MARZO **2021**

ISSN 2618-3161

Universo Tucumano

Cómo, cuándo y dónde de la naturaleza tucumana, contada por los lilloanos

Gustavo J. Scrocchi, Claudia Szumik

— Editores —

74

Ontherus sulcator

Escarabajo estercolero, cascarudo tunelero

Silvia Córdoba, Eduardo Mendoza

CONICET

U E L

UNIDAD EJECUTORA LILLO

Fundación Miguel Lillo

TUCUMÁN - ARGENTINA

Universo Tucumano N° 74

Marzo / 2021 ISSN 2618-3161

Los estudios de la naturaleza tucumana, desde las características geológicas del territorio, los atributos de los diferentes ambientes hasta las historias de vida de las criaturas que la habitan, son parte cotidiana del trabajo de los investigadores de nuestras Instituciones. Los datos sobre estos temas están disponibles en textos técnicos, específicos, pero las personas no especializadas no pueden acceder fácilmente a los mismos, ya que se encuentran dispersos en muchas publicaciones y allí se utiliza un lenguaje muy técnico.

Por ello, esta serie pretende hacer disponible la información sobre diferentes aspectos de la naturaleza de la provincia de Tucumán, en forma científicamente correcta y al mismo tiempo amena y adecuada para el público en general y particularmente para los maestros, profesores y alumnos de todo nivel educativo.

La información se presenta en forma de fichas dedicadas a especies particulares o a grupos de ellas y también a temas teóricos generales o áreas y ambientes de la Provincia. Los usuarios pueden obtener la ficha del tema que les interese o formar con todas ellas una carpeta para consulta.

Fundación Miguel Lillo
CONICET – Unidad Ejecutora Lillo

Miguel Lillo 251, (4000) San Miguel de Tucumán, Argentina
www.lillo.org.ar

Dirección editorial:
Gustavo J. Scrocchi – Fundación Miguel Lillo y Unidad Ejecutora Lillo
Claudia Szumik – Unidad Ejecutora Lillo (CONICET – Fundación Miguel Lillo)

Editoras Asociadas:
Patricia N. Asesor – Fundación Miguel Lillo
María Laura Juárez – Unidad Ejecutora Lillo (CONICET – Fundación Miguel Lillo)

Diseño y edición gráfica:
Gustavo Sanchez – Fundación Miguel Lillo

Editor web:
Andrés Ortiz – Fundación Miguel Lillo

Imagen de tapa:
Hembra adulta de *Ontherus sulcator*, vista dorsal. Fotografía: E. Pérez

Derechos protegidos por Ley 11.723

Tucumán, República Argentina

MARZO 2021 ISSN 2618-3161

Universo Tucumano

Cómo, cuándo y dónde de la naturaleza tucumana, contada por los lilloanos

G. J. Scrocchi, C. Szumik, P. N. Asesor, M. L. Juárez
— Cuerpo editorial —

74

Escarabajo estercolero, cascarudo tunelero

Ontherus sulcator

Silvia Córdoba
Eduardo Mendoza

Fundación Miguel Lillo

Clase **Insecta**
Orden **Coleoptera**
Familia **Scarabaeidae**
Subfamilia **Scarabaeinae**

Coleoptera constituye uno de los órdenes más ricos y diversificados de la clase Insecta, con aproximadamente 400.000 especies descritas, correspondiendo alrededor del 40% del total de insectos conocidos y al 30% de los animales (Lawrence y Britton, 1994). En la región Neotropical, se conocen 127 familias, con 7.000 géneros y más de 72.000 especies (Costa e Ide, 2006). Poseen una gran diversidad de formas y colores. Su alimentación puede incluir recursos muy variados, tales como follaje, flores, frutos, resinas, madera, hongos, carroña, excremento, presas y hospederos. Viven en diferentes hábitats, desde el suelo hasta la copa de los árboles, y en todas las regiones del planeta, excepto la marina. Carl N. Linnaeus, un científico naturalista, botánico y zoólogo sueco, asignó el término *koleopteros*, que deriva de *koleos* (vaina) y *pteron* (ala), lo que significa "alas envainadas", referido al primer par de alas, llamadas élitros. Los élitros constituyen el carácter distintivo del orden y están dispuestos en forma tal

que, en reposo, cubren por completo al segundo par de alas membranosas, como si fueran verdaderos estuches o vainas. Son conocidos comúnmente como escarabajos o cascarudos. El orden Coleoptera se divide en cuatro subórdenes: Archostemata (incluye cinco familias), Myxophaga (cuatro familias), Adephaga (11 familias) y Polyphaga (144 familias).

Scarabaeidae es una familia de coleópteros del suborden Polyphaga creada por el entomólogo francés Pierre A. Latreille, en 1802. Comprende siete subfamilias con aproximadamente 30.000 especies descritas en el mundo e incluye escarabajos con formas, colores y tamaños muy diversos. Los adultos tienen una alimentación muy variada y algunos viven en nidos de hormigas, termitas, roedores y hasta en nidos de aves. Dentro de esta familia encontramos escarabajos de gran tamaño como el escarabajo Goliat de África (*Goliathus goliathus* L.), conocido como uno de los insectos más pesados (hasta 100 gramos).

Los coleópteros de la subfamilia Scarabaeinae se caracterizan por alimentarse de excrementos de vertebrados, principalmente de mamíferos (como bovinos, ovinos, equinos, mamíferos silvestres, etc.) (Halffter y Edmonds, 1983). También pueden alimentarse de carroña, frutas y restos vegetales en descomposición. Presentan una distribución cosmopolita, es decir que tienen una amplia distribución geográfica y pueden llegar a colonizar una gran variedad de hábitats (Halffter, 1991). Los miembros de la subfamilia Scarabaeinae que se alimentan de excrementos, se denominan "escarabajos estercoleros". Estos son integrantes de la microfauna coprófila (es decir, son pequeños invertebrados que tienen atracción por el estiércol o excrementos) y han sido motivo de particular interés en todo el mundo por los evidentes beneficios de su presencia (Mariategui *et al*., 2006). Los más antiguos aparecieron hace 200 millones de años, se han encontrado fósiles que demuestran que se alimentaban del excremento de dinosaurios (Martínez Morales *et al*., 2011). Son muy importantes en los ecosistemas, ya que participan en el reciclaje de nutrientes del suelo, control de parásitos y de plagas, dispersión de semillas, además de ser considerados indicadores de la degradación o transformación de hábitats (Nichols *et al.*, 2008). Se conocen más de 8.000 especies descritas en el mundo, agrupadas en 257 géneros aproximadamente y en la región Neotropical (región biogeográfica que incluye parte de México, parte de Estados Unidos, América Central, Antillas y América del Sur) se encuentran 127 géneros y 1.300 especies de la subfamilia.

Ontherus sulcator Fabricius, 1775

El género *Ontherus* fue creado por el alemán Wilhelm F. Erichson en 1847, quien se formó como médico, pero realizó varios estudios sobre insectos, especialmente sobre coleópteros. El género comprende 60 especies distribuidas por América Latina tropical y subtropical, y tradicionalmente fue incluido

dentro de la tribu Dichotomiini (Génier, 1996, 1998). Sin embargo, en base a las características y composición de géneros, varios estudios sugirieron para esta tribu la necesidad de una revisión taxonómica (Scholtz, 2009). En un estudio filogenético, Montreuil (1998) propuso a *Ontherus*, junto con otros géneros de Dichotomiini, como parte de la tribu Coprini y renombró la tribu Dichotomiini como Ateuchini. Actualmente, el género se encuentra incluido en la tribu Coprini, subtribu Ateuchina (Barriga-Tuñon, 2009).

La especie *Ontherus sulcator* fue originalmente descrita por el naturalista y entomólogo danés Johan C. Fabricius en 1775, como *Sacrabaeus sulcator* para la Guayana Francesa. Posteriormente, estuvo sujeta a varios cambios de género hasta que F. Erichson, en 1847 la incluyó en el género *Ontherus*, quedando el nombre de la especie como se la conoce en el presente.

Nombre común

En nuestra provincia se lo conoce como “escarabajo estercolero” o “cascarudo tunelero”.

Descripción

Huevo: grandes, de color amarillo pálido (Sánchez y Genise, 2008). Las hembras depositan los huevos en el interior de una bola de estiércol, en cámaras de crías formadas a través de profundos túneles en el suelo (Fig. 1).

Larva: es de tipo escarabeiforme, es decir que tienen un cuerpo robusto, en forma de “C”, de color blanco lechoso, con la cabeza de color castaña bastante endurecida (esclerosada). La cabeza lleva antenas cortas, de cuatro segmentos. El aparato bucal es de tipo masticador, con mandíbulas esclerotizadas muy fuertes, adaptadas al consumo de alimentos sólidos, secos y fibrosos. Las patas son cortas, conformadas por dos segmentos. Presentan muy poco movimiento (Fig. 1).

Pupa: es de color blanquecina, de tipo exarata, es decir que sus apéndices están separados del cuerpo y pueden distinguirse con facilidad. Mide aproximadamente 9,2 mm de largo (Fig. 1).

Adulto: mide entre 9 y 20 mm de longitud. El cuerpo es robusto y convexo, de color pardo oscuro casi negro, con pubescencia (setas) de color marrón rojiza (Fig. 2). La cabeza es ancha y bien esclerosada, con márgenes cóncavos y afilados, lo que le permite ser utilizada a manera de pala para excavar. Presenta ojos compuestos bien desarrollados y un par de antenas de tipo lameladas, es decir con láminas o lamelas que aumentan la superficie sensorial, donde se alojan los órganos del olfato, responsables de percibir

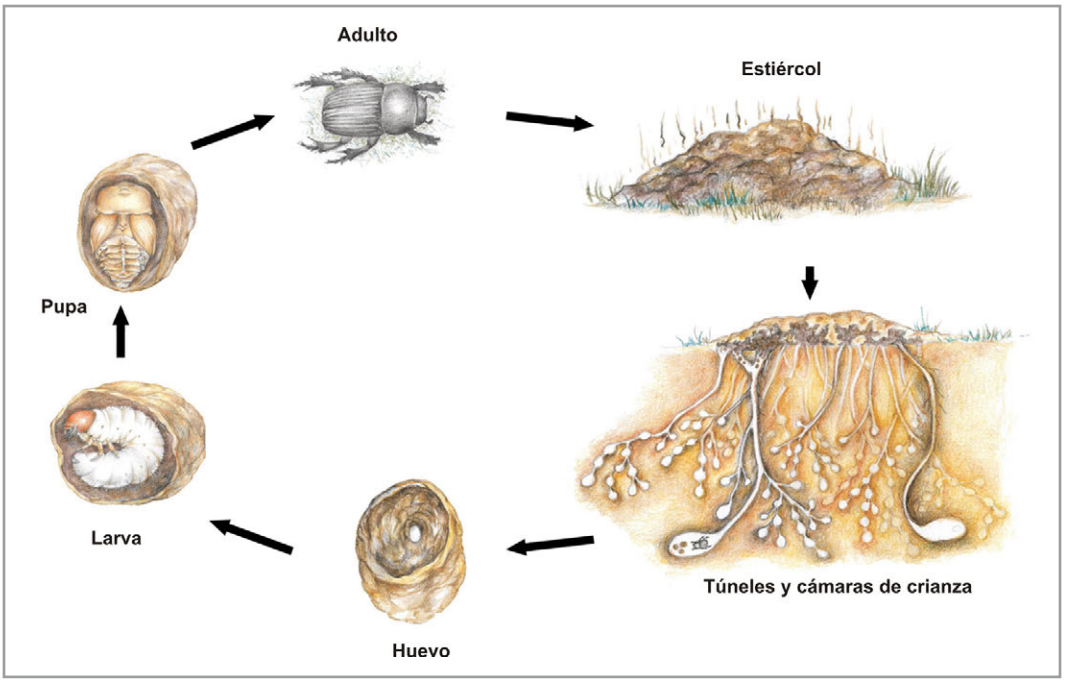

Figura 1. Ciclo de vida de *Ontherus sulcator*. Ilustración: N. Kotowicz.

los compuestos fenólicos que emite el estiércol (Fig. 2 y 3). El aparato bucal está adaptado para el consumo de pequeñas partículas (alimentación microfágica), por lo que las mandíbulas son membranosas y constan de un aparato filtrador que le permite alimentarse de las partículas de estiércol (Fig. 4). En el tórax se encuentran los élitros subcuadrados y rígidos, de función protectora. Éstos llevan estrías, es decir, líneas de puntos bien marcadas y entre éstas, se ubican las interestrías convexas (Fig. 2). Debajo de los élitros se alojan las alas membranosas, bien desarrolladas, que se utilizan para el vuelo. También en el tórax, se encuentran los tres pares de patas cortas, dotadas de espinas y dientes; en especial, el primer par se encuentra modificado, siendo más robustas y con fuertes espinas y músculos, adaptadas para cavar con facilidad (Fig. 2 y 4). El abdomen consta de 8 segmentos que terminan en una placa pigidial que cubre el orificio anal y las aberturas genitales (Fig. 4). Presentan un dimorfismo sexual (diferencia morfológica entre el macho y la hembra) poco notorio, donde la característica más evidente es una protuberancia en la cabeza, más pronunciada en el macho que en la hembra (Figs. 5 y 6).

Historia natural

Poseen un ciclo biológico holometábolo, es decir completo, el cual consta de tres estadios inmaduros, huevo, larva y pupa, que originan finalmente un adulto (estadio maduro) (Fig. 1). Para completar su ciclo biológico, estos

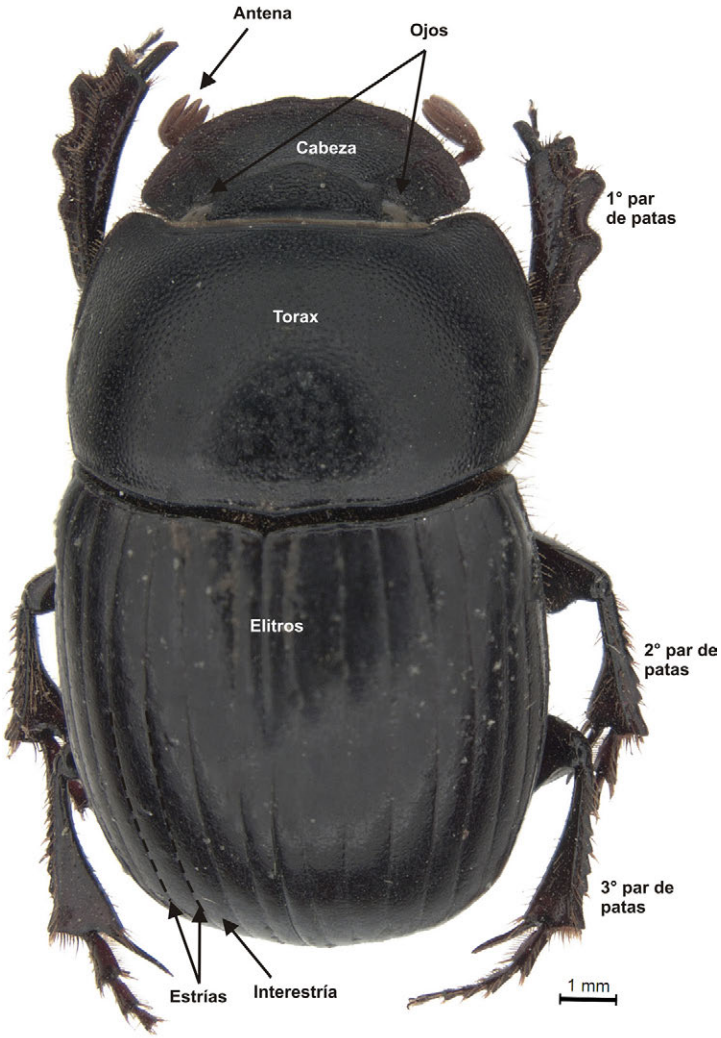

Figura 2. Adulto de *Ontherus sulcator* hembra, vista dorsal. Fotografía: E. Pérez.

escarabajos requieren del estiércol de vertebrados (mamíferos) con el que construyen bolas de crianza o crotovinas. Para tal fin, la hembra localiza una masa de excremento fresca de la cual se alimenta, luego se aparea con el macho y juntos construyen galerías o túneles debajo de la masa de estiércol llevando parte a su interior. Con esta materia fecal construyen las bolas de crianza las cuales son colocadas en cámaras de crianza (al final de los túneles), donde la hembra deposita un huevo en su interior del que emergerá una larva. Esta pasará su vida alimentándose del estiércol que la rodea hasta llegar al estadio de pupa, momento en que deja de alimentarse (Fig. 1). Después de las primeras lluvias de primavera comienzan a salir los adultos. Es necesaria la humedad del suelo para que el escarabajo pueda perforar las paredes de la cámara y así emerger a la superficie.

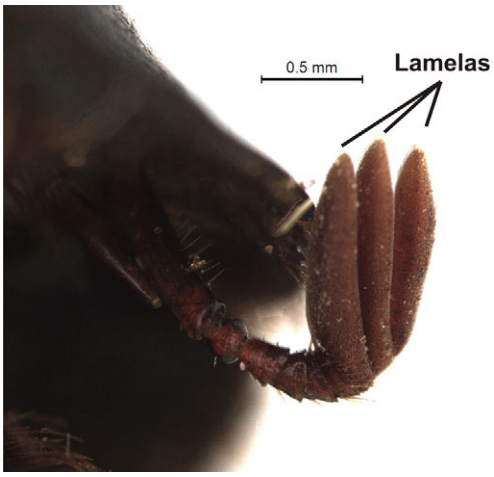

Figura 3. Detalle de la antena lamelada de *Ontherus sulcator*. Fotografía: E. Pérez.

Figura 4. Adulto de *Ontherus sulcator* hembra, vista ventral. Fotografía: E. Pérez.

Figura 5. Adulto de *Ontherus sulcator* hembra, vista lateral.
Fotografía: E. Pérez.

Estos escarabajos son llamados escarabajos "tuneleros" o "paracrópidos" por su costumbre de excavar galerías por la cual se moviliza la materia fecal al interior del suelo. Los túneles se ramifican y pueden tener más de 2 metros de profundidad, favoreciendo de este modo, la aireación y capacidad de retención de agua del suelo (lo que se conoce como bioturbación) (Fig. 1).

Ontherus sulcator es una especie altamente beneficiosa para el medio ambiente, ya que participa activamente en el reciclado de nutrientes al suelo, incorporando la materia orgánica en descomposición o de desecho producida por animales vertebrados. Con esta actividad, estos escarabajos reducen la pérdida de elementos nitrogenados en las áreas de producción de forrajes y contribuyen a incrementar la fertilidad del suelo al acelerar la incorporación del estiércol al ciclo de nutrientes (Basto-Estrella *et al*., 2012). Asimismo, contribuyen a reducir la emisión del gas metano a la atmósfera y, por lo tanto al efecto invernadero. Adicionalmente, intervienen como agentes de control biológico de nematodos gastrointestinales (parásitos que perjudican la salud del ganado) y de larvas de algunos insectos del orden Diptera (moscas) que son perjudiciales para el ganado y que cumplen su ciclo de vida en las excretas (Bishop *et al*., 2005; Nichols *et al*., 2008). Se ha demostrado que *O. sulcator* es capaz de controlar eficazmente la mosca de los cuernos, *Haematobia irritans* (Linneus) (familia Muscidae), la cual es una plaga que diezma la actividad ganadera produciendo importantes pérdidas económicas (Mariategui, 2000). La mosca de los cuernos es hematófaga (es decir, que se alimenta de sangre), ataca principalmente a los bovinos y es una gran molestia para estos animales durante el día y la noche, reduciendo entre un 10 y un 20% el peso de los bovinos en pastoreo, la producción de las vacas lecheras (Kunz *et al*., 1984), y ocasionando importantes

Figura 6. Adulto de *Ontherus sulcator* macho, vista lateral.
Fotografía: E. Pérez.

pérdidas de peso en los terneros. Su principal daño está relacionado con el stress que causa a los animales, no solo por la pérdida de sangre, sino por la inquietud generada al tratar de librarse de ellas, causando un gasto energético, menos tiempo de pastoreo e ingestión de agua, y reduciendo así su productividad (Cristián de la Vega *et al*., 2014). Por lo tanto, *O. sulcator* actúa como un agente de control biológico natural y eficiente, ya que se alimenta y destruye las masas de materia fecal donde se desarrollan los estadios juveniles de la mosca (Mariategui *et al*., 2006). Este escarabajo es capaz de enterrar una gran cantidad de la materia fecal que contiene los huevos, larvas y pupas de la mosca de los cuernos, dificultando y evitando su desarrollo y supervivencia. Además, al alimentarse produce una aireación y desecación de la torta de materia fecal, formándose una cáscara y evitando que en su interior se críen los estadios juveniles de la mosca de los cuernos (Mariategui, 2000).

Distribución

Es una especie exclusivamente sudamericana y se la ha registrado en Argentina, Bolivia, Brasil, Colombia, Ecuador, Guayana Francesa, Paraguay, Paraná, Surinam, Trinidad y Tobago, Uruguay y Venezuela.

En Argentina, ha sido citada para las provincias de Catamarca, Chaco, Córdoba, Corrientes, Entre Ríos, Formosa, Jujuy, Misiones, La Rioja, Salta, Santa Fe, Santiago del Estero, Santa Cruz, y Tucumán.

En la provincia de Tucumán solo se tienen registros para San Miguel de Tucumán. En la Colección Entomológica de la Fundación Miguel Lillo hay ejemplares colectados pero sin especificar la localidad. Se infiere que se en-

Distribución conocida de *Ontherus sulcator* en Argentina y Tucumán. En color las provincias y departamentos donde se registró la especie.

cuentra naturalmente en zonas, tanto de bosques como en regiones ganaderas abiertas.

Categoría de conservación

A pesar de ser una especie que debe protegerse (al igual que el resto de los escarabajos coprófagos), no figura en los convenios internacionales de las especies amenazadas. Aun así, se trata de una especie vulnerable ya que es muy sensible a las transformaciones del medio donde vive. Además están expuestos a sustancias tóxicas, como los medicamentos y agroquímicos que se aplican en el ganado y en las zonas de pastoreo. Es muy conocido que los desparasitantes (como la ivermectina y la abamectina), los herbicidas (principalmente los que contienen 2, 4-D y glifosato en sus fórmulas) y los insecticidas son muy tóxicos y letales para la fauna del suelo y en particular para los escarabajos del estiércol, por lo que es probable que hayan desaparecido especies en algunas zonas. Estos químicos afectan al ecosistema de pastizales ganaderos, su biodiversidad y pueden causar graves problemas de salud al ser humano.

Recientemente, se ha demostrado que la distribución de estos insectos es afectada por cambios microclimáticos producidos por el manejo forestal, al cambiar de una condición cerrada a una abierta por la tala del bosque (Larsen, 2012).

Con la finalidad de conservar el equilibrio ecológico en los pastizales ganaderos, y con ello a los escarabajos estercoleros, es necesario reducir la cantidad y la frecuencia de las aplicaciones de desparasitantes, herbicidas e insecticidas ecotóxicos.

Uso para otros animales y humanos

Hace más de tres mil años, los antiguos egipcios veneraban a los escarabajos estercoleros empujando su bola de excremento, esto era el símbolo sagrado del dios Khépri (representado por el insecto) escoltando al Sol (simbolizado por el excremento de ganado vacuno) en su jornada diaria a través del cielo (Martínez Morales *et al.,* 2011). En Laos, los escarabajos coprófagos fueron usados como medicina para la diarrea, en China se utilizan para el

tratamiento del cáncer y en varios países de América del Sur se emplean como alimento o adornos (Cambefort, 1994).

Desde el punto de vista económico, ayudan a reducir gastos por compra y aplicación de desparasitantes, insecticidas y herbicidas, pues al enterrar el estiércol eliminan huevos de gusanos internos y algunas moscas, que son parásitos del ganado, además de fertilizar y remover el suelo (Martínez Morales *et al*., 2015). También, la acción de aireación que generan en la bosta, sumado a su incorporación al suelo favorece el crecimiento de la pastura aumentando la superficie para pastoreo del ganado (Mariategui *et al*. 2020).

El enterramiento del excremento llevado a cabo por los escarabajos ayuda de una u otra forma a proveer un ambiente más saludable para los herbívoros que se alimentan del pasto, lo que se refleja en una mejor calidad de carne y leche para el consumo humano.

Los escarabajos estercoleros son buenos indicadores biológicos en los pastizales ganaderos, por lo que son útiles para efectuar monitoreos y favorecer su cría en caso de ser necesario.

Muchas aves se alimentan de estos escarabajos, especialmente aquellas que habitan los campos ganaderos, como por ejemplo el tero (*Vanellus chilensis*), aves de corral (como ser gallinas, pavos, etc.) y garzas (*Ardea alba*).

Numerosas especies de ácaros depredadores de moscas establecen una relación simbiótica con *O. sulcator*, es decir un tipo de relación en la que ambas especies se benefician mutuamente. Costa (1969), observó que ácaros de la familia Macrochelidae buscan refugio en las bolas de cría y los escarabajos adultos jóvenes emergen con ácaros adultos adheridos a su cuerpo para alimentarse en la superficie de larvas de moscas. En las bolas de cría también habitan pequeños invertebrados (microinvertebrados) que compiten por el alimento con las larvas del escarabajo, los ácaros más jóvenes depredan sobre ellos y de esta manera contribuyen con el desarrollo de las larvas del escarabajo.

Las bolas de cría del escarabajo también proporcionan refugio y alimento para una gran variedad de organismos como bacterias, colémbolos y otros invertebrados del suelo.

Agradecimientos

A Emilia Pérez (Instituto de Entomología, Fundación Miguel Lillo) por su colaboración en la toma de las fotografías, a Nora Kotowicz (Instituto de Iconografía, FML) por la realización de las ilustraciones, a Pablo Pereyra (Instituto de Iconografía, FML) por la edición de las fotografías y digitalización de las ilustraciones y a Francisco Sánchez (Instituto de Entomología, FML) por facilitarnos los ejemplares de la colección.

Bibliografía

Barriga-Tuñon, E. 2009. Coleoptera Neotropical, Scarabaeidae de Argentina. Disponible en: http://www.coleoptera-neotropical.org/paginas/2_PAISES/Argentina/scarab_arg.html. Visitado el 25/05/2021.

Basto-Estrella G., R. I. Rodríguez-Vivas, H. Delfín-González y E. Reyes-Novelo. 2012. Escarabajos estercoleros (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de ranchos ganaderos de Yucatán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83: 380–386.

Bishop A. L., H. J. McKenzie, L. J. Spohr y I. M. Barchia. 2005. Interactions between dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) and the arbovirus vector *Culicoides brevitarsis* Kieffer (Dipetra: Ceratopogonidae). *Australian Journal of Entomology* 44: 89–96.

Cambefort, Y. 1994. Le scarabée et les dieux. Essai sur la signification symbolique et mythique des coléoptéres. Société Nouvelle Des Éditions Boubée. Paris, France, pp. 1–23.

Costa, M. 1969. The association between mesostigmatic mites and coprid beetles. *Acarofogia* 11: 411–428.

Costa C. y S. Ide. 2006. Coleoptera. En: Costa, C., S. Ide y C.E. Simonka (eds.). *Insectos Inmaduros.* Insectos inmaduros: metamorfosis e identificación. *Sociedad Entomológica Aragonesa, Monografías Tercer Milenio* 5: 99–134.

Cristián De la Vega C., H. F. V. Elizalde, M. C. González y C. S. Reyes. 2014. Escarabajos estercoleros para la ganadería de la Región de Aysén. *Boletín INIA* 295: 1–79.

Génier, F. 1996. A revisión of the neotropical genus *Ontherus* Erichson (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 170: 1–169.

Génier, F. 1998. A revisión of the neotropical genus *Ontherus* Erichson (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae), Suplement 1. *The Coleopterists Bulletin* 52: 270–274.

Halffter G. y W. D. Edmonds. 1983. The nesting behavior of dung beetle (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach. *Journal of the New York Entomological Society* 91: 512–515.

Halffter, G. 1991. Historical and ecological factors determining the geographical distribution of beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana* 82: 195–238.

Kunz S. E., J. A. Miller, P. L. Sims y D. C. Meyerhoeffer. 1984. Economics of controlling horn files (Diptera: Muscidae) in range cattle management. *Journal of Economic Entomology* 77: 657–660.

Larsen, T. 2012. Upslope range shifts of Andean dung beetles in response to deforestation: Compounding and confounding effects of microclimatic change. *Biotrópica* 44: 82–89.

Lawrence J. F. y E. B. Britton. 1994. Australian beetles. Carlton: Melbourne University Press. pp. 192.

Mariategui, P. G. 2000. *Ontherus sulcator* (Fabricius), su importancia en el control de *Haematobia irritans* (Linneus) en campos de la Cuenca del río Salado. *Sitio Argentino de Producción animal*: 1-6. Disponible en: https://www.produccion-animal.com.ar/sanidad_intoxicaciones_metabolicos/parasitarias/parasitarias_bovinos/52-mosca_cuernos_escarabajos.pdf. Visitado el 25/05/2021.

Mariategui P. G., C. Speicy, N. Urretabikaya, G. Tarelli y E. Fernández. 2006. Efecto de *Sulcophaenus menelas* (Coleoptera: Scarabaeidae) en la degradación de estiércol en laboratorio. *Revista Científica Agropecuaria* 10: 121–125.

Mariategui G., C. Speycis, G. Tarelli, G. Franciga, C. Benavidez y R. Martínez. 2020. Beneficios asociados a la presencia de escarabajos estercoleros en sistemas pastoriles de producción bovina en Argentina. *Revista de Divulgación Técnica Agropecuaria, Agroindustrial y Ambiental* 7: 48–54.

Martínez Morales I., M. Cruz Rosales, E. Montes de Oca Torres y T. L. Suárez. 2011. *La función de los escarabajos del estiércol en los pastizales ganaderos.* En: Secretaría de Educación de Veracruz del Gobierno del Estado de Veracruz de Ignacio de la Llave (ed.). Veracruz, México. pp. 1–72.

Martínez Morales I., M. Cruz Rosales, C. Huerta Crespo y E. Montes de Oca Torres. 2015. *La cría de escarabajos estercoleros.* En: Secretaría de Educación de Veracruz del Gobierno del Estado de Veracruz de Ignacio de la Llave (ed.). Veracruz, México. pp. 1–56.

Montreuil, O. 1998. Analyse phylogénétique et paraphyle des Coprini et Dichotomiini (Coleoptera, Scarabaeidae). Scénario biogéographique. *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)* 34: 135–148.

Nichols E., S. Spector, J. Louzada, T. Larsen, S. Amezquita y M. Favila. 2008. Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation* 141: 1461–1474.

Sánchez M. V. y J. F. Genise. 2008. Nest and brood chamber structure of two South American dung beetles: *Gromphas lacordairei* Brullé and *Ontherus sulcator* (Fabricius)(Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *The Coleopterists Bulletin* 62: 49–61.

Scholtz, C. H. 2009. Phylogeny of the Scarabaeinae. En Scholtz C.H., A.L.V. Davis and U. Kryger (eds.). *Evolutionary Biology and Conservation of Dung Beetles.* Pensoft Publishers, Sofia, Bulgaria. pp. 227–327.