

Sur la proche parenté des sous-genres *Chrysocarabus* et *Iniopachus* dans le genre *Carabus* L., 1758 (Coleoptera, Carabidae)

par Thierry DEUVE

Muséum national d'Histoire naturelle, département Systématique & Evolution, USM 601, Entomologie, CP 50, 57 rue Cuvier, F – 75231 Paris cedex 05, France <deuve@mnhn.fr>

Résumé. – L'analyse d'un gène mitochondrial (*COI*) confirme l'hypothèse d'une très proche parenté phylogénétique entre les sous-genres *Chrysocarabus* Thomson, 1875, et *Iniopachus* Solier, 1848, dans le genre *Carabus* L., 1758. Quelques indications et commentaires sont donnés sur l'hypothétique processus de spéciation dans le complexe *Chrysocarabus* et sur les relations de ce dernier avec les sous-genres affins *Iniopachus*, *Macrothorax* et *Megodontus*.

Summary. – **On the close phylogenetical relationships between the subgenera *Chrysocarabus* and *Iniopachus* in the genus *Carabus* L., 1758 (Coleoptera, Carabidae).** The analysis of a mitochondrial gene (*COI*) confirms the hypothesis of very close phylogenetical relationships between the subgenera *Chrysocarabus* Thomson, 1875, and *Iniopachus* Solier, 1848, in the genus *Carabus* L., 1758. Some indications and comments are given on the hypothetical speciation process within the *Chrysocarabus* complex and on its relationships with the closely allied subgenera *Iniopachus*, *Macrothorax* and *Megodontus*.

Key words. – Coleoptera, Carabidae, *Carabus*, *Chrysocarabus*, *Iniopachus*, speciation, phylogeny, barcoding, ADN, *COI*, Pyrénées, Cantabriques Mountains.

Au sein du genre *Carabus* L., 1758, le sous-genre *Chrysocarabus* Thomson, 1875, rassemble sept espèces toutes localisées en Europe occidentale et centrale : *C. (C.) olympiae* Sella, 1855, *C. (C.) solieri* Dejean, 1826, *C. (C.) hispanus* F., 1787, *C. (C.) rutilans* Dejean, 1826, *C. (C.) auronitens* F., 1792, *C. (C.) lineatus* Dejean, 1826, et *C. (C.) splendens* Olivier, 1790. On distingue aussi parfois *punctatoauratus* Germar, 1824, comme une espèce séparée plutôt que comme une sous-espèce de *C. (C.) auronitens*, et *lateralis* Chevrolat, 1840, comme une neuvième espèce plutôt que comme une sous-espèce de *C. (C.) lineatus*.

L'ensemble est sans doute monophylétique – encore que cela reste à démontrer formellement – et forme un complexe d'espèces dont toutes les composantes peuvent s'hybrider entre elles, soit *in natura* dans des cas de sympatrie, soit lors de tentatives expérimentales de croisements. Une abondante littérature décrit ces nombreux hybrides, tandis que Puisségur a même obtenu en élevage un hybride d'origine hexaspécifique, c'est-à-dire faisant intervenir pour son obtention six espèces parentales différentes de *Chrysocarabus* dans des hybridations successives. Tous ces croisements, plus ou moins faciles et plus ou moins spontanés, indiquent une compatibilité génétique élevée qui elle-même témoigne de très proches parentés phylogénétiques.

D'après des critères morphologiques, il semble que les espèces *C. (C.) olympiae* et *C. (C.) solieri* soient relativement proches parentes (elles ont parfois été placées respectivement dans les "sous-genres" *Sellaecarabus* et *Dysmictocarabus*), de même que *C. (C.) hispanus* et *C. (C.) rutilans* d'une part (*Chrysotribax*) et les espèces restantes d'autre part ("*Chrysocarabus s. str.*"). Dans l'ensemble, les facilités ou au contraire difficultés de croisements interspécifiques confirment plus ou moins ces quelques regroupements.

La phylogénie des *Chrysocarabus* relativement aux autres sous-genres de *Carabus* a été l'objet d'hypothèses qui elles-mêmes découlent de données morphologiques et de l'obtention d'hybrides.

LAPOUGE (1930) a rapproché les sous-genres *Chrysocarabus* et *Megodontus* sur des bases morphologiques, tandis que cinq hybrides interspécifiques *C. (C.) auronitens* X *C. (M.) violaceus* ont été trouvés dans la nature (KOLBE, 1913 ; MANDL, 1963 ; DARNAUD & POUSSIN, 1982 ; DEUVE & BOSQUET, 1987 ; DEUVE, 2008). Expérimentalement, un hybride *C. (C.) hispanus* X *C. (M.) bonvouloiri* a aussi été obtenu (AUVRAY & MACHARD, 1995). Cependant, ces hybridations sont rares pour ne pas dire exceptionnelles, en partie du fait que les *Chrysocarabus* se reproduisent au printemps, les *Megodontus* en automne. Il en résulte néanmoins que les deux sous-genres sont phylogénétiquement assez proches.

Plus récemment, ont été obtenus avec une relative facilité de très nombreux hybrides d'élevage entre les sous-genres *Chrysocarabus* et *Macrothorax*, le second vivant dans la région Méditerranéenne occidentale. En accord avec la morphologie, on peut aussi en déduire une proche parenté phylogénétique entre ces deux sous-genres qui sont sensiblement vicariants, se "remplaçant", l'un au nord, l'autre au sud, avec une zone de cohabitation relativement localisée et étroite dans la péninsule Ibérique.

En 1995 seulement a été découvert dans les Pyrénées un unique spécimen hybride *C. (C.) auronitens* X *C. (Iniopachus) pyrenaicus* (CAMARD, 1995). Les deux sous-genres, *Chrysocarabus* et *Iniopachus*, étaient alors considérés comme très éloignés phylogénétiquement. BREUNING (1932) plaçait le premier comme "sectio" du sous-genre *Coptolabrus* Solier, 1848, et le second comme "sectio" du sous-genre "*Cechenus* Fischer, 1822" (= *Cechenochilus* Motschulsky, 1846) qui rassemblait des groupes asiatiques à forte hypertrophie céphalique. De même pour JEANNEL (1941), les *Iniopachus* étaient à rapprocher des *Cechenochilus* macrocéphales du Caucase, la distribution géographique de cet ensemble discontinu dans les chaînes Pyrénéo-Cantabrique (*Iniopachus*) et Caucasienne (*Cechenochilus*) étant un témoignage relictuel de la faune ancienne du Nummulitique qui peuplait jadis la "chaîne primitive de la Mésogéide" dont ne subsisteraient aujourd'hui que les deux extrémités.

A la suite de la découverte de cet hybride, j'ai proposé l'hypothèse (DEUVE, 1997) que le sous-genre *Iniopachus*, rassemblant deux espèces, *C. (I.) pyrenaicus* Audinet-Serville, 1821, et *C. (I.) auriculatus* Putzeys, 1872, était en réalité phylogénétiquement proche du sous-genre *Chrysocarabus*. Cette hypothèse a été citée sans prendre parti par BOSQUET, MOLLARD & MEYER (2000), mais franchement rejetée par DUQUESNEL (2006, 2008).

Pourtant, outre l'existence d'un hybride, ce rapprochement s'appuie sur des arguments morphologiques appréciables. D'une part, les caractères invoqués pour associer *Iniopachus* et *Cechenochilus* paraissent adaptatifs et liés aux conditions écologiques particulières des Carabes des hautes altitudes : taille réduite, dépression élytrale, macrocéphalie et renforcement molaire des mandibules pour broyer les coquilles des petits escargots, etc. D'autre part, d'importantes différences distinguent les deux sous-genres (palpes labiaux dichètes/polychètes, submentum achète/sétulé) qui semblent bien de ce fait appartenir à deux lignées distinctes.

A contrario, ces caractères particuliers des *Iniopachus* vis-à-vis des *Cechenochilus* les rapprochent des *Chrysocarabus* : les palpes labiaux sont dichètes et le submentum achète (sétulé cependant chez la plupart des *C. hispanus* et *C. rutilans*). Surtout, *C. (Iniopachus) pyrenaicus* présente une sculpture élytrale du type diploïde, état de caractère exceptionnel dans tout le genre *Carabus*, qui se retrouve seulement chez deux espèces et précisément des *Chrysocarabus* : *C. hispanus* et *C. rutilans*. J'ajouterai à cela un autre caractère qui m'était apparu à l'époque mais que je n'avais pas publié car il était faible : certaines populations d'*Iniopachus*, en particulier chez *C. (I.) auriculatus* (fig. 4), présentent un revêtement bicolore, avec pronotum rouge et élytres verts, associé à une prédominance des intervalles élytraux primaires, qui est assez typique de certains *Chrysocarabus*.

Quoi qu'il en soit, ce rapprochement des *Chrysocarabus* et des *Iniopachus* était une hypothèse nouvelle qui nécessitait d'être corroborée.

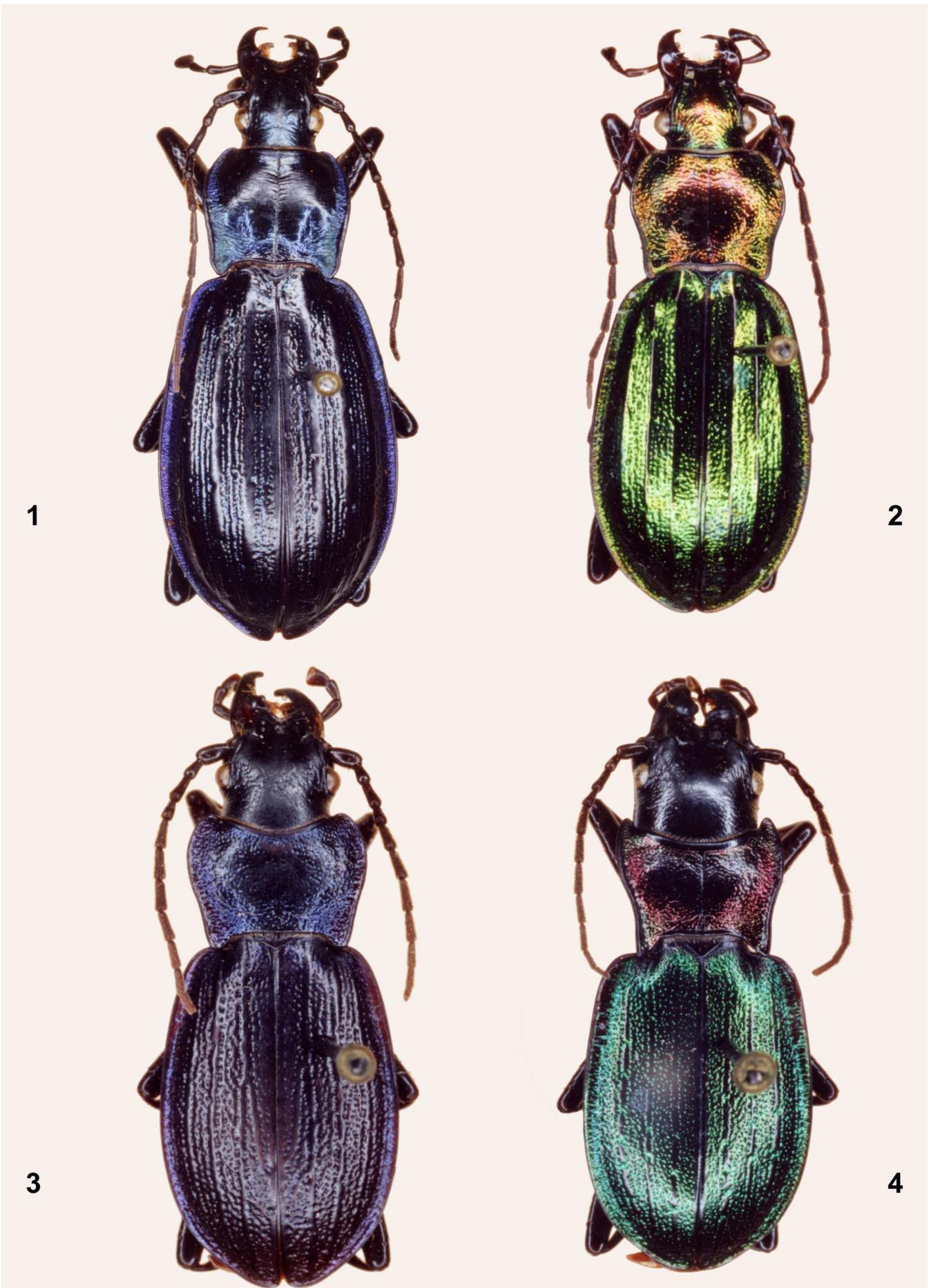


Fig. 1-4. – Représentants des sous-genres *Chrysocarabus* Thomson et *Iniopachus* Audinet-Serville montrant d'est en ouest des patterns de coloration similaires et une évolution quelque peu comparable de la sculpture élytrale. – 1, *Carabus* (*Chrysocarabus*) *solieri bonnetianus* Colas, des Adrets. – 2, *C.* (*C.*) *auronitens costellatus* Géhin, des monts du Forez. – 3, *C.* (*Iniopachus*) *pyrenaeus costulus* Géhin, du mont Canigou. – 4, *C.* (*I.*) *auriculatus auriculatus* Putzeys, de la Peña Vieja. On remarque aussi l'accentuation d'est en ouest de la macrocéphalie chez les *Iniopachus*.

SÉQUENÇAGES D'ADN

Depuis quelques années existe un grand programme international de "barcoding" des animaux et des végétaux, c'est-à-dire de séquençage d'une brève portion de leur ADN pour définir pour chaque espèce en quelque sorte sa "carte d'identité génétique". Le but affiché est d'ensuite pouvoir identifier chacune par son empreinte séquentielle après avoir pris en compte la variabilité intraspécifique (polymorphisme). Ainsi des non-spécialistes pourront théoriquement pratiquer ces identifications sur le terrain ou en laboratoire, à l'aide d'analyseurs simplifiés qui compareront les séquences obtenues à celles des espèces répertoriées. On comprend aussi l'intérêt de cette technique pour identifier des larves ou des fragments de tissus inidentifiables par d'autres moyens.

Pour diverses raisons (universalité dans le monde vivant, facilité d'isolement et de séquençage, variabilité suffisante au niveau des espèces, etc.), la séquence choisie est une portion du gène mitochondrial *COI* (qui code pour la sous-unité 1 de la cytochrome-oxydase, enzyme intervenant dans la chaîne respiratoire). Cependant, d'autres gènes peuvent éventuellement être utilisés dans les cas où le gène *COI* s'avère inadéquat.

Ce programme international brassant de grands moyens financiers, de nombreux chercheurs ont saisi cette opportunité pour séquencer le gène *COI* des espèces qu'ils étudient afin de répondre aux objectifs propres du projet, mais aussi à quelques questions scientifiques qui les intéressent plus particulièrement. Notamment, il est toujours tentant d'utiliser des séquences d'ADN pour des recherches phylogénétiques.

Malheureusement, le gène *COI* n'est pas un bon choix pour de telles recherches, encore que cela puisse être différent pour un groupe ou un autre. En effet, ce gène varie trop rapidement dans le temps, de sorte qu'il est rapidement "saturé" et ne porte plus – ou plus suffisamment – d'information sur les événements évolutifs un peu anciens. Il en résulte, en analysant les séquences, que l'on peut grâce à *COI* regrouper des espèces plus ou moins proches ("groupes d'espèces") avec une bonne probabilité de vérité (les clades obtenus sont alors assez "solides"), mais que les nœuds plus profonds (clades plus anciens) sont peu "soutenus", c'est-à-dire qu'il n'y a pas – ou insuffisamment – de résultats utilisables aux rangs plus élevés de la classification (selon les cas : sous-genres, genres, tribus, familles, etc.). En schématisant : on définit des groupes d'espèces, mais il est difficile de les relier entre eux par affinités phylogénétiques. De plus, n'est prise en compte dans le *barcoding* qu'une portion du gène *COI* (528 bases dans la présente étude), ce qui limite aussi la quantité d'information phylogénétique contenue. Toutefois, les résultats peuvent être différents d'un groupe zoologique ou botanique à l'autre et dans certains cas l'utilisation de ce gène peut donner de meilleurs résultats que dans d'autres.

Un inconvénient majeur de *COI* pour les analyses phylogénétiques est qu'il s'agit d'un gène mitochondrial. Il est donc transmis d'une génération à l'autre avec les mitochondries, c'est-à-dire essentiellement par le cytoplasme maternel pour les animaux à reproduction sexuée. Au niveau intraspécifique et dans le cas d'hybridations interspécifiques, il peut y avoir des transferts horizontaux et cela peut introduire un biais géographique important dans les résultats. C'est alors un problème majeur pour le *barcoding* (recherche d'empreintes identificatoires), lequel peut devenir inopérant, mais aussi pour les reconstructions phylogénétiques, rendues impossibles ou faussées.

Dans le cas du genre *Carabus*, d'autres gènes mitochondriaux ont déjà été utilisés, notamment *ND5*, et plusieurs auteurs ont déjà insisté sur l'importance des transferts horizontaux liés à leur mode de transmission (SOTA *et al.*, 2001 ; DEUVE, 2004a, b ; ZHANG & SOTA, 2007). On retrouvera donc exactement le même problème majeur avec *COI*, avec en plus une difficulté accrue : ce gène est encore plus variable dans le temps que *ND5* et la portion utilisée dans le programme de *barcoding* est plus courte donc porteuse de moins d'informations. En d'autres

termes, il ne faut pas attendre de l'étude du gène *COI* qu'il résolve seul la phylogénie du genre *Carabus* ni qu'il permette de bien définir ou délimiter les espèces.

Ce gène *COI* étant ce qu'il est, son séquençage peut cependant être utile dans les études phylogénétiques en apportant des informations, parfois très "solides", sur des groupes naturels d'espèces, c'est-à-dire des clades (ensembles monophylétiques) plus ou moins récents rassemblant des espèces relativement proches. On gardera cependant à l'esprit le problème des transferts horizontaux, de sorte que le détail des branchements ne devra pas être considéré comme bien établi, si soutenu semble-t-il être par les indices de robustesse de l'arbre.

RÉSULTATS

Grâce au programme de barcoding et à l'aide bienveillante du CBGP de Montpellier, j'ai pu faire séquencer plus d'une centaine de *Carabus* appartenant aux principales lignées connues (voir liste dans l'annexe ci-après), parmi lesquels un exemplaire de *C. (I.) pyrenaicus* du pic d'Orrhy qui m'a été donné par M. Pascal Stefani. Les résultats de cette étude seront publiés prochainement, en prenant en compte les limites inhérentes à l'utilisation du gène *COI*, mais pour ce qui concerne le groupe qui nous intéresse ici, les résultats obtenus sont ceux des figures 5 et 6.

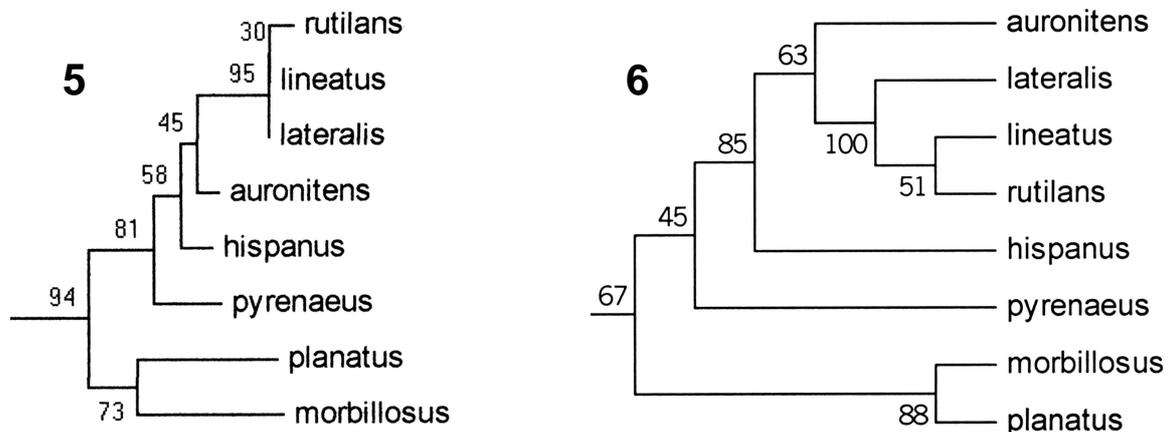


Fig. 5-6. – Arbres du clade MIC (*Macrothorax-Iniopachus-Chrysocarabus*) obtenus après analyse du gène *COI* pour 86 échantillons du genre *Carabus* correspondant à 74 taxons différents (liste en annexe). – 5, Traitement en Neighbor-Joining : le clade MIC est soutenu par une valeur de bootstrap de 94%. – 6, Traitement en maximum de vraisemblance : le clade MIC est soutenu par une valeur de bootstrap de 67%.

A noter en passant la position de *C. rutilans* plus proche de *C. lineatus* (et donc de *C. splendens*, absent de l'étude) que de *C. hispanus*, comme peut-être le résultat d'un transfert horizontal d'ADN mitochondrial.

Quel que soit le traitement des résultats (distances, maximum de parcimonie, maximum de vraisemblance) l'espèce *C. (I.) pyrenaicus* se place près des *Chrysocarabus*, le plus souvent comme groupe frère des seuls *Chrysocarabus*, mais parfois comme groupe frère de l'ensemble *Chrysocarabus* + *Macrothorax*. Sur ce dernier point, des études complémentaires seront nécessaires pour préciser la nature exacte des relations phylogénétiques. Mais une chose est sûre : on peut déduire de ces résultats la très proche parenté phylogénétique des sous-genres *Macrothorax*, *Iniopachus* et *Chrysocarabus* ("Clade MIC"), en accord avec l'hypothèse récemment proposée (DEUVE, 1997).

SPÉCIATION DES *CHRYSOCARABUS* ET DES *INIOPACHUS*

Les modalités de spéciation du "Groupe *Chrysocarabus*" sont encore mal connues et sujettes à conjectures. Tant les caractéristiques morphologiques que les compatibilités génétiques (possibilités d'hybridations) et les premières phylogénies moléculaires indiquent néanmoins que les sous-genres *Chrysocarabus*, *Iniopachus*, *Macrothorax*, et peut-être dans une mesure moindre *Megodontus*, forment un ensemble naturel actuellement répandu en une

"nappe de peuplement" sur l'Europe de l'Ouest et la région méditerranéenne occidentale. A cette nappe correspondent des caractéristiques morphologiques et géographiques qui peuvent donner des arguments en faveur de plusieurs scénarios évolutifs, plus ou moins conjecturaux. Il n'est pas interdit de les exposer, afin d'orienter les hypothèses qui sous-tendent les recherches dans les prochaines années.

La première constatation est que la nappe actuelle est composée d'espèces dont les aires géographiques, *grosso modo*, forment des éléments de mosaïque qui "s'emboîtent" bien. Il y a là le signe de spéciations allopatriques plus ou moins anciennes, successives ou concomitantes, par fragmentation de la nappe de peuplement ancestrale (ou espèce ancestrale).

Pour ce qui concerne le sous-genre *Chrysocarabus*, l'espèce *C. (C.) olympiae* est bien isolée dans le Piémont italien, mais l'espèce voisine *C. (C.) solieri* a une distribution dans le sud-est de la France et les confins italiens très complémentaire de celle de *C. (C.) auronitens* dans les Alpes. Dans les Alpes-de-Haute-Provence, les deux espèces existent et sont vicariantes, l'une et l'autre habitant parfois à quelques kilomètres seulement de distance sans jamais être sympatriques.

Les aires de répartition de *C. (C.) auronitens* (inclus *festivus* et *punctatoauratus*) et *C. (C.) lineatus* (inclus *lateralis*) sont également complémentaires dans le sud-ouest de la France et le nord-ouest de la péninsule Ibérique, avec un hiatus dans les Pyrénées centrales occupées par *C. (C.) splendens*. J'ai déjà émis l'hypothèse (DEUVE, 1986) qu'il s'agissait là d'un ensemble qui s'est morcelé après différenciation des populations les plus centrales, tandis que ces dernières se sont ensuite répandues de part et d'autre de leur aire initiale après achèvement de leur spéciation en tant que *C. (C.) splendens*. On observe encore de part et d'autre les traces de la variation géographique de l'espèce ancestrale sous la forme de morphoclines qui marquent les états du tégument, moins bicolore et plus lisse au fur et à mesure que l'on s'éloigne des périphéries occidentale et orientale et que l'on se rapproche de ces anciennes localisations centrales pyrénéennes. A cela se surajoutent sans doute des introgressions géniques plus récentes, dans des proportions qui restent à définir. On notera en particulier que les populations de *C. (C.) lineatus* qui sont sympatriques avec *C. (C.) splendens* sont phénotypiquement très proches de ce dernier. On notera aussi que pour le gène *COII* ont été mis en évidence chez *C. (C.) splendens* deux haplotypes distincts qui témoigneraient d'échanges introgressifs (dans un sens ou dans l'autre) avec *C. (C.) auronitens punctatoauratus* et/ou *C. (C.) rutilans* (DÜRING *et al.*, 2000).

Si l'extrémité orientale des Pyrénées n'est pas totalement occupée par des représentants de cet ensemble *lineatus/splendens/auronitens*, on remarquera que c'est là précisément un autre hiatus géographique comblé par l'aire de répartition des espèces "complémentaires" *C. (C.) hispanus* et *C. (C.) rutilans*, dont l'une, après spéciation, s'est ensuite un peu répandue vers le nord, dans le Massif Central, sous la forme d'une distribution secondaire. De la même façon que pour le groupe *lineatus/splendens/auronitens*, se sont différenciées des populations au tégument plus lisse et plus monochrome. Or ces populations – nommées *rutilans s. str.* – sont situées au centre de l'aire de répartition *hispanus/rutilans*, sans que l'on sache s'il s'agit encore du témoignage de l'ancienne variabilité géographique de l'espèce ancestrale ou bien du résultat de fortes introgressions secondaires d'allèles de *C. (C.) splendens* ou d'un "*proto-splendens*" plus ancien. On remarque en effet que l'aire de répartition de *C. (C.) rutilans* apparaît en partie complémentaire de celle de *C. (C.) splendens*, qu'il "remplace" dans l'extrémité sud-orientale des Pyrénées.

Dans ce contexte de la fragmentation dynamique d'une nappe de peuplement ancestrale, le sous-genre *Iniopachus* – avec actuellement deux espèces : *C. (I.) auriculatus* dans les monts Cantabriques et *C. (I.) pyrenaicus* dans les Pyrénées – apparaît localisé sur la frange sud de l'aire de répartition du complexe *Chrysocarabus*.

La chaîne Pyrénéo-Cantabrique a peut-être un temps isolé les sous-genres *Chrysocarabus* (au nord) et *Macrothorax* (au sud), mais elle est surtout le lieu de différenciation du sous-genre *Iniopachus*. Dans les cas de refroidissement lent du climat, les populations du versant septentrional de cette chaîne montagneuse orientée est-ouest n'ont d'autre possibilité pour subsister que de s'adapter, donc de se différencier. Ce peut être une cause de spéciation à l'origine des *Iniopachus*. Au contraire, dans les mêmes circonstances les populations du versant méridional peuvent se déplacer largement vers le sud et on peut ainsi imaginer une déconnexion des populations à l'origine de l'actuel sous-genre *Macrothorax*, avec finalement *C. (M.) rugosus* dans la péninsule Ibérique.

Pour prolonger à plus grande échelle ce modèle de spéciation allopatrique, on peut se demander si un parallèle existe entre les morphoclines de l'altération de la sculpture élytrale d'une part et de la coloration du bleu-noir au coloris "métallique" bicolore rouge et vert d'autre part, orientés d'est en ouest, avec le couple de gradients *C. solieri bonnetianus* → *C. auronitens-splendens-lineatus* et *C. pyrenaeus costulus* → *C. auriculatus* (voir fig. 1 à 4). Bien qu'il s'agisse d'une hypothèse un peu hasardeuse, l'avoir en tête permet d'apprécier ce que pouvaient être les caractéristiques des populations ancestrales.

Finalement, des analyses moléculaires, en particulier d'ADN nucléaire, portant sur de nombreuses populations de chaque espèce devraient permettre dans un avenir proche de préciser ces scénarios évolutifs qui pourront être corroborés ou non. En particulier, les spéciations pourront être plus ou moins datées et les origines géographiques de nombreux champs de différenciation pourront être définies. Tout un domaine d'études s'ouvre aujourd'hui, mais beaucoup reste encore à faire pour passer de l'ère des hypothèses – plus ou moins étayées – à celle des faits et des mesures concrètes des variations génétiques dans leurs dimensions historiques. Il faut aussi garder à l'esprit que ces régions d'Europe ont été marquées au Quaternaire par des événements glaciaires successifs qui ont à chaque fois entraîné de très importants déplacements des populations. La spéciation des *Chrysocarabus* est évidemment tributaire de ces phénomènes complexes et ne peut donc être réduite à de simples épisodes de fragmentation "statique" d'une nappe de peuplement.

ANNEXE

Les arbres obtenus à l'issue de l'analyse de la portion étudiée (528 nucléotides) du gène *COI* ont été construits en utilisant les taxons suivants : *Cychnus attenuatus*, *caraboides*, *Calosoma inquisitor*, *sycophanta*, *Carabus abbreviatus*, *alpinus*, *arvensis*, *auratus*, *auronitens*, *barcelecoanus*, *baudii*, *caelatus*, *cancellatus*, *cateniger*, *catenulatus*, *cenwangensis*, *clatratus*, *convexus*, *crisoforii*, *depressus*, *deyrollei*, *fairmairei*, *famini*, *fenestrelleanus*, *fraterculus*, *galicianus*, *gansuensis*, *gansuicus*, *glabratus*, *gracilicollis*, *heteromorphus*, *hispanus*, *hortensis*, *huangi*, *impressus*, *intricatus*, *irregularis*, *jingzhongensis*, *kouanping*, *ladygini*, *lateralis*, *latreilleanus*, *lefebvrei*, *lineatus*, *linnaei*, *lucens*, *lusitanicus*, *meissonnieri*, *melancholicus*, *merlini*, *mikhaili*, *monilis*, *morbillosus*, *nanschanicus*, *nemoralis*, *nitididorsus*, *olafi*, *phoenix*, *planatus*, *problematicus*, *przewalskii*, *pseudomonticola*, *purpurascens*, *pyrenaeus*, *quinlani*, *reitterianus*, *roborowskii*, *rutilans*, *seishinensis*, *semiopacus*, *skyaphilus*, *syrus*, *tamang*, *titanus*, *violaceus*, *xiei*, *yak*, *yuae*.

Le traitement en Neighbor-Joining (fig. 5) a été réalisé avec le logiciel *Mega* en utilisant les seules transversions, les trois sites des codons et le modèle de Tamura-Nei.

Le traitement en maximum de vraisemblance (fig. 6) a été réalisé avec le logiciel *Phyml*, avec le ratio ts/tv estimé, la proportion de sites invariables estimée, les catégories de taux de substitutions fixées à 4, et avec optimisation de la topologie de l'arbre.

REMERCIEMENTS. – Je tiens à remercier tout spécialement MM. Christian Cocquempot et Henri-Pierre Aberlenc, Franck Dorkeld et Mme Gwenaëlle Genson, qui ont bien voulu intégrer mon lot de *Carabus* dans leur programme de *barcoding* au CBGP de Montpellier, avec l'accord bienveillant de M. Jean-Yves Rasplus. Mes remerciements s'adressent aussi chaleureusement – en espérant n'oublier personne – à tous mes amis entomologistes

qui m'ont procuré des échantillons conservés en alcool, dont certains correspondent parfois à des taxons très rares : MM. H.-P. Aberlenc, E. Busato, A. Casale, P. Cavazzuti, G. Charet, Ph. Deliot, G. Dubault, D. Echaroux, A. Faille, J. Hfon, O. Jaffrézic, E. Jiroux, G. Kergoat, J. Leplat, A. Machado, J. Marcilhac, J.-J. Menier, J. Pham, D. Prunier, P. Reisdorf, Ph. Roux, J. Schmidt, P. Stefani, P. Tripotin et E. Vives. Enfin je remercie M. Thierry Wirth qui a bien voulu prendre de son temps pour m'initier à l'utilisation du logiciel *Phyml*.

AUTEURS CITÉS

- AUVRAY C. & MACHARD P., 1995. – Faune carabologique de Turquie. Description de quatre races nouvelles. Résultats d'élevages (Coleoptera : Carabidae). *L'Entomologiste*, **51** : 273-278.
- BOSQUET J.-C., MOLLARD A. & MEYER P., 2000. – Monographie du sous-genre *Iniopachys* Solier, 1848. *Rutilans*, Supplément, **1** : 1-20, + 11 pls h. t.
- BREUNING S. von, 1932-1937. – Monographie der Gattung *Carabus* L. *Bestimmungs-Tabellen der europäischen Coleopteren*, **104-107** : 1-1610. Troppau : E. Reitter éd.
- CAMARD A., 1995. – Un nouvel hybride naturel. *Revue de l'Association roussillonnaise d'Entomologie*, **4** : 86-89.
- DARNAUD J. & POUSSIN J.-P., 1982. – Capture dans la nature d'un hybride entre *Chrysocarabus* Thomson et *Megodontus* Solier. *Miscellanea entomologica*, **49** : 7-11.
- DEUVE Th., 1986 – Réflexions sur la spéciation des *Chrysocarabus* du groupe de *C. auronitens* (Col. Carabidae). *L'Entomologiste*, **42** : 1-3.
- 1997. – Etude d'un hybride exceptionnel entre deux *Carabus* des sous-genres *Chrysocarabus* et *Iniopachys* (Coleoptera, Carabidae). *Bulletin de la Société entomologique de France*, **102** (2) : 255-263.
- 2004a. – Phylogénie et classification du genre *Carabus* Linné, 1758. Le point des connaissances actuelles (Coleoptera, Carabidae). *Bulletin de la Société entomologique de France*, **109** (1) : 5-39.
- 2004b. – *Illustrated catalogue of the genus Carabus of the world* (Coleoptera : Carabidae). Sofia, Moscou : Pensoft éd., x + 461 p.
- 2008. – Le premier hybride mâle entre *Chrysocarabus* et *Megodontus* dans le genre *Carabus* L., 1758 (Coleoptera, Carabidae). *L'Entomologiste*, **64** : 41-44.
- DEUVE Th. & BOSQUET J.-C., 1987. – Un hybride naturel *Carabus auronitens* F. X *Carabus violaceus mixtus* Géhin (Col. Carabidae). *L'Entomologiste*, **43** : 83-86.
- DUQUESNEL P., 2006. – A propos du rapprochement proposé des sous-genres *Chrysocarabus* Thomson, 1875 et *Iniopachys* Solier, 1848 (Coleoptera Carabidae). *Rutilans*, **9** : 14-16.
- 2008. – A propos de la phylogénie des sous-genres *Iniopachys* Solier, 1848 et *Cechenochilus* Motschulsky, 1846 (Coleoptera, Carabidae). *Rutilans*, **11** : 8-9.
- DÜRING A., BRÜCKNER M., ZIMMERMANN M., BOBENHAUSEN I., EICKE N. & MOSSAKOWSKI D., 2000. – Geographic distribution of two highly different mtDNA haplotypes in *Carabus* (*Chrysocarabus*) *splendens* Olivier. – In : Brandmayr P., Lövei G., Brandmayr T.Z., Casale A. & Vigna Taglianti A. (eds), *Natural history and applied ecology of carabid beetles. Proceedings of the IX European Carabidologists Meeting., Cosenza, Italy, 26-31 July, 1998*. Sofia, Moscou : Pensoft Publ., 45-52.
- JEANNEL R., 1941. – Coléoptères Carabiques I. *Faune de France*, **39**. Paris : Paul Lechevalier éd., 571 p.
- KOLBE H., 1913. – Ueber einen Hybriden *Carabus* (*violaceo-auonitens*). *Deutsche entomologische Zeitschrift*, **1913** : 692-696.
- LAPOUGE G. VACHER de, 1930. – Coleoptera Adephaga, Fam. Carabidae, Subfam. Carabinae. Deuxième partie. *Genera Insectorum*, **192** : 155-291. Bruxelles : Wytsman éd.
- MANDL K., 1963, 1964. – Neue *Carabus*-Formen aus Oesterreich. *Koleopterologische Rundschau*, **40/41** : 51-54, **42** : 1 pl. h. t., fig. 5.
- SOTA T., ISHIKAWA R., UJIE M., KUSUMOTO F. & VOGLER A. P., 2001. – Extensive trans-species mitochondrial polymorphisms in the carabid beetles *Carabus* subgenus *Ohomopterus* caused by repeated introgressive hybridization. *Molecular Ecology*, **10** : 2833-2847.
- ZHANG A.-B. & SOTA T., 2007. – Nuclear gene sequences resolve species phylogeny and mitochondrial introgression in *Leptocarabus* beetles showing trans-species polymorphisms. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **45** : 534-546.