



Bulletin
de la

SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON



Les espèces continentales du phylum Tardigrada dans leurs rapports avec la porosphère.

De la respiration aquatique à la respiration aérienne

Yves Séméria* et Guy Vannier**

*Docteur ès sciences. Anciennement rattaché au laboratoire de Biologie animale de la Faculté des sciences Valrose, Nice (Alpes-Maritimes) - yvessemeria@yahoo.fr

**Docteur ès sciences. Ancien directeur de recherche CNRS au laboratoire d'Ecologie générale du MNHN à Brunoy (Essonne) - guy.vannier.meuse@orange.fr

Résumé. – Au cours de l'évolution, les Invertébrés comme les Tardigrades sont passés des habitats aquatiques aux habitats aériens à travers un milieu de transition représenté par les produits divisés de l'érosion des roches cristallines et sédimentaires, les sols, les humus, les matières organiques en décomposition, les plantes pionnières que sont les Mousses, les Lichens, les Hépatiques... qui forment le groupe des corps poreux composés de cavités minuscules et d'interstices avec une surface interne qui appartiennent au terme collectif de porosphère entre l'hydrosphère et l'atmosphère.

Le processus de dessèchement de tous les corps poreux qui rendent plus facile la conquête des habitats terrestres se déroule en trois phases successives correspondant à trois catégories d'eau : 1- L'eau libre, ou de gravité, concernant les espèces aquatiques et sub-aquatiques. 2- L'eau capillaire convenant aux espèces hygrophiles. 3- L'eau hygroscopique (seulement à l'état vapeur) appropriée aux espèces xérophiles. Pendant la deuxième phase d'évaporation, l'eau capillaire est de plus en plus liée à la matière sèche du substrat et la plupart des espèces de Tardigrades sont incapables d'absorber l'eau pour maintenir l'équilibre de leur balance d'eau corporelle. La limite semble être le point de flétrissement permanent pF 4,2 soit 15720 g (pF est exprimé en logarithme décimal de la hauteur en centimètres d'une colonne d'eau correspondant à la force de rétention que la matière sèche exerce sur l'eau capillaire ; pF 4,2 signifie une force de rétention de 15720 g/cm² soit 15,720 kg/cm²).

Ensuite, les positions des Tardigrades vivant sur les continents sont analysées en fonction de leur relation avec l'eau dans la porosphère. Au vu de ces développements, il apparaît que les espèces de Tardigrades vivant sur les continents sont capables de sortir de l'eau temporairement et d'utiliser les conditions terrestres spéciales qui règnent dans les substrats poreux qui les abritent. C'est ainsi que les espèces continentales de Tardigrades peuvent être qualifiées soit d'hygrophiles soit d'amphibies.

Mots clés. – Tardigrades, porosphère, évaporation polyphasique, pF, rétention hydrique, espèces hydrobiontes, hétérohydrobiontes, oligohydrobiontes, amphibiose.

Continental species of the Tardigrada phylum in their relationships with the porosphere. From aquatic respiration to aerial respiration

Summary. – During evolution Invertebrates as Tardigrades passed from aquatic to aerial habitats through a transitional medium such as the divided products of erosion of crystalline or sedimentary rocks, soils, humus, decayed organic matter, pioneer plants like Mosses, Lichens, Liverworts... which form the group of porous bodies made of minute holes and interstices with an internal surface and pertaining to the collective term porosphere between hydrosphere and atmosphere.

The desiccation process of all porous bodies making easier the possession of terrestrial habitats reveals a polyphasic phenomenon in which three categories of water succeed one another: 1- Free water for aquatic and sub-aquatic species. 2- Capillary water for hygrophilic species. 3- Hygroscopic water (vapour only) for xerophilic species. During the second phase, capillary water is more and more linked to dry matter of the substrate and most species of

Tardigrades are unable to absorb water in order to maintain their internal water balance. The limit seems to be the permanent wilting point pF 4.2 or 15,720 g (pF is expressed in logarithm of the height in centimeters of a column of water corresponding to the water retention force that dry matter of the substrate exerts on capillary water ; pF 4.2 means a retention force of 15,720 g/cm² or 15.720 kg/cm²). Then, the position of Tardigrades living on continents are discussed regarding their relationships with water into the porosphere.

As a result of these developments, it appears that the Tardigrades species living on continents are able to go out the water temporarily and to use the special terrestrial conditions prevailing in the porous substrates which shelter them. So the continental species of Tardigrades may be declared either as hygrophilic or as amphibious.

Keywords. – Tardigrades, porosphere, polyphasic evaporation, pF, hydric retention, hydrobionte, heterohydrobionte, oligohydrobionte species, amphibiosis.

La notion de porosphère¹ : sa nature et ses fonctions

À l'échelle corpusculaire, la matière se présente universellement à l'état poreux ; à l'échelle macroscopique, on peut considérer la porosité comme un état caractéristique de la matière au même titre que les trois autres éléments fondamentaux constitutifs de la planète : la roche (*lithosphère*), l'eau (*hydrosphère*), l'air (*atmosphère*).

Les corps poreux sont des solides qui possèdent une surface interne. Ils sont donc caractérisés par le volume des vides que constituent les pores de chaque matériau, par l'étendue de la paroi solide de ces pores et par la composition chimique ou minéralogique des grains solides.

Le milieu poreux est apparu aux interfaces *lithosphère – hydrosphère* ou *lithosphère – atmosphère* sous l'action de divers mécanismes de l'érosion ; il prend toutes les formes dispersées ou rassemblées issues de la désagrégation des roches : boues, vases marines ou lacustres, scories et poudres volcaniques, poussières éoliennes, sables, réseaux karstiques, etc. Au cours de son développement la biosphère a produit à son tour une masse considérable de corps poreux : roches sédimentaires, couche végétale des sols naturels, couche arable des sols cultivés, débris végétaux et animaux, matériaux de construction d'origine animale et humaine, etc. L'état poreux ainsi défini représente un quatrième milieu fondamental : **la porosphère**.²

C'est en étudiant le comportement de l'eau à l'intérieur du réseau lacunaire que l'on se rend compte des propriétés originales d'un corps poreux quelconque. L'analyse du transfert hydrique à partir d'une plaque de sol au cours d'une opération de séchage dans des conditions isobares et isothermes va fournir l'occasion de mettre en évidence ces particularités thermodynamiques dont les conséquences sur le développement de la biosphère ont une importance capitale (Fig. 1, Fig. 2).

En considérant la succession des états hydriques on se rend compte que les corps poreux, en général, permettent le passage lent et graduel d'un système aquatique vers un système aérien à tendance xérophile. Du point de vue écologique *la première phase* d'évaporation correspond à une période aquatique où les conditions de vie sont celles du milieu interstitiel, du réseau karstique profond ou des sols immergés ; *la deuxième phase*, à une période amphibie qui représente la situation d'un sol drainé entre la capacité au champ et l'hygroscopicité maximale ; enfin, *la troisième phase*, à une période terrestre au cours de laquelle les animaux doivent affronter le pouvoir desséchant de l'air comme dans l'atmosphère³.

1 - Concept créé et formulé pour la première fois par Guy Vannier en 1973.

2 - VANNIER, 1973, 1978, 1983, 1987.

3 - VANNIER, 2000.

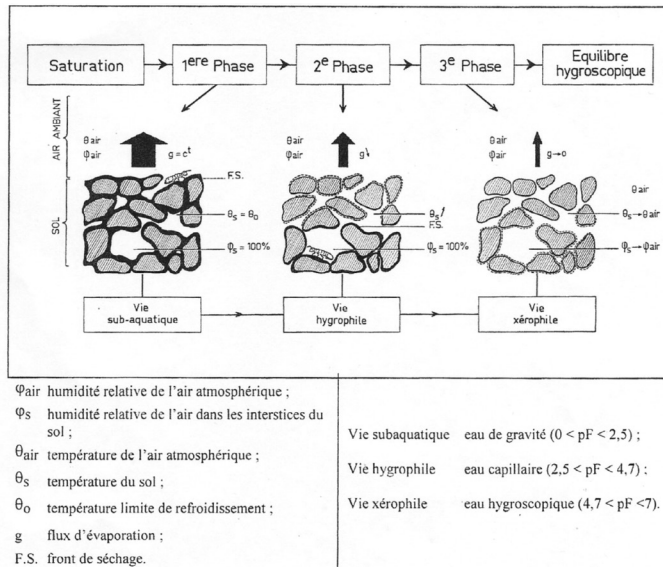


Figure 1. Illustration du phénomène polyphasique de l'évaporation de l'eau à partir d'un échantillon de sol forestier (rendzine) marquant le passage progressif d'un système aquatique à un système aérien.

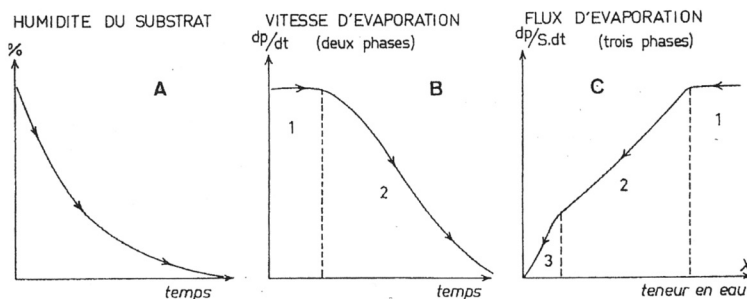


Figure 2. Traitement graphique de la perte d'eau par évaporation d'une plaque de sol forestier.

Le diagramme de séchage avec, en ordonnées, le flux d'évaporation et, en abscisses, la teneur en eau, fait apparaître les trois catégories hydriques qui se succèdent dans le sol (1 = eau de gravité ; 2 = eau capillaire ; 3 = eau hygroscopique).

Position du phylum Tardigrada dans les corps poreux

Les Tardigrades occupent tous les milieux sans exception, depuis la mer et les océans jusqu'aux terres continentales, de l'équateur aux régions polaires. En ce qui concerne les Tardigrades marins, ils sont et restent strictement aquatiques à l'exception, peut-être, de quelques espèces peuplant la zone de balancement des marées, telles que *Styraconyx haploceros* et *Echiniscoides sigismundi* qui semblent faire la preuve d'une certaine résistance à l'absence temporaire d'eau au moins le temps d'une exondation de quelques heures (leur milieu conservant toutefois une très forte humidité dans ce laps de temps).

Les espèces continentales, dites hétérohydrobiontes et oligohydrobiontes⁴, occupent les milieux proprement terrestres et les milieux dulçaquicoles (eaux douces des fleuves et rivières). Quant aux oligohydrobiontes, ils ne se rencontrent que dans les Bryophytes, les Lichens, quelques Phanérogames, dans la litière des forêts, à l'intérieur du sol ; ils peuvent se satisfaire d'un minimum d'eau, mais dans tous les cas, ils ont besoin d'eau liquide sous l'une quelconque de ses formes.

Nous supposons que l'évolution générale des Tardigrades présenterait une émancipation lente et progressive de ce phylum par rapport à l'eau (un seul fossile est connu du Crétacé et a été trouvé dans l'ambre du lac Manitoba au Canada, daté de -80 à -90 millions d'années ; le groupe est certainement plus ancien et son origine remonterait au Cambrien à -540 millions d'années)⁵. Dans la littérature les Tardigrades sont considérés comme aquatiques, mais ils auraient donc la possibilité d'avoir une respiration tégumentaire aérienne dans un milieu à hygrométrie proche de la saturation pour ne pas subir les déplétions d'eau corporelle par évapo-transpiration. À ce titre ils pourraient s'affranchir de l'eau libre, dite de gravité, au moins provisoirement. *Ce sera là notre hypothèse de travail.*

Les tapis denses de Mousses et de Lichens forment un milieu porosphérique où règne une atmosphère proche de la saturation hygroscopique. Les tissus dont ils sont formés sont des corps poreux qui au terme de leur cycle de vie constituent un abri pour les formes amphibies. Pour ce qui concerne les espèces de Tardigrades, elles doivent occuper, vraisemblablement, la zone médullaire des Lichens foliacés où circule de l'air ainsi que le cortex supérieur. Les cellules à chlorophylle fournissent peut-être, en certains cas, de la nourriture⁶.

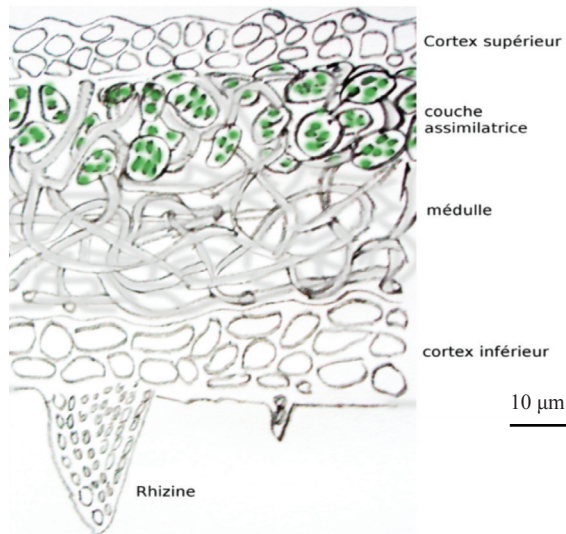


Figure 3. Coupe d'un thalle de Lichen hétéromère.

4 - Concepts introduits dans l'ouvrage : *Tardigrades continentaux, oligohydrobiontes et hétérohydrobiontes*, 2003. *Faune de France*, 87 : 1-293 (Yves SÉMÉRIA).

5 - COOPER K. W., 1964.

6 - C'est ainsi, par exemple, qu'*Echiniscus perviridis* affecte une couleur verte (vert sombre).

En fonction de leurs rapports avec l'eau on distinguera les espèces à tendance *xérophile*⁷, qui hantent les Mousses et les Lichens, le plus souvent à l'état sec à très sec, bien exposés en permanence à la lumière du soleil, et les espèces *hygrophiles* qui se tiennent dans des végétaux humides à très humides, qui se dessèchent peu ou jamais complètement.

À certaines espèces à tendance xérophile marquée, on donnera le nom d'*eu-xérantiques* : ils ne supportent, au bout du compte, qu'un minimum d'eau capillaire, voire *presque* nul. Entrent dans cette catégorie la plus grande partie des Tardigrades oligohydrobiontes, à savoir surtout les Echiniscidae dont beaucoup présentent des cuirasses chitinisées plus ou moins développées et fortement sclérotisées tels *Echiniscus*, *Testiniscus*, *Bryodelphax*, *Parechiniscus*, *Pseudechiniscus*, *Cornechiniscus*. Mais il apparaît une certaine inégalité entre ces genres cuirassés à différents degrés. En effet, en dépit de cette cuirasse tous ne relèvent pas de la catégorie des eu-xérantiques. Jamais ces genres n'occupent les milieux exclusivement aquatiques. Toutefois, plusieurs formes d'oligohydrobiontes acceptent des taux élevés d'humidité ce qui n'en fait pas pour autant des hétérohydrobiontes puisque ceux-ci peuvent se développer dans des milieux dulçaquicoles, ce qui n'est jamais le cas des oligohydrobiontes. On pourrait supposer que certains genres sclérotisés (tel *Echiniscus*) résistent mieux à la déplétion d'eau corporelle que des genres nus (tel *Macrobiotus*), voire même que les autres Echiniscidae. Ce n'est qu'une hypothèse. Il conviendra, par conséquent, de procéder au cas par cas.

D'une manière générale on peut affirmer que la pression osmotique a joué un rôle primordial dans les mécanismes de l'économie hydrique qui ont été mis en place au cours de la période aquatique de l'évolution des êtres vivants et, avant l'apparition des systèmes de régulation, la cuticule a joué un rôle efficace principalement dans les échanges atmosphériques pour protéger ou renforcer le pouvoir de rétention hydrique du milieu intérieur. La couche de cire épicuticulaire n'est pas un caractère primitif mais une acquisition apparue plus tard au cours de la conquête des milieux terrestres. La cuirasse hydrofuge du genre *Echiniscus* correspondrait-elle à cette éventualité, tandis que les autres Echiniscidae, pour des raisons diverses (rythme évolutif), ne jouiraient pas de la même imperméabilité ?

Les Lichens qui abritent les Tardigrades eu-xérantiques, appartiennent principalement aux Foliacées, tels les Parméliacées (*Parmelia*) et les Physiacées (*Xanthoria*), de couleur rouge à orange vif, qui se développent souvent sur des roches qu'elles soient calcaires ou acides. Les autres supports, s'ils sont végétaux surtout, retiennent davantage d'eau en toutes circonstances. Mais, d'une manière générale, l'excès d'eau ou une eau constante est nuisible aux Lichens eux-mêmes empêchant leur développement ou provoquant une croissance anormale. Ce qui représente vraisemblablement un certain avantage pour certaines espèces de Tardigrades.

7 - Les espèces animales xérophiles *sensu stricto* sont capables de soustraire de la vapeur d'eau atmosphérique lorsque l'air ambiant est en déficit de saturation, c'est-à-dire à une humidité relative qui n'a pas atteint 100%.

Parmi les oligohydrobiontes voici, à titre indicatif, quelques espèces reconnues eu-xérantiques et hydrofuges jusqu'à un certain point :

Echiniscus granulatus (Doyère, 1840), entre 135 et 416 µm. Préfère les roches bien exposées au soleil. Dans le sud-est de la France, occupe les étages de végétation suivants : le méditerranéen inférieur, le méditerranéen supérieur, le collinéen et le sub-alpin. Affectionne les supports calcaires.

Echiscus testudo (Doyère, 1840), jusqu'à 360 µm, espèce plutôt commune. Présente également dans des Lichens variés très exposés au soleil. En ville, elle semble préférer les troncs d'arbres.

Echiniscus trisetosus Cuénot, 1932, jusqu'à 407 µm. Affectionne particulièrement les supports rocheux (lithophile). Peut-être l'espèce d'*Echiniscus* la plus commune.

Echiniscus mediantus Marcus, 1930, *Echiniscus inocellatus* Mihelcic, 1964, Eu-xérantiques, lithophiles, eucalciphiles.

Exception faite pour *Echniscus spinulosus*, *E. lapponicus* et *E. perviridis* qui sont dis-xérantiques (autrement dit qui s'accommodent de milieux très riches en eau, selon d'assez longues périodes).

Plusieurs espèces d'Eutardigrada Macrobiotes sont également oligohydrobiontes et certaines, de surcroît, eu-xérantiques, telles que *Macrobiotus harmsworthi*, *Macrobiotus aerolatus*, *Macrobiotus occidentalis*, *Macrobiotus hibernicus*, *Macrobiotus echinogenitus*...

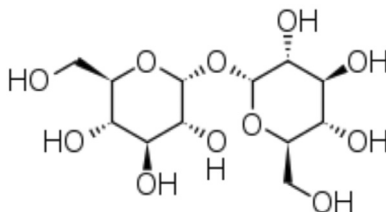
En revanche, d'autres espèces du genre *Minibiotus* (tels que *Min. intermedius* et *Min. furcatus*) ou du genre *Richtersius* comme *R. coronifer* (Macrobiotidae) ou encore *Hypsibius pallidus* et *Isohypsibius papillifer* de la famille des Hypsibiidae sont bien des oligohydrobiontes, mais n'entrent pas dans la classe des xérophiles stricts et encore moins dans les eu-xérantiques.

Toutes ces espèces ont besoin d'eau ; elles sont sans conteste aquatiques, mais il semble s'établir une hiérarchie relativement à ce milieu hydrique. On passe progressivement au cours de l'évolution générale des eu-hydrobiontes aux hétérohydrobiontes et aux oligohydrobiontes. Cette tendance marquée vers l'atmosphère ne peut qu'aboutir à des formes hygrophiles, peut-être provisoirement, en fonction d'autres facteurs mal cernés.

Si l'on suppose que ces espèces passent de l'hydrosphère à l'atmosphère et s'y adaptent, cela exige que ces espèces puissent résister à la dessiccation dans les meilleures conditions. Ainsi la déperdition en eau serait-elle compensée par la présence et l'action d'un sucre, le *tréhalose* (association de deux molécules de glucose), dont on connaît le pouvoir d'anti-dessiccation (bien que ce pouvoir ne soit pas complètement prouvé) et d'antigel par abaissement du point de congélation (*supercooling point*). Les autres solutions pour échapper à la dessiccation tiennent dans l'entrée en cryptobiose et dans l'enkystement.

Mais quelles espèces perdraient, au moins partiellement, ou suspendraient cette faculté de cryptobiose ou d'enkystement ? Celles, peut-être, qui présenteraient une respiration cutanée aérienne bénéficiant de la protection de la porosphère leur évitant d'être directement confrontées au pouvoir évaporant de l'atmosphère. Aucune expérience en ce sens n'a été menée à ce jour.

Mais il apparaît comme plutôt probable que ce ne sont pas les espèces xérophiles, plus ou moins strictes, qui se trouveraient ici concernées. Ces espèces, en effet, tolèrent la dessiccation avec succès et y sont parfaitement adaptées. Les espèces qui nous intéressent doivent être *hygrophiles*, *cosmopolites* et même *holocosmopolites*, en somme les plus communes. Leur nombre reste assez réduit.



Molécule de tréhalose

En voici les principales :

1) *Macrobiotus hufelandi* (Macrobiotidae), en moyenne 375 μm , mais jusqu'à 1200 μm et ses différentes variétés (entre 300 μm et 450 μm). On les trouve dans à peu près tous les milieux y compris en ville, jusque dans des milieux goudronnés ou bétonnés⁸. Plus précisément dans les aires tichoétique et dendronique, en ville (Nice), le pourcentage de cette espèce s'élève à 72,2 %, et dans l'aire chomatique à 71,4 %⁹. C'est, de loin, l'espèce la plus répandue. On la rencontre aussi dans l'espace urbain, 19 fois en colonies pures (sur 26 stations), 8 fois associée à *Milnesium tardigradum*, 4 fois à *Ramazzottius oberhaeuseri* et 1 fois à *Echiniscus testudo 3-filis*

2) *Ramazzottius oberhaeuseri*, entre 162 μm et 234 μm , espèce oligohydrobionte, cosmopolite, holocosmopolite, adaptée quasiment à tous les milieux, des plus secs aux plus sub-aquatiques et aquatiques. Sa présence dans les Lichens Parmeliacées et Physiacées s'avère assez fréquente et confirme sa tendance nettement eu-xérantique et manifestement hygrophile tout à la fois, sachant que les Lichens, en général, craignent un trop plein d'eau et se tiennent plutôt dans une atmosphère favorablement humide pour les Tardigrades.

3) *Milnesium tardigradum*. On la trouve dans les milieux dulçaquicoles aussi bien que dans des sites strictement continentaux. Mais elle affecte aussi un *preferendum* assez marqué pour les habitats très secs ou à forte teneur d'humidité.

4) *Echiniscus testudo*, cosmopolite et holocosmopolite, espèce présente jusque dans le désert lichénique urbain, demeure plutôt discrète. En ville elle occupe préférentiellement les arbres. Elle reste, cependant, une forme plutôt commune.

5) *Echiniscus granulatus*, espèce assez largement répandue, vraisemblablement holocosmopolite. Présente à Nice sur la colline du château (qui culmine à 92 m d'altitude). Toutefois, les prélèvements restent faibles (3,5 %). En association avec *Bryodelphax parvulus* et *Milnesium tardigradum*.

8 - Y. SÉMÉRIA, 2001. *Les Tardigrades des surfaces passantes de la ville de Nice*. Recherches sur la faune des Tardigrades urbains et suburbains de la ville de Nice. *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, 71(6) : 244-250.

9 - Occupation des murs, de la chaussée, des arbres (τείχους χώμα δένδρον) : *Les Tardigrades des surfaces passantes de la ville de Nice* (op.cit.).

6) *Hypsibius pallidus*, *Hypsibius dujardini*, *Macrobiotus areolatus*, toutes espèces découvertes pour la première fois comme Tardigrades urbains¹⁰ (dans la ville de Nice) et, donc, manifestement holocosmopolites. Dans l'aire chomatique, *H. pallidus* apparaît dans 11,4 % des relevés, alors que *H. dujardini* et *M. areolatus* tournent autour de 2,8 %, ces trois espèces ne se manifestant pas dans les aires tichoétique et dendronique.

Leur présence et leur adaptation à tous les milieux semble montrer qu'on observe chez ces formes une adaptation multiple aussi bien à la dessiccation qu'à une humidité prolongée. Ces espèces montrent des possibilités d'adaptation à tous les milieux plutôt remarquables. Ainsi, en ville, elles occupent ce que l'un d'entre nous (YS) appelle les aires tichoétique, chomatique et dendronique.

On peut poser le problème d'une autre façon : vers quel pourcentage d'humidité un Tardigrade pourrait-il *garder sa forme et son activité sans être immergé dans l'eau* et, donc, en développant une respiration tégumentaire aérienne ? Ceci est d'une grande importance parce que dans ces conditions une respiration cutanée stricte doit se mettre en fonction.

CONCLUSION

La zone de confort hydrique de la majorité des espèces continentales de Tardigrades se situe au cours de la première phase d'évaporation, bien avant le point de flétrissement permanent (deuxième phase d'évaporation) qui peut être un seuil pour déclencher l'entrée en cryptobiose. Ainsi les Tardigrades se trouvent abrités dans des cavités où règne de l'air ambiant à saturation (100% HR) et où l'eau liquide est accessible sans courir le risque de se déshydrater (exemple des Lichens). Cette situation correspond bien à la première phase d'évaporation.

D'autres espèces hétérohydrobiontes pourraient bien conforter le concept de porosphère appliqué aux Tardigrades selon lequel parmi les espèces continentales se manifeste *une tendance marquée vers une respiration tégumentaire aérienne*, tendance que ce groupe animal montrerait à se libérer progressivement de l'eau libre dite de gravité ou en tout cas d'un excès d'eau, de manifester une respiration cutanée dans un milieu à l'hygrométrie proche de la saturation pour ne pas subir les déperditions d'eau corporelle par évapo-transpiration. À ce titre, ils pourraient s'affranchir, provisoirement et exceptionnellement, de l'eau libre qui forme l'hydrosphère et on pourrait les désigner *comme espèces terrestres aériennes* bénéficiant des propriétés thermodynamiques des corps poreux qui les abritent.

Si l'on admet la possibilité d'une respiration aérienne chez les Tardigrades, il faut sans doute considérer que les espèces concernées n'en bénéficient pas en permanence et que, peut-être même, elle reste exceptionnelle. D'autre part il n'est pas impossible que toutes les espèces de Tardigrades, de façon temporaire et très provisoire, en bénéficient.

Ainsi, beaucoup d'espèces de Tardigrades révèlent une propension à être hygrophiles. Au cours de l'évolution ce groupe continental tend vers une libération progressive de l'hydrosphère.

10 - SÉMÉRIA, 2001.

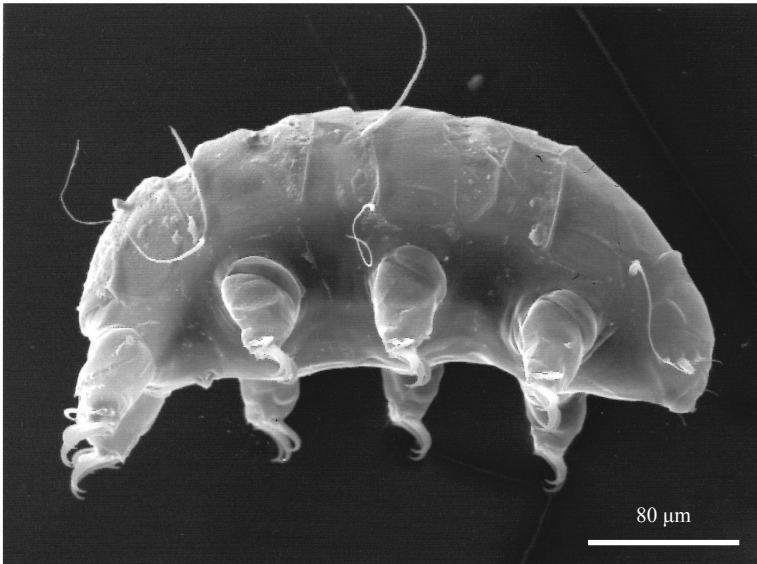


Figure 4. *Echiniscus trisetosus* Cuénot (cl. Bertolani).



Figure 5. *Echiniscus bisetosus* Heinis (cl. Bertolani).

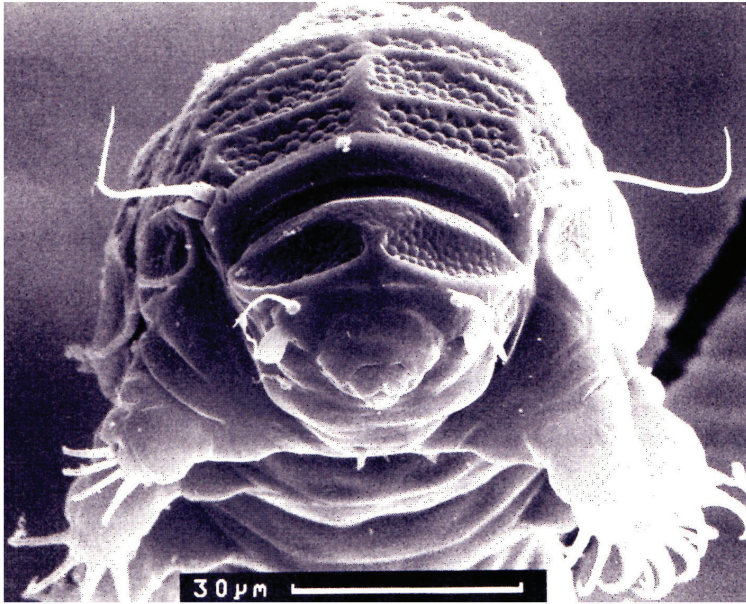


Figure 6. *Echiniscus tessellatus* Dastych (cl. H. Dastych).

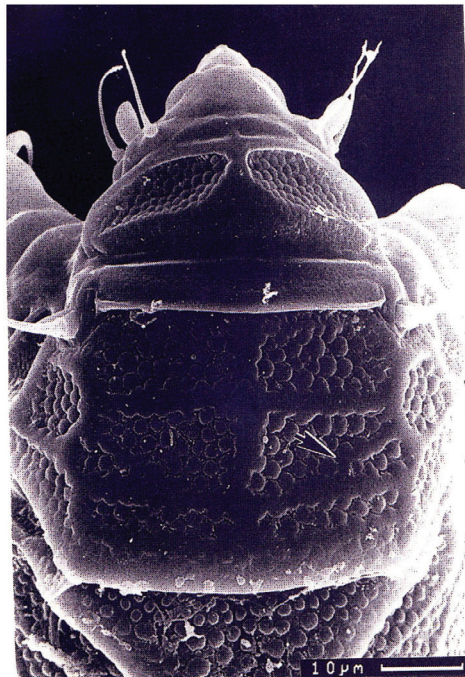


Figure 7. *Echiniscus tessellatus* Dastych (cl. H. Dastych).



Figure 8. *Pseudobiotus megalonyx* (Thulin) (cl. Bertolani).

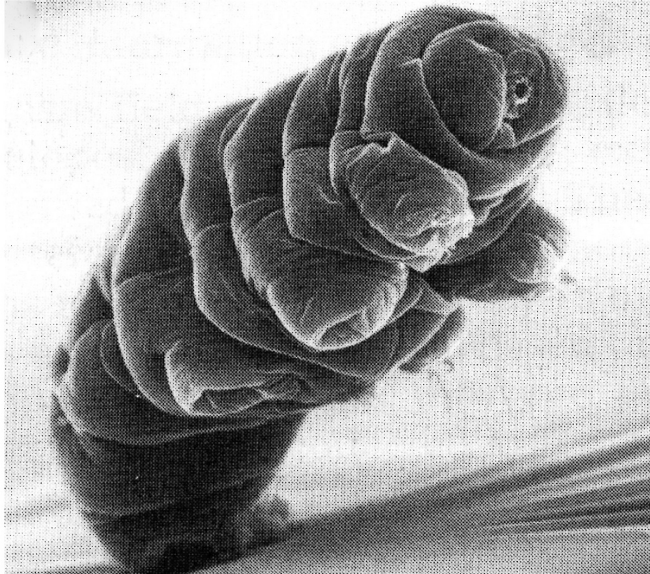


Figure 9. *Macrobiotus xerophilus* Dastych (cl. H. Dastych).

Toutes les espèces de Tardigrades les plus communes passent indifféremment des conditions de vie aquatiques aux conditions de vie terrestres aériennes et montrent une disposition évidente à s'adapter à ces deux situations. En développant cette double stratégie adaptative les espèces continentales de Tardigrades peuvent être qualifiées d'espèces amphibiennes bénéficiant de la dynamique de l'eau dans la porosphère. Les espèces du phylum des Tardigrades sont non seulement capables d'entrer en cryptobiose ou anahydrobiose en inhibant leur métabolisme, mais ont la capacité de respirer dans l'eau et dans l'air en pratiquant l'amphibiose, comme de nombreuses espèces végétales et animales.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- COOPER K.W. 1964. The first fossil tardigrade : *Beom leggi* Cooper from the cretaceous amber. *Psyche*, 71: 41-48.
- SÉMÉRIA Y., 2001. Les Tardigrades des surfaces passantes de la ville de Nice. Recherches sur la faune des Tardigrades urbains et suburbains de la ville de Nice. *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, 71(6) : 244-250.
- SÉMÉRIA Y., 2003. Tardigrades continentaux oligohydrobiontes et hétérohydrobiontes. *Faune de France*, 87 : 1-293.
- VANNIER G., 1970. Réactions des microarthropodes aux variations de l'état hydrique du sol. Techniques relatives à l'extraction des arthropodes du sol. *Editions du CNRS*, Paris, 319 p.
- VANNIER G., 1973. Originalité des conditions de vie dans le sol due à la présence d'eau : importance thermodynamique et biologique de la Porosphère. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique*, 1A : 157-167.
- VANNIER G., 1978. La résistance à la dessiccation chez les premiers arthropodes terrestres. *Bull. Soc. Ecophysio*. 3(1) : 13-42.
- VANNIER G., 1983. The importance of ecophysiology for both biotic and abiotic studies of the soil. In: *New trends in soil biology*, Ph.Lebrun *et al.* eds, Ottignies, Louvain-la-Neuve, Dieu-Brichart: 289-314.
- VANNIER G., 1987. The Porosphere as an ecological medium emphasized in Professor Ghilavov's work on soil animal adaptations. *Biol. Fertil. Soils*, 3: 39-44.
- VANNIER G., 2000. Importance des propriétés thermodynamiques du sol sensu lato dans l'évolution des espèces d'invertébrés. Chapitre 3. In : *Les invertébrés dans l'écosystème forestier, expression, fonction, gestion de la diversité*. P. Arpin dir. et coord., MNHM- Les dossiers forestiers, n°9, 224 p.



SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON

Siège social : 33, rue Bossuet, F-69006 LYON

Tél. et fax : +33 (0)4 78 52 14 33

<http://www.linneenne-lyon.org> — email : secretariat@linneenne-lyon.org

Groupe de Roanne : Maison des anciens combattants, 18, rue de Cadore, F-42300 ROANNE

Rédaction : Marie-Claire PIGNAL – Directeur de publication : Gérard KECK

Conception graphique de couverture : Nicolas VAN VOOREN



Tome 89 Fascicule 1-2 Janvier - Février 2020

SOMMAIRE

- Christians J.F. – *Dryopteris tyrrenna* Fraser-Jenk. & Reichst. (Dryopteridaceae)
dans le département de l'Ardèche (France) : historique, inventaire et bilan
des stations connues 5-26
- Séméria Y. & Vannier G. – Les espèces continentales du phylum Tardigrada
dans leurs rapports avec la porosphère. De la respiration aquatique
à la respiration aérienne 27-38

Couverture : Falaise d'orgues basaltiques de la vallée du Lignon, biotope naturel de
Dryopteris tyrrenna et *Dryopteris xilunensis*. Fabras, Ardèche, 19 septembre 2016
(cliché Jean-François Christians).

CONTENTS

- Christians J.F. – *Dryopteris tyrrenna* Fraser-Jenk. & Reichst. (Dryopteridaceae)
in the Ardèche department (France): history, inventory and review
of the known localities 5-26
- Séméria Y. & Vannier G. – Continental species of the Tardigrada phylum
in their relationships with the porosphere. From aquatic respiration
to aerial respiration 27-38

Prix 10 euros

ISSN 2554-5280 – N° d'inscription à la CPPAP : 0724G85671

Imprimé par Imprimerie Brailly, 69564 Saint-Genis-Laval Cedex

Imprimé en France • Dépôt légal : décembre 2019

Copyright © 2020 SLL. Tous droits réservés pour tous pays sauf accord préalable.