

Bulletin mensuel
de la
**SOCIÉTÉ LINNÉENNE
DE LYON**



Le commensalisme chez les Hyménoptères : les limites du concept

Brice Poreau

Allocataire de recherche, S2HEP, soutenu par la Région Rhône-Alpes, Université Lyon 1, 38 boulevard Niels Bohr, 69622 Villeurbanne Cedex, France - poreau_brice@yahoo.fr

Résumé. – Si le commensalisme est défini comme un type d'associations entre deux espèces différentes dont l'une obtient un avantage alors que l'autre ne se voit apporter ni avantage ni désavantage, certaines espèces, comme les animaux dits « sociaux », ont fait l'objet d'études nombreuses afin d'évaluer ce comportement associatif. Ces études développées par les naturalistes de la fin du XIX^e siècle et du début du XX^e siècle soulignent des observations, en particulier chez les fourmis, comme preuve du commensalisme et du mutualisme. Mais les naturalistes présentent aussi une singularité chez les Hyménoptères : le fait de former une société. Le commensalisme rend-il compte de ce fait ?

Mots-clés. – Commensalisme, Maeterlinck, Wasmann, Fabre, Hyménoptères.

Commensalism with Hymenoptera: the limits of the concept

Abstract. – Commensalism is a kind of association between one species getting an advantage of this association whereas the other species does not get any advantage or disadvantage. Some studies have been carried out in order to observe the commensalism in some species, like Hymenopteras. These studies were developed at the end of the XIXth century and at the beginning of the XXth century, and particularly on ants. Moreover, it may be possible to extend the concept of commensalism to only one species, using the works of these naturalists. These naturalists put forward also a specificity of these societies: is commensalism the right concept to describe this uniqueness ?

Keywords. – Commensalism, Maeterlinck, Wasmann, Fabre, Hymenoptera.

INTRODUCTION

Le commensalisme correspond à une « association stable entre deux individus d'espèces différentes, bénéfique pour l'un des partenaires (commensal), sans effet sur l'autre (hôte). » (GÉNERMONT, 1996 : 631). Des espèces ont été plus particulièrement étudiées, notamment chez les animaux sociaux, comme les fourmis : « On peut parler aussi de commensalisme à propos d'associations dont l'un au moins des partenaires – le plus souvent, l'hôte – est non un individu, mais une société. Par exemple, on rencontre fréquemment dans les fourmilières des staphylins (Insectes Coléoptères) qui paraissent y trouver protection et nourriture sans nuire à la vie des Fourmis. » (GÉNERMONT, 1996 : 632). Les naturalistes de la fin du XIX^e siècle et du début du XX^e siècle, en Europe et aux Etats-Unis comme Jean-Henri Fabre (1823-1915) en France, Auguste Forel (1848-1931) en Suisse, Erich Wasmann (1859-1931) en Allemagne, William Morton Wheeler (1865-1937) aux Etats-Unis, ou encore Maurice Maeterlinck (1862-1949) vont s'attacher à décrire, à observer et à expérimenter les comportements des animaux dits « sociaux » comme les Hyménoptères : abeilles ou fourmis par exemple. Le commensalisme existe donc selon les naturalistes sous une première forme : celle de Pierre-Joseph Van Beneden (1809-1894). Les biologistes des années 1920-1930 ainsi que les naturalistes vont effectivement reprendre et consolider ces observations. Pierre Paul Grassé (1895-1985), élève de Maurice Caullery (1868-1958), va ensuite poursuivre ces descriptions d'associations jusque dans les années 1950-1960. Cependant, les Hyménoptères constituent

des animaux dits « sociaux ». Cette singularité reste à explorer plus spécifiquement. Les animaux sociaux représentent, en particulier dans les modélisations mathématiques proie-prédateur qui émergent dans les années 1930, « un tout », que ce soit la ruche ou la fourmilière. Face à cette singularité, le concept de commensalisme reste-t-il pertinent ? Le commensalisme permet-il de prendre en compte la spécificité des Hyménoptères ? L'étude de ces animaux montre-t-elle les limites du concept présenté ci-dessus ?

Le commensalisme de Van Beneden chez les Hyménoptères

Le commensalisme, tel qu'il a été défini par Pierre-Joseph Van Beneden et repris en particulier par Maurice Caullery correspondant à une association entre deux espèces (comme l'exemple, néanmoins controversé, de *Nereis fucata* : voir POREAU, 2011) est effectivement présent chez les Hyménoptères.

Que représentent exactement les Hyménoptères ?

« Le mot Hyménoptère signifie « ailes en membranes ». L'une des principales caractéristiques des représentants de l'ordre des Hyménoptères est, en effet, d'être munis de deux paires d'ailes membraneuses (...). Les Hyménoptères constituent un groupe très vaste : le nombre total des espèces vivant actuellement est estimé à plus d'un million. Ces insectes sont répartis dans le monde entier. L'ordre des Hyménoptères est probablement le plus riche du règne animal. » (PLATEAUX-QUENU, 1963 : 837). Ainsi, différents animaux sociaux, comme certaines espèces de fourmis ou d'abeilles, font partie des Hyménoptères. En 1875, Van Beneden mentionne, sans entrer dans les détails, l'existence du commensalisme libre¹ chez les fourmis : « Parmi les insectes il doit y avoir un grand nombre de commensaux libres ; c'est aux entomologistes à les faire connaître ; par exemple, plusieurs vivent avec les fourmis, les Psélaphides et les Staphylinides. Certains poils de ces insectes sécrètent, paraît-il, un liquide sucré dont les fourmis sont fort avides. A en croire un habile observateur, M. Lespès, il y a en a parmi eux, les *Claviger*, qui en échange du service qu'ils rendent sont nourris par les fourmis elles-mêmes. Nous citerons encore les larves de *Méloë* qui semblent vivre en parasites et dont on a si longtemps ignoré la nature véritable. » (VAN BENEDEN, 1875 : 25).

Le commensalisme existe donc entre les Hyménoptères, comme les fourmis et d'autres espèces, nommées myrmécophiles : « Divers Insectes vivent en étroite relation avec les Fourmis qui leur procurent logis, nourriture et sécurité. Beaucoup d'espèces de Fourmis fréquentent les Pucerons : ceux-ci leur fournissent une sécrétion sucrée dont elles sont friandes (...). D'autres Insectes, surtout des Coléoptères, vivent exclusivement dans les fourmilières. Ils y sont nourris par les ouvrières qui reçoivent quelque sécrétion savoureuse. » (PLATEAUX-QUENU, 1963 : 869).

Maurice Caullery donne en effet l'exemple des insectes sociaux dans son ouvrage de 1922, réédité en 1950 : « C'est dans la biologie des Insectes sociaux, particulièrement des fourmis et des termites, que l'on trouve le plus de faits se rattachant au commensalisme et avec une variété d'aspects considérables. Leur étude précise n'a été faite que récemment et promet encore beaucoup de résultats des plus intéressants. » (CAULLERY, 1950 : 37).

L'un des naturalistes qui a étudié au début du XX^e siècle les associations chez les fourmis et a été repris notamment par Caullery est Erich Wasmann (biologiste autrichien

1 - Le zoologiste belge définit le commensalisme libre et le commensalisme fixe. Le premier correspond à un commensal qui peut vivre sans son hôte, alors que pour le second, il lui est vital de s'associer.

qui a travaillé ultérieurement en Allemagne). Il publie en 1909 un article : « Über der Ursprung des sozialen Parasitismus, der Sklaverei und der Myrmekophilie bei den Ameisen » (Sur l'origine du parasitisme social, de l'esclavage et de la myrmécophilie chez les fourmis). Caullery se réfère aux travaux de Wasmann et reprend les quatre catégories données par ce dernier : « Parmi ces divers commensaux, il distinguait quatre grandes catégories :

1° Les synoeques (συν avec, οἶκος maison), ou commensaux proprement dits, partageant simplement l'habitat hypogée des fourmis et termites et trouvant à se nourrir de débris divers, des reliefs de la nourriture de leurs hôtes ou même des cadavres de ceux-ci. Les fourmis restent indifférentes à leur égard.

2° Les synechthres (συν avec, ἔχθρος ennemi) qui s'introduisent dans le nid en pillards, s'y nourrissant des réserves qui y sont accumulées, ou dévorant les larves. Les fourmis les attaquent et les mettent à mort.

3° Les symphiles (συν avec, φίλος ami). Ce sont des espèces que les fourmis ou termites recherchent et même conquièrent de haute lutte et qu'elles nourrissent. Cette dénomination réunit les myrmécoxènes et les termitoxènes de Forel et d'Emery. Les symphiles sont d'ailleurs loin d'être toujours bienfaisants aux hôtes qui les hébergent, comme on le verra.

4° Les parasites, dont nous ferons l'étude ultérieurement. Les synoeques comprennent, dans les fourmilières des espèces assez nombreuses(...) » (CAULLERY, 1950 : 38).

Effectivement, les cas de commensalisme sont donc nombreux chez les Hyménoptères, avec, uniquement pour les fourmis, des catégories différentes entre hôte et commensal et, dans chacune de ces catégories, des exemples multiples : « Les symphiles sont très nombreux. Ce sont surtout des Coléoptères, appartenant à diverses familles : des Staphylinides (*Lomechusa*, *Atemeles*, *Xenodusa*, etc...), des Psélaphides et en particulier des Clavigérides, des Paussides, famille complètement adaptée à la vie myrmécophile, des Histérides (*Hetaerius*, *Tylois*, *Chlamydopsis*), des Cétonides, des Nitidulides. » (CAULLERY, 1950 : 39).

Les biologistes des années 1920 reprennent pour la plupart les travaux déjà effectués à la fin du XIX^e siècle et au début du XX^e siècle par Wasmann et Wheeler. Ainsi Eugène-Louis Bouvier (1856-1944), avec l'exemple des Staphylinides comme commensaux des fourmis, revient sur les limites du commensalisme : « Les Staphylinides des genres *Atemeles* et *Lomechusa* obtiennent davantage : les Fourmis ne se bornent pas à nourrir le commensal, elles prennent à leur charge le soin de sa nichée qui, pourtant, dévore leur progéniture (...). Quand il arrive à ce point, observe Wasmann, le symphilisme devient une maladie sociale assez semblable à l'alcoolisme humain et qui conduit aux mêmes dégénérescences physiques et morales. » (BOUVIER, 1926 : 69). A la différence de Maurice Caullery, qui s'emploie à ne pas utiliser de métaphores anthropomorphiques, Bouvier, lui, franchit le pas. Mais son analyse met cependant réellement en exergue l'existence du commensalisme chez les insectes sociaux. Il reprend ainsi Wheeler : « Ces besognes ne vont pas sans avantages. Comme l'a montré Wheeler, « les larves des Fourmis produisent des sécrétions qui excitent les appétits de leurs nourrices » : de la salive, un exsudat tégumentaire gras. « Sans doute, ces substances diverses sont produites en très petite quantité, mais la qualité en est telle que les Fourmis adultes les recherchent avidement. » Et cela conduit, ajoute le même auteur, aux échanges qui s'établissent entre les fourmis et leurs commensaux. » (BOUVIER, 1926 : 56).

Maurice Maeterlinck, prix Nobel de littérature, naturaliste, reprend aussi les observations de Wheeler dans son troisième volet sur la vie des Insectes : *La vie des Fourmis*, édité alors en 1930. Il mentionne explicitement les sources auxquelles il va faire mention et notamment : « Leur compatriote, Auguste Forel, qui s'y connaît, puisqu'il est avec Wasmann, Wheeler, Emery et quelques autres, l'un des grands myrmécologues d'aujourd'hui (...). » (MAETERLINCK, 2010 : 317). Le naturaliste reprend d'autres auteurs importants comme Charles Janet (1849-1932) et va consacrer un chapitre au parasitisme chez les fourmis. Le commensalisme apparaît en filigrane mais n'est pas un concept réellement décrit à part entière comme type d'association fonctionnelle.

Parallèlement, l'auteur évoque les raisons de l'étude (bibliographique) plus tardive qu'il fait sur les fourmis alors qu'il a proposé auparavant des études (bibliographiques et de recherches scientifiques) sur les abeilles et les termites : « Il nous montre surtout les difficultés de la tâche. La ruche ou la termitière forme un bloc dont on peut faire le tour. Il existe une ruche, une termitière, une abeille, un termite types ; au lieu qu'il y a autant de fourmilières que d'espèces de fourmis, autant de mœurs différentes que d'espèces. » (MAETERLINCK, 2010 : 315).

Il est intéressant de revenir sur le « bloc » que forment certaines unités d'insectes sociaux. En effet, si le commensalisme est présent entre, par exemple, les fourmis et les Coléoptères, ce concept prend-il véritablement en compte la spécificité des Hyménoptères ?

Les limites du concept de commensalisme chez les Hyménoptères

Dans sa préface de la traduction française de l'ouvrage de Karl von Frisch (1886-1982) sur la vie des abeilles, Pierre-Paul Grassé souligne clairement : « La ruche, la fourmilière, la termitière ne sont point de simples rassemblements d'individus qui, en tant que tels, se comportent comme s'ils vivaient isolés. Des corrélations physiologiques, surtout sensorielles, existent entre les membres d'une même société. Lorsque les insectes sociaux accomplissent une tâche collective, ils coordonnent leurs actes de telle sorte que l'œuvre réalisée est cohérente et se répète identiquement dans toutes les sociétés appartenant à la même espèce. J'ai insisté à maintes reprises sur le caractère inné et vraisemblablement automatique de la coordination sociale chez les insectes. L'acte de l'un d'eux déclenche une réponse adaptée d'un autre individu et ainsi de suite. » (GRASSÉ, préface de VON FRISCH, 1955 : XI).

Ainsi, chez les Hyménoptères, avec l'exemple des abeilles, la ruche est une entité : « Il pourra y avoir quelques douzaines de ruches, ou même plus d'une centaine. L'apiculteur peut même se contenter d'une seule, s'il le désire. Mais il ne peut posséder d'unité plus petite qu'une « ruche », qu'une « colonie », à laquelle appartiennent pourtant de nombreux milliers d'abeilles. » (VON FRISCH, 1955 : 2). Dès le début de son exposé, von Frisch, prix Nobel de physiologie et de médecine en 1973, explicite la singularité des animaux sociaux : ils forment à plusieurs individus (des milliers pour les abeilles) une entité (la ruche).

Les observations des naturalistes comme Jean-Henri Fabre présentent cette singularité par rapport à d'autres insectes, même par rapport à d'autres Hyménoptères qui ne sont pas des insectes sociaux : « En dehors des soins de la maternité, soins dans lesquels il est presque toujours admirable, l'insecte, à moins qu'il ne vive en société, comme les

Abeilles, les Fourmis et les autres, ne se préoccupe d'autre chose que de lui-même. » (FABRE, 1923 : 207). Les animaux sociaux ont donc cette spécificité de s'organiser en vue de réaliser un but commun pour tout un groupe.

En reprenant les travaux de Maeterlinck dans *La vie des Abeilles* de 1901, par exemple, l'idée du groupe est tout à fait prégnante dans l'étude des Hyménoptères : « Pour l'instant, il suffit d'appeler l'attention sur le trait essentiel de la nature de l'abeille qui explique l'entassement extraordinaire de ce travail confus. L'abeille est avant tout, et encore plus que la fourmi, un être de foule. Elle ne peut vivre qu'en tas. Quand elle sort de la ruche si encombrée qu'elle doit se frayer à coups de tête un passage à travers les murailles vivantes qui l'enserrent, elle sort de son élément propre. » (MAETERLINCK, 2010 : 32).

Cette capacité de « vivre en société », cette aptitude à former un tout chez les fourmis, abeilles, mais aussi chez les termites, est-elle prise en compte par l'étude du concept de commensalisme ? En effet, les commensaux sont alors commensaux du groupe entier, et non uniquement d'un seul individu comme l'exemple que nous avons donné entre un pagure et une annélide. L'association est ainsi essentiellement une association entre une espèce (comme les coléoptères pour les fourmis) et le groupe entier (fourmilière par exemple, ou termitière, ou ruche).

L'exemple des fourmis retenu par Caullery est révélateur : « Tel est le cas, par exemple, pour ce qui concerne les *Lomechusa*, un des myrmécophiles qui ont été le mieux étudiés. *Lomechusa strumosa* vit dans les fourmilières de *Formica sanguinea* ; les fourmis les recherchent, au point d'aller en enlever dans d'autres fourmilières, les nourrissent et les lèchent : elles élèvent et nourrissent leurs larves, les transportent en sûreté en cas de péril. Or, ces larves de *Lomechusa* sont les pires ennemis des larves de fourmis, qu'elles dévorent et les fourmis pourtant les nourrissent aux dépens de leurs propres larves. Une fourmilière de *F. sanguinea* infestée de *Lomechusa* dégénère et finit par disparaître. » (CAULLERY, 1950 : 39). Ainsi, cette association, de commensalisme au départ, peut basculer vers le parasitisme, et Caullery, dans ce cas l'explicite clairement, la fourmilière entière périclité.

Cet exemple précis pose les limites du concept de commensalisme sur deux points essentiels.

Le premier point est celui de la notion d'espèce et d'individu dans la question du concept. En effet, pour Caullery, et Van Beneden auparavant, il s'agit préférentiellement d'une association entre deux espèces, sans considérer explicitement l'individu. Ainsi, la fourmilière, la termitière ou la ruche peuvent-elles, au sens strict de la définition « héberger » des commensaux ? Car, selon les observations des naturalistes, il n'y a pas directement d'association entre une fourmi, une abeille ou un termite et un coléoptère par exemple, mais il y a association entre la « société » formée par les fourmis, les termites ou les abeilles et une autre espèce. A ce titre, la définition contemporaine de Générmont, mentionnée, plus haut correspond à ces observations. Mais nous touchons ici à une limite du concept de commensalisme : s'applique-t-il par rapport à la notion d'espèce ou d'individu ?

Or, ce débat sur la notion d'individu est ancien. Gilbert Simondon (1924-1989) effectue un historique de cette notion en remontant aux physiologues ioniens : « Selon les premiers physiologues ioniens, Thalès, Anaximandre, Anaximène, la recherche fondamentale qui se propose à la réflexion est celle de l'élément qui, par sa substance,

son dynamisme et ses transformations, est capable d'expliquer l'existence, l'apparition et les caractères particuliers des êtres qui existent actuellement. » (SIMONDON, 2005 : 340). Simondon poursuit donc lui-même dans la seconde moitié du XX^e siècle les travaux sur la notion d'individu. Le commensalisme, dans son acception première, évolue-t-il en prenant en compte la notion d'individu ? C'est l'une des deux limites posée par l'étude des Hyménoptères.

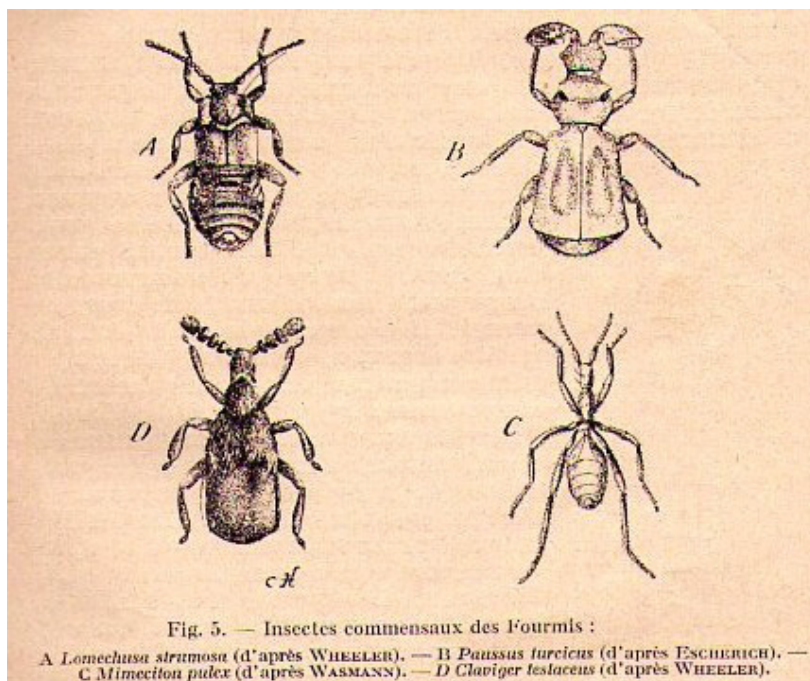
La seconde limite exposée dans l'étude de ces cas correspond à la notion d'avantage, élément *princeps* de la définition du concept. Or, nous voyons par exemple pour les fourmis chez Caullery, un passage au parasitisme : l'exemple de *Lomechusa* est tout à fait révélateur.

Ainsi, l'étude des animaux dits « sociaux » pose des questions pertinentes sur l'instauration d'un concept des associations comme celui de commensalisme.

CONCLUSION

Le commensalisme chez les Hyménoptères, défini par deux espèces dont l'une obtient un avantage, est prouvé par de nombreuses observations : les naturalistes tels Fabre ou Maeterlinck ont, en effet, fourni de nombreuses analyses.

Si, dès 1875, Van Beneden l'expose (ces associations semblent donc déjà connues de longue date), le commensalisme (par exemple chez les fourmis) est approfondi tout au long de la fin du XIX^e siècle et pendant tout le XX^e siècle : Wasmann, au début des années 1900, puis Caullery, dans les années 1920-1930, repris par Grassé, dans les années 1960.



Observation du commensal - Extrait de CAULLERY, 1950 : 42

En parallèle, la modélisation mathématique mentionnée (notamment dans les années 1920) se poursuit toujours actuellement chez les Hyménoptères. En particulier pour évaluer l'écologie microbienne chez les fourmis : l'article de Paulo Salles « The ants' garden: qualitative models of complex interactions between populations »² présente l'utilisation de modèles mathématiques pour établir la pérennité d'une population microbienne chez les fourmis.

Ainsi, si les recherches sur les associations en général et le commensalisme en particulier se poursuivent, notamment à travers les modélisations, les modèles ne posent pas directement la question de la spécificité des sociétés d'Hyménoptères qui reste pourtant, l'élément majeur retenu par les naturalistes et les biologistes.

En effet, ces études pointent du doigt les limites d'un tel concept : à la fois sur la question philosophique de l'individu et de l'espèce mais aussi sur le terme « avantage » qu'il est difficile de constater lors des observations menées.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BOUVIER E-L., 1926. *Le communisme chez les insectes*. Flammarion, Paris, 1 vol.
- CAULLERY M., 1950. *Le parasitisme et la symbiose*. 2^e éd. Doin, Paris, 1 vol.
- FABRE J. H., 1923. *Souvenirs entomologiques, études sur les instincts et les mœurs des insectes*. Librairie Ch. Delagrave, Paris, édition définitive, 1^{re} série.
- GÉNÈRMONT J., 1996. *Commensalisme*. In *Dictionnaire du darwinisme et de l'évolution*. Sous la direction de P. Tort. PUF, Paris, 3 vol.
- GRASSÉ P.-P., 1963. *Zoologie. Tome 2, Les arthropodes*. La Pléiade, Paris, 4 vol.
- MAETERLINCK M., 2010. *La vie de la nature*. André Versaille éd., Bruxelles, 4 vol. Edition établie par P. Gorceix.
- PLATEAUX-QUENU C., 1963. Hyménoptères. In Grassé P.-P., *Zoologie, tome 2, Les arthropodes*. La Pléiade, Paris, 4 vol. : 837-898.
- POREAU B., 2011. Le commensalisme: un concept controversé. L'exemple de *Nereis fucata*. *Bulletin de la Société linnéenne de Lyon*, 80 (5-6) : 56-62.
- SIMONDON G., 2005. Histoire de la notion d'individu. In SIMONDON G., *L'individuation à la lumière des notions de forme et d'information*. Millon, Grenoble, 1vol. (1^{re} éd. du chapitre en 1989).
- VAN BENEDEN P.-J., 1875. *Les parasites et les commensaux dans le règne animal*. Doin, 1 vol.
- VON FRISCH K., 1955. *Vie et mœurs des Abeilles*. Albin Michel, Paris, 226 p. (titre original : *Aus dem Leben der Bienen*. Traduit de l'allemand par Dalcq André, 5^e éd.)
- WASMANN E., 1909. Über der Ursprung des sozialen Parasitismus, der Sklaverei und der Myrmekophilie bei den Ameisen. *Biologisches Centralblatt*, 22 : 687.

2 - SALLES P. et al., 2006. The ants' garden: qualitative models of complex interactions between populations. *Ecological modelling* 194 : 90-101.

SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON

Siège social : 33, rue Bossuet, F-69006 LYON

Tél. et fax : +33 (0)4 78 52 14 33

<http://www.linneenne-lyon.org> — email : societe.linneenne.lyon@wanadoo.fr

Groupe de Roanne : Maison des anciens combattants, 18, rue de Cadore, F-42300 ROANNE

Rédaction : Marie-Claire PIGNAL – Directeur de publication : Bernard GUÉRIN

Conception graphique de couverture : Nicolas VAN VOOREN



Tome 81 Fascicule 3-4 Mars-Avril 2012

SOMMAIRE

Poreau B. – Le commensalisme chez les Hyménoptères : les limites du concept	39 - 45
Leblanc P. – Notes sur quelques Scaptia ouest-paléarctiques et description d'une espèce nouvelle (Coleoptera Scaptiidae)	47 - 53
Rivoire B. et Carbonnel G. – Le bois Bouchat : une forêt caractéristique des contreforts est des monts du Lyonnais. Indications sur sa fonge. I.- Les polypores	55 - 68
Denninger C. – Végétation du vallon du bois d'Ars à Limonest (Rhône, France)	69 - 71

Couverture : *Daedaleopsis tricolor* dans le bois Bouchat (Rhône), le 1er janvier 2012, sur tronc mort
au sol de *Prunus avium*. Crédit : Bernard Rivoire

CONTENTS

Poreau B. – Commensalism with Hymenoptera: the limits of the concept	39 - 45
Leblanc P. – Miscellaneous notes on western palaearctic Scaptia and description of a new species (Coleoptera Scaptiidae)	47 - 53
Rivoire B. et Carbonnel G. – The bois Bouchat : a characteristic forest of the eastern foothills of the "monts du Lyonnais". Informations on its mushrooms. I.- The polypores	55 - 68
Denninger C. – Vegetation found along the narrow valley of Ars Forest, Limonest (Rhône department, France)	69 - 71

Prix 10 euros

ISSN 0366-1326 • N° d'inscription à la C.P.P.A.P. : 1114 G 85671

Imprimé par Imprimerie Brailly, 69564 Saint-Genis-Laval Cedex

N° d'imprimeur : V0001XX/00 • Imprimé en France • Dépôt légal : mars 2012

Copyright © 2012 SLL. Tous droits réservés pour tous pays sauf accord préalable.