

Artículo Original

Nuevos registros fósiles de *Onthophagus pilauco* Tello, Verdú, Rossini y Zunino, 2021 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae), revelan un patrón morfológico único entre los *Onthophagus* americanos

New fossil records of *Onthophagus pilauco* Tello, Verdú, Rossini and Zunino, 2021 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae), reveal an unique morphological pattern among American *Onthophagus*

Francisco Tello^{1,2*} , Michele Rossini³ , Mario Pino^{1,2}  y José R. Verdú⁴ 

¹Transdisciplinary Center for Quaternary Research (TAQUACH), Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile. ²Fundación para los Estudios Patrimoniales Pleistocénicos de Osorno, Osorno, Chile. ³Finnish Museum of Natural History (LUOMUS), University of Helsinki, Pohjoinen Rautatiekatu 13, Helsinki, 00014, Finlandia. ⁴I.U.I. CIBIO, Universidad de Alicante, Alicante, España. ✉ ftelloa@yahoo.cl

ZooBank: urn:lsid:zoobank.org:pub:7F526227-26AA-4BD3-925D-4514CA56E008

<https://doi.org/10.35249/rche.47.4.21.19>

Resumen. Se describen e ilustran nuevos hallazgos de restos fósiles de uno de los escarabajos estercoleros de Pilauco, *Onthophagus pilauco* Tello, Verdú, Rossini y Zunino, 2021 (Coleoptera: Scarabaeidae), extinto en la base de la cronozona Younger Dryas, al fin del Pleistoceno (~12.800 años antes del presente) en la Patagonia norte de Chile. Análisis recientes de material procedente del sitio Pilauco permitieron registrar nuevos restos fósiles pertenecientes a *O. pilauco*, incluidos restos de cípeos con un cuerno central excepcional que asignamos a especímenes machos. Los nuevos descubrimientos nos permitieron revisar la descripción propuesta anteriormente por los descriptores y atribuir el sexo hembra al holotipo de *O. pilauco*. A la luz de los conocimientos actuales sobre el género, se discute la singularidad de este carácter fenotípico (*i.e.*, cuerno del disco del cípeo) dentro de los *Onthophagus* americanos y la posible relación con grupos de la región asiática. A partir de esto, sugerimos que las novedades morfológicas observadas en *O. pilauco*, corresponden a rasgos únicos entre los *Onthophagus* americanos, que posiblemente se originaron a partir del aislamiento durante la última glaciación en la Patagonia norte de Chile.

Palabras claves: Escarabajos estercoleros; escarabajo fósil; extinción; morfología; Pleistoceno.

Abstract. New findings of fossil remains of one of the Pilauco dung beetles, *Onthophagus pilauco* Tello, Verdú, Rossini and Zunino, 2021 (Coleoptera: Scarabaeidae), extinct at the base of the Younger Dryas chronozone at the end of the Pleistocene (~12,800 years before the present) in northern Patagonia, Chile, are described and illustrated. Recent analyses of material from the Pilauco site allowed us to record new fossil remains belonging to *O. pilauco*, including the clypeal remains with an exceptional cephalic horn, which we assign to male specimens. The new discoveries lead us to revise the previous description provided by descriptors, and to consider that the holotype of *O. pilauco* as a female specimen. In the light of current knowledge about the genus, the uniqueness of this phenotypic character (*i.e.*, horn in the disc of the clypeus) within the American and Asiatic *Onthophagus* are discussed. From this, we suggest that the morphological novelties observed in *O. pilauco* correspond to unique traits among the American *Onthophagus*, which possibly originated from isolation during

Recibido 5 Noviembre 2021 / Aceptado 10 Diciembre 2021 / Publicado online 28 Diciembre 2021
Editor Responsable: José Mondaca E.

the last glaciacion in northern Chilean Patagonia.

Key words: Dung beetles; extinction; fossil beetles; morphology; Pleistocene.

Introducción

El escarabajo estercolero de Pilauco, *Onthophagus pilauco* Tello, Verdú, Rossini y Zunino, 2021 (Coleoptera: Scarabaeidae), corresponde a la primera especie nueva del orden Coleoptera descrita como extinta para el Pleistoceno tardío en Chile, datada en ~13.520 años antes del presente (en adelante referido como: años cal AP). Basados en el análisis morfológico y su relación sistemática dentro de *Onthophagus* Latreille, Tello *et al.* (2021) sugieren que esta especie se diversificó en Chile durante el Mioceno-Plioceno (5-1 Ma) a partir de *Onthophagus sensu lato*, gracias a la colonización de la megafauna proveniente del hemisferio norte durante el Gran Intercambio Biótico Americano. Así, al momento de la última extinción masiva de la megafauna en Sudamérica (~83% de los mamíferos con peso mayor a 40 kg durante la transición Pleistoceno-Holoceno), los organismos dependientes de estos grandes animales fueron afectados en cuanto a su distribución, diversidad, hospedantes, y en casos drásticos se extinguieron (Beltrame *et al.* 2020; Tello *et al.* 2021). Sin embargo, aún son escasos los antecedentes paleoecológicos y fósiles que permitan discutir esta idea.

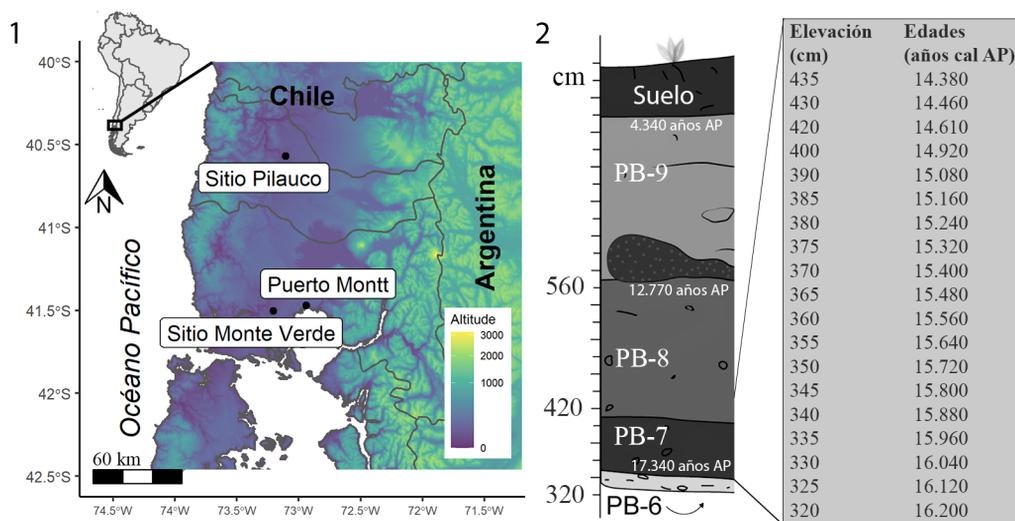
Onthophagus pilauco fue descrito a partir de un ejemplar recuperado de los depósitos del sitio Pilauco, Osorno, Chile (Fig. 1). Según Tello *et al.* (2021), el número limitado de caracteres morfológicos observados en los restos fósiles de *O. pilauco* indicarían una posible afinidad con los *Onthophagus* actualmente incluidos en el grupo *O. hircus*, particularmente con las especies del complejo *O. osculatii* (Rossini *et al.* 2018). Por lo tanto, se esperaría que los representantes actuales y afines a *O. pilauco* sean *O. confusus* Boucomont, 1932 y *O. insularis* Boheman, 1858, ambas especies distribuidas en la vertiente andina del Pacífico de Ecuador (aunque *O. confusus* se distribuye hasta el norte del Perú) (Rossini *et al.* 2018). Sin embargo, Tello *et al.* (2021) realizaron una descripción parcial de *O. pilauco*, como consecuencia de la falta de restos fósiles adicionales y del deterioro del holotipo.

El objetivo de este trabajo es examinar nuevos ejemplares fósiles obtenidos desde el sitio Pilauco, hallados a partir de muestras de sedimento previamente excavados y almacenados. Así mismo, se describe la diversidad morfológica observada en los nuevos registros, y estos ejemplares adicionales se comparan con el material tipo, con el fin de clarificar la identidad fenotípica de ejemplares machos y hembras; se evalúa la distribución cronológica y estratigráfica en el sitio Pilauco; a partir de la examinación morfológica, se sugieren nuevas hipótesis taxonómicas; y, finalmente, se discuten los posibles eventos biogeográficos que promovieron la aparición de las novedades morfológicas estudiadas en *O. pilauco*.

Materiales y Métodos

Abreviaturas. CEMT Seção de Entomologia da Coleção Zoológica, Universidade Federal de Mato Grosso, Cuiabá, Brasil (F. Z. Vaz-de-Mello); CEKU Colección Ernesto Krahrmer, Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile (C. Montalva); CMNC Canadian Museum of Nature, Gatineau, Quebec, Canadá (F. Génier); LNP Laboratorio Natural Pilauco, Osorno, Chile (A. Abarzúa); MNHNC Museo Nacional de Historia Natural, Santiago, Chile (M. Elgueta); MPDO Museo Pleistocénico de Osorno, Osorno, Chile (G. Peralta); MZ Colección Privada de Mario Zunino, Asti, Italia (M. Zunino); MZUF Museo di Storia Naturale dell'Università di Firenze, Florencia, Italia (L. Bartolozzi); NMPC Národní Muzeum, Praga, República Checa (J. Hájek).

Contexto paleoambiental del sitio Pilauco. El sitio Pilauco (arqueológico, paleontológico y astrofísico Pilauco: 40°34'S, 73°07'O, Fig. 1) fue descubierto en 1986 por obreros que construían los cimientos de las casas de la población Los Notros, en la ciudad de Osorno de Chile (Pino 2017), y que hoy corresponde al Laboratorio Natural Pilauco (LNP). El sitio se caracteriza por poseer una estratigrafía nítida, correspondiente a sedimentos depositados desde el Pleistoceno tardío al Holoceno medio (14.300 ± 40 a 3.944 ± 30 años ¹⁴C AP; equivalentes a 17.340 y 4.340 años cal: Pino *et al.* 2019; Stuiver y Reimer 1993; Hogg *et al.* 2020). Desde el año 2007, cuando comenzaron los estudios formales de estos depósitos, se han reportado numerosos fósiles de megafauna extinta, tales como *Notiomastodon platensis* (Ameghino, 1888) (Gomphoteriidae), *Equus (Amerhippus) andium* (Branco, 1883) (Equidae), una especie de *Xenarthra* Cope, 1889, *Hemiauchenia cf. paradoxa* (Gervais y Ameghino, 1880) (Camelidae) (Recabarren 2020; Recabarren *et al.* 2011) y *Antifer ultra* (Ameghino, 1889) (Cervidae) (Lira *et al.* 2020); mamíferos modernos de menor tamaño, tales como, coipo (*Myocastor coypus* Molina, 1782) y pudú (*Pudu cf. puda* Molina, 1782) (González *et al.* 2010; González *et al.* 2014; Pino *et al.* 2013); polen y semillas, que indican la predominancia de especies no arbóreas de las familias Asteraceae, Poaceae y Solanaceae (Abarzúa *et al.* 2020); plantas de ambientes lacustres y especies arbóreas, tales como *Saxegothaea conspicua* Lindl., *Nothofagus cf. dombeyi* (Mirb.) Oerst. y *Weinmannia trichosperma* Cav. (Abarzúa *et al.* 2020); 22 *taxa* modernos y una especie extinta (*O. pilauco*) de coleópteros (Tello *et al.* 2017; Tello *et al.* 2020; Tello *et al.* 2021). Adicionalmente, los restos arqueológicos del sitio corresponden en general a material lítico expeditivo (Navarro-Harris *et al.* 2020; Pérez-Balarez *et al.* 2021) e icnofósiles de huellas humanas (Moreno *et al.* 2019). Estos registros permiten incluir a Pilauco junto a Monte Verde (Dillehay 1989; Dillehay *et al.* 2015), como uno de los sitios más antiguos con presencia humana para el Cono Sur de América (Fig. 1).



Figuras 1-2. 1. Mapa de ubicación del sitio Pilauco. 2. Esquema estratigráfico de los depósitos de la transición Pleistoceno tardío a Holoceno medio del sitio Pilauco (izquierda), elevación (cm) y fechas interpoladas (años cal. A.P.) desde un modelo de edad (ver Anexo 1 y Anexo 2). El holotipo de *O. pilauco* fue registrado a una elevación de 382 cm, equivalente a 15.210 años cal AP. / 1. Location map of Pilauco site. 2. Stratigraphic diagram of the deposits of the Late Pleistocene to Middle Holocene transition of the Pilauco site (left), elevation (cm) and interpolated dates (cal yrs BP) from an age model (see Anexo 1 and Anexo 2). The holotype of *O. pilauco* was recorded at 382 cm, equivalent to 15,210 cal yrs BP.

Cronoestratigrafía. Pino *et al.* (2013) definieron la estratigrafía del sitio en base a criterios sedimentológicos, destacando cuatro de las ocho capas registradas en sitio (estratigrafía en la Fig. 2), correspondientes a: PB-6, grava compuesta por clastos de 1-15 cm de diámetro; PB-7, turba de matriz pardo muy oscuro (10 YR 3/1) con clastos aislados de origen andino de hasta 7 cm. Se apoya con discordancia erosiva sobre PB-6. En esta capa es posible observar la mayor cantidad de restos orgánicos fosilizados; PB-8, turba de composición muy similar a PB-7, pero de color levemente más marrón (2,5Y 4/2) y con menor número de osamentas fósiles; PB-9: turba de color negro (2,5 Y 2/0), rica en restos vegetales carbonizados y sin registros de animales fósiles hasta la fecha. Entre las capas PB-8 y PB-9 se sitúa una singularidad sedimentológica de pocos milímetros, que refleja una abrupta transición entre una capa y otra. Esta singularidad ha sido recientemente definida como el nivel donde se pueden observar evidencias de partículas de origen extraterrestre, resultado del impacto de un meteorito lejano, a los ~12,8k años cal AP (Pino *et al.* 2019).

Excavación y procesamiento del material fósil. Los insectos fósiles fueron recuperados mediante el método de flotación tradicional, que consiste en diluir los sedimentos en agua para separar los restos orgánicos de la matriz sedimentaria (Ashworth *et al.* 1989; Tello y Torres 2020). Para este propósito, se utilizó una máquina de flotación, desarrollada especialmente para esta finalidad (Tello y Torres 2020). Se utilizaron 48 bloques obtenidos desde las capas PB-7 y PB-8. Cada bloque de sedimento contenía un peso aproximado de 4 kg, totalizando un estimado de ~192 kg de sedimentos procesados. Una vez separados, los fósiles fueron recuperados con una malla fina. Posteriormente, los restos de insectos y otros artrópodos fueron examinados bajo un estereomicroscopio Leica S6D, de aumentos 10-40x. Finalmente, los ejemplares analizados fueron montados, almacenados en cajas entomológicas tradicionales y destinados al MPDO (3 machos *major*, 5 machos *minor* y 7 hembras), MNHNC (1 macho *minor* y 1 hembra) y CEKU (1 hembra).

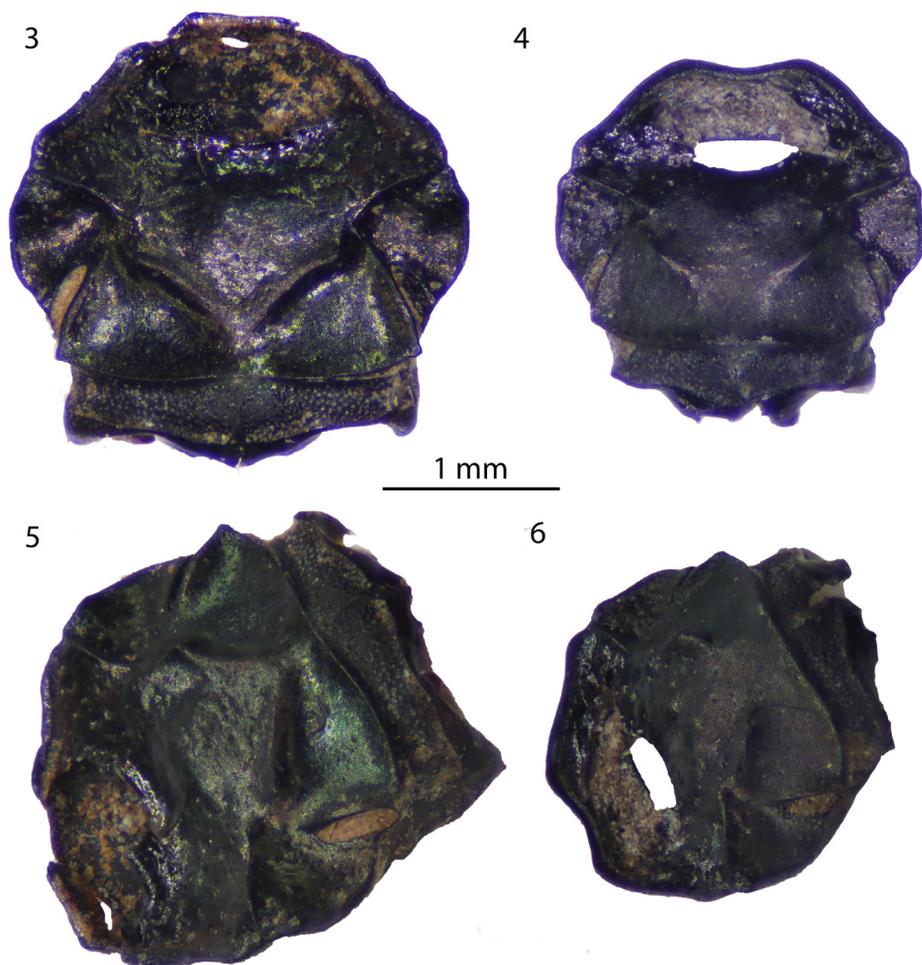
El ordenamiento taxonómico y la nomenclatura fue basaron en el trabajo de Rossini *et al.* (2018). Los restos fósiles fueron comparados con las especies sudamericanas del género *Onthophagus* (ver discusión) depositadas en las colecciones CEMT, CMNC, MZUF, CPMZ, NMPC, y con el holotipo depositado en MPDO, mientras que dos ejemplares fueron destinados al MNHNC. La información obtenida de las etiquetas fue integrada a este trabajo separadas por el símbolo "/" y los comentarios descriptivos se aportan usando el símbolo "[]".

Las imágenes fueron obtenidas utilizando una cámara Canon M100 unida al objetivo del estereomicroscopio. Para este propósito, se obtuvieron múltiples capturas que fueron apiladas con el software Helicon Focus v 7.6.6. La Fig. 1 fue desarrollada utilizando el software R v4.0.2, utilizando los paquetes "sf", "rworldxtra", "rgeos", "raster", "ggrepel", "ggspatial" y "ggplo2", con la distribución RStudio (R Core Team 2020). Las ilustraciones fueron creadas con el software Illustrator CC2020. Todas las imágenes fueron editadas con el software Photoshop CC2021.

Resultados

En base a las 48 unidades de muestreo (bloques de sedimento), se recuperaron 18 nuevos restos fósiles de *O. pilauco* para los depósitos de la capa PB-7 y PB-8 en el sitio Pilauco. Los fósiles abarcan edades estimadas calibradas e interpoladas desde ~16.200 hasta ~14.300 años cal AP (caja gris en la Fig. 2). Del total del material analizado, 7 restos corresponden a cabezas de ejemplares machos y 6 a hembras, mientras que 4 restos corresponden a cuernos separados de la cabeza, y 1 fragmento del clipeo con un cuerno atribuible a un macho *minor*.

Onthophagus pilauco Tello, Verdú, Rossini y Zunino, 2021
(Figs. 3-17)



Figuras 3-6. Vista dorsal y laterodorsal de *Onthophagus pilauco* macho. 3, 5. Macho *major*. 4, 6. Macho *minor*. / Dorsal and laterodorsal view of male *Onthophagus pilauco*. 3, 5. Major male. 4, 6. Minor male.

Material examinado (n=18): Machos (n=7) [N°1] a) "Cuad.: 17AA / N - / Prof.: 461 / Col.: F. Tello / Fecha: 08.V.2021 / NE -", b) "PILAUCO MHMOP/PI/17AA-080521-SIRNJV", c) "*Onthophagus pilauco* Tello, Verdú, Rossini & Zunino, 2021 ♂". [N°2] a) "Cuad.: 17AA / N - / Prof.: 461 / Col.: F. Tello / Fecha: 08.V.2021 / NE -", b) "PILAUCO MHMOP/PI/12AA-260321-JH08ZD", c) [mismos datos que N°1]. [N°3] a) "Cuad.: 16B / N - / Prof.: 441 / Col.: F. Tello / Fecha: 07.V.2021 / NE -", b) "PILAUCO MHMOP/PI/16B-070521-IMZCWS", c) [mismos datos que N°1]. [N°4] a) "Cuad.: 17AA / N - / Prof.: 431 / Col.: F. Tello / Fecha: 28.V.2021 / NE -", b) "PILAUCO / MHMOP/PI/16B-070521- Q6B2ZC", c) [mismos datos que N°1]. [N°5] a) "Cuad.: 12AA / N°247 / Prof.: 421 / Col.: F. Tello / Fecha: 04.III.2021 / NE -", b) "PILAUCO / MHMOP/PI/12AA-030421- ZTI80D", c) [mismos datos que N°1]. [N°6] a) "Cuad.: 15A / N° - / Prof.: 420 / Col.: F. Tello / Fecha: 28.IV.2021 / NE -", b) "PILAUCO / MHMOP/PI/15A-280421-MTD0VH", c) [mismos datos que N°1]. [N°7] a) "Cuad.: 16AA / N° 21 / Prof.: 410 / Col.: F. Tello / Fecha: 13.IV.2021 / NE -", b) "PILAUCO / MHMOP/PI/16AA-130421-NANQYE", c) [mismos datos que N°1]. **Hembras (n = 6)** [N°8] a) "Cuad.:

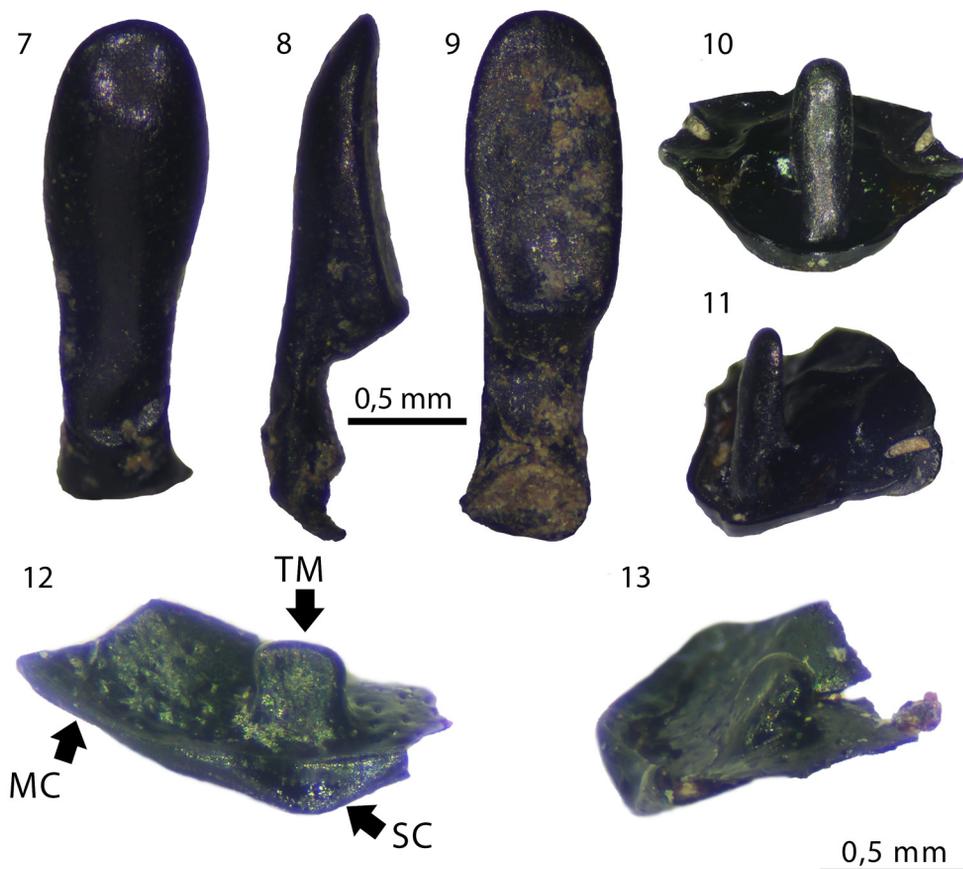
14A / N° - / Prof.: 397 / Col.: F. Tello / Fecha: 24.III.2021 / NE -", b) "PILAUCO / MHMOP/PI/14A-240321-D5XA39", c) "*Onthophagus pilauco* Tello, Verdú, Rossini & Zunino, 2021 ♀". [N°9] a) "Cuad.: 12AA / N°247 / Prof.: 241 / Col.: F. Tello / Fecha: 04.III.2021 / NE -", b) "PILAUCO / MHMOP/PI/12AA-030421-7VMHZV", c) [mismos datos que N°8]. [N°10] a) "Cuad.: 16AA / N°- / Prof.: 460 / Col.: F. Tello / Fecha: 30.IV.2021 / NE -", b) "PILAUCO / MHMOP/PI/16AA-300421-OUI12F", c) [mismos datos que N°8]. [N°11] a) "Cuad.: 17A / N°- / Prof.: 407 / Col.: F. Tello / Fecha: 07.IV.2021 / NE -", b) "PILAUCO / MHMOP/PI/17A-070421-RIVST3", c) [mismos datos que N°8]. [N°12] a) "Cuad.: 12AA / N°- / Prof.: 241 / Col.: F. Tello / Fecha: 04.III.2021 / NE -", b) "PILAUCO / MHMOP/PI/12AA-040321-OYCE76", c) [mismos datos que N°8]. [N°13] a) "Cuad.: 16AA / N°- / Prof.: 460 / Col.: F. Tello / Fecha: 30.IV.2021 / NE -", b) "PILAUCO / MHMOP/PI/16AA-301521-OYCE76", c) [mismos datos que N°8]. **Otro material examinado. Macho *minor* con cuerno (n = 1).** [N° 14] a) "Cuad.: 17AA / N°- / Prof.: 431-430 / Col.: F. Tello / Fecha: 28.05.2021 / NE -", b) "PILAUCO / MHMOP/PI/12AA-040321- N4MZXN". **Cuernos del clípeo de ejemplares macho *major* (n = 4).** [N° 15] a) "Cuad.: 10AA / N°- / Prof.: 490 / Col.: F. Tello / Fecha: 25.05.2021 / NE -", b) "PILAUCO / MHMOP/PI/10AA-250521- DNPV9". [N° 16] a) "Cuad.: 15AA / N°- / Prof.: 470/ Col.: F. Tello / Fecha: 05.VII.2021 / NE -", b) "PILAUCO / MHMOP/PI/15AA-050721-AGCM74". [N° 17] a) "Cuad.: 16AA / N°- / Prof.: 410-419/ Col.: F. Tello / Fecha: 13.VI.2021 / NE -", b) "PILAUCO / MHMOP/PI/16AA-130621- A8JRPD". [N°18] [Mismos datos que N°3, añadido a la misma puntilla].

Descripción del macho (n=12). Cabeza (Figs. 3-13): Macho *major* de color predominante verde, cobrizo o negro, brillante o semiopaco; microescultura del tegumento lisa; clípeo subtrapezoidal, notoriamente curvado hacia arriba; disco del clípeo y frente con puntuación fina en la porción central, profunda y redondeada hacia el margen que divide el clípeo de la gena; genas claramente expandidas más allá del clípeo (margen de la cabeza con una muesca en la unión clípeogenal), notoriamente o moderadamente curvadas, sin puntuación aparente o con pocos puntos (~4) en la porción anterior; sutura clípeogenal entera hasta los cuernos frontales; carenas frontoclipeal y frontal ausentes; presenta un cuerno largo en el disco del clípeo, más ancho en la porción media y superior en vista frontal (Fig. 7), cuerno con disco elipsoidal prominente en vista ventral (Figs. 8-9); cuernos de la frente notoriamente achatados, expandidos hasta la base (carenados), notoriamente avanzados, es decir, ubicados en la posición medial del disco de la frente formando una línea con el ápice de la foseta del ojo, ambos cuernos de la frente forman una "V" expandida sin unirse en la frente; ojos pequeños en vista dorsal, separados por al menos 12 veces el ancho de la foseta ocular, foseta más larga que ancha; quillas paraocular y postoccipital enteramente conectadas (sin división en la base de la frente), bien desarrolladas y sobresalientes en vista lateral.

Variación. Los machos *minor* se diferencian de los *major* por el tamaño y forma del cuerno del clípeo, siendo más largo en las formas *major* (Figs. 7-11), mientras que en las formas *minor* el cuerno es reducido y tan ancho como largo, sin el disco elipsoidal prominente (Figs. 12-13); la cabeza de los machos *minor* es de menor tamaño, siendo estos ~0,8 veces el tamaño de uno *major*; tegumento opaco; clípeo levemente curvado hacia arriba; y cuernos de la frente notoriamente separados entre sí 0,5 veces el largo de los mismos, mientras que la separación de los cuernos de la frente en los machos *major* es significativamente menor (Figs. 3-6).

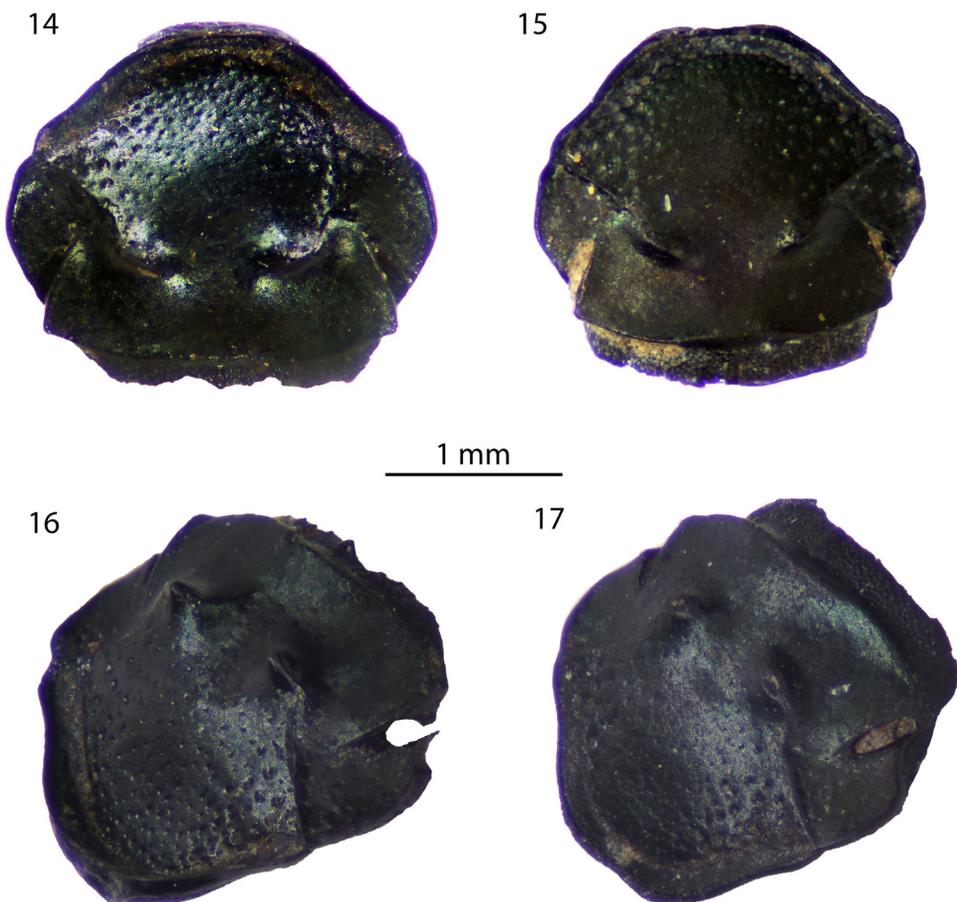
Redescripción de la hembra (n=6). Cabeza (Figs. 14-17): Color predominante verde brillante o semi-opaco; microescultura del tegumento lisa; clípeo subtrapezoidal, leve o notoriamente curvado hacia arriba en su extremo; disco del clípeo y frente con puntuación

fina en la porción central, profunda y redondeada llegando hasta la carena que divide el cíleo de la mejilla; porción central del surco del cíleo con una hendidura profunda y ovalada; genas claramente expandidas más allá del cíleo (margen de la cabeza con una muesca en la unión cíleo-genal), notoriamente o moderadamente curvadas; carenas frontocíleo y frontal ausentes; cuernos de la frente bien desarrollados, forma semitriangular o cónica, aguzado o redondeado en su ápice, notoriamente avanzados, es decir, ubicados en la posición medial del disco de la frente formando una línea con el ápice de la foseta del ojo; ojos pequeños en vista dorsal, foseta más larga que ancha, separados por al menos 10 veces el ancho de la foseta; quillas paraocular y postoccipital enteramente conectadas (sin división en la base de la frente), bien desarrolladas y sobresalientes en vista lateral.



Figuras 7-13. Cuernos del cíleo presentes en los machos *mayor* y *menor* de *Onthophagus pilauco*. 7. Vista frontal del cuerno cíleo en la forma *mayor*. 8. Vista lateral del cuerno cíleo en la forma *mayor*. 9. Vista dorsal del cuerno cíleo en la forma *mayor*. 10. Reconstrucción fotográfica en vista frontal de la forma *mayor*. 11. Reconstrucción fotográfica en vista laterodorsal de la forma *mayor*. 12. Vista frontal de un fragmento del cíleo y cuerno del cíleo de la forma *menor*. 13. Vista laterodorsal de un fragmento del cíleo y cuerno del cíleo de la forma *menor*. MC: margen del cíleo. TM: cuerno del disco del cíleo. SC: surco del cíleo. / Clypeal horns observed in both *minor* and *major* male forms of *Onthophagus pilauco*. 7. Dorsal view of the clypeal horn in the *major* form. 8. Lateral view of the clypeal tubercle in the *major* form. 9. Dorsal view of the clypeal tubercle in the *major* form. 10. Photographic reconstruction of frontal view of the *major* form. 11. Photographic reconstruction in laterodorsal view of the *major* form. 12. Frontal view of a fragment of the clypeus and clypeal horn of the *minor* form. 13. Laterodorsal view of a fragment of the clypeus and clypeal horn of the *minor* form. MC: margin of clypeus. TM: Clypeal horn. SC: clypeal groove.

Variación en hembras. Largo máximo de la cabeza: 2,0-2,5 mm. Ancho máximo de la cabeza: 1,8-3,0 mm. Se observa una leve variación entre hembras; aquellos de aspecto brillante presentan cuernos aguzados en su ápice y de tamaño mayor (Figs. 14, 16), mientras que las de aspecto semiopaco presentan cuernos cónicos y de menor tamaño (Figs. 15, 17).



Figuras 14-17. 14-15. Vista dorsal de *Onthophagus pilauco* hembra. 16-17. Vista laterodorsal de *Onthophagus pilauco* hembra. / 14-15. Dorsal view of females *Onthophagus pilauco*. 16-17. Laterodorsal view of females *Onthophagus pilauco*.

Discusión

En este artículo se analizaron 18 ejemplares fósiles nuevos de *Onthophagus pilauco*, correspondientes a 7 machos, 6 hembras, 1 clípeo con un cuerno pequeño y 4 cuernos cefálicos desprendidos conferidos a machos *major*, obtenidos del sitio Pilauco (Osorno, Chile). Basados en la distribución estratigráfica de los ejemplares fósiles, podemos señalar que *O. pilauco* está presente tanto en la capa PB-7 y PB-8 (16,6 – 12,7 k años cal AP), mientras que en PB-9 (12,8 – 4,4 k años cal AP) no fueron hallados restos fósiles de esta especie. Por lo tanto, los registros aquí reportados sugieren que esta especie estuvo presente en el sitio hasta el final del Pleistoceno (~12,8 k años cal AP). Este patrón de fosilización es consistente con los hallazgos de megafauna y las esporas de hongos coprolíticos detectados previamente en el sitio (Pino *et al.* 2019).

Los caracteres diagnósticos reportados en la descripción del material tipo de *O. pilauco* incluyen la posición notoriamente avanzada de los cuernos menores en la frente, formando

una línea con el ápice de la foseta del ojo; forma y disposición de los cuernos menores en la frente (achatados y oblicuos, respectivamente); y la forma subtrapezoidal del clipeo (Tello *et al.* 2021). Estos caracteres también fueron observados en todos los ejemplares aquí estudiados. No obstante, en dicho trabajo los autores sugirieron que el individuo estudiado (holotipo) correspondía a un macho *minor* de la especie extinta debido a la ausencia de la carena del clipeo, que está presente en la mayoría de las hembras de este género, y a lo reducidos de los cuernos de la frente. Al estudiar el nuevo material, notamos diversos caracteres (señalados a continuación) que indican que el holotipo de *O. pilauco* corresponde a un ejemplar hembra. En primer lugar, es interesante resaltar que todos los ejemplares fósiles descubiertos, tanto machos como hembras, presentan una notoria similitud en las quillas para y postoccipitales y oculares, genas expandidas más allá del clipeo, ausencia de las carenas frontoclipeal y frontal, y cuernos frontales achatados y dispuestos oblicuamente entre los ojos, ocupando una posición avanzada respecto de la línea posterior de los ojos (mientras que las especies americanas de este género tienen los cuernos o carenas frontales alineados con la porción posterior de los ojos o por detrás de la línea posterior de los ojos; ver por ejemplo las especies del grupo *O. mexicanus*: Moctezuma y Halffter 2021) (Figs. 3-6,14-17). Adicionalmente, la presencia del cuerno clipeal en el centro del disco del clipeo, así como los cuernos frontales más alargados y achatados, permiten la separación del macho de la hembra (sin cuerno clipeal y con cuernos frontales cónicos). Entonces, los ejemplares machos difieren tanto de las hembras como entre las formas *major* y *minor* en la morfología de los cuernos cefálicos, siendo esta una variación frecuente en el género (Emlen *et al.* 2005). De igual manera, la presencia de las variantes *major* y *minor* en machos es común entre los coleópteros estercoleros (McCullough *et al.* 2015). Sin embargo, no descartamos completamente la posibilidad de que *O. pilauco* sea una especie trimórfica (Parret *et al.* 2021), y que los restos fósiles estudiados en el presente estudio pertenezcan solamente a machos de forma *major* (con cuerno clipeal) y *minor* (sin cuerno clipeal). Pero, por el momento, los restos fósiles conocidos no nos permiten corroborar esta hipótesis.

Existen varias líneas de evidencias que indican que *O. pilauco* presentó un cuerno en la zona central del disco del clipeo (ver descripción de machos). En primer lugar, en todos los ejemplares machos estudiados se observó una porción semicircular faltante en el clipeo, que interpretamos como daño simétrico producto del desprendimiento del cuerno debido a las condiciones tafonómicas durante la fosilización. En segundo lugar, hallamos un fragmento del clipeo (Figs. 12-13) con un cuerno pequeño, que interpretamos como una forma *minor* de esta especie. Posiblemente, el tamaño reducido de esta pieza permitió que no se desprendiera del ejemplar durante el proceso de fosilización. En tercer lugar, se hallaron 4 restos similares a cuernos (Figs. 7-9), que presentan una alometría, superficie de la cutícula y color similares a las cabezas de *O. pilauco*, y que están presentes en estratos correspondientes a los restos principales. Finalmente, la idea de un posible cuerno alargado se sustenta, además, por la morfología y tamaño de los cuernos frontales observados en los restos fósiles que, al ser alargados y achatados posibilitan la disposición del cuerno mayor en posición medial, tal como se recrea en las Figs. 10-11.

Así, la presencia del cuerno en el clipeo en los machos, la ausencia de carena frontoclipeal en las hembras, los cuernos frontales siempre bien avanzados y las quillas para y postoccipital bien desarrolladas, hacen que *O. pilauco* sea considerada como una especie morfológicamente única entre los *Onthophagus* americanos. Resulta particularmente interesante la combinación de caracteres fenotípicos observados en los machos (*i.e.*, cuerno en el disco del clipeo y cuernos frontales adelantados) que nunca han sido descritos en las especies modernas de *Onthophagus* de América. Los machos de algunos *Onthophagus* americanos incluidos en el grupo *O. dicranius* (Génier y Howden 1999; Génier 2017), así como varias otras especies afines a *O. clypeatus*, presentan un cuerno clipeal o una extensión del margen central del clipeo. Sin embargo, la posición retrasada del cuerno clipeal de *O.*

pilauco, casi en región clipeo-frontal, es excepcional entre *Onthophagus* americanos. Además, la singularidad del cuerno clipeal de *O. pilauco* está en la forma: mitad superior aplanada posteriormente, mientras que la mitad inferior está fuertemente deprimida posteriormente (los *Onthophagus* citados arriba presentan cuernos clipeales cónicos o fuertemente aplanados en la cara posterior). En contraste, sí se han encontrado estas características morfológicas similares, es decir, cuerno presente en el disco del clipeo, en los *Onthophagus* que actualmente habitan en islas de la región Oriental de Asia, particularmente en el grupo *O. holosericus* (ver por ejemplo: *O. bongkudai* Krikken y Huijbregts, 2017 de la República de Indonesia). Este grupo se caracteriza por poseer un cuerno alargado por detrás de la línea del clipeo (es decir, en el disco, tal como *O. pilauco*) y una prolongación en la sección anterior del disco del pronoto (ver Krikken y Huijbregts 2017).

Nosotros sugerimos dos posibles explicaciones respecto a la diferencia de *O. pilauco* con los grupos americanos y la coincidencia de caracteres entre las especies orientales y de Chile. La primera, corresponde a la hipótesis sugerida por los autores en la descripción de la especie (Tello *et al.* 2021), y considera que *O. pilauco* tuvo su origen evolutivo a partir de *Onthophagus sensu stricto*, tal como el conjunto de especies americanas (Zunino 1979; Zunino y Halffter 1997). Así, los antepasados de *O. pilauco* procederían de la región Paleártica, colonizando el sub continente sudamericano durante el Gran Intercambio Biótico Americano (GABI) en múltiples pulsos (probablemente entre los 5 y 1 Ma atrás) (Zunino 1979; Zunino y Halffter 1981). De este modo, ocurrió así la especiación *in situ* en Chile, que dio lugar a *O. pilauco* (Tello *et al.* 2021). Esta hipótesis asume un origen Afro-Paleártico del conjunto de especies de *Onthophagus* presentes en América (Halffter 1964; Zunino 1979; Zunino y Halffter 1981; Zunino y Halffter 1997). Si consideramos válida esta idea, es posible sugerir que el conjunto de caracteres observados en los fósiles de *O. pilauco* hayan evolucionado de manera independiente respecto de las especies asiáticas, siendo un ejemplo caracteres homólogos. La evolución de estructuras novedosas, tales como los cuernos cefálicos y otros cuernos similares, han aparecido en múltiples linajes del género *Onthophagus* a lo largo de su radiación evolutiva (Emlen *et al.* 2005). Por lo tanto, la evolución independiente de estos caracteres en *O. pilauco* con respecto a las especies americanas y asiáticas pudo ser resultado de un aislamiento geográfico prolongado durante el Pleistoceno en Chile y presión de selección sexual, resultando en caracteres morfológicos únicos de *O. pilauco*. Adicionalmente, esta hipótesis se sustenta en las múltiples evidencias evolutivas que conceden un alto endemismo a la coleopterofauna local (*e.g.*, Elgueta 2000; Casagrande *et al.* 2009; Paulsen 2010), derivado del aislamiento geográfico promovido en la región Patagónica por la Cordillera de los Andes al Este, el mar Pacífico al Oeste, la diagonal árida al Norte, y por los casquetes polares al Sur. La segunda hipótesis sobre el origen de *O. pilauco* deviene de la idea de que los *Onthophagus* americanos tendrían un origen polifilético, y que estos compartirían un ancestro común con los clados de Australia y Asia (Breeschoten *et al.* 2016). Si asumimos esta hipótesis, *O. pilauco* podría estar relacionado con las especies de Asia debido a la similitud que presentan en el cuerno cefálico mayor (ver por ejemplo: *O. bongkudai* Krikken y Huijbregts, 2017 de la República de Indonesia). No obstante, la última conexión Australiana-Asiática con el continente americano ocurrió hace unos 50 Ma, mucho antes del origen del género *Onthophagus* (37–35 Ma) (Davis *et al.* 2002; Breeschoten *et al.* 2016). Por lo tanto, la idea de que *O. pilauco* fuese una especie relictual del supercontinente Pangea puede ser descartada. Sin embargo, se ha propuesto que la conexión Australiana-Asiática con los *Onthophagus* americanos sería resultado de pulsos migratorios vía las conexiones intercontinentales del estrecho de Bering durante el Mioceno y Pleistoceno (Davis *et al.* 2002). Alternativamente, se han propuesto la dispersión de larga distancia podría explicar esta conexión intercontinental de grupos cercanos pero geográficamente distantes (Breeschoten *et al.* 2016; Cupello *et al.* 2020). Si bien las especies de *Onthophagus* se caracterizan por dispersar rápidamente, esta última idea es controversial pues pocas

islas volcánicas presentan un endemismo atribuible a un proceso de radiación de estas características (Tarasov y Génier 2015; Breeschoten *et al.* 2016). Por lo tanto, si se considera válida la hipótesis de conexión Australiana-Asiática con *O. pilauco*, lo más parsimonioso sería pensar que uno o varios pulsos migratorios provenientes de Asia, atravesaron la región Paleártica hasta establecerse en la región sur austral del sub continente americano, cruzando por el estrecho de Bering, aunque la posibilidad de un origen polinésico no es descartable.

Ambas hipótesis ofrecen explicaciones igualmente plausibles e interesantes, pero que sugieren historias evolutivas claramente diferenciables: la primera, necesariamente involucra un proceso de paralelismo evolutivo con respecto a las especies asiáticas; mientras que la segunda, confirmaría la relación entre *Onthophagus* americanos y los elementos australianos-asiáticos, y añade la posibilidad de un origen vía polinesia de *O. pilauco*. Por otro lado, si para ambas explicaciones fue posible un tránsito desde el hemisferio Norte hacia Chile a través del estrecho de Bering durante el Mioceno-Pleistoceno, ¿por qué en la actualidad no se han detectado especies con características similares en el resto del continente Americano?. Más aún, resulta problemático el hecho de que las especies americanas tengan un ancestro común a partir de *Onthophagus sensu stricto*, mientras que las especies asiáticas que tienen similitud en el cuerno con *O. pilauco*, sean de un grupo diferente (*O. holosericus*). Adicionalmente, en algunos casos ni siquiera el uso de caracteres morfológicos de comprobada relevancia sistemática (*e.g.*, genitales) ayudan en resolver relaciones filogenéticas entre grupos vivientes. Por lo tanto, establecer dichos vínculos entre *O. pilauco* y las especies asiáticas resultaría controversial por el momento. Estas y otras interrogantes han surgido a partir del estudio de la paleoentomofauna de los depósitos Pleistocénicos en el sur de Chile. Posiblemente, el uso de herramientas moleculares como el ADN antiguo, podría aportar a la resolución de estas preguntas.

Finalmente, la nuevas evidencias presentadas en este estudio sugieren que los caracteres únicos encontrados en *O. pilauco* no sustentan la hipótesis taxonómica planteada originalmente por Tello *et al.* (2021), que incluye a *O. pilauco* dentro del complejo de especies "*O. osculatii*". Posiblemente, esta especie (y otras fósiles por descubrir en la zona centro-sur de Chile), hayan conformado un grupo monofilético, distinto de sus congéneres americanos y, tal vez, más relacionado con especies de Australia y/o Asia. No obstante, son necesarias nuevas exploraciones y aproximaciones metodológicas para detectar nuevos ejemplares y nuevas especies extintas en de los depósitos paleontológicos del país, y así resolver dichas interrogantes.

Agradecimientos

Agradecemos al equipo de trabajo del sitio Pilauco, especialmente a Daniel Fritte, David Valdivia y Paolo Matissine por la ayuda en la flotación de algunos sedimentos. A los revisores anónimos, por sus valiosos aportes que ayudaron a enriquecer este trabajo. Al Dr. Mario Zunino por sus aportes en el reconocimiento preliminar de los ejemplares fósiles. A Fernanda Torres, por sus aportes en la edición de algunas imágenes. A los curadores de las colecciones entomológicas que fueron estudiadas, y que nos permitieron la comparación morfológica de los nuevos registros de *O. pilauco* con varias especies de *Onthophagus* americanos. Finalmente, agradecemos a la Ilustre Municipalidad de Osorno y a la Dirección de Investigación de la Universidad Austral de Chile (TAQUACH y PEF PEF I-2018-06) por financiar parcialmente esta investigación.

Literatura Citada

Abarzúa, A.M., Martel-Cea, A. y Lobos, V. (2020) Vegetation–Climate–Megafauna interactions during the late Glacial in Pilauco site, Northwestern Patagonia. Pilauco: A late Pleistocene archaeo-paleontological site (ed. Pino, M. y Astorga, G.), pp. 157-173. Springer, Cham, Switzerland.

- Ashworth, A.C., Hoganson, J. y Gunderson, M. (1989) Fossil-beetle analysis. Monte Verde - a Late Pleistocene Settlement in Chile. (ed. Dillehay, T.), pp. 211-226. Smithsonian Institution Press, Washington DC, USA.
- Beltrame, M.O., Cañal, V., Llano, C. y Barberena, R. (2020) Macroparasites of megamammals: The case of a Pleistocene-Holocene extinct ground sloth from northwestern Patagonia, Argentina. *Quaternary International*, 568: 36-42.
- Breeschoten, T., Doorenweerd, C., Tarasov, S. y Vogler, A.P. (2016) Phylogenetics and biogeography of the dung beetle genus *Onthophagus* inferred from mitochondrial genomes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 105: 86-95.
- Davis, A.L., Scholtz, C.H. y Philips, T.K. (2002) Historical biogeography of Scarabaeine dung beetles. *Journal of Biogeography*, 29(9): 1217-1256.
- Dillehay, T. (1989) Monte Verde. A Late Pleistocene Settlement in Chile. Smithsonian Institution Press, Washington, DC. 1071 pp.
- Dillehay, T., Ocampo, C., Saavedra, J., Sawakuchi, A.O., Vega, R.M., Pino, M., Collins, M.B., Cummings, L., Arregui, I., Villagran, X.S., Hartmann, G.A., Mella, M., González, A. y Dix, G. (2015) New archaeological evidence for an early human presence at Monte Verde, Chile. *PLoS ONE*, 10(11): e0141923.
- Casagranda, M.D., Riog-Juñent, R. y Szumik, C. (2009) Endemismo a diferentes escalas espaciales: un ejemplo con Carabidae (Coleoptera: Insecta) de América del Sur austral. *Revista Chilena de Entomología*, 82: 17-42.
- Cupello, M., Ribeiro-Costa, C. y Vaz-de-Mello, F.Z. (2020) Systematics of the enigmatic South American *Streblopus* Van Lansberge, 1874 dung beetles and their transatlantic origin: a case study on the role of dispersal events in the biogeographical history of the Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). *European Journal of Taxonomy*, 603: 1-85.
- Elgueta, M. (2000) Coleoptera de Chile. Hacia un proyecto Ciencia y Tecnología para el Desarrollo (CYTED) para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica (ed. Martín-Piera, F., Morrone, J.J. y Melic, A.), pp. 145-154. PRIBES-2000. Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, España.
- Emlen, D.J., Marangelo, J., Ball, B. y Cunningham, C.W. (2005) Diversity in the weapons of sexual selection: horn evolution in the beetle genus *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Evolution*, 59(5): 1060-1084.
- Génier, F. (2017) A new Guatemalan cloud forest endemic *Onthophagus* Latreille, 1802 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *The Canadian Entomologist*, 149(5): 574-580.
- Génier, F. y Howden, H.F. (1999) Two new central American *Onthophagus* Latreille of the *mirabilis* group (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *The Coleopterists Bulletin*, 53: 130-144.
- González, E., Prevosti, F.J. y Pino, M. (2010) Primer registro de Mephitidae (Carnivora: Mammalia) para el Pleistoceno de Chile. *Magallania*, 38(2): 239-248.
- González, E., Labarca, R., Chávez, M. y Pino, M. (2014) First fossil record of the smallest deer cf. *Pudu* Molina, 1792 (Artiodactyla, Cervidae) in the Late Pleistocene of South America. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34(2): 483-488.
- Halffter, G. (1964) La entomofauna americana, ideas acerca de su origen y distribución. *Folia Entomologica Mexicana*, 6: 1-108.
- Hogg, A.G., Heaton, T.J., Hua, Q., Palmer, J.G., Turney, C.S., Southon, J., Bayliss, A., Blackwell, P.G., Boswijk, G., Ramsey, C.B. y Pearson, C. (2020) SHCal20 Southern Hemisphere calibration, 0–55,000 years cal BP. *Radiocarbon*, 62(4): 759-778.
- Krikken, J. y Huijbregts, J. (2017) Sulawesi *Onthophagus*: Seven new species in select groups (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Zootaxa*, 4238: 301-334.
- Lira, M.P., Labarca, R., Fritte, D., Oyarzo, H. y Pino, M. (2020) The site Los Notros: geology and first taxonomic descriptions. Pilauco: A Late Pleistocene Archaeo-paleontological Site (ed. Pino, M. y Astorga, G.), 248-270. Springer, Cham, Switzerland.

- McCullough, E.L., Ledger, K.J., O'Brien, D.M. y Emlen, D.J. (2015)** Variation in the allometry of exaggerated rhinoceros beetle horns. *Animal Behaviour*, 109: 133-140.
- Moctezuma, V. y Halffter, G. (2021)** Species redescription and new species of the *Onthophagus mexicanus* species group (Coleoptera: Scarabaeidae), with notes on distribution and rodent-dung beetle associations. *Zoological Studies*, 60: 1-30. <https://doi.org/10.6620/ZS.2021.60-30>
- Moreno, K., Bostelmann, J.E., Macías, C., Navarro-Harris, X., De Pol-Holz, R. y Pino, M. (2019)** A late Pleistocene human footprint from the Pilauco archaeological site, northern Patagonia, Chile. *PLoS ONE*, 14(4): e0213572.
- Navarro-Harris, X., Pino, M. y Guzman-Marín, P. (2020)** The Cultural Materials from Pilauco and Los Notros Sites. Pilauco: A Late Pleistocene Archaeo-paleontological Site (ed. Pino, M. y Astorga, G.), pp. 157–173. Springer, Cham.
- Parrett, J.M., Slade, E.M. y Knell, R. (2021)** Morph-specific investment in testes mass in a trimorphic beetle, *Proagoderus watanabei*. *Journal of Zoology*, 00: 1-9. <https://doi.org/10.6620/ZS.2021.60-3010.1111/jzo.12941>
- Paulsen, M.J. (2010)** The stag beetles of southern South America (Coleoptera: Lucanidae). *University of Nebraska State Museum Bulletin*, 24: 1-148.
- Pérez-Balarezo, A., Navarro-Harris, X., Boëda, E. y Pino, M. (2021)** Beyond the mighty projectile point: Techno-functional study in a late Pleistocene artifact, Pilauco Site, Osorno, Northwestern Chilean Patagonia. *Lithic Technology*. <https://doi.org/10.1080/01977261.2021.1958133>
- Pino, M. (2017)** De Humanos y Gonfoterios. Un Geólogo en el Cuaternario. Ediciones Universidad Austral de Chile. 118 pp.
- Pino, M., Abarzúa, A.M., Astorga, G., Martel-Cea, A., Cossio-Montecinos, N., Navarro-Harris, X., Lira, M.P., Labarca, R., LeCompte, M.A., Adedeji, V., Moore, C.R., Bunch, T.E., Mooney, C., Wolbach, W.S., West, A. y Kennett, J.P. (2019)** Sedimentary record from Patagonia, southern Chile supports cosmic-impact triggering of biomass burning, climate change, and megafaunal extinctions at 12.8 ka. *Scientific Reports*, 9: 1-27.
- Pino, M., Chávez-Hoffmeister, M., Navarro-Harris, X. y Labarca, R. (2013)** The late Pleistocene Pilauco site, Osorno, South-Central Chile. *Quaternary International*, 299: 3-12.
- R Core Team (2020)** R: A Language and Environment for Statistical Computing.
- Recabarren, O. (2020)** The Proboscidean Gomphotheres (Mammalia, Gomphotheriidae) from Southernmost South America. Pilauco: A Late Pleistocene Archaeo-paleontological Site (ed. Pino, M. y Astorga, G.), pp. 55-68. Springer, Cham, Switzerland.
- Recabarren, O., Pino, M. y Cid, I. (2011)** A new record of *Equus* (Mammalia: Equidae) from the Late Pleistocene of Central-South Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 84: 535-542.
- Rossini, M., Vaz-de-Mello, F.Z. y Zunino, M. (2018)** A taxonomic revision of the New World *Onthophagus* Latreille, 1802 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) of the *osculatii* species-complex, with description of two new species from South America. *Journal of Natural History*, 52: 541-586.
- Stuiver, M. y Reimer, P.J. (1993)** Extended ¹⁴C data base and revised CALIB 3.0 ¹⁴C age calibration program. *Radiocarbon*, 35(1): 215-230.
- Tarasov, S. y Génier, F. (2015)** Innovative Bayesian and parsimony phylogeny of dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae) enhanced by ontology-based partitioning of morphological characters. *PLoS ONE*, 10(3): e0116671.
- Tello, F. y Torres, F. (2020)** Fossil Coleoptera from the Pilauco Site: An Approach to Late Pleistocene Microenvironments. Pilauco: A Late Pleistocene Archaeo-paleontological Site (ed. Pino, M. & Astorga, G.), pp. 195–212. Springer, Cham, Switzerland.
- Tello, F., Arriagada, G. y Pino, M. (2020)** First record of the family Histeridae (Insecta: Coleoptera) in a Late Pleistocene Sequence from Chile. *Ameghiniana*, 57: 63-67.

- Tello, F., Elgueta, M., Abarzúa, A.M., Torres, F. y Pino, M. (2017)** Fossil beetles from Pilauco, south-central Chile: An Upper Pleistocene paleoenvironmental reconstruction. *Quaternary International*, 449: 58-66.
- Tello, F., Verdú, J.R., Rossini, M. y Zunino, M. (2021)** *Onthophagus pilauco* sp. nov. (Coleoptera, Scarabaeidae): evidence of beetle extinction in the Pleistocene–Holocene transition in Chilean Northern Patagonia. *ZooKeys*, 1043: 133-145.
- Zunino, M. (1979)** Gruppi artificiali e gruppi naturali negli *Onthophagus* (Coleoptera Scarabaeoidea). *Bollettino del Museo di Zoologia dell'Università di Torino*, 1: 1-18.
- Zunino, M. y Halffter, G. (1981)** Descrizione di *Onthophagus micropterus* n. sp. (Coleoptera, Scarabaeidae), note sulla sua distribuzione geografica e sulla riduzione alare nel genere. *Bollettino del Museo di Zoologia dell'Università di Torino*, 8: 95-110.
- Zunino, M. y Halffter, G. (1997)** Sobre *Onthophagus* Latreille, 1802 americanos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Elytron*, 11: 157-178.

Anexo 1. Fechados radiocarbónicos del sector SO del sitio Pilauco. El año corresponde a la fecha del análisis y la calibración fue hecha de acuerdo con Stuiver y Reimer (1993) y Hogg *et al.* (2020) (ver el texto principal). / Radiocarbon dates of the SW areas in the Pilauco site. The “año” correspond to the date when the analysis was made, and the calibration was based on Stuiver y Reimer (1993) and Hogg *et al.* (2020) (view the main text).

año	num. lab.	matriz	edad ¹⁴ C	error	edad cal.	rango 2 sigma	elevación	cuadrícula	capa
2012	PSUAMS2419	astilla de hueso	13260	70	15880	15656 - 16113	320	14AB	PB-7
2012	PSUAMS2418	astilla de hueso	13210	60	15810	15618 - 16014	320	14AC	PB-7
2012	UCIAMS110203	semilla	13570	70	16330	16084 - 16570	339	14AD	PB-7
2011	UCIAMS101674	astilla de madera	13195	35	15790	15645 - 15950	351	14AD	PB-7
2011	UCIAMS101769	sedimento en masa	13175	40	15760	15609 - 15934	352	14AD	PB-7
2011	UCIAMS101673	semilla	13145	35	15720	15570 - 15871	352	14AD	PB-7
2011	UCIAMS101771	semilla	12735	40	15150	14991 - 15283	352	14AD	PB-7
2011	UCIAMS101671	semilla	13470	35	16180	16026 - 16322	353	14AD	PB-7
2011	UCIAMS101770	semilla	13045	30	15590	15385 - 15735	353	14AD	PB-7
2011	UCIAMS101672	astilla de madera	12860	35	15310	15156 - 15511	358	14AD	PB-7
2012	UCIAMS110204	astilla de madera	12935	25	15420	15275 - 15574	403	14AD	PB-7
2012	UCIAMS110205	semilla	13650	70	16440	16206 - 16694	417	14AD	PB-7
2016	AA108170	semilla	12173	42	14040	13967 - 14145	420	14AD	PB-7
2016	AA108168	semilla	11079	40	12990	12897 - 13087	505	14AD	PB-8
2011	UCIAMS101669	carbón	10950	30	12820	12755 - 12857	560	14AD	PB-8
2011	UCIAMS101668	carbón	10660	30	12655	12612 - 12705	571	14AD	PB-8
2011	UCIAMS101684	carbón	10710	30	12700	12682 - 12732	576	14AD	PB-9
2012	UCIAMS110206	carbón	9135	20	10240	10194 - 10296	639	14AD	PB-9
2011	UCIAMS101832	fragmento de osteoderma	13165	55	15750	15566 - 15954	318	15AC	PB-7
2011	UCIAMS102087	fragmento de osteoderma	13220	40	15820	15670 - 15986	318	15AC	PB-7
2012	PSUAMS2420	astilla de hueso	13240	60	15850	15652 - 16051	320	15AC	PB-7
2011	UCIAMS101831	astilla de hueso	13220	60	15820	15630 - 16025	400	15AD	PB-7
2012	PSUAMS2416	astilla de hueso	13040	60	15570	15325 - 15763	400	15AD	PB-7
2011	UCIAMS101768	semilla	13010	35	15530	15326 - 15678	401	15AD	PB-7
2011	UCIAMS101685	semilla	12905	40	15380	15224 - 15569	401	15AD	PB-7
2011	UCIAMS101670	astilla de madera	12665	35	15050	14914 - 15205	401	15AD	PB-7
2011	UCIAMS102086	astilla de hueso	12725	40	15130	14981 - 15273	416	15AD	PB-7
2011	UCIAMS101830	astilla de hueso	12760	50	15180	14993 - 15330	416	15AD	PB-7
2012	PSUAMS2421	astilla de hueso	13135	50	15700	15524 - 15900	320	16AC	PB-7
2012	PSUAMS2415	astilla de hueso	13240	60	15850	15652 - 16051	320	17AC	PB-7
2012	PSUAMS2417	astilla de hueso	12035	50	13910	13782 - 14039	433	SD	PB-8

Anexo 2. Modelo de edad v/s elevación en el sector SO del sitio Pilauco. La ecuación edad = $(147,74 - 0,06395 \cdot \text{altura})^2$ tiene un coeficiente de correlación, un valor de R cuadrado y un valor de R cuadrado ajustado a los grados de libertad de -0,9370, 87,8% y 87,4%, respectivamente. El coeficiente de correlación indica una relación relativamente fuerte entre las variables. Puesto que el valor de *P* en el análisis de ANOVA es menor que 0,05 existe una relación estadísticamente significativa entre edad y altura con un nivel de confianza del 95,0%. / Age model vs elevation (cm) in the SW area of the Pilauco site. The age equation is defined as: $= (147,74 - 0,06395 \cdot h)^2$. The correlation coefficient (*R*²) is -0.9370, with an adjusted-R² equal to 87,8%, and df equal to 87,4%. The correlation coefficient indicates a relatively strong relationship between the variables. The ANOVA *p*-value is less than 0.05, there is a statistically significant relationship between age and height with a confidence level of 95.0%.

