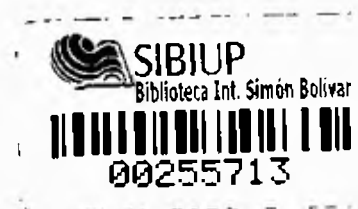


UNIVERSIDAD DE PANAMA

MAESTRIA EN ENTOMOLOGIA



**FAUNA TANATOLOGICA EN ANIMALES MUERTOS
(GATOS DOMESTICOS) ASOCIADOS A CADAVERES HUMANOS**

PERCIS A. GARCES

República de Panamá

Diciembre - 1992

T.M.

FAUNA TANATOLOGICA EN ANIMALES MUERTOS
(GATOS DOMESTICOS) ASOCIADOS A CADAVERES HUMANOS

17 MAY 1993

TESIS

Sometida para optar al título de Maestro en Ciencias con
Especialización en Entomología Médica.

VICERRECTORIA DE INVESTIGACION Y POSTRADO
DIRECCION DE POSTGRADO

Permiso para su publicación y reproducción total o parcial,
debe ser obtenido en la Vicerrectoría de Investigación y
Postgrado.

abs. del autor

Aprobado

[Handwritten signatures]

Asesor
Jurado
Jurado

259191

DEDICATORIA

A mi hijo,
Irving Daniel por haberle dado
sentido a mi vida.

AGRADECIMIENTO

Al Decano de la Facultad de Ciencias Naturales y Exactas, Prof. Julio Vallarino por las facilidades de realizar este estudio en el campus central de la Universidad de Panamá. Al Dr. Henry F. Howden por la identificación de los Scarabaeidae; al Dr. Fischer Maximilian por la identificación de Braconidae; a la Dra. Marcia Souto Couri por la identificación de los Muscidae; al Prof. Asesor Dr. Cheslavo Korytkowski, por la identificación de los Sarcophagidae y Calliphoridae y por su atinada orientación en la interpretación de los resultados. A Angela Fawcett por la toma de las fotografías de este proyecto, a Mariela Batista, por su comprensión durante estos estudios, y a todas aquellas personas que me han brindado su apoyo desinteresadamente.

INDICE GENERAL

	Página
RESUMEN	1
SUMMARY	1
INTRODUCCION	2
REVISION DE LA LITERATURA	4
1.1 Consideraciones de la Fauna Tanatológica . .	4
1.2 Importancia de la Entomología en las Investi- gaciones Forenses	7
1.3 Algunos Diptera: Reportados como Invasores Primarios en Cadáveres Humanos	11
MATERIALES Y METODOS	13
RESULTADOS Y DISCUSION	20
1. Descripción y Caracterización de los Es- tados de Descomposición de los Cadáveres	20
1.2 Asociación de los Artrópodos con los Es- tados de la Descomposición	27
1.3 Grupos Taxonómicos de Arthropoda Asocia- da a Cadáveres de Gatos Domésticos . . .	41
CONCLUSIONES	60
LITERATURA CITADA	62

INDICE DE FIGURAS

No.		Pág.
1.	Mapa de la Ciudad de Panamá, mostrando el sitio de la investigación	14
2.	Ubicación de los gatos en el sitio de estudio	16
3.	Embudo de Berlese modificado	18
4.	Cadáver de gato mostrando la condición del estado fresco en el proceso de descomposición	22
5.	Cadáver de gato demostrando el estado de hinchazón	22
6.	Cadáver de gato exhibiendo el estado de pudrición	25
7.	Cadáver de gato mostrando la condición del estado de momificación en el proceso de descomposición	25
8.	Adultos de Calliphoridae alimentándose del fluido de las vísceras de gato doméstico . .	34
9.	Larvas de Diptera recuperadas en Embudo Berlese de cadáveres de gatos domésticos. Estación lluviosa	51
10.	Larvas de Diptera recuperadas en embudo Berlese de cadáveres de gatos domésticos. Estación seca	52
11.	Cadáver de gato mostrando la sobre explotación del habitat	57

INDICE DE CUADROS

No.		Pág.
I.	Lista general de los grupos taxonómicos de Arthropoda encontrados en el presente trabajo, asociado a los cadáveres de gatos domésticos	42-43
II.	Presencia y abundancia de taxones asociados a los estados de descomposición de los cadáveres de gatos domésticos en la época lluviosa	45-46
III.	Presencia y abundancia de Arthropoda asociados a los estados de descomposición de los cadáveres de gatos domésticos en la época seca	47-48
IV.	Larvas de Diptera recuperadas en Embudo Berlese de cadáveres de gatos domésticos - Estación lluviosa	55
V.	Larvas de Diptera colectadas en cadáveres de gatos domésticos - estación seca	55

RESUMEN

Se determinó la fauna tanatológica en restos de gatos domésticos en el Campus Central de la Universidad de Panamá, Provincia de Panamá, mediante dos ensayos realizados en ambas estaciones: seca y lluviosa. Los ejemplares adultos (Diptera) fueron capturados con una red manual, en tanto que las larvas de los mismos fueron recolectados por medio del embudo de Berlese modificado. Se capturaron un total de 109 especies de Arthropoda correspondientes a 29 Familias ubicadas en 9 Ordenes y 3 Clases. Se identificaron y caracterizaron cinco estados de descomposición denominados: fresco, hinchazón, pudrición, momificación y restos. A la vez que se registró una mayor diversidad y abundancia poblacional de Arthropoda durante la estación lluviosa que en la seca. Los Díptera Sarcophagidae y Calliphoridae fueron los que mayormente estuvieron representados durante ambas épocas con 17 y 12 especies respectivamente.

SUMMARY

The tanatological fauna of domestic cat carcasses was determined by collecting samples during both the rainy and dry seasons. The collection of samples was made at the University of Panama Campus. Adult diptera were collected with a hand net while the larvae were collected with a modified Berlese funnel. A total of 109 species of arthropods were collected, belonging to 29 families, 9 orders and 3 classes. Five decomposing conditions were identified: fresh, swollen, putrid, mummified and carcasses. The rainy season collection showed a greater diversity and abundance than the dry season collection. Diptera of the families Sarcophagidae and Calliphoridae were the best represented in both seasons with 17 and 12 species respectively.

INTRODUCCION

La utilización de insectos como instrumento para fines científicos y en especial para esclarecer algunos acontecimientos involucrados en muertes naturales o de acciones criminales violentas no es nueva, sino que data de los Siglos XV y XVI cuando Francisco Redi intentó poner fin a la Teoría de la Generación Espontánea. De ahí que la acción de los Diptera de colocar huevos sobre la materia orgánica descompuesta ha llamado la atención a investigadores en diversas épocas, refiriéndose a sus estados como "señales" dejadas a su paso sobre un cadáver. Atendiendo a estas consideraciones, se ha definido la ocurrencia de una fauna asociada a cadáveres, la cual aparentemente aparece en secuencia continua y está estrechamente ligada a los estados de descomposición.

Los eventos biológicos considerados al deceso de un animal o persona involucra la participación de diversas especies de insectos cuyas características varían para cada región, la utilización de conceptos teóricos en la práctica pueden ayudar a la interpretación sobre los sucesos relacionados con la muerte de un ser vivo, particularmente con el tiempo transcurrido desde dicho evento hasta la localización del cadáver, lo cual constituye una importante herramienta

en la medicina forense.

La utilización de cadáveres humanos con fines de investigación es poco probable por razones obvias, por lo cual frecuentemente se han utilizado cadáveres de otros animales para caracterizar la fauna tanatológica de cada región, el conocimiento de la cual será de utilidad para ajustar criterios en el campo de la medicina legal.

Con este fin se realizó el presente trabajo de investigación cuyos objetivos fueron: (1) Identificar la fauna tanatológica que afecta a los tejidos de animales muertos; y, (2) Determinar la estratificación de las poblaciones de la fauna tanatológica.

REVISION DE LA LITERATURA

1.1 Consideraciones de la Fauna Tanatológica:

El estudio de fauna "tanatológica" ha sido evaluada por diversos autores en diferentes sistemas ecológicos. **Chapman y Sankey (1955)** en una zona semi-urbana en Inglaterra, **Payne (1965)** en una zona de bosques en Carolina del Sur (U.S.A.), **Cornaby (1974)** en un bosque tropical seco y en otro tropical húmedo en Costa Rica, **Lord y Burger (1984)** en una zona de costa en Nueva Inglaterra (U.S.A.), **Braack (1987)** en una zona semi-árida en el sur de Africa y **Hegazi et al. (1991)** en una zona de desierto en Egipto.

La presencia, diversidad y la abundancia poblacional de ciertos insectos parece depender grandemente del tamaño y las Taxa de vertebrados que se utilice, por cuanto que ésta podría funcionar como un ecosistema ligeramente estable para algunos grupos de insectos que requieren de "carcasas" más grandes debido a que estos tienen ciclos de vida relativamente largos, mientras que las carroñas pequeñas serían oportunamente consideradas como transitorias para los insectos con ciclos de vida cortos. Según **Cornaby (1974)** existe un complejo de especies de insectos asociados con una clase particular de carroña de vertebrados. De allí que muchos de estos estudios hallan sido conducidos atendiendo a las dimensiones del nicho, **Johnson (1975)** en ardillas, muletos y zorras; **Denno y Cothran (1975)** y **Putman (1977)** en ratas,

Kuusela y Dansky (1981) en pescado, aves y ratas, **Kuusela (1983)** en peces, **Kneidel (1984)** en ranas, sapos, culebras y ratas, **Early y Goff (1986)** en gatos.

La fauna de insectos asociada a un cadáver en descomposición puede variar considerablemente de acuerdo a la zona ecológica donde se realice el estudio, por consiguiente además de considerar este factor deben tomarse en cuenta otros como lo son los elementos físicos y atmosféricos que ejercen una marcada influencia sobre la presencia o ausencia de estos insectos en un momento dado. De allí que estas comunidades de artrópodos tiendan a variar y estas pequeñas fluctuaciones puedan servir para determinar la posible existencia de un patrón de sucesión. Por esto deben tomarse en cuenta características típicas tales como, cobertura vegetal uniforme, predominio de alguna especie de árbol, floración, exposición a la luz solar, precipitación pluvial, propiedades físicas del suelo, drenaje y la proximidad a las áreas residenciales todos estos factores han sido evaluadas por **Bornemisza (1957)**, **Payne (1965)**, **Payne y King (1968)**, **Johnson (1975)** y **Early y Goff (1986)**.

Diversas técnicas de capturas han sido usadas para monitorear la presencia de artrópodos asociados a un estado particular de la carroña o a la descomposición general de la misma, atendiendo a estas necesidades se han desarrollado técnicas para muestreos generales con características propias de exclusión y captura universal progresiva, **Chapman y**

Sankey (1955), Payne (1965), Denno y Cothran (1975, 1976) y Hanski (1987). Otras técnicas con propiedades más específicas han sido empleadas, como la construcción de fosas a dos lados opuestos de la "carcasa" para la captura de coleoptera, **Shubeck (1976), Shubeck et al. (1981); Borne-misza (1957)** utilizó un embudo de Berlese enterrado y protegido de la lluvia con un techo de una sola pendiente para la captura de los insectos asociados al suelo, mientras que **Greenberg y Szyska (1984), Baumgartner y Greenbert (1985)** usaron diferentes clases de cebo para capturar Dip-tera con redes de mano.

Los intentos por caracterizar y definir los eventos que se producen durante el proceso de descomposición, han sido realizados por numerosos investigadores bajo circunstancias subjetivas, lo cual ha permitido que en algunos casos el número de los estados concuerden o no significativamente, produciéndose entonces diferencias en las denominaciones empleadas para referirse a un mismo estado. **Megnim (1894; En Keh, 1985),** indicó que un cadáver expuesto al aire libre atraviesa por una serie de ocho estados de descomposición y que diversos grupos de insectos aparecen en un patrón de sucesión definido. Otros autores han reconocido procesos similares, difiriendo tan solo en las definiciones empleadas para describir y enumerar estos estados, **Chapman y Sankey (1955)** identificaron tres estados: fresco, liquefacción activa y seco; **Bornemissza (1957)** registró cinco estados,

putrefacción inicial, putrefacción, putrefacción negra, fermentación butírica y putrefacción avanzada; **Payne (1965)**, definió seis estados para las "carcasas" expuestas a la infestación por artrópodos: fresco, hinchazón, putrefacción activa, putrefacción avanzada, seco y restos; simultáneamente, definió cinco estados para las carroñas protegidas de la acción de los insectos, fresco, hinchazón-putrefacción, flacidez-deshidratación, momia y desecación-desintegración; **Johnson (1975)**, **Braack (1987)**, reconocieron cuatro estados: fresco, hinchazón, putrefacción y seco; **Jirón y Cartin (1981)**, usando la clasificación propuesta por los patólogos forenses definieron también cuatro estados: decoloración, hinchazón, liquefacción y restos; **Early y Goff (1986)**, **Tullis y Goff (1987)**, reportaron cinco estados: fresco, hinchazón, putrefacción, post-putrefacción y restos.

1.2 Importancia de la Entomología en las Investigaciones Forenses:

Aunque no existe una definición estricta del término "Entomología forense" o fauna cadavérica, **Keh (1985)**, indica que la misma está asociada al estudio de los artrópodos que aparecen involucrados en ciertos acontecimientos criminales, los cuales proporcionan una información útil a las investigaciones forenses. Según **Vincent et al., (1985)**, **Catts y Goff (1922)**, el estudio de esta disciplina se inició en

Europa en el Siglo XIX con los trabajos de **Bergeret, Brovardel y Yovanovitch** y posteriormente fueron continuados por **Megnin (1894 En: Martínez, 1950)** en la monografía "la fauna de los cadáveres" afirma que "la acción de los insectos es paralela a la de los microbios, completándola puesto que la sucesión de estos trabajadores de la muerte sobre un cadáver expuesto al aire libre, hace de estos últimos verdaderos reactivos animados que indican el grado a que aquél ha llegado y por consiguiente, el tiempo transcurrido desde la muerte del sujeto, siendo que este hecho es de suma utilidad en la medicina legal". Según **Smith (1986)**, los insectos e invertebrados que se alimentan de carroñas forman diferentes sucesiones de fauna, asociadas a los diferentes estados de pudrición, por lo que, autores como **Payne (1965), Early y Goff (1986) y Tullis y Goff (1987) y Simonin (1973)** indican que muchas de estas especies de artrópodos llegan en patrones de sucesión definidos a medida que la descomposición de la materia orgánica corresponde a la fase adecuada de sus facultades de asimilación nutritiva. De allí, que cada comunidad ocupe en la carroña un estado de descomposición característico, **Bornemissza (1957)**, este es el principio básico en el cual se basa el entomólogo forense para estimar la fecha de muerte, **Vincent et al. (1985)**.

Actualmente, la Entomología es usada en investigaciones para aclarar la causa de la muerte, naturaleza del medio ambiente y el desplazamiento de un cadáver de un sitio a

otro usando el conocimiento de los diversos insectos y sus micro-habitats asociados con los cadáveres, Lane (1957). Según Smith (1986), Frank y Kanamitsu (1987), la identificación de las especies involucradas con sus diferentes estados inmaduros en la sucesión, asociado al conocimiento de su tasa de desarrollo puede dar una estimación de la fecha de muerte de un cuerpo. Debido a esto, el estudio de la fauna cadavérica constituye la aplicación más importante de la Entomología Forense a las investigaciones médico-legales, Smith (1986). De acuerdo con Lord y Stevenson (1986; En Catts y Goff, 1992) existen tres categorías de Entomología Forense, urbana, productos almacenados y médico-legal; aunque Hall (1991; En Catts y Goff, 1992), indica que el nombre más adecuado para esta última categoría es el de Entomología Forense médico-criminal. Según Catts y Goff, (1992) son varias las razones por las cuales se usan los insectos en las investigaciones médico-criminal; primero, está el hecho de que las moscas que encuentran una carroña frecuentemente ovipositan sobre ésta las primeras horas después de la muerte; segundo, porque la sucesión de la fauna de artrópodos y las modificaciones de un cadáver son predecibles a medida que avanza la descomposición; tercero, porque la fauna cadavérica a menudo es ignorada cuando se evalúa la escena de la muerte.

Diversos autores han realizado estudios con Diptera sobre carroñas, atendiendo a la tasa de desarrollo y a la

caracterización de los estadios (Kamal, 1958; Frankel y Bhaskaran, 1973; Greenberg y Szyska, 1984 y Baumgartner y Greenberg, 1985), por lo que, algunos de estos autores recomiendan prudencia en la interpretación de los resultados, debido a que estos estudios conducidos en los laboratorios difieren de aquellos realizados en la naturaleza, donde se ha encontrado que el tamaño y la especie de animal utilizado afectan el comportamiento de las moscas, (Keh, 1985). También debe considerarse el hecho de que las poblaciones de insectos que están asociadas con un cadáver pueden variar geográfica y estacionalmente, en los casos donde la composición de especies es similar, estacionalmente induce diferencias en los patrones de desarrollo complicando el análisis, Catts y Goff (1992). De acuerdo con Lane (1975), las condiciones climáticas deben considerarse por dos razones, primero, porque diferentes especies tienen abundancias estacionales, lo cual influye en la competencia interespecífica, entre dos especies; segundo, el clima del ambiente y el micro-clima influyen en el medio ambiente de la larva. Según Catts y Goff (1992), los datos entomológicos para estimar el intervalo post-mortem (IPM) pueden hacerse atendiendo a dos vías básicas: primero, la que corresponde al inicio de la descomposición, la cual se basa en el tiempo requerido por cada especie presente, para desarrollarse hasta alcanzar la forma que ha sido colectada en la escena de la muerte; segundo, la relacionada con aquellos cadá-

veres en estado de descomposición avanzada, en cuyos casos la estimación del IPM está basada en la composición de la comunidad de artrópodos, y cómo están relacionados para así encontrar el patrón de sucesión.

1.3 Algunos Diptera Reportados como Invasores Primarios en Cadáveres Humanos.

Según Baumgartner y Greenberg (1985), las moscas verde-azules, necrófagas y saprófagas son las que primero inician la descomposición en las "carcasas" de animales. Las especies de moscas más importantes, como indicadores forenses para estimar el IPM de una persona son las carroñeras Calliphoridae y Sarcophagidae, por lo que, la presencia de las larvas de estas familias puede proporcionar no sólo evidencias del tiempo transcurrido desde la muerte, sino también del sitio geográfico donde ocurrió el deceso. Diversos autores han encontrado que diferentes especies de moscas pueden estar involucradas en la invasión primaria de un cadáver humano. Bohart y Gressitt (1951; En: Keh, 1985) reportaron dos especies de Calliphoridae: Chrysomya megacephala y C. rufifacies; Leclercq (1969; En: Smith, 1986) reportó una especie de Calliphoridae Calliphora vicina Robineau-Desvoidy; Lane (1975) reportó tres especies de Calliphoridae, Calliphora vicina, Lucilia caesar y Lucilia sericata; Jirón y Marin (1982), reportaron dos especies de Sarcophagidae Hystericocnema plinthopyga (Wied) y Paraphissopo-

da chrysostoma (Wied); Jirón et al. (1983) reportaron tres especies de Sarcophagidae Hystericocnema plinthopyga, Paraphrissopoda chrysostoma y Pattonella sp. y una Muscidae Synthesiomyia nudiseta (Wulp); Greenberg (1985) reportó tres especies de Calliphoridae Calliphora vicina, Phaenicia sericata (Merigen) y Phaenicia regina y; Nuorteva (1987) reportó una especie de Calliphoridae Phormia terraenovae; O'Flynn (1983), reportó una especie de Calliphoridae Chryso-myia nigripes.

MATERIALES Y METODOS

2.1 Area de Estudio:

Con la finalidad de estudiar la fauna asociada a los cadáveres, se seleccionó un espacio abierto de 15 x 15 m. en un área de superficie de suelo plana y cubierta vegetal casi uniforme de alrededor de dos pies de altura, debajo de la proyección de la copa de los árboles tratando de evitar una intensa exposición a la luz solar en el campo central de la Universidad de Panamá; la cual se encuentra localizada entre la Ave. Manuel Espinosa Batista, por la Vía. Simón Bolívar (Transístmica) y por la Ave. 3 José de Fábrega (Fig. 1, pág. 14). La Ciudad de Panamá se encuentra ubicada en una zona de vida clasificado como Bosque Húmedo premontano (Rep. de Panamá, PNUD, 1970), presenta una precipitación anual promedio en 22 años de 2335.9 mm (de 1970 a 1991), la temperatura promedio es de 26.8 °C y la humedad relativa promedio de 77% (datos suministrados por el Instituto de Recursos Hidráulicos y Electrificación, 1992). Se realizaron dos ensayos, el primero correspondió a la época lluviosa y el segundo a la época seca. Tratando de perturbar lo menos posible se pretendió realizar ambos procedimientos en la misma área de trabajo, sin embargo, por razones extrañas al proyecto fue necesario cambiar la ubicación del ensayo dentro del mismo

PANAMA

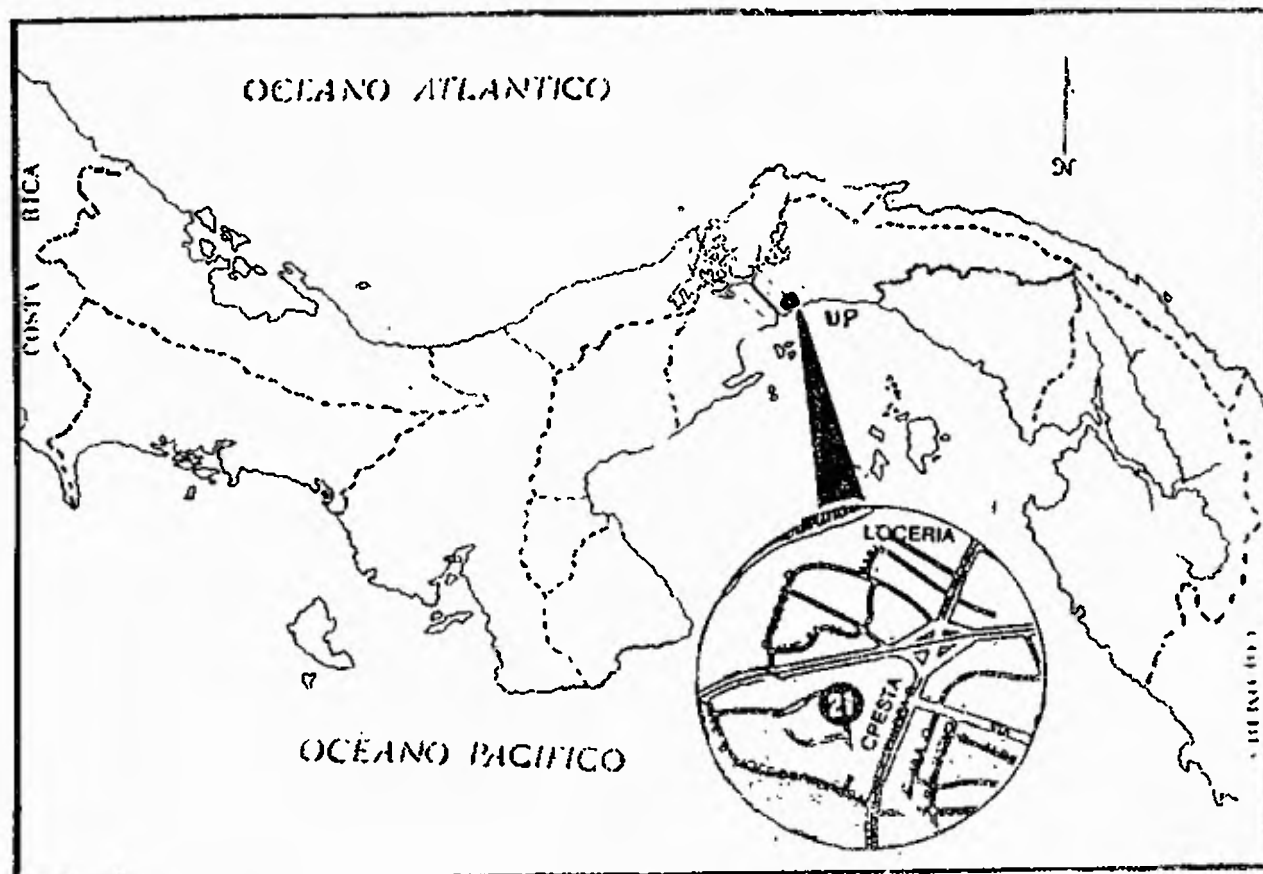


Fig. 1: Mapa de la Ciudad de Panamá, mostrando el sitio de la investigación.

recinto universitario; pero tratando de que al menos la nueva ubicación correspondiera en lo máximo posible al lugar inicial en la época de lluvia. No siendo posible esto se seleccionó otro sitio, aunque con características que desafortunadamente no proveían la sombra de los árboles como en el primer caso. Como sustrato se utilizaron gatos domésticos de 2 a 3 kg., que fueron sacrificados por congelamiento y previamente adormecidos con cloroformo, esto se efectuó 24 horas antes de la exposición de los cadáveres, dos de ellos fueron instalados sobre un soporte de alambre y el tercero sobre un embudo de Berlese- modificado y distribuidos en forma triangular con una separación aproximada de seis metros entre ellos (en concordancia con **Early y Goff, (1986)** (Fig. 2; pág. 16). El primer ejemplar fue expuesto al aire libre sobre una malla de alambre para gallina, de espacio libre cuadrangular de dos hilo por pulgada para evitar el contacto con el suelo y se sujetó a la malla con hilo de "nylon" para evitar que fuera removido por algún vertebrado carroñero; este ejemplar sirvió para registrar los cambios físicos asociados al proceso de descomposición y para capturar por medio de una red manual los diversos grupos de insectos que visitaron o realizaron alguna actividad sobre el cadáver. El segundo ejemplar fue introducido en una jaula de 64 x 44 x 33 cm., construida con alambre galvanizado de espacio libre romboidal de un hilo por pulgada, con el lado superior abierto para permitir el acceso de



Fig. 2. Ubicación de los gatos en el sitio de estudio.

los insectos y registrar sus actividades, al igual que en el primer caso se capturaron insectos merodeadores de las carroñas evitando su perturbación y extrayendo la cantidad mínima posible. El tercer ejemplar se colocó directamente sobre el embudo de Berlese de 60 x 40 cm. (proporcionado por la Escuela de Biología), el cual se enterró de modo que su borde superior quedó al mismo nivel del suelo, se protegió de la lluvia con un techo plástico de una sola pendiente, en base a la metodología propuesta por **Bornemissza (1957)**. Tres días después de observar la ovipostura de las moscas en la carroña se colocó una jaula de alambre de 15 x 15 x 15 cm. en el extremo inferior del embudo con un recipiente de vidrio que contenía la solución Pampel's. (Fig. 3, Pag. 18). Esta técnica se empleó para coleccionar específicamente larvas de Diptera y en forma general a sus depredadores o algunos insectos asociados al suelo. La solución Pampel's junto con las larvas se retiró diariamente a partir del cuarto día hasta el día 29 y posteriormente cada tres días hasta que se completó la evacuación total de las larvas del cuerpo. El período de observación para este proyecto en su fase inicial fue de aproximadamente ocho horas diarias los cuatro primeros días y posteriormente fueron reducidas a seis horas diarias las cuales por razones de logística se hicieron tres durante la mañana y tres durante la tarde.

El primer ensayo para la época lluviosa se inició el 19



Fig. 3. Embudo de Berlese modificado.

de septiembre de 1991 y concluyó el 28 de noviembre del mismo año, en tanto que el ensayo para la época seca se inició el día 28 de febrero de 1992 y culminó el día 13 de abril del 1992.

RESULTADOS Y DISCUSION

1. Descripción y Caracterización de los Estados de Descomposición de los Cadáveres.

El mecanismo de la descomposición es un proceso continuo desde el momento en que ocurre la muerte, donde se inicia una serie de transformaciones físicas y bioquímicas secuenciales y difíciles de precisar, hasta cuando ocurren cambios morfológicos progresivos asociados a fuertes olores fétidos producidos inicialmente por un metabolismo anaerobio y posteriormente por otro aerobio, los cuales tienden a acelerar significativamente este proceso. Diversos autores han subdividido este mecanismo atendiendo a una serie de eventos naturales y aunque estos en la naturaleza son categóricamente inadecuados o imprecisos de medir, estas subdivisiones nos sirven para aclarar la dinámica de estos acontecimientos asociados con dicho proceso. Es por ello, que el número y el tiempo en que transcurren estos estados está fundamentado en la interpretación subjetiva de un proceso mucho más complejo, el cual ha sido simplificado en base a la consideración cronológica de los sucesos aunados a las modificaciones secuenciales que ocurren en las carroñas y a la percepción de ciertos acontecimientos biológicos que están estrechamente asociados con los cambios que se produ-

cen en el cadáver. En consideración a lo anterior y para efecto de una mejor interpretación de los resultados del presente trabajo, se identifica y define a continuación los diferentes estados observados aquí para este mecanismo.

Estado fresco (1 a 2 días) (Fig. 4, Pág. 22): Comprendió el momento en que se colocó el cadáver ligeramente congelado, hasta el descongelamiento donde adquirió una apariencia física normal como si el animal estuviera "dormido". Aquí se observó la emanación de fluido sanguíneo por la boca y nariz. Según **Payne y King (1968)**, en este estado se produce la difusión de los fluidos corporales que se manifiesta con la decoloración de la piel y las apariciones de manchas azuladas y verdosas. De acuerdo con **Early y Goff (1986)**, durante este estado se inicia la autólisis por el rompimiento de las moléculas de proteínas y carbohidratos complejos, en compuestos mucho más simple. **Hobson (1932; En: Jirón y Cartin, 1981)**, identificó este estado como "estado de decoloración" y señaló que durante el inicio de este período los tejidos son ácidos y no son adecuados para ser consumidos por las larvas, por lo que, éstas se alimentan del líquido de las inter-fibras musculares. **Jirón y Cartin (1981)** no establecieron un período de tiempo para este estado y por ello no es posible confirmar si existe alguna correspondencia entre nuestro estado y el "estado de decoloración" también caracterizado por dichos autores. Durante el estado fresco no ocurrieron cambios morfológicos



Fig. 4. Cadáver de gato sobre el embudo de Berlese, mostrando el estado fresco en el proceso de descomposición.



Fig. 5. Cadáver de gato sobre la malla de alambre demostrando el estado de hinchazón.

evidentes en los cadáveres y fue muy reducida la ovipostura sobre los mismos, concordando esto con lo reportado por **Tullis y Goff (1987)**.

Estado de Hinchazón (3 a 7 días) (Fig. 5, Pág. 22): Se inicia cuando aparece un ligero abultamiento en la región abdominal, hasta que se produce una hinchazón que se va intensificando progresivamente hasta alcanzar una máxima expansión, inducida por los gases que se forman en el intestino del animal. Otros signos adicionales de este estado son; desorbitación de los ojos, afloramiento de los intestinos y lengua que son proyectados hacia afuera; simultáneamente, con todos estos cambios se va intensificando el olor por toda el área adyacente a los cuerpos. Según **Early y Goff (1986)**, la formación de estos gases es producida por la actividad metabólica de las bacterias anaeróbicas y termina cuando ocurre el rompimiento de la piel; por la penetración de las larvas al interior del cuerpo, provocando consecuentemente la salida de estos gases. De acuerdo con **Johnson (1975)**, la duración de este estado tiende a variar entre 2-5 días durante la estación de verano, hasta varias semanas durante la temporada de invierno. En nuestro estudio este período tuvo una variabilidad entre los diferentes cadáveres, a pesar de haber sido colocados en el mismo sitio con características micro-climáticas similares durante ambas estaciones, con relación al cuerpo que se protegió de la lluvia este se conservó por más tiempo en este estado y la

hinchazón fue disminuyendo en forma progresiva por un período más largo de tiempo que los otros dos cadáveres expuestos a la intemperie.

Estado de Pudrición (8 a 12 días) (Fig. 6, Pág. 25):
Se inicia con el rompimiento de la pared del cuerpo, inducida por la extrema presión interna de los gases y por la actividad barrenadora de las larvas de Diptera, trayendo como consecuencia una disminución progresiva de la hinchazón en la región abdominal, acompañada subsiguientemente de la exposición de las vísceras, liberación de gases y líquidos internos que derivan en la detección de un fuerte y penetrante olor característico de la pudrición. Durante este estado se produce la entrada del aire y se inicia la descomposición aeróbica de las proteínas (Johnson 1975; Jirón y Cartin, 1981). Otros autores como Payne (1965) y McKinnerney (1978), dividieron este estado en dos estados íntimamente relacionados entre sí, estado de "pudrición activa" y estado de "pudrición avanzada". Sin desestimar la interpretación de ambos autores deseamos señalar que no encontramos elementos tangibles que sirvieran para hacer esta distinción, por lo que, consideramos que ambas condiciones corresponden a un sólo estado, el que gradualmente va evolucionando hasta alcanzar una nueva situación. Encontramos diferencias muy marcadas durante la época lluviosa y la seca, sobre todo por la intensa retención de agua por la vegetación del suelo, y las lluvias constantes, así como a

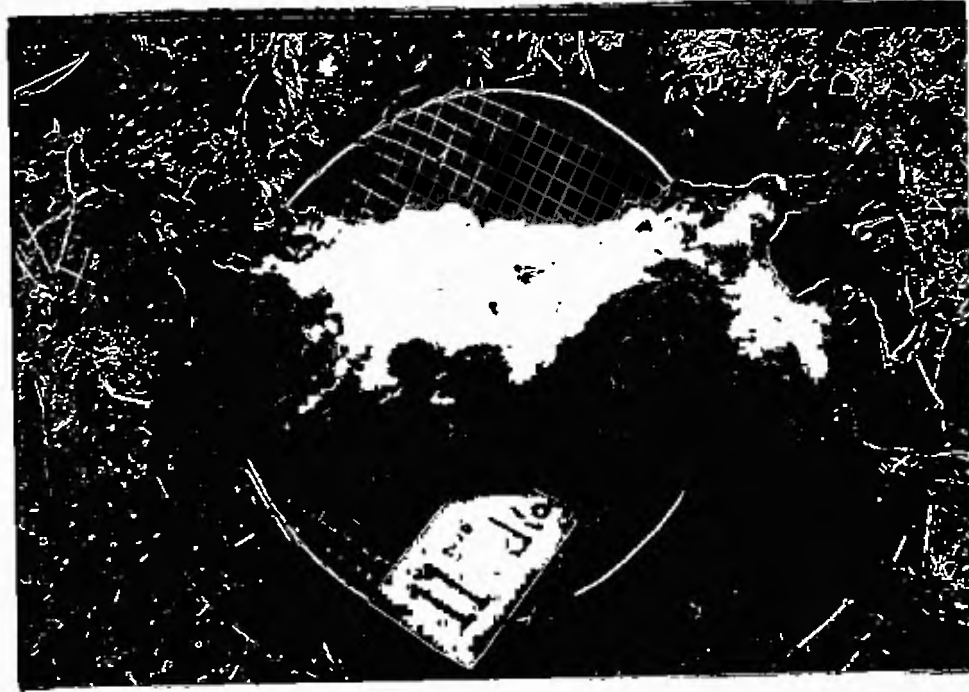


Fig. 6. Cadáver de gato exhibiendo el estado de pudrición



Fig. 7. Cadáver de gato doméstico mostrando la condición del estado de momificación en el proceso de descomposición.

la baja tasa de evaporación en la superficie del cuerpo de los cadáveres, los cuales tienden a conservar por mucho más tiempo el medio acuoso por debajo del cuerpo, en contraste con la época seca que no presentó ninguna evidencia de humedad, sino más bien un medio saturado por el aire caliente circundante, el que rápidamente tiende a resecar la piel de los cadáveres.

Estado de Momificación (12 a 20 días) (Fig. 7, Pág. 25): Se inicia con la desaparición del tejido graso, la piel presenta una apariencia reseca y fuertemente adherida a los huesos en las extremidades y cola, con orificios que exponen parte del esqueleto, escasos fluidos corporales por debajo del cadáver y además se agudiza un franco desprendimiento del pelo en las regiones dorsal, abdominal y en las extremidades, siendo posible detectar un olor rancio característico. **Payne (1965)**, identificó este estado en un cadáver colocado dentro de una caja y lo caracterizó por presentar una deshidratación lenta, mínima pérdida de los fluidos y con una duración de dos meses. En nuestras observaciones este estado se evidenció en la "carcasa" que se protegió de la lluvia y posteriormente en los otros tres cuerpos que estuvieron expuestos al aire libre durante la temporada seca, en ambas ocasiones el proceso de descomposición fue similar hasta el estado de pudrición, a partir de ese estado y con la pérdida progresiva de los líquidos tisulares, una gran parte de los tejidos musculares no fue

consumida por las larvas, esto trajo como consecuencia la retención de la piel por un período mayor de tres meses, a diferencia de los cuerpos expuestos durante la época lluviosa que duraron tan sólo un mes. Esto difiere con lo reportado por **Payne (1965)** y es posible que estas diferencias se deban principalmente a que el cuerpo para este caso no estuvo expuesto a los componentes físicos del medio ni a la acción directa de los insectos. También se notó que esta retención de la piel hizo que el olor rancio permaneciera por mucho más tiempo en los alrededores del área, por lo que, aún en un estado de momificación avanzado los insectos siguieron siendo atraídos por la "carcasa".

Estado de restos (22 días en adelante): Se reconoce cuando se hace evidente la desintegración de la piel, permaneciendo tan solo algunos fragmentos dispersos de esta, pelos, cartílagos y huesos con algunos restos de piel seca. Diversos autores (**Bornemissza, 1957; Payne, 1965; Johnson, 1975 y McKinnerney, 1978**), han identificado este estado como el estado "seco", conteniendo los mismos elementos que fueron observados en este estudio.

1.2 Asociación de los Artrópodos con los Estados de la Descomposición:

Estado Fresco (1 a 2 días). Una vez que se colocaron los tres cadáveres de los animales en el sitio de estudio, el primer ejemplar de Diptera que arribó fue una mosca

adulta de Calliphoridae a los cuatro minutos y seguidamente una de Sarcophagidae, ambas exploraron activamente por entre el pelo de uno de los cuerpos. Otros grupos que también estuvieron presentes el primer día de observación fueron, Phoridae, Drosophilidae, Muscidae, Otitidae, Sepsidae, Micropezidae, Neriidae, Braconidae, Formicidae, Staphylinidae y Diplopoda. Durante este estado la principal actividad fue la alimentación de las emanaciones del fluido sanguíneo producidas por el descongelamiento de los cuerpos y fue llevada a cabo por Phoridae, Drosophilidae y en algunas ocasiones por Otitidae, mientras que algunos Diplopoda, Formicidae y Muscidae se alimentaron de los exudados provenientes de la membrana interdigital en las extremidades. Al segundo día se observó la ovipostura por Calliphoridae en las regiones del ano, vientre y por debajo del cuerpo en la región latero-abdominal por entre el pelo de la carroña, a la vez que huevos presumiblemente de Phoridae fueron colocados dispersos en paquetes de por lo menos tres, en los alrededores de la boca, nariz y ojos. A pesar de que se registró cierta actividad sobre los cadáveres, el número y la diversidad de las especies de moscas adultas fue muy reducida y realizada por especies individuales de las familias anteriormente descritas. Según **Kneidel (1984)** las carroñas pequeñas duran poco y los olores de la descomposición cubren áreas pequeñas, por lo que su eficiente colonización pareciera depender en parte de la posición de la

mosca en el espacio, en relación al sitio donde aparece la "carcasa" fresca y no a la habilidad de búsqueda de las especies de moscas. En concordancia con este autor, consideramos que el primer arribo de estas moscas es un encuentro casual, que no parece estar determinado por ningún mecanismo de atracción hacia estas carroñas, ya que durante el inicio de este estado los cambios que ocurren en las mismas son muy leves y no se producen por lo menos hasta 24 horas después de cuando aún continúan siendo reducidas las poblaciones de estas especies de moscas. Por otra parte, en relación a la carroña que empleamos y que presentaban tamaños mediano a pequeños, suponemos que han de requerir más de 24 horas para que empiecen a producirse la emanación de olores.

Estado de Hinchazón (3 a 7 días): Durante el inicio de este estado y a medida que avanzaba el mismo, empezaron a llegar e ir aumentando un mayor número de los Calliphoridae, las cuales presumimos aparecieron debido a la progresiva dispersión del olor por el aire. La presencia de los Sarcophagidae continuó aún reducida en comparación a los Calliphoridae, no obstante estas parecían ir aumentando en diversidad. Aproximadamente al cuarto día se observó un aumento progresivo en el número de especímenes que coincidió con la mayor oviposición en todo el cuerpo del animal, aunque ya empezaba a hacerse notorio el movimiento de las larvas en la región dorsal del cadáver. De las oviposturas se destaca el hecho de que algunos Calliphoridae colocaron

sus huevos adheridos al pelo, mientras que otros lo hicieron pegados a la superficie de la piel, de forma tal, que pareciera haberlos colocado protegidos como parte de una estrategia de demarcación territorial con cierto grado de especialización para evitar una posible sobre-explotación del recurso, o quizás para evitar sobre-exposición al sol, o para reducir la probabilidad de que fueron eliminados por las fuertes lluvias acaecidas durante esta época, la cual asociada al incipiente desprendimiento del pelo podrían eliminar a una gran parte de estos huevos. Sin embargo, también pudimos apreciar que durante la época seca los huevos que presumimos son de Calliphoridae, al parecer fueron dispersados por las hembras sin ningún tipo de estrategia por diversas partes del cuerpo, principalmente por la región ventral del cuello, lo cual produjo que estos prontamente se desecaran por la intensa exposición al sol al que estuvieron sometidos.

Por otro lado, la actividad de ovo-viviparidad de algunos Sarcophagidae parece estar limitada a los orificios naturales y a los pliegues de las membranas interdigitales, donde se observó que estos colocaron de tres a cuatro larvas pequeñas pero muy activas, las que inmediatamente tienden a penetrar a través de estas áreas con lo cual consiguen así refugiarse y escapar a los componentes atmosféricos adversos. Al quinto y sexto día fue mucho más evidente el desplazamiento de las larvas hacia áreas del cuerpo más prote-

gidas y a la vez más húmedas, evidenciándose al final una gran masa de estas por debajo de la carroña. De igual modo, se apreció que a estas alturas del proceso algunas larvas, principalmente de *Chrysomya albiceps* empezaron a abandonar el cuerpo y a buscar sitios óptimos para la pupación. **Chapman (1955)**, observando carroñas de conejo encontró que los Diptera fueron los únicos consumidores en la descomposición de éstos e indicó que la disminución de las poblaciones de larvas al quinto día puede ser resultado de una intensa competencia entre ellas y a la tendencia de abandonar la "carcasa" para pupar. Estudios realizados por **Kentner y Streit (1990)**, demostraron que existen diferencias entre las especies de Diptera que acuden a las carroñas, lo cual es una adaptación de las moscas que llegan primero para garantizarles suficiente alimento a las larvas. Según **Denno y Cothran (1975)**, la presencia de los Calliphoridae reduce la capacidad de reproducción de los Sarcophagidae, por lo que estos últimos requieren de cierta estrategia de colocar pocas larvas que rápidamente colonizan las "carcasas" frescas, antes de que ocurra la sobre-explotación del nicho por Calliphoridae. Según **Kneidel (1984)**, la habilidad de una especie de moscas para encontrar una carroña fresca favorece la colonización, ya que los que primero inician la oviposición son más beneficiados durante el desarrollo larval. En nuestro estudio encontramos que los Sarcophagidae arriban simultáneamente con los Calliphoridae y aunque los primeros

sean desplazados en la competencia por el nicho, su habilidad para llegar y colonizar el nicho les permite utilizar mejor los tejidos frescos de la carroña durante los estados iniciales de la descomposición, razón por la cual sus larvas adquieren un mayor crecimiento y desarrollo que los Calliphoridae. Algunas especies como Cochlyomya macellaria, Chrysomya sp. y Ophyra aenescens fueron observadas copulando en los alrededores de la vegetación, a la vez que otras familias como Sepsidae, Muscidae y Sarcophagidae continuaron aumentando al final de este estado, mientras que otros especímenes de Micropezidae, Otitidae, Neriidae, Drosophilidae y Phoridae permanecieron en números muy reducidos. Algunos Hymenoptera como el Braconidae, Gnathopleura testacea (Szepligeti), fueron vistos colocando huevos sobre las carroñas al tercer día, mientras que algunos especímenes de Vespidae, Polybia occidentalis que arribaron esporádicamente a la "carcasa" fueron observados cargando larvas de Diptera. Por otra parte, diferentes especies de hormigas así como las arañas Salticidae fueron los depredadores más activos de las larvas que se desplazaron sobre el cadáver, en tanto que los Staphylinidae y los Histeridae fueron los grupos de mayor actividad por debajo del cuerpo, permaneciendo ambos en muy estrecha asociación con el medio viscoso que empezaba a formarse, el cual a su vez les permitió enterrarse fácilmente en el suelo y escapar rápidamente cuando el animal era removido para hacer las observaciones. También

animal era removido para hacer las observaciones. También estos Staphylinidae se notaron muy activos sobre el cadáver cuando se introducían entre el pelo para capturar las larvas que se iban desplazando. Otros insectos que co-existieron en el microclima viscoso fueron, Collembola, Diplopoda, larvas de Dermaptera, Mycetophagidae y Acaros.

Estado de Pudrición (8 a 12 días): Con la explosión y subsecuente disminución de la hinchazón de la carroña, al inicio en los dos primeros días de este estado los Calliphoridae se constituyeron en el grupo dominante y actuaron específicamente alimentándose de los líquidos tisulares derramados, concentrándose mayormente donde la explosión causó la rotura de la piel, sobre todo en las vísceras expuestas, proyecciones del ano, tanto en excrementos como en intestinos y sobre la cabeza del animal (Fig. 8, Pág. 34). Grandes masas de larvas permanecieron expuestas moviéndose vigorosamente entre las vísceras en un medio parcialmente acuoso. Según Johnson (1975), las carroñas son la principal fuente de alimento y proteínas tanto para las larvas de Calliphoridae como para los adultos. Casi a la mitad y al final de este estado la población de Calliphoridae ha mermado considerablemente, a la vez que continuaron apareciendo especímenes de otras familias, convirtiéndose en los nuevos grupos "dominantes" como Muscidae, Ophyra aenes-cens, Fannia sp. y Musca domestica, Sepsidae y Sarcophagidae en primer orden y, Phoridae y Otitidae en segundo plano,



Fig. 8. Adultos de Calliphoridae alimentándose del fluido de las vísceras de gato doméstico.

el proceso de descomposición. De igual forma, se apreció que al décimo día muchas larvas de Chrysomya albiceps abandonaron los restos buscando sitios próximos al cadáver para iniciar la pupación, muchas de estas larvas fueron presas fáciles de las hormigas quienes las atrapan con sus mandíbulas y la paralizan dirigiendo su abdomen hacia adelante por la parte ventral e inyectando alguna sustancia que le resta vigorosidad y resistencia a las larvas, la que posteriormente es cargada por la hormiga, hasta por lo menos diez metros de la "carcasa". En el caso de las arañas fueron observadas atrapando tanto larvas de moscas como algunos especímenes adultos de Fannia sp y Ophyra aenescens de un sólo salto. Un fenómeno interesante se notó durante este estado y fue la construcción de "cocon" en forma de celdas individualizadas conformadas con el pelo del animal, los cuales aparecen deliberadamente entretrejidos de forma tal que sirvieron de albergue a una especie de larva en particular, como parte de alguna estrategia de protección con cierto grado de especialización para escapar de un medio con demasiada humedad, la cual además de ser útil para el desarrollo de las larvas pudiera ser letal si esta sobrepasa el límite máximo de humedad permisible, para el normal desarrollo de las larvas. Tullis y Goff (1987), en una isla de Hawaii observaron adultos tenerales de Chrysomya megacephala a los 16 días en el estado de "post-pudrición". Aproximadamente a los 15 y 18 días se observaron formas

tenerales merodeando sobre el "cocon", los cuales emergieron de las celdas, algunos presentaban su apariencia casi normal, en tanto que otros presentaron sus alas poco desarrolladas o incompletas y algunos en casos con alas atrofiadas. Muchos de los grupos presentes compartieron el medio semi-viscoso y rico en proteínas que se formó por debajo del animal, el cual además de servir de alimento proporcionó albergue temporal tanto a las especies de larvas que exitosamente co-habitaron como a otras comunidades de organismos debidamente conformados como lo fueron Diplopoda, Collembola, Scarabaeidae, Mycetophagidae, Nitidulidae, Staphylinidae y Acaros. Los Staphylinidae al final de este período se constituyeron en los depredadores más numerosos, diversificados y activos. Según **Braack (1987)** un gran número de especies dependen directamente de las larvas como fuente de alimento o indirectamente por las actividades que estas realizan sobre las "carcasas", actividad que no sólo acelera la descomposición de las carroñas sino que además proporciona ricos líquidos orgánicos, por la secreción de enzimas digestivas, las cuales disuelven los músculos y otros tejidos blandos, por la rotura superior de las "carcasas", por los restos de ligamento y otros tejidos expuestos los que rápidamente se secan; adicionalmente, también proporcionan un amplio rango para diferentes especies por su alimentación particular y los requerimientos de espacio. **Johnson (1975)**, identificó los grupos de Muscidae, Sepsidae y Piophilidae

como los dominantes durante este estado. En tanto que **Lord y Burger (1984)**, observando carroñas de focas en las costas de Nueva Inglaterra encontraron que las larvas de moscas y los escarabajos *Dermestes* fueron los grupos dominantes durante el inicio y el final de este estado. **Tullis y Goff (1987)** señalaron que larvas de dos especies, *Chrysomya rufifaces* y *Chrysomya megacephala* fueron los organismos dominantes durante este estado, las cuales a su vez ocuparon porciones diferentes en las "carcasas", mientras que los Muscidae *Ophyra aenescens* (Wiedemann), *Ophyra chalcogaster* (Wiedemann) y *Atherigona orientales* (Schiner) fueron los más comunes durante la mitad de este estado. A diferencia de la época lluviosa, se encontró que durante la época seca los grupos dominantes fueron Histeridae y las larvas y adultos de *Dermestes* sp.

Estado de Momificación (13 a 20 días): Durante este estado, en la temporada lluviosa decrecen drásticamente tanto las larvas como los adultos de Diptera, no obstante con cierta regularidad continuaron arribando algunas especies de Sepsidae, Muscidae, Phoridae y Sarcophagidae, los que con mucha frecuencia fueron observadas copulando sobre la vegetación del lugar, a la vez que las especies de Otitidae *Seioptera* sp y *Euxesta panamena*, fueron muy comunes y aumentaron progresivamente a medida que la piel se reseco y el área adyacente se tornó grasosa, aunque posteriormente el tejido graso se degradó y permanecieron sus trazas asociadas

al suelo y a los desechos secos del intestino, de igual modo fue notorio el aumento de los Acaros y de ciertos Coleopteras como los Staphylinidae, Mycetophagidae, Hidrophilidae, (*Dactylosternum abdominales* (F)) y Ptiliidae. Dos acontecimientos significativos se observaron durante este estado para la época seca, aproximadamente entre 5 - 7 días se apreció que la gran cantidad de larvas que abandonaron los restos para pupar murieron, durante la búsqueda de sitios óptimos, debido a la fuerte insolación a la que estuvieron expuestas y a la extrema resequedad producida por el aire caliente que circula constantemente en un clima tropical, de hecho existió una baja humedad y una alta temperatura que fue muy perjudicial para las larvas. Otro componente que también influyó fue la fuerte compactación que se produjo en la tierra seca, por lo que al parecer las larvas no pudieron enterrarse en el suelo para pupar, observándose gran cantidad de larvas pequeñas muertas. Según Putman (1977) la competencia intra e inter-específica reduce el tamaño y la viabilidad de las larvas para pupar y en forma general el tamaño y la fecundidad de los adultos que emergen. También es importante señalar que con la retención de la piel una gran cantidad de larvas que permanecieron en el interior de la "carcasa" murieron porque quedaron sumergidas con la grasa que se degradó, la cual al parecer obstruyó sus espiráculos; sin embargo, también se observó que algunas lograron alcanzar el estado de pupa dentro de la misma "momia".

Estado de restos (22 días en adelante): Dos grupos fueron los dominantes durante este estado para la época lluviosa, los Acaros y los Isoptera, el primero de estos continuó alimentándose del resto de la carne y piel que aún era retenida por los huesos, mientras que los Isoptera, último grupo en llegar se encargó de la desintegración de la piel que continuaba unida al esqueleto del animal, horadando y construyendo túneles en la "momia" y la superficie del suelo. Aunque prácticamente había desaparecido el olor de la descomposición aún eran frecuentes las visitas de algunas moscas adultas de Otitidae, Sepsidae, Muscidae y Sarcophagidae sobre los desechos, mientras que algunos Coleoptera principalmente Staphylinidae e Histeridae continuaron por debajo de los restos. A pesar de que no se conoce el papel de estas poblaciones de moscas en números reducidos en un estado tan avanzado, pareciera que estas visitas corresponden mayormente a la búsqueda de parejas para reproducirse, alcanzando muy al final de este estado algunas trazas de proteínas que aún permanece asociada a los restos con la cual estas pueden madurar sus huevos y posteriormente seguir desplazándose en forma pasiva tratando de encontrar algún cuerpo fresco que les sirva para colocar sus huevos y de esta forma continúan utilizando las fuentes de alimentos naturales que aparecen expuestas con la muerte de un organismo. Es importante resaltar que durante la época seca para este estado con la prolongada retención de la piel, se

observó un incremento en el número y en la diversidad de las especies de Sarcophagidae, las que continuamente se apreciaron alimentándose de las emanaciones de grasa, pero diferenciando de la temporada lluviosa no se observó la presencia de Otitidae, Sepsidae ni Phoridae. Otra diferencia con la temporada lluviosa, fue la presencia progresiva tanto de larvas como adultos de *Dermestes* *carnivorus* (Fabricius), los que asociados con los Histeridae fueron los grupos más comunes al final de este estado, mientras que los Staphylinidae estuvieron prácticamente ausentes durante casi todo el proceso de descomposición de los cadáveres en la temporada seca.

De acuerdo con **Smith (1986)**, los cuerpos que conservan tejidos en su interior durante la época seca, al no ser aprovechados en los estados iniciales por las moscas y no presentar una completa momificación pueden volver a ser infestados después de un período de varios meses por larvas de *Ophyra* (Muscidae). Según **Kneidel (1984)**, ciertas especies de Diptera están especializadas para desarrollarse en los estados avanzados de las carroñas, lo cual sugiere que estas especies descubren las "carcasas" en estos estados. **O'Flynn (1984)** encontró que la especie *Chrysomya* *nigripes* tiene mayor preferencia por el estado de pudrición avanzado que otras especies de *Chrysomya*. Los resultados obtenidos en los estados finales de la pudrición puede deberse al bajo número en que se encuentren estos especímenes en la naturale-

za, con lo cual la posibilidad de encontrar una "carcasa" fresca es menor.

1.3 Grupos Taxonómicos de Arthropoda Asociada a Cadáveres de Gatos Domésticos.

Durante el presente trabajo se capturaron un total de 109 especies de Arthropoda, correspondientes a 29 Familias ubicadas en 9 Ordenes y 3 Clases (Cuadro I, Pág. 42 - 43).

El proceso de descomposición observado en este estudio fue muy similar al reportado por otros autores (**Payne, 1965; Johnson, 1975; Early y Goff, 1986**). Sin embargo, encontramos diferencias significativas en torno a los sitios de estudio y a los estados atmosféricos que incluyeron una época lluviosa y una seca, por lo que, ambas situaciones ejercieron un efecto directo sobre la composición de las especies, densidad de sus poblaciones y tal vez en menor grado en la duración de los estados de descomposición.

Durante el desarrollo de nuestro estudio no se pretendió realizar una captura masiva de los ejemplares adultos, sino determinar su presencia y el papel que estos jugaban en el mecanismo de la descomposición, de allí que se evitó capturar gran parte de estos ejemplares de modo que la sustracción de este material no interfiriera con el papel que estos insectos realizan durante el proceso de descomposición. En los dos muestreos realizados se colectaron un

CUADRO I. LISTA DE TAXA

Lista general de los grupos taxonómicos de Arthropoda encontrados en el presente trabajo, asociados a los cadáveres de gatos domésticos.

CLASE	ORDEN	FAMILIA	GENERO Y ESPECIE
Diplopoda			1 (sp)
Aracnida	Araneae	Salticidae	<u>Latia</u> sp. <u>Menemerus luxa</u> <u>Menemerus simplia</u> <u>Plexipus paykulli</u>
	Acarina		
Insecta	Collembola	Entomobryidae Sminthuridae	
	Isoptera	Termitidae	
	Dermaptera	Forficulidae	
	Coleoptera	Histeridae Hidrophylidae Staphylinidae Dermestidae Nitidulidae Micetophagidae Ptiliidae Scarabaeidae	3 (spp) <u>Dactylosternum</u> <u>abdominale</u> (F.) 30 (spp) <u>Dermestes carni-</u> <u>vorus</u> Fabricius 1 (sp) 1 (sp) 1 (sp) <u>Canthon juvenus</u> <u>Canthon sallaei</u> <u>C. septemmaculata</u> Latr. <u>Phanacus cupri-</u> <u>cullis</u> <u>Pseudocanthon</u> <u>perplexus</u> Lec.
		Platypodidae Scolytidae	1 (sp) 1 (sp)
	Hymenoptera	Formicidae Braconidae Vespidae Apidae	4 (sp) 1 (sp) 1 (sp) 1 (sp)
	Diptera	Stratiomyidae Asilidae	1 (sp) 1 (sp)

CUADRO I. LISTA DE TAXA
(cont...)

CLASE	ORDEN	FAMILIA	GENERO Y ESPECIE
	Diptera	Phoridae	1 (sp)
	Diptera	Neriidae	1 (sp)
		Micropezidae	3 (spp)
		Otitidae	<u>Fuxesta panamena</u> <u>Fuxesta schnusei</u> <u>Seioptera</u> sp.
		Sepsidae	2 (spp)
		Piophilidae	<u>Phiophila casei</u>
		Milichiidae	<u>Hccoctoma</u> sp.
		Drosophilidae	<u>Drosophila</u> sp.
		Chloropidae	<u>Hippetates</u> sp.
		Muscidae	<u>Cyrtoneurina uber</u> <u>Fannia</u> sp. (31 spp) <u>Musca domestica</u> (L.) <u>Ophyra aenescens</u> Otros Muscidae 5 (spp)
		Calliphoridae	<u>Cochliomya mace- llaria</u> <u>Chrysomya albiceps</u> <u>Phaenicia cuprina</u> <u>Phaenicia eximia</u> <u>Phaenicia</u> sp. Otros Calliphori- dae (6) spp
		Sarcophagiae	<u>Desarxacodoxia</u> sp <u>Helicobia</u> sp. <u>Oxysarcocesia</u> 2 (spp) <u>Sarcodoxia</u> 7 (spp) <u>Ravinia</u> spp 5 Otros Sarcophagi- dae 5 (spp)

total de 109 especies de Arthropoda, de los cuales aproximadamente un 98% utilizaron la carroña como un nicho transitorio en el que llevaron a cabo las actividades de alimentación y reproducción simultáneamente.

Nuestros resultados (Cuadro I, págs. 42-43) registra un mayor número de especies que las reportadas por **McKinnerney (1978)**, 80 especies; **Lord y Burger (1984)**, 33 especies; **Tullis y Goff (1987)**, con tan solo 45 especies, pero este resultado también difiere de los registrado por **Payne (1965)**, 522 taxa; **Cornaby (1974)**, 172; **Early y Goff (1986)**, 133 especies y **Braack (1987)** 227 especies. El fundamento para estas diferencias podría obedecer principalmente a la duración y sitio de estudio, tamaño y especie de la carroña empleada, así como a la técnica de captura utilizada para las colectas.

En este estudio el orden mejor representado fue el de los Diptera, y con excepción de los Dermestidae (Coleoptera) durante temporada seca fueron los únicos que participaron en la remoción de la piel y tejido graso de la "carcasa". El Cuadro II (págs. 45-46) resume las poblaciones de Diptera presentes durante la estación lluviosa con 12 familias, en tanto que en la temporada seca, tan solo se capturaron 8 familias, (Cuadro III, págs. 47-48). No obstante la diversidad en especies por familias durante la época seca fue mayor que en la estación lluviosa, principalmente a nivel de los Sarcophagidae y los Calliphoridae, Muscidae presentó un

CUADRO II. Presencia y Abundancia de Taxas Asociadas a los Estados de Descomposición de Cadáveres de Gatos Domésticos en la época Lluviosa.

TAXA ORDEN	FAMILIA	ESPECIE	FRESCO 0-2 días	HINCHAZON 3-8 días	PUDRICION 9-13 días	MOMIA 14-21 días	RESTOS 22 días y +
Diptera	Asilidae	sp (1) s/ident.					
	Phoridae	sp (1) s/ident.	3	1	-	-	-
	Meridae	sp (1) s/ident.	1	1	-	-	-
	Micropezidae	Sp 1	1	1	1	-	-
		Sp 2	-	-	1	-	-
		Sp 3	-	-	1	-	-
	Otitidae	<u>Euxesta panamena</u>	3	6	1	-	-
		<u>Euxesta schnusei</u>	1	-	1	-	-
		<u>Seioptera</u> sp	-	-	-	5	-
	Sepsidae	2 (spp) s/ident.					
		Sp 1	-	7	7	2	-
		Sp 2	7	7	6	3	-
	Phiophilidae	<u>Phiofila casei</u>	-	-	-	2	-
	Drosophilidae	Sp (1) s/ident.	3	4	-	-	-
	Chloropidae	<u>Hippelatec</u> sp	-	-	2	3	-
	Muscidae	<u>Cyrtoneurina uber</u>	-	2	-	-	-
		<u>Fannia</u> sp 1	3	8	6	2	-
		Sp 2	1	3	1	1	-
		sp 3	-	2	2	-	-
		<u>Musca domestica</u>	-	2	2	-	-
		<u>Ophyra aenescens</u>	-	8	6	3	-
		sp 1	-	2	2	-	-
		sp 2	-	2	8	-	-
		sp 3	1	-	-	-	-

CUADRO II. (Continuación)

TAXA ORDEN	FAMILIA	ESPECIE	FRESCO 0-2 días	HINCHAZON 3-8 días	PUDRICION 9-13 días	MOMIA 14-21 días	RESTOS 22 días y +	
	Callophoridae	<u>Cochliomyia macellaria</u>	1	4	5	1	-	
		<u>Chrysomya albiceps</u>	-	6	4	-	-	
		<u>Phaenicia cuprina</u>	-	1	1	-	-	
		<u>Phaenicia eximia</u>	4	3	-	-	-	
		<u>Phaenicia sp</u>	-	1	1	-	-	
		spp (4) s/ident.						
		sp 1	-	4	-	-	-	
		sp 2	1	9	2	-	-	
		sp 3	-	4	-	-	-	
		sp 4	-	1	-	-	-	
		Sarcophagidae	<u>Helicobia sp.</u>	-	1	-	-	-
			<u>Sarcodexia sp 1</u>	-	-	1	-	-
	sp 2		-	6	2	-	-	
	<u>Ravinia sp</u>		-	-	3	-	-	
	Spp (3) s/ident.							
	sp 1		-	21	20	1	-	
	sp 2		1	-	-	-	-	
	sp 3		1	-	-	-	-	

CUADRO III. Presencia y Abundancia de Taxas Asociadas a los Estados de Descomposición los Cadáveres de Gatos Domésticos en la Epoca Seca.

TAXA ORDEN	FAMILIA	ESPECIE	FRESCO 0-2 días	HINCHAZON 3-8 días	PUDRICION 9-13 días	MONIA 14-21 días	RESTOS 22 días y +
Diptera		<u>Stratiomyidae</u>	-	-	-	1	-
	Otitidae	<u>Suxesta panamena</u>	-	-	-	2	-
		<u>Seioptera</u> sp	-	1	2	2	-
	Piophilidae	<u>Piophila casei</u>	-	-	-	1	-
	Milichidae	<u>Eccotocma</u> sp	-	-	2	-	-
	Chloropidae	<u>Hippetatec</u> sp	-	-	-	2	-
	Muscidae	<u>Fannia</u> sp 1	-	6	3	1	-
		<u>Musca domestica</u>	-	-	3	1	-
		sp 8 s/ident.	-	2	4	-	-
	Calliphoridae	<u>Cochliomya macellaria</u>	-	8	14	1	-
		<u>Chrysomya albiceps</u>	-	22	26	2	-
		<u>Phaenicia cuprina</u>	1	1	2	-	-
		<u>Phaenicia</u> sp	-	-	1	-	-
		Otras sp. s/ident.					
		sp 1	-	3	2	-	-
		sp 2	-	7	-	-	-
		sp 3	1	16	10	2	-
		sp 4	-	5	2	-	-
		sp 5	-	1	-	-	-
		sp 6	-	11	2	2	2
		sp 7	-	2	2	-	-

CUADRO III. (Continuación)

TAXA ORDEN	FAMILIA	ESPECIE	FRESCO 0-2 días	HINCHAZON 3-8 días	PUDRICION 9-13 días	MOMIA 14-21 días	RESTOS 22 días y +
	Sarcophagidae	<u>Dexosarcodexia</u> sp	-	3	3	-	-
		<u>Melicobia</u> sp	-	3	3	1	-
		<u>Sarcodexia</u> sp1	-	1	11	1	-
		sp 2	-	-	2	7	-
		sp 3	-	7	10	1	-
		sp 4	-	1	4	1	-
		sp 5	-	1	-	-	-
		sp 6	-	-	1	1	-
		sp 7	-	1	-	-	-
		sp 8	-	1	-	-	-
		<u>Ravinia</u> sp	-	3	8	3	-
		sp 1	-	1	9	-	-
		sp 2	-	3	12	3	-
		sp 3	-	1	-	-	-
		sp 4	-	1	-	-	-

mayor número de especies durante la temporada lluviosa. Los Sarcophagidae están íntimamente asociados a las carroñas frescas y aparentemente un gran número de sus especies son de hábitos sinantrópicos, de allí que en este estudio reportamos aproximadamente 17 especies asociadas a áreas residenciales, concordando este resultado a lo reportado por **Tullis y Goff (1987)**, quienes encontraron una mayor proporción de especies de Sarcophagidae asociadas a un área residencial y a los alrededores, que a un área de bosque.

En contraposición, **Braack (1987)** en una zona semiárida no encontró Sarcophagidae, y **Kentner y Streit (1990)** en una zona boscosa sólo reportaron una especie de esta familia.

Un aspecto importante a considerar es el del incremento en el número de especies por familia que estuvo restringido a los Calliphoridae y Sarcophagidae, dicho incremento fue más apreciable a medida que avanzaba el proceso de descomposición, por lo que además de estar asociado a alguna preferencia por los estados finales del cadáver, podría estar relacionado con la escasez de alimento en los alrededores del área de estudio, debido a la disminución de los sitios húmedos en los cuales es más fácil que una mosca adulta encuentre la materia orgánica que contenga las proteínas y carbohidratos indispensables para la maduración de sus huevos, de allí que esta disminución de alimentos podría inducir a algunas especies a formar grupos migratorios para realizar desplazamientos locales cortos, a fin de

poder localizar la fuente de alimento más próxima y llevar a cabo la ovipostura.

Mucho se conoce acerca de la sucesión de insectos sobre carroñas (Cornaby, 1974; McKinnerney, 1978; Jirón y Cartin, 1982). Sin embargo en este estudio el orden Diptera fue el único grupo de insectos que demostró la existencia de un patrón de sucesión y este fue más evidente durante la temporada lluviosa, en la cual se reflejó una mayor población de insectos. Esta sucesión incluye a las familias de mayor éxito como colonizadoras como lo son los Calliphoridae y Sarcophagidae simultáneamente, siendo posteriormente reemplazadas por los Muscidae y Sepsidae, finalmente por Phoridae y en menor número por Piophilidae. (Fig. 9, Pág. 51). Kentner y Streit (1990) encontraron que la sucesión de Diptera en las carroñas está correlacionada con una disminución en el tamaño promedio del cuerpo, con una sucesión típica de Calliphoridae --- Muscidae --- y diferentes Acalyptrate. A diferencia de la época lluviosa en la temporada seca no hubo evidencias de sucesión (Fig. 10, Pág. 52), y los Calliphoridae y Sarcophagidae fueron los únicos que utilizaron la "carcasa". De hecho la sucesión de insectos podría estar mayormente asociada a zonas geográficas con cambios estacionales claramente definidos, los cuales ejercen un efecto en el biorritmo de estos insectos, afectando las densidades de sus poblaciones, de modo que sus ciclos biológicos están debidamente determinados por su adaptación

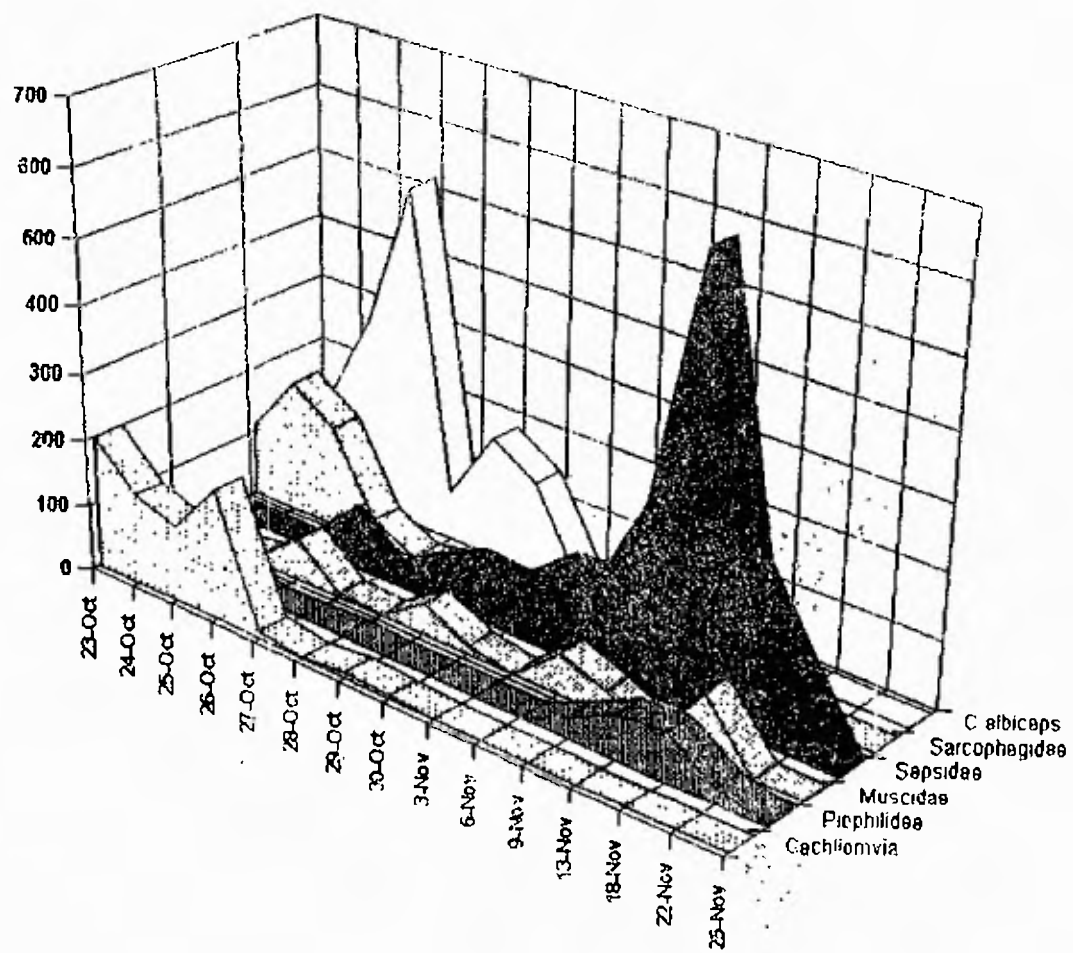


Fig. 9. Larvas de Diptera recuperadas en Embudo Bertese de cadaveres de gato domestico - ESTACION LLUVIOSA

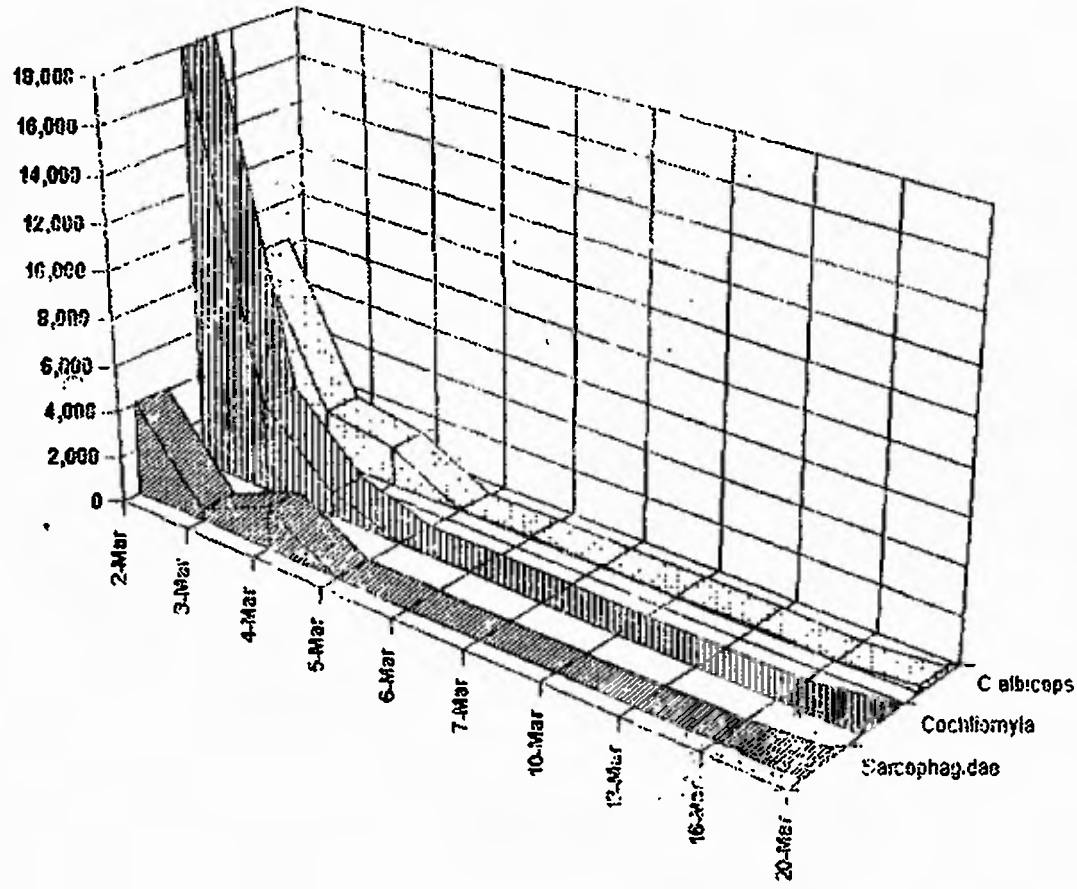


Fig. 10. Larvas de Diptera recuperadas en Embudo Berlese de cadáveres de gato doméstico - ESTACION SECA.

a tales condiciones. En una zona tropical, sin embargo, los cambios estacionales no son tan drásticos como los que ocurren en zonas templadas, pero de alguna forma las poblaciones de insectos son afectadas, aunque logran persistir en muy bajos números en el entorno. Según **McKinnerney (1978)**, no existe correlación entre la composición de las comunidades de insectos y la condición atmosférica general, aunque concuerda con otros autores en que las comunidades de los insectos está influenciada por el microclima de las "carcasas", el cual atenúa las condiciones generales del área. Nuestros resultados parecen evidenciar una mayor asociación entre la composición de las comunidades de insectos y las condiciones atmosféricas del sitio de estudio, encontrándose una mayor variedad de insectos durante la temporada lluviosa que en la seca. Según **Jirón y Cartin (1981)**, la presencia y abundancia de una especie en particular parece depender grandemente de sus preferencias microclimáticas y de su tolerancia alimenticia.

El Cuadro IV (pág. 55) resume la abundancia relativa de larvas de Diptera encontradas en la "carcasa" durante la época lluviosa, destacándose ***Chrysomya albiceps***, ***Cochliomya macellaria*** (Calliphoridae) y una especie de Sarcophoridae presumiblemente del género ***Ravinia***, en los tres primeros estados de descomposición del substrato (Fig. 9, Pág. 51). Las larvas de Sepsidae, Muscidae, Piophilidae y Phoridae parecen compartir los últimos estados de descomposición de

la "carcasa" por sus preferencias alimenticias. Es importante destacar que tanto las larvas de ?Ravinia como las de Muscidae representan a más de una especie, pero debido a que no se cuenta con el material de referencia adecuado no fue posible identificarlas a ese nivel.

Durante la época seca tan sólo 3 especies de larvas, C. albiceps, C. macellaria y ?Ravinia sp. fueron recuperadas (Cuadro V, pág. 55).

Se puede observar que aunque la diversidad general de adultos de Diptera en época seca (42) y lluviosa (39) es mas o menos semejante, existe una marcada prevalencia de representantes de las Familia Sarcophagidae y Calliphoridae, durante la estación seca; probablemente debido a esta prevalencia el número de larvas de estos últimos grupos encontrados en la carroña durante la época seca fue marcadamente superior al total de larvas encontrada durante la época lluviosa. La densidad larval de Calliphoridae fue notoriamente elevada durante los estados de hinchazón y pudrición en la época seca alcanzando valores de hasta más de 26,000 a las 24 ó 36 horas de exposición del cadáver, lo cual aparentemente se debe a la atracción del olor de la "carcasa" hacia los adultos de Calliphoridae, de lo cual se puede inferir que el comportamiento en la marcación territorial así como la protección de los huevos puede estar sujeta a modificaciones a consecuencia del tamaño del sustrato que permita una eficiente explotación bajo condiciones críticas;

CUADRO IV Larvas de Diptera recuperadas en Embudo Berlese de cadaveres de gato domestico - ESTACION LLUVIOSA

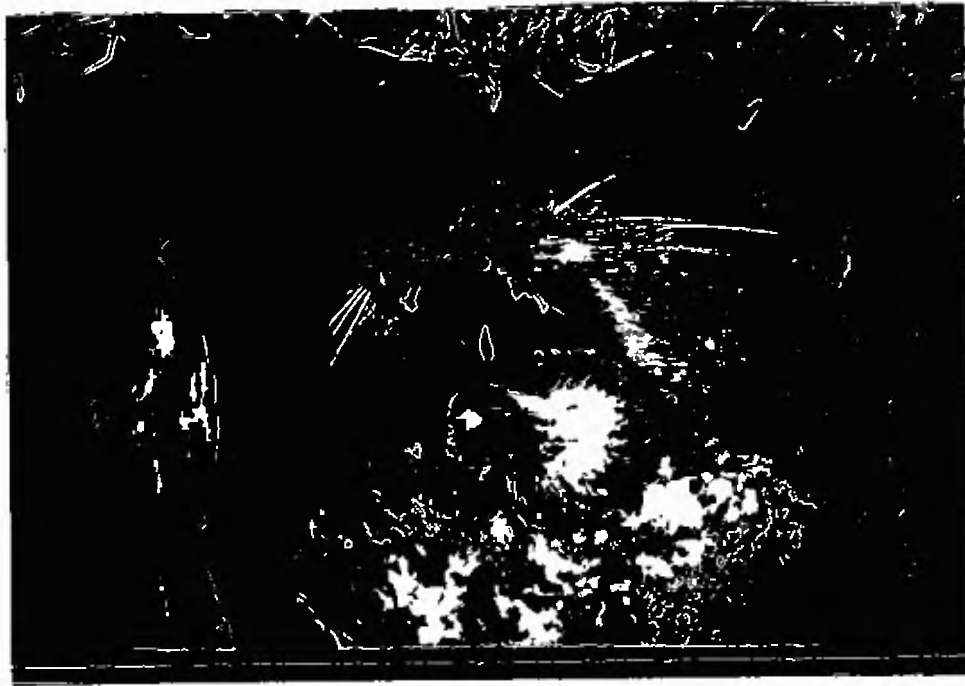
FECHA	C albiceps	Cochliomyia	Sarcophagidae	Sepsidae	Muscidae	Protophila
Oct 21, 1991	77	200	111	2	0	0
Oct 24, 1991	154	130	200	1	0	0
Oct 25, 1991	295	116	134	0	0	17
Oct 26, 1991	510	197	34	60	63	0
Oct 27, 1991	77	11	0	6	6	0
Oct 28, 1991	185	1	14	47	0	2
Oct 29, 1991	142	0	0	78	47	0
Oct 30, 1991	14	5	4	72	11	0
Nov 3, 1991	4	1	0	129	0	0
Nov 6, 1991	0	0	0	130	61	0
Nov 8, 1991	0	0	0	276	36	32
Nov 13, 1991	0	0	0	649	0	67
Nov 18, 1991	0	0	0	230	94	72
Nov 22, 1991	0	0	0	112	0	23
Nov 25, 1991	0	0	0	1	0	6

CUADRO V Larvas de Diptera recuperadas en Embudo Berlese de cadaveres de gato domestico - ESTACION SECA

FECHA	C albiceps	Cochliomyia	Sarcophagidae
Mar 2, 1992	245	1,009	4,008
Mar 3, 1992	163	3,840	492
Mar 4, 1992	666	1,000	1,760
Mar 5, 1992	46	6	23
Mar 6, 1992	53	72	1
Mar 7, 1992	27	1	7
Mar 10, 1992	75	2	0
Mar 13, 1992	110	0	0
Mar 16, 1992	3	0	0
Mar 20, 1992	342	456	342

tal como ocurrió en la época seca. En este caso tanto *Chrysomyia* como *Cochliomya* mostraron una extraordinaria respuesta ante la presencia del sustrato, depositando un gran número de huevos, probablemente con el objeto de sobre-explotar el nicho, evitando la compartición del mismo con otros insectos (Fig. 11, Pág. 57), situación que podría explicar la ausencia de otros grupos de Diptera como ocurrió en la época lluviosa (Sepsidae, Piophilidae, Muscidae, Otitidae). Kneidel (1984) reportó la superioridad competitiva de *Phaenicia caeruleiviridis* sobre mamíferos pequeños, la cual puede deberse a que las hembras que colonizan completamente la "carcasa" lo hacen con mucho más huevos que otras especies, por lo que este comportamiento puede involucrar una adaptación para criarse en carroñas más grandes.

La superioridad sobre los recursos para garantizar el suficiente alimento a la prole es indicativo del alto grado de especialización que ha alcanzado una especie en particular por su habilidad para colonizar y su agresividad para superar la competencia con otras especies. Dennon y Cothran (1975) encontraron que las larvas de Calliphoridae y Sarcophagidae difieren en estrategias para la explotación de los nichos y confirman las aseveraciones Gausiana que sostiene qué especies con requerimientos de nichos similares no pueden coexistir. Según Braack (1987), la competencia inter-específica involucra una estrategia discreta sin sobreposición del recurso, por lo que diversas familias



11. Cadáver de gato exhibiendo la sobre-
explotación del habitat.

evitan la competencia directa por tener preferencias específicas por los fluidos, llegando a ser abundantes en los diferentes estados de la pudrición. Según **Kneidel (1984)** las especies menos competidoras evitan ser excluidas refugiándose en sitios donde escapan a la competencia o donde poseen una mayor superioridad competitiva. **Kentner y Streit (1990)** encontraron que las larvas de Muscidae, *Ophyra*, *Hidrotaea* y *Muscina* se vuelven depredadoras cuando escasea el alimento al final de su desarrollo larva. En nuestro estudio es posible que la mayor competencia intra-específica ocurre entre las larvas de las especies *Chrysomya albiceps* y *Cochliomya macellaria*, debido al arribo casi simultáneo de sus moscas adultas, aunque las larvas de la primera parecieran ser dominantes en número durante los primeros días sobre las de *C. macellaria*. De hecho la activa voracidad de *C. albiceps* se denota por su rápido crecimiento y por la coloración marrón que rápidamente adquieren sus larvas próximas a pupar. De la competencia entre Calliphoridae y Sarcophagidae creemos que la estrategia más significativa y ventajosa para esta última es la de colocar larvas de primer estadio con aproximadamente de 12 a 24 horas de alimentación por delante de Calliphoridae, por lo que estas larvas al inicio de la pudrición pueden desplazarse libremente por entre los fluidos y alcanzar tejidos que contengan el pH adecuado para su alimentación. Esta primera infestación de tejidos proporciona una ventaja que

tiende a reducir el nivel de competencia con los Calliphoridae y más aún cuando el número de Sarcophagidae es más reducido.

Los Cuadros I y II (págs. 42 y 45-46) resumen la dinámica de las poblaciones de moscas en los diferentes estados de descomposición, evidenciándose un mayor número de especímenes en los estados de hinchazón y pudrición, debido a que los olores atractivos que fueron liberados durante y posterior a la descomposición anaerobia fueron más intensos y esto provocó un mayor radio de dispersión del olor funcionando para estos insectos como una feromona de atracción. El bajo número registrado para los otros estados no indica que no estuvieron presentes, sino a la metodología empleada en la captura de los ejemplares que acuden a las carroñas durante el inicio de la descomposición y los que posteriormente son reemplazados durante los estados avanzados de la pudrición, teniendo en cuenta estos acontecimientos se capturó el menor número de ejemplares para no interferir en el proceso de la descomposición. Para ambas épocas tanto la seca como la lluviosa, las especies más activas fueron por los Calliphoridae Chrysomya albiceps y Cochliomya macellaria, por los Sarcophagidae y las especies Sarcodexia 2 (spp), Dexosarcodexia sp y Ravinia sp., mientras que por los Muscidae las más comunes fueron Fannia scalaris, Ophyra aenescens y una especie aún sin identificar denominada aquí como sp.

CONCLUSIONES

Bajo las condiciones y limitaciones del presente trabajo, se puede concluir que:

1. Se identificaron 5 estados característicos de la descomposición: fresco, hinchazón, pudrición, momificación y restos.
2. La dinámica de las poblaciones de moscas fue mayor en número de especímenes en los estados de hinchazón y pudrición.
3. La diversidad y abundancia poblacional de Arthropoda es mayor durante la estación lluviosa que en la seca.
4. Las Familias de Diptera mayormente representadas durante ambas estaciones fueron los Calliphoridae y los Sarcophagidae con 12 y 17 especies, respectivamente. La diversidad en especies por Familia fue mayor durante la época seca que en la estación lluviosa, principalmente a nivel de Sarcophagidae y Calliphoridae. El patrón de sucesión fue más evidente en el Orden Diptera durante la estación lluviosa e involucró a los Calliphoridae y Sarcophagidae, ----> Muscidae y Sepsidae, ----> Phoridae y en menor número a los Piophilidae.

5. Las mejores colonizadoras de la carroña fueron las especies de Calliphoridae Chrysomyia albiceps y Cochliomyia macellaria.

6. Las especies más activas por los Calliphoridae fueron Chrysomyia albiceps y Cochliomyia macellaria, por los Sarcophagidae las especies Sarcodexia spp, Desosarcodexia sp y Ravinia sp.; y por Muscidae Fannia scalaris y Ophyra aerecens.

LITERATURA CITADA

- BAUMGARTNER, D.L. and GREENBERG, B. 1985. Distribution and Medical Ecology of the blow flies (Diptera: Calliphoridae) of Peru. *Annals of the Entomological Society of America*. 78(4): 565-587.
- BOHART, G.E. and GRESSITT, J.L. 1951. Filth-inhabiting flies of Guam. In: Keh, B. 1985. Scope and applications of forensic entomology. *Annual Review of Entomology*. 30: 137-154.
- BORNEMISSZA, G.F. 1957. An analysis of arthropod succession in carrion and the effect of its decomposition on the soil fauna. *Australian Journal of Zoology*. 5(1): 1-12.
- BRAACK, L.E.O. 1987. Community dynamics of carrion-attendant arthropods in tropical african woodland. *Oecologia*. 72(3): 402-409.
- CATTS, E.P. and GOFF, M.L. 1992. Forensic entomology in criminal investigations. *Annual Review of Entomology*. 37: 253-272.
- CHAPMAN, R.F. and SANKEY, J.H.P. 1955. The larger invertebrate fauna of three rabbit carcasses. *The Journal of Animal Ecology*. 24: 395-402.
- CORNABY, B.W. 1974. Carrion reduction by animals in contrasting tropical habitats. *Biotropica*. 6(1): 51-63.
- DENNO, R.F. and COTHRAN, W.R. 1975. Niche relationships of a guild of necrophagous flies. *Annals of the Entomological Society of America*. 68(4): 741-754.
- DENNO, R.F. and COTHRAN, W.R. 1976. Competitive interactions an ecological strategies of Sarcophagid and Calliphorid flies inhabiting rabbit carrion. *Annals of the Entomological Society of America*. 69(1): 109-113.
- EARLY, M. and GOFF, M.L. 1986. Arthropod succession patterns in exposed carrion on the island of O'ahu, Hawaiian Islands, U.S.A. *Journal Medical Entomology*. 23(5): 520-531.

- FRAENKEL, G. and BHASKARAN, G. 1973. Pupariation and pupation in Cyclorrhaphous flies (Diptera): terminology and interpretation. *Annals of the Entomological Society of America*. 66(1): 418-422.
- FRANK, J.H. and KANAMITSU, K. 1987. *Paederus*, sensu lato (Coleoptera: Staphylinidae): Natural history and medical importance. *Journal Medical Entomology*. 24(2): 155-191.
- GREENBERG, B. 1985. Forensic Entomology. Case studies. *Bulletin of Entomological Society of America*. 31(4): 25-28.
- GREENBERG, B. and SZYSKA, M.L. 1984. Immature stages and biology of fifteen species of Peruvian Calliphoridae (Diptera). *Annals of the Entomological Society of America*. 77: 488-517.
- HALL, R.D. 1991. Medicocriminal entomology. In: CATTS, E.P. y GOFF, M.L. 1992. Forensic entomology in criminal investigations. *Annual Review of Entomology*. 37: 253-272.
- HANSKI, I. 1987. Carrion fly community dynamics: Patchiness seasonality and coexistence. *Ecological Entomology*. 12(2): 257-266.
- HEGAZI, E.M., SHAABAN, M.A. and SABRY, E. 1991. Carrion insects of the Egyptian Western desert. *Journal Medical Entomological*. 28(5): 734-739.
- JIRON, L.F. and CARTIN, V.M. 1981. Insect succession in the decomposition of a mammal in Costa Rica. *Journal of New York Entomology Society*. 89(3): 158-165.
- JIRON, L.F. y MARIN, R.E. 1982. Moscas sarcófagidas de Costa Rica (Diptera; Cyclorrhapha). *Revista de Biología Tropical*. 30(1): 105-106.
- JIRON, L.F., VARGAS, L.G. and VARGAS-ALVARADO. 1983. Four muscoid flies (Sarcophagidae and Muscidae) associated with human cadavers in Costa Rica. *Brenesia*. 22: 3-5.
- JOHNSON, M.D. 1975. Seasonal and microseral variations in the insect populations on carrion. *The American Midland Naturalist*. 93(1): 79-93.
- KAMAL, A.S. 1958. Comparative study of thirteen species of sarcosaprophagous Calliphoridae y Sarcophagidae (Diptera). I. Bionomics. *Annals of the Entomological Society of America*. 51(2): 261-270.

- KEH, B. 1985. Scope and applications of forensic entomology. Annual Review of Entomology. 30: 137-154.
- KENTNER, E. and STREIT, B. 1990. Temporal distribution and habitat preference of congeneric insect species found at rat carrion. *Pedibiológia*. 34(6): 347-359.
- KNEIDEL, K.A. 1984a. Influence of carcass taxon and size on species composition of carrion-breeding Diptera. *The American Midland Naturalist*. 3(1): 57-63.
- KNEIDEL, K.A. 1984b. Competition and disturbance in communities of carrion-breeding Diptera. *Journal of Animal Ecology*. 53(3): 849-865.
- KUUSELA, S. 1983. Community structure of carrion flies along an island gradient. *Holarctic Ecology*. 6: 372-380.
- KUUSELA, S. and Danski, I. 1981. The structure of carrion fly communities: the size and types of carrion. *Holarctic Ecology*. 5: 337-348.
- LANE, R.P. 1975. An investigation into blowfly (Diptera: Calliphoridae) succession on corpses. *Journal of Natural History*. 9(5): 581-588.
- LORD, W. and BURGER, J.F. 1984. Arthropods associated with harbor seal (*Phoca vitulina*) carcasses stranded on islands along the New England Coast. *International Journal of Entomology*. 26(3): 282-285.
- LORD, W.D. and STEVENSON, J.R. 1986. Directory of forensic entomologist. In: CATTS, E.P. y GOFF, M.L. 1992. Forensic entomology in criminal investigations. Annual Review of Entomology. 37: 253-272.
- MARTINEZ, A. 1950. Catálogo de los Scarabaeidae Argentinos. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia*. 5(1): 1-10.
- MCKINNERNEY, M. 1978. Carrion communities in the northern Chihuahuan desert. *The Southwestern Naturalist*. 23(4): 563-576.
- NUORTEVA, P. 1987. Empty puparia of *Phormia terraenovae* R.-D. (Diptera, Calliphoridae) as forensic indicator. *Annals Entomologici Fennici*. 53: 53-56.
- O'FLYNN, M.A. 1983. Notes on the biology of *Chrysomya nigripes* Aubertin (Diptera: Calliphoridae). *Journal of the Australian Entomology Society*. 22: 341-342.

- PAYNE, J.A. 1965. A summer carrion study of the baby pig Sus scrofa Linnaeus. Ecology. 46(5): 592-601.
- PAYNE, J.A. and KING, E.W. 1968. Arthropod succession and decomposition of buried pigs. Nature. 219(4): 1180-1181.
- PUTMAN, R.J. 1977. Dynamics of the blowfly, Calliphora erythrocephala, within carrion. The Journal of Animal Ecology. 46(3): 853-866.
- SCHOENLY, K. and REID, W. 1987. Dynamics of heterotrophic succession in carrion arthropod assemblages: discrete seres or a continuum of change. Oecologia. 73(2): 192-202.
- SEASTEDT, T.R., MAMMELI, L. and GRIDLEY, K. 1981. Arthropod use of invertebrate carrion. The American Midland Naturalist. 105(3): 853-866.
- SIMONIN, C. 1973. Medicina Legal. Edit. Jims, Barcelona. 807 pp.
- SCHUBECK, P.P. 1976. An alternative to pitfall traps in carrion beetle studies (Coleoptera). Entomological News. 87: 176-178.
- SHUBECK, P.P., DOWNIE, N.M., WENZEL, R.L. and PECK. 1981. Species composition and seasonal abundance of carrion beetles in an Oak-beech forest in the great swamp. National Wildlife Refuge (N.J.). Entomological News. 92(1): 7-16.
- SMITH, K.G.V. 1986. A Manual of forensic entomology. 1th ed. Edit. British Musseum (Natural History) and Cornell University Press. 205 pp.
- TULLIS, K. and GOFF, M.L. 1987. Arthropod succession in exposed carrion in a tropical rainforest on O'Ahu Island Hawaii. Journal Medical Entomology. 24(3): 332-339.
- VINCENT, C., KEVAN, D.K. McE, LECLERCQ, M. and MEEK, C.L. 1985. A bibliography of forensic entomology. Journal Medical Entomology. 22(2): 212-219.