L'ÉVOLUTION DES TARDIGRADES DE LA VIE AQUATIQUE A LA VIE TERRESTRE ⁽¹⁾

Par Raoul Michel MAY

Professeur à la Sorbonne.

La plupart des zoologistes pensent aujourd'hui que la vie animale a commencé dans les océans.

Certains grands groupes d'animaux n'ont jamais quitté l'océan et s'y trouvent encore exclusivement. Ce sont les Cténophores, les Brachiopodes, les Échinodermes, les Vers Polychètes, les Mollusques, les Céphalopodes, les Tuniciers. Mais si un cinquième seulement des espèces animales sont aquatiques, seuls deux groupes d'animaux, les Onychophores et les Myriapodes, sont purement terrestres.

Les Vertébrés sont marins, d'eau douce, et terrestres. Avec certains Mollusques et Arthropodes, leurs espèces terrestres représentent les animaux les mieux adaptés à la vie terrestre. Les espèces terrestres de ces trois embranchements se sont d'ailleurs organisées pour cette vie de façons très différentes : les Mollusques au moyen de mucus et souvent d'une coquille qui empêchent leur dessiccation, les Arthropodes au moyen de sacs feuilletés ou de trachées pour la respiration, leur revêtement chitineux étant particulièrement imperméable ; enfin, les Vertébrés au moyen de poumons humides et d'une peau sèche et imperméable.

Mais il existe par ailleurs de nombreux groupes d'animaux qui ne sont terrestres qu'à première vue. Tels sont les Protozoaires du sol qui ne sont actifs que lorsque celui-ci est humide. Tels sont encore les Rotifères, les Nématodes et les Tardigrades du sol, des Mousses et des Lichens qui ne sont actifs que lorsque leur substrat est entouré d'une mince pellicule d'eau.

Les Tardigrades sont particulièrement intéressants à cet égard. Élevés en organisation, possédant des appendices, un système musculaire et nerveux (fig. 1, 2, 3) qui les apparente aux Vers et aux Arthropodes, ils se sont adaptés à de nombreux milieux. On en trouve dans les régions littorales de la mer, dans l'eau douce, dans les Mousses et les Lichens de presque toutes les latitudes et altitudes.

(1) Conférence prononcée à la Société Centrale d'Aquiculture et de Pêche le 28 Juin 1951.

Mais les espèces dites terrestres (fig. 1, 2, 3, 10) sont en vérité semi-aquatiques. Lorsque vient à manquer la mince couche d'eau qui recouvre le thalle du Lichen ou les feuilles de la Mousse où elles vivent, incapables de s'adapter à un réel substrat terrestre, les Tardigrades renoncent à toute activité. Ils se transforment en une mince paillette desséchée (fig. 4) et entrent dans un état de vie latente qui durera tant que le substrat ne redeviendra pas humide.

Nous avons donc là un mode d'adaptation au milieu terrestre qui est purement passif, mais qui est pourtant extrêmement efficace dans la dissémination et la variation des espèces.

FIG. 1

FIG. 2

FIG. 3

FIG. 1. — *Macrobiotus Hufelandi* : face ventrale montrant la chaîne ganglionnaire (R. M. M_{AY}).
FIG. 2. — *Milnesium tardigradum* : face ventrale montrant des muscles (R. M. M_{AY}).
FIG. 3. — *Milnesium tardigradum* : face ventrale montrant la chaîne ganglionnaire (R. M. M_{AY}).

Tout nous pousse à croire que les premiers Tardigrades étaient marins et que l'évolution s'est faite vers l'eau douce, puis vers un substrat humide, permettant encore la vie active. L'adaptation singulière, propre aux Tardigrades et à d'autres groupes muscicoles et lichénicoles que nous avons cités, est la dessiccation très poussée qui permet leur reviviscence après une période passée dans des conditions impropres à leur vie.

La dessiccation est dans ces cas un état bien peu différent de la mort. Récemment, Paul BECQUEREL (1948) a placé des Lichens et des Algues vertes bien secs, contenant leur faune habituelle de Rotifères, de Nématodes et de Tardigrades, dans des tubes de verre où, avant de les sceller à la flamme, il a été réalisé un vide poussé et tel que n'y subsistait plus

trace de vapeur d'eau. Après six ans, BECQUEREL a constaté que les organismes végétaux et animaux peuvent, humectés, reprendre leur vie active, même lorsqu'ils ont subi pendant deux semaines l'action de l'air liquide, à -189° , où les réactions chimiques du métabolisme ne peuvent pas exister.

D'après BECQUEREL, dans ces conditions, le protoplasme se trouve entièrement solidifié. Il a perdu tout ce qu'il pouvait contenir d'eau libre et de gaz ; il ne conserve même plus son état colloïdal. Sans gaz, sans eau, la vie a laissé la place à l'anabiose totale. Et cependant, au dégel, lorsque les molécules protéiques reprennent leur liaison avec les molécules d'eau et ont absorbé l'énergie nécessaire, les phénomènes physico-chimiques de la vie reviennent.

Quelle est l'organisation morphologique qui permet aux organismes reviviscents de subir de telles conditions sans périr ? La seule structure qui soit commune à ces représentants d'embranchements très divers est la cuticule. Or, dans la résistance à des changements de pression osmotique rapides, nous devons assigner un rôle de première importance à la présence d'une membrane externe imperméable. Certains Nématodes, les larves de certains Diptères, vivent dans des milieux très différents de leur milieu interne grâce à une cuticule imperméable.

BATAILLON (1900) cite le cas d'œufs d'*Ascaris megalcephala* qui ont formé des embryons vivants après avoir été six mois dans du fixateur de Flemming, qui est constitué par de l'acide chromique, du tétroxyde d'osmium et de l'acide acétique. Mais ces œufs, qui sont résistants à de l'alcool à 50 pour 100 ou à l'acide sulfurique au cinquième, voient leur contenu plasmolysé par une solution de chlorure de sodium à 15 pour 100 et au-dessus ; le chorion membraneux se détache alors de la coque rigide.

Pour BATAILLON la résistance des œufs d'*Ascaris* à la dessiccation comme à la pénétration de divers liquides plus ou moins toxiques est due à deux facteurs essentiels :

1^o l'existence, à l'intérieur de la coque rigide, d'un chorion membraneux qui réalise une paroi semi-perméable des plus parfaites ;

2^o la concentration extrême du fluide intérieur qui représente une pression osmotique énorme, supérieure à 100 atmosphères dans le contenu fluide d'un œuf d'*Ascaris*.

On peut penser que les organismes qui, comme les Tardigrades, possèdent une cuticule qui est pratiquement imperméable, ont une forte concentration des plasmas et sont préadaptés à des changements qui tuent des espèces non protégées de cette façon.

FIG. 4. — *Milnesium tardigradum* : forme desséchée (R. M. MAY).

Mais d'autres facteurs ont encore agi dans l'évolution des Tardigrades de la mer vers un milieu « terrestre ». L'oxygénation rapide du substrat humide semble être très importante. En effet, on ne trouve pas de Tardigrades dans les Mousses au pied des arbres dans les forêts humides. Les Mousses et Lichens les plus riches en Tardigrades sont ceux qui poussent en lames minces exposées en plein soleil, où le dégagement d'oxygène se fait le plus rapidement. D'autre part, l'absence d'oxygène fait tomber les Tardigrades dans un état engourdi ou asphyxique.

Entre les Tardigrades marins et « terrestres » il existe tous les intermédiaires.

L'ordre des **Echinisciens**, caractérisés par la présence d'appendices céphaliques, cirres frontaux et latéraux, et la séparation de l'orifice

FIG. 5. — Aspect latéral d'un *Batillipes mirus* femelle monté sur un grain de sable.

X environ 250. c, clava; go, gonopore; md, intestin moyen; oa, filament suspenseur de l'ovaire; œ, œsophage; ov, ovaire; r, rectum; I, ganglion sous-œsophagien; II-V, ganglions I à IV de la chaîne ventrale (E. MARCUS).

génital et de l'anus, comprend dix genres, dont cinq sont marins et cinq « terrestres ». L'ordre des **Macrobiotes**, dépourvus d'appendices céphaliques, et avec un seul orifice ano-génital, comprend cinq genres, dont quatre comprennent des espèces d'eau douce ou « terrestres » et un, *Haplomacrobiotus*, comprend une seule espèce « terrestre » que nous avons récoltée sur des rochers arides au nord du Mexique.

Parmi les espèces marines nous pouvons citer *Batillipes mirus* (fig. 5), Echiniscien sans cuirasse, qui vit dans la mer sur un fond de sable, de quelques millimètres à 8 mètres de profondeur, et dont les huit doigts se terminent en pelotes adhésives au lieu de griffes comme chez la plupart des espèces. *Batillipes* se nourrit de Diatomées.

Tetrakentron synaptae (fig. 6), autre espèce marine, est le seul Tardigrade parasite. Elle vit, en effet, sur les tentacules d'une *Holothurie*, à Roscoff. C'est une petite espèce, de 100 à 200 microns de long, aplatie et entourée à distance d'une cuticule détachée en plus de la cuticule ordinaire.

Echiniscoides Sigismundi (fig. 7) vit sur le gazon court des algues *Ente-romorpha* du littoral. Cette espèce est très résistante à sa mise à sec et à des changements de salinité qui ont lieu à marée basse. Elle s'immobilise lorsque les Entéromorphes se dessèchent, ainsi que lors des fortes pluies, reprenant son activité lorsqu'elle est à nouveau couverte par la mer. CUÉNOT (1932) remarque justement qu'il y a là comme une annonce de la reviviscence des Tardigrades « terrestres ».

FIG. 6. — Aspect ventral d'un *Tetrakentron synaptae* mâle au stade simplex avec une nouvelle formation des stylets.

X environ 700. *a*, anus ; *c*, clava ; *d*, canal déférent ; *db*, épines sur les pieds ; *go*, gonopore ; *h*, cuticule détachée de la mue précédente, non rejetée ; *k*, griffe ; *kd*, bulbe pédieux ; *l*, cirre médian externe ; *mi*, cirre médian interne ; *o*, bouche ; *pa*, papille molle du pied IV ; *s*, stylet ; *sk*, bulbe ; *so*, grosse papille buccale ; *sp*, glande buccale ; *t*, testicule ; *I*, ganglion sous-œsophagien ; *II-V*, ganglions I à IV de la chaîne ventrale (E. MARCUS).

Les Tardigrades d'eau douce appartiennent tous à l'ordre des Macrobiotus. *Macrobiotus macronyx* (fig. 8), qui est de grande taille, pouvant atteindre 1 millimètre, et *Hypsibius megalonyx* (fig. 9), qui dans certains cas arrive à pulluler dans les mares et étangs, peuvent tous deux s'enkyster. L'enkystement est un processus bien différent de la dessiccation avec reviviscence ultérieure. Dans l'enkystement, en effet, le Tardigrade se différencie en une masse amorphe, puis il se forme ultérieurement de nouveaux organes et une nouvelle cuticule. Dans la reviviscence, par contre, le Tardigrade utilise les mêmes organes et la même cuticule qu'avant sa dessiccation.

Une espèce est particulièrement intéressante au point de vue que nous développons ici. C'est *Macrobiotus hastatus*, qui est subaquatique, vivant dans les Sphaignes des tourbières et marais toujours humides, mais qui peuvent subir un début de dessiccation à certains moments. Il n'y a donc dans l'écologie de cette espèce qu'une différence de degré avec les Tardigrades muscicoles et lichenicoles. Les Mousses et les Lichens, en effet, peuvent, dans certaines régions nordiques et pluvieuses, rester

FIG. 7

FIG. 8

FIG. 9

FIG. 7. — *Echiniscoïdes Sigismundi* sur un filament de l'algue *Enteromorpha* (E. MARCUS).

FIG. 8. — *Macrobiotus macronyx* : face dorsale (J. MURRAY).

FIG. 9. — *Hypsibius megalonyx* : femelle avec deux mues successives, contenant des embryons à l'éclosion dans la plus ancienne, des œufs dans la plus récente (W. v. WENCK).

humides pendant de très longues périodes, et ne subir que des dessiccations partielles.

Puis viennent, dans cette évolution de la mer vers la terre, les espèces dites terrestres, plus nombreuses, et dont nous ne citerons que quelques unes.

Les Echinisciens non cuirassés *Oreella mollis*, à cuticule papilleuse, et *Parechiniscus chitonides*, à cuticule épaissie par régions, mais sans plaques définies, semblent être des stades dans une orthogénèse probable allant des Echinisciens marins nus, non cuirassés (fig. 5), jusqu'aux Echinisciens couverts de plaques (fig. 10). Ces derniers sont souvent d'un beau rouge de sang, dû à la présence dans leur cavité générale de granulations non cellulaires qui contiennent un pigment caroténoïde qui semble d'origine alimentaire, comme nous l'avons montré avec J. MASSONNEAU en 1950.

Parmi les Macrobiotes l'un, *Milnesium tardigradum* (fig. 2, 3, 4) est encore une forme intermédiaire entre les Macrobiotes et les Echinisciens d'une part, les Echinisciens non cuirassés de l'autre. Cette espèce a en effet des palpes céphaliques sensoriels analogues aux papilles et cirres des Echinisciens, et, comme ces derniers, n'a pas de bâtonnets dans le bulbe. C'est une forme de grande taille, pour les femelles tout au moins, qui atteignent 1 mm 2, tandis que les mâles n'arrivent qu'à 0,5 mm de longueur. *Milnesium* a été trouvé, non seulement dans son habitat habituel, les Mousses et les Lichens, un peu partout, de l'arctique à l'antarctique, et jusqu'à une altitude de 6.000 mètres dans l'Himalaya, mais aussi dans l'eau de certains lacs.

FIG. 10. — *Echiniscus Blumi* : vue latérale (R. M. MAY).

Un autre grand Macrobiote cosmopolite est *Macrobiotus Hufelandi* (fig. 1), le plus commun des Tardigrades en plaine et en montagne. Il fut nommé en 1834 par SCHULTZE en l'honneur du médecin HUFELAND qui avait écrit en 1796 un livre, *Macrobiotik*, sur l'art de prolonger la vie humaine.

Si tout nous porte à croire que l'évolution des Tardigrades a bien eu lieu de la mer vers la terre, il était bon de voir expérimentalement quelles sont les réactions adaptatives de Tardigrades « terrestres » à des variations de salinité. C'est ce que nous avons étudié avec J. COLLIN (1950).

Macrobiotus Hufelandi, immergé dans une solution de chlorures pendant un temps limité, s'immobilise et prend l'aspect « desséché » sous forme d'un tonnelet. Replacé dans l'eau douce il revient à la vie active.

Or, plus la concentration du sel est forte, et par conséquent la pression osmotique élevée, plus le passage à la forme « desséchée » est rapide. Il en est de même dans des solutions de glucose, non ionisable, mais dans une pseudo-solution de gomme arabique il n'y a pas de passage à la forme « desséchée ». Cette forme semble donc fonction de la pression osmotique, tout en dépendant aussi de la nature du corps dissous.

L'immersion dans l'eau de mer donne lieu à des phénomènes semblables, en 28 à 30 secondes, temps voisin de celui nécessaire pour pro-

voquer la forme « desséchée » par du chlorure de sodium à 37 grammes pour 1.000, mais avec une reviviscence ultérieure plus rapide qu'après immersion dans cette dernière solution. De plus, les *Macrobiotus* y supportent mal six heures d'immersion, tandis qu'une immersion d'un jour dans l'eau de mer est suivie de reviviscence.

De ces expériences nous pouvons tirer plusieurs conclusions. Il semble, tout d'abord, que ces réactions adaptatives à l'immersion dans une solution saline soient à rapprocher du passage à la vie latente des Tardigrades soumis à la dessiccation. Aussi, chez *Macrobiotus Hufelandi*, la résistance plus grande à l'eau de mer qu'à du chlorure de sodium de même concentration, appuie l'hypothèse selon laquelle les Tardigrades seraient d'origine marine. En effet, la résistance des Tardigrades à l'augmentation de salinité semble être un des aspects de leurs possibilités de déshydratation.

Nous pouvons donc dire que l'adaptation à de fortes concentrations salines a pu être une des étapes qui auraient permis à ce groupe le passage du milieu marin au milieu muscicole et lichenicole. L'expérimentation appuie ici par ses données les déductions tirées de la morphologie et de l'écologie comparées des Tardigrades (1).

(1) Pour plus de détails voyez : May, R. M., 1948. *La vie des Tardigrades*. Gallimard, édit., Paris, 131 p., 62 fig.