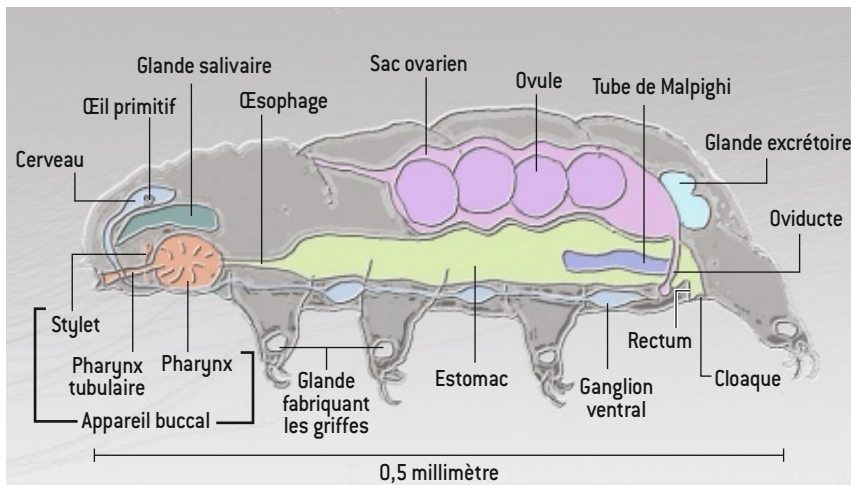




American Scientist

2. CETTE COUPE TRANSVERSALE D'UN TARDIGRADE FEMELLE indique la position des différents organes. L'animal ne possède ni appareil circulatoire ni appareil respiratoire (à son échelle, le fluide baignant la cavité interne suffit à répartir l'oxygène et les nutriments dans l'organisme), mais pour le reste, il est assez similaire à un organisme de la macrofaune.

le nématode *C. elegans*, le tardigrade peut être eutélique, ce qui signifie que le nombre de ses cellules – plus d'un millier – reste constant tout au long de sa croissance ; celle-ci s'effectue alors par grossissement et non par division des cellules.

Le corps d'un tardigrade est composé de cinq parties : une tête bien définie, et quatre segments dotés chacun d'une paire de pattes griffues, la forme des griffes variant selon les espèces (voir la figure 8). La dernière paire de pattes est dirigée vers l'arrière, dans une configuration unique au sein du monde animal. Les tardigrades l'utilisent pour s'accrocher et pour accomplir des mouvements lents et acrobatiques, plutôt que pour marcher.

Leur anatomie et leur physiologie sont similaires à celles d'animaux plus gros. Ils ont un appareil et un canal digestifs complets. La bouche est suivie d'un pharynx, d'un œsophage, d'un estomac, d'un intestin et d'un cloaque. Les muscles sont bien développés. En revanche, ils ne disposent que d'une seule gonade.

Le cerveau des tardigrades est placé dorsalement et relié à un système nerveux ventral (celui des humains, situé dans la colonne vertébrale, est dorsal). Leur corps est empli d'un fluide en contact avec toutes les cellules, assurant une nutrition efficace et les échanges gazeux, sans recours à des appareils circulatoire et respiratoire.

Les taxinomistes classifient le monde vivant en trois domaines : les bactéries (organismes unicellulaires dépourvus de noyau), les eucaryotes (organismes dont les cellu-

les ont un noyau) et les archées (organismes unicellulaires autrefois nommés archéobactéries en raison de similarités visuelles avec les bactéries, mais qui sont probablement plus proches des eucaryotes en termes d'évolution). Les eucaryotes sont divisés en quatre grands règnes : les protistes, les plantes, les champignons et les animaux. Le règne animal comprend environ 36 embranchements, ou phyla (le chiffre varie selon les experts), et les tardigrades forment l'un d'eux ; ils représentent donc une branche entière de l'arbre du vivant.

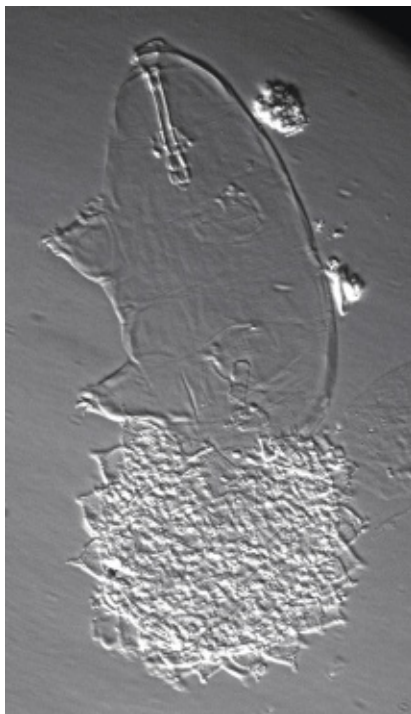
Le corps des tardigrades est recouvert d'une cuticule robuste mais souple, qu'ils rejettent en grandissant. C'est pourquoi ils sont placés dans la lignée évolutive des ecdysozoaires, définie par cette caractéristique. Ils y côtoient des animaux tels que les nématodes et les arthropodes (araignées, insectes, crustacés, etc.), qui effectuent aussi une ou plusieurs mues cuticulaires au cours de leur développement. L'été, on trouve un peu partout leurs dépouilles abandonnées sur les troncs d'arbre.

Les tardigrades se répartissent en deux ordres : les eutardigrades et les hétérotardigrades. En général, la cuticule des premiers est lisse, tandis que celle des seconds est divisée en plaques (voir la figure 5).

Des champions de la survie

Les tardigrades sont surtout connus pour leur aptitude à supporter des conditions extrêmes. En laboratoire, ils ont été soumis à des températures de 0,05 kelvin ($-273,10^{\circ}\text{C}$, pratiquement le zéro absolu) pendant 20 heures, avant d'être réchauffés et réhydratés : ils sont alors revenus à la vie active. Ils ont été placés à -200°C durant 20 mois et ont survécu. Ils ont été exposés à une température de 150°C , bien supérieure au point d'ébullition de l'eau, et n'ont pas succombé pour autant. Ils ont supporté une pression de 75 000 atmosphères et des concentrations élevées de gaz asphyxiants (monoxyde et dioxyde de carbone, azote, dioxyde de soufre...). Ils ont même résisté au rayonnement ultraviolet présent dans l'espace.

Seules certaines espèces de tardigrades terrestres ont développé ces capacités de survie hors du commun. Leurs formes marines et d'eau douce n'en ont pas eu besoin, car leur environnement reste stable. En revanche, le microenvironnement humide des tardigrades terrestres se modifie régu-



William Miller

3. UN TARDIGRADE SORTANT D'UN ŒUF, observé au microscope optique. Les tardigrades sont translucides, bien que les images au microscope électronique donnent l'impression d'une cuticule opaque. Leurs couleurs sont diverses : blanc, vert, orange, rouge...

lièrement, par exemple en s'asséchant (on parle de dessiccation) plus ou moins vite en raison de variations climatiques, et est parfois soumis à des conditions météorologiques extrêmes. En outre, les mousses et les lichens dans lesquels les tardigrades élisent domicile peuvent être exposés, pour des périodes plus ou moins longues, aux rayons ultraviolets du Soleil. Cet habitat ne leur procure qu'une mince couche de protection, il est loin de les isoler totalement des agressions de l'environnement.

Alterner vie active et vie inactive

Leurs capacités de survie sont alors étonnantes : les froids intenses, par exemple, feraient éclater des cellules ordinaires, majoritairement constituées d'eau. En effet, l'eau se dilate lorsqu'elle approche du point de congélation, raison pour laquelle la glace flotte. À une température de 4°C, elle atteint un volume suffisant pour faire éclater une grosse pierre qui en est imbibée, un récipient métallique qui en est rempli ou des cellules vivantes. Comment les tardigrades y survivent-ils ? Comment résistent-ils aux chaleurs intenses, qui devraient faire bouillir leur eau interne ? Et pourquoi les rayonnements spatiaux n'endommagent-ils pas irréversiblement leur ADN ?

Nous sommes loin d'avoir toutes les réponses, mais nous avons tout de même des pistes. Les tardigrades terrestres ont la faculté d'alterner vie active et vie inactive. En période d'activité, ils se nourrissent, se battent, se reproduisent et se déplacent. En période d'inactivité, ils se

placent dans des états dits d'anoxymbiose ou de cryptobiose.

L'anoxymbiose survient en réponse à un manque d'oxygène. Les tardigrades y sont très sensibles. Une asphyxie prolongée entraîne une panne du système d'osmorégulation, qui contrôle la quantité d'eau interne. Le tardigrade se met alors à gonfler comme un bonhomme Michelin et à flotter dans son environnement. Dans cet état, il survit au manque d'oxygène, pour des raisons encore à élucider. Cela dure quelques jours, jusqu'à ce que le taux d'oxygène redevienne normal et qu'il puisse reprendre sa vie active.

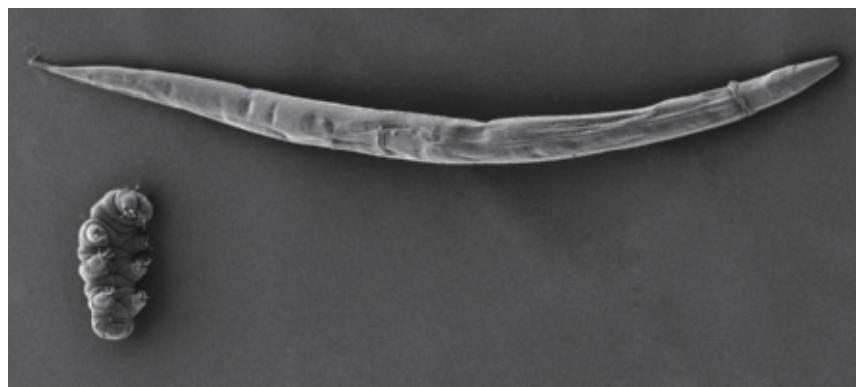
La cryptobiose est un état réversible au cours duquel l'activité métabolique est suspendue. Dans cet état, le tardigrade résiste à presque tout ; les spécimens soumis à des conditions environnementales extrêmes avaient d'ailleurs au préalable été placés en état de cryptobiose.

L'AUTEUR



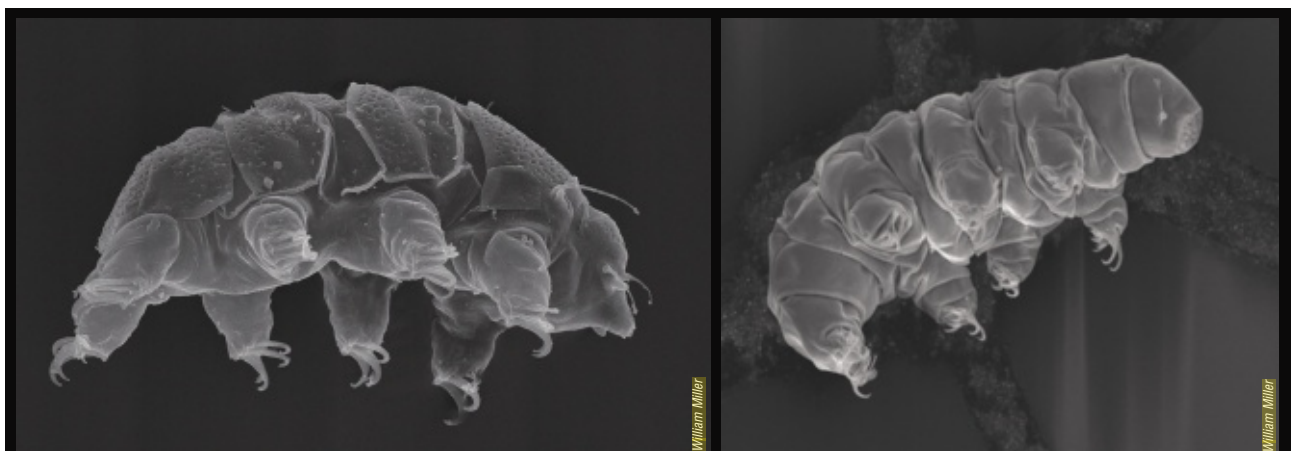
William MILLER est directeur de recherche en biologie et maître de conférences à l'Université Baker dans le Kansas (États-Unis).

Article publié avec l'aimable autorisation de *American Scientist*.



B. Goldstein et V. Madden de l'Université de Caroline du Nord à Chapel Hill

4. LE NÉMATODE *CAENORHABDITIS ELEGANS* (en haut) a supplanté le tardigrade (en bas) comme invertébré modèle pour les biologistes, mais pas dans la chaîne alimentaire. En effet, les tardigrades se nourrissent de nématodes, ainsi que d'autres petits animaux et de végétaux.



5. DEUX GRANDS TYPES DE TARDIGRADES existent, distingués par la forme de leur cuticule (une sorte de carapace) : les hétérotardigrades, dotés de plaques cuirassées (à gauche), et les eutardigrades, à la « peau » lisse (à droite). Leur cuticule contient de la chitine, comme celle des insectes. La cuirasse des hétérotardigrades pourrait les protéger et ralentir leur dessiccation, les favorisant ainsi dans les milieux secs.

La résistance en chiffres

En état de cryptobiose, les tardigrades vivent jusqu'à plusieurs dizaines d'années et résistent pendant des durées variables à :

Des températures extrêmes, allant de -273°C à $+150^{\circ}\text{C}$.

Des pressions extrêmes, d'un vide quasi absolu à une pression de 75 000 atmosphères.

Des excès de gaz asphyxiants, tels du monoxyde et du dioxyde de carbone, de l'azote et du dioxyde de soufre.

Des rayons X et ultraviolets, tels que ceux qui règnent dans l'espace.

Cet état se décline en plusieurs formes, survenant lors de diverses agressions environnementales. L'une de ces formes est l'anhydrobiose – terme signifiant « la vie sans eau ». Elle apparaît en réponse à l'assèchement des poches d'eau interstitielle où vit le tardigrade. L'animal se déshydrate alors – très lentement, sinon il ne survit pas –, perdant jusqu'à 97 pour cent de son eau. En conséquence, il se ratatine et sa taille se réduit au tiers de ce qu'elle était auparavant. Il rentre ses pattes et sa tête et se met en boule, réduisant ainsi la surface exposée : il prend la forme d'un tonnelet. Lorsqu'il a perdu la quasi-totalité de son eau, son métabolisme s'arrête.

L'anhydrobiose est un état ordinaire qu'un tardigrade peut connaître de nombreuses fois par an. Réhydraté par la rosée, la pluie ou la neige fondante, il se transforme et reprend sa vie active en quelques minutes à quelques heures.

La cryobiose est un autre exemple de cryptobiose : comme lors de l'anhydrobiose, l'animal se déshydrate et se transforme provisoirement en tonnelet, mais cette fois pour survivre à des froids intenses.

Toute température inférieure au point de congélation du cytoplasme des cellules suspend la mobilité moléculaire, et donc le métabolisme. On s'attendrait à ce que des températures aussi basses entraînent aussi des dégâts structurels. Mais les tardigrades, nous l'avons vu, endurent les froids les plus intenses. Cela pourrait être dû à la synthèse d'agents protecteurs, comme on en trouve chez les insectes : ces molécules abaisseraient la température de congélation des tissus et ralentiraient le processus, ménageant ainsi une période de transition qui permettrait de passer à l'état de cryobiose. Le tardigrade finit par geler, mais ces agents modulent peut-être aussi la formation de la glace, empêchant la formation de gros cristaux qui risqueraient de déchirer les tissus. D'autres hypothèses suggèrent que l'animal présente une structure cellulaire particulière, qui lui permet de résister à la glace.

Autre forme de cryptobiose, l'osmobiose : c'est la réaction à un degré extrême de salinité, qui peut entraîner un gonflement fatal. Certains tardigrades supportent cette salinité, mais d'autres ne peuvent

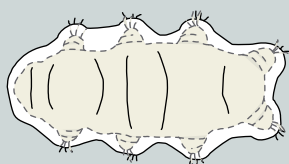
LE TARDIGRADE DANS TOUS SES ÉTATS

Les tardigrades présentent toute une panoplie de techniques de survie. En réponse à des conditions environnementales extrêmes (froid, manque d'oxygène ou d'humidité...), ils se placent dans différents états de vie inactive.

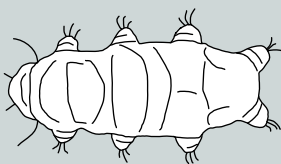
La plupart de ces états inactifs ne sont adoptés que par les tardigrades terrestres, tandis que l'enkystement, encore mal connu, est réservé aux espèces « aquatiques ».

Les états décrits dans la partie inférieure du schéma ci-dessous sont regroupés sous le nom de cryptobiose : dans ces états, où l'animal se déshydrate et prend la forme d'un tonnelet, l'activité métabolique est suspendue. Chez d'autres organismes, cela indiquerait la mort, mais les tardigrades reprennent leur vie active dès que les conditions redeviennent favorables.

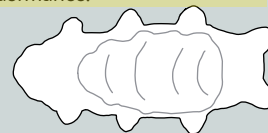
Anoxybiose (manque d'oxygène)
L'osmorégulation se dérègle, ce qui provoque le gonflement de l'animal.



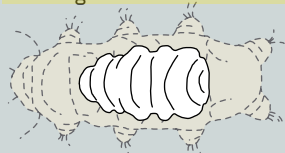
Vie active
Le tardigrade se nourrit, se développe, bouge et se reproduit.



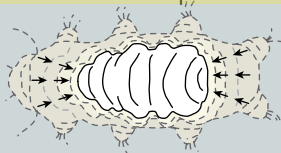
Enkystement (sécheresse)
L'organisme se rétracte dans la cuticule, s'entoure de nouvelles couches cuticulaires et entre en dormance.



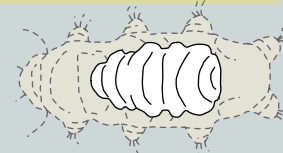
Cryobiose (froid)
Des protéines perturbent la formation de la glace et l'animal se change en tonnelet.



Anhydrobiose (sécheresse)
Quand son habitat s'assèche, l'animal perd lentement son eau et forme un tonnelet petit et sec.



Osmobiose (salinité)
Rare. L'animal peut se protéger d'une extrême salinité en formant un tonnelet.



American Scientist

y résister qu'en formant un tonnelet imperméable aux sels.

En 2007, le tardigrade est devenu le premier animal pluricellulaire ayant survécu dans l'espace. En effet, des spécimens ont été embarqués sur la capsule russe FOTON-M3, dans le cadre de l'expérience européenne BIOPAN 6. Pendant que la capsule était en orbite à 260 kilomètres de la Terre, les chercheurs ont déclenché l'ouverture de boîtiers contenant des tardigrades en état d'anhydrobiose, afin de les exposer directement au rayonnement solaire et au vide spatial. De retour sur Terre, les tonnelets ont été réhydratés. Quelques animaux se sont alors mis à bouger, à manger, à grossir, à muer et à se reproduire : ils avaient survécu.

Au cours de l'été 2011, dans le cadre du projet BOKIS, parrainé par l'Agence spatiale italienne, des tardigrades ont été embarqués à bord de la navette spatiale américaine *Endeavour* et ont été exposés à des rayonnements ionisants. Les résultats sont en cours d'analyse.

Préserver l'ADN

Les puissants rayonnements de l'espace devraient endommager irrémédiablement l'ADN, pourtant certains tardigrades y survivent. Comment ? Une possibilité serait l'existence d'un système de réparation de l'ADN très efficace, ou tout au moins particulièrement résistant, qui se déclencherait lorsque l'animal revient à un stade actif : ainsi, la bactérie *Deinococcus radiodurans* possède des protéines qui supportent de puissantes radiations et réparent ensuite l'ADN, très endommagé par ces dernières. Selon Daiki Horikawa, de l'INSERM, la résistance des tardigrades viendrait plutôt d'un système qui protège l'ADN et empêche sa destruction.

En outre, la résistance active de certaines espèces aux fortes salinités suppose un métabolisme vigoureux : l'animal maintient une salinité acceptable dans son milieu interne en pompant des ions vers l'extérieur, ce qui requiert une dépense d'énergie farineuse. Ainsi, les tardigrades semblent apporter deux types de réponse aux conditions environnementales extrêmes : la réponse passive qu'est l'état de dormance ou de cryptobiose, et l'hyperréactivité du processus de réparation de l'ADN – qui reste à prouver – et de l'osmorégulation. En matière de stratégie d'adaptation évolutive, les tardigrades sont des virtuoses.

Grâce à leurs capacités de survie, ces animaux minuscules ont conquis la quasi-totalité de la planète : de l'Arctique à l'équateur, des zones intertidales (la partie du littoral alternativement couverte et découverte par la marée) jusqu'aux profondeurs des océans... On en a même découvert au sommet des grands arbres, où ils ont probablement été apportés par le vent. À l'état de tonnelets, on les distingue à peine des particules de poussière.

Comme les spores, le pollen et les graines, les tonnelets risquent d'atterrir dans des microenvironnements qui ne leur conviennent pas. Toutefois, quand ils échouent dans un lieu peu favorable, ils n'ont qu'à attendre un changement de saison ou quelques précipitations : dès que les conditions climatiques sont plus clémentes, la vie peut reprendre son cours.

Si les tardigrades de mousses, de lichens ou d'humus sont de grands voyageurs, c'est aussi parce que nombre d'entre eux sont parthénogénétiques, c'est-à-dire qu'ils peuvent se reproduire sans fécondation – ils produisent directement des œufs. Quelques-uns sont hermaphrodites – ils fabriquent à la fois des gamètes mâles et femelles, et sont capables de s'autoféconder. Un tardigrade isolé est alors en mesure de fonder une population là où il atterrit.

À ce jour, environ 1 100 espèces de tardigrades ont été décrites, mais toutes ne sont pas valables. Il existe des doublons ou des erreurs d'interprétation. En réalité, un millier d'espèces ont été correctement décrites et identifiées. Elles se répartissent en 300 formes marines, 100 d'eau douce et 600 espèces terrestres.



William Miller

6. LORS DE LA CRYPTOBIOSE, le tardigrade se contracte – il divise sa taille par trois – et prend la forme d'un tonnelet. Dans cet état, il peut résister à des conditions environnementales extrêmes.



William Miller et Rachel Schulte

7. *MULTIPSEUDECHINISCUS RANEYI* sera-t-il un jour le nom de ce tardigrade, vu ici au microscope optique ? C'est en tout cas ce qu'ont proposé l'auteur et son étudiante, Rachel Schulte. Ils ont découvert ce spécimen dans un endroit où son espèce n'avait jamais été repérée. Leurs observations les ont conduits à modifier son classement au sein de l'arbre des tardigrades.