



Revista del Museo de La Plata

ISSN: 2545-6377

secretaria_rmlp@fcnym.unlp.edu.ar

Universidad Nacional de La Plata

Argentina

Zamorano, Martín; Oliva, Cristian
Restos de †Panochthus Burmeister (Xenarthra; Cingulata;
Glyptodontidae) registrados en áreas de altura: descripción y comentarios
Revista del Museo de La Plata, vol. 5, núm. 2, 2020, pp. 411-422
Universidad Nacional de La Plata
Argentina

- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org

2020, Volumen 5, Número 2: 411-422



Restos de †*Panochthus* Burmeister (Xenarthra; Cingulata; Glyptodontidae) registrados en áreas de altura: descripción y comentarios

Martín Zamorano^{1,2} & Cristian Oliva³

¹División Paleontología de Vertebrados, Museo de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Argentina. marzamorano@fcnym.unlp.edu.ar

²Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Argentina

³Centro de Registro del Patrimonio Arqueológico y Paleontológico (CRePAP), Dirección Provincial de Museos y Preservación Patrimonial, Ministerio de Gestión Cultural, Gobierno de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. cristianoliva78@yahoo.com.ar



Restos de †*Panochthus* Burmeister (Xenarthra; Cingulata; Glyptodontidae) registrados en áreas de altura: descripción y comentarios

Martín Zamorano^{1,2} & Cristian Oliva³

¹División Paleontología de Vertebrados, Museo de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Argentina. marzamorano@fcnym.unlp.edu.ar

²Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Argentina

³Centro de Registro del Patrimonio Arqueológico y Paleontológico (CRePAP), Dirección Provincial de Museos y Preservación Patrimonial, Ministerio de Gestión Cultural, Gobierno de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. cristianoliva78@yahoo.com.ar

RESUMEN. *Panochthus* Burmeister constituye uno de los xenartros más abundantes, diversificados y ampliamente distribuidos del Pleistoceno sudamericano, como así también uno de los gliptodontidos de mayor distribución latitudinal y altitudinal. En esta contribución se analizan aquellos registros asignables al género, efectuados en áreas de altura, en orden decreciente de altitud: (1) MURB 1906: ~ 4000 m.s.n.m, Potosí (Bolivia); (2) MUSM 3632: ~ 3800 m.s.n.m, Desaguadero (Perú); (3) MHNC-13491: ~ 2600 m.s.n.m, Cochabamba (Bolivia); (4) MNPA-V 006598: ~ 1870 m.s.n.m, Valle de Tarija (Bolivia); (5) MUFYCA 383: ~ 920 m.s.n.m, Valle de Traslasierra (Argentina). Se discute la probable relación existente entre la altitud geográfica y la masa corporal de los ejemplares de *P. intermedius* Lydekker. En esta especie se observa que los individuos que habitan áreas de altura muestran valores de masa corporal significativamente menores que los de aquellos de la llanura pampeana. Esta relación también se registra en otros xenartros, así como en otros grupos de mamíferos. Estos taxones expresarían un patrón inverso de la regla de Bergmann. De esta manera, la “reducción de la disponibilidad de recursos” podría ser la razón ecológica que explicaría el menor tamaño de los individuos estudiados. Finalmente, *P. hipsilis* Zurita, Zamorano, Scillato-Yané, Fidel, Iriondo & Gillette es una especie endémica del Altiplano Boliviano y sus restos son los hallazgos de *Panochthus* y, posiblemente, de Glyptodontidae realizados a mayores alturas.

Palabras clave: Mamíferos, *Panochthus*, Altitud, Pleistoceno, América del Sur

ABSTRACT. Remains of †*Panochthus* Burmeister (Xenarthra; Cingulata; Glyptodontidae) recorded at high altitudes: description and comments. *Panochthus* Burmeister is one of the most abundant, diversified and widely distributed xenarthrans of the South American Pleistocene, as well as one of the glyptodontids with higher latitudinal and altitudinal distributions. This contribution analyzes those records assigned to the genus, in decreasing order of elevation: (1) MURB 1906: ~4000 masl, Potosí (Bolivia). (2) MUSM 3632: ~3800 masl, Desaguadero (Perú). (3) MHNC-13491: ~2600 masl, Cochabamba (Bolivia). (4) MNPA-V 006598: ~1870 masl,

Tarija Valley (Bolivia). (5) MUFYCA 383: ~920 masl, Traslasierra Valley (Argentina). We discuss the probable relationship between geographic altitude and body mass of *P. intermedius* Lydekker specimens. In this species, the individuals that inhabited high areas show significantly lower values of body mass than those from the Pampas plains. This relationship has also been recorded in other xenarthrans, as well as in other groups of mammals. These taxa could express an inverse Bergmann's rule pattern. In this sense, a “reduction in the availability of resources” could be the ecological reason to account for the smaller size of the individuals studied. *P. hipsilis* Zurita, Zamorano, Scillato-Yané, Fidel, Iriondo & Gillette is an endemic species from the Bolivian Altiplano; its findings represent the greatest altitudinal records for *Panochthus* and possibly for the Glyptodontidae.

Key words: *Mammals, Panochthus, Altitude, Pleistocene, South America*

RESUMO: Restos de †*Panochthus* Burmeister (Xenarthra; Cingulata; Glyptodontidae) registrados em áreas de altitude: descrição e comentários. *Panochthus* Burmeister é um dos xenartros mais abundantes, diversificados e amplamente distribuídos do Pleistoceno sulamericano, bem como um dos gliptodontídeos de maior distribuição latitudinal e altitudinal. Nesta contribuição analisam-se os registros atribuíveis ao gênero, feitos em áreas de elevada altitude, em ordem decrescente: (1) MURB 1906: 4000 msnm, Potosí (Bolívia); (2) MUSM 3632: 3.800 msnm, Desaguadero (Peru); (3) MHNC-13491: 2.600 msnm, Cochabamba (Bolívia); (4) MNPA-V 006598: 1.870 msnm, Valle de Tarija (Bolívia); (5) MUFYCA 383: 920 msnm, vale de Traslasierra (Argentina). Discute-se a provável relação entre a altitude geográfica e a massa corporal dos espécimes de *P. intermedius* Lydekker. Nesta espécie observa-se que os indivíduos que habitam áreas de elevada altitude apresentam valores de massa corporal significativamente menores que aqueles da planície pampeana. Esta relação também é registrada em outros xenartros, bem como em outros grupos de mamíferos. Estes táxons expressariam um padrão inverso à regra de Bergmann. Desta maneira, a “redução da disponibilidade de recursos” poderia ser a razão ecológica que explicaria o menor tamanho dos indivíduos estudados. Finalmente, *P. hipsilis* Zurita, Zamorano, Scillato-Yané, Fidel, Iriondo & Gillette é uma espécie endêmica do Altiplano boliviano e seus restos são os achados de *Panochthus* e, possivelmente, de Glyptodontidae provenientes de altitudes mais elevadas.

Palavras-chave: *Mamíferos, Panochthus, Altitude, Pleistoceno, América do Sul*

Introducción

Los xenartros constituyen un grupo muy particular de mamíferos placentarios y característico de la Región Neotropical. Se encuentran ampliamente representados en el registro fósil sudamericano, tanto por su extensión temporal como por su frecuencia (Paula Couto, 1979; Scillato-Yané 1982; Wetzel, 1982; Zamorano, 2012, 2013; Gaudin & Croft, 2015). La mayoría de sus taxones provienen de América del Sur (Paleoceno tardío-Actualidad) y, en menor medida, de América del Norte y América Central (Mioceno tardío-Actualidad) (Carlini & Zurita, 2010). La diversificación del grupo se ve reflejada en la amplia gama de dietas, desde omnívoros generalizados (con una amplia diversidad de hábitos alimenticios, carroñeros, predadores, hasta la elevada especialización animalívora de los Myrmecophagidae) a herbívoros ramoneadores o pastadores, de hábitos selectivos o indiscriminados (Bargo & Vizcaíno, 2008; Vizcaíno *et al.*, 2006, 2008; Vizcaíno, 2009; Zamorano *et al.*, 2018); la heterogeneidad de ambientes que ocupan (áreas abiertas, arboladas, áridas-semiáridas, y diferentes tipos de pastizales, desde fríos a cálidos y subtropicales [Scillato-Yané *et al.*, 1995]), como asimismo, en el gran rango de altitudes en las que se encuentran (Pujos, 2006, 2008; Zurita *et al.*, 2012; Zurita *et al.*, 2017).

Los Cingulata (armadillos y gliptodontes) son los xenartros más antiguos en el registro y están representados por cinco grandes agrupaciones: Dasypodidae, Chlamyphoridae, Pampatheriidae, Pachyarmatheriidae y Glyptodontidae (ver Gibb *et al.*, 2016; Fernicola *et al.*, 2018). Glyptodontidae representa uno de los clados más emblemáticos y de mayor éxito evolutivo dentro de los cingulados fósiles (Zurita *et al.*, 2016). En su extensa historia evolutiva (Eoceno tardío-Holoceno temprano), tanto el registro más antiguo

(McKenna & Bell, 1997) como el más moderno (Gutiérrez *et al.*, 2010) corresponden al actual territorio argentino, habiendo alcanzado una diversidad notable y tamaños a veces gigantescos (Scillato-Yané & Carlini, 1998; Fariña, 2001; Zamorano *et al.*, 2013, 2014a), pudiendo superar los 2300 kg (Soibelzon *et al.*, 2012).

Panochthus Burmeister es uno de los gliptodóntidos más abundantes, diversificados 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 seis especies, a las que recientemente se ha agregado una séptima (Zurita *et al.*, 2017), estas incluyen: (1) *P. intermedius* Lydekker, Ensenadense (Pleistoceno temprano tardío) de la ciudad de Buenos Aires (Argentina) y Cochabamba (Bolivia); (2) *P. subintermedius* Castellanos, Ensenadense (Pleistoceno temprano tardío) de la ciudad de Buenos Aires (Argentina); (3) *P. tuberculatus* (Owen), 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, Bonaerense (Pleistoceno medio) de la provincia de Buenos Aires (Argentina) y los alrededores de Montevideo (Uruguay); (5) *P. greslebini* Castellanos, Lujanense (Pleistoceno tardío) de la provincia de Buenos Aires (Argentina) y Pleistoceno (*sensu lato*) del noreste de Brasil; (6) *P. jaguaribensis* (Moreira), Pleistoceno (*sensu lato*) del noreste de Brasil; y (7) *P. hipsilis* Zurita, Zamorano, Scillato-Yané, Fidel, Iriondo & Gillette, Pleistoceno (*sensu lato*) de la Cordillera Oriental de Bolivia. Junto con *Glyptodon* Owen (Glyptodontinae, Glyptodontini), *Panochthus* es uno de los gliptodontes de mayor distribución latitudinal y altitudinal en América del Sur (Zamorano & Jara Almonte, 2018; Zurita *et al.*, 2009, 2016).

En esta contribución se analizan aquellos materiales asignables a *Panochthus* registrados en áreas de altura, detallándose en cada caso su clasificación sistemática y procedencias geográfica y estratigráfica; asimismo, se realiza una breve descripción y comentarios de cada ejemplar. Por otra parte, se discute la posible relación existente entre las variaciones de la masa corporal y la altitud en los taxones tratados.

Materiales y métodos

La mayoría de los materiales analizados fueron dados a conocer en trabajos previos [MHNS 8, MURB 1906A y MURB 1906B en Zurita *et al.* (2017); MHNC-13491 en Zurita *et al.* (2011); MNPA-V 006598 en Zurita *et al.* (2009); MUFyCA 383 en Castellano (1942); MUSM 3632 en Zamorano & Jara Almonte (2018)]; por otro lado, la publicación que describe minuciosamente a UATF s/n está siendo actualmente preparada. Para la sistemática se siguió el esquema propuesto recientemente por Zamorano (2019). Los ejemplares analizados fueron comparados solamente con *P. tuberculatus* (especie tipo), *P. hipsilis* y *P. intermedius* (las dos últimas son aquí estudiadas), con el fin de evitar extender innecesariamente esta contribución. Todos los valores incluidos en la Tabla 1 se expresan en milímetros (mm), con un margen de error de 1 mm (Fig. 1).

Tabla 1. Medidas de las especies mencionadas. Abreviaturas: LAPCD= longitud antero-posterior siguiendo la curva dorsal; LM= longitud máxima en línea recta; MDEAC= máxima distancia entre *arcos* cigomáticos.

	<i>Panochthus hipsilis</i>	<i>P. tuberculatus</i> (MLP 16-29)	<i>P. intermedius</i> (MHNC 13491)
Cráneo	MURB 1906A		
LM	390	400	420
MDEAC		320	310
Coraza dorsal	MURB 1907B		MLP 16-36
LAPCD	1460	1770	2030
LM	1270	1720	1900
Tubo caudal	MHNS 8		
LM	640*	900	

Referencias. *le falta el extremo distal.

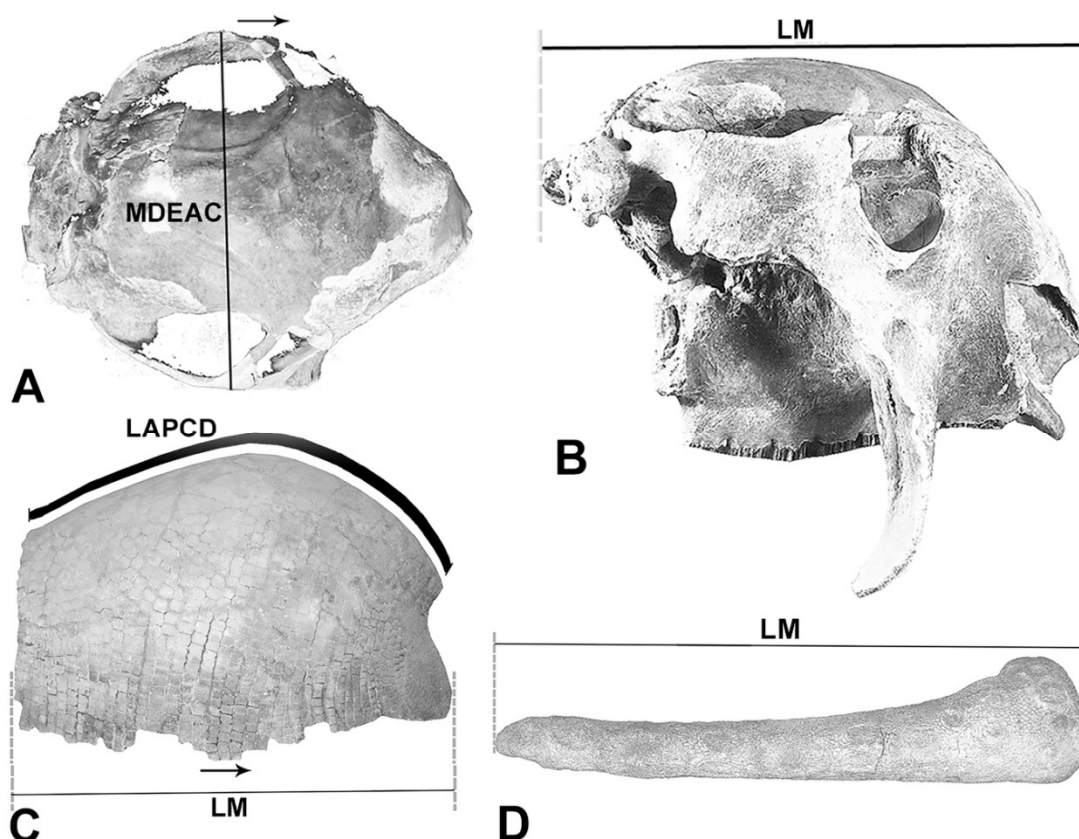


Figura 1. Medidas calculadas. **A**, vista dorsal del cráneo; **B**, vista lateral derecha del cráneo; **C**, vista lateral derecha de la coraza dorsal; **D**, vista lateral derecha del tubo caudal. Abreviaturas. LAPCD= longitud antero-posterior siguiendo la curva dorsal; LM= longitud máxima en línea recta; MDEAC= máxima distancia entre arcos cigomáticos.

Abreviaturas Institucionales

MHNC: Museo de Historia Natural “Alcide d’Orbigny”; Cochabamba, Bolivia. **MHNS:** Museo de Historia Natural de Sucre; Sucre, Bolivia. **MLP:** División Paleontología Vertebrados, Facultad de Ciencias Naturales and Museo, Universidad Nacional de La Plata, Argentina. **MNPA-V:** Museo Nacional Paleontológico – Arqueológico; Tarija, Bolivia (colección vertebrados). **MUFyCA:** Museo Universitario Florentino y Carlos Ameghino, Rosario, Argentina. **MURB:** Museo Universitario “Ricardo Bohorquez”, Potosí, Bolivia. **MUSM:** Museo de Historia Natural de la Universidad Mayor de San Marcos, Lima, Perú. **UATF:** Universidad Autónoma “Tomás Frías,” Potosí, Bolivia.

Sistemática Paleontológica

Superorden XENARTHRA Cope, 1889
 Orden CINGULATA Illiger, 1811
 Suborden GLYPTODONTIA Ameghino, 1889
 Superfamilia GLYPTODONTOIDEA Gray, 1869
 Familia GLYPTODONTIDAE Gray, 1869
 Género *Panochthus* Burmeister, 1866

Especie tipo. *Glyptodon tuberculatus* Owen, 1845

Panochthus hipsilis Zurita, Zamorano, Scillato-Yané, Fidel, Iriondo & Gillette, 2017

- MURB 1906A: cráneo incompleto, y MURB 1906B: dos vértebras, coraza dorsal casi completa, con osteodermos asociados que pertenecen principalmente a la región lateral y otros restos indeterminados (Fig. 2B). Procedencia geográfica y estratigráfica: Pleistoceno tardío de inmediaciones de la ciudad de Potosí (Bolivia). Altitud aproximada: ~4000 m.s.n.m (Fig. 3).

Breve descripción

El cráneo es de morfología similar al de la especie tipo y al de *P. intermedius*, pero de menor tamaño. Como en *P. tuberculatus* y a diferencia de *P. intermedius* (holotipo) la coraza dorsal está elevada anteriormente, es de menor tamaño que la de *P. tuberculatus* y menor aún que aquella del holotipo de *P. intermedius* (ver Tabla 1). Ornamentación de la coraza dorsal completamente reticular, excepto en la penúltima hilera de osteodermos adyacentes a la escotadura caudal y en los osteodermos más latero-ventrales que muestran una figura central, de manera semejante a *P. tuberculatus* y a diferencia de *P. intermedius*, que retiene en las regiones antero-dorsal, postero-dorsal y lateral, osteodermos con figura central.

- MHNS 8: tubo caudal casi completo, al que le falta el extremo distal (Fig. 2A). Procedencia geográfica y estratigráfica: Pleistoceno tardío de las cercanías de la ciudad de Potosí (Bolivia). Altitud: ~4000 m.s.n.m (Fig. 3).

Breve descripción

Pese a estar incompleto por no preservarse el extremo distal, puede estimarse que el tubo caudal de *P. hipsilis* sería más corto que los de *P. tuberculatus* y *P. intermedius* (ver Tabla 1). Su ornamentación tiene mayoritariamente un patrón "en roseta", de manera semejante a *P. intermedius* y a diferencia de *P. tuberculatus*, exhibe un patrón reticulado en la mayoría de su superficie.

Comentarios (MURB 1906A/1906B y MHNS 8)

P. hipsilis, la especie más pequeña del género, es conocida solo por los materiales arriba descriptos. MURB 1906A/1906B es el holotipo de la especie, en tanto que MHNS 8 se atribuyó a esta especie principalmente porque posee la misma procedencia geográfica y estratigráfica, y porque al igual que en *Propanochthus bullifer* y en las demás especies de *Panochthus*, existe una clara relación entre la ornamentación de la superficie de la coraza dorsal y aquella de la escultura externa del tubo caudal.

Panochthus intermedius Lydekker, 1895

- MHNC-13491: ejemplar casi completo, del que se han preservado cráneo y mandíbula, parte del esqueleto postcraneal, escudete cefálico, coraza dorsal casi completa aunque sumamente fragmentada (falta la parte de la región postero-dorsal), fragmentos de algunos anillos caudales y porción proximal del tubo caudal (Fig. 2F) (Zurita *et al.*, 2011). Procedencia geográfica y estratigráfica: Formación Sacaba (Pleistoceno medio-tardío [ver Soruco & Díaz Martínez, 1996]) de Cochabamba, Bolivia. Altitud: ~2600 m.s.n.m (Fig. 3).

Breve descripción

El ejemplar aquí examinado es claramente de menor tamaño que el holotipo (MLP 16-36, coraza dorsal casi completa) (ver Tabla 1). Procedencia estratigráfica y geográfica del holotipo: según Lydekker (1895, p. 34). "Pampeano del Puerto de Buenos Aires". Ensenadense (Pleistoceno temprano-medio) del Puerto de Buenos

Aires (actualmente “Ciudad Autónoma de Buenos Aires”), Argentina. El cráneo es semejante en forma y tamaño a aquellos de *P. tuberculatus* y *P. hipsilis*. Osteodermos de la coraza dorsal con figura central distinguible, rodeada de figuritas periféricas en las regiones antero-dorsal, postero-dorsal y lateral, morfología que los diferencia de los de *P. tuberculatus* y *P. hipsilis*, en las que su ornamentación es mayormente reticular.

Comentarios

La coraza dorsal (MHNC-13491) actualmente está fragmentada en asociaciones de osteodermos, pero fue descubierta casi completa. Comparada con el holotipo de *P. intermedius* (MLP-16-36), la morfología de la superficie expuesta de los osteodermos en las diferentes regiones es prácticamente idéntica, y difiere de todas las especies de *Panochthus*. El tamaño de este ejemplar es sensiblemente menor al del holotipo, similar al de *P. tuberculatus* (ver Zamorano, 2014a) y mayor que *P. hipsilis*.

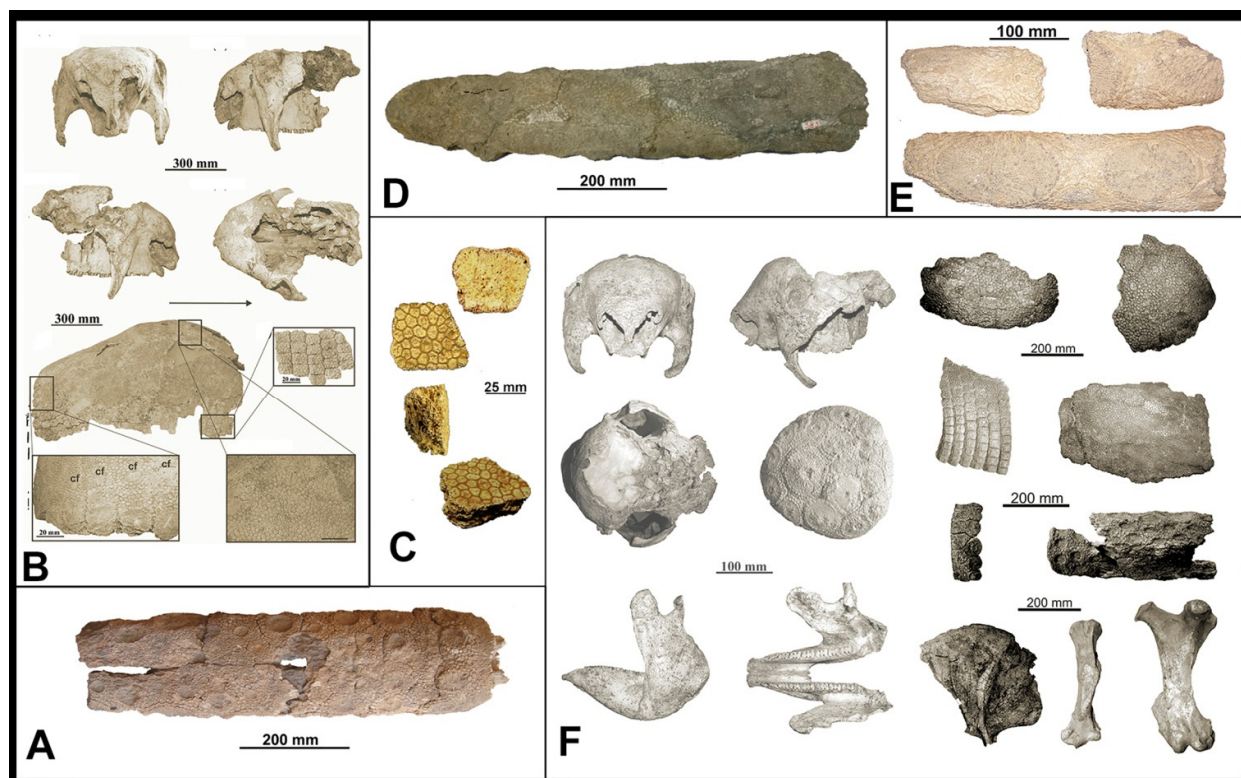


Figura 2. Materiales de *Panochthus* analizados en la presente contribución. A, MHNS 8 (*P. hipsilis*) (modificado de Zurita *et al.*, 2017); B, MURB 1906A/1906B (holotipo de *P. hipsilis*) (modificado de Zurita *et al.*, 2017); C, MUSM 3632 (*Panochthus* sp.); D, MUFyCA 383 (*Panochthus* sp.); E, MNPA-V 006598 (*Panochthus* sp.); F, MHNC-13491 (*P. intermedius*) (modificado de Zurita *et al.*, 2011).

Panochthus sp.

- MNPA-V 006598: un osteodermo aislado de la coraza dorsal (del cual, lamentablemente, no existe registro fotográfico) y tres fragmentos del tubo caudal (Fig. 2E). Procedencia geográfica y estratigráfica: Pleistoceno (*sensu lato*) del Valle de Tarija, Bolivia. Altitud: ~ 1870 m.s.n.m (Fig. 3).

Breve descripción

El osteodermo corresponde a la región medio-dorsal; la superficie expuesta está cubierta completamente con figuritas tuberculares que siguen un claro patrón reticular. Dos fragmentos del tubo caudal corresponden a

la región lateral, que muestra grandes figuras subelípticas rugosas; el fragmento restante, pertenece a la región ventral y posee figuritas tuberculares y figuras centrales.

Comentarios

Zurita *et al.* (2009) examinaron este espécimen y concluyeron que las características de MNPA-V 006598 permiten asignar a este como *Panochthus* sp., esto modificó la asignación original de Hoffstetter (1964: 131-132), quien había atribuido este ejemplar a *Panochthus* cf. *P. tuberculatus*.

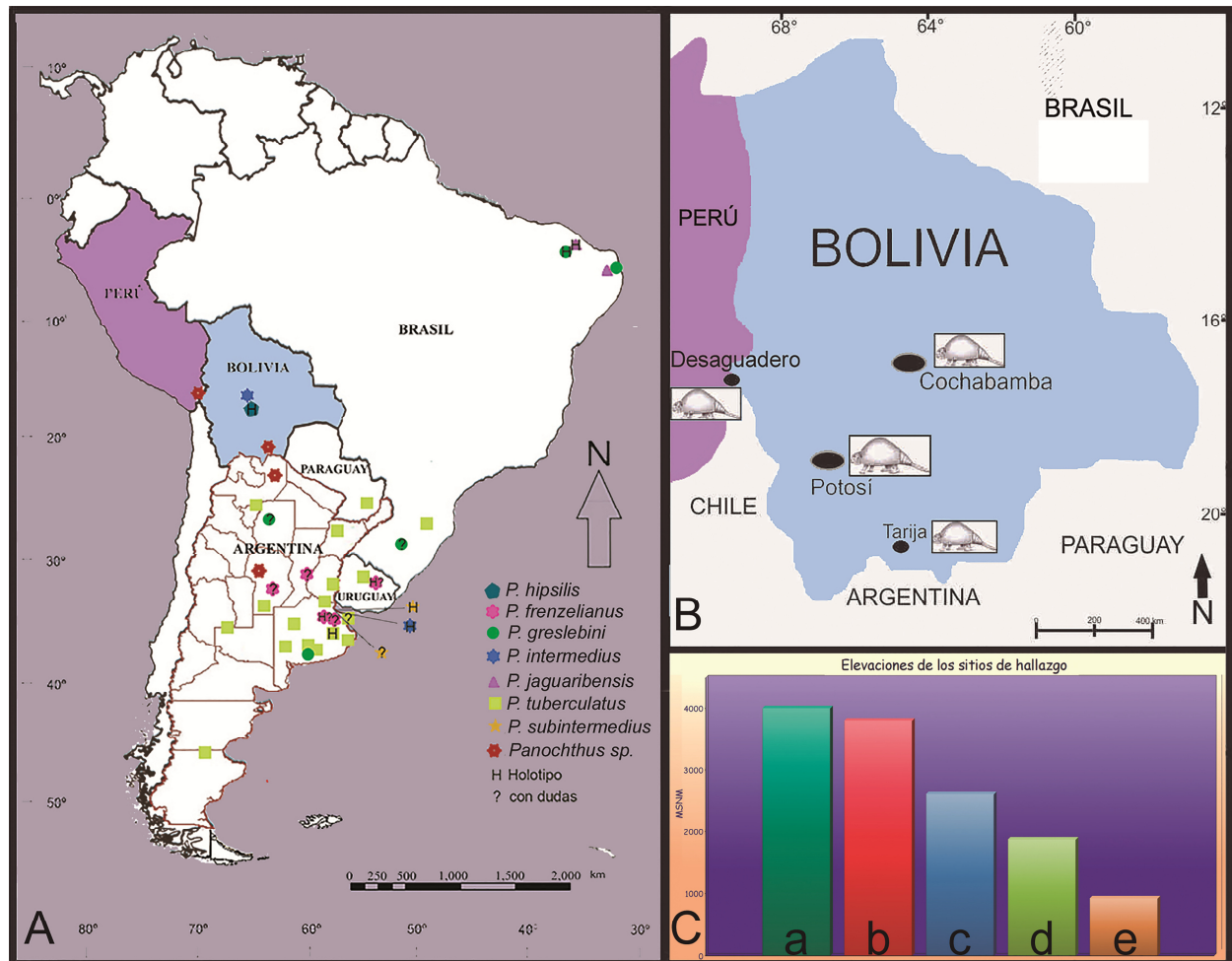


Figura 3. Distribución geográfica de las especies de *Panochthus* y rango decreciente de altitudes de los registros obtenidos a mayores alturas que 900 m.s.n.m. **A**, Distribución geográfica; **B**, localidades donde fueron recuperados los materiales a mayor altitud; **C**, Histograma que muestra las altitudes de los registros de: a, alrededores de Potosí (holotipo de *P. hipsilis*) a ~4000 m; b, Desaguadero, Perú (atribuido a *Panochthus* sp.) a ~3800 m; c, cercanías de Cochabamba, Bolivia (atribuido a *P. intermedius*) a ~2600 m; d, Valle de Tarija, Bolivia (atribuido a *Panochthus* sp.) a ~1870 m; e, Valle de Traslasierra, Nono, Argentina (atribuido a *Panochthus* sp.) a ~920 m (modificado de Zamorano & Jara Almonte, 2018).

- MUFyCA 383: tubo caudal completo, con restos del anillo proximal (Fig. 2D). Procedencia geográfica y estratigráfica: Pleistoceno (*sensu lato*) de las barrancas de Pizarro, margen derecho del río Grande de Nono, Valle de Traslasierra, provincia de Córdoba, Argentina. Altitud: ~ 920 m.s.n.m (Fig. 3).

Breve descripción

Este tubo es más largo que el de *P. hipsilis*, levemente más corto que el de *P. tuberculatus* y mucho más que el de *P. intermedius* (ver Tabla 1). Proximalmente es cónico-cilíndrico y deprimido en la porción distal. En el extremo distal tiene una sola figura apical (ver Zamorano *et al.*, 2015), a diferencia de *P. intermedius*, *P. hipsilis* y de la mayoría de los materiales atribuidos a *P. tuberculatus*. La ornamentación predominante en el tubo caudal posee patrón “en roseta”, aunque en algunos sectores prevalece el patrón reticular.

Comentarios

Este material fue asignado por Castellanos (1942, 1944) y Cruz (2011) a *P. frenzelianus*; sin embargo, Ameghino (1889) reconoció a *Panochthus frenzelianus* basándose en un cráneo, mandíbula, casquete cefálico, osteodermos de la región posterior del caparazón y anillos caudales (ver Fernicola *et al.*, 2014). Zamorano (2012) decide no considerar al material MUFyCA 383 como parte del hipodigma de *P. frenzelianus*. Finalmente, Cruz (2013) lo designa como *Panochthus* sp.

- MUSM 3632: osteoderma aislado de la coraza dorsal (Fig. 2C). Procedencia geográfica y estratigráfica: Pleistoceno (sensu lato) de la ribera del río Desaguadero, departamento de Puno, provincia de Chucuito, Perú. Altitud: ~ 3800 m.s.n.m (Fig. 3).

Breve descripción

Este osteoderma presenta un contorno cuadrilátero trapezoide. Su grosor es menor a aquel de las especies de *Glyptodon*, y superior a las de *Neosclerocalyptus* Paula Couto (ver Zurita, 2007). La superficie dorsal consiste en tubérculos poligonales pequeños y similares entre sí en tamaño, distribuidos por toda la superficie, como en la mayoría de las regiones de la coraza dorsal de *P. tuberculatus* y *P. hipsilis*, y solo en los osteodermos de las regiones que no tienen figura central de *P. intermedius* (ver Zamorano *et al.*, 2014a).

Comentarios

Hoffstetter (1973) registra para Ymata (Puno) *cf. Panochthus*; aunque no brinda datos de este material. Pujos & Salas (2004) realizan una revisión de los registros de xenartros del Perú, mencionando el registro de Hoffstetter (1973) como *cf. Panochthus*, pero sin especificar tampoco el material. Asimismo, Scillato-Yané *et al.* (1995) indican que Perú forma parte de la distribución geográfica de *Panochthus*, sin justificar la mención. Scillato-Yané (com. pers.) manifestó que posiblemente dicho dato haya sido producto de una conversación con Hoffstetter. Este último también explica el motivo de la mención de Perú para la distribución de *Panochthus* en Zamorano *et al.* (2014a), trabajo en el cual Scillato-Yané es coautor. Finalmente, Zamorano & Jara Almonte (2018) confirman el registro y brindan detalles de la identificación taxonómica.

Discusión y conclusiones

Un aspecto interesante a discutir es la probable relación existente entre la altitud geográfica y la masa corporal de los ejemplares de *P. intermedius* analizados. En este sentido, se aprecia que MHNC-13491, proveniente de áreas de altura (Cochabamba), es significativamente menor al hallado en la llanura pampeana (Buenos Aires), MLP 16-36. El material proveniente de las áreas de altura posee una talla similar a la de la especie tipo, mientras que el holotipo es el espécimen de mayor tamaño documentado para el género (Zamorano *et al.*, 2014a) (ver Tabla 1). Esta relación fue señalada también para otros xenartros. Pujos (2008) afirma que los Megatheriinae registrados en altitudes elevadas, excepto *Megatherium* (*Pseudomegatherium*) *celendinense* Pujos (una especie de *Megatherium*, particularmente grande, de los Andes del Norte de Perú [ver Pujos, 2006]), son de menor tamaño que los de altitudes bajas. En gliptodóntidos, Zurita *et al.* (2012) afirman que algunos ejemplares de *Glyptodon* restringidos a las áreas andinas son de menor tamaño que aquellos presentes en la

región Pampeana. Asimismo, la reducción de la talla corporal con la altitud ha sido registrada también en otros linajes de mamíferos placentarios, como milodóntidos (Ameghino, 1899; McDonald *et al.*, 2000), équidos (Alberdi *et al.*, 1995; Alberdi & Prado, 2004) y gonfotéridos (Prado *et al.*, 2005). Como se ha visto en otros grupos (*e.g.*, Tárraga, 2009; Sargis *et al.*, 2018) los taxones mencionados siguen un patrón ecogeográfico inverso a la clásica regla de Bergmann (Bergmann, 1847, pero ver Blackburn *et al.*, 1999), regla para la que se han propuesto diversas modificaciones (*e.g.*, Mayr, 1956; James, 1970; Gaston *et al.*, 2008; McNab, 2010; Gutiérrez-Pinto *et al.*, 2014). Dentro de los xenartros, McDonald *et al.* (2004) proponen que *Paramylodon harlani* (Owen) sigue la regla de Bergmann, en tanto que Brandoni *et al.* (2010) consideran que el menor tamaño de *Myloodon darwini* Owen, del Pleistoceno tardío de la Mesopotamia (Argentina), puede atribuirse a la regla de Bergmann. Sin embargo, el valor de dicha regla es discutido por muchos autores (*e.g.*, Geist, 1987; Meiri & Dayan, 2003; Blackburn & Hawkins, 2004; Brehen & Fiedler, 2004; Meiri *et al.*, 2007; Rodríguez *et al.*, 2008; Barros *et al.*, 2014; Brown *et al.*, 2017). De acuerdo con las últimas publicaciones citadas, una de las principales críticas a la regla de Bergmann es que el incremento de volumen no significa directamente la eficaz regulación de la temperatura, sino que supone una mayor pérdida total de calor corporal, además de una mayor demanda energética (es necesaria una mayor ingesta de alimento). De este modo, la masa corporal podría descender en áreas de altura cuando el alimento se convierte en un factor limitante. De esta manera, la "reducción de la disponibilidad de recursos" (véase Geist, 1987; McNab, 2010) podría ser la razón ecológica que explicaría el menor tamaño de los individuos aquí estudiados comparados con otros estrechamente emparentados (cogenéricos o coespecíficos).

La evidencia paleontológica disponible sugiere que *P. hipsilis* es una especie endémica del Altiplano Boliviano (inmediaciones de Potosí), y que sus restos constituyen los hallazgos asignables a *Panochthus* y, posiblemente, a toda la familia Glyptodontidae, efectuados a mayores alturas (~4000 m.s.n.m). Esta especie debe sumarse a otras especies de la megafauna sudamericana que fueron propios de la región subandina: *Cuvieronius hyodon* (Fischer) (Proboscidea, Gomphotheriidae) (Prado *et al.*, 2005); *Hippidion saldiasi* (Roth), *Equus (A.) andium* Branco, *Equus (A.) insulatus* (Ameghino), *Equus (A.) santaeelenae* (Spillman) y *Equus (A.) lasallei* (Perissodactyla, Equidae) (Alberdi & Prado, 2004).

A modo de síntesis, los registros fehacientes de materiales asignados a *Panochthus* se disponen en un orden decreciente de altura: (1) el holotipo de *P. hipsilis* (MURB 1906A/1906B) y un tubo caudal (MHNS 8), asignados como de *P. hipsilis*, procedentes de los alrededores de Potosí (Bolivia), a ~4000 m.s.n.m; (2) un osteodermo aislado (MUSM-s/n) atribuido a *Panochthus* sp., de Desaguadero (Perú), a ~3800 m.s.n.m; (3) el ejemplar casi completo (MHNC-13491) asignado a *P. intermedius*, de las cercanías de Cochabamba (Bolivia), a ~2600 m.s.n.m; (4) un osteodermo y porciones del tubo caudal (MNPA-V 006598) atribuidos a *Panochthus* sp., del Valle de Tarija (Bolivia), a ~1870 m.s.n.m. Finalmente, uno de los registros m.s.n.m hallados a mayor altitud en Argentina corresponde a un tubo caudal completo (MUFyCA 383) asignado a *Panochthus* sp., proveniente del Valle de Traslasierra, Nono, provincia de Córdoba, a ~920 m.s.n.m.

Agradecimientos

A Alfredo E. Zurita por el envío de fotografías de material hallado en Bolivia. Al revisor (anónimo) y al editor (Dr. Edgardo Ortiz-Jaureguizar) por enriquecer notablemente esta publicación.

Referencias

- Alberdi, M.T., Prado, J.L. & Ortiz-Jaureguizar, E. (1995) "Patterns of body size changes in fossil and living Equini (Perissodactyla)", *Biological Journal of the Linnean Society* 54, pp. 349-370.
- Alberdi, M.T. & Prado, J.L. (2004) *Caballos fósiles de América del Sur, una historia de tres millones de años*, INCUAPA Serie Monográfica 3, pp. 1-269.

- Ameghino, F. (1889) "El mamífero misterioso de la Patagonia (*Neomylodon listai*). Un sobreviviente actual de los megaterios de la antigua Pampa", *La Pirámide*, pp. 3-15.
- Bargo, M.S. & Vizcaíno, S.F. (2008) "Paleobiology of Pleistocene ground sloths (Xenarthra, Tardigrada): biomechanics, morphogeometry and ecomorphology applied to the masticatory apparatus", *Ameghiniana* 45, pp.175– 196.
- Barros, L.A.V.D., Fortes, R.D.R. & Lorini, M.L. (2014) "The Application of Bergmann's Rule to *Carollia perspicillata* (Mammalia, Chiroptera)", *Chiroptera Neotropical* 20, pp. 1243-1251.
- Bergmann, C. (1847) "Über die verhältnisse der wärmeökonomie der thiere zu ihrer grösse", *Gottinger studien* 3, pp. 595-708.
- Blackburn, T.M., Gaston, K.J. & Loder, N. (1999) "Geographic gradients in body size: a clarification of Bergmann's rule", *Diversity and Distributions* 5, pp. 165-174. <https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.1999.00046.x>.
- Blackburn, T.M. & Hawkins, B.A. (2004) "Bergmann's rule and the mammal fauna of northern North America", *Ecology* 27, pp.715-724.
- Brandoni, D., Ferrero, B.S. & Brunetto, E. (2010) "*Myiodon darwini* Owen (Xenarthra, Mylodontinae) from the late Pleistocene of Mesopotamia, Argentina, with remarks on individual variability, paleobiology, paleobiogeography, and paleoenvironment", *Journal of Vertebrate Paleontology* 30, pp. 1547-1558. doi:10.1080/02724634.2010.501449.
- Brehen, G. & Fiedler, K. (2004) "Bergmann's rule does not apply to geometrid moths along an elevational gradient in an andean montane rain forest", *Global Ecology and Biogeography* 13, pp. 7-14. <https://doi.org/10.1111/j.1466-882X.2004.00069.x>.
- Brown, J.S., Kotler, B.P. & Porter, W.P. (2017) "How foraging allometries and resource dynamics could explain Bergmann's rule and the body-size diet relationship in mammals", *Oikos* 126, pp. 224-230. doi: 10.1111/oik.03468.
- Carlini, A.A. & Zurita, A.E. (2010) "An introduction to cingulate evolution and their evolutionary history during the Great American Biotic Interchange: Biogeographical clues from Venezuela". En: Sánchez-Villagra M.R.; Anguiera O.A. & Carlini A.A. (eds.) *Urumaco and Venezuelan Paleontology*, Indiana, Indiana University Press, pp. 233-255.
- Castellanos, A. (1942) "A propósito de los géneros *Plohophorus*, *Nopachthus* y *Panochthus* (3a. Parte)", *Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología* 11, pp. 413-592.
- Castellanos, A. (1944) "Paleontología estratigráfica de los sedimentos neógenos de la provincia de Córdoba", *Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología de la Universidad Nacional del Litoral* 23, pp. 5-47.
- Cruz, L.E. (2011) *La megafauna del Pleistoceno - Holoceno temprano de la Provincia de Córdoba y su comparación con la de Buenos Aires. Sistemática, Bioestratigrafía y Dinámica Faunística*, Tesis doctoral inédita, La Plata, Universidad Nacional de La Plata, 226 pp.
- Cruz, L.E. (2013) "Biostratigraphy and geochronology of the late Cenozoic of Córdoba Province (central Argentina)", *Journal of South American Earth Sciences* 42, pp. 250-259. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2012.06.015>.
- Fariña, R.A. (2001) "Física y Matemáticas para reconstruir la vida en el pasado", *Actas de Fisiología* 6, pp. 45-70.
- Fernicola, J.C., Cruz, L.E. & Porpino, K.O. (2014) "On the type specimen of *Panochthus frenzelianus* Ameghino, 1889 (Xenarthra, Glyptodontia, Panochthidae)", *Ameghiniana* 51 (2), pp. 83-93. <https://doi.org/10.5710/AMEGH.17.12.2013.1804>.
- Fernicola, J.C., Rinderknecht, A., Washington J., Vizcaíno, S. & Porpino, K. (2018) "A new species of *Neoglyptatelus* (Mammalia, Xenarthra, Cingulata) from the late Miocene of Uruguay provides new insights on the evolution of the dorsal armor in cingulates", *Ameghiniana* 55, pp. 233-252. <http://dx.doi.org/10.5710/AMGH.02.12.2017.3150>.
- Gaston, K.J., Chown, S.L. & Evans, K.L. (2008) "Ecogeographical rules: elements of a synthesis", *Journal of Biogeography* 35, pp. 483-500. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01772.x>.
- Gaudin, T.J. & Croft, D.A. (2015) "Paleogene Xenarthra and the evolution of South American mammals", *Journal of Mammalogy* 96, pp. 622-663. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyv073>.
- Geist, V. (1987) "Bergmann's rule is invalid", *Canadian Journal of Zoology* 65, pp. 1035-1038. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyv073>.
- Gibb, G.C., Condamine, F.L., Kuch, M., Enk, J., Moraes-Barros, N., Superina, M., Poinar, H.N. & Delsuc, F. (2016) "Shotgun mitogenomics provides a reference phylogenetic framework and timescale for living xenarthrans", *Molecular Biology and Evolution* 33, pp. 621-642. doi: 10.1093/molbev/msv250.
- Gutiérrez, M.; Martínez, G.; Bargo, M. & Vizcaíno, S. (2010) "Supervivencia diferencial de mamíferos de gran tamaño en la región pampeana en el Holoceno temprano y su relación con aspectos paleobiológicos". En: Gutiérrez, M., De Nigris, M., Fernández, P., Giardina, M., Gil, A., Izeta, A., Neme, G. & Yacobaccio, H. (eds.) *Zooarqueología a principios del siglo XXI: aportes teóricos, metodológicos y casos de estudio*, Buenos Aires, Ediciones del Espinillo, pp. 231-241.
- Gutiérrez-Pinto, N., McCracken, K.G., Alza, L., Tubaro, P., Kopuchian, C., Astie, A. & Cadena, C.D. (2014) "The validity of ecogeographical rules is context-dependent: testing for Bergmann's and Allen's rules by latitude and elevation in a widespread Andean duck", *Biological Journal of the Linnean Society* 111, pp. 850-862. <https://doi.org/10.1111/bij.12249>.
- Hoffstetter, R. (1964) "Les glyptodontes du Pléistocène de Tarija (Bolivie). 1: Genres *Hoplophorus* et *Panochthus*", *Bulletin de la Société Géologique de France* 5, pp. 126-133.

- Hoffsfetter, R. (1973) "Vertebrados cenozoicos y mamíferos cretácicos del Perú". *IV Congreso Latinoamericano de Zoología*, Caracas vol. 2, pp. 971–983.
- James, F.C. (1970) "Geographic size variation in birds and its relationship to climate", *Ecology* 51, pp. 365–390.
- Lydekker, R. (1895) "Contributions to a Knowledge of the Fossil Vertebrates of Argentina. 2: The Extinct Edentates of Argentina", *Anales del Museo de La Plata (Paleontología Argentina)* 3, pp. 1–118.
- Mayr, E. (1956) "Geographical character gradients and climatic adaptation". *Evolution* 10, pp. 105–108.
- McDonald, H.G., Harington, C.R. & Delulis, G. (2000) "The ground sloth, *Megalonyx*, from Pleistocene deposits of the Old Crow Basin, Yukon, Canada", *Arctic* 53, pp. 213–220.
- McDonald, H.G., Agenbroad, L.D. & Manganaro Haden, C. (2004) "Late Pleistocene mylodont ground sloth *Paramylodon harlani* (Mammalia: Xenarthra) from Arizona", *The Southwestern Naturalist* 49, pp. 229–238.
- McKenna, M.C. & Bell, S.K. (1997) *Classification of Mammals Above the Species Level*. New York, Columbia University Press, 640 pp.
- McNab, B.K. (2010) "Geographic and temporal correlations of mammalian size reconsidered: a resource rule", *Oecologia* 164, pp. 13–23. doi: 7/s00442-010-1621-5.
- Meiri, S. & Dayan, T. (2003) "On the validity of Bergmann's rule", *Journal of Biogeography* 30, pp. 331–351. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2003.00837.x>.
- Meiri, S., Yom-Tov, Y. & Geffen, E. (2007) "What determines conformity to Bergmann's rule? ", *Global Ecology and Biogeography* 16, pp. 788–794. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00330.x>.
- Paula Couto, J.C. (1979) *Tratado de Paleomastozoología*, Río de Janeiro, Academia Brasileira de Ciencias, 590 pp.
- Prado, J.L., Alberdi, M.T., Azanza, B., Sánchez, B. & Frassinetti, D. (2005) "The Pleistocene Gomphotheriidae (Proboscidea) from South America", *Quaternary International* 126–128, pp. 21–30. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2004.04.012>.
- Pujos, F. (2006) "*Megatherium celendinense* sp. nov. from the Pleistocene of the Peruvian Andes and the phylogenetic relationships of Megatheriines", *Paleontology* 49(2), pp. 285–306.
- Pujos, F. (2008) "Paleogeographic distribution and anatomical adaptations in Peruvian megatheriine ground sloths (Xenarthra: Megatherioidea)". En: Vizcaino, S.F. & Loughry, W.J. (eds.) *The Biology of the Xenarthra*, Florida, University Press of Florida, Gainesville, pp. 56–63.
- Pujos F. & Salas R. (2004) "A Systematic reassessment and paleogeographic review of fossil Xenarthra from Peru", *Bulletin de l'Institut Français d'Etudes Andines* 33, pp. 331–377.
- Rodríguez, M.A., Olalla-Tárraga, M.A. & Hawkins, B.A. (2008) "Bergmann's rule and the geography of mammal body size in the Western Hemisphere", *Global Ecology and Biogeography* 17, pp. 274–283. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00363.x>.
- Sargis, E.J., Millien, V., Woodman, N. & Olson, L.E. (2018) "Rule reversal: Ecogeographical patterns of body size variation in the common treeshrew (Mammalia, Scandentia)", *Ecology and Evolution* 8, pp. 1634–1645. doi: 10.1002/ece3.3682.
- Scillato-Yané, G.J. (1982) *Los Dasypodidae (Mammalia, Edentata) del Plioceno y Pleistoceno de Argentina.*, Tesis doctoral inédita, La Plata, Universidad Nacional de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, pp. 1–159.
- Scillato-Yané, G.J. & Carlini, A.A. (1998) "Un Gigantesco Gliptodonte en los Alrededores de la Ciudad de La Plata". *Revista Museo, Fundación Museo de La Plata* 11(2), pp. 45–48.
- Scillato-Yané, G.J., Carlini, A.A., Vizcaino, S.F. & Ortiz-Jaureguizar, E. (1995) "Xenarthra". En: Alberdi, M.T., Tonni, E.P. & Leone, G. (eds) *Evolución biológica y climática de la región Pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo Occidental*, España, Monografías del CSIC nº 12, pp. 183–209.
- 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), pp. 113–122. doi: 10.4072/rbp2012.1.19.
- Soruco, R.S. & Díaz Martínez, E. (1996) "Léxico estratigráfico de Bolivia". *Revista Técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos* 17 (1–2), pp. 1–227.
- Tárraga, M.O. (2009) *On the biogeography of vertebrate body size ecological and evolutionary insights from assemblage-level patterns*. Tesis doctoral inédita, Universidad de Alcalá, España, 183 pp.
- Vizcaino, S.F. (2009) "The teeth of the "toothless": novelties and key innovations in the evolution of xenarthrans (Mammalia, Xenarthra)", *Paleobiology* 35, pp. 343–366. DOI: <https://doi.org/10.1666/0094-8373-35.3.343>.
- Vizcaino, S.F., Bargo, M.S., & Cassini, G.H. (2006) "Dental occlusal surface area in relation to body mass, food habits and other biological features in fossil xenarthrans", *Ameghiniana* 43, pp. 11–26.
- Vizcaino, S.F., Bargo, M.S. & Fariña, R.A. (2008) "Form, function and paleobiology in Xenarthrans". En Vizcaino, S.F. & Loughry, W.J. (eds), *The biology of sus the Xenarthra*, University Press of Florida, Gainesville, pp. 86–99.

- Wetzel, R.M. (1982) "Systematics, distribution, ecology, and conservation of South American edentates", *Special publication pyramiding laboratory of ecology* 6, pp. 345-375.
- Zamorano, M. (2012) *Los Panochthini (Xenarthra, Glyptodontidae): sistemática y evolución*, Tesis doctoral inédita, La Plata, Universidad Nacional de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, 269 pp.
- Zamorano, M. (2013) "Diagnosis y nueva descripción de *Propanochthus bullifer* (Burmeister) (Xenarthra, Glyptodontidae). Consideraciones bioestratigráficas y cronológicas de su procedencia", *Spanish Journal of Palaeontology* 28 (2), pp. 285-294.
- Zamorano, M. (2019) "Análisis filogenético de Xenartros (Mammalia), basados en elementos óseos del aparato hioideos. Aspectos sobre la monofilia de gliptodóntidos", *Revista Brasileira de Paleontologia* 22(1), pp. 53-66. doi:10.4072/rbp.2019.1.05.
- Zamorano, M. & Brandoni, D. (2013) "Phylogenetic analysis of the Panochthini (Xenarthra, Glyptodontidae), with remarks on their temporal distribution", *Alcheringa* 37, pp. 442-451. https://doi.org/10.1080/03115518.2013.770224.
- Zamorano M. & Jara Almonte, G. (2018) "Primer registro fehaciente de *Panochthus* (Xenarthra; Cingulata; Glyptodontidae) para Perú", *Acta Geológica Lilloana* 30 (1), pp. 23-30. https://doi.org/10.30550/j.agl/2018.30.1/2.
- Zamorano, M., Scillato-Yané, G.J. & Zurita, A.E. (2013) "An enigmatic and large sized specimen of *Panochthus* (Glyptodontidae, "Panochthini") from the Ensenadan (Early-Middle Pleistocene) of the Pampean region, Argentina", *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84, pp. 847-854. https://doi.org/10.7550/rmb.33819.
- Zamorano M., Scillato-Yané, G.J. & Zurita, A.E. (2014a) "Revisión del género *Panochthus* (Xenarthra, Glyptodontidae)", *Revista del Museo de La Plata*, 14 (72), pp. 1-46.
- Zamorano, M., Taglioretti, M., Zurita, A.E., Scillato-Yané, G.J. & Scaglia, F. (2014b) "El registro más antiguo de *Panochthus* (Xenarthra, Glyptodontidae)", *Estudios Geológicos* 70 (1), e004 doi: 10.3989/egeol.41443.289.
- Zamorano, M., Oliva, C., Scillato-Yané, G.J., Ferreira, J.D. & Zurita, A.E. (2015) "Primer registro de *Panochthus greslebini* Castellanos (Xenarthra, Glyptodontidae, Hoplophorini) para la región Pampeana", *Revista Brasileira de Paleontologia* 18(3), pp. 555-564. doi: 104072/rbp2015.3.16.
- Zamorano, M., Scillato-Yané, G.J., Soibelzon, E., Soibelzon, L.H., Bonini, R. & Rodriguez, S. (2018) "Hyoid apparatus of *Panochthus* sp. (Xenarthra; Glyptodontidae) from the Late Pleistocene of the Pampean region (Argentina). Comparative description and muscle reconstruction". *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 288, pp. 205-219. doi: 10.1127/njgpa/2018/0733 007.
- Zurita, A.E. (2007) *Sistemática y evolución de los Hoplophorini (Xenarthra, Glyptodontidae, Hoplophorinae. Mioceno tardío-Holoceno temprano). Importancia bioestratigráfica, paleobiogeográfica y paleoambiental*, Tesis doctoral inédita, La Plata, Universidad Nacional de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, 367 pp.
- Zurita, A.E., Miño-Boilini, A.R., Soibelzon, E., Carlini, A.A. & Paredes Ríos, F. (2009) "The diversity of Glyptodontidae (Xenarthra, Cingulata) in the Tarija Valley (Bolivia): systematic, biostratigraphic and paleobiogeographic aspects of a particular assemblage", *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 251, pp. 225-237. doi: 10.1127/0077-7749/2009/0251-0225.
- Zurita, A.E., Zamorano, M., Scillato-Yané, G.J., González Ruiz, L.R., Rivas Durán, B. & Céspedes Paz, R. (2011) "An exceptional Pleistocene specimen of *Panochthus* Burmeister (Xenarthra, Glyptodontidae) from Bolivia: its contribution to the understanding of the early-middle Pleistocene Panochthini", *Comptes rendus Palevol* 8, pp. 655-664. doi:10.1016/j.crpv.2011.08.002.
- Zurita, A.E., Miño-Boilini, A.R., Francia, A. & Arenas-Mosquera, J.E. (2012) "The Pleistocene Glyptodontidae Gray, 1869 (Xenarthra: Cingulata) of Colombia and some considerations about the South American Glyptodontinae". *Revista Brasileira de Paleontologia* 15(3), pp. 273-280. doi:10.4072/rbp.2012.3.04.
- Zurita, A.E., Scillato-Yané, G.J., Ciancio, M., Zamorano, M. & González Ruiz, L.R. (2016) "Los Glyptodontidae (Mammalia, Xenarthra): historia biogeográfica y evolutiva de un grupo particular de mamíferos acorazados". En: Agnolin, F.L., Lio, G.L., Brisson Egli, F., Chimento, N.R. & Novas F.E. (eds) *Historia evolutiva y paleobiogeográfica de los vertebrados de América del Sur. XXX Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados*, Buenos Aires, Contribuciones del MACN 6, pp. 249-262.
- Zurita, A.E., Zamorano, M., Scillato-Yané, G.J., Fidel, S., Iriondo, M. & Gillette, D. (2017) "A new species of *Panochthus* Burmeister (Xenarthra, Cingulata, Glyptodontidae) from the eastern cordillera, Bolivia", *Historical Biology*. doi: 10.1080/08912963.2016.1278.