panochinos.

Los cuatro árboles más parsimoniosos que arroja el análisis son muy semejantes; en los árboles 1 y 2 (Fig. 28), la rama que se origina en el nodo C, la cual incluye el clado conformado por *Hoplophorus euphractus* y todas las especies de *Panochthus* (*P. tuberculatus*, *P. frenzelianus*, *P. intermedius*, *P. subintermedius*, *P. greslebini* y *P. jaguaribensis*), mantiene siempre la misma distribución de taxones:



La distribución de los mismos taxones en la rama que se origina en el nodo C es diferente en los árboles 3 y 4 (Fig. 28):



Los árboles 1, 2 y 3, 4 varían solamente en la ubicación de dos taxones: *Panochthus frenzelianus* y *P. tuberculatus*. En el primer caso (árboles 1 y 2) se resuelve *P. tuberculatus* como el taxón más derivado de los dos. Para esta resolución el nodo F está soportado por la sinapomorfía que denota que la región más elevada en la coraza dorsal es la anterior. En los árboles 3 y 4, *P. frenzelianus* es el taxón más derivado de los dos; en estos últimos árboles el clado señalado por el nodo F¹ está soportado por una sinapomorfía, la cual indica que el techo del cráneo está elevado entre 15 mm y 30 mm por encima del borde superior de la escotadura orbitaria. Esta única diferencia es la que no permite que estos taxones (*P. frenzelianus* y *P. tuberculatus*) se resuelvan totalmente en el árbol de consenso estricto (ver Fig. 29).

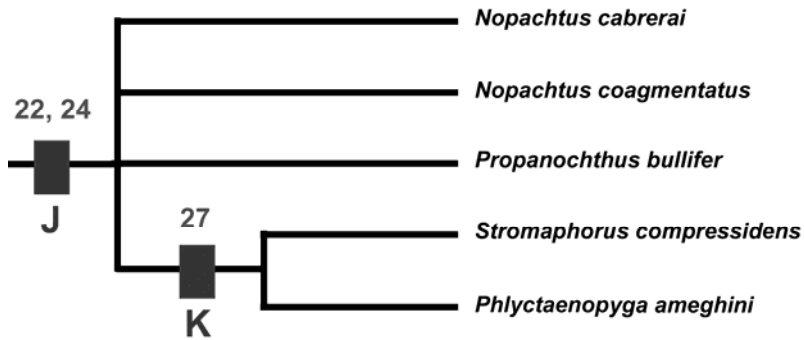
Coincidiendo con la propuesta de Porpino et al. (2010) y Fernicola & Porpino (2012), en el cladograma queda como grupo hermano del género *Panochthus* la especie *Hoplophorus euphractus*; aunque, como ya se mencionó, el análisis elaborado por Porpino et al. (2010) y también el realizado por Fernicola & Porpino (2012) trata

taxones a nivel genérico. En el presente análisis el clado conformado por *Hoplophorus euphractus* y todas las especies de *Panochthus* (*P. tuberculatus*, *P. frenzelianus*, *P. intermedius*, *P. subintermedius*, *P. greslebini* y *P. jaguaribensis*) está soportado por una sinapomorfía, la cual señala que las figuritas pequeñas en los osteodermos de la coraza dorsal ocupan un porcentaje superior al 50% de la ornamentación de la superficie de cada osteodermo.

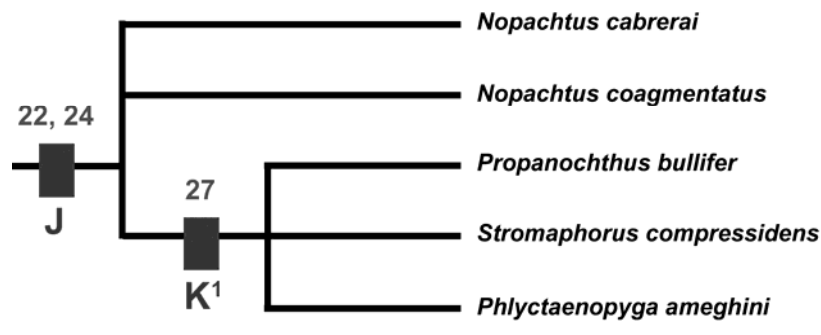
La topología del nodo D indica que el género *Panochthus* es monofilético. Este clado está soportado por cuatro sinapomorfías: (1) zona nasal inclinada antero-ventralmente formando un ángulo superior a 45° entre el plano palatal y el plano del área rostral. (2) la longitud antero-posterior del cráneo es menor a 1½ de la altura de este último, sin tener en cuenta los procesos descendentes de la arcada cigomática; es decir, los cráneos de estos taxones son proporcionalmente más altos y más cortos que los de los grupos soportados por caracteres plesiomórficos; esta sinapomorfía a su vez puede relacionarse con la función masticatoria de los taxones del clado (ver Fariña, 1985; Fariña & Vizcaíno, 2001). (3) las aberturas nasales externas se orientan antero-ventralmente. (4) la presencia de figuras centrales preponderantemente rugosas en la región dorsal del tubo caudal; esta ornamentación puede estar relacionada con una cobertura epidérmica más reforzada.

Para concluir con el nodo C se desea hacer notar que el grupo originado en el nodo E, formado por *Panochthus tuberculatus*, *P. frenzelianus*, *P. subintermedius* y *P. greslebini*, designa el clado que presenta el mayor soporte interno del cladograma, pues lo sustentan seis sinapomorfías.

En la rama inferior de los cladogramas (ver Fig. 28) hay dos clados estables, el surgido del nodo I y el que surge a partir del nodo J. El primero está integrado por *Plohophorus figuratus* y *Pseudoplohophorus absolutus*, y está soportado por una sinapomorfía: la coraza dorsal es más elevada en la región anterior. Del nodo J surge el clado que reúne cinco taxones: *Stromaphorus compressidens*, *Phlyctaenopyga ameghini*, *Nopachtus coagmentatus*, *N. cabrerai* y *Propanochthus bullifer*, el cual está soportado por dos sinapomorfías, (1) figuras y/o figuritas planas en la ornamentación de los osteodermos de la coraza dorsal. (2) la ornamentación de los osteodermos de la región posterior de la coraza dorsal presenta una figura central convexa. Para este último clado el análisis se resuelve de dos maneras:



En los árboles 1 y 3, en el nodo J no puede establecerse la relación existente entre *Nopachtus cabrerai*, *N. coagmentatus*, *Propanochthus bullifer* y el nodo K. De este último surge el clado soportado por una sinapomorfía: los osteodermos de la región anterior de la coraza dorsal con figura central tienen en la primera hilera más de 12 figuritas periféricas; este grupo está formado por *Stromaphorus compressidens* y *Phlyctaenopyga ameghini*.



En los árboles 2 y 4, del nodo J resulta una tricotomía: *Nopachtus cabrerai*, *N. coagmentatus* y el nodo K¹; este último está soportado por una sinapomorfía: los osteodermos de la región anterior de la coraza dorsal con figura central tienen en la primera hilera más de 12 figuritas periféricas; este clado irresuelto agrupa *Stromaphorus compressidens*, *Phlyctaenopyga ameghini* y *Propanochthus bullifer*.

No son sorprendentes las diferentes resoluciones de este clado (*Stromaphorus compressidens*, *Phlyctaenopyga ameghini*, *Nopachtus coagmentatus*, *N. cabrerai* y *Propanochthus bullifer*) en los árboles más parsimoniosos, ya que dos de los taxones de este agrupamiento (*Stromaphorus compressidens*, *Phlyctaenopyga ameghini*) corresponden a los “Plohophorini”, cuya monofilia ha sido recientemente cuestionada (Perea, 2005; Zurita, 2007; Fernícola, 2008; Fernicola & Porpino, 2012); los otros tres (*Nopachtus coagmentatus*, *N. cabrerai* y *Propanochthus bullifer*) son los panoclinos con más entradas faltantes en la matriz.

Hoffstetter (1958) reconoció que el aumento de figuras periféricas registrado en la “Tribu Plohophorini” estaría indicando una estrecha relación filogenética con la Tribu Panochthini; a su vez consideró que los Panochthini derivarían de un taxón próximo a *Stromaphorus*. Por su parte Ameghino (1889) ya había relacionado los panochinos con los plohoforinos, dada la similitud presente entre los osteodermos de ambos taxones.

También cabe señalar que Zamorano et al. (2011) transfieren una especie atribuida a *Nopachtus* (*N. trouessarti*) a *Phlyctaenopyga* (*P. trouessarti*), demostrando así la afinidad entre ambos géneros. Asimismo es oportuno señalar que Castellanos (1942a: 418) vincula a *Nopachtus* con *Stromaphorus*. Finalmente se hace referencia a Cruz (2011) que atribuye a *Propanochthus bullifer* osteodermos sueltos de la coraza dorsal (MUFyCA 370), los cuales habían sido asignados por Castellanos (1942a y 1944) a *Nopachtus coagmentatus*.

La problemática de las entradas faltantes

Como se observa en la matriz (ver Apéndice) hay un 39% de entradas faltantes “?”. Al añadir a una matriz un taxón con entradas faltantes para todos los caracteres excepto para uno, se está añadiendo un nuevo dato, aunque este agregado traiga aparejada la inclusión en la matriz de gran cantidad de entradas faltantes; esto no provoca errores, debido a que estas no construyen árboles por si solas y, generalmente, no influyen en la construcción de los cladogramas (Kearney & Clark, 2003). Sin embargo, la distribución de entradas faltantes en la matriz puede disminuir el grado de resolución de las relaciones de los taxones tratados en el análisis (ver Brandoni, 2006).

En la matriz utilizada para el análisis filogenético de esta Tesis, y considerando solamente el grupo interno (*Nopachtus coagmentatus*, *N. cabrerai*, *Propanochthus bullifer*, *Panochthus tuberculatus*, *P. frenzelianus*, *P. intermedius*, *P. subintermedius*, *P. greslebini* y *P. jaguaribensis*), hay un 63,81% de entradas faltantes.

En los análisis filogenéticos realizados se encontraron cinco caracteres no informativos (3, 8, 17, 18 y 30) [ver matriz]. El 60% de ellos justifica el taxón con el que se enraizaron los árboles.

El arte del científico consiste en agregar nuevos eslabones a las partes separadas a fin de hacerlas lo menos distantes que sea posible. Pero no debe vanagloriarse ya que siempre quedan muchos vacíos en muchos lugares.
Jean Le Rond D'Alembert (1717-1783).
-Enciclopedia (1755).

Capítulo 5. CONSIDERACIONES BIOESTRATIGRÁFICAS Y BIOGEOGRÁFICAS

5. 1. Distribución estratigráfica de los “Panochthini”

Las especies pertenecientes a la tribu “Panochthini” se registran desde el Mioceno tardío hasta el Pleistoceno tardío de América del Sur, aproximadamente desde hace 6,8 millones a *circa* 11.800 años AP (ISC, 2009) (ver Scillato et al., 1995; Cione et al., 1999). Abarcan las Edades Montehermosense, Chapadmalalense, Ensenadense, Bonaerense y Lujanense; no existen registros de la tribu para el Marplatense (Plioceno).

Algunos autores han señalado Pisos/Edades que actualmente no están aceptados: Castellanos (1942a) menciona el “Brocherense” de las Sierras de Córdoba, en las cercanías de Villa Cura Brochero, para *Nopachtus coagmentatus*. Para *Propanochthus bullifer*, Castellanos (1942a) también menciona el “Brocherense”; Ameghino (1889) y Rusconi (1937), en cambio, ubican a *P. bullifer* en el “Puelchense”; a su vez, Burmeister (1874) indica que esta especie procede de una “*couche d'argile quaternarie*” (ver Castellanos, 1942a). Para *Panochthus frenzelianus*, Castellanos (1942a) señala que se registra tanto en el Bonaerense como en el “Belgranense” de la región pampeana. Castellanos (1942a) atribuye placas sueltas halladas en el Platense (sin aclarar la procedencia geográfica) asignables a *Panochthus tuberculatus* (Owen, 1845). Según Nodot (1855) se extrajo un ejemplar juvenil de esta especie “*du crag de Montevideo*” (ver Castellanos, 1942a). El Piso/Edad Platense sí está aceptado formalmente (Tonni, 1990), aunque no es posible confirmar que estos osteodermos provengan del Platense.

En este apartado se sintetiza la información básica acerca de las Edades/Pisos en las cuales se han mencionado registros de panochinos, ya sean estas, en la actualidad, aceptadas formalmente o no. Además, se discutirán nombres que representan conceptos sumamente controvertidos, tanto por su validez formal como por su antigüedad (*e g.*: Belgranense “continental” o “lacustre”, Puelchense, Brocherense, etc.). También se

discutirá algunos datos (*e. g.* osteodermos sueltos atribuidas por Castellanos (1942a: 551) a *P. tuberculatus* y supuestamente registradas en sedimentos del Platense.

Montehermosense

La geología de la Barranca de Monte Hermoso ha sido estudiada detalladamente (Bonaparte, 1960; Zavala, 1993; Zavala & Navarro, 1993; Cione & Tonni, 1995a), con los resultados que se resumen a continuación.

En la Barranca de Monte Hermoso afloran sedimentos correspondientes a tres formaciones: Formación Monte Hermoso, Formación Puerto Belgrano y Formación Punta Tejada.

Formación Monte Hermoso: en ella se reconocen sedimentos de dos edades: Montehermosense (Mioceno tardío-Plioceno?) y Chapadmalalense temprano (Plioceno temprano). Dichas edades tienen su base bioestratigráfica en dos biozonas locales: Biozona de *Trigodon gaudryi* y Biozona de *Neocavia depressidens* (ver Fig. 31). La Biozona de *Trigodon gaudryi* es la base bioestratigráfica para el reconocimiento del Montehermosense; la base del Montehermosense coincide con la parte inferior de la Formación Monte Hermoso (Zavala, 1993). La Biozona de *Neocavia depressidens* es la base bioestratigráfica del Chapadmalalense temprano y coincide con la parte superior de la Formación Monte Hermoso (Zavala, 1993; Cione & Tonni, 1996, 2005).

En la base de la barranca, correspondiente al Montehermosense, se halló el holotipo de una de las especies que integran el grupo de taxones estudiados en esta Tesis Doctoral: *Nopachtus cabrerai*. Esta formación es portadora de abundantes vertebrados fósiles. Litológicamente está compuesta por rocas sedimentarias texturalmente finas, tales como limolitas arcillosas, limolitas arenosas, areniscas y brechas matrix sostén, color castaño a naranja amarillento (Zavala, 1993). *Nopachtus* es un taxón exclusivo de la Biozona de *Trigodon gaudryi* (Cione & Tonni, 2005).

Con respecto a las Formaciones Puerto Belgrano (Pleistoceno) y Punta Tejada (Pleistoceno-Holoceno), mencionadas en la figura, las cuales no aportan ninguna información sobre la distribución estratigráfica de los “Panochthini”, ver Bonaparte (1960) y Zavala (1993).

Perfil topográfico	Formaciones	Pisos	Biozonas locales
	Fm. Punta Tejada	?	?
	Fm. Puerto Belgrano		
	Fm. Monte Hermoso	Chapadmalalense inferior	<i>Neocavia depressidens</i>
		Montehermosense	<i>Trigodon gaudryi</i>

Figura 31. Perfil de la Farola Monte Hermoso, modificado de Cione & Tonni (1995a). La flecha indica el nivel del hallazgo de los restos de *N. cabrerai*.

“Brocherense”

Los sedimentos asignados al “horizonte Brocherense” de Castellanos (1942b y 1944) afloran en el fondo de los grandes valles intermontanos de las sierras de Córdoba, especialmente en los Valles de San Alberto y Calamuchita (Cruz, 2011). La edad de estos sedimentos ha sido inferida por registros de fósiles de mastofauna. Castellanos (1942b) nominó este “horizonte” por la asociación de (*Nonotherium hennigi* [Toxodontia], *Paedotherium brocherense* [Typotheria] y *Nopachthus coagmentatus*), cuyo material halló en el Valle de San Alberto (localidades de Villa Cura Brochero y Nono). También incluyó en la misma asociación registros de otros mamíferos provenientes de Córdoba (*Paraglyptodon cordubensis* y *Propanochthus bullifer*), aunque estos últimos carecen de procedencia estratigráfica y geográfica precisa. Estos

registros hicieron que Castellanos proponga que este “horizonte” se ubique entre el Chapadmalalense y el Ensenadense (ver Castellanos 1942b, 1944, 1951, 1956 y 1958). Luego, Bonalumi *et al.* (1999) asignó estos sedimentos, junto con otros suprayacentes, al Plioceno temprano-Plioceno tardío temprano. Para Gaido *et al.* (2006) dichos sedimentos corresponden al Plioceno temprano-medio (ver Cruz, 2011). En definitiva, el conjunto de mamíferos del “Brocherense” sugieren una antigüedad Mioceno tardío-Plioceno?

Al “Brocherense”, Castellanos (1942a) atribuye los holotipos de *Nopachthus coagmentatus* (MLP 16-122) y de *Propanochthus bullifer* (MACN-Pv 1761).

Chapadmalalense

Para el Chapadmalalense (Plioceno temprano - Plioceno medio) no hay registros de “Panochthini”.

“Puelchense”

Bajo este nombre Doering (1882) y Ameghino (1889) incluyen el “piso” más moderno de la “Formación Araucana”. Por su parte, González Bonorino (1965) utiliza el nombre de “Puelchense” para la unidad sobre la cual se apoya la “Formación Pampeana”.

Castellanos (1942a: 470-471) señala para el holotipo de *Propanochthus bullifer* que: “...no es posible asignarle con precisión pues se desconocen los informes pertinentes”. Por su parte, Burmeister (1874) los refiere a una «couche d’argile quaternaire»; Ameghino (1889) al Puelchense, cumbre de la Formación Araucana, en tanto que Lydekker (1895) al «infrapampeano terciario de Córdoba». Al respecto Kraglievich (1934), concordando con las informaciones brindadas por Burmeister, indica para el Valle de Nono (Córdoba) una unidad por él denominada “piso claverense” y lo intercala entre el “Chapadmalense” y el “Hermosense”. Castellanos (1942a: 473) aclara que estos sedimentos no afloran en los alrededores de Mina Clavero, sino en las inmediaciones del pueblo Cura Brochero.

Rusconi (1945 y 1946) coloca el “Puelchense” en el Plioceno medio.

Pascual et al. (1965: 180) refieren tentativamente el “Puelchense” a la “Edad Uquiense” (*vide infra*), aunque advierten que un mejor conocimiento de su fauna de mamíferos podría demostrar una mayor aproximación a la Edad Ensenadense.

Cione et al. (2000) aclaran que el “Puelchense” aparece en el subsuelo de la región Pampeana. Está basado en arenas alóctonas; es decir, que se trata de una mezcla de arrastre de sedimentos de diferentes antigüedades (desde el Mioceno al Pleistoceno). Estos sedimentos son conocidos solamente por extracciones realizadas con bombas, procedentes de perforaciones (ver Rusconi, 1948, 1949; Sala & Auge, 1970; Pascual & Odreman Rivas, 1971). El “Puelchense” suprayace a los sedimentos marinos de la Formación Paraná (Mioceno) (Cione, 1988). En esta Tesis se coincide con la propuesta de Cione et al. (2000) en cuanto a la antigüedad del “Puelchense”.

Castellanos (1942a: 471) menciona para el “Puelchense” de Córdoba *Propanochthus bullifer* y *Nopachtus coagmentatus*. Por su parte, Rusconi menciona para el “Puelchense” de Buenos Aires (1948: 88 y 89; 1949: lám. XI, figs. 6 y 7) *Nopachtus coagmentatus* y *Panochthus ?tuberculatus* (1948: 89), así como *Panochthus* sp. (1948: 88; 1949: lám. XII, fig. 4).

Marplatense

El Piso/Edad Marplatense está representando en la región pampeana, abarcando tres subedades (Barrancalobense, Vorohuense y Sanandresense) (Cione & Tonni, 1995b y 1995c).

Pese a las importantes exposiciones de las unidades citadas (Barrancalobense, Vorohuense y Sanandresense) (sobre todo de las dos primeras [Scillato-Yané et al., 1995]), hasta ahora, en el Marplatense, no se han registrado restos de “Panochthini”.

Ensenadense

El Piso/Edad Ensenadense (Plioceno tardío-Pleistoceno medio) está fundamentado en la Biozona de *Mesotherium cristatum* (ver Verzi et al., 2004). Hay dos especies ensenadenses de “Panochthini”, *Panochthus intermedius* y *P. subintermedius*,

ambos taxones exclusivos de dicha Biozona (ver Cione & Tonni, 2005; Cruz et al., 2010).

Este Piso/Edad coincide principalmente con la Formación Ensenada en el área de la Pampa Ondulada bonaerense (ver Tonni et al., 1999a y 1999b). Los sedimentos atribuibles a este Piso se encuentran tanto al noreste de la provincia de Buenos Aires (e.g. San Pedro, Baradero) como en ciertas localidades costeras del sudeste de la región pampeana (e.g. Mar del Plata, Miramar). Los yacimientos con fauna ensenadense fuera de la República Argentina son sumamente escasos, solamente hay menciones para Bolivia y para Uruguay (Marshall et al., 1984) (ver Soibelzon, 2008; Tonni et al., 2009; Zurita et al., 2009).

Hasta hace medio siglo se caracterizaba al Ensenadense por presentar taxones gigantes, mayores que los que les precedieron y sucedieron (Scillato-Yané & Carlini, 1998). Ulteriores revisiones sistemáticas no confirmaron en todos los casos esta hipótesis (Zamorano et al., 2010). Sin embargo, en el caso de *Panochthus* sí se cumple este postulado del gigantismo ensenadense. Las dos especies de *Panochthus* exclusivas del Ensenadense, *P. intermedius* y *P. subintermedius*, son apreciablemente mayores que las del Bonaerense-Lujanense. Adicionalmente, también en sedimentos ensenadenses se halló un enorme cráneo incompleto atribuible a *Panochthus* cf. *subintermedius* (MLP 84-IX-2-11) (ver Scillato-Yané & Carlini, 1998; Tonni et al., 1999; Zamorano & Scillato-Yané, 2006; Zamorano, 2009).

Sin embargo, Zurita et al. (2011) presentan material bastante completo atribuible a *P. intermedius*, proveniente de la Formación Loro Mayu (Pleistoceno temprano-medio [ver Soruco & Díaz Martínez, 1996]) de Cochabamba, Bolivia; este último exhibe un tamaño comparable al de las especies de *Panochthus* del Bonaerense-Lujanense mencionados; de manera que el ejemplar de *Panochthus* hallado en el altiplano boliviano no adhiere al postulado del gigantismo ensenadense comprobado en los *Panochthus* registrados en la región pampeana. Este caso podría deberse a una adaptación de *P. intermedius* al altiplano boliviano. Pujos (2008) afirma que los miembros de la Subfamilia Megatheriinae, excepto *Megatherium* (*Pseudomegatherium*) *celendinense* Pujos (una especie de *Megatherium*, particularmente grande, de los Andes del Norte de Perú [ver Pujos, 2006]), son de menor tamaño que los de bajas altitudes; asimismo, ver Pujos & Salas (2004). Siguiendo la hipótesis de Brandoni et al. (2010), el menor tamaño de *Myiodon darwini* Owen, del Pleistoceno tardío de la Mesopotamia (Argentina), puede atribuirse a la “Regla de Bergmann” (ver Bergmann, 1847);

McDonald et al. (2004) lo verifican en *Paramylodon harlani* (Owen). El valor de esta “Regla” es discutido por muchos autores (ver Geist, 1987; Meiri & Dayan, 2003; Blackburn & Hawkins, 2004; Brehen & Fiedler, 2004; Meiri et al., 2007; Rodriguez et al., 2008); no obstante, Brandoni et al. (2010) advierten que su muestra es demasiado pequeña como para comprobar estadísticamente tendencias de tamaño contra latitud. Por último, Zurita et al. (2012) afirman que algunos ejemplares de especies de *Glyptodon* restringidos a áreas andinas son de menor tamaño que aquellos de especies de la región Pampeana (ver Rodriguez et al., 2008).

“Belgranense”

Ameghino (1889) denominó “belgranense” a una capa marina estratigráficamente ubicada entre su “ensenadense” y su “bonaerense”, reconociendo que hacia el interior del continente esos sedimentos marinos debían correlacionarse con otros continentales. En esquemas posteriores (*e. g.* Ameghino, 1908) desconoció la existencia de ese “piso” (“horizonte”), al menos en su expresión continental.

Fidalgo et al. (1973) refieren al “Belgranense” marino de Ameghino los sedimentos de la denominada Formación Pascua, aflorante en las proximidades de la desembocadura del río Salado, sobre el Canal 15 (Provincia de Buenos Aires). También asignan a esta unidad los sedimentos marinos y de playa (con restos de mamíferos continentales) que se encuentran en los alrededores de Magdalena. La Formación Pascua fue referida a la base del Pleistoceno tardío por Pardiñas et al. (1996) y actualmente hay consenso en referirla a esa antigüedad, es decir al subpiso isotópico 5e (0,128 Ma, base del Lujanense, con base bioestratigráfica en la biozona de *Equus* [*Amerhippus*] *neogaeus*).

Cione et al. (2002) describen al norte de Mar del Plata una intercalación marina ubicada estratigráficamente en la base del Bonaerense. Por su posición estratigráfica sugieren que este nivel marino es coetáneo con el “Belgranense” de las barrancas de Belgrano en la ciudad de Buenos Aires, y por lo tanto más antiguo que la Formación Pascua. Tonni (2009) refiere este nivel marino al interglacial del piso isotópico 11 (ca. 0,40 Ma), que a su vez representa la base del Bonaerense.

En suma, hasta el presente los sedimentos referidos al “Belgranense” marino están representados al menos por dos eventos ingresivos que se produjeron en el

Pleistoceno medio (piso isotópico 11) y en la base del Pleistoceno superior (subpiso isotópico 5e).

Adicionalmente, también fueron referidos al “belgranense” por Ameghino (1908) los sedimentos marinos que se encuentran en Mar del Sur y que fueron fechados por Tonni et al. (2010) en ca. 28.000 años radiocarbono BP (piso isotópico 3).

Para los sedimentos continentales supuestamente correlacionables con su “belgranense” marino, y que también denominó como “belgranense”, Ameghino (1883, 1889) mencionó mamíferos continentales, entre ellos *Panochthus*. Por ejemplo, para *Panochthus frenzelianus*, la procedencia estratigráfica indicada es: “piso bonaerense y piso belgranense de la formación pampeana” (Ameghino, 1889: 836). Pero el mismo Ameghino (1908) deja de mencionar el “piso belgranense” (*vide supra*). Por la posición en la secuencia de ese pretendido “belgranense” continental, es probable que haya sido incluido en la base del “bonaerense”.

Bonaerense

La Biozona de *Megatherium americanum* es la base bioestratigráfica para el reconocimiento del Bonaerense (Cione & Tonni, 1999 y 2005). Su límite inferior coincide con la base de la Formación Buenos Aires en el noreste de la provincia de Buenos Aires (Tonni et al., 1999a, b; Nabel et al., 2000) y probablemente con la base de la “Formación” Arroyo Seco (Kraglievich 1952 y 1953) en el sudeste (ver Tonni, 2009) de la misma provincia.

En este Piso/Edad se registran varios panochinos. *Panochthus tuberculatus* es frecuente; el material designado como neotipo proviene del Bonaerense de Tapalqué (Partido de Tapalqué, centro de la Provincia de Buenos Aires) (ver Zamorano et al., 2012); *P. frenzelianus* es más escaso que el anterior y para esta especie Ameghino menciona el “bonaerense” y el “belgranense” (*vide supra*).

Lujanense

La Biozona de *Equus (Amerhippus) neogaeus* es la base bioestratigráfica para el reconocimiento del Lujanense, tal como lo definieron Cione & Tonni (1999, 2001); no

se corresponde con el Lujanense de Pascual et al. (1965) y de Marshall et al. (1984), quienes en dicha unidad incluyen la fauna presente en el Bonaerense y Lujanense (Cione & Tonni, 1995b, 1995c y 2005).

Para este Piso/Edad solamente se puede confirmar un panoctino, *Panochthus tuberculatus*.

Platense

La Biozona de *Lagostomus maximus* es la base bioestratigráfica para el reconocimiento del Platense, tal como lo definió originalmente Tonni (1990). Su base coincide con la base del Miembro Río Salado de la Formación Lujan. Este último miembro incluye en sus divisorias sedimentos eólicos de la Formación La Postrera. Cronológicamente comienza aproximadamente 8000 ¹⁴C AP y culmina en el siglo XVI; en ese momento existen datos, en la región pampeana, de los primeros registros de fauna introducida por los europeos (ver Tonni, 2009).

No existen registros de panoctinos para este Piso/Edad. Sin embargo, Castellanos (1942a: 551) expresa: “En los sedimentos del Platense basal e inferior se notan placas sueltas de *Panochthus*, que se han referido a esta especie [*P. tuberculatus*]. No se puede establecer con seguridad si son restos arrancados de la cumbre del pampeano o si pertenecen a la base del postpampeano”. Esta mención resulta muy dudosa, pues Castellanos (1942a) no indica la procedencia geográfica del material, no lo describe, ni señala dónde y bajo qué número está depositado.

En la siguiente figura se resume la distribución cronológica de los géneros de “Panochthini”. Es notable el hiato de más de 2 Ma. Una posible explicación puede relacionarse con el resultado de este análisis filogenético: *Nopachtus* y *Propanochthus* pertenecen al mismo clado, pero no así *Panochthus*. Sus historias evolutivas y biogeográficas probablemente fueron distintas.

Ma	CRONES	POLARIDAD	ÉPOCAS	PISOS	BIOZONAS	Biocrón de los géneros de Panochthini		
				AM. DEL SUR		<i>Nopactus</i>	<i>Propanochthus</i>	<i>Panochthus</i>
			HOLOCENO	PLATENSE	<i>Lagostomus maximus</i>			
				LUJANENSE	<i>E. (Amerhippus) neogeus</i>			
				BONAERENSE	<i>Megatherium americanum</i>			
1.0	C 1		PLEISTOCENO	ENSENADENSE	<i>Mesotherium cristatum</i>			
					? ? ?			
2.0	C 2			SANANDRESENSE	<i>Ctenomys chapadmalensis</i>			
				MARPLATENSE				
			PLIOCENO	VOROHUENSE	<i>Akodon (A.) lorenzinii</i>			
3.0	C 2 A			BARRANCA-LOBENSE	<i>Platygonus scagliai</i>			
				SUPERIOR	<i>Paraglyptodon chapadmalensis</i>			
4.0				CHAPADMALENSE				
				INFERIOR	<i>Neocavia depressidens</i>			
5.0	C 3		MIOCENO	MONTEHERMOSENSE	<i>Trigodon gaudryi</i>			
6.0	C 3 A							
7.0	C 3 B							
8.0	C 4			HUAYQUERIENSE				
					<i>Macrochorobates scalabrinii</i>			

Figura 32. Distribución cronológica de los géneros de panochinos.

5. 2. Distribución geográfica de los panochtinos

Los “Panochthini” han sido registrados en diversas regiones de la Argentina, Uruguay, Brasil y Bolivia (Scillato-Yané et al., 1995) (Fig. 33). A continuación se detallan las regiones que ocuparon las especies de panochtinos solo considerando un punto de vista geográfico, es decir sin tener en cuenta las edades ni los niveles estratigráficos en los que se registraron los restos mencionados. De modo que de ninguna manera los siguientes mapas deben considerarse como la distribución geográfica de un momento cronológico.



Figura 33. Distribución geográfica de la Tribu “Panochthini”. Sombreado gris, distribución generalizada sobre la base de datos éditos y de catálogos; en este mapa no se incluyen registros puntuales.

- *Nopachtus* Ameghino, 1888

El género tiene sus registros en el sud-oeste de la provincia de Córdoba (cercanías de Villa Cura Brochero) y en el sudoeste de la provincia de Buenos Aires (Monte Hermoso y cercanías) (Fig. 34).

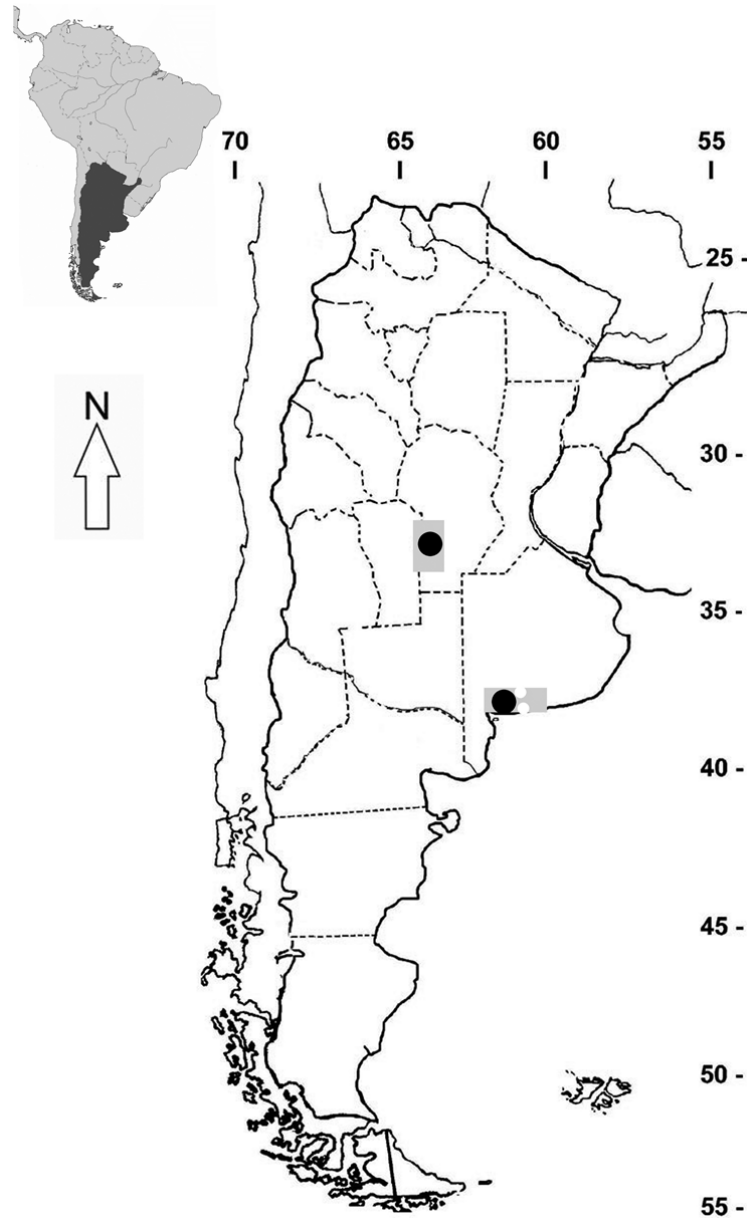


Figura 34. Distribución geográfica del género *Nopachtus*. Círculos negros indican las localidades de los materiales tipo de las dos especies del género (sierras de la provincia de Córdoba y “Monte Hermoso”, Buenos Aires); círculos blancos, localidades con información precisa de registros; sombreado gris, distribución generalizada sobre la base de datos éditos y de catálogos.

Nopachtus coagmentatus Ameghino, 1888

Ameghino (1888) reconoció la especie *Nopachtus coagmentatus* a base de un fragmento de tubo caudal y un trozo de coraza dorsal asociada. El material fue hallado en las sierras de la provincia de Córdoba, en sedimentos mio-pliocenos aflorantes en las cercanías de Villa Cura Brochero (ver Castellanos, 1942b). Estos restos fueron colectados por Francisco P. Moreno en 1887 (Castellanos, 1942a). Ameghino (1888, 1889) describe los restos colectados por Moreno (*Nopachtus coagmentatus* y *Hoplophorus cordubensis* [= *Paraglyptodon cordubensis*]) y aclara que el sedimento que los contiene es una capa de arenas rojizas con poca arcilla roja pero con gran cantidad de pajuelas de mica (ver Castellanos, 1942b).

De los materiales MACN-A 1208/09 (fragmentos de coraza) se desconoce la procedencia.

Cruz (2011) reasigna material previamente atribuido a *N. coagmentatus*: MUFyCA 1017 a *Phlyctaenopyga* sp.; MUFyCA 370 a *Propanochthus bullifer*; MUFyCA 396 y MUFyCA 1050 a *Plohophorus* sp.

En síntesis, la especie *Nopachtus coagmentatus* ha sido registrada para las Sierras Pampeanas del sud-oeste de Córdoba, en las cercanías de Villa Cura Brochero (Fig. 35).

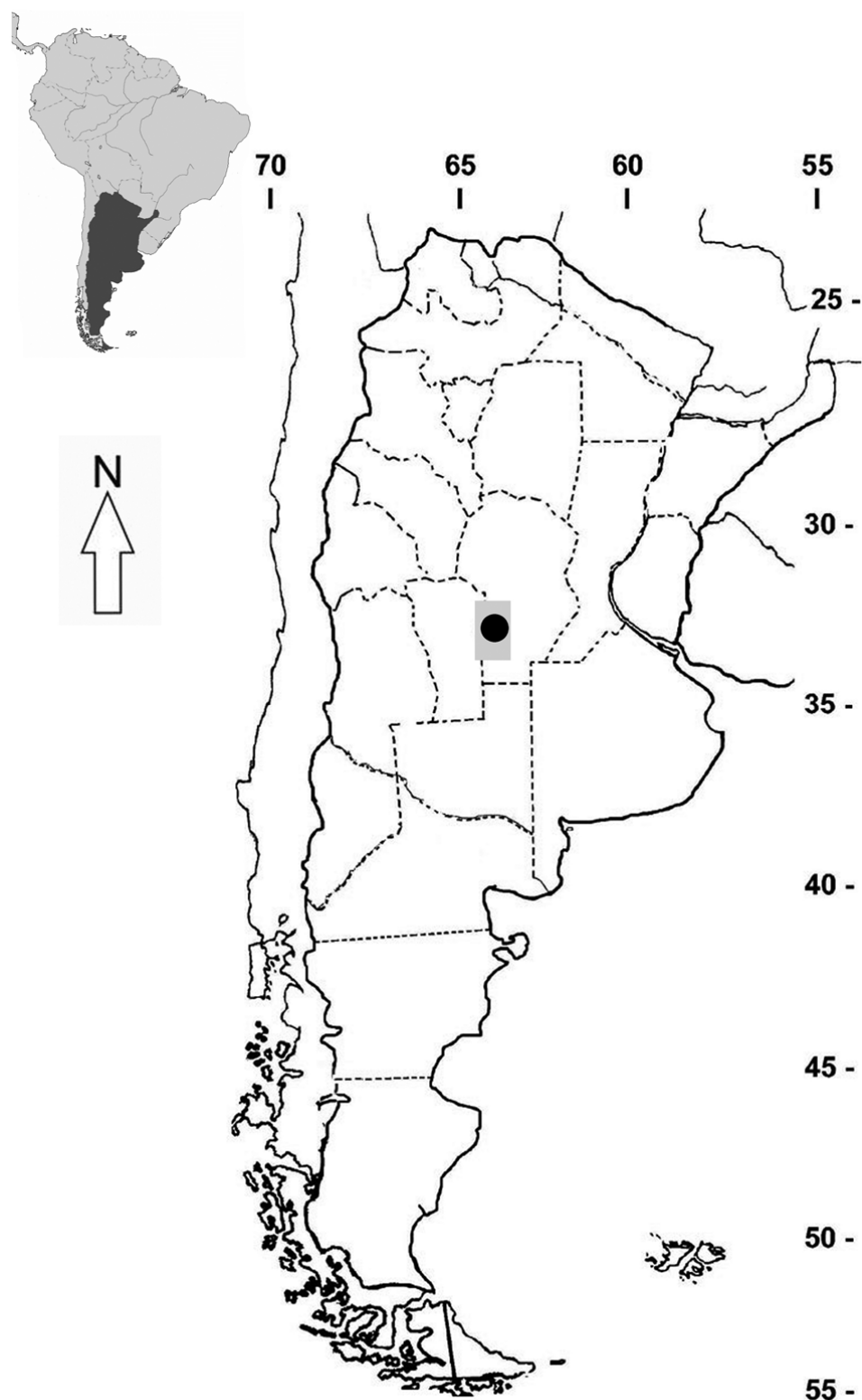


Figura 35. Distribución geográfica de *Nopachtus coagmentatus*. Círculo negro, holotipo (sierras de la provincia de Córdoba); sombreado gris, distribución generalizada sobre la base de datos éditos y de catálogos.

Nopachtus cabrerai Zamorano et al., 2011

Moreno (1888) dio a conocer una nueva especie de Glyptodontidae, *Panochthus trouessarti*, procedente de “Monte Hermoso” (*sic*), provincia de Buenos Aires, sin dar más detalles. Castellanos (1925) ubicó dicha especie en *Nopachtus* Ameghino, 1888. Castellanos (1942a) atribuyó a *N. trouessarti* la mitad lateral derecha de una coraza, hallada en el mismo nivel y localidad que el holotipo; no obstante, dicha atribución específica no está justificada, y Zamorano et al. (2011) reconocen, a base de este ejemplar, la nueva especie *N. cabrerai*.

Los restos del holotipo de *Nopachtus cabrerai* han sido registrados en la Farola Monte Hermoso, SO de la provincia de Buenos Aires (Fig. 36).

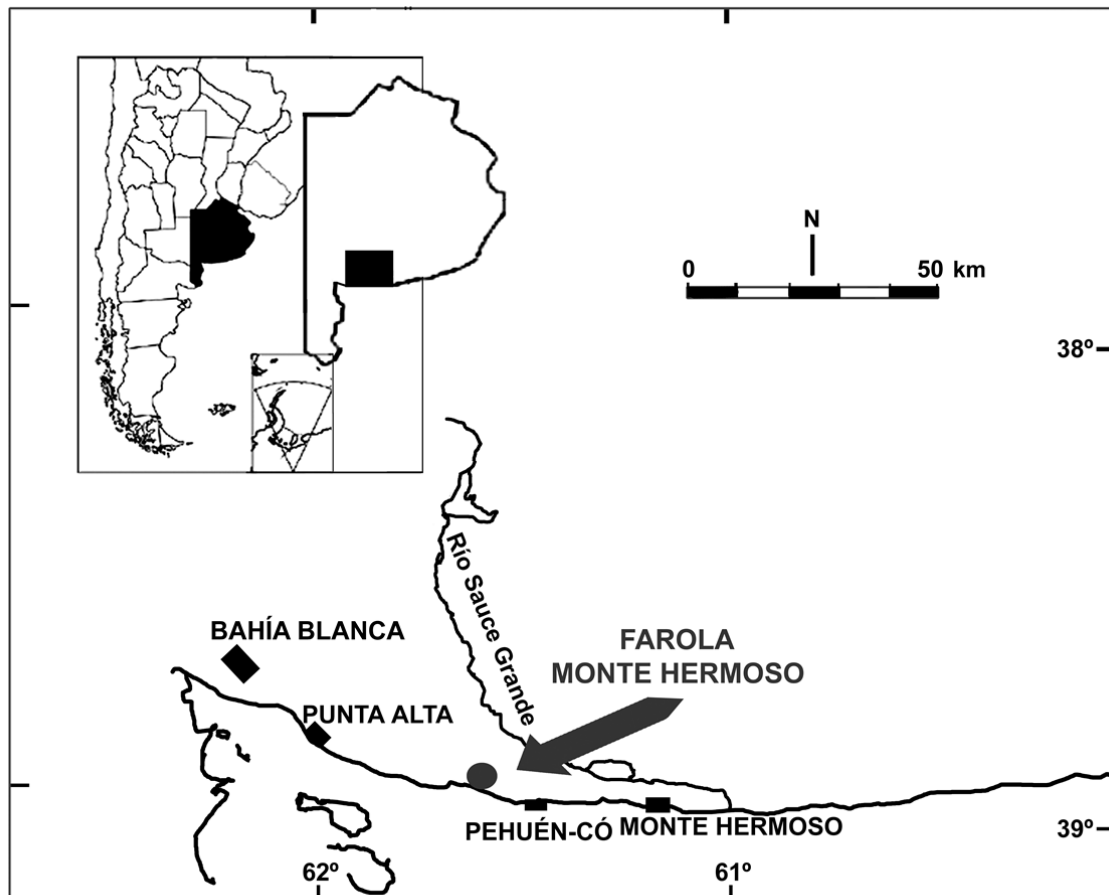


Figura 36. Mapa de ubicación de la Farola Monte Hermoso. Sitio en el cual fue hallado el holotipo de *Nopachtus cabrerai*.

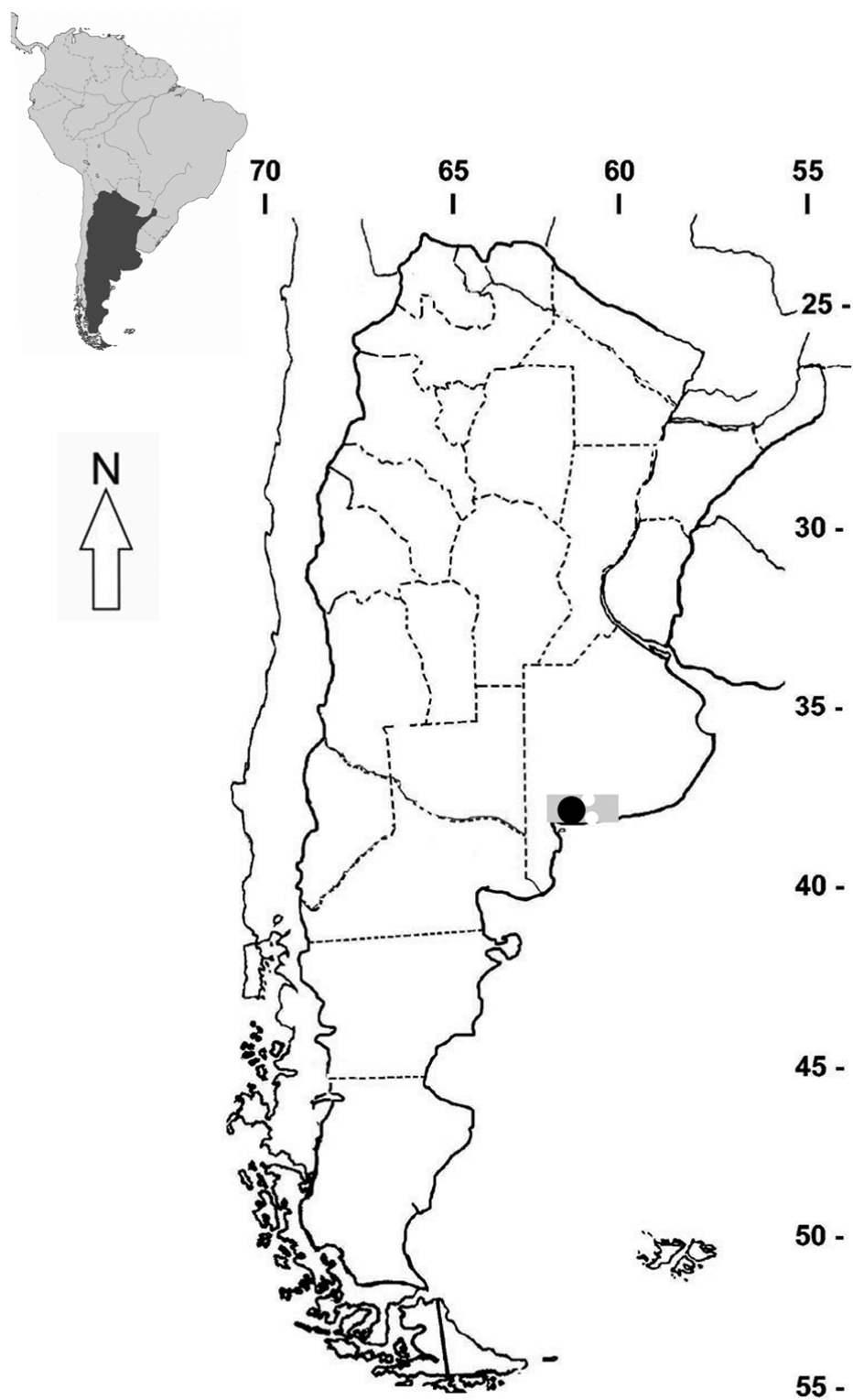


Figura 37. Distribución geográfica de *Nopachtus cabrerai*. Círculo negro, localidad del holotipo (Monte Hermoso, Buenos Aires); círculos blancos, localidades con información precisa de registros; sombreado gris, distribución generalizada sobre la base de datos éditos y de catálogos.

- ***Propanochthus*** Castellanos, 1925

Como sucede con *Nopachtus*, el género *Propanochthus*, ha sido registrado en el sud-oeste de la provincia de Córdoba (cercañas de Villa Cura Brochero) (Fig. ¿?c).

No es poca la controversia existente en cuanto a la procedencia de los materiales referidos a *Panochthus bullifer*, única especie de este género. Castellanos (1942a: 468-470) comenta detalladamente esta polémica. Aquí la mencionaremos sintéticamente.

- a) En 1865 el Director del proceso de amalgamación del Ingenio de Pilciao de la Provincia de Catamarca, Sr. Federico Schickendantz, le envió a Burmeister fragmentos del esqueleto y de la coraza de un gliptodonte de gran tamaño hallado a 20 leguas (*sic*) [96 km] al noreste del pueblo de Pilciao, en el valle del Río Belén a 1524 msnm [expresados en pies en la publicación original (5000)] (Catamarca). Burmeister atribuyó, en un principio, este material a *Panochthus tuberculatus*, pero luego lo asignó a *Propanochthus bullifer* (Burmeister, 1874: 149-150). Se desconoce dónde se encuentra depositado este material y tampoco está figurado.
- b) En 1869, en terrenos de propiedad del Sr. Arístides Ramallo, se halló el tubo caudal y una porción de coraza dorsal en el Valle El Transito [actualmente Villa Cura Brochero] a 610 msnm [2000 pies según Burmeister], entre la Sierra de Achala y el cordón de Achalita. Al considerar este material, Burmeister decidió atribuir el anteriormente mencionado a *Panochthus bullifer* (Burmeister, 1874: 150). Este material está depositado en el MACN, MACN-Pv 1761, y es el holotipo de la especie.
- c) Ameghino (1885: 348) menciona fragmentos de coraza dorsal hallados en las colecciones del Museo Antropológico y Paleontológico de la Universidad Nacional de Córdoba (fundado por él mismo en 1885). Se desconoce dónde se encuentra depositado este material y tampoco está figurado.
- d) Por último, Burmeister (1879: 417) manifiesta que solamente conoce dos corazas incompletas de *Panochthus bullifer*: la de Catamarca, “a”; y la de Córdoba, “b”.

En conclusión, el holotipo (MACN-Pv 1761) [caso “b”)”] es el único material conocido de esta especie de los mencionados por Castellanos (1942a: 468-470). Luego Cruz (2011) reasignó osteodermos sueltos de la coraza dorsal (MUFyCA 370) a *P. bullifer*. Estos materiales fueron, primeramente, atribuidos por Castellanos (1942 y 1944) a *Nopachtus coagmentatus*. El material referido, MUFyCA 370, procede de las barrancas entre las de Catedral y El Divisadero, margen derecha del río Grande de Nono, Valle de Traslasierra, Nono, Córdoba, Argentina (ver Cruz, 2011).

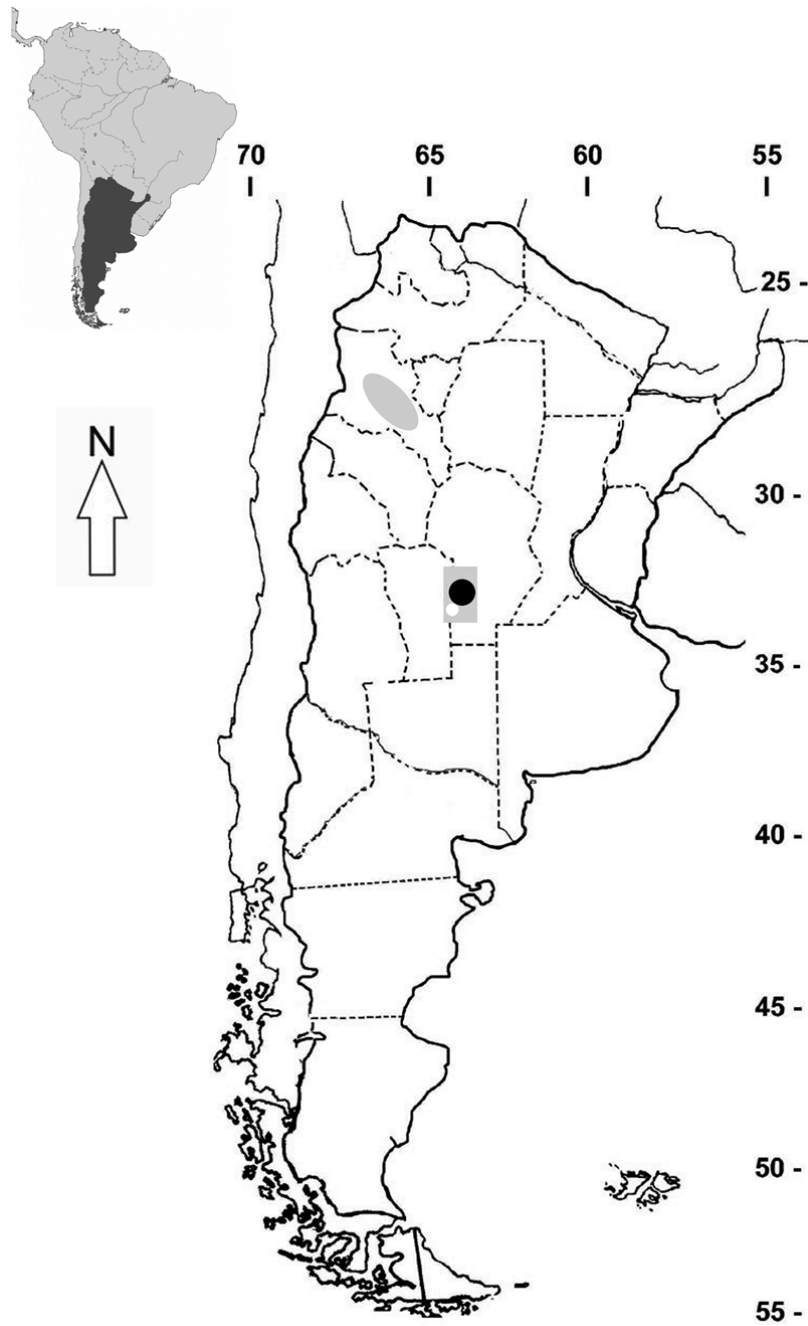


Figura 38. Distribución geográfica del género *Propanochthus*. Círculo negro, holotipo (sierras de la provincia de Córdoba); círculos blancos, localidades con información precisa de registros; sombreado gris, distribución generalizada sobre la base de datos éditos y de catálogos.

Propanochthus bullifer (Burmeister, 1874) Castellanos, 1925

La misma distribución que para el género (única especie conocida) (ver Fig. 38).

- ***Panochthus* Burmeister, 1866**

Este es el género que presenta la distribución geográfica más amplia de la tribu (Fig. 39). Se encuentra en la Argentina, Uruguay, Brasil, Paraguay y Bolivia (Scillato-Yané et al., 1995; Zamorano et al, 2012).



Figura 39. Distribución geográfica del género *Panochthus*. Sombreado gris, distribución generalizada sobre la base de datos éditos y de catálogos; en este mapa no se incluyen registros puntuales.

Panochthus intermedius Lydekker, 1895

El holotipo, MLP 16-36, procede del Puerto de Buenos Aires (actualmente “Ciudad Autónoma de Buenos Aires”), provincia de Buenos Aires, Argentina.

Su distribución se completa con el material MHNC-13491, el cual proviene de la Formación Sacaba de Cochabamba, Bolivia (Fig. 40).

Cabe aclarar aquí que, en 1998 en la cantera de Hernández, en los alrededores de la ciudad de La Plata, se exhumó un cráneo incompleto (MLP 84-IX-2-11). Este material, en varios trabajos previos (Scillato-Yané & Carlini, 1998; Tonni et al., 1999; Zamorano & Scillato-Yané, 2006), fue asignado a la especie *P. cf. intermedius*. Aunque en esta Tesis se considera *P. cf. subintermedius* (ver el apartado 3. 2. 13).

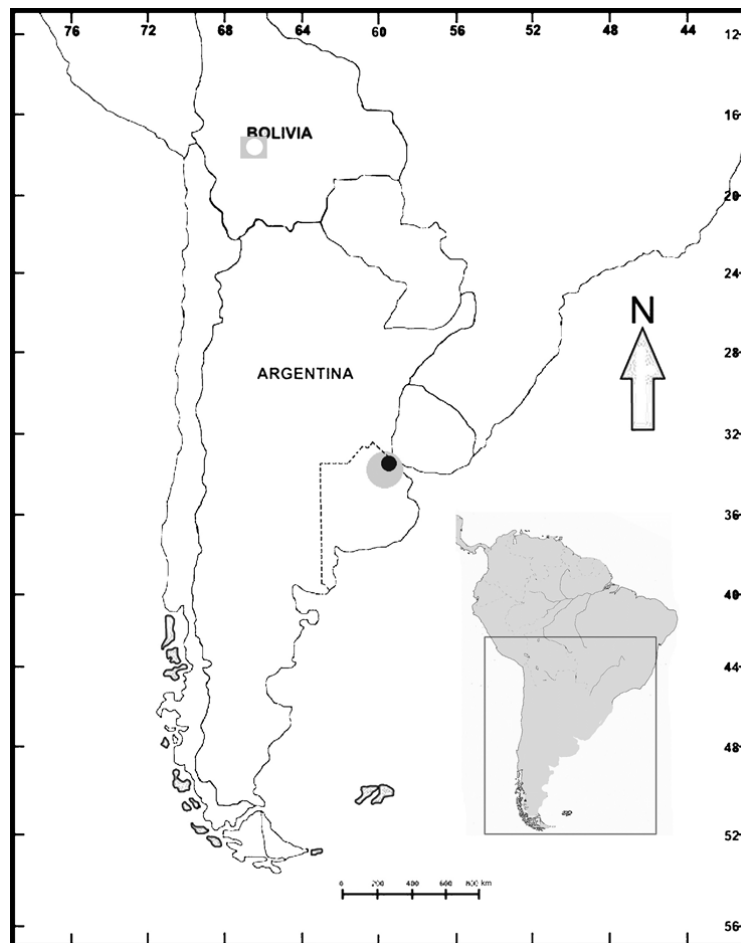


Figura 40. Distribución geográfica de *Panochthus intermedius*. Círculo negro, localidad del holotipo (Puerto de Buenos Aires); círculo blanco, localidad con información precisa de registro; sombreado gris, distribución generalizada sobre la base de datos éditos y de catálogos.

Panochthus subintermedius Castellanos, 1937

La procedencia geográfica del holotipo es Palermo, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina. Castellanos (1942a: 492) aclara: “...de una excavación realizada por las Obras de Salubridad de la Nación en Palermo (Ciudad Autónoma Buenos Aires)”.

A la mencionada procedencia se adiciona la del material MUFyCA 342, aunque con dudas, que es el Río Carcaraña, Córdoba, Argentina (Cruz, 2011) y el material MLP 84-IX-2-11, mencionado para la especie anterior, ya que en esta Tesis es tratado como *P. cf. subintermedius* (ver el apartado 3. 2. 13).

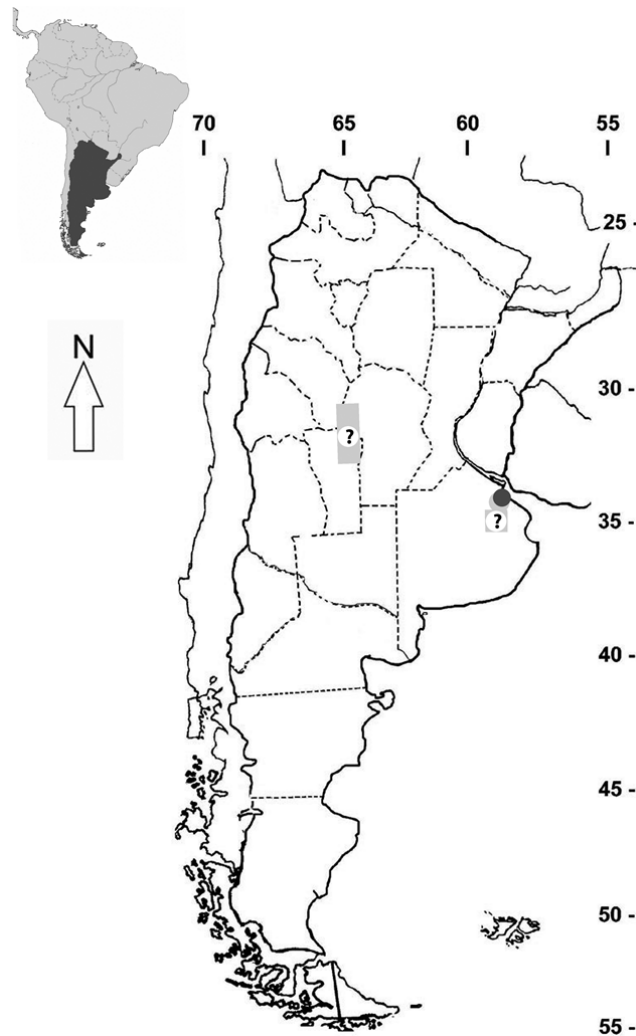


Figura 41. Distribución geográfica de *Panochthus subintermedius*. Círculo negro, localidad del holotipo (Palermo, Ciudad Autónoma de Buenos Aires); círculo blanco, localidad con información precisa de registro; sombreado gris, distribución generalizada sobre la base de datos éditos y de catálogos.

Panochthus cf. subintermedius

El material MLP 84-IX-2-11 procede de la Formación Ensenada de la Cantera de Hernández, alrededores de La Plata, provincia de Buenos Aires (Fig. 42). Este material también se ha marcado (sombreado gris) en el mapa de distribución geográfica de *P. intermedius* y (con un interrogante) en el de *P. subintermedius* (vide supra).

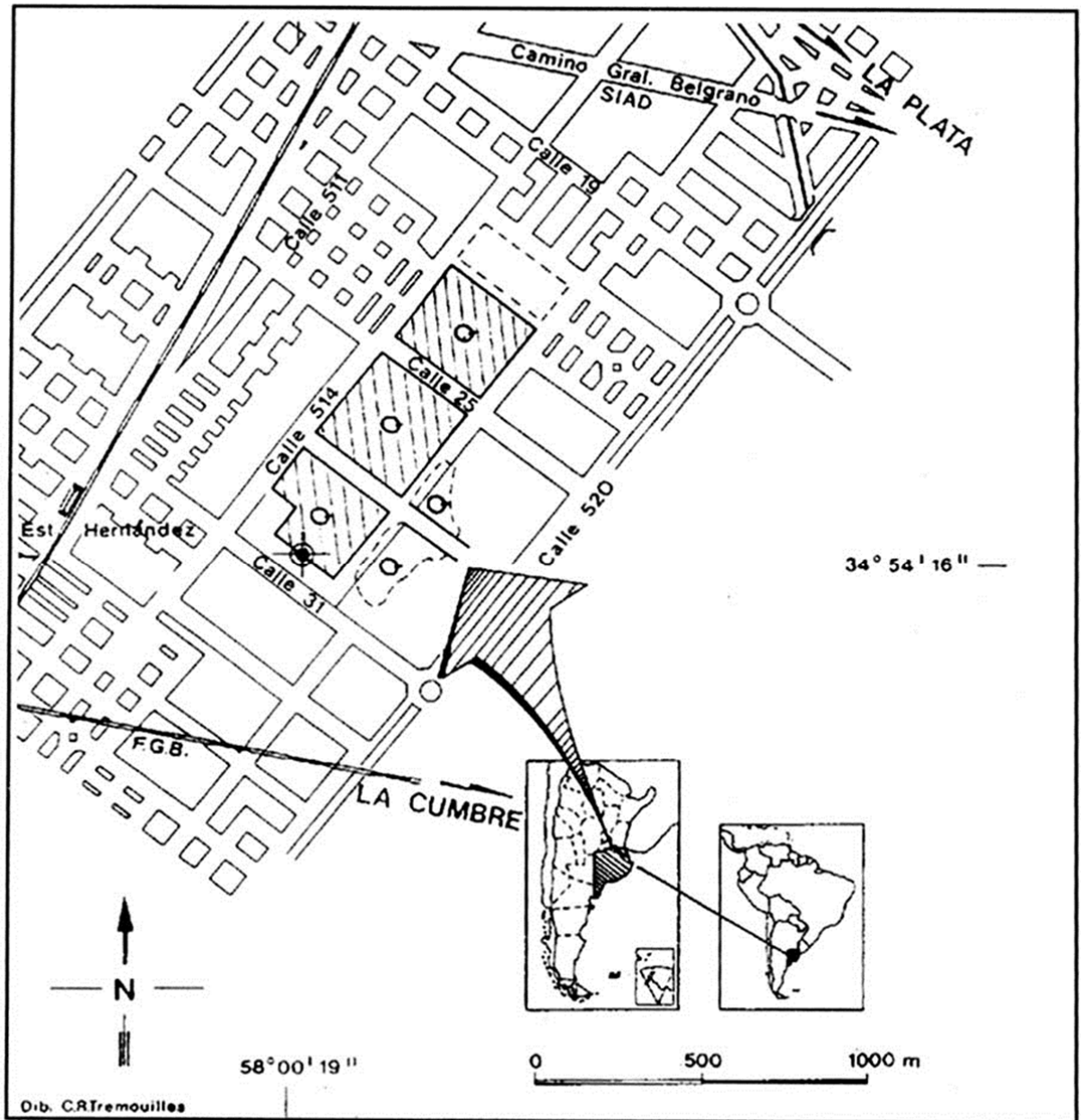


Figura 42. Cantera de Hernández (Q), en los alrededores de La Plata, lugar del hallazgo de MLP 84-IX-2-11.

Panochthus tuberculatus (Owen, 1845) Burmeister, 1866

Sobre la procedencia geográfica del holotipo, actualmente extraviado (ver más detalles en el Capítulo 3), los únicos datos que brinda Owen (1845: 120) son: “*From the tertiary (sic) deposits in the Pampas of Buenos Ayres*” [Procedente de depósitos “terciarios” en las Pampas de Buenos Aires]. Zamorano et al. (en prensa) designan un neotipo (MLP 16-29), este material procede de Tapalqué (Partido de Tapalqué, centro de la Provincia de Buenos Aires, 36°20’S y 60°01’O) (ver Fig. 43).

La especie es la de distribución más amplia del género y de la tribu, se hallaron registros en las regiones chacopampeana, mesopotámica, subandina y patagónica septentrional, el límite austral es la localidad de Fitz Roy, Departamento Deseado, Provincia de Santa Cruz (Tauber & Palacios, 2007), de Argentina; Uruguay (Mones & Francis, 1973: 53-54), sur de Brasil (Rio Grande do Sul [Kerber & Oliveira, 2008]), Paraguay (Hoffstetter, 1978) y Bolivia (valle de Tarija, como *P. cf. tuberculatus* [Hoffstetter, 1963, 1964; Zurita et al., 2009b] o como *Panochthus* sp. [Tonni et al., 2009]). También se agrega la localidad de Potosí, un registro aun inédito (fotografía cedida por el Dr. Alfredo Zurita) (Fig. 43).

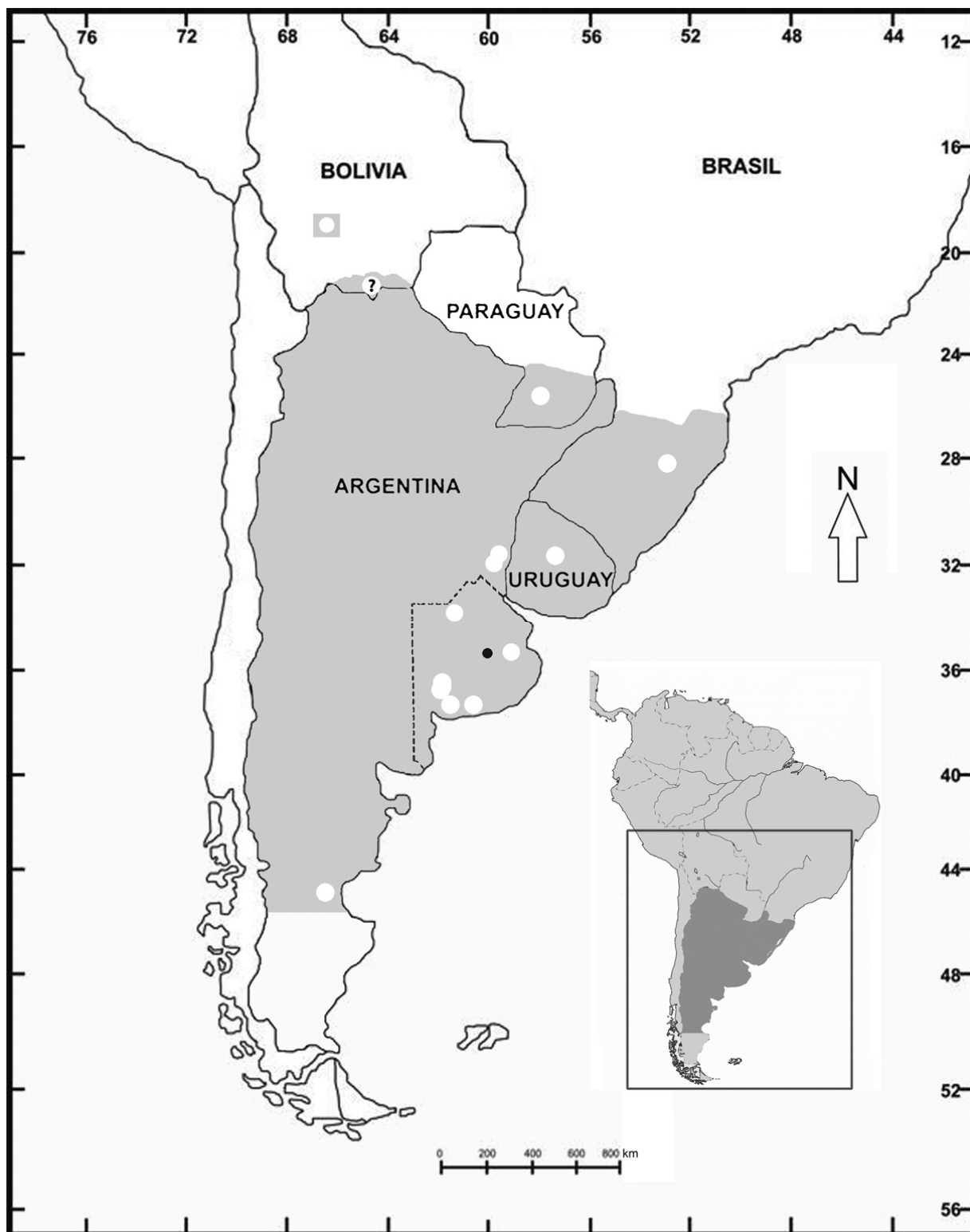


Figura 43. Distribución geográfica de *Panochthus tuberculatus*. Circulo negro, localidad del neotipo (Tapalqué, Buenos Aires); círculos blancos, localidades con información precisa de registros; sombreado gris, distribución generalizada sobre la base de datos éditos y de catálogos.

Panochthus frenzelianus Ameghino, 1889

Los datos de la procedencia geográfica de esta especie están basados en lo señalado por Ameghino (1889: 836), quien dice que se han encontrado restos de esta especie en la provincia de Buenos Aires y en los alrededores de Montevideo, sin aclarar puntualmente de donde proviene el holotipo.

Castellanos (1944) refiere un tubo caudal completo (MUFyCA 383) a esta especie e indica que procede de las barrancas de Pizarro, Valle de Traslasierra, Nono (Córdoba, Argentina). No pudiendo comprobarse la asignación de dicho material a esta especie (ver detalles en el apartado 3. 2. 8) se opta, por ahora, por no tener en cuenta la distribución mencionada para este resto (Fig. 44).

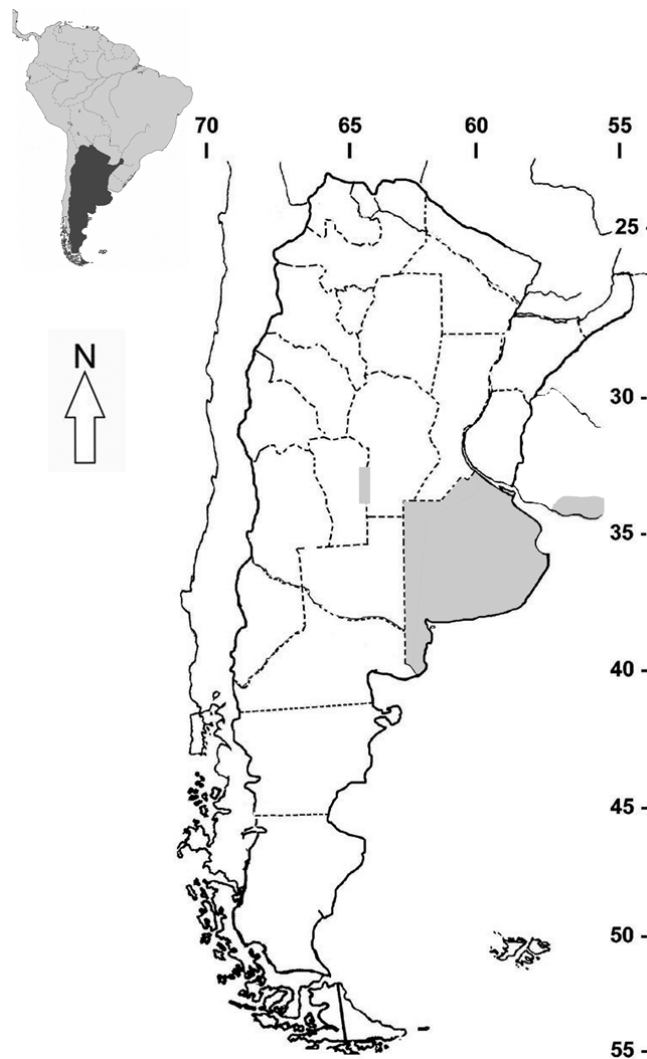


Figura 44. Distribución geográfica de *Panochthus frenzelianus*. Sombreado gris, distribución generalizada sobre la base de datos éditos y de catálogos.

Panochthus greslebini Castellanos, 1942

La distribución geográfica es el noreste de Brasil, estados de Ceará y Paraíba.

Castellanos (1942a: 584) dice: “*El tubo caudal [holotipo] procede del estado de Ceará (Brasil), pero se desconoce el horizonte y también los sedimentos que los contenían*”. Tampoco aclara exactamente de donde proviene dicho holotipo.

Se señala, con interrogante, el trozo distal de tubo caudal (MMB-005) mencionado como de este taxón por Chimento & Agnolin (2011), procedente de la localidad del Dique “Los Quiroga”, Santiago del Estero, Argentina, considerado por el doctorando como *P. cf. greslebini*.



Figura 45. Distribución geográfica de *Panochthus greslebini*. Círculo negro, localidad del holotipo (estado de Ceará, Brasil); sombreado gris, distribución generalizada sobre la base de datos éditos y de catálogos.

Panochthus jaguaribensis Moreira, 1965

La procedencia geográfica del holotipo, IESC 1-PV, es el Municipio de Limoneiro del Norte, estado de Ceará (Brasil).

Su distribución geográfica abarca el noreste de Brasil, estados de Ceará y Paraíba (Fig. 46).

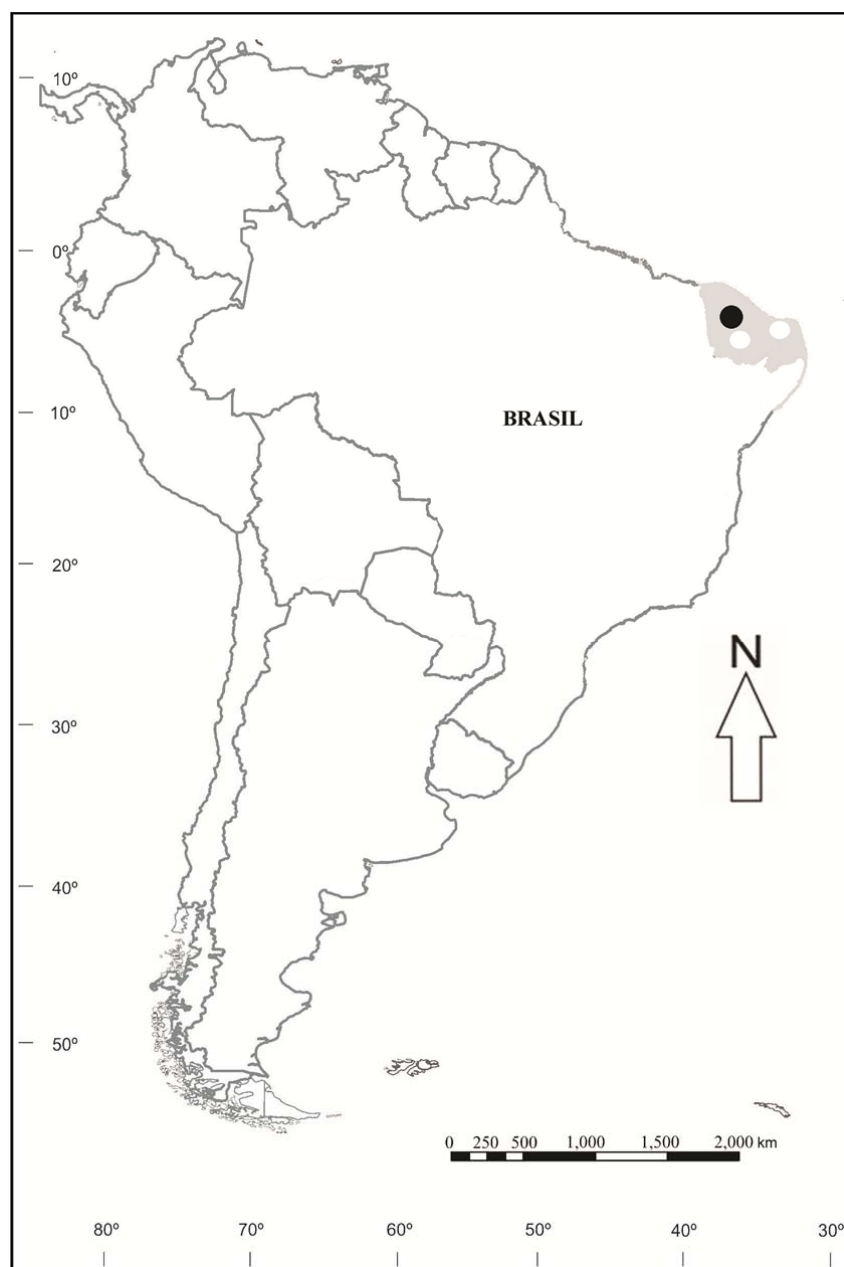


Figura 46. Distribución geográfica de *Panochthus jaguaribensis*. Circulo negro, localidad del holotipo (Municipio de Limoneiro del Norte, estado de Ceará, Brasil); sombreado gris, distribución generalizada sobre la base de datos éditos y de catálogos.

En la siguiente figura se resume las distribuciones geográficas mencionadas para los “Panochthini”.

	ARGENTINA (regiones)				BOLIVIA sur	BRASIL		PARAGUAY sureste	URUGUAY
	Chacop	Mesop	Suband	Pat sept		noreste	sureste		
<i>Nopachtus coagmentatus</i>									
<i>N. cabrerai</i>									
<i>Propanochthus bullifer</i>									
<i>Panochthus tuberculatus</i>									
<i>P. intermedius</i>									
<i>P. subintermedius</i>									
<i>P. frenzelianus</i>									
<i>P. jaguaribensis</i>									
<i>P. greslebini</i>									
<i>Panochthus</i> sp.									

Figura 47. Distribución geográfica de las especies de panochinos. Chacop: Chacopampeana; Mesop: Mesopotámica; Suband: Subandina; Pat sept: Patagónica septentrional, el límite austral es la localidad de Fitz Roy, Departamento Deseado, Provincia de Santa Cruz.

La historia de la ciencia no es meramente la historia de
las nuevas ideas cada vez más próximas a la realidad.
Es también la historia de la defensa de esas ideas
en contra de las supersticiones, los errores recurrentes,
las ilusiones y las mentiras.
Debemos reemplazar la oscuridad por la luz,
tal es la principal función de la ciencia.

George Sarton (1884-1956).
-Seis Alas (1957)-.

Capítulo 6. DISCUSIÓN

Desde sus inicios, tanto la taxonomía como las posibles vinculaciones filogenéticas entre los distintos grupos de gliptodontes (desde *Glyptatelus* Ameghino, del Eoceno medio de Patagonia, Argentina (Scillato-Yané, 1976) hasta los últimos registros del Holoceno temprano (Politis & Gutiérrez, 1998; Soibelzon et al., 2012) han generado distintas propuestas (ver, entre otras, Ameghino, 1889; Castellanos, 1931, 1932 y 1959; Simpson, 1945a; Hoffstetter, 1958; Paula Couto 1979; Scott 1903-1904; McKenna & Bell, 1997; Fernicola, 2008).

En este marco, los panochtinos fueron considerados frecuentemente como una tribu (Panochthini) dentro de los “Hoplophorinae”. Este fue el punto de partida de la presente investigación. Dicha jerarquía taxonómica fue utilizada por primera vez por Simpson (1945a), y suele verse así citada en la literatura científica (e. g. Paula Couto, 1954; Moreira, 1965; Cattoi, 1966; Moreira, 1971; Porpino & Bergqvist, 2002 ; Soibelzon, 2008; Soibelzon et al., 2010; Chimento & Agnolin, 2011; Zamorano et al., 2011; [Zurita (2007) la cita como de Hoffstetter, 1958]). En este sentido, el autor y la fecha que deben acompañar la Tribu “Panochthini” son Castellanos, 1927, puesto que este fue el primero que jerarquizó dicho agrupamiento dentro del grupo familia (ICZN, 1999, Art. 36.1) (ver McKenna & Bell, 1997; Porpino et al 2004; Fernicola, 2008; Cruz et al., 2011; González Ruiz et al., 2011b; Zurita et al., 2011).

El número de taxones de “Panochthini” reconocidos antes de esta contribución era de 3 géneros y 14 especies; 1) *Nopachtus*: *N. coagmentatus* y *N. trouessarti*; 2) *Propanochthus*: *P. bullifer*; y 3) *Panochthus*: *P. tuberculatus*, *P. intermedius*, *P. subintermedius*, *P. lundii*, *P. morenoi*, *P. frenzelianus*, *P. voghti*, *P. (?) nodotianus*, *P. rusconii*, *P. greslebini* y *P. jaguaribensis*. La mayoría de estas especies fueron reconocidas con un criterio taxonómico fundamentalmente tipológico/morfológico (ver Giraudo, 1997; Tinaut & Ruano, 2000; Hevia & Romero, 1999); es así como muchos de los caracteres diagnósticos utilizados en el momento de reconocer nuevas especies (e. g. grosor de los osteodermos) son insuficientes y pueden referirse a un alto grado de

variabilidad intraespecífica, como ya ha sido demostrado en otros “Hoplophorinae” (Perea, 2005).

Para realizar esta revisión, los taxones reconocidos como válidos han sido caracterizados a partir de la evaluación de estructuras anatómicas con caracteres diagnósticos interpretados como claros y confiables. Entre ellos se destacan el grado de neumatización, inclinación de la región naso-frontal, morfología de la coraza y patrones de ornamentación, caracteres dentarios, etc. La aplicación de estos criterios ha tenido como principal consecuencia una notable reducción en el número de taxones. Los géneros *Nopactus* y *Propanochthus* incluyen dos y una especie, respectivamente; en *Nopactus* se transfirió *N. trouessarti* al género *Phlyctaenopyga* (*P. trouessarti*), pero se reconoció una nueva especie, *N. cabrerai* (ver Zamorano et al., 2011); *N. coagmentatus* es una especie válida. *Propanochthus* incluye la especie *P. bullifer*. La reducción evidente es la producida en *Panochthus*, en el cual quedan 6 especies de las 11 mencionadas para el momento de iniciar la Tesis; ellas son: *P. tuberculatus*, *P. intermedius*, *P. subintermedius*, *P. frenzelianus*, *P. greslebini* y *P. jaguaribensis*. *P. nodotianus* se considera *nomen dubium* en esta Tesis.

Los géneros incluidos tradicionalmente dentro de los Panochthini son *Panochthus*, *Nopactus* y *Propanochthus* (ver Hoffstetter, 1958). En la clasificación taxonómica más reciente (Fernicola, 2008: 574), dentro de Panochthinae se ubican la Tribu Panochthini (*Zaphilus* Ameghino y *Panochthus*) y la Tribu Neothoracophorini Castellanos, 1951 (*Nopactus*, *Pseudoneothoracophorus* Castellanos, *Propanochthus* y *Neothoracophorus* Ameghino).

El análisis filogenético indica que los Panochthini (*sensu* Simpsom, 1945a; Hoffstetter, 1958) no son un grupo natural, sino polifilético, ya que *Nopactus* y *Propanochthus* aparecen más vinculados a algunos “Plohophorini”, tales como *Stromaphorus* y *Phlyctaenopyga*. En este marco, el género *Panochthus* aparece claramente como un grupo natural, soportado por cuatro sinapomorfías: la zona nasal está muy inclinada antero-ventralmente formando un ángulo entre el plano palatal y el plano del área rostral superior a 45°; la longitud antero-posterior del cráneo es menor a 1½ de la altura de este último, sin tener en cuenta los procesos descendentes de la arcada cigomática; la orientación de las aberturas nasales externas es antero-ventral; y las figuras centrales, en la región dorsal del tubo caudal, son preponderantemente rugosas. Coincidiendo con Porpino et al. (2010) y con Fernicola & Porpino (2012), *Hoplophorus* (*H. euphractus* en esta Tesis) es el grupo hermano de *Panochthus*,

condición sustentada por una sinapomorfía. En otro clado se agrupan los restantes panochinos (*Nopachtus coagmentatus*, *N. trouessarti* y *Propanochthus bullifer*) y los plohoforinos incluidos en el análisis (*Plohophorus figuratus*, *Pseudoplohophorus absolutus*, *Stromaphorus compressidens* y *Phlyctaenopyga ameghini*). Este agrupamiento está soportado por la trilobulación de los molariformes que comienza a partir del M2.

Como se mencionó anteriormente los plohoforinos no constituyen un grupo natural (ver Perea, 2005; Zurita, 2007; Fernícola, 2008; Zamorano & Scillato-Yané, 2011). Se recalca la condición de los “Plohophorini”, porque excepto los taxones *Plohophorus figuratus* y *Pseudoplohophorus absolutus*, los cuales comprenden un clado bien soportado, los demás taxones (*Nopachtus coagmentatus*, *N. trouessarti*, *Propanochthus bullifer*, *Stromaphorus compressidens* y *Phlyctaenopyga ameghini*), están estrechamente relacionados por una notable similitud en los osteodermos a nivel de ciertas regiones de la coraza dorsal; estas relaciones se evidencian en el árbol de consenso estricto (Fig. 29). Con toda probabilidad los últimos taxones mencionados junto con otros “Plohophorini” formarán un nuevo grupo soportado por caracteres diagnósticos.

Desde un punto de vista cronológico y geográfico, los “Panochtini” poseen registros desde el Mioceno tardío hasta el Pleistoceno tardío, ubicándose su extremo más austral en el sur de Argentina (*Panochthus tuberculatus*; Fitz Roy, Departamento Deseado, Provincia de Santa Cruz), los sectores centro-norte y región Mesopotámica, Uruguay, sur y suroeste de Bolivia y sureste y nordeste de Brasil (*Panochthus greslebini* y *P. jaguaribensis*, estados de Ceará y Paraíba).

"No entiendes realmente algo
a menos que seas capaz
de explicarselo a tu abuela"

Albert Einstein (1879-1955)

Capítulo 7. CONCLUSIONES

a) Nomenclaturales

El análisis nomenclatural efectuado en el marco de esta tesis indica que *Nopachtus* Ameghino, 1888 (ver Ameghino, 1888a) es la grafía correcta del género, enmendado de Ameghino, 1888a. Asimismo, la fecha correcta de *Panochthus subintermedius* corresponde a Castellanos, 1937, y no a Castellanos, 1936.

b) Sistemáticas

Los taxones considerados válidos en este trabajo de Tesis Doctoral son: *Nopachtus coagmentatus* Ameghino, 1888 y *N. cabrerai* Zamorano et al., 2011; *Propanochthus bullifer* (Burmeister, 1874); *Panochthus tuberculatus* (Owen, 1845), *P. frenzelianus* Ameghino, 1889, *P. intermedius* Lydekker, 1895, *P. subintermedius* Castellanos, 1937, *P. greslebini* Castellanos, 1942 y *P. jaguaribensis* Moreira, 1965.

Se concluye que *Panochthus lundii* está basado en material correspondiente a varias especies. *P. morenoi* Ameghino, 1881 es considerada *nomen dubium*, al igual que *P. (?) nodotianus*. *P. morenoi* Ameghino, 1889, *non* Ameghino, 1881, *P. voghti* Ameghino, 1889 y *P. rusconii* Castellanos, 1942 (ver Castellanos, 1942a) son sinónimos de *P. tuberculatus*, especie para la cual se designó el material MLP 16-29 como neotipo.

En *Nopachtus* se reconoció la especie *N. cabrerai* Zamorano et al., 2011, en tanto que *N. trouessarti* fue transferida al género *Phlyctaenopyga* (*P. trouessarti*).

c) Filogenéticas

El análisis filogenético indica que la Tribu "Panochthini" (*sensu* Simpson, 1945a y Hoffstetter, 1958) no constituye un grupo natural, aunque el género *Panochthus*

aparece como un grupo claramente monofilético, siendo *H. euphractus* el taxón hermano. A su vez, *Nopachtus* y *Propanochthus* están filogenéticamente más cercanos a taxones de la Tribu “Plohophorini” que a *Panochthus*.

d) Cronológicas

Nopachtus cabrerai se registra en el Mioceno tardío-Plioceno temprano? (Fm. Monte Hermoso, Montehermosense); *N. coagmentatus* y *Propanochthus* (*P. bullifer*) se registran desde el Mioceno tardío al Plioceno? (Fm. Brochero, “Brocherense” *sensu* Castellanos 1942a). Luego se encuentra un hiato de alrededor de 2 Ma, tal vez atribuible a que *Nopachtus-Propanochthus* y *Panochthus* configuran distintos clados (ver capítulo 5, apartado 1). A su vez, *Panochthus intermedius* y *P. subintermedius* se registran en el lapso Pleistoceno temprano-medio (Ensenadense), en tanto que *P. tuberculatus* y *P. frenzelianus* tienen sus biocrones limitados al Pleistoceno medio-Pleistoceno tardío (Bonaerense-Lujanense). Finalmente, las restantes especies de *Panochthus* (*P. greslebini* y *P. jaguaribensis*) solo puede referirse al Pleistoceno *sensu lato*.

e) Geográficas

Los registros de *Nopachtus* se distribuyen en los valles de las Sierras Pampeanas del sud-oeste de Córdoba, en las cercanías de Villa Cura Brochero (*N. coagmentatus*) y en la Formación Monte Hermoso del SO de la provincia de Buenos Aires (*N. cabrerai*). Los registros de *Propanochthus* provienen de los valles de las Sierras Pampeanas del sud-oeste de Córdoba, en las cercanías de Villa Cura Brochero. Por otra parte, *Panochthus* es un género con una amplia distribución geográfica; se distribuyó en las regiones chaco-pampeana, mesopotámica, subandina y patagónica septentrional; Uruguay; sureste y noreste de Brasil; sureste de Paraguay; y centro y sur de Bolivia. Su límite más austral es la localidad de Fitz Roy, Departamento Deseado, provincia de Santa Cruz de Argentina (*P. tuberculatus*), mientras que los registros del noreste de Brasil constituyen su límite norte (*P. greslebini* y *P. jaguaribensis*).

f) Contrastación de las hipótesis planteadas

Al iniciar esta Tesis Doctoral, se plantearon una serie de hipótesis para ser contrastadas. Ellas fueron:

A) Sistemáticas y filogenéticas

- 1) Los Panochthini son un grupo natural, cuyos integrantes comparten efectivas sinapomorfías.
- 2) Los Panochthini están relacionados filogenéticamente con algunas especies actualmente ubicadas como “Plohophorini”.
- 3) Los Panochthini son el grupo más derivado de Hoplophorinae, lo cual se manifiesta en los caracteres de los osteodermos, morfología de la región anterior del cráneo, alto grado de neumatización, etc.

B) Bioestratigráficas

- Los géneros y especies de Panochthini son buenos indicadores bioestratigráficos, desde el Mioceno tardío hasta el Pleistoceno tardío de la Argentina.

C) Paleoambientales y paleoclimáticas

- Los Panochthini son gliptodóntidos que están relacionados mayormente a ambientes áridos o semiáridos.

La hipótesis A 1) y A 3) son rechazadas, en tanto los “Panochthini” no constituyen un grupo monofilético. A su vez, la hipótesis A 2) es aceptada, ya que *Nopactus* y *Propanochthus* aparecen más vinculadas a algunos taxones de “Plohophorini” que a *Panochthus*.

La hipótesis “Bioestratigráfica” es rechazada. Esto se debe a que los taxones de panochtinos no cuentan con alta frecuencia de hallazgos, excepto *Panochthus tuberculatus*; en algunos casos solamente se conoce la procedencia del material tipo (e.g. *Panochthus subintermedius*, *P. frenzelianus*), y sobre dicha procedencia en muchos casos no se tiene buena precisión.

La hipótesis “Paleoambiental y paleoclimática” no pudo ser sometida a prueba por datos empíricos intrínsecos, vale decir, relacionados con la anatomía de los “Panochthini” tal como fue estudiada. En cambio, la información extrínseca corrobora

parcialmente la hipótesis planteada, pues para las áreas en las cuales vivieron los “Panochthini”, sobre todo los cuaternarios, se presumen condiciones predominantemente semiáridas o áridas.

“Con el simple criterio de datos,
las ciencias naturales no realizarán ningún progreso,
pues estoy convencido de que sin teoría no habría observaciones”.

Charles Darwin (1809-1882).
-Carta a Lyell (1/6/1860)-.

Capítulo 8. APENDICE

Matriz

Taxones \ Caracteres	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	
<i>Propalaehoplophorus australis</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	2	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Glyptodon reticulatus</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	2	1	2	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Nopachtus coagmentatus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	?	1	?	?	?	1
<i>Nopachtus cabrerai</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	0	1	1	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?
<i>Propanochthus bullifer</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	0	?	0	?	0	0	1	2	1	1	2	1	1
<i>Panochthus tuberculatus</i>	2	2	1	1	1	1	1	0	1	1	2	1	1	1	2	1	2	1	1	2	1	1	1	2	2	2	2	2	2	1	1	2	1	2	2	1
<i>P. frenzelianus</i>	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	?	1	1	1	2	1	2	1	1	1	0	1	1	2	2	2	2	2	2	1	1	2	1	2	2	1
<i>P. intermedius</i>	2	2	0	1	1	1	1	0	1	1	2	1	1	1	2	1	2	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	2	1	2	?	?	1
<i>P. subintermedius</i>	1	1	0	0	0	1	?	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	?	?	1	1	1	2	2	2	2	2	2	1	1	2	1	2	1	1
<i>P. greslebini</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	2	2	2	2	2	2	1	1	2	1	2	1	1
<i>P. jaguaribensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	1	1	1	?	0	1	1	2	1	2	2	2	1
<i>Plohophorus figuratus</i>	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	2	0	1	1	2	0	1	1	1	?	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	2	1
<i>Pseudoplohophorus absolutus</i>	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	2	0	1	1	2	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	2	1
<i>Stromaphorus compressidens</i>	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	2	0	0	1	1	0	1	1	1	?	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	2	1
<i>Phlyctaenopyga ameghini</i>	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	2	0	1	1	2	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	2	1
<i>Hoplophorus euphractus</i>	2	1	0	0	1	0	1	0	?	?	2	0	1	?	2	?	?	?	?	?	?	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	2	1	1	2	1

Índices calculados en los análisis filogenéticos

- Índice de Consistencia (IC): En un cladograma, mide el grado de homoplasia de los caracteres individuales o del árbol completo. Para los caracteres se define como: $ci=m/s$ siendo m el número de estados menos uno del carácter y s el número de cambios de estado observados. Para el árbol el índice (IC) se calcula como $IC=M/S$, siendo $M = \sum m$ y $S = \sum s$, es decir, la relación entre la longitud del árbol y su longitud mínima (ver Givnish & Sytsma, 1997).
- Índice de Retención (IR): Farris (1989) introdujo el índice de retención que reduce el sesgo debido a la autapomorfía. Se define del siguiente modo: $RI = (G - S) / (G - M)$. Donde "S" es el número de cambios de estado observado en un árbol particular y "M" el número mínimo de cambios que se pueden producir. "G" es el número de pasos necesarios en el caso del peor camino evolutivo posible: una politomía que involucre a todos los taxones. También: "G" representa el número de pasos para el carácter en un cladograma sin resolver. Se halla a partir de los estados de cada carácter. Para un carácter determinado, del número de estados presentes 0 ó 1 se elige el que sea numéricamente menor. RI es mejor que CI, es alto cuando los cambios de estado ocurren predominantemente en los nodos internos y bajo cuando los cambios están concentrados en ramas pertenecientes a taxones terminales. El RI tiene la ventaja de que no es sensible a los caracteres no informativos, autapomorfías o sinapomorfías.
- Índice de Consistencia Reescalado (ICR): Farris en 1989 también introdujo el índice de consistencia reescalado que es el producto del índice de consistencia y del índice de retención: $ICR=IC \times IR$. El ICR excluye caracteres que no contribuyen a la construcción del árbol (autapomorfías terminales, por ejemplo) previniendo la inflación del IC. También es superior al IR porque excluye totalmente caracteres totalmente homoplásicos pero admite los caracteres que son parcialmente homoplásicos que permiten el soporte de la topología del árbol (Wiley et al., 1991).
- Índice de Consistencia sin Autopomorfias (ICsA): Debido a que el (IC) es susceptible a las autapomorfías, se calcula también este (ver Givnish & Sytsma, 1997).

“...estudien mucho, para poder dominar la técnica que permite dominar la naturaleza y así ayudar a la liberación del hombre”.

Ernesto “Che” Guevara (1928-1967).
-Extraído de la carta que dejó para sus hijos-.

Capítulo 9. BIBLIOGRAFÍA

- AA.VV. 2001. Palaeoology. *In*: Paleobiology II. Derek E. G. Briggs and Peter R. Crowther (eds.) pp. 365-486. Blackwell Science, XVI + 583 PP. U. K.
- Abrantes, E. A. L. & Bergqvist, L. P. 2006. Proposta Filogenética para os Dasypodidae (Mammali, Cingulata). *En*: Paleontologia de Vertebrados: Grandes Temas e Contribuições Científicas (Gallo, V., Brito, P.M.; Silva, H. M. A. & Figueiredo, F. J., eds.). pp. 261-274.
- Ameghino, F. 1877. Noticias sobre las antigüedades indias de la Banda Oriental. *Imprenta de la Aspiración*. Números 86 y 87.
- Ameghino, F. 1881. La antigüedad del hombre en el Plata. *Masson-Igon Hermanos*, Vol. 2, 557 pp. París y Buenos Aires.
- Ameghino, F. 1883. Sobre la necesidad de borrar el género *Schistopleurum* y sobre la clasificación y sinonimia de los Gliptodontes en general. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias*, Córdoba 5: 1-34.
- Ameghino, F. 1885. Nuevos restos de mamíferos fósiles oligocenos recogidos por el Profesor Pedro Scalabrini y pertenecientes al Museo Provincia de la ciudad de Paraná. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias*, Córdoba 8: 5-207.
- Ameghino, F. 1887. Apuntes preliminares sobre algunos mamíferos fósiles nuevos de la República Argentina: 1-17. P. E. Coni, Buenos Aires.
- Ameghino, F. 1888a. Rápidas diagnosis de mamíferos fósiles nuevos de la República Argentina. *Obras Completas*, Vol. 5, p. 471-480. Buenos Aires.
- Ameghino, F. 1888b. *Lista de las especies de mamíferos fósiles del mioceno superior de Monte Hermoso, hasta ahora conocidas*. 21 pp. Buenos Aires.
- Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 6: 32 + 1028 y Atlas de 98 láms.
- Ameghino, F. 1895. Sur les édentés fósiles de l'Argentine. Examen critique, revisión et correction de l'ouvrage de Mr. R. Lydekker: “The extinct edentates of Argentina”, etc. *Revista del Jardín Zoológico de Buenos Ayres*, 3: 97-192.

- Ameghino, F. 1898. Sinopsis geológico-paleontológica de la Argentina. *En: 2º Censo de la República Argentina; Territorio 1*: 115-228.
- Ameghino, F. 1906. Les formations sedimentaries du Cretacé Superieur et du Tertiaire de Patagonie avec parallele entre leurs faunes mammalogiques et celles de l'ancien continents. *Anales de Museo Nacional de Buenos Aires* 3:1-568.
- Ameghino, F. 1908. Las formaciones sedimentarias de la region litoral de Mar del Plata y Chapalmalán. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires*, 10 (3): 343-428.
- Ameghino, F. 1920. Sur les édentés fossiles de l'Argentine. Examen critique, révision et correction de l'ouvrage de M. R. Lydekker "The extinct edentates of Argentina", etc. (Ouvrage à demi-inédite avec des notes additionnelles sur quelques ongulés et carnassiers)/Sobre los desdentados fósiles de la Argentina. Exámen crítico, revisión y corrección de la obra del Señor R. Lydekker "The extinct edentates of Argentina", etc. (Obra mitad inédita y con notas adicionales sobre algunos ungulados y carniceros). Obras Completas y Correspondencia Científica de Florentino Ameghino 11: 447-909.
- Amrine-Madsen, H.; Klopfer, K. P.; Wayne, R. K. & Springer, M. S. 2003. A new phylogenomic marker, apolipoprotein B, provides compelling evidence for eutherian relationships. *Mol. Phylogenet Evol.* 28: 225-240.
- Arnedo, M. A. 1999. Cladismo: la reconstrucción filogenética basada en parsimonia. Monográfico: Evolución y Filogenia de Arthropoda. *Boletín SEA*, 26: 57-84.
- Barquez, R. M.; M. M.; Díaz & Ojeda, R. A. (editores). 2006. Mamíferos de Argentina, sistemática y distribución. Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos. Tucumán, Argentina. 359 pp.
- Benedetto J. L. 2010. El continente de Gondwana a través del tiempo. Una introducción a la Geología Histórica. Academia Nacional de Ciencias. Córdoba. Argentina. 398 pp.
- Bengtson, P. 1988. Open nomenclature. *Palaeontology* 31: 223-227.
- Bergmann, C. 1847. Über die verhältnisse der wärmeökonomie der thiere zu ihrer grösse. *Gottinger studien* 3:595-708.
- Bergqvist, L. P. 1993. Jazimentos pleistocenicos do Estado da Paraíba e seus fósseis. *Revista Nordestina de Biología*, 8 (2): 143-158).
- Bergqvist, L. P.; Abrantes, E. A. L. & Avilla, L. D. S. 2004. The Xenarthra (Mammalia) of São José de Itaboraí Basin (upper Paleocene, Itaboraian), Rio de Janeiro, Brazil. *Geodiversitas* 26 (2): 323-337.
- Blackburn, T. M. & Hawkins, B. A. 2004. Bergmann's rule and the mammal fauna of northern North America. *Ecology* 27:715-724.

- Blainville, H., de. 1864. *Ostéographie ou description iconographique comparée du squelette et du système dentarie des cinq classes d'animaux vertébrés récents et fossiles pour servir de base a la zoologie et à la géologie*. A. Bertrand. París, 63 pp.
- Bonalumi, A.; Martino, R.; Baldo, E.; Zarco, J.; Sfragulla, J.; Carignano, C.; Kraemer, P.; Escayola, M.; Tauber, A.; Cabanillas, A.; Juri, E. & Torres, B. 1999. Hoja Geológica 3166-IV, Villa Dolores. Provincias de Córdoba, La Rioja y San Luis. *Instituto de Geología y Recursos Minerales, Servicio Geológico Minero Argentino*, Buenos Aires. Boletín 250, 123 pp.
- Bonaparte, J. 1960. La sucesión estratigráfica de Monte Hermoso (provincia de Buenos Aires). *Acta Geológica de Lilloana* 3: 273-287. San Miguel de Tucumán.
- Brandoni, D. 2006. Los Megatheriinae (Xenarthra, Tardigrada, Megatheridae) Terciarios de la Argentina. Sistemática, Evolución y Biogeografía. *Tesis Doctoral*, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina, 292 pp.
- Brandoni, D.; Ferrero, B. S. & Brunetto, E. 2010. *Myiodon darwini* owen (xenarthra, mylodontinae) from the late Pleistocene of mesopotamia, argentina, with remarks on individual variability, paleobiology, paleobiogeography, and paleoenvironment. *Journal of vertebrate paleontology* 30 (5): 1547–1558.
- Brehen, G. & Fiedler, K. 2004. Bergmann's rule does not apply to geometrid moths along an elevational gradient in an Andean montane rain forest. *Global Ecology and Biogeography* 13: 7–14.
- Brooks, D. R. & Wiley, E. O. 1988. *Evolution as Entropy: Toward a Unified Theory of Biology*, second edition. Chicago: University of Chicago Press.
- Burmeister, G. 1866. Lista de los mamíferos fósiles del terreno diluviano. *Anales del Museo Público de Buenos Aires* 1: 121-232.
- Burmeister, H. 1872. Uebersicht der Glyptodonten. *Archiv für Naturgeschichte*, 38(1): 250-264. Berlin.
- Burmeister, G. 1874. Monografía de los Glyptodontes en el Museo Público de Buenos Aires. *Anales del Museo Público de Buenos Aires* 2: VI + 1-412.
- Burmeister, H. 1879. Description physique de la République Argentine d'après des observations personnelles et étrangères. III. Buenos Aires: Paul-Emile Coni. 556 pp. *Non vide*
- Camin, J. H. & Sokal, R. R. 1965. A method for deducing branching sequences in phylogeny. *Evolution* 19: 311-326.

- Carlini, A. A.; Ortoz-Jaureguizar, E.; Pascual, R.; Scillato-Yané, G. J. & Vizcaíno, S. F. 1994. The negative paleontological record on the controvertid origin and relationships of the Xenarthra. *VI Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, Resúmenes 21-22.
- Carlini, A. A.; Vizcaíno, S. F. & Scillato-Yané, 1997. Armored Xenarthrans: A Unique Taxonomic and Ecologic Assemblage. *In: Vertebrate Paleontology on the Neotropics. The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. R. Kay, R. H. Madden, R. L. Cifelli, and J. J. Flynn, Eds. Smithsonian Institution Press, pp. 213-226 of VIII + 592 pp. Washington and London.
- Carlini, A. A.; Zurita, A. E. & Aguilera, O. A. 2008. North American Glyptodontines (Xenarthra, Mammalia) in the Upper Pleistocene of northern South America. *Palaeontologische Zeitschrift* 82 (2) 125-138.
- Carlini, A. A.; Ciancio, M. R. & Scillato-Yané, G. J. 2010. Middle Eocene-early Miocene Dasypodidae (Xenarthra) of southern South America, successive faunas in Gran Barranca; biostratigraphy and palaeoecology. *En: Madden, R. H.; Carlini, A. A.; Vucetich, M. G. & Kay, R. F. (Eds) The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*. Pp. 106-129. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Carlini, A. A. & Zurita, A. E. 2010. An introduction to cingulate evolution and their evolutionary history during the Great American Biotic Interchange: Biogeographical clues from Venezuela. *In: M.R. Sánchez-Villagra; O.A. Anguilera. & A.A. Carlini (eds.) Urumaco & Venezuelan Paleontology*, Indiana University Press, p. 233-2155.
- Castellanos, A. 1925. Breves notas sobre evolución de la coraza y del extremo caudal en los Loricata (=Hicanodonta)". *Revista de "El Circulo", número extraordinario*, pp. 93-96. Rosario de Santa Fe.
- Castellanos, A. 1926. Sobre un nuevo gliptodóntido chapadmalense. *Urotherium simplex* n. gen. n. sp. y las formas afines. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural Bernardino Rivadavia* 60: 263-278.
- Castellanos, A. 1931. "La librería del *Glyptodon*" de Ameghino. *Cultura, Órgano de la Biblioteca Popular Bernardino Rivadavia* 3: 4-9.
- Castellanos, A. 1932. Nuevos géneros de gliptodontes en relación con su filogenia. *Physis* 11 (38): 92-100.
- Castellanos, A. 1933. Las arenas del antiguo Río Paraná y la perforación de Villa Ballester (F.C.C.A.) "Quid novi?". *Revista de Asociaciones de Ex-Alumnas y Padres de la Escuela*

- Normal N° 2, año II, n° 5 pág. 11 del separado. Rosario.
- Castellanos, A. 1937. Los sedimentos del Pampeano inferior y del Araucano en el Valle de Los Reartes (Sierra de Córdoba). Publicaciones de la Facultad de Ciencias Matemáticas, Físico-Químicas y Naturales aplicadas a la Industria, (serie Técnico-Científica)6:1-110. Rosario.
- Castellanos, A., 1940, A propósito de los géneros *Plohophorus*, *Nopachthus* y *Panochthus*: Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología, 1(6), 1-279.
- Castellanos, A. 1942a. A propósito de los géneros *Plohophorus*, *Nopachthus* y *Panochthus* (3a. parte). *Public. del Inst. de Fisiogr. y Geol.* (Rosario) XI: 413-592.
- Castellanos, A. 1942b. Los sedimentos prepampeanos del Valle del Nono (Sierra de Córdoba) Argentina. *Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología de la Universidad Nacional del Litoral* 13: 5-62.
- Castellanos, A. 1944. Paleontología estratigráfica de los sedimentos neógenos de la provincia de Córdoba. *Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología de la Universidad Nacional del Litoral* 23: 5-47.
- Castellanos, A. 1951. Un nuevo género de Esclerocaliptino (“*Isolinia*”) descubierto en el arauncaniano del Valle de Los Reartes (Sierras de Córdoba). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* VI (2): 95-100.
- Castellanos A. 1956. Rasgos geomorfológicos del valle de Los Reartes (Sierra de Córdoba). *GAEA*, 10:21-56. Figs. 1-11. Buenos Aires.
- Castellanos, A. 1958. Nota preliminar sobre nuevos restos de mamíferos fósiles en el Brocherense del Valle de Los Reartes (provincia de Córdoba, Argentina). *Congreso Geológico Internacional* (1956) México, 217-233.
- Castellanos, A. 1959. Trascendencia de la obra de Florentino Ameghino. *Revista de la Facultad de Ciencias Naturales de Salta* 1: 35-56.
- Castro, M. C.; Ciancio, M. R. & Carlini, A. A. 2010. *Sobre la dentición de Dasypus (Dasypodidae, Cingulata, Xenarthra): morfología y posibles homologías. XXIII Jornadas Argentinas de Mastozoología*, Bahía Blanca. Libro de Resúmenes: p.91.
- Castro, M. C.; Ciancio, M. R.; Galliari, F.; Asher, R. & Carlini, A. A. 2011. Análisis cuantitativo de la erupción dentaria en *Dasypus* (Mammalia, Xenarthra): implicancias evolutivas. *XXIV Jornadas Argentinas de Mastozoología*, La Plata. Resúmenes en CD.
- Cattoi, N. V. 1966. *Edentata*. In: Pascual, R., Ortega Hinojosa, E., Gondar, D. y Tonni, E. P. *Paleontografía Bonaerense*, fasc. IV, Vertebrata: 59-100 de XX + 1-202. A. V. Borrello, Editor. La Plata.

- Chebez, J. C. 2008. Los que se van. Fauna argentina amenazada. Tomo 3. Ed. Albatros. Buenos Aires.
- Chimento, N. R. & Agnolin, F. L. 2011. Mamíferos del pleistoceno superior de Santiago del Estero (Argentina) y sus afinidades paleobiogeográficas. *Papéis Avulsos de Zoologia* 51 (6): 83-100. São Paulo.
- Chorn, J. & Whetstone, K. N. 1978. On the use of the term *nomen vanum* in taxonomy. *J. Paleo.*, 52(2):494.
- Ciancio, M. R. 2010. Los Dasypodoidea (Mammalia, Xenarthra) del Deseadense (Oligoceno) de América del Sur. Su importancia filogenética y bioestratigráfica. *Tesis doctoral*, Universidad Nacional de la Plata, 220 pp.
- Ciancio, M. R.; Vieytes E. C.; Castro, M. C. & Carlini, A. A. 2010. *Estructura del esmalte en Dasypus (Xenarthra, Dasypodidae), consideraciones filogenéticas preliminares. XXIII Jornadas Argentinas de Mastozoología*, Bahía Blanca. Libro de Resúmenes: p.89.
- Ciancio, M. R.; Castro, M. C.; Galliari, F. C.; Carlini, A. A. & Asher, R. J. 2012. *Evolutionary implications of dental eruption in Dasypus (Xenarthra). Journal of Mammalian Evolution* 19:1-8.
- Cifelli, R. L. 1983. Eutherian tarsals from the late Paleocene of Brazil. *Am. Mus. Novit.* 2761:1-31.
- Cione, A.L. 1988. *Los peces de las formaciones marinas del Cenozoico de Argentina*. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, pp. 588.
- Cione, A. L. & Tonni, E. P. 1995a. Los estratotipos de los pisos Montehermosense y Chapadmalalense (Plioceno) del esquema cronológico sudamericano. *Ameghiniana* 32 (4): 369-374.
- Cione, A. L. & Tonni, E. P. 1995b. Bioestratigrafía y cronología del Cenozoico superior de la Región Pampeana. En: Alberdi, M. T., Leone, G. y Tonni, E. P. (Eds.): *Evolución biológica y climática de la Región Pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo Occidental*, 2: 47-74.
- Cione, A. L. & Tonni, E. P. 1995c. Chronostratigraphy and "Land-Mammal Ages" in the Cenozoic of Southern South America: Principles, Practices, and the "Uquian" Problem. *Journal of Paleontology*, 69 (1): 135-159.
- Cione, A. L. & Tonni, E. P. 1999. Biostratigraphy and chronological scale of uppermost Cenozoic in the Pampean area, Argentina. En: Rabassa, J. & Salemme, M. C. (Eds.): *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, 3: 23-52.

- Cione, A. L.; Tonni, E. P.; Bond, M.; Carlini, A. A.; Pardiñas, U. F. J.; Scillato Yané, G.; Verzi, D. & Vucetich, M. G. 1999. Occurrence charts of Pleistocene mammals in the Pampean area, eastern Argentina. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, Special Volume 12, Quaternary vertebrate paleontology in South America (E. P. Tonni & A. L. Cione eds.), pp. 53-73 A. A. Balkema, Rotterdam.
- Cione, A. L.; Azpelicueta, M. M.; Bond, M.; Carlini, A. A.; Casciotta, J. R.; Cozzuol, M. A.; de la Fuente, M. S.; Gasparini, Z.; Goin, F.; Noriega, J. I.; Scillato-Yané, G. J.; Soibelzon, L.; Tonni, E. P.; Verzi, D. H. & Vucetich, M. G. 2000. The Miocene vertebrates from Paraná, eastern Argentina. En: F.G. Aceñolaza & R. Herbst (eds.), *El Neógeno de Argentina. Serie Correlación Geológica* 14: 191-237.
- Cione, A. L. & Tonni, E. P. 2001. Correlation of pliocene to holocene southern South American and European vertebrate-bearing units. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana* 40(2): 167-173.
- Cione, A. L. Tonni, E. P. & San Cristóbal, J. O. 2002. A middle Pleistocene marine transgression in central-eastern Argentina. *Current Research in the Pleistocene* 19: 16-18.
- Cione, A. L. & Tonni, E. P. 2005. Bioestratigrafía basada en mamíferos del Cenozoico Superior de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Relatorio del XVI Congreso Geológico Argentino* (La Plata, 2005), "Geología y recursos minerales de la Provincia de Buenos Aires", R.E. de Barrio, R. O. Etcheverry, M. F. Caballé y E. Llambías, eds., pp. 183-200.
- Colaboradores de Wikipedia. 2010. 'Heinrich Ernst Beyrich'. *Wikipedia, La enciclopedia libre*, 24 septiembre 2010, 08:01 UTC, <http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Heinrich_Ernst_Beyrich&oldid=40496335>.
- Colaboradores de Wikipedia. 2011. 'Villa Cura Brochero', *Wikipedia, La enciclopedia libre*, 17 febrero 2011, 18:46 UTC, <http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Villa_Cura_Brochero&oldid=44171931>.
- Crisci, J. V. 1982. Parsimony in evolutionary theory: law or methodological prescription? *J. of Theoretical Biology* 97: 485-494.
- Croft, D. A.; Flynn, J. J. & Wyss, A. R. 2007. A new basal Glyptodontoid and other Xenarthra of the early Miocene Chucal Fauna, Northern Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27 (4): 781-797.

- Cruz, L. E. 2011. La megafauna del Pleistoceno - Holoceno temprano de la Provincia de Córdoba y su comparación con la de Buenos Aires. Sistemática, Bioestratigrafía y Dinámica Faunística. *Tesis doctoral*, Universidad Nacional de la Plata, 226 pp.
- Cruz, L. E.; Zamorano, M. & Scillato-Yané, G. J. 2007. *Panochthus subintermedius* Castellanos (Xenarthra, Glyptodontidae): redescrición e implicancia biocronológica. *Ameghiiniana* 44 (4) Suplemento-Resúmenes: 13.
- Cruz, L. E.; Zamorano, M. & Scillato-Yané, G. J. 2011. Diagnosis and redescription of *Panochthus subintermedius* Castellanos (Xenarthra, Glyptodontia) from the Ensenadan (early-middle Pleistocene) of Buenos Aires (Argentina). *Palaeontologische Zeitschrift* 85 (2): 115-123.
- de Jong, W. W.; Zweers, A.; Joysey, K. A.; Gleaves, J. T. & Boulter, D. 1985. Protein sequence analysis applied to Xenarthran and Pholidote phylogeny. En Montgomery, G.G, (ed.). *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths, and Vermilinguas*. Washington, DC. Smithsonian Institution Press. 65-76.
- De queiroz, K. 1985. Phylogenetic Systematics of Iguanine Lizards: A Comparative Osteological Study. *Master's thesis*, San Diego State University.
- Delsuc, F.; Catzeflis, F. M.; Stanhope, M. J. & Douzery E. J. P. 2001. The evolution of armadillos, anteaters and sloths depicted by nuclear and mitochondrial phylogenies: Oimplications for the status of the enigmatic fossil *Eurotamandua*. *Proceedings of the Royal Society of London series B* (268): 1605-1615.
- Delsuc, F.; Scally, M.; Madsen, O.; Stanhope, M. J.; de Jong, W. W. Catzeflis, F. M.; Springer, M. S. & Douzery, E. J. P. 2002. Molecular phylogeny of the living xenarthrans and the impact of character and taxon sampling on the placental tree rooting. *Molecular Biology and Evolution* 19 (10): 1656-1671.
- Delsuc, F.; Stanhope, M. J. & Douzery, E. J. P. 2003. Molecular systematic of armadillos (Xenarthra, Dasypodidae): contribution of maximum likelihood and Bayesian analyses of the mitochondrial and nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 28: 261-275.
- Denaro, L., de. 2007. *Tras las huellas del Venerable Cura Brochero*, Córdoba, Corintios.
- Diaz, G. B. & Ojeda R. A. (eds.). 2000. *Libro rojo de mamíferos amenazados de la Argentina*. SAREM, 106 pp.
- Doering, A. 1882. Informe oficial de la Comisión Científica agregada al Estado Mayor General de la expedición al Río Negro. *Entrega III (Geología)* 299-530.

- Edwards, A. W. & Cavalli-Sforza, L. L. 1963. The reconstruction of evolution. *Ann. Hum. Genet.* 27: 104-105.
- Eizirik, E.; Murphy W. J. & O'Brien, S. J. 2001. Molecular dating and biogeography of the early placental Mammal radiation. *The Journal of Heredity* 92 (2): 212-219.
- Emry, R. J. 1970. A North American Oligocene pangolin and other additions to the Pholidota. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 142: 459-510.
- Engelmann, G. F. 1985. The phylogeny of the Xenarthra. In: G. G. Montgomery (ed.), *The evolution and ecology of armadillos, sloths, and vermilinguas*, Washington D. C.: Smithsonian Institution Press, pp. 51-64.
- Fariña, R. A. 1985. Some functional aspects of mastication in Glyptodontidae. *Fortschritte der Zoologie* 30: 277-280.
- Fariña, R. 1993. Análisis filogenético de Glyptodontia. *Ameghiniana* 30 (3): 329-330.
- Fariña, R. A. 2000. Física y Matemáticas para reconstruir la vida en el pasado. *Actas de Fisiología* 6: 45-70.
- Fariña, R. A.; Vizcaíno, S. F. & Bargo. 1998. Body mass estimations in lujanian (late pleistocene-early Holocene of south America) mammal megafauna. *Mastozoología Neotropical* 5 (2): 87-108.
- Fariña, R. A. & Vizcaíno, S. F. 2001. Carved teeth and strange jaws: How glyptodonts masticated. In: Biomechanics and Paleobiology of Vertebrates (SF Vizcaíno, RA Fariña y C Janis, eds.). *Acta Paleontologica Polonica* (Special Issue) 46: 87-102.
- Farris, J. S. 1989. The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics* (5): 417-419.
- Ferigolo, J. 1985. Evolutionary trends in the histological pattern in the teeth of Edentata (Xenarthra). *Archives of Oral Biology* 30: 71-82.
- Fernicola, J. C. 2005. Análisis filogenético de la familia Glyptodontidae Gray. *Ameghiniana* 42 (4): 27R.
- Fernicola, J. C. 2008. Nuevos aportes para la sistemática de los Glyptodontia Ameghino 1889 (Mammalia, Xenarthra, Cingulata). *Ameghiniana* 45 (3): 553-574.
- Fernicola, J. C.; Fariña, R. & Vizcaíno, S. F. 2002. Análisis filogenético de la familia Glyptodontidae Burmeister, 1879. *1º Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados*, resúmenes: 32-33.
- Fernicola, J. C. & Porpino K. O. 2012. Exoskeleton and Systematics: A Historical Problem in the Classification of Glyptodonts. *Journal of Mammalian Evolution* 19 (1): 1-13.

- Fidalgo, F.; Colado, U. & de Francesco, F. 1973. Sobre ingresiones marinas cuaternarias en los partidos de Castelli, Chascomús y Magdalena (Provincia de Buenos Aires). In *Actas del Quinto Congreso Geológico Argentino, Buenos Aires*: 227-240.
- Figini, A. J.; Huarte, R.; Carbonari, J. & Tonni, E. P. 1998 Edades C 14 en un perfil del arroyo Tapalqué, provincia de Buenos Aires, Argentina. Contribución a la cronología de los acontecimientos faunístico ambientales. *Actas del X Congreso Latinoamericano de Geología*, 1: 27-31.
- Gaido, M. F.; Murra, J. A. F. & Sapp, M. 2006. Hoja Geológica 3166-36, Valle de Calamuchita, 1:100.000. Boletín N° 361. *Instituto de Geología y Recursos Minerales*. Buenos Aires.
- Gaudin, T. J. 1995. The ear region of edentates and the phylogeny of the Tardigrada (Mammalia, Xenarthra). *Journal of Vertebrate Paleontology* 15: 672-705.
- Gaudin, T. J. 1999. The morphology of xenarthrous vertebrae (Mammalia, Xenarthra). *Fieldiana n.s.* 41: 1-38.
- Gaudin, T. J. 2004. Phylogenetic relationships among sloths (Mammalia, Xenarthra, Tardigrada): the craniodental evidence. *Zoological Journal of the Linnean Society* 140: 255-305.
- Gaudin, T. J.; Wible, J. R.; Hopson, J. A. & Turnbull, W. D. 1996. Reexamination of the morphological evidence for the Cohort Epitheria (Mammalia, Eutheria). *Journal of Mammalian Evolution* 3 (1): 31-79.
- Gaudin, T. J. & Wible, J. R. 2006. The phylogeny of living and extinct armadillos (Mammalia, Xenarthra, Cingulata): a craniodental analysis. En Carrano, M. T., Gaudin, T. J., Blob, R. W. & Wible, J. R. (eds.). *Amniote Paleobiology: Perspectives on the Evolution of Mammals, Birds and Reptiles*. Chicago: University of Chicago Press: 153-198.
- Gaudin, T. J.; Emry, R. J. & Wible, J. R. 2009. The phylogeny of living and extinct pangolins (Mammalia, Pholidota) and associated taxa: A morphology based analysis. *Journal of Mammalian Evolution* 16: 235-305.
- Geist, V. 1987. Bergmann's rule is invalid. *Canadian Journal of Zoology* 65: 1035-1038.
- Gervais, H. & Ameghino, F. 1880. Los mamíferos fósiles de la América del Sur. Sabihe Igon (eds.): 225 pp. Paris- Buenos Aires.
- Gillette, D. D. & Ray, C. E. 1981. Glyptodonts of North America. *Smithsonian Contributions to Palaeobiology* 40: 1-251.
- Giraud, A. 1997. El Concepto de especie. Parte I. *Natura Neotropicalis* 28 (2): 161-169.

- Givnish, T. J. & Sytsma, K. J. 1997. Consistency, characters, and the likelihood of correct phylogenetic inference. *Mol. Phylogenet. Evol.* 7: 320–330.
- Goloboff, P. A. & Farris, J. S. 2001. Methods for quick consensus estimation. *Cladistics* 17:S26–S34.
- Goloboff, P. A.; Farris, J. & Nixon, K. 2008a. TNT: Tree Analysis Using New Technology, version 1.1 (Willi Hennig Society Edition). Program and documentation available at <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny/tnt>.
- Goloboff, P. A.; Farris, J. & Nixon, K. 2008b. A free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24: 774–786.
- González Bonorino, F. 1965. Mineralogía de las fracciones arcilla y limo del Pampeano en el área de la ciudad de Buenos Aires y su significado estratigráfico y sedimentológico. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 20 (1): 67-148.
- González Ruiz, L. R.; Zurita, A. E.; Fleagle, J.; Scillato-Yané, G. J.; Dozo, M. T. & Zamorano, M. 2011a. The southernmost record of a Neuryurini Hoffstetter, 1958 (Mammalia, Xenarthra, Glyptodontidae). *Palaeontologische Zeitschrift* 85 (2): 155-161.
- González Ruiz, L. R.; Zurita, A. E.; Scillato-Yané, G. J. & Zamorano, M. 2011b. A new Glyptodontidae Gray, 1869 (Mammalia, Xenarthra, Cingulata) from the middle Miocene of central Patagonia, Argentina. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 28 (3) : 566-576.
- Gray, J. E. 1869. Tesis Doctoral inédita, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay, 140 pp.
- Hennig, W. 1968. *Elementos de una sistemática filogenética*. Eudeba. Buenos Aires.
- Hevia, G. M. & Romero, J. M. 1999. Sistemática y Paleontología. En: Meléndez, B. (ed.), *Tratado de Paleontología*. Consejo Superior de Investigaciones Científicas 5: 137-188. Madrid.
- Hoffstetter, R. 1955. Sur le genotype de *Glyptodon* Owen. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, (2)27(5):408-413 fig. 1. Paris.
- Hoffstetter, R. 1958. Xenarthra. In: *Traité de Paléontologie* (J. Piveteau, ed.), 6 (2): 535-636. Paris.
- Hoffstetter, R. 1963. Les glyptodontes du Pléistocène de Tarija (Bolivie). 1: Genres *Hoplophorus* et *Panochthus*. *Comptes Rendus de la Société Géologique de France*, 1963:96. Paris.
- Hoffstetter, R. 1964. Les glyptodontes du Pléistocène de Tarija (Bolivie). 1: Genres *Hoplophorus* et *Panochthus*. *Bulletin de la Société Géologique de France*, (7)5:126-

- 133, lám. 10, figs. 1-2. Paris.
- Hoffstetter, R. 1978. Une faune de mammifères pléistocènes au Paraguay. *Comptes Rendus de la Société Géologique de France*, 1978(1):32-33, 1 fig. Paris.
- Hoffstetter, R. 1982. Les edentés xenarthres, un groupe singulier de la faune néotropical (origine, affinités, radiation adaptative, migrations et extinctions). In : *Palaeontology, Essential of Historical Geology* (E. Montanaro Galitelli, ed.), pp. 383-443. Modena.
- International Commission on Zoological Nomenclature. 1985. *International code of zoological nomenclature*, 3rd edn. Berkeley and Los Angeles, CA: University of California Press.
- International Commission on Zoological Nomenclature, 1999. *International Code of Zoological Nomenclature*. Pp. XXV + 1-156. International Trust for Zoological Nomenclature.
- International Stratigraphic Chart. 2009. International Commission on Stratigraphy.
- Kearney, M., & Clark, J. M. 2003. Problems due to missing data in phylogenetic analyses including fossils: A critical review. *J. Vert. Paleo.* 23:263–274.
- Kerber, L. & Oliveira, E. V. 2008. Novos Fósseis de Vertebrados para a Sanga da Cruz (Pleistoceno Superior), Alegrete, RS, Brasil. *Revista Pesquisas em Geociências*, 35(2): 39-45. Porto Alegre.
- Kluge, A. G. & Farris, J. S. 1969. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Systematic Zoology* 18: 1-32.
- Kraglievich, J. L. 1934. *La antigüedad de las faunas de Monte Hermoso y Chapadmalal, deducidas de su comparación con las que le precedieron y sucedieron*. Imprenta “El Siglo Ilustrado”, 136 pp. Montevideo.
- Kraglievich, J. L. 1952. El perfil geológico de Chapadmalal y Miramar, Provincia de Buenos Aires. *Revista del Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata*, 1: 8-37.
- Kraglievich, J. L. 1953. La llanura bonaerense a través de un perfil geológico. *Revista Mundo Atómico* (Septiembre 1953): 88-98, Buenos Aires.
- Krmpotic, C. M. 2009. Los Eutatini (Xenarthra, Dasypodidae) del neogeno tardío, cono sur de América del Sur. Filogenia diversidad e historia biogeográfica. *Tesis doctoral*, Universidad Nacional de la Plata, 340 pp.
- Krmpotic, C. M.; Ciancio, M. R.; Barbeito, C. & Carlini, R. C. 2009. Osteoderm morphology in recent and fossil euphractine xenarthrans. *Acta Zoológica* 90, 339–351.
- Lund, P. W. 1839. Blik paa Brasiliens dyreverden för sidste jordomvaeltning. Anden afhandling: Pattedyrene (Lagoa Santa d. 16de novbr. 1837). *Det kongelige Danske Videnskabernes Selskabs naturvidenskabelige og matematiske Afhandlinger*, 8:61-144 (pp. 1-84, of separatum), pls. 1-13 + (1). Kjøbenhavn. (*Non vide*).

- Lund, P. W. 1842. Blik paa Brasiliens Dyreverden för sidste jordomvaeltning. Fjerde Afhandling: Fortsaettelse af Pattedyrene. Lagoa Santa d. 30 Januar 1841. Copenhagen. - K. *Danske videnskabernes Selskabs naturvidenskabelige og matematiske Afhandlinger* IX:137- 208. (Portuguese transl. Lund, P.W. 1950. Chapert X:317-377). (*Non vide*).
- Lund, P. W. 1844. Conspectus Dasypodum. *Oversigt over det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Forhandlinger* 1843: 79–83. (*Non vide*).
- Lydekker, R. 1887. Catalogue of the fossil Mammalia in the British Museum (Natural History). 5: xxxv + 1-345, figs. 1-55. British Museum (Natural History), London.
- Lydekker, R. 1895. Contributions to a Knowledge of the Fossil Vertebrates of Argentina. 2. The Extinct Edentates of Argentina. *Anales del Museo de La Plata (Paleontología Argentina III)*: 1-118.
- MacPhee, R. D. E. & Reguero, M. A. 2010. Reinterpretation of a Middle Eocene record of Tardigrada (Pilosa, Xenarthra, Mammalia) from La Meseta Formation, Seymour Island, West Antarctica. *American Museum Novitates* 3689: 1–21.
- Maddison, W. P. & Maddison D. R. 2010. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.73 <http://mesquiteproject.org>
- Madsen, O.; Scally, M.; Douady C. J.; Kao D. J.; Debry, R. W.; Adkins, R.; Amrine, H. M.; Stanhope, M. J.; De Jong, W. W. & Springer, M. S. 2001. Parallel adaptative radiations in two major clades of placental mammals. *Nature* 409: 610-614.
- Marshall, L. G.; Webb, S. D.; Sepkoski, J. J. & Raup, D. M. 1982. Mammalian evolution and the Great American Interchange. *Science* 215: 1351- 1357.
- Marshall, L.; Berta, A.; Hoffstetter, R.; Pascual, R.; Reig, O.; Bombin, M. & Mones, A. 1984. Mammals and stratigraphy: geochronology of the continental mammal-bearing Quaternary of South America. *Paleovertebrata, Mém. Extr.*, pp. 1-76.
- Matthew, W. D. 1918. A revision of the lower Eocene Wasatch and Wind River faunas. Part 5- Insectivora, Glires, Edentata. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 38: 565-657.
- Mayr, E. 1969. Principles of Systematic Zoology. New York: McGraw-Hill.
- McDonald, H. G. 2003. Xenarthran skeletal anatomy: primitive or derived (Mammalia, Xenarthra). *Senckenbergiana Biologica* 83 (1): 5-17.
- McDonald, H. G.; Agenbroad, L. D. & Manganaro Haden, C. 2004. Late Pleistocene mylodont ground sloth *Paramylodon harlani* (Mammalia: Xenarthra) from Arizona. *The Southwestern Naturalist* 49: 229–238.
- McKenna, M. C. 1975. Toward a phylogenetic classification of the Mammalia. In W.P. Luckett and P.S. Szalay, eds. *Phylogeny of the primates*. Plenum, New York, pp 21-46.

- McKenna, M. C. & Bell, S. K. 1997. Classification of Mammals Above the Species Level. Columbia University Press, New York, 640 pp.
- Meiri, S. & Dayan, T. 2003. On the validity of Bergmann's rule. *Journal of Biogeography* 30: 331–351.
- Meiri, S.; Yom-Tov, Y. & Geffen, E. 2007. What determines conformity to Bergmann's rule? *Global Ecology and Biogeography* 16: 788–794.
- Mercerat, A. 1891. Datos sobre restos de Mamíferos fósiles pertenecientes a los Bruta conservados en el Museo de La Plata y procedentes de los terrenos eocenos de patagonia. *Revista del Museo de La Plata* 2: 5-46.
- Mones, A. 1986. Paleovertebrata Sudamericana. Catálogo Sistemático de los Vertebrados Fósiles. Parte I (Lista preliminar y bibliografía). *Cour. Forsch.-Inst. Senckenbergiana* 82: 1-625. Frankfurt.
- Mones, A. 1987. Gondwanatheria, un nuevo orden de Mamíferos Sudamericanos (Mammalia: Edentata: ?Xenarthra). *Comunicaciones Paleontológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo* 18: 237–240.
- Mones, A. 1989. Nomen dubium vs. nomen vanum. *J. Vertebr. Paleontol.* 9: 232–234.
- Mones, A. 1994. Las vicisitudes del género *Panochthus* Burrmeister, 1866 (Mammalia: Cingulata: Glyptodontidae). *Comunicaciones Paleontológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo*. II (27): 79-85.
- Mones, A. & Francis, J. C. 1973. Lista de los vertebrados fósiles del Uruguay, II. Mammalia. *Comunicaciones Paleontológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo*, 1 (4): 39-97.
- Mones, A. & Mehl, J. 1990. La presencia de *Macroeuphractus* aff. *moreni* (Lydekker, 1895), en la Formación La Paz (Plioceno), Bolivia. Aspectos taxonómicos y bioestratigráficos (Mammalia: Cingulata: Dasypodidae). *Comunicaciones Paleontológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo* 22: 17-31.
- Montero, R. & Autino, A. 2009. Sistemática y filogenia de los Vertebrados con énfasis en la fauna argentina. Segunda edición. Universidad Nacional de Tucumán. Tucumán, Argentina.
- Moreira, L. E. 1965. Notas previas sobre nova espécie de mamífero fóssil do Estado do Caerá, Brasil. *Hy Hy Té* 24(*Revista de Faculdade de Filosofia do Crato*) 2: 41-49.
- Moreira, L. E. 1971. Os gliptodontes do Nordeste do Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciencias*, 43 (suplemento): 529-552.

- Moreno, F. P. 1882. Patagonia, resto de un antiguo continente hoy sumergido. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*. 14: 97-131. Buenos Aires.
- Moreno, F. P. 1888. Informe preliminar de los progresos del Museo La Plata durante el primer semestre de 1888, presentado al señor ministro de Obras Públicas de la provincia de Buenos Aires. *Boletín del Museo La Plata*.
- Moreno, F. P. & Mercerat, A. 1891. Exploración arqueológica de la provincia de Catamarca: Paleontología. *Revista del Museo de La Plata* (1): 222-236.
- Morrone, J. J.; Cigliano, M. M. & CRISCI, J. V. 1992. Cladismo y diversidad biológica. *Ciencia Hoy* 4 (21): 26-34.
- Murphy, W. J.; Eizirik, E.; Johnson, W. E.; Zhang, Y. P.; Ryde0r, O. A. & O'Brien, S. J. 2001. Molecular phylogenetics and the origins of placental mammals. *Nature* 409: 614-618.
- Nabel, P. E.; Cione, A. & Tonni, E. P. 2000. Environmental changes in the Pampean area of Argentina at the Matuyama-Brunhes (C1r-C1n) Chrons boundary. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 162 (3-4): 403-412.
- Nelson, G. & Platnick, N. I. 1981. Systematic and biogeography: cladistic vicariance. *Columbia University Press*, New York.
- Nodot, L. 1855. Description d'un nouveau genre d'édenté fossile renfermant plusieurs espèces voisines des glyptodons, et classification méthodique de treize espèces appartenant à deux genres. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, 41(8) : 335-338. Paris.
- Nodot, L. 1857. Description d'un nouveau genre d'édenté fossile renformat plusierus especes voisines du Glyptodon. *Mémoire Academie Impériale Sciences, Arts, Belles Lettres Dijon*. 5 (2): 1-170.
- Norell, M. A. & Wheeler, W. C. 2003. Missing entry replacement data analysis: a replacement approach to dealing with missing data in paleontological and total evidence data sets. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 23 (2): 275-283.
- Novacek, M. J. 1992. Mammalian phylogeny: shaking the tree. *Nature* 356: 121-125.
- Novacek, M. J. & Wyss, A. R. 1986. Higher-level relationships of the recent eutherian orders: morphological evidence. *Cladistics* 2: 257-87.
- Olivares, A. I.; Verzi, D. H. & Vassallo, A. I. 2004. Masticatory morphological diversity and chewing modes in South American caviomorph rodents (family Octodontidae). *Journal Zoological Londres*. 263, 167-177.
- Owen, R. 1839. Note on the *Glyptodon*. En: W. Parish (ed.), *BuenosAires and the Provinces of the Rio de La Plata*, pp. 1-178.
- Owen, R. 1845. Descriptive and illustrated catalogue of the fossil organic remains of

- Mammalia and Aves. *Museum of the Royal College of Surgeons of London*, 391 p. London.
- Owen, R. 1846. Notices of some Fossil Mammalia of South America. *Report of the Sixteenth meeting of the British Association for the Advancement of science. Transactions of the sections*: 65-67.
- Pardiñas, U. F. J.; Gelfo, J.; San Cristóbal, J. O.; Cione, A. L. & Tonni, E. P. 1996. Una asociación de organismos marinos y continentales en el Pleistoceno superior en el sur de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Actas XIII Congreso Geológico Argentino y III Congreso de Exploración de Hidrocarburos* 5: 95-112.
- Parera, A. 2002. Los mamíferos de la Argentina y la región austral de Sudamérica. 1º. ed., Buenos Aires: El Ateneo, 453 pp.
- Pascual, R. 2006. Evolution and Geography: The Biogeographic History of South American Land Mammals. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 93 (2): 209-230.
- Pascual, R.; Ortega, E. J.; Gondar, D. & Tonni, E. P. 1965. Las edades del Cenozoico mamífero de la Argentina, con especial atención a aquéllos del territorio bonaerense. *Anales Com. Invest. Cient. Buenos Aires* 6: 165-193.
- Pascual, R. & Odreman Rivas, O. 1971. Evolución de las comunidades de los vertebrados del Terciario argentino. Los aspectos paleozoogeográficos y paleoclimáticos relacionados. *Ameghiniana* 8: 372-412.
- Patterson, B. & Pascual, R. 1968. Evolution of mammals of southern continents. V. The fossil mammal fauna of South America. *Quaternary Review Biology* 43 (4): 409-451.
- Patterson, B. & Pascual, R. 1972. The fossil mammal fauna of South America. In: A. Keast, F. C. Erk and B. Glass (eds.), *Evolution, Mammals, and Southern Continents*. State University of New York Press, pp. 247-309. Albany.
- Patterson B.; Segall W. & Turnbull W. D. 1989 The ear region in xenarthrans (= Edentata, Mammalia). Part I. Cingulates. *Fieldiana: Geology* n. s. 18: 1-46.
- Patterson, B.; Segall, W. & Turnbull, W. D. 1992. The ear region in xenarthrans (=Edentata: Mammalia). Part II. Pilosa (sloths and anteaters), palaenodonts, and a miscellany. *Fieldiana* n.s. 24:1-79.
- Paula Couto, J. C. 1954. Sobre alguns mamíferos fósseis do Ceará. *Arquivos do Museu Nacional* 42 Part 1: 195-210.
- Paula Couto, J. C. 1957. Sobre um gliptodonte do Brasil. *Boletim Divisão de Geologia e Mineralogía*, Vol. 165, p. 1-37. Rio de Janeiro.
- Paula Couto, J. C. 1962. Relatório à Diretoria do Museu Nacional sobre a excursão realizada no

- periodo de 26.12.1961 a 05.02.1962 a à região nordeste brasileira, 5 pp.
- Paula Couto, J. C. 1979. Tratado de Paleomastozoología. *Academia Brasileira de Ciencias*, Rio de Janeiro, 590 pp.
- Perea, D. 2005. *Pseudoplohophorus absolutus* n. sp. (Xenarthra, Glyptodontidae), variabilidad en Sclerocalyptinae y redefinición de una biozona del Mioceno Superior de Uruguay. *Ameghiniana* 42: 175-190.
- Pérez, L. M.; Scillato-Yané, G. J. & Vizcaíno, S. F. 2000. Estudio morfofuncional del aparato hiodeo de *Glyptodon cf. clavipes* (Cingulata: Glyptodontidae). *Ameghiniana* 37 (3): 293-299.
- Politis, G. & Gutiérrez, M. 1998. Gliptodontes y cazadores-recolectores de la Región Pampeana (Argentina). *Latin American Antiquity*, 9 (2): 111-134.
- Porpino, K. O. & Bergqvist, L. P. 2002. Novos achados de *Panochthus* (Mammalia, Cingulata, Glyptodontoidea) no Nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 4: 51-62.
- Porpino, K. O.; Fernicola, J. C. & Bergqvist, L. P. 2009. A new cingulate (Mammalia: Xenarthra) *Pacharmatherium brasiliensis* sp. nov., from the late Pleistocene of the Northeastern Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29 (3): 881-893
- Porpino, K. O.; Fernicola, J. C. & Bergqvist, L. P. 2010. Revisiting the intertropical brazilian species *Hoplophorus euphractus* (Cingulata, Glyptodontoidea) and the phylogenetic affinities of *Hoplophorus*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30 (3): 911-927.
- Pouchet, G. 1866. Contribution a l'anatomie des édentés. *Journal de L'anatomie et de la Physiologie* 3:337-353.
- Pujos, F. 2006. *Megatherium celendinense* sp. nov. from the Pleistocene of the Peruvian Andes and the phylogenetic relationships of Megatheriines. *Paleontology*, **49** (2): 285-306.
- Pujos, F. 2008. Paleogeographic distribution and anatomical adaptations in Peruvian megatheriine ground sloths (Xenarthra: Megatherioidea). In: S.F. Vizcaíno & W.J. Loughry (eds.), *The Biology of the Xenarthra*. University Press of Florida, Gainesville, Florida, pp. 56-63.
- Pujos, F. & Salas, R. 2004. A systematic reassessment and paleogeographic review of fossil Xenarthra from Peru. *Bulletin de Institut Français d'Études Andines*, 33: 331-377.
- Real Academia Española. 2011. *Ortografía de la lengua española*. Espasa, LII + 748 pp. Buenos Aires.
- Redford, K. H. & Eisenberg, J. F. 1992. Mammals of the Neotropics. The Southern Cone. University of Chicago, Chicago. 430 pp.

- Reig, O. A. 1981. Teoría del origen y desarrollo de la fauna de mamíferos de América del Sur. *Monographiae Naturae. Museo Municipal de Ciencias Naturales "Lorenzo Scaglia"*: 1-162.
- Richter, R. 1952. Die Illegitimität bilder-loser Arten und Gattungen in der *Paläontologie Senckenbergiana*, 33 (1-3): 75-77. Frankfurt am Main.
- Rodriguez, M. A; Olalla-Tárraga, M. A. & Hawkins, B. A. 2008. Bergmann's Rule and the geography of mammal body size in the Western Hemisphere. *Global Ecology and Biogeography* 17: 274-283.
- Rose, K. D.; Krishtalka, L. & Stucky, R. K. 1991. Revision of the Wind River faunas, early Eocene of central Wyoming. Part 11. Palaeonodonta (Mammalia). *Annals of Carnegie Museum* 60: 63-82.
- Rose, K. D. & Emry, R. J. 1993. In *Mammal Phylogeny 2, Placentals*, eds. Szalay, F. S., Novacek, M. J. & McKenna, M. C. (Springer, New York), pp. 81-102.
- Rose, K. D.; Emry, R. J.; Gaudin, T. J. & Storch, G. 2005. Xenarthra and Pholidota. En Rose, K. D. & Archibald, J. D. (eds.). *The rise of placental mammals: origins and relationships of the major extant clades*. Johns Hopkins University Press, Baltimore 106-126.
- Roth, S. 1888. Beobachtungen über Entstehung und Alter der Pampasformation in Argentinien. *Zeitschrift der deutschen geologischen Gesellschaft* 40 (3): 375-464.
- Roth, S. 1894. Embrollos científicos. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, 37 (1): 5-29. Buenos Aires.
- Rusconi, C. 1929. Enumeración Sistemática de las especies de Mamíferos fósiles procedentes del Piso Ensenadense halladas por el autor. Edición Privada: 1-15.
- Rusconi, C. 1937. Contribución al conocimiento de la geología de la ciudad de Buenos Aires y sus alrededores y referencia de su fauna. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba*, t. X, Buenos Aires.
- Rusconi, C. 1948. El Puelchense de Buenos Aires y su fauna (Plioceno medio). (Primera parte). *Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología, Universidad Nacional del Litoral* 33: 1-99.
- Rusconi, C. 1949. El Puelchense de Buenos Aires y su fauna (Plioceno medio). (Segunda parte). *Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología, Universidad Nacional del Litoral* 36: 100-242.
- Russo, A.; Ferello, R. & Chebli, G. 1979. Llanura Chaco Pampeana. *Academia Nacional de Ciencias. 2º Simposio de Geología Regional Argentina*, 1:139-183.

- Sala, J. M. & Auge, M. P. 1970. Algunas consideraciones geohidrológicas del Noreste de la provincia de Buenos Aires. *Actas IV Jornadas Geológicas Argentinas* 2: 321-336.
- Sarich, V. M. 1985. Xenarthran systematics: albumin immunological evidence. En Montgomery, G.G. (ed.). *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths, and Vermilinguas*. Washington, DC. *Smithsonian Institution Press*: 77-81.
- Scalabrini, P. 1887. Cartas científicas al General Eduardo Racedo. Págs 1-209. Museo de la Provincia de Entre Ríos. Tipografía y Encuadernación La Velocidad, Paraná.
- Scillato-Yané, G. J. 1976. Sobre un Dasypodidae (Mammalia, Xenarthra) de Edad Riochiquense (Paleoceno Superior) de Itaboraí, Brasil. *Anales de la Academia Brasileira de Ciências* 48 (3): 529-530.
- Scillato-Yané, G. J. 1977. Sur quelques Glyptodontidae nouveaux (Mammalia, Edentata) du Déséadien (Oligocene inferieur) de Patagonie (Argentine). *Bull. Mus. Nat. d'Hist. Nat.* (Paris), Sc. de la Terre (No. 64): 249-262.
- Scillato-Yané, G. J. 1982. Los Dasypodidae (Mammalia, Edentata) del Plioceno y Pleistoceno de Argentina. *Univ. Nac. La Plata, Fac. Cienc. Nat. y Museo, Tesis Doctoral* (inédita) N.º 406: 1-159.
- Scillato-Yané, G. J. 1986. Los Xenarthra fósiles de Argentina (Mammalia, Edentata). *Act. IV Congr. Argent. Paleontol. y Bioestr.* (Mendoza, 1986) 2: 151-155.
- Scillato-Yané, G. J. 1995. Xenarthra. *X Jorn. Argent. Mastozoología* (La Plata, 1995). Curso: "Origen y evolución de la fauna de mamíferos en Sudamérica". *Resúmenes*: 103-104.
- Scillato-Yané, G. J. & Pascual, R. 1984. Un peculiar Paratheria (Edentata Mammalia) del Paleoceno de Patagonia. *I Jorn. Arg. Paleont. Vert.* (La Plata, 1984), *Resúmenes*, p. 15. La Plata.
- Scillato-Yané, G. J. & Pascual, R. 1985. Un peculiar Xenarthra del Paleoceno medio de Patagonia (Argentina). Su importancia en la sistemática de los Paratheria. *Ameghiniana* 21 (2-4): 173-176.
- Scillato-Yané, G. J. & Carlini, A. A. 1995. Estado actual del estudio de los Xenarthra. *Id.*, *Simposio "Estado actual del estudio de los Xenarthra"*, *Resúmenes*: 27
- Scillato-Yané, G. J.; Carlini, A. A.; Vizcaíno, S. F. & Ortiz-Jaureguizar, E. 1995. Xenarthra. In *Evolución biológica y climática de la región Pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterraneo Occidental*. M. T. Alberdi, E. P. Tonni, and G. Leone, eds. Monografías de la CSIC, España, pp. 183-209.
- Scillato-Yané, G. J. & Carlini, A. A. 1998. Un Gigantesco Gliptodonte en los Alrededores de la Ciudad de La Plata. *Revista Museo, Fundación Museo de La Plata*. 11 (2): 45-48.

- Scillato-Yané, G. J.; Tonni, E. P.; Carlini, A. A. & Noriega, J. I. 1998. Nuevos hallazgos de mamíferos del Cuaternario en el Arroyo Toropí, Corrientes, Argentina. Aspectos Bioestratigráficos, Paleoambientales y Paleozoogeográficos. *In Congreso Latinoamericano de Geología y Congreso Nacional de Geología Económica, Nos. 6 y 10, Actas*, Vol. 1, p. 263-268. Buenos Aires.
- Scillato-Yané, G. J.; Góis, F.; Zurita, A. E.; Carlini, A. A.; González Ruiz, L. R.; Krmpotic, C. M.; Oliva C. & Zamorano, M. (en prensa). Los cingulata (Mammalia, Xenarthra) del “conglomerado osífero” (Mioceno tardío) de la Formación Ituzaingó de Entre Ríos, Argentina. *In: El Neógeno de la Mesopotamia Argentina*. (eds. Brandoni, D. & Noriega, J. I.) A.P.A.
- Scott, W. B. 1903-1904. Mammalia of Santa Cruz beds. I. Edentata. Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia 1896-1899, 5: 1-226, láms. 1-35, figs. 1-32 (1903b); 227-364, láms. 36-63, figs. 33-38 (1904a). Princeton.
- Shoshani, J. 1986. Mammalian phylogeny: comparison of morphological and molecular results. *Mol. Biol. Evol* 3: 222-242.
- Shoshani, J. & MacKenna, M. C. 1998. Higher taxonomic relationships among extant mammals based on morphology, with selected comparisons of results from the molecular data. *Mol. Phylogenet. Evol.* 9: 572-584.
- Seibert, D. J. 1992. Tree statistics; trees and “confidence”, consensus trees; alternatives to parsimony; character weighting; character conflict and its resolution. In (P. L. Forey, C. J. Humphries, I. L. Kitching, R. W. Scotland, D. J. Siebert & D. M. Williams, Eds) *Cladistics: A Practical Course in Systematics*, pp. 72–88. Oxford: Oxford University Press.
- Simpson, G. G. 1931. A new classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 59 (5): 259-293.
- Simpson, G. G. 1945a. The principles of classification and a classification of mammals. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 85: 1-350. (Department of Vertebrate Paleontology. American Museum of Natural History. New York, NY).
- Simpson, G. G. 1945b. The principles of classification and a classification of Mammals. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 91 (1): 1-232. (Department of Vertebrate Paleontology. American Museum of Natural History. New York, NY).
- Sisson, S. & Grossman, J. D. 1977. Anatomía de los animales domésticos. *Salvat Editores*. 952 pp.

- Soibelzon, E. 2008. Los mamíferos del Ensenadense (Pleistoceno inferior-medio) del este de la región Pampeana, con énfasis en los Xenarthra. Bioestratigrafía, diversidad y correlaciones biogeográficas. *Tesis Doctoral*, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina, 304 p.
- Soilbenzon, E.; Zurita, A. E. & Carlini, A. A. 2006. *Glyptodon munizi* (Mammalia, Cingulata, Glyptodontidae): redescrición y anatomía. *Ameghiniana*, 43 (3): 377-385.
- Soibelzon, E.; Miño-Boilini, A. R.; Zurita, A. E. & Krmpotic, C. M. 2010. Los Xenarthra (Mammalia) del Ensenadense (Pleistoceno inferior a medio) de la Región Pampeana (Argentina). *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 27 (3): 449-469.
- Soibelzon, L. H.; Zamorano, M.; Scillato-Yané, G. J.; Piazza, D.; Rodríguez, S.; Soibelzon, E.; Tonni, E. P.; San Cristóbal, J. & Beilinson, E. 2012. Un glyptodontidae de gran tamaño en el Holoceno temprano de la región Pampeana. *Revista Brasileira de Paleontologia* 15 (1): 113-122.
- Soruco, R. S. & Díaz Martínez E. 1996. Léxico estratigráfico de Bolivia. *Revista Técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos* 17 (1-2), 1-227.
- Stehli, F. G. & Webb, S. D. 1985. The Great American Biotic Interchange, New York and London. Plenum Press, 532 pp.
- Strauss, R. E.; Atanassov, M. N. & de Oliveira, J. A. 2003. Evaluation of the principal-component and expectationmaximization methods for estimating missing data in morphometric studies. *J. Vert. Paleontol.* 23 (2): 284-296
- Szalay, F. S. & Schrenk, F. 1998. The middle Eocene Eurotamandua and a Darwinian phylogenetic analysis of "Edentates". *Darmstadter Beitragezur Naturgeschichte* 7: 97-186.
- Tauber, A. A. & Palacios, M. E. 2007. Nuevos registros de mamíferos cuaternarios de gran porte en la provincia de Santa Cruz, República Argentina. *Ameghiniana* 44 (4): 41R.
- Tinaut, A. & Ruano, F. 2000. Biodiversidad, Clasificación y Filogenia. En: M. Soler (ed.), *Evolución: la base de la Biología*, Editorial Proyecto Sur 6: 297-306.
- Tonni, E. P. 1990. Mamíferos del Holoceno en la Provincia de Buenos Aires. *Paulacoutiana* 4: 3-21.
- Tonni, E. P. 2009. Los mamíferos cuaternarios de la región pampeana de Buenos Aires, Argentina. Quaternário do Rio Grande do Sul Integrando conhecimentos. *Monografias da Sociedade Brasileira de Paleontologia*. Porto Alegre.
- Tonni, E. P.; Nabel, P.; Cione, A. L.; Etchichury, M.; Tófaló, R.; Scillato Yané, G. J.; San Cristóbal, J.; Carlini, A. A. & Vargas, D. 1999a. The Ensenada and Buenos Aires

- formations (Pleistocene) in a quarry near La Plata, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 12: 273-291.
- Tonni, E. P.; Cione, A. L. & Figini, A. J. 1999b. Predominance of arid climates indicated by mammals in the pampas of Argentina during the Late Pleistocene and Holocene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 147: 257-281.
- Tonni, E. P.; Soibelzon, E.; Cione, A. L.; Carlini, A. A.; Scillato Yané, G. J.; Zurita, A. E. y Paredes Ríos, F. 2009. Preliminar correlation of the Pleistocene sequences of the Tarija valley (Bolivia) with the Pampean chronological standard. *Quaternary International* 210: 57-65.
- Tonni, E. P.; Carbonari, J. E. & Huarte, R. 2010. Marine Sediments Attributed to Marine Isotope Stage 3 in the Southeastern Buenos Aires Province, Argentina. *Current Research in the Pleistocene* 27: 154-156.
- Turnbull, W. D. 1970. Mammalian masticatory apparatus. In: *Fieldiana: Geology* (18) 2: 356 pp. Field Museum of Natural History.
- Verzi, D. H.; Deschamps, C. M. & Tonni, E. P. 2004. Biostratigraphic and palaeoclimatic meaning of the Middle Pleistocene South American rodent *Ctenomys kraglievichi* (Caviomorpha, Octodontidae). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 212 (3-4): 315-329.
- Vinacci Thul, E. L. 1943. Nomenclature de los dedos de la mano de "Glyptodon." *Physis*, 19 (53): 149-356.
- Vizcaíno, S. F. 1994. The negative paleontological record on the controverted origin and relationships of the Xenarthra. *VI Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, Resúmenes 21-22.
- Vizcaíno, S. F., Carlini, A. A. y Scillato-Yané, G. J., 1990. Los Dasypodidae miocénicos (Mammalia, Xenarthra): implicancias en la distribución actual de la Familia. *Reunión Conjunta de la Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos (SAREM) y de la American Society of Mammalogist (AMS)* (Buenos Aires, 1990): 60.
- Vizcaíno, S. F. & Scillato-Yané, G. J. 1995. An Eocene Tardigrade (Mammalia, Xenarthra) from Seymour Island, West Antarctica. *Antarctic Science* 7: 407-408.
- Vizcaíno, S. F.; Fariña, R. A.; Bargo, M. S. & De Iuliis, E. 2004. Functional and phylogenetic assessment of the masticatory adaptations in Cingulata (Mammalia, Xenarthra). *Ameghiniana* 41 (4): 651-664.
- Watrous, L. E. & Wheeler, Q. D. 1981. The out-group comparison method of character analysis. *Syst. Zool.* 30: 1-11.

- Webb, S. D. 1978. A History of Savanna Vertebrates in the New World. Part II: South America and the Great Interchange. *Annual Review of Ecology and Systematics* 9: 393-426.
- Webb, S. D. 1991. Ecogeography and the Great American Interchange. *Paleobiology*, 17 (3): 266-280.
- Webb, S. D. 2006. The Great American Biotic Interchange: Patterns and Processes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **93** (2): 245-257.
- Webeer, M. 1904. Die saugtiere. Jena, Gustav Fischer, 866 pp.
- Wetzel, R. M. 1982. Systematics, distribution, ecology, and conservation of South American edentates. *Special publication pyramiding laboratory of ecology* 6: 345-375.
- Wetzel, R. M. 1985. The Identification and Distribution of Recent Xenarthra (=Edentata). Pp. 5-21 en: G. G. Montgomery (ed.). *Ecology of Armadillos, Sloths, and Vermilinguas*. Washington and London, Smithsonian Institution Press.
- Wiens, J. J. 2003. Incomplete taxa, incomplete characters and phylogenetic accuracy: Is there a missing data problem? *J. Vert. Paleo.* 23 (2): 297-310.
- Wiley, E. O. 1981. Phylogenetic: the theory and practice of phylogenetic systematics. Wiley-Interscience, New York.
- Wiley, E. O.; Siegel-Causey, D.; Brooks, D. R. & Funk, V. A. 1991. *The Compleat Cladist: a primer of phylogenetic procedures*. University of Kansas Museum of Natural History Special Publication 19: 1-158.
- Wilkinson, M. 2003. Missing entries and multiple trees: instability, relationships, and support in parsimony analysis. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 23 (2): 311-323.
- Winge, H. 1941. Edentates (Edentata). In: S. Jensen, R. Spärck & H. Volsoe (eds). *The Interrelationships of the Mammalia genera*. Reitzels Forlag, Copenhagen, pp. 319-341.
- Woese, C. R. 1998. The Universal Ancestor. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 95: 6854-6859.
- Zamorano, M. 2005. Las especies de Xenarthros de la Región Pampeana comunes a las edades Ensenadense y Bonaerense. *Bienal de Ciencia y Tecnología* (Buenos Aires 2005). Área Biología y Ecología. Ed. formato digital.
- Zamorano, M. 2009. Estudio de un cráneo de *Panochthus* del Ensenadense (Pleistoceno temprano-medio) comparado con otros del mismo género del Bonaerense y Lujanense (Pleistoceno medio-Holoceno temprano), mediante análisis por componentes principales. *Reunión Anual de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina y Conferencias: "Darwin, Lamarck y la Teoría de la Evolución de las Especies"*. (Buenos Aires 2009): 76.

- Zamorano, M. & Scillato-Yané, G. J. 2006. Descripción comparativa del cráneo e *Panochthus* cf. *Intermedius* Lydekker (Glyptodontidae, Hoplophorinae, Panochthini), del Ensenadense de la región pampeana. XXII Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, (San Juan, 2006), Resúmenes: 36.
- Zamorano, M. & Scillato-Yané, G. J. 2008. Registro de *Dasypus novemcinctus* (Mammalia, Dasypodidae) en el sudoeste de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Revista BioScriba* 1(1): 17-26.
- Zamorano, M. & Góis, F. L. 2010. Morfometría geométrica en cráneos de *Panochthus* (Xenarthra, Glyptodontidae, Panochthini) del Bonaerense y Lujanense (Pleistoceno medio-Holoceno temprano): Estudio preliminar, posible aplicación en fósiles con bajo n". Primer Encuentro de Morfometría "*Morfometría Geométrica y Estudios* (La Plata, 2010), Resúmenes: 22.
- Zamorano, M.; Soilbenzon E.; Scillato-Yané G. J. & Zurita A. E. 2010. Fenómenos de gigantismo en *Panochthus* Burmeister (Xenarthra, Glyptodontidae, Panochthini) del Ensenadense. XXV Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, (San Luis, 2010), Resúmenes.
- Zamorano, M.; Scillato-Yané, G. J.; González Ruiz, L. R. & Zurita, A. E. 2011. Revisión de los géneros *Nopachtus* Ameghino y *Phlyctaenopyga* Cabrera (Xenarthra, Glyptodontidae, Hoplophorinae) del Mioceno tardío y Plioceno de Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"* 13 (1): 59-68.
- Zamorano, M.; Mones, A. & Scillato-Yané, G. J. 2012. Redescrición y designación de un neotipo de *Panochthus tuberculatus* (Owen) (Mammalia: Cingulata: Glyptodontidae). *Revista Brasileira de Paleontologia* 15 (1): 105-112.
- Zavala, C. A. 1993. Estratigrafía de la localidad farola Monte Hermoso, provincia de Buenos Aires *Actas XII Congreso Geológico Argentino y II Exploración de Hidrocarburos* 2: 228-235. Mendoza.
- Zavala, C. A. & Navarro, E. 1993. Depósitos fluviales en la Formación Monte Hermoso (Plioceno inferior-medio) provincia de Buenos Aires *Actas XII Congreso Geológico Argentino y II Exploración de Hidrocarburos* 2: 236-244. Mendoza.
- Zurita, A. E. 2007. Sistemática y evolución de los Hoplophorini (Xenarthra, Glyptodontidae, Hoplophorinae. Mioceno tardío-Holoceno temprano). Importancia bioestratigráfica, paleobiogeográfica y paleoambiental. *Tesis doctoral*, Universidad Nacional de la Plata, 367 pp.

- Zurita, A. E.; Carlini, A. A.; Zamorano, M.; Scillato-Yané, G. J. & Rivas Duran, B. 2009a. Una nueva especie de *Panochthus* Burmeister (Xenarthra: Glyptodontidae: Panochthini) del Pleistoceno de Bolivia. *Ameghiniana* 46 (4) Suplemento: 57R.
- Zurita, A. E.; Miño-Boilini, A. R.; Soibelzon, E.; Carlini, A. A.; Paredes-Ríos, F. 2009b. The diversity of Glyptodontidae (Xenarthra, Cingulata) in the Tarija Valley (Bolivia): systematic, biostratigraphic and paleobiogeographic aspects of a particular assemblage: *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 251(2): 225-237.
- Zurita, A. E.; Zamorano, M.; Scillato-Yané, G. J.; González-Ruiz, L. R.; Rivas Durán, B y Céspedes Paz, R. 2011. An exceptional Pleistocene specimen of *Panochthus* Burmeister (Xenarthra, Glyptodontoidea) from Bolivia: its contribution to the understanding of the early-middle Pleistocene Panochthini. *Comptes rendus Palevol* 10: 655-664.
- Zurita, A. E.; Miño-boilini, A. R.; Francia, A. & Arenas-mosquera, J. E. (012 The Pleistocene Glyptodontidae Gray, 1869 (Xenarthra: Cingulata) of Colombia and some considerations about the South American Glyptodontinae. *XXVI Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados*, Resúmenes (en formato digital s/n).