

fusionnent et forment des œufs diploïdes qui se développent en donnant des agamontes. Puis le cycle redémarre.

Les agamontes sont souvent plus grands que les gamontes et possèdent une première loge, nommée proloculus, plus petite. Par ailleurs, ils sont polynucléés, c'est-à-dire que leur cellule renferme plusieurs noyaux, alors que les gamontes sont souvent uninucléés. Les noyaux des agamontes sont de deux types : les noyaux germinaux, plus petits, participent à la reproduction ; et les noyaux somatiques règlent la vie de la cellule.

Pendant la reproduction sexuée, les gamètes fusionnent, soit à l'intérieur du test du foraminifère unique qui les a produits (on parle d'autogamie), soit à l'intérieur d'une chambre d'incubation formée des tests de deux ou de plusieurs gamontes (c'est la gametogamie), soit dans l'eau lorsqu'ils sont libérés (gamétogamie).

Toutefois, ce schéma général est souvent perturbé : l'alternance des générations n'est pas toujours régulière ; le nombre de chromosomes dans les noyaux peut varier ; enfin, les foraminifères existent sous une troisième forme, nommée schizonte, à gros proloculus, qui se reproduit toujours selon un processus asexué.

Des modes de vie diversifiés

Les modes de vie des foraminifères sont aussi variés que leurs formes. Certaines espèces encroûtantes construisent leur test sur des supports solides immobiles, tels des coquilles, des galets et des coraux, sur lesquels elles sont définitivement fixées. D'autres espèces croissent sur des algues, avec lesquelles elles sont parfois transportées. Par exemple, l'algue verte *Cladophora rupestris* qui porte des foraminifères *Elphidium pulvereum*, ou encore l'algue rouge *Gigartinia acicularis*, où s'installent des espèces de *Rosalina* (voir la figure 4). Des espèces se fixent temporairement grâce à une colle organique, qu'elles dissolvent ensuite, probablement à l'aide d'une enzyme, pour se libérer.

D'autres espèces encore vivent et se déplacent librement dans le sédiment, jusqu'à cinq millimètres par heure. Parmi ces formes, certaines ont un test allongé en fuseau, tel celui de *Quinqueloculina*, qui facilite la cir-

culatation entre les grains de sable. D'autres pénètrent dans le sable grâce à la spirale de leur test qui tourne en un mouvement de vis. Leur dispersion, par leur déplacement propre, très lent, est quasi impossible. Cependant, certaines formes libres qui vivent sur le fond deviennent planctoniques pendant la reproduction : les cellules filles colonisent alors d'autres zones. Les formes qui n'ont pas cette possibilité sont dispersées par les courants marins quand ceux-ci sont assez forts pour mettre en suspension le sédiment et les organismes qu'il contient.

Enfin, des formes en permanence planctoniques flottent à l'aide de gouttelettes de lipides réparties dans leur cytoplasme. Transportés passivement par les courants, ces foraminifères se dispersent à travers les océans. Ces différentes espèces occupent des zones parallèles à l'équateur et symétriques par rapport à celui-ci. Ces zones, dont les conditions de température sont similaires, sont parfois reliées par les grands courants océaniques qui bordent les continents : les échanges qui en résultent expliquent la présence des mêmes espèces dans l'hémisphère Nord et dans l'hémisphère Sud.

Les foraminifères se déplacent parfois à la faveur d'activités humaines : certains sont accidentellement importés lors de l'implantation de mollusques d'élevage, par exemple des huîtres, et d'autres sont transportés dans les eaux de ballast des navires.

La prédation joue également un rôle dans la dispersion des foraminifères : certains survivent au transit dans le tube digestif de leur prédateur et retrouvent leur activité après leur rejet

dans les pelotes fécales. Ils sont ainsi rejetés loin de leur milieu d'origine quand les prédateurs se déplacent sur de longues distances, tels les oiseaux.

À une telle diversité de modes de vie correspond une alimentation diversifiée. Certaines espèces sont «omnivores», d'autres sont très sélectives, mais toutes consomment des bactéries.

Les espèces qui vivent sur le sédiment, entre le littoral et la plate-forme continentale, consomment principalement les bactéries et les algues microscopiques, telles les diatomées et les chlorophycées, qu'elles trouvent sur le fond. Toutefois, certaines formes se nourrissent d'algues macroscopiques : par exemple, *Rotaliella elatiana* vit sur une espèce d'*Enteromorpha*, dont elle perfore les cellules afin d'en consommer les chloroplastes.



4. DES FORAMINIFÈRES, tels *Rosalina* (en haut) et *Calcarina* (en bas), vivent sur des algues. Pour se nourrir, ils amassent parfois de la nourriture dans un «kyste de nutrition» à la périphérie du test (flèche).

Les espèces des grands fonds se nourrissent plutôt des restes d'organismes planctoniques qui tombent sur le fond. Certaines collectent les particules nutritives à la surface du sédiment avec leur réseau de pseudopodes qui s'étend jusqu'à plusieurs centimètres du test. D'autres, tels les astrophoridés, ont des tests arborescents grâce auxquels ils étendent leurs pseudopodes à plusieurs centimètres au-dessus du sédiment : ils capturent ainsi les particules en suspension dans l'eau. Près de dix pour cent de la matière organique arrivant sur le fond est ainsi recyclée par les foraminifères : ces organismes ont un rôle important dans la régulation du cycle du carbone.

Certaines espèces planctoniques, tel *Globigerinoides sacculifer*, ou certaines espèces qui vivent sur le fond, tel *Pillulina argentea*, sont des prédateurs redoutables qui capturent parfois des proies plus grosses qu'elles, notamment de petits crustacés, qu'elles fragmentent avant de les digérer. Elles utilisent leur réseau de pseudopodes à la manière d'un filet, où les proies sont piégées. *Pillulina argentea* creuse dans la vase une cavité dont l'ouverture est masquée par les pseudopodes recouverts de sédiment : les petits crustacés qui y tombent sont immobilisés par les pseudopodes, puis consommés.

D'autres se nourrissent peu, et consomment les composés organiques que les algues symbiotiques de leur cytoplasme synthétisent. Les foraminifères hôtes n'ont alors qu'à fournir l'azote

et le phosphore nécessaires aux symbiotes et à se procurer les métabolites non fabriqués par ceux-ci.

De grands foraminifères en forme de disques et abritant des algues dans le cytoplasme sont particulièrement adaptés aux environnements pauvres où ils vivent en associant plusieurs mécanismes : disposés à la surface du sédiment, ils bénéficient à la fois du flux de nutriments dissous, issus de l'action bactérienne sur la matière organique, et de l'activité photosynthétique de leurs symbiotes, favorisée par une bonne exposition à la lumière.

Enfin, les foraminifères herbivores, accrochés aux algues, captent les particules nutritives avec leurs pseudopodes, puis les rassemblent autour du test en un kyste de nutrition. Ils se nourrissent à partir de cet amas, qui en outre les protège, puis se déplacent et en reconstituent un nouveau (voir la figure 4).

Le cycle de vie des foraminifères dépend de la nourriture disponible : ainsi, dans le golfe d'Elat, au fond de la mer Rouge, un petit nombre d'individus de *Peneroplis planatus* vit habituellement dans le sédiment. Au printemps, ils se multiplient rapidement par reproduction asexuée et colonisent les feuilles des algues *Halophila*, alors en pleine croissance.

De nombreux animaux, essentiellement des invertébrés (crustacés, gastéropodes...), consomment les foraminifères. L'un des prédateurs le mieux étudié est le gastéropode *Olivella biplicata*, dont les larves se nourrissent de foraminifères

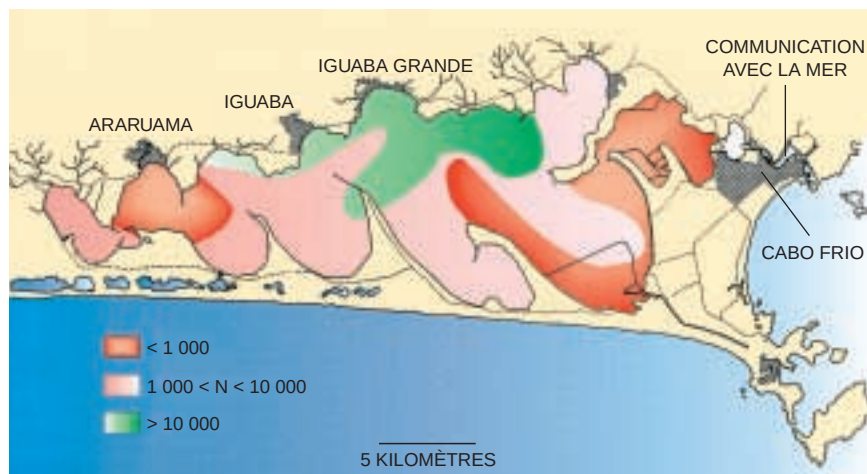
avant de changer de régime alimentaire pendant leur croissance. Leur tube digestif contient jusqu'à 60 pour cent de foraminifères, avec une concentration 1 000 fois supérieure à celle du sédiment. Cependant, les grands foraminifères qui constituent une ressource potentielle considérable sont peu consommés : des substances toxiques sécrétées par les symbiotes ou la faible quantité de matière organique par rapport au test minéralisé découragent peut-être les prédateurs.

De remarquables bio-indicateurs

Les foraminifères dont nous avons examiné ici les principales caractéristiques ont un intérêt qui dépasse la zoologie fondamentale. Dès 1839, d'Orbigny, qui relevait leur «admirable diversité et l'élégance de leur forme», insistait sur l'abondance de ces organismes qui «constituent une des classes les plus nombreuses du monde animal» et sur la facilité avec laquelle ils peuvent être récoltés et étudiés ; partout «l'observateur trouve sous ses pieds, et dans une seule pincée de sable, une grande quantité de foraminifères qu'il peut étudier avec le seul secours d'une loupe».

Une large répartition aussi bien spatiale que temporelle, ainsi qu'une grande diversité confèrent aux foraminifères la qualité d'indicateur biologique par excellence. Ils ont d'autres atouts : leur taille, comprise le plus souvent entre 0,05 et 0,5 millimètre, qui facilite une observation à la loupe sans préparation spéciale ; leur abondance dans la plupart des sédiments (jusqu'à 50 000 tests sur 100 centimètres carrés) fournit une base statistique fiable, même pour un petit volume de sédiment ; leur vie sur ou dans le sédiment, lequel reçoit et adsorbe les polluants auxquels les foraminifères sont directement exposés ; leur cycle de reproduction relativement court (quelques semaines à quelques mois), grâce auquel ils réagissent rapidement aux changements de l'environnement ; et, enfin, la conservation de leurs tests après la mort des cellules.

L'accumulation de ces tests donne une image moyenne des conditions écologiques qui règnent sur les lieux de récolte, en effaçant les variations de courtes périodes, tels les cycles de marée. Cette propriété est particulièrement intéressante dans les lagunes



5. LES MODIFICATIONS DES PEUPLEMENTS DE FORAMINIFÈRES révèlent l'impact des activités humaines sur l'environnement. Au Brésil, dans la lagune d'Araruama, les deux zones très urbanisées de Cabo Frio et d'Araruama ont un impact sur les peuplements de foraminifères, tandis que l'apport modéré d'effluents chargés de matière organique d'origine domestique au Nord de la lagune, favorise le développement de ces peuplements (les zones sont établies selon le nombre de tests dans 50 centimètres cube de sédiment).