

## Minuscules et discrets... ils attendent la pluie : LES TARDIGRADES !

Alain AUBERT, docteur es Sciences

Les Tardigrades n'ont pas fini d'intriguer les curieux et les savants. L'aspect amusant de leur silhouette, la singularité de leurs mœurs, le caractère énigmatique de leur ontogenèse, leur extraordinaire aptitude, enfin, à supporter des conditions météorologiques extrêmes... tout concourt à faire de ces êtres minuscules un continuel sujet de surprise et d'émerveillement.

### DES ANIMAUX MINUSCULES ET LENTS

Les premières observations sûres relatives aux Tardigrades remontent au 18<sup>ème</sup> siècle. (Brusca et Brusca <sup>4</sup> ; Cuénot <sup>9</sup> ; Rostand <sup>33</sup> ; Tétry <sup>37</sup>). En 1777, Spallanzani nomma "*il tardigrado*" un animal muni de quatre paires de pattes qui se déplaçait avec lenteur dans du sable humide. Le vocable "*tardigrado*", créé par le célèbre expérimentateur, qui lui donna une désinence italienne, vient des mots latins "*tardus*", lent et "*gradior*", je marche, j'avance. En 1840, le zoologiste français Doyère <sup>11</sup> utilisa le terme « Tardigrades » pour désigner cette classe animale dont les représentants d'infimes dimensions, pourvus de huit pattes insegmentées, se déplacent lentement parmi les plantes aquatiques, les mousses ou le sable. Doyère <sup>11,12,13</sup>, au milieu, Plate <sup>30</sup> à la fin du 19<sup>ème</sup> siècle, firent progresser de façon considérable nos connaissances relatives à l'anatomie, à la physiologie et à l'histoire naturelle des Tardigrades.

Les Tardigrades sont vraiment très petits, ils comptent même parmi les plus petits des Métazoaires. Pour Morgan <sup>27</sup>, leur taille s'échelonne entre 0,05 mm et 1,2 mm selon les espèces. D'après Mitchell et Wallis <sup>26</sup>, la longueur de la plupart des espèces se situe en dessous de 0,5 mm. On comprendra aisément, à l'énoncé de ces données numériques, que le progrès de nos connaissances « tardigradologiques » soit allé de pair avec le perfectionnement incessant des microscopes !

Les Tardigrades ont la face dorsale convexe ; la face ventrale plate (Tétry<sup>37</sup>). Leur corps massif, leur aspect lourd, leur démarche pataude et lente, leur région céphalique obtuse, leur tronc épais, leur ont fait attribuer le nom anglais de « water - bears », qui signifie « ours d'eau » (May <sup>24</sup>). Pour les Allemands, ce sont des « Bärtierchen », des « petits animaux semblables à des ours » (Kalbe <sup>22</sup> ; Moritz <sup>28</sup>). Les Tardigrades constituent un embranchement riche d'environ 600 espèces ( Moritz <sup>28</sup>).

Les pattes, toujours au nombre de quatre paires, sont des expansions creuses de la paroi du corps (Cuénot <sup>9</sup>). A l'instar de celles des Péripates, et à l'inverse de celles des Arthropodes, elles ne sont pas constituées d'une succession de segments articulés les uns aux autres. Courtes et non divisées en articles, elles se terminent par des griffes ou crochets (Beaumont et Cassier <sup>2</sup> ; Grassé et coll. <sup>17</sup> ; Joubin <sup>21</sup>). Prenant <sup>31</sup> note leur curieuse ressemblance avec les parapodes des Myzostomes, étranges parasites voisins des Vers annelés. Les griffes sont des productions de l'épiderme.

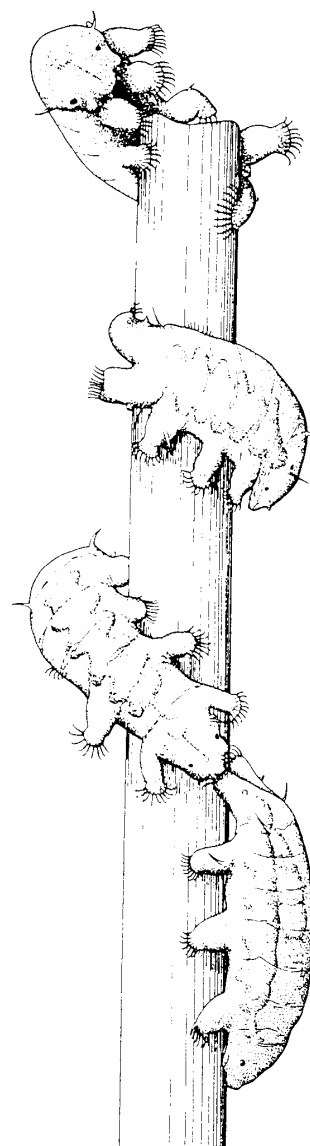


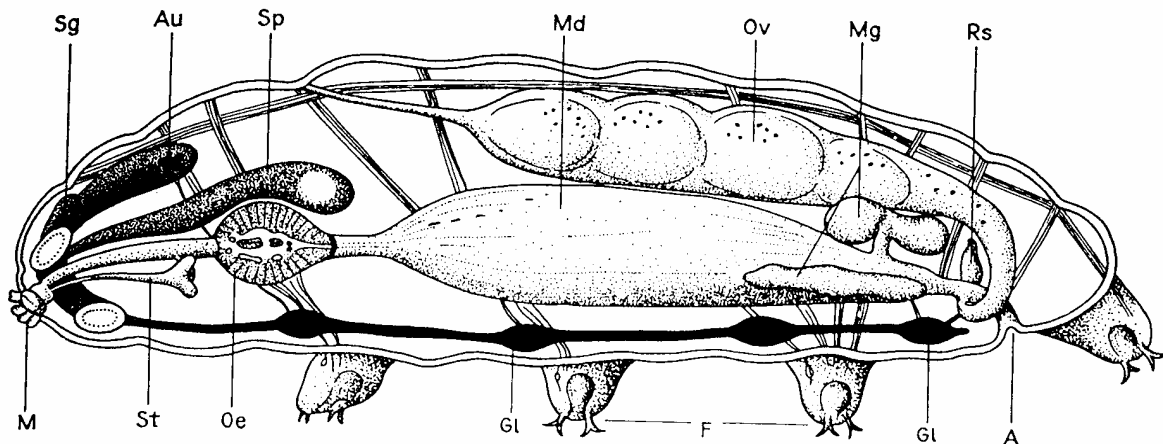
fig. 1 - Des Tardigrades marins de l'espèce *Echiniscoïdes sigismundi* grim pant sur un filament d'algue marine du genre *Enteromorpha*.

Les trois premières paires de pattes sont insérées latéralement, la dernière paire est parallèle à l'axe longitudinal du corps (Buchsbaum<sup>5</sup>). La bouche est située à l'extrémité antérieure du corps, ou un peu ventralement (Cuénot<sup>9</sup>). L'anus s'ouvre entre les deux pattes de la dernière paire (Salfi<sup>34</sup>).

L'épiderme, constitué d'une seule couche de grandes cellules plates (Cuénot<sup>9</sup>), secrète une cuticule formée elle-même de trois couches superposées. Chez certains genres, la plus externe de ces trois couches délimite des cavités emplies de Bactéries (Greven<sup>18</sup>). La cuticule, qui se superpose à l'épiderme, peut être lisse ou présenter des protubérances, des soies, des épines diverses. Chez certaines espèces, elle est subdivisée en plaques disposées selon un plan géométrique régulier (Beaumont et Cassier<sup>2</sup>). A l'inverse de ce que l'on connaît chez les Insectes, la cuticule ne renfermerait pas de véritable chitine (Storer et Usinger<sup>36</sup>).

Les Tardigrades sont souvent incolores ou, pour le moins, peu pigmentés. Certaines espèces marines, toutefois, montrent de jolies teintes rouges ou orangées (Beaumont et Cassier<sup>2</sup>). Le contenu du tube digestif, vu par transparence, peut, dans certains cas, donner à l'animal une couleur jaunâtre (Crome<sup>8</sup>).

Fait surprenant, mais non unique dans le règne animal, le nombre des cellules de l'épiderme demeure constant durant toute la vie de l'animal adulte : aucune division cellulaire ne s'effectue, qui renouvelle ce tissu protecteur périphérique (Beaumont et Cassier<sup>2</sup> ; Grassé, Poisson, Tuzet<sup>17</sup>). Cuénot<sup>9</sup> et Salfi<sup>34</sup> rappellent que les cellules épidermiques sont grandes, plates et en nombre constant pour chaque espèce. D'une manière générale, le corps d'un « Ours d'eau » est constitué d'un nombre limité de cellules (Brien<sup>3</sup> ; Crome<sup>8</sup>). Nous voici bien loin de la condition rencontrée chez les Mammifères, dont l'assise génératrice de l'épiderme profond produit sans cesse de nouvelles cellules.



**fig. 2** - Anatomie interne d'un Tardigrade femelle du genre *Macrobiotus*  
A, anus - Au, tache oculaire - F, pied et griffes - Gl, ganglion nerveux - M, bouche - Md, intestin moyen - Mg, tube de Malpighi (organe excréteur) - Oe, œsophage - Ov, ovaire - Rs, réceptacle séminal - Sg, lobe latéral du cerveau - Sp, glande salivaire. D'après Crome, 1969, modifié

Le schéma ci-dessus donne une idée succincte de l'anatomie interne. Comme beaucoup d'animaux de très petite taille, les Tardigrades ne possèdent ni appareil circulatoire, ni appareil respiratoire différencié (Kraus<sup>23</sup>). La cavité du corps, toutefois, renferme un liquide incolore, qui tient lieu de milieu intérieur. Au microscope, on distingue dans ce liquide de nombreuses cellules libres en suspension (Cuénot<sup>9</sup>). Pour Salfi<sup>34</sup>, ces cellules contiendraient des granulations de réserves nutritives. Le liquide interne est mû par les contractions de la musculature du corps.

Les fibres musculaires s'attachent par leurs deux extrémités à la paroi mince du corps (Pennak<sup>29</sup>). Pour Beaumont et Cassier<sup>2</sup>, les muscles des Tardigrades sont constitués de fibres lisses. Des recherches récentes, effectuées au microscope électronique, ont montré, toutefois, dans les faisceaux de fibres musculaires de certaines espèces, l'existence d'une véritable striation (Moritz<sup>28</sup>). Les Tardigrades se sont rendus célèbres dans l'histoire de l'anatomie : c'est en effet sur ces animaux que Doyère<sup>11,12,13</sup>, découvrit au 19<sup>e</sup> siècle les terminaisons des nerfs sur les muscles (May<sup>24</sup>).

Quelles sortes de mouvements permet la musculature de ces êtres minuscules ?

Les « Ours d'eau » ne nagent pas (Crome<sup>8</sup> ; Moritz<sup>28</sup> ; Pennak<sup>29</sup>). Les Tardigrades aquatiques se traînent sur le fond, s'agrippent aux plantes à l'aide de leurs griffes, grimpent sur des fragments végétaux, des filaments d'algues (Crome<sup>8</sup> ; Meglitsch<sup>25</sup> ; fig. 1 ). Ils déambulent, vers l'avant ou l'arrière, entre les grains de sable du fond. Sur une surface parfaitement lisse, comme celle présentée par une plaque de verre, ils effectuent les mouvements de la marche avec les pattes des première, deuxième et troisième paires. Ils laissent traîner derrière eux les pattes de la quatrième paire. Les Echiniscoïdes utilisent leurs huit pattes pour progresser (fig. 1). Les vitesses atteintes par les Tardigrades ne sont pas bien grandes ! Un *Batillipes* de 0,6 mm de long, posé sur une surface plane, peut parcourir 0,1 mm par seconde, soit 6 mm par minute (Crome<sup>8</sup> ; Moritz<sup>28</sup>).

Le système nerveux est relativement complexe (d'Hondt<sup>20</sup>). Divers auteurs ont noté la ressemblance du système nerveux des Tardigrades avec celui des Insectes et des autres Arthropodes (Meglitsch<sup>25</sup> ; Tétry<sup>37</sup>). Le cerveau, logé à l'avant du corps au-dessus du pharynx, affecte une structure lobée, symétrique par rapport à l'axe longitudinal du corps. Par rapport aux dimensions exiguës de l'animal il est assez volumineux (d'Hondt<sup>20</sup>). Une paire de connectifs entourant la partie antérieure du tube digestif relie le cerveau à la chaîne nerveuse ventrale jalonnée par quatre paires de ganglions soudés deux à deux. Les quatre paires de ganglions ventraux innervent les quatre paires de pattes (Beaumont et Cassier<sup>2</sup>; Brien<sup>3</sup> ; Kraus<sup>23</sup>; Moritz<sup>28</sup>).

La région céphalique porte des épines et des soies de nature sensorielle (Beaumont et Cassier<sup>2</sup>). Beaucoup d'espèces possèdent, en guise d'yeux, une paire de taches oculaires situées juste sur le cerveau (Beaumont et Cassier<sup>2</sup> ; Buchsbaum et Milne<sup>5</sup>, Cuénot<sup>9</sup>). Chaque tache est formée d'une cellule pigmentaire, contenant des pigments rouges ou noirs, et d'une cellule visuelle en relation avec le cerveau (Moritz<sup>28</sup>). On a pu démontrer l'existence de tropismes chez les Tardigrades. L'Hypsibie aux grands ongles, *Hypsibius megalonyx*, présente un phototropisme changeant : une faible lumière l'attire, une forte lumière le repousse (Cuénot<sup>9</sup>).

## DES STYLETS QUI PERFORENT, UN PHARYNX QUI ASPIRE

Le tube digestif des Tardigrades est relativement simple (fig.2). Leur appareil bucco-pharyngien est admirablement conformé pour piquer et pour aspirer (Joubin<sup>21</sup>). La bouche s'ouvre à l'avant du corps, tout au début de la face ventrale. Elle est suivie d'un tube buccal et d'un pharynx bulbeux et musculeux. Le tube buccal est flanqué de deux stylets perforants, l'un à droite, l'autre à gauche (Cuénot<sup>9</sup> ; fig.2). Chacun d'eux est muni de deux muscles destinés à le mouvoir, un protracteur et un rétracteur (Moritz<sup>28</sup>). L'animal peut donc, à volonté, projeter ses deux stylets vers l'avant et les faire saillir hors de la bouche pour perforer ses aliments (Crome<sup>8</sup>). Les stylets sont constitués par une substance plus ou moins semblable à la chitine liée à du calcaire. Ils se renouvellent périodiquement. Des glandes spéciales débouchant dans la cavité buccale secrètent de nouveaux stylets (Cuénot<sup>9</sup>). Le Tardigrade au début de chaque mue commence par rejeter ses anciens stylets, en même temps que le revêtement cuticulaire interne qui tapisse la cavité de sa bouche. C'est seulement après ce rejet, et après la mise en place de nouveaux stylets qu'il se débarrasse de la vieille cuticule qui enveloppe son corps (d'Hondt<sup>20</sup>). Lors de l'ingestion de la nourriture, le bulbe, ou pharynx, fonctionne comme une pompe aspirante et foulante. Signalons, enfin, que la bouche peut se fixer aux objets à la manière d'une ventouse (Cuénot<sup>9</sup>).

Le tube digestif se continue par l'œsophage, l'intestin et le rectum. L'anus s'ouvre à l'extrémité du corps, entre les deux pattes de la quatrième paire. C'est dans l'intestin moyen que surviennent la digestion et l'absorption de la nourriture ingérée. Chez certains Tardigrades les excréments peuvent être rejetés à tout moment ; chez d'autres, au contraire, la défécation coïncide avec la mue : l'animal abandonne ses excréments dans la vieille cuticule qu'il rejette ! (Cuénot<sup>9</sup>).

La plupart des Tardigrades sont végétariens. A l'aide de leurs stylets ils perforent les parois des cellules végétales. Grâce à leur puissante musculature pharyngienne, ils aspirent, ensuite, le contenu de ces cellules (Beaumont et Cassier<sup>2</sup> ; Crome<sup>8</sup> ; Cuénot<sup>9</sup> ; George et George<sup>14</sup> ; d'Hondt<sup>20</sup> ; May<sup>24</sup>). Ils se nourrissent de Mousses (Moritz<sup>28</sup>), de Bactéries, d'Algues ou même de divers détritiques (Morgan<sup>27</sup>). D'après Moritz, un *Macrobiotus furciger* peut vider en 24 heures dix cellules de Mousses du genre *Hypnum*. Lorsqu'on observe au microscope un Tardigrade qui vient d'achever son repas, on note la présence d'une purée verte, bien visible par transparence, dans son intestin moyen. Cette masse, de nature chlorophyllienne, vire ensuite au jaune ou au brun sous l'action des sucs digestifs (Cuénot<sup>9</sup>).

Certains Tardigrades sont carnivores. Ils utilisent leurs stylets pour attaquer leurs proies (d'Hondt<sup>20</sup>). Pour Tétry<sup>37</sup>, les espèces prédatrices peuvent consommer des Rotifères - minuscules animaux qui partagent le même habitat qu'elles-mêmes. Elles peuvent aussi dévorer d'autres Tardigrades. Le genre *Milnesium*, par exemple, est réputé pour ses mœurs prédatrices et ses habitudes "tardigradivores" (Beaumont et Cassier<sup>2</sup>; Cuénot<sup>9</sup>; May<sup>24</sup>; Morgan<sup>27</sup>). Il se nourrit aussi aux dépens des Amibes et des Protozoaires ciliés (Moritz<sup>28</sup>).

Les Tardigrades, bien entendu, ne possèdent pas de reins conformés comme ceux des Vertébrés. Leurs principaux organes excréteurs consistent en trois tubules, dits « tubes de Malpighi », débouchant dans le tube digestif, à la limite de l'intestin moyen et de l'intestin postérieur (Beaumont et Cassier<sup>2</sup>; Cuénot<sup>9</sup>; fig. 2). Voilà une disposition qui rappelle tout à fait celle rencontrée chez les Insectes ... Les dits « tubes de Malpighi » des Tardigrades et ceux des Insectes ont-ils la même origine ? La question a été, et est encore, discutée. Pour Cuénot<sup>9</sup>, l'excrétion peut se faire, selon le cas, par les glandes salivaires, l'intestin moyen, les tubes de Malpighi. Pour Moritz<sup>28</sup>, le rejet des produits du métabolisme peut être dévolu à l'épiderme, à l'intestin terminal, aux tubes de Malpighi. Ces derniers rejettent dans le rectum des excréta fortement réfringents. Enfin, certains Tardigrades quelque peu aberrants ne possèdent pas de tubes de Malpighi. Les glandes salivaires et les cellules de l'intestin moyen, dans ce cas, accomplissent les fonctions excrétrices. D'une manière générale, chez tous les êtres vivants, des mécanismes physiologiques divers assurent cette tâche essentielle : le rejet des déchets résultant du fonctionnement de l'organisme (voir A. AUBERT : 1999 Eboueurs, vidangeurs et hygiénistes ... de la Bactérie au Scarabée. *Bull. ann. Com. météo dép.* : 49 : 9-17)

### DES HABITATS PARTICULIERS

On trouve des Tardigrades en mer, en eau saumâtre, en eau douce, dans la terre humide, dans les mousses des toits (Brien<sup>3</sup>; Cuénot<sup>9</sup>; Germain<sup>15</sup>; Grassé. Poisson. Tuzet<sup>17</sup>; Greven<sup>18</sup>; Joubin<sup>21</sup>). En fait, comme le remarquent Brusca et Brusca<sup>4</sup>, la plupart des espèces ont des mœurs semi-aquatiques. A cause de leur petite taille, les « Ours d'eau » passent facilement inaperçus, mais, dans certains milieux de vie qui leur conviennent, on peut compter, selon Morgan<sup>27</sup>, plusieurs millions d'individus par m<sup>2</sup> ! Brusca et Brusca<sup>4</sup> parlent aussi de densités de population extrêmement élevées : jusqu'à 300 000 individus par m<sup>2</sup> dans le sol, plus de 2 000 000 par m<sup>2</sup> dans la mousse !

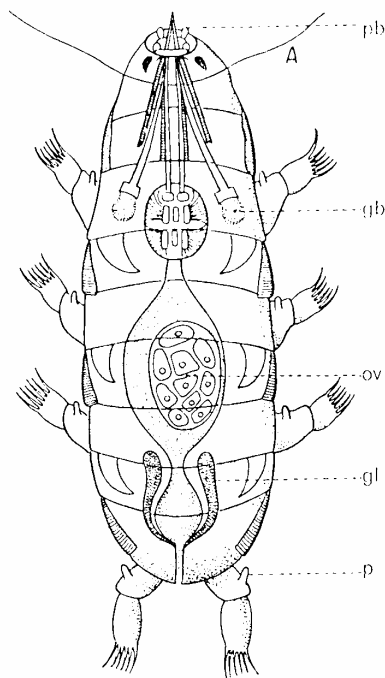


fig. 3 - *Thermozodium esakii*, Tardigrade vivant dans une source thermale au Japon. Vue dorsale. A, cirre ; gb, glande buccale ; gl, glande de Malpighi ; ov, ovaire ; p, papille du pied iv ; pb papilles buccales. D'après Cuénot, 1949, modifié.

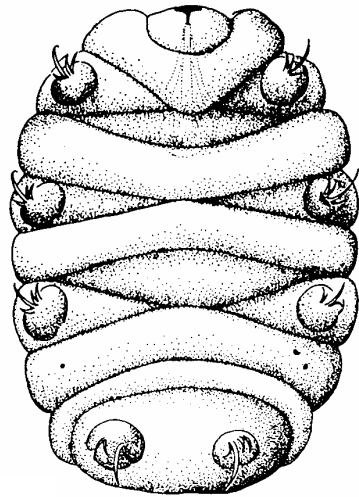
Quelques dizaines d'espèces habitent la mer. Certaines formes atteignent même des profondeurs considérables, jusqu'à - 5000 m, d'après Meglitsch<sup>25</sup>. Les *Echiniscoïdes sigismundi* grimpent sur les filaments d'Entéromorphes, algues vertes communes sur les pierres ou les pieux enfoncés sur le fond de la mer près du rivage (Moritz<sup>28</sup>; fig. 1).

Certains Tardigrades font partie de la faune interstitielle composée d'animaux d'infimes dimensions vivant dans le sable des plages marines, fluviatiles, ou lacustres. Ces êtres sont particulièrement aptes à se faufiler et à progresser adroitement entre les grains de sable, dans les plus petits interstices (Cognetti et Sara<sup>7</sup>). C'est ainsi que *Batillipes* vit dans le sable littoral, à une profondeur allant de quelques centimètres à trois mètres d'eau (Cuénot<sup>9</sup>). Ses pattes, dont les doigts se terminent par des pelotes adhésives, facilitent sa progression et son maintien (Beaumont et Cassier<sup>2</sup>).

Les Tardigrades d'eau douce fréquentent en particulier les lisières moussues des étangs et des lacs (Cuénot<sup>9</sup>). *Hypsibius dujardini* vit parmi les algues d'eau douce (Beaumont et Cassier<sup>2</sup>). Pour Brusca et Brusca<sup>4</sup>, quelques espèces se rencontrent dans les sources chaudes. C'est le cas de *Thermozodium esakii*, qui habite, au Japon, une source thermale sulfureuse, dont la température atteint + 40 à + 41°C ! (Cuénot<sup>9</sup>; Tétry<sup>37</sup>; fig. 3).

De nombreuses espèces de Tardigrades, sans doute plus d'une centaine, sont « sub-aquatiques ». Elles vivent certes, hors des cours d'eau, des lacs et des étangs ; elles se tiennent toutefois, dans les conditions normales, dans l'eau retenue par capillarité entre les Muscinées, les Hépatiques ou les Lichens (Beaumont et Cassier<sup>2</sup> ; Brusca et Brusca<sup>4</sup> ; Crome<sup>8</sup> ; George et George<sup>14</sup> ; Mitchell et Wallis<sup>26</sup> ; Vogel et Angenmann<sup>38</sup>). En fait, beaucoup de Tardigrades demeurent ... dans les Mousses des toits et des gouttières de nos habitations ! (Joubin<sup>21</sup>).

Les Tardigrades abondent dans certains sols (Carthy, Chapman, Clark et Smith<sup>6</sup>). On en trouve dans l'humus des forêts (Brusca et Brusca<sup>4</sup>), dans la terre humide (Germain<sup>15</sup>).

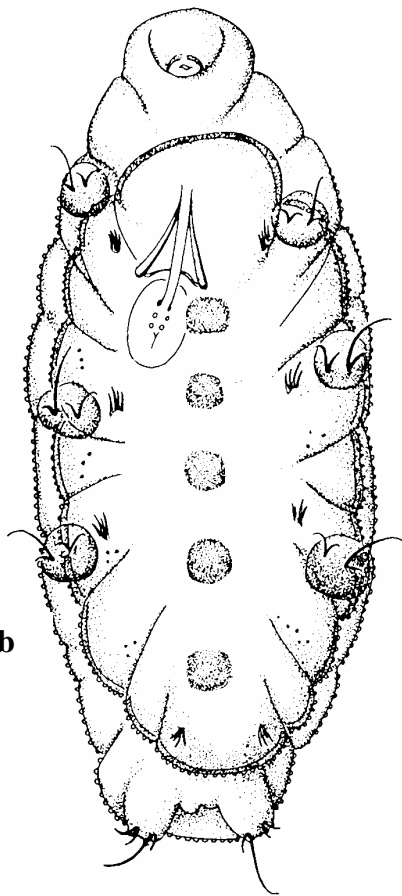


a

Etres adaptables par excellence, les Tardigrades ne dédaignent pas le milieu montagnard où ils se rencontrent jusqu'à 6 600 m (Crome<sup>8</sup>). On les trouve en altitude dans les Alpes. Ils élisent domicile dans les coussins du Silène acaule et du Saxifrage à feuilles opposées (Moritz<sup>8</sup>). Une des espèces orophiles les plus curieuses est, sans nul doute, l'Hypsibie des glaciers, *Hypsibius klebelsbergi*, qui vit dans des trous à la surface du glacier, parfois jusqu'à une profondeur de 60 cm (Moritz<sup>28</sup>). Ces trous résultent de la fusion locale de la glace sous l'effet de la chaleur solaire captée par des débris rocheux de couleur sombre situés à la surface du glacier. Les Hypsibies prospèrent dans ces cavités humidifiées, au cours des heures ensoleillées, par l'eau de fusion, dont la température est seulement de 0 à 1,5° C !

#### METEOSENSIBLES MAIS RESISTANTS

Nous savons que plusieurs espèces de Tardigrades habitent les Mousses des toits (voir plus haut). Dans ce biotope très particulier elles sont soumises à de sévères conditions de vie (Kalbe<sup>22</sup>). Des périodes de sécheresse alternent avec des périodes pluvieuses, des époques de grande chaleur avec des époques de froid intense. En l'absence de pluie, en particulier, les coussins de mousse se dessèchent facilement. Mais fort heureusement pour eux, les Tardigrades des Mousses, des Hépatiques et des Lichens présentent une extraordinaire capacité de résistance aux fluctuations successives du degré hygrométrique et de la température (Beaumont et Cassier<sup>2</sup> ; Crome<sup>8</sup> ; Kalbe<sup>22</sup>). Ils sont capables, sous l'effet des conditions adverses, d'entrer dans un état de vie ralentie, qualifié d'anabiose (*gr.ana = sans + bios = vie*). Déjà à la fin du 19<sup>e</sup> siècle (Giard<sup>16</sup>) et au début du 20<sup>e</sup> (Baumann<sup>1</sup>), les physiologistes commencèrent à étudier ce curieux phénomène provoqué par la dessiccation de l'habitat et la diminution de sa teneur en oxygène.



b

L'animal contracte son corps de façon régulière et prend la forme d'un tonnelet présentant des sillons transversaux. Sa longueur à ce moment n'atteint pas même la moitié de ce qu'elle était primitivement, avant le début du processus (fig. 4 a). Déjà, au bout de 45 mn, tête et pattes sont complètement rentrées (fig. 4 b).

L'animal, maintenant parfaitement ovoïde, a cessé tout mouvement (Crome<sup>8</sup> ; Cuénot<sup>9</sup> ; Greven<sup>18</sup>). Il a subi une forte déshydratation. Tout ratatiné, il a perdu la majeure partie de son eau intérieure. Celle qui reste, soumise à une forte pression osmotique, fortement liée aux protéines, ne peut ni geler, ni s'évaporer (Kalbe<sup>22</sup> ;

(fig. 4 a,b) - Formes de résistance d'un Hypsibie : a, tonnelet ; b, kyste. D'après Crome, 1969, modifié

Kraus<sup>23</sup>). Ce phénomène de nature physico-chimique rend compte du fait que les Tardigrades, dans cet état, peuvent, tout en continuant à vivre d'une vie considérablement ralentie, supporter des valeurs extrêmes de degré hygrométrique et de température. L'anhydrobiose explique l'anabiose... On jugera de l'extraordinaire réduction de l'intensité du métabolisme au cours de l'anabiose en se rappelant qu'un tonnelet consomme 600 fois moins d'oxygène qu'un animal actif ! Un fait intéressant, signalé par Cuénot<sup>9</sup>, montre bien l'existence d'une corrélation entre l'état de vie ralentie et les facteurs écologiques externes.

L'Echiniscoïde, *Echiniscoïdes sigismundi*, qui vit parmi les Entéromorphes du littoral, se trouve exposé à la dessiccation dans l'intervalle de temps compris entre deux hautes eaux. Comme les Tardigrades des Mousses, il pratique aussi l'anabiose (Cuénot<sup>9</sup>).

Les Tardigrades sont susceptibles de rester très longtemps en anabiose, plusieurs mois et même plusieurs années (Beaumont et Cassier<sup>2</sup> ; Buchsbaum<sup>5</sup>). Pour Cuénot<sup>9</sup>, cet étrange état de vie latente peut se maintenir, sans dommage, pendant six ans et demi. Whiteley, Nichols et Cooke<sup>39</sup> citent un cas absolument extraordinaire : un Tardigrade aurait repris son activité au terme d'une longue anabiose de plus de 100 ans dans les Mousses desséchées d'un herbier, dans un musée d'histoire naturelle ! Un même sujet peut être desséché plusieurs fois au cours de sa vie. Selon Cuénot<sup>9</sup>, Salfi<sup>34</sup>, Tétry<sup>37</sup>, la durée « normale » de vie active serait de 18 à 20 ans. Mais l'individu en anabiose n'épuise pas rapidement ses réserves énergétiques... Si l'on additionne les phases de vie ralentie et les phases de vie active, on comprend aisément que le temps effectif écoulé entre sa naissance et sa mort puisse atteindre ou même dépasser 60 ans !

Lorsque les conditions météorologiques redeviennent favorables, les Tardigrades anabiotiques sortent de leur torpeur. Dès que leurs tissus sont réimbibés, ils reprennent rapidement leur activité. Crome<sup>8</sup> cite, à propos de cette reviviscence, un cas intéressant. Des *Macrobotus coronifer* originaires du Spitzberg ont été maintenus en anhydrobiose, au laboratoire, pendant 9 mois. Humectés au terme de ce délai, ils abandonnèrent la forme en tonnelet et reprirent la vie active au bout de 25 mn. Leurs congénères gardés en état de déshydratation durant 15 mois mirent 35 mn pour « se réveiller ». D'autres sujets, soumis à une anabiose expérimentale de 22 mois, reprirent leur activité au bout d'une heure seulement. Comme on le voit, plus longue est la période d'inactivité, plus long est le réveil (Moritz<sup>28</sup>).

Les Tardigrades en état de vie ralentie font preuve d'extraordinaires facultés de résistance aux conditions physiques et chimiques adverses. Ils peuvent supporter sans dommage des températures très élevées ou très basses, diverses substances toxiques, ou encore un séjour dans le vide absolu. Ils résistent à l'immersion dans l'hydrogène liquide, à -253 °C, pendant six heures, dans l'hélium liquide à -272 °C pendant 8h ½, dans l'alcool absolu, l'éther ou la saumure. Ils supportent sans difficulté une température de +150°C et triomphent d'un séjour dans une atmosphère d'hélium, d'azote, d'anhydride carbonique ou d'hydrogène sulfuré (Beaumont et Cassier<sup>2</sup> ; Cuénot<sup>9</sup>). L'adaptation à l'hélium liquide est particulièrement remarquable. Le mouvement de la matière cessant à -273 °C, on se trouve là, à -272 °C, aux confins de la vie et de la mort...

L'anabiose n'est pas pour les Tardigrades la seule forme de résistance aux conditions adverses. Certaines espèces, comme l'Hypsibie à grands ongles, *Hypsibius megalonyx*, qui habite les Muscinées aquatiques, peut aussi s'enkyster, à l'occasion d'une mue (fig. 4/b). L'animal vide son intestin et se contracte à l'intérieur de sa vieille cuticule. Il exsude un liquide qui se coagule, formant des sortes de travées, de piliers qui s'étendent entre la nouvelle cuticule, proche de son corps, et l'ancienne, rejetée et tenue à distance. L'enkystement serait lié au cycle des saisons. Les Hypsibies s'enkysteraient plus volontiers en été, sortiraient le plus souvent de leurs kystes en automne et pulluleraient en hiver et au printemps. L'enkystement semble lié, nous dit Cuénot<sup>9</sup>, à une pénurie de nourriture. Ne peut-on pas le considérer comme une sorte d'estivation ? Pour sortir de son kyste, l'animal se vêt d'une troisième cuticule, encore plus interne, avant de reprendre ses activités (Crome<sup>8</sup>). Les kystes ne sont pas aussi résistants que les tonnelets (Greven<sup>18</sup>).

De nombreuses espèces sont cosmopolites, certaines, cependant, ont une répartition géographique plus localisée. Beaucoup habitent les contrées froides et tempérées des deux hémisphères, y compris le continent antarctique (Crome<sup>8</sup> ; Sedlag<sup>35</sup>). Les Tardigrades comptent un nombre réduit de formes dans les régions intertropicales. On connaît même des espèces dont la distribution se limite uniquement à l'Arctique et à l'Antarctique (Crome<sup>8</sup>) : bel exemple de bipolarité ! Dans nos pays, le vent assure la dispersion des stades de résistance. C'est ainsi que les Xanthorées, beaux Lichens dorés de nos vieux murs et de nos cathédrales, abritent

une riche faune de Tardigrades arrivés à l'état desséché ! (Crome <sup>8</sup> ; Cuénot <sup>9</sup>). Pour Brusca et Brusca <sup>4</sup>, les Oiseaux et les Insectes, outre le vent, contribuent à la dispersion de ces formes de résistance que sont les œufs, les kystes et les tonnelets. Le vent, toutefois, demeure un puissant agent de dissémination des œufs et des tonnelets (Kraus <sup>23</sup>).

Un cas particulièrement intéressant est fourni par les espèces qualifiées de boréo-alpines. *Echiniscus wendti*, par exemple, se rencontre dans les régions arctiques et antarctiques, et aussi dans le Cantal à 1674 m d'altitude. *Echiniscus spitzbergensis*, typiquement nordique, habite le Spitzberg... et le cirque de Gavarnie. Une distribution de cette sorte témoigne de l'ancienne extension des glaciers pléistocènes. Les animaux, ou les végétaux, qui la présentent, vivent dans des biotopes froids, en montagne ou dans les contrées polaires.

### UNE VIE SEXUELLE ETRANGE

Dans la grande majorité des cas les Tardigrades sont gonochoriques : il existe des individus mâles et des individus femelles (Beaumont et Cassier <sup>2</sup> ; Brien <sup>3</sup> ; d'Hondt <sup>20</sup>). Des recherches récentes, toutefois, ont montré que certaines espèces d'Hypsibies étaient hermaphrodites (Moritz <sup>28</sup> ; Remane et coll. <sup>32</sup>). Les deux ovaires, ou les deux testicules selon le cas, fusionnent en une seule glande, unique et impaire (Beaumont et Cassier <sup>2</sup> ; Brien <sup>3</sup> ; Morgan <sup>27</sup>).

Chez le mâle, toutefois, les deux spermiductes restent distincts sur la plus grande partie de leur longueur. Chez la femelle, il n'y a qu'un seul oviducte. Les voies génitales s'ouvrent par un pore génital situé en avant de l'anus chez certaines espèces, directement dans le rectum chez d'autres (Morgan <sup>27</sup>). Mâle et femelle ne diffèrent guère par leur aspect extérieur, mais le mâle est en général plus petit que la femelle (Crome <sup>8</sup> ; d'Hondt <sup>20</sup>).

Chez les Tardigrades des Mousses, le mâle, à l'aide de ses pattes antérieures, enlace la femelle. Il éjacule dans le cloaque de sa partenaire et la fécondation, en conséquence, est interne. Chez les espèces qui vivent dans les étangs, le mâle injecte bien son sperme dans le cloaque de la femelle mais

celle-ci, simultanément, effectue sa mue. Elle rejette la vieille cuticule qui revêtait tout son corps et tapissait également l'intérieur de son rectum. De plus, au même moment, elle effectue sa ponte dans cette dépouille. Les spermatozoïdes y retrouvent là les œufs et, de ce fait, la fécondation se produit hors du corps de la femelle ! (Moritz <sup>28</sup>) (fig. 5).

Les œufs des Tardigrades mesurent de 0,04 à 0,17 mm. Ils peuvent être lisses, réticulés ou pourvus d'épines (Moritz <sup>28</sup>). En général ils sont parfaitement sphériques et pauvres en réserves nutritives. Deux enveloppes entourent l'œuf, une membrane vitelline interne, et un chorion, externe (Dawydoff <sup>10</sup>). Le développement embryonnaire, bien particulier, s'écarte, dans une certaine mesure, de celui des Insectes et autres Arthropodes. Le jeune animal éclot entre 3 et 40 jours après la ponte (Moritz <sup>28</sup>). Cette durée varie avec l'espèce considérée et aussi avec la température ambiante (Cuénot <sup>9</sup> ; Salfi <sup>34</sup>). Pour parvenir au jour, le Tardigrade doit

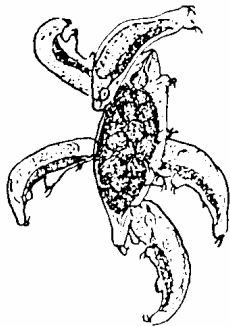
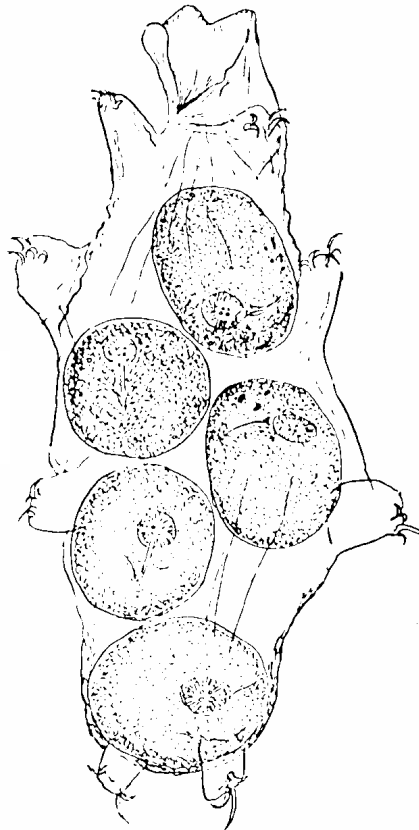
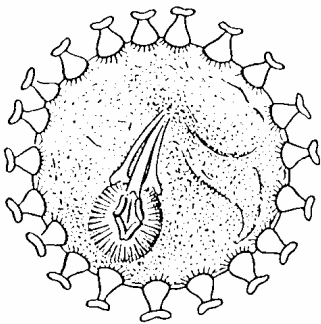


fig. 5 - Ponte d'un Tardigrade du genre *Hypsibius* dans la vieille cuticule rejetée par la femelle. D'après Cuénot, 1949.



perforer la coque de l'œuf à l'aide de ses stylets buccaux (Cuénot<sup>9</sup>). La croissance est accompagnée de mues, la plupart des espèces subissant trois ou quatre mues avant l'acquisition de la maturité sexuelle (Morgan<sup>27</sup>).

## **OU SE SITUENT LES TARDIGRADES DANS L'ARBRE GENEALOGIQUE DU REGNE ANIMAL ?**

Les zoologistes les ont tour à tour rapprochés des Arthropodes ou des Vers ronds. L'ensemble de leurs caractères anatomiques plaiderait plutôt en faveur d'un rapprochement avec les Arthropodes. Leur embryogenèse, toutefois, les en éloigne (Gruner<sup>19</sup>). Alors, bien sagement, reconnaissons avec d'Hondt<sup>20</sup> que le problème de l'origine des « Ours d'eau » est loin d'être résolu. Quoi qu'il en soit, ces animaux extraordinaires nous montrent de façon éclatante, malgré leur taille infime, quelles merveilleuses adaptations peut produire la toute-puissance de la vie !

### **Bibliographie**

1. **BAUMANN (H.)**, 1922 - Die Anabiose der Tardigraden. Zool. Jahrb. Abt. Syst. (45) : 501-556.
2. **BEAUMONT (A.)**, **CASSIER (P.)**, 1983 - Biologie animale, des Protozoaires aux Métazoaires épithélioneuriens. t. 2 : 471- 477.
3. **BRIEN (P.)**, 1966 - Eléments de Zoologie. Desoer, Liège. Vol II : 412 - 413.
4. **BRUSCA (R.C.)**, **BRUSCA (G.J.)**, 1990 - Invertebrates. Sinauer, Sunderland, Mass. : 674 - 680.
5. **BUCHSBAUM (R.)**, **MILNE (L.)**, et coll., sans date - The lower animals. Living invertebrates of the world. Doubleday, New-York : 226 - 227.
6. **CARTHY (J.D.)**, **CHAPMAN (G.)**, **CLARK (R.B.)**, **SMITH (J.E.)**, 1970 - 1971 - Panorama des Invertébrés. Bordas, Paris, Montréal : 99 ; 377
7. **COGNETTI (G.)**, **SARA (M.)**, 1974 - Biologia marina - Calderini, Bologne : 251 - 253
8. **CROME (W.)**, 1969 - Stamm Tardigrada, Bärtierchen. Urania Tierreich, 2 : 94 - 98
9. **CUENOT (L.)**, 1949 - Les Tardigrades. in P.P. Grassé Traité de Zoologie, Masson, Paris. VI : 39 - 59
10. **DAWYDOFF (C.)**, 1927 - Embryologie des Invertébrés. Masson, Paris : 395 - 397.
11. **DOYERE (L.)**, 1840 - Mémoire sur les Tardigrades. Ann.Sci. Nat. 2<sup>e</sup> série, t. 14 (Zool.) : 269 - 361.
12. **DOYERE (L.)**, 1842 - Mémoire sur les Tardigrades. Ann. Sci. Nat. 2<sup>e</sup> série, t. 17 (Zool.) : 193 - 205.
13. **DOYERE (L.)**, 1842 - Mémoire sur les Tardigrades. Ann. Sci. Nat. 2<sup>e</sup> série, t. 18 (Zool.) : 5 - 35
14. **GEORGE (D.)**, **GEORGE (J.)**, 1980 - La vie marine. Maloine, Paris : 91.
15. **GERMAIN (L.)**, 1925 - La faune des lacs, des étangs et des marais. Paul Lechevalier, Paris : 138 - 139
16. **GIARD (A.)**, 1894 - L'anhydrobiose ou ralentissement des phénomènes vitaux sous l'influence de la déshydratation progressive. C.R. Soc. Biol. t. 46 : 497 - 500.

.../...

17. **GRASSE (P.P.), POISSON (R.A.), TUZET (O.)**, 1961 - Zoologie I. Invertébrés. Masson, Paris : 464 - 467.
18. **GREVEN (H.)**, 1996 - Tardigrada, Bärtierchen. In Westheide (W.), RIEGER (R.), Spezielle Zoologie. 1. Einzeller und Wirbellose Tiere. Gustav Fischer, Stuttgart : 429 - 434;
19. **GRUNER (H.E.)**, 1980 - Einführung, in Kaestner. A, Lehrbuch der Speziellen Zoologie. Gustav Fischer, Stuttgart. I (1) : 151.
20. **HONDT (J-L. d')**, 1999 - Les Invertébrés marins méconnus. Institut Océanographique, Paris : 317 - 329
21. **JOUBIN (L.)**, 1923 - Les Tardigrades. in Joubin (L.), Robin (A.), Les animaux. Larousse, Paris : 99
22. **KALBE (L.)**, 1985 - Leben im Wassertropfen. Hydrobiologische. Exkursionen in die Mikrolebenwelt der Gewässer. Urania, Leipzig : 32.
23. **KRAUS (O.)**, 1975 - Embranchement des Tardigrades in Grzimek (B.), Le monde animal en 13 volumes. Stauffacher, Zürich. t I : 394 - 395.
24. **MAY (R.N.)**, 1948 - La vie des Tardigrades. Gallimard, Paris; 131p
25. **MEGLITSCH (P.A.)**, 1974 - Zoologie des Invertébrés. Doin, Paris. (2) : Des Vers aux Arthropodes : 209 - 214.
26. **MITCHELL (J.), WALLIS (F.)**, 1977 - Le Monde de la nature. Larousse, Paris : 112.
27. **MORGAN (C.I.)**, 1980 - Embranchement des Tardigrades. Les Ours d'eau. in La grande encyclopédie du monde animal. Gründ, Paris : 132 - 133.
28. **MORITZ (M.)**, 1982 - Stamm Tardigrada, Bärtierchen. Gustav Fischer, Stuttgart : 496 - 516
29. **PENNAK (R.W.)**, 1961 - Tardigrada in Gray (P.), The encyclopedia of the biological sciences. Reinhold, New-York./Chapman, Hall, Londres : 990 - 991.
30. **PLATE (L.)**, 1889 - Beiträge zur Naturgeschichte der Tardigraden. Zool. Jahrb.. (3) [Anat.] : 487 - 550
31. **PRENANT (M.)**, 1937 - Le monde animal . in Encyclopédie française. Larousse, Paris. t. V . 5. 14/15
32. **REMANE (A.), STORCH (V.), WELSCH (U.)**, 1997 - Systematische Zoologie. Gustav Fischer, Iéna : 228 - 229
33. **ROSTAND (J.)**, 1951 - Les origines de la biologie expérimentale et l'abbé Spallanzani. Fasquelle, Paris : 95 - 114
34. **SALFI (M.)**, 1965 - Zoologia. Francesco Vallardi, Milan : 614 - 617
35. **SEDLAG (U.)** , 1972 - Die Tierwelt der Erde. Urania, Leipzig : 106 - 108.
36. **STORER (T.I.), USINGER (R.L.)**, 1957 - General Zoology. Mc Graw Hill, New-York : 457 et 461
37. **TETRY (A.)**, 1996 - Tardigrades; in Encyclopedia Universalis, Paris. (22) : 68 - 69
38. **VOGEL (G.), ANGENMANN (H.)**, 1970 - Atlas de Biologie. Stock, Paris : 252 - 253
39. **WHITELEY (D.), NICHOLS (D.), COOKE (J.)**, 1971 - The Oxford book of Invertebrates. Oxford University Press : 136 - 137