

**Histoire du *Lucanus capra* Olivier, 1789,
bona species, endémique de France et d'Espagne,
confondu avec *L. cervus* (L., 1758)
(Coleoptera, Lucanidae)**

par

STÉPHANE BOUCHER

Mécanismes Adaptatifs et Evolution, UMR 7179

Muséum national d'Histoire naturelle, CNRS, Sorbonne Université, EPHE,

CP 50, 57 rue Cuvier, F-75005 Paris, France

<sbl@mnhn.fr>

Résumé

Lucanus capra Olivier 1789, *bona species*, est revalidé vis-à-vis de *L. cervus* (L., 1758) et a quatre synonymes : *L. pontbrianti* (Mulsant, 1839), *n. syn.*, *L. pentaphyllus* Reiche, 1853, *L. fabiani* Mulsant & Godart, 1855, et *L. reichei* Motschoulsky, 1870. Un historique est dressé pour l'espèce et sur les causes lointaines, depuis le XVIII^{ème} siècle, de son interprétation taxinomique confuse et incluant celle d'autres *Lucanus*, voisins ou non.

Faisant suite aux données publiées en 2014, l'étude permet de préciser pour *L. capra* des caractères-clés morpho-anatomiques, dont la moitié sont inédits ; son endémisme détaillé en France méridionale et dans le nord-est de l'Espagne ; sa sympatrie totale avec *L. cervus* et l'hybridation expérimentale et naturelle des deux espèces. Sa sympatrie, très localisée dans le Var, existe avec *L. cervus* et *L. tetraodon provincialis* Colas, 1949.

Le domaine écologique de *L. capra* se distingue clairement de celui de *L. cervus* en étant sous forte influence permanente phytoclimatique méditerranéenne. *L. capra* occupe ainsi tout le domaine méditerranéen et ses déclinaisons, ainsi qu'une vaste partie du domaine néomoral xérotherme sub-méditerranéen, en France (vers l'ouest, atteignant Bordeaux) comme en Espagne (tout le piémont sud-pyrénéen et au-delà, vers le sud-ouest, jusqu'à La Rioja). La présence de l'espèce en Italie, Ligurie notamment, est, d'après les éléments dont on dispose, peu probable.

L. capra est à intégrer parmi les organismes appartenant au carrefour biogéographique et point chaud du sud, sud-est en particulier, de la France.

Abstract

Lucanus capra Olivier, 1789, *bona species*, is reinstated with respect to *L. cervus* (L., 1758) and has four synonyms: *L. pontbrianti* (Mulsant, 1839), n. syn., *L. pentaphyllus* Reiche, 1853, *L. fabiani* Mulsant & Godart, 1855, and *L. reichei* Motschoulsky, 1870. A historical account is provided for the species, as well as for the remote causes, dating back to the eighteenth century, of its confused taxonomic interpretation, including that of other *Lucanus*, whether closely related or not.

Building on data published in 2014, the present study makes it possible to specify key morpho-anatomical characters of *L. capra*, half of which are new; its detailed endemism to southern France and north-eastern Spain; and its complete sympatry with *L. cervus*, together with experimental and natural hybridization between the two species. A further, highly localized sympatry occurs in the Var, involving *L. cervus* and *L. tetraodon provincialis* Colas, 1949.

The ecological range of *L. capra* clearly differs from that of *L. cervus*, being under strong and permanent Mediterranean phytoclimatic influence. *L. capra* thus occupies the entire Mediterranean domain and its variants, as well as a large part of the sub-Mediterranean xerothermic nemoral domain, in France (westwards, reaching Bordeaux) as well as in Spain (throughout the southern Pyrenean piedmont and beyond, southwestwards, as far as La Rioja). The presence of the species in Italy, particularly in Liguria, appears unlikely in light of the available evidence.

Lucanus capra should be regarded as one of the organisms forming part of the biogeographical crossroads and hotspot of southern, and especially south-eastern, France.

Mots-clés

Coleoptera, Lucanidae, *Lucanus*, taxinomie, hybridation, écologie, France, Espagne.

Lucanus cervus (L.), 1758, avec ses espèces, variétés ou formes d'Europe occidentale toutes plus ou moins synonymes selon les époques, fut l'objet d'une vieille histoire qui a fait couler beaucoup d'encre. Plus de 250 publications traitent de ces taxons, mais rien n'y fit, les opinions sur le statut de plusieurs d'entre eux demeurent d'actualité. Les contributions ne se valent pas toutes et Mulsant (1842), dans ses *Lamellicornes de France*, en conclut ainsi: « *Il est vrai que parmi les ouvrages d'Entomologie, surtout parmi les anciens, il en existe un grand nombre écrit si légèrement ou d'une brièveté tellement énigmatique, qu'ils offrent à peine plus de ressources que la tradition ; mais de tels travaux ne sont point ici en cause* ». En effet et cette réflexion vient à propos. Une vieille histoire, que je pensais surtout dater du XIX^{ème} siècle, âge prolifique dans l'étude des Lucanides, y compris ceux d'Europe et du Moyen-Orient, mais il faut en réalité remonter au XVIII^{ème} siècle, sous Linné et Fabricius, ainsi qu'à un autre personnage notable, mais non universel : Guillaume-Antoine Olivier (1756-1814). Sur un autre plan, l'histoire sur ces *Lucanus* connut un autre point de départ, bien modeste car personnel. Il me faut cependant commencer par

celui-là. J'étais jeune étudiant lorsque, deux étés de suite, je parcourus les montagnes de Provence. L'objet prioritaire de ces courses n'était pas l'entomologie, mais j'étais déjà depuis longtemps motivé par les Lucanides. Ceux de France n'avaient que peu de secret, devais-je croire avec assurance, jusqu'à ce début août 1983, au torrent du Grand Vallon, affluent de la Durance à La Motte-du-Caire, 709 mètres d'altitude précise. Sous le soleil, j'observais un *Lucanus* se déplaçant sur la grève. Une longue observation, car plusieurs choses m'intriguaient. Son habitus, différent des nombreux *Lucanus* que j'avais vus dans l'Ouest, l'Île de France, le Limousin ou ailleurs. Une bête plus gracile, moins convexe, antennes pentaphylles et mandibules finement courbes et plus acérées ; son comportement aussi, plus actif, presque nerveux malgré la chaleur. J'ai alors pensé : ce *Lucanus* n'est pas *cervus*. Bien des années passèrent lorsque, étant au Muséum dans les affres du Doctorat, l'idée me vint (diversion salutaire dans la circonstance académique) de reprendre l'examen du spécimen de La Motte. Les riches et historiques collections nationales ne pouvaient être meilleur terrain et c'est à la fin des années 90 que j'annonçais à plusieurs collègues, amis et maîtres du Laboratoire qu'il y avait, preuves en main, une espèce confondue avec *L. cervus* : le *L. pontbrianti* de Mulsant. D'autres années passèrent, occupées au point de ne pas prendre le temps de revenir au Lucane. Toutefois, ne le négligeant pas, les données s'accumulaient sur son compte. J'avais alors étendu le partage de la découverte à quelques autres personnes a priori de confiance. Une tuile, car plusieurs fuites se sont répandues. Si bien que, dans les années 2000, on n'avait jamais autant entendu parler de cet insecte en réunion ou sur le Web. Petite trahison entre amis, ou trahison par fidélité, peu importe, mais la publication sur l'espèce attendait. En 2012, M. Tronquet, via l'aimable relais d'H. Brustel, me proposait de rédiger les Lucanidae dans le *Catalogue des Coléoptères de France* qu'il coordonnait. J'y ai mis mes données sous une forme très synthétique, à l'image de tous catalogues (Boucher, 2014). *L. pontbrianti* ainsi revalidé, ses synonymes désignés et la répartition géographique établie, je pensais que ce catalogue mettrait un premier terme à tant de controverses, depuis plus de 150 ans, sur le *cervus* et ses déclinaisons de France, mais ce ne fut pas suffisant. Un certain nombre d'entomologistes de France, aussi d'Espagne et d'Italie, me demandèrent quand je publierais la suite, car il manquait figures et éléments morpho-anatomiques. Je n'ai pu répondre à tous, tandis que ce second manuscrit, pourtant très avancé, devait être reporté.

Malgré tout, je décortiquais la littérature sur *Lucanus*, notamment la plus ancienne, moins lue aujourd'hui alors qu'elle abonde en informations intéressantes. C'est dans cet exercice que je découvris la figure du *L. capra* d'Olivier (1789), dans sa célèbre *Histoire Naturelle des Insectes*. Une représentation copie conforme du spécimen observé et capturé à La Motte, quarante ans plus tôt. La recherche m'a conduit à retrouver l'exemplaire original d'Olivier. Simple retour aux sources de l'entomologie moderne, celle de Latreille peu avant la Révolution, Olivier avait ainsi distingué, cette fois il y a

240 ans, le *Lucanus* de France et d'Espagne, alias *L. pontbrianti*. À ma surprise, aucun auteur n'avait réexaminé le travail d'Olivier, malgré le problème taxinomique récurrent sur les *Lucanus* d'Europe.

L'affaire concernant *L. capra* ne restait pourtant qu'en partie résolue. On pouvait identifier avec certitude les deux espèces confondues par une série de caractères externes et internes démonstratifs, mais de rares spécimens provenant de l'aire de sympatrie échappaient à la méthode. Dans ce contexte était exclu le polymorphisme, intraspécifique, qui ne posait plus de problème. Restait l'hybridation accidentelle, une idée soulevée par Motschoulsky (1870), mais non suivie. J'entrepris donc des élevages avec croisement imposé. Les résultats obtenus, bien que laborieux et après une décennie d'expérimentations, démontrent l'existence de populations de *cervus* et *capra* avec des individus hybrides géographiquement dispersés. Ils sont stériles, sinon il n'y aurait plus aujourd'hui qu'un phénotype homogène. De plus, puisque l'aire de *capra* semblait tout incluse dans celle de *cervus*, le polymorphisme de celui-ci, lorsqu'il est seul, hors de cette aire, est démontré. Désormais, il n'y avait plus guère de confusions possibles, taxinomiques ou écologiques, entre les espèces. Ces différentes données réunies font l'objet de la présente note de synthèse.

Matériel et méthode

Le matériel examiné provient de collections d'institutions ou particulières (voir remerciements). Celles du Muséum de Paris (MNHN) comptent environ 2200 *cervus* de France et 180 *capra*. Ce premier ensemble public-privé compte environ 2800 *cervus* et 350 *capra*, desquels 80% furent utilisés pour le *Catalogue des Coléoptères de France* (2014). De 2024 à 2026, environ 3000 spécimens des deux espèces ont été examinés sur photos du site Web *iNaturalist* (<https://www.inaturalist.org>), avec des précisions pour les localités d'origine. Etant donné la qualité variable des images fournies par les observateurs sur ce site, environ 90% des spécimens ont pu être identifiés.

La carte de répartition reprend les quelques 585 points totaux réunis de *L. capra* géolocalisés, issus de collections vues, de la littérature considérée fiable ou de la source Web citée. Les doublons et superpositions exclus, sont finalement figurés environ 200 points.

Les genitalia mâles et femelles complets sont disséqués suivant la méthode usuelle au potassium hydroxyde. Des gonflages à la micropipette-injecteur ont eu lieu dans le lactophénol pour les structures vaginales et l'endophallus (les deux étant simples chez *Lucanus*).

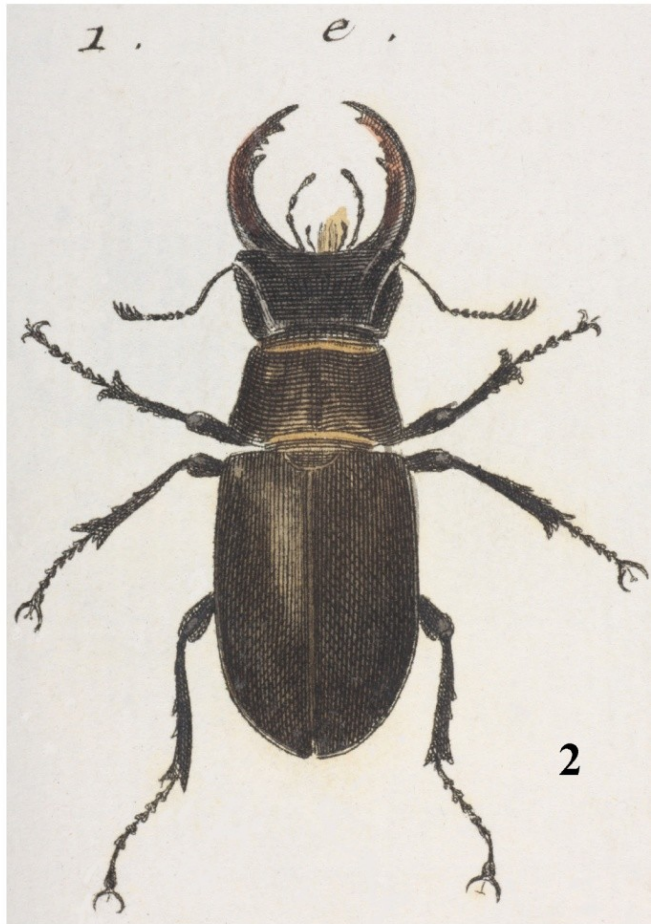
Pour fournir les élevages (protocole ci-après), deux séjours d'une semaine chacun ont eu lieu en Sud-Dordogne et dans le nord du Lot en 2008, avec pour point central Sarlat. La région fut choisie car située à quelques heures de route du point

Fig. 1-4 : *Lucanus capra* Olivier, selon Olivier (1789), habitus. – 1-2 : Holotype. – 1, Le spécimen. – 2, Fac similé de la figure originale 1e Pl.1. – 3-4 : « *L. capra* var. ». – 3, Fac similé de la figure originale 1g Pl.2. – 4, Le probable spécimen est en réalité un petit *L. cervus* (L.). Échelle : 1 cm.

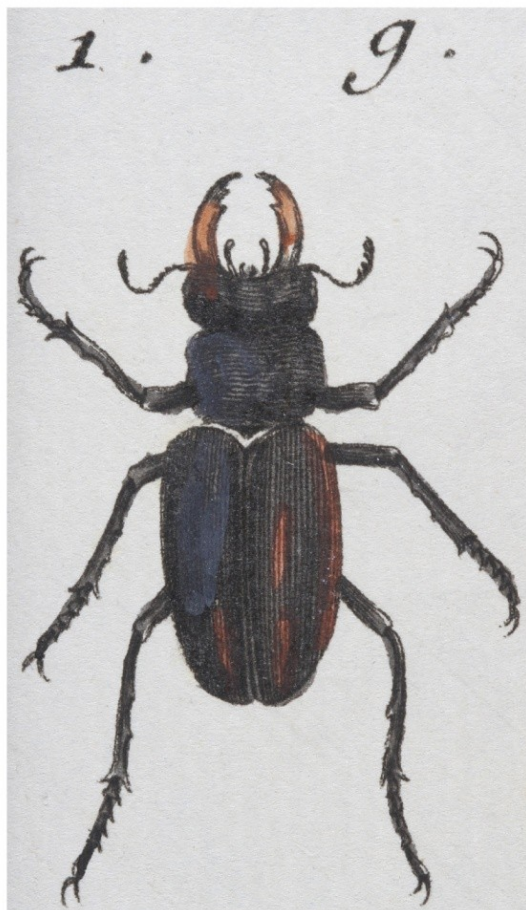


1

Midi capra.



2



3



4

d'attache en Limousin, tandis que le milieu naturel offrait l'avantage d'être une zone tampon des deux espèces : un peu vers le nord *L. cervus* est seul, un peu vers le sud sont présentes ensemble les deux espèces. Ces missions ont été en partie financées par l'unité de recherches *Institut de Systématique, Evolution, Biodiversité* (ISYEB) de laquelle je dépendais à l'époque.

Remarques sur les spécimens et les illustrations d'Olivier

La contribution d'Olivier à la connaissance entomologique, par son *Histoire Naturelle*, est colossale pour son époque. Les six volumes de texte et un de planches coloriées, soit selon son auteur 3162 pages, 363 planches, formaient aussi une vraie prouesse. *L. capra* appartient à cet œuvre.

La collection. – Elle fut refondée par Ernest Olivier (1844-1914), son petits-fils, naturaliste dans l'Allier, connu pour ses divers travaux, notamment comme coléoptériste spécialiste. Ernest put acquérir de la collection de son grand-père ce qui n'avait pas été dispersé, ou perdu, au début du XIX^{ème} siècle (voir notamment Cambefort, 2006). Compte tenu des vicissitudes qu'a pu connaître la collection après Guillaume-Antoine, c'est une chance que le *Lucanus* qu'il a décrit soit toujours là. La collection fut ensuite reçue tardivement au Muséum, en 1995. L'ensemble est en assez bon état et c'est donc à Ernest que l'on doit d'avoir porté soin à sa préservation. Toutefois, il y intégra sa propre collection générale, ce qui n'est pas toujours avantageux pour les inventaires. Ainsi la collection très amputée de Guillaume-Antoine fut intégrée dans celle d'Ernest. Les petites étiquettes rondes de la collection, fond vert typographié en noir « *collection Olivier type* », ainsi que d'autres d'identification, sont d'Ernest et concernent les espèces de Guillaume-Antoine.

Pour le genre *Lucanus*, il y a un seul carton demi-format (parmi plusieurs centaines du même format) avec 21 spécimens de « *L. cervus* », inclus les trois examinés ici qui sont les plus anciens. Ces derniers sont de Guillaume-Antoine. Un mâle et une femelle ont chacun une étiquette de localité, joliment écrite à la plume sur papier chiffon fort et qui est assez sûrement de lui, plus une autre d'identification, plus récente et qui est d'Ernest. Un second mâle n'a pas d'étiquette (voir détails ci-après).

Le type de *L. capra* et la coquille dans l'appel de son illustration. – Dès le départ dans l'étude du taxon est apparu un problème lié à la corrélation texte/planches. En explication des planches est indiqué « *Pl. 1, fig. 1e, L. chèvre [capra]* » et « *Pl. 2, fig. 1g, L. chèvre var.* ». Ce dernier est en réalité un petit *cervus*, ou « *capreolus* » des anciens auteurs, qui contraste beaucoup avec les grands « *cervus* » des fig. 1a-b-c-d. Dans le texte, les descriptions ont la même concordance figures/espèce et variété, tandis que les caractères dans la description, de même que l'origine « *Provence* », correspondent au « *capra* » de la collection. Toutefois, à la fin de la description Olivier ajoute que la fig. 1g Pl.2 représente un individu pris par lui en Provence, puis que l'espèce se trouve

aussi « *aux environs de Paris* ». Manifestement, une inversion s'est glissée dans la typographie des appels de figures, puisque dans l'énoncé titre de son espèce il indique un ordre des figures qui concorde avec l'ordre d'apparition des taxons dans le texte : celui de Provence, puis celui de Paris. L'erreur est démontrée par la collection et Ernest l'avait vue : l'exemplaire identifié « *capra* » (étiquette mise par Ernest) est celui de la fig. 1e, donc de Provence et le petit mâle sans étiquette est le *capra* var. fig. 1g, donc de Paris (Fig. 1-4). Un autre argument est le fait que *capra* n'existe pas en Île-de-France. La coquille sera reproduite dans les éditions ultérieures, jusqu'en 1808. Cet aléa en apparence futile, mais qui ne l'est pas en taxinomie, n'avait pas, semble-t-il, été vu jusqu'ici.

Concernant le *capra* var. sans étiquette, la preuve de son statut n'existe pas manuscrite, même s'il peut correspondre tout à fait avec la figure. Il n'est donc pas considéré dans la série type. Ce qui lève de façon avantageuse une ambiguïté, puisque ce n'est pas la même espèce et qu'il fut décrit comme variété sans nom.

Les éditions ultérieures sont publiées de 1792 à 1808. Dans l'*Encyclopédie Méthodique* d'Olivier (1792), puis dans le beau volume de planches à part, *Atlas* d'Olivier (1808), on trouve les mêmes textes et légendes qu'en 1789. Toutefois, en 1792 l'auteur rapporte son espèce au « *petit Cerf-Volant* » de Voët (1766), qui est en fait, lui aussi, un petit *cervus*. Ce rapprochement signifie que pour Olivier le rang d'espèce de son *capra* n'est toujours pas sûr. L'idée est confirmée dans les éditions allemandes de Panzer Sturm (Olivier, 1802), copies de celle de 1789, excepté le fait qu'elles n'ont ni description, ni localité, tandis que le *capra* a pour synonymes « *L. Capreolus Fab.* » et « *L. Dorcas Panzer* », corrigeant ainsi l'erreur de Füessly (1775), puis celle de Fabricius (1792) et d'autres auteurs, concernant le véritable *L. capreolus* L. (voir ci-dessous). Enfin, une différence importante existe tout de même dans le *Tableau Encyclopédique et Méthodique*, faisant suite à l'*Encyclopédie* et dont Latreille est souvent considéré comme seulement auteur, alors qu'il est plutôt directeur et auteur (Latreille *et al.*, 1797). Dans cet ouvrage, il n'y a qu'un *capra* figuré, Pl. 1, fig. 1e, copie non coloriée de celui de 1789. On le retrouve aussi dans l'édition de Latreille (1830). Le *capra* var. a donc disparu dans ces éditions, Olivier ayant bien connu celle de 1797. Cela confirme à nouveau que, dans son esprit, le véritable *capra* est celui reconnu ici et en dépit du même numéro de figure.

Le spécimen type n'a sans doute pas été réparé depuis 1789, comme le montrent des similarités si précises qu'elles doivent être d'origine. Sauf les pattes désormais repliées, comme souvent dans les vieilles collections, la position déclive du palpe maxillaire gauche, l'écartement des mandibules et la position des antennes sont identiques (Fig. 1-2).

Remarques sur la précision des figures. – Dans l'ensemble du volume 1 (1789), les illustrations sont d'une précision et d'une qualité graphiques bonnes

à moyennes. Toutefois, je rejoins Krajčik (2023) sur ce sujet : « ... *Olivier presented most of the known commonly occurring species of beetles in this way, while trying to record representatives of the most important zoogeographical regions, then minor shortcomings in the illustrations can be tolerated* ». En fait, suivant cette fois Chobot (2010), les illustrations de 1789, comme celles des autres éditions qui sont des copies, ne sont pas uniformes car elles ont été exécutées par plusieurs dessinateurs ou graveurs, avec souvent des techniques différentes. Ce que l'on voit ici en comparant la gravure du type de *capra*, fine et proche de l'original, avec celle du « *capra var.* », franchement approximative (Fig. 1-4).

La figure originale du *L. capra* est donc fidèle au type, bien qu'elle manque de véracité dans les détails. La gravure est typique de la fin du XVIII^{ème} siècle avec ses imprécisions ou erreurs : antennes tétraphylles (toutefois, le premier article peu distinct car en biais pour l'observateur) ; fourche apicale et dents internes mandibulaires trop développées ; angles postérieurs du pronotum proéminents *vs* émoussés ; cali huméraux émoussés *vs* presque aigus, mandibule gauche un peu plus courte que la droite, *vs* c'est presque toujours l'inverse chez les Lucanides ; coloration générale trop sombre ; pas d'épistome ; pro- méso- et métatarses gauches de six articles ; bord postérieur du pronotum concave *vs* convexe. Il n'en reste pas moins que cette figure, pour qui connaît les deux *Lucanus* confondus, ne peut être que celle d'un *capra*.

Interprétations taxinomiques du *L. capra* : historique, contexte ancien à récent

Historiquement, dans la littérature à peu près toutes les situations de statuts ont été utilisées pour les taxons de France confondus avec *cervus* (espèce, sous-espèce, variété, forme, morphe et aberration) *i.e.* Jacquelin du Val & Fairmaire (1863, 1868), Parry (1870), van Roon (1910), Sainte-Claire Deville (1935), Didier & Séguy (1953), Benesh (1960), Maes (1992), etc. Ainsi la remarque conclusive de Parry (1875), ayant pris connaissance du long travail de Motschoulsky (1870) : « *They are not included in the present Catalogue, considerable difference of opinion existing as to their acceptation* ». Une sorte de forfait qui reflète la situation taxinomique qui perdurera. Cette situation est si ancienne qu'elle aurait pu exister à la source même du plus antérieur de ces taxons, le *L. capra*. Il est donc abusif de prétendre, comme on peut le lire encore aujourd'hui, qu'untel ou untel a une paternité quelconque sur la validité d'une espèce sous prétexte d'avoir signalé qu'elle serait, peut-être, une bonne espèce et non un synonyme. Ce genre d'annonce conditionnelle, sans argumentation, ne contribue pas à la connaissance et ne peut constituer un acte nomenclatural. On peut ajouter qu'il est souvent plus facile d'envoyer des signaux précurseurs a posteriori qu'a priori.

Peu avant la confusion de *L. cervus* et *L. capra* s'en est greffée de surcroît

une autre, cette fois avec le *L. capreolus* (Linné, 1763). La triangulation *cervus/capreolus/capra* a desservi *capra* et c'est sur ce point précis, plus le perturbateur « *capra var.* » d'Olivier, vu ci-dessus, que le destin tronqué de l'espèce s'est joué le plus.

Olivier (1789-1808)

De 1789 à 1808, la description de *L. capra*, toujours la même, est très sommaire, même si quelques éléments informatifs sont présents : « *mandibules avec plusieurs dentelures vers l'extrémité ; tête presque lisse... a une élévation transversale ; peu marquée, très peu saillante, vers sa partie antérieure. ... cet insecte n'est peut-être qu'une variété du [cervus]; cependant il en diffère, non seulement par la grandeur, mais même par la forme. ... La fig. 1. g. Pl. 2, est un individu que j'ai trouvé en Provence, dans le mois de juillet...: il ne diffère qu'en ce qu'il est une fois plus petit.... Mais, quoiqu'il soit très commun, nous n'avons jamais rencontré avec lui le Lucane Cerf-volant* ». Ces données succinctes, avec des localités d'origine bien distinctes, sont aussi la cause de futures confusions.

De Füssly (1775) à Castelnau (1840)

Avant Olivier, une première confusion eut lieu par les auteurs ayant cité le *Lucanus [Scarabaeus] capreolus* de Linné. Par exemple Füssly (1775) et Sulzer (1776), très souvent cités, qui identifièrent comme tel des spécimens de Suisse. Leurs descriptions sont obsolètes, sans figure chez le premier, avec une belle figure coloriée chez le second. Dans les deux cas, il s'agit en réalité de petits *cervus*. Le véritable *capreolus* de Linné est une espèce bien différente d'Amérique du Nord. Cette confusion eut d'innombrables répercussions sur la véritable identité du *capra* car il fut à peu près constamment associé aux petits *cervus*. Ainsi Fabricius (1792) cite *capra* comme synonyme du *L. capreolus* L. d'Allemagne.

Fabricius (1797), dans son *Nomenclator*, ne cite pas *capra*, confirmant ainsi qu'il le considère synonyme de son *L. capreolus* L. d'Allemagne, qu'il cite comme bonne espèce. Il reprend donc la confusion du nom *capreolus*, dont l'espèce est pourtant bien celle d'Amérique du Nord. C'est donc surtout Fabricius, avec l'insertion d'une homonymie et la confusion de plusieurs espèces, qui est à l'origine principale du trouble dans la reconnaissance du véritable *capreolus*. On notera ici qu'Olivier l'avait compris avant Fabricius car il n'a pas confondu le *capreolus* américain ; il l'a correctement identifié et figuré. A la suite d'Olivier, Latreille (1804) est l'un des premiers à avoir soulevé le problème de confusion entre les véritables *cervus* et *capreolus* avec le *capreolus* de Fabricius. Malgré cela, Latreille, comme presque tous les auteurs, indique que le *L. capra* vit en France et en Allemagne, ce qui confirme la répétition de l'erreur.

Illiger (1800) ne semble pas avoir connu le *capra*, mais il le cite comme

bonne espèce et met en synonymie le « *capreolus* » européen, par principe de priorité.

Fabricius (1801) maintient *capra* comme synonyme du *capreolus* L. d'Allemagne. Dès lors, du fait de l'influence et de la notoriété de Fabricius, Illiger (1805), malgré ses *Corrections et remarques* sur le travail de Fabricius (1801), le suivra, comme beaucoup d'autres, tels Koechlin (1823) à Mulhouse ou Hope (1838) à Oxford.

Boitard (1828), parmi les premiers, indique que le *L. capra* « devrait être regardé » comme une variété de *cervus*, ce qu'il fait naturellement sur la base du *capreolus*, *sensu* Fuëssly ou Sulzer. Toutefois, il distingue *capra* par « les mandibules du mâle peu ou point fourchues, la dent inférieure du sommet étant petite ; celle du côté interne obtuse ou tronquée, large ou crénelée... ». Ces caractères peuvent tout à fait s'appliquer aussi au véritable *capra*, tandis que la localité citée, Matour près Mâcon, est dans l'extrême sud de la Saône-et-Loire, proche du Rhône. Puisque l'auteur indique avoir trouvé communément ensemble les *cervus* et *capreolus*, c'est peut-être l'une des premières localisations de *capra* après la Provence. Je n'ai pas retrouvé ce matériel provenant d'une localité plausible, bien que non confirmée depuis, pour *capra* (voir ci-après).

Castelnau (1840) cite « *L. capreolus Fabr.* » de Paris, avec « *capra Ol.* » synonyme. Il indique seulement comme diagnose qu'il diffère de *cervus* par sa taille, aussi bien mâle que femelle. Ainsi, par cet exemple le *capreolus* de Linné devient-t-il le *capreolus* de Fabricius, sinon un homonyme, aggravant la confusion que reproduiront une foule d'auteurs.

De Reiche (1856) et Kraatz (1860) à Planet (1902)

Reiche (1856) d'abord, à l'appui d'une dizaine de spécimens, a fait une première et bonne étude des caractères de son *L. pentaphyllus*, comparé au *L. cervus* : « convexité plus faible, brillant de la tête et du corselet plus carré, moindre saillie des carènes frontales et occipitale, gracilité et courbure plus arrondie des mandibules, cinq articles aux antennes, 28-46 mm de longueur totale. ... mandibules, dans les deux espèces, conservent dans leur décroissance la même courbure ; plus épaisses, un peu anguleuses et décrivant presque un demi-hexagone chez *cervus*, plus grêles et en arc de cercle presque parfait chez *pentaphyllus* ». Tout est juste, mais il manque la coloration caractéristique des fémurs, qui curieusement n'a pas été vue. Ces observations sont bien meilleures, plus dichotomiques, que celles de Mulsant (1839, 1842).

Kraatz (1860) fit une importante révision des *Lucanus* d'Europe, concluant sur la présence de *cervus*, avec sa « *var. minor capra Ol.* » et ses synonymes *dorcas* Panzer, *hircus* Herbst, etc., qui, eux, sont bien des synonymes

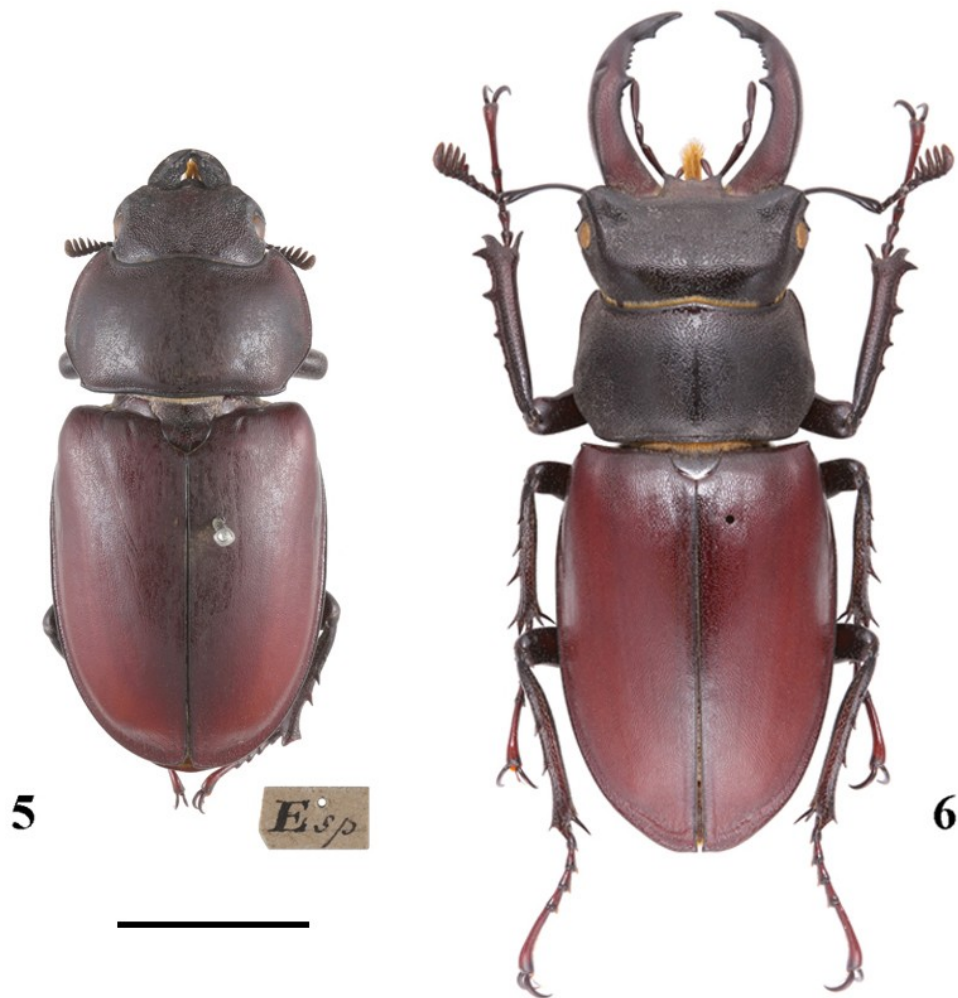


Fig. 5-6 : *Lucanus capra* Olivier, habitus. – 5 : Femelle d’Espagne d’Olivier, non publiée, identifiée *cervus*. – 6, Mâle secondairement « historique » de La Motte, Alpes-de-Haute-Provence (*auct. leg.*, 1983), à l’origine de l’étude. Échelle : 1 cm.

de *cervus*, le tout sans précision de localité. *L. capra* est maintenu simple variété de petite taille de *cervus*. En revanche, il sépare en un bloc des « variétés » singulières, dont deux à antennes pentaphylles, *pentaphyllus* « à mandibules à dents émoussées » et *fabiani* « à mandibules à apex simple », et une à antennes hexaphylles, *pontbrianti* « à mandibules à apex simple ». C’est une première synthèse de ce type et qui est très bien illustrée. Il rassemble aussi ces trois taxons sur un autre point important, géographique, par le fait qu’ils seraient propres à la France. Enfin, il corrige les erreurs impliquant le *capreolus* de Linné. Kraatz ne fut que partiellement suivi. Sa forte personnalité, son intransigeance parfois (Kraatz 1876), ont sans doute joué un peu contre lui, d’autant que la situation politique du moment était fortement troublée en Europe.

Face aux difficultés taxinomiques posées par ces *Lucanus*, Jacquelin du Val & Fairmaire (1863) ont tenté, dans leur *Genera*, un *Essai monographique* sur les *Lucanus* d’Europe, lequel débute par : « Il est extrêmement remarquable

de voir les divers auteurs en désaccord complet sur des insectes d'aussi grande taille, ... Cela tient d'une part à la rareté extrême de quelques espèces dans les collections, et de l'autre aux variations nombreuses que présentent les *Lucanes*, variations qui ne permettent que difficilement de saisir les caractères distinctifs propres ». Pour *L. capra*, cette remarque sera valable durant 150 ans. Inconcluante et sans élément nouveau, cet essai reproduisit les confusions et contradictions précédentes.

Pour Motschoulsky (1870), taxinomiste *diviseur*, « *L. pentaphyllus Reiche (France)* » et « *L. turcicus Sturm (Europe Orientale)* » sont de bonnes espèces, notamment à l'appui du concept de la « *prédominance populationnelle* », en l'occurrence de spécimens à cinq ou six articles à la massue antennaire, au lieu de quatre chez *L. cervus*. Toute autre considération de variation intraspécifique étant pour lui de l'ordre de la tératologie ou du polymorphisme. Il relate aussi la fréquence de l'accouplement des deux espèces, qui cohabitent. Il ouvre donc deux portes intéressantes, mais qui resteront sans suite. Il conclut : « *plus vers le midi, en Espagne, en France, ... apparaît un Lucanus qui a une massue de cinq articles et qui n'y est pas rare; c'est le L. pentaphyllus Reiche* ». Il valide le *L. pontbrianti*, avec ses mandibules « *fortement arquées et 6 feuillettes à la massue* », de France méridionale. Quoi qu'il en soit, l'opinion de Motschoulsky, critiquant en particulier Kraatz, parfois durement, est que les auteurs font des confusions multiples entre des aberrations intraspécifiques et une « *compilation artificielle d'espèces disparates* ». Ce qui n'est pas inexact. L'essai n'ira guère plus loin, mais la conclusion est pour le moins tranchée : « *Eh bien, ces deux formes distinctes [cervus et capra alias capreolus] et qui se rencontrent en quantité absolue, ont été reconnues comme espèces depuis que l'entomologie existe et existeront tant qu'on n'aura pas trouvé par des observations positives leur identité effective. En attendant nous signalerons les espèces qui prédominent dans les divers pays* » !

Mulsant & Rey (1871), dans leurs *Pectinicornes de France*, considèrent deux espèces : *cervus*, avec les « *var. capra Ol. (syn. L. capreolus Sultzzer), var. dorcas Panzer et var. pentaphyllus Reiche* » ; et *pontbrianti*, avec la « *var. fabiani* ». L'ensemble est assez flou et n'apporte pas d'éléments bien nouveaux. Plus ennuyeux, les auteurs laissent apparaître une maîtrise peu étayée de leurs propres taxons. C'est regrettable, car depuis Lyon il leur eût été facile d'étudier les *cervus* et *capra* sympatriques, circonstance dont ne bénéficia aucun auteur avant eux.

Reitter (1892), systématicien synthétique (mais pas spécialement *rassembleur*), considère une espèce, *cervus*, avec trois variétés : *pontbrianti* et *fabiani* de France et *pentaphyllus* de France et de Grèce. Pour la Grèce il y a confusion avec *L. turcicus*, erreur sans doute issue de Motschoulsky et qui sera réitérée au moins jusqu'à Paulian (1941). *L. turcicus* Sturm, 1826, au statut toujours chaotique, appartient à une autre faune, celle de l'Europe orientale et du

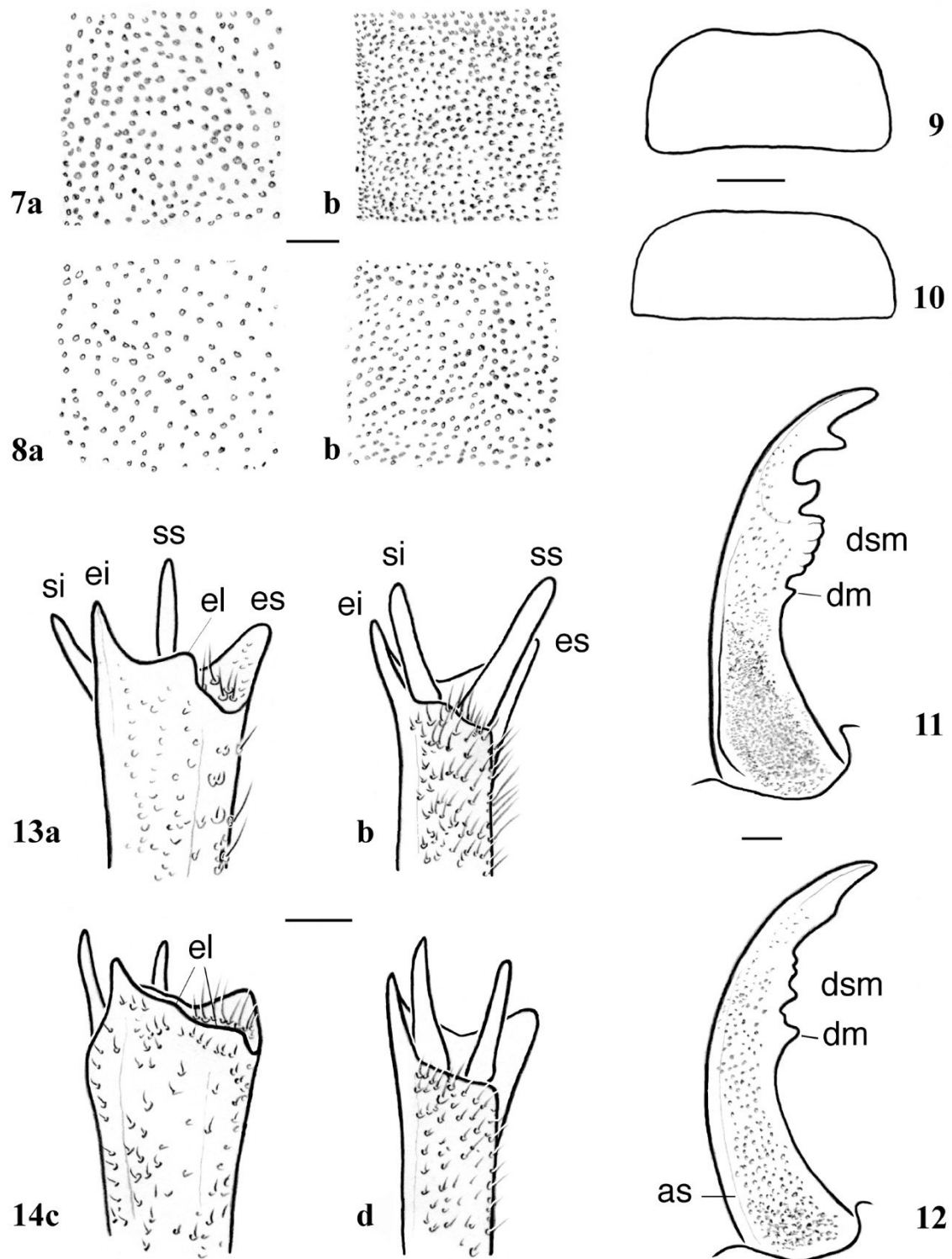


Fig. 7-14 : *Lucanus cervus* (L.) et *L. capra* Olivier, détails morphologiques. – 7-8 : quadra de la ponctuation centrale de l'élytre ♂♀. – 9-10 : mentum ♀. – 11-12 : mandibule gauche ♂ (vue dorsale). – 13-14, plante métatibiale et spolons ♂ (a-c, vues extra-latérales ; b-d, intra-latérales). – 7a ♀, 7b ♂, 9, 11, 14, *L. cervus*. – 8a ♀, 8b ♂, 10, 12, 13, *L. capra*. – *dsm* : denticules médians ; *dm* : dent médiane ; *as* : arête supérieure ; *ei* : épine inférieure ; *es* : épine supérieure ; *el* : épine(s) latérale(s) ; *si* : spolon inférieur ; *ss* : spolon supérieur. Échelles : 5 mm (Fig. 7-8 : 1 mm).

Moyen-Orient. Son rapprochement avec celle de France complique la situation.

Boileau (1898), bien que l'un des meilleurs spécialistes d'entre les deux siècles, considère une seule espèce, *cervus*, encore avec la « *forme mineure capreolus Fuessl., syn. capra Ol.* » et la « *var. pentaphyllus Reiche (Fr. mérid.), syn. ? Reichei Motsch., syn. forme mineure Fabiani Muls.* », la « *sous-variété Pontbrianti Muls. (env. Lyon)* », enfin la « *var. turcicus Sturm (Eur. or.)* ». À l'exception de *capra*, cette systématique, même si elle est erronée quant aux rangs des autres taxons (sauf *cervus*, bien sûr), a un argument plus précis : « *Si les variations de forme ou de développement se reproduisent en général partout où se trouve [cervus], la plupart des variétés sont, au contraire, géographiquement localisées* ». On s'approche là du concept de sous-spéciation géographique, mais avec l'ambiguïté de la sympatrie des taxons.

Planet (1899-1902), dessinateur et spécialiste des *Lucanus*, *sensu lato*, considère *capreolus* Füessly, *hircus* Herbst, *dorcas* Panzer et *capra* Olivier comme des variétés de *cervus* « *dues uniquement à des différences de développement* ». Toutefois, à la lecture de son bel ouvrage, plus on progresse dans les discussions sur « *cervus et sa modification capra* », moins il est possible de reconnaître *capra*. En outre, Planet justifie des modifications morphologiques « *résultant d'influences climatiques* », ce qui est intéressant, mais on en restera là. Il souligne aussi que la « *forme* » *pentaphyllus*, à laquelle sont rattachées les espèces *fabiani* et *pontbrianti*, « *s'éloigne davantage du L. cervus, non pas tant seulement par la massue antennaire que par des différences dans la structure du corps suffisamment marquées pour faire voir, en l'absence même des antennes, que l'on a affaire à des types différents. Cette forme paraît propre aux régions montagneuses de l'Europe méridionale..., particulièrement à celles des régions qui avoisinent le bassin méditerranéen* ». C'est exact, mais la longue discussion qui suit, malgré des détails pertinents, mène à une conclusion en impasse : « *En un mot et pour nous résumer, nous dirons que le L. Fabiani est au L. cervus var. pentaphyllus ce que les exemplaires minima du L. cervus sont au L. cervus var. capra* ».

Planet distingue cependant de bons caractères, qui s'ajoutent en partie à ceux de Reiche et de Kraatz. Il indique ainsi pour *L. fabiani* la forme plus arrondie des mandibules, avec l'apex en pointe simple. Chez la femelle, la massue de cinq articles, le pronotum « *bien moins ponctué* » ; sur la face ventrale, le « *milieu des cuisses non entièrement noir mais avec une partie délimitée plus claire, de teinte rougeâtre, disposition que l'on remarque souvent très accentuée, chez les Lucanes asiatiques...* ». Ce dernier caractère est repris en fin d'ouvrage. Planet indique comme localités principales pour *pentaphyllus* la « *France circa-méditerranéenne... Var, Pyrénées-Orientales et Drôme* ».

Dans ses notes complémentaires, Planet (1902) revient sur le *L. cervus* var. *pentaphyllus*, qui lui pose un problème. Avec de nouveaux matériaux, il note « *[variété] tellement tranchée que l'on serait parfaitement fondé à penser que l'on se trouve en présence d'une espèce absolument distincte, si l'étude de la*

variété sicilienne du *L. tetraodon* ne venait démontrer que le *L. pentaphyllus* est une forme méridionale du *L. cervus* qui est exactement à cette espèce ce que le *L. tetraodon*, var. *siciliana* est au *L. tetraodon* type ». Cet exposé est source de la confusion finale de Planet. Il n'était pourtant pas si loin du but démonstratif. Il ajoute : « Quant à Reiche, son plus grand tort a été de donner à ce Lucane le nom de *pentaphyllus*, qui présente l'inconvénient de permettre la confusion de cette forme si spéciale, avec les spécimens *pentaphylles* du *L. cervus* commun que l'on est exposé à rencontrer plus ou moins constamment avec le type ». Cette observation est exacte, mais il ignore qu'il y a deux espèces sympatriques et qu'elles comprennent des hybrides *capra* X *cervus*, ainsi que des variétés dues au polymorphisme. Aucune de ces situations n'est comprise par Planet, tandis que l'idée selon laquelle des spécimens *pentaphylles* seraient répandus géographiquement et de façon constante est en partie fautive ou très exagérée. En réalité, ces spécimens hybrides ou variants sont rares et les premiers ipso facto liés à la présence de *capra* dans son aire méridionale restreinte. À la fin de cet exposé, Planet joint d'excellentes figures d'habitus, grâce auxquelles on mesure à la fois la justesse et les erreurs dans ses observations. Invariablement, ce que Planet sépare comme *pentaphyllus* ou *fabiani* concerne bien des *capra*. En revanche, pour deux « *L. cervus capreolus* », l'un est un *capra* ; de même, un *cervus* hexaphylle d'Italie est sans doute un hybride, peut-être *cervus* X *tetraodon* (voir ci-après).

Le doute et la confusion perdurent donc. Malgré cela, Planet (1899) conclut ainsi dans son premier volume : « Ces discussions sont intéressantes à suivre et paraissent avoir captivé le monde entomologique de 1850 à 1860 ; mais comme elles sont longues et qu'elles sont, d'ailleurs, complètement closes aujourd'hui, j'ai tout lieu de penser qu'en les reproduisant ici je ne ferais que nuire à la clarté de ce travail ». Il renvoie ici à Jacquelin-Duval et surtout à Kraatz.

De Paulian (1941) et Didier (1949) à l'actuel

À la sortie du XIX^{ème} siècle, la littérature généraliste ne s'est pas trop soucié des quelques avancées apportées dans la compréhension du complexe *cervus* du sud de l'Europe occidentale. Ainsi trouve-t-on couramment, par exemple Caillol (1913) dans ses *Coléoptères de Provence*, le *L. cervus* avec sa var. *capreolus* Füssly et son synonyme *capra* Olivier, puis les var. *pentaphyllus* (syn. de *fabiani*) et var. *heptaphyllus* Abeille, le tout en parfaite sympatrie dans les nombreuses localités citées.

Didier, spécialiste et successeur immédiat de Planet qu'il connut, a tenté (Didier & Séguéy 1953) de faire une petite synthèse sur les déclinaisons taxinomiques du *L. cervus*, mais on est loin des observations nouvelles précédentes. Il souligne une seule information d'intérêt, selon laquelle Oberthür et Planet admettent que le *cervus* var. *pentaphyllus* est une espèce distincte. Ce qui n'est pas étonnant, mais je n'ai pas trouvé cette affirmation dans la

littérature. Pour autant, *pontbrianti*, *fabiani* et *pentaphyllus* sont maintenus comme variétés de *cervus* et *capra* est synonyme de la var. *capreolus*, comme à l'origine. On peut regretter que Didier, disparu en 1977, ne se soit pas davantage intéressé à ces *Lucanus*, le matériel du MNHN, au complet à l'époque, lui étant accessible en totalité.

Dans les dernières décennies, parmi les spécialistes c'est surtout Lacroix (1968) qui s'est penché sur les *Lucanus* de France. Il conclut que *L. cervus* comprend dans le sud la « forme type » et la « morphe *fabiani* éloignée de la forme type » et qu'« on les rencontre dans la proportion de un *fabiani* pour deux *cervus*, ce qui ne permet pas de considérer le *fabiani* comme une sous-espèce du *cervus* ». Ce qui a peu de sens et montre que l'auteur n'a pas saisi le problème, ni le concept de sous-espèce. Paulian & Baraud (1982), puis Baraud (1993), n'apportèrent rien de nouveau, sinon quelques erreurs ajoutées. De son côté, le véritable *capra* restait encore, pour ainsi dire, inconnu.

En marge de ce résumé sur l'historique taxinomique, on constate que « *L. cervus* » est parfois seulement représenté par des *L. capra*. Dans un petit ouvrage grand public de Van den Eeckhoudt (1965), on peut ainsi voir l'unique photographie qui est en fait un *L. capra*, très comparable d'ailleurs au type d'Olivier. L'auteur naturaliste a publié un autre ouvrage chez le même éditeur, *Animaux et plantes du Midi* (1972). Que son objectif ait rencontré le *L. capra* dans cette région ne peut être fortuit...

Statut récent de *L. pontbrianti* et de ses synonymes

L. pontbrianti fut revalidé et ses synonymes désignés dans le *Catalogue des Coléoptère de France* (Boucher 2014). Conformément au CINZ (1999) il s'agit d'actes nomenclaturaux à part entière. A ce titre, mon intention était de joindre les attributs *n. stat.* ou *n. syn.*, suivant ainsi l'usage, mais le coordinateur de l'ouvrage, M. Tronquet, ne le souhaitait pas, craignant quelque discordance vis-à-vis de l'ensemble du volume. Bien que ne partageant pas cet avis je l'ai suivi, sachant que cela ne changerait pas la nature des actes. Toutefois, j'ai pu lire depuis, ici ou là, que ces actes ont été mis en doute, voire même que je n'aurais pas publié sur cette espèce ! Le *Catalogue* est une publication imprimée et tous noms de taxons qui s'y trouvent et dont le statut a été modifié en termes de hiérarchie taxinomique constituent autant d'actes nomenclaturaux *de facto*. Quant au CINZ, il n'impose pas d'ajouter un attribut aux actes, dès lors que les taxons sont disponibles et répondent aux exigences dans leur nom, ce qui fut le cas aussi. Il est regrettable d'être amené à devoir contester de tels propos infondés. En tout état de cause, *L. pontbrianti* et ses synonymes ont été aussitôt adoptés comme tels par les spécialistes (Bartolozzi *et al.*, 2016a-b ; García *et al.*, 2018, etc.).

Matériel type de *L. capra* et synonymes

***Lucanus capra* Olivier, 1789, *bona species*.** – L'espèce nominale est décrite sur un mâle de Provence (sans autre indication), figuré Pl.1 fig. 1e. Nous avons vu que le mâle « *capra* var. », probablement original aussi, n'est pas considéré dans la série type. – HOLOTYPE : Midi [G.-A. Olivier] / *capra* [E. Olivier] / collection Olivier type [E. Olivier] / Holotype [SB] (*in* Coll. Olivier, MNHN). Long. : 40 mm. Spécimen de développement moyen à antennes pentaphylles ; bon état, complet, le tégument intact malgré une attaque ancienne d'Anthrènes ; non disséqué.

Hexaphyllus pontbrianti* Mulsant, 1839, *n. syn. – Décrit sur un mâle du « *bois de Roche Cardon près Lyon* ». Dédié au trésorier de la Société Linnéenne de Lyon. Description assez complète, avec une belle gravure hors texte fidèle à l'original ; reprise presque *in extenso* par Mulsant (1842), avec une nouvelle figure au trait, bien moins réussie que la précédente. C'est pourtant celle-ci qui sera reprise par Mulsant & Godart (1955), puis par divers auteurs.

Un type unique est signalé par Paulian (1944). Pic (1911) dit avoir vu dans la coll. Mulsant (son lieu d'origine à St Chamond, Loire) trois autres exemplaires (1♂, 2♀) identifiés, certainement par Mulsant. J'ignore où sont à présent ces spécimens. – HOLOTYPE : Lyon [imprimé] / MNHN Coll. E. Mulsant 1943 / *Lucanus pontbrianti* Muls., *cervus* ab., *vidit* J.-P. Lacroix 1966 / Holotype [SB]. Long. : 43 mm. Mâle de développement moyen ; bon état, seule la patte médiane gauche a tous ses tarses ; non disséqué.

Ce spécimen est bien connu par la forme remarquable de ses mandibules, comme faucille presque parfaite, à dents internes effacées, la médiane très réduite, ainsi que par les massues antennaires hexaphylles, l'ensemble rappelant nettement le *L. (Pseudolucanus) barbarossa* Fabricius, 1801. Pour le reste, c'est un *L. capra* à part entière. De telles mandibules sont très rares chez *L. capra.*, ce que montre en tout cas l'important matériel étudié ici.

Le bois de Roche Cardon, en périphérie nord-ouest de Lyon, a sans doute peu changé depuis les années 1830. Je m'y suis rendu début septembre 2011, plusieurs heures en fin de journée, par temps chaud favorable. Le milieu visité est en partie résidentiel, mais forestier bien que dégradé, à *Quercus* et *Acer* principalement. J'y ai trouvé *cervus* et *capra*, femelles vivantes et cadavres de mâles car visite tardive, mais tout de même une quinzaine au total.

Lucanus pentaphyllus* Reiche, 1853, *syn. [synonyme de *L. pontbrianti* (Mulsant, 1839), *in* Boucher, 2014]. – Décrit sur deux mâles des Pyrénées (sans autre précision). Description reprise en 1856, bien plus précise, avec de nouveaux spécimens et suivie d'une discussion intéressante (voir ci-dessus). – LECTOTYPE (**présente désignation**), *in* MNHN, Paris : Gallia meridionalis, circa Portum Veneris [Port-Vendres, Pyrénées Orientales] / Ex-Musæo J. Thomson / ex coll. R. Oberthür 1952. Long. : 47 mm. Mâle de développement moyen ; bon état, manque une partie des tarses postérieurs gauches et antérieurs droits ; non

disséqué. – PARALECTOTYPE : *idem*. Long. 56 mm. Mâle de grand développement pour l'espèce ; bon état, manque la patte médiane droite et une partie des tarsi postérieurs ; non disséqué.

***Lucanus fabiani* Mulsant & Godart, 1855, syn.** [synonyme de *L. pontbrianti* (Mulsant, 1839), *in* Boucher, 2014]. – Décrit sur *n* mâles et femelles des « environs de Lyon et de diverses autres parties de la France » et sur un exemplaire, sexe non indiqué, du « Var, de feu Doublier ... à quatre feuillets au lieu de cinq, qui se rattache visiblement à cette espèce ». Dédié à Fabien Foudras, entomologiste de Lyon. Paulian (1944) signale un type reçu au MNHN ; j'en ai trouvé deux. Lacroix (1968) ne signale lui aussi qu'un ex., de forme mineure (présent paralectotype). Ce que dit Lacroix sur le statut de *fabiani*, notamment sa priorité sur *pentaphyllus*, est erroné. – LECTOTYPE (**présente désignation**) : *Lucanus cervus* var. *Fabiani* [Godart ?] / MNHN Coll. E. Mulsant 1943 / lectotype [SB]. Long. : 43,5 mm. Mâle de développement moyen ; bon état, non disséqué ; manque une partie des tarsi postérieurs droits. Antennes pentaphylles. – PARALECTOTYPE : *idem* / *Lucanus cervus* var. *pentaphyllus* Reiche, dét. J.-P. Lacroix, 1966. Long. : 34,5 mm. Mâle de petit développement ; bon état, non disséqué ; manque une partie des tarsi médians droits et antérieurs gauches.

Suite à la description on peut lire : « Cette espèce se rapproche beaucoup du *pentaphyllus* Reiche ; peut-être même lui est elle identique... », justifiant ainsi l'étiquette manuscrite « var. ».

***Lucanus reichei* Motschoulsky, 1870, syn.** [synonyme de *L. pontbrianti* (Mulsant, 1839), *in* Boucher, 2014]. – Décrit sur un mâle des « environs de Toulouse ». Long. : 46 mm. – HOLOTYPE : *Lucanus Reichei* Motsch. Toulouse [*auct.*] (*in* Muséum de Moscou). Mâle de développement supérieur en bon état, complet, non disséqué. Nous avons vu ci-dessus que l'auteur rapproche fortement son espèce du *pentaphyllus*, au point de presque les confondre en une seule.

Caractères morfo-anatomiques distinctifs

Dix caractères-clés du mâle et six de la femelle ont été retenus. La moitié d'entre eux existent dans la littérature du XIX^{ème} siècle, en particulier Reiche (1856), Motschoulsky (1870) et Planet (1899-1902), vus ci-dessus. Les autres caractères sont inédits. Sans ces caractères-clés il eût été impossible de dresser en 2014 la répartition potentielle de l'espèce. On peut à présent identifier *L. capra* même incomplet : tête, thorax, élytre, patte médiane ou genitalia. Toute proportion considérée du développement des spécimens, la somme de ces caractères, ou seulement plusieurs d'entre eux, conduit à identifier l'espèce. Des caractères pris isolément et pouvant être similaires avec *cervus* (massues antennaires en particulier), sont liés au polymorphisme ou à l'hybridation, voire à la tératologie mineure.

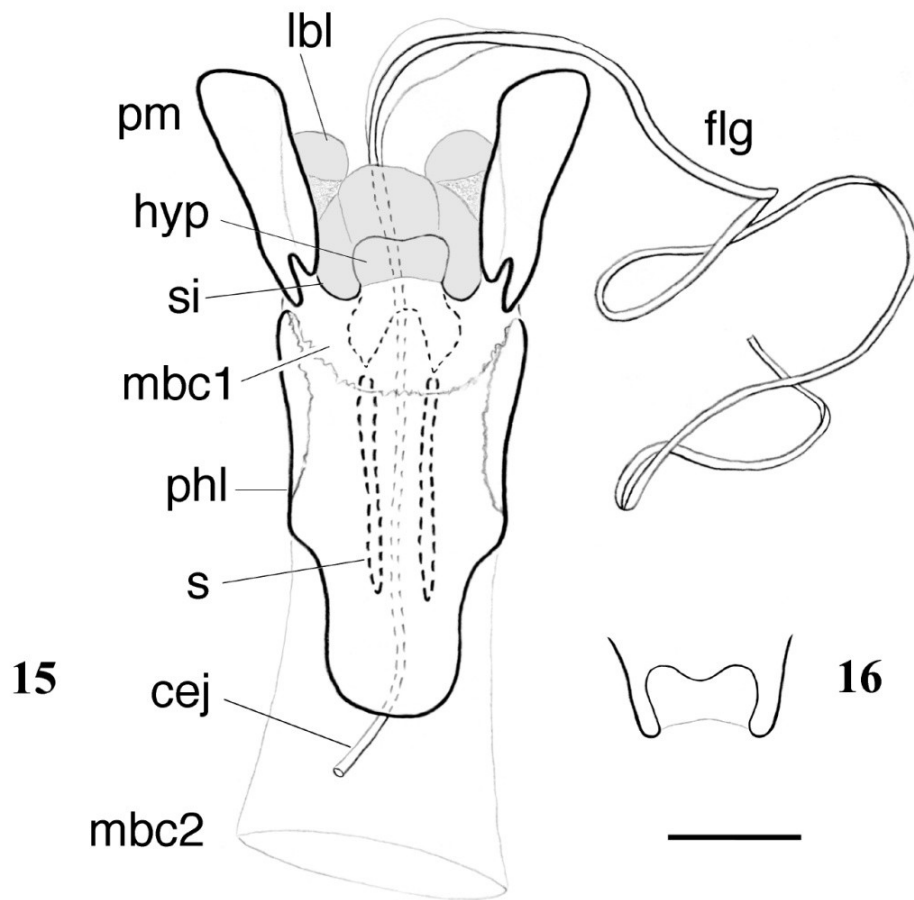


Fig. 15-16 : genitalia ♂ (vue dorsale). – 15 : *L. capra* Olivier. – 16, *L. cervus* (L.) (détail). – Trame grise : partie distale du sac interne (phallus) ; *mbc2* : seconde membrane connective ; *cej* : canal éjaculateur interne ; *s* : support interne ; *phl* : phallobase ; *mbc1* : première membrane connective ; *si* : sac interne ; *pm* : paramère ; *lbl* : lobe latéraux ; *hyp* : hypophallus ; *flg* : canal éjaculateur externe (flagellum). Échelle : 1 mm.

Genitalia. – Dix préparations ont été faites pour chaque sexe et espèce des provenances suivantes. – *cervus* ♂ Alpes-Hte-Prov., Ardèche, Aude, Var ; ♀ Alpes-Hte-Prov., Deux-Sèvres, Dordogne, Île-de-Fr., Lozère, Var. – *capra* ♂ Alpes-Hte-Prov., Ardèche, Aude, Dordogne, Pyr.-Or., Var ; ♀ Alpes-Hte-Prov., Dordogne, Lozère, Pyr.-Or. Chez le mâle et la femelle l'urite IX n'offre pas de caractères clairement discriminants. Mâle : *idem* pour la phallobase et les paramères ; seuls l'hypophallus et le flagellum sont bien distincts. Femelle : la spermathèque et sa glande présentent un fort polymorphisme chez les deux espèces (forme générale, dimensions, dédoublement en deux lobes complets pour la glande ou dans la partie distale pour la spermathèque ; Fig. 17-18). En revanche, la longueur du canal de la spermathèque est un bon caractère. Sa

longueur, comme de celle du flagellum, est prise organe tendu sous micromètre (sont indiquées le rapport moyen entre les espèces et les dimensions maximale / minimale).

Les épines, spolons et plantes tibiales sont surtout caractérisés chez les spécimens intacts car ils sont soumis à l'usure, parfois presque complète chez les individus âgés.

Il n'a pas été constaté de distinction dans la longueur totale moyenne des femelles. Certaines femelles *capra*, dans une même station, sont parfois bien plus grandes et corpulentes que des *cervus*.

D'une façon générale, *L. capra* mâle à un habitus moins convexe, plus gracile, le pronotum un peu plus transverse (Fig. 1, 6), ce qu'ont constaté les auteurs, à juste titre. Outre les figures ci-jointes de détails, limitées à l'essentiel, on se reportera à la littérature riche d'illustrations claires et ne comportant pas d'erreur, *i.e.* Didier (1949, pls. 1-2 avec les deux espèces et d'excellents dessins de Planet), Colas (1962), Lacroix (1968), etc. On ne peut, sans bien connaître les espèces, se fier pleinement aux figures de Kraatz (1860), Planet (1899-1902) ou Motschoulsky (1870), bien qu'elles soient très bonnes, car ces auteurs ont parfois confondu les espèces.

Mâles :

1. Mandibules en arc de cercle plus ou moins net, fines, étroites et régulières, peu redressées vers l'apex chez les exemplaires majeurs. Apex le plus souvent acéré ; fourche apicale à dent inférieure en retrait de la supérieure à souvent obsolète ou absente chez les exemplaires mineurs. Dent interne médiane accompagnée de quelques denticules secondaires, souvent espacés. Arête supra-proximale émoussée à obsolète. Face supra-proximale à ponctuation nette, espacée (Fig. 12).
 2. Massues antennaires pentaphylles, rarement polymorphes hexaphylles (Fig. 1, 6).
 3. Carènes post-frontale et supra-oculaire émoussées, les premières tout au plus un peu proéminentes.
 4. Pronotum et élytres : ponctuation espacée, nette, satiné luisant à presque brillant (Fig. 8b).
 5. Métatibias : spolon supérieur plus long que l'inférieur (Fig. 13).
 6. Métatibias avec une épine plantaire latérale principale marquée, développée à aiguë (Fig. 13).
 7. Fémurs : face ventrale avec une macule allongée rouge-orangé, plus ou moins délimitée et colorée (teinte souvent visible sur d'autres parties du corps en ventral).
 8. Longueur totale moyenne moindre et maximale bien moindre : 27-69 mm env.
 9. Hypophallus : bord antérieur droit ou à peine concave au milieu (Fig. 15).
 10. Flagellum long (+0,3), 2,0-2,9 cm de l'endophallus au gonopore (Fig. 15) *L. capra*
- Mandibules peu cintrées sur le tiers proximal ; irrégulières, plutôt épaisses, nettement redressées chez les exemplaires majeurs. Apex fourchu à peu près symétrique, même chez les exemplaires moyens, moins chez les mineurs. Dent interne médiane le plus souvent accompagnée de denticules secondaires regroupés, fusionnant et formant

molaire épaissie, sauf les exemplaires majeurs où les denticules peuvent disparaître. Arête supra-proximale nette, distincte. Face supra-proximale à ponctuation dense et brouillée (Fig. 11).

- Massues antennaires tétraphylles, rarement polymorphes tri- ou penta-, très rarement hexaphylles.
- Carènes post-frontale et supra-oculaire nettes à vives et élevées.
- Pronotum et élytres : micro-ponctuation dense, plus ou moins brouillée, satiné à mat (Fig. 7b).
- Métatibias : spolon supérieur plus court ou de même longueur que l'inférieur (Fig. 14).
- Métatibias avec deux épines plantaires latérales, très obtuses à effacées, la plante d'aspect arasé (Fig. 14).
- Fémurs : face ventrale noire concolore, comme toute la surface du corps en vue ventrale.
- Longueur totale moyenne supérieure et maximale bien supérieure : 27-87 mm env.
- Hypophallus : bord antérieur nettement concave au milieu (Fig. 16).
- Flagellum court (- 0,3), 1,5-2,1 cm de l'endophallus au gonopore *L. cervus*

Femelles :

1. Massues antennaires pentaphylles, très rarement polymorphes hexaphylles (Fig. 5).
 2. Carène post-frontale entièrement effacée.
 3. Mentum transverse, rétréci aux pôles (Fig. 10).
 4. Pronotum et élytres : ponctuation espacée, nette, satiné lumineux à brillant (Fig. 8a).
 5. Fémurs : face ventrale avec une macule rouge-orangé, plus ou moins délimitée et colorée (teinte souvent visible sur d'autres parties du corps en vue ventrale).
 6. Canal de la spermathèque long (+2), 1,25-1,80 cm (Fig. 18) *L. capra*
- Massues antennaires tétraphylles, très rarement polymorphes pentaphylles.
 - Carène post-frontale marquée par une fine ligne, souvent nette et complète.
 - Mentum quadratique, large aux pôles (Fig. 9).
 - Pronotum et élytres : ponctuation dense, d'aspect satiné à mat (Fig. 7a).
 - Fémurs : face ventrale noire ou brun-noir, comme l'ensemble du corps.
 - Canal de la spermathèque court (-2), 0,4-1,0 cm (Fig. 17) *L. cervus*

Polymorphisme intra- vs interspécifique

Tout le monde connaît l'étonnant polymorphisme du développement chez *L. cervus*, en l'occurrence ceux de France et d'Espagne. Les auteurs l'ont interprété de diverses façons selon les époques sans qu'un consensus ne soit trouvé. La raison est surtout liée à l'existence de deux espèces et non une, que les deux sont polymorphes et qu'elles s'hybrident. On ne peut donc discuter tel ou tel polymorphisme si un plan de base morpho-anatomique pour chaque taxon n'est pas établi au préalable.

Essentiellement fixées sur les massues antennaires pour l'établissement des variétés et des formes d'une seule espèce reconnue, les observations ne

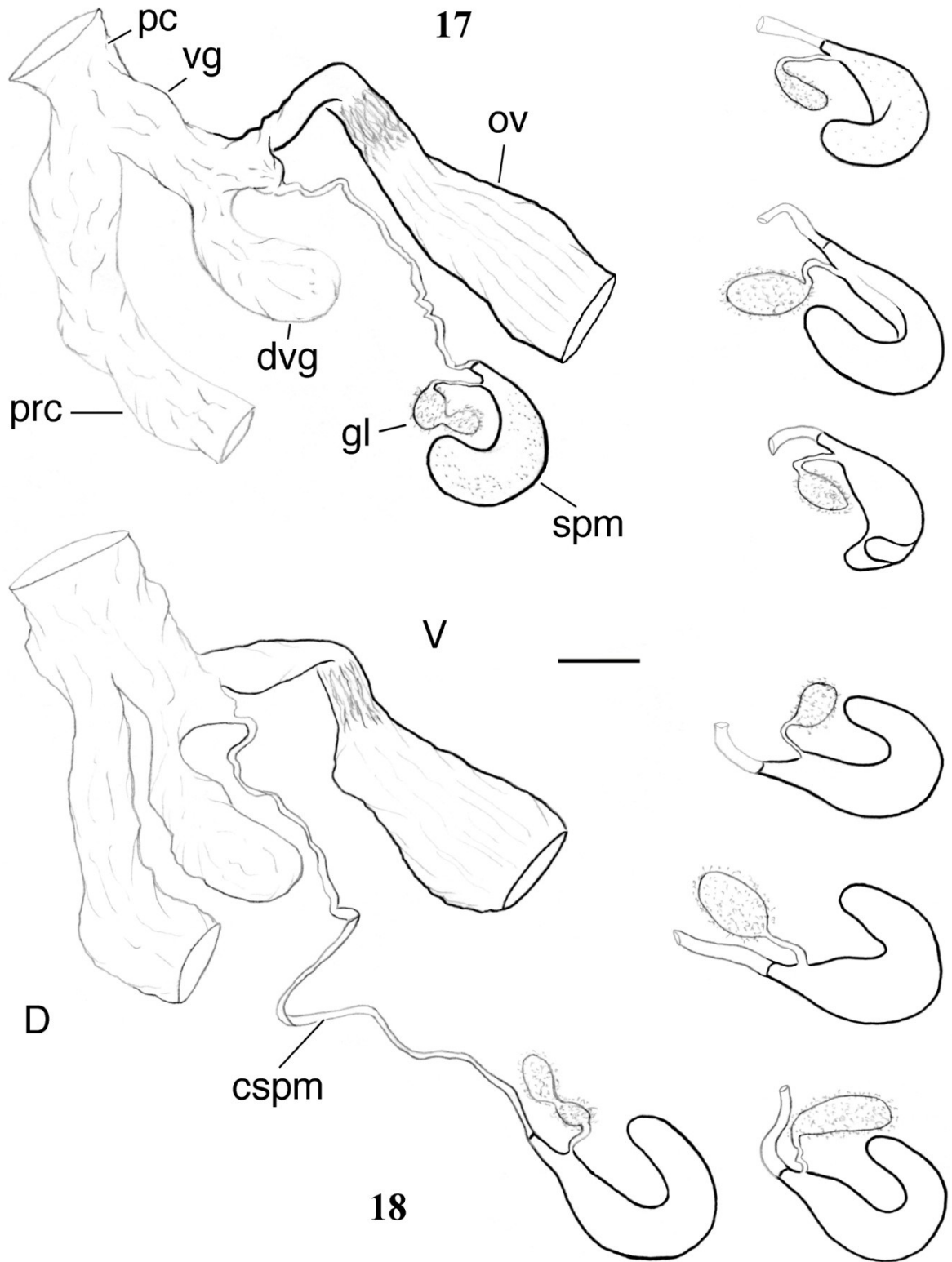


Fig. 17-18 : genitalia internes ♀ (vue latérale) et exemples de polymorphismes de la spermathèque et de sa glande. – 17, *L. cervus* (L.). – 18, *L. capra* Olivier.

V : ventral ; *D* : dorsal ; *pc* : pars communis ; *vg* : vagin ; *dvg* : diverticule vaginal ; *cspm* : canal de la spermathèque ; *spm* : spermathèque ; *gl* : glande de la spermathèque ; *prc* : proctodeum. Échelle : 1 mm.

pouvaient être démonstratives. La littérature apporte ainsi des renseignements qui ne peuvent conduire à des conclusions fiables. Le test du polymorphisme intraspécifique doit être fait sur des populations à un taxon, donc *cervus*. De multiples exemples montrent qu'il existe des individus tri-, penta- et hexaphylles dans des populations *pures* tétraphylles. Ce polymorphisme ordinaire n'est pas rare ni localisé. Ainsi la méconnaissance des espèces induit autant d'erreurs sur l'interprétation du polymorphisme, et vice versa.

Balazuc & Demaux (1973), puis Balazuc (1984), voient le polymorphisme mêlé à la tératologie chez « *cervus cervus* », avec des penta-, hexa-, ou heptaphylles rares. Balazuc est l'un des auteurs à ne jamais s'être trompé dans la distinction entre le vrai *cervus* et le groupe des variétés liées à *capra*. Ce qui ne l'empêchait pas de n'y reconnaître qu'une seule bonne espèce. C'est une situation peu commune, car ailleurs on peut lire souvent, par exemple Monguillon (1926), des « *cervus var. pentaphyllus* », ici de la Sarthe, ou Comon (1932), de l'Yonne. Il y a là erreur sur le polymorphisme et confusion taxinomique. Dans d'autres cas, on doit être prudent car il n'est pas improbable que le véritable *capra* soit présent dans la localité d'origine (voir ci-dessous). À plus grande échelle, par exemple Chalande (*Lamellicornes de France*, 1884) considérait deux espèces : *cervus* à massue de 4-5 articles avec ses variétés « *peu constantes* » *capra* à 4 articles et *pentaphyllus* à 5 articles, puis *pontbrianti* à 6 articles. L'auteur se trompe, mais on ne peut résoudre les problèmes sans les spécimens.

Dans des cas extrêmes, qui dépendent plus de la tératologie que du polymorphisme, peut exister une penta-tétraphyllie impaire, affectant la symétrie bilatérale. Reiche (1856) le signale et j'en ai vu plusieurs, mais ils sont très rares.

Paulian (1936), parmi les premiers et qui fut suivi par d'autres, a tenté une étude sur le polymorphisme et la dysharmonie mandibulaire de *Lucanides* par le calcul de variants. Ses résultats préliminaires étaient intéressants pour le taxinomiste, mais caduques du fait de la confusion des deux espèces de *Lucanus*.

Dans ce contexte général mêlant confusions et contraintes naturelles, il est nécessaire, pour les déjouer, de reconsidérer simultanément spéciation et polytypisme, polymorphisme, origine géographique et écologie. Le préalable est l'obtention d'une série minimale de *n* caractères diversifiés qui séparent sans erreur les taxons, complets ou non. Ce qui est fait ici. Le reste est alors intégré en attributs. Les caractères-clés n'échappent pas pour autant au polymorphisme, mais il est nettement mieux maîtrisé.

Chez *capra*, une règle du polymorphisme assez distincte de *cervus* s'applique du fait que, en règle non absolue, plus une aire de distribution est restreinte, plus le polymorphisme l'est d'autant. Ainsi celui de *capra* semble moindre que celui de *cervus* (du moins pour certains caractères), chez lequel les flux génétiques peuvent avoir des origines géographiques diverses et être influencés par des adaptations environnementales du même ordre. Quoi qu'il en

soit, le polymorphisme existe toujours et il faut le distinguer de ce qui ne l'est pas.

De l'hybridation *cervus* X *capra*

Motschoulsky (1870) perçoit l'existence possible d'hybrides interspécifiques chez *Lucanus*. Balazuc & Demaux (1973) observent qu'une femelle peut attirer indifféremment les mâles des « formes » *cervus cervus* et *fabiani*. À ce titre, nous avons vu qu'il existe des spécimens qui ne concordent pas avec les caractères-clés. On retrouve de tels spécimens dans la littérature, lesquels sont parmi les plus problématiques pour les auteurs. Le *cervus* var. *heptaphyllus* Abeille, 1867, de Marseille, est-il hybride ou rare manifestation du polymorphisme ? Un parallèle peut être exploré en Italie, où *cervus* est dominé dans la moitié sud par *tetraodon* et vice versa dans la moitié nord. Ainsi Planet (1902) cite-t-il un *cervus* hexaphylle d'Italie, révisé par Didier & Séguy (1953), mais qui n'en tireront pas de conclusion. Taroni (1998, fig. 105) présente des spécimens d'Italie centrale qui ne me semblent être ni *tetraodon*, ni *cervus*, ni encore moins *capra*, tandis que l'auteur les identifie comme « *cervus fabiani* ». S'agit-il d'hybrides *cervus* X *tetraodon*, comme le montre notamment les massues antennaires de 5-6 articles et les dents médianes mandibulaires très en arrière, ces dernières (caractère souligné par l'auteur) que l'on retrouve toujours chez *tetraodon* ? L'Italie est potentiellement favorable à une telle hybridation compte tenu de la concurrence écologique, de la pression dans la sélection inter-espèces et d'un territoire en partie « fermé » par la mer. Solano *et al.* (2015) ouvrent une voie dans ce cadre. Des analogies existent en France et en Espagne avec *cervus* et *capra*. Le test d'hybridations devait être fait, ce qui a conduit à des élevages avec croisements.

Protocole d'élevages et résultats. – Les élevages ont été menés avec des spécimens rapportés de Dordogne : 51 *cervus* et 14 *capra*. Le protocole d'élevage est simple. Le choix des spécimens est fait sur ceux a priori les plus frais car considérés potentiellement vierges. Les couples sont installés dans des vivariums en extérieur pendant une semaine, ou jusqu'au décès des mâles, et sont alimentés à l'eau miellée. Puis chaque femelle est placée dans un grand bocal de verre de volume 10 litres rempli d'un mélange d'humus, terre et bois de Frêne commun vermoulu, le tout plus ou moins broyé, humidifié et tassé. Dès lors, les femelles poussaient ou non dans ce substrat. Ces élevages ont eu lieu de 2008 à 2020. Cette longue durée est consécutive au cycle moyen du développement d'environ quatre ans jusqu'à éclosion des insectes parfaits. Trois cycles ont ainsi été suivis. Dans la série n°1 quatre bocal ont fonctionné comme lieu de pontes avec deux couples *cervus* ♂ X *capra* ♀ (1a-b) et deux couples *cervus* ♀ X *capra* ♂ (1c-d). – 1a a produit l'émergence d'un grand mâle en bonne condition et deux larves st. III, mortes par contamination virale (corps liquéfié caractéristique de densovirus). – 1b a produit trois larves st. III, mortes

idem. – 1c a produit plusieurs larves st. I, mortes *idem.* – 1d a produit l'émergence d'un mâle moyen en bonne condition et quatre larves st.III, puis mortes *idem.*

La présence d'une contamination virale forte a conduit à isoler davantage les bocaux. Deux autres séries ont été lancées à partir de nouveaux spécimens reçus par voie postale des mêmes sites d'origine. Dans la série n°2, les couples 2a-b-c n'ont pas conduit à accouplement et 2d a produit une nymphe mâle, morte tératologique. La troisième série n°3 n'a pu être lancée qu'avec deux couples *cervus* ♂ x *capra* ♀. Les accouplements semblent avoir réussi, les femelles ont pondu, mais seulement deux larves st. III en 3b ont été observées, puis n'ont laissé que des débris de cadavres, sans doute en fin de stade.

Interprétation des résultats. – Les trois séries d'élevages ont pris 12,3 ans pour une réussite mitigée, sans obtention de femelle, mais les deux mâles normaux, très semblables l'un l'autre, sont très informatifs. Ils ont l'habitus *cervus* et tous les caractères-clés de l'espèce sauf les antennes penta- ou hexaphylles et les mandibules plus droites, élancées vers l'avant. C'est l'habitus du *L. heptaphyllus* Abeille vu ci-dessus, ainsi que d'autres spécimens de collections de six départements (Aude, Aveyron, Dordogne, Hérault, Lozère, Var). Le mâle de 1a, en particulier, est copie à peine plus grande (65 mm) que le « *L. cervus cervus* » pentaphylle figuré par Lacroix (1968), de 61 mm, pris par G. Colas dans le Var (MNHN) et il n'en diffère vraiment que par la fourche mandibulaire un peu plus large. Sans que cela soit une démonstration, il est le plus probable que ces spécimens de collections *cervus* penta- hexa- et heptaphylles comprennent des hybrides. D'autant que l'hybridation menée ici fut possible sans grand artifice, hormis l'appariement des sexes, contraint par l'espace clos et réduit. Le phénomène peut donc tout à fait se produire en condition naturelle.

Pour les femelles, je ne connais qu'une seule *cervus* avec les massues antennaires pentaphylles. Viturat & Fauconnet (1928) l'ont citée d'Autun (Saône-et-Loire) comme « *var. pentaphyllus* » (MNHN). Or, dans cette région *capra* est potentiellement absent (voir ci-dessous). Est-ce donc un rare variant dû au polymorphisme ou est-ce un hybride ? L'origine géographique est-elle correcte ? L'outil génétique serait un moyen d'analyse de ce morphotype plus ambigu que les précédents, dont on ne connaît pas l'ascendance. Cox *et al.* (2013) ont mis en évidence un indice sérieux de divergence moléculaire entre *capra* et *cervus*, mais le manque d'échantillons *capra* dans cette tentative limite quelque peu la clarté et la solidité de l'interprétation.

Répartition géographique

La répartition (Fig. 19) est établie avec les données publiées sans carte en 2014, auxquelles s'ajoutent celles indiquées dans l'introduction. Pour la France il n'y a pas de modification importante, notamment pas de nouveau

département. En revanche certaines limites de l'aire sont mieux définies et de nombreux points internes complètent l'ensemble de façon significative. L'Espagne voit son aire plus vaste et plus précise, grâce à de nombreux nouveaux spécimens et des publications, anciennes ou récentes. Finalement, la répartition du *L. capra* semble acquise dans sa nette majorité. Sauf peut-être de rares petits secteurs particuliers, l'espèce est en sympatrie totale avec *L. cervus*. Une seconde sympatrie, très restreinte, a lieu avec *L. tetraodon* (voir plus loin).

Limites générales. – La répartition de *L. capra* englobe le pourtour méditerranéen depuis la pointe des Alpes françaises jusqu'à la moitié sud-est de la Catalogne ; vers le nord, le couloir rhodanien jusqu'au sud de l'Ain ; vers l'ouest, contournant les reliefs du Massif Central et de l'apophyse de la Montagne Noire, occupe le grand bassin de la Garonne, puis remontant vers le nord-ouest jusqu'au nord de la Gironde en un triangle s'amincissant fortement ; la marge pyrénéenne est occupée en France des Pyrénées-Or. jusqu'à l'Ariège incluse, tandis qu'en Espagne elle est entièrement occupée, dépassant la limite ouest de l'orogène pour atteindre, vers le sud-ouest, La Rioja (Logroño). Cette aire est multiramifiée sur d'assez longues distances, mais l'on ne s'éloigne guère de la zone d'influence méditerranéenne.

En France

L. capra occupe un vaste territoire typiquement méridional. Notons ici que Fabre (1870) est sans doute le seul auteur à avoir douté de l'existence du *L. cervus* en tant qu'élément permanent de la région d'Avignon (Aveyron), alors qu'il y existe aussi communément que *L. capra*. C'est là une opinion étonnante de la part du grand observateur local.

Tous les départements ont procuré de nombreuses localités nouvelles et intéressantes depuis 2014. D'une façon générale, ceux du pourtour méditerranéen, l'Ardèche, le sud Lozère et sud Dordogne, les Pyrénées-Orientales, sont les mieux connus, avec une continuité assez nette des points carte. Ce n'est pas le cas d'autres régions, même si l'ensemble de la répartition marque sa cohérence (voir ci-après).

Points douteux reportés sur carte. – Dans la partie nord de l'aire trois points sont douteux, mais néanmoins ne sont pas écartés.

– L'un dans l'Allier (Moulins), qui correspond à un mâle de la coll. Bedel, 1907 (MNHN), identifié par lui « *cervus var. pentaphyllus* » et qui est un *L. capra*. Je n'ai pas trouvé trace de ce spécimen dans la littérature. Olivier (1890), dans sa *Faune de l'Allier*, ne cite pas cette variété. La région de Moulins est hors champ écologique potentiel de l'espèce, mais il faut être prudent.

– En Saône-et-Loire, extrême sud du département, est Matour, que Boitard (1828, cf. ci-dessus) cite comme *capra*, avec des caractères pouvant s'appliquer

au vrai *capra*. J'ignore si ce spécimen existe encore, mais la localité, bien qu'hors du champ de l'espèce, mérite d'être conservée dans l'attente d'informations complémentaires. Viturat & Fauconnet (1928) ont cité un spécimen de la « *var. pentaphyllus pris par M. Champenois* » à Autun. Un spécimen identifié comme tel a été trouvé (coll. Fauconnet *in Pic*, MNHN), mais c'est un *cervus*. Des mêmes auteurs provient une femelle pentaphylle d'Autun,

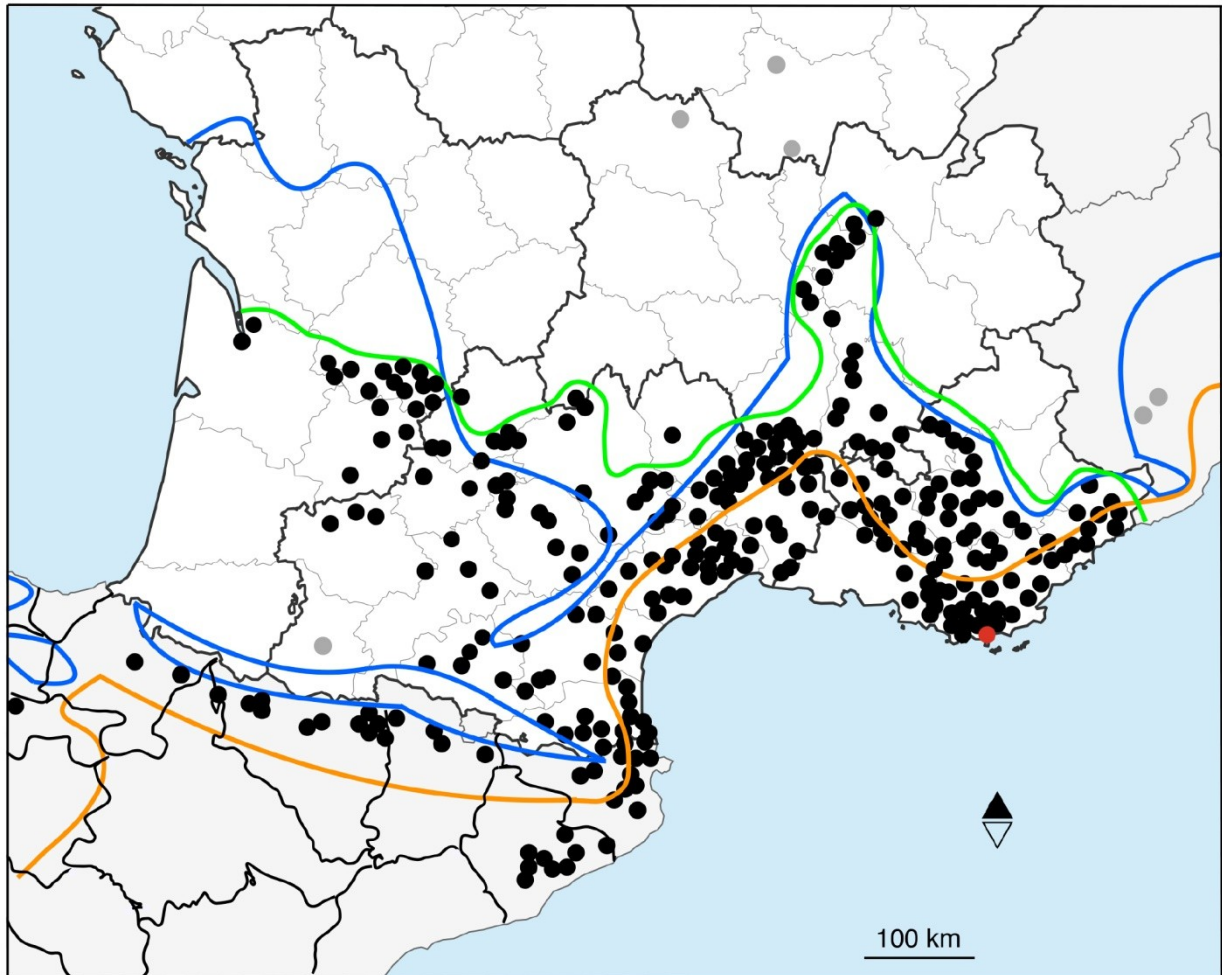


Fig. 19 : répartition géographique et domaine écologique de *L. capra* Olivier, France méridionale et nord-est de l'Espagne.

Points : localisation des spécimens considérés ; **noir** : démontrés ; **gris** : douteux et non démontrés ; **rouge** : sympatrie avec *L. cervus* (L.) et *L. tetradon provincialis* Colas (Cap Sicié, Var).

Lignes : limites phytoécologiques, climatiques et phytoclimatiques combinées ; **orange** : limite nord du *biome méditerranéen* ; **bleue** : limite nord (plus autour des Pyrénées) du *biome némoral xérotherme sub-méditerranéen* (au nord de cette limite et dans l'orogène pyrénéen sont les biomes *némoral xérotherme thermo-atlantique*, *le némoral mésotherme* et *l'alpin*) ; **verte** : limite nord potentielle de l'aire de répartition de *L. capra*, montrant son décalage partiel vis-à-vis du thermo-atlantique et du mésotherme. Voir texte pour les détails.

vue ci-dessus. Fauconnet (1887), dans son catalogue consacré à la Saône-et-Loire uniquement, ne cite que le *cervus* et sa « var. *capra* » qui est le *capreolus* des auteurs. La présence de *L. capra* dans cette partie nord du département, au climat bien distinct de celui du couloir rhodanien, est douteuse.

– Des Hautes-Pyrénées, Narcillac (1871) cite *L. pontbrianti* de Bagnères-de-Bigorre, trouvé avec des *cervus*. L'auteur donne quelques détails intéressants, mais rien ne prouve s'il s'agit bien de *capra*. Le spécimen n'a pas été trouvé et aucun autre ne m'est connu du département. La localité est un peu hors champ écologique pour l'espèce et l'Ariège n'est pas loin, ce qui ne lève pas le doute pour autant.

Secteurs sans points, justifiés. – De grands secteurs, des régions même, sont dépourvus de données. Ils se situent hors champ écologique de l'espèce : les Landes – d'où Gobert (1875) ne cite que le *cervus* classique –, le Pays basque, certaines marges du Massif Central, la Camargue et l'ensemble du delta du Rhône partiellement inondable. Théron (1975) cite le « *cervus var. pentaphyllus* » des mêmes lieux que le « *cervus cervus* », mais sans précision en Camargue. Il est le plus probable que l'espèce soit naturellement absente de ces secteurs ou régions (voir ci-après). Les Bouches-du-Rhône jouent ainsi un rôle tampon entre l'est et l'ouest. Costa (1879) est l'un des rares à avoir cité *pontbrianti* des environs d'Aix.

Points limites connus et limites potentielles. – La région de Lyon est favorable à la présence de l'espèce et forme frontière septentrionale de l'aire de *capra* (voir notamment Blanchet (1993), ainsi qu'Audras *et al.* (1953). De l'Ain, Guillebeau (1892, 1895) cite « *cervus var. Fabiani* » de La Pape, via Foudras. Ce spécimen est au Muséum de Lyon et c'est un *capra*. J'ai pu voir six autres spécimens de la même région, mais à quelques dizaines de kilomètres plus au nord uniquement *cervus*. C'est donc dans ce secteur que pourrait être la limite précise du *L. capra*.

En Ardèche, la limite nord située en bas pays calcaire est discutée par Balazuc & Demaux (1973) ; ils ajoutent que c'est dans les bois de chênes méridionaux que l'insecte est le plus commun, ce qui est cohérent. L'espèce disparaît de l'Ardèche dite froide et la transition sud-nord est très nette (voir aussi Tiberghien & Lacroix 1969).

Au sud du Massif central, dans le Lot, les Causses du Quercy sont très favorables à l'espèce et Tressens (1952) et Delpy *et al.* (1996) en ont rapporté diverses observations. Dans l'extrême sud du Cantal, une seule localité m'est connue, avec deux spécimens des environs de Montsalvy pris par moi-même en 1982. Cette localité semble extrême et je doute que l'espèce soit répandue plus au nord. Dans le Gers et Lot-et-Garonne elle est bien présente dans le nord, mais sans doute moins ou nullement vers le sud, qui est soumis au phytoclimat du grand bassin de la Garonne (voir ci-après). Delherm (1877), dans son catalogue des deux départements, ne cite que *cervus*, très commun. De l'Aveyron on ne

connaît l'espèce que de ces marges, où elle est peu connue. Garnier (1945) est l'un des rares à l'avoir citée, comme *cervus* var. *fabiani*. Le Tarn est sans doute tout occupé ou presque, mais les données sont lacunaires. Gavoy (1909) cite la « var. pentaphyllus » d'Albi.

En Espagne

Comme en France, mais avec beaucoup moins de références bibliographiques, *L. capra* en Espagne est une histoire très ancienne et plus méconnue. De Asso (1784), qui ouvrit les portes de l'entomologie aragonaise, cite *L. cervus* de plusieurs localités du nord, dont une où vit assurément *capra* : *Oscæ* [Huesca]. De Asso aurait-il eu en main le *capra* en même temps qu'Olivier ? C'est le plus probable. Une information inattendue et plus sûre est qu'Olivier eut son espèce d'Espagne. Dans sa collection, une femelle confondue avec celles de *cervus* (celles de son petit-fils), est étiquetée « *Esp.* ». La calligraphie est la même que celle du type, soit de la main d'Olivier. Olivier ne cite pas pour autant son espèce d'Espagne, tout simplement parce qu'il ne savait reconnaître les femelles des deux espèces. Je n'ai pas trouvé trace d'un séjour d'Olivier en Espagne, mais puisqu'il a souvent voyagé dans le sud de la France, une excursion sur le piémont sud des Pyrénées et/ou en Catalogne du sud-est est possible. Ce spécimen est l'un des plus anciens connus du pays et en parfait état, malgré une attaque ancienne d'Anthrènes (Fig. 5).

De la Catalogne transfrontalière *L. capra* est cité depuis le milieu du XIX^{ème} siècle sous le nom de la var. *pentaphyllus* (voir Kraatz, 1859 ; Mayet, 1904). Il fait alors peu de doute que dès cette époque des spécimens espagnols aient été repérés par des entomologistes français. Il est aussi très plausible que Salvañá Comas (1870), Cuní Martorell & Martorell Peña (1876) et Cuní Martorell (1888), pionniers de l'entomologie catalane (voir Pujade-Villar, 2011), aient eux aussi trouvé *capra* en Catalogne, lorsqu'ils indiquent *cervus* et sa var. *capra* de diverses localités, jusqu'au nord de Barcelone.

Ceci étant, la première signalisation formelle d'Espagne de l'espèce revient, sauf omission, à un Russe, quoi qu'en disent Fernández de Gamboa & Garzón (2009). Motschoulsky (1870) indique on ne peut plus clairement le *L. pentaphyllus* « d'Espagne et de France ». De la Fuente (1925) cite « *L. cervus*, var. *capra* (syn. *capreolus*), var. *pentaphyllus* (syn. *fabiani*) ». On ne sait d'où provient son *capra*, mais il est clair que l'espèce est incluse sous ce nom composite. Báguena (1967) cite « *cervus* var. *pentaphyllus* » comme assez commun en Catalogne, de plusieurs localités et qu'il sépare bien de la « var. *capreolus* » des auteurs, comme de la « var. *pontbrianti* », hexaphylle, qu'il dit ne pas connaître de la Péninsule. Español (1973) cite des *cervus* à massues de 4-5-6 articles, mais sans précision de localités. Il n'y a pas de doute non plus ici sur la présence de *capra*.

Dernièrement, l'espèce a été recitée de Huesca (Nararro Polo & Correas

Marín, 2025), tandis que Fernández de Gamboa & Garzón (2009) ont fait une réelle découverte avec une localité de la Province de La Rioja, District de Manjarrés. L'exemplaire figuré est bien *capra*. Toutefois, une confirmation de cette localité, la plus éloignée connue du piémont pyrénéen, serait bienvenue.

À la répartition actuelle (2014) de *capra* en Espagne sont ajoutés de nombreux points le long des Pyrénées, vers le sud-est de la Catalogne, plus Manjarrés vu ci-dessus. Il n'y a pas de localité d'origine ambiguë pour *capra* en Espagne.

En Italie ?

Baudi (1889) est l'un des rares auteurs, peut-être le seul, à avoir cité « *cervus var. pentaphyllus* » du Piémont sud-occidental (Genola et Bra, fig. 19), où il serait rare. L'accès à ces spécimens, s'ils existent toujours, serait intéressant. Par ailleurs, depuis 2014 aucune citation de *pontbrianti* n'a été faite de ce côté-ci des Alpes et la littérature italienne, pourtant riche, n'a pas fourni d'autre indice. Néanmoins, la présence de l'espèce dans le Piémont reste ainsi douteuse, d'autant plus que les conditions écologiques du bassin du Pô sont de type continental dégradé, malgré quelques variantes (voir Ozenda, 1990a). Ce qui est distinct du méditerranéen de la France du Sud-Est (voir ci-dessous).

De son côté, *cervus* est très répandu dans le Piémont et en Ligurie (cf. Franciscolo, 1997 ; Bartolozzi *et al.*, 2016a ; Sindaco *et al.*, 2019), mais les signalisations de formes ou de variétés qui pourraient être apparentées au *capra*, comme l'a fait Baudi, sont absentes ou peu vérifiables en l'état. Le site *iNaturalist* a fourni plus de 2100 images de *Lucanus* du Piémont et plus de 400 de Ligurie. Tous les spécimens identifiés avec relative certitude sont des *cervus*, y compris un grand mâle à massues antennaires accusant une pentaphyllie assez nette. J'ai aussi vu une cinquantaine de *Lucanus* de collections de Ligurie et tous sont des *cervus* tétraphylles. Les spécimens de Baudi étaient-ils confondus avec *tetraodon*, bien que ce dernier semble inconnu de cette partie du Piémont ? *L. capra* ne vit peut-être pas sur le versant italien de la pointe sud des Alpes.

Remarques éthologiques

Plusieurs auteurs, notamment Balazuc & Demaux (1973) qui ont fait beaucoup d'observations en Ardèche, notent que les mâles de *cervus* volent en milieu de journée comme au crépuscule du soir et jusqu'à nuit close. D'autres auteurs ont mentionné l'activité très diurne de *cervus* en France méridionale. Le problème est que *cervus* et *capra* sont souvent confondus. De mes observations en Dordogne, dans le Lot, le Rhône et en Provence, *capra* semble plus actif en pleine journée et a même un comportement plus héliophile que crépusculaire. Ce n'est cependant pas une règle car on peut voir voler aux mêmes heures les deux espèces ensemble. Au crépuscule et jusqu'à très tard lors des chaleurs pré-orageuses, les observations sur les mêmes sites de lisière ont montré une

supériorité de l'activité de *cervus*. À défaut de protocoles d'étude stricts on peut difficilement en dire plus pour l'instant.

Sur le plan comportemental j'ai noté couramment que *capra*, mâle ou femelle, est plus nerveux, plus réactif, parfois plus agressif, surtout le mâle. Une distinction assez nette qui ne peut qu'attirer l'attention pour qui connaît suffisamment ces insectes. Sur un support et lorsqu'ils sont isolés, les Lucanides sont assez lents, presque patauds, s'immobilisent souvent un long moment au moindre stress. Tel est *cervus*, tandis que *capra* semble plus actif, mais là encore ce ne peut être une règle établie.

Domaine écologique

Peu de considération écologique fut prise au XIX^{ème} et une partie du XX^{ème} siècles sur les *Lucanus* d'Europe. Cette donnée est pourtant précieuse dans la problématique taxinomique. Afin de mieux définir les milieux naturels dont dépend *L. capra*, trois approches (résumées ici à l'essentiel) ont été comparées : phytoécologie, climatologie et phytoclimatologie.

Suivant Ozenda (1990a-b), botaniste et écologiste presque incontournable, l'aire de répartition intègre deux *biomes* : le *méditerranéen* et ses déclinaisons *thermo-, méso- et sub-méditerranéennes* et qui englobe la plus grande part du domaine franco-espagnol de l'Olivier et des *Quercus* sempervirents sclérophylles ; le *némoral xérotherme sub-méditerranéen*, ou des *Quercus* caducifoliés xérothermes, ou thermophiles, comprenant d'un côté le triangle du grand bassin de la Garonne jusqu'à Bordeaux, d'un autre côté le piémont sud-pyrénéen en Espagne. Hors de ces frontières de l'aire de *capra*, où ne vit plus que *cervus*, sont trois biomes : le *némoral xérotherme thermo-atlantique* du sud-ouest (Landes, Pays basque, Asturies), moins chaud, nettement plus frais et plus humide ; *l'alpin ou subarctique* sur tous reliefs significatifs (Massif Central et Montagne Noire, Pyrénées, Alpes), nommés froids en moyenne annuelle de température ; le *némoral mésotherme* dans l'Ouest, le Bassin Parisien et périphérie, soit les grandes forêts de plaines à *Quercus* caducifoliés, *Fagus* et *Carpinus*. Les deux cartographies se juxtaposent intimement, à des détails près (Fig. 19).

Suivant la climatologie de Joly *et al.* (2010), on retrouve une concordance précise avec l'aire de *capra* et les biomes, mais avec davantage de déclinaisons en *climats* : le *méditerranéen franc*, avec sur ces marges nord le *méditerranéen altéré* (*cf.* biomes méditerranéen et némoral xérotherme sub-méditerranéen) ; *du Bassin du Sud-Ouest*, dans lequel est inséré l'*océanique altéré*, plus une poche isolée dans le couloir rhodanien (*cf.* biome némoral xérotherme) ; enfin en piémont des reliefs majeurs le *semi-continental et des marges montagnardes* (forme plus fraîche du *némoral xérotherme sub-méditerranéen*). Hors de ces frontières de l'aire de *capra* sont une partie de l'*océanique altéré* au sud-ouest du Massif Central, puis le *climat de montagne*, froid, associé à nouveau sur le piémont des reliefs à celui des *marges montagnardes*. Cette cartographie est

celle qui tient le plus grand compte des températures moyennes annuelles. De nombreuses courbes isothermes correspondent ainsi précisément aux limites de l'aire de *capra*.

Suivant la phytoclimatologie de Botti (2018), dont la synthèse est naturellement consensuelle avec les visions précédentes, mais plus diffuse, l'aire de *capra* appartient à deux unités majeures de l'Europe sud-occidentale, les *phytoclimats xérique océanique à sub-océanique* (cf. biome méditerranéen *s. l.*) et *sub-xérique océanique* (cf. biome néморal xérotherme sub-méditerranéen). Hors de ces frontières de l'aire de *capra* sont les *phytoclimats axériques*, le *tempéré* (cf. néморal mésotherme) et le *frais à froid* (cf. biome alpin ou subarctique).

En première lecture des données chorologiques et écologiques, *L. capra* apparaît plus méditerranéen qu'autre chose. Ainsi est-il considéré depuis longtemps comme « *méridional* » en France, mais ce qualificatif est-il exact ? L'espèce atteint des latitudes et altitudes (0-1200 mètres environ) qui peuvent parfois sembler moins compatibles avec le méditerranéen strict. Toutefois, cette plasticité n'implique jamais sa présence dans des milieux conditionnés par des températures annuelles moyennes plus fraîches que dans le périmètre géographique de son aire. Les apophyses phytoclimatiques du grand bassin de la Garonne, du couloir rhodanien, des Landes et du Pays basque, ou à l'opposé les reliefs frais à froids du Massif Central, des Alpes, du Plateau espagnol, en sont de puissants exemples. Les limites sud, en Espagne, sont les moins connues, mais elles suivent certainement leurs homologues de France, quoique les caractéristiques de la mosaïque écologique de la partie nord de la Péninsule soient particulières, pour ainsi dire sans équivalent en France. Finalement, les détails cumulés avec l'important matériel étudié, avec les cartographies combinées et concordantes, montrent que, d'une façon à la fois précise et globale, *L. capra* dépend du domaine *méso- à subméditerranéen* à *Quercus caducifoliés à sempervirents*. Sa plasticité reste malgré tout sous influence méditerranéenne. *L. cervus* a une amplitude écologique supérieure à celle de *L. capra*. Il est totalement présent dans le méditerranéen du *L. capra* par exemple. En dépit du vaste territoire qu'il occupe, *L. cervus* est surtout un élément *euro-sibérien tempéré, océanique ou continental*.

Par la connaissance de la répartition géographique de *L. capra*, il apparaît que la température moyenne annuelle est l'une des mesures dont il faut le plus tenir compte. Ozenda (1990a) soulignait que la température « *est le seul facteur écologique qui varie à la fois en fonction de la latitude et de l'altitude d'une manière simple, univoque et parallèle* ». Autrement dit, sur ce critère essentiel *L. capra* semble s'accommoder de conditions situées jusqu'à la marge des phytoclimats de type méditerranéen et sub-méditerranéen. La distribution tant latitudinale qu'altitudinale de l'espèce semble ainsi relativement bien cernée.

La sympatrie *L. cervus*, *L. capra* et *L. tetraodon* Thunberg, 1806

Deux remarques doivent être jointes à cette étude concernant *L. capra* : sa relation physique avec *L. tetraodon* et la confusion récente des deux espèces. Il n'existe qu'un seul point géographique connu qui concentre en sympatrie *cervus*, *capra* et *tetraodon*. Ce point est en France et c'est le Massif cristallin du Cap Sicié, dans le Var (Fig. 19). Ce très petit territoire typiquement méditerranéen à *Quercus suber* et flore associée (formation relictuelle aujourd'hui) est la localité type de la sous-espèce *provincialis* Colas 1949. Hervé (1954) résume la situation de ce *Lucanus* comme « très localisé dans une partie de cette région côtière siliceuse où il semble inféodé au chêne-liège ». Je crois que c'est exactement cela et Colas (1954) apporta d'intéressants renseignements sur le polymorphisme et l'écologie du taxon. Le même auteur a constitué une belle collection de *Lucanus* du massif, en particulier la forêt de Janas et alentours, dans laquelle j'ai trouvé les trois espèces prises par lui dans le secteur de La Seyne (Fig. 19). Cette triple sympatrie est unique parmi les *Lucanus* d'Europe occidentale et il y aurait bien des choses à étudier sur ce sujet. On peut néanmoins dire que la pression écologique dans, et surtout en périphérie, de la presqu'île doit être très forte entre les trois espèces. Puisque le milieu est surtout propice au *tetraodon*, *cervus* et *capra* doivent difficilement rivaliser avec lui à l'intérieur de la presqu'île. Ce que montre en effet la rareté des échantillons. Tiberghien & Lacroix (1969) ont cité un *tetraodon* trouvé mort près de l'étang de Berre, Bouches-du-Rhône, ce qui semble curieux.

Murria Beltrán & Murria Beltrán (2009) disent avoir découvert l'espèce dans la péninsule Ibérique (Huesca, Atarés). Une erreur notable, car le spécimen qu'ils figurent est un *L. capra*. *L. tetraodon* étant très distinct, il semblerait que ces auteurs ne le connaissent pas. La localisation de *L. tetraodon* sur le piémont centre-ouest des Pyrénées espagnoles est de surcroît une incohérence écologique et biogéographique, car l'espèce est strictement méditerranéenne, même si la règle n'empêche pas l'exception en Italie (*i.e.* Franciscolo, 1997 ; Zilioli & Pittino, 2004). Le Huesca de piémont est sub-méditerranéen, ce qui est bien différent (voir ci-dessus). Curieusement, Bartolozzi *et al.* (2016a) ont repris ce registre erroné, de même que Bartolozzi *et al.* (2016b), qui ont ajouté une nouvelle erreur en signalant la sous-espèce *provincialis*, pourtant endémique du Cap Sicié.

Mesures légales

L. cervus est soumis à législation en tant qu'espèce inscrite à l'Annexe II de la Directive 92/43/CEE du Conseil de l'Europe pour la conservation des habitats naturels (Habitat faune flore), ainsi qu'à l'Annexe II de la convention de Berne. Une ambiguïté est révélée dans cette législation dès lors que deux espèces sont confondues. Or, en France du moins, *L. capra* est nécessairement la plus sensible des deux, du fait de son aire restreinte et de la fragilité supérieure

des milieux méditerranéens, ou d'influence méditerranéenne en général, forestiers en particulier. Nonobstant ce statut légal, rien n'indique à ce jour si le *L. capra* est en situation de risque quelconque. En revanche, il est acquis que les innombrables atteintes aux milieux de vie des deux espèces, malgré cette législation, sont responsables d'une atteinte certaine sur leurs populations.

Conclusion

Lucanus capra n'est pas sans rappeler l'Isabelle, *Graellsia isabellae* (Graëlls, 1849), magnifique Lépidoptère Saturnide. Cette espèce emblématique, isolée en plusieurs populations post-glaciaires, d'une part en différents points d'Espagne, d'autre part en France dans la haute vallée de la Durance, porte des Alpes. Malgré cette distribution disjointe, l'Isabelle demeure supra-méditerranéenne à continentale, vivant dans des forêts de moyenne montagne à *Pinus*. C'est-à-dire là où ne peut être le *L. capra*. Dans cette condition les deux espèces sont donc en quasi-parapatricie, en France comme en Espagne. *L. capra* s'ajoute ainsi aux nombreux organismes qui démontrent la place du sud de la France, le sud-est en particulier, en tant que carrefour biogéographique majeur de l'Europe occidentale.

Suivant Berland (1932), Olivier et son *L. capra* font partie de ce cercle des *Voyageurs d'autrefois et insectes historiques*. Entomologiste précoce en âge et dans l'histoire de sa discipline scientifique, il accomplit des travaux importants en son époque. Sa vie assez brève l'a certainement privé d'accomplir tout ce qu'il espérait (voir Olivier, 1880). Ce n'est pas non plus de l'un de ses longs voyages qu'il rapporta et décrivit le *Lucane Chèvre*, mais de son pays natal, la Provence. Resté dans un certain oubli, ou mêlé à de profondes incertitudes taxinomiques, son *Lucane* retrouve à présent sa place. On ne peut cependant sous-estimer l'avancée, certes chaotique, dans la progression de la connaissance de l'espèce grâce aux Reiche, Mulsant, Motschoulsky, Kraatz, Planet et quelques autres. Sans eux, la revalidation du *L. pontbrianti*, puis de celle de son synonyme prioritaire, eût été différente. Des études de diverses natures devront être menées afin de mieux cerner les caractéristiques morphologiques, génétiques, chorologiques, écologiques et biogéographique du *L. capra*, ses relations avec *L. cervus* et d'autres taxons. En bref, l'intérêt biologique et patrimonial que représente cette belle espèce.

Remerciements. – Je suis redevable envers les responsables, collègues ou amis qui m'ont reçu dans les institutions visitées ; grâce à leur accueil et disposition j'ai pu accéder aux spécimens et documents recherchés : A. Drumont (Institut des Sciences Naturelles, Bruxelles), O. Gerriet, C. Lambert-Grimpard, J.-M. Lemaire (Muséum d'Histoire naturelle, Nice), H. Labrique (Musée des Confluences, Lyon), J. & B. Lips, O. Gresland (Société Linnéenne, Lyon), M. París (Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid),

A. Rouilly, Ch. Cambon (Muséum, Nîmes). Mes remerciements aux collègues et amis qui m'ont procuré, parfois depuis longtemps, des observations personnelles et/ou des spécimens pour étude et qui, de ce fait, ont contribué à ce travail : L. Bartolozzi, H. Brustel, R.-P. Dechambre, A. Drumont, G. Flocon, J. Haxaire, J.-B. Huchet, D. Maguerre, N. Mal, A. Matocq, O. Montreuil, L. Rataj, A. Tomaes, P. Stefani, Ch. Vanderbergh. Merci à L. Deharveng (ISYEB, MNHN) pour le soutien financier de l'ISYEB à la réalisation des séjours en Dordogne ; à O. Le Digabel, étudiante stagiaire (2023) en Entomologie (MNHN) et qui a très bien constitué la base de données *cervus/capra* des collections ; à Ch. Rivier (MNHN) pour son aide technique et amicale avec des photographies. Enfin mes remerciements sincères à Th. Deuve, O. Montreuil et D. Pluot-Sigwalt, du MNHN, qui m'ont porté conseils sur le travail et le manuscrit. Je prie les personnes que j'aurais oubliées de m'en excuser, il y en a certainement.

Choix de références / références citées

- ABEILLE DE PERRIN (E.), 1867. – *Lucanus hexaphyllus* Mulsant var. *heptaphyllus* à Marseille. *Annales de la Société entomologique de France*, Notes entomologiques, 7 : 70.
- AUDRAS (G.), SCHAEFER (L.) & DUFAY (C.), 1953. – Catalogue des Lucanides, Scarabéides de la région lyonnaise. *Bulletin mensuel de la Société Linnéenne de Lyon*, 22(7) : 193-197.
- BAGUENA CORELLA (L.), 1967. – *Scarabaeoidea de la fauna ibero-balear y pirenaica*. Madrid : C.S.I.C., Instituto Español de Entomología, 576 pp.
- BALAZUC (J.) 1984. Coléoptères de l'Ardèche. – *Bulletin mensuel de la Société Linnéenne de Lyon*, Supplément, 334 pp.
- BALAZUC (J.) & DEMAUX (J.), 1973. – Captures intéressantes de Coléoptères dans le département de l'Ardèche (suite). *L'Entomologiste*, 30(4-5) : 173-178.
- BARAUD (J.), 1993. – Les Coléoptères Lucanoidea de l'Europe et du Nord de l'Afrique. *Bulletin mensuel de la Société Linnéenne de Lyon*, 62(2) : 42-64.
- BARTOLOZZI (L.), NORBIATO (M.) & CIANFERONI (F.), 2016a. – A review of geographical distribution of the stag beetles in Mediterranean countries (Coleoptera : Lucanidae). *Fragmenta entomologica*, 48 (2) : 153-168.
- BARTOLOZZI (L.), SPRECHER-UEBERSAX (E.) & BEZDĚK (A.), 2016b. – Family *Lucanidae* Latreille, 1804 : 58-84. In: Löbl I., Löbl D. (edit.), *Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Scarabaeoidea [...]*. Revised and Updated Edition. ,Vol.3, 983 pp.
- BAUDI (F.), 1889. – *Catalogo dei Coleotteri del Piemonte*. Torino : Camilla E. Bertolero, 226 pp.
- BENESH (B.), 1960. – Pars 8. *Lucanidae Supplementa*. In: Hincks (edit.), *Coleopterorum Catalogus*. s'Gravenhage : W. Junk, 178 pp.
- BERLAND (L.), 1932. – Voyageurs d'autrefois et insectes historiques. *Livre du Centenaire*. Paris : Société entomologique de France, pp. 157-166.
- BLANCHET (G.), 1993. – Le climat de Lyon et de sa région. *Bulletin mensuel de la Société Linnéenne de Lyon*, 62(7) : 217-264.
- BOILEAU (H.), 1898. – Note sur le « Catalogue des Lucanides » de M. Carl Felsche. *Annales de la Société entomologique de France*, 68 : 401-437.
- BOITARD (M.), 1828. – *Manuel d'Entomologie, ou Histoire Naturelle des Insectes [...]*,

- Paris : Roret, T. 1, 435 pp.
- BOTTI (D.), 2018. – A phytoclimatic map of Europe. Cybergeog : *European Journal of Geography* [En ligne], Environment, Nature, Landscape, document 867, 23 pp. Consulté 12 juin 2024. URL : <http://journals.openedition.org/cybergeog/29495>.
- BOUCHER (S.), 2014. – *Lucanidae* : 374-376, 739. In : Tronquet M. (coord.), *Catalogue des Coléoptères de France*. Perpignan : Association Roussillonnaise d'Entomologie 23, suppl., 1052 pp.
- CAILLOL (H.), 1913. – *Catalogue des Coléoptères de Provence*. Part. 2. Marseille : Société Linnéenne de Provence, 611 pp.
- CAMBEFORT (Y.), 2006. – *Des coléoptères, des collections et des hommes*. Paris : Publications Scientifiques du Muséum national d'Histoire Naturelle, 375 pp.
- CHALANDE (J.), 1884. – *Les Lamellicornes français. Tableaux dichotomiques des genres et des espèces [...]*. Toulouse : Durand, Fillon et Lagarbe, 86 pp.
- CHOBOT (K.), 2010. – *Dějiny hmyzu v obrazech . Dějiny obrazu hmyzu. Historie a vývoj zobrazování hmyzu a ilustrace v entomologii [Histoire des insectes en images et de leur représentation. Histoire et développement de l'illustration en entomologie]*. Červený Kostelec : Pavel Mervart, 406 pp.
- CINZ, 1999. – *Code International de Nomenclature Zoologique. 4^e Édition*. London: The International Trust for Zoological Nomenclature, 306 pp.
- COLAS (G.), 1954. – Note sur l'éthologie de *Lucanus tetraodon subsp. provincialis* [Col. *Lucanidae*]. *Bulletin de la Société entomologique de France*, 59(3-4) : 54-56.
- COLAS (G.), 1962. – Étude d'une population de *Lucanus cervus* Linné. *Revue Française d'Entomologie*, 29(2) : 118-123.
- COMON (R.), 1932. – Catalogue des Coléoptères du Département de l'Yonne. *Bulletin de la Société des Sciences historiques et naturelles de l'Yonne*, Auxerre, 85[1931] : 1-135.
- COSTA (M.), 1879. – Capture de *Lucanus (Hexaphyllus) Pontbrianti* aux environs d'Aix. *Le Naturaliste* : 1(13) : 97.
- COX (K.), TOMAES (A.) et al. [11 aucts], 2013. – Testing the performance of a fragment of the COI gene to identify western Palaearctic stag beetle species (Coleoptera, *Lucanidae*). *ZooKeys*, 365 : 105-126.
- CUNÍ MARTORELL (M.) & MARTORELL PEÑA (M.), 1876. – *Catálogo metódico y razonado de los coleópteros observados en Cataluña*. Barcelona : Tomás Gorchs y Cía, 360 pp.
- CUNÍ MARTORELL (M.), 1888. – Insectos observados en los alrededores de Barcelona. *Anales de la Sociedad española de Historia natural*, 17 : 133-191.
- DE ASSO DEL RIO (I. J.), 1784. – *Introductio in oryctographiam, et zoologiam Aragoniæ. Accedit Enumeratio stirpium in eadem Regione noviter detectarum [Introduction à l'oryxographie et à la zoologie d'Aragon. S'y ajoute une énumération des souches nouvellement découvertes dans cette même région]*. [Amsterdam] : 195 pp., 12pls.
- DE LA FUENTE (J. M.), 1925. – Catálogo sistemático-geográfico de los coleópteros observados en la Península Ibérica, Pirineos propiamente dichos y Baleares (continuación). *Boletín de la Sociedad de Entomología de España*, 8 : 127-142.
- DELHERM DE LARCENNE (E.), 1877. – Catalogue des insectes Coléoptères trouvés jusqu'à ce jour dans les départements du Gers et du Lot-&-Garonne. *Travaux de la Société d'Agriculture, Sciences et Arts d'Agen*. T. 5, série 2 : 1-145.
- DELPY (D.), BURLE (F.) & CANOU (G.), 1996. – Contribution à la connaissance des Coléoptères du Lot et des causses du Quercy. VI. *Lucanidae*, *Scarabaeidae*. *L'Entomologiste*, 52(4) : 129-134.

- DIDIER (R.), 1949. – *Atlas des Coléoptères Lucanides du Globe. Genre Lucanus*. Paris : Lechevalier, 2 pp., 20 pls.
- DIDIER (R.) & SEGUY (E.), 1953. – *Catalogue illustré des Lucanides du Globe*. Texte. Paris : Lechevalier, 223 pp.
- ESPAÑOL (F.), 1973. – Entomofauna forestal española : Fam. *Lucanidae* (Col. Scarabaeoidea). *Publicaciones del Instituto de Biología aplicada*, Barcelona, 54 : 99-111.
- FABRE (J. H.), 1870. – *Insectes Coléoptères observés aux environs d'Avignon*. Faune avignonnaise, Fasc. 1, Muséum Calvet d'Avignon. Avignon : Seguin Ainé, 172 pp.
- FABRICIUS (J. C.), 1792. – *Entomologiae systematicae emendatae et auctae [...]*. Hafniae, T1, Pars 2, 538 pp.
- FABRICIUS (J. C.), 1797. – *Epitome entomologiae fabricianae sive nomenclator entomologicus emandatus [...]*. Lipsiae, xvi, 224 pp.
- FABRICIUS (J. C.), 1801. – *Systema Eleutheratorum secundum ordines, genera, species [...]*. Kiliae, T.2 : 687, iv, 93 pp.
- FAUCONNET (L.), 1887. – *Catalogue raisonné des Coléoptères de Saône-et-Loire*. Société des Sciences naturelles de Saône-et-Loire. Le Creusot : Martet, 280 pp.
- FAUCONNET (L.), 1928. – *Catalogue analytique et raisonné des Coléoptères de Saône-&-Loire et des départements limitrophes*. Autun : Société d'Histoire naturelle d'Autun, Taverne et Chandieux, 607 pp.
- FERNÁNDEZ DE GAMBOA (R.) & GARZÓN (A.), 2009. – Primer registro de *Lucanus cervus* (Linné, 1758) *f. pontbrianti* (Mulsant, 1839) (Coleoptera : *Lucanidae*) para la Península Ibérica. *Boletín de la Sociedad entomológica Aragonesa*, 44 : 533–534.
- FRANCISCOLO (M. A.), 1997. – *Coleoptera Lucanidae*. Fauna d'Italia, 35. Bologna : Calderini, xi, 228 pp.
- FÜESSLY (J. C.), 1775. – *Verzeichnis der ihm bekannten schweizerischen Insekten mit einer ausgemahlten Kupfertafel, nebst der Ankündigung eines neuen Insekten Werks*. Zürich und Wintherthur : Heinrich Steiner und Companie, 62 pp.
- GARCÍA (N.) *et al.* [21 aucts], 2018. – *The conservation status and distribution of Mediterranean saproxylic beetles*. Malaga: IUCN, xii, 58 pp.
- GAVOY (L.), 1909. – Contribution à la faune entomologique du Tarn (Coléoptères). *Bulletin de la Société d'Étude des Sciences de l'Aude*. Supplément. 10 : 155-195.
- GARNIER (G.), 1945. – Capture de *L. cervus ab. fabiani* à St Georges de Luzençon (Aveyron). *L'Entomologiste*, 1(4-5) : 110.
- GOBERT (E.), 1875. – Catalogue raisonné des Coléoptères des Landes. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, 9 : 29-115.
- GUILLEBEAU (F.), 1892. – Catalogue des Coléoptères du Département de l'Ain (suite). *L'Échange (Revue Linnéenne)*, 8(86) : 25-28.
- GUILLEBEAU (F.), 1895. – *Catalogue des Coléoptères du Département de l'Ain*. Lyon : Jacquet, 48 pp.
- HERVÉ (P.), 1954. – Forestiers et naturalistes. *Revue forestière française*, 6 : 385-393.
- HOPE (F. W.), 1838. – Observations on the Lamellicorns of Olivier. *The Entomological Magazine*, London, 5 : 312-326.
- ILLIGER (K.), 1800. – Olivier's Entomologie oder Naturgeschichte der Insekten mit ihren Gattungs- und Art Merkmalen, ihrer Beschreibung und Synonymie. Part. 1. Braunschweig: Reichard, 30, 9 pp., pls. ht.
- ILLIGER (K.), 1805. – Zusätze, Berichtigungen und Bemerkungen zu Fabricii Systema Eleutheratorum Tomus II. *Magazin für Insektenkunde*, Braunschweig, 4 : 69-74.

- JACQUELIN DU VAL (C.) & FAIRMAIRE (L.), 1863. – *Genera des Coléoptères d'Europe* [...]. Tome 3, Partie 1. Paris : Deyrolle, 264 pp.
- JACQUELIN DU VAL (C.) & FAIRMAIRE (L.), 1868. – *Genera des Coléoptères d'Europe* [...]. Catalogue. Paris : Deyrolle fils, 284 pp.
- JOLY (D.), BROSSARD (Th.), CARDOT (H.), CAVAILHES (J.), HILAL (M.) & WAVRESKY (P.), 2010. – *Les types de climats en France, une construction spatiale*. Cybergeo : *European Journal of Geography* [en ligne], document 501, 25 pp. Consulté 30 mai 2024. URL : <http://journals.openedition.org/cybergeo/23155>.
- KOECHLIN (J.), 1823. – Correspondance entomologique [via J. Rissler]. *Naturwissenschaftlicher Anzeiger der allgemeinen schweizerischen Gesellschaft für die gesammten Naturwissenschaften*, Zürich, 5 (1821-1823) : 87-88.
- KRAATZ (G.), 1859. – *Lucanus pentaphyllus* Reiche in den Pyrenäen. *Berliner entomologische Zeitschrift*, 3 : 98.
- KRAATZ (G.), 1860. – Ueber die europäischen Hirschkäfer. *Berliner entomologische Zeitschrift*, 4 : 265-275.
- KRAATZ (G.), 1876. – Ueber *Lucanus pentaphyllus* Reiche. Ueber die Zahl und Unterscheidung der europäischen Hirschkäfer-Arten. *Entomologische Monatsblätter*, Berlin, 1 : 71, 73.
- KRAJČÍK (M.), 2023. – A chronological review of biologists, mainly focused on systematic entomology, who used illustrations to increase the value of the publication. *Animma.x*, 103 : 1-44.
- LACROIX (J.-P.), 1968. – Étude des populations de *Lucanus cervus* de la France méridionale. *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)*, 4(1) : 233-243.
- LATREILLE (P. A.), 1804. – *Histoire Naturelle, générale et particulière, des Crustacés et des Insectes*, T. 10. Paris : Dufart, 445 pp.
- LATREILLE (P. A.), 1830. – *Tableau Encyclopédique et Méthodique des Trois Règnes de la Nature. Insectes, Papillons, Crustacés et Arachnides*. Paris : Agasse, 48 pp., 267 pls.
- LATREILLE (P. A.), GUERIN-MENEVILLE (F. E.) & BONATERRE (A. B.), 1797. – *Tableau Encyclopédique et Méthodique des Trois Règnes de la Nature. Planches. Illustration des 268 premières planches de la partie entomologique*. Paris : Agasse, 142 pp., 168 pls.
- LINNE (C.), 1763. – *Centuria Insectorum rariorum*. Upsaliae : 32 pp.
- MAES (J.-M.), 1992. – Lista de los Lucanidae (Coleoptera) del Mundo, Parte A. *Revista nicaraguense de Entomología*, León, 22a : 1-60.
- MAYET (V.), 1904. – Contribution à la Faune entomologique des Pyrénées-Orientales (Coléoptères). Coléoptères des Albères. *Miscellanea entomologica*. Volume d'extraits, T.8-12 (1900-1904), Narbonne, 132 pp.
- MONGUILLON (M.), 1926. – Coléoptères de la Sarthe (suite). *Bulletin de la Société d'Agriculture, Sciences et Arts de la Sarthe*, Le Mans : 89-152.
- MOTSCHOULSKY (V.), 1870. – Énumération des nouvelles espèces de Coléoptères rapportés de ses voyages, 9, Lucanides. *Bulletin de la Société impériale des Naturalistes de Moscou*, 43(1) : 18-49.
- MULSANT (E.), 1839. – Description d'un genre nouveau dans la tribu des Lucanides. *Annales des Sciences physiques et naturelles, d'Agriculture et d'Industrie*, Lyon, 2 : 119-121, Pl. 2 h.t.
- MULSANT (E.), 1842. – *Histoire Naturelle des Coléoptères de France. Lamellicornes*. Paris : Maison, 623 pp., 3 pls h.t.
- MULSANT (E.) & GODART, 1855. – Description d'une espèce nouvelle de Lucanide.

- Annales de la Société linnéenne de Lyon*, n. s., 2 : 250-254 [et] *Opuscules entomologiques*, E. Mulsant édit., Paris : Maisson, Cahier 6 : 150-154.
- MULSANT (E.) & REY (Cl.), 1871. – *Histoire naturelle des Coléoptères de France. Lamellicornes - Pectinicornes*. Paris : Deyrolle, 735, 42 pp., pls.
- MURRIA BELTRAN (F.) & MURRIA BELTRAN (A.), 2009. – *Lucanus tetraodon* Thunberg, 1806, nuevo Lucánido para la Península Ibérica (Coleoptera, *Lucanidae*). *Boletín de la Sociedad entomológica aragonesa*, 45 : 289–291.
- NARCILLAC DE (M.), 1871. – Quelques remarques au sujet d'un *Hexaphyllus Pontbrianti* Mulsant. *Annales de la Société entomologique de France* 1, Bulletin entomologique : 76.
- NAVARRO POLO (E.) & CORREAS MARIN (A.), 2025. – Hallazgo de *Lucanus pontbrianti* (Mulsant, 1839) en Aragón (España) (Coleoptera : *Lucanidae*). *Onychium*, 18(2) : 39-41.
- OLIVIER (A. G.), 1789. – *Entomologie, ou Histoire Naturelle des Insectes, Avec leurs caractères génériques et spécifiques, leur description, leur synonymie, et leur figure enluminée. Coléoptères*. T.1, Section 1, *Lucanes*. Paris : Baudouin, pp. 1-26., pls. 1-5.
- OLIVIER (A. G.), 1792. – *Histoire Naturelle. Insectes. Encyclopédie Méthodique*. T.7, Paris : Panckoucke, 586 pp.
- OLIVIER (A. G.), 1802. – *Abbildungen zu Karl Illiger's uebersetzung von Olivier's Entomologie oder Naturgeschichte der Insecten [...]. Käfer*. T.1, Section 1, Schröter. Nürnberg : Panzer Sturm, pp. 1-8. Pls. 1-4.
- OLIVIER (A. G.), 1808. – *Entomologie, ou Histoire Naturelle des Insectes [...]. Coléoptères* T.7. Paris : Desray, Planches 1-65.
- OLIVIER (E.), 1880. – *G. A. Olivier 1756-1814 membre de l'Institut de France. Sa vie, ses travaux, ses voyages. Documents inédits*. Moulins : Desrosiers, 98 pp.
- OLIVIER (E.), 1890. – *Faune de l'Allier ou catalogue raisonné des animaux sauvages [...]. Vol. 2, Annelés, Part. 1, Coléoptères*. Moulins : Ducroux et Gourjon-Dulac, 375 pp.
- OZENDA (P.), 1990a. – Sur les divisions phytoécologiques de l'Europe. *Ecologia Mediterranea*, Avignon, 16 : 299-315.
- OZENDA (P.), 1990b. – La zone némorale xérotherme sud-européenne. *Giornale botanico italiano*, 124(6) : 759-780.
- PARRY (F. J.), 1870. – A revised catalogue of the lucanoid coleoptera ; with remarks on the nomenclature, and description of new species. *Transactions of the entomological Society of London*, Part 1 : 53-118, 3 pls.
- PARRY (F. J.), 1875. – *Catalogus Coleopterorum Lucanoidum*. Edit. 3. London : Janson, 29 pp.
- PAULIAN (R.), 1936. – Sur la nature génétique de certains cas de polymorphisme chez les mâles de Lucanides. *Proceedings of the zoological Society of London*, Part. 3 : 751-759.
- PAULIAN (R.), 1941. – *Coléoptères Scarabéides*. Faune de France 38. Office Central de Faunistique. Paris : Lechevalier et Fils, 240 pp.
- PAULIAN (R.), 1944. – Les Types d'Insectes de Mulsant au Muséum de Paris. *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle*, Paris, 16(2) : 117-121.
- PAULIAN (R.) & BARAUD (J.), 1982. – *Lucanoidea et Scarabaeoidea*. Faune des Coléoptères de France, 2. Paris : Lechevalier, 473 pp.
- PIC (M.), 1911. – Sur divers Lucanides paléarctiques [Col.]. *Bulletin de la Société entomologique de France*, 1911(20) : 399-400.
- PLANET (L.-M.), 1899-1902. – *Essai monographique sur les Coléoptères des genres Pseudolucane & Lucane*. Paris : Deyrolle Fils, 1, ii, 111 pp. - 2, iii, 143 pp., pls.

- PUJADE-VILLAR (J.), 2011. – Aproximació a la història de l'estudi entomològic-faunístics Països Catalans i algunes reflexions sobre el present i el futur de la ciència dels hexàpodes. *Butlletí de la Institució catalana d'Història natural*, Barcelona, 76 : 5-46.
- REICHE (L.), 1853. – Notes synonymiques sur les espèces de la famille des Pectinicornes décrites dans le cinquième volume de l'Handbuch der Entomologie, par M. H. Burmeister. *Annales de la Société entomologique de France*, 5(1) : 67-86.
- REICHE (L.), 1856. – Nouvelle espèce du genre *Lucanus*. *Revue et Magasin de Zoologie pure et appliquée*, Paris, Série 2, 8 : 80-84.
- REITTER (E.), 1892. – Bestimmungs-Tabelle der Lucaniden und coprophagen Lamellicornen 24. *Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn*, 30 : 1-230.
- REITTER (E.), 1892. – Tableaux analytiques des Lucanides et Lamellicornes coprophages de la faune paléarctique. *Miscellanea entomologica* 1, 1892. Extraits, vol. à part, version française, 207 pp.
- SAINTE-CLAIRE DEVILLE (J.), 1935. – Catalogue raisonné des Coléoptères de France. *L'Abeille*, 36(2) : 161-264.
- SALVAÑA COMAS (J.M.), 1870. – *Apuntes para la geografía y fauna entomológicas de Mataró*. Madrid : Gregorio Juste, 44 pp.
- SINDACO (R.), TROVO (P. V.) & GOLA (G.), 2019. – Il genere *Lucanus* in Piemonte (Coleoptera : Lucanidae). *Rivista piemontese di Storia naturale*, 40 : 305-316.
- SOLANO (E.) *et al.* [10 aucts], 2016. – When morphological identification meets genetic data : the case of *Lucanus cervus* and *L. tetraodon* (Coleoptera, Lucanidae). *Journal of zoological Systematics and evolutionary Research*, 54(3) : 197-205.
- SULZER (J.H.), 1776. – *Abgekürzte Geschichte der Insecten : nach dem linnaeischen System, Part. 2*, Winterthur, Bey H. Steiner, 274, 71 pp., 32 pls
- TARONI (G.) (édit.), 1998. – *Il cervo-volante (Coleoptera Lucanidae)*. Milano : Biblioteca di via Senato et Electa, 182 pp.
- THEROND (J.), 1975. – *Catalogue des coléoptères de la Camargue et du Gard, 1*. Nîmes : Société d'étude des Sciences naturelles de Nîmes. Mémoire 10, 410 pp.
- TIBERGHEN (G.) & LACROIX (J.-P.), 1969. – Les collections entomologiques du Muséum d'Histoire Naturelle de Bayonne. Essai de révision et d'inventaire. 3, Coléoptères Scarabéides Lucanides. *Bulletin du Centre d'Études et de Recherches scientifiques*, Biarritz, 7(3) : 529-538.
- TRESSENS (F.), 1952. – Contribution à la faune des Coléoptères du Bas Quercy et ses affinités. *L'Entomologiste*, 8(2) : 46-57.
- VANDEN EECKHOUDT (J.-P.), 1965. – *Visages d'insectes*. Paris : L'École, 77 pp.
- VAN ROON (G.), 1910. – Pars 8. *Lucanidae*. In: Junk (edit.), *Coleopterorum Catalogus*. Berlin: S. Schenkling, W. Junk, 70 pp.
- VOËT (J. E.), 1766 [édit. 1806]. – *Catalogue systématique des Coléoptères* , Vol. 1 [3^e édit.], La Haye : Bakhuyzen, 74, 114 pp.
- ZILIOLI (M.) & PITTINO (R.), 2004. – Un reperto eccezionale : *Lucanus tetraodon* Thunberg in Lombardia (Coleoptera, Lucanidae). *Atti della Società italiana di Scienze naturali e del Museo civico di Storia naturale di Milano*, 145(2) : 301-306.

NOTE DE L'AUTEUR : tout nouveau nom ou acte nomenclatural inclus dans cet article, édité selon un procédé permettant d'obtenir de nombreuses copies identiques, est destiné à une utilisation scientifique, permanente et publique.

Date de publication : 23 mars 2026

Coléoptères

<http://www.coleopteres.fr>

Directeur de publication : THIERRY DEUVE

Comite scientifique

THIERRY DEUVE
FABIEN DUPUIS

Comité éditorial

DENIS BOUCHARD
OLIVIER MONTREUIL
JEAN OROUSSET

Communication

JEAN RAINGEARD

Tous droits réservés.

All rights reserved.

Copyright : © 2026, Association pour le Soutien à la Revue Coléoptères
Déclarée le 20.02.1995 (J.O. du 15.03.1995)

Les articles ne sont publiés qu'à l'initiative du Comité Scientifique. La revue ne prend pas en considération les manuscrits non sollicités.

Chaque article constitue un fascicule qui peut être acquis séparément, son prix dépendant du nombre de pages et de planches.

COLEOPTERES est diffusé par :

ALAIN COACHE

E-mail : alain.coache@gmail.com

Each paper can be purchased as a separate fascicule, the price of which depends on the number of pages and illustrations.

Papers are only published on the initiative of the Scientific Committee. No unsolicited manuscript shall be taken into account.

COLÉOPTÈRES is distributed by:

ALAIN COACHE

E-mail: alain.coache@gmail.com

Coleoptères

Derniers titres parus

http://www.coleopteres.fr/vientdeparaître_new.html

- 31(2) DEUVE (Th.), 2025. – Seconde note sur l'identité de *Carabus (Tribax) rebellis* Reitter, 1884, et description d'une nouvelle sous-espèce (Coleoptera, Carabidae)
- 31(3) DEUVE (Th.), 2025. – Ozaenini nouveaux de l'Amérique néotropicale (Coleoptera, Paussidae)
- 31(4) DEUVE (Th.), 2025. – Nouveaux Ozaenini de l'Amérique néotropicale (Coleoptera, Paussidae)
- 31(5) DEUVE (Th.), 2025. – Classification du genre *Carabus* L., 1758. Liste Blumenthal 2025 (Coleoptera, Carabidae)
- 31(6) ROUX (Ph.), 2025. – Description de deux nouvelles espèces d'*Archastes* du Sichuan (Coleoptera, Caraboidea, Nebriidae)
- 31(7) DEUVE (Th.), 2025. – Deux nouveaux *Cychrus* F., 1794, de la chaîne des Monts Nu Shan, dans le Yunnan (Coleoptera, Carabidae)
- 31(8) DEUVE (Th.) & MÜLLER (A.), 2025. – Deux nouveaux *Apotomopterus* Hope, 1838, des confins de la Chine et du Vietnam (Coleoptera, Carabidae)
- 31(9) DEUVE (Th.), 2025. – Deux nouveaux Carabinae du Chongqing et du Sichuan (Coleoptera, Carabidae)
- 32(1) KEITH (D.) & CABON (F.), 2026. – Sur le genre *Hypseloderus* Fairmaire, 1893, avec la description d'une nouvelle espèce du Laos (Coleoptera, Scarabaeoidea, Hybosoridae)
- 32(2) DUBOIS (D.) & RENAUT (P.), 2026. – Experimental crossing of *Carabus (Damaster) fruhstorferi* Roeschke, 1900, with different subspecies of *Carabus (Coptolabrus) smaragdinus* Fischer, 1823, yielding fertile F1 hybrids (Coleoptera, Carabidae)
- 32(3) DEUVE (Th.), 2026. – Deux nouveaux *Cychrus* F., 1794, du Yunnan, Chine (Coleoptera, Carabidae)
- 32(4) DUBOIS (D.) & RENAUT (P.), 2026. – Experimental hybridization of two Chinese *Carabus* belonging to the subgenus *Acoptolabrus* Morawitz, 1886 (Coleoptera, Carabidae)
- 32(5) BOUCHER (S.), 2026. – Histoire du *Lucanus capra* Olivier, 1789, *bona species*, endémique de France et d'Espagne, confondu avec *L. cervus* (L., 1758) (Coleoptera, Lucanidae)