

Biología del Ciervo Volante: de lo poco conocido y lo mucho por conocer.

Proyecto Ciervo Volante¹

¹ Aptdo. Correos 385, 33400 Avilés (Asturias)

El Ciervo Volante, *Lucanus cervus* (L.), es 'sin duda, el coleóptero [...] más hermoso, bello y representativo' (Rodríguez, 1989). Frases como ésta suelen encabezar los artículos de divulgación dedicados a este escarabajo. Y lo que suele seguir es un repaso a lo que se presenta como la bien conocida biología de tan afamada especie.

Lo cierto es que es mucho lo que se ignora sobre aspectos básicos de la biología de un escarabajo tan emblemático y tan conspicuo; apenas existe un puñado de artículos técnicos que estudie los detalles de su ciclo vital. Algo aún más sorprendente por tratarse de una especie amenazada. Este artículo resume lo poco que se conoce sobre esta especie y, por ello, plantea más cuestiones de las que resuelve. Su principal objetivo es concienciar de la necesidad de profundizar en el conocimiento de la biología de este escarabajo. Sólo con tal bagaje puede afrontarse con seriedad su conservación. Y tal vez así podamos averiguar si declaraciones tan alarmistas como 'Según todos los indicios, su extinción está asegurada en un plazo no superior a cincuenta años' (Huerta *et al.*, 1988; Rodríguez, 1989) están o no justificadas.

Taxonomía y morfología externa.

Lucanus cervus (L.) pertenece a la Superfamilia Lucanoidea. Esta cuenta con más de 1000 especies repartidas por los cinco continentes. La representación europea se limita a un total de 17 especies repartidas en dos familias y siete géneros (Baraud, 1993). Sólo 9 especies se encuentran presentes en la Península Ibérica (Español & Bellés, 1982).

El dimorfismo sexual en el Ciervo Volante es notable y da lugar a su nombre común en castellano. Los machos, además de ser mayores que las hembras, poseen unas mandíbulas muy desarrolladas. Se considera el escarabajo de mayor tamaño de Europa. Las ilustraciones y fotos de enormes ejemplares que acompañan muchos artículos nos han dado la imagen característica de este coleóptero pero ocultan una notable variación en el tamaño de los individuos. La longitud total oscila entre los 30 y 90 mm en los machos (mandíbulas incluidas) y entre los 28 y 54 mm en las hembras (Lacroix, 1968, 1969; Clark, 1977).

La variación morfológica no se reduce a meras diferencias de tamaño sino que se extiende también a ciertos detalles en la forma de las mandíbulas y al número de lamelas de las antenas. Esto ha dado lugar a la distinción de una serie de formas o variedades (van Roon, 1910; para un resumen reciente véase

Baraud, 1993). De dudoso valor taxonómico, ciertos autores han propugnado su abandono (Español, 1973). J.I. López-Colón (com. pers.), en su revisión de la especie para Fauna Ibérica, ha prescindido de esa excesiva subdivisión en formas y variedades. No obstante, esa variabilidad morfológica, que también se encuentra en otras especies de la familia (Arrow, 1937; Otte & Stayman, 1979; Baraud, 1993) resulta muy interesante desde otros puntos de vista, como veremos al tratar de la reproducción de la especie.

Vida larvaria.

Las larvas, de tipo melolontiforme, se alimentan de madera en un estado avanzado de descomposición, por lo que no son propiamente xilófagas sino saproxilófagas (Dajoz, 1974). Esta dieta es posible debido a la simbiosis con bacterias capaces de degradar la celulosa, y que las larvas albergan en una dilatación del intestino posterior (Dajoz, 1974, 1980). Aunque normalmente se alude a su gran dependencia del Roble, *Quercus robur*, esta especie es muy polífaga y se han citado numerosas especies de frondosas que le sirven de alimento (Paulian & Baraud, 1982). Incluso hay observaciones en troncos de palmera (Alberto Gayoso, com. pers.) y en pinos (Diego Benavides, com. pers.). Lamentablemente, casi toda la información disponible sobre su dieta larvaria es meramente anecdótica y no conocemos ningún trabajo que haya estudiado la preferencia por determinadas especies ni la calidad como alimento de las mismas. En cambio, sí se conoce su tasa de alimentación: una larva de 1 g consume 22,5 cm³ de madera al día (Dajoz, 1974).

Se ha documentado un reparto del espacio dentro de la madera entre las distintas especies de escarabajos xilófagos (Simandl, 1993). Se sabe también que cada especie de Lucanidae ocupa una zona diferente del tronco (Szujeci, 1987) pero la información disponible para el Ciervo Volante es algo confusa. Según Español (1973) las larvas penetran rápidamente en la madera y suelen limitarse a la parte subterránea. Por el contrario, Jirí Simandl (com. pers.) afirma que son de vida libre y se encuentran en el suelo, en la zona de contacto entre el humus y la madera ya muy degradada. Carecemos de experiencia directa con las larvas de Ciervo Volante pero los relatos de personas que las han visto parecen apoyar ambas versiones. Desgraciadamente, la literatura que podría arrojar luz sobre el asunto se encuentra en polaco o ruso y fuera de nuestro alcance (Mamaev & Solokov, 1960;

Pawlowski, 1961, citados en Szujecki, 1987).

Los trabajos sobre la sucesión de organismos que degradan la madera sitúan a los Lucanidae en fases medias o tardías del proceso, en torno a los cinco años tras la muerte del árbol (rango de 1-10 años según los autores. Dajoz, 1974; Szujecki, 1987). Por este motivo, no se considera a los Lucanidae plagas forestales. De nuevo, los pocos trabajos que citan expresamente al Ciervo Volante se encuentran en ruso o polaco.

Los huevos eclosionan en dos a cuatro semanas (Baraud, 1993). La duración de la vida larvaria es variable, entre uno y cinco años según los autores (Paulian, 1988; Baraud, 1993; Drake, 1994). Este lento desarrollo se debe, por un lado, a la baja calidad nutritiva de la madera descompuesta (bajo contenido en nitrógeno) y, por otro, al gran tamaño que debe alcanzarse en estado adulto. Para nuestra sorpresa, se desconoce el número y duración de los instars larvarios. Tampoco se conoce el efecto de la temperatura y la humedad sobre el desarrollo. Paulian (1959) afirma que coexisten larvas de edades distintas dentro de un mismo tronco pero se ignoran más detalles sobre la demografía larvaria: mortalidad de cada instar, niveles de depredación o parasitismo, competencia tanto inter- como intraespecífica (¡D'Ami, 1981, indica que si dos larvas se encuentran frente a frente en una galería, una devorará a la otra!). Tras la última muda larvaria, en la que se pueden superar los 10 cm de longitud (Sánchez, 1983), se pasa al estado de pupa bien dentro de la madera o bien en el suelo, cerca del tronco. La pupación se realiza dentro de una cámara construida al efecto con tierra, madera y otros materiales aglutinados con saliva (Español, 1973). Al parecer, la metamorfosis se produce en otoño y los adultos pasan el invierno dentro del capullo para emerger al final de la primavera siguiente (Rodríguez, 1989). Sin embargo, Paulian (1959) señala que la larva hiberna antes de la metamorfosis.

Vida adulta

La vida de los adultos oscila entre los quince días al mes (Paulian, 1988), como corroboran nuestras observaciones en terrario. Sobre las fuentes de mortandad adulta poco se sabe, aparte de que forman parte de la dieta de diversas aves (Kletecka & Prisada, 1993; J.I.López-Colón, com. pers.; obs. pers.). Los adultos se alimentan de savia azucarada que lamen de las heridas de los árboles o de jugos de frutas maduras (D'Ami, 1981; Rodríguez, 1989). Las hembras pueden perforar la corteza de los árboles con sus mandíbulas para acceder a la savia (Rodríguez, 1989).

En Asturias, los imagos se observan desde mediados de junio a finales de agosto o comienzos de septiembre, con una mayor abundancia durante julio y ciertas variaciones de año a año (Alvarez Laó & Alvarez Laó, 1995). Es de esperar que se produzcan algunos cambios en la fenología con la altitud y la latitud. Nuestras observaciones indican que los machos aparecen un poco antes que las hembras (proterandria). La abundancia también varía de un año a otro (Paulian & Baraud, 1982) y podrían existir ciclos de abundancia de cuatro años (Drake, 1994)

aunque no existe ningún trabajo cuantitativo que apoye esta afirmación.

Tradicionalmente se han señalado los hábitos crepusculares o nocturnos de los adultos (Paulian & Baraud, 1982) pero se ha detectado cierta actividad diurna (Alvarez Laó & Alvarez Laó, 1995) que puede ser más importante en áreas mediterráneas (Lacroix, 1968; Arturo Baz, com. pers.). La capacidad de vuelo parece, en principio, bien desarrollada. En vuelo alcanzan los 6 km/h (D'Ami, 1981) pero no se conoce su capacidad de dispersión. Hay relatos sobre desplazamientos en masa de ejemplares en el siglo XIX (Darwin, 1871; Lacroix, 1968; Paulian & Baraud, 1982). En cualquier caso, se ha observado una atrofia de las fibras musculares al cabo de cierto tiempo (Paulian, 1988), que podría limitar sus posibilidades de dispersión. Otro aspecto por investigar es la diferente propensión al vuelo o capacidad de dispersión entre machos y hembras. Drake (1994) señala que sólo los machos vuelan regularmente, pero esto parece poco probable. dado que el alimento larvario es un recurso efímero, las hembras tendrán por necesidad que desplazarse para encontrar sustratos adecuados en los que realizar la puesta.

Reproducción.

Al parecer, los machos mantienen territorios (Huerta *et al.*, 1988) dentro de los cuales vuelan buscando pareja. Esta historia parece hartamente dudosa dadas las observaciones de grupos de machos. Más plausible es que se aglomeren o en torno a las hembras, a las que probablemente localizan mediante feromonas sexuales, o en los lugares de alimentación. En estos sitios se producen las luchas tan narradas en las que se trata de hacer perder el equilibrio al contrario y que suelen terminar con la expulsión de uno de los contrincantes. Dado que los trabajos que aportan datos cuantitativos sobre estas peleas brillan por su ausencia, nada se sabe a ciencia cierta sobre su frecuencia, duración o grado real de daño que sufren los participantes (normalmente, los distintos autores han tendido a minimizar el daño sufrido y presentarlas como torneos rituales, pero en otras especies se sabe de graves daños y casos de muertes; Siva-Jothy, 1987).

Se ha estudiado el comportamiento de apareamiento en algunas especies de Lucanidae americanas (Mathieu, 1969) pero los trabajos sobre *L. cervus* se encuentran en alemán y son antiguos, por lo que no hemos podido consultarlos. La duración de la cópula es controvertida: breve según Baraud (1993), una cópula breve o varios episodios de apareamiento en un corto lapso temporal según Mathieu (1969), de hasta varios días según Huerta *et al.* (1988). Nuestras observaciones en terrario favorecen la segunda opción, o al menos un contacto o escolta prolongada por parte del macho. De todos modos, la duración probablemente sea variable y su prolongación podría tener relación con la garantización de la paternidad en un ambiente competitivo. Existen estudios en otras especies que demuestran que el último macho en copular con una hembra fecunda la mayor parte de sus huevos (Eberhard *et al.*, 1993).

Las hembras ponen los huevos en grietas en la corteza de árboles muertos. La puesta consta de unos 20 huevos grandes (3 mm de longitud; Baraud, 1993) depositados uno a uno (Huerta *et al.*, 1988).

Darwin (1871) ofreció una explicación funcional al dimorfismo sexual tan aparente en este escarabajo. Los machos luchan por las hembras, haciendo de valor selectivo el desarrollo de las mandíbulas como armas en tales peleas. Algo similar ocurre no sólo en numerosos Lucanidae (Otte & Staiman, 1979) sino también en otro coleópteros Scarabaeoidea (Palmer, 1978; Cook, 1987), otros grupos de insectos y, por supuesto, en mamíferos. En varias especies de escarabajos provistos de 'cuernos' se ha demostrado que los machos mayores tienen ventaja en la obtención de pareja (Palmer, 1978; Eberhard, 1979; Brow & Bartalon, 1986; Siva-Jothy, 1987). Los machos con armas menos desarrolladas suelen perder combates y por tanto tienden a morir sin dejar descendencia. Esta es la base para el desarrollo de tan singular carácter.

La enorme variación que se observa en el desarrollo de las mandíbulas entre los machos ha sido tratada en numerosas ocasiones (Paulian, 1959; Lacroix, 1968, 1969; Clark, 1977). Estos estudios demostraron que el tamaño de las mandíbulas está en relación con el tamaño general del cuerpo y que se produce una transición continua en el carácter desde los individuos menores con mandíbulas pequeñas a los mayores con mandíbulas bien desarrolladas. Diferencias en la alimentación larvaria, relacionadas con el contenido en nitrógeno de la madera en descomposición de que se alimentan las larvas, bastarían para explicar el diferente tamaño final de los adultos pero también podrían estar implicados factores genéticos (Paulian, 1988).

En numerosas especies de Lucanidae (Arrow, 1939; Paulian, 1959; Otte & Stayman, 1979) se han encontrado dos o más formas netamente separadas dentro de los machos (la famosa distinción entre machos mayor y menor). En estas especies, la representación gráfica del tamaño de las mandíbulas frente al tamaño corporal no produce una única línea continua sino dos separadas. Es decir, ambos tipos de machos obedecen a dos leyes de crecimiento diferentes y no puede reducirse su diferencia de 'armamento' a una mera diferencia de tamaño. Algún otro factor debe estar actuando. Eberhard (1980) ha postulado un mecanismo para explicar estas diferencias. En primer lugar, deben existir diferencias de calidad entre los posibles sustratos donde se desarrollan las larvas. Esto da lugar a diferencias de tamaño en los adultos. Los machos pequeños ven reducido su éxito como padres porque pierden más combates. Esto conduce a la selección sobre un comportamiento alternativo de estos machos a la hora de aparearse. En lugar de luchar por las parejas, se dedican a 'husmear' en las zonas donde se localizan las hembras. Esperan su oportunidad y, mientras los machos grandes combaten entre sí, logran acceder a alguna hembra y propagar así su estirpe. Esto puede sonar muy maquiavélico y rebuscado, pero es un fenómeno extendido en muchas especies donde los machos luchan por las hembras, desde los insectos (Siva-Jothy, 1987) a los peces y anfibios (Krebs & Davies, 1993).

¿Qué hay del Ciervo Volante? Aunque la

presencia de machos minor ha sido aceptada mucho tiempo, los trabajos antes mencionados no han encontrado indicios de dos patrones diferenciados de crecimiento. Sin embargo, Eberhard & Gutiérrez (1991) si la han documentado, mediante refinados análisis estadísticos y recurriendo al análisis de un gran número de ejemplares. Nuestros propios datos no parecen apoyar esta conclusión (Alvarez Laó *et al.*, 1995) [FIGURA 1]. En nuestra opinión esta especie se halla en un estado de transición, sin haber desarrollado una diferenciación clara en estrategias alternativas. Por desgracia, no puede acudirse a los datos de comportamiento de los machos de distinto tamaño en los combates para dirimir la cuestión porque, como hemos apuntado antes, estos datos no existen. Esta especie constituye por tanto un buen organismo experimental para el estudio de la evolución de uno de los comportamientos reproductores más interesantes.

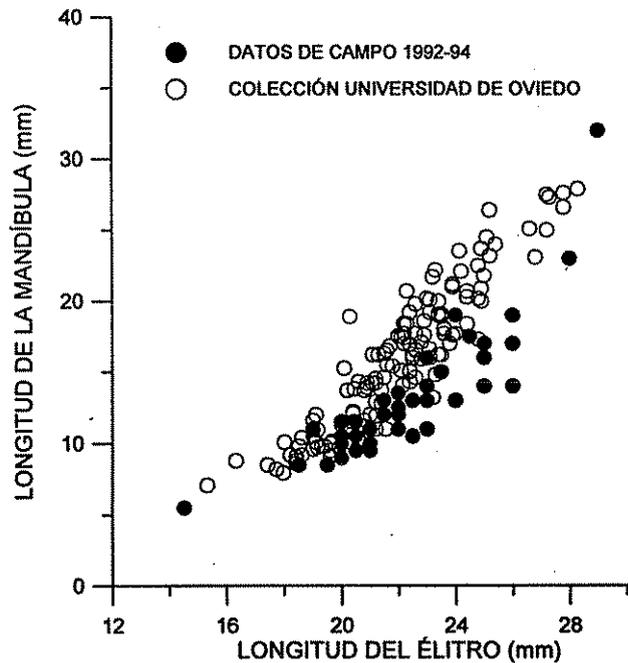


Fig. 1. Relación entre el tamaño individual, medido como la longitud del élitro, y el tamaño de las mandíbulas en machos de Ciervo Volante. No se observan indicios de la existencia de una quiebra en la nube de puntos, que señalaría la presencia de dos morfos diferenciados.

Problemática actual.

Su progresiva disminución en el centro de Europa ha provocado su inclusión en el Convenio de Berna como especie protegida y en el anexo IIa de la Directiva Habitats (Viejo Montesinos & Sánchez Cumplido, 1994). Esta decisión no se basó en ningún estudio detallado sino en la opinión personal de expertos consultados. En realidad, la inclusión de los invertebrados en el Convenio de Berna fue bastante polémica y se limitó a las especies no controvertidas políticamente (Stuart Ball, com. pers.). Más que otra cosa, lo que indica esto es la falta de consideración hacia los insectos, e invertebrados en general, dentro de las políticas de conservación.

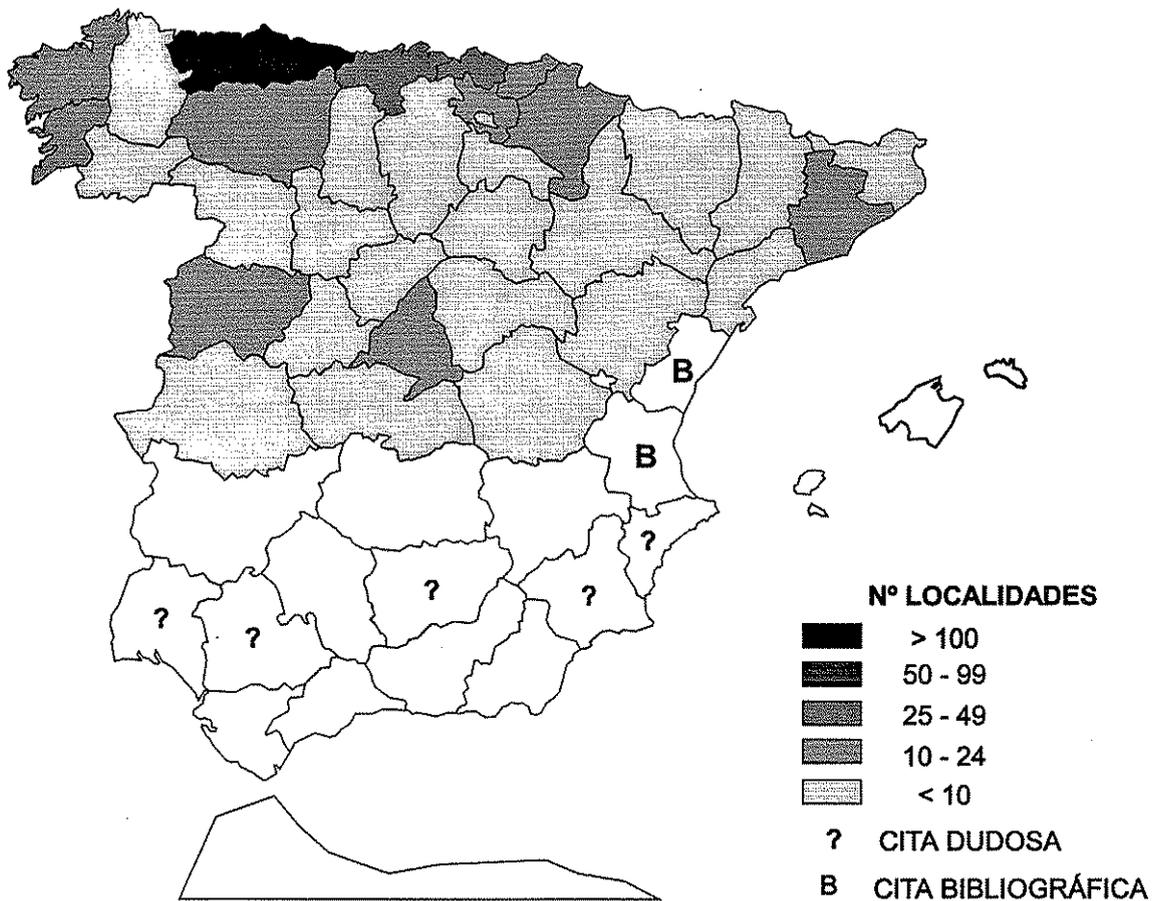


Fig. 2. Distribución del Ciervo Volante en España, según la información disponible hasta ahora en la base de datos del Proyecto Ciervo Volante. Se observa un claro sesgo en el esfuerzo de muestreo en la provincia de Asturias.

Aparte del Reino Unido, cuya base de datos sobre la especie es envidiable y un ejemplo a seguir (Clark, 1966; Joint Nature Conservation Committee, datos no publicados), no conocemos informes sobre su estado en ningún país europeo. Jirí Simandl (com. pers.) afirma que es frecuente en zonas bajas de la República Checa y Eslovaquia. En España, la Asociación española de Entomología está en la actualidad coordinando una recopilación de la información disponible sobre todos los artrópodos citados en la Directiva Hábitats. Nuestro grupo está colaborando en esa tarea y, gracias a la colaboración de un gran número de personas, esperamos disponer en octubre de un primer mapa de distribución para el territorio nacional. Por el momento, nuestra impresión es que las poblaciones de la franja cantábrica son numerosas y que al menos otro núcleo importante se mantiene en las Sierras de Gredos y de Guadarrama. Su presencia en la mitad meridional de la Península Ibérica es dudosa [FIGURA 2].

Esto no significa que no existan motivos de preocupación. El principal lo constituye la pérdida de hábitat. Aunque se ha ligado esta especie a la presencia de robledales maduros de *Quercus robur*, en la Península Ibérica se encuentra también en otras especies de *Quercus*, como *Q. pyrenaica* y *Q. ilex*. En cualquier caso, su dependencia de bosques maduros tampoco está muy clara. En Asturias se encuentra en zonas de campiña, con prados y pequeños bosquecillos y setos dispersos, y también en parques urbanos y en manchas de eucaliptal, suponemos que debido a la

presencia de caducifolias como el Castaño, *Castanea sativa*, dispersas dentro de esas plantaciones. Todo ello hace pensar que esta especie es bastante resistente tanto a la fragmentación como a la degradación de la calidad del hábitat. Sin embargo, en el Reino Unido, donde la especie persiste en un hábitat de campiña (Drake, 1994) la regresión es notable por lo que la fragmentación de hábitat constituye un peligro real. Se ha citado su limitación altitudinal en los 600 m (Jirí Simandl, com. pers.) pero esto es manifiestamente falso, al menos al sur de la Cordillera Cantábrica.

El efecto perjudicial del coleccionismo se ha mencionado como causa adicional (Sánchez, 1983; Huerta *et al.*, 1988; Rodríguez, 1989) pero sin base firme. Por un lado, el SEPRONA desconoce casos de tráfico de ejemplares de Ciervo Volante (José Delgado, com. pers.). Por otro, algunas personas nos han comentado la venta de ejemplares en tiendas de animales y filatelias. La frecuencia de estos hechos y su repercusión sobre las poblaciones naturales son un misterio. En la literatura sobre conservación de insectos amenazados, normalmente se ha considerado despreciable la influencia de la recolección (Pyle *et al.*, 1981) como causa de extinción de especies, incluso a nivel local. En cualquier caso, podríamos enfrentarnos a un vacío legal en este asunto, dado que el Ciervo Volante no está incluido en el CITES.

Por último, las repercusiones negativas de pesticidas o de mortalidad en carreteras sobre poblaciones de este escarabajo tampoco han sido estudiadas de modo detallado.

Comentario final.

Nuestra intención es ampliar, en la medida de nuestras posibilidades el conocimiento de este escarabajo. Además de realizar una base de datos sobre su distribución, estamos intentando profundizar en su dinámica de poblaciones, su comportamiento y su reproducción, intentando poner el énfasis en aquellas lagunas de conocimiento que se han comentado a lo largo de este artículo.

Si poco se sabe del Ciervo Volante, menos aún se conoce sobre *Pseudolucanus barbarossa*, una especie próxima, endémica de la Península Ibérica y norte de Marruecos (Baraud, 1993) y que se enfrenta a los mismos peligros potenciales. Cuenta con el agravante de que sus poblaciones parecen ser bastante más escasas. Pese a no encontrarse en Asturias, estamos intentando obtener información sobre la distribución y modo de vida de esta especie.

Agradecimientos.

Todo nuestro trabajo sería imposible sin la colaboración desinteresada de un número cada vez mayor de personas, tanto de particulares y grupos con intereses conservacionistas, como de entomólogos aficionados y personas ligadas a la Universidad u otras instituciones oficiales. Citarlos aquí a todos sería muy largo, pero no podemos olvidar su valiosísima colaboración. A todos ellos, nuestro más sincero agradecimiento.

Bibliografía.

- ALVAREZ LAO, C.M. & D.J. ALVAREZ LAO (1995). Análisis de la mortalidad de ciervos volantes *Lucanus cervus* en carreteras asturianas. *Bol. Cien. Nat. R.I.D.E.A.*, 43: 15-25.
- ALVAREZ LAO, C.M., M.MARTINEZ, M.MENDEZ, & A.R. QUIROS (1995). Dimorfismo sexual de talla y pocilandria en *Lucanus cervus* (Coleoptera: Lucanidae). *XIV Jornadas de la Asociación española de Entomología*, Cuenca.
- ARROW, G.J. (1937). Dimorphism in the males of stag-beetles (Coleoptera, Lucanidae). *Trans. R.Ent. Soc. Lond.*, 86: 239-245.
- BARAUD, J. (1993). Les coléoptères Lucanoidea de l'Europe et du Nord de l'Afrique. *Bull. mens. Soc. linn. Lyon*, 62: 42-64.
- BROW, L. & J.BARTALON (1986). Behavioral correlates of male morphology in a horned beetle. *Am. Nat.*, 127: 565-570.
- CLARCK, J.T. (1966). The distribution of *Lucanus cervus* (L.) (Col. Lucanidae) in Britain. *Entomol. Monthly Magaz.*, 102: 199-204.
- CLARCK, J.T. (1977). Aspects of variation in the stag-beetle *Lucanus cervus* (L.) (Coleoptera: Lucanidae). *Syst. Entomol.*, 2: 9-16.
- COOK, D. (1987). Sexual selection in dung beetles. I. A multivariate study of the morphological variation in two species of *Onthophagus* (Scarabaeoidea: Onthophagini). *Aust. J.Zool.*, 35: 123-132.
- DAJOZ, R. (1974). Les insectes xylophages et leur rôle dans la dégradation du bois mort. En P. Pesson ed. *Ecologie forestière. La forêt: son climat, son sol, ses arbres, sa faune*: 257-307. Gauthier-Villars, Paris.
- DAJOZ, R. (1980). *Ecologie des insectes forestiers*. Gauthier-Villars, Paris.
- D'AMI, R.D. coord. (1981) *Vida íntima de los animales del bosque y del monte*. Auriga, Barcelona.
- DARWIN, C. (1871). *El origen del hombre y la selección en relación al sexo*. (trad. española, E.D.A.F., Madrid).
- DRAKE, M. (1994). *Species conservation handbook*. English Nature, Peterborough.
- EBERHARD, W.G. (1979). The function of horns in *Podischnus agenor* (Dynastinae) and other beetles. En M.S. Blum & N.A. Blum eds. *Sexual selection and reproductive competition in insects*: 231-258. Academic Press, Nueva York.
- EBERHARD, W.G. (1980). Escarabajos cornudos. *Investigación y Ciencia*, 44: 102-110.
- EBERHARD, W.G. & E.E. GUTIERREZ (1991). Male dimorphism in beetles and earwigs and the question of developmental constraints. *Evolution*, 45: 18-28.
- EBERHARD, W.G., S.GUZMAN-GOMEZ & K.M.CATLEY (1993). Correlation between spermathecal morphology and mating systems in spiders. *Biol. J. Linn. Soc.*, 50: 197-209.
- ESPAÑOL, F. (1973) Entomofauna forestal española: Fam. Lucanidae (Col. Scarabaeoidea). *P. Inst. Biol. Apl.*, 54: 99-111.
- ESPAÑOL, F. & X.BELLES (1982). Noticia de la presencia de *Aesalus scarabaeoides* (Panzer) (Col. Lucanidae) en España y actualización de la clave de lucánidos ibéricos. *Bol. Est. Cent. Ecología*, 11: 71-75.
- HUERTA, A. & J.L.RODRIGUEZ (1988). *SOS por la fauna española. 100 especies en peligro de extinción*: 170-173. Fondo Natural (ed.), Madrid.
- KLETECKA, Z. & I.A.PRISADA (1993). Beetles in the food of the tawny owl, *Strix aluco* (L.) in the Kharkov Region (Ukraine). *Spixiana*, 16: 227-232.
- KREBS, J.R. & N.B. DAVIES (1993). *An introduction to behavioural ecology*. 3ª ed. Blackwell, Oxford.
- LACROIX, J.-P. (1968). Etude des populations de *Lucanus cervus* de la France méridionale. *Ann. Soc. Ent. Fr. (N.S.)*, 4: 233-243.
- LACROIX, J.-P. (1969). Contribution à l'étude des Lucanides. A propos de *Lucanus cervus* récoltés au Bois de Boulogne. *L'Entomologiste*, 25: 119-129.
- MATHIEU, J.M. (1969). Mating behavior of five species of Lucanidae (Coleoptera: Insecta). *Can. Entomol.*, 101: 1054-1062.
- OTTE, D. & K. STAYMAN (1979). Beetle horns: some patterns in functional morphology. En M.S. Blum & N.A. Blum eds. *Sexual selection and reproductive competition in insects*: 259-292. Academic Press, Nueva York.
- PALMER, T.J. (1978). A horned beetle which fights. *Nature*, 274: 583-584.
- PAULIAN, R. (1959). *Faune de France. 63. Coléoptères Scarabéides*. 10ª ed. Lechevalier, Paris.
- PAULIAN, R. (1988). *Biologie des coléoptères*. Lechevalier, Paris.
- PAULIAN, R. & J.BARAUD (1982). *Faune des coléoptères de France. II. Lucanoidea et Scarabaeoidea*. Lechevalier, Paris.
- PYLE, R., M.BENTZIER & P.OPLER (1981). Insect conservation. *Ann. Rev. Entomol.*, 26: 233-258.
- RODRIGUEZ, J.L. (1989). Ciervo Volador. El escarabajo del César. *Natura*: 42-45.
- SANCHEZ, J. (1983) El coleccionismo de insectos está provocando la regresión de algunas especies. *Quercus*, 11: 28.
- SIMANDL, J. (1993). The spatial pattern, diversity and niche partitioning in xylophagous beetles (Coleoptera) associated with *Fragula alnus* Mill. *Acta Oecologica*, 14: 161-171.
- SIVA-JOTHY, M.T. (1987). Mate securing tactics and the cost of fighting in the Japanese horned beetle, *Allomyrina dichotoma* L. (Scarabaeidae). *J. Ethol.*, 5: 165-172.
- SZUJECKI, A. (1987) *Ecology of forest insects*. PWN, Varsovia.
- VAN ROON, G. (1910). Lucanidae. En S Schenkling ed. *Coleopterorum catalogus*: 1-70. W. Junk, Berlín.
- VIEJO MONTESINOS, J.L. & C.SANCHEZ CUMPLIDO (1994). Leyes y normas que protegen a los insectos en España. *Quercus*, 96: 13-17.