

Le régime alimentaire des Thécamoebiens (Protista, Sarcodina)

Daniel Gilbert^{a*}, Christian Amblard^b,
Gilles Bourdier^b, André-Jean Francez^c, Edward A.D. Mitchell^d

^a *Laboratoire de biologie et écophysiologie, université de Franche-Comté, place Leclerc,
25030 Besançon cedex, France*

^b *Laboratoire de biologie comparée des protistes, UMR CNRS 6023,
université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand II, les Cèzeaux, 63177 Aubière cedex, France*

^c *Laboratoire d'écologie végétale, UMR CNRS « Ecobio » université de Rennes I,
complexe scientifique de Beaulieu, 35042 Rennes cedex, France*

^d *Laboratoire d'écologie végétale et de phytosociologie, Institut de botanique,
université de Neuchâtel, rue Émile-Argand 11, CH-2007 Neuchâtel, Suisse*

Résumé — Les amibes à thèques constituent un groupe de protozoaires libres, dont la caractéristique commune est la présence d'une thèque sur la morphologie de laquelle est basée une grande partie de la systématique. Leur détermination étant relativement aisée, ces microorganismes représentent une communauté de choix pour l'étude des écosystèmes, et sont des indicateurs biologiques de la qualité des milieux. De récents travaux ont notamment souligné l'importance de ces microorganismes dans la structure et le fonctionnement des communautés microbiennes à la surface des tourbières à sphaignes. Cependant, de nombreux aspects de leur biologie et de leur écologie, tel que leur rôle trophique, demeurent encore mal connus. À ce sujet, les investigations menées au cours de ces dernières années ont montré que les thécamoebiens peuvent utiliser des ressources trophiques très variées : bactéries, champignons, microalgues, protozoaires, petits métazoaires, cellules végétales, matière organique particulière détritique, et, probablement, substances solubles. Il est toutefois probable que la plupart des espèces ont un régime alimentaire peu diversifié et ne consomment plusieurs types de proies qu'en cas de nécessité. Par ailleurs, il semble que les proies les plus mobiles ou les plus grosses ne sont ingérées que lorsqu'elles sont sénescentes. Dans la littérature, peu de données sont disponibles quant à la reconnaissance des proies par les thécamoebiens. Il est, cependant, possible que certaines espèces détectent leur proies par chimiotactisme. L'objet de cet article est de présenter la diversité du régime alimentaire des thécamoebiens à partir d'une synthèse bibliographique agrémentée de nos propres observations.

Protiste / Sarcodina / Thécamoebien / nutrition

* Correspondance et tirés à part.

Abstract — Feeding habits of testate amoeba. A review. Testate amoeba are a heterogeneous and most likely polyphyletic group of free-living protists. Their common characteristic is the presence of a test. Testate amoebae have been observed in almost every aquatic habitat, mainly in the periphytic zone of fresh and salt water bodies, soils and mosses. These protozoa are of great interest in the study of ecosystems. Indeed, the presence of a rigid test makes their identification relatively easy and they are good biological indicators. Furthermore, these micro-organisms play a key role in the structure and the functioning of microbial communities at the surface of *Sphagnum* peatlands. Nevertheless, testate amoebae remain globally little studied. More precisely, only limited data exist on their feeding habits although this is a necessary preliminary key aspect to understand their role in microbial trophic networks. The aim of this review therefore is to allow a synthesis of the observations at hand in the literature on the feeding behaviour of testate amoebae. An important part of this review is devoted to our own observations on the species living in *Sphagnum*. Although testate amoebae are generally believed to be heterotrophic, several species are mixotrophic. Strict heterotrophy however remains the dominant trophic mode of testate amoebae. In the literature, several authors consider testate amoebae as largely bacterivorous. It seems however that many species ingest other kinds of prey : particulate organic matter, microalgae, plant cells, protists, fungi and small metazoa. Furthermore, some species are polyphagous while others seem to have more specialised feeding habits. Little is known on prey identification by testate amoebae. In particular, it is difficult to tell if mechanisms of distant detection (e.g. chemotaxis) exist or if a physical contact is necessary. Our observations on living and on fixed individuals suggest that both mechanisms exist. Furthermore, it seems that the food selectivity by testate amoebae is influenced by the physiological state of prey organisms at the moment of their ingestion. As for naked amoebae, the ingestion of prey is done by invagination of the cytoplasmic membrane. However, the particularity of testate amoebae is that the ingestion and egestion take place at the level of the pseudostome, but no clearly defined cytostome or cytoproct exist. The ability of some testate amoebae species to ingest a wide range of prey sizes (0,2 to 1 000 μm) and of very different kinds likely represents an competitive advantage in some environments. In these conditions, it seems important to improve our knowledge on the biology and the ecology of these protozoa.

Protiste / Sarcodina / testate amoeba / nutrition

1. INTRODUCTION

Les amibes à thèque constituent un groupe de protistes libres, hétérogène du point de vue de leur morphologie et de leur biologie, et qui est vraisemblablement polyphylétique [27]. Leur caractéristique commune est la présence d'une enveloppe externe rigide de composition variable (substances organiques, silice, calcaire, éléments exogènes...), sur la morphologie de laquelle est basée l'essentiel de la systématique. Cette thèque, qui abrite la cellule, est percée d'un ou de deux orifices par lesquels l'organisme peut émettre des pseudopodes. Ceux-ci sont divisés en lobopodes, qui sont épais, et filopodes, qui sont plus fins. La biologie des amibes à thèque diffère peu de celle des amibes nues, si ce n'est qu'au cours de la mitose les thécamoebiens doivent sécréter une nouvelle enveloppe. Par ailleurs, il n'existe pas de forme parasite connue chez les amibes à thèque. Les thécamoebiens ont été observés dans

tous les milieux aqueux [1], principalement dans les zones périphtiques des eaux douces ou salées, dans les sols et dans les mousses. Ces microorganismes ont également été observés dans les zones pélagiques des lacs [2] et dans les réseaux d'eau potable [33]. De plus, les amibes à thèque sont des protozoaires d'un grand intérêt pour l'étude des écosystèmes. En effet, la présence d'une thèque rigide rend leur détermination relativement aisée, et ce sont de bons indicateurs biologiques de la qualité des milieux [28, 35, 36]. Cette thèque ne s'altère que lentement avec le temps, et de nombreuses formes préservées ou fossilisées, parfois depuis plusieurs millions d'années [3], ont été retrouvées dans les lacs [31] et les tourbières [6, 39] et permettent des investigations paléocologiques. Par ailleurs, nous avons pu mettre en évidence l'importance de ces micro-organismes dans la structure et le fonctionnement des communautés microbiennes à la surface des tourbières à sphaignes [22, 23]. Malgré cela, les thécamoebiens restent globalement peu étudiés. En particulier, peu de données sont disponibles concernant la nature de leur régime alimentaire qui conditionne pourtant leur rôle dans les réseaux trophiques microbiens. La diversité des proies ingérées par les thécamoebiens semble être supérieure à celle des autres protozoaires, tels que les ciliés et les amibes nues [13], et il est également probable que les thécamoebiens présentent des comportements alimentaires spécifiques. L'objet de cette revue bibliographique est, donc, de tenter d'établir une synthèse de différentes observations disponibles dans la littérature sur le comportement alimentaire des thécamoebiens. Une partie importante de cette contribution est consacrée à nos propres observations sur des espèces vivant dans les sphaignes.

2. NUTRITION DES THÉCAMOEBIENS

2.1. Hétérotrophie et mixotrophie

Bien que les thécamoebiens soient généralement considérés comme hétérotrophes, il existe de nombreuses espèces de nature mixotrophe, comme cela a été observé pour différents groupes de protozoaires [18]. La plupart des espèces mixotrophes (*Amphitrema flavum*, *Hyalosphenia papilio*, *Diffugia oblonga*, ...) séquestrent des zoochlorelles de petite taille à l'intérieur de leur cytoplasme (figure 1a). Ces associations semblent être obligatoires pour certaines espèces, telle que *Hyalosphenia papilio*, chez qui elles sont toujours observées. La présence permanente d'une cyanobactérie a également été notée dans le cytoplasme d'une espèce de thécamoebien [9]. L'hétérotrophie stricte reste, cependant, le mode trophique le plus répandu chez les thécamoebiens.

2.1. Nature des proies ingérées

Différents auteurs considèrent les thécamoebiens comme étant essentiellement bactérivores. Il semble, cependant, que de nombreuses espèces utilisent d'autres types de ressources : protistes, champignons, petits métazoaires et matière organique particulière détritique [13]. Certaines espèces sont polyphages, tandis que d'autres semblent avoir un régime alimentaire très peu diversifié (tableau I).

2.1.1. Régime bactériovore

Ogden & Coûteaux [30] ont pu mettre en évidence la présence de nombreuses bactéries dans les vacuoles alimentaires de *Tracheleuglypha dentata*. De plus, ces auteurs ont montré que la croissance de cette espèce est stimulée lorsque le milieu est enrichi en bactéries [11]. Plus récemment, l'utilisation de marqueurs fluorescents tel que le DAPI nous a permis de mettre en évidence la présence de bactéries dans le cytoplasme d'individus appartenant à l'espèce *Euglypha cristata* [23].

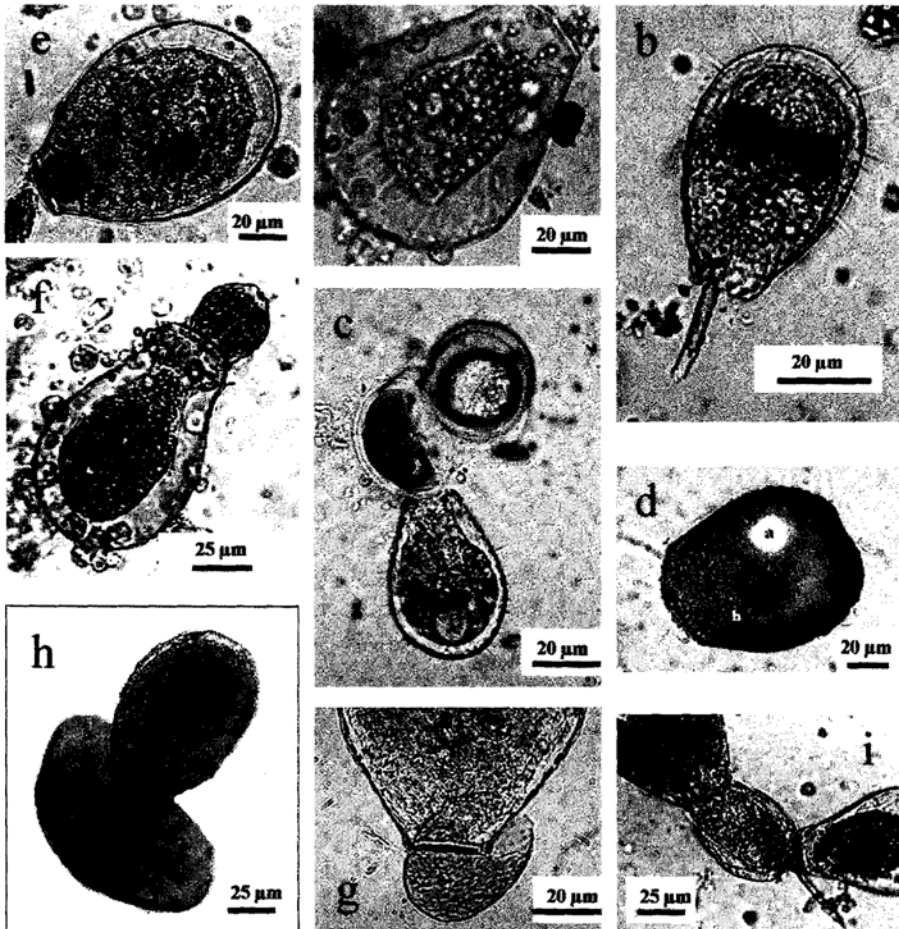


Figure 1. Modes trophiques de différentes espèces de thécamoebiens. (a) mixotrophie chez *Hyalosphenia papilio*. Ingestion de : (b) filaments de champignons et (c) cyanobactéries (*Chroococcus turgidus*) par *Euglypha strigosa* ; (d) microalgues et filament de champignons par *Heleopera rosea* (observé en microscopie à épifluorescence) ; (e) microalga par *Nebela tincta* ; (f) ciliés (*Vorticella*) par *H. papilio* ; (g) Thécamoebien (*Assulina muscorum*) par *N. tincta* ; (h) Thécamoebien (*Arcella* sp) par *N. tincta* ; (i) rotifère par *H. papilio* et *N. tincta*.

Tableau 1. Régime alimentaire de différentes espèces de thécamoebiens (B : bactéries ; Ch : champignons ; CA : cyanobactéries / microalgues ; F : flagellés hétérotrophes ; C : ciliés ; T : thécamoebiens ; M. : métazoaires ; Mo : matière organique ; CV : cellule de végétaux supérieurs).

Espèces	B	Ch	CA	F	C	T	M	Mo	CV	Références
Classe Lobosea										
Ordre Arcellinida										
<i>Arcella gibbosa</i>	×	×	×	×						Torres & Jebram, 1993
<i>Centropyxis aerophila</i>		×	×							Bonnet, 1964 ; Coûteaux & Pussard, 1983
<i>discoïdes</i>			×						×	Chardez, 1964
<i>Diffugiella crenuata</i>			×		×					Schönborn, 1965
<i>Diffugia bidens</i>				×						Thomas, 1958
<i>lanceolata</i>		×								Chardez, 1967
<i>lobostoma</i>			×		×	×	×			Torres, 1996
<i>oblonga</i>					×					Chardez, 1967
<i>oviformis</i>	×									Coûteaux & Pussard, 1983
<i>rubescens</i>			×							Hoogenraad, 1941
<i>smilion</i>				×						Chardez, 1967
<i>Heleopera rosea</i>		×	×							Gilbert, 1998
<i>petricola</i>						×				Torres, 1996
<i>Heleoporella caustica</i>						×				Coûteaux, 1978
<i>Hyalosphaenia papilio</i>		×	×		×		×			Gilbert, 1998
<i>platystoma</i>									×	Chardez, 1985
<i>Lesquereusia</i>			×			×				Chardez, 1985
<i>Nebela carinata</i>						×				Chardez, 1985
<i>marginata</i>			×							Deflandre, 1936
<i>gracilis</i>			×							Deflandre, 1936
<i>vitrea</i>			×							Deflandre, 1936
<i>fagni</i>						×				Chardez, 1985
<i>tinctoria</i>	×	×	×	×	×	×	×	×	×	Gilbert, 1998
<i>Phryganella acropodia</i>		×								Coûteaux & Devaux, 1983
<i>Trigonopyxis arcuala</i>		×							×	Bonnet, 1964 ; Coûteaux, 1976
<i>declivis</i>		×								Coûteaux & Pussard, 1983
Classe Filosea										
Ordre Gromiida										
<i>Euglypha cristata</i>	×									Gilbert, 1998
<i>denticulata</i>		×								Drechsler, 1936
<i>rotunda</i>	×									Cowling, 1986
<i>strigosa</i>		×	×							Gilbert, 1998
<i>Trinema complanatum</i>	×									Coûteaux & Pussard, 1983
<i>enchelys</i>	×					×				Laminge, 1978
<i>lineare</i>	×									Coûteaux & Pussard, 1983
<i>Corythion dubium</i>	×			×						Cowling, 1986 ; Gilbert, 1998

2.1.2. Régime fongivore

Les champignons microscopiques constituent également des proies de choix pour les thécamoebiens. Nous avons ainsi réalisé diverses observations de thécamoebiens ingérant des filaments et des spores de champignons (*figure 1b* et *1d*). L'enrichissement d'un sol par différentes souches de champignons se traduit par un accroissement de l'abondance de l'espèce *Phryganella acropodia* [12, 16]. Ogden & Pitta [30] ont également pu montrer la présence de spores de champignons dans les vacuoles digestives de cette espèce. Cependant, il semble que les champignons ingérés, et notamment les spores, ne soient pas toujours assimilés par les thécamoebiens, mais transitent seulement dans leurs vacuoles digestives [13].

2.1.3. Régime herbivore

L'ingestion de microorganismes pigmentés par les thécamoebiens est facilement observable en microscopie lorsque leur thèque est suffisamment transparente. C'est le cas des espèces *Nebela tinctoria* (*figure 1e*) et *Hyalosphenia papilio* pour lesquelles des cellules algales fraîchement ingérées restent visibles dans les vacuoles plusieurs heures après leur ingestion. Par ailleurs, l'utilisation de la microscopie à épifluorescence permet également de visualiser l'ingestion de cellules pigmentées grâce à leur autofluorescence, même lorsque la thèque des thécamoebiens est opaque (*figure 1d*). Ainsi, nous avons pu observer l'ingestion de cellules appartenant aux principaux groupes de microalgues, y compris des espèces assez mobiles appartenant aux Volvocales (chlorophycées) et aux euglénophycées. De nombreux thécamoebiens algivores ingèrent des proies entières. Cependant, certaines espèces consomment uniquement le contenu cytoplasmique des cellules algales. C'est le cas de *Diffflugia rubescens* [24] et de *Centropyxis discoïdes* [7] qui perforent les cellules des Desmidiées de grande taille avant de les vider de leur contenu cellulaire. De même, l'espèce *Euglypha strigosa* ingère les cellules de la cyanobactérie *Chroococcus turgidus* en délaissant l'enveloppe gélatineuse qui les entoure (*figure 1c*). Par ailleurs, différentes espèces de thécamoebiens peuvent absorber le contenu des cellules de plantes supérieures aquatiques [5]. Enfin, nous avons observé des individus appartenant à l'espèce *Nebela tinctoria* ingérant des cellules parenchymateuses de sphaignes, mais il est probable que seul leur contenu cellulaire est assimilé.

2.1.4. Régime carnivore

Différentes espèces de thécamoebiens ont un régime carnivore, constitué de protozoaires et de métazoaires de petite taille. Les espèces du genre *Arcella* ingéraient préférentiellement des protozoaires flagellés hétérotrophes [20]. Ainsi, Torres & Jebram [37] ont pu cultiver l'espèce *Arcella gibbosa* en utilisant de petits protozoaires comme ressource nutritive. Les ciliés sont également consommés fréquemment par les amibes à théques [8, 38] (*figure 1f*). Enfin, l'homophagie est un phénomène répandu chez les thécamoebiens, notamment chez *Nebela*, *Heleopera*, *Hyalosphenia* et *Paraquadrula*. Les espèces de grande taille appartenant au genre *Nebela* ingèrent des espèces plus petites telles que *Trinema* et *Euglypha* (*figure 1g*), mais s'alimentent aussi à partir d'espèces beaucoup plus grandes (*figure 1h*). Par

ailleurs, certaines espèces de petite taille comme *Hyalosphenia platystoma* consomment des thécamoebiens de plus grande taille après avoir perforé leur thèque [10].

La prédation de petits métazoaires par les thécamoebiens est beaucoup moins connue. Cependant, *Hyalosphenia papilio*, qui consomme une large gamme de proies, ingère fréquemment des rotifères (*figure 1i*). Les données concernant l'assimilation d'autres groupes de métazoaires sont rares. Torres [38] a observé des individus de l'espèce *Diffugia lobostoma* fixés à des crustacés ostracodes et copépodes et à des acariens. Récemment, nous avons pu observer de tels assemblages entre des individus appartenant à l'espèce *Nebela tinctoria* et des nématodes, sans que l'on puisse affirmer qu'il s'agit d'un processus de consommation de proies.

2.1.5. Régime détritivore

Le régime détritivore est très répandu chez les thécamoebiens humicoles [13]. Bonnet [4] a observé de nombreuses espèces des milieux humicoles, appartenant notamment aux genres *Bullinularia*, *Centropyxis* et *Cyclopyxis*, ingérant des débris ligneux et des fragments humiques. Par ailleurs, certaines espèces, telle que *Trinema complanatum*, peuvent croître uniquement à partir de matière organique dissoute [32].

2.2. Reconnaissance et sélection des proies

La reconnaissance des proies par les thécamoebiens est un phénomène très mal connu. En particulier, il est difficile de savoir s'il existe des mécanismes de détection à distance des proies, ou si un contact physique préalable est nécessaire. Nos observations d'individus vivants, d'une part, et conservés par des fixateurs, d'autre part, semblent indiquer que ces deux modes de reconnaissance coexistent. Nous avons ainsi pu décrire les différentes étapes de l'ingestion d'un flagellé hétérotrophe par un individu de l'espèce *Corythion dubium* (*figures 2a à 2f*). Ce thécamoebien, prédateur de petite taille, se déplace en émettant de très longs filopodes mesurant jusqu'à deux ou trois fois la longueur du corps cellulaire. Ceux-ci s'allongent dans toutes les directions, puis se rétractent brusquement. Lorsque l'un de ces pseudopodes entre en contact avec une proie, le prédateur se dirige vers elle (*figures 2a à 2c*) et la phagocytose se déroule en quelques minutes (*figures 2d à 2f*). Le contact entre le prédateur et sa proie paraît donc primordial chez cette espèce. Inversement, chez les Nébelidées, il est fréquent d'observer plusieurs individus converger simultanément vers une même proie (observations personnelles). Ce comportement suggère qu'il existe, également, chez certaines espèces de thécamoebiens, des processus de détection à distance des proies par chimiotactisme.

Il est probable que la capacité à sélectionner les proies est plus importante chez les thécamoebiens que chez les protozoaires filtreurs, telles que différentes espèces de ciliés, dans la mesure où, chez les rhizopodes, il existe un contact membranaire direct entre le prédateur et sa proie avant de l'ingestion. Cependant, si les préférences alimentaires des espèces les plus fréquentes ont été décrites (*tableau I*), il n'existe pas, à notre connaissance, de démonstration convaincante de l'existence d'une sélectivité des proies chez les thécamoebiens. L'étude du régime alimentaire de l'espèce

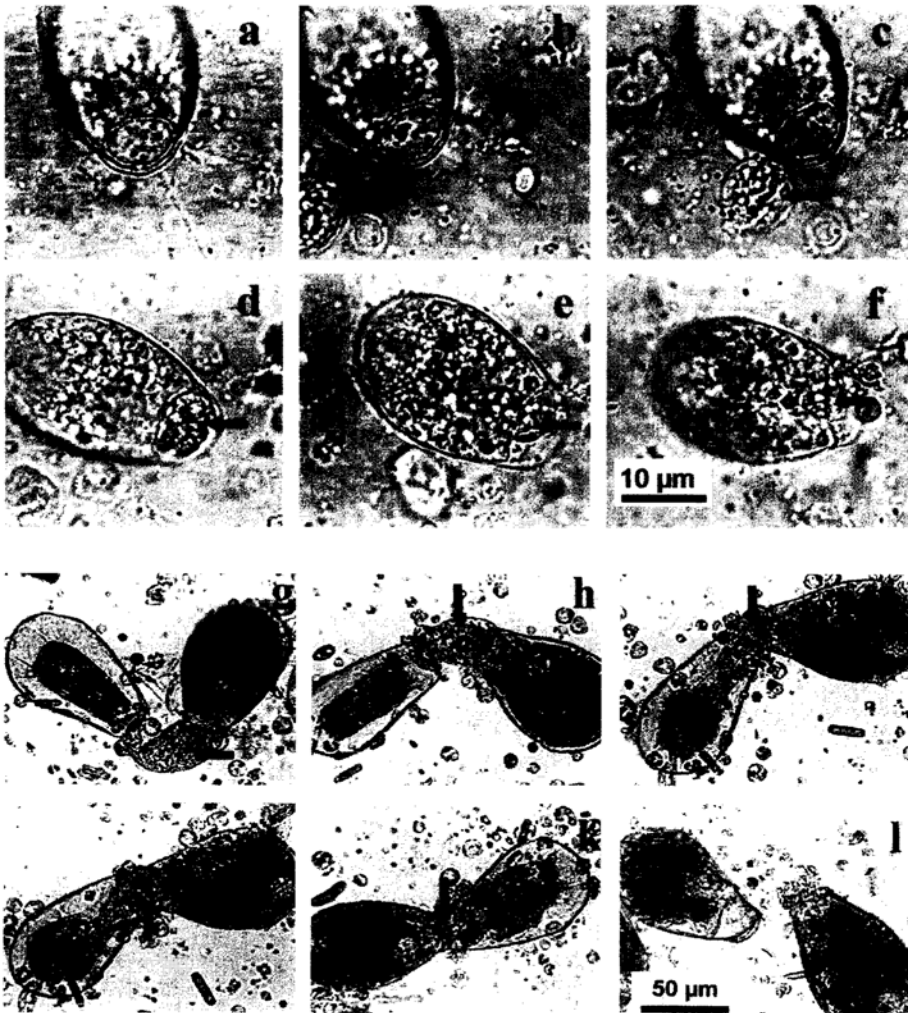


Figure 2. (a–f) Ingestion d'un flagellé hétérotrophe (flèche) par *Corithyon dubium* (Découpage d'une séquence filmée d'environ 5 minutes) ; (g–l) Ingestion d'un rotifère Bdelloïde (flèche) par deux individus de l'espèce *Hyalosphenia papilio* (Découpage d'une séquence filmée d'environ 60 minutes).

Nebela tincta présente à la surface des tourbière à sphaignes a montré que ces microorganismes passent d'un régime essentiellement fongivore et détritivore en hiver, à un régime algivore et carnivore en été [23]. Il est cependant difficile d'en conclure qu'il existe une sélection des proies chez ces espèces, dans la mesure où les proies sont consommées au moment où elles sont les plus abondantes dans le milieu. Le fait qu'en milieu planctonique lacustre, le développement de thécamoebiens algivores, tels que *Diffugia* sp., se produise seulement lors des blooms algaux [2].

plaide, également, en faveur de l'existence d'une sélection active des proies par les thécamoebiens.

Par ailleurs, il semble que la sélectivité alimentaire des thécamoebiens puisse être influencée par l'état physiologique des proies au moment de leur ingestion. Il apparaît, en effet, qu'en raison de leur faible vitesse de déplacement, les thécamoebiens carnivores sont incapables de capturer des proies très mobiles. Ainsi, il ne nous a jamais été possible d'observer des thécamoebiens fixés à des métazoaires vivants, ou même à des protozoaires se déplaçant rapidement. Pour autant, les thécamoebiens ne sont pas exclusivement nécrophages ou détritivores. Comme nous l'avons signalé précédemment, ils consomment également des microalgues et des champignons microscopiques et sont capables de capturer des protozoaires sessiles, comme des Ciliés du genre *Vorticella* (figure 1f) ou d'autres thécamoebiens. Il n'en reste pas moins que les particules détritiques d'origine végétale et les petits organismes morts ou sénescents constituent, sans doute, une part importante des ressources trophiques ingérées.

2.3. Phagocytose des proies

Les amibes à thèques ont été beaucoup moins étudiées que les amibes nues, mais leur physiologie est considérée comme semblable à celle de ces dernières [18]. Chez les amibes nues, l'incorporation de la proie se fait par invagination de la membrane cytoplasmique. Ensuite, différentes enzymes sont libérées à l'intérieur de la vacuole de digestion, puis les produits d'hydrolyse sont transportés dans le cytoplasme de l'amibe. La particularité des thécamoebiens par rapport aux amibes nues, réside dans le fait que la phagocytose a lieu au niveau du pseudostome, de même que l'égestion des déchets, sans qu'il existe, pour autant, un cytostome et un cytoprocte clairement définis. Les figures 2g à 2l, illustrent la manière dont deux individus de l'espèce *Hyalosphenia papilio* « dévorent » le cadavre d'un rotifère bdelloïde. En une vingtaine de minutes seulement, les deux prédateurs se fixent à leur proie puis en se rétractant, la font pénétrer à l'intérieur de la thèque (figure 2g à 2i). Ensuite, ils restent immobiles tout au long de la deuxième étape de la digestion, qui correspond à la dégradation enzymatique des tissus du rotifère dans les vacuoles digestives, et, finalement, se séparent (figures 2j à 2l).

L'égestion des résidus du contenu des vacuoles digestives, facilement observable chez les Nébelidées, se produit parfois simultanément à l'ingestion d'une nouvelle proie. Dans ce cas, le prédateur maintient seulement sa proie, tandis qu'il déverse le contenu de ses vacuoles digestives dans le milieu, puis reprend l'ingestion de la nouvelle. Un autre phénomène, fréquemment observé pour ce groupe de thécamoebiens, est la constitution de « pelotes » résultant de l'agglomération des différents résidus des contenus vacuolaires. Ce processus semble se produire, notamment, après l'ingestion d'organismes de grande taille tels que des rotifères, comportant des éléments non assimilables et entraînant la constitution simultanée d'un grand nombre de vacuoles digestives.

3. CONCLUSIONS

Les thécamoebiens sont capables d'assimiler une très large gamme de proies, incluant de la matière organique particulaire, des microorganismes, des petits métazoaires et même le contenu de cellules végétales de plantes supérieures. Par ailleurs, on peut supposer que les thécamoebiens ont la capacité d'assimiler des substrats solubles, comme c'est le cas chez de nombreux flagellés, ciliés et amibes nues. Il est probable, toutefois, que la polyphagie ne constitue qu'une solution de substitution, qui ne leur permet pas de se développer de façon optimale [13]. Cependant, la capacité de certaines espèces à pouvoir utiliser des proies présentant des tailles extrêmement variables (de 0,2 à 1 000 μm) et de nature très différente, leur confère, sans doute, un avantage compétitif dans certains milieux tels que les tourbières, les sols et la zone littorale des lacs et des rivières, où les ressources nutritives peuvent avoir diverses origines. La compréhension du fonctionnement des réseaux trophiques microbiens dans ces milieux semble donc liée, notamment, à l'amélioration des connaissances de la biologie et de l'écologie des thécamoebiens. Enfin, à notre connaissance, aucun travail n'a été consacré à l'importance de ces rhizopodes en tant que proies pour les autres organismes, même si diverses observations de thèques ont été réalisées dans le tractus digestif de différents invertébrés tels que des rotifères carnivores ou des oligochètes. D'autres études semblent donc aussi être nécessaires afin de mieux cerner l'importance des thécamoebiens dans les transferts de matière et d'énergie vers les maillons trophiques supérieurs.

RÉFÉRENCES

- [1] Alabouvette C., Coûteaux M.-M., Old K.M., Pussard M., Reisenberg O., Toutain F., Les protozoaires du sol : aspects écologiques et méthodologiques. *Ann. Biol.* 20 (3), 1981, 255–303.
- [2] Arndt H., A critical review of the importance of rhizopods (naked and testate amoeba) and actinopods (Heliozoa) in lake plankton. *Mar. Micr. Food Webs* 7 (1), 1993, 3–29.
- [3] Bœuf O., Gilbert D., Présence de thecamoebiens du genre *Trinema*, au pliocène supérieur, découverte à Chilhac (Haute-Loire, France). *C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la terre et des planètes* 325, 1997, 623–627.
- [4] Bonnet L., Le peuplement thécamoebiens des sols. *Rev. Ecol. Biol. sol* 1 (2), 1964, 123–408.
- [5] Bonnet L., Les thécamoebiens in P. de Puytorac : Quelques aspects de la faune des mousses. *Annales CRDP Clermont-Ferrand*, 1974, pp. 21–30.
- [6] Buttler A., Warner B.G., Grosvernier P., Matthey Y., Vertical patterns of testate amoeba (Protozoa: Rhizopoda) and peat-forming vegetation on cutover bogs in the Jura, Switzerland. *New Phytol.* 134, 1996, 371–382.
- [7] Chardez D., Sur la nutrition de *Centropyxis discoïdes* (Penard) Deflandre (Rhizopoda, Testacea). *Bull. Institut Agr. des stations de recherches de Gembloux* 32 (3), 1964, 305–308.
- [8] Chardez D., Histoire naturelle des protozoaires thécamoebiens. *Les naturalistes belges* 48 (10), 1967, 484–588.

- [9] Chardez D., Symbiose, parasitisme et phorésie chez les thécamoebiens ? (Protozoa, Rhizopoda testacea). *Hydrobiologia* 31 (1), 1968, 1–6.
- [10] Chardez D., Protozoaires prédateurs de Thécamoebiens. *Protistologica* 21 (2), 1985, 187–194.
- [11] Coûteaux M.-M., Ogden C.G., The growth of *Tracheleuglypha dentata* (Rhizopoda: Testacea) in clonal cultures under different trophic conditions. *Microb. Ecol.* 15, 1988, 81–93.
- [12] Coûteaux M.-M., Devaux J., Effet d'un enrichissement en champignons sur la dynamique d'un peuplement thécamoebien d'un humus. *Rev. Ecol. Biol. Sol* 20 (4), 1983, 519–545.
- [13] Coûteaux M.-M., Pussard M., Nature du régime alimentaire des protozoaires du sol. *New Trends in Soil Biology. Proceedings of the VIII. Int. colloquium of Soil Biology. Louvain-la-Neuve (Belgium). Edited by Ph. Lebrun et al., 1983, pp. 179–195.*
- [14] Coûteaux M.-M., Dynamisme de l'équilibre des thécamoebiens dans quelques sols climaciques. *Mém. Museum Hist. Nat., Ed du Museum, Paris, Série A, T XCVI, 1976.*
- [15] Coûteaux M.-M., Quelques thécamoebiens du sol du Japon. *Rev. Ecol. Biol. Sol* 15 (1), 1978, 119–128.
- [16] Coûteaux M.-M., Relationships between Testate Amoeba and Fungi in humus microcosms. *Soil. Biol. Biochem.* 17 (3), 1984, 339–345.
- [17] Cowling A.J., Culture methods and observation of *Corythion dubium* and *Euglypha rotunda* (Protozoa: Rhizopoda) isolated from maritime antarctic moss peat. *Protistologica* 22 (2), 1986, 181–191).
- [18] De Puytorac P., Grain J., Mignot J.-P., Précis de protistologie. Sté Nouvelle des éditions Boubée, Paris, 1987, 581 p.
- [19] Deflandre G., Étude monographique du genre *Nebela* Leidy (Rhizopoda, Testacea). *Ann. Protist.* 5, 1936, 201–286.
- [20] Deflandre G., Les Thécamoebiens in : Grassé F.P., *Traité de Zoologie, Tome I.* Ed. Masson, Paris, 1953, pp. 96–148.
- [21] Drechsler C., Predaceous fungi. *Biol. Bull.* 16, 1941, 265–290.
- [22] Gilbert D., Amblard C., Bourdier G., Francez A.-J., The microbial loop at the surface of a peatland: structure, functioning and impact of nutrients inputs. *Microb. Ecol.* 35, 1998, 83–93.
- [23] Gilbert D., Les communautés microbiennes à la surface des tourbières à sphaignes : structure, fonctionnement et impact des apports de fertilisants. Thèse de doctorat. Université de Clermont-Ferrand 2, 1998, 133 p.
- [24] Grospietsch T., Wechseltierchen (Rhizopoden). Kosmos-Verlag. Franckh. Stuttgart, 1958, 80 p.
- [25] Hoogenraad H.R., Observations on a special manner of feeding of a species of *Difflugia rubescens*. *Nederl. Akad. Wetensch. Proc.* 44, 1941, 217–228.
- [26] Laminger H., The effect of soil moisture fluctuations on the testacean species *Trinema enchelys* (Enrenberg) Leidy in high mountain Brown -earths- podsol and its feeding behaviour. *Arch. Protistenk.* 124, 1978, 446–454.
- [27] Levine N.D., Corliss J.O., Cox F.E.G., Deroux G., Grain J., Honigberg B.M., Leedale G.F., Loeblich A.R., Lom J., Lynn D., Merinfeld E.G., Page F.C., Poljansky G., Sprague V., Vavra J., Wallace F.G., A newly Revised Classification of the Protozoa. *J. Protozool.* 27 (1), 1980, 37–58.

- [28] Mitchell E.A.D., Buttler A.J., Warner B.G., Gobat J.-M., Ecology of Testate Amoeba (Protozoa: Rhizopoda) in *Sphagnum* peatlands in the Jura mountains, Switzerland and France. *Ecoscience*, 1999, *sous presse*.
- [29] Ogden C.G., Coûteaux M.-M., The biology and ultrastructure of the soil amoeba *Tracheleuglypha dentata* (Rhizopoda: Euglyphidae). *Eur. J. Protist.* 23, 1987, 28–42.
- [30] Ogden C.G., Pitta P., Biology and ultrastructure of the mycophagous soil testate amoeba, *Phryganella acropodia* (Rhizopoda, Protozoa). *Biol. Fertil. Soils* 9, 1990, 101–109.
- [31] Ruzicka E., Die subfossile Testaceen des Krottensees (Salzburg, Oesterreich). *Limnologica*, Berlin 1 (1), 1982, 49–88.
- [32] Schönborn W., Studien über die Gattung *Difflogiella* Cash (Rhizopoda, Testacea). *Limnologica*, Berlin 3 (3) 1965, 315–328.
- [33] Sibille I., Simc-Ngando T., Mathieu L., Block J.C., Protozoan bacterivory and *Escherichia coli* survival in drinking water distribution systems. *App. Env. Microbiol.* 64 (1), 1998, 197–202.
- [34] Thomas R., Réflexions sur la nutrition des thécamoebiens. *Trav. Bot. Cryptog. Inst. Bot. Fac. Med. Pharm. Bordeaux*, 1958, 2 p.
- [35] Tolonen K., Warner B.G., Vasander H., Ecology of Testaceans (Protozoa: Rhizopoda) in mires in southern Finland : I. Autoecology. *Arch. ProtistenKd.* 142, 1992, 119–138.
- [36] Tolonen K., Warner B.G., Vasander H., Ecology of Testaceans (Protozoa: Rhizopoda) in mires in southern Finland: II. Multivariate analysis. *Arch. ProtistenKd.* 144, 1994, 97–112.
- [37] Torres V.S., Jebram D.H.A., *Arcella gibbosa microsoma* var nov. (Protozoa: Sarcodina, Arcellinidae) descrição e observações feitas em seu cultivo. *Biotemas* 6 (2), 1993, 20–29.
- [38] Torres V.S., Estudos sobre *Difflogia lobostoma* Leidy (Protista, Rhizopoda, Testacealobosea). *Revta Bras. Zool.* 13 (2), 1996, 475–487.
- [39] Warner B.G., Charman D.J., Holocene changes on a mire in northwestern Ontario interpreted from testate amoebae (Protozoa) analysis. *Boreas* 23, 1994, 270–279.