



Universidad Nacional del Nordeste



Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura

Trabajo Final de Graduación

Carrera de Licenciatura en Ciencias Biológicas

**Estudio de un particular ejemplar de *Panochthus* del Pleistoceno del Valle de Tarija, Bolivia, con comentarios sobre la validez de la enigmática especie *Hoplophorus echazui* (Xenarthra, Glyptodontidae)**

**Carrera:** Licenciatura en Ciencias Biológicas

**Alumno:** Ricardo Gómez

**Director:** Dr. Francisco Cuadrelli

**Co-Director:** Dr. Alfredo E. Zurita

**Lugar:** Laboratorio de Evolución de Vertebrados y Ambientes Cenozoicos (LEVAC). Centro de Ecología Aplicada del Litoral (UNNE-CONICET). Asignatura Paleontología. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura-UNNE

**Año:** 2023

## AGRADECIMIENTOS

Quisiera dividir mis agradecimientos en dos grupos, no por jerarquizarlos, sino por la complejidad en la forma de agradecer a cada uno que, si bien son distintas, son igualmente intensas y profundas.

Por un lado, los agradecimientos a mi familia. A mi madre y su ternura, por ser siempre el lugar en donde todos mis miedos y angustias se mueren de inmediato. A mi padre y su sacrificio, por anteponer mis comodidades, mi formación y mi futuro antes que su propio bienestar. A mi hermano, por quien nos daríamos la vida mutuamente, porque somos el significado vivo de compañerismo y lealtad, y así ha de ser siempre. A mi hermana, que siendo 13 años menor, sabe ser la persona más dulce, inteligente y madura de todo el mundo.

A mi amor, mi cómplice y todo, porque en el mundo codo a codo somos mucho más que dos. A Pilar, por ser mi lugar seguro, a donde voy cuando acecha la tormenta, en donde me puedo dormir tranquilo y a la única que podría ayudarme si algún día me olvidase de quien soy.

A mis suegros, por siempre hacerme parte de la familia. Por los consejos y el apoyo como segundos padres, pero con la buena onda y el trato de dos amigos. A mis abuelos políticos, por sus abrazos, por sus historias y por su calidez que me hace sentir un nieto más. A mis amigos, que gracias a la vida son tantos que no podría mencionarlos a todos. A Nicolas, que siempre lo encuentro espalda con espalda cuando la vida empieza a golpear más duro.

A mi jefe, Raúl Hidalgo, dueño y fundador de Bora Bora barras móviles, por darme la oportunidad de trabajar con él sin dejar de lado mi carrera, a mi tiempo y sin imponer ninguna obligación. Por confiar en mí desde el principio sin más garantía que mi palabra. Y a mi compañero de trabajo, Lucas, por siempre tratarme como a un hermano y cubrirme en los momentos duros que impone el trabajo.

Por otro lado, quiero agradecer a todas las personas que me dedicaron su tiempo, dedicación, paciencia y confianza para formarme como científico. A mi compañero Francisco Chiarelli, quien debería aparecer en ambos agradecimientos, pero lo menciono aquí por habernos cruzado en el camino de la Biología. Por el mutuo apoyo en la carrera, por las victorias y fracasos, por el acompañamiento incondicional. Al Dr. Alfredo Zurita, por darme un espacio en su lugar de trabajo, por impulsarme en la investigación, por confiar en mí, más de lo que yo mismo confiaba y ver en mí un potencial que no sabía que tenía antes de que él lo notara. Al Mgter. Daniel Barasoain, mi primer director de beca y pasantía, por animarme siempre a participar de todas las actividades científicas que pudiera, por acompañarme y saber disipar el miedo de principiante que me provocaba la disertación. Al Dr. Francisco Cuadrelli, mi director en este Trabajo Final de Graduación, a quien dedicaría un apartado exclusivo, por su tiempo, por su paciencia, por su intensa supervisión e interés en mi trabajo. Gracias a ustedes, siempre anduve por este camino a hombros de gigantes.

## DEDICATORIA

A mis padres, por construir los cimientos. A mis directores, por construir parte importante del  
techo.

**RESUMEN.** Dentro de Xenarthra (Mammalia), uno de los clados más enigmáticos y representativos de América del Sur está representado por los Glyptodontidae, un linaje de grandes mamíferos herbívoros acorazados con una extensa historia evolutiva que abarca gran parte del Cenozoico de América. En el Plio-Pleistoceno miembros de este clado participaron del Gran Intercambio Biótico Americano (GIBA) arribando a América del Norte, en tanto que los últimos registros datan del Pleistoceno más tardío, junto con la mayor parte de la megafauna. Recientes filogenias muestran, a partir del Mioceno temprano y Mioceno medio, la existencia de dos grandes clados, uno de ellos de origen septentrional (Glyptodontinae) y otro de origen “austral”, este último agrupando la mayor parte de la diversidad conocida. Precisamente, en este clado austral, uno de los géneros pleistocenos con mayor diversidad y distribución latitudinal y altitudinal es *Panochthus*, en el que actualmente se reconocen 8 especies, incluyendo una asociada a áreas de altura (ca. 4500 msnm) en el actual territorio de Bolivia. Aquí se da a conocer una nueva especie de *Panochthus* (la segunda para el actual territorio de Bolivia) procedente del Pleistoceno tardío del Valle de Tarija y alrededores de Potosí, Bolivia, entre los 1900 msnm y 3200 msnm, al tiempo que se efectúa un minucioso análisis anatómico-comparado de *Hoplophorus echazui*, un taxón vinculado filogenéticamente a *Panochthus* y considerado endémico del Valle de Tarija. Los resultados indican que esta nueva especie de *Panochthus* se distingue de las demás conocidas a nivel tanto craneano (e.g., perfil dorsal del área naso-frontal con una evidente concavidad) como de la coraza dorsal (e.g., coraza dorsal baja y alargada, similar a *Neosclerocalyptus*), en tanto que el análisis cladístico sugiere que, como lo observado en *P. hipsilis*, esta nueva especie ocupa una posición relativamente basal en la filogenia del género. Por otro lado, el estudio comparado de *H. echazui* con la especie *H. euphractus* del Pleistoceno tardío de la región intertropical de Brasil (*sensu* Cartelle, 1999) sugiere que la especie del Valle de Tarija muestra una serie de caracteres no observados en *H. euphractus*, especialmente a nivel del tubo caudal, entre ellos, la posición terminal que ocupan las dos últimas figuras y la superficie cónica de las figuras que las continúan hacia proximal. El futuro hallazgo de materiales más completos permitirá poner a prueba esta hipótesis taxonómica. En síntesis, esta nueva especie de *Panochthus* ayuda a comprender la historia evolutiva de los Glyptodontidae pleistocenos en áreas en las que este linaje está muy poco conocido aún, mostrando una diversidad para el género *Panochthus* mayor a la conocida en estas regiones de altura. Por otro lado, de confirmarse la validez de *H. echazui*, estaríamos en presencia de otra especie endémica de áreas de altura de la Cordillera Oriental.

## ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS .....	2
DEDICATORIA.....	3
1. INTRODUCCIÓN .....	6
1.1 Contexto geológico, cronoestratigráfico y paleofauna del Valle de Tarija, Bolivia .....	8
1.2 Objetivos generales y particulares .....	8
1.3 Hipótesis de trabajo .....	9
2. MATERIALES Y MÉTODOS .....	9
2.1 Esquemas cronológicos y bioestratigráficos .....	9
2.2 Análisis anatómico .....	9
2.3 Análisis filogenético.....	10
2.4 Abreviaturas anatómicas .....	10
2.5 Medidas utilizadas .....	10
2.6 Índices y ángulos .....	11
2.7 Repositorios y abreviaturas.....	11
2.8 Lista de materiales.....	12
3. RESULTADOS.....	15
3.1 <i>Panochthus</i> sp. nov. ....	15
3.2 <i>Hoplophorus echazui</i> Hoffstetter, 1964 .....	19
3.3 Resultados del análisis filogenético.....	21
4. DISCUSIÓN .....	21
5. CONCLUSIONES.....	24
6. BIBLIOGRAFÍA .....	26
7. ANEXOS.....	35
7.1 Figuras .....	35
7.2 Tablas.....	56
7.3 Lista de caracteres y estados de carácter utilizados en el análisis filogenético .....	59
7.4 Matriz filogenética. ....	63

## 1. INTRODUCCIÓN

Xenarthra es un linaje particular de mamíferos originarios de la región Neotropical que destaca por su notable extensión temporal, abarcando desde el Eoceno temprano (55 Ma) hasta la actualidad, estando a su vez ampliamente representados en el registro fósil sudamericano (Gaudin y Croft, 2015; Delsuc et al., 2016; Troyelli et al., 2023). Si bien la monofilia del grupo ha sido ampliamente confirmada, tanto a base de caracteres morfológicos como moleculares, su relación con la restante diversidad de mamíferos placentarios es aún motivo de controversia (ver O'Leary et al., 2013; Vizcaíno y Bargo, 2014). A pesar de que los primeros registros del clado datan del Eoceno temprano, la evidencia molecular sugiere un origen más antiguo, probablemente en algún momento del Cretácico, en alrededor de los 100 Ma (Vizcaíno y Bargo, 2014). Si bien los Xenarthra tuvieron una notable y exitosa historia evolutiva durante la mayor parte del Cenozoico, su diversidad actual está claramente reducida, con no más de 31 especies (Abba et al., 2012). Actualmente se reconocen dos grandes clados dentro de Xenarthra, i.e. Pilosa (incluyendo Folivora+Vermilingua) y Cingulata (Lindsey et al., 2020). En este contexto, los relojes moleculares sugieren una divergencia entre Pilosa y Cingulata cercana al límite Cretácico-Paleógeno, en alrededor de 65 Ma. (Delsuc et al., 2004, 2012).

De entre estos dos grandes clados (Pilosa y Cingulata), los cingulados alcanzaron la mayor diversificación y distribución temporal. En este sentido, Cingulata cuenta con al menos 220 especies distribuidas en cerca de 105 géneros conocidos desde el Eoceno temprano (Scillato-Yané, 1980, 1982; McKenna & Bell, 1997), lo que contrasta con la diversidad actual, reducida a unas 21 especies (Abba et al., 2012; Feijó et al., 2019). Esta diversidad fósil y actual se distribuye en las familias Pachyarmatheriidae, Chlamyphoridae, Dasypodidae, Palaeopeltidae, Pampatheriidae, Peltephilidae y Glyptodontidae (Fericola et al., 2017; Barasoain et al., 2022).

Este último, Glyptodontidae, destaca por ser un clado conformado por grandes herbívoros acorazados, con una morfología muy particular y divergente del resto de cingulados, especialmente a nivel craneano, lo que fue interpretado por ciertos autores como un ejemplo de selección direccional (ver Machado et al., 2021). Entre los rasgos más particulares de los gliptodontes se pueden mencionar la presencia de ocho dientes molariformes sobre cada hemimandíbula y hemimaxila (la mayoría de ellos trilobulados), el alto grado de desarrollo dorso-ventral del proceso descendente de los arcos cigomáticos y la “telescopización” del cráneo (i.e. serie dentaria localizada por debajo de la caja craneana) (Troyelli et al., 2023). Durante el Pleistoceno (ca 2.6-0011 Ma), algunas especies terminales alcanzaron masas corporales gigantescas, cercanas a las dos toneladas (ver Vizcaíno et al., 2011; Soibelzon et al., 2012; Núñez-Blasco et al., 2020).

Este grupo, cuyos registros más antiguos provienen del Eoceno tardío de la región patagónica de Argentina (Ameghino 1902; Gaudin y Croft, 2015; Christen et al., 2023), experimentó un proceso de diversificación y radiación a partir del Mioceno tardío (Fericola, 2008; Gonzalez-Ruiz et al., 2012; Zurita et al., 2016; Barasoain et al., 2023), probablemente relacionado con el desarrollo de biomas abiertos de pastizales posteriores al “Óptimo climático del Mioceno Medio” (Mitchell et al., 2016; Núñez-Blasco et al., 2020; Barasoain et al., 2022). A partir del Mioceno temprano y Mioceno medio, las filogenias más recientes sugieren que los Glyptodontidae sufren un proceso de cladogénesis y diversificación que se traduce en el reconocimiento de dos grandes linajes con historias evolutivas y biogeográficas muy diferentes. Por un lado, los Glyptodontinae con un origen septentrional y mayor distribución

latitudinal, y por el otro, el llamado “clado austral”, que incluye la mayor parte de la diversidad conocida de gliptodontes. Este último clado, a diferencia de los Glyptodontinae, no participó del Gran Intercambio Biótico Americano (GIBA), teniendo la mayor parte de su historia evolutiva limitada a latitudes altas y medias de América del Sur (ver, entre otros Zurita et al., 2013; Cuadrelli et al., 2020; Barasoain et al., 2022; Quiñones et al., 2023).

Dentro de este “clado austral”, el género *Panochthus* Burmeister, 1866 es uno de los gliptodóntidos más abundantes en el registro fósil, diversificado y ampliamente distribuido del Pleistoceno sudamericano, como así también uno de los cingulados de mayores dimensiones (Zamorano, 2012; Zamorano et al., 2014a, 2014b, 2015). Diversas contribuciones coinciden en que se trata de un género monofilético (Zamorano, 2012; Zamorano & Brandoni, 2013; Zurita et al., 2017). La última revisión del género (Zamorano et al., 2014a) reconocía la existencia de seis especies, a las que recientemente se han agregado dos más (Zurita et al., 2017; Brambilla et al., 2020). En síntesis el género *Panochthus* incluye: (1) *P. intermedius* Lydekker, 1895, del Ensenadense (Pleistoceno temprano-tardío) de la ciudad de Buenos Aires (Argentina) y Cochabamba (Bolivia); (2) *P. subintermedius* Castellanos, 1937, del Ensenadense (Pleistoceno temprano tardío) de la ciudad de Buenos Aires (Argentina); (3) *P. tuberculatus* (Owen, 1845), del Bonaerense (Pleistoceno medio) y Lujanense (Pleistoceno tardío) de gran parte de Argentina, Uruguay, sur y centro de Bolivia y sur de Brasil; (4) *P. frenzelianus* Ameghino, 1889, del Bonaerense (Pleistoceno medio) de la provincia de Buenos Aires (Argentina) y los alrededores de Montevideo (Uruguay); (5) *P. greslebbini* Castellanos, 1942, del Lujanense (Pleistoceno tardío) de la provincia de Buenos Aires (Argentina) y Pleistoceno (sensu lato) del noreste de Brasil; (6) *P. jaguaribensis* Moreira, 1965, del Pleistoceno (sensu lato) del noreste de Brasil; (7) *P. hipsilis* Zurita, Zamorano, Scillato-Yané, Fidel, Iriondo y Gillette, 2017, del Pleistoceno (sensu lato) de la Cordillera Oriental de Bolivia; (8) *P. florensis* Brambilla, Lopez y Parent, 2020, del Pleistoceno tardío de la ciudad de Buenos Aires (Argentina). Junto con *Glyptodon* Owen, 1839 (Glyptodontinae, Glyptodontini), *Panochthus* Burmeister, 1866 es uno de los gliptodontes de mayor distribución latitudinal y altitudinal en América del Sur (Zurita et al., 2009, 2017; Zamorano y Jara Almonte, 2018).

Otro representante pleistocénico del “clado austral” corresponde al enigmático género *Hoplophorus* Lund, 1839, cuya única especie bien caracterizada, *H. euphractus* Lund, 1839, actualmente es interpretada como el grupo hermano del linaje compuesto por *Propanochthus bullifer* (Burmeister, 1874) + *Panochthus* spp. (ver Zurita et al., 2017; Quiñones et al., 2023). Hasta el momento, *H. euphractus* se encuentra limitado al Pleistoceno del este de la región intertropical del actual territorio de Brasil (Porpino et al., 2010; Asakura y Oliveira, 2021). Por otro lado, una especie reconocida por Hoffstetter (1964), *Hoplophorus echazui*, fue fundada en base a fragmentos aislados de la coraza dorsal y parte distal de un tubo caudal y fue interpretada por diversos autores (e.g., Zurita et al., 2009) como endémica del Pleistoceno del Valle de Tarija. Por otro lado, Takai et al. (1984) dieron a conocer más restos asignables a este enigmático taxón, pero hasta la fecha *H. echazui* no ha sido incluido en estudios taxonómicos modernos y no ha sido estudiado en base a criterios modernos de clasificación.

En este contexto, uno de los yacimientos paleontológicos pleistocenos más importantes de América del Sur, y que ha sido motivo de numerosas publicaciones científicas

por parte de nuestro laboratorio (LEVAC-CECOAL-UNNE) es el Valle de Tarija (Tonni et al., 2009; Zurita et al., 2009; Rodríguez-Bualó, 2014). Allí, uno de los clados con mayor frecuencia de registros está representado por los Cingulata Glyptodontidae, en el que algunos miembros requieren de una urgente revisión taxonómica y filogenética, con el objeto de comprender el papel que jugó esta región en la historia evolutiva de los gliptodontes (Cuadrelli et al., 2020). Particularmente, dos de los taxones con registros en el Pleistoceno del Valle de Tarija y que no han sido objeto de estudios recientes corresponden precisamente a los géneros *Panochthus* y *Hoplophorus*. En este sentido, nuevos y significativos hallazgos por parte del personal técnico del Museo Nacional Arqueológico-Paleontológico de Tarija (Universidad Autónoma Juan Misael Saracho) en los últimos años ofrecen la oportunidad de llevar a cabo un detallado estudio anatómico-comparativo y filogenético de ambos taxones.

### **1.1 Contexto geológico, cronoestratigráfico y paleofauna del Valle de Tarija, Bolivia**

El Valle de Tarija está localizado en el centro-sur del Estado Plurinacional de Bolivia, entre las latitudes 21°19' y 21°50' S y 64°35' y 64°50' O, a 1000 km de La Paz y 140 km al norte de la frontera con Argentina. Este yacimiento posee una extensión geográfica de aproximadamente 4500 km<sup>2</sup>, a ca. 2000 msnm (Rodríguez-Bualó, 2014).

Los primeros registros de mamíferos fósiles de Tarija son de hecho uno de los primeros registros de Sudamérica y corresponde a Diego de Avalos en 1602 (ver d'Orbigny, 1842, Weddell, 1851, Gervais, 1851). A partir de ese momento los hallazgos de mamíferos fósiles pleistocenos en el Valle de Tarija fueron incesantes, llevando a que varias instituciones de distintas partes del mundo tengan en sus colecciones materiales provenientes de este yacimiento (e.g., Field Museum, Chicago, Estados Unidos; Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Buenos Aires, Argentina; Museum of Natural History, Stockholm, Sweden). Los trabajos más recientes sobre la diversidad de la paleofauna registrada en Tarija corresponden a Coltorti et al. (2007, 2010), Tonni et al. (2009) y Werdelin (1991), aunque también deben destacarse los aportes realizados por Hoffstetter (1964) y Takai et al. (1982, 1984) y aquellos pioneros de Ameghino (1902). La diversidad pleistocena actualmente propuesta para dicho territorio se detalla en la tabla 1 (ver Rodríguez-Bualó et al. 2014).

Desde un punto de vista cronoestratigráfico, la paleofauna del Valle de Tarija fue asignada en primera instancia al Pleistoceno temprano (Ensenadense) (Boule y Thevenin, 1920; MacFadden et al. 2013) o bien al Pleistoceno tardío (Lujanense) (Coltorti et al., 2007, 2010) o bien a ambos períodos (Tonni et al., 2009). En este contexto, las numerosas dataciones absolutas radiocarbónicas realizadas por Coltorti et al (2007, 2010) indican que toda la secuencia sedimentaria corresponde al Pleistoceno más tardío, lo que coincide con el análisis de los *Xenarthra* efectuado por Zurita et al. (2009). Desde un punto de vista geológico, las secuencias sedimentarias del Valle de Tarija, con una potencia máxima de aproximadamente 120 metros, fueron originalmente asignadas a la Formación Tarija (ver Takai et al., 1982), aunque posteriormente fueron redefinidas por Suárez-Soruco y Díaz-Martínez (1996) como pertenecientes a la Formación Tolomosa.

### **1.2 Objetivos generales y particulares**

#### **Objetivo general**

Llevar a cabo un estudio morfológico de detalle, sistemático y filogenético de los ejemplares



MUT-V 141-142 y MNPA-V 006920 asignados a *Hoplophorus echazui* y *Panochthus* sp., respectivamente, a fin de evaluar su validez como especies diferentes, así como sus relaciones filogenéticas con los demás Glyptodontidae, para así interpretar el papel que jugó el Valle de Tarija en la historia evolutiva de este clado.

### Objetivos particulares

- Aclarar el estatus taxonómico de *Hoplophorus echazui* mediante un estudio anatómico comparado de detalle con *H. euphractus* y las restantes especies de Glyptodontidae.
- Caracterizar y describir morfológicamente a *Panochthus* sp., comparándolo con las restantes especies del género y la restante diversidad de Glyptodontidae.
- Analizar las relaciones filogenéticas entre *Panochthus* sp. y la restante diversidad de Glyptodontidae.

### 1.3 Hipótesis de trabajo

- *Hoplophorus echazui* representa una especie válida para el género *Hoplophorus*.
- *Hoplophorus echazui* es una especie endémica procedente del Pleistoceno tardío del Valle de Tarija, Bolivia.
- *Panochthus* sp. representa una nueva especie para el género *Panochthus*, endémica del Valle de Tarija.
- La nueva especie de *Panochthus* muestra una ubicación basal en la radiación del género, en concordancia con lo observado en otras especies de altura.
- *Panochthus* y *Hoplophorus* constituyen taxones hermanos dentro de la radiación austral de los Glyptodontidae Hoplophorini.

## 2. MATERIALES Y MÉTODOS

### 2.1 Esquemas cronológicos y bioestratigráficos

Se utilizaron las propuestas de Coltorti et al. (2007 y 2010) y Tonni et al. (2009) para el Valle de Tarija, Bolivia, y aquellas de Cione y Tonni (1995; 1999; 2005) para la región pampeana, Argentina. Asimismo, se utilizó la versión más actualizada de la Tabla Cronoestratigráfica Internacional (2023).

### 2.2 Análisis anatómico

Los materiales fueron descritos siguiendo la terminología anatómica tradicional para este tipo de estudios, teniendo en cuenta a Burmeister (1874), Ameghino (1889), Castellanos (1942) y Paula Couto (1957) para consideraciones generales y aspectos endoesqueletales; también se siguió la propuesta de González-Ruiz et al. (2015) para la descripción de molariformes; las cuestiones relacionadas a la morfología exoesqueletal (escudete cefálico, coraza dorsal y armadura caudal) se describieron con base en las propuestas de Gillette y Ray (1981), Zurita, (2007) y Porpino et al. (2014). Para cuestiones implicadas puntualmente en la morfología y anatomía de la armadura caudal (específicamente tubo caudal) se siguió a Porpino et al. (2010). Los aspectos sistemáticos se analizaron en base a las propuestas de Zurita et al. (2017), Quiñones et al. (2020), Nuñez-Blasco et al. (2021), Barasoain et al. (2022) y Cuadrelli et al. (2023). Las consideraciones de nomenclatura taxonómica se ajustan a las normas establecidas por el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN, 1999). Las medidas lineales están expresadas en milímetros (mm) y fueron tomadas con un calibre vernier con un rango de error de 0,5 mm. Los ángulos fueron tomados a partir de fotografías

procesadas en el programa ImageJ v. 1.5.4.

## 2.3 Análisis filogenético

*Panochthus* sp. se codificó para este análisis en base a los materiales MNPA-V 006920 y UATF-V s/n. En este sentido, se utilizó la metodología de la sistemática filogenética o cladismo, propuesta originalmente por Hennig (1968) y formalizada por Nelson y Platnick (1981), que sugiere que la clasificación biológica debe estar basada en la filogenia de los taxones bajo estudio. Esta información fue tratada mediante un análisis cladístico modificado a partir de la matriz publicada por Cuadrelli et al. (2023) con el objetivo de analizar su posición filogenética. Dicho análisis incluyó un total de 18 taxones, entre los que se encuentran *Pampatherium humboldtii* Lund, 1839; *Propalaehoplophorus australis* Ameghino, 1887; *Glyptodon reticulatus* Owen, 1845; *Boreostemma acostae* Villarroel, 1983; *Plohophorus figuratus* Ameghino, 1887; *Pseudoplohophorus absolutus* Perea, 2005; *Stromaphorus compressidens* Moreno y Mercerat, 1891; *Phlyctaenophyga ameghini* (Ameghino, 1889); *Hoplophorus euphractus* Lund, 1839; *Neosclerocalyptus ornatus* Paula Couto, 1957; *Nopachtus coagmentatus* Ameghino, 1888; *Propanochthus bullifer* Burmeister (1874); *Panochthus intermedius* Lydekker, 1895, *P. hipsilis* Zurita et al., 2017; *P. greslebini* Castellanos, 1942; *P. subintermedius* Castellanos 1937; *P. tuberculatus* (Owen, 1845) y *Panochthus* sp. nov. Debido a su escasa representación, los taxones *Panochthus jaguaribensis* Moreira, 1965 y *P. frenzelianus* Ameghino, 1889 y *Panochthus florensis* fueron excluidos del análisis.

La matriz de taxones por caracteres se elaboró mediante el software Mezquite (Maddison y Maddison, 2018). Se codificaron un total de 47 caracteres morfológicos. Los caracteres elegidos abarcan una variedad de características del cráneo (1-14), dentición (15-18), húmero (19), coraza dorsal (20-40) y tubo caudal (41-47). Treinta y uno de ellos son binarios y catorce son multiestados (no aditivos), todos ellos presentan igual peso. Los estados de carácter que no pudieron codificarse por falta de material aparecen como "?" y los que no son aplicables se codificaron como "-". Los cladogramas se confeccionaron siguiendo el principio de máxima parsimonia (véase Crisci, 1982) y fueron analizados mediante el software TNT (Tree Analysis Using Parsimony), versión 1.1 (Goloboff et al., 2008). El análisis se efectuó mediante una "búsqueda exhaustiva" a través de la opción "numeración implícita" con el software TNT (Tree analysis using New Technology) version 1.1 (Goloboff et al., 2008). Los valores de soportes de los nodos fueron calculados mediante Bremer relativo y absoluto con 4 árboles subóptimos, y Jackknife con 100 réplicas.

*Hoplophorus echazui* (MUT-V 141-142) no fue incluido en el análisis filogenético debido a la escasez de caracteres recuperables de su materiales tipo.

## 2.4 Abreviaturas anatómicas

- **Mf/mf**: Molariforme superior/ molariforme inferior.

## 2.5 Medidas utilizadas

### a) Cráneo (Fig. 1)

- **AB**: Ancho máximo bicigomático.
- **DDVAN**: Diámetro dorso-ventral máximo de la abertura nasal.
- **DTAN**: Diámetro transversal máximo de la abertura nasal.
- **DI**: Diámetro interorbitario.
- **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.
- **Mf:** Molariforme superior.

**b) Coraza dorsal (Fig. 2 A)**

- **DA:** Diámetro anterior.
- **DM:** Diámetro medio.
- **DP:** Diámetro posterior.
- **LCC:** Longitud con curva; distancia escotadura cefálica/escotadura caudal a través de la curvatura dorsolumbar.
- **LSC:** Longitud sin curva o longitud de cuerda; distancia escotadura cefálica/escotadura caudal sin tener en cuenta la curvatura dorso-lumbar.

**c) Escudete cefálico (Fig. 2 B)**

- **DAPM:** Diámetro antero-posterior máximo.
- **DTM:** Diámetro transversal máximo.
- **SA:** Serie anterior.
- **SM:** Serie media.
- **SP:** Serie posterior.
- **SPe:** Serie periférica.

**d) Tubo caudal (Fig. 10)**

- **FA:** Figura apical.
- **FL:** Figura lateral.

**2.6 Índices y ángulos:**

- **ASAN** (Ángulo superior de la abertura nasal): Ángulo formado entre el borde superior de la narina derecha y el borde superior de la narina izquierda.
- **IEP** (Índice de estrechamiento postorbitario): Relación entre la longitud total del cráneo y el estrechamiento postorbitario.
- **ILAN** (Índice de diámetro de la abertura nasal): Relación entre el diámetro dorso-ventral de la abertura nasal y el diámetro latero-medial.
- **INFPO** (Inclinación nasofrontal/parietooccipital): Ángulo entre la región naso frontal y parieto occipital tomado desde el extremo del nasal, altura del cráneo a nivel de la órbita y los cóndilos occipitales.
- **RCCD** (Relación cráneo-coraza dorsal): Relación entre la longitud total del cráneo y la longitud total de la coraza.

**2.7 Repositorios y abreviaturas**

- **AMNH:** American Museum of Natural History, Nueva York, Estados Unidos.
- **CAL:** Colección Paleontológica, Centro de Museos, Universidad de Caldas, Manizales, Caldas, Colombia.
- **DGM:** Divisão de Geologia e Mineralogia. Rio de Janeiro, Brasil.
- **FC-DPV:** Departamento de Paleontología de la Facultad de Ciencias,

- Universidad de la República, Uruguay.
- **MACN-Pv**: Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Ciudad de Buenos Aires, Argentina.
  - **MCA**: Museo Paleontológico “Carlos Ameghino”. Mercedes, provincia de Buenos Aires, Argentina.
  - **MCL**: Coleção de Paleontologia do Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais, Belo Horizonte, MG, Brazil.
  - **MHD-P**: Museo Histórico Departamental de Artigas, Artigas, Uruguay
  - **MHN**: Museu de Historia Natural e Jardim Botânico, Belo Horizonte/MG, Brazil.
  - **MHNC**: Museo de Historia Natural de Cochabamba “Alcide d'Orbigny”. Bolivia.
  - **MHNG**: Musée d'Histoire Naturelle, Ginebra, Suiza.
  - **MLP**: Museo de la Plata, La Plata, Argentina.
  - **MMP** Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata “Lorenzo Scaglia”. Buenos Aires, Argentina.
  - **MNPA-V**: Museo Nacional Paleontológico-Arqueológico, Vertebrados (Tarija, Bolivia).
  - **MURB**: Museo Universitario “Ricardo Bohorquez”, Potosí, Bolivia.
  - **MUT-V**: Museo de la Universidad de Tarija, Vertebrados (Tarija, Bolivia).
  - **UATF**: Universidad Autonoma “Tomas Frias”, Potosi, Bolivia.
  - **UFMG**: Museo de la Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte.

## 2.8 Lista de materiales

### Materiales en estudio

#### *Panochthus* sp.

- MNPA-V 06920, cráneo, escudete cefálico y coraza dorsal. Procedencia geográfica y estratigráfica. Santa Ana la Nueva, Valle de Tarija, Bolivia. Formación Tolomosa, Pleistoceno tardío.

#### *Hoplophorus echazui* Hoffstetter, 1964

- MUT-V 141 (holotipo), mitad distal de un tubo caudal. MUT-V 142, diversos fragmentos de la coraza dorsal. Procedencia geográfica y estratigráfica. Tarija, Bolivia. Pleistoceno tardío (Hoffstetter, 1964).

### Materiales utilizados en el estudio comparado y en el análisis filogenético

#### *Pampatherium humboldtii* (Lund, 1839)

- MHD-P-28, cráneo casi completo, con daños parciales en el frontal derecho y arcos cigomáticos fragmentarios. Procedencia geográfica y estratigráfica: Localidad de Rincón de Pintado, departamento de Artigas, norte de Uruguay. Depósitos del Río Cuareim de la Formación Sopas (Pleistoceno tardío).
- MCL 900, escudete cefálico, coraza dorsal prácticamente completa y tubo caudal, con las extremidades anteriores y posteriores derechas. Procedencia geográfica y estratigráfica: Minas Gerais (Lagoa Santa), Brasil. Pleistoceno tardío.

#### *Propalaeohoplophorus australis* Ameghino, 1887

- MLP 16-15, esqueleto completo (figurado en Lydekker, 1895, láms. XXXI y XXXII). Procedencia geográfica y estratigráfica: Provincia de Santa Cruz. Santacrucense (Mioceno medio).
- MLP 91-II-25-6, coraza dorsal y esqueleto apendicular. Procedencia geográfica y estratigráfica: Río Jeineneni, Santa Cruz. Formación Río Jeineneni. Colhuehuapense

(Mioceno medio).

***Boreostemma acostae* (Villarroel, 1983)**

- CAL-896, espécimen casi completo, compuesto por cráneo, mandíbula, escudete cefálico, coraza dorsal y tubo caudal. Procedencia geográfica y estratigráfica: Villa Vieja, Huila, Colombia. Formación La Victoria y tramo inferior de la Formación Villavieja, Miembro Baraya (Mioceno medio).

***Glyptodon reticulatus* Owen, 1845**

- MCA 2015; Coraza dorsal, cráneo, mandíbula y parte del esqueleto apendicular (Material de referencia morfológica para la especie según Cuadrelli et al., 2018). MACN-Pv 200, coraza dorsal y esqueleto completo. Burmeister (1874) figura y clasifica este material como holotipo de *Glyptodon asper*. Procedencia geográfica y estratigráfica: Provincia de Buenos Aires, Argentina. Formación Luján (Lujanense, Pleistoceno tardío).

***Plohophorus figuratus* Ameghino, 1887**

- MLP 16-153 (holotipo), cráneo, mandíbula y coraza dorsal. Procedencia geográfica y estratigráfica: Farola Monte Hermoso, Buenos Aires. Formación Monte Hermoso, Montehermosense (Mioceno tardío-Plioceno temprano).

***Pseudoplohophorus absolutus* Perea, 2005**

- FC-DPV-475 y 595, (holotipo), cráneo, mandíbula, atlas y vértebra compuesta, húmero y mano izquierdos, algunas placas de anillos caudales, fragmentos de pelvis y de vértebras sacras y caudales; mitad posterior de la coraza dorsal y fragmento anterior de ésta, tubo caudal, placas cefálicas. Procedencia geográfica y estratigráfica: Arazatí, Departamento de San José, barrancas costeras del Río de la Plata, en pelita gris verdosa basal, aproximadamente a 50 cm por encima de la plataforma de abrasión, Formación Camacho, Mioceno Superior.

***Nopachtus coagmentatus* Ameghino, 1888**

- MLP 16-122 (holotipo): fragmento de tubo caudal; la coraza (de aproximadamente 0,60 m x 1 m) originalmente asociada está extraviada. Procedencia geográfica y estratigráfica: Valles de las Sierras de Córdoba, en las cercanías de Villa Cura Brochero, Argentina. Formación Brochero ("Brocherense", *sensu* Castellanos, 1942 [Mioceno tardío-Plioceno?])

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

- MLP 16-101 (holotipo), cráneo aislado, sin la mandíbula. Procedencia geográfica y estratigráfica: Departamento de Santa María, Provincia de Catamarca, Argentina. "Araucanense" (Mioceno tardío-Plioceno?).
- MLP 29-VIII-8-2: varios fragmentos de la coraza dorsal. Procedencia geográfica y estratigráfica: Quebrada de la Sepultura, Puerta de Corral Quemado, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina. "Araucanense" (Mioceno tardío-Plioceno?).
- MLP 29-X-10-1: escudete cefálico casi completo, varios osteodermos y otros restos hoy perdidos, entre ellos un cráneo (este ejemplar, por comparación del cráneo con aquél del holotipo, permite la asignación de los restos consistentes en corazas a *Phlyctaenopyga ameghini*). Procedencia geográfica y estratigráfica: Loma de la Greda SO de San Fernando provincia de Catamarca, Argentina. "Araucanense" (Mioceno tardío-Plioceno?).

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

- MLP 29-X-8-I, coraza dorsal, sin los márgenes laterales; cráneo, sin el arco cigomático derecho y con los molariformes maxilares y mandibulares rotos a nivel del borde alveolar, mandíbula incompleta. Procedencia geográfica y estratigráfica: Barranca del

Palito Parado, Campo del Jarillar, Puerta de Corral Quemado, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina. "Araucanense" (Mioceno tardío-Plioceno).

- MLP 29-X-8-9: tubo caudal completo. Procedencia geográfica y estratigráfica: Campo de Cáliba, Puerta de Corral Quemado, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina. "Araucanense" (Mioceno tardío-Plioceno).

#### ***Propanocthus bullifer* (Burmeister, 1874)**

- MACN-Pv 1761 (holotipo), fragmento de la región posterodorsal de la coraza dorsal, incluido parte del borde posterior; y tubo caudal completo. Procedencia geográfica y estratigráfica: Procede del lado occidental de la Sierra Alta, cerca de Mina Clavero, propiedad del D. Arístides Ramallo, provincia de Córdoba, Argentina. Se desconoce con exactitud la procedencia estratigráfica.

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

- MMP 4300: coraza dorsal completa y tubo caudal. Procedencia geográfica y estratigráfica: Mar del Plata, provincia de Buenos Aires. Formación Miramar, Ensenadense (Pleistoceno medio).

#### ***Hoplophorus euphractus* Lund, 1839**

- MHN 755, 1003, 1004, 1005: cráneo, coraza dorsal, esqueleto apendicular, numerosos fragmentos de anillos caudales y tubo caudal. Procedencia geográfica y estratigráfica: Minas Gerais, Brasil. Pleistoceno tardío.

#### ***Panochthus* sp.**

- UATF-V s/n: coraza dorsal parcialmente completa, con los márgenes antero-laterales, ventrales y postero-laterales parcialmente reconstruidos; lo mismo acontece con las aberturas caudales y cefálicas (ver Cuadrelli et al., 2023).

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

- MLP 16-29, (neotipo), cráneo, mandíbula, esqueleto postcraneal muy completo, coraza dorsal, anillos caudales y tubo caudal. Procedencia geográfica y estratigráfica: Tapalqué, partido de Tapalqué, centro de la provincia de Buenos Aires, Argentina. Formación Buenos Aires (Bonaerense, Pleistoceno medio tardío).
- MHGN 633/02, cráneo casi completo, sin la apófisis maxilar descendente derecha; parte del esqueleto postcraneal (húmero izquierdo, radio, ulna, autopodio anterior izquierdo, fémur izquierdo, tibia-fíbula, autopodio posterior izquierdo y algunas vértebras caudales); escudete cefálico; y trozo de la coraza dorsal de aproximadamente 900 x 500 mm. Procedencia geográfica y estratigráfica: Arroyo Pergamino (norte de la provincia de Buenos Aires), Argentina. Lujanense (Pleistoceno tardío).

#### ***Panochthus frenzelianus* Ameghino, 1889**

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

#### ***Panochthus intermedius* Lydekker, 1895**

- MHNC 13491; un espécimen casi completo: cráneo y mandíbula, parte del esqueleto postcraneal, escudo cefálico, coraza dorsal casi completa, excepto la región posterodorsal, fragmentos de algunos anillos caudales y fragmento proximal del tubo caudal. Procedencia geográfica y estratigráfica: Cochabamba, Bolivia. Formación Sacaba (Pleistoceno medio-tardío).
- MLP 16-36, (holotipo), coraza dorsal casi completa; le faltan los bordes laterales y el margen anterolateral derecho. Procedencia estratigráfica geográfica: según Lydekker (1895: 34). "Pampeano del Puerto de Buenos Aires". Ensenadense (Pleistoceno temprano-medio) del Puerto de Buenos Aires (actualmente "Ciudad Autónoma de

Buenos Aires”), Argentina.

***Panochthus hipsilis* Zurita et al. 2017**

- MURB 1906A, cráneo parcialmente completo y MURB 1906B, coraza dorsal casi completa incluyendo varios fragmentos de osteodermos asociados pertenecientes en su mayor parte a la región lateral; dos vértebras y otros restos indeterminados. Procedencia estratigráfica y geográfica: Pleistoceno tardío de inmediaciones de la ciudad de Potosí (Bolivia).

***Panochthus subintermedius* Castellanos, 1937**

- MACN-Pv 5130, (holotipo), húmero derecho, sin la porción distal; fémur izquierdo, sin el segundo trocánter y parte del tercero, los cuales están quebrados; fragmento de la pelvis; varios fragmentos de la coraza dorsal correspondientes a la región antero-dorsal (dos filas solamente) y a las regiones media y posterodorsal; tubo caudal completo, junto con el último anillo distal (están fusionados). Procedencia geográfica y estratigráfica: Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina. Formación Ensenada (Ensenadense, Pleistoceno temprano-medio)

***Panochthus greslebini* Castellanos, 1942**

- DGM 1-M (holotipo), tubo caudal casi completo, sin el anillo caudal más distal fusionado. Procedencia geográfica y estratigráfica: “El tubo caudal procede del estado de Ceará (Brasil), pero se desconoce el horizonte y también los sedimentos que los contenían” (Castellanos 1942: 584).

### 3. RESULTADOS

#### Sistemática Paleontológica

##### Magnorden Xenarthra Cope, 1889

##### Orden Cingulata Illiger, 1811

##### Suborden Glyptodontia Ameghino, 1889

##### Superfamilia Glyptodontoidea Gray, 1869

##### Familia Glyptodontidae Gray, 1869

##### Subfamilia Hoplophorinae Huxley, 1864

##### Género *Panochthus* Burmeister, 1866

**Especie tipo:** *Glyptodon tuberculatus* Owen, 1845

#### 3.1 *Panochthus* sp. nov. (Figs. 3 y 4)

**Holotipo.** MNPA-V 06920, cráneo, escudete cefálico y coraza dorsal.

**Procedencia geográfica y estratigráfica.** Santa Ana la Nueva, Valle de Tarija, Bolivia. Formación Tolomosa, Pleistoceno tardío (fig. 21).

**Material referido.** UATF-V s/n, coraza dorsal parcialmente completa, con los márgenes antero-laterales, ventrales y postero-laterales parcialmente reconstruidos; lo mismo acontece con las aberturas caudales y cefálicas (ver Cuadrelli et al., 2023).

**Procedencia geográfica y estratigráfica.** Secuencias sedimentarias de la localidad de Mojotorillo, Bolivia, a aproximadamente 51 kilómetros de la ciudad de Potosí, Cordillera Oriental, a ca. 3.251 msnm. Pleistoceno tardío (fig. 21).

**Comentarios.** El género *Glyptodon* Owen 1838 fue fundado sobre un diente aislado que, en realidad, pertenecía a una especie indeterminada de *Panochthus* Burmeister 1866. Burmeister (1872) eleva *Panochthus* a la categoría de género, e incluye en él dos subgéneros: *Panochthus* y *Doedicurus*. A partir de Burmeister (1874), *Doedicurus* será reconocido como género válido. Nodot (1855) funda el género *Schistopleurum* e incluye tres especies: *S. typum* Nodot, 1857, *S. gemmatum* Nodot, 1857 y *S. tuberculatus* (Owen, 1845). Las dos primeras especies no son descriptas por Nodot (1855); queda en consecuencia *S. tuberculatus* (= *P. tuberculatus*) como única especie válida dentro de *Schistopleurum* y, consecuentemente, como la especie tipo. Según el ICZN (1999, Art. 61.1.3), si los taxones tienen la misma especie tipo, sus nombres son sinónimos objetivos; es por esto que se afirma que *Schistopleurum* Nodot, 1855 y *Panochthus* Burmeister, 1866 lo son.

**Diagnosis.** *Panochthus* sp. nov. es una de las especies de *Panochthus* con mayor longitud antero-posterior de la coraza dorsal, solamente superado por *P. intermedius* (ver Tabla 4). Sin embargo, es una de las especies con menor longitud máxima craneana con respecto a la longitud de la coraza dorsal (ver Tabla 2). La relación entre el LM del cráneo y la LCC de la coraza dorsal es 0.18, el más pequeño entre todas las especies de *Panochthus* (*P. tuberculatus* ca. 0.23, *P. intermedius* ca. 0.22 y *P. hipsilis* ca. 0.31). En vista lateral, perfil dorsal del cráneo a nivel naso-frontal con una concavidad por delante de las escotaduras orbitarias, a diferencia de *P. tuberculatus*, *P. intermedius*, *P. frenzelianus* y *P. hipsilis* en los que el perfil es recto. Borde superior de la abertura nasal con un ángulo mayor a 90°, en contraste con lo observado en *P. tuberculatus*, *P. intermedius*, *P. frenzelianus* y *P. hipsilis*. Coraza dorsal de morfología subcilíndrica y baja, de perfil dorsal recto, mostrando cierto parecido a la de *Neosclerocalyptus* y muy diferente de las restantes especies de *Panochthus* (ie, *P. intermedius*, *P. tuberculatus*, *P. frenzelianus* y *P. hipsilis*) en los que la coraza muestra un “domo” a nivel medio o anterior de la coraza. Patrón de ornamentación reticular en la parte dorsal como en las restantes especies del género, pero con figuras centrales en las regiones anterior y posterior de la coraza, como en *P. subintermedius*. A diferencia de *Pr. bullifer* y *P. intermedius*, en los que las figuras centrales tienen una superficie rugosa y estriada, en esta nueva especie la superficie es lisa.

## Descripción y comparaciones

### Cráneo

El cráneo MNPA-V 006920 está casi completo y en buen estado de preservación. Solamente los extremos ventrales de ambos procesos descendentes del cigomático no se encuentran preservados. Es similar en tamaño a *P. frenzelianus* (AMNH 11243) y más pequeño que *P. tuberculatus* (MLP 16-29), *P. intermedius* (MHNC 13491) y *P. hipsilis* (MURB 1906A) (ver Tabla 2). En términos generales, muestra una morfología similar a las especies de *Panochthus* que preservan esta estructura (*P. intermedius*, *P. tuberculatus*, *P. frenzelianus*, *P. hipsilis*), estando la mayor parte de las diferencias localizadas a nivel naso-frontal.

En vista anterior (Fig. 3 A), se observa que la conformación general del arco cigomático es similar a *P. tuberculatus*, estructura que sobresale lateralmente más que en *P.*



*frenzelianus* (AMNH 11243). La parte preservada de los procesos descendentes de los arcos cigomáticos están menos expandidos lateralmente que en *P. tuberculatus* (MLP 16-29) y *P. frenzelianus*, mostrando cierta similitud con *P. hipsilis* (MURB 1906A) y *P. intermedius* (MHNC 13491). La abertura nasal presenta un contorno sub-trapezoidal, similar a lo observado en *Glyptodon* Owen, con el borde superior en forma de V, como en *Panochthus tuberculatus*, pero con un ángulo más obtuso (112° en MNPA-V/006920; 70° en *P. intermedius* y 60° en *P. hipsilis*, *P. tuberculatus* y *P. intermedius*). A su vez, la abertura nasal presenta un índice dorso-ventral/latero-medial (0,58) mayor que *P. hipsilis* (0,48) y menor que *P. tuberculatus* (0,74) y *P. intermedius* (0,67). Por otro lado, el borde ventral de las aberturas nasales, conformadas por los maxilares, es comparativamente más ancho en el material aquí descrito comparado con *P. tuberculatus*, similar a lo observado a *P. intermedius* (MHNC 13491) y *P. hipsilis* (MURB 1906A). La posición relativa de los forámenes infraorbitarios presenta una ubicación más medial que en *Panochthus tuberculatus*, es decir, se encuentran más cercanos al maxilar, como en *P. intermedius* (MHNC 13491) y *P. hipsilis* (MURB 1906A). Por detrás de las aberturas nasales se observa que la región naso-frontal tiene un mayor diámetro transversal comparado con *P. tuberculatus* (MLP 16-29), siendo en este sentido más similar a *P. intermedius* (MHNC 13491) y *P. hipsilis* (MURB 1906A).

En vista lateral (Fig. 3 B), se observa que el cráneo tiene un perfil dorsal muy abovedado, como en *P. tuberculatus* (MLP 16-29), *P. hipsilis* (MURB 1906A) y *P. intermedius* (MHNC 13491), con un ángulo de aproximadamente 126° entre la región naso-frontal y parieto-occipital. A nivel de la región fronto-nasal, se observa en el perfil dorsal una concavidad muy evidente ubicada inmediatamente por delante a las escotaduras orbitarias, que no se observa en las otras especies del género, entre ellas *P. tuberculatus* (MLP 16-29) (Fig. 5 C), *P. hipsilis* (MURB 1906A) (Fig. 5 D), *P. intermedius* (MHNC 13491) (Fig. 5 B) y *P. frenzelianus* (AMNH 11243). El borde maxilar de la abertura nasal es recto y perpendicular al plano palatal, como en *Glyptodon reticulatus*, y a diferencia de *P. tuberculatus* (MLP 16-29), *P. frenzelianus* (AMNH 11243), *P. intermedius* (MHNC 13491) y *P. hipsilis* (MURB 1906A), cuyo borde es tangente al plano palatal. La escotadura orbitaria tiene un tamaño relativo mayor que el resto de las especies cuyo cráneo se ha preservado, es subcircular y con el plano dorso-ventral alargado, como en *P. intermedius* (MHNC 13491), pero diferente de *P. tuberculatus* (MLP 16-29) y *P. frenzelianus* (AMNH 11243), en los que la escotadura orbitaria es subcircular y de menor tamaño. El borde antero-ventral de dicha escotadura posee un reborde nítido como en *Glyptodon*, diferenciándose del resto de especies de *Panochthus*, excepto en *P. intermedius* (MHNC 13491). La mitad anterior del arco cigomático es más ancha dorso-ventralmente que la mitad posterior, como en *P. tuberculatus*, pero diferente a *P. frenzelianus* (AMNH 11243), en el cual el diámetro dorso-ventral se mantiene constante a lo largo de toda la estructura. Inmediatamente por debajo del borde ventral de la escotadura orbitaria se observa que el proceso descendente del arco cigomático tiene un mucho mayor desarrollo antero-posterior comparado con *P. tuberculatus* (MLP 16-29), *P. frenzelianus* (AMNH 11243) y *P. hipsilis* (MURB 1906A), y similar al alcanzado por *P. intermedius* (MHNC 13491). Por detrás de la escotadura orbitaria, el arco cigomático es recto, como en *P. tuberculatus* (MLP 16-29), y a diferencia de *P. frenzelianus* (AMNH 11243), que es curvo.

En vista dorsal (Fig. 3 C), se aprecia que la región naso-frontal ubicada por delante de las escotaduras orbitarias está claramente más ensanchada lateralmente que en *P. tuberculatus* (MLP 16-29) y *P. frenzelianus* (AMNH 11243), como en *P. hipsilis* (MURB 1906A). Como consecuencia, el borde anterior de las aberturas nasales muestra un contorno semicircular, muy diferente a la morfología observada en *P. tuberculatus* (MLP 16-29) y *P. frenzelianus* (AMNH 11243). Por detrás de las escotaduras orbitarias se observa que el

estrechamiento postorbitario tiene un mayor diámetro transversal que en las demás especies de *Panochthus*, representando el 53% de la longitud total del cráneo. Las fosas orbitaria y temporal están comunicadas entre sí, el proceso postorbital es incompleto, como en *P. frenzelianus* (AMNH 11243) y a diferencia de *P. tuberculatus* (MLP 16-29), en el que se observa un proceso postorbital completo que divide ambas fosas.

En vista palatal (Fig. 3 D), se observa que el paladar presenta un leve estrechamiento a nivel de los Mf4/Mf5. Se conservan los molariformes Mf1 a 5 y 7 y 8 derechos y los Mf1 y 5 a 8 izquierdos. El Mf1 tiene una forma arriñonada o semilunar, a diferencia de *P. tuberculatus* (MLP 16-29), que presenta una trilobulación incipiente; el Mf2 presenta una trilobulación incipiente, más pronunciada sobre su borde labial, a diferencia de *P. tuberculatus* (MLP 16-29), que presenta una trilobulación completa en ambos bordes, labial y lingual. El resto de molariformes son trilobulados tanto labial como lingualmente, al igual que *P. tuberculatus* (MLP 16-29).

#### Escudete cefálico

El contorno general es subcircular (Fig. 4 B), siendo el borde anterior subcircular y el posterior subcuadrado, como en *P. tuberculatus*, *P. frenzelianus* (AMNH 11243) y *P. intermedius* (MHNC 13491). Está formado por 19 osteodermos de tamaños semejantes a *P. tuberculatus* (MHGN 633/02) y *P. frenzelianus* (AMNH 11243), y más pequeños que *P. intermedius* (MHNC 13491). Presenta 9 osteodermos periféricos y 10 osteodermos centrales, ordenados en 3 hileras en sentido anteroposterior: la hilera anterior formada por 5 osteodermos, la hilera central formada por 3 osteodermos y la hilera posterior formada por 2 osteodermos (5-3-2) (fig. 6 A). En *P. tuberculatus* (MHGN 633/02) se observa un patrón de osteodermos centrales de 2-4-3 (fig. 6 B) y en *P. intermedius* (MHNC 13491) un patrón de 1-3-2 (Fig. 6 C). La superficie expuesta de cada osteodermo tiene una gran figura central, rodeada por hasta dos hileras de figuras periféricas más pequeñas, como en *P. frenzelianus* (AMNH 11243) y *P. intermedius* (MHNC 13491), a diferencia de *P. tuberculatus* (MHGN 633/02), que presenta figuras centrales rodeadas por hasta 5 hileras de figuritas periféricas. A diferencia de las demás especies de *Panochthus* que conservan el escudete (*P. tuberculatus*, *P. intermedius*), las figuras centrales de mayor tamaño muestran en su parte central una superficie sobreelevada de aspecto de “ampolla”, de superficie muy rugosa y con numerosos forámenes. Aquellos de menor tamaño ubicados en el área central de la figura central, rodeados por una hilera de forámenes de gran tamaño.

#### Coraza dorsal

La coraza presenta una forma general alargada (Fig. 4 A), con un diámetro dorso ventral máximo, aunque poco pronunciado, en la región media, como en *P. intermedius* (MLP 16-36) (Fig. 8 C) y *P. frenzelianus* (AMNH 11243), pero mucho menos convexo, como en *Panochthus* sp. (UATF-V s/n) (Fig. 7) y diferente de *P. hipsilis* (MURB 1906B) (Fig. 8 B) y *P. tuberculatus* (MLP 16-29), en los que la coraza adquiere el máximo diámetro dorso ventral en la región anterior. La ornamentación en la región antero-lateral (Fig. 4 A') de la coraza consta de osteodermos de contorno cuadrangular en cuya superficie expuesta se observa una figura central de gran tamaño rodeada de figuras periféricas más pequeñas, como en similar a *Panochthus* sp. (UATF-V s/n) y *P. hipsilis*, y diferente de *P. tuberculatus*, *P. frenzelianus* y *P. intermedius* (ver Figs. 7 B'; 8 B', C' y D'), cuyo patrón de osteodermos es reticular y en consecuencia no es posible diferenciar la figura central de las periféricas. A su vez, los osteodermos de la región más antero-lateral presentan cierto grado de articulación móvil que no se observa en las otras regiones de la coraza. Los osteodermos de la región medio-lateral

(Fig. 4 A'') presentan formas variables entre cuadradas, pentagonales y unas pocas hexagonales, con figuras centrales de gran tamaño y que ocupan la mayor parte de la superficie, pero progresivamente disminuyendo su tamaño en sentido dorsal, de forma similar al resto de especies del género (*Panochthus* sp. UATF-V s/n, *P. tuberculatus*, *P. frenzelianus*, *P. intermedius* y *P. hipsilis*). La región póstero-lateral (Fig. 4 A''') presenta osteodermos hexagonales, algunos con figuras centrales rodeadas de figuras pequeñas y otras con un tamaño homogéneo de figuras en todo el osteodermo, similar a lo observado en el resto de especies del género (*Panochthus* sp. UATF-V s/n, *P. tuberculatus*, *P. frenzelianus*, *P. intermedius* y *P. hipsilis*) (ver Figs. 7 B'''; 8 B'', C'' y D''). Como se observa en todas las especies de *Panochthus* en las cuales se conoce la coraza dorsal, toda la región dorsal se compone de osteodermos con forma pentagonal a hexagonal con pequeñas figuras del mismo tamaño que generan un patrón de ornamentación de tipo reticular en toda la coraza especialmente a nivel medio dorsal de la coraza. Como en *P. hipsilis* (MURB 1906B) y *P. intermedius* (MLP 16-36), las hileras de osteodermos cercanas a la escotadura caudal presentan una figura central subcircular y de superficie lisa rodeada de dos o más hileras de figuritas periféricas más pequeñas de contorno anguloso. La superficie lisa de la figura central lo diferencia claramente de *P. intermedius* (MLP 16-36) y *Propanochthus bullifer* en los que la superficie de las figuras centrales tiene un claro aspecto rugoso.

#### Género *Hoplophorus*, Lund 1839

**Especie tipo.** *Hoplophorus euphractus* Lund, 1839

### 3.2 *Hoplophorus echazui* Hoffstetter, 1964 (Figs. 9 y 10)

**Diagnosis** (enmendada de Hoffstetter, 1964): osteodermos de la coraza dorsal con un patrón de ornamentación similar a aquellos de *Hoplophorus euphractus*. Tubo caudal con sus márgenes laterales más paralelos que en *H. euphractus*. El extremo del tubo caudal es más obtuso y redondeado. Las figuras más distales del tubo caudal se ubican en una posición terminal y su estructura es plana y lisa, diferente de *H. euphractus*, en el que las figuras homólogas son de posición lateral y su estructura cónica.

**Holotipo.** MUT-V 141, mitad distal de un tubo caudal. **MUT-V 142**, diversos fragmentos de la coraza dorsal.

**Procedencia geográfica y estratigráfica.** Tarija, Bolivia. Pleistoceno tardío (Hoffstetter, 1964) (Fig. 22).

**Comentarios.** Esta especie fue reconocida y descrita por Hoffstetter (1964), utilizando como material tipo la mitad distal de un tubo caudal proveniente del Tarijense (*sic*, Hoffstetter, 1964: 127) de Tarija, Bolivia. Al momento de reconocer la especie, Hoffstetter (1964) brindó una serie de caracteres (e.g. bordes laterales del tubo más paralelos, extremidad del tubo más redondeada, menor número de figuritas periféricas en la cara dorsal, etc.) cuya validez fue puesta en duda por el mismo, cuando mencionó que: (Hoffstetter, 1964: 131): "*Il conviendra cependant de réviser cette interprétation provisoire lorsqu' on connaîtra plusieurs tubes caudaux de chacune de ces formes, et qu'on sera en mesure de préciser leurs variations respectives*". Sin embargo, el análisis comparado sugiere que algunos de estos caracteres son claramente diferentes de aquellos observados en *H. euphractus* y podrían estar indicando la validez de esta especie del Valle de Tarija.

## Descripción y comparaciones

### Coraza dorsal

Solo se conservan algunos fragmentos de la coraza dorsal (Fig. 9). Los osteodermos tienen forma pentagonal a hexagonal, presentan una figura central de superficie expuesta plana rodeada de una única serie de 8-11 figuras periféricas de menor diámetro. Las figuras centrales presentan, en general, un contorno circular a ovalado, mientras que las figuras periféricas son de contorno poligonal, de manera similar a lo observado en *H. euphractus* (UFMG 1235) (Fig. 11 B), *Neosclerocalyptus ornatus* (MMP 4300) (Fig. 12 B) y *Nopachthus* (Fig. 13 B), siendo diferentes a las correspondientes a *Panochthus intermedius* (MACN-Pv 5130) (sin figuras periféricas, es decir, con patrón reticulado) (Fig. 14 B). Se observan en *H. echazui* figuras accesorias aisladas, mientras que en *H. euphractus* no existen. Las figuras centrales y periféricas se encuentran separadas unas de otras por surcos centrales y radiales bajos y estrechos de sección transversal en V, semejante a *H. euphractus*, *Neosclerocalyptus* y *Plohophorus* (estos surcos son de sección en U en Glyptodontinae). Los forámenes están ausentes en los osteodermos conservados.

### Tubo caudal

Se conserva la porción distal del tubo caudal. En vista dorsal (Fig. 10 B) se observa que los osteodermos presentan una figura central de gran tamaño rodeada por una única hilera de 10-12 figuras periféricas más pequeñas, conformando un patrón en roseta. Esta configuración de los osteodermos (patrón en roseta) y su diámetro relativo son similares a lo observado en los osteodermos de la coraza dorsal de MUT-V 142, a diferencia de *Neosclerocalyptus ornatus* (MMP 4300) en el que se observa una clara diferencia entre el diámetro los osteodermos de la coraza y aquellos del tubo caudal. Por otro lado, en la vista ventral de MUT-V 141 (Fig. 10 C) se observa que los osteodermos presentan un mayor diámetro relativo (tanto del osteodermo en general como de la figura central) respecto a los correspondientes al dorso del tubo caudal; sin embargo el patrón en roseta (y número de figuras periféricas) son similares en ambas regiones. El extremo apical está conformado por dos figuras terminales amplias y de superficie externa plana y lisa, separadas entre sí por, al menos, una hilera de osteodermos, similar a *Panochthus* (Fig. 16 B') y *H. euphractus* (UFMG 1235) (Fig. 15 B), y diferente de *Neosclerocalyptus* (Fig. 17 B) y *Nopachthus* (Fig. 12 B'), en los cuales ambas figuras se encuentran en contacto, asemejándose a lo observado en el extremo apical de los tubos caudales de *Neosclerocalyptus* spp. Esta morfología y posición de estas figuras apicales es diferente en *H. euphractus* (UFMG 1235) y en *Panochthus* spp., encontrándose en estos taxones en posición lateral. Lateralmente y hacia proximal respecto a las figuras apicales antes mencionadas, se observa una figura amplia, marcadamente cónica (en vista dorsal) y de superficie lisa. Esta figura se encuentra separada de la anterior por al menos una hilera de osteodermos (Fig. 10 A), como en *Panochthus* (Fig. 16 B) y *H. euphractus* (UFMG 1235) (Fig. 15 B'), pero diferente de *Nopachthus* (Fig. 12 B), en el que ambas figuras se encuentran en contacto. Figuras con esta morfología solo han sido observadas en el material de tubo caudal referido a *Hoplophorus euphractus* (UFMG 1235) y *Nopachthus coagmentatus* (MLP 16-122), mientras que las figuras topológicamente comparables presentes en los tubos caudales de otras especies afines son de superficie rugosa (i.e. *Panochthus*) o bien de superficie plana (i.e. *Neosclerocalyptus*).

### 3.3 Resultados del análisis filogenético

El análisis filogenético proporcionó un árbol más parsimonioso con las siguientes características: longitud de 81 pasos; Índice de Consistencia (CI) 0,778; Índice de Retención (RI) 0,89. En la topología obtenida (Fig. 19), *Propalaeohoplophorus australis* conforma una politomía con los clados *Glyptodon reticulatus* + *Boreostemma acostae* (Glyptodontinae) (sinapomorfía ambigua 14[0] y 36[1] y sinapomorfías no ambiguas 12[0]; 18[0]; 30[0]; 33[1]; 35[1]) y Plohophorini + Hoplophorini (sinapomorfía ambigua 9[0] y sinapomorfías no ambiguas 12[2]; 31[1]; 40[1]).

Por su parte, Plohophorini se encuentra soportado por las sinapomorfía ambigua 4[1] y las sinapomorfías no ambiguas 15[2] y 36[0] e incluye, a *Pseudoplohophorus absolutus* y *Plohophorus figuratus*, formando una politomía con *Nopachtus coagmentatus*, *Phlyctaenopiga ameghini* y *Stromaphorus compressidens* (sinapomorfías no ambiguas 23[0]; 29[0]), presentando el género *Nopachtus* la condición de grupo hermano respecto al clado *P. ameghini* + *S. compressidens* (sinapomorfía no ambigua 26[0]).

El clado que agrupa a *Neosclerocalyptus ornatus*, *Hoplophorus euphractus*, *Propanochthus bullifer* y *Panochthus* spp. está soportado por las sinapomorfías ambiguas 4[2]; 11[1] y 36[1] y las sinapomorfías no ambiguas 7[0] y 40[1]. En este escenario, *N. ornatus* aparece como el grupo hermano de la restante diversidad del linaje (sinapomorfías no ambiguas 34[1]; 42[1]), mientras que *H. euphractus* aparece como el taxón hermano de *Pr. bullifer* + *Panochthus* sp., este último clado soportado por las sinapomorfías no ambiguas 28[1]; 30[2]; 43[1]; 44[2]).

Dentro del género *Panochthus* (sinapomorfías ambiguas 0[1]; 2[0] y 14[0] y sinapomorfías no ambiguas 13[1]; 21[1]; 37[0]; 39[1]; 46[1]), *P. intermedius* y *Panochthus* sp. nov. conforman una politomía con respecto a la restante diversidad del género, y esta última se distribuye de la siguiente manera: *P. hipsilis* + (*P. tuberculatus* + (*P. subintermedius* + *P. greslebini*)) soportado por las sinapomorfías no ambiguas 12[2]; 19[1]; 22[1]; 24[2]; 26[2]. En este escenario cabe destacar que el clado conformado por *Pr. bullifer* + *Panochthus* spp. cuenta con los soportes más altos del cladograma resultante (Jackknife= 98; Bremer relativo= 4 y Bremer absoluto= 100) indicando su alta estabilidad como grupo natural.

## 4. DISCUSIÓN

El estudio anatómico comparado del ejemplar MNPA-V 06920 indica que se trata de una nueva especie correspondiente al género *Panochthus*, con notables particularidades, especialmente evidentes a nivel del cráneo (e.g., concavidad naso-frontal, aberturas nasales amplias; Fig. 3) y de la coraza dorsal (e.g., forma de la coraza dorsal alargada con perfil dorsal poco convexo, patrón de ornamentación en roseta de los osteodermos de regiones antero-dorsal, postero-dorsal y posterolaterales, Fig. 4 A) y que refuerzan su identidad taxonómica. A nivel craneal, se diferencia de *P. tuberculatus*, *P. hipsilis* y *P. intermedius* por la presencia de una concavidad en la región naso-frontal por delante de las órbitas y un ángulo del borde superior de las aberturas nasales mayor a 90° (Fig. 5). Comparado con *Panochthus tuberculatus*, *P. hipsilis* y *P. intermedius*, la coraza dorsal es claramente más baja y con la convexidad dorsal a nivel medio, claramente diferente a lo observado en estas especies (Fig. 8).

Por otro lado, el estudio comparado con el ejemplar UATF-V s/n publicado por Cuadrelli et al. (2023) como *Panochthus* sp. proveniente del Pleistoceno tardío de la localidad de Mojotorillo, Departamento de Potosí (Bolivia) (Figs. 20 y 21), reúne un conjunto de características (e.g. perfil dorsal alargado y bajo, poco convexo, patrón de organización de osteodermos con figuras en roseta en regiones homólogas de la coraza) que permiten referirlo sin dudas a esta nueva especie (Fig. 7). Desde un punto de vista paleobiogeográfico, este material referido (UATF s/n) permite ampliar notablemente tanto la distribución latitudinal como la altitudinal de esta nueva especie, abarcando desde aproximadamente los 19°S hasta los 21°S, y desde los 2000 msnm a los 3200 msnm (Figs. 20 y 21). Esta evidencia indica que *Panochthus* sp. nov. corresponde a una especie endémica de áreas de alturas, sumándose a la diversidad ya conocida para este grupo particular de grandes mamíferos herbívoros acorazados, junto con *P. hipsilis* y *G. jatunkhirkhi* (Zurita et al., 2017; Cuadrelli et al., 2020).

En un marco filogenético, el análisis realizado muestra una topología general consistente con contribuciones previas (Zurita et al., 2013; Nuñez-Blasco et al. 2020; Cuadrelli et al., 2020, 2023; Quiñones et al., 2023) en las que es posible observar dos grandes linajes, los Glyptodontinae (el cual incluye a *Glyptodon* y especies afines) y el llamado “clado austral” (en el que se incluye la restante diversidad de gliptodontes). Sin embargo, es necesario resaltar que *Propalaehoplophorus australis*, en este caso, no se comporta como el taxón más plesiomórfico del “clado austral” sino que aparece como miembro basal de la radiación de Glyptodontidae en general (ver, por ejemplo, Fernicola et al., 2008). En este escenario el “clado austral” reúne a los Plohophorini (ver Quiñones et al., 2023) y a los Hoplophorinae (ver Zurita et al., 2014). Dentro de este último (Hoplophorinae), el subclado está conformado por *Propanochthus bullifer* y *Panochthus* spp. representa el nodo mejor soportado (ver apartado de resultados del análisis filogenético y Fig. 18). Un conjunto de sinapomorfías a nivel craneano y de la coraza dorsal refuerzan la hipótesis de *Panochthus* como un grupo natural, concordante con contribuciones previas (e.g., Zamorano et al., 2014; Zamorano y Brandoni, 2015; Zurita et al., 2017). La ubicación de *Panochthus* sp. nov. en este cladograma es basal y asociada (aunque de manera politómica) con *P. intermedius* (Fig. 19).

En base a lo anterior, los resultados de este análisis cladístico apoyan la hipótesis de que las especies de Glyptodontidae procedentes de áreas de altura conservan una mayor cantidad de caracteres plesiomórficos respecto a sus contrapartes chaco-pampeanas, como es el caso de *P. hipsilis*, *P. intermedius* y *Panochthus* UATF s/n (junto al material aquí descrito), respecto a *P. tuberculatus* y *P. frenzelianus* (Zurita et al., 2011, 2017; Cuadrelli et al., 2023), o el caso de *G. jatunkhirki* respecto a *G. reticulatus* y *G. munizi* (Cuadrelli et al., 2020). En este contexto, *Panochthus* sp. nov. (MNPA-V 006920 y UATF s/n) presenta el perfil nasal (en vista lateral) marcadamente cóncavo (recto en las especies chaco-pampeanas), el Mf de contorno arriñonado (trilobulado en *P. tuberculatus*) (Fig. 3) y figuras centrales en los osteodermos antero-dorsales, laterales y postero-dorsales de la coraza dorsal (Fig. 7), siendo la morfología este último carácter la condición más basal dentro del patrón de ornamentación de los osteodermos de la coraza dorsal de *Panochthus* (la condición más derivada es la ausencia de figuras centrales, como puede observarse en *P. tuberculatus*). Esta situación podría indicar que el área correspondiente al Valle de Tarija habría sido relativamente estable durante el Pleistoceno tardío, permitiéndole a las especies de Glyptodontidae conservar cierta estabilidad evolutiva.

Por otra parte, y desde una perspectiva anatómica comparada, los osteodermos de la coraza dorsal conservados de *Hoplophorus echazui* no muestran caracteres significativos que permitan diferenciarlo de *H. euphractus*, siendo estos en ambos casos poligonales, con patrón de ornamentación en roseta (i.e. figura central rodeada de una serie de figuras periféricas) y similar número de figuras periféricas (8-11 figuras) (Fig. 9). Sin embargo, a nivel del tubo caudal, la morfología del extremo apical en *H. echazui* no guarda parecido a la estructura homóloga descrita para ningún otro Glyptodontidae, incluyendo la otra especie de *Hoplophorus*, *H. euphractus* (fig. 15). La combinación de figuras apicales planas (cónicas en *H. euphractus* y *Panochthus* spp., Figs. 15 y 16) y figuras laterales marcadamente cónicas (planas en *Neosclerocalyptus* spp. (Fig. 17) y Plohophorini) sólo es observable en *Nopachtus coagmentatus*; sin embargo, en este último taxón las figuras apicales y laterales contactan entre sí, mientras que en *H. echazui* se encuentran separadas por al menos una serie de osteodermos en roseta (Fig. 10). En este contexto, el patrón de ornamentación de los osteodermos conservados de MUT-V 142 y la presencia de al menos una figura lateral cónica en el tubo caudal MUT-V 141 permiten confirmar que efectivamente la asignación de estos materiales al género *Hoplophorus* es correcta. Por otra parte, la morfología del extremo apical del tubo caudal permite sugerir con evidencia morfológica que *H. echazui* representa una especie válida y a la fecha endémica del Valle de Tarija. Esta hipótesis taxonómica podrá ser contrastada cuando nuevos y más completos materiales de *H. echazui* sean hallados.

En este escenario, y dentro de la diversidad de Glyptodontidae reconocida para el Pleistoceno (ca. 2,6-0.011 Ma) de América del Sur, es posible observar una interesante relación entre las diferentes asociaciones reconocidas y variables latitudinales y altitudinales (Zurita et al., 2016; Cuadrelli, 2020). Con la evidencia disponible hasta la actualidad, es posible sostener que parte importante de la diversidad registrada se desarrolló durante el Pleistoceno tardío en la actual región Chaco-Pampeana y sector occidental de Uruguay, con al menos cuatro géneros monoespecíficos co-ocurriendo y correspondientes a ambas radiaciones, Glyptodontinae y el llamado “clado austral”. Esto incluye, al menos, a *Glyptodon reticulatus*, *Panochthus tuberculatus*, *Neosclerocalyptus paskoensis* y *Doedicurus clavicaudatus* (Zurita et al., 2009; Varela et al. 2017; Christen et al., 2023), con masas corporales que van desde los 300 kg (*Neosclerocalyptus*) y más de 1000 kg (*Doedicurus*) (Vizcaíno et al., 2011; Quiñones et al., 2020). Tal como sostienen Varela y Fariña (2016) esta co-ocurrencia de gliptodontes pudo haber estado estimulada por una alta productividad primaria en la región favorecida por inundaciones periódicas del río Paraná y por la posible diferenciación de nichos explotados. En este sentido, Vizcaíno et al. (2011) sostiene que formas de pequeño tamaño como *Neosclerocalyptus* posiblemente se alimentaban al bulto en ambientes semiabiertos, mientras que taxones de mayor tamaño como *Panochthus* y *Doedicurus* se alimentaban al bulto en entornos abiertos.

Sin embargo, en latitudes medias a partir aproximadamente de los 20°S es posible observar un interesante cambio en la diversidad de Glyptodontidae, que a su vez incluye asociaciones diferentes entre áreas de altura andinas y subandinas (ver Cuadrelli et al., 2020; 2023, Zurita et al., 2017) y el sector oriental intertropical de América del Sur (Porpino et al., 2010, 2014; Oliveira et al., 2010). De este modo, mientras que en la región intertropical (*sensu* Cartelle, 1999) predominan dos especies interpretadas como endémicas de *Panochthus* (*P. jaguaribensis* y *P. greslebini*), los Glyptodontinae *Glyptotherium* cf. *Gl. cylindricum* y *Glyptodon* sp., y el enigmático *Hoplophorus euphractus*, en áreas de altura ubicadas actualmente entre los 2500 y 4500 msnm, Zurita et al. (2017) y Cuadrelli et al. (2021) han reconocido la presencia

de nuevos taxones asignables a los géneros *Panochthus* y *Glyptodon*, *P. hipsilis* y *G. jaturkinchy*, respectivamente.

En este contexto, trabajos previos referidos a la diversidad de Glyptodontidae hallados en el Pleistoceno tardío del Valle de Tarija reconocían la presencia de *Panochthus* sp., *Hoplophorus echazui*, *Glyptodon reticulatus* y *G. munizi* (Hoffstetter, 1964; Coltorti et al., 2007; Tonni et al., 2009; Cuadrelli, 2020), destacándose la ausencia de taxones típicamente chaco-pampeanos como *Neosclerocalyptus* y *Doedicurus*. Un aspecto remarcable de esta asociación es la notable frecuencia de registros de *Glyptodon* en el elenco del Valle de Tarija, que representa más del 90% de los hallazgos (Zurita et al., 2009). La notable frecuencia de registros de *Glyptodon* en el Valle puede responder a cierta plasticidad ecológica postulada para este taxón (Vizcaíno et al., 2011; Cuadrelli et al., 2019; Varela et al., 2017), lo cual está en concordancia con los estudios isotópicos que muestran una dieta que va desde estrictamente compuesta por plantas C3 a una dieta mixta de plantas C3 y C4 (Domingo et al., 2012). En un marco paleobiogeográfico, la presencia de los géneros *Glyptodon*, *Panochthus* y *Hoplophorus* muestran al Pleistoceno del Valle de Tarija como un área de transición entre la región Chaco-pampeana, la región intertropical del Brasil y las áreas andinas y subandinas. Esto se encuentra en concordancia con la notable diversidad (aproximadamente 55 especies; MacFadden (2000) hallada en el Valle de Tarija, que incluye taxones indicadores de ambientes húmedos (e.g. *Tapirus tarijensis*, *Myocastor*, *Hidrochoeris*), con otros propios de ambientes abiertos y semiáridos (e.g. *Equus*, Camelidae, *Catagonus stenocephalus* y *Platygonus*) (Gasparini et al., 2010; Ferrero et al., 2014).

De este modo, el estudio aquí presentado complementa nuestro conocimiento sobre la diversidad de gliptodontes presentes en el Pleistoceno tardío del Valle de Tarija, mediante la adición de una nueva especie de *Panochthus* y la confirmación de que *H. echazui* es una especie válida y diferente de la especie intertropical *H. euphractus*.

## 5. CONCLUSIONES

- 1- El estudio anatómico comparado indica me permite reasignar a *Panochthus* sp (MNPA-V 006920), procedente del Pleistoceno tardío del Valle de Tarija, a *Panochthus* sp. nov.
- 2- La nueva especie de *Panochthus* está representada por el holotipo (MNPA-V 006920) y por los materiales a ella referidos, i.e. UATF s/n, procedentes del Pleistoceno tardío de los alrededores de Potosí, sugiriendo que esta entidad biológica es endémica de áreas de altura, en la cordillera oriental de Bolivia.
- 3- La distribución latitudinal de *Panochthus* sp. nov. incluye desde los 19° S a 21° S, con áreas que actualmente se encuentran entre los 1900 msnm y los 3200 msnm.
- 4- Filogenéticamente, *Panochthus* sp. nov. ocupa una posición basal dentro del género, mostrando un comportamiento semejante a otros linajes, como los Glyptodontinae (Cingulata Glyptodontidae) y los Megatheriinae (Pilosa, Megatheriidae) en el que los taxones de altura son basales dentro del grupo que los incluye.
- 5- En concordancia con contribuciones previas, *Panochthus* aparece como uno de los géneros pleistocenos de gliptodontes con mayor soporte como grupo natural.
- 6- El análisis comparado de *H. echazui* revela caracteres diagnósticos que indican fuertemente que se trata de una especie válida, diferente de *H. euphractus*, y por lo tanto endémica del Pleistoceno del Valle de Tarija.
- 7- La escasez de los materiales referibles a *H. echazui* impidieron su inclusión en los análisis cladísticos efectuados en este trabajo de tesina.
- 8- La diversidad actualmente conocida de Glyptodontidae para el Pleistoceno del Valle de



Tarija incluye a: *Glyptodon reticulatus*, *H. echazui* y *Panochthus* sp. nov., mostrando una clara diferencia taxonómica con aquella registrada en la región Chaco-pampeana y el sector intertropical de Brasil.

## 6. BIBLIOGRAFÍA

- Abba, A. M., Tognelli, M. F., Seitz, V. P., Bender, B.J. y Vizcaíno, S.F. 2012. Distribution of extant xenarthrans (Mammalia: Xenarthra) in Argentina using species distribution models. *Mammalia* 76: 123-136.
- Ameghino, F. 1887. Apuntes preliminares sobre algunos mamíferos fósiles nuevos de la República Argentina: 1-17. P. E. Coni, Buenos Aires.
- Ameghino, F. 1888. Lista de las especies de mamíferos fósiles del mioceno superior de Monte Hermoso, hasta ahora conocidas. 21 pp. Buenos Aires.
- Ameghino, F. 1902. Notices préliminaires sur les Mammifères nouveaux des terrains crétacés de Patagonie. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba* 17: 5-70.
- Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba*, 6, 1-1027.
- Asakura, Y. y Oliveira, E. V. 2021. Paleobiology of *Hoplophorus euphractus* Lund, 1839, a large cingulate from Brazil Intertropical Region. *PalZ*, 95(2), 359-37.
- Barasoain, D., Croft, D. A., Zurita, A. E., Contreras, V. H. y Tomassini, R. L. 2023. The last horned armadillos: phylogeny and decline of *Peltephilidae* (Xenarthra, Cingulata). *Papers in Palaeontology*, 9(4), e1514.
- Barasoain, D., Zurita, A. E., Croft, D. A., Montalvo, C. I., Contreras, V. H., Miño-Boilini, Á. R., y 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(2), 263-282.
- Boule, M., y Thevenin, A. 1920. *Mammifères fossiles de Tarija* (Vol. 7). Imprimerie nationale.
- Brambilla, L., Lopez, P. y Parent, H. 2020. A new species of *Panochthus* (Xenarthra, Glyptodontidae) from the late Pleistocene of Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 104, 102871.
- Burmeister, G., 1866. Lista de los mamíferos fósiles del terreno diluviano. *Anales del Museo Público de Buenos Aires* 1, 120–232.
- Burmeister, H. 1872. Uebersicht der Glyptodonten. *Archiv für Naturgeschichte*, 38(1): 250-264. Berlin.
- Burmeister, G. 1874. Monografía de los Glyptodontes en el Museo Público de Buenos Aires. *Anales del Museo Público de Buenos Aires* 2, 1-412
- Cartelle, C. 1999. Pleistocene Mammals of the Cerrado and Caatinga of Brazil. En: J.F. Eisenberg y K.H. Reford (eds.), *Mammals of the Neotropics*. University of Chicago Press, vol.3: 27-46.

Castellanos, A. 1937. Los sedimentos del Pampeano inferior y del Araucano en el Valle de Los Reartes (Sierra de Córdoba). Publicaciones de la Facultad de Ciencias Matemáticas, Físico-Químicas y Naturales aplicadas a la Industria, (serie Técnico-Científica) 6:1-110. Rosario.

Castellanos, A. 1942. A propósito de los géneros *Plohophorus*, *Nopachthus* y *Panochthus* (3a. parte). Public. del Inst. de Fisiogr. y Geol. (Rosario) XI: 413-592.

Christen, Z. M., Sánchez-Villagra, M. R., y Le Verger, K. 2023. Cranial and endocranial comparative anatomy of the Pleistocene glyptodonts from the Santiago Roth Collection. *Swiss Journal of Palaeontology*, 142(1), 14.

Cione, A. L., y Tonni, E. P. 2005. Bioestratigrafía basada en mamíferos del Cenozoico superior de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Geología y recursos minerales de la provincia de Buenos Aires*, 11, 183-200.

Cione, A.L. y Tonni, E.P. 1999. Biostratigraphy and chronological scale of uppermost Cenozoic in the Pampean area, Argentina En: E.P. Tonni y A.L. Cione (eds.), *Quaternary vertebrate paleontology in South America. Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 12: 23-51.

Cione, L.A. y Tonni, E.P. 1995. Chronostratigraphy and "Land-Mammal Ages" in the Cenozoic of Southern South America: Principles, practices, and the "Uquian" Problem. *Journal of Paleontology* 69: 135-15

Coltorti, M., Abbazzi, L., Ferretti, M. P., Iacumin, P., Paredes Ríos, F., Pellegrini, M., Pieruccini, P., Rustioni, M., Tito, G. y Rook, L. 2007. Last Glacial mammals in South America: a new scenario from the Tarija Basin (Bolivia). *Naturwissenschaften*, 94, 288-299.

Coltorti, M., Pieruccini, P. Paredes Ríos, F. 2010. Late Pleistocene stratigraphy, sedimentology and paleoenvironmental evolution of the Tarija-Padcaya basin (Bolivian Andes). *Proceedings of the Geologists' Association*, 121(2), 162-179.

Cope, E.D., 1889. The edentata of north America. *Am. Nat.* 23, 657–664.

Crisci, J. V. 1982. Parsimony in evolutionary theory: law or methodological prescription? *Journal of Theoretical Biology*, 97(1), 35-41.

Cuadrelli, F., Zurita, A. E., Toriño, P., Miño-Boilini, Á. R., Perea, D., Luna, C. A., Gillette D. D. y 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(18), 1543-1566.

Cuadrelli, F., Zurita, A.E., Toriño, P., Miño-Boilini A.R., Rodríguez-Bualó, S., Perea D. y Acuña-Suárez, G. 2019. Late Pleistocene Glyptodontinae (Mammalia, Xenarthra, Glyptodontidae) from southern South America: A comprehensive review. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 1–18. doi:10.1080/02724634.2018.1525390.

Cuadrelli, F., Zamorano, M., Barasoain, D., Anaya, F., Zurita, A. 2023, A peculiar specimen of *Panochthus* (Xenarthra, Glyptodontidae) from the Eastern Cordillera, Bolivia. *Andean Geology* 50 (1): 57-74.

d'Orbigny, A. 1842. Voyage dans l'Amérique Méridionale (Le Brésil, La République Orientale de l'Uruguay, La République Argentine, La Patagonie, La République du Chili, La République de Bolivia, La République du Pérou), exécuté pendant les années 1826, 1827, 1828, 1829, 1830, 1831, 1832 et 1833. Volume 3, Part 4, Annales des Sciences Naturelles. Zoologie. (2)17: 173-192.

Delsuc, F., Gibb, G.C., Kuch, M., Billet, G., Hautier, L., Southon, J., Rouillard, J. M., Fernicola, J. C., Vizcaíno, S. F., MacPhee, R. D. E. y Poinar, H. N. 2016. The phylogenetic affinities of the extinct glyptodonts. *Curr Biol* 26: 155–156.

Delsuc, F., Superina, M., Tilak, M. K., Douzery, E. J., y Hassanin, A. 2012. Molecular phylogenetics unveils the ancient evolutionary origins of the enigmatic fairy armadillos. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 62(2), 673-680.

Delsuc, F., Vizcaíno, S.F., Douzery, E.J. 2004. Influence of Tertiary paleoenvironmental changes on the diversification of South American mammals: a relaxed molecular clock study within xenarthrans. *BMC Evolutionary Biology* 4 (1): 1-13.

Domingo, L., Prado, J. L., y Alberdi, M. T. 2012. The effect of paleoecology and paleobiogeography on stable isotopes of Quaternary mammals from South America. *Quaternary Science Reviews*, 55, 103-113.

Feijó, A., Vilela, J. F., Cheng, J., Schetino, M. A. A., Coimbra, R. T., Bonvicino, C. R., Cordeiro-Estrela, P. 2019. Phylogeny and molecular species delimitation of long-nosed armadillos (*Dasypus*: Cingulata) supports morphology-based taxonomy. *Zoological Journal of the Linnean Society* 186 (3): 813-825.

Fernicola, J. C., Rinderknecht, A., Jones, W., Vizcaíno, S. F., y Porpino, K. 2017. 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(3), 233-252.

Fernicola, J.C. 2008. Nuevos aportes para la sistemática de los Glyptodontia Ameghino 1889 (Mammalia, Xenarthra, Cingulata). *Ameghiniana* 45 (3): 553-574.

Ferrero, B. S., Soibelzon, E., Holanda, E. C., Gasparini, G. M., Zurita, A. E., y Miño-Boilini, Á. R. 2014. A taxonomic and biogeographic review of the fossil tapirs from Bolivia. *Acta Palaeontologica Polonica*, 59(3), 505-516.

Gasparini, G. M., Soibelzon, E., Zurita, A. E., y Miño-Boilini, A. R. 2010. A review of the Quaternary Tayassuidae (Mammalia, Artiodactyla) from the Tarija Valley, Bolivia. *Alcheringa*, 34(1), 7-20.

Gaudin, T. J. y Croft, D. A. 2015. Paleogene Xenarthra y the evolution of South American mammals. *J Mammal* 96:622–634. doi:10.1093/jmammal/gyv073.

Gervais, P. 1855. Recherches sur les mammifères fossiles de l'Amérique méridionale; pp. 1-63 En: FRANCIS L. DE LAPORTE DE CASTELNAU, Animaux nouveaux ou rares recueillis pendant l'expédition dans les parties centrales de l'Amérique du Sud, de Rio de Janeiro á Lima, et de Lima au Para: executée par ordre du gouvernement francais pendant les années 1843 a 1847. Vol. I. pt. 1. Paris.

Gillette, D. D. y Ray, C. E. 1981. Glyptodonts of North America. Smithsonian Contributions to Palaeobiology 40: 1-251.

Goloboff, P., J. Farris, y K. Nixon. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. Cladistics 24:774–786.

Gonzalez-Ruiz, L. R., Ciancio, M. R., Martin G. M. y Zurita, A. E. 2015. First record of supernumerary teeth in Glyptodontidae (Mammalia, Xenarthra, Cingulata). Journal of Vertebrate Paleontology 35(1) e885033.

González-Ruiz, L. R., Scillato-Yané, G. J., Krmpotic, C. M., Carlini, A. A. 2012. A new species of Peltephilidae (Mammalia: Xenarthra: Cingulata) from the late Miocene (Chasicuan SALMA) of Argentina. Zootaxa 3359 (1): 55-64.

Gray, J. E., 1869. Catalogue of Carnivorous, Pachydermatous and Edentate Mammalia in the British Museum. British Museum (Natural History), London, VII C, p. 398.

Hennig, W. 1968. Elementos de una sistemática filogenética. In Elementos de una sistemática filogenética (pp. 353-353).

Hoffstetter, R. 1964. Les Glyptodontes du Pleistocene de Tarija (Bolivie): I. Genres Hoplophorus et Panochthus. Bulletin de la Société Géologique de France, 7(1), 126-133.

Huxley, T.H. 1864. On the osteology of the genus Glyptodon. Proceedings of the Royal Society of London 13: 108 pp.

Illiger, K., 1811. Prodomus systematis mammalium et avium additis terminis zoographicis utriusque classis eorumque versione germanica. sumptibus. C. Salfeld, Berlin., pp. 1-301.

INTERNATIONAL COMMISSION ON ZOOLOGICAL NOMENCLATURE. 1999. International Code of Zoological Nomenclature adopted by the XX General Assembly of the International Union of Biological Sciences. 1-306. International Trust for Zoological Nomenclature, London.

Lindsey, E. L., Reyes, E. X. L., Matzke, G. E., Rice, K. A., y McDonald, H. G. 2020. A monodominant late-Pleistocene megafauna locality from Santa Elena, Ecuador: Insight on the biology and behavior of giant ground sloths. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 544, 109599.

Lund, P. W. 1839. Blik paa Brasiliens dyreverden för sidste jordomvaeltning. Anden afhandling: Pattedyrene (Lagoa Santa d. 16 de novbr. 1837). Det kongelige Danske Videnskabernes Selskabs naturvidenskabelige og mathematiske Afhandling, 8: 61-144 (pp. 1-84, of separatum).

Lydekker, R. 1895. Contributions to a Knowledge of the Fossil Vertebrates of Argentina. 2. The Extinct Edentates of Argentina. *Anales del Museo de La Plata (Paleontología Argentina III)*: 1-118.

MacFadden, B. J. 2000. Middle Pleistocene climate change recorded in fossil mammal teeth from Tarija, Bolivia, and upper limit of the Ensenadan Land-Mammal Age. *Quaternary Research* 54: 121-131.

MacFadden, B. J., Zeitler, P. K., Anaya, F., y Cottle, J. M. 2013. Middle Pleistocene age of the fossiliferous sedimentary sequence from Tarija, Bolivia. *Quaternary Research*, 79(02), 268–273.

Machado, F. A., Marroig, G. y Hubbe, A. 2021. The pre-eminent role of directional selection in generating extreme morphological change in glyptodonts (Cingulata, Xenarthra). *Proceedings of the Royal Society B*, 289(1967), 20212521.

Maddison, W. P. y Maddison, D. R. 2018. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.04. <http://mesquiteproject.org>.

McKenna, M. C. y Bell, S. K. 1997. *Classification of Mammals. Above the Species Level*. Columbia University Press. New York, pp 631.

Mitchell, K. J., Scanferla, A., Soibelzon, E., Bonini, R., Ochoa, J. y Cooper, A. 2016. Ancient DNA from the extinct South America giant glyptodont *Doedicurus* sp. (Xenarthra: Glyptodontidae) reveals that glyptodonts evolved from armadillos. *Molecular Ecology* 25: 3499-3508.

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.

Moreno, F. P. y Mercerat, A. 1891. Exploración arqueológica de la provincia de Catamarca: Paleontología. *Revista del Museo de La Plata* (1): 222-236.

Nelson, G., y Platnick, N. 1981. *Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance*. Columbia Univ. Press, New York.

Nodot, L. 1855. Description d'un nouveau genre d'édenté fossile renfermant plusieurs espèces voisines des glyptodonts, et classification méthodique de treize espèces appartenant à deux genres. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, 41(8) : 335-338. Paris.

Nodot, L. 1857. Description d'un nouveau genre d'édenté fossile renfermant plusieurs espèces voisines du Glyptodon. *Mémoire Académie Impériale Sciences, Arts, Belles Lettres* Dijon. 5 (2): 1-170.

Núñez Blasco, A., Zurita, A. E., Miño Boilini, Á. R., Bonini, R. A., y Cuadrelli, F. 2021. The glyptodont *Eleutherocercus solidus* from the late Neogene of north-western Argentina: Morphology, chronology, and phylogeny. *Acta Paleontológica Polonica*, XX: S79-S99.

Núñez-Blasco, A., Zurita, A. E., Miño-Boilini, A. R., y Bonini, R. A. 2020. Chronologic distribution of the Glyptodontidae (Mammalia, Cingulata) recorded in the Villavil–Quillay Basin, Catamarca, Argentina. In *2nd Palaeontological Virtual Congress (Vol. 187)*.

O'Leary, M. A., Bloch, J. I., Flynn, J. J., Gaudin, T. J., Giallombardo, A., Giannini, N. P., Goldberg, S. L., Kraatz, B. P., Luo, Z. X., Meng, J., Ni, X., Novacek, M. J., Perini, F. A., Randall, Z. S., Rougier, G. W., Sargis, E. J., Silcox, M. T., Simmons, N. B., Spaulding, M., Velazco, P. M., Weksler, M., Wible, J. R. y Cirranello, A. L. 2013. The placental mammal ancestor and the post-K-Pg radiation of placentals. *Science*, 339(6120), 662-667.

Oliveira, É. V., Porpino, K. D., y Baretto, A. 2010. On the presence of *Glyptotherium* in the Late Pleistocene of Northeastern Brazil, and the status of " *Glyptodon*" and " *Chlamydotherium*". Paleobiogeographic implications. (With 7 figures). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*, 258(3), 353.

Owen, R. 1838. Fossil Mammalia (1). En: C. Darwin (ed.), *The Zoology of the voyage of HSM Beagle 1*: 1-40. Smith, Elder and Co. London.

Owen, R. 1845. Descriptive and illustrated catalogue of the fossil organic remains of Mammalia and Aves. Museum of the Royal College of Surgeons of London, 391 p. London.

Paula Couto, C. 1957. Sobre um gliptodonte do Brasil (Vol. 165). *Boletim Divisão De Geologia e Mineralogia*, Rio de Janeiro. 1–37.

Perea, D. 2005. *Pseudoplohophorus absolutus* n. sp. (Xenarthra, Glyptodontidae), variabilidad en Sclerocalyptinae y redefinición de una biozona del Mioceno Superior de Uruguay. *Ameghiniana*, 42(1), 175-190.

Porpino, K. O., Fernicola, J. C., Cruz L. E. y 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(5):1165–1179.

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.

Villarroel, C. 1983. Descripción de *Asterostemma? acostae*, nueva especie de propalaehoplophorino (Glyptodontidae, Mammalia) del Mioceno de La Venta, Colombia. *Geología Norandina* 7:29–34.

Quiñones, S. I., Cuadrelli, F., de los Reyes, M., Luna, C. A., Poiré, D. G., y Zurita, A. E. 2023. A new species of *Plohophorus* Ameghino (Cingulata, Glyptodontidae) from the latest Pliocene–earliest Pleistocene of the Pampean Region (Argentina): the last survivor of a Neogene lineage. *Journal of Systematic Palaeontology*, 21(1), 2246963.

Quiñones, S. I., De los Reyes, M., Zurita, A. E., Cuadrelli, F., Miño-Boilini, Á. R. y Poiré, D. G. 2020. *Neosclerocalyptus* Paula Couto (Xenarthra, Glyptodontidae) in the late Pliocene-earliest Pleistocene of the Pampean region (Argentina): Its contribution to the understanding of evolutionary history of Pleistocene glyptodonts. *Journal of South American Earth Sciences*, 103, 102701.

Rodriguez-Bualó, S. M., A. E. Zurita, Góis-Lima F., Miño-Boilini, A. R., Soibelzon, E. y Paredes Ríos, F. 2014. Pampatheriidae (Xenarthra, Cingulata) From Tarija Valley, Bolivia: A Taxonomic Update. *Revista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* 120 (2):253-259.

Scillato-Yané, G. J. 1980. Catálogo de los Dasypodidae fósiles (Mammalia, Edentata) de la República Argentina. In Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, No. 2, y Congreso Latinoamericano de Paleontología, No.1, Actas 3: 7-36. Buenos Aires.

Scillato-Yané, G. J. 1982. Los Dasypodidae (Mammalia, Edentata) del Plioceno y Pleistoceno de Argentina. Tesis Doctoral (Inédita). Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata: 159 p.

Soibelzon, L. H., Zamorano, M., Scillato-Yané, G. J., Piazza, D., Rodríguez, S., Soibelzon, E., Tonni, E. P., San Cristóbal, J., Beilinson, E. 2012. Un Glyptodontidae de gran tamaño en el Holoceno temprano de la región Pampeana. *Revista Brasileira de Paleontologia* 15 (1): 113-122.

Suárez-Soruco, R. y Díaz-Martínez, E. 1996. Léxico estratigráfico de Bolivia. 227 pp., Cochabamba.

Takai, F., Arózqueta, B. P., Mizuno, T. Yoshida, A. y Kondo, H. 1984: On fossil mammals from the Tarija Department, Southern Bolivia. *The Research Institute of Evolutionary Biology, Tokyo*, 4: 1-63.

Takai, F., Mizuno, T., Iwasaki, K., Tanaka, K y Yoshida, A. 1982. Tarija mammal-bearing Formation in Bolivia. *The Research Institute of Evolutionary Biology, Tokyo*, 3: 1-72.

Tonni, E. P. Soibelzon, E., Cione, A. L., Carlini, A. A., Scillato-Yané, G. J., Zurita, A. E. y Paredes Ríos, F. 2009. Preliminar correlation of the Pleistocene sequences of the Tarija valley (Bolivia) with the Pampean chronological standard. *Quaternary International*, 210:57-65.

Troyelli, A., Cassini, G. H., Tirao, G., Boscaini, A., y Fernicola, J. C. 2023. Endocranial cast anatomy of the Early Miocene glyptodont *Propalaehoplophorus australis* (Mammalia, Xenarthra, Cingulata) and its evolutionary implications. *Journal of Mammalian Evolution*, 1-16.

Varela, L., Tambusso, P. S., Patiño, S. J., Di Giacomo, M., y Fariña, R. A. 2017. Potential distribution of fossil xenarthrans in South America during the Late Pleistocene: Co-Occurrence and provincialism. *Journal of Mammalian Evolution*, 1-12.

Varela, L., y Fariña, R. A. 2016. Co-occurrence of mylodontid sloths and insights on their potential distributions during the late Pleistocene. *Quaternary Research*, 85(1), 66-74.

Vizcaíno, S. F., Blanco, R. E., Bender, J. B. y Milne, N. 2011. Proportions and function of the limbs of glyptodonts. *Lethaia*, 44(1), 93-101.

Vizcaíno, S. F., y Bargo, M. S. 2014. Loss of ancient diversity of xenarthrans and the value of protecting extant armadillos, sloths and anteaters. *Edentata*, 15(2014), 27-38.



Weddell, H. A. 1851. Voyage dans le sud de la Bolivie. In F. de Castelnau (ed.) Expedition dans les parties centrales de l'Amérique du sud, de Rio de Janeiro à Lima au Para; exécuté par ordre du gouvernement français pendant les années 1843 à 1847 sous la direction de F. de Castelnau. Histoire du Voyage. 432 pp.

Werdelin, L. 1991. Pleistocene vertebrates from Tarija, Bolivia in the collection of the Swedish Museum of Natural History. Pp. 673-684 En: Fósiles y Facies de Bolivia - Volumen I, Vertebrados. Suarez-Soruco, R. (ed.). Revista Técnica de los Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos 12: 673-684.

Zamorano, M. 2012. Los Panochthini (Xenarthra, Glyptodontidae): Sistemática y evolución. Tesis, La Plata, Argentina: Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata.

Zamorano, M. y Jara Almonte, G. 2018. Primer registro de Panochthus Burmeister (Xenarthra, Cingulata, Glyptodontidae) en Perú. Acta geológica lilloana, 30(1), 1-12.

Zamorano, M., Oliva, C., Scillato-Yané, G. J., Ferreira, J. D., y Zurita, A. E. 2015. Primer registro de Panochthus greslebini Castellanos (Xenarthra, Glyptodontidae, Hoplophorini) para la región pampeana (Argentina). Revista Brasileira de Paleontologia 18(3), pp. 555-564.

Zamorano, M., Scillato, G. J. y Zurita, A. E. 2014a. Revisión del género Panochthus (Xenarthra, Glyptodontidae).

Zamorano, M., Taglioretti, M., Zurita, A. E., Scillato Yané, G. J., y Scaglia, Y. F. 2014b. El registro más antiguo de Panochthus (Xenarthra, Glyptodontidae). Estudios Geológicos, 70.

Zamorano, M., y Brandoni, D. 2013. Phylogenetic analysis of the Panochthini (Xenarthra, Glyptodontidae), with remarks on their temporal distribution. Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology, 37(4), 442-451.

Zurita, A. E. 2007. Sistemática y evolución de los Hoplophorini (Xenarthra, Glyptodontidae, Hoplophorinae. Mioceno tardío-Holoceno temprano). Importancia bioestratigráfica, paleobiogeográfica y paleoambiental. Tesis, La Plata, Argentina: Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata.

Zurita A. E., González Ruiz, L., Gómez-Cruz, A. J. y Arenas-Mosquera, J. E. 2013. The most complete known Neogene Glyptodontidae (Mammalia, Xenarthra, Cingulata) from northern South America: taxonomic, paleobiogeographic y phylogenetic implications. Journal of Vertebrate Paleontology 33 (3): 698-706.

Zurita, A. E., Miño Boilini, Á. R., Soibelzon, E., Carlini, A. A. y Paredes Rios, 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.

Zurita, A. E., Carlini, A. A., Gillette, D. D. y Sánchez, R. 2011. Late Pliocene Glyptodontinae (Xenarthra, Cingulata, Glyptodontidae) of South and North America: morphology and paleobiogeographical implications in the GABI. Journal of South American

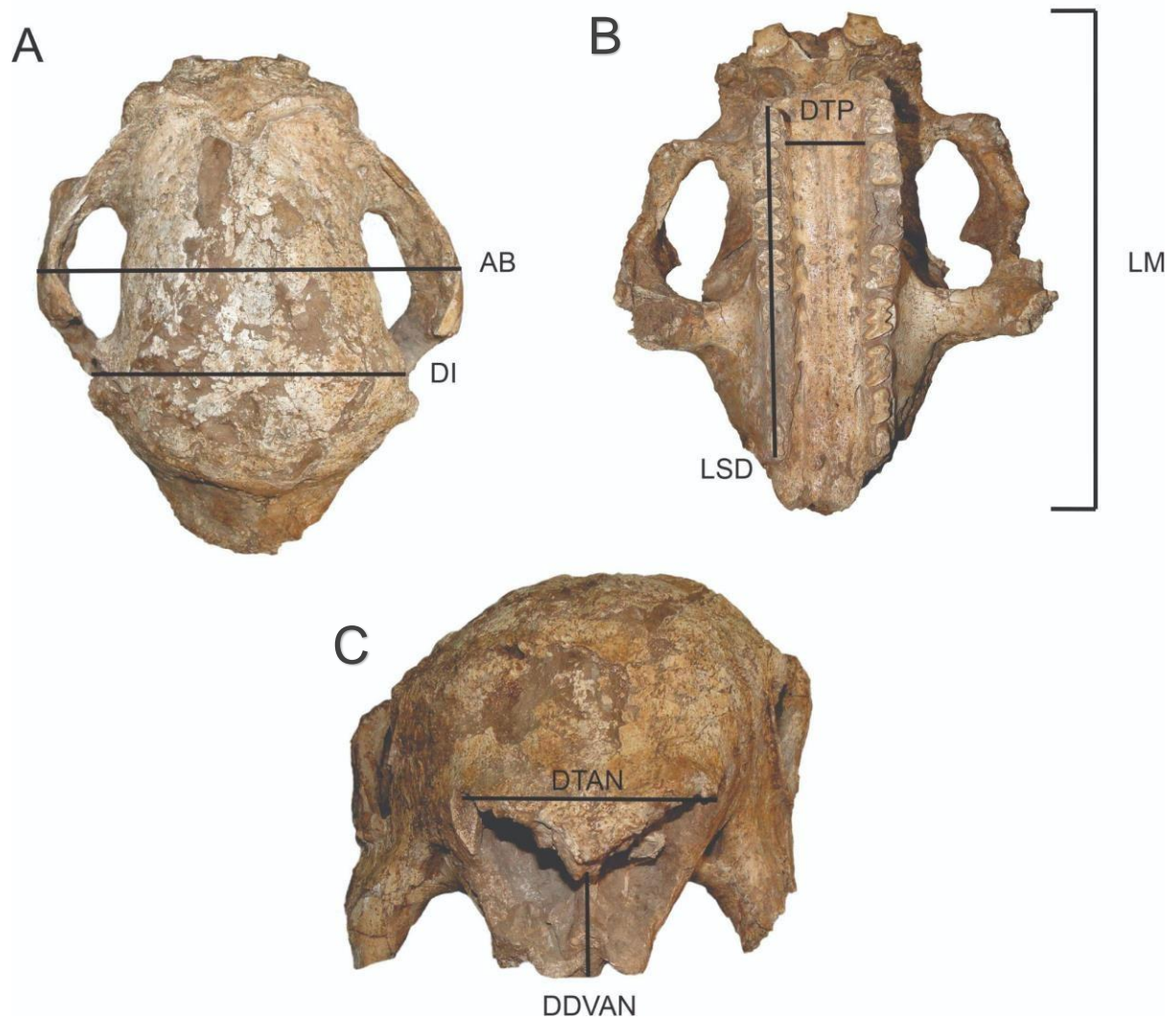
Earth Sciences 31: 178- 185.

Zurita, A.E., Taglioretti, M., De los Reyes, M., Cuadrelli, F. y Poire, D. 2016. Regarding the real diversity of Glyptodontidae (Mammalia, Xenarthra) in the late Pliocene (Chapadmalalan Age/Stage) of Argentina. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 88 (2): 809-827.

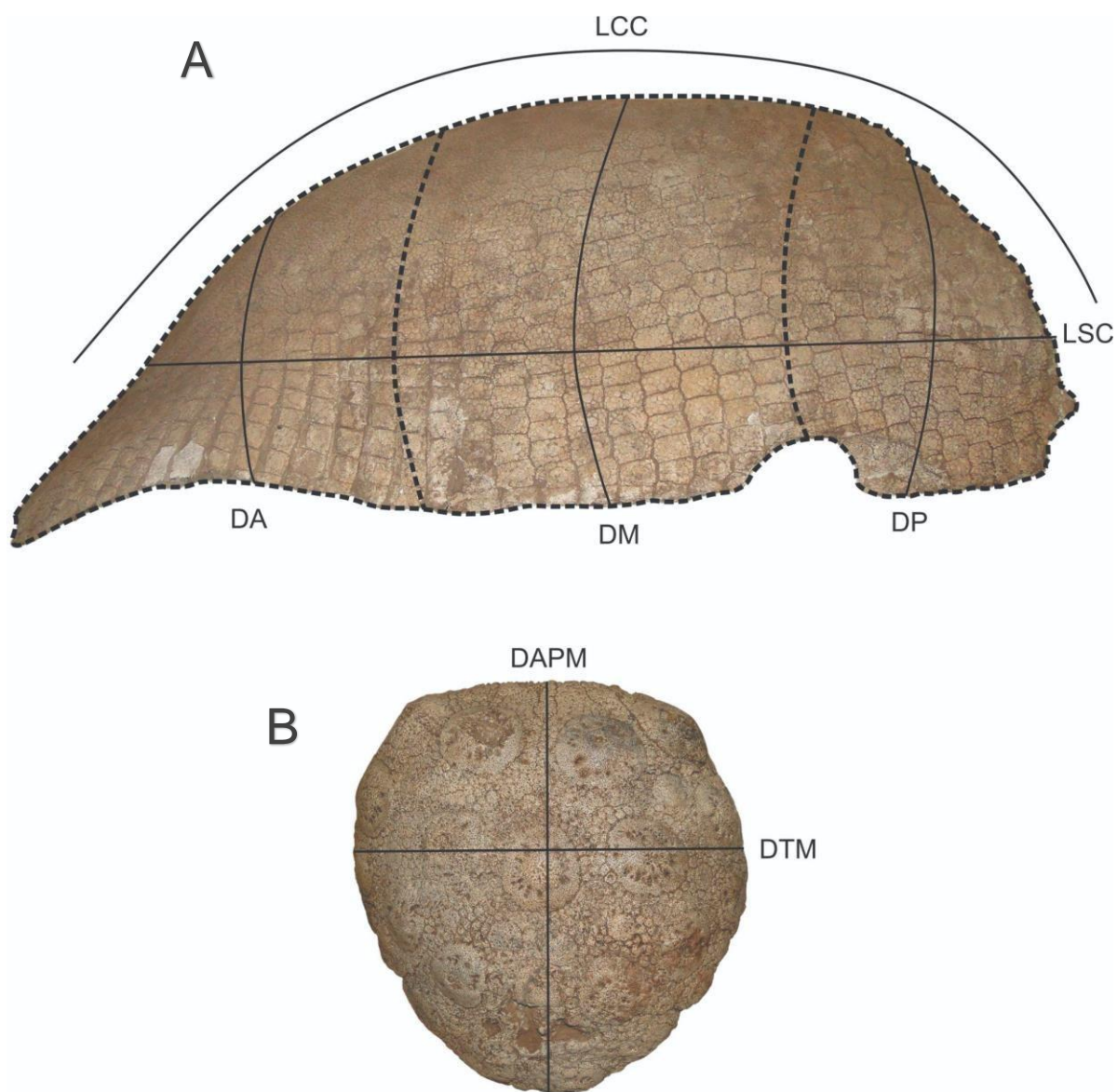
Zurita, A.E., Zamorano, M., Scillato-Yané, G. J., Iriondo, S.F.M. y Gillette, D.D. 2017. A new species of *Panochthus* Burmeister (Xenarthra, Cingulata, Glyptodontidae) from the Pleistocene of the Eastern Cordillera, Bolivia. *Historical Biology* 29 (8): 1076-1088.

## 7. ANEXOS

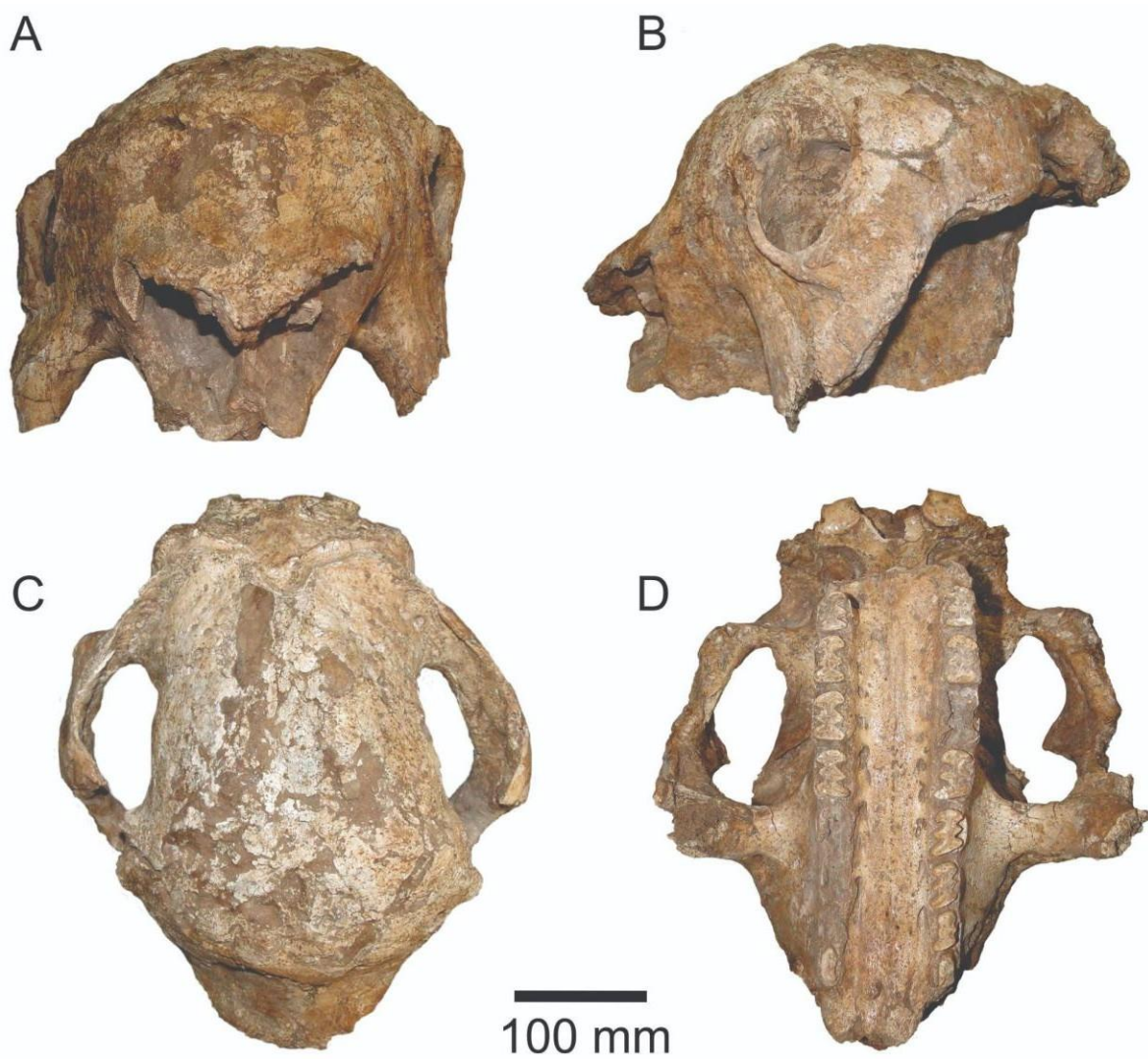
### 7.1 Figuras



**Fig. 1.** Medidas tomadas sobre el cráneo de *Panochthus* sp. nov. MNPA-V 006920. Para siglas ver apartado de materiales y métodos. A, vista dorsal; B, vista palatal; C, vista frontal.

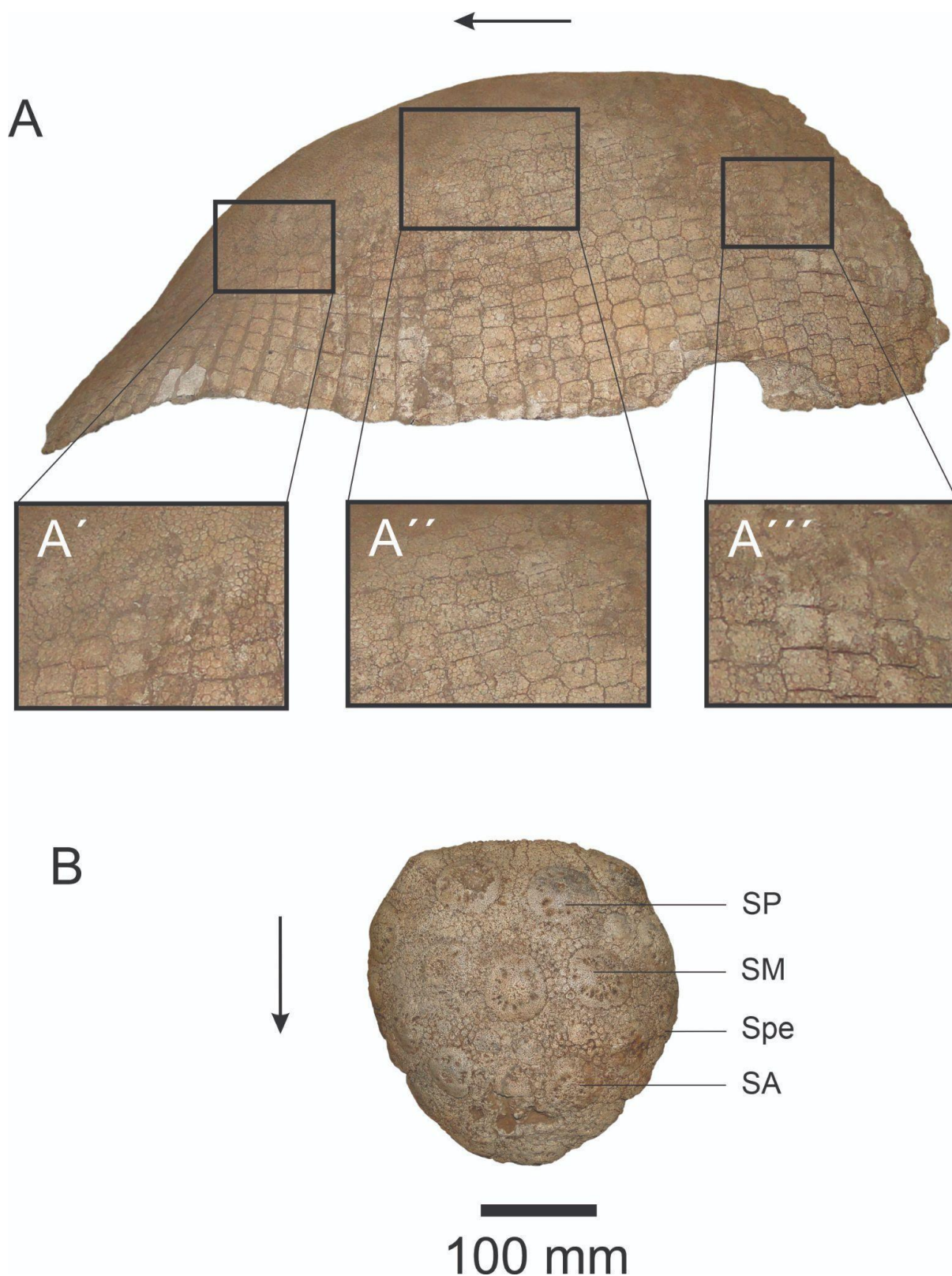


**Fig. 2.** Medidas tomadas sobre coraza dorsal (A) y escudete cefálico (B) de *Panochthus* sp. nov. MNPA-V 006920. Para siglas ver apartado de materiales y métodos.

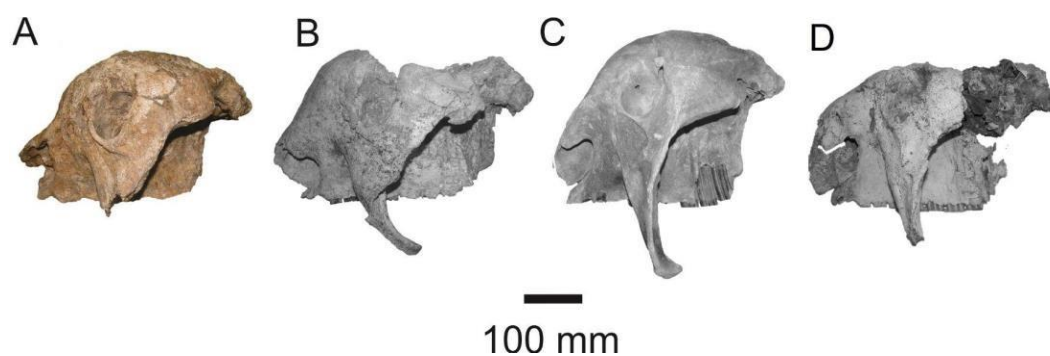


**Fig. 3.** Cráneo de *Panochthus* sp. nov. MNPA-V 006920. A) Vista anterior; B) vista lateral; C) vista dorsal; D) vista palatal.

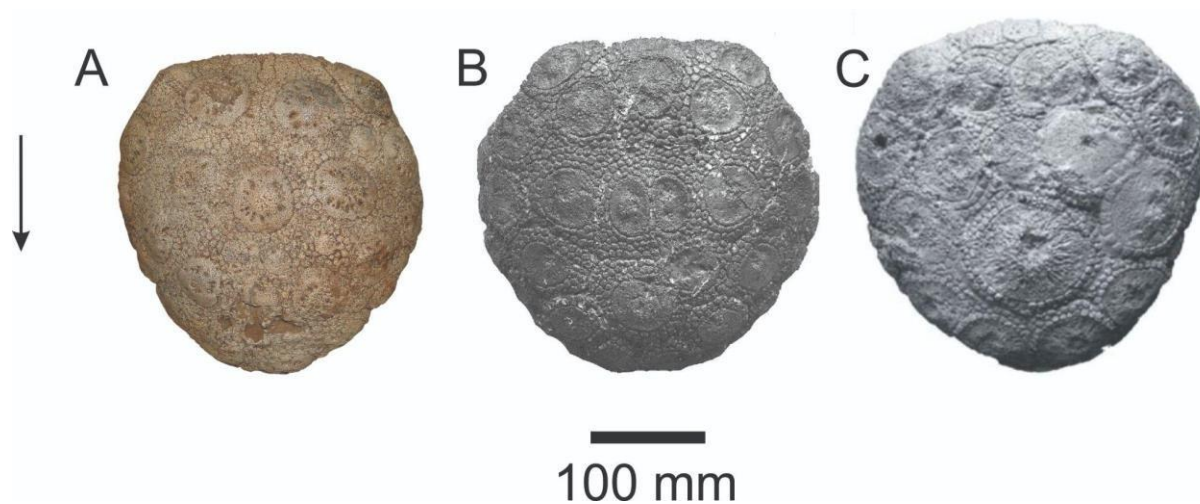




**Fig. 4.** Detalle de A) coraza dorsal y B) escudete cefálico de *Panochthus* sp. nov. MNPA-V 006920. A') detalle de osteodermos antero-laterales; A'') detalle de osteodermos medio-laterales; A''') detalle de osteodermos póstero-laterales. Las flechas indican sentido antero-posterior.

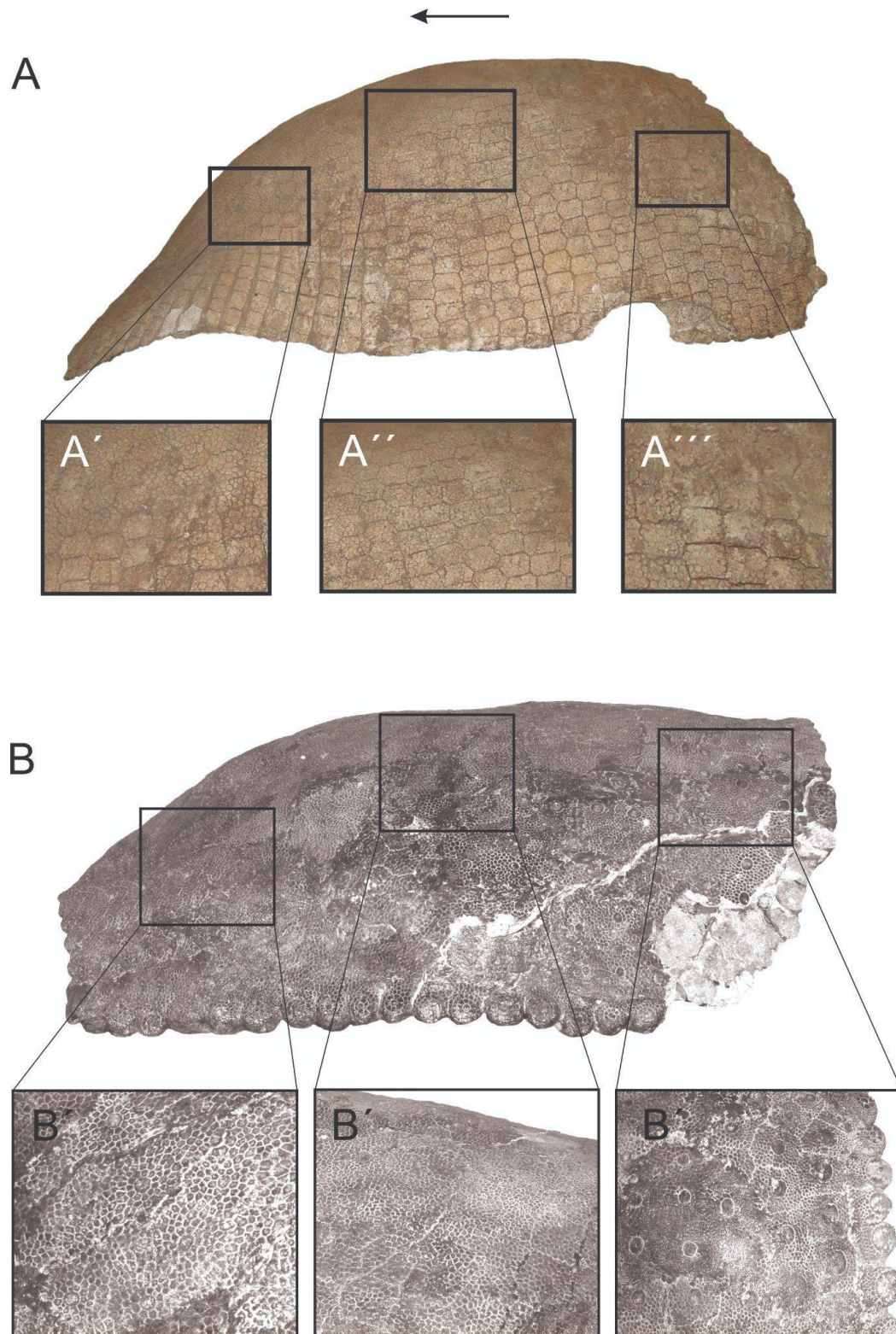


**Fig. 5.** Comparación de cráneos en vista lateral de A) *Panochthus* sp nov. MNPA-V 006920; B) *P. intermedius* MHNC 13491; C) *P. tuberculatus* MLP 16-29; D) *P. hipsilis* MURB 1906A.



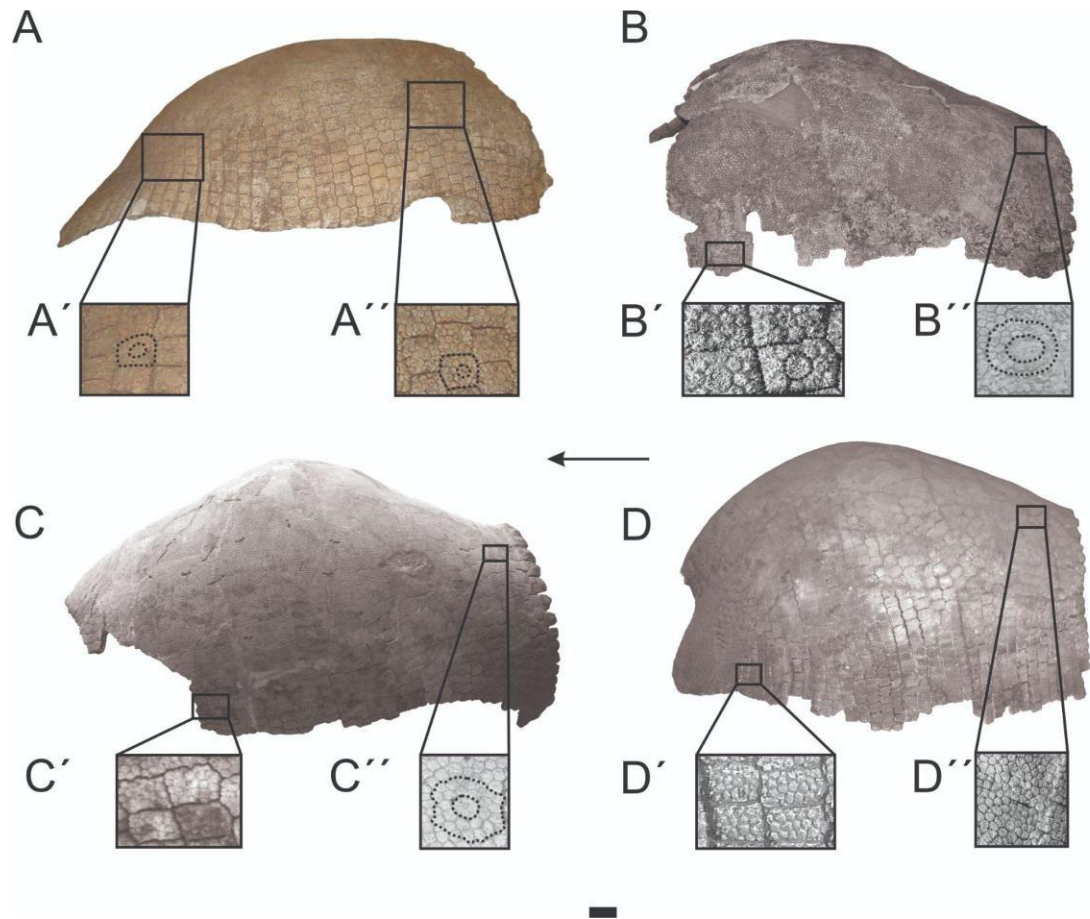
**Fig. 6.** Comparación de escudetes cefálicos. A) *Panochthus* sp. nov. MNPA-V 006920; B) *P. tuberculatus* MHGN 633/02; C) *P. intermedius* MHNC-13491.



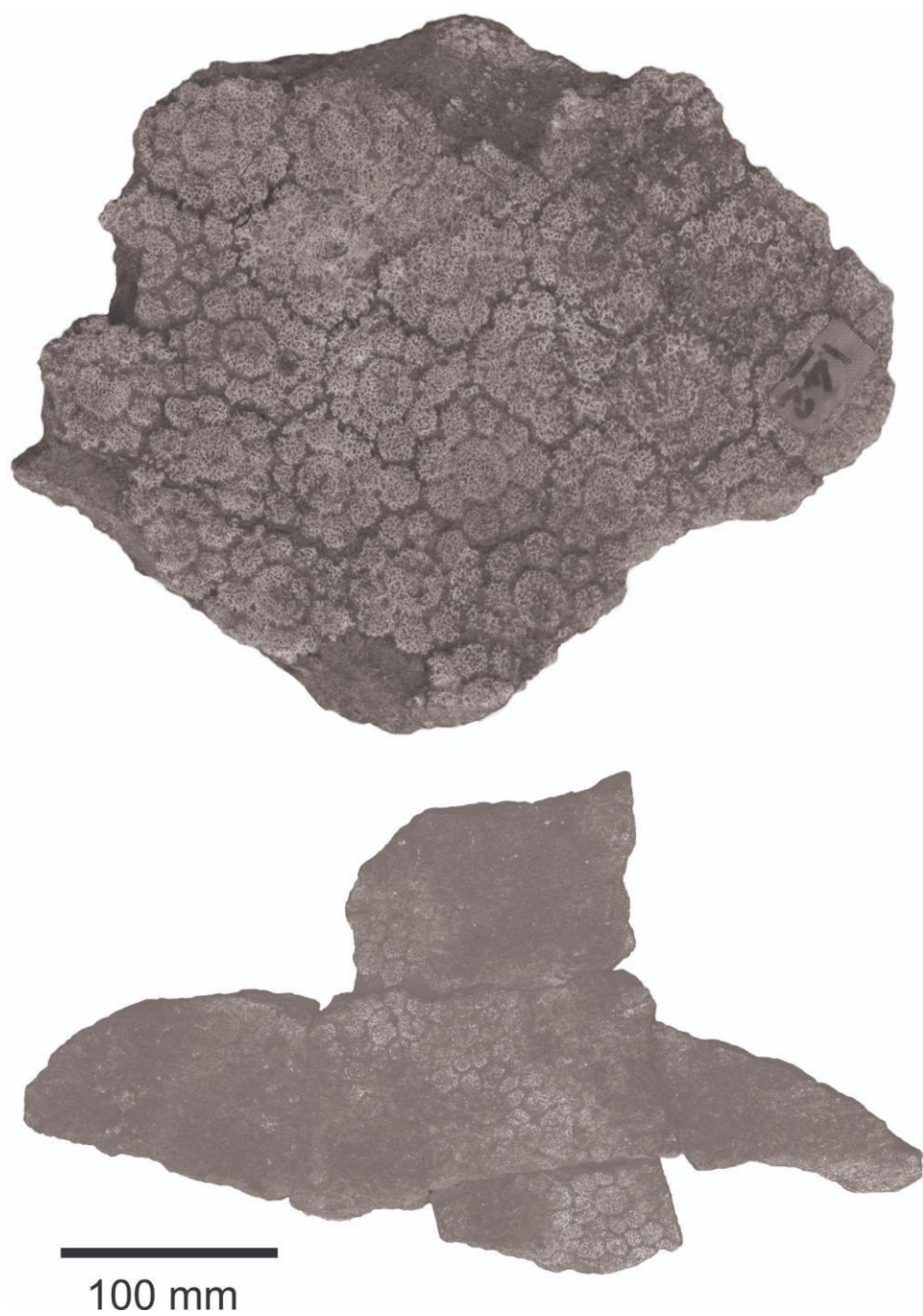


**Fig. 7.** Comparación entre corazas dorsales de *Panochthus* sp. nov. A) MNPA-V 006920 y B) UATF s/n. A') detalle de osteodermos antero-laterales; A'') detalle de osteodermos medio-laterales; A''') detalle de osteodermos postero-laterales. B') detalle de osteodermos antero-laterales; B'') detalle de osteodermos medio-laterales; B''') detalle de osteodermos postero-laterales. Las flechas indican sentido antero-posterior.

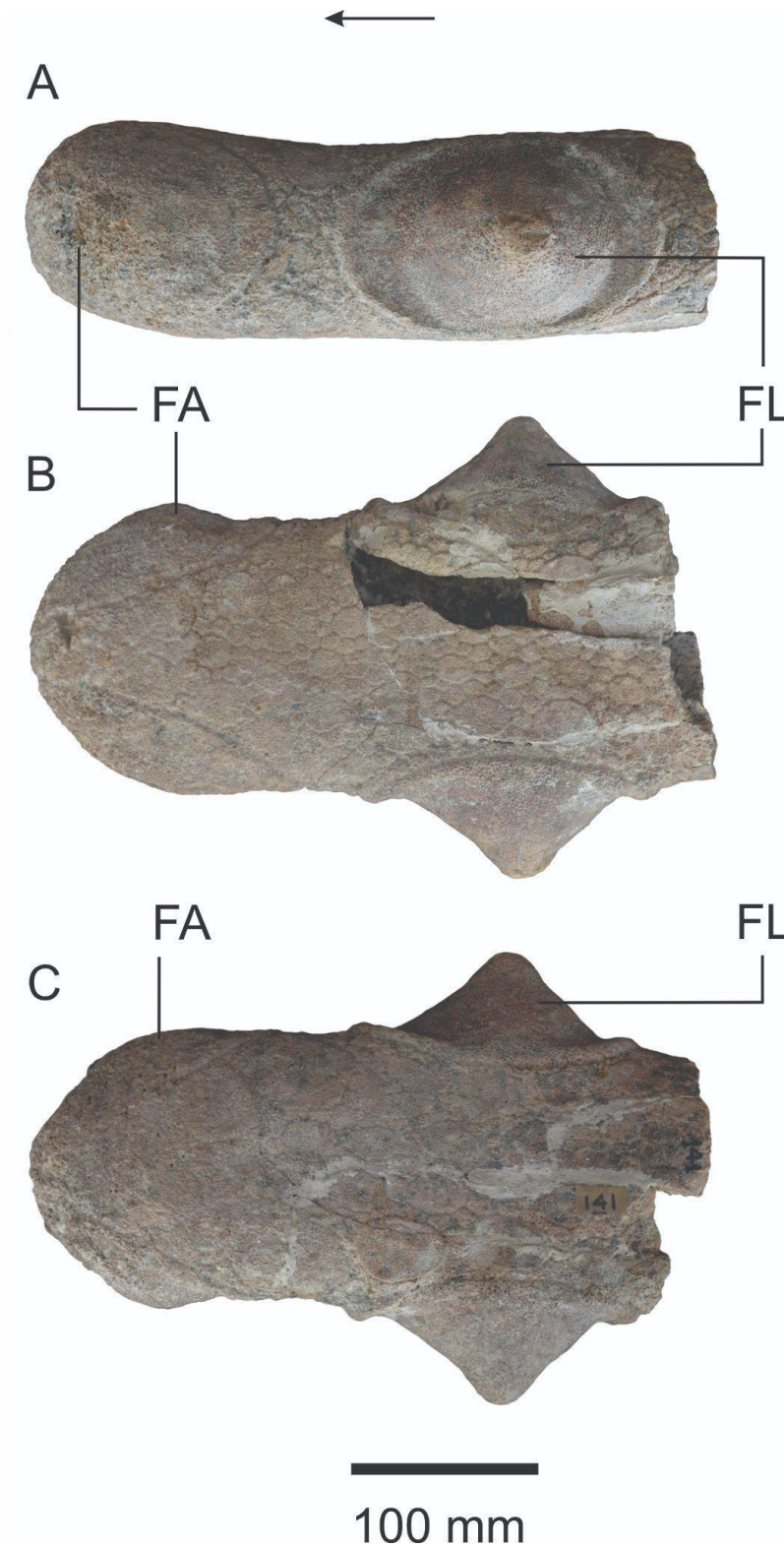




**Fig. 8.** Comparación de corazas dorsales en vista lateral de A) *Panochthus* sp. nov. MNPA-V 006920 (detalle de osteodermos A' antero-laterales y A'' posterolaterales); B) *P. hipsilis* MURB 1906A (detalle de osteodermos B' antero-laterales y B'' postero-laterales); C) *P. intermedius* MLP 16-36 (detalle de osteodermos C' antero-laterales y C'' pósterolaterales); D) *P. tuberculatus* MLP 16-29 (detalle de osteodermos D' antero-laterales y D'' postero-laterales).

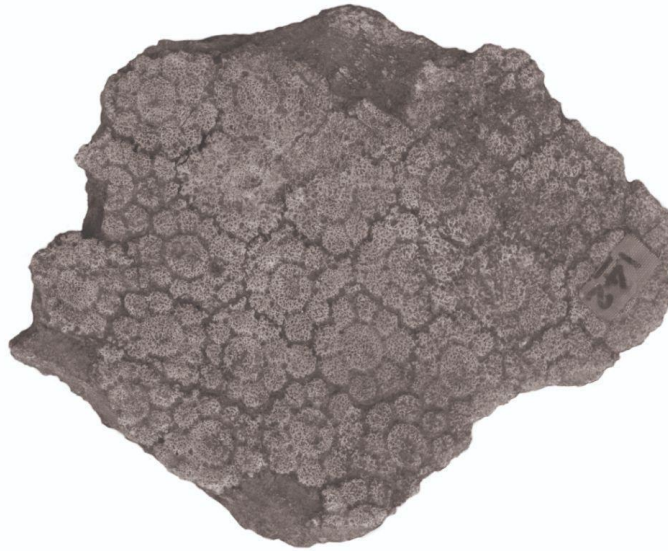


**Fig. 9.** Detalle de osteodermos de la coraza dorsal de *Hoplophorus echazui* MUT-V 142.

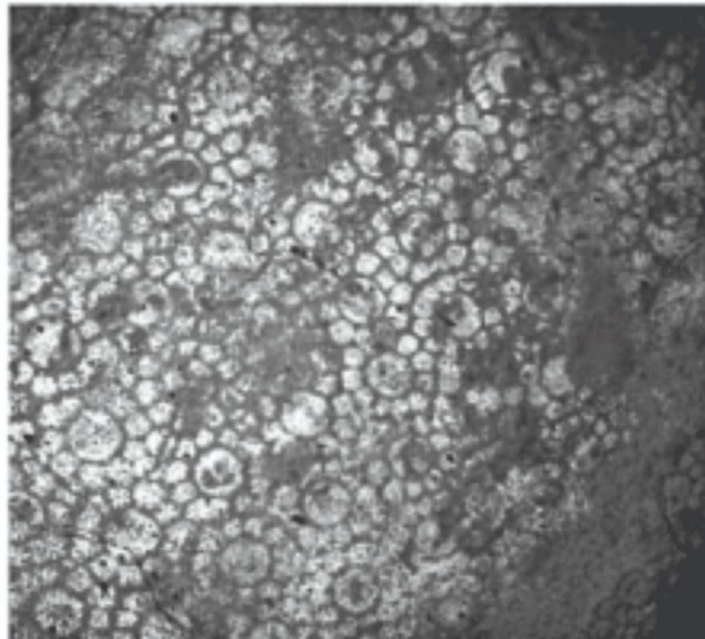


**Fig. 10.** Detalle del extremo distal del tubo caudal *Hoplophorus echazui* MUT-V 141. A) vista lateral; B) vista dorsal y C) vista ventral.

A



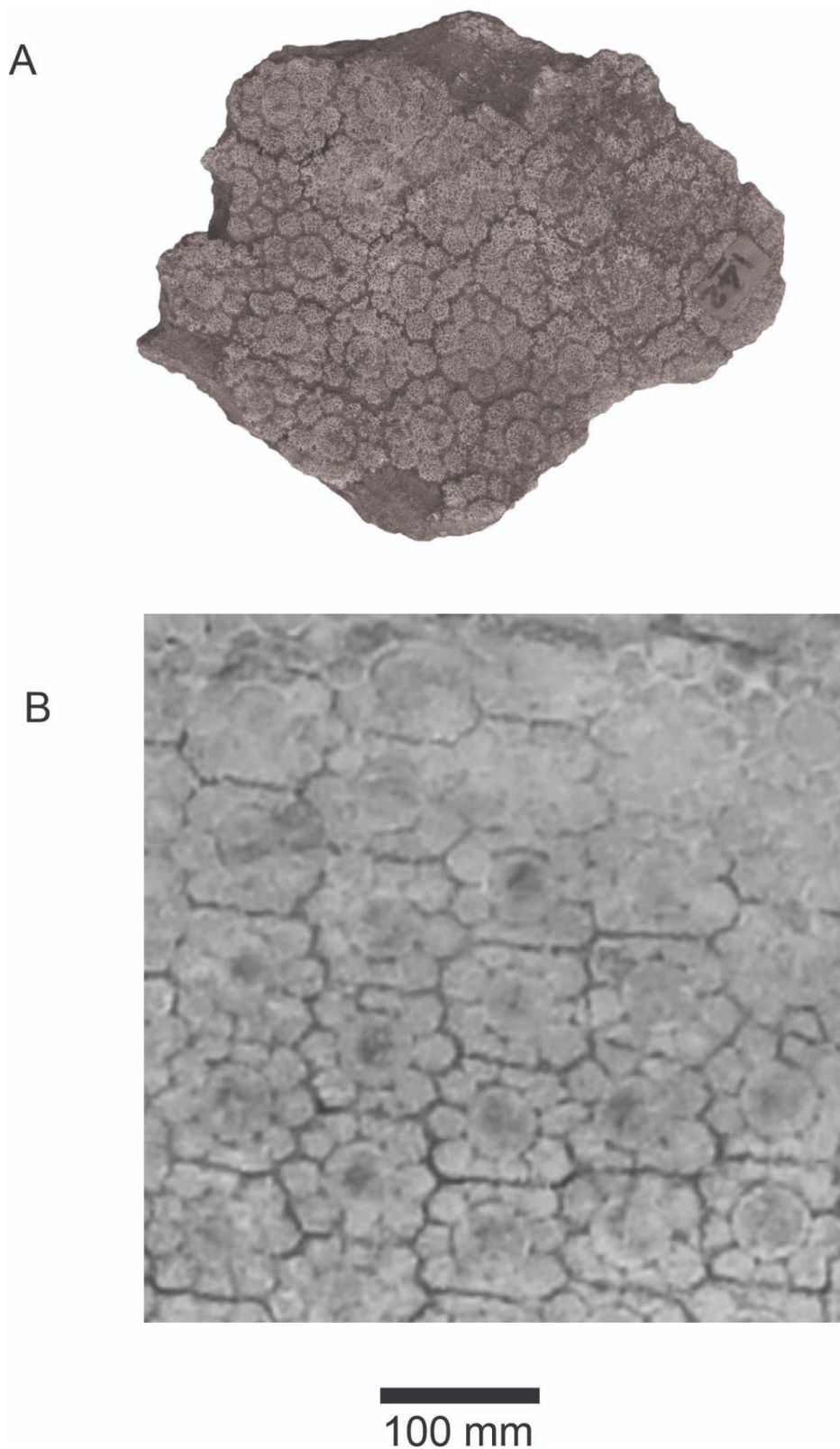
B



100 mm

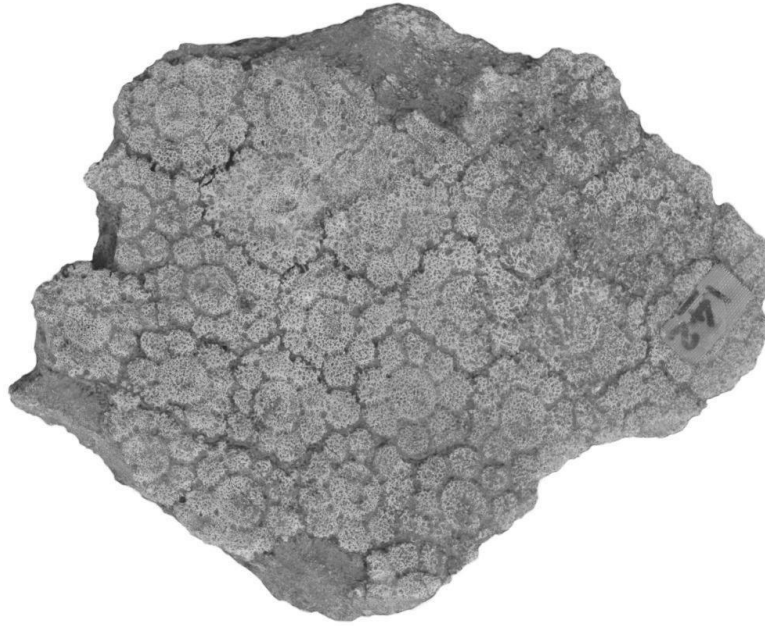
**Fig 11.** Comparación de osteodermos de la coraza dorsal de A) *Hoplophorus echazui* MUT-V 142 y B) osteodermos del área dorsal de *Hoplophorus euphractus* MHN 1003, 1004.





**Fig 12.** Comparación de osteodermos de la coraza dorsal de A) *Hoplophorus echazui* MUT-V 142 y B) osteodermos del área dorsal de *Noesclerocalyptus ornatus* MLP 4300.

A



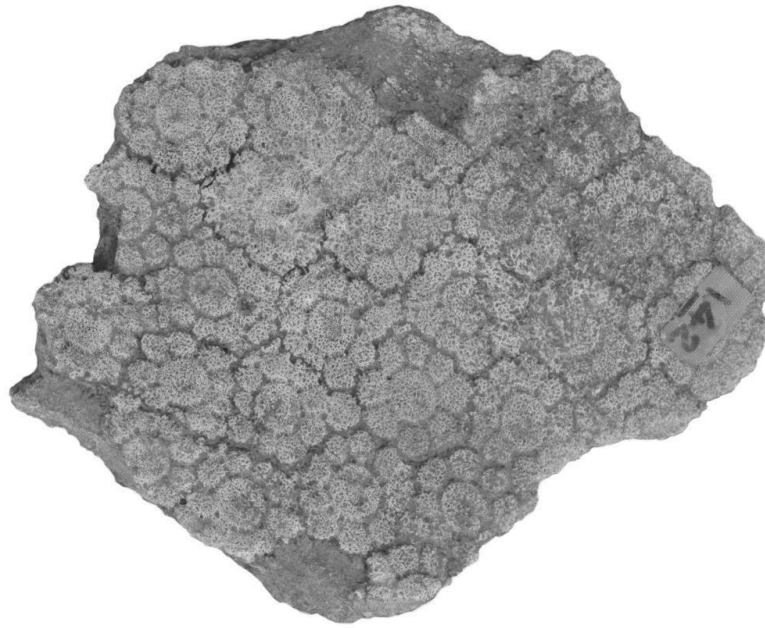
B



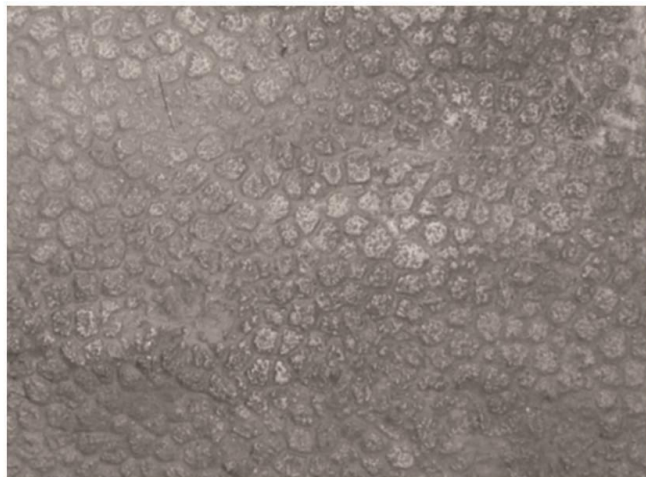
100 mm

**Fig. 13.** Comparación de osteodermos de la coraza dorsal de A) *Hoplophorus echazui* MUT-V 142 y B) osteodermos del área dorsal de *Nopachthus coagmentatus* MLP 16 122.

A



B



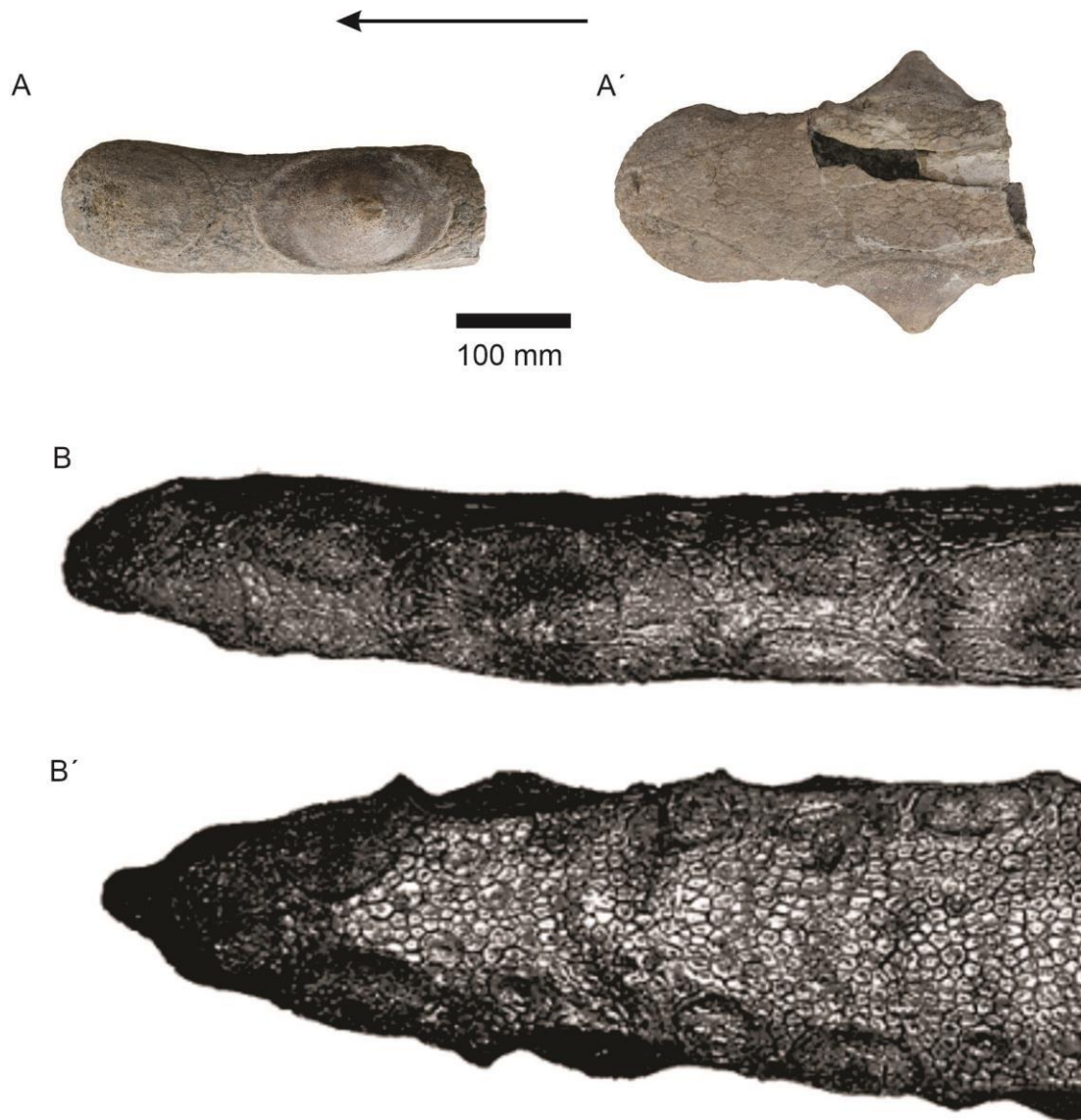
100 mm

**Fig 14.** Comparación de osteodermos de la coraza dorsal A) *Hoplophorus echazui* MUT-V 142 y B) *Panochthus subintermedius* MACN-Pv 5130.

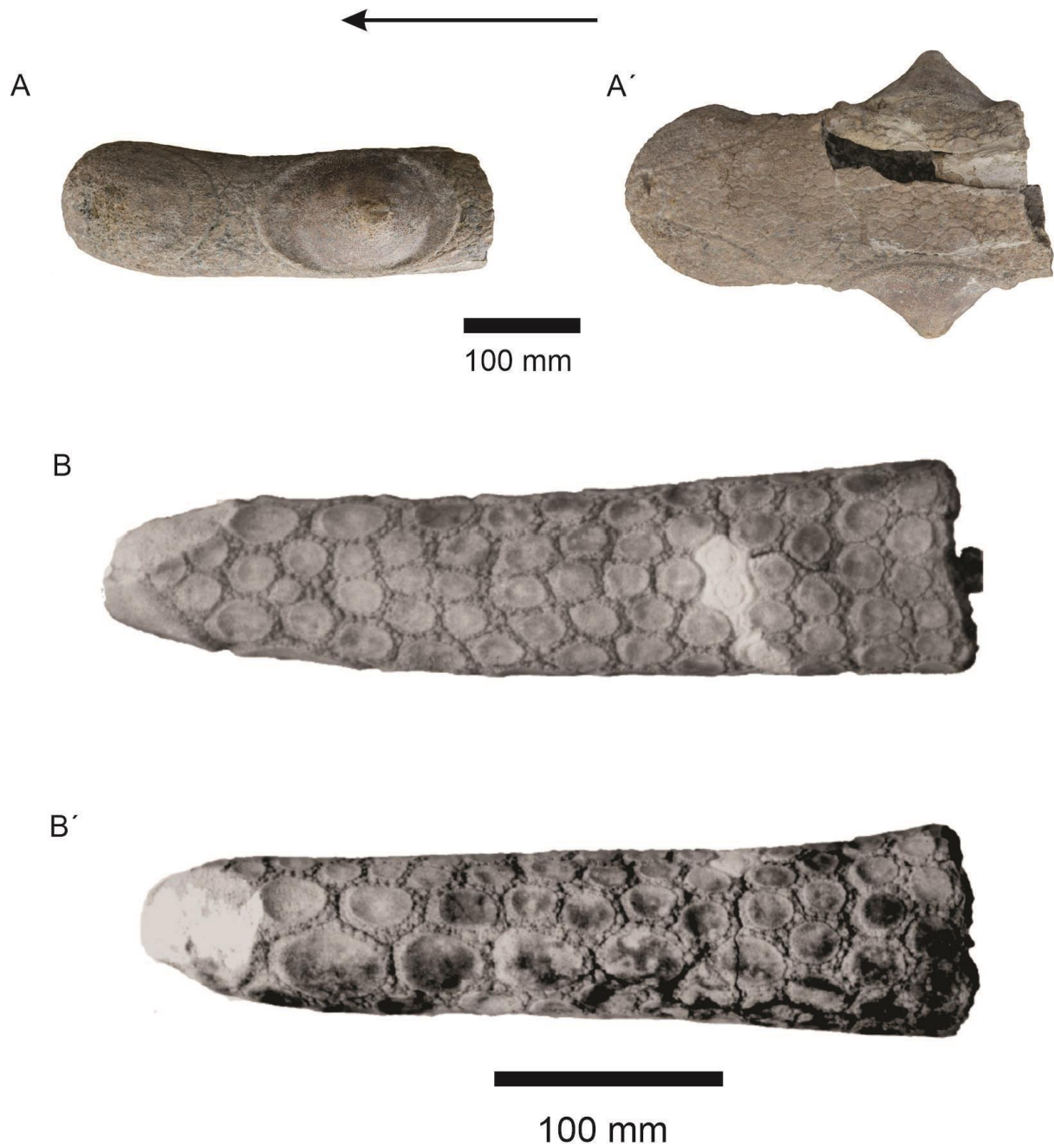


**Fig. 15.** Comparación de tubos caudales de A) *Hoplophorus echazui* MUT-V 141 y B) *Hoplophorus euphractus* MHN 1005. la flecha indica el sentido antero posterior. A) vista lateral, A') vista dorsal, B) vista dorsal, B') vista lateral.

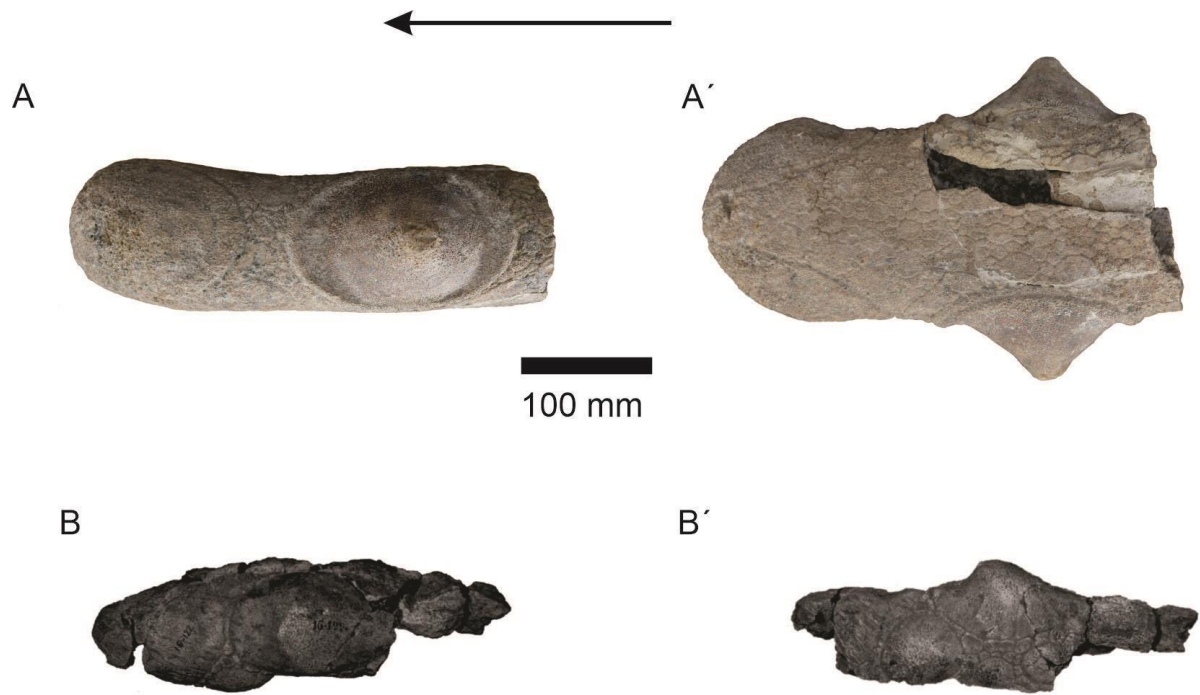




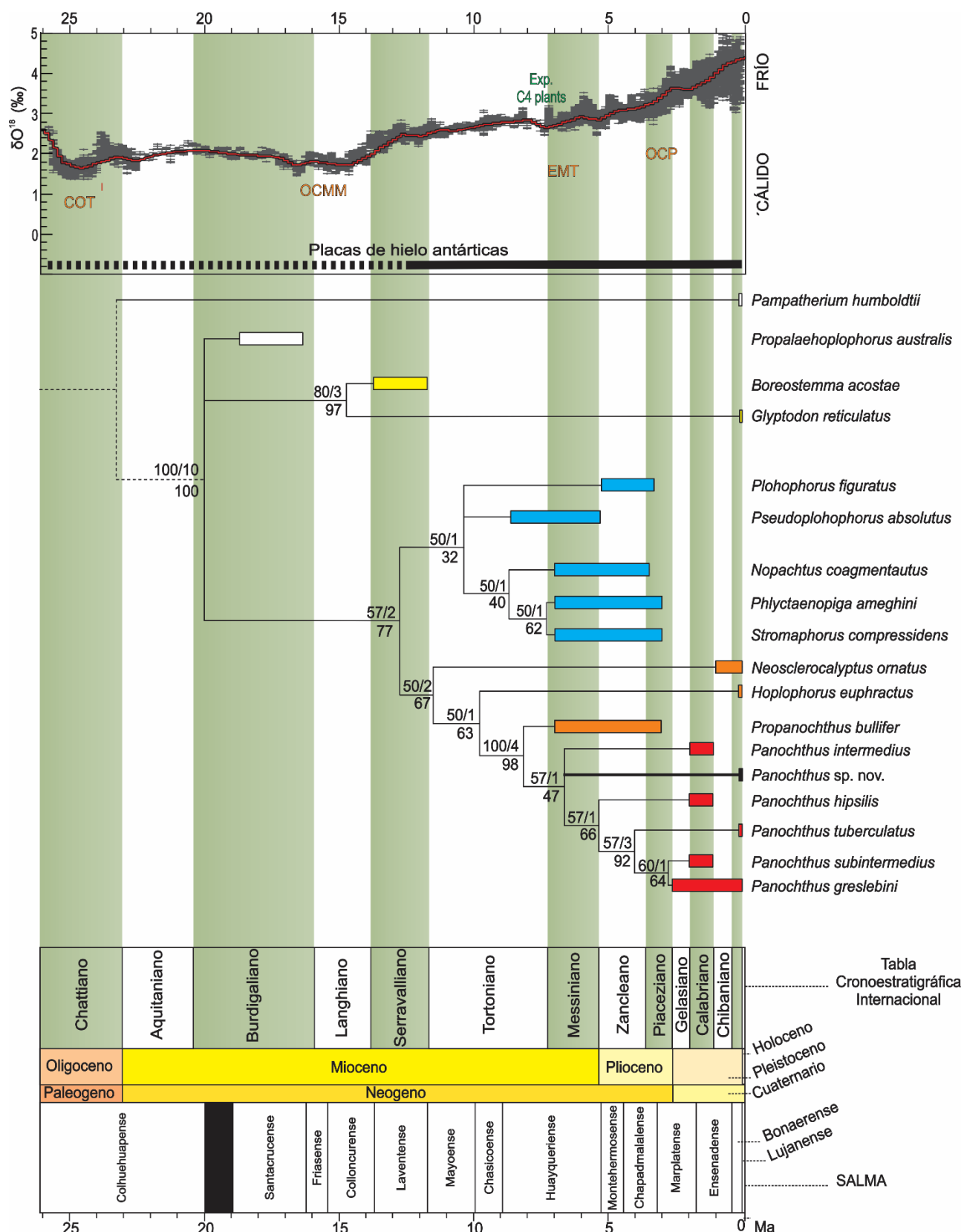
**Fig.16.** Comparación de tubos caudales de A) *Hoplophorus echazui* MUT-V 141 y B) *Panochthus subintermedius* MACN-Pv 5130. la flecha indica el sentido antero posterior. A) vista lateral, A') vista dorsal, B) vista lateral, B') vista dorsal.



**Fig. 17.** Comparación de tubos caudales de A) *Hoplophorus echazui* MUT-V 141 y B) *Noesclerocalyptus ornatus* MLP 4300. la flecha indica el sentido antero posterior. A) vista lateral, A') vista dorsal, B) vista dorsal, B') vista lateral.

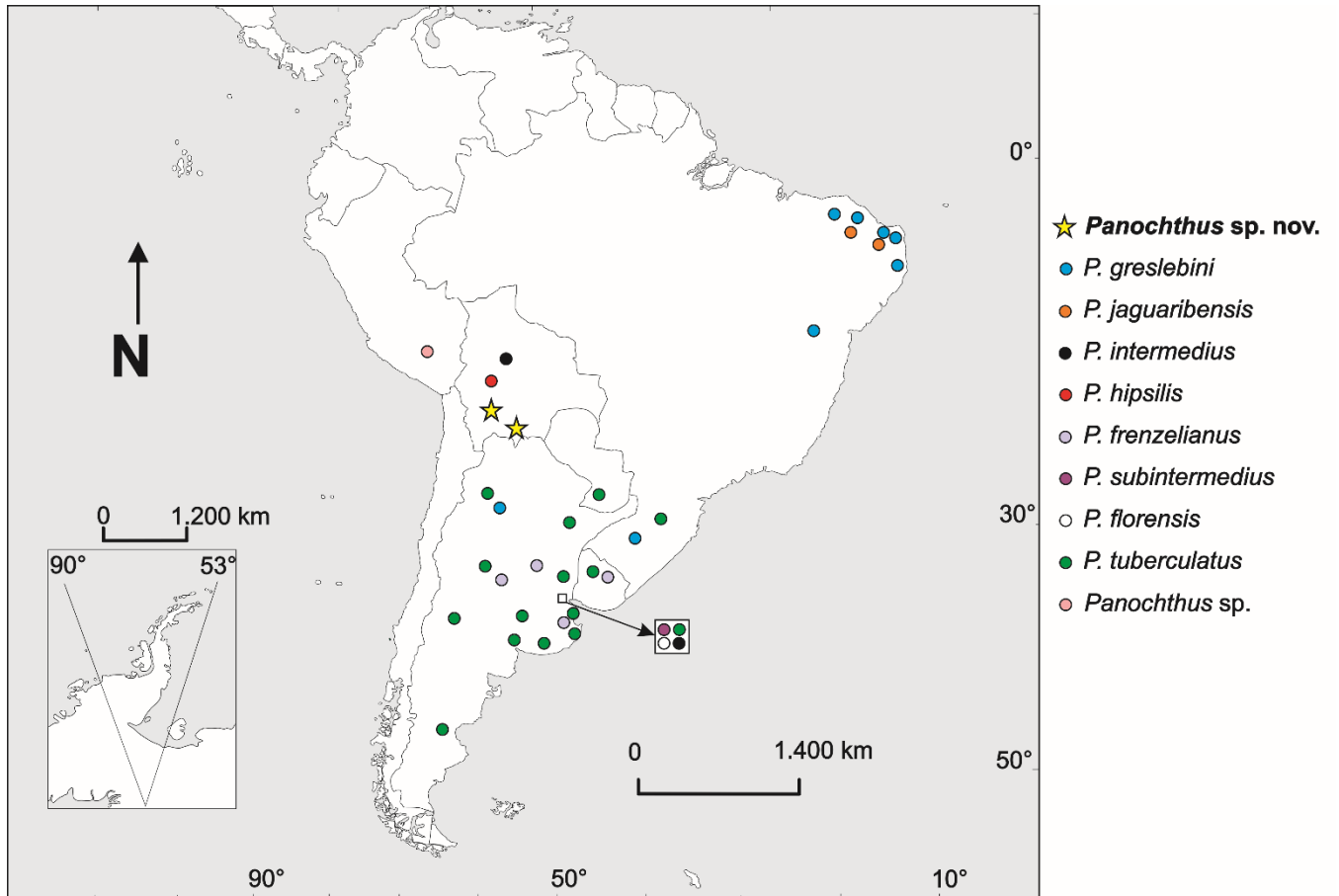


**Fig. 18.** Comparación de tubos caudales de A) *Hoplophorus echazui* MUT-V 141 y B) *Nopachthus coagmentatus* MLP 16 122. la flecha indica el sentido antero posterior. A) vista lateral, A') vista dorsal, B) vista lateral, B') vista dorsal.



**Fig. 19.** Filogenia de Glyptodontidae basada en el análisis de parsimonia TNT de 47 caracteres X 18 taxones (longitud del árbol 81 pasos; Índice de Consistencia 0,778; Índice de Retención 0,89). Los números debajo de cada nodo representan los valores de Jackknife; los números sobre de cada nodo muestran el soporte de Bremer relativo (derecha) y el soporte de Bremer absoluto (izquierda). Los taxones en amarillo corresponden a **Glyptodontinae**; los taxones en azul corresponden a **Plohophorini**; los

taxones en naranja + rojo corresponden a **Hoplophorinae**; los taxones en rojo corresponden a ***Panochthus***; el taxón en negro representa a ***Panochthus* sp. nov.** La calibración cronoestratigráfica de las relaciones filogenéticas de los Glyptodontidae fue adaptada de Zachos et al. (2001) y Nuñez Blasco et al. (2020). Abreviaturas: **COT**, Calentamiento del Oligoceno Tardío; **OCMM**, Óptimo Climático del Mioceno Medio; **EMT**, Enfriamiento del Mioceno Tardío; **OCP**, Óptimo Climático del Plioceno; **Exp. Plantas C4**, Expansión de plantas C4.



**Fig. 20.** Mapa de distribución geográfica de *Panochthus* spp.



**Fig. 21.** Mapa de distribución en detalle de *Panochthus* sp nov. 1) Procedencia geográfica de MNPA-V 006920 (Tarija) y 2) Procedencia geográfica de UATF s/n (Potosí).





**Fig. 22.** Mapa de procedencia geográfica de *Hoplophorus* spp. Los círculos verdes indican la procedencia de *H. euphractus*, mientras que el círculo rojo indica la procedencia geográfica de *H. echazui*.

## 7.2 Tablas

Tabla 1. Lista faunística para el Pleistoceno del Valle de Tarija (Rodríguez-Bualó et al. 2014).

Especie	Orden	Familia
<i>Lutreolina</i> sp.	Ameridelphia	Didelphidae
<i>Glyptodon reticulatus</i>	Cingulata	Glyptodontidae
<i>Glyptodon munizi</i>		
<i>Hoplophorus</i> sp.		
<i>Panochthus</i> sp.		
<i>Pampatherium</i> sp.		Pampatheriidae
<i>Propraopus</i> sp.		Dasypodidae
<i>Chaetopractus tarijensis</i>		
<i>Euphractus</i> sp.		
<i>Notropus tarijensis</i>	Pilosa	Nothrotheriidae
<i>Megatherium tarijense</i>		Megatheriidae
<i>Megatherium americanum</i>		
<i>Glossotherium tarijense</i>		Mylodontidae
<i>Lestodon armatus</i>		
<i>Catonyx tarijensis</i>		
<i>Macrauchenia patachonica</i>	Litopterna	Macraucheniidae
<i>Toxodon platensis</i>	Notoungulata	Toxodontidae
<i>Cuvieronius hyodon</i>	Proboscidea	Gomphotheriidae
<i>Hippidion principale</i>	Perissodactyla	Equidae
<i>Hippidion devillei</i>		
<i>Equus (Amerhippus) insulatus</i>		
<i>Equus (Amerhippus) neogaeus</i>		
<i>Tapirus tarijensis</i>		Tapiridae
<i>Catagonus stenocephalus</i>	Artiodactyla	Tayassuidae
<i>Palaeolama weddelli</i>		Camelidae
<i>Vicugna provicugna</i>		
<i>Lama castelnaudi</i>		
<i>Palaeolama hofstetteri</i>		
<i>Hipocamelus</i> sp.		Cervidae
<i>Agalmaceros tarijensis</i>		
<i>Protocyon tarijensis</i>	Carnivora	Canidae
<i>Protocyon troglodytes</i>		
<i>Chrysocyon brachyurus</i>		
<i>Dusicyon gymnocercus</i>		
<i>Canis dirus</i>		
<i>Arctotherium tarijense</i>		Ursidae
<i>Arctotherium brasiliense</i>		
<i>Arctotherium angustidens</i>		
<i>Conepatus chinga</i>		Mephitidae
<i>Eira</i> sp.		Mustelidae



<i>Smilodon populator</i>		Felidae
<i>Panthera onca</i>		
<i>Puma concolor</i>		
<i>Felis (Herpailurus) yagouaroundi</i>		
<i>Nechoerus tarijensis</i>	Rodentia	Caviidae

Tabla 2. Medidas comparadas del cráneo (expresadas en mm.).

	<i>Panochthus</i> sp. nov. (MNPA- V/006920)	<i>P.</i> <i>tuberculatus</i> (MLP 16-29)	<i>P.</i> <i>frenzelianus</i> (AMNH 11243)	<i>P.</i> <i>intermedius</i> (MHNC 13491)	<i>P. hipsilis</i> (MURB 1906A)
LM	355	400	330	420	400
AB	285	320	-	310	-
DTAN	116	89	-	118	155
DDVAN	67	66	-	79	75
DTP	49	50	-	105	-
DI	215	197	-	196	-
LP	251	293	-	-	270
LSD	202	246	-	201	212

Tabla 3. Medidas comparadas del escudete cefálico (expresadas en mm.).

	<i>Panochthus</i> sp. nov. (MNPA- V/006920)	<i>P. tuberculatus</i> (MHGN 633/02)	<i>P. frenzelianus</i> (AMNH 11243)	<i>P. intermedius</i> (MHNC-13491)
DTM	291	321	-	340
DAPM	310	343	-	328

Tabla 4. Medidas comparadas de la coraza dorsal (expresadas en mm.).

	<i>Panochthus</i> sp. nov. (MNPA- V/006920)	<i>P. tuberculatus</i> (MLP 16-29)	<i>P. frenzelianus</i> (AMNH 11243)	<i>P. intermedius</i> (MLP 16-36)	<i>P. hipsilis</i> (MURB 1906B)
LCC	1890	1770	-	2030	1460

Tabla 5. Medidas del cráneo de *Panochthus* sp. nov. (en mm.).

LM	AB	DEP	DI	DFI	AnN	AN	ACM1	ACM4-5
355	285	160	215	140	115,54	66,67	165,56	222,1

ACM8	LP	APM1	APM4-5	APM8	LSD	AFM	AnFM	AMP
206,27	251	50,18	42,27	49,36	202,39	25	49	157

Tabla 6. Medidas del escudete cefálico de *Panochthus* sp. nov. (en mm.).

DTM	DAP
291,39	310

Tabla 7. Medidas de la coraza dorsal de *Panochthus* sp. nov. (en mm.).

LCC	LLR
1890	1500

### 7.3 Lista de caracteres y estados de carácter utilizados en el análisis filogenético

1. Presencia de una escotadura en los márgenes maxilares de la apertura nasal en vista lateral: (0) ausente; (1) presente.
2. Grado de desarrollo de la escotadura de los márgenes maxilares de la apertura nasal: (0) muy desarrollada; (1) moderadamente desarrollada.
3. Morfología de la abertura nasal en vista dorsal: (0) triangular; (1) no triangular.
4. Ángulo formado entre el margen dorsal de la narina izquierda y el margen dorsal de la narina derecha: (0) menor a 80°; (1) entre 81° y 130°; (2) mayor a 131°.
5. Relación entre la distancia comprendida entre el borde dorsal de la órbita y en techo del cráneo y la altura de la órbita: (0) menor a 0.25; (1) entre 0.25 y 0.33; (2) mayor a 0.34.
6. Desarrollo del proceso postorbital: (0) incompleto; (1) completo.
7. Ángulo entre el plano a nivel de la serie dentaria (a nivel oclusal) y el plano anterior de los nasales: (0) menor a 45°; (1) mayor a 46°.
8. Contorno de la escotadura orbital en vista lateral: (0) elongado dorso-ventralmente; (1) subcircular.
9. Longitud del cráneo. Relación entre la longitud próximo-distal del cráneo y el diámetro dorso-ventral del mismo (independientemente de la apófisis descendente del arco cigomático): (0) mayor a 1.5; (1) menor a 1.4.
10. Relación entre la longitud antero-posterior de la fosa temporal y la longitud antero-posterior de la órbita: (0) más de 2.5 veces la longitud antero-posterior de la órbita; (1) cerca de 2 veces la longitud antero-posterior de la órbita.
11. Relación entre el diámetro dorsoventral del arco cigomático por debajo de la fosa temporal y el diámetro dorsoventral por debajo de la fosa orbitaria: (0) similar; (1) diferente.

12. Orientación del arco cigomático (en vista lateral) respecto al eje próximo-distal del cráneo: (0) oblicua; (1) horizontal.
13. Sección transversal de los cóndilos occipitales (en vista occipital): (0) subcircular; (1) subelíptica; (2) cercanamente cuadrada.
14. Orientación de las fosas nasales (en vista lateral): (0) anterior; (1) antero-ventral.
15. Relación entre el eje labio-lingual y el eje antero-posterior del Mf1: (0) menor o igual a 75%; (1) mayor a 75%.
16. Inicio de la trilobulación de los molariformes: (0) Mf1; (1) Mf2; (2) Mf3; (3) Mf .
17. Imbricación de los molariformes: (0) ausente; (1) presente.
18. Dientes premaxilares: (0) ausentes; (1) presentes.
19. Foramen entepicondilar: (0) ausente; (1) presente.
20. Región de mayor diámetro dorso-ventral de la coraza dorsal: (0) región central; (1) región anterior; (2) región posterior; (3) convexidad no evidente.
21. Bandas móviles de osteodermos: (0) ausentes; (1) presentes.
22. Patrón de ornamentación de los osteodermos de la región medio-dorsal de la coraza dorsal: (0) patrón en roseta; (1) patrón reticular.
23. Figura central en los osteodermos de la región anterior: (0) presente; (1) ausente.
24. Ornamentación de los osteodermos de la región posterior: (0) con una figura central convexa; (1) con una figura central plana; (2) con un patrón reticular.
25. Patrón de ornamentación de los osteodermos de la región anterior: (0) con una figura central rodeada de 4-7 filas de pequeñas figuras periféricas; (1) con una figura central rodeada de 1-3 filas de pequeñas figuras periféricas; (2) en un patrón reticular completo.
26. Patrón de ornamentación de los osteodermos de la región posterior: (0) con una figura central rodeada de 4-7 filas de pequeñas figuras periféricas; (1) con una figura central rodeada de 1-3 filas de pequeñas figuras periféricas; (2) en un patrón reticular completo.
27. Número de figuras periféricas en la primera fila de osteodermos de la región anterior: (0) 12 o más; (1) 11 o menos; (2) conformando un patrón reticular completo.
28. Número de figuras periféricas en la primera fila de osteodermos de la región posterior: (0) 10 o más; (1) 9 o menos; (2) conformando un patrón reticular completo.
29. Porcentaje de la superficie de los osteodermos de la región posterior formada por figuras periféricas: (0) menos del 50%; (1) más del 51%.

30. Morfología de las figuras centrales de la región posterior de la coraza dorsal frente a las de la región anterior de la coraza dorsal: (0) ambas planas; (1) las posteriores convexas, las anteriores planas.
31. Número máximo de figuras periféricas en los osteodermos de la coraza dorsal: (0) hasta 12; (1) hasta 20; (2) 21 o más.
32. Figuras accesorias en los osteodermos de la coraza dorsal: (0) una serie con figuras accesorias en el 10% o menos de los osteodermos; (1) una serie con figuras accesorias en más del 11% de los osteodermos.
33. Patrón de ornamentación de los osteodermos de la región postero-dorsal de la coraza dorsal: (0) en roseta; (1) reticular.
34. Ubicación de las figuras periféricas en los osteodermos que forman la abertura caudal: (0) laterales y proximales; (1) proximales.
35. Número de series de figuras periféricas en los osteodermos que forman la escotadura caudal: (0) una serie; (1) dos o más series.
36. Osteodermos tuberculares el margen de la coraza dorsal: (0) ausentes, o limitados a la escotadura caudal; (1) presentes a lo largo de todo el margen de la coraza dorsal.
37. Figuras periféricas de los osteodermos de la coraza dorsal con superficie plana a ligeramente cóncava: (0) ausente; (1) presente.
38. Morfología de la figura central de los osteodermos que limitan la escotadura caudal: (0) circular; (1) oval en sentido latero-medial; (2) en forma de tubérculos.
39. Contorno de las figuras periféricas de los osteodermos de la coraza dorsal: (0) redondeado; (1) poligonal.
40. Osteodermos imbricados en la zona anterolateral de la coraza dorsal: (0) ausente; (1) presente.
41. Morfología de la armadura caudal: (0) con anillos hasta el 90% de la armadura caudal; (1) con anillos hasta el 60% o menos de la armadura caudal (el tubo caudal representa el 40% de la longitud total de la armadura caudal).
42. Forma del extremo distal del tubo caudal: (0) redondeado; (1) puntiagudo; (2) romo.
43. Ornamentación del tubo caudal y ornamentación de la porción dorsal de la coraza dorsal (modificado de Zurita, 2007): (0) diferente; (1) similar.
44. Presencia de figuras centrales en más del 50% de la zona dorsal del tubo caudal: (0) ausente; (1) presente.
45. Figuras laterales del tubo caudal modificadas en espinas: (0) ausente; (1) presente.

46. Morfología de la superficie expuesta de las figuras laterales del tubo caudal: (0) superficie lisa; (1) superficie rugosa.

47. Superficie de las espinas del tubo caudal: (0) sin espinas; (1) superficie lisa; (2) superficie rugosa.

## 7.4 Matriz filogenética.

### Parte I

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
Pamphaterium humboldtii	0	-	1	2	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	-	0	1	1	-	1	-	0
Propalaehoplophorus australis	0	-	1	2	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	3	0	0	1	0	0	0	0
Glyptodon reticulatus	0	-	1	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0
Boreostemma acostae	0	-	1	2	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Nopactus coagmentatus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	0
Propanochthus bullifer	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?
Panochthus intermedius	1	1	0	0	2	0	1	0	?	0	1	1	2	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0
Panochthus tuberculatus	1	0	0	0	2	1	1	0	1	0	1	1	2	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1
Panochthus subintermedius	1	1	0	0	?	0	?	0	?	0	0	0	2	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1
Panochthus greslebini	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	1
Panochthus hipsilis	1	0	0	0	?	1	0	0	?	0	?	?	2	1	0	1	0	0	?	1	0	1	1
Plophophorus figuratus	0	-	1	2	1	0	0	1	0	0	0	0	2	0	1	2	0	0	?	0	0	0	0
Pseudoplophophorus absolutus	0	-	1	2	1	0	0	1	0	0	0	0	2	0	1	2	0	0	1	0	0	0	0
Stromaphorus compressidens	0	-	1	2	1	0	0	1	0	0	0	1	2	0	1	2	0	0	?	0	0	0	0
Phlyctaenophyga ameghini	0	-	1	2	1	0	0	1	0	0	0	0	2	0	1	2	0	0	?	0	0	0	0
Hoplophorus euphractus	?	?	?	?	?	0	0	?	?	0	?	?	2	0	?	?	?	0	?	0	0	0	0
Neosclerocalyptus ornatus	-	-	1	-	2	0	0	0	1	0	0	1	2	0	1	1	0	0	1	3	0	0	0
Panochthus MNPA plus UATF	1	1	0	1	2	0	1	0	0	0	?	1	2	1	0	1	0	0	?	0	0	1	0

## Parte II

	2 4	2 5	2 6	2 7	2 8	2 9	3 0	3 1	3 2	3 3	3 4	3 5	3 6	3 7	3 8	3 9	4 0	4 1	4 2	4 3	4 4	4 5	4 6	4 7
Pamphaterium humboldtii	1	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-	-	-	-	-	0	-	0	0	0	-	-	-	0
Propalaehoplorus australis	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	-	-	-	0
Glyptodon reticulatus	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	2	1	0	0	0	0	-	-	-	0
Boreostemma acostae	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	2	1	0	0	0	0	-	-	-	0
Nopachthus coagmentatus	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	?	0	0	?	1	?	1	?	0	?	?	0	1
Propanochthus bullifer	0	?	0	?	0	1	?	2	1	0	0	1	0	1	1	1	?	1	2	1	1	?	1	2
Panochthus intermedius	1	0	0	1	0	1	0	2	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	?	1	1	1	1	2
Panochthus tuberculatus	2	2	2	2	2	1	0	2	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	2	1	0	1	1	2
Panochthus subintermedius	2	2	2	2	2	1	0	2	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	2
Panochthus greslebini	2	2	2	2	2	1	0	2	1	1	0	?	?	1	?	?	?	1	1	1	0	1	1	2
Panochthus hipsilis	1	2	0	2	0	1	0	2	?	0	0	1	0	1	0	1	1	1	?	0	1	1	1	2
Plohophorus figuratus	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	?	0	0	?	0	0	1	2	0	1	0	0	0
Pseudoplohophorus absolutus	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	2	0	1	0	0	0
Stromaphorus compressidensis	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	?	0	0	1	2	0	1	0	0	0
Phlyctaenophora ameghini	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	2	0	1	0	0	0
Hoplophorus euphractus	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	?	1	?	1	2	1	1	1	0	1
Neosclerocalypthus ornatus	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	?	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0
Panochthus MNPA plus UATF	1	0	0	1	0	1	0	2	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	2	1	1	1	1	2