

COLEÓPTEROS ACUÁTICOS DE LOS ESTANYS DE CAPMANY (GIRONA): HYDRADEPHAGA

I. Ribera¹, J. Isart¹ y J. A. Régil²

1. Laboratorio de Entomología y Análisis Ambiental, CSIC. Jordi Girona 18-26, 08034 Barcelona, España*.

2. Departamento de Biología Animal, Facultad de Biología, Universidad de León. 24071 León, España.

RESUM

S'han estudiat els Estanys de Capmany durant un cicle complet, i s'han trobat 49 espècies d'Hydradephaga (una de nova per a la Península). Existeixen dos cicles superposats en l'evolució de les poblacions: un de regular, intern i previsible (el cicle natural de desenvolupament), i un altre d'irregular, extern i imprevisible (les variacions de pluviositat). Quan es troben en fase es produeix un gran augment del nombre d'individus.

Es detecten dues estratègies per aprofitar els períodes irregulars de producció massiva, propis d'aquest tipus de sistemes temporals i immadurs. Unes espècies viuen exclusivament als estanys, tenen el seu màxim de densitat d'adults al començament del cicle i es reproduïxen després d'assolir aquest màxim. Es poden considerar espècies típiques de grans estanys temporals. El segon grup és present a tots els hàbitats de la zona. Quan els estanys s'omplen alguns adults els colonitzen, es reproduïxen i assoleixen les màximes densitats quan comencen a assecat-se. Els adults es concentren de manera transitòria en les restes d'aigua i als hàbitats artificials, per a dispersar-se o desaparèixer posteriorment, mantenint tan sols poblacions residuals fins a l'inici d'un nou cicle. Es poden considerar espècies oportunistes.

RESUMEN

Se han estudiado los Estanys de Capmany durante un ciclo completo, encontrando 49 especies (una nueva para la Península). Existen dos ciclos superpuestos en la evolución de las poblaciones: uno regular, interno y predecible (el ciclo natural de desarrollo) y otro irregular, externo e impredecible (las variaciones en la pluviosidad). Cuando están en fase se produce un gran aumento del número de ejemplares.

Se detectan dos estrategias entre los Hydradephaga para aprovechar los pulsos irregulares de producción masiva propios de este tipo de sistemas temporales e inmaduros. Unas viven exclusivamente en las lagunas, tienen su máximo de densidad de adultos al principio del ciclo y se reproducen después de alcanzar este máximo. Se pueden considerar especies típicas de grandes lagunas temporales. El segundo grupo está presente en todos los hábitats de la zona. Cuando las lagunas se llenan algunos adultos las colonizan, se reproducen y alcanzan las densidades máximas cuando empiezan a secarse. Los adultos se concentran de modo transitorio en los restos de agua y en los hábitats artificiales, para posteriormente dispersarse o desaparecer, manteniendo únicamente poblaciones residuales hasta el inicio del nuevo ciclo. Se pueden considerar especies oportunistas.

ABSTRACT

The Capmany fens are two medium-sized temporary ponds associated with which are some artificial habitats. They fill with rain water on an irregular cycle. The Hydradephaga of five habitats are studied in detail over one complete cycle lasting two years.

Forty-nine species have been found, one of them new for the Iberian Peninsula [Hydraticus

* I. Ribera, adreça de correspondència: c/ Dr. Massana 14, 2. 08760 Martorell, España.

seminiger (DeGeer, 1774)]. Study of the variation in number of species and of the relative abundance of individual populations indicates that there are two cycles: an irregular, external and unpredictable cycle, caused by variations in the amount of rain, being superimposed on a regular, internal and predictable cycle, associated with the natural life cycles of the species. When this two cycles are in phase, there is a large increase in the number of individuals. The diversity within different habitats is more constant, being almost the same all the year around during the whole of the cycle.

The Hydradephaga are adapted to use the irregular pulse of mass production typical of these kind of temporary, immature habitats. There are two different strategies among the resident species. One group lives exclusively in the fens, has their maximum density of adults at the beginning of the cycle, and reproduces after this maximum. When the fen dries, they disappear, probably as drought-resistant forms, till the next wet episode. These can be considered species typical of big temporary habitats.

The second group are present in all the habitats of the area, including the artificial ones. When the fens are filled some adults colonize them, reproduce and reach the maximum density when the fens are beginning to dry. The adults then concentrate in the remaining water bodies and in the artificial habitats, and then disperse or disappear, keeping only residual populations until the next wet episode. They can be considered opportunistic species.

Keywords: artificial habitats, Girona, Hydradephaga, temporary fens.

INTRODUCCIÓN

Los *estany*s de Capmany son dos lagunas temporales de ciclo irregular, situadas en la comarca del Alto Ampurdán (Girona). Son hábitats de gran interés, dado el buen estado de conservación en el que se encuentran, la escasez de grandes lagunas temporales en el norte de la Península y su situación biogeográfica (en las proximidades del paso natural de la Junquera).

El examen de una serie de muestras de la zona cedidas por Miguel Alonso, junto a algunos muestreos preliminares, hicieron que se plantease un estudio más detallado de las comunidades de coleópteros acuáticos a lo largo de un ciclo natural de llenado y secado de los estanques. En este trabajo se exponen la información general del estudio y los datos referentes a los Hydradephaga (Coleoptera: Haliplidae, Gyrididae, Hygrobiidae, Noteridae y Dytiscidae). En posteriores trabajos se expondrán los datos relativos a los Palpicornia.

Otra información preliminar sobre los coleópteros acuáticos de la zona se expone en Ribera (1992) y Ribera e Isart (1990).

MATERIAL Y MÉTODOS

Se han muestreado las lagunas y algunos hábitats artificiales asociados durante dos años. El estanque se secó por completo a principios de la primavera de 1989. Durante ese año se efectuaron algunos muestreos de control en los hábitats artificiales de la zona, que constituyen zonas de refugio por ser los únicos restos de agua permanente. En invierno de 1990 se vuelven a llenar los estanques, que permanecen con agua hasta el verano de 1990, empezando a disminuir el nivel sobre el mes de junio y secándose completamente en septiembre-octubre. Durante este período se efectuaron muestreos con una periodicidad aproximadamente mensual, hasta enero de 1991.

En total se tienen 76 muestras, con 7.995 ejemplares de Hydradephaga pertenecientes a 49 especies (relacionadas en la Tabla 1).

En la mayoría de los muestreos se ha utilizado una red triangular de 50 cm de lado, con un fondo de 50 cm de profundidad y una malla de 0.1 mm. Se ha procurado en todo momento uniformizar el esfuerzo de muestreo, con el fin de obtener muestras que puedan ser consideradas semicuantitativas. Usualmente se han hecho tres series de diez o doce redadas por muestra. Tras cada una se recogían todos los ejemplares de coleópteros acuáticos presentes en la red, adultos y larvas.

De cada muestra se han tomado una serie de variables físico-químicas (temperatura, conductividad, pH y potencial Redox) y ambientales (tipo y cantidad de vegetación y detrito, tipo de sustrato, tamaño y forma del hábitat, presencia de otros grupos zoológicos y transparencia del agua). En la Tabla 2 se da el nivel de agua aproximado de los distintos hábitats a lo largo del ciclo.

Descripción de los hábitats

En la Figura 1 se representa de modo esquemático la situación de los distintos hábitats en la zona.

Estanque inferior

El estanque inferior de Capmany es una laguna temporal de un diámetro máximo de 400 a 500 m, de poca profundidad (2 a 3 m), formada por acumulación de agua de lluvia. Su ciclo de llenado es irregular, aunque suele inundarse con las lluvias de otoño o a principios de invierno.

Dependiendo del volumen alcanzado, y de las variaciones del clima, puede permanecer con agua hasta la primavera o el verano siguientes, aunque en ocasiones ha permanecido con agua durante todo un ciclo anual. Algunos años, por el contrario, no llega a llenarse, permaneciendo completamente seca o con algo de agua durante dos o tres meses.

Cuando la laguna está inundada se desarrolla una abundante vegetación acuática, tanto en los márgenes como en el interior, vegetación que va variando al avanzar el ciclo hasta secarse por completo al desaparecer el agua, siendo sustituida por juncos y espadañas.

A medida que el estanque se seca, se observa una mayor presencia de algas filamentosas verdes y de diversos macrófitos acuáticos, para finalmente aumentar enormemente el volumen de materia vegetal muerta, disminuyendo el potencial Redox y produciéndose fondos anóxicos en algunos casos.

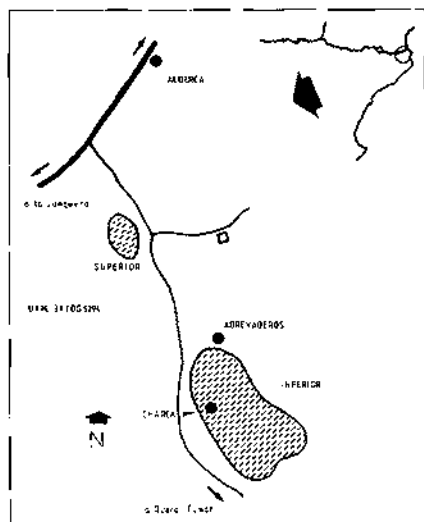


Figura 1. Esquema de la situación de los Estanys de Capmany y los hábitats asociados.

Figure 1. Situation of the Capmany fens and the associated habitats.

La temperatura en los meses iniciales se mantuvo en torno a 10-15°C, para aumentar en verano, y cuando el volumen de agua ya estaba muy disminuido, hasta los 20-25°C en las horas de máxima insolación. La conductividad inicial era de 200-250 μS , fue aumentando hasta alcanzar valores en torno a 1500 μS al final del ciclo. El pH inicial era de 8 unidades, fue disminuyendo hasta alcanzar un mínimo de 6 unidades en los meses de verano, para aumentar después (hasta aproximadamente 7.5 unidades) en las charcas residuales. El potencial Redox inicial era de 150-200 mV, descendiendo hasta valores en torno a 100 mV. El agua se mantuvo clara hasta el final.

Durante todo el ciclo los anfibios son muy abundantes, no se ha detectado la presencia de peces (probablemente debido a la ausencia de agua permanente), aunque sí hay abundantes aves acuáticas en los períodos de máximo nivel.

Estanque superior

A unos doscientos metros del estanque inferior y veinte metros por encima, se encuentra otro estanque de características similares, pero de dimensiones más reducidas (unos 150 m de diámetro máximo). Los dos estanques se llenan simultáneamente, pero el superior, debido a su menor volumen, se seca antes (en el ciclo estudiado, dos o tres meses antes). La evolución de la vegetación es esencialmente similar a la del estanque inferior.

La conductividad es algo menor (se mantiene siempre en torno a 200-250 μS), el pH inicial es el mismo, aunque llega a valores menores al final del ciclo (hasta 5 unidades), del mismo modo que el Redox, que llega a valores próximos a cero. El agua se mantiene también trasparente a lo largo del ciclo.

Charca

En el centro del estanque inferior se ha excavado una charca de forma rectangular y paredes verticales, de 6x3 m de superficie y 1.5 m de profundidad. Esta charca constituye el único resto de agua permanente cuando el estanque se seca.

Cuando el estanque inferior está inundado es impracticable, siendo posible acceder a ella sólo cuando el nivel ha descendido y la superficie inundada es inferior al 20% aproximadamente.

En este hábitat se produce una evolución similar a la del estanque inferior: a medida que avanza el ciclo aumenta el desarrollo vegetal, hasta un máximo que coincide con el momento en el que queda aislada por secarse la superficie circundante.

A partir de este momento se produce un cambio en las condiciones, gran parte de los macrófitos que la cubrían mueren, desarrollándose en ocasiones grandes masas de algas filamentosas o de algunos macrófitos flotantes. Finalmente esta vegetación también disminuye de volumen, formándose un potente fondo anóxico.

Debido a la morfometría de la cubeta, profunda y de paredes muy verticales, y por estar protegida en las orillas por un cañaveral de distintos tipos de juncos en ocasiones de más de dos metros de altura, la mezcla natural por acción del viento es casi inexistente. Sin embargo, las mezclas por acción artificial son frecuentes.

La temperatura es semejante a la del estanque inferior, pero la conductividad es superior. El pH es de 7.5-8 unidades, con una ligera tendencia a aumentar al avanzar el ciclo. El agua aparece siempre turbia, probablemente también debido a la acción de la mezcla artificial.

Abrevaderos

En una de las orillas del estanque inferior hay tres abrevaderos de hormigón de 2x0.5 m. Estos abrevaderos son utilizados por ovejas la mayor parte del año (excepto en invierno), estando llenos siempre. El agua proviene de un pozo, llena el primer abrevadero y rebosa a los otros dos.

Los tres abrevaderos se han considerado conjuntamente, por ser en general semejantes, con las mismas especies y variaciones paralelas en los números de ejemplares.

La temperatura en invierno suele estar entre los 10-15°C, y en verano entre 15°C y 25°C. Al ser el volumen de agua muy reducido, la temperatura en estos hábitats es muy variable, siendo las medidas puntuales muy poco representativas. La conductividad se mantiene más constante, en torno a 1000 μ S. El pH normal es de 7.5-8 unidades, alcanzando puntualmente valores en torno a 9. El potencial Redox está en torno a 150-200 mV. No se desarrolla vegetación acuática, salvo un fitoplancton en ocasiones muy abundante, que enturbia por completo el agua. En los meses en que el ganado abreva el agua se renueva con frecuencia (usualmente después de cada uso), siendo el desarrollo de este fitoplancton mucho menos abundante.

Se han tomado dos muestras de otro abrevadero de la zona, los de la masía de Querafumat, aunque debido a la mayor distancia (cerca de dos kilómetros) no se han incluido en el estudio detallado, teniéndose únicamente dos muestras, una del inicio y otra del final del ciclo.

Alberca

Aproximadamente a un kilómetro del estanque inferior se encuentra una alberca de riego de hormigón, de 5x3 m de superficie y 1 m de profundidad.

Esta alberca, al igual que los abrevaderos, puede actuar como refugio (no se han hallado larvas de ninguna especie, a excepción de una de *Dytiscus marginalis*). Sin embargo, por ser de dimensiones mayores, y por estar en ocasiones vacía, presenta algunas características particulares.

La alberca es alimentada de forma continua por una tubería de poco caudal (de unos 4 cm de diámetro), que llega a la superficie conducida por un canal abierto de sección semicircular y unos 20 cm de ancho. En este canal se forma una pequeña charca de agua, de unos 5 cm de profundidad, que se ha muestreado en alguna ocasión.

La alberca estuvo vacía desde febrero a abril de 1990. La temperatura es similar a la del resto de los hábitats, aunque por ser el volumen mayor que en los abrevaderos es más constante. La conductividad es más baja (el origen del agua es distinto), manteniéndose en torno a 300-350 μ S. El pH está alrededor de las 7.5-8.5 unidades, y el potencial Redox de los 150-200 mV. Se desarrolla también un fitoplancton abundante en ocasiones, con una mayor permanencia debido a la menor tasa de renovación del agua.

RESULTADOS

Faunísticos

En la Tabla 1 se relacionan las especies encontradas, señalando las novedades faunísticas. De acuerdo a Franciscolo (1979) y Millán (1991) se han dividido las especies en cuatro grandes grupos corológicos, las de ámbito suprapaleártico (extrapale-

árticas en la terminología de Millán, 1991), las de amplia difusión paleártica, las de distribución fundamentalmente europea y las especies mediterráneas. No se ha encontrado ningún endemismo ibérico. En la Tabla 3 se dan el número de especies y ejemplares pertenecientes a cada grupo corológico.

Predominan las especies paleárticas y mediterráneas, con la presencia de algunos elementos europeos. Cabe destacar, entre las paleárticas, las especies propias del norte y centro de Europa (como *Hydaticus seminiger*). Esto puede indicar que se trata de una zona de mezcla, de transición o de entrada de elementos paleárticos junto con los propiamente mediterráneos, facilitada por el paso natural de la Junquera y por la diversidad de ambientes presentes en una zona relativamente pequeña.

Teniendo en cuenta las abundancias relativas y no el número de especies, los elementos mediterráneos son claramente dominantes, debido fundamentalmente a las especies del género *Graptodytes*.

La cita de *Hydaticus seminiger* es la primera para la península ibérica. Se trata de una especie de difusión eurosiberica, propia de Europa septentrional y central, limitada por la Francia meridional y la Italia central (Franciscolo 1979, Guignot 1931-33). Se trata de dos hembras aisladas, probablemente divagantes, debido a la gran capacidad de vuelo de la especie. No se han encontrado más ejemplares desde febrero de 1990, por lo que no es probable que se trate de una población establecida, aunque las capturas de esta especie suelen ser de ejemplares aislados, poco numerosos.

Evolución de las poblaciones

En el Apéndice se relaciona el número de ejemplares de cada especie hallado en los distintos hábitats a lo largo del período de muestreo.

La mayoría de adultos de Hydradephaga son más abundantes en verano y otoño, cuando aparece la nueva generación del año. En 1989 los estanques permanecieron secos la mayor parte del año, manteniéndose las poblaciones con densidades bajas en los hábitats residuales de la zona. En 1990 el estanque se llenó a principio de invierno, por lo que se mantuvo lleno durante la primavera y el inicio del verano. Esto produjo unas condiciones muy favorables, a diferencia del año anterior, detectándose un aumento exponencial en el número de ejemplares capturados. En los meses de primavera y verano (especialmente en mayo y junio) se capturaron gran número de larvas de diversas especies en los dos estanques.

El número de especies permanece mucho más constante. Aumenta algo al llenarse los estanques, para bajar después otra vez, alcanzando de nuevo los valores máximos en octubre-noviembre (la época de emergencia de los nuevos adultos). El máximo número de especies encontradas entre los distintos hábitats en una misma fecha es de 29 (en el mes de octubre).

En la Figura 2 se representan el número de especies, el número de ejemplares y la diversidad (calculada mediante el índice de Shannon, $-\Sigma p_i \log_2 p_i$) en los distintos hábitats para las distintas fechas de muestreo.

En el estanque inferior (Fig.2.a) se produce un rápido aumento de las poblaciones muy poco después del llenado, produciéndose un máximo a los tres o cuatro meses. Posteriormente, a medida que el estanque se seca, la densidad de las poblaciones disminuye, con una pequeña recuperación en octubre-noviembre debida,

probablemente, a la coincidencia con el aumento natural del número de adultos por las nuevas emergencias.

El número de especies aumenta de modo más pausado al avanzar el ciclo, alcanzando el máximo en el mes de junio, y disminuyendo después muy rápidamente al secarse el estanque. Se observa también un aumento relativo en los meses de otoño.

La diversidad es el parámetro que permanece más constante a lo largo del ciclo, en torno a valores de 2.5-3, con un máximo de 3.1 coincidiendo con el máximo número de especies.

El estanque superior (Fig.2.b) sigue una evolución similar al inferior, teniendo en cuenta que el ciclo es más corto y el número de especies menor. Esta disminución es lo esperado teniendo en cuenta su menor superficie.

La evolución de la charca en los meses en que es practicable -cuando el estanque inferior está seco o casi seco- (Fig.2.c) muestra una mayor constancia del número de especies y de la diversidad (que se mantiene en torno a 1.5-2, menor que en el estanque inferior). La densidad de las poblaciones aumenta al secarse el estanque inferior, probablemente por ser el único resto de agua permanente y actuar como refugio. Sin embargo esta situación no se mantiene, disminuyendo la densidad enseguida para alcanzar valores más estables, similares a los que se encontraron antes de llenarse el estanque y más acordes con la capacidad de producción del medio.

Los abrevaderos (Fig.2.d) actúan también como un refugio cuando el estanque se seca. El número de ejemplares capturados aumenta exponencialmente, manteniéndose a niveles muy altos durante algunos meses, para caer después, como en el caso de la charca, a las densidades normales que el hábitat permite. El número de especies es aquí también variable, debido a la presencia, en las épocas de mayor diversidad en los estanques, de ejemplares divagantes inmaduros (caso, p.e., de los *Agabus nebulosus* encontrados en mayo), y que no permanecen en ellos más que un tiempo muy limitado. La diversidad es más constante, debido a la poca importancia de las poblaciones de estas especies ocasionales.

La alberca (Fig.2.e) presenta un comportamiento muy semejante a los abrevaderos, aunque algo más regular, debido a sus mayores dimensiones. La evolución del número de ejemplares es la misma, pero el número de especies es claramente superior, debido también a su mayor volumen, aunque en este caso el efecto parece consistir fundamentalmente en permitir la presencia regular de especies de mayor tamaño (*Colymbetes*, *Meladema* o *Dytiscus*). También se observa la presencia de especies divagantes ocasionales (*Eretes sticticus*, *Deronectes opatrinus*, etc). La diversidad es mayor y más constante que en los abrevaderos, manteniéndose en torno a 2-2.5, con un máximo de 3.2 (que es también la más alta encontrada en el conjunto de hábitats de la zona).

No se observa discontinuidad en el número de ejemplares o de especies tras el período en el que estuvo vacía (más de tres meses), lo que pone de manifiesto el carácter subordinado de este hábitat respecto a los estanques.

La distribución del número de ejemplares por especie es habitual: un número reducido de especies muy abundantes, seguido de una larga cola de especies con pocos ejemplares. Estas últimas pueden ser especies ocasionales, con ejemplares divagantes, o estar bien establecidas en la zona, pero a densidades muy bajas. Distinguir entre los dos grupos es siempre difícil, pero es probable que especies que se

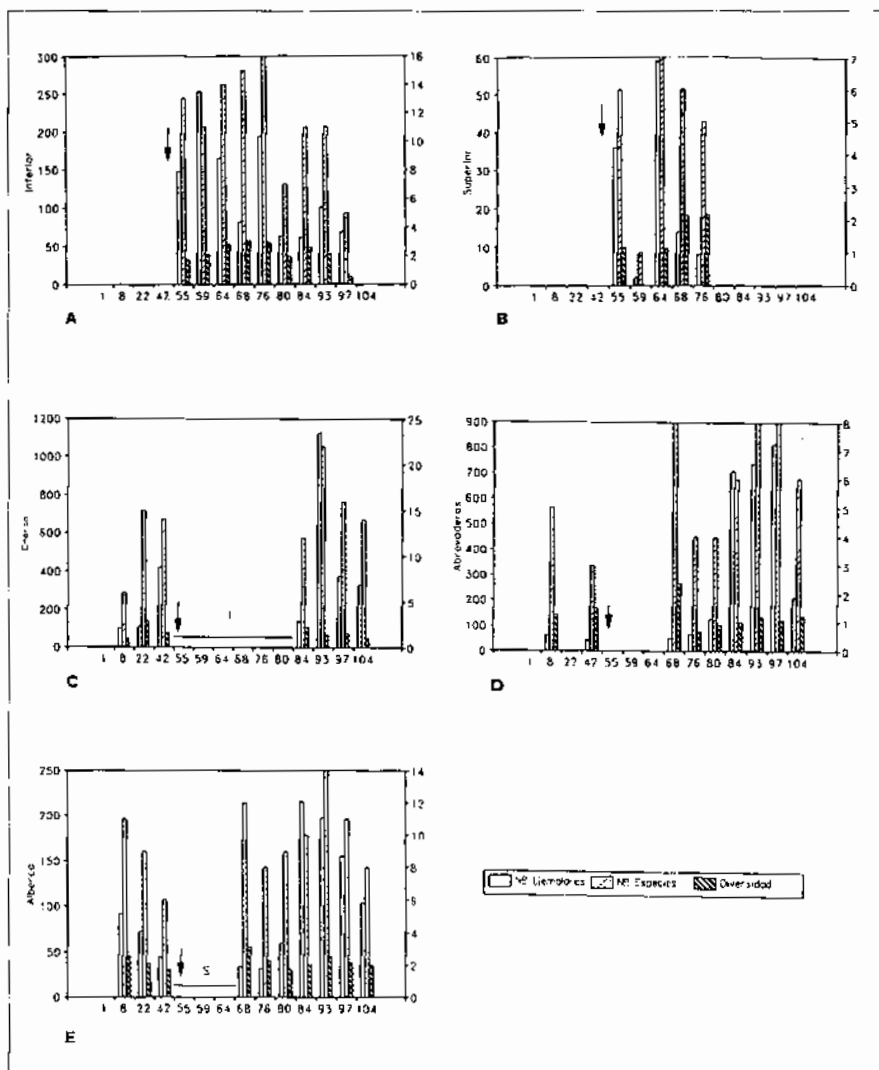


Figura 2. Evolución del número de ejemplares, el número de especies y la diversidad en los distintos hábitats estudiados. En abscisas, número de semanas desde el inicio de los muestreos. La flecha indica el momento en el que los estanques se llenan.

I: período en el que la charca está inundada.

S: período en el que la alberca está seca.

Figure 2. Evolution of the number of species, specimens and the diversity in the different studied habitats. In abscisses, number of weeks since the beginning of the sample period. The arrow shows when the ponds are filled.

I: the pond was flooded.

S: the reservoir was dry.

han encontrado repetidas veces a lo largo de los dos años del estudio, aunque siempre en números muy reducidos, sean habituales, como *Stictotarsus duodecimpustulatus* o *Graptodytes bilineatus*. Son además especies que se encuentran muchas veces en número reducido en otros tipos de hábitats.

Claramente ocasionales son *Eretes sticticus*, por ejemplo, o las tres especies de *Gyrinus* encontradas, que suelen ser gregarias, presentándose en gran número en los hábitats favorables. Son además especies muy móviles, buenas colonizadoras.

Al observar la evolución de la densidad de las poblaciones de las distintas especies en los distintos hábitats se distinguen dos tipos de comportamiento. En la Fig.3 se representa la evolución del número de ejemplares de algunas de las especies más características de cada tipo. No se han incluido todas para no hacer la figura excesivamente repetitiva, pero con los datos facilitados en el Apéndice se puede comprobar que el comportamiento es semejante en todas las especies de cada grupo.

El primero lo forman los dos *Noterus*, *Hydrovatus clypealis*, *Laccophilus ponticus*, *Copelatus haemorrhoidalis* y *Graphoderus cinereus*. La característica común de la evolución de estas poblaciones es la aparición rápida de un número elevado de adultos al poco de llenarse el estanque, sin la presencia de larvas. La densidad de las poblaciones disminuye progresivamente a medida que avanza el ciclo y el estanque se seca, apareciendo larvas de algunas de las especies a finales de primavera o en verano, claramente después de alcanzarse los máximos en la densidad de adultos.

De algunas de las especies no se detecta la presencia de larvas por desarrollarse en ambientes especiales, que requieren metodologías de muestreo específicas que no se han empleado (caso de las especies de *Noterus*). En otros casos no se ha podido determinar con precisión la especie de las larvas encontradas, por no estar descritas o ser de clasificación muy problemática.

El gran número de adultos que aparecen poco después del llenado y la ausencia inicial de larvas hacen suponer que no son individuos colonizadores de otras zonas, sino que provienen de larvas del tercer estadio, pupas o adultos en estado de quiescencia mientras el estanque está seco. Son especies propias de grandes lagunas temporales, como *Graphoderus cinereus* o *Copelatus haemorrhoidalis* (Franciscolo, 1979), que aprovechan el pulso de productividad del período en el que están llenos para reproducirse en gran número.

Las especies de este grupo se encuentran regularmente sólo en los dos estanques. Los ejemplares de la charca (que es en definitiva el último resto de agua del estanque inferior) son restos de la población, que enseguida desaparecen. En los abrevaderos o la alberca se ha encontrado algún ejemplar aislado de alguna especie, sin ninguna continuidad.

Se pueden considerar por lo tanto exclusivas de este ambiente, puesto que no se encuentran en otros hábitats, y probablemente requieren adaptaciones específicas para sobrevivir a los períodos en los que el medio se seca.

Las especies del segundo grupo aparecen en el estanque mucho después de haberse llenado y después de las del primer grupo. Su densidad inicial es baja, para ir aumentando progresivamente hasta alcanzar el máximo cuando el estanque está casi seco, agrupándose las poblaciones en los restos de agua del estanque inferior o en los hábitats artificiales de agua permanente. Se detectan larvas antes de iniciarse el crecimiento de las poblaciones, no después de los máximos de densidad de adultos.

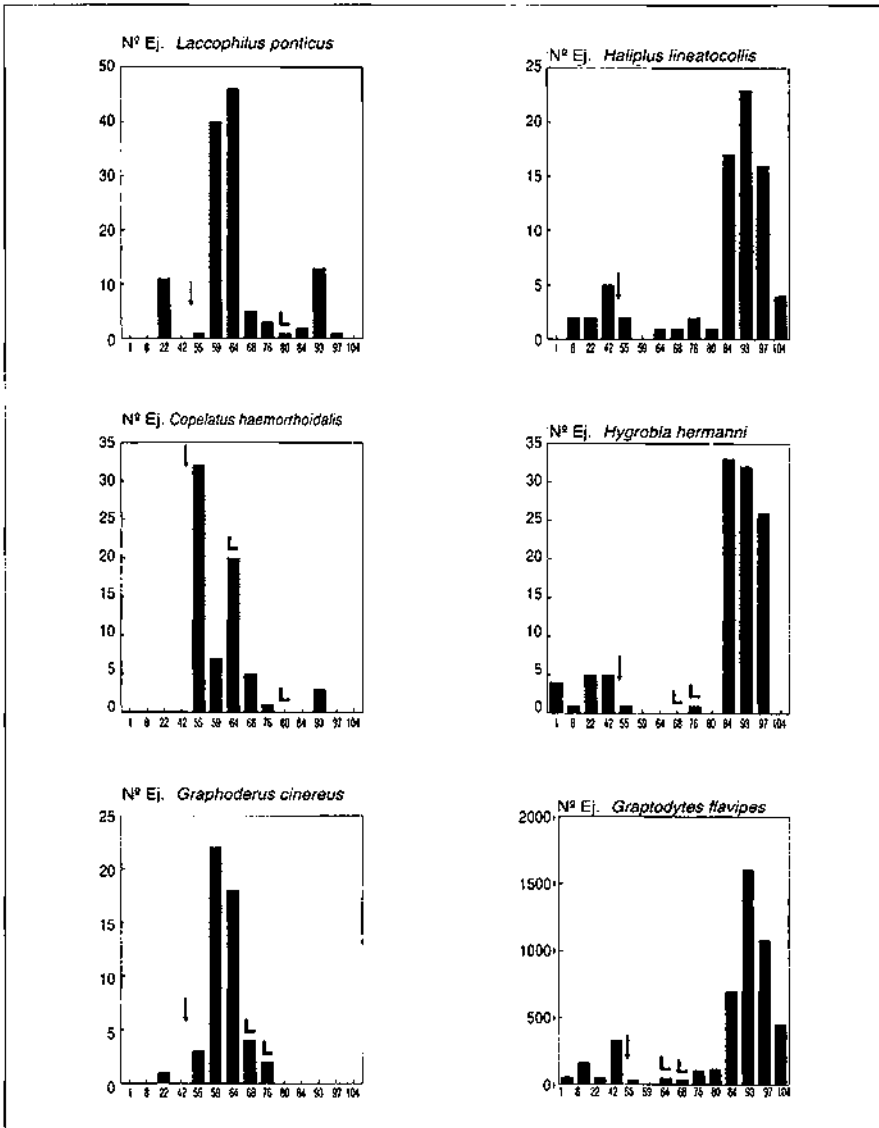


Figura 3. Evolución del número de ejemplares de algunas especies de cada grupo. En la columna de la izquierda, especies propias de lagunas temporales, y en la derecha, especies oportunistas. En abscisas, número de semanas desde el inicio de los muestreos. La flecha indica el momento en el que los estanques se llenan. L: presencia de larvas.

Figure 3. Evolution of the number of specimens of some species of each group. In the left, species characteristic of temporary ponds, and in the right, opportunistic species. In abscisses, number of weeks since the beginning of the sample period. The arrow shows when the ponds are filled. L: presence of larvae.

La ausencia de información detallada de la ecología del grupo hace difícil la interpretación de las características de estas especies. En base a los datos obtenidos en los Pirineos y Prepireneos (Ribera, 1991) muchas de ellas se pueden considerar como especies comunes en la zona, encontrándose en diferentes tipos de ambientes, aunque casi siempre en aguas estancas con abundante vegetación (p.e. *Haliplus lineatocollis*, *Graptodytes varius*, *Hygrobia hermanni* o *Hyphydrus aubei*).

Otras son más raras, como *Stictonectes lepidus*, *Bidessus goudoti* o *Graptodytes flavipes*, a pesar de aparecer aquí en gran número (*G. flavipes* es, con diferencia, la más abundante).

Son especies bien establecidas en la zona, presentes habitualmente -y a veces con densidades altas- en los hábitats artificiales de las proximidades durante todo el año, que colonizan los estanques cuando se llenan, se reproducen en gran número a partir de esta población inicial pequeña, y se dispersan o mueren cuando el estanque se seca. Se trata de especies más oportunistas, no específicas de este tipo de hábitats, que lo utilizan mientras les es favorable.

DISCUSIÓN

El examen de la evolución global del número de ejemplares muestra la existencia de dos ciclos independientes, uno que se podría denominar interno, constante y propio de las especies -el ciclo natural de desarrollo- y otro externo, irregular e impredecible -el ciclo de llenado de los estanques. Si estos dos ciclos están en fase se refuerzan mutuamente, produciendo un gran aumento en las poblaciones, y si están desfasados, una reducción importante.

El ciclo de las especies parece admitir cierta flexibilidad, que permite pequeños ajustes para acomodarse a los períodos en los que el estanque está lleno y presenta condiciones óptimas para la reproducción. Los años en los que el período de cría coincide con malas condiciones en el estanque (p.e. 1989), alguna de las especies no se reproducen, permaneciendo quizá en estados latentes de desarrollo, mientras que otras se mantienen en otros hábitats de la zona, debido a su menor especificidad para las grandes superficies.

La utilidad de medidas de diversidad limitadas a un grupo taxonómico es siempre discutible, aunque en este caso se utilizan con el único propósito de mostrar la mayor constancia de estos índices respecto al número de especies o de ejemplares en todos los hábitats estudiados. Esto es un hecho general en sistemas de estacionalidad acusada (Margalef, 1991), máxime cuando, como en este caso, a la estacionalidad regular propia del ciclo climático se superpone la variabilidad en los períodos de llenado y secado de los estanques.

La existencia de ciclos irregulares pone de manifiesto la importancia que puedan tener los hábitats artificiales como refugio de las poblaciones cuando el estanque se seca, por lo menos de modo transitorio. En zonas en las que hábitats temporales como estos estanques puedan ser frecuentes, esta importancia es menor, pero cuando la mayoría de este tipo de hábitats se ha desecado o transformado de modo que sus características hacen imposible el desarrollo de estas especies, los abrevaderos, las charcas de riego o las albercas pueden constituir el único resto de agua estanca permanente en una gran superficie, siendo un eslabón indispensable para la continuidad de las poblaciones, que si bien no se reproducen en estos ambientes,

debido a la gran longevidad de los adultos pueden mantener poblaciones viables en los períodos en los que los estanques temporales están secos.

La asimetría general en la evolución de los ecosistemas -procesos lentos de autorganización, interrumpidos bruscamente por grandes aportes de energía externa que reinician la sucesión (Margalef, 1991)-, se observa también en el desarrollo del ciclo de los estanques. El suceso *catastrófico* inesperado de corta duración sería en este caso el llenado, que puede producirse en pocos días en períodos de lluvias intensas, típicas del clima mediterráneo en otoño o primavera. La sucesión se reinicializaría tras el llenado, acompañada del lento y progresivo descenso del nivel. A medida que las orillas del estanque se secan van siendo ocupadas por vegetación terrestre -con su fauna acompañante-, continuando la sucesión, que se ve interrumpida -y reinicializada- por una nueva inundación.

Paradójicamente, en el caso de lagunas temporales de este tipo el fin de la sucesión, el que se podría considerar estado *climax* de máxima estabilidad, corresponde a la situación en que el estanque está seco.

Es de esperar, por lo tanto, que las especies encontradas estén adaptadas a estas primeras etapas, al aprovechamiento rápido de circunstancias temporalmente favorables en pulsos de producción localizada. Ésta es una estrategia común en los Hydradephaga (Larson, 1985), que presentan algunas adaptaciones concretas a este fin (como la corta duración de los estadios larvarios en comparación a la larga vida de los adultos).

La falta de competición interespecífica general en el grupo (Carr, 1989; Larson, 1985; Nilsson, 1986), y el aumento del número de especies y la diversidad en ambientes más productivos y estacionales (Larson, 1985; Ribera, 1992; Soler, 1972) -contrariamente a la tendencia general de los sistemas a aumentar la diversidad con la estabilidad-, son otras de las características propias del grupo que muestran su buena adaptación a hábitats temporales.

El modo en que se produce el aprovechamiento de los recursos es, sin embargo, distinto, siendo perfectamente distinguibles dos estrategias generales entre las especies. Un primer grupo son las especies propias de las lagunas, que no se encuentran en los hábitats marginales asociados. Los máximos de densidad se corresponden con el período en el que están llenas y se reproducen con posterioridad a estos máximos.

El segundo grupo lo forman especies oportunistas, presentes en todos los hábitats de la zona, que aprovechan condiciones localmente favorables -el llenado de los estanques- para colonizar estos nuevos hábitats, aumentar en número y dispersarse posteriormente.

La pertenencia de algunas especies a uno u otro grupo puede variar en distintas zonas geográficas (G.N.Foster, comunicación personal, 1992). En Svensson (1992) se describe una situación similar para tres especies del género *Gyrinus* en el norte de Europa: en el centro del área de distribución de las especies, en donde están bien establecidas y las condiciones generales es de suponer que les son favorables, pueden ocupar una mayor variedad de hábitats de forma regular (adoptando la estrategia oportunista); mientras que en los límites de esta distribución, en donde las condiciones generales les son presumiblemente menos favorables, se ven restringidas a los hábitats para los que están mejor adaptadas (adoptando la estrategia de las especies residentes exclusivas).

La relación entre la abundancia y la distribución de las especies en la zona no parece obedecer a la hipótesis de las especies núcleo y satélite de Hanski (1982). Si bien algunas de ellas están distribuidas localmente y en pequeño número, como correspondería a las especies satélite (p.e., *S.duodecimpustulatus*, *G.bilineatus*); y otras están muy extendidas y a densidades altas (p.e., *G.flavipes*, *H.aubei* o *H.hermannii*), como correspondería a las especies núcleo, la mayoría ocupan posiciones intermedias.

La situación se complica si además de la variabilidad espacial se incluye la temporal. Una misma especie puede cambiar a lo largo del ciclo, pasando de estar localizada y ser poco abundante a distribuirse por diversos hábitats con densidades altas (p.e. *B.goudoti* o *N.laevis*). La mayoría de especies presentan un óptimo espacial y temporalmente definido, con densidades bajas y presencia ocasional en el resto de hábitats fuera de este óptimo.

El planteamiento propuesto por Brown (1984) y Gaston & Lawton (1990) parece mucho más apropiado. La abundancia y el grado de ocupación de las especies dependen de su capacidad de utilizar una mayor gama de recursos, siendo posible todas las situaciones intermedias entre las especies muy especializadas que utilizan recursos poco frecuentes, y las oportunistas capaces de utilizar un amplio tipo de recursos muy extendidos espacial y temporalmente.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean expresar su agradecimiento a los Dres. G.N.Foster (Ayr, Escocia) y N.Prat (Barcelona), por los valiosos comentarios efectuados al manuscrito original.

Bibliografía

- BROWN, J.H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *Am. Nat.* 124:255-279.
- CARR, R. 1989. Dytiscid (Coleoptera) life-cycle strategies in a seasonal pond in south-eastern England. *Entomologist's Gazette* 40:315-321.
- FRANCISCOLO, M.E. 1979. *Fauna d'Italia, V. XIV: Coleoptera Haliplidae, Hygrobiidae, Gyrinidae, Dytiscidae*. Edizioni Calderini, 804 pág. Bologna.
- GASTON, K.J. & LAWTON, J.H. 1990. Effects of scale and habitat on the relationship between regional distribution and local abundance. *Oikos* 58:329-335.
- GUIGNOT, F. 1931-33. *Les Hydrocanthares de France*. Miscellanea Entomologica, 1057 pág. Toulouse.
- HANSKI, I. 1982. Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. *Oikos* 38:210-221.
- LARSON, D.J. 1985. Structure in temperate predaceous diving beetle communities (Coleoptera Dytiscidae). *Holarctic Ecology* 8(1):18-32.
- MARGALEF, R. 1991. *Teoría de los sistemas ecológicos*. Publicacions Universitat de Barcelona, 290 pág. Barcelona.
- MILLAN, A. 1991. *Los Coleópteros Hydradephaga (Haliplidae, Gyrinidae, Noteridae y Dytiscidae) de la cuenca del río Segura, SE de la Península Ibérica*. Tesis Doctoral, Univ. de Murcia, 567 pág. Murcia. (Inédita).
- NILSSON, A.N. 1986. Community structure in the Dytiscidae (Coleoptera) of a northern Swedish seasonal pond. *Ann. Zool. Fenn.* 23(1):39-47.

- RIBERA, I. 1992. *Estudio de los Hydradephaga (Coleoptera) del Pirineo y Prepirineo: morfometría y ecología*. Tesis Doctoral, Univ. de Barcelona. 346 pág. Barcelona. (Inédita).
- RIBERA, I. E ISART, J. 1990. Coexistencia de especies del género *Graptodytes* (Coleoptera, Dytiscidae) en los estanques de Capmany (Gerona): morfometría y ecología. En *IV Congreso Ibérico de Entomología*. Universidad Autónoma de Barcelona, pág.: 71-72. Barcelona.
- SOLER, A.G. 1972. *Los Coleópteros Acuáticos de las Marismas del bajo Guadalquivir*. Resumen tesis doctoral. Servicio de Publicaciones de la Universidad de Sevilla, 42 pág. Sevilla.
- SVENSSON, B.W. 1992. Changes in occupancy, niche breadth and abundance of three *Gyrinus* species as their respective range limits are approached. *Oikos* 63:147-156.

F.HALIPLIDAE Thomson, 1860		
1 *	Pel.caes	<i>Peltodytes caesus</i> (Duftschmid, 1805)
2 *	Pel.rotu	<i>Peltodytes rotundatus</i> (Aubé, 1836)
3 *	Hai.gutt	<i>Haliphus (Liaphlus) guttatus</i> (Aubé, 1836)
4 **	Hai.vari	<i>Haliphus (Liaphlus) variegatus</i> Sturm, 1834
5	Hai.linc	<i>Haliphus (Neohaliphus) lineatocollis</i> (Marsham, 1802)
F.HYGROBIIDAE Ganglbauer, 1892		
6	Hyb.herm	<i>Hygrobia hermanni</i> (Fabricius, 1775)
F.GYRINIDAE Thomson, 1860		
SubF.GYRININAE Régimbart, 1882		
7 *	Gyr.deje	<i>Gyrinus (Gyrinus) dejeani</i> Brullé, 1832
8	Gyr.subs	<i>Gyrinus (Gyrinus) substriatus</i> Stephens, 1829
9	Gyr.urin	<i>Gyrinus (Gyrinus) urinator</i> Illiger, 1807
F.NOTERIDAE Régimbart, 1878		
10 *	Not.clav	<i>Noterus clavicornis</i> (DeGeer, 1774)
11 *	Not.laev	<i>Noterus laevis</i> Sturm, 1834
F.DYTISCIDAE Westwood, 1839		
SubF.HYDROPORINAE Régimbart, 1878		
12 *	Hyp.aube	<i>Hyphydrus (Hyphydrus) aubei</i> Ganglbauer, 1892
13 **	Hyp.clyp	<i>Hydrovatus (Vathydrus) clypealis</i> Sharp, 1876
14	Yol.bica	<i>Yola (Yola) bicarinata</i> (Latreille, 1804)
15 **	Bid.goud	<i>Bidessus goudoti</i> (Castelnau, 1834)
16	Bid.minu	<i>Bidessus minutissimus</i> (Germar, 1824)
17 *	Hyl.pusi	<i>Hydroglyphus pusillus</i> (Fabricius, 1781)
18	Coe.impr	<i>Coelambus impressopunctatus</i> (Schaller, 1783)
19 *	Hyt.inae	<i>Hygrotus inaequalis</i> (Fabricius, 1777)
20 *	Hyd.plan	<i>Hydroporus (Hydroporus) planus</i> (Fabricius, 1781)
21 *	Hyd.pube	<i>Hydroporus (Hydroporus) pubescens</i> (Gyllenhal, 1808)
22 *	Hyd.tess	<i>Hydroporus (Hydroporus) tessellatus</i> Drapiez, 1819
23	Hyd.vage	<i>Hydroporus (Hydroporus) vagepictus</i> Fairm. & Laboulb., 1854
24	Grt.bili	<i>Graptodytes bilineatus</i> (Sturm, 1835)
25	Grt.flav	<i>Graptodytes flavipes</i> (Olivier, 1795)
26 *	Grt.igno	<i>Graptodytes ignotus</i> (Mulsant, 1861)
27	Grt.vari	<i>Graptodytes varius</i> (Aubé, 1835)
28	Stn.lepi	<i>Stictonectes lepidus</i> (Olivier, 1795)
29	Der.opat	<i>Deronectes opatrinus</i> (Germar, 1824)
30 *	Stt.duod	<i>Stictotarsus duodecimpustulatus</i> (Fabricius, 1792)
SubF.LACCOPHILINAE Leconte & Horn, 1883		
31	Lap.hyal	<i>Laccophilus hyalinus</i> (DeGeer, 1774)
32 *	Lap.minu	<i>Laccophilus minutus</i> (Linnaeus, 1758)
33 *	Lap.pont	<i>Laccophilus ponticus</i> Sharp, 1882
SubF.COLYMBETINAE Netolitzky, 1911		
34 *	Cop.haem	<i>Copelatus haemorrhoidalis</i> (Fabricius, 1787)
35	Aga.brun	<i>Agabus (Agabinectes) brunneus</i> (Fabricius, 1798)
36	Aga.didy	<i>Agabus (Agabinectes) didymus</i> (Olivier, 1795)
37	Aga.bipu	<i>Agabus (Gaurodytes) bipustulatus</i> (Linnaeus, 1767)
38 *	Aga.cons	<i>Agabus (Gaurodytes) conspersus</i> (Marsham, 1802)
39 *	Aga.nebu	<i>Agabus (Gaurodytes) nebulosus</i> (Forster, 1771)
40	Col.fusc	<i>Colymbetes fuscus</i> (Linnaeus, 1758)
41 *	Mel.cori	<i>Meladema coriacea</i> Castelnau, 1834
SubF.DYTISCINAE Netolitzky, 1911		
42	Ere.stic	<i>Eretes sticticus</i> (Linnaeus, 1767)
43 ***	Hyc.semi	<i>Hydaticus (Hydaticus) seminiger</i> (DeGeer, 1774)
44	Grh.cine	<i>Graphoderus cinereus</i> (Linnaeus, 1758)
45 *	Dyt.cirf	<i>Dytiscus (Macrodytes) circumflexus</i> Fabricius, 1801
46	Dyt.marg	<i>Dytiscus (Macrodytes) marginalis</i> Linnaeus, 1758
47 *	Dyt.pisa	<i>Dytiscus (Macrodytes) pisanus</i> Castelnau, 1834
48 *	Dyt.semi	<i>Dytiscus (Macrodytes) semisulcatus</i> Müller, 1776
49 *	Cyb.late	<i>Cybister (Cybister) lateralmarginalis</i> (DeGeer, 1774)
*** Nuevas para la Península Ibérica		
** Nuevas para la subárea Ibérico-Pirenaico-Mediterránea (sensu MILLÁN, 1991)		
* Nuevas para la provincia de Girona.		

Tabla 1. Relación de especies encontradas. Los códigos de las especies son los utilizados en el resto de Tablas y Figuras.

Table 1. Species list. The codes are the ones used in the other Tables and Figures

FECHA	1989			1990									1991
	3	6	11	2	3	4	5	6	7	8	10	11	1
Abrevadero	100	-	100	-	-	100	100	100	100	100	100	100	100
Alberca	100	100	100	0	0	0	100	100	100	100	100	100	100
Charca	100	100	100	1	1	1	1	1	1	100	100	100	100
Inferior	20	0	0	100	100	100	75	40	10	1	0	0	0
Superior	0	0	0	100	100	100	50	10	0	0	0	0	0

Tabla 2. Nivel (en % del nivel máximo) de los distintos hábitats a lo largo del ciclo muestreado (enero 1989 - enero 1991).

I: Inundada (la charca queda incluida en el estanque inferior).

Table 2. Level (in % of the maximum level) of the different habitats during the studied cycle (January 1989 - January 1991).

I: Flooded (the pond is included in the lower fen).

ÁREA DE DISTRIBUCIÓN	Nº de Especies		Nº de Ejemplares	
Suprapaleárticas	5	10%	142	2%
Amplia difusión paleártica	22	45%	647	8%
Distribución Europea	4	8%	455	6%
Distribución mediterránea	18	37%	6751	84%
	49		7995	

Tabla 3. Número de especies y de ejemplares pertenecientes a cada uno de los cuatro grandes grupos zoogeográficos de las especies encontradas.

Table 3. Number of species and specimens belonging to the four main zoogeographic groups of species.

NIVEL est. inf.	20	0	0	100	100	100	75	40	10	1	0	0	0	
AÑO	1989	1990										1991		
MES	1	3	6	11	2	3	4	5	6	7	8	10	11	1
Semanas desde inicio	1	8	22	42	55	59	64	68	76	80	84	93	97	104
Hal.gutt charca	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Hal.wari inferior	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0
Hal.line abrevadero	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	13	12	1	
Hal.line alberca	0	2	2	0	0	0	1	2	1	5	4	2	2	
Hal.line alb. caño	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	
Hal.line charca	0	0	0	5	0	0	0	0	0	2	1	2	1	
Hal.line inferior	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2	5	0	0
Hal.line superior	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	
Hyc.semi inferior	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	
Hyl.pusi alb. caño	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	
Hyl.pusi inferior	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	
Hyd.plan abrevadero	0	0	0	0	0	0	0	8	1	0	0	0	0	
Hyd.plan inferior	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	
Hyd.pube abrevadero	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	
Hyd.less abrevadero	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Hyd.less Querafumat	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	
Hyd.vage abrevadero	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	1	0	
Hyd.vage charca	0	0	1	3	0	0	0	0	0	4	1	27		
Hyd.vage inferior	0	0	0	0	2	0	0	2	0	0	0	0	0	
Hyv.clyp charca	0	0	1	0	0	0	0	0	0	9	14	2	1	
Hyv.clyp inferior	0	0	0	0	0	43	15	16	1	2	0	0	0	
Hyb.herm alberca	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	
Hyb.herm charca	0	0	5	5	0	0	0	0	0	11	32	23	0	
Hyb.herm inferior	0	0	0	0	1	0	0	1L	0	20	0	0	0	
Hyb.herm superior	0	0	0	0	0	0	0L	0L	0	0	0	0	0	
Hyb.herm Querafumat	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0		
Hyt.inec charca	0	0	9	5	0	0	0	0	0	4	41	13	2	
Hyt.inec inferior	0	0	0	0	0	0L	0	12	0	1	1	0	0	
Hyp.pube alberca	0	7	0	0	0	0	1	0	0L	2	4	0	0	
Hyp.pube charca	0	4	37	10	0	0	0	0	0	12L	22	21	3	
Hyp.pube inferior	0	0	0	0	2	4	2	1L	10L	4	0	0	0	
Hyp.pube superior	0	0	0	0	0	3	0	1L	0	0	0	0	0	
Hyp.pube Querafumat	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Lap.hyal abrevadero	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	
Lap.hyal alberca	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3	0	0	

NIVEL est. inf.	20	0	0	0	100	100	75	40	10	1	0	0	0	
AÑO	1989	1990	1991											
MES	1	3	6	11	2	3	4	5	6	7	8	10	11	1
Semanas desde inicio	1	8	22	42	55	59	64	68	76	80	84	93	97	104
Lap.hyal alb. caño	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Lap.hyal charca	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2
Lap.hyal inferior	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	
Lap.hyal Querafumat	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	19	0
Lap.minu alberca	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1	0	0	0	
Lap.minu charca	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	12	3	0	
Lap.minu inferior	0	0	0	0	0	1	1L	1	0	0	0	0	0	
Lap.minu superior	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	
Lap.minu Querafumat	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	
Lap.pont alberca	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
Lap.pont charca	0	0	11	0	0	0	0	0	0	0	1	13	1	
Lap.pont inferior	0	0	0	0	1	40	46	5	3	1L	0	0	0	
Mel.cori alberca	0	5	0	1	0	0	0	0	0	0	0	7	9	7
Mel.cori Querafumat	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
Net.clav inferior	0	0	0	0	4	32	7	3	21	2	4	2	0	
Net.clav superior	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	
Net.laev abrevadero	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	
Net.laev charca	0	1	6	2	0	0	0	0	0	13	18	1	4	
Net.laev inferior	0	0	0	0	95	138	19	29	72	14	21	5	1	
Net.laev superior	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	
Pel.caes alberca	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
Pel.caes charca	0	4	4	3	0	0	0	0	0	0	2	0	8	
Pel.caes inferior	0	0	0	0	1	3	2	0	0	0	0	1	0	
Pel.rotu alberca	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
Pel.rotu charca	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	5	0	
Pel.rotu inferior	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	5	0	0	
Stn.lepi abrevadero	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	7	0	11	3
Stn.lepi alberca	0	24	23	6	0	0	0	1	4	2	85	50	72	50
Stn.lepi alb. caño	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	1	0	
Stn.lepi charca	0	0	2	2	0	0	0	0	0	0	1	3	3	2
Stn.lepi inferior	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
Stn.lepi Querafumat	31	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	
Stn.stud charca	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Stn.stud inferior	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
Yol.bica alberca	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	