

# Variacions estacionals de l'abundància dels tenebrionids (Coleoptera, Tenebrionidae) a l'illa del Toro (Calvià, Mallorca)

Miquel PALMER i Guillem X. PONS

## SHNB



SOCIETAT D'HISTÒRIA  
NATURAL DE LES BALEARS

Palmer, M. i Pons, G.X. 1996. Variacions estacionals de l'abundància dels Tenebrionidae (Coleoptera, Tenebrionidae) a l'illa del Toro (Calvià, Mallorca). *Boll. Soc. Hist. Nat. Balears*, 39: 167-175. ISSN 0212-260X. Palma de Mallorca.

Es documenten els canvis al llarg d'un any en el nombre d'individus de les espècies de Tenebrionidae (Coleoptera) que viuen a l'illa del Toro (Sud de Mallorca, Mediterrània Occidental). Les abundàncies de *Phylan semicostatus* (Mulsant i Rey, 1854) i *Alphasida depressa* (Solier, 1836) poden qualificar-se de molt elevades i semblen estar associades amb variables climàtiques. Per a la primera espècie, temperatura i precipitació expliquen fins al 85% de la variància. De la comparació entre els valors d'abundància a l'illa del Toro i a dos illots propers (l'illa des Malgrat i l'illa dels Conills) es pot concloure que la presència de rates (*Rattus rattus*) és un factor negatiu. Les dades aportades són les primeres estimes d'abundància d'invertebrats a illots costaners de les Balears, per tant poden servir de control per a futures avaluacions de la qualitat mediambiental de l'àrea.

**Paraules clau:** abundància, insularitat, Tenebrionidae, illes Balears, Mediterrània occidental.

SEASONAL CHANGES OF ABUNDANCE OF DARKLING BEETLES (COLEOPTERA, TENEBRIONIDAE) FROM THE ILLA DEL TORO (CALVIÀ, MALLORCA). Seasonal changes on the number of individuals of all Tenebrionidae species found in the illa del Toro (South of Mallorca, Western Mediterranean) are documented. Abundance of *Phylan semicostatus* (Mulsant i Rey, 1854) and *Alphasida depressa* (Solier, 1836) can be considered high, and they seem to be associated to climatic variables. Concerning the first, temperature and precipitation explain 85% of variance. Comparing the abundance values from *illa del Toro* and two close islets (*illa des Malgrat* and *illa dels Conills*), it can be concluded that presence of rats (*Rattus rattus*) is a negative factor. The data presented here are the first estimations of abundance for inshore islets from the Balearics. Therefore, they may be used as control in future evaluations of the environmental quality of the area.

**Keywords:** abundance, insularity, Tenebrionidae, Balearic Islands, Western Mediterranean.

Miquel PALMER, Laboratoire d'Entomologie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 45, rue Buffon. 75005 Paris, France; Guillem X. PONS, Institut Mediterrani d'Estudis Avançats (IMEDEA-CSIC). Campus UIB, Crta. Valldemossa, km 7,5. 07071 Palma de Mallorca.

Recepció del manuscrit: 26-ago-96; revisió acceptada: 6-nov-96.

## Introducció

Els factors clau que afecten la densitat de població en els insectes van des del parasitisme, a la depredació o la fam (Stilling, 1988). Pareix que tots aquests factors actuen allunyant les densitats reals de les que es derivarien d'una teòrica situació d'equilibri. Aquestes densitats de població són mantingudes per davall del que es podria esperar en funció del recurs disponible (Spence, 1979; Strong, 1982; Dijk i Den Boer, 1992). S'ha postulat que l'efecte d'aquests factors sobre els primers estats de desenvolupament larvari poden eliminar tota possibilitat de competència degut a les baixes densitats de població (Strong, 1984).

Aquestes consideracions generals contrasten amb el fet de que han estat descrits alguns casos de fluctuacions dependents de la densitat de població, la qual cosa suggereix la possibilitat de poblacions limitades per la quantitat de recurs disponible (Lenski, 1984; Davies, 1987; Stilling, 1988; Palmer *et al.*, 1989; Hanski i Cambefort, 1991). Algunes comunitats de tenebrionids en podrien ser un exemple (Doyen i Tschinkel, 1974; Calkins i Kirk, 1975; Martin i Seva, 1991). Els resultats experimentals amb tenebrionids són contradictoris. Així, Ward i Seely (1996) recentment han trobat evidències de l'existència de competència, tot el contrari que Wise (1981) qui treballa amb un disseny experimental molt semblant a l'anterior.

La competència és freqüentment aduïda a l'hora d'explicar les variacions de densitat de població, però les evidències són en la majoria de casos indirectes i dèbils (Niemelä, 1993). Això

suggereix l'interès de portar a terme estudis dintre de sistemes simplificats per tal de dilucidar els factors que estructuraren les comunitats naturals. Aquesta simplicitat la trobam, per exemple, als illots costaners. En aquest article es descriu el cicle fenològic de les tres de les quatre espècies de tenebrionids que viuen a un petit illot del sud-est de Mallorca l'illa del Toro (Calvià). Les tres espècies són àpteres, per la qual cosa es poden descartar fenòmens d'emigració o immigració. Aquest escenari extraordinàriament simple, completat amb la presència de dos vertebrats com a possibles depredadors i un aport exogen de matèria orgànica, pareix adient per explorar els factors que afecten a la densitat de població.

S'ha de dir que els resultats que es presenten aquí no resolen el problema, degut a que el mètode emprat només permet la seva descripció, i no l'explicació de les causes. S'ha de considerar que aquesta és una passa necessària per a què, en un futur proper, es puguin dissenyar els experiments manipulatius més adequats.

Independentment de l'interès teòric, aquestes dades permeten comparar canvis observats amb els produïts a altres moments o indrets. Així, l'objectiu del present treball és també fornir dades per a una illa concreta i comparar-les amb les d'illes veïnes. S'ha de considerar, també, la qualitat de testimoni de les dades presentades, ja que poden servir en un futur per avaluar els canvis en la qualitat mediambiental de l'àrea sense haver de recórrer a extrapolacions a altres regions o a espècies alienes.

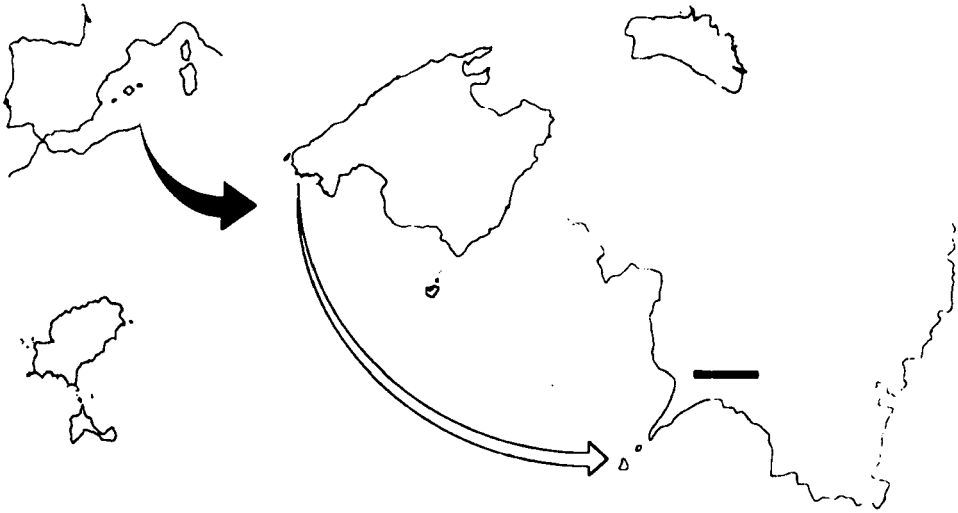


Fig. 1. Situació de l'illa del Toro. Escala gràfica: 1 km.  
Fig. 1. Location of illa del Toro. Escala bar: 1 km.

### Fisiografia de l'illa del Toro

L'illa del Toro (Calvià) està situada en el sud-est de Mallorca (Fig. 1). La seva àrea és de 0,3 ha. Es tracta d'un material quaternari, tabular, pla, d'una alçària d'uns 20 m, i amb un pendent molt suau cap al sud. La vegetació, aparentment homogènia i típicament halòfila, ocupa quasi exclusivament la plana superior. El percentatge de cobertura vegetal mitjana és del 50%. *Suaeda vera* és l'espècie vegetal més abundant, però també es poden trobar: *Arthrocnemum glaucum*, *Frankenia pulverulenta*, *Hymenolobus procumbens*, *Mesembryanthemum nodiflorum*, *Limonium* cf. *ebusitanum* i *Spergularia* sp. (Rita, com. pers.).

A l'illa es troben quatre espècies de tenebrioníds, tres de les quals són abundants. Es tracta de: *Tentyria*

*schaumi* Kraatz, 1865 *Alphasida depressa* (Solier, 1836) i *Phylan semicostatus* (Mulsant i Rey, 1854). Aquestes tres espècies són endèmiques de les Balears (Pons i Palmer, 1996), són àpteres, lapidícoles i sapròfagues. La quarta espècie, *Catomus rotundicollis* (Guérin, 1825) és escassa (menys d'un 0,5% del total d'individus observats), es troba normalment entre deixalles al·lòctones, és alada i no és endèmica de les Balears. Altres dues espècies de coleòpters han estat trobades a l'illa: *Scymus* sp. (Coccinellidae), sobre *Suaeda vera*, i *Ochtebius* sp. (Hydrophilidae), als cocons d'aigües salobres. Amb aquestes particularitats ecològiques sembla que les dues darreres espècies no estan directament relacionades amb els Tenebrionidae estudiats.

A l'illa es poden trobar dos depredadors potencials per als Tenebrionidae:

la sargantana balear, *Podarcis lilfordi toronis* (subespècie endèmica de l'illa del Toro), i la gavina de potes grogues, *Larus cachinans*. Aquesta darrera pot depredar sobre coleòpters de mida mitjana, però sembla que a l'illa del Toro l'efecte principal de la presència de gavines és la introducció de matèria orgànica semidigerida i diverses restes d'origen antròpic susceptibles de ser utilitzades com a recurs pels tenebrionids. És un fet destacable l'absència de *Rattus rattus*. Respecte a la comunitat aracnològica no pareix que cap de les espècies que hi són presents puguin depredar sobre els Tenebrionidae.

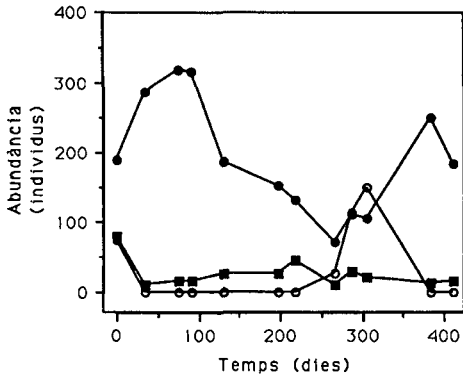
## Mètodes

El nombre d'individus de cada espècie va ser determinat per recerca intensiva d'adults a cadascun de tres (un o dos en algun cas) quadrats de 25 m<sup>2</sup> elegits a l'atzar d'una xarxa en que fou dividida l'illa. Aquesta unitat de mostreig fou elegida després d'un assaig preliminar amb 40 unitats de 0,16 m<sup>2</sup>. L'anàlisi d'aquestes dades preliminars va permetre minimitzar l'àrea mostrejada a cada visita per obtenir un error estàndard de l'ordre del 5% (Southwood, 1978). L'illa fou mostrejada dotze vegades, amb una cadència, aproximadament, mensual, des de juny de 1989 a juliol de 1990 (Taula 1).

Data	Tmàx	Tmín	P	Pmàx	Alp	Phy	Ten
15/6/89	25,4	15,2	7,5	4,6	75	189	78
19/7/89	30,5	19,8	3,1	1,4	0	286	10
26/8/89	31,6	22,3	2,8	2,8	0	318	17
27/9/89	26,4	19,8	25,2	8	0	315	16
26/10/89	20,3	14,9	0,4	0,2	0	187	26
3/1/90	16,1	11,4	12	5,2	0	153	27
23/1/90	16	8,8	13,2	7,4	0	131	44
12/3/90	16,8	10,3	2,7	2,2	27	72	11
31/3/90	15,9	9,9	16,5	7	114	110	29
20/4/90	16,5	10,6	47,1	13,5	149	105	20
4/7/90	29,7	20,2	15	15	0	249	14
31/7/90	31,7	18,9	0,4	0,4	0	183	15

**Taula 1.** Abundància de cada espècie (individus en 75 m<sup>2</sup>), i valors de les variables meteorològiques estudiades Tmàx: mitjana de les temperatures màximes; Tmín: mitjana de les temperatures mínimes; P: precipitació acumulada; Pmàx: precipitació màxima en un dia (en graus centígrads i l/m<sup>2</sup>). Ten: *Tentyria schaumii*; Alp: *Alphasida depressa*; Phy: *Phylan semicostatus*.

*Table 1.* Abundance values for all species studied (individuals/75 m<sup>2</sup>), and for the meteorological variables studied. Tmàx average of maximum temperatures; Tmín: average of minimum temperatures; P: cumulated rainfall; Pmàx: maximum rainfall in one day (in centigrad degrees and l/m<sup>2</sup>). Ten: *Tentyria schaumii*; Alp: *Alphasida depressa*; Phy: *Phylan semicostatus*.



**Fig. 2.** Variació anual de l'abundància (individus/ 75 m<sup>2</sup>) de les tres espècies estudiades. Quadrats: *Tentyria schauimi*; cercle ple: *Phylan semicostatus*; cercle buit: *Alphasida depressa*.

*Fig. 2. Seasonal changes in number of individuals per 75 m<sup>2</sup> (three sampling units joined).* Squares: *Tentyria schauimi*; closed points: *Phylan semicostatus*; open points: *Alphasida depressa*.

Les dades generades (nombre d'individus) foren utilitzades per avaluar l'associació amb diferents variables ambientals, i entre elles mateixes. Les variables ambientals utilitzades foren: temperatura màxima (*Tmàx*) i mínima (*Tmín*), precipitació acumulada (*P*) i precipitació màxima en un dia (*Pmàx*). Totes aquestes variables es refereixen a un període de 30 dies abans de cada mostratge i foren determinades per l'estació meteorològica més propera situada a 4 km de la localitat estudiada.

Degut a que es tracta de sèries temporals, és freqüent que l'abundància a un mostreig sigui funció de l'abundància al mostreig anterior. L'existència d'autocorrelació fou avaluada i resultà significativa en algun cas (per exemple, per a *P. semicostatus*,  $r = 0,67$ ,  $P =$

0,02), per la qual cosa totes les dades originals foren transformades en increments (el valor del mostreig  $n$  es resta de la del  $n-1$ ; Wilkinson, 1989). Les dades transformades no mostraren autocorrelació en cap cas.

En tres ocasions es repetí el mateix protocol a dues illes properes (menys de 4 km) i aparentment comparables respecte al tipus de vegetació, però amb la diferència de que a l'illa del Toro no hi ha *R. rattus*, mentre que a l'illa dels Conills (0,8 ha) i a l'illa des Malgrat (6,9 ha) es poden trobar rates. La comparació d'aquestes dades amb una ANOVA factorial sense repeticions (Sokal i Rohlf, 1981) permet avaluar si hi ha diferències significatives entre les abundàncies totals (suma de les abundàncies de totes les espècies de tenebrionids) de cada illa.

## Resultats

L'espècie més abundant ha resultat ser *Phylan semicostatus* (abundància mitjana a 75 m<sup>2</sup>: 191,5), seguida d'*Alphasida depressa* (30,3) i *Tentyria schauimi* (25,6). A la taula 1 es troben l'abundància de cada espècie, junt amb els valors de les variables climàtiques corresponents. Les variacions estacionals de les abundàncies dels tenebrionids de l'illa del Toro són destacables. L'interval de variació per a *P. semicostatus* va des de 318 a 75 individus per 75 m<sup>2</sup>. El perfil fenològic d'*A. depressa* és curt, caracteritzant-se per una eclosió explosiva d'adults en primavera, tot seguit de la seva absència la resta de l'any. Les altes densitats primaverals d'*A. depressa* es solapen amb els valors mínims per a *P.*

	Alp	Phy	Ten
Alp		-0,587	0,391
Phy	0,058		-0,332
Ten	0,234	0,318	

**Taula 2.** Correlació entre l'abundància de les diferents espècies. Sobre la diagonal s'indica el coeficient de Pearson i sota la diagonal la probabilitat associada.

*Table 2. Correlation among species abundance. Upper diagonal, the Pearson coefficients and below their associated probabilities.*

	Alp	Phy	Ten
T màx	-0,376 (0,228)	<b>0,814 (0,001)</b>	-0,077 (0,812)
T mín	-0,424 (0,170)	<b>0,877(&lt;0,001)</b>	-0,182 (0,572)
P	<b>0,600 (0,039)</b>	-0,025 (0,938)	0,106 (0,744)
P màx	0,123 (0,704)	0,343 (0,275)	0,204 (0,525)

**Taula 3.** Correlació entre l'abundància de cada espècie i variables ambientals. Valors del coeficient de Pearson i (entre parèntesi) de la probabilitat associada. Es resalten els casos de correlació significativa.

*Table 3. Correlation among species abundance and meteorological variables. Pearson coefficient and (in brackets) associated probability. Significant cases are boldfaced.*

*semicostatus*. Les variacions de l'abundància (nombre d'individus) es mostren a la Fig. 2.

No hi ha correlació significativa entre parelles d'espècies (Taula 2). Si es considera l'ajustament de Bonferroni per a comparacions múltiples, la correlació entre *A. depressa* i *P. semicostatus* és clarament no significativa (0,058 >> 0,016).

Contrastant amb això, l'abundància de *P. semicostatus* i *A. depressa* està significativament correlacionada amb algunes variables meteorològiques (Taula 3).

*P. semicostatus* és l'espècie més abundant, i la seva abundància mostra

una clara correlació amb variables meteorològiques. Això justifica avaluar un model predictiu de regressió. El format per *Tmín* i *Pmàx* (es va avaluar i acceptar l'absència de colinearitat  $r = 0,14$ ,  $P = 0,6$ ) explica fins el 85% de la variància ( $Abundància = -4,06 + 15,19 Tmín + 4,18 Pmàx$ ; Prob *Tmín* = 0,0003; Prob *Pmàx* = 0,028). Finalment, la suma de les abundàncies de les tres espècies està significativament correlacionada amb *Pmàx* ( $r = 0,66$ ; Prob = 0,027).

Les abundàncies (individus) de tres mostreigos simultanis a l'illa del Toro, a l'illa des Malgrat i a l'illa des Conills es mostren a la Taula 4. Hi ha signi-

	#1	#2	#3
Illa des Malgrat	36	36	43
Illa des Conills	-	31	-
Illa del Toro	47,5	58	61

**Taula 4.** Comparació entre l'abundància (suma dels tenebrionids) a tres mostratges simultanis realitzats a tres illots geogràficament propers.

*Table 4. Comparison among abundance values obtained in three simultaneous sampling from three closed islets.*

ficativament més tenebrionids (ANOVA factorial sense replicacions;  $F(2,2) = 45,3$ ;  $P < 0,05$ ) a l'illa del Toro, sense rates (*Rattus rattus*), que a les altres dues illes amb rates.

## Discussió

Tal com s'ha comentat a la introducció, amb el mètode emprat no és possible dilucidar les causes de les variacions estacionals de l'abundància. Malgrat això es pot comentar el grau d'ajustament dels resultats a dos possibles models alternatius: competència i depredació.

En primer lloc es poden examinar les conseqüències d'un model d'explotació competitiva. Es ben conegut que les taxes de descomposició de la matèria orgànica (el recurs de les espècies considerades) depèn de variables meteorològiques (Wieder i Lang, 1982). A altes temperatures el recurs esdevé inutilitzable més aviat, per tant malgrat l'aport de matèria orgànica sigui constant, el recurs realment disponible depèn de la temperatura i la precipitació (Palmer *et al.*, 1989). En aquest cas el temps (me-

teorològic) podria controlar el recurs disponible, i aquest, l'abundància de tenebrionids. La correlació significativa entre la suma de les abundàncies i certes variables meteorològiques està d'acord amb l'esperat, però també seria esperable un fet del que no hi ha evidències: la correlació negativa entre d'espècies (Taula 1). Es fa palesa la manca de dades de la demografia larvària, la importància de la qual sobre la densitat de població dels adults ha estat posada de relleu en repetides ocasions (Spence, 1979; Nelemans *et al.*, 1989; Dijk i Den Boer, 1992).

Un model alternatiu depredador-presa també mereix ser considerat. La sargantana balear (*P. lilfordi toronis*) és un depredador, d'almanco, d'una de les espècies estudiades (*P. semicostatus*, Sáez, com. pers.). Altres lacèrtids de talla similar a la sargantana balear són depredadors de tenebrionids (Seva, 1982). El percentatge de coleòpters del contingut estomacal d'un lacèrtid de Madeira (*Lacerta dugesii*) pot arribar a un 24,6% (Sadek, 1981). A tot això s'afegeix que l'activitat de la sargantana és funció del temps meteorològic (Sáez, com. pers.), per tant la covariació de l'abundància de *P. semicostatus* i les

variables meteorològiques pot ser un efecte indirecte de la depredació per sargantana.

Els valors d'abundància detectats a l'illa del Toro són molt elevats. Es lògic pensar que la seva causa estigui relacionada amb l'absència de *R. rattus* i amb l'aport per part de les gavines de matèries semidigerides d'origen antròpic. L'illa dels Conills i des Malgrat situades a aproximadament 5 km i amb unes condicions mediambientals molt semblants però amb altes densitats de *R. rattus* (Alcover, com. pers.) mostren abundàncies menors. Les rates són omnívores i poden depredar sobre coleòpters (Cheylan, 1982). A més a més, la presència de rates afecta la composició faunística (pel que fa a tenebrionids) d'un illot, amb la desaparició selectiva d'espècies endèmiques, mentre que altres no endèmiques poden ser afavorides (Palmer i Pons, 1996).

### Agraïments

Volem expressar la nostra gratitud per les suggerències del Dr. X. Bellés i per l'ajuda rebuda de J.M. González, E. Sáez, J. Rita, C.M. Martín, E. Gutiérrez, i a l'IMEDEA (CSIC). Aquest treball s'ha finalitzat en el moment que un dels autors (M. Palmer) disfrutava d'una beca a l'estranger de la DGICYT. Aquest article s'ha vist beneficiat del projecte d'investigació AMB 96-0843 de la CICYT.

### Bibliografia

- Calkins, C.O. i Kirk, V.M. 1975. Distribution of false wireworms (Coleoptera, Tenebrionidae) in relation to soil texture. *Environm. Entomol.*, 4: 373-374.
- Cheylan, G. 1982. Les adaptations écologiques et morphologiques de *Rattus rattus* a divers environnements insulaires méditerranéens: étude d'un cas d'évolution rapide. Tesina de llicenciatura. Academie de Montpellier. Université des Sciences et Techniques du Languedoc. 66 pp.
- Davies, L. 1987. Long adult life, low reproduction and competition in two sub-antarctic carabid beetles. *Ecol. Entomol.*, 12: 149-162.
- Dijk, Th.S. Van i Boer, P.J. Den. 1992. The life histories and population dynamics of two carabid species on a Dutch heathland. *Oecologia*, 90: 340-352.
- Doyen, J.T. i Tschinkel, W.F. 1974. Population size, microgeographic distribution, and habitat separation in some tenebrionid beetles (Coleoptera). *Ann. Ent. Soc. Am.*, 67: 617-626.
- Hanski, I. i Cambefort, I. 1991. Competition in dung beetles. In: Hanski, I. i Cambefort, I. (eds.). *Dung beetle ecology*: 283-305. Princeton University Press. Princeton.
- Lenski, R.E. 1984. Food limitation and competition: a field experiment with two *Carabus* species. *J. An. Ecol.*, 53: 203-216.
- Martin, C.M. i Seva, E. 1991. Morphological indices and resource partitioning in a guild of Coleoptera, Tenebrionidae at coastal sand-dunes of Alicante (SE Spain). In: Zunino, M., Bellés, X. i Blas, M.



- (eds.). *Advances in Coleopterology*. 211-222. AEC. Barcelona.
- Nelemans, M.N.E., Boer, P.J. Den i Spee, A. 1989. Recruitment and summer diapause in the dynamics of a population of *Nebria brevicollis* (Coleoptera, Carabidae). *Oikos*, 56: 157-169.
- Niemelä, J. 1993. Interspecific competition in ground-beetle assemblages (Carabidae): What have we learned?. *Oikos*, 66: 325-335.
- Palmer, M. i Pons, G.X. (en premsa). Diversity in small Western Mediterranean islets: effects of rats on beetle communities. *Acta Oecologica*.
- Palmer, M., García-Plé, C. i Morey, M. 1989. Explotación del recurso por los escarabajos coprófagos del género *Aphodius* (Coleoptera, Aphodiidae). Bases para un modelo. *Elytron*, 3: 115-124.
- Pons, G.X. i Palmer, M. 1996. *Fauna endèmica de les illes Balears*. IEB-COPOT-SHNB. Mon. Soc. Hist. Nat. Balears, 5. Palma de Mallorca. 307 pp.
- Sadek, R.A. 1981. The diet of the Madeiran lizard *Lacerta dugesii*. *Zool. J. Linnean Soc.*, 73: 313-341.
- Seva, E. 1982. *Taxocenosis de Lacértidos en un arenal costero alacantino*. Tesi Doctoral. Pub. Univ. Alacant. Alacant.
- Sokal, R.R. i Rohlf, F.J. 1981. *Biometry*. Freeman & Co. New York. 859 pp.
- Southwood, T.R.E. 1978. *Ecological methods*. Chapman i Hall Ed. Londres i New York. 524 pp.
- Spence, J.R. 1979. Riparian carabid beetles. A spontaneous question generator. In: Erwin, T.L., Ball, G.E. i Whitehead, D.R. (eds.). *Carabid beetles. Their evolution, natural history, and clasification*: 525-538. Dr. W. Junk Publishers. The Hague.
- Stilling, P. 1988. Density-dependent processes and key factors in insects populations. *J. An. Ecol.*, 57: 581-593.
- Strong, D.R. 1984. Exorcising the ghost of competition past: Phytophagous insects. In: Strong, D.R., Simberloff, D. Abele, L.G. i Thistle, A.B. (eds.). *Ecological communities: conceptual issues and the evidence*: 28-41. Princeton Univ. Press. Princeton.
- Ward, D. i Seely, M.K. 1996. Competition and habitat selection in Namib desert tenebrionid beetles. *Evol. Ecol.*, 10(4): 341-360.
- Wieder, R.K. i Lang, G.E. 1982. A critique of the analytical methods used in examining decomposition data obtained from bags. *Ecology*, 63: 1632-1642.
- Wilkinson, L. 1989. *The system for statistics*. SYSTAT Inc. Evaston, Illinois. 822 pp.
- Wise, D.H. 1981. A removal experiment with darkling beetles: lack of evidence for interespecific competition. *Ecology*, 62: 727-738.