

Rutilans

Association des Coléoptéristes amateurs du Sud de la France



DU SOUS-GENRE
***Megodontus* SOLIER, 1848**
(Coleoptera CARABIDAE)
en 144 images

Pierre MEYER

DU SOUS-GENRE

Megodontus SOLIER, 1848

EN 144 IMAGES

Pierre MEYER*

*Résidence Helvetia
9, rue de Zurich, F-31100 TOULOUSE

SOMMAIRE

DU SOUS-GENRE MEGODONTUS SOLIER, 1848

INTRODUCTION	5	REFLEXIONS	29
VUE D'ENSEMBLE	7	BIBLIOGRAPHIE	31
CARTOGRAPHIE	8	INDEX ALPHABETIQUE DES TAXONS	32
L'ENSEMBLE EUROPEEN	11	PLANCHES COULEURS	33-63
LE GRAND ENSEMBLE ORIENTAL	21		

Le supplément « Du sous-genre *Megodontus* » est une publication de l'Association des Coléoptéristes amateurs du Sud de la France « *Rutilans* ».

Les insectes présentés proviennent pour l'essentiel de la collection de l'auteur et de la contribution de collègues, F. CAUBET, E. JIROUX, J. LEPLAT & P. MAUX vivement remerciés.

Cet ouvrage a été réalisé :

- Pour les prises de vue photographiques et la mise en page par M. DEBREUIL.
- Pour la cartographie par A. MOLLARD.
- Pour l'impression par AROBASERVICE à Perpignan en mars 2003.



INTRODUCTION

Le sous-genre *Megodontus*, parmi les nombreux que compte le genre *Carabus* LINNÉ, 1758, est représenté par une vingtaine d'espèces dispersées dans presque toute l'Eurasie septentrionale.

Les liens typologiques qui les apparentent sont rappelés page 21.

En France, son représentant bien connu - *purpurascens* FABRICIUS, 1797 - est donné, suivant les conceptions, comme Sous-espèce forte ou comme espèce.

Tous les amateurs, particulièrement les nouveaux ou jeunes carabophiles, ne savent pas nécessairement que cette espèce a de nombreuses soeurs ou cousines, plus ou moins éloignées au double sens de l'épithète. Cependant leur étonnante expansion et leur spectaculaire diversité les placent très honorablement dans le monde merveilleux des insectes, encore trop ignoré.

Depuis SOLIER les *Megodontus* ont fait l'objet de diverses nomenclatures. La plus récente et la plus complète est celle de DEUVE en 1994, après celle de BREUNING.

Ainsi, l'abondance des données et des informations fournies sur ce sous-genre

nous permet, aujourd'hui, de se représenter comment ces espèces, parties d'une même origine, ont pu accomplir le prodige de conquérir de si vastes territoires, de génération en génération, millénaire après millénaire, malgré leur si modeste moyen de locomotion !

De plus, les filiations que révèlent leurs migrations divergentes nous invitent à revoir le statut de certaines Sous-espèces, dites fortes, et à les proposer comme espèces en raison de leur *habitus* et de la position géographique indépendante qu'elles occupent.

Ceci corse l'intérêt de cet aperçu.

Les hypothèses phylogéniques de CLEU (1965) et celles de DARNAUD *et al.* (1979), nous confirment aussi que ces *Megodontus* ont une longue et passionnante histoire.

En découlait naturellement l'idée, pour rendre le texte plus attrayant, d'imaginer le déroulement de cette histoire et ses périples, au cours des temps géologiques.

Porter cet aperçu à l'écran de Rutilans était tentant, mais pas sans risque.

VUE D'ENSEMBLE

La carte n°1 (page 8) met en évidence l'immensité des territoires conquis, environ 25 millions de km² dont seulement 4 millions pour l'Europe. Nous verrons que cette disproportion n'est pas sans conséquence.

Seize planches illustrent les spécimens les plus marquants de chaque espèce. Sans être exhaustif, ce nombre suffit pour suivre convenablement les différents parcours empruntés.

Deux grands ensembles se distinguent :

- l'ensemble européen, morphologiquement homogène carte n°3 (page10);
- l'ensemble oriental, lui hétérogène carte n°2 (page 9).

Deux observations frappent :

- le processus inattendu du chromatisme des individus;
- l'évolution progressive de la sculpture élytrale.

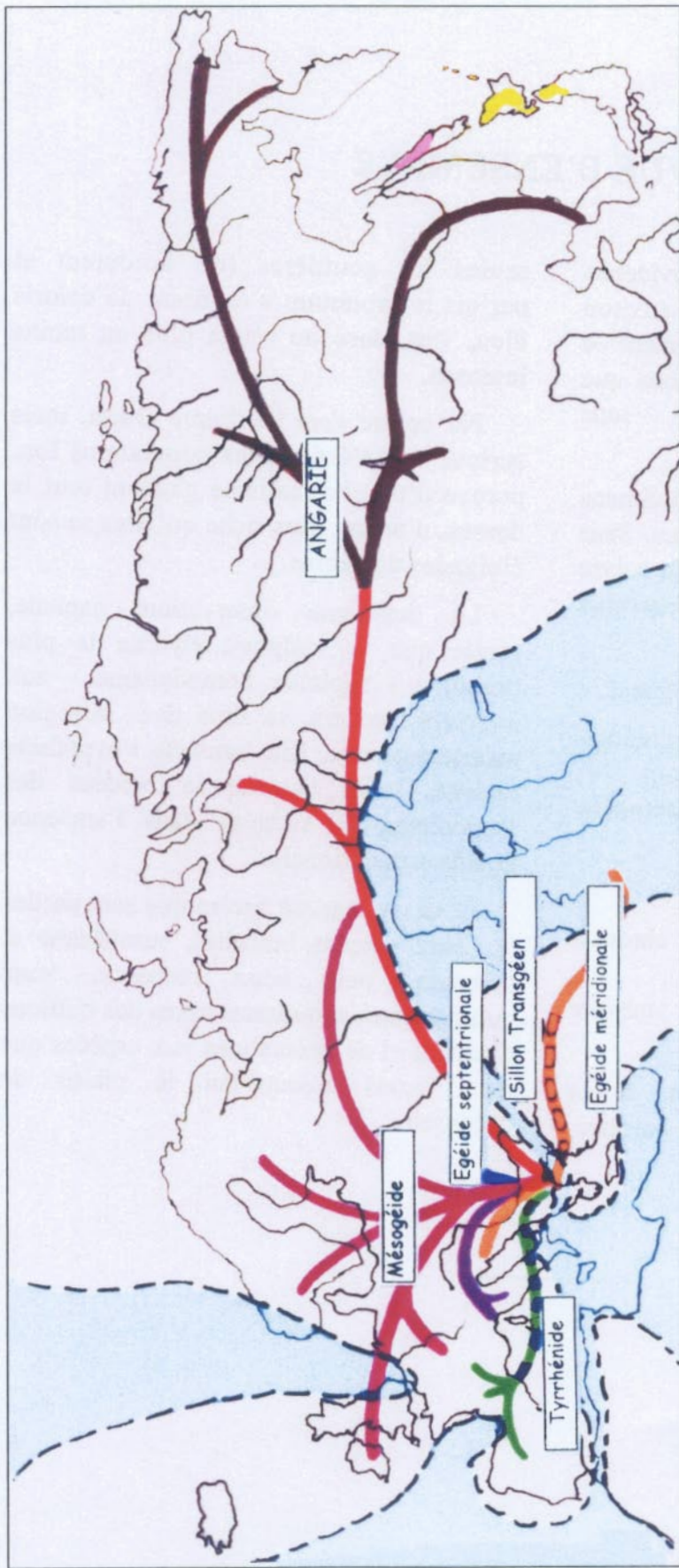
En Europe, le dessus des sujets présente une uniformité de couleur noirâtre,

seules les gouttières (ou bordures) et parfois le pronotum s'éclairent de coloris bleu, vert, doré ou rouge plus ou moins intenses.

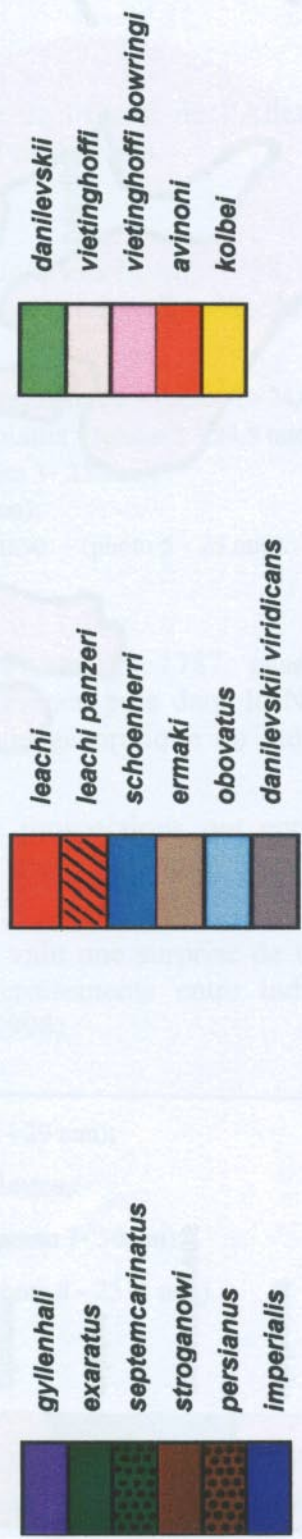
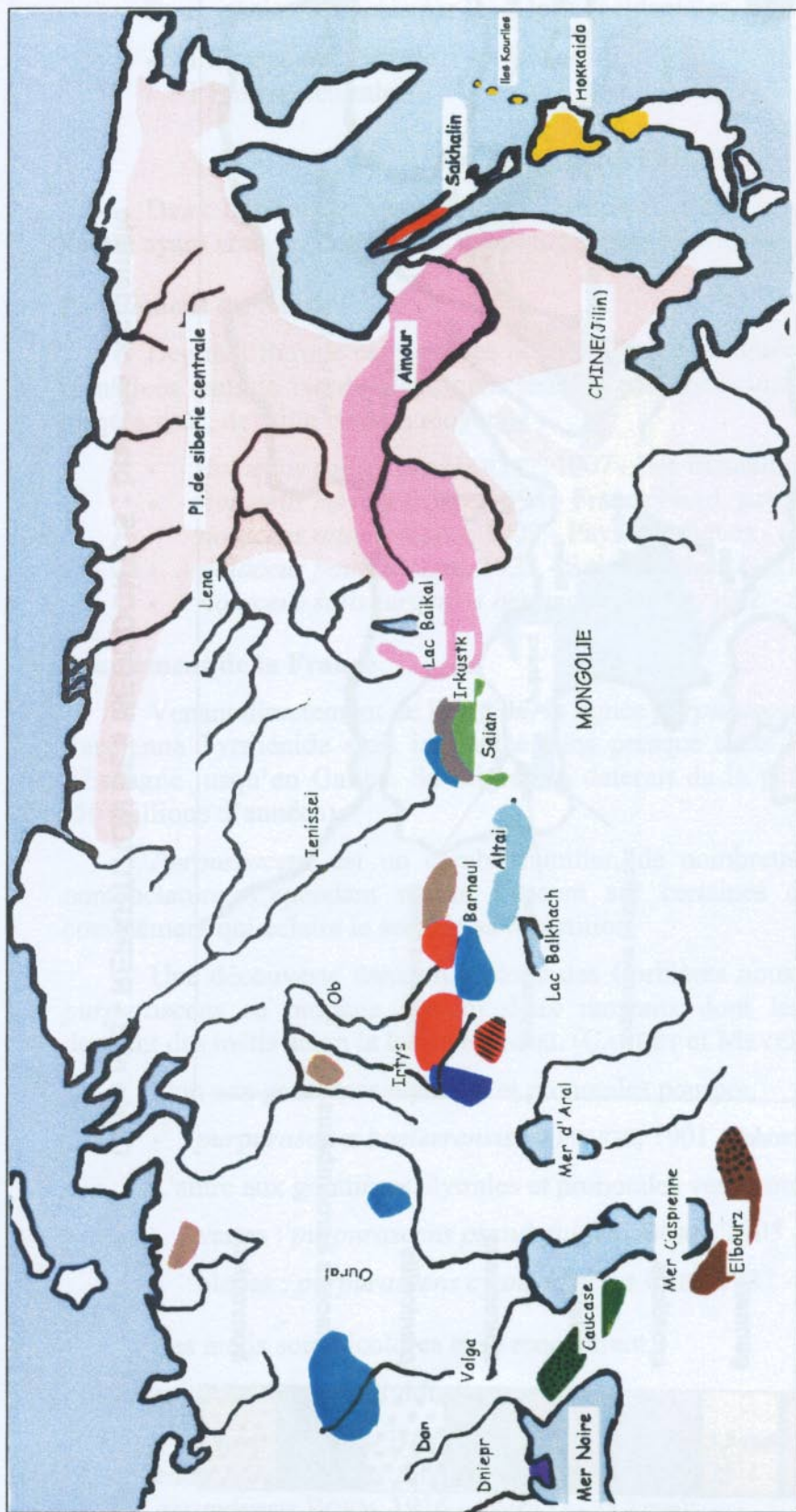
Par contre vers l'extrême Ouest, mais surtout vers l'Orient, les populations font preuve d'un chromatisme gagnant tout le dessus, d'autant plus riche qu'elles se sont éloignées du centre.

La deuxième observation, capitale, révèle que la sculpture élytrale la plus primitive - triploïde homodyname - aux intervalles entiers, se situe dans la région méditerranéenne. Elle conforte l'hypothèse retenue, selon laquelle le berceau des *Megodontus* se situerait dans l'ancienne Egéide septentrionale.

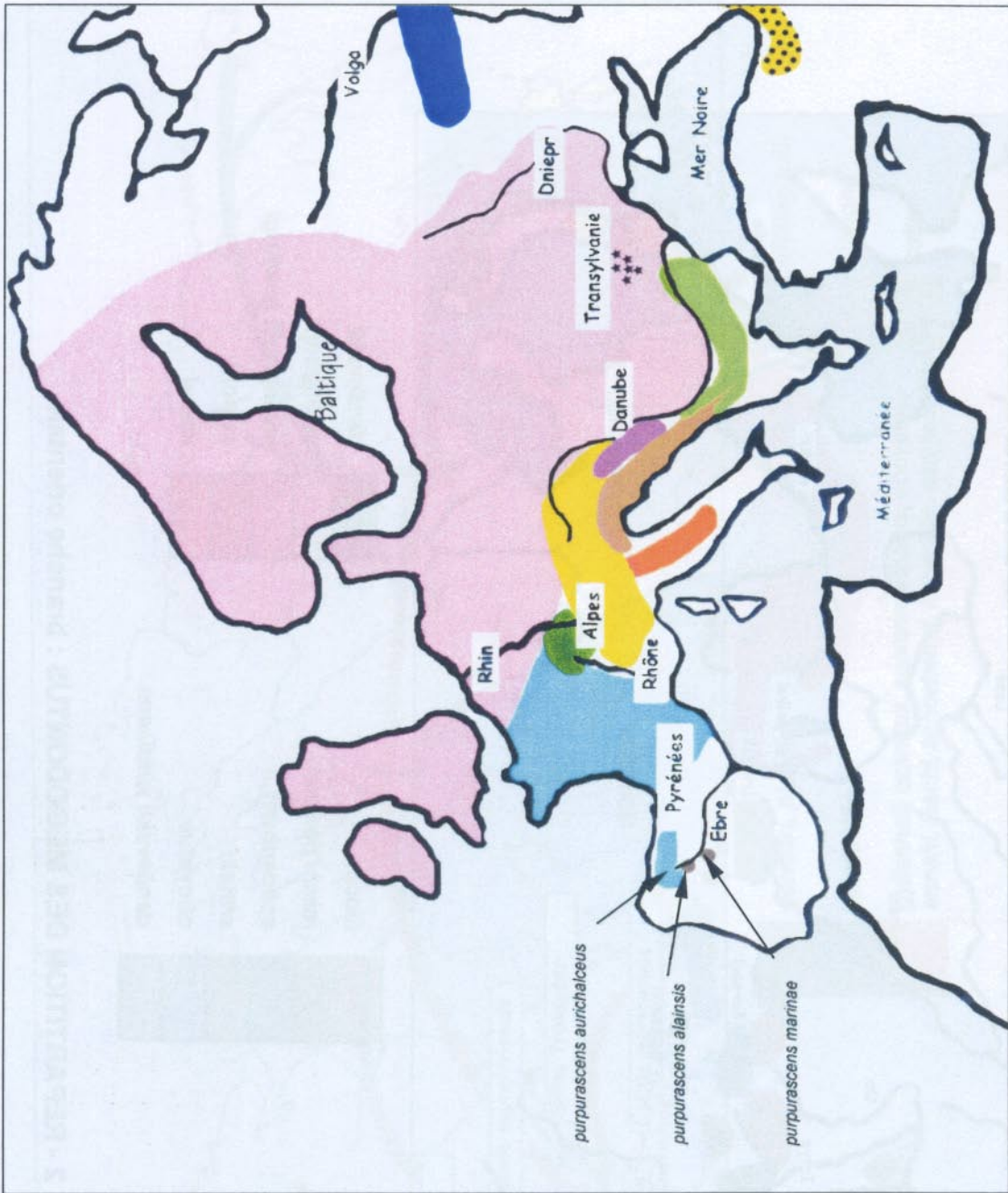
C'est de ce tronc ancien que sont parties les deux grandes branches, européenne et orientale, puis leurs rameaux, leurs ramifications, aboutissant après des millions d'années et de générations aux espèces que nous avons aujourd'hui le plaisir de découvrir.



Carte n° 1 - carte schématique de la Mésogéide du début du tertiaire
ARBRE GENEALOGIQUE DES MEGODONTUS



Carte n° 2 - REPARTITION DES MEGODONTUS : branche orientale



Carte n° 3 - REPARTITION DES MEGODONTUS : branche occidentale

L'ENSEMBLE EUROPEEN

Deux parties, séparées par les Alpes occidentales, sont à distinguer :

- l'Europe occidentale
- l'Europe centrale.

L'Europe occidentale

Deux lignées de *Megodontus* la peuplent, l'une venue de l'Ouest de l'Allemagne, l'autre ayant abordé sur les côtes méditerranéennes françaises et espagnoles.

Peuplement du Nord

Depuis l'Europe centrale des populations de la lignée *violaceus* LINNÉ, 1758, se sont répandues dans le Nord-Ouest, caractérisées par une sculpture élytrale dégradée, brouillée jusqu'à lisse, de taille petite à moyenne :

- *violaceus sollicitans* HARTET, 1907 - Iles Britanniques, Irlande - (photo 1 - 24,6 mm);
- *violaceus meyeri* BORN, 1898 - France Nord, pays voisins - (photo 2 - 24,8 mm);
- *violaceus ottonis* CSIKI, 1909 - Pays Nordiques - (photo 3 - 25 mm);
- *violaceus pauli* KOLBE, 1923 - Suisse - (photo 4 - 21 mm);
- *violaceus salisburgensis herrmanni* BORN, 1902 - Suisse - (photo 5 - 25 mm).

Peuplement de la France

Venant directement de l'Egée, la lignée *purpurascens* FABRICIUS, 1787, passant par l'ancienne Tyrrhénide s'est implantée dans presque toute la France puis dans le Nord de l'Espagne jusqu'en Galice. Sa migration daterait de la période géocratique du Paléocène (50 millions d'années).

Purpurascens est un carabe familier, de nombreuses prospections ont enrichi sa nomenclature. Cependant mettre l'accent sur certaines de ses singularités apporte un complément qui éclaire le sens de sa répartition.

Une découverte dans un biotope des Corbières nous a valu une surprise de taille : *purpurascens* se propage suivant deux rameaux dont les croisements entre individus donnent des métis selon la loi de MENDEL (CAUBET et MEYER 1998) :

L'un aux gouttières élytrales et pronotales pourpre,

- *purpurascens baeterrensis* LAPOUGE, 1901 - (photo 6 - 29 mm);

L'autre aux gouttières élytrales et pronotales vertes ou bleues,

- vertes : *purpurascens pseudofulgens* BORN, 1905 - (photo 7 - 30mm);
- bleues : *purpurascens cyaneocinctus* CLEU 1937 - (photo 8 - 23,2 mm).

Les métis sont bicolores et se rencontrent,

soit sous forme individuelle :

- f.i. *viridilucens* BARTHE, 1908 - (photo 9 - 25,7 mm) - dans les Pyrénées, croisement entre *purpurascens fulgens* CHARPENTIER, 1825 - (photo 10 - 25 mm) et *purpurascens gerundensis* BORN, 1916 - (photo 11 - 25,7 mm);

- f.i. *bicinctus* BORN, 1905 - (photo 12 - 29,1 mm), croisement entre *purpurascens pseudofulgens* et *purpurascens baeterrensis*.

soit sous forme de populations, reconnaissables au nombre d'individus bicolores que l'on trouve, notamment :

- *purpurascens laevicostatus* LAPOUGE, 1921 - (photo 13 - 27,1 mm);
- *purpurascens osismius* LAPOUGE, 1922 - (photo 14 - 26 mm).

Reconnaître la valeur diagnostique de la couleur des gouttières aide à la compréhension des phénotypes interrogateurs.

Le rameau *baeterrensis* est le seul à avoir dépassé les frontières Nord de la France. Son ancienne expansion laisse toujours des traces en Suisse, à l'Ouest de l'Allemagne et en Autriche.

Autre particularité : l'existence de formes alticoles et de plaine. Au tout début, les *purpurascens* partis du Sud-Est sous climat très chaud, ont dû longer, en altitude protectrice, les plis érodés qui reliaient le Caucase, les Pyrénées et la Chaîne Cantabrique. Pendant cette longue période le style alticole s'est façonné : élégant, allongé, bordures des élytres parallèles. Sous un climat plus tempéré, comme le nôtre, des populations sont descendues en plaine prenant de la taille et de la robustesse.

Au cours des va-et-vient climatiques, les populations de la plaine ont parfois rejoint celles de la montagne jusqu'à mi-hauteur mais chacune, dans son milieu, a préservé son *habitus*. Ainsi rencontre-t-on en altitude des populations de caractères alticoles comme,

dans le Massif Central :

- *purpurascens centralis* LEPLAT, 1995 - (photo 15 - 25,5 mm);

dans les Pyrénées :

- *purpurascens gerundensis* BORN, 1916 - bordures et dessus rougeâtres;
- *purpurascens fulgens* CHARPENTIER, 1825 - bordures vert franc;
- *purpurascens ligneus* SIRGUEY, 1931 - dessus et gouttières bronzés, métis possible des deux précédents - (photo 16 - 24,6 mm);
- *purpurascens subfulgens* JEANNE, 1969 - le plus à l'Ouest - bordures bleues - (photo 17 - 26,2 mm);

en Espagne, dans les Sierras de Moncayo et de la Demanda :

- *purpurascens ibericus* JEANNE, 1976 - bordures vertes ou bleues - (photo 18 - 26 mm).

Qu'il soit de montagne ou de plaine, *purpurascens* a gardé une sculpture élytrale primitive triploïde homodyname, aux intervalles entiers. Curieusement cette sculpture s'est dégradée dans la région où *purpurascens* a rencontré des populations de *violaceus*. PRUNIER (1997) a bien observé le résultat irrégulier de ce brassage. Dans un ordre progressif on peut trouver :

- ssp. *laevicostatus* LAPOUGE, 1921 - sculpture triploïde non dégradée;
- f.i. *crenatus* STURM, 1815 - stries fortement ponctuées - (photo 19 - 25,6 mm);
- f.i. *subcrenatus* GÉHIN, 1885 - tertiaires en voie d'évolution - (photo 20 - 25,5 mm);
- *purpurascens purpurascens* FABRICIUS, 1787 - tertiaires résolus en grains - (photo 21 - 28,5 mm);
- f.i. *asperipennis* LAPOUGE, 1921 - tertiaires résolus, secondaires en voie d'évolution;

- f.i. *asperulus* KRAATZ 1878 - tertiaires et secondaires résolus;
- f.i. *pallardi* GRADL 1881 - (photo 22 - 30,8 mm).

Ces formes insolites ont donné source à trois hypothèses et nous serions en présence :

- soit d'une forme évolutive possible de la sculpture - à l'appui, des formes aberrantes, très recherchées, trouvées en dehors de zones de sympatrie. Or les formes isolées peuvent provenir d'une erreur au cours de la recombinaison des chromosomes ou d'une mutation qui n'affecte qu'un individu, un phénotype, sans impliquer une tendance du potentiel des génotypes;

- soit de formes hybrides ou métisses entre *purpurascens* et *violaceus*;
- soit encore d'une transition, le passage de *purpurascens* à *violaceus*.

L'hypothèse recueillant le plus de suffrages est celle de l'hybridation entre les deux *Megodontus*. D'ailleurs FABRICIUS, qui décrit le premier *purpurascens* à partir d'un individu dégradé, le reconnaît comme bien distinct de *violaceus*.

Une question se pose alors : *purpurascens* Sous-espèce ou espèce ?

Le statut de Sous-espèce forte attribué jusqu'ici à *purpurascens* se justifie par l'abondance des formes hybrides accompagnées d'une gamme de formes intermédiaires. Elles confortent l'opinion que *purpurascens* n'a pas encore atteint un isolement sexuel suffisant, mais reconnaît la particularité de sa sculpture et de son édéage.

Les partisans du statut d'espèce font valoir que les hybrides n'existent qu'en zones frontières et que les intermédiaires proviennent de rétrocroisement sans suite, n'engendrant pas de population métisse.

Les hybrides de *v. meyeri* x *purpurascens* - (photo 23 - 23,8 mm) et de *v. salisburgensis herrmanni* x *purpurascens* - (photo 24 - 27,1 mm) - provenant de Suisse en sont deux exemples.

On peut dire que l'abondance d'hybrides prouve simplement que les *violaceus* du Nord et les *purpurascens* du Sud ont une parenté certaine. Ils appartiennent non seulement au même sous-genre, mais plus encore représentent deux rameaux issus plus ou moins directement d'une même branche de ce sous-genre.

Comme on sait qu'une espèce ne naît pas espèce mais qu'elle le devient progressivement, on peut s'expliquer que ces deux rameaux n'ont peut-être pas encore franchi le pas décisif de la spéciation "parfaite"; les individus n'en sont pas moins remarquables par le maintien de leur identité dans toute leur aire hors frontière, hormis les déviants isolés. En fait, il est plus cohérent de considérer *purpurascens* comme une espèce au même titre que *violaceus*.

En revanche un *Megodontus* montre ce qu'a pu engendrer un métissage, il s'agit de *Megodontus mixtus* GÉHIN, 1876.

Constatation troublante : *Megodontus purpurascens* n'existe ni dans le Vercors ni en Grande Chartreuse.

Megodontus mixtus mixtus (photo 25 - 24,8 mm), le remplace en Vercors et sa population soeur *mixtus cyaneolimbatus* KRAATZ, 1879, en Grande Chartreuse (photo 26 - 26,2 mm).

BREUNING décrit ainsi ce *mixtus* :

" ... forme petite, ramassée, convexe, élytres à grains grossiers, souvent alignés, 24 à 26 mm, gouttières vertes ... "

Plusieurs hypothèses concernent son origine.

La plus simple, la plus plausible - les Carabes ne se sont jamais déplacés en avion - conduit à supposer que des populations de *purpurascens* et de *violaceus* ont pu se rencontrer dans un lointain passé et toutes deux à bordures vertes indispensables.

C'était possible entre *violaceus pauli* de Suisse et *pseudofulgens*, lors d'une période de forte expansion suivie d'un isolement assurant leur spéciation. A cette époque lointaine, leur isolement sexuel encore incomplet a pu engendrer des métis, finissant, comme c'est la règle, par supplanter les parents, *mixtus* devenant ainsi une espèce.

Actuellement *mixtus* donne des hybrides avec son voisin du Nord : *violaceus meyeri*, et son voisin du Sud *purpurascens provincialis*, Born 1903 - (photo 27 - 29,6 mm) : hybride *neomixtus* TARRIER, 1975 - (photo 28 - 27,9 mm).

Purpurascens provincialis, en raison de son bicolorisme fréquent et de sa sculpture aux intervalles souvent en grains, pose aussi une question d'origine. Le fait qu'il se trouve près de la frontière Est et Sud-Est laisse à penser qu'il est le résultat d'anciennes relations entre *baeterrensis* et *pseudofulgens*, corsé par l'intervention des *Megodontus* italiens, ex. : *provincialis thorencicus* OCHS, 1967 (photo 29 - 30 mm).

Le mystère demeure, la porte est ouverte à d'utiles prospections.

Peuplement espagnol

Deux voies sont à considérer.

La première :

- ssp *muelleri* HAURY, 1878 - (photo 30 - 29,9 mm), détachée de *baeterrensis*, gouttières rouge violacé, s'est répandue dans les pinèdes de la Costa Brava, dans les terres basses de la Catalogne espagnole et française;

- ssp. *pseudomuelleri* CODINA, 1921, fréquente en altitude les massifs de la Sierra de Cadi, du Turbon et le versant Sud pyrénéen espagnol jusqu'à la hauteur de la faille de Bigorre (Vallée d'Hetcho); elle n'a pas atteint la Navarre.

Le *pseudofulgens* à bordures vertes n'a pas eu le même succès avec les *muelleri* qu'avec *baeterrensis*. Il n'a pas résisté à sa concurrence, aussi ne trouve-t-on que quelques métis révélant ses tentatives.

La seconde :

- celle de *pseudofulgens* qui a conquis le Pays Basque par une autre voie.

Un évènement géologique de grande envergure, l'ouverture du grand golfe dit asturien, revêt une importance considérable. A la fin du Paléocène jusqu'au milieu du Néocène, ce golfe en expansion aurait noyé pendant quelques 15 millions d'années tout le Pays Basque séparant, de ce fait, la Chaîne Cantabrique des Pyrénées.

C'est après cet évènement que *pseudofulgens* venu des Pyrénées-Atlantiques a repeuplé, en partie, les provinces Basques, restant loin de la Chaîne Cantabrique.

Aussi le peuplement de cette chaîne qui ne débute que dans les Picos Europa, n'a pu s'effectuer qu'avant ou pendant cet évènement. Par sa morphologie *pseudofulgens* descend manifestement des *purpurascens* pyrénéens alticoles : *fulgens* et *ligneus*; le peu de distance génétique qui les sépare rend improbable son arrivée avant. L'hypothèse la plus réaliste serait

une migration contournant par le Sud l'extension continue du golfe, hypothèse que confortent deux populations excentrées.

L'une :

- *purpurascens aurichalceus alainsis* MEYER & MOLLARD, 1998 - (photo 31 - 24 mm), isolée dans un bois de chênes contrastant avec l'aridité des alentours, à 4 km à l'Ouest de Cervera et à 60 km au Sud de la chaîne, témoin vivant de la migration pyrénéenne qui a peuplé la Cordillère.

Son peuplement compte aujourd'hui quatre populations formant la Sous-espèce homogène de *purpurascens aurichalceus* KRAATZ, 1879 :

- *purpurascens aurichalceus aurichalceus* - centre Asturies - (photo 32 - 24.4 mm);
- *purpurascens aurichalceus europae* BREUNING, 1932 - Est Asturies - (photo 33 - 26.5 mm);
- *purpurascens aurichalceus asturiensis* BORN, 1925 - Ouest Asturies - (photo 34 - 24.7 mm);
- *purpurascens aurichalceus lugensis* BREUNING, 1972 - Galice - (photo 35 - 24.5 mm).

L'autre :

- *purpurascens Ssp marinae* MAUX, 1995 - (photo 36 - 27.3mm), découverte par MAUX aux confins Ouest de la province de Burgos, témoigne également d'une migration vers l'Ouest, mais plus au Sud, indépendante de la première, provenant plutôt de la Sierra de la Demanda.

Cette sous-espèce remarquable par son coloris d'un vert franc jusqu'au bleu, fait preuve d'une spéciation accélérée due à la fois à son grand isolement et à la faible densité de ses petits habitats qui ont conservé, autour de 1000 m, assez d'humidité pour leur permettre de survivre malgré le caractère désertique du milieu. Elle est exceptionnelle : aucune population intermédiaire n'a jusqu'ici été trouvée entre Burgos et son habitat à près de 100 km à l'Ouest de cette ville.

A noter que malgré les distances parcourues, *aurichalceus* et *marinae* ont conservé la sculpture triploïde homodyname et que, seuls, ils présentent une coloration gagnant tout le dessus.

Leur histoire fait remonter à des dizaines de millions d'années, bien avant l'arrivée des entomologistes ...

Tout ce qui va suivre est à cette échelle du temps.

L'Europe centrale

Avec *violaceus*, déjà entrevu lors de sa rencontre avec *purpurascens*, trois autres espèces voisines dont nous allons suivre les itinéraires peuplent l'Europe centrale.

Les espèces d'un sous-genre dérivant normalement les unes des autres, il était logique de rechercher la plus proche de l'origine, celle représentant la sculpture élytrale considérée comme la plus primitive, la sculpture triploïde homodyname. *Megodongtus azuresens* apparaît comme tel.

Megodontus azurescens DEJEAN, 1826

Méditerranéen, il présente en effet cette sculpture le plus fidèlement : intervalles égaux, bien alignés, moins élevés cependant que chez *purpurascens*, taille allongée de 23 à 28 mm, quelques individus plus grands. Son territoire s'étend du Nord de la Grèce jusqu'à la rive droite du Danube, de son embouchure jusqu'à son affluent la Save. Nous sommes dans la partie septentrionale de l'ancienne Egéide, tout au moins de ce qu'il en reste, berceau du sous-genre.

Par sa sculpture et sa position géographique, il s'avère être le premier maillon de la branche occidentale avec *purpurascens*, aujourd'hui séparé de lui.

Les plis montagneux qui assuraient leur liaison se sont effondrés sous la poussée de la plaque africaine pénétrant sous l'Europe et toujours malheureusement en activité. Les reliefs cyclopéens surgis des eaux font aujourd'hui le bonheur des touristes mais n'ont pas fait celui d'Ulysse et encore moins celui des *purpurascens* - le premier tiers de ces reliefs qui assurait sa propagation s'est effondré, puis fut recouvert par la future Méditerranée.

Homère en rendait responsable la colère des Cyclopes !

Si *purpurascens* a été contraint de progresser linéairement pendant les périodes chaudes, processus d'une évolution lente, les populations d'*azurescens* se dirigeant vers le Nord ont eu le champ libre, se diversifiant selon leur capacité d'adaptation.

On peut observer que la sculpture la plus primitive se manifeste le plus fidèlement dans les contrées le plus au Sud. Vers le Nord les intervalles deviennent moins élevés, dans certains cas ils sont peu distincts mais toujours en ligne. Une certaine diversité s'est produite.

Quatorze petites sous-espèces ont été décrites dans l'ordre de leur distribution géographique dont huit sont présentées en images :

- *azurescens letellieri* BLUMENTHAL, 1976 - Mont Pangée, Grèce - (photo 37 - 26.6 mm);
- *azurescens bartoni* MARAN, 1930 - Macédoine - (photo 38 - 21.7 mm);
- *azurescens schardaghensis* APFELBECK, 1918 - Macédoine- (photo 39 - 24 mm);
- *azurescens merditanus* APFELBECK, 1918 - Montenegro - (photo 40 - 22.8 mm);
- *azurescens zabljakensis* EIDAM, 1927 - Montenegro - (photo 41 - 24.5 mm);
- *azurescens krajnensis* BORN, 1904 - Serbie - (photo 42 - 28.6 mm);
- *azurescens skombrosensis* EIDAM, 1927 - Sud Bulgarie - (photo 43 - 25.3 mm);
- *azurescens azurescens* DEJEAN, 1826 - Nord de l'ancienne Yougoslavie - (photo 44 - 31.7 mm).

Megodontus azurescens est aujourd'hui bloqué entre le Danube et la rive droite de la Save.

Au-delà, d'autres populations ont migré et se sont à la longue singularisées. L'une d'elles nous vaut le *germari*.

Megodontus germari STURM, 1815

Intervalles plus fins, peu élevés, toujours alignés. Corps allongé, plus bombé. Couleur noire, parfois brillante, bordures violettes ou bleues affectant souvent celles du pronotum.

Il dérive géographiquement d'*azurescens*, son ascendant logique. Bloqué entre la Save et la rive droite du Danube, il leur doit d'avoir sans doute assuré et préservé sa spéciation.

Actuellement, en zone frontière, des hybrides se produisent entre les deux espèces (photo 45 - 29 mm). Un de ses rameaux a franchi le Danube : *exasperatus*, serpentant jusqu'en Slovaquie, engendrant des hybrides avec *violaceus* (photo 46 - 27 mm).

Vers l'Ouest, passant par les Dolomites, *germari* gagne l'Italie.

Quinze sous-espèces sont citées par DEUVE sans compter les variétés. En images nous présentons les plus caractéristiques :

- *germari germari* STURM, 1815 - Vénétie, Carniole, Bosnie - (photo 47 - 27.9 mm) et Italie - (photo 48 - 27.3 mm);
- *germari exasperatus* DUFTSCHMID, 1812 - Autriche, Hongrie, Slovaquie - (photo 49 - 25 mm);
- *germari obliquus* THOMSON, 1875 - Yougoslavie, Hongrie - (photo 50 - 25.9 mm);
- *germari igmanensis* EIDAM, 1927 - Bosnie - (photo 51 - 27 mm);
- *germari pseudoviolaceus* KRAATZ, 1886 - Autriche, Hongrie, Slovaquie - (photo 52 - 25.2 mm);
- *germari styriensis* BREUNING, 1935 - Autriche - (photo 53 - 26.3 mm);
- *germari savinicus* HAMMER, 1906 - Alpes Saviniques - (photo 54 - 25.1 mm);
- *germari rombonensis* BERNAU, 1911 - Dolomites - (photo 55 - 24.6 mm);
- *germari pseudoneesi* MANDL, 1984 - Dolomites - (photo 56 - 27.6 mm);
- *germari neesi* HOPPE & HORNSCHUCH, 1825 - Suisse - (photo 57 - 24.4 mm);
- *germari buendneri* BREUNING, 1935 - Alpes des Grisons - (photo 58 - 26.1 mm);
- *germari fiorii* BORN, 1901 - Ligurie - (photo 59 - 29 mm);
- *germari dechambreii* COLAS, 1952 - Col de Tende - (photo 60 - 26.2 mm).

Encore plus à l'Ouest, avec persévérance il va jusqu'en France; nous présentons ce parcours en images :

- *germari pedemontanensis* BREUNING, 1935 - Piémont italien - (photo 61 - 28.5mm);
- *germari pedemontanensis* des Dolomites - (photo 62 - 25.5 mm);
- *germari pedemontanensis* du col de Finestre - (photo 63 - 27.6 mm);
- *germari pedemontanensis* du col de l'Arche - (photo 64 - 26.9 mm).

A la frontière française, il rencontre pacifiquement *purpurascens provincialis*.

De nombreuses formes hybrides ou rétrocroisées les honorent, mettant à l'épreuve la perspicacité de l'identificateur. Classement difficile en présence d'individus intermédiaires partageant les attributs des deux géniteurs. Difficulté qui se corse quand se mêle aux ambiguïtés un nouveau venu : *Megodontus picenus* VILLA, 1838. TARRIER (1975) qui avait bien étudié les formes déviantes, bâtardes, les groupait sous le qualificatif de "notomorphes".

Megodontus picenus VILLA, 1838

Mêlé à *germari* en Ligurie, il lui succède dans la botte italienne jusqu'à la région de Rome, s'accommodant aussi bien des Abruzzes que des basses plaines. Il relève l'attrait des *germari* par le dessus souvent plus coloré et brillant des individus.

En images trois sous-espèces :

- *picenus picenus* - d'Ancône - (photo 65 - 28.7 mm);
- *picenus liguriensis* BREUNING, 1932 - Ligurie - (photo 66 - 22 mm);
- *picenus romanus* BORN 1905 - environs de Rome - (photo 67 - 31 mm);

et quatre variantes :

- *piceus piceus* v. *bruschii* TARRIER, 1974 - Gran Sasso - (photo 68 - 22.7 mm);
- *piceus piceus* de Firenze - (photo 69 - 24.6 mm);
- *piceus piceus* de Toscane - (photo 70 - 29 mm);
- *piceus piceus* de Bologne - (photo 71 - 27.6 mm).

Leurs silhouettes ne s'écartent guère des *germari*, mais leur édéage allongé, droit et large seulement à l'extrémité relève plutôt de *violaceus*... *germari* arrivé plus tard aurait-il séparé un vieux rameau *violaceus* de *piceus* ?

Le soulèvement alpin a brouillé bien des cartes, et *piceus* a pu devenir une espèce.

Etrangement la Corse n'abrite pas de *Megodontus*. Il serait enrichissant d'en connaître les causes.

***Megodontus violaceus* LINNÉ, 1758**

Revenons au cours inférieur du Danube. Actuellement, sur la rive gauche, des populations se distinguent manifestement des *germari*. Leurs élytres à granulations irrégulières ne présentent plus ou que très rarement des intervalles alignés, leur édéage diffère.

Elles ont envahi jadis les pays d'Europe centrale. Comme elles sont très prolifiques, les espaces conquis sont devenus trop petits. Leurs métissages inévitables ont assuré une homogénéité incontestable de leur groupe et constitué la Ssp ou espèce *violaceus*.

Cinquante populations dont vingt sous-espèces sont citées dans la nomenclature de DEUVE.

Chez elles la couleur des gouttières n'est pas un critère distinctif, à l'opposé de *purpurascens*, gouttières vertes ou pourpre figurant dans une même population. Parmi les rares ssp à posséder des gouttières concolores, signalons les ssp *meyeri* à bordures rouge violacé, *pauli* à gouttières vertes et *saliburgensis herrmanni* à gouttières bleues. Certes les écarts de taille, les nuances de brillance et de sculpture - jusqu'à très lisses -, les singularisent mais c'est CLEU qui a permis de les différencier grâce à une étude poussée de leur édéage.

Les images ci-dessous donnent un aperçu de leur relative diversité :

- *violaceus meyeri* BORN, 1898 - Suisse et Autriche - (photo 72 - 23.7 mm);
- *violaceus violaceus* LINNÉ, 1758 - Allemagne, Autriche, Slovaquie (photo 73 - 25.5 mm);
- *violaceus muellerianus* BORN, 1902 - Autriche - (photo 74 - 20.9 mm);
- *violaceus pseudolaevigatus* BREUNING, 1935 - Moravie - (photo 75 - 26.1 mm);
- *violaceus candisatus* DUFTSCHMID, 1812 - Bohême - (photo 76 - 30.7 mm);
- *violaceus violaceus* v. *purpureomarginatus* LETZNER, 1850 - Slovaquie - (photo 77 - 29 mm);
- *violaceus psilopterus* KRAATZ, 1879 - Autriche, Allemagne, Bohême - (photo 78 - 28 mm);
- *violaceus lucidulus* BREUNING, 1935 - Transylvanie - (photo 79 - 24.9 mm);
- *violaceus rakosiensis* CSIKI, 1905 - Hongrie - (photo 80 - 24.1 mm);
- *violaceus carbonatus* SCHAUFUSS, 1882 - Petites Carpathes - (photo 81 - 25.7 mm);
- *violaceus niveus* GÉHIN, 1886 - (photo 82 - 24.7 mm);
- *violaceus andrejusicii* FISCHER, 1823 - Roumanie - (photo 83 - 25.4 mm);
- *violaceus andrejusicii* - plus coloré - Ukraine - (photo 84 - 28 mm);

- *violaceus wolffi* DEJEAN, 1826 - très lisse , brillant et bombé - Roumanie, Pologne, Nord-Ouest Sibérie - (photo 85 - 28.8 mm);
- *violaceus mehelyi* GANGLBAUER 1896 - Transylvanie, Pologne - (photo 86 - 27.5 mm);
- *violaceus pseudoarcticus* v. *arcticus* SPARRE-SCHNEIDER, 1888 - Laponie - (photo 87 - 24.5 mm).

CONSTATATIONS

Les six espèces ou Sous-espèces *azureuscens*, *purpurascens*, *mixtus*, *violaceus*, *germari*, *picens*, dont les particularités viennent d'être relatées, font bien preuve d'une parenté qui n'échappe pas. C'est celle-ci d'ailleurs qui sème le doute concernant leur statut.

Tout conduit à penser qu'elles dérivent d'une même branche des *Megodontus*, dont *azureuscens* serait l'origine, en raison de sa sculpture et de sa situation géographique dans le berceau du sous-genre lui-même.

Sur leur frontière toutes engendrent des hybrides :

- *azureuscens* x *germari*
- *germari exasperatus* x *violaceus*
- *violaceus meyeri* x *purpurascens*
- *violaceus salisburgensis herrmanni* x *purpurascens*.

Les formes hybrides ne peuvent être interprétées comme formes de transition. Le

passage d'une espèce à l'autre s'est effectué dans des temps très reculés. Depuis, leur spéciation plus ou moins avancée assure à chacune une incontestable identité, sans avoir abouti à l'isolement sexuel total - il est raisonnable cependant de les tenir comme espèce.

Contrariant cette homogénéité, deux espèces, presque entièrement dans l'ancien territoire yougoslave, font exception :

Megodontus caelatus FABRICIUS, 1801 et *Megodontus croaticus* DEJEAN, 1826.

Leur *habitus* d'un autre style les rattache sans hésitation à une autre branche des *Megodontus*. De taille grande à très grande, leur dessus noir, bleu, violacé ou vert, elles présentent étrangement deux mêmes formes de sculpture, régulière ou irrégulière, plus évoluée, suivant les populations. Elles se côtoient sans se croiser, semble-t-il, satisfaisant au comportement des soeurs jumelles.

Megodontus caelatus

Megodontus caelatus occupe aussi l'Albanie. Il vit entre le Piémont des Alpes Dinariques et la côte Adriatique, il a pénétré quelque peu en Italie dans le Frioul.

Deux grandes Sous-espèces se remarquent :

Ssp *caelatus*, de sculpture irrégulière, entièrement noir, de 30 à 40 mm. Elle compte cinq ssp faibles (DEUVE).

Sont présentées en images :

- *caelatus caelatus* - Carniole, Frioul - (photo 88 - 40 mm);
- *caelatus schreiberi* KRAATZ, 1877 - élytres violacés - Bosnie, Vénétie - (photo 89 - 30.7 mm);
- *caelatus metalkanus* APFELBECK, 1919 - élytres verts - Montenegro, Albanie - (photo 90 - 33.9 mm);

Ssp *dalmatinus* DUFTSCHMID, 1812 - sculpture régulière, intervalles alignés mais discontinus. Elle compte quatre ssp faibles de 30 à 45 mm (DEUVE).

Sont présentées en images :

- *dalmatinus dalmatinus* - Dalmatie, - (photo 91 - 31.9 mm);
- *dalmatinus procerus* REITTER, 1885 - le plus grand, couleur souvent pourprée - côtes Dalmates, Albanie - (photo 92 - 40 mm).

Megodontus croaticus

Il suit partiellement *caelatus*, mais en altitude, sans pénétrer, en raison de cette exigence, en Italie. De taille plus petite de 26 à 37 mm, il possède la même palette de coloris.

DEUVE lui accorde treize sous-espèces; sont présentées en images les plus représentatives :

- *croaticus croaticus* - à sculpture irrégulière et grossière - Bosnie - (photo 93 - 28.9 mm);
- *croaticus bosnicus* APFELBECK, 1890 - sculpture peu régulière - Sud Bosnie - (photo 94 - 25.4 mm);
- *croaticus durmitorensis* APFELBECK, 1904 - sculpture régulière - Montenegro, Albanie - (photo 95 - 28.8 mm).

DARNAUD *et al.* (1984) fournit une étude très détaillée de ces deux espèces. Etude d'autant plus intéressante qu'elle aborde l'existence possible d'une parenté avec l'espèce *bonvouloiri* CHAUDOIR, 1863, de l'Egée méridionale.

Ceci nous entraîne dans la deuxième partie de cet aperçu.



LE GRAND ENSEMBLE ORIENTAL

Une parenthèse ...

La disparité morphologique de ses espèces contraste avec le peu de fantaisie des espèces européennes, *caelatus* et *croaticus* exceptés. A première vue on douterait de leur appartenance au même sous-genre. D'ailleurs certains auteurs ont créé des sous-genres souvent monospécifiques qu'il est bon de rappeler pour éviter les confusions, car encore utilisés.

Par exemple :

- *violaceus* représentait le sous-genre *Proteocarabus* GÉHIN, 1876;

- *schoenherri* le sous-genre *Pachycranius* THOMSON, 1876, ou *Pachycranion* SOLIER, 1848;

- *ermaki* le sous-genre *Carabulus* LUTSHNICK, 1924;

- *septemcarinatus* le sous-genre *Aulonocarabus* GÉHIN, 1876;

- *vietinghoffi* le sous-genre *Nobicarabus* KWON & LEE, 1984.

Pour éviter d'avoir bientôt autant de sous-genres que d'espèces, SOLIER, le premier en 1848, en a réuni la plupart dans le sous-genre *Megodontus* qu'il créait.

BREUNING, poussant plus loin le souci de rassembler, fait de *Megodontus* une section du grand sous-genre *Procrustes*, la distinguant d'après deux critères :

- soies latérales du pronotum distinctes;
- dent du menton souvent large et saillante vers le bas, jamais étirée en lame verticale, très saillante et pointue.

Finalement, c'est DEUVE qui a rendu au *Megodontus* son statut, le complétant, excluant cependant deux espèces chinoises introduites par BREUNING - *promachus* BATES, 1891, et *taliensis* FAIRMAIRE, 1888 - qu'il estime devoir constituer en deux autres sous-genres.

Les critères retenus liant typologiquement les *Megodontus* proviennent-ils de

combinaisons de gènes indissociées depuis l'origine ? Dans ce cas, probable, les espèces de ce sous-genre doivent dériver d'une population mère dont les développements au cours des temps peuvent être symbolisés par ceux d'un arbre, mais d'un arbre exceptionnel dont les ramifications ne porteraient pas les mêmes fruits.

Comment se fait-il que certaines populations restent conservatrices tandis que d'autres manifestent une étonnante capacité à se diversifier ? Et quel mécanisme est alors en jeu ?

Les progrès constants de la biologie et de la génétique nous en proposent l'explication, mais de plus en plus savante. Tirons-en, le plus simplement, l'essentiel.

Sur le plan de l'individu, l'apparition de la reproduction sexuée a remplacé peu à peu la reproduction par dédoublement de l'organisme (scissiparité). Vieille de plus d'un milliard d'années, ses mécanismes ne sont découverts que depuis peu par MENDEL. Elle offre un univers sans fin, progrès immense, source de la diversité. La reproduction devient dès lors une création, celle d'un être unique portant à égalité la moitié des gènes de ces deux géniteurs. Il est l'élu, au hasard, d'un nombre presque infini de possibilités.

Sur le plan des populations, la découverte des facteurs induisant leur disparité par le jeu des combinaisons chromosomiques, des erreurs de copie, des modifications inégales des organes, et, surtout chez les invertébrés, des mutations, sont considérées comme la cause primordiale de l'innovation.

Pour nos Carabes comment cela se traduit-il sur le terrain ?

A la périphérie de l'aire d'une espèce, il arrive que des populations, à court de

ressources, s'évadent pour survivre. Dès le départ il est évident que leur effectif ne peut être identique. Chez chacune joue la loterie de la reproduction. A la longue les écarts s'accumulent si aucun contact entre elles n'intervient.

Un beau jour, une mutation dominante gagne au cours de quelques générations l'effectif d'une de ces populations. Une révolution génétique s'est produite. La population devient une espèce naissante. Elle s'isole sexuellement, progressivement, protégeant et stabilisant son identité nouvelle. Une cassure semble s'être produite. C'est ce qui nous fait considérer les espèces qui nous entourent comme brutalement séparées. Si un pas décisif ne s'était pas accompli, la population, quelle

que soit sa transformation, serait restée dans les normes de l'espèce mère.

Au cours des âges géologiques, ces processus n'ont fait que se multiplier. Ne nous étonnons plus qu'aujourd'hui la fantaisie excelle ! Un facteur cependant s'est avéré nécessaire, l'isolement sexuel, facilité par l'isolement géographique.

Ce grand ensemble oriental, formant la deuxième branche dont nous allons parcourir quatre régions, a justement offert aux populations conquérantes cet avantage déterminant : chaînes de montagnes, plateaux, steppes, toundras, taïgas ont grand ouvert leurs portes à la créativité.

Parcourons-les.

Moyen Orient

Nous y retrouvons l'espèce *bonvouloiri* CHAUDOIR, 1863, en Anatolie dont les liens avec les deux espèces européennes, *caelatus* et *croaticus*, avaient été évoqués. La similitude de leurs silhouettes dénonce une parenté, l'appartenance à une même branche.

Or *bonvouloiri* hante aujourd'hui les plis qui longent la Mer Noire entre Ordu et Artvin, au Nord Est de la Turquie ! La grande distance qui les sépare déconcerte : cette branche a dû être continue, mais à quelle époque ? Elle doit être relativement récente car jusqu'au Tortonien, le grand sillon transégéen séparait l'Egée septentrionale de l'Egée méridionale.

C'est donc à partir de cette époque où les insectes ont pu migrer, que cette branche a dû s'installer dans les deux Egéides. Par la suite, dans la logique des bouleversements toujours actifs de cette région, les plis qui assuraient leur continuité se sont effondrés, reléguant *caelatus* et *croaticus* à l'Ouest, et *bonvouloiri* en Egée méridionale à l'est.

Aujourd'hui *bonvouloiri* présente cinq petites sous-espèces et six variations malgré la relative exigüité de son aire. De grande taille - 30 à 40 mm, elles témoignent d'une uniformité qui caractérise des populations souvent en contact. Les images en font foi, par exemple :

- *bonvouloiri bonvouloiri* CHAUDOIR, 1863 - Trabzon (Anatolie) - (photo 96 - 32 mm);
- *bonvouloiri fortunatus* HEINZ, 1970 - Artvin (Anatolie) - (photo 97 - 40.8 mm);
- *bonvouloiri graciliformis* BREUNING, 1964 - Ordu - (photo 98 - 36.7 mm);
- *bonvouloiri casalei* CAVAZZUTI, 1986 - Giresun (Anatolie) - (photo 99 - 28.8 mm).

Cette branche ne s'était pas arrêtée en Anatolie. Pendant les périodes favorables, elle a pu rejoindre les plissements iraniens septentrionaux, engendrant peu à peu deux espèces magnifiques : les espèces *stroganowi* ZOUBKOF, 1837, et *persianus* ROESCHKE, 1896, restées un certain temps dans l'oubli. Durant leur spéciation leurs populations, encore interfertiles, se

sont croisées produisant des populations métisses attribuées selon les auteurs à l'une ou l'autre espèce, d'où des interprétations différentes.

***Megodontus stroganowi* ZOUBKOF, 1837**

Suivant les auteurs, *stroganowi* compterait jusqu'à sept sous-espèces dont une récente, présentées en photos:

- *stroganowi stroganowi* - Astrabad, (Iran) - (photo 100 - 28.9 mm);
- *stroganowi tiedemanni* BREUNING, 1935 - Gilan (Iran) - (photo 101 - 35.9 mm);
- *stroganowi morgani* LAPOUGE, 1907 - Iran - (photo 102 - 32 mm);
- *stroganowi ebrahimi* DEUVE, - (photo 103 - 35.4 mm);
- *stroganowi mofidii* SARI - Iran - (photo 104 - 25 mm);
- *stroganowi galugahensis* LASSALLE, 2001 - (photo 105 - 27.1 mm);
- *stroganowi heinrichi* MANDL, 1966 - rattachée à *persianus* par DEUVE - (photo 106 - 31.8 mm)

***Megodontus persianus* ROESCHKE, 1896**

D'après DEUVE, cette espèce compterait trois sous-espèces (dont *morgani* et *heinrichi* attribuées par d'autres auteurs à *stroganowi*), plus trois variétés.

Présentées en images:

- *persianus persianus* - Gilan - (photo 107 - 34.1 mm);
- *persianus persianus* v. *espeyliensis* DEUVE - Iran - (photo 108 - 33,2 mm);
- *persianus persianus* v. *heydastensis* DEUVE - (photo 109 - 32.3 mm).

C'est LASSALLE (2001) qui a ravivé l'intérêt pour ces deux espèces grâce à ses prospections, sur la clarification desquelles il donne son point de vue. A signaler leur ressemblance étonnante avec les espèces européennes : *croaticus* et *caelatus*, par exemple : *caelatus metalkanus* et *stroganowi mofidii* (voir photos 90 et 104).

Europe orientale et Russie occidentale

Quatre espèces bien sédentarisées font preuve chacune d'une singularité manifeste.

***Megodontus planicollis* KÜSTER, 1846**

Elle ne se trouve qu'en Transylvanie. BREUNING décrit le type avec des intervalles très élevés - 23 à 31 mm.

Sa sous-espèce *verae* CSIKI, 1905 - (photo 110 - 21.4 mm) présente des intervalles peu élevés, alignés, plutôt homodynames, donc plus primitive. Sa silhouette la rapproche de certains *azurescens*, invitant à supposer qu'elle en serait un rameau solitaire à rattacher à la branche occidentale.

Il est difficile de s'en procurer.

Les trois autres espèces, après *caelatus* et *croaticus*, représentent par leur situation celles du début de la branche orientale.

***Megodontus gyllenhali* FISCHER, 1827**

Cette espèce encore peu évoluée, de taille entre 26 et 32 mm, est prisonnière de la Crimée, cette antique et tragique Tauride, étranglée entre la Mer Noire et la Mer d'Azov - (photo 111 - 26.9 mm).

***Megodontus exaratus* QUENSEL, 1806**

Inféodée au Caucase, c'est l'espèce la plus excentrique : primaires costiformes dominant les élytres, stries minuscules en pointillés, dessus noirâtre, parfois lavé de vert ou de bleu - 22 à 27 mm.

Huit populations très voisines se sont dispersées sur les différents reliefs caucasiens. De stations variées, sont présentées en images les populations suivantes :

- *exaratus exaratus* - Nord Caucase - (photo 112 - 26 mm);
- *exaratus prahwei* LUTSHNIK, 1909 - Caucase central - (photo 113 - 25 mm);
- *exaratus lebedewi* LUTSHNIK, 1927 - en basse altitude - (photo 114 - 21.8 mm);
- *exaratus exaratus* v. *montanus* - (forme alticole) - (photo 115 - 22.5 mm);
- *exaratus exaratus* - Caucase occidental - (photo 116 - 24.6 mm).

***Megodontus septemcarinatus* MOTCHOULSKY, 1840**

Morphologiquement la réplique d'*exaratus*, mais de taille plus grande: de 30 à 41 mm. Occupe le Sud du Caucase, la Transcaucasie, quelque peu le Nord Est de l'Anatolie, les stations basses et la forêt.

Six populations, très proches, sont décrites, deux présentées en images:

- *septemcarinatus septemcarinatus* du Caucase - (photo 117 - 30.8 mm);
- *septemcarinatus septemcarinatus* d'Anatolie - (photo 118 - 32.9 mm).

Russie centrale

Un *violaceus* égaré : *aurolimbatus* DEJEAN, 1829 - (photo 119 - 21 mm), nous amène de la Russie occidentale à la Russie centrale.

En ma possession un joli petit carabe : *violaceus aurolimbatus* venant du Transoural, seuil qui sépare l'Oural du Nord et l'Oural du Sud. De forme ovale, gouttières vert doré ou violacées, sculpture constituée de grains fins, plutôt alignés, dont l'évolution s'est différenciée de celle de *violaceus*, son voisin le plus proche: *violaceus andrejuscii* d'Ukraine.

Mes *aurolimbatus* ne sont pas gratifiés de la couleur rouge vif ou bleu intense de leurs élytres signalée par BREUNING. L'ont-ils atteinte plus à l'Est où ils ont été découverts jusque dans la haute vallée de l'Ob ? Quoi qu'il en soit, *aurolimbatus* nous conduit dans une région d'où paraissent s'être dispersées six espèces selon six rameaux de la branche orientale.

Parmi ces espèces, quatre surprennent par leur petite taille et leur sculpture présentant des primaires saillants, interrompus par des intervalles faibles, en segments cunéiformes. Ce sont les pygmées des *Megodontus*, entre 17 et 21 mm, de l'ancien sous-genre *Carabulus*, fréquentant plutôt l'altitude.

- *obovatus obovatus* FISCHER, 1827 - Type de Kusnek Altai - (photo 120 - 17.3 mm);
- *danilevskii danilevskii* OBYDOV, 1993 - Mont Sajan - (photo 121 - 19.8 mm);

- *danilevskii* v. *viridicans* OBYDOV, 1993 - (sous-espèce *d'ermaki* pour DEUVE).- Mont Sajan - (photo 122 - 16.7 mm);
- *ermaki ermaki* LUTSHNIK, 1924 - vallée de l'Enisei jusqu'à l'embouchure - (photo 123 - 17.6 mm);
- *leachi leachi* FISCHER, 1823 - près des sources de l'Irtych (ou Irtyz - affluent de l'Ob) - (photo 124 - 17.6 mm);
- *leachi panzeri* DEJEAN, 1829 - sources de l'Irtych - (photo 125 - 21.5 mm).

Les deux autres espèces de taille assez grande à grande ont une sculpture plus fidèle à l'origine, aux intervalles alignés en grains fins à très fins. Autre rameau de la branche orientale formant l'ancien sous-genre *Pachycranion*.

***Megodontus imperialis*, FISCHER 1823**

Magnifique espèce de taille assez grande : 25 à 29 mm - (photo 126 - 26 mm), localisée à l'Est du Kazakhstan, région de Kamenogorsk et de Zyrganovsk près des sources de l'Irtych. Elle ne serait plus présente dans la région de Bernaul sur l'Ob, anciennement citée.

***Megodontus schoenherri* FISCHER 1823**

Espèce plus grande, de 27 à 34 mm, qui a gagné la Sibérie occidentale, entre le cours moyen de la Volga et les sources de l'Oural - (photo 127 - 26.9 mm).

Elle semble cependant avoir pour point de départ ses stations sur l'Ob et l'Enisei représentés par : *schoenherri sajanus* BREUNING, 1927 - (photo 128 - 28.3 mm).

Des jalons sont encore à découvrir...

En suivant ces espèces et en particulier ces merveilleux pygmées, nous atteignons les contrées les plus orientales, dernière étape.

Les contrées orientales

Dans ces immensités sibériennes, russes, coréennes, chinoises et japonaises, le sous-genre *Megodontus* n'est représenté que par trois espèces : une continentale, les deux autres insulaires.

***Megodontus viettinghoffi* ADAMS, 1812**

Si l'on compare des individus de cette espèce aux *schoenherri sajanus*, on ne peut manquer de faire un rapprochement; *viettinghoffi* semble avoir pris le relais dans la course persévérante des *Megodontus* vers l'extrême Est. Même silhouette aux couleurs de plus en plus chatoyantes, intervalles d'abord alignés en pointillés puis devenant irréguliers, taille voisine.

La nomenclature de DEUVE lui attribue deux grandes Sous-espèces fortes : *Ssp viettinghoffi* et *Ssp bowringi*, composées de ssp faibles; elles ont suivi trois directions.

Au Nord :

- *Ssp viettinghoffi* - type de Yukust sur la Lena, a gagné les zones froides sibériennes - (photo 129 - 27 mm).

Une ssp a même atteint l'Alaska, trouvée en 1995 par OBYDOV dans les environs d'Umiat et nommée bien sûr *viettinghoffi alaskanus*. Découverte confirmée par IMURA & MIZUSAWA, GHIRETTI (1997), KLEINFELD & SEHÜTZE (1998).

La station de *vietinghoffi* la plus à l'Ouest est la vallée du petit fleuve côtier Hatanga qui se jette dans la Mer de Laptev.

Au Sud :

- la sous-espèce *vietinghoffi fulgidus* FISCHER, 1927, longe la vallée de l'Amour jusqu'à son embouchure, présente au Nord de l'île Sakhaline - (photo 130 - 22.4 mm).

Une autre sous-espèce *vietinghoffi inhumeralis* BREUNING, 1964, a pénétré en Corée - (photo 131 - 27.5 mm).

En zone intermédiaire :

- la grande Sous-espèce *bowringi* CHAUDOIR, 1863, s'étend de la région en bordure Ouest du Lac Baïkal jusqu'en Corée - (photo 132 - 25 mm), signalée en Chine mandchoue Province de Jilin - (photo 133 - 22.5 mm).

Deux de ses sous-espèces longent la côte du Pacifique au Sud de Vladivostock :

- *vietinghoffi caesareus* SEMENOV, 1906 - (photo 134 - 26.9 mm);
- *vietinghoffi moltrechtii* SEMENOV, 1907 - 23 à 38 mm.

L'ensemble de cette espèce semble avoir emprunté les coloris de la palette chinoise et japonaise qui embellissent *Coptolabrus* et *Acoptolabrus*, dont le bleu céleste et le vert céladon. Ce même vert et un vermeil doré métallique agrémentent les *Megodontus* japonais que nous allons aborder.

Mais, auparavant, aiguisons notre curiosité devant la petite espèce inféodée à l'île Sakhaline : *Megodontus avinovi* SEMENOV et ZNOJKO, 1932 - (photo 135 - 20.4 mm).

Son architecture rappelle celle des *Acoptolabrus* coréens mais en rien celle de son voisin le plus proche, son cousin *vietinghoffi*; en revanche elle rappelle celle de nos pygmées *avinovi*; appartient-elle à leur rameau malgré l'espace qui les sépare ?

Le temps a effacé bien des traces ! Parfois, fort heureusement, c'est un jalon caché qui attend l'entomologiste.

***Megodontus kolbei* ROESCHKE, 1897**

C'est notre dernière espèce. Citée d'abord de Chine, sans précision, elle ne figure aujourd'hui que dans l'île Hokkaido et les îles Kouriles méridionales.

Ses populations, nombreuses par rapport à l'exiguïté de leur aire, sont très semblables mais leurs livrées nuancées ne nous lassent pas de les admirer. Leur sculpture également très éloignée de leur cousin continental témoigne d'une spéciation très particulière : primaires costiformes de couleur noire, très distincts, entre lesquels secondaires et tertiaires brillent sur fond vert ou vert bronzé, en petits pointillés plus ou moins alignés - 20 à 23 mm.

DEUVE en signale douze petites sous-espèces et une natio. En voici cinq bien représentatives :

- *kolbei kolbei* ROESCHKE, 1897 - Kushina Hokkaïdo - (photo 136 - 22.4 mm) ;
- *kolbei hidakamontanus* ISHIKAWA, 1965 - Hokkaïdo - (photo 137 - 22.7 mm);
- *kolbei kuniakii* ISHIKAWA, 1971 - Hokkaïdo - (photo 138 - 22.7 mm);
- *kolbei aino nitidipunctatus* ISHIKAWA, 1966 - Hokkaïdo - (photo 139 - 25 mm);
- *kolbei yubariensis* ISHIKAWA, 1966 - Hokkaïdo - (photo 140 - 22.8 mm).

On notera que les primaires sont généralement non interrompus; cependant ils le sont chez certains individus et BREUNING avait utilisé ce critère pour séparer *aino* ROST, 1908, de *kolbei*.

Une question se pose : comment cette espèce a-t-elle pu peupler ces îles et quand ?

Son haut degré de spéciation a dû nécessiter des millions de générations bien que l'isolement insulaire accélère ce processus. On sait que pendant le tertiaire, le Japon et son chapelet d'îles ont été reliés au continent à plusieurs reprises, ce qui a permis aux ancêtres de *kolbei* de les atteindre... à "quatre" pattes ! Cela s'est sans doute passé au tout début.

Il semblerait que l'Océan Pacifique ait mis un terme à cette prodigieuse épopée. Eh bien non. L'aventure continue en Alaska. Un *vietinghoffi* vient d'y être découvert, nous l'avons signalé plus haut. Y est-il parvenu pendant une régression marine ou lors de transits ?

Quoi qu'il en soit, les *Megodontus* peuvent poursuivre leur route.



REFLEXIONS

L'intérêt de cette épopée se prolonge aussi par ses révélations.

- L'évidence de deux processus d'évolution :
- l'un lent, peu diversifié et conservateur dont les espèces ont eu du mal à se différencier la branche européenne;
- l'autre, surprenant par sa diversité et sa fantaisie - la branche orientale.

- La vision de la constitution d'un sous-genre à partir de son origine, multipliant ses rameaux, comme un arbre sa ramure à la conquête du ciel. La présentation des photos dans l'ordre de la répartition des espèces sur le terrain le met en évidence. On comprend ainsi comment la moindre population revêt alors une importance certaine : elle marque une étape.

Aussi l'engouement du prospecteur redouble. Toute découverte complète non seulement une collection ou un inventaire mais fournit bien plus : un élément aidant à la reconstitution d'un puzzle.

Et il y a toujours du nouveau à découvrir. Chaque année peut nous en procurer la joie.

Depuis 1995 OBYDOV a fait progresser la nomenclature des *Megodontus* orientaux. Plusieurs ssp trouvées, dont l'inattendue *alaskanus* déjà citée.

En photos quatre taxons de ma collection :

- *leachi klimentoi* OBYDOV, 1998
- (photo 141 - 22.5 mm);
- *leachi surakovi* OBYDOV, 1995
- (photo 142 - 16 mm);
- *shoenherri chakanicus* OBYDOV, 1995
- (photo 143 - 29.5 mm);
- *shoenherri sangilenus* OBYDOV, 1996
- (photo 144 - 24 mm).

et une nouvelle espèce trouvée au Kazakhstan, voisine d'*imperialis* :

- *Megodontus scrymsaktensis*, OBYDOV, 1998.

Dans notre Europe, même en France et en Espagne, des lacunes demeurent, à combler. Pierre MAUX n'a-t-il pas déniché, tout à l'Ouest de la Province de Burgos, un nouveau rameau de l'espèce *purpurascens*, vestige égaré d'une ancienne migration ?

Ce nouvel objectif, l'arbre généalogique, que ce regard sur les *Megodontus* nous a suggéré, offre à l'entomologiste un nouveau champ d'action.

Plus de 80 sous-genres attendent ...

Il est nécessaire cependant de s'assurer que les apparences de parenté que semble nous révéler la morphologie soient en harmonie avec la réalité génétique. A cette fin deux disciplines scientifiques, en voie d'utilisation, s'activent pour nous apporter ces certitudes :

- la morphométrie capable de reconnaître, dans les cas les plus délicats, à quelle population appartient tel individu, même perdu dans un flacon;
- la pratique de l'ADN, susceptible de préciser avec un optimum d'exactitude les degrés de parenté.

Ces disciplines exigent une excellente connaissance du terrain et un échantillonnage suffisant de chaque population étudiée. La tâche est grande mais les perspectives ne le sont pas moins. Il va de soi qu'une large participation des amateurs est nécessaire, voire indispensable.

Aussi j'espère que cette histoire mi-imaginée des *Megodontus*, mais qui n'en existe pas moins dans la nature, plaidera en faveur de cet objectif passionnant :

" rechercher l'origine des sous-genres, suivre l'évolution de leurs espèces suivant les filiations, discerner la cohérence du vivant sous son aveuglante complexité "

Pierre MEYER
Toulouse janvier 2003

BIBLIOGRAPHIE

- BREUNING S., 1978 - Monographie der Gattung *Carabus* R. II.
- CAUBET F. & MEYER P., 1998 - La saga du *Megodontus purpurascens*. *Rutilans* I - 2 : 32-45.
- CLEU H., 1965 - Les variations évolutives du groupe des *Megodontus violeceus* en Europe occidentale et Centrale. *Annales Société Entomologique de France*, X (1) : 29-56.
- DARNAUD J., LECUMBERRY M. & BLANC R., 1979 - *Megodontus purpurascens*. *Iconographie entomologique*, planche 8 -
- DARNAUD J., LECUMBERRY M. & BLANC R., 1984 - *Megodontus caelatus* et *croaticus*. *Iconographie entomologique*, planche 17 -
- DEUVE Th., 1991 - Nomenclature taxonomique du genre *Carabus* : 153-160.
- DEUVE Th., 1994 - Classification du genre *Carabus* : 250-258.
- FOREL J. & LEPLAT J., 1995 - Les Carabes de France : 207-231.
- JEANNEL R., 1942 - Génèse des Faunes terrestres.
- LASSALLE B., 2001 - Contribution à la connaissance des *Megodontus* d'Iran. *Lambillionea* : 372-374.
- MAUX P., 1995 - Description d'une nouvelle sous-espèce de *Carabus (Megodontus) purpurascens*. *Lambillionea* : 123-125.
- MAYR E., 1974 - Populations, espèces, évolution.
- MEYER P., 1996 - *Megodontus purpurascens curichalceus alainsis* nova. *R.A.R.E* V-1 : 10
- OBYDOV, 1999 - Révision des *Megodontus* orientaux : 83-130.
- PRUNIER D., 1997 - Iconographie des Carabidae français (8^{ème} note) *ACOREP* 30 : 129-133
- RUFFIER J., 1982 - Traité du vivant.
- TARRIER M., 1975 - Le dilemme des *Carabus (Megodontus) purpurascens* à relief élytral en voie d'évolution. *Carabologia* 1: 5-19.



INDEX DES TAXONS

aino	26		heinrichi	23	106	provincialis	14	27
alainsis	15	31	hermanni	11	5	pseudoarcticus	15	
alaskanus	25		heydashitensis	23	109	pseudofulgens	11	7
andrejuscii	18	83-84	hidakamontanus	26	137	pseudolaevigatus	18	75
arcticus	19	87	ibericus	12	18	pseudomuelleri	14	
asperipennis	12		igmanensis	17	51	pseudoneesi	17	56
asperulus	13		imperialis	25	126	pseudoviolaceus	17	52
asturiensis	15	34	inhumeralis	26	131	psilopterus	18	78
aurichalceus	15	32	klimentoi	29	141	purpurascens	12	21
aurolimbatus	24	119	kolbel	26	136	purpureomarginatus	18	77
avinovi	26	135	krajnensis	16	42	rakosiensis	18	80
azurescens	16	44	kumiakii	26	138	romanus	17	67
baetemensis	11	6	laevicostatus	12	13	rombonensis	17	55
bartoni	16	38	leachi	25	124	sajanus	25	128
bicinctus	12	12	lebedewi	24	114	salisburgensis	11	
bonvouloiri	12	96	letellieri	16	37	sangilenus	29	144
bosnicus	16	94	ligneus	12	16	savinicus	17	54
bowringi	22	132-133	liguriensis	17	66	sarymsaktensis	29	
bruschii	18	68	lucidulus	18	79	schardaghensis	16	39
buendneri	17	58	lugensis	15	35	schoenherri	25	127
caelatus	19	88	marinae	15	36	schreiberi	18	89
caesareus	26	134	mehelyi	19	86	septemcarinatus	24	117-118
candisatus	18	76	merditanus	16	40	skombrosensis	16	43
carbonatus	18	81	metalkanus	19	90	sollicitans	11	1
casalei	22	99	meyeri (France)	11	2	stroganowi	23	100
centralis	11	15	meyeri (Europe)	18	72	styriensis	17	53
chakanicus	29	143	mixtus	13	25	subcrenatus	12	20
crenatus	12	19	molfidii	23	104	subfulgens	12	17
croaticus	20	93	moltrechti	26		surakovi	29	142
cyaneocinctus	11	8	montanus	24	115	thorencicus	14	29
cyaneolimbatus	9	26	morgani	23	102	tiedemanni	23	101
dalmatinus	16	91	muelleri	14	30	verae	23	110
danilevskii	20	121	muellerianus	18	74	vietinghoffi	25	129
dechambrei	13	60	neesi	17	57	viridicans	25	122
durmitorensis	16	95	neomixtus	14	28	viridilucens	11	9
ebrahimi	19	103	nitidipunctatus	26	139	violaceus	18	73
ermaki	21	123	niveus	18	82	wolffi	19	85
espeyliensis	19	108	obliquus	17	50	yubariensis	26	140
europae	11	33	obovatus	24	120	zabljakensis	16	41
exaratus	20	112-116	osismius	12	14			
exasperatus	13	49	ottonis	11	3	HYBRIDES NON DÉNOMMÉS		
fiorii	13	59	palliardi	13	22	meyeri		
fortunatus	18	97	panzeri	25	125	x purpurascens	13	23
fulgens	7	10	pauli	11	4	hermanni		
fulgidus	26	130	pedemontanensis	17	61/64	x purpurascens	13	24
galugahensis	23	105	persianus	23	107	azurescens		
germari	17	47-48	piceus	17	65-69/71	x germari	17	45
gerundensis	11	11	planicollis	23		germari exasperatus x		
graciliformis	22	98	prahwei	24	113	violaceus	17	46
gyllenhali	24	111	procerus	20	92			

N.B.

• Les numéros après le taxon indiquent : pour le premier la page où celui-ci est cité dans le texte, pour le ou les suivants le ou les numéro(s) de(s) photo(s).

• Ci-dessus et en légende des photos, les noms inscrits en caractères gras indiquent les espèces, au sens de ce document, en caractères maigres les Sous-espèces ou sous-espèces, en caractères italiques les variétés, formes individuelles ou hybrides.

• La taille mentionnée dans le texte ou figurée par un trait vertical à droite des photos, est celle du spécimen représenté et non une moyenne du taxon



1 **violaceus sollicitans**



2 **violaceus meyeri**



3 **violaceus ottonis**



4 **violaceus pauli**



5 **violaceus salisburgensis hermanni**



6 **pupurascens baeterrensis**



7 **pupurascens pseudofulgens**



8 **pupurascens pseudofulgens cyaneocinctus**



9 **pupurascens viridilucens**
p. pseudofulgens X p. gerudensis



10 *purpurascens fulgens*



11 *purpurascens gerudensis*



12 *purpurascens bicinctus*
p. pseudofulgens X *p. baeterrensis*



13 *purpurascens laevicostatus*



14 *purpurascens osismius*



15 *purpurascens centralis*



16 *purpurascens ligneus*



17 *purpurascens subfulgens*



18 *purpurascens ibericus*



19 **purpurascens purpurascens**
crenatus



20 **purpurascens purpurascens**
subcrenatus



21 **purpurascens purpurascens**



22 **purpurascens purpurascens**
palliardi



23 *hybride*
v. meyeri X purpurascens



24 *hybride*
salisburgensis hermanni X purpurascens



25 **mixtus mixtus**



26 **mixtus cyaneolimbatus**



27 **purpurascens provincialis**



28 *hybride
neomixtus*



29 *purpurascens provincialis
thorencicus*



30 *purpurascens muelleri*



31 *purpurascens aurichalceus
alainsis*



32 *purpurascens aurichalceus*



33 *purpurascens aurichalceus
europae*



34 *purpurascens aurichalceus
asturiensis*



35 *purpurascens aurichalceus
lugensis*



36 *purpurascens marinae*



37 *azurescens letellieri*



38 *azurescens bartoni*



39 *azurescens shardaghensis*



40 *azurescens merditanus*



41 *azurescens zbljakensis*



42 *azurescens krajnensis*



43 *azurescens skombrosensis*



44 *azurescens azurescens*



45 *hybride
azurescens X germari*



46 *hybride*
germari exasperatus X *violaceus*



47 *germari germari*
(Vénétie)



48 *germari germari*
(Italie)



49 *germari exasperatus*



50 *germari obliquus*



51 *germari igmanensis*



52 *germari pseudoviolaceus*



53 *germari styriensis*



54 *germari savinicus*



55 **germari rombonensis**



56 **germari pseudoneesi**



57 **germari neesi**



58 **germari buendneri**



59 **germari fiorii**



60 **germari dechambreii**



61 **germari pedemontanensis**
(Piémont italien)



62 **germari pedemontanensis**
(Dolomites)



63 **germari pedemontanensis**
(col de Finestre)



64 *germari pedemontanensis*
(Col de l'Arche)



65 *picenus picenus*
(Ancôme)



66 *picenus liguriensis*



67 *picenus romanus*



68 *picenus picenus bruschii*



69 *picenus picenus*
(Firenze)



70 *picenus picenus*
(Toscane)



71 *picenus picenus*
(Bologne)



72 *violaceus meyeri*



73

violaceus violaceus



74

violaceus muellerianus



75

violaceus pseudolaevigatus



76

violaceus candidatus



77

*violaceus violaceus
purpureomarginatus*



78

violaceus psilopterus



79

violaceus lucidulus



80

violaceus rakosiensis



81

violaceus carbonatus



82

violaceus niveus



83

violaceus andrejuscii
(Roumanie)



84

violaceus andrejuscii
(Ukraine)



85

violaceus wolffi



86

violaceus mehelyi



87

violaceus pseudoarcticus
arcticus



88

caelatus caelatus caelatus



89

caelatus caelatus schreiberi



90

caelatus caelatus metalkanus



91 **caelatus dalmatinus dalmatinus**



92 **caelatus dalmatinus procerus**



93 **croaticus croaticus**



94 **croaticus bosnicus**



95 **croaticus durmitorensis**



96 **bonvouloiri bonvouloiri**



97 **bonvouloiri fortunatus**



98 **bonvouloiri graciliformis**



99 **bonvouloiri casalei**



100 *stroganowi stroganowi*



101 *stroganowi tiedemanni*



102 *stroganowi morgani*



103 *stroganowi ebrahimi*



104 *stroganowi mofidii*



105 *stroganowi galugahensis*



106 *stroganowi heinrichi*



107 *persianus persianus*



108 *persianus persianus
espeyliensis*



109 **persianus persianus**
heydasthensis



110 **planicollis verae**



111 **gyllenhali gyllenhali**



112 **exaratus exaratus**
(Caucase nord)



113 **exaratus prahwei**



114 **exaratus lebedewi**



115 **exaratus exaratus**
montanus



116 **exaratus exaratus**
(Caucase occidental)



117 **septemcarinatus septemcarinatus**
(Caucase)



118 **septemcarinatus septemcarinatus**
(Anatolie)



119 **violaceus aurolimbatus aurolimbatus**



120 **obovatus obovatus**



121 **danilevskii danilevskii**



122 **danilevskii danilevskii**
viridicans



123 **ermaki ermaki**



124 **leachi leachi**



125 **leachi panzeri**



126 **imperialis imperialis**



127 **schoenherri schoenherri**



128 **schoenherri sajanus**



129 **vietinghoffi vietinghoffi vietinghoffi**



130 **vietinghoffi vietinghoffi fulgidus**



131 **vietinghoffi vietinghoffi inhumeralis**



132 **vietinghoffi bowringi bowringi**
(Corée)



133 **vietinghoffi bowringi bowringi**
(Chine nord)



134 **vietinghoffi bowringi caesareus**



135 **aviloni aviloni**



136 kolbei kolbei



137 kolbei hidakamontanus



138 kolbei kuniakii



139 kolbei aino nitidipunctatus



140 kolbei yubariensis



141 leachi klimentoi



142 leachi surakovi



143 schoenherri chakanicus



144 schoenherri sangilenus