

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA

FACULTAD DE CIENCIAS, BIOLOGÍA



T E S I S

“DIVERSIDAD DE TARDÍGRADOS ASOCIADOS A BRIOFITAS Y  
LÍQUENES DE ENSENADA, BAJA CALIFORNIA”

Que para obtener el título de

BIÓLOGA

PRESENTA

Esther Elena Reyes Acosta

DIRECTORA DE TESIS

Dra. Patricia Guadalupe Núñez Pérez

Ensenada, B. C.

Noviembre de 2024.



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA  
FACULTAD DE CIENCIAS, CAMPUS ENSENADA.



DIVERSIDAD DE TARDÍGRADOS ASOCIADOS A BRIOFITAS Y  
LÍQUENES DE ENSENADA, BAJA CALIFORNIA

TESIS

PARA CUBRIR LOS REQUISITOS NECESARIOS PARA OBTENER EL  
TÍTULO DE BIÓLOGA

PRESENTA  
ESTHER ELENA REYES ACOSTA  
351647

A quien el Comité de Tesis autoriza el trabajo terminal y de acuerdo con el  
Art. 19 del R.G.E.P.E.P, emite los siguientes votos aprobatorios mediante rubrica:

---

DRA. PATRICIA GUADALUPE NÚÑEZ PÉREZ  
DIRECTOR

---

DRA. MANET ESTEFANÍA PEÑA SALINAS  
SINODAL

---

DR. ANDRÉS MARTÍNEZ AQUINO  
SINODAL

**“Por la Realización Plena del Ser”**

### III.- Resumen

Resumen de la tesis de Esther Elena Reyes Acosta presentada como requisito parcial para la obtención de la Licenciatura en Biología. Ensenada, Baja California, México. Noviembre de 2024. DIVERSIDAD DE TARDÍGRADOS ASOCIADOS A BRIOFITAS Y LÍQUENES DE ENSENADA, BAJA CALIFORNIA .

Este estudio examina la diversidad de tardígrados y briofitas en áreas semiurbanas de Ensenada, Baja California, México, mediante el muestreo en tres localidades: Chapultepec, Cañón Doña Petra y San Carlos. Se recolectaron un total de 52 muestras, de las cuales 65% fueron musgo, 29% de líquenes y 6% mixtas. Se identificaron 116 tardígrados, con una distribución significativa entre cuatro géneros: *Macrobiotus* (60%), *Paramacrobiotus* (38%), *Milnesium* (2%) y *Echiniscus* (1%). En la zona de Chapultepec, *Paramacrobiotus richtersi* dominó con el 60% de los especímenes, mientras que en Cañón Doña Petra y San Carlos, *Macrobiotus hufelandi* fue la especie predominante con 76% y 80%, respectivamente. Estos hallazgos destacan la capacidad de estas especies para adaptarse a ambientes con influencia antropogénica. El análisis de la diversidad mediante el índice de Shannon Weaver mostró que Chapultepec tenía la mayor diversidad de tardígrados, lo que sugiere la necesidad de más estudios para comprender mejor la distribución y ecología de estos organismos de la región. Este trabajo también documentó nuevos registros para Baja California, con la identificación de dos especies, *Macrobiotus hufelandi* y *Paramacrobiotus richtersi* y dos géneros, *Echiniscus* y *Milnesium*. Estos resultados contribuyen al conocimiento de la biodiversidad de tardígrados en la región, particularmente en zonas semiurbanas donde la actividad humana podría influir en su distribución.

Palabras clave: Tardígrados, Diversidad, Briofitas, Ensenada.

#### **IV.- Agradecimientos**

A mis padres, José Alfredo y Alma Leticia, mi mayor ejemplo en esta vida: gracias por estar siempre conmigo, por enseñarme a ser responsable a poner esfuerzo, pasión y creatividad en todo lo que haga, por enseñarme el valor de la familia, por creer en mí y en mis sueños, por acompañarme en mis estudios y en cualquier momento de la vida. No me alcanzan las palabras para expresar mi eterna gratitud por ustedes, los amo.

A mi hermana Alma (mi beba), gracias por acompañarme en los muestreos para mi tesis (ensuciarte conmigo en lugares llenos de tierra y telarañas), por asistir a pláticas de divulgación, por las noches de ciencias y las noches de estrellas que disfrutamos juntas, por motivarme cuando quería rendirme, por escuchar mis charlas sobre tardígrados. Gracias por hacerme la hermana mayor más feliz de todas.

A mis hermanos Jorge y Alejandra, gracias por apoyarme en mis mejores y peores momentos, por asistir a los eventos de divulgación, por interesarse y escuchar las miles de veces que les hablé de los tardígrados, por ser mis cómplices de aventuras. Gracias por ser tan diferentes a mí y por aguantar tantas cosas, de verdad que he aprendido tanto de ustedes que hasta podría escribir otra tesis, los amo.

A la Dra. Patricia Núñez, mi asesora de tesis y profesora, gracias por apoyarme, por compartir sus conocimientos cada día acerca de las maravillas del mundo de la Astrobiología, por preocuparse por mí cuando hacíamos los muestreos, por considerarme su tesista (un gran honor) y por compartir su pasión por la ciencia. Gracias por confiar en mí.

Al Dr. Roberto Vázquez y a la Dra. Manet Peña, gracias por ser grandes maestros, por enseñarme que los pequeños detalles son tan importantes como el conocimiento y que la ciencia puede ser divertida y seria al mismo tiempo. Gracias por tener mucha paciencia conmigo y por seguir siendo grandes ejemplos en la ciencia. Algo más "this is the way".

A mis compañeros del Laboratorio de Astrobiología Yosira (soulmate tardigradóloga), Atenas (Beba), Jaen (Piña), Berny, Patricio, Andy, Alexis, Greda, Ruben y Carlos por acompañarme en este camino Astrobiológico, permitirme llamarlos amigos, ser inspiración, compartir tantos buenos y divertidos momentos. Han dejado un gran impacto en mí, espero seguir viéndolos crecer y colaborar en el futuro cercano.

A mis personas favoritas América, Josué, Jorge y Saúl, personalidades totalmente diferentes entre sí que me fascinan. Gracias por ser un ejemplo de magia en la vida, porque sus consejos, abrazos, historias de vida son inspiración para mí. Llenan mi corazón con amor incondicional, quédense conmigo toda la vida si es posible.

A mis amigos de la universidad Maria, Valeria, Mario, Metz, Alan, Jaidy, Stivi, Naomi, Jenni y Ailecita (Shhhhorty fest) los aprecio demasiado. Gracias por pasar conmigo desveladas, prácticas de campo, finales de semestre, fiestas, una pandemia, miles de historias más. Son gran parte de mi crecimiento como profesional y persona, los quiero y espero verlos crecer también.

A mis amigos Mariel, Maureen y Arturo, gracias por compartir conmigo la cotidianidad, los chismes, el tiempo, las lloraditas existenciales, el ramen, los quiero.

A Stray Kids, TOMORROW X TOGETHER, BTS y TWICE por sacar rolones que me mantuvieron despierta en las noches de desvelos, a Leyendas Legendarias porque acabé su podcast tomando medidas y contando tardígrados hasta tarde.

## V.- Índice

### a) Contenido

II.- APROBACIÓN .....	2
III.- RESUMEN.....	3
IV.- AGRADECIMIENTOS .....	4
V.- ÍNDICE .....	6
A) CONTENIDO.....	6
B) FIGURAS.....	7
C) TABLAS.....	11
1.- INTRODUCCIÓN.....	11
2.- HIPÓTESIS.....	13
3.- OBJETIVOS .....	13
4.- ANTECEDENTES.....	13
4.1 <i>Aspectos biológicos generales</i> .....	13
4.1.1.- Evolución y taxonomía .....	13
4.1.2.- Caracteres morfológicos .....	18
4.1.3.- Sistemas internos .....	23
4.1.4.- Cutícula.....	25
4.1.5.- Aparato bucofaríngeo .....	26
4.1.6.- Garras.....	27
4.1.7.- Ciclo de vida .....	29
4.1.8.- Ecología y Evolución.....	31
4.2.- <i>Criptobiosis</i> .....	32
4.3.- <i>Habitats</i> .....	33
4.3.1.- Briofitas y líquenes .....	33
4.4.- <i>Tardígrados en Astrobiología, Biotecnología y Biomedicina</i> .....	34
4.5.- <i>Registros de diversidad tardígrada en México</i> .....	36
5.- ÁREA GEOGRÁFICA DE ESTUDIOS .....	38
6.- METODOLOGÍA.....	40
6.1.- <i>Metodología del muestreo</i> .....	40

6.2.- Extracción y fijación.....	40
6.3.- Fotografías y mediciones. ....	41
6.4.- Microscopia de Barrido .....	41
6.5.- Índice de Shannon Weaver .....	42
7.- RESULTADOS.....	42
7.1.- Descripción de géneros. ....	42
7.1.1.- <i>Macrobiotus hufelandi</i> .....	42
7.1.2.- <i>Paramacrobiotus richtersi</i> .....	45
7.1.3.- <i>Echiniscus</i> sp.....	48
7.1.4.- <i>Milnesium</i> sp. ....	50
7.2.- Descripción de Huevos.....	52
7.4.- Diversidad de tardígrados.....	55
7.5.- Índice de Shannon .....	56
7.6.- Diversidad de briofitas y líquenes .....	56
8.-DISCUSIÓN .....	58
8.1.- Diversidad de tardígrados.....	58
8.2.- Microscopía de barrido.....	61
8.3.- Diversidad de briofitas y líquenes.....	62
9.- CONCLUSIONES .....	64
10.- REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	66

## **b) Figuras.**

Figura 1.- Resumen filogenético y temporal del registro fósil de los tardígrados de Mapalo <i>et al.</i> , 2021.....	14
Figura 2.- Phylum Tardigrada (Clases y Órdenes) adaptada de Nelson <i>et al.</i> , 2018.....	15
Figura 3.- Clase Heterotardigrada: 2 órdenes, 12 familias, 11 subfamilias y 73 géneros, adaptado de Degma y Guidetti, 2023.....	16
Figura 4.- Clase Eutardigrada: 2 órdenes, 14 familias, 7 subfamilias y 74 géneros, adaptado de Guidetti y Degma, 2023.....	17

Figura 5.- Esquema externo Heterotardigrada ( <i>Echiniscus</i> ) modificado de Meier <i>et al.</i> , 2019.....	19
Figura 6.- Eutardigrada ( <i>Macrobiotus</i> ) modificado de Meier <i>et al.</i> , 2019.....	20
Figura 7.- Mesotardigrada ( <i>Thermozodium</i> ) modificado de Rahm 1937.....	21
Figura 8.- A) Esquema aparato bucofaríngeo de clase Eutardigrada. Diversidad de tubos bucofaríngeos. Heterotardigrada; B) <i>Echiniscus</i> ; C) <i>Pseudoechiniscus</i> ; D) <i>Carphania</i> ; Eutardigrada; E) <i>Diphascos</i> ; F) <i>Macrobiotus</i> ; G) <i>Pseudobiotus</i> ; H) <i>Isohypsibius</i> ; I) <i>Parascon</i> ; J) <i>Eohypsibius</i> ; K) <i>Astatumen</i> ; L) <i>Insuertifurca</i> ; M) <i>Biserovus</i> (Modificado de Nelson, 2018).....	26
Figura 9.- A) Diagrama representativo garra clase Eutardigrada; B) Diagrama representativo garra de Heterotardigrado; C) <i>Carphania</i> ; D) <i>Tenuibiotus</i> ; E) <i>Thulinus</i> ; F) <i>Isohypsibius</i> ; G) <i>Calohypsibius</i> ; H) <i>Bertolanius</i> ; I) <i>Hypsibius</i> ; J) <i>Tenuibiotus</i> ; K) <i>Dactylobiotus</i> ; L) <i>Murrayon</i> , M) <i>Macrobiotus</i> ; N) <i>Microhypsibius</i> (Modificado de Nelson, 2018).....	27
Figura 10.- Ciclo de vida en condiciones favorables y adversas de tardígrados.....	29
Figura 11.- Mapa república Mexicana mostrando la diversidad de tardígrados (géneros) 1911-2023 por estados en amarillo y en rosa el estado de Baja California. Mapa de puntos de muestreo en Ensenada Baja California, Chapultepec, Cañón Doña Petra, San Carlos..	37
Figura 12.- <i>Macrobiotus hufelandi</i> , A) vista dorsal, B) Aparato bucofaríngeo y C) garras tipo <i>hufelandi</i> .....	43
Figura 13.- <i>Paramacrobiotus richtersi</i> A) vista dorsal, B) Aparato bucofaríngeo y C) garras tipo <i>richtersi</i> .....	45

Figura 14.- <i>Echiniscus</i> sp, A) vista dorsal, B) garras tipo <i>Echiniscus</i> C) garras y cirros carateristicos de del genero <i>Echicniscus</i> , parte apical del tardígrado.....	48
Figura 15.- <i>Milnesium</i> sp, A) vista dorsal, B) Aparato bucofaríngeo tipo <i>Milnesium</i> C) garras tipo <i>Milnesium</i> .....	50
Figura 16.- Huevos de la zona de Chapultepec, procesos en forma de burbuja tipo <i>Ramazzottius</i> sp. (A y A3), procesos en forma de cono con terminación en filamento y <i>Paramacrobotus</i> sp. (B, B1, B2, B3, B4 y B5).....	51
Figura 17.- Huevos de la zona de San Carlos, procesos en forma de cono (C, C1, C2, C3 y C4), procesos en forma de cono ancho afilado. <i>Paramacrobotus richtersi</i> (D, D1,D2, D3 y D4).....	52
Figura 18.- Huevo encontrado en la zona de San Carlos, con procesos en forma de conos ramificados tipo <i>Macrobotus hufeladi</i> (E, E1, E2, E3, E4, E5, E6).....	53
Figura 19.- Microscopía de barrido: (1) y (2) fotografía a 100 y 40 micras de un tardígrado en vertical; se observan estructuras como las garras (A) y (B). Se observa un total de 10 lamelas en sección apical del tubo bucofaríngeo exterior (C) y (D).....	53
Figura 20.- Diversidad de tardígrados (Chapultepec, Cañón Doña Petra y San Carlos), <i>Macrobotus</i> , <i>Paramacrobotus</i> , <i>Milnesium</i> , <i>Echiniscus</i> , se encontraron un total de 116 tardígrados, <i>Macrobotus</i> (70 especímenes conforman el 60%), <i>Paramacrobotus</i> (43 especímenes conforman el 38%), <i>Milnesium</i> (2 especímenes conforman el 2%), <i>Echiniscus</i> (1 espécimen conforma el 1%).....	54
Figura 21.- Diversidad por zona de muestreo (Chapultepec, Cañón Doña Petra y San Carlos) 4 géneros diferentes de tardígrados, en el área de Chapultepec se encontraron 21 especímenes identificados como <i>Macrobotus</i> (38%), 33 especímenes <i>Paramacrobotus</i>	

(60%), 1 espécimen Milnesium (2%), en la zona de Cañón Doña Petra se encontraron 13 especímenes de Macrobiotus (76%), 3 Paramacrobiotus (18%) y 1 Milnesium (6%), por último en el área de San Carlos se encontraron 36 especímenes de Macrobiotus (80%), 8 especímenes de Paramacrobiotus (18%) y 1 espécimen de Echiniscus (2%)...54

Figura 22.- Gráfica de abundancia comparando el índice de Shannon en las tres zonas de muestreo, Chapultepec: 0.96, Cañón Doña Petra: 0.67, San Carlos: 0.54.....55

Figura 23.- Abundancia de muestras registradas, musgo, liquen y mixto, se tomaron un total de 52 muestras de las 3 localidades diferentes (Chapultepec, San Carlos, Cañón Doña Petra), 34 muestras (65%) correspondían a musgo, 15 muestras (29 %) liquen y 3 muestras (6%) consistían en una combinación de liquen y musgo fue nombrada como mixto.....55

Figura 24.- Abundancia de muestras recolectadas dentro de las tres zonas de muestreo (52 muestras), 34 son del área de Chapultepec 23 de musgo (68%), 11 de liquen (32%), en el área del Cañón Doña Petra se tomaron 9 muestras que se limitaron a ser de musgo (100%), mientras que en la zona de San Carlos se tomaron 9 muestras, 2 de musgo (22%), 4 de liquen (45%) y 3 mixtas (33%) que consisten en una combinación de las muestras anteriores que no pudieron ser separadas para su revisión.....56

Figura 25.- Diversidad por zona de muestreo (Chapultepec, Cañón Doña Petra y San Carlos) 5 especies diferentes 2 de líquenes y 3 de musgo, en la zona de Chapultepec se encontraron 11 especímenes de *Hypogymnia physodes* (32%), 1 de *Tortula muralis* (3%), 4 especímenes de *Thuidium robustum* (12%), 18 de *Syntrichia ruralis* y 1 espécimen de *Xanthoparmelia cumberlandia*, en la zona de Cañón Doña Petra se encontraron 7 especímenes de *Thuidium robustum* (78%) y 2 de *Syntrichia ruralis* (22%) por último en el área de San Carlos se encontraron 4 especímenes de *Xanthoparmelia cumberlandia* (45%), 2 de *Thuidium robustum* (22%) y 3 de Mixto (33%).....56

Figura 26.- Porcentaje de muestras con tardígrados en diferentes zonas muestras de Liquen Con Tardígrados (LCT), Liquen Sin Tardígrados (LST), Musgo Con Tardígrados (MCT), Musgo Sin Tardígrados (MST), Mixto (M). Chapultepec (34); LCT 15% (5), LST 15% (5), MCT 35% (12), MST 35% (12). Cañón Doña Petra (9), MCT (4) 44%, MST (5) 56%. San Carlos (9), LCT (4) 44%, MST (2) 22%, M (3) 33%. En total el 59% (25/42) de las muestras colectadas presentaron tardígrados.....57

### c) Tablas.

Tabla 1.- Caracteres morfológicos por clase modificada de Rham 1937; Meier, *et al*, 2019.....18

Tabla 2.- Registro de géneros en diferentes estados de la república mexicana; en azul géneros marinos, en negro generos limnoterrestres.....36

Tabla 3.- Fechas de muestreo, zona, tipo de muestra y coordenadas geográficas, 52 muestras, 35 Chapultepec, 9 Cañón Doña Petra, 9 San Carlos. ....38

Tabla 4.- Parámetros de identificación morfológica Parachela/Macrobiotus.....43

Tabla 5.- Parámetros de identificación morfológica Parachela/Paramacrobiotus.....46

## 1.- Introducción

Los tardígrados son un grupo de animales microinvertebrados cuyo tamaño oscila entre las 50 - 1200  $\mu\text{m}$ ; son organismos hidrofílicos, con cuatro pares de patas, poseen una cutícula que los protege y permite la locomoción (Nelson *et al.*, 2018). Se considera una especie cosmopolita, ya que se han encontrado un poco más de 1400 especies alrededor del mundo hasta el día de hoy (Degma y Guidetti, 2023).

Han logrado sobrevivir y adaptarse a casi cualquier sustrato que le proporcione humedad tanto en microhabitats terrestres (musgos, líquenes, hojarasca), cuerpos de agua

dulce (pozas, lagos, crionitas) y marinos (zona de intermareales, océanos, fondo marino) etc (Guil *et al.*, 2009; Neher *et al.*, 2009; Glime, 2017; Nelson *et al.*, 2015 - 2018; Zawierucha *et al.*, 2019; Robertson *et al.*, 2020; Muñoz-Li *et al.*, 2021). Cada uno de estos organismos tiene características y adaptaciones que le permiten sobrevivir en estos ambientes tan diferentes entre sí, es por estos mecanismos particulares que son considerados como un organismo poliextremófilo cosmopolita (Rebecchi, Boschetti & Nelson, 2020).

La diversidad de tardígrados en México comenzó a ser estudiada en 1911 (Heinis, 1911) y actualmente se tiene un total de 87 especies registradas en 25 estados de la república Mexicana (León *et al.*, 2018; Moreno *et al.*, 2020; Dueñas *et al.*, 2020; Núñez *et al.*, 2021; García *et al.*, 2022; Parada-Espinoza *et al.*, 2022; Dueñas *et al.*, 2024). En el estado de Baja California se cuenta con dos nuevos registros (*Echiniscus blumi* y *Echiniscus becki*), dentro del Parque Nacional San Pedro Mártir por la Dra. Patricia G. Nuñez y colaboradores (P.G. Núñez *et al.*, 2021).

Con base en los escasos registros previamente mencionados en Baja California, se ha propuesto el primer estudio de la diversidad de tardígrados y briofitas en áreas semiurbanas dentro de la ciudad de Ensenada, B.C. Este tipo de investigaciones resultan imprescindibles para comprender mejor la ecología urbana y sus impactos en la biodiversidad local. El muestreo fue aleatorio en tres zonas específicas: Chapultepec, Cañón Doña Petra y San Carlos, con el objetivo de caracterizar nuevos registros a nivel de especie en dichas áreas (Fig.11). Es importante destacar que este estudio representó el primer muestreo dedicado a la búsqueda y recolección de musgos con el objetivo de identificar tardígrados. Por lo tanto, existen áreas de Ensenada que aún no han sido exploradas o registradas como posibles sitios de estudio.

## **2.- Hipótesis**

2.1.- Se plantea que en la zona urbana de Ensenada, Baja California, una región hasta ahora poco estudiada en términos de biodiversidad de tardígrados y caracterizada por un clima seco templado, existe una diversidad significativa de estos microorganismos. Dada su ubicación costera y la abundancia de líquenes y musgos en el entorno, se espera hallar una notable diversidad de especies de tardígrados asociadas a estos hábitats.

## **3.- Objetivos**

Describir la diversidad taxonómica de especies asociadas a diferentes sustratos, encontrados en zonas urbanas de Ensenada, Baja California, México.

Objetivos Específicos:

- 3.1 Colecta de muestras. Colectar muestras de musgos y líquenes en diferentes puntos de la ciudad y lugares de interés para la extracción de tardígrados.
- 3.2 Caracterización de especímenes. Realizar el montaje y la observación al microscopio, identificar los especímenes morfológicamente; y cultivar las diferentes especies extraídas para la extracción de huevos.
- 3.3 Análisis de datos. Realizar tablas y mapas con la descripción geográfica en el caso de cada especie. Preparar los datos para el registro internacional.

## **4.- Antecedentes**

### **4.1 Aspectos biológicos generales**

#### **4.1.1.- Evolución y taxonomía**

El origen evolutivo de los tardígrados está respaldado por registros fósiles clave que ofrecen una visión de su antigua diversidad. Tres especies fósiles destacan por su

importancia en la reconstrucción de esta historia: *Milnesium swolensky*, *Beorn leggi* y *Paradoryphoribius chronocaribbeus*.

*Milnesium swolensky* es el fósil más antiguo registrado en el Terreneuviense (541 millones de años). Esta especie presenta rasgos distintivos que la vinculan con la familia Milnesiidae, como la presencia de garras, estructuras sensoriales y cuticulares, características que han permanecido prácticamente inalteradas por al menos 92 millones de años. Estos detalles morfológicos indican la notable estabilidad evolutiva de este grupo.

En contraste, *Beorn leggi*, un fósil del Campaniense (83 millones de años), se asocia con la familia Macrobiotoidea. Aunque más reciente que *Milnesium swolensky*, comparte varios rasgos morfológicos que sugieren una evolución divergente dentro de los tardígrados (Jørgensen *et al.*, 2018; Mapalo *et al.*, 2021).

Por último, *Paradoryphoribius chronocaribbeus*, que data del Mioceno (16 millones de años), aporta información sobre la familia Isohypsibioidea, completando el registro fósil de los tardígrados con una muestra de su diversidad más reciente.

La evolución de este filo también ha generado discusiones sobre su origen común. Guidetti y Bertolani (2018) propusieron la hipótesis de un ancestro compartido denominado "Orsten", que habría existido en el Precámbrico y del cual surgieron las clases Eutardigrada y Heterotardigrada (Mapalo *et al.*, 2021). Este ancestro primitivo habría sido fundamental en la radiación adaptativa de los tardígrados, permitiendo su diversificación a lo largo de millones de años.

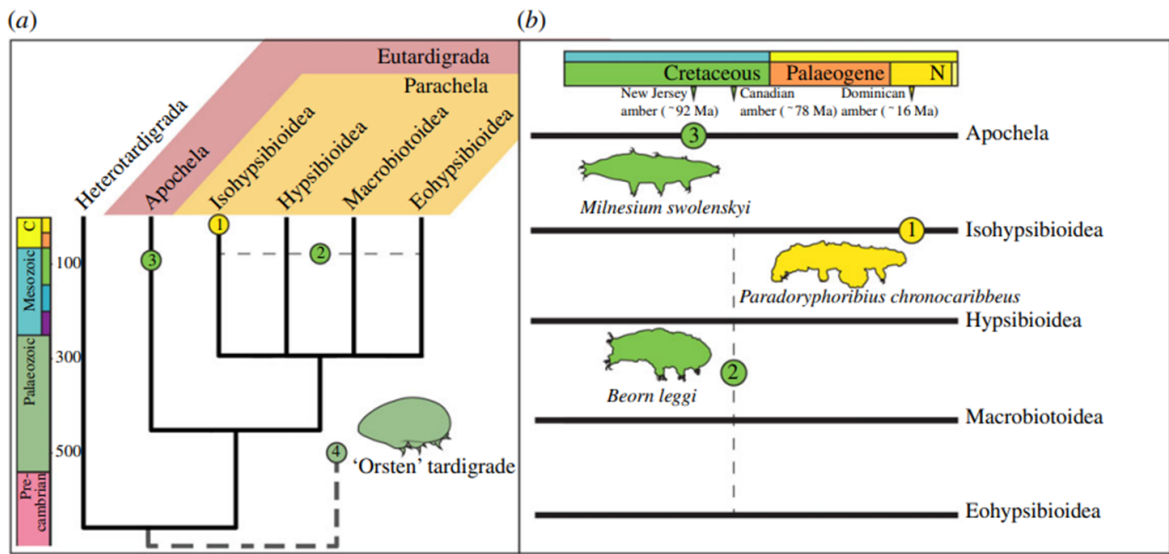


Figura 1.- Resumen filogenético y temporal del registro fósil de los tardígrados de Mapalo *et al.*, 2021.

(a) Filogenia del phylum Tardigrada. "Orsten" de la Formación Kuonamka del Cámbrico medio en Siberia es descrito por Guidetti y Bertolani (2018), como una hipótesis actual del grupo primitivo más reciente de los tardígrados. (b) Registro fósil de Eutardigrada. (1) *Paradoryphoribius chronocaribbeus* encontrado en ámbar dominicano del Mioceno (16 Ma). (2) *Beorn leggi*, dentro del ámbar del Campaniense (83 Ma) en Grassy Lake. La línea punteada indica incertidumbre en la ubicación del orden. (3) *Milnesium swolenskyi* dentro de ámbar del Terreneuviense (541 Ma) Raritan, Nueva Jersey. Imagen y pie de imagen modificada de Mapalo *et al.*, (2021).

En las primeras clasificaciones taxonómicas los tardígrados pertenecían dentro del phylum Panarthropoda, pero en la actualidad pertenecen a su propio phylum "Tardigrada" (Vicente & Bertolani, 2013; Martin *et al.*, 2017). Estas clasificaciones taxonómicas se han llevado a cabo con la técnica de tipificación multilocus de secuencias con 18S, rRNA subunidad pequeña y 28S rRNA subunidad grande, ambos componentes asociados al ADN ribosómico (Guidetti *et al.*, 2022; Morek *et al.*, 2020).

El phylum tardigrada se divide en tres clases (Fig. 2): Heterotardigrada, Eutardigrada y Mesotardigrada. El phylum Tardigrada contiene un listado reciente de 33 familias, 159 géneros, 1464 especies y 21 subespecies (Fig. 3 y 4; Rahm 1937; Guidetti & Bertolani, 2005; Jorgensen *et al.*, 2018; Guil *et al.*, 2022; Degma & Guidetti, 2023).

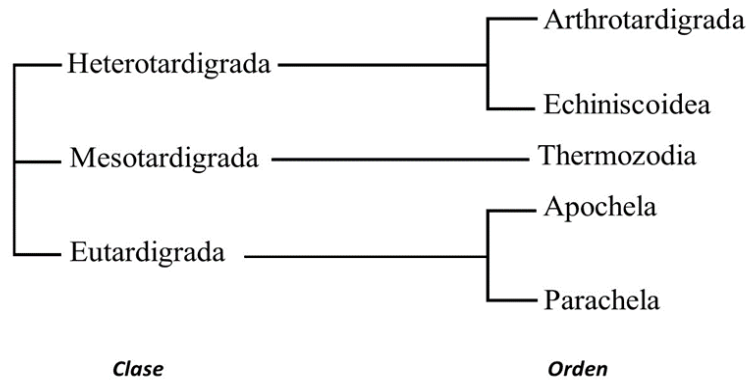
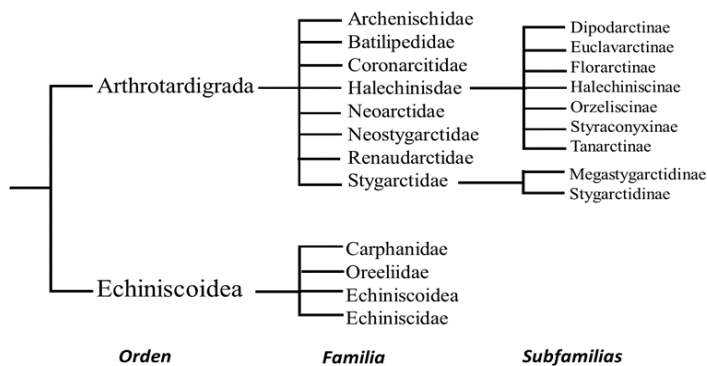


Figura 2.- Phylum Tardigrada (Clases y Órdenes) adaptada de Nelson *et al.*, 2018.

Heterotardigrada (Fig.3): Actualmente, esta clase se compone de 2 órdenes, Arthrotardigrada y Echiniscoidea, que se dividen en 12 familias, 11 subfamilias y un total de 73 géneros. La segunda Clase Eutardigrada (Fig. 4): La clase Eutardigrada también se divide en 2 órdenes. Apochela y Parachela, incluyendo 14 familias, 7 subfamilias y un total de 74 géneros, Por otro lado, la clase Mesotardigrada tiene un único orden conocido, Thermozodia, una sola familia llamada Thermozodiidae y un género único denominado Thermozodium. Es importante destacar que Thermozodia carece de investigaciones recientes y no se utiliza en análisis de filogenia molecular (Degma *et al.*, 2016; Nelson *et al.*, 2018; Leon-Espinosa, 2018; Sec *et al.*, 2021; Parada-Espinoza, 2022; Degma y Guidetti, 2023).

### Heterotardigrada





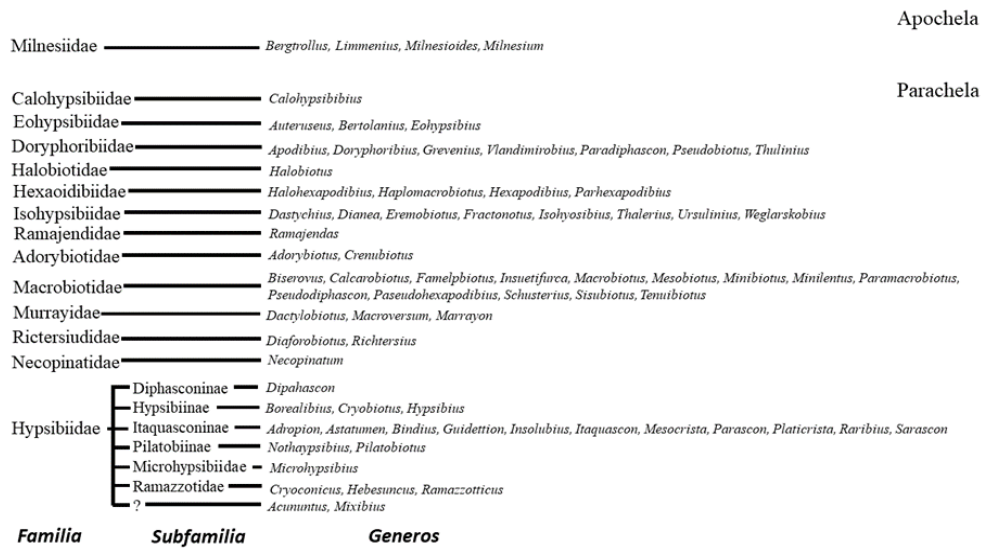


Figura 4.- Clase Eutardigrada: 2 órdenes, 14 familias, 7 subfamilias y 74 géneros, adaptado de Guidetti y Degma, 2023.

#### 4.1.2.- Caracteres morfológicos

El phylum Tardigrada es descrito dentro de los microinvertebrados, ya que su tamaño entra en un intervalo de 50-1200 µm. Presenta una morfología cilíndrica bilateral simétrica: está conformado por cinco pseudo segmentos distinguidos, los cuales se conocen como; segmento de cabeza, tres segmentos de tronco y un segmento caudal, cada uno de éstos presenta extremidades lobo podales cortas y abultadas que terminan en garras, dedos o discos adhesivos (Marley *et al.*, 2011; Nelson *et al.*, 2018).

La morfología externa consiste principalmente en una cutícula con placas/poros o lisa/delgada, cuatro pares de garras que pueden presentar variaciones morfológicas adaptándose al entorno donde habitan, (Fig. 5, 6 y 7), presencia o ausencia de cirros y estructuras fotorreceptoras de diferentes coloraciones (Tabla. 1; Fig. 6; Meier *et al.*, 2019).

Para la clase Heterotardigrada presentan características morfológicas particulares como una cutícula engrosada dividida en placas y órganos sensoriales como los cirros o papila, cuatro garras por extremidad. Por otro lado los Eutardígrados son recubiertos por una cutícula delgada, ausencia de órganos sensoriales como los cirros, dos garras dobles en cada extremidad. Ambas clases pueden tener presencia de células foto receptoras y un tubo bucofaríngeo de observación aparente (Nelson *et al.*, 2018, Schill *et al.*, 2019; Meier *et al.*, 2019).

Tabla 1.- Caracteres morfológicos por clase, modificada de Rham (1937) y Meier *et al.*, (2019).

Carácter	Heterotardigrada	Eutardigrada	Mesotardigrada
Cirros	presente	ausente	presente
Clavas	generalmente presentes	ausente	ausente
Espinas laterales	puede variar	ausente	3 pares de espinas cortas y anchas
Papilas peribucales	ausente	solo en el orden Apochela	presente
Macroplacoides	ausente	generalmente presentes	presente
Microplacoides	ausente	puede variar	ausente
Garras	igual o puede variar	Dos garras por pierna, ocasionalmente reducidas/ausentes	Exterior e interior claramente más largo. 6-10 garras por pata
Ramificación de garras	separadas	Ramificaciones primaria y secundaria unidas (excepto por <i>Milseium</i> spp.)	separadas
Papila de piernas	pueden variar	ausente	Presente en todas las piernas
Presencia de ojos y color	rojo, negro	negro	negro
Estructuras de Malpighi	ausente	presente	presente

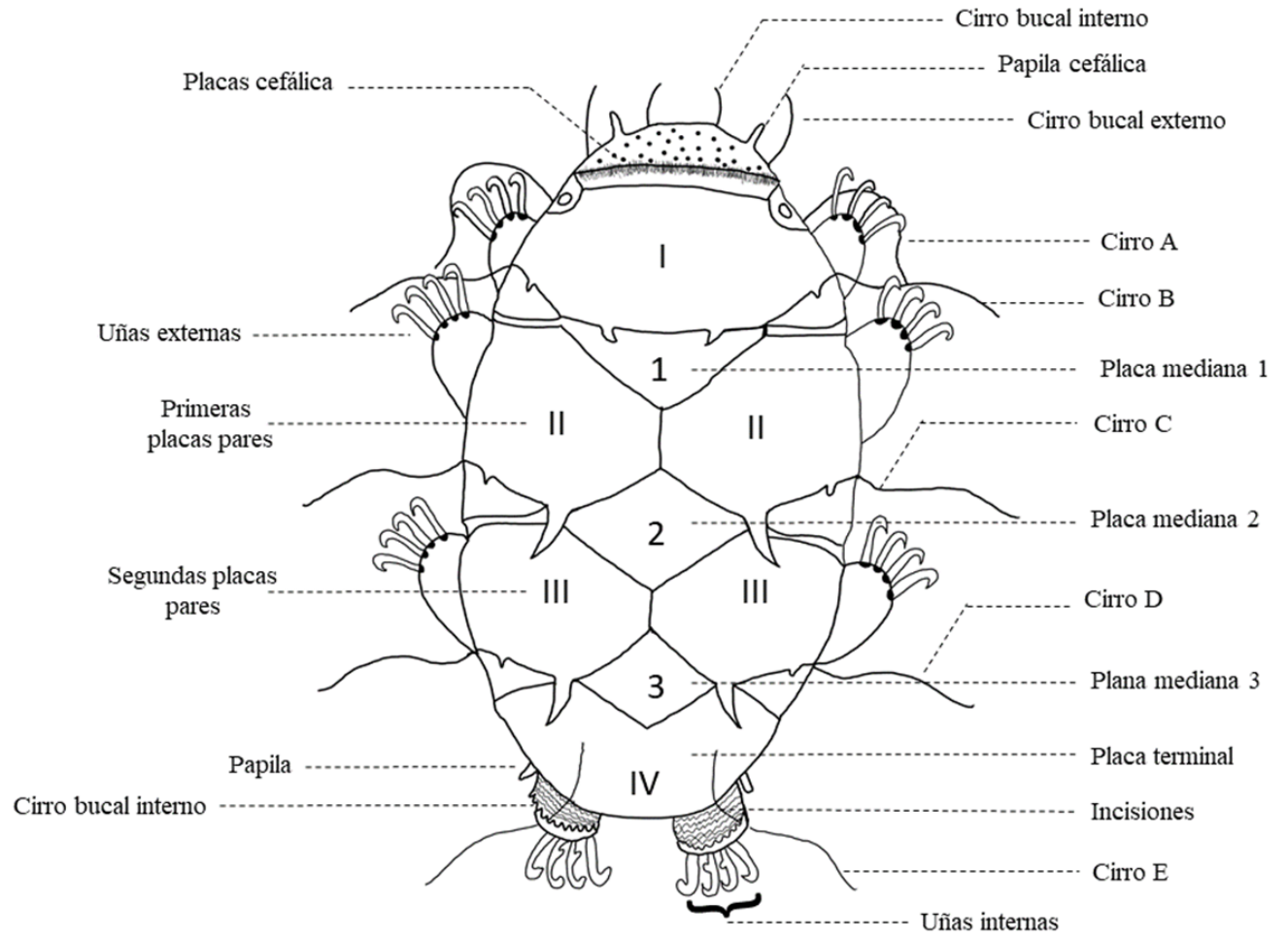


Figura 5.- Esquema externo Heterotardigrada (*Echiniscus*) modificado de Meier *et al.*, 2019.

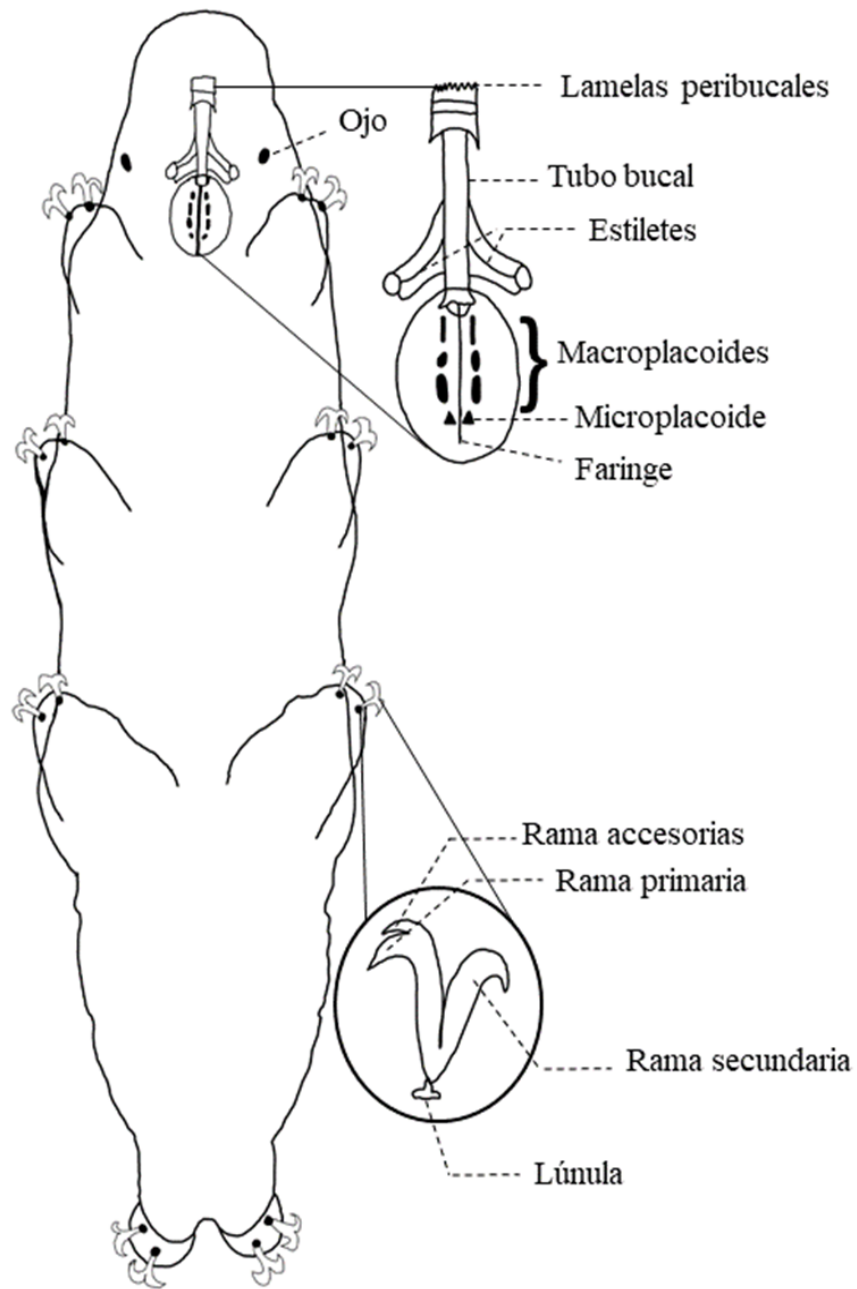


Figura 6.- Eutardigrada (*Macrobiotus*) modificado de Meier *et al.*, 2019.

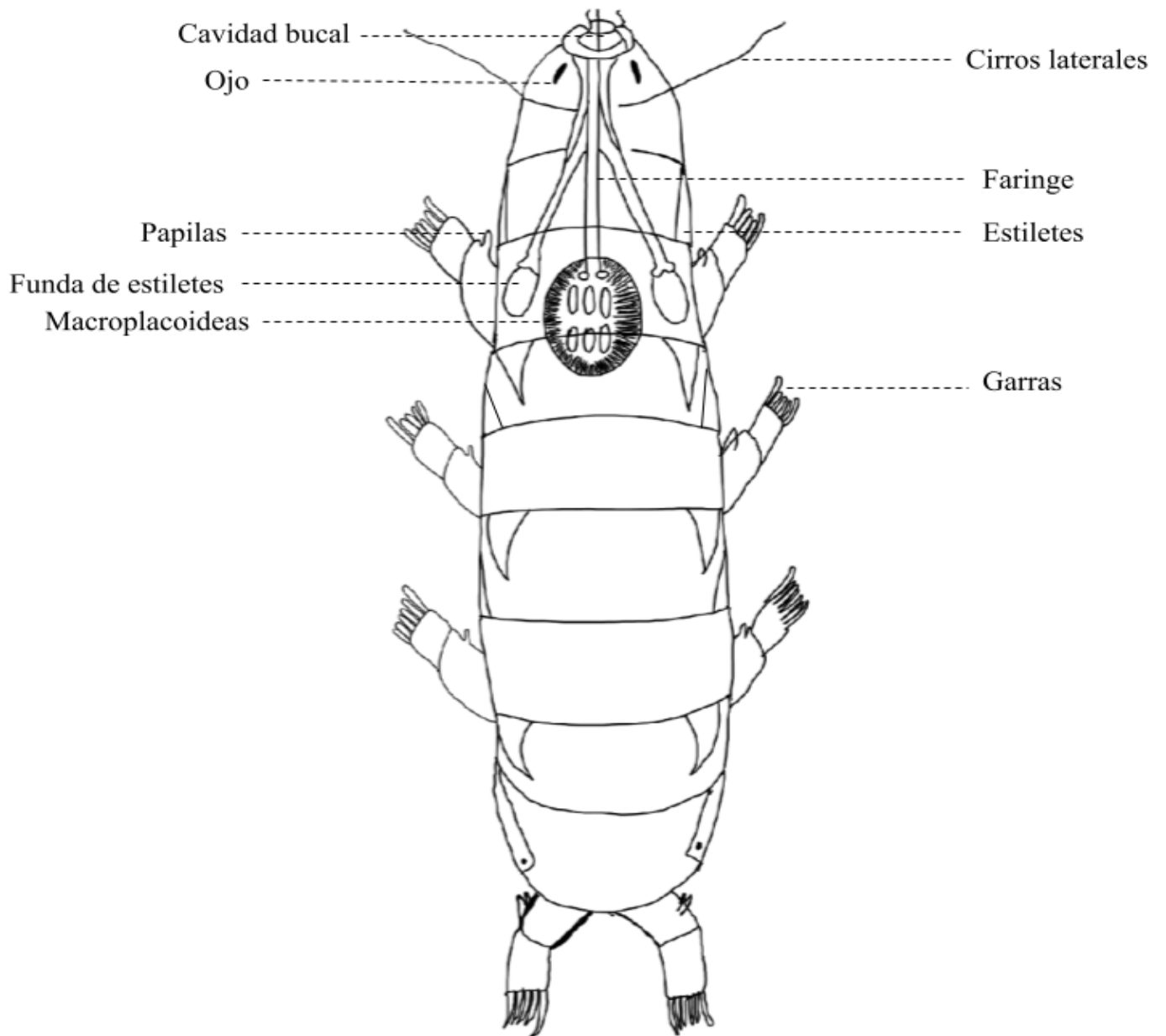


Figura 7.- Mesotardigrada (*Thermozodium*) modificado de Rahm, 1937.

### 4.1.3.- Sistemas internos

El tardígrado carece de sistemas internos complejos como el circulatorio y respiratorio, por lo tanto el órgano encargado de estas actividades es el tegumento. Es descrito como una cavidad corporal llena de líquido el cual se extiende por todo el cuerpo debajo de la cutícula. Este líquido ayuda en el movimiento de gases, nutrientes y agua, por medio de difusión a excepción de los desechos sólidos, estos son desalojados durante el transporte de membrana y por los tubos de Malpighi (Mobjerg *et al.*, 2018; Jönsson *et al.*, 2019).

Dentro del cuerpo se encuentra el sistema nervioso, el cual está rodeado de una membrana basal simple, ésta se encarga de la comunicación rápida a través de señalización química (Marley *et al.*, 2011; Schulze & Persoon, 2016; Mobjerg *et al.*, 2018). Se divide en dos partes: periférico (SNP) y central (SNC). SNP está compuesto por estructuras nerviosas del tronco y el cordón nervioso central, con ganglios que conectan a las patas, además de neuronas laterales y dorsales. SNC contiene un cerebro grande y lobulado, estos lóbulos están conectados por comisuras transversales abundantes en tubulina. En la parte anterior se encuentra el sistema nervioso ganglionar ventral que se ramifica hasta la parte posterior del cuerpo y se encarga de la locomoción (Dewel & Dewel, 1996; Martin *et al.*, 2017; Mobjerg *et al.*, 2018; Gross *et al.*, 2021).

El sistema digestivo comienza por un complejo aparato bucofaríngeo (tubo bucal, estiletes y faringe), para pasar al esófago, luego al tracto digestivo anterior, medio y posterior. Los tres están recubiertos por una cutícula (Dewel *et al.*, 1993). El tracto digestivo posterior termina en un recto o cloaca para Eutardígrados, mientras que para Heterotardígrados, existe una clara separación entre sistema digestivo (tracto digestivo con terminación en un recto) y sistema reproductivo (gonoporo con apertura anterior a la cloaca). La coloración del intestino varía dependiendo directamente de la dieta del tardígrado (Marley *et al.*, 2011; Guidetti *et al.*, 2013; Nelson *et al.*, 2015).

A la par del sistema digestivo se encuentra el sistema reproductivo. Existen dos tipos de reproducción tardigrada, sexual gonopórica donde se involucra el dimorfismo sexual, (hembra y macho) y asexual donde la hembra presenta hermafroditismo. Este último se lleva a cabo cuando las condiciones ambientales no son las adecuadas (falta de comida, agua, etc.) o la población presenta escasez de machos (Nelson, 2001; Nelson *et al.*, 2015; Mobjerg *et al.*, 2018) .

El sistema está conformado por una única gónada dorsal, suspendida por ligamentos, que se conecta al conducto gonadal o en caso de los machos en conductos de esperma, que desembocan en la cloaca (eutardígrados) o en un gonoporo (heterotardígrados). La producción de un ovario de las hembras termina en un único oviducto el cual se conecta en la cloaca o el gonoporo. El número aproximado de ovarios maduros dentro de las hembras adultas varía entre 1 a 20. En los machos el testículo dorsal se conecta a través de conductos de esperma y se empareja a la cloaca en el caso de eutardígrados mientras que en heterotardígrados se conecta por medio de dos poros hacia el gonoporo (Altiero *et al.*, 2018; Sugiura & Matsumoto, 2021).

Después de la fecundación los tardígrados depositan los huevos al exterior o en una exuvia la cual sirve de protección. En algunas especies es aquí donde se lleva a cabo la fecundación de los huevos. Es importante mencionar que el número de estudios de reproducción en tardígrados es limitada por lo tanto existen huecos en el tipo de reproducción o tipo de ornamentación de huevos en algunas especies. Esta información es de relevancia fisiológica y taxonómica, ya que cada especie presenta características únicas que ayudan a garantizar la supervivencia en el ambiente, gracias a que las ornamentaciones del huevo ayudan a fijarse temporalmente a sustratos o medios donde en un futuro cercano serán su hábitat (Guidi & Rebecchi 1996; Altiero *et al.*, 2018 ; Poprawa & Janelt, 2019).

#### 4.1.4.- Cutícula

La cutícula es el órgano que protege a los tardígrados de las condiciones ambientales extremas como cambios de temperatura, radiación, falta de oxígeno, desecación y presión. Conserva la estructura de los sistemas internos, permite la locomoción y flexibilidad en distintas actividades como la caza, reproducción y desarrollo en el microhábitat (Czerneková, M., & Vinopal, S. 2021).

Está conformada por diferentes capas y componentes bioquímicos, comenzando por la epicutícula, compuesta por polisacáridos neutros y proteínas; intracutícula, compuesta por glicoproteínas y lípidos; y procutícula, compuesta de quitina y proteínas. Bajo la cutícula se encuentra la epidermis, tegumento y una membrana basal colagenosa muy delgada (Wright, 1988 y 1989). Estas capas permiten mantener una baja permeabilidad para retener agua y proteger los órganos internos durante el proceso de criptobiosis (Rebecchi 2013; Czerneková y Vinopal, 2021).

En diferentes estudios (Dewel 1993; Kinchin 1994; Dastyh *et al.*, 2003; Greven *et al.*, 2005; Cznernekova & Vinopal, 2021) han propuesto que la cutícula juega el papel de excreción y han observado es que los pigmentos en el tegumento protegen a los tardígrados de la radiación dañina (como en *Paramacrobiotus sp.*) ayuda a resistir altas dosis de radiación UV (Suma *et al.*, 2020).

El estudio morfológico de la cutícula es clave para la clasificación taxonómica de los tardígrados, ya que este tegumento contiene caracteres fáciles de observar como el número de placas en Heterotardígrados y la forma de los poros superficiales en Heterotardígrados y Eutardígrados (Czerneková y Vinopal, 2021).

#### 4.1.5.- Aparato bucofaríngeo

El tubo bucofaríngeo es una estructura compleja generalmente de forma cónica que cumple con un objetivo principal: la succión y procesamiento del alimento (Schuster *et al.*, 1980; Nelson *et al.*, 2015).

En el extremo del aparato bucofaríngeo se encuentran las estructuras cuticulares, también conocidas como estructuras peribucales o lamelas y están unidas a un anillo bucal. Presentan hileras de "dientes" tanto en la primera como en la segunda fila, seguidas por una corona bucal. En estudios taxonómicos se ha observado que estas estructuras peribucales desempeñan un papel crucial en la identificación a nivel género, como se ha evidenciado en el caso del orden Parachela (Fig. 9; Guidetti *et al.*, 2013; León Espinosa, 2018; León Espinosa & Moreno Talamantes 2019; Moreno Talamantes *et al.*, 2019; Parada-Espinoza 2022).

Seguido de las estructuras peribucales se encuentra el tubo bucal. El cual está conformado por un estilete, vainas, una lámina ventral, procesos caudales y un soporte. Puede llegar a ser rígido o flexible, esto dependerá del grupo taxonómico al que pertenezca y a la dieta que siga la especie (Fig. 8; Guidetti *et al.*, 2012; Nelson *et al.*, 2015).

En el extremo opuesto al anillo bucal se encuentra el bulbo faríngeo, cuya función es la fuerza de succión y procesamiento de comida. En casos específicos como en el orden Parachela de los Eutardígrados, este bulbo faríngeo presenta placoides, tanto de tamaño macro como micro, que ayudan a procesar la comida y a clasificar géneros y especies, no todos los órdenes presentan estas estructuras y existen excepciones en la conformación tanto de láminas peribucales como de macroplacoideas y microplacoideas (Fig. 8; Schuster *et al.*, 1980; Pilato & Blinda, 2010).

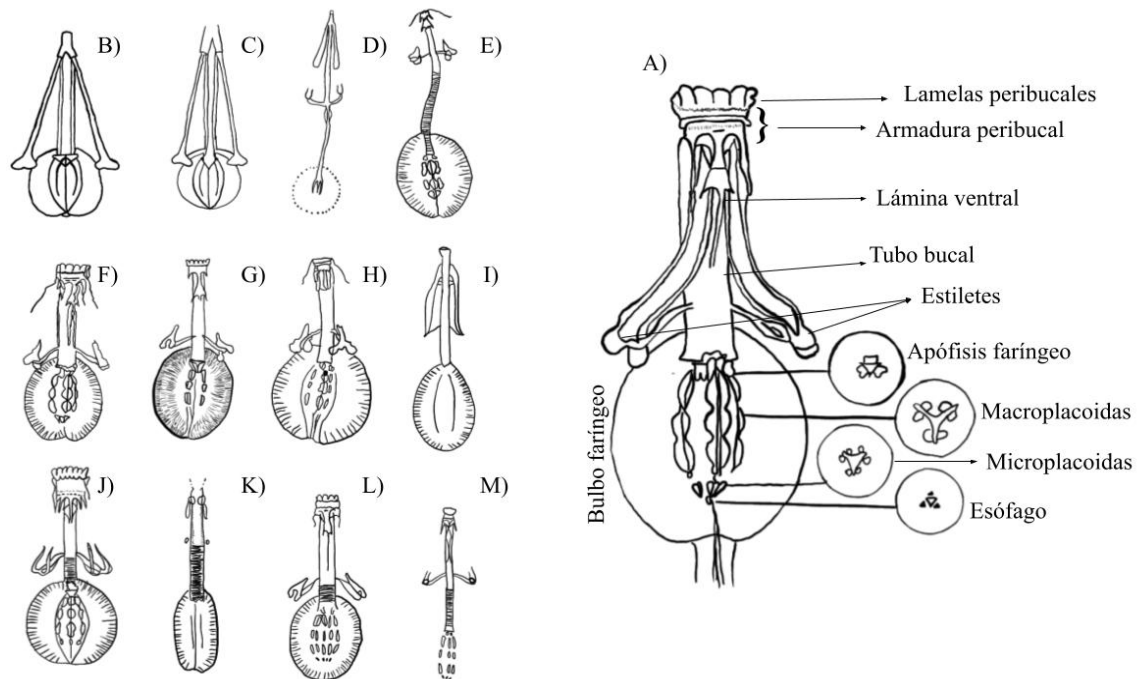


Figura 8.- A) Esquema del aparato bucofaríngeo de la clase Eutardigrada. Diversidad de tubos bucofaríngeos. Heterotardigrada; B) *Echiniscus*; C) *Pseudoechiniscus*; D) *Carphania*; Eutardigrada; E) *Diphascion*; F) *Macrobiotus*; G) *Pseudobiotus*; H) *Isohypsibius*; I) *Parascon*; J) *Eohypsibius*; K) *Astatumen*; L) *Insuertifurca*; M) *Biserovus* (Modificado de Nelson, 2018).

#### 4.1.6.- Garras

Otro carácter morfológico con relevancia taxonómica además del tubo bucofaríngeo son las garras. Proyecciones semejantes a dedos o uñas que ayudan al desplazamiento y adhesión del tardigrado durante la caza, en la búsqueda de hábitat y de parejas para su reproducción (Pilato y Binda, 2010; Nelson *et al.*, 2015; Leon Espinosa, 2018; Parada-Espinoza, 2022).

Dentro de los órdenes limnoterrestres de Echiniscoidea, Apochela, Parachela (con excepción de *Thulinus itoi*, *Halobiotus arcturulus*, *Halobiotus crispae* y *Halobiotus stenostomus*) la morfología de las garras comienza por una lúnula como base seguida por un pedúnculo y una sección basal conectados al tramo común que contiene dos ramas

(primaria y secundaria) y una punta accesoria (Fig. 9). Estas características se diversifican entre clases (Tabla.1, Nelson *et al.*, 2015; Parada-Espinoza, 2022).

Mientras que en los órdenes marinos y acuáticos como Arthrotardigrada y algunos géneros de Echiniscoidea y Parachela, se adaptaron morfológicamente a vivir en diferentes cuerpos de agua (mar, pozas, lagos, etc.), dentro de estas adaptaciones contaron con pares de ventosas o discos adhesivos. Esta adaptación facilita la movilidad de las especies en el agua y deriva de algunas especies, como *Tanarctus bubulubus*, un tardígrado marino al cual describen con 18-20 apéndices en forma de globo unidos al cuarto par de patas (Grimaldi *et al.*, 1983; Jorgensen *et al.*, 2014; Nelson *et al.*, 2015 ; Perez-Pech 2020).

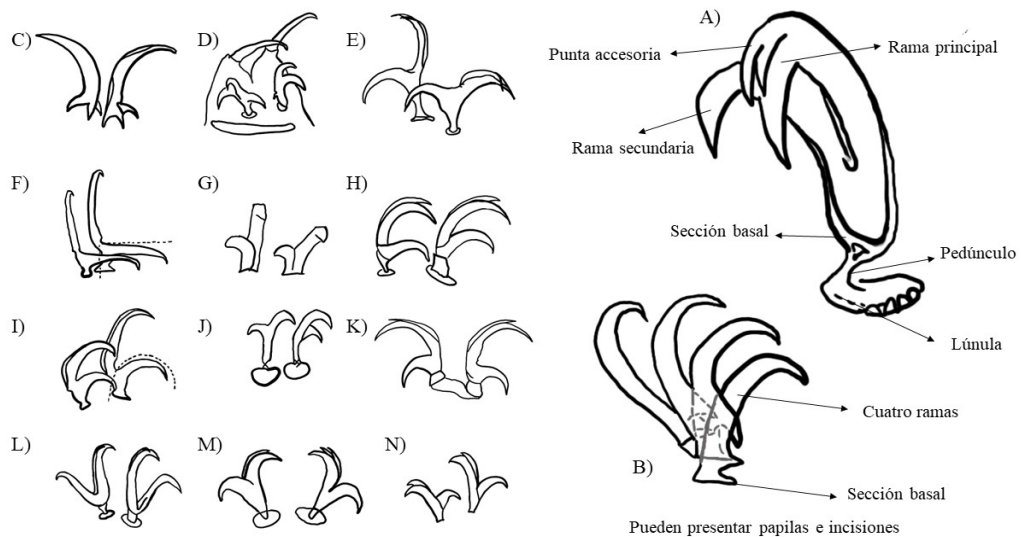


Figura 9.- A) Diagrama representativo de la garra de la clase Eutardigrada; B) Diagrama representativo de la garra de la clase Heterotardigrada; C) *Carphania*; D) *Tenuibiotus*; E) *Thulinus*; F) *Isohypsibius*; G) *Calohypsibius*; H) *Bertolanius*; I) *Hypsibius*; J) *Tenuibiotus*; K) *Dactylobiotus*; L) *Murrayon* , M) *Macrobiotus*; N) *Microhypsibius*. (Modificado de Nelson, 2018)

#### 4.1.7.- Ciclo de vida

El periodo de vida promedio de un tardígrado es de 3 a 30 meses, este intervalo es tan extenso debido a que el ciclo de vida no depende directamente de estadios de reproducción estándar. Cada especie ha desarrollado sus propios estadios de crecimiento. En este promedio mencionado anteriormente no considera el periodo criptobiótico, el cual protege al organismo cuando las condiciones del medio son adversas, ya que permite detener parcialmente el ciclo de vida normal, se caracteriza por ser un estado de dormancia en el cual el organismo disminuye funciones metabólicas, como la alimentación y la reproducción. La mayoría de los trabajos realizados son llevados a cabo en un ambiente controlado, por lo tanto, no se tiene estudios completos o comparativos entre generos o especies del ciclo de vida de los tardígrados en su hábitat natural (Lemloh *et al.*, 2011; Nelson, 2001; Mobjerg *et al.*, 2018).

El estudio del ciclo de vida de los tardígrados incluyen; diversas etapas de crecimiento como; desarrollo embrionario, eclosión, crecimiento juvenil, madurez sexual, producción de huevos, puesta de huevos y muda de adultos (Fig.10). La madurez sexual de los tardígrados se alcanza desde la primera o segunda muda. Las hembras depositan de 1 a 60 huevos por cada estadio reproductivo (Suzuki, 2003; Altiero *et al.*, 2006; Lemloh *et al.*, 2011; Schill, 2013).

El desarrollo embrionario se lleva a cabo durante 4 a 87 días. Requiere tener cuidado, los huevos se mantienen anclados por medio de los procesos al sustrato en el agua, para asegurar su supervivencia. Al momento de eclosión y desarrollo los organismos se dedican a obtener energía para el desarrollo. Por medio de diferentes alimentos, se ha observado que los tardígrados juveniles mantienen una dieta compuesta principalmente de algas verdes y hongos, mientras que los adultos se alimentan mejor de rotíferos y nemátodos (Bryndová *et al.*, 2020). Esto se debe a que el tubo bucofaríngeo crece al mismo tiempo que el tardígrado muda, proceso que puede ocurrir de 4 a 12 veces durante

toda su vida, incluyendo la etapa final adulta (Hansen y Katholm, 2002; Altiero *et al.*, 2010; Guidetti *et al.*, 2012; Nelson *et al.*, 2015).

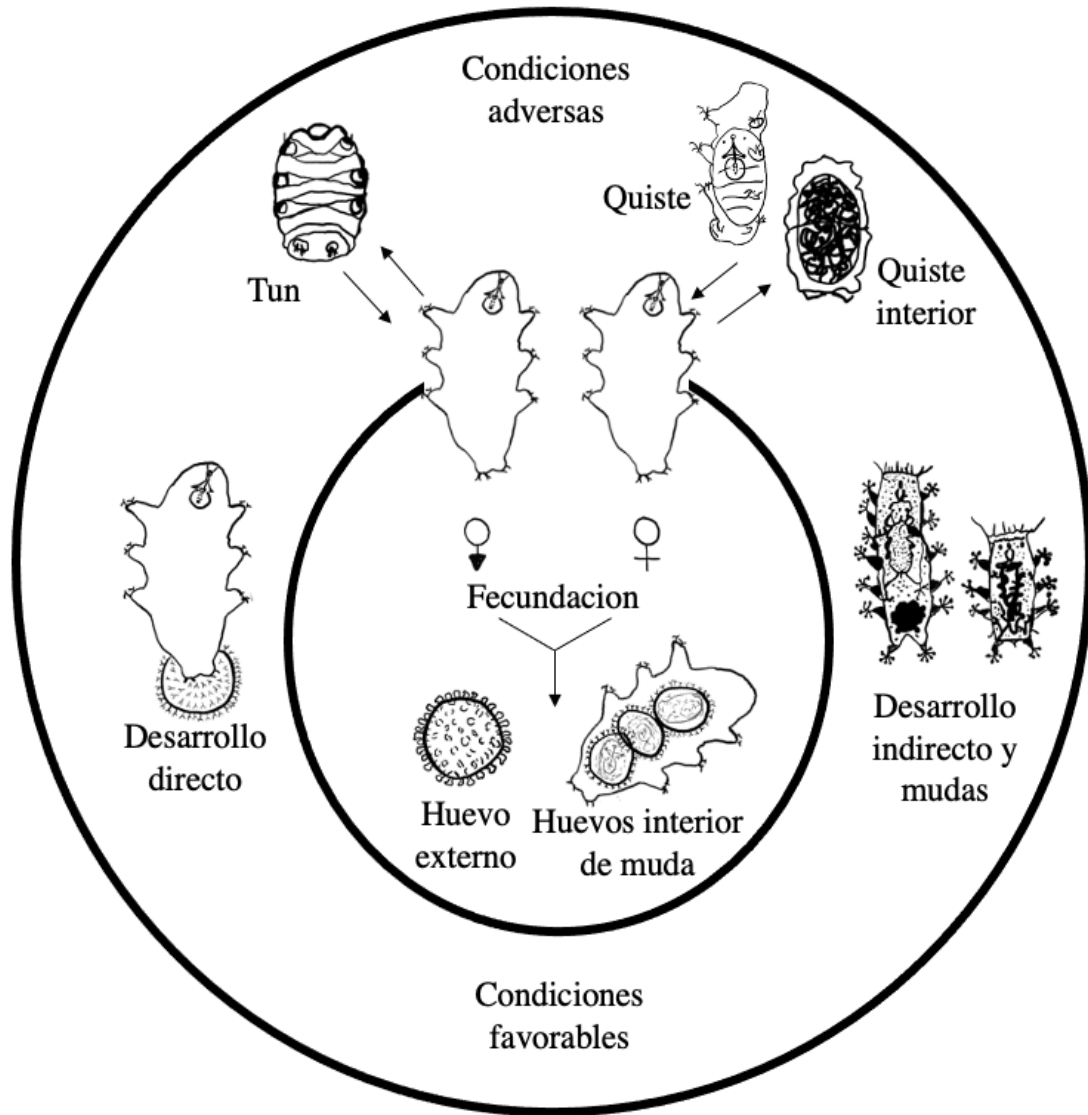


Figura 10.- Contraste de ciclo de vida en condiciones favorables y adversas de tardígrados (Modificada de Altiero T, Suzuki C, y Rebecchi L., 2018).

#### 4.1.8.- Ecología y Evolución

La relación entre los tardígrados y su entorno se remonta a 450 millones de años, un extenso período de tiempo que les ha permitido desarrollar adaptaciones cruciales para su supervivencia en una variedad de ambientes. Estas adaptaciones incluyen diversas coloraciones y organelos accesorios como garras, ocelos, cutícula y cirros. Estas características son fundamentales para su supervivencia. Gracias a estas adaptaciones y a las condiciones ambientales en las que habitan, actualmente se tiene un registro de aproximadamente 1400 especies de tardígrados distribuidas globalmente. Esta amplia distribución permite clasificarlos como especie cosmopolita (Hallas, 1978; Harada & Ito; 2006; Nelson, *et al.*, 2018; Degma y Guidetti, 2023).

Los tardígrados pueden distribuirse en casi cualquier clima, sustrato, cuerpo de agua y zona geográfica, incluyendo regiones desérticas, tropicales, polares, mediterráneas y condiciones climáticas extremas. Gracias a su capacidad poliextremófila, algunas especies, como *Hypsibius exemplaris*, pueden sobrevivir y adaptarse a temperaturas extremas (de 151°C a -271 °C), alta presión (1200 atm), ambos rangos de pH (de 1 a 12.5) y radiación ionizante (3-5 KGy), condiciones que serían letales para organismos mesófilos (Johansson *et al.*, 2011; Nelson *et al.*, 2018; Ramirez-Rosas, 2019; Massa & Guidetti, 2023; Degma & Guidetti, 2023).

La mayoría de las especies terrestres o limnoterrestres viven en diferentes tipos de sustratos, en ambientes que permiten contener una delgada película de agua, ya sea por temporadas o permanentemente durante todo el año, como es el caso de briófitas, líquenes, hojarasca, arena, crioconitas, nidos de aves, hongos y helechos. Gran parte de las especies de la clase Eutardigrada y sólo algunas especies de la clase Heterotardigrada habitan en estos ambientes (Guil *et al.*, 2009; Neher *et al.*, 2009; Glime, 2017; Nelson *et al.*, 2015 - 2018; Zawierucha *et al.*, 2019; Robertson *et al.*, 2020; Muñoz-Li *et al.*, 2021).

Las especies marinas y acuáticas habitan en diversas zonas, como áreas intermareales, pozas marinas, aguas termales, profundidades del mar, lagos de agua salobre y grutas. Además, pueden habitar en proximidad o utilizar como sustrato a otros animales marinos, como balanos y almejas, en zonas costeras. Un ejemplo notable es la clase Heterotardigrada, que se diversifica en estos entornos, así como algunas especies de Eutardigrados marinos o acuáticos (Crips & Hobart, 1954; Chang & Hacker *et al.*, 1998; Boesgaard & Kristensen 2001; Miller *et al.*, 2012; Jørgensen *et al.*, 2014; Nelson *et al.*, 2015 - 2018; Møbjerg *et al.*, 2018; Escalante & Navarrete, 2019; Robertson *et al.*, 2020). Otros microinvertebrados también cohabitan con los tardígrados y forman parte de su dieta. Se trata de especies de rotíferos, nemátodos, microalgas, bacterias, cianobacterias, hongos y otros tardígrados (Bryndová *et al.*, 2020; Tůmová *et al.*, 2022).

#### **4.2.- Criptobiosis**

Una de las incógnitas que caracteriza al filo tardigrada es su capacidad de resistir al estrés ambiental, gracias al estado de diapausa que da paso a la criptobiosis. Este estado permite reducir el uso del metabolismo a casi cero, asegurando la supervivencia del organismo cuando las condiciones externas son desfavorables (Guidetti *et al.*, 2008).

El proceso comienza por una fase de inducción. Esta se presenta cuando el organismo detecta estímulos en el ambiente que considera hostil, los cuales lo orillan a una condición crítica (falta de agua, presión irregular, altas o bajas temperaturas). Una vez ahí, comienza la diapausa o dormancia: presenta una disminución en la actividad metabólica y se prepara fisiológicamente para disminuir sus movimientos, comienza el proceso de turgencia también llamado de tun, barril o contraído. En la fase de mantenimiento, el organismo mantiene una tasa metabólica baja y su actividad principal es detectar cambios en el ambiente. En la última fase de terminación, dependerá directamente de que las condiciones externas sean las óptimas para determinar la duración del estado criptobiótico (Guidetti *et al.*, 2008 - 2011).

Dentro del estado criptobiótico, los tardígrados son capaces de sobrevivir a la desecación, (anhidrobiosis), a temperaturas heladas (criobiosis), a cambios en la presión (osmobiosis) y la disponibilidad de oxígeno (anoxibiosis). Estos estados son posibles gracias a diferentes biomoléculas como los carbohidratos, proteínas y lípidos, que resguardan la fisiología de los cambios en el ambiente (Bertolani *et al.*, 2004; O, Schill *et al.*, 2009; Guidetti *et al.*, 2011).

El estado criptobiótico no es exclusivo de los tardígrados, lo utilizan otros invertebrados, levaduras, bacterias, plantas etc. Los mecanismos más conocidos que se encargan de proteger de daños en el ADN, cutícula y organelos son los disacáridos (trehalosa) y proteínas desordenadas como CAHS, ASHS, MAHS y Dsup (Schill *et al.*, 2009; Welnicz *et al.*, 2011; Hashimoto & Kunieda, 2017; Hesgrove & Boothby, 2020; Møbjerg & Cardoso, 2021).

### **4.3.- Habitats**

#### **4.3.1.- Briofitas y líquenes**

Las briofitas (musgos, hepáticas y antoceros) son plantas que carecen de raíces, tallos y hojas, absorben el agua y los nutrientes directamente del ambiente que los rodea. La humedad es uno de los factores determinantes para el desarrollo de las briofitas; sin embargo, estas plantas son capaces de distribuirse en lugares remotos, como troncos de árboles, rocas, barrancos, laderas, praderas y crionitas. Gracias a su abundante distribución y su tamaño de apenas unos centímetros de altura, pueden desarrollarse en diferentes sustratos, colonizar suelos estériles y contribuir al crecimiento de nuevas plantas. Su reproducción se realiza mediante esporas que se dispersan a través del viento (Delgadillo, 2003; Mauseth, 2014).

Los líquenes u hongos liquenizados son una relación mutualista entre 2 ó 3 organismos, se constituyen por un fotobionte (algas o cianobacterias) y un micobionte

(hongos), los cuales mantienen un flujo de agua, carbono, nitrógeno y otros elementos, en el ambiente donde se desarrollan (Herrera-Campos *et al.*, 2014; Mauseth, 2014). Existe una gran variedad de colores dependiendo de los pigmentos del fotobionte (verde, amarillo, naranja, etc) y de formas (costrosos, globosos, foliosos, etc). Ambas características dependen directamente de las especies de organismos que conforman la simbiosis. Al igual que los musgos, los líquenes habitan en lugares húmedos y se adaptan a diferentes sustratos (Mauseth, 2014). A diferencia de las briofitas el liquen es sensible a la contaminación del aire, lo que lo convierte en un bioindicador (García & Villagra, 2023).

Gracias a que mantienen el agua y pueden crecer en casi cualquier lugar o sustrato, tanto las briofitas como los líquenes son el hábitat más común para más de 900 especies de tardígrados limnoterrestres, ya que los proveen de hábitat, una temperatura adecuada, pH y alimento, lo cual asegura su supervivencia (Glime, 2014). Actualmente se realizan estudios para conocer si el tipo de muestra determina el género o la especie asociado al microhábitat (Muñoz - Li & Capote, 2021), pero no se ha llegado a una respuesta concreta.

#### **4.4.- Tardígrados en Astrobiología, Biotecnología y Biomedicina**

La Astrobiología es la ciencia multidisciplinaria que se encarga del estudio de las preguntas fundamentales para la existencia de la vida en el planeta Tierra y en el universo (Chyba & Hand, 2005; Yamagishi, 2019). Una de las estrategias de estudio y búsqueda de vida es el estudio de organismos extremófilos, algunos de los grupos de organismos más estudiados en esta ciencia son las arqueas, bacterias, hongos, plantas y virus (Vázquez & P.G. Nuñez & Peña-Salinas, 2019). En la última década, los organismos extremófilos como los tardígrados llaman la atención de estos estudios en particular por los mecanismos involucrados en el fenómeno de la criptobiosis (Horikawa *et al.*, 2008).

Se han realizado diversas misiones espaciales para determinar si los tardígrados podrían ser animales modelo en el espacio y evaluar cómo les afecta la microgravedad. En algunas misiones como FOTON-M3 (TARSE, TARDIS) BIOPAN, Endeavor STS-134 (TARDI- KISS) y Phobos Ground (Phobos Life Project) (Rebecchi *et al.*, 2009; Vukich *et al.*, 2012; Rizzo *et al.*, 2015; Jönsson *et al.*, 2016), se observaron altas tasa de supervivencia en individuos activos y en anhidrobiosis. Aunque estos experimentos también demostraron que la exposición a la radiación disminuye su supervivencia, no se encontraron reducciones en las estrategias de reproducción. Además, se demostró que la tasas de supervivencia de algunas especies depende directamente de mecanismos proteicos. Las especies que fueron utilizadas en estos experimentos fueron; *Paramacrobiotus richtersi*, *Milnesium tardigradum*, *Richtersius coronifer*, *Echiniscus testudo*, *Ramazzottius oberhauseri* (Jönsson *et al.*, 2008; Rebecchi *et al.*, 2009; Persson *et al.*, 2011).

Uno de los compuestos clave en la protección de los tardígrados durante su estado criptobiótico, con implicaciones significativas en biomedicina y biotecnología, es la trehalosa. Se ha demostrado que este azúcar tiene un papel crucial en la protección contra la radiación y la reparación (Horikawa, D. D., *et al.*, 2006). Investigación más avanzada sobre los mecanismos de protección de este compuesto en las células de los tardígrados podrían ofrecer perspectivas prometedoras en el tratamientos de enfermedades relacionadas con la agregación proteica y la mejora de la viabilidad celular en diversas patologías de la piel en mamíferos. No obstante, es necesario llevar a cabo más estudios en esta área (Lee, 2020).

Además de la trehalosa, los tardígrados también cuentan con otros mecanismos protectores frente a la radiación, entre los que destacan proteínas bloqueadoras, agentes antioxidantes y sistemas eficientes de reparación del ADN. Un ejemplo notable es la proteína Dsup (suppressor of damage), presente en la especie *Ramazzottius variernatus*. Esta proteína ha mostrado mejorar la viabilidad celular y reducir el daño por radiación de

rayos X en un 40% en células humanas (Horikawa *et al.*, 2006 ; Nilsson *et al.*, 2010; Horikawa *et al.*, 2012; Ricci *et al.*, 2021). Dsup protege principalmente el ADN asociado a nucleosomas, preservando la cromatina frente al daño causado por radicales hidroxilo. Estos hallazgos sugieren que los compuestos y genes de respuestas al estrés en tardígrados podrían incrementar la tolerancia a la radiación en células humanas (Lee, 2020; Ricci *et al.*, 2021).

#### **4.5.- Registros de diversidad tardigrada en México**

El primer registro de tardígrados se llevó a cabo en 1700's por los zoólogos Alemanes Eichhorn y Goeze. Gracias a estas primeras observaciones actualmente se cuenta con el registro de más de 1400 especies de tardígrados alrededor del mundo (Brusca, 2016; Degma y Guidetti, 2023).

El primer registro de fauna tardigrada en México se llevó a cabo en 1911 por Heinis describiendo la especie *Echiniscus siergistri* en Oaxaca (Heinis, 1911). Actualmente México ocupa el cuarto lugar en términos de riqueza de especies de tardígrados, aproximadamente el 10% de las especies del mundo viven en su territorio. Sin embargo, hasta 2011, los registros anteriores no incluyen descripciones de hábitat, ni patrones de distribución a escalas locales o regionales (García *et al.*, 2022).

Dentro de los últimos 14 años se han llevado a cabo diversos estudios que incluyen listados de especies, nuevos registros y descripción, lo que ha llevado a un aumento significativo de los registros del grupo en el país, actualmente se reconocen un total de 87 registros a nivel de especie, 69 limnoterrestres, 16 marinas y 2 de agua dulce (Tabla. 2; Kaczmarek *et al.*, 2016; León *et al.*, 2018; Moreno *et al.*, 2019-2020; Perez-Pech *et al.*, 2020; Dueñas-Cedillo *et al.*, 2020; Núñez *et al.*, 2021; Parada-Espinoza *et al.*, 2022; Dueñas *et al.*, 2024).

Tabla 2.- Registro de géneros en diferentes estados de la república mexicana; en azul géneros marinos, en negro generos limnoterrestres.

Estado	#Géneros	Nombre Géneros
Baja California	6	<i>Echiniscus</i> , <i>Ramazzottius</i> , <i>Milnesium</i>
Baja California Sur	1	<i>Macrobiotus</i>
Ciudad de México	4	<i>Milnesium</i> , <i>Famelobiotus</i> , <i>Mesocrista</i> , <i>Diphascon</i>
Coahuila	6	<i>Cornechiniscus</i> , <i>Mesobiotus</i> , <i>Milnesium</i> , <i>Hypsibius</i> , <i>Diphascon</i> , <i>Astatumen</i>
Chiapas	12	<i>Macrobiotus</i> , <i>Milnesium</i> , <i>Doryphoribius</i> , <i>Isohypsibius</i> , <i>Mesobiotus</i> , <i>Minibiotus</i> , <i>Pseudechiniscus</i> , <i>Echiniscus</i> , <i>Pseudechiniscus</i> , <i>Dianea</i> , <i>Viridiscus</i> , <i>Kristenseniscus</i>
Chihuahua	12	<i>Diphascon</i> , <i>Doryphoribius</i> , <i>Echiniscus</i> , <i>Hypsibius</i> , <i>Itaquiscon</i> , <i>Mesobiotus</i> , <i>Macrobiotus</i> , <i>Minibiotus</i> , <i>Paramacrobiotus</i> , <i>Pseudoechiniscus</i> , <i>Milnesium</i> , <i>Pseudechiniscus</i>
Guerrero	2	<i>Macrobiotus</i> , <i>Pseudoechiniscus</i>
Hidalgo	9	<i>Milnesium</i> , <i>Isohypsibius</i> , <i>Diphascon</i> , <i>Paramacrobiotus</i> , <i>Macrobiotus</i> , <i>Mesobiotus</i> , <i>Echiniscus</i> , <i>Pseudoechiniscus</i> , <i>Minibiotus</i>
Jalisco	2	<i>Macrobiotus</i> , <i>Minibiotus</i>
México	19	<i>Minibiotus</i> , <i>Milnesium</i> , <i>Macrobiotus</i> , <i>Pseudoechiniscus</i> , <i>Diphascon</i> , <i>Ramazzottius</i> , <i>Echiniscus</i> , <i>Pilatobius</i> , <i>Calohypsibius</i> , <i>Hypsibius</i> , <i>Adropion</i> , <i>Hypechiniscus</i> , <i>Notahypsibius</i> , <i>Pilatobiotus</i> , <i>Microhypsibius</i> , <i>Mesobiotus</i> , <i>Mesobiotus</i> , <i>Crenobiotus</i>
Michoacán	1	<i>Ramazzottius</i>
Morelos	7	<i>Macrobiotus</i> , <i>Isohypsibius</i> , <i>Echiniscus</i> , <i>Macrobiotus</i> , <i>Pseudoechiniscus</i> , <i>Ramazzottius</i> , <i>Milnesium</i>
Nuevo León	17	<i>Paramacrobiotus</i> , <i>Calcarobiotus</i> , <i>Milnesium</i> , <i>Dactylobiotus</i> , <i>Diaforobiotus</i> , <i>Minibiotus</i> , <i>Doryphoribius</i> , <i>Ramazzottius</i> , <i>Pilatobius</i> , <i>Hypsibius</i> , <i>Diphascon</i> , <i>Astatumen</i> , <i>Adropion</i> , <i>Pseudechiniscus</i> , <i>Echiniscus</i> , <i>Cornechiniscus</i> , <i>Diaforobiotus</i>
Oaxaca	8	<i>Macrobiotus</i> , <i>Mesobiotus</i> , <i>Echiniscus</i> , <i>Doryphoribius</i> , <i>Mesobiotus</i> , <i>Macrobiotus</i> , <i>Pseudoechiniscus</i> , <i>Viridiscus</i>
Puebla	3	<i>Minibiotus</i> , <i>Milnesium</i> , <i>Pseudoechiniscus</i>
Querétaro	3	<i>Macrobiotus</i> , <i>Minibiotus</i> , <i>Milnesium</i>
Quintana Roo	16	<i>Ramazzottius</i> , <i>Mesobiotus</i> , <i>Milnesium</i> , <i>Macrobiotus</i> , <i>Echiniscoides</i> , <i>Doryphoribius</i> , <i>Batillipes</i> , <i>Kristenseniscus</i> , <i>Dipodarctus</i> , <i>Wingstrandarctus</i> , <i>Archechiniscus</i> , <i>Anisonyches</i> , <i>Megastygartides</i> , <i>Syraconyx</i> , <i>Paratanarctus</i> , <i>Florarctinae</i> , <i>Coronarctus</i>
San Luis Potosí	1	<i>Milnesium</i>
Sinaloa	2	<i>Mesobiotus</i> , <i>Cornechiniscus</i>
Sonora	1	<i>Haplomacrobiotus</i>
Tamaulipas	2	<i>Milnesium</i> , <i>Macrobiotus</i>
Tlaxcala	17	<i>Barbaria</i> , <i>Claxtonia</i> , <i>Echiniscus</i> , <i>Pseudoechiniscus</i> , <i>Milnesium</i> , <i>Calohypsibius</i> , <i>Adropion</i> , <i>Diphascon</i> , <i>Guidettion</i> , <i>Hypsibius</i> , <i>Pilatobius</i> , <i>Grevenius</i> , <i>Ursulinus</i> , <i>Macrobiotus</i> , <i>Mesobiotus</i> , <i>Minibiotus</i> , <i>Crenubiotus</i>
Yucatán	1	<i>Florarctus</i>

## 5.- Área geográfica de estudios

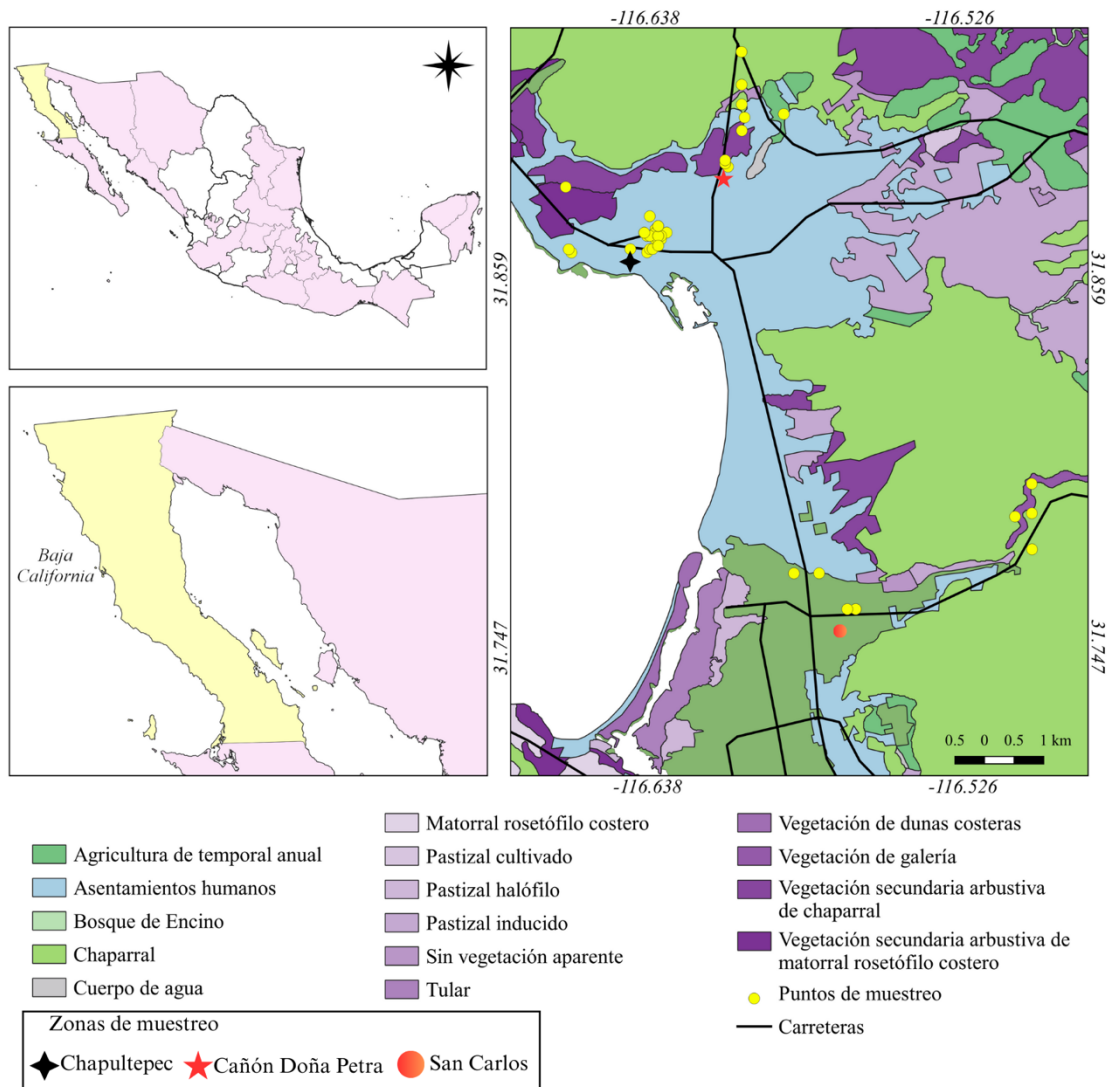


Figura 11.- *Izquierda*: Mapa de la República Mexicana mostrando en amarillo la diversidad de tardígrados por estado (géneros; 1911-2023), y en rosa el estado de Baja California. *Derecha*: Mapa de puntos de muestreo en tres zonas del municipio de Ensenada: (1) Chapultepec, (2) Cañón Doña Petra, y (3) San Carlos.

Tabla 3.- Fechas de muestreo, zona, tipo de muestra y coordenadas geográficas, 52 muestras; 35 Chapultepec, 9 Cañón Doña Petra, 9 San Carlos.

Fecha	Zona	Muestra	Coordenadas
24/06/2021	Chapultepec	Liquen	-116.635, 31.875
24/06/2021	Chapultepec	Liquen	-116.635, 31.873
24/06/2021	Chapultepec	Liquen	-116.635, 31.876
24/06/2021	Chapultepec	Liquen	-116.644, 31.87
24/06/2021	Chapultepec	Musgo	-116.635, 31.874
24/06/2021	Chapultepec	Musgo	-116.838, 31.874
24/06/2021	Chapultepec	Musgo	-116.634, 31.874
24/06/2021	Chapultepec	Musgo	-116.639, 31.875
10/09/2021	Chapultepec	Liquen	-116.637, 31.88
10/09/2021	Chapultepec	Liquen	-116.638, 31.869
10/09/2021	Chapultepec	Liquen	-116.634, 31.873
10/09/2021	Chapultepec	Musgo	-116.637, 31.87
10/09/2021	Chapultepec	Musgo	-116.635, 31.875
10/09/2021	Chapultepec	Musgo	-116.635, 31.876
10/09/2021	Chapultepec	Musgo	-116.636, 31.87
10/09/2021	Chapultepec	Musgo	-116.635, 31.875
10/09/2021	Chapultepec	Musgo	-116.633, 31.873
10/09/2021	Chapultepec	Liquen	-116.635, 31.875
10/09/2021	Chapultepec	Musgo	-116.631, 31.875
10/09/2021	Chapultepec	Musgo	-116.637, 31.874
10/09/2021	Chapultepec	Liquen	-116.665, 31.869
10/09/2021	Chapultepec	Liquen	-116.665, 31.87
14/04/2021	Chapultepec	Musgo	-116.637, 31.522
14/04/2021	Chapultepec	Musgo	-116.667, 31.889
08/04/2021	Chapultepec	Musgo	-116.661, 31.896
08/06/2021	Chapultepec	Musgo	-116.633, 31.874
08/06/2021	Chapultepec	Liquen	-116.639, 31.875
08/06/2021	Chapultepec	Musgo	-116.634, 31.874
08/06/2021	Chapultepec	Musgo	-116.634, 31.874
08/06/2021	Chapultepec	Musgo	-116.634, 31.877
08/06/2021	Chapultepec	Musgo	-116.634, 31.877
08/06/2021	Chapultepec	Musgo	-116.634, 31.877
08/06/2021	Chapultepec	Musgo	-116.634, 31.877
08/06/2021	Chapultepec	Musgo	-116.634, 31.871
15/08/2021	San Carlos	Liquen	-116.501, 31.789
15/08/2021	San Carlos	Liquen	-116.501, 31.798
15/08/2021	San Carlos	Liquen	-116.507, 31.788
12/03/2021	San Carlos	Musgo	-116.564, 31.76
12/03/2021	San Carlos	Musgo	-116.564, 31.76
05/09/2021	San Carlos	Mixto	-116.567, 31.76
05/09/2021	San Carlos	Mixto	-116.577, 31.771
05/09/2021	San Carlos	Mixto	-116.586, 31.771
05/02/2023	San Carlos	Liquen	-116.501, 31.778
04/02/2021	Cañón Doña Petra	Musgo	-116.603, 31.91
04/02/2021	Cañón Doña Petra	Musgo	-116.609, 31.895
04/02/2021	Cañón Doña Petra	Musgo	-116.61, 31.896
04/02/2021	Cañón Doña Petra	Musgo	-116.61, 31.897
04/02/2021	Cañón Doña Petra	Musgo	-116.604, 31.906
04/02/2021	Cañón Doña Petra	Musgo	-116.589, 31.911
04/02/2021	Cañón Doña Petra	Musgo	-116.604, 31.914
04/02/2021	Cañón Doña Petra	Musgo	-116.604, 31.92
04/02/2021	Cañón Doña Petra	Musgo	-116.604, 31.93

## **6.- Metodología**

### **6.1.- Metodología del muestreo**

Durante el periodo de febrero de 2021 y junio de 2021, se llevó a cabo el muestreo de musgos y líquenes de diversas áreas de la ciudad de Ensenada (Fig.12), específicamente en Chapultepec zona alta (31.875, -116.635), Cañon de Doña Petra (31.91, -116.603) y San Carlos (31.7604, -116.5637).

Durante el proceso, se procedió con la búsqueda y recolección de musgos y líquenes. Una vez localizados, se tomó una muestra de tamaño estándar (5 cm x 5 cm) que incluía musgo con esporangio y crecimiento de filoides. El muestreo fue realizado con espátulas, fueron colocadas en bolsas de papel y etiquetadas con información detallada, como el nombre del recolector, fecha de recolección, tipo de muestra, coordenadas y número de muestra. Posteriormente, las muestras etiquetadas fueron almacenadas en el Laboratorio de Astrobiología en el Instituto de Astronomía de la Universidad Nacional Autónoma de México en Ensenada, Baja California.

### **6.2.- Extracción y fijación**

Dentro del laboratorio se colocaron en una caja petri los diferentes musgos y líquenes de muestreo, se realizó el proceso de rehidratación, entre 6 a 24 horas, para que los tardígrados despertaran de su estado de latencia (criptobiosis) y se pudieran observar bajo un estereoscopio (KONUS, CRYSTAL - 45). La primera observación se realizó después de las 24 horas de hidratación sin exprimir la muestra, considerando el tipo de sustrato. Si el sustrato lucía arcilloso, se exprimía la muestra y se filtra con un tamiz de 50  $\mu\text{m}$ . Con ayuda de una aguja y una pipeta se separaron y extrajeron los tardígrados a otro pozo donde se contabilizaron el número de extracción por muestra para su posterior fijación.

Una vez extraídos, los tardígrados fueron expuestos a un shock térmico en agua a través de un vidrio reloj con un encendedor, lo cual ayudó a extender a los ejemplares. Posteriormente, se eliminó el agua, se fijaron con acetato de polivinilo (PVA) y se etiquetaron con el número de muestra, ubicación con coordenadas, fecha y tipo de muestra (líquen, musgo o mixto). Después de 24 horas, las muestras se sellaron con barniz de uñas transparente y fueron guardadas en cajas de muestras para la colección biológica y la posterior toma de fotografías y mediciones.

### **6.3.- Fotografías y mediciones.**

Las muestras de tardígrados y sus huevos fueron fotografiadas con una cámara LEICA® ICC50 W en un microscopio LEICA® DM750, con objetivos diferentes 10x, 40x y 100x, utilizando la aplicación *Macnification* en una computadora iMac de Apple®.

Las medidas requeridas basadas en Łukasz Kaczmarek, 2017 para la identificación morfológica fueron: Longitud total (LT), Longitud dorsal (LD), Longitud del tubo bucal (BTL), Longitud de lámina ventral (VLL), Punto de inserción del estilete (SSIP), Longitud total de placoideas (PRL), Longitud total de macroplacoideas (MRL), Ancho externo del tubo bucal (BTEW), ancho interno del tubo bucal (BTIW), Longitud de Macroplacoida 1 (M1L), Longitud de Macroplacoida 2 (M2L), Longitud de Macroplacoida 3 (M3L), en caso de presentarse, Longitud de Microplacoida (MIL), Longitud total de Tubo Bucofaríngeo (BTL), Altura de garra primaria (PBH), Altura de garra secundaria (SBH).

### **6.4.- Microscopia de Barrido**

Las muestras fueron procesadas en el Laboratorio Nacional de Microscopía Avanzada (LNMA) del Centro de Investigación Científica y Educación Superior de Ensenada (CICESE), donde se realizó la toma de fotografías con microscopía de barrido (SEM) utilizando un microscopio HITACHI, modelo SU3500. Las muestras con tardígrados fueron trasladadas en alcohol isopropílico, luego selladas al vacío y

metalizadas con oro (bajo vacío 20, detector BSE 3D, 5KV, 40 spot, apertura 3, VP-SEM-20). Se tomaron 8 fotografías (Fig. 20) para su análisis.

## 6.5.- Índice de Shannon Weaver

Las medidas fueron registradas en un documento de Microsoft Excel® para realizar diferentes análisis estadísticos. Asimismo, para determinar la diversidad de géneros en las tres diferentes áreas de muestreo en este estudio, se realizó un índice de diversidad de Shannon Weaver (Cain *et al.*, 2014, pp. 362-365).

$$H = -\sum_{i=1}^s p_i \ln p_i$$

en donde  $H$  es el valor del índice de Shannon Weaver,  $p_i$  es la proporción de géneros encontrados por zona y  $s$  es el número de géneros en la comunidad.

## 7.- Resultados

### 7.1.- Descripción de géneros.

#### 7.1.1.- *Macrobiotus hufelandi*.

Phylum: Tardigrada (Spallanzani, 1777)

Clase: Eutardigrada (Richters, 1926)

Orden: Parachela (Schuster Nelson, Grigarick & Christenberry, 1980)

Superfamilia: Macrobiotioidea (Thulin, 1928)

Familia: Macrobiotidae (Thulin, 1928)

Género: *Macrobiotus* (Schultze, 1834)

Especie: *Macrobiotus hufelandi* (Schultze, 1834)

Zona y número de especímenes: Chapultepec (21), Cañon Doña Petra (13), San Carlos (36).

Descripción del género: Diez laminillas bucales presentes; sin pápulas peribucales. Tubo bucal corto, rígido, sin engrosamientos en espiral. Mucrones bucales y deflectores bucales interiores presentes. La faringe contiene apófisis, macroplacoides, microplacoides, pero sin septulum. Cutícula con poros de varios tamaños, número y distribución. Dos garras

dobles de cada pata de tamaño similar y forma, lúnulas presentes (Schuster, Nelson, Grigarick & Christenberry, 1980).

Observaciones: Color del cuerpo transparente, cutícula del cuerpo lisa sin papilas o protuberancias, longitud de 307  $\mu\text{m}$ , con presencia de células fotorreceptoras, faringe con tubo bucal promedio de 41  $\mu\text{m}$ , 10 lamelas, con dos macropalcoidas y ausencia de microplacoideas. Cuatro pares de garras dobles tipo hufelandi, lunulas en la base de las garras, tamaño promedio de las garras de 8 y 11  $\mu\text{m}$  (Fig. 12 y Tabla 4).

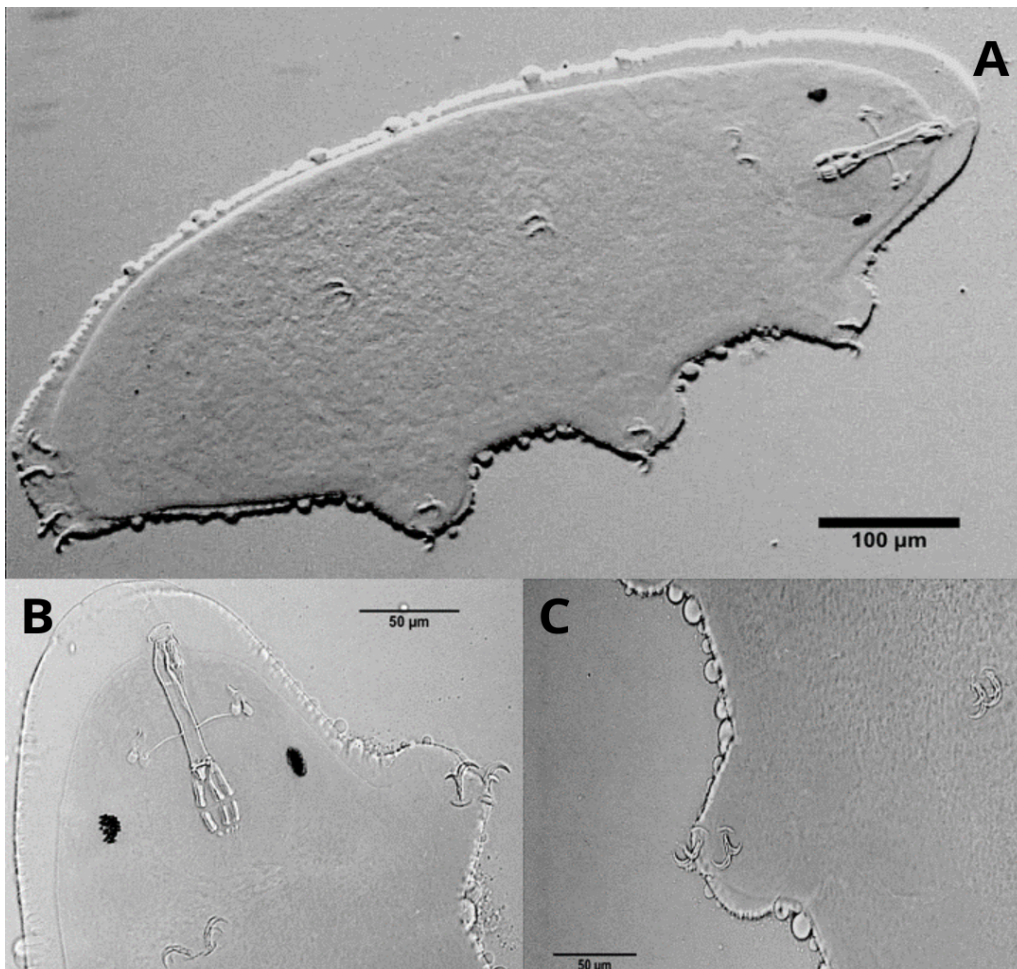


Figura 12.- *Macrobiotus hufelandi*, A) vista dorsal, B) Aparato bucofaríngeo y C) garras tipo *hufelandi*

Tabla 4.- Parámetros de identificación morfológica *Parachela/Macrobiotus*.

CARÁCTER	N	RANGO						MEDIA		SD		Holotipo	
		µm			pt			µm	pt	µm	pt	µm	pt
Longitud del cuerpo	30	307	–	756	703	–	1557	545	1062	83	158	651	1217
Tubo bucofaringeo													
Longitud del tubo bucal	30	41.5	–	59.6		–		51.5	–	4.6	–	53.5	–
Longitud del tubo faringeo	30	23.3	–	36.1	48.8	–	74.6	29.2	56.7	3.5	5.6	30.3	56.7
Longitud del tubo bucofaringeo	30	64.8	–	92.2	148.8	–	174.6	80.6	156.8	7.3	5.6	83.8	156.6
Relación de longitud del tubo bucal/faringeo	30	134%	–	205%	6	–	6	178%	–	17%	–	177%	–
Punto de inserción del soporte del estilete	30	31.0	–	45.1	60.5	–	88.8	38.5	74.9	3.5	5.4	41.7	77.9
Ancho externo del tubo bucal	30	5.9	–	15.5	12.3	–	32.9	8.0	15.5	2.5	4.9	8.0	15.0
Ancho interno del tubo bucal	30	3.3	–	11.4	6.2	–	23.9	5.2	10.2	2.2	4.5	3.9	7.4
Longitud de la lámina ventral	30	17.6	–	41.7	40.4	–	80.2	29.2	56.7	4.8	7.8	34.2	63.8
Longitud de las Placoidas													
Macroplacoida 1	30	3.9	–	16.6	8.2	–	33.7	12.6	24.6	2.5	4.9	13.1	24.5
Macroplacoida 2	30	3.2	–	9.8	6.6	–	18.9	7.2	14.1	1.5	2.5	7.5	14.1
Microplacoida	30	2.0	–	3.9	3.6	–	7.8	3.1	6.0	0.6	1.1	2.8	5.2
Macroplacoida row	30	19.5	–	33.5	40.9	–	71.5	25.6	49.9	3.3	6.1	27.4	51.3
Macroplacoida	30	23.3	–	36.1	48.8	–	74.7	29.1	56.6	3.5	5.6	30.3	56.7
Longitud de la Garra/Uña 1													
Rama primaria externa	30	10.6	–	17.7	19.5	–	36.3	14.0	27.4	1.7	3.6	14.9	27.9
Rama secundaria externa	30	7.1	–	13.4	13.2	–	24.0	9.2	18.1	1.4	2.8	11.0	20.6
Longitud de la Garra/Uña 2													
Rama primaria externa	30	11.3	–	17.3	14.8	–	33.6	13.8	26.6	1.5	4.0	13.4	25.0
Rama secundaria externa	30	6.4	–	11.6	12.9	–	24.8	9.4	18.4	1.4	2.9	10.6	19.8
Longitud de la Garra/Uña 3													
Rama primaria externa	30	8.7	–	16.2	15.7	–	33.0	13.4	26.3	1.8	4.3	14.2	26.5
Rama secundaria externa	30	5.4	–	14.0	10.5	–	23.9	9.0	17.6	2.0	3.8	9.7	18.1
Longitud de la Garra/Uña 4													
Rama primaria anterior	30	9.7	–	18.7	17.5	–	37.3	14.2	27.8	2.1	4.9	18.7	35.0
Rama secundaria anterior	30	6.6	–	13.3	12.3	–	24.6	9.3	18.2	1.8	3.3	12.0	22.4

### **7.1.2.- *Paramacrobotus richtersi***

Phylum: Tardigrada (Spallanzani, 1777)

Clase: Eutardigrada (Richters, 1926)

Orden: Parachela (Schuster, Nelson, Grigarick & Christenberry, 1980)

Superfamilia: Macrobiotidea (Thulin, 1928)

Familia: Macrobiotidae (Thulin, 1928)

Género: *Paramacrobotus* (Guidetti, Schill, Bertolani, Dandekar & Wolf, 2009)

Especie: *Paramacrobotus richtersi* (Murray, 1911) (redescripción)

Zona y número de especímenes: Chapultepec (33), Cañón Doña Petra (3), San Carlos (7).

Descripción de la especie: Sin células fotorreceptoras, color transparente/blanco. Cutícula lisa, sin poros. Fina granulación de pequeños gránulos no uniformes. Boca rodeada por lamelas peribucales grandes y cuadradas. Tubo bucal con una lámina ventral evidente. Soportes de estilete insertados al inicio del tubo bucal. Furca de estilete bien desarrollada. Bucofaríngeo ligeramente ovalado que contiene apófisis triangulares grandes, seguido de tres macroplacoides en forma de barra, el tercero con una constricción caudal evidente y un microplacoide evidente (Murray, 1911).

Observaciones: Ausencia de células foto receptoras, color transparente, cutícula lisa sin poros, longitud total promedio 224  $\mu\text{m}$  (Fig.13 y Tabla 5). Longitud promedio del tubo bucofaríngeo 30  $\mu\text{m}$ , presencia de macroplacoides y microplacoides (Fig. 13), cuatro pares de garras dobles tipo macrobiotus, con lúnulas presentes en la base de las garras, tamaño promedio de las garras entre 6 y 8  $\mu\text{m}$  (Tabla 5).

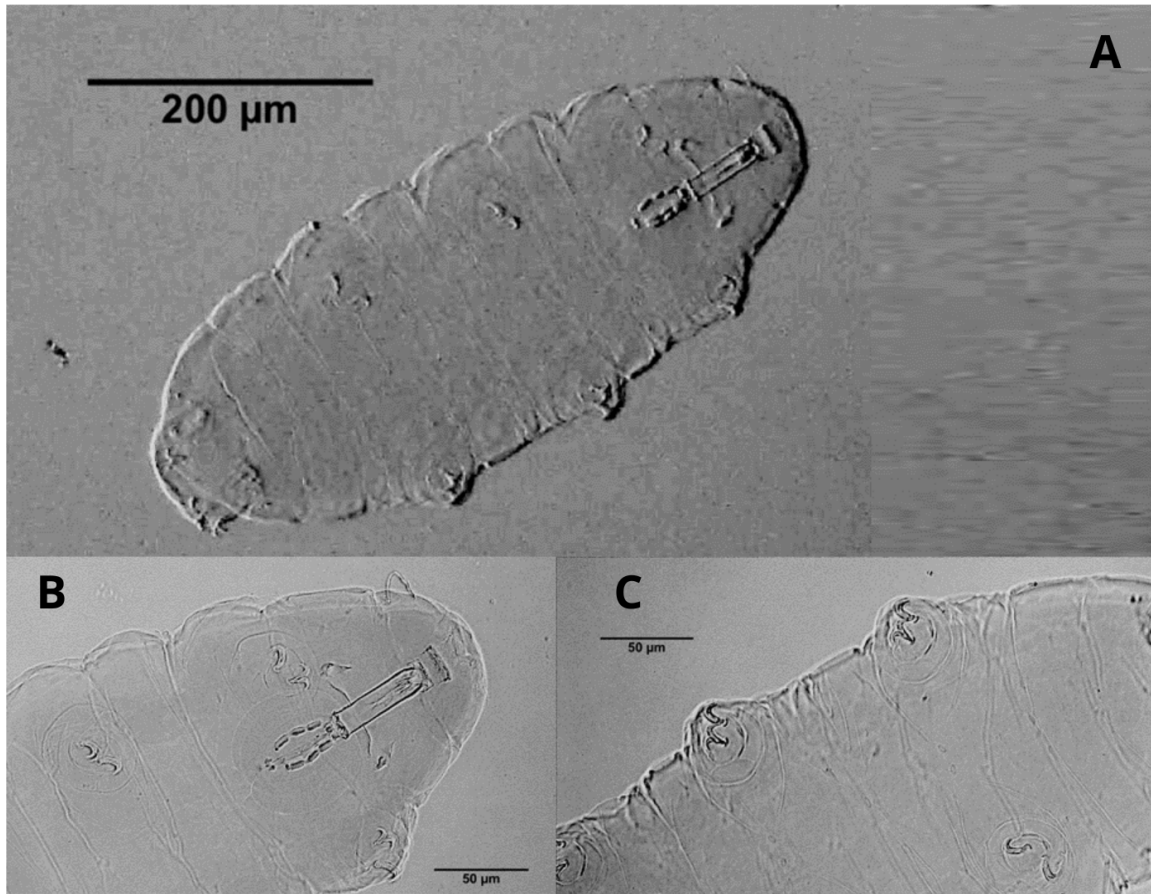


Figura 13.- *Paramacrobiotus richtersi* A) vista dorsal, B) Aparato bucofaríngeo y C) garras tipo *richtersi*.

Tabla 5.- Parámetros de identificación morfológica *Parachela/Paramacrobiotus*.

CARÁCTER	N	RANGO				MEDIA		SD		Holotipo			
		$\mu\text{m}$	$\mu\text{m}$	$\mu\text{m}$	$\mu\text{m}$	$\mu\text{m}$	$\mu\text{m}$	$\mu\text{m}$	$\mu\text{m}$	$\mu\text{m}$	$\mu\text{m}$		
Longitud del cuerpo	30	224	–	715	338	–	1377	479	1016	132	213	352	819
Tubo bucofaringeo													
Longitud del tubo bucal	30	30.7	–	70.8		–		47.2	–	8.1	–	43.0	–
Longitud del tubo faríngeo	30	18.4	–	54.6	57.6	–	99.8	36.3	76.2	9.4	10.9	29.5	68.6
Longitud del tubo bucofaringeo	30	49.1	–	120.1	157.7	–	199.7	83.5	176.2	16.8	10.9	72.5	168.7
Relación de longitud del tubo bucal/faríngeo	30	100%	–	174%		–		134%	–	19%	–	146%	–
Punto de inserción del soporte del estilete	30	0.0	–	60.1	72.9	–	90.2	37.0	81.0	9.9	4.1	35.6	82.8
Ancho externo del tubo bucal	30	5.7	–	16.8	14.8	–	31.2	11.7	24.4	3.3	4.3	9.3	21.5
Ancho interno del tubo bucal	30	3.7	–	14.0	9.7	–	26.0	8.8	18.4	3.1	4.7	7.4	17.3
Longitud de la lámina ventral	30	0.0	–	41.3	45.5	–	71.2	28.7	62.7	7.7	5.2	28.7	66.8
Longitud de las Placoidas													
Macroplacoida 1	30	3.6	–	11.5	9.7	–	19.4	7.0	14.7	1.9	2.5	6.0	14.0
Macroplacoida 2	30	1.0	–	9.3	3.1	–	17.2	5.6	11.7	1.8	2.8	5.0	11.6
Macroplacoida 3	30	2.6	–	11.6	8.3	–	21.0	7.7	16.2	2.2	2.9	7.0	16.3
Microplacoida	30	1.8	–	6.4	4.2	–	13.2	3.4	7.2	1.1	1.7	3.3	7.7
Macroplacoida row	30	14.3	–	44.2	46.6	–	77.5	29.3	61.4	7.3	8.2	24.0	55.9
Macroplacoida	30	18.4	–	54.6	57.6	–	99.8	36.3	76.2	9.4	10.9	29.5	68.6
Longitud de la Garra/Uña 1													
Rama primaria externa	30	8.0	–	24.7	20.0	–	34.9	12.3	25.8	3.2	3.6	9.5	22.1
Rama secundaria externa	30	3.1	–	13.4	10.0	–	24.9	9.2	19.3	2.4	3.3	7.6	17.7
Longitud de la Garra/Uña 2													
Rama primaria externa	30	7.1	–	20.8	16.7	–	32.4	11.8	24.9	3.3	4.4	8.2	19.1
Rama secundaria externa	30	2.6	–	16.9	8.4	–	26.4	9.2	19.3	3.1	4.5	5.5	12.8
Longitud de la Garra/Uña 3													
Rama primaria externa	30	6.7	–	22.5	17.3	–	31.7	12.0	25.3	3.1	3.8	8.1	18.8
Rama secundaria externa	30	4.8	–	16.6	10.7	–	28.1	9.5	19.9	2.6	3.7	8.2	19.0
Longitud de la Garra/Uña 4													
Rama primaria anterior	30	6.3	–	22.5	14.1	–	34.5	12.2	25.8	3.4	5.0	7.2	16.8
Rama secundaria anterior	30	3.9	–	17.4	8.7	–	28.5	8.6	18.1	2.7	4.1	5.3	12.3

### **7.1.3.- *Echiniscus* sp.**

Phylum: Tardigrada (Spallanzani, 1777)

Clase: Heterotardigrada (Marcus, 1927)

Order: Echiniscoidea (Richters, 1926)

Familia: Echiniscoididae (Kristensen & Hallas, 1980)

Familia: Echiniscidae (Thulin, 1928)

Genero: *Echiniscus* (Schultze, 1840)

Zona y número de especímenes encontrados: San Carlos (1).

Diagnóstico: Células fotorreceptoras color rojo y granulares; clava primaria y secundaria papilares/cilíndricas. Soportes de estilete ausentes o no visibles en el microscopio de luz; tubo bucal rígido. Placa pseudosegmentaria IV' ausente. Placas medianas típicamente divididas transversalmente, placa caudal con muesca; placas ventrales ausentes, con excepción de las placas subcefálicas y/o genitales que pueden estar presentes. Tronco típicamente apendiculado (modificaciones Degma y Guidetti, 2018).

Observaciones: Longitud total 331  $\mu\text{m}$ , tres placas, presencia de cirros en la placa 1 (cirro A y B), ausencia de cirros en otras placas presencia de granulaciones en la cutícula, cuatro pares de cuatro garras, presencia de incisiones y pailas. Ausencia parcial de ocelos. Tubofaríngeo no observable (Fig. 14)

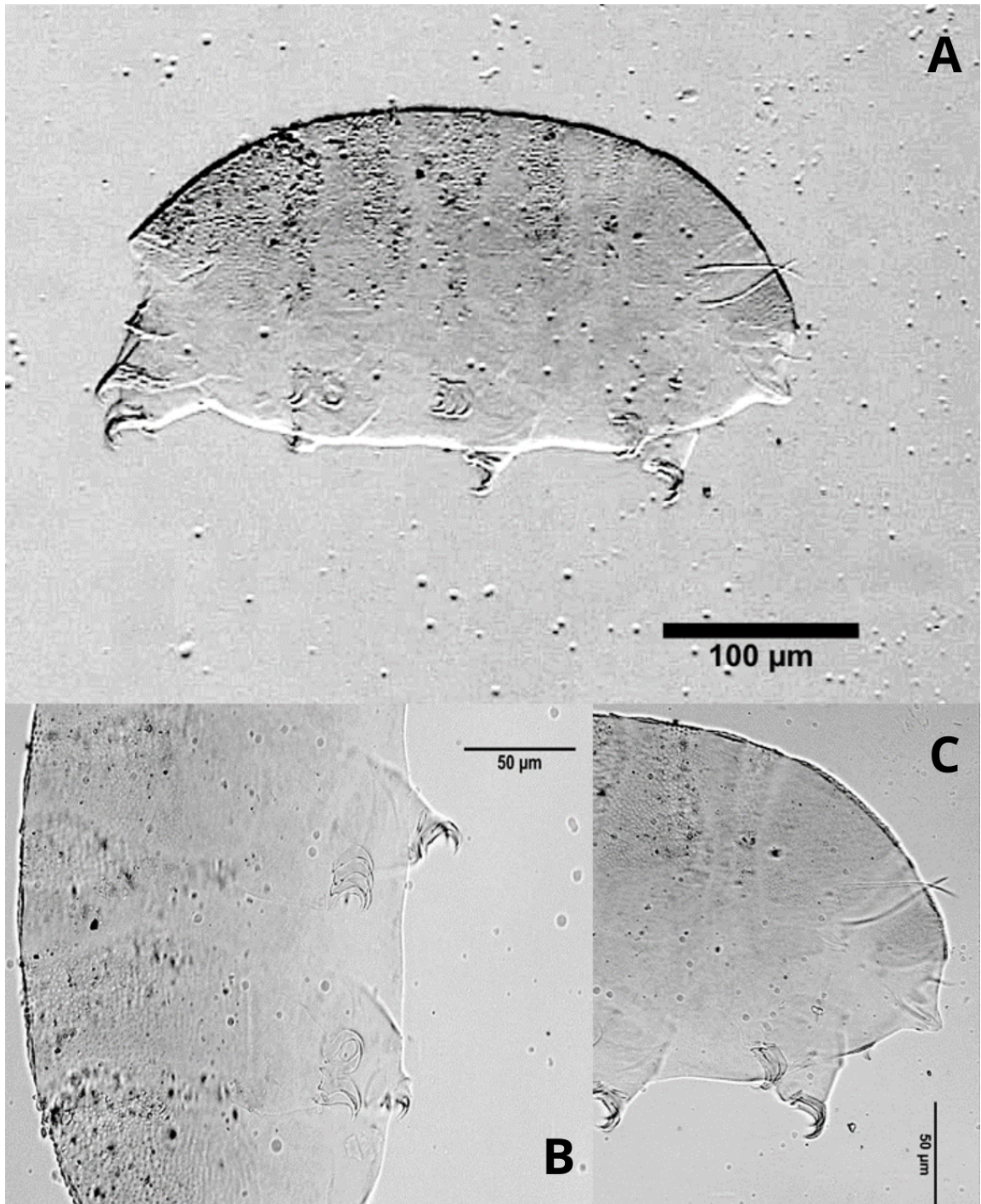


Figura 14.- *Echiniscus* sp, A) vista dorsal, B) garras tipo *Echiniscus* C) garras y cirros carateristicos de del genero *Echicniscus*, parte apical del tardígrado.

#### **7.1.4.- *Milnesium* sp.**

Phylum: Tardigrada (Spallanzani, 1777)

Clase: Eutardigrada (Richters, 1926)

Orden: Apochela (Schuster, Nelson, Grigarick & Christenberry, 1980)

Familia: Milnesiidae (Ramazzotti, 1962)

Género: *Milnesium* (Doyère 1840)

Zona y número de especímenes encontrados: Chapultepec (1), Cañón Doña Petra (1).

Descripción del género: Aparato bucal del tipo *Milnesium*. Se presentan lamelas peribucales alrededor de la apertura bucal. El tubo bucal es ancho y corto, en forma de embudo y más ancho en la parte anterior. El bulbo faríngeo es alargado, en forma de pera y sin placoides ni septulum. Las garras son del tipo *Milnesium*, delgadas, con ramas secundarias y engrosamientos basales redondeados. Las ramas primarias en todas las patas tienen pequeños puntos accesorios distintos que se desprenden de la rama en su mayor curvatura. Presenta barras cuticulares transversales únicas.

Observaciones: Longitud total de ambos especímenes 755 y 600  $\mu\text{m}$ . Aparato bucofaríngeo tipo *Milnesium*, en forma de pera, sin placoides, ni septulum, con papilas en el tubo bucofaríngeo, garras tipo *Milnesium*, diplo garras y dos garras accesorias más largas, cutícula sin granulaciones (Fig. 15).

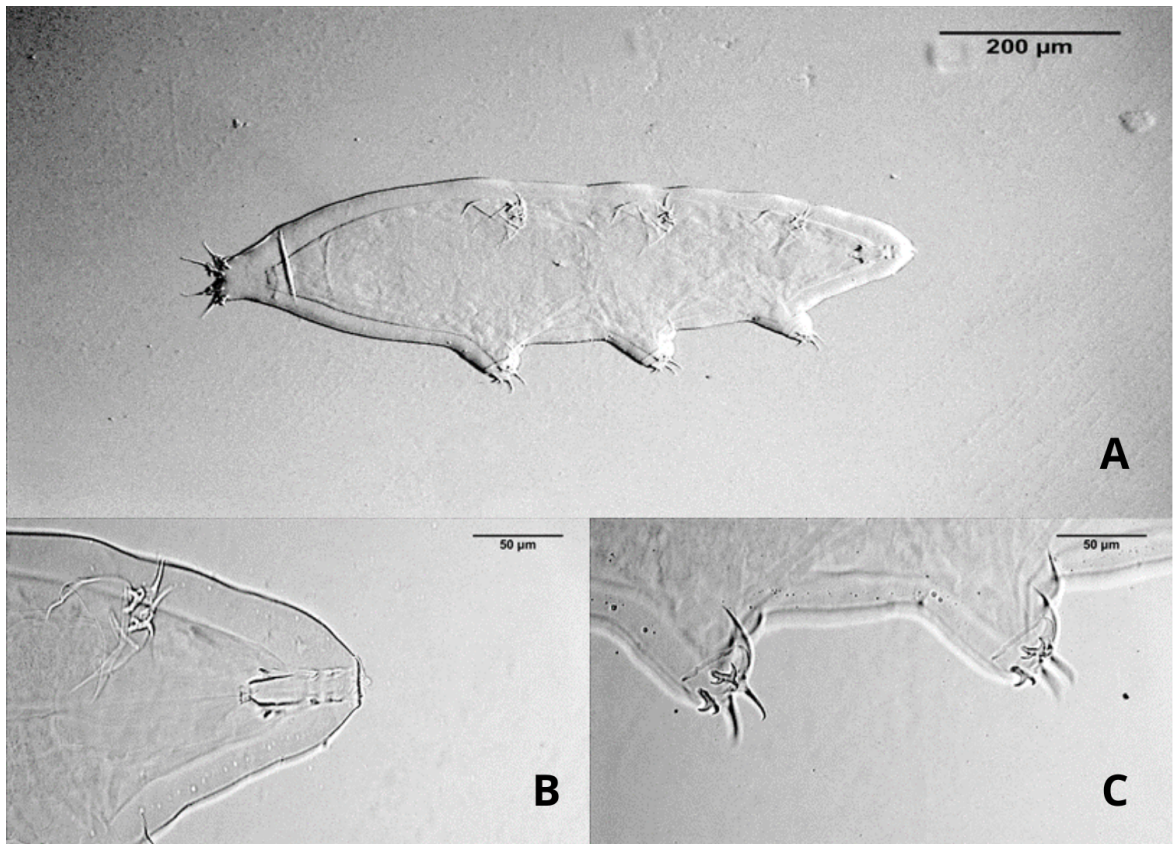


Figura 15.- *Milnesium* sp, A) vista dorsal, B) Aparato bucofaringeo tipo *Milnesium* C) garras tipo *Milnesium*.

## 7.2.- Descripción de Huevos

Además se observaron 5 huevos pertenecientes a los géneros *Ramazzotius sp.*, *Paramacrobotus sp.*, *Macrobotus sp.* (Fig. 16 a 18).

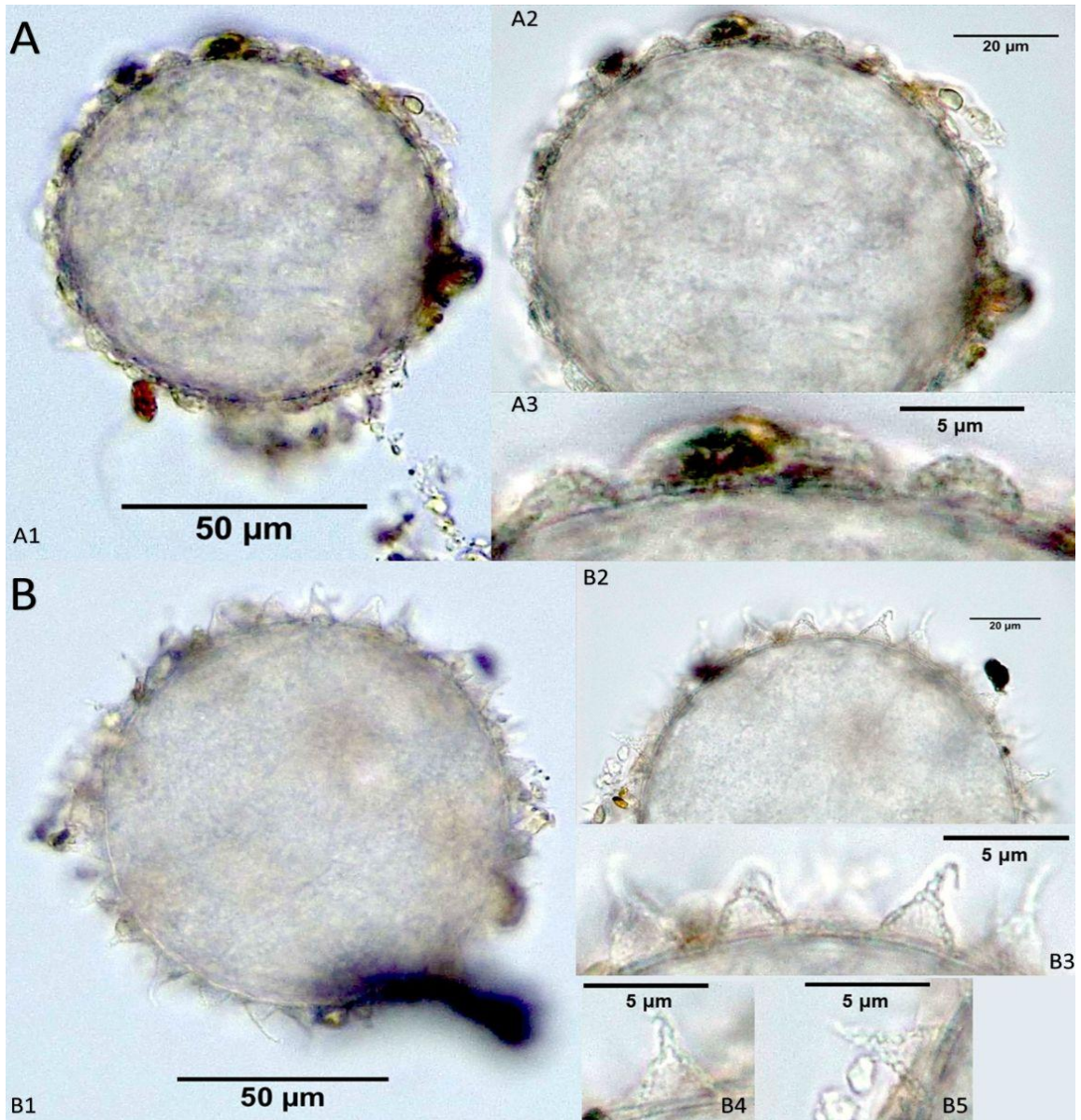


Figura 16.- Huevos de la zona de Chapultepec, procesos en forma de burbuja tipo *Ramazzotius sp.* (A y A3), procesos en forma de cono con terminación en filamento y *Paramacrobotus sp.* (B, B1, B2, B3, B4 y B5).

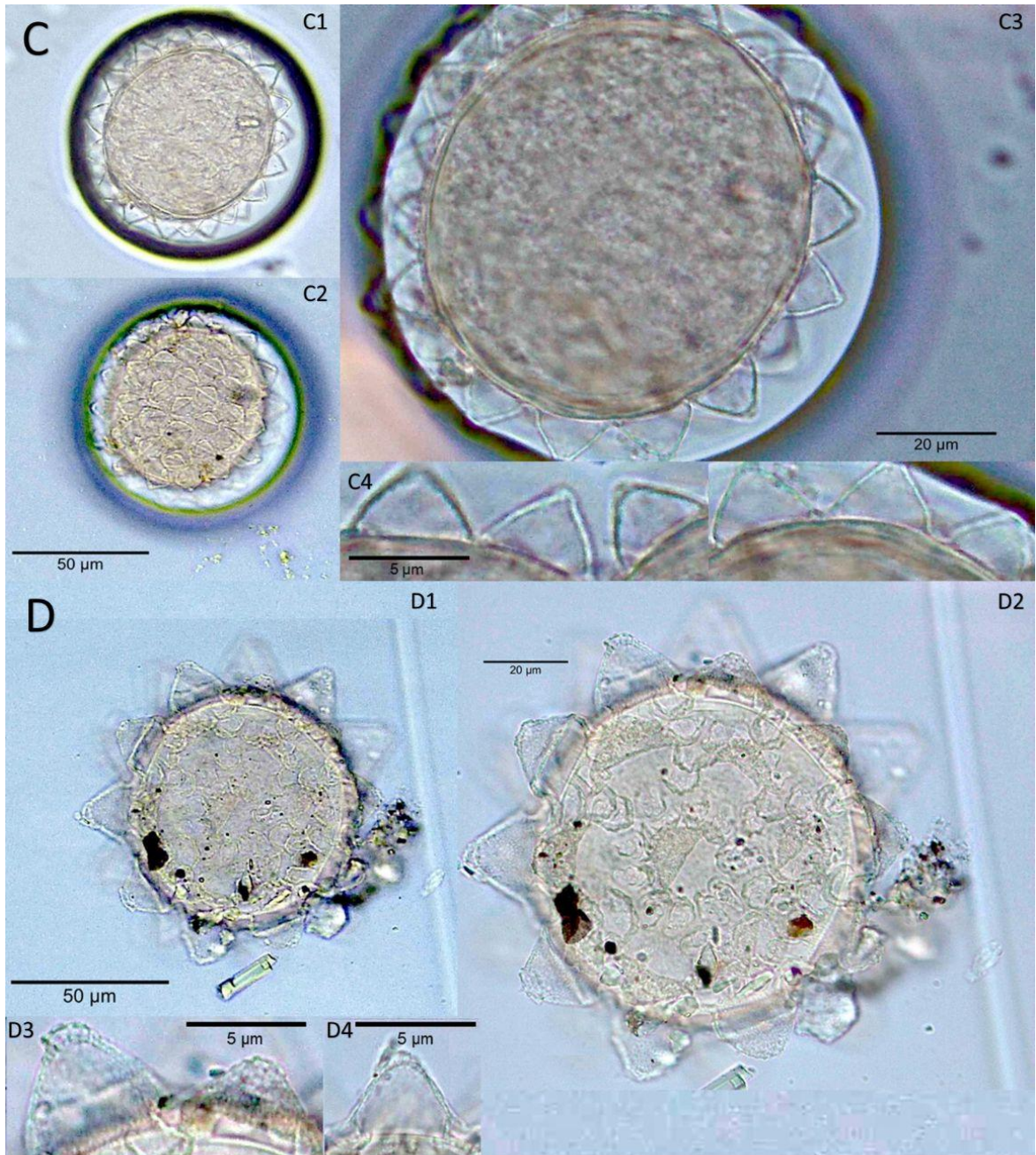


Figura 17.- Huevos de la zona de San Carlos, procesos en forma de cono (C, C1, C2, C3 y C4), procesos en forma de cono ancho afilado. *Paramacrobiotus richtersi* (D, D1, D2, D3 y D4).

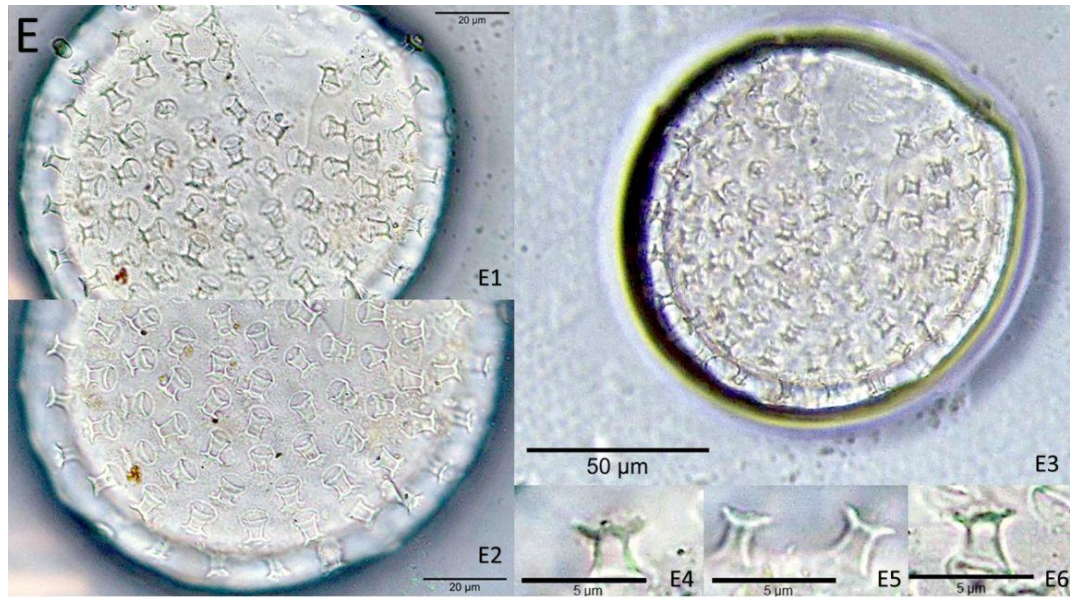


Figura 18.- Huevo encontrado en la zona de San Carlos, con procesos en forma de conos ramificados tipo *Macrobiotus hufeladi* (E, E1, E2, E3, E4, E5, E6).

### 7.3.- Microscopía de barrido

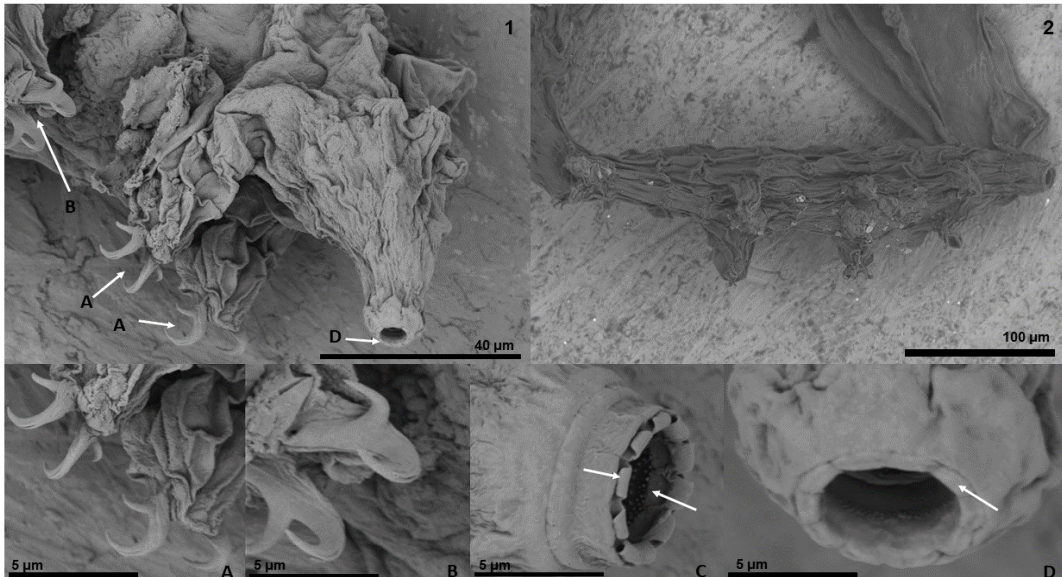


Figura 19.- Microscopía de barrido: (1) y (2) fotografía a 100 y 40 micras de un tardígrado del género *Paramacrobiotus* en vertical; se observan estructuras como las garras (A) y (B). Se observa un total de 10 lamelas en sección apical del tubo bucofaríngeo exterior (C) y (D).

## 7.4.- Diversidad de tardígrados

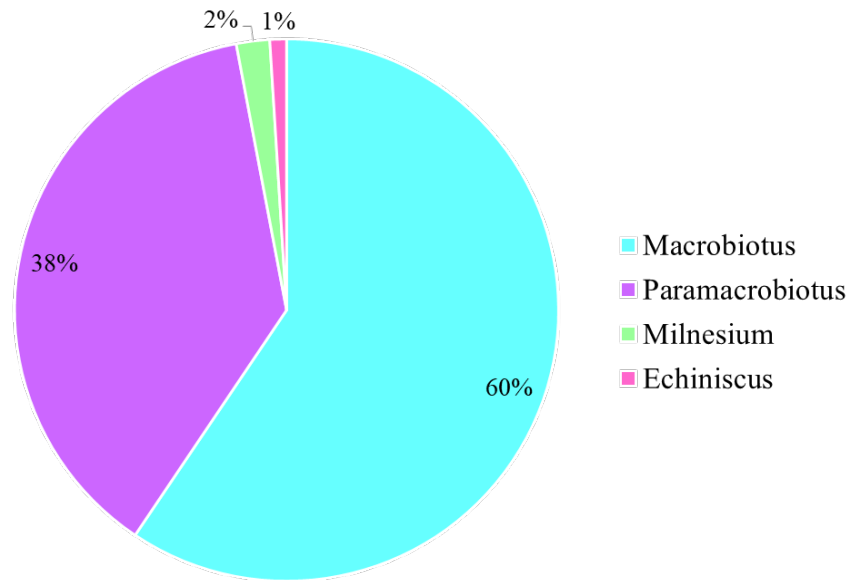


Figura 20.- Diversidad de tardígrados (Chapultepec, Cañón Doña Petra y San Carlos), *Macrobiotus*, *Paramacrobiotus*, *Milnesium*, *Echiniscus*, se encontraron un total de 116 tardígrados, *Macrobiotus* (70 especímenes conforman el 60%), *Paramacrobiotus* (43 especímenes conforman el 38%), *Milnesium* (2 especímenes conforman el 2%), *Echiniscus* (1 espécimen conforma el 1%).

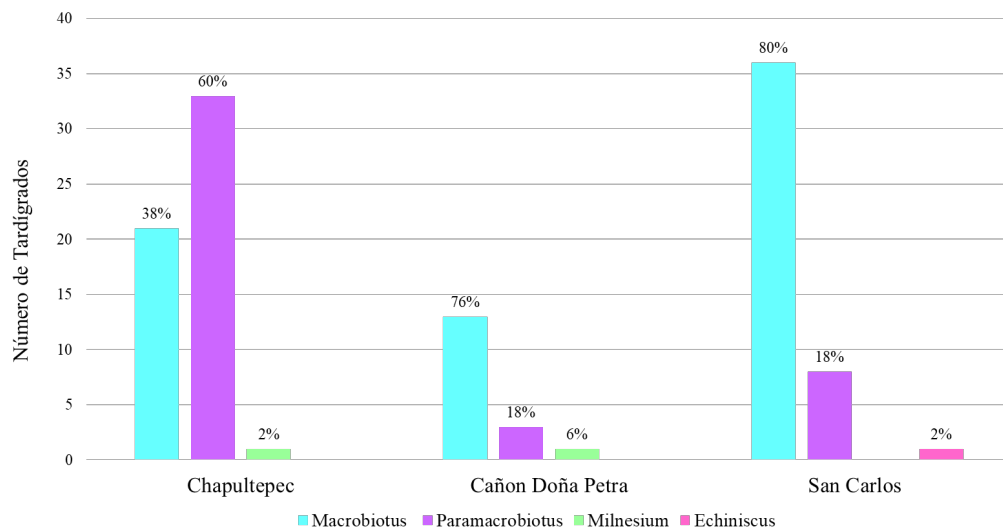


Figura 21.- Diversidad por zona de muestreo (Chapultepec, Cañón Doña Petra y San Carlos) 4 géneros diferentes de tardígrados, en el área de Chapultepec se encontraron 21 especímenes identificados como *Macrobiotus* (38%), 33 especímenes *Paramacrobiotus* (60%), 1 espécimen *Milnesium* (2%), en la zona de Cañón Doña Petra se encontraron 13 especímenes de *Macrobiotus* (76%), 3 *Paramacrobiotus* (18%) y 1 *Milnesium* (6%), por último en el área de San Carlos se encontraron 36 especímenes de *Macrobiotus* (80%), 8 especímenes de *Paramacrobiotus* (18%) y 1 espécimen de *Echiniscus* (2%).

### 7.5.- Índice de Shannon

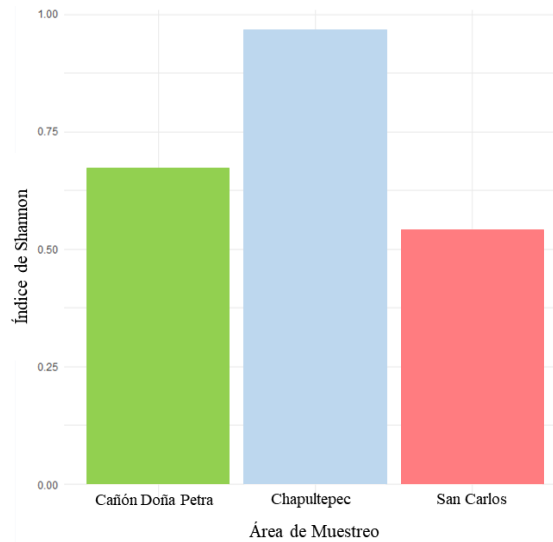


Figura 22.- Gráfica de abundancia comparando el índice de Shannon en las tres zonas de muestreo, Chapultepec: 0.96, Cañón Doña Petra: 0.67, San Carlos: 0.54.

### 7.6.- Diversidad de briofitas y líquenes

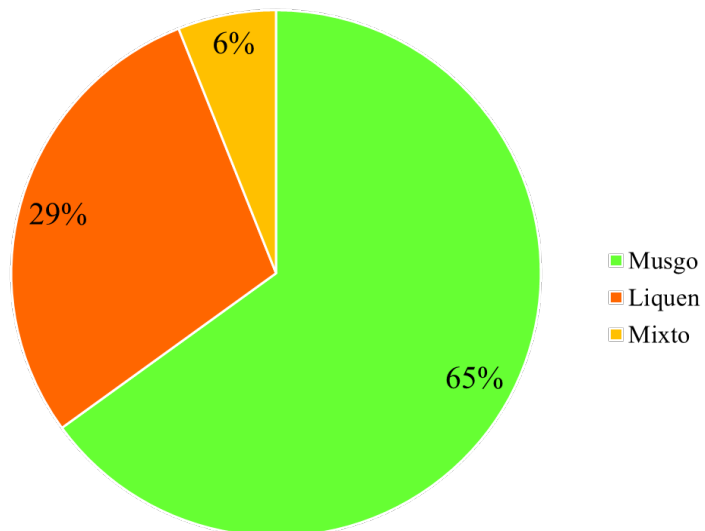


Figura 23.- Abundancia de muestras registradas, musgo, liquen y mixto, se tomaron un total de 52 muestras de las 3 localidades diferentes (Chapultepec, San Carlos, Cañón Doña Petra), 34 muestras (65%) correspondían a musgo, 15 muestras (29 %) liquen y 3 muestras (6%) consistían en una combinación de liquen y musgo fue nombrada como mixto.

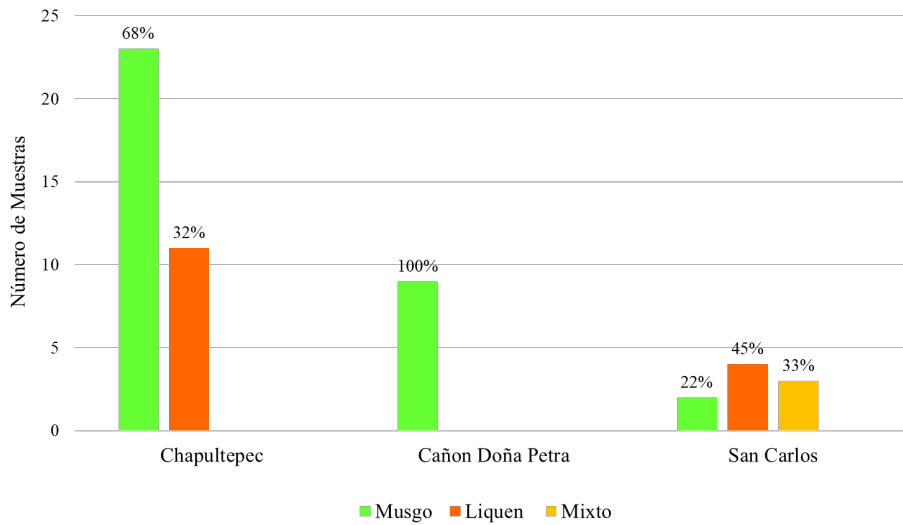


Figura 24.- Abundancia de muestras recolectadas dentro de las tres zonas de muestreo (52 muestras), 34 son del área de Chapultepec: 23 de musgo (68%) y 11 de liquen (32%); en el área del Cañon Doña Petra se tomaron 9 muestras que se limitaron a ser de musgo (100%), mientras que en la zona de San Carlos se tomaron 9 muestras: 2 de musgo (22%) , 4 de liquen (45%) y 3 mixtas (33%), que consisten en una combinación de las muestras anteriores que no pudieron ser separadas para su revisión.

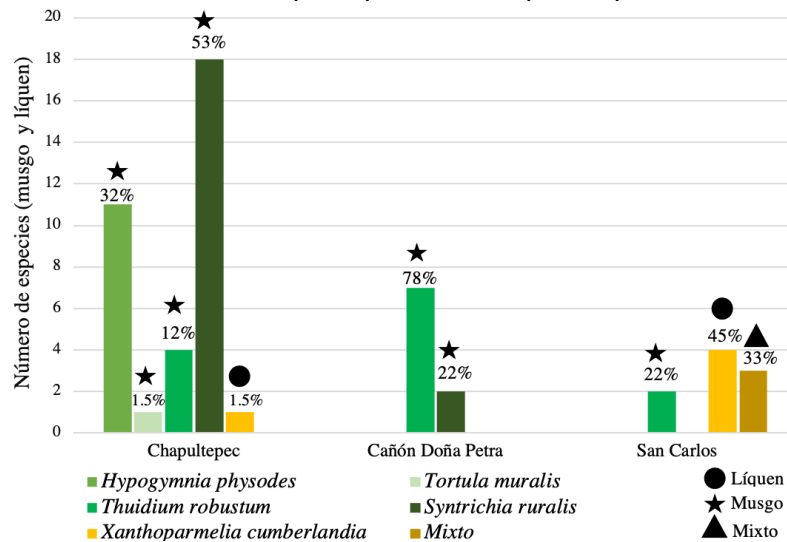


Figura 25.- Diversidad por zona de muestreo (Chapultepec, Cañon Doña Petra y San Carlos) 5 especies diferentes 2 de líquenes y 3 de musgo, en la zona de Chapultepec se encontraron 11 especímenes de *Hypogymnia physodes* (32%), 1 de *Tortula muralis* (1.5%), 4 especímenes de *Thuidium robustum* (12%), 18 de *Syntrichia ruralis* y 1 espécimen de *Xanthoparmelia cumberlandia* (1.5%), en la zona de Cañon Doña Petra se encontraron 7 especímenes de *Thuidium robustum* (78%) y 2 de *Syntrichia ruralis* (22%) por último en el área de San Carlos se encontraron 4 especímenes de *Xanthoparmelia cumberlandia* (45%), 2 de *Thuidium robustum* (22%) y 3 de Mixto (33%).

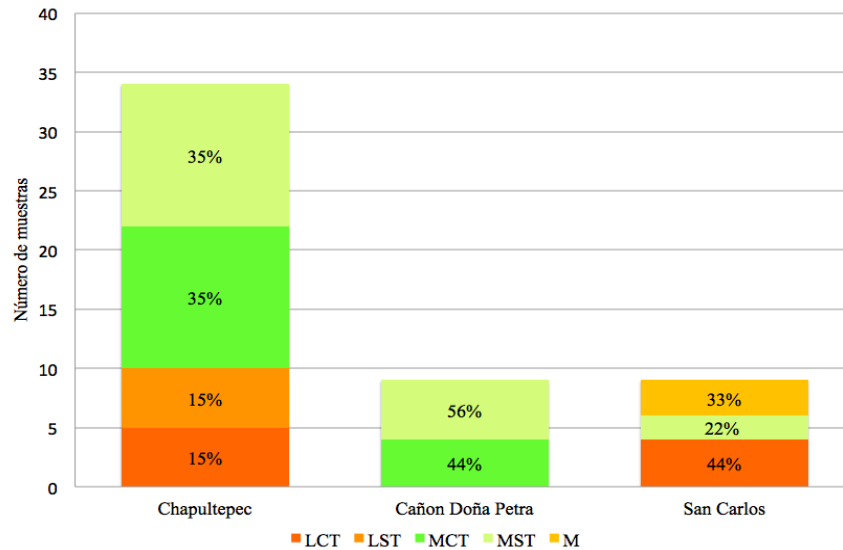


Figura 26.- Porcentaje de muestras con tardígrados en diferentes zonas muestras de Liqueen Con Tardígrados (LCT), Liqueen Sin Tardígrados (LST), Musgo Con Tardígrados (MCT), Musgo Sin Tardígrados (MST), Mixto (M). Chapultepec (34); LCT 15% (5), LST 15% (5), MCT 35% (12), MST 35% (12). Cañon Doña Petra (9), MCT (4) 44%, MST (5) 56%. San Carlos (9), LCT (4) 44%, MST (2) 22%, M (3) 33%. En total el 59% (25/52) de las muestras colectadas presentam tardígrados.

## 8.-Discusión

### 8.1.- Diversidad de tardígrados.

En México contamos con 87 especies descritas desde 1911 hasta 2024, dentro de 25 de las 32 entidades federativas de la república. (Fig. 11; Kaczmarek *et al.*, 2016; León *et al.*, 2018; Moreno *et al.*, 2019-2020; Perez-Pech *et al.*, 2020; Dueñas-Cedillo *et al.*, 2020; Núñez *et al.*, 2021; Parada-Espinoza *et al.*, 2022; Dueñas *et al.*, 2024). Actualmente, en la región de San Pedro Martír se ha realizado el primer estudio de diversidad del phylum tardigrada, el cual fue llevado a cabo por la Dra. Patricia Nuñez y colaboradores (Núñez *et al.*, 2021). En ese estudio se documentaron los primeros dos registros a nivel especie *Echiniscus blumi* y *Echiniscus becki* y los primeros a nivel género con *Milnesium* sp. y *Ramazzotius* sp.

El presente trabajo continúa con el estudio de la diversidad tardigrada en el municipio de Baja California: Chapultepec, Cañón de Doña Petra y San Carlos. El área geográfica (Fig. 11) del estudio es semiárida y/o árida, las zonas de muestreo presentaron vegetación secundaria arbustiva de matorral rosetófilo costero y chaparral, con excepciones como en el cerro de Chapultepec donde se presentan asentamientos humanos junto con vegetación secundaria, Cañon Doña Petra con bosque de encinos y San Carlos que es parte del territorio donde se encuentran algunas zonas de agricultura temporal anual (Fig. 12; INEGI, 2013), estas áreas no presentan similitudes con los estudios en el área de muestreo de San Pedro Mártir con vegetación mayormente de bosque de coníferas (Aguilar-Aguilar, González-Mendoza & Grimaldo-Juárez, 2011; Núñez *et al.*, 2021). En este trabajo se identificó que la diversidad consiste en diferentes especies y géneros de tardígrados a las anteriormente registradas en San Pedro Martir.

Los resultados del muestreo realizado revelan dos especies especialmente representativas: *Macrobotus hufelandi* y *Paramacrobotus richtersi* (Fig. 12 y 13). Ambas pertenecen a la clase Eutardigrada y al orden Parachela. Estos dos géneros se encuentran en 14 de 25 estados de la república con registros previos; Baja California Sur, Chiapas, Chihuahua, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, México, Morelos, Nuevo León, Oaxaca, Querétaro, Quintana Roo, Tamaulipas, Tlaxcala.

Se tomaron medidas morfométricas a más de 30 especímenes de cada caso, que compartieran rasgos, como el número de placoideas, tamaño de garras, tomando como parámetro las claves de identificación de Murray 1911, para *Paramacrobotus richtersi* y de Schultze en 1834 para *Macrobotus hufelandi*. Dentro de las tres zonas de muestreo, estos parámetros determinan el rango y promedio de los tamaños en tardígrados de las dos especies (Tabla 4 y 5).

Para determinar la abundancia de cada especie por zona se llevó a cabo el índice de Shannon Weaver (Fig. 22; Cain *et al.*, 2014), los resultados nos muestran que la zona

de Chapultepec tiene el valor más alto de diversidad de tardígrados, con un índice de Shannon Weaver de 0.96. Esto sugiere una mayor variedad de especies y una distribución más equitativa en comparación con otras zonas ya que se acerca ya que el valor del índice de Shannon se aproxima a 1. Un valor más cercano a 1 indica una mayor diversidad y equitatividad en la distribución de las especies, lo cual puede estar relacionado con la presencia de vegetación relicta arbustiva.

Por otro lado, el Cañón de Doña Petra nos muestra un índice de 0.67, lo que nos indica una diversidad moderada, probablemente, esto se debe a que el número de muestreos no fue un número mayor como el de Chapultepec, aunado a esto los factores antropocéntricos y aguas tratadas pueden no favorecer a la formación de líquenes y musgos.

Por último, San Carlos presenta el valor más bajo de diversidad con un índice de 0.54, lo que sugiere una menor variedad de especies y una distribución menos equitativa. Cabe señalar que el sitio presenta agricultura de temporada anual y vegetación arbustiva de chaparral, además de bosque de encino, esta diferencia de vegetación entre zonas de muestreo se ve reflejada en el número de especímenes y de microhábitats que podemos encontrar. Es necesario realizar más estudios donde se comparen diferentes microhábitats y factores como pH, temperatura, humedad, salinidad, altura, entre otros parámetros, para tener un estudio más completo.

Las especies más representativas dentro de las tres zonas de este estudio fueron *Macrobotus hufelandi* y *Paramacrobotus richtersi*, ambas pertenecientes a la familia *Macrobotidae* (Fig. 21 y 22). Una característica que destacan estudios como los de Rocha (2014) y Muñoz-Li & Capote (2021) es que esta especie *Macrobotus hufelandi* es abundante en zonas con presencia antropogénica. Además, estudios anteriores consideran que la especie *Macrobotus hufelandi* presenta mayor adaptabilidad a las condiciones ambientales desfavorables según estudios de Nelson & Marley (2000). El Cañón de Doña Petra, Chapultepec y San Carlos son zonas que están dentro de la ciudad de Ensenada

(Fig. 11), a pocos metros de áreas de urbanización, que si bien se mantienen poco impactadas por asentamientos humanos, podrían dar una pista del impacto que tienen las zonas de asentamiento en hábitats como los musgos, líquenes y la microfauna que habita en ellos.

La ornamentación de los huevos es un elemento fundamental para determinar las especies que se encuentran dentro las tres zonas. En este estudio se logró encontrar un total de 5 huevos, dos en la zona de Chapultepec, el primero con procesos en forma de burbuja tipo *Ramazzottius* sp. (Fig. 17; A y A3) descritos por Guidetti (2022), y el segundo con procesos en forma de cono, con terminación en filamento y *Paramacrobotus richtersi* también descrito en Guidetti 2017 (Fig. 17; B, B1, B2, B3, B4 y B5).

En la zona de San Carlos se localizaron tres huevos, los primeros dos con procesos en forma de cono (Fig. 18; C, C1, C2, C3 y C4). Estos procesos coinciden con la descripción de la especie *Paramacrobotus richtersi* que da Guidetti (2009) y descrita también por Kaczmarek en 2017 y 2019, con procesos en forma de cono ancho afilado (Fig. 18; D, D1, D2, D3 y D4). El tercer huevo presenta procesos en forma de conos ramificados tipo *Macrobotus hufeladi* (Fig. 19; E, E1, E2, E3, E4, E5, E6) descrita por Kaczmarek (2017).

## **8.2.- Microscopía de barrido.**

La microscopía de barrido nos muestra imágenes detalladas de las estructuras particulares de los tardígrados, en éstas se muestran estructuras como las garras, claramente identificables en las fotografías a 100 y 400 micrómetros. Se observaron 10 lamelas en la sección apical del tubo bucofaríngeo exterior (Fig. 19 C y D), lo que proporciona información sobre su anatomía interna, observándose estructuras como las garras (Fig. 1A y B).

Este hecho sugiere, de acuerdo con la descripción realizada por Schultze en 1834, que los tardígrados de nuestra muestra se asemejan a la especie *Macrobiotus hufelandi*. Sin embargo, es importante destacar que los especímenes colapsaron debido al tratamiento con alcohol isopropílico, el cual afectó la cutícula y otras estructuras internas. En el futuro se recomienda utilizar acetona u otros métodos de fijación para microscopía de barrido en este género, como lo describe Eibye-Jacobson, J. (2001), ya que la cutícula es delicada al vacío.

### **8.3.- Diversidad de briofitas y líquenes.**

La diversidad de la briofitas y líquenes, nos muestra que el 65% de las muestras recolectadas se identificaron como musgo, el 29% como líquenes, mientras que el 6% consistió en muestras mixtas (Fig. 23 y 24), reflejando así al musgo como sustrato o microhábitat predominante en el estudio. El artículo de García y Villagra (2023) analiza las condiciones óptimas de crecimiento para líquenes y musgos, destacando que los musgos poseen una capacidad superior para retener humedad. Esta característica es crucial, ya que facilita un ciclo de vida activo en los tardígrados, organismos que requieren ambientes húmedos para realizar sus actividades diarias, según Nelson *et al.*, (2015 y 2018).

En la zona de Chapultepec (Fig.25), la especie más significativa fueron especies de musgo como *Syntrichia ruralis*, seguida por el líquen *Hypogymnia physodes*, musgo *Tortura muralis*, musgo *Thuidium robustum* y líquen *Xanthoparmelia cumberlandia*. En la zona del Cañón de Doña Petra, musgo *Thuidium robustum* fue la especie dominante, seguida del musgo *Syntrichia ruralis*. En San Carlos, el líquen *Xanthoparmelia cumberlandia* fue la especie con presencia más frecuente, acompañada de el musgo *Thuidium robustum* y especímenes mixtos.

Una de las razones más probables por las cuales la zona de Chapultepec tiene la mayor diversidad de especies de briofitas, es que se caracteriza por mantener más

humedad, ya que se encuentra en una zona de ladera, donde el Sol no incide directamente debido a su orientación de cara al Norte. Además, la vegetación relicta arbustiva secundaria promueve que los musgos mantengan la humedad por más tiempo. En la zona de Cañón de Doña Petra, existe un pequeño cuerpo de agua tratada que fluye gran parte del año acompañado de vegetación secundaria arbustiva de matorral rosetófilo costero, chaparral y árboles de eucalipto, aun así estos factores bióticos no favorecieron la búsqueda de líquen pero si de musgo. Por último la zona de San Carlos es de clima más seco la mayor parte del año y una vegetación con agricultura de temporada anual, vegetación arbustiva de chaparral y bosque de encino, esto posiblemente favoreció a la obtención de más líquenes que musgo en la zona (Fig. 11).

La presencia de tardígrados en las muestras también fue un factor importante en este trabajo, ya que al realizar un estudio de reconocimiento de diferentes zonas, podríamos atribuir que el 59% de las muestras colectadas (musgo y líquen) se extrajeron tardígrados (Fig. 27). Uno de los hallazgos más significativos del estudio es que durante el año de recolección, 2021, se observaron temporadas de lluvia poco frecuentes con 41 mm de promedio de lluvia anual. Esta escasez de precipitaciones podría afectar considerablemente la abundancia y diversidad de tardígrados, musgo y líquenes. La resistencia a la falta de humedad varía entre las especies, lo que sugiere que algunas pueden ser más vulnerables a estas condiciones adversas. La falta de lluvia dificulta la búsqueda de líquenes y musgo en ambientes de vegetación mediterránea, ya que este tipo de sustrato se deshidrata y cambia de color a un beige o verde oscuro, confundándose con otro tipo de sustratos y otras plantas características desérticas o bajo matorrales (INEGI, 2013).

Esto también dificulta la búsqueda de tardígrados en las muestras ya que éstas deben pasar por proceso de rehidratación y los organismos podrían tardar de 6 a 48 horas en restaurarse completamente de su estado de latencia (Johansson *et al.*, 2011; Nelson *et al.*, 2018; Ramirez-Rosas, 2019; Massa & Guidetti, 2023; Degma & Guidetti, 2023), por

lo que el proceso de búsqueda llegaría a ser tardado o bastante prolongado. Por lo tanto, en futuros estudios se debería considerar el muestreo en diferentes meses del año para obtener un estudio más completo de la biodiversidad en estas zonas.

## 9.- Conclusiones

Se analizaron 116 morfoespecies de un total de 52 muestras; se identificaron cuatro nuevos registros, dos a nivel especie, *Macrobotus hufelandi* y *Paramacrobotus richtersi*, (Fig. 12 y 13), y dos a nivel género, *Echiniscus sp.* y *Milnesium sp.* (Fig. 14 y 15). La identificación de estas especies y géneros es clave para el desarrollo del objetivo, generando información valiosa para el registro de diversidad tardígrada en Baja California, en particular para Ensenada, en las regiones de Chapultepec, Cañón Doña Petra y San Carlos.

La vegetación relictiva arbustiva secundaria, el matorral rosetófilo costero, la vegetación arbustiva de chaparral y el bosque de encino, han favorecido el desarrollo de musgos y líquenes en las zonas de estudio. No obstante, estas áreas de muestreo han sido impactadas por la actividad antropocéntrica. Esto se evidencia por la presencia de especies como *Macrobotus hufelandi*, la cual es comúnmente identificada, en estudios de diversidad tardígrada, como habitante de áreas con impacto urbano, según investigaciones de Rocha (2014), Muñoz-Li & Capote (2021).

La composición taxonómica de los microorganismos estudiados reveló una distribución significativa, de el género *Macrobotus* representando un 60% del total, seguido de *Paramacrobotus* con 38%, *Milnesium* con 2%, y *Echiniscus* con un 1%. En cuanto a las especies predominantes dentro de la zona de Chapultepec, la especie *Paramacrobotus richtersi* dominó el 60% en la población. Por otro lado, en la zona del Cañón Doña Petra, *Macrobotus hufelandi* representó la especie más abundante, constituyendo el 76% de la

población. Esta tendencia se observó de manera similar en la zona de San Carlos donde *Macrobotus hufelandi* prevaleció con un 80%.

La diversidad de briofitas y líquenes se distribuyó en un 65% de muestras identificadas como musgo, un 29% como líquenes y un 6% como muestras mixtas. Las especies predominantes varían por zona; en Chapultepec, *Syntrinchia ruralis* fue la más significativa con un 53% de la población, mientras que en el Cañón Doña Petra, *Thidium robustum* dominó con un 78%. En San Carlos *Xanthoparmelia cumberlandi* fue la especie más frecuente representando el 45% de la población. La presencia de tardígrados en el 59% de las muestras, sugiere la necesidad de realizar más investigaciones.

La escasez de lluvias en 2021 plantea desafíos para la biodiversidad y la disponibilidad de musgo y líquenes. Además, tiene implicaciones directas en la dieta y la supervivencia de los tardígrados. Según Brydová *et al.* (2020) y Tůmová *et al.* (2022), con menos agua en el medio, esto puede tener un impacto significativo en el comportamiento alimentario de los tardígrados, ya que otros microinvertebrados, como rotíferos, nemátodos y microalgas, que son parte de su dieta promedio, pueden estar menos disponibles debido a la falta de humedad. Esto disminuye la diversidad de presas disponibles y aumenta la probabilidad de canibalismo.

Por último, el estudio mediante la microscopía de barrido proporciona imágenes detalladas de las estructuras anatómicas de los tardígrados, incluyendo las garras y las lamelas, en la sección apical del tubo bucofaríngeo exterior. Las observaciones sugieren la identificación de la especie *Macrobotus hufelandi*. Es relevante tener en cuenta que los especímenes colapsaron debido al tratamiento con alcohol isopropílico. Se recomienda considerar métodos alternativos de fijación, como la acetona, para preservar adecuadamente las estructuras internas de los tardígrados en futuros estudios de microscopía de barrido.

## 10.- Referencias bibliográficas

- Aguilar-Aguilar, Selene, González-Mendoza, Daniel & Grimaldo-Juárez, Onésimo. (2011). Ectomycorrhizae associated with *Pinus jeffreyi* in "Constitución de 1857" National Park in Baja California, Mexico. *Revista Chapingo. Serie ciencias forestales y del ambiente*, 17(3), 325-332. <https://doi.org/10.5154/r.rchscfa.2011.01.007>
- Altiero, T., Rebecchi, L., & Bertolani, R. (2006). Phenotypic variations in the life history of two clones of *Macrobiotus richtersi* (Eutardigrada, Macrobiotidae). *Hydrobiologia*, 558(1), 33–40. <https://doi.org/10.1007/s10750-005-1403-y>
- Altiero, T., Suzuki, A. C., & Rebecchi, L. (2018). Reproduction, development and life cycles. In *Tardigrada* (pp. 211–247). [https://doi.org/10.1007/978-3-319-95702-9\\_8](https://doi.org/10.1007/978-3-319-95702-9_8)
- Anguas-Escalante, A., de Jesús Navarrete, A., Demilio, E., Pérez-Pech, W. A., & Hansen, J. G. (2020a). A new species of Tardigrada from a Caribbean reef lagoon, *Florarctus yucatanensis* sp. nov. (Halechiniscidae: Florarctinae). *Cahiers de Biologie Marine*, 61, 377–385. <https://doi.org/10.21411/CBM.A.CD1B185A>
- Bailón, S. G. (2023). Uso de líquenes como bioindicadores de contaminación por agroquímicos en la parroquia La Pila. Retrieved from <https://repositorio.unesum.edu.ec/handle/53000/4862>
- Bertolani, R., & Rebecchi, L. (1993). A revision of the *Macrobiotus hufelandi* group (Tardigrada, Macrobiotidae), with some observations on the taxonomic characters of eutardigrades. *Zoologica Scripta*, 22(2), 127–152. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.1993.tb00347.x>
- Bertolani, R., Guidetti, R., Jönsson, K. I., Altiero, T., Boschini, D., & Rebecchi, L. (2004). Experiences with dormancy in tardigrades. *Journal of Limnology*, 63, 16–25. <https://iris.unimore.it/handle/11380/594515>
- Boesgaard, T., Kristensen, R. M., & Åkesson, B. (2001). Tardigrades from Australian marine caves. With a redescription of *Actinarctus neretinus* (Arthrotardigrada). *Zoologischer Anzeiger - A Journal of Comparative Zoology*, 240(3), 451–457. <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0044523104700248>
- Bryndová, M., Stec, D., Schill, R. O., Michalczyk, Ł., & Devetter, M. (2020). Dietary preferences and diet effects on life-history traits of tardigrades. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 188(3), 865-877. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlzl146>
- Cain, M. L., Bowman, W. D., & Hacker, S. D. (2014). *Ecology* (3ra ed.). Sinauer Associates. (pp. 362-365).

- Chang, C. Y., & Rho, H. S. (1998). Three new tardigrade species associated with barnacles from the Thai coast of Andaman Sea. *Korean Journal of Biological Sciences*, 2(3), 323–331. <https://doi.org/10.1080/12265071.1998.9647426>
- Chyba, C. F., & Hand, K. P. (2005). Astrobiology: The study of the living universe. *Annual Review of Astronomy and Astrophysics*, 43(1), 31-74. <https://www.annualreviews.org/content/journals/10.1146/annurev.astro.43.051804.102202>
- Crisp, D. J., & Hobart, J. (1954). A note on the habitat of the marine tardigrade *Echiniscoides sigismundi* (Schultze). *Annals and Magazine of Natural History*, 7(79), 554–560. <https://doi.org/10.1080/00222935408651753>
- Cutz-Pool, L. Q., Crisanto, J. I., Pérez-Pech, W. A., Anguas-Escalante, A., & Guidetti, R. (2018). Caracterización de la fauna de tardígrados (Ecdysozoa: Tardigrada) de líquen y musgo en dos sitios con diferente uso de suelo, en Quintana Roo, México. In *Agroecosistemas Tropicales: Conservación de Recursos Naturales y Agroecología* (pp. 204–222). Retrieved from: [https://www.academia.edu/download/60886672/2019\\_Cetzal-Ix\\_et\\_al.-\\_Agroecosistemas\\_Tropicales\\_Libro20191013-52326-tp7af2.pdf#page=204](https://www.academia.edu/download/60886672/2019_Cetzal-Ix_et_al.-_Agroecosistemas_Tropicales_Libro20191013-52326-tp7af2.pdf#page=204)
- Cywinska, A., & Hebert, P. D. N. (2002). Origins of clonal diversity in the hypervariable asexual ostracod *Cypridopsis vidua*. *Journal of Evolutionary Biology*, 15(1), 134–145. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2002.00362.x>
- Czerneková, M., & Vinopal, S. (2021). The tardigrade cuticle. *Limnological Review*, 21, 127–146. <https://doi.org/10.2478/limre-2021-0012>
- Dastych, H. (1991). Redescription of *Hypsibius antarcticus* (Richters, 1904), with some notes on *Hypsibius arcticus* (Murray, 1907) (Tardigrada). *Mitteilungen aus dem Hamburgischen Zoologischen Museum und Institut*, 88, 33–45. Retrieved from <https://hamburg.leibniz-lib.de/forschung/sektionen/arachnologie/ehemalige-kustoden/dastych/pdfs-publikationen/1991-dastych-h-antarcticus.pdf>
- Dastych, H. (2005). Notes on the integument of the glacier-dwelling tardigrade *Hypsibius klebelsbergi* Mihelcic, 1959 (Tardigrada). *Mitteilungen aus dem Hamburgischen Zoologischen Museum und Institut*, 102, 101–110. Retrieved from <https://cir.nii.ac.jp/crid/1370290229273067136>
- Dastych, H., Thaler, K., & Kraus, H. J. (2003). Redescription and notes on the biology of the glacier tardigrade *Hypsibius klebelsbergi* Mihelcic, 1959 (Tardigrada), based on material from Ötztal Alps, Austria. *Mitteilungen aus dem Hamburgischen Zoologischen Museum und Institut*, 100, 101–110. Retrieved from <https://hamburg.leibniz-lib.de/ueberuns/mitarbeiter/dastych/pdfs-publikationen/2003-dastych-thaler-kraus-h-klebelsbergi.pdf>

- De Amorim, F. J. (2012). Considerations on the taxonomy of the Phylum Tardigrada. Retrieved from [https://repositorio.ul.pt/bitstream/10451/8261/1/ulsd65065\\_td\\_Filipe\\_Vicente.pdf#page=46](https://repositorio.ul.pt/bitstream/10451/8261/1/ulsd65065_td_Filipe_Vicente.pdf#page=46)
- Degma, P., & Guidetti, R. (2022). Actual checklist of Tardigrada species (2009-2022: 16-05-2022). Retrieved from [https://doi.org/10.25431/11380\\_1178608](https://doi.org/10.25431/11380_1178608)
- Degma, P., & Guidetti, R. (2023). Actual checklist of Tardigrada species (2009-2023: 09-01-2023). Retrieved from [https://doi.org/10.25431/11380\\_1178608](https://doi.org/10.25431/11380_1178608)
- Degma, P., Bertolani, R., & Guidetti, R. (2009). Actual checklist of Tardigrada species. 46 pp. Available from: <http://www.tardigrada.modena.unimo.it/miscellanea/Actual%20checklist%20of%20Tardigrada.pdf>.
- Degma, P., Bertolani, R., & Guidetti, R. (2019). Actual checklist of Tardigrada species. [https://doi.org/10.25431/11380\\_1178608](https://doi.org/10.25431/11380_1178608)
- Delgadillo, C. (2003). Patrones biogeográficos de los musgos de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 74(1), 95-109. Retrieved from [https://books.google.com.mx/books?hl=es&lr=&id=KVgYqCyu43QC&oi=fnd&pg=PA195&dq=Delgadillo,+C.+\(2003\)+Patrones+biogeográficos+de+los+musgos+de+México.&ots=HEDNqfb7Qf&sig=ijSFx7xnrypOzIUO5kDsHmeuNkg](https://books.google.com.mx/books?hl=es&lr=&id=KVgYqCyu43QC&oi=fnd&pg=PA195&dq=Delgadillo,+C.+(2003)+Patrones+biogeográficos+de+los+musgos+de+México.&ots=HEDNqfb7Qf&sig=ijSFx7xnrypOzIUO5kDsHmeuNkg)
- Dewel, R. A., Dewel, W. C., & Linnean, W. D. (1996). The brain of *Echiniscus viridissimus* Peterfi, 1956 (Heterotardigrada): A key to understanding the phylogenetic position of tardigrades and the evolution of the brain. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 116(1-2), 35–49. <https://academic.oup.com/zoolinnean/article-abstract/116/1-2/35/2684279>
- Dewel, R. A., Nelson, D. R., & Dewel, W. C. (1993). Tardigrada. In F. W. Harrison & M. E. Rice (Eds.), *Microscopic anatomy of invertebrates* (Vol. 12, pp. 143–183). Wiley-Liss.
- Dueñas-Cedillo, A., Martínez-Méndez, E., García-Román, J., Armendáriz-Toledano, F., & Ruiz, E. A. (2020). Tardigrades from Iztaccíhuatl Volcano (Trans-Mexican Volcanic Belt), with the description of *Minibiotus citlalium* sp. nov. (Eutardigrada: Macrobiotidae). *Diversity*, 12(7), 271. <https://www.mdpi.com/1424-2818/12/7/271>
- Dueñas-Cedillo, A., Venegas, I., García-Román, J., Jurado, E., & Cuellar-Rodríguez, G. (2024). Towards an inventory of Mexican tardigrades (Tardigrada): A survey on the diversity of moss tardigrades with an emphasis in conifer forests from the Valley of Mexico. *Check List*, 20(1), 1-10. <https://checklist.pensoft.net/article/111175/download/pdf>

- Eibye-Jacobsen, D., & Kristensen, R. M. (2001). A new method for making SEM preparations of the tardigrade buccopharyngeal apparatus. *Zoologischer Anzeiger - A Journal of Comparative Zoology*, 240(3), 451–457. <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0044523104700297>
- Escalante, A., & de Jesús Navarrete, A. (2019). Ecología de tardígrados marinos en dos zonas arrecifales con diferente intensidad turística de Quintana Roo. Retrieved from: <https://ecosur.repositorioinstitucional.mx/jspui/handle/1017/2542>
- Espinosa, G. (2018). Taxonomía de tardígrados (Tardigrada: Eutardigrada: Heterotardigrada) de musgo en localidades selectas del noreste de México. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma de Nuevo León. Retrieved from: [https://www.researchgate.net/publication/324897157\\_Taxonomia\\_de\\_tardigrados\\_TARDIGRADA\\_HETEROTARDIGRADA\\_EUTARDIGRADA\\_de\\_musgo\\_en\\_localidades\\_selectas\\_del\\_Noreste\\_de\\_Mexico](https://www.researchgate.net/publication/324897157_Taxonomia_de_tardigrados_TARDIGRADA_HETEROTARDIGRADA_EUTARDIGRADA_de_musgo_en_localidades_selectas_del_Noreste_de_Mexico)
- García-Román, J., Dueñas-Cedillo, A., Cervantes-Espinoza, M., & Flores-Martínez, J. J. (2022). A strategy to provide a present and future scenario of Mexican biodiversity of Tardigrada. *Diversity*, 14(4), 280. <https://www.mdpi.com/1424-2818/14/4/280>
- Garcia, V. R., Aranibar, J. N., & Villagra, P. E. (2023). Efecto de la luz, la humedad y la salinidad sobre el crecimiento de los organismos que componen la costra biológica del suelo. *Ecología Austral*, 33(3), 196-206. <https://doi.org/10.25260/EA.23.33.3.0.1968>
- Gąsiorek, P., Stec, D., Morek, W., & Michalczyk, Ł. (2017). An integrative redescription of *Echiniscus testudo* (Doyère, 1840), the nominal taxon for the class Heterotardigrada (Ecdysozoa: Panarthropoda: Tardigrada). *Zoologischer Anzeiger*, 270(1), 41-56. <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0044523117300700>
- Glime, J. M. (2014). "Volume 2, Chapter 5-3: Tardigrade Habitats". In *Bryophyte Ecology Subchapters*. 86. <https://digitalcommons.mtu.edu/bryo-ecol-subchapters/86>
- Grimaldi de Zio, S., De Lucia, M. M., Gallo, M. D. A., & Grimaldi, P. (1983). Marine tardigrades ecology. *Oebalia*, 9(s), 15-31. Retrieved from: [https://scholar.google.com.mx/scholar?hl=es&as\\_sdt=0%2C5&q=Grimaldi+de+Zio%2C+S.%2C+De+Lucia%2C+M.+M.%2C+GALLO%2C+M.+D.+A.%2C+%26+Grimaldi%2C+P.+%281983%29.+Marine+tardigrades+ecology.+Oebalia%2C+9%28s%29%2C+15-31.&btnG=](https://scholar.google.com.mx/scholar?hl=es&as_sdt=0%2C5&q=Grimaldi+de+Zio%2C+S.%2C+De+Lucia%2C+M.+M.%2C+GALLO%2C+M.+D.+A.%2C+%26+Grimaldi%2C+P.+%281983%29.+Marine+tardigrades+ecology.+Oebalia%2C+9%28s%29%2C+15-31.&btnG=)
- Gross, V., Epple, L., & Mayer, G. (2021). Organization of the central nervous system and innervation of cephalic sensory structures in the water bear *Echiniscus testudo* (Tardigrada: Heterotardigrada) revisited. *Journal of Morphology*, 282(9), 1298-1312. <https://doi.org/10.1002/jmor.21386>

- Grothman, G. T., Johansson, C., Chilton, G., Kagoshima, H., Tsujimoto, M., & Suzuki, A. C. (2017). Gilbert Rahm and the status of Mesotardigrada Rahm, 1937. *Zoological Science*, 34(1), 7-17. <https://doi.org/10.2108/zs160109>
- Guidetti, R., Rebecchi, L., & Bertolani, R. (2000). Cuticle structure and systematics of the Macrobiotidae (Tardigrada, Eutardigrada). *Acta Zoologica*, 81(1), 27–36. <https://doi.org/10.1046/j.1463-6395.2000.00034.x>
- Guidetti, R., & Bertolani, R. (2005). Tardigrade taxonomy: An updated check list of the taxa and a list of characters for their identification. *Zootaxa*, 2005(845), 1–46. <https://www.mapress.com/zt/article/view/1452>
- Guidetti, R., Boschini, D., Altiero, T., Bertolani, R., & Rebecchi, L. (2008). Diapause in tardigrades: A study of factors involved in encystment. *Journal of Experimental Biology*, 211(14), 2296–2302. <https://doi.org/10.1242/jeb.017194>
- Guidetti, R., Schill, R. O., Bertolani, R., Dandekar, T., & Wolf, M. (2009). New molecular data for tardigrade phylogeny, with the erection of *Paramacrobiotus* gen. nov. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 47(4), 315–321. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.2009.00526.x>
- Guidetti, R., Altiero, T., & Rebecchi, L. (2011). On dormancy strategies in tardigrades. *Journal of Insect Physiology*, 57(5), 567-576. <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0022191011000692>
- Guidetti, R., Bertolani, R., & Rebecchi, L. (2013a). Comparative analysis of the tardigrade feeding apparatus: Adaptive convergence and evolutionary pattern of the piercing stylet system. *Journal of Limnology*, 72(s1), 4. <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2013.e4>
- Guidetti, R., Cesari, M., Bertolani, R., Altiero, T., & Rebecchi, L. (2019a). High diversity in species, reproductive modes and distribution within the *Paramacrobiotus richtersi* complex (Eutardigrada, Macrobiotidae). *Zoological Letters*, 5(1). <https://doi.org/10.1186/s40851-018-0113-z>
- Guidetti, R., Peluffo, J. R., Rocha, A. M., Cesari, M., & de Peluffo, M. C. M. (2013b). The morphological and molecular analyses of a new South American urban tardigrade offer new insights on the biological meaning of the *Macrobiotus hufelandi* group of species (Tardigrada: Macrobiotidae). *Journal of Natural History*, 47(37–38), 2409–2426. <https://doi.org/10.1080/00222933.2013.800610>
- Guil, N., Jørgensen, A., & Kristensen, R. (2019b). An upgraded comprehensive multilocus phylogeny of the Tardigrada tree of life. *Zoologica Scripta*, 48(1), 120–137. <https://doi.org/10.1111/zsc.12321>

- Guil, N., Sánchez-Moreno, S., & Machordom, A. (2009). Local biodiversity patterns in micrometazoans: Are tardigrades everywhere? *Systematics and Biodiversity*, 7(3), 259–268. <https://doi.org/10.1017/s1477200009003016>
- Guil, N., Guidetti, R., Cesari, M., Marchioro, T., Rebecchi, L., & Machordom, A. (2022). Molecular phylogenetics, speciation, and long-distance dispersal in tardigrade evolution: A case study of the genus *Milnesium*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 167, 107022. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2022.107022>
- Gutiérrez, A. M., García, R. D., Gámez, A., Hernández, C. S., & Whittombury, G. (2005). Estudio de los mecanismos de transporte iónico involucrados en la secreción en túbulos de Malpighi de chipo (*Rhodnius prolixus*). *Acta Científica Venezolana*, 56, 176–185. Retrieved from [https://www.researchgate.net/profile/Rafael-Garcia-4/publication/282294493\\_ESTUDIO\\_DE\\_LOS\\_MECANISMOS\\_DE\\_TRANSPORTE\\_IONICO\\_INVOLUCRADOS\\_EN\\_LA\\_SECRECION\\_EN\\_TUBULOS\\_DE\\_MALPIGHI\\_DE\\_CHIPO\\_Rhodnius\\_prolixus\\_STUDY\\_OF\\_THE\\_MECHANISMS\\_OF\\_IONIC\\_TRANSPORT\\_INVOLVED\\_ON\\_THE\\_SECRETION\\_OF\\_MA/links/560aff8d08ae4d86bb14ad2e/ESTUDIO-DE-LOS-MECANISMOS-DE-TRANSPORTE-IONICO-INVOLUCRADOS-EN-LA-SECRECION-EN-TUBULOS-DE-MALPIGHI-DE-CHIPO-Rhodnius-prolixus-STUDY-OF-THE-MECHANISMS-OF-IONIC-TRANSPORT-INVOLVED-ON-THE-SECRETION-OF-MA.pdf](https://www.researchgate.net/profile/Rafael-Garcia-4/publication/282294493_ESTUDIO_DE_LOS_MECANISMOS_DE_TRANSPORTE_IONICO_INVOLUCRADOS_EN_LA_SECRECION_EN_TUBULOS_DE_MALPIGHI_DE_CHIPO_Rhodnius_prolixus_STUDY_OF_THE_MECHANISMS_OF_IONIC_TRANSPORT_INVOLVED_ON_THE_SECRETION_OF_MA/links/560aff8d08ae4d86bb14ad2e/ESTUDIO-DE-LOS-MECANISMOS-DE-TRANSPORTE-IONICO-INVOLUCRADOS-EN-LA-SECRECION-EN-TUBULOS-DE-MALPIGHI-DE-CHIPO-Rhodnius-prolixus-STUDY-OF-THE-MECHANISMS-OF-IONIC-TRANSPORT-INVOLVED-ON-THE-SECRETION-OF-MA.pdf)
- Hansen, J. G., & Katholm, A. K. (2002). A study of the genus *Amphibolus* from Disko Island with special attention on the life cycle of *Amphibolus nebulosus* (Eutardigrada: Eohypsibiidae). *Arctic Biology Field Course Quqertarsuaq*, 129-163. [https://www.researchgate.net/profile/Jesper-Hansen-13/publication/291877825\\_A\\_study\\_of\\_the\\_genus\\_Amphibolus\\_from\\_Disko\\_Island\\_with\\_special\\_attention\\_on\\_the\\_life\\_cycle\\_of\\_Amphibolus\\_nebulosus\\_Eutardigrada\\_Eohypsibiidae/links/56fb88af08ae8239f6dae1ab/A-study-of-the-genus-Amphibolus-from-Disko-Island-with-special-attention-on-the-life-cycle-of-Amphibolus-nebulosus-Eutardigrada-Eohypsibiidae.pdf](https://www.researchgate.net/profile/Jesper-Hansen-13/publication/291877825_A_study_of_the_genus_Amphibolus_from_Disko_Island_with_special_attention_on_the_life_cycle_of_Amphibolus_nebulosus_Eutardigrada_Eohypsibiidae/links/56fb88af08ae8239f6dae1ab/A-study-of-the-genus-Amphibolus-from-Disko-Island-with-special-attention-on-the-life-cycle-of-Amphibolus-nebulosus-Eutardigrada-Eohypsibiidae.pdf)
- Hallas, T. E. (1978). Habitat preference in terrestrial tardigrades. *Annales Zoologici Fennici*, 15, 101-110. <https://www.jstor.org/stable/23733703>
- Harada, H., & Ito, M. T. (2006). Soil-inhabiting tardigrade communities in forests of Central Japan. *Hydrobiologia*, 558(1), 119–127. <https://doi.org/10.1007/s10750-005-1410-z>
- Hashimoto, T., & Kunieda, T. (2017). DNA protection protein, a novel mechanism of radiation tolerance: Lessons from tardigrades. *Life*, 7(2), 26. <https://doi.org/10.3390/life7020026>

- Heinis, F. (1911). Beitrag zur Kenntnis der zentralamerikanischen Moosfauna. Imprimerie A. Kündig. Retrieved from [https://scholar.google.com.mx/scholar?hl=es&as\\_sdt=0%2C5&q=Heinis%2C+F.+%281911%29.+Beitrag+zur+Kenntnis+der+zentralamerikanischen+Moosfauna.+Impr.+A.+K%C3%BCndig.&btnG=](https://scholar.google.com.mx/scholar?hl=es&as_sdt=0%2C5&q=Heinis%2C+F.+%281911%29.+Beitrag+zur+Kenntnis+der+zentralamerikanischen+Moosfauna.+Impr.+A.+K%C3%BCndig.&btnG=)
- Herrera-Campos, M. Á., Lücking, R., Pérez-Pérez, R. E., Miranda-González, R., Sánchez, N., Bárcenas-Peña, A., Carrizosa, A., Zambrano, A., Ryan, B. D., & Nash, T. H. III. (2014). Biodiversity of lichens in Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85 (Suppl.), S84–S109. <https://doi.org/10.7550/rmb.37003>
- Herrera, A. (1994). Tardígrados en México. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología*, 65(1), 123–130. Retrieved from <https://revistas.unam.mx/index.php/zoo/article/download/7117/6624>
- Hesgrove, C., & Boothby, T. C. (2020). The biology of tardigrade disordered proteins in extreme stress tolerance. *Cell Communication and Signaling*, 18(1), 1–14. <https://doi.org/10.1186/s12964-020-00670-2>
- Horikawa, D. D., Sakashita, T., Katagiri, C., Watanabe, M., Kikawada, T., Nakahara, Y., ... & Kuwabara, M. (2006). Radiation tolerance in the tardigrade *Milnesium tardigradum*. *International Journal of Radiation Biology*, 82(12), 843–848. <https://doi.org/10.1080/09553000600972956>
- 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(4), 283–289. <https://doi.org/10.1089/ast.2011.0669>
- Johansson, C., Calloway, S., & Miller, W. R. (2011). Are urban and rural tardigrade (Tardigrada) communities distinct and determined by pH: A case study from Fresno County, California. *The Pan-Pacific Entomologist*, 87(1), 38–48. <https://doi.org/10.3956/2010-27.1>
- Jönsson, K. I., Holm, I., & Tassidis, H. (2019). Cell biology of the tardigrades: Current knowledge and perspectives. *Results and Problems in Cell Differentiation*, 68, 231–249. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-23459-1\\_10](https://doi.org/10.1007/978-3-030-23459-1_10)
- Jönsson, K. I., Rabbow, E., Schill, R. O., Harms-Ringdahl, M., & Rettberg, P. (2008). Tardigrades survive exposure to space in low Earth orbit. *Current Biology*, 18(17), R729–R731. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.06.048>

- Jönsson, K. I., Schill, R. O., Rabbow, E., Harms-Ringdahl, M., & Rettberg, P. (2016). The fate of the TARDIS offspring: No intergenerational effects of space exposure. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 178(4), 924–931. <https://doi.org/10.1111/zoj.12435>
- Jørgensen, A., Boesgaard, T. M., Møbjerg, N., & Kristensen, R. M. (2014). The tardigrade fauna of Australian marine caves: With descriptions of nine new species of Arthrotardigrada. *Zootaxa*, 3802(4), 401–443. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3802.4.1>
- Jørgensen, A., Kristensen, R. M., & Møbjerg, N. (2018). Phylogeny and integrative taxonomy of Tardigrada. In *Tardigrada* (pp. 95–114). [https://doi.org/10.1007/978-3-319-95702-9\\_3](https://doi.org/10.1007/978-3-319-95702-9_3)
- José, B., Rosas, A. R., María, D., Refugio, D., Cruz, B., Andrea, D. E., & Pardo, B. (2019). Determinación del daño al DNA y proteínas en tardígrados *Hypsibius exemplaris* con dosis fraccionadas y agudas de radiación ionizante. Retrieved from <https://repositorio.cinvestav.mx/bitstream/handle/cinvestav/2467/SSIT0016005.pdf?sequence=1>
- Kaczmarek, Ł. (2003). New records of and key to Tardigrada from Costa Rica. *Zootaxa*, 234(2), 1–24. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.234.1.1>
- Kaczmarek, Ł., & Michalczyk, Ł. (2010). The genus *Echiniscus* Schultze 1840 (Tardigrada) in Costa Rican (Central America) rain forests with descriptions of two new species. *Tropical Zoology*, 23(2), 91–106. <https://ruj.uj.edu.pl/xmlui/handle/item/43040>
- Kaczmarek, Ł., Diduszko, D., & Michalczyk, Ł. (2011). New records of Mexican Tardigrada. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82(4), 1296–1300. [https://www.scielo.org.mx/scielo.php?pid=S1870-34532011000400026&script=sci\\_arttext&tlng=en](https://www.scielo.org.mx/scielo.php?pid=S1870-34532011000400026&script=sci_arttext&tlng=en)
- Kaczmarek, Ł., Michalczyk, Ł., & McInnes, S. J. (2016). Annotated zoogeography of non-marine Tardigrada. Part III: North America and Greenland. *Zootaxa*, 4203(1), 1–249. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4203.1.1>
- Kaczmarek, Ł., & Michalczyk, Ł. (2017a). The *Macrobotus hufelandi* group (Tardigrada) revisited. *Zootaxa*, 4363(1), 101–123. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4363.1.1>
- Kaczmarek, Ł., Gawlak, M., Bartels, P. J., Nelson, D. R., & Roszkowska, M. (2017b). Revision of the genus *Paramacrobotus* Guidetti et al., 2009 with the description of a new species, re-descriptions and a key. *Annales Zoologici*, 67(4), 681–703. <https://doi.org/10.3161/00034541ANZ2017.67.4.001>
- Lee, N. M. (Ed.). (2020). *Biotechnological applications of extremophilic microorganisms* (Vol. 6). Walter de Gruyter GmbH & Co KG. Retrieved from

[https://books.google.com.mx/books?hl=es&lr=&id=y0UCEAAAQBAJ&oi=fnd&pg=PR5&dq=Lee,+N.+M.+\(Ed.\).+\(2020\).+Biotechnological+applications+of+extremophilic+microorganisms+\(Vol.+6\).+Walter+de+Gruyter+GmbH+%26+Co+KG.&ots=d0cP\\_1BmcZ&sig=hkOcDRnRo5yyNHxS5VfpnzVRJbw](https://books.google.com.mx/books?hl=es&lr=&id=y0UCEAAAQBAJ&oi=fnd&pg=PR5&dq=Lee,+N.+M.+(Ed.).+(2020).+Biotechnological+applications+of+extremophilic+microorganisms+(Vol.+6).+Walter+de+Gruyter+GmbH+%26+Co+KG.&ots=d0cP_1BmcZ&sig=hkOcDRnRo5yyNHxS5VfpnzVRJbw)

- Lemloh, M. L., Brümmer, F., & Schill, R. O. (2011). Life-history traits of the bisexual tardigrades *Paramacrobiotus tonollii* and *Macrobiotus sapiens*. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 49(SUPPL.1), 58–61. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.2010.00599.x>
- León, N., Moreno-Talamantes, A., & León-Espinosa, G. A. (2019). Nuevo registro de *Diaforobiotus islandicus* (Richters, 1904) (Eutardigrada: Richtersiidae) para México. Retrieved from [https://scholar.google.com.mx/scholar?hl=es&as\\_sdt=0%2C5&q=Le%3%B3n%2C+N.%2C+Moreno-Talamantes%2C+A.%2C+%26+Le%3%B3n-Espinosa%2C+G.+A.+\(2019\).+NUEVO+REGISTRO+DE+Diaforobiotus+islandicus+\(Richters%2C+1904\)+\(EUTARDIGRADA%3A+RICHTERSIIDAE\)+PARA+M%3%89XICO.+\(1958–2015\).&btnG=](https://scholar.google.com.mx/scholar?hl=es&as_sdt=0%2C5&q=Le%3%B3n%2C+N.%2C+Moreno-Talamantes%2C+A.%2C+%26+Le%3%B3n-Espinosa%2C+G.+A.+(2019).+NUEVO+REGISTRO+DE+Diaforobiotus+islandicus+(Richters%2C+1904)+(EUTARDIGRADA%3A+RICHTERSIIDAE)+PARA+M%3%89XICO.+(1958–2015).&btnG=)
- Liu, J., Steiner, M., Dunlop, J. A., Keupp, H., Shu, D., Ou, Q., Han, J., Zhang, Z., & Zhang, X. (2011). An armoured Cambrian lobopodian from China with arthropod-like appendages. *Nature*, 470(7335), 526–530. <https://doi.org/10.1038/nature09704>
- Maas, A., Waloszek, D., & Kristensen, R. M. (2001). Cambrian derivatives of the early arthropod stem lineage, pentastomids, tardigrades and lobopodians an 'Orsten' Perspective. *Zoologischer Anzeiger - A Journal of Comparative Zoology*, 240(3-4), 451–482. <https://doi.org/10.1078/0044-5231-00049>
- Maas, A., Mayer, G., Kristensen, R. M., & Waloszek, D. (2007). A Cambrian micro-lobopodian and the evolution of arthropod locomotion and reproduction. *Chinese Science Bulletin*, 52(24), 3385–3392. <https://doi.org/10.1007/s11434-007-0515-3>
- Mapalo, M. A., Robin, N., Boudinot, B. E., Ortega-Hernández, J., & Barden, P. (2021). A tardigrade in Dominican amber. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 288(1960), 20211760. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.1760>
- Marchi, G. R. de. (1983). *Il phylum Tardigrada (III edizione riveduta e aggiornata)*. *Memorie dell'Istituto Italiano di Idrobiologia Dott. Marco De Marchi*, 41, 1–101. Retrieved from <https://cir.nii.ac.jp/crid/1570854174140430464>
- Marley, N. J., McInnes, S. J., & Sands, C. J. (2011). Phylum Tardigrada: A re-evaluation of the Parachela. *Zootaxa*, 2819(1), 1–46. <https://www.biotaxa.org/Zootaxa/article/view/zootaxa.2819.1.2>

- Martin, C., Gross, V., Hering, L., Tepper, B., Jahn, H., de Sena Oliveira, I., Stevenson, P. A., & Mayer, G. (2017). The nervous and visual systems of onychophorans and tardigrades: Learning about arthropod evolution from their closest relatives. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 203(8), 565–590. <https://doi.org/10.1007/s00359-017-1186-4>
- Massa, E., Rebecchi, L., & Guidetti, R. (2023). Effects of synthetic acid rain and organic and inorganic acids on survival and CaCO<sub>3</sub> piercing stylets in tardigrades. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological and Integrative Physiology*, 339(6), 578–589. <https://doi.org/10.1002/jez.2701>
- Mauseth, J. D. (2014). *Botany: An introduction to plant biology* (5th ed.). Jones & Bartlett Publishers. Retrieved from [https://books.google.com.mx/books?hl=es&lr=&id=0BGEs95p5EsC&oi=fnd&pg=PR3&dq=Mauseth,+J.+D.+\(2014\).+Botany:+an+introduction+to+plant+biology.+Jones+%26+Bartlett+Publishers.&ots=56K15zERuW&sig=pTu2yVBBTsgi9v9uHajf0GaC4c4](https://books.google.com.mx/books?hl=es&lr=&id=0BGEs95p5EsC&oi=fnd&pg=PR3&dq=Mauseth,+J.+D.+(2014).+Botany:+an+introduction+to+plant+biology.+Jones+%26+Bartlett+Publishers.&ots=56K15zERuW&sig=pTu2yVBBTsgi9v9uHajf0GaC4c4)
- McFatter, M. M., Meyer, H. A., & Hinton, J. G. (2007). Nearctic freshwater tardigrades: A review. *Journal of Limnology*, 66(s1), 90–103. Retrieved from <https://citeseerx.ist.psu.edu/document?repid=rep1&type=pdf&doi=a2cec65785d444996580b794b01c2182228f9403>
- McInnes, S. J., Norman, D. B., Guidi, A., & Rebecchi, L. (1996). Spermatozoan morphology as a character for tardigrade systematics: Comparison with sclerified parts of animals and eggs in eutardigrades. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 116(1-2), 101–111. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1996.tb02337.x>
- Meier, M. F., Rocha, A., Kun, M. E., & Messuti, M. I. (2019). Claves para la identificación de géneros y especies de tardígrados (Tardigrada) limnoterrestres presentes en el Parque Nacional Nahuel Huapi y sus alrededores. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 78(4), 5–12. Retrieved from [http://www.scielo.org.ar/scielo.php?pid=S0373-56802019000400007&script=sci\\_arttext](http://www.scielo.org.ar/scielo.php?pid=S0373-56802019000400007&script=sci_arttext)
- Michalczyk, Ł., Kaczmarek, Ł., & Wełnicki, K. (1988). Tardigrada from Patagonia (Southern South America) with description of three new species. *Revista Chilena de Entomología*, 15, 55-68. <https://cir.nii.ac.jp/crid/1370283694468070546>
- Miller, W. R., Clark, T., & Miller, C. M. (2012). Tardigrades of North America: *Archechiniscus biscaynei*, nov. sp. (Arthrotardigrada: Archechiniscidae), a marine tardigrade from Biscayne National Park, Florida. *Southeastern Naturalist*, 11(2), 279–286. <https://doi.org/10.1656/058.011.0209>
- Møbjerg, N., Halberg, K. A., Jørgensen, A., Persson, D. K., Bjørn, M., Ramløv, H., & Kristensen, R. M. (2011). Survival in extreme environments - On the current knowledge

of adaptations in tardigrades. *Acta Physiologica*, 202(3), 409–420. <https://doi.org/10.1111/j.1748-1716.2011.02252.x>

- Møbjerg, N., Jørgensen, A., Kristensen, R. M., & Neves, R. C. (2018). Morphology and functional anatomy. In *Tardigrada* (pp. 57–94). [https://doi.org/10.1007/978-3-319-95702-9\\_2](https://doi.org/10.1007/978-3-319-95702-9_2)
- Møbjerg, N., Neves, R. C., & Persson, D. K. (2021). New insights into survival strategies of tardigrades. *Current Biology*, 31(6), R272–R274. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.02.026>
- Morek, W., Ciosek, J., & Michalczyk, Ł. (2020). Description of *Milnesium pentapapillatum* sp. nov., with an amendment of the diagnosis of the order Apochela and abolition of the class Apotardigrada. *Zoologischer Anzeiger*, 288(1), 101–115. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2020.03.005>
- Moreno-Talamantes, A., Roszkowska, M., Guayasamín, P. R., Maldonado, J. J. F., & Kaczmarek, Ł. (2015). First record of *Dactylobiotus parthenogeneticus* Bertolani, 1982 (Eutardigrada: Murrayidae) in Mexico. *Check List*, 11(4), 1723. <https://doi.org/10.15560/11.4.1723>
- Moreno-Talamantes, A., & León-Espinosa, G. A. (2019). Nuevo registro de *Diaforobiotus islandicus* (Richters, 1904) (Eutardigrada: Richtersiidae) para México. *Árido-Ciencia*, 6(1), 5–12. Retrieved from [https://scholar.google.com.mx/scholar?hl=es&as\\_sdt=0%2C5&q=Moreno-Talamantes%2C+A.%3B+Le%3C%3Bn-Espinosa%2C+G.A.+Nuevo+registro+de+Diaforobiotus+islandicus+\(Richters%2C+1904\)+\(Eutardigrada%3A+Richtersiidae\)+para+M%3C%A9xico.+%3C%81rido-Ciencia+2019%2C+6%2C+5%E2%80%9312.+%5BGoogle+Scholar%5D&btnG=](https://scholar.google.com.mx/scholar?hl=es&as_sdt=0%2C5&q=Moreno-Talamantes%2C+A.%3B+Le%3C%3Bn-Espinosa%2C+G.A.+Nuevo+registro+de+Diaforobiotus+islandicus+(Richters%2C+1904)+(Eutardigrada%3A+Richtersiidae)+para+M%3C%A9xico.+%3C%81rido-Ciencia+2019%2C+6%2C+5%E2%80%9312.+%5BGoogle+Scholar%5D&btnG=)
- Moreno-Talamantes, A., Roszkowska, M., García-Aranda, M. A., & Flores-Maldonado, J. J. (2019). Current knowledge on Mexican tardigrades with a description of *Milnesium cassandrae* sp. nov. (Eutardigrada: Milnesiidae) and discussion on the taxonomic value of. *Zootaxa*, 4658(2), 201–226. <https://www.mapress.com/zt/article/view/36508>
- Moreno-Talamantes, A., León-Espinosa, G. A., García-Aranda, M. A., & Flores-Maldonado, J. J. (2020). The genus *Milnesium* Doyère, 1840 in Mexico with description of a new species. *Annales Zoologici*, 70(4), 597–609. <https://doi.org/10.3161/00034541ANZ2020.70.4.001>
- Muñoz-Li, R. R., & Capote, A. J. (2021). Diversidad de tardígrados (Tardigrada) asociados a briofitos en el Jardín de los Helechos en Santiago de Cuba. *Novitates*

<http://www.novitatescaribaea.do/index.php/novitates/article/view/245>

- Neher, D., Lewins, S., & Weicht, T. (2009). Microarthropod communities associated with biological soil crusts in the Colorado Plateau and Chihuahuan deserts. *Journal of Arid Environments*, 73(2), 199–207. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2008.09.002>
- Nelson, D. R., & Marley, N. J. (2000). The biology and ecology of lotic Tardigrada. *Freshwater Biology*, 44(1), 93–108. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2000.00586.x>
- Nelson, D. R., Guidetti, R., & Rebecchi, L. (2010). Tardigrada. In J. H. Thorp & A. P. Covich (Eds.), *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates* (pp. 455–484). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374855-3.00014-5>
- Nelson, D. R., Guidetti, R., & Rebecchi, L. (2015). Phylum Tardigrada. In J. H. Thorp & D. C. Rogers (Eds.), *Ecology and General Biology: Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates* (4th ed., pp. 347–380). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-385026-3.00017-6>
- Nelson, D. R., Bartels, P. J., & Guil, N. (2018). Tardigrade ecology. In R. O. Schill (Ed.), *Water Bears: The Biology of Tardigrades* (pp. 163–210). Springer. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-95702-9\\_7](https://doi.org/10.1007/978-3-319-95702-9_7)
- Nilsson, E. J. C., Jönsson, K. I., & Pallon, J. (2010). Tolerance to proton irradiation in the eutardigrade *Richtersius coronifer*: A nuclear microprobe study. *International Journal of Radiation Biology*, 86(5), 420–427. <https://doi.org/10.3109/09553000903568001>
- Núñez, P. G., León-Espinosa, G. A., Vázquez, R., Peña-Salinas, M. E., Rodríguez-Almaraz, G. A., & Moreno-Talamantes, A. (2021). First tardigrade records from San Pedro Mártir, Baja California, Mexico. *Check List*, 17(4), 1131–1142. <https://doi.org/10.15560/17.4.1131>
- Parada-Espinoza, M., & Bortolini-Rosales, J.-L. (2022). Tardígrados (Ecdysozoa: Tardigrada) asociados a musgos (Bryophyta) de la Ciudad de México y estados de Morelos, Hidalgo y Oaxaca, México. Retrieved from [https://www.researchgate.net/profile/Martha-Parada-Espinoza/publication/361650195\\_Tardigrados\\_EcdysozoaTardigrada\\_asociados\\_a\\_musgos\\_Bryophyta\\_de\\_la\\_Ciudad\\_de\\_Mexico\\_y\\_Estados\\_de\\_Morelos\\_Hidalgo\\_y\\_Oaxaca\\_Mexico/links/62be0783d53e0b7114bebf4f/Tardigrados-EcdysozoaTardigrada-asociados-a-musgos-Bryophyta-de-la-Ciudad-de-Mexico-y-Estados-de-Morelos-Hidalgo-y-Oaxaca-Mexico.pdf](https://www.researchgate.net/profile/Martha-Parada-Espinoza/publication/361650195_Tardigrados_EcdysozoaTardigrada_asociados_a_musgos_Bryophyta_de_la_Ciudad_de_Mexico_y_Estados_de_Morelos_Hidalgo_y_Oaxaca_Mexico/links/62be0783d53e0b7114bebf4f/Tardigrados-EcdysozoaTardigrada-asociados-a-musgos-Bryophyta-de-la-Ciudad-de-Mexico-y-Estados-de-Morelos-Hidalgo-y-Oaxaca-Mexico.pdf)
- Pérez-Pech, W. A., Cutz-Pool, L. Q., & Guidetti, R. (2016). Primer registro genérico de tardígrados, habitantes del área urbana de Chetumal Quintana Roo, México.

Entomología Mexicana, 3(2), 187–192. Retrieved from

[https://www.researchgate.net/profile/Wilbert-Andres-Pech/publication/315666439\\_PRIMER\\_REGISTRO\\_GENERICO\\_DE\\_TARDIGRADOS\\_HABITANTES\\_DEL AREA\\_URBANA\\_DE\\_CHETUMAL\\_QUINTANA\\_ROO\\_MEXICO/links/58d9c88b45851578dfb13e25/PRIMER-REGISTRO-GENERICO-DE-TARDIGRADOS-HABITANTES-DEL-AREA-URBANA-DE-CHETUMAL-QUINTANA-ROO-MEXICO.pdf](https://www.researchgate.net/profile/Wilbert-Andres-Pech/publication/315666439_PRIMER_REGISTRO_GENERICO_DE_TARDIGRADOS_HABITANTES_DEL AREA_URBANA_DE_CHETUMAL_QUINTANA_ROO_MEXICO/links/58d9c88b45851578dfb13e25/PRIMER-REGISTRO-GENERICO-DE-TARDIGRADOS-HABITANTES-DEL-AREA-URBANA-DE-CHETUMAL-QUINTANA-ROO-MEXICO.pdf)

- Pérez-Pech, W. A., Guidetti, R., Anguas-Escalante, A., Cutz-Pool, L. Q., & Blanco-Piñon, A. (2017a). Primer registro genérico de tardígrados para Pachuca Hidalgo, México y áreas circundantes. *Entomología Mexicana*, 2. Retrieved from <https://www.researchgate.net/publication/314254482>
- Pérez-Pech, W. A., Anguas-Escalante, A., Cutz-Pool, L. Q., & Guidetti, R. (2017b). *Doryphoribius chetumalensis* sp. nov. (Eutardigrada: Isohypsibiidae), a new tardigrade species discovered in an unusual habitat of urban areas of Mexico. *Zootaxa*, 4268(2), 301–313. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4268.2.11>
- Pérez-Pech, W. A., Anguas-Escalante, A., de Jesús-Navarrete, A., & Hansen, J. G. (2018). Primer registro genérico de tardígrados marinos en costas de Quintana Roo, México. *Academia Journal*, 8(3), 123–128. Retrieved from [https://www.researchgate.net/profile/Wilbert-Perez-Pech/publication/325534826\\_Primer\\_registro\\_generico\\_de\\_tardigrados\\_marinos\\_en\\_costas\\_de\\_Quintana\\_Roo\\_Mexico/links/5b13249caca2723d997ed3f1/Primer-registro-generico-de-tardigrados-marinos-en-costas-de-Quintana-Roo-Mexico.pdf](https://www.researchgate.net/profile/Wilbert-Perez-Pech/publication/325534826_Primer_registro_generico_de_tardigrados_marinos_en_costas_de_Quintana_Roo_Mexico/links/5b13249caca2723d997ed3f1/Primer-registro-generico-de-tardigrados-marinos-en-costas-de-Quintana-Roo-Mexico.pdf)
- Pérez-Pech, W. A., Hansen, J. G., Demilio, E., de Jesús-Navarrete, A., Mendoza, I. M., Olivares, A. R., & Vargas-Espositos, A. (2020). First records of marine tardigrades of the genus *Coronarctus* (Tardigrada, Heterotardigrada, Arthrotardigrada) from Mexico. *Check List*, 16(1), 1–7. <https://doi.org/10.15560/16.1.1>
- Pérez-Pech, W. A., Demilio, E., Anguas-Escalante, A., & Hansen, J. G. (2020). Marine Tardigrada from the Mexican Caribbean with the description of *Styraconyx robertoi* sp. nov. (Arthrotardigrada: Styraconyxidae). *Zootaxa*, 4748(1), 81–95. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4748.1.4>
- Persson, D., Halberg, K. A., Jørgensen, A., Ricci, C., Møbjerg, N., & Kristensen, R. M. (2011). Extreme stress tolerance in tardigrades: Surviving space conditions in low earth orbit. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 49(SUPPL.1), 90–97. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.2010.00605.x>

- Pilato, G. (1969). Schema per una nuova sistemazione delle famiglie e dei generi degli Eutardigrada. *Bollettino di Zoologia*, 36(2), 159-186. Retrieved from <https://cir.nii.ac.jp/crid/1573387450009496448>
- Pilato, G., & Binda, M. G. (2010). Definition of families, subfamilies, genera and subgenera of the Eutardigrada, and keys to their identification. *Zootaxa*, 2404(1), 1–54. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2404.1.1>
- Poprawa, I., & Janelt, K. (2019). Reproduction, gonad structure, and oogenesis in tardigrades. *Results and Problems in Cell Differentiation*, 68, 495–513. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-23459-1\\_20](https://doi.org/10.1007/978-3-030-23459-1_20)
- Rahm, G. (1937). A new ordo of tardigrades from the hot springs of Japan (Furu-yu section, Unzen). *Proceedings of the Imperial Academy*, 13(8), 493–495. Retrieved from <https://cir.nii.ac.jp/crid/1390290250369547008>
- Ramazzotti, G. (1962). Tardigradi del Cile, con descrizione di quattro nuove specie e di una varietà. *Atti della Societa Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano*, 101, 275-287. Retrieved from [https://scholar.google.com.mx/scholar?hl=es&as\\_sdt=0%2C5&q=Ramazzotti%2C+G.+%281962%29.+Tardigradi+del+Cile%2C+con+descrizione+di+quattro+nuove+specie+e+di+una+variet%C3%A1.+Atti+della+Societa+Italiana+di+Scienze+Naturali+e+del+Museo+Civico+di+Storia+Naturale+di+Milano%2C+101%2C+275-287.&btnG=](https://scholar.google.com.mx/scholar?hl=es&as_sdt=0%2C5&q=Ramazzotti%2C+G.+%281962%29.+Tardigradi+del+Cile%2C+con+descrizione+di+quattro+nuove+specie+e+di+una+variet%C3%A1.+Atti+della+Societa+Italiana+di+Scienze+Naturali+e+del+Museo+Civico+di+Storia+Naturale+di+Milano%2C+101%2C+275-287.&btnG=)
- Rebecchi, L. (2013). Dry and survive: The role of antioxidant defences in anhydrobiotic organisms. *Journal of Limnology*, 72(s1), e8. <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2013.s1.e8>
- Rebecchi, L., Altiero, T., Guidetti, R., Cesari, M., Bertolani, R., Negroni, M., & Rizzo, A. M. (2009). Tardigrade resistance to space effects: First results of experiments on the LIFE-TARSE Mission on FOTON-M3 (September 2007). *Astrobiology*, 9(6), 581–591. <https://doi.org/10.1089/ast.2008.0305>
- Rebecchi, L., Boschetti, C., & Nelson, D. R. (2020). Extreme-tolerance mechanisms in meiofaunal organisms: A case study with tardigrades, rotifers and nematodes. *Hydrobiologia*, 847(12), 2779–2799. <https://doi.org/10.1007/s10750-019-04144-6>
- Rebecchi, L., Cesari, M., Altiero, T., Frigieri, A., & Guidetti, R. (2009). Survival and DNA degradation in anhydrobiotic tardigrades. *Journal of Experimental Biology*, 212(24), 4033–4039. <https://doi.org/10.1242/jeb.037515>
- Ricci, C., Riolo, G., Marzocchi, C., Brunetti, J., Pini, A., & Cantara, S. (2021). The tardigrade damage suppressor protein modulates transcription factor and DNA repair genes in human cells treated with hydroxyl radicals and UV-C. *Biology*, 10(10), 970. <https://doi.org/10.3390/biology10100970>

- Rizzo, A. M., Altiero, T., Corsetto, P. A., Montorfano, G., Guidetti, R., & Rebecchi, L. (2015). Space flight effects on antioxidant molecules in dry tardigrades: The TARDIKISS experiment. *BioMed Research International*, 2015, 167642. <https://doi.org/10.1155/2015/167642>
- Robertson, M. W., Russo, N. J., McInnes, S. J., Goffinet, B., & Jiménez, J. E. (2020). Potential dispersal of tardigrades by birds through endozoochory: Evidence from Sub-Antarctic White-bellied Seedsnipe (*Attagis malouinus*). *Polar Biology*, 43(7), 899–902. <https://doi.org/10.1007/s00300-020-02680-9>
- Rocha, A. M. (2014). Tardígrados urbanos de dos ciudades con diferente densidad poblacional de la provincia de Santa Fe, Argentina. Retrieved from [https://scholar.google.com.mx/scholar?hl=es&as\\_sdt=0%2C5&q=Rocha%2C+A.+M.+%282014%29.+Tard%2C%ADgrados+urbanos+de+dos+ciudades+con+diferente+densidad+poblacional+de+la+provincia+de+Santa+Fe%2C+Argentina.&btnG=](https://scholar.google.com.mx/scholar?hl=es&as_sdt=0%2C5&q=Rocha%2C+A.+M.+%282014%29.+Tard%2C%ADgrados+urbanos+de+dos+ciudades+con+diferente+densidad+poblacional+de+la+provincia+de+Santa+Fe%2C+Argentina.&btnG=)
- Rossi, G., Claps, M., & Ardohain, D. (2009). Tardigrades from northwestern Patagonia (Neuquén Province, Argentina) with the description of three new species. *Zootaxa*, 2095, 21–36. Retrieved from <https://ri.conicet.gov.ar/handle/11336/85380>
- Roszkowska, M., Ostrowska, M., & Kaczmarek, Ł. (2015). The genus *Milnesium* Doyère, 1840 (Tardigrada) in South America with descriptions of two new species from Argentina and discussion of the feeding behaviour in the family Milnesiidae. *Zoological Studies*, 54(JAN). <https://doi.org/10.1186/s40555-014-0082-7>
- Roszkowska, M., Stec, D., Ciobanu, D. A., & Kaczmarek, Ł. (2016). Tardigrades from Nahuel Huapi National Park (Argentina, South America) with descriptions of two new Macrobotidae species. *Zootaxa*, 4150(3), 295–313. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4150.3.2>
- Schill, R. O. (2013). Life-history traits in the tardigrade species *Paramacrobotus kenianus* and *Paramacrobotus palaui*. *Journal of Limnology*, 72(s1), e20. <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2013.s1.e20>
- Schill, R. O. (Ed.). (2018). *Zoological Monographs 2: Water Bears: The Biology of Tardigrades*. Springer. Retrieved from <http://www.springer.com/series/15188>
- Schill, R. O., & Hengherr, S. (2018). Environmental adaptations: Desiccation tolerance. In R. O. Schill (Ed.), *Water Bears: The Biology of Tardigrades* (pp. 273–293). Springer. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-95702-9\\_10](https://doi.org/10.1007/978-3-319-95702-9_10)
- Schuster, R. O., Nelson, D. R., Grigarick, A. A., & Christenberry, D. (1980). Systematic criteria of the Eutardigrada. *Transactions of the American Microscopical Society*, 99(3), 284–303. <https://doi.org/10.2307/3226004>

- Stec, D., Vecchi, M., Calhim, S., & Michalczyk, Ł. (2021). New multilocus phylogeny reorganises the family Macrobiotidae (Eutardigrada) and unveils complex morphological evolution of the *Macrobiotus hufelandi* group. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 160, 106988. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2020.106988>
- Sugiura, K., & Matsumoto, M. (2021). Sexual reproductive behaviours of tardigrades: A review. *Invertebrate Reproduction and Development*, 65(4), 279–287. <https://doi.org/10.1080/07924259.2021.1990142>
- Suma, H. R., Prakash, S., & Eswarappa, S. M. (2020). Naturally occurring fluorescence protects the eutardigrade *Paramacrobiotus* sp. from ultraviolet radiation. *Biology Letters*, 16(10), 20200391. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2020.0391>
- Suzuki, A. C. (2003). Life history of *Milnesium tardigradum* Doyère (Tardigrada) under a rearing environment. *Zoological Science*, 20(1), 49–57. <https://doi.org/10.2108/zsj.20.49>
- Tůmová, M., Stec, D., Michalczyk, Ł., & Degma, P. (2022). Buccal tube dimensions and prey preferences in predatory tardigrades. *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae*, 85(2), 143–154. <https://doi.org/10.2478/aszb-2022-0010>
- Vázquez, R., Núñez, P. G., & Pena-Salinas, M. E. (2019). Experiences on teaching astrobiology in Baja California: from classical lectures to MOOCs. *Memorie della Societa Astronomica Italiana*, 90, 693. <https://ui.adsabs.harvard.edu/abs/2019MmSAI..90..693V/abstract>
- Vicente, F., & Bertolani, R. (2013). Considerations on the taxonomy of the phylum Tardigrada. *Zootaxa*, 3626(2), 245–248. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3626.2.2>
- Vukich, M., Ganga, P. L., Cavalieri, D., Rizzetto, L., Rivero, D., Pollastri, S., ... & Talamonti, C. (2012). BIODIS: A model payload for multidisciplinary experiments in microgravity. *Microgravity Science and Technology*, 24(6), 397–409. <https://doi.org/10.1007/s12217-012-9309-6>
- Węlnicz, W., Grohme, M. A., Kaczmarek, Ł., Schill, R. O., & Frohme, M. (2011). Anhydrobiosis in tardigrades—the last decade. *Journal of Insect Physiology*, 57(5), 577–583. [https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0022191011000874?casa\\_token=IQ1RzL0jcc4AAAAA:A3LVr2IRZ7NugBDYd2qUxJeKKN07xzt0-x0enuWR8P4a1Q-EvDJJ9Uh0tZGmAkecpfDUCIIHIAM](https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0022191011000874?casa_token=IQ1RzL0jcc4AAAAA:A3LVr2IRZ7NugBDYd2qUxJeKKN07xzt0-x0enuWR8P4a1Q-EvDJJ9Uh0tZGmAkecpfDUCIIHIAM)
- Wright, J. C. (1989). The tardigrade cuticle II. Evidence for a dehydration-dependent permeability barrier in the intracuticle. *Tissue and Cell*, 21(2), 263–272. <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/0040816689900712>

- Zawierucha, K., Buda, J., Azzoni, R. S., Niškiewicz, M., Franzetti, A., & Ambrosini, R. (2019). Water bears dominated cryoconite hole ecosystems: Densities, habitat preferences and physiological adaptations of Tardigrada on an alpine glacier. *Aquatic Ecology*, 53(4), 543–556. <https://doi.org/10.1007/s10452-019-09707-2>