

BULLETIN MENSUEL

DE LA

SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON

FONDÉE EN 1822

RECONNUE D'UTILITÉ PUBLIQUE PAR DÉCRET DU 9 AOÛT 1937

des SOCIÉTÉS BOTANIQUE DE LYON. D'ANTHROPOLOGIE ET DE BIOLOGIE DE LYON
REUNIES

et de leurs GROUPES REGIONAUX : ROANNE, VALENCE, etc

Siège Social et Secrétariat Général : 33, rue Bossuet, Lyon (6^{me})Trésorier : M. H. BONVALLET, 20, rue Molière, Lyon (6^e).

ABONNEMENT ANNUEL :	France et Union	10 F	— C.C.P. Lyon 101-98
	Etranger	11 F	
	Scolaires	5 F	

**LES COLEOPTERES CARABIQUES DU MARAIS DES ECHETS
(DEPARTEMENT DE L'AIN) :**
CONTRIBUTION A L'ETUDE D'UN PEUPEMENT PALUDICOLE

par Jean DAVID et Pierre MARCHAL.

SOMMAIRE :

	pages
1°) Description des biotopes	109
2°) Dates de prospection et méthodes employées	111
3°) Liste des espèces capturées	112
4°) Analyse du peuplement du marais des Echets	116
5°) Evolution saisonnière de la faune	117
6°) Essai de définition d'une biocénose paludicole ..	119
7°) Comparaison de la faune des Echets avec celle d'autres marais	122
8°) Conclusions	123
Bibliographie	124

Situé à une quinzaine de km au N.-E. de Lyon, le marais des Echets constitue actuellement l'une des rares zones marécageuses permanentes de la région lyonnaise. On y trouve une riche faune entomologique et les Coléoptères carabiques y sont particulièrement abondants. Dans ces conditions, il nous a semblé intéressant d'effectuer une étude du peuplement de ce marais, afin d'établir la liste des carabiques inféodés à un milieu bien particulier et d'analyser la répartition des espèces en fonction des conditions écologiques.

La région prospectée s'étend entre les villages des Echets, de Mionnay et de Tramoyes dans le département de l'Ain (figure 1). Ses limites ont été fixées arbitrairement par la route nationale 83 à l'Est, la route départementale 38 au Sud, la route départementale 82 à l'Ouest, enfin par un chemin vicinal ordinaire au Nord. La superficie ainsi définie est d'environ 9,7 km². En fait, les bords de cette zone comprennent des prairies ou des cultures et, seule, la portion centrale est occupée par les marécages. Dans la partie est se trouvent deux étangs. Nos chasses ont été limitées aux biotopes franchement aquatiques (marais, bords des étangs, bois inondés) qui occupent seulement une surface de 3 km².

1° DESCRIPTION DES BIOTOPES.

Le marais des Echets est situé dans une vaste dépression naturelle au Sud de la plaine de la Dombes. Il est drainé, de façon très imparfaite, par un petit ruisseau qui s'écoule vers l'Ouest en direction de la Saône. L'alimentation en eau est assurée uniquement par les précipitations atmosphériques, de sorte que le niveau des eaux est maximum au début du printemps. Il baisse ensuite régulièrement pendant la saison chaude pour atteindre son minimum au milieu de l'automne. Le sol imperméable est constitué d'une argile glaciaire décalcifiée qui rend les eaux très acides (pH moyen de 5).

Cette région marécageuse est en voie d'assèchement et a été profondément modifiée par l'homme. Certaines parties ont été envahies

par une végétation arborescente, d'autres ont été transformées en étangs. Il n'est donc pas surprenant que les conditions écologiques offertes à la faune soient assez variées. Dans cette perspective, nous avons été conduits à distinguer quatre faciès principaux.

a) *Le marais proprement dit* (figures 2, 3, 4 et 5).

Ce faciès occupe une très grande surface, principalement dans la partie ouest du marais des Echets. En plusieurs points, on peut observer une succession de bandes de végétation sensiblement concentriques. On distingue ainsi, de l'extérieur vers le centre :

- une zone de prairies et de champs cultivés,
- une zone à *Scirpus holoschoenus*,
- une zone à *Carex vesicaria*, *C. riparia* et *Iris pseudacorus*,
- une zone à *Phragmites communis*.

En période de hautes eaux, l'inondation recouvre toute la surface du marais, ne laissant exondée que la zone des cultures. A la fin de l'été, seule la zone à *Phragmites communis*, entrecoupée de canaux et de mares artificielles à parois abruptes (anciennes tourbières), présente encore des étendues d'eau libre.

b) *Le bord des étangs* (figures 6 et 7).

Contrairement au précédent, ce faciès n'occupe qu'une surface assez réduite et le niveau de l'eau ne subit pas, au cours de l'année, des variations très importantes. La flore comprend d'assez nombreuses espèces parmi lesquelles on peut citer *Phragmites communis*, *Iris pseudacorus*, *Typha latifolia*, divers *Carex* et *Scirpus*. Ces étangs sont asséchés périodiquement, tous les trois ou quatre ans, et mis en culture. A ce moment la faune ripicole disparaît. Lors de la remise en eau, un repeuplement très rapide des rives s'effectue à partir des régions voisines.

c) *Les bois inondés* (figure 8).

L'envahissement du marais par les arbres constitue une première étape vers l'assèchement. Cet envahissement s'observe en divers points et s'effectue en plusieurs étapes. Les premiers arbres à se fixer sont les saules (*Salix caprea*). On note ensuite leur remplacement par des peupliers et des aulnes. Enfin, lorsque le terrain a été suffisamment drainé, on note l'apparition de chênes, charmes, robiniers, etc. En raison de l'imperméabilité du sol, ces bois sont souvent inondés pendant plusieurs mois, en hiver et au printemps. Ce faciès, abrité du soleil et possédant une épaisse couche de feuilles mortes et humides, paraît convenir spécialement bien à certaines espèces de carabiques. La faune est particulièrement riche lorsque ce sont les aulnes qui dominent dans la strate arborescente.

d) *La vase découverte* (figure 9).

Lorsque les eaux baissent, elles découvrent en certains points des zones de faible superficie, dépourvues de végétation. La surface argileuse humide attire de nombreux carabiques qui courent au soleil avec une grande rapidité. Ces faciès de vase découverte ont une existence temporaire car la végétation les envahit rapidement. Mais ils se renouvellent constamment, pendant toute la saison chaude, à mesure que les eaux se retirent.

2°. DATES DE PROSPECTION ET MÉTHODES EMPLOYÉES.

Les chasses ont été effectuées au cours des années 1961 et 1962. Pendant la période d'hibernation, les carabiques sont cachés, difficiles à trouver, et la liste des quelques espèces que l'on capture ainsi ne présente guère d'intérêt. Dans ces conditions, chaque année, les chasses régulières ont été effectuées seulement pendant la période d'activité, de fin février à mi-novembre. La prospection systématique de plusieurs stations, comprenant les divers faciès énumérés précédemment, a permis d'établir la liste des espèces qui peuplent le marais des Echets. En outre, des renseignements intéressants ont été recueillis sur leur date d'apparition, leurs préférences écologiques et leur abondance.

La durée totale des chasses effectuées au cours de ces deux années peut être évaluée au moins à 75 heures. En raison de la densité de la couverture végétale et du fait que les carabiques se concentrent souvent en bordure des zones inondées, il s'est avéré impossible d'étudier le peuplement sur des surfaces connues et délimitées au préalable, comme le font par exemple les phyto-sociologues. La chasse "à vue" apparaît la seule méthode possible dans le marais des Echets. Dans certains cas, un piochon est utilisé pour soulever les débris végétaux et creuser la terre ; dans d'autres circonstances, il faut piétiner le sol pour en faire sortir les insectes. L'aspirateur à bouche est employé constamment pour la capture des individus découverts. En règle générale, l'abondance des carabiques est telle que l'on recueille facilement plus de cent individus à l'heure. Le total des captures peut ainsi être estimé à un minimum de 7 500 insectes. En fait, on ne parvient jamais à récolter tous les individus observés lorsque la population est importante et le chasseur choisit de préférence ceux qui lui semblent appartenir à des espèces peu communes. Dans ces conditions, il n'est pas possible d'estimer l'importance de chaque espèce par rapport à la population totale de carabiques. En revanche, le nombre élevé d'insectes capturés permet d'évaluer avec une bonne précision l'abondance de chaque espèce. Dans la liste qui va suivre, les symboles suivants ont été utilisés.

T.C. : Très commun ; plus de 100 individus capturés.

C. : Commun ; de 50 à 99 » »

A.C. : Assez commun ; de 20 à 49 » »

R. : Rare ; de 5 à 9 » »

T.R. : Très rare ; nombre d'individus capturés indiqué dans le texte.

3° LISTE DES ESPÈCES CAPTURÉES ¹.

- 1 - *Leistus ferrugineus* (L) : 1 ind. bois inondé.
- 2 - *L. fulvibarbis* Dej. : R. bois inondé.
- 3 - *Nebria brevicollis* (F.) : A.R. bois, surtout en automne.
- 4 - *Notiophilus palustris* (Duft.) : R. bord étang.
- 5 - *N. rufipes* Curt. : 1 ind. bois inondé.
- 6 - *N. quadripunctatus* Dej. : R. bord étang (J. COULON).
- 7 - *N. substriatus* Waterh. : 1 ind. bord étang.

1. Nous remercions vivement MM. COLAS, OCHS et SCHULER qui nous ont aidés à identifier certaines espèces difficiles à reconnaître. Notre reconnaissance s'adresse aussi à plusieurs entomologistes lyonnais, en particulier MM. CHAR-DONNET et COULON qui ont bien voulu nous communiquer leurs chasses effectuées dans le marais des Echets.



Figure 2. — Partie sud du marais : contact entre la zone des prairies et la région marécageuse proprement dite.



Figure 3. — Région centrale du marais : au premier plan, fossé de drainage envahi par les *Typha* ; en arrière, zone des *Carex* (à droite) et des *Phragmites* (à gauche) ; au fond, bosquets de *Salix caprea*.



Figure 4. — Fossé de drainage, asséché à la fin de l'été, creusé dans la zone des *Carex* du marais.



Figure 5. -- Région centrale du marais : mare artificielle (ancienne tourbière) creusée dans la zone à *Phragmites communis*.



Figure 6. — Vue générale de l'étang du Gravier.



Figure 7. — Bord d'un étang envahi par la végétation en période de basses eaux.



Figure 8. — Faciès typique d'un bois inondé : végétation semi-aquatique abritée sous un couvert d'aulnes et de saules.



Figure 9. — Surface vaseuse laissée dans le marais par le retrait des eaux et commençant à être envahie par la végétation.

- 8 - *Elaphrus riparius* (L.) : C. Apparaît tardivement à la fin du printemps. Se trouve presque exclusivement sur la vase découverte et ensoleillée.
- 9 - *Lorocera pilicornis* (F.) : A.C. bois inondé ; surtout au début de l'été.
- 10 - *Clivina fossor* (L.) : 3 ind. marais, bord étang.
- 11 - *C. collaris* (Herbst.) : 1 ind. bord étang.
- 12 - *Dyschirius globosus* (Herbst.) : A.C. marais et bord étang.
- 13 - *D. aeneus* (Dej.) : A.C. vase humide ; marais, bord étang. Surtout en été.
- 14 - *Trechus quadristriatus* (Schr.) : 2 ind. marais et bord étang en automne.
- 15 - *Eotachys bistriatus* (Duft.) : A.C. surtout vase découverte.
- 16 - *Tachyura parvula* (Dej.) : 1 ind. marais.
- 17 - *Ocys harpaloides* (Serv.) : 1 ind. marais.
- 18 - *Notaphus dentellum* (Thunb.) : C. partout.
- 19 - *N. varius* (Ol.) : C. vase découverte ; apparu en abondance au début de l'été.
- 20 - *Emphanes minimus* (F.) : A.C. bord étang ; surtout été.
- 21 - *Trepanes assimilis* (Gyll.) : A.C. partout, par exemplaires isolés.
- 22 - *T. fumigatus* (Duft.) : R. marais.
- 23 - *T. articulatus* (Panz.) : T.C. particulièrement abondant sur la vase découverte.
- 24 - *T. octomaculatus* (Goeze) : A.C. partout.
- 25 - *T. doris* (Panz.) : T.C. partout ; parfois complètement immergé dans le marais.
- 26 - *Philochtus biguttatus* (F.) : A.C. partout ; surtout au printemps.
- 27 - *P. lunulatus* (Fourc.) : T.C. vase découverte ; apparu au début de l'été.
- 28 - *P. haemorrhous* Steph. : 1 ind. marais (G. CHARDONNET).
- 29 - *Bembidion quadrimaculatum* (L.) : R. bord étang.
- 30 - *B. quadripustulatum* Serv. : R. bord étang ; vase découverte.
- 31 - *Peryphus lateralis* Dej. : 1 ind. vase découverte.
- 32 - *Metallina lampros* (Herbst.) : A.C. surtout bord étang.
- 33 - *M. properans* (Steph.) : 3 ind. marais ; bord étang.
- 34 - *Anisodactylus signatus* (Panz.) : A.C. bord étang, très localisé.
- 35 - *A. binotatus* (F.) et var. *sputaticornis* Dej. : A.C. partout.
- 36 - *Diachromus germanus* (L.) : A.C. surtout bois inondé.
- 37 - *Parophonus maculicornis* (Duft.) : 3 ind. marais.
- 38 - *Ophonus rufipes* (De G.) : A.R. bord étang ; bois inondé.
- 39 - *Harpalus affinis* (Schr.) : 1 ind. marais.
- 40 - *H. distinguendus* (Duft.) : 1 ind. marais.
- 41 - *H. rubripes* (Duft.) : 1 ind. bord étang.
- 42 - *H. honestus* (Duft.) : 1 ind. bord étang.
- 43 - *H. tardus* (Panz.) : 1 ind. bord étang.
- 44 - *Stenolophus skrimshiranus* Steph. et var. *affinis* Bach. : C. marais ; bord étang.
- 45 - *S. teutonius* (Schr.) et var. *hirticornis* Kryn. : A.C. marais ; bord étang.
- 46 - *S. mixtus* (Herbst.) et var. *ziegleri* Panz. : T.C. partout.
- 47 - *Bradycellus harpalinus* (Serv.) : R. marais.

- 48 - *B. collaris* (Payk.) : 2 ind. marais.
49 - *Acupalpus meridianus* (L.) : 1 ind. marais.
50 - *A. dorsalis* (F.) : A.C. marais ; bord étang.
51 - *A. notatus* Muls. et Rey. : A.R. marais ; bord étang. Considéré comme une variété du précédent dans le catalogue de AUDRAS et SCHAEFER (1959).
52 - *A. maculatus* Schaum. : A.R. marais ; bord étang.
53 - *A. luteatus* (Duft.) : A.C. partout.
54 - *A. exiguus* Dej. : A.C. marais ; bord étang.
55 - *A. dubius* Schilsky. : A.C. marais ; bord étang. Mis en synonymie avec *exiguus* dans le catalogue de AUDRAS et SCHAEFER (1959).
56 - *A. flavicollis* (Sturm.) : A.R. surtout marais.
57 - *Anthracus consputus* (Duft.) : R. marais ; bord étang.
58 - *Amblystomus niger* Heer. : 3 ind. marais ; bord étang.
59 - *Stomis pumicatus* (Panz.) : 2 ind. marais.
60 - *S. vernalis* (Panz.) : C. partout.
61 - *Poecilus cupreus* (L.) : R. marais ; bord étang.
62 - *Argutor strenuus* (Panz.) : C. partout.
63 - *A. aterrimus* (Herbst.) s. sp. *aterrimus* s. st. : A.C. marais.
64 - *Abax ater* (Vill.) : 1 ind. bois en automne.
65 - *Platysma nigrum* (Schall.) : 2 ind. bord étang.
66 - *P. anthracinum* (Ill.) : A.C. marais et bord étang.
67 - *P. nigrita* (F.) : C. partout.
68 - *P. gracile* (Dej.) : A.C. marais ; bord étang.
69 - *P. minus* (Gyll.) : T.C. partout.
70 - *Anchus ruficornis* (Goeze) : R. bord étang.
71 - *A. obscurus* (Herbst.) : T.C. partout.
72 - *Agonum viridicupreum* (Goeze) : 2 ind. bord étang.
73 - *A. sexpunctatum* (L.) : 1 ind. bord étang.
74 - *A. marginatum* (L.) : R. bord étang.
75 - *A. lugens* (Duft.) : T.C. partout. Cette espèce, souvent méconnue, est facile à reconnaître avec son pronotum largement explané en arrière et dont les angles postérieurs forment un minuscule denticule bien saillant. L'organe copulateur de cette espèce ne semble jamais avoir été correctement figuré et il nous a semblé intéressant de le représenter figure 10.

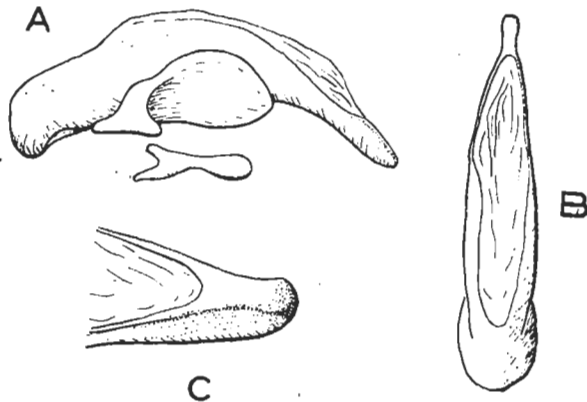


Figure 10. — Organe copulateur mâle d'*Agonum lugens*.

- 76 - *Agonum versutum* (Gyll.) : 1 ind. bord étang.
77 - *A. viduum* (Panz.) : A.R. marais ; bord étang. Nous attribuons à cette espèce, très voisine d'*A. maestum* (Duft.), les individus du marais des Echets. Un léger doute persiste cependant sur cette détermination.
78 - *Europhilus thoreyi* (Dej.) : A.C. marais ; bord étang.
79 - *E. gracilis* (Gyll.) : A.C. marais ; bord étang.
80 - *E. fuliginosus* (Panz.) : C. marais ; bord étang.
81 - *Anchomenus dorsalis* (Pont.) : 2 ind. bord étang.
82 - *Amara plebeja* (Gyll.) : A.C. surtout bord étang.
83 - *A. concinna* Zimm. : 2 ind. bord étang.
84 - *A. anthobia* Villa. : 1 ind. marais.
85 - *A. similata* (Gyll.) : R. marais ; bord étang.
86 - *A. convexior* Steph. : 1 ind. marais.
87 - *Chlaenius spoliatus* (Rossi.) : 1 ind. bord étang (J. COULON).
88 - *Agostenus olivieri* Crotch. : A.R. bord étang.
89 - *A. nigricornis* (F.) : 4 ind. marais ; bord étang.
90 - *A. tristis* (Schall.) : R. marais ; bord étang.
91 - *Oodes helopioides* (F.) : A.C. partout.
92 - *Panagaeus bipustulatus* (F.) : 2 ind. bord étang.
93 - *Badister bipustulatus* (F.) : R. marais ; bord étang.
94 - *B. unipustulatus* Bon. : C. marais ; bord étang.
95 - *Baudia anomala* (Perris.) sp. *pseudopeltata* Dewailly : C. partout.
Espèce nouvelle pour la région lyonnaise.
96 - *B. dilatata* (Chaud.) : A.C. marais ; bord étang.
97 - *Odacantha melanura* (L.) : R. marais.
98 - *Demetrias imperialis* (Germ.) : A.R. marais. Un individu est aptère ; cette variation ne semble jamais avoir été signalée jusqu'à présent.
99 - *D. monostigma* Sam. : A.C. marais ; bord étang. Un individu est ailé ; cette variation n'avait pas encore été observée en France.
100 - *Dromius linearis* (Ol.) : 1 ind. marais.
101 - *Syntomus foveatus* (Fourc.) : 1 ind. marais.
102 - *Microlestes minutulus* (Goeze) : 4 ind. marais ; bord étang.
103 - *Drypta dentata* (Rossi) : 2 ind. marais.
104 - *Brachinus ganglbaueri* Apf. : A.R. marais ; bois inondé.
105 - *B. explodens* Duft. : 3 ind. bord étang.

On peut remarquer que deux espèces, signalées des Echets dans le catalogue des carabiques de la région lyonnaise (AUDRAS et SCHAEFER, 1959), n'ont pas été retrouvées. Ce sont :

- *Agonum livens* (Gyll.),
- *Baudia peltata* (Panz.).

Le nombre des espèces de carabiques connues dans la région lyonnaise est de 390 environ. Le marais des Echets, bien que constituant un biotope localisé et spécialisé, héberge plus du quart de ces espèces. Malgré la richesse de la faune recueillie, seul *Baudia anomala* constitue une nouveauté pour notre région. Encore faut-il reconnaître que l'identification sûre nécessite l'examen de l'organe copulateur mâle et que *B. anomala* a peut-être été confondue, dans certains cas, avec *B. peltata*.

Deux espèces, dont la présence était mise en doute dans le catalogue d'AUDRAS et SCHAEFER, ont été retrouvées et leur existence dans notre

région se trouve confirmée. Ce sont *Trepanes fumigatus* et *Badister unipustulatus*. On peut enfin signaler que le marais des Echets recèle, parfois en abondance, certaines espèces souvent considérées comme assez rares. Dans ce cas, citons en particulier : *Trepanes doris*, *Argutor aterrimus*, *Platysma gracile*, *Agonum lugens*, *Baudia dilatata*.

En conclusion, la prospection du marais des Echets a apporté seulement, pour les carabiques, un petit nombre de nouveautés faunistiques et le peuplement de la région lyonnaise doit donc être considéré comme bien connu.

4° ANALYSE DU PEUPELEMENT DU MARAIS DES ECHETS.

Le peuplement d'un biotope peut être analysé en fonction de critères variés. Nous considérerons ici l'abondance des espèces, leurs exigences écologiques et leur origine géographique.

L'abondance d'une espèce est fonction du nombre d'individus capturés. Des indications détaillées ont été données, à ce sujet, dans la liste qui précède.

Si l'on considère le mode habituel de vie et les exigences écologiques de chaque espèce, on est amené à les répartir en trois groupes :

— *indigènes* : espèces hygrophiles, vivant toujours au bord des eaux et bien à leur place dans un marais ;

— *ubiquistes* : espèces qui ne manifestent pas d'exigences particulières et qui peuvent s'adapter à des biotopes variés ;

— *accidentelles* : espèces inféodées habituellement à d'autres biotopes et dont la présence dans un marais est anormale. La plupart de ces individus se sont sans doute abattus dans le marais à la suite d'un vol.

Le rangement d'une espèce dans une des trois catégories précédentes peut parfois prêter à discussion, dans la mesure où nos connaissances sont encore imparfaites. Cependant, il a paru intéressant de rassembler ces résultats dans le Tableau 1.

Tableau 1 : Répartition des espèces en fonction de leur abondance et de leurs exigences écologiques.

	T.C.	C.	A.C.	A.R.	R.	T.R.
Indigènes	7	10	23	9	13	12
Ubiquistes	—	—	2	1	2	3
Accidentelles	—	—	—	—	—	23
TOTAL :	7	10	25	10	15	38

L'examen de ce tableau fait ressortir deux faits principaux, tellement attendus qu'il est inutile de les commenter : toutes les espèces accidentelles sont très rares ; toutes les espèces communes ou très communes sont des espèces indigènes.

La répartition géographique d'une espèce n'est pas toujours facile à établir avec certitude. On peut cependant, en utilisant en particulier les indications de la Faune de France (JEANNEL, 1941-42), répartir les espèces en quatre groupes qui sont les suivants :

M : espèce à répartition strictement méditerranéenne,

MEM : espèce à répartition médio-européenne et méditerranéenne,

E : espèce à répartition européenne,

P : espèce à répartition paléarctique ou holarctique.

Les résultats obtenus pour les carabiques du marais des Echets sont consignés dans le Tableau 2.

Tableau 2 : Répartition des espèces en fonction de leurs exigences écologiques et de leur origine géographique.

Espèces	Indigènes	Ubiquistes et accidentelles	Total en %
M	5	2	6,7
» MEM	17	5	20,9
» E	16	10	24,8
» P	36	14	47,6
TOTAL	74	31	

On remarque la faible fréquence des espèces strictement méditerranéennes et, au contraire, l'abondance des espèces à répartition géographique plus vaste, européenne ou paléarctique. Des résultats analogues avaient déjà été obtenus dans le cas de marécages de la France méridionale par VERDIER et QUEZEL (1951) et DAJOZ (1960).

5° EVOLUTION SAISONNIÈRE DE LA FAUNE.

Les variations climatiques annuelles exercent une influence prépondérante sur la répartition de la faune. Certaines observations seront ainsi très faciles à expliquer. D'autres, au contraire, posent des problèmes délicats que l'on ne peut actuellement résoudre que par des hypothèses.

L'évolution annuelle des biotopes et la migration estivale.

Pendant la saison froide (décembre à février) tous les carabiques sont cachés, enfouis dans le sol pour la plupart. Au cours de cette période, le niveau des eaux remonte progressivement et atteint son maximum au début du printemps. A ce moment, toute la surface du marais est recouverte d'eau, le niveau des étangs est élevé, les bois adjacents sont inondés. A partir du mois d'avril, les eaux vont baisser lentement et le niveau le plus bas s'observe en septembre et en octobre.

On commence à trouver des carabiques en assez grande abondance à partir de la fin du mois de mars. A cette époque, les insectes sont localisés et rassemblés à la limite supérieure des eaux. Le nombre des espèces présentes augmente ensuite et atteint son maximum en mai et juin. Les eaux ayant baissé, la faune est alors répartie sur une vaste surface. Pendant les fortes chaleurs de l'été on assiste à une raréfaction considérable des carabiques qui se localisent de préférence dans les biotopes restés humides. En automne, le nombre des espèces capturées augmente assez nettement et beaucoup d'individus sont immatures. Les captures sont alors effectuées uniquement dans la zone centrale du marais et en bordure des étendues d'eau libre.

Ainsi, comme l'avaient déjà remarqué VERDIER et QUEZEL (1951), les carabiques suivent le retrait des eaux et effectuent probablement une petite migration au cours de la saison chaude, de façon à demeurer dans des biotopes suffisamment humides. Cependant, l'importance de ces déplacements est peut-être surestimée.

Les dates d'apparition des adultes et le cycle biologique des espèces.

On peut se faire une idée du cycle biologique annuel de chaque espèce en fonction de la date d'apparition des imagos et aussi du moment où l'on trouve des individus immatures, à téguments imparfaitement sclérifiés.

Dans le cas le plus fréquent (*Trepanes*, *Anisodactylus*, *Stenolophus*, *Stomis*, *Platysma*, *Argutor*, *Anchus*, *Europhilus*, *Amara similata*) les individus immatures se rencontrent de septembre à novembre. Ces insectes se cachent sans doute pour hiverner à l'état adulte et réapparaissent au début du printemps, dès que la température le permet. La reproduction a lieu à ce moment et la fin du printemps et le début de l'été sont occupés par le développement larvaire et la nymphe. La génération suivante parvient au stade imaginal dès l'automne.

Le cycle précédent n'est pas le seul possible. Certaines espèces se reproduisent au contraire en automne et hivernent à l'état larvaire. On peut, par exemple, citer dans cette catégorie *Procustes coriaceus* (BARTHE, 1909, p. 36), diverses espèces d'*Amara* (XAMBEU, 1894, 1902, 1903), de *Calathus* et de *Nebria* (RAYNAUD, 1934, 1936 ; GILBERT, 1956, 1958 ; WILLIAMS, 1959).

Dans le marais des Echets, *Philochtus lunulatus* a permis des observations particulièrement intéressantes. En 1962, cette espèce, introuvable pendant tout le printemps, a été rencontrée de façon massive le 30 juin : plus de cent exemplaires, tous immatures, ont été recueillis à cette date. De nombreuses autres captures ont été effectuées en juillet. Quelques individus, mais aucun immature, ont été retrouvés en automne. Pour cette espèce, il est donc bien certain que la mue imaginale survient à la fin du printemps. Il est donc probable que la reproduction a lieu en été ou en automne et que ce sont les larves qui passent l'hiver. Des observations pratiquement identiques ont été effectuées sur *Notaphus varius*.

En conclusion, comme l'avait déjà signalé LINDROTH (1949), le cycle annuel de développement des carabiques présente deux modalités principales :

- ponte au printemps ; passage de l'hiver à l'état adulte ;
- ponte en automne ; passage de l'hiver à l'état larvaire.

Dans un marais, où les conditions favorables au développement larvaire existent surtout au printemps, les espèces du second groupe semblent assez rares. Il est intéressant, en outre, de souligner que des espèces voisines présentent probablement des cycles différents. Ainsi, *Philochtus lunulatus* et *Notaphus varius* se reproduisent tardivement et ce sont leurs larves qui passent l'hiver. Mais *Philochtus biguttatus* et *Notaphus dentellum*, qui apparaissent dès le début du printemps, se reproduisent sans doute à cette époque et doivent hiverner à l'état adulte.

Des modalités de développement un peu différentes des deux cas décrits ci-dessus existent peut-être aussi. Le cas d'*Elaphrus riparius*, par exemple, est assez curieux. Cette espèce est apparue de façon assez massive en juin 1962, mais aucun individu immature n'a jamais été rencontré et aucun exemplaire n'a été retrouvé en automne. Les raisons d'une apparition aussi brève restent encore bien énigmatiques.

Les quelques exemples précédents montrent finalement que nos connaissances sur l'éthologie des carabiques sont encore bien insuffi-

santes. Pour chaque espèce, des études détaillées, comparables à celles effectuées par KLUG (1958) et PUISSEGUR (1957, 1959) sur divers *Carabidae*, seraient souhaitables. Mais, en général, nous ne savons rien sur la durée de vie des adultes, leurs migrations éventuelles, l'existence possible de plusieurs générations par an. Or, la solution de ces diverses questions est absolument fondamentale pour que l'on puisse espérer comprendre de façon satisfaisante l'écologie des carabiques.

Le problème de la « migration hivernale ».

L'existence probable d'une migration estivale des individus vers les zones centrales les plus humides oblige, en principe, à concevoir, pendant la saison froide, une migration en sens inverse afin d'expliquer pourquoi, au début de chaque année, les carabiques sont concentrés dans la région périphérique du marais.

Cette nécessité n'avait pas échappé à VERDIER et QUEZEL (1951) qui envisagent l'intervention d'une « migration hivernale », tout en cœmeurant extrêmement discrets à son sujet. En effet, comme nous avons pu le constater dans le marais des Echets, aucune observation ne vient corroborer l'hypothèse de cette migration. Il faut souligner, au contraire, que les individus immatures qui apparaissent en automne dans les zones centrales sont, dans l'ensemble, très peu nombreux et que leur rareté contraste avec la grande abondance de carabiques dans les zones externes au printemps. La migration de ces quelques individus, si elle était réelle, ne pourrait suffire à expliquer la répartition de la population au début de chaque année.

Ces considérations permettent de penser que la « migration hivernale » n'est qu'une apparence trompeuse. Il est beaucoup plus logique d'admettre que la plupart des individus que l'on observe chaque année sont les descendants de ceux de l'année précédente et qu'ils se montrent pratiquement à l'endroit exact où ils se sont développés. Dans cette perspective, la plupart des larves se développeraient dans les zones externes du marais et, bien que le stade imaginal soit probablement atteint dès la fin de l'été, les adultes ne sortiraient qu'au printemps suivant. Dans la région centrale, qui reste exondée plusieurs mois par an, les larves ont aussi le temps de se développer. Comme cette partie du marais reste constamment humide, la sortie des adultes, à l'état immature, s'effectue juste après la mue imaginale, c'est-à-dire en automne. Pour ces individus, une certaine migration hivernale en direction des zones périphériques plus élevées paraît vraisemblable.

Les conceptions envisagées ci-dessus ont été résumées par le schéma de la figure 11. Naturellement, des vérifications sur le terrain seront nécessaires avant que l'on puisse considérer l'interprétation précédente autrement que comme un hypothèse de travail.

6° ESSAI DE DÉFINITION D'UNE BIOCÉNOSE PALUDICOLE.

Les carabiques sont considérés essentiellement comme des insectes carnivores bien que, d'après DAVIES (1953), cette opinion soit à réviser pour un certain nombre d'espèces. La couverture végétale du sol leur apporte alors surtout des conditions d'existence favorables : biotopes abrités et humides. Contrairement à ce qu'ont observé VERDIER et QUEZEL (1951) dans le Midi de la France, il ne semble pas que les diverses associations végétales du marais des Echets jouent un rôle essentiel dans la

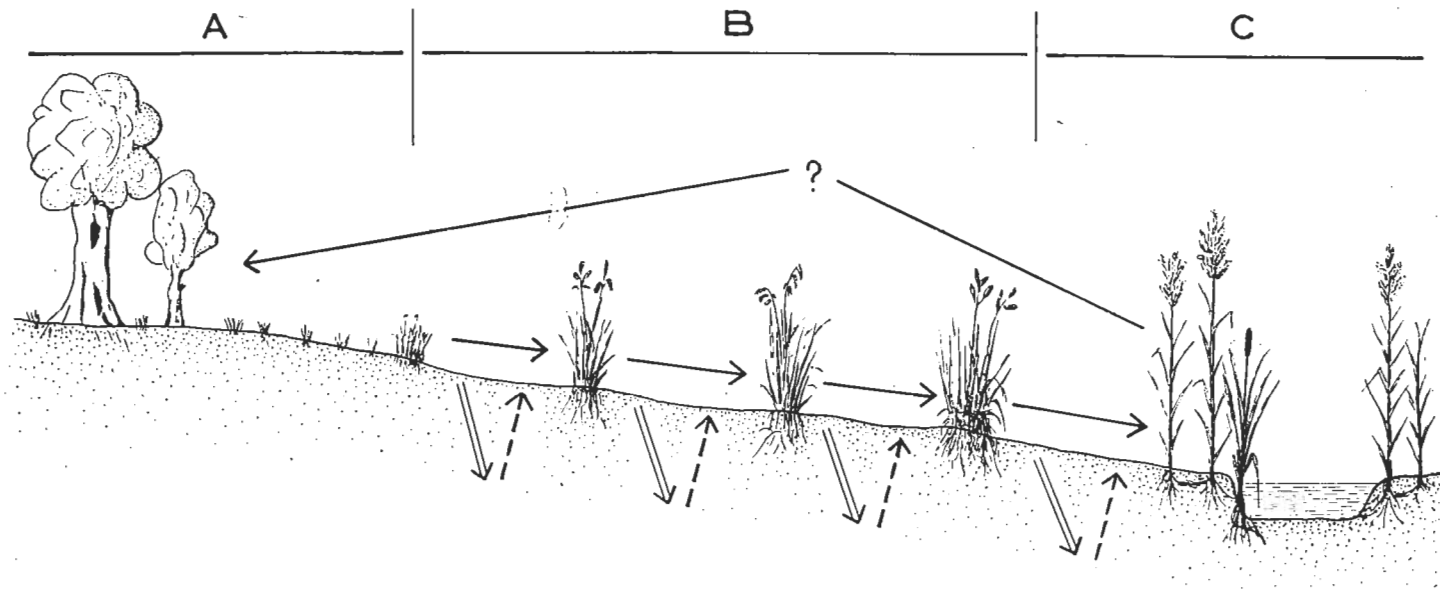


Figure 11. — Représentation schématique et partiellement hypothétique des déplacements annuels de la faune dans le marais
 Les flèches représentent :

- en trait plein : les déplacements des adultes en surface ;
- en traits doubles : le développement des larves dans le sol ;
- en trait interrompu : la sortie du sol des imagos.

Dans la zone centrale (C), la sortie des adultes s'effectue dès l'automne et ceux-ci émigrent peut-être vers la périphérie (A) du marais. Dans les zones externes (B) plus sèches, la sortie des imagos ne s'effectuerait qu'au printemps suivant ; ces individus peuvent, dans une certaine mesure, être repoussés vers la périphérie par la montée printanière des eaux.

répartition de la faune. Tout au plus peut-on constater que certaines espèces se rencontrent surtout courant au soleil sur les régions de sol dénudé et humide, tandis que d'autres se trouvent de préférence sous les arbres. Mais les carabiques qui manifestent de nettes préférences sont peu nombreux.

Le marais des Echets doit donc être considéré comme un biotope assez homogène pour lequel on peut essayer de définir une association particulière de coléoptères carabiques. Naturellement, seules les espèces indigènes doivent faire partie de cette biocénose et il paraît normal de s'intéresser surtout aux espèces les plus abondantes. Nous dresserons donc tout d'abord la liste de ces espèces et discuterons ensuite l'influence éventuelle des divers faciès qui se rencontrent dans le marais.

Principales espèces caractéristiques de la biocénose paludicole.

Espèces très communes (7)

Trepanes articulatus	Platysma minus
» doris	Anchus obscurus
Philochtus lunulatus	Agonum lugens
Stenolophus mixtus	

Espèces communes (10)

Elaphrus riparius	Argutor strenuus
Notaphus dentellum	Platysma nigrita
» varius	Europhilus fuliginosus
Stenolophus skrimshiranus	Badister unipustulatus
Stomis vernalis	Baudia anomala

Espèces assez communes (23)

Lorocera pilicornis	Acupalpus exiguus
Dyschirius globosus	» dubius
» aeneus	Argutor aterrimus
Eotachys bistriatus	Platysma anthracinum
Emphanes minimus	» gracile
Trepanes assimilis	Europhilus thoreyi
» octomaculatus	» gracilis
Philochtus biguttatus	Amara plebeja
Anisodactylus signatus	Oodes helopioides
» binotatus	Baudia dilatata
Acupalpus dorsalis	Demetrius monostigma
» luteatus	

Les 40 espèces ci-dessus définissent, dans ses grandes lignes, la biocénose du marais des Echets. Il ne faut cependant pas oublier que 34 autres espèces hygrophiles moins abondantes (assez rares, rares ou très rares) peuplent aussi le biotope.

Influence des divers faciès.

Comme le font remarquer très justement VERDIER et QUEZEL (1951), un marécage d'eau douce constitue un biotope trop homogène pour que l'on puisse y distinguer plusieurs types de peuplement en fonction des divers faciès. De plus, comme la plupart des espèces sont capables de voler, des mélanges de faune se produisent obligatoirement. Cependant, on constate que certaines espèces se rencontrent plus fréquemment dans certains faciès. On peut ainsi dresser, dans chaque cas, une liste d'espè-

ces préférentielles ; celles qui n'ont été rencontrées que dans le faciès considéré sont marquées d'un astérisque (*).

Espèces du marais

Trepanes doris	Agonum lugens
Argutor strenuus	Demetrias monostigma
Argutor aterrimus*	

Espèces du bord des étangs

Emphanes minimus*	Anisodactylus signatus*
-------------------	-------------------------

Espèces des bois inondés

Lorocera pilicornis	Ophonus rufipes
Diachromus germanus	

On peut remarquer que les deux dernières espèces ne sont pas hygrophiles strictes mais ubiquistes.

Espèces de la vase découverte

Elaphrus riparius*	Notaphus varius
Dyschirius aeneus	Philochtus lunulatus*

7° COMPARAISON DE LA FAUNE DES ECHETS AVEC CELLE D'AUTRES MARAIS.

Dans quelle mesure la biocénose paludicole des Echets constitue-t-elle une association stable, susceptible de se retrouver dans d'autres biotopes analogues ?

En ce qui concerne la France centrale, nos connaissances actuelles sont réduites. CHAIGNEAU (1959) signale, dans le marais du Bourdet (Deux-Sèvres), 31 espèces de carabiques dont 13 seulement, soit 42 %, se retrouvent aux Echets. La plupart de ces espèces sont très rares et non hygrophiles, ce qui permet de conclure que le marais du Bourdet héberge très peu de carabiques. Le grand canal de Versailles, étudié par DAUGUET (1946), a fourni une faune plus abondante : parmi les 41 espèces citées, 33, soit 80 %, sont en commun avec les Echets.

La faune des marais de la France méditerranéenne a été beaucoup plus étudiée, en particulier par VERDIER et QUEZEL (1951), QUEZEL et VERDIER (1953), DAJOZ (1960). Dans les zones d'eau douce de l'étang du Canet (Pyrénées-Orientales) DAJOZ a observé 68 espèces de carabiques dont 28 seulement sont franchement hygrophiles. Parmi ces 68 espèces, 21 soit 31 % existent aussi aux Echets. VERDIER et QUEZEL qui ont exploré des régions beaucoup plus vastes (marais littoraux languedociens), indiquent avoir capturé 135 espèces. Sur 99 qui sont citées, 40, soit 40 %, se retrouvent aux Echets. Dans une publication plus récente (1953) ces mêmes auteurs ont cherché à définir des associations faunistiques en fonction des biotopes. Ainsi, pour le groupement du bord des eaux stagnantes (ordre des *Agonetalia nigri*), 68 espèces sont citées et seulement 32 existent aux Echets.

Les remarques précédentes montrent finalement qu'il est bien difficile de définir avec quelques précisions une biocénose paludicole puisque des biotopes très voisins présentent des peuplements nettement différents. Pour les marais méridionaux, la situation géographique explique sans doute en partie les différences observées avec le marais des Echets. Cependant, ces marais du Languedoc ou du Roussillon n'abri-

tent qu'une faible proportion (20 % environ) d'espèces franchement méditerranéennes.

Une parenté plus étroite existe probablement entre la faune des Echets et celle des marais de la France centrale ou septentrionale mais, dans ce domaine, nos connaissances sont encore très réduites. Il faut enfin reconnaître que nous ne possédons que des informations incomplètes sur les exigences écologiques des espèces et leurs capacités d'adaptation, de sorte que les conclusions obtenues dans une région ne sont pas toujours transposables ailleurs. Ainsi, *Argutor aterrimus*, espèce paludicole typique dans la région lyonnaise, est considéré par QUEZEL et VERDIER (1953) comme caractéristique du bord des cours d'eau de la région sous-cébennique.

8° CONCLUSIONS.

De nombreuses prospections, effectuées en toutes saisons, ont permis de dresser avec une bonne précision la liste des carabiques du marais des Echets, apportant ainsi une contribution à l'étude, fort négligée jusqu'à présent, du peuplement des marécages de la France centrale.

En l'absence de moyens matériels considérables, il semble illusoire de vouloir, pour les relevés, utiliser les méthodes des phytosociologues, c'est-à-dire analyser uniquement des surfaces choisies au hasard et préalablement délimitées. La chasse à vue, bien qu'imparfaite, fournit cependant des données intéressantes et valables, aussi bien pour l'abondance que pour la répartition des espèces.

Une région marécageuse aussi étendue que les Echets offre naturellement des faciès assez variés et il est clair que certaines espèces manifestent de nettes préférences. Malgré cela, les conditions écologiques sont assez uniformes et les groupements en fonction des faciès sont trop instables pour que l'on puisse considérer le marais autrement que comme un biotope unique.

Les variations saisonnières de la faune permettent, dans une certaine mesure, d'analyser le cycle de développement de chaque espèce. Le plus souvent, la reproduction survient au printemps et l'hibernation s'effectue à l'état adulte. Mais d'autres espèces, où les imagos apparaissent tardivement, se reproduisent sans doute en été ou en automne et passent l'hiver à l'état larvaire. Certaines variantes des deux modalités précédentes peuvent aussi être envisagées.

Comme l'ont remarqué la plupart des auteurs, les adultes restent au bord des eaux et les suivent dans leur retrait au cours de la saison chaude. Il est significatif de constater que les carabiques, cantonnés essentiellement à la périphérie du marais au début du printemps, ne se trouvent plus que dans la zone centrale en automne. Mais on ignore absolument comment s'effectue le repeuplement des régions périphériques, au cours de la saison froide. L'hypothèse la plus vraisemblable consiste à admettre que les zones externes se repeuplent à partir des larves qui se sont développées sur place dans le sol et non par une migration des adultes ; mais naturellement cette interprétation demandera à être vérifiée.

Le peuplement du marais des Echets est composé essentiellement d'espèces européennes ou paléarctiques. Cette dominance des espèces à vaste répartition géographique, qui existe déjà dans les marais de la France méridionale (20 % seulement d'espèces méditerranéennes), est

encore plus nette aux Echets (moins de 7 % d'espèces méditerranéennes).

La comparaison de la liste des carabiques du marais des Echets avec les observations effectuées dans d'autres marécages français montre, en général, une concordance assez faible : habituellement, les espèces communes aux deux biotopes représentent moins de la moitié du total. Ces écarts ne sont que partiellement explicables par les différences des situations géographiques. Il faut reconnaître que, dans un biotope favorable, même très étendu, on est loin de rencontrer la totalité des espèces possibles. Chaque peuplement a évolué pour son propre compte et les raisons de sa spécialisation restent encore bien obscures.

On peut essayer de définir une association faunistique du bord des eaux douces stagnantes, qui sera caractérisée par l'absence de très nombreuses espèces et par la présence abondante de certains genres tels que *Trepanes*, *Philochtus*, *Stenolophus*, *Acupalpus*, *Platysma* (ss. genre *Melanius*), *Anchus*, *Agonum*, *Europhilus*, *Badister*, *Baudia*, etc. Cette association, comme le font remarquer QUEZEL et VERDIER (1953), s'oppose assez nettement à celle du bord des eaux courantes. En revanche, il semble vain, actuellement, de chercher à subdiviser l'association du bord des eaux stagnantes en fonction des variations possibles des biotopes. Sans doute, des tentatives dans cette direction devront-elles être effectuées un jour. Mais ces essais ne seront possibles que lorsque de nombreux relevés, très minutieux, auront fourni au préalable les documents nécessaires à ce travail.

BIBLIOGRAPHIE.

- AMIET J.-L. (1961). — Observations préliminaires sur quelques entomocoenoses de la région du Lautaret (H.-A.). *Bull. Soc. Linn. Lyon*, 30, pp. 126-129 et 161-167.
- AUDRAS G. et SCHAEFER L. (1959). — Catalogue des cicindélidés et carabiques de la région lyonnaise. *Bull. Soc. Linn. Lyon*, 28, pp. 283-303.
- BARTHE E. (1909). — Tableaux analytiques des coléoptères de la faune franco-rhénane. Carabidae. *Imp. Misc. Entom., Narbonne*, 536 p.
- BIGOT L. et THÉRON J. (1960). — Les populations de coléoptères des bords du Rhône et leur rôle dans le peuplement de la Camargue. *Bull. Soc. Ent. Sci. Nat. Nîmes*, pp. 1-7.
- CHAIGNEAU G. (1959). — Le marais du Bourdet (Deux-Sèvres). *Entomologiste*, 15, pp. 11-32.
- DAJOZ R. (1960). — Observations sur la faune entomologique de l'étang de Canet (Pyénées-Orientales). *Entomologiste*, 16, suppl. 1, pp. 1-32.
- (1961). — Etude analytique et critique des travaux récents sur les carabiques de la faune de France (Coléoptères). *Cahiers des Naturalistes*, 17, pp. 1-48.
- DAUGUET P. (1946). — La faune du grand canal de Versailles. *Entomologiste*, 2, pp. 237-245.
- GILBERT O. (1956). — The natural histories of four species of *Calathus* living on sand dunes in Anglesey, North Wales. *Oikos*, 7, pp. 22-47.
- (1958). — The life history pattern of *Nebria degenerata* Schauff. et *N. brevicollis* F. *J. Soc. Brit. Ent.*, 6, pp. 11-14.
- JEANNEL R. (1941-1942). — Faune de France 39 et 40. Coléoptères carabiques. *Lechevalier*, éd. Paris, 1 173 pp.
- KLUG M. (1958). — Histo-physiologische Untersuchungen über die Aktivitätsperiodik bei Carabiden. *Wiss. Z. Humbolt-Univ. Berlin*, 8, pp. 405-434.
- LINDROTH C.H. (1949). — Die fennoskandischen Carabiden. III. *Göteborgs Vetensk. Samh. Handl. (B)*, 4 (3).
- MARCHAL P. (1961). — Contribution à la connaissance de la faune de la région lyonnaise (Coléoptères). *Bull. Soc. Linn. Lyon*, 30, pp. 48-50.
- MROSEK-DAHL T. (1928). — Die Tierwelt Deutschland. 7 : Coléoptera, I : Carabidae. *G. Fischer*, éd. Iéna, 210 pp.

- PUISSEUR C. (1957). — Dates de ponte de Carabes en élevage. *Vie et Milieu*, 8, pp. 330-331.
— (1959). — A propos de la ponte à retardement des Carabes. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 84, pp. 121-122.
- QUEZEL P. et VERDIER P. (1953). — Les méthodes de la phytosociologie sont-elles applicables à l'étude des groupements animaux ? Quelques associations ripicoles de carabiques dans le Midi de la France et leurs rapports avec les groupements végétaux correspondants. *Vegetatio*, 4, pp. 165-181.
- RAYNAUD P. (1934-1936). — Contribution à l'étude des larves. *Misc. Ent. suppl.*, 104 pp.
- VERDIER P. et QUEZEL P. (1951). — Les populations de carabiques dans la région littorale languedocienne. Leurs rapports avec le sol et sa couverture végétale. *Vie et Milieu*, 2, pp. 69-94.
- WAUTIER J. (1952). — Introduction à l'étude des biocoenoses. *Ferréol*, éd. Lyon, 124 pp.
— (1949). — Biocoenotique. *Bull. Soc. Linn. Lyon*, 18, pp. 76-80 et 90-95.
- WILLIAMS G. (1959). — Seasonal and diurnal activity of Carabidae, with particular reference to *Nebria*, *Notiophilus* and *Feronia*. *J. Anim. Ecol.*, 28, pp. 309-330.
- XAMBEU (1894). — Mœurs et métamorphoses des insectes. *Ann. Soc. Linn. Lyon*, 41, pp. 107-156.
— (1902). — Id. *Ann. Soc. Linn. Lyon*, 49, pp. 1-53 et 95-160.
— (1903). — Id. *Ann. Soc. Linn. Lyon*, 50, pp. 79-129 et 167-218.

Présenté à la Section Entomologique en sa séance du 9 février 1963.

BIBLIOGRAPHIE

M. CHADEFAUD et L. EMBERGER. — *Traité de Botanique systématique*. Tome I, par M. CHADEFAUD : *Les Végétaux non vasculaires, Cryptogamie* (1 018 p., 713 fig.) ; Tome II, fasc. I et II, par L. EMBERGER : *Les Végétaux vasculaires* (1 539 p., 1 920 fig.). Paris, 1960, Masson et Cie, édit.

Tome I (*Végétaux non vasculaires*). Après avoir placé la coupure fondamentale du monde vivant entre Protocaryotes et Eucaryotes, l'Auteur étudie dans une 1^{re} partie les embranchements de Protocaryotes (= Schizophytes) : Cyanoschizophytes ou Algues bleues, Bactérioschizophytes ou Bactéries. Aux données classiques et fondamentales sur ces deux embranchements s'ajoutent les acquisitions modernes sur la cytologie, le chromatisme..., et des développements importants sur la taxinomie et la notion d'espèce chez ces groupes, ainsi que sur la conjugaison bactérienne.

La 2^e partie est consacrée aux embranchements d'Algues Eucaryotes (= Phycophytes) : caractères généraux, étude des Rhodophycophytes (Algues rouges), Chromophycophytes (Algues brunes et leurs alliées), Chlorophycophytes (Algues vertes s. str.). Pour chacune des subdivisions de ces embranchements sont soigneusement étudiés les caractères et les variations du thalle, la cytologie, les cycles sexuels, etc., ainsi que les critères de classification et les différents types d'organisation établis sur des exemples nombreux et précis.

La 3^e partie fait l'étude des embranchements de Champignons (= Mycophytes) : Mycomycophytes à asques ou Ascomycètes y compris ceux des Ascolichens, Mycomycophytes à basides ou Basidiomycètes, Mycomycophytes à zygospores ou Zygomycètes, Phycomycophytes ou champignons à zoïdes.

Les Bryophytes font l'objet de la 4^e partie : ensemble de l'embranchement, ses caractéristiques, ses subdivisions, suivis de l'étude des différents groupes : Mousses, Anthocérotes, Hépatiques. Les Sphaignes restent ainsi classiquement réunies aux Bryales et aux Andreaeales. Dans la systématique des Hépatiques si discutée et exposée de manières si différentes dans les ouvrages modernes, on remarquera les discussions solides et logiques concernant la structure primitive probable du gamétophyte des Metzgeriales, les tendances évolutives manifestées par les Jungermanniales, et la structure thalloïde surévoluée du gamétophyte des Marchantiales. Notons aussi l'introduction d'un groupe des Para-Marchantiales (anciennes Sphaerocarpaceles) qu'il faudrait peut-être considérer comme un Ordre coordonné aux Jungermanniales et aux Marchantiales.

Mais cette courte description de la matière de l'ouvrage donnerait de celui-ci