

Detritívoros, Coprófagos y Necrófagos

Eduardo GALANTE¹ y M. Ángeles MARCOS-GARCÍA¹

¹⁾ Dpto. Ciencias Ambientales y Recursos Naturales; Universidad de Alicante. Alicante, España.

Resumen: Junto a los organismos productores (plantas verdes) y consumidores (fitófagos, predadores), los saprófagos forman parte de la biocenosis del ecosistema jugando un papel fundamental en el aprovechamiento de la energía no utilizada por los dos primeros grupos, de tal forma que posibilitan su reciclado y, con ello, el adecuado funcionamiento del ciclo de energía del que depende el propio ecosistema. En este artículo se analiza el proceso de descomposición y los organismos que intervienen en la misma con especial atención a los insectos, distinguiendo entre los procesos de descomposición de restos vegetales, excrementos y cadáveres.

Introducción

En cualquier medio natural o seminatural existen básicamente tres tipos de organismos: productores, consumidores y descomponedores, y de su adecuada interacción y actuación dependerá el buen funcionamiento del ecosistema. Los llamados productores están constituidos por organismos capaces de captar energía y sintetizar materia orgánica a partir de compuestos inorgánicos. Si bien existen bacterias quimiosintetizadoras, la mayor parte del conjunto de organismos productores está constituida por organismos fotosintetizadores como es el caso de los vegetales. Las plantas verdes utilizan la energía solar y fijan CO₂, produciendo compuestos orgánicos ricos en energía. Una parte de esta energía acumulada se perderá en el ecosistema a través de los procesos respiratorios y demás funciones vitales, mientras que otra será utilizada por otros organismos de la comunidad como son los consumidores y descomponedores.

Los consumidores son organismos heterótrofos que obtienen el alimento a partir de los productores o bien a partir de otros consumidores, pudiendo encontrar diversos niveles de complejidad dentro de un ecosistema: consumidores primarios que se alimentan directamente de los productores, consumidores secundarios que se alimentan a partir de consumidores primarios, consumidores terciarios, etc.

Finalmente, tenemos el grupo de descomponedores que son los llamados organismos saprófagos que se alimentan de materia muerta o de desechos procedentes de productores y consumidores. De este modo la materia orgánica sintetizada por los productores pasa a otros niveles de organismos a través de las cadenas tróficas, si bien la utilización de biomasa en este proceso es tan sólo una parte, dado que gran parte de la energía será utilizada en los procesos respiratorios a todos los niveles.

Un hecho importante a tener en cuenta en estos procesos tróficos es que los organismos descomponedores actúan a todos los niveles y de este modo, toda la energía no utilizada por los consumidores y productores, así como la acumulada en los productos de desecho como las heces, será utilizada por los descomponedores que la reciclarán en el ecosistema. Todo este proceso constituye el ciclo de energía

del que depende el buen funcionamiento y subsistencia de los ecosistemas (Fig. 1).

Se ha calculado que en un ecosistema típico, aproximadamente el 95% de la materia orgánica sintetizada por las plantas verdes queda sin ser consumida, pasando al nivel de descomponedores en forma de materia vegetal del suelo, junto con los cadáveres y los productos procedentes de la excreción de todos los niveles.

El proceso de descomposición es uno de los acontecimientos más importantes en el funcionamiento de los ecosistemas. De acuerdo con Putman (1983) la descomposición podemos definirla como *el proceso mediante el cual un organismo o derivado del mismo se llega a fraccionar en las partes o elementos que lo componen, encontrando que, al final del mismo, el resto animal o vegetal que inicialmente observábamos se habrá desintegrado gradualmente hasta que sus estructuras ya no son reconocibles y sus complejas moléculas orgánicas se habrán fragmentado*. Es éste un proceso complejo en el que interactúan tanto agentes biológicos como factores abióticos del medio. En resumen podemos afirmar que la descomposición comporta la liberación de energía y la mineralización de los nutrientes químicos convirtiendo los elementos orgánicos en inorgánicos (Begon *et al.*, 1988).

En el proceso de descomposición diferenciamos dos fases, en ocasiones difícilmente distinguibles, y que podemos denominar de destrucción y de degradación de la materia orgánica. El proceso de destrucción se refiere a la fase inicial de la descomposición y se caracteriza por producirse el fraccionamiento del resto orgánico mediante medios mecánicos de modo que al final de este proceso se obtienen partículas de pequeño tamaño. Durante esta fase inicial juegan un importante papel tanto los factores abióticos (lluvia, viento, temperatura, etc.) como los bióticos (animales descomponedores). En una segunda fase, sin solución de continuidad con la primera, se producirá la degradación de la materia orgánica, produciéndose la desintegración de las pequeñas partículas en moléculas dando como productos finales CO₂, H₂O y sales minerales.

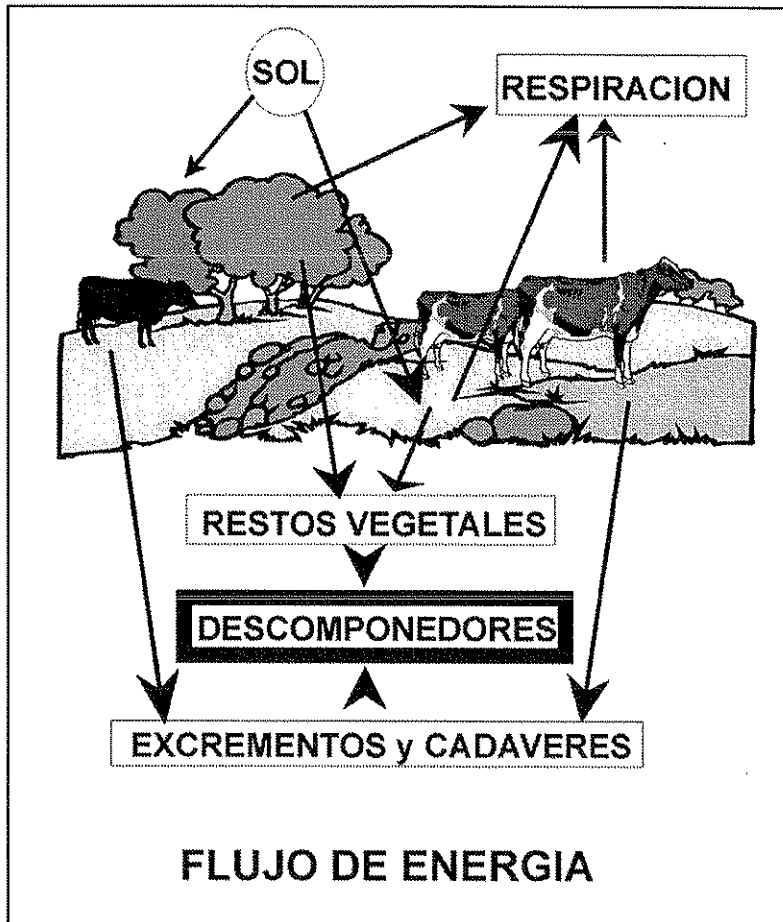


Fig. 1.- Ciclo de energía en un ecosistema.

La destrucción es también una fase de dispersión de la materia orgánica, ya que las pequeñas partículas resultantes de dicho proceso pueden ser llevadas mediante diversos mecanismos fuera de la fuente inicial (arrastres por el viento y el agua o acción directa de animales como el enterramiento, ingestión, traslado, etc.). En este sentido debemos considerar, que si bien el ciclo de nutrientes finaliza en el nivel de descomponedores, generalmente parte de la materia orgánica muerta acumulada en el medio constituye una fuente de alimento para numerosas especies animales, por lo que el ciclo se prolongará mediante la incorporación de parte de esa materia a los tejidos del animal saprófago, si bien finalmente acabará formando parte de nuevos cadáveres y heces.

Los grupos de invertebrados que intervienen en los procesos de descomposición de restos orgánicos de origen animal o vegetal pertenecen a grupos taxonómicos muy variados. En su mayoría son grupos de animales ligados al medio edáfico y que poseen tamaños muy dispares. En general se suelen hacer clasificaciones basados en su talla y de este modo hablamos de microfauna cuando tienen menos de 100 μm como los rotíferos y algunos nematodos; mesofauna cuando su tamaño oscila entre 100 μm y 200 mm como son los ácaros y colémbolos y macrofauna cuando superan esta talla pudiendo alcanzar una elevada biomasa como ocurre con algunos coleópteros (ej., Scarabaeidae, Geotrupidae o Silyphidae), dípteros (ej., fases larvianas de Muscidae, Sarcophagidae o Calliphoridae), miriápodos (Diplopoda), lumbrícidos, etc. Todos estos grupos son los responsables de la trituración y fragmentación de los restos vegetales o animales, interviniendo en lo que hemos denominado fase de

destrucción. Son grupos de animales que contribuyen en gran medida a la redistribución de los restos y formación de la capa superficial del suelo. Los grupos de animales descomponedores se encuentran en todos los hábitats terrestres generalmente en un número muy elevado, pudiendo contabilizarse en tan sólo un metro cuadrado, varios millones de individuos pertenecientes a cientos de especies diferentes (Anderson, 1978; Begon *et al.*, 1988). Dentro del grupo de animales descomponedores, y en especial en la región mediterránea, los artrópodos son el componente mayoritario y el que juega un papel más importante. Gracias a la acción de los artrópodos durante la fase inicial de fragmentación, los restos orgánicos pueden ser degradados. Estos restos, en el supuesto de que no se llegaran a descomponer, podrían acumularse en el suelo en forma de materia orgánica no utilizada por el ecosistema. Esto nos puede dar una idea de la importancia de los organismos descomponedores y del papel que juegan en los ecosistemas, ya que una comunidad adecuada de estos organismos evita que se produzca la aparición de potenciales cuellos de botella en el reciclado de materia orgánica. En este sentido podemos afirmar que en un ecosistema terrestre en el que no exista una entomofauna capaz de actuar eficazmente sobre los restos vegetales y animales, acabarán produciéndose graves alteraciones que conducirán inevitablemente a una alteración del mismo y pérdida de biodiversidad.

Descomponedores de restos vegetales

Los artrópodos juegan un importante papel en los procesos de degradación de los restos de origen vegetal, y sin embargo la mayoría de ellos carecen de la capacidad de desarrollar procesos enzimáticos capaces de degradar los componentes fundamentales de toda planta: la lignina y la celulosa. Los procesos catabólicos de la celulosa requieren la existencia de enzimas del tipo de la celulasa, de la cual carecen la mayor parte de los animales. Los artrópodos han solucionado esta carencia mediante relaciones mutualistas con microorganismos, bien de forma directa al tener bacterias o protozoos simbióticos de forma permanente en el tracto intestinal, o bien de forma indirecta al utilizar las celulasas producidas por la microflora que ingieren a la vez que los restos vegetales (Begon *et al.*, 1988). Quizá los grupos más conocidos son las termitas (Isoptera) y las cucarachas (Dyctioptera: Blattodea). Si bien las termitas poseen bacterias simbióticas, el principal grupo de microorganismos son los protozoos, llegando a constituir el 60% del peso corporal, y en su ausencia las termitas no pueden asimilar la madera.

En los ecosistemas mediterráneos cobran especial importancia como descomponedores los miriápodos diplópodos (Myriapoda: Diplopoda). Este grupo de artrópodos se encuentra especializado en consumir materia orgánica en

descomposición o bien organismos saprófagos. Viven en el suelo, se concentran en ocasiones en poblaciones con un número elevado de individuos (Bertrand & Lumaret 1992; Striganova, 1975) y su actividad se desarrolla durante gran parte del año, siendo en ocasiones el principal grupo de artrópodos descomponedores (Bertrand *et al.*, 1987).

Otro grupo importante en la degradación de los restos de origen vegetal son las denominadas cochinillas de la humedad (Crustacea: Isopoda) que poseen asimismo microorganismos simbióticos en su intestino que les permite desarrollar una importante actividad celulolítica.

No todos los artrópodos digieren la celulosa mediante bacterias simbióticas, sino que aprovechan la madera predigerida por los microorganismos. Es este el proceso que llevan a cabo algunas especies de colémbolos como *Tomocerus* (Collembola), coleópteros escolítidos (Coleoptera: Scolityidae), hormigas del género *Atta* (Hymenoptera: Formicidae) y termitas (Isoptera) que cultivan hongos.

Todos los restos vegetales no presentan siempre la misma dificultad en cuanto a su digestión. Los frutos son también ampliamente explotados por los artrópodos gracias a la existencia de levaduras que producen su descomposición y que permiten a numerosos artrópodos como muchos dípteros (*Drosophila* es probablemente el ejemplo más conocido) o himenópteros (por ejemplo Vespidae) alimentarse a partir del subproducto resultante de la fermentación. No obstante, un hecho que debemos tener en cuenta es que la relación entre microorganismos (bacterias, hongos y protozoos) y restos vegetales es muy estrecha, y por tanto, en la mayor parte de los casos es inevitable que los artrópodos ingieran ambos recursos simultáneamente, siendo en ocasiones la biomasa ingerida de microorganismos más importante que la de restos vegetales.

La entomofauna de excrementos y cadáveres

En los estudios de ecosistemas, generalmente se ha prestado una atención preferente a los procesos de descomposición de los restos de origen vegetal, dada la importancia que el proceso de humificación tiene en la configuración de las capas del suelo y en el aporte de nutrientes al mismo. Sin embargo el proceso de descomposición de los productos de origen animal (cadáveres y excrementos) es menos conocido, y todavía ha sido poco estudiado en muchos ecosistemas.

Para entender los procesos de degradación y reciclaje de cadáveres y excrementos, debemos de tener presente que son medios abundantes en materia orgánica y que participan de unas condiciones microclimáticas especiales. Las heces y cadáveres representan no sólo una rica fuente de energía, sino un hábitat muy especializado que es explotado por una entomofauna también muy especializada en la mayoría de los casos. Esta fauna obtiene alimento en estos acúmulos orgánicos, bien directamente como en el caso de los coprófagos y necrófagos, bien indirectamente como en el caso de los depredadores.

Si generalmente en un ecosistema es difícil establecer los límites de la comunidad de artrópodos, cuando estudiamos un cadáver o un excremento nos encontramos con una unidad perfectamente definida a la vez que limitada en el espacio y tiempo. Los cadáveres y excrementos presentan una serie de características que influyen en la composición y dinámica del conjunto de especies que los utilizan. Estos medios constituyen por tanto verdaderos microhábitats dentro del ecosistema en el que se encuentran depositados,

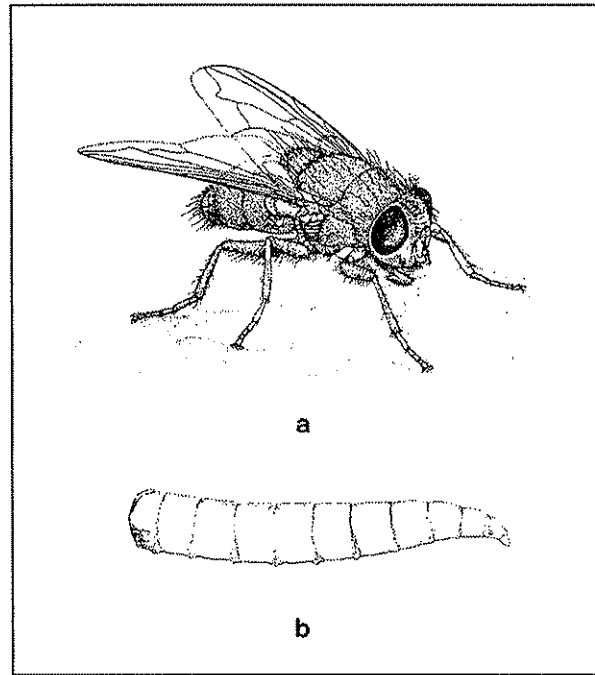


Fig. 2.- Díptero descomponedor (Calliphoridae): a) adulto y b) larva de *Calliphora* sp.

formando en conjunto un sistema parcheado de unidades (Hanski 1982, 1991, Putman, 1983) ricas en nutrientes, por lo que pueden soportar elevado número de especies (Atkinson & Shorrocks, 1981; Galante, 1991). Son por otra parte microhábitats que se caracterizan fundamentalmente por sus sucesiones biocenóticas, pudiéndose considerar como microecosistemas que se dirigen hacia su total destrucción gracias a la acción de los animales que se van sucediendo en el tiempo (Desiere, 1983; Galante, 1991; Hanski, 1991). Por otra parte, el número de individuos que se encuentran en cada una de las unidades puede variar enormemente, produciéndose una distribución agregada (Hanski, 1987; Kneidel, 1985) cuya consecuencia probablemente sea el que pueda coexistir un amplio número de especies en un mismo ecosistema (Shorrocks & Rosewell, 1987). En este sentido existen datos que indican que sólo en un cadáver de conejo pueden encontrarse más de 100 especies de artrópodos pertenecientes a 16 órdenes y 48 familias, si bien son las larvas de califóridos (Diptera: Calliphoridae) (Fig. 2), y en menor grado las de sarcófagidos (Diptera: Sarcophagidae), múscidos (Diptera: Muscidae) y derméstidos (Coleoptera: Dermestidae) (Fig. 3) las responsables directas de su descomposición (Tantawi *et al.*, 1996).

En ocasiones es difícil discernir si la fauna de artrópodos que interviene en los procesos de descomposición de heces y cadáveres es verdaderamente descomponedora, pero lo que sí podemos afirmar es que de su acción se deriva el que otros organismos considerados como verdaderos descomponedores (bacterias y hongos) puedan actuar más tarde en el proceso de degradación. Así por ejemplo las larvas de moscas y otros insectos producen la licuefacción de los tejidos de los cadáveres preparando indirectamente el sustrato para la intervención de microorganismos descomponedores. Por otra parte la acción de remover el excremento llevada a cabo por coleópteros adultos y larvas de dípteros, permite la actuación de microorganismos aerobios en el seno del excremento. En realidad la acción de los animales necrófagos y coprófagos es complementaria de la acción de los

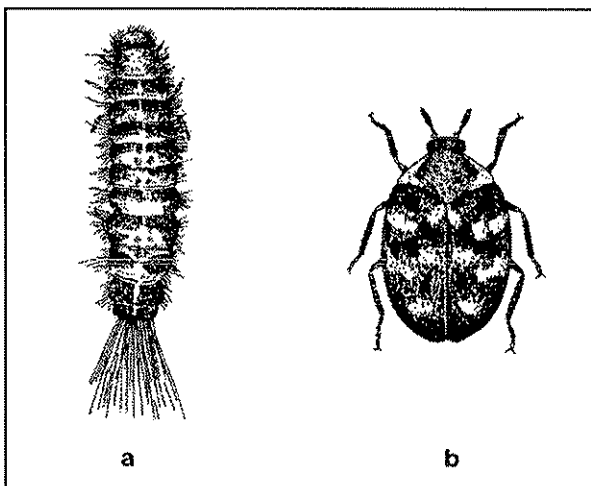


Fig. 3.- Coleópteros necrófagos (Dermestidae): a) larva de *Trogoderma* sp. y b) adulto de *Anthrenus* sp.

organismos verdaderamente descomponedores que son los microorganismos.

Mientras en los excrementos los grupos de artrópodos descomponedores juegan un papel preponderante en el reciclado de materia orgánica, en los cadáveres encontramos que los vertebrados carroñeros pueden llegar a adquirir una importancia mayor que los artrópodos descomponedores. Este grupo de vertebrados actúa sobre el cadáver al igual que lo hacen los depredadores sobre sus presas, no implicándose por tanto directamente en los procesos de descomposición. En este sentido existen datos que indican que en los ecosistemas templados, dependiendo de la estación del año, muchos de los pequeños cadáveres pueden ser totalmente destruidos por los vertebrados carroñeros como zorros, tejones, córvidos, etc. (Putman, 1983). La estación en la que los artrópodos descomponedores pueden utilizar en mayor medida los cadáveres es durante el verano, dado que las altas temperaturas provocan muchas veces la descomposición de los restos antes de que sean localizados por los vertebrados carroñeros. Esta competencia entre vertebrados carroñeros y artrópodos descomponedores se establece en todos los sistemas de cadáveres, dado que existen pocas diferencias entre una presa que acaba de ser cazada y un cadáver de un animal que acaba de morir. Sin embargo el proceso que ocurre en los excrementos o bien en un cadáver en putrefacción es muy diferente, ya que se trata de materiales muy específicos que soportan una entomofauna también muy determinada. Asimismo debemos considerar que también existen diferencias entre la fauna de excrementos dependiendo de su origen, debiendo distinguir especialmente entre los excrementos de carnívoros y los de herbívoros, dado que la composición de nutrientes es totalmente distinta. Mientras en los excrementos de herbívoros existe un alto componente de materia vegetal no digerida (80-75% del peso ingerido), el sistema digestivo de carnívoros es mucho más eficaz y los excrementos contienen menos materia aprovechable (Putman, 1983), de ahí que la fauna que acude a este tipo de heces sea más pobre.

Descomponedores de cadáveres

La fauna de artrópodos descomponedora que acude a los cadáveres varía de acuerdo con el medio y las condiciones ambientales (Payne 1965; Nabaglo, 1973). En los

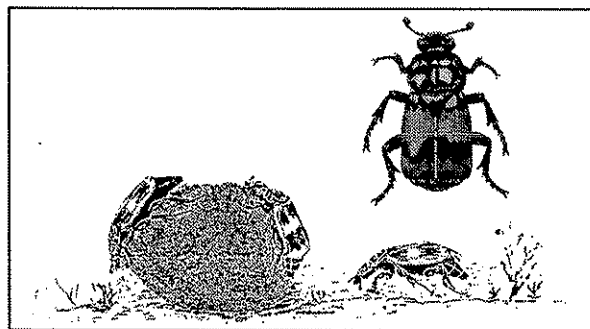


Fig. 4.- Coleópteros necrófagos (Silphidae): adultos de *Necrophorus* enterrando un fragmento de cadáver.

ecosistemas templados los grupos dominantes son dípteros y coleópteros y su acción sobre el cadáver acelera en gran medida el proceso de descomposición, reduciendo en casi un 60% el tiempo de permanencia del mismo en el suelo (Payne, 1965; Putman, 1977). No obstante el grado de actuación de estos animales descomponedores varía con la ubicación espacial del cadáver y la profundidad a que esté enterrado, observándose que disminuye el número de insectos que lo colonizan con la profundidad (Putman, 1983).

Los insectos que colonizan un cadáver lo hacen de forma secuencial y la naturaleza y duración de la descomposición depende del tamaño del cadáver y de las condiciones climatológicas y edáficas donde se encuentre el cadáver. Según Gullan & Cranston (1994) en la descomposición de un cadáver se pueden distinguir cinco fases: inicial (en la que intervienen sólo microorganismos ya presentes en el cuerpo), putrefacción, putrefacción negra, fermentación butírica y seca, siendo paulatinamente mayor la duración de cada una de ellas (Reed, 1985; Johnson, 1975) en una misma estación.

La colonización de cadáveres por parte de la entomofauna necrófaga es ordenada. Los primeros en llegar son los dípteros califóridos (Calliphoridae) y múscidos (Muscidae) que acuden a las pocas horas a depositar los huevos. Posteriormente, son los dípteros sarcófagidos (Sarcophagidae) que junto con especies de los dos grupos anteriormente mencionados, depositan sus larvas o huevos sobre el cadáver. Los principales depredadores de estas larvas son los coleópteros estafilínidos (Staphylinidae), histéridos (Histeridae) y sílfidos (Silphidae), si bien todos ellos son también necrófagos. Cuando las vísceras comienzan a descomponerse, acuden a las partes líquidas los dípteros fóridos (Phoridae), drosophilidos (Drosophilidae) y sírfidos (*Eristalis*, Syrphidae). Por último, las larvas o adultos de coleópteros derméstidos (Dermestidae), trógidos (Scarabaeoidea: Trogidae) y cléridos (Cleridae) comen las partes queratinizadas y las orugas de tineidos (Lepidoptera: Tineidae) se alimentan de los pelos y plumas restantes (Gullan & Cranston, 1994).

No obstante hemos de tener presente que los patrones de reparto de recursos tróficos dentro de un cadáver varían geográficamente (Anderson, 1982), teniendo cada localidad su propio conjunto de especies de artrópodos que intervienen en los procesos de descomposición de cadáveres, ya que a excepción de algunas especies cosmopolitas, cada región presenta su propia entomofauna necrófaga especializada (Katakura & Ueno, 1985). No obstante, los niveles taxonómicos superiores se mantienen constantes en todo el mundo.

Los insectos descomponedores de cadáveres por excelencia son los dípteros fundamentalmente las familias Calliphoridae, Muscidae y Sarcophagidae. Si bien los adultos

pueden alimentarse de los fluidos del cadáver, son las larvas los organismos verdaderamente descomponedores gracias a las secreciones enzimáticas que producen y que ocasionan la lisis de los tejidos que actúan de caldo de cultivo para los microorganismos. La importancia de los dípteros se centra fundamentalmente en los meses de verano y otoño como consecuencia de su fenología, pudiendo tener mayor importancia los coleópteros durante parte de la primavera. El ciclo de vida de la mayoría de las especies de dípteros es similar. Las hembras de califóridos y múscidos ponen numerosos huevos sobre la superficie de los cadáveres recientes, generalmente alrededor de orificios naturales, facilitando de este modo la penetración hacia el interior. Por el contrario, las hembras ovovivíparas de los sarcófágidos son menos fecundas y no depositan todas sus larvas en el mismo cadáver, sino que las distribuyen equitativamente entre varios (Hanski, 1987). El desarrollo larvario es muy rápido (3-4 días durante los meses estivales) y la pupación se hace fuera del cadáver, generalmente en el suelo bajo el mismo o en zonas cercanas. Tras un periodo que varía generalmente entre 10 y 30 días emergerán nuevos adultos que iniciarán el ciclo.

En los cadáveres se produce una sucesión de especies de dípteros en el tiempo, que ha sido utilizada en estudios de entomología forense, ya que la rápida colonización de los cadáveres por parte de los imagos y los predecibles patrones de crecimiento de sus larvas, les hacen ser buenos indicadores estimativos de los intervalos postmuerte. Así, pueden dar información sobre el lugar, momento y condiciones en los que se encontraba el cuerpo antes de ser hallado (De Jong, 1995). Los primeros dípteros en acudir al cadáver son los de mayor tamaño: califóridos seguidos de sarcófágidos y múscidos. Los adultos de las familias de menor tamaño como Psychodidae, Scatopsidae, Sciariidae, Phoridae, Sepsidae y Sphaeroceridae acuden a los cadáveres en su última fase de la descomposición, tras el abandono del cadáver por parte de los primeros colonizadores (Tantawi *et al.*, 1996).

Un hecho a tener en cuenta es que muchas especies que se desarrollan sobre cadáveres, pueden vivir también sobre heridas de animales y personas provocando las conocidas miasis. La palabra miasis procede del griego *myia* = mosca y se refiere a la infección de animales vertebrados vivos por larvas de dípteros que se alimentan durante cierto tiempo de los tejidos vivos o muertos de su hospedador, o de la comida por él ingerida (Hope, 1837). Probablemente uno de los ejemplos más conocidos por sus implicaciones económicas y medicoveterinarias es el de *Cochliomyia hominivorax* (Diptera: Calliphoridae), cuyas larvas se desarrollan sobre heridas de animales y humanos, pudiéndoles provocar la muerte.

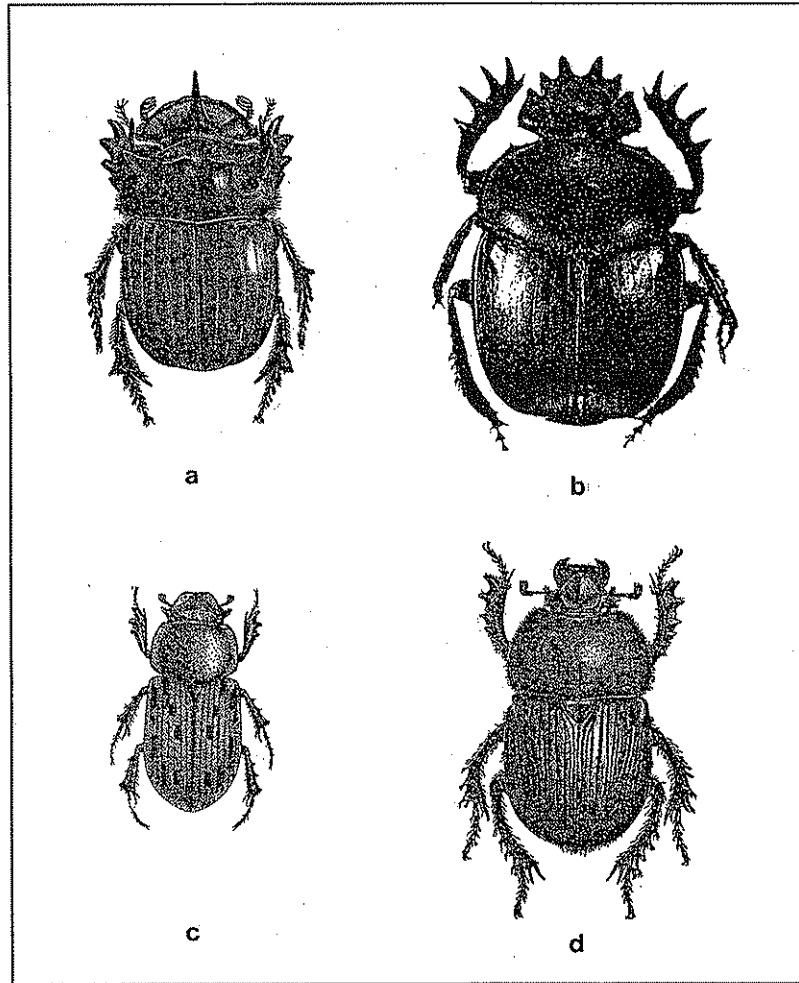


Fig. 5.- Coleópteros coprófagos Scarabaeoidea: a) *Copris lunaris* (Linnaeus) (Scarabaeidae), b) *Scarabaeus sacer* Linnaeus (Scarabaeidae), c) *Aphodius conspurcatus* (Linnaeus) (Aphodiidae) y d) *Geotrupes mutator* Marsham (Geotrupidae).

En cuanto a los coleópteros, son los Silphidae el grupo con una mayor incidencia en la destrucción de los cadáveres (Katatura & Uenio, 1985; Katatura & Fukuda, 1975), siendo en algunos ecosistemas su acción comparable a la que pueden ejercer los dípteros (Katatura & Sonoda, 1986). Dentro de esta familia, las especies más estudiadas bajo el punto de vista de comportamiento han sido del género *Necrophorus* (Halffter *et al.*, 1983; Milne & Milne, 1976). Son un grupo de coleópteros perfectamente adaptados a vivir en la carroña, completando en la misma todo su ciclo biológico. Los adultos forman galerías debajo del cadáver, entierran en una cámara el cadáver y a continuación eliminan las plumas o pelos que incorporan a la cámara de cría, forma una bola nido y finalizan por depositar los huevos en estos acúmulos enterrados (Fig. 4). De este modo se aseguran la supervivencia de la descendencia al evitar la depredación y la competencia. En esta operación intervienen tanto el macho como la hembra que continuarán cooperando y proporcionando cuidados parentales a las larvas hasta que estas llegan al estado de ninfa. En ocasiones pueden desplazar varios metros el cadáver o partes del mismo con el fin de enterrarlo en lugares con suelo más propicio.

Por último debemos señalar la importancia que tienen las hormigas (Hymenoptera: Formicidae) en ecosistemas de regiones cálidas y tropicales (observaciones personales).

En éstos, las obreras localizan rápidamente el cadáver y transportan en un tiempo muy breve los restos del mismo hasta sus nidos con fines alimenticios.

Descomponedores de excrementos

La degradación de los excrementos en las regiones templadas es prácticamente un proceso de descomposición, no existiendo, a diferencia con los cadáveres, animales de gran talla como son los vertebrados que utilicen este recurso. En la destrucción de excrementos intervienen de manera decisiva los factores climáticos como la lluvia, nieve, hielo, etc. (Bastiman, 1970; White, 1960), si bien varía con la estación del año y el hábitat (Olechowicz, 1974). No obstante, los artrópodos tienen también un importante papel en los procesos de descomposición de estos restos orgánicos, ya que existen diversos grupos que los utilizan tanto para la alimentación de los adultos como de las fases larvianas.

Hemos de tener en cuenta, que al igual que en los cadáveres, los excrementos, desde el instante inicial de su deposición, se constituyen en el polo de atracción de numerosas especies de insectos que acuden a ellos de forma secuencial (Galante, 1991). En este sentido de una manera generalizada podríamos distinguir una primera oleada de colonización de la boñiga constituida por Dípteros (fundamentalmente *Muscidae* y *Scatophagidae*) que acuden principalmente a ovopositar aunque en ocasiones visitan las heces por otros motivos como es el caso de la conocida mosca amarilla del estiércol (*Scatophaga stercoraria*) cuyos adultos depredadores van también a las heces en busca de presas. Los dípteros pueden llegar a representar el 30 % de los invertebrados presentes en las heces, habiéndose llegado a identificar hasta 109 especies de dípteros coprófagos en fase larvaria (Poorbaugh *et al.*, 1968). Este grupo de insectos posee su máxima actividad durante las primeras horas, antes de que se llegue a formar la rígida corteza externa de la boñiga. A continuación, coincidiendo en parte con la llegada de las moscas, acudirán diversas familias de coleópteros, siendo las más características *Hydrophilidae*, *Staphylinidae*, *Histeridae*, *Scarabaeidae* (Fig. 5 a y b), *Aphodiidae* (Fig. 5 c) y *Geotrupidae* (Fig. 5 d). De estas, las tres últimas son coprófagos y las tres primeras fundamentalmente depredadoras. Por último acudirán a la hez otros grupos de animales formados en su mayor parte por ácaros, nematodos y lombrices de tierra. No obstante este último grupo tiene un papel de menor relevancia en los ecosistemas mediterráneos del que tiene en ecosistemas de las regiones húmedas y frías, donde por otra parte la fauna de insectos coprófagos es generalmente más pobre. La importancia de la acción de este conjunto de invertebrados, reside no sólo en la eliminación directa de los restos orgánicos, sino en que las galerías que excavan en el seno del excremento, sirve de vía de penetración de numerosos microorganismos descomponedores. En estudios realizados con especies de coleópteros del género *Aphodius* (Scarabaeoidea: Aphodiidae), cuyas larvas y adultos viven y se desarrollan generalmente en el seno del excremento, se ha visto que provocan un incremento de hasta ocho veces el número de bacterias y hongos que se desarrollan en el mismo. Por otra parte estos microorganismos servirán a su vez de alimento a adultos de otros grupos de coleópteros escarabeidos coprófagos como son los de la familia Scarabaeidae (Halftter & Edmonds, 1982).

Acción beneficiosa de los insectos descomponedores en los ecosistemas

El estudio de la entomofauna necrófaga y en especial la coprófaga, posee un gran interés ecológico y económico ya que, como se ha señalado anteriormente, la acción de fragmentación y enterramiento de los restos orgánicos favorece el desarrollo de los microorganismos y de las hifas micelias que participan en la desintegración de los mismos (Lussenhop *et al.*, 1980). En las áreas de pastizal esta acción reviste además un interés adicional, ya que evita la acumulación de excrementos sobre el suelo, manteniéndose la fertilidad de las zonas de pasto (Bornemissza & Williams, 1970; Fincher, 1981; Lumaret & Kirk, 1987).

En nuestros ecosistemas de pastizal, el papel preponderante en el reciclaje rápido de los excrementos lo poseen los insectos coprófagos, y en particular los coleópteros escarabeidos coprófagos (Galante, 1991; Galante *et al.*, 1994). Este grupo de insectos juega un papel de gran importancia al provocar no sólo la desaparición de los excrementos por acción directa sobre los mismos, sino también por los cambios físico-químicos que introducen en el medio.

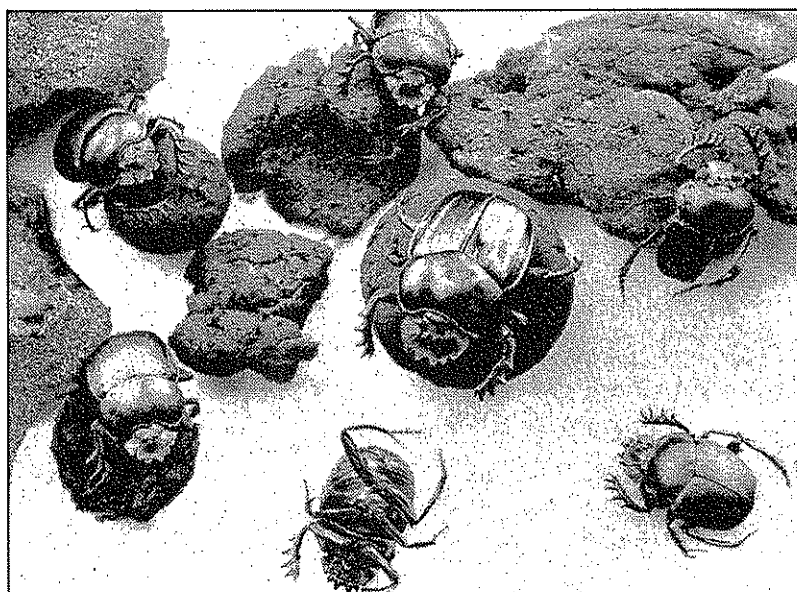
La rápida descomposición de cadáveres y excrementos adquiere una especial relevancia en el ciclo de nutrientes, teniendo una acción directa en la fertilidad del suelo y en la composición de la vegetación. Los altos niveles de nitrógeno que se liberan cuando un cadáver o un excremento es depositado en la superficie del suelo, son muy tóxicos y llegan a marchitar la vegetación circundante. Por otra parte se produce una pérdida importante de nitrógeno que se volatiliza en la atmósfera. Gillard (1967) indica que el 80% del nitrógeno contenido en una boñiga se pierde cuando ésta permanece en la superficie del pasto hasta que se seca, reduciéndose dicha pérdida entre el 5 y el 15% cuando actúan los coleópteros escarabeidos. Este nitrógeno se encuentra presente como componente de proteínas no digeridas y que son desnaturadas por las bacterias, perdiéndose en forma de amonio volátil. Por otra parte numerosos estudios (Bornemissza & Williams, 1970; Fincher, 1981; Macqueen & Bierne, 1975; Rougon & Rougon, 1980, 1981; Rougon *et al.*, 1988; Waterhouse, 1974; etc.) señalan que la acción de los coleópteros escarabeidos comporta efectos altamente beneficiosos en el crecimiento de la vegetación herbácea, ya que inducen un incremento de la fertilidad primaria del suelo al incorporar, en forma de coloides, diversos elementos entre los que cabe destacar el nitrógeno y el fósforo. La acción de estos grupos de insectos provoca una inmovilización de la materia orgánica y por tanto de la energía potencial, evitándose la pérdida de elementos minerales. Cuando los cadáveres y excrementos son enterrados por la acción de los insectos, se produce una incorporación al suelo de elementos minerales, provocando un enriquecimiento de los horizontes edáficos adyacentes (Brey Meyer, 1974; Kalisz & Stone, 1984) que provocan la atracción de las poblaciones de microartrópodos del suelo y en particular de ácaros y colémbolos (Bertrand & Lumaret, 1984). Por otra parte la acción de enterramiento, generalmente incrementa de manera significativa la relación de bacterias/hifas micelias (Lussenhop *et al.*, 1980), favoreciendo el desarrollo de bacterias ammonificantes que aceleran el reciclaje de los restos orgánicos y por tanto la circulación del nitrógeno en el ecosistema (Brey Meyer *et al.*, 1975; Loiseau *et al.*, 1984).

En relación con este aspecto, algunos autores han calculado el valor económico del papel desempeñado por los coleópteros; de este modo Fincher (1981) señala que el sector

agrícola de U.S.A. tendría que gastarse, en el supuesto de no existir una fauna adecuada de coprófagos, más de 2000 millones de dólares al año. Estas cifras que son bien significativas, vienen a reforzar por otra parte los datos existentes en otros países como Australia, donde las autoridades del C.S.I.R.O. (Commonwealth Scientific Industrial and Research Organization) se vieron obligadas a gastar, entre 1970 y 1985, millones de dólares en un programa de introducción de especies de escarabeidos coprófagos. En este país, como consecuencia de la carencia de una fauna adecuada y adaptada a la explotación de los excrementos del ganado que había sido introducido por los colonos, se vio en la necesidad de importar de otros continentes (África y Europa principalmente) una serie de especies que pudieran ejercer una acción de destrucción y reciclaje de los excrementos. La acumulación de excrementos no enterrados o no degradados había conducido a Australia a una pérdida anual

que llegó a estimarse en un millón de hectáreas. Después de esta operación, los pastos han vuelto a tener un aspecto normal, habiéndose mostrado la experiencia como altamente positiva.

Por último cabe señalar la importancia aplicada que tiene el estudio de los insectos necrófagos y sus sucesiones de especies a lo largo del proceso de descomposición del cadáver. Son estos estudios el objeto de la entomología forense, una especialidad no exenta de dificultades, que se encuentra muy poco desarrollada en España, y que sin embargo en ocasiones ha aportado pruebas que han sido cruciales para la resolución de investigaciones criminales. No obstante probablemente el problema principal reside en la necesidad de realizar estudios entomológicos pormenorizados sobre los insectos necrófagos de diferentes regiones geográficas, ya que, en la mayor parte de los casos, los datos obtenidos en una región no son extrapolables a otra.



Bibliografía

- ANDERSON, J. M. 1978. Inter- and intra-habitat relationships between woodland Cryptostigmata species diversity and diversity of soil and litter microhabitats. *Oecologia* **32**: 341-348.
- ANDERSON, J. M. 1982. Resource partitioning in the carrion beetle (Coleoptera: Silphidae) fauna of Southern Ontario: ecological and evolutionary considerations. *Can. J. Zool.* **60**: 1314-1325.
- ATKINSON, W. D. and SHORROCKS, B. 1981. Competition on a divided and ephemeral resource: a simulation model. *J. Anim. Ecol.* **50**: 461-471.
- BASTIMAN, B. 1970. Problems of pasture contamination of elephant dung in an arid, tropical environment. *Oecologia* **14**: 111-125.
- BEGON, M., HARPER, J. L. and TOWSEND, C. R. 1988. *Ecología. Individuos, poblaciones y comunidades*. Omega, Barcelona.
- BERTRAND, M. and LUMARET, J. P. 1992. The role of Diplopoda litter grazing activity on recycling processes in a Mediterranean climate. *Vegetatio* **99-100**: 289-297.
- BERTRAND, M., JANATI-IDRISSI and LUMARET, J. P. 1987. Etude expérimentale des facteurs de variation de la consommation de la litière de *Quercus ilex* L. et *Q. pubescens* Wild para *Glomeris marginata* (V.). *Rev. Ecol. Biol. Sols* **24** (3): 359-368.
- BERTRAND, M. and LUMARET, J. P. 1984. Réactions des populations de microarthropodes à l'enfouissement des fèces de mouton par les insectes Scarabaeidae en milieux à fortes contraintes. *Pedobiologia* **27**: 51-66.
- BORNEMISSZA, G. F. and WILLIAMS, L. H. 1970. An effect of dung beetle activity on plant yield. *Pedobiologia* **10**: 1-7.
- BREYMEYER, A. 1974. Analysis of a sheep pasture ecosystem in a Pineniny mountains (The Carpathians). XI. The role of coprophagous beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) in the utilization of sheep dung. *Ecol. pol.*, **22**(3-4): 617-634.
- BREYMEYER, A., JABUBCZYK, H. and OLECHOWICZ, E. 1975. Influence of coprophagous arthropods on microorganisms in sheep faeces. Laboratory investigations. *Bull. Acad. pol. Sci. CL. II, Ser. Sci. biol.*, **23**: 257-262.
- DE JONG, G. D. 1995. An annotated checklist of the calliphoridae (Diptera) of Colorado, with notes on carrion associations and forensic importance. *J. Kansas Entomol. Soc.*, **67** (4): 378-385.
- DESIERE, M. 1983. Ecologie des coléoptères coprophiles en prairie permanente pâturée. I. Caractéristiques des populations de coléoptères adultes coprophiles. Pnéologie et dynamique saisonnière. *Bull. Ecol.* **14**(2): 99-117.
- FINCHER, G. T. 1981. The potential value of dung beetles in pasture ecosystems. *J. Ga. Entomol. Soc.* (1 suppl.) **16**: 316-333.
- GALANTE, E. 1991. Escarabeidos coprófagos. In: GOMEZ-GUTIERREZ, J. M. (ed.) *Las dehesas Salmantinas*: 439-461. Consejería de Medio Ambiente. Junta de Castilla y León, Valladolid.
- GALANTE, E., MENA, J. and LUMBRERAS, C. J. 1994. Study of the spatio-temporal distribution in a coprophagous community in a mediterranean holm-oak ecosystem (Coleoptera: Scarabaeoidea: Scarabaeidae: Geotrupidae). *Elytron*, **7**: 87-97.
- GILLARD, P. 1967. Coprophagous beetles in pasture ecosystems. *J. Aust. Inst. Agr. Sci.* **33**: 30-40.
- GULLAN, P. J. and CRANSTON, P. S. 1994. Insects of soil, litter, carrion and dung. In: *The Insects. An outline of Entomology*. (Eds. Chapman & Hall), Londres, 491 pp.
- HALFTTER, G. and EDMONDS, W. D. 1982. *The nesting behaviour of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). An ecological and evolutive approach*. Publ. Inst. Ecol. Mexico.
- HANSKI, I. 1982. Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. *Oikos* **38**: 306-312.
- HANSKI, I. 1987. Colonization of ephemeral habitats, pp. 155-185. In: GRAY, A. J., CRAWLWY, M. J. and EDWARDS, P. J. (eds.). *Colonization, succession and stability*: Blackwell Scientific Publ., Oxford.
- HANSKI, I. 1991. The Dung Insect Community. In: HANSKI, I. and CAMBEFORT, Y. (eds.). *Dung Beetle Ecology*, pp. 5-21. Princeton University Press.
- HOPE, F. W. 1837. On insects and their larvae occasionally found in the human body *Trans. R. Ent. Soc. London*, **2**: 256-271.
- JOHNSON, M. D. 1975. Seasonal and microsereal variations in the insect populations on carrion. *Am. Midl. Nat.* **93**: 79-90.
- KALISZ, P. J. and STONE, E. L. 1984. Soil mixing by Scarab Beetles and Pocket Grophers in North- Central Florida. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, **48**(1): 169-172.
- KATATURA, H. and UENO, R. 1985. A preliminary study on the faunal make-up and spatio-temporal distribution of carrion beetles (Coleoptera: Silphidae) on the Ishikari Coast, Northern Japan. *Jap. J. Ecol.* **35**: 461-468.
- KNEIDEL, K. A. 1985. Patchiness, agregation, and the coexistence of competitors for ephemeral resources. *Ecol. Entom.* **10**: 441-448.
- LOISEAU, P., JUANEAU, A. and RICOU, G. 1984. Etudes sur le recyclage dans l'écosystème prairial. I. Influence de la conduite du pâturage sur l'activité biologique des pelouses montagnardes. *Acta Oecol., Oecol. Appl.* **5** (1): 23-41.
- LUMARET, J. P. and KIRK, A. 1987. Ecology of dung beetles in the French Mediterranean region (Coleoptera: Scarabaeidae). *Acta Zool. Mex.* **24**: 1-55.
- LUSSENHOP, J., KUMAR, R., WICLOW, D. T. and ELLOYD J. E. 1980. Insect effects on bacteria and fungi in cattle dung. *Oikos* **34**: 54-58.
- MAC QUEEN, A. and BIERNE, B. P. 1975. Dung burial activity and fly control potential of *Onthophagus nuchicornis* (Col. Scarabaeinae) in British Columbia. *Can. Ent.* **107**(11): 1215-1220.
- MILNE, L. J. and MILNE, M. 1976. The social behaviour of burying beetles. *Sci. Am.*, August: 84-89.
- NABAGLO, L. 1973. Participation of invertebrates in descomposition of rodent carcasses in forest ecosystems. *Ecol. Polska* **21**: 251-269.
- OLECHOWICZ, E. 1974. Analysis of a sheep pasture ecosystem in the Pieniny mountains (the Carpathians). X. Sheep dung and the fauna colonizing it. *Ecol. Polska* **22**: 589-616.
- PAYNE, J. A. 1965. A summer caroin study of the baby pig (*Sus scrofa*). *Ecology* **46**: 592-602.
- PRONE, D. J. and SULLIVAN, D. J. 1981. Ecology of necrophilous and carpophilous Coleoptera in a Southern New York woodland. Part I.- overview. *J. New York Entomol. Soc.* **21**: 186-196.
- POORBAUGH, J. H., ANDERSON, J. R. and BURGER, J. F. 1968. The insect inhabitants of undisturbed cattle droppings in Northern California. *Calif. Vector Views*, **15**(3): 17-36.
- PUTMAN, R. J. 1983. *Carrion and Dung. The decomposition of Animal Wastes*. Edward Arnold, London.
- REED, H. B. 1958. A study of dog carcass communities in Tennessee. *J. Forensic. Sci.* **28**: 423-432.
- ROUGON, C. and ROUGON, D. 1980. Contribution à la biologie des Coléoptères coprophages en region Sahéliane. Etude du développement d'*Onthophagus gazella* (Col. Scarabaeinae). *Rev. Ecol. Biol. Sol.* **17**(3): 379-392.
- ROUGON, C. and ROUGON, D. 1981. Insects et fertilization des sols en zone sahélienne (Republique du Niger). *AGECOP LIAISON* **59**: 36-39.
- ROUGON, C., and ROUGON, D., TRICHET, J. T. and LEVIEUX, J. 1988. Enrichissement en matière organique d'un sol sahelien au Niger par les Insectes coprophages (Coleoptera, Scarabaeidae). Implications agronomiques. *Rev. Ecol. Biol. Sol.* **25**(4): 413-434.
- SHORROCKS, B. and ROSEWELL, J. 1987. Spatial patchness and community structure: coexistence and guild size of drosophilids on ephemeral resources. In: GEE, J. H. R. & GILLER P. S. (eds.) *Organization of communities: past and present*: 29-51. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- STRIGANOVA, B. R. 1975. Dispersion patterns of Diplopods and their activity in the litter decomposition in the Carpathian foot hills. In: J. Veneck (ed.), *Progress in Soil Ecology*: 167-173. W. Junk, The Hague.
- TANTAWI, T. I., EL-KADI, E. M., GREENBERG, B. and EL-GHAFFAR, H. A. 1996. Arthropod succession on exposed rabbit carrion in Alexandria, Egypty. *J. Med. Entomol.* **33**(4): 566-580.
- WATERHOUSE, D. F. 1974. The biological control of dung. *Sci. Am.* **230** (4): 101-109.
- WHITE, E. 1960. The distribution and subsequent disappearance of sheep dung on Penine moorland. *J. Anim. Ecol.* **29**: 243-250.