



SOBRE LA POSICIÓN FILOGENÉTICA DE UN EJEMPLAR PARTICULAR DE *PANOCHTHUS* (XENARTHRA, GLYPTODONTIDAE): ANÁLISIS BASADO EXCLUSIVAMENTE EN CARACTERES DE LA CORAZA DORSAL

MARTÍN ZAMORANO

División 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. Cátedra de Zoología Vertebrados. marzamorano@fcnym.unlp.edu.ar

ABSTRACT – On the phylogenetic position of a particular specimen of *Panochthus* (Xenarthra, Glyptodontidae): an analysis based exclusively on characteristics of the dorsal carapace. The monophyly of Xenarthra is supported by morphological and molecular characters, ancient DNA and collagen. Phylogenetic work also supports the idea of a common ancestor for the Cingulata; Glyptodontidae is considered a natural group too; this also occurs with the genus *Panochthus*, which includes eight species. The phylogenetic relationships of a peculiar specimen UATF-V s/n, assigned to *Panochthus* sp. were examined through a cladistic analysis carried out exclusively with characters from the dorsal carapace. A maximum parsimony tree with L = 49, CI = 0.84 and IR = 0.74 was obtained through the analysis of a matrix of 14 taxa and 29 characters. The cladogram comprises two large groups: node A includes *Nopachtus coagmentatus*, *N. cabrerai*, *Propanochthus bullifer*, *Phlyctaenopyga ameghini*; and node B contains *Glyptodon reticulatus*, *Hoplophorus euphractus*, *Neosclerocalyptus ornatus*, *Panochthus intermedius*, *P. subintermedius*, *P. tuberculatus*, *P. greslebini*, *P. hipsilis* and UATF-V s/n. The specimen UATF-V s/n is positioned as the sister taxon of all *Panochthus* spp., having most plesiomorphic characters than other species of the genus. *Glyptodon reticulatus* appears as the sister group of *Panochthus*, presenting osteoderms of the mid-dorsal region with a reticular pattern. The characteristic of these osteoderms without a central figure is shared with *G. reticulatus* and *Neuryurus trabeculatus*; this feature is interpreted as an evolutionary convergence. The exclusive feature of *Panochthus* is that the mid-dorsal region and the anterior part of the mid-lateral region of the dorsal carapace are formed by ornate osteoderms following a reticular pattern.

Keywords: Glyptodontidae, *Panochthus*, phylogeny, dorsal carapace, osteoderms, reticular pattern.

RESUMO – A monofilia de Xenarthra está sustentada por caracteres morfológicos, moleculares, DNA antigo e colágeno. Trabalhos filogenéticos também apoiam a ideia de um ancestral comum para os Cingulata; Glyptodontidae também é considerado um grupo natural; igualmente *Panochthus*, gênero que possui oito espécies. Mediante uma análise cladística realizada exclusivamente com caracteres da carapaça dorsal foram avaliadas as relações filogenéticas do peculiar táxon UATF s/n, atribuído a *Panochthus* sp. Para isso, foi construída uma matriz de 14 táxons e 29 caracteres resultando em apenas uma árvore de máxima parcimônia com L = 49, IC = 0,84 e IR = 0,74. O cladograma está dividido em dois grandes agrupamentos: o nodo A, que inclui os táxons, *Nopachtus coagmentatus*, *N. cabrerai*, *Propanochthus bullifer*, *Phlyctaenopyga ameghini*; e o nodo B, constituído por *Glyptodon reticulatus*, *Hoplophorus euphractus*, *Neosclerocalyptus ornatus*, *Panochthus intermedius*, *P. subintermedius*, *P. tuberculatus*, *P. greslebini*, *P. hipsilis* e UATF-V s/n. O táxon está posicionado como o grupo irmão de *Panochthus* spp., mostrando mais características plesiomórficas que outras espécies do gênero. *G. reticulatus* aparece como o grupo irmão de *Panochthus*, por apresentar osteodermos da região meio-dorsal com um padrão reticular. A característica de apresentar estes osteodermos sem figura central é compartilhada com *G. reticulatus* e *Neuryurus trabeculatus* e interpretada como convergência evolutiva. A característica exclusiva de *Panochthus* é que a região médio-dorsal e a parte anterior da região média-lateral da carapaça dorsal são formadas por osteodermos com um padrão reticular.

Palavras-chave: Glyptodontidae, *Panochthus*, filogenia, carapaça dorsal, osteodermos, padrão reticular.

INTRODUCCIÓN

Los xenartros constituyen un particular grupo de mamíferos originarios del Neotrópico y son considerados actualmente como un grupo natural. Esta condición está sustentada tanto por caracteres morfológicos, basados principalmente en elementos esqueléticos y dentarios (Engelmann, 1985; Gaudin, 1999, 2004; Gaudin *et al.*, 1996;

McDonald, 2003; Rose *et al.*, 2005; Gaudin & McDonald, 2008), como así también por datos moleculares (de Jong *et al.*, 1985; Sarich, 1985; Delsuc *et al.*, 2001, 2002, 2003, 2012; Madsen *et al.*, 2001; Murphy *et al.*, 2001); en años más recientes se publicaron análisis basados en ADN antiguo (ADNa) y colágeno (Buckley *et al.*, 2015; Delsuc *et al.*, 2016; Slater *et al.*, 2016). En este escenario, los cingulados (Eoceno temprano–Actualidad) representan un linaje monofilético

soportado por sucesivos trabajos filogenéticos, tanto morfológicos (Engelmann, 1985; Gaudin, 1995, 1999, 2004; McDonald, 2003; Gaudin & Wible, 2006), como moleculares (de Jong *et al.*, 1985; Sarich, 1985; Delsuc *et al.*, 2002, 2003, 2016; Mitchell *et al.*, 2016). A su vez, Glyptodontidae (Eoceno tardío–Holoceno temprano) también es considerado un grupo monofilético, interpretado por algunos autores como grupo hermano de los Pamphatiidae (ver McDonald & Naples, 2007; Fernicola, 2008; Porpino *et al.*, 2010; Gois-Lima, 2013; Fernicola *et al.*, 2018; Cuadrelli *et al.*, 2020; Nuñez-Blasco *et al.*, 2021).

Panochthus Burmeister, 1866 es uno de los gliptodóntidos más abundantes y diversificados durante el Pleistoceno sudamericano (no se conocen registros del Holoceno temprano), como así también uno de los Cingulata de mayor tamaño (ver Fariña, 2001; Zamorano *et al.*, 2014a, 2021); asimismo, es uno de los taxones que posee mayor abundancia de registros en la región pampeana (Scillato-Yané *et al.*, 1995; Cione *et al.*, 1999; Zamorano, 2012; Zamorano *et al.*, 2014b). Actualmente en este género se incluyen ocho especies: (1) *P. tuberculatus* (Owen, 1845), Bonaerense (Pleistoceno medio) y Lujanense (Pleistoceno tardío) de gran parte de Argentina, Uruguay, sur y centro de Bolivia y sur de Brasil; (2) *P. frenzelianus* Ameghino, 1889, Bonaerense de la provincia de Buenos Aires (Argentina) y Montevideo (Uruguay); (3) *P. intermedius* Lydekker, 1895, Ensenadense (Pleistoceno temprano–medio) de la Ciudad Autónoma de Buenos Aires - CABA - (Argentina) y Cochabamba (Bolivia); (4) *P. subintermedius* Castellanos, 1937, Ensenadense de la CABA (Argentina); (5) *P. greslebini* Castellanos, 1942, Lujanense de la provincia de Buenos Aires (Argentina) y Pleistoceno (*sensu lato*) del noreste de Brasil; (6) *P. jaguaribensis* (Moreira, 1965), Pleistoceno (*sensu lato*) del noreste de Brasil; (7) *P. hipsilis* Zurita, Zamorano, Scillato-Yané, Fidel, Iriondo & Gillette, 2017, Pleistoceno

(*sensu lato*) de la Cordillera Oriental de Bolivia; y (8) *P. florensis* Brambilla, Lopez & Parent, 2020, Lujanense de la provincia de Buenos Aires (Argentina) (ver Zamorano, 2012; Porpino *et al.*, 2014; Zamorano *et al.*, 2014a; Zurita *et al.*, 2017; Brambilla *et al.*, 2020). Asimismo, junto con *Glyptodon* Owen, 1839 (Glyptodontinae, Glyptodontini) son los gliptodóntidos de mayor distribución latitudinal y altitudinal en América del Sur (Zurita *et al.*, 2009, 2016; Zamorano & Jara Almonte, 2018; Cuadrelli *et al.*, 2020; Zamorano & Oliva, 2020). Diversas contribuciones coinciden en que se trata de un género monofilético (Zamorano, 2012; Zamorano & Brandoni, 2013; Zamorano *et al.*, 2014a; Zurita *et al.*, 2017; Cuadrelli *et al.*, 2023).

El objetivo de la presente contribución es, mediante la elaboración de un análisis realizado exclusivamente con base en caracteres de la coraza dorsal, examinar las relaciones filogenéticas del taxón UATF s/n, atribuido a *Panochthus* sp. por Cuadrelli *et al.* (2023). También se discutirá sobre las relaciones de parentesco de los gliptodóntidos según cuáles sean las estructuras de las que se hayan extraído los caracteres.

MATERIAL Y MÉTODOS

El material UATF s/n (Figura 1), atribuido a *Panochthus* sp. por Cuadrelli *et al.* (2023) es una coraza dorsal casi completa procedente del Pleistoceno de los alrededores de Potosí, Bolivia. Esta se ajusta perfectamente a la diagnosis más actual del género *Panochthus* “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 *Nopachthus* y *Propanochthus*” (Zamorano *et al.*, 2014a: 4). A su vez, este ejemplar presenta una peculiar combinación de características morfológicas: (i) el perfil dorsal es diferente al resto de las especies del

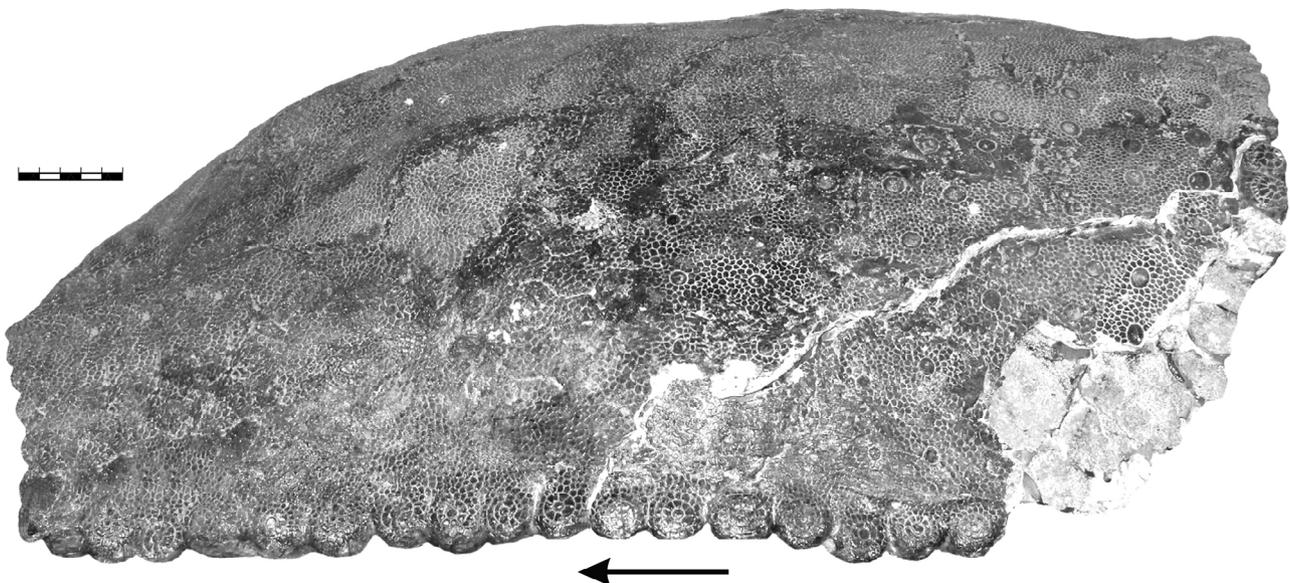


Figura 1. Vista lateral izquierda de la coraza dorsal UATF s/n (*Panochthus* sp.), Escala = 100 mm.

Figure 1. Left lateral view of the dorsal carapace UATF s/n (*Panochthus* sp.), Scale bar = 100 mm.

género en las que se conoce esta estructura (*P. tuberculatus*, *P. intermedius*, *P. frenzelianus*, *P. subintermedius*, *P. hipsilis*), este presenta su altura máxima a nivel de la región anterior, sobre la zona escapular; desde este punto y hacia el extremo cefálico, la altura de la coraza dorsal se reduce con un ángulo de ca. 30°, mientras que hacia el extremo caudal el perfil dorsal es casi completamente horizontal, descendiendo solo con un ángulo de ca. 3°; (ii) el patrón de ornamentación en la mayoría de los osteodermos muestra una figura central rodeada de figuritas poligonales (en roseta) y está presente en las regiones anterodorsal, posterodorsal, anterolateral, parte de la medio-lateral y posterolateral, a diferencia del resto de especies en las que el patrón de ornamentación predominante es el patrón reticular y el patrón en roseta está limitado solo a los márgenes, a las regiones anterodorsal y posterodorsal de *P. intermedius*, y a varios osteodermos de la región posterodorsal de *P. hipsilis* (ver Zamorano *et al.*, 2014a; Zurita *et al.*, 2017).

Los caracteres utilizados para el presente análisis se extrajeron de los materiales tipo solo si la coraza dorsal formaba parte de estos ejemplares, si no fueron observados los mejores materiales disponibles asignados a los taxones tratados (Mat. Supl., Apéndice 1).

Para la sistemática se siguió el esquema propuesto por Zamorano (2019) y Cuadrelli *et al.* (2023). La coraza dorsal fue dividida según las regiones reconocidas por Porpino *et al.* (2014, fig. 2D) y la terminología empleada en la ornamentación de los osteodermos se realizó siguiendo a Cuadrelli *et al.* (2023).

Descripción del análisis filogenético

Para realizar el análisis filogenético se construyó una matriz de 14 taxones [*Propalaehoplophorus australis* Ameghino, 1887, *Nopachtus coagmentatus* Ameghino, 1888, *N. cabrerai* Zamorano, Scillato-Yané, González Ruiz & Zurita, 2011, *Propanochthus bullifer* (Burmeister, 1874), *Phlyctaenopyga ameghini* (Ameghino, 1889), *Glyptodon reticulatus* Owen, 1845, *Hoplophorus euphractus* Lund, 1839, *Neosclerocalyptus ornatus* Paula Couto, 1957, *Panochthus intermedius*, *P. subintermedius*, *P. tuberculatus*, *P. greslebini*, *P. hipsilis* y UATF-V s/n (en esta contribución se analiza la posición filogenética de este ejemplar)] y 29 caracteres, todos correspondientes a la coraza dorsal (Mat. Supl., Apéndice 2).

Panochthus frenzelianus fue excluido de este análisis debido a que existen problemas relacionados con la identificación del material tipo (ver Fernicola *et al.*, 2014). *P. jaguaribensis* y *P. florensis* también fueron excluidos porque los materiales conocidos de estas especies se limitan solamente a tubos caudales (ver Porpino *et al.*, 2014 y Brambilla *et al.*, 2020). El taxón *Propalaehoplophorus australis* (ver González Ruiz, 2010) fue utilizado para enraizar el árbol. La codificación de los estados de carácter fue optimizada a partir de los materiales mejor preservados, incluyendo holotipos. De los 29 caracteres utilizados 15 fueron modificados de la literatura (2 de Zamorano & Brandoni, 2013; 3 de Porpino *et al.*, 2014; 9 de Zurita *et al.*, 2017; y 1 de Cuadrelli *et al.*, 2023) y 14 constituyen un aporte original del presente trabajo.

20 caracteres son binarios y los 9 restantes son multiestado (con series de transformación no ordenadas) (ver Mat. Supl., Apéndice 2). Los estados de carácter que no pudieron ser codificados por falta de material aparecen como “?” y como “-” los no aplicables. La matriz (Mat. Supl., Apéndice 3) fue elaborada a través del programa Mesquite, versión 3.10 (Maddison & Maddison, 2016). Los análisis fueron realizados mediante búsqueda exhaustiva, a través de la opción “Implicit Enumeration” con el programa TNT (Tree Analysis Using New Technology) versión 1.1 (Goloboff *et al.*, 2008).

Abreviaturas institucionales: FC-DPV, Departamento de Paleontología de la Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Uruguay; MACN-Pv, Sección Paleontología Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, (Pv), colección Paleovertebrados, Ciudad Autónoma de 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; MNRJ, Museu Nacional, Rio de Janeiro, Brasil; MUFyCA, Museo Universitario Florentino y Carlos Ameghino, Rosario, Santa Fe, Argentina; UATF, Universidad Autónoma “Tomás Frías,” Potosí, Bolivia.

RESULTADOS

Del análisis se obtuvo un árbol de máxima parsimonia con L = 45 (Figura 2). De este árbol se calculó: Índice de Consistencia (Goloboff & Farris, 2001), IC = 0,82 e Índice de Retención (Farris, 1989), IR = 0,92; estos índices se compararon con los valores obtenidos por Cuadrelli *et al.* (2023), IC = 0,65 e IR = 0,74. Señalando de esta manera que el árbol generado en esta contribución contiene menor cantidad de homoplasias.

Descripción de los nodos

Nodo A: incluye los taxones, *Nopachtus coagmentatus*, *N. cabrerai*, *Propanochthus bullifer*, *Phlyctaenopyga ameghini* y está soportado por dos sinapomorfias (8:0 y 26:0).

Nodo B: contiene a *Glyptodon reticulatus*, *Hoplophorus euphractus*, *Neosclerocalyptus ornatus*, *Panochthus intermedius*, *P. subintermedius*, *P. tuberculatus*, *P. greslebini*, *P. hipsilis* y UATF-V s/n, sosteniéndose por una sinapomorfia (6:1). Los integrantes del nodo B se dividen formando una politomía constituida por *Hoplophorus euphractus*, *Neosclerocalyptus ornatus* y los taxones incluidos en el nodo C.

Nodo C: *Glyptodon reticulatus*, *Panochthus intermedius*, *P. subintermedius*, *P. tuberculatus*, *P. greslebini*, *P. hipsilis* y UATF-V s/n, soportados por tres sinapomorfias (12:1; 15:1 y 22:2).

Nodo D: integra a todas las especies del género *Panochthus*, incluyendo al taxón UATF-V s/n, agrupados por once sinapomorfias (1:1; 2:1; 7:0; 8:0; 11:3; 13:1; 18:0; 23:1; 24:1; 28:1 y 29:1).

Nodo E: incluye a todas las especies de *Panochthus* utilizadas en este análisis, excluyendo al taxón UATF-V s/n,

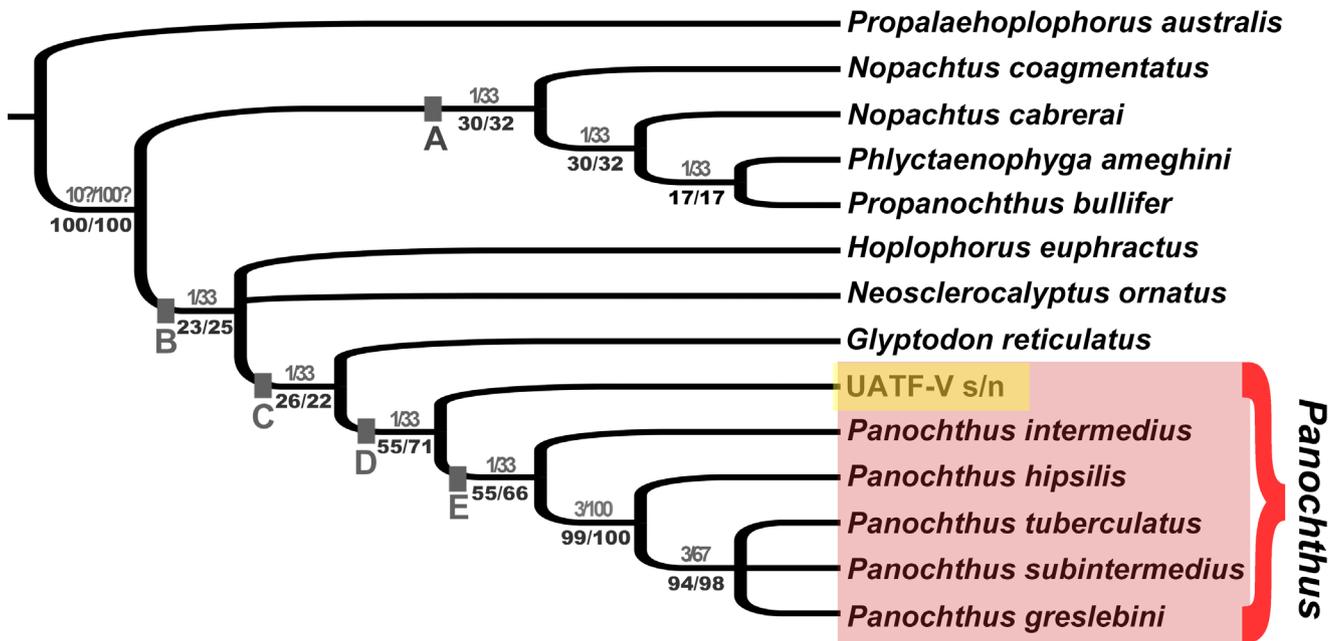


Figura 2. Árbol más parsimonioso. Los números indican el valor del soporte de Bremer absoluto/relativo (por encima de la rama) y de los soportes Jackknife/Bootstrap (por debajo de la rama).

Figure 2. Most parsimonious tree. The numbers indicate the absolute/relative Bremer supports values (above branch) and Jackknife/Bootstrap supports (below branch).

(*Panochthus intermedius*, *P. subintermedius*, *P. tuberculatus*, *P. greslebini*, *P. hipsilis*) y este clado está soportado por cinco sinapomorfias (4:1; 16:1; 17:1; 25:1 y 27:1).

DISCUSIÓN

Panochthus fue descrito originalmente como un subgénero de *Glyptodon* Owen, 1839 (Burmeister, 1866: 190-191). Hoffstetter (1955) demostró que el género *Glyptodon* Owen, 1838 (non Owen, 1839) se fundó (sin designar la especie correspondiente) sobre un diente aislado que, en realidad, pertenecía a una especie indeterminada de *Panochthus* (ver Zamorano, 2012). La especie tipo de *Panochthus* es *Glyptodon tuberculatus* Owen, 1845, como lo estableció Burmeister en 1866. Si bien, nomenclaturalmente el género *Panochthus* transitó por varias vicisitudes (ver Mones, 1994), también las ha atravesado desde un punto de vista sistemático y filogenético. Ameghino (1889) incluyó *Panochthus* dentro de la familia Hoplophoridae, luego Castellanos (1927) agrupó *Panochthus* junto con *Nopactus* y *Propanochthus* en la subfamilia Panochthinae, dentro de la familia Doedicuridae. Años más tarde, Simpson (1945) transfirió Panochthinae a la tribu Panochthini, actualmente considerada como un grupo parafilético (Zamorano, 2012; Zamorano & Brandoni, 2013; Porpino *et al.*, 2014; Zamorano *et al.*, 2014a; Zurita *et al.*, 2017; Cuadrelli *et al.*, 2023), incluyéndola a su vez dentro de la subfamilia “Hoplophorinae”, la que también es considerada un grupo no natural (ver Fariña, 1993; Fernicola, 2008; Porpino *et al.*, 2010; Fernicola & Porpino, 2012; Zamorano *et al.*, 2014a). Contrariamente, el género *Panochthus* sí es considerado un

grupo monofilético (Zamorano, 2012, 2019; Zamorano & Brandoni, 2013; Porpino *et al.*, 2014; Zamorano *et al.*, 2014a; Zurita *et al.*, 2017; Cuadrelli *et al.*, 2023). En este contexto, el presente análisis realizado exclusivamente a base de caracteres de la coraza dorsal refuerza el estatus de grupo natural de *Panochthus* (aquí representado por el nodo D), confirmando la monofilia propuesta en los diferentes análisis que incluyen taxones de este género. A su vez, la topología del árbol permite interpretar que el espécimen de *Panochthus* sp. UATF-V s/n ocupa una posición basal dentro del género *Panochthus*, o bien podría considerarse el grupo hermano de este género. En este contexto, UATF-V s/n cuenta con un conjunto de caracteres que pueden ser interpretados como plesiomórficos dentro del género (como la presencia de gran cantidad de osteodermos con figura central en la coraza dorsal), acordando con la propuesta que sostuvo Castellanos (1942), en un contexto precladístico. Este último autor sugirió un único linaje evolutivo, caracterizado por el cambio progresivo de la ornamentación en los osteodermos de la coraza dorsal, desde la condición plesiomórfica consistente en un patrón “en roseta” [figuras centrales rodeadas por una o más series de figuras periféricas (*e.g.*, *Nopactus*, *Propanochthus*)], hasta la condición apomórfica, la cual presenta un patrón “reticular” [sin figuras centrales distinguibles, osteodermos solo con figuras isodiamétricas en gran parte de las regiones de *Panochthus* (ver Zamorano, 2012; Zurita *et al.*, 2017)].

Si bien, el espécimen UATF-V s/n, como ya se mencionó, se ajusta a la diagnosis del género *Panochthus*, también tiene evidentes características y varios detalles morfológicos que lo diferencian de las demás especies de *Panochthus*. Entonces este ejemplar podría ser considerado una nueva

especie, e inclusive, ese nuevo taxón pertenecer a un nuevo género, el cual sería el grupo hermano de *Panochthus*. Sin embargo, estas posibilidades no prosperan debido a que, a) no se conoce la coraza dorsal de *P. jaguaribensis* y *P. floresiensis* (ver Porpino *et al.*, 2014; Brambilla *et al.*, 2020; Cuadrelli *et al.*, 2023) y solamente se conoce un trozo [que pertenece a la región medio-dorsal, según Moreira (1971: 540)] de la coraza dorsal de *P. greslebini* (en *Panochthus* la ornamentación de los osteodermos de esta región siempre sigue un patrón reticular); de esta manera, la coraza dorsal (UATF-V s/n) podría pertenecer a cualquiera de estas especies de *Panochthus*. b) Además, al no conocer con precisión la procedencia geográfica y estratigráfica del ejemplar no se cumplirían las condiciones exigidas por el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica vigente (ICZN, 1999, Art. 76).

En Cuadrelli *et al.* (2023), además de la descripción comparativa del ejemplar UATF-V s/n, también se realiza el análisis filogenético del ejemplar y otros taxones; pero para ese análisis, UATF-V s/n fue incluido en la filogenia elaborada por Zurita *et al.* (2017), en la cual fueron considerados caracteres extraídos del cráneo, molariformes, húmero, coraza dorsal y tubo caudal (muchos datos faltantes); cabe aclarar, que menos de la mitad del total de caracteres fueron extraídos de la coraza dorsal. La posición de *Glyptodon reticulatus* en el cladograma resultante del último análisis mencionado es en una rama muy distante de la de las especies de *Panochthus*; es decir, *Panochthus* y *Glyptodon* no son filogenéticamente cercanos en las últimas propuestas filogenéticas (ver Fernicola, 2008; Porpino *et al.*, 2010, 2014; Fernicola & Porpino, 2012; Zamorano, 2012, 2019; Zamorano & Brandoni, 2013; Zamorano *et al.*, 2014a; Zurita *et al.*, 2017; Barasoain *et al.*, 2022; Cuadrelli *et al.*, 2023). Esto último contrasta con el árbol filogenético presentado en esta contribución, en la cual *G. reticulatus* aparece como el grupo hermano del nodo D (*Panochthus* + UATF-V s/n); esta relación está soportada por tres sinapomorfías basadas en el patrón reticular de la región medio-dorsal de la coraza dorsal. Cabe aclarar que *G. reticulatus* es el único integrante del género con patrón reticular en osteodermos de la coraza dorsal, dispuestos en la región medio-dorsal (Duarte, 1997; Soibelzon *et al.*, 2006; Cuadrelli *et al.*, 2019), y que la ornamentación en estos osteodermos de ambos taxones se diferencian, en *G. reticulatus* las figuritas son de mayor tamaño (ver Zamorano *et al.*, 2014b: 5). Asimismo, es necesario resaltar que el origen de ese patrón reticular en *Panochthus* proviene de la multiplicación previa del número de series de figuras periféricas que rodean a la figura central seguida de la reducción del diámetro relativo de esta última respecto al diámetro de las figuras que la rodean; mientras que, en *G. reticulatus* este patrón se origina solo por la disminución del diámetro relativo de la figura central respecto al de las figuras periféricas, sin aumento en el número de series de estas últimas (figuras periféricas) (Cuadrelli, com. pers.). A su vez, *Neuryurus trabeculatus* Zurita & Ferrero, 2009 también presenta los osteodermos de la región medio-dorsal de la coraza dorsal ornamentados con patrón reticular,

aunque existen forámenes entre los tubérculos que conforman este patrón (Zurita & Ferrero, 2009); asimismo, Zurita & Ferrero (2009: 666) manifiestan "... con pequeños tubérculos cónicos en toda su superficie, mostrando cierta analogía con *Panochthus trabeculatus*". Sin embargo, posiblemente la ornamentación de los osteodermos de la región medio-dorsal de la coraza dorsal de *Panochthus*, *Glyptodon reticulatus* y *N. trabeculatus* haya seguido diferentes caminos evolutivos para alcanzar el aspecto de patrón reticular (ver Zamorano & Jara Almonte, 2018: 26).

Resulta interesante que el clado conformado por el nodo C (*Glyptodon reticulatus* + *Panochthus* spp.) se comporta como el grupo hermano de la politomía que incluye *Hoplophorus euphractus* y *Neosclerocalyptus ornatus*. En este sentido, mediante análisis filogenéticos, diversos autores han propuesto diferentes taxones para interpretar como el grupo hermano de *Panochthus*. El análisis realizado por Fernicola (2008), basado en caracteres craneanos, coloca a *Neosclerocalyptus* como el grupo hermano de *Panochthus*, mientras que los trabajos de Porpino *et al.* (2010) y Fernicola & Porpino (2012), los cuales se basan, además de caracteres craneanos, también en caracteres del esqueleto postcraneal, coraza y tubo caudal, sugieren *Hoplophorus*, y en las filogenias elaboradas por Zamorano (2012), Zamorano & Brandoni (2013) y Zamorano *et al.* (2014a) es *Hoplophorus euphractus*. En cambio, para Porpino *et al.* (2014) el grupo hermano de *Panochthus* es un clado formado por *Nopactus cabrerai* y *Propanochthus bullifer*; mientras que, para Zurita *et al.* (2017) y Cuadrelli *et al.* (2023) es *Pr. bullifer*. Teniendo en cuenta solamente caracteres del aparato hioides, Casali & Perini (2016) y Zamorano (2019) hipotetizan a *Glyptodon* (o bien el "grupo *Glyptodon*" para Zamorano, 2019) como el grupo hermano de *Panochthus trabeculatus* (o "grupo *Panochthus*" para Zamorano, 2019).

Por otra parte, formando la otra rama principal del cladograma (nodo A), se posiciona *Propanochthus bullifer*, junto con *Nopactus coagmentatus*, *N. cabrerai* y *Phlyctaenopyga ameghini*, sustentado básicamente por presentar figuras centrales elevadas en los osteodermos. En esta agrupación, *Pr. bullifer* aparece como el grupo hermano de *Phlyctaenopyga ameghini*, relacionados por tener osteodermos con más de 30 figuritas periféricas. La evidencia aquí expuesta concuerda con las propuestas filogenéticas de Zamorano (2012), Zamorano & Brandoni (2013) y Zamorano *et al.* (2014a); contrastando a su vez con las primeras interpretaciones en las cuales *Pr. bullifer* pertenece al género *Panochthus* (Burmeister, 1874; ver también Ameghino, 1889), o bien es interpretado como un nuevo género (*Propanochthus*) muy próximo filogenéticamente a *Panochthus* (Castellanos, 1925). Sin embargo, en la última propuesta filogenética realizada por Cuadrelli *et al.* (2023), *Pr. bullifer* aparece como el grupo hermano de *Panochthus*, sustentado por caracteres de la coraza dorsal y del tubo caudal, indicando que esta última estructura es morfológicamente similar a la de *Panochthus* (ver Zamorano, 2013). Cabe aclarar que, de la coraza dorsal de *Pr. bullifer* se conocen dos restos, 1) un trozo de la región posterodorsal, parte del holotipo; originalmente era de mayor

superficie, ya que Burmeister (1874: 151) dice: “... dejando sin rosetas solamente la superficie superior dorsal de la coraza, que es de escultura (sic) homogénea de verrugas pequeños irregulares”; y 2) osteodermos sueltos asignados por Cruz (2011), los cuales habían sido previamente atribuidos por Castellanos (1942) a *Nopachus coagmentatus* (ver Cruz, 2013; Zamorano, 2013).

CONCLUSIONES

En el presente análisis filogenético, elaborado exclusivamente con caracteres de la coraza dorsal, la posición obtenida del ejemplar UATF s/n (*Panochthus* sp.) dentro del clado que incluyen las especies asignadas a *Panochthus* (i.e., ramas derivadas a partir del nodo D) sugiere que es el espécimen que presenta la mayor cantidad de caracteres plesiomórficos del género *Panochthus*, ubicándose como grupo hermano del mismo.

Luego de examinar las sinapomorfias del clado D se puede concluir que este grupo presenta en la coraza dorsal varias novedades evolutivas. La coraza dorsal de las especies *P. intermedius*, *P. hipsilis* y la del espécimen UATF s/n (*Panochthus* sp.) tienen regiones, además de los márgenes, donde los osteodermos presentan figura central, estas figuras están rodeadas por 4 o más hileras de figuritas periféricas (condición plesiomórfica) (Figura 3A); en tanto que, en las especies *P. tuberculatus*, *P. subintermedius* y *P. greslebini* los osteodermos están constituidos exclusivamente por figuritas, siguiendo un patrón reticular, sin figura central, excepto en los márgenes (condición apomórfica) (Figura 3B) - *P. frenzelianus* estaría entre los integrantes de este último grupo, ya que su ornamentación sigue un patrón reticular, esta última especie no forma parte del análisis filogenético por razones ya mencionadas (ver Material y Métodos). A su vez, las especies de *Panochthus* conforman el clado con mayor cantidad de figuritas (más de 30) en sus osteodermos. En este contexto,

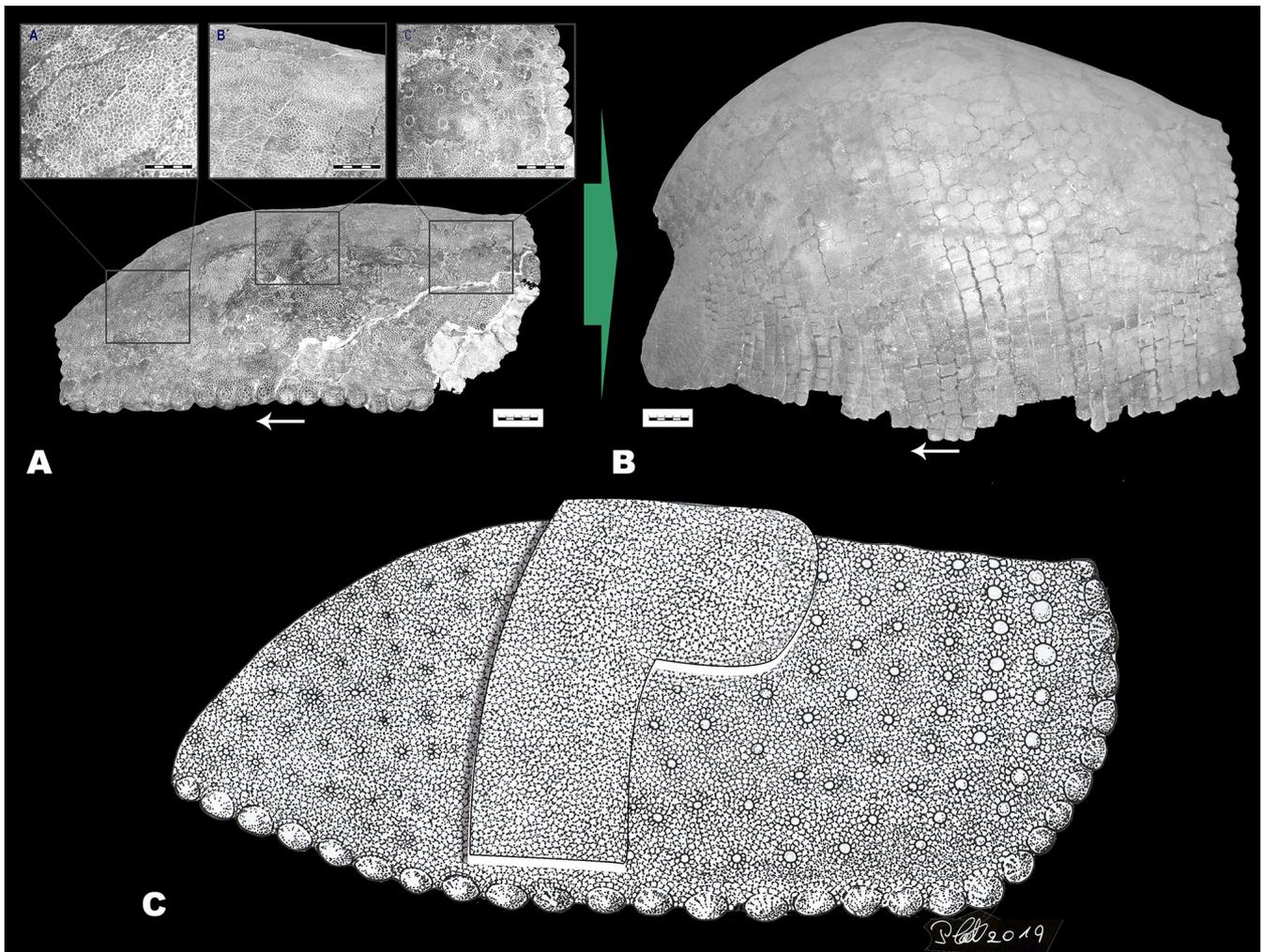


Figura 3. Evolución de la coraza dorsal de *Panochthus*. **A**, coraza dorsal UATF s/n (*Panochthus* sp.); **A'**, detalle del patrón de ornamentación de la región anterodorsal; **B'**, detalle del patrón de ornamentación de la región medio-dorsal; **C'**, detalle del patrón de ornamentación de la región posterodorsal; **B**, coraza dorsal MLP 16-29 (*P. tuberculatus*); **C**, dibujo de la coraza dorsal UATF s/n, el área con patrón reticular está elevada. Escalas: A–B = 100 mm; A'–C' = 15 mm.

Figure 3. Evolution of the dorsal carapace of *Panochthus*. **A**, dorsal carapace UATF s/n (*Panochthus* sp.); **A'**, detail of the ornamentation pattern of the anterodorsal region; **B'**, detail of the ornamentation pattern of the middle-dorsal region; **C'**, detail of the ornamentation pattern of the posterodorsal region; **B**, dorsal carapace MLP 16-29 (*P. tuberculatus*); **C**, drawing of the dorsal carapace UATF s/n, the area with a reticular pattern is elevated. Scale bars: A–B = 100 mm; A'–C' = 15 mm.

los miembros de este grupo siempre presentan osteodermos con patrón reticular en la coraza dorsal. Siguiendo esta idea se puede afirmar que prácticamente todos los osteodermos de la región medio-dorsal están constituidos por figuras y no hay figura central (patrón reticular), esto es, aunque con diferencias, compartido con otros taxones (*Glyptodon reticulatus* y *Neuryurus trabeculatus*) interpretándose como un proceso de convergencia evolutiva. Sin embargo, la característica que es exclusiva de *Panochthus* (nodo D) es que todo la porción del medio de la coraza dorsal (la región medio-dorsal y la parte anterior de la región medio-lateral) está formada por osteodermos ornamentados siguiendo un patrón reticular (Figura 3C).

AGRADECIMIENTOS

A F. Cuadrelli, por la lectura crítica del manuscrito. A A. Zurita y D. Barasoain, por los aportes generados. A F. Góis y G. Gasparini, por la colaboración en el resumen y el *abstract*. Al dibujante P. Cuarenta. A J. Gelfo, por reiteradas consultas. A los revisores y al editor K.O. Porpino, por enriquecer enormemente el trabajo.

REFERENCIAS

- Ameghino, F. 1887. Enumeración sistemática de las especies de mamíferos fósiles coleccionados por Carlos Ameghino en los terrenos eocenos de Patagonia austral y depositados en el Museo La Plata. *Boletín del Museo La Plata*, 1:1–26.
- Ameghino, F., 1888. Rápidas diagnosis de algunos mamíferos fósiles nuevos de la República Argentina. In: Torcelli, A. (ed.) *Obras completas y correspondencia científica de Florentino Ameghino*, 5:471–480.
- Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas Academia Nacional de Ciencias en Córdoba*, 6:xxxii + 1027; Atlas, xi + 98 láms.
- Barasoain, D.; Zurita, A.E.; Croft, D.A.; Montalvo, C.I.; Contreras, V.H.; Miño-Boilini, Á.R. & Tomassini, R.L. 2022. A new Glyptodont (Xenarthra: Cingulata) from the Late Miocene of Argentina: new clues about the oldest extra-patagonian radiation in Southern South America. *Journal of Mammalian Evolution*, 29:263–282. doi:10.1007/s10914-021-09599-w
- Brambilla, L.; Lopez, P. & Parent, H. 2020. A new species of *Panochthus* (Xenarthra, Glyptodontidae) from the late Pleistocene of Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 104:102871. doi:10.1016/j.jsames.2020.102871
- Buckley, M.; Farina, R.A.; Lawless, C.; Tambusso, P.S.; Varela, L.; Carlini, A.A.; Powell, J.E. & Martinez, J.G. 2015. Collagen sequence analysis of the extinct giant ground sloths *Lestodon* and *Megatherium*. *PLoS One*, 10:1–11. doi:10.1371/journal.pone.0139611
- Burmeister, G. 1866. Lista de los mamíferos fósiles del terreno diluviano. *Anales del Museo Público de Buenos Aires*, 1:121–232.
- Burmeister, G. 1874. Monografía de los glyptodontes en el Museo Público de Buenos Aires. *Anales del Museo Público de Buenos Aires*, 2:355–412.
- Casali, D.M. & Perini, F.A. 2016. The evolution of hyoid apparatus in Xenarthra (Mammalia: Eutheria). *Historical Biology*, 6:777–788. doi:10.1080/08912963.2016.1241248
- 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. 1927. Descripción de un fragmento de tubo caudal de un doedicurino en relación con sus géneros afines. *Anales del Museo Nacional de Montevideo*, 2:265–30.
- 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. 1942. A propósito de los géneros *Plohophorus*, *Nopachthus* y *Panochthus* (3ª parte). *Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología*, XI:413–592.
- Cione, A.L.; Tonni, E.P.; Bond, M.; Carlini, A.; Pardiñas, U.F.J.; Scillato Yané, G.; Verzi, D. & Vucetich, M.G. 1999. Occurrence charts of Pleistocene mammals in the Pampean area, eastern Argentina. Quaternary of South America and Antarctic Peninsula, Special Volume 12. In: E.P. Tonni & A.L. Cione (eds.) *Quaternary vertebrate paleontology in South America*, Balkema, p. 53–73.
- 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*. Universidad Nacional de La Plata, Ph.D. thesis, 226 p.
- Cruz, L.E. 2013. Biostratigraphy and geochronology of the late Cenozoic of Córdoba Province (central Argentina). *Journal of South American Earth Science*, 42:250–259. doi:10.1016/j.jsames.2012.06.015
- Cruz, L.E.; Fernicola, J.C. & Porpino, K.O. 2013. A propósito del Neotipo de *Panochthus tuberculatus* (Owen, 1845) (Mammalia, Xenarthra, Glyptodontidae). *Revista Brasileira de Paleontologia*, 16:331–340. doi:10.4072/rbp.2013.2.13
- Cuadrelli, F.; Zamorano, M.; Barasoain, D.; Anaya, F. & Zurita, A.E. 2023. A peculiar specimen of *Panochthus* (Xenarthra, Glyptodontidae) from the eastern cordillera, Bolivia. *Andean geology*, 50:57–74. doi:10.5027/andgeoV50n1-3449
- Cuadrelli, F.; Zurita, A.E.; Toriño, P.; Miño-Boilini, Á.R.; Perea, D.; Luna, C.A.; Gillette, D.D. & Medina, O. 2020. A new species of glyptodontine (Mammalia, Xenarthra, Glyptodontidae) from the Quaternary of the Eastern Cordillera, Bolivia: phylogeny and palaeobiogeography. *Journal of Systematic Palaeontology*, 18:1543–1566.
- Cuadrelli, F.; Zurita, A.E.; Toriño, P.; Miño-Boilini, Á.R.; Rodríguez-Bualó, S.; Perea, D. & Acuña-Suárez, G. 2019. Late Pleistocene Glyptodontinae (Mammalia, Xenarthra, Glyptodontidae) from southern South America: A comprehensive review. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 38:5. doi:10.1080/02724634.2018.1525390
- de Jong, W.W.; Zweers, A.; Joysey, K.A.; Gleaves, J.T. & Boulter, D. 1985. Protein sequence analysis applied to Xenarthran and Pholidote phylogeny. In: G.G. Montgomery (ed.) *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths, and Vermilinguas*, Smithsonian Institution Press, p. 65–76.
- Delsuc, F.; Catzeflis, F.M.; Stanhope, M.J. & Douzery, E.J.P. 2001. The evolution of armadillos, anteaters and sloths depicted by nuclear and mitochondrial phylogenies: implications for the status of the enigmatic fossil *Eurotamandua*. *Proceedings of*

- the Royal Society of London*, **268**:1605–1615. doi:10.1098/rspb.2001.1702
- Delsuc, F.; Gibb, G.C.; Kuch, M.; Billet, G.; Hautier, L.; Southon, J.; Rouillard, J.; Fernicola, J.C.; Vizcaíno, S.F. & MacPhee, R.D.E. 2016. The phylogenetic affinities of the extinct glyptodonts. *Current Biology*, **26**:R155–R156. doi:10.1016/j.cub.2016.01.039
- Delsuc, F.; Scally, M.; Madsen, O.; Stanhope, M.J.; de Jong, W.W.; Catzeflis, F.M.; Springer, M.S. & Douzery, E.J.P. 2002. Molecular phylogeny of the living xenarthrans and the impact of character and taxon sampling on the placental tree rooting. *Molecular Biology and Evolution*, **19**:1656–1671. doi:10.1093/oxfordjournals.molbev.a003989
- Delsuc, F.; Stanhope, M.J. & Douzery, E.J.P. 2003. Molecular systematic of armadillos (Xenarthra, Dasypodidae): contribution of maximum likelihood and Bayesian analyses of the mitochondrial and nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **28**:261–275. doi:10.1016/S1055-7903(03)00111-8
- Delsuc, F.; Superina, M.; Tilak, M.K.; Douzery, E.J.P. & Hassanin, A. 2012. Molecular phylogenetics unveils the ancient evolutionary origins of the enigmatic fairy armadillos. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **62**:673–680. doi:10.1016/j.ympev.2011.11.008
- Duarte, R.G. 1997. Gliptodontes del Pleistoceno Tardío de Agua de las Palomas, Campo del Pucará, Catamarca, Argentina. Variaciones morfológicas del caparazón de *Glyptodon reticulatus* Owen, 1845. *Ameghiniana*, **34**:345–355.
- Engelmann, G.F. 1985. The phylogeny of the Xenarthra. In: G.G. Montgomery (ed.) *The evolution and ecology of armadillos, sloths, and vermilinguas*, Smithsonian Institution Press, p. 51–64.
- Fariña, R.A. 1993. Análisis filogenético de Glyptodontia. *Ameghiniana*, **30**:329–330.
- Fariña, R.A. 2001. Física y Matemáticas para reconstruir la vida en el pasado. *Actas de Fisiología*, **6**:45–70.
- Farris, J.S. 1989. The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics*, **5**:417–419.
- Fernicola, J.C. 2008. Nuevos aportes para la sistemática de los Glyptodontia Ameghino, 1889 (Mammalia, Xenarthra, Cingulata). *Ameghiniana*, **45**:553–574. Fernicola, J.C. & Porpino, K.O. 2012. Exoskeleton and systematics: a historical problem in the classification of glyptodonts. *Journal of Mammalian Evolution*, **19**:1–13. doi:10.1007/s10914-012-9186-1
- Fernicola, J.C.; Cruz, L.E. & Porpino, K.O. 2014. On the type specimen of *Panochthus frenzelianus* Ameghino, 1889 (Xenarthra, Glyptodontia, Panochthidae). *Ameghiniana*, **51**:83–93.
- Fernicola, J.C.; Rinderknecht, A.; Washington J.; Vizcaíno, S. & Porpino, K. 2018. A new species of *Neoglyptatelus* (Mammalia, Xenarthra, Cingulata) from the late Miocene of Uruguay provides new insights on the evolution of the dorsal armor in cingulates. *Ameghiniana*, **55**:233–252. doi:10.5710/AMGH.02.12.2017.3150
- Gaudin, T.J. 1995. The ear region of edentates and the phylogeny of the Tardigrada (Mammalia, Xenarthra). *Journal of Vertebrate Paleontology*, **15**:672–705.
- Gaudin, T.J. 1999. The morphology of xenarthrous vertebrae (Mammalia, Xenarthra). *Fieldiana*, **41**:1–38.
- Gaudin, T.J. 2004. Phylogenetic relationships among sloths (Mammalia, Xenarthra, Tardigrada): the craniodental evidence. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **140**:255–305.
- Gaudin, T.J. & McDonald, H.G. 2008. Morphology-based investigations of the phylogenetic relationships among extant and fossil xenarthrans. In: S.F. Vizcaíno & W.J. Loughry (eds.) *The Biology of the Xenarthra*, University Press of Florida, p. 24–36.
- Gaudin, T.J. & Wible, J.R. 2006. The phylogeny of living and extinct armadillos (Mammalia, Xenarthra, Cingulata): a craniodental analysis. In: M.T. John; T.J. Gaudin; R.W. Blob; & J.R. Wible, J.R. (eds.) *Amniote Paleobiology: Perspectives on the Evolution of Mammals, Birds and Reptiles*, University of Chicago Press, p. 153–198.
- Gaudin, T.J.; Wible, J.R.; Hopson, J.A. & Turnbull, W.D. 1996. Reexamination of the morphological evidence for the Cohort Epitheria (Mammalia, Eutheria). *Journal of Mammalian Evolution*, **3**:31–79.
- Gois-Lima, F. 2013. Análisis morfológico y afinidades de los *Pampatheriidae* (Mammalia, Xenarthra). Universidad Nacional de La Plata, Ph.D. thesis, 263 p.
- Goloboff, P.A. & Farris, J.S. 2001. Methods for quick consensus estimation. *Cladistics*, **17**:S26–S34. doi:10.1006/clad.2000.0156
- Goloboff, P.A.; Farris, J. & Nixon, K. 2008. A free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, **24**:774–786. doi:10.1111/j.1096-0031.2008.00217
- González Ruiz, L.R. 2010. *Los Cingulata (Mammalia, Xenarthra) del Mioceno temprano y medio de Patagonia (edades Santacrucense y "Friasense")*. Revisión sistemática y consideraciones bioestratigráficas. Universidad Nacional de La Plata, Ph.D. thesis, 471 p.
- Hoffstetter, R. 1955. Sur le genotype de *Glyptodon* Owen. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, **27**:408–413.
- International Commission on Zoological Nomenclature (ICZN). 1999. *International Code of Zoological Nomenclature*. London, International Trust for Zoological Nomenclature, xxv + 1–156 p.
- Lund, P.W. 1839. Blik paa Brasiliens dyreverden för sidste jordomvaeltning. Yen afhyling: Pattedyrene (Lagoa Santa d. 16de novbr. 1837). *Det kongelige Danske Videnskabernes Selskabs naturvidenskabelige og matematiske Afhylinger*, **8**:61–144.
- 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.
- Maddison, W.P. & Maddison, D.R. 2016. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis (ver. 3.10) [Computer software]. Available at www.mesquiteproject.org.
- Madsen, O.; Scally, M.; Douady, C.J.; Kao, D.J.; Debry, R.W.; Adkins, R.; Amrine, H.M.; Stanhope, M.J.; De Jong, W.W. & Springer, M.S. 2001. Parallel adaptive radiations in two major clades of placental mammals. *Nature*, **409**:610–614. doi:10.1038/35054544
- McDonald, H.G. 2003. Xenarthran skeletal anatomy: primitive or derived (Mammalia, Xenarthra). *Senckenbergiana Biologica*, **83**:5–17.
- McDonald, G.H. & Naples, V.L. 2007. Xenarthra. In: C.M. Janis; G.F. Gunnell & M.D. Uhen (eds.) *Xenarthra. Evolution of Tertiary Mammals of North America*, vol. 2, Cambridge University Press, p. 147–160.
- Mitchell, K.J.; Scanferla, A.; Soibelzon, E.; Bonini, R.; Ochoa, J. & Cooper, A. 2016. Ancient DNA from the extinct South America giant glyptodont *Doedicurus* sp. (Xenarthra: Glyptodontidae) reveals that glyptodonts evolved from armadillos. *Mol Ecol*. **25**:3499–3508. doi:10.1111/mec.13695
- Mones, A. 1994. Las vicisitudes del género *Panochthus* Burrmeister, 1866 (Mammalia: Cingulata: Glyptodontidae). *Comunicaciones Paleontológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo*, **II**:79–85.

- Moreira, L.E. 1965. Notas prévias sobre nova espécie de mamífero fóssil do Estado do Ceará, Brasil. *Hy Hy Té* 24 (Revista de Faculdade de Filosofia do Crato), 2:41–49.
- Moreira, L.E. 1971. Os gliptodontes do Nordeste do Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 43:529–552.
- Murphy, W.J.; Eizirik, E.; Johnson, W.E.; Zhang, Y.P.; Ryder, O.A. & O'Brien, S.J. 2001. Molecular phylogenetics and the origins of placental mammals. *Nature*, 409:614–618. doi:10.1038/35054550
- Núñez-Blasco, A.; Zurita, A.E.; Miño-Boilini, Á.R.; Bonini, R.A. & Cuadrelli, F. 2021. The glyptodont *Eleutherocercus solidus* from the late Neogene of north-western Argentina: Morphology, chronology, and phylogeny. *Acta Palaeontologica Polonica*, XX:S79–S99.
- Owen, R. 1838. Note on the *Glyptodon*. In: W. Parish (ed.) *Buenos Aires and the Provinces of the Rio de La Plata*, p. 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*, 3:108–113.
- Owen, R. 1845. *Descriptive and illustrated catalogue of the fossil organic remains of Mammalia and Aves contained in the Museum of the Royal College of Surgeons of England*. London, R. & J. E. Taylor, vii + 1–391 p..
- Paula Couto, J.C. 1957. Sobre um gliptodonte do Brasil. *Boletim Divisão de Geologia e Mineralogia*, 165:1–37.
- 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*, 30:911–927. doi:10.1080/02724631003765735
- Porpino, K.; Fernicola, J.C.; Cruz L.E. & Bergqvist, L.P. 2014. The intertropical Brazilian species of *Panochthus* (Xenarthra, Cingulata, Glyptodontoidea): a reappraisal of their taxonomy and phylogenetic affinities. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34:1165–1179. doi:10.1080/02724634.2014.863203
- Rose, K.D.; Emry, R.J.; Gaudin, T.J. & Storch, G. 2005. Xenarthra and Pholidota. In: K.D. Rose & J.D. Archibald (eds.) *The rise of placental mammals: origins and relationships of the major extant clades*, Johns Hopkins University Press, p. 106–126.
- Sarich, V.M. 1985. Xenarthran systematics: albumin immunological evidence. In: G.G. Montgomery (ed.) *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths, and Vermilinguas*, Smithsonian Institution Press, p. 77–81.
- Scillato-Yané, G.J.; Carlini, A.A.; Vizcaíno, S.F. & Ortiz-Jaureguizar, E. 1995. Xenarthra. In: M.T. Alberdi; E.P. Tonni & G. Leone (eds) *Evolución biológica y climática de la región Pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterraneo Occidental*, Monografías de la CSIC, p. 183–209.
- Simpson, G.G. 1945. The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 85:1–350.
- Slater, G.; Cui, P.; Forasiepi, A.M.; Lenz, D.; Tsangaras, K.; Voirin, B.; de Moraes-Barros, N.; MacPhee, R.D.E. & Greenwood, A.D. 2016. Evolutionary relationships among extinct and extant sloths: the evidence of mitogenomes and retroviruses. *Genome Biology and Evolution*, 8:607–621. doi:10.1093/gbe/evw023
- Soibenzon, E.; Zurita, A.E. & Carlini, A.A. 2006. *Glyptodon munizi* (Mammalia, Cingulata, Glyptodontidae): redescrición y anatomía. *Ameghiniana*, 43:377–385.
- Zamorano, M. 2012. *Los Panochthini (Xenarthra, Glyptodontidae): Sistemática y evolución*. Universidad Nacional de La Plata, Ph.D. thesis, 278 p.
- Zamorano, M. 2013. Diagnósis y nueva descripción de *Propanochthus bullifer* (Burmeister) (Xenarthra, Glyptodontidae). Consideraciones bioestratigráficas y cronológicas de su procedencia. *Spanish Journal of Palaeontology*, 28:285–294.
- Zamorano, M. 2019. Análisis filogenético de Xenartros (Mammalia), basados en elementos óseos del aparato hioides. Aspectos sobre la monofilia de gliptodóntidos. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 22:53–66. doi:10.4072/rbp.2019.1.05
- Zamorano, M. & Brandoni, D. 2013. Phylogenetic analysis of the Panochthini (Xenarthra, Glyptodontidae), with remarks on their temporal distribution. *Alcheringa*, 37:442–451. doi:10.1080/03115518.2013.770224
- Zamorano, M. & Fariña, R. 2021. Changes in form and function of the caudal tubes in *Panochthus* (Xenarthra; Glyptodontidae) along the Pleistocene. *Historical Biology*, 34:2265–2272. doi:10.1080/08912963.2021.2012767
- Zamorano, M. & Jara Almonte, G. 2018. Primer registro fehaciente de *Panochthus* (Xenarthra; Cingulata; Glyptodontidae) para Perú. *Acta Geológica Lilloana*, 30:23–30. doi:10.30550/j.agl/2018.30.1/2
- Zamorano, M. & Oliva, C. 2020. Restos de †*Panochthus* Burmeister (Xenarthra; Cingulata; Glyptodontidae) registrados en áreas de altura: descripción y comentarios. *Revista del Museo de La Plata*, 5:411–422.
- Zamorano, M.; Scillato-Yané, G.J.; González Ruiz, L.R. & Zurita A.E. 2011. Revisión de los géneros *Nopachus* Ameghino y *Phlyctaenopyga* Cabrera (Xenarthra, Glyptodontidae, Hoplophorinae) del Mioceno tardío y Plioceno de Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, 13:59–68.
- Zamorano M., Mones, A. & Scillato-Yané, G. J. 2012. Redescrición y designación de un neotipo de *Panochthus tuberculatus* (Owen) (Mammalia: Cingulata: Glyptodontidae). *Revista Brasileira de Paleontologia* 15:105–12. doi:10.4072/rbp.2012.1.10
- Zamorano, M.; Scillato-Yané, G.J. & Zurita, A.E. 2014a. Revisión del género *Panochthus* (Xenarthra, Glyptodontidae). *Revista del Museo de La Plata (Sección Paleontología)*, 14:1–46.
- Zamorano, M.; Soibenzon, E. & Tonni, E.P. 2021. Giants of the Pampean plains (Argentina) during Early Pleistocene (Ensenadan). The case of *Panochthus* (Xenarthra, Glyptodontidae): comparative descriptions. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*, 352:35–51. doi:10.1127/njgpa/2021/1017
- Zamorano, M.; Taglioretti, M.; Zurita, A.E.; Scillato-Yané, G.J. & Scaglia, F. 2014b. El registro más antiguo de *Panochthus* (Xenarthra, Glyptodontidae). *Estudios Geológicos*, 70:e004. doi:10.3989/egol.41443.289
- Zurita, A.E. & Ferrero, B. 2009. Una nueva especie de *Neuryurus* Ameghino (Mammalia, Glyptodontidae) en el Pleistoceno tardío de la Mesopotamia de Argentina. El registro más completo del género fuera de la región Pampeana. *Geobios*, 42:663–673.
- Zurita, A.E.; Miño-Boilini, A.R.; Soibenzon, E.; Carlini, A.A. & Paredes-Ríos, F. 2009. The diversity of Glyptodontidae (Xenarthra, Cingulata) in the Tarija Valley (Bolivia): systematic, biostratigraphic and paleobiogeographic aspects of a particular

- assemblage. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, **251**:225–237 doi:10.1127/0077-7749/2009/0251-0225
- Zurita, A.E.; Scillato-Yané, G.J.; Ciancio, M.; Zamorano, M. & González Ruiz, L.R. 2016. Los Glyptodontidae (Mammalia, Xenarthra): historia biogeográfica y evolutiva de un grupo particular de mamíferos acorazados. In: F.L. Agnolin; G.L. Lio; F. Brisson Egli; N.R. Chimento & F.E. Novas (eds.) *Historia evolutiva y paleobiogeográfica de los vertebrados de América del Sur*. In: JORNADAS ARGENTINAS DE PALEONTOLOGÍA DE VERTEBRADOS, XXX, 2016. Contribuciones del MACN, Buenos Aires, p. 249–262.
- Zurita, A.E.; Zamorano, M.; Scillato-Yané, G.J.; Iriondo, S.F.M. & Gillette, D.D. 2017. A new species of *Panochthus* Burmeister (Xenarthra, Cingulata, Glyptodontidae) from the Pleistocene of the Eastern Cordillera, Bolivia. *Historical Biology*, **29**:1–13. doi:10.1080/08912963.2016.1278443

Received in 06 July, 2022; accepted in 15 December, 2022.