

Remarques phylogénétiques et taxinomiques sur des *Carabus* himalayens des sous-genres *Meganebrius* Kraatz, 1895, et *Morvanicarabus* Deuve & Schmidt, 2023 (Coleoptera, Carabidae)

Thierry DEUVE¹ & Joachim SCHMIDT²

¹ Institut de Systématique, Évolution, Biodiversité. Muséum national d'Histoire naturelle, Sorbonne-Université, CNRS, EPHE, UA. Entomologie, CP 50. 57 rue Cuvier, F –75231 Paris Cedex 05, France <thierry.deuve@mnhn.fr>

² University of Rostock, Institute of Biosciences, General and Systematic Zoology, Universitätsplatz 2, D – 18055 Rostock, Allemagne <agonumschmidt@hotmail.com>

<https://zoobank.org/References/19A57770-18EC-4DC1-826F-D2D485DBF608>

(Accepté le 25.IV.2023 ; publié en ligne le 19.VI.2023)

Résumé. – Concernant le genre *Carabus* Linné, 1758, une phylogénie moléculaire récemment publiée montre que le sous-genre himalayen *Meganebrius* Kraatz, 1895, est polyphylétique et correspond à deux clades isolés d'origines différentes. Une description détaillée et illustrée est donnée pour le sous-genre *Morvanicarabus* Deuve & Schmidt, 2023, récemment créé pour *Carabus alanstivelli* Morvan, 1981, et *C. scheibei* Eidam, 1937. Dans le sous-genre *Meganebrius*, une nouvelle espèce est décrite, *C. (Meganebrius) heterocostatus* n. sp., et trois sous-espèces : *C. (M.) heterocostatus pseudarunensis* n. ssp., *C. (M.) tuberculipennis sprecheriae* n. ssp. et *C. (M.) tuberculipennis bhairavkundensis* n. ssp. Un taxon du Népal Central, *C. (Meganebrius) annapurnae* Deuve & Schmidt, 2003, est élevé au rang d'espèce.

Abstract. – **Phylogenetical and taxonomical remarks on some Himalayan *Carabus* of the subgenus *Meganebrius* Kraatz, 1895, and *Morvanicarabus* Deuve & Schmidt, 2023 (Coleoptera, Carabidae).** Concerning the genus *Carabus* Linnaeus, 1758, a recently published molecular phylogeny shows that the Himalayan subgenus *Meganebrius* Kraatz, 1895, is polyphyletic and corresponds to two isolated clades of different origin. A detailed and illustrated description is given for the subgenus *Morvanicarabus* Deuve & Schmidt, 2023, recently created to include *Carabus alanstivelli* Morvan, 1981, and *C. scheibei* Eidam, 1937. In the subgenus *Meganebrius*, a new species is described, *C. (Meganebrius) heterocostatus* n. sp., and three new subspecies: *C. (M.) heterocostatus pseudarunensis* n. ssp., *C. (M.) tuberculipennis sprecheriae* n. ssp. and *C. (M.) tuberculipennis bhairavkundensis* n. ssp. A taxon from Central Nepal, *C. (Meganebrius) annapurnae* Deuve & Schmidt, 2003, is upgraded to species level.

Keywords. – Taxonomy, molecular phylogeny, morphology, Himalaya.

Dans le genre *Carabus* Linné, 1758, le sous-genre *Meganebrius* Kraatz, 1895, rassemble plus d'une vingtaine d'espèces vivant principalement en zone Paléarctique sur le versant sud de l'Himalaya du Népal et du Sikkim. Une espèce polytypique vivant en Afghanistan oriental et dans le Pakistan septentrional, *C. scheibei* Eidam, 1937, a été longtemps attribuée à ce sous-genre malgré l'éloignement géographique et l'isolement de son aire de répartition, mais elle a été récemment placée dans un nouveau sous-genre, *Morvanicarabus* Deuve & Schmidt, 2023, qui inclut aussi *C. alanstivelli* Morvan, 1981.

Des collectes récentes dans l'Himalaya du Népal et surtout une étude phylogénétique moléculaire effectuée par l'un d'entre nous (SCHMIDT *et al.*, 2023), nous conduit à revoir la délimitation du sous-genre *Meganebrius*, à décrire quelques nouveaux taxons et à étudier plus en détail la zone de contact entre des taxons mal connus d'un complexe d'espèces remarquable dans les confins du Népal oriental.

Abréviations utilisées. – **MNHN**, collection du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France ; **MRV**, collection Pierre Morvan, *in* MNHN ; **NHMB**, collection du Muséum d'Histoire Naturelle de Bâle, Suisse ; **RTH**, collection Christoph Reuter, Berlin, Allemagne ; **SCHM**, collection Joachim Schmidt, Rostock, Allemagne.

DESCRIPTION COMPLÉMENTAIRE DU SOUS-GENRE
MORVANICARABUS DEUVE & SCHMIDT, 2023

Des discussions ont déjà eu lieu sur l'appartenance hypothétique au sous-genre *Meganebrius* (dont l'espèce-type est *Carabus indicus* Fairmaire, 1889, syn. *C. assamensis* Mandl, 1965) d'espèces du Népal occidental, du Pakistan septentrional et de l'Afghanistan oriental nommées *Carabus alanstivelli* Morvan, 1981, et *C. scheibei* Eidam, 1937. La première espèce a été décrite par MORVAN (1981) dans le sous-genre *Meganebrius*, mais la seconde rassemble des taxons (*scheibei* Eidam, 1937, *lalandei* Ledoux, 1977, et *swatensis* Heinertz, 1979) qui avaient initialement été décrits avec rang d'espèce dans le sous-genre *Trachycarabus* Géhin, 1885, suivant en cela la classification de BREUNING (1932) qui prévalait alors.

Dans une révision de ces Carabes himalayens, l'un de nous (DEUVE, 1988) avait rapproché sur la base de critères morphologiques *C. (Meganebrius) alanstivelli* de *C. (Trachycarabus) scheibei* (ce dernier alors nommé "*C. swatensis*" pour le Pakistan et "*C. lalandei*" pour l'Afghanistan) et avait placé ces espèces dans le sous-genre *Trachycarabus*, sensu Breuning, avec *C. epsteini* Heinertz, 1978, *C. queinneci* Deuve, 1983, et *C. tuberculipennis* Mandl, 1974, tout en écrivant en note infrapaginale que la situation n'était pas si simple et qu'une analyse approfondie de ces groupements supraspécifiques restait à entreprendre. Ultérieurement, le sous-genre *Trachycarabus* a été remanié et a pris une acception plus restreinte, toute différente, et toutes les espèces qui viennent d'être citées ont été par défaut rassemblées dans le sous-genre *Meganebrius*, faute d'arguments morphologiques conduisant à leur donner une assignation particulière (DEUVE, 2004, 2021).

La phylogénie moléculaire des *Meganebrius* (fig. 1) au sein des principales lignées du genre *Carabus* (SCHMIDT *et al.*, 2023) indique d'une façon bien soutenue (et nous avons pu le vérifier aussi sur l'arbre obtenu avec la seule utilisation de l'ADN nucléaire) que *C. scheibei* et *C. alanstivelli* sont effectivement deux espèces-sœurs, mais elles n'appartiennent pas aux Latipalpi (REITTER, 1896) comme les véritables *Meganebrius*, mais au clade des Plesiopalpi (DEUVE, 2012), près du sous-genre *Cytilocarabus* Reitter, 1896. On notera par ailleurs que ces deux espèces sont séparées l'une de l'autre par un très vaste hiatus géographique : aucun représentant de ce groupe n'a jamais été trouvé dans tout l'Himalaya occidental, qui inclut les montagnes du Jammu & Cachemire, de l'Himachal Pradesh et de l'Uttarakhand.

N'appartenant pas au clade des Latipalpi et différant des *Cytilocarabus* par des états de caractères significatifs, *C. scheibei* et *C. alanstivelli* ont été récemment placés dans un sous-genre nouveau (DEUVE & SCHMIDT, 2023), dont nous donnons ci-dessous une description complémentaire détaillée.

***Carabus (Morvanicarabus)* Deuve & Schmidt, 2023**

Carabus (Morvanicarabus) Deuve & Schmidt, 2023 : 51. Espèce-type : *Carabus alanstivelli* Morvan, 1981.

Description. – Longueur : 19-25 mm. Coloris brun sombre bronzé ou noirâtre bronzé, les appendices noirs.

Tête moyenne, plutôt étroite, aux yeux petits et saillants, le bourrelet supra-antennaire et supra-oculaire en costule nette. Front modérément convexe, ponctué ou fripé, les fossettes peu marquées. Bord antérieur du labre nettement incurvé. Mandibules courtes mais falciformes ; la dent térébrale saillante à droite, obtuse ou arrondie à gauche ; les rétinacles bifides, le droit plus étroit que le gauche. Palpes fins, plutôt grêles, le dernier article allongé et modérément dilaté, l'avant-dernier article maxillaire un peu ou à peine plus court que le dernier, l'avant-dernier article labial dichète. Dent médiane du mentum saillante et aiguë. Submentum subplan, pluriséculé. Antennes filiformes, les articles 7 à 9 du mâle avec une concavité glabre différenciée à la face ventrale.

Pronotum transverse, modérément rétréci en arrière, les angles postérieurs lobés brièvement ou longuement. Disque modérément convexe, le sillon médian très fin, la surface chagrinée, finement ou

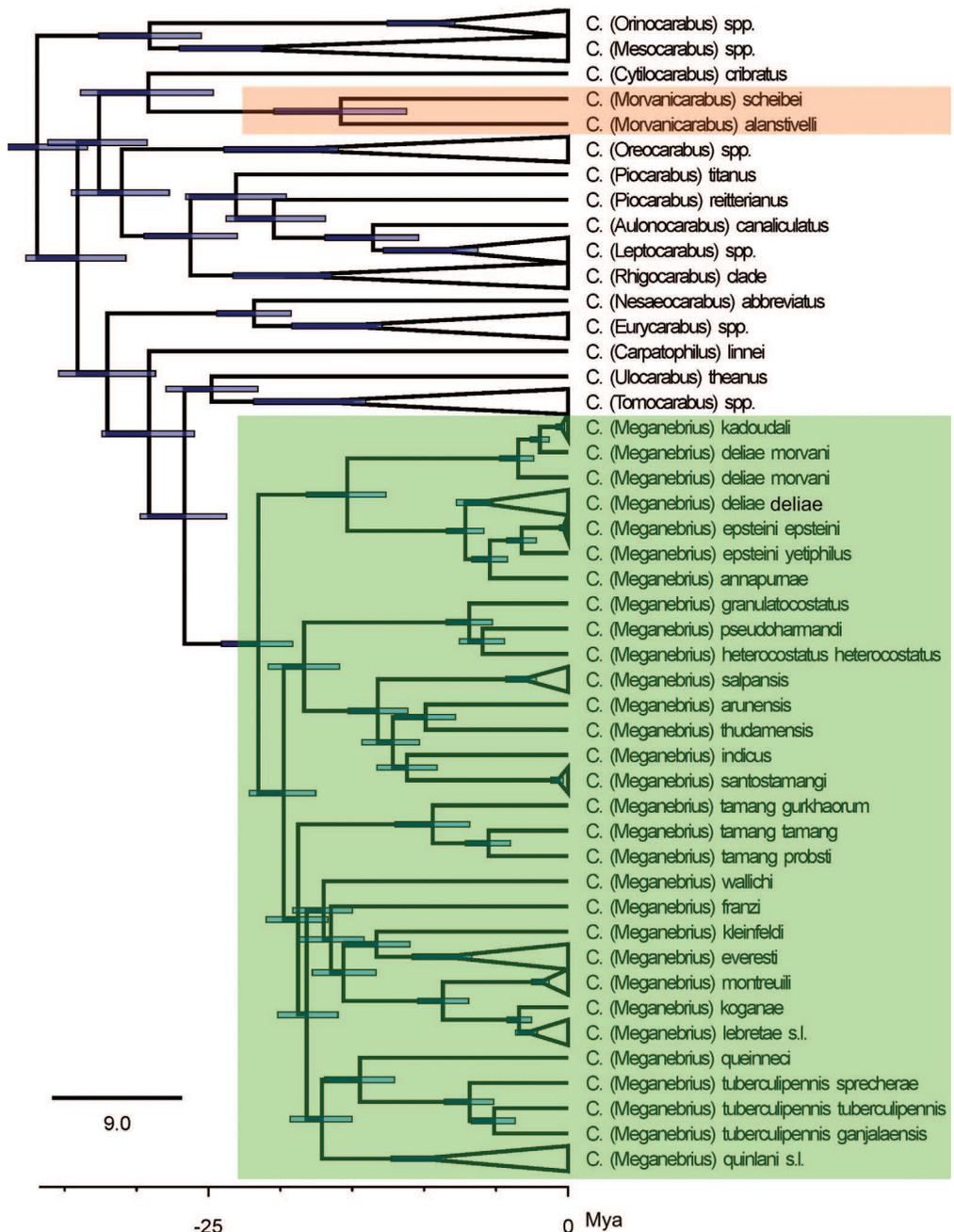


Fig. 1. – Phylogénie ultramétrique calibrée dans le temps des clades Latipalpi et Plesiopalpi dans le genre *Carabus*, avec les Mesocaraboides comme groupe-frère (d’après SCHMIDT *et al.*, 2023, modifié), générée avec BEAST2 sur la base des données de séquences concaténées de deux marqueurs mitochondriaux (*COI*, *ND5*), de trois marqueurs nucléaires ribosomiques (*18S*, *28S*, *ITS2*), de trois marqueurs nucléaires codant pour des protéines (*CAD*, *PepCK*, *wingless*), et du locus nucléaire *HUWE1* non codant pour des protéines (d’après SCHMIDT *et al.*, 2023). Les sous-genres himalayens *Meganebrius* et *Morvanicarabus* sont mis en évidence par des couleurs distinctes. Les barres bleues indiquent le HPD (“Highest Posterior Density”) de 95 % de l’âge du nœud respectif. Pour l’arbre non réduit, le soutien des branches (probabilités postérieures et valeurs de bootstrap) et pour des informations supplémentaires, voir SCHMIDT *et al.* (2023).

grossièrement, les marges latérales plus ou moins relevées. De chaque côté, une ou deux soies marginales médianes et une soie basale.

Élytres ovalaires ou allongés, davantage rétrécis en avant qu'en arrière, aux épaules étroites et modérées, au sommet à bordures non ou à peine sinuées. Disque modérément convexe, la sculpture de type triploïde homodyname, les interstries primaires interrompues en chaînons par des fossettes petites et souvent peu distinctes, les stries ponctuées ou lisses.

Pattes fines, moyennes, les protarses du mâle avec les quatre premiers articles dilatés et pourvus de phanères adhésifs.

Ventrites abdominaux sillonnés ou lisses.

Edéage progressivement élargi depuis la base jusqu'à la région périostiale, puis la lame apicale courte, l'apex émoussé. Endophallus simple, avec seulement un saccellus flanqué par deux lobules latéraux bien saillants ; le lobe ostial petit.

Derivatio nominis. – Ce taxon est dédié à Pierre Morvan, spécialiste bien connu des Caraboidea et explorateur passionné de l'entomofaune du Népal où il a découvert *Carabus alanstivelli* en mai 1980.

Caractères diagnostiques. – Comme *Cytilocarabus* Reitter, 1896, mais en moyenne plus petit (19-25 mm au lieu de 24-32 mm), les élytres plus déprimés, la sculpture élytrale bien marquée et sans grandes fossettes primaires, l'endophallus plus simple, avec seulement deux lobules latéraux, réduits mais bien saillants, situés de part et d'autre du saccellus (l.l., fig. 2-3). À noter que chez des *Meganebrius* comme *C. epsteini* (fig. 6-8), il n'y a pas de lobules saillants,

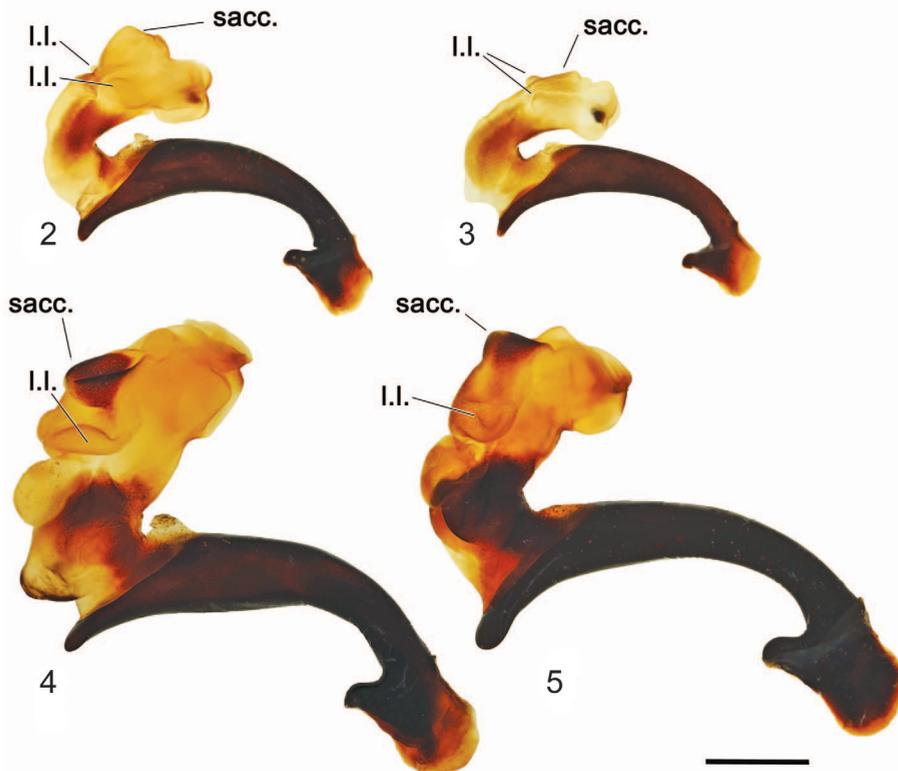


Fig. 2-5. – Edéages avec endophallus en extension d'espèces des sous-genres *Morvanicarabus* Deuve & Schmidt et *Cytilocarabus* Reitter (échelle : 2 mm) (l.l. : lobules latéraux. – sacc. : saccellus). – 2, *Carabus (Morvanicarabus) scheibei diricola* Deuve, du col de Lawarai, Pakistan. – 3, *C. (M.) alanstivelli* Morvan, des environs de Markot, Népal. – 4, *C. (Cytilocarabus) gemellatus* Ménétériés, de Gachsar, Iran. – 5, *C. (C.) cribratus cribratus* Quensel, du col de Tukmatash, Géorgie.

mais de simples convexités lobulaires, sans doute homologues mais beaucoup plus discrètes ; le lobe ostial est aussi plus grand.

Répartition géographique. – Aire disjointe : Afghanistan oriental, Pakistan septentrional, Népal occidental.

Les deux espèces du sous-genre *Morvanicarabus* présentent une grande lacune de répartition dans les montagnes du Jammu & Cachemire, de l'Himachal Pradesh et de l'Uttarakhand. Des répartitions similaires sont connues pour le clade *Ethira* des Harpalinae Pterostichini du genre *Pterostichus* Bonelli, 1810 (SCHMIDT *et al.*, 2012) et pour les Harpalinae Licinini du genre *Microzargus* Sciaky & Facchini, 1997 (GUÉORGUIEV, 2013), mais aussi pour des Amphibiens tels que les Grenouilles du genre *Nanorana* Günther, 1896, *sensu* Frost (HOFMANN *et al.*, 2021) et les *Scutigera* Theobald, 1868 (HOFMANN *et al.*, 2017). Les schémas de distribution nettement disjoints des groupes d'espèces le long de la chaîne de montagnes de l'Himalaya sont considérés comme le résultat de l'évolution primaire des groupes concernés dans le paléosud du Tibet et de la colonisation ultérieure du Grand Himalaya au cours de son histoire de soulèvement au Cénozoïque tardif (SCHMIDT *et al.*, 2012, 2023).

Discussion. – La phylogénie moléculaire (SCHMIDT *et al.*, 2023) place d'une façon très bien soutenue *Morvanicarabus* comme groupe-frère du sous-genre *Cytilocarabus*. On notera que la morphologie générale du lobe médian de l'édéage est très semblable dans les deux sous-genres (comparer les figures 342-344 et 572-574 *in* DEUVE, 2021), mais l'endophallus est

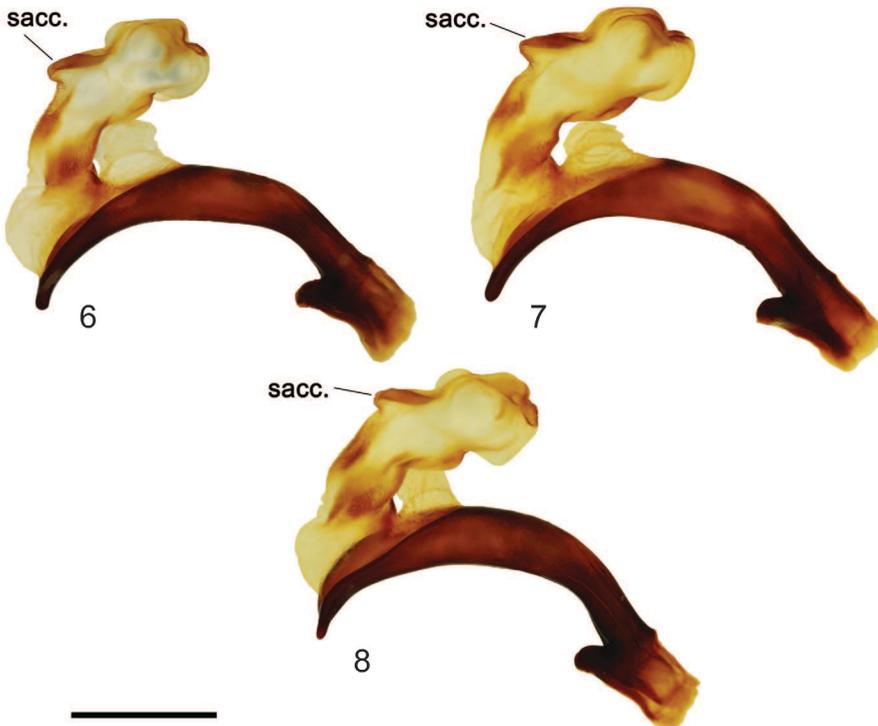


Fig. 6-8. – Édéages avec endophallus en extension de taxons du sous genre *Meganebrius* Kraatz (échelle : 2 mm) (sacc. : sacculus). – 6, *Carabus (Meganebrius) epsteini epsteini* Heinertz, des hauteurs de Yakkharka. – 7, *C. (M.) epsteini yetiphilus* Deuve & Schmidt, paratype du glacier est du Dhaulagiri. – 8, *C. (M.) annapurnae* Deuve & Schmidt, paratype des hauteurs de Khopra.

bien différent. Chez les *Cytilocarabus*, l'endophallus présente des lobes supplémentaires et les lobules latéraux parasaccellaires (*l.l.*) sont plus basaux et bien plus larges, auriculiformes (comparer fig. 2-3 et 4-5).

Dans des travaux récents, l'un de nous avait intégré *Cytilocarabus* dans le sous-genre *Pachystus* Motschulsky, 1865 (DEUVE, 2012, 2021). Les deux sous-genres sont proches morphologiquement, car ils ont en commun de nombreuses plésiomorphies, mais la phylogénie moléculaire indique que leur réunion produirait un ensemble paraphylétique (SCHMIDT *et al.*, 2023).

NOTE SUR *CARABUS (MEGANEBRIUS) ANNAPURNAE* DEUVE & SCHMIDT, 2003, *BONA SPECIES*

Carabus (Meganebrius) annapurnae a été précédemment décrit comme une sous-espèce de *C. (M.) epsteini* Heinertz, 1978, en raison de la grande similarité des caractères externes, bien que des différences importantes aient été reconnues entre les deux taxons dans la forme de la lame apicale du lobe médian de l'édéage (DEUVE & SCHMIDT, 2003). *Carabus (M.) annapurnae* et *C. (M.) epsteini* sont regroupés dans la phylogénie moléculaire du sous-genre *Meganebrius* présentée par SCHMIDT *et al.* (2023), mais la datation moléculaire donne une estimation de la séparation de ces lignées à la limite Miocène-Pliocène, soit environ six millions d'années (fig. 1). Une évolution séparée de longue durée de *C. (M.) annapurnae* et *C. (M.) epsteini* est également soutenue par des arguments de biogéographie (fig. 9) : *C. (M.) epsteini epsteini*

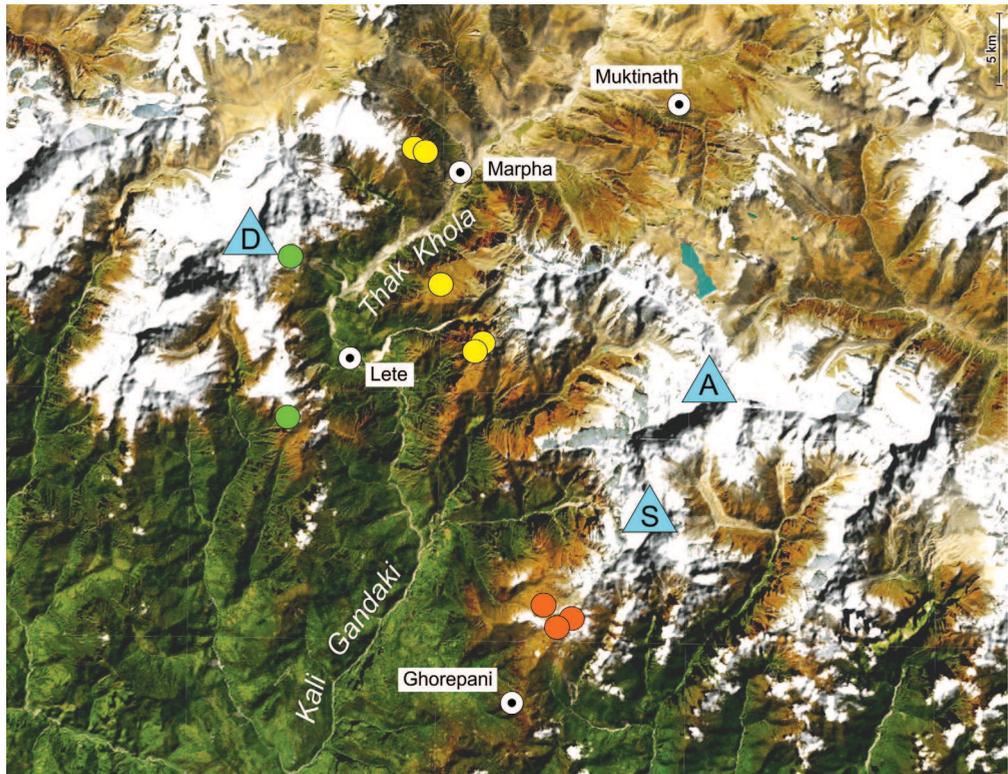


Fig. 9. – Distribution géographique de *Carabus (Meganebrius) epsteini epsteini* Heinertz (pastilles jaunes), *C. (M.) epsteini yetiphilus* Deuve & Schmidt (pastilles vertes) et *C. (M.) annapurnae* Deuve & Schmidt (pastilles orange) de part et d'autre de la vallée de la Thak Khola (Kali Gandaki) qui entaille la chaîne Himalayenne dans la partie occidentale du Népal Central. Les triangles bleus indiquent la position des principaux sommets : A, Annapurna-Himal ; D, Dhaulagiri-I Himal ; S, Annapurna-Sud Himal.

et sa sous-espèce *C. (M.) epsteini yetiphilus* Deuve & Schmidt, 2003, sont répartis dans la haute vallée de la Thak Khola (Kali Gandaki), tandis que *C. (M.) annapurnae* est présent plus au sud-est, sur le versant sud-ouest de l'Annapurna-Sud Himal. Sur la base de ces données, et parce que l'on ne connaît pas de populations ou d'individus qui présenteraient des états morphologiques transitionnels entre *annapurnae* et *epsteini*, nous proposons d'élever *C. (M.) annapurnae* au rang d'espèce.

Matériel étudié. – *Carabus epsteini epsteini*. 39 ex., Népal, Dhaulagiri I Himal (versant est), au-dessus de Marpha, au-dessus de Yakkharka, 4100-4500 m, 28°45'49"N/83°39'11"E (= locus typicus), 12.VII.1998, leg. J. Schmidt, C. Berndt (SCHM, MNHN); 28 ex., *idem*, 20.V.2007, leg. J. Schmidt (SCHM); 12 ex., Népal, Nilgiri Himal (versant ouest), au-dessus de Sauru, 3900-4300m, 28°40'52"N/83°40'39"E, 22-23.V.2002, leg. J. Schmidt (SCHM); 43 ex., Népal, Nilgiri-Sud Himal (versant sud-ouest), Thulo Bugin Kharka, 4000-4300m, 28°37'05"N/83°41'47"E, 1.VI.2004, leg. J. Schmidt (SCHM); 34 ex., *idem*, Thulo Bugin, 4400-4700m, 28°37'36"N 83°42'11"E, 2.VI.2004, leg. J. Schmidt (SCHM).

Carabus epsteini yetiphilus. 71 ex., Népal, Dhaulagiri-I Himal, Glacier Est, 3800-4100 m, 28°41'01"N/83°33'49"E (= locus typicus), 30.V.2001, leg. J. Schmidt (paratypes; SCHM, MNHN); 6 ex., Népal, Dhaulagiri-I Himal (versant sud-est), versant sud-occidental du col de Lete, 4200-4300 m, 28°35'00"N/83°34'06"E, 17.V.2002, leg. J. Schmidt (paratypes; SCHM).

Carabus annapurnae. 45 ex., Népal, Annapurna-Sud Himal (versant sud-ouest), au-dessus de Khopra, 4200-4400 m, 28°27'29"N/83°45'19"E (= locus typicus), 22.V.2001, leg. J. Schmidt (paratypes; SCHM, MNHN); 23 ex., *idem*, 4300-4500 m, 28°28'14"N/83°46'02"E, 23.V.2001, leg. J. Schmidt (paratypes; SCHM, MNHN); 39 ex., *idem*, 4100 m, 28°27'53"N/83°44'53"E, 24.V.2001, leg. J. Schmidt (paratypes; SCHM).

DESCRIPTIONS DE NOUVELLES SOUS-ESPÈCES DE *CARABUS (MEGANEBRIUS) TUBERCULIPENNIS* MANDL, 1974

L'espèce *Carabus (Meganebrius) tuberculipennis* Mandl, 1974, est un endémique du massif de l'Helambu Himal, situé au nord de Katmandou entre les vallées transversales himalayennes de la Trisuli à l'ouest et de la Bhote Kosi à l'est. La forme typique peuple la partie la plus occidentale de ce massif. Plus à l'est vit la sous-espèce *ganjalaensis* Deuve, 2000, puis, plus à l'est encore se succèdent deux autres taxons allopatriques qui sont décrits ci-dessous. La constance des caractères morphologiques de l'édéage qui distinguent ces quatre taxons (fig. 10-13), la nature de leur isolement géographique (fig. 14), ainsi que l'ancienneté de leur différenciation évaluée à quatre à huit millions d'années (fig. 1) d'après les résultats de l'analyse moléculaire (SCHMIDT *et al.*, 2023), nous ont fait hésiter sur le rang taxinomique à leur accorder. Il peut s'agir de bonnes espèces et la question reste ouverte. C'est provisoirement avec le rang de sous-espèces que nous décrivons ci-dessous les deux nouveaux taxons, en insistant sur leur isolement ancien mais en notant aussi l'existence d'un morphocline d'est en ouest — d'un taxon à l'autre — qui porte sur l'élargissement graduel des articles moyens des antennes des mâles.

Carabus (Meganebrius) tuberculipennis tuberculipennis Mandl, 1974

Matériel étudié. – 1 ♀, Népal, Massif d'Helambu, vallée de Langtang, Chandam Bari près de Dhunche, 3700 m, 21.IX.1997, leg. D. Ahrens (SCHM); 4 ♂, 8 ♀, Népal, massif d'Helambu, lac de Gosainkunde, 4180 m, 10.IX.1997, leg. D. Ahrens & S. Fabrizi (SCHM); 14 ♂, 9 ♀, Népal, environs du lac de Gosainkunde, 4400 m, 2.VI.2009, leg. S. Tamang (SCHM); 8 ♂, 12 ♀, Népal, Gosainkunde, 4450 m, 2.VI.2009, leg. S. Tamang (SCHM); 11 ♂, 5 ♀, Népal, Gosainkunde Lekh, 4200 m, 1.VI.2009, leg. S. Tamang (SCHM); 15 ♂, 7 ♀, Népal, à l'ouest de Gosainkunde, 3800-4000 m, 31.V.2009, leg. S. Tamang (SCHM); 6 ♂, 12 ♀, Népal, massif d'Helambu, col de Laurabinayak, au sud de Gosainkunde,

4000-4300 m, 8.IX.1997, *leg. D. Ahrens & S. Fabrizi* (SCHM); 7 ♂, 11 ♀, Népal, massif d'Helambu, au sud de Gosainkunde, Gyaje Kharka, 3900-4000 m (entre Tharepati et Gosainkunde = locus typicus), 4.VI.2009, *leg. S. Tamang* (SCHM); 1 ♂, Népal, Parc du Langtang, Sing Gomba, 3000 m [probablement trouvé en réalité à une altitude plus élevée], 7-9.VI.1990, *leg. S. Bily* (MNHN).

***Carabus (Meganebrius) tuberculipennis ganjalaensis* Deuve, 2000**

Matériel étudié. – 4 ♂, 8 ♀, Népal, Massif d'Helambu, versant sud du Ganja La, Dukpu Kharka, 4000 m, 28°5°34'21"E, (= locus typicus), 6-7.VIII.1998, *leg. C. Berndt* (paratypes; SCHM, MNHN); 19 ♂, 4 ♀, ditto, 12.VIII.2010, *leg. S. Tamang* (SCHM); 13 ♂, 7 ♀, Népal, Massif d'Helambu, Yangri Kharka, au sud du Kanja La, 4200 m, 28°05'46"N/85°34'27"E, 14.VIII.2010, *leg. S. Tamang* (SCHM); 9 ♂, 13 ♀, Népal, Massif d'Helambu, versant sud du col de Kanja La, 4500 m, 28°05'54"N/85°33'54"E, 15.VIII.2010, *leg. S. Tamang* (SCHM).

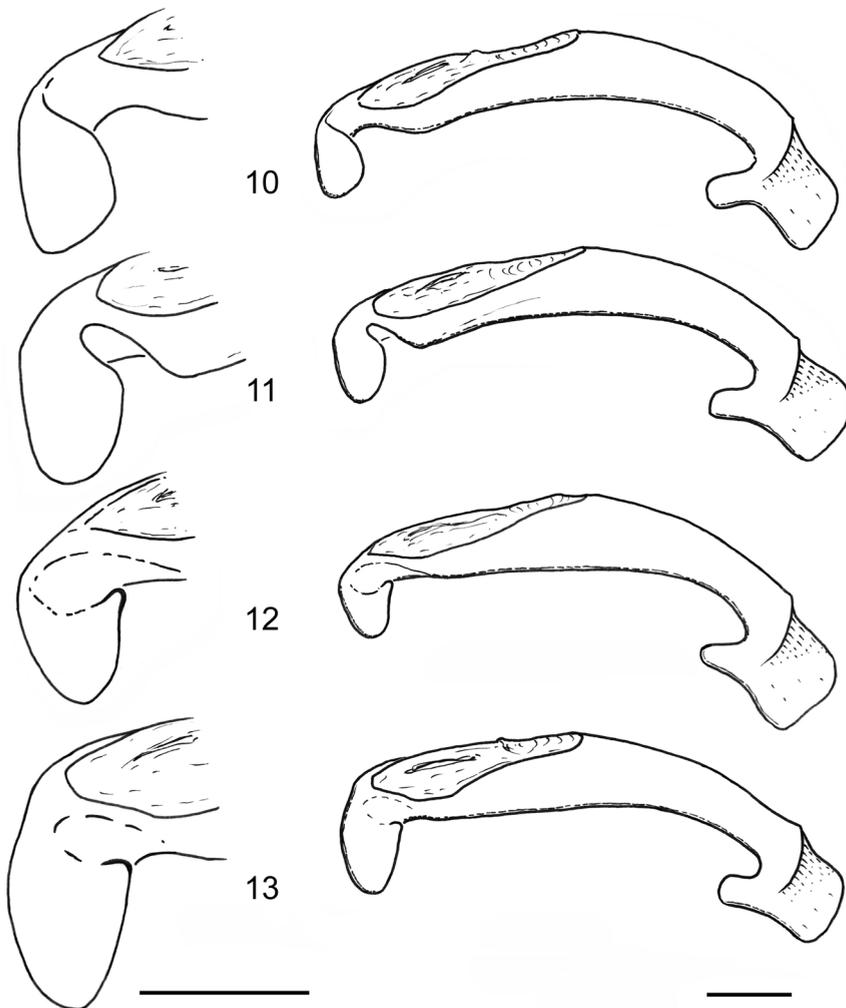


Fig. 10-13. – Édéages des différents taxons de *Carabus (Meganebrius) tuberculipennis* Mandl, distribués d'ouest en est (échelles : 1 mm). – **10.** *C. (M.) tuberculipennis tuberculipennis* Mandl, de Sing Gomba. – **11.** *C. (M.) tuberculipennis ganjalaensis* Deuve, paratype de Ganja La. – **12.** *C. (M.) tuberculipennis sprecheriae* n. ssp., holotype. – **13.** *C. (M.) tuberculipennis bhairavkundensis* n. ssp., holotype.

***Carabus (Meganebrius) tuberculipennis sprecheriae* n. ssp.**

<https://zoobank.org/NomenclaturalActs/8718D190-2867-4E02-92C2-83C49052DFF0>

HOLOTYPE : ♂, Népal, Massif d'Helambu, environs de Paanch Pokhari, 4000-4200 mètres, 28°02'33"N/85°42'48"E, 7.V.2010, *leg. J. Schmidt* (SCHM).

PARATYPES : 34 ♂, 36 ♀, de la même provenance (SCHM, MNHN); 51 ♂, 34 ♀, Népal, Paanch Pokhari, 4000-4100 mètres, 1.VI.2009, *leg. P. Rai* (SCHM, RTH, MNHN, NHMB); 17 ♂, 16 ♀, Népal, Laurebinayak, col au sud de Paanch Pokhari, 3900-4000 mètres, 2.VI.2009, *leg. P. Rai* (SCHM, RTH); 1 ♂, Népal, de localité inconnue : "Camp 2, VI.1983" (MRV).

Diagnose. – Longueur : 19,5-20,0 mm. Comme *tuberculipennis* Mandl, 1974, et *ganjalaensis* Deuve, 2000, mais : 1) les articles 5, et surtout 6 à 8, des antennes du mâle beaucoup plus étroits, quoique néanmoins épaissis (fig. 15) et munis de même d'une concavité glabre à leur face ventrale; 2) le 4^e article des protarses du mâle un peu plus large; 3) l'édéage plus épais, la palette apicale plus courte et moins séparée du corps principal (comparer fig. 10-11 et 12).

Derivatio nominis. – Ce taxon est très cordialement dédié à Eva Sprecher pour son aide au cours de nos visites au Muséum d'Histoire Naturelle de Bâle et pour sa participation avec l'un de nous (J. S.) à l'expédition au Népal au cours de laquelle ces nouvelles populations ont été découvertes.

***Carabus (Meganebrius) tuberculipennis bhairavkundensis* n. ssp.**

<https://zoobank.org/NomenclaturalActs/e8aae9f0-0483-4f27-b041-5566972e0e78>

HOLOTYPE : ♂, Népal, Bhairav Kunda Lekh, Chormu Kharka, 4000-4100 mètres, 27°58'34"N/85°52'18"E, 20-21.V.2011, *leg. J. Schmidt* (SCHM).

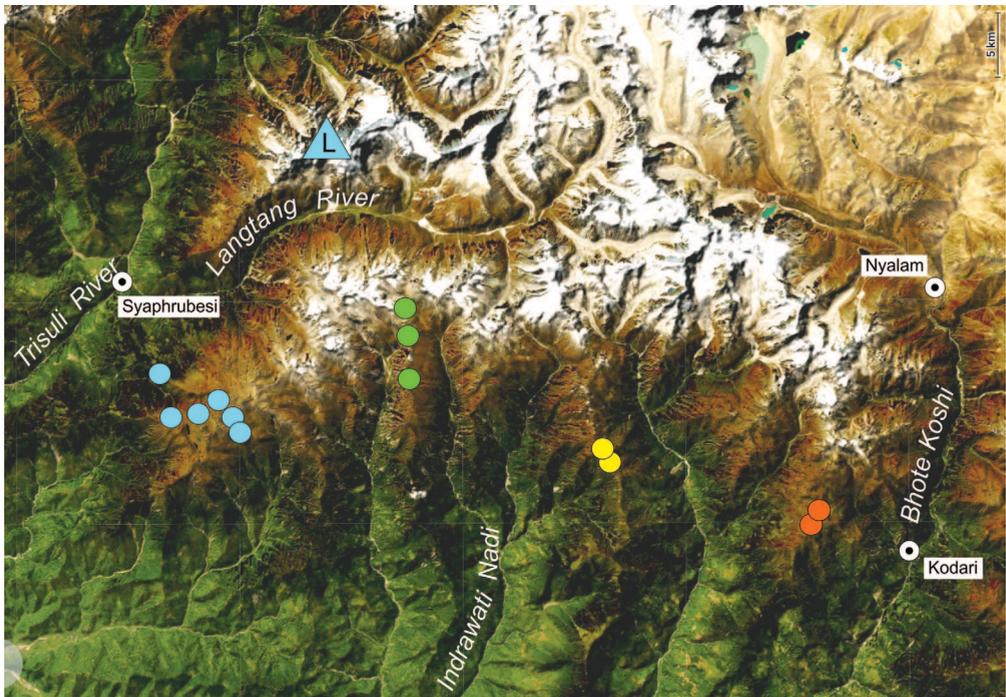


Fig. 14. – Distribution géographique de *Carabus (Meganebrius) tuberculipennis tuberculipennis* Mandl (pastilles bleu clair), *C. (M.) tuberculipennis ganjalaensis* Deuve (pastilles vertes), *C. (M.) tuberculipennis sprecheriae* n. ssp. (pastilles jaunes) et *C. (M.) tuberculipennis bhairavkundensis* n. ssp. (pastilles orange) dans le massif de l'Helambu, au centre de l'Himalaya du Népal. Le triangle bleu "L" indique la position du pic Langtang.

PARATYPES : 19 ♂, 25 ♀, de la même provenance (SCHM, MNHN); 48 ♂, 43 ♀, Népal, massif d'Helambu, Bhairav Kunda, 4100-4350 mètres, 27°59'52"N/85°52'59"E, 21.V.2011, *leg. J. Schmidt* (SCHM, RTH, MNHN).

Diagnose. – Longueur : 19,5-21,5 mm. Comme *sprecheriae* nov., avec le 4^e protarsomère du mâle un peu plus large que chez la forme typique, mais : 1) les articles 6 à 8 des antennes du mâle encore plus étroits, nullement épaissis (fig. 16), toutefois munis d'une concavité glabre à leur face ventrale ; 2) l'édéage avec la palette apicale grande et plus allongée (comparer fig. 12 et 13).

NOTE SUR LE COMPLEXE *C. (M.) GRANULATOCOSTATUS* / *C. (M.) PSEUDOHARMANDI*

Schématiquement, l'espèce *C. (M.) granulaticostatus* Mandl, 1965, peuple les massifs du Solu Khumbu, situés à l'ouest de la profonde vallée de l'Arun, tandis que l'espèce vicariante



Fig. 15-16. – Holotypes des nouvelles sous-espèces de *Carabus (Meganebrius) tuberculipennis* Mandl (échelle : 5 mm). On notera les articles moyens des antennes davantage élargis chez *sprecheriae*; ils sont plus larges encore chez *ganjalaensis* et *tuberculipennis* s. str. – 15, *C. (M.) tuberculipennis sprecheriae* n. ssp. – 16, *C. (M.) tuberculipennis bhairavkundensis* n. ssp.

C. (M.) pseudoharmandi Mandl, 1965, vit à l'est de cette même vallée, dans le Népal Oriental, dans les chaînes du Jaljale Himal et du Milke Danda. La réalité est cependant plus complexe, car dans la haute vallée de l'Arun, certaines populations de *C. (M.) pseudoharmandi* sont situées sur la rive droite, par exemple à Tashigaon et Navagaon. Plus haut encore, toujours rive droite, une population de Honggaon, située quelques kilomètres à l'ouest de l'Arun, a été signalée comme semblable à *C. (M.) granulocostatus*, mais avec un édéage de type *pseudoharmandi* (DEUVE, 1988).

Des prospections plus récentes des massifs situés rive droite de l'Arun par l'un de nous (J. S.), l'étude des exemplaires de la collection de Pierre Morvan et surtout les résultats d'analyses moléculaires (SCHMIDT *et al.*, 2023), montrent une réalité plus complexe encore et nous conduit à décrire une nouvelle espèce dans ce secteur. Certaines populations présentent en effet des caractères externes très proches de ceux de *C. pseudoharmandi* (marges pronotales, sculpture élytrale), mais l'édéage (lobe médian et endophallus) est presque semblable à celui de *C. granulocostatus*. Cela reflète probablement l'existence d'hybridations et d'introgessions alléliques anciennes entre *C. pseudoharmandi* et *C. granulocostatus*. Cependant, en contradiction avec ce qu'indique l'étude morphologique des genitalia mâles, la phylogénie moléculaire place de façon bien soutenue ces populations dans le clade de *C. pseudoharmandi* (fig. 1). Nous avons pu vérifier qu'il en était de même dans l'arbre obtenu avec seulement de l'ADN nucléaire (non publié).

Dans l'état actuel de ces données, nous avons choisi de décrire ces populations comme appartenant à une nouvelle espèce phylogénétiquement proche de *C. pseudoharmandi* (voir arbre phylogénétique), dont elle partage une grande partie de la morphologie externe. Cependant, les caractères morphologiques qui sont ordinairement utilisés pour identifier les espèces dans le genre *Carabus* (car davantage corrélés à l'isolement génétique des populations), c'est-à-dire le lobe médian de l'édéage et l'endophallus, tendraient au contraire à indiquer une conspécificité avec *C. granulocostatus*. On pourrait considérer ces populations comme appartenant à une espèce paraphylétique (CRISP & CHANDLER, 1996) — une paraspecies au sens de ROSEN (1979) — nommée *C. granulocostatus* et dont les populations orientales se seraient d'abord différenciées sous un mode intraspécifique, puis auraient secondairement été introgressées d'allèles de *C. pseudoharmandi* (morphologie externe) par hybridations répétitives après la différenciation spécifique de celui-ci. Une telle hypothèse nécessiterait une étude complexe de génétique des populations pour être affirmée comme un fait établi. Le statut d'espèce distincte nous paraît possible à titre provisoire pour ce nouveau taxon, mais on pourrait aussi considérer *C. heterocostatus* nov. comme une sous-espèce de l'espèce paraphylétique "*C. granulocostatus*". On pourrait aussi considérer une espèce unique "*C. granulocostatus, sensu lato*" qui serait polytypique et inclurait *pseudoharmandi* comme une sous-espèce parmi d'autres, bien que la différenciation accentuée de l'endophallus chez ce dernier taxon soit significative et semble contredire cette idée.

Des études de terrain plus approfondies des zones de contact entre les taxons parapatriques, de la génétique moléculaire des populations de ce complexe et — pourquoi pas ? — des hybridations expérimentales pour évaluer les interfertilités, seront nécessaires dans l'avenir pour clarifier la situation.

***Carabus (Meganebrius) heterocostatus* n. sp.**

<https://zoobank.org/NomenclaturalActs/0d50c419-e85f-4810-810a-bf26aee945e7>

HOLOTYPE : ♂, Népal oriental, versant méridional du Makalu Himal, Siga Pani, 2800 mètres, 27°17,531'N-87°02,053'E, 7.VI.2008, leg. S. Tamang (SCHM).

PARATYPES : 5 ♂, 2 ♀, *idem* (SCHM, MNHN, RTH) ; 3 ♂, 3 ♀, Est-Népal, versant méridional du Makalu Himal, à l'est du col de Salpa, Gurase, 3030 mètres, 28.V.2008, *leg. S. Tamang* (SCHM, MNHN) ; 1 ♂, Népal oriental, versant méridional du Makalu Himal, Lac de Salpa, 3500-3800 mètres, 29.V.2008, *leg. S. Tamang* (SCHM).

Description. – Longueur : 20 mm. Le corps et les appendices d'un noir profond, seules les mandibules et les griffes roussâtres.

Tête moyenne, aux yeux très saillants, le front et le vertex modérément convexes, finement ridulés-punctués, les fossettes peu profondes, superficielles. Clypéus lisse, bisétulé. Bord antérieur du labre modérément incurvé. Mandibules courtes, la dent térébrale obtuse et arrondie à gauche, saillante à droite, les rétinacles bifides, le droit à peine plus étroit que le gauche. Palpes moyens, le dernier article un peu plus large chez le mâle ; l'avant-dernier article labial dichète. Dent médiane du mentum aiguë et vive, plus courte que les lobes latéraux. Submentum subplan et achète. Antennes fines, atteignant chez le mâle le milieu des élytres et dépassant en arrière de cinq articles la base du pronotum ; le 3^e article deux fois plus long que le 2^e et que le 4^e, celui-ci à extrémité distale un peu pubescente ; les articles 5 à 7 non différenciés chez le mâle.

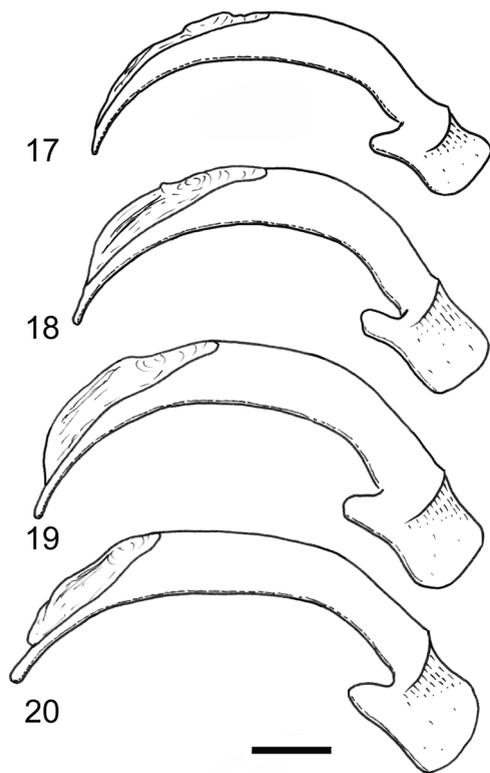


Fig. 17-20. – Édéages des principaux taxons du complexe de *Carabus (Meganebrius) granulocostatus* Mandl (échelle : 1 mm). – **17**, *C. (M.) granulocostatus granulocostatus* Mandl, de Lukla, 2800 mètres. – **18**, *C. (M.) heterocostatus heterocostatus* n. sp., paratype de Siga Pani, 2800 mètres. – **19**, *C. (M.) heterocostatus pseudarunensis* n. ssp., holotype de Kimalung, 2500 mètres. – **20**, *C. (M.) pseudoharmandi* Mandl, du Jaljale Himal, 2500-3500 mètres.

Pronotum modérément transverse, 1,30 fois plus large que long, sa plus grande largeur vers le milieu ou peu avant le milieu, puis rétréci en arrière, les côtés arrondis puis longuement sinués en arrière avant les angles postérieurs qui sont subdroits, arrondis, selon les cas non lobés ou brièvement lobés. Disque convexe, fortement chagriné, les fossettes basales assez grandes et bien marquées, les marges latérales nettement relevées. Sillon médian fin, continu de la marge antérieure à la base. De chaque côté, une soie médiane située vers le milieu de la marge latérale ; pas de soie basale.

Élytres oblongs et bien convexes, les épaules marquées mais arrondies, la plus grande largeur au milieu (femelle) ou après le milieu (mâle), le sommet sans sinuosité marginale. Sculpture heptaploïde hétérodynamique ; les intervalles primaires prédominants, en chaînons longs ou très longs, lisses, par endroits interrompus par des fossettes punctiformes très petites et peu distinctes ; les intervalles secondaires et tertiaires subégaux, continus, nettement plus fins et moins saillants que les primaires, tégulés voire granuleux ; les intervalles quaternaires réduits à des alignements de granules, mais toujours bien distincts.

Pattes fines, moyennes, les protarses non différenciés chez le mâle (non élargis et sans phanères adhésifs). Apophyse prosternale du mâle fortement pubescente.

Ventriles abdominaux sillonnés ; les ventrites IV à VI avec chez le mâle une rangée transversale de soies bien alignées et aussi des soies surnuméraires sur le ventrite VII.

Édéage caractéristique (fig. 18), à lame apicale effilée en vue latérale, l'apex simple et court en vue frontale.

Caractères diagnostiques. – Distinct de *C. (M.) granulatocostatus* par le pronotum aux marges latérales relevées voire un peu explanées, les élytres plus courts, plus élargis, à sculpture davantage hétérodynamique, l'édéage assez semblable mais à peine plus épais, la lame apicale moins fortement incurvée, l'apex plus long en vue latérale (comparer fig. 17 et 18). Distinct de *C. (M.) pseudoharmandi* par l'édéage plus petit et plus fortement arqué, l'apex plus fin, non élargi en vue latérale (comparer fig. 18-19 et 20), l'endophallus plus simple, plus court, non protrusif à sa base, sans repli supplémentaire à la base du saccellus, finalement semblable à l'endophallus de *C. (M.) granulatocostatus* (comparer fig. 23-24 à 25-26, voir flèches).



Fig. 21-26. – Édéages avec endophallus en extension de taxons du “Complexe de *Carabus (Meganebrius) granulatocostatus*”. On notera des endophallus à peu près identiques chez *C. (M.) granulatocostatus* Mandl et *C. (M.) heterocostatus* n. sp., mais bien différenciés chez *C. (M.) pseudoharmandi* Mandl, plus étroits avec une protrusion basale et un repli supplémentaire (flèches). – 21, *C. (M.) granulatocostatus granulatocostatus*, du col de Pankongma. – 22, *Idem*, de Koreali. – 23, *C. (M.) heterocostatus heterocostatus* n. sp., paratype de Gurase. – 24, *C. (M.) heterocostatus pseudarunensis* n. ssp., paratype de Kimalung. – 25, *C. (M.) pseudoharmandi*, de Pahakhola. – 26, *Idem*, topotype de Taplejung.

***Carabus (Meganebrius) heterocostatus pseudarunensis* n. ssp.**

<https://zoobank.org/NomenclaturalActs/31e64171-1a23-4aa6-9c57-50cb1a603deb>

HOLOTYPE : ♂, Népal oriental, Kimalung, 2500 mètres, 4.VI.1989, leg. P. Morvan (MRV).

PARATYPE : 1 ♂, de la même provenance, leg. P. Morvan (MRV).

Diagnose. – Longueur : 21,5-23,0 mm. Comme *heterocostatus* nov., mais plus grand et plus robuste, le pronotum (lt/Lt = 1,27) aux marges latérales plus relevées, surtout en arrière, les élytres fortement élargis, la sculpture davantage hétérodynamique, les intervalles primaires plus saillants, costulés et interrompus en chaînons, les secondaires au contraire réduits et granuleux comme les tertiaires (voir fig. 28), les granulations quaternaires extrêmement fines et rudimentaires, mais régulières.



Fig. 27-28. – Holotypes des deux nouveaux taxons de *Carabus (Meganebrius) heterocostatus* n. sp. (échelle : 5 mm).
– 27, *C. (M.) heterocostatus heterocostatus* n. sp. – 28, *C. (M.) heterocostatus pseudarunensis* n. ssp.

AUTEURS CITÉS

- BREUNING S., 1932. – Monographie der Gattung *Carabus* L. *Bestimmungs-Tabellen der europäischen Coleopteren*, **104** : 3-288. Troppau : E. Reitter.
- CRIPS M. D. & CHANDLER G. T., 1996. – Paraphyletic species. *Telopea*, **6** : 813-844.
<https://doi.org/10.7751/teleopea19963037>
- DEUVE T., 1988. – Les Carabes des sous-genres *Trachycarabus* Reitter et *Meganebrius* Kraatz dans l'Himalaya Central et Oriental (Coleoptera, Carabidae). *Entomologica basiliensia*, **12** : 115-146.
- DEUVE T., 2004. – *Illustrated catalogue of the genus Carabus of the world (Coleoptera : Carabidae)*. Sofia, Moscou : Pensoft, x + 461 p.
- DEUVE T., 2012. – *Une nouvelle classification du genre Carabus L., 1758*. Andrésy : Magellanes, 54 p.
- DEUVE T., 2021. – *Carabus of the World*. Conflans-Sainte-Honorine : Magellanes, 652 p.
- DEUVE T. & SCHMIDT J., 2003. – Sur la variation géographique de *Carabus (Meganebrius) epsteini* Heinertz, 1978, dans les massifs du Dhaulagiri et des Annapurna (Insecta : Coleoptera : Carabidae) (p. 63-66). In : Hartmann M. & Baumbach H., *Biodiversität und Naturlausstattung im Himalaya*. Erfurt : Verein der Freunde und Förderer des Naturkundemuseums Erfurt, 390 p., 16 pl.
- DEUVE T. & SCHMIDT J., 2023. – Deux nouveaux taxons du genre *Carabus* L., 1758, dans la région Himalayenne (Coleoptera, Carabidae). *Coléoptères*, **29** : 45-51.
- GUÉORGUIEV B., 2013. – Taxonomic, nomenclatural, and faunistic records for species in tribes Melaenini, Moriomorphini, Pterostichini, Licinini, and Sphodrini (Coleoptera: Carabidae). *Zootaxa*, **3709** (1) : 52-70. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3709.1.2>
- HOFMANN S., JABLONSKI D., LITVINCHUK S. N., MASROOR R. & SCHMIDT J., 2021. – Relict groups of spiny frogs indicate Late Paleogene-Early Neogene trans-Tibet dispersal of thermophile faunal elements. *PeerJ* **9**:e11793. <https://doi.org/10.7717/peerj.11793>
- HOFMANN S., STÖCK M., ZHENG Y., FICETOLA G. F., LI J.-T., SCHEIDT U. & SCHMIDT J., 2017. – Into high mountain exile: molecular phylogenies suggest a Paleo-Tibetan origin of Himalayan lazy toads (*Scutigera*). *Scientific Reports*, **7**, 3308. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-03395-4>
- MORVAN P., 1981. – Nouveaux Carabidae du Népal récoltés au cours de la 2^{ème} Expédition Bretonne "C'hwiled 1980" (Carabini, Pterostichini). *Bulletin de la Société Sciences Nat*, n°**29-30** : 15-20.
- REITTER E., 1896. – Carabidae, Carabini. *Bestimmungs-Tabellen der europäischen Coleopteren*, **34** : 38-198.
- ROSEN D. E., 1979. – Fishes from the uplands and intermontane basins of Guatemala: revisionary studies and comparative biogeography. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **162** : 267-376.
- SCHMIDT J., OPGENOORTH L., HÖLL S. & BASTROP R., 2012. – Into the Himalayan exile: The phylogeography of the ground beetle *Ethira* clade supports the Tibetan origin of forest-dwelling Himalayan species groups. *PLoS ONE*, **7** (9) : e45482. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0045482>
- SCHMIDT J., OPGENOORTH L., MAO K., BANIYA C. B. & HOFMANN S., 2023. – Molecular phylogeny of mega-diverse *Carabus* attests late Miocene evolution of alpine paleoenvironments in the Himalayan-Tibetan Orogen. [Preprint from Research Square]. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-2190050/v1>