

Una aplicació de la morfometria geomètrica: anàlisi de la variabilitat interpoblacional a *Phylan semicostatus* (Coleoptera, Tenebrionidae)

Miquel PALMER

SHNB



SOCIETAT D'HISTÒRIA
NATURAL DE LES BALEARS

Palmer, M. 1999. Una aplicació de la morfometria geomètrica: anàlisi de la variabilitat interpoblacional a *Phylan semicostatus*. *Boll. Soc. Hist. Nat. Balears*, 42: 97-106. ISSN 0210-260X. Palma de Mallorca.

S'analitza la mida i la forma del pronot de 348 individus de *Phylan semicostatus* Mulsant i Rey (Coleoptera, Tenebrionidae) amb una metodologia recentment desenvolupada. La morfometria geomètrica captura la forma d'un objecte gràcies a una xarxa de punts homòlegs. L'anàlisi de la forma del pronot ha permès 1) evidenciar l'existència de dimorfisme sexual, 2) demostrar la correlació significativa entre forma i mida pel que fa a les deformacions generals de la forma (component uniforme), 3) discriminar dos grups de poblacions (sud de Mallorca en front a la resta de Mallorca i Menorca) pel que fa a la component uniforme. Aquest dos grups semblen coincidir amb les distribucions de la subespècie *P. semicostatus curtulus* i la forma típica. 4) Finalment, es demostra que les diferències entre els dos grups de poblacions són significatives pel que fa a la mida corporal i a la component uniforme, però no són significatives per a la component no uniforme.

Paraules clau: morfometria geomètrica, forma, mida, Coleoptera, Tenebrionidae, nova sinonímia.

AN APPLICATION OF GEOMETRIC MORPHOMETRICS: BETWEEN POPULATION VARIABILITY OF *PHYLAN SEMICOSTATUS* (COLEOPTERA, TENEBRIONIDAE). Pronote shape and size of 348 individuals of *Phylan semicostatus* Mulsant i Rey (Coleoptera, Tenebrionidae) are analyzed by a recently developed method. Geometric morphometrics captures shape by a landmark web. The analysis of pronote shape allows 1) to evidence the existence of sexual dimorphism. 2) To demonstrate the significance of the correlation between shape and size for uniform component of shape (overall linear stretching or compression). 3) To discriminate two clear-cut clusters of populations. These two clusters seem to coincide with the geographic distributional ranges of *P. semicostatus curtulus* and the typical subspecies. 4) Finally, to demonstrate between cluster differentiation in size and in the uniform component of shape. Contrasting between cluster differences in the non affine component are non significant.

Keywords: geometric morphometrics, body size, body shape, Coleoptera, Tenebrionidae, new synonymy.

Miquel PALMER. Institut Mediterrani d'Estudis Avançats. Campus Univ. Illes Balears. Crta Valldemossa km 7,5. 07071 Palma de Mallorca. ieampv@ps.uib.es

Recepció del manuscrit: 7-oct-99; revisió acceptada: 7-des-99.

Introducció

Recentment s'ha desenvolupant un cos metodològic envers l'anàlisi de la mida i de la forma del cos (Bookstein, 1991; Rohlf i Marcus, 1993). En una brillant editorial, Marcus (1996) descriu les principals innovacions que s'han produït en aquest camp. Una de les innovacions més importants és que la forma i la mida es descriuen gràcies a una xarxa de punts homòlegs (o *landmarks*) distribuïts al llarg de tot el cos. Aquesta aproximació permet preservar les relacions entre *landmarks*, mentre que els mesuraments tradicionals (i.e., distàncies entre punts homòlegs) són de més difícil interpretació. Una altra innovació clau ha estat el desenvolupament d'una tècnica estadística molt poderosa: l'anàlisi de les superfícies de deformació relatives (*Relative Warp Analysis*, Bookstein, 1991). Essencialment es tracta d'una anàlisi multivariada. Emprant una anàlisi de components principals com a paral·lelisme, l'anàlisi de superfícies de deformació permet descomposar la forma d'un objecte en una combinació lineal d'una sèrie de variables. Cadascuna d'aquestes variables defineix la variació dels objectes estudiats entre dues conformacions extremes. Així, qualsevol forma pot ser definida pels valors de cada un dels eixos d'aquest nou espai. Aquests valors conformen la denominada *W matrix*, que és susceptible de ser analitzada amb les tècniques convencionals d'anàlisi multivariada. L'anàlisi de superfícies de deformació permet diferenciar les variacions locals de la forma (que afecten a unes poques *landmarks*) i variabilitat general (per exemple un allargament general). En aquest article, s'aplica aquest mètode a un cas de variabilitat corporal que cau ben enmig del domini de la morfometria: *Phylan semicostatus* presenta certes diferències interpoplacional en la mida i en la forma del cos (Breit, 1908; Español, 1954), però no hi ha caràcters merístics clars que permetin una descripció acurada ni de l'abast ni del patró de la variació interpoplacional (Palmer, 1994).

L'espècie estudiada és un endemisme de Mallorca, Menorca, els illots que les envolten i algunes illes del nord de l'arxipèlag de Cabrera (Pons i Palmer, 1996; Palmer i Petitpierre, 1993). Pot ser localment abundant i es desenvolupa preferentment a àrees rocoses amb poca cobertura vegetal. És freqüent a la franja litoral de totes les Gimnèsies i a la franja culminal de la Serra de Tramuntana i d'altres serralades de Mallorca, i com la majoria dels endemismes animals de les Balears és molt rara a les garrigues i als boscos (Palmer, 1994; Palmer *et al.*, 1999). Es poden trobar adults tot l'any, però són més abundants a la primavera (Palmer i Pons, 1996). S'ha descrit la subespècie *P. semicostatus curtulus* Breit 1908. Aquesta subespècie sembla pròpia del sud de Mallorca, mentres que la subespècie nominal es troba a la resta de Mallorca i a Menorca (Palau, 1945; 1946; Español, 1947).

En aquest article s'estudia la forma i la mida del pronot a 25 poblacions de *P. semicostatus*. Concretament, 1) s'analitza l'existència de dimorfisme sexual, 2) s'avalua l'efecte de la mida sobre la forma, 3) es descriuen les diferències interpoplacional de la forma i de la mida 4) es dilucida l'existència de patrons biogeogràfics en la forma, i 5) es descriuen i analitzen les diferències entre les poblacions del sud de Mallorca i les de la resta de Mallorca i de Menorca.

Mètodes

Obtenció de les mostres. A la Taula 1 es resumeixen les localitats de captura del material estudiat. La majoria de poblacions corresponen a illots que envolten Mallorca i Menorca. També s'han inclòs una població de la serra de Tramuntana i una altra del nordest de Mallorca. El material està depositat al "Museu de la Naturalesa de les Illes Balears" (MNIB), Palma de Mallorca.

Obtenció de les dades. De cada individu es varen registrar les coordenades de quatre *landmarks*, que corresponen als angles

Taula 1. Localitats i mida de les mostres (N, número d'individus).

Table 1. Sample sites and sample size (N, number of specimens).

LOCALITAT	N
1. Illa del Toro	35
2. Illa des Porros	5
3. Na Pobra	19
4. Illot de Binicodrel	14
5. Es Faralló d'Albarca	4
6. Ca los Camps (Artà)	7
7. Son Torrella (Escorca)	9
8. Illa de sa Caleta	14
9. Na Moltona	33
10. Illa de l'Aire	33
11. Illa den Colom	18
12. Illa gran d'Addaia	21
14. Es Malgrats	9
14. Illa Sargantana	28
15. Na Plana	18
16. Illa d'Alcanada	10
17. Illa den Salas	12
18. Illa de sa Porrassa	14
19. Illa des Conills (Calvià)	7
20. Es Pantaleu	6
21. Na Guardis	7
22. Illa dels Conills (Cabrera)	17
23. Na Foradada	7
24. Ses Bledes (Menorca)	7
25. L'Esponja	4
TOTAL	348

anteriors i posteriors del pronot (Fig. 1). S'han mesurat un total de 348 individus, corresponents a 25 poblacions. Cada individu era col·locat sota una càmera de vídeo connectada al sistema d'anàlisi d'imatges VIDAS21 (Kontron Elektronik, Munich). Les coordenades XY dels quatre punts esmentats es determinen sobre una vídeoimatge. El sistema fou calibrat en cada sessió amb un peu de rei Trimos Sylvac.

Anàlisi de les dades. Les dades originals foren sotmeses al protocol que es descriu a continuació. Aquest protocol sembla complex però el software desenvolupat al Departament de Biologia Evolutiva del Suny Stony Brooks Col·legi és senzill i molt intuïtiu. Tal com recomana Marcus (1996), els interessats en el tema poden visitar la seva pàgina web (<http://life.bio.sunysb.edu/morph/>). Així mateix a Marcus *et al.* (1994) hi ha un recull d'exemples pràctics força entenedors i un glossari del llenguatge especialitzat (Slice *et al.*, 1994). El protocol utilitzat ha estat el següent: 1) En primer lloc es va determinar la mida del centroide (suma de quadrats de les distàncies de cada landmark al centre de gravetat de cada objecte) com a estima de la mida del cos (Bookstein, 1991). 2) Les coordenades de cada individu foren rotades, traslladades i escalades amb la rutina GLS (mínims quadrats generalitzats, Slice, 1992). 3) L'anàlisi de superfícies de deformació relatives permet la

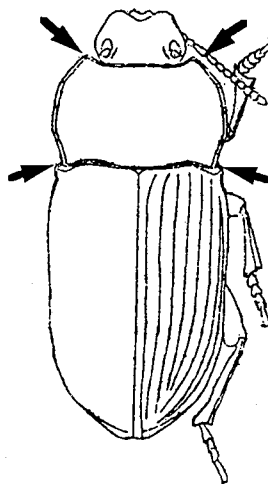


Fig. 1. Localització dels quatre punts homòlegs (landmarks). Es registraren les coordenades XY de cada landmark a 348 individus de *Phylan semicostatus*.

Fig. 1. Position of the four landmarks. XY coordinates of all landmarks were registered for 348 specimens of *Phylan semicostatus*.

descomposició de la forma en una *component uniforme* (general per a tot l'objecte; per exemple un allargament de tot el cos) i una *component no uniforme* (local; que afecta a una o a unes poques *landmarks*), aquesta darrera com a combinació lineal d'una sèrie de superfícies de deformació. En el nostre cas, es pogueren definir dues superfícies de deformació. Les projeccions de cada objecte sobre aquestes dues superfícies de deformació, juntament amb els de la component uniforme (dues variables, respectivament, per a les variacions horitzontals i verticals) conformen la denominada *W matrix*. Aquesta matriu és l'imput per dur a terme anàlisis multivariades convencionals.

Presentar aquí alguns dels resultats facilita explicar la seqüència d'anàlisis realitzades. 1) En primer lloc s'ha avaluat l'existència de dimorfisme sexual. Sembla que els mascles i femelles són diferents tan en la mida com en la forma. A més a més, els mascles i les femelles tenen patrons no comparables de correlació entre mida i forma. Degut a això s'ha continuat només amb els mascles. També s'han eliminat tota una sèrie de poblacions amb manco de cinc mascles. Les anàlisis que es descriuen a continuació es dugueren a terme amb 209 mascles de 17 poblacions. 2) A continuació s'avaluaren les diferències entre poblacions. Es va obtenir la *W matrix* amb el paquet TPSRELW versió 1.18 (Rohlf, 1998b). Amb la *W matrix* es va completar una Anàlisi de les Variables Canòniques. Aquest és un mètode d'anàlisi multivariant que maximitza les diferències entre poblacions. Les distàncies de Mahalanobis dintre d'aquest espai canònic s'han emprat per a construir un fenograma (UPGMA) per visualitzar els possibles patrons. 3) Després s'ha analitzat la correlació entre mida i forma. L'anàlisi de superfícies de deformació permet la visualització de l'efecte de una variable independent (aquí, la mida del cos) sobre la forma amb el paquet TPSREGR versió 1.18 (Rohlf, 1998a). La significació de la relació entre mida i forma es determinà amb els valor del *Generalized*

Goodall F-test (Rohlf, 1998). 4) Els resultats dels punts 2 i 3 suggereixen que a) la forma del cos està influïda per la mida b) que hi pot haver diferències entre les poblacions del sud de Mallorca i les del nord de Mallorca i Menorca i c) que les diferències entre les poblacions són importants. Per tot això, s'han completat dues MANCOVAs per avaluar els tres efectes en un únic model. Sempre que no hi hagi indicacions en altre sentit, les anàlisis estadístiques es portaren a terme amb el SYSTAT (Wilkinson, 1992).

Resultats

Dimorfisme sexual

Els resultats de les MANCOVAs de la *W matrix* amb sexe com a variable independent i la mida del cos com a covariable mostren una interacció significativa entre ambdues variables independents (Prob. <10E-6 quan la component uniforme és retinguda i Prob. = 0,005 quan és exclosa). Aquest fet indica que els canvis relacionats amb la mida no són comparables entre els mascles i les femelles. Per aquesta raó, les anàlisis següents es limiten a 209 mascles de les 17 poblacions que s'indiquen en negreta a la taula 1 (s'eliminen 8 poblacions amb manco de cinc mascles).

Mida corporal

Les diferències de mida entre poblacions ja foren detectades per Breit (1908). Es tracta de diferències molt evidents ja que certs individus de la Serra de Tramuntana arriben a duplicar en llargària els individus d'algunes poblacions del sud de Mallorca. Conseqüentment, l'ANOVA mostra diferències interpoblacionals en la mida clarament significatives ($F=12,890$ $df=16$ $P<1E-15$). Aquest és el límit al que solen arribar les anàlisis morfomètriques tradicionals. L'anàlisi de superfícies de deformació relativa permet visualitzar l'efecte del canvi de mida sobre la forma. Així, en el cas de la component uniforme els exemplars més petits

presenten pronots més amples en el sentit de l'eix de simetria (Fig. 2). Pel que fa a la component no uniforme, els exemplars més petits presenten pronots amb costats més apuntats i els exemplars més grossos tenen pronots amb costats més paral·lels (Fig. 2).

Analizant tots els mascles disponibles, sense tenir en compte la població de procedència, sembla que la correlació entre mida i forma podria ser significativa quan s'inclou la component uniforme (Generalized Goodwill F-test: Prob. = 0,0015), i no significativa quan s'exclou aquesta component uniforme (Generalized Goodwill F-test: Prob. = 0,1547).

Patrons geogràfics

Les anàlisis multivariades que maximitzen les diferències entre poblacions són més adequades per evidenciar les relacions entre poblacions. Els resultats de les Anàlisis de les Variables Canòniques mostra que les diferències entre poblacions són significatives (Taula 2). S'han agrupant jeràrquicament aquestes diferències (estimades per a les distàncies de Mahalanobis dintre de l'espai canònic). Els resultats es mostren a la Fig. 3 (només per a la component no uniforme) i a la Fig. 4 (amb la component uniforme inclosa). També incloent la component uniforme, s'ha superimposat l'arbre de distàncies mínimes entre poblacions sobre la posició tridimensional del centroide (mida mitja) de cada població dins l'espai canònic (els seus tres primers eixos).

En el primer cas (només la component no uniforme), les diferències entre poblacions no semblen relacionades en cap patró geogràfic. Contrasta amb això el fet de que per a la component uniforme es puguin diferenciar clarament dos grups de poblacions: per una part les del sud de Mallorca i per l'altra les del nord i nord-est de Mallorca i de Menorca.

MANCOVAS de síntesi

De les anàlisis anteriors es desprèn que 1) la forma corporal pot estar influenciada per la mida, 2) que les diferències inter poblacionals són significatives i 3) que hi pot haver

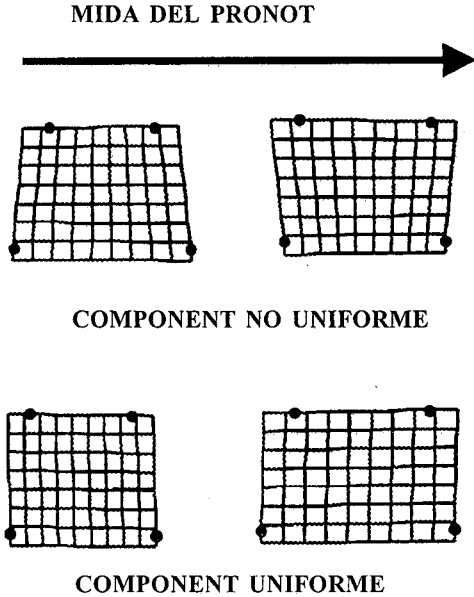


Fig. 2. Efectes de la mida del centroide sobre la forma del pronot. A l'esquerra i a la dreta les deformacions positiva i negativa entre les quals es troben les formes dels individus estudiats (l'interval presentat és deu vegades l'observat). Els efectes de la component no uniforme es mostren a la part superior i els de la component uniforme a la part inferior.

Fig. 2. Effects of centroid size on pronote shape. Left and right grids are the negative and positive deformations among spans the shape of all specimens (magnified 10X the observed range). The effects of non uniform component only are show at the top, and the effects of uniform component only are show at the bottom.

un efecte afegit relacionat amb pertànyer a uns dels dos grups geogràfics esmentats en el punt anterior.

La potència estadística del mètode utilitzat es posa de manifest amb la possibilitat d'evaluar simultàniament els tres efectes en un únic model. Les variables independents de les que s'avalua el seu efecta foren el fet de pertànyer a un del dos grups biogeogràfics abans esmentats i les variacions entre poblacions aniuades (*nested*) dintre de la variable anterior. La covariable fou la mida i les varia-

Taula 2. Resultats de les Anàlisis de Variables Canòniques per avaluar la significació de les diferències de forma entre poblacions. A la part superior de la taula es detallen els resultats quan la component uniforme és exclosa i a la part inferior quan és inclosa. L'imput és en ambdós casos la *W matrix*.
Table 3. Results of Canonical Variate Analysis for testing the significance of shape differences between populations. Results for non uniform component alone are displayed at the top and when including the uniform component at the bottom. The imput is the W matrix in both cases.

	WILKS' LAMBDA	Fs	df	Prob.
Només la component no unif.	0.805	10.899	4,382	2.2E-8
Amb la component uniforme	0.341	15.212	16,578	6.1E-35

bles depenents foren només la component no uniforme en una primera anàlisi i afegint la component uniforme en una segona anàlisi. L'existència d'interaccions entre la covariable i les variables independents complica la interpretació dels resultats, per la qual cosa en una anàlisi preliminar es va avaluar i rebutjar l'existència d'interaccions entre mida i població (només component no uniforme Wilks' lambda = 0.806, Fs = 1.236, df = 32,

348, Prob. = 0.183 ; amb la componet uniforme Wilks' lambda = 0.695, Fs = 1.027, df = 64, 675, Prob. = 0.423).

Els resultats es presenten a la Taula 3. Destaca el fet de que hi ha diferències en la component uniforme de la forma del pronote entre grups biogeogràfics, però aquestes diferències no són significatives en el cas de la component no uniforme.

Discussió

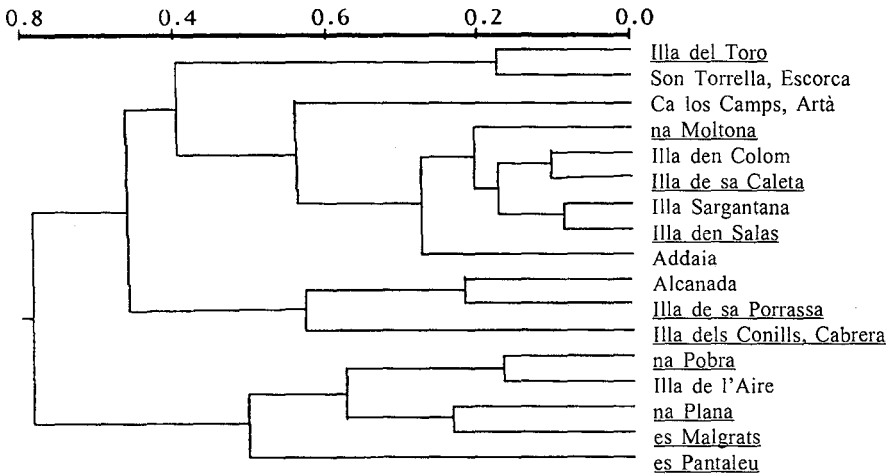


Fig. 3. Agrupament UPGMA de les poblacions segons els valors de les distàncies de Mahalanobis dins l'espai canònic quan s'exclou la component uniforme. Les poblacions del sud de Mallorca es subratllen.
Fig. 3. UPGM clustering of the studied population using between-population Mahalanobis distances within the canonical space. Uniform component excluded. Populations from South Mallorca are underlined.

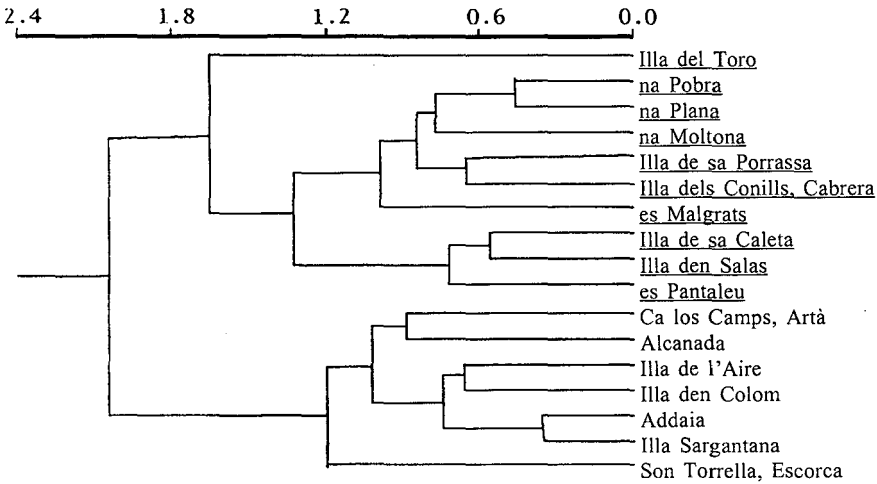


Fig. 4. Agrupament UPGMA de les poblacions segons els valors de les distàncies de Mahalanobis dins l'espai canònic quan s'inclou la component uniforme. Les poblacions del sud de Mallorca es subratllen.
 Fig. 4. UPGM clustering of the studied population using between-population Mahalanobis distances within the canonical space. Uniform component included. Populations from South Mallorca are underlined.

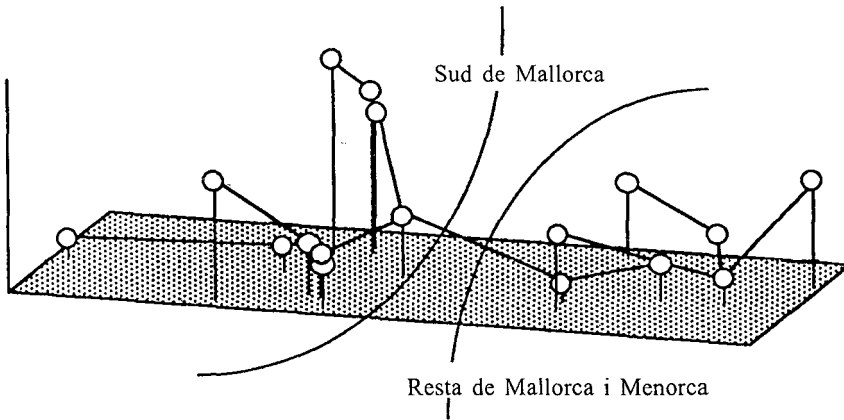


Fig. 5. Arbre de distàncies mínimes entre la forma de cada població superimposat als valors dels tres primers eixos de l'anàlisi de les variables canòniques. Component uniforme inclosa.
 Fig. 5. Minimum spanning tree superimposed to the canonical scores of the first three canonical axes. Uniform component included.

Taula 3. Resultats de les MANCOVAs per avaluar l'efecte de la mida i de la procedència biogeogràfica sobre la forma. El model avaluat és: la mida del centroide és la covariable; les variables independents són el fet de pertànyer a un grup biogeogràfic de poblacions (sud de Mallorca *versus* resta de Mallorca i Menorca) i les poblacions aniuades dintre d'aquests grups. A la part superior de la taula es detallen els resultats només per a la component no uniforme i a la part inferior quan la component uniforme és inclosa. L'imput és en ambdós casos la *W matrix*. Només es detallen els efectes de les dues variables independents.

Table 3. MANCOVAs results for testing the significance of size effect on shape. The model used is: Centroid size is the covariable; The independents variables are belonging to one or another population group (see text) and population nesten within population groups. Results for non uniform component alone are displayed at the top and when including the uniform component at the bottom. The imput is the W matrix in both cases. Effects are detailed for the two independent variables only.

Efecte	WILKS' LAMBDA	Fs	df	Prob.
Només la component no uniforme				
Grup	0,991	0,909	2,190	0,405
Població (grup)	0,761	1,850	30,380	0,005
Amb la component uniforme				
Grup	0,637	26,815	4,188	0,999E-15
Població (grup)	0,570	1,903	60,736	0,829E-04

L'existència d'un efecte significatiu de la mida sobre la forma del cos per a *P. semicostatus* ja fou indicada per Palmer (1994). Aquí es confirma que aquest efecte és significatiu només quan s'inclou la component uniforme de la forma corporal (Prob. = 0.0015).

Quan s'inclou aquesta component uniforme es poden discriminar dos grups de poblacions que coincideixen amb la distribució de la subespècie *P. semicostatus curtulus* i la subespècie nominal. Palmer (1994) també va identificar aquests dos grups de poblacions, però aquí s'ha pogut comprovar que les diferències entre els dos grups no són significatives quan s'exclou la component uniforme.

La interpretació que es dona als resultats obtinguts és la següent: 1) la component no uniforme determina l'angle dels costats del pronot amb l'eix de simetria (Fig. 2). Cada població té un pronot més o manco triangular, però que és característic d'aquesta població.

Explicar les causes d'aquestes variacions cau fora dels objectius d'aquest article, però sembla clar que no estan relacionades amb cap patró geogràfic i que semblen ser independents de la mida. 2) La component uniforme determina que cada població presenti un pronot més ample o més estret. Aquesta variació està relacionada amb un patró biogeogràfic clar (Prob. <1E-15): les poblacions del sud de Mallorca tenen un pronot més ample i les de la resta de les Gimnèsies presenten un pronote més quadrat.

Breit (1908) esmenta dos criteris més per diferenciar les dues subespècies de *P. semicostatus*: la mida relativa de l'escotadura dels angles posteriors del pronot i la mida relativa dels punts de les primeres interestries. Certament, es poden trobar molts d'exemplars que se separen bé amb aquest dos caràcters, però també hi ha poblacions de cada una de les dues subespècies per a les quals no hi ha diferències apreciables. Així, els exemplars de l'illa dels Malgrats (*P. semicostatus curtulus*)

i els de l'Illa dels Porros, Menorca (*P. semicostatus semicostatus*) presenten una escotadura lateral del pronot indiferenciable i els exemplars de na Guardis (*P. semicostatus curtulus*) i els de Son Torrella, Escorca (*P. semicostatus semicostatus*) presenten els punts de les interestries elitrals indiferenciables. Español (1954) no comenta aquests dos caràcters i parla només de mida més petita, del cos menys paral·lel i dels èlites relativament més curts a *P. semicostatus curtulus*. La mida per sí mateixa dóna poc suport a una diferenciació taxonòmica. Els resultats presentats aquí mostren que els dos grups de poblacions no compten amb diferències significatives en la forma més o manco paral·lela (i.e., component no uniforme de la Fig. 2). Finalment, la mida relativa dels èlites no difereix ($n = 2 \cdot 10$; $F = 0,460$; Prob. = 0,507) per a dues poblacions mesurades: es Carnatge, a Palma (*P. semicostatus curtulus*) i Illa dels Porros, a Menorca (*P. semicostatus semicostatus*).

Només tenint en compte la forma general del pronot, l'única característica que justifica la diferenciació dels dos grups de poblacions esmentats és un aixemplantament general del pronot. El problema epistemològic rera aquesta qüestió és més important del que sembla. Basten diferències en la mida o en la component uniforme de la forma per a sospitar un cert aïllament entre grups de poblacions que justifiqui la separació taxonòmica entre aquests grups?. Aquí s'assumeix que aquest tipus de caràcters no basten per suggerir diferències taxonòmiques i, en conseqüència, es proposa la següent sinonímia:

Phylan semicostatus Mulsant i Rey 1854
= *Phylan semicostatus curtulus* Breit 1908

És important recordar que les diferències entre poblacions són significatives per a la component no uniforme. Per tant, és possible que estudis més acurats (e.g., incrementant el nombre de *landmarks*) permetin posar en evidència algun patró biogeogràfic (òbviament, associat a caràcters morfològics

diferents als de la ssp. *curtulus*). De tota manera, aquí es fa palesa la gran potència d'anàlisi de la morfometria geomètrica per analitzar les variacions en la forma del pronot de *Phylan semicostatus*. Els models avaluats i les tècniques emprades permeten "dissecar" els efectes de diferents variables i determinar la seva influència relativa sobre la forma, la qual es diferencia d'una manera elegant en una component uniforme i una altra de canvis locals.

Agraïments

Leslie Marcus em va inocular el virus de la morfometria en una sèrie de visites a l'Institut Mediterrani d'Estudis Avançats. Si no tens por d'aquesta infecció, m'agradaria donar-te tot el suport possible (ieampv@clust.uib.es). Gràcies també a Santi Reig i a Guillem X. Pons. Anna Traveset va facilitar-me la utilització del SYSTAT al seu ordinador. Aquesta contribució ha estat possible gràcies al projecte DGES PB96-0090, del Ministeri d'Educació i Cultura d'Espanya.

Bibliografia

- Bookstein, F.L. 1991. *Morphometric tools for landmark data: Geometry and Biology*. Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- Breit, J. 1908. Eine koleopterologische sammelreise auf Mallorca (Balearen). *Verh. Zool. Bot. Ges. Wien*, 58:52-65.
- Español, F. 1947. Los tenebriónidos (Col.) de Balears. *Trabajos del Museo de Ciencias Naturales de Barcelona*, 1(5): 1-93.
- Español, F. 1954. Revisión del género *Micrositus* (Col. Tenebrionidae). *Trabajos del Museo de Ciencias Naturales de Barcelona*, 1(1):1-60.
- Marcus, L. 1996. New ways of studying size and shape of organisms. *Boll. Soc. Hist. Nat. Balears*, 39: 9-14.
- Marcus, L., Corti, M., Loy, A., Naylor, G.J.P. i Slice, D.E. 1994. *Advances in Morphometrics*. Pleum press-NATO. New York. 587 pp.

- Palau, J.M. 1946. Notas para un catálogo de los coleópteros de Mallorca. Familia Tenebrionidae. *Graellsia*, 3: 23-34.
- Palau, J.M. 1947. Los coleópteros de Torre d'en Pau (Mallorca). *Graellsia*, 4: 139-145.
- Palmer, M. 1994. *Aspectes biogeogràfics dels Tenebrionidae de les Balears*. Tesi Doctoral. Univ. Illes Balears. Palma de Mallorca.
- Palmer, M. i Petitpierre, E. 1993. Els coleòpters de Cabrera: llista faunística i perspectives d'estudi. In: Alcover, J.A., Ballesteros, E. Fornós, J.J. (Eds.), *Història natural de l'arxipèlag de Cabrera*: 383-407. CSIC-Ed. Moll, Mon. Soc. Hist. Nat. Balears, 2. Palma de Mallorca.
- Palmer, M. i Pons, G.X. 1996. Variacions estacionals de l'abundància dels tenebrioníids (Coleoptera, Tenebrionidae) a l'illa del Toro (Calvià, Mallorca). *Boll. Soc. Hist. Nat. Balears*, 39: 167-175.
- Palmer, M., Pons, G.X., Cambefort, Y. i Alcover, J.A. 1999. Historical processes and environmental factors as determinants of inter-island differences in endemic faunas: the case of the Balearic Islands. *J. Biogeogr.*, 26: 813-823.
- Pons, G.X. i Palmer, M. 1996. *Fauna endèmica de les Illes Balears*. Mon. Soc. Hist. Nat. Balears, 5. IEB-COPOT. Palma de Mallorca. 307 pp.
- Rohlf, F.J. 1998a. *TPSRegr: a program for regresion of partial warps scores*. Dept. Evolutionary Biology. State Univ. of New York. Stony Brook. New York.
- Rohlf, F.J. 1998b. *TPSRelW-Thin plate spline relative warps*. Dept. Evolutionary Biology. State Univ. of New York. Stony Brook. New York.
- Rohlf, F.J. i Marcus, L. 1993. A revolution in morphometrics. *TREE*, 8:12-15.
- Slice, D.E. 1992. *GRF-ND Generalized rotational fitting of n-dimensional landmark data*. Dt. Ecol. Evol., State Univ. of New York, Stony Brook, New York.
- Slice, D.E. 1994. A glossary for Geometric Morphometrics. In: Marcus, L., Corti, M., Loy, A., Naylor, G.J.P. i Slice, D.E. (Eds.), *Advances in Morphometrics*: 531-553. Pleum press-NATO. New York.
- Wilkinson, L. 1992. *SYSTAT for Windows. Version 5*. Systat Inc. Evanston, Illinois. 750 pp.