Zeitschrift: Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles

Herausgeber: Société Vaudoise des Sciences Naturelles

Band: 100 (2021)

Artikel: L'anhydrobiose et la reviviscence des tardigrades : une approche expérimentale

Autor: Delacrétaz, Alexandra

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-953544

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 12.01.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

L'anhydrobiose et la reviviscence des tardigrades : une approche expérimentale

Alexandra DELACRÉTAZ[1]

Delacrétaz A., 2021. L'anhydrobiose et la reviviscence des tardigrades : une approche expérimentale. *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles* 100 : 163-171.

Résumé

Les tardigrades sont des animaux pluricellulaires d'une taille allant de 0,1 à 1,5 millimètre, que l'on retrouve dans une grande diversité de milieux et survivants à des conditions environnementales extrêmes. Cela s'explique par leur capacité à se mettre en cryptobiose, un état de stase leur permettant de se protéger pendant une longue période d'un stress abiotique. L'anhydrobiose, la forme de cryptobiose la plus répandue, consiste en une déshydratation du corps du tardigrade qui lui permet de survivre à des conditions de stress hydrique intense. Durant cette étude, je me suis intéressée au processus d'anhydrobiose chez ces animaux, et plus particulièrement au lien entre le temps passé en anhydrobiose et le temps de reviviscence, c'est-à-dire le temps nécessaire aux tardigrades pour retrouver une activité normale. Pour cela, j'ai collecté des tardigrades près de Lausanne et j'ai mené des expériences dans le but de réussir à reproduire la mise en anhydrobiose et la reviviscence des tardigrades en condition de semi-laboratoire. Une fois cette étape terminée, j'ai mesuré le temps de reviviscence de groupes de huit tardigrades exposés à six durées d'anhydrobiose différentes. Mes résultats ont montré que les tardigrades prennent plus de temps à sortir de leur état de stase lorsque celui-ci a duré longtemps. La raison de cette durée plus longue de la reviviscence après une longue anhydrobiose pourrait être que, plus le temps passe, plus les tardigrades sont profondément déshydratés. Ils prennent alors plus de temps à se remettre de l'anhydrobiose et à recommencer à métaboliser correctement. Ceci concorde donc avec les résultats attendus et mes résultats permettent de comprendre un peu mieux l'anhydrobiose, phénomène essentiel à la survie du tardigrade.

Mots-clés : Cryptobiose, Eutardigrada, Heterotardigrada, *Echiniscus*, Suisse.

Delacrétaz A., 2021. Anhydrobiosis and revival in tardigrades : an experimental approach. *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles* 100 : 163-171.

Abstract

Tardigrades are multicellular animals ranging in size from 0.1 to 1.5 millimeter, found in a wide variety of environments and surviving extreme environmental conditions. This is due to their ability to enter cryptobiosis, a state of stasis that allows them to protect themselves for a long period of time from abiotic stress. Anhydrobiosis, the most common form of cryptobiosis, involves dehydration of the tardigrade body allowing it to survive intense water stress conditions. During this study, I was interested in the process of anhydrobiosis in these animals, and more particularly in the link between the time spent in anhydrobiosis and the time of revival, i. e. the time required for the tardigrades to regain a normal activity. For this purpose, I collected tardigrades near Lausanne and conducted experiments in order to successfully reproduce the anhydrobiosis and the revival of tardigrades in semi-laboratory conditions. Once this was achieved, I measured the

[1]University of Lausanne, CH-1015 Lausanne, Switzerland.
Autrice pour correspondance : Alexandra Delacrétaz, alexandra.delacretaz@gmail.com

© Société Vaudoise des Sciences Naturelles, 2021. Tous droits de reproduction réservés. CODEN : BSVAA6 ISSN : 0037-9603

revival time of groups of eight tardigrades exposed to six different anhydrobiosis durations. My results showed that tardigrades take longer to emerge from their stasis state when it lasted for a long time. The reason for this longer duration of revival after a long anhydrobiosis could be that the more time passes, the more deeply dehydrated the tardigrades are. They thus take longer to recover from anhydrobiosis and to start metabolizing properly again. This is therefore consistent with the expected results and my results allow to understand a little bit better the anhydrobiosis, a phenomenon essential to the survival of tardigrades.

Keywords: Cryptobiosis, Eutardigrada, Heterotardigrada, *Echiniscus*, Switzerland.

Introduction

Les tardigrades vivent dans une grande diversité de milieux, allant de la gouttière d'un toit, aux montagnes de l'Himalaya en passant par les fonds marins. Découverts au XVIIIe siècle, ils mesurent entre 0,1 et 1,5 millimètre et vivent dans des mousses, des algues ou des lichens sur tous les continents (Perrot 2010). Souvent surnommés oursons d'eau d'après leur apparence trapue, ils peuvent supporter, entre autres, un rayonnement intense, des températures extrêmes et le vide spatial (Chavez *et al.* 2019). En effet, afin de résister à ces conditions hostiles, les tardigrades ont développé des capacités de survie exceptionnelles et ce sont ces adaptations qui leur ont permis de coloniser toutes sortes de milieux sur l'ensemble du globe.

Les tardigrades sont capables de se mettre en état de cryptobiose, un état dans lequel leur métabolisme est presque arrêté (il ne fonctionne qu'à 0,01 % de son activité normale). Cette capacité les rend aptes à survivre dans des conditions extrêmes et dans des milieux hostiles en les protégeant pendant une longue durée d'un stress abiotique, comme un manque ou un excès d'eau. Une fois les conditions adéquates de vie rétablies, les tardigrades vont commencer une étape de reviviscence, durant laquelle ils vont se réanimer afin de revenir à la vie active. Cette reviviscence se fait en quelques minutes voire en quelques heures, et les tardigrades se remettent rapidement à se déplacer et à se nourrir normalement. Les œufs de tardigrades ont cette même capacité et peuvent se réhydrater et continuer avec succès leur développement après un épisode de cryptobiose (Horikawa *et al.* 2012).

Il existe plusieurs modes de cryptobiose en fonction du stress rencontré : l'anhydrobiose se manifeste lors d'un stress hydrique, l'anoxybiose lors d'un manque d'oxygène et l'osmobiose si la salinité de l'eau est trop forte, ou en présence de rayons ionisants. Les tardigrades peuvent aussi s'enkyster (une sorte de cryptobiose) lorsqu'ils subissent des dommages ou souffrent du manque de nourriture (Clausen *et al.* 2014). Ils se ramassent alors dans leur cuticule en attendant des conditions plus favorables. L'anhydrobiose est le principal mode de cryptobiose, et également celui que l'on connaît le mieux (Tirard 2003).

Pour se mettre dans cet état d'anhydrobiose, les tardigrades doivent se déshydrater et leur teneur en eau passe alors de 80 % à 2 % (Glime 2017). Ils se rétractent et forment une sorte de boule compacte et dure, appelée tonnelet (figure 1A). Leur métabolisme fonctionne alors si lentement qu'il est difficile de s'assurer qu'ils sont encore en vie. L'anhydrobiose permet aux tardigrades, en plus du manque d'eau, de se protéger des températures extrêmes (d'environ -200 °C à +150 °C dépendamment de la durée d'exposition à cette température et de l'espèce de tardigrade), des pressions des fonds marins et du rayonnement (rayons X et ultraviolets). Les tardigrades peuvent être prisonniers de la glace pendant des dizaines, voire des centaines d'années et ensuite revenir à la vie en un temps allant de la minute à quelques heures (Jamell 2015). Cette

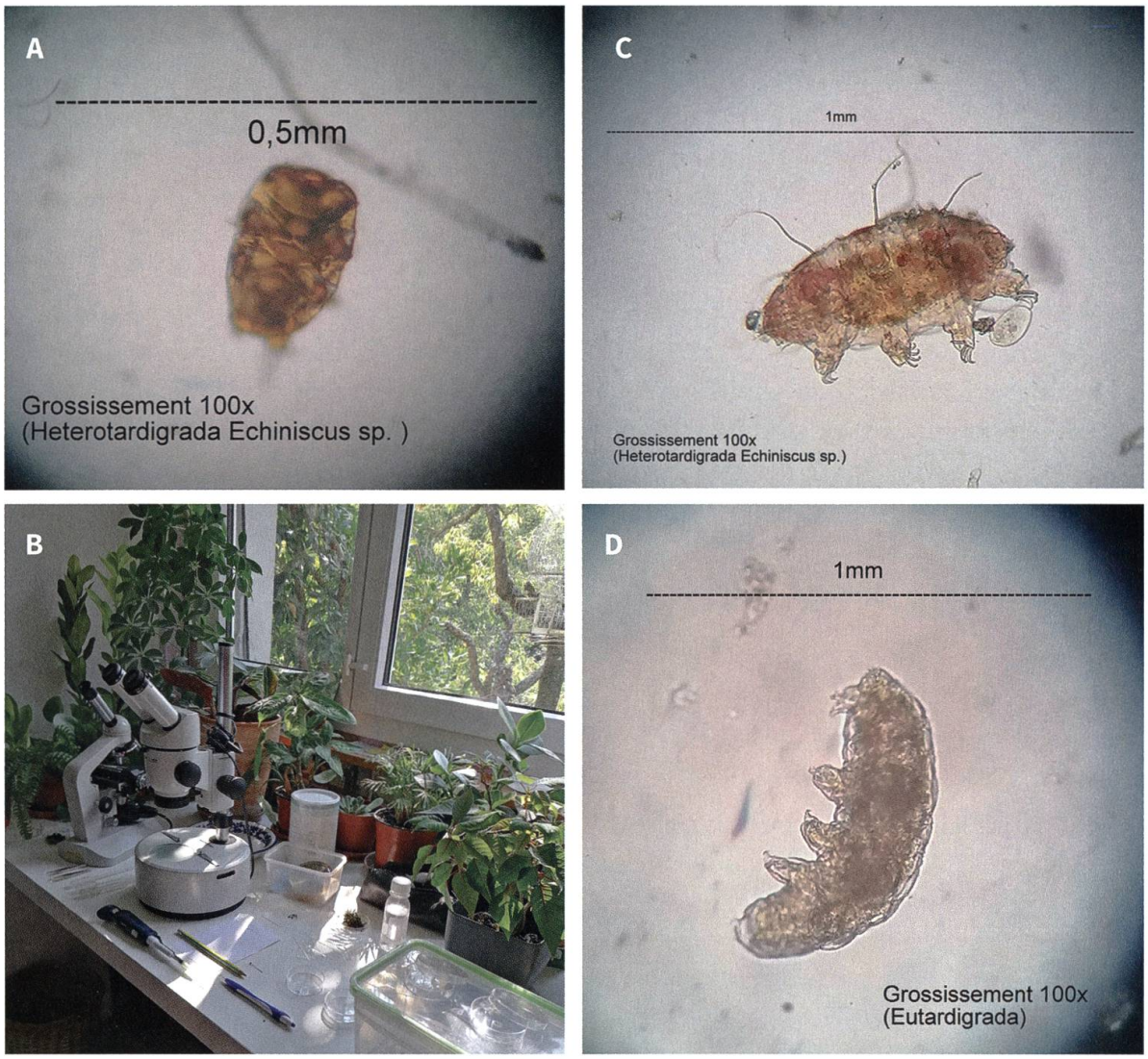

Figure 1. A: Tardigrade de la classe Heterotardigrada et du genre *Echiniscus* en anhydrobiose B: Semi-laboratoire où s'est déroulée l'expérience C: Tardigrade de la classe Heterotardigrada et du genre *Echiniscus* à l'état actif D: Tardigrade de la classe Eutardigrada à l'état actif.

spécificité est particulièrement remarquable car chez la plupart des êtres vivants, le gel induit la formation de cristaux de glace à l'intérieur des cellules, qui finissent par exploser. Chez les tardigrades, la cristallisation de l'eau a lieu entre les cellules et non pas à l'intérieur, ce qui évite leur destruction. Des molécules particulières, synthétisées par les tardigrades lors de leur mise en état d'anhydrobiose, sont à l'origine de ce phénomène. Il s'agirait du glycérol, un sucre qui remplace l'eau comme une sorte d'antigel et qui protège les membranes de l'oxydation (Wright 2001), ainsi que le tréhalose, un glucide présent en grande quantité dans le corps des tardigrades lors de l'anhydrobiose (Tapia & Koshland 2014). D'autres protéines spécifiques aux tardigrades contribueraient également à protéger les corps des tardigrades et leur organisation à l'échelle moléculaire lorsqu'ils sont déshydratés (Boothby *et al.* 2017). Il a été montré que les tardigrades ont besoin que la dessiccation se fasse lentement pour que leur métabolisme ait le temps de synthétiser ces molécules durant la mise en anhydrobiose (Jonsson & Czernekova 2016). Toutefois, les recherches actuelles sur le sujet sont récentes et peu nombreuses.

Les mécanismes de cette capacité de survie sont encore méconnus mais l'intérêt que la communauté scientifique leur porte est croissant. On se doute en effet que ces capacités pourraient être directement utiles aux humains, que ce soit dans la recherche scientifique ou pour développer de nouvelles technologies médicales. La cryptobiose, qui est la principale faculté de survie des tardigrades, pourrait par exemple être utile dans la médecine afin de cryogéniser une cellule, un organe (voire le corps humain entier) sans les détruire, ou pour prolonger la durée de vie d'un vaccin.

Dans cette étude, j'ai cherché à mieux comprendre le processus d'anhydrobiose et à répondre à deux problématiques : (i) dans quelle mesure peut-on reproduire l'anhydrobiose des tardigrades en condition de semi-laboratoire ? Et (ii) dans quelle mesure le temps passé en anhydrobiose influence-t-il la durée de réhydratation jusqu'à la reviviscence des tardigrades ? Pour faire cela, j'ai collecté des tardigrades et j'ai cherché à recréer chez moi les conditions nécessaires pour pouvoir reproduire la mise en anhydrobiose et la reviviscence des tardigrades en condition de semi-laboratoire. Puis, j'ai mesuré le temps de reviviscence des divers groupes de huit tardigrades exposés à six durées d'anhydrobiose différentes afin d'étudier le possible lien entre ces deux durées.

Matériel et Méthode

Collecte et détermination des tardigrades

Vivant parmi les mousses et lichens présents dans la plupart des milieux, les tardigrades sont faciles à trouver. J'ai collecté les tardigrades étudiés dans ce travail sur des morceaux de mousse trouvés sur un toit près de Lausanne. Une fois le morceau de mousse prélevé, je l'ai laissé tremper dans de l'eau pendant plusieurs heures avant de le presser afin d'en extraire les micro-organismes présents. Ensuite, à l'aide d'une loupe binoculaire puis d'un microscope, j'ai recherché et collecté les tardigrades trouvés avec une micropipette (figure 1B).

Afin de déterminer ces tardigrades, j'ai utilisé une clé de détermination développée par Lindahl & Balser (1999). Les griffes, les plaques dorsales ou la forme du corps sont les critères principaux qui permettent de différencier les diverses espèces. Les photos que j'ai prises lors de la collecte ont été très utiles afin de vérifier et d'améliorer la détermination. Deux types de tardigrades ont été trouvés dans les échantillons de mousse : une espèce de couleur orange, de la classe Heterotardigrada et du genre *Echiniscus* (figure 1C), ainsi qu'une seconde espèce, transparente, de la classe Eutardigrada dont le genre n'a pas pu être identifié (figure 1D). Ces deux taxons de tardigrades présentaient des traits physiques différents l'un de l'autre mais je n'ai noté aucune différence dans leurs attitudes ou façons de vivre. Ils se trouvent toujours sur les mêmes mousses et semblent co-exister.

Mise en anhydrobiose

La mise en anhydrobiose a été complexe à mettre en œuvre car il a fallu prendre en compte une multitude de paramètres différents qui peuvent influencer le bon fonctionnement de cette capacité (p. ex. la température ambiante, l'humidité de l'air, le support ou encore le type d'eau utilisé). Chez soi, avec une température, une humidité de l'air variable et une luminosité fluctuante, les conditions naturelles, étaient compliquées à reproduire ou alors elles étaient difficilement conciliables avec l'observation de la mise en anhydrobiose. Par exemple, dans la

nature les tardigrades vont se protéger d'un dessèchement trop rapide en se réfugiant dans les replis des mousses ou autres éléments leur permettant de se dessécher uniformément. Mais je n'ai pas pu utiliser ce genre de supports dans le cadre de mon expérience car cela rend les tardigrades inobservables.

Sept essais principaux ont été réalisés avec des supports différents tels que du gel agar-agar, le fond d'une boîte de Pétri ou encore du papier buvard. Plusieurs types d'eau (eau de pluie, eau distillée, etc.) et divers taux d'humidité ont aussi été utilisés et comparés. Après ces multiples essais, il s'est avéré que les tardigrades avaient besoin d'une humidité très élevée pour pouvoir se dessécher le plus lentement possible et ce afin qu'ils aient le temps de métaboliser les molécules nécessaires à leur mise en anhydrobiose. Les tardigrades ont donc été déposés à l'intérieur d'une goutte d'eau dans une petite boîte de Pétri placée à l'intérieur d'un grand bac étanche, qui contenait une solution saline saturée de nitrate de potassium. Cette solution avait pour but d'augmenter le taux d'humidité à l'intérieur de la boîte pour que la mise en anhydrobiose des tardigrades se fasse en plusieurs heures (figure 2). De cette façon, les tardigrades ont pu se mettre correctement en anhydrobiose et en ressortir sans dommages apparents. En utilisant cette méthode, la mise en anhydrobiose se faisait avec une réussite quasi assurée pour les tardigrades et l'expérience principale liée à ma deuxième problématique pouvait maintenant être mise en place.

Anhydrobiose et reviviscence

Afin de voir si le temps passé en anhydrobiose influençait le temps que vont prendre les tardigrades pour sortir de cet état de stase, les tardigrades (divisés en sept groupes de huit individus, dont un groupe témoin) ont donc été mis en anhydrobiose en même temps, excepté pour le groupe témoin qui n'a pas été mis en anhydrobiose. Les différents groupes ont été laissés en anhydrobiose pour des durées variables de 2 h, 4 h, 18 h, 24 h, 48 h et 336 h, soit deux semaines. Une

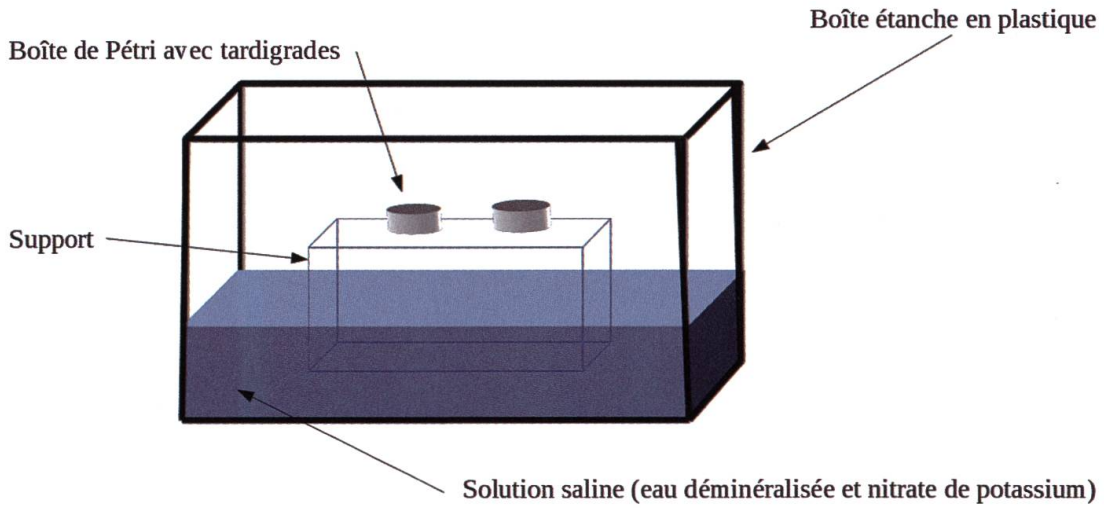

Figure 2. Les boîtes de Petri avec les gouttes sont posées sur un support en hauteur. Celui-ci est installé dans une grande boîte en plastique fermée, qui fait office de dessiccateur/humidificateur. Elle contient une solution saline composée de nitrate de potassium dans de l'eau déminéralisée. Cette solution saline permet d'augmenter le taux d'humidité relative de l'air à l'intérieur de la boîte en plastique. Il faut pour cela que cette solution saline soit saturée.

fois ce temps écoulé, j'ai ajouté une goutte d'eau pour les sortir de l'état d'anhydrobiose, et donc commencer la phase de reviviscence. Le temps de reviviscence a été mesuré comme étant le temps entre le moment de la mise de la goutte d'eau et le premier mouvement du tardigrade (figure 3).

Analyses statistiques

J'ai comparé statistiquement le temps moyen de reviviscence en fonction de la durée d'anhydrobiose à l'aide d'une ANOVA à un facteur en utilisant le package *stats* dans le programme R v.4.1.0 (R Core Team 2020) J'ai ensuite utilisé la méthode de Tukey pour effectuer des comparaisons multiples entre les moyennes des groupes (durée d'anhydrobiose) et obtenir les intervalles de confiances et valeurs-p associées.

Résultats

Les temps de reviviscence mesurés des tardigrades s'échelonnaient entre 10 et 145 minutes, avec une certaine variabilité au sein du même groupe expérimental. Dans les groupes de 4 h et 336 h d'anhydrobiose un tardigrade est mort, dans le groupe 18 h deux sont morts et trois dans le groupe 24 h. Les statistiques ont été effectuées sur les individus survivants.

L'ANOVA à un facteur a révélé que la durée d'anhydrobiose affectait le temps de reviviscence ($p<0.001$). La comparaison des moyennes entre groupes avec la méthode de Tukey a mis en évidence que les tardigrades ayant passé 336 h en anhydrobiose avaient un temps de reviviscence significativement plus long que ceux ayant été en anhydrobioses pour des durées plus courtes (tableau 1 ; figure 4). Aucune autre différence significative de temps de reviviscence n'a été détectée entre les autres durées d'anhydrobiose (2, 4, 18, 24 et 48 h).

Discussion

Mes résultats ont montré que le temps passé par un tardigrade en anhydrobiose augmentait son temps de reviviscence, avec des individus ayant passé jusqu'à 18 h en anhydrobiose se réveillant près de quatre fois plus vite que ceux ayant passé deux semaines dans cet état de stase.

La raison de cette durée plus longue de la reviviscence après une anhydrobiose prolongée pourrait être due au fait que, plus le temps passe, plus les tardigrades sont profondément déshydratés. Ils prennent alors plus de temps à se remettre de l'anhydrobiose et à recommencer

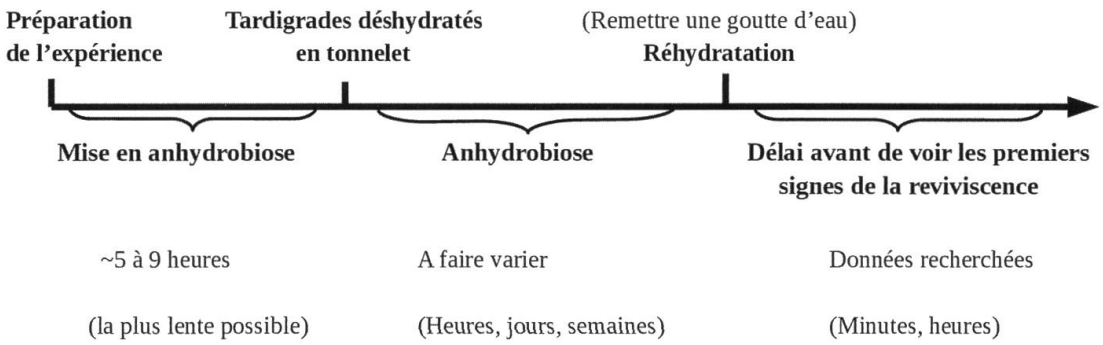

Figure 3.Schéma décrivant le déroulement de l'expérience.

Tableau 1. Comparaison de Tukey des temps de reviviscence des tardigrades en fonction de la durée d'anhydrobiose. Pour chaque comparaison de Tukey, la différence de moyenne et les intervalles de confiance 95 % sont indiqués. Les différences significatives sont indiquées en gras.

Comparaison	Différence de moyenne ± 95 % IC	*p*
4-2	0,25 ± 33,55	0,99
18-2	-7,91 ± 35,01	0,98
18-4	-8,16 ± 36,06	0,98
24-2	24,05 ± 36,95	0,38
24-4	23,80 ± 37,96	0,42
24-18	31,96 ± 39,25	0,17
48-2	15,37 ± 32,41	0,71
48-4	15,12 ± 33,55	0,75
48-18	23,29 ± 35,01	0,36
48-24	-8,67 ± 36,95	0,98
336-2	77,82 ± 33,55	**<0.001**
336-4	77,57 ± 34,65	**<0.001**
336-18	85,73 ± 36,06	**<0.001**
336-24	53,77 ± 37,96	**<0.001**
336-48	62,44 ± 33,55	**<0.001**

à métaboliser correctement. Les dommages génomiques et cellulaires subis par les tardigrades lors d'une anhydrobiose prolongée contribuent aussi sûrement à l'augmentation du temps de reviviscence. Une expérience menée par Tsujimoto *et al.* (2016) a montré que des tardigrades, ayant été mis en anhydrobiose pendant plus de 30 ans, ont pris plusieurs jours avant de recommencer à se nourrir, se déplacer et se reproduire. Les résultats obtenus lors de ce travail sont donc très satisfaisants et concordent avec les résultats attendus.

Grâce à cette première expérience, j'ai pu montrer qu'il était possible de mener des expériences sur l'anhydrobiose des tardigrades dans des conditions de semi-laboratoire. Il serait maintenant intéressant d'exposer des tardigrades à des durées d'anhydrobiose intermédiaires entre deux jours et deux semaines afin de préciser la tendance observée. En effet, nous pourrions ainsi savoir si le temps de reviviscence augmente de manière linéaire avec la durée d'anhydrobiose, ou si on observe plutôt une relation exponentielle ou par paliers. Dans le second cas, ceci suggérerait la mise en place successive de différents mécanismes de survie, qui nécessiteraient probablement des expériences supplémentaires pour comprendre les phénomènes physiques et métaboliques impliqués. On pourrait ainsi voir quelle est la durée de réhydratation, et donc combien de temps les tardigrades peuvent supporter de rester en anhydrobiose avant de ne plus pouvoir sortir de cet état de stase. En effet, un tardigrade en anhydrobiose, malgré un métabolisme extrêmement réduit, doit forcément dégrader certaines substances et produire des déchets, et finira par mourir une fois ses réserves épuisées.

Dans l'imaginaire collectif, les tardigrades sont presque invincibles et il existe beaucoup d'idées préconçues à leur sujet, comme le fait qu'ils peuvent résister à n'importe quelles condi-

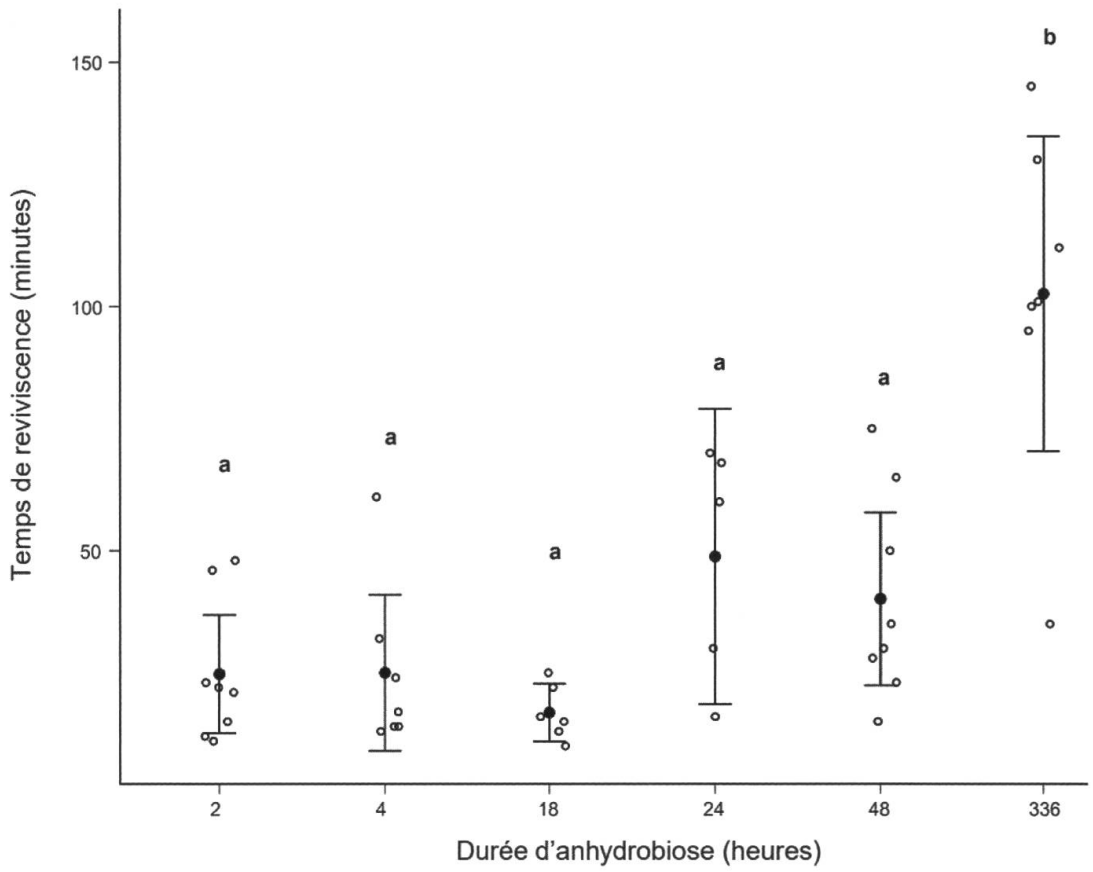

Figure 4. Temps de reviviscence des tardigrades en fonction de la durée d'anhydrobiose. Les points vides indiquent les données brutes, les points noirs les moyennes prédites et les moustaches les intervalles de confiance à 95 % associés. Les lettres "a" et "b" indiquent une différence significative entre les durées d'anhydrobiose.

tions. L'expérience accumulée lors de cette étude révèle toutefois qu'il faut des conditions très spécifiques, notamment d'humidité, pour qu'ils puissent se mettre en cryptobiose correctement. Les conditions du milieu ont de l'importance, mais probablement également la variabilité entre les individus (âge, sexe et espèce), et il serait intéressant d'étudier ceci plus en détail. De plus, les espèces de tardigrades ne sont pas toutes capables de se mettre en état de stase (Tsujimoto *et al.* 2016), ou du moins pas de la même manière, même si chacune d'entre elles possède tout de même des capacités de survie très poussées.

Dans la nature, les tardigrades qui vivent dans des milieux limnoterrestres, se mettent en anhydrobiose à chaque fois que la mousse ou le lichen dans lesquels ils vivent sèchent, et ils se remettent à « vivre » lorsque la pluie tombe. Ils alternent ainsi tout au long de leur vie. En laboratoire, les scientifiques ont des moyens et du matériel pour réguler parfaitement le taux d'humidité, la température, la déshydratation en dessiccateur ou étuve et les composantes de l'eau utilisée. Pourtant, mes expériences montrent que, malgré les difficultés liées au semi-laboratoire et ses conditions plutôt aléatoires, une technique concluante a pu être trouvée. L'expérience prévue a pu être réalisée et un lien entre durée d'anhydrobiose et temps de reviviscence a pu être mis en évidence. On voit donc qu'avec un peu de temps, un minimum d'outils scientifiques, de la rigueur et une bonne dose de ténacité on peut mener des expériences intéressantes au niveau scientifique jusque dans sa propre maison.

Remerciements

Je remercie tout d'abord Madame Annie Mercier Zuber, mon maître répondant au Gymnase de Beaulieu, pour m'avoir accompagnée tout au long de ce travail de maturité. Merci de m'avoir suivie, encouragée et aidée durant cette année. Je tiens également à remercier les spécialistes des tardigrades, Ingemar Jönsson, Thomas Boothby et Martin Mach pour avoir répondu à mes questions et m'avoir accordé de leur temps. Les biologistes, Michel Chapuisat, Alexandre Reymond, Manuel Ruedi, Philippe Christe et Hubert Duperrex ont mis à ma disposition le matériel dont j'avais besoin pour ce travail et ont répondu à mes questions : merci à eux pour leur aide précieuse. Et je suis très reconnaissante envers la Société Vaudoise des Sciences Naturelles pour le prix que j'ai reçu, ainsi que pour l'opportunité qui m'est donnée de publier cet article dans son bulletin annuel. Ma reconnaissance va particulièrement à Robin Séchaud pour les nombreuses heures qu'il m'a consacrées pour préparer cet article. Je remercie également mes parents pour avoir participé à la relecture assidue de ce travail.

Bibliographie

Boothby T. C., Tapia H., Brozena A. H., Piszkiewicz S., Smith A. E., Giovannini I., ... & Goldstein B., 2017. Tardigrades use intrinsically disordered proteins to survive desiccation. *Molecular cell* 65 : 975-984.

Chavez, C., Cruz-Becerra, G., Fei, J., Kassavetis, G. A. & Kadonaga, J. T., 2019. The tardigrade damage suppressor protein binds to nucleosomes and protects DNA from hydroxyl radicals. *Elife* 8 : e47682.

Clausen, L. K., Andersen, K. N., Hygum, T. L., Jørgensen, A. & Møbjerg, N., 2014. First record of cysts in the tidal tardigrade *Echiniscoides sigismundi*. *Helgoland Marine Research* 68 : 531-537.

Glime J. M., 2017. Tardigrade survival. Chapter 5-1. In : *Bryophyte Ecology* 2: 2-22.

Horikawa, D. D., Yamaguchi, A., Sakashita, T., Tanaka, D., Hamada, N., Yukuhiro, F., ... & Kobayashi, Y., 2012. Tolerance of anhydrobiotic eggs of the Tardigrade *Ramazzottius varieornatus* to extreme environments. *Astrobiology* 12 : 283-289.

Jamell S., 2015. Differences in desiccation and freezing tolerance in limnic and limnoterrestrial tardigrades. Dissertation. Retrieved from http://urn.kb.se/resolve?urn=urn:nbn:se:hkr:diva-15027

Jonsson K. I. & Czernekova M., 2016. Experimentally induced repeated anhydrobiosis in the eutardigrade *Richtersius coronifer*. *PloS one* 11 : e0164062.

Lindahl K. & Balser S, 1999. Key to Tardigrade Genera. Consulté sur https://sun.iwu.edu/~tardisdp/keypage1.html

Perrot J., 2010. Expédition tardigrades. *La Salamandre* 195 : 20-43.

R Core Team, 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. https://www.R-project.org/

Tapia H. & Koshland D. E., 2014. Trehalose is a versatile and long-lived chaperone for desiccation tolerance. *Current Biology* 24 : 2758-2766.

Tirard S., 2003. Cryptobiose et reviviscence chez les animaux, le vivant et la structure. *Études sur la mort* 2 : 81-89.

Tsujimoto M., Imura S. & Kanda H., 2016. Recovery and reproduction of an Antarctic tardigrade retrieved from a moss sample frozen for over 30 years. *Cryobiology* 72 : 78-81.

Wright J. C., 2001. Cryptobiosis 300 years on from van Leuwenhoek : what have we learned about tardigrades ? *Zoologischer Anzeiger – A Journal of Comparative Zoology* 240 : 563-582.