

INTERES ECOLOGICO Y ECONOMICO DE LA FAUNA COPROFAGA EN PASTOS DE USO GANADERO

J. M. LOBO¹ y C. M. VEIGA²

RESUMEN

Los excrementos de los grandes herbívoros domésticos constituyen, dentro de una unidad mayor (la pradera pastoreada), pequeños microhábitats caracterizados por unas especiales condiciones físicas y químicas que son analizadas en el texto. En ellos reside una rica y variada fauna coprófila, en ocasiones muy especializada, que toma parte activa en los flujos de materia y energía que tienen lugar entre estos excrementos y el pastizal. La importancia de los coleópteros coprófagos en el mantenimiento de estos flujos ha sido estudiada y valorada por numerosos autores, así como su contribución al control de diversas plagas parasitadoras del ganado doméstico. El presente trabajo realiza una somera revisión de los conocimientos adquiridos en este terreno, no sólo para su divulgación, sino con el objeto de posibilitar nuevos enfoques en los estudios sobre mejoramiento de pastizales en nuestro país.

INTRODUCCION

La presencia masiva del ganado doméstico en algunos biomas herbáceos, así como la introducción de estos animales en determinadas regiones geográficas donde no era usual la explotación ganadera por parte del hombre, son causa de la acumulación progresiva de heces en los pastizales. Ello es debido al desequilibrio en una intrincada red de factores, en la que participan en gran medida toda una serie de organismos coprófagos, que regulan la desaparición en el campo de los excrementos de los grandes herbívoros. Esta acumulación de excrementos provoca, asimismo, el auge de diversos parásitos del ganado, los cuales al desarrollar buena parte de su ciclo vital en el excremento, incrementan en número debido a la ausencia de competidores y/o depredadores.

Estos hechos mencionados son la causa principal del incremento actual de trabajos científicos en torno al microhábitat excremento y su fauna asociada, sin obviar que este particular microhábitat facilita la realización de estudios sobre ecología de

comunidades, gracias a su asequibilidad y manejabilidad.

Sin embargo, en nuestro país aún no existe un conocimiento faunístico y biológico, más o menos amplio, sobre las especies que utilizan el excremento como recurso, barrera mínima ésta imprescindible de superar para abordar estudios de mayor envergadura. En este contexto, el presente trabajo tiene como objetivo principal divulgar de una manera generalizada y somera los conocimientos actuales sobre esta temática. Por otra parte, pretende servir de introducción a toda una serie de trabajos de próxima publicación, los cuales permitirán ampliar el conocimiento sobre la estructura de las comunidades coprófagas y la distribución espacio-temporal de buena parte de las especies ibéricas implicadas en estos procesos.

ANTECEDENTES

Los estudios en torno a la fauna que habita o utiliza como recurso el excremento han sido de muy variada índole y su número cuantioso y creciente, sobre todo en las dos últimas décadas. Ofrecer una visión, incluso no excesivamente pormenorizada, de los trabajos efectuados sobre este tema, sería una labor que sobrepasaría los objetivos del presente trabajo. Sin embargo, sí es posible ofrecer una panorámica general de la evolución seguida en

¹ Departamento de Zoología y Fisiología Animal. Facultad de Ciencias. Universidad Autónoma de Madrid. 28049 Madrid.

² Cátedra de Entomología. Facultad de Biología. Universidad Complutense de Madrid. Ciudad Universitaria. 28040 Madrid.

el estudio de la fauna coprófila, enumerar sucintamente las tendencias y motivaciones de las investigaciones efectuadas en el transcurso del tiempo, y, en fin, señalar cuál es el estado actual de estos conocimientos.

Los primeros trabajos conocidos cuya temática se relaciona con la coprofauna, datan de finales del siglo pasado y comienzos del presente. En la mayoría de los casos no pasaban de ser meros inventarios de la fauna que habitaba excrementos de diferente procedencia. Destacan durante esta época los estudios enormemente meritorios de FABRE (1897) y los catálogos, más o menos amplios, sobre la entomofauna coprófila de algunas regiones concretas. Asimismo, destacan también algunos trabajos de diferentes autores rusos poco conocidos, los cuales abordaron temas tan novedosos para la época como la competencia larvaria, comportamiento y sucesión (PORTCHINSKY, 1885; BOGDANOV, 1901).

En los años treinta se estudian con frecuencia los ciclos vitales de bastantes especies de dípteros coprófilos, que en algunos casos poseen una indiscutible importancia veterinaria. Trabajos como los de HAFEZ (1939) y HAMMER (1941) se orientan en este sentido, si bien en el caso de este último es de resaltar la variedad y profundidad del estudio. Durante las siguientes dos décadas se publican trabajos que tratan sobre temas que, como la microsucesión en el excremento o la variación en la estructura de la comunidad coprófila según diferentes condiciones micro y macroclimáticas, requieren un profundo conocimiento faunístico previo. Sobresalen en este sentido los trabajos de MOHR (1943), GOLJAN (1953), LAURENCE (1954) y más tarde LANDIN (1961). Por su parte, HALFFTER (1959) recopila exhaustivamente información sobre hábitos comportamentales, importancia médica y veterinaria, etcétera, de las especies de *Scarabaeidae*, la familia de insectos más ligada al excremento. En lo que respecta a estudios filogenéticos citemos, por ejemplo, el trabajo de VIRKI (1957), que estudia el aparato genital y su importancia evolutiva en este grupo. Así, y siempre sin una orientación determinada de investigación común a los autores, se publican durante este período de tiempo trabajos que no sólo profundizan en el conocimiento faunístico, fenológico y corológico de algunos grupos, sino que abren nuevas vías de in-

vestigación en campos como la etología y la ecología de comunidades.

A partir de los años sesenta, y con el trabajo de HALFFTER & MATTHEWS (1966) orientado hacia la investigación de los patrones comportamentales de *Scarabaeidae*, podemos decir que se inicia una línea de investigación tendente a establecer relaciones filogenéticas entre los diversos grupos de estos coleópteros coprófagos. Los estudios realizados en este campo y los efectuados sobre algunas características de su morfología externa e interna, han permitido avanzar notablemente en el conocimiento de la filogenia del grupo, su adaptación a diferentes condiciones ambientales y su dispersión mundial (RITCHER, 1968; IABLOKOFF-KHNZORIAN, 1977; ZUNINO, 1979).

Junto a esta línea de trabajo surge también a partir de los años sesenta otras dos novedosas corrientes de estudio. La primera es de origen más o menos difuso, y podríamos enunciarla como de «comprensión ecológica» en sentido amplio. Las investigaciones en este terreno se ven favorecidas por un conocimiento sistemático ya bastante extenso de la comunidad coprófaga, por la facilidad de estudio ofrecida por un microhábitat «isla» concreto, accesible y manejable en sus variables, y por el notable auge de las técnicas actuales sobre Ecología de Comunidades. Diferentes estudios, fundamentalmente de autores norte y centroeuropeos (DESIÈRE, 1974; HANSKI, 1980a), abordan aspectos ecológicos tales como la microsucesión en excrementos, la estructura de la comunidad coprófila, su variación según diferentes condiciones ambientales, las estrategias reproductivas de algunas especies, etcétera. Podríamos encontrar un precedente de estos trabajos en los estudios de MOHR (*op. cit.*) y LANDIN (*op. cit.*), tras los cuales y hasta los años setenta no encontramos investigaciones sobre esta temática, cuyo máximo exponente tal vez sea el trabajo de HANSKI (*op. cit.*).

La segunda corriente de estudio podemos considerar que empieza con el trabajo de BORNEMISSZA, 1960 (*in*: BORNEMISSZA, 1976), y se desarrolla con vigor en los años setenta prosiguiendo con igual auge en la actualidad. Nos estamos refiriendo a los estudios encaminados a paliar los inconvenientes provocados por la introducción del ganado doméstico en determinadas áreas. Así, se desarrollan toda una serie de investigaciones, fundamentalmen-

te en Australia (BORNEMISSZA, *op. cit.*) y EE.UU. (FINCHER, 1981), con el propósito común de evaluar la contribución de diferentes especies de coleópteros coprófagos en el control de diversas plagas de nemátodos y dípteros, así como en el mejoramiento de pastizales.

EL EXCREMENTO DE LOS BOVIDOS COMO MICROHABITAT

Importancia de los excrementos en un prado pastoreado

Al observar la gran cantidad de excrementos depositados en una pradera, por la acción del ganado establecido en ella, podemos sospechar que su importancia es considerable. Esta importancia, según DESIÈRE (1974), sería doble: por una parte, los excrementos de los bóvidos desempeñan un papel energético capital en los biomas herbáceos pastoreados, y, por otra parte, sus características ecológicas son excepcionalmente favorables a la instalación de una biocenosis muy diversificada.

La primera afirmación queda patente al considerar el problema de los flujos de materia y energía en las cadenas propias de estos ecosistemas. Efectivamente, desde el nivel productor existen dos posibles vías de circulación de la energía: la fase anabólica, que conduce a niveles tróficos de los consumidores de órdenes sucesivos, y los procesos catabólicos de las cadenas de detritívoros y descomponedores. Según MAC FAYDEN (1963), la circulación de energía en estos últimos es muy importante en los suelos de pradera pastoreada, ya que más de la mitad de la energía fijada por los vegetales fotosintéticos, esperará a ser utilizada por saprófagos y descomponedores. En la fase anabólica tiene un papel primordial el ganado: los herbívoros domésticos absorben unas 2.000 kcal/m² por día, pero devuelven 1.250 kcal/m² en forma de materias orgánicas no asimiladas; es decir, más de la mitad de lo que es ingerido por el ganado retorna a la superficie del suelo en forma de deyecciones denominadas boñigas.

Además, y debido al gran volumen que representan, así como a su riqueza en materia orgánica y sus condiciones microclimáticas, permiten tanto la acción de los organismos biorreductores del suelo (fundamentalmente bacterias y hongos), como la instalación de una biocenosis específica, variada y

enormemente dinámica. Esta fauna coprófila que depende para su subsistencia de los excrementos, ya sea directamente (en el caso de los verdaderos coprófagos) o indirectamente (en el caso de los depredadores coprófilos), puede ser consumida, a su vez, por diversos insectívoros, desviando e introduciendo los elementos químicos de los excrementos en diferentes niveles de las cadenas tróficas de consumidores sucesivos.

En resumen, en el ecosistema de pradera pastoreada tiene una importancia capital una serie de pequeñas unidades efímeras de energía, potencialmente aprovechables por una compleja red de organismos, y que no son otra cosa que las boñigas.

Estructura e interacción con el suelo

Cuando una boñiga cae a la superficie produce una modificación en los estratos en que se subdivide el suelo de pradera (Fig. 1), a saber: hypergaion, epigaion e hypogaion (RICOU, 1967). El edafotopo pratense queda entonces modificado en varios niveles (Fig. 1), para los cuales DESIÈRE (1974) adoptó la siguiente terminología: el primer nivel está formado por la propia boñiga y constituye el *Encopros*. Bajo el excremento se constituye el nivel de interfase suelo-boñiga, que es el *Epicopros*. Finalmente, el suelo situado bajo la boñiga, el hypogaion, sufrirá notables modificaciones tanto físicas como químicas en el transcurso de la evolución del excremento. Este tercer nivel es el *Hipocopros*.

Una vez en el suelo, y debido a su consistencia relativamente compacta, la boñiga no puede fluir e infiltrarse entre las plantas acomodándose al relieve del suelo. Por ello, la vegetación queda aplastada debajo del excremento, constituyendo un modo de almohadilla que lo sostiene. Se crea así un epicopros notablemente aireado, que tendrá un papel primordial en la sucesión de los fenómenos biocenóticos.

Por otra parte, la homogeneidad que tiene el excremento de los bóvidos inmediatamente después de su deposición, dura breves instantes, diferenciándose posteriormente tres estratos principales en su estructura (Fig. 1): la corteza superficial, que se seca rápidamente y se vuelve quebradiza al cabo de algunos días. Debajo de esta corteza se forman microcavidades que contribuyen, junto con el espesamiento progresivo de la corteza, a mantener

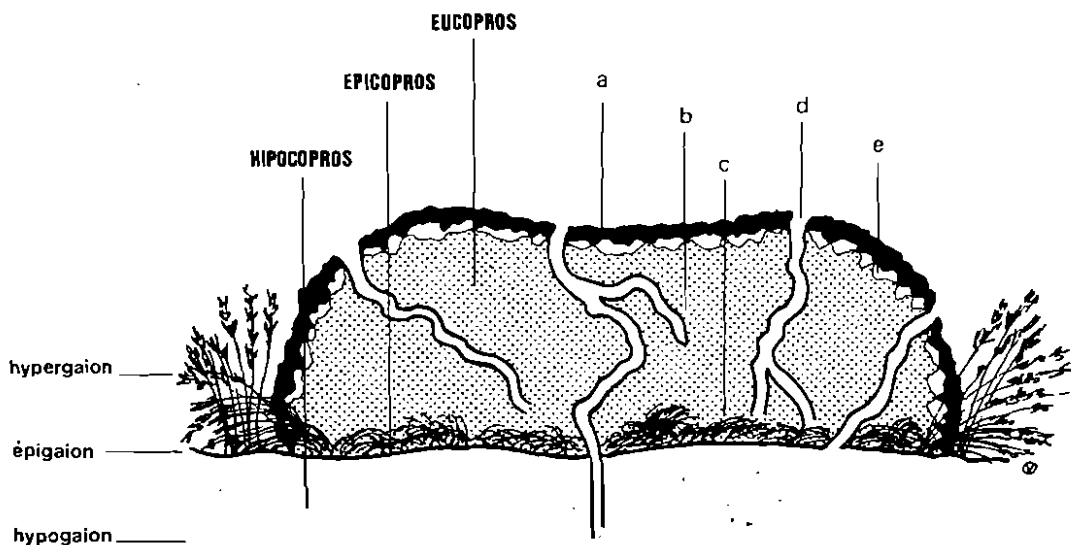


Fig. 1. Representación esquemática de la estructura de una boñiga de vaca algunos días después de su deposición. Basado en DESIÈRE (1974). *a*) Corteza superficial. *b*) Zona intermedia. *c*) Zona profunda. Esta zona, junto con la anterior, constituye la masa fecal (eucopros). *d*) Orificio de una galería excavada por un coleóptero coprófilo. *e*) Microcavidades que separan la corteza del eucopros.

un medio interno más constante. La zona intermedia, separada físicamente de la corteza por las mencionadas microcavidades, constituye la mayor parte de la boñiga. Y, en fin, la zona profunda, muy compacta y rica en agua (LUMARET, 1975).

Estos tres estratos del excremento muestran notables diferencias de coloración, debidas a diferencias en la oxigenación. La corteza y la zona intermedia están bien aireadas, merced a la acción de coleópteros coprófilos que excavan una compleja red de galerías en la masa fecal (Fig. 1). La zona profunda es, sin embargo, un medio muy reductor. La oxigenación de la boñiga aumenta progresivamente con la edad de ésta, consiguiéndose una buena oxigenación a todos los niveles en las últimas fases de su evolución.

Composición química

Las características fisicoquímicas del excremento «tipo boñiga» de los bóvidos, tales como su gran masa y su riqueza en agua (86%) y materias orgánicas, son debidas tanto al régimen alimenticio de estos animales, como a sus especializados pro-

cesos digestivos. Efectivamente, los rumiantes son capaces de digerir grandes cantidades de celulosa, contrariamente al resto de los mamíferos, y ello es debido tanto a la adquisición de una flora bacteriana celulolítica, como al perfeccionamiento en este sentido de su aparato digestivo. Sin embargo, y a pesar de este sistema complejo de digestión, la boñiga contiene todavía más de la mitad de las sustancias ingeridas nada o apenas degradadas. Según DESIÈRE (1974), los excrementos de herbívoros estarían formados esencialmente por los siguientes componentes: materia vegetal no digerida (celulosa, hemicelulosa, lignina), residuos (restos celulares del tubo digestivo, materias biliares), productos del metabolismo (secreciones digestivas, productos finales o intermediarios de la digestión, no asimilados: CO_2 , CH_4 , NH_3 , H_2S , indol, ácidos grasos, aminas, etcétera), así como una gran cantidad de microorganismos muertos.

El elevado porcentaje de agua que posee una boñiga implica que la materia seca no constituye más que un 14-20% del peso total. La Tabla I muestra las cantidades en porcentaje del peso de materia seca, de los diferentes constituyentes de boñigas frescas de vacas lecheras.

TABLA I
COMPOSICION QUIMICA DE LA BOÑIGA (DE
VACAS LECHERAS). LAS CANTIDADES ESTAN
EXPRESADAS EN g/100 g DE MATERIA SECA.
[TOMADO DE DESIERE (1974)]

Fibras brutas	31,79-40,72
Lignina	14,69-22,03
Polipentosas	13,84-17,92
Proteínas brutas	9,09-16,62
Almidón	5,59-37,49
Materias grasas	2,15- 4,90
Azúcares reductores	0,77- 1,43
Sacarosa	0,67- 5,20
Calorías	4,92- 6,33
Materia mineral	9,85-14,96
Silicio	2,13- 3,60
Nitrógeno	1,45- 2,65
Potasio	0,66- 5,17
Calcio	0,50- 1,85
Cloro	0,22- 0,59
Magnesio	0,19- 0,50
Fósforo	0,15- 1,00
Sodio	0,11- 0,86
Hierro	0,05- 0,71
Manganeso	0,01

El microclima de la boñiga: su maduración

Según LUMARET (1975), la temperatura en el excremento de los bóvidos depende tanto de su edad como del nivel en que se tome ésta. Es máxima en la corteza, decrece progresivamente en la zona intermedia, y se hace prácticamente constante en la zona profunda, a nivel del epicoproso (Fig. 2). La temperatura de una boñiga expuesta al sol puede aumentar considerablemente bajo la corteza, pero sin que se modifique en la zona profunda. La corteza permite, pues, amortiguar las bruscas oscilaciones térmicas del medio exterior, debido a que entre ésta y la zona intermedia existe una cámara de aire. La temperatura de la boñiga en el momento de su deposición es del orden de 38° C, bajando rápidamente durante las primeras horas hasta alcanzar alrededor de 25° C en que se estabiliza (DESIÈRE, 1974). La débil intensidad de los fenómenos de fermentación es incapaz de elevar la temperatura, por lo que la evolución de ésta en el excremento dependerá de las oscilaciones diarias y

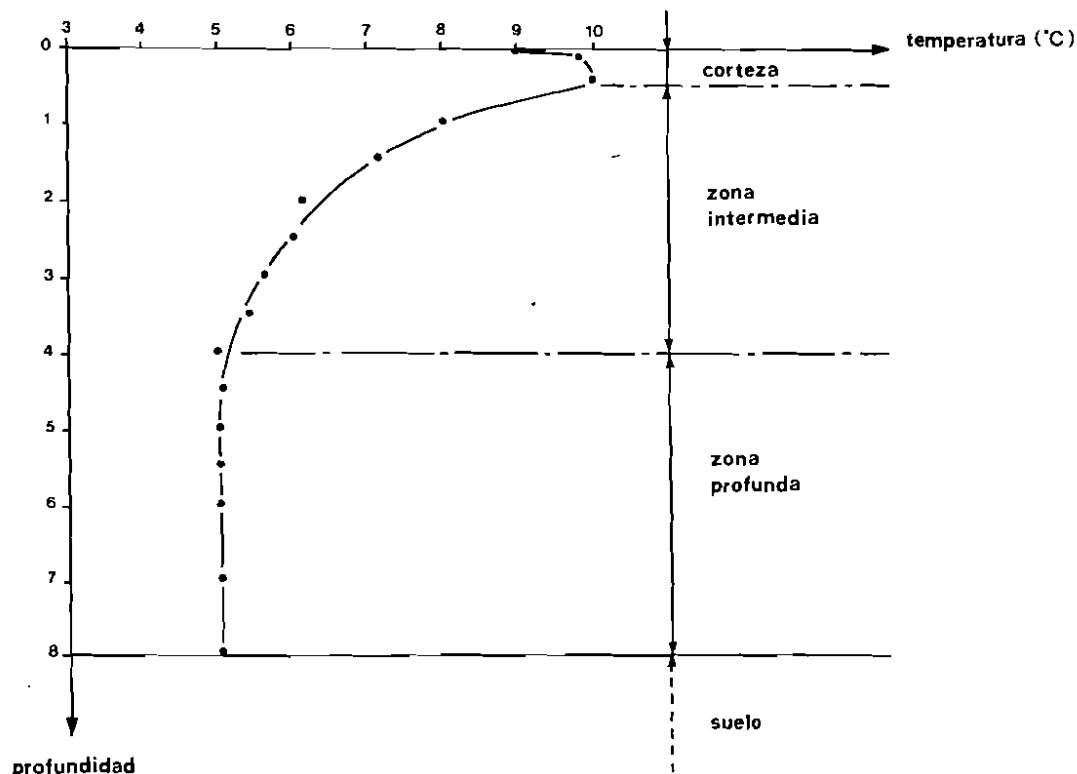


Fig. 2. Variación de la temperatura de una boñiga de vaca de tres semanas, en sus 8 cm de espesor. Según LUMARET (1975).

estacionales de las variables mesoclimáticas de su entorno inmediato: temperatura del suelo, insolación, precipitación, humedad relativa del aire, fuerza del viento, etcétera. Por tanto, la amplitud térmica entre la máxima y la mínima en la boñiga disminuye en el transcurso de su envejecimiento.

La cantidad de agua que contienen los excrementos frescos del ganado vacuno es, como ya hemos señalado, muy elevada, alcanzando un 86% del peso fresco total (VEIGA, 1985). Como ocurría con la temperatura, la cantidad de agua depende fundamentalmente de la zona en que se tome en la boñiga y de su edad. Es mínima en la corteza y máxima en la zona profunda. Al formarse la corteza, el medio interno queda aislado del exterior y hace que la desecación sea mucho más lenta en esta zona. Esto permite que excrementos de cierta antigüedad alojen todavía una cantidad de agua considerable (LUMARET, 1985).

Midiendo los grados de humedad a diferentes edades de las boñigas, nosotros hemos definido cinco estados (VEIGA, *op. cit.*): *Estado 1*: Excremento fresco, todavía sin corteza dura. Este estado incluye boñigas desde su deposición hasta que se forma una corteza dura. Porcentaje de agua: 84,7-86,0%.

Estado 2: Excremento fresco, pero ya con corteza dura aunque poco espesa. Ya se han formado microcavidades bajo esta corteza, que la aíslan de la zona intermedia. Porcentaje de agua: 79,7-83,4%. *Estado 3*: La corteza más espesa y casi completamente separada del estrato intermedio, la diferencia claramente del estado anterior. Porcentaje de agua: 73,6-79,3%. *Estado 4*: La corteza se agrieta por primera vez y se hunde encima de la zona intermedia. Las zonas intermedia y profunda de la boñiga se confunden, y aparecen compactas y unidas al sustrato. Porcentaje de agua: 70,2-72,0%. *Estado 5*: La corteza aparece completamente agrietada y hundida encima del resto de la boñiga, que se confunde íntimamente con el sustrato. Porcentaje de agua: 52,4-62,1%. En estados más deshidratados desaparece prácticamente la fauna coprófaga, por lo cual dichos estados no fueron estudiados.

Numerosos autores se han ocupado también de estudiar las diferentes etapas o estados por los que atraviesa el excremento en el curso de su maduración. Así, MOHR (1943) describe seis estados en la evolución de los caracteres físicos del excremento, ya que los estudia desde el momento de su de-

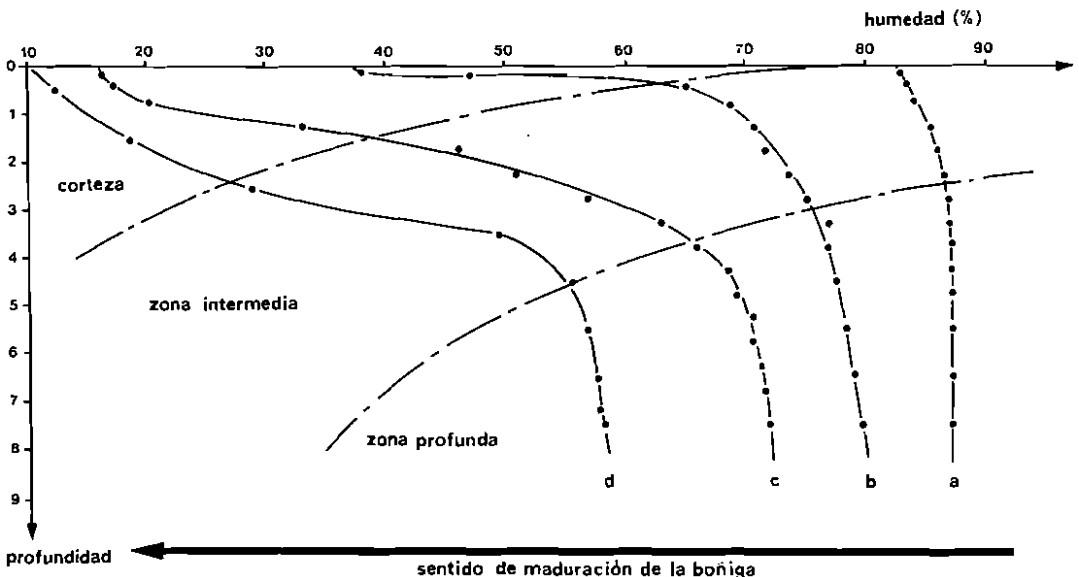


Fig. 3. Evolución de la humedad de una boñiga de vaca en el transcurso de su maduración (a: veinticuatro horas; b: tres semanas; c: seis semanas, y d: diez semanas). Según LUMARET (1975).

posición hasta su completa degradación. También, LUMARET (*op. cit.*), midiendo los grados de humedad a diferentes profundidades, definió tres fases en la maduración del excremento, pero admitiendo la existencia de una cuarta que se intercala entre la segunda y la tercera, justo en el momento de espesar la corteza (Fig. 3).

Respecto a la velocidad con que se efectúan todos estos procesos en la boñiga, existen numerosos datos que ponen en evidencia la importancia que las condiciones ambientales tienen sobre ésta, y que pasamos a ver seguidamente.

Ya apuntó MOHR (*op. cit.*) que los cambios morfológicos que experimenta el excremento varían

considerablemente con respecto a las particularidades del medio ambiente inmediato, así como con las condiciones climáticas reinantes. También, HAMMER (1941), estudiando dípteros coprófilos en Dinamarca, determina la influencia del clima local sobre las condiciones microclimáticas de una serie de boñigas en diferentes condiciones (expuestas, semiexpuestas y cubiertas). Este estudio le conduce a relacionar las variaciones cualitativas de la fauna de dípteros coprófilos con el modo de exposición, y lo explica por las exigencias térmicas e hídricas propias de cada especie. Más recientemente, DESIÈRE (1974) afirma que la velocidad de desecación de la boñiga, y, por tanto, de su envejecimiento, depende esencialmente de cuatro factores:

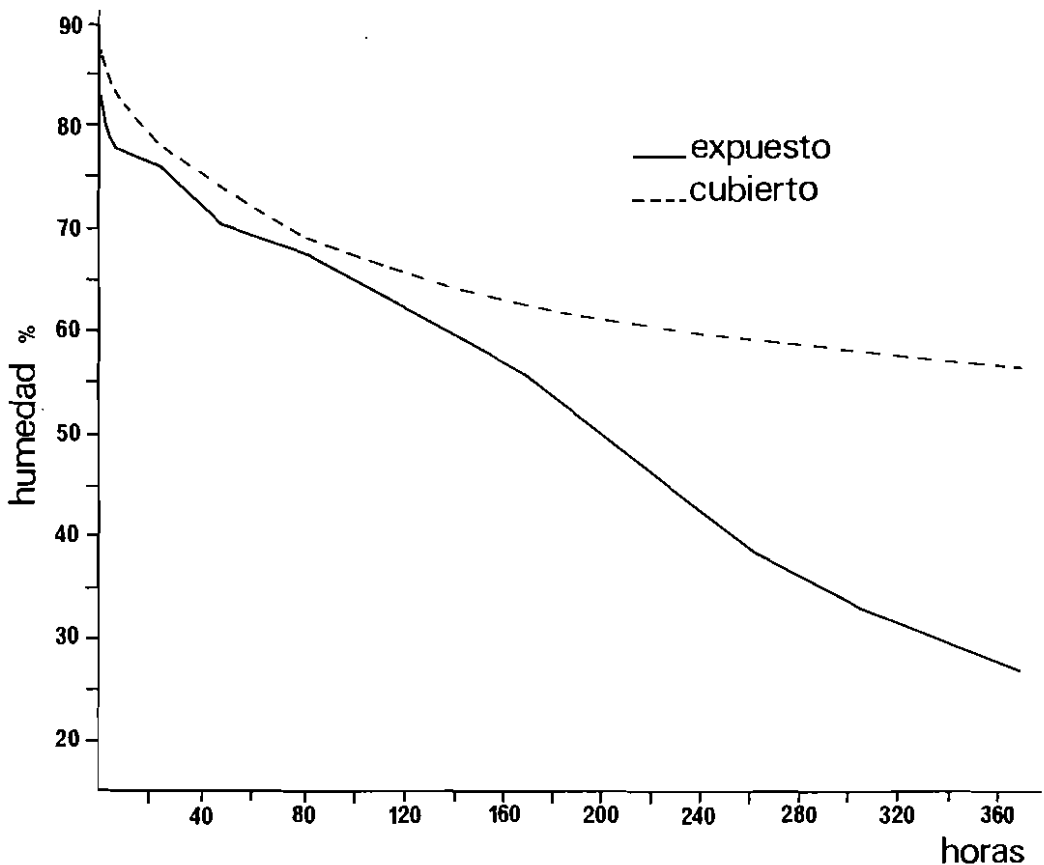


Fig. 4. Variación de la humedad de dos boñigas de vaca en medios expuesto y cubierto, respectivamente, a lo largo de los quince días tras su deposición. Tomado de LANDIN (1961).

- a) Factores mesoclimáticos (temperatura, precipitación, fuerza del viento, etcétera).
- b) Cobertura vegetal.
- c) Forma y espesor del excremento después de su deposición.
- d) Estructura del suelo subyacente.

Para este autor son los factores climáticos los más importantes, y en particular la temperatura: la desecación de la boñiga es tanto más rápida cuanto mayor sea la temperatura media a la que está expuesta. Así, en Bélgica, los excrementos depositados a finales de año (octubre), cuando se dan temperaturas medias más bajas, se desecan mucho más lentamente, al menos durante los diez primeros días.

Los trabajos de LANDIN (1961) han demostrado que la velocidad de desecación del excremento vacuno es mucho más rápida en medios expuestos, sin cobertura vegetal (Fig. 4).

La forma y espesor del excremento en el momento de su deposición dependen de la actividad del animal en el momento de la defecación. Cuanto más compacto sea, más lentamente se desecará. Por el contrario, si es muy superficial, como consecuencia de haber sido defecada en marcha, se desecará más rápidamente debido al aumento de superficie.

El suelo subyacente juega un notable papel en su desecación, al menos durante los primeros días, ya que el excremento puede perder agua a través del suelo, cuando la evaporación en su superficie se ralentiza debido a la formación de la corteza. Estos resultados fueron obtenidos por LANDIN (*op. cit.*), al observar las diferencias en la pérdida de agua entre una boñiga depositada en condiciones normales, y otra situada sobre un plástico que impedía la pérdida de agua a través del suelo (Fig. 5).

Por nuestra parte (VEIGA, 1982), también hemos estudiado la influencia del medio sobre los excrementos de bóvidos, particularmente de las condiciones climáticas. Para ello definimos tres grados arbitrarios de humedad en el sustrato, siendo el tercer grado el más húmedo, y que posteriormente, como cabía esperar, coincidieron con los diferentes períodos de precipitación registrados durante el año en que se realizó el estudio. Estos tres gra-

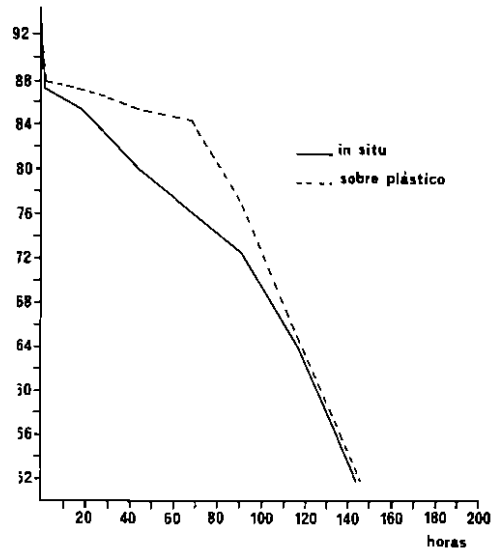


Fig. 5. Variación de la humedad de dos boñigas de vaca situadas *in situ* y sobre plástico, respectivamente, a lo largo de los seis días tras su deposición. Tomado de LANDIN (1961).

dos de humedad nos permitían observar mejor cómo evolucionaba la humedad en el sustrato con relación a las precipitaciones, y cómo afectaban estos cambios a la boñiga a lo largo de las variaciones climáticas estacionales. De los resultados obtenidos podemos afirmar que a una temperatura media similar, la humedad del sustrato subyacente al excremento es la que condiciona en mayor medida la velocidad de envejecimiento de éste (ver más adelante).

Resumiendo, desde el momento de la deposición del excremento en el suelo, éste se ve afectado por los numerosos factores ambientales que acabamos de ver, y que condicionan la velocidad de su progresivo envejecimiento. Este envejecimiento, que determinará, finalmente, su desaparición, ocurre, merced a estos factores, en muy diferentes lapsos de tiempo.

Así, en nuestro estudio efectuado en Colmenar Viejo (Madrid) (VEIGA, *op. cit.*), el tiempo de desaparición de la boñiga varía notablemente dependiendo de las condiciones climáticas reinantes. Cuando el sustrato se encontraba en el primer grado de humedad (lo que ocurrió en los meses de enero, julio, agosto, septiembre y diciembre), un excremento de tamaño medio (unos 2 kg de peso

fresco) tardaba en secarse, aproximadamente, veinte días, pudiendo permanecer todavía en el suelo, pero ya absolutamente devastada y dispersa. Sin embargo, en el tercer grado de humedad (el más húmedo considerado, que se registró en los meses de febrero y marzo), se necesitaban catorce días para llegar a los estados 3-4 de envejecimiento, y hacían falta otros quince días para que las boñigas marcadas alcanzaran el estado 5, que representa, por tanto, en estas condiciones boñigas de unas cuatro semanas. No obstante, estas boñigas pueden permanecer aún otras tres semanas o más antes de desaparecer completamente, lo que nos da una idea de la importancia que tiene la humedad del sustrato en la velocidad de desaparición del excremento, como ya hemos señalado anteriormente.

Hablando de este envejecimiento, LUMARET (1985) opina que se efectúa progresivamente en el tiempo de dos a tres meses, aunque, a veces, más (boñigas de 20-25 cm de diámetro y 10-15 cm de espesor). Sin embargo, continúa, aunque las boñigas más pequeñas presentan el mismo proceso general, evolucionan más deprisa en el tiempo (hecho que ya hemos visto), y en el espacio de tres-cuatro semanas adquieren el mismo estado de maduración que las grandes en seis o más. ROUGON & ROUGON (1979), estudiando la fauna de los excrementos de cebú, en la República de Níger, afirman que su «vida» durante la estación seca y caliente es de once días. WALTER (1980), en un trabajo sobre el comportamiento de algunos coprófagos afrotropicales, afirma que un excremento de vaca recién puesto había perdido su poder de atracción a los cuarenta y cinco minutos. Al cabo de veinticuatro horas ya no quedaba apenas nada de la boñiga en la superficie del suelo.

Como vemos, hay una gran diferencia en los tiempos dados sobre la maduración de una boñiga hasta su total desaparición. No cabe duda que esto se debe a la variabilidad de los factores antes mencionados. No obstante, hay casos verdaderamente insólitos, como el constatado por BORNEMISSZA, 1960 (*in*: BORNEMISSZA, 1976) cuando afirma que el excremento permanece en la superficie hasta cinco años consecutivos en Australia, debido a la ausencia de coprófagos. Este hecho nos da ya una idea de la importancia de la biocenosis coprófila (en particular los escarabeidos coprófagos) en la aceleración de estos procesos.

LA BIOCENOSIS COPROFILA

En las diferentes partes constituyentes de un excremento de herbívoro, o en las inmediatas pratenas, pueden encontrarse concentrados en mayor número que en las zonas no afectadas por el excremento toda una serie de organismos edáficos de variadas exigencias tróficas, que aprovechan las especiales condiciones de este microhábitat para buscar sus presas, refugiarse o alimentarse sapro-coprófagicamente. Tal es el caso de oligoquetos, isópodos, colémbolos, ácaros, nemátodos, miriápodos, formícidos, etcétera (LAURENCE, 1954; THOME & DESIÈRE, 1975; NAKAMURA, 1976; DAVIDSON, 1979; SUDHAUS, 1981; COVARRUBIAS *et al.*, 1982). Existe, además, una fauna rica y variada también de macroartópodos coprófagos, que en todos o alguno de sus estadios vitales utilizan el excremento como recurso, en muchos casos de forma obligada. Junto a ellos aparecen también depredadores y parásitos más o menos especializados.

Así pues, en conjunto, el microhábitat excremento como recurso, posee una complejísima red trófica aún no entendida ni estudiada en su totalidad, que varía con las diferentes condiciones microclimáticas del excremento, siendo éstas, como vimos, dependientes de factores tales como cobertura vegetal, macroclima o edad del excremento (Figs. 6 y 7).

Para cada diferente bioma herbáceo de nuestras latitudes existe una sucesión determinada de la fauna coprófila, cuyos táxones más importantes examinaremos. La maduración de un excremento de herbívoro tiene lugar de forma diferente según acceda o no a él esta fauna coprófila asociada. La presencia y abundancia de ésta no sólo provoca la desaparición acelerada del excremento en superficie en las épocas más favorables, sino que facilita el sentido aeróbico de los procesos fermentativos que tienen lugar dentro del excremento.

Las diferentes condiciones características de las etapas degradativas del excremento son a la vez causa y efecto de la aparición de una serie sucesiva de «oleadas de invasión» por parte de los diferentes grupos de coprófagos. La etapa sucesional en cada especie o grupo animal viene condicionada por un buen número de factores, cuya actuación conjunta no es aún bien comprendida. La preferencia por unas condiciones alimenticias, microclimáticas o

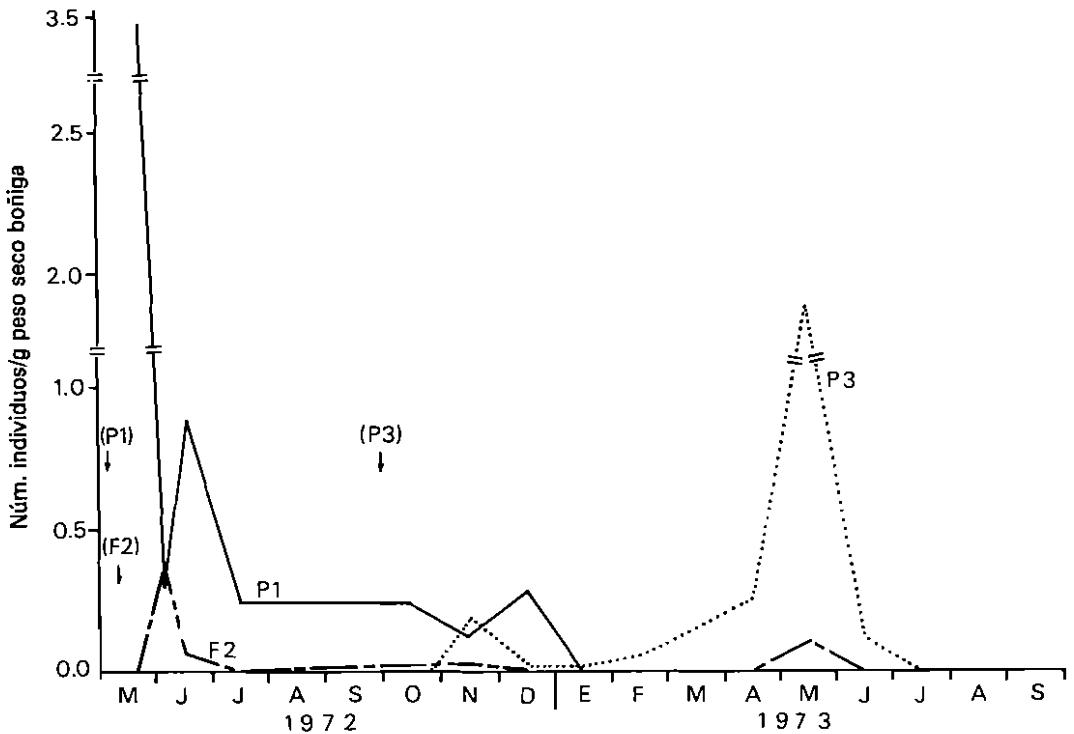


Fig. 6. Variación estacional del número de macroinvertebrados recogidos en excremento vacuno. Las flechas indican el momento de colocación de los excrementos: P1 (excremento depositado sobre pasto en primavera), F2 (excremento depositado en bosque en primavera) y P3 (excremento depositado sobre pasto en otoño). Tomado de NAKAMURA (1976).

reproductivas dadas, así como la acumulación de posibles sustancias repelentes en el excremento o la emisión de otras que actuarían como atrayentes dependiendo del tono o calidad, son algunas de las causas esgrimidas para comprender la secuenciación de las diferentes especies durante el transcurso de la microsucesión (HANSKI, 1980b). También, MOHR (1943) señaló dos características fundamentales de la microsucesión en excrementos: 1) Las primeras especies en aparecer suelen presentar ciclos biológicos cortos, presencia reducida y especializaciones notables. 2) La sucesión transcurre rápida al comienzo y lentamente al final.

Casi siempre son diversas especies de dípteros las primeras en acudir tras la deposición de una boñiga, comúnmente de las familias *Muscidae*, *Stratiomyidae*, *Scatophagidae*, *Sarcophagidae*, *Calliphoridae*, *Borboridae* y *Sepsidae*. Durante este primer período aún no se ha formado una costra superficial en el excremento, por lo que tanto la emisión de

sustancias como la penetración no presentan todavía ninguna dificultad. Las especies de dípteros acuden al excremento tanto para el acoplamiento y puesta, como para alimentarse. Es frecuente encontrar en ellas diversas adaptaciones comportamentales y fisiológicas, tendentes a disminuir el tiempo de desarrollo dentro del excremento, tales como diversos grados de ovoviviparismo. Las poblaciones larvares de dípteros pueden igualar en biomasa el peso del excremento que las sustenta (LAURENCE, 1954), y, por lo general, efectúan la pupación tras tres o siete días, aproximadamente. Su alimentación es coprófaga, excepto en el caso de algunos *Muscidae*.

Los coleópteros *Hidrophilidae* pertenecientes a la subfamilia *Sphaeridiinae* son también frecuentes y abundantes en las primeras fases tras la deposición del excremento. Suelen aparecer en gran número a las primeras horas, siendo fácil observarles «nadando» dentro del excremento fresco, y sólo las -

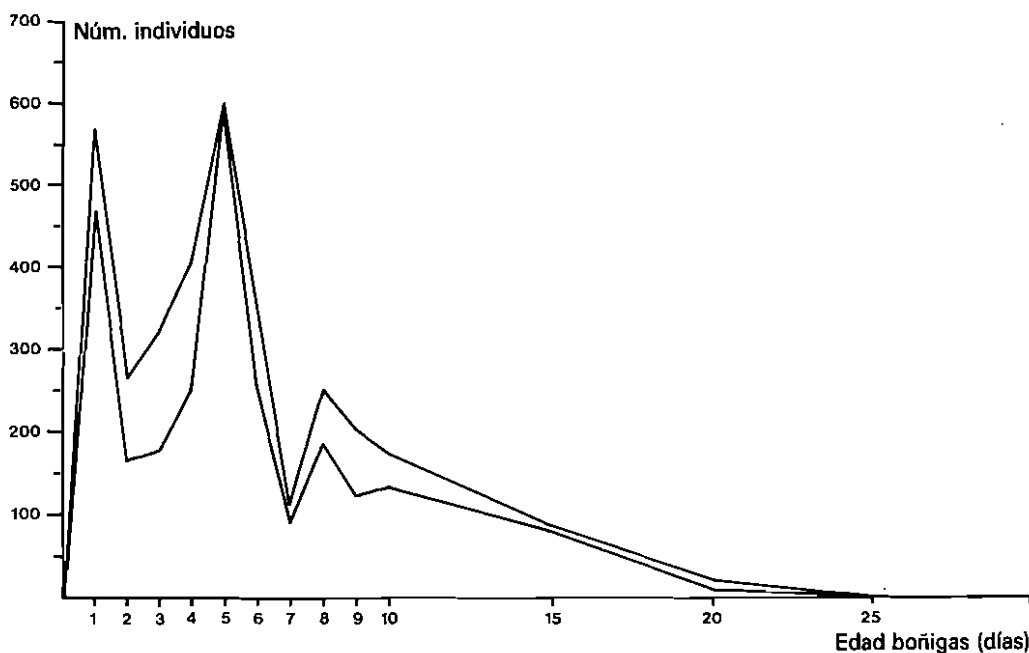


Fig. 7. Evolución de la biomasa de coleópteros coprófilos en función de la edad de dos boñigas de vaca (la biomasa está expresada en número de individuos por 100 g de boñiga en peso seco). Tomado de FINNÉ & DESIÈRE (1971).

especies de pequeño tamaño (menos de 4 mm) permanecerán en el excremento varios días. Se conocen hábitos depredadores (MOHR, 1943) en los estadios larvarios de algunas especies, sobre larvas y huevos de dípteros, aunque los adultos son considerados como coprófagos.

Otra familia con importante representación en la biocenosis coprófila es la de los *Staphylinidae*. Dentro de ella existen especies con un régimen alimenticio coprófago, que generalmente alcanzan su máxima abundancia en el excremento alrededor del segundo o cuarto día, y especies depredadoras que la alcanzan sobre los seis días (KOSKELA, 1972). Se puede decir, pues, que, en general, el máximo de abundancia y riqueza de aquellas especies coprófagas es anterior al de las depredadoras; es decir, la dinámica de los recursos condiciona la de los consumidores (HANSKI, 1980b). Este patrón se cumple en todos los táxones implicados en esta microsucesión y es fácilmente reconocible tanto en los *Staphylinidae* como en los *Histeridae*, otra familia de coleópteros que, si bien menos abundante, también aparece en el excremento pasadas las primeras etapas.

En los pastos primaverales el solapamiento de la aparición de las especies coprófagas y depredadoras alrededor del cuarto día tras la deposición del excremento, hace que se alcance en este período el mayor grado de riqueza faunística (ver NAKAMURA, 1975). Dípteros y coleópteros dominan en ese momento, tanto en número como en especies. Aquellas especies depredadoras, como las pertenecientes a las familias de coleópteros anteriormente citadas, dependen principalmente del número de huevos y larvas de dípteros y otros coleópteros coprófagos. Tras una o dos semanas, período tras el cual ya han pupado los dípteros, el excremento se encuentra notablemente seco y disminuido en peso, lo que hace cambiar su composición faunística adquiriendo un carácter más homogéneo respecto al resto del prado, si bien más enriquecida (NAKAMURA, 1975; THOME & DESIÈRE, 1975).

No obstante a lo comentado anteriormente, en nuestras latitudes son los *Scarabaeoidea* coprófagos el grupo animal con mayor impacto e importancia en la biocenosis coprófila. Por sus notables adaptaciones (HALFFTER & EDMONDS, 1982), así como por los beneficios derivados de su actividad en-

terradora, son considerados la fauna coprófaga por excelencia, lo que les ha hecho merecedores de un sinnúmero de estudios en ambos sentidos. Dentro de esta superfamilia existen tres familias con especies básicamente coprófagas en los estadios imaginales y, en la mayoría de los casos, en los preimaginales: *Scarabaeidae*, *Aphodiidae* y *Geotrupidae*.

Los *Geotrupidae* entierran el excremento en galerías construidas bajo el mismo (paracópidos). Tienen un tamaño bastante grande (unos 2 cm), siendo, por otra parte, la familia menos numerosa en la fauna ibérica. Su régimen alimenticio alterna, en muchas ocasiones, la coprofagia y la saprofagia.

Los *Aphodiidae*, de tamaño considerablemente menor, viven en el seno del excremento, consumiéndolo y efectuando la puesta en él (endocópidos). Su elevado número de especies en nuestra fauna y lo abundante de sus poblaciones en el excremento (VEIGA, 1985) les hace ser, en muchos casos, principales agentes desintegradores del mismo.

Los *Scarabaeidae* son, sin embargo, la familia en donde los fenómenos adaptativos, originados por la gran competencia existente en torno a una fuente alimenticia tan efímera y pequeña, se han manifestado con mayor intensidad. Los cuidados que dispensan los adultos a la puesta, lo reducido en el número de ésta y el hecho de que exista, incluso, reducción ovárica, son algunas adaptaciones que dan idea de su alto grado de especialización. Esta familia, que está bien representada en la fauna ibérica, cuenta con especies que entierran el excremento bajo el mismo, para su consumo o el de las larvas (los ya mencionados paracópidos), y especies que lo desplazan lejos del primitivo emplazamiento, para después enterrarlo (telecópidos o «peloteros»). Presentes siempre en los excrementos de herbívoros, constituyen, junto a las dos familias anteriores, el componente biocénótico de mayor importancia.

Las condiciones ecológicas del excremento son la causa principal de la evolución seguida por estas tres familias de *Scarabaeoidea*, que les ha conducido a una explotación más eficaz de este recurso, tan vital, por otra parte, para el ecosistema praterense. Son, por tanto, agentes primordiales en la regulación de los ciclos de materia y energía en los biomas herbáceos pastoreados. Los beneficios que derivan de su actividad no han sido entendidos en

su magnitud hasta muy recientemente, como veremos a continuación.

INTERES AGROPECUARIO

El valor de los coleópteros coprófagos en biomas herbáceos fue puesto de manifiesto por BORNEMISSZA, 1960 (*in*: BORNEMISSZA, 1976), al observar que los escarabeidos coprófagos australianos apenas utilizaban el excremento del ganado vacuno introducido en Australia, lo que le condujo a la idea de importar coleópteros coprófagos de otras regiones. Este problema fue explicado por este mismo autor (BORNEMISSZA, 1976) en los siguientes términos: «Antes de la introducción del ganado doméstico en Australia, el ciclo de nutrientes funcionaba perfectamente en los ecosistemas de praderas, y los excrementos de los principales fitófagos australianos, los marsupiales, eran relativamente poco importantes en número y probablemente nunca se acumulaban en cantidades contaminantes. Una importante proporción de los excrementos producidos por estos marsupiales era consumida o enterrada por los coleópteros coprófagos nativos, que aceleraban de este modo el retorno de nutrientes al suelo. Sin embargo, tras la introducción y el rápido incremento del ganado doméstico, se alteró progresivamente este ciclaje primitivo. Grandes cantidades de excremento de vaca y caballo se acumularon en los pastos, debido a su no utilización por los coprófagos nativos, lo que provocó un grave problema de contaminación en numerosas áreas, con el consiguiente daño en valiosas tierras de pasto».

Este problema de la contaminación por heces de los pastos no es, como podría pensarse por los argumentos dados anteriormente, exclusivo del continente australiano. En efecto, en las tres últimas décadas el incremento en el uso de fertilizantes y variedades forrajeras de alta productividad ha permitido un mayor rendimiento de los pastizales con el consiguiente incremento de cabezas de ganado por unidad de área, y claro está, de excrementos. Así, en el Sur de EE.UU. muchas boñigas permanecen en la superficie de los pastos durante algunos meses, debido a que los coleópteros coprófagos no han sido capaces de aumentar en la proporción que lo ha hecho el ganado doméstico (FINCHER, 1981). El problema se agrava con la disminución de las poblaciones de estos coleópteros por

el uso actual de insecticidas, herbicidas, fungicidas, productos antiparasitarios, etcétera, que quedan acumulados en los excrementos. Esto ha ocurrido, aparentemente, en Georgia Continental, donde los escarabeidos coprófagos son muchísimo menos abundantes que en tres islas de su costa, las cuales se han librado por el momento de la mayor parte de la polución química que afecta al continente, ya que en ellas aún no se realizan explotaciones agrícolas, y, por otra parte, el ganado (sólo presente en dos islas) no ha sido aún tratado para combatir parásitos o plagas (FINCHER, 1975; FINCHER, 1981; FINCHER & WOODRUFF, 1979).

Efectivamente, ya apuntó BORNEMISSZA (1976) que la estabilidad de los ecosistemas praterenses está basada en el perfecto funcionamiento de su ciclo de nutrientes, proceso muy complejo y con gran número y variedad de componentes, cada uno de los cuales tiene parte en el mantenimiento del sistema de productividad. La alteración del equilibrio de cualquiera de estos componentes puede tener repercusiones desastrosas en dicho ecosistema. La idea de mejorar estos pastos con la importación de especies de coleópteros coprófagos de otras regiones fue propuesta por este mismo autor para paliar los desequilibrios ocasionados anteriormente por la introducción del ganado doméstico, hecho que llevó al CSIRO (Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization) a emprender «The Australian dung beetle project». La finalidad de este ambicioso proyecto es la de introducir en este continente coleópteros coprófagos, fundamentalmente africanos, que puedan producir los siguientes beneficios:

1. Rápido enterramiento de los excrementos, con el consiguiente reciclaje de nutrientes y retención del nitrógeno.
2. Consecuencia del anterior es también una disminución de la polución en las praderas y un mayor aprovechamiento de la cantidad disponible de pasto.
3. Aumento de la permeabilidad, capacidad de retención de agua por el suelo, etcétera, derivado también de su actividad enterradora.
4. Control sobre los estadios infectivos de los parásitos gastrointestinales del ganado doméstico.
5. Control sobre determinadas especies de dip-

teros, que por su carácter hematófago son frecuentes vectores de enfermedades del ganado.

Digamos, finalmente, que también en EE.UU. se han importado especies de coleópteros coprófagos de otras regiones, para lograr estos mismos objetivos (FINCHER, 1981).

Reciclaje de nutrientes

La importancia del reciclaje de los nutrientes contenidos en los excrementos del ganado doméstico fue puesto en evidencia por BORNEMISSZA (*op. cit.*) al señalar que el ganado vacuno depositaba anualmente en Australia 33 millones de toneladas (peso seco) de estos excrementos. En EE.UU. esta cantidad se elevó durante el año 1979 a 131 millones de toneladas (peso seco) de excremento (FINCHER, *op. cit.*), las cuales, y según este autor, contienen un 2% de nitrógeno, lo que supone más de 2,5 millones de toneladas de este elemento por año. Considerando la afirmación de GILLARD (1967), según la cual el 80% del nitrógeno contenido en los excrementos se volatiliza en ausencia de coleópteros coprófagos, e incluso suponiendo que un 25% de las heces no se depositara en los pastos y que la mitad de las depositadas fuera enterrada por los coprófagos, obtenemos que más de 780.000 toneladas de nitrógeno pasaron a la atmósfera en EE.UU. durante 1979.

Estas pérdidas podrían reducirse según GILLARD (*op. cit.*) por la acción de los coleópteros coprófagos, que son capaces de enterrar rápidamente los excrementos, impidiendo así la volatilización inmediata de este elemento. Estas pérdidas de nitrógeno se reducirían hasta en un 15% del total, según este autor. En el caso de EE.UU. esto hubiera supuesto un ahorro de más de medio millón de toneladas de nitrógeno durante ese año.

Consecuencia también de esta acción enterradora son sus efectos sobre el enriquecimiento del suelo y conservación de su fertilidad. Así, BORNEMISSZA & WILLIAMS (1970) demuestran, en condiciones experimentales, la labor beneficiosa del coleóptero australiano *Onthophagus australis* Guér. sobre el rendimiento de cosechas artificiales de mijo japonés. FINCHER *et al.* (1981), estudiando los efectos del enterramiento rápido de excrementos por 11 especies de escarabeidos coprófagos sobre el rendimiento y calidad de dos especies de gramíneas

(*Cynodon dactylon* L. y *Triticum aestivum* L., concluyen que la presencia de estas especies de coprófagos es equivalente, de algún modo, a la adición de 224 kg de nitrógeno (en forma de nitrato amónico) por hectárea. También ROUGON & ROUGON (1981) demuestran el efecto beneficioso de la actividad de estos coleópteros coprófagos sobre el crecimiento de un cultivo experimental de mijo en la República de Níger: tomando un suelo patrón sin excremento, un suelo con excremento pero sin coprófagos, y, finalmente, un suelo con excrementos y coprófagos, obtienen que la longitud de plantas y espigas crecidas son, respectivamente, de 50 y 7 cm en el primer caso, 70 y 9 cm en el segundo y 160 y 22 cm en el tercero, como consecuencia de la actividad fosora de los coprófagos (Foto 1).

Terminemos por decir que, además de estos beneficios directos al suelo por la incorporación de nutrientes, existen otros beneficios indirectos derivados también de su actividad enterradora, y que tienen como consecuencia un incremento en la aireación y capacidad de retención de agua del suelo, así como una remoción de los horizontes del mismo.

Disminución de la polución en los pastos

La contaminación, debida a la acumulación de los excrementos en los pastos, tiene fundamentalmente dos factores perjudiciales en la producción ganadera:

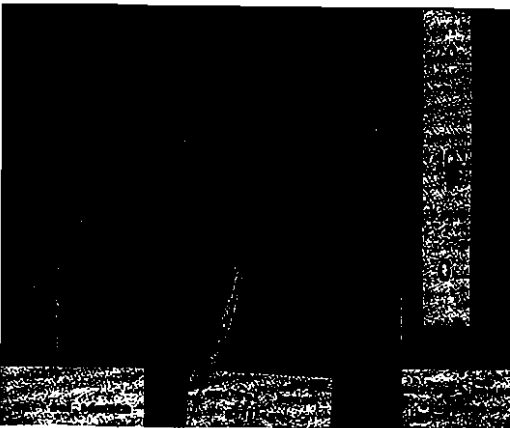


Foto 1. Crecimiento diferencial de plantas de mijo obtenidas en tres condiciones experimentales estudiadas por ROUGON & ROUGON (1981). Fotografía cedida por los autores.

Por una parte, produce el ahogamiento de la hierba bajo cada depósito de excremento, lo que inutiliza el área cubierta, para pasto del ganado. La extensión de este área inutilizada varía según los autores y según el tipo de alimentación del ganado vacuno, pero valores que oscilan entre 0,68 y 1,10 m² por animal y día son los más aceptados (PETERSON *et al.*, 1956; MACLUSKY, 1960). FINCHER (1981), considerando diferentes valores según la edad del ganado vacuno de EE.UU., estima que 335.678 ha de praderas y pastizales son cubiertas cada año por excrementos.

Por otra parte, cada boñiga depositada en el pasto produce un «efecto de rechazo» en el ganado hacia la hierba de sus inmediaciones, la cual queda también como improductiva. Este rechazo del ganado a consumir el pasto próximo a los excrementos sería una respuesta a las propiedades perjudiciales de la misma boñiga y no al gusto desagradable de este pasto (MARTEN & DONKER, 1966, *in*: FINCHER, 1981). Según diferentes autores, este área de rechazo varía de una a 12 veces la ocupada por la boñiga, siendo un valor medio el más general. FINCHER (*op. cit.*) establece este área en la cual no pastará el ganado, en cinco veces la ocupada por la boñiga, obteniendo que las ya mencionadas 335.678 ha cubiertas por el excremento se convierten, en realidad, en 1.678.390 ha, que quedan sin pastar cada año en EE.UU. por el efecto contaminante del excremento en los pastos.

El efecto de esta contaminación fue mucho más notorio en Australia tras la introducción del ganado vacuno, ya que, como hemos visto, la fauna coprófaga autóctona no era capaz de instalarse en este tipo de excremento. Este hecho provocó que las boñigas permanecieran hasta cinco años consecutivos sobre la superficie de los pastos, ocasionando grandes perjuicios económicos en la producción ganadera (Figs. 9 y 10). Este grave problema fue paliado con la mencionada importación de coleópteros coprófagos que, habituados a este tipo de excremento, lo hacían desaparecer rápidamente de los pastos, a la vez que su enterramiento favorecía el crecimiento de los mismos (WATERHOUSE, 1974).

Control de plagas

Los parásitos gastrointestinales del ganado doméstico son, en general, poco conocidos y sus efectos,



Foto 2. Excremento vacuno acumulado en una dehesa australiana. Debido a la ausencia de coleópteros coprófagos las boñigas se secan y permanecen en el suelo durante muchos meses.



Foto 3. Crecimiento en rodales de herbáceas no apetecibles por el ganado. Este hecho, estimulado por la permanencia del excremento en el suelo, determina una disminución en la cantidad total de pasto disponible. Las fotografías de las Figs. 3 y 4 han sido tomadas de WATERHOUSE (1974), con autorización del autor y de *Scientific American, Inc.*

aunque no suelen ser aparentes, pueden traer como consecuencia la enfermedad o la mortalidad y, cuando no, un enorme gasto en el tratamiento debido a los costes de los medicamentos y servicios veterinarios. Estos parásitos no sólo sustraen a sus huéspedes los nutrientes y dañan sus órganos vitales, sino que ocasionan en el ganado una mayor susceptibilidad a contraer determinadas enfermedades, lo que disminuye notablemente la eficacia y beneficios de la producción.

Este problema se ha visto incrementado recientemente como consecuencia de las nuevas prácticas agrícolas y ganaderas, las cuales buscando una mayor rentabilidad, concentran a los animales en áreas cada vez más pequeñas, ocasionando un aumento en la transmisión. El tratamiento clásico de las parasitosis con agentes quimioterapéuticos, además de estar lejos de ser eficaz en el tratamiento de las especies más perjudiciales, no les previene de una reinfección, ya que sólo actúan sobre un determinado estadio del ciclo de vida del parásito.

Los huevos de la mayoría de los parásitos gastrointestinales salen fuera del huésped a través de sus heces. Posteriormente, se desarrollan como larvas de vida libre, para más tarde, y bajo condiciones climáticas favorables, alcanzar el estado infectivo. Estas larvas infectivas migran por la hierba donde, junto con ella, son ingeridas por el ganado completando de esta forma su típico ciclo de vida.

Así pues, los depósitos de excremento que permanecen sobre el pasto pueden considerarse como

verdaderas «incubadoras» en las que se desarrollan las larvas hasta alcanzar el estado infectivo. Las particulares condiciones microclimáticas que reinan en la boñiga, como ya vimos, hacen de ella un reservorio para las larvas de los parásitos (REINECKE, 1970).

El papel de los coleópteros coprófagos en la reducción del acceso al ganado por los estadios infectivos ha sido estudiado por diversos autores: BORNEMISSZA (1960); HALFFTER & MATTHWFS (1966); REINECKE (1960 *in*: DURIE, 1975). Este último autor establece que si las heces contaminantes fueran enterradas por los coprófagos antes de que los parásitos alcancen el estado infectivo, el parasitismo potencial de cada boñiga quedaría muy reducido. FINCHER (1973) afirma que, en EE.UU. unas muestras de hierba de una parcela con una población normal de coprófagos, tenían 14,7 veces más larvas parásitas que las muestras tomadas en una parcela con una población de coprófagos cinco veces superior. Este mismo autor (FINCHER, 1975) muestra también que las reses que pastan en una pradera con una población de coprófagos reducida por métodos de trampeo, adquieren nueve veces más parásitos que las reses de un prado en el que se incrementaron los coprófagos con los ejemplares capturados en el primero. Por otra parte, DURIE (1975) sugiere que, al menos en Australia, los coleópteros coprófagos son capaces de reducir la contaminación larvaria aproximadamente a la mitad, siempre que se den unas condiciones climáticas apropiadas. Conclusio-

nes similares en la reducción del número de parásitos por la actividad enterradora de los coprófagos han sido mostradas por REINECKE (*op. cit.*), BRYAN (1976) y CLAUDE (1977), entre otros.

Los coleópteros coprófagos pueden servir también como huéspedes intermediarios de determinados helmintos del ganado y animales salvajes (FINCHER *et al.*, 1969), por lo que las especies importadas con el fin de incrementar su número en un área determinada, deben ser estudiadas antes, atendiendo a esta posibilidad. En este sentido, MUTINGA & MADEL (1981) han mostrado que algunos coprófagos de los géneros *Onitis* y *Heliocopris* pueden actuar como agentes diseminadores de *Taenia saginata* en Kenia.

Respecto al problema de los dípteros coprófagos, la lucha contra diversas especies que pueden ser plaga del ganado doméstico comenzó con la introducción accidental de dichas especies en determinadas regiones: *Musca vetustissima* Walker y *Haematobia irritans exigua* (De Meijere) en Australia, y *Musca autumnalis* De Geer y *Haematobia irritans* (L.) en los EE.UU., país este último donde la idea de utilizar los coleópteros coprófagos como controladores biológicos data de principios de siglo, con la introducción en Hawái y Puerto Rico de varias especies exóticas de escarabeidos (FINCHER, 1981).

La acción nociva de estas especies de dípteros sobre el ganado se debe, tanto a servir de vectores de determinadas enfermedades, como a su régimen hematófago, lo que ocasiona una debilidad en el ganado, y claro está, un descenso en la productividad.

Los coleópteros coprófagos han sido considerados ya por BORNEMISSZA (1970) como unos óptimos controladores biológicos de las plagas de dípteros que viven en el excremento de los animales domésticos. MACQUEEN (1975) resume el control que ejercen estos coleópteros sobre los dípteros, en los siguientes puntos:

1. Alterando mecánicamente los huevos y larvas durante los procesos de alimentación y enterramiento del excremento.
2. Modificando la cantidad y calidad del excremento disponible.
3. Exponiendo los huevos y larvas a la acción de sus depredadores.

4. Exponiendo los estados preimaginales de los dípteros a las inclemencias ambientales, que en la mayoría de los casos son mortales para ellos.

Estudios análogos han sido abordados por diversos autores: WINGO *et al.* (1974), MOON (1980), MOON *et al.* (1980), HUGHES *et al.* (1978), MACQUEEN & BEIRNE (1975), WATERHOUSE (1974), etcétera, los cuales coinciden en indicar que, al menos ciertas especies, inciden negativamente en el desarrollo y proliferación de estos dípteros.

No obstante, como señala FINCHER (1981), hasta que no sea posible establecer un complejo de coleópteros coprófagos capaz de remover y eliminar completamente los excrementos en un día o dos tras su deposición, no se pueden dar por definitivos los métodos de control empleados. Esta posibilidad necesita del conocimiento previo de los requerimientos ecológicos de las especies de coleópteros coprófagos a introducir, así como de la magnitud de su actividad enterradora. Este último aspecto, sin embargo, no parece ofrecer dificultad si nos atenemos a los datos aportados por diferentes autores. Así sabemos, tras el trabajo de BORNEMISSZA (1970), que *Onihophagus gazella* F., una especie de coprófago afroasiática, es capaz de llevar a cabo este cometido. Este autor demostró, en condiciones de laboratorio, que diez parejas de esta especie eran capaces de enterrar el 90% de un litro de excremento en sesenta horas, y que con una densidad de 30 parejas, todo el excremento era enterrado en treinta y seis horas. También WALTER (1980), en un trabajo sobre el comportamiento de algunos coprófagos afrotropicales, afirma que éstos hacían desaparecer una boñiga de vaca en veinticuatro horas tras su deposición.

Para finalizar veamos las evaluaciones efectuadas por FINCHER (*op. cit.*) en EE.UU., de los beneficios potenciales que se derivarían anualmente del enterramiento de los excrementos del ganado doméstico por los coleópteros coprófagos, beneficios que superan los 2.000 millones de dólares:

1. Por efecto en el incremento de pasto para el ganado: 603.196.580 dólares.
2. Por el reciclaje del nitrógeno: 208.164.384 dólares.
3. Por la reducción de los parásitos gastrointestinales en:

- Ganado de carne: 428.061.500 dólares.
- Ganado de leche: 163.937.690 dólares.
- Otro ganado doméstico: 150.000.000 de dólares.

Beneficios potenciales totales: 2.068.360.154 dólares.

AGRADECIMIENTO

J. M. Lobo realizó este trabajo merced a una beca de la CAYCIT concedida para el proyecto 1.530/82.

4. Por la reducción de plagas de dípteros: 515.000.000 de dólares.

SUMMARY

The cow dung constitutes some little microhabitats inside a greater unity —the pasture land— which are analyzed in the text. A rich and diverse coprophagous fauna —at times very specialized— live in this microhabitat. This fauna partake actively of the material and energy flux which occurs between the cow dung and the pasture. The dung beetle importance in the maintenance of this flux has been valued and studied by many authors, as well as its contribution to the control of some parasites plagues of domestic cattle. In this work we have realized a shallow revision of the knowledges about this theme, not only for its divulgation, but also in order to make possible new applications in the studies about the improvement of the pasture land in our country.

BIBLIOGRAFIA

- GOGDANOV, E. A., 1901: «Zur Biologie der Coprophaga». *Allg. Z. Ent.*, 6: 36-41.
- BORNEMISSZA, G. F., 1970: «Insectary studies on the control of dung breeding flies by the activity of the dung beetle *Onthophagus gazella* F. (Coleoptera: Scarabaeidae)». *J. Aust. Entomol. Soc.*, 9: 31-41.
- BORNEMISSZA, G. F., 1976: «The Australian dung beetle project 1965-1975». *Australian Meat Res. Comm. Rev.*, 30: 1-30.
- BORNEMISSZA, G. F., y WILLIAMS, C. H., 1970: «An effect of dung beetle activity on plant yield». *Pedobiologia*, 10: 1-7.
- BRYAN, R. P., 1976: «The effect of the dung beetle, *Onthophagus gazella*, on the ecology of the infective larvae of gastrointestinal nematodes of cattle». *Aust. J. Agric. Res.*, 27: 567-574.
- CLAUDE, J. F., 1977: *Contribution a l'étude des coléoptères des excréments de bovins; incidence sur le développement des larves de Trichostrongylides parasites des bovins*. Tesis Doc. Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort (Resumen), 83 págs.
- COVARRUBIAS, R.; ORELLANA, W., y VALDERAS, J., 1982: «Sucesión de microartrópodos en la colonización de las fecas de bovino». *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 19: 363-381.
- DAVIDSON, S. J., 1979: «Mesofaunal responses to cattle dung with particular reference to *Collembola*». *Pedobiologia*, 19: 402-407.
- DESIÈRE, M., 1974: *Ecologie des Coléoptères coprophiles en prairie pâturée et en forêt*. Tesis doct. Université de Liège. 235 pp.
- DURIE, P., 1975: «Some possible effects of dung beetle activity on the infestation of pastures by intestinal worm larvae of cattle». *J. Appl. Ecol.*, 12: 827-831.
- FABRE, J. H., 1897: *Souvenirs Entomologiques*. V. Paris: Librairie Delagrave.
- FINCHER, G. T., 1973: «Dung beetles as biological control agents for gastrointestinal parasites of livestock». *J. Parasitol.*, 59: 396-399.

- FINCHER, G. T., 1975: «Effect of dung beetle activity on the number of nematode parasited required by grazing cattle». *J. Parasitol.*, 61: 759-762.
- FINCHER, G. T., 1981: «The potential value of dung beetles in pasture ecosystems». *J. Georgia Entomol. Soc.*, 16: 316-333.
- FINCHER, G. T.; MONSON, W. G., y BURTON, G. W., 1981: «Effects of cattle feces rapidly buried by dung beetles on yield and quality of coastal bermudagrass». *Agronomy Journal*, 73: 775-779.
- FINCHER, G. T.; STEWART, T. B., y DAVIS, R., 1969: «Beetle intermediate hosts for swine spirurids in southern Georgia». *J. Parasitol.*, 55: 355-358.
- FINCHER, G. T., y WOODRUFF, R. E., 1979: «Dung beetles of Cumberland Island, Georgia (*Coleoptera: Scarabaeidae*)». *Coleopt. Bull.*, 33: 69-70.
- GILLARD, P., 1967: «Coprophagous beetles in pasture ecosystems». *J. Aust. Inst. Agric. Sci.*, 33: 30-34.
- GOLJAN, A., 1953: «Studies on Polish beetles of the *Onthophagus ovatus* (L.) group with some biological observations on coprophagous». *Ann. Mus. Zool. Polonici*, 15: 55-84.
- HAFEZ, M., 1939: «Some ecological observations on the insect fauna of dung». *Bull. Soc. Fouad I Ent.*, 23: 241-287.
- HALFFTER, G., y EDMONDS, W. D., 1982: *The nesting behavior of dung beetles* (Scarabaeinae). Instituto de Ecología, México, D. F. 176 pp.
- HALFFTER, G., y MATTHEWS, E. G., 1966: «The natural history of dung beetles of the subfamily *Scarabaeinae* (*Coleoptera: Scarabaeidae*)». *Folia Entomol. Mexi.*, 12: 14-312.
- HAMMER, O., 1941: «Biological and ecological investigations on flies associated with pasturing cattle and their excrement». Repr. from: *Vidensk. Medd. Dansk naturb. Foren.*, 105: 1941-1942.
- HANSKI, I., 1980a: «The community of coprophagous beetles (*Coleoptera: Scarabaeidae* and *Hydrophilidae*) in northern Europe». *Ann. Ent. Fenn.*, 46: 57-73.
- HANSKI, I., 1980b: «Patterns of beetle succession in droppings». *Ann. Zool. Fennici*, 17: 17-25.
- HUGHES, R. D.; TYNDALE-BISCOE, M., y WALKER, J., 1978: «Effects of introduced dung beetles (*Coleoptera: Scarabaeidae*) on the breeding and abundance of the Australian bushfly, *Musca vetustissima* Walker (*Diptera: Muscidae*)». *Bull. Ent. Res.*, 68: 361-372.
- IABLOKOFF-KHNZORIAN, S. M., 1977: «Über die Phylogenie der Lamellicornia (*Insecta: Coleoptera*)». *Entom. Abb. Mus. Tierk. Dresden*, 41: 135-200.
- KOSKELA, H., 1972: «Habitat selection of dung inhabiting staphylinids (*Coleoptera*) in relation to age of the dung». *Ann. Zool. Fennici*, 9: 156-171.
- LANDIN, B. O., 1961: *Ecological studies of dung beetles*. Opusc. Ent. Suppl., 19: 228 pp.
- LAURENCE, B. R., 1954: «The larval inhabitants of cow pats». *J. Anim. Ecol.*, 23: 234-260.
- LUMARET, J. P., 1975: «Etude des conditions de ponte et de développement larvaire d'*Aphodius* (*Agri-linus*) *constans* Duft. (*Coleoptera: Scarabaeidae*) dans la nature et au laboratoire». *Vie Milieu*, 25: 267-282.
- MAC FAYDEN, A., 1963: *Animal Ecology. Aims and methods*. London, Sandes. 344 pp.
- MAC LUSKY, D. S., 1960: «Some estimates of the areas of pasture fouled by excreta of dairy cows». *J. Bri. Grassl. Soc.*, 15: 181-188.
- MAC QUEEN, A., 1975: «Dung as an insect food source: dung beetles as competitors of other coprophagous fauna and as targets for predators». *J. Appl. Ecol.*, 12: 821-827.
- MAC QUEEN, A., y BEIRNE, B. P., 1975: «Influence of other insects on production of horn fly, *Haematobia irritans* (*Diptera: Muscidae*) from cattle dung in south-central British Columbia». *Can. Ent.*, 107: 1255-1264.
- MOHR, C. O., 1943: «Cattle droppings as ecological units». *Ecol. Monogr.*, 13: 275-298.
- MOON, R. D., 1980: «Effects of larval competition on face fly». *Environ. Entomol.*, 9: 325-330.

- MOON, R. D.; LOOMIS, E. C., y ANDERSON, J. R., 1980: «Influence of two species of dung beetles on larvae of face fly». *Environ. Entomol.*, 9: 607-612.
- MUTINGA, M. J., y MADEL, G., 1981: «The role of coprophagous beetles in the dissemination of tae-niasis in Kenya». *Insect Sci. Application*, 1: 379-382.
- NAKAMURA, Y., 1975: «Decomposition of organic materials and soil fauna in pasture. 3. Disappearance of cow dung and associated soil macrofaunal succession». *Pedobiologia*, 15: 210-221.
- NAKAMURA, Y., 1976: «Decomposition of organic materials and soil fauna in pasture. 4. Disappearance of cow dung and succession of the associated soil micro-arthropods». *Pedobiologia*, 16: 243-257.
- PETERSEN, R. G.; LUCAN, H. L., y WOODHOUSE, W. W., 1956: «The distribution of excreta by freely grazing cattle and its influence on pasture fertility». *Agron. J.*, 48: 440-449.
- PORTCHINSKY, I., 1885: «Muscarum cadaverinarum stercorariarumque biologia comparata». *Berl. Ent. Z.*, 31: 17-28.
- REINECKE, P. K., 1970: «Helminth diseases in domestic animals in relation to their environment». *S. Afr. J. Sci.*, 66: 192-198.
- RICOU, G., 1967: «Etude biocénétique d'un milieu "naturel": la prairie permanente pâturée». *Ann. Epiph.* 18, número fuera de serie, 1: 1-148.
- RITCHER, P. O., 1968: «Spiracles of adult *Scarabaeoidea* (Coleoptera) and their phylogenetic significance. I. The abdominal spiracles». *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 62: 869-880.
- ROUGON, C., y ROUGON, D., 1979: «Données préliminaires sur les arthropodes des bouses de zébu en République du Niger». *Ann. Univer. Niamey*: 11-18.
- ROUGON, D., y ROUGON, C., 1981: «Insects et fertilisation des sols en zone sahélienne (République du Niger)». *Agecop Liaison*, 59: 36-39.
- SUDHAUS, W., 1981: «Über die sukzession von Nematoden in kuhfladen». *Pedobiologia*, 21: 271-297.
- THOME, J. P., y DESIÈRE, M., 1975: «Evolution de la densité numérique des populations de Collemboles dans les excréments de bovidés et d'équides». *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 12: 627-641.
- VEIGA, C. M., 1982: *Los Scarabaeoidea (Col.) coprófagos de Colmenar Viejo (Madrid). Perfiles autoecológicos*. Memoria de Licenciatura. Univ. Complutense, Madrid. 195 pp. (Inédita).
- VEIGA, C. M., 1985: «Contribución a la biología de los *Scarabaeoidea* coprófagos ibéricos. Estudio autoecológico de *Aphodius (Nimbus) affinis* Panzer (Coleoptera: Aphodiidae)». *Actas II Congr. ibér. Entom.*, Lisboa. Supl. n.º 1 al *Bol. Soc. port. Entom.*, 2: 123-134.
- VIRKKI, N., 1957: «Structure of the testis follicle in relation to evolution in the *Scarabaeidae* (Coleoptera)». *Can. J. Zool.*, 35: 265-277.
- WALTER, P., 1980: «Comportement de recherche et d'exploitation d'une masse stercorale chez quelques coprophages afro-tropicaux». *Annls. Soc. ent. Fr. (N.S.)*, 16: 307-323.
- WATERHOUSE, D. F., 1974: «The biological control of dung». *Sci. Am.*, 230: 101-109.
- WINGO, C. W.; THOMAS, G. D., y MORGAN, C. E., 1974: «Succession and abundance of insects in pasture manure: relationship to face fly survival». *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 67: 386-390.
- ZUNINO, M., 1979: «Gruppi artificiali e gruppi naturali negli *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeoidea)». *Boll. Mus. Zool. Univ. Torino*, 1: 1-18.