

# TARDIGRADA



**María Cristina CLAPS**  
**Gustavo Carlos ROSSI**  
**Diego Martín ARDOHAIN**

\* Instituto de Limnología "Dr. R. Ringuelet"  
 (CONICET-UNLP). Av. Calchaquí km 23, 5.  
 1888 Florencio Varela, Argentina  
 claps@ilpla.edu.ar

\*\* Centro de Estudios Parasitológicos y de  
 Vectores (CONICET-UNLP). Calle 2 N° 584.  
 1900 La Plata, Argentina

Lucía E. CLAPS, Guillermo DEBANDI y  
 Sergio ROIG-J ENT (dirs.). 2008.  
**Biodiversidad de Artrópodos**  
**Argentinos, vol. 2**

INSUE-UNT. luciaclaps@csnat.unt.edu.ar  
 \*\* IADIZA, CRICYT - CONICET. gdebandi@lab.cricyt.edu.ar  
 \*\*\* IADIZA, CRICYT - CONICET. sarog@lab.cricyt.edu.ar

## Resumen

El conocimiento de la fauna de tardígrados en la Argentina es restringido y amplias regiones se mantienen sin analizar. No hay registros en las provincias biogeográficas del Monte, Prepuneña, Puneña y Altoandina. La mayoría de los trabajos que son de carácter sistemático se han efectuado en las dos últimas décadas. Hasta el momento se han registrado 108 especies pertenecientes a 25 géneros. La región Andinopatagónica con bosques de *Nothofagus* ha sido la más estudiada y presenta fauna muy interesante.

## Abstract

The knowledge of the tardigrade fauna of Argentina is restricted and extensive regions are maintained without analysis. No species has yet been recorded for Monte, Prepuneña, Puneña and Altoandina. The researches, mainly taxonomic have been carried out in the last two decades. To date, 108 species belonging to 25 genera have been recorded. The Andinopatagónica region, with forests of *Nothofagus* has been the most studied and presents very interesting fauna.

## Introducción

El phylum Tardigrada ha sido tradicionalmente considerado muy cercano a los artrópodos, integrando el grupo de los par artrópodos (Dewell *et al.*, 1999; Budd, 2001, Nielsen, 2003). Varios autores, sin embargo, los han incluido en los asquelmintos, que comprende un gran número de phyla pseudocelomados como los nemátodos. La presencia de patas y un cuerpo distintivamente segmentado los acercan a los artrópodos, mientras que su faringe con estilete y la eutelia, a los nemátodos. Algunos autores se han preguntado si son nemátodos con patas o artrópodos con faringe. Recientemente, a partir de análisis filogenéticos moleculares (Moon & Kim, 1996); Aguinaldo *et al.* (1997) han propuesto reunir en Ecdysozoa (animales que mudan) a los nemátodos, tardígrados y artrópodos entre otros. Los tardígrados constituyen el grupo nexa en la hipótesis planteada por estos autores aceptada ampliamente (Vallentyne & Collins, 2000; Zrzavy, 2001; Jorgensen & Kristensen, 2004) aunque también rechazada (Wagele & Misof, 2001).

## Diversidad a nivel mundial y en América del Sur

A nivel mundial, se han descrito más de 800 especies (McInnes & Pugh, 1998) mientras que para la región Neotropical se contabilizan según Pilato *et al.* (2004) alrededor de 190 taxa, menos del doble de los registrados para Europa. Esta diferencia está en relación a las escasas investigaciones que se desarrollan en nues-

tro continente y a la existencia de amplias zonas sin explorar.

## Trabajos más importantes sobre el grupo

La primera obra relevante del grupo fue realizada por Marcus (1929) ya que compiló una bibliografía de casi 200 publicaciones y produjo una síntesis acerca de la anatomía, fisiología y taxonomía del grupo. Asimismo, analizó las relaciones de los tardígrados con otros invertebrados concluyendo que debían ser incluidos como una clase dentro de Artrópoda. Produjo una segunda monografía del grupo en 1936 casi íntegramente dedicada a la taxonomía proponiendo un primer esquema jerárquico. En 1932, Cuénot publicó una monografía sobre los tardígrados de Francia y efectuó numerosas sinonimias reduciendo el número de especies, la gran mayoría en forma errónea. En 1962, G. Ramazzotti publicó la primera edición de la monografía "Il Phylum Tardigrada" continuando la labor de Marcus. Se constituyó en la tercera piedra basal de la taxonomía del grupo al proponer en primera instancia la consideración de un nuevo phylum separándolos tanto de los artrópodos como de los onicóforos. Esta obra fue ampliada y mejorada posteriormente en dos oportunidades (Ramazzotti, 1972, Ramazzotti & Maucci, 1983) y traducida al idioma inglés por Beasley (1995).

En las últimas décadas se han efectuado revisiones de la familia Echiniscidae (Kristensen, 1987) así como las de los géneros *Pseudechiniscus* (Maucci, 1979), *Diphascon* (Pilato, 1987), *Ramazzottius* (Biserov, 1997/98), *Minibiotus* (Claxton, 1998), *Oreella* (Dastych *et al.*, 1998), *Thulinus* (Bertolani *et al.*, 1999), *Pseudobiotus* (Nelson *et al.*, 1999), *Mopsechiniscus* (Dastych, 2001), *Pseudodiphascon* (Guidetti & Pilato, 2003) y de grupos de especies (Bertolani & Rebecchi, 1993).

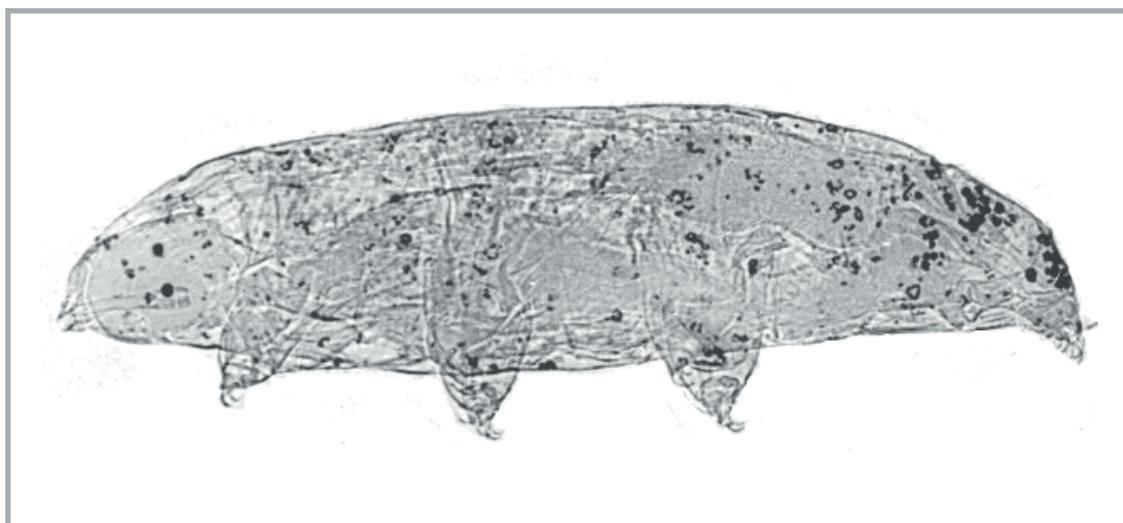
## Breve historia taxonómica y clasificación actual

En un primer momento, los tardígrados fueron incluidos por Marcus (1929) como una clase dentro de los artrópodos, con dos órdenes: Heterotardigrada y Eutardigrada. Los heterotardígrados, a su vez, se dividían en dos subórdenes: Arthrotardigrada (todos marinos), con las familias Discopodidae y Onychopodidae, y Echiniscoidea, con las familias Nudechiniscidae y Scutechiniscidae. Los eutardígrados estaban formados por dos familias: Arctiscidae (con un único género *Milnesium*) y Macrobiotidae (con dos géneros: *Macrobiotus* e *Hypsibius*). En 1937 se estableció el orden Mesotardigrada para una sola especie *Thermozodium esakii*. Ramazzotti en su monografía (1963) considera a los tardígrados como un phylum integrado por tres clases (Heterotardigrada, Mesotardigrada y Eutardigrada). Propone un cambio de nombre de la familia Discopodidae por Batillipedidae, la de Onychopodidae por Halechiniscidae, la de Nudechiniscidae por Oreellidae, la de Scutechiniscidae por Echiniscidae y la de Arctiscidae por Milnesiidae (Tabla 1).

La revisión del phylum efectuada por Ramazzotti & Maucci (1983) reunió los esquemas propuestos por Pilato (1975, 1982) y por Schuster *et al.* (1980) estableciendo el ordenamiento vigente con incorporación posterior de un gran número de nuevos géneros (Binda & Pilato, 1986; Kristensen, 1987; Bertolani & Kristensen, 1987; Pilato & Beasley, 1987; Pilato & Catanzaro, 1988; Dastych, 1993; Bertolani & Biserov, 1996; Pilato, 1987; 1992; 1997; 1998; Pilato & Binda, 1987; 1989; 1997; Claxton, 1999; Nelson *et al.*, 1999; Guidetti & Pilato, 2003).

### Clase Heterotardigrada

**Orden Arthrotardigrada**, Familia Coronarctidae (*Coronarctus*); Familia Halechinischiidae (*Ac-*



**Fig. 1:** Aspecto general de un tardígrado con cutícula lisa.

*tinartus*, *Angursa*, *Bathyechiniscus*, *Euclavarctus*, *Florarctus*, *Halechiniscus*, *Orzeliscus*, *Pleocola*, *Styraconyx*, *Tanarctus*, *Tetrakentron*); Familia Batillipedidae (*Batillipes*); Familia Stygarctidae (*Megasticartides*, *Mesostygarctus*, *Neostygarctus*, *Parastygarctus*, *Stygarctus*); Familia Archeniscidae (*Archechiniscus*); Familia Renaudarctidae (*Renaudarctus*)

**Orden Echiniscoidea**, Familia Oreelliidae (*Anisonyches*, *Carphania*, *Echiniscoides*, *Oreella*); Familia Echiniscidae (*Antechiniscus*, *Bryochoerus*, *Bryodelphax*, *Cornechiniscus*, *Echiniscus*, *Hypechiniscus*, *Mopsechiniscus*, *Novechiniscus*, *Parechiniscus*, *Proechiniscus*, *Pseudechiniscus*, *Testechiniscus*).

### Clase Mesotardigrada

**Orden Thermozodia**. Familia Thermozodiidae (*Thermozodium*).

### Clase Eutardigrada

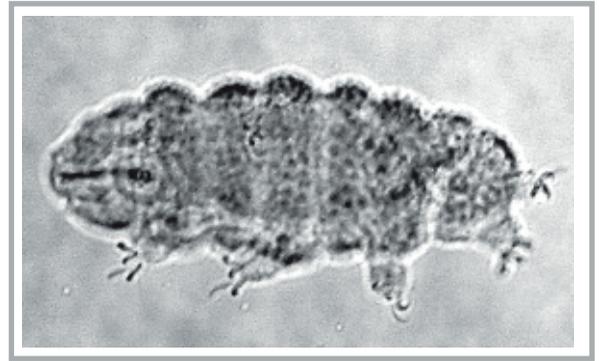
**Orden Apochela**, Familia Milnesiidae (*Limmenius*, *Milnesium*, *Milnesioides*).

**Orden Parachela**, Familia Macrobiotidae (*Adorybiotus*, *Calcarobiotus*, *Dactylobiotus*, *Macrobiotus*, *Macroversum*, *Minibiotus*, *Murrayon*, *Pseudodisphacon*, *Pseudohexapodibius*, *Richtersius*, *Xerobiotus*, *Biserovus*, *Minilentus*, *Insuetifurca*); Familia Calohypsibiidae (*Calohypsibius*, *Haplohexapodibius*, *Haplomacrobiotus*, *Hexapodibius*, *Parhexapodibius*); Familia Eohypsibiidae (*Amphibolus*, *Eohypsibius*); Familia Hypsibiidae (*Acutuncus*, *Astatumen*, *Diphascon*, *Doryphoribius*, *Emerobiotus*, *Fractonotus*, *Halobiotus*, *Hebesuncus*, *Hypsibius*, *Isohypsibius*, *Itaquascon*, *Mesocrista*, *Microhypsibius*, *Platicrista*, *Pseudobiotus*, *Ramazzottius*, *Thulinus*); Familia Necopinatidae (*Apodibius*, *Necopinatum*).

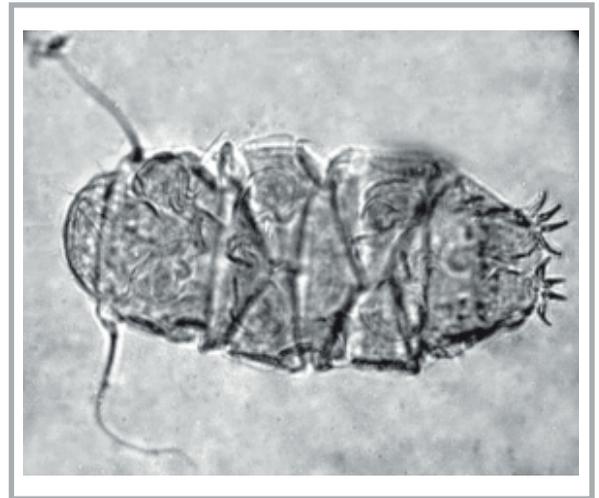
La taxonomía del grupo se basa principalmente en la morfología de las uñas, del aparato bucal, la cutícula y en algunas familias en la ornamentación del huevo.

Existen tardígrados con armadura como los representantes de las familias Stygarctidae (marinos) y Echiniscidae (terrestres), mientras que todas las demás familias incluyen a los desnudos recubiertos con una fina cutícula quitinosa lisa o con ornamentaciones (poros, áreas cribosas, gránulos distribuidos por zonas conformando patrones definidos) (Fig. 2). Los tardígrados con coraza presentan la cutícula dorsal y a veces también la ventral formada por placas. En Stygarctidae existen cinco placas dorsales (una cefálica, tres somáticas y una caudal) alineadas en el sentido craneo caudal mientras que en Echiniscidae se observan placas pares e impares generalmente con ornamentaciones (granulación uniforme, pequeñas cavidades o tubérculos circulares o poligonales) (Fig. 3).

En la actualidad, se considera que la estructura de la uña es un rasgo más conservativo que el aparato bucal, por lo cual es un carácter fundamental para distinguir a las diferentes fami-



**Fig. 2:** Aspecto de un tardígrado con cutícula ornamentada.

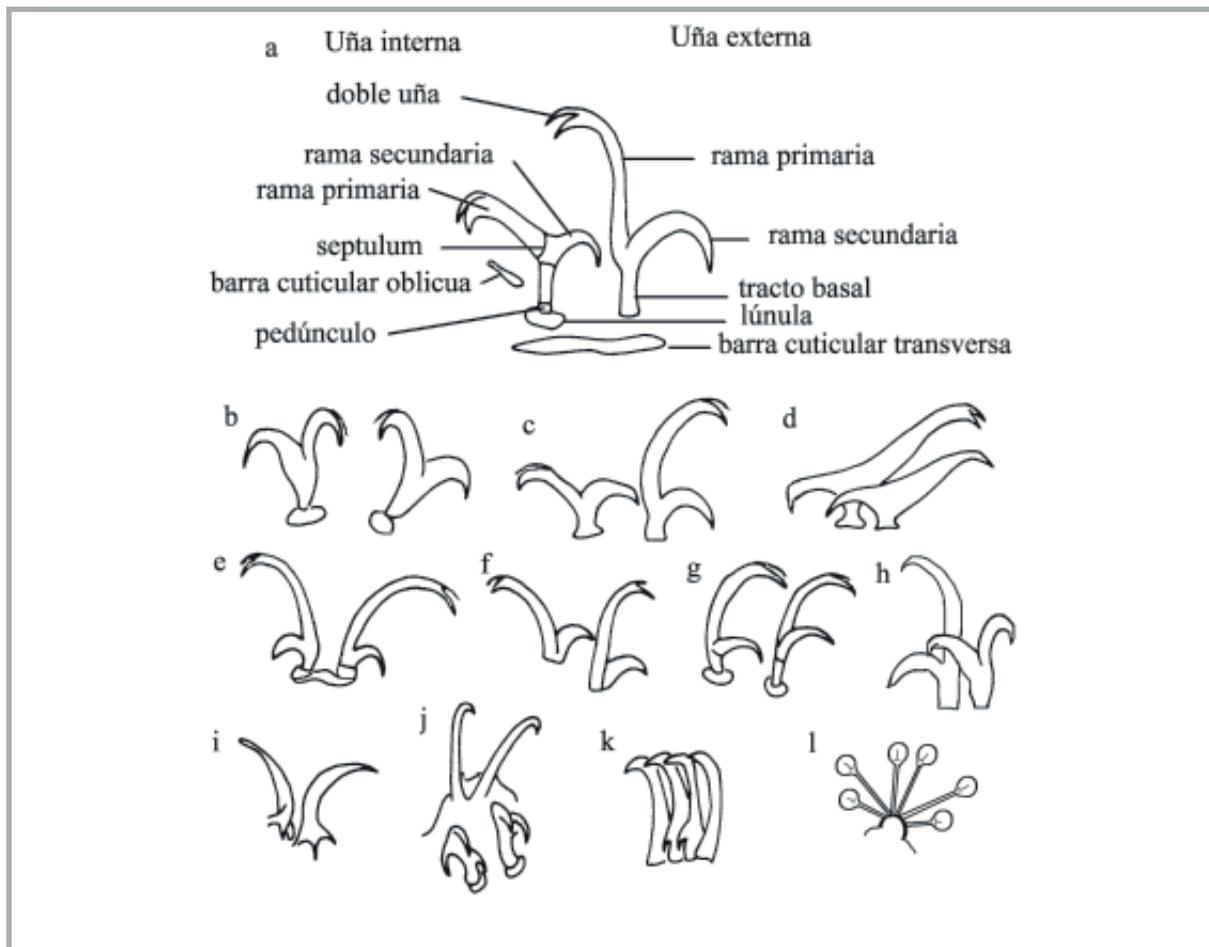


**Fig. 3:** Aspecto general de un tardígrado cubierto por placas

lias de heterotardígrados marinos y a los eutardígrados (Kristensen, 1987). Los adultos de la familia Echiniscidae tienen cuatro uñas colocadas en forma simétrica alrededor del eje de la pata (Fig. 4k). Estas uñas son lisas o presentan una espina ventral ubicada a diferentes distancias desde la base en las dos uñas internas o centrales. Existen, excepcionalmente, una o más espinas en las proximidades de las bases de las uñas externas. Los especímenes jóvenes (larvas) presentan dos uñas con espinas que corresponden a las uñas internas o centrales de los adultos. Los eutardígrados tienen cuatro uñas en cada pata y están unidas de a pares por lo que se las denomina diplouñas (Fig. 4a). Cada diplouña está compuesta por una rama principal (sección más larga) ubicada más cerca de la línea media que lleva dos pequeños dientes en el ápice denominadas puntas accesorias y una rama secundaria externa sin puntas accesorias. Las uñas tienen diferente estructura considerando la posición recíproca de la porción basal respecto a la de las ramas principal y secundaria, así como el tipo de conexión entre estas ramas. Las familias del orden Parachela se distinguen entre sí de acuerdo

a la estructura de la uña y a la disposición simétrica (2112: rama secundaria- rama primaria- rama primaria- rama secundaria) (Figs. 4b, 5) o asimétrica (2121) (Figs. 4c, 6) de las diplouñas respecto al plano medio de la pata. Las uñas en *Calohypsibius* (Fig. 4f) son pequeñas pudiendo reducirse la rama secundaria que está unida en forma rígida con la primaria desde la base de la uña, estando la sutura visible. La porción basal de la uña es ancha y robusta sin porción peduncular. Las dos diplouñas (2121) son similares en todas las patas. La familia Eohypsibiidae (Fig. 4g) presenta uñas con tres porciones distinguibles (tracto basal, rama secundaria y primaria) y distinguibles de otras por un *septulum*. Las uñas internas pueden rotar en sus bases pudiendo simular una disposición simétrica con respecto al plano de la pata. La uña tipo "hypsibius" (Fig. 4c) (géneros *Hypsibius*; *Itaquascon*, *Thulinus*, *Astatumen*) se caracteriza por presentar una porción basal larga y angosta que se continua con la rama secundaria mientras que la primaria se une a esta última por medio de una conexión flexible. Las dos uñas de cada pata son diferentes en forma y tamaño. La uña "isohypsibius" (Fig. 4d) (*Isohypsibius*, *Paradiphascon*) se diferen-

cia porque el ángulo que se forma entre la porción basal y la rama secundaria es recto y no una curva continua como en el tipo anterior. *Acutuncus* presenta uñas tipo "hypsibius" en los tres primeros pares de patas e "isohypsibius" en el cuarto par. Los representantes de la familia Microhypsibiidae (Fig. 4h) (*Microhypsibius* y *Fractonotus*) tienen uñas dispuestas en forma asimétrica respecto al plano medio de la pata y la porción basal se continua con la rama primaria que se une a la secundaria. Las uñas internas no pueden rotar sobre sus bases. Algunos géneros de Macrobiotidae presenta uñas simétricas con *septulum* que separa la porción basal del resto de la uña. *Carphania* presenta uñas simétricas en los tres primeros pares de patas y uñas simples en el cuarto par (Fig. 4i). *Pseudohexapodibius* en sus tres primeros pares de patas tiene uñas simétricas y no presenta pedúnculo basal por lo cual la rama secundaria se une a la primaria mientras que el cuarto par de patas carece de uñas. *Dactylobiotus* se caracteriza por presentar uñas muy largas con ramas secundarias muy cortas y las bases conectadas (Fig. 4d). La familia Milnesiidae (Figs. 4j, 7) presenta separadas a las ramas principal (con punta accesoria) y secunda-



**Fig. 4:** Tipos de uñas: a) aspecto general (compuesto); b) tipo "macrobiotus"; c) tipo "hypsibius"; d) tipo "isohypsibius"; e) tipo dactylobiotus"; f) tipo "calohypsibius"; g) tipo "eohypsibius"; h) tipo "microhypsibius"; i) tipo "carphania"; j) tipo "milnesium"; k) tipo "echiniscus"; l) tipo batillipes".

ria (con una pequeña espina en la base). En algunos Arthrotardigrada la extremidad distal de las patas es digitada, estos procesos pueden terminar en una uña o en discos adhesivos como en *Batillipes* (Fig. 4k).

El tubo bucal de los eutardígrados (Fig. 8a) puede presentar cuatro tipos diferentes: 1) tipo "macrobiotus" (Figs. 8b, 9b) rígido con una barra de refuerzo ventral presente en la familia Macrobiotidae (excepto *Pseudodiphascon*), en los géneros *Doryphoribius* (Hypsibiidae), *Hexapodibius*, *Parhexapodibius* y *Haplomacrobiotus* (Calohypsibiidae); 2) tipo "pseudodiphascon" (Fig. 8e) con una parte rígida y otra flexible además de la barra; 3) tipo "hypsibius" (Figs. 8c, 9c) rígido sin barra de refuerzo (Hypsibiinae y en *Amphibolus* y *Calohypsibius*); 4) tipo "diphascon" (Fig. 8d) con una parte anterior rígida y una posterior flexible (Hypsibiidae, Itaquasconinae) que en algunas especies puede poseer un espesamiento o engrosamiento cuticular en la unión del tubo bucal y el tubo faríngeo; 5) en Milnessidae el tubo bucal es corto y los estiletes están paralelos al mismo (Fig. 8f). A los lados del tubo bucal se encuentran los estiletes que penetran por las vainas en la boca. Poseen músculos retractores y están sostenidos por soportes, ausentes en los heterotardígrados y en *Itaquascon*. En los eutardígrados la forma de la furca de los estiletes es un carácter constante. En la mayoría de los géneros es triangular con dos ramas rectas que divergen caudalmente y con ápices engrosados y redondeados. Las ramas están arqueadas y los ápices sin ensanchar en *Eohypsibius*. Las vainas de los estiletes tienen forma de aguja en *Hypsibius* y de cresta en *Isohypsibius*. En los heterotardígrados, el tubo se continúa con tres barras bulbosas enteras que limitan la cavidad interna del bulbo faríngeo mientras que en los eutardígrados termina en tres apófisis, debajo de las cuales se encuentra otra estructura formada por tres hileras de bastones o gránulos esclerotizados que se denominan placoides. Se distinguen los macroplacoides en número de dos o tres por hilera con tamaño y forma variable y el microplacode que es uno por hilera e incluso puede estar ausente. *Itaquascon* se caracteriza por la reducción de placoides a una sutil barra faríngea o incluso por su ausencia. En los géneros *Hypsibius* y *Diphascon* se observa una estructura esclerotizada denominada *septulum* alternando con los placoides. En *Batillipes* el bulbo faríngeo es corto con tres barras faríngeas; presenta soporte de los estiletes.

## Aspectos filogenéticos

Recientemente, se han hallado los fósiles más antiguos en Siberia (Cámbrico Medio) luego de los registrados en ámbar en yacimientos de Canadá y EE.UU. del Cretácico (Maas & Waloszek, 2001). Se han observado similitudes entre los tardígrados y fósiles del Cámbrico como los

lobópodos *Ayheia* y *Kerygmachela* (Renaud Mornant, 1982; Dewell *et al.*, 1999). Los heterotardígrados son considerados los ancestros dentro del phylum, con un origen en el Paleozoico por lo cual la evolución del grupo a nivel genérico es anterior a la separación de la Pangea. Los eutardígrados evolucionaron posteriormente respecto a los heterotardígrados así como los terrestres y dulceacuícolas respecto a los marinos. Los tardígrados se originaron en el medio marino y los heterotardígrados representan el grupo troncal del phylum, siendo *Neostygarctus* el género que se considera morfológicamente más similar al tardígrado ancestral (Grimaldi de Zio *et al.*, 1987). Algunos de estos tardígrados de origen marino colonizaron los ambientes dulceacuícola y terrestre originando nuevas familias de heterotardígrados además de los mesotardígrados y eutardígrados. Se considera que la colonización de hábitats terrestres ocurrió muy temprano en el Paleozoico. Sin embargo, todos los cambios de hábitat tuvieron un escaso efecto para modificar el tamaño corporal y la estructura interna excepto por la aparición de glándulas excretoras ventrales en los heterotardígrados semiterrestres de la familia Echiniscidae y de las glándulas



Fig. 5: Uñas tipo "macrobiotus".

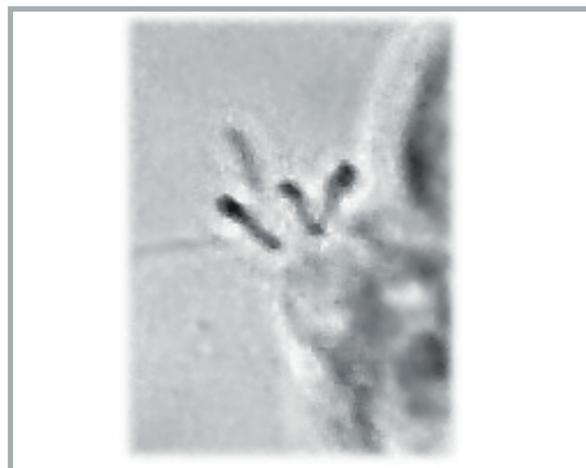
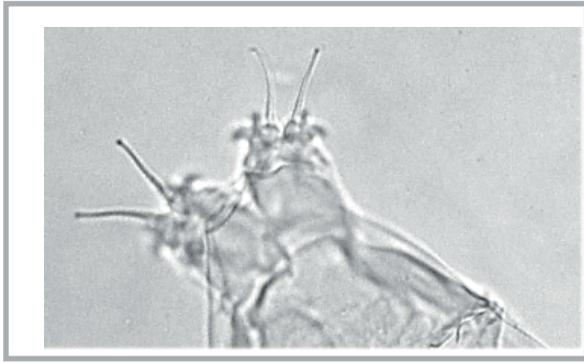
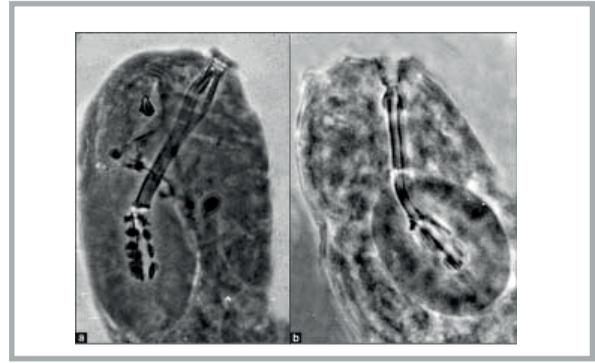


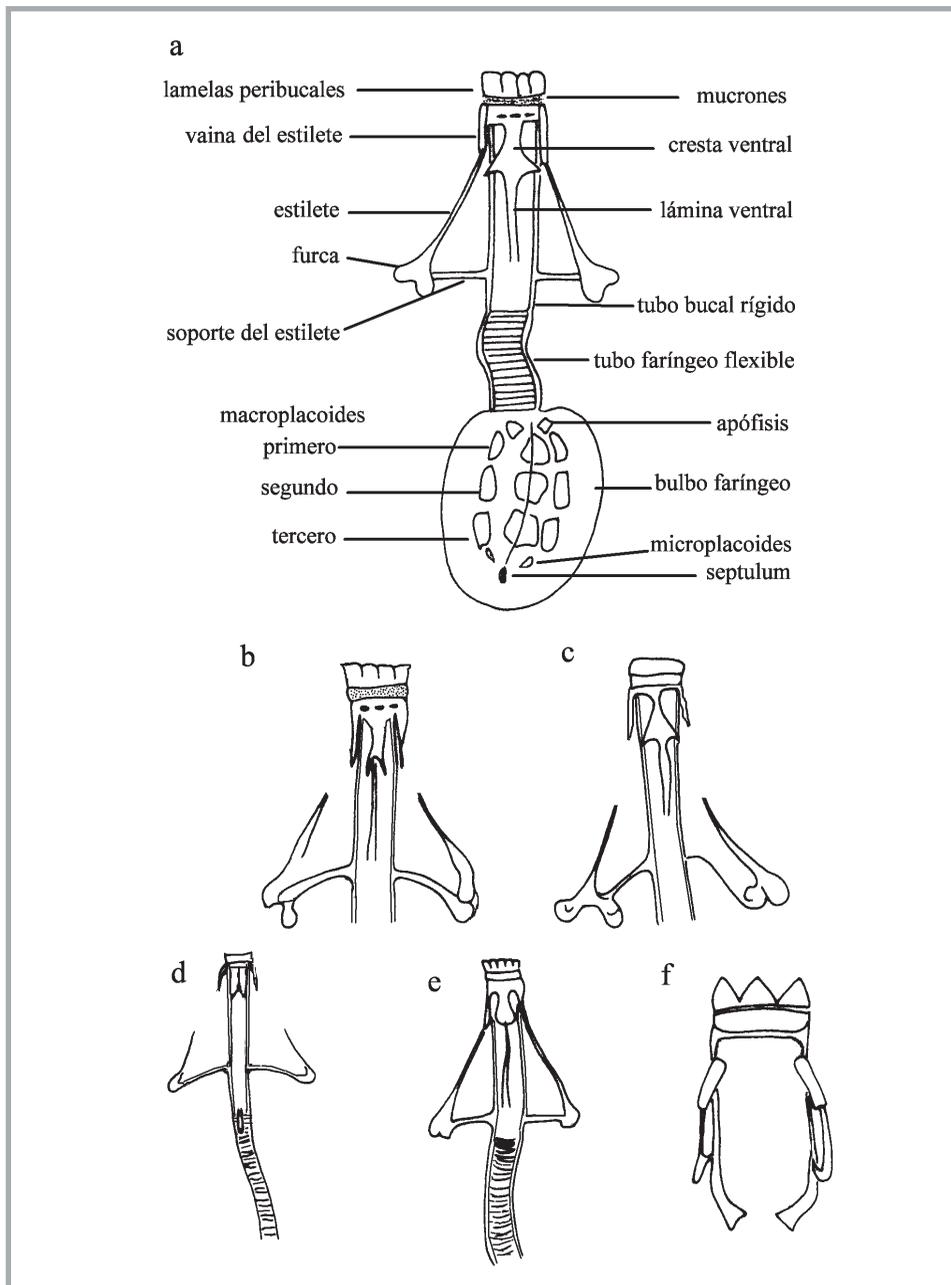
Fig. 6: Uñas tipo "hypsibius".



**Fig. 7:** Uñas de un representante de Milnesiidae.



**Fig. 9:** Aparato bucal. a: *Macrobiotus*; b: *Hysibius*.



**Fig. 8:** Aparato bucal: a) esquema compuesto del aparato faríngeo de un tardigrado; b) tipo "*macrobiotus*"; c) tipo *Hysibius*; d) tipo "*diphascon*"; e) tipo "*pseudodiphascon*"; f) tipo "*milnesium*".

de Malpighi en los meso y eutardígrados. El abandono del medio marino produjo la incorporación de la criptobiosis así como de la partenogénesis en reemplazo de la anfigénesis. Asimismo, se produjo la adquisición de ornamentación en los huevos para su protección en ambientes más inestables que el medio marino. La forma y disposición de los procesos que constituyen la ornamentación además del dibujo del corion o superficie del huevo (Figs. 10a, b y c) constituyen caracteres diagnósticos e incluso se pueden utilizar claves para identificar las especies a partir de sus huevos (Bertolani & Rebecchi, 1993; Claxton, 1998). Algunos heterotardígrados (Orellidae) y eutardígrados (Hypsibiidae, Eohypsibiidae y Macrobiotidae) mantienen el carácter plesiomórfico de liberar los huevos al medio mientras que otros (Echiniscidae, Hypsibiidae, Necopinidae, Calohypsibiidae) utilizan la exuvia para la oviposición de huevos no ornamentados (Bertolani *et al.*, 1996) (Figs. 10 d y e). La morfología de los espermatozoides puede ser un carácter útil para la sistemática del grupo y en la identificación de relaciones filogenéticas a nivel de género y subgénero así como también del grupo en general (Jorgensen *et al.*, 1999). Los heterotardígrados tienen una gameta primitiva mientras que la mayoría de los eutardígrados presentan un elevado nivel de especialización (Rebecchi & Guidi, 1995; Guidi & Rebecchi, 1996). De acuerdo a la forma de los espermatozoides se identifican dos grupos de tardígrados: uno incluye especies con espermatozoides de cabeza corta y redondeada y caracterizadas por un mayor tamaño genómico y el segundo incluye especies con espermatozoides de cabeza larga y bajo contenido de ADN, con mayor grado de especialización (Macrobiotidae, Eohypsibiidae e Hypsibiidae) (Garagna *et al.*, 1996).

La familia Echiniscidae puede ser considerada como la más exitosa entre los tardígrados ya que incluye el mayor número de especies, presentando dos géneros (*Echiniscus* y *Pseudechiniscus*) alrededor del 85% de las especies de toda esta familia. *Parechiniscus*, *Hypechiniscus* y *Proechiniscus* pueden ser considerados fósiles vivientes o relictos de la Pangea (Kristensen, 1987). Entre los eutardígrados el orden Parachela se originó posteriormente a Apochela considerados los eutardígrados más primitivos. En los eutardígrados se pueden distinguir dos líneas evolutivas tomando en consideración la presencia y tamaño de las uñas. En una de las tendencias se incluyen aquellas formas con incremento del tamaño de las uñas desde el primer al cuarto par de patas con patas bien desarrolladas y largas. Esta tendencia prevalece en la mayoría de los representantes de la clase, carácter considerado plesiomórfico ya que tiene un desarrollo similar en los ancestros marinos. La segunda tendencia, una apomorfía, se caracteriza por la reducción de diferente gradación de las patas y uñas desde el cuarto par al primer

par de patas. Aquellos tardígrados que viven en el medio intersticial marino o dulceacuícola o son componentes edáficos presentan reducción e incluso desaparición de uñas en el cuarto par de patas. Esta adaptación convergente se presenta en *Parhexapodibius*, *Hexapodibius*, *Pseudohexapodibius*, *Xerobiotus*, entre otros y las familias Calohypsibiidae, Hypsibiidae y Macrobiotidae (Pilato, 1988; Dastych & Alberti, 1990; Bertolani & Biserov, 1996).

Se han comenzado a realizar estudios de secuencias génicas de representantes de los distintos órdenes para comparar sus resultados con la filogenia basada en caracteres morfológicos (Garey *et al.*, 1999; Jorgensen & Kristensen, 2004).

## Papel que cumple el grupo en el ecosistema

Son primeros colonizadores (organismos "r") de vida corta, con tasas reproductivas elevadas y un tiempo de desarrollo rápido. La mayoría de los tardígrados terrestres son herbívoros (bacterias, algas, briófitas y líquenes) mientras que entre los marinos de acuerdo al hábitat que colonizan pueden diferenciarse tres grandes grupos ecológicos: un pequeño número de especies viven sobre algas o son ectoparásitos obligados (equinodermos) y facultativos de invertebrados así como comensales con moluscos e isópodos; otro grupo (la gran mayoría de las especies) habitan el medio intersticial y un tercer grupo colonizaron la región abisal y zonas profundas marinas (Renaud Mornant, 1982, Grimaldi de Zio *et al.*, 1987).

## Importancia sanitaria o agroeconómica

En forma reciente se han efectuado experimentos que señalan que los tardígrados podrían transportar bacterias patógenas de plantas terrestres (Krantz *et al.*, 1999; Benoit *et al.*, 2000).

## Aspectos biológicos fundamentales

La mayoría de los tardígrados son gonocóricos. Los marinos pueden ser anfigénesis (diocos o muy raramente hermafroditas) mientras que los dulceacuícolas y terrestres son casi exclusivamente partenogenéticos ameióticos y menos comúnmente meióticos. Sin embargo, en forma reciente se han hallado poblaciones bisexuales de varias especies de *Echiniscus* aunque están restringidas a Antártida, Australia e Hymalayas (Miller *et al.* 1999). Según algunos autores, el hermafroditismo, aunque esporádico, se registra en los géneros de Macrobiotidae, Hypsibiidae, Eohypsibiidae y Calohypsibiidae y en todas las familias de Parachela (Bertolani & Manicardi, 1986; Rebecchi & Bertolani, 1988). En forma reciente,

Miller *et al.* (1999) limitan este mecanismo reproductivo a *Macrobiotus*, *Amphibolus* e *Hypsibius* entre los eutardígrados y al heterotardígrado marino *Orzeliscus*. El hermafroditismo ha representado una estrategia válida para la propagación en ambientes menos estables que los marinos debido al lento movimiento de estos organismos y a su necesidad de diseminación pasiva. La unisexualidad (partenogénesis) ha cumplido la misma función junto con la posibilidad de realizar criptobiosis (Bertolani, 1987). La partenogénesis combinada con la poliploidía es beneficiosa ya que han podido colonizar nuevos hábitats sin una reducción drástica de la variabilidad genética (Pilato, 1979). Se ha señalado que en una misma área una especie puede presentar poblaciones de hembras ameióticas además de otras de hembras poliplóides o diploides, observándose una diferenciación en el sector que es colonizado. Las hembras partenogenéticas habitan los territorios nuevos mientras que las anfimicticas los más antiguos (Rebecchi & Bertolani, 1988; Bertolani, 1991). Las especies bisexuales tienen la ventaja adaptativa de la variabilidad genética expresada por la posibilidad de hibridación, selección del hábitat, competencia por los recursos. La amplia dispersión de una especie estaría vinculada a su capacidad de transporte pasivo mientras que su abundancia se podría relacionar a sus características eurioicas mientras que si fuera estenoica se compensaría con la partenogénesis (Bertolani, 1991). La relación de sexos varía en un amplio rango. Las especies marinas presentan más machos que hembras o en igual número mientras las terrestres y dulceacuícolas muestran un predominio de hembras. La inseminación puede ser externa (en la exuvia) o interna pero la fertilización es interna. En algunos heterotardígrados marinos y terrestres se ha observado un tubo protractil en el gonoporo de los machos. El lapso que transcurre hasta la puesta de huevos luego de la inseminación es variable ya que, por ejemplo, algunas especies presentan receptáculo seminal.

El desarrollo del embrión requiere entre 3 y 40 días, al cabo de los cuales emergen los juveniles. La mayoría de las especies son sexualmente maduras a partir de la tercera muda. Previo a la muda que puede durar entre 4 y 10 días, los tardígrados expulsan su aparato bucal (tubo y estiletes). A este estadio se lo denomina "simplex". Durante la muda el aparato se reconstituye por medio de las glándulas salivales y las uñas a partir de las glándulas pediales para luego expulsar la vieja cutícula que recubre el cuerpo.

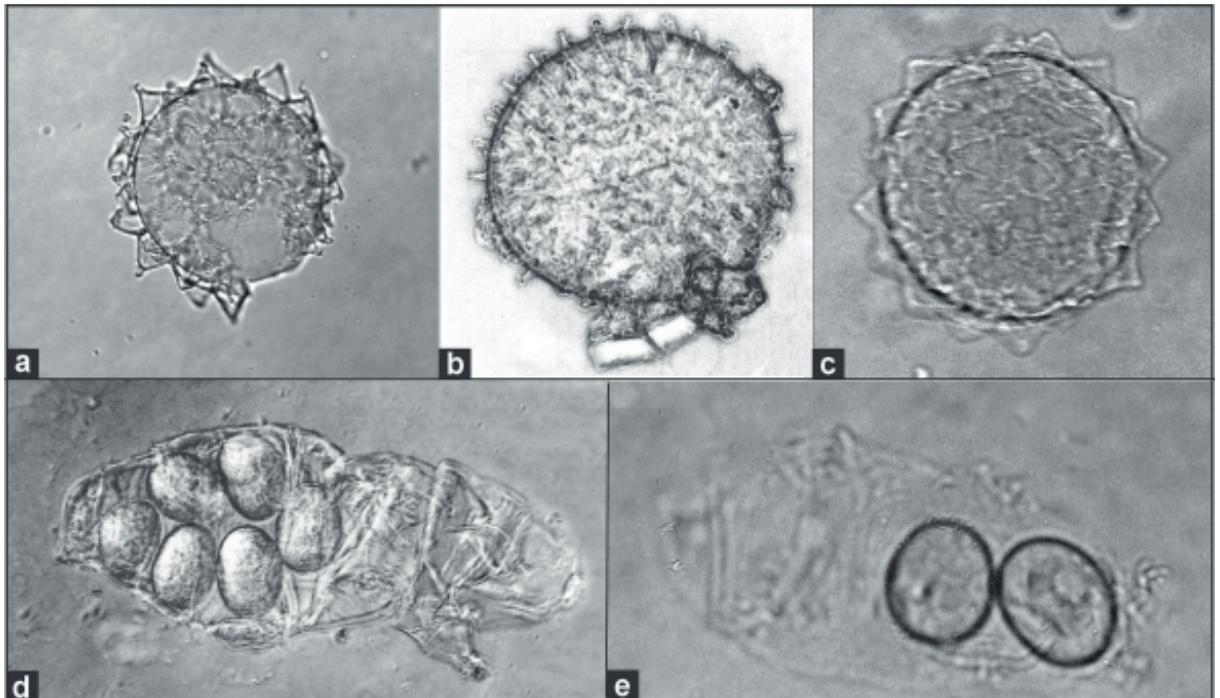
Los tardígrados que habitan ambientes semiacuáticos y terrestres presentan la propiedad fisiológica denominada criptobiosis que posibilita su supervivencia durante períodos de desecación. Este proceso comienza con la contracción de la cabeza y patas y una lenta pérdida del agua corporal. Se produce pérdida de glucógeno y lípidos mientras que aumenta la cantidad de glice-

rol. En esta condición los tardígrados pueden sobrevivir a temperaturas extremas, ácidos o rayos ultravioletas (Rahm, 1931; Bertolani *et al.*, 2004). En condiciones de escasa concentración de oxígeno, pueden sufrir otro proceso denominado asfixia en el cual se distienden y transparentan cesando los movimientos y en esa condición pueden sobrevivir varios días. El enquistamiento, otro proceso para enfrentar condiciones adversas en el ambiente, se asemeja al comienzo a la muda ya que hay expulsión del aparato bucofaríngeo y contracción dentro de la cutícula pero luego el cuerpo toma forma ovoidal y sin separarse de la vieja cutícula forma una segunda que se engrosa y endurece dentro de la primera (Bertolani *et al.*, 2004). Con anterioridad, el animal ingiere una gran cantidad de alimento para ser utilizados en el tiempo que dure esta condición. El tardígrado enquistado presenta una coloración amarillenta a parda. Al finalizar este proceso se regenera el tubo bucofaríngeo, se forma una tercera cutícula y el animal emerge rompiendo las viejas envolturas. A diferencia de la criptobiosis no hay pérdida de agua corporal ni cesa el metabolismo y no tiene posibilidades de resistir las mismas condiciones extremas. Durante la criptobiosis el metabolismo puede ser 600 veces menor al normal mientras que en el enquistamiento se reduce a un cuarto del de la forma activa. Ambos procesos pueden coexistir en una misma especie (Pilato, 1979). En lagos antárticos se ha observado que los quistes responden a una baja tensión de oxígeno en el ambiente y como una estrategia de supervivencia para superar el invierno (McInnes & Pugh, 1999).

## Claves para los principales grupos de Tardígrados

1. Placas dorsales presentes, con cirro lateral A (**Echiniscidae**) ..... **2**
- 1'. Sin placas dorsales, sin cirro lateral ..... **7**
2. Sin placas pseudosegmentales ..... **3**
- 2'. Con placas pseudosegmentales ..... **4**
3. Placa mediana no dividida, caudal con hendiduras ..... **Echiniscus**
- 3'. Placas medianas I y II grandes, III pequeña, placas pares II y III con la parte anterior angosta, caudal IV indentada ... **Testechiniscus**
4. Con una pequeña placa cuadrada a los lados inferiores de la placa cefálica, Pseudosegmental IV' par, las medianas no divididas ..... **Mopsechiniscus**
- 4'. Con otras características ..... **5**
5. Sin pseudosegmental IV', pseudosegmental II' y III' presentes posteriormente a placas segmentales II y III. Una pseudosegmental anterior a la caudal IV como barra pequeña ..... **Antechiniscus**
- 5'. Con pseudosegmental IV', el resto variable ..... **6**
6. Placa pseudosegmental IV' par o impar, medianas I y II divididas ..... **Pseudechiniscus**

- 6'. Placa pseudosegmental IV' par, Cirro A con forma de cuerno con una base común con la clava primaria ..... **Cornechiniscus**
7. Región cefálica con papilas, bulbo faríngeo sin placoides más largo que el tubo bucal, uñas con ramas separadas, la secundaria muy corta y doble (**Milnesiidae**) .. **Milnesium**
- 7'. Región cefálica sin papilas el resto variable ..... **8**
8. Uñas con secuencia 2121 (**Hypsibiidae**) ... **9**
- 8'. Uñas con secuencia 2112 (**Macrobotidae**) ..... **22**
9. Uñas semejantes en los cuatro pares de patas, las externas largas y las internas cortas ..... **10**
- 9'. Uñas internas de patas 1 a 3 y externa de 4 del tipo "hypsibius", las restantes del tipo "isohypsibius" ..... **Acutuncus**
10. Tubo bucal con una parte rígida (bucal) y otra flexible (faríngeo) ..... **11**
- 10'. Tubo bucal totalmente rígido ..... **15**
11. Bulbo faríngeo con placoides, cortos o largos ..... **12**
- 11'. Bulbo sin placoides reemplazados por una barra cuticular ..... **Itaquascon**
12. Con engrosamiento cuticular en la pared ventral del tubo bucal cerca de la unión con el tubo faríngeo, apófisis para la inserción del músculo del estilete en forma de gancho en medialuna, tubo delgado ..... **Diphascon**
- 12'. Sin engrosamiento cuticular en el tubo, el resto variable ..... **13**
13. Tubo faríngeo muy largo (tanto como el bulbo) ..... **14**
- 13'. Tubo faríngeo corto (la mitad del bulbo), apófisis para la inserción del músculo del estilete en forma de gancho como ..... **Hebesuncus**
14. Apófisis para la inserción del músculo del estilete como protuberancia ancha, tubo faríngeo ancho (tan largo como el tubo bucal y el bulbo) ..... **Platicrista**
- 14'. Bulbo y placoides muy largos, con apófisis bien desarrolladas, pequeñas o ausentes ..... **Diphascon (Adropion)**
15. Con lamelas, uñas tipo "isohypsibius", tubo bucal con crestas para la inserción del músculo del estilete ..... **16**
- 15'. Sin lamelas, el resto variable ..... **17**
16. Con treinta lamelas ..... **Pseudobiotus**
- 16'. Con 12 lamelas ..... **Thulinus**
17. Uñas tipo "oberhaeuseri" la primaria muy larga y delgada, inserción de los estiletes en forma de uña ..... **Ramazottius**
- 17'. Uñas de otro tipo ..... **18**
18. Uñas tipo "calohypsibius" tubo con refuerzo, sin lamelas ..... **Parhexapodibius**
- 18'. Uñas de otro tipo ..... **19**
19. Uñas tipo "hypsibius", similares, primaria larga y flexible sobre la secundaria .... **Hypsibius**
- 19'. Uñas tipo "isohypsibius" ..... **20**
20. Tubo bucal con crestas ..... **Isohypsibius**
- 20'. Tubo bucal distinto ..... **21**
21. Tubo bucal con refuerzo ..... **Doryphoribius**
- 21'. Tubo con la inserción en forma de uña, unión de primaria y secundaria en un ángulo mayor de 90° ..... **Mixibius**
22. Con lamelas peribucales ..... **23**



**Fig. 10:** Huevos: a, b, c: tipos de ornamentación en huevos de *Macrobiotus*; d: exuvia de *Milnesium* con huevos; e: idem de *Hypsibius*.

- 22'. Tubo bucal con pápulas en lugar de lamelas, sin dientes o reducidos ..... **Minibiotus**
23. Uñas tipo "hufelandi" o "echinogenitus", tubo con refuerzo ..... **Macrobiotus**
- 23'. Uñas de otro tipo..... **24**
24. Uñas tipo "pullari" (en V de ángulo agudo) apoyadas en una lámina trapezoidal con barra de refuerzo y el par separado .. **Murrayon**
- 24'. Uñas muy largas con ramas secundarias cortas, las bases conectadas, sin lúnula ..... **Dactylobiotus**

## De la fauna argentina

Los tardígrados, debido a su pasivo mecanismo de dispersión han sido considerados poco aptos para estudios biogeográficos a pesar de que la distribución de muchas especies terrestres es muy restringida. En muchas especies se ha comprobado una preferencia altitudinal y en otras que sólo habitan ambientes con condiciones muy definidas (Pilato & Binda, 2001). Actualmente, se considera que ser cosmopolita no es una característica del grupo ya que solamente 10 géneros y 22 especies lo son efectivamente (McInnes & Phug, 1998).

En la Argentina no hay trabajos acerca de la distribución de los tardígrados ya que no ha sido realizado el relevamiento de amplias zonas. El sector que ha sido más intensamente explorado es el de los bosques andino-patagónicos que presentan una fauna muy interesante. Por ejemplo, *Antechiniscus* está presente sólo en bosques de *Nothofagus* con dos especies en Sudamérica, tres en Nueva Zelanda y dos en Australia (Claxton, 2001). Una de las especies sudamericanas *Antechiniscus jermani* ha sido registrada únicamente en el Monte Tronador (Río Negro). Por otra parte, los miembros del género *Mopsechiniscus* sólo se han registrado en el Hemisferio Sur donde el género está ampliamente distribuido (cuatro especies en Sudamérica, una en Georgias del Sur, una en isla Crozet y una en Tasmania) y se considera que Sudamérica es el área de diversificación del género (Dastyh, 2000). Una de las especies sudamericanas (*M. granulosus*) solamente fue registrada en bosques subantárticos entre los 1.000 y 1.500 m, siendo la localidad tipo Monte Tronador (Río Negro).

## Estado y número de colecciones disponibles en la Argentina o que tengan material de la Argentina

No se tiene conocimiento de la existencia de colecciones en el país excepto una muy restringida en la División Entomología del Museo de La Plata con el material tipo de las especies descritas por M. C. Claps y G. C. Rossi (*Ramazzotius sal-tensis*, *Hypsibius tucumanensis* y *Antechiniscus jermani*) y con el neotipo de *Mopsechiniscus granu-*

*losus* designado por Dastyh (2000) en la redescrípción de la especie.

Los primeros trabajos acerca de la fauna de tardígrados de la República Argentina se efectuaron en la década de 1960 como resultado de expediciones europeas en la Patagonia (Iharos, 1963, Mihelcic, 1967), aunque existen referencias de algunos representantes del grupo en las Islas del Atlántico Sur y Antártida a principios del siglo XX (Murray, 1908, Richters 1908).

En la década de 1980, se efectuaron relevamientos de la fauna de tardígrados en musgos y líquenes recolectados en la provincia de Buenos Aires (Rossi & Claps, 1980), Mesopotamia (Claps & Rossi, 1988), Patagonia (Claps & Rossi, 1981; Rossi & Claps, 1989) y provincias del NOA (Claps & Rossi, 1984). Asimismo, se publicó el hallazgo de *Batillipes mirus* que constituye el primer registro de un representante marino del grupo en nuestro país (Rossi & Claps, 1983).

Posteriormente, fue publicado el tomo de fauna de agua dulce de la República Argentina correspondiente al grupo con la descripción e ilustración de las 28 especies registradas en ambientes acuáticos (Rossi & Claps, 1991).

En los últimos años, se ha conformado un grupo de estudio del grupo en la Universidad de La Pampa que ha realizado estudios tanto de fauna terrestre como dulceacuícola; Moly de Peluffo & Peluffo, 1993; Peluffo *et al.*, 2002a; 2002b; Rocha *et al.*, 2002; Fernández, 2003).

Como consecuencia del escaso número de investigadores involucrados en América Latina en el estudio de los tardígrados, numerosos especialistas europeos han trasladado sus investigaciones a la fauna neotropical, con una prolífera producción de trabajos principalmente de la fauna antártica e islas del Atlántico Sur (McInnes & Ellis Evans, 1987; Dastyh & McInnes, 1996; Dastyh, 1999) y patagónica (Maucci, 1988; Pilato, 1990; Pilato & Binda, 1996; Pilato & Patané, 1997; Pilato *et al.*, 1998; Binda & Pilato, 1999a; 1999b; Dastyh, 2000) con la descripción de varias especies nuevas para la ciencia.

Hasta el momento, se han citado 108 especies.

## Proporción de especies que están representadas en el país a nivel neotropical y mundial

Según Pilato *et al.* (2004), la cantidad de especies representadas en el país corresponde a la mitad de las señaladas en la región Neotropical y algo más del 10% de los registros mundiales.

## Regiones del país que falta explorar

Se cuenta con información muy escasa o nula principalmente de las provincias biogeo-

gráficas de Las Yungas, del Monte, Prepuneña, Puneña y Altoandina.

## Riqueza específica del grupo por área biogeográfica del país

De acuerdo a las recolecciones efectuadas hasta el momento, la Provincia Andino Patagónica es la mejor representada, con aproximadamente el 75% de las especies de tardígrados citadas para la Argentina (55% de las cuales han sido registradas únicamente en este sector). La Provincia Pampeana presenta aproximadamente el 40% de las especies (17% de las cuales son exclusivas). En las Provincias Paranaense y de la Yungas los valores descienden a la mitad aunque el 24 y 12% de ese total son especies exclusivas en dichas provincias, respectivamente. En las Provincias Chaqueña e Insular se han citado alrededor del 15% del total con un 14 y 53% de especies exclusivas, respectivamente. La Provincia Patagónica sólo cuenta con un 12% del total de especies citadas para el país (9% de especies exclusivas) mientras que en la Provincia del Espinal se reduce al 5% de dicho total (Tabla 1).

Seis especies pueden considerarse ubicuas ya que fueron registradas en más de cinco provincias biogeográficas del país, que son *Echiniscus bigranulatus*; *Ramazzottius oberhauseri*; *M. areolatus*, *M. hufelandi*, *M. richtersi* y *Milnesium tardigradum*.

## Especies que requieran consideraciones especiales para su conservación

Para mantener la biodiversidad de tardígrados en la Argentina se deben preservar los ecosistemas donde crecen los musgos y los líquenes que son junto con los suelos sus hábitats más frecuentes. También se debe proteger el litoral marino ya que una gran proporción de las especies marinas forman parte de la fauna intersticial que coloniza esos sectores costeros.

## Bibliografía citada

- AGUINALDO, A., J. TUBERVILLE, L. LINFORD, M. RIVERA, J. GAREY, R. RAFF & J. LAKE. 1997. Evidence for a clade of nematodes, arthropods and other moulting animals. *Nature* 387: 489-493.
- BEASLEY, C. W. 1995. *The Phylum Tardigrada*. McMurry University, Abilene, Texas.
- BENOIT, T., J. LOCKE, J. MARKS & C. BEASLEY 2000. Laboratory transmission of *Xanthomonas campestris* pv. *rappani* by a tardigrade (Parachela= Macrobiotidae). *Florida Entomologist* 83: 197-199.
- BERTOLANI, R. 1987. Sexuality, reproduction and propagation in tardigrades: 93-101. In: Bertolani, R. (Ed.), *Biology of Tardigrades. Selected Symposia and Monographs*. UZI, Mucchi. Modena. 380 pp.
- BERTOLANI, R. 1991. TARDIGRADA: 25-37 In Adiyodi, K.G. & R.G. Adiyodi (Eds.) *Reproductive biology of invertebrates*. Vol. VI. Part. B asexual propagation and reproductive strategy. Oxford & IBH Publ.
- BERTOLANI, R. & G.C. MANICARDI. 1986. New cases of hermaphroditism in tardigrades. *Int. J. Invert. Reprod. Dev.* 9: 363-366.
- BERTOLANI, R. & R.M. KRISTENSEN. 1987. New records of *Eohypsibius nadjae* Kristensen, 1982, and revision of the taxonomic position of two genera of Eutardigrada (Tardigrada): 359-372. In: Bertolani, R. (Ed.), *Biology of Tardigrades. Selected Symposia and Monographs*. UZI, Mucchi. Modena. 380 pp.
- BERTOLANI, R. & L. REBECCHI. 1993. A revision of the *Macrobiotus hufelandi* group (Tardigrada, Macrobiotidae), with some observations on the taxonomic characters of eutardigrades. *Zool. Scr.* 22: 127-152.
- BERTOLANI, R. & V. BISEROV. 1996. Leg and claw adaptations in soil tardigrades, with erection of two new genera of Eutardigrada, Macrobiotidae: *Pseudohexapodibius* and *Xerobiotus*. *Invertebrate Biology* 115: 299-304.
- BERTOLANI, R., L. REBECCHI & S. CLAXTON. 1996. Phylogenetic significance of egg shell variation in tardigrades: 139-148. In: S. McInnes & D. Norman (Eds.), *Tardigrade Biology. Zoological Journal of the Linnean Society* 116.
- BERTOLANI, R., N. MARLEY & D. NELSON. 1999. Re-description of the genus *Thulinia* (Eutardigrada, Hypsibiidae) and of *Thulinia augusti* (Murray, 1907) comb. n. In: H. Greven (Ed.), *Special Issue on Tardigrada. Zool. Anzeiger* 238: 139-168.
- BERTOLANI, R., R. GUIDETTI, K. JÖNSSON, T. ALTERIO, D. BOSCHINI & L. REBECCHI. 2004. Experiences with dormancy in tardigrades. *J. Limnol.* 1: 16-25.
- BINDA M.G. & G. PILATO. 1986. *Ramazzottius*, nuevo genere de eutardigrado (Hypsibiidae). *Animalia* 13: 159-166.
- BINDA M.G. & G. PILATO. 1999a. *Dactylobiotus lombardoi* sp. n. (Eutardigrada: Macrobiotidae) from Tierra del Fuego, with a key to the *Dactylobiotus*-species. In: H. Greven (Ed.), *Special Issue on Tardigrada. Zool. Anz.* 238: 147-155.
- BINDA M. G. & G. PILATO. 1999b. *Macrobiotus erminiae*, new species of eutardigrade from southern Patagonia and Tierra del Fuego. *Entomol.Mitt. Zool. Mus. Hamburg.* 13: 151-158.
- BISEROV, V. 1997/98. Tardigrades of the Caucasus with a taxonomic analysis of the genus *Ramazzottius* (Parachela: Hypsibiidae). *Zool. Anz.* 236: 139-159.
- BUDD, G.E. 2001. Why are arthropods segmented? *Evolution & Development* 3: 332-342.
- CLAPS M.C. & G.C. ROSSI. 1981. Contribución al conocimiento de los Tardígrados de Argentina. II. *Rev. Soc. Entomol. Argent.* 40: 107-114.
- CLAPS M.C. & G.C. ROSSI. 1984. Contribución al conocimiento de los Tardígrados de Argentina. IV. *Acta Zoológica Lilloana* 38: 45-50
- CLAPS M.C. & G.C. ROSSI. 1988. Tardígrados de Argentina VI. *Iheringia. Sér. Zool.* (67): 3-11.
- CLAXTON, S. 1998. A revision of the genus *Minibiotus* (Tardigrada: Macrobiotidae) with descriptions of eleven new species from Australia. *Records of the Australian Museum* 50: 125-160.
- CLAXTON, S. 1999. *Milnesioides exsertum* gen. n. sp. n., a new tardigrade from Australia (Tardigrada: Milnesiidae). In: H. Greven (Ed.), *Special Issue on Tardigrada. Zool. Anz.* 238: 183-190.
- CLAXTON, S. 2001. *Antechiniscus* in Australia: Description of *Antechiniscus moscali* sp. n. and redescription of *Antechiniscus parvicentrus* (Horning & Schuster, 1983) (Heterotardigrada: Echiniscidae). *Zool. Anz.* 240: 281-289.
- CUENOT, L. 1932. Tardigrada. Faune de France 24: 1-94.
- DASTYCH, H. 1993. A new genus and four new species of semiterrestrial water-bears from South Africa (Tardigrada). *Mitt. hamb. zool. Mus. Inst.* 90: 175-186.
- DASTYCH, H. 1999. Redescription of the Sub-Antarctic tardigrade *Mopsechiniscus imberbis* (Richters, 1908) (Tardigrada). *Mitt. hamb. zool. Mus. Inst.* 96: 21-35.
- DASTYCH, H. 2000. Redescription of the Neotropical tardigrade *Mopsechiniscus granulatus* Mihelčič, 1967 (Tardigrada). *Mitt. hamb. zool. Mus. Inst.* 97: 45-57.
- DASTYCH, H. 2001. Notes on the Revision of the Genus *Mopsechiniscus* (Tardigrada). *Zool. Anz.* 240: 299-308.

- DASTYCH, H. & G. ALBERTI. 1990. Redescription of *Macrobio-tus xerophilus* (Dastych, 1978) comb. nov., with some phylogenetic notes (Tardigrada, Macrobiotidae). *Mitt. hamb. zool. Mus. Inst.* 87: 159-169.
- DASTYCH H. & J. S. MCINNES. 1996. A new species of the genus *Diphascion* (Tardigrada) from the Maritime Antarctic. *Entomol. Mitt. zool. hamburg.* 12: 35-41.
- DASTYCH, H., S. MCINNES & S. CLAXTON. 1998. *Oreella mollis* Murray, 1910 (Tardigrada): a redescription and revision of *Oreella*. *Mitt. hamb. zool. Mus. Inst.* 95: 89-113.
- DEWEL, R., G. BUDD, D. CASTANO & W. DEWEL. 1999. The organization of the subesophageal nervous system in tardigrades: insights into the evolution of the arthropod hypostome and tritocerebrum. In: H. Greven (Ed.), Special Issue on Tardigrada. *Zool. Anz.* 238: 191-203.
- FERNÁNDEZ, M. L. 2003. Dinámica poblacional del tardigrado *Dactylobiotus grandipes* (Schuster *et al.* 1977) en un limnótomo eutrófico de la región neotropical. Tesis de grado. Universidad Nacional de La Pampa.
- GARAGNA, S., L. REBECCHI & A. GUIDI. 1996. Genome size variation in Tardigrada. In: S. McInnes & D. Norman (Eds.), Tardigrade Biology. *Zoological Journal of the Linnean Society* 116: 115-121.
- GAREY, J., D. NELSON, L. MACKAY & J. LI. 1999. Tardigrade phylogeny: congruency of morphological and molecular evidence. In: H. Greven (Ed.), Special Issue on Tardigrada. *Zool. Anz.* 238: 205-210.
- GUIDETTI, R. & G. PILATO. 2003. Revision of the genus *Pseudodiphascion* (Tardigrada, Macrobiotidae) with the erection of three new genera. *J. Nat. Hist.* 37: 1679-1690.
- GUIDI, A. & L. REBECCHI. 1996. Spermatozoan morphology as a character for tardigrade systematics: comparison with sclerified parts of animals and eggs in eutardigrades. In: S. McInnes & D. Norman (Eds.), Tardigrade Biology. *Zoological Journal of the Linnean Society* 116: 101-113.
- GRIMALDI DE ZIO, S., M. D'ADDABBO GALLO & M. MORONE DE LUCIA. 1987. Adaptive radiation and phylogenesis in marine Tardigrada and the establishment of Neostygarctidae, a new family of Heterotardigrada. *Boll. Zool.* 54: 27-33.
- IHAROS, G. 1963. The zoological results of Gy Topal's collecting in South Argentine. 3. Tardigrada. *Ann. Hist. Natl. Mus. Nation. Hungarici. Pars Zool.* 55: 293-299.
- JORGENSEN, A., N. MOBJERG & R. KRISTENSEN. 1999. Ultrastructural studies on spermiogenesis and postcopulatory modifications of spermatozoa of *Actinarctus doryphorus* Schulz, 1935 (Arthrotardigrada: Halechiniscidae). In: H. Greven (Ed.), Special Issue on Tardigrada. *Zool. Anz.* 238: 235-257.
- JORGENSEN, A. & R. KRISTENSEN. 2004. Molecular phylogeny of Tardigrada - investigation of the monophyly of Heterotardigrada. *Mol. Phylogenet. Evol.* 32: 666-670.
- KRANTZ, S., T. BENOIT & C. BEASLEY. 1999. Phytopathogenic bacteria associated with Tardigrada. In: H. Greven (Ed.), Special Issue on Tardigrada. *Zool. Anz.* 238: 259-260.
- KRISTENSEN, R.M. 1987. Generic revision of the Echiniscidae (Heterotardigrada), with a discussion of the origin of the family: 261-335. In: Bertolani, R. (Ed.), Biology of Tardigrades. Selected Symposia and Monographs. UZI, Mucchi. Modena. 380 pp.
- MAAS, A. & D. WALOSZEK. 2001. Cambrian derivatives of the early arthropod stem lineage, pentastomids, tardigrades and lobopodians - and "Orsten" perspectives. *Zool. Anz.* 240: 451-459.
- MARCUS, E. 1929. Tardigrada. In: H. G. Bronn (Ed.). *Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Vol 5 (3):* 1-608.
- MARCUS E. 1936. Tardigrada. In: F. Schultze (Ed.). *Das Tierreich* 66. 341 pp.
- MAUCCI, W. 1979. *Pseudechiniscus* del gruppo *cornutus*, con descrizione di una nuova specie (Tardigrada, Echiniscidae). *Folia Zoologica* 25: 107-124.
- MAUCCI, W. 1988. Tardigrada from Patagonia (Southern South America) with description of three new species. *Rev. Chilena Ent.* 16: 5-13.
- MCINNES, S. J. & J. C. ELLIS EVANS. 1987. Tardigrades from maritime Antarctic freshwater lakes: 111-123. In: R. Bertolani (Ed.). Biology of tardigrades. Selected Symposia and Monographs. U.Z.I. 1. Mucchi, Modena.
- MCINNES, S.J. & P.J.A. PUGH. 1998. Biogeography of limno-terrestrial Tardigrada, with particular reference to the Antarctic fauna. *J. Biogeogr.* 25: 31-36.
- MCINNES, S.J. & P.J.A. PUGH. 1999. Zonation in Antarctic lake-dwelling benthic meiofauna with emphasis on the Tardigrada. In: H. Greven (Ed.), Special Issue on Tardigrada. *Zool. Anz.* 238: 283-288.
- MIHELICIC, F. 1967. Ein Beitrag zur Kenntnis der Tardigraden argentinien. *Vehr. Zool. Bot. Ges. in Wien* 107: 43-56.
- MILLER, W., S. CLAXTON & H. HEATWOLE. 1999. Tardigrades of the Australian Antarctic territories: males in the genus *Echiniscus* (Tardigrada: Heterotardigrada). In: H. Greven (Ed.), Special Issue on Tardigrada. *Zool. Anz.* 238: 303-309.
- MOLY DE PELUFFO, M.C. & J.R. PELUFFO. 1993. Observaciones sobre el tardigrado *Dactylobiotus parthenogeneticus* Bertolani del río Colorado (Argentina). *Actas V Jornadas Pampeanas de Ciencias Naturales Santa Rosa, La Pampa.* 1: 99-105.
- MOON, S.Y. & W. KIM. 1996. Phylogenetic position of the Tardigrada based on the 18S ribosomal RNA gene sequences. In: S. McInnes & D. Norman (Eds.), Tardigrade Biology. *Zoological Journal of the Linnean Society* 116: 61-69.
- MURRAY, J. 1908. Scottish Natural Antarctic Expedition: Tardigrada of the South Orkneys. *Trans. R. Soc. Edinburgh* 45: 323-334.
- NELSON, D., N. MARLEY & R. BERTOLANI. 1999. Re-description of the genus *Pseudobiotus* (Eutardigrada, Hypsibiidae) and of the new type species *Pseudobiotus kathamanae* sp. n. In: H. Greven (Ed.), Special Issue on Tardigrada. *Zool. Anzeiger* 238: 311-318.
- NIELSEN, C. 2003. Proposing a solution to the Articulata-Ecdysozoa controversy. *Zoologica Scripta* 32: 475-482.
- PELUFFO J.R., M.C. MOLY DE PELUFFO, I.L. DOMA & A.M. ROCHA. 2000. *Dactylobiotus grandipes* (Tardigrada) en la Provincia de La Pampa (Argentina). *Resúmenes VII Jornadas Pampeanas de Ciencias Naturales del Litoral:* 57.
- PELUFFO J.R., M.C. MOLY DE PELUFFO, I.L. DOMA & A.M. ROCHA. 2002. Distribución y abundancia de organismos meiofaunales muscícolas de la ciudad de General Pico (La Pampa), Argentina. *Actas VIII Jornadas Pampeanas de Ciencias Naturales 2002:* 171-174.
- PELUFFO J.R., M.C. MOLY DE PELUFFO & A.M. ROCHA. 2002. Rediscovery of *Echiniscus rufoviridis* du Bois-Raymond Marcus 1944 (Heterotardigrada, Echiniscidae). New contribution to the knowledge of its morphology, bioecology and distribution. *Gayana.* 66 (2): 97-101.
- PILATO, G. 1975. On the taxonomic criteria of the Eutardigrada. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol. Suppl.* 32: 277-303.
- PILATO, G. 1979. Correlations between cryptobiosis and other biological characteristics in some soil animals. *Boll. Zool.* 46: 319-332.
- PILATO, G. 1982. The systematic of the Eutardigrada. A comment. *Z. zool. syst. Evolut.-forsch.* 20: 271-284.
- PILATO, G. 1987. Revision of the genus *Diphascion* Plate, 1889, with remarks on the subfamily Itaquasconinae (Eutardigrada, Hypsibiidae): 337-357. In: R. Bertolani (Ed.). Biology of tardigrades. Selected Symposia and Monographs. U.Z.I. 1. Mucchi, Modena.
- PILATO, G. 1988. Phylogenesis and systematic arrangement of the family Calohypsibiidae Pilato, 1969 (Eutardigrada). *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch* 27: 8-13.
- PILATO G. 1990. Tardigradi di Terra del Fuoco e Magallanes. II. Descrizione di *Hypsibius marcelli* n. sp. (Hypsibiidae). *Animalia.* 17: 95-98.
- PILATO, G. 1992. *Mixibius*, nuovo genere de Hypsibiidae (Eutardigrada). *Animalia* 19: 121-125.
- PILATO, G. 1997. *Astatumen*, a new genus of the Eutardigrada (Hypsibiidae, Itaquasconinae). *Entomol Mitt. zool. Mus. Hamburg* 12 (156): 205-208.
- PILATO, G. 1998. Microhypsibiidae, new family of eutardigrades, and description of the new genus *Fractonotus*. *Spixiana* 21: 129-134.
- PILATO, G. & M.G. BINDA. 1987. *Parascon schusteri* n. gen. n. sp. (Eutardigrada Hypsibiidae. Itaquasconinae). *Animalia* 14: 91-97.
- PILATO, G. & C. BEASLEY. 1987. *Haplohexapodibius seductor* n. gen. n. sp. (Eutardigrada Calohypsibiidae) with re-

- marks on the systematic position of the new genus. *Animalia* 14: 65-71.
- PILATO, G. & R. CATANZARO. 1988. *Macroversum mirum* n. gen. n. sp. nuovo eutardigrado (Macrobiotidae) dei monti Nebrodi (Sicilia). *Animalia* 15: 175-180.
- PILATO, G. & M.G. BINDA. 1989. *Richtersius* nuovo nome generico in sostituzione de *Richtersia* Pilato e Binda, 1987 (Eutardigrada). *Animalia* 16: 1478-148.
- PILATO G. & M.G. BINDA. 1996. *Mixibius fueguinus*, nuova specie di eutardigrado della Terra del Fuoco. *Boll. Acc. Gioenia Sci. Nat.* 29: 27-32.
- PILATO, G. & M.G. BINDA. 1997. *Acutuncus*, a new genus of Hypsibiidae (Eutardigrada). *Entomol. Mitt. zool. Mus. Hamburg* 12 (155): 159-162.
- PILATO G. & M. PATANĚ. 1997. *Macrobiotus ovostratus*, a new species of eutardigrade from Tierra del Fuego. *Boll. Acc. Gioenia Sci. Nat.* 30: 263-268.
- PILATO G., M.G. BINDA & F. QUALTIERI. 1998. *Diphascon (Diphascon) mitrense*, new species of eutardigrade from Tierra del Fuego. *Boll. Acc. Gioenia Sci. Nat.* 31: 101-105.
- PILATO G. & M.G. BINDA. 2001. Biogeography and limno-terrestrial tardigrades: are they truly incompatible binomials? *Zool. Anz.* 240: 511-516.
- PILATO G., M.G. BINDA, A. NAPOLITANO & E. MONCADA. 2004. Remarks on some species of tardigrades from South America with the description of two new species. *J. Nat. Hist.* 38: 1081-1086.
- RAHM, P.G. 1931. Algunas experiencias nuevas con los animales anabioticos que prueban la enorme resistencia contra los agentes exteriores en la vida latente (nota preliminar). *Rev. ch. hist. nat.* 35: 15-17.
- RAMAZZOTTI, G. 1962. Il Phylum Tardigrada. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 14: 1-595.
- RAMAZZOTTI, G. 1972. Il Phylum Tardigrada. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 28: 1-732.
- RAMAZZOTTI, G. & W. MAUCCI. 1983. Il Phylum Tardigrada. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 41: 1-1012.
- REBECCHI, L. & R. BERTOLANI. 1988. New cases of parthenogenesis and polyploidy in the genus *Ramazottius* (Tardigrada, Hypsibiidae) and a hypothesis concerning their origin. *Invert. Reprod. Dev.* 14: 187-196.
- REBECCHI, L. & A. GUIDI. 1995. Spermatozoon ultrastructure in two species of *Amphibolus* (Eutardigrada, Eohypsibiidae). *Acta Zoologica* 76: 171-176.
- RENAUD MORNANT, J. 1982. Species diversity in marine Tardigrada: 149-178. In: D. Nelson (Ed.). Proc. Third Int. Symposium on the Tardigrada. East Tennessee State University Press.
- RICHTERS, F. 1908. Wissenschaftliche Ergebnisse der schwedischen südpoler Expedition 1901-1903 (Moosbewohner) 4: 1-15.
- ROCHA A.M., M.F. IZAGUIRRE, M.C. MOLY DE PELUFFO, J.R. PELUFFO & V.H. CASCO. 2002. Ultraestructura de la cutícula de *Echiniscus rufoviridis* du Bois-Raymond Marcus, 1994 (Tardigrada). Actas VIII Jornadas Pampeanas de Ciencias Naturales 2002: 195-197.
- ROSSI G.C. & M.C. CLAPS. 1980. Contribución al conocimiento de los Tardígrados de Argentina. I. *Rev. Soc. Entomol. Argent.* 39: 243-250
- ROSSI G.C. & M.C. CLAPS. 1983. Contribución al conocimiento de los Tardígrados de Argentina. III. *Neotrópica* 29: 82.
- ROSSI G.C. & M.C. CLAPS. 1989. Tardígrados de Argentina V. *Revta. Soc. ent. Argent.* 47: 133-142.
- ROSSI G.C. & M.C. CLAPS. 1991. Tardígrados dulceacuícolas de la Argentina. Fauna de agua dulce de la República Argentina. Vol 19. Tardígrada. 70 p
- SCHUSTER, R., D. NELSON, A. GRIGARICK & D. CHRISTENBERRY. 1980. Systematic criteria of the Eutardigrada. *Trans. Am. Microsc. Soc.* 99: 294-303.
- VALENTYNE, J.W. & A. G. COLLINS. 2000. The significance of moulting in Ecdysozoa evolution. *Evolution & Development* 2: 152-156.
- WAGELE, J. W. & B. MISOF. 2001. On quality of evidence in phylogeny reconstruction: a reply to Zrzavy's defense to the Ecdysozoa hypothesis. *J. Zool. Syst. Evol. Research* 39: 165-176.
- ZRZAVY, J. 2001. Ecdysozoa versus Articulata: clades, artifacts and prejudices. *J. Zool. Syst. Evol. Research* 39: 159-163.

## Apéndice

Tabla 1

|                |                        | <i>Especie</i>        | Buenos Aires | Entre Ríos | Corrientes | Misiones | Córdoba | Chaco | Tucumán | Salta | Jujuy | San Juan | La Pampa | San Luis | Neuquén | Río Negro | Chubut | Santa Cruz | Tierra del Fuego | Islas del Atlántico Sur |
|----------------|------------------------|-----------------------|--------------|------------|------------|----------|---------|-------|---------|-------|-------|----------|----------|----------|---------|-----------|--------|------------|------------------|-------------------------|
| BATILLIPEDIDAE | <i>Batillipes</i>      | <i>mirus</i>          | *            |            |            |          |         |       |         |       |       |          |          |          |         |           |        |            |                  |                         |
| ECHINISCHIDAE  | <i>Antechiniscus</i>   | <i>jermani</i>        |              |            |            |          |         |       |         |       |       |          |          |          |         | *         |        |            |                  |                         |
|                | <i>Comechiniscus</i>   | <i>comutus</i>        |              |            |            |          | *       |       |         |       |       |          |          |          |         |           |        |            |                  |                         |
|                | <i>Mopsechiniscus</i>  | <i>granulosus</i>     |              |            |            |          |         |       |         |       |       |          |          |          |         | *         |        |            |                  |                         |
|                |                        | <i>imberbis</i>       |              |            |            |          |         |       |         |       |       |          |          |          |         |           |        |            |                  | *                       |
|                | <i>Pseudechiniscus</i> | <i>bartckeii</i>      |              |            |            |          |         |       | *       |       |       |          |          |          |         | *         |        | *          |                  |                         |
|                |                        | <i>novazelandiae</i>  |              |            |            |          |         |       |         |       |       |          |          |          |         | *         |        |            |                  |                         |
|                |                        | <i>suillus</i>        |              |            | *          | *        |         |       |         |       |       |          |          |          |         |           |        | *          |                  |                         |
|                | <i>Testechiniscus</i>  | <i>spitzbergensis</i> |              |            |            |          |         |       |         |       |       |          |          |          |         | *         |        |            | *                |                         |
|                | <i>Echiniscus</i>      | <i>bigranulatus</i>   | *            | *          | *          | *        |         |       | *       | *     |       |          |          |          | *       | *         | *      | *          | *                | *                       |
|                |                        | <i>blumi</i>          |              |            |            |          |         |       |         |       |       |          |          |          | *       | *         | *      | *          | *                | *                       |
|                |                        | <i>capillatus</i>     |              |            |            |          |         |       | *       | *     |       |          |          |          | *       | *         | *      | *          | *                | *                       |
|                | <i>carsicus</i>        |                       |              |            |            |          |         | *     |         |       |       |          |          |          |         |           |        |            |                  |                         |
|                | <i>columinis</i>       |                       |              |            |            |          |         |       |         |       |       |          |          |          |         |           | *      |            |                  |                         |





