

PREFERENCIAS DE HÁBITAT Y RITMO DE ACTIVIDAD DIURNA EN EL ANTÍCIDO *HIRTICOMUS QUADRIGUTTATUS* (ROSSI, 1794) (COLEÓPTERA: ANTHICIDAE)

J. C. Atienza¹, G. P. Farinós^{1,2}

¹ Departamento de Biología Animal I (Entomología), Facultad de Biología, Universidad Complutense de Madrid, 28040 Madrid.

² Dirección actual: Departamento de Biología de Plantas. Centro de Investigaciones Biológicas. Velázquez 144, 28006 Madrid.

RESUM

S'estudia la selecció d'hàbitat i el ritme d'activitat diurna d'antícid *Hirticomus quadriguttatus* (Rossi, 1794) (Coleoptera: Anthicidae). Es mesuraren set variables estructurals i l'abundància de *H. quadriguttatus* a 18 punts de mostreig situats a cinc hàbitats. Es realitzà una Anàlisi de Components Principals amb la qual s'obtingueren dos gradients, un de complexitat estructural de la vegetació i un altre de l'hàbitat, i es va emprar l'índex de selecció de Savage. *H. quadriguttatus* es mostrà molt exigent, la seva distribució espacial està correlacionada amb la complexitat estructural de l'hàbitat. Només va seleccionar positivament un hàbitat, mentre que la resta ho fou negativament o bé no mostrà cap selecció cap a ells. *H. quadriguttatus* manifestà una activitat quasi nul·la en els moments en què la temperatura del sòl era superior als 40° C, i mostrà dos pics d'activitat, un anterior i l'altre posterior a aquest període del dia.

RESUMEN

Para estudiar la selección de hábitat y el ritmo de actividad diurna del antídico *Hirticomus quadriguttatus* (Rossi, 1794) se midió su abundancia y siete variables estructurales en 18 puntos de muestreo situados en cinco hábitats. Mediante un Análisis de Componentes Principales se obtuvieron dos gradientes, uno de complejidad estructural de la vegetación y otro del hábitat, y se empleó el índice de selección de Savage. La distribución espacial de *H. quadriguttatus* se correlacionó con la complejidad estructural del hábitat. Sólo seleccionó positivamente un hábitat, mientras que el resto lo fue negativamente o no mostró selección hacia ellos. *H. quadriguttatus* manifestó una actividad casi nula cuando la temperatura del suelo sobrepasaba los 40° C, y mostró dos picos de actividad, uno anterior y otro posterior a este período del día.

ABSTRACT

Habitat selection and rhythm of diurnal activity were studied in *Hirticomus quadriguttatus* (Rossi, 1794) (Coleoptera, Anthicidae). Both arthropod abundances and seven structural variables were measured at 18 sampling points on an area with five habitats. Two factors were obtained by a Principal Components Analysis (PCA) carried out to analyze the structural variables. By means of this analysis, two gradients of structural complexity of vegetation and habitat were defined. With these results habitat selection in this beetle was analyzed by a selection index. *H. quadriguttatus* only selected positively a habitat, whereas the rest were negatively or not selected. Abundance of beetles was strongly correlated with habitat structural complexity. In relation to diurnal activity, *H. quadriguttatus* was hardly active at midday when temperature exceeded 40 °C, showing two peaks of activity before and after that period.

Keywords: Coleoptera, Anthicidae, *Hirticomus quadriguttatus*, Principal Components Analysis, rhythm of diurnal activity, habitat selection, Central Spain.

INTRODUCCIÓN

Hirticomus quadriguttatus (Rossi, 1794) es un antídico de talla mediana (2,2-3,3 mm) y color negro, fácilmente reconocible por sus largas setas dorsales y las dos manchas amarillentas de cada élitro. Se distribuye por Europa meridional, norte de África, varios lugares dispersos de Oriente Medio (Bonadona, 1991), Azores y Canarias (Uhmman, 1992). Es una especie muy común, sobre todo en las zonas costeras, y se puede encontrar entre el carrizo, bajo hojas secas, en la base de los árboles o bajo su corteza, debajo de las balas de heno y entre detritos vegetales secos (Bucciarelli, 1980). Aunque los antídicos siempre han sido considerados insectos florícolas (ver por ejemplo que su nombre común inglés es *ant-like flower-beetle*), la mayoría son detritívoros, saprófitos o incluso carroñeros (Bucciarelli, 1980).

El alto valor de la relación superficie-volumen que caracteriza a los insectos y que facilita el intercambio de calor entre el animal y el medio, unido a su condición ectoterma, les convierte en organismos muy vulnerables ante los factores ambientales del medio en el que se desenvuelven (Bartholomew, 1981). Como ya ha sido probado anteriormente, la selección de hábitat llevada a cabo por un determinado organismo es de gran relevancia, dado que el área elegida le proporciona unas mejores condiciones de las que le esperarían haciendo una elección al azar (Klopfer y Ganzhorn 1985, Orians 1991). De este modo, los insectos pueden optar por llevar a cabo esta selección para mejorar su ambiente térmico y así aumentar sus perspectivas de vida (Fernández Escudero et al. 1993, Nève y Baguette 1994). Por otra parte, se ha comprobado que entre las tácticas llevadas a cabo para evitar los ambientes desfavorables es importante el ajuste de los patrones de actividad en función de los factores climatológicos (Althoff et al. 1994, Nève 1994).

Las condiciones climáticas que ofrece el área de estudio en el período estival provocan un acentuado estrés térmico en los insectos que habitan en el suelo, ya que las temperaturas alcanzadas superan las que son capaces de soportar (Schmidt-Nielsen, 1990). Por este motivo se hace especialmente importante estudiar las formas en que estos organismos utilizan el entorno, así como las estrategias que emplean para poder sobrevivir en un ambiente adverso. En el presente trabajo se pretenden realizar dos aproximaciones: **a)** estudiar los factores que afectan a la selección del hábitat de este antídico y **b)** estudiar el ciclo de actividad diurno de este coleóptero bajo condiciones de fuerte estrés térmico.

MATERIAL Y MÉTODOS

El estudio fue llevado a cabo en el pantano de Pedrezuela (828 m.s.n.m.), enclavado en el norte de Madrid (España central), a principios del verano de 1993. En esta época el área de estudio se encuentra cubierta por plantas anuales y es utilizada para pastoreo, pero en otoño y en invierno se encuentra totalmente inundada.

En aproximadamente 20 ha de terreno se definieron cinco hábitats: **a)** Terrero: se caracteriza por la total ausencia de vegetación y piedras. **b)** Pantano: es el hábitat más próximo al agua, con una gran superficie de suelo desnudo y vegetación

predominantemente rastrera. La especie vegetal más frecuente es *Verbena officinalis* L. (Verbenaceae). c) Pastizal: caracterizado por una gran diversidad de plantas, la mayoría típicas de pastos naturales. d) Cardonal: dominado por ortigas de la especie *Urtica dioica* L. (Urticaceae), y grandes compuestas espinosas, especialmente *Cirsium vulgare* (Savi) Ten., *Centaurea calcitrapa* L. y *Scolymus grandiflorus* Desf. e) Pedregal: además de su gran densidad de piedras, destaca por ser el hábitat de mayor diversidad vegetal.

Los datos referentes a los coleópteros fueron obtenidos mediante 18 baterías de trampas de caída (*pitfall*). Las baterías fueron distribuidas aleatoriamente en los cinco hábitats previamente definidos. Cada batería contaba con 6 trampas (cilindros de plástico de 6,5 cm de diámetro y 9,5 cm de profundidad) dispuestas formando un rectángulo. Cada trampa estaba separada de las otras por 2 m. No se introdujo ningún tipo de sustancia con el fin de que no actuase como atrayente ni repelente para esta especie (Baars 1979, Greenslade 1964, Luff 1975). Las baterías fueron recogidas aproximadamente cada dos horas, desde las 5:30 hasta las 19:30 hora solar. Las trampas estuvieron colocadas durante ocho días y se recogieron con este método 172 ejemplares.

Se midieron cuatro variables relacionadas con la vegetación y tres con el número de piedras (tabla 1). La cobertura de la vegetación (ya sea elevada, rastrera o inexistente) es importante (Farinós y Atienza, 1993) tanto desde el punto de vista de la dieta como de la termorregulación de estos pequeños ectotermos, y para eludir el riesgo de predación. Por su parte, la riqueza de especies vegetales es importante para la diversidad artropodiana (Murdoch et al., 1972). También fue considerado el número de piedras, ya que son potenciales refugios para *H. quadriguttatus*.

Variables	CP1	CP2
1. % suelo desnudo [% <i>bare ground</i>]	-0,727 *	-0,665
2. cobertura de vegetación rastrera [% <i>creeping vegetation</i>]	0,883 **	-0,009
3. cobertura de vegetación elevada [% <i>elevated vegetation</i>]	0,349	0,864 **
4. número de especies vegetales [N. of <i>vegetal species</i>]	0,896 **	0,349
5. número de piedras [N. of <i>stones</i>]: 10-50 cm ²	0,807 **	-0,367
6. número de piedras [N. of <i>stones</i>]: 50-100 cm ²	0,812 **	-0,494
7. número de piedras [N. of <i>stones</i>]: 100-200 cm ²	0,678*	-0,577

* P<0,05 **P<0,01

Tabla 1. Resultado del Análisis de Componentes Principales (ACP) llevado a cabo para caracterizar el área de estudio. CP1 y CP2 son el primer y el segundo componentes principales.

Las variables relacionadas con la vegetación se midieron en círculos de 0,2 m de radio situados al azar (usando el algoritmo propuesto por Skalski, 1987) en el interior de una circunferencia de 10 m de radio cuyo centro era el de la batería. Se realizaron cinco muestreos por batería, salvo en el cardonal y en el pedregal, donde se hicieron diez con el fin de estabilizar la varianza (Eberhardt, 1976). Las variables referentes al número de piedras se midieron en un área circular de 2 m de radio para cada conjunto de trampas, cuyo centro coincidía con el de la batería.

Los cinco hábitats considerados eran continuos en el campo. Con el fin de definir divisiones objetivas fue usado un método multivariante de ordenación (Análisis de Componentes Principales, ACP; Bhattacharyya, 1981) con las variables medidas en cada batería. De esta forma se pretendía, además, reducir el número de variables, obteniendo otras nuevas a partir de combinaciones lineales de las originales (James y McCulloch, 1990). Con este método se obtuvieron patrones de covariación entre las variables establecidas que indicaron gradientes ambientales a los que este antídoto podía ser sensible. Antes de realizar el análisis, las variables medidas mediante proporciones fueron transformadas al arco-seno y el resto lo fueron logarítmicamente (Zar, 1984). Para todos los análisis de correlación fue utilizado el test paramétrico de Pearson (Sokal y Rohlf, 1981).

Para conocer la selección de hábitat se comprobó primero, mediante una ji-cuadrado de bondad de ajuste, que *H. quadriguttatus* no utilizaba los hábitats con arreglo a lo que se podría esperar por azar. Posteriormente se calculó el índice de selección de Savage (1931) para medir la preferencia de hábitat del antídoto. El nivel de significación de este índice se obtuvo al comparar el estadístico $(wi-1)^2/se(wi)$ con el valor crítico correspondiente en la distribución de una ji-cuadrado de un grado de libertad (Manly et al., 1993), siendo *wi* el índice de Savage para el hábitat *i*, y *se(wi)* el error estándar del índice. Estimamos *se(wi)*, asumiendo *a priori* que no hay selección, con la fórmula $\sqrt{(1-pi)/(u*pi)}$, donde *u* es el número total de antídotos, y *pi* es la proporción de unidades disponibles del hábitat *i*.

El ritmo de actividad diurna se midió mediante cinco baterías de trampas situadas en el pedregal y recogidas estrictamente cada dos horas desde las 5:30 hasta las 19:30. Con este método se recolectaron 72 ejemplares. La temperatura ambiental en la superficie del suelo fue medida cada media hora durante el transcurso del estudio mediante un termómetro digital con un nivel de precisión de 0,1^o C.

RESULTADOS

Análisis de Componentes Principales

El ACP generó dos componentes principales con autovalor superior a 1, CP1 y CP2, que explicaron un 86,1 % de la varianza total (tabla 1).

El primer factor, que fue representado sobre el eje de abscisas, explicó un 57,5 % de la varianza. Este componente describe un gradiente de Complejidad Estructural del Hábitat, ya que discrimina muy bien las zonas con predominancia de suelo desnudo (en el extremo negativo del eje) de las zonas con gran porcentaje de cobertura vegetal, ya sea rastrera o elevada (asociadas al extremo positivo) y además asocia las tres variables relacionadas con el número de piedras en el extremo positivo.

El segundo factor (CP2), representado sobre el eje de ordenadas, explicó un 28,9 % de la varianza. Este factor define un gradiente de Complejidad Estructural de la Vegetación hacia el extremo positivo del eje, ya que discrimina la cobertura de vegetación elevada y el número de especies (en el extremo positivo del eje) de la cobertura de suelo desnudo y de vegetación rastrera (en el extremo negativo del eje).

Los 18 puntos de muestreo, junto con la distribución de abundancias de *H. quadriguttatus*, han sido representados en el plano definido por los dos factores, donde se han incorporado divisiones aproximadas entre los cinco hábitats previamente definidos con el fin de hacer más gráficos los resultados (figura 1).

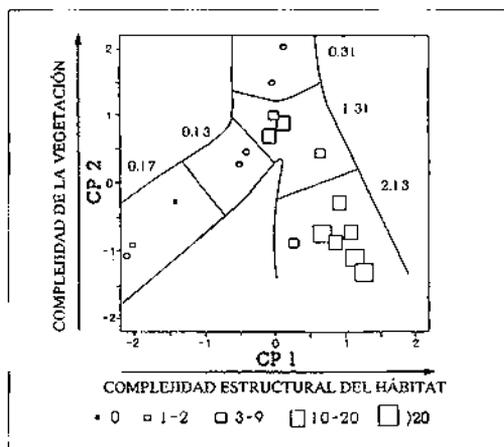


Figura 1. Situación de las 18 unidades de muestreo en el plano definido por los dos componentes principales. Se representa en el plano factorial el número de *Hirticomus quadriguttatus* (Rossi, 1794) recogidos en cada batería de trampas. Las cifras dentro del gráfico indican el número medio de individuos recogidos en cada uno de los sectores por batería y día.

Se ha incluido también una figura explicativa para facilitar la interpretación de los gradientes (figura 2).

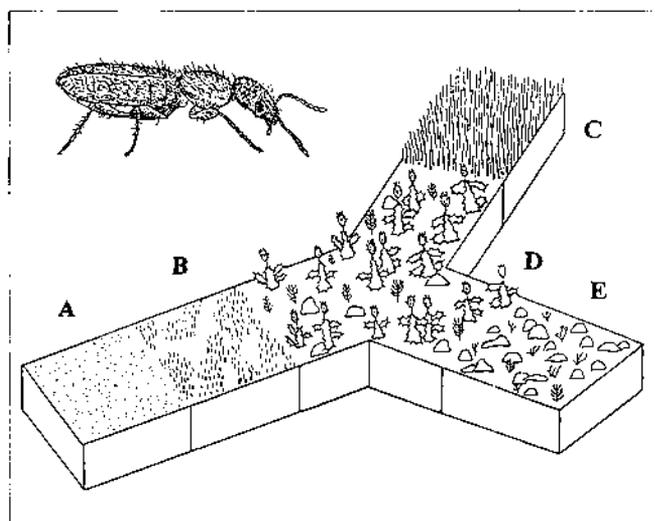


Fig. 2. Gráfico explicativo para facilitar la interpretación de los gradientes obtenidos en el ACP.
A) Terrero;
B) Pantano;
C) Pastizal;
D) Cardonal;
E) Pedregal.

Selección de hábitat

En la zona de estudio se capturaron 172 ejemplares. Las capturas se realizaron en todas las baterías, excepto en una situada en el terrero. La distribución de este antídido difirió muy significativamente de la que se podría esperar por azar ($\chi^2=88,118$, $P<<0,001$). *H. quadriguttatus* sólo seleccionó positivamente el pedregal (tabla 2).

Hábitat	o_i	p_i	w_i	$es(w_i)$	χ^2
Terrero	0,023	0,167	0,140	0,011	25,470 *
Pantano	0,012	0,111	0,105	0,008	17,235 *
Pastizal	0,029	0,111	0,262	0,013	11,722 *
Cardonal	0,244	0,222	1,099	0,033	0,480 NS
Pedrizal	0,692	0,389	1,779	0,035	66,433 *
Total	1,000	1,000	3,385		

* $P < 0,01$; NS: no significativo

Tabla 2. Índices de selección para los cinco hábitats usados por *Hirticomus quadriguttatus* (Rossi, 1794). o_i es el cociente entre el número de antídidos capturados en el hábitat i y el número total de antídidos capturados; p_i es el cociente entre el número de baterías en el hábitat i y el número total de baterías ($n=18$); w_i es el índice de Savage en el hábitat i ; $se(w_i)$ es el error estándar del índice en cada hábitat; χ^2 : los niveles de significación se obtuvieron tras la corrección de Bonferroni ($0,05/n^\circ$ de pruebas de χ^2 ; RICE, 1989)

El cardonal no fue seleccionado, aunque se capturaron más individuos de los esperados, y los otros tres hábitats (terrero, pantano y pastizal) fueron fuertemente seleccionados negativamente.

Por otra parte, la distribución poblacional de *H. quadriguttatus* se correlacionó positiva y significativamente con la complejidad estructural del hábitat. Este hecho está, sin duda, muy condicionado por la fuerte correlación existente entre su distribución y el número de piedras, sobre todo de las de más de 50 cm². La abundancia de coleópteros también se correlacionó positivamente con las variables relacionadas con la vegetación (tabla 3).

Ritmo de actividad

Hirticomus quadriguttatus demostró ser un coleóptero básicamente diurno. Su ritmo de actividad durante el día presentó dos picos de máxima actividad (figura 3) que tuvieron lugar cuando la temperatura del suelo no alcanzaba los 40°. Este antídido se mostró más activo por la mañana que por la tarde.

	Abundancia	P
1. % Suelo desnudo [% <i>bare ground</i>]	-0,263	0,293
2. % Vegetación rastrera [<i>creeping vegetation cover</i>]	0,628	0,005
3. % Vegetación elevada [<i>elevated vegetation cover</i>]	-0,154	0,543
4. Altura máxima de la vegetación [<i>maximal hight of the vegetation</i>]	0,241	0,335
5. Número de especies vegetales [<i>N. of vegetal species</i>]	0,565	0,014
6. Número de piedras [<i>N. of stones</i>]: 10-50 cm ²	0,550	0,018
7. Número de piedras [<i>N. of stones</i>]: 50-100 cm ²	0,768	0,000
8. Número de piedras [<i>N. of stones</i>]: 100-200 cm ²	0,725	0,000
9. Complejidad estructural del hábitat [<i>structural complexity of the habitat</i>] (CP1)	0,691	0,002

Tabla 3. Coeficientes de correlación de Pearson obtenidos entre las variables y la abundancia de *Hirticomus quadriguttatus* (Rossi, 1794) medidos en cada batería.

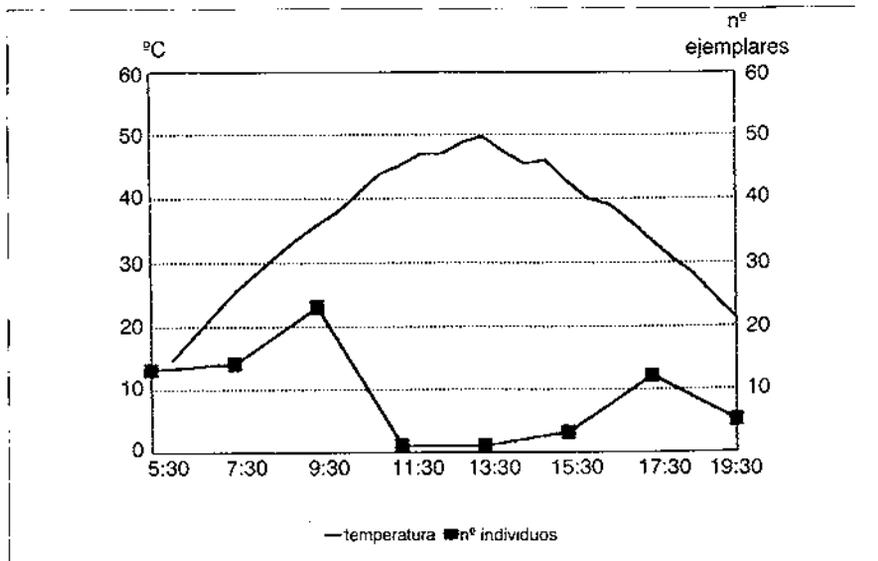


Figura 3. Ritmo de actividad diaria de *Hirticomus quadriguttatus* (Rossi, 1794) y curva de temperatura diaria sobre la superficie del suelo. Las capturas asignadas a las 5:30 pertenecen al intervalo 19:30-5:30.

DISCUSIÓN

Los coleópteros, al igual que la gran mayoría de los insectos, debido a su pequeño tamaño y a su carácter ectotermo, son extremadamente sensibles a las condiciones ambientales. En condiciones de estrés térmico como las que sufren en el área de estudio durante el período estival, estos coleópteros tienen que producir respuestas que les permitan evitar temperaturas excesivamente peligrosas para el desarrollo de sus funciones vitales. Con este fin, los insectos diurnos han desarrollado una serie de estrategias comportamentales entre las que se encuentran el ajuste de su ciclo de actividad a las horas del día en que la temperatura es más favorable y la selección de los lugares que les permita una mayor protección contra las temperaturas adversas. Nuestros resultados apoyan una respuesta combinada de estas dos estrategias por parte de *H. quadriguttatus*.

La selección de los lugares con mayor complejidad estructural y mayor número de refugios demostrada por este antídico pone de relevancia la importancia del tipo de hábitat para las poblaciones de insectos. En otros estudios ya se ha puesto de manifiesto el papel que tienen la complejidad estructural del hábitat (Farinós y Atienza, 1993) y la presencia de refugios (Lys et al., 1994) en el mantenimiento de poblaciones de coleópteros, y también pueden encontrarse resultados similares en otros grupos animales que comparten con los insectos su pequeño tamaño (Thompson, 1982). Se puede considerar que cambios en la complejidad del hábitat conllevan grandes diferencias en el microclima utilizado por los organismos. De este modo, una menor complejidad estructural del hábitat implica una mayor incidencia de las radiaciones solares en el suelo y por lo tanto una mayor reradiación (Geiger, 1965). Esto provoca un aumento de temperatura muy notable en la capa de aire más cercana a la superficie del suelo, ambiente en el que se desenvuelven los insectos del suelo y que les lleva a la búsqueda de los entornos más favorables que no pongan en peligro su supervivencia.

Aunque *H. quadriguttatus* restringió sus períodos de actividad a las horas del día en que la temperatura del suelo no superaba 40° C, sus picos máximos se localizaron por encima de los 30° C, por lo que podemos considerarlo un coleóptero relativamente estenotermo. En la zona de estudio se ha observado que 40° C es una temperatura crítica para diversas especies de coleópteros (pertenecientes a los taxones Elateridae y Caraboidea, *Obs. Pers.*). Hay que tener en cuenta que alrededor de los 50° C empiezan a desnaturalizarse ciertas proteínas corporales (Schmidt-Nielsen, 1990), por lo que las temperaturas alcanzadas en el suelo en este área durante las horas centrales del día son críticas para la mayoría de organismos que lo habitan. Probablemente por este motivo, *H. quadriguttatus* permanece activo por la mañana hasta que la temperatura alcanza los 40° C, momento en el que se refugia bajo las piedras, ya que éstas pueden ofrecer temperaturas de hasta 20° C menos (datos no publicados).

En un futuro sería interesante comprobar si los patrones mostrados por esta especie se repiten en otros hábitats, así como conocer con más precisión sus requerimientos térmicos mediante estudios en laboratorio.

AGRADECIMIENTOS

Queremos dar las gracias a las siguientes personas que nos han ayudado en este trabajo: a S. P. Farinós, D. García-Cuenca, C. Garriga, J. C. Illera, P. Ingelmo y C. Navas por ayudarnos en el campo; a P. González y J. I. Gutiérrez por determinar las plantas, a P. García por la ilustración del antídoto, y a J. P. Zaballos por sus acertados consejos. Agradecemos también las facilidades ofrecidas por el Canal de Isabel II durante el trabajo de campo. Este estudio ha sido parcialmente subvencionado por la Universidad Complutense de Madrid (Proyecto PR189/92-4024).

Bibliografía

- BAARS, M. A. 1979. Catches in pitfall traps in relation to mean densities of carabid beetles. *Oecologia* 41:25-46.
- BARTHOLOMEW, G. A. 1981. A matter of size: an examination of endothermy in insects and terrestrial vertebrates. En: B. Heinrich (ed.) *Insect thermoregulation*. Wiley & Sons. Nova York., pp. 45-78.
- BHATTACHARYYA, H. 1981. Theory and methods of factor analysis and principal components. En: D. E. Capen (ed.) *The use of multivariate statistics in studies of wildlife habitat*. USDA Forest Service, Vermont., pp. 72-79.
- BONADONA, P. 1991. *Les Anthicidae de la faune de France*. Société linnéenne de Lyon. Lyon.
- BUCCIARELLI, I. 1980. *Fauna d'Italia: Coleoptera, Anthicidae*. Ed. Calderini. Bologna.
- EBERHARDT, L. L. 1976. Quantitative ecology and impact assessment. *J. Environ. Manage.* 4:27-70.
- FARINÓS, G. P. Y ATIENZA, J. C. 1993. Habitat selection in the carabid beetle *Campanita maderae*. *Aegyptus*, 11:67-70.
- FERNÁNDEZ ESCUDERO, I., TINAUT, A. Y RUANO, F. 1993. Rock selection for nesting in *Proformica longiseta* Collingwood, 1978 (Hymenoptera, Formicidae) in a Mediterranean high mountain. *Int. J. Biometeorol.* 37:83-88.
- GEIGER, R. 1965. *The climate near the ground*. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts.
- GREENSLADE, P. J. M. 1964. Pitfall trapping as a method for studying populations of carabidae (Coleoptera). *J. Anim. Ecol.* 33:301-310.
- JAMES, F. C. Y MCCULLOCH, CH. E. 1990. Multivariate analysis in ecology and systematics: panacea or Pandora's box? *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 21:129-166.
- KLOPFER, P. H. Y GANZHORN, J. U. 1985. Habitat selection: behavioural aspects. En: M. L. Cody (ed.) *Habitat selection in birds*. Academic Press. Orlando., pp. 435-453.
- LUFF, M. L. 1975. Some features influencing the efficiency of pitfall traps. *Oecologia* 19:345-357.
- LYS, J.-A., ZIMMERMANN, M. Y NENTWIG, W. 1994. Increase in activity density and species number of carabid beetle in cereals as a result of strip-management. *Entomol. exp. appl.* 73:1-9.
- MANLY, B. F. J., MCDONALD, L. L. Y THOMAS, D. L. 1993. *Resource selection by animals. Statistical design and analysis for field studies*. Chapman & Hall, Londres.

- MURDOCH, W. W., EVANS, F. C. Y PETERSON, C.H. 1972. Diversity and pattern in plants and insects. *Ecology* 53:819-829.
- NÈVE, G. 1994. Influence of temperature and humidity on the activity of three *Carabus* species. En: K. Desender *et al.* (ed.) *Carabid Beetles: Ecology and Evolution*. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht., pp. 189-192.
- NÈVE, G. Y BAGUETTE, M. 1990. Spatial behaviour and microhabitat preferences of *Carabus auronitens* and *Carabus problematicus* (Col. Carab.). *Acta Oecologica* 11:327-336.
- ORIAN, G. 1991. Habitat selection. *Am. Nat.* 137 (Supplement):1-30.
- RICE, W. R. 1989. Analyzing tables of statistical tests. *Evolution* 43:223-225.
- SAVAGE, R. E. 1931. The relation between the feeding of the herring off the east coast of England and the plankton of the surrounding waters. *Fishery Investigation, Ministry of Agriculture, Food and Fisheries, Series 2*, 12:1-88.
- SCHMIDT-NIELSEN, K. 1990. *Animal physiology, adaptation and environment*. Fourth edition. Cambridge University Press. Nova York.
- SKALSKI, J. R. 1987. Selecting a random sample of points in circular field plots. *Ecology* 68:749.
- SOKAL, R. Y ROHLF, F. J. 1981. *Biometry*. W.H. Freeman & Company, Nova York.
- THOMPSON, S. D. 1982. Structure and species composition of desert heteromyid rodent species assemblages: effects of a simple habitat manipulation. *Ecology* 63:1313-1321.
- UHMANN, G. 1992. Die Anthicidae der Iberischen Halbinsel. 22. Beitrag zur Kenntnis der Anthicidae. *Mitt. Münch. Ent. Ges.* 82:87-180.
- ZAR, J. H. 1984. *Biostatistical analysis*. 2nd. ed. Prentice-Hall. Nova Jersey.