

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



Le commensalisme : un concept controversé. L'exemple de *Nereis fucata*.

Brice Poreau

Allocataire de recherche, E.A. 4148, S2HEP-LIRDHIST, Université Lyon 1, 38, bd Niels Bohr, 69622 Villeurbanne Cedex, France

Résumé. - Le commensalisme est un concept développé dans la seconde moitié du dix-neuvième siècle, notamment par Pierre Joseph Van Beneden (1809-1894). D'un point de vue d'historien des sciences, il est possible de se demander quelle est la portée de ce concept lors des décennies ultérieures dans le monde scientifique de la biologie et plus particulièrement de la zoologie. Un exemple d'association est ici approfondi ; il s'agit de *Nereis fucata* avec *Eupagurus bernhardus*. Cet exemple est intéressant, car il a été étudié dès la théorisation du commensalisme, et va permettre de montrer les limites de ce concept. Entre Caullery, Chevreux, Coupin ou encore Rabaud, quelles sont les différentes visions du commensalisme ?

Mots-clés.- Commensalisme, *Nereis fucata*, Rabaud, Caullery, Chevreux, Coupin.

Commensalism : a controversial concept. The example of *Nereis fucata*

Abstract. - Commensalism is a concept developed in the second half of the nineteenth century, especially by Pierre Joseph Van Beneden (1809-1894). On an historical point of view, it is possible to wonder if this concept of commensalism is relevant during the next decades in the scientific world of biologists and particularly in zoology. An example of association is putting forward in this article : *Nereis fucata* with *Eupagurus bernhardus*. This example is really interesting because it was studied at the beginning of the theory of commensalism, and it will outline the limits of this concept. With Caullery, Chevreux, Coupin or Rabaud, what are the different points of view of this concept ?

Keywords.- Commensalism, *Nereis fucata*, Rabaud, Caullery, Chevreux, Coupin.

INTRODUCTION

L'histoire des sciences et, en particulier, l'histoire de la biologie et de la zoologie, est une discipline qui permet de mettre en exergue les concepts auxquels les scientifiques ont été confrontés. Le commensalisme est l'un de ces concepts, notamment développé par Pierre Joseph Van Beneden (1809-1894)¹ comme il le présente dans son ouvrage de 1875, *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*. L'« émergence » d'une scientificité dans le domaine de la biologie et, plus particulièrement de la zoologie, fait suite aux développements d'expérimentations entreprises dès le XVIII^e siècle. La méthode expérimentale sera alors un élément important de cette scientificité au siècle suivant. Des disciplines comme la médecine, avec par exemple Claude Bernard dans *L'introduction à la médecine expérimentale* de 1865, vont aussi voir émerger cette méthodologie. Mais il faut attendre le début du XX^e siècle afin que cette scientificité prenne réellement place en biologie et en zoologie. Etienne Rabaud (1868-1956) explicite ce point de vue, sur le lamarckisme, dans son ouvrage de 1911, *Le transformisme et l'expérience* : « Suivant une maxime qui reste constamment vraie, nos opinions, comme nos conceptions, sont

1 - Le terme de commensalisme est employé aussi par Planchon, mais Van Beneden l'utilise dès 1858 : voir COUTELLEC L., 2007. *Histoire des fondements du concept de commensalisme en biologie au XIX^e siècle*, Mémoire de master, Université Lyon 1.

sujettes à révision. Ne représentant jamais qu'une approximation, elles doivent tendre à se rapprocher progressivement d'une connaissance plus exacte, d'une compréhension plus large des phénomènes. Née, voici plus d'un siècle, la conception lamarckienne du monde vivant a paru correspondre, dès son apparition, à tout un ensemble de faits connus. Dans son essence, elle ne saurait varier, puisqu'elle pose en principe une parfaite continuité entre les êtres et un rapport nécessaire entre ces êtres et leur mode d'existence. Mais la conception lamarckienne a acquis, avec la multiplication des documents les plus divers, une ampleur très grande ; soumise au contrôle de l'expérience, elle en a retiré, avec la confirmation de son principe, un certain nombre d'aperçus nouveaux que soupçonnait à peine ou que ne soupçonnait pas son auteur. » (RABAUD, 1911 : 262).

Dans ce contexte, où en 1875 Van Beneden explicite le concept de commensalisme, puis où l'expérience au sens d'expérimentations va prendre un essor important dans les années 1910, le « commensalisme » va-t-il évoluer ? Le concept de commensalisme de 1875 existe-t-il toujours au cours du premier tiers du XX^e siècle ? Le commensalisme, s'il est un concept, a-t-il une réalité concrète pour les biologistes ?

L'étude d'un cas concret, *Nereis fucata*, va être tout à fait évocateur de la problématique mentionnée. Ce cas est effectivement emblématique des débats sur le commensalisme et des remises en cause qui vont être faites au cours des décennies successives. Maurice Caullery (1868-1958) va référencer une partie des commensaux du Bernard-l'ermite, parmi lesquels l'annélide *Nereis fucata*. Les différents auteurs mentionnés, évoquent soit *Nereis fucata* Savigny soit *Nereleipas fucata* Johnston, mais il s'agit du même organisme.

Ainsi vu en premier comme un commensal du Bernard-l'ermite, sa position sera remise en question par plusieurs auteurs.

Nereis fucata* commensal d'*Eupagurus bernhardus

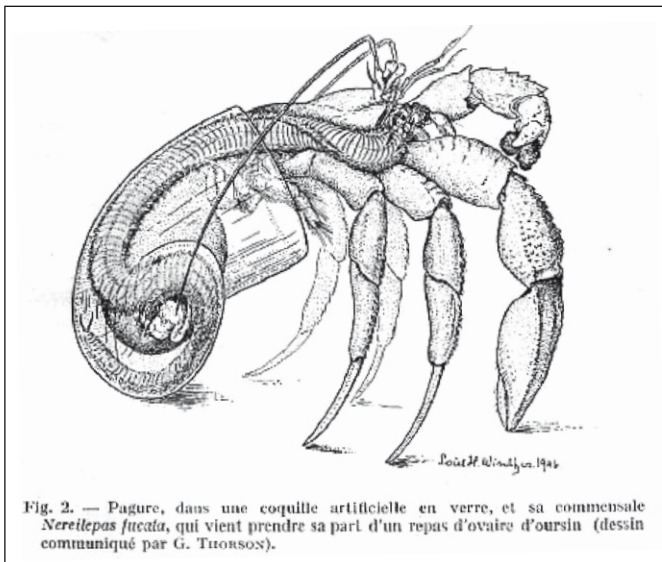
Tout d'abord, il faut définir « le commensalisme ». En 1875, VAN BENEDEN écrit : « Le commensal est celui qui est reçu à la table de son voisin pour partager avec lui le produit de la pêche ; il faudrait créer un nom pour désigner celui qui réclame de son voisin une simple place à son bord, et qui ne demande pas le partage des vivres. Le commensal ne vit pas aux dépens de son hôte ; tout ce qu'il désire, c'est un gîte ou son superflu ; le parasite s'installe temporairement ou définitivement chez son voisin ; de gré ou de force, il exige de lui le vivre et très souvent le logement. Mais la limite précise où le commensalisme commence n'est pas toujours facile à discerner. Il y a des animaux qui ne sont commensaux qu'à une certaine époque de leur vie et qui pourvoient à leur entretien pendant les autres époques ; d'autres ne sont commensaux que dans certaines circonstances données et ne méritent point cette qualification dans les temps ordinaires. » (VAN BENEDEN, 1875 : 15). En 1922, Maurice Caullery reprend cette définition, avec une approche beaucoup moins anthropomorphique et finaliste, ce qu'il mentionne dans sa préface ; il écrit : « Le commensalisme consiste en l'association régulière entre deux espèces déterminées, se retrouvant d'une façon constante, dans des localités très éloignées les unes des autres. Quand on l'analyse, on constate que ce simple rapprochement entraîne des différenciations très accentuées, en particulier au point de vue psychophysiologique. Le double écueil de l'étude de cet ordre de faits est, d'une part d'y apporter des préoccupations trop subjectives aboutissant à un anthropomorphisme illusoire, d'autre part de vouloir trop ramener des faits complexes à de simples réactions physiques élémentaires et purement actuelles. » (CAULLERY, 1950 : 23).

Avec les définitions du commensalisme de Van Beneden ou de Caullery, qu'en est-il de *Nereis fucata* et d'*Eupagurus bernhardus* ? Caullery reprend l'exemple du Bernard-l'ermite, car le commensalisme a été particulièrement étudié dans ce cas : « Ces quelques exemples, auxquels on en pourrait ajouter beaucoup d'autres, donnent une idée de la fréquence et de la régularité de ces associations. Nous nous arrêterons à celles auxquelles donnent lieu les pagures et sur lesquelles il a été fait des observations approfondies et instructives. Les pagures ou Bernards-l'Ermite s'abritent comme on sait dans des coquilles vides de Gastropodes et sont profondément adaptés à cet habitat, comme l'indique la mollesse et la dissymétrie de leur abdomen, la conformation de leurs dernières pattes (uropodes) et une série d'autres particularités. Or, aux pagures sont associés des commensaux nombreux. Nous en examinerons quelques-uns. » (CAULLERY, 1950 : 27-28).

Edouard Chevreux (1846-1931) rapporte l'une de ses observations sur les commensaux des pagures : « Pendant un séjour à Grandcamp (Calvados), au cours de l'été dernier, je fus frappé de la quantité de Pagures rapportés par les pêcheurs. Grandcamp est peut-être le seul endroit du littoral de la France où l'*E. bernhardus* soit considéré comme un aliment et vendu sur le marché. Les pêcheurs au chalut, qui, pendant l'été, draguent au voisinage de la côte, ne passant qu'une nuit à la mer, le prennent en grand nombre sur certains fonds, par 20 à 25 mètres de profondeur, et le rapportent vivant, pour la consommation des habitants du pays (...). Les coquilles que je brisai pour en examiner le contenu, étaient au nombre d'une centaine, à quelques unités près. J'eus la surprise de n'y pas trouver un seul exemplaire de *Podoceros nitida*. Par contre, elles contenaient de nombreux commensaux non encore signalés. Voici l'énumération des animaux trouvés dans ces conditions : Annélides : *Nereilepas fucata* se trouvait dans un tiers environ des coquilles (...) » (CHEVREUX, 1908 : 14). Parallèlement à ses observations provenant des pêches de Grandcamp, Chevreux a étudié le Pagure en aquarium. Il note dans le même article : « A ce moment, la *Nereilepas* sortait presque entièrement de la coquille pour saisir un débris de Mollusque entre les mandibules du Pagure. » (CHEVREUX, 1908 : 16). Puis il ajoute comme justification d'un cas de commensalisme : « J'ai observé bien souvent un fait qui prouve les bons rapports que le Pagure entretient avec l'Annélide. Lorsque le Pagure était en partie hors de sa coquille, un choc sur la paroi de l'aquarium le faisait rentrer brusquement, mais, si la *Nereilepas* était aussi sortie, aucun choc, aucun attouchement ne pouvait obliger le Pagure à bouger avant la rentrée de sa compagne. Il est évident qu'il craignait de la blesser en la comprimant entre ses périoïpodes et la paroi de la coquille. » (CHEVREUX, 1908 : 16).

Henri Charrier va explorer les *Nereis* et il note comme Chevreux l'association avec le Bernard-l'ermite : « La *Nereis fucata* est une des Annélides les plus fréquentes à Arcachon. Nous ne l'avons jamais rencontrée à l'état libre, mais au contraire vivant en commensale avec ce Crustacé si curieux qu'est le Bernard l'Ermite (*Eupagurus Bernardus*). Ce commensalisme est d'ailleurs fréquent : 50% au moins des Pagures examinés nous ont fourni des *Nereis fucata*. Parfois même, outre l'Annélide adulte, on peut trouver dans la coquille où s'abrite le Crustacé un ou deux exemplaires de *Nereis* beaucoup plus jeunes. Aspect général. (...) – hn. *Nereis fucata* est d'assez grande taille. Elle atteint en moyenne 10 à 15 centimètres de longueur et 6 à 7 millimètres de largeur, parapodes compris, avec un nombre de segments supérieur à 100. Mais ces dimensions sont parfois largement dépassées. Nous avons, notamment, trouvé une femelle, présentant il est vrai quelques

signes d'épitoquie, qui atteignait 25 centimètres de longueur pour une largeur de 1 centim. 5, parapodes compris. Cette Annélide présente dorsalement une large raie brune de chaque côté du corps, et une bande brune médiane très étroite, au milieu de laquelle se détache le vaisseau dorsal. » (CHARRIER, 1920 : 11). Charrier précise aussi que *Nereis* ou *Nereilepas fucata* sont les mêmes objets d'étude : « Par conséquent la *Nereilepas fucata* (Johnston) qui ne différerait de la *Nereis fucata* (Sav.) que par ce caractère ne doit donc pas en être séparée. » (CHARRIER, 1920 : 24). Cette étude, publiée en 1920, a été faite à la fin de 1914. Les observations de Charrier et de Chevreux se corroborent. Ce qui permet à Caullery de reprendre en 1922 : « Le commensalisme de *Nereilepas fucata* a été l'objet d'observations intéressantes de Chevreux et Coupin. Il faut noter d'abord que c'est toujours cette espèce que l'on rencontre dans ces conditions, et jamais les autres *Nereis* ; il y a spécificité rigoureuse de l'association. Le ver se blottit dans les derniers tours de la coquille où il trouve un abri sûr. Il est un véritable commensal, au sens strict du mot. Chevreux, en effet, lorsqu'il nourrissait, en aquarium, des *Eupagurus bernhardus* avec des moules, a constaté que, dès que le Pagure en recevait une, la *Nereis*, attirée probablement par une sensation olfactive, sortait du fond de sa coquille et venait saisir, jusqu'entre les mandibules du Crustacé, des fragments de la proie. » (CAULLERY, 1922 : 28-29). L'Annélide est donc en association avec le Pagure et va s'enrouler dans la coquille ; mais, en plus du « gîte » (donc commensal au sens strict), la *Nereis* peut détourner une partie de la nourriture du Bernard-l'ermite. Caullery reprend dans son édition de 1950 un schéma d'expérimentation présentant le commensalisme entre les deux espèces, le Bernard-l'ermite ayant une coquille en verre, et permettant ainsi facilement l'observation de l'Annélide.



Observation du commensal - Extrait de CAULLERY, 1950 : 29

Si Caullery, Chevreux et Charrier voient la *Nereis* comme commensale, qu'en est-il d'autres auteurs comme Coupin ?

Nereis fucata parasite d'*Eupagurus bernhardus*

Henri Coupin (1868-1937) est cité par Caullery, dans le paragraphe sur le commensalisme, et Caullery va expliciter que la *Nereis* est effectivement commensale du Pagure, s'appuyant en partie sur les travaux de Coupin. Cependant, que dit exactement Coupin ? Il va décrire tout d'abord, dans un article de 1894, le fonctionnement de l'Annélide : « Dans les coquilles de Buccin habitées par des Pagures, on trouve, on le sait, très fréquemment une Annélide, *Nereis fucata*. Ce ver se loge dans les premiers tours de spires, c'est-à-dire dans une chambre presque complètement close par la partie postérieure du Crustacé. Il est cependant très bien développé, sans aucune souillure, et resplendit, pour ainsi dire, de santé. Cela n'a rien qui doive nous étonner, car il est admirablement protégé contre les injures et les ennemis extérieurs. » (COUPIN, 1894 : 541). Après une description d'observations notamment sur le mode d'alimentation de la *Nereis*, il va revenir sur le débat du commensalisme : « Le *Nereilepas* ne mange donc pas les déjections du Pagure. Cette constatation, me semble-t-il, est intéressante au point de vue de la nature de l'association du Pagure et de l'Annélide. Pour P. J. Beneden, c'est du commensalisme. Or, suivant la définition du célèbre zoologiste : « Le commensal ne vit pas aux dépens de son hôte : tout ce qu'il désire, c'est un gîte ou son superflu ; le parasite s'installe temporairement ou définitivement chez son voisin ; de gré ou de force, il exige de lui le vivre, et très souvent, le logement. » Cette dernière définition s'applique admirablement au cas du *Nereilepas*. Celui-ci fait évidemment tort au Pagure, puisqu'il lui soustrait une bonne partie de sa nourriture : c'est un véritable parasite, au sens où l'on entend ce mot dans le langage courant. » (COUPIN, 1894 : 542). Il effectue le même raisonnement avec les Pinnothères, puis il conclut clairement : « Le Pinnothère est un véritable parasite de son Mollusque, comme le *Nereilepas* en est un du Pagure. C'est à cette conclusion que je désirais arriver : l'étude d'autres commensaux l'étendra sans doute singulièrement. » (COUPIN, 1894 : 543).

Caullery va effectivement revoir cette objection et il va mentionner une inégalité de traitement entre les deux espèces de l'association : « Dans cette association, nous voyons que les rôles des deux partenaires ne sont pas équivalents. Le ver détourne une partie des proies capturées par le crustacé. Il vit donc à ses dépens. » (CAULLERY, 1950 : 30). Mais Caullery ne va pas aussi loin que Coupin ; il ne présente pas la *Nereis* comme parasite, mais uniquement comme commensale. Pourquoi Caullery ne retient-il pas cette association comme parasitisme, comme le fait Coupin ? Si, effectivement, la *Nereis* soustrait de la nourriture de son hôte, aucune expérimentation n'a montré que cette soustraction de nourriture pouvait entraîner la mort de l'hôte ou un quelconque caractère désavantageux sur son développement. Coupin ne va donc pas ainsi au bout de son raisonnement ; il s'en tient à la définition littérale et non complète de Van Beneden sur le parasitisme. En revanche, est-ce strictement du commensalisme ? Caullery mentionne qu'il s'agit du commensalisme strict, mais ensuite, il évoque, en mentionnant les observations de Coupin, la soustraction de nourriture. Dans cette association, la *Nereis* obtient l'avantage du « gîte » du Pagure ; or un autre concept que celui de commensalisme semble plus approprié, celui d'« inquilinisme ». Caullery le définit comme suit : « Nous examinerons maintenant une nouvelle série d'associations, où l'un des animaux vit à l'intérieur de l'autre, sans cependant se nourrir vraiment à ses dépens, mais y trouvant un abri et détournant à son profit des substances nutritives captées par son partenaire.

Ces cas ne sont donc pas du parasitisme véritable et on les désigne souvent sous le nom d'inquilinisme (*Raumparasitismus* des auteurs allemands). Ils constituent une série très graduée, aboutissant au vrai parasitisme. » (CAULLERY, 1950 : 51). Ainsi cette définition semble convenir parfaitement aux observations menées par Coupin, mais aussi par Chevreux. Or, on ne retrouve, chez aucun de ces auteurs, ni même chez Caullery, l'exemple de *Nereis fucata* comme inquilinisme. Les limites du commensalisme, dans cet exemple, sont donc mises en avant : si seul le gîte est l'élément constitutif d'une association commensale, elle ne peut, d'un point de vue biologique, en rester uniquement à l'habitat : le commensal doit se nourrir. Si ce n'est au détriment de son hôte, en causant un dommage (il s'agit donc de parasitisme), c'est en utilisant les moyens de déplacement de l'hôte, voire comme la *Nereis* par captation d'une partie de la nourriture de l'hôte. Dans les deux derniers cas, ne peut-on alors considérer qu'il y a un avantage supplémentaire (que le gîte) fourni au commensal ? Ainsi, dans la pratique des zoologistes, il semble communément admis, sans néanmoins l'explicitier, que le commensalisme de *Nereis fucata* avec *Eupagurus bernhardus* est un commensalisme « étendu », dans le sens où le commensal obtient comme avantage principal et majeur le « gîte », puis il peut obtenir un avantage concernant la nourriture, mais par nécessité.

Il existe, enfin une dernière objection faite au commensalisme comme association. Il s'agit de la vision d'Etienne Rabaud². Pour lui, il existe une contingence de facteurs impliquant la réunion d'espèces différentes, dont les évolutions (avantages obtenus pour le commensal ou l'hôte) sont dues aux différents tropismes : « Entre les animaux réunis, et par suite même de leur réunion, se développe forcément une interaction très directe, à laquelle s'ajoute la complexité, souvent très grande, du comportement des animaux groupés. » (RABAUD, 1937 : 129). Le commensalisme, en général, et chez *Nereis fucata*, en particulier, n'existerait donc pas : le commensal ne « réclame » pas le gîte. Il y a uniquement une contingence de facteurs externes. C'est ce que Rabaud mentionne dans son article de 1939. Pourtant des expériences plus récentes (Goerke en 1971³) vont aborder une réalité du commensalisme.

CONCLUSION

En 1971, Goerke effectue un film⁴ exactement sur *Nereis fucata*, commensal de *Eupagurus bernhardus*, film d'un peu plus de six minutes, disponible à partir de 1977, à l'institut de Göttingen : *Institut für den Wissenschaftlichen Film*. Voici ce qu'il précise dans le résumé écrit du film : « La *Nereis fucata* vit en commensalité chez le Bernard-l'Ermite *Eupagurus bernhardus* et habite les derniers tours de sa coquille. Le polychète

2 - Les relations personnelles entre Etienne Rabaud et Maurice Caullery étaient tendues à partir des années 1920. Les deux biologistes ont travaillé tous les deux dans le laboratoire d'Evolution des êtres organisés, et aussi dans le laboratoire de la station de Wimereux (durant les années 1900 et ultérieurement) ; cependant, les relations entre les deux hommes se sont dégradées. Voir l'autobiographie de Caullery reprise par Eva Telkès en 1993 : TELKES E., 1993, *Maurice Caullery, un biologiste au quotidien, 1868-1958*. PUL, Lyon, 1 vol. Il serait tout à fait envisageable de se demander si la publication d'Etienne Rabaud de 1939 ne serait pas aussi faite en réaction à l'exemple de commensalisme donné par Caullery.

3 - Voir aussi : GILPIN-BROWN J. B., 1969. Host-adoption in the commensal polychaete *Nereis fucata*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 49 : 121-127.

4 - Voir aussi le texte : GOERKE H., 1971. *Nereis fucata* (Polychaeta, Nereidae) als Kommensale von *Eupagurus bernhardus* (Crustacea, Paguridae). *Entwicklung einer Population und Verhalten der Art. Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.* 13 : 79-118.

s'introduit dans la coquille en exécutant tout d'abord des mouvements de recherche, en se glissant sur la coquille dès qu'il la touche et en rampant à l'extérieur sur les spirales jusqu'à ce qu'il atteigne le bord de l'orifice qu'il franchit. Il pénètre à l'intérieur de la coquille en glissant le long de sa face interne. Si la *Nereis fucata* y rencontre un animal de la même espèce et de la même taille, tous deux se livrent un combat avec leurs mâchoires jusqu'à ce que l'un d'eux quitte la coquille. L'hôte tolère son commensal dans sa coquille. Néanmoins, la *Nereis fucata* peut, lorsqu'elle passe sur la coquille, être saisie par les pinces du Bernard-l'Ermite et livrée aux maxillipèdes comme une proie. Là, les sécrétions de la *Nereis* collent les poils si bien que l'ingestion normale de nourriture est gênée et que le Pagure doit nettoyer ses maxillipèdes. » (GOERKE, 1977). Cette vidéo présente très clairement les limites du concept de commensalisme⁵ : certes la *Nereis* est alors commensale dans l'étude première de l'association. Mais il existe des circonstances dans lesquelles l'Annélide peut être prise comme nourriture par le Bernard-l'ermite selon cette vidéo. L'association peut donc être considérée comme un « équilibre instable » entre les deux espèces, équilibre car l'association existe et semble exclusive, instable car une modification de conditions (si la *Nereis* passe sur la coquille) peut détruire cet équilibre. En revanche cette vidéo ne présente pas de « dommages » que la *Nereis* provoquerait au Pagure. La question du parasitisme entre les deux espèces ne paraît donc pas ici pertinente. Mais cela présente les limites du concept de commensalisme : peut-il exister réellement un commensalisme entre deux espèces, ou ce commensalisme peut-il évoluer selon les conditions ? Quel serait alors l'impact sur l'analyse des associations entre espèces différentes, si ce concept prend en compte une composante « temps », *id est* une évolution possible : du commensalisme à l'inquilinisme, mais aussi du commensalisme à la destruction de l'association par l'hôte ? Il n'y a pas d'éléments en faveur du passage du commensalisme et/ou de l'inquilinisme au parasitisme.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES ET FILMOGRAPHIQUES

- CAULLERY M., 1950, 2^e édition. *Le parasitisme et la symbiose*. Doin, Paris, 362 p.
- CHARRIER H., 1920. Recherches sur la *Nereis fucata* Sav. *Actes de la Société linnéenne de Bordeaux*, 74 : 5-144.
- CHEVREUX E., 1908. Sur les commensaux du Bernard-l'ermite. *Bulletin du Muséum d'histoire naturelle*, 1 : 14-16.
- COUPIN H., 1894. Sur l'alimentation de deux commensaux (*Nereilepas* et *Pinnotheres*). *Comptes-rendus hebdomadaires de l'Académie des sciences*, 119 : 540-543.
- GOERKE H. & INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM, 1977. *Nereis fucata* (Nereidae) – *Kommensalismus : Eindringen in das Gehäuse von Eupagurus bernhardus*. Film E 1891 des IWF, Göttingen. Publikation von H. Goerke Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 10, Nr.581E 1891 (1977), 11 S.
- RABAUD E., 1911. *Le transformisme et l'expérience*. Félix Alcan, Paris, 320 p.
- RABAUD E., 1937. *Phénomène social et sociétés animales*. Félix Alcan, Paris, 322 p.
- RABAUD E., 1939. *Nereis fucata* Sav. et la notion de commensalisme. *Bulletin biologique de la France et de la Belgique*, 73(3) : 293-302.
- VAN BENEDEN P.-J., 1875. *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*. Germer Baillière, Paris, 276 p.

5 - D'autres travaux orienteront le lecteur : WILLIAMS J. D. et McDERMOTT J. J., 2004. Hermit crab biocoenoses : a worldwide review of the diversity and natural history of hermit crab associates. *Journal of Experimental Marine Biology & Ecology*, 305(1) : 1-128. Ainsi que STARR M. P., 1975. A generalized scheme for classifying organismic associations. In : Jennings D. H. & Lee D. L. (Eds.), *Symposia of the Society for experimental biology, Symbiosis*, vol. 29. Cambridge Univ. Press, Cambridge : 1-20.

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 80 Fascicule 5-6 Mai - Juin 2011

SOMMAIRE

Poreau B. – Le commensalisme : un concept controversé. L'exemple de <i>Nereis fucata</i>	101 - 107
Leseigneur L. – <i>Athous subtomentosus</i> nov.sp., une nouvelle espèce du sud de la France (Coleoptera Elateridae).....	109 - 111
Delaunay L. – <i>Meira mellei</i> n. sp. du mont Tanargue, Massif central, France (Coleoptera Curculionidae).....	113 - 118
Dierkens M. – A propos d' <i>Heteropoda belua</i> Jäger, Sparassidae (Araneae) trogophile de Bornéo.....	119 - 121
Van Vooren N. et Desfrançais R. – Les planches inédites de l'herbier Riel – 1. Introduction...	123 - 129
Allemand R., Prudhomme J.C. et Ponel P. – Compte rendu de la sortie entomologique à Fréjus (Var) (29-30 mai 2010) : les étangs de Villepey et le vallon du Reyran.....	131 - 142
Bange C. – Un entomologiste de Reims membre de la Société linnéenne de Lyon : Lucien Bettinger (1884-1945) et son œuvre scientifique.....	143 - 147

Couverture : Bord d'étang dans la réserve de Villepey (Var). Crédit : Lionel Delaunay

CONTENTS

Poreau B. – Commensalism : a controversial concept. The example of <i>Nereis fucata</i>	101 - 107
Leseigneur L. – <i>Athous subtomentosus</i> nov.sp., une nouvelle espèce du sud de la France (Coleoptera Elateridae).....	109 - 111
Delaunay L. – <i>Meira mellei</i> n. sp. from Tanargue mountains, Massif central, France (Coleoptera Curculionidae).....	113-118
Dierkens M. – About <i>Heteropoda belua</i> Jäger, cave-dwelling Sparassidae (Araneae) from Bornéo.....	119 - 121
Van Vooren N. et Desfrançais R. – The unpublished plates of fungi of the Riel's herbarium .	123 - 129
Allemand R., Prudhomme J.C. et Ponel P. – Faunistical report of the field entomological trip at Fréjus (Var) (May 29-30 2010).....	131 - 142
Bange C. – The entomologist Lucien Bettinger (1884-1945).....	143 - 147

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 : Mai 2011

Copyright © 2011 SLL. Tous droits réservés pour tous pays sauf accord préalable.