

Ecología

Diversidad del paisaje y remoción del estiércol por escarabajos coprófagos en pastizales del norte de Veracruz

Landscape diversity and removal of manure by dung beetles in pastures of northern Veracruz

Karen Pamela Miranda-Flores ^a, Ivette Alicia Chamorro-Florescano ^{a, *}, Mario E. Favila ^b,
José Luis Alanís-Méndez ^a y Maribel Ortiz-Domínguez ^a

^a Facultad de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad Veracruzana, Carretera Tuxpan a Tampico Km. 7.5, 92860 Tuxpan, Veracruz, México

^b Red de Ecoetología, Instituto de Ecología A.C., Carretera Antigua a Coatepec 351, El Haya, 91070 Xalapa, Veracruz, México

*Autor para correspondencia: ivette.chamorro@gmail.com (I.A. Chamorro-Florescano)

Recibido: 27 agosto 2018; aceptado: 24 enero 2020

Resumen

Se analizó la composición de especies y se evaluó la eficiencia en la remoción de estiércol vacuno por escarabajos del estiércol de la subfamilia Scarabaeinae durante las temporadas de lluvias y secas en 2 zonas ganaderas del norte de Veracruz con diferente cobertura vegetal. Tamiahua, con pastizales sin vegetación arbórea, solo con árboles aislados y Tlacolula, con vegetación arbórea en los alrededores de los pastizales y cercas vivas. Se recolectaron 5 especies en Tamiahua y 16 en Tlacolula. Las especies más abundantes en Tamiahua fueron: *Canthidium pseudopuncticolle* (Harold, 1867), *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte y *Digitonthophagus gazella* Fabricius, mientras que en Tlacolula fueron: *C. c. cyanellus*, *Coprophanaeus pluto* Harold y *C. pseudopuncticolle*. En la temporada de lluvias, la remoción del estiércol fue mayor en los pastizales de Tlacolula que en los de Tamiahua; sin embargo, en ambas localidades no hubo remoción de estiércol en la temporada de secas. En ambas zonas, la especie dominante en el proceso de remoción de estiércol fue *D. gazella*, especie africana introducida. Nuestros resultados sugieren que la reincorporación del estiércol se ve afectada por la composición de especies, la temporada del año y por la heterogeneidad del paisaje en las zonas ganaderas del norte de Veracruz.

Palabras clave: Escarabajos; Estiércol; Pastizales; Remoción

Abstract

We analyzed the composition of species and evaluated the efficiency in the removal of cow dung by dung beetles (Scarabaeinae) in 2 livestock areas of northern Veracruz (Tamiahua and Tlacolula) with different landscape during the rainy and dry seasons. Tamiahua, with grasslands without tree vegetation, only with isolated trees, and Tlacolula, with tree vegetation around the grasslands and live fences. Five species were collected in Tamiahua and 16 in Tlacolula. The most abundant species in Tamiahua were: *Canthidium pseudopuncticolle* Harold, *Canthon cyanellus cyanellus*

LeConte, and *Digitonthophagus gazella* Fabricius, in Tlacolula: *C. c. cyanellus*, *Coprophanaeus pluto* Harold, and *C. pseudopuncticollis*. During the rainy season, the removal of dung was greater in the Tlacolula grasslands than in the Tamiahua grasslands; however, in both locations, there was no removal of excrement during the dry season. In both areas, the dominant species in the dung removal process was *D. gazella*, an African introduced species. Our results suggest that the reincorporation of manure is affected by the species composition, the time of year and that heterogeneous environments favor the diversity of dung beetle species in livestock areas of northern Veracruz.

Keywords: Beetles; Dung; Grassland; Removal

Introducción

Los escarabajos del estiércol realizan funciones ecológicas y servicios ecosistémicos importantes en el reciclaje de materia orgánica y enriquecimiento de los suelos (Halffter y Edmonds, 1982; Halffter y Matthews, 1966; Nervo et al., 2017; Nichols et al., 2008). La remoción y entierro de estiércol por los escarabajos, es más importante a nivel de ensamble de especies que de especies en forma individual; ésto implica que la remoción eficiente de excremento sobre el suelo se da en sitios con muchas especies de escarabajos (comunidad diversa), mientras que la eficiencia de remoción disminuye a medida que hay menos especies en el sistema (Hooper et al., 2005; Huerta et al., 2018). Así mismo, la diversidad de especies o el ensamble de especies y la eficiencia de la remoción de estiércol varían en función de la temporada del año y de la perturbación del ecosistema (Amézquita y Favila, 2010; Basto-Estrella et al., 2016; Cruz et al., 2012; Hanski y Cambefort, 1991; Manning et al., 2017; Naeem et al., 2012). En zonas tropicales la máxima actividad de los escarabajos de estiércol ocurre durante la época de lluvias (Cruz et al., 2012; Halffter y Matthews, 1966; Hanski y Cambefort, 1991).

La ganadería en Veracruz es una de las actividades económicas más importantes del estado. A nivel nacional, Veracruz es el principal productor de ganado vacuno con más de 5 millones de cabezas de bovinos (Sagarpa, 2019), lo que equivale a una producción aproximada de 125 millones de kg de estiércol diariamente. Esta cantidad de estiércol no representa un problema grave en términos ecológicos debido a que los escarabajos del estiércol presentes en las zonas ganaderas reincorporan al suelo aproximadamente 90% de las boñigas en 3 días; no obstante, si los escarabajos no están presentes, el estiércol tardaría meses en degradarse (Cruz et al., 2012).

Los servicios ecosistémicos de los escarabajos del estiércol en Veracruz proveen un ahorro de millones de pesos al año, debido a que al enterrar el estiércol para alimentarse y reproducirse, favorecen la fertilización del suelo, la reducción de la pérdida del nitrógeno y el control de plagas, lo que genera grandes beneficios a la productividad ganadera del estado (Cruz-Rosales, 2011; Huerta et al., 2013; López-Collado et al., 2017). Sin embargo, la ganadería es

diferente entre regiones. En Veracruz y particularmente en el norte del estado se caracteriza por tener grandes zonas ganaderas (Méndez-Cortés et al., 2019), prácticamente carentes de vegetación arbórea o arbustiva, lo que puede favorecer la homogenización biótica con la hiperdominancia de pocas especies y la disminución de la biodiversidad (Filgueiras et al., 2016; McKinney y Lockwood, 1999). En otras regiones, los pastizales están delimitados por cercas vivas que pueden servir como conectores de flora y fauna con los remanentes de vegetación original, favoreciendo la diversidad y el flujo genético entre las poblaciones entre los diferentes fragmentos (Díaz et al., 2010; Díaz et al., 2011; Estrada y Coates-Estrada, 2001; Estrada et al., 1998; Guevara et al., 2004).

Los estudios enfocados a evaluar las tasas de remoción por los escarabajos del estiércol en zonas ganaderas y en fragmentos de vegetación original para entender su contribución al equilibrio ecológico y a la productividad de las actividades agropecuarias en México han ido en aumento (Amézquita y Favila, 2010; Anduaga, 2004; Anduaga y Huerta, 2007; Arellano, 2016; Basto-Estrella et al., 2016; Cruz et al., 2012; Huerta et al., 2018). En este trabajo, comparamos la composición y estructura de los escarabajos del estiércol (Scarabaeinae) y la tasa de remoción de excremento de ganado bovino durante 2 temporadas (lluvias y secas) en 2 zonas ganaderas del norte del estado de Veracruz con diferente paisaje. Una con grandes extensiones de pastizales sin vegetación original cercana, sin cercas vivas, y otra con cercas vivas que conectan a la vegetación original aledaña.

Materiales y métodos

El estudio se realizó en zonas ganaderas en los municipios de Tamiahua (localidad Tamiahua) y Chicontepec (localidad Tlacolula). Ambos sitios se encuentran en el norte de Veracruz, donde la principal actividad productiva en la región es la ganadería, seguida de la agricultura enfocada a cítricos, maíz y caña (Gobierno de Veracruz, 2015a). Tamiahua se encuentra a una altura de 10 m snm, en la región costera centro oriental, presenta un clima cálido-húmedo, una temperatura media anual de 24.4 °C, la flora original es selva mediana perennifolia; sin embargo, el paisaje actual es de grandes extensiones

de pastizales sin vegetación arbórea y con árboles aislados; los 2 ranchos de Tamiahua donde se hizo este estudio (21°15'42.13" N, 97°27'49.09" O y 21°15'36.31" N, 97°28'14.74" O) tienen 50 años de actividad ganadera, no utilizan plaguicidas, ni herbicidas, pero sí los fármacos Ivomec® y Todax® (Gobierno de Veracruz, 2015a). Tlacolula está ubicada a una altura de 160 m snm, el clima es cálido subhúmedo, presenta una temperatura media anual de 24.2 °C, con una flora que corresponde a selva alta perennifolia; los ranchos ganaderos en esta región tienen cercas vivas que se conectan con diferentes cultivos y manchones de vegetación original (Miranda-Flores, obs. pers.). Los 2 ranchos seleccionados en Tlacolula (21°5'39.86" N, 97°57'3.97" O y 21°6'8.88" N, 97°57'8.77" O) mantienen 40 años de actividad ganadera, utilizan plaguicidas Foley, herbicidas Fito-Amina y los fármacos Panacur® y Ripercol® (Gobierno de Veracruz, 2015b).

El trabajo de campo durante la temporada de secas en Tamiahua se realizó en marzo y abril de 2013 y en Tlacolula en abril y mayo de 2013. El trabajo de campo durante la temporada de lluvias se desarrolló en agosto y septiembre de 2013, tanto en Tamiahua como en Tlacolula. Para conocer la riqueza y abundancia de especies de escarabajos, en cada rancho se establecieron 2 transectos lineales separados 500 m uno del otro. Se colocaron un total de 20 trampas de caída libre durante 48 h, 10 cebadas con excremento humano (coprotrampas) y 10 con calamar (necrotrampas), las trampas fueron espaciadas cada 50 m en los pastizales, distancia mínima para lograr la independencia de las mismas (Larsen y Forsyth, 2005; Silva y Hernández, 2015). Los organismos recolectados fueron identificados a nivel de especie usando claves especializadas y utilizando la colección de referencia del Instituto de Ecología, A.C. en Xalapa, Veracruz.

Para evaluar la cantidad de excremento removido por los 2 gremios más importantes de los escarabajos del estiércol (cavadores y rodadores), se utilizaron 2 recipientes de plástico, uno de 35 cm de diámetro y 18 cm de altura, con una capa de tierra en el fondo y dentro de él, fue colocado otro recipiente de 30 cm de diámetro y 8 cm de altura, lleno de tierra y al cual se le colocaron 200 g de excremento bovino, pesados con una balanza digital (0.002/10 g), ambos recipientes quedaron con la abertura al nivel del suelo. Con este diseño, las especies cavadoras quedaron en el recipiente interno, mientras que las especies rodadoras fueron capturadas en el externo. El estiércol vacuno en estos experimentos se hizo con una mezcla homogénea de estiércol fresco de varias boñigas. En cada rancho se establecieron 2 transectos separados por 500 m, en cada transecto se colocaron 6 trampas que estuvieron activas durante 48 horas. El estudio de remoción se llevó a cabo durante la temporada de secas y la temporada de lluvias

al mismo tiempo que el estudio para analizar la diversidad de escarabajos del estiércol. De las 6 trampas empleadas en cada transecto, 3 midieron la cantidad de excremento que incorporaban al suelo los escarabajos estercoleros y las 3 trampas restantes se utilizaron como factor de corrección para medir la pérdida de peso del excremento por deshidratación (trampa de control de humedad). Estas últimas fueron iguales a las primeras, pero fueron tapadas con tela de alambre de malla fina para excluir la presencia de escarabajos. Las trampas fueron colocadas a 200 m de distancia entre sí, con lo que se aseguró la independencia entre ellas (Silva y Hernández, 2015); adicionalmente a 30 cm de distancia de cada trampa de remoción se colocó una trampa de control de humedad. De esta forma, entre los 2 ranchos por municipio se colocaron un total de 24 trampas.

La diversidad alfa en cada sitio se analizó con curvas de refracción-extrapolación de las muestras, lo que permite comparar las estimaciones de riqueza de especies de diferentes sitios. Los análisis estadísticos se realizaron con el programa R 3.1.0 (R Development Core Team, 2014). Se utilizó el paquete INEXT y la extrapolación fue al doble del tamaño de la muestra de referencia, que es la muestra más pequeña (Hsieh et al., 2016).

La cantidad (en gramos) de excremento removido por los escarabajos del estiércol después de 48 h de exposición se obtuvo de restar a los 200 g de excremento expuesto (inicial), los gramos perdidos por deshidratación y los gramos de excremento remanente en el interior de cada trampa. Se utilizó un análisis de varianza (Anova) para evaluar el efecto de la localidad (2 niveles: Tamiahua, Tlacolula) y del mes de muestreo (julio, agosto y septiembre) sobre la cantidad de excremento incorporado al suelo. El análisis se realizó con el paquete estadístico Statistica10 (StatSoft Inc, 2011).

Resultados

Se recolectaron un total de 497 individuos pertenecientes a 14 especies, distribuidas en 12 géneros en los ranchos ganaderos de Tamiahua y Tlacolula durante ambas temporadas (tabla 1). En Tamiahua se recolectaron 5 especies, mientras que en Tlacolula 14. En Tamiahua *Canthidium pseudopuncticolle* Harold, fue la especie más abundante tanto en la temporada de secas como en lluvias, con 36 y 30 individuos, respectivamente (tabla 1). En Tlacolula, *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte, fue la especie más abundante en ambas temporadas con 281 en lluvias y 12 individuos en secas. En ambas zonas, las especies dominantes en la temporada de lluvias fueron más abundantes que las correspondientes en la época de secas (tabla 1). Siete especies coprófagas se recolectaron exclusivamente en los ranchos ganaderos de Tlacolula:

Ateuchus texanus Robinson, *Copris incertus* Say, *Dichotomius amplicolis* Harold, *Onthophagus incensus* Say, *Onthophagus landolti* Harold, *Onthophagus corrosus* Bates y *Onthophagus batesi* Howden y Cartwright. Cinco especies con diferentes preferencias alimenticias se encontraron en ambas localidades: *C. pseudopuncticolle*, *C. c. cyanellus*, *Coprophanaeus pluto* Harold, *Deltochilum lobipes* Bates y *Digitonthophagus gazella* Fabricius. La única especie colectada exclusivamente en necrotrampas en ambos sitios fue *D. lobipes* Bates (tabla 1).

En Tamiahua la eficiencia o completitud del muestreo fue de 100%, mientras que para Tlacolula fue de 93%, lo que sugiere que faltan 1 o 2 especies para tener el inventario completo en este lugar. La curva de rarefacción extrapolación muestra que los ranchos ganaderos de Tlacolula fueron 3 veces más diversos que los de Tamiahua (fig. 1).

En los ranchos ganaderos de Tamiahua y Tlacolula se encontró un mayor porcentaje de especies con hábitos nocturnos (60% para Tamiahua, 64.3% en Tlacolula), el resto fueron diurnas (40% y 35.7% respectivamente).

El gremio de especies cavadoras fue mayor en Tlacolula que en Tamiahua (85.71%, 60% respectivamente) (tabla 1).

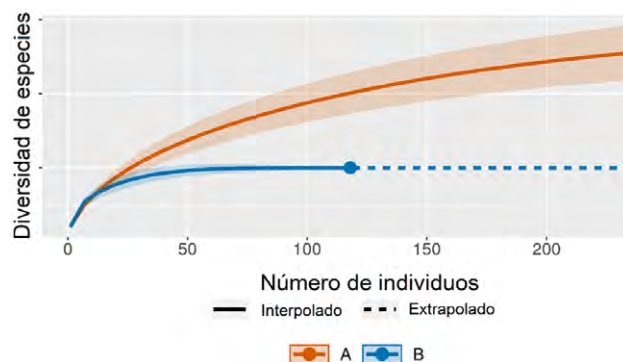


Figura 1. Curvas de rarefacción-extrapolación con intervalos de confianza al 95% basadas en las muestras, comparando la riqueza de especies de escarabajos del estiércol (Scarabaeinae) en ranchos ganaderos de Tlacolula (A) y Tamiahua (B), Veracruz, México.

Tabla 1

Riqueza y abundancia total de especies de escarabajos del estiércol (subfamilia: Scarabaeinae) recolectados en 2 ranchos ganaderos de Tamiahua y de Tlacolula, Veracruz en secas y lluvias, y abundancia de las especies recolectadas en los experimentos de remoción en ambas localidades.

				Riqueza y Abundancia				Experimento		Total
				Tamiahua		Tlacolula		Remoción		
	GP	PA	AD	Secas	Lluvias	Secas	Lluvias	Tam	Tla	
<i>Ateuchus texanus</i> (Robinson, 1948)	Ca	C	Noc				3		2	5
<i>Canthidium pseudopuncticolle</i> (Harold, 1867)	Ca	C	Noc	30	36		18			84
<i>Canthon cyanellus cyanellus</i> (LeConte, 1859)	Ro	G	Diur	13	13	12	281		3	322
<i>Copris incertus</i> (Say, 1835)	Ca	C	Noc			3	7		17	27
<i>Coprophanaeus pluto</i> (Harold, 1863)	Ca	G	Noc	1	2		42		1	46
<i>Deltochilum lobipes</i> (Bates, 1887)	Ro	N	Noc	1	1		2			4
<i>Dichotomius amplicolis</i> (Harold, 1869)	Ca	C	Noc			2				2
<i>Dichotomius colonicus</i> (Say, 1835)	Ca	G	Noc				2			2
<i>Digitonthophagus gazella</i> (Fabricius, 1787)*	Ca	C	Diur	4	3		3	42	29	81
<i>Euoniticellus intermedius</i> (Reiche, 1849)*	Ca	C	Diur						13	13
<i>Euristermus mexicanus</i> (Harold, 1869)	En	C	Noc						2	2
<i>Onthopagus batesi</i> (Howden y Cartwright, 1963)	Ca	C	Noc				2			2
<i>Onthopagus incensus</i> (Say, 1835)	Ca	C	Diur				3		7	10
<i>Onthopagus landolti</i> (Harold, 1880)	Ca	C	Diur				7		7	14
<i>Onthopagus corrosus</i> (Bates, 1887)	Ca	C	Diur				5			5
<i>Pseudocanthus perplexus</i> (LeConte, 1847)	Ca	G	Noc				1			1
Abundancia				49	55	17	376	42	81	620
Riqueza de especies				5	5	3	13	1	9	16

Grupos funcionales (GP): Ca = cavador, Ro = rodador, En = endocóprido; preferencias alimenticias (PA): C = coprófago, N = necrófago, G = generalista; actividad diaria (AD): Noc = nocturno, * = especies invasoras.

La tasa de remoción entre ambas localidades fue significativamente diferente ($F = 5.84$, $gl = 1$, $p = 0.018$). La remoción fue significativamente mayor en Tlacolula que en Tamiahua (fig. 2). La especie dominante en la remoción de estiércol fue *D. gazella* en ambas zonas, con 42 individuos en Tamiahua y 29 en Tlacolula (tabla 1). En Tamiahua se registró únicamente una especie (*D. gazella*) en la remoción de estiércol; mientras que, en Tlacolula se recolectaron 9 especies, de las cuales 7 fueron cavadoras, 1 rodadora y 1 endocóprida. En este experimento se obtuvo la presencia de 2 especies que no habían sido recolectadas en ambos sitios en el análisis de la riqueza de especies: *Euoniticellus intermedius* Reiche y *Euristernus mexicanus* Harold.

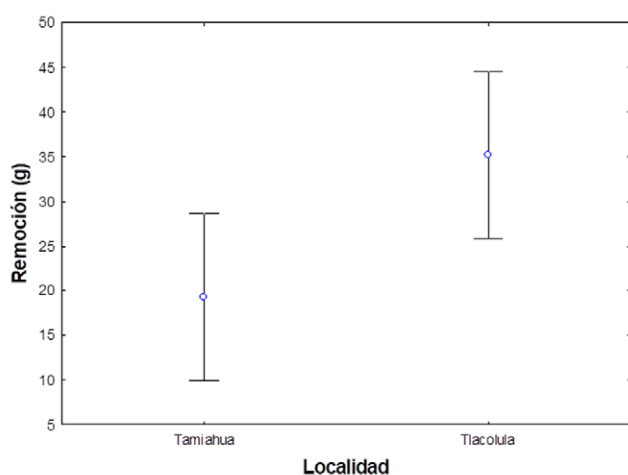


Figura 2. Valores promedio (g) de remoción de estiércol de vaca por escarabajos del estiércol (Scarabaeinae) en ranchos ganaderos de Tamiahua y Tlacolula, Veracruz, México.

Discusión

Los escarabajos del estiércol han sido poco estudiados en ambientes ganaderos en la zona norte de Veracruz. No obstante, se cuenta con registros de áreas cercanas enfocados a evaluar el efecto de la transformación de los ecosistemas naturales sobre la diversidad de los Scarabaeinae (Halffter et al., 1992; Santiago-Molina et al., 2014). Entre Tamiahua y Tlacolula se recolectó un total de 620 individuos pertenecientes a 16 especies distribuidas en 12 géneros, lo cual representa 67% de las especies reportadas para zonas ganaderas en la región tropical de México (Favila, 2012). En los experimentos de remoción se obtuvieron las 2 especies que indicaban los estimadores que hacían falta para completar la representatividad total de especies en Tlacolula. Estas 2

especies fueron *Euoniticellus intermedius* y *Euristernus mexicanus*. La primera es una especie introducida de África que se alimenta exclusivamente de excremento vacuno y equino (Montes de Oca y Halffter, 1998), mientras que *E. mexicanus* es una especie coprófaga autóctona (Halffter et al., 1992).

La baja riqueza de especies en Tamiahua parece estar asociada a la baja cobertura vegetal, ya que predominan grandes extensiones de pastizales sin bosques cercanos que alberguen fauna nativa. La falta de cercas vivas que funcionen como corredores biológicos en esta región, no favorece una mayor diversidad de escarabajos del estiércol y de otros organismos en general, lo cual podría estar afectando la funcionalidad de estos ecosistemas (Arellano et al., 2008; Díaz et al., 2010; Nervo et al., 2017). En el caso de los ranchos de Tlacolula, a pesar de ser una zona con pastizales ganaderos activos, cuenta con cercas vivas que funcionan como conectores biológicos entre zonas que mantienen cobertura vegetal original, relativamente a corta distancia de los ranchos ganaderos estudiados. Las cercas vivas en Tlacolula probablemente están favoreciendo el mantenimiento de una mayor riqueza de especies de escarabajos del estiércol como ha sido observado en zonas ganaderas en Los Tuxtlas y en otras regiones tropicales (Díaz et al., 2010; Estrada y Coates-Estrada, 2001, 2002; Estrada et al., 1998, 2000; Slade et al., 2007). De esta manera, nuestros resultados muestran que la comunidad de escarabajos del estiércol se reduce con la simplificación de los sistemas agropecuario en el norte de Veracruz.

En cuanto a la estructura de la comunidad de escarabajos, en Tamiahua la especie dominante fue cavadora (*C. pseudopunticolle*), pero en Tlacolula fue una especie rodadora (*C. c. cyanellus*). Sin embargo, en ambas localidades se observó el predominio de especies cavadoras sobre las rodadoras, al igual que de las especies nocturnas sobre las diurnas, tanto en riqueza como en abundancia. Aun así, en Tlacolula las especies rodadoras diurnas fueron más abundantes en Tlacolula que en Tamiahua. Escobar y Chacón-de Ulloa (2000) mencionan que las especies de escarabajos rodadores son altamente sensibles a los cambios en la estructura del suelo. Los suelos de los pastizales de Tamiahua son muy duros debido a la compactación que sufren por el pisoteo del ganado (obs. pers.), dificultando de esta manera el enterramiento del alimento, lo que puede estar asociado a la disminución en la abundancia de este gremio; sin embargo, las características propias del suelo podrían ser el factor que determine la reducida presencia de rodadoras en esta región.

El aumento en la riqueza y abundancia de especies de escarabajos del estiércol durante la temporada de lluvias se relaciona con un incremento en sus recursos alimenticios y por lo mismo, es la temporada de reproducción para

muchas especies de zonas tropicales (Halfpter y Matthews, 1996; Hanski y Cambefort, 1991). La riqueza y abundancia de especies fue mayor en la temporada de lluvias en los ranchos ganaderos de ambas localidades y menor en la temporada de secas, lo que confirma el patrón estacional de actividad de este grupo de insectos. En la temporada de secas, hubo una disminución en la actividad de los escarabajos del estiércol en ambos sitios, posiblemente debido a que no pueden elaborar galerías o los organismos no pueden emerger debido a la dureza y compactación del suelo ocasionado por el apisonamiento del ganado (Barraza et al., 2010; Halfpter y Edmonds, 1982; Hanski y Cambefort, 1991).

Asociado a la mayor diversidad y abundancia de especies en la temporada de lluvias, la remoción de estiércol ocurrió durante esta época, confirmando los resultados de diversos trabajos en zonas tropicales (Amézquita y Favila, 2010; Andresen, 2005; Basto-Estrella et al., 2016; Cruz et al., 2012; Janzen, 1983). En el experimento de remoción, los escarabajos cavadores fueron dominantes en ambas zonas tanto en riqueza como en abundancia. Estos resultados coinciden con lo encontrado por Anduaga y Huerta (2007), Huerta et al. (2010) Basto-Estrella et al. (2016), quienes reportan el dominio del gremio cavador y su eficiencia para la remoción del excremento más que los rodadores. Sin embargo, en los experimentos de remoción en Tamiahua se registró únicamente una especie (*D. gazella*) pero en Tlacolula fueron 8 especies, lo que pone de manifiesto el efecto de la simplificación del ecosistema que ha ocurrido en los pastizales de Tamiahua.

Es de llamar la atención que *D. gazella* fue la especie dominante en la remoción del estiércol en ambos sitios y que fue la única especie que removió el estiércol en los ranchos de Tamiahua (menor a 20%), mientras que en Tlacolula se encontró una comunidad poco más diversa (remoción menor a 35%). Esta especie es de origen afroasiático introducida a Texas y California entre 1972 y 1974 (Anderson y Loomis, 1978; Fincher et al., 1983; Kohlmann, 1994), y posee una alta tasa de reproducción (Blume y Aga, 1978), gran capacidad de dispersión y amplio potencial para procesar cantidades importantes de estiércol bovino (Behling-Miranda et al., 2000). *Digitontofagus gazella* se establece con facilidad en zonas bajas con escasa vegetación, altas temperaturas y con reducidos períodos de lluvia al año (Rivera y Wolf, 2007). De acuerdo con Blume y Aga (1978), *D. gazella* muestra preferencia por regiones de pastos abiertos y suelos arenosos. No se tienen evidencias claras de que esta especie invasora esté desplazando a las especies nativas de pastizales en México (Montes de Oca, 2001; Montes de Oca y Halfpter, 1998; Rivera-Cervantes y García, 1991), aunque algunos autores sugieren que esta especie podría provocar la reducción y

pérdida de especies locales en pastizales del neotrópico debido a su alta capacidad competitiva (Delgado y Márquez, 2006; Kohlmann, 1994; Lobo, 1996; Noriega et al., 2011; Young, 2007). En un estudio reciente, Mesquita-Filho et al. (2018) encontraron que la presencia de *D. gazella*, a largo del tiempo, ha modificado la estructura original de las comunidades en pastizales de Brasil. Se requieren más estudios experimentales y de seguimientos poblacionales para poder llegar a una conclusión al respecto.

La remoción de excremento vacuno en la temporada de secas para ambas zonas fue nula. Es posible que en el norte de Veracruz las variaciones ambientales sean más extremas que en zonas más cercanas al trópico y eso explique estos resultados; sin embargo, estudios similares reportan una baja abundancia de escarabajos y por lo tanto de actividad en la temporada de secas a diferencia de la época de lluvias (Cruz et al., 2012). Sería importante realizar estudios en diferentes ciclos anuales para descartar variaciones aleatorias de este comportamiento poblacional e identificar los factores que alteran su presencia.

Otro factor que podría explicar la baja diversidad en Tamiahua y la reducida eficiencia de remoción observada en estos ranchos, es el uso de insecticidas y desparasitantes para el ganado en la región, que pueden tener efectos nocivos sobre las poblaciones de escarabajos del estiércol en zonas ganaderas, lo que puede ocasionar pérdidas económicas importantes (Baena-Díaz et al., 2018; Basto-Estrella et al., 2012, 2016; Cruz et al., 2012; González-Tokman et al., 2017; Lumaret, 1986; Martínez y Cruz, 2009; Martínez y Lumaret, 2006; Martínez et al., 2017; Verdú et al., 2015). Urgen estudios que evalúen el efecto que están teniendo éstos y otros compuestos químicos en el estado de salud de las poblaciones de escarabajos del estiércol de los pastizales del norte de Veracruz y de otras zonas tropicales de México, así como sus implicaciones en la remoción del estiércol en zonas ganaderas.

Nuestros resultados muestran el notorio impacto que la actividad humana ha tenido sobre la coprofauna de la región, alterando las funciones ecológicas que se desempeñan dentro de ellas, principalmente en los ranchos ganaderos de Tamiahua. Por tal motivo, es de gran importancia realizar estudios de monitoreo en estos ambientes para evaluar los cambios en la composición y estructura de la comunidad de los escarabajos del estiércol, a fin de detectar los potenciales impactos negativos y posibles causas del deterioro del sistema. Algunos paradigmas en la biología de la conservación proponen que los agroecosistemas, incluyendo las zonas ganaderas, deben de estar conformados por parches de hábitat natural interconectados por una cubierta arbórea dentro de la matriz agrícola manejada (Perfecto y Vandermeer, 2008; Vardemeer y Perfecto, 2007). Se sugiere implementar el

manejo de los agroecosistemas en la región y minimizar el uso de los productos químicos y fomentar el uso de productos menos nocivos para los escarabajos del estiércol, especialmente en la temporada de reproducción de estos organismos, que es la temporada de lluvias. Recuperar fragmentos de vegetación original y establecer conexiones entre ellos mediante cercas vivas que cumplan la función de corredores biológicos y permitan el desplazamiento de diversas especies de fauna entre un sitio y otro, ofrecería grandes beneficios no solo ecológicos sino también económicos, particularmente para el sector pecuario de Veracruz. Esta estrategia de manejo de paisaje favorecería la generación de una matriz amigable con el ambiente, lo que podría incrementar la diversidad en general y en particular la de los escarabajos de estiércol que pudieran aprovechar la disponibilidad de nutrientes que genera la fauna silvestre asociada a los ecosistemas naturales, además de la aportada por el ganado vacuno.

Agradecimientos

A Alfonso Díaz Rojas por la identificación de los organismos y al apoyo financiero del Conacyt otorgado a Karen Pamela Miranda-Flores mediante la beca de posgrado N°491110.

Referencias

- Amézquita, S. y Favila, M. E. (2010). Removal rates of native and exotic dung by dung beetles (Scarabaeidae: Scarabaeinae) in a fragmented tropical rain forest. *Environmental Entomology*, 2, 328–336. <https://doi.org/10.1603/en09182>
- Anderson, J. R. y Loomis, S. (1978). Exotic dung beetles in pasture and range land ecosystems. *California Agriculture*, 32, 31–32. <https://doi.org/10.3733/ca.v032n02p31>
- Andresen, E. (2005). Effects of season and vegetation type on community organization of dung beetles in a tropical dry forest. *Biotropica*, 37, 291–300. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2005.00039.x>
- Anduaga, S. (2004). Impact of the activity of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) inhabiting pasture land in Durango, Mexico. *Environmental Entomology*, 33, 1306–1312. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-33.5.1306>
- Anduaga, S. y Huerta, C. (2007). Importance of dung incorporation activity by three species of coprophagous beetle (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) macrofauna in pastureland on “La Michilía” Biosphere Reserve in Durango, Mexico. *Environmental Entomology*, 36, 555–559. <https://doi.org/10.1093/ee/36.3.555>
- Arellano, G. L. (2016). A novel method for measuring dung removal by tunneler dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) in pastures. *The Coleopterists Bulletin*, 70, 185–188. <https://doi.org/10.1649/072.070.0129>
- Arellano, L., León-Cortés, J. L. y Halfpiter, G. (2008). Response of dung beetle assemblages to landscape structure in remnant natural and modified habitats in southern Mexico. *Insect Conservation and Diversity*, 1, 253–262. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4598.2008.00033.x>
- Baena-Díaz, F., Martínez, I., Gil-Pérez, Y. y González-Tokman, D. (2018). Trans-generational effects of ivermectin exposure in dung beetles. *Chemosphere*, 202, 637–643. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2018.03.109>
- Barraza, M. J., Montes F. J., Martínez, H. N. y Deloya, C. (2010). Ensamblaje de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) del bosque tropical seco, Bahía Concha, Santa Marta (Colombia). *Revista Colombiana de Entomología*, 36, 285–291. <https://doi.org/10.18257/raccefyn.255>
- Basto-Estrella, G. S., Rodríguez-Vivas, R. I., Delfín-González, H. y Reyes-Novelo, E. (2012). Escarabajos estercoleros (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de ranchos ganaderos de Yucatán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83, 380–386. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2012.2.943>
- Basto-Estrella, G. S., Rodríguez-Vivas, R. I., Delfín-González, H., Navarro-Alberto, J. A., Favila, M. E. y Reyes-Novelo, E. (2016). Dung removal by dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) and macrocyclic lactone use on cattle ranches of Yucatan, Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 64, 945–954. <https://doi.org/10.15517/rbt.v64i3.21044>
- Behling-Miranda, C. H., dos Santos, J. C. y Bianchin, I. (2000). The role of *Digitonthophagus gazella* on pasture clearing and production as a result of burial of cattle dung. *Pasturas Tropicales*, 22, 14–18.
- Blume, R. R. y Aga, A. (1978). *Onthophagus gazella* F.: Progress of experimental releases in South Texas. *Folia Entomológica Mexicana*, 39-40, 190–191.
- Cruz-Rosales, M. M. (2011). *Importancia de los Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera) como bioindicadores del estado de conservación en vegetación fragmentada de Tuxpan y Tamiahua, Veracruz, México (Tesis doctoral)*. Colegio de Postgraduados. Tepetates, Veracruz, México. <https://doi.org/10.24850/j-tyca-2019-03-07>
- Cruz, R. M., Martínez, I., López-Collado, J., Vargas-Mendoza, M., González-Hernández, H. y Platas-Rosado, D. E. (2012). Degradación del estiércol vacuno por escarabajos estercoleros en un pastizal tropical de Veracruz, México. *Revista Colombiana de Entomología*, 38, 148–155.
- Delgado, L. y Márquez, J. (2006). Estado del conocimiento y conservación de los coleópteros Scarabaeoidea (Insecta) del estado de Hidalgo, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 22, 57–108. <https://doi.org/10.21041/conpat2019/v3rec232>
- Díaz, A., Galante, E. y Favila, M. E. (2010). The effect of the landscape matrix on the distribution of dung and carrion beetles in a fragmented tropical rain forest. *Journal of Insect Science*, 10, 81. <https://doi.org/10.1673/031.010.8101>
- Díaz, A., Galante, E. y Favila, M. E. (2011). Escarabajos del estiércol en la selva fragmentada de Los Tuxtlas, Veracruz. En A. Cruz, M. Soto, H. Rodríguez, E. Boege, E. Sedas, W. Márquez et al. (Eds), *La biodiversidad en Veracruz: estudio*

- de estado Vol. I. Contexto actual del estado y perspectivas de conservación de su biodiversidad (pp. 469–481). México D.F.: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Escobar, F. y Chacón-de Ulloa, P. (2000). Distribución espacial y temporal en un gradiente de sucesión de la fauna de coleópteros coprófagos (Scarabaeidae, Aphodiinae) en un bosque tropical montano, Nariño, Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 48, 961–975. <https://doi.org/10.15517/rbt.v59i1.3201>
- Estrada, A. y Coates-Estrada, R. (2001). Bat species richness in live fences and in corridors of residual rain forest vegetation at Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography*, 24, 94–102. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0587.2001.240111.x>
- Estrada, A. y Coates-Estrada, R. (2002). Dung beetles in continuous forest, forest fragments and in agricultural mosaic habitat-island at Los Tuxtlas, Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 11, 1903–1918. [https://doi.org/10.1016/s0006-3207\(01\)00135-5](https://doi.org/10.1016/s0006-3207(01)00135-5)
- Estrada, A., Cammarano, P. y Coates-Estrada, R. (2000). Bird species richness in vegetation fences and strips of residual rain forest vegetation at Los Tuxtlas, Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 9, 1399–1416. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0587.2001.240111.x>
- Estrada, A., Coates-Estrada, R., Anzures, A. y Cammarano, P. (1998). Dung and carrion beetles in tropical rain forest fragments and agricultural habitats at los Tuxtlas, México. *Journal of Tropical Ecology*, 14, 577–593. <https://doi.org/10.1017/s0266467498000418>
- Favila, M. E. (2012). Historical, Biogeographical and ecological factors explain the success of some native dung beetles after the introduction of cattle in Mexico. *Pastos*, 42, 161–181.
- Filgueiras, B. K., Tabarelli, M., Leal, I. R., Vaz-de Mello, F. Z., Peres, C. A. y Iannuzzi, L. (2016). Spatial replacement of dung beetles in edge-affected habitats: biotic homogenization or divergence in fragmented tropical forest landscapes? *Diversity and Distributions*, 22, 400–409. <https://doi.org/10.1111/ddi.12410>
- Fincher, G. T., Stewart, T. B. y Hunter III, J. S. (1983). The 1981 distribution of *Onthophagus gazella* Fabricius from releases in Texas and *Onthophagus taurus* Schreber from an unknown release in Florida (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Coleopterists Bulletin*, 37, 159–163.
- Gobierno de Veracruz. (2015a). Sistema de información municipal. Cuadernillos municipales 2015. Tamiagua. Recuperado el 5 de Julio de 2018: <http://www.veracruz.gob.mx/wp-content/uploads/sites/2/2015/05/Chicontepec.pdf>
- Gobierno de Veracruz. (2015b). Sistema de información municipal. Cuadernillos municipales 2015. Chicontepec. Recuperado el 5 de Julio de 2018: <http://www.veracruz.gob.mx/wp-content/uploads/sites/2/2015/05/Chicontepec.pdf> <https://doi.org/10.24275/uami.4q77fr33m>
- González-Tokman, D., Martínez-Morales, I., Farrera, A., del Rosario Ortiz-Zayas, M. y Lumaret, J. P. (2017). Effects of an herbicide on physiology, morphology, and fitness of the dung beetle *Euoniticellus intermedius* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Environmental toxicology and chemistry*, 36, 96–102. <https://doi.org/10.1002/etc.3498>
- Guevara, S., Laborde, J. y Sánchez-Ríos, G. (2004). La fragmentación. En S. Guevara, J. Laborde y G. Sánchez-Ríos (Eds.), *Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra* (pp. 111–134). Xalapa: Instituto de Ecología, A.C./ Unión Europea.
- Halfpiter, G. y Edmonds, W. D. (1982). *The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach*. Publication 10. México D.F.: Instituto de Ecología, A.C.
- Halfpiter, G. y Matthews, E. G. (1966). The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). *Folia Entomológica Mexicana*, 12–14, 1–312. <https://doi.org/10.1002/mmnz.4830450211>
- Halfpiter, G., Favila, M. E. y Halfpiter, V. (1992). A comparative study of the structure of the scarab guild in Mexican tropical rain forests and derived ecosystems. *Folia Entomológica Mexicana*, 84, 131–156.
- Hanski, I. y Cambefort, I. (1991). Resource partition. En I. Hanski y I. Cambefort (Eds.), *Dung beetle ecology* (pp. 330–349). Princeton University Press. <https://doi.org/10.1515/9781400862092.330>
- Hooper, D. U., Chapin, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S. et al. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75, 3–35. <https://doi.org/10.1890/04-0922>
- Huerta, C., Arellano, L. y Cruz, M. (2018). Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae) y remoción de estiércol en pastizales ganaderos mexicanos. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 89, 1280–1292. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2018.4.2495>
- Huerta, C., Martínez, M. I., Montes de Oca, E., Cruz-Rosales, M. y Favila, M. E. (2013). The role of dung beetles in the sustainability of pasture and grasslands. En A. Yáñez-Arancibia, R. Dávalos-Sotelo, J. W. Day y E. Reyes (Eds.), *Ecological dimensions for sustainable socio economic development* (pp. 441–463). Southampton, Boston: Witpress. <https://doi.org/10.2495/978-1-84564-756-8/024>
- Hsieh, T.C., Ma, K. H. y Chao, A. (2016). iNEXT: an R package for interpolation and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*, 7, 1451–1456. <https://doi.org/10.1111/2041-210x.12613>
- Janzen, D. H. (1983). Seasonal change in abundance of large nocturnal dung beetles (Scarabaeidae) in a Costa Rican deciduous forest and adjacent horse pasture. *Oikos*, 41, 274–283. <https://doi.org/10.2307/3544274>
- Kohlmann, B. (1994). A preliminary study of the invasion and dispersal of *Digitonthophagus gazella* (Fabricius, 1797) in Mexico (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Acta Zoológica Mexicana* (nueva serie), 61, 35–42.
- Larsen, T. H. y Forsyth, A. (2005). Trap spacing and transect design for dung beetle biodiversity studies. *Biotropica*, 37, 322–325. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2005.00042.x>
- Lobo, J. M. (1996). Diversity, biogeographical considerations and spatial structure of a recently invaded dung beetle (Coleoptera: Scarabaeoidea) community in the Chihuahuan

- Desert. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 5, 342–352. <https://doi.org/10.2307/2997589>
- López-Collado, J., Cruz-Rosales, M., Vilaboa-Arroniz, J., Martínez-Morales, I. y González-Hernández, H. (2017). Contribution of dung beetles to cattle productivity in the tropics: A stochastic dynamic modeling approach. *Agricultural Systems*, 155, 78–87. <https://doi.org/10.1016/j.agsy.2017.05.001>
- Lumaret, J. P. (1986). Toxicité de certainshelminthocides vis-à-vis des insectescoprofages et conséquences sur la disparition des excréments de la surface du sol. *Acta Oecologica*, 7, 313–324.
- Manning, P., Slade, E. M., Beynon, S. A. y Lewis, O. T. (2017). Effect of dung beetle species richness and chemical perturbation on multiple ecosystem functions. *Ecological Entomology*, 42, 577–586. <https://doi.org/10.1111/een.12421>
- Martínez, M. I. y Cruz, R. M. (2009). El uso de químicos veterinarios y agrícolas en la zona ganadera de Xico, centro de Veracruz, México y el posible impacto ambiental. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 25, 673–681. <https://doi.org/10.21829/azm.2009.253672>
- Martínez, M. I. y Lumaret, J. P. (2006). Las prácticas agropecuarias y sus consecuencias en la entomofauna y el entorno ambiental. *Folia Entomológica Mexicana*, 45, 57–68.
- Martínez, M. I., Ramírez-Hernández, A. y Lumaret, J. P. (2017). Medicinas veterinarias, plaguicidas, y los escarabajos del estiércol en la zona tropical de Palma Sola, Veracruz, México. *Southwestern Entomologist*, 42, 563–574. <https://doi.org/10.3958/059.042.0225>
- Méndez-Cortés, V., Mora-Flores, J. S., García-Salazar, J. A., Hernández-Mendo, O., García-Mata, R. y García-Sánchez, R. C. (2019). Tipología de productores de ganado bovino en la zona norte de Veracruz. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 22, 305–314.
- McKinney, M. L. y Lockwood, J. L. (1999). Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology and Evolution*, 14, 450–453. [https://doi.org/10.1016/s0169-5347\(99\)01679-1](https://doi.org/10.1016/s0169-5347(99)01679-1)
- Mesquita-Filho, W., Flechtman, C. A., Godoy, W. A. y Bjornstad, O. N. (2018). The impact of the introduced *Digitonthophagus gazella* on a native dung beetle community in Brazil during 26 years. *Biological Invasions*, 20, 963–979. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1603-1>
- Montes de Oca, E. (2001). Escarabajos coprófagos de un escenario ganadero típico de la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México: importancia del paisaje en la composición de un gremio funcional. *Acta Zoológica Mexicana*, 82, 111–132. <https://doi.org/10.21829/azm.2009.253662>
- Montes de Oca, E. y Halffter, G. (1998). Invasion of Mexico by two dung beetles previously introduced into the United States. *Studies on Neotropical fauna and Environment*, 33, 37–45. <https://doi.org/10.1076/snfe.33.1.37.2174>
- Naeem, S., Duffy J. E. y Zavaleta, E. (2012). The functions of biological diversity in an age of extinction. *Science*, 336, 1401–1406. <https://doi.org/10.1126/science.1215855>
- Nervo, B., Caprio, E., Celi, L., Lonati, M., Lombardi, G., Falsone, G. et al. (2017). Ecological functions provided by dung beetles are interlinked across space and time: evidence from 15N isotope tracing. *Ecology*, 98, 433–446. <https://doi.org/10.1002/ecy.1653>
- Nichols, E., Spector, Louzada S., Larsen J., Amézquita, S., Favila, M. E. et al. (2008). Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation*, 141, 1461–1474. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.04.011>
- Noriega, J. A., Moreno, J. y Otavo, S. (2011). Quince años del arribo del escarabajo coprófago *Digitonthophagus gazella* (Fabricius, 1787) (Coleoptera: Scarabaeidae) a Colombia: proceso de invasión y posibles efectos de su establecimiento. *Biota Colombiana*, 12, 35–44. <https://doi.org/10.21829/azm.2010.262724>
- Perfecto, I. y Vandermeer, J. (2008). Biodiversity conservation in tropical agroecosystems: a new conservation paradigm. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1134, 173–200. <https://doi.org/10.1196/annals.1439.011>
- R Development Core Team (2014). R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>
- Rivera-Cervantes, L. E. y García, R. E. (1991). New Locality Records for *Onthophagus gazella* Fabricius (Coleoptera: Scarabaeidae) in Jalisco, México. *The Coleopterists Bulletin*, 45, 370.
- Rivera, C. y Wolff, M. (2007). *Digitonthophagus gazella* (Coleoptera: Scarabaeidae): distribution in America and two new records for Colombia. *Revista Colombiana de Entomología*, 33, 190–192.
- Sagarpa-SIAP (Secretaría de Agricultura Ganadería y Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación- Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera). (2019). Recuperado el 10 diciembre, 2019 de: http://www.pgn.org.mx/_programs/estadistic-a-bis.php
- Santiago-Molina, J. P., Chamorro-Florescano, I. A., Amézquita Melo, S. J. y Pech-Canché, J. M. (2014). Escarabajos copro-necrófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) en fragmentos de selva baja caducifolia, pastizales y cultivos de vainilla en San Lorenzo Tajin, Papantla, Veracruz, México. *Revista Biológica Agropecuaria*, 2, 842–852.
- Silva, P. G. D. y Hernández, M. I. M. (2015). Spatial patterns of movement of dung beetle species in a tropical forest suggest a new trap spacing for dung beetle biodiversity studies. *Plos One*, 10, e0126112. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0126112>
- Slade, E. M., Mann, D. J., Villanueva, J. F. y Lewis, O. T. (2007). Experimental evidence for these effects of dung beetle functional group richness and composition on ecosystem function in a tropical. *Journal of Animal Ecology*, 76, 1094–1104. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01296.x>
- StatSoft Inc. (2011). STATISTICA (Data Analysis Software System), Version 10, StatSoft Inc. Tulsa, USA. <https://doi.org/10.1007/s10182-007-0038-x>

- Vandermeer, J. y Perfecto, I. (2007). The agricultural matrix and a future paradigm for conservation. *Conservation Biology*, 21, 274–277. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00582.x>
- Verdú, J. R., Cortez, V., Ortiz, A. J., González-Rodríguez, E., Martínez-Pinna, J., Lumaret, J. P. y Sánchez-Piñero, F. (2015). Low doses of ivermectin cause sensory and locomotor disorders in dung beetles. *Scientific Reports*, 5, 13912. <https://doi.org/10.1038/srep13912>
- Young, O. P. (2007). Relationships between an introduced and two native dung beetle species (Coleoptera: Scarabaeidae) in Georgia. *Southeastern Naturalist*, 6, 491–504. [https://doi.org/10.1656/1528-7092\(2007\)6\[491:rbaia\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1656/1528-7092(2007)6[491:rbaia]2.0.co;2)