



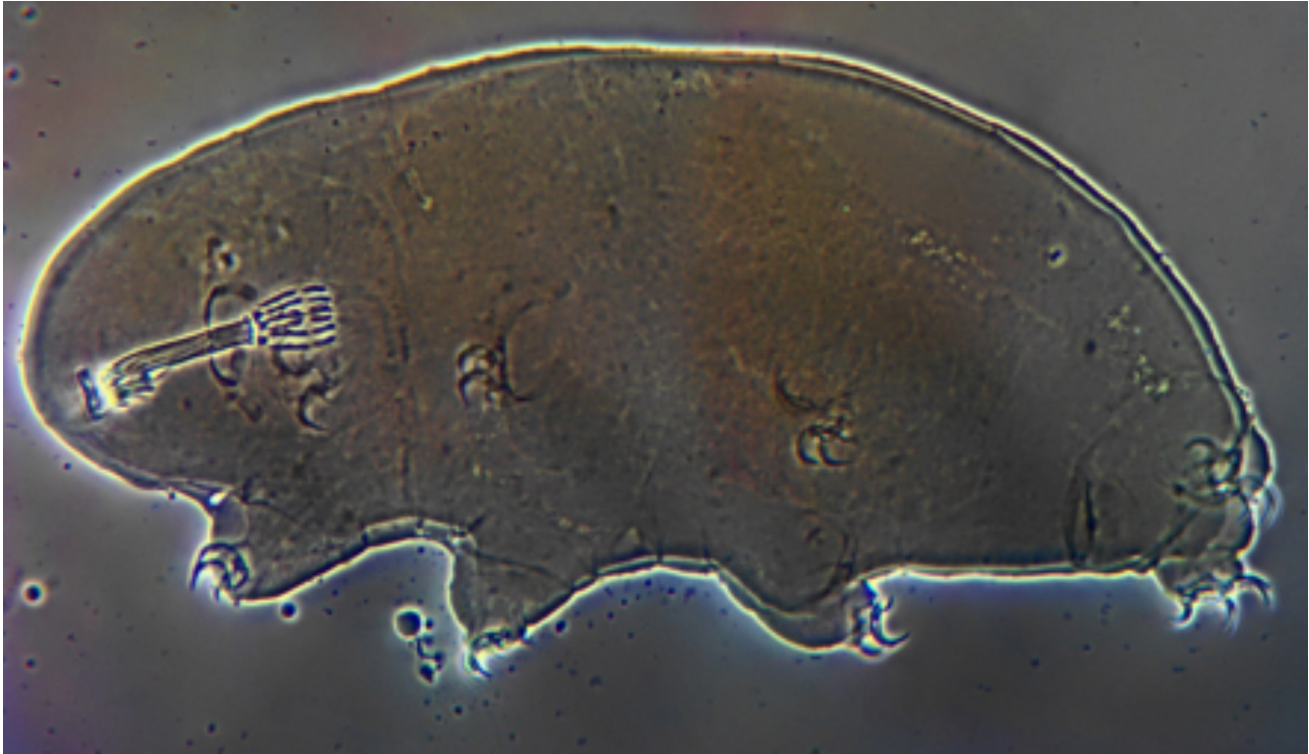
OSITOS DE AGUA (TARDIGRADA) DE MÉXICO: LOS FAMOSOS DESCONOCIDOS

✂ Gisela A. León-Espinosa¹, Antonio Moreno-Talamantes² y Gabino A. Rodríguez-Almaraz¹

¹Universidad Autónoma de Nuevo León, Facultad de Ciencias Biológicas, Laboratorio de Entomología y Artrópodos. Cd. Universitaria, C.P. 6455, San Nicolás de los Garza, Nuevo León, México.

²Especies, Sociedad y Hábitat, A. C., Dalí 410, Col. Misión Real, C.P. 66644, Apodaca, Nuevo León, México

*Autor de correspondencia: gisela.leonesp@gmail.com



Tardígrado (oso de agua) del género *Dactylobiotus* (microscopia de contraste de fase MCF). Microfotografía tomada por Antonio Moreno-Talamantes.



Palabras clave. Tardígrado, osito de agua, México, criptobiosis

Keywords. Tardigrade, water bear, Mexico, cryptobiosis

RESUMEN

Los tardígrados popularmente llamados ositos de agua forman un *phylum* de invertebrados microscópicos poco conocidos que se encuentran en hábitats de agua dulce, marinos y terrestres. Desde su descubrimiento han sido objeto de estudio por su capacidad de entrar en criptobiosis, esta adaptación fisiológica les da la capacidad de sobrevivir a condiciones ambientales extremas. Globalmente se han descrito un poco más de 1,300 especies de tardígrados, México cuenta con 56 especies registradas, pero este bajo número es debido al poco conocimiento que se tienen sobre estos espectaculares organismos en el país.

ABSTRAC

The tardigrades known as water bears form a *phylum* of poorly know microscopic invertebrates found in freshwater, marine and terrestrial habitats. Since their discovery, they have been studied for their ability to under extreme conditions called cryptobiosis, this physiological adaptation allows them to survive in extreme environmental conditions. Worldwide, a little more than 1,300 species of tardigrades have been described, in Mexico has 56 registered species, but this low number is due to the little taxonomic effort of these spectacular organisms in the country

INTRODUCCIÓN

Tal vez algún lector recuerde que un tardígrado apareció en la famosa saga de *Avengers* en Ant Man cuando este se vuelve subatómico, o en la serie de *Star Trek Discovery* como los monstruos del espacio, incluso en la serie *Cosmos: A spacetime odyssey* (odisea del espacio-tiempo). Actualmente, los tardígrados han acaparado las noticias por ser uno de los organismos más tolerantes a los ambientes inhóspitos del planeta, lo que conlleva a verlos como animales “indestructibles”, por la resistencia que presentan bajo estas condiciones han sido acreedores al título “organismos extremófilos” y son modelo para estudios astrobiológicos (Jönsson, 2007, Jönsson et al. 2008), las especies de tardígrados que habitan los agujeros de criocónita cubiertos de hielo pueden ser prometedoras para una posible supervivencia en planetas helados debido a que forman una combinación única entre las aguas superficiales de la Tierra y las interacciones bióticas y abióticas que pueden formar análogos astrobiológicos.

Por otra parte, además de poseer un gran carisma por el aspecto de forma de oso, son conocidos como ositos de agua (*water bears*) o lechones de musgo (*moss piglet*) haciendo alusión a la forma de su cuerpo. En este artículo se presentan los tardígrados en aspectos generales sobre su biología y el conocimiento actual en México.

PARTICULARIDADES DE LOS OSITOS DE AGUA

Los tardígrados son un grupo de microinvertebrados hidrofílicos con cuatro pares de patas en terminación en garras (y/o dedos digitados en algunas especies marinas) que les sirve para su desplazamiento. La longitud del cuerpo presenta valores extremos que va desde las 50 μm a 1,500 μm (Nelson et al. 2015), los adultos llegan a alcanzar tallas que oscilan normalmente entre los 250-500 μm . Estos diminutos animales necesitan estrictamente una ligera película de agua para estar activos, residen en una gran variedad de ambientes húmedos o acuáticos, en ecosistemas marinos, dulceacuícolas y terrestres (Glime, 2017; Nelson et al. 2018). Dicho grupo cuenta con poco más de 1,300 especies descritas distribuidas en todos los continentes (Degma y Guidetti, 2007; Degma et al. 2019). Los tardígrados

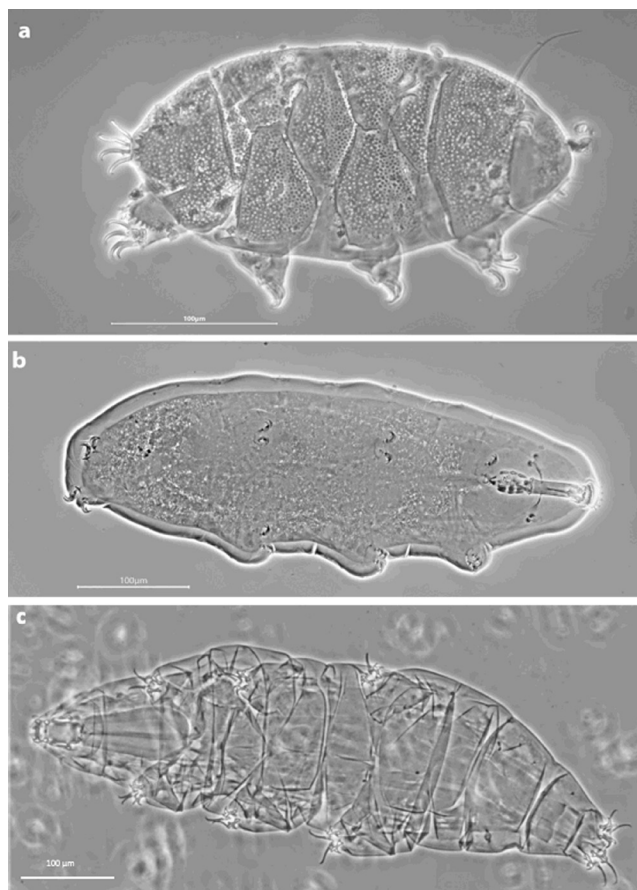


Figura 1. Microfotografía de contraste de fase (MCF) que muestra un representante de la clase Heterotardigrada (a), Eutardigrada (b) y Apotardigrada (c). Tomada por Antonio Moreno-Talamantes y (c) Gisela A. León Espinosa.

se alimentan de algas, bacterias, detritus orgánicos, y el contenido celular de las plantas que estos habitan, algunas especies son depredadores de protozoos, nematodos, rotíferos e incluso otros tardígrados como el caso del género *Milnesium* (Degma, 2010).

Basado en caracteres morfológicos el *phylum* Tardigrada es dividido en cuatro grandes clases: Heterotardigrada, Apotardigrada, Eutardigrada y Mesotardigrada siendo esta última *nomen dubium* (fig. 1). Los primeros particularmente marinos o limnoterrestres como es el caso de las especies pertenecientes al orden Echiniscoidea, son caracterizados por poseer una armadura en forma de placas, proyecciones laterales (apéndices cefálicos sensoriales) y cuatro garras simétricas y en el caso de las especies marinas están poseen dedos digitados. La clase apotardigrada presentan papilas alrededor de la boca (papilas peribucales) y dos papilas laterales en la cabeza están presentes, las garras ramas primarias y secundarias están completamente separadas. Los eutardigrados son limnoterrestres, exhiben un cutícula lisa u ornamentada, presentan dos diplogarras en cada pata (fig. 2).



Figura 2. Garras de tardígrados limnoterrestres. a) garras tipo Milnesium, representante de la clase Apotardígrada; b) representante de la clase Heterotardígrada, c) garras tipo hufelandi, representante de la clase Eutardígrada. Microfotografías de contraste de fases (MCP). Tomada por Gisela A. León-Espinosa y Antonio Moreno-Talamantes.

CRIPTOBIOSIS

Probablemente lo más fascinante de los ositos de agua es su capacidad de sobrevivir a períodos desfavorables de cambios en su entorno mostrando una extraordinaria tolerancia a los ambientes inhóspitos. La criptobiosis es considerada una forma de reposo del metabolismo asociado con alteraciones en su morfología y anatomía que se induce y mantiene directamente por la aparición de condiciones adversas para una vida activa, y que se rompe rápidamente una vez que se eliminan las condiciones adversas (Guidetti *et al.* 2011; Møbjerg *et al.* 2018), las especies limnoterrestres contraen el cuerpo al retraer sus patas y reorganizan sus órganos internos y células mientras adquieren una forma llamada “tun” o “barril” (fig. 3). De esta manera, las especies limnoterrestres sobreviven a la deshidratación (anhidrobiosis), congelación (criobiosis), falta de oxígeno (anoxibiosis) y cambios en la salinidad (osmobiosis). Sin embargo, los mecanismos que les permite vivir en condiciones extremas siguen siendo poco comprendidas (Møbjerg *et al.* 2011). Los tardígrados adultos y juveniles no son los únicos capaces de entrar en estos estados, los huevos (fig. 4) de tardígrados también pueden sobrevivir en un estado deshidratado

pero otras formas de latencia del huevo en tardígrados son prácticamente desconocidos (Bertolani *et al.* 2004), esto sincroniza el ciclo de vida con un ambiente favorable para el desarrollo y la reproducción. Algunos insectos, ranas y crustáceos son capaces como los tardígrados de entrar en criptobiosis (anhidrobiosis), pero los tardígrados puede mantener este estado durante muchos años y estando en un estado anhidrobiótico durante la vida adulta se ha demostrado que pueden suspender o retrasar el envejecimiento y cuando las condiciones sean apropiadas pueden volver a su estado metabólico normal. (Kaczmarek *et al.* 2019).

Es idóneo reflexionar que la criptobiosis en sus distintas facetas permitan a los tardígrados resistir a condiciones adversas durante largos periodos de tiempo, otorgándoles la capacidad de extender su supervivencia en condiciones ambientales desfavorables con la capacidad de reproducirse cuando las condiciones se vuelven adecuadas, lo que contribuye a la creación de escenarios evolutivos de estos organismos y sus posibles consecuencias para su biología, diversificación y biogeografía. Ahora bien, esto sólo es una fracción de lo que nos falta por conocer y es parte de la exhaustiva búsqueda por los tardigradólogos, que seguramente nos colmaran de sorpresas en el futuro.



Figura 3. Microfotografía de contraste de fases (MCF) de un eutardígrado del género *Milnesium* en proceso de formación de "tun" durante la anhidrobiosis. Tomada por Gisela A. León Espinosa.

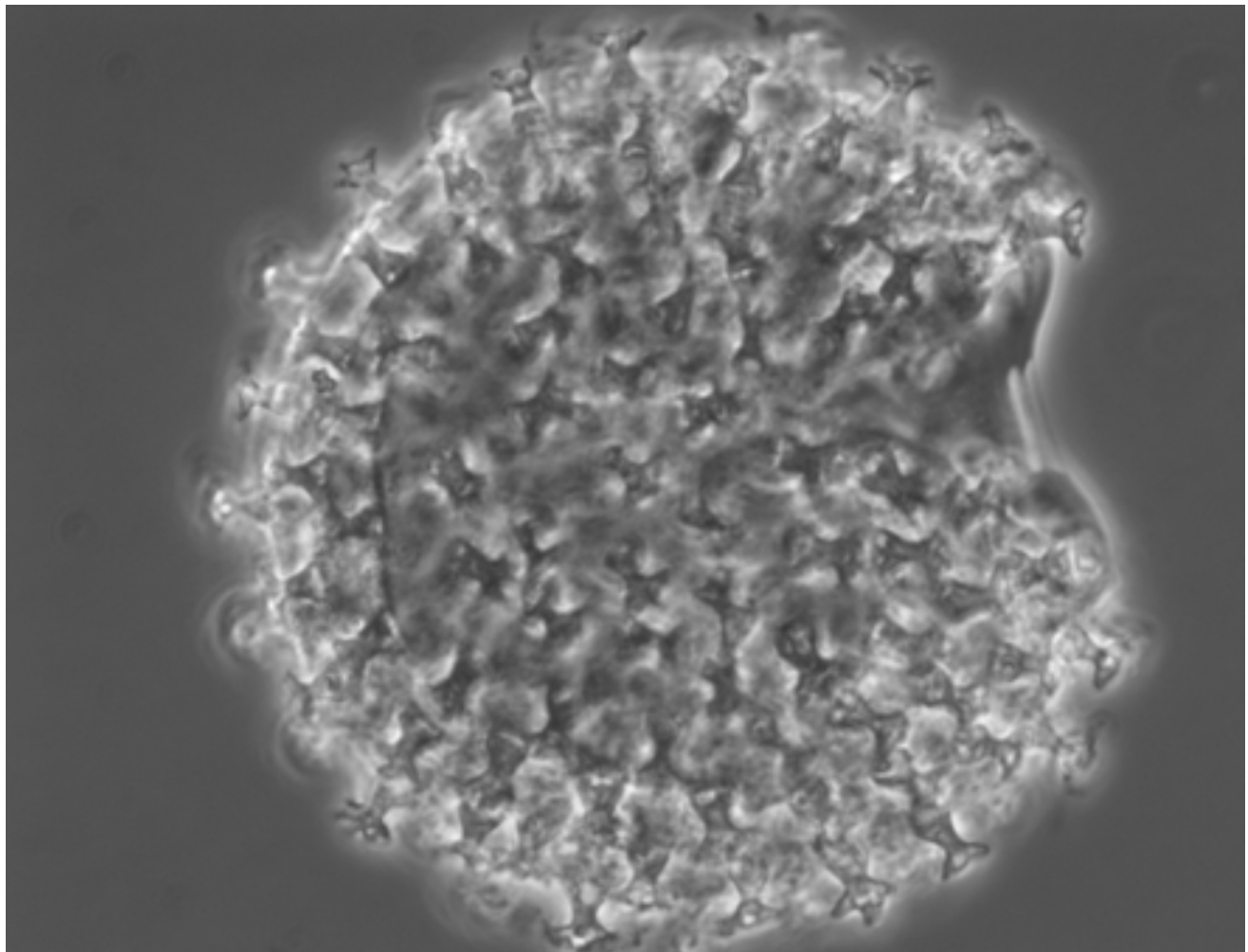


Figura 4. Microfotografía de contraste de fase (MCF) que muestra un huevo de tardígrado del género *Macrobiotus*. Tomada por Antonio Moreno-Talamantes

NÚMERO DE ESPECIES Y DISTRIBUCIÓN NACIONAL

Gracias a su capacidad de resistencia, la abundancia de las especies de tardígrados en hábitats recónditos de la Tierra los ha catalogado como organismos cosmopolitas, un término difícil de asegurar en vista de que la distribución de las especies conocidas puede no ser una indicación de su abundancia en todo el mundo, sino de la cantidad y origen de los tardigradólogos, el muestreo esporádico y la selección en los sitios de recolección (Guil y Cabrero-Sañudo 2007; Bartels et al. 2016; Nelson et al. 2015).

En México se tienen contabilizados 22 géneros de tardígrados limnoterrestres: *Adropion*, *Astatumen*,

Cornechiniscus, *Dactylobiotus*, *Diaena*, *Diaforobiotus*, *Diphascon*, *Doryphoribius*, *Echiniscus*, *Haplomacrobiotus*, *Hypsibius*, *Isohypsibius*, *Kristenseniscus*, *Macrobiotus*, *Mesobiotus*, *Milnesium*, *Minibiotus*, *Paramacrobiotus*, *Pseudoechiniscus*, *Ramazzottius*, *Pilatobius*, *Viridiscus*, 5 géneros marinos: *Archechiniscus*, *Batillipes*, *Coronarctus*, *Dipodarctus*, *Wingstrandarctus* y 56 especies (Tabla 1) de tardígrados limnoterrestres lo que representan sólo el 4.3% de la fauna de tardígrados conocidos a nivel global (Anguas-Escalante et al. 2018; Beasley, 1972; Beasley et al. 2008; Claps y Rossi, 2002; Cutz-Pool et al. 2019; Kaczmarek et al. 2011, 2014; Heinis, 1911; May, 1948; McInnes, 1994; Meyer, 2013; Moreno-Talamantes et al. 2015, 2019; Moreno-Talamantes y León-Espinosa, 2019; Pérez-Pech et al. 2016, 2017a, 2017b, 2018; Pilato, 2006; Pilato y Lisi, 2006; Romano et al. 2011; Schuster, 1971).

Tabla 1. Especies de tardígrados limnoterrestres y su distribución en México; * - especies endémicas; ? - Registro dudoso

Especie	Estado	Referencia
<i>Cornechiniscus lobatus</i> Ramazzotti, 1943	NL, Sin	Beasley (1972), Moreno-Talamantes et al. (2019)
? <i>Echiniscus kerguelensis</i> Richters, 1907	Mex, Mor	Beasley (1972)
<i>Kristenseniscus kofordi</i> Schuster & Grigarick, 1966	Chi	Pilato y Lisi (2006)
<i>Echiniscus manuelae</i> da Cunha & du Nascimento Ribeiro, 1962	NL	Moreno-Talamantes et al. (2019)
* <i>Echiniscus siegristi</i> Heinis, 1911	Oax	Heinis (1911)
<i>Echiniscus</i> cf. <i>tamus</i>	Chih, NL	Schuster (1971), Moreno-Talamantes et al. (2019)
<i>Viridiscus viridis</i> Murray, 1910	Chi	Schuster (1971)
<i>Virudiscus virisissimus</i> Péterfi, 1956	Oax	Kaczmarek et al. (2011)
<i>Pseudechiniscus facettalis</i> Petersen, 1951	Chih	Schuster (1971)
* <i>Pseudechiniscus gullii</i> Pilato & Lisi, 2006	Chi	Pilato y Lisi (2006)
<i>Pseudechiniscus</i> cf. <i>juanitae</i>	Chi, NL	Pilato y Lisi (2006), Moreno-Talamantes et al. (2019)
? <i>Pseudechiniscus suillus</i> (Ehrenberg, 1853)	Oax	Heinis (1911)
<i>Milnesium barbadosense</i> Meyer & Hinton, 2012	NL	Moreno-Talamantes et al. (2019)
<i>Milnesium cassandrae</i> Moreno-Talamantes, Roszkowska, García-Aranda, Flores-Maldonado & Kaczmarek, 2019	NL, Tams	Moreno-Talamantes et al. (2019)
? <i>Milnesium tardigradum tardigradum</i> Doyère, 1840	Chih, Mex, Mor	Schuster (1971), Beasley (1972), Kaczmarek et al. (2011)
<i>Adropion carolar</i> (Binda & Pilato, 1969)	NL	Moreno-Talamantes et al. (2019)
<i>Astatumen trinacriae</i> Pilato, Sabella, D'Urso & Lisi, 2017	NL, Coah	Moreno-Talamantes et al. (2019)
? <i>Diphascon chilense</i> Plate, 1888	Chih	Schuster (1971)
<i>Diphascon pingue pingue</i> (Marcus, 1936)	NL, Coah	Moreno-Talamantes et al. (2019)
? <i>Hypsibius</i> cf. <i>convergans</i>	Chih, NL, Coah	Schuster (1971), Moreno-Talamantes et al. (2019)

Estados: Coah= Coahuila, Chih = Chihuahua, Chi= Chiapas, Mex= México, NL =Nuevo León, Mich= Michoacán, Mor = Morelos, Oax = Oaxaca, Sin = Sinaloa, Son = Sonora, Qroo = Quintana Roo, Tams = Tamaulipas

Espece	Estado	Referencia
? <i>Hypsibius pallidus</i> Thulin, 1911	Sin datos	Ramazzotti y Maucci (1983)
<i>Itaquascon umbellinae</i> de Barros, 1939	Chih	Schuster (1971)
<i>Pilatobius nodulosus</i> (Ramazzotti, 1957)	Mex, NL	Beasley (1972), Moreno-Talamantes et al. (2019)
<i>Ramazzottius baumanni</i> (Ramazzotti, 1962)	Mex, Mich, Mor	Beasley (1972)
<i>Ramazzottius</i> cf. <i>oberhaeuseri</i>	Mex*, Mich*, NL	Beasley (1972), Moreno-Talamantes et al. (2019)
* <i>Doryphoribius chetumalensis</i> Pérez-Pech, Anguas-Escalante, Cutz-Pool & Guidetti, 2017	QRoo	Pérez-Pech et al. (2017a)
<i>Doryphoribius dawkinsi</i> Michalczyk & Kaczmarek, 2010	NL	Moreno-Talamantes et al. (2019)
<i>Doryphoribius evelinae</i> (Marcus, 1928)	Chih	Schuster (1971)
? <i>Doryphoribius flavus</i> (Iharos, 1966)	Chi	Pilato y Lisi (2006)
<i>Doryphoribius gibber</i> Beasley & Pilato, 1987	Chi	Pilato y Lisi (2006)
* <i>Doryphoribius mexicanus</i> Beasley, Kaczmarek & Michalczyk, 2008	Oax	Beasley et al. (2008)
<i>Doryphoribius quadrituberculatus</i> Kaczmarek & Michalczyk, 2004	NL	Moreno-Talamantes et al. (2019)
* <i>Haplomacrobotus hermosillensis</i> May, 1948	Son	May (1948)
<i>Dianeia sattleri</i> (Richters, 1902)	Chi	Pilato y Lisi (2006)
<i>Isohypsibius sculptus</i> (Ramazzotti, 1962)	Mor	Beasley (1972)
<i>Dactylobiotus parthenogeneticus</i> Bertolani, 1982	NL	Moreno-Talamantes et al. (2015)
<i>Macrobotus</i> cf. <i>acadianus</i>	NL	Moreno-Talamantes et al. (2019)
<i>Macrobotus anemone</i> Meyer, Domingue & Hinton, 2014	Tams	Moreno-Talamantes et al. (2019)
<i>Macrobotus alvaroi</i> Pilato & Kaczmarek, 2007	Chi	Kaczmarek et al. (2011)
? <i>Macrobotus ascensionis</i> Richters, 1908	Oax	Heinis, 1911
? <i>Macrobotus echinogenitus</i> Richters, 1904	Mex	Beasley (1972)
<i>Macrobotus furcatus</i> Ehrenberg, 1859	Mex, Mor	Beasley (1972)
? <i>Macrobotus hufelandi</i> C.A.S. Schultze, 1834	Chih, Mex, Oax	Heinis (1911), Schuster (1971), Beasley (1972)
<i>Macrobotus kazmierskii</i> Kaczmarek & Michalczyk, 2009	NL	Moreno-Talamantes et al. (2019)
* <i>Macrobotus ocotensis</i> Pilato, 2006	Chih	Pilato (2006)
? <i>Macrobotus persimilis</i> Binda & Pilato, 1972	Chih	Kaczmarek et al. (2011)
? <i>Macrobotus rubens</i> Murray, 1907	Oax	Heinis (1911)
<i>Macrobotus terminalis</i> Bertolani & Rebecchi, 1993	Oax	Kaczmarek et al. (2011)
* <i>Mesobiotus contii</i> (Pilato & Lisi, 2006)	Chi	Pilato y Lisi (2006)
<i>Mesobiotus coronatus</i> (de Barros, 1942)	Chih, Oax	Schuster (1971), Kaczmarek et al. (2011)
? <i>Mesobiotus harmsworthi</i> harmsworthi (Murray, 1907)	Oax, Sin	Heinis (1911), Beasley (1972)
<i>Minibiotus continuus</i> Pilato & Lisi, 2006	Chi, NL	Pilato y Lisi (2006), Moreno et al. (2019)
<i>Minibiotus</i> cf. <i>intermedius</i>	Chih, NL	Schuster (1971), Moreno et al. (2019)
? <i>Paramacrobotus</i> (<i>Amicrobiotus</i>) <i>areolatus</i> (Murray, 1907)	Chih	Schuster (1971)
? <i>Paramacrobotus</i> (<i>Paramacrobotus</i>) <i>richtersi</i> (Murray, 1911)	Chih	Schuster (1971)
<i>Diaforobiotus islandicus</i> (Richters, 1904)	NL	Moreno-Talamantes y León-Espinosa (2019)

Estados: Coah= Coahuila, Chih = Chihuahua, Chi= Chiapas, Mex= México, NL =Nuevo León, Mich= Michoacán, Mor = Morelos, Oax = Oaxaca, Sin = Sinaloa, Son = Sonora, Qroo = Quintana Roo, Tams = Tamaulipas

Cabe destacar que algunos de los registros son dudosos (Tabla 1) o considerados como complejos de especies (Kaczmarek *et al.* 2011; Moreno-Talamantes *et al.* 2019), y es probablemente uno de los grupos de invertebrados menos conocidos y estudiados de nuestro país (Kaczmarek *et al.* 2011; Moreno-Talamantes *et al.* 2015). Es importante señalar que estas cifras cambian año con año, ya que se continúa describiendo nuevas especies y adicionando nuevos registros regionales.

IMPORTANCIA DE LOS OSITOS DE AGUA

Los ositos de agua desempeñan un papel importante en el ambiente, son depredadores y controladores de poblaciones de protozoos y nemátodos (Sánchez-Moreno *et al.* 2008). Así mismo, se han utilizado como bioindicadores de la calidad del aire y del agua, aunque el monitoreo ecológico no se ha desarrollado ampliamente (Nelson *et al.* 2015). También se encuentran entre los animales más desecantes y tolerantes a la radiación y se ha demostrado que sobreviven a niveles extremos de radiación ionizante (Zawierucha *et al.* 2017) esto podría proporcionar aplicaciones biotecnológicas como nuevos crioprotectores (protección contra la radiación UV) que pueden ser beneficiosos para futuros estudios astrobiológicos, en términos de organismos multicelulares existentes en planetas helados .

La anhidrobiosis (perdida completa del agua es considerada la forma más frecuente de criptobiosis) puede proporcionar información en diversas ramas de la ciencia que se podría aplicar, por ejemplo, a las vacunas secas, la preservación de materiales biológicos para trasplantes o la producción de alimentos, las enzimas que trabajan en una pequeña cantidad de agua y los mecanismos de protección y reparación del ADN (Kaczmarek *et al.* 2019).

RETOS ACTUALES

Un número tan bajo de especies de tardígrados en México representa una oportunidad excepcional de investigación, caracterización y descripción de nuevos registros y nuevas especies para la ciencia. Si bien es cierto que aún faltan estudios sobre la ecología, patrones de distribución y el descubrimiento de nuevas especies se debe a la dificultad que representa su estudio puesto que se han catalogado como complejos taxonómicos y muchos de ellos no pueden concluirse. Quienes nos dedicamos a la investigación de estos curiosos invertebrados tenemos un verdadero entusiasmo por descubrir los enigmas que esconden los famosos osos de agua, sin duda un reto apasionante para el futuro de la investigación.





LITERATURA CITADA

- Anguas-Escalante A, W.A. Pérez-Pech, R. Guidetti, L.Q. Cutz-Pool y H. León-Ortíz. 2018. Tardígrados asociados a una plantación de cítricos de traspatio en la comunidad de El Palmar en Quintana Roo México. *Investigación y Ciencia: de la Universidad Autónoma de Aguascalientes*. 26 (73): 20-26. <https://revistas.uaa.mx/index.php/investycien/article/download/203/188>
- Bartels, P.J., J.J. Apodaca, C. Mora y D.R. Nelson. 2016. A global biodiversity estimate of a poorly known taxon: phylum Tardigrada. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 178 (4): 730-736. <https://doi.org/10.1111/zoj.12444>.
- Beasley, C.W. 1972. Some Tardigrades from Mexico. *The Southwestern Naturalist*. 17: 21-29.
- Beasley, C.W., Ł. Kaczmarek y Ł. Michalczyk. 2008. *Doryphoribius mexicanus*, a new species of Tardigrada (Eutardigrada: Hypsibiidae) from Mexico (North America). *Proceedings of the Biological Society of Washington*. 121: 34-40.
- Bertolani, R., R. Guidetti, I. Jönsson, T. Altiero, D. Boschini, y L. Rebecchi. 2004. "Experiences with dormancy in tardigrades", *Journal of Limnology*. 63(1s):16-25. <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2004.s1.16>
- Claps, M.C. y G. C. Rossi. 2002. Tardigrada. En *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento* Vol. III. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 171-186 pp.
- Cutz-Pool, L.Q., J.I. Crisanto, W.A. Pérez-Pech, A. Anguas-Escalante y R. Guidetti. 2019. Caracterización de la Fauna de Tardígrados (Ecdysozoa: Tardigrada) de Lique y Musgo en dos sitios con diferente uso de suelo, en Quintana Roo, México. En: *Agroecosistemas tropicales: conservación de recursos naturales y seguridad alimentaria*. 193-200.
- Degma, P. y R. Guidetti. 2007. Notes to the current checklist of Tardigrada. *Zootaxa*. 1579: 41-53.
- Degma P. 2010. Moss dwelling Tardigrada - from sampling to their identification. In: *European Distributed Institute of Taxonomy*. Madeira.
- Degma, P., R. Bertolani y R. Guidetti. 2019. Actual checklist of Tardigrada species (2009-2019, 35th Edition: 31-07-2019), 1-48. (Cons. 5/08//2019). <http://www.tardigrada.modena.unimo.it/miscellanea/Actual%20checklist%20of%20Tardigrada.pdf>
- Guidetti, R., T. Altiero. y L. Rebecchi. 2011. On dormancy strategies in tardigrades. *Journal. Insect Physiology*. 57: 567-576.
- Guil N. y F.J. Cabrero-Sañudo. 2007. Analysis of the species description process for a little known invertebrate group: The limnoterrestrial tardigrades (Bilateria, Tardigrada), *Biodiversity and Conservation*. Vol. 16, No 4.
- Glime, J. M. 2017. Chapter 5 - Tardigrades. En: *Bryophyte Ecology: Volume 2. Bryological Interaction*. Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. (Cons. 12/04/2019). <https://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology2/5/>
- Heinis, F. 1911. Contribución al conocimiento de la fauna en musgo de Centro América. *Revue Suisse de Zoologie*. 19: 253-266.
- Jönsson K.I. 2007. Tardigrades as a potential model organism in space research. *Astrobiology*. 7: 757-766.
- Jönsson K.I., E. Rabbow, R.O. Schill, K. Harms-Ringdahl, P. Rettberg. 2008. Tardigrades survive exposure to space in low Earth orbit, *Current Biology*. 18 (17): 729-731. ISSN 0960-9822, <https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.06.048>.
- Kaczmarek, Ł., D. Diduszko, y Ł. Michalczyk. 2011. New records of Mexican Tardigrada. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 82(4): 1324-1327.
- Kaczmarek, Ł., Ł. Michalczyk. y S.J. McInnes. 2014. Annotated zoogeography of non-marine Tardigrada. Part I: Central America. *Zootaxa*. 3763: 1-62.
- Kaczmarek, Ł., M. Roszkowska, D. Fontaneto, M. Jezierska, B. Pietrzak, R. Wieczorek, I. Poprawa, J. Z. Kosicki, A. Karachitos y H. Kmita. 2019. Staying young and fit? Ontogenetic and phylogenetic consequences of animal anhydrobiosis. *Journal of Zoology*. doi:10.1111/jzo.12677
- Møbjerg N, K. A. Halberg, A. Jørgensen, D. Persson, M. Bjørn, H. Ramløv y R. M. Kristensen. 2011. Survival in extreme environments - on the current knowledge of adaptations in tardigrades. *Acta Physiologica*. 409-420. <https://doi.org/10.1111/j.1748-1716.2011.02252.x>



- Møbjerg N., A. Jorgensen, R. Kristensen, y R. Neves. 2018. Water bears: The biology of Tardigrades. (Morphology and Functional Anatomy). Zoological Monographs.
- Nelson, D. R., R. Guidetti, L. Rebecchi. 2015. Phylum Tardigrada. In: Thorp JH, Rogers DC, editors. Ecology and general biology. Thorp and Covich's freshwater invertebrates. 4th ed.
- Nelson, D.R., P.J. Bartels y N. Guil. 2018. Tardigrade ecology. Capítulo 7. En Water Bears: The Biology of Tardigrades. Zoological Monographs 2. Springer Nature. Suiza. 163-212.
- May, R.M. 1948. Nuevos géneros y especies de tardígrados mexicanos: *Haplomacrobotus hermosillensis*. Boletín de la Sociedad Zoológica de Francia. 73: 95-97.
- McInnes, S.J. 1994. Zoogeographic distribution of terrestrial/freshwater tardigrades from current literature. Journal Natural History. 28(2): 257-352.
- Meyer, H.A. 2013. Terrestrial and freshwater Tardigrada of the Americas. Zootaxa, 3747: 171.
- Moreno-Talamantes, A., M. Roszkowska, P.R. Guayasamín, J.J. Flores-Maldonado, y Ł. Kaczmarek. 2015. First record of *Dactylobiotus parthenogeneticus* Bertolani, 1982 (Eutardigrada: Murrayidae) in Mexico. Check List. 11(4): 1723.
- Moreno-Talamantes, A., Roszkowska, M., García Aranda, M.A., Flores-Maldonado, J.J. y Kaczmarek, Ł. 2019. Current knowledge on Mexican tardigrades with a description of *Milnesium cassandrae* sp. nov. (Eutardigrada: Milnesiidae) and discussion on the taxonomic value of dorsal pseudoplates in the genus *Milnesium* Doyère, 1840. Zootaxa. [en prensa].
- Moreno-Talamantes, A. y León-Espinosa G. A. 2019. Nuevo registro de *Diaforobiotus islandicus* (Richters, 1904) (EUTARDIGRADA: RICHTERSIIDAE) para México. Árido-Ciencia. 6 (1): 5-12.
- Pérez-Pech W. A., A. Anguas-Escalante, L. Q. Cutz-Pool, y R. Guidetti. 2017a *Doryphoribius chetumalensis* sp. nov. (Eutardigrada: Isohypsibiidae) a new tardigrade species discovered in an unusual habitat of urban areas of Mexico. Zootaxa. 4344 (2): 345-356.
- Pérez-Pech W. A., R. Guidetti, A. Anguas-Escalante, L.Q. Cutz-Pool, y A. Blanco-Piñón. 2017b. Primer registro genérico de tardígrados para Pachuca Hidalgo, México y áreas circundantes. Entomología Mexicana. 4: 688-694.
- Pérez-Pech W. A., A. Anguas-Escalante, A. Jesús-Navarrete y H.J. Goulberg. 2018. Primer registro genérico de tardígrados marinos en costas de Quintana Roo, México. Academia Journals. 1 (4): 1909-1912.
- Pérez-Pech W. A., L.Q. Cutz-Pool, R. Guidetti, y A. Blanco-Piñón. 2016. Primer registro genérico de tardígrados, habitantes del área urbana de Chetumal Quintana Roo. Entomología Mexicana. 3: 912-918.
- Pilato, G. 2006. Remarks on the *Macrobotus polyopus* group, with the description of two new species (Eutardigrada, Macrobiotidae). Zootaxa. 1298: 37-47.
- Pilato, G. y O. Lisi. 2006. Notes on some tardigrades from southern Mexico with description of three new species. Zootaxa. 1236: 53-68.
- Ramazzotti, G. y W. Maucci. 1983. Il Phylum Tardigrada. Memorias del Instituto Italiano de Hidrobiología. 41: 1-1012.
- Romano, F. III., M. Gallo, R. D'Adaabbo, G. Accogli, J. Baguley y P. Montagna. 2011. Deep-sea tardigrades in the northern Gulf of Mexico with a description of a new species of Coronarctidae (Tardigrada: Arthrotardigrada), *Coronarctus mexicus*. Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. 49 (1): 48-52.
- Sánchez-Moreno S., H. Ferris, N. Guil. 2008. Role of tardigrades in the suppressive service of a soil food web, Agriculture, Ecosystems & Environment. 124 (3.4): 187-192. ISSN 0167-8809. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2007.09.011>.
- Schuster, R.O. 1971. Tardigrada from Barranca del Cobre, Sinaloa and Chihuahua, México. Proceedings of the Biological Society of Washington. 84: 213-224.
- Zawierucha, K., M. Ostrowska, y M. Kolicka. 2017. Applicability of cryoconite consortia of microorganisms and glacier-dwelling animals in astrobiological studies. Contemporary Trends in Geoscience. 6: 1 - 10.