

Sur un phénomène de spéciation induit par l'environnement chez les Soritidae actuels (foraminifères)

Protozoaires
Grands foraminifères
Spéciation
Écologie
Phylogénie

Protozoa
Larger foraminifera
Speciation
Ecology
Phylogeny

Alain LÉVY

Centre National de la Recherche Scientifique, URA 1, Paléontologie et Stratigraphie, Département de Géologie Sédimentaire, Université Pierre et Marie Curie, 4, place Jussieu, 75252 Paris Cedex 05.

Reçu le 17/09/93, révisé le 15/11/93, accepté le 17/11/93.

RÉSUMÉ

Archaias angulatus est une espèce de Soritidae qui colonise les plates-formes carbonatées littorales intertropicales de l'Atlantique. Dans l'habitat margino-littoral euryhalin, enclavé dans le milieu marin littoral voisin, vit une espèce ressemblante mais différente : *Androsina lucasi*. Comme cette dernière ne peut migrer à travers le milieu marin ni être transportée par les poissons ou les oiseaux migrateurs, sa présence ne peut s'expliquer par une phylogénèse de l'espèce à partir d'une forme ancestrale et son transport spatio-temporel dans cet habitat. Seul un phénomène itératif de spéciation induit par l'environnement sur une autre espèce littorale (*Archaias angulatus*) pourrait expliquer sa remarquable ubiquité dans ces niches sans communication entre elles, mais toujours en contact avec des biotopes à *Archaias angulatus*. Cette interprétation se trouve étayée par les données morpho-structurales, taxinomiques, biologiques et écologiques des deux taxons.

Oceanologica Acta, 1994. 17, 1, 33-41.

ABSTRACT

A phenomenon of speciation induced by the environment on present-day Soritids (foraminifera)

Archaias angulatus is a soritid species found in abundance on littoral intertropical carbonate platforms. In the margino-littoral euryhaline biotopes, wedged in the neighbouring littoral marine environment, lives a distinct but similar form: *Androsina lucasi*. As the latter cannot migrate by sea or be transported by birds or fish, it cannot have been derived phylogenetically from an ancestral species before colonizing this wedged habitat in space and time. Only the idea of a reiterated phenomenon of speciation induced by the environment from another littoral species (*Archaias angulatus*) can explain its noticeable ubiquity in margino-littoral biotopes isolated from one another but each in contact with the biotopes favoured by *Archaias angulatus*. This interpretation is reinforced by morpho-structural, taxinomic, biological and ecological data concerning these two taxa.

Oceanologica Acta, 1994. 17, 1, 33-41.

INTRODUCTION

La famille des Soritidae (foraminifères) est composée d'espèces testacées à structure interne complexe dont les

représentants actuels sont abondants aux Caraïbes. La plus commune : *Archaias angulatus* (Fichtel et Moll, 1798) prolifère habituellement sur les plates-formes carbonatées, dans les milieux littoraux euhalins à modérément hyperha-

lins. Elle n'est jamais observée en revanche dans l'habitat margino-littoral de transition entre mer et continent, constitué de biotopes discontinus et euryhalins (Lévy, 1977), où elle est remplacée par une forme ressemblante : *Androsina lucasi* Lévy, 1977. Ainsi isolées au plan écologique, chacune d'elles est représentée par des individus dont la variation des caractères morphologiques individuels est de nature intraspécifique.

La question se pose de savoir si *Androsina lucasi* est bien une espèce phylogéniquement séparée d'*Archaias angulatus* depuis plusieurs millions d'années, comme l'admettent certains auteurs (Hallock et Peebles, 1993). Dans ce cas, sa particularité de ne coloniser que les biotopes margino-littoraux enclavés entre le domaine continental et le milieu littoral ne peut s'expliquer que par migration ou transplantation de ses représentants. Or, *Androsina lucasi* ne peut vivre ni même subsister dans l'eau marine comme le prouve son absence constante dans les biocénoses et les thanatocénoses littorales. Elle ne peut ainsi transiter par la voie océanique où elle n'est jamais observée dans les banquettes algaires accrochées aux sargasses qui dérivent à la surface des eaux, contrairement aux *Archaias angulatus* précisément (Lévy, 1991). Elle ne peut également être transplantée par les oiseaux et les poissons migrateurs, en raison du caractère illusoire de ce mode de transport (*ibid.*). L'énigme de son introduction et de la colonisation des biotopes correspondants reste donc entier.

Cette difficulté conduit à s'interroger sur la signification d'*Androsina lucasi*. L'existence d'une constante concomitance géographique des deux espèces, dans des habitats séparés mais voisins, suggère en réalité, qu'il existe une certaine dépendance entre elles. Elle conduit à rechercher le lien supposé exister entre *Archaias angulatus* et *Androsina lucasi*. Pour l'établir, il convient de comparer les données taxinomiques, morpho-structurales, biologiques et écologiques de ces deux «taxa» qui, en raison de leur abondance et de leur grande taille, constituent un modèle d'étude remarquable.

DONNÉES TAXINOMIQUES

Les deux espèces font partie d'un même groupe de formes défini par le concept de «plexus» (Henson, 1950) ou de «spectre» (Sigal, 1966) qui, dans l'esprit de ces auteurs, descendent d'un même ancêtre et se fondent sur un ensemble de caractères communs. *Archaias angulatus* (Fichtel et Moll, 1798) et *Androsina lucasi* Lévy, 1977 appartiennent à la même entité : Puteolina (Hofker, 1950 ; 1952), initialement considérée par son auteur comme un genre puis comme un plexus (Hofker, 1964). A ce groupe se rattachent également d'autres espèces pourvues d'une structure interne : *Cyclorbiculina americana* Lévy, 1977, *C. compressa* (d'Orbigny, 1839), *Broeckina discoidea* (Flint, 1899), *B. orbitoidoides* (Hofker, 1930), mais aussi des espèces à loges indivises : *Laevipeneroplis bradyi* (Cushman, 1930), *L. protea* (d'Orbigny, 1839), cette dernière étant considérée par Seiglie *et al.* (1977) comme l'espèce ancestrale.

Toutes les espèces du plexus *Puteolina* ont en commun, d'une part : 1) leur test lisse recouvert de punctae ou simples excavations de la surface qui ne sont pas des perforations ; 2) leur enroulement protéiforme s'élargissant en éventail jusqu'à être discoïde ; et 3) leurs ouvertures non ramifiées alignées sur une ou plusieurs rangées. Les données récentes montrent, d'autre part, que les espèces de ce groupe possèdent un autre caractère commun : 4) celui de vivre en symbiose avec des algues chlorophycées et particulièrement pour quatre d'entre elles : - *Laevipeneroplis protea*, *Cyclorbiculina compressa*, *Archaias angulatus*, et *Androsina lucasi* - avec des *Chlamydomonas* exclusivement (Lee *et al.*, 1979 ; Lee et Anderson, 1991). Il existe ainsi des liens taxinomiques plus étroits entre ces espèces et notamment entre ces deux dernières.

Le plexus "*Spirolina*" qui regroupe les genres *Spirolina* (Lamarck, 1804), *Dendritina* (d'Orbigny, 1826) et une partie des *Peneroplis* (de Montfort, 1808) se distingue de *Puteolina* par les caractères suivants : 1) la présence de stries externes sur le test ; 2) les loges toujours indivises ; 3) les ouvertures tendant à se ramifier suivant le type dendritiforme ; et 4) la symbiose avec des rhodophycées (Lee et Anderson, 1991).

L'apport des données bio-symbiotiques renforce notablement la cohérence du concept «plexus», qui rassemble un groupe moins arbitraire d'espèces que la taxinomie linnéenne.

DONNÉES MORPHO-STRUCTURALES

Androsina lucasi (Lévy, 1977) a pendant longtemps été confondue avec *Archaias angulatus* (planche, fig. 1-5 et 6-12). Sa ressemblance morphologique tient essentiellement à l'enroulement juvénile, nautiloïde, involute protéiforme, devenant ensuite flabelliforme chez l'adulte. Sa différenciation repose cependant sur certains critères plus ou moins nets, en rapport avec les paramètres physico-chimiques de l'environnement : 1) le diamètre plus grossier des punctae chez *Archaias angulatus* (planche, fig. 3) ; 2) l'épaisseur du test qui est environ trois fois plus importante chez *Androsina lucasi* (planche, fig. 8), soit 40 µm contre 16 µm chez *Archaias angulatus* (planche, fig. 2) ; 3) la platitude plus accentuée du test d'*A. lucasi* (Lévy, 1977) ; 4) le caractère limbé des sutures d'*Archaias angulatus* (*ibid.*) ; 5) la taille adulte des *Androsina lucasi* qui est généralement plus petite dans la proportion de 8/10 que celle d'*A. angulatus* (planche, fig. 6 et 1) - à l'exception de quelques rares spécimens plus développés : 4 mm contre 3,5 mm -.

La différenciation de l'architecture interne de ces taxons est plus évidente : *Archaias angulatus* possède des éléments pilariformes interseptaux indépendants les uns des autres et aplatis dans le plan axial. Le pied des piliers peut ainsi s'étirer dans ce même plan pour y former une ébauche de partition intra-loculaire soudée au plancher et à la paroi interne (planche, fig. 2). *Androsina lucasi* diffère par l'existence de fins plissements sous-épidermiques sur la paroi interne des loges (planche, fig. 8-10) et d'éléments pilariformes interseptaux aplatis et orientés dans le plan équatorial mais non axial. Ces derniers sont par ailleurs si

massivement soudés entre eux, au niveau des planchers oculaires, qu'ils constituent une cloison ajourée équatoriale (planche, fig. 7-8).

Les données morpho-structurales montrent ainsi que les différences les plus notables entre les deux taxons concernent l'épaisseur de leurs tests, l'orientation des piliers dans l'espace loculaire et l'existence de fins épaissements sous-épidermiques. S'il est tout à fait significatif d'observer que les tests épais dotés de piliers équatoriaux caractérisent les milieux de plus haute énergie, il est non moins remarquable de constater l'absence d'individus intermédiaires entre ces deux entités ; en effet, l'examen d'un très grand nombre de spécimens montre qu'aucun test ne présente de structure interne mixte pouvant correspondre à celle des deux entités à la fois. En revanche, dans chaque population peuvent être observées des variations individuelles mineures à caractère intraspécifique.

DONNÉES GÉOGRAPHIQUES ET PALÉOGÉOGRAPHIQUES

Ces deux espèces dont la validité est à présent reconnue dans la littérature ont cependant été confondues par les auteurs jusqu'à une date récente (Lévy, 1977). Elles prolifèrent essentiellement sur les plates-formes carbonatées intertropicales de l'Atlantique occidental, et particulièrement aux Caraïbes où se juxtaposent leurs habitats.

Archaias angulatus y est signalée par de nombreux auteurs : aux Bermudes (Brady, 1884), à Cuba (d'Orbigny, 1839), aux Antilles (*ibid.*, Cushman, 1930), en Floride (Bock *et al.*, 1976), aux Bahamas (Lévy, 1977) et au Brésil (Narchi, 1956). Dans le domaine atlantique occidental, sa présence est également vérifiée par Capron de Caprona d'Ersu (1985) et par mes propres investigations sur divers échantillons provenant de ces régions. Elle ne vit pas en revanche dans d'autres régions océaniques. Ainsi, et bien qu'elle ait été décrite en 1798 par Fichtel et Moll en Méditerranée et en Mer Rouge, sa présence n'y a jamais plus été constatée par d'autres auteurs, et a même été infirmée par Cushman (1930). Il en est de même pour les spécimens signalés en 1839 aux Indes et aux îles Mariannes par d'Orbigny, qui n'ont plus jamais été observés dans ces régions depuis lors.

Androsina lucasi est également identifiée aux Bahamas (Lévy, 1977), en Floride (Lévy, 1991), à Cuba (Capron de Caprona d'Ersu, 1985). Il en est de même au Brésil pour les tests protéiformes et opaques correspondant vraisemblablement à cette espèce, mais attribués à *Laevipeneroplis protea* (*contra* Narchi, 1956), qui est un taxon à test strictement hyalin (Lévy, 1977). *Androsina lucasi* est inconnue en dehors des limites de l'Atlantique occidental. C'est ainsi que les figurations de certains Soritidae indéterminés du golfe de Gabès (Glaçon, 1963), d'abord rapprochés à *Androsina lucasi* (Lévy, 1977), ne se rapportent pas en réalité à ce taxon après un examen des topotypes correspondants.

En outre, les deux structures sont également identifiables dans les séries géologiques. Celle d'*Archaias* est décrite depuis le Paléogène dans le domaine téthysien (Glantzbockel et L'Homer, 1972 ; Henson, 1950 ; Butterlin,

1961) ; celle d'*Androsina* est également reconnaissable sur un spécimen de *Praerhapydionina huberi* dont la description par Henson (1950) fait état d'épaissements sous-épidermiques et dont la figuration montre une cloison équatoriale (*ibid.*, pl. 2, fig. 7). Qui plus est, ces deux structures ont également été observées sur des lames minces se rapportant à des formations néogènes de Turquie septentrionale. Il apparaît ainsi que la concomitance géographique des structures *Archaias* et *Androsina* dans le temps ne peut être exclue. Ou encore, l'identification par Fleury et Tronchetti (1993) d'un organisme crétacé *Palandrosina* connu des toutes dernières couches marines qui précèdent les faciès continentaux, dont l'endosquelette est proche de *Murgella* - espèce marine de plate-forme interne -, est un autre exemple de concomitance de deux structures proches fossilisées dans deux paléomilieux voisins.

DONNÉES BIOLOGIQUES

Les investigations sur le protoplasme loculaire ont pour but de comprendre la signification des structures internes. Elles ont porté sur deux espèces peu profondes de la baie de Floride, vivant à moins d'1 m pour *Androsina lucasi* et de 3 m pour *Archaias angulatus* (figure). La matière vivante conservée dans le formol a été extraite après décalcification des tests dans l'acide chlorhydrique dilué à 10 %.

Chez *Archaias angulatus*, la coloration vert-foncé du protoplasme résulte de la présence d'algues chlorophycées symbiotes *Chlamydomonas hedleyi* (Lee *et al.*, 1974), à partir desquelles le foraminifère puise une partie de l'oxygène libéré par la photosynthèse (Lee et Bock, 1976). Cette algue est constituée de corpuscules sphériques ayant un diamètre d'environ 10-24 µm dans sa phase non motile dominante et d'éléments motiles allongés et aplatis de 12-18 x 6-8,5 µm (Lee et Anderson, 1991) contenus dans le protoplasme de l'hôte. Sur les spécimens décalcifiés, ce protoplasme intraloculaire apparaît latéralement sous la forme de bourrelets reliés d'une loge à l'autre par de nombreux ponts (planche, fig. 5). En outre, l'absence de constriction sur la surface latérale des bourrelets protoplasmiques concorde avec l'absence d'épaissements sous-épidermiques sur la paroi intraloculaire des tests (Lévy, 1977).

Chez *Androsina lucasi*, les algues endosymbiotiques laissent transparaître une couleur verte tirant sur le bleu (Lévy, 1991). Il s'agit d'une espèce de chlorophycée identifiée par Lee et Anderson (1991) comme *Chlamydomonas* sp. proche de *C. hedleyi*, mais plus sphérique et plus petite. Effectivement, les corpuscules algaires observés dans le protoplasme ont un diamètre de 1 à 3,5 µm (planche, fig. 12) et peuvent franchir les forams interseptaux ayant un diamètre d'environ 15 à 20 µm (planche, fig. 8). Le passage du stade orbiculaire au développement flabelliforme de l'adulte se manifeste par la division du protoplasme en deux bras latéraux. Séparés par les piliers équatoriaux au sein d'une même loge, ces deux bras communiquent axialement entre eux par des ponts protoplasmiques s'intercalant entre deux piliers successifs (planche, fig. 10). De part

et d'autre du plan équatorial, le protoplasme apparaît sous forme de corpuscules globulaires reliés latéralement par des ponts, dont le diamètre est un peu inférieur à 50 μm (planche, fig. 11). Les étranglements observés entre deux corpuscules correspondent aux épaissements sous-épidermiques de la paroi interne des loges.

Il existe une étroite relation morphologique entre la structure interne et le protoplasme du fait que la calcitisation du test s'effectue sur son moule. Les piliers dont la fonction est de rigidifier le test et d'augmenter la surface du protoplasme se minéralisent dans les espaces vides laissés par la substance cellulaire. Comme le montrent les observations

de laboratoire, les chlorophycées se concentrent généralement dans les couches les plus superficielles du protoplasme où l'intensité lumineuse est plus grande (Lee et Hallock, 1987). A ce niveau elles induisent des processus physiologiques spécifiques avec l'espèce-hôte.

DONNÉES ÉCOLOGIQUES

En Floride, *A. angulatus* prolifère dans les herbiers littoraux. C'est une espèce euhaline capable de s'accommoder

Planche

1 : *Archaias angulatus* (Fichtel et Moll, 1798). G. 35. Vue latérale d'un test adulte montrant les punctae qui recouvrent sa surface.

Lateral view of an adult test showing the punctae covering its surface.

2 : *Archaias angulatus* G. 150. Section tangentielle montrant les piliers interseptaux aplatis dans le plan axial et élargis à la base et au sommet des septa.

Tangential section showing the interseptal pillars flattened in the axial plane and enlarged at the base and top near the septa.

3 : *Archaias angulatus*. G. 200. Vue latérale montrant le détail des punctae : diamètre 7 μm .

Lateral view showing the details of punctae. diameter 7 μm .

4 : *Archaias angulatus*. G. 780. Section axiale d'un test flabelliforme montrant le protoplasme intraloculaire.

Axial view of a flabelliform test showing the protoplasm within chambers.

5 : *Archaias angulatus*. G. 215 Vue d'un spécimen décalcifié : le protoplasme intraloculaire apparaît sous la forme de bourrelets sous-épidermiques reliés entre eux par des ponts interlocaux et interseptaux.

View of a decalcified specimen : the intralocular protoplasm appears in the form of subepidermal pads connected by interocular and interseptal bridges.

6 : *Androsina lucasi*. Lévy, 1977. G. 35 Vue latérale d'un spécimen adulte.

Lateral view of an adult specimen.

7 : *Androsina lucasi*. G. 150. Vue axiale de la structure interne intraloculaire montrant la cloison médiane interseptale constituée de piliers aplatis dans le plan équatorial.

Axial view of the internal structure within a chamber showing the median interseptal partition made of flattened pillars in the equatorial plane.

8 : *Androsina lucasi*. G. 150. Vue axiale de la cloison équatoriale et des épaissements sous-épidermiques.

Axial view of an equatorial septum and subepidermal partitions.

9 : *Androsina lucasi*. G. 200. Vue latérale du test montrant que les punctae d'*Androsina lucasi* sont plus fins que ceux d'*Archaias angulatus*

Axial view of a test showing that the punctae of Androsina lucasi are finer: 3 μm than those of Archaias angulatus.

10 : *Androsina lucasi*. G. 250. Vue axiale de l'intérieur d'une loge montrant la physionomie du protoplasme entre deux logettes latérales contiguës marqué d'une constriction à l'emplacement d'un épaisseur sous-épidermique. Vue du protoplasme entre deux logettes de part et d'autre de la cloison médiane.

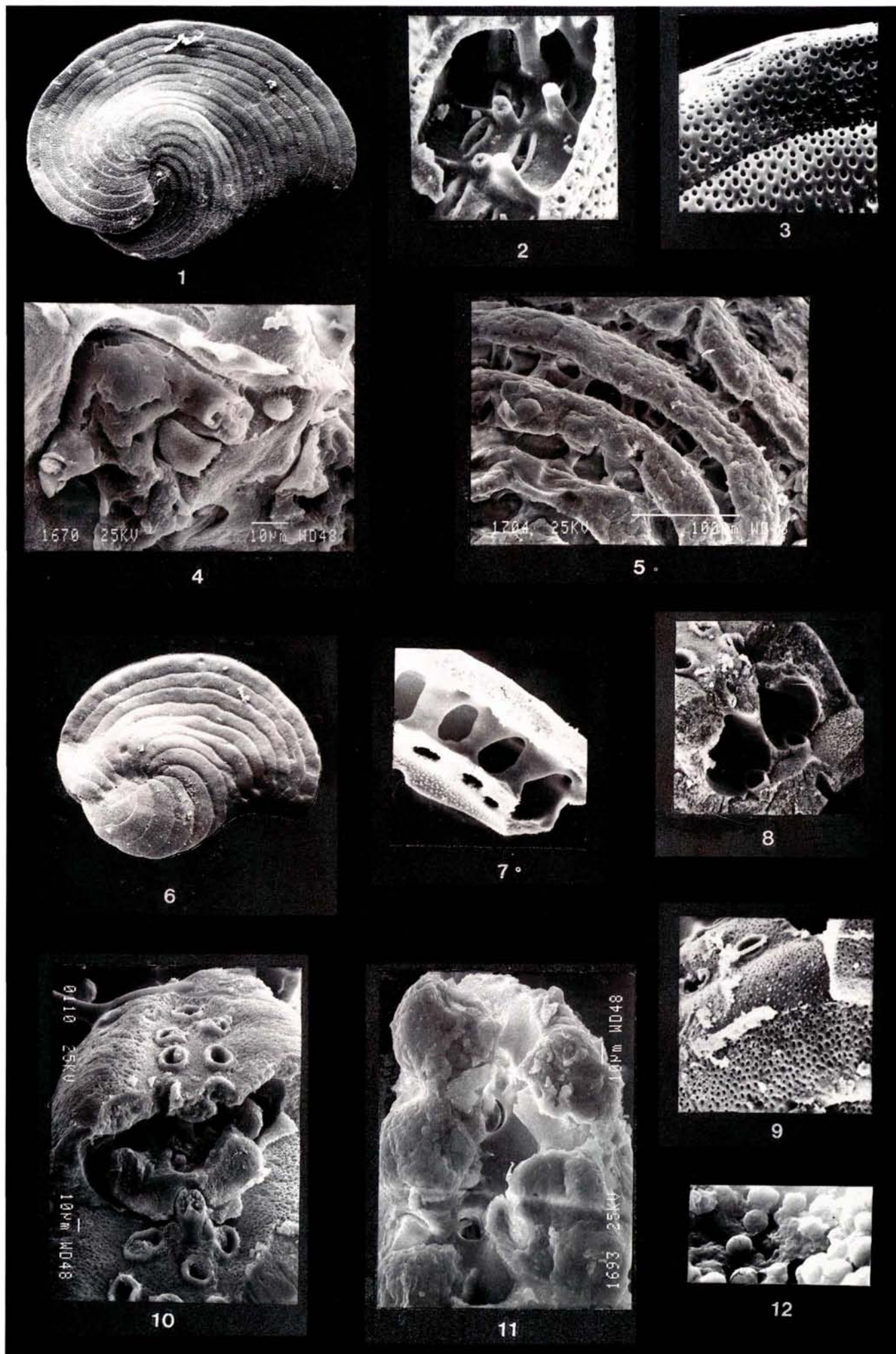
Axial view of an internal chamber showing the constricted protoplasm which corresponds to the location of a subepidermal partition. View of the protoplasm between two chamberlets separated by the median septum.

11 : *Androsina lucasi*. G. 400. Vue du protoplasme intraloculaire après décalcification du test. Le protoplasme apparaît formé d'éléments sphériques remplissant les logettes, liés les uns aux autres par des ponts protoplasmiques situés au niveau des épaissements sous-épidermiques.

View of the inner protoplasm after decalcification of the test. The protoplasm appears to be made of rounded elements within chamberlets, connected to others by protoplasmic bridges situated near the subepidermal partitions.

12 : *Androsina lucasi*. G. 1980. Grossissement du protoplasme loculaire montrant l'agrégat de corpuscules algaires dont le diamètre est de 2,5 à 3,5 μm .

Enlargement of the protoplasm showing the aggregate of algal corpuscles with a diameter of 2.5 to 3.5 μm .



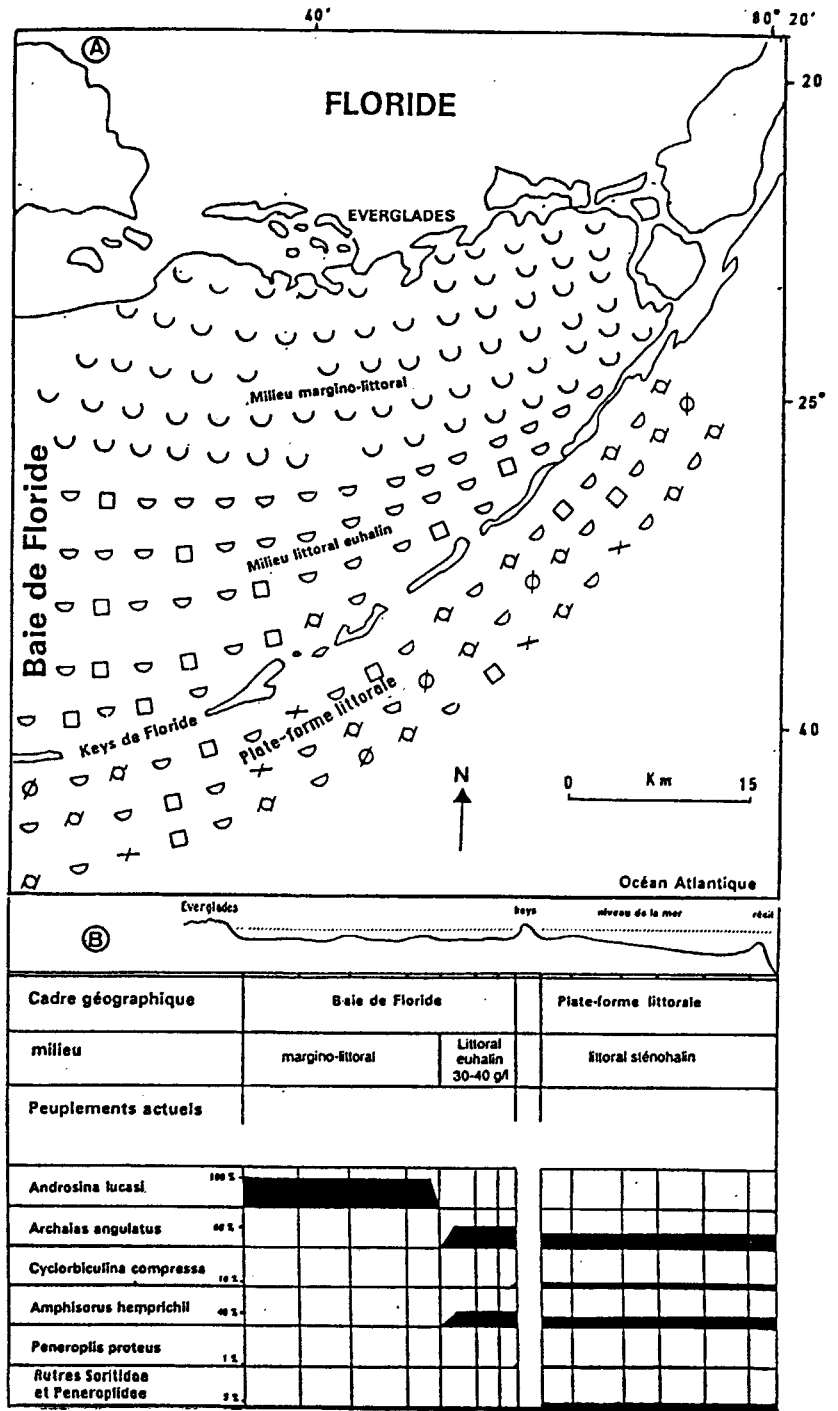
Figure

La baie de Floride et ses biocénoses à Soritidae et Peneroplidae. A : Carte de répartition des biocénoses, de part et d'autre des Keys délimitant la baie de Floride. Trois types de milieux sont distingués : un milieu littoral de plate-forme à salinité presque constante ou sténohalin ; un milieu littoral euhalin à variations de salinités modérées (30/40), à l'intérieur de la baie de Floride ; un milieu margino-littoral euryhalin à fortes variations de salinité, transitionnel entre mer et continent.

B : Le passage du milieu littoral au milieu margino-littoral se caractérise par l'éviction de toutes les espèces marines et littorales et par l'apparition d'une espèce inconnue en milieu marin mais strictement inféodée au domaine margino-littoral de transition.

Florida Bay and its biocenosis of Soritids and Peneroplids. A: Distribution map of biocenosis on either side of the keys which delimits Florida Bay from the open ocean. Three types of environment are distinguishable: a littoral platform where salinity is almost constant or stenohaline; a littoral euhaline platform where the variations of salinities are moderate (30-40 g/l); a margino-littoral euryhaline biotope with strong variations of salinities, transitional between the sea and the continent.

B: The transition from littoral to margino-littoral is characterized by the disappearance of all marine littoral species and by the appearance of one species which is completely unknown in a marine environment but lives only in a margino-littoral area.



- ◡ Androsina lucasi ◡ Archaias angulatus
 ◻ Amphisorus hemprichii ◻ Cyclorbiculina compressa ◻ Peneroplis proteus
 + Broeckina orbitoides, B. discoidea, Sorites orbiculus,
Cyclorbiculina americana, Peneroplis bradyi, Spirolina arietina.

dans un même biotope de variations de salinité modérées, limitées par l'intervalle 35-42 g/l (Lévy, 1991). De ce fait elle colonise exclusivement la majorité des habitats sous influence océanique de la baie de Floride (figure). Dans les biotopes margino-littoraux de cette baie, isolés les uns des autres par de multiples rides sédimentaires à fleur d'eau,

Archaias angulatus est remplacée par *Androsina lucasi*. Cette dernière pullule dans les niches moins profondes qu'1m, sur les herbiers et les algues vertes filamenteuses, dans des eaux très euryhalines délimitées par l'intervalle de salinité 17-55 g/l (Lévy, 1991). Les deux espèces sont constamment inféodées aux mêmes régions géographiques,

vivent dans des habitats contigus mais distincts et ne sont ainsi jamais observées ensemble dans un même biotope. Dans la baie de Floride, elles vivent de part et d'autre d'un seuil écologique séparant les eaux littorales et margino-littorales (figure). *Androsina lucasi* peut même proliférer, seule, dans certaines petites enclaves de quelques dizaines de mètres de diamètre, euryhalines et très peu profondes de la bordure des Keys, cernées de toutes parts par le milieu littoral peuplé d'*A. angulatus*.

Aux Bahamas également, *Archaias angulatus* n'est inféodée qu'à l'habitat littoral. De son côté, *Androsina lucasi* vit strictement dans les biotopes margino-littoraux peu profonds et à salinité très variable (10-42 g/l) constitués à proximité des marges côtières et à l'intérieur du domaine insulaire d'Andros (Lévy, 1977). Elle y pullule dans une multitude d'étangs salés, épisodiquement reliés à la mer et alimentés en eaux douces par d'importantes précipitations : 1260 mm/an (Lévy *et al.*, 1988).

Il existe par ailleurs une relation remarquable entre les caractères du test des deux espèces et les habitats carbonatés sub-tropicaux des Caraïbes dans lesquels elles prolifèrent habituellement (figure). *Archaias angulatus* vit dans des biotopes littoraux euhalins jusqu'à 45 m de profondeur. Elle possède de plus larges punctae ou excavations remplies d'une fine matière hyaline de 8 µm de diamètre (planche, fig. 3). En revanche, *Androsina lucasi* est inféodée à des biotopes euryhalins moins profonds qu'1 m et n'est pourvue que de plus fins punctae de 3 µm de diamètre (planche, fig. 3). Il paraît évident que ces excavations ont essentiellement pour finalité de laisser filtrer la quantité de lumière nécessaire à la symbiose et que leur ouverture dépend précisément de la profondeur. De même, il n'est pas étonnant non plus que le test des *Androsina lucasi* soit trois fois plus épais (planche, fig. 2, 8 ; Lévy, 1977) que celui d'*A. angulatus* puisque l'espèce margino-littorale vit dans des milieux de plus haute énergie. Le développement des structures internes des deux espèces n'est pas non plus le fait du hasard ; leur finalité consiste en effet à offrir une plus grande surface de fixation aux symbiotes qui prolifèrent essentiellement sous le test, dans les parties plus éclairées de la surface du protoplasme (Hallock et Peebles, 1993).

DISCUSSION

Archaias angulatus et *Androsina lucasi* appartiennent à un même plexus *Puteolina* dont elles sont les formes les plus proches. Leurs structures sont connues depuis le Paléogène et peut-être même le Santonien. L'apparente ressemblance morphologique des deux espèces explique qu'elles aient été confondues jusqu'à une période récente (Lévy, 1977). Il s'agit en réalité de deux formes différentes qui occupent deux biotopes voisins mais distincts, colonisent les mêmes régions géographiques et vivent en symbiose avec deux espèces très proches de chlorophycées (Lee et Anderson, 1991). Il existe ainsi une relation spécifique entre le foraminifère-hôte et son algue. Elle se caractérise par l'adaptation de la structure interne de l'organisme hôte à la morphologie du symbiote.

Les données morpho-structurales conduisent à distinguer

sans ambiguïté *Archaias angulatus* et *Androsina lucasi*. Il n'existe pas en effet d'individus intermédiaires dotés d'une structure mixte empruntée à ces deux formes. Des différences mineures et individuelles sont seules perceptibles dans chaque population. Les données relatives à l'habitat mettent en évidence leur isolement écologique donc reproductif. Elles peuvent ainsi proliférer indépendamment l'une de l'autre et présentent de ce fait une grande stabilité. Ces formes ne peuvent en conséquence être considérées comme deux morphotypes interféconds de la même espèce qui résulteraient d'une adaptation non génique à des biotopes distincts (Mayr *et al.*, 1953). Elles correspondent plus vraisemblablement à deux espèces-soeurs dites vicariantes, dont l'isolement est complet et non sympatriques et qui ne peuvent cohabiter sur un même territoire (Lamotte et Générmont, 1983).

L'exemple de ces deux espèces est comparable à celui de deux autres taxons de la famille des Rotaliidae : *Ammonia beccarii* (Linné) et *Ammonia tepida* (Cushman). Il s'agit également de deux formes ressemblantes mais différentes, qui vivent respectivement dans les habitats littoraux et margino-littoraux (Lévy, 1971). *A. beccarii* possède un test ornémenté de granules ombilicaux et de limbes suturaux du côté spiral. *A. tepida* se différencie par son ombilic creux et ouvert, pouvant être seulement garni d'un fin remplissage calcitique. La différence de taille des formes adultes constitue un autre élément distinctif. Elle est respectivement de l'ordre de 0,44-0,91 mm pour la première (Walton et Sloan, 1990) et de 0,35 mm pour la seconde (Cushman, 1926). *A. tepida* correspond vraisemblablement à un stade ultime d'adaptation à l'habitat margino-littoral de la forme littorale. Comme elles ne cohabitent plus dans les mêmes biotopes, elles se reproduisent indépendamment l'une de l'autre à l'instar d'*Archaias angulatus* et d'*A. lucasi*. Elles ne peuvent également être considérées comme de simples morphotypes interféconds (*contra* Schnitker, 1974 ; Walton et Sloan, 1990...) mais plutôt comme des espèces-soeurs. En revanche, il n'en est pas de même précisément pour une multitude d'autres formes littorales proches d'*A. beccarii* et caractérisées par une atrophie graduée de l'ornementation. C'est à juste raison qu'elles sont interprétées par la plupart des auteurs comme des variétés morphotypiques intermédiaires qu'il est parfois difficile de séparer distinctement entre elles. Les plus connues sont *Ammonia japonica* (Hada), *A. parkinsoniana* (d'Orbigny), *A. sobrina* (Schupack), *A. advena* (Cushman), *A. batavus* (Hofker), *A. inflata* (Jorissen). L'exemple des Rotaliidae ne diffère de celui des Soritidae que par l'existence d'une chaîne graduelle de variations morphologiques. Il s'en rapproche par les stades évolutifs extrêmes qui correspondent à l'adaptation d'un taxon à un autre milieu.

La question reste encore de savoir si *Archaias angulatus* et *Androsina lucasi* peuvent dériver phylogéniquement d'un ancêtre commun, au cours du temps, comme cela est admis dans la littérature. S'il en était ainsi, chaque taxon devrait pouvoir être observé sans l'autre dans une même région géographique, ce qui n'est pas le cas précisément. La présence concomitante des *Archaias* et des *Androsina* fossiles dans les mêmes provinces régionales conduit à en douter et ne plaide pas en faveur de deux lignées évolutives distinctes (*contra* Hallock et Peebles, 1993). Qui plus est,

dans l'hypothèse où *Androsina* correspondrait à un autre rameau phylétique, les modalités de son introduction dans les niches margino-littorales actuelles, isolées les unes des autres, ne pourrait s'expliquer que par leur transport inter-océanique. Or, *Androsina lucasi* n'est jamais observée dans les banquettes d'algues et de sargasses qui dérivent à la surface du domaine marin (Lévy, 1991), contrairement aux *Archaias angulatus* (*ibid.*, Bock *et al.*, 1976). Il s'agit d'une espèce euryhaline qui ne vit pas en milieu océanique et dont les tests n'apparaissent jamais fossilisés dans les dépôts marins. Reste l'hypothèse de leur transplantation par les oiseaux d'eau ou par les poissons migrateurs qui ne peut être davantage retenue. En effet, les foraminifères ne sont pas protégés par un test hermétique et sont également dépourvus de formes de résistance (oeufs, kystes, *etc.*). De ce fait, ils ne peuvent supporter sans dommage un transfert aérien, ou une ingestion dans l'intestin des poissons (Lévy, 1990). En conséquence, leur absence sur d'autres plates-formes carbonatées intertropicales, en dehors du domaine atlantique ne plaide pas en faveur de la possibilité de leur transport inter-océanique sur une vaste échelle.

Puisque la colonisation des niches margino-littorales ne peut donc résulter d'une transplantation de l'espèce *Androsina lucasi*, reste alors à envisager une transformation du taxon marin littoral le plus proche (*Archaias angulatus*) à la faveur de son transport par les courants. La baie de Floride qui est un milieu transitionnel remarquable entre mer et continent offre la possibilité de le vérifier (Lévy, 1991). Il est ainsi constant d'observer que la dérive des *Archaias angulatus* entre le milieu littoral et l'habitat margino-littoral aboutit à leur complète disparition au-delà du seuil séparant ces deux niches écologiques (figure). Par ailleurs, les différences mineures et individuelles qui caractérisent ces deux taxons ne permettent pas d'envisager une adaptation graduelle des caractères d'*Archaias angulatus* aux paramètres d'un autre milieu. Les données plaident au contraire en faveur d'une différenciation intervenant précocement par acquisition de nouveaux phénotypes induits par la sélection naturelle d'une tendance génétique, c'est-à-dire en faveur d'une nouvelle spéciation provoquée par des réarrangements chromosomiques (Lamotte et Générmont, 1983). Cette nouvelle spéciation induite par le milieu serait responsable de l'apparition itérative des *Androsina lucasi* dans les seules niches margino-littorales constituées au contact d'un habitat littoral. Elle met en doute la conception phylogénique d'un processus unique dans le temps et pose ainsi un problème d'interprétation fondamental.

Cette possibilité de spéciation conduit par ailleurs à s'interroger sur les modalités de cette différenciation génétique stimulée par l'isolement écologique d'une population. Ce phénomène constitue, pour les biologistes, le mode de spé-

ciation le plus simple pouvant intervenir par échange de certains gènes provoquant un changement, d'emblée héréditaire, d'un ou de plusieurs caractères (Babin, 1971). Ce phénomène n'est essentiellement connu que chez les bactéries dont les espèces peuvent échanger des gènes entre elles, par conjugaison, transformation et transduction. A l'instar de l'interaction des génomes d'organismes mutualistes représentés par une espèce hôte et son parasite qui s'acceptent mutuellement (Combes, 1992), la question se pose ainsi de savoir si certains foraminifères et leurs algues symbiotes ne peuvent échanger des gènes au cours de leurs processus de reproduction. Cet échange induirait le développement de nouveaux caractères phénotypiques mieux adaptés au milieu margino-littoral chez les deux partenaires. Elle impliquerait une différenciation morphologique simultanée de l'hôte et du symbiote ce qui est observé précisément. Elle expliquerait donc assez bien la concomitance des spéciations observées entre les deux espèces mutualistes.

CONCLUSION

Archaias angulatus et *Androsina lucasi* sont deux taxa inféodés à des biotopes voisins mais différents. Ils se rattachent à la famille des Soritidae dont les premiers représentants sont apparus au Crétacé supérieur (Loeblich *et al.*, 1988). L'impossibilité d'expliquer la présence d'*A. lucasi* dans des enclaves écologiques par la conception phylogénique classique pose un problème fondamental d'interprétation. Celui-ci peut s'expliquer plus aisément par un processus itératif de spéciation induit par un changement d'environnement.

Ces données soulignent l'importance du domaine margino-littoral, transitionnel, où les phénomènes de spéciations provoqués par le milieu ambiant sont particulièrement nets. Ainsi pourrait être élucidée la raison pour laquelle certaines espèces exclusivement margino-littorales ne sont jamais observées en milieu marin où elles ne présentent tout au plus qu'une simple affinité avec des espèces littorales. Reste cependant à savoir si certaines spéciations écologiques véritables et pas seulement de simples changements morphotypiques peuvent également se produire au sein du milieu marin lui-même, dans des microhabitats voisins mais différents. Cela pourrait être le cas de divers taxons associés à des chlorophycées ou à d'autres organismes symbiotes.

Ce phénomène de spéciation écologique conduit ainsi à reprendre sous un jour nouveau l'interprétation de certaines espèces, leur signification, leur répartition dans divers habitats et l'importance du milieu sur leurs caractères morpho-structuraux.

Remerciements

Je remercie Monsieur Butterlin pour avoir mis à ma disposition les lames minces confectionnées sur des échantillons néogènes de Turquie septentrionale, ainsi que

Messieurs Adoutte, Fourcade et Moullade, pour m'avoir encouragé dans ces recherches subventionnées par le G.D.R. 88.

RÉFÉRENCES

- Babin C.** (1971). *Éléments de Paléontologie*. A. Colin Éd., Paris, 365-394.
- Bock W.D., G.W Lynts., S. Smith, N.W Hay. et J.I. Jones** (1976). *A handbook of the benthonic foraminifera of Florida bay and adjacent waters. A Symposium of recent south Florida foraminifera. Miami, Florida, USA*, J. I. Jones and W.D. Bock, editors. Geological Society, Memoir I, 1-72.
- Brady H.B.** (1884). Report on the Foraminifera dredged by H.M.S Challenger during the year 1873-1876. *Reports Scientific results exploring voyage H.M.S. Challenger, Zoology*, **9**, 1-814.
- Butterlin J.** (1961). Grandes Foraminiferos del Pozo Palizada num. 2, Municipio de Palizada, Estado de Campeche. *Paleontologia Mexicana* **10**, Univ. Nacional Autonoma de Mexico, 1961.
- Capron de Caprona d'Ersu A.C.** (1985) : Contribution à l'étude des Soritidae actuels (foraminifères). 3 : Sous-familles des Archaiasinae, Meandropsinae Soritinae et conclusions générales. *Rev. Paléobiol.*, **40**, 347-390.
- Combes C.** (1992). Etre un parasite et transmettre ses gènes. *Pour la Science*, **174**.
- Cushman J.A.** (1926). Recent foraminifera from Porto Rico. Carnegie Institute, Washington, Publ. 344, Department of Marine Biology, Papers, **23**, 73-84, Washington; USA.
- Cushman J.A.** (1930). The foraminifera of the Atlantic Ocean. *Bull. U.S. natn. Mus.*, **104**, **5**, 1-79..
- Fleury J.J. et G. Tronchetti** (1993). *Palandrosina Taxya* n. gen., n. sp. Nouveau foraminifère (Archaiasidae) du Santonien Provençal. *Revue Micropaleont.*, sous-presse.
- Glaçon G.** (1963). Foraminifères des dépôts actuels des côtes de Tunisie sud-orientale. *Thèse de la Faculté des Sciences, Paris*.
- Glantzbockel C. et A. L'Homer** (1972). Coupes à l'ouest de Carry le Rouet dans les formations pararéçifales du Cap de Nautes au Cap Barqueyroute Ve Congrès du Néogène Méditerranéen, III. *Bull. B.R.G.M.*, **1**, **4**, 15-18.
- Hallock P. et M.W. Peebles** (1993). Habitats of Archaiasinae of the Florida Keys, with notes on phylogeny. *Mar. Micropaleont.*, **20**, 277-292.
- Henson F.R..S.** (1950). *Middle Eastern Tertiary Peneroplidae (Foraminifera), with remarks on the phylogeny and taxonomy of the family*. West Yorkshire Printing Co., Wakefield, England, 70 pp.
- Hofker J.** (1930). Foraminifera of the Siboga Expedition. Part 2: Families Astrorizidae, Rhizamminidae, Rheopacidae, Anomalinidae, Peneroplidae, in: Siboga Expeditie, Monographie IV a. Leiden, Part 1, E.J. Brill, éditeur. *J. R. microscop. Soc.*, **70**, 79-170.
- Hofker J.** (1950). Recent Peneroplidae. Part 1. *J. R. microscop. Soc.*, **70**, 388-396.
- Hofker J.** (1952). Recent Peneroplidae. Part 4. *J. R. microscop. Soc.*, **72**, 102-122.
- Hofker J.** (1964). *Foraminifera from the tidal zone in the Netherlands, Antilles and other West Indian islands. Studies on the fauna of Curaçao and other Caribbean islands*. Martinus Nijhoff Ed., The Hague, **21**, 1-119.
- Lamotte M. et J. Générumont** (1983). Variation intraspécifique ou plurispécificité, deux stratégies de réponses à l'hétérogénéité du milieu. *Colloques Internationaux du CNRS, Modalités, Rythmes et Mécanismes de l'Évolution Biologique*, 294-301.
- Lee J.J. et W.D. Bock** (1976). The importance of feeding in two species of Soritid foraminifera with algal symbionts. *Mar. Sci.*, **26**, 530-537.
- Lee J.J. et P. Hallock** (1987). Algal symbiosis as the driving force in the evolution of larger foraminifera. *Endocytobiology III. Ann. N.Y. Acad. Sci.*, **503**, 303-347.
- Lee J.J. et O.R. Anderson** (1991). Symbiosis in foraminifera. in: *Biology of foraminifera*, J.J. Jee and O.R. Anderson, éditeurs. Academic Press, London, UK, 157-220.
- Lee J.J., L.J. Crockett, J. Hagen et R.J. Stone** (1974). The taxonomic identity and physiological ecology of *Chlamydomonas hedleyi* sp. nov., algal flagellate symbiont from the foraminifera *Archaias angulatus*. *Br. phycol. J.*, **9**, 407-422.
- Lee J.J., M. Mc Enery et E.G. Kahn** (1979). Symbiosis and the evolution of larger foraminifera. *Micropaleontology*, **25**, 118-140.
- Lévy A.** (1971). Eaux saumâtres et milieux margino-littoraux. *Revue Géogr. phys. Géol. dynam.*, **2**, **13**, **3**, 269-278.
- Lévy A.** (1977). Révision micropaléontologique des Soritidae bahamiens. Un nouveau genre : *Androsina*. *Bull. Cent. Rech. Explor.-Prod. Elf-Aquitaine*, **1**, 393-449.
- Lévy A.** (1990). Sur une possibilité d'introduction d'espèces à caractère marin en milieu continental saharien. *C. r. Acad. Sci., Paris*, **310**, **II**, 45-650.
- Lévy A.** (1991). Peuplement actuels et thanatocénoses à Soritidae et Peneroplidae des keys de Floride (USA). *Oceanologica Acta*, **14**, **5**, 515-524.
- Lévy A., R. Mathieu, A. Poignant et M. Rosset-Moulinier** (1988.) The Soritidae and Peneroplidae in the biofacies of the Bahama platform. *Benthos '86, Revue Paléobiol.*, **vol. sp. 2**, 833-841.
- Loeblich A.R. et H. Tappan** (1988). *Foraminiferal genera and their classification*. Van Norstrand Reinhold Company Inc. Ed., New York, USA.
- Mayr E., E.G. Linsley et R.L. Usinger** (1953). *Methods and principles of systematic Zoology*. Mc. Graw-Hill Book Co., New York, USA, 328.
- Narchi W.** (1956). Foraminifères recentes do Brasil, familias Miliolidae, Peneroplidae, e alveolinellidae. *Boln Inst. Oceanol. Sao Paulo*, **7**, 1-2, 161-192.
- d'Orbigny A.** (1839). Foraminifères, in : *Histoire physique, politique et naturelle de l'île de Cuba*. Ramon de la Sagra Ed., Paris, 66.
- Schnitker D.** (1974). Ecotypic variation in *Ammonia beccarii* (Linné). *J. foram. Res.*, **4**, **4**, 217-233.
- Seiglie G.A., K. Grove et J.A. Rivera** (1977). Revision of some Caribbean Archaiasinae, new genera, species and subspecies. *Eclog. geol. Helv.*, **70**, **3**, 855-883.
- Sigal J.** (1966). Le concept taxinomique de spectre. Société Géologique de France, Mémoire Hors Série, **3**.
- Walton R et B.J. Sloan** (1990). The genus *Ammonia* Brünnich, 1772. Its geographic distribution and morphologic variability. *J. foram. Res.*, **20**, **2**, 128-156.