



Universidad  
Rey Juan Carlos

**GRADO EN BIOLOGÍA**  
**Curso Académico 2022/23**  
**Trabajo de Fin de Grado**

**Asimetría fluctuante en *Lucanus cervus***  
**(Coleoptera: Lucanidae)**

**Autor: Guillermo Mora Collado**

**Director: Marcos Méndez Iglesias**

**Tutor URJC: Marcos Méndez Iglesias**

## ÍNDICE

1. Resumen.....	3
2. Introducción.....	3
3. Material y método.....	5
3.1. Especie de estudio.....	5
3.2. Toma de datos.....	5
3.3. Asimetría fluctuante.....	6
3.4. Análisis de datos.....	7
4. Resultados.....	7
5. Discusión.....	8
6. Conclusiones.....	10
7. Líneas futuras de investigación.....	10
8. Agradecimientos.....	10

## Resumen

Durante su ontogenia, los organismos se ven expuestos a numerosas presiones que van a impedir su correcto desarrollo. La estabilidad del desarrollo expresa la capacidad del individuo para desarrollar un fenotipo regular bajo unas condiciones genéticas y ambientales determinadas. Una forma de estimar esta estabilidad es haciendo uso de la asimetría fluctuante (AF), que aparece cuando un individuo no logra experimentar en un rasgo bilateralmente simétrico un desarrollo idéntico en ambos lados del cuerpo. Así, mediante la AF se mide la sensibilidad del desarrollo a una amplia gama de tensiones. Se ha estudiado *Lucanus cervus*, coleóptero de gran tamaño y conocido por presentar un claro dimorfismo sexual, para estudiar la influencia de diversos factores en la AF. Se plantearon tres cuestiones; comprobar si existe relación entre el tamaño corporal y el grado de asimetría, analizar una posible relación entre la expresión de la AF en rasgos somáticos y sexuales y examinar qué género presenta una mayor AF. Los resultados obtenidos mostraron que la asimetría fluctuante no depende del tamaño corporal, que se expresa de forma independiente en rasgos somáticos y sexuales y por último que las hembras son más simétricas, es decir, presentan una mayor estabilidad en el desarrollo.

## Introducción

En muchas especies animales, los machos muestran rasgos morfológicos desmedidos, bien ornamentos o armamento, que no están presentes en las hembras, y conducen al dimorfismo sexual, es decir, a diferencias morfológicas entre machos y hembras de una misma especie. La selección sexual fue propuesta por Darwin (1871) para explicar ese desarrollo de caracteres sexuales secundarios. La selección sexual es el proceso mediante el cual los individuos compiten por el acceso a las parejas y a las oportunidades de fecundación haciendo uso de estos ornamentos o armamentos (Andersson, 1994; Jones & Ratterman, 2009; Kuijper et al., 2012).

En general, las especies poseen estabilidad en el desarrollo, o sea, son capaces de producir repetidamente con alta precisión el mismo fenotipo cuando están expuestos a las mismas condiciones ambientales (Zakharov, 1992). La estabilidad en el desarrollo requiere de un correcto ensamblaje del genoma y de un ambiente favorable. Un ensamblaje del genoma imperfecto junto con unas condiciones ambientales adversas puede afectar a la capacidad del organismo para corregir las perturbaciones durante su desarrollo (Munar Buitrago, 2021). Por tanto, los niveles de inestabilidad en el desarrollo (ID) muestran indirectamente las propiedades intrínsecas del genoma y su capacidad para resistir alteraciones ambientales que ocurren durante la ontogenia del individuo. En organismos bilaterales simétricos, la estabilidad

se traduce en una simetría perfecta (Møller & Swaddle, 1997). Sin embargo, los caracteres sexuales secundarios conllevan altos costes para el individuo. La teoría del “hándicap”, introducida por Zahavi (1975) propone que los rasgos sexuales exageradamente desarrollados se convierten en desventajas, pero sirven como señales honestas de calidad (Takeda et al., 2020). Sólo individuos con genotipos muy robustos podrán producir estos rasgos.

Es esperable que los caracteres sexuales secundarios no sean perfectos y a menudo presenten asimetrías, como la asimetría fluctuante (AF). La AF es un fenómeno poblacional definido como la desviación aleatoria de la simetría bilateral perfecta en un rasgo morfológico para la que las diferencias entre los lados derecho e izquierdo tienen una media de cero y se distribuyen normalmente (Watson & Thornhill, 1994). La AF no es adaptativa, ya que en un estado ideal los organismos serían simétricos, y dentro de una población con estas características, la distribución de las diferencias entre ambos lados tendería a cero. La AF es el indicador más usado para medir estabilidad durante el desarrollo de los organismos. La “hipótesis de la mortalidad diferencial” (Floate & Fox, 2000) propone que el grado de AF muestra la capacidad de un individuo para sobrevivir al estrés; por lo que los individuos que presenten mayor simetría tendrán mayor probabilidad de sobrevivir.

La AF ha sido estudiada en insectos y su magnitud depende de factores como el sexo, el tamaño del rasgo o el estado del desarrollo. En *Drosophila pseudoobscura*, las diferencias entre sexos en AF pueden deberse a que genes que controlan aspectos morfológicos, propios del dimorfismo, también están interactuando con genes como “daughterless”, que está involucrado en la compensación de dosis en las hembras (Ruiz-García & Álvarez, 2000). Hunt & Simmons (1997) demostraron una relación entre la AF y el tamaño en rasgos masculinos para insectos mientras que en *Calopteryx maculata* la AF en las tibias y las alas no se correlacionaba con el tamaño del rasgo (Beck & Pruett-Jones, 2002). El estado del desarrollo, larvario o adulto, afecta a la AF (Piscart et al., 2005).

El estudio de la AF con relación a los caracteres sexuales secundarios en insectos es particularmente interesante en escarabajos con alto dimorfismo sexual, como el ciervo volante *Lucanus cervus*. Los machos de ciervo volante que consiguen aparearse muestran menor AF en las mandíbulas que los individuos que no se aparean y la asimetría fluctuante de las mandíbulas es mayor que la de los élitros (Møller, 2002), como se predice para los rasgos sometidos a selección sexual. Además, un estudio con esta especie en Chernóbil demostró por un lado que la expresión de caracteres sexuales es más sensible a sufrir asimetría fluctuante que los rasgos somáticos (Møller, 2002). Esta observación apoya a la de muchos otros estudios previos que han comparado directamente caracteres sexuales secundarios y

morfológicos somáticos (Møller & Hoeglund, 1991; Møller, 1992; Hunt & Simmons, 1997; Møller & Swaddle, 1997; Cuervo & Møller, 1999). También quedó claro que la AF se ve influenciada por las condiciones ambientales al comparar la AF de individuos de una zona expuesta a alta radiación frente a una zona control (Møller, 2002).

El objetivo general de este estudio fue comprobar en qué medida las predicciones de la teoría de la AF se cumplen en *L. cervus*. Para llevarlo a cabo se plantearon tres objetivos específicos: (1) comprobar si existe relación entre el tamaño corporal del individuo y su grado de AF, (2) comprobar si los rasgos sexuales tienen mayor AF que los rasgos somáticos, y (3) estudiar si los machos tienen una mayor AF que las hembras en los rasgos somáticos.

## **Material y métodos**

### *Especie de estudio*

El ciervo volante europeo, *Lucanus cervus* (Linnaeus, 1758) (Coleoptera: Lucanidae), es un coleóptero de amplia distribución dentro de Europa, que va desde Portugal hasta los montes Urales en Rusia y desde el centro de España, el centro de Italia, Grecia y el Cáucaso hasta el sur de Suecia (Harvey et al., 2011). Es el coleóptero más grande de Europa. El dimorfismo sexual de tamaño en esta especie es muy notable, tanto en el cuerpo como en las mandíbulas. Los machos son mayores que las hembras, con una longitud total (mandíbulas incluidas) entre los 30 y 90 mm en los machos y entre los 28 y 54 mm en las hembras (Lacroix, 1968, 1969; Clark, 1977). Además, los machos poseen unas mandíbulas muy desarrolladas (Méndez & Thomaes, 2021). Los machos de ciervo volante pueden diferir notablemente en el tamaño de las mandíbulas y la cabeza dentro de una población (Romiti et al., 2015). La posesión de grandes mandíbulas puede ser una ventaja a la hora de encontrar pareja ya que, en los lugares de reunión, los machos luchan con sus mandíbulas por el acceso a las hembras, hasta que uno de ellos se desequilibra o es ahuyentado (Lagarde et al., 2005). Los machos grandes tienen ventaja en estas peleas (Lagarde et al., 2005).

### *Toma de datos*

En el presente estudio se usaron los datos correspondientes a 169 individuos de ciervo volante pertenecientes a la colección entomológica de la Universidad de Oviedo tomados por tres personas pertenecientes al Proyecto Ciervo Volante (véanse los agradecimientos) en 1994. Todos los individuos estudiados fueron recogidos en Asturias.

En cada ejemplar se tomaron cinco medidas (Fig. 1): longitud de la mandíbula izquierda desde su inserción en la cabeza hasta el ápice (*M.i*), longitud de la mandíbula derecha desde su inserción en la cabeza hasta el ápice (*M.d*), longitud de los élitros desde el punto posterior del escutelo hasta el extremo posterior de los élitros (*L.e*), longitud de la tibia de la segunda pata izquierda (*T.p2 i*) y longitud de la tibia de la segunda pata derecha (*T.p2 d*). La precisión fue de 0,01 mm en todas las medidas. El error de medida entre observadores fue inferior a la precisión de las medidas en todos los casos. *M.d* y *M.i* se midieron únicamente en los machos, como carácter sexual secundario propio del dimorfismo sexual de esta especie, mientras que *T.p2 i* y *T.p2 d* se midieron en machos y hembras, como rasgo somático. *L.e* se utilizó como estima del tamaño corporal de los individuos. *M.d*, *M.i* y *L.e* se hicieron según Clark (1977). *T.p2 i* y *T.p2 d* se añadieron expresamente para este estudio.

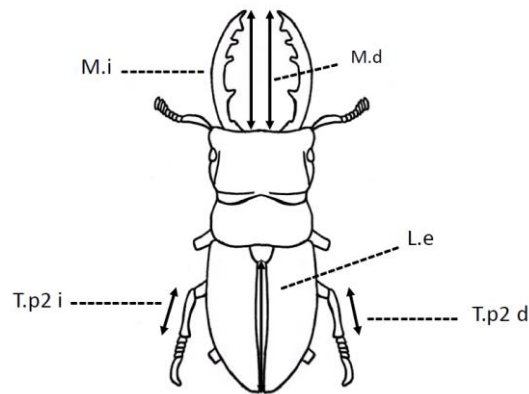


Figura 1. Esquema de *Lucanus cervus* con las cinco medidas usadas en el estudio. Véase el texto para el significado de las abreviaturas.

### *Asimetría fluctuante*

Se estimó la asimetría fluctuante aplicando el concepto de “asimetría absoluta” el cual se define como el valor absoluto de la diferencia entre el lado derecho (D) y el lado izquierdo (I) de un rasgo en un individuo (Palmer, 1994) dividido entre el valor absoluto de la suma entre el lado derecho (D) y el lado izquierdo (I) del mismo rasgo del individuo para así normalizar las diferencias de tamaño entre los individuos medidos. La asimetría fluctuante sexual (*A.F.sex*) se calculó solo en machos utilizando como rasgo la longitud de las mandíbulas (*M.d* y *M.i*) (Tabla 1). La asimetría fluctuante somática (*A.F.som*) se calculó para ambos sexos usando como rasgo la longitud de las tibias (*T.p2 d* y *T.p2 i*) (Tabla 1).

Tabla 1. Fórmulas utilizadas para el cálculo de la asimetría fluctuante sexual (A.F.sex) y somática (A.F.som). Véase el texto para el significado de las abreviaturas de las variables.

Asimetría	Fórmula
<i>A.F.sex</i>	$  (M.d - M.i)   / (M.d + M.i)$
<i>A.F.som</i>	$  (T.p2 d - T.p2 i)   / (T.p2 d + T.p2 i)$

### *Análisis estadísticos*

Para averiguar si existía una correlación entre *A.F.sex* y el tamaño corporal *L.e* en los machos se llevó a cabo una correlación de Spearman. Para comprobar si *A.F.sex* era mayor que *A.F.som* en machos se utilizó una prueba de la t de datos relacionados. Para comprobar si *A.F.som* difería entre sexos se usó una prueba de Wilcoxon con corrección de continuidad, pues los datos no seguían una distribución normal.

Todos los análisis estadísticos se llevaron a cabo con RStudio 2022.12.0+353 tras comprobar la normalidad mediante gráficos Q-Q y la homocedasticidad mediante pruebas de Levene.

### **Resultados**

No hubo una relación significativa entre la asimetría fluctuante sexual y el tamaño corporal ( $R_s = -0,17$ ,  $n = 88$ ,  $p = 0,114$ ).

No hubo diferencias significativas entre la asimetría fluctuante sexual y somática en los machos ( $\bar{x} \pm d. t.$ : *A.F sex* =  $0,002 \pm 0,005$ , *A.F som* =  $0,004 \pm 0,005$ ,  $t_{87} = -1,496$ ,  $p = 0,138$ ).

La asimetría fluctuante somática fue significativamente mayor en las hembras que en los machos ( $V_{168} = 4371$ ,  $p < 0,001$ ) (Fig. 2).

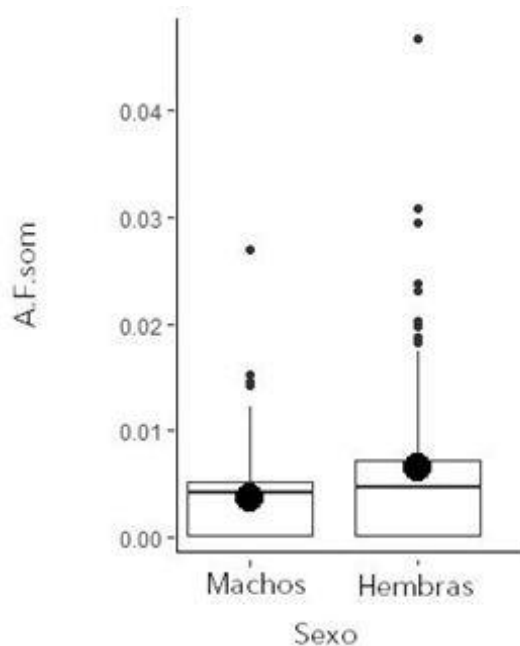


Figura 2. Asimetría fluctuante somática (A.F.som) en machos y hembras. Se representa la mediana con la línea y la media con un círculo grueso. La anchura de las cajas representa la dispersión de los datos respecto de la mediana mediante el rango intercuartílico. Los círculos finos se corresponden con los “outliers” o valores atípicos.

## Discusión

El estudio mostró la ausencia de una relación significativa entre la AF sexual y el tamaño corporal, así como entre la AF sexual y somática en machos. Sin embargo, se encontró que los machos presentan de forma significativa una mayor AF somática que las hembras.

No se encontró ninguna relación significativa entre el tamaño corporal y el grado de AF. A priori caben dos opciones; que una mayor inversión para aumentar el tamaño del rasgo acarree una mayor AF debido al compromiso que ello supone, o por el contrario que un mayor tamaño del rasgo implique además una mayor simetría ya que en este caso actuaría como un elemento de calidad del individuo y de esta forma sólo aquellos machos mejor predispuestos genéticamente serían capaces de portar estos grandes ornamentos. Ambas opciones se han encontrado en estudios previos. En el mosquito *Chironomus plumosus*, los machos de menor tamaño eran más simétricos (McLachlan & Cant, 1995). Por otro lado, en *Ambystoma dumerilii* los individuos de mayor tamaño mostraban una mayor AF (Ramírez López, 2022). Otro ejemplo se da en los machos de *Coenagrion puella* (Harvey & Walsh, 1993). Un experimento realizado con *Panorpa japonica* mostró que para individuos los individuos tratados en jaulas en condiciones de semilibertad no existían correlación significativa entre el tamaño corporal y la asimetría fluctuante ni para machos ni para hembras (Thornhill & Sauer, 1992).



No hubo mayor AF asociada a rasgos sexuales que la asociada a rasgos somáticos. La inestabilidad ontogénica y, por tanto, la AF se ven aumentados tanto por factores genéticos como por estrés ambiental (Møller & Swaddle, 1997). Antes de realizar los análisis podíamos pensar que la AF asociada a rasgos sexuales iba a ser significativamente mayor que la asociada a rasgos somáticos ya que en artículos previos se comprobó que los rasgos sexuales son más sensibles al estrés ambiental que los rasgos somáticos debido a la fuerte intensidad de selección sexual direccional (Møller & Pomiankowsky, 1993). Además, estos caracteres sexuales al tener un desarrollo tan complejo y unos requerimientos fisiológicos tan altos son más susceptibles de alteración durante la morfogénesis que los caracteres ordinarios (Pomiankowsky et al., 1991). Sin embargo, muchos estudios han sido incapaces de detectar relación alguna entre la AF y el estrés, y se han propuesto diversas explicaciones para comprender estos resultados, incluida la influencia de la cantidad y variedad de estructuras examinadas. (Palmer, 1994; Leung et al., 2000). Varios investigadores tratando de ver qué factores afectan a la AF han llegado a la conclusión de que el efecto que tiene el estrés ambiental sobre los organismos puede ser específico del tipo de estrés, el taxón o el carácter estudiado (Woods et al., 1999; Hosken et al., 2000). Por ejemplo, en un estudio realizado con *Chironomus riparius* se obtuvo como resultado que en la misma especie existen estructuras que pueden responder más fuerte a ciertos tipos de agentes estresantes, lo cual podría implicar distintos grados de AF en la misma especie en función de qué rasgos estudiemos (Servia et al., 2004).

A pesar de que los machos son más variables en tamaño y eso haría esperar que tengan más asimetría fluctuante (Harvey et al., 2006), en este trabajo fueron las hembras el sexo más asimétrico. Esta especie cuenta con un tamaño corporal extremadamente variable (Huxley, 1931; Whicher, 1947; Clark, 1967, 1977), con una longitud corporal total (incluye cuerpo más mandíbulas) del macho que oscila entre 32-70 mm y de las hembras entre 28-45 mm (Whicher, 1947; Clark, 1967, 1977). Probablemente esta variación en el tamaño se deba a su vez a la variación de los recursos alimentarios de las larvas junto a las condiciones climáticas locales ya que se ha demostrado que son los recursos los que limitan las tallas más grandes (Kawano, 1997; Knell et al., 2004). Análisis previos de dimorfismo sexual indican que las hembras parecen ser más sensibles a las condiciones ambientales que los machos (Harvey et al., 2006). Esto se debe a que las hembras de insectos suelen presentar necesidades nutricionales diferentes a las de los machos (Teder & Tammaru, 2005). Estas observaciones sugieren que las hembras en *L. cervus* pueden tener más inestabilidad del desarrollo asociada a una mayor sensibilidad a las condiciones ambientales. Algunos estudios que apoyan esta idea como el realizado con *Opisthoplatus prospicuus* donde las hembras mostraban mayor AF en la conformación de la coxa IV mientras los machos mostraban mayor AF del tamaño en

relación con las hembras (Hernández & Acosta, 2021). Otros ejemplos son el estudio realizado con *Ceroglossus chilensis*, el sexo con mayor AF asociada a rasgos somáticos variaba según la localización, aunque los factores por los que se daba están todavía por determinar (Benítez et al., 2008) o el realizado con *Pterostichus melas melas* que demostró que en poblaciones que presentan altos niveles de AF las hembras tienden a mostrar niveles de asimetría ligeramente superiores a los machos, mientras que en poblaciones donde la AF es más baja se encontró el efecto contrario (Benítez et al., 2018).

## **Conclusiones**

La estabilidad del desarrollo se define como la capacidad de un organismo para producir un fenotipo predeterminado por un diseño corporal adaptativo bajo un conjunto de condiciones genéticas y ambientales específicas (Waddington, 1942). Los organismos durante su ontogenia se ven afectados por diversos factores los cuales impiden un correcto desarrollo corporal, la herramienta más usada para cuantificar esta inestabilidad es la asimetría fluctuante (AF), la cual consiste en desviaciones aleatorias de la simetría perfecta en poblaciones de organismos (Graham et al., 2010). La AF se ve incrementada por el estrés que puede ser tanto a nivel genético como ambiental. En el presente estudio se analizaron 169 individuos de *L. cervus* para estudiar cómo la AF se ve afectada por diferentes factores. El tamaño corporal no guardó relación significativa con la expresión de la AF, y la AF sexual y la AF somática se expresaron de formas independientes. No obstante, la AF asociada a rasgos somáticos fue mayor en las hembras que en los machos, quizá debido a que estas son más sensibles a los cambios ambientales y pueden presentar unos requerimientos nutricionales más específicos lo cual les conduce a una mayor inestabilidad en su ontogenia.

## **Líneas futuras de investigación**

Este trabajo abre las puertas a continuar investigando la expresión de la asimetría fluctuante y cómo el entorno y la genética afectan al desarrollo de los organismos desde fases larvarias hasta la vida adulta. Por otro lado, da pie a seguir investigando para la conservación de la especie, lo cual se adecua al decimoquinto ODS que trata la vida de ecosistemas terrestres y la pérdida de biodiversidad. Actualmente *L. cervus* figura en el catálogo español de especies amenazadas como especie de interés especial y en la UICN con un estado de casi amenazado por lo que es de vital importancia su protección y conservación.

## Agradecimientos

Me gustaría agradecer en primer lugar a Marcos Méndez y a Vicente Polo por tutorizarme este trabajo y ayudarme durante la realización del mismo , agradecer también a César M. Álvarez Laó, Manuel Martínez Rodríguez y Ángel R. Quirós Menéndez por facilitarnos los datos con las medidas de los individuos de *L. cervus* y por último agradecer a Aitor Ugena por colaborar en un primer momento en la investigación realizada.

## Bibliografía

- Andersson, M. (1994). *Sexual selection*. Princeton University Press, Princeton, MA.
- Beck, M. L.; Pruett-Jones, S. (2002). Fluctuating asymmetry, sexual selection, and survivorship in male dark-winged damselflies. *Ethology* 108: 779-791.
- Benítez, H.; Briones, R.; Jerez, V. (2008). Asimetría fluctuante en dos poblaciones de *Ceroglossus chilensis* (Escbscroltz, 1829) (Coleóptera: Carabidae) en el agroecosistema Pinusradíala d. Don Región del Bío-Bío, Chile. *Gayana (Concepción)*, 72, 131-139
- Benítez, H. A. ; Lemic, D.; Püschel, T.; Gašparić, H.; Kos, T.; Barić, B.; Živković, I. (2018). Fluctuating asymmetry indicates levels of disturbance between agricultural productions: An example in Croatian population of *Pterostichus melas melas* (Coleoptera: Carabidae). *Zoologischer Anzeiger*, 276, 42-49.
- Clark, J. T. (1967). Extremes of size in *Lucanus cervus* (L.) (Col., Lucanidae). *Entomologist's Monthly Magazine* 103: 24-25.
- Clark, J. T. (1977). Aspects of variation in the stag beetle *Lucanus cervus* (L.) (Coleoptera: Lucanidae). *Systematic Entomology* 2: 9-16.
- Darwin, C. (1871). *The descent of man, and selection in relation to sex*. John Murray, Londres.
- Cuervo, J. J.; Møller, A. P. (1999). Phenotypic variation and fluctuating asymmetry in sexually dimorphic feather ornaments in relation to sex and mating system. *Biological Journal of the Linnean Society* 68: 505-529.
- Floate, K. D.; Fox, A. S. (2000). Flies under stress: a test of fluctuating asymmetry as a biomonitor of environmental quality. *Ecological Applications* 10: 1541-1550.

- Graham, J. H.; Raz, S.; Hel-Or, H.; Nevo, E. (2010). Fluctuating asymmetry: methods, theory, and applications. *Symmetry* 2: 466-540.
- Harvey, I. F.; Walsh, K. J. (1993). Fluctuating asymmetry and lifetime mating success are correlated in males of the damselfly *Coenagrion puella* (Odonata: Coenagrionidae). *Ecological Entomology* 18: 198-202.
- Harvey, D. J.; Gange, A. C. (2006). Size variation and mating success in the stag beetle, *Lucanus cervus*. *Physiological Entomology* 31: 218-226.
- Harvey, D. J.; Gange, A. C.; Hawes, C. J.; Rink, M. (2011). Bionomics and distribution of the stag beetle, *Lucanus cervus* (L.) across Europe. *Insect Conservation and Diversity* 4: 23-38.
- Hernández, M. L.; Acosta, L. E. (2021). *Asimetría fluctuante en Opisthoplatus prospicius (Opiliones: Gonyleptidae): Inestabilidad del desarrollo e influencia del ambiente.*
- Hosken, D. J.; Blanckenhorn, W. U.; Ward, P. I. (2000). Developmental stability in yellow dung flies (*Scathophaga stercoraria*): fluctuating asymmetry, heterozygosity and environmental stress. *Journal of Evolutionary Biology* 13: 919-926.
- Hunt, J.; Simmons, L. W. (1997). Patterns of fluctuating asymmetry in beetle horns: an experimental examination of the honest signalling hypothesis. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 41: 109-114.
- Huxley, J. S. (1931). Relative growth of mandibles in stag-beetles (Lucanidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 37: 675-703.
- Jones, A. G.; Ratterman, N. L. (2009). Mate choice and sexual selection: what have we learned since Darwin? *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106 (Suppl. 1): 10001-10008.
- Kawano, K. (1997). Cost of evolving exaggerated mandibles in stag beetles (Coleoptera: Lucanidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 90, 453-461.
- Knell, R. J., Pomfret, J. C., & Tomkins, J. L. (2004). The limits of elaboration: curved allometries reveal the constraints on mandible size in stag beetles. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(1538), 523-528.
- Kuijper, B.; Pen, I.; Weissing, F. J. (2012). A guide to sexual selection theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 43: 287-311.
- Lacroix, J. P. (1968). Etude des populations de *Lucanus cervus* de la France meridionale. *Annales de la Société entomologique de France (NS)* 4: 233-243.

- Lacroix, J. P. (1969). Contribution à l'étude des Lucanides. A propos de *Lucanus cervus* récoltés au Bois de Boulogne. *L'Entomologiste* 25: 119-129.
- Lagarde, F.; Corbin, J.; Goujon, C.; Poisbleau, M. (2005). Polymorphisme et performances au combat chez les males de Lucane cerf-volant (*Lucanus cervus*). *Revue d'Ecologie, Terre et Vie* 60: 127-137.
- Leung, B.; Forbes, M. R.; Houle, D. (2000). Fluctuating asymmetry as a bioindicator of stress: comparing efficacy of analyses involving multiple traits. *The American Naturalist* 155: 101-115.
- McLachlan, A.; Cant, M. (1995). Small males are more symmetrical: mating success in the midge *Chironomus plumosus* L. (Diptera: Chironomidae). *Animal Behaviour* 50: 841-846.
- Méndez, M.; Thomaes, A. (2021). Biology and conservation of the European stag beetle: recent advances and lessons learned. *Insect conservation and diversity* 14: 271-284.
- Møller, A. P. (1992). Patterns of fluctuating asymmetry in weapons: evidence for reliable signalling of quality in beetle horns and bird spurs. *Proceedings of the Royal Society of London B* 248: 199-206.
- Møller, A. P. (2002). Developmental instability and sexual selection in stag beetles from Chernobyl and a control area. *Ethology* 108: 193-204.
- Møller, A. P.; Höglund, J. (1991). Patterns of fluctuating asymmetry in avian feather ornaments: implications for models of sexual selection. *Proceedings of the Royal Society of London B* 245: 1-5.
- Møller, A. P.; Pomiankowski, A. (1993). Fluctuating asymmetry and sexual selection. *Genetica* 89: 267-279.
- Møller, A. P.; Swaddle, J. P. (1997). *Asymmetry, developmental stability and evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- Møller, A. P.; Manning, J. (2003). Growth and developmental instability. *The Veterinary Journal* 166: 19-27.
- Munar Buitrago, J. E. (2021). *Asimetría fluctuante como herramienta para medir la inestabilidad en el desarrollo ocasionada por perturbaciones ambientales: una revisión del estado del arte en Anuros*. Tesis doctoral, Universidad de los Andes, Bogotá.

- Munar Buitrago, J. (2021). *Asimetría fluctuante como herramienta para medir la inestabilidad en el desarrollo ocasionada por perturbaciones ambientales: una revisión del estado del arte en Anuros*. Universidad de los Andes, Bogotá.
- Palmer, A. R. (1994). Fluctuating asymmetry analysis: a primer. En: Markow, T. A. (ed.) *Developmental instability: Its origins and evolutionary implications*: 335-364. Springer, Berlín.
- Piscart, C.; Moreteau, J. C.; Beisel, J. N. (2005). Decrease of fluctuating asymmetry among larval instars in an aquatic, holometabolous insect. *Comptes Rendus Biologie* 328: 912-917.
- Pomiankowski, A.; Iwasa, Y.; Nee, S. (1991). The evolution of costly mate preferences I. Fisher and biased mutation. *Evolution* 45: 1422-1430.
- Ramírez López, B. (2022). *Análisis de la asimetría fluctuante y cambios morfológicos en poblaciones de *Ambystoma dumerilii* en vida libre y cautiverio*. Tesis doctoral, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia.
- Romiti, F.; Tini, M.; Redolfi De Zan, L.; Chiari, S.; Zauli, A.; Carpaneto, G. M. (2015). Exaggerated allometric structures in relation to demographic and ecological parameters in *Lucanus cervus* (Coleoptera: Lucanidae). *Journal of Morphology* 276: 1193-1204.
- Ruiz-García, M.; Álvarez, D. (2000). Asimetría y dimorfismo sexual interpoblacional en *Drosophila pseudoobscura*. I. Diferencias en las correlaciones de variables morfológicas. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural* 96: 171-191.
- Servia, M. J.; Cobo, F.; González, M. A. (2004). Multiple-trait analysis of fluctuating asymmetry levels in anthropogenically and naturally stressed sites: a case study using *Chironomus riparius* Meigen, 1804 Larvae. *Environmental Monitoring and Assessment* 90: 101-112.
- Takeda, K.; Furuta, T.; Hamada, M.; Sato, Y.; Taniguchi, K.; Tanizawa, A.; Yagi, T.; Adachi-Yamada, T. (2020). Handicap theory is applied to females but not males in relation to mate choice in the stalk-eyed fly *Sphyracephala detrahens*. *Scientific Reports* 10: 19684.
- Teder, T., & Tammaru, T. (2005). Sexual size dimorphism within species increases with body size in insects. *Oikos*, 108(2), 321-334.

- Thornhill, R.; Sauer, P. (1992). Genetic sire effects on the fighting ability of sons and daughters and mating success of sons in a scorpionfly. *Animal Behaviour* 43: 255-264.
- Waddington, C. H. (1942). Canalization of development and the inheritance of acquired characters. *Nature* 150: 563-565.
- Watson, P. J.; Thornhill, R. (1994). Fluctuating asymmetry and sexual selection. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 21-25.
- Whicher, L. S. (1947). Exceptionally large example of *Lucanus cervus* L. (Col. Lucanidae). *Entomologist's Monthly Magazine* 129: 247.
- Woods, R. E.; Sgrò, C. M.; Hercus, M. J.; Hoffmann, A. A. (1999). The association between fluctuating asymmetry, trait variability, trait heritability, and stress: a multiply replicated experiment on combined stresses in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 53: 493-505.
- Zahavi, A. (1975). Mate selection- a selection of a handicap. *Journal of Theoretical Biology* 53: 205-214.
- Zakharov, V. M. (1992). Population phenogenetics: analysis of developmental stability in natural populations. *Acta Zoologica Fennica* 191: 7-30.