

DIVERSIDAD DE TARDÍGRADOS (TARDIGRADA)
ASOCIADOS A BRIOFITOS EN EL JARDÍN
DE LOS HELECHOS EN SANTIAGO DE CUBA

**Diversity of tardigrades (Tardigrada) associated to bryophytes
on the garden of ferns of Santiago de Cuba**

Rogelio Roberto Muñoz-Li^{1*} y Abdiel Jover Capote²

Departamento de Biología y Geografía, Facultad de Ciencias Naturales y Exactas, Universidad de Oriente, Patricio Lumumba s/n, Santiago de Cuba, Cuba, CP. 90500; ¹ orcid.org/0000-0003-3549-5560. ² orcid.org/0000-0002-2040-6820; ajover@uo.edu.cu. *Para correspondencia: rogelio.munoz@uo.edu.cu.

RESUMEN

Los tardígrados u osos de agua son un grupo de invertebrados microscópicos que habitan en ambientes acuáticos y terrestres, y de manera frecuente en los briófitos. El grupo ha sido poco estudiado en Cuba, los trabajos de tardígrados son meramente taxonómicos y no evalúan los patrones de abundancia y diversidad de las comunidades. El propósito de esta investigación fue analizar la diversidad de tardígrados asociados a musgos en el Jardín de los Helechos en Santiago de Cuba. Para esto se realizaron curvas de acumulación de especies utilizando diversos estimadores de riqueza, se determinaron las diversidades alfa observada y estimadas, se estableció el orden jerárquico de la comunidad y se evaluó el patrón de abundancia mediante curvas de Whittaker. Se encontraron 34 tardígrados pertenecientes a las clases Heterotardigrada y Eutardigrada, los géneros presentes fueron *Echiniscus*, *Milnesium*, *Mesobiotus* y *Macrobiotus* con un total de 8 morfoespecies identificadas. El morfo dominante fue *Macrobiotus* sp. 1, mientras que *Echiniscus* sp., *Mesobiotus* sp. 2 y *Mesobiotus* sp. 3 resultaron ser especies raras. La curva de rango-abundancia indicó una comunidad equitativa.

Palabras clave: Antillas, diversidad de especies, musgos, osos de agua, patrón de abundancia, riqueza de especies.

ABSTRACT

The tardigrades or water bears are a group of microscopic invertebrates that inhabit on both, aquatic and terrestrial environments, and frequently on moss. The group has been scarcely studied in Cuba, the works on tardigrades are merely taxonomic and do not evaluate the abundance and diversity patterns of the communities. The purpose of this research was to analyze the diversity of tardigrades associated to mosses in the Jardín de los Helechos in Santiago de Cuba. For this, species accumulation curves were made using different richness estimators, the observed and estimated alpha diversities were determined, the hierarchical order of the community was established and the abundance pattern was evaluated using Whittaker curves. Thirty-four tardigrades of Heterotardigrada and Eutardigrada classes were found, the represented genera were *Echiniscus*, *Milnesium*, *Mesobiotus* and *Macrobiotus* for a total of 8 morphospecies identified. *Macrobiotus* sp. 1 was determined as dominant morphospecies, and *Echiniscus* sp, *Mesobiotus* sp. 2 and *Mesobiotus* sp. 3 were determined as rares. The Whittaker curve indicate an equitable community.

Keywords: Antilles, species diversity, moss, water bears, abundance pattern, species richness.

INTRODUCCIÓN

Los briófitos son un grupo de plantas caracterizadas por poseer un gametofito fotosintético y dominante (casi siempre perenne), esporofitos monoesporangios, y una escasa diferenciación de tejidos conductores (Motito y Rivera, 2017). Por sus características, constituyen un microambiente en el que pueden habitar numerosos organismos. Dentro de la fauna asociada a los musgos podemos encontrar un sinnúmero de microinvertebrados, tales como rotíferos, nemátodos, anélidos, ácaros entre muchos otros (Cutz-Pool *et al.*, 2008). Los tardígrados, conocidos comúnmente como osos de agua, son uno de los grupos zoológicos que muestran preferencia por hábitats donde abundan los musgos (Ramazzotti y Maucci, 1983; Glime, 2017; Schill, 2018; Muñoz y Jover, 2019). Esto puede deberse a la gran disponibilidad de alimento y a la fina película de agua presente en la superficie de los briófitos, la que mantiene el medio adecuado para el buen desarrollo de los tardígrados (Ramazzotti y Maucci, 1983).

Los tardígrados conforman un phylum que cuenta con más de 1 300 especies descritas (Guidetti y Bertolani, 2005; Degma y Guidetti, 2007; Degma *et al.*, 2020). Poseen un tamaño que varía entre 50 y 1 200 μm (Caicedo *et al.*, 2014; Muñoz y Jover, 2019), aunque se han registrado ejemplares de hasta 2 mm (Guil, 2008). Su cuerpo presenta simetría bilateral y está dividido en cinco segmentos no muy bien diferenciados: cefálico, tres segmentos del tronco y uno caudal (León-Espinosa, 2018), además poseen forma convexa en la superficie dorsal y aplanada hacia el lado ventral (Nelson *et al.*, 2015). Estos poseen una cutícula protectora que pueden mudar y cuatro pares de patas que de manera frecuente están terminadas en garras variables en número y forma (Ramazzotti y Maucci, 1983; Muñoz y Jover, 2019). Estudios moleculares con ARNr 18S han revelado que están ubicados actualmente en el clado Panarthropoda y emparentados filogenéticamente con los artrópodos y onicóforos (Nelson *et al.*, 2015).

Las actividades humanas han traído consigo la pérdida de la biodiversidad, ya sea de manera directa (sobreeplotación) o indirecta (alteración del hábitat). La diversidad biológica se define como la variabilidad entre los organismos vivientes de todas las fuentes, incluyendo los complejos ecológicos de los que forman parte; esto incluye diversidad dentro de las especies, entre especies y de ecosistemas. El término comprende diferentes escalas biológicas: desde el contenido genético de los individuos y las poblaciones hasta el conjunto de comunidades de un paisaje o región (Solbrig, 1991; Halffter y Ezcurra, 1992; Harper y Hawksworth, 1994; Moreno, 2001). La cuantificación de la misma juega un papel importante como indicador del estado de sistemas ecológicos, con aplicabilidad práctica para fines de conservación, manejo y monitoreo ambiental (Moreno, 2001).

Los tardígrados, como todos los organismos que habitan el planeta, tienen importancia desde el punto de vista conservacionista. Además, poseen información genética que les permite resistir condiciones adversas y los convierten en uno de los grupos de organismos más resistentes del planeta. Esta información genética es de utilidad en estudios biotecnológicos (Guidetti *et al.*, 2012). También juegan un papel importante dentro de las relaciones ecológicas y en la regulación del flujo de energía dentro del ecosistema en que habitan, ya que el phylum presenta especies tanto herbívoras como carnívoras y que además sirven de alimento para otros organismos (Ramazzotti y Maucci, 1983; Glime, 2017).

Los métodos para la cuantificación de la biodiversidad son variados y se corresponden a los diferentes niveles que posee la misma. Se encuentran métodos a escala genética, a nivel de especies y de comunidades (Moreno, 2001). Los métodos más utilizados al nivel de especies son los que cuantifican las diversidades α , β , γ ; a su vez dentro de estos, los de la diversidad α , ya que se basan en la estimación de la riqueza de especies y la estructura de la comunidad en estudio, una medida sencilla y rápida de la diversidad biológica (López-Mejía *et al.*, 2017).

Los trabajos sobre musgos y su fauna asociada son diversos, en su mayoría estudios sobre los artrópodos que habitan en los mismos (Cutz-Pool *et al.*, 2008). En Cuba se han realizado numerosos estudios sobre la diversidad de musgos existentes en el país y otros sobre los patrones de distribución y diferentes vías de migración de estos (Potrony y Motito, 2001; Motito y Potrony, 2010; Potrony *et al.*, 2011; Motito y Rivera, 2017). En cuanto a los tardígrados muscícolas, los estudios en el territorio nacional son muy escasos, solo se han realizado dos trabajos que tratan sobre este grupo de organismos (Kaczmarek y Michalczyk, 2002; Muñoz y Jover, 2019), y ambos son estudios meramente taxonómicos.

OBJETIVO

- Determinar la diversidad de los tardígrados asociados a musgos en el Jardín de los Helechos en Santiago de Cuba.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio. El estudio se realizó en el Jardín de los Helechos de Santiago de Cuba, este se encuentra ubicado a medio camino entre la ciudad de Santiago de Cuba y el poblado del Caney, a una altitud de 30 m s.n.m. (20°00'59.7600"N 075°48'59.7600"O). El clima de la zona se caracteriza por ser húmedo y fresco, con una temperatura promedio anual de 25 °C y una humedad relativa de entre 70 y 90%. La cercanía de la Cordillera de la Gran Piedra, y su acción como punto de confluencia de los vientos alisios húmedos del Nordeste con los vientos cálidos y secos del Sur, propicia abundantes lluvias a lo largo de todo el año. El suelo que se encuentra en el jardín es aluvial, muy fértil y con un pH de 6.2, teniendo un manto freático muy cerca de la superficie, además de un denso arbolado circundante que contrarresta la acción del viento. Además de estas condiciones están presentes otras artificiales, como el abundante riego diario (Caluff y Shelton, 2002).

Método de muestreo. Se realizaron siete muestreos exploratorios en el período comprendido entre mayo del 2018 y mayo del 2019 en el Jardín de los Helechos de Santiago de Cuba. Se recolectaron muestras de musgos sobre sustrato rocoso, utilizando una espátula de metal. Estas fueron almacenadas en sobres de papel para facilitar el secado y transporte (Ramazzotti y Maucci, 1983). En el laboratorio, las muestras fueron rehidratadas durante un período de 24 horas (Caicedo *et al.*, 2014). Los musgos rehidratados fueron exprimidos sobre una placa Petri y se realizaron inspecciones con un estereoscopio para aislar los especímenes con ayuda de una pipeta Pasteur (Muñoz y Jover, 2019). Los briófitos recolectados fueron identificados por el briólogo Ángel Motito Marín, del Centro Oriental de Ecosistemas y Biodiversidad (BIOECO), Cuba. Los ejemplares de tardígrados fueron identificados según la literatura consultada, basándose de manera fundamental en la morfología del aparato bucofaríngeo, la cutícula y las garras (Schuster *et al.*, 1980; Ramazzotti y Maucci, 1983; Nelson y Marley, 2000; Tumanov, 2006; Pilato y Binda, 2010; Nelson *et al.*, 2015; León-Espinosa, 2018), además de la consulta a Lukasz Kaczmarek de la Adam Mickiewicz University de Polonia.

Análisis de los datos. Riqueza específica observada y estimada. La riqueza observada (S_{obs}) se determinó por la cantidad de morfoespecies que fueron encontradas en los muestreos exploratorios. A partir de los valores S_{obs} se determinó la riqueza estimada y se construyeron curvas de acumulación de especies. Para esto se utilizó el programa PRIMER v6 y se efectuaron los estimadores de riqueza Chao 1 y 2, Jackknife 1 y 2, Bootstrap, Michaelis-Menten (MM) y Uglan-Gray-Ellingsen (UGE). Estos estimadores son métodos no paramétricos que no asumen el tipo de distribución del conjunto de datos y no los ajustan a un modelo determinado (Moreno, 2001; Jover, 2014).

Diversidad alfa observada y estimada. La diversidad alfa para cada una de las localidades de muestreo se determinó como el número efectivo de especies, llamada qD (Jost, 2006). La diversidad alfa observada se determinó con los tres primeros números de la serie de Hill. Para el orden 0 ($q = 0$) se utilizó como índice la riqueza observada, para el orden 1 ($q = 1$) se empleó el exponencial del índice de entropía de Shannon, y para el orden 2 ($q = 2$) el inverso del índice de Simpson (Jost, 2006); estas fueron calculadas en el software PRIMER v6 (Clarke y Gorley, 2006).

Para el cálculo de la diversidad estimada de orden 0 (riqueza de especies) se utilizó el estimador no paramétrico ACE (*Abundance based coverage estimator*), (Chao y Lee, 1992). La diversidad de orden 1 (exponencial del índice de Shannon), se calculó utilizando un estimador propuesto para los casos en donde no se tiene un conocimiento completo de la comunidad (*Bias-corrected Shannon diversity estimator*), (Chao y Shen, 2003). Finalmente, para la diversidad de orden 2 (inverso del índice de Simpson) se utilizó el estimador MVUE (*Minimum-variance unbiased estimator*), (Chao y Shen, 2010). Para evaluar el esfuerzo de muestreo realizado se calculó la completitud de la cobertura de la muestra representada como la proporción del número de individuos totales que corresponden a las especies representadas en la muestra (Sánchez-Hernández *et al.*, 2018). Todos estos estimadores fueron calculados mediante el programa SPADE (Chao y Shen, 2010).

Organización jerárquica de las especies. Para determinar la organización jerárquica (grado de aparición) de las especies encontradas se procedió con la metodología de correlación Olmstead-Tukey, representada mediante gráficos de cuadrantes. Este método tuvo como base dos estimadores, la abundancia relativa expresada en $\log(X+1)$ y el porcentaje o frecuencia de aparición de las especies en las muestras. Con esto se pudo clasificar a las especies en: dominantes (abundancia y frecuencia relativa superior a los valores promedios de abundancia y frecuencia), constantes (abundancia relativa inferior a su promedio pero frecuencia relativa superior al suyo), ocasionales (abundancia relativa superior a su promedio pero frecuencia relativa inferior al suyo) y raras (abundancia y frecuencia relativa inferiores a sus promedios), (Jover, 2014).

Curvas de rango abundancia. Para analizar la composición de especies de la comunidad se construyó una curva de rango-abundancia o curva de Whittaker. Para esto se calculó en cada especie la proporción de individuos respecto al total de estos, ordenándose de mayor a menor mediante el logaritmo de base 10, para destacar más la forma de la curva y los cambios en el orden de abundancia de las especies. Se obtuvieron los límites de confianza al 95 % mediante remuestreo, utilizando un Bootstrap con el programa PRIMER v6. De esta forma se catalogaron de abundantes las especies cuya abundancia se encontró por encima del límite superior de ese intervalo, de comunes a las especies que se encontraron dentro del intervalo, y de escasas a las especies encontradas por debajo del límite inferior (Cruz *et al.*, 2017).

RESULTADOS

Composición taxonómica de los tardígrados en el Jardín de los Helechos

En las rocas ubicadas en el suelo del Jardín de Los Helechos, los tardígrados utilizan como microhábitat los briófitos húmedos *Anomodon rostratus* (Hedw.) Schimp, *Fissidens fontanus* (B. Pyl.) Steud. y *Haplocladium microphyllum* (Hedw.) R. Watan y Z. Iwats, pertenecientes a las familias Anomodontaceae, Fissidentaceae y Leskeaceae, respectivamente. Se recolectó un total de 34 tardígrados pertenecientes a las dos clases: Heterotardigrada y Eutardigrada.

Las familias representadas fueron Echiniscidae (Heterotardigrada), Milnesiidae y Macrobiotidae. Los individuos se clasificaron en siete morfoespecies, representando a cuatro géneros y se encontraron individuos que no poseían aparato bucofaringeo o este estaba en proceso de formación, estos individuos fueron tratados como una morfoespecie diferente al no poder ser identificados hasta el nivel de género (Tabla I).

Tabla I. Caracteres observados en las morfoespecies de los tardígrados asociados a briófitos recolectados en el Jardín de los Helechos, Santiago de Cuba

Morfoespecies	Cutícula	Aparato Bucofaringeo	Lamelas Peribucales	Macroplacoides	Garras	Lúnulas
<i>Echiniscus</i> sp. (Heterotardigrada)	Armada con placas dorsales	Tipo <i>Echiniscus</i>	Ausentes	Ausentes	Tipo <i>Echiniscus</i>	Ausentes
<i>Milnesium</i> sp. (Apotardigrada)	Lisa	Tipo <i>Milnesium</i>	Ausentes	Ausentes	Tipo <i>Milnesium</i>	Ausentes
<i>Mesobiotus</i> sp. 1 (Eutardigrada)	Lisa	Tipo <i>Mesobiotus</i>	Muy pequeñas y difíciles de observar	1=2=3	Tipo <i>Macrobiotus</i>	Presentes, muy grandes
<i>Mesobiotus</i> sp. 2 (Eutardigrada)	Lisa	Tipo <i>Mesobiotus</i>	Claramente visibles	2<1≤3	Tipo <i>Macrobiotus</i>	Presentes
<i>Mesobiotus</i> sp. 3 (Eutardigrada)	Lisa	Tipo <i>Mesobiotus</i>	Triangulares muy grandes y visibles	1=2=3	Tipo <i>Macrobiotus</i>	Presentes
<i>Macrobiotus</i> sp. 1 (Eutardigrada)	Lisa	Tipo <i>Macrobiotus</i>	Claramente visibles	2, primero más largo que el segundo y con una región media delgada	Tipo <i>Macrobiotus</i>	Presentes
<i>Macrobiotus</i> sp. 2 (Eutardigrada)	Lisa	Tipo <i>Macrobiotus</i>	Muy pequeñas y difíciles de observar	2, primero más largo que el segundo y sin región media delgada	Tipo <i>Macrobiotus</i>	Presentes
Macrobiotidae (Eutardigrada)	Lisa	Ausente o en formación	Ausentes	Ausentes	Tipo <i>Macrobiotus</i>	Presentes

La riqueza observada en la comunidad estudiada fue de ocho morfoespecies, coincidiendo con la riqueza estimada utilizando el estimador Chao 1, a su vez el Chao 2 determinó una riqueza estimada de nueve especies. El Jackknife 1 arrojó una riqueza de 11 especies, mientras que el Jackknife de segundo orden estimó una riqueza de 10 especies. El Bootstrap estimó un total de nueve especies para la comunidad y tanto el método de Michaelis-Menten como el UGE determinaron una riqueza estimada de ocho especies (Fig. 1). Tomando la estimación más alejada a la riqueza observada se determinó que se muestreó el 72.73 % de la riqueza de especies de la comunidad.

La diversidad alfa observada, calculada mediante los tres primeros números de la serie de Hill, arrojó para la diversidad de orden 0 ($q = 0$) un valor de ocho, el cual se corresponde con la riqueza de especies observada. Para la diversidad de orden 1 ($q = 1$) se calculó un valor de 5.8 y para la diversidad de orden 2 ($q = 2$) un valor de 4.379. En cuanto a la diversidad alfa estimada, el estimador ACE calculó una diversidad alfa para $q = 0$ de 8.3, con límites de confianza al 95 % de 8.0 y 12.6. El exponencial del índice de Shannon calculó una diversidad alfa estimada para $q = 1$ de 7.5, con límites de confianza al 95 %, de 5.9 y 8.9. A su vez, el estimador MVUE calculó una diversidad alfa para $q = 2$ de 7.5, con límites de confianza al 95 %, de 5.4 y 9.5. La completitud de la cobertura de la muestra estimada fue de 97.2 % por lo que se puede inferir que el muestreo realizado fue suficiente.

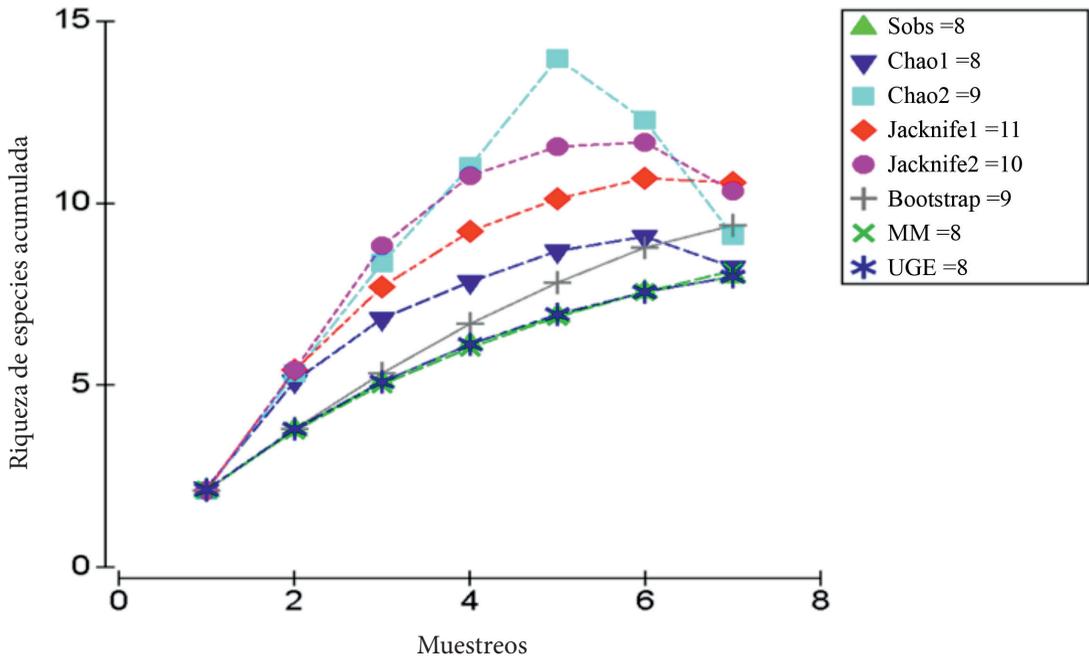


Figura 1. Curvas de acumulación de especies modeladas por los distintos estimadores de riqueza para los tardígrados asociados a briófitos en el Jardín de los Helechos, Santiago de Cuba. Sobs-Riqueza observada.

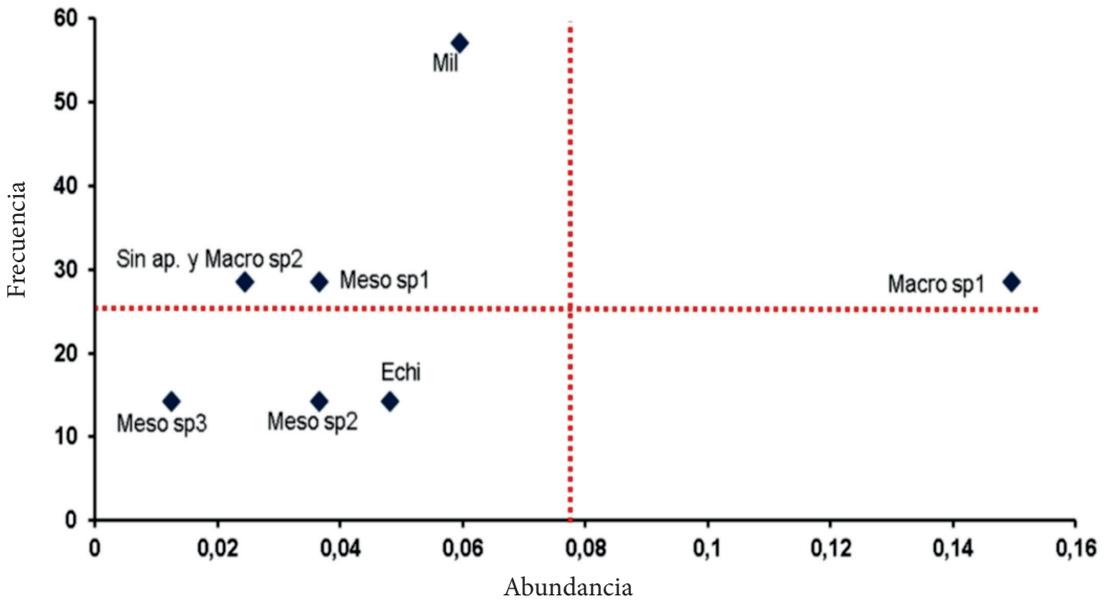


Figura 2. Esquema de Olmstead-Tukey para la determinación de la organización jerárquica de los tardígrados asociados a briófitos en el Jardín de los Helechos, Santiago de Cuba. Mil- *Milnesium* sp.; Macro sp1- *Macrobiotus* sp. 1; Macro sp2- *Macrobiotus* sp. 2; Meso sp1- *Mesobiotus* sp. 1; Meso sp2- *Mesobiotus* sp. 2; Meso sp3- *Mesobiotus* sp. 3; Sin ap.- Sin aparato bucofaringeo; Echi- *Echiniscus* sp.

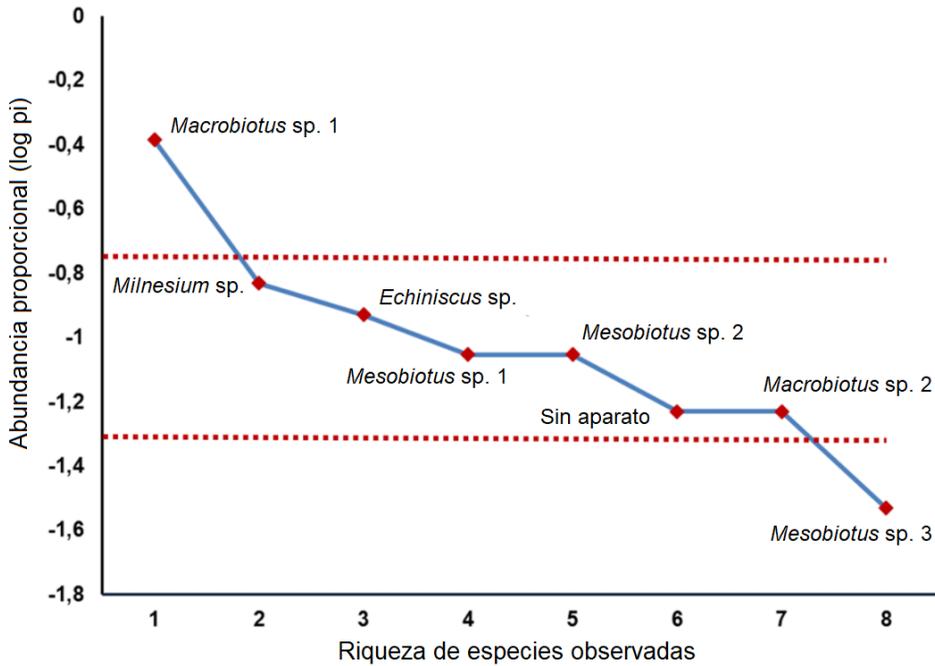


Figura 3. Curva de rango-abundancia de los tardígrados asociados a briófitos en el Jardín de los Helechos, Santiago de Cuba. Límites de confianza al 95%.

La prueba de Olmstead-Tukey mostró que los ejemplares pertenecientes a *Macrobiotus sp. 1* son dominantes en la comunidad. Se clasificaron como especies constantes *Milnesium sp.*, *Mesobiotus sp. 1* y *Macrobiotus sp. 2*, así como a los que carecían de aparato bucofaríngeo. El heterotardígrado *Echiniscus sp.* se catalogó como una morfoespecie rara, al igual que *Mesobiotus sp. 2* y *Mesobiotus sp. 3*. No existieron especies ocasionales (Fig. 2). La curva de rango-abundancia construida posee una pendiente poco abrupta, indicando cierto grado de equitatividad en la comunidad. Solo una especie fue clasificada como abundante: *Macrobiotus sp. 1*, y una como poco abundante: *Mesobiotus sp. 3*. Las restantes especies son las de abundancia intermedia que contribuyen a la equitatividad de la comunidad (Fig. 3).

DISCUSIÓN

Es difícil decir con seguridad si los tardígrados poseen preferencias por alguna especie de briófito en particular, ya que los trabajos sobre osos de agua no suelen referirse a la sistemática del musgo en el que son recolectados. Algunos de los briófitos en los que se encuentran con frecuencia incluyen *Anomodon rugelii* y *Fissidens rigidulus* (Glime, 2017), especies pertenecientes a dos de los géneros examinados en el Jardín de los Helechos. Los musgos presentes en este trabajo se encuentran distribuidos por la región oriental de Cuba, habiendo sido reportados en zonas con una alta humedad relativa en las provincias de Guantánamo, Granma y Santiago de Cuba (Motito y Potrony, 2010).

De acuerdo a los resultados obtenidos con una riqueza observada de ocho morfoespecies y una riqueza estimada máxima de 11 especies, unido a los resultados del cálculo de la diversidad alfa observada y estimada para los órdenes $q = 0$, $q = 1$ y $q = 2$, puede decirse que la biodiversidad de tardígrados en el Jardín de los Helechos es baja con respecto a otros estudios, en los que se han llegado a recolectar hasta 28 especies (Garitano-Zavala, 1995, 1996; Meyer *et al.*, 2011). Esto puede deberse en parte a que en las zonas urbanas la riqueza de especies de tardígrados tiende a ser baja, ya que el decremento de la diversidad observada en los hábitats urbanos sería el producto directo de las actividades antrópicas que producen pérdida de riqueza de especies (González-Reyes *et al.*, 2016).

Como se puede observar, la diversidad alfa estimada difiere de la observada solamente en 0.3. Dicho valor está en correspondencia con el grado de completitud de los muestreos demostrado por el índice de cobertura de la muestra, el cual indica que se muestreó el 97.2 % de la diversidad en la comunidad, un valor muy cercano al 100%. Esto significa que faltaría por muestrear solamente el 2.8 % de las especies presentes en el Jardín de los Helechos y que si se aumentara el esfuerzo de muestreo, la probabilidad de que el próximo ejemplar de tardígrado recolectado fuese una nueva especie no muestreada anteriormente es muy baja. Lo anterior se debe a que esta probabilidad disminuye con el aumento de la cobertura de la muestra (Chao y Jost, 2012).

Los géneros de tardígrados muscícolas en el Jardín de los Helechos son cosmopolitas y habitan de manera frecuente en briófitos, en el caso de *Macrobotus* se cree que es el género más abundante en hábitats donde habitan los musgos (Romano *et al.*, 2001). Estos taxa no son exclusivos de ambientes limnoterrestres, *Milnesium* y *Macrobotus* son también dulceacuícolas, a su vez *Echiniscus* es el heterotardígrado más frecuente en hábitats limnoterrestres (Ramazzotti y Maucci, 1983; Glime, 2017). De manera general los tardígrados presentes en muestras terrestres pertenecen a las dos clases (Heterotardigrada y Eutardigrada), con mayor abundancia de eutardígrados y con preferencia por los briofitos, en hábitats dulceacuícolas se encuentran exclusivamente tardígrados desnudos y en hábitats marinos se encuentran mayormente heterotardígrados y muy raramente eutardígrados (existen solo cuatro especies de eutardígrados marinos), (Ramazzotti y Maucci, 1983).

La dominancia de *Macrobotus* sp. 1 en la comunidad puede deberse a que los tardígrados pertenecientes a este género son capaces de adaptarse a un amplio rango de condiciones ambientales, considerándose a algunas especies del mismo como euríticas (Nelson y Marley, 2000). Además, las comunidades zoológicas encontradas en áreas urbanas muestran un incremento en la biomasa y densidad de especies generalistas como es el caso de algunas de las que pertenecen a este género (González-Reyes *et al.*, 2016). A pesar de catalogarse como constantes a los individuos de *Milnesium* sp., *Mesobotus* sp. 1, *Macrobotus* sp. 2 y la morfoespecie que carecía de aparato bucofaríngeo, se observa claramente que *Milnesium* sp. posee mayor frecuencia de aparición por muestra y mayor abundancia relativa que las otras especies clasificadas en esta categoría. Esto último puede corresponderse a que todas las especies del género *Milnesium* son consideradas carnívoras, encontrándose en el interior de los estómagos de algunos ejemplares, no solo remanentes, sino también especímenes enteros de rotíferos, nemátodos, e incluso de otros tardígrados (Roszkowska *et al.*, 2015). Estas características conjuntamente a que son tardígrados de gran tamaño, puede brindarles cierta ventaja en la competencia con respecto a los otros especímenes recolectados. Estos resultados coinciden con los encontrados por González-Reyes *et al.* (2016) para hábitats urbanos.

La abundancia por especie en la comunidad también fue baja, esta puede estar sujeta a una gran variedad de condiciones ambientales, incluyendo temperatura y humedad, además de otros factores como la competencia, depredación, parasitismo y disponibilidad de alimento.

Los depredadores de tardígrados pueden incluir nemátodos, otros tardígrados (como en el caso del carnívoro *Milnesium*), arácnidos, tisanuros y larvas de insectos; protozoos y hongos parásitos pueden infectar a las poblaciones de tardígrados. Estos también pueden ser separados de los musgos e ingeridos accidentalmente por artrópodos, moluscos e incluso lombrices de tierra (Nelson y Marley, 2000). Un factor determinante puede ser que en el Jardín de los Helechos los musgos están expuestos al abundante riego diario y algunos estudios aseguran que al aumentar las precipitaciones, el número de tardígrados disminuye, esto debido probablemente a que durante estos períodos la película de agua que recubre los briófitos puede convertirse en anoxigénica, matando así a los tardígrados (Beasley, 1981; Briones *et al.*, 1997; Glime, 2017). Otro factor que podría limitar el número de tardígrados es la humedad, que en la localidad de estudio varía entre el 70 y 90 %. A altos valores de humedad, la abundancia de osos de agua disminuye, apoyando la hipótesis de que los períodos de anhidrobiosis son necesarios en la vida de estos organismos y que cuando carecen de estos la longitud de su vida se acorta (Glime, 2017).

Las curvas de rango-abundancia mostraron que *Macrobotus* sp. 1 fue la morfoespecie más abundante, esto se corresponde al grado de dominancia determinado por la prueba de Olmstead-Tukey. Como ya mencionamos, los tardígrados pertenecientes a este género poseen un amplio rango de condiciones ambientales en los que pueden desarrollarse correctamente. Además, otra característica que los hace más abundantes que otras especies es que mientras la mayoría de los tardígrados tienen un tiempo de vida estimado de 3 a 30 meses (excluyendo los períodos de criptobiosis), las especies del género *Macrobotus* que habitan en musgos poseen un promedio de vida de entre 4 y 12 años (Nelson y Marley, 2000), brindándoles más posibilidades de reproducirse y colonizar el hábitat.

La morfoespecie con menor abundancia fue *Mesobiotus* sp. 3, esta se caracterizó como constante ya que aunque está representada por pocos ejemplares tuvo una frecuencia de aparición superior a la media. Muchas especies del género *Mesobiotus* son considerados cosmopolitas y pueden ser encontrados a menudo en muestras provenientes de musgos (Mapalo *et al.*, 2017; Pérez-Pech *et al.*, 2017; Stec y Kristensen, 2017; León-Espinosa, 2018). Por esto, si agrupamos las tres morfoespecies pertenecientes al mismo, a pesar de poseer la morfoespecie menos abundante, este género sería el segundo mejor representado en cuanto a abundancia, solo por detrás de *Macrobotus*.

CONCLUSIONES

La fauna de tardígrados presente en el Jardín de los Helechos de Santiago de Cuba está compuesta por ocho morfoespecies, las cuales utilizan como hábitat a los musgos *Anomodon rostratus*, *Fissidens fontanus* y *Haplocladium microphyllum*. La comunidad de tardígrados del Jardín de los Helechos presenta un patrón de abundancia equitativo con *Macrobotus* sp.1 como especie dominante, lo que indica que las condiciones ambientales en la localidad de estudio presentan cierto grado de antropización que se traduce en una baja diversidad de tardígrados y la dominancia de especies generalistas.

AGRADECIMIENTOS

A todos los trabajadores del Jardín de los Helechos por su disposición y excelente colaboración. A Flavia Alvarez Denis y Asiel Cabrera Guerrero por su ayuda en la recolecta y procesamiento de las muestras. Agradecimiento especial a Lukasz Kaczmarek de la Adam Mickiewicz University de Polonia por su gran ayuda en la identificación de los tardígrados y la bibliografía brindada. A Ángel Motito del Centro Oriental de Ecosistemas y Biodiversidad (BIOECO) por la identificación de los briófitos recolectados. Agradecimiento especial a los revisores anónimos del manuscrito y al editor de la revista por su contribución.

LITERATURA CITADA

- Beasley, C. W. 1981. Some Tardigrada from Puerto Rico. *Texas Journal of Science*, 33: 9–12.
- Briones, M. J., P. Ineson y T. G. Pearce. 1997. Effects of climate change on soil fauna; responses of enchytraeids, Diptera larvae and tardigrades in a transplant experiment. *Applied Soil Ecology*, 6: 117–134.
- Caicedo, M., R. Londoño y S. Quiroga. 2014. Catálogo taxonómico de los ositos de agua (Tardigrada) de la cuenca baja de los ríos Manzanares y Gaira, Santa Marta, Colombia. *Boletín Científico del Museo de Historia Natural de la Universidad de Caldas*, 18 (1): 197–209.
- Caluff, M. y G. Shelton. 2002. Catálogo del Jardín de los Helechos de Santiago de Cuba. *Revista del Jardín Botánico Nacional*, 23 (2): 163–199.
- Chao, A. y L. Jost. 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, 93 (2): 2533–2547.
- Chao, A. y S. Lee. 1992. Estimating the number of classes via sample coverage. *Journal of the American Statistical Association*, 87: 210–218.
- Chao, A. y T. Shen (Producer). 2010. Program SPADE (Species prediction and diversity estimation). <http://chao.stat.nthu.edu.tw> (accesado: junio, 2019).
- Chao, A. y T. Shen. 2003. Non parametric estimation of Shannon's index of diversity when there are unseen species in sample. *Environmental and Ecological Statistics*, 10: 429–433.
- Clarke, K. y R. Gorley. 2006. *PRIMER v6: User Manual/Tutorial (Plymouth Routines in Multivariate Ecological Research)*. Plymouth: PRIMER-E.
- Cruz, D., D. Martínez, J. Fontanela y C. Mancina. 2017. Inventarios y estimaciones de la biodiversidad. En: *Diversidad biológica de Cuba: métodos de inventario, monitoreo y colecciones biológicas*. E. AMA (Ed.). La Habana. 502 pp.
- Cutz-Pool, L., J. Palacios-Vargas y G. Castaño-Meneses. 2008. Estructura de la comunidad de colémbolos (Hexapoda:Collembola) en musgos corticícolas en el gradiente altitudinal de un bosque subhúmedo de México. *Revista de Biología Tropical*, 56 (2): 739–748.
- Degma, P., R. Bertolani y R. Guidetti. 2020. Actual checklist of Tardigrada species (2009-2020, 37th Edition: 03–07–2020), (accesado: 8 de julio, 2020).
- Degma, P. y R. Guidetti. 2007. Notes to the current checklist of Tardigrada. *Zootaxa*, 1579: 41–53.
- Garitano-Zavala, A. 1995. Primer reporte de las especies de tardígrados muscícolas (Phylum Tardigrada) presentes en la vertiente occidental de la Cordillera de los Andes (La Paz-Bolivia). *Ecología en Bolivia*, 24: 1–20.
- Garitano-Zavala, A. 1996. Efecto de la humedad microambiental y la altura, sobre la distribución de la Tardígradofauna Muscícola (Phylum Tardigrada) en la vertiente occidental de la Cordillera Real de los Andes (La Paz, Bolivia). *Ecología en Bolivia*, 26: 1–48.

- Glime, J. 2017. Tardigrade Habitats. *En: Bryophyte Ecology*. M. T. U. a. t. I. A. o. Bryologist (Ed.) Vol. 2, 18 pp.
- González-Reyes, A., X. Acosta, J. Corronca, M. Rocha, I. Doma y E. Y. Repp. 2016. Evaluación de la diversidad en comunidades de tardígrados (Ecdysozoa: Tardigrada) en hábitats urbano y rural de la ciudad de Salta (Argentina). *Iheringia, Série Zoologia*, 106: 1–8.
- Guidetti, R., A. Rizzo, T. Altiero y L. Rebecchi. 2012. What can we learn from the toughest animals of the Earth? Waterbears (tardigrades) as multicellular model organisms in order to perform scientific preparations for lunar exploration. *Planetary and Space Science*, 74: 97–101.
- Guidetti, R. y Bertolani, R. 2005. Tardigrade taxonomy: an updated check list of the taxa and a list of characters for their identification. *Zootaxa*, 845: 1–46.
- Guil, N. 2008. New records and within-species variability of Iberian tardigrades (Tardigrada), with comments on the species from the *Echiniscus blumi-canadensis* series. *Zootaxa*, 1757: 1–30.
- Halfpeter, G. y E. Ezcurra. 1992. ¿Qué es la biodiversidad? *En: G. H. (Comp) (Ed.), La diversidad biológica de Iberoamérica I*. Instituto de Ecología, Secretaría de Desarrollo Social, México: *Acta Zoológica*, Volumen Especial, CYTED-D, 3–24.
- Harper, J. L. y D. L. Hawksworth. 1994. Biodiversity: measurement and estimation (preface). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B*, 345: 5–12.
- Jost, L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos*, 113 (2): 363–375.
- Jover, A. 2014. Composición y estructura de ensamblajes de moluscos en mantos de algas del mesolitoral rocoso en Santiago de Cuba. (Maestría), Universidad de Oriente, Cuba.
- Kaczmarek, L. y L. Michalczyk. 2002. *Echiniscus barbarae*, a new species of tardigrade from Cuba Island (Tardigrada: Heterotardigrada, Echiniscidae, ‘arctomys group’). *Zootaxa*, 53: 1–4.
- León-Espinosa, G. 2018. *Taxonomía de Tardígrados (Tardigrada: Eutardigrada: Heterotardigrada) de musgo en localidades selectas del noreste de México*. Universidad Autónoma de Nuevo León, 102 pp.
- López-Mejía, M., C. Moreno, I. Zuria, G. Sánchez-Rojas y A. Rojas-Martínez. 2017. Comparación de dos métodos para analizar la proporción de riqueza de especies entre comunidades: un ejemplo con murciélagos de selvas y hábitats modificados. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88: 183–191.
- Mapalo, M., D. Stec, D. Mirano-Bascos y L. Michalczyk. 2017. An integrative description of a limnoterrestrial tardigrade from the Philippines, *Mesobiotus insanis*, new species (Eutardigrada: Macrobiotidae: harmsworthi group). *Raffles Bulletin of Zoology*, 65: 440–453.
- Meyer, H., A. Lyons, D. Nelson y J. Hinton. 2011. Tardigrada of Michigan, Northern USA, with the descriptions of *Minibiotus jonesorum* sp. nov. (Eutardigrada: Macrobiotidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 49 (1): 40–46.

- Moreno, C. 2001. *Métodos para medir la biodiversidad*. Vol. 1. Zaragoza: M&T-Manuales y Tesis SEA. 84 pp.
- Motito, Á. y M. Potrony. 2010. Diversidad de musgos en Cuba Oriental. *Rodriguésia*, 61 (3): 383–403.
- Motito, Á. y Y. Rivera. 2017. Briofitas. *En: Diversidad biológica de Cuba: métodos de inventario, monitoreo y colecciones biológicas*. C. A. M. y. D. D. Cruz (Ed.). La Habana, Cuba: Editorial AMA. 502 pp.
- Muñoz, R. y A. Jover. 2019. Estado actual del conocimiento y métodos de estudio de tardígrados (Tardigrada: Heterotardigrada, Eutardigrada), con notas sobre los tardígrados muscícolas de Cuba. *Poeyana*, 508: 18–27.
- Nelson, D., R. Guidetti y L. Rebecchi. 2015. The Phylum Tardigrada. *En: Thorp, J. y C. Rogers (Eds.), Ecology and General Biology: Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates*. Fourth ed., Vol. 1: Academic Press, 33 pp.
- Nelson, D. y N. Marley. 2000. The biology and ecology of lotic Tardigrada. *Freshwater Biology*, 44: 93–108.
- Pérez-Pech, W., R. Guidetti, A. Anguas-Escalante, L. Cutz-Pool y A. Blanco-Piñón. 2017. Primer registro genérico de tardígrados para Pachuca Hidalgo, México y áreas circundantes. *Entomología Mexicana*, 4: 688–694.
- Pilato, G. y M. Binda. 2010. Definitions of families, subfamilies, genera and subgenera of the Eutardigrada, and keys to their identification. *Zootaxa*, 2404: 1–54.
- Potrony, M. y Á. Motito. 2001. Composición y afinidades geográficas de los musgos de la Sierra Maestra en Cuba. *Foresta Veracruzana*, 3 (2): 13–18.
- Potrony, M., O. Reyes y Á. Motito. 2011. Patrones de distribución y vías de migración de los musgos del macizo montañoso Sagua Baracoa, Cuba oriental. *Polibotánica*, 31: 71–87.
- Ramazzotti, G. y W. Maucci. 1983. *The Phylum Tardigrada*. Istituto Italiano di Idrobiologia Verbania Pallanza. Italia. 1014 pp.
- Romano, F., B. Barreras-Borrero y D. Nelson. 2001. Ecological distribution and community analysis of Tardigrada from Choccolocco Creek, Alabama. *Zool. Anz.*, 240: 535–541.
- Roszkowska, M., M. Ostrowska y L. Kaczmarek. 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: 12–28.
- Sánchez-Hernández, G., B. Gómez, L. Delgado, E. Rodríguez-López y E. Chamé-Vázquez. 2018. Diversidad de escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, Chiapas, México. *Caldasia*, 40 (1): 144–160.
- Schill, R. 2018. *Water Bears: The Biology of Tardigrades* (R. Schill Ed. Vol. 2). Alemania: Springer. 418 pp.

- Schuster, R., D. Nelson, A. Grigarick y D. Christenberry. 1980. Systematic criteria of the Eutardigrada. *Transactions of the American Microscopical Society*, 99 (3): 284–303.
- Solbrig, O. T. (1991). *From genes to ecosystems: a research agenda for biodiversity*. Cambridge. 124 pp.
- Stec, D. y R. Kristensen. 2017. An integrative description of *Mesobiotus ethiopicus* sp. nov. (Tardigrada: Eutardigrada: Parachela: Macrobiotidae: *harmsworthi* group) from the northern Afrotropic region. *Turkish Journal of Zoology*, 41: 800–810.
- Tumanov, D. 2006. Five new species of the genus *Milnesium* (Tardigrada, Eutardigrada, Milnesiidae). *Zootaxa*, 1122: 1–23.

[Recibido: 27 de enero, 2020. Aceptado para publicación: 15 de noviembre, 2020]