

Revisión del género *Panochthus* (Xenarthra, Glyptodontidae)

M. Zamorano^{1,2}, G. J. Scillato-Yané^{1,3} y A. E. Zurita⁴

¹División Paleontología de Vertebrados, Museo de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. Paseo del Bosque s/n, 1900 La Plata, Argentina. CONICET.

²Cátedra de Zoología Vertebrados. E-mail: marzamorano@fcnym.unlp.edu.ar

³Cátedra de Paleozoología. E-mail: scillato@fcnym.unlp.edu.ar

⁴Centro de Ecología Aplicada del Litoral (CECOAL-CONICET) y Universidad Nacional del Nordeste. Ruta 5, km. 2.5 (3400) Corrientes, Argentina. E-mail: aezurita@cecoal.com.ar

Correspondencia: Martín Zamorano.

RESUMEN. Se revisa la totalidad de las especies del género *Panochthus*. Es uno de los gliptodóntidos más importantes del Pleistoceno de la Argentina por la frecuencia de sus registros en las unidades ensenadenses, bonaerenses y lujanenses, así como por su amplia distribución geográfica, que abarca desde la provincia de Santa Cruz hasta el norte argentino. También se extiende al Pleistoceno de Bolivia, Brasil, Paraguay, Perú y Uruguay. Hasta este momento se consideraban válidas un total de diez especies de *Panochthus*. En esta contribución se mantienen vigentes seis especies: (1) *Panochthus tuberculatus* (Owen), (2) *P. frenzelianus* Ameghino, (3) *P. intermedius* Lydekker, (4) *P. subintermedius* Castellanos, (5) *P. greslebini* Castellanos y (6) *P. jaguaribensis* Moreira. Se invalidan cuatro especies: (1) *P. lundii* Burmeister, por estar basada en material correspondiente a varias especies de gliptodóntidos ya conocidas; (2) *P. (?) nodotianus* Ameghino, un *nomen dubium*; (3) *P. voghti* Ameghino y (4) *P. rusconii* Castellanos, ambas sinónimos de *P. tuberculatus*. Se discuten otras 15 especies que en alguna instancia fueron atribuidas a *Panochthus*, pero cuya ubicación ya había sido rectificada con anterioridad a esta revisión. Se consideran las distribuciones estratigráficas y geográficas, y su relación con los cambios climáticos pleistocenos en América del Sur.

Palabras Clave: *Panochthus*, Sistemática, Anatomía, Pleistoceno, Distribución.

ABSTRACT. Revision of the genus *Panochthus* (Xenarthra, Glyptodontidae). All the species of the genus *Panochthus* are reviewed. This taxon is one of the most important glyptodontid genus of the Pleistocene of Argentina because of its high frequency in the Ensenadan, Bonaerian and Lujanian units, as well as because of its wide geographical distribution that spans from the Santa Cruz province to the northern Argentina. Its record also extends to the Pleistocene of Bolivia, Brazil, Paraguay, Peru and Uruguay. Up to now, a total of ten species of *Panochthus* remained in force. In this contribution only six species are considered to be valid, and they are: (1) *Panochthus tuberculatus* (Owen), (2) *P. frenzelianus* Ameghino, (3) *P. intermedius* Lydekker, (4) *P. subintermedius* Castellanos, (5) *P. greslebini* Castellanos and (6) *P. jaguaribensis* Moreira. Conversely, four species are invalidated, and they are: (1) *P. lundii* Burmeister, because it is based on different species of already known

glyptodontid material; (2) *P. (?) nodotianus* Ameghino, a *nomen dubium*; (3) *P. voghti* Ameghino, and (4) *P. rusconii* Castellanos, both synonyms of *P. tuberculatus*. Other 15 species that in some instance were attributed to *Panochthus* are discussed, but whose location had been rectified prior to this review. Finally, we consider the stratigraphic and geographic distribution of the species of *Panochthus* and its relation to the Pleistocene climate changes in South America.

Key words: *Panochthus*, Systematics, Anatomy, Pleistocene, Distribution.

Introducción

La Familia Glyptodontidae constituye el grupo de xenartros acorazados cuyos representantes alcanzan mayor tamaño, a veces gigantesco (Scillato-Yané & Carlini, 1998; Fariña, 2000; Soibelzon *et al.*, 2012). Son característicos de América del Sur (Eoceno tardío-Holoceno temprano) y alcanzan durante el Plioceno América Central y América del Norte como inmigrantes de origen austral en el curso del Gran Intercambio Biótico Americano (GABI) (Gillette & Ray, 1981; Carranza-Castañeda & Miller, 2004; Carlini *et al.*, 2008).

En este contexto, Castellanos (1927) fue el primer autor en agrupar los géneros *Nopachtus* Ameghino, 1888, *Propanochthus* Castellanos, 1925 y *Panochthus* Burmeister, 1866 en la Subfamilia Panochthinae, incluyendo las subfamilias Panochthinae y Daedicurinae (*sic*) en la Familia Doedicuridae (*sic*) (ver Castellanos, 1942). Simpson (1945) agrupó estos géneros en la Tribu “Panochthini”, dentro de la subfamilia “Hoplophorinae”, actualmente considerada un grupo no natural (ver Fariña, 1993; Fernicola, 2008; Porpino *et al.*, 2010; Fernicola & Porpino, 2012). En este sentido, una reciente revisión de la tribu sugiere fuertemente también su condición de grupo no natural, en tanto que el género *Panochthus* si es un grupo monofilético (Zamorano, 2012a, 2012b; Zamorano & Brandoni, 2012, 2013).

Desde una perspectiva histórica y nomenclatural, *Panochthus* fue descrito originalmente como un subgénero de *Glyptodon* Owen, 1839 (Burmeister 1866, p. 190-191). La especie tipo de *Panochthus* es *Glyptodon tuberculatus* Owen, 1845. En la descripción original, Burmeister (1866) también incluyó en el género *Panochthus* la especie *G. clavicaudatus* Owen, 1847; más tarde, Burmeister (1874) incluyó esta última especie dentro de *Doedicurus* Burmeister, 1874. Burmeister (1872, p. 261-262) consideró *Panochthus* como género, que incluye los subgéneros: *Panochthus* y *Doedycura* (*sic*). Con respecto a *Doedycura* ver Burmeister (1874, p. 394); Mones (1986, p. 242, 1994, p. 81); ICZN (1999, Art. 23.12, Art. 79.5) (*vide infra*).

Nodot (1855, p. 335-337) fundó el género *Schistopleurum* y su especie tipo *S. tuberculatus* (Owen, 1845) (ver Mones 1994, p. 81-82); según el ICZN (1999, Art. 61.1.3), si los taxones tienen la misma especie tipo, sus nombres son sinónimos objetivos; en consecuencia, *Schistopleurum* y *Panochthus* son sinónimos. Hoffstetter (1955) demostró que el género *Glyptodon* Owen, 1838 (*non* Owen, 1839) fue fundado sobre un diente aislado que pertenecía a una especie indeterminada de *Panochthus* (Mones, 1994, p. 82-83). Por lo tanto, *Panochthus* es sinónimo de *Glyptodon* Owen, 1838 (*non Glyptodon* Owen, 1839) y también es sinónimo de *Schistopleurum* y este nombre tendría prioridad. Sin embargo, aplicando el criterio de estabilidad del ICZN (1999, 23.9.1), el nombre válido es *Panochthus*.

En este trabajo se realiza una minuciosa revisión sistemática de las especies de *Panochthus*, proveyendo nuevas diagnósicos y realizando una detallada descripción anatómica comparada; a su vez se tratan las especies transferidas a la sinonimia y todas las que han sido mencionadas para este género.

Asimismo, se actualiza la distribución estratigráfica y geográfica de las especies.

Materiales y métodos

Para realizar las descripciones y comparaciones se siguió la terminología anatómica utilizada por Sisson & Grossman (1959). Asimismo, para características particulares de los gliptodontes, se utilizó la terminología de Burmeister (1874), Gillette & Ray (1981), Porpino & Bergqvist (2002) y Zamorano (2012a). Para la sistemática se siguió la recientemente expuesta por Zamorano *et al.* (2013a). Las medidas realizadas de los materiales de las especies de *Panochthus* se detallan en el Apéndice 1, junto con las tablas donde se expresan dichas medidas. Los materiales de otros géneros utilizados a fines comparativos, y el ejemplar MLP 84-IX-2-11 (cráneo), atribuido a *Panochthus* cf. *subintermedius* (ver Zamorano, 2012a; Zamorano *et al.*, 2013b), único mencionado en todas las descripciones de este trabajo como *P.* cf. *subintermedius*, se listan en el Apéndice 2, así como todas las abreviaturas institucionales.

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

Abreviaturas institucionales

MACN-Pv: Sección Paleontología Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, (Pv) – colección Paleovertebrados, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina. **MD-FM:** Museo Municipal de Ciencias Naturales Carlos Darwin (Punta Alta); colección Farola Monte Hermoso, Buenos Aires, Argentina. **MHM-P:** Museo Histórico Municipal Alfredo Enrique Múlgura, General Belgrano, Buenos Aires, Argentina. **MLP:** Museo de la Plata, División Paleontología Vertebrados, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Buenos Aires, Argentina. **MMH-FMH:** Museo Municipal de Ciencias Naturales de Monte Hermoso (Monte Hermoso); colección Farola Monte Hermoso, Buenos Aires, Argentina. **MMP:** Museo Municipal de Ciencias Naturales “Lorenzo Scaglia” (Mar del Plata), Buenos Aires, Argentina. **MDVS:** Museo Dalmacio Vélez Sarsfield (Amboy, Calamuchita), Córdoba, Argentina. **CTES-PZ** (UNNE): Paleozoología Corrientes, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes, Argentina, Entre Ríos, Argentina. **ICYTTP:** Centro de Investigaciones Científicas y de Transferencia de Tecnología a la Producción, Colecciones paleontológicas, Diamante, Entre Ríos, Argentina. **UAP:** Museo de la Universidad Adventista del Plata, Villa Libertador General San Martín, Entre Ríos, Argentina. **MUFyCA:** Museo Universitario Florentino y Carlos Ameghino, Rosario, Santa Fe, Argentina. **MMB:** Museo Municipal de Barreal, departamento de Barreal, San Juan, Argentina. **MHNC:** Museo de Historia Natural de Cochabamba “Alcide d’Orbigny”, Bolivia. **DGM:** Divisão de Geologia e Mineralogia, Rio de Janeiro, Brasil. **MCC:** Museu Câmara Cascudo, Natal, Brasil. **MNRJ:** Museo Nacional, Rio de Janeiro, Brasil. **MRFC:** Museu Rocha, Fortaleza, Ceará, Brasil. **SGB:** Serviço Geológico de Rio de Janeiro, Brasil. **AMNH:** American Museum of Natural History, Nueva York, EEUU. **MHNP:** Muséum National d’Histoire Naturelle, París, Francia. **BM(NH):** British Museum (Natural History), Londres, Inglaterra. **RCS:** Royal College of Surgeons Museum, Londres, Inglaterra. **MHNG:** Musée d’Histoire Naturelle, Ginebra, Suiza. **UFRJ-DG...-M:** Universidade Federal do Rio de Janeiro, Departamento de Geologia, (M) – Coleção de mamíferos fósseis, Rio de Janeiro, Brazil.

Paleontología sistemática

Magnorden Xenarthra Cope, 1889
 Orden Cingulata Illiger, 1811
 Suborden Glyptodontia Ameghino, 1889
 Superfamilia Glyptodontoidea Gray, 1869
 Familia Glyptodontidae Gray, 1869
 Tribu Hoplophorini Huxley, 1864
 Género ***Panochthus*** Burmeister, 1866

Especie tipo. *Panochthus tuberculatus* (Owen, 1845).

1838. *Glyptodon* Owen, *non* Owen, 1839.
 1855. *Schistopleurum* Nodot, p. 335-337.
 1866. *Glyptodon* (*Panochthus*) Burmeister, p. 190-191; 1867, p. 529.
 1872. *Panochthus* Burmeister, nuevo rango, p. 260-261.
 1971. *Parapanochthus* Moreira, (especie tipo: *Panochthus jaguaribensis* Moreira, 1965; sinónimo de *Panochthus* según Bergqvist [1993]; ver Porpino & Bergqvist [2002]).

Diagnosis. Gliptodóntidos de gran tamaño. Área nasal del cráneo muy inclinada antero-ventralmente formando un ángulo entre el plano palatal y el plano del área rostral superior a 45°. Coeficiente largo/alto del cráneo menor a 1½ de la altura de este último, sin tener en cuenta los procesos descendentes de la arcada cigomática. Orientación antero-ventral de las aberturas nasales externas. Distinto grado de neumatización de acuerdo a las especies. Molariformes trilobulados, excepto el M1 del ejemplar MLP 84-IX-2-11 atribuido a *P.* cf. *subintermedius*. Escudete cefálico subcircular y convexo, con 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 tubérculos poligonales pequeños y tamaño similar, distribuidas por toda la superficie de la coraza o rodeando una figura central plana, 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; las figuras centrales, en la región dorsal del tubo caudal, son preponderantemente rugosas; extremidad distal roma o en punta; región lateral con grandes figuras subelípticas rugosas, deprimidas, con una elevación central.

Especies referidas. *Panochthus tuberculatus*; *Panochthus frenzelianus*; *Panochthus intermedius*; *Panochthus subintermedius*; *Panochthus greslebini*; *Panochthus jaguaribensis*.

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

Panochthus tuberculatus (Owen, 1845)

Figuras 1-3 y ver Tablas 1-10

1855. *Schistopleurum tuberculatum* Nodot, p. 335-337.
 1857. *Glyptodon verrucosus* Nodot, p. 100-101, pl 12, fig. 6-7).
 1866. *Glyptodon* (*Panochthus*) *tuberculatus* Burmeister, p. 190-191; 1867, p. 529.
 1889. *Panochthus morenoi* Ameghino, p. 834; *non* Ameghino, 1881.
 1889. *P. voghti* Ameghino, p. 836-837.

1942. *P. rusconii*, Castellanos, p. 566-570, figs. 224-227.

Diagnosis (enmendada de Zamorano *et al.*, 2012, p. 116). Cráneo muy abovedado y de perfil dorsal muy convexo; nasales oblicuamente descendentes hacia delante; grado de neumatización mayor que el resto de las especies del género. Fosas orbitaria y temporal separadas 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 cresta deltopectoral del húmero casi rectos y convergentes distalmente, moldeando una “V” casi perfecta, a diferencia de *P. subintermedius*. Fémur más grácil que en *P. subintermedius* y de robustez similar a *P. greslebini*. Escudete cefálico subcircular, con el borde posterior más truncado que el anterior, convexo; con osteodermos con una gran figura central rodeada hasta por cinco hileras de figuritas. Coraza dorsal elevada anteriormente y comprimida lateralmente; osteodermos de contorno poligonal, con tubérculos poligonales pequeños y tamaño similar entre sí, formando 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 hacia el extremo 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.

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, p. 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, 1898; Figini *et al.*, 1998). Zamorano *et al.*, 2012, habían incluido bajo el mismo número la figura de un tubo caudal de otro ejemplar (por un cambio no intencional ocurrido al exhibir el material). Cruz *et al.* (2013a, p. 34) advierten que, bajo dicho número de repositorio, MLP 16-29, “*se encuentran representados más de un individuo*”. Los autores admiten esta objeción y rectifican lo atinente al tubo en cuestión. A su vez, hacen constar que lo afirmado por Cruz *et al.* (2013a, p. 34): “*En consecuencia, el neotipo propuesto por Zamorano y colaboradores no se encuentra disponible de acuerdo con la normativa vigente del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica*”, no es correcto, puesto que no se viola el Art. 75.3 del ICZN (1999) (ver Cruz *et al.*, 2013b, publicado cuando el presente trabajo estaba en arbitraje).

Material referido. El neotipo y 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-FM 08-02, cráneo incompleto; MD-FM 90-11, coraza dorsal casi completa asociada a un tubo caudal fragmentario; MD-FM 90-37, coraza dorsal casi completa asociada a una mandíbula parcial, anillos caudales fragmentarios y un escudete cefálico completo (la mandíbula es MD-FM 90-370-C; la coraza dorsal, MD-FM 90-37-A; el escudete cefálico, MD-FM 90-37-B y los anillos caudales, MD-FM 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 vértebras caudales); MLP 16-30, esqueleto postcraneal incompleto; MLP 16-31, tubo caudal; MLP 16-33, tubo caudal; MLP 10-XI-1-1, tubo caudal; MLP 16-382, coraza dorsal y anillos caudales (Cruz *et al.*, 2011, fig. 1c, como *P.*

morenoi); MLP 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 chaco-pampeana, 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; Ubilla *et al.*, 2004), 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.*, 2009; o como *Panochthus* sp.; Tonni *et al.*, 2009).

Descripción comparativa

Cráneo. La conformación y dimensiones generales son similares a las de *Panochthus intermedius*, y notoriamente diferentes de *P. cf. subintermedius*, cuyo cráneo es evidentemente menos neummatizado y de tamaño mayor.

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 neummatización comparada con *P. frenzelianus* y *P. cf. subintermedius*. La escotadura orbitaria es semicircular, como en *P. intermedius*, y a diferencia de *P. cf. subintermedius*, en la que es alargada dorso-ventralmente. La fosa orbitaria y la fosa temporal están separadas por un proceso postorbital completo; en cambio, en *P. frenzelianus*, *P. intermedius* y *P. cf. subintermedius*, a semejanza de *Glyptodon*, dicho proceso es incompleto. 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. 1A), el arco cigomático aumenta su diámetro dorso-ventral a nivel de la fosa temporal, a diferencia de *P. frenzelianus* y *P. cf. subintermedius*. La robustez del arco es similar a *P. intermedius* y mucho menor que en *P. cf. subintermedius*. En *P. frenzelianus* y *P. cf. subintermedius*, el arco cigomático sobresale lateralmente menos que en *P. tuberculatus*. El arco cigomático, por detrás de la órbita, y hasta poco antes de su inserción, es horizontalmente recto, a diferencia de *P. frenzelianus* y de *P. cf. subintermedius*, en los cuales es curvo. Los huesos frontales y nasales se expanden lateralmente, en correspondencia con la gran neummatización observada.

En vista dorsal el cráneo es muy abovedado, se asemeja al de *P. intermedius*.

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 *P. cf. subintermedius*, en el cual el diámetro horizontal es ligeramente mayor que el vertical.

En vista ventral (Fig. 1B), el paladar es plano y se une a las paredes alveolares abruptamente, formando un ángulo recto; en cambio, en *P. cf. subintermedius* el paladar es cóncavo transversalmente, la unión es gradual y el ángulo resultante es obtuso. Como consecuencia, en *P. tuberculatus*, el paladar está circunscripto por paredes alveolares rectas y 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. 1.3). Estas ramas, dirigidas hacia adelante, forman un ángulo ligeramente agudo con respecto a las ramas horizontales. Las apófisis coronoides tienen la misma altura que los cóndilos mandibulares. El borde alveolar de la rama horizontal es sigmoide horizontalmente y alcanza su máxima altura a nivel del m3. 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 y varía ligeramente en algunos ejemplares), y con sus lóbulos alineados y de dimensiones similares (ver Fig. 1B); a diferencia de *P. cf. subintermedius*, en el cual el M1 es de sección subelíptica.

En la serie dentaria inferior, el m1 es trilobulado solo labialmente y sin surcos longitudinales linguales. Como sucede con el M1, el grado de trilobulación del m1 también puede variar ligeramente en distintos ejemplares, en tanto que los m2-m8 son totalmente trilobulados (labial y lingualmente) (Fig. 1D).

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

Húmero (Fig. 1E). 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 circunscripta por un cuello bien acentuado. La corredera bicipital está bien marcada, aunque no es tan profunda como en *Glyptodon*. En *P. tuberculatus*, la cresta deltopectoral está muy desarrollada y sus bordes son prácticamente rectos, formando una “V” casi perfecta, a diferencia de *P. subintermedius*, en el cual su borde postero-lateral es convexo y dirigido hacia afuera. La superficie de la cresta deltopectoral es lisa en todas las especies del género; es ligeramente cóncava en *P. tuberculatus* y más pronunciadamente en *P. subintermedius*. Por debajo de la “V”, la diáfisis presenta forma subcilíndrica, 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 gliptodontidos, y a diferencia 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 gliptodontidos que poseen foramen entepicondiliano, no es muy profunda, a diferencia de *Glyptodon*, en el cual la cavidad coronoide 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 transversal.

Fémur (Fig. 1F). Es ligeramente más grácil que el de *P. subintermedius*, de robustez similar al de *P. greslebini*. En las epífisis, como en los demás Gliptodontidae, 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, 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 están 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, 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, la escápula 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. 2A, Fig. 2C); 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; Gillette & 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 fibula están separadas por una gran ventana oval (Fig. 2D).

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 (Fig. 2B). 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, en *P. frenzelianus* y *P. intermedius* nunca están rodeadas por más de dos hileras (Fig. 2C).

Coraza dorsal (Fig. 3A). 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, parecería ser similar o levemente mayor que la de *P. tuberculatus* (Cruz *et al.*, 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. 3A). La ornamentación, en toda la coraza excepto en los márgenes, consiste en tubérculos poligonales pequeños y similares en tamaño entre sí, distribuidas por toda la superficie, sin que aparentemente exista un 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 no preservados. 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, en tanto que en la penúltima la presencia de estas figuras puede variar.

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 ejemplar MLP 16-382), los autores no han observado otros ejemplares de esta especie en los que se preserven completamente todos los anillos. Burmeister (1874, pl. 13, fig. 1) presenta un ejemplar de *P. tuberculatus* con siete anillos, pero esa reconstrucción es 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 del 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 cuyo caso podría tratarse de un espécimen de *Panochthus* indeterminado.

Tubo caudal. Presenta un tamaño y una morfología similar al de las especies del género conocidas para el lapso Bonaerense-Lujanense; posee 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 se observan, desde la región proximal, depresiones circulares rugosas, cercanas a ambos márgenes laterales (figuras marginales [ver Porpino & Bergqvist, 2002, p. 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 se encuentran en menor cantidad. En *P. tuberculatus*, la profundidad y cantidad de estas depresiones circulares rugosas es semejante a las de *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, ubicadas simétricamente una a cada lado, las cuales logran apreciarse desde la vista lateral (figuras dorsales [ver Porpino & Bergqvist, 2002, p. 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, p. 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 (Fig. 3B) existe una depresión rugosa y subcircular, seguida distalmente 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.

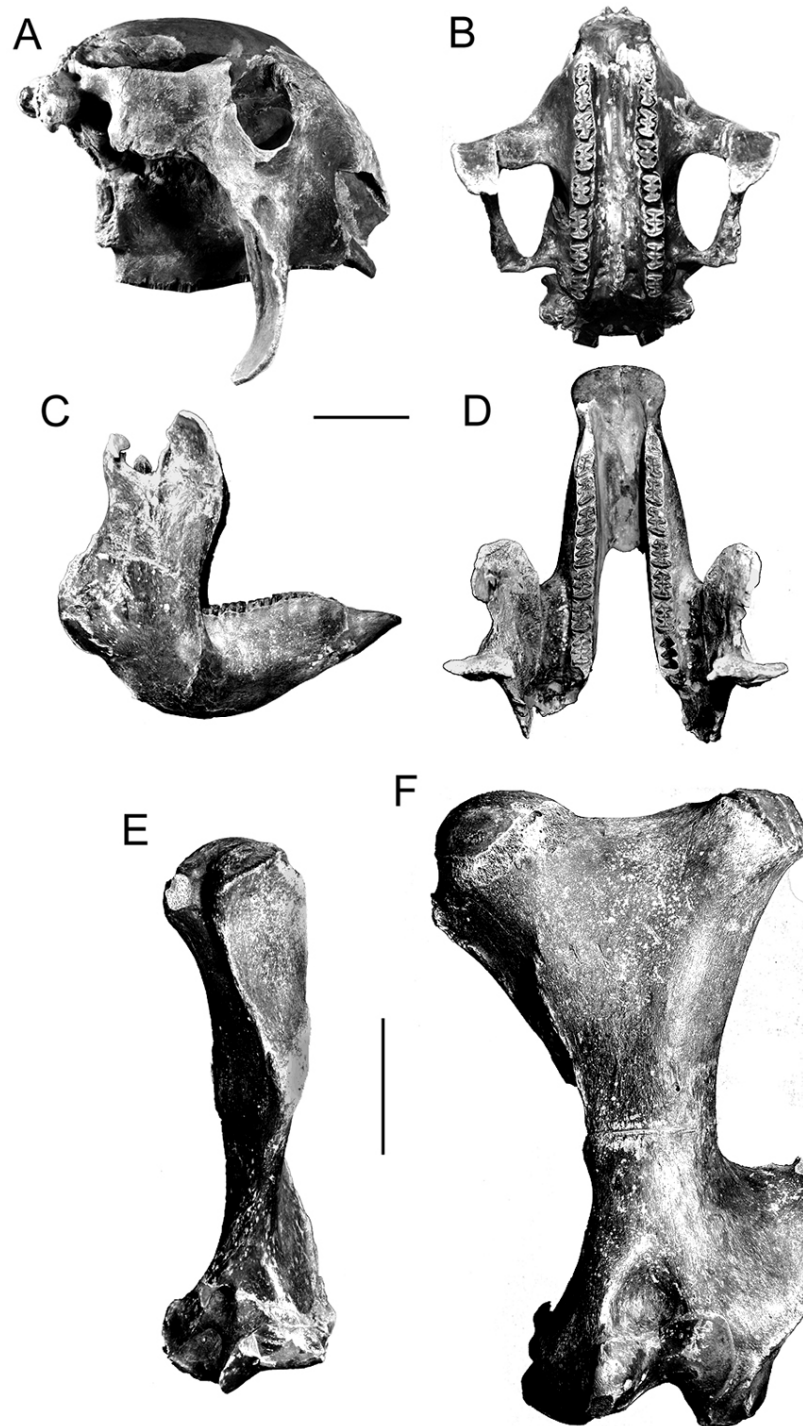


Figura 1. *Panochthus tuberculatus*, neotipo (MPL 16-29). A-B, cráneo; A, vista lateral derecha; B, vista ventral; C-D, mandibular; C, vista lateral derecha; D, vista dorsal; E, húmero izquierdo, vista anterior; F, fémur izquierdo, vista anterior. Escala gráfica= 100 mm.

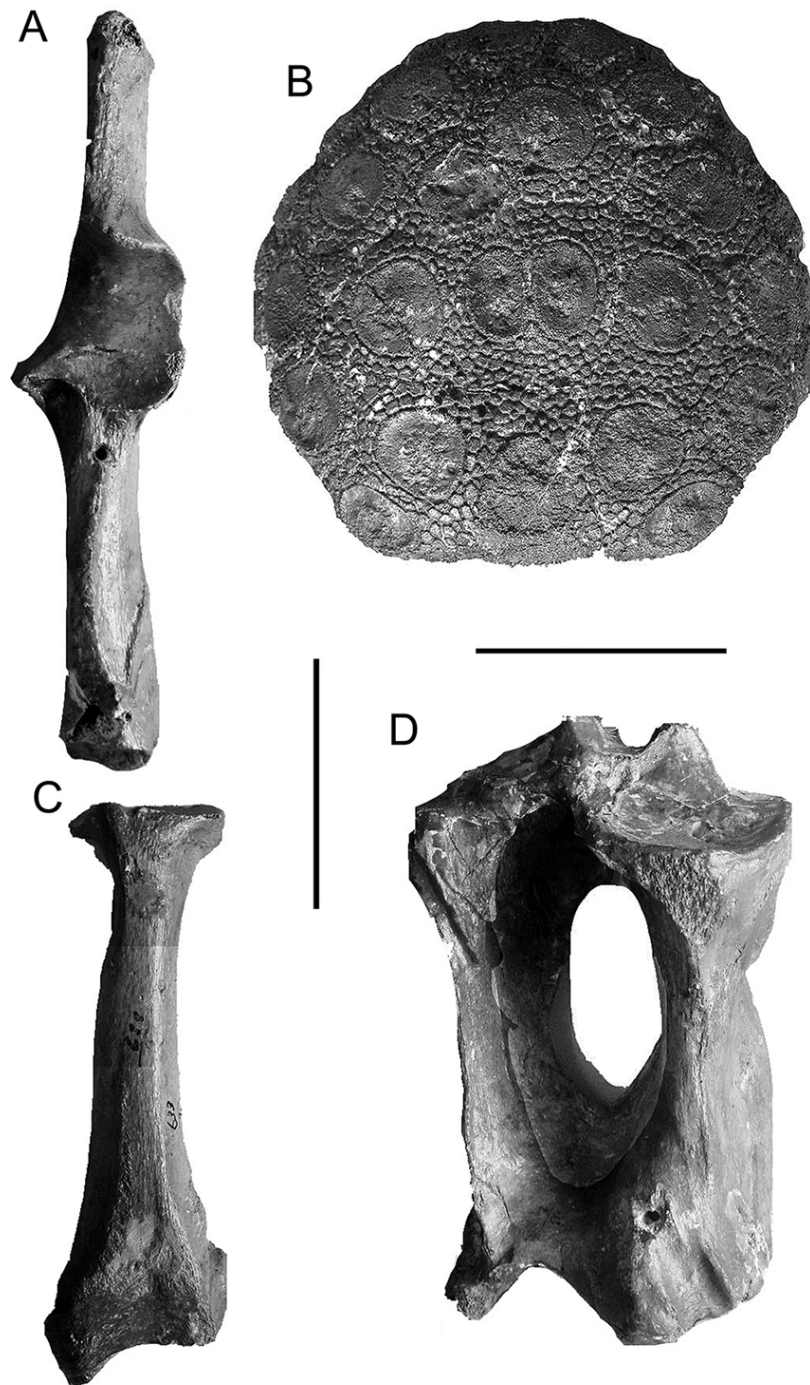


Figura 2. *Panochthus tuberculatus* (MHGN 633/02). **A**, ulna izquierda, vista anterior; **B**, escudete cefálico, vista dorsal; **C**, radio izquierdo, vista anterior; **D**, tibia-fíbula izquierda, vista. posterior. Escala gráfica = 100 mm.

Comentarios. El estudio comparativo de los materiales de esta especie permite reconocer una combinación exclusiva de caracteres anatómicos. Entre ellos se destacan cráneo con proceso postorbital completo combinado con osteodermos de la coraza dorsal sin figura central (excepto los de los márgenes); cráneo con alto grado de neumatización combinado con un escudete cefálico con osteodermos de tamaños similares (Zamorano *et al.*, 2012).

Burmeister (1874, pl. 13, 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.

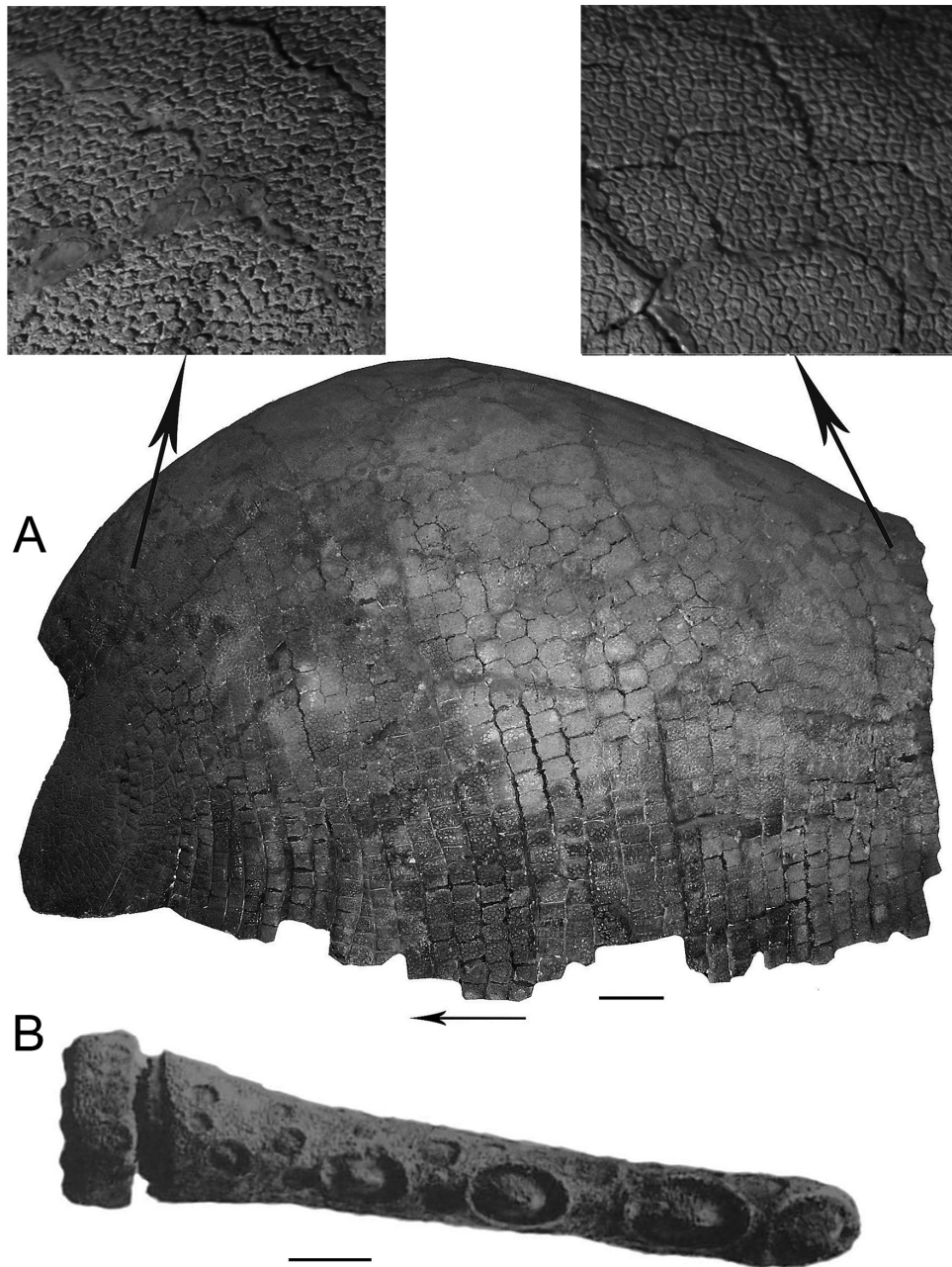


Figura 3. *Panochthus tuberculatus*, neotipo (MLP 16-29). **A**, vista lateral izquierda de la coraza dorsal, con detalles de la región anterior y posterior. **B**, vista lateral izquierda del tubo caudal, tomado de Lydekker, 1895, pl. XX (allí hay una vista especular). Escala gráfica= 100 mm.

Rusconi (1948, 1949) figura y da las medidas de tres piezas que atribuye a *Panochthus*: 1) Rusconi (1948, p. 88), bajo el N.º 516 de su colección, menciona un osteodermo como de *Panochthus* indet., figurado en 1949 (lám. 12, 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*” (Rusconi, 1948, p. 89, *sic*). 3) En esa misma página, ilustra (fig. 28) lo que estima es un molar inferior de un *Panochthus?* sp. juvenil (N.º 1397, *sic*). Todos los materiales mencionados proceden del “Puelchense” *sensu* Rusconi (1948, 1949) de Villa Ballester (provincia de Buenos Aires). El osteodermo seguramente es de *Panochthus* sp., pero los molariformes corresponden a Glyptodontidae indet.

Cruz *et al.* (2011, fig. 1A) figuran, bajo el número de repositorio MLP 16-382, la coraza dorsal del material MLP 16-29 en vista lateral izquierda, designado por Zamorano *et al.* (2012) como neotipo de *P. tuberculatus*.

Cabe señalar que el tubo caudal MLP 16-29 (neotipo), pese a revisiones minuciosas, no ha sido hallado en las colecciones del MLP. El tubo que se colocó en la figura 3 (ver 3B) fue extraído de Lydekker, 1895, pl. XX; la figura fue corregida, ya que este autor presentó una imagen especular del exoesqueleto.

Panochthus frenzelianus Ameghino, 1889

Figura 4 y ver Tablas 1, 2, 10

1895. *Panochthus tuberculatus* Lydekker, *partim*, pl. 24.

Diagnosis. Conformación y dimensión del cráneo similares a las de *Panochthus tuberculatus*, pero con menor grado de neumatización. Proceso postorbital incompleto, como en *P. intermedius* y en el ejemplar MLP 84-IX-2-11 (*Panochthus* cf. *subintermedius*), a diferencia de *P. tuberculatus*. En la escotadura orbitaria el tubérculo lacrimal no sobresale lateralmente, a diferencia de *P. tuberculatus*. Arco cigomático, a nivel de la fosa temporal, de diámetro dorso-ventral constante, a diferencia de *P. tuberculatus*. El arco cigomático sobresale lateralmente menos que en *P. tuberculatus* y su borde superior traza una diagonal ascendente hacia atrás y arriba. Osteodermos del escudete cefálico con una gran figura central 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*, con la superficie expuesta mostrando el mismo patrón de ornamentación. Osteodermos que delimitan la apertura caudal alargados, a nivel distal se abultan y finalizan en sección redondeada, casi cilíndricos.

Holotipo. AMNH 11243, cráneo y mandíbula; esqueleto postcraneal casi completo (*vide* Ameghino, 1889); escudete cefálico, coraza dorsal y tubo caudal (ver Fernicola *et al.*, 2014, publicado cuando el presente trabajo estaba en arbitraje). Procedencia estratigráfica y geográfica: Ni en Ameghino (1889) ni en ninguna otra publicación se señala la procedencia exacta de este material. *Vide infra*, Distribución.

Material referido. Solamente el holotipo.

Distribución estratigráfica y geográfica. Ameghino (1889, p. 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, sin aclarar puntualmente de dónde proviene el holotipo.

Descripción comparativa

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.

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 de *P. cf. subintermedius*, que presenta mayor diámetro dorso-ventral. 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, pl. LIX, figs. 1, 3-4). Se presenta aquí un fragmento de la descripción original realizada por Ameghino (1889, p. 835) al respecto, la cual no deja lugar a dudas: “Esta especie tenía la talla de *Panochthus Morenii*, 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". 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. 4A) el arco cigomático mantiene su diámetro dorso-ventral constante a nivel de la fosa temporal, como en *P. cf. subintermedius* y a diferencia de *P. tuberculatus*. La robustez del arco es menor que en *P. cf. subintermedius* y similar a la de *P. tuberculatus*. El arco cigomático no sobresale lateralmente tanto como en *P. tuberculatus*, a semejanza de *P. cf. subintermedius*. Dicho arco, como en *P. cf. subintermedius*, por detrás de la órbita y hasta poco antes de su inserción posterior, describe una diagonal ascendente, en contraste a *P. tuberculatus*.

A causa de las condiciones de exhibición en AMNH, resulta imposible observar el cráneo en vistas dorsal, ventral y posterior.

Mandíbula. Las características son semejantes a aquellas de *P. tuberculatus*, sin diferencias significativas.

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. Castellanos (1942, p. 502) sostiene que el material tipo sobre el cual se basó Ameghino para fundar la especie es un esqueleto casi completo, pero Ameghino solamente figura el cráneo, la mandíbula, el escudete cefálico, un fragmento de la región postero-dorsal con parte del borde de la apertura caudal y porciones de anillos caudales. Sin embargo, nunca aclaran, ni Ameghino (1889, p. 835) ni Castellanos (1942, p. 502), ni en la descripción original ni en publicaciones posteriores, cuáles huesos del postcráneo contenía 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 truncado como en todas las especies de *Panochthus*, es convexo. El tamaño de los osteodermos que conforman el escudete es similar al de los de *P. tuberculatus* y menor que en *P. intermedius*. Sin embargo, la ornamentación de los osteodermos se asemeja más a la de *P. intermedius*: el número de hileras de figuritas periféricas que rodean la gran figura central es de dos como máximo, en tanto que en *P. tuberculatus* es posible observar 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 claramente 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 tubérculos poligonales pequeños y similares en tamaño entre sí, distribuidos por toda la superficie, sin que aparentemente exista un patrón de ordenamiento, como en *P. tuberculatus* y *P. subintermedius*; esto lo diferencia de *P. jaguaribensis* y de *P. intermedius*, taxones que, en ciertas regiones presentan una figura central distinguible. Los osteodermos de las cuatro filas más ventrales del borde lateral poseen una figura central rodeada por figuritas periféricas, como en *P. tuberculatus* (Fig. 4B). Los osteodermos que forman la fila más posterior de la coraza, es decir caudal, son alargados, se abultan y finalizan con sección redondeada, de aspecto cilíndrico (Fig. 4C).

Tubo caudal. No puede ser figurado ni descripto en detalle debido a las características de la exhibición del holotipo (Fig. 4C). Ameghino (1889, p. 834) y Castellanos (1942, p. 506) sostienen que no hay marcadas diferencias con el tubo caudal de *P. tuberculatus*, observación con la cual acordamos.

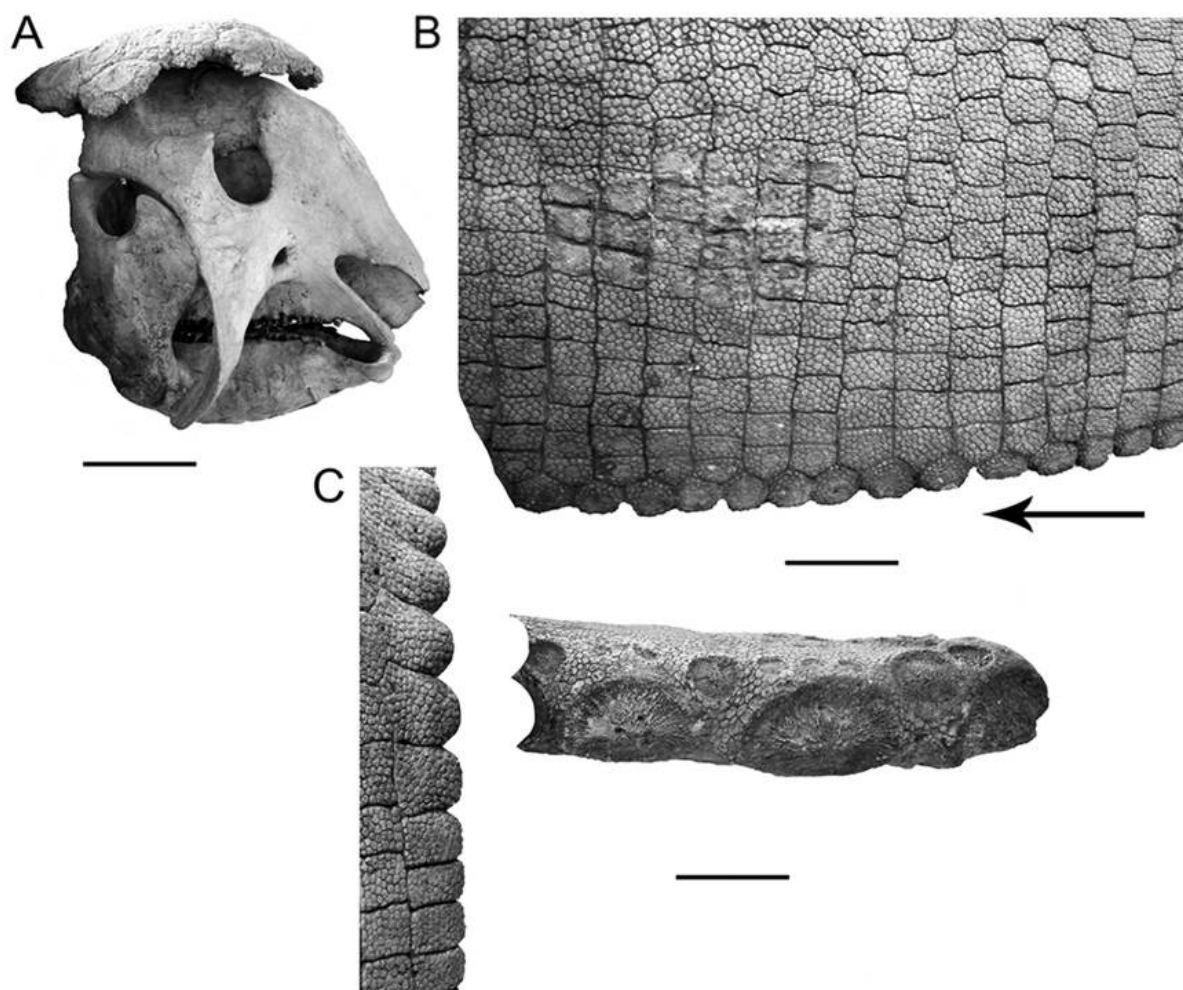


Figura 4. *Panochthus frenzelianus*, holotipo (AMNH 11243). **A**, vista lateral derecha del cráneo, mandíbula y escudete cefálico; **B**, coraza dorsal, vista antero-lateral izquierda; **C**, Aproximadamente 2/3 del tubo caudal, tal como puede observarse en las actuales condiciones de exhibición; vista lateral izquierda. El tubo caudal está artificialmente “clavado” en la coraza dorsal. Así se halla exhibido en el AMNH. Escala gráfica= 100 mm.

Comentarios. Ameghino vendió a Cope el holotipo (AMNH 11243), que formaba parte de su colección personal y que se encuentra actualmente exhibido en el AMNH. Allí también hay varios osteodermos (AMNH 11245) determinados como de esta especie; sin embargo, no es posible confirmar su pertenencia a esta especie. En el AMNH no se encuentran los anillos caudales; a pesar de esto, Ameghino (1889, pl. 68, figs. 7 y 9) figura dos anillos y Castellanos (1942, p. 506) los describe, sin proveer detalles significativos.

Castellanos (1942, p. 506-507) describe y figura detalladamente un tubo caudal perteneciente al “Instituto de Fisiografía y Geología de Rosario”, el cual procede del Bonaerense de la margen izquierda del Río Carcarañá, sin fundamentar por qué lo atribuye a *P. frenzelianus* y sin indicar el número de repositorio. Tiempo después, Castellanos (1944, p. 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 material referido.

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

***Panochthus intermedius* Lydekker, 1895**

Figuras 5-7 y ver Tablas 1-6, 8-9

1895. *Panochthus bullifer* Ameghino, vol. 3, p. 172.

Diagnosis (enmendada de Zurita *et al.*, 2011, p. 657). Glyptodontidae de gran tamaño. 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 *P. tuberculatus*. Sin proceso postorbital completo, al igual que en *P. frenzelianus* y *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 *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, a diferencia de *P. tuberculatus*. Osteodermos de la coraza dorsal con figura central distinguible, rodeada de figuritas periféricas, en las regiones postero-dorsal, antero-dorsal y lateral, y una ornamentación con pequeños tubérculos 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 o dos hileras de figuras periféricas, tanto en su superficie dorsal como en la ventral. Húmero y fémur ligeramente más gráciles que los de *P. tuberculatus*.

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

Material referido. El holotipo y MHNC-13491, un espécimen casi completo, consistente en el cráneo y la mandíbula, parte del esqueleto postcranial, 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 y Díaz Martínez, 1996]) de Cochabamba, Bolivia.

Descripción comparativa

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 *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. 5A) 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 la de *P. frenzelianus* y *P. cf. subintermedius*, pero diferente a la de *P. tuberculatus*, en la cual esta estructura es más circular. Como en *P. frenzelianus* y *P. cf. subintermedius*, la fosa orbitaria y la fosa temporal están separadas por un proceso postorbital incompleto, a diferencia de *P. tuberculatus*. 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. 5B) 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 los de *P. cf. subintermedius*. Como ocurre en *P. frenzelianus* y en *P. cf. subintermedius*, el arco cigomático no sobresale lateralmente; a diferencia de *P. tuberculatus*.

En vista dorsal (Fig. 5C) su morfología es similar a la de *P. tuberculatus*. Al igual que en vista posterior.

En vista ventral el techo del paladar no es tan plano como en *P. tuberculatus*, pero tampoco es cóncavo transversalmente como en *P. cf. subintermedius*. Las paredes alveolares tampoco son tan altas; así es como no tiene aspecto de “canaleta de sección rectangular”, como 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. 5E), ocultan completamente los dos molariformes más posteriores (m7-m8) y parte del m6. El borde alveolar es más recto horizontalmente que en *P. tuberculatus*. 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*. El M1 es morfológicamente similar al de *P. tuberculatus*, aunque no tan alargado antero-posteriormente y semejante al M2 de *P. cf. subintermedius*. El M3 y M4 son similares a los del *P. tuberculatus* y de *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. 5F) que no están presentes en las otras especies del género (cabe recordar que no se conoce la mandíbula de *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 similares a los de *P. tuberculatus*.

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

Húmero (Fig. 6H). 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 cresta deltopectoral abarca, aproximadamente, la mitad de la longitud total de la diáfisis, a diferencia de *P. tuberculatus*, en el cual ocupa 2/3 de la longitud total.

Fémur (Fig. 6I). 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 cóndilo interno se amplía menos que en *P. tuberculatus* y *P. greslebini*. La fosa supracondílea es más estrecha y más extendida que en *P. tuberculatus* y *P. greslebini*.

Escápula (Fig. 6G). El fragmento preservado es similar al de *P. tuberculatus*.

Escudete cefálico. El tamaño es similar a los de *P. tuberculatus* y *P. frenzelianus*; lateralmente se aprecia una convexidad más evidente que 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*, a diferencia de *P. tuberculatus*.

Coraza dorsal (Fig. 7). Su tamaño es mayor que el de todas las especies del género. Es convexa, similar a la de *P. frenzelianus*, aunque más alargada antero-posteriormente, y no tan comprimida lateralmente como en *P. tuberculatus* y *P. subintermedius*. Los osteodermos son poligonales, tendiendo a ser hexagonales a nivel 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, postero-dorsal en los laterales de la coraza 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 tubérculos poligonales pequeños y similares en tamaño entre sí, como en *P. tuberculatus*, *P. frenzelianus* y *P. subintermedius*.

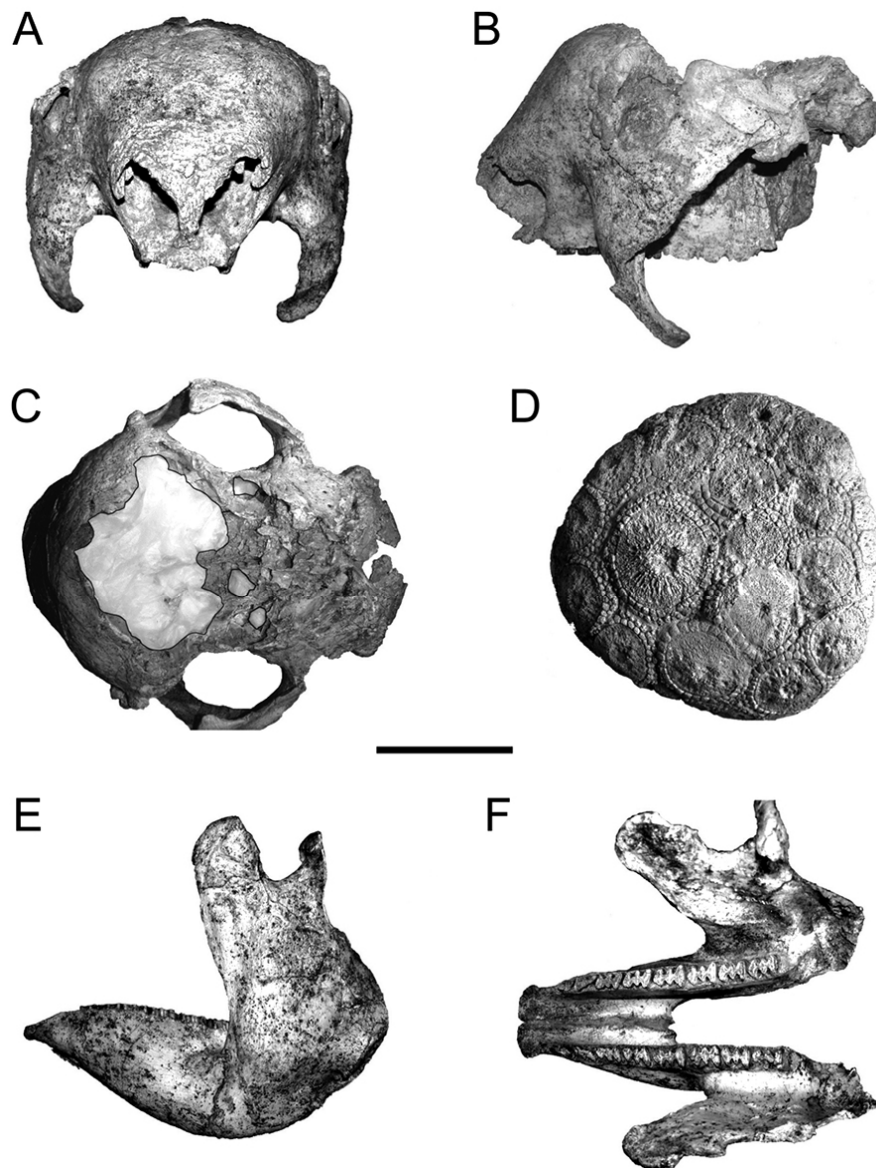


Figura 5. *Panochthus intermedius* (MHNC-13491). A-3, cráneo; A, vista anterior; B, vista lateral; C, vista dorsal; D, escudete cefálico, vista dorsal; E-F, mandíbula; E, vista lateral; F, vista dorsal. Escala gráfica= 100 mm.

Anillos caudales. Hay solamente tres anillos parcialmente preservados, similares 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 los 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. 6E). 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, con una morfología diferente de aquellas de las especies de *Panochthus*, esta es más parecida a la de *Propanochthus bullifer* (Fig. 6F). El contorno general es deprimido, como en *P. tuberculatus*, a diferencia de *P. subintermedius*.

En vista dorsal, el tubo caudal presenta figuras deprimidas y rugosas en toda la superficie preservada. Estas son circulares en las dos filas más proximales, y luego se alargan antero-posteriormente y se comprimen levemente. Cada figura está rodeada por una o dos hileras de figuritas periféricas. Esta ornamentación difiere del resto de las especies de *Panochthus*, en las cuales la superficie dorsal presenta un patrón reticular evidente, similar al de la región dorsal de la coraza dorsal.

La región lateral del tubo caudal es similar a la de las otras especies de *Panochthus*.

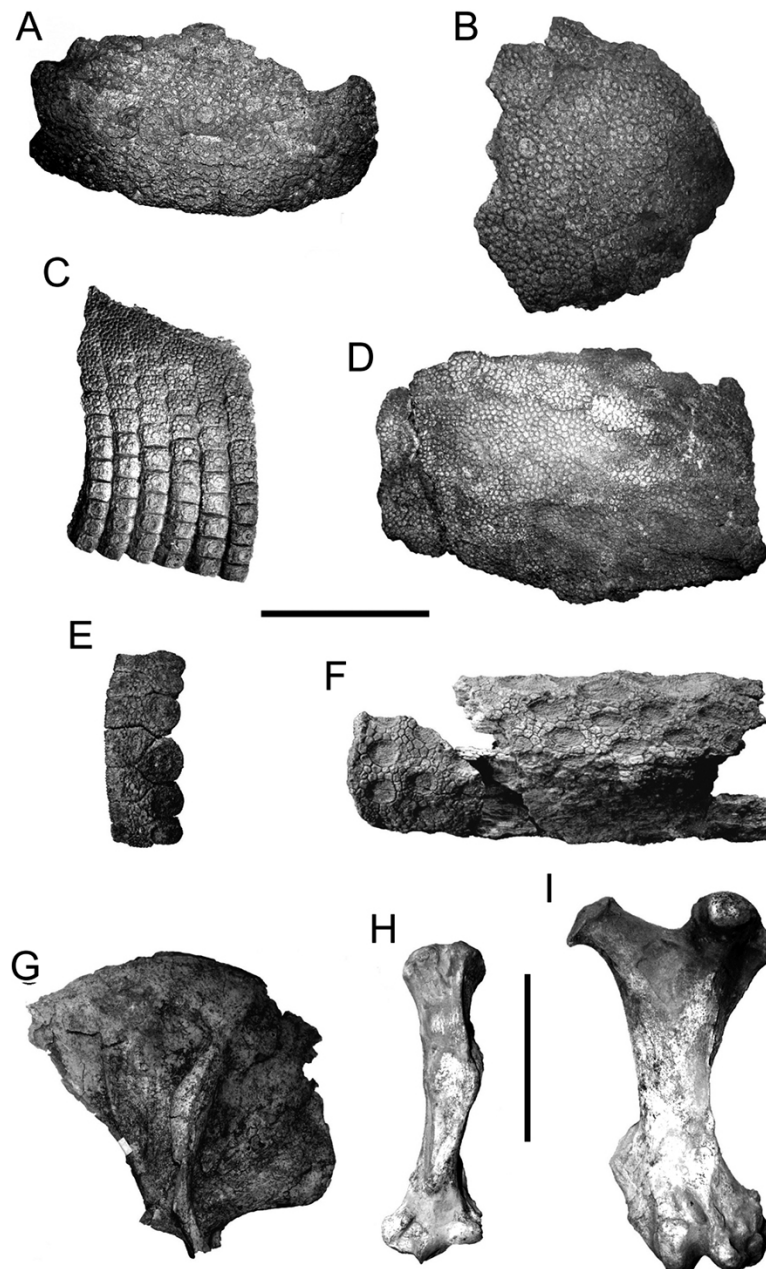


Figure 6. *Panochthus intermedius* (MHNC-13491). A-D, coraza dorsal; A-B, vista antero-dorsal; C, vista lateral; D, vista medio-dorsal; E, anillo caudal, vista dorsal; F, tubo caudal, vista dorsal; G, escápula derecha, vista lateral; H, húmero izquierdo, vista anterior; I, fémur derecho, vista anterior. Escala gráfica= 100 mm.

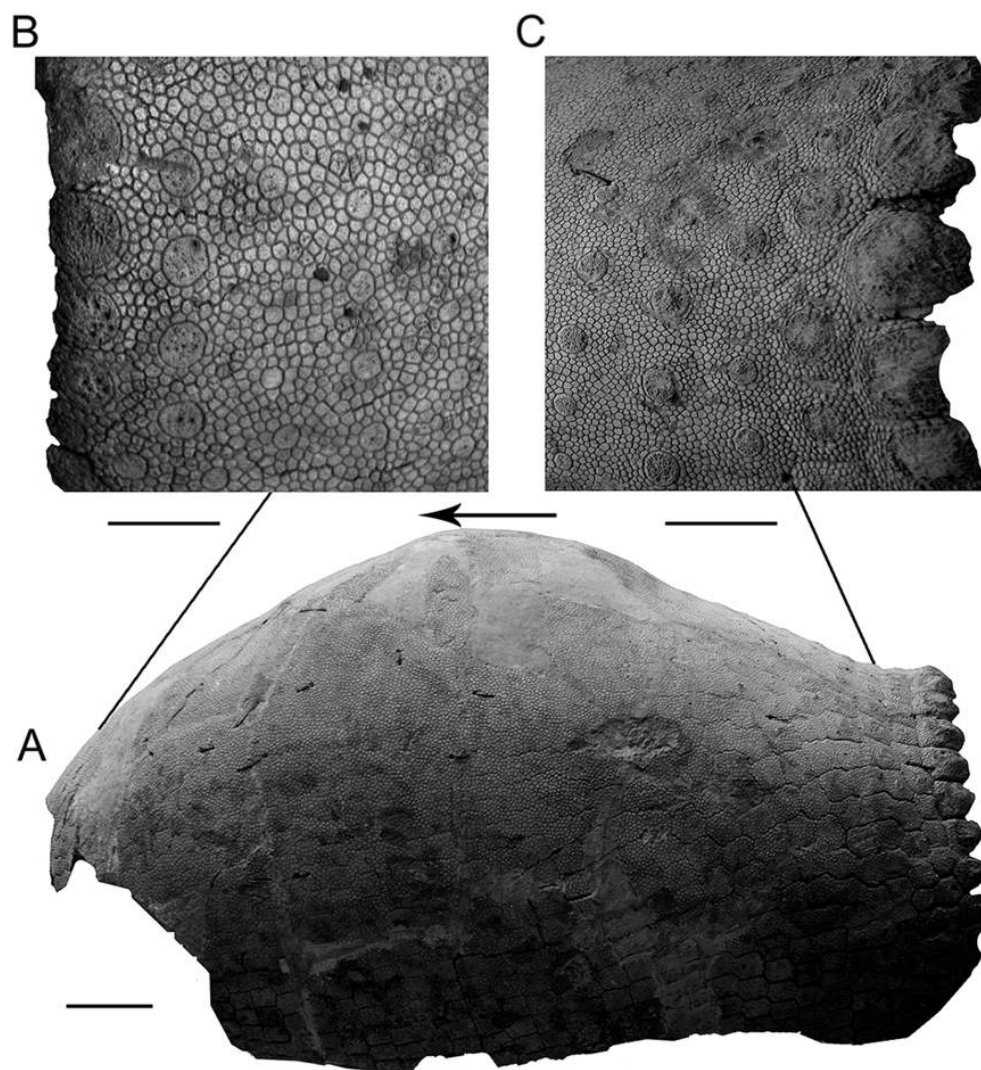


Figura 7. *Panochthus intermedius*, holotipo (MLP 16-36). **A**, coraza dorsal. Escala gráfica= 250 mm. **B**, detalle de osteodermos de la zona anterior; **C**, detalle de osteodermos de la zona posterior. Escala gráfica = 50 mm

Comentarios. De acuerdo a Lydekker (1895, p. 34) el ejemplar tipo de *P. intermedius* está: “...conservado actualmente en el Museo de San Fernando”. Se ignora lo acaecido, pero 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; Zamorano, 2012a).

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 (*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 Yupoí (Pleistoceno tardío, Corrientes, Argentina) son considerados en esta contribución como asignables a *Panochthus* sp. Finalmente, Zurita *et al.* (2009) atribuyeron inicialmente el ejemplar procedente de Bolivia como perteneciente una posible nueva especie de *Panochthus*. Luego (Zurita *et al.*, 2011) lo consideran asignable a *P. intermedius*.

Panochthus subintermedius Castellanos, 1937

Figura 8 y Tablas ver 3, 6, 10

Diagnosis (enmendada de Cruz *et al.*, 2011, p. 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 lateralmente, diferente de aquellas de *P. intermedius* y *P. frenzelianus*. 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, a diferencia de *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, con el último anillo distal fusionado. Procedencia estratigráfica y geográfica: Ensenadense (Pleistoceno temprano-medio) de la Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina.

Material referido. Solamente el holotipo.

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

Descripción comparativa

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

Húmero (Fig. 8A). 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 antero-posterior; en cambio, en *P. tuberculatus* ambos diámetros son similares. La corredera bicipital de la cabeza humeral está bien marcada, aunque no es tan profunda como en *Glyptodon*. Cresta deltopectoral bien desarrollada, cuyo borde postero-lateral es convexo y dirigido hacia afuera, a diferencia de *P. tuberculatus*. La superficie de la cresta deltopectoral es lisa y su concavidad es más acentuada que en *P. tuberculatus*. Por debajo de la cresta deltopectoral, la diáfisis presenta sección triangular cuya región más delgada se verifica hacia su porción distal.

Fémur (Fig. 8B). Se conoce el fémur izquierdo casi completo. Está quebrado el segundo trocánter y parte del tercero. Al igual que en el húmero algunas protuberancias del hueso están deterioradas parcialmente por rodamiento; en este caso, los límites de la cabeza del fémur y ambos cóndilos distales. El fémur es más robusto que los de *P. tuberculatus* y *P. greslebini*. En la epífisis proximal, la superficie articular de la cabeza femoral presenta una 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 una morfología 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*. La cara anterior del fémur 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 menos evidente. 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 (8C). El fragmento conservado no presenta ninguna cresta iliaca completa y tampoco se distinguen fenestras.

Coraza dorsal. Se preserva una gran porción, que incluye la región antero-dorsal hasta los osteodermos del borde posterior de la región postero-dorsal, pero faltan ambos márgenes laterales. Su tamaño, aunque la coraza no está completa, parecería ser similar o levemente mayor que la de *P. tuberculatus* (ver Cruz *et al.*, 2011). La forma general de la coraza es similar a la de *P. tuberculatus*; ambas especies presentan un perfil elevado anteriormente y son comprimidas lateralmente, a diferencia de las de *P. intermedius* y *P. frenzelianus*.

Los osteodermos son de forma similar a los de *P. tuberculatus*. Su ornamentación (excepto los del borde posterior) consiste en tubérculos poligonales pequeños y similares entre sí, algunos levemente deprimidos en el centro, sin figura central (Fig. 8D). Erróneamente (se ignora por qué) Castellanos (1942, p. 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* la figura central únicamente está presente en el borde posterior de la coraza. Esta abarca casi toda la superficie y está rodeada por una hilera de figuritas poligonales (en algunas regiones puede haber dos hileras). 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, su diámetro dorso-ventral disminuye notablemente 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 muestra una morfología menos roma que en *P. tuberculatus* y *P. jaguaribensis* (Fig. 5E, Fig. 5G).

En vista dorsal (Fig. 5E) se observa que la superficie está cubierta por pequeñas figuras poligonales (como en la coraza dorsal, pero más planas) y numerosas figuras centrales sin un patrón de ordenamiento definido, mientras que en *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 sola figura apical entre ambas depresiones subelípticas rugosas, carácter compartido solamente con *P. greslebini*. En *P. tuberculatus*, *P. frenzelianus* y *P. jaguaribensis* estas figuras apicales dorsales son pares. En vista ventral (Fig. 5G), 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. 5F) 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; en *P. jaguaribensis* hay cinco.

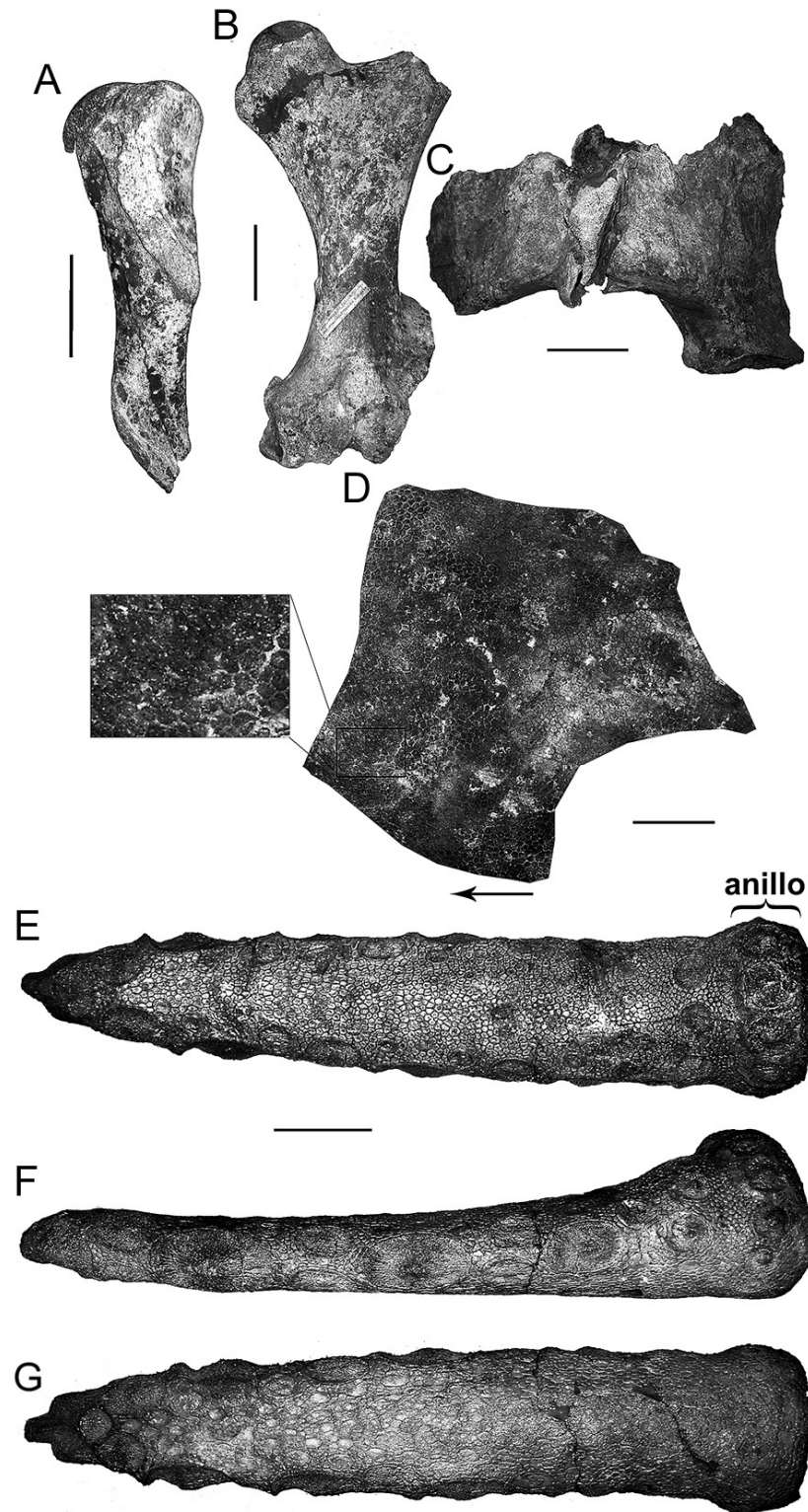


Figura 8. *Panochthus subintermedius*, holotipo (MACN-Pv 5130). **A**, húmero derecho, sin la porción distal, vista anterior; **B**, fémur izquierdo, vista anterior; **C**, fragmento de la pelvis; **D**, coraza dorsal, fragmento lateral izquierdo, la flecha indica la parte anterior; **E-G**, tubo caudal, con el último anillo distal fusionado; **E**, vista dorsal; **F**, vista lateral derecha; **G**, vista ventral. Escala gráfica= 100 mm.

Comentarios. En Cruz *et al.* (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).

Zamorano *et al.* (2013) presentan material craneano del Ensenadense de la Cantera de Hernández y lo atribuyen a *P. cf. subintermedius*.

***Panochthus greslebini* Castellanos, 1942**

Figura 9 y ver Tablas 6, 10

1942. *Panochthus oliveiraroxoi* Castellanos, p. 570-583, figs. 229-234.

1954. *Panochthus rochai* Paula Couto, p. 195-209, figs 1-2.

Diagnosis (enmendada de Moreira, 1971, p. 540). Fémur más corto y levemente menos robusto que el de *P. tuberculatus*, y más largo y más robusto que el de *Glyptodon clavipes*. Osteodermos de la región medio-dorsal de la coraza dorsal sin límites externos visibles. Osteodermos poligonales, sin figura central distinguible y con patrón reticular sin un ordenamiento determinado. Tubo caudal deprimido, curvado 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*. Posee una figura apexiana en el extremo distal. Superficie dorsal 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 las caras laterales.

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

Material referido. 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*); MNRJ 281-V (holotipo de *P. oliveiraroxoi*), tubo caudal; 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).

Distribución estratigráfica y geográfica. Pleistoceno del Noreste de Brasil, estados de Bahía, Ceará, Paraíba, Pernambuco, Piauí y Río Grande del Norte (ver Da Costa Pereira *et al.*, en prensa).

Descripción comparativa

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

Fémur (Fig. 9A, Fig. 9B). La configuración general es similar a la de *P. tuberculatus*, pero es un poco más corto y levemente menos robusto y es 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 *Propalaehoplophorus*, 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*.

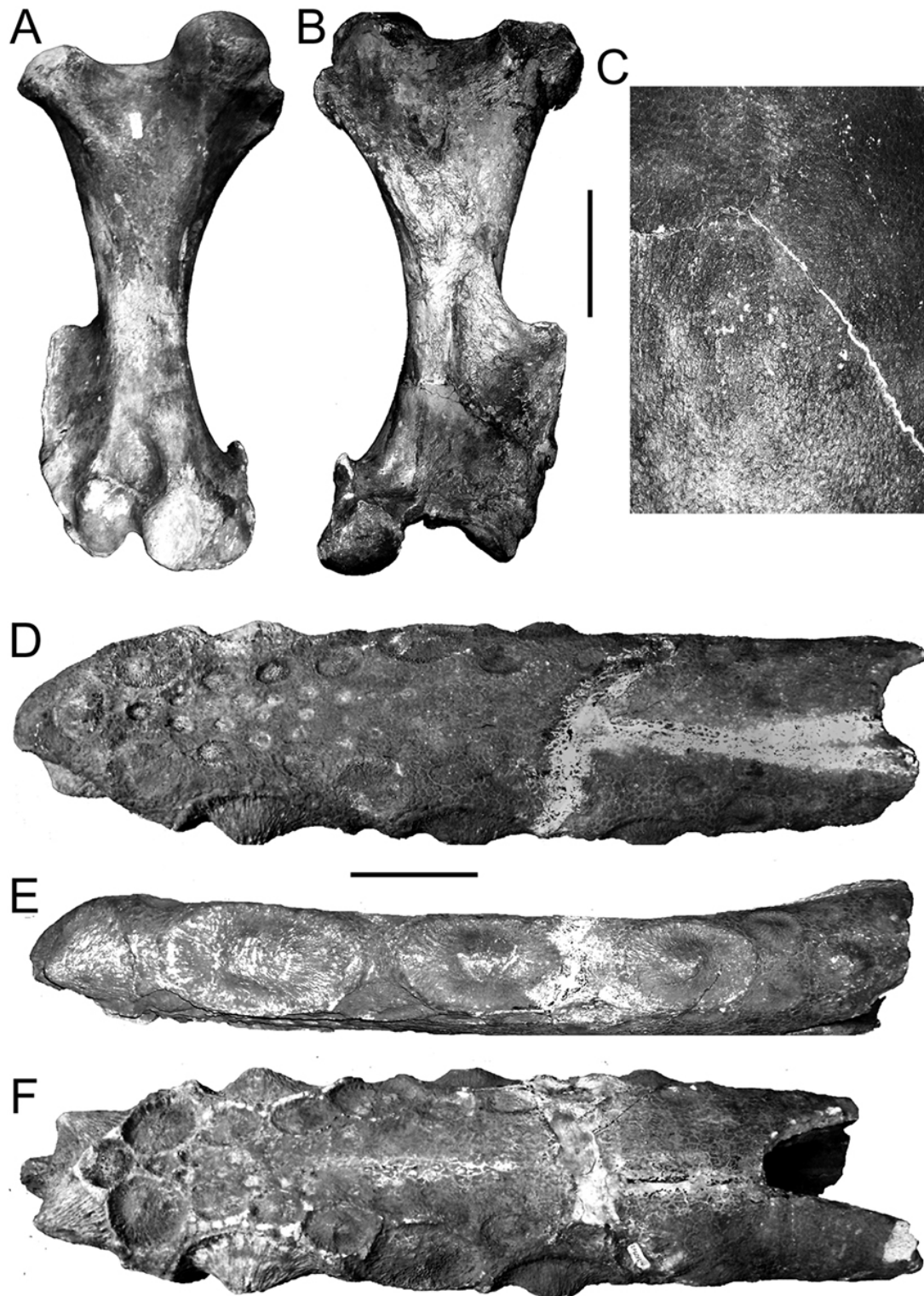


Figura 9. *Panochthus greslebini* (MNRJ 2760/2V). A-B, fémur derecho; A, vista anterior; B, vista posterior; C, coraza dorsal, fragmento; D-F, tubo caudal; D, vista dorsal; E, vista lateral derecha; F, vista ventral. Escala gráfica= 100 mm.

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 los pequeños tubérculos no mantienen ningún patrón de ordenamiento (Fig. 9C).

Tubo caudal. Tamaño semejante al de *P. tuberculatus*. Deprimido, recurvado 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*. Las figuritas que cubren la superficie del tubo son semejantes a las de la coraza dorsal.

En vista dorsal (Fig. 9D) se observan, desde la región proximal, depresiones circulares rugosas, cercanas a ambos márgenes laterales (figuras marginales [ver Porpino & Bergqvist, 2002, p. 55, fig. 3]), levemente más profundas que en *P. jaguaribensis* y ligeramente menos que en *P. tuberculatus*; además, en *P. jaguaribensis* dichas depresiones se hallan en mayor cantidad. 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, p. 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, p. 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. 9F) se observa un diseño similar al de la cara dorsal, aunque con las figuritas y las rugosidades menos marcadas.

En vista lateral (Fig. 9E), 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 mencionada depresión subcircular, mientras que en *P. subintermedius* existen seis figuras laterales en la cara izquierda y cinco en la derecha.

Comentarios. 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, y lo atribuyen a esta especie. En esta revisión se duda de esta asignación, ya que el tubo caudal del holotipo no posee las figuras señaladas por Chimento & Agnolin (2011, fig. 3).

Recientemente, Ferreira *et al.* (2013) describen osteodermos atribuidos a *P. cf. greslebini* provenientes, algunos de ellos, del Pleistoceno tardío del Balneario Hermenegildo, Santa Vitoria do Palmar (Sur de Brasil) (ver Lopes *et al.*, 2010).

Panochthus jaguaribensis Moreira, 1965

Figura 10 y ver Tabla 10

Diagnosis (enmendada de Moreira, 1971, p. 531). Osteodermos de la coraza dorsal con figuras centrales subcirculares de superficie irregular, más grandes y rugosas que en *P. intermedius*. Figuras centrales rodeadas por figuritas periféricas poligonales, semejantes a las de *P. intermedius*. Externamente sin suturas visibles 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, p. 2), podría corresponderse con el “Pampeano Superior” de Argentina. Municipio de Limoneiro del Norte, estado de Ceará (Brasil).

Material referido. El holotipo y MMC 1089V, fragmento de coraza dorsal; 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, p. 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); UFRJ-DG 494-M, osteodermos aislados.

Distribución estratigráfica y geográfica. Pleistoceno del Noreste de Brasil, estados de Ceará, Paraíba, Pernambuco, Piauí y Río Grande del Norte (ver Da Costa Pereira *et al*, en prensa).

Descripción comparativa

Esqueleto postcraneal. En el material MNRJ 2759-V, según Moreira (1971, p. 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, p. 531] correspondiente a la región medio-dorsal), externamente no se observan suturas entre los osteodermos, aunque se aprecian claramente en vista interna. 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. 10A).

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 más grácil, que el de las especies del género conocidas para el lapso Bonaerense-Lujanense de Argentina. Presenta un contorno proximal cilíndrico-cónico y disminuye su diámetro dorso-ventral en sentido distal. 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. 10B) se observan, desde la región proximal, depresiones circulares rugosas, cercanas a ambos laterales (figuras marginales [ver Porpino & Bergqvist, 2002, p. 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. Distalmente se distinguen dos grandes depresiones subelípticas rugosas, ubicadas simétricamente, las cuales también se pueden observar lateralmente (figuras dorsales [ver Porpino & Bergqvist, 2002, p. 55, fig. 3]). En el extremo distal, por detrás y entre estas grandes depresiones, hay dos depresiones más pequeñas y subcirculares (figuras apicales [ver Porpino & Bergqvist, 2002, p. 55, fig. 3]), simétricas; en *P. tuberculatus* estas no son simétricas; en *P. greslebini* y *P. subintermedius*, solo una de mayor diámetro.

En vista ventral (Fig. 10D), se observa un diseño similar al de la cara dorsal, aunque con las figuritas y las rugosidades menos marcadas.

En vista lateral (Fig. 10C), existe una depresión rugosa y subcircular seguida, hacia el extremo distal, por cinco figuras subelípticas más grandes y rugosas que la depresión subcircular más proximal,

las cuales son deprimidas y elevadas en el centro (según Porpino & Bergqvist [2002, p. 55, fig. 3] una de ellas corresponde a la figura ventral del par dorso-ventral). Las grandes figuras están rodeadas por varias hileras de figuritas poligonales, similares a las de la cara dorsal.

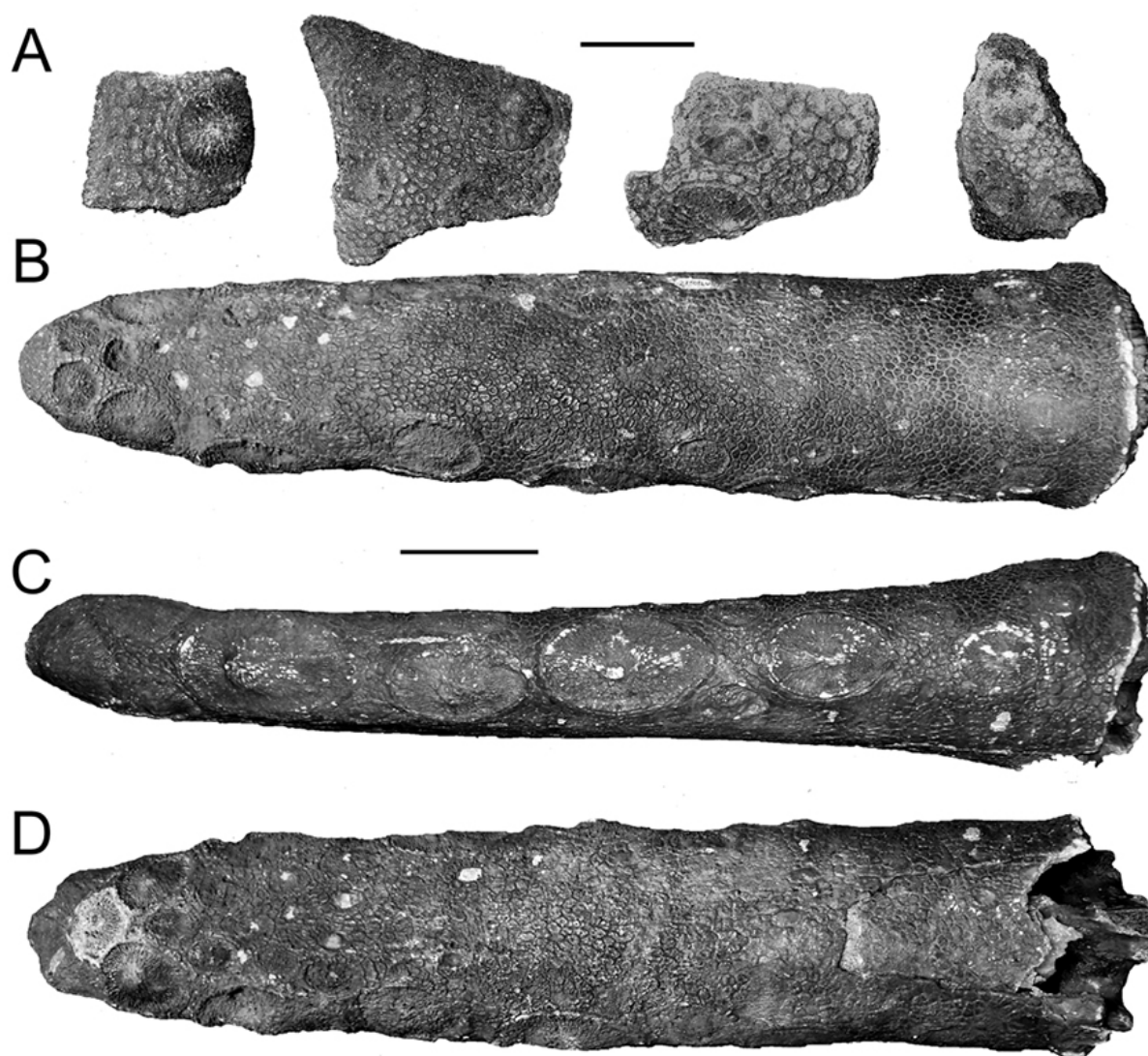


Figura 10. *Panochthus jaguaribensis* (MNRJ 2759-V). **A**, fragmentos de la coraza. Escala gráfica= 50 mm. **B-D**, tubo caudal; **B**, vista dorsal; **C**, vista lateral derecha; **D**, vista ventral. Escala gráfica= 100 mm

Comentarios. Moreira (1965, p. 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, p. 42). Más tarde, Moreira (1971, p. 530) atribuye a esta especie el ejemplar MNRJ 2759-V, que incluye, según dicho autor, 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, p. 150) examina los materiales y no observa diferencias que justifiquen reconocer un nuevo género para dicha especie. En consecuencia, los asigna nuevamente a *Panochthus*, sinonimizando *Parapanochthus* con *Panochthus*.

Especies de *Panochthus* no válidas o que no pertenecen a *Panochthus*

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

Holotipo. Repositorio desconocido; correspondería a elementos del cráneo y postcráneo, incluida la pelvis. Procedencia estratigráfica y geográfica: Desconocida.

Comentarios. En su obra de 1866, Burmeister (1866, p. 194) consideró que el *Glyptodon giganteus* descrito por Pouchet (1866) –quien aclara en ese trabajo que dicha especie pertenece a Serres–, es un sinónimo de *Panochthus tuberculatus*. Después de estudiar el esqueleto completo de *P. tuberculatus*, Burmeister (1874, p. 140) se rectifica y considera a *G. giganteus* como sinónimo de *G. clavicaudatus* (= *Doedicurus clavicaudatus*). En la siguiente página, Burmeister (1874, p. 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, p. 141). Finalmente, Burmeister (1874, p. 394) reconoció el género *Doedicurus* para incluir esta especie.

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, 1942 [Mioceno tardío-Plioceno?]) de las sierras de Córdoba, en las cercanías de Villa Cura Brochero (ver Cruz, 2011 y Zamorano, 2013, para *Propanochthus bullifer*).

Comentarios. Burmeister (1874, p. 5) reconoció originalmente esta especie, mientras que Castellanos (1925) fundó para esta el género *Propanochthus*, mostrando las marcadas diferencias existentes con el género *Panochthus*. Aunque tradicionalmente *Pr. bullifer* fue incluido dentro de la tribu Panochthini, Zamorano (2012a) y Zamorano & Brandoni (2013) demostraron que este taxón se encuentra más vinculado filogenéticamente a ciertas especies de “Hoplophorinae” “Plohophorini”.

Panochthus lundii Burmeister, 1874

Holotipo. Repositorio desconocido, fragmentos de un cráneo, de un autopodio y de una coraza. Procedencia estratigráfica y geográfica: Desconocida.

Comentarios. Burmeister (1874) reconoció esta especie a base de las figuras de la parte anterior de un cráneo y un pie dadas por Lund (1844), quien reunió estos materiales, junto con un fragmento de coraza perteneciente, según Burmeister (1874, p. 29), al género *Glyptodon*, bajo el nombre de *Hoplophorus euphractus* Lund, 1839. Burmeister (1874, p. 29) aclara que dichas figuras corresponden a una especie de *Panochthus*, diferente a *P. tuberculatus*. Más adelante, Burmeister (1874, p. 103) concluye, aunque con dudas, que ambas figuras pertenecen muy probablemente a una especie por él fundada, *P. bullifer*, pero como titubea de ello acepta la especie de Lund y se la dedica (*P. lundii*). 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 pertece a *P. lundii*.

Previamente, Lund (1839) refiere a *Hoplophorus euphractus* Lund un hueso mesocervical y dientes, los cuales, según Burmeister (1874, p. 30), pertenecen a *Glyptodon*. En consecuencia Lund (1842, 1844) incluye erróneamente (según Burmeister, 1874, p. 29-30, 103), dentro de *Hoplophorus euphractus*, materiales que corresponden tanto a especies de *Panochthus* y 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, p. 236) y Porpino *et al.* (2010, p. 911), se considera *H. meyeri* como sinónimo de *H. euphractus*.

En esta contribución se descarta la validez de *P. lundii* Burmeister, 1874, por estar basada en materiales correspondiente a diferentes especies.

Panochthus morenoi Ameghino, 1881

Holotipo. Repositorio desconocido; correspondería, según Ameghino (1877, p. 6) a osteodermos de la coraza dorsal. Procedencia estratigráfica y geográfica: “Cuaternario” de la Bahía de Montevideo.

Comentarios. Para fundar esta especie Ameghino se basó sobre restos colectados por él en la bahía de Montevideo, en diciembre de 1876, los cuales fueron los únicos de mamíferos fósiles encontrados durante esa excursión (ver Ameghino 1877). Años después, Ameghino (1881) reconoció esta especie que denominó *P. Morenoi* (*sic*). Luego, el mismo Ameghino (1889), sin dar las razones, modifica su ortografía a *P. Morenii* (*sic*). Si bien “*morenoi*” es la grafía original, Lydekker (1887, p. 125) la corrige correctamente a “*morenoi*”. Ameghino (1895, p. 177) acepta sin comentarios la enmienda de Lydekker (Mones, com. pers., 2011), por lo cual prácticamente todos los autores continuaron refiriéndose a “*P. morenoi*”.

Años después, Ameghino (1889, p. 834) atribuyó un ejemplar casi completo a *P. morenoi*. Las características que señala Ameghino (1881, p. 309) no se observan en el ejemplar atribuido por Ameghino (1889, p. 834) (ver Zamorano *et al.*, 2012).

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.*, 2009). Zamorano (2012) y Zamorano *et al.* (2012) proponen que *P. morenoi* Ameghino, 1889, *non* Ameghino, 1881, quede como un sinónimo de *P. tuberculatus*; a su vez, se considera *nomen dubium* *P. morenoi* Ameghino, 1881, *non* Ameghino, 1889.

Panochthus eocenus Scalabrini, 1887

Holotipo. Repositorio desconocido; correspondería, según Scalabrini (1877, p. 7), a un fragmento de tubo caudal. Procedencia estratigráfica y geográfica: Oligoceno de Entre Ríos.

Comentarios. Esta especie, considerada actualmente como *nomen nudum* (ICZN, 1999; ver Mones, 1986, p. 238) fue reconocida por Scalabrini (1887), haciendo clara alusión a que el material proviene del supuesto Oligoceno presente en las barrancas entrerrianas del río Paraná.

Panochthus beyrichi Roth, 1888

Holotipo. Repositorio y material desconocido. Procedencia estratigráfica: “Pampeano inferior”, se desconoce la procedencia geográfica.

Comentarios. Roth (1888, p. 401) reconoce *P. beyrichi* [originalmente con la grafía “*Beyrichi*”], actualmente considerada *nomen nudum* (ICZN, 1999) (ver Mones, 1986, p. 237). Ameghino (1908, p. 361) aclara que su “Pampeano inferior” y el de Roth se corresponden. 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 & Tonni (1999) (ver Soibelzon, 2008).

Panochthus brocherii Moreno, 1888

Holotipo. Desconocido.

Comentarios. Moreno (1888, p. 9) reconoce esta especie sin dar ninguna característica ni figura, que en consecuencia queda bajo la categoría de *nomen nudum* (ICZN, 1999) (ver Mones, 1986, p. 237).

El nombre específico “brocherii” deriva del apellido del sacerdote católico José Gabriel del Rosario Brochero (Denaro, 2007).

Panochthus trouessarti Moreno, 1888

Holotipo. MACN Pv 2670, mitad lateral derecha de la coraza dorsal. Procedencia estratigráfica y geográfica: Formación Monte Hermoso (Montehermosense, Mioceno tardío-Plioceno temprano?) del SO de la provincia de Buenos Aires.

Comentarios. Castellanos (1925) ubicó dicha especie en el género *Nopachtus*. Zamorano *et al.* (2011) reconocen una nueva combinación para este material, *Phlyctaenopyga trouessarti*.

Panochthus vogti Roth, 1888

Holotipo. MHGN 633/02, cráneo, escudete cefálico, un trozo de coraza dorsal y restos del esqueleto postcraneal (húmero izquierdo, radio, ulna, autopodio anterior izquierdo, fémur izquierdo, tibia-fibula, autopodio posterior izquierdo, vértebras cervicales, atlas-axis) (ver Fig. 2). Desafortunadamente no se ha podido hallar el tubo caudal que menciona Roth (ver Ameghino, 1889; Castellanos, 1942). Procedencia estratigráfica y geográfica: “Pampeano inferior” del Arroyo Pergamino (Norte de la Provincia de Buenos Aires).

Comentarios. Roth (1888, p. 401), en la misma lista en la cual aparece *P. beyrichi*, reconoce *P. vogti* [originalmente con la grafía “Vogti”], también considerada *nomen nudum* (ICZN, 1999, Art. 12) (ver Mones, 1986, p. 238). Roth (1888, p. 401) indica como procedencia estratigráfica “Pampeano inferior”. Ver lo expresado en “*P. beyrichi*” sobre el “Pampeano inferior” de Roth (*vide supra*).

Panochthus (?) *nodotianus* Ameghino, 1889

Holotipo. Sin repositorio, extremo distal de un tubo caudal. Procedencia estratigráfica y geográfica: “*crag de Montevideo*”, según Nodot (1857, p. 103).

Comentarios. Nodot describió y figuró (1857, p. 102-103, lám. 8, fig. 4) el material sin nominarlo. Henry M. D. de Blainville (1864), en su “Ostéographie”, reproduce la figura de Nodot (1857) sin ninguna indicación adicional. Años después, Ameghino (1889, p. 834) reconoce el fragmento como perteneciente a nueva especie de *Panochthus*, *P. (?) nodotianus*, aunque con dudas.

En esta contribución se le da la categoría de *nomen dubium* (ver ICZN, 1999). Claramente expresado por Mayr (1969, p. 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 & Whetstone, 1978; Mones, 1989). Coincidiendo con “Ameghino, el fragmento observado en la figura pertenece a una especie del género *Panochthus*. Sin embargo, y teniendo en cuenta que dentro del género e incluso dentro de una misma especie de *Panochthus*, la ornamentación del tubo caudal tiene un amplio rango de variabilidad y dada la insuficiencia de los caracteres diagnósticos, no se puede atribuir el material en cuestión a una especie. Por ende, la extremidad del tubo caudal mencionado y figurado por Ameghino (1889, p. 837, pl. LVIII, fig. 4) es clasificado como *Panochthus* sp.

Ameghino (1889), reproduciendo a Nodot (1857, p. 103), sostiene 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*).

Panochthus voghti Ameghino, 1889

Holotipo. Es el mencionado para *P. vogti* Roth, 1888 (*vide supra*).

Comentarios. Dicha especie fue reconocida por Ameghino (1889, p. 836-837, pl. LVII, fig. 4), a base de la vista fotográfica de un cráneo completo. 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, 1942).

Ameghino (1889, p. 836) da a la especie el nombre de *Panochthus Voghti* (*sic*), luego en ese mismo trabajo (1889, p. 837) lo nombra como *Panochthus Voghtii* (*sic*), diciendo: “He designado esta especie con el nombre de *Panochthus Voghtii*, en honor a Carlos Voght (pero que en verdad es Karl Vogt [Giessen, 1817-Ginebra, 1895]), uno de los más ilustres naturalistas suizos contemporáneos”. Siguiendo el artículo 32.2 del ICZN (1999), *P. voghti* es una grafía correcta, y también lo es *P. voghtii*, pues ambas responden a la latinización del nombre Voght. Por lo tanto, la modificación posterior es una *enmendato ilegítima*, como se observa en el artículo 33.4 del ICZN (1999) (ver Mones & Mehl, 1990). 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.

En esta contribución se coloca esta especie en la sinonimia de *P. tuberculatus*. 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.

Panochthus interundatus (Ameghino, 1885) Lydekker, 1895

Holotipo. Repositorio desconocido; correspondería a osteodermos aislados de la coraza dorsal. Procedencia estratigráfica y geográfica: “Capas terciarias” de Paraná.

Comentarios. Lydekker (1895, p. 39) incluyó dentro del género *Panochthus* una especie reconocida en 1885 por Ameghino, *Euryurus interundatus*. Lydekker afirma que el material corresponde a individuos jóvenes de *Panochthus*, pero que los restos no son diagnósticos.

El género *Euryurus* Gervais & Ameghino, 1880, estaba ocupado designando un género de Crustáceo, por lo cual Ameghino (1889) nombra dicha especie como *Neuryurus interundatus*. Actualmente esta especie es incluida en el género *Urotherium* Castellanos, 1926, *Urotherium interundatus* (ver González Ruiz *et al.*, 2011; Scillato-Yané *et al.*, 2013).

Panochthus oliveiraroxoi Castellanos, 1942

Holotipo. Repositorio desconocido, tubo caudal completo. Procedencia estratigráfica y geográfica: Pleistoceno del estado de Ceará (Brasil).

Comentarios. Castellanos (1942, p. 570) reconoció esta especie, que nominó como *P. oliveiraroxoi* (*sic*), en honor al paleontólogo Mathias G. de Oliveira Roxo, quien le remitió fotografías y un cuadro de medidas. Posteriormente, Moreira (1971, p. 551) y Porpino & Bergqvist (2002, p. 52) ubican dicha especie como sinónimo de *P. greslebini*, coincidiendo en que no escapa del rango de variabilidad de esta última especie.

Panochthus rusconii Castellanos, 1942

Holotipo. Repositorio desconocido, tubo caudal. Procedencia estratigráfica: “Pampeano”, según Lydekker (1895), se desconoce la procedencia geográfica.

Comentarios. Castellanos (1942, p. 565) reconoció, en honor a Carlos Rusconi, la especie *P. rusconii* basándose en el tubo caudal figurado por Lydekker (1895, pl. XXIV, figs. 1 y 1a), atribuido allí a *P. tuberculatus*.

En esta contribución se observa el material sobre el que se basó Castellanos (1942) para fundar esta especie posee los mismos caracteres diagnósticos vistos en el material tipo de *P. tuberculatus*. Por lo tanto, se coloca esta especie en la sinonimia.

Panochthus rochai Paula Couto, 1954

Holotipo. Repositorio desconocido, fragmento distal de tubo caudal. Procedencia estratigráfica: Pleistoceno del estado de Ceará (Brasil).

Comentarios. Este fragmento es descripto y figurado por Paula Couto (1954, p. 195-209, figs. 1-3), quien reconoció esta nueva especie. Posteriormente, Moreira (1971, p. 551) y Porpino & Bergqvist (2002, p. 52) colocan esta especie, al igual que *P. oliveiraroxoi*, en la sinonimia de *P. greslebini*. La porción distal de tubo caudal no presenta caracteres diagnósticos que permitan distinguir esta material de *P. greslebini*.

Discusión

Los últimos análisis filogenéticos efectuados sobre los Glyptodontidae han sugerido fuertemente el hecho de que ni los Hoplophorinae (*sensu* Hoffstetter, 1958) (Fariña, 1993; Fernicola, 2005, 2008; Porpino *et al.*, 2009, 2010; Fernicola & Porpino, 2012) ni los Panochthini (*sensu* Hoffstetter, 1958) (Zamorano, 2012a, 2012b; Zamorano & Brandoni, 2012, 2013) constituyen agrupaciones monofiléticas.

En algunas de estas contribuciones se han planteado distintas agrupaciones. Fernicola (2008) realiza un análisis utilizando caracteres cráneo-mandibulares en el que indica la estrecha relación entre *Neosclerocalyptus* Paula Couto, 1957 y *Panochthus*, clado con el mayor soporte en el cladograma (Fernicola, 2008, fig. 5). Porpino *et al.* (2009) utilizan caracteres postcraneales y mantienen la estrecha relación entre *Neosclerocalyptus* y *Panochthus*. Finalmente, Porpino *et al.* (2010) y Fernicola & Porpino (2012) reconocen un clado formado por *Panochthus* y *Hoplophorus* Lund, 1839, basado principalmente en caracteres del tubo de caudal. Zamorano *et al.* (2013a) ubican este último clado en la Tribu Hoplophorini.

Desde un punto de vista taxonómico y nomenclatural, Porpino *et al.* (2010) limitan la tribu Hoplophorini al género *Hoplophorus*, considerándola grupo hermano de Panochthini, en la cual solo incluye *Panochthus*, agrupando ambas tribus dentro de Panochthinae (= *Hoplophorus* + *Panochthus*); a su vez, reconocen la subfamilia Neosclerocalyptinae, representada por *Neosclerocalyptus*, quedando esta última como el grupo hermano de Panochthinae. En este sentido, cabe señalar que Fernicola (2005, 2008), Porpino *et al.* (2009, 2010) y Fernicola & Porpino (2012) no incluyen en sus análisis todas las especies de *Panochthus*, ni tampoco aquellas de *Nopachtus* y *Propanochthus*, géneros tradicionalmente ubicados dentro del grupo polifilético Panochthini (Castellanos, 1942; Hoffstetter, 1958; Paula Couto, 1979; McKenna & Bell 1997; Zurita *et al.*, 2011). En esta contribución se adopta la propuesta de Zamorano *et al.* (2013a), quienes, mediante la realización de análisis filogenéticos con todos los taxones que constituyen la Tribu “Panochthini” (*Nopachtus* [dos especies], *Propanochthus*

[una especie], *Panochthus* [seis especies]), sugieren la utilización de la Tribu Hoplophorini para incluir los géneros *Panochthus* y *Hoplophorus*.



Figura 11. Distribución geográfica de las especies de *Panochthus*.

Desde un punto de vista crono-estratigráfico, la mayoría de las especies no resultan buenos indicadores, excepto de algunas de ellas (e. g. *P. tuberculatus*, *P. intermedius*). Esto se debe principalmente a la falta de precisión estratigráfica de los materiales tipos del NE de Brasil (e. g. *P. greslebini*, *P. jaguaribensis*) o a la escasez de información geográfica y/o estratigráfica brindadas por los colectores sobre la procedencia del holotipo (e. g. *P. subintermedius*, *P. frenzelianus*). Cronológicamente, *P. 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 pueden referirse al Pleistoceno *sensu lato*.

Junto con *Glyptodon*, constituye el Glyptodontidae pleistoceno de mayor distribución latitudinal en América del Sur (ver Zurita *et al.*, 2009). La disposición geográfica de los registros de *Panochthus* señala una marcada distribución disyunta: los registros del noreste de Brasil y el resto de los registros, sin que se lo halle en el resto de Brasil, salvo escasos restos en el sureste (Fig. 11). Caben dos hipótesis: (1) Esta distribución podría deberse a pobre prospección o a falta de registros por variables

tafonomías. (2) Sin embargo, es muy posible que se deba a que los gliptodóntidos de gran porte se movieron en áreas abiertas, con ambientes áridos o de pastizales (Scillato-Yané *et al.*, 1995), y a que durante el Pleistoceno la región ocupada hoy por la Selva Amazónica tuvo elevada humedad y una espesa vegetación (Vivo & Camingnotto, 2004; Cione *et al.*, 2009).

Conclusiones

Taxonómicas

De acuerdo a las contribuciones que hacen aportes al conocimiento de las especies de *Panochthus* (Porpino & Bergqvist, 2002; Cruz *et al.*, 2011; Zamorano *et al.*, 2011; Zamorano *et al.*, 2012) podían contabilizarse un total de diez especies en *Panochthus*. La revisión efectuada en esta contribución permite considerar válidas seis especies: (1) *P. tuberculatus*, (2) *P. frenzelianus*, (3) *P. intermedius*, (4) *P. subintermedius*, (5) *P. greslebini* y (6) *P. jaguaribensis*. A su vez, cuatro especies son consideradas no válidas. (1) *P. lundii* Burmeister, 1874 está reconocida en materiales correspondientes a varias especies de gliptodóntidos ya conocidas (*e.g.*, *Hoplophorus euphractus*, *Panochthus* sp. y *Glyptodon* sp.); (2) *P. morenoi* Ameghino, 1881, considerada *nomen dubium*, en tanto que *P. morenoi* Ameghino, 1889 es sinónimo de *P. tuberculatus*; *P. (?) nodotianus* Ameghino, 1889, considerada un *nomen dubium*; (3) *P. voghti* y (4) *P. rusconii*, ambas sinónimos de *P. tuberculatus*.

Filogenéticas

El análisis filogenético realizado por Zamorano & Brandoni (2013) indica: (1) *Panochthus* es un grupo monofilético; (2) *Hoplophorus euphractus* es su taxón hermano y juntos conforman la tribu Hoplophorini (Hoplophoridae Huxley, 1864), que incluye los dos géneros citados por Zamorano *et al* (2013a); (3) la tribu “Panochthini” (*sensu* Simpson, 1945 y Hoffstetter, 1958) no constituye un grupo natural, pues resulta un grupo polifilético (Fig. 12).

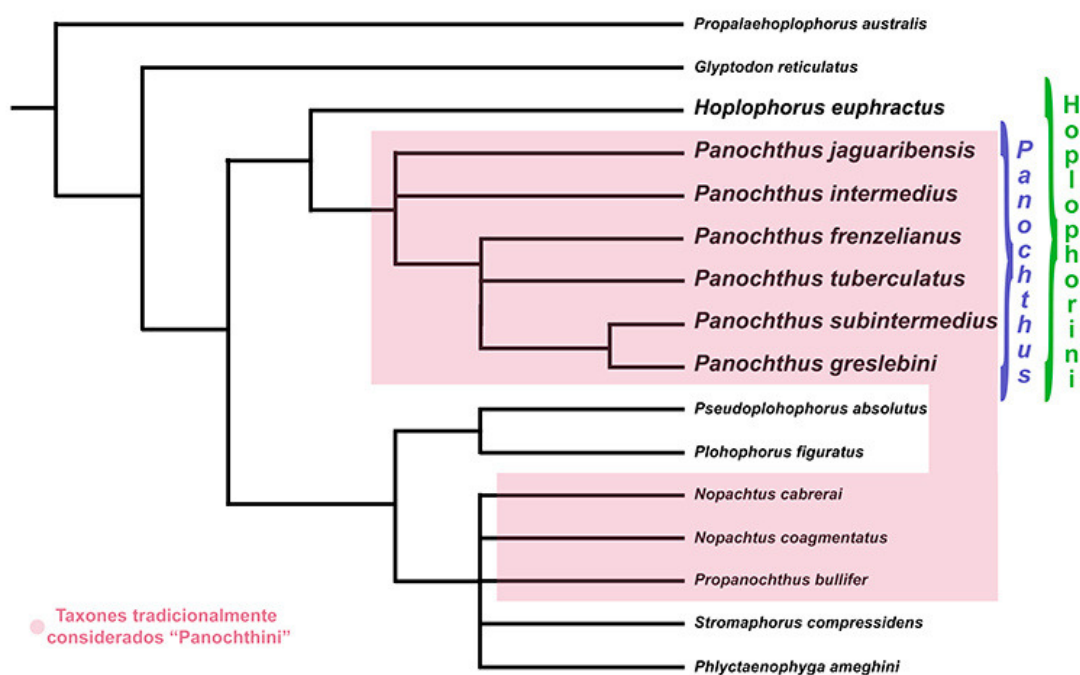


Figura 12. Cladograma mostrando la condición de grupo natural de *Panochthus* y los taxones incluidos en la tribu Hoplophorini.

Paleobiogeográficas

Panochthus es un género con una amplia distribución geográfica. Se registra en las regiones chaco-pampeana, mesopotámica, subandina y patagónica (Argentina); Uruguay; sureste y noreste de Brasil; sureste de Paraguay; centro y sur de Bolivia; y sureste de Perú. 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*) (Fig 11).

Cronoestratigráficas

Salvo en el caso de *P. tuberculatus* y *P. intermedius*, la procedencia estratigráfica de los materiales tipo de las especies de *Panochthus* no es precisa. Cronológicamente, el género abarca todo el Pleistoceno; además, Zamorano *et al.* (2014) dan a conocer material del Plioceno tardío (Chapadmalense superior) de Mar del Plata, que atribuyen a *Panochthus* sp. *P. intermedius* y *P. subintermedius* al lapso Pleistoceno temprano-medio (Ensenadense), *P. tuberculatus* y *P. frenzelianus* al Pleistoceno medio-Pleistoceno tardío (Bonaerense-Lujanense), y *P. greslebini* y *P. jaguaribensis* al Pleistoceno *sensu lato* (Fig. 13).

Ma	ÉPOCAS	PISOS AM. DEL SUR	BIOZONAS	<i>P. subintermedius</i> <i>P. intermedius</i>	<i>P. tuberculatus</i> <i>P. frenzelianus</i>	<i>P. jaguaribensis</i> <i>P. greslebini</i>	<i>Panochthus</i> sp.
	HOLOCENO	PLATENSE	<i>Lagostomus maximus</i>				
		LUJANENSE	<i>E. (Amerhippus) neogeus</i>				
		BONAERENSE	<i>Megatherium americanum</i>				
1.0	PLEISTOCENO	ENSENADENSE	<i>Mesotherium cristatum</i>				
			? ? ?				
2.0		SANANDRESENSE	<i>Ctenomys chapadmalensis</i>				
		MARPLATENSE					
		VOROHUENSE	<i>Akodon (A.) lorentzii</i>				
3.0		BARRANCA-LOBENSE	<i>Platygonus scagliai</i>				
		CHAPADMALENSE					
		SUPERIOR	<i>Paraglyptodon chapadmalensis</i>				
4.0		INFERIOR	<i>Neocavia depressidens</i>				
5.0	PLIOCENO	MONTEHERMOSENSE	<i>Trigodon gaudryi</i>				

Figura 13. Distribución estratigráfica de las especies de *Panochthus*.

Agradecimientos

Por sus importantes sugerencias, a A.A. Carlini, J.C. Fernicola y D. Perea. Por aclarar con paciencia y precisión dudas nomenclaturales, a M.M. Manceñido. Por atender importantes consultas, a A. Mones y E.P. Tonni. Por enriquecer el trabajo, a los revisores anónimos. Por la toma de fotografías,

a A.A. Carlini, E. Soibelzon, L. Bergqvist, L.R. González Ruíz y J.C. González. Por la toma de medidas, a F. Góis. Por la edición de las fotos a J.C. Gonzalez. Por la consulta de materiales, a L.E. Cruz, M. Reguero y J. Moly.

Bibliografía

- 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*, 2, 557 pp. París y Buenos Aires.
- Ameghino, F. 1888. Rápidas diagnosis de mamíferos fósiles nuevos de la República Argentina. *Obras Completas*, 5: 471-480. 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, révision 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. In: *2º Censo de la República Argentina; Territorio*, 1: 115-228.
- 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.
- Blainville, H., de. 1864. *Ostéographie ou description iconographique comparée du squelette et du système dentaire 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.
- Bergqvist, L.P. 1993. Jazimentos pleistocenicos do Estado da Paraíba e seus fósseis. *Revista Nordestina de Biología*, 8(2): 143-158.
- 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): 50-264.
- Burmeister, G. 1874. Monografía de los Glyptodontes en el Museo Público de Buenos Aires. *Anales del Museo Público de Buenos Aires*, 2: 6 + 1-412.
- 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.
- Carranza-Castañeda, O. & Miller, E.W. 2004. Late Tertiary terrestrial mammals from central Mexico and their relationship to south Atlantic immigrants. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 7(1): 249-262.
- Castellanos, A. 1925. Breves notas sobre evolución de la coraza y del extremo caudal en los Loricata (=Hicanodonta)". *Revista de "El Circulo"*, número extraordinario, 93-96.
- 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. 1927. Descripción de un fragmento de tubo caudal de un nuevo daedicurino en relación con sus géneros afines. *Anales del Museo de Historia Natural de Montevideo* 11(22): 266.
- 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.

- 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. 1942. A propósito de los géneros *Plohophorus*, *Nopachthus* y *Panochthus* (3a. parte). *Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología*, 11: 413-592.
- 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.
- Chimento, N.R. & Agnolin, F.L. 2011. Mamíferos del pleistoceno superior de Santiago del Estero (Argentina) y sus afinidades paleobiogeográficas. *Papeís Avulsos de Zoología*, 51(6): 83-100.
- Chorn, J. & K. N. Whetstone. 1978. On the use of the term *nomen vanum* in taxonomy. *J. Paleo*, 52(2): 494.
- Cione, A.L. & Tonni, E.P. 1999. Biostratigraphy and chronological scale of uppermost Cenozoic in the Pampean area, Argentina. In: *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* Rabassa, J. & Salemme, M.C. (Eds.), 3: 23-52.
- Cione, A.L., Tonni, E.P., Bond, M., Carlini, A.A., Pardiñas, U.F.J., Scillato Yané, G.J., Verzi, D. & Vucetich, M.G. 1999. Occurrence charts of Pleistocene mammals in the Pampean area, eastern Argentina. In: *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula, Special Volume 12, Quaternary vertebrate paleontology in South America* (E. P. Tonni & A. L. Cione eds.), A. A. Balkema, Rotterdam, pp. 53-73.
- Cione, A.L., Tonni, E.P. & Soibelzon, L. 2009. Did humans cause the late Pleistocene-early Holocene mammalian extinctions in South America in a context of shrinking open areas? in *American megafaunal extinctions at the end of the Pleistocene*, edited by G. Haynes, pp. 125-144.
- 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. (Inédita).
- 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.
- Cruz, L.E., Fernicola, J.C. & Porpino, K.O. 2013a. A propósito del neotipo de *Panochthus tuberculatus* (Owen, 1845) (Mammalia, Xenarthra, Glyptodontia). *XXVII Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados*, Resúmenes: en formato digital.
- Cruz, L.E., Fernicola, J.C. & Porpino, K.O. 2013b. On the neotype of *Panochthus tuberculatus* (Owen, 1845) (Mammalia, Xenarthra, Glyptodontia). *Revista Brasileira De Paleontologia*, 16(2), 331-340.
- Da Costa Pereira, P.V.L.G., Victor, G.D., Porpino, K.O. & Bergqvist, L.P. (en prensa). Osteoderm histology of Late Pleistocene cingulates from the intertropical region of Brazil. *Acta Palaeontologica Polonica*, 5. <http://dx.doi.org/10.4202/app.2011.0117et al>,
- Denaro L. de, 2007. Tras las huellas del Venerable Cura Brochero, Córdoba, Corintios.
- Fariña, R.A. 1993. Análisis filogenético de Glyptodontia. *Ameghiniana*, 30(3): 329-330.
- Fariña, R.A. 2001. Física y Matemáticas para reconstruir la vida en el pasado. *Actas de Fisiología* 6: 45-70.
- 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., Cruz, L.E. & Porpino, K.O. 2014. On the type Specimen of *Panochthus frenzelianus* Ameghino, 1889 (Xenarthra, Glyptodontia, Panochthidae). *Ameghiniana*, 5(2) 83-93.

- Figini, A.J., Huarte, R., Carbonari, J. & Tonni, E.P. 1998. Edades ^{14}C 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.
- 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: 1-251.7
- González Ruiz, L.R., Zurita, A.E., Fleagle, J., Scillato-Yané, G.J., Dozo, M.T. & Zamorano, M. 2011. The southernmost record of a Neuryurini Hoffstetter, 1958 (Mammalia, Xenarthra, Glyptodontidae). *Palaeontologische Zeitschrift*, 85(2): 155-161.
- Gray, J.E. 1869, Catalogue of carnivorous, pachydermatous and edentate Mammalia in the British Museum. *London, British Museum (Natural History)*, 398 pp.
- Hoffstetter, R. 1955. Sur le genotype de *Glyptodon* Owen. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, 27(5): 408-413.
- Hoffstetter, R. 1958. Xenarthra. In *Traité de Paléontologie*. Piveteau, J., ed, Masson, Paris, 6(2): 535–636.
- 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.
- Hoffstetter, R. 1964. Les glyptodontes du Pléistocène de Tarija (Bolivie). 1: Genres *Hoplophorus* et *Panochthus*. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 5: 126-133.
- Hoffstetter, R. 1978. Une faune de mammifères pléistocènes au Paraguay. *Comptes Rendus de la Société Géologique de France*, 1978(1): 32-33.
- Huxley, T.H. 1864. On the osteology of the genus *Glyptodon*. *Proceedings of the Royal Society of London*, 13: 108.
- ICZN (*International Commission on Zoological Nomenclature*), 1999. International Code of Zoological Nomenclature. Pp. XXV + 1-156. International Trust for Zoological Nomenclature.
- 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.
- 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". Montevideo., 136 pp.
- 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 mathematiske Afhandlinger*, 8: 61-144 (pp. 1-84, of separatum), pls. 1-13 + (1). Kjøbenhavn.
- 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 naturvidenskapelige og mathematiske Afhandlinger* IX: 137- 208. (Portuguese transl. Lund, P.W. 1950. Chapert X: 317-377).
- Lund, P.W. 1844. Conspectus Dasypodum. *Oversigt over det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Forhandlinger*, 1843: 79–83.
- Lydekker, R. 1887. Catalogue of the fossil Mammalia in the British Museum (Natural History). *British Museum (Natural History)*, 5:xxxv + 1-345, figs. 1-55. 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 3)*: 1-118.
- Mayr, E. 1969. *Principles of Systematic Zoology*. New York: McGraw-Hill.

- Mones, A. 1986. Paleovertebrata Sudamericana. Catálogo Sistemático de los Vertebrados Fósiles. Parte I (Lista preliminar y bibliografía). *Cour. Forsch.-Inst. Senckenbergiana*, 82: 1-625.
- Mones, A. 1994. Las vicisitudes del género *Panochthus* Burrmeister, 1866 (Mammalia: Cingulata: Glyptodontidae). *Comunicaciones Paleontológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo*, 2(27): 79-85.
- Mones, A. & Francis, J.C. 1973. Lista de los vertebrados fósiles del Uruguay, 2. 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.
- 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*, pp. 1-35.
- Moreira, L.E. 1965. Notas previas sobre nova espécie de mamífero fóssil do Estado do Ceará, Brasil. *Hy Hy Té (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.
- 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.
- Nodot, L. 1857. Description d'un nouveau genre d' édenté fossile renfermant plusieurs espèces voisines du Glyptodon. *Mémoire Académie Impériale Sciences, Arts, Belles Lettres Dijon*, 5(2): 1-170.
- Owen, R. 1838. Note on the *Glyptodon*. En: W. Parish (ed.), *Buenos Aires and the Provinces of the Rio de La Plata*, pp. 1-178.
- Owen, R. 1839. Description of a tooth and part of the skeleton of the *Glyptodon*, a large quadruped of the edentate order, to which belongs the tessellated bony armour figured by Mr. Clift in his memoir on the *Megatherium*, brought to England by Sir Woodbine Parish, F.G.S. *Proceedings of the Geological Society of London*, 3(62): 108-113.
- 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.
- 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*: 55-67.
- Owen, R. 1847. Notices of some fossil Mammalia of South America. In: *Meeting of the british association for the advancement of science*, 16, 1846. *Report*, Southampton, p. 65-67.
- Paula Couto, J.C. 1954. Sobre alguns mamíferos fósseis do Ceará. *Arquivos do Museu Nacional* 42 (1): 195-210.
- Paula Couto, J.C. 1962. Relatório à Diretoria do Museu Nacional sobre a excursão realizada no período de 26.12.1961 a 05.02.1962 a à região nordeste brasileira, 5 pp.
- 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. 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.

- Roth, S. 1888. Beobachtungen über Entstehung und Alter der Pampas formation in Argentinien. *Zeitschrift der deutschen geologischen Gesellschaft*, 40(3): 375-464.
- 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. 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.
- 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. 1977. Sur quelques Glyptodontidae nouveaux (Mammalia, Edentata) du Déséadien (Oligocene inferieur) de Patagonie (Argentine). *Bulletin du Museum national d'Histoire naturelle (Paris), Sciences de la Terre*, 64: 249-262.
- Scillato-Yané, G.J. 1986. Los Xenarthra fósiles de Argentina (Mammalia, Edentata). *Actas del 4 Congreso Argentino Paleontología y Bioestratigrafía*, 2: 151-155.
- 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, & 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. *Congreso Latinoamericano de Geología y Congreso Nacional de Geología Económica*, Nos. 6 y 10, Actas, Vol. 1, p. 263-268.
- Scillato-Yané, G.J., Góis, F., Zurita, A.E., Carlini, A.A., González Ruiz, L.R., Krmpotic, C.M., Oliva C. & Zamorano, 2013. Los cingulata (mammalia, xenarthra) del “conglomerado osífero” (mioceno tardío) de la formación ituzaingó de entre ríos, argentina. In: *El Neógeno de la Mesopotamia Argentina*. (ed Brandoni, D. & Noriega, I.) A.P.A. Ameghiniana, publicación especial, 14: 118-134.
- Simpson, G.G. 1945. The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 85: 1-350.
- Simpson, G.G. 1948. The beginning of the age of mammals in South America. 1. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 91: 1-232.
- Sisson, S. & Grossman, J.D. 1959. 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, 304 pp. (Inédita).
- Soibelzon, E., Zurita, A.E. & Carlini, A.A. 2006. *Glyptodon munizi* (Mammalia, Cingulata, Glyptodontidae): redescipción 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.
- Soruco, R.S. & Díaz Martínez, E. 1996. Léxico estratigráfico de Bolivia. *Revista Técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos*, 17 (1-2): 1-227.

- 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.
- Tonni, E.P., Soibelzon, E. Cione, A.L., Carlini, A.A., Scillato-Yané, G.J. Zurita, A.E. & 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.
- Ubilla, M., Martinez, S. & Veroslavsky, G. 2004. El Cenozoico. In: *Cuencas sedimentarias de Uruguay: geología, paleontología y recursos naturales*, Veroslavsky, G.; Ubilla, M. & Martínez S. (eds.). DIRAC-Facultad de Ciencias, Cenozoico: 11-36.
- Vinacci Thul, E.L. 1943. Nomenclatura de los dedos de la mano de “Glyptodon.” *Physis*, 19(53): 149-356.
- Vivo, M. & Camignotto, P. 2004. Holocene vegetation change and the mammal faunas of South America and Africa. *Journal of Biogeography*, 31: 943–957.
- Zamorano, M. 2012a. Los Panochthini (Xenarthra, Glyptodontidae): Sistemática y evolución. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina, 269 pp. (Inédita).
- Zamorano, M. 2012b. Los Panochthini (Xenarthra, Glyptodontidae): Sistemática y evolución. *Mastozoología Neotropical* 19, 382-384.
- Zamorano, M. 2013. Diagnosis y nueva descripción de *Propanochthus bullifer* (Burmeister) (Xenarthra, Glyptodontidae). Consideraciones bioestratigráficas y cronológicas de su procedencia. *Spanish Journal of Palaeontology*, 28(2): 283-292.
- Zamorano, M. & Scillato-Yané, G.J. 2006. Descripción comparativa del cráneo de *Panochthus* cf. *intermedius* Lydekker (Glyptodontidae, Hoplophorinae, Panochthini), del Ensenadense de la región pampeana. 26 *Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados*, (San Juan): 36.
- 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°. *Morfometría Geométrica y Estudios Filogenéticos*: 22.
- 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. & Brandoni, D. 2012. Análisis filogenético de los “Panochthini” (Glyptodontidae, “Hoplophorinae”). *XXVI Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados*, (Buenos Aires), Resúmenes: en formato digital.
- Zamorano, M., Mones, A. & Scillato-Yané, G.J. 2012. Redescrípción y designación de un neotipo de *Panochthus tuberculatus* (Owen) (Mammalia: Cingulata: Glyptodontidae). *Revista Brasileira de Paleontologia*, 15(1): 105-112.
- Zamorano, M. & Brandoni, D. 2013. Phylogenetic analysis of the Panochthini (Xenarthra, Glyptodontidae, “Hoplophorinae”). *Alcheringa*, 37(4): 442-451.
- Zamorano, M., Zurita A.E. & Scillato-Yané, G.J. 2013a. Contribution to the Systematic of some Glyptodontidae (Xenarthra, Cingulata). *XXVII Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados*, Resúmenes: en formato digital.
- Zamorano, M., Scillato-Yané, G.J. & Zurita A.E. 2013b. An enigmatic and large-sized specimen of *Panochthus* (Glyptodontidae, “Panochthini”) from the Ensenadan (early-middle Pleistocene) of the Pampean region, Argentina. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 84: 847-854.
- Zamorano, M., Taglioretti, M., Zurita, A. E., Scillato-Yané, G. J. & Scaglia, F. 2014. El registro más antiguo de *Panochthus* (Xenarthra, Glyptodontidae). *Estudios Geológicos*, 70(1): e004 doi: 10.3989/egol.41443.289.

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. (Inédita).

Zurita, A.E., Carlini, A.A., Zamorano, M., Scillato-Yané, G.J. & Rivas Duran, B. 2009. Una nueva especie de *Panochthus* Burmeister (Xenarthra: Glyptodontidae: Panochthini) del Pleistoceno de Bolivia. *Ameghiniana*, 46(4): 57R.

Zurita, A.E., Zamorano, M., Scillato-Yané, G.J., González-Ruiz, L.R., Rivas Durán, B & 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.

Apéndice 1

Tablas de medidas (en mm) de los materiales estudiados de las especies de *Panochthus*.

Cráneo: **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 foramen 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.

Mandíbula: **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 (tomada 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.

Postcraneas. *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. *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. *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. *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.

Escudete cefálico: **DAPM**: diámetro antero-posterior máximo. **DTM**: diámetro transversal máximo.

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

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.

Tabla 1. Medidas del cráneo.

		LM	AB	DTFO	DDVFO	DTFT	DAPFT	DACDO	DADFT	DTP	LSD	DDMAC	DTMAC	DTBm
<i>Panochthus tuberculatus</i>	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
<i>Panochthus frenzelianus</i>	AMNH 11243	330	---	50	70	---	100	45	45	---	---	---	---	---
<i>Panochthus intermedius</i>	MHNC-13491	420	310	49	82	47	111	57	103	105	201	95	82	53

Tabla 2. Medidas de la mandíbula.

		LM	DDVRH	DDVRA	LSD
<i>Panochthus tuberculatus</i>	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
<i>Panochthus frenzelianus</i>	AMNH 11243	280	70	200	---
<i>Panochthus intermedius</i>	MHNC-13491	325	133	270	198

Tabla 3. Medidas del húmero.

		LM	DTEP	DTVD	DTmD	DTED
<i>Panochthus tuberculatus</i>	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
<i>Panochthus intermedius</i>	MHNC-13491	352	63	45	31	100
<i>Panochthus subintermedius</i>	MACN-Pv 5130	550	231	117	---	193

Tabla 4. Medidas de la ulna.

		LM	DTm
<i>Panochthus tuberculatus</i>	MHGN 633/02	200	60
	MLP 16-29	270	65
<i>Panochthus intermedius</i>	MHNC-13491	265	73

Tabla 5. Medidas del radio.

		LM	DTm
<i>Panochthus tuberculatus</i>	MHGN 633/02	130	27
	MLP 16-29	160	30
<i>Panochthus intermedius</i>	MHNC-13491	130	27

Tabla 6. Medidas del fémur.

		LM	DTEP	DTmD	DTD	DTED
<i>Panochthus tuberculatus</i>	MHGN 633/02	485	220	88	150	177
	MLP 16-29	490	260	101	172	207
<i>Panochthus intermedius</i>	MHNC-13491	479	221	84	149	174
<i>Panochthus subintermedius</i>	MACN-Pv 5130	550	231	117	---	193
<i>Panochthus greslebini</i>	MNRJ 2760/2V0	529	228	107	167	208

Tabla 7. Medidas de la tibia-fíbula de *Panochthus tuberculatus*.

		LM	DTmT	DTmF
	MHGN 633/02	300	95	83
	MLP 16-29	306	100	94

Tabla 8. Medidas del escudete cefálico.

		DTM	DAPM
<i>Panochthus tuberculatus</i>	MHGN 633/02	321	343
<i>Panochthus intermedius</i>	MHNC-13491	340	328

Tabla 9. Medidas de la coraza dorsal.

		DAPM
<i>Panochthus tuberculatus</i>	MLP 16-29	1770
<i>Panochthus intermedius</i>	MHNC-13491	2030

Tabla 10. Medidas del tubo caudal.

		LM	DT a)	DTb)	DTc)	DDV a)	DDVb)	DDVc)	NFLa)	NFLb)
<i>Panochthus tuberculatus</i>	MLP 10-XI-1-1	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
<i>Panochthus frenzelianus</i> (*)	AMNH 11243	750 a 800	---	---	no + de 180	---	---	---	4	4
<i>Panochthus subintermedius</i>	MACN-Pv 5130	960	70	153	198	74	104	201	5	6
<i>Panochthus greslebei</i>	MNRJ 2760/1V	746	100	197	180	73	94	121	4	4
	MNRJ 281/V	900	166	186	201	104	162	185	4	4
<i>Panochthus jaguaribensis</i>	MNRJ 2759/1V	985	96	159	172	80	100	153	5 ^(Δ)	5 ^(Δ)

(*) Tomado de Ameghino, 1889. (Δ) Una corresponde al par dorsal-ventral.

Apéndice 2

Material de comparación/ *Comparative materials*.

- *Glyptodon* cf. *clavipes* Owen, 1839 - MHM-P 34.
- *Glyptodon reticulatus* Owen, 1845 - MACN-Pv 200 (holotipo).
- *Neosclerocalyptus ornatus* (Owen, 1845) - MLP 16-28 (neotipo).
- *Nopachtus cabrerai* Zamorano *et al.*, 2011 - MACN-Pv 2670 (holotipo).
- *Panochthus* cf. *subintermedius* Castellanos, 1937 - MLP 84-IX-2-11.
- *Propalaeohoplophorus australis* Ameghino, 1887 - MLP 16-15, MLP 91-II-25-6.
- *Propanochthus bullifer* (Burmeister, 1874) - MACN-Pv 1761 (holotipo).

Recibido: octubre 2013

Aceptado: marzo 2014