



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE BIOLOGÍA
SISTEMÁTICA

**TARDÍGRADOS ASOCIADOS A MUSGOS ALPINOS EN LOS ESTRATOVOLCANES
NEVADO DE TOLUCA Y LA MALINCHE**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

JOSÉ JORGE ROMERO MENDOZA

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: M. EN C. GRISELDA MONTIEL PARRA
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. CLAUDIO DELGADILLO MOYA
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

DRA. MARÍA DEL CARMEN GUZMÁN CORNEJO
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE BIOLOGÍA
SISTEMÁTICA

**TARDÍGRADOS ASOCIADOS A MUSGOS ALPINOS EN LOS ESTRATOVOLCANES
NEVADO DE TOLUCA Y LA MALINCHE**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

JOSÉ JORGE ROMERO MENDOZA

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: M. EN C. GRISELDA MONTIEL PARRA
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. CLAUDIO DELGADILLO MOYA
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

DRA. MARÍA DEL CARMEN GUZMÁN CORNEJO
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE BIOLOGÍA
OFICIO CPCB/398/2021
ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **18 de enero de 2021** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **SISTEMÁTICA** del estudiante **ROMERO MENDOZA JOSÉ JORGE** con número de cuenta **311311835** con la tesis titulada **“TARDÍGRADOS ASOCIADOS A MUSGOS ALPINOS EN LOS ESTRATOVOLCANES NEVADO DE TOLUCA Y LA MALINCHE”**, realizada bajo la dirección de la M. en C. **MONTIEL PARRA GRISELDA**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DRA. TILA MARÍA PÉREZ ORTÍZ
Vocal: DR. CLAUDIO DELGADILLO MOYA
Vocal: DR. JORGE JIMÉNEZ CONTRERAS
Vocal: DR. FERNANDO ÁLVAREZ PADILLA
Secretario: DR. OSCAR FEDERICO FRANCKE BALLVÉ

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 03 de mayo de 2021

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



Agradecimientos institucionales

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) por ofrecer un programa de calidad con el cual nos formemos como científicos y podamos realizar estudios de posgrado significativos.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada (CVU: 921536), vital para cubrir todos los gastos requeridos durante mis estudios de maestría.

Al Programa de Apoyo a Estudiantes de Posgrado (PAEP) por el apoyo económico otorgado para una estancia de investigación con el Dr. Łukasz Kaczmarek en el Departamento de Taxonomía y Ecología Animal de la Universidad Adam Mickiewicz en Poznań, Polonia.

A mi tutora principal, la Maestra en Ciencias Griselda Montiel Parra por sus comentarios, correcciones y consejos que han permitido la realización final de este manuscrito satisfactoriamente.

Al Dr. Claudio Delgadillo Moya por sus detalladas observaciones que enriquecieron el contenido de esta tesis, por el gran apoyo en la determinación de los musgos y las interesantes charlas respecto a los posibles vínculos entre la morfofisiología de los musgos y la presencia o ausencia de tardígrados.

A la Dra. María del Carmen Guzmán Cornejo por sus comentarios que unificaron aspectos del texto y enriquecieron la metodología y la formulación de los objetivos.

Agradecimientos a título personal

A mis padres, Irene y Jorge, a mi hermano Emmanuel, por su permanente apoyo, confianza, interés y sacrificio para salir adelante juntos; por los buenos y malos momentos que hemos compartido y gracias a los cuales hemos y seguiremos creciendo. A mis abuelas, por haber sido los pilares de mi crianza y un gran soporte para mis padres. A mis primas Fanny y Karen por las charlas y las risas que nos distraían a todos de nuestros problemas. A mi cuñada, mis primos, mis tíos y tías por sus buenos deseos y apoyo, aunque no nos frecuentáramos tan seguido.

A la Universidad Nacional Autónoma de México por ser un segundo hogar y por brindarme las oportunidades en las que he aprendido tanto y he conocido a mucha más gente apasionada por las ciencias a lo largo y ancho del país.

A los Doctores Claudio Delgadillo, Óscar Francke, Jorge Jiménez, Tila María Pérez y Fernando Álvarez, miembros del jurado, por el apoyo y los consejos brindados en sus revisiones, que contribuyeron significativamente al presente manuscrito.

A la Dra. Tila María Pérez Ortiz, por permitirme llevar a cabo el presente trabajo en las instalaciones de la Colección Nacional de Ácaros (CNAC) y por el apoyo logístico para el desarrollo de mi tesis.

Al Dr. Łukasz Kaczmarek y a las futuras Doctoras Milena Roszkowska y Pushpalata Kayastha por el amistoso apoyo durante la estancia de investigación que me permitió confirmar las identificaciones de la mayoría de las especies encontradas, así como obtener imágenes de gran calidad con su equipo de microscopía.

A la M. en C. Berenit Mendoza, por su asistencia en el uso del Microscopio Electrónico de Barrido (MEB) y las fotografías resultantes del mismo.

A mi compañero, Daniel López, por su apoyo y sus consejos con la técnica de procesamiento para MEB, además de las gratas pláticas y el intercambio de información sobre nuestro grupo biológico de interés.

A mis demás colegas de la CNAC, CNAN y el Jardín Botánico por su jovialidad que hacía siempre mejor el ambiente de trabajo.

Al profesor Joel Diego Pinto, por transportarme y guiarme en el ascenso a ambos volcanes, además de ser tan amable de prestarme varias prendas térmicas para dichas ocasiones.

A mis veteranos (mas no viejos) amigos: Orel, Nely, Samantha, Rubí, Zory, Angélica, Naye. Por estar y seguir ahí. Aunque muchas veces no hablemos por días, sé sin la menor duda que puedo confiar en ustedes y que cuando volvamos a reunirnos o comunicarnos, será con la misma bromista alegría de siempre... Y pueden imaginarse cómo agradecería natural y coloquialmente a cada uno de ustedes jajaja. Los tkm xD.

A Yuriko Ortega Kohatsu. Querida Yu, que tan pronto te has convertido en una parte tan entrañable de mi vida. Gracias por las charlas tan agradables, los chismes y las antojosas

comparativas entre nuestras gastronomías. Agradezco a los tardis y parcialmente a la pandemia habernos conocido jajaja. No veo la hora en que podamos reunirnos al fin e ir por unos tamalitos, sean peruanos o mexicanos. Abrazos, y hasta entonces :').

A Klaudia Kuzdrowska por ser siempre tan amistosa y alegre, por compartirme más del país que tanto me gustó visitar y al cual espero volver pronto. Será un placer reencontrarnos después y, esperando aprendas pronto el suficiente español para leer esto xD, ¡te mando un fuerte abrazo! También haré mi parte con el polaco :). Do zobaczenia, kochana dziewczyno.

A Leti, por todo su apoyo y compañía a lo largo de esta combi llamada maestría. Por que nos veamos de vuelta en el doctorado, más pronto de lo que imaginamos y que ahora sí me lleves contigo y el equipo de la Dra. a Oaxaca xD.

A mis recientes, pero muy valiosas amistades: Andy, Auda, Dalia, Dani, Deneb, Grizel, Monse, Mariana, Marlen, Roxana. Por el apoyo, los chismes, las risas y las reflexiones que no han faltado desde que las conozco.

A la Dra. Patricia Velez por su amabilidad y curiosidad por los honguitos que me encontré en algunas muestras. A espera de poder colaborar en el futuro para ampliar el conocimiento de las interacciones bióticas entre micromicetos y tardígrados.

A todos los colegas de la Red Latinoamericana de Tardigradología por ser parte de un grupo y un espacio para compartir información sobre los hermosos animalitos que tanto nos apasionan. Especiales gracias por su amistad a Rosana, Dayanna y Gabriel. Esperemos que lo que pasa actualmente sirva para lograr cambios significativos que tanto necesitan nuestras siempre hermandas naciones.

K'u ri gidöhu

Mä gidöhe.

K'ä ri ts'onihu

'Nihi mä ts'onihe.

K'ä ri hmafihu

Ge'tho mä hmafithe.

K'ä ri xönthehu

'Nihi mä xönthehe.

Contenido	
1a. Resumen	1
1b. Abstract	2
2. INTRODUCCIÓN	3
2.1. Filo Tardigrada	3
2.1.1. Morfología.....	3
2.1.2. Filogenia.....	5
2.1.3. Hábitat y Distribución	7
2.2. Las zonas alpinas	8
3. OBJETIVOS	10
4. ANTECEDENTES	11
4.1. Tardígrados en México	11
4.2. Ecología	11
5. METODOLOGÍA	14
5.1. Zonas de Estudio.....	14
5.1.1. Volcán “La Malinche”	14
5.1.2. Volcán “Nevado de Toluca”	17
5.2. Trabajo de campo.....	19
5.3. Procesamiento en laboratorio.....	21
6. RESULTADOS	25
6.1. Musgos.....	25
6.2. Tardígrados	31
6.3. Asociaciones	36
6.4. Descripciones de las especies de tardígrados encontradas	47
6.5. Clave para las especies de tardígrados de las zonas alpinas de los volcanes Nevado de Toluca y La Malinche	166
7. DISCUSIÓN	171
7.1. Musgos.....	171
7.2. Tardígrados	172
7.3. Asociaciones	178
8. CONCLUSIONES	183

9. PERSPECTIVAS A FUTURO	185
10. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	187
11. ANEXO I: REGISTROS MEXICANOS	203
12. ANEXO II: BIBLIOGRAFÍA	207

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Representación esquemática de las principales estructuras cuticulares taxonómicamente relevantes de echiniscidos.....	4
Figura 2. Representación esquemática de las principales estructuras de una garra del orden Parachela.....	4
Figura 3. Representación esquemática de algunos tipos de garras en los tardígrados..	5
Figura 4. Representación esquemática de los componentes del aparato bucofaríngeo de tardígrados del Orden Parachela	7
Figura 5. Representación esquemática de tipos de aparatos bucofaríngeos	8
Figura 6. Sitios de muestreo en temporada de lluvias y secas en la zona alpina del volcán La Malinche, Tlaxcala	20
Figura 7. Sitios de muestreo en temporada de lluvias y secas en la zona alpina en el volcán Nevado de Toluca, Estado de México.....	21
Figura 8. Criterios morfométricos del Orden Apochela.....	22
Figura 9. Criterios morfométricos de la superfamilia Macrobiotioidea	23
Figura 10. Criterios morfométricos para las garras en las superfamilias Hypsibioidea e Isohypsibioidea.	23
Figura 11. Especies de musgos con mayor abundancia y riqueza de tardígrados	43
Figura 12. Hojas de los géneros con mayor abundancia y riqueza de tardígrados.....	44
Figura 13. Secciones de hojas. A, <i>Campylopus albidovirens</i> . B, <i>Bartramia</i> sp.	45
Figura 14. Secciones de hojas. A, <i>Grimmia elongata</i> . B, <i>Grimmia trichophylla</i> . C, <i>Hypnum cupressiforme</i> . D, <i>Racomitrium subsecundum</i>	46
Figura 15. <i>Barbaria</i> cf. <i>madonnae</i>	48
Figura 16. <i>Echiniscus</i> grupo <i>blumi-canadensis</i>	54
Figura 17. <i>Hypechiniscus</i> sp. nov.	57
Figura 18. <i>Pseudechiniscus</i> grupo <i>suillus-facettalis</i>	60
Figura 19. <i>Milnesium</i> sp. nov. (MCF).....	70
Figura 20. <i>Milnesium</i> sp. nov. (MEB).....	71
Figura 21. <i>Calohypsibius</i> cf. <i>ornatus</i>	75
Figura 22. <i>Diphascon pingue</i>	80
Figura 23. <i>Hypsibius</i> cf. <i>exemplaris</i>	84
Figura 24. <i>Adropion</i> aff. <i>onorei</i>	89
Figura 25. <i>Adropion scoticum</i>	92
Figura 26 <i>Guidettion carolae</i>	95
Figura 27. <i>Guidettion prorsirostre</i>	98
Figura 28. <i>Notahypsibius</i> cf. <i>scaber</i>	104
Figura 29. <i>Pilatobius bullatus</i> . (MCF).....	107
Figura 30. <i>Pilatobius bullatus</i> . (MEB).....	108
Figura 31. <i>Pilatobius oculatus</i>	112

Figura 32. <i>Pilatobius</i> sp.	115
Figura 33. <i>Microhypsibius</i> cf. <i>japonicus</i>	118
Figura 34. <i>Grevenius</i> sp.	121
Figura 35. <i>Parhexapodibius</i> cf. <i>bactrianus</i>	124
Figura 36. <i>Ursulinius</i> sp. nov. forma activa	128
Figura 37. <i>Ursulinius</i> sp. nov. en su forma inactiva	129
Figura 38. <i>Macrobiotus</i> cf. <i>hufelandi</i>	132
Figura 39. <i>Macrobiotus</i> aff. <i>hufelandi</i>. (MCF).	136
Figura 40. <i>Macrobiotus</i> aff. <i>hufelandi</i>. (MEB).	137
Figura 41. <i>Mesobiotus coronatus</i>. (MCF).	140
Figura 42. <i>Mesobiotus coronatus</i>. (MEB).	141
Figura 43. <i>Mesobiotus coronatus</i>. Huevo	142
Figura 44. <i>Mesobiotus</i> sp. nov.	146
Figura 45. <i>Mesobiotus</i> aff. <i>pseudoblocki</i>	150
Figura 46. <i>Minibiotus constellatus</i>	153
Figura 47. <i>Minibiotus</i> sp. nov.	157
Figura 48. <i>Crenubiotus</i> cf. <i>crenulatus</i>. (MCF)	162
Figura 49. <i>Crenubiotus</i> cf. <i>crenulatus</i>. (MEB)	163
Figura 50. Huevo de <i>Crenubiotus</i> cf. <i>crenulatus</i>.	164

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Clasificación taxonómica de los musgos recolectados en las zonas alpina y subalpina de los volcanes La Malinche y Nevado de Toluca.....	26
Tabla 2. Especies de musgo recuperadas en las zonas alpinas de los volcanes Nevado de Toluca y La Malinche por sitios de recolecta	28
Tabla 3. Clasificación taxonómica de los tardígrados encontrados en las zonas alpinas de los volcanes La Malinche y Nevado de Toluca	31
Tabla 4. Riqueza y abundancia de las especies de tardígrados presentes por sitio de colecta, temporada y localidad.....	35
Tabla 5. Especies de tardígrados y los musgos en los que se han encontrado.	37
Tabla 6. Muestras de musgo (TARDIS-) ordenadas por abundancia de tardígrados .	41
Tabla 7. Medidas de estructuras morfológicas selectas de <i>Barbaria</i> cf. <i>madonnae</i>	49
Tabla 8. Medidas de estructuras morfológicas selectas de <i>Claxtonia</i> sp. nov.....	52
Tabla 9. Medidas de estructuras morfológicas selectas de <i>Hypechiniscus</i> sp. nov.....	58
Tabla 10. Medidas de estructuras morfológicas selectas de <i>Pseudechiniscus</i> grupo <i>suillus-facettalis</i>	61
Tabla 11. Medidas de estructuras morfológicas selectas de <i>Milnesium</i> cf. <i>reductum</i> ...	63
Tabla 12. Medidas de estructuras morfológicas selectas de <i>Milnesium granulatum</i>	66
Tabla 13. Medidas de estructuras morfológicas selectas de <i>Milnesium</i> sp. nov.	72
Tabla 14. Medidas de estructuras morfológicas selectas de <i>Calohypsibius ornatus</i>	76
Tabla 15. Medidas de estructuras morfológicas selectas de <i>Diphascon pingue</i>	81
Tabla 16. Medidas de estructuras morfológicas selectas de <i>Hypsibius</i> cf. <i>exemplaris</i> ..	85
Tabla 17. Medidas de estructuras morfológicas selectas de <i>Hypsibius convergens</i>	87
Tabla 18. Medidas de estructuras morfológicas selectas de <i>Adropion</i> aff. <i>onorei</i>	90
Tabla 19. Medidas de estructuras morfológicas selectas de <i>Adropion scoticum</i>	93
Tabla 20. Medidas de estructuras morfológicas selectas de <i>Adropion carolae</i>	96
Tabla 21. Medidas de estructuras morfológicas selectas de <i>Adropion prorsirostre</i>	99
Tabla 22. Medidas de estructuras morfológicas selectas de <i>Platicrista</i> sp.....	102
Tabla 23. Medidas de estructuras morfológicas selectas de <i>Notahypsibius</i> cf. <i>scaber</i> ..	105
Tabla 24. Medidas de estructuras morfológicas selectas de <i>Pilatobius bullatus</i>	109
Tabla 25. Medidas de estructuras morfológicas selectas de <i>Pilatobius oculatus</i>	113
Tabla 26. Medidas de estructuras morfológicas selectas de <i>Pilatobius</i> sp.....	116
Tabla 27. Medidas de estructuras morfológicas selectas de <i>Microhypsibius</i> cf. <i>japonicus</i>	119
Tabla 28. Medidas de estructuras morfológicas selectas de <i>Grevenius</i> sp.....	122
Tabla 29. Medidas de estructuras morfológicas selectas de <i>Parhexapodibius</i> cf. <i>bactrianus</i>	125
Tabla 30. Medidas de estructuras morfológicas selectas de <i>Ursulinius</i> sp. nov.....	130

Tabla 31. Medidas de estructuras morfológicas selectas de <i>Macrobotus</i> cf. <i>hufelandi</i>	133
Tabla 32. Medidas de estructuras morfológicas selectas de los huevos de <i>Macrobotus</i> cf. <i>hufelandi</i>	134
Tabla 33. Medidas de estructuras morfológicas selectas de <i>Macrobotus</i> aff. <i>hufelandi</i>	138
Tabla 34. Medidas de estructuras morfológicas selectas de <i>Mesobiotus coronatus</i>	142
Tabla 35. Medidas de estructuras morfológicas selectas de los huevos de <i>Mesobiotus</i> <i>coronatus</i>	143
Tabla 36. Medidas de estructuras morfológicas selectas de los huevos de <i>Mesobiotus</i> <i>montanus</i>	144
Tabla 37. Medidas de estructuras morfológicas selectas de <i>Mesobiotus</i> sp. nov.	147
Tabla 38. Medidas de estructuras morfológicas selectas de los huevos de <i>Mesobiotus</i> sp. nov.....	148
Tabla 39. Medidas de estructuras morfológicas selectas de los huevos de <i>Mesobiotus</i> aff. <i>pseudoblocki</i>	151
Tabla 40. Medidas de estructuras morfológicas selectas de <i>Minibiotus constellatus</i> ..	154
Tabla 41. Medidas de estructuras morfológicas selectas de los huevos de <i>Minibiotus</i> <i>constellatus</i>	155
Tabla 42. Medidas de estructuras morfológicas selectas de <i>Minibiotus</i> sp. nov.	158
Tabla 43. Medidas de estructuras morfológicas selectas de los huevos de <i>Crenubiotus</i> cf. <i>crenulatus</i>	164
Tabla 44. Medidas de estructuras morfológicas selectas de <i>Crenubiotus</i> cf. <i>crenulatus</i>	165
Tabla 45. Lista actualizada de las especies de tardígrados en México	203

1a. Resumen

Los tardígrados (Filo Tardigrada) son micrometazoos que pueden medir desde 50 hasta 1,500 μm , no obstante, el rango común oscila entre 100 y 500 μm . Poseen un cuerpo alargado y dividido en segmentos. Habitan desde sedimento marino, salobre y dulceacuícola, hasta suelo, hojarasca y diversas criptógamas. En México se han registrado 72 especies. Estudios recientes han encontrado tardígrados en musgos y líquenes de las zonas subalpinas del Nevado de Toluca y La Malinche, dos volcanes que superan los 4,000 m s.n.m. y poseen praderas alpinas. En estos ambientes, los musgos presentan un alto grado de endemismo, por lo que resulta interesante evaluar si las especies de tardígrados tienen patrones similares. En el presente trabajo se da a conocer la riqueza de tardígrados en musgos alpinos de esos dos volcanes. Se recolectaron musgos durante la temporada de lluvias (un sitio) y de secas (en tres altitudes) en cada volcán. A partir de lo anterior se determinaron 42 especies y dos variedades de musgos. De estas, 11 son nuevos registros para la zona alpina del Nevado de Toluca, 19 para la de La Malinche, una para ambos volcanes y 13 para todas las zonas alpinas mexicanas. *Aligrimmia peruviana* es un nuevo registro para México que amplía considerablemente su distribución, conociéndose solo en Perú y Argentina. En cuanto a los tardígrados, se identificaron 36 especies pertenecientes a 22 géneros, 10 familias, tres órdenes y dos clases. Se proporciona una clave dicotómica para su identificación. Del total de especies encontradas, solo *Adropion scoticum*, *A. aff. onorei*, *Calohypsibius cf. ornatus*, *Crenubiotus cf. crenulatus*, *Milnesium sp. nov.* y *Pilatobius oculatus* se presentaron en ambos volcanes. En La Malinche se encontró una mayor riqueza de especies, con 11 especies durante la temporada de lluvias y hasta 18 durante la de secas. En contraste, en el Nevado de Toluca la riqueza alcanzó 11 y cuatro especies en las respectivas temporadas. Los taxones *Adropion aff. onorei.*, *Barbaria cf. madonnae*, *Calohypsibius sp.*, *Crenubiotus cf. crenulatus*, *Echiniscus* grupo *blumi-canadensis*, *Guidettion prorsirostre*, *Grevenius sp.*, *Hypsibius cf. exemplaris*, *Mesobiotus aff. pseudoblocki*, *M. montanus*, *Microhypsibius japonicus*, *Milnesium granulatum*, *M. cf. reductum*, *Minibiotus constellatus*, *Notahypsibius cf. scaber*, *Parhexapodibius cf. bactrianus*, *Pilatobius bullatus*, *P. oculatus*, *P. sp.* y *Platicrista sp.* representan nuevos registros para México. Adicionalmente, se hallaron siete especies nuevas para la ciencia de los géneros *Claxtonia*, *Hypechiniscus*, *Mesobiotus*, *Milnesium*, *Minibiotus* (dos especies) y *Ursulinius*. A pesar de que no se observaron asociaciones especie-específicas entre tardígrados y musgos, algunas características estructurales en los musgos parecen vincularse a una mayor abundancia y riqueza de tardígrados. La complejidad arquitectónica, la presencia de células alares y la abundancia de rizoides favorecen la retención de humedad en espacios capilares; la forma de crecimiento tiene un impacto en el secado gradual y en la protección contra radiación solar directa; además el ancho y el grosor de las hojas podrían repercutir en los hábitos alimenticios de los tardígrados.

1b. Abstract

Tardigrades (Phylum Tardigrada) are micrometazoans about 50 to 1500 μm in length, although 100 to 500 μm is a common range. They have an elongated body divided into segments. They inhabit marine, brackish and freshwater sediments, soil, leaf litter, and various cryptogamous plants. In Mexico 72 species have been recorded. Recent studies have found tardigrades in mosses and lichens in the subalpine areas of Nevado de Toluca and La Malinche, two volcanoes that reach altitudes above 4,000 m a.s.l. and present alpine grasslands. High levels of moss endemism have been recognized from this environment; therefore, it would be interesting to determine whether the species of tardigrades follow similar patterns. This work aimed to know the tardigrade richness in alpine mosses of these two volcanoes. Mosses were collected during the rainy season (one site) and dry season (at three elevations) on each volcano. Forty-two species and two varieties of mosses were recognized. Of these, 11 are new records for the alpine zone of Nevado de Toluca, 19 for La Malinche, one for both volcanoes, and 13 for all Mexican alpine zones. *Aligrimmia peruviana* is a new record for Mexico that considerably expands its previously known distribution in Peru and Argentina. Regarding tardigrades, 36 species belonging to 22 genera, 10 families, three orders, and two classes were identified. A dichotomous key for their identification is provided. Only *Adropion scoticum*, *A. aff. onorei*, *Calohypsibius cf. ornatus*, *Crenubiotus cf. crenulatus*, *Milnesium* sp. nov., and *Pilatobius oculatus* occurred in both volcanoes. La Malinche is richer in species diversity with 11 species during the rainy season and up to 18 species during the dry season; in contrast, Nevado de Toluca reached 11 and four species in the respective seasons. *Adropion* aff. *onorei*, *Barbaria cf. madonnae*, *Calohypsibius* sp., *Crenubiotus cf. crenulatus*, *Echiniscus* group *blumi-canadensis*, *Guidettion prorsirostre*, *Grevenius* sp., *Hypsibius cf. exemplaris*, *Mesobiotus* aff. *pseudoblocki*, *M. montanus*, *Microhypsibius japonicus*, *Milnesium granulatum*, *M. cf. reductum*, *Minibiotus constellatus*, *Notahypsibius cf. scaber*, *Parhexapodibius cf. bactrianus*, *Pilatobius bullatus*, *P. oculatus*, *P. sp.*, and *Platicrista* sp. are new records for Mexico. Additionally, seven species new to science in the genera *Claxtonia*, *Hypechiniscus*, *Mesobiotus*, *Milnesium*, *Minibiotus* (two species), and *Ursulinius* were found. Although no species-specific associations between tardigrades and mosses were observed, some structural features in mosses seemed linked to a higher abundance and richness of tardigrades. The architectural complexity, the presence of alar cells and rhizoid abundance are advantages for the retention of humidity in capillary spaces; moss growth impacts on gradual drying and protection against direct solar radiation; leaf breadth and thickness could affect the feeding habits of tardigrades.

2. INTRODUCCIÓN

2.1. Filo Tardigrada

2.1.1. Morfología

Los tardígrados son micrometazoos que miden desde 50 hasta 1500 μm , poseen un cuerpo alargado, aproximadamente cilíndrico, convexo en la parte dorsal y plano en la parte ventral, dividido en cinco segmentos: uno cefálico y cuatro con un par de patas cada uno (Kinchin, 1994). Tienen una cutícula quitinosa que cubre toda la superficie del cuerpo, es permeable al agua y contribuye a que su evaporación sea más lenta, dando más tiempo al tardígrado para prepararse y entrar en anhidrobiosis. La cutícula está compuesta por tres capas: epicutícula (formada por una monocapa de células epidérmicas y limitada por su membrana basal que es una capa de matriz extracelular de sostén), intracutícula (no está presente en todas las especies y varía en composición) y procutícula que contiene quitina (Greven y Greven, 1987).

La morfología de la cutícula es variada y tiene gran valor taxonómico. Por ejemplo, en la Clase Eutardigrada, las cutículas pueden ser lisas, granuladas, verrucosas (cada una de las “verrugas” recibe el nombre de gibosidad), con tubérculos, pliegues cuticulares (que le dan al cuerpo aspecto de estar segmentado), poros de diversos tamaños y formas, pseudoplacas, depresiones, estrías y proyecciones. En la Clase Heterotardigrada es frecuente que la cutícula presente placas, principalmente en los representantes de la familia Echiniscidae (Orden Echiniscoidea), que poseen placas dorsales en la mayoría de las especies (**Figura 1**); la cantidad y división de estas es de importancia taxonómica para varios géneros (Nelson *et al.*, 2009), así como la escultura de la cutícula (presencia de poros, pseudoporos, estrías, pilares), el tipo y configuración de apéndices troncales y la presencia y organización de las placas ventrales (Gąsiorek *et al.*, 2019a).

El tamaño, número, forma y disposición de las garras presentes en casi todos los tardígrados al final de los apéndices, son relevantes taxonómicamente (**Figura 3**). Los heterotardígrados adultos de la familia Echiniscidae tienen cuatro garras separadas en cada pata, de las cuales las dos internas tienen un gancho en la base, mientras que los individuos juveniles tienen solo dos garras que siempre poseen un gancho en su base (Ramazzotti y Maucci, 1983; Beasley, 1995). Por otro lado, los eutardígrados suelen tener dos garras dobles, denominadas diplogarras, en cada pata. Cada diplogarra consta de una rama principal, con una, dos o ninguna punta accesoria y una rama secundaria sin puntas accesorias. Estas ramas se unen mediante un tramo común que puede estar delimitado por un septo transversal. Finalmente, en la base de las diplogarras puede aparecer una lúnula, una pseudolúnula o un ensanchamiento cuyos márgenes pueden ser lisos, crenados o dentados (Pilato y Binda, 2010; **Figura 2**).

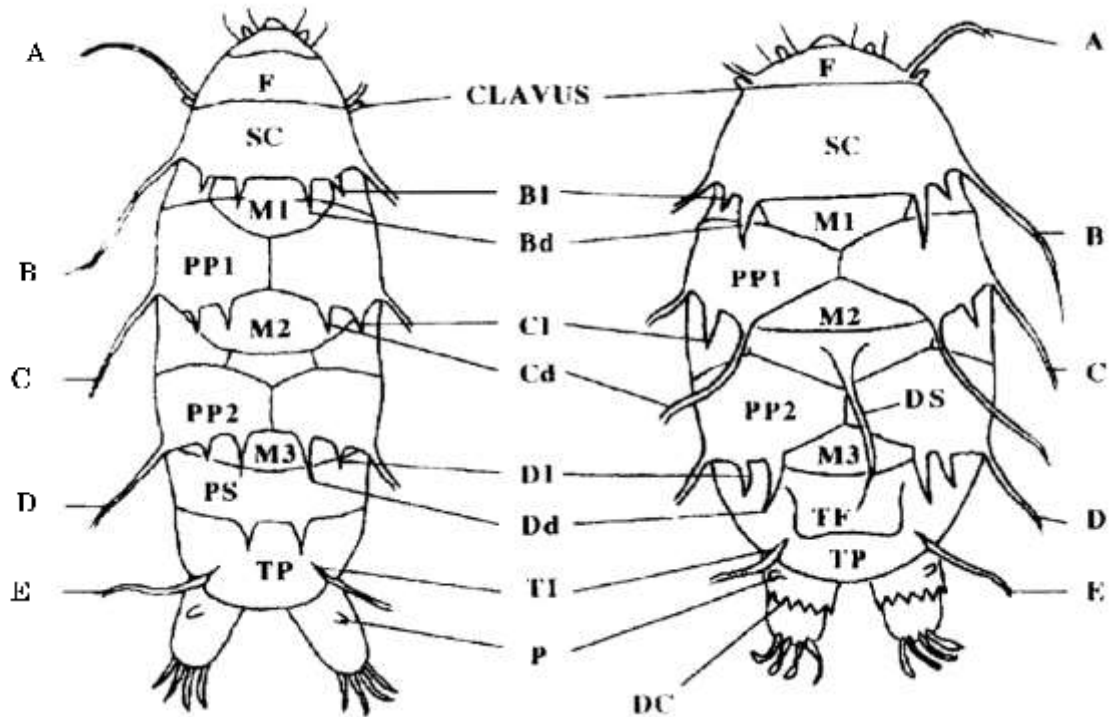


Figura 1. Representación esquemática de las principales estructuras cuticulares taxonómicamente relevantes de echiniscidos. Tipo *Pseudechiniscus* (izquierda) y tipo *Echiniscus* (derecha). A-E, cirros; F, placa frontal/cefálica; SC, placa escapular; M1-3, placas mediales 1-3; PP1-2, placas pareadas 1-2; PS, placa pseudosegmental; TP, placa terminal; TF, faceta terminal; TI, dentición terminal (ahora llamado muesca o incisión); P, papila; DC, collar dentado; BI, CI y DI, espinas laterales B, C y D; Bd, Cd y Dd, espinas dorsolaterales B, C y D. Las espinas también pueden ser filamentosas (como en Cd de *Echiniscus*). M1-3 pueden estar divididas. El cirro o espina dorsal media (DS) solo se presenta en el género *Hypechiniscus*. El cirro A siempre está presente. Tomado de Kinchin, 1994.

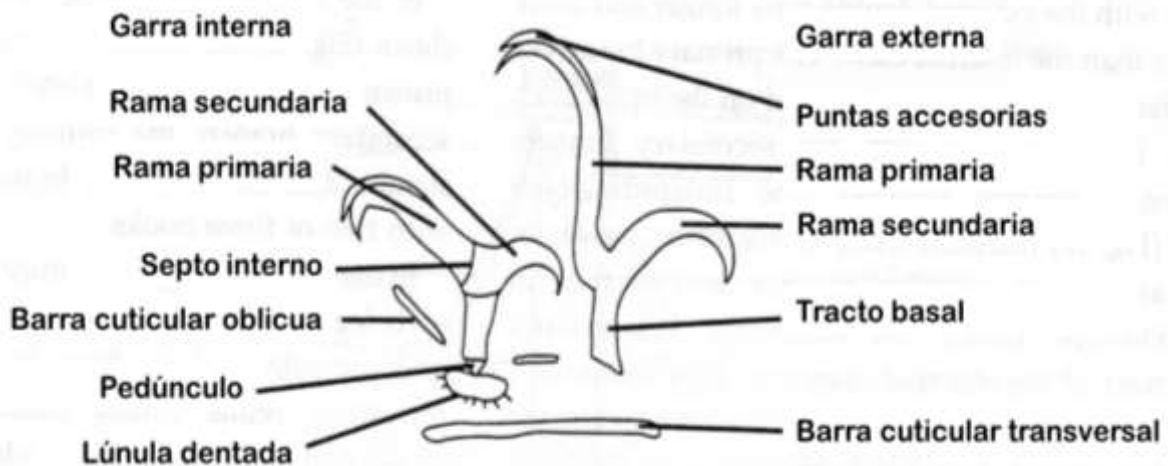


Figura 2. Representación esquemática de las principales estructuras de una garra del orden Parachela. Modificado de Nelson y Marley, 2000.

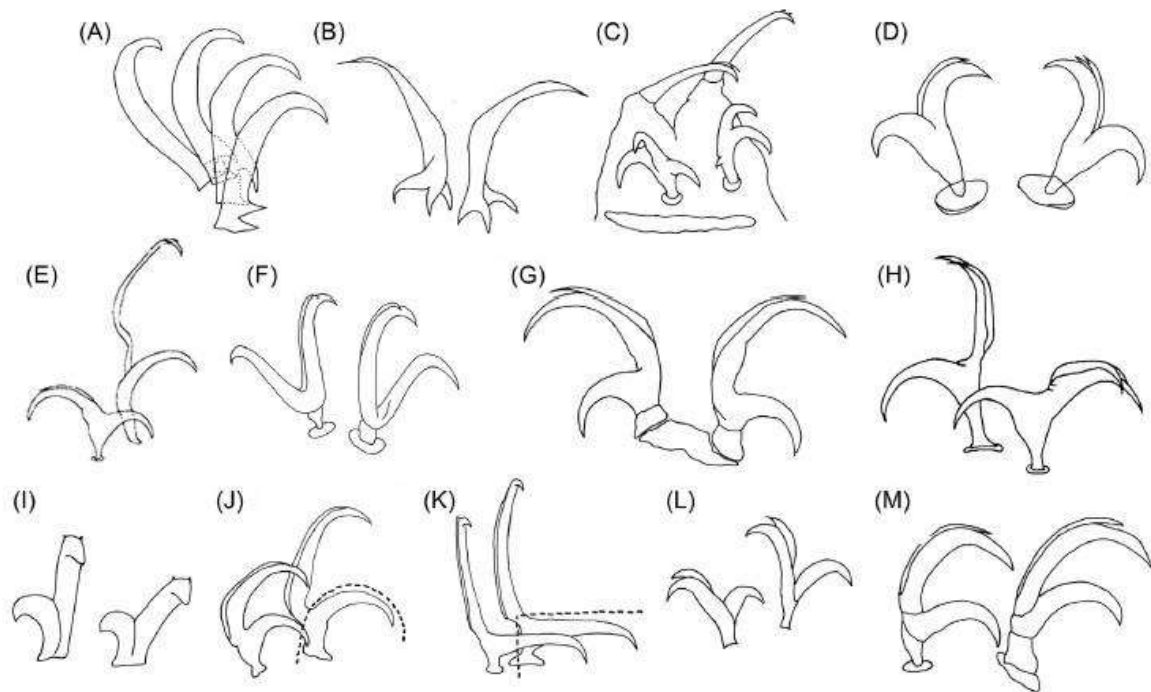


Figura 3. Representación esquemática de algunos tipos de garras en los tardígrados. **A-B. Heterotardigrada:** A. *Echiniscus*; B. *Carphania*. **C-M. Eutardigrada:** C. *Milnesium*; D. *Macrobiotus*; E. *Ramajendas*; F. *Murrayon*; G. *Dactylobiotus*; H. *Thulinius*; I. *Calohypsibius*; J. *Hypsibius*; K. *Isohypsibius*; L. *Microhypsibius*; M. *Bertolanius*. Tomado de Nelson *et al.*, 2015.

Otro carácter esencial en la taxonomía de los tardígrados es el aparato bucofaríngeo, conformado por una apertura bucal que puede presentar lamelas, papilas o un velo peribucal. Justo por debajo de la boca se presenta de una a cuatro bandas de dientes. El tubo bucal puede variar de largo y grosor, así como presentar en algunos casos una estructura de reforzamiento llamada lámina ventral. En el Orden Parachela, posterior al tubo bucal se encuentran estructuras calcáreas llamadas placoides, cuyo orden, tamaño y número son de gran relevancia taxonómica (Pilato y Binda, 2010; Nelson *et al.*, 2015). Existen múltiples variantes de este órgano que, en conjunto con las garras, ayudan al reconocimiento de los géneros o familias (**Figura 4** y **Figura 5**).

2.1.2. Filogenia

El Filo Tardigrada se ha incluido dentro del superfilo Ecdysozoa y casi 1,500 especies de tardígrados han sido descritas, pero se ha estimado que el número total se acerca a las 10,000 especies existentes. No obstante, a pesar de que la sistemática de los tardígrados se ha estudiado desde el siglo XIX y muchos enigmas se han desentramado en las últimas décadas gracias a la implementación de la filogenética molecular y la taxonomía integrativa, las relaciones evolutivas dentro del Filo están lejos de ser entendidas adecuadamente (Michalik y Michalczyk, 2021). Incluso la existencia de una clase, Mesotardigrada, es discutida y dudosa, ya que el material tipo se dice perdido por un terremoto y nunca se han

vuelto a encontrar ejemplares con las características de dicha clase (Grothman *et al.*, 2017; Suzuki *et al.*, 2017).

Existen dos hipótesis filogenéticas sobre el grupo, la más aceptada los agrupa con Onychophora y Arthropoda para formar el clado Panarthropoda y es soportada por evidencia de marcadores moleculares (Rota-Stabelli *et al.*, 2013), genomas (Campbell *et al.*, 2011) y morfología comparada del sistema nervioso (Mayer *et al.*, 2013; Smith *et al.*, 2017). La otra hipótesis relaciona a los tardígrados con Nematoda y el clado Cycloneuralia, con evidencia genómicas (Hejnol *et al.*, 2009; Laumer *et al.*, 2015; Yoshida *et al.*, 2017), transcriptómica (Borner *et al.*, 2014) y genes de respuesta inmune (Mapalo *et al.*, 2020). Incluso se han demostrado inconsistencias que decantan hacia una u otra hipótesis dependiendo de las condiciones analíticas (Giribet y Edgecombe, 2017; Laumer *et al.*, 2019).

A pesar del creciente interés en el grupo, la diversidad de tardígrados no está reflejada en los datos moleculares disponibles (Bertolani *et al.*, 2014). Esta escasez de información ha dado lugar a algunas agrupaciones taxonómicas poco claras (Jørgensen *et al.*, 2018; Guil *et al.*, 2019). Ejemplo de ello es el género *Milnesium*, en el que se detectó incongruencia entre los caracteres morfológicos y la evidencia molecular de una reconstrucción filogenética, ya que los agrupamientos se formaron más por afinidad geográfica que morfológica, sugiriendo múltiples eventos de convergencia y una dispersión limitada en algunas especies del género (Morek y Michalczyk, 2020).

Por otra parte, hay grupos muy complejos que comienzan a resolverse satisfactoriamente, como el grupo *arctomys* del género *Echiniscus*, que fue dividido en múltiples géneros, no obstante, los autores indican que aún restan muchas especies del grupo y muchos otros grupos de especies dentro del género que se deben estudiar y resolver para hacer de *Echiniscus*, y los géneros que de este resulten, clados monofilético (Gąsiorek *et al.*, 2018b, 2019a). Quizá uno de los grupos mejor resueltos y por ende más estudiados es el grupo *hufelandi* del género *Macrobotus* (Kaczmarek y Michalczyk, 2017), el cual presenta una gran uniformidad morfológica, por lo que es indispensable incluir datos moleculares en la delimitación de nuevas especies, sin embargo, también se discute que haya morfologías indistinguibles en linajes considerablemente separados de la filogenia (Kuzdrowska *et al.*, 2021), lo que podría sugerir convergencia.

Otro enfoque con gran potencial para incrementar el conocimiento y los datos moleculares del Filo Tardigrada es la metagenómica, ya que ha demostrado que puede disminuir los problemas típicamente asociados a la identificación morfológica, como son la demanda de tiempo, el nivel de resolución taxonómica o la etapa de desarrollo, facilitando estudios más extensivos como los ecológicos a gran escala. La dificultad de estos estudios radica en la escasez e incluso la incoherencia de las bases de datos de referencia (Topstad *et al.*, 2021). No obstante, una vez depuradas estas bases, la metagenómica podría incluso ayudar a caracterizar de una manera más profunda y rápida la estructura de las comunidades enteras en las que se desarrollan los tardígrados (Arakawa, 2020).

2.1.3. Hábitat y Distribución

Los tardígrados habitan en diversos ambientes desde sedimento marino, salobre y dulceacuícola, hasta suelo, hojarasca y en muchas criptógamas (Michalczyk, 2012). Los microhábitats mejor estudiados son los musgos. Sin embargo, la presencia de tardígrados en musgos de las altitudes superiores a los 4,000 m s.n.m. en las regiones intertropicales ha sido escasamente documentada; solo existen algunos registros en Kenia y Uganda en África (McInnes *et al.*, 2017), y en Colombia y Venezuela en América (Kaczmarek *et al.*, 2015).

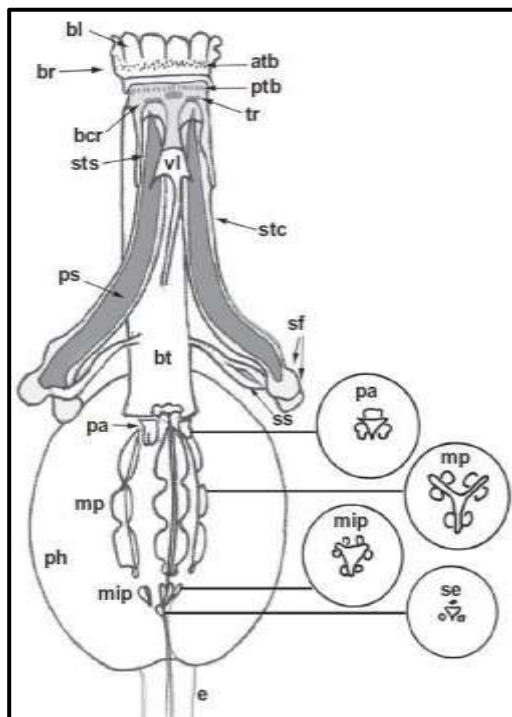


Figura 4. Representación esquemática de los componentes del aparato bucofaríngeo de tardígrados del Orden Parachela. Atb=banda anterior de dientes; bcr=corona bucal; bl=lamelas peribucales; br=anillo bucal; bt=tubo bucal; e=esófago; mip=microplacoide; mp=macroplacoide; pa=apófisis faríngea; ph=faringe; ptb=banda posterior de dientes; ps=estiletes; se=séptulo; sf=furca de los estiletes; ss=soporte de los estiletes; sts=vaina de los estiletes; tr=crestas transversales; vl=lámina ventral. Tomado de Nelson *et al.*, 2015.

En ambientes adversos, los tardígrados han sido estudiados en diferentes aspectos, desde su taxonomía y ecología (Zawierucha *et al.*, 2015a, 2015b), hasta la búsqueda de potenciales biotecnológicos y estrategias fisiológicas para resistir este tipo de hábitats (Newsham *et al.*, 2006; Tsujimoto *et al.*, 2016); se sabe que están mejor adaptados a la radiación ultravioleta o la congelación, por lo cual, son buenos modelos para estudios en astrobiología (Zawierucha *et al.*, 2017).

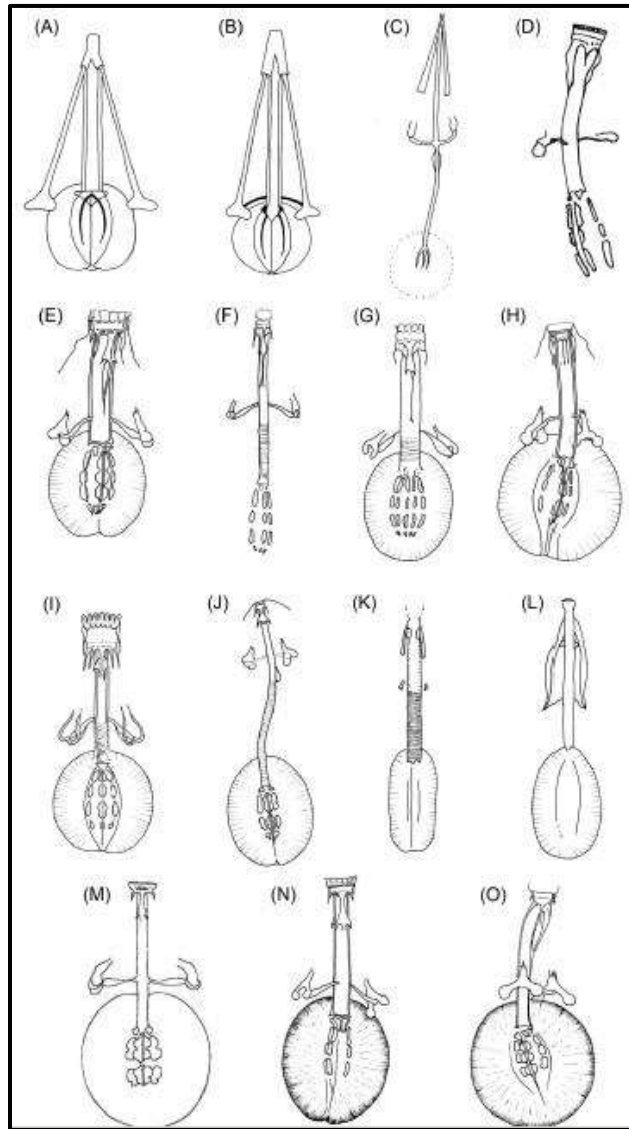


Figura 5. Representación esquemática de tipos de aparatos bucofaríngeos: **A-C, Heterotardigrados:** A, *Echiniscus*; B, *Pseudechiniscus*; C, *Carphania*. **D-L, Eutardigrada:** D, *Pseudobiotus*; E, *Mesobiotus*; F, *Biserovus*; G, *Insuetifurca*; H, *Isohypsibius*; I, *Eohypsibius*; J, *Pilatobius*; K, *Astatumen*; L, *Parascon*; M, *Ramajendas*; N, *Thulinus*; O, *Doryphoribius*. Modificado de Nelson *et al.*, 2015.

2.2. Las zonas alpinas

Los ecosistemas alpinos abarcan solo un 3% de la superficie terrestre (Körner, 2003). En México se encuentra aún más restringido, pues se estima que menos del 0.0001% del país está cubierto por vegetación alpina (Steinman *et al.*, 2017). Delgadillo y Cárdenas (1990) mencionan que existen alrededor de 11 zonas alpinas en nuestro país, y que estas se localizan en su mayoría, a lo largo de la Faja Volcánica Trans-Mexicana. Si bien el límite inferior de las zonas alpinas está representado por la línea de bosque, su posición es variable (Beaman, 1962), ubicándose en el centro de nuestro país en torno a los 3,900 m.s.n.m. Así mismo, se ha sugerido que los componentes vegetales típicos de las zonas alpinas también pueden encontrarse por debajo de los límites altitudinales hasta ahora reconocidos (McDonald,

2013). Además, se ha demostrado que en estos ambientes hay más taxones compartidos con la flora de América Central y del Sur que con aquella de Norteamérica (Steinmann *et al.*, 2021).

En las zonas alpinas la elevada radiación, la fluctuación de la temperatura, algunos factores edáficos (p. ej. el bajo contenido de nitrógeno orgánico), la precipitación, presión atmosférica, el nulo crecimiento arbóreo, etc., son presiones selectivas importantes que restringen la presencia a vegetación especializada (Nagy y Grabherr, 2009), reduciendo la competencia para plantas como los musgos.

Alrededor del 17% de los musgos en las zonas alpinas mexicanas son especies restringidas (Delgadillo-Moya, 1987). Sin embargo, además de los factores ambientales extremos, no existe evidencia directa de otras causas que expliquen el alto nivel de endemismo en la flora alpina; ya que muchas de las zonas alpinas de México son geológicamente recientes, los productos de la especiación en estos lugares no han tenido oportunidad de dispersarse y por ello las especies endémicas mantienen áreas de distribución comparativamente pequeñas (Delgadillo-Moya, 2014).

3. OBJETIVOS

General

Conocer la riqueza específica de tardígrados asociados a musgos alpinos de los volcanes La Malinche y Nevado de Toluca.

Particulares

Determinar morfológicamente las especies de tardígrados y musgos presentes en la zona alpina de La Malinche y el Nevado de Toluca.

Comparar la riqueza específica de tardígrados presentes en musgos alpinos de La Malinche y del Nevado de Toluca.

Elaborar diagnosis y una clave de determinación taxonómica para las especies de tardígrados halladas en ambas localidades.

4. ANTECEDENTES

4.1. Tardígrados en México

La primera contribución al conocimiento de los tardígrados de México fue la de Heinis (1911), a partir de este se han publicado 17 trabajos más que han aportado datos de la diversidad específica de este grupo. De estas publicaciones se recopila un total de 72 especies para el país (**11. ANEXO I**), de las cuales 18 requieren confirmación (Kaczmarek *et al.*, 2014). Solo dos especies son dulceacuícolas (Moreno-Talamantes *et al.*, 2015) y siete marinas (Pérez-Pech *et al.*, 2020a, 2020b; Anguas-Escalante *et al.*, 2020). El resto de las especies registradas para el país provienen de muestras de criptógamas. Hasta la fecha no hay registros de especies edáficas dentro del territorio mexicano.

Los registros a mayor altitud en México han sido recolectados a 4,500 m s.n.m. en muestras de musgo sobre rocas y suelo del volcán Iztaccíhuatl (Dueñas-Cedillo *et al.*, 2020). También se han hallado tardígrados en otros dos volcanes que alcanzan altitudes superiores a los 4,000 m s.n.m. y presentan praderas alpinas: La Malinche o Matlalcuéyatl localizado entre los estados de Puebla y Tlaxcala, y el Nevado de Toluca o Xinantécatl, ubicado en el Estado de México (SEMARNAT, 2014; 2016). Sin embargo, en ambos sitios se estudiaron a tardígrados por debajo de la línea de bosque. Romero-Mendoza (2018) en el Nevado de Toluca a 3,900 m s.n.m., registró en muestras de musgo y líquen las especies *Claxtonia* sp., *Mesobiotus* sp., *Milnesium* cf. *quadrifidum*, *Milnesium granulatum*, *Minibiotus* sp., y *Pilatobius* cf. *nodulosus*. López-Sandoval (2019) estudió los tardígrados asociados a musgos en un gradiente altitudinal que no sobrepasó los 3,600 m s.n.m. en La Malinche, Tlaxcala y registró 23 especies pertenecientes a 14 géneros de seis familias.

Ya que 20 de las 32 especies de musgos que hasta ahora han sido registradas en la zona alpina de La Malinche también se presentan en el Nevado de Toluca (Delgadillo-Moya, 1987), resulta de interés evaluar si hay especies igualmente compartidas de tardígrados y si sus asociaciones con los musgos de cada volcán son similares.

4.2. Ecología

Los factores ecológicos que determinan la distribución de tardígrados terrestres solo han sido ocasionalmente estudiados; en la mayor parte de los trabajos se indica que el factor que determina la distribución de los tardígrados es la altitud, mientras que el segundo elemento importante parece ser el nivel de perturbación del hábitat (Nichols *et al.*, 2001; Romano *et al.*, 2001; Johansson *et al.*, 2011; Kaczmarek *et al.*, 2011a; Meyer *et al.*, 2013). Sin embargo, algunos trabajos (Dastyh, 1987, 1988; Zawierucha *et al.*, 2015b) indican que hay correlaciones débiles entre la distribución de tardígrados y el tipo de briofitas, el tipo de ambiente (diferentes tipos de bosques, praderas, suelos, etc.) o el tipo de sustrato.

Nelson (1973, 1975) no encontró especificidad entre 21 especies de tardígrados con 25 de briofitas en la Montaña Roan de Tennessee y Carolina del Norte. Así mismo, Hunter

(1977) en el condado de Montgomery y Romano *et al.* (2001) en Alabama, Estados Unidos tampoco encontraron alguna dependencia de los tardígrados por musgos en sus respectivas colecciones.

Hoschitz (2003), estudió los nemátodos asociados al musgo *Schistidium grande* (= *Schistidium apocarpum* (Hedw.) Brunch & Schimp.) en la cumbre de la montaña Dachstein en los Alpes Austriacos; registró la presencia de los géneros de tardígrados *Milnesium*, *Echiniscus* e *Hypsibius* en el mismo musgo. No obstante, menciona que puede haber un sesgo debido a que el método de extracción fue enfocado a nemátodos.

Meyer (2006) realizó una comparación entre sustratos en Florida, Estados Unidos, observando hepáticas, musgos, líquenes foliosos e incluso helechos. Encontró 20 especies de tardígrados en 47 especies de criptógamas; solo se presentaron asociaciones significativas con musgos o líquenes foliosos, pero no directamente con alguna especie. El autor no ofrece información sobre los otros sustratos.

Meyer y Hinton (2007) revisaron los patrones de los tardígrados neárticos (Groenlandia, Canadá, Estados Unidos continental y el norte de México). Encontraron que un tercio de las especies ocurrieron tanto en criptógamas (líquenes y briofitas), como en suelo y hojarasca. Dieciocho especies fueron exclusivas de briofitas, mientras que algunas se hallaron solamente en suelo u hojarasca. Es probable que las briofitas ofrezcan un mejor microambiente, pero se requiere de mayor evidencia para aseverarlo.

Guil *et al.* (2009) hallaron patrones de dependencia por sustrato: en la hojarasca obtuvo alta riqueza específica pero baja abundancia; en los musgos y líquenes en rocas presentaron valores medios de riqueza y altos de abundancia y aquellos que estuvieron sobre cortezas mostraron valores bajos en ambos parámetros. Guil y Sánchez-Moreno (2013) determinaron la diversidad de tardígrados terrestres usando cuatro descriptores: riqueza específica, abundancia, índices de diversidad (Shannon-Wiener y Simpson) y un índice trófico. Sus resultados mostraron que la abundancia de las especies dependía del tipo de árbol (perenne, deciduo o mixto) y su división (Magnoliophyta, Pinophyta o mixto); mientras que los patrones de diversidad estaban relacionados con el tipo de hoja (bajo una clasificación artificial: de conífera, ancha, xerófila, pasto y mixta). En las hojas anchas fue donde se registraron los valores más elevados de riqueza y diversidad (Shannon-Wiener, Simpson y grupos tróficos), además de que los grupos tróficos también presentaban diferencias respecto a la forma de las hojas. Particularmente, se observaron cambios en la abundancia de carnívoros, herbívoros y microbívoros según esos tipos de hoja. El grupo de los microbívoros se refiere a microfauna que se alimenta de organismos vivos de dimensiones peculiarmente pequeñas, principalmente bacterias y hongos (Coleman, 1996).

Por último, Zawierucha *et al.* (2015b) reportan una mayor diversidad de tardígrados en líquenes y una mayor abundancia en musgos. Romero-Mendoza (2018) por el contrario, menciona una mayor diversidad y abundancia en líquenes que en musgos. En contraste,

Bartels y Nelson (2006) utilizaron estimadores de diversidad de especies, prediciendo un número más bajo en los líquenes que en los musgos del parque nacional Great Smoky Mountains en Estados Unidos.

5. METODOLOGÍA

5.1. Zonas de Estudio

Las áreas de estudio pertenecen a la Zona de Transición Mexicana, lugar reconocido por su mezcla de biotas que llega a tal complejidad que incluye no solo taxones de las regiones Neártica y Neotropical (Morrone, 2005; 2020), sino también biota autóctona endémica con patrones muy similares entre flora, meso y megafauna (Villaseñor *et al.*, 2020). Sin embargo, esta zona ha sido pobremente estudiada en cuanto a microinvertebrados.

5.1.1. Volcán “La Malinche”

El Parque Nacional La Montaña Malinche o Matlalcuéyatl se ubica en la zona central oriente de México, formando parte de la cordillera neovolcánica. La estructura volcánica abarca poco más de 25 km de diámetro y se eleva aproximadamente de los 2,300 a los 4,461 m s.n.m. Se localiza entre los 19°06'04'' y 19°20'06'' N y los 97°55'41'' y 98°10'52'' W (Wong-González y Villers-Ruiz, 2007). Es la quinta montaña más alta de México, así como el onceavo Parque Nacional con mayor extensión en el país, comprendiendo una superficie total de 46,112.24 hectáreas. Queda comprendido en los territorios de los estados de Tlaxcala y Puebla, donde el número de municipios de ambas entidades muestran la siguiente distribución: en el estado de Tlaxcala, ejercen su jurisdicción un total de 12 municipios; para el estado de Puebla la poligonal del Área Natural Protegida abarca cuatro municipios (SEMARNAT, 2014).

Geología

La Malinche, por el periodo de formación, es considerada como una de las primeras montañas que conformaron la cordillera neovolcánica (SEMARNAT, 2014). Sobre la cima se encuentran rocas ígneas extrusivas, de tipo andesitas y sobre sus faldas predominan rocas sedimentarias como brecha sedimentaria; además se encuentran tobas y cenizas volcánicas del Cuaternario, así como aluviones y domos volcánicos. Los sedimentos del Holoceno se encuentran distribuidos al pie de la ladera y fueron descargados en cantidades considerables de material arenoso y gravoso (Calzada y Carrillo-Chávez, 2007). Se considera que su última erupción, constituida principalmente por ceniza y pequeños flujos piroclásticos, tuvo lugar hace alrededor de 3,100 años (Castro-Govea y Siebe, 2007).

Suelo

Los suelos existentes en el volcán se originaron a partir de las erupciones efectuadas por los cráteres satélites durante el Pleistoceno y Holoceno, que aportaron el material para la actual formación de la capa edáfica superior (Heine y Heide-Weise, 1973). Predominan el tipo de suelo Regosol, seguido del Fluvisol, el Cambisol y ocupando una menor extensión se encuentran el Litosol, el Feozem y el Luvisol (SEMARNAT, 2014).

Clima

Los principales tipos de clima según la clasificación de Enriqueta García (2004) son: **C(w1) (w)**: clima templado subhúmedo con lluvias en verano. De acuerdo al gradiente altitudinal, entre los 2,000 y 2,500 m s.n.m., el clima es templado semiárido con lluvias en verano y con menos de 51 mm de precipitación en invierno; precipitación media anual entre 600 y 800 mm; la temperatura media anual oscila entre 14 y 16° C; los vientos dominantes son del sureste durante el otoño e invierno, y del noroeste en primavera y verano (contra alisios y alisios, respectivamente) en la zona. Este tipo de clima se localiza en la mayor parte de los municipios de Huamantla e Ixtenco. A esta misma altitud, pero en la parte noreste de la montaña, se tiene un clima templado subhúmedo, el más húmedo de los subhúmedos, en donde se localizan los municipios de Teolocho, Miguel Hidalgo, la Magdalena Tlaltelulco, Santa Ana Chiautempan, San Francisco Tetlanohcan, Contla de Juan Cuamatzi y Santa Cruz Tlaxcala. La temperatura media anual oscila entre 12 y 16° C; los meses más calurosos se tienen entre marzo y junio; la precipitación media anual oscila entre 800 y 1,000 mm; los meses más lluviosos se dan entre mayo y septiembre; la dirección de los vientos generalmente de norte a sur (Villers-Ruiz *et al.*, 2006).

De los 2,500 a 3,000 m s.n.m., predomina el clima templado subhúmedo en donde se localizan los municipios: José María Morelos (Mazatecochco), San Pablo del Monte, Trinidad Sánchez Santos (Zitlaltepec), Tzompantepec, Acajete, Amozoc, de Mota, Tepatlaxco de Hidalgo y Puebla; la temperatura media anual varía entre 10 y 16° C, siendo los meses de marzo o julio los más calurosos; la precipitación media anual oscila entre 700 y 1,000 mm; los meses más lluviosos son de mayo a octubre y con un rango de frecuencia de heladas que va de 40 a 60 días, sobre todo en invierno (Fernández y López-Domínguez, 2005).

El clima semifrío subhúmedo con lluvias en verano **C € (w2) (w)** predomina entre los 3,000 y 3,500 m s.n.m., con menos del 5 % de precipitación invernal; con una temperatura media anual entre 6 y 8° C, una precipitación media anual entre 800 y 1,000 mm, con 100 y 120 días con heladas moderadas y fuertes, sobre todo en invierno; se localiza en los extremos de los municipios cuyo territorio incluye las laderas más altas y la cima del volcán Malinche, tales como Teolocho, Chiautempan, Huamantla, Contla de Juan Cuamatzi, Zitlaltepec de Trinidad Sánchez Santos, Tepatlaxco de Hidalgo, Acajete y Puebla (SEMARNAT, 2014).

El clima frío **E (T) H**, se presenta de los 3,500 a 4,000 m s.n.m. de altitud, con temperaturas que oscilan entre los 4 y 6° C, excepto en los meses de invierno cuando alcanza temperaturas bajo cero con la presencia de nieve. La precipitación media anual tiene un rango de 1,000 a 1,200 mm. Se presentan 195-360 días con heladas; los vientos dominantes provienen del noreste y escasamente del suroeste (Arriaga *et al.*, 2000).

Hidrología

Las condiciones del suelo y subsuelo, así como las fuertes pendientes, dan lugar a un drenaje muy rápido, registrándose principalmente corrientes temporales. Debido al fuerte escurrimiento, son muy escasos los manantiales en esta región. Así mismo, esta montaña aporta volúmenes considerables de agua subterránea a la presa Manuel Ávila Camacho (Valsequillo, Puebla). Por su régimen de lluvias, es una zona muy húmeda. Así, el gradiente de humedad mayor es desde la cumbre de la montaña, tanto por la mayor precipitación como por las menores temperaturas reinantes, por lo cual el déficit de agua es mínimo o inexistente, permaneciendo húmedo el suelo al menos ocho o 10 meses al año; y aumenta hacia las faldas de la montaña donde el déficit alcanza unos 100 a 200 m³ anuales (SEMARNAT, 2014).

Biodiversidad

Fernández y López-Domínguez (2005) afirman que en el Parque Nacional La Montaña Malinche o Matlalcuéyatl se han registrado más de 800 especies de diversos grupos taxonómicos: Myxomycetes (129), Macromycetes (217), Plantas (404), Anfibios (5), Reptiles (14), Aves (112). En el caso de los Mamíferos, Ruiz-Soberanes y Gómez-Álvarez (2010) reportan 27 especies.

Asimismo, en el Programa de Manejo (SEMARNAT, 2014), se considera que los tipos de vegetación localizados dentro del polígono y en el área de influencia del volcán son: Bosque de pino (24.92 %), Bosque de oyamel-pino (4.46 %), Bosque de encino (3.41 %) y las asociaciones de Bosque de pino-encino (1.36 %), Bosque encino-pino (0.17 %), Bosque pino-oyamel (5.38 %), así como pastizal natural (5.38 %), páramo de altura (1.66 %), y agricultura de temporal (53.27 %).

Los pinares de mayor altitud son los dominados por *Pinus hartwegii*; se desarrolla por lo general entre los 3,500 y 4,200 m s.n.m. Este bosque constituye el límite altitudinal superior de la vegetación arbórea, ubicándose en los límites con el páramo de altura o pastizal alpino. Es un bosque bajo (ocho a 20 metros) y más bien medianamente denso a francamente abierto, sobre todo cerca del límite de la vegetación arbórea. En esta comunidad el estrato herbáceo de los pinares se compone principalmente de gramíneas, aunque también se encuentra un arbusto de hábito de crecimiento rastrero. Entre las principales especies se encuentran *Stipa ichu*, *Festuca tolucensis* y *Muhlenbergia macroura* (Fernández y López-Domínguez, 2005).

El páramo de altura o pastizal alpino se presenta en las partes más altas de la montaña, entre los 4,000 y 4,300 m s.n.m., constituyendo la vegetación de la cima, donde la insolación y el viento son intensos, por lo que la evaporación es alta, la temperatura extremosa y el suelo arenoso es pobre en materia orgánica, con abundantes afloramientos rocosos. La baja temperatura es el factor limitante más importante, el cual constituye un filtro que pocas especies pueden resistir (SEMARNAT, 2014).

El páramo es una comunidad casi exclusivamente herbácea, donde se desarrollan plantas de talla baja (15 a 50 centímetros), con porte amacollado, cespitoso o arrosetado, sin ningún elemento arbóreo o arbustivo, con excepción del cedrillo enano (*Juniperus monticola*) que comúnmente crece sobre sitios rocosos. Las gramíneas son el grupo más abundante que imprime la fisonomía a la vegetación. Las especies principales por su abundancia son *Festuca tolucensis*, *Calamagrostis tolucensis*, *Enneapogon* sp., *Hilaria cenchroides*, así como *Plantago tolucensis*, *Senecio mairetianus*, *Arenaria repens*, *Drava nivicola*, *Cirsium nivale*, *Castilleja tolucensis* (López-Domínguez y Acosta, 2005). Otro elemento importante lo constituyen los musgos y líquenes que se encuentran sobre sitios inclinados, rocosos e incluso en la base o al centro de los manchones de pastos. Si bien se tienen registradas 32 especies de musgos en la zona alpina de este volcán (Delgadillo-Moya, 1987), el número de especies registradas en el Herbario Nacional podría ser mayor (Delgadillo-Moya, com.pers.).

5.1.2. Volcán “Nevado de Toluca”

El Área de Protección de Flora y Fauna “Nevado de Toluca” comprende la elevación conocida como Nevado de Toluca o Xinantécatl, desde la cota de los 3,000 m s.n.m. hasta la cima del mismo (SEMARNAT, 2016). El área natural protegida se localiza en la porción centro Sur del Estado de México con coordenadas extremas: 18° 51' 31" a 19° 19' 03" N y 99° 38' 54" a 100° 09' 58" W abarcando una superficie de 1,517 km² de los municipios de Almoloya de Juárez, Amanalco de Becerra, Calimaya, Coatepec Harinas, Temascaltepec, Tenango del Valle, Toluca, Villa Guerrero, Villa Victoria y Zinacantepec (Arriaga *et al.*, 2000).

Geología

El Nevado de Toluca es un estratovolcán caracterizado por erupciones violentas de tipo pliniano, que se encuentra constituido por flujos de lava andesítica y dacítica, y se encuentra sobre el cruce de tres sistemas de fallas: Sistema Taxco-Querétaro, Sistema San Antonio y Sistema Tenango (SEMARNAT, 2016). La actividad volcánica del Nevado de Toluca inició hace aproximadamente 2.6 millones de años con sucesivas emisiones de lava de composición andesítica-dacítica y finalizó hace 1.15 millones de años, a la cual siguió un hiatus en la actividad magmática. Posteriormente presentó cinco erupciones plinianas desde los 42,000 años y hasta su más reciente erupción durante el Pleistoceno, hace alrededor de 10,500 años (Arce *et al.*, 2003; D'Antonio *et al.*, 2008). El Nevado de Toluca está constituido por rocas ígneas extrusivas del Terciario-Cuaternario; andesitas, basaltos, tobas y brechas. Está conformado por domos, flujos de lava cortos y viscosos, así como depósitos de gran volumen de flujos piroclásticos y epiclásticos que descansan sobre un basamento volcánico sedimentario, con edad del Jurásico al Mioceno Tardío (García-Palomo *et al.*, 2002).

Suelos

El tipo de suelo predominante en el Área de Protección de Flora y Fauna “Nevado de Toluca” es el andosol, el cual se encuentra en cerca del 90% del área natural protegida, así como feozem, regosol, cambisol y litosol, producto de la presencia de rocas ígneas extrusivas

del terciario-cuaternario: andesitas, basaltos, pómez, tobas y brechas. La estructura de los suelos en general presenta una gran inestabilidad que, combinada con la deforestación, cambios de uso de suelo, sobre pastoreo, fuertes pendientes y lluvias torrenciales produce erosión intensa, permitiendo el desarrollo de extensos sistemas de cárcavas, así como de procesos subsuperficiales de hundimiento del suelo (SEMARNAT, 2016).

Clima

En el Área de Protección de Flora y Fauna “Nevado de Toluca” se distribuyen, de acuerdo a la clasificación climática de Köppen modificada por Enriqueta García (2004), los siguientes tipos de climas:

E(T)H wig. Clima frío con temperatura media anual entre -2°C y 5°C , con temperatura del mes más frío inferior a 0°C y la temperatura del mes más cálido entre 0°C y 6.5°C . El régimen de lluvias es de verano, aunque pueden caer nevadas en invierno, tiene comportamiento isotermal y la temperatura más elevada ocurre antes del solsticio de verano. Este tipo de clima se presenta en el volcán Nevado de Toluca desde los 3,700 metros de altitud (SEMARNAT, 2016) en adelante.

Cfwig. Clima semifrío subhúmedo con temperatura media anual entre -2°C y 7°C ; el régimen de lluvias es de verano, isotermal y la temperatura del mes más caliente se presenta antes del solsticio de verano. Este tipo de clima rodea a todo el volcán en la franja que está entre los 2,800 a los 3,700 metros de altitud (Arriaga *et al.*, 2000).

Si bien las precipitaciones pueden presentarse en cualquier época del año, la temporada de lluvias abarca de mayo a octubre, siendo julio el mes más lluvioso. En ciertos años, en julio o agosto se presenta una disminución de las lluvias, pero en septiembre vuelve a ascender como consecuencia del dinamismo de los hidrometeoros tropicales. Las lluvias registradas en menos de 24 horas suelen ser hasta de 90 mm en julio, agosto o septiembre, que se consideran valores elevados (SEMARNAT, 2016)

Hidrología

De las montañas que conforman el Área de Protección de Flora y Fauna “Nevado de Toluca” descienden numerosos arroyos que contribuyen a la formación de las Regiones Hidrológicas Lerma-Santiago (RH12) y la del Balsas (RH18) a través de aproximadamente 61 arroyos permanentes que descienden del área natural protegida (Rojas-Merced *et al.*, 2007). Asimismo, dentro del Nevado de Toluca se encuentran las subcuencas de La Gavia y Tejalpa, las cuales tienen gran importancia debido a que por la infiltración y escurrimiento contribuyen a la recarga de mantos acuíferos de los cuales se benefician la Ciudad de Toluca y su zona conurbada, así como parte de la Ciudad de México (Colín y Nuncio, 2006).

Del Nevado de Toluca nacen diversos ríos, entre los que destacan los ríos Temascaltepec y Tilostoc, este último da origen a nutridos arroyos como La Garrapata, La Cascada y Los Hoyos que alimentan a la presa Valle de Bravo, cuya relevancia es estratégica

para el “Plan Cutzamala”, que provee de agua a ciudades tan importantes por su número de habitantes como la Ciudad de México, Toluca y Ecatepec (SEMARNAT, 2016).

Dentro del cráter del Nevado de Toluca existen dos lagos cráter polimícticos conocidos localmente como lagunas del Sol y la Luna que se forman por la acumulación del agua de lluvia o de deshielo, y presentan una temperatura que oscila entre 2 y 7°C. El lago del Sol tiene 400 m de largo por 200 de ancho y cubre una superficie de aproximadamente 200,000 m²; la Luna es de 30,000 m²; en tiempo de lluvias la profundidad de la laguna del Sol es de aproximadamente 12 m, mientras que el de la Luna es de 9 m (Dimas-Flores *et al.*, 2008).

Biodiversidad

En el Nevado de Toluca se conocen 1,058 especies de grupos superiores: 831 especies constituyen la flora y 227 la fauna, 61 de las cuales se encuentran catalogadas en riesgo (NOM-059-SEMARNAT-2010; SEMARNAT, 2016).

Destaca la existencia de especies de distribución restringida y endémicas de las altas montañas del centro del país: *Eryngium monocephalum* (“Rosa de montaña”), *Draba nivicola*, *Festuca livida* y *Trisetum spicatum* (“zacate”) y especies en alguna categoría de riesgo como el enebro azul (*Juniperus sabinooides monticola*), la mariposa monarca (*Danaus plexippus*), tlaconete de Robert (*Pseudoeurycea robertsi*), rana de árbol plegada o surcada (*Hyla plicata*), rana de Moctezuma (*Lithobates montezumae*) y víbora de cascabel (*Crotalus transversus*) (Jácome-Paz *et al.*, 2018).

Se pueden encontrar diferentes tipos de vegetación: bosque de oyamel (*Abies religiosa*), bosque de ocote (*Pinus montezumae*), bosque de pino de las alturas (*Pinus hartwegii*) y en las partes más altas, pastizal alpino (Díaz-Roldán, 2013). Sus bosques son sumamente importantes, pues funcionan como zonas de recarga de mantos acuíferos. Gracias a ellos, el agua se infiltra y llega al subsuelo, para después ser aprovechada por la población de Toluca y la Ciudad de México (SEMARNAT, 2016). El pastizal alpino es dominado por gramíneas, líquenes y musgos; de estos últimos se han registrado 67 especies en este ambiente, siendo el género *Bartramia* el de mayor riqueza con seis (Delgadillo-Moya, 1987).

5.2. Trabajo de campo

En La Malinche, el muestreo para la temporada de lluvias se llevó a cabo el 03 de agosto de 2018 en un solo punto a 4,005 m s.n.m. en la cara norte del volcán. A partir de este se trazó un transecto horizontal de 50 m, a lo largo del cual se recolectaron muestras de musgo de diferentes sustratos cada 5 m; no obstante, debido a contratiempos atmosféricos, el muestreo en este caso cesó a los 35 m. El 1 de marzo de 2019, durante la temporada de secas, se establecieron tres nuevos puntos ascendentes a 3,892, 4,016 y 4,109 m s.n.m. también sobre la cara norte (**Figura 6**). El muestreo fue libre (ya no un transecto en escalera),

enfocado a los géneros de musgos recolectados durante la época de lluvias que sí presentaron tardígrados.

En el Nevado de Toluca se realizó el muestreo de la temporada de lluvias el 07 de septiembre de 2018 en un punto a 4,150 m s.n.m. en la cara norte del cono volcánico; en esta ocasión el transecto de 50 m se pudo realizar por completo. Tal como en la Malinche, para la temporada de secas se realizó un muestreo libre el 22 de febrero de 2019 enfocado en los géneros de musgos con mayor presencia de tardígrados durante la época de lluvias en tres nuevos puntos a 4,001, 4,131 y 4,210 m s.n.m. en las caras noroeste, norte y noreste, respectivamente (**Figura 7**).



Figura 6. Sitios de muestreo en temporada de lluvias y secas en la zona alpina del volcán La Malinche, Tlaxcala. Tomado de Google Earth.

Las muestras se depositaron en bolsas de papel estraza para su secado progresivo y fueron llevadas al laboratorio para su examinación. El punto más bajo de la temporada de secas en ambos volcanes se localizó justo por debajo de las líneas de bosque respectivas.



Figura 7. Sitios de muestreo en temporada de lluvias y secas en la zona alpina en el volcán Nevado de Toluca, Estado de México. Tomado de Google Earth.

5.3. Procesamiento en laboratorio

Cada muestra se rehidrató con agua corriente por un período de 17 a 24 hrs, luego se exprimó manualmente y el agua resultante fue observada bajo un microscopio estereoscópico Olympus SZII partiendo de 30 aumentos para hallar a los tardígrados (Ramazzotti y Maucci, 1983). Los tardígrados se aislaron colocándolos en un pequeño recipiente de vidrio con agua, los organismos activos o no activos, se colocaron posteriormente en agua a 60°C por media hora; con la finalidad de que los especímenes quedaran inactivos y bien extendidos para su posterior montaje. Después, se colocaron individualmente en un portaobjetos, agregándoles una pequeña gota de medio de Hoyer (Morek *et al.*, 2016b) o medio de Berlesse modificado (Lindquist *et al.*, 1996) y se colocó el cubreobjetos, presionando levemente para que los animales quedaran extendidos; las laminillas se dejaron secar en un horno a 30°C por varias semanas para finalmente sellarlas con Glyptal. La mayor parte de las laminillas en las que se utilizó el medio de Berlesse modificado tuvieron que ser remontadas debido a la formación de cristales, lo que provocó daño a los ejemplares montados con este medio.

Las laminillas se observaron en Microscopios Ópticos Nikon Optiphot-2 y Nikon Eclipse E200 y se identificaron empleando claves especializadas a nivel de género y especie (Beasley, 1995; Pilato y Binda, 2010), actualizando la nomenclatura cuando fuera necesario (Guidetti y Bertolani, 2005; Degma y Guidetti, 2007; Degma *et al.*, 2020) y comparando con

las descripciones originales o redescrpciones de las especies. Los tardígrados fueron depositados en la Colección de Tardigrada asociada a la Colección Nacional de Ácaros (CNAC) del Instituto de Biología, UNAM.

También se tomaron mediciones de las estructuras de importancia taxonómica usando las plantillas Parachela ver. 1.6, Apochela ver. 1.3 y Echiniscoidea ver. 1.3 disponibles en el portal Tardigrada Register (<http://www.tardigrada.net/register>) (Michalczyk y Kaczmarek, 2013) con los criterios de medición de Tumanov (2006) y Michalczyk *et al.* (2012) para el orden Apochela (**Figura 8**), Kaczmarek y Michalczyk (2017) para el Orden Parachela (**Figura 9**) y Beasley *et al.* (2008) para las superfamilias Hypsibioidea y Isohypsibioidea (**Figura 10**).

En la morfometría de los órdenes Apochela y Parachela se emplea el valor *pt*, que es la relación entre la longitud de una estructura dada y la longitud del tubo bucal, expresada como porcentaje (Pilato, 1981), mientras que su análogo en Heterotardigrada, el valor *sc*, indica la proporción de una estructura respecto a la placa escapular (Fontoura y Morais, 2011).

La configuración de las garras en Apochela se emplea de acuerdo con Michalczyk *et al.* (2012), es decir, como pares de cifras entre corchetes que representan el número de espuelas en las ramas secundarias sobre las garras externa e interna I-III y anterior y posterior IV: [e-i]-[a-p].

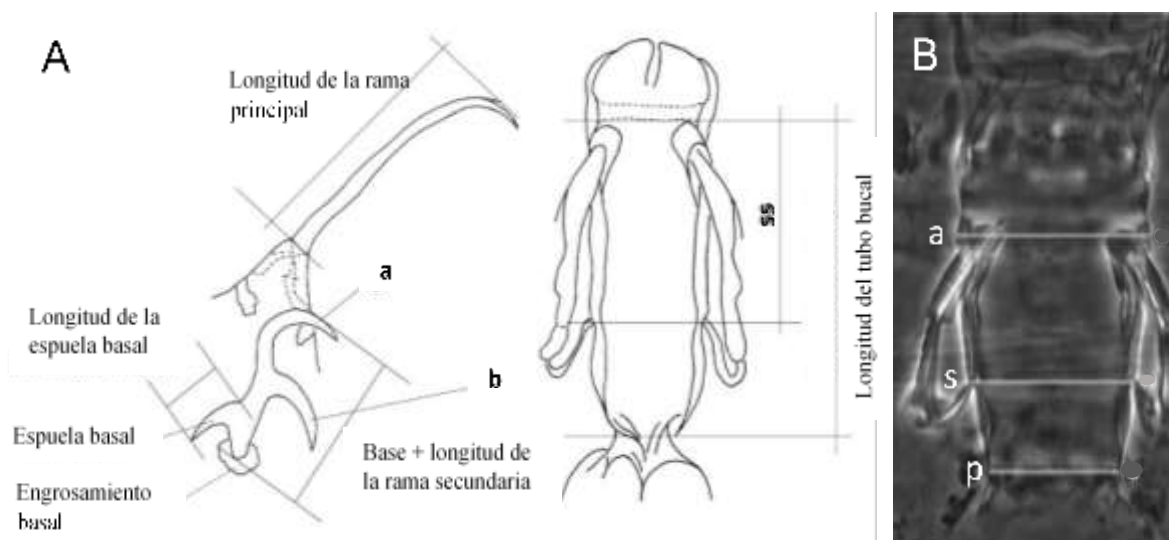


Figura 8. Criterios morfométricos del Orden Apochela. A, modificado de Tumanov, 2006; distancia desde las vainas de los estiletes hasta el punto de inserción de sus soportes en el tubo bucal (ss). B, modificado de Michalczyk *et al.*, 2012; anchuras: anterior (a), estándar (s) y posterior (p) del tubo bucal.

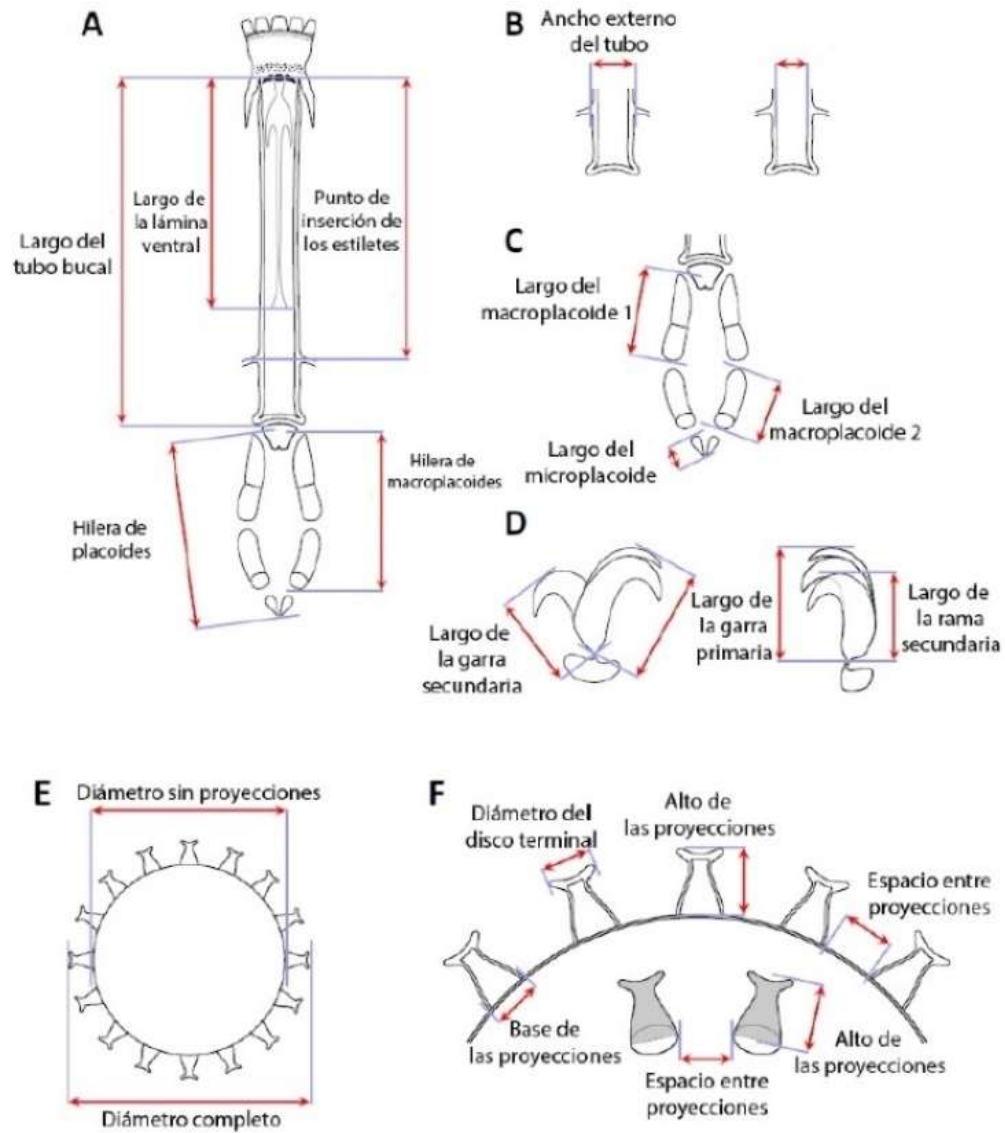


Figura 9. Criterios morfométricos de la superfamilia Macrobitoidea. A-C, aparato bucofaríngeo; D, garras; E-F, Huevos. Modificado de Kaczmarek y Michalczyk, 2017.

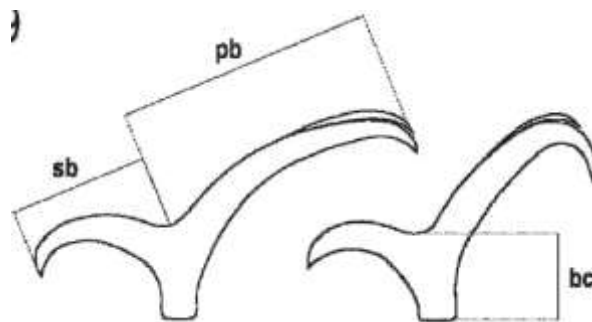


Figura 10. Criterios morfométricos para las garras en las superfamilias Hypsibioidea e Isohypsibioidea. Base de la garra (**bc**); rama primaria (**pb**); rama secundaria (**sb**). Tomado de Beasley *et al.*, 2008.

Adicionalmente se procesaron ejemplares con la técnica de Stec *et al.* (2015) para obtener imágenes con el microscopio electrónico de barrido Hitachi SU1510 del Laboratorio de Microscopía Electrónica y Fotografía de la Diversidad del Instituto de Biología. Se realizaron diagnósticos de cada una de las especies de tardígrados recolectadas y se elaboró una clave taxonómica para su determinación.

La mayor parte de las identificaciones fueron ratificadas por el especialista Dr. Łukasz Kaczmarek en el Departamento de Taxonomía y Ecología Animal de la Universidad Adam Mickiewicz en Poznań, Polonia. En esta institución no solo se confirmaron dichas determinaciones, sino que también se tomaron medidas adicionales de algunos organismos con el software cellSense de Olympus y se tomaron fotos con ayuda del mismo software asociado a una cámara digital ARTCAM-300Mi de Olympus en un microscopio Olympus BX41.

Para la identificación de los musgos se observó cada especie en estado seco, se tomó un tallo de la planta y se rehidrató para poder separar algunas hojas. Se hicieron preparaciones acuosas temporales de las hojas y de secciones transversales. Los musgos se identificaron con claves especializadas (Sharp *et al.*, 1994; Fransén, 1995; Delgadillo-Moya, 2015), se corroboraron con el especialista de la Colección de Briofitas del Herbario Nacional del Instituto de Biología de la UNAM y serán depositados en esta colección.

Las fotografías tanto de musgos como de tardígrados fueron procesadas, ensambladas y en algunos casos apiladas para formar una sola imagen de amplio enfoque con ayuda del software GIMP 2.10.12.

Para cada especie de tardígrado identificada se incluye una descripción, hábitat, material examinado, comentarios, medidas de las estructuras de importancia taxonómica, así como fotografías con microscopio de contraste de fases (MCF) y/o microscopio electrónico de barrido (MEB). Además, se elaboró una clave de identificación.

En el caso de los musgos, las fotografías que se realizaron de algunas estructuras en ciertas especies fueron tomadas con microscopía de campo claro (MCC).

6. RESULTADOS

Un total de 111 muestras de musgos fueron recolectadas para este estudio. Durante la época de lluvias se obtuvieron un total de 50 muestras, 22 en la Malinche (TARDIS-180 a 202) y 28 en el Nevado de Toluca (TARDIS-203 a 230); de éstas se examinaron la totalidad de La Malinche y 20 del Nevado de Toluca.

En la época de secas se recolectaron un total de 37 muestras de musgos en el Nevado de Toluca: siete a 4,001m s.n.m. (TARDIS-231 a 237), 17 a 4,131m s.n.m. (TARDIS-238 a 254) y 13 a 4,210 m s.n.m. (TARDIS-255 a 268); mientras que en La Malinche se recolectaron 24: 10 a 3,892 m s.n.m. (TARDIS-283 a 292), ocho a 4,016 m s.n.m. (TARDIS-275 a 282) y seis a 4,109 m s.n.m. (TARDIS-269 a 274). En total se procesaron 20 muestras para cada localidad.

6.1. Musgos

Las 111 muestras de musgos recolectados se determinaron a nivel de género o especie. El 68% (75 muestras) se identificó a nivel específico: 22 de la época de lluvias y 16 de la época de secas de La Malinche; 19 de la época de lluvias y 18 de la época de secas del Nevado de Toluca.

Se encontraron ocho órdenes representados por 11 familias, 19 géneros y 42 especies más dos variedades (**Tabla 1**). El 38% de las muestras recolectadas durante la época de lluvias contenían dos o más especies de musgos.

El muestreo de musgos presentó una mayor riqueza específica en La Malinche con 30 especies y una variedad, mientras que en el Nevado de Toluca se registraron 26 especies y una variedad (**Tabla 2**). Se encontró que 14 especies y una variedad fueron exclusivas para La Malinche: *Bartramia brevifolia*, *B. sp.*, *Brachythecium occidentale*, *Ceratodon purpureus*, *Dicranum rabdocarpum*, *Ditrichum gracile*, *D. heteromallum*, *Grimmia montana*, *Hypnum cupressiforme* var. *cupressiforme*, *H. cupressiforme* var. *lacunosum*, *H. revolutum*, *Leptodontium capituligerum*, *L. pungens*, *L. viticulosoides*, *Mironia ehrenbergiana*, *Pohlia cruda* y *P. oerstediana*. Para el Nevado de Toluca 12 especies y una variedad fueron exclusivas: *Aligrimmia peruviana*, *Campylopus albidovirens*, *C. flexuosus*, *C. fragilis*, *C. nivalis*, *C. pittieri*, *C. sp.*, *C. tallulensis*, *Ceratodon purpureus* var. *stenocarpus*, *Grimmia donniana*, *G. longirostris*, *Hymenolopsis toluensis* y *Schizimenum sp.*

Sólo 14 especies de musgos se presentaron en ambos volcanes: *Andreaea rupestris*, *Aongtroemia julacea*, *Bartramia potosica* var. *potosica*, *Bryum argenteum*, *Campylopus reflexisetus*, *C. shimperi*, *Ditrichum rufescens*, *Grimmia elongata*, *G. fuscolutea*, *G. pulla*, *G. trichophylla*, *Leptodontium flexifolium*, *Polytrichum juniperinum* y *Racomitrium subsecundum* (**Tabla 2**).

Tabla 1. Clasificación taxonómica de los musgos recolectados en las zonas alpina y subalpina de los volcanes La Malinche¹ y Nevado de Toluca².

Subclase Bryidae Engl

Orden Andreaeales Limpr.

Familia Andreaeaceae Dumort.

Género *Andreaea* Hedw

Andreaea rupestris Hedw ^{1,2}

Orden Bartramiales M. Menzel,

Familia Bartramiaceae Schwägr.

Género *Bartramia* Hedw.

Bartramia brevifolia Brid. ¹

Bartramia potosica Mont. Subsp. *Potosica* ^{1,2}

Bartramia sp. ¹

Orden Bryales Limpr.

Familia Bryaceae Schwägr.

Género *Bryum* Hedw.

Bryum argenteum Hedw. ^{1,2}

Género *Pohlia* Hedw.

Pohlia cruda (Hedw.) Lindb. ¹

Pohlia oerstediana (Müll. Hal.) A.J. Shaw ¹

Género *Schizymenium* Harv.

Schizymenium sp. ²

Orden Dicranales M. Fleisch.

Familia Dicranaceae Schimp.

Género *Aongstroemia* Bruch & Schimp.

Aongstroemia julacea (Hook.) Mitt. ^{1,2}

Género *Campylopus* Brid.

Campylopus albidovirens Herzog ²

Campylopus flexuosus (Hedw.) Brid. ²

Campylopus fragilis (Brid.) Bruch & Schimp ²

Campylopus nivalis (Brid.) Brid. ²

Campylopus pittieri R.S. Williams ²

Campylopus reflexisetus (Müll. Hal.) Broth. ^{1,2}

Campylopus schimperi Milde ^{1,2}

Campylopus sp. ²

Campylopus tallulensis Sull. & Lesq. ²

Género *Dicranum* Hedw

Dicranum rhabdocarpum Sull. ¹

Familia Ditrichaceae Limpr.

Género *Ceratodon* Brid.

Ceratodon purpureus (Hedw.) Brid. var. *purpureus* ¹

Ceratodon purpureus var. *stenocarpus* (Bruch & Schimp.) Dixon ²

Género *Ditrichum* Timm ex Hampe

Ditrichum gracile (Mitt.) Kuntze ¹

Ditrichum heteromallum (Hedw.) E. Britton ¹

Ditrichum rufescens (Hampe) Hampe ^{1,2}

Continuación Tabla 1.

Orden Grimmiales M. Fleisch.

Familia Grimmiaceae Arn.

Género *Aligrimmia* R.S. Williams

Aligrimmia peruviana R.S. Williams ²

Género *Grimmia* Hedw.

Grimmia donniana Smith ²

Grimmia elongata Kaulf ^{1,2}

Grimmia fuscolutea Hook. ^{1,2}

Grimmia longirostris Hook. ²

Grimmia montana Bruch & Schimp. ¹

Grimmia pulla Cardot ^{1,2}

Grimmia trichophylla Grev. ^{1,2}

Género *Racomitrium* Brid.

Racomitrium subsecundum (Hook. & Grev. Ex Harv.) Mitt. & Wilson ^{1,2}

Familia Seligeriaceae Schimp

Género *Hymenolomopsis* Thér.

Hymenolomopsis tolucensis Thér. ²

Orden Hypnales W.R. Buck & Vitt

Familia Brachytheciaceae Schimp.

Género *Brachythecium* Schimp.

Brachythecium occidentale (Hampe) A. Jaeger ¹

Familia Hypnaceae Schimp.

Género *Hypnum* Hedw.

Hypnum cupressiforme var. *cupressiforme* Hedw. ¹

Hypnum cupressiforme var. *lacunosum* Brid. ¹

Hypnum revolutum (Mitt.) Lindb. ¹

Orden Polytrichales Cavers

Familia Polytrichaceae Schwägr.

Género *Polytrichum* Hedw.

Polytrichum juniperinum Hedw. ^{1,2}

Orden Pottiales M. Fleisch

Familia Pottiaceae Hampe

Género *Leptodontium* (Müll. Hal.) Hampe ex Lindb.

Leptodontium capituligerum Müll. Hal. ¹

Leptodontium flexifolium (Dicks.) Hampe ^{1,2}

Leptodontium pungens (Mitt.) Kindb. ¹

Leptodontium viticulosoides (P. Beauv.) Wijk & Margad. ¹

Género *Mironia* R.H. Zander

Mironia ehrenbergiana (Müll. Hal.) R.H. Zander ¹

Tabla 2. Especies de musgo recuperadas en las zonas alpinas de los volcanes Nevado de Toluca y La Malinche por sitios de recolecta. L = Temporada de Lluvias, S1-3 = Sitios de recolecta 1-3 de la temporada de Secas.

Especie	La Malinche				Nevado de Toluca			
	L	S1	S2	S3	L	S1	S2	S3
<i>Aligrimmia peruviana</i>					X			
<i>Andreaea rupestris</i>	X				X	X		X
<i>Aongstroemia julacea</i>	X				X			
<i>Bartramia potosica potosica</i>	X				X			
<i>Bartramia brevifolia</i>	X							
<i>Bartramia</i> sp.	X							
<i>Brachythecium occidentale</i>				X				
<i>Bryum argenteum</i>	X						X	
<i>Campylopus albidovirens</i>					X			X
<i>Campylopus flexuosus</i>								X
<i>Campylopus fragilis</i>					X			
<i>Campylopus nivalis</i>					X			
<i>Campylopus pittieri</i>							X	
<i>Campylopus reflexisetus</i>			X		X			
<i>Campylopus schimperi</i>	X				X			
<i>Campylopus</i> sp.					X			
<i>Campylopus tallulensis</i>								X
<i>Ceratodon purpureus</i>	X							
<i>Ceratodon purpureus</i> var. <i>stenocarpus</i>						X		
<i>Dicranum rhabdocarpum</i>			X					
<i>Ditrichum gracile</i>	X							
<i>Ditrichum heteromallum</i>	X							
<i>Ditrichum rufescens</i>	X				X			

Continuación Tabla 2

Especie	La Malinche				Nevado de Toluca			
	L	S1	S2	S3	L	S1	S2	S3
<i>Grimmia donniana</i>								X
<i>Grimmia elongata</i>	X			X	X			
<i>Grimmia fuscolutea</i>	X							X
<i>Grimmia longirostris</i>								X
<i>Grimmia montana</i>	X							
<i>Grimmia pulla</i>				X				X
<i>Grimmia trichophylla</i>	X			X		X		
<i>Hymenolomopsis tolucensis</i>					X			
<i>Hypnum cupressiforme</i> var. <i>cupressiforme</i>	X							
<i>Hypnum cupressiforme</i> var. <i>lacunosum</i>	X		X	X				
<i>Hypnum revolutum</i>			X	X				
<i>Leptodontium capituligerum</i>	X							
<i>Leptodontium flexifolium</i>	X				X		X	
<i>Leptodontium pungens</i>	X							
<i>Leptodontium viticulosoides</i>				X				
<i>Mironia ehrenbergiana</i>	X							
<i>Pohlia cruda</i>	X							
<i>Pohlia oerstediana</i>	X							
<i>Polytrichum juniperinum</i>	X				X			X
<i>Racomitrium subsecundum</i>			X		X			
<i>Schizymerium</i> sp.						X		
44	24	0	5	7	16	4	3	9

La composición de especies de musgos alpinos fue distinta en ambos volcanes. Se aportan 11 nuevos registros para la zona alpina del Nevado de Toluca: *Aligrimmia peruviana*, *Campylopus flexuosus*, *C. fragilis*, *C. nivalis*, *C. pittieri*, *C. reflexisetus*, *C. schimperi*, *C.*

tallulensis, *Ditrichum rufescens*, *Grimmia pulla* y *Racomitrium subsecundum*. Mientras que para La Malinche fueron 19 nuevos registros: *Andreaea rupestris*, *Aongstroemia julacea*, *Bartramia brevifolia*, *B. potosica potosica*, *Campylopus reflexisetus*, *C. schimperi*, *Ceratodon purpureus*, *Dicranum rhabdocarpum*, *Ditrichum heteromallum*, *D. rufescens*, *Grimmia elongata*, *G. fuscolutea*, *G. montana*, *G. pulla*, *G. trichophylla*, *Hypnum cupressiforme* var. *cupressiforme*, *Leptodontium capituligerum*, *Pohlia oerstediana* y *Racomitrium subsecundum*. Así mismo, para las zonas alpinas mexicanas se registran por primera vez 13 taxones de musgos: *Campylopus flexuosus*, *C. fragilis*, *C. nivalis*, *C. pittieri*, *C. reflexisetus*, *C. schimperi*, *Ditrichum rufescens*, *Grimmia montana*, *G. pulla*, *Hypnum cupressiforme* var. *cupressiforme*, *Leptodontium capituligerum*, *Pohlia oerstediana* y *Racomitrium subsecundum*.

Solo 41 de las 82 muestras examinadas presentaron tardígrados, es decir, el 50% fueron positivas. La mayor parte de estas albergaron menos de 10 tardígrados. El musgo *Racomitrium subsecundum* (TARDIS-224) presentó la mayor abundancia de tardígrados y la asociación de musgos *Brachythecium occidentale* + *Leptodontium* sp. (TARDIS-289) la mayor riqueza (Tabla 6).

Las muestras de musgo recolectadas provinieron en un 38% de rocas, 36% de pastos, 20% de suelo y 6% de corteza. De las 41 muestras positivas para tardígrados, el 41% estaban sobre rocas, 32% bajo pastos, 20% en suelo y 7% sobre corteza. El sustrato donde se encontraron más tardígrados (340) fue sobre rocas.

6.2. Tardígrados

Se obtuvieron 836 ejemplares, de los cuales 596 tardígrados y 49 huevos están montados en laminillas, 120 están preservados en etanol al 80% y 71 se utilizaron para obtener imágenes de Microscopía Electrónica de Barrido (MEB). Se identificaron 36 especies pertenecientes a 22 géneros, 10 familias, tres órdenes y dos clases. De estas, siete son especies nuevas y 19 nuevos registros (**Tabla 3**).

Tabla 3. Clasificación taxonómica de los tardígrados encontrados en las zonas alpinas de los volcanes La Malinche¹ y Nevado de Toluca².

Filo Tardigrada Doyère, 1840
Clase Heterotardigrada Marcus, 1927
Orden Echiniscoidea Richters, 1926
Familia Echiniscidae Thulin, 1928
Género <i>Barbaria</i> Michalczyk, Gąsiorek, Morek & Stec, 2019
<i>Barbaria cf. madonnae</i> (Michalczyk & Kaczmarek, 2006) ^{1*}
Género <i>Claxtonia</i> Gąsiorek & Michalczyk, 2019
<i>Claxtonia sp. nov.</i> ^{1**}
Género <i>Echiniscus</i> C.A.S. Schultze, 1840
<i>Echiniscus grupo blumi-canadensis</i> ^{1*}
Género <i>Hypechiniscus</i> Thulin, 1928
<i>Hypechiniscus sp. nov.</i> ^{2**}
Género <i>Pseudechiniscus</i> Thulin, 1911
<i>Pseudechiniscus grupo suillus/facettalis</i> ¹
Clase Eutardigrada Richters, 1926
Orden APOCHELA Schuster, Nelson, Grigarick & Christenberry, 1980
Familia Milnesiidae Ramazzotti, 1962
Género <i>Milnesium</i> Doyère, 1840
<i>Milnesium sp. nov.</i> ^{1, 2**}
<i>Milnesium granulatum</i> Ramazzotti, 1962 ^{1*}
<i>Milnesium cf. reductum</i> Tumanov, 2006 ^{2*}
Orden Parachela Schuster, Nelson, Grigarick & Christenberry, 1980
Superfamilia Hypsibioidea Pilato, 1969 en Marley <i>et al.</i> 2011
Familia Calohypsibiidae Pilato, 1969
Género <i>Calohypsibius</i> Thulin, 1928

Continuación Tabla 3

Calohypsibius cf. ornatus (Richters, 1900) ^{1,2}

Calohypsibius sp. ^{2*}

Familia Hypsibiidae Pilato, 1969

Género *Adropion* Pilato, 1987

Adropion scoticum (Murray, 1905) ^{1,2}

Adropion aff. onorei ^{1,2*}

Género *Diphascon* Plate, 1889

Diphascon pingue (Marcus, 1936) ¹

Género *Guidettion*

Guidettion carolae (Binda & Pilato, 1969) ¹

Guidettion prorsirostre (Thulin, 1928) ^{1*}

Género *Hypsibius* Ehrenberg, 1848

Hypsibius convergens (Urbanowicz, 1925) ¹

Hypsibius cf. exemplaris Gąsiorek, Stec, Morek & Michalczyk, 2018 ¹

Género *Notahypsibius* Tumanov, 2020

Notahypsibius cf. scaber (Maucci, 1987) ^{2*}

Género *Pilatobius* Bertolani, Guidetti, Marchioro, Altiero, Rebecchi & Cesari, 2014

Pilatobius bullatus (Murray, 1905) ^{1*}

Pilatobius oculatus (Murray, 1906) ^{1,2*}

Pilatobius sp. ^{1*}

Género *Platicrista* Pilato, 1987

Platicrista sp. ^{1*}

Familia Microhypsibiidae Pilato, 1998

Género *Microhypsibius* Thulin, 1928

Microhypsibius cf. japonicus Ito, 1991 ^{2*}

Superfamilia Isohypsibioidea Sands, McInnes, Marley, Goodal-Copestake, Convey & Linse, 2008

Familia Doryphoribiidae Gąsiorek, Stec, Morek & Michalczyk, 2019

Género *Grevenius* Gąsiorek, Stec, Morek & Michalczyk, 2019

Grevenius sp. ^{1*}

Continuación Tabla 3

Familia Hexapodibiidae Cesari, Vecchi, Palmer, Bertolani, Pilato, Rebecchi & Guidetti, 2016

Género *Parhexapodibius* Pilato, 1969

Parhexapodibius cf. bactrianus Biserov, 1999 ^{1*}

Familia Isohypsibiidae Sands, McInnes, Marley, Goodall-Copestake, Convey y Linse, 2008

Género *Ursulinius* Gąsiorek, Stec, Morek & Michalczyk, 2019

Ursulinius sp. nov. ^{1**}

Superfamilia Macrobiotidea Thulin, 1928 en Marley *et al.* 2011

Familia Macrobiotidae Thulin, 1928

Género *Macrobiotus* Schultze, 1834

Macrobiotus aff. hufelandi ²

Macrobiotus cf. hufelandi A.S. Schultze, 1834 ¹

Género *Mesobiotus* Vecchi, Cesari, Bertolani, Jönsson, Rebecchi & Guidetti, 2016

Mesobiotus aff. pseudoblocki Roszkowska, Stec, Ciobanu & Kaczmarek, 2016 ^{2*}

Mesobiotus coronatus (de Barros, 1942) ¹

Mesobiotus montanus (Murray, 1910) ^{2*}

Mesobiotus sp. nov. ^{2**}

Género *Minibiotus* Schuster, 1980

Minibiotus constellatus Michalczyk & Kaczmarek, 2003 ^{2*}

Minibiotus sp. nov. ^{1**}

Minibiotus sp. nov. 2 ^{1**}

Familia Adorybiotidae Guidetti, Rebecchi, Bertolani, Jönsson, Kristensen & Cesari, 2016

Género *Crenubiotus* Lisi, Londoño & Quiroga, 2020

Crenubiotus cf. crenulatus (Richters, 1904) ^{1, 2*}

*Nuevos registros para México. ** Nuevas especies para la ciencia.

De las 36 especies de tardígrados encontradas, 19 son nuevos registros para México: *Adropion aff. onorei*, *Barbaria cf. madonnae*, *Calohypsibius sp.*, *Crenubiotus cf. crenulatus*, *Echiniscus* grupo *blumi-canadensis*, *Guidettion prorsirostre*, *Grevenius sp.*, *Mesobiotus aff. pseudoblocki*, *M. montanus*, *Microhypsibius japonicus*, *Milnesium granulatum*, *M. cf.*

reductum, *Minibiotus constellatus*, *Notahypsibius* cf. *scaber*, *Parhexapodibius* cf. *bactrianus*, *Pilatobius bullatus*, *P. oculus*, *P. sp.* y *Platicrista* sp.

Sólo seis especies se presentaron en ambos volcanes: *Adropion scoticum*, *A. aff. onorei*, *Calohypsibius* cf. *ornatus*, *Crenubiotus crenulatus*, *Milnesium* sp. nov. y *Pilatobius oculus*, en las dos épocas de recolecta. En el caso de *C. crenulatus* y *Milnesium* sp. nov. se hallaron con una abundancia considerable (más de 15 ejemplares) en ambos volcanes; el resto de las especies presentaron poca abundancia (menos de cinco) en alguna de las localidades.

Veinte de las especies de tardígrados se presentaron exclusivamente en La Malinche: *Barbaria* cf. *madonnae*, *Claxtonia* sp. nov., *Diphascion pingue*, *Echiniscus* grupo *blumicanadensis*, *Grevenius* sp., *Guidettion carolae*, *G. prorsirostre*, *Hypsibius convergens*, *H. cf. exemplaris*, *Macrobiotus* cf. *hufelandi*, *Mesobiotus coronatus*, *Milnesium granulatum*, *Minibiotus* sp. nov. y sp. nov. 2, *Parhexapodibius* cf. *bactrianus*, *Pilatobius bullatus*, *P. sp.*, *Platicrista* sp., *Pseudechiniscus* grupo *suillus/facetallis* y *Ursulinius* sp. nov.

En el Nevado de Toluca sólo 10 especies fueron exclusivas: *Calohypsibius* sp., *Hypechiniscus* sp. nov., *Macrobiotus* aff. *hufelandi*, *Mesobiotus* aff. *pseudoblocki*, *Mesobiotus monatus*, *Mesobiotus* sp. nov., *Microhypsibius* cf. *japonicus*, *Milnesium* cf. *reductum*, *Minibiotus constellatus* y *Notahypsibius* cf. *scaber*.

La Malinche presentó la mayor riqueza específica, alcanzando 11 especies durante las lluvias y hasta 18 durante las secas; en contraste, en el Nevado de Toluca la riqueza alcanzó 11 especies en lluvias y 4 en secas (**Tabla 4**).

La abundancia de tardígrados y sus huevos en La Malinche fue mayor en la época de secas (322: 309 individuos y 13 huevos) que en la de lluvias (114: 110 individuos y 4 huevos); mientras que en el Nevado de Toluca ocurre lo contrario, pues se obtuvieron 168 para lluvias (146 individuos y 22 huevos) y 107 para secas (99 individuos y 8 huevos). La especie más abundante y que solo estuvo presente en La Malinche fue *Diphascion pingue* con 115 individuos. Mientras que en el Nevado de Toluca la mayor abundancia la tuvo *Hypechiniscus* sp. nov. con 61 individuos (**Tabla 4**).

Las familias con mayor riqueza fueron Hypsibiidae con 12 especies y Macrobotidae con nueve especies. Las que presentaron menor riqueza fueron Doryphoribiidae, Hexapodibiidae, Isohypsibiidae, Microhypsibiidae y Adorybiotidae, con una sola especie cada una. En cuanto a los géneros, solo *Mesobiotus* presentó cuatro especies; en contraste, 11 de los otros géneros registraron una sola especie. En total se registraron siete especies nuevas pertenecientes a los géneros *Claxtonia*, *Hypechiniscus*, *Mesobiotus*, *Milnesium*, *Minibiotus* (dos especies) y *Ursulinius*.

Tabla 4. Riqueza y abundancia de las especies de tardígrados presentes por sitio de colecta, temporada y localidad. L = Temporada de Lluvias, S1-3 = Sitios 1-3 de la temporada de Secas.

Orden	Familia	Especie	La Malinche				Nevado de Toluca				Abundancia
			L	S1	S2	S3	L	S1	S2	S3	
Echiniscoidea	Echiniscidae	<i>Barbaria cf. madonnae</i>				2					2
		<i>Claxtonia</i> sp. nov.		4		10					14
		<i>Echiniscus</i> grupo <i>blumi-canadensis</i>				1					1
		<i>Hypechiniscus</i> sp. nov.					61				61
		<i>Pseudechiniscus</i> grupo <i>suillus</i>				3					3
Apochela	Milnesiidae	<i>Milnesium cf. reductum</i>							1		1
		<i>Milnesium granulatum</i>				4					4
		<i>Milnesium</i> sp. nov.	1		25		2			51	79
Parachela	Calohypsibiidae	<i>Calohypsibius ornatus</i>				1	1			20	22
		<i>Calohypsibius</i> sp.								1	1
	Doryphoribiidae	<i>Grevenius</i> sp.	1								1
	Hexapodibiidae	<i>Parhexapodibius cf. bacrinaranus</i>	1								1
		Hypsibiidae	<i>Adropion scoticum</i>	12	2	2	7	1		3	
	<i>Adropion</i> aff. <i>onorei</i>		4	2			1				7
	<i>Platicrista</i> sp.					1					1
	<i>Diphascon pingue</i>		49	5	10	51					115
	<i>Guidettion carolae</i>		1		1						2
	<i>Guidettion prorsirostre</i>		1			7					8
	<i>Hypsibius cf. exemplaris</i>					13					13
	<i>Notahypsibius cf. scaber</i>								20		20
	<i>Hypsibius convergens</i>					6					6
	<i>Pilatobius bullatus</i>		1								1
	<i>Pilatobius oculatus</i>			18		6		1	1		26
	<i>Pilatobius</i> sp.					1					1
	Isohypsibiidae	<i>Ursulinius</i> sp. nov.				75					75
	Macrobiotidae	<i>Macrobiotus cf. hufelandi</i>	2		34						36
		<i>Macrobiotus</i> aff. <i>hufelandi</i>					9				9
		<i>Mesobiotus coronatus</i>	41		1	3					45
		<i>Mesobiotus</i> sp. nov.					29				29
		<i>Mesobiotus</i> aff. <i>pseudoblocki</i>						9			9
		<i>Mesobiotus montanus</i>					9				9
<i>Minibiotus constellatus</i>						37				37	
<i>Minibiotus</i> sp. nov.				1	2					3	
Microhypsibiidae	<i>Microhypsibius japonicus</i>					1				1	
	Adorybiotidae	<i>Crenubiotus cf. crenulatus</i>			19		17			36	
Total	Riqueza	36	11	5	8	18	11	2	3	4	711
	Abundancia	Por sitio	114	31	93	198	168	10	24	73	
		Por temporada	114		322		168		107		
		Por localidad		436				275			

6.3. Asociaciones

No se encontraron asociaciones especie-específicas evidentes entre musgos y tardígrados. En algunas especies de tardígrados como *Barbaria* cf. *madonnae*, *Calohypsibius* sp., *Echiniscus* grupo *blumi-canadensis*, *Grevenius* sp., *Pilatobius* sp., *Microhypsibius japonicus* y *Milnesium* cf. *reductum*, se hallaron uno o dos ejemplares en los musgos, por lo que su asociación en una única muestra podría atribuirse al azar y no a una asociación especie-específica. Por el contrario, las especies *Hypechiniscus* sp. nov., *Hypsibius* cf. *exemplaris*, *Mesobiotus* aff. *pseudoblocki* y *M. montanus*, se encontraron en una sola muestra de musgo, con una mayor abundancia (**Tabla 5 y Tabla 6**).

Los tardígrados *Calohypsibius ornatus* y *Minibiotus constellatus* se encontraron únicamente en musgos sobre roca; mientras que *Minibiotus* sp. nov. se halló solamente en musgos que se encontraban en el suelo (**Tabla 5**).

Tabla 5. Especies de tardígrados y los musgos en los que se han encontrado. Las muestras diferentes de musgos están separadas por un punto y coma (;). Las muestras con asociaciones de musgos tienen un signo de más (+) entre cada especie. Las letras entre paréntesis indican el sustrato sobre el que se encontró la muestra: **c** = corteza, **r** = roca, **s** = suelo, **z** = pasto (zacate).

Tardígrados	Musgos Individuales	Musgos en asociación
<i>Adropion scoticum</i>	<p>La Malinche: <i>Leptodontium pungens</i> (z); <i>Hypnum cupressiforme</i> var. <i>lacunosum</i> (z y s); <i>Leptodontium pungens</i> (z); <i>Hypnum cupressiforme</i> var. <i>lacunosum</i> (z); <i>Leptodontium</i> sp. (z); <i>Hypnum revolutum</i> (r). Nevado de Toluca: <i>Racomitrium subsecundum</i> (s); <i>Bartramia</i> sp. (z).</p>	<p>La Malinche: <i>Bartramia brevifolia</i> + Hepática foliosa (z); <i>Brachythecium occidentale</i> + <i>Leptodontium</i> sp. (s); <i>Grimmia</i> sp. + <i>Leptodontium</i> sp. (z).</p>
<i>Adropion</i> aff. <i>onorei</i>	<p>La Malinche: <i>Leptodontium pungens</i> (z); <i>Leptodontium</i> sp. (z); Nevado de Toluca: <i>Racomitrium subsecundum</i> (s).</p>	<p>La Malinche: <i>Bartramia brevifolia</i> + Hepática foliosa (z)</p>
<i>Barbaria</i> cf. <i>madonnae</i>		<p>La Malinche: <i>Brachythecium occidentale</i> + <i>Leptodontium</i> sp. (s).</p>
<i>Calohypsibius ornatus</i>	<p>La Malinche: <i>Grimmia trichophylla</i> (r). Nevado de Toluca: <i>Racomitrium subsecundum</i> (r); <i>Andreaea rupestris</i> (r).</p>	
<i>Calohypsibius</i> sp.	<p>Nevado de Toluca: <i>Bartramia</i> sp. (r)</p>	
<i>Claxtonia</i> sp. nov.	<p>La Malinche: <i>Leptodontium</i> sp. (z); <i>Leptodontium</i> sp (c); <i>Hypnum cupressiforme</i> var. <i>cupressidforme</i> (r); <i>Hypnum revolutum</i> (r).</p>	<p>La Malinche: <i>Hypnum cupressiforme</i> var. <i>lacunosum</i> + <i>Grimmia trichophylla</i> (r); <i>Brachythecium occidentale</i> + <i>Grimmia trichophylla</i> + <i>G. pulla</i> (r).</p>
<i>Diphascon pingue</i>	<p>La Malinche: <i>Leptodontium pungens</i> (z); <i>Hypnum cupressiforme</i> var. <i>lacunosum</i> (z); <i>Leptodontium</i> sp. (z); <i>Racomitrium subsecundum</i> (s); <i>Hypnum revolutum</i> (r); <i>Hypnum cupressiforme</i> var. <i>cupressiforme</i> (r); <i>Grimmia trichophylla</i> (r);</p>	<p>La Malinche: <i>Brachythecium occidentale</i> + <i>Leptodontium</i> sp.(s)</p>

Continuación Tabla 5

Tardígrados	Musgos Individuales	Musgos en asociación
<i>Echiniscus</i> grupo <i>blumicanadensis</i>		La Malinche: <i>Brachythecium occidentale</i> + <i>Leptodontium</i> sp. (s).
<i>Grevenius</i> sp.		La Malinche: <i>Ceratodon purpureus</i> + <i>Campylopus schimperi</i> (z).
<i>Guidettion carolae</i>	La Malinche: <i>Racomitrium subsecundum</i> (s).	La Malinche: <i>Bartramia brevifolia</i> + Hepática foliosa (z).
<i>Guidettion prorsirostre</i>	La Malinche: <i>Hypnum revolutum</i> (r).	La Malinche: <i>Bartramia brevifolia</i> + Hepática foliosa (z); <i>Brachythecium occidentale</i> + <i>Leptodontium</i> sp. (s); <i>Grimmia</i> sp. + <i>Leptodontium</i> sp. (z).
<i>Hypechiniscus</i> sp. nov.	Nevado de Toluca: <i>Racomitrium subsecundum</i> (r)	
<i>Hypsibius convergens</i>		La Malinche: <i>Brachythecium occidentale</i> + <i>Grimmia trichophylla</i> + <i>G.</i> <i>pulla</i> (s); <i>Brachythecium</i> <i>occidentale</i> + <i>Leptodontium</i> sp. (r).
<i>Hypsibius</i> cf. <i>exemplaris</i>		La Malinche: <i>Brachythecium occidentale</i> + <i>Leptodontium</i> sp. (s).
<i>Notahypsibius</i> cf. <i>scaber</i>	Nevado de Toluca: <i>Grimmia fuscolutea</i> (r); <i>Bartramia</i> sp. (z).	Nevado de Toluca: <i>Campylopus pittieri</i> + <i>Bartramia</i> sp. (s).
<i>Macrobiotus</i> aff. <i>hufelandi</i>	Nevado de Toluca: <i>Racomitrium subsecundum</i> (r); <i>Andreaea rupestris</i> (r); <i>Bartramia</i> sp. (s).	
<i>Macrobiotus</i> cf. <i>hufelandi</i>	La Malinche: <i>Hypnum cupressiforme</i> var. <i>lacunosum</i> (z y s); <i>Hypnum revolutum</i> (z); <i>Racomitrium subsecundum</i> (s).	
<i>Crenubiotus crenulatus</i>	La Malinche: <i>Racomitrium subsecundum</i> (s); <i>Hypnum revolutum</i> (r). Nevado de Toluca: <i>Grimmia</i> sp. (r); <i>Racomitrium subsecundum</i> (r); <i>Andreaea rupestris</i> (r); <i>Bartramia</i> sp. (s).	

Continuación Tabla 5

Tardígrados	Musgos Individuales	Musgos en asociación
<i>Mesobiotus</i> aff. <i>pseudoblocki</i>	Nevado de Toluca: <i>Grimmia trichophylla</i> (c).	
<i>Mesobiotus coronatus</i>	La Malinche: <i>Leptodontium pungens</i> (z); <i>Hypnum cupressiforme</i> var. <i>lacunosum</i> (z y s); <i>Pohlia cruda</i> (z).	La Malinche: <i>Brachythecium occidentale</i> + <i>Leptodontium</i> sp. (s); <i>Grimmia</i> sp. + <i>Leptodontium</i> sp. (z).
<i>Mesobiotus montanus</i>	Nevado de Toluca: <i>Racomitrium subsecundum</i> (r).	
<i>Mesobiotus</i> sp. nov.	Nevado de Toluca: <i>Racomitrium subsecundum</i> (s y r); <i>Andreaea rupestris</i> (r); <i>Bartramia</i> sp. (s).	
<i>Microhypsibius japonicus</i>	Nevado de Toluca: <i>Andreaea rupestris</i> (r).	
<i>Milnesium</i> cf. <i>reductum</i>	Nevado de Toluca: <i>Grimmia longirostris</i> (s).	
<i>Milnesium granulatum</i>	La Malinche: <i>Leptodontium</i> sp. (c).	
<i>Milnesium</i> sp. nov.	La Malinche: <i>Grimmia fuscolutea</i> (r); <i>Hypnum revolutum</i> (r). Nevado de Toluca: <i>Grimmia</i> <i>elongata</i> (r); <i>Racomitrium subsecundum</i> (s); <i>Bartramia</i> sp. (r); <i>Grimmia elongata</i> (r); <i>Grimmia longirostris</i> (s).	
<i>Minibiotus constellatus</i>	Nevado de Toluca: <i>Hymenolomopsis tolucensis</i> (r); <i>Racomitrium subsecundum</i> (r); <i>Andreaea rupestris</i> (r).	Nevado de Toluca: <i>Hymenolomopsis tolucensis</i> + <i>Pohlia nutans</i> (r).
<i>Minibiotus</i> sp. nov.	La Malinche: <i>Racomitrium subsecundum</i> (s).	La Malinche: <i>Brachythecium occidentale</i> + <i>Leptodontium</i> sp. (s).
<i>Minibiotus</i> sp. nov. 2	La Malinche: <i>Grimmia trichophylla</i> (r).	
<i>Parhexapodibius</i> cf. <i>bactrinanus</i>		La Malinche: <i>Ceratodon purpureus</i> + <i>Aongstroemia julacea</i> (s).
<i>Pilatobius bullatus</i>	La Malinche: <i>Ceratodon purpureus</i> (z).	

Continuación Tabla 5

Tardígrados	Musgos Individuales	Musgos en asociación
<i>Pilatobius oculatus</i>	<p>La Malinche: <i>Leptodontium</i> sp. (c); <i>Hypnum revolutum</i> (r). Nevado de Toluca: <i>Leptodontium</i> sp. (c).</p>	<p>La Malinche: <i>Hypnum cupressiforme</i> var. <i>lacunosum</i> + <i>Grimmia</i> <i>trichophylla</i> (r); <i>Brachythecium occidentale</i> + <i>Grimmia trichophylla</i> + <i>G.</i> <i>pulla</i> (r). Nevado de Toluca: <i>Campylopus</i> sp. + <i>Bartramia</i> sp. (s).</p>
<i>Pilatobius</i> sp.		<p>La Malinche: <i>Brachythecium occidentale</i> + <i>Leptodontium</i> sp. (s).</p>
<i>Platicrista</i> sp.	<p>La Malinche: <i>Hypnum cupressiforme</i> var. <i>cupressiforme</i> (r).</p>	
<i>Pseudechiniscus</i> grupo <i>suillus</i>	<p>La Malinche: <i>Grimmia trichophylla</i> (r).</p>	<p>La Malinche: <i>Brachythecium occidentale</i> + <i>Leptodontium</i> sp. (s).</p>
<i>Ursulinius</i>		<p>La Malinche: <i>Brachythecium occidentale</i> + <i>Leptodontium</i> sp. (s); <i>Brachythecium occidentale</i> + <i>Grimmia trichophylla</i> + <i>G.</i> <i>pulla</i> (r).</p>

Tabla 6. Muestras de musgo (TARDIS-) ordenadas por la abundancia de tardígrados. El sustrato sobre el que se encontró se representa como: c = corteza, r = roca, s = suelo, z = pasto (zacate).

TARDIS	Especie (s)	Sustrato	Abundancia	Riqueza
224*	<i>Racomitrium subsecundum</i>	r	100	7
289†	<i>Brachythecium occidentale</i> + <i>Leptodontium</i> sp.	s	85	12
291†	<i>Brachythecium occidentale</i> + <i>Grimmia trichophylla</i> + <i>G. pulla</i>	r	81	4
183†	<i>Leptodontium pungens</i>	z	39	3
184†	<i>Hypnum cupressiforme</i> var. <i>lacunosum</i>	z	35	2
282†	<i>Hypnum revolutum</i>	r	35	4
281†	<i>Racomitrium subsecundum</i>	s	34	5
225*	<i>Andreaea rupestris</i>	r	31	5
263*	<i>Grimmia elongata</i>	r	28	1
273†	<i>Leptodontium</i> sp.	c	25	3
186†	<i>Hypnum cupressiforme</i> var. <i>lacunosum</i>	z	24	4
279†	<i>Hypnum cupressiforme</i> var. <i>lacunosum</i>	s	23	3
258*	<i>Andreaea rupestris</i>	r	20	1
268*	<i>Grimmia longirostris</i>	s	20	2
243*	<i>Bartramia</i> sp.	z	17	2
215*	<i>Racomitrium subsecundum</i>	s	16	4
226*	<i>Bartramia</i> sp.	s	13	3
287†	<i>Hypnum revolutum</i>	r	10	4
233*	<i>Grimmia trichophylla</i>	c	9	1
272†	<i>Leptodontium</i> sp.	z	9	4
288†	<i>Grimmia trichophylla</i>	r	8	3
283†	<i>Hypnum cupressiforme</i> var. <i>cupressiforme</i>	r	7	3
185†	<i>Leptodontium pungens</i>	z	6	3
210*	<i>Grimmia elongata</i>	r	3	2
256*	<i>Bartramia</i> sp.	r	5	2
290†	<i>Grimmia</i> sp. + <i>Leptodontium</i> sp.	z	5	3
198†	<i>Bartramia brevifolia</i> + Hepática foliosa	z	4	4
245*	<i>Campylopus pittieri</i> + <i>Bartramia</i> sp.	s	4	2
221*	<i>Hymenolomopsis toluensis</i> + <i>Pohlia nutans</i>	r	3	1

Continuación Tabla 6

TARDIS	Especie (s)	Sustrato	Abundancia	Riqueza
202†	<i>Pohlia cruda</i>	z	2	1
222*	<i>Hymenolomopsis toluensis</i>	r	2	1
284†	<i>Hypnum cupressiforme</i> var. <i>lacunosum</i> + <i>Grimmia trichophylla</i>	r	2	2
191†	<i>Grimmia fuscolutea</i>	r	1	1
197†	<i>Ceratodon purpureus</i> + <i>Aongstroemia julacea</i>	s	1	1
199†	<i>Ceratodon purpureus</i> + <i>Campylopus schimperi</i>	z	1	1
201†	<i>Ceratodon purpureus</i>	z	1	1
237*	<i>Leptodontium</i> sp.	c	1	1
240*	<i>Grimmia fuscolutea</i>	r	1	1
269†	<i>Leptodontium</i> sp.	z	1	1
275†	<i>Hypnum revolutum</i>	z	1	1
285†	<i>Grimmia trichophylla</i>	r	1	1

* Nevado de Toluca. † La Malinche

Adicionalmente, se presentan fotografías de algunos musgos para tratar de elucidar los patrones de estructura y función de los mismos que les permitan convertirse en ambientes apropiados para tardígrados. Los musgos con mayor abundancia y riqueza de tardígrados como *Brachythecium occidentale*, *Racomitrium subsecundum*, *Leptodontium pungens*, *Hypnum revolutum*, *Andreaea rupestris* y *Grimmia* sp. (**Figura 11**) tienen una complejidad estructural que consta de una arquitectura entramada, con múltiples clases modulares, patrones de ramificación regulares y modos de repetición modular que mantienen proximidad física; además, las hojas tienen una costa delgada o reducida (**Figura 12**).

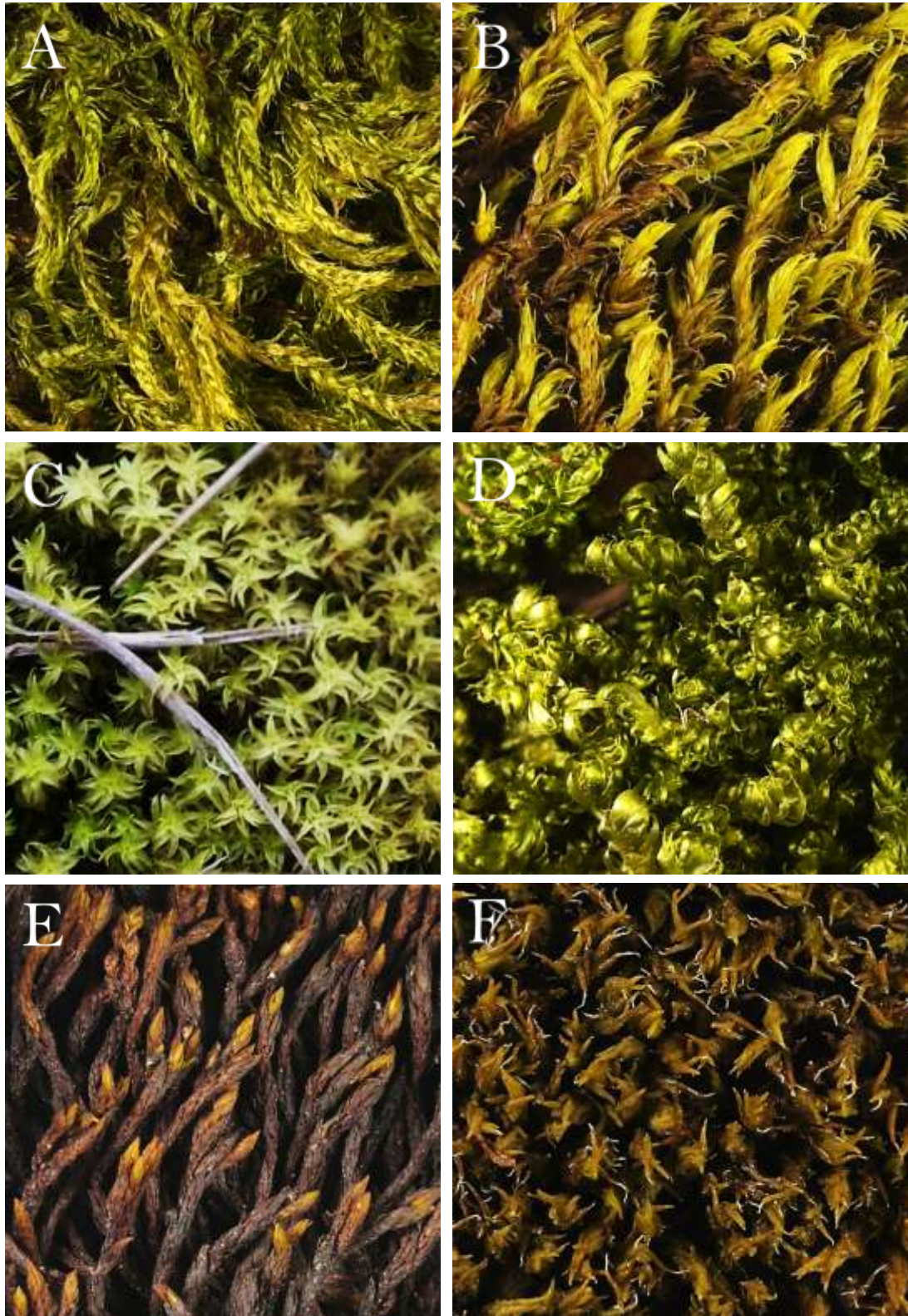


Figura 11. Especies de musgos con mayor abundancia y riqueza de tardígrados. A, *Brachythecium occidentale*. B, *Racomitrium subsecundum*. C, *Leptodontium pungens*. D, *Hypnum revolutum*. E, *Andreaea rupestris*. F, *Grimmia* sp.

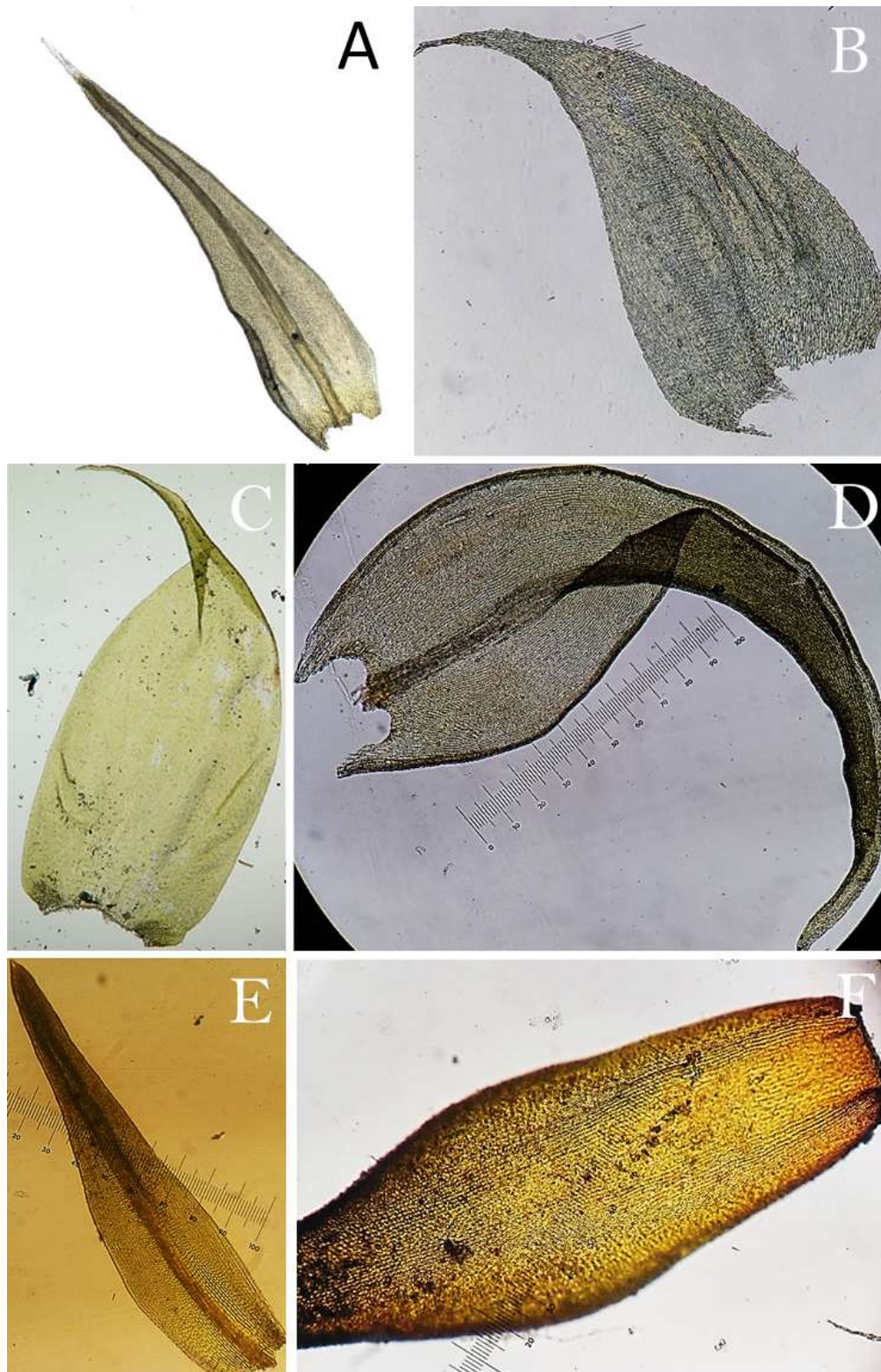


Figura 12. Hojas de los géneros con mayor abundancia y riqueza de tardígrados. A, *Racomitrium*. B, *Brachythecium*. C, *Hypnum*. D, *Leptodontium*. E, *Grimmia*. F, *Andreaea*. (MCC). Créditos de la imagen A para Hugues Tinguy, mediante licencia Creative Commons.

Adicionalmente, las secciones de las hojas de algunas de las especies sugieren que los tardígrados podrían preferir hojas delgadas y mayormente uniestratificadas (**Figura 13 y Figura 14**). De este modo, aquellos tardígrados que se alimenten directamente de los musgos tendrían mayor facilidad para perforar los clorocistos.



Figura 13. Secciones de hojas. A, *Campylopus albidovirens*. B, *Bartramia* sp. MCC.

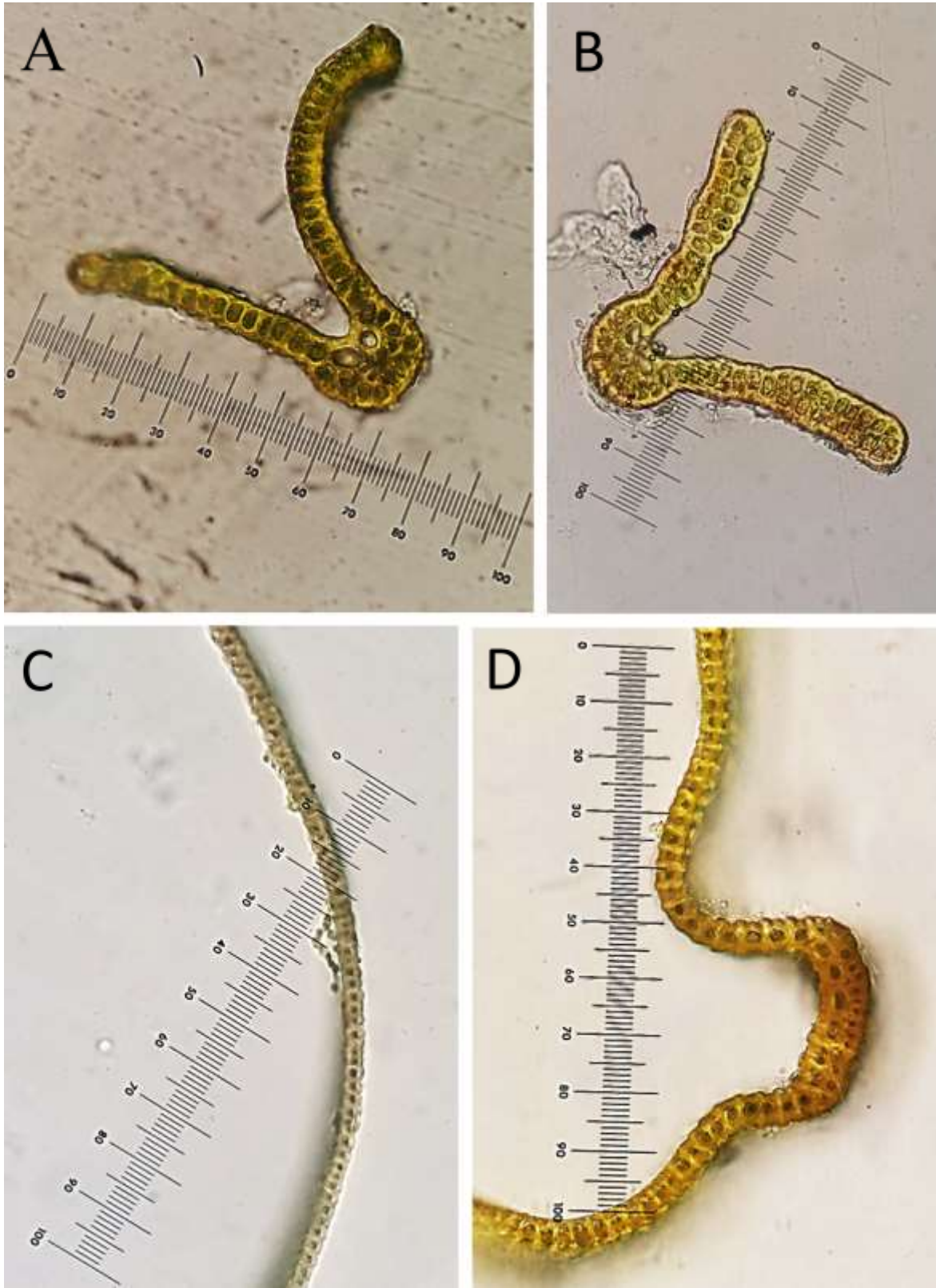


Figura 14. Secciones de hojas. A, *Grimmia elongata*. B, *Grimmia trichophylla*. C, *Hypnum cupressiforme*. D, *Racomitrium subsecundum*. MCC.

6.4. Descripciones de las especies de tardígrados encontradas

Clase Heterotardigrada

Orden Echiniscoidea

Familia Echiniscidae

Barbaria cf. madonnae (Michalczyk & Kaczmarek, 2006)

Longitud de 234 μm . Placas color marrón (excepto cefálica); cavidad corporal rojiza. Ojos no visibles tras el montaje; previo a este son pequeños puntos rojos. Además de los cirros cefálicos y el cirro A, no presenta ningún otro apéndice en el tronco (**Figura 15A y D**). Pseudoporos visibles como áreas brillantes cuyos bordes no se pueden enfocar (**Figura 15B**); por debajo de esta capa se aprecian pilares con la apariencia de pequeños puntos negros cuyos bordes sí pueden enfocarse (**Figura 15C**).

Placas cefálica y escapular no facetadas, es decir, sin pliegues angulosos que hagan parecer que tiene varios planos. Flancos de la placa escapular parecen estar divididas por una franja lisa, a manera de “hombreras”. Carece de una tercera placa medial; en su lugar solo hay algunos pilares en la porción anterior, mientras el resto del espacio es liso. Placa terminal ligeramente facetada y con muescas bien desarrolladas (**Figura 15A**).

Espinas en las patas I-III ausentes. Garras internas y externas del mismo tamaño; las primeras con una espuela larga en forma de gancho por encima de la base (**Figura 15F**). Collar dentado en el cuarto par de patas con 12 dientes bien marcados (**Figura 15E**).

Material examinado

Hábitat: Límite superior de bosque de *Pinus hartwegii*, en musgo sobre el suelo del estrato herbáceo a 3,892 m s.n.m.

Muestras: Tlaxcala, Volcán La Malinche, época seca, *ex Brachythecium occidentale* + *Leptodontium* sp. (**2 ejemplares**) (TARDIS-289).

Ejemplares medidos: Un ejemplar (**Tabla 7**).

Comentarios taxonómicos: Si bien coincide con la mayoría de caracteres de *B. madonnae*, existen diferencias en el patrón dorsal de la cutícula, lo cual sugiere que podría tratarse de una especie nueva. No obstante, debido a los pocos ejemplares obtenidos, no es posible afirmarlo.

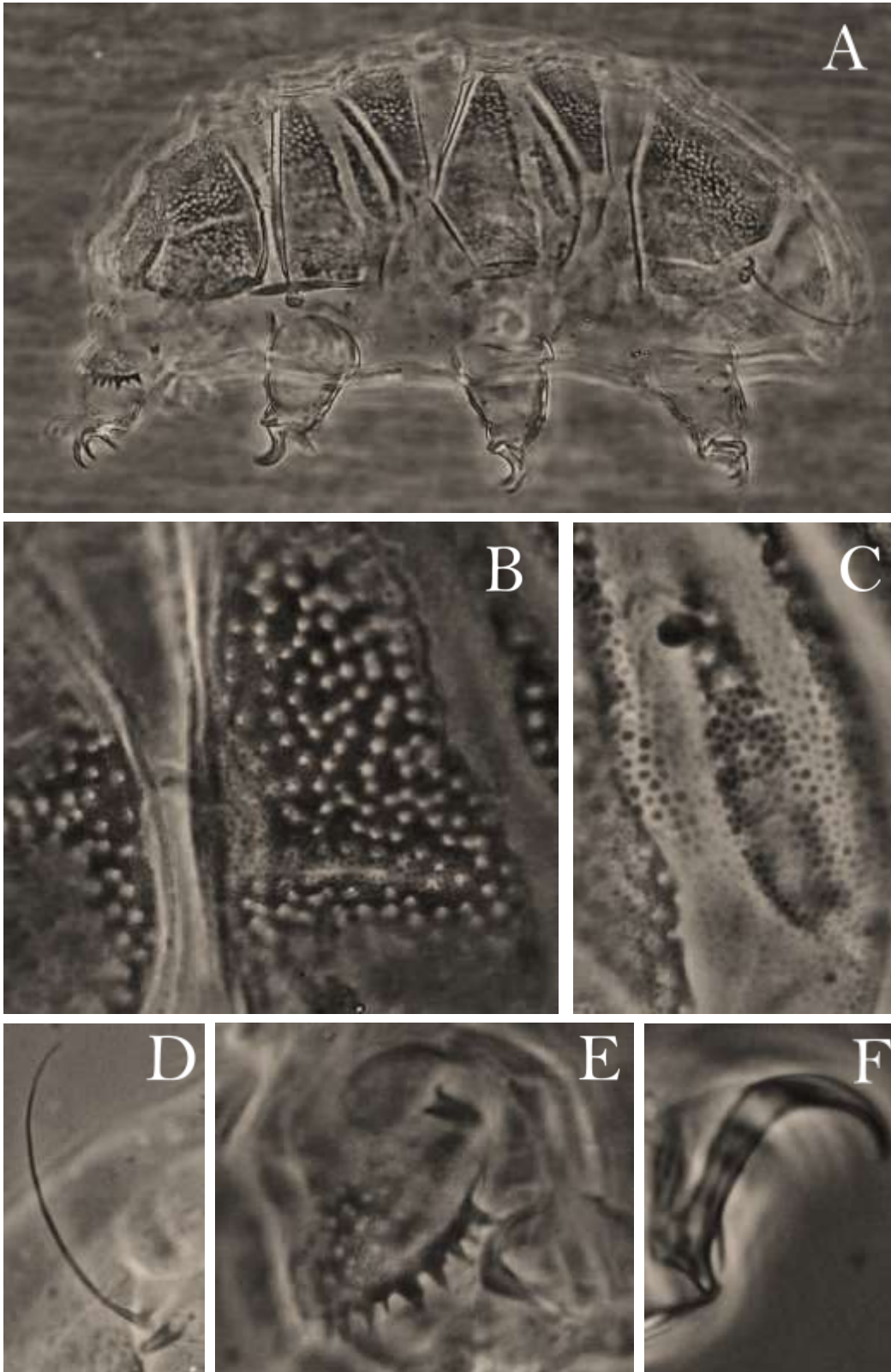


Figura 15. *Barbaria cf. madonnae*. A, hábito. B, pseudoporos. C, pilares intracuticulares. D, cirro A. E, collar dentado. F, espuela en una garra interna de la pata I. (MCF)

Tabla 7. Medidas de estructuras morfológicas selectas de *Barbaria cf. madonnae*.

Caracter	μm	sc
Longitud corporal	234	443
Longitud de la placa escapular	52.8	–
Longitud de los apéndices cefálicos		
<i>Cirrus internus</i>	16.1	30.5
Papila cefálica	7.5	14.3
<i>Cirrus externus</i>	19.8	37.6
Clava	7.4	14.0
Cirro A	52.1	98.7
Razón Cirro A/Longitud corporal	22%	–
Razón de las longitudes <i>Cirrus int/ext</i>	81%	–
Longitud de los apéndices corporales		
Longitud de la papilla en la pata IV	5.0	9.4
Número de dientes en el collar	12.0	–
Longitud de la muesca	25.1	47.6
Alturas de las garras 1		
Rama	15.2	28.8
Espuela	3.1	5.9
Razón espuela/altura de la rama	21%	–
Alturas de las garras 2		
Rama	14.6	27.7
Espuela	3.1	5.8
Razón espuela/altura de la rama	21%	–
Alturas de las garras 3		
Rama	15.2	28.8
Espuela	*	
Razón espuela/altura de la rama	*	–
Alturas de las garras 4		
Rama	18.3	34.7
Espuela	3.9	7.4
Razón espuela/altura de la rama	21%	–

El valor *sc* es la proporción de una estructura respecto a la placa escapular expresado como porcentaje. *Estructuras no medidas debido a su orientación.

***Claxtonia* sp. nov.**

Longitud de 218 μm . Escultura dorsal compuesta por gránulos conectados por estrías, en el plano principal y en un plano más interno los espacios se asemejan a los vértices de hexágonos. En individuos juveniles y adultos la parte anterior de las placas pareadas presentan únicamente un par de franjas oblicuas con granulación de escasas conexiones. Placas mediales con la porción anterior totalmente lisa. Placa tercera medial ausente; en su lugar solo hay unos pocos gránulos sin estrías que los conecten. Parte posterior de la placa cefálica, a veces llamada *neck plate*, con la mayor superficie de cutícula lisa. Placas escapular y terminal están enteramente ornamentadas. Muecas de la placa terminal llegando aproximadamente a la mitad de la placa, donde un pliegue con granulación más débil las conecta. Granulación aumentando de tamaño y estrías más nítidas conforme se alejan de los bordes de las placas. Cada gránulo tiene de 4 a 6 conexiones.

Patas I-III con espinas; espina de la pata I siempre clara y espinas de las patas II y III difíciles de observar. Barras muy tenues bajo las garras y una banda de cutícula más gruesa en la base interior de todas las patas presentes en algunos ejemplares. Collar con nueve dientes en promedio sobre las patas IV, pocos más o pocos menos dientes de acuerdo al estadio. Papila podal presente. Cuatro garras en cada pata; internas con espuelas en forma de gancho apuntando hacia la base.

Mitad anterior de todas las placas troncales lisa en larvas. Se diferencia a una larva por presentar únicamente dos garras, ambas con espuelas ya desarrolladas. Juveniles distinguibles en esta especie por una ornamentación más pequeña, pocas o nulas estrías que las conecten y gonoporo ausente. Adultos con una ornamentación grande, siempre con estrías claras y con gonoporo desarrollado.

Material examinado

Hábitat: Pastizal alpino, en musgo sobre la base de un individuo solitario de *Pinus hartwegii* y en la base de una mata de pasto a 4,109 m s.n.m. Límite superior de bosque de *Pinus hartwegii*, en musgo sobre roca a 3,892 m s.n.m.

Muestras: Tlaxcala, Volcán La Malinche, época seca: ex *Leptodontium* sp. (**1 ejemplar**) (TARDIS-272); ex *Leptodontium* sp. (**3 ejemplares**) TARDIS-273; ex *Hypnum cupressiforme* var. *cupressiforme* (**2 ejemplares**) (TARDIS-283); ex *Hypnum cupressiforme* var. *lacunosum* + *Grimmia trichophylla* (**1 ejemplar**) (TARDIS-284); ex *Hypnum revolutum* (**4 ejemplares**) (TARDIS-287); ex *Brachythecium occidentale* + *Grimmia trichophylla* + *G. pulla* (**3 ejemplares**) (TARDIS-291).

Ejemplares medidos: Un ejemplar (

Tabla 8).

Comentarios taxonómicos: Difiere de *Claxtonia barbarae* por la ausencia de estrías que conecten los gránulos, la longitud menor de los cirros cefálicos internos y externos (12 μm y 14 μm respectivamente), la longitud del cirro A (28 μm) y la espuela más corta de las garras internas (≤ 2 μm); de *C. capillata* por presentar la tercera placa medial, la longitud del cirro A es mayor (hasta una y media veces la longitud total del animal) y por las garras de un tamaño superior (31 μm); de *C. corrugicaudata* por la ausencia de estrías que conecten los gránulos, la longitud del cirro A (119 μm), placas mediales no divididas y la presencia de crestas en la placa terminal que dan un aspecto “corrugado”; de *C. crebraclava* por el color del cuerpo (café), la placa collar de menor tamaño y tenuemente ornamentada, la ausencia de áreas lisas en las placas, los clava gruesos y curvados y la espuela tenue en las garras internas; de *C. malpighii* por la presencia de poros, por las divisiones transversales de la porción anterior de las placas mediales, la presencia de un patrón ventral y la longitud más corta del cirro A (30-34 μm); de *C. marginopora* por la presencia de poros reales, por la ausencia de estrías que conecten los gránulos y por un cirro A relativamente corto y espuelas en las garras internas muy reducidas; de *C. mauccii* por la longitud del cirro A (90 μm en un individuo de 190 μm contra 67 μm en un individuo de 218 μm) y por no presentar dos pares de proyecciones cuticulares hemisféricas en los costados del tronco; de *C. molluscorum* por su escultura (los gránulos parecen estar mucho más marcados que en otras especies y no se reporta la presencia de estrías) y la menor longitud del cirro A (19 μm); de *C. moniliata* por la ausencia de estrías, los gránulos mucho más marcados en las placas cefálica y escapular, la falta de porciones lisas en las placas y por los dientes laterales de mayor longitud que los demás en el collar de las patas IV; de *C. pardalis* por el tamaño de la granulación (más pequeña), la ausencia de espinas en las patas, el patrón de tipo leopardo de la escultura y la presencia de verdaderos poros; de *C. vincula* por las áreas de cutícula lisa más aleatorias y mezcladas que esta presenta tanto en la placa escapular como en la terminal, por tener cirros cefálicos más pequeños y por el mayor número de dientes en el collar de las patas IV; de *C. wendti* por el tamaño más pequeño y el tipo de granulación, por la mayor longitud del cirro A (55-70% de la longitud corporal) y por la peculiar posición de la espuela en las garras internas (a la mitad de la garra y no levemente por encima de la base).

A pesar de que *Claxtonia* es un género reciente, su diagnosis se formuló con base en el material correspondiente a únicamente dos especies; el resto que conforman el género se adicionaron en parcial concordancia con caracteres similares a estas dos (Gąsiorek *et al.*, 2019a). Por ello, la mayor parte de las especies de este género no cumplen con las características de la diagnosis con precisión. Adicionalmente, varias descripciones de estas especies aún tienen sesgos, por ejemplo, en la descripción original de *C. mauccii*, no se menciona que presente estrías conectando la granulación, sin embargo, son evidentes en las micrografías incluidas en el estudio de Gąsiorek *et al.* (2019a).

Tabla 8. Medidas de estructuras morfológicas selectas de *Claxtonia* sp. nov.

Caracter	µm	sc
Longitud corporal	218	585
Longitud de la placa escapular	37.2	–
Longitud de los apéndices cefálicos		
<i>Cirrus internus</i>	17.6	47.3
Papila cefálica	7.8	20.8
<i>Cirrus externus</i>	19.7	52.9
Clava	6.2	16.7
Cirro A	67.6	181.7
Razón Cirro A/Longitud corporal	31%	–
Razón de las longitudes <i>Cirrus int/ext</i>	89%	–
Longitud de los apéndices corporales		
Longitud de la espina sobre la pata I	3.1	8.3
Longitud de la espina sobre la pata II	*	
Longitud de la espina sobre la pata II	*	
Longitud de la papilla en la pata IV	5.0	13.3
Número de dientes en el collar	9	–
Longitud de la muesca	14.4	38.7
Alturas de las garras 1		
Rama	13.0	35.0
Espuela	2.8	7.5
Razón espuela/altura de la rama	21%	–
Alturas de las garras 2		
Rama	12.4	33.3
Espuela	2.5	6.7
Razón espuela/altura de la rama	20%	–
Alturas de las garras 3		
Rama	12.6	33.8
Espuela	2.5	6.7
Razón espuela/altura de la rama	20%	–
Alturas de las garras 4		
Rama	15.5	41.7
Espuela	3.1	8.3
Razón espuela/altura de la rama	20%	–

El valor *sc* es la proporción de una estructura respecto a la placa escapular expresado como porcentaje. *Estructuras no medidas debido a su orientación.

Echiniscus* grupo *blumi-canadensis

Coloración roja en fresco y verde después del montaje. Patrón de la cutícula dorsal a manera de depresiones o poros con los bordes ligeramente elevados, dando la apariencia de placas poligonales. Tercio superior de las placas pareadas liso; ornamentación atenuada en la porción superior de las placas mediales. Presenta apéndices adicionales al cirro A, sin embargo, el ejemplar recolectado está dañado, por lo que no se puede medir la longitud estos apéndices. Presenta cirros B, C, Cd, D y Dd (**Figura 16**); todos de un grosor mayor que los cirros A. Posee una ligera granulación sobre el dorso de las patas. Espuelas de las garras internas de forma típica (un gancho que apunta hacia abajo) y espuelas de las garras externas a manera de espina recta apuntando hacia arriba.

Material examinado

Hábitat: Límite superior de bosque de *Pinus hartwegii*, en musgo sobre el suelo del estrato herbáceo a 3,892 m s.n.m.

Muestras: Tlaxcala, Volcán La Malinche, época seca: ex *Brachythecium occidentale* + *Leptodontium* sp. (**1 ejemplar**) (TARDIS-289).

Comentarios taxonómicos: El ejemplar presenta la escultura dorsal, la configuración de los cirros y el tipo de espuelas en las garras externas que son característicos tanto del grupo de especies *blumi-canadensis* dentro del género *Echiniscus*, como del género *Testechiniscus* (Gąsiorek *et al.*, 2019a). Sin embargo, éste último ostenta también placas ventrales muy marcadas que no están presentes en el ejemplar recolectado. Su identificación a nivel específico y la obtención de medidas no fue posible debido al daño en los apéndices troncales y a que el ejemplar no se extendió completamente durante el montaje, por lo que se requiere la recolecta de más ejemplares.

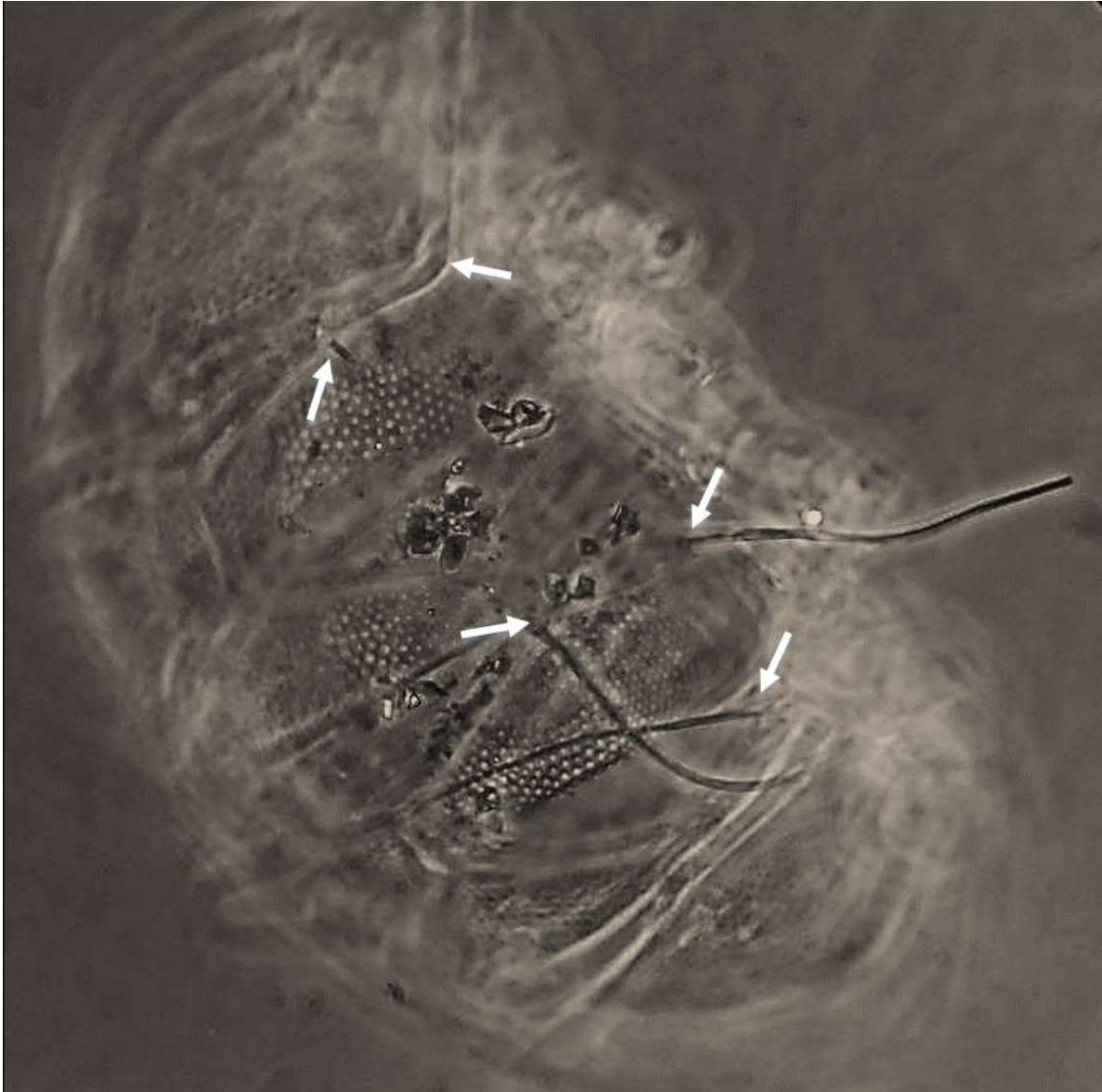


Figura 16. *Echiniscus* grupo *blumi-canadensis*. Nótese la presencia (flechas) de los apéndices troncales (apéndices en el tronco del cuerpo, no en la cabeza) y el tipo de escultura de la cutícula. (MCF).

Hypechiniscus sp. nov.

Longitud media de 217 μm . Incoloro. Ojos negros, conspicuos y de apariencia sólida. Clava ligeramente agudos y delgados; papila cefálica con forma de “dedo”. Cirros cefálicos y cirros A, tenues y cortos. Cirros B-E ausentes. Ornamentación a manera de una granulación fina. Placa cefálica con suturas que le dan la apariencia de estar dividida en cinco porciones; las más anteriores con forma de “W”, como en *Pseudechiniscus*. Banda de cutícula lisa presente entre las placas cefálica y escapular, alineada con los cirros A y los clava. Placa escapular dividida en cuatro por suturas; las anteriores más grandes y voluminosas, mientras que las posteriores son rectángulos más tenues al centro. Tres placas mediales presentes, divididas longitudinal y transversalmente de modo que al centro lucen como cuatro placas, siendo el par anterior más grande; presentan placas accesorias a los costados. Placas pareadas con suturas que forman en el centro anterior un par de lóbulos; por encima se pueden conectar (o no) con otras suturas más alargadas que le dan a este conjunto la apariencia de alas de mariposa (similares al género *Polyommatus*). Muestras de la placa terminal extendidas hasta aproximadamente un tercio (20.8 μm) de la placa terminal, luego continúan suturas hasta la mitad de la placa, donde se juntan precipitadamente en una sola línea que sigue desde un quinto del margen hasta su límite anterior.

Presenta una espina dorsomedial larga (57.7 μm) que surge en el margen anterior de las segundas placas pareadas (entre las patas II y III); aunque es flexible, previo al montaje siempre se aprecia erecta (**Figura 17**). Se encontraron excepciones, tales como la ausencia de la espina dorsal o la presencia de dos espinas. En este último caso las espinas nacen a los costados de una línea longitudinal, surgiendo la primera del lado izquierdo del margen anterior de las primeras placas pareadas y la segunda del lado derecho del margen anterior de las segundas placas pareadas.

Patrón ventral presente. Consta de barras continuas oblicuas siguiendo el margen de la base de las patas IV, con forma de símbolo radical ($\sqrt{\quad}$) “inverso” (dirección desde el borde hacia el gonoporo). Aparentemente presenta varias placas genitales entre el gonoporo y el ano dispuestas de la siguiente manera: dos redondeadas grandes a los lados del gonoporo y tres bajo este, estando una al centro, justo por debajo entre gonoporo y ano, y dos a los lados de esta. En el resto de la parte ventral hay un par de barras oblicuas que parten de cada margen lateral y se encuentran en el centro, marcando una incisión. En la porción cefálica parecen haber también formas redondeadas, pero no se pueden apreciar claramente en los ejemplares recolectados. Gonoporo con forma de roseta y ano trilobado.

Patas esbeltas y ligeramente telescópicas. Espinas, papilas o collar dentado ausentes en todas las patas. Ornamentación tenue en la parte media de las patas. Presentan un cojín/callos alargado debajo de las garras en todas las patas. Garras isométricas en todas las patas. Espuelas solo presentes en las garras internas, siendo muy prominentes y curvadas. En algunos ejemplares hay un pequeño espolón en la base de las garras externas apuntando hacia arriba.

Larva: Ojos, patrón ventral y gonoporo ausentes. Placas dorsales prácticamente invisibles; únicamente la “W” de la placa cefálica está ligeramente marcada. Espina dorsal presente de manera clara y va desde el punto medio entre las patas II y III, al punto medio entre I y II. Cirro A relativamente corto y tenue. Clava aproximadamente 1.5-2 veces la longitud del cirróforo del cirro A. Cirros internos y externos de aproximadamente el mismo tamaño. Papila cefálica ligeramente globular, es decir, en la base es más corta y se ensancha rápidamente. Solo presenta dos garras y ya que las espuelas son tan prominentes y curvas, parecieran garras de tipo *Hypsibius*. Barras cuticulares (no tan engrosadas para parecer almohadillas) bajo las garras presentes.

Material examinado

Hábitat: Pastizal alpino, en musgo sobre roca a 4,051 m s.n.m.

Muestras: Estado de México, Volcán Nevado de Toluca, época de lluvias: ex *Racomitrium subsecundum* (**24 adultos y 6 larvas montadas; 31 ejemplares en etanol al 80%**) (TARDIS-224).

Ejemplares medidos: Dos ejemplares (**Tabla 9**).

Comentarios taxonómicos: La nueva especie se distingue de *Hypechiniscus exarmatus* por tener una espina media dorsal, espuelas más largas y robustas en las garras internas, un patrón ventral y un cojín/callos bajo las garras de todas las patas; de *H. fengi* por presentar siempre ojos negros sólidos conspicuos, por exhibir un patrón ventral en la cutícula, una espina media dorsal de poco más del doble de largo (27.7 μm en un ejemplar de 222 μm de *H. fengi* vs 57.7 μm en un ejemplar de 237 μm de *H. sp. nov.*), espinas Dd ausentes y presencia de un cojín/callos bajo las garras de todas las patas; de *H. gladiator* por poseer un patrón ventral en la cutícula, cualquier espina (Bd-Dd) adicional ausente, muescas de la placa terminal más cortas y menos profundas de modo que no la dividen en tres facetas, no poseer collar dentado y por la presencia de un cojín/callos bajo las garras de todas las patas; y de *H. papillifer* por presentar un patrón ventral, estar desprovisto de papilas en las patas y tener un cojín/callos bajo las garras de todas las patas.

Tanto la ornamentación dorsal como el patrón ventral son muy similares a los presentes en el género *Pseudechiniscus*, por lo que valdría la pena profundizar una posible relación filogenética con apoyo de marcadores moleculares.

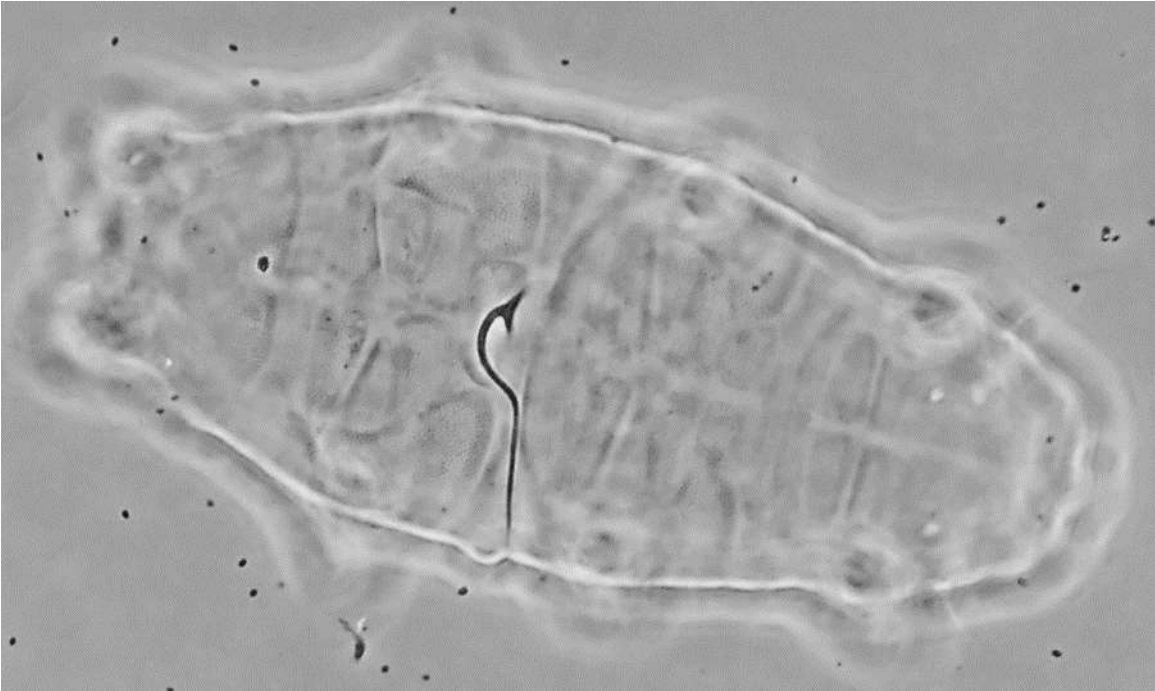


Figura 17. *Hypechiniscus* sp. nov. Hábito en vista dorsal. (MCF).

Tabla 9. Medidas de estructuras morfológicas selectas de *Hypechiniscus* sp. nov.

Caracter	N	Rango		Media		DE	
		μm	sc	μm	sc	μm	sc
Longitud corporal	2	197 – 237	879 – 987	217	933	28	76
Longitud de la placa escapular	2	22.4 – 24.0	–	23.2	–	1.1	–
Longitud de los apéndices cefálicos							
<i>Cirrus internus</i>	2	9.6 – 10.5	42.9 – 43.9	10.1	43.4	0.7	0.7
Papila cefálica	2	7.2 – 8.1	32.1 – 33.6	7.6	32.9	0.6	1.0
<i>Cirrus externus</i>	2	18.1 – 19.2	75.3 – 85.7	18.6	80.5	0.8	7.3
Clava	0	?	?	?	?	?	?
Cirro A	2	24.0 – 27.3	107.1 – 113.7	25.6	110.4	2.3	4.6
Razón Cirro A/Longitud corporal	2	12% – 12%	–	12%	–	0%	–
Razón de las longitudes Cirrus int/ext	2	50% – 58%	–	54%	–	6%	–
Longitud de los apéndices corporales	0						
Espina media dorsal	1	57.7 – 57.7	240.3 – 240.3	57.7	240.3	?	?
Longitud de la muesca	1	20.8 – 20.8	92.9 – 92.9	20.8	92.9	?	?
Alturas de las garras 1	0						
Rama	2	9.6 – 9.9	41.3 – 42.9	9.8	42.1	0.2	1.1
Espuela	2	4.0 – 4.3	17.9 – 18.1	4.2	18.0	0.2	0.2
Razón espuela/altura de la rama	2	42% – 44%	–	43%	–	1%	–
Alturas de las garras 2	0						
Rama	2	9.6 – 9.9	41.3 – 42.9	9.8	42.1	0.2	1.1
Espuela	2	3.1 – 3.2	12.9 – 14.3	3.2	13.6	0.1	1.0
Razón espuela/altura de la rama	2	31% – 33%	–	32%	–	1%	–
Alturas de las garras 3	0						
Rama	2	9.6 – 9.9	41.3 – 42.9	9.8	42.1	0.2	1.1
Espuela	2	3.8 – 4.3	17.1 – 18.1	4.1	17.6	0.4	0.7
Razón espuela/altura de la rama	2	40% – 44%	–	42%	–	3%	–
Alturas de las garras 4	0						
Rama	2	10.4 – 10.5	43.9 – 46.4	10.5	45.2	0.1	1.8
Espuela	2	4.0 – 4.3	17.9 – 18.1	4.2	18.0	0.2	0.2
Razón espuela/altura de la rama	2	38% – 41%	–	40%	–	2%	–

N es el número de individuos o estructuras medidas, **Rango** son los valores menor y mayor entre los ejemplares medidos, **DE** es la desviación estándar, **sc** es la proporción de una estructura respecto a la placa escapular expresado como porcentaje, ? aparece en la columna **DE** cuando $N < 2$.

Pseudechiniscus grupo *suillus-facettalis*

Longitud de 164 μm . Coloración amarilla. Cutícula con una fina granulación de menor tamaño en los bordes de las placas dorsales y en la cutícula ventral. No hay estrías que conecten los puntos en ninguna porción de la cutícula (**Figura 18B**). Clava de forma normal y papilas cefálicas con forma de domo, no alargadas. Placa cefálica dividida en cinco partes; placa escapular dividida en la porción posterior en cuatro placas menores transversales; tres placas mediales, las dos primeras tienen divisiones transversales y la primera porción es de tamaño superior; dos placas pareadas, una placa pseudosegmental con división longitudinal y placa terminal con muescas claras (**Figura 18A**). Solo cirros cefálicos y cirros A presentes (**Figura 18D**). Patas con un anillo de granulación en la parte media. Cuatro garras en cada pata; las dos internas tienen espuelas en forma de gancho que apunta hacia abajo en todas las patas (**Figura 18C, E**).

Material examinado

Hábitat: Límite superior de bosque de *Pinus hartwegii*, en musgo sobre suelo y roca del estrato herbáceo a 3,892 m s.n.m.

Muestras: Tlaxcala, Volcán La Malinche, época seca: ex *Grimmia trichophylla* (**2 ejemplares**) (TARDIS-288); ex *Brachythecium occidentale* + *Leptodontium* sp. (**1 ejemplar**) (TARDIS-289).

Ejemplares medidos: Un ejemplar (**Tabla 10**).

Comentarios taxonómicos: No se puede identificar a nivel específico debido a la ausencia de algún patrón de estructuras en la porción ventral, reconocido como relevante en especímenes euroasiáticos (Grobys *et al.*, 2020; Cesari *et al.*, 2020). Sin embargo, se han observado ejemplares adultos (que presentan gonoporo) y tampoco se aprecia un patrón ventral, únicamente hay manchones transversales de granulación en cada segmento en línea con las patas. Algo similar puede verse en algunos especímenes presentados por Cesari *et al.* (2020), los cuales no presentan un patrón ventral elaborado, sino solo manchones de granulación; además la papila cefálica que presenta un ejemplar de Eslovaquia, es muy similar a la que presenta la especie recolectada en este estudio.

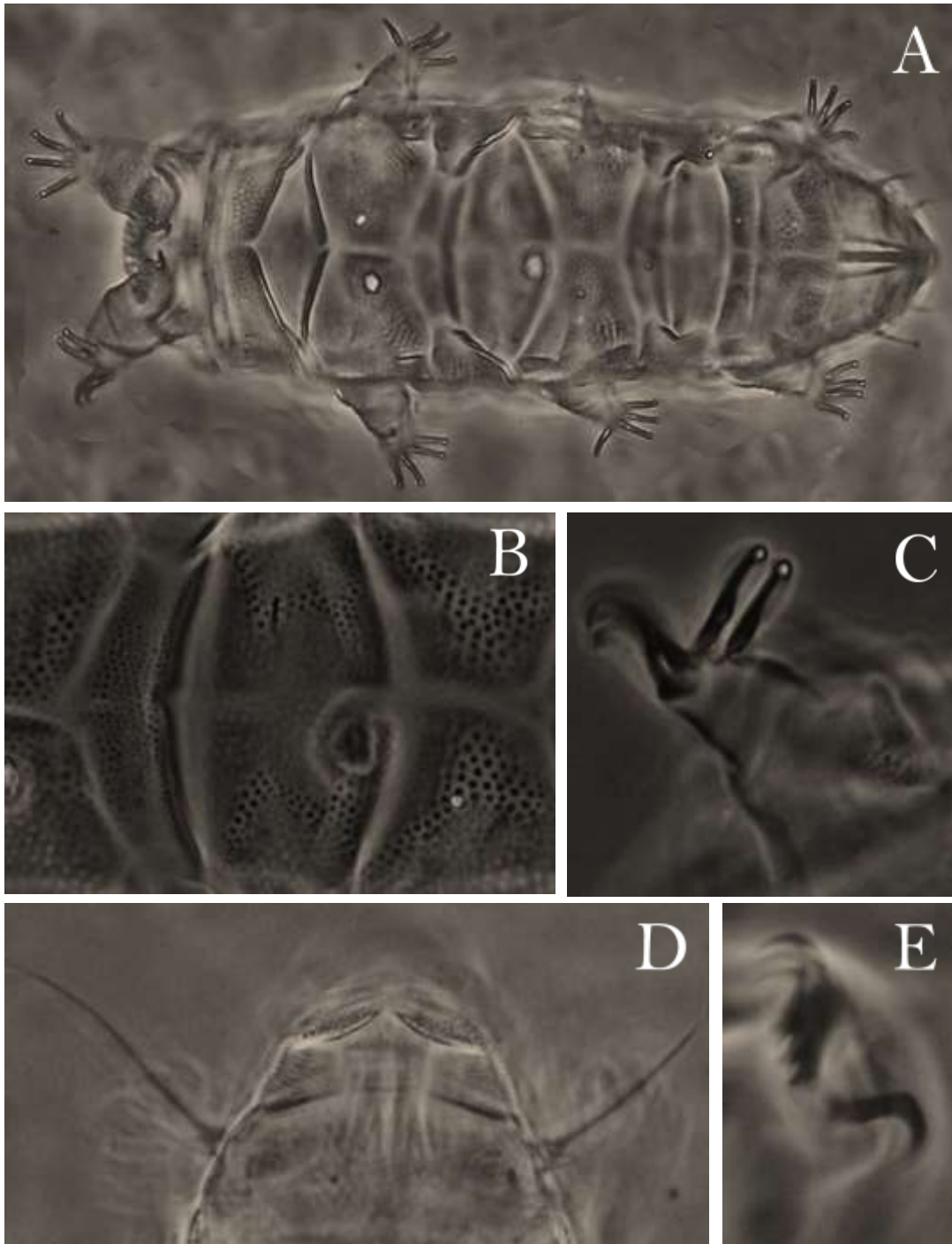


Figura 18. *Pseudechiniscus* grupo *suillus-facettalis*. A, habitus. B, escultura dorsal. C, garras IV. D, cirros A. E, garras II. (MCF).

Tabla 10. Medidas de estructuras morfológicas selectas de *Pseudechiniscus* grupo *suillus-facettalis*.

Caracter	μm	sc
Longitud corporal	164	667
Longitud de la placa escapular	24.6	–
Longitud de los apéndices cefálicos		
<i>Cirrus internus</i>	6.5	26.6
Papila cefálica	3.8	15.3
<i>Cirrus externus</i>	7.7	31.4
Clava	5.2	21.2
Cirro A	36.3	147.6
Razón Cirro A/Longitud corporal	22%	–
Razón de las longitudes <i>Cirrus int/ext</i>	85%	–
Longitud de los apéndices corporales		
Longitud de la muesca	10.8	43.9
Alturas de las garras 1		
Rama	8.0	32.5
Espuela	*	
Razón espuela/altura de la rama	*	–
Alturas de las garras 2		
Rama	7.6	30.9
Espuela	*	
Razón espuela/altura de la rama	*	–
Alturas de las garras 3		
Rama	7.8	31.6
Espuela	*	
Razón espuela/altura de la rama	*	–
Alturas de las garras 4		
Rama	9.4	38.0
Espuela	*	
Razón espuela/altura de la rama	*	–

El valor *sc* es la proporción de una estructura respecto a la placa escapular expresado como porcentaje. *Estructuras no medidas debido a su orientación.

Clase Eutardigrada

Orden Apochela

Familia Milnesiidae

***Milnesium cf. reductum* Tumanov, 2006**

Longitud de 481 μm . Coloración naranja. Cutícula lisa. Papilas y lamelas no visibles debido a la orientación. Tubo bucal angosto y alargado, recto en su extensión. Ramas primarias de media longitud y sin puntas accesorias. Configuración de ramas secundarias [2-3]-[3-2], a excepción de la pata III izquierda, cuya configuración es inversa (es decir, 3-2). Bases de las ramas secundarias ensanchadas claramente. Barras cuticulares bajo las garras I-III.

Material examinado

Hábitat: Pastizal alpino, en musgo sobre suelo a 4,210 m s.n.m.

Muestras: Estado de México, Volcán Nevado de Toluca, época seca: ex *Grimmia longirostris* (1 ejemplar) (TARDIS-268).

Ejemplares medidos: Un ejemplar (Tabla 11)

Comentarios taxonómicos: La clave que presentan Morek *et al.* (2016a) conduce directamente a *Milnesium reductum*, no obstante, comparando con la descripción original de la especie (Tumanov, 2006), las dimensiones del ejemplar del Nevado de Toluca son menores. Es necesario recolectar más ejemplares y realizar una descripción integrativa de estos, ya que múltiples caracteres crípticos y ontogénicos han sido reconocidos recientemente como taxonómicamente relevantes para el género (Morek y Michalczyk, 2020; Surmacz *et al.*, 2019, 2020).

Tabla 11. Medidas de estructuras morfológicas selectas de *Milnesium cf. reductum*.

Caracter	µm	pt
Longitud corporal	481	1365
Longitud de las papilas peribucales	*	
Longitud de las papilas laterales	*	
Tubo bucal		
Longitud	35.2	–
Punto de inserción de los soportes de los estiletes	24.0	68.2
Ancho anterior	14.4	40.9
Ancho estándar	14.4	40.9
Ancho posterior	14.4	40.9
Razón ancho estándar/longitud	41%	–
Razón anchos posterior/anterior	100%	–
Alturas de la garra 1		
Rama primaria externa	16.0	45.5
Base externa + rama secundaria	12.8	36.4
Razón entre la longitud de las ramas externas	80%	–
Rama primaria interna	16.0	45.5
Base interna + rama secundaria	12.8	36.4
Espuela interna	6.4	18.2
Razón entre la longitud de las ramas internas	80%	–
Alturas de la garra 2		
Rama primaria externa	16.8	47.7
Base externa + rama secundaria	12.8	36.4
Razón entre la longitud de las ramas externas	76%	–
Rama primaria interna	16.0	45.5
Base interna + rama secundaria	12.8	36.4
Espuela interna	6.4	18.2
Razón entre la longitud de las ramas internas	80%	–
Alturas de la garra 3		
Rama primaria externa	17.6	50.0
Base externa + rama secundaria	12.0	34.1
Espuela externa	6.4	18.2
Razón entre la longitud de las ramas externas	68%	–
Rama primaria interna	17.6	50.0
Base interna + rama secundaria	12.0	34.1
Espuela interna	*	
Razón entre la longitud de las ramas internas	68%	–
Alturas de la garra 4		
Rama primaria anterior	*	
Base anterior + rama secundaria	12.8	36.4
Espuela anterior	6.4	18.2
Razón entre la longitud de las ramas anteriores		–

Cont. Tabla 11

Caracter	μm	<i>pt</i>
Rama primaria posterior	20.8	59.1
Base posterior + rama secundaria	12.8	36.4
Razón entre la longitud de las ramas posteriores	62%	–

El valor *pt* es la proporción de una estructura respecto al tubo bucal expresado como porcentaje. *Estructuras no medidas debido a su orientación.

***Milnesium granulatum* Ramazzotti, 1962**

Longitud de 416 μm . Machos ausentes. Coloración naranja pálido. Ojos ausentes. Cutícula dorsal de patrón reticulado, con apariencia de depresiones, que se van debilitando progresivamente hacia la porción cefálica y en dirección a los pliegues de cada segmento corporal. En algunos segmentos pareciera presentarse solo en un manchón al centro. Ausente sobre las patas. Dos papilas cefálicas, seis papilas peribucales y seis lamelas. Tubo bucal ligeramente alargado y que se va haciendo más angosto en dirección caudal. Ramas primarias de las garras sin puntas accesorias apreciables. Configuración de las ramas secundarias [3-3]-[3-3]; engrosamientos basales reducidos; barras cuticulares bajo garras I-III presentes.

Material examinado

Hábitat: Pastizal alpino, en musgo sobre la base de un individuo solitario de *Pinus hartwegii* a 4,109 m s.n.m.

Muestras: Tlaxcala, Volcán La Malinche, época seca: ex *Leptodontium* sp. (4 ejemplares) (TARDIS-273).

Ejemplares medidos: Un ejemplar (Tabla 12)

Comentarios taxonómicos: Tanto en la redescipción de la especie (Michalczyk *et al.*, 2012) como en el material recolectado, es necesario detallar otros caracteres para satisfacer las exigencias descriptivas actuales (Morek y Michalczyk, 2020; Surmacz *et al.*, 2019). En un reporte adicional se señala la presencia de pseudoplacas posteriores observadas con microscopía de fluorescencia, otras diferencias morfométricas, así como datos moleculares (Jackson y Meyer, 2019).

Tabla 12. Medidas de estructuras morfológicas selectas de *Milnesium granulatum*.

Caracter	µm	pt
Longitud corporal	416	1368
Longitud de las papilas peribucales	*	
Longitud de las papilas laterales	*	
Tubo bucal		
Longitud	30.4	–
Punto de inserción de los soportes de los estiletes	22.4	73.7
Ancho anterior	16.0	52.6
Ancho estándar	12.8	42.1
Ancho posterior	12.8	42.1
Razón ancho estándar/longitud	42%	–
Razón anchos posterior/anterior	80%	–
Alturas de la garra 1		
Rama primaria externa	12.8	42.1
Base externa + rama secundaria	10.4	34.2
Espuela externa	*	
Razón entre la longitud de las ramas externas	81%	–
Rama primaria interna	12.8	42.1
Base interna + rama secundaria	11.2	36.8
Espuela interna	*	
Razón entre la longitud de las ramas internas	88%	–
Alturas de la garra 2		
Rama primaria externa	*	
Base externa + rama secundaria	*	
Espuela externa	*	
Razón entre la longitud de las ramas externas		–
Rama primaria interna	*	
Base interna + rama secundaria	*	
Espuela interna	*	
Razón entre la longitud de las ramas internas		–
Alturas de la garra 3		
Rama primaria externa	*	
Base externa + rama secundaria	*	
Espuela externa	*	
Razón entre la longitud de las ramas externas		–
Rama primaria interna	*	
Base interna + rama secundaria	*	
Espuela interna	*	
Razón entre la longitud de las ramas internas		–
Alturas de la garra 4		
Rama primaria anterior	14.4	47.4
Base anterior + rama secundaria	12.8	42.1

Cont. Tabla 12

Caracter	μm	<i>pt</i>
Espuela anterior	*	
Razón entre la longitud de las ramas anteriores	*	–
Rama primaria posterior	14.9	48.9
Base posterior + rama secundaria	12.8	42.1
Espuela posterior	*	
Razón entre la longitud de las ramas posteriores	86%	–

El valor *pt* es la proporción de una estructura respecto al tubo bucal expresado como porcentaje. *Estructuras no medidas debido a su orientación.

Milnesium sp. nov.

Longitud media de 465 µm. Machos ausentes. Coloración naranja clara a oscura dependiendo la exposición de su hábitat a la luz solar directa. Ojos presentes. Cutícula dorsal lisa (**Figura 19A**), con pseudoplacas visibles en la porción dorsocaudal bajo MEB, así como con pequeñas protuberancias rugosas en la parte media-anterior del dorso (**Figura 20A**). Apertura bucal con seis lamelas de igual tamaño (configuración ‘6’) y seis papilas peribucales de tamaño creciente en dirección ventral-dorsal; presenta dos papilas cefálicas (**Fig. 18C**). Tubo bucal angostándose ligeramente en dirección posterior (**Figura 19B**). Garras cuyas ramas primarias son levemente más pequeñas del primer al tercer par de patas; presentan puntas accesorias muy claras en todas las ramas primarias. Todas las ramas secundarias en los individuos de mayores dimensiones tienen cuatro espuelas (**Figura 19C-D** y **Figura 20D-E**), mientras que en los de menores dimensiones tienen tres, o una mezcla aparentemente aleatoria de ramas secundarias con tres y cuatro espuelas, de modo que la configuración se propone como [3/4-3/4]-[3/4-3/4]; los engrosamientos basales están reducidos pero presentes y se acompañan de una barra cuticular bajo las garras I-III.

Material examinado

Hábitat: Volcán La Malinche. Pastizal alpino, en musgo sobre roca a 4,005 m s.n.m. y a 4,016.

Volcán Nevado de Toluca. Pastizal alpino, en musgo sobre roca y suelo a 4,150 m s.n.m. y a 4,210 m s.n.m.

Muestras: Tlaxcala, Volcán La Malinche, época de lluvias: ex *Grimmia fuscolutea* (**1 ejemplar**) (TARDIS-191); Época seca: ex *Hypnum revolutum* (**25 ejemplares**) (TARDIS-282).

Estado de México, Volcán Nevado de Toluca, época de lluvias: ex *Grimmia elongata* (**1 ejemplar**) (TARDIS-210); ex *Racomitrium subsecundum* (**1 ejemplar**) (TARDIS-215); Época seca: ex *Bartramia* sp. (**4 ejemplares**) (TARDIS-256); ex *Grimmia elongata* (**28 ejemplares**) (TARDIS-263); ex *Grimmia longirostris* (**19 ejemplares**) (TARDIS-268).

Ejemplares medidos: 5 ejemplares del Nevado de Toluca y un ejemplar del Volcán La Malinche (**Tabla 13**).

Comentarios taxonómicos: Solo se han registrado dos especies con cuatro espuelas en las ramas secundarias, *Milnesium quadrifidum* y *M. wrightae*. Debido a los escasos caracteres incluidos en la descripción de *M. quadrifidum* (Nederström, 1919), no es posible afirmar que los ejemplares recolectada en este estudio correspondan a esta especie, sólo porque comparten la configuración de ramas secundarias [4-4]-[4-4], en algún estadio de su desarrollo. También difieren en la coloración, *Milnesium* sp. nov. es naranja y no “rojo rosa” como *M. quadrifidum*; en el tamaño, 319-601 µm en *Milnesium* sp. nov. vs 884-1020 µm en *M. quadrifidum*; en presentar puntas accesorias muy evidentes que no se mencionan en

Milnesium quadrifidum. Aunado a lo anterior, los ejemplares de este estudio muestran una transición paulatina de una configuración [3-3]-[3-3] a una [4-4]-[4-4] que coincide además con sus dimensiones, es decir, más pequeños a más grandes respectivamente. Por ello, se requiere observar su desarrollo ontogénico mediante cultivos.

Se distingue de *M. wrightae* (Kaczmarek *et al.*, 2019) ya que las cuartas espuelas son mucho más tenues y se presentan al lado opuesto de la espuela basal, resultando en una configuración [3-3]-[4-4].

No obstante, Surmacz *et al.* (2020) han desarrollado un método morfométrico para clasificar de manera considerablemente precisa los estadios de ejemplares de *Milnesium* a falta de un seguimiento ontogénico, por lo que, una vez concluida la captura de parámetros morfométricos, estos se someterán al método propuesto por estos autores.

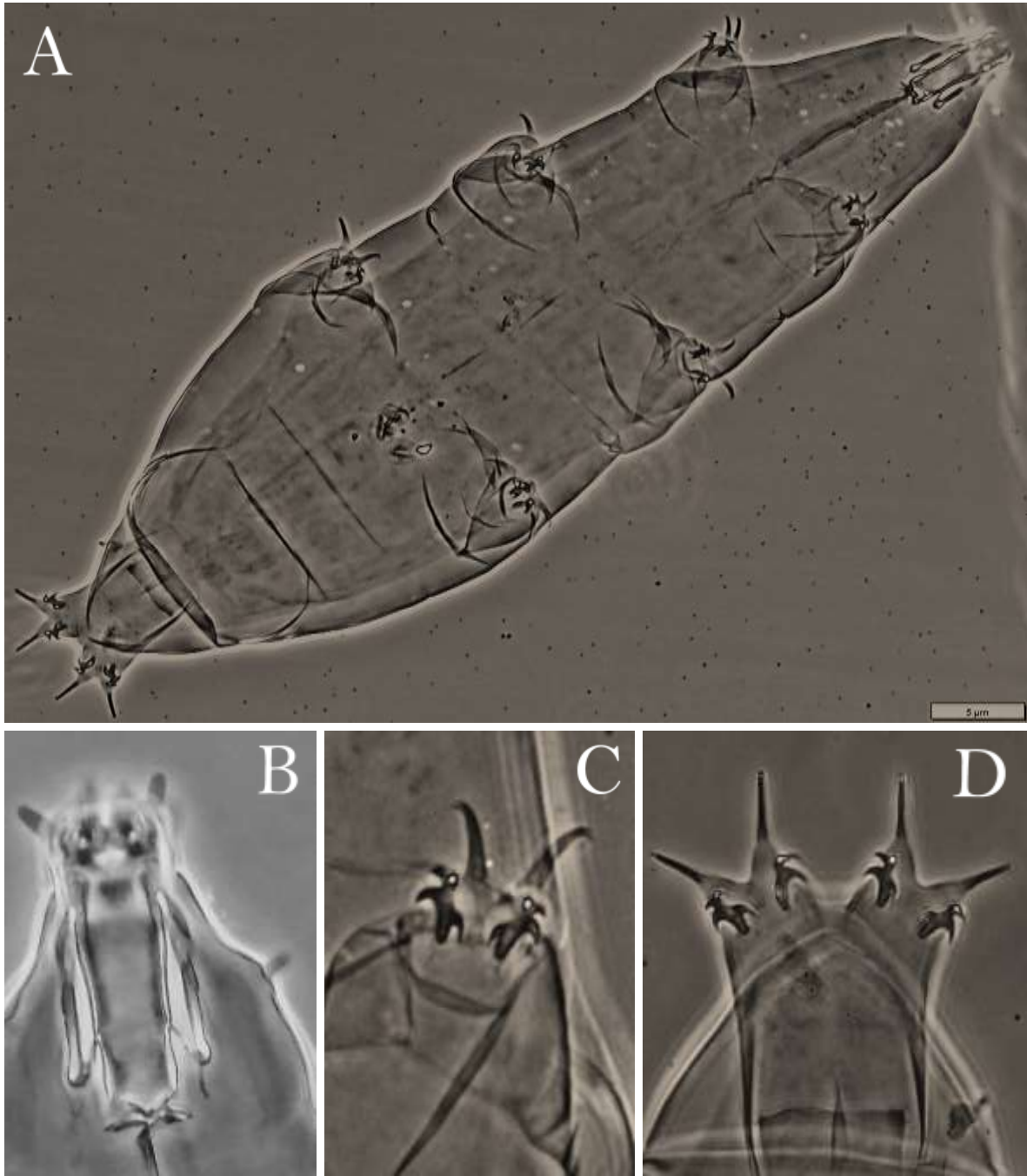


Figura 19. *Milnesium* sp. nov. A, Hábito. B, Tubo bucal. C, Garras I. D, Garras IV. (MCF).

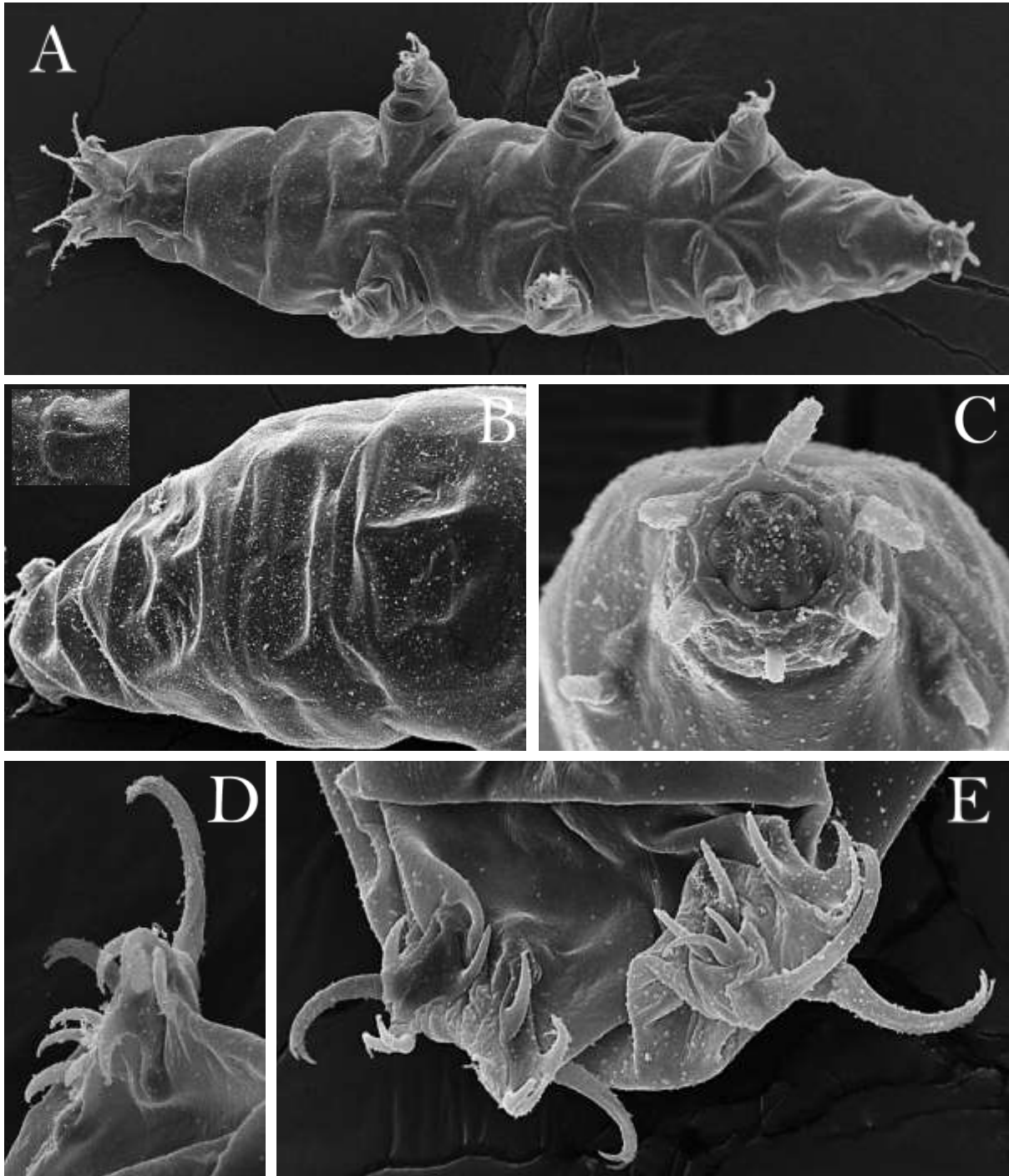


Figura 20. *Milnesium* sp. nov. A, hábito. B, pseudoplasmas dorsocaudales; en la esquina superior izquierda se muestra una protuberancia rugosa de una sección más anterior del dorso. C, apertura bucal y apéndices sensoriales. D, garras I. E, garras IV. (MEB).

Tabla 13. Medidas de estructuras morfológicas selectas de *Milnesium* sp. nov.

Caracter	N	Rango		Media		DE	
		μm	<i>pt</i>	μm	<i>pt</i>	μm	<i>pt</i>
Longitud corporal	5	319 – 601	1096 – 1363	465	1222	118	113
Longitud de las papilas peribucales	5	4.3 – 10.8	14.9 – 24.4	7.8	20.2	3.0	4.7
Longitud de las papilas laterales	5	5.0 – 8.8	17.0 – 20.0	7.0	18.4	1.5	1.2
Tubo bucal							
Longitud	5	29.1 – 44.1	–	37.6	–	6.3	–
Punto de inserción de los soportes de los estiletes	5	20.5 – 29.4	66.7 – 70.2	25.4	67.5	3.9	1.5
Ancho anterior	5	10.5 – 15.7	32.5 – 36.4	13.0	34.8	2.0	1.8
Ancho estándar	5	6.8 – 12.7	23.4 – 28.9	9.7	25.5	2.4	2.1
Ancho posterior	5	6.8 – 13.7	23.4 – 31.1	10.3	27.0	2.8	3.2
Razón ancho estándar/longitud	5	23% – 29%	–	26%	–	2%	–
Razón anchos posterior/anterior	5	65% – 88%	–	78%	–	11%	–
Alturas de la garra 1							
Rama primaria externa	5	9.3 – 11.8	25.0 – 31.9	10.4	28.0	1.0	2.9
Base externa + rama secundaria	5	7.4 – 9.8	20.0 – 25.5	8.4	22.7	0.9	2.2
Espuela externa	2	3.7 – 4.0	12.1 – 12.8	3.9	12.4	0.2	0.5
Razón entre la longitud de las ramas externas	5	80% – 83%	–	81%	–	2%	–
Rama primaria interna	5	9.3 – 12.7	27.5 – 31.9	11.0	29.4	1.4	1.7
Base interna + rama secundaria	5	8.0 – 9.8	20.0 – 27.7	8.8	23.7	0.8	3.5
Espuela interna	4	3.0 – 4.5	7.5 – 10.1	3.6	9.1	0.7	1.1
Razón entre la longitud de las ramas internas	5	73% – 90%	–	80%	–	8%	–
Alturas de la garra 2							
Rama primaria externa	5	8.7 – 13.7	27.3 – 31.1	11.1	29.3	2.3	1.8
Base externa + rama secundaria	4	8.0 – 10.8	22.5 – 24.4	9.4	23.7	1.2	0.9
Espuela externa	4	3.0 – 4.9	7.5 – 11.1	3.7	9.3	0.9	1.5
Razón entre la longitud de las ramas externas	4	77% – 89%	–	82%	–	5%	–
Rama primaria interna	5	8.1 – 14.7	27.3 – 33.3	11.4	29.8	2.9	3.2
Base interna + rama secundaria	4	8.0 – 10.8	22.5 – 24.4	9.4	23.7	1.2	0.9
Espuela interna	4	4.0 – 5.9	10.0 – 15.2	5.0	12.6	0.8	2.2
Razón entre la longitud de las ramas internas	4	71% – 89%	–	79%	–	8%	–
Alturas de la garra 3							
Rama primaria externa	5	8.7 – 14.7	29.8 – 33.3	12.1	31.9	2.6	1.7
Base externa + rama secundaria	5	6.2 – 10.8	21.3 – 24.4	8.8	23.3	1.8	1.3
Espuela externa	4	3.0 – 4.9	7.5 – 12.1	4.0	10.1	0.8	2.0
Razón entre la longitud de las ramas externas	5	69% – 80%	–	73%	–	4%	–
Rama primaria interna	4	10.0 – 14.7	30.3 – 33.3	12.9	32.4	2.1	1.4
Base interna + rama secundaria	5	6.8 – 10.8	22.5 – 24.4	8.9	23.7	1.6	0.8

Cont.Tabla 13

Caracter	N	Rango		Media		DE	
		μm	<i>pt</i>	μm	<i>pt</i>	μm	<i>pt</i>
Espuela interna	5	4.0 – 5.9	10.0 – 14.9	4.6	12.5	0.8	1.8
Razón entre la longitud de las ramas internas	4	69% – 80%	–	73%	–	5%	–
Alturas de la garra 4							
Rama primaria anterior	5	9.9 – 16.7	34.0 – 39.4	14.1	37.4	2.7	2.0
Base anterior + rama secundaria	4	8.0 – 11.8	24.2 – 26.7	10.2	25.5	1.6	1.1
Espuela anterior	4	3.0 – 4.9	7.5 – 11.1	3.7	9.3	0.9	1.5
Razón entre la longitud de las ramas anteriores	4	62% – 71%	–	67%	–	4%	–
Rama primaria posterior	4	12.0 – 15.7	32.5 – 36.4	13.9	35.0	1.7	1.7
Base posterior + rama secundaria	4	10.0 – 12.7	27.5 – 30.3	11.4	28.8	1.2	1.2
Espuela posterior	4	4.0 – 5.9	10.0 – 13.3	4.7	11.8	0.9	1.4
Razón entre la longitud de las ramas posteriores	4	80% – 85%	–	82%	–	2%	–

N es el número de individuos o estructuras medidas, **Rango** son los valores menor y mayor entre los ejemplares medidos, **DE** es la desviación estándar, *pt* es la proporción de una estructura respecto al tubo bucal expresado como porcentaje.

Orden Parachela

Superfamilia Hypsibioidea

Familia Calohypsibiidae

Calohypsibius cf. ornatus (Richters, 1900)

Longitud media de 124 μm . Ojos ausentes. Dos pares de lóbulos/gibosidades cefálicas. Región dorsal y parte de la superficie lateral con ocho crestas transversales con hileras de espinas, el número en cada hilera es variable; la primera hilera se sitúa en línea con el primer par de patas, la última en correspondencia con el cuarto par y en esta última, las espinas son más gruesas y largas. Gran parte de los ejemplares no presentan espina alguna o están muy reducidas sobre la cresta siete; no obstante, entre las crestas siete y ocho se encuentran siempre un par de espinas a cada flanco del cuerpo en posición oblicua. El resto de la cutícula dorsal y ventral está cubierta con papilas redondeadas, similares a pequeñas perillas, más marcadas en el medio del dorso, entre las espinas (**Figura 21**). Boca anteroventral. Tubo bucal angosto, furcas de los estiletes tipo *Fractonotus*. Faringe oval con apófisis triangular y dos macroplacoides con forma de gránulos redondeados de longitud similar. Garras tipo *Calohypsibius*.

Muestras examinado

Hábitat: Volcán Nevado de Toluca. Pastizal alpino, en musgo sobre roca a 4055 m s.n.m. y a 4215 m s.n.m.

Volcán La Malinche. Límite superior de bosque de *Pinus hartwegii*, en musgo sobre roca a 3,892 m s.n.m.

Muestras: Estado de México, Volcán Nevado de Toluca, época de lluvias: ex *Racomitrium subsecundum* (**1 ejemplar**) (TARDIS-224). Época seca: ex *Andreaea rupestris* (**20 ejemplares**) (TARDIS-258).

Tlaxcala, Volcán La Malinche, época seca: ex *Grimmia trichophylla* (**1 ejemplar**) (TARDIS-288).

Ejemplares medidos: 10 ejemplares (**Tabla 14**)

Comentarios taxonómicos: Se trata de una especie reconocida por su inmensa variabilidad morfológica. Las combinaciones entre el arreglo de su escultura, el número de crestas y espinas sumaron 32 variantes en ejemplares europeos (Bartoš, 1940). Pilato (1998) considera que el género comprende muchas más especies que las actualmente están reconocidas. Un carácter considerado importante recientemente son las furcas de los estiletes (Gąsiorek *et al.*, 2019c), no obstante, en estos ejemplares claramente pertenecientes al probable complejo *Calohypsibius ornatus*, las furcas son de tipo *Fractonotus*.

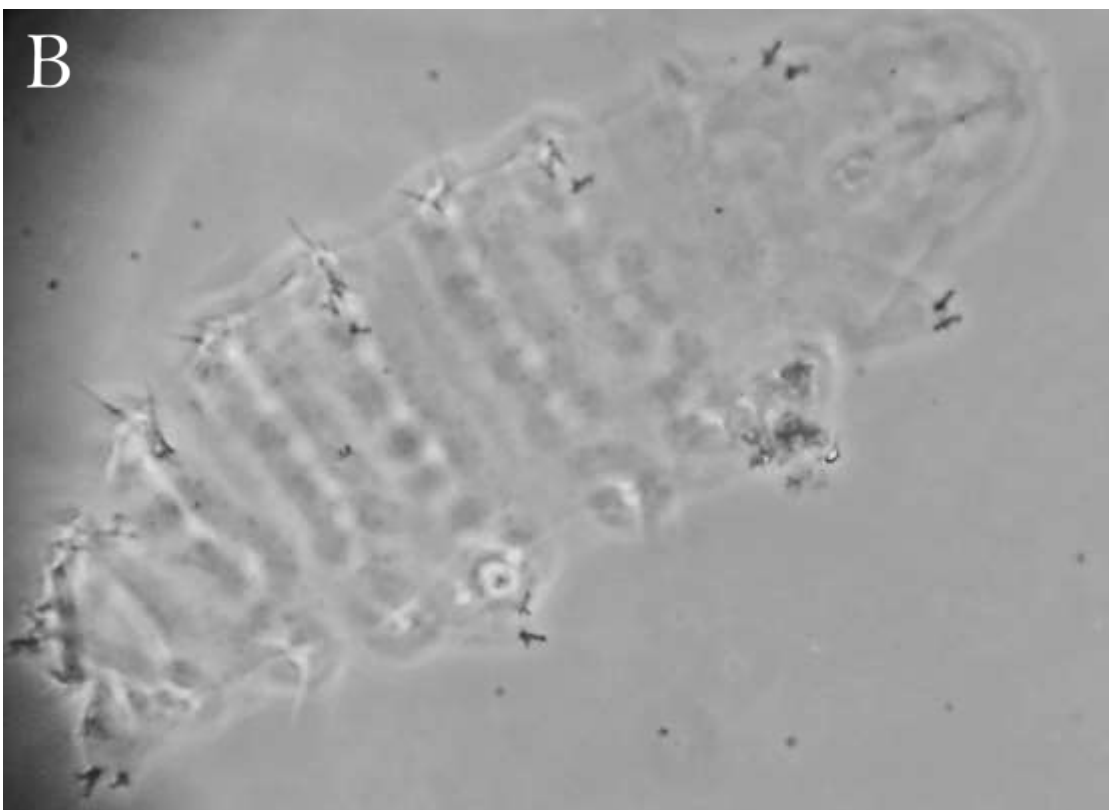
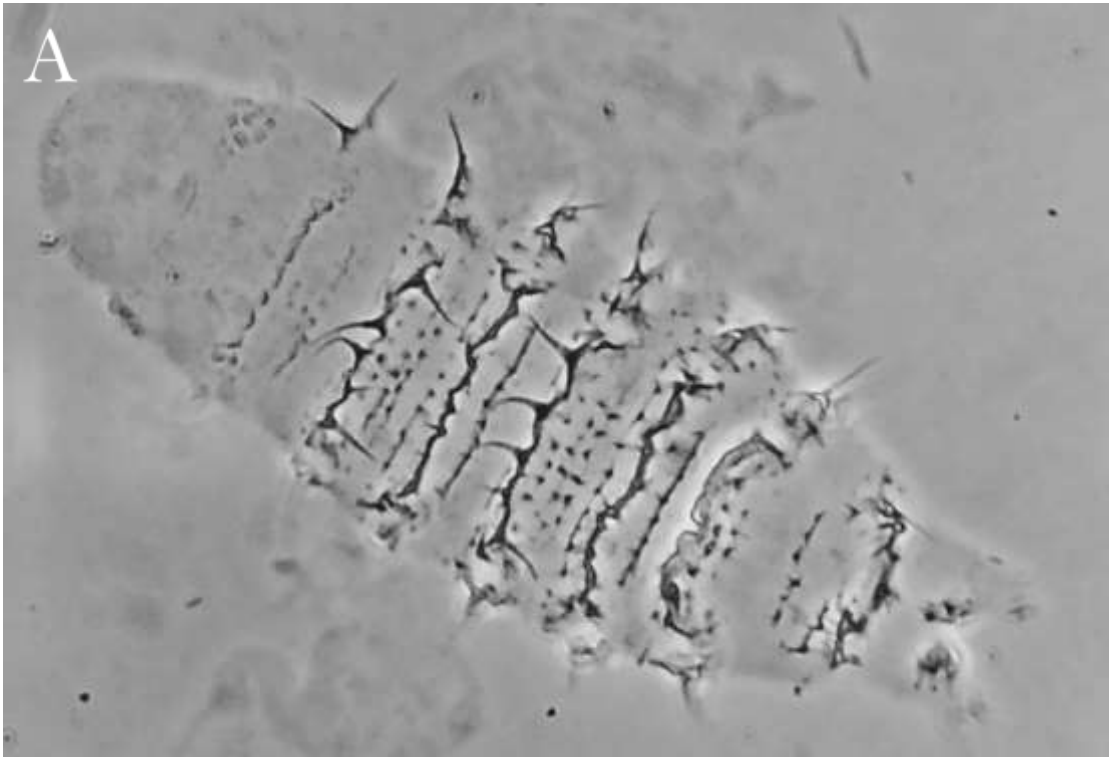


Figura 21. *Calohypsibius* cf. *ornatus*, hábito. A, vista dorsal. B, vista ventral; nótese la tenue granulación. (MCF).

Tabla 14. Medidas de estructuras morfológicas selectas de *Calohypsibius ornatus*.

Caracter	N	Rango		Media		DE	
		μm	<i>pt</i>	μm	<i>pt</i>	μm	<i>pt</i>
Longitud corporal	10	94 – 168	557 – 874	124	688	23	103
Tubo bucofaríngeo							
Longitud del tubo bucal	8	15.0 – 21.1	–	17.6	–	2.2	–
Punto de inserción de los soportes de los estiletes	7	7.2 – 13.6	47.4 – 64.7	9.2	52.2	2.2	6.1
Ancho externo del tubo bucal	7	0.9 – 1.2	4.8 – 8.2	1.1	6.5	0.1	1.4
Ancho interno del tubo bucal	6	0.6 – 0.9	3.2 – 6.2	0.8	4.7	0.2	1.4
Longitud de los placoides							
Macroplacoides 1	7	1.6 – 1.9	8.1 – 12.2	1.8	10.2	0.1	1.5
Macroplacoides 2	7	1.2 – 1.6	5.9 – 10.2	1.3	7.5	0.1	1.5
Hilera de macroplacoides	7	3.4 – 4.3	17.8 – 25.8	3.9	22.0	0.3	3.1
Alturas de la garra 1							
Base externa	9	1.2 – 1.6	5.9 – 9.2	1.3	7.5	0.2	1.2
Rama primaria externa	9	1.9 – 2.5	8.8 – 16.5	2.3	13.1	0.2	2.3
Rama secundaria externa	6	1.2 – 1.7	5.9 – 10.3	1.5	8.3	0.2	1.6
Base interna	7	0.9 – 1.9	5.5 – 9.7	1.3	7.0	0.3	1.5
Rama primaria interna	8	1.9 – 2.5	8.8 – 14.4	2.1	12.1	0.2	1.8
Rama secundaria interna	4	1.2 – 1.6	5.9 – 8.4	1.3	6.9	0.1	1.3
Alturas de la garra 2							
Base externa	9	1.2 – 1.9	5.9 – 9.7	1.4	7.7	0.2	1.2
Rama primaria externa	9	1.9 – 2.5	8.8 – 16.5	2.2	12.9	0.3	2.4
Rama secundaria externa	7	1.2 – 1.9	5.9 – 10.3	1.5	8.6	0.2	1.7
Base interna	7	1.1 – 1.2	6.5 – 7.4	1.2	6.9	0.0	0.5
Rama primaria interna	7	1.9 – 2.5	11.1 – 14.4	2.1	12.6	0.3	1.3
Rama secundaria interna	4	1.6 – 1.9	8.4 – 11.1	1.6	9.3	0.1	1.5
Alturas de la garra 3							
Base externa	8	1.2 – 1.6	6.7 – 8.2	1.4	7.8	0.2	0.6
Rama primaria externa	8	1.9 – 2.8	11.1 – 16.5	2.4	13.8	0.3	1.8
Rama secundaria externa	6	1.2 – 1.9	7.4 – 10.3	1.6	8.9	0.2	1.1
Base interna	4	1.2 – 1.2	6.5 – 7.4	1.2	6.9	0.0	0.5
Rama primaria interna	5	1.9 – 2.5	11.1 – 13.5	2.0	12.0	0.3	1.1
Rama secundaria interna	2	1.6 – 1.6	8.4 – 8.5	1.6	8.5	0.1	0.0
Alturas de la garra 4							
Base anterior	2	1.2 – 1.6	8.1 – 8.1	1.4	8.1	0.2	?
Rama primaria anterior	3	2.2 – 2.8	12.9 – 14.5	2.5	13.7	0.3	1.1
Rama secundaria anterior	3	1.9 – 1.9	9.7 – 11.1	1.9	10.4	0.0	1.0
Base posterior	4	1.2 – 1.9	6.7 – 8.1	1.5	7.4	0.3	0.7
Rama primaria posterior	4	2.2 – 2.8	12.9 – 16.5	2.5	14.3	0.3	1.9
Rama secundaria posterior	4	1.6 – 2.0	9.2 – 10.3	1.8	9.9	0.2	0.6

Cont. Tabla 14

Caracter	N	Rango		Media		DE	
		μm	<i>pt</i>	μm	<i>pt</i>	μm	<i>pt</i>
Espinass							
Longitud de las espinas en la hilera 1	9	5.6 – 8.7	33.3 – 52.6	7.2	41.2	1.0	6.1
Longitud de las espinas en la hilera 2	9	4.8 – 11.2	41.6 – 63.8	9.1	53.0	2.0	8.0
Longitud de las espinas en la hilera 3	9	6.4 – 11.2	33.3 – 58.3	8.0	46.1	1.6	10.2
Longitud de las espinas en la hilera 4	9	5.6 – 11.8	47.6 – 63.8	9.3	55.0	1.9	5.4
Longitud de las espinas en la hilera 5	8	4.8 – 11.2	33.3 – 58.5	8.0	47.1	1.9	9.9
Longitud de las espinas en la hilera 6	9	6.4 – 11.2	33.3 – 73.7	9.4	54.7	1.9	13.1
Longitud de las espinas en la hilera 7	4	4.0 – 6.8	20.8 – 32.4	5.0	28.4	1.3	6.5
Longitud de las espinas en la hilera 8	5	6.4 – 12.4	33.3 – 62.4	9.7	50.6	2.5	13.1
Número de espinas en la hilera 1	9	4.0 – 11.0	-	8		2	
Número de espinas en la hilera 2	9	7.0 – 10.0	-	8		1	
Número de espinas en la hilera 3	9	4.0 – 11.0	-	9		2	
Número de espinas en la hilera 4	9	8.0 – 10.0	-	9		1	
Número de espinas en la hilera 5	9	4.0 – 10.0	-	8		2	
Número de espinas en la hilera 6	9	4.0 – 10.0	-	7		2	
Número de espinas en la hilera 7	5	2.0 – 8.0	-	5		2	
Número de espinas en la hilera 8	7	4.0 – 8.0	-	5		1	

N es el número de individuos o estructuras medidas, **Rango** son los valores menor y mayor entre los ejemplares medidos, **DE** es la desviación estándar, *pt* es la proporción de una estructura respecto al tubo bucal expresado como porcentaje, ? aparece en la columna **DE** cuando N<2.

***Calohypsibius* sp.**

Cutícula dorsal cubierta por pequeñas estructuras similares a prismas salientes sin arreglo aparente. No presenta espinas o crestas de ningún tipo. Garras pequeñas tipo *Calohypsibius*.

Material examinado

Hábitat: Volcán Nevado de Toluca. Pastizal alpino, en musgo sobre roca a 4,210 m s.n.m.

Muestras: Estado de México, Volcán Nevado de Toluca, época seca: ex *Bartramia* sp. (**1 ejemplar**) (TARDIS-256).

Comentarios taxonómicos: El tipo de escultura a manera de tubérculos angulosos en forma de una perilla, no tan densamente distribuidos permite distinguir a *Calohypsibius* de *Fractonotus* que presenta tubérculos redondos y ovalados que cubren enteramente el dorso y las patas. Por la escultura y la ausencia de espinas, el ejemplar recolectado es más cercano a *C. schusteri*, pero la ausencia del aparato bucofaríngeo y la posición de las garras en la laminilla impidieron la obtención de datos suficientes para hacer una comparación.

Familia Hypsibiidae

Subfamilia Diphasconinae

Diphascon pingue (Marcus, 1936)

Longitud media de 180 μm . Cutícula lisa, ojos ausentes (**Figura 22A-B**). Apófisis para la Inserción de los Músculos de los Estiletes (AIME) del tipo *Hypsibius*, punto de inserción de los soportes de los estiletes a 57% de la longitud del tubo bucal. Engrosamiento con forma de gota entre los tubos bucal rígido y faríngeo flexible. Apófisis faríngea, hilera de placoides ligeramente curvada compuesta por tres macroplacoides redondeados y elongados de tamaño creciente, un microplacoide granular y un séptulo de forma triangular, aproximadamente del tamaño del segundo macroplacoide (**Figura 22C**).

Garras tipo *Hypsibius*, sin lúnulas ni barras cuticulares. Garras externas y anteriores de mayor tamaño, pero con un tracto común igual o más corto que las internas. Ramas primarias de las garras externas y anteriores con una unión más estrecha con el tracto común. Bajo microscopía de contraste de fases (MCF) solo se aprecia la base de las garras anteriores ensanchada y rodeada por una pseudolúnula, mientras las demás garras tienen una base recta (**Figura 22D-E**); sin embargo, en MEB se puede apreciar que todas las garras I-III también tienen bases ensanchadas (**Figura 22F-G**).

Material examinado

Hábitat: Pastizal alpino, en musgo sobre la base de una mata de pasto a 4,005, 4,016 y 4,109 m s.n.m.; en musgo sobre suelo a 4,016 m s.n.m. y 4,109 m s.n.m. Límite superior de bosque de *Pinus hartwegii*, en musgo sobre roca y suelo del estrato herbáceo a 3,892 m s.n.m.

Muestras: Tlaxcala, Volcán La Malinche, época de lluvias: ex *Leptodontium pungens* (**30 ejemplares**) (TARDIS-183); ex *Hypnum cupressiforme* var. *lacunosum* (**19 ejemplares**) (TARDIS-186); época seca: ex *Leptodontium* sp. (**5 ejemplares**) (TARDIS-272); ex *Racomitrium subsecundum* (**7 ejemplares**) (TARDIS-281); ex *Hypnum revolutum* (**3 ejemplares**) (TARDIS-282); ex *Hypnum cupressiforme* var. *cupressiforme* (**4 ejemplares**), (TARDIS-283); ex *Grimmia trichophylla* (**1 ejemplar**) (TARDIS-285); ex *Hypnum revolutum* (**1 ejemplar**) (TARDIS-287); ex *Brachythecium occidentale* + *Leptodontium* sp. (**45 ejemplares**) (TARDIS-289).

Ejemplares medidos: 11 ejemplares (**Tabla 15**).

Comentarios taxonómicos: Las especies que forman el grupo *pingue* están diferenciadas esencialmente por morfometría (Pilato y Binda 1998, 1999; Fontoura y Pilato, 2007); sin embargo, en el caso de esta especie de aparente distribución cosmopolita, los rangos en sus medidas son relativamente amplios. Es por esto que cabe la posibilidad de que existan especies crípticas, sólo evidenciables con análisis moleculares.

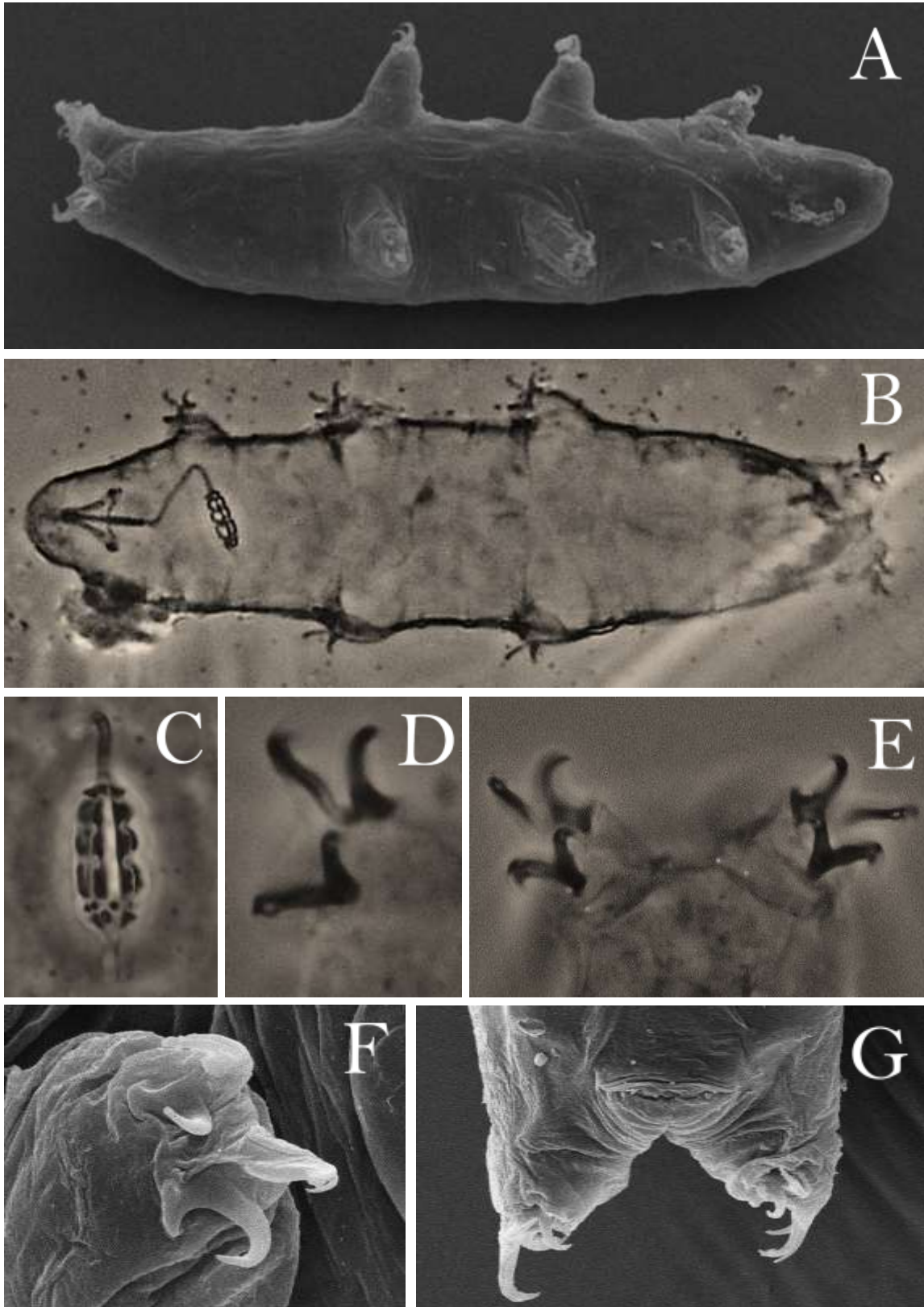


Figura 22. *Diphascon pingue*. A-B, hábito (MCF y MEB). C, placoides. D, F, garras III (MCF) y II (MEB). E, G, garras IV (MCF y MEB).

Tabla 15. Medidas de estructuras morfológicas selectas de *Diphyscon pingue*.

Caracter	N	Rango		Media		DE	
		μm	<i>pt</i>	μm	<i>pt</i>	μm	<i>pt</i>
Longitud corporal	11	133 – 218	946 – 1554	180	1214	29	199
Tubo bucofaríngeo							
Longitud del tubo bucal	11	13.0 – 20.2	–	14.9	–	2.1	–
Longitud del tubo faríngeo	11	27.0 – 36.0	144.8 – 242.9	31.0	210.8	2.6	31.1
Longitud del tubo bucofaríngeo	11	41.0 – 51.0	244.8 – 342.9	45.9	310.8	3.2	31.1
Razón entre las longitudes de los tubos bucal y faríngeo	11	41% – 69%	–	49%	–	8%	–
Punto de inserción de los soportes de los estiletes	11	7.0 – 11.6	50.0 – 60.0	8.4	55.8	1.4	2.8
Ancho externo del tubo bucal	11	1.0 – 1.8	5.9 – 11.2	1.1	7.4	0.3	1.4
Longitud de los placoides							
Macroplacoides 1	11	1.0 – 2.3	7.1 – 14.3	1.6	10.8	0.5	2.5
Macroplacoides 2	11	2.0 – 3.0	11.2 – 21.4	2.2	15.1	0.4	3.1
Macroplacoides 3	11	2.0 – 4.0	14.3 – 30.8	3.2	21.6	0.7	5.5
Microplacoides	10	0.5 – 1.0	3.6 – 7.7	0.8	5.7	0.2	1.7
Séptulo	10	1.0 – 2.0	5.9 – 15.4	1.8	12.6	0.4	3.2
Hilera de macroplacoides	11	7.0 – 10.4	50.0 – 69.2	8.7	58.9	1.0	6.3
Hilera de placoides	11	9.0 – 13.7	67.7 – 88.5	11.7	78.7	1.3	7.7
Alturas de la garra 1							
Base externa	11	1.0 – 2.7	7.7 – 14.3	1.9	12.5	0.5	2.5
Rama primaria externa	11	3.0 – 6.9	21.4 – 35.7	4.4	29.5	1.1	5.1
Rama secundaria externa	11	2.0 – 4.1	15.4 – 28.6	3.4	23.1	0.7	4.5
Base interna	11	1.0 – 2.5	7.1 – 17.9	1.9	12.9	0.5	3.6
Rama primaria interna	11	3.0 – 4.0	17.6 – 28.6	3.3	22.6	0.5	3.4
Rama secundaria interna	7	2.0 – 3.0	12.9 – 21.4	2.4	16.1	0.5	3.7
Alturas de la garra 2							
Base externa	11	1.0 – 2.5	7.7 – 15.4	1.9	13.1	0.3	2.1
Rama primaria externa	11	3.9 – 7.2	24.1 – 46.4	5.5	36.8	1.1	7.4
Rama secundaria externa	9	3.0 – 5.9	20.0 – 36.5	4.2	27.9	1.1	6.7
Base interna	10	1.0 – 3.0	7.7 – 21.4	2.2	14.8	0.6	4.5
Rama primaria interna	11	3.0 – 5.1	21.4 – 35.7	4.0	27.0	0.8	5.2
Rama secundaria interna	7	2.0 – 3.0	13.7 – 21.4	2.7	17.5	0.4	3.3
Alturas de la garra 3							
Base externa	10	2.0 – 3.0	11.8 – 15.4	2.1	14.0	0.3	1.0
Rama primaria externa	11	4.0 – 6.0	22.7 – 46.2	5.3	35.8	0.9	7.9
Rama secundaria externa	11	3.0 – 6.7	21.4 – 35.7	4.4	29.7	1.2	6.4
Base interna	11	1.0 – 3.0	7.1 – 21.4	2.2	14.7	0.6	4.4
Rama primaria interna	11	2.6 – 4.5	15.8 – 34.6	3.7	25.1	0.7	6.3
Rama secundaria interna	7	2.0 – 5.2	14.3 – 30.8	3.5	22.2	1.1	5.6
Alturas de la garra 4							
Base anterior	6	2.0 – 3.0	15.4 – 21.4	2.7	18.7	0.4	2.3
Rama primaria anterior	6	4.0 – 7.0	26.4 – 50.0	5.5	39.5	1.3	10.7

Cont. Tabla 15

Caracter	N	Rango		Media		DE	
Rama secundaria anterior	7	2.8 – 5.0	17.2 – 35.7	3.8	27.5	0.9	7.2
Base posterior	6	2.0 – 4.0	14.3 – 28.6	2.7	18.9	0.8	5.6
Rama primaria posterior	8	5.0 – 7.0	34.7 – 50.0	5.8	40.2	0.8	5.1
Rama secundaria posterior	7	4.0 – 5.0	26.5 – 35.7	4.4	30.2	0.5	3.0

N es el número de individuos o estructuras medidas, **Rango** son los valores menor y mayor entre los ejemplares medidos, **DE** es la desviación estándar, **pt** es la proporción de una estructura respecto al tubo bucal expresado como porcentaje.

Subfamilia Hypsibiinae

Hypsibius cf. exemplaris Gąsiorek, Stec, Morek & Michalczyk, 2018

Longitud de 179 μm . Ojos grandes presentes. Cutícula dorsal lisa (**Figura 23A**). Aparato bucofaríngeo tipo *Hypsibius* con un tubo bucal de diámetro constante, apófisis faríngea, dos macropalcos con forma de barril (siendo el primero más largo), un séptulo largo y robusto con forma de coma invertida (**Figura 23B**). Garras tipo *Hypsibius* con puntas accesorias en las ramas primarias (**Figura 23D-E**); las garras del cuarto par de patas presentan pseudolúnulas. Entre las garras anterior y posterior presenta una barra cuticular gruesa con forma de virgulilla (**Figura 23C**).

Material examinado

Hábitat: Límite superior de bosque de *Pinus hartwegii*, en musgo sobre suelo del estrato herbáceo a 3,892 m s.n.m.

Muestras: Tlaxcala, Volcán La Malinche, época seca: ex *Brachythecium occidentale* + *Leptodontium* sp. (**13 ejemplares**) (TARDIS-289).

Ejemplares medidos: 1 ejemplar (**Tabla 16**).

Comentarios taxonómicos: Con base en la clave taxonómica de Gąsiorek *et al.* (2018) se identifica a estos ejemplares como *H. dujardini*, separando en la clave a *H. exemplaris* por un valor de *pt* del punto de inserción de los soportes de los estiletes mayor a 65.5%. Sin embargo, una comparación detallada de la morfología y morfometría, los coloca más cercanos a *H. exemplaris*. El séptulo de la especie de este estudio es claramente más grande que el de *H. dujardini* e incluso que el de *H. exemplaris*; además, las garras son ligeramente más pequeñas que en estas especies. Estas características podrían implicar que se trate de una nueva especie dentro del grupo *dujardini*, no obstante, se requiere un análisis más detallado para confirmarlo.

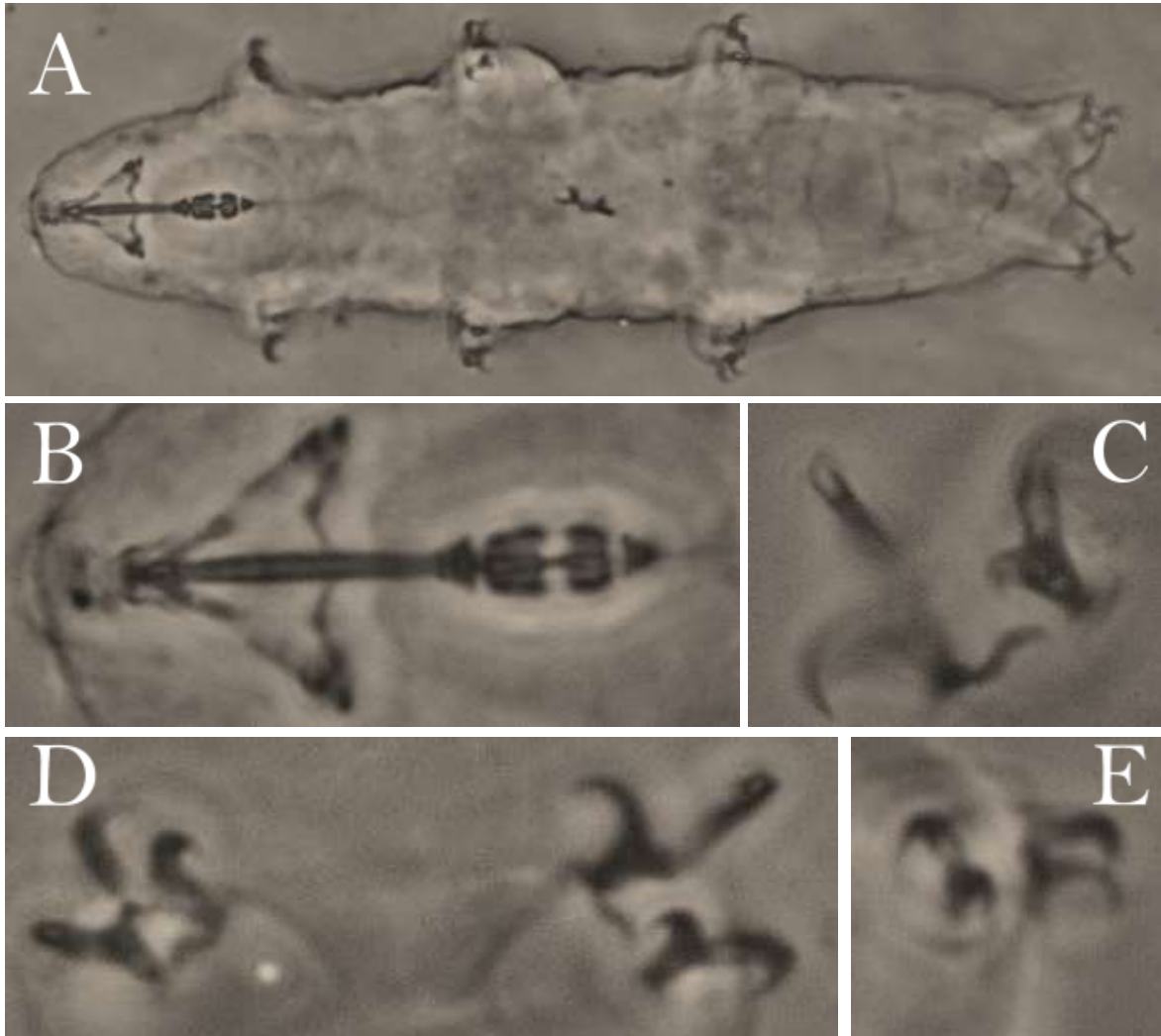


Figura 23. *Hypsibius cf. exemplaris*. A, hábito. B, aparato bucofaríngeo. C, detalle de garras IV enfocando la barra cuticular y la pseudolúnula en la base de la garra anterior. D, garras IV. E, garras II. (MCF).

Tabla 16. Medidas de estructuras morfológicas selectas de *Hypsibius cf. exemplaris*.

Caracter	μm	<i>pt</i>
Longitud corporal	179	821
Tubo bucofaríngeo		
Longitud del tubo bucal	21.8	–
Punto de inserción de los soportes de los estiletes	13.0	59.7
Ancho externo del tubo bucal	1.5	6.8
Ancho interno del tubo bucal	0.8	3.5
Longitud de los placoides		
Macroplacoide 1	4.0	18.3
Macroplacoide 2	3.0	13.7
Séptulo	2.4	11.0
Hilera de macroplacoides	8.1	37.0
Hilera de placoides	11.1	51.0
Alturas de la garra 1		
Base externa	2.7	12.5
Rama primaria externa	*	
Rama secundaria externa	4.6	21.1
Base interna	*	
Rama primaria interna	*	
Rama secundaria interna	*	
Alturas de la garra 2		
Base externa	3.0	13.6
Rama primaria externa	*	
Rama secundaria externa	3.9	17.7
Base interna	2.7	12.6
Rama primaria interna	*	
Rama secundaria interna	*	
Alturas de la garra 3		
Base externa	3.3	15.3
Rama primaria externa	*	
Rama secundaria externa	4.0	18.5
Base interna	*	
Rama primaria interna	*	
Rama secundaria interna	*	
Alturas de la garra 4		
Base anterior	3.1	14.4
Rama primaria anterior	*	
Rama secundaria anterior	*	
Base posterior	3.4	15.5
Rama primaria posterior	7.2	33.1
Rama secundaria posterior	5.1	23.2

El valor *pt* es la proporción de una estructura respecto al tubo bucal expresado como porcentaje. *Estructuras no medidas debido a su orientación.

***Hypsibius convergens* (Urbanowicz, 1925)**

Longitud de 194 μm . Tubo bucal estrecho. AIME asimétrica: dorsalmente con dos crestas, la anterior cónica y perpendicular, la posterior con forma de gancho apuntando hacia abajo; ventral con una cresta continua aparentemente plana o con un ligero gancho hacia abajo en la porción inferior. ISE a 45.8% del tubo bucal. Apófisis faríngea triangular, dos macroplacoides: el primero más largo, pero con una fuerte constricción central, el segundo sin constricción alguna. Garras tipo *Hypsibius* con dos puntas accesorias en externas y posteriores. Sin barras cuticulares o con una tenue y pequeña barrita entre garras IV. Pseudolúnulas no visibles, aunque las bases de las garras externas y posteriores están alargadas.

Material examinado

Hábitat: Límite superior de bosque de *Pinus hartwegii*, en musgo sobre roca y suelo del estrato herbáceo a 3,892 m s.n.m.

Muestras: Tlaxcala, Volcán La Malinche, época seca: ex *Brachythecium occidentale* + *Leptodontium* sp. (**2 ejemplares**) (TARDIS-289); ex *Brachythecium occidentale* + *Grimmia trichophylla* + *Grimmia pulla* (**4 ejemplares**) (TARDIS-291).

Ejemplares medidos: un ejemplar (**Tabla 17**)

Comentarios taxonómicos: Especie considerada cosmopolita y con pocos caracteres diagnósticos, por lo que puede constituir un complejo.

Tabla 17. Medidas de estructuras morfológicas selectas de *Hypsibius convergens*.

Caracter	μm	<i>pt</i>
Longitud corporal	194	1210
Tubo bucofaríngeo		
Longitud del tubo bucal	16.0	–
Punto de inserción de los soportes de los estiletes	7.3	45.8
Ancho externo del tubo bucal	1.7	10.5
Ancho interno del tubo bucal	1.1	6.6
Longitud de los placoides		
Macroplacoide 1	3.7	23.3
Macroplacoide 2	3.1	19.4
Hilera de macroplacoides	8.1	50.4
Alturas de la garra 1		
Base externa	3.1	19.4
Rama primaria externa	6.2	38.8
Rama secundaria externa	3.7	23.3
Base interna	2.2	13.6
Rama primaria interna	4.3	27.1
Rama secundaria interna	2.7	16.7
Alturas de la garra 2		
Base externa	3.1	19.4
Rama primaria externa	6.2	38.8
Rama secundaria externa	3.7	23.3
Base interna	2.2	13.6
Rama primaria interna	4.3	27.1
Rama secundaria interna	2.7	16.7
Alturas de la garra 3		
Base externa	2.5	15.5
Rama primaria externa	5.8	36.0
Rama secundaria externa	3.4	21.3
Base interna	2.5	15.5
Rama primaria interna	5.0	31.0
Rama secundaria interna	3.1	19.4
Alturas de la garra 4		
Base anterior	1.9	11.6
Rama primaria anterior	3.7	23.3
Rama secundaria anterior	2.5	15.5
Base posterior	3.1	19.4
Rama primaria posterior	6.2	38.8
Rama secundaria posterior	3.4	21.3

El valor *pt* es la proporción de una estructura respecto al tubo bucal expresado como porcentaje.

Subfamilia Itaquasconinae

Adropion aff. *onorei* (Pilato, Binda, Napolitano & Moncada, 2002)

Longitud de 265 μm . Coloración ligeramente marrón. Cutícula lisa. Parte anterior del aparato bucofaríngeo dividida en un tubo bucal rígido y un tubo esofágico anillado y flexible; engrosamiento en forma de gota entre ambos tubos ausente. AIME de tipo *Hypsibius* (ganchos que abren abajo y a los lados). Presenta apófisis faríngea, tres macroplacoides alargados en línea recta de los cuales el primero y segundo son de igual tamaño y el tercero aproximadamente del doble que estos; microplacoide granular y séptulo con forma de coma ligeramente de mayor tamaño que éste último; bulbo faríngeo elongado. Garras tipo *Hypsibius* siendo de mayor tamaño aquellas de las patas II y III, seguidas por las de las patas IV y I. Presentan una barra cuticular a un costado de la garra interna en las patas I-III. Todas las bases de las garras están ensanchadas (**Figura 24**).

Material examinado

Hábitat: Volcán La Malinche. Pastizal alpino, en musgo en la base de matas de pasto a 4,005 m s.n.m. y 4,109 m s.n.m.

Volcán Nevado de Toluca, Pastizal alpino, en musgo sobre suelo a 4,150 m s.n.m.

Muestras: Tlaxcala, Volcán La Malinche, época de lluvias: ex *Leptodontium pungens* (**3 ejemplares**) (TARDIS-185); ex *Bartramia brevifolia* (**1 ejemplar**) (TARDIS-198); época seca: ex *Leptodontium* sp. (**1 ejemplar**) (TARDIS-269); ex *Leptodontium* sp. (**1 ejemplar**) (TARDIS-272).

Estado de México, Volcán Nevado de Toluca, época de lluvias: ex *Racomitrium subsecundum* (**1 ejemplar**) (TARDIS-215).

Ejemplares medidos: un ejemplar (**Tabla 18**).

Comentarios: Los ejemplares encontrados son casi idénticos morfológicamente a *Adropion onorei*, la principal diferencia radica en que esta especie tiene la base de las garras IV posteriores tenuemente dentadas (Pilato *et al.*, 2002); sin embargo, este carácter parece ser determinante de un grupo de especies (Kaczmarek, com. pers).

El ejemplar del Nevado de Toluca presenta algunas diferencias morfométricas, como el largo del tubo faríngeo y el tamaño de las garras, sin embargo, son necesarios más ejemplares para establecer la importancia taxonómica de estas discrepancias.

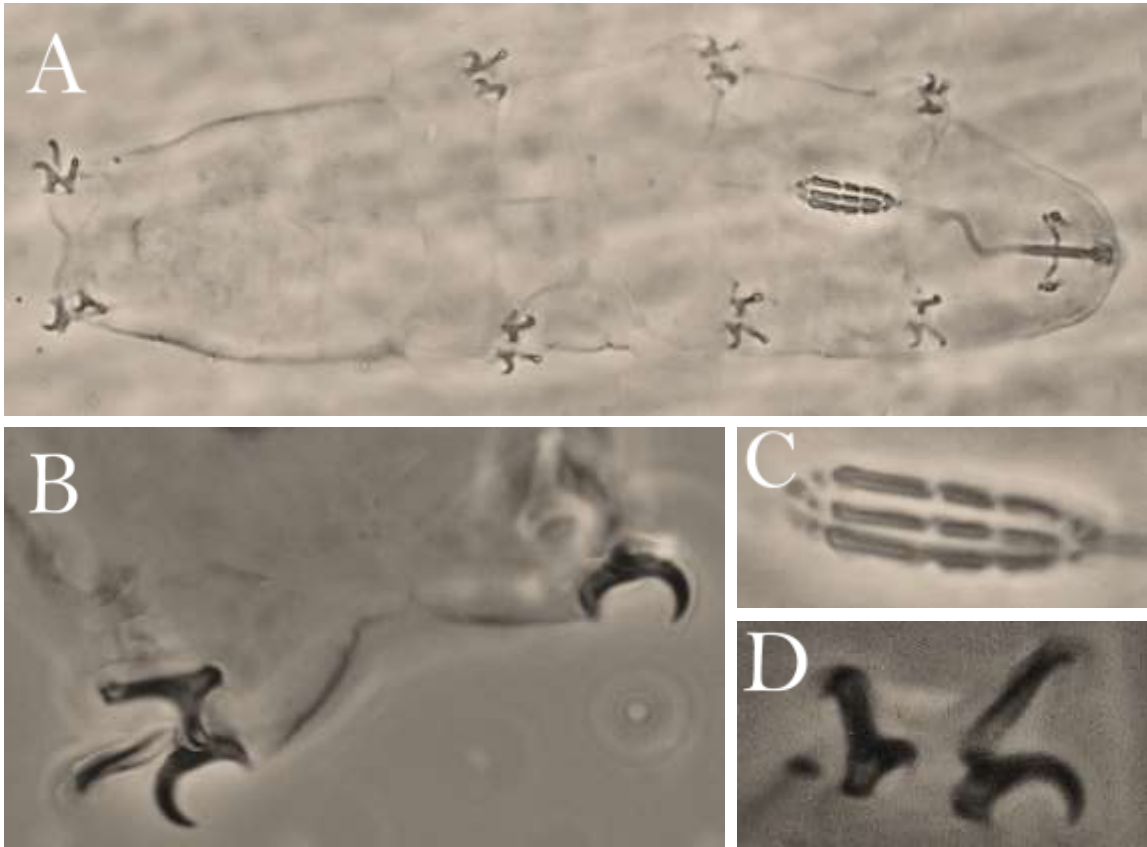


Figura 24. *Adropion* aff. *onorei*. A, hábito. B, garras IV. C, placoides. D, garras I. (MCF).

Tabla 18 Medidas de estructuras morfológicas selectas de *Adropion* aff. *onorei*.

Caracter	μm	<i>pt</i>
Longitud corporal	265	1395
Tubo bucofaríngeo		
Longitud del tubo bucal	19.0	–
Longitud del tubo faríngeo	44.0	231.6
Longitud del tubo bucofaríngeo	63.0	
Razón entre las longitudes de los tubos bucal y faríngeo	43%	–
Punto de inserción de los soportes de los estiletes	13.0	68.4
Ancho interno del tubo bucal	1.0	5.3
Longitud de los placoides		
Macroplacoide 1	4.0	21.1
Macroplacoide 2	4.0	21.1
Macroplacoide 3	7.0	36.8
Microplacoide	1.0	5.3
Séptulo	2.0	10.5
Hilera de macroplacoides	17.0	89.5
Hilera de placoides	20.0	105.3
Alturas de la garra 1		
Base externa	3.0	15.8
Rama primaria externa	5.0	26.3
Rama secundaria externa	4.0	21.1
Base interna	3.0	15.8
Rama primaria interna	3.0	15.8
Rama secundaria interna	2.0	10.5
Alturas de la garra 2		
Base externa	3.0	15.8
Rama primaria externa	7.0	36.8
Rama secundaria externa	5.0	26.3
Base interna	3.0	15.8
Rama primaria interna	4.0	21.1
Rama secundaria interna	3.0	15.8
Alturas de la garra 3		
Base externa	3.0	15.8
Rama primaria externa	8.0	42.1
Rama secundaria externa	5.0	26.3
Base interna	3.0	15.8
Rama primaria interna	4.0	21.1
Rama secundaria interna	3.0	15.8
Alturas de la garra 4		
Base anterior	3.0	15.8
Rama primaria anterior	4.0	21.1
Rama secundaria anterior	3.0	15.8
Base posterior	3.0	15.8
Rama primaria posterior		
Rama secundaria posterior	5.0	26.3

El valor *pt* es la proporción de una estructura respecto al tubo bucal expresado como porcentaje.

Adropion scoticum (Murray, 1905)

Longitud de 273 µm. Coloración marrón tenue a intensa. Cutícula lisa. Tubos bucal y faríngeo gruesos. No hay engrosamiento en forma de gota entre ambos. AIME de tipo *Hypsibius*. Apófisis faríngea reducida a engrosamientos del tubo bucal, tres macroplacoides en línea recta de secuencia 3>1>2; el tercero tiene la porción distal ligeramente ensanchada; solo presenta un microplacoide en forma de coma; bulbo faríngeo elongado. Garras tipo *Hypsibius* con una barra cuticular a un costado de la garra interna en las patas I-III y otra barra en medio de los pares de garras de todas las patas. Todas las bases están ensanchadas, sin embargo, aquellas de las garras internas y anteriores de forma poco perceptible (**Figura 25**).

Material examinado

Hábitat: Volcán La Malinche. Pastizal alpino, en musgo en la base de matas de pasto a 4,005, 4,016 y 4,109 m s.n.m. Límite superior de bosque de *Pinus hartwegii*, en musgo sobre suelo del estrato herbáceo a 3,892 m s.n.m.

Volcán Nevado de Toluca. Pastizal alpino, en musgo sobre suelo a 4,150 m s.n.m. y en la base de una mata de pasto a 4,131 m s.n.m.

Muestras: Tlaxcala, Volcán La Malinche, época de lluvias: ex *Leptodontium pungens* (**1 ejemplares**) (TARDIS-183); ex *Hypnum cupressiforme* var. *lacunosum* (**7 ejemplares**) (TARDIS-184); ex *Leptodontium pungens* (**2 ejemplares**) (TARDIS-185); ex *Hypnum cupressiforme* var. *cupressiforme* (**1 ejemplar**) (TARDIS-186); ex *Bartramia brevifolia* (**1 ejemplar**) (TARDIS-198). Época seca: ex *Leptodontium* sp. (**2 ejemplares**) (TARDIS-272); ex *Hypnum cupressiforme* var. *lacunosum* (**1 ejemplar**) (TARDIS-279); ex *Hypnum revolutum*. (**1 ejemplar**) (TARDIS-282); ex *Brachythecium occidentale* + *Leptodontium* sp. (**5 ejemplares**) (TARDIS-289); ex *Grimmia* sp. + *Leptodontium* sp. (**2 ejemplares**) (TARDIS-290).

Estado de México, Volcán Nevado de Toluca, época de lluvias: ex *Racomitrium subsecundum* (**1 ejemplar**) (TARDIS-215). Época seca: ex *Bartramia* sp. (**3 ejemplares**) (TARDIS-243).

Ejemplares medidos: 1 Ejemplar (**Tabla 19**)

Comentarios taxonómicos: La especie *A. scoticum* está considerada como parte de un complejo de especies, por lo que todos los registros fuera de la localidad tipo se consideran aún dudosos. Se requiere de una redesccripción integrativa (morfología, morfometría, ultraestructura, seguimiento ontogénico y análisis molecular) del material tipo (Kaczmarek *et al.*, 2014, 2015, 2016; McInnes *et al.*, 2017).

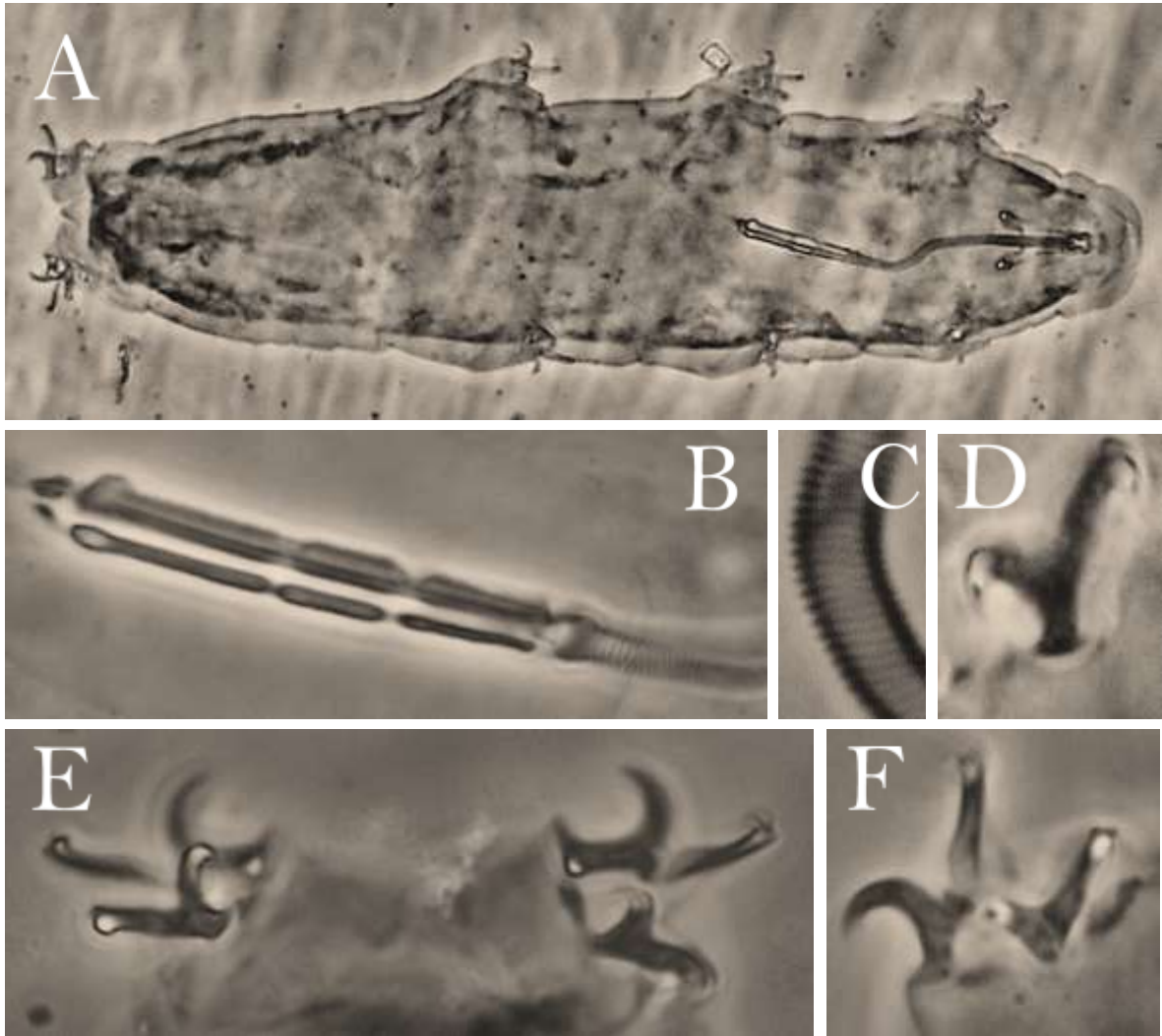


Figura 25. *Adropion scoticum*. A, hábito. B, placoides. C, anulación del tubo faríngeo. D, pseudolúnula bajo la garra anterior. E, garras IV, F, garras III. (MCF).

Tabla 19. Medidas de estructuras morfológicas selectas de *Adropion scoticum*.

Caracter	μm	<i>pt</i>
Longitud corporal	273	1363
Tubo bucofaríngeo		
Longitud del tubo bucal	20.0	–
Longitud del tubo faríngeo	39.0	195.0
Razón entre las longitudes de los tubos bucal y faríngeo	51%	–
Punto de inserción de los soportes de los estiletes	15.0	75.0
Ancho externo del tubo bucal	2.0	10.0
Ancho interno del tubo bucal	2.0	10.0
Longitud de los placoides		
Macroplacoide 1	7.0	35.0
Macroplacoide 2	6.0	30.0
Macroplacoide 3	12.0	60.0
Séptulo	2.0	10.0
Hilera de macroplacoides	27.0	135.0
Hilera de placoides	30.0	150.0
Alturas de la garra 1		
Base externa	3.0	15.0
Rama primaria externa	7.0	35.0
Rama secundaria externa	5.0	25.0
Base interna	2.0	10.0
Rama primaria interna	4.0	20.0
Rama secundaria interna	3.0	15.0
Alturas de la garra 2		
Base externa	4.0	20.0
Rama primaria externa	8.0	40.0
Rama secundaria externa	5.0	25.0
Base interna	2.0	10.0
Rama primaria interna	5.0	25.0
Rama secundaria interna	4.0	20.0
Alturas de la garra 3		
Base externa	4.0	20.0
Rama primaria externa	9.0	45.0
Rama secundaria externa	5.0	25.0
Base interna		
Rama primaria interna	6.0	30.0
Rama secundaria interna	4.0	20.0
Alturas de la garra 4		
Base anterior	4.0	20.0
Rama primaria anterior	9.0	45.0
Rama secundaria anterior	3.0	15.0
Base posterior	3.0	15.0
Rama primaria posterior	6.0	30.0
Rama secundaria posterior	4.0	20.0

El valor *pt* es la proporción de una estructura respecto al tubo bucal expresado como porcentaje.

***Guidettion carolae* (Binda & Pilato, 1969)**

Longitud de 177 μm . Cutícula lisa. Tubos bucal y faríngeo presentes. Presenta apófisis faríngea, tres macroplocoides muy próximos entre sí, en línea recta de los cuales el primero parece ligeramente más largo que el segundo, el tercero aproximadamente del doble que el segundo y de grosor constante; no presenta microplocoides ni séptulo; bulbo faríngeo elongado. Garras tipo *Hypsibius* reducidas, de mismas dimensiones en las patas I-III y ligeramente más grandes en las patas IV; no presenta ninguna barra cuticular. Bases de garras externas y posteriores más claramente ensanchadas (**Figura 26**).

Material examinado

Hábitat: Pastizal alpino, en musgo sobre suelo a 4,005 y 4,016 m s.n.m.

Muestras: Tlaxcala, Volcán La Malinche, época de lluvias: ex *Bartramia brevifolia* + hepática foliosa (**1 ejemplar**) (TARDIS-198). Época seca: ex *Racomitrium subsecundum* (**1 ejemplar**) (TARDIS-281).

Ejemplares medidos: 1 Ejemplar (**Tabla 20**)

Comentarios taxonómicos: Los caracteres coinciden con la descripción en Ramazzotti y Maucci (1983).

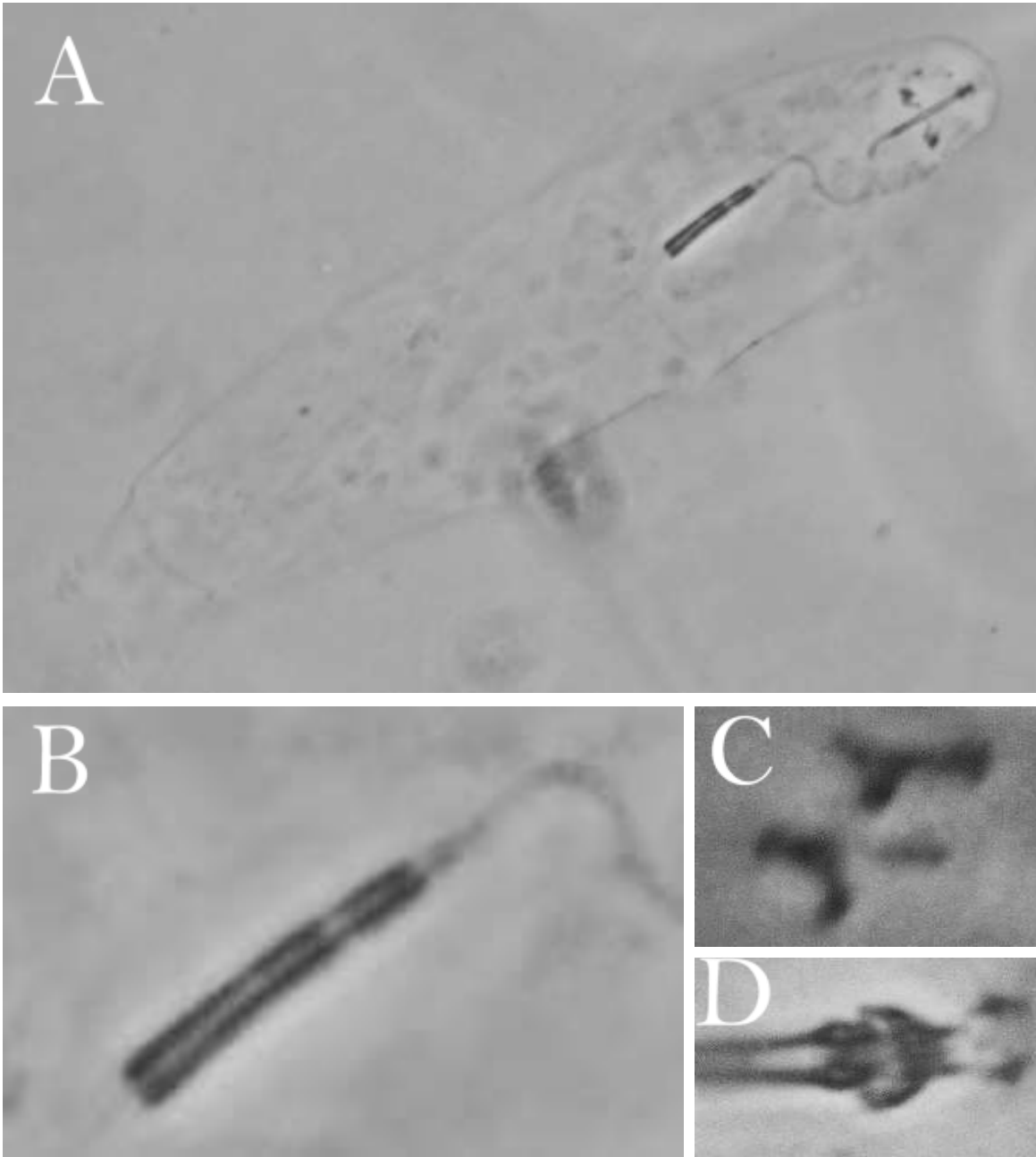


Figura 26 *Guidettion carolae*: A, hábito. B, placoides. C, garras II. D, Apófisis para la Inserción de los Músculos de los Estiletos (AIME). (MCF)

Tabla 20. Medidas de estructuras morfológicas selectas de *Adropion carolae*

Caracter	μm	<i>pt</i>
Longitud corporal	177	1264
Tubo bucofaríngeo		
Longitud del tubo bucal	14.0	–
Longitud del tubo faríngeo	33.0	235.7
Longitud del tubo bucofaríngeo	47.0	335.7
Razón entre las longitudes de los tubos bucal y faríngeo	42%	–
Punto de inserción de los soportes de los estiletes	9.0	64.3
Longitud del bulbo faríngeo	29	205.4
Ancho del bulbo faríngeo	14	96.8
Longitud de los placoides		
Macroplacoide 1	4.0	28.6
Macroplacoide 2	4.0	28.6
Macroplacoide 3	8.0	57.1
Hilera de macroplacoides	18.0	128.6
Alturas de la garra 1		
Base externa	1.0	7.1
Rama primaria externa	3.0	21.4
Rama secundaria externa	2.0	14.3
Base interna	1.0	7.1
Rama primaria interna	2.0	14.3
Rama secundaria interna	1.5	10.7
Alturas de la garra 2		
Base externa	2.0	14.3
Rama primaria externa	3.0	21.4
Rama secundaria externa	2.0	14.3
Base interna	1.0	7.1
Rama primaria interna	2.0	14.3
Rama secundaria interna	1.5	10.7
Alturas de la garra 3		
Base externa	2.0	14.3
Rama primaria externa	3.0	21.4
Rama secundaria externa	2.0	14.3
Base interna	1.0	7.1
Rama primaria interna	2.0	14.3
Rama secundaria interna	1.5	10.7
Alturas de la garra 4		
Base anterior	2.0	14.3
Rama primaria anterior	3.0	21.4
Rama secundaria anterior	2.0	14.3
Base posterior	2.0	14.3
Rama primaria posterior	4.0	28.6
Rama secundaria posterior	3.0	21.4

El valor *pt* es la proporción de una estructura respecto al tubo bucal expresado como porcentaje.

Guidettion prorsirostre (Thulin, 1928)

Longitud de 176 μm . Cutícula lisa. Tubos bucal y faríngeo presentes. Apófisis faríngea reducida, tres macroplacoides cortos, en línea recta, redondeados y claramente separados entre sí. El primero ligeramente más largo que el segundo, el tercero más largo que los dos anteriores y de grosor constante; microplacoide o séptulo ausentes. Garras tipo *Hypsibius* reducidas, de mismas dimensiones en las patas I-III y ligeramente más grandes en las patas IV; no presenta ninguna barra cuticular (**Figura 27**).

Material examinado

Hábitat: Pastizal alpino, en musgo sobre suelo a 4,005 m s.n.m. Límite superior de bosque de *Pinus hartwegii*, en musgo sobre roca y suelo del estrato herbáceo a 3,892 m s.n.m.

Muestras: Tlaxcala, Volcán La Malinche, época de lluvias: ex *Bartramia brevifolia* + hepática foliosa (**1 ejemplares**) (TARDIS-198). Época seca: ex *Hypnum revolutum* (**1 ejemplar**) (TARDIS-287); ex *Brachythecium occidentale* + *Leptodontium* sp. (**4 ejemplares**) (TARDIS-289); ex *Grimmia* sp. + *Leptodontium* sp. (**2 ejemplares**) (TARDIS-290).

Ejemplares medidos: dos ejemplares (**Tabla 21**).

Comentarios taxonómicos: Los caracteres morfológicos de los ejemplares del presente estudio coinciden con los de *G. prorsirostre*, difiriendo solo en el tamaño, al ser más pequeños.

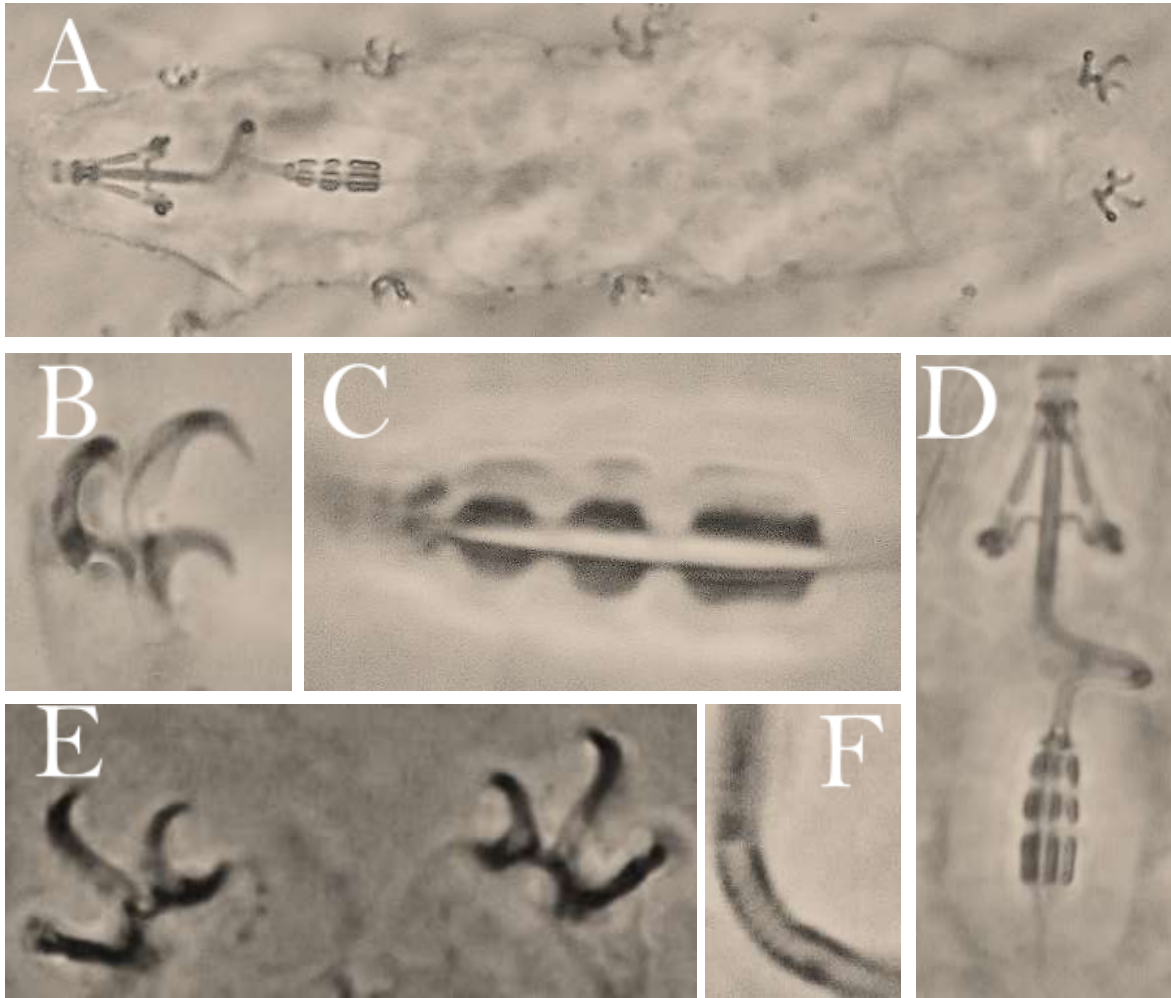


Figura 27. *Guidettion prorsirostre*: A, hábito. B, garras III. C, placoides. D, aparato bucofaríngeo. E, garras IV. F, anulación del tubo faríngeo. (MCF).

Tabla 21. Medidas de estructuras morfológicas selectas de dos ejemplares de *Adropion prorsirostre*.

Caracter	Ejemplar 1		Ejemplar 2	
	μm	<i>pt</i>	μm	<i>pt</i>
Longitud corporal	176	1051	146	863
Tubo bucofaríngeo				
Longitud del tubo bucal	16.7	–	16.9	–
Longitud del tubo faríngeo	26.7	159.3	24.2	143.0
Longitud del tubo bucofaríngeo	43.4	259.3	41.2	243.0
Razón entre las longitudes de los tubos bucal y faríngeo	63%	–	70%	–
Punto de inserción de los soportes de los estiletes	9.9	59.3	10.5	62.0
Ancho externo del tubo bucal	1.9	11.1	1.7	9.7
Ancho interno del tubo bucal	1.2	7.4	*	
Longitud del bulbo faríngeo	25.0	149.3	26.2	154.5
Ancho del bulbo faríngeo	15.0	89.6	15.6	92.2
Longitud de los placoides				
Macroplacoide 1	3.1	18.5	2.6	15.1
Macroplacoide 2	2.5	14.8	3.3	19.6
Macroplacoide 3	5.6	33.3	4.9	29.1
Hilera de macroplacoides	13.6	81.5	12.5	73.8
Alturas de la garra 1				
Base externa	*		1.9	11.4
Rama primaria externa	*		3.8	22.4
Rama secundaria externa	*		2.7	15.7
Base interna	*		1.8	10.9
Rama primaria interna	*		3.1	18.4
Rama secundaria interna	*		2.4	13.9
Alturas de la garra 2				
Base externa	1.9	11.1	2.6	15.2
Rama primaria externa	5.6	33.3	4.7	27.6
Rama secundaria externa	2.5	14.8	3.4	20.2
Base interna	1.2	7.4	*	
Rama primaria interna	4.3	25.9	3.9	23.1
Rama secundaria interna	3.1	18.5	*	
Alturas de la garra 3				
Base externa	2.5	14.8	2.3	13.7
Rama primaria externa	6.2	37.0	3.3	19.6
Rama secundaria externa	3.7	22.2	5.5	32.6
Base interna	1.9	11.1	*	
Rama primaria interna	4.3	25.9	3.7	21.7
Rama secundaria interna	*		2.5	15.0
Alturas de la garra 4				
Base anterior	1.9	11.1	1.8	10.7
Rama primaria anterior	4.2	25.1	3.4	20.0
Rama secundaria anterior	2.5	14.8	2.0	12.0

Cont. Tabla 21

Caracter	Ejemplar 1		Ejemplar 2	
	μm	<i>pt</i>	μm	<i>pt</i>
Base posterior	1.9	11.1	2.2	13.0
Rama primaria posterior	6.8	40.7	4.4	25.8
Rama secundaria posterior	3.1	18.5	3.4	19.9

El valor *pt* es la proporción de una estructura respecto al tubo bucal expresado como porcentaje. * Estructuras no medidas debido a su orientación.

Género *Platicrista* Pilato, 1987

Platicrista sp.

Cutícula lisa. No presenta ojos. Tubo bucal rígido, tubo faríngeo anillado y flexible que surge justo después del punto de inserción de los soportes de los estiletes. Apófisis faríngea y dos macroplacoides delgados y alargados; el segundo de estos mide poco más del doble que el primero. Bases de las garras externas ensanchadas. Dos puntas accesorias en todas las ramas primarias presentes.

Material examinado

Hábitat: Límite superior de bosque de *Pinus hartwegii*, en musgo sobre roca a 3,892 m s.n.m.

Muestras: Tlaxcala, Volcán La Malinche, época seca: ex *Hypnum cupressiforme* (**1 ejemplar**) (TARDIS-283).

Ejemplares medidos: un ejemplar (**Tabla 22**)

Comentarios taxonómicos: El único ejemplar que se encontró está dañado, por lo que resulta imposible ver la forma y tamaño de las garras IV. Se requiere la recolecta de nuevos ejemplares para poder determinarlo a nivel específico.

Tabla 22. Medidas de estructuras morfológicas selectas de *Platicrista* sp.

Caracter	μm	<i>pt</i>
Longitud corporal	*	
Tubo bucofaríngeo		
Longitud del tubo bucal	24.2	–
Longitud del tubo faríngeo	22.3	92.3
Longitud del tubo bucofaríngeo	46.5	192.3
Razón entre las longitudes de los tubos bucal y faríngeo	108%	–
Punto de inserción de los soportes de los estiletes	24.0	99.3
Ancho externo del tubo bucal	3.7	15.4
Ancho interno del tubo bucal	2.8	11.5
Longitud de los placoides		
Macroplacoide 1	6.4	26.5
Macroplacoide 2	14.4	59.6
Hilera de placoides	22.4	92.6
Alturas de la garra 1		
Base externa	*	
Rama primaria externa	9.9	41.0
Rama secundaria externa	6.2	25.6
Base interna	*	
Rama primaria interna	5.6	23.1
Rama secundaria interna	6.2	25.6
Alturas de la garra 2		
Base externa	6.2	25.6
Rama primaria externa	8.1	33.3
Rama secundaria externa	*	
Base interna	5.3	21.8
Rama primaria interna	8.0	33.1
Rama secundaria interna	5.9	24.5
Alturas de la garra 3		
Base externa	*	
Rama primaria externa	7.4	30.8
Rama secundaria externa	5.6	23.1
Base interna	*	
Rama primaria interna	7.4	30.8
Rama secundaria interna	5.6	23.1

El valor *pt* es la proporción de una estructura respecto al tubo bucal expresado como porcentaje. * Estructuras no medidas debido a su orientación.

Subfamilia Pilatobiinae

Notahypsibius cf. *scaber* (Maucci, 1987) en Tumanov, 2020

Longitud media de 196 μm . Ojos presentes en todos los casos. Cutícula dorsal con plegamientos cortos que dan una apariencia ligeramente ondulada al margen del cuerpo; este plegamiento se atenúa en dirección anterior. Aparato bucofaríngeo tipo *Notahypsibius*, con un tubo bucal estrecho de diámetro constante, apófisis faríngea, dos macroplocoides redondeados de los cuales el primero es ligeramente alargado y el segundo granular, además de presentar un diminuto séptulo. Garras similares a *Ramazottius* con las ramas primarias insertadas en las secundarias mediante un tramo flexible. Ramas primarias con dos puntas accesorias claras. Bases de las garras ensanchadas, aunque es más prominente en externas y posteriores. Garras anteriores con una pseudolúnula rodeando su base (**Figura 28**).

Material examinado

Hábitat: Pastizal alpino, en musgo sobre roca, suelo y en la base de una mata de pasto a 4,131 m s.n.m.

Muestras: Estado de México, Volcán Nevado de Toluca, época seca: ex *Grimmia fuscolutea* (**1 ejemplar**) (TARDIS-240); ex *Bartramia* sp. (**16 ejemplares**) (TARDIS-243); ex *Campylopus pittieri* + *Bartramia* sp. (**3 ejemplares**) (TARDIS-245).

Ejemplares medidos: 4 ejemplares (**Tabla 23**).

Comentarios taxonómicos: Si bien los datos morfológicos obtenidos coinciden con el género *Notahypsibius* (Tumanov, 2020), se requiere información adicional de ultraestructura y marcadores moleculares para hacer una comparativa más profunda.

Los ejemplares registrados por Dueñas-Cedillo *et al.* (2020) como *Hypsibius* cf. *microps* e *H.* cf. *pallidus* presentan un diminuto séptulo y garras similares al género *Notahypsibius* (Tumanov, 2020). Ya que ambos artículos se publicaron con un día de diferencia, los caracteres del nuevo género no eran conocidos por Dueñas-Cedillo y colaboradores, por lo que valdría la pena examinar más ejemplares del volcán Iztaccihuatl con apoyo de datos moleculares y de ultraestructura.

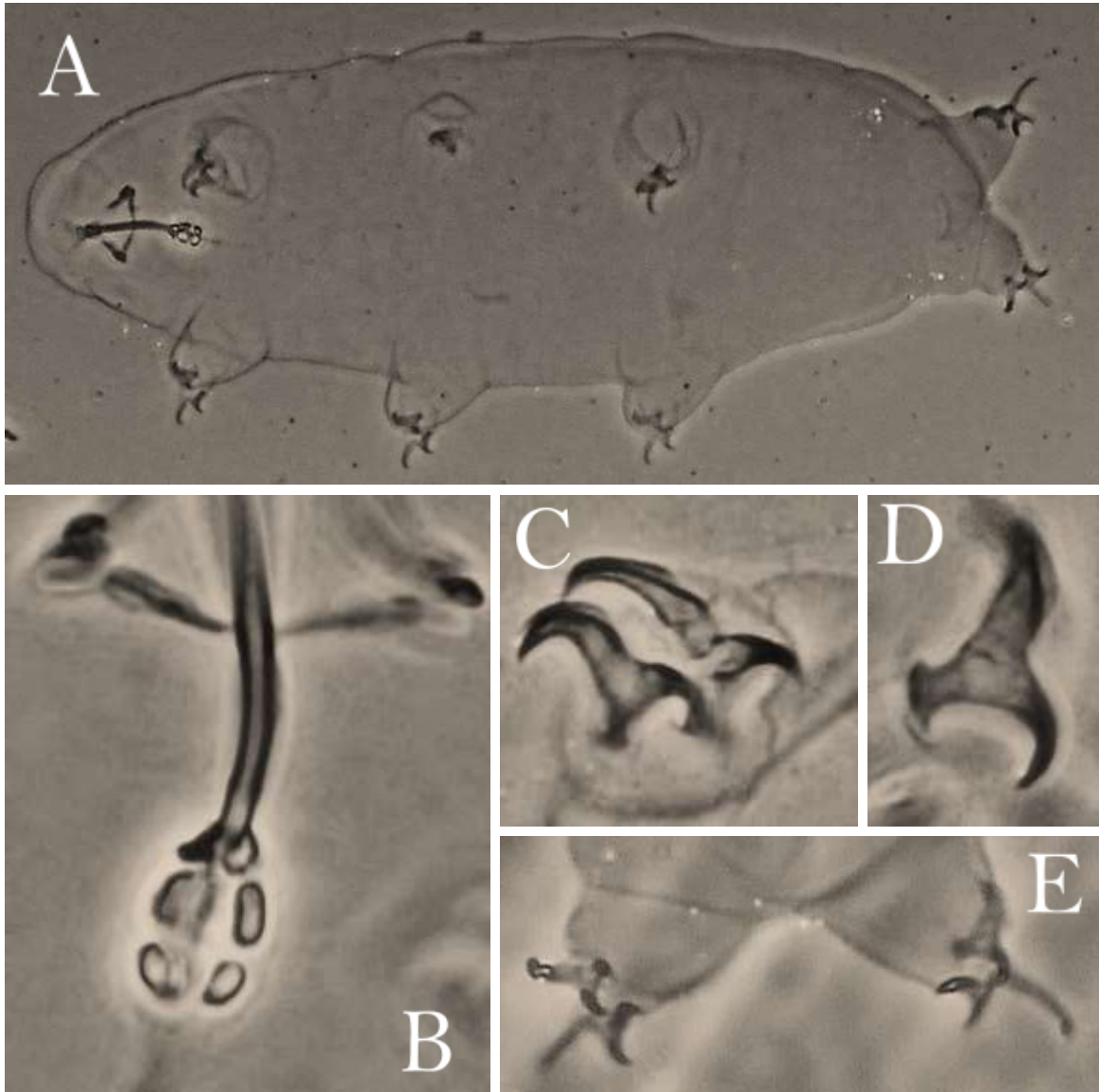


Figura 28. *Notahypsibius cf. scaber*. A, hábito. B, placoides. C, garras I. D, garra anterior; nótese la pseudolúnula en la base de esta. E, garras IV. (MCF).

Tabla 23. Medidas de estructuras morfológicas selectas de *Notahypsibius cf. scaber*.

Caracter	N	Rango		Media		DE	
		μm	<i>pt</i>	μm	<i>pt</i>	μm	<i>pt</i>
Longitud corporal	4	158 – 292	1031 – 1081	196	1056	64	21
Tubo bucofaríngeo							
Longitud del tubo bucal	4	15.0 – 27.0	–	18.5	–	5.7	–
Punto de inserción de los soportes de los estiletes	4	7.5 – 15.0	46.9 – 55.6	9.5	50.6	3.7	3.6
Ancho externo del tubo bucal	4	1.0 – 1.0	3.7 – 6.7	1.0	5.7	0.0	1.4
Longitud de los placoides							
Macroplacoide 1	4	2.5 – 3.0	11.1 – 16.7	2.6	14.8	0.3	2.5
Macroplacoide 2	4	2.0 – 2.0	7.4 – 13.3	2.0	11.4	0.0	2.7
Séptulo	3	0.5 – 0.5	3.1 – 3.3	0.5	3.2	0.0	0.1
Hilera de macroplacoides	4	5.0 – 6.0	22.2 – 34.4	5.5	31.1	0.4	5.9
Hilera de placoides	3	6.5 – 7.0	40.6 – 43.8	6.7	42.6	0.3	1.7
Alturas de la garra 1							
Base externa	4	3.5 – 5.0	18.5 – 23.3	3.9	21.4	0.8	2.0
Rama primaria externa	3	4.5 – 8.0	29.6 – 31.3	5.8	30.3	1.9	0.8
Rama secundaria externa	4	3.5 – 5.0	18.5 – 25.0	4.1	23.0	0.6	3.1
Base interna	4	2.0 – 4.0	12.5 – 14.8	2.5	13.3	1.0	1.1
Rama primaria interna	3	4.0 – 5.0	18.5 – 26.7	4.3	23.4	0.6	4.3
Rama secundaria interna	3	3.0 – 4.0	14.8 – 20.0	3.3	17.9	0.6	2.7
Alturas de la garra 2							
Base externa	4	3.0 – 5.0	18.5 – 23.3	3.8	20.6	0.9	2.4
Rama primaria externa	4	5.5 – 9.0	33.3 – 37.5	6.5	35.5	1.7	1.9
Rama secundaria externa	4	4.0 – 6.0	22.2 – 28.1	4.6	25.5	0.9	2.5
Base interna	4	2.0 – 5.0	12.5 – 18.5	2.8	14.2	1.5	2.9
Rama primaria interna	3	4.5 – 6.0	22.2 – 30.0	5.0	26.8	0.9	4.1
Rama secundaria interna	3	3.5 – 5.0	18.5 – 23.3	4.0	21.2	0.9	2.5
Alturas de la garra 3							
Base externa	4	3.0 – 5.0	18.5 – 21.9	3.6	19.8	0.9	1.5
Rama primaria externa	4	6.0 – 8.0	29.6 – 40.0	6.5	36.2	1.0	4.5
Rama secundaria externa	4	2.5 – 5.0	15.6 – 21.9	3.5	19.0	1.1	2.6
Base interna	1	4.0 – 4.0	14.8 – 14.8	4.0	14.8	?	?
Rama primaria interna	4	4.0 – 5.0	18.5 – 26.7	4.3	23.8	0.5	3.6
Rama secundaria interna	3	3.0 – 7.0	18.8 – 25.9	4.5	22.7	2.2	3.6
Alturas de la garra 4							
Base anterior	3	1.5 – 5.0	10.0 – 18.5	2.8	13.7	1.9	4.4
Rama primaria anterior	4	5.0 – 8.0	29.6 – 36.7	6.0	33.0	1.4	3.1
Rama secundaria anterior	4	3.5 – 6.0	22.2 – 25.0	4.4	23.9	1.1	1.4
Base posterior	4	2.0 – 6.0	12.5 – 22.2	3.3	16.7	1.9	4.6
Rama primaria posterior	4	7.5 – 13.0	48.1 – 50.0	9.1	49.5	2.6	0.9
Rama secundaria posterior	4	6.0 – 6.5	22.2 – 40.6	6.1	35.1	0.3	8.7

N es el número de individuos o estructuras medidas, **Rango** son los valores menor y mayor entre los ejemplares medidos, **DE** es la desviación estándar, ***pt*** es la proporción de una estructura respecto al tubo bucal expresado como porcentaje, ? aparece en la columna DE cuando $N < 2$.

***Pilatobius bullatus* (Murray, 1905)**

Longitud de 192 μm . Cuerpo pequeño. Cutícula ornamentada con tubérculos pequeños de tamaño uniforme, más marcados en la zona caudal y difuminándose hacia la porción apical del cuerpo, además de contar con tenues gibosidades de aparente configuración VI/VII: 2-2-2-2-2(-2) que se intercalan entre un par más grande y uno más pequeño. Garras tipo *Hypsibius* acompañadas de barras cuticulares claras a un costado de las garras internas, así como entre ambas garras en las patas IV (**Figura 29 y Figura 30**).

Material examinado

Hábitat: Pastizal alpino, en musgo sobre la base de una mata de pasto a 4,005 m s.n.m.

Muestras: Tlaxcala, Volcán La Malinche, época de lluvias: ex *Ceratodon purpureus* (**1 ejemplar**) (TARDIS-201).

Ejemplares medidos: 1 ejemplar (

Tabla 24).

Comentarios taxonómicos: En el ejemplar de la Malinche las gibosidades no tienen dimensiones constantes, sino que se intercalan entre dos tamaños. Ya que *Pilatobius bullatus* se considera un complejo de especies por su amplia distribución (McInnes *et al.*, 2017), es necesario recolectar otros ejemplares y obtener imágenes de MEB y datos moleculares.

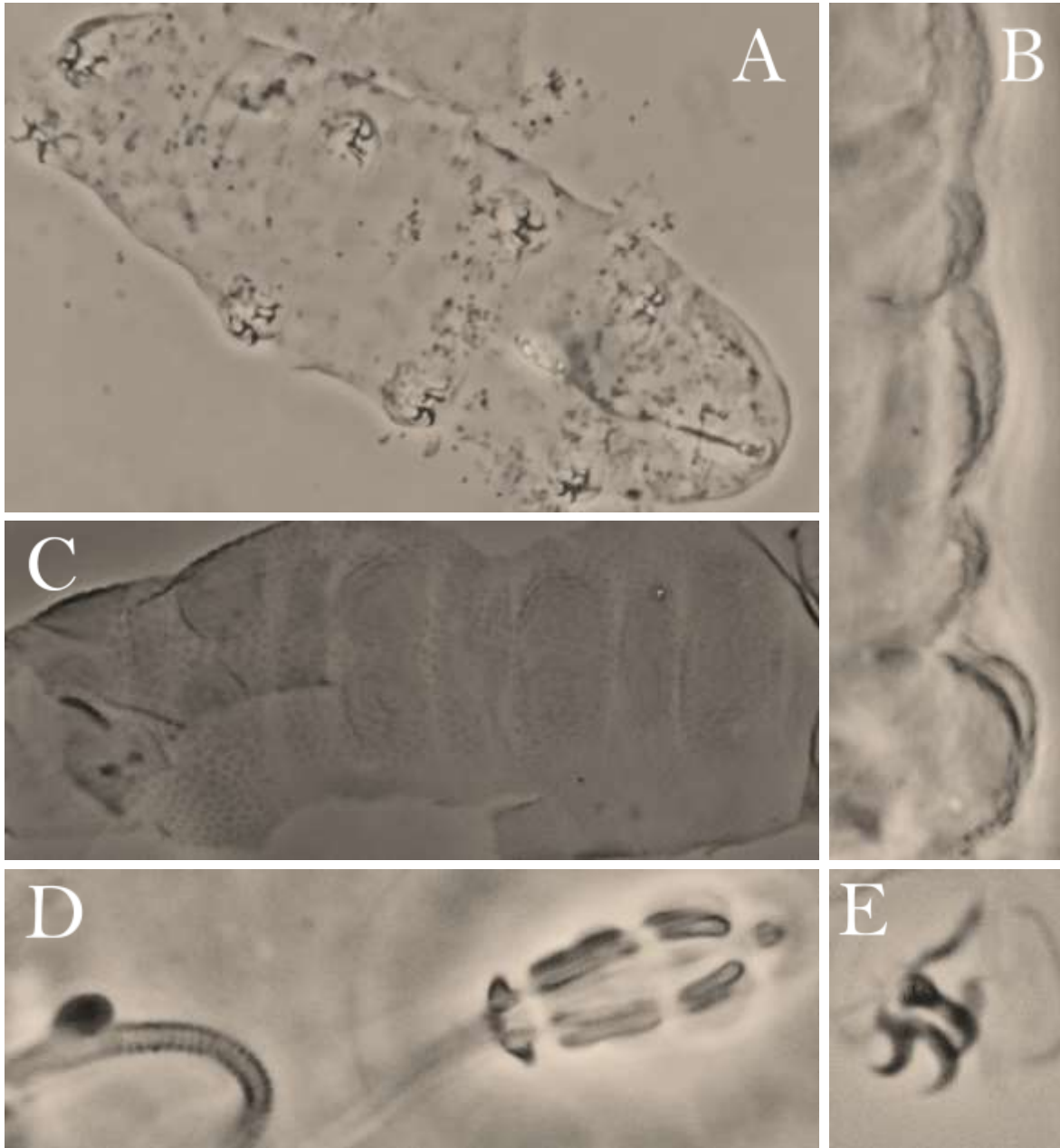


Figura 29. *Pilatobius bullatus*. A, hábito. B, gibosidades en vista lateral. C, arreglo de las gibosidades. D, placoides y anulación del tubo faríngeo. E, garras II. (MCF).

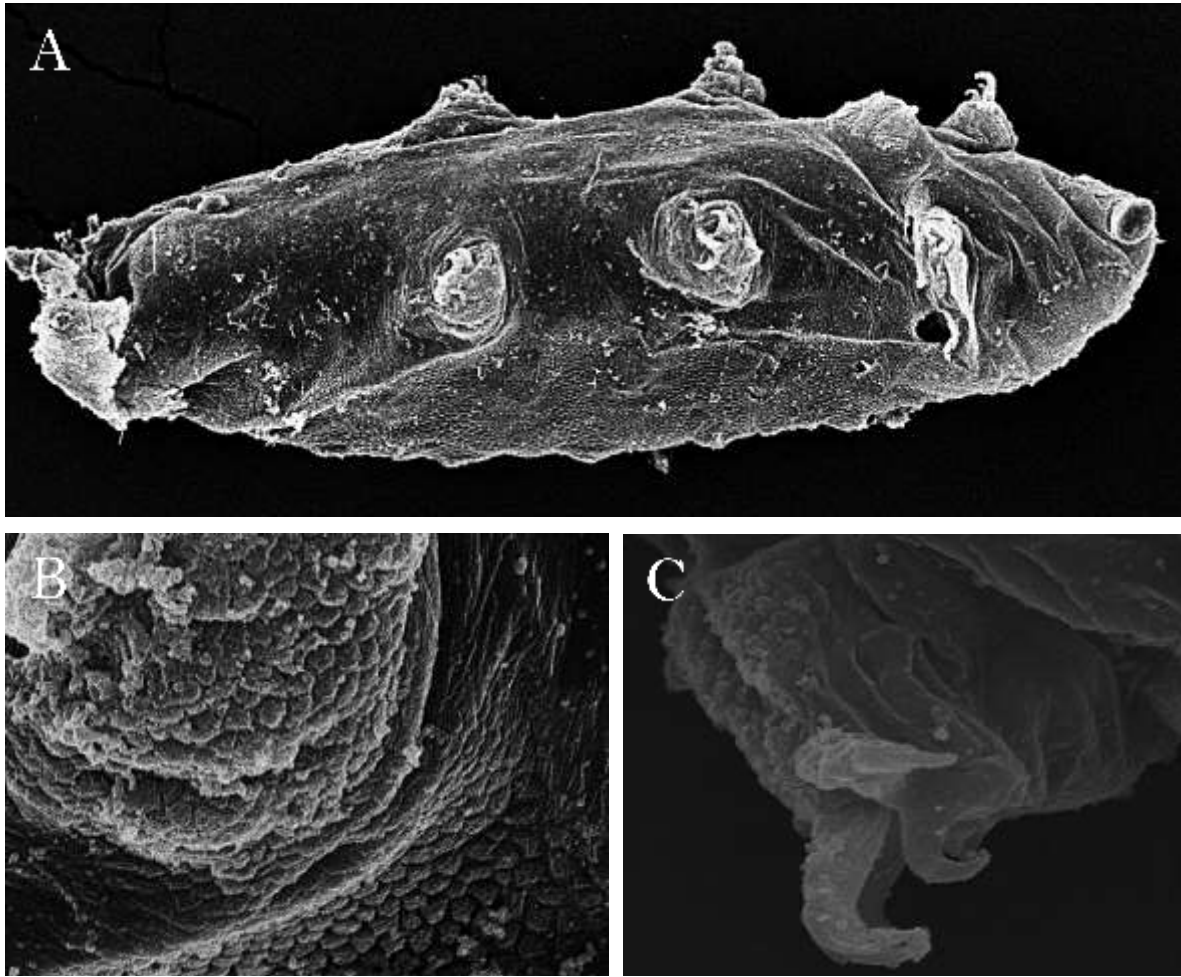


Figura 30. *Pilatobius bullatus*. A, hábito. B, detalle de la escultura cuticular. C, garras I. (MEB).

Tabla 24. Medidas de estructuras morfológicas selectas de *Pilatobius bullatus*

Caracter	µm	pt
Longitud corporal	192.5	1031
Ancho corporal	51.0	273.2
Longitud del bulbo faríngeo	26.7	142.9
Ancho del bulbo faríngeo	21.6	115.5
Longitud de los tubérculos	1.4	7.3
Longitud promedio de las gibosidades	10.2	54.7
Tubo bucofaríngeo		
Longitud del tubo bucal	18.7	–
Longitud del tubo faríngeo	29.7	158.7
Longitud del tubo bucofaríngeo	48.3	258.7
Razón entre las longitudes de los tubos bucal y faríngeo	63%	–
Punto de inserción de los soportes de los estiletes	13.0	69.4
Ancho externo del tubo bucal	1.6	8.6
Ancho interno del tubo bucal	0.7	3.9
Longitud de los placoides		
Macroplacoide 1	5.5	29.2
Macroplacoide 2	3.4	18.0
Séptulo	2.8	14.9
Hilera de macroplacoides	9.1	48.9
Hilera de placoides	12.3	65.7
Alturas de la garra 1		
Base externa	2.4	12.6
Rama primaria externa	4.7	25.1
Rama secundaria externa	3.4	18.0
Base interna	2.1	11.1
Rama primaria interna	3.1	16.8
Rama secundaria interna	2.3	12.1
Alturas de la garra 2		
Base externa	3.2	17.0
Rama primaria externa	5.3	28.3
Rama secundaria externa	3.3	17.7
Base interna	2.5	13.6
Rama primaria interna	3.4	18.4
Rama secundaria interna	2.7	14.6
Alturas de la garra 3		
Base externa	*	
Rama primaria externa	*	
Rama secundaria externa	*	
Base interna	*	
Rama primaria interna	*	
Rama secundaria interna	*	

Cont. Tabla 24

Caracter	μm	<i>pt</i>
Alturas de la garra 4		
Base anterior	*	
Rama primaria anterior	*	
Rama secundaria anterior	*	
Base posterior	*	
Rama primaria posterior	7.8	41.9
Rama secundaria posterior	*	

El valor *pt* es la proporción de una estructura respecto al tubo bucal expresado como porcentaje. *Estructuras no medidas debido a su orientación.

Pilatobius oculatus (Murray, 1906)

Longitud de 385 μm . Color ligeramente marrón. Cutícula con tubérculos pequeños (1.97 μm en promedio) en siete bandas dorsales y sobre las patas ($\leq 1\mu\text{m}$), que se difuminan rápidamente desde la porción caudal a la apical. En el cuarto par de patas la ornamentación está sobre una gibosidad. En vista dorsal los tubérculos asemejan un patrón poligonal reticulado. Presenta algunas áreas lisas (en blanco) ligeramente deprimidas y con un aparente arreglo en bandas discretas, pudiendo ser puntos de inserción muscular (¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**A, D**).

Aparato bucofaríngeo dividido en una porción anterior rígida (tubo bucal) y una posterior flexible (tubo faríngeo); esta última claramente anulada excepto por una pequeña porción en el extremo posterior. Sobre el punto de transición entre los tubos se encuentra un ensanchamiento cuticular en forma de gota. Apófisis faríngea cilíndrica y prominente. Presenta dos macroplacoides curvados con forma de barril, que lucen como paréntesis. El primer macroplacoide tiene una constricción medial-posterior, el segundo presenta una incisión subterminal y el séptulo en granular ligeramente alargado (¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**B, E**). Garras tipo *Hypsibius*, más robustas al inicio de cada rama; más notorio en las ramas secundarias. Ramas primarias de las garras externas y posteriores con una porción basal muy poco esclerosada y aparentemente flexible, pues se observa translúcida (¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**C, F**). Bases de las garras exteriores y posteriores ligeramente ensanchadas. Presenta un pequeño y tenue par de barras bajo las garras I-III de aproximadamente 3 μm de largo (¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**F**). Puntas accesorias presentes en todas las ramas primarias (¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**C, F**).

Material examinado

Hábitat: Volcán La Malinche. Pastizal alpino, en musgo sobre la base de un individuo solitario de *Pinus hartwegii* a 4,109 m s.n.m. Límite superior de bosque de *Pinus hartwegii*, en musgo sobre roca y suelo del estrato herbáceo a 3,892 m s.n.m.

Volcán Nevado de Toluca. Límite superior de bosque de *Pinus hartwegii*, en musgo sobre corteza a 4,001 m s.n.m. Pastizal alpino, en musgo sobre suelo a 4,131 m s.n.m.

Muestras. Tlaxcala, Volcán La Malinche, época seca: ex *Leptodontium* sp. (**18 ejemplares**) (TARDIS-273); ex *Hypnum cupressiforme* var. *lacunosum* + *Grimmia trichophylla* (**1 ejemplar**) (TARDIS-284); ex *Hypnum revolutum* (**4 ejemplares**) (TARDIS-287); ex *Brachythecium occidentale* + *Grimmia trichophylla* + *G. pulla* (**1 ejemplar**) (TARDIS-291).

Estado de México, Volcán Nevado de Toluca, época seca: ex *Leptodontium* sp. (**1 ejemplar**) (TARDIS-237); ex *Campylopus* sp. + *Bartramia* sp. (**1 ejemplar**) (TARDIS-245).

Ejemplares medidos: 1 ejemplar (**Tabla 25**).

Comentarios taxonómicos: La descripción incluida en Ramazzotti y Maucci (1983) es bastante pobre, mientras que la presentada por Dastych (1988) es más completa y con esta se puede identificar la especie *P. oculatus*. Las únicas diferencias encontradas respecto a los ejemplares de este estudio son la presencia de un tenue par de barras a la mitad de las patas y pseudolúnulas en la base de las garras externas y posteriores. Es considerada también como un posible complejo que requiere estudio a mayor profundidad (Kaczmarek *et al.*, 2016).

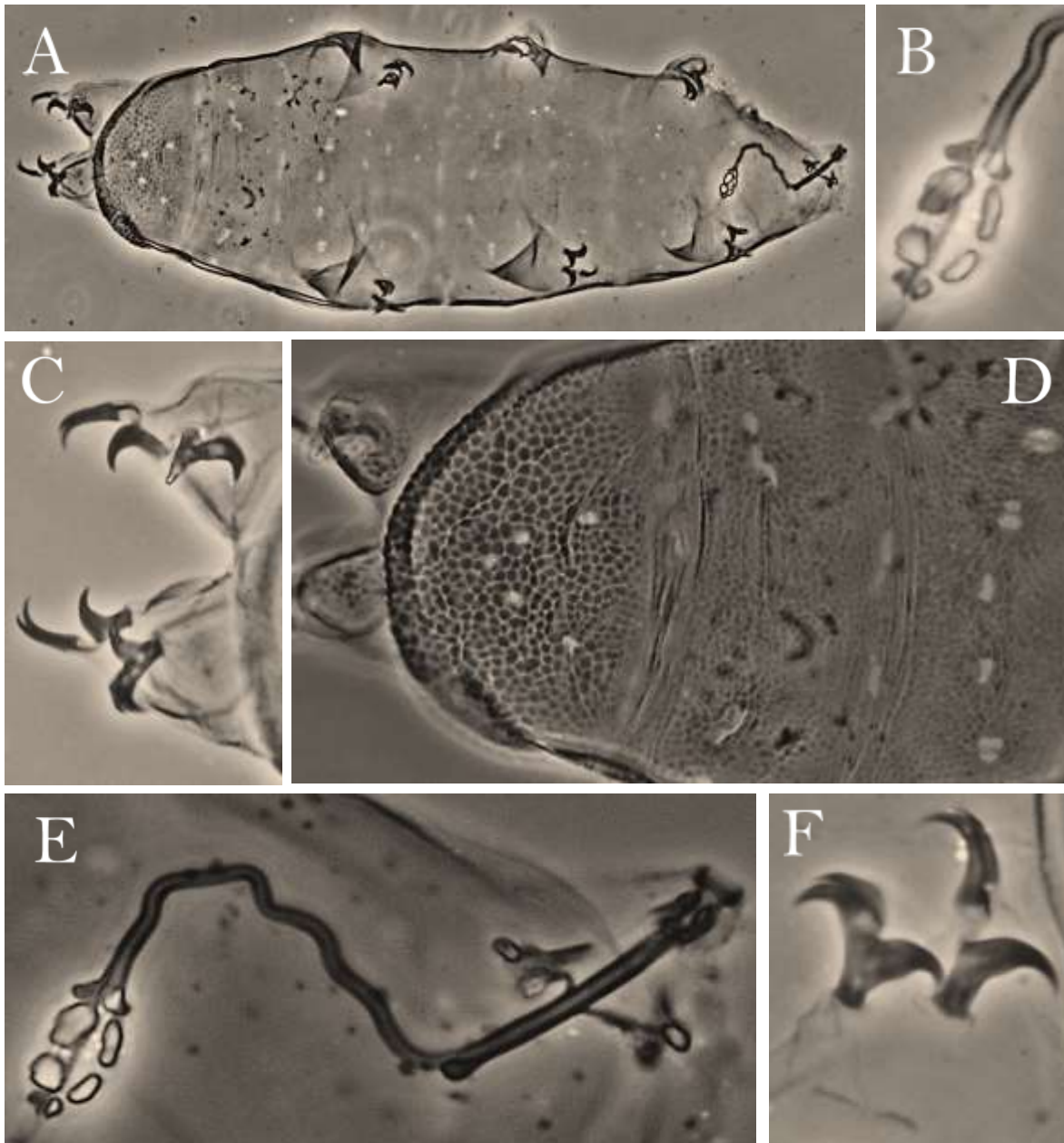


Figura 31. *Pilatobius oculatus*: A, hábito. B, placoides. C, garras IV. D, escultura dorsal y gibosidades en las patas IV. E, aparato bucofaríngeo. F, garras II. (MCF).

Tabla 25. Medidas de estructuras morfológicas selectas de *Pilatobius oculatus*.

Caracter	μm	<i>pt</i>
Longitud corporal	385	1493
Granulación	1.97	7.6
Tubo bucofaríngeo		
Longitud del tubo bucal	25.8	–
Longitud del tubo faríngeo	47.4	183.8
Longitud del tubo bucofaríngeo	73.2	283.8
Razón entre las longitudes de los tubos bucal y faríngeo	54%	–
Punto de inserción de los soportes de los estiletes	14.5	56.2
Ancho externo del tubo bucal	2.0	7.8
Ancho interno del tubo bucal	1.2	4.7
Longitud de los placoides		
Macroplacoide 1	4.5	17.3
Macroplacoide 2	3.4	13.3
Séptulo	1.0	3.9
Hilera de macroplacoides	9.0	34.9
Hilera de placoides	11.0	42.7
Alturas de la garra 1		
Base externa	5.0	19.4
Rama primaria externa	9.0	34.9
Rama secundaria externa	6.0	23.3
Base interna	5.0	19.4
Rama primaria interna	6.0	23.3
Rama secundaria interna	5.0	19.4
Alturas de la garra 2		
Base externa	6.0	23.3
Rama primaria externa	11.0	42.7
Rama secundaria externa	7.0	27.1
Base interna	5.0	19.4
Rama primaria interna	7.0	27.1
Rama secundaria interna	6.0	23.3
Alturas de la garra 3		
Base externa	6.0	23.3
Rama primaria externa	12.0	46.5
Rama secundaria externa	7.0	27.1
Base interna	6.0	23.3
Rama secundaria interna	6.0	23.3
Alturas de la garra 4		
Base anterior	6.1	23.7
Rama primaria anterior	7.9	30.7
Rama secundaria anterior	7.9	30.5
Base posterior	7.9	30.5
Rama primaria posterior	13.9	53.7
Rama secundaria posterior	8.2	31.8

El valor *pt* es la proporción de una estructura respecto al tubo bucal expresado como porcentaje.

***Pilatobius* sp.**

Longitud de 269 μm . Coloración oscura arreglada en ocho bandas transversales. Cutícula dorsal con tubérculos de tamaño y claridad menguante en dirección anterior (en promedio, de 1.3 μm en la parte posterior a 0.5 μm en la anterior), así como gibosidades de configuración peculiar, que se aprecian como cinco protuberancias largas, transversales y cuadrangulares desde el tercer hasta el primer par de patas; sobre las protuberancias posteriores, se denotan dos tenues gibosidades semiesféricas de menor tamaño. Aparato bucofaríngeo de tipo *Pilatobius*. Garras de tipo *Hypsibius*; no presentan barras cuticulares, pero se aprecian pseudolúnulas bajo las garras IV (**Figura 32**).

Material examinado

Hábitat: Límite superior de bosque de *Pinus hartwegii*, en musgo sobre suelo del estrato herbáceo a 3,892 m s.n.m.

Muestras: Tlaxcala, Volcán La Malinche, época seca: ex *Brachythecium occidentale* + *Leptodontium* sp. (**1 ejemplar**) (TARDIS-289).

Ejemplares medidos: 1 ejemplar (

Tabla 26).

Comentarios taxonómicos: El patrón de configuración de las gibosidades difiere de las especies del género, por lo que podría tratarse de una nueva especie. Sin embargo, se requiere recolectar más ejemplares que permitan comparar y validar los caracteres morfológicos y morfométricos.

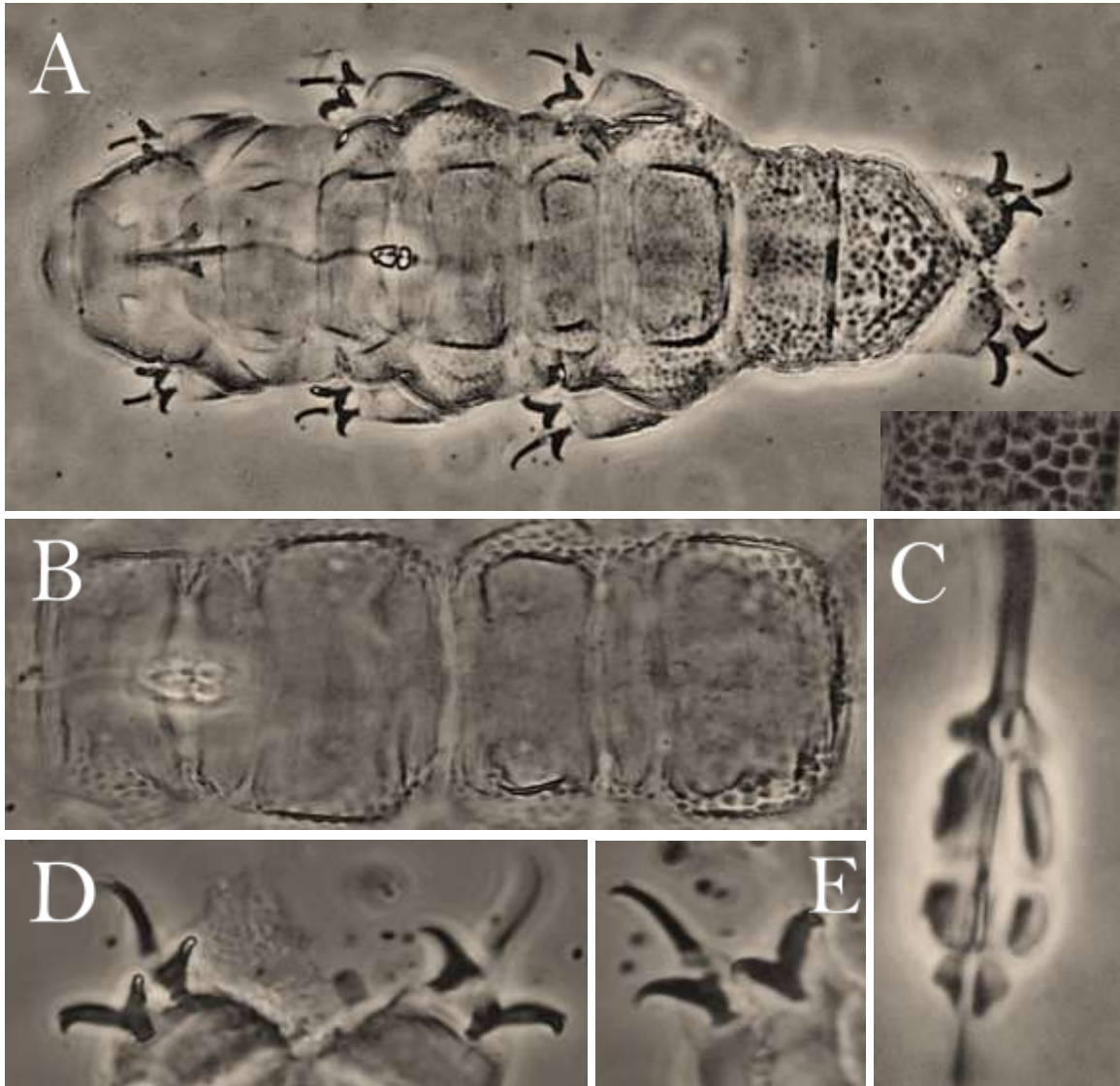


Figura 32. *Pilatobius* sp. A, hábito; en la esquina inferior derecha se aprecia un detalle de la escultura dorsal. B, gibbosidades ensanchadas. C, placoides. D, garras IV. E, garras III. (MCF).

Tabla 26. Medidas de estructuras morfológicas selectas de *Pilatobius* sp.

Caracter	µm	pt
Longitud corporal	269.7	1135
Ancho corporal	83.8	352.6
Longitud del bulbo faríngeo	25.4	106.9
Ancho del bulbo faríngeo	20.0	84.1
Longitud promedio de los tubérculos posteriores	1.3	5.4
Longitud promedio de los tubérculos mediales	0.6	2.5
Longitud promedio de los tubérculos anteriores	0.5	1.9
Tubo bucofaríngeo		
Longitud del tubo bucal	23.8	–
Longitud del tubo faríngeo	41.7	175.4
Longitud del tubo bucofaríngeo	65.5	275.4
Razón entre las longitudes de los tubos bucal y faríngeo	57%	–
Punto de inserción de los soportes de los estiletes	13.5	56.7
Ancho externo del tubo bucal	1.7	7.2
Ancho interno del tubo bucal	0.9	3.7
Longitud de los placoides		
Macroplacoide 1	4.7	19.6
Macroplacoide 2	3.3	13.9
Séptulo	1.8	7.4
Hilera de macroplacoides	8.2	34.5
Hilera de placoides	10.8	45.3
Alturas de la garra 1		
Base externa	5.0	21.0
Rama primaria externa	10.1	42.5
Rama secundaria externa	5.5	22.9
Base interna	4.4	18.4
Rama primaria interna	6.0	25.0
Rama secundaria interna	4.8	20.4
Alturas de la garra 2		
Base externa	5.6	23.5
Rama primaria externa	11.6	49.0
Rama secundaria externa	6.4	26.9
Base interna	4.7	19.9
Rama primaria interna	7.2	30.2
Rama secundaria interna	5.3	22.1
Alturas de la garra 3		
Base externa	5.6	23.7
Rama primaria externa	13.5	56.6

Cont. Tabla 26.

Caracter	μm	pt
Rama secundaria externa	7.3	30.5
Base interna	4.9	20.5
Rama primaria interna	7.2	30.1
Rama secundaria interna	4.4	18.6
Alturas de la garra 4		
Base anterior	4.9	20.4
Rama primaria anterior	7.9	33.1
Rama secundaria anterior	5.8	24.4
Base posterior	5.3	22.2
Rama primaria posterior	14.9	62.5
Rama secundaria posterior	5.8	24.3

El valor *pt* es la proporción de una estructura respecto al tubo bucal expresado como porcentaje.

Familia Microhypsibiidae

Microhypsibius cf. japonicus Ito, 1991

Longitud de 145 μm . Cutícula lisa. Aparato bucofaríngeo de tipo *Isohypsibius* con una apófisis faríngea de forma triangular, tres macroplacoides de tamaño creciente y un microplacoides reducido. Garras tipo *Calohypsibius* de forma y tamaño similar en todas las patas. Puntas accesorias ausentes o no visibles (**Figura 33**).

Material examinado

Hábitat: Pastizal alpino, en musgo sobre roca a 4,150 m s.n.m.

Muestras: Estado de México, Volcán Nevado de Toluca, época de lluvias: ex *Andreaea rupestris* (1 ejemplar) (TARDIS-225).

Ejemplares medidos: 1 ejemplar (**Tabla 27**).

Comentarios taxonómicos: Los caracteres referidos en la descripción de Ito (1991) coinciden con los que presenta el ejemplar recolectado; sólo difiere de *M. japonicus* en el ancho del bulbo faríngeo y en la presencia de puntas accesorias en las ramas primarias. En cuanto a la morfometría, el autor solo proporciona las dimensiones del aparato bucofaríngeo.

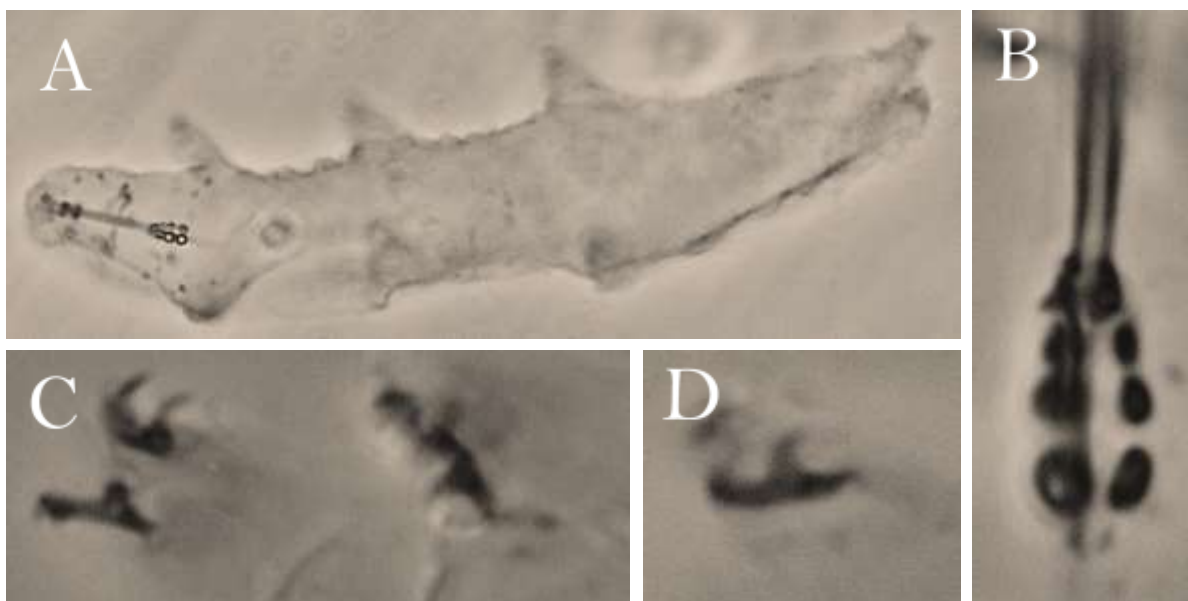


Figura 33. *Microhypsibius cf. japonicus*. A, hábito. B, placoides. C, garras IV. D, garra interna I. (MCF).

Tabla 27. Medidas de estructuras morfológicas selectas de *Microhypsibius* cf. *japonicus*.

Caracter	μm	<i>pt</i>
Longitud corporal	145.0	957
Tubo bucofaríngeo		
Longitud del tubo bucal	15.2	–
Punto de inserción de los soportes de los estiletes	9.3	61.2
Ancho externo del tubo bucal	1.1	7.5
Ancho interno del tubo bucal	0.6	3.8
Longitud del bulbo faríngeo	12.2	80.6
Ancho del bulbo faríngeo	10.8	71.6
Longitud de los placoides		
Macroplacoide 1	1.0	6.9
Macroplacoide 2	1.3	8.6
Macroplacoide 3	1.7	10.9
Microplacoide	0.5	3.6
Hilera de macroplacoides	5.0	32.7
Hilera de placoides	5.9	38.7
Alturas de la garra 1		
Base + rama primaria externas	2.9	19.3
Rama secundaria externa	1.1	7.3
Base + rama primaria internas	3.0	20.1
Rama secundaria interna	1.6	10.5
Alturas de la garra 2		
Base + rama primaria externas	2.9	19.4
Rama secundaria externa	1.7	11.0
Base + rama primaria internas	2.9	18.8
Rama secundaria interna	1.2	8.2
Alturas de la garra 3		
Base + rama primaria externas	3.3	21.9
Rama secundaria externa	1.5	9.6
Base + rama primaria internas	3.3	21.5
Rama secundaria interna	1.7	11.2
Alturas de la garra 4		
Base + rama primaria externas	3.3	21.9
Rama secundaria externa	1.6	10.4
Base + rama primaria internas	3.3	21.5
Rama secundaria interna	1.7	11.3

El valor *pt* es la proporción de una estructura respecto al tubo bucal expresado como porcentaje.

Superfamilia Isohypsibioidea

Familia Doryphoribiidae

***Grevenius* sp.**

Longitud de 275 μm . Ojos presentes. Cutícula dorsal con un fino patrón reticulado (aperturas menores de 1 μm) que se desvanece rápidamente hacia la porción anterior. En el dorso de las patas I-III se encuentra una gibosidad lisa. Apertura bucal con seis lóbulos. Apófisis faríngea a manera de dos gránulos apilados, siendo el primero más pequeño; presenta tres macroplacoides de tamaño creciente. Garras de tipo *Doryphoribius* con pseudolúnulas en la base de todas las garras; las puntas accesorias sólo se aprecian con certeza en las garras posteriores (**Figura 34**). Cociente *br* en torno a 70%.

Material examinado

Hábitat: Pastizal alpino, en musgo en la base de una mata de pasto a 4,005 m s.n.m.

Muestras: Tlaxcala, Volcán La Malinche, época de lluvias: ex *Ceratodon purpureus* + *Campylopus schimperi* (**1 ejemplar**) (TARDIS-199).

Ejemplares medidos: 1 ejemplar (**Tabla 28**).

Comentarios taxonómicos: Al no presentar lámina ventral, pero sí una cutícula lisa, podría pertenecer a los géneros *Grevenius* e *Isohypsibius*. La clave en Gasiorek *et al.* (2019b) coloca a este ejemplar como *Grevenius*; no obstante, ya que es un género considerado dulceacuícola, se requieren más datos para lograr una identificación correcta.

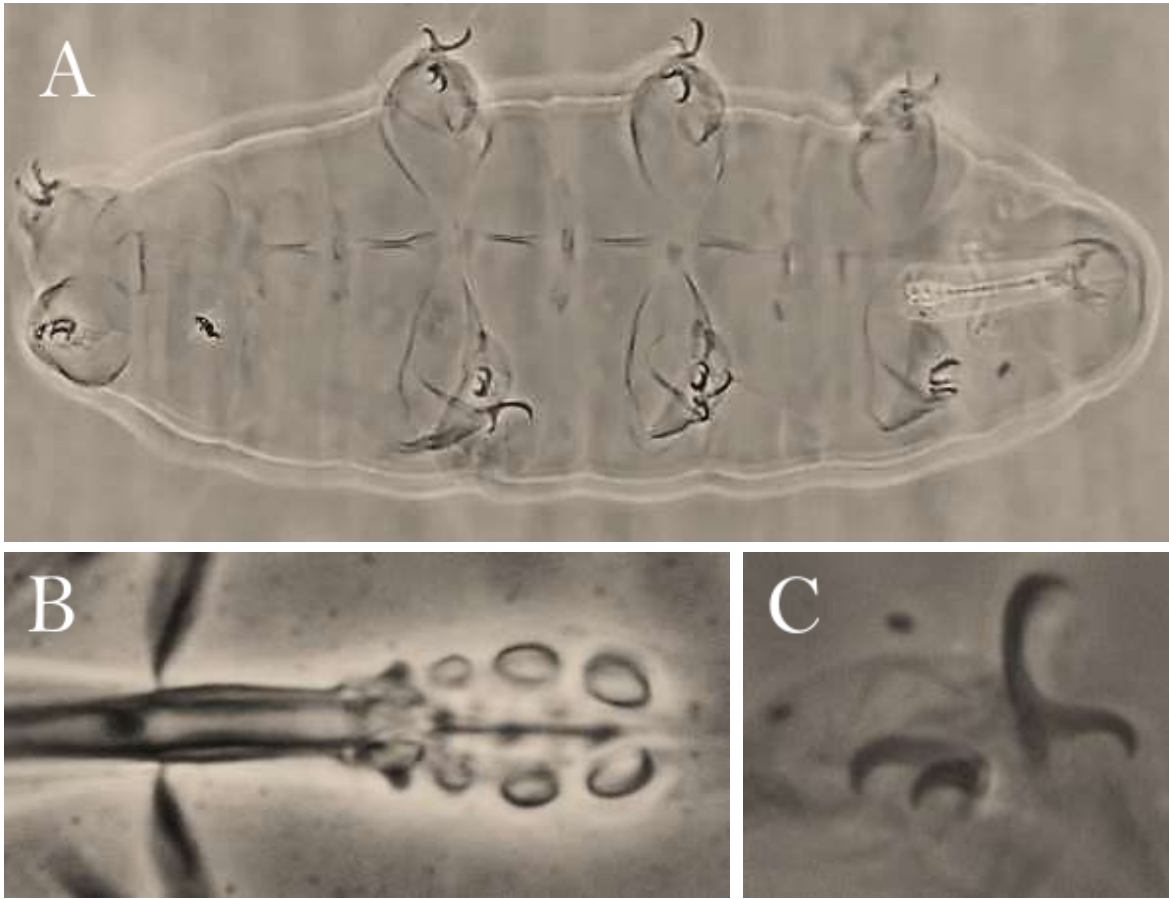


Figura 34. *Grevenius* sp. A, hábito. B, placoides. C, garras III. (MCF).

Tabla 28. Medidas de estructuras morfológicas selectas de *Grevenius* sp.

Caracter	μm	<i>pt</i>
Longitud corporal	275	897
Tubo bucofaríngeo		
Longitud del tubo bucal	30.7	–
Punto de inserción de los soportes de los estiletes	19.7	64.2
Ancho externo del tubo bucal	3.0	9.7
Ancho interno del tubo bucal	1.2	3.8
Longitud de la lámina ventral	15.0	48.8
Longitud de los placoides		
Macroplacoide 1	1.8	5.9
Macroplacoide 2	2.7	8.6
Macroplacoide 3	3.0	9.7
Hilera de macroplacoides	9.0	29.3
Alturas de la garra 1		
Base externa	1.8	6.0
Rama primaria externa	9.0	29.2
Rama secundaria externa	6.3	20.4
Base interna		
Rama primaria interna	7.0	22.8
Rama secundaria interna	5.0	16.3
Alturas de la garra 2		
Base externa	3.0	9.8
Rama primaria externa	8.9	28.9
Rama secundaria externa	5.7	18.6
Base interna		
Rama primaria interna	7.0	22.8
Rama secundaria interna	5.0	16.3
Alturas de la garra 3		
Base externa	3.0	9.8
Rama primaria externa	8.4	27.3
Rama secundaria externa	6.0	19.5
Base interna	2.8	9.1
Rama primaria interna	6.8	22.1
Rama secundaria interna	4.9	16.1
Alturas de la garra 4		
Base anterior	3.0	9.7
Rama primaria anterior	8.5	27.5
Rama secundaria anterior	5.7	18.5
Base posterior	3.0	9.7
Rama primaria posterior	10.6	34.4
Rama secundaria posterior	7.0	22.8

El valor *pt* es la proporción de una estructura respecto al tubo bucal expresado como porcentaje.

Familia Hexapodibiidae

***Parhexapodibius cf. bactrianus* Biserov, 1999**

Longitud de 279 μm . Ojos ausentes. Cutícula dorsal lisa. Aparato bucofaríngeo de tipo *Hexapodibius*. Presenta una lámina ventral corta (a 34% del tubo bucal) y tres macroplacoides granulares de tamaño creciente. Garras de tipo *Calohypsibius* reducidas en los tres primeros pares de patas del lado izquierdo; en las patas IV solo se encuentra un par de garras dobles reducidas (**Figura 35**).

Material examinado

Hábitat: Pastizal alpino, en musgo sobre suelo a 4,005 m s.n.m.

Muestras: Tlaxcala, Volcán La Malinche, época de lluvias: ex *Ceratodon purpureus* + *Aongstroemia julacea* (**1 ejemplar**) (TARDIS-197).

Ejemplares medidos: 1 ejemplar (**Tabla 29**).

Comentarios taxonómicos: Las garras son ligeramente de mayor tamaño con respecto a *P. bactrianus* y no tiene lúnulas, sin embargo, las lúnulas en la descripción original parecen ser muy poco evidentes.

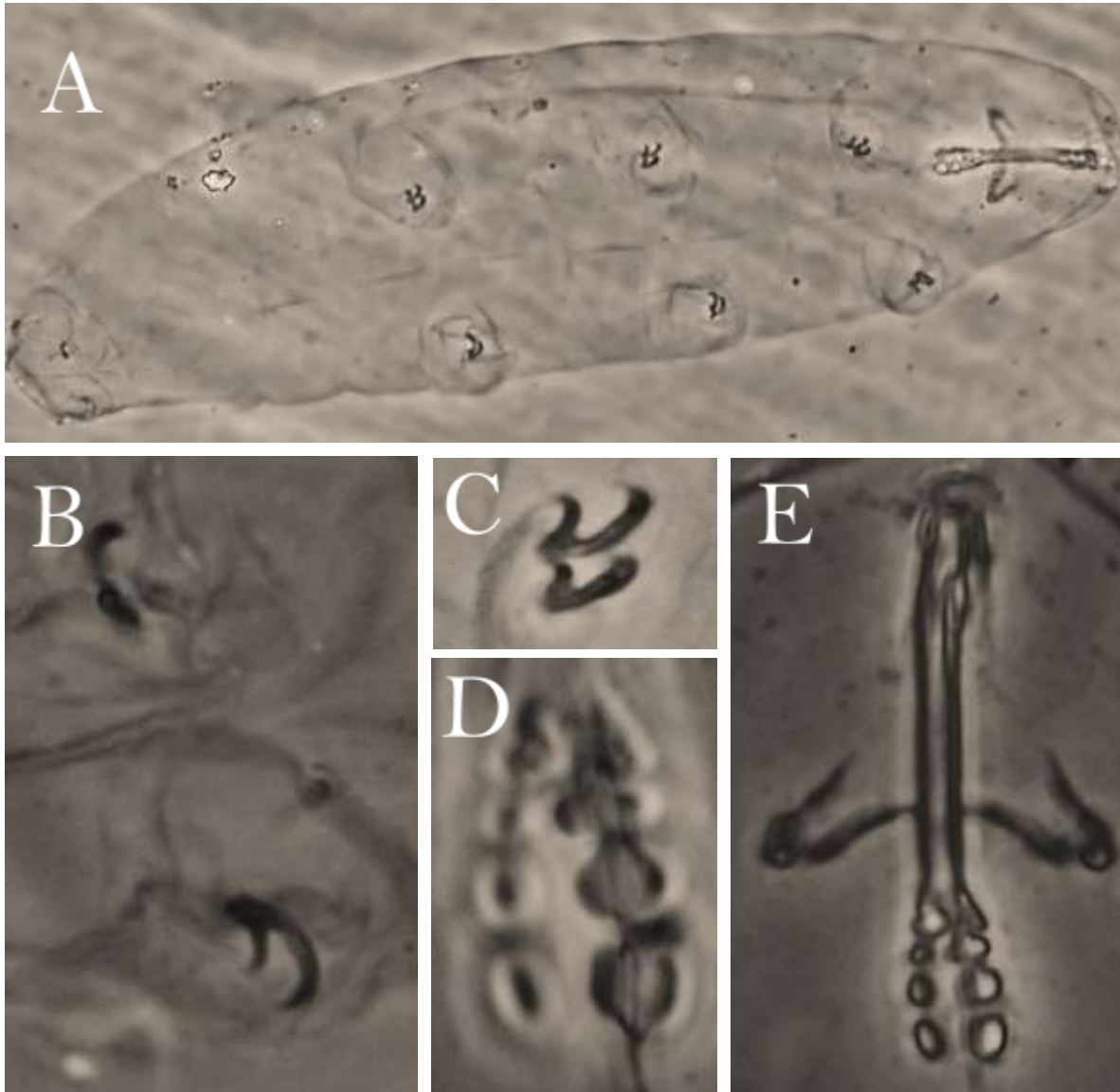


Figura 35. *Parhexapodibius* cf. *bactrianus*: A, hábito. B, garras IV. C, garras II. D, placoides. E, aparato bucofaríngeo. (MCF).

Tabla 29. Medidas de estructuras morfológicas selectas de *Parhexapodibius cf. bactrianus*

Caracter	μm	<i>pt</i>
Longitud corporal	279	981
Tubo bucofaríngeo		
Longitud del tubo bucal	28.5	–
Punto de inserción de los soportes de los estiletes	20.5	72.0
Ancho externo del tubo bucal	2.9	10.0
Ancho interno del tubo bucal	1.6	5.5
Longitud de la lámina ventral	11.6	40.8
Longitud de los placoides		
Macroplacoide 1	2.1	7.2
Macroplacoide 2	2.7	9.6
Macroplacoide 3	3.2	11.1
Hilera de macroplacoides	9.0	31.5
Alturas de la garra 1		
Base externa	1.5	5.2
Rama primaria externa	4.2	14.7
Rama secundaria externa	2.2	7.6
Base interna	1.5	5.4
Rama primaria interna	2.6	9.2
Rama secundaria interna	2.0	7.0
Alturas de la garra 2		
Base externa	1.9	6.7
Rama primaria externa	3.6	12.8
Rama secundaria externa	2.3	8.1
Base interna	1.9	6.6
Rama primaria interna	3.4	11.8
Rama secundaria interna	*	
Alturas de la garra 3		
Base externa	2.1	7.2
Rama primaria externa	3.4	12.0
Rama secundaria externa	2.7	9.5
Base interna	1.8	6.2
Rama primaria interna	3.4	12.0
Rama secundaria interna	2.5	8.7
Alturas de la garra 4		
Base anterior	*	
Rama primaria anterior	*	
Rama secundaria anterior	*	
Base posterior	1.4	4.8
Rama primaria posterior	3.4	11.9
Rama secundaria posterior	1.9	6.6

El valor *pt* es la proporción de una estructura respecto al tubo bucal expresado como porcentaje. *Estructuras no medidas debido a su orientación.

Familia Isohypsibiidae

Ursulinius sp. nov.

Esta especie presenta diferencias importantes en la escultura de la cutícula entre dos estados (activo e inactivo), de modo que primero se presentan los rasgos constantes en ambas formas:

Longitud de 92 μm a 117 μm . Ocasionalmente en ambas formas se observaron tres gibosidades medianas anteriores a las primeras cuatro, que bien pudieran ser papilas cefálicas tal como las consideran Gąsiorek *et al.* (2019). AIME aparentemente liso, sin crestas dorsales ni ventrales, sólo se ensancha brevemente luego de la apertura del tubo bucal. Apófisis faríngea triangular y bilobada en la base. Presenta dos placoides: el primero de ellos más largo, pero con una profunda constricción central que puede dar la impresión de que sean dos macroplacoides más pequeños. Garras tipo *Isohypsibius* delgadas y de tamaño relativamente reducido; en ninguna de ellas se logran apreciar puntas accesorias. Pseudolúnulas claras en ambas bases de las patas I-III y una barra cuticular oblicua en la cara interna de la pata. Tanto en las garras anteriores como posteriores las bases están ampliamente ensanchadas, dando la apariencia de fuertes lúnulas lisas. Estas estructuras en las patas se forman luego de cada muda o enquistamiento, pues los individuos separados de la cutícula quística no los presentan.

Cutícula de la forma activa.

Cutícula dorsal densamente granulada y con gibosidades redondeadas de dos tamaños diferentes (en la fórmula: b=big y s=small) con una configuración aproximada VIII: 4s-5b-(1b4s)-5b-(1b4s)-5b-(1b4s)-4/6s+2[L_{I-IV}]; es decir, las gibosidades más grandes parecen solo presentarse en las 6 bandas intermedias con una alternancia de 5 y 1, mientras las más pequeñas, de apariencia más alargada transversalmente, se observan por pares a los costados en los segmentos en que hay una sola gibosidad grande dorsomedial, así como en dos bandas adicionales, en las porciones cefálica y caudal, además hay una gibosidad sobre cada par de patas (**Figura 36**). En uno de los ejemplares parece claro que el patrón reticulado de la otra forma puede ser un remanente de la granulación normal de la cutícula luego del enquistamiento.

Cutícula externa de la forma inactiva

Esta forma se ha encontrado siempre como capa adicional de cutícula más externa, no como única escultura de algún individuo, por lo que se atribuye únicamente al estado de enquistamiento o, a lo sumo, de muda: Cutícula dorsal con un patrón reticulado y con gibosidades mamilares de dimensiones similares (**Figura 37**). La configuración más estable parece ser: VIII: 4+6+6+6+6+6+4+2[L_{I-IV}]; sólo unos pocos individuos presentan la misma configuración que en la forma activa. Ojos presentes.

Material examinado

Hábitat: Límite superior de bosque de *Pinus hartwegii*, en musgo sobre roca y suelo del estrato herbáceo a 3,892 m s.n.m.

Muestras: Tlaxcala, Volcán La Malinche, época seca: ex *Brachythecium occidentale* + *Leptodontium* sp. (**7 ejemplares**) (TARDIS-289); ex *Brachythecium occidentale* + *Grimmia trichophylla* + *G. pulla* (**38 ejemplares montados, 35 en etanol al 80%**) (TARDIS-291).

Ejemplares medidos: dos ejemplares (**Tabla 30**)

Comentarios taxonómicos: La forma activa es similar a *U. cameruni*, pero la descripción de esa especie fue imprecisa y faltan caracteres importantes (Ramazzotti y Maucci, 1983); algunas diferencias radican en que *U. cameruni* no reporta pseudolúnulas ni barras cuticulares (Iharos, 1969; Horning *et al.*, 1978). En los ejemplares recolectados se observó que estas estructuras surgen tiempo después del enquistamiento, pudiendo deberse a que los ejemplares de *U. cameruni* fueran vistos siempre en dicho momento. La forma inactiva tiene similitud con *U. josephi*, aunque es más parecida a especies del género *Dianeia*, ya reportado en México. Este tipo de diferencias morfológicas entre las cutículas durante el enquistamiento ha sido recientemente estudiado por Janelt y Poprawa (2020), quienes indican que podría ser más común de lo que se conoce hasta ahora; lo cual, implicaría una conexión natural entre morfologías antes atribuidas a especies distintas. Por ello se requiere un seguimiento ontogénico de la especie para comprobar si los cambios en la configuración son fortuitos, comunes pero aleatorios, o estructurados y bien establecidos de acuerdo a eventos de muda y/o enquistamiento. Esto último es especialmente interesante pues si el enquistamiento es la forma de resistencia y no el tonel típico de la anhidrobiosis, en vida silvestre, con probables desecamientos del microhábitat de forma recurrente, implicaría múltiples eventos de segregación de epicutícula energéticamente costosos. Es poco probable que un evento de muda masivo sea la razón de encontrar a la mayoría de ejemplares con una capa cuticular adicional.

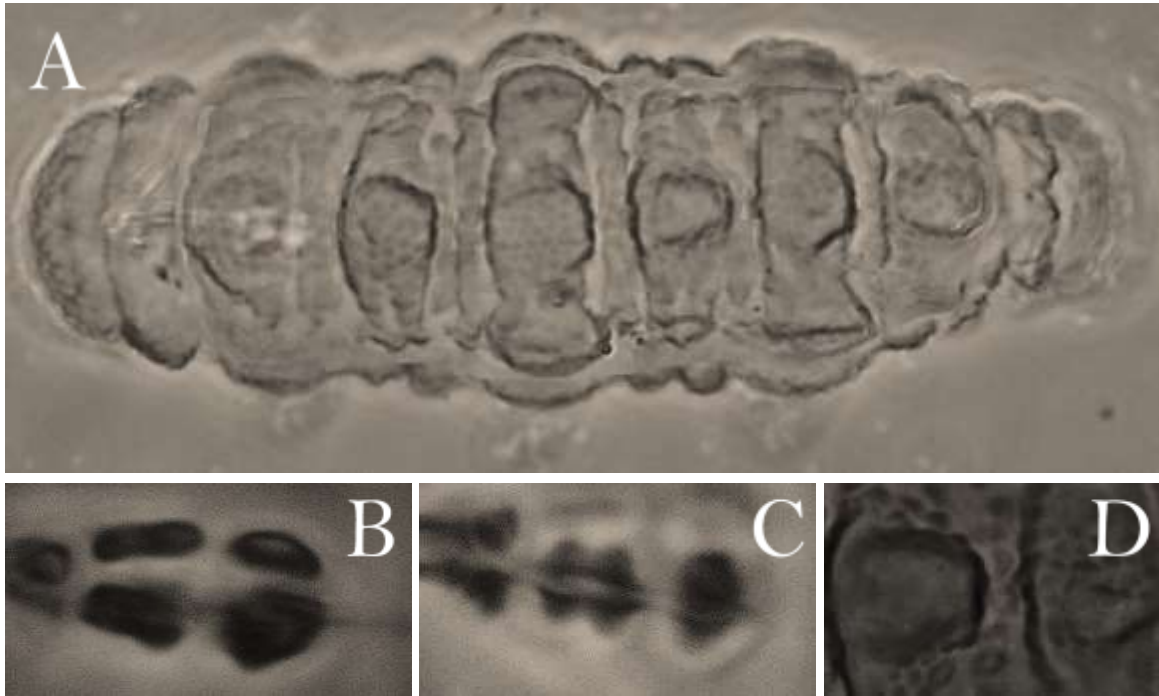


Figura 36. *Ursulinius* sp. nov. en su forma activa. A, hábito. B, placoides. C, constricción medial del primer macroplacoides. D, escultura dorsal. (MCF)

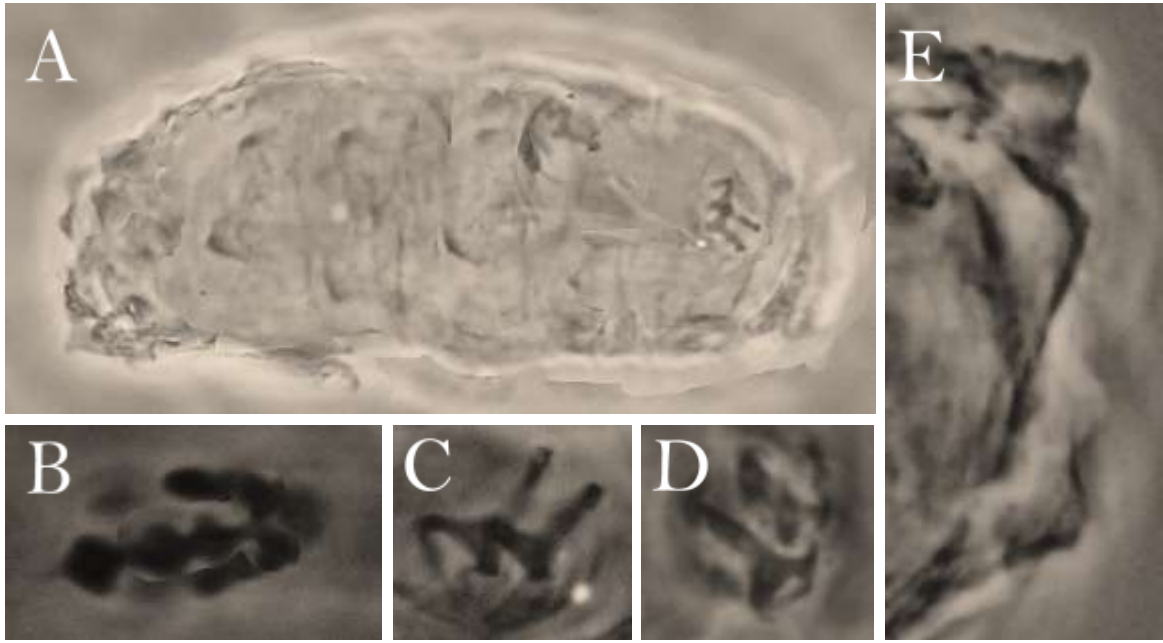


Figura 37. *Ursulinius* sp. nov. en su forma inactiva A, hábito. B, placoides. C, garras I. D, garras IV. E, gibosidades mamilares. (MCF).

Tabla 30. Medidas de estructuras morfológicas selectas de *Ursulinius* sp. nov.

Caracter	Ejemplar 1		Ejemplar 2	
	μm	<i>pt</i>	μm	<i>pt</i>
Longitud corporal	117	899	92	514
Tubo bucofaríngeo				
Longitud del tubo bucal	13.0	–	12.9	72.6
Punto de inserción de los soportes de los estiletes	5.3	40.9	11.8	66.5
Ancho externo del tubo bucal	1.8	13.9	17.8	–
Ancho interno del tubo bucal	0.9	6.8	11.0	61.7
Longitud del bulbo faríngeo	15.9	122	1.9	10.4
Ancho del bulbo faríngeo	13.2	101.5	1.1	6.1
Longitud de los placoides				
Macroplacoide 1	3.1	24.1	3.2	18.0
Macroplacoide 2	2.5	18.8	1.9	10.6
Hilera de macroplacoides	6.0	46.0	5.5	31.0
Alturas de la garra 1				
Base externa	2.5	19.0	2.5	13.8
Rama primaria externa	3.9	29.6	4.4	24.7
Rama secundaria externa	3.8	29.1	3.3	18.4
Base interna	1.9	14.5	2.1	11.7
Rama primaria interna	3.4	26.3	3.5	19.7
Rama secundaria interna	2.1	16.1	2.8	15.7
Alturas de la garra 2				
Base externa	2.6	20.0	*	
Rama primaria externa	3.7	28.7	4.4	24.8
Rama secundaria externa	3.7	28.0	*	
Base interna	1.8	14.1	2.2	12.2
Rama primaria interna	2.9	22.0	4.1	23.1
Rama secundaria interna	3.2	24.3	3.2	17.7
Alturas de la garra 3				
Base externa	2.7	21.0	2.4	13.5
Rama primaria externa	4.2	32.4	4.5	25.2
Rama secundaria externa	4.0	30.7	3.3	18.3
Base interna	2.3	17.4	1.9	10.9
Rama primaria interna	3.4	26.0	3.7	21.0
Rama secundaria interna	2.2	17.1	3.0	17.0
Alturas de la garra 4				
Base anterior	*		2.9	16.4
Rama primaria anterior	4.0	30.6	4.9	27.5
Rama secundaria anterior	2.7	20.7	3.6	20.4
Base posterior	*		2.5	13.8
Rama primaria posterior	3.9	30.0	4.3	24.0
Rama secundaria posterior	3.6	27.9	*	

El valor *pt* es la proporción de una estructura respecto al tubo bucal expresado como porcentaje. * Estructuras no medidas debido a su orientación.

Superfamilia Macrobitoidea

Familia Macrobiotidae

Macrobiotus cf. hufelandi Schultze, 1834

Longitud de 381 μm . Cutícula dorsal con poros de forma circular visibles bajo Microscopía de Contraste de Fases (MCF). Cutícula ventral con poros. Cavidad oral de tipo *hufelandi*, es decir, las tres bandas de dientes son visibles bajo microscopía óptica. Dos macroplacoides, el primero, más largo, con una constricción medial y el segundo con una muy tenue constricción subterminal. Garras tipo *Macrobiotus* con lúnulas de menor tamaño bajo las garras I-III que en todos los casos se aprecian lisas bajo MFC. Huevos con superficie reticulada, diferenciada en un anillo peribasal con aperturas ligeramente más grandes en cada proceso y aperturas interbasales de menor tamaño (tipo *hufelandi*). Procesos con forma de cáliz invertido de tronco recto a ligeramente sigmoidal. Disco terminal de curvatura cóncava y borde dentado (**Figura 38**).

Material examinado

Hábitat: Pastizal alpino, en musgo sobre suelo y en la base de una mata de pasto a 4,005 m s.n.m. y 4,016 m s.n.m.

Muestras: Tlaxcala, Volcán La Malinche, época de lluvias: ex *Hypnum cupressiforme* var. *lacunosum* (**2 ejemplares**) (TARDIS-186). Época seca: ex *Hypnum revolutum* (**1 ejemplar**) (TARDIS-275); ex *Hypnum cupressiforme* var. *lacunosum* (**13 ejemplares y 8 huevos**) (TARDIS-279); ex *Racomitrium subsecundum* (**12 ejemplares**) (TARDIS-281).

Ejemplares medidos: 1 ejemplar (**Tabla 31**) y 3 huevos (**Tabla 32**)

Comentarios: Si bien la clave de Kaczmarek y Michalczyk (2017) para el grupo indica que se trata de *M. hufelandi*, al comparar detalladamente las medidas de los ejemplares recolectados con el neotipo descrito por Bertolani y Rebecchi (1993); las estructuras como las garras y aparato bucofaríngeo del neotipo son más pequeñas, a pesar de tener una longitud corporal muy similar. Debido a que *M. hufelandi* tiene una distribución cosmopolita, es posible que existan especies crípticas.

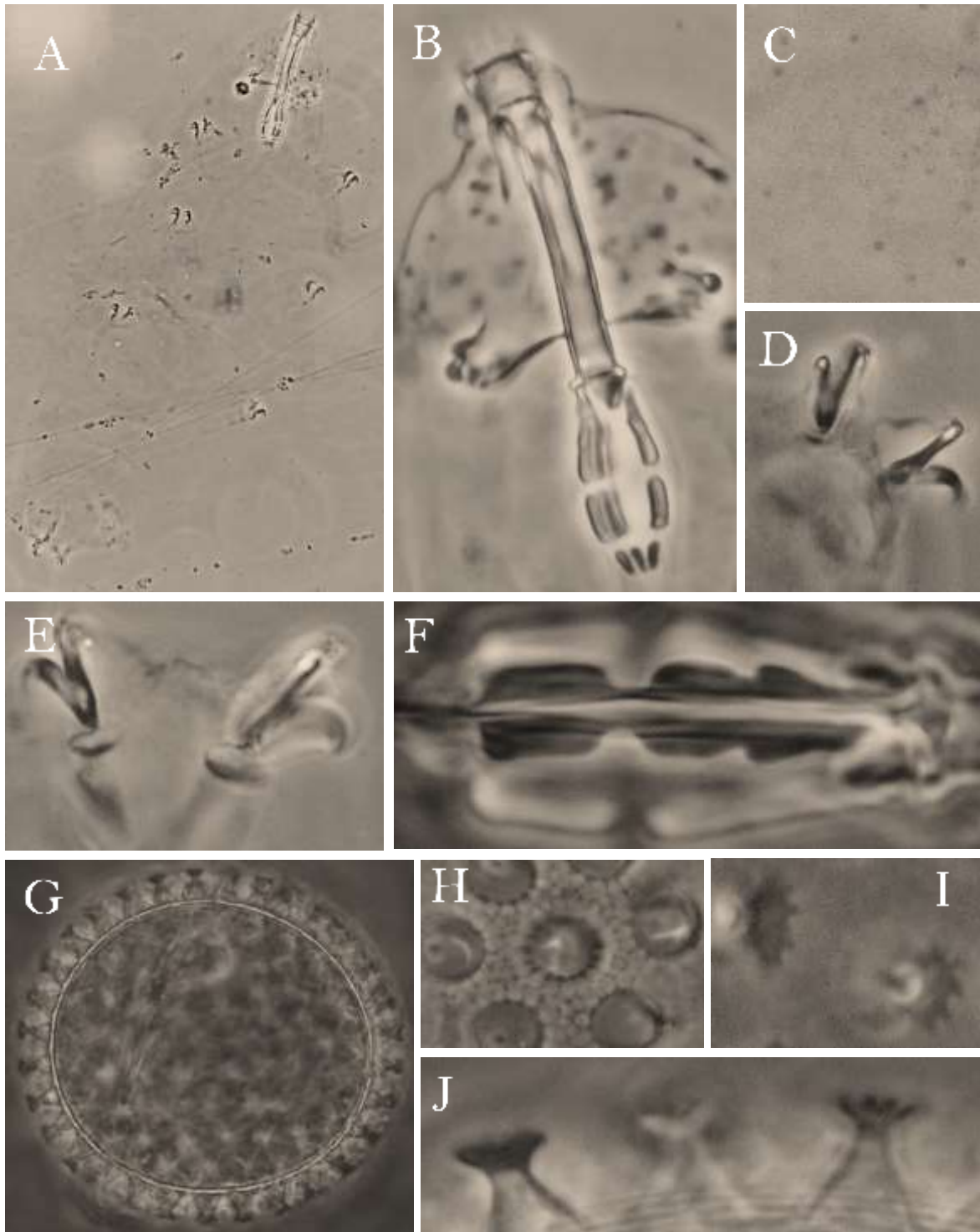


Figura 38. *Macrobiotus* cf. *hufelandi*. A, Hábito. B, Aparato bucofaríngeo. C, poros y granulación dorsales. D, garras III. E, garras IV. F, placoides. G, huevo. H, superficie del huevo. I, discos terminales. J, procesos. (MCF).

Tabla 31. Medidas de estructuras morfológicas selectas de *Macrobiotus cf. hufelandi*.

Caracter	µm	pt
Longitud corporal	381	1229
Tubo bucofaríngeo		
Longitud del tubo bucal	31.0	–
Punto de inserción de los soportes de los estiletes	24.8	80.0
Ancho externo del tubo bucal	4.3	14.0
Ancho interno del tubo bucal	3.1	10.0
Longitud de la lámina ventral	20.5	66.0
Longitud de los placoides		
Macroplacoide 1	8.1	26.0
Macroplacoide 2	5.0	16.0
Microplacoide	1.9	6.0
Hilera de macroplacoides	14.9	48.0
Hilera de placoides	18.0	58.0
Alturas de la garra 1		
Rama primaria externa	6.2	20.0
Rama secundaria externa	5.0	16.0
Rama primaria interna	6.2	20.0
Rama secundaria interna	5.0	16.0
Alturas de la garra 2		
Rama primaria externa	5.6	18.0
Rama secundaria externa	4.3	14.0
Rama primaria interna	6.2	20.0
Rama secundaria interna	4.3	14.0
Alturas de la garra 3		
Rama primaria externa	6.2	20.0
Rama secundaria externa	5.0	16.0
Rama primaria interna	6.2	20.0
Rama secundaria interna	5.6	18.0
Alturas de la garra 4		
Rama primaria anterior	7.4	24.0
Rama secundaria anterior	6.2	20.0
Rama primaria posterior	7.4	24.0
Rama secundaria posterior	6.8	22.0

El valor *pt* es la proporción de una estructura respecto al tubo bucal expresado como porcentaje.

Tabla 32. Medidas de estructuras morfológicas selectas de los huevos de *Macrobiotus* cf. *hufelandi*.

Caracter	N	Rango	Media	DE
Diámetro del huevo sin procesos	3	69.4 – 71.3	70.3	0.9
Diámetro del huevo con procesos	3	84.3 – 85.6	84.7	0.7
Altura del proceso	9	6.2 – 8.7	7.3	0.7
Ancho de la base del proceso	9	5.0 – 5.6	5.4	0.3
Razón base/altura del proceso	9	64% – 82%	75%	6%
Ancho del disco terminal	9	3.1 – 5.0	3.9	0.8
Distancia entre procesos	9	3.7 – 4.3	3.9	0.3
Número de procesos sobre la circunferencia del huevo	3	22 – 24	23.3	1.2

N es el número de huevos o estructuras medidas, **Rango** son los valores menor y mayor entre los ejemplares medidos, **DE** es la desviación estándar.

Macrobotus aff. hufelandi

Longitud de 363 μm . Ocasionalmente presentaron gotitas naranjas al centro del cuerpo, entre patas II y III. Cutícula dorsal con poros elípticos de mayor tamaño sobre las patas y poros más pequeños en el resto del cuerpo; se presentan al menos tres bandas transversales en el dorso con poros aún más pequeños (**Figura 40**); ventralmente los poros se encuentran en menor cantidad y ausentes en medio de cada par de patas. Diez lamelas ensanchadas en la base. Tres bandas de dientes presentes: la primera con tres hileras de dientes granulares, la segunda con una hilera de dientes triangulares y la tercera con tres crestas (la central de menor altura). Primer macroplacoide constreñido profundamente en el medio de modo que pareciera dividirse en dos, segundo macroplacoides con una constricción subterminal, microplacoide oblicuo con forma de coma (**Figura 39**). Garras tipo *Macrobotus* con lúnulas lisas en todas las patas.

Huevos con superficie reticulada, diferenciada en un anillo peribasal con aperturas ligeramente más grandes en cada proceso y aperturas interbasales de menor tamaño (tipo *hufelandi*). Procesos con forma de cáliz invertido de tronco recto a ligeramente sigmoidal. Disco terminal de curvatura cóncava y borde dentado

Material examinado

Hábitat: Pastizal alpino, en musgos sobre roca y suelo a 4,150 m s.n.m.

Muestras: Estado de México, Volcán Nevado de Toluca, época de lluvias: ex *Racomitrium subsecundum* (**3 ejemplares y 2 huevos**) (TARDIS-224); ex *Andreaea rupestris* (**1 ejemplar**) (TARDIS-225); ex *Bartramia* sp. (**3 ejemplares**) (TARDIS-226).

Ejemplares medidos: 1 ejemplar (**Tabla 33**)

Comentarios: Morfológicamente los ejemplares son similares a *M. hufelandi*, aunque los huevos son esencialmente idénticos, los organismos adultos presentan diferencias tales como los poros, que son mayormente redondeados y de tamaño homogéneo en *M. hufelandi*, mientras que en la especie recolectada son elípticos y con bandas de distintos tamaños intercaladas en el dorso; la segunda banda con varias hileras de dientes y tercera banda con una cresta media ventral granular en *M. hufelandi* contra la segunda banda con una sola hilera de dientes dispersos y tercera banda con una cresta media alargada de la especie estudiada. Serán necesarios datos moleculares y de ultraestructura del huevo para esclarecer el estatus real de esta especie.

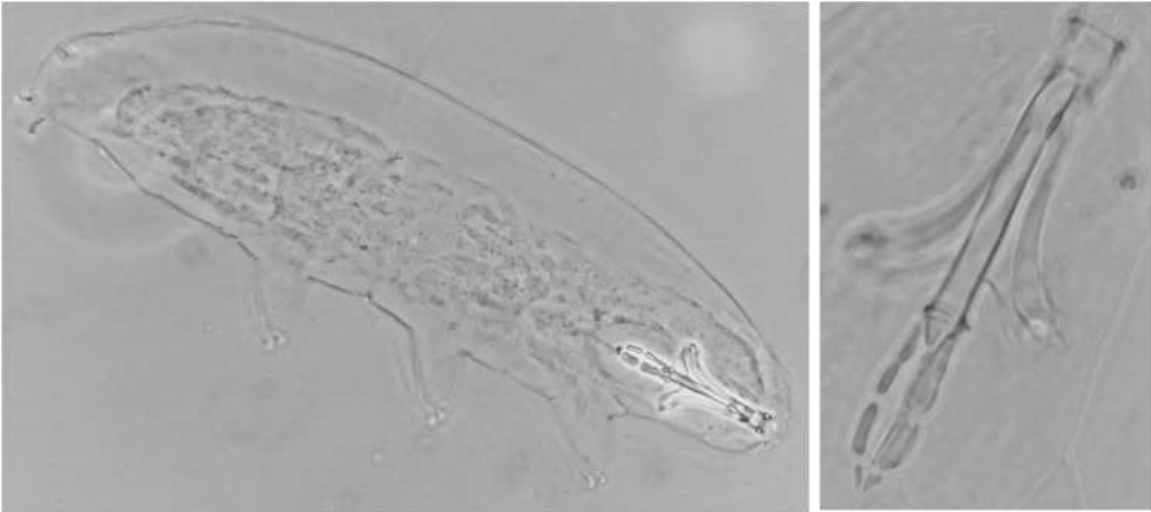


Figura 39. *Macrobotus* aff. *hufelandi*. A, Hábito. B, Aparato bucofaríngeo. (MCF).

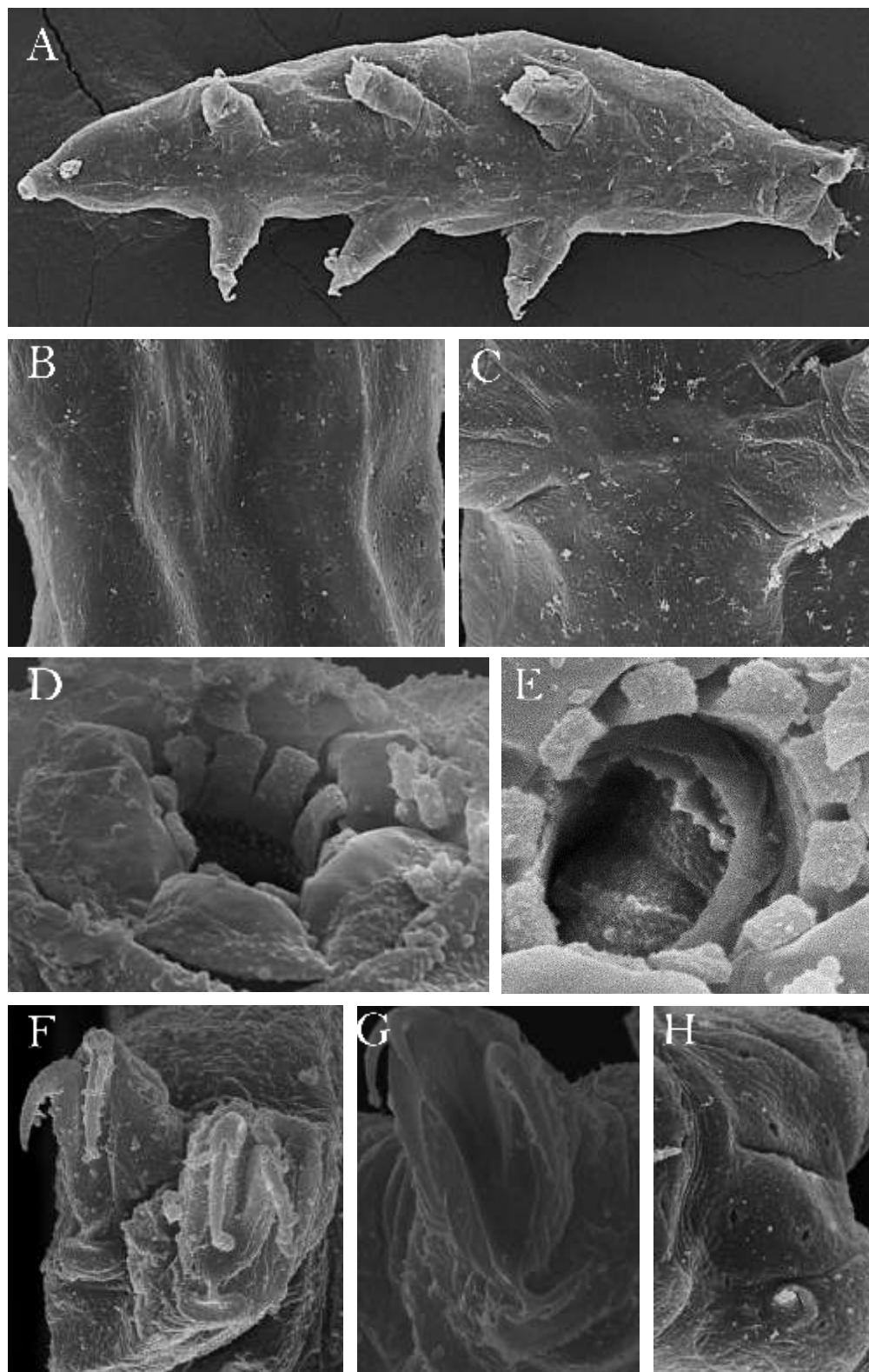


Figura 40. *Macrobiotus* aff. *hufelandi*. A, hábito. B, detalle de las bandas de poros de distinto tamaño en el dorso. C, detalle de la cutícula ventral; nótese la ausencia de poros entre las patas. D, apertura bucal y primera banda de dientes. E, apertura bucal mostrando la segunda y la tercera banda de dientes. F, garras I. G, garras IV. H, poros del mayor tamaño en la porción caudal. (MEB).

Tabla 33. Medidas de estructuras morfológicas selectas de *Macrobiotus* aff. *hufelandi*.

Caracter	μm	<i>pt</i>
Longitud corporal	363	980
Tubo bucofaríngeo		
Longitud del tubo bucal	37.0	–
Punto de inserción de los soportes de los estiletes	30.0	81.1
Ancho externo del tubo bucal	5.0	13.5
Ancho interno del tubo bucal	3.0	8.1
Longitud de la lámina ventral	21.0	56.8
Longitud de los placoides		
Macroplacoide 1	11.0	29.7
Macroplacoide 2	6.5	17.6
Microplacoide	2.5	6.8
Hilera de macroplacoides	19.0	51.4
Hilera de placoides	23.0	62.2
Alturas de la garra 1		
Rama primaria externa	7.0	18.9
Rama secundaria externa	5.0	13.5
Rama primaria interna	7.0	18.9
Rama secundaria interna	5.0	13.5
Alturas de la garra 2		
Rama primaria externa	6.0	16.2
Rama secundaria externa	4.0	10.8
Rama primaria interna	7.0	18.9
Rama secundaria interna	6.0	16.2
Alturas de la garra 3		
Rama primaria externa	7.0	18.9
Rama secundaria externa	6.0	16.2
Rama primaria interna	7.0	18.9
Rama secundaria interna	6.0	16.2
Alturas de la garra 4		
Rama primaria anterior	7.0	18.9
Rama secundaria anterior	6.0	16.2
Rama primaria posterior	7.0	18.9
Rama secundaria posterior	6.0	16.2

El valor *pt* es la proporción de una estructura respecto al tubo bucal expresado como porcentaje.

***Mesobiotus coronatus* (de Barros, 1942)**

Longitud media de 287 μm . Cutícula dorsal granulada densamente sobre la porción caudal y las patas; tenuemente en el resto del cuerpo. Aparato bucal tipo *Mesobiotus* con lámina ventral y diez lamelas peribucales. Boca anteroventral. Armadura bucal compuesta por una primera banda de dientes cónicos agudos y otros granulares arreglados en 4 o 5 hileras bajo la base de las lamelas, una segunda banda entre el pliegue anular y la tercera banda de dientes, con dientes cónicos redondeados en una o dos hileras y una tercera banda debajo de esta última, conformada dorsal y ventralmente por tres crestas, dos laterales que sobresalen y una medial. Adicionalmente presenta entre la segunda y tercera bandas algunos dientes adicionales de apariencia granular. Lámina ventral a 56.8% del tubo bucal y soportes de los estiletes insertados a 81% del mismo. Presenta apófisis, tres macroplacoides en forma de “barril” (secuencia de longitud $3 \geq 1 > 2$) y un microplacoide con forma de coma. Garras tipo *Mesobiotus* con dos puntas accesorias. Lúnulas lisas en todos los casos y de mayor tamaño en las patas IV (**Figura 41 y Figura 42**). Con barras bajo las garras en varios individuos. Superficie del huevo entre los ornamentos ligeramente estriada. Base de los procesos marcada por una corona de puntos engrosados. Procesos cónicos claramente reticulados, de base ancha y paredes ligeramente convexas. Ápice a manera de un engrosamiento de la pared, con forma de punta redondeada. Circunferencia con 12-13 procesos (**Figura 43**)

Material examinado

Hábitat: Pastizal alpino, en musgo en las bases de matas de pasto a 4,005 m s.n.m.; en musgo sobre suelo a 4,016 m s.n.m. Límite superior de bosque de *Pinus hartwegii*, en musgo sobre la base de una mata de pasto y sobre suelo del estrato herbáceo a 3,892 m s.n.m.

Muestras: Tlaxcala, Volcán La Malinche, época de lluvias: ex *Leptodontium pungens* (**6 ejemplares y 2 huevos**) (TARDIS-183); ex *Hypnum cupressiforme* var. *lacunosum* (**27 ejemplares y 1 huevo**) (TARDIS-184); ex *Leptodontium pungens* (**1 ejemplar**) (TARDIS-185); ex *Hypnum cupressiforme* var. *lacunosum* (**1 ejemplar y 1 huevo**) (TARDIS-186); ex *Pohlia cruda* (**2 ejemplares**) (TARDIS-202). Época seca: ex *Hypnum cupressiforme* var. *lacunosum* (**1 huevo**) (TARDIS-279); ex *Brachythecium occidentale* + *Leptodontium* sp. (**2 ejemplares**) (TARDIS-289); ex *Grimmia* sp. + *Leptodontium* sp. (**1 ejemplar**) (TARDIS-290).

Ejemplares medidos: 7 ejemplares (**Tabla 34**) y 3 huevos (**Tabla 35**)

Comentarios: Los ejemplares recolectados coinciden morfológicamente con la descripción de *Mesobiotus coronatus*. Sin embargo, en una reevaluación de dicha especie, Pilato *et al.* (2000) concluyeron que deberían ser válidos únicamente los reportes sudamericanos, por lo que registros en Norteamérica atribuibles a *M. coronatus* son cuestionables. Una diferencia de estos ejemplares respecto a los de Sudamérica es que los huevos son de mayor tamaño, rasgo que podría tener importancia taxonómica.

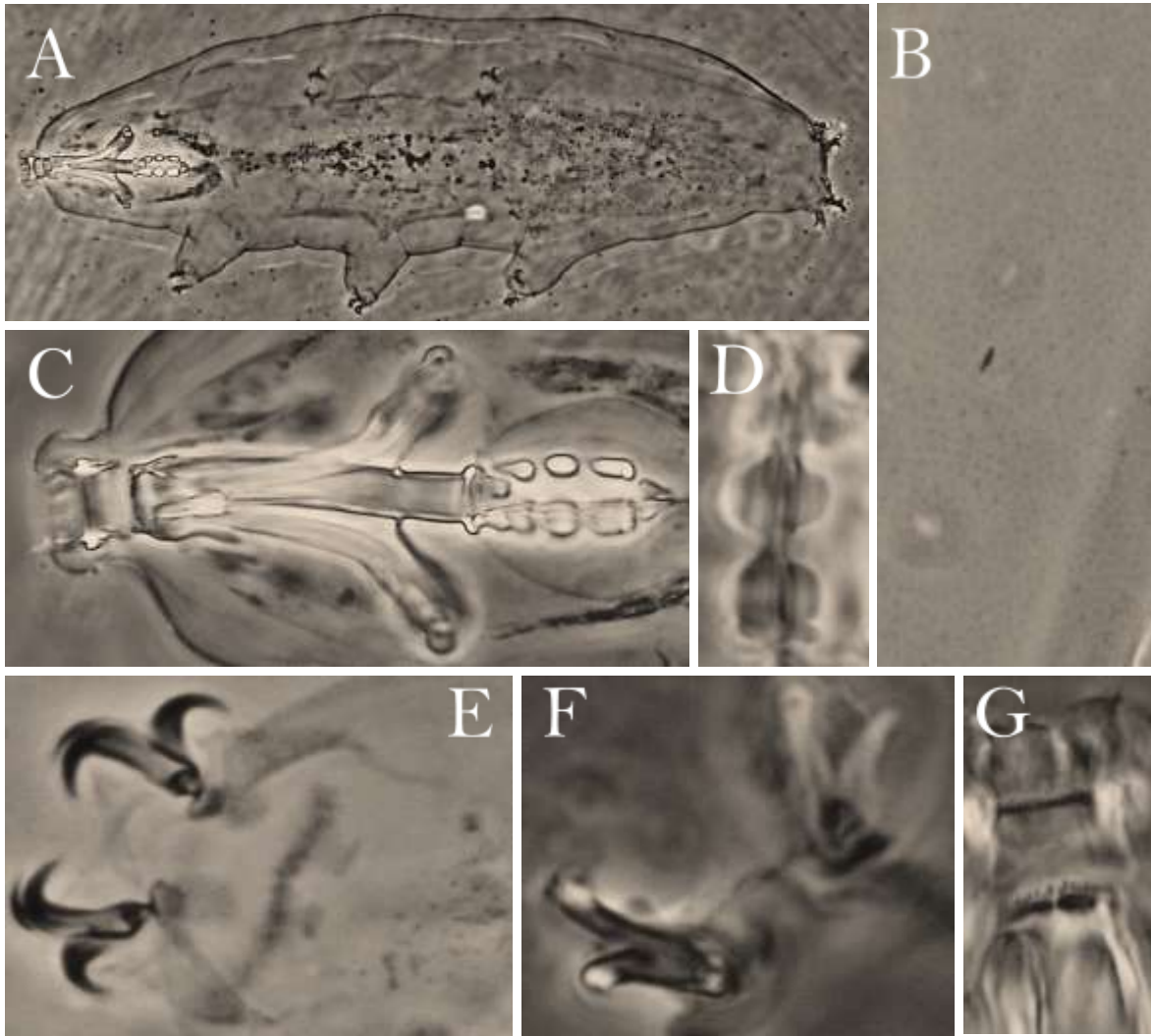


Figura 41. *Mesobiotus coronatus*. A, hábito. B, Granulación dorsal. C, aparato bucofaríngeo. D, placoides. E, garras III. F, garras IV. G, armadura bucal. (MCF).

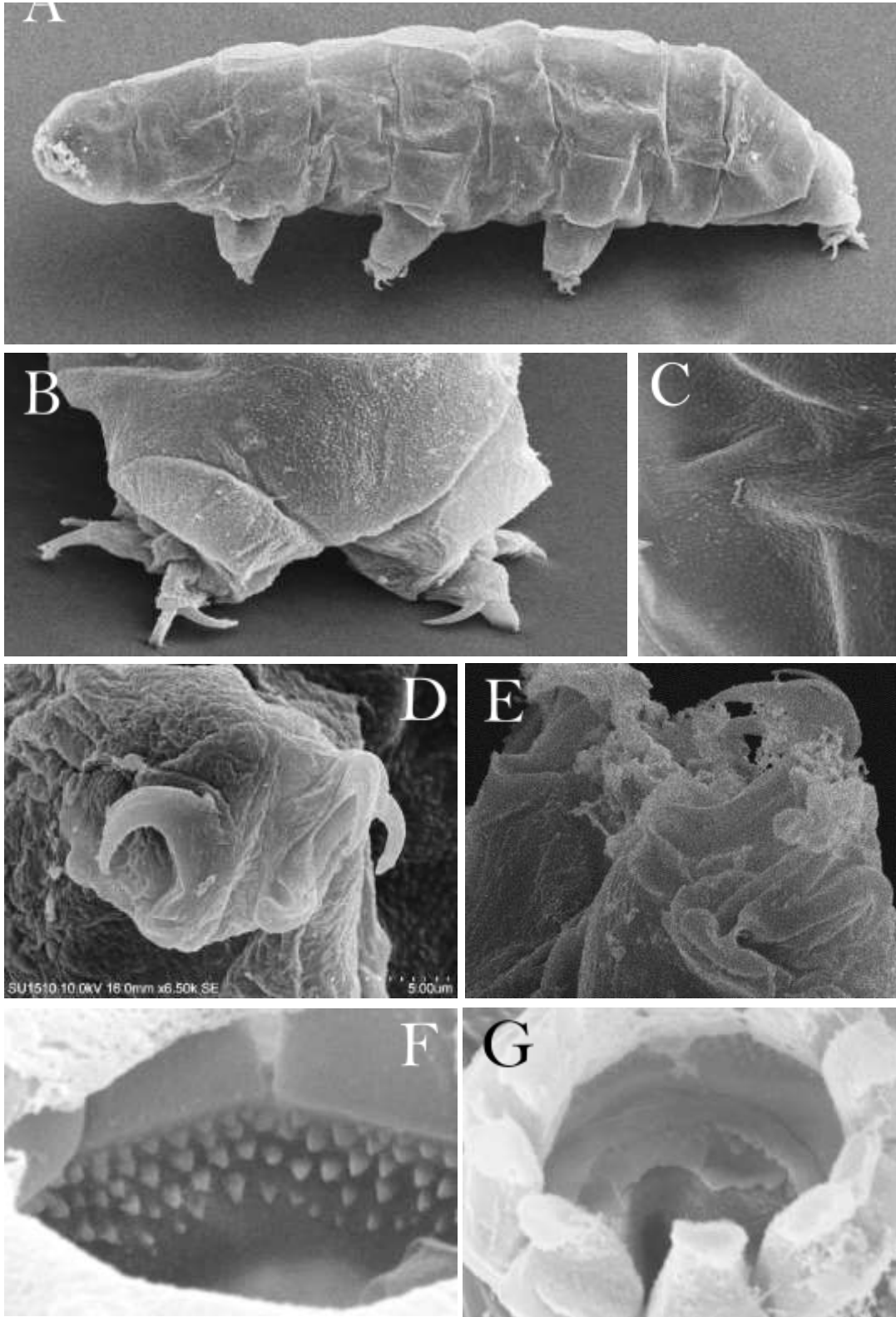


Figura 42. *Mesobiotus coronatus*. A, hábito. B, granulación caudal. C, granulación dorsal. D, garras II. E, garras IV. F, primera banda de dientes. G, apertura bucal mostrando la segunda y tercera bandas de dientes. (MEB).

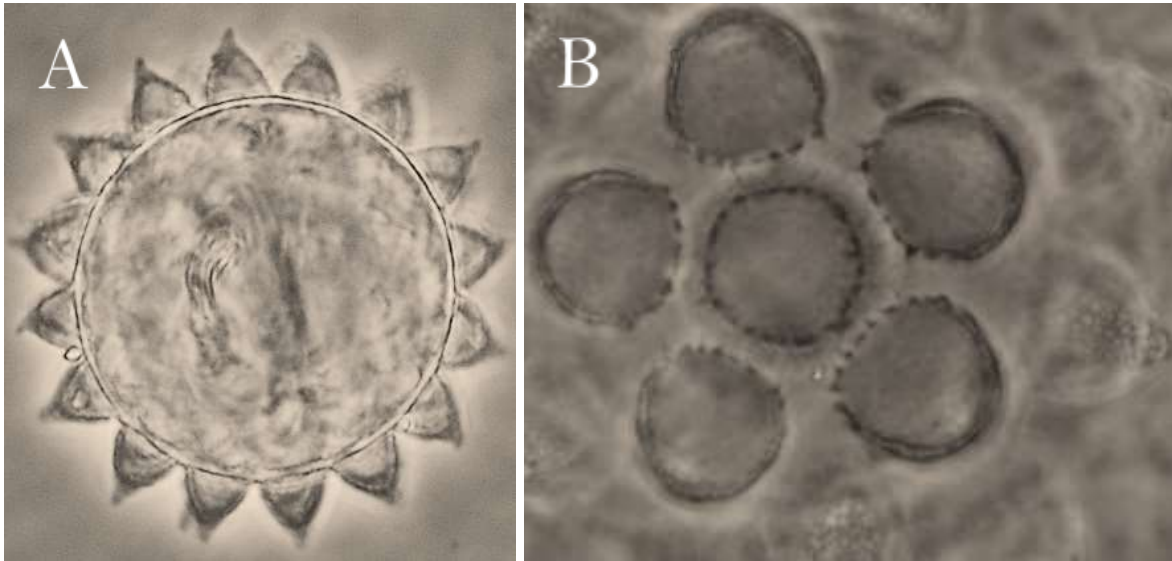


Figura 43. *Mesobiotus coronatus*. A, Huevo embrionado. B, Superficie del huevo y base de los procesos; nótese la reticulación de los procesos (MCF).

Tabla 34. Medidas de estructuras morfológicas selectas de *Mesobiotus coronatus*.

Caracter	N	Rango		Media		DE	
		μm	<i>pt</i>	μm	<i>pt</i>	μm	<i>pt</i>
Longitud corporal	7	168 – 381	644 – 961	287	830	90	102
Tubo bucofaríngeo							
Longitud del tubo bucal	7	24.8 – 41.0	–	33.9	–	7.3	–
Punto de inserción de los soportes de los estiletes	7	18.6 – 33.0	75.0 – 80.5	26.5	77.9	6.2	1.9
Ancho externo del tubo bucal	6	3.0 – 6.8	11.5 – 17.2	5.5	15.4	1.5	2.1
Ancho interno del tubo bucal	6	2.0 – 5.6	7.7 – 14.1	4.4	12.1	1.3	2.3
Longitud de la lámina ventral	7	14.0 – 26.0	53.8 – 63.4	19.4	56.8	4.7	3.1
Longitud de los placoides							
Macroplacoide 1	7	2.0 – 5.6	7.7 – 14.8	4.0	11.6	1.3	2.2
Macroplacoide 2	7	1.5 – 4.3	5.8 – 10.9	2.9	8.4	1.0	1.7
Macroplacoide 3	7	2.0 – 6.2	7.7 – 15.6	4.4	12.7	1.5	2.5
Microplacoide	7	1.5 – 4.3	5.8 – 10.9	3.1	9.1	1.1	1.9
Hilera de macroplacoides	7	9.3 – 19.0	37.5 – 46.3	14.3	41.7	4.0	3.3
Hilera de placoides	7	12.0 – 24.0	46.2 – 58.5	18.2	52.9	5.1	4.4
Alturas de la garra 1							
Rama primaria externa	7	3.7 – 7.0	13.3 – 19.2	5.5	16.2	1.4	2.0
Rama secundaria externa	7	2.5 – 6.2	10.0 – 15.6	4.4	12.7	1.6	2.1
Rama primaria interna	7	3.7 – 7.0	13.3 – 17.5	5.5	16.0	1.4	1.6
Rama secundaria interna	7	3.0 – 6.2	11.1 – 15.6	4.6	13.4	1.4	1.9
Alturas de la garra 2							
Rama primaria externa	7	3.7 – 7.4	13.3 – 19.2	5.7	16.8	1.4	2.1
Rama secundaria externa	7	3.0 – 6.2	11.1 – 15.6	4.6	13.4	1.4	1.9

Cont. Tabla 34

Caracter	N	Rango		Media		DE	
		μm	<i>pt</i>	μm	<i>pt</i>	μm	<i>pt</i>
Rama primaria interna	7	3.7 – 6.8	13.3 – 19.2	5.4	16.0	1.1	2.0
Rama secundaria interna	7	3.0 – 6.2	11.1 – 15.6	4.4	13.0	1.2	1.7
Alturas de la garra 3							
Rama primaria externa	7	3.7 – 7.0	13.3 – 20.0	5.7	16.9	1.2	2.3
Rama secundaria externa	7	3.0 – 6.2	11.1 – 15.4	4.5	13.2	1.2	1.7
Rama primaria interna	4	5.6 – 6.8	14.6 – 17.2	6.2	15.5	0.5	1.2
Rama secundaria interna	4	5.0 – 5.6	12.2 – 14.1	5.3	13.3	0.3	0.8
Alturas de la garra 4							
Rama primaria anterior	5	5.0 – 9.3	17.1 – 23.4	7.2	19.3	1.5	2.5
Rama secundaria anterior	5	3.1 – 6.2	11.1 – 15.6	5.1	13.5	1.2	1.8
Rama primaria posterior	4	5.6 – 8.1	16.9 – 22.5	6.9	19.5	1.0	2.9
Rama secundaria posterior	4	3.7 – 6.2	9.8 – 15.4	4.9	13.7	1.2	2.7

N es el número de individuos o estructuras medidas, **Rango** son los valores menor y mayor entre los ejemplares medidos, **DE** es la desviación estándar, *pt* es la proporción de una estructura respecto al tubo bucal expresado como porcentaje.

Tabla 35. Medidas de estructuras morfológicas selectas de los huevos de *Mesobiotus coronatus*.

Caracter	N	Rango	Media	DE
Diámetro del huevo sin procesos	3	63.0 – 76.0	68.0	7.0
Diámetro del huevo con procesos	3	84.0 – 96.0	89.7	6.0
Altura del proceso	9	10.0 – 13.0	11.1	1.3
Ancho de la base del proceso	9	8.5 – 16.0	11.9	3.1
Razón base/altura del proceso	9	69% – 155%	109%	33%
Longitud del ápice	9	3.0 – 4.0	3.6	0.4
Distancia entre procesos	9	2.5 – 4.0	3.2	0.5
Número de procesos sobre la circunferencia del huevo	3	12 – 13	12.7	0.6

N es el número de huevos o estructuras medidas, **Rango** son los valores menor y mayor entre los ejemplares medidos, **DE** es la desviación estándar.

Mesobiotus montanus (Murray, 1910)

Animales probablemente juveniles, pues su tamaño en todos los casos es reducido. Bandas de dientes poco visibles salvo por una terna de crestas en la tercera banda. Ningún macroplacoide muestra incisiones, ni en animales ni en huevos embrionados. Microplacoide ligeramente más robusto y corto de lo habitual para el género. Garras tipo *Mesobiotus*. Huevos redondos con procesos en forma de domo que parecen tener un ápice colapsado, truncando el domo para formar una concavidad apical (se aprecia como una zona más oscura). La superficie del huevo es reticulada y en múltiples casos parece destacar aros en la base de los procesos.

Material examinado

Hábitat: Pastizal alpino, en musgo sobre roca a 4,150 m s.n.m.

Muestras: Estado de México, Volcán Nevado de Toluca, época de lluvias: ex *Racomitrium subsecundum* (2 ejemplares y 7 huevos) (TARDIS-224).

Ejemplares medidos: 7 huevos (Tabla 36)

Comentarios taxonómicos: La diferencia principal respecto a la descripción de *M. montanus* dada en Ramazzotti y Maucci (1983) radica en la concavidad apical, pero hasta no contar con animales adultos, no se puede aseverar que haya más rasgos que permitan considerar a los animales recolectados como una especie nueva.

Tabla 36. Medidas de estructuras morfológicas selectas de los huevos de *Mesobiotus montanus*.

Caracter	N	Rango	Media	DE
Diámetro del huevo sin procesos	7	55.8 – 64.5	59.3	2.9
Diámetro del huevo con procesos	7	60.8 – 70.7	64.9	3.1
Altura del proceso	21	2.5 – 5.0	3.2	0.7
Ancho de la base del proceso	21	5.0 – 9.3	7.7	0.9
Razón base/altura del proceso	21	150% – 350%	253%	59%
Distancia entre procesos	21	1.2 – 2.5	1.7	0.3
Número de procesos sobre la circunferencia del huevo	6	20 – 23	21.7	1.0

N es el número de huevos o estructuras medidas, **Rango** son los valores menor y mayor entre los ejemplares medidos, **DE** es la desviación estándar.

***Mesobiotus* sp. nov.**

Longitud media de 271 μm . Cutícula lisa bajo microscopía óptica, a excepción de granulación sobre el cuarto par de patas. Primera banda de dientes poco clara, segunda banda compuesta de una hilera de dientes granulares y tercera banda conformada dorsal y ventralmente por tres crestas. Aparato bucofaríngeo tipo *Mesobiotus* conformado por tres macroplacoides (secuencia de tamaño 1>3>2) y un microplacoide en forma de coma. Garras tipo *Mesobiotus* con lúnulas pequeñas y lisas en todos los casos. Huevos de superficie lisa o muy tenuemente estriada. Procesos cónicos rectos con un ápice filamentosos que en algunos casos se divide en dos o más puntas (**Figura 44**). Superficie de los procesos reticulada con una apertura muy fina.

Material examinado

Hábitat: Pastizal alpino, en musgo sobre roca y suelo a 4,150 m s.n.m.

Muestras: Estado de México, Volcán Nevado de Toluca, época de lluvias: ex *Racomitrium subsecundum* (**13 ejemplares**) (TARDIS-215); ex *Racomitrium subsecundum* (**1 ejemplar y 10 huevos**) (TARDIS-224); ex *Andreaea rupestris* (**4 ejemplares**) (TARDIS-225); ex *Bartramia* sp. (**1 huevo**) (TARDIS-226).

Ejemplares medidos: 2 ejemplares (**Tabla 37**) y 1 huevo (**Tabla 38**)

Comentarios taxonómicos: Las especies más cercanas son *Mesobiotus nikolaevae* y *M. pseudopatiens*. La nueva especie difiere de *M. nikolaevae* por tener dientes granulares en la segunda banda de la armadura bucal (dientes triangulares elongados en *M. nikolaevae*); secuencia de tamaño de los macroplacoides 1>3>2 (3>1>2 en *M. nikolaevae*); garras más pequeñas (ramas primarias 4 μm en la nueva especie vs 6.8 μm -11.2 μm en *M. nikolaevae*); la superficie del huevo lisa (con crestas rugosas y poros entre ellas en *M. nikolaevae*). Se distingue de *M. pseudopatiens* por presentar dientes granulares en la segunda banda de la armadura bucal (crestas longitudinales en *M. pseudopatiens*); garras más pequeñas (4 μm en la nueva especie vs 6.5 μm -13.3 μm en *M. pseudopatiens*) y superficie del huevo lisa (punteada o con pequeñas arrugas en *M. pseudopatiens*). Además, difiere de ambas especies por poseer una corona basal poco desarrollada con una reticulación mucho más tenue y por carecer de estructuras con forma de burbuja al interior de los ápices.

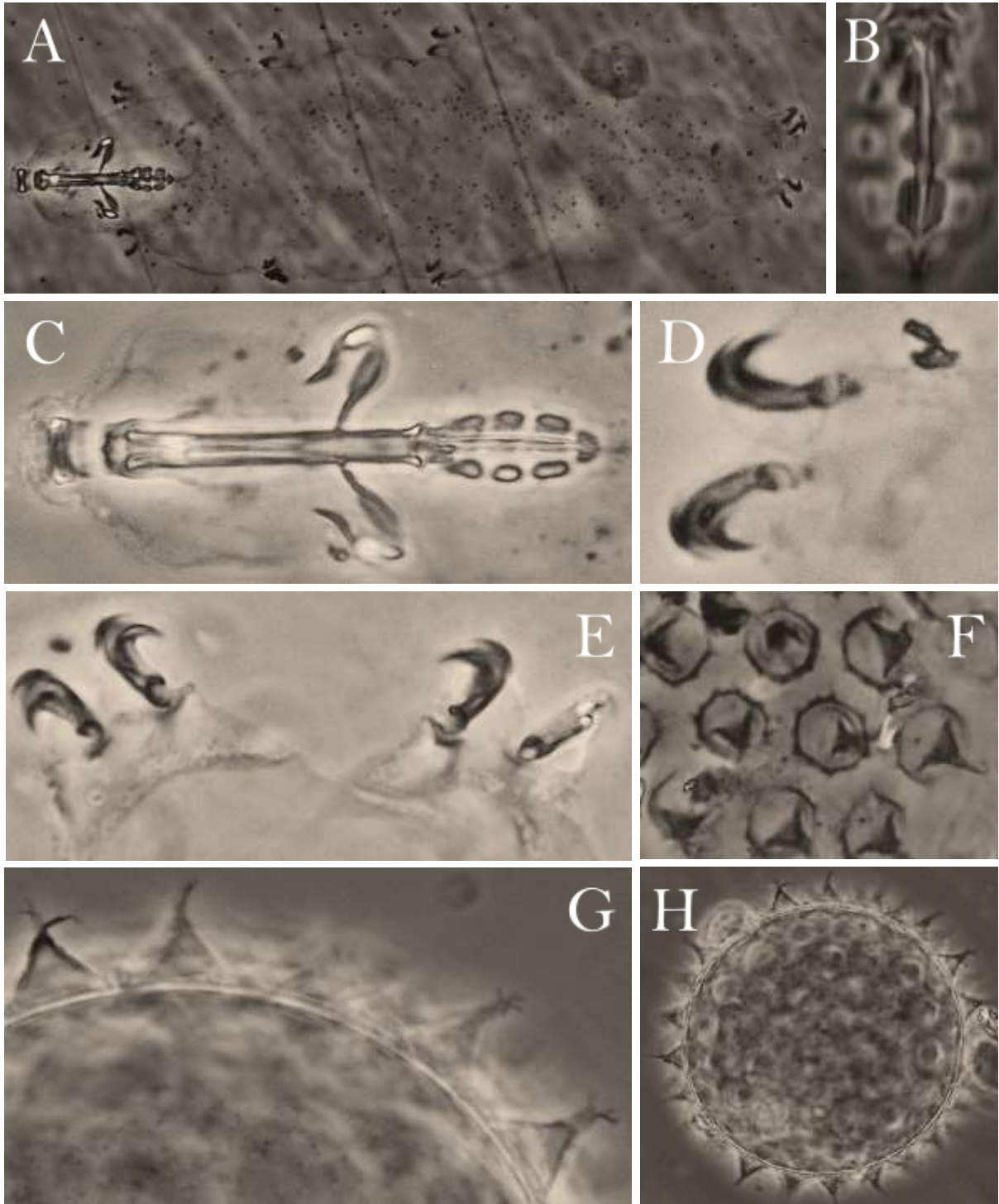


Figura 44. *Mesobiotus* sp. nov. A, hábito. B, placoides. C, aparato bucofaríngeo. D, garras III. E, garras IV. F, superficie y procesos del huevo. G, puntas divididas de los procesos. H, sección del huevo. (MCF).

Tabla 37. Medidas de estructuras morfológicas selectas de *Mesobiotus* sp. nov.

Caracter	N	Rango		Media		DE	
		μm	<i>pt</i>	μm	<i>pt</i>	μm	<i>pt</i>
Longitud corporal	2	263 – 280	737 – 750	271	743	12	9
Tubo bucofaríngeo							
Longitud del tubo bucal	2	35.0 – 38.0	–	36.5	–	2.1	–
Punto de inserción de los soportes de los estiletes	2	27.0 – 28.0	73.7 – 77.1	27.5	75.4	0.7	2.4
Ancho externo del tubo bucal	2	3.5 – 3.5	9.2 – 10.0	3.5	9.6	0.0	0.6
Ancho interno del tubo bucal	2	3.0 – 3.0	7.9 – 8.6	3.0	8.2	0.0	0.5
Longitud de la lámina ventral	2	21.0 – 24.0	60.0 – 63.2	22.5	61.6	2.1	2.2
Longitud de los placoides							
Macroplacoide 1	2	5.0 – 6.0	14.3 – 15.8	5.5	15.0	0.7	1.1
Macroplacoide 2	2	2.5 – 3.0	7.1 – 7.9	2.8	7.5	0.4	0.5
Macroplacoide 3	2	4.0 – 5.0	11.4 – 13.2	4.5	12.3	0.7	1.2
Microplacoide	2	2.0 – 3.0	5.7 – 7.9	2.5	6.8	0.7	1.5
Hilera de macroplacoides	2	14.0 – 16.0	40.0 – 42.1	15.0	41.1	1.4	1.5
Hilera de placoides	2	17.0 – 18.0	47.4 – 48.6	17.5	48.0	0.7	0.9
Alturas de la garra 1							
Rama primaria externa	2	4.0 – 4.0	10.5 – 11.4	4.0	11.0	0.0	0.6
Rama secundaria externa	2	3.0 – 3.5	8.6 – 9.2	3.3	8.9	0.4	0.5
Rama primaria interna	2	4.0 – 4.0	10.5 – 11.4	4.0	11.0	0.0	0.6
Rama secundaria interna	2	3.0 – 3.0	7.9 – 8.6	3.0	8.2	0.0	0.5
Alturas de la garra 2							
Rama primaria externa	2	4.0 – 4.0	10.5 – 11.4	4.0	11.0	0.0	0.6
Rama secundaria externa	2	3.0 – 3.0	7.9 – 8.6	3.0	8.2	0.0	0.5
Rama primaria interna	2	4.0 – 4.5	10.5 – 12.9	4.3	11.7	0.4	1.6
Rama secundaria interna	2	3.5 – 3.5	9.2 – 10.0	3.5	9.6	0.0	0.6
Alturas de la garra 3							
Rama primaria externa	2	4.0 – 5.0	11.4 – 13.2	4.5	12.3	0.7	1.2
Rama secundaria externa	2	3.0 – 3.5	8.6 – 9.2	3.3	8.9	0.4	0.5
Rama primaria interna	2	4.0 – 4.0	10.5 – 11.4	4.0	11.0	0.0	0.6
Rama secundaria interna	2	3.0 – 3.5	8.6 – 9.2	3.3	8.9	0.4	0.5
Alturas de la garra 4							
Rama primaria anterior	2	5.0 – 6.5	14.3 – 17.1	5.8	15.7	1.1	2.0
Rama secundaria anterior	2	3.0 – 4.5	8.6 – 11.8	3.8	10.2	1.1	2.3
Rama primaria posterior	2	5.0 – 6.5	14.3 – 17.1	5.8	15.7	1.1	2.0
Rama secundaria posterior	2	3.0 – 4.0	8.6 – 10.5	3.5	9.5	0.7	1.4

N es el número de individuos o estructuras medidas, **Rango** son los valores menor y mayor entre los ejemplares medidos, **DE** es la desviación estándar, *pt* es la proporción de una estructura respecto al tubo bucal expresado como porcentaje.

Tabla 38. Medidas de estructuras morfológicas selectas de los huevos de *Mesobiotus* sp. nov.

Caracter	N	Rango	Media	DE
Diámetro del huevo sin procesos	1	67.0 – 67.0	67.0	?
Diámetro del huevo con procesos	1	91.0 – 91.0	91.0	?
Altura del proceso	3	9.0 – 10.0	9.7	0.6
Ancho de la base del proceso	3	6.0 – 7.0	6.7	0.6
Razón base/altura del proceso	3	60% – 78%	69%	9%
Longitud del filamento	3	3.0 – 4.0	3.5	0.5
Distancia entre procesos	3	3.0 – 4.0	3.3	0.6
Número de procesos sobre la circunferencia del huevo	1	20 – 20	20.0	?

N es el número de huevos o estructuras medidas, **Rango** son los valores menor y mayor entre los ejemplares medidos, **DE** es la desviación estándar, ? aparece en la columna **DE** cuando N<2.

***Mesobiotus* aff. *pseudoblocki* Roszkowska, Stec, Ciobanu & Kaczmarek, 2016**

Cutícula lisa bajo microscopía óptica, únicamente con pequeños manchones granulados en el dorso de las patas. Primera banda de dientes de muy difícil visualización, segunda banda compuesta por dos hileras de dientes granulares y tercera banda conformada por tres crestas. Aparato bucofaríngeo de tipo *Mesobiotus*, presenta tres macroplacoides en forma de “barril”; el tercero de ellos tiene una constricción subterminal. Garras de tipo *Mesobiotus* con lúnulas lisas. Huevos de superficie lisa. Procesos cónicos con un ápice robusto, hialino, reticulado (pareciera estar conformado de burbujas) y hueco que en algunos casos se bifurca. En la punta de esta porción apical hay diminutas espinas. Superficie de los procesos irregularmente punteada; bajo microscopía de interferencia diferencial de contrastes se percibe reticulado o finamente granuloso. Base de los procesos coronada por estrías o crestas (**Figura 45**).

Material examinado

Hábitat: Límite superior de bosque de *Pinus hartwegii*, en musgo sobre corteza a 4,001 m s.n.m.

Muestras: Estado de México, Volcán Nevado de Toluca, época seca: ex *Grimmia trichophylla* (**1 ejemplar y 8 huevos**) (TARDIS-233).

Ejemplares medidos: 1 huevo (**Tabla 39**)

Comentarios taxonómicos: El material examinado es casi idéntico a *Mesobiotus pseudoblocki*, excepto por las siguientes características: pequeños manchones de granulación en el dorso de las patas, dos hileras de dientes en la segunda banda de la armadura bucal en lugar de una sola, garras más pequeñas, procesos más cortos, reticulación del proceso más débil y pequeña (pudiendo ser incluso una puntuación fina y no una retícula) y corona en la base de los procesos a manera de estrías que le dan una apariencia radiada. Debido a que la descripción de *M. pseudoblocki* se realizó con pocos ejemplares, es difícil determinar si estas variaciones pueden implicar una entidad taxonómica distinta o una variación de los rasgos morfométricos.

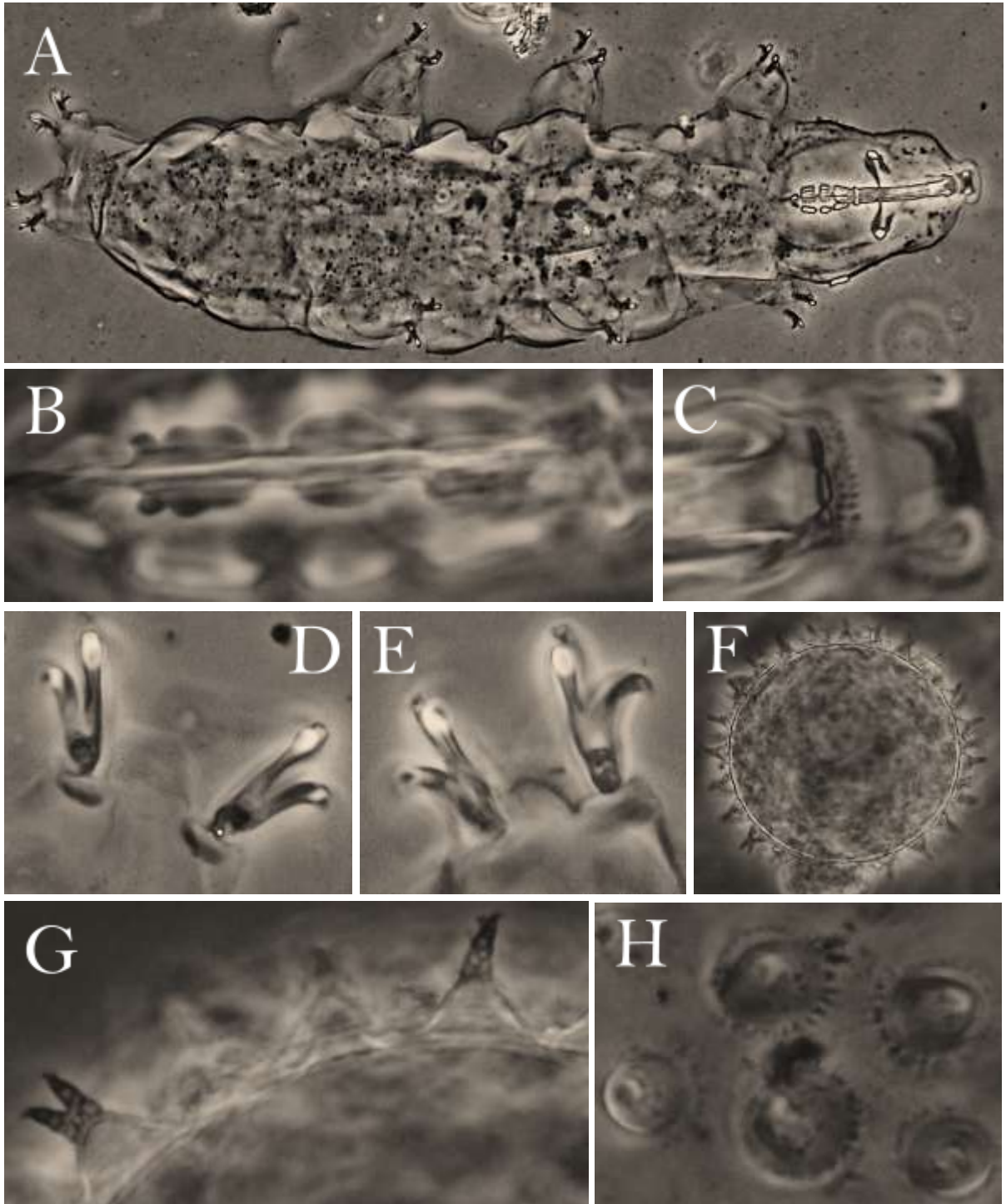


Figura 45. *Mesobiotus* aff. *pseudoblocki*. 2: A, hábito. B, placoides. C, armadura bucal. D, garras II. E, garras IV. F, huevo. G, puntas bifurcadas de los procesos. H, base de los procesos. (MCF).

Tabla 39. Medidas de estructuras morfológicas selectas de los huevos de *Mesobiotus* aff. *pseudoblocki*.

Caracter	N	Rango	Media	DE
Diámetro del huevo sin procesos	1	70.2 – 70.2	70.2	?
Diámetro del huevo con procesos	1	85.2 – 85.2	85.2	?
Altura del proceso	3	7.2 – 8.7	8.0	0.8
Ancho de la base del proceso	3	6.1 – 7.4	6.9	0.7
Razón base/altura del proceso	3	84% – 87%	85%	2%
Distancia entre procesos	3	2.7 – 2.9	2.8	0.1
Número de procesos sobre la circunferencia del huevo	1	24 – 24	24.0	?

N es el número de huevos o estructuras medidas, **Rango** son los valores menor y mayor entre los ejemplares medidos, **DE** es la desviación estándar, ? aparece en la columna **DE** cuando $N < 2$.

***Minibiotus constellatus* Michalczyk & Kaczmarek, 2003**

Longitud media de 174 μm . Los ejemplares en *Andreaea rupestris* presentaron una mancha naranja al centro del cuerpo, entre las patas II y III, mientras que aquellos en *Hymenolomopsis tolucensis* tenían bandas transversales de coloración oscura. Cutícula dorsal con dos formas de poros: una a manera de pequeñas circunferencias o elipses y otra en forma de estrellas de cuatro a cinco puntas agudas; estos últimos con un arreglo aparente en dos bandas longitudinales discretas. Aparato bucofaríngeo sin armadura clara. Apófisis faríngea, tres macroplacoides de secuencia 1>3>2 y un microplacoide granulares. Garras pequeñas tipo *hufelandi* con claras puntas accesorias y lúnulas lisas (**Figura 46**).

Huevo con procesos cónicos con punta filamentosa que llega a estar dividida en dos. Base de los procesos con apariencia de una circunferencia interrumpida en varios puntos sin un patrón constante.

Material examinado

Hábitat: Pastizal alpino, en musgos sobre roca a 4,150 m s.n.m.

Muestras: Estado de México, Volcán Nevado de Toluca, época de lluvias: ex *Hymenolomopsis tolucensis* + *Pohlia nutans* (**3 ejemplares**) (TARDIS-221); ex *Hymenolomopsis tolucensis* (**1 ejemplar y 1 huevo**) (TARDIS-222); ex *Racomitrium subsecundum* (**9 ejemplares y 1 huevo**) (TARDIS-224); ex *Andreaea rupestris* (**22 ejemplares**) (TARDIS-225).

Ejemplares medidos: 4 ejemplares (**Tabla 40**) y 1 huevo (**Tabla 41**).

Comentarios taxonómicos: La principal diferencia con la descripción original de esta especie radica en la secuencia de longitud de los macroplacoides, pues en *M. constellatus* es 3>1>2. En el presente estudio se ofrece por primera vez información acerca de los huevos de esta especie.

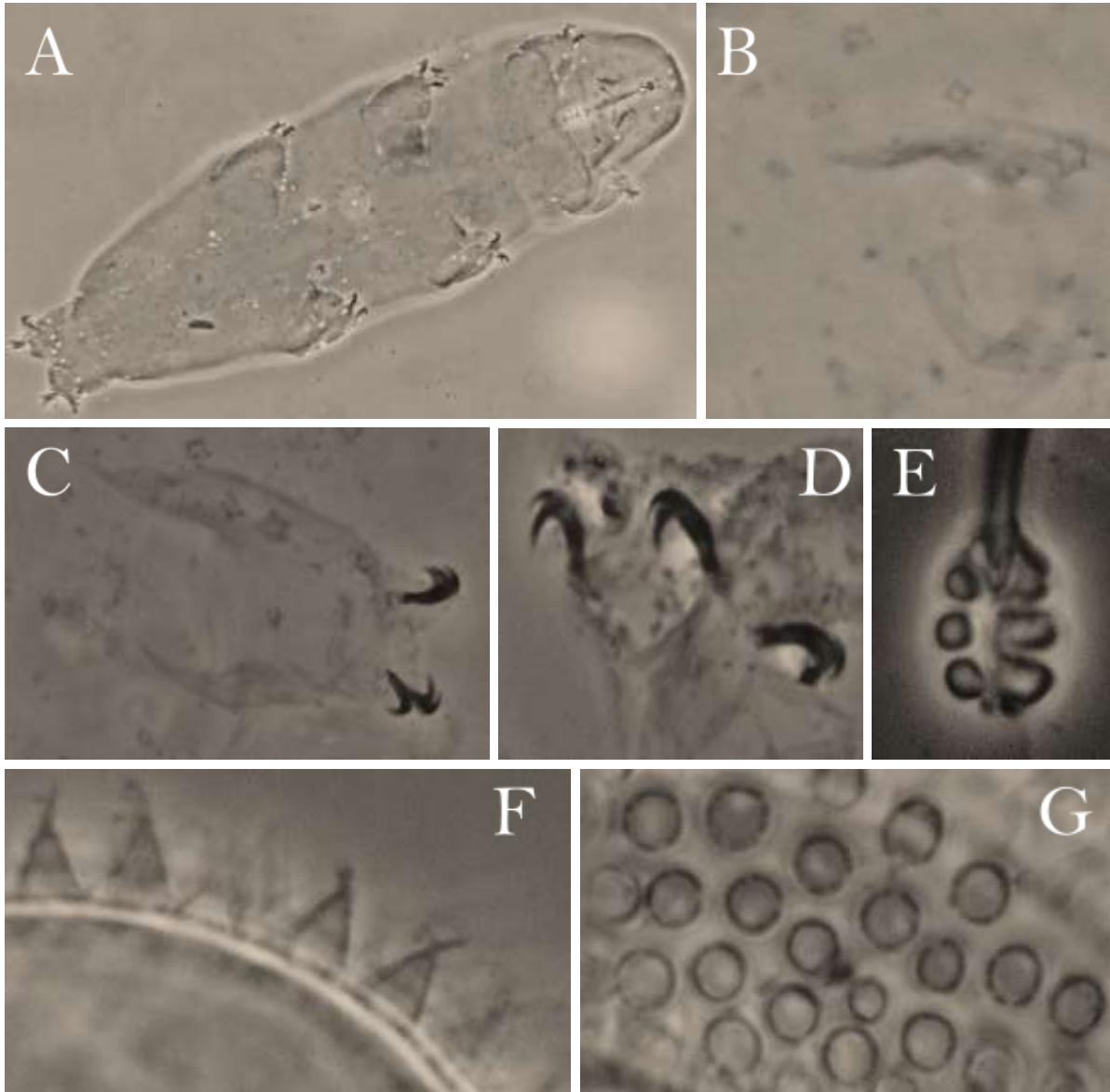


Figura 46. *Minibiotus constellatus*. A, habito ventral. B, poros dorsales. C, garras II. D, garras IV. E, placoides. F, procesos del huevo. G, base de los procesos. (MCF).

Tabla 40. Medidas de estructuras morfológicas selectas de *Minibiotus constellatus*

Caracter	N	Rango		Media		DE	
		μm	<i>pt</i>	μm	<i>pt</i>	μm	<i>pt</i>
Longitud corporal	4	168 – 184	630 – 664	174	643	7	18
Tubo bucofaríngeo							
Longitud del tubo bucal	3	26.0 – 26.7	–	26.5	–	0.4	–
Punto de inserción de los soportes de los estiletes	3	9.3 – 9.9	35.7 – 37.2	9.7	36.7	0.4	0.9
Ancho externo del tubo bucal	3	1.2 – 1.2	4.7 – 4.8	1.2	4.7	0.0	0.1
Ancho interno del tubo bucal	3	1.0 – 1.0	3.8 – 3.8	1.0	3.8	0.0	0.1
Longitud de la lámina ventral	3	6.8 – 7.4	26.2 – 27.9	7.2	27.3	0.4	1.0
Longitud de los placoides							
Macroplacoide 1	4	1.2 – 1.9	4.8 – 5.8	1.6	5.5	0.3	0.6
Macroplacoide 2	4	1.7 – 1.9	6.4 – 7.0	1.8	6.8	0.1	0.3
Macroplacoide 3	4	1.6 – 1.9	6.2 – 7.0	1.8	6.7	0.1	0.5
Microplacoide	4	0.6 – 0.6	2.3 – 2.4	0.6	2.3	0.0	0.0
Hilera de macroplacoides	4	5.6 – 6.2	21.4 – 23.3	6.0	22.6	0.3	1.1
Hilera de placoides	4	6.8 – 7.4	26.2 – 26.7	7.1	26.6	0.3	0.3
Alturas de la garra 1							
Rama primaria externa	4	3.7 – 4.3	14.3 – 16.3	4.2	15.6	0.3	1.2
Rama secundaria externa	3	2.5 – 3.1	9.5 – 11.6	2.9	10.9	0.4	1.2
Rama primaria interna	4	3.1 – 4.3	11.9 – 14.0	3.7	13.3	0.5	1.2
Rama secundaria interna	4	2.5 – 3.1	9.5 – 11.6	2.9	10.9	0.3	1.2
Alturas de la garra 2							
Rama primaria externa	4	4.3 – 5.0	16.7 – 18.6	4.7	18.0	0.4	1.1
Rama secundaria externa	4	3.1 – 3.7	11.6 – 11.9	3.3	11.7	0.3	0.2
Rama primaria interna	4	3.7 – 4.3	14.3 – 16.3	4.2	15.6	0.3	1.2
Rama secundaria interna	4	2.5 – 3.7	9.5 – 11.6	3.1	10.9	0.5	1.2
Alturas de la garra 3							
Rama primaria externa	4	4.3 – 5.0	16.7 – 18.6	4.7	18.0	0.4	1.1
Rama secundaria externa	4	2.5 – 3.7	9.5 – 11.6	3.1	10.9	0.5	1.2
Rama primaria interna	4	4.3 – 5.0	16.7 – 18.6	4.8	18.0	0.3	1.1
Rama secundaria interna	4	1.9 – 3.7	7.1 – 9.3	2.6	8.6	0.8	1.2
Alturas de la garra 4							
Rama primaria anterior	4	5.0 – 6.2	19.0 – 20.9	5.6	20.3	0.5	1.1
Rama secundaria anterior	4	3.1 – 3.7	11.9 – 14.0	3.6	13.3	0.3	1.2
Rama primaria posterior	4	5.0 – 5.6	19.0 – 20.9	5.4	20.3	0.3	1.1
Rama secundaria posterior	3	3.1 – 3.7	11.9 – 14.0	3.5	13.3	0.4	1.2

N es el número de individuos o estructuras medidas, **Rango** son los valores menor y mayor entre los ejemplares medidos, **DE** es la desviación estándar, *pt* es la proporción de una estructura respecto al tubo bucal expresado como porcentaje.

Tabla 41. Medidas de estructuras morfológicas selectas de los huevos de *Minibiotus constellatus*

Caracter	N	Rango	Media	DE
Diámetro del huevo sin procesos	1	48.4 – 48.4	48.4	?
Diámetro del huevo con procesos	1	57.0 – 57.0	57.0	?
Altura del proceso	3	3.1 – 3.7	3.3	0.4
Ancho de la base del proceso	3	2.3 – 2.8	2.5	0.3
Razón base/altura del proceso	3	74% – 80%	76%	3%
Longitud de la punta	2	1.4 – 1.9	1.6	0.3
Distancia entre procesos	3	1.9 – 2.5	2.1	0.3
Número de procesos sobre la circunferencia del huevo	1	41 – 41	41.0	?

N es el número de individuos o estructuras medidas, **Rango** son los valores menor y mayor entre los ejemplares medidos, **DE** es la desviación estándar, ? aparece en la columna **DE** cuando $N < 2$.

***Minibiotus* sp. nov.**

Longitud de 285 μm . Cutícula dorsal con dos tipos de poros: grandes con forma de “estrella” de cinco a siete brazos redondeados, organizados en al menos cuatro filas longitudinales y pequeños redondeados sin arreglo aparente. En algunas porciones del dorso se presenta una granulación dispersa. Aparato bucofaríngeo de tipo *Minibiotus* con tres macroplacoides granulares en secuencia 1>3>2 y un microplacoide también granular; las paredes internas del tubo bucal parecen engrosarse luego de la inserción de los soportes de los estiletes (**Figura 47**). Garras de tipo *hufelandi*. Tenue granulación en las patas.

Material examinado

Hábitat: Pastizal alpino, en musgo sobre suelo a 4,016 m s.n.m. Límite superior de bosque de *Pinus hartwegii*, en musgo sobre suelo del estrato herbáceo a 3,892 m s.n.m.

Muestras: Tlaxcala, Volcán La Malinche, época seca: ex *Racomitrium subsecundum* (**1 ejemplar**) (TARDIS-281); ex *Brachythecium occidentale* + *Leptodontium* sp. (**2 ejemplares**) (TARDIS-289).

Ejemplares medidos: un ejemplar (**Tabla 42**)

Comentarios taxonómicos: La aparente presencia de granulación en el dorso implicaría claramente que se trate de una especie nueva; no obstante, se necesita confirmar con la revisión de más ejemplares.

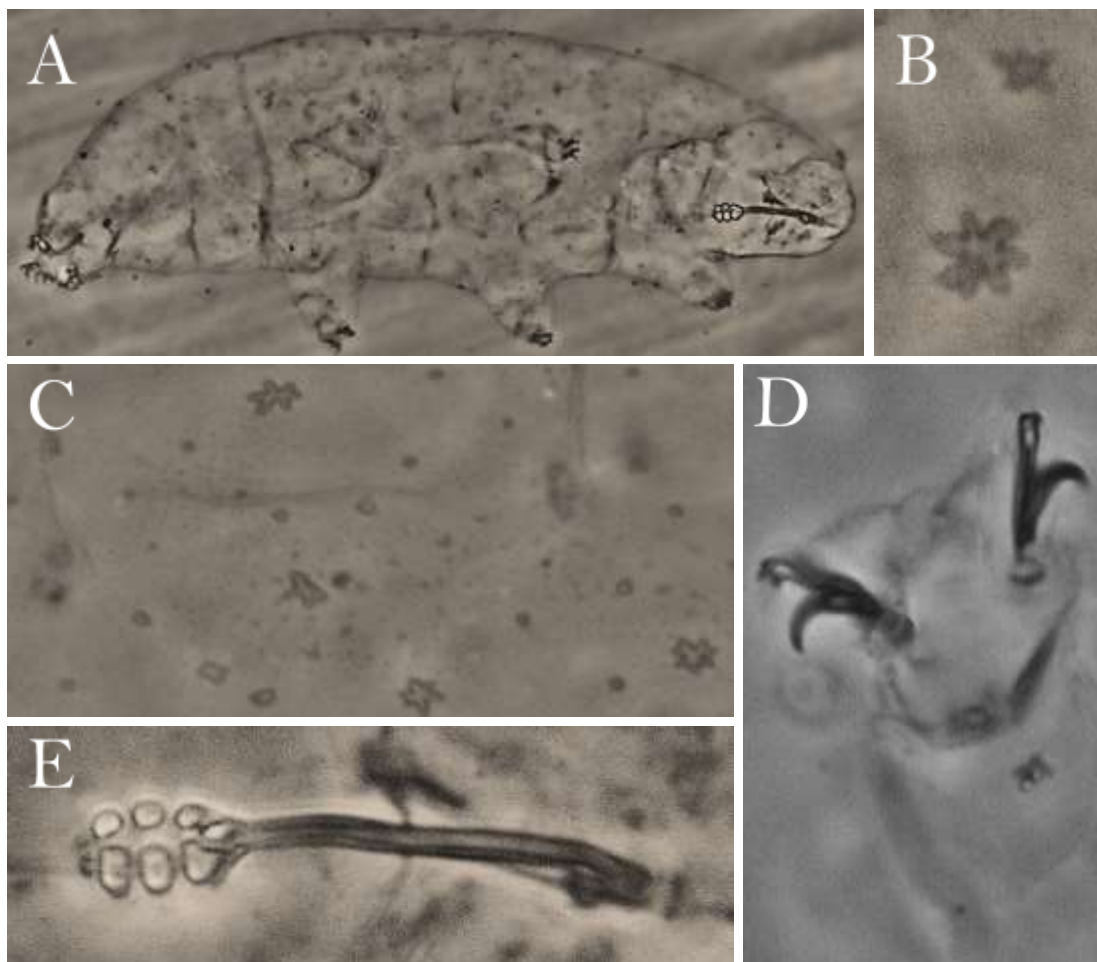


Figura 47. *Minibiotus* sp. nov. A, habitus. B-C, poros dorsales. D, garras III. E, aparato bucofaríngeo. (MCF).

Tabla 42. Medidas de estructuras morfológicas selectas de *Minibiotus* sp. nov.

Caracter	μm	<i>pt</i>
Longitud corporal	285	1065
Poros en forma de estrella (media)	2.6	9.8
Poros de forma normal (media)	0.9	3.4
Tubo bucofaríngeo		
Longitud del tubo bucal	26.8	–
Punto de inserción de los soportes de los estiletes	15.7	58.7
Ancho externo del tubo bucal	1.9	7.1
Ancho interno del tubo bucal	1.0	3.8
Longitud de la lámina ventral	12.5	46.7
Longitud de los placoides		
Macroplacoide 1	2.5	9.3
Macroplacoide 2	2.0	7.6
Macroplacoide 3	2.2	8.1
Microplacoide	1.0	3.7
Hilera de macroplacoides	7.9	29.4
Hilera de placoides	9.1	34.0
Alturas de la garra 1		
Rama primaria externa	6.3	23.5
Rama secundaria externa	4.8	17.9
Rama primaria interna	6.3	23.3
Rama secundaria interna	4.5	16.7
Alturas de la garra 2		
Rama primaria externa	7.0	26.1
Rama secundaria externa	5.4	20.2
Rama primaria interna	6.8	25.2
Rama secundaria interna	5.0	18.8
Alturas de la garra 3		
Rama primaria externa	6.8	25.4
Rama secundaria externa	4.7	17.6
Rama primaria interna	6.9	25.7
Rama secundaria interna	5.1	19.0

El valor *pt* es la proporción de una estructura respecto al tubo bucal expresado como porcentaje.

***Minibiotus* sp. nov. 2**

Presenta ojos. Dos tipos de poros: con forma de estrella de cinco puntas agudas en la mayoría de los casos, acomodados en tres pares de bandas longitudinales (un par dorso medial y un par lateral en cada costado) y otros redondos diminutos, muy tenues y sin aparente arreglo. Poros ventrales organizados en un patrón, de la porción posterior a la anterior, como sigue: 2-2-1-1-2-1-2-1-2-¿-¿?; en un individuo estos poros parecieran estar sobre placas o pliegues cuticulares. Los poros presentes en todas las patas son más grandes y marcados que en el resto del cuerpo. De tener poros peribucales, estos son pequeños y redondeados, no con forma de estrella. Aparato bucofaríngeo de tipo *Minibiotus* sin armadura bucal visible. Apófisis faríngea, tres macroplacoides y un microplacode granular. No se aprecia granulación sobre las patas. Garras tipo *hufelandi*. Lúnulas a penas visibles, lisas en todos los casos.

Material examinado

Hábitat: Límite superior de bosque de *Pinus hartwegii*, en musgo sobre roca a 3,892 m s.n.m.

Muestras: Tlaxcala, Volcán La Malinche, época seca: ex *Grimmia trichophylla* (5 ejemplares) (TARDIS-288).

Comentarios taxonómicos: Aunque todavía no se toman parámetros morfométricos, el arreglo de los poros con forma de estrella, dorsal y ventralmente, es un rasgo distintivo con respecto al resto de especies del género. No obstante, se requiere aún de un análisis más detallado de los ejemplares.

Familia Adorybiotidae

Crenubiotus cf. crenulatus (Richters, 1904)

Longitud de 233 μm . Ojos presentes. Ocasionalmente presenta gotitas naranjas al centro del cuerpo, entre patas II y III. Cutícula dorsal con granulación dorsal tenue, además de poros redondos (aproximadamente 0.6 μm de diámetro) sin arreglo aparente; los peribucales, dorsocaudales y aquellos sobre las patas son de mayor tamaño. Ventralmente hay poros similares en ligeramente menor cantidad. Cutícula ventral con ternas de engrosamientos cuticulares por cada pseudosegmento: entre distintos pares de patas de I-IV a manera de tres elipses de tamaño similar y en medio de cada pata del mismo par de las patas I-III y previo a la IV con una barra curva en el medio; en MEB se denota que son inserciones musculares. Aparato bucofaríngeo similar al tipo *Macrobilotus*: presenta lamelas cortas y redondeadas; en la base de estas hay una sola hilera de dientes, la segunda banda está ausente y en la tercera hay un aro delgado con dos crestas ventrales que destacan. Tubo bucal de 34.1 μm de longitud, lámina ventral a 58.2% e inserción de los estiletes a 70.9% del mismo. Apófisis faríngea con una incisión al centro que le da forma de “B”. Presenta dos macroplacoides: el primero de ellos más largo y tiene una constricción submedial, mientras que el segundo tiene una constricción subterminal. Garras tipo *Macrobilotus* esveltas y alargadas con lúnulas muy evidentes y fuertemente crenadas en todas las patas. Presenta una clara y densa granulación en todas las patas, aunque más evidente en el par IV, así como en una franja dorsocaudal (**Figura 48**); con MEB se aprecia que la granulación de mayor tamaño visible en MCF son más bien parches verrucosos cuya superficie sí está realmente granulada (**Figura 49**).

Huevos de superficie lisa. Procesos cónicos que terminan en una punta filamentosa flexible; la superficie del proceso es de apariencia finamente reticulada (capa laberíntica) y las paredes son relativamente delgadas (**Figura 50**).

Material examinado

Hábitat: Volcán Nevado de Toluca. Pastizal alpino en musgo sobre roca expuesta y en la base de una mata de pasto a 4,150 m s.n.m.

Volcán La Malinche. Pastizal alpino, en musgo sobre roca y suelo a 4,016 m s.n.m.

Muestras: Estado de México, Volcán Nevado de Toluca, época de lluvias: ex *Grimmia elongata* (**2 ejemplares**) (TARDIS-210); ex *Racomitrium subsecundum* (**3 ejemplares**) (TARDIS-224); ex *Andreaea rupestris* (**3 ejemplares**) (TARDIS-225); ex *Bartramia* sp. (**9 ejemplares**) (TARDIS-226).

Tlaxcala, Volcán La Malinche, época seca: ex *Racomitrium subsecundum* (**9 ejemplares y 4 huevos**) (TARDIS-281); ex *Hypnum revolutum* (**6 ejemplares**) (TARDIS-282).

Ejemplares medidos: un ejemplar (**Tabla 44**) y un huevo (**Tabla 43**).

Comentarios taxonómicos: El género *Crenubiotus* fue recientemente separado de *Macrobiotus* con base en un neotipo de *M. crenulatus* y se transfirió a la familia Richtersiidae (Lisi *et al.*, 2020). No obstante, poco después se estableció otro neotipo y se redescibió con apoyo molecular y de ultraestructura a *C. crenulatus*, estableciendo al género en la familia Adorybiotidae (Stec *et al.*, 2020). Morfológicamente los ejemplares del presente trabajo coinciden con la especie, sin embargo, se necesitan imágenes de SEM de los huevos y análisis moleculares para hacer una comparación adecuada. Cabe destacar que este estudio presenta las primeras imágenes de los poros peribucales presentes en este género, tanto en MCF como en SEM.

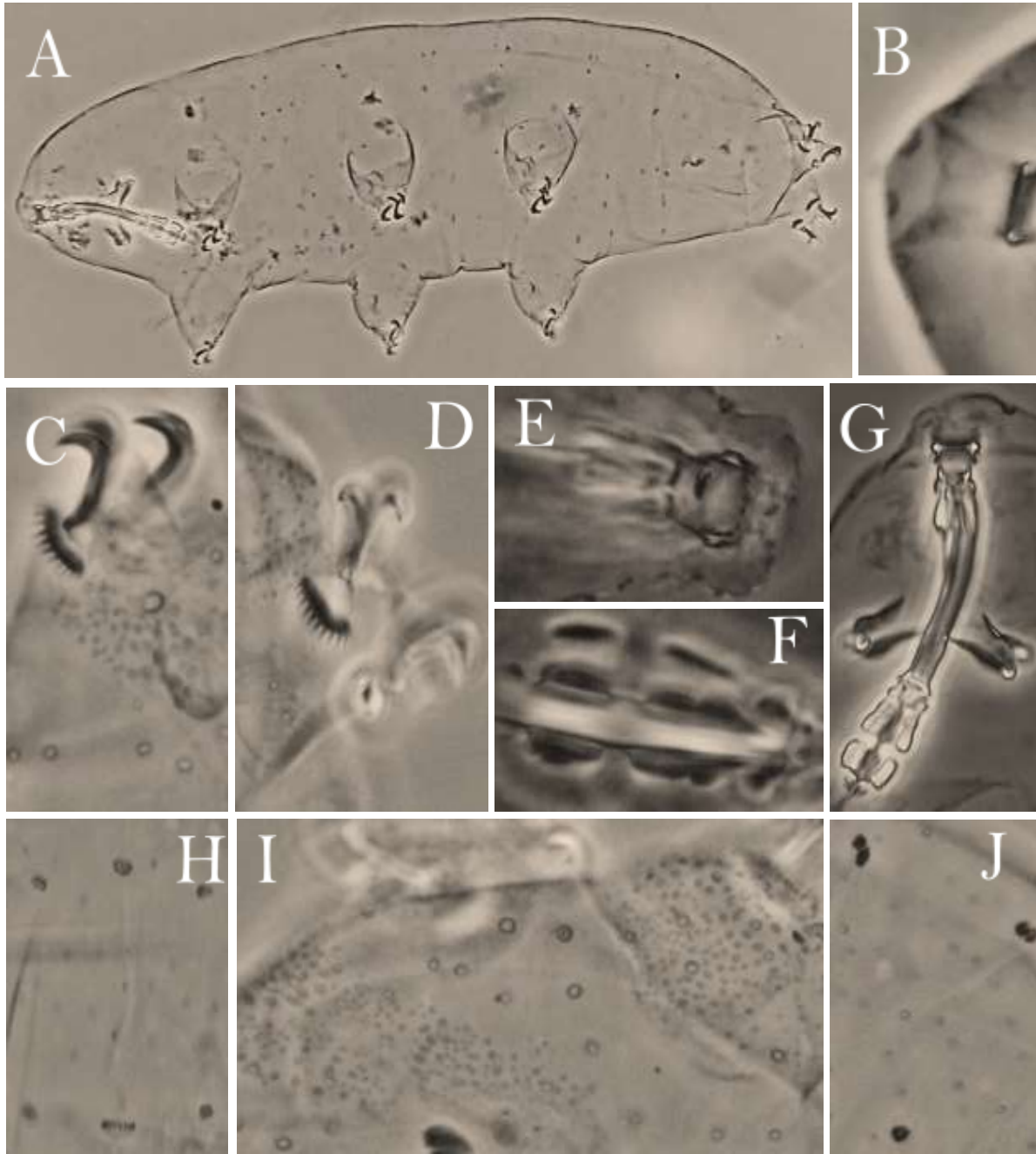


Figura 48. *Crenubiotus* cf. *crenulatus*. A, hábito. B, poros peribucuales. C, garras II. D, garra anterior. E, armadura bucal. F, placoides. G, aparato bucofaringeo. H, engrosamientos cuticulares ventrales. I, granulación en la porción caudal. J, escultura dorsal. (MCF).

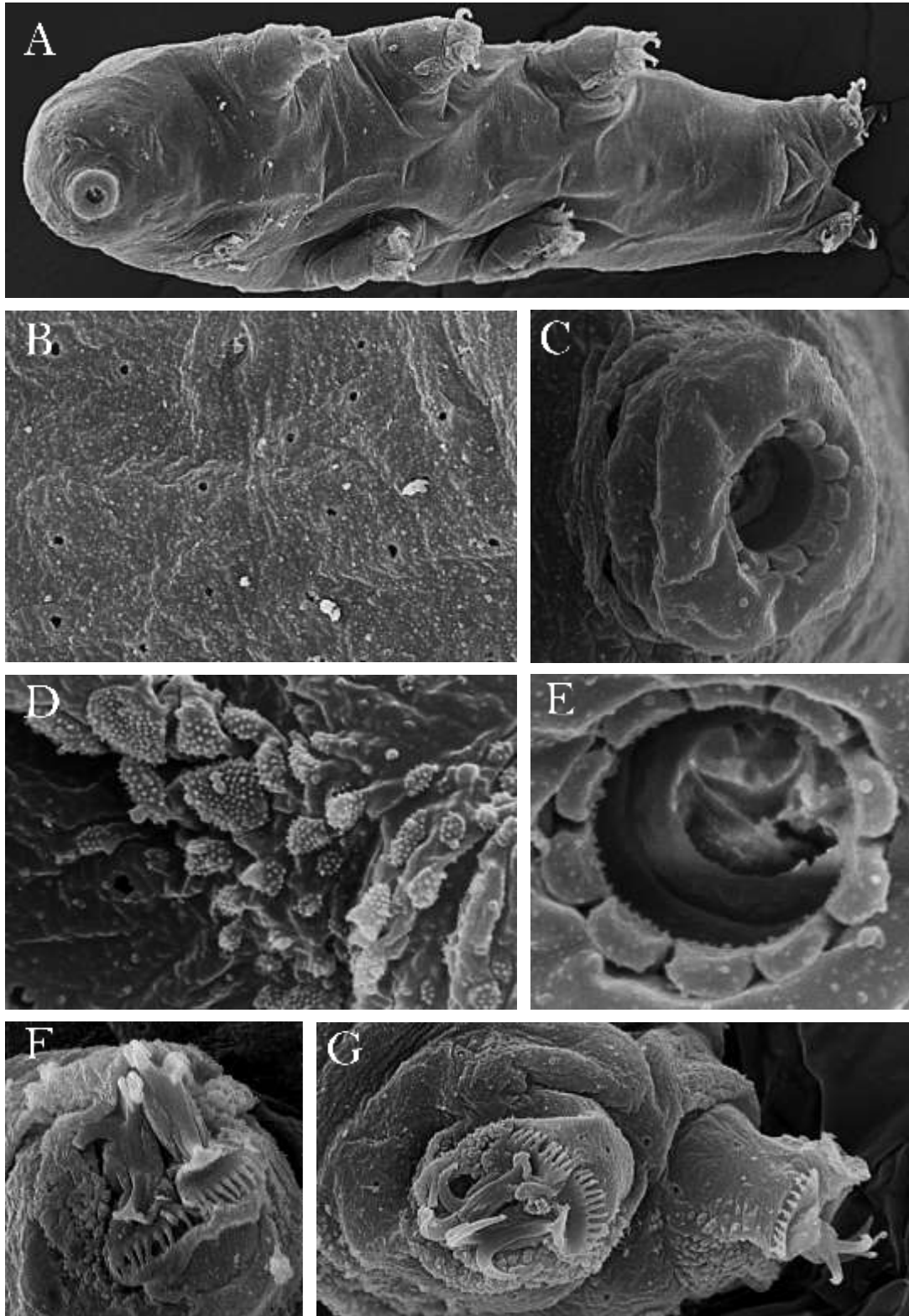


Figura 49. *Crenubiotus* cf. *crenulatus*. A, hábito. B, Poros y granulación dispersa de la cutícula dorsal. C, apertura bucal; nótese los grandes poros en la base de los lóbulos peribucales. D, detalle de los parches verrucosos; nótese la microgranulación en la superficie de estos. E, cavidad oral. F, garras III. G, garras IV. (MEB).



Figura 50. Huevo de *Crenubiotus* cf. *crenulatus*. A, vista superior. B, procesos. C, reticulación de un proceso. (MCF).

Tabla 43. Medidas de estructuras morfológicas selectas de los huevos de *Crenubiotus* cf. *crenulatus*.

Caracter	N	Rango	Media	DE
Diámetro del huevo sin procesos	1	58.9 – 58.9	58.9	?
Diámetro del huevo con procesos	1	75.0 – 75.0	75.0	?
Altura del proceso	3	9.3 – 10.5	9.9	0.6
Ancho de la base del proceso	3	9.9 – 9.9	9.9	0.0
Razón base/altura del proceso	3	94% – 107%	100%	6%
Distancia entre procesos	3	5.0 – 5.6	5.4	0.4
Número de procesos sobre la circunferencia del huevo	1	14 – 14	14.0	?

N es el número de individuos o estructuras medidas, **Rango** son los valores menor y mayor entre los ejemplares medidos, **DE** es la desviación estándar, ? aparece en la columna **DE** cuando $N < 2$.

Tabla 44. Medidas de estructuras morfológicas selectas de *Crenubiotus cf. crenulatus*

Caracter	μm	<i>pt</i>
Longitud corporal	233	682
Tubo bucofaríngeo		
Longitud del tubo bucal	34.1	–
Punto de inserción de los soportes de los estiletes	24.2	70.9
Ancho externo del tubo bucal	3.1	9.1
Ancho interno del tubo bucal	2.5	7.3
Longitud de la lámina ventral	19.8	58.2
Longitud de los placoides		
Macroplacoide 1	6.8	20.0
Macroplacoide 2	4.3	12.7
Microplacoide	1.9	5.5
Hilera de macroplacoides	13.0	38.2
Hilera de placoides	15.5	45.5
Alturas de la garra 1		
Rama primaria externa	6.2	18.2
Rama secundaria externa	5.0	14.5
Rama primaria interna	6.2	18.2
Rama secundaria interna	5.0	14.5
Alturas de la garra 2		
Rama primaria externa	6.2	18.2
Rama secundaria externa	5.0	14.5
Rama primaria interna	6.2	18.2
Rama secundaria interna	4.3	12.7
Alturas de la garra 3		
Rama primaria externa	5.6	16.4
Rama secundaria externa	5.0	14.5
Rama primaria interna	6.2	18.2
Rama secundaria interna	4.3	12.7
Alturas de la garra 4		
Rama primaria anterior	7.4	21.8
Rama secundaria anterior	5.6	16.4
Rama primaria posterior	*	
Rama secundaria posterior	*	

El valor *pt* es la proporción de una estructura respecto al tubo bucal expresado como porcentaje. * Estructuras no medidas debido a su orientación.

6.5. Clave para las especies de tardígrados de las zonas alpinas de los volcanes Nevado de Toluca y La Malinche

- 1 Cirros cefálicos presentes (Clase Heterotardigrada) (**Figura 1**)..... 2.
 - Cirros cefálicos ausentes (Clase Eutardigrada)..... 6.
- 2 Placa pseudosegmental presente (**Figura 1, PS**)..... *Pseudechiniscus* grupo *suillus*, **Figura 18**.
 - Placa pseudosegmental ausente..... 3.
- 3 Espina dorsomedial presente (**Figura 1, DS**).....*Hypechiniscus* sp. nov, **Figura 17**.
 - Espina dorsomedial ausente..... 4.
- 4 Apéndices troncales presentes (**Figura 1, B (l/d)-E**); escultura dorsal a manera de depresiones poligonales (**Figura 16**).....*Echiniscus* grupo *blumicanadensis*, **Figura 16**.
 - Apéndices troncales ausentes; escultura dorsal diferente..... 5.
- 5 Escultura dorsal compuesta por gránulos, conectados entre sí mediante estrías.....
*Claxtonia* sp. nov.
 - Escultura dorsal compuesta por pseudoporos (visibles como puntos brillantes) y pilares intracuticulares (visibles como puntos oscuros).....*Barbaria* cf. *madonnae* (Michalczyk & Kaczmarek, 2006), **Figura 15**.
- 6 Papilas cefálicas y peribucales presentes (**Figura 19B**); ramas primarias y secundarias de las garras totalmente separadas (Orden Apochela; Gén. *Milnesium*; **Figura 3C**).....7.
 - Papilas cefálicas y peribucales ausentes; ramas fusionadas en una sola diplogarra (Orden Parachela; **Figura 3D-M**).....9.
- 7 Cutícula dorsal con patrón reticulado.....*Milnesium granulatum* Ramazzotti, 1962.
 - Cutícula dorsal lisa..... 8.
- 8 Configuración de las garras [2-3]-[3-2]; puntas accesorias ausentes..... *Milnesium* cf. *reductum* Tumanov, 2006.
 - Configuración de las garras que transita desde [3-3]-[3-3] a [4-4]-[4-4]; puntas accesorias presentes..... *Milnesium* sp. nov, **Figura 19**.
- 9 Garras con forma de “Y”; las ramas son similares en forma, tamaño y dirección (Fams.

Macrobiotidae, Figura 3D ; Adorybiotidae, Figura 48C, D).....	10.
- Garras con ramas diferentes en forma, tamaño y/o dirección (Fams. Calohypsibiidae; Doryphoribiidae; Hexapodibiidae; Hypsibiidae; Isohypsibiidae; Microhypsibiidae; Figura 3E,G-M)	19.
10 Dos macroplacoides (Géns. <i>Macrobiotus</i> ; <i>Crenubiotus</i>).....	11.
- Tres macroplacoides (Géns. <i>Mesobiotus</i> ; <i>Minibiotus</i> ; Figura 4 , mp).....	13.
11 Lúnulas fuertemente crenadas en todas las patas; dos crestas transversales en la tercera banda de dientes (Gén. <i>Crenubiotus</i>).....	<i>Crenubiotus</i> cf. <i>crenulatus</i> (Richters, 1904), Figura 48.
- Lúnulas lisas o dentadas; tres crestas transversales en la tercera banda de dientes (Figura 4 , tr; Gén. <i>Macrobiotus</i>).....	12.
12 Poros mayormente redondeados y de tamaño homogéneo; segunda banda de dientes con varias hileras.....	<i>Macrobiotus</i> cf. <i>hufelandi</i> Schultze, 1834, Figura 38.
- Poros siempre elípticos de dos tamaños que se alternan en bandas dorsales; segunda banda de dientes con una única hilera.....	<i>Macrobiotus</i> aff. <i>hufelandi</i> , Figura 40.
13 Macroplacoides con “forma de barril” (Figura 4 , mp); tubo bucal ancho con una sola curvatura en vista lateral (Gén. <i>Mesobiotus</i>).....	14.
- Macroplacoides granulares; tubo bucal delgado con dos curvaturas en vista lateral (Gén. <i>Minibiotus</i> ; Figura 47E).....	17.
14 Procesos de los huevos con forma de domo; superficie del huevo reticulada.....	<i>Mesobiotus montanus</i> (Murray, 1910)
- Procesos de los huevos cónicos; superficie lisa o rugosa.....	15.
15 Corona basal en los procesos ausente, ápice filamentoso.....	<i>Mesobiotus</i> sp. nov., Figura 44.
- Corona basal en los procesos presente, ápice más robusto.....	16.
16 Corona basal formada por estrías que dan una apariencia radiada; ápice de los procesos alargado, conformado por “burbujas” y ocasionalmente bifurcado.....	<i>Mesobiotus</i> aff. <i>pseudoblocki</i> Roszkowska, Stec, Ciobanu & Kaczmarek, 2016, Figura 45.
- Corona basal formada por puntos; ápice de los procesos formado por proyecciones cortas de la pared de los mismos que no se bifurcan.....	<i>Mesobiotus coronatus</i> (de Barros, 1942), Figura 43.

- 17 Poros dorsales con forma de estrella arreglados en dos bandas longitudinales..... *Minibiotus constellatus* Michalczyk & Kaczmarek, 2003, **Figura 46.**
- Poros dorsales con forma de estrella arreglados en más de dos bandas longitudinales.....**18.**
- 18 Granulación en el dorso presente (**Figura 47C**); Poros dorsales con forma de estrella arreglados en cuatro bandas longitudinales..... *Minibiotus sp. nov.*, **Figura 47.**
- Granulación en el dorso ausente; Poros dorsales con forma de estrella arreglados en tres pares de bandas longitudinales..... *Minibiotus sp. nov.* **2.**
- 19 Garras de las patas IV degradadas..... *Parhexapodibius cf. bactrianus* Biserov, 1999, **Figura 35.**
- Garras bien desarrolladas en todas las patas..... **20.**
- 20 Tubo faríngeo presente (**Figura 5J, K**)..... **21.**
- Tubo faríngeo ausente (**Figura 4**)..... **29.**
- 21 Dos macroplacoides presentes..... **22.**
- Tres macroplacoides presentes..... **25.**
- 22 Macroplacoides alargados, el segundo más del doble del primero; séptulo ausente; el tubo faríngeo comienza desde la inserción de los soportes de los estiletes (Gén. *Platicrista*)..... *Platicrista sp.*
- Macroplacoides cortos que forman un paréntesis, el primero ligeramente más largo que el segundo; séptulo presente; el tubo faríngeo comienza posterior a la inserción de los soportes de los estiletes (Gén. *Pilatobius*; **Figura 5J**)..... **23.**
- 23 Gibosidades en el dorso ausentes..... *Pilatobius oculatus* (Murray, 1906), **Figura 31.**
- Gibosidades en el dorso presentes..... **24.**
- 24 Tubérculos tenues cubriendo homogéneamente todo el dorso; barras cuticulares presentes en todas las patas..... *Pilatobius bullatus* (Murray, 1905), **Figura 29.**
- Tubérculos más marcados, pero que van desapareciendo en dirección apical; barras cuticulares ausentes en todas las patas..... *Pilatobius sp.*, **Figura 32.**
- 25 Macroplacoides cortos y redondeados; engrosamiento en forma de gota entre los tubos bucal y faríngeo presente (Gén. *Diphascon*)..... *Diphascon pingue* (Marcus, 1936), **Figura 22.**

- Macroplacoides alargados; engrosamiento en forma de gota entre los tubos bucal y faríngeo ausente (**Figura 27D**)..... 26.
- 26** Microplacoide o séptulo presentes (Gén. *Adropion*; **Figura 25B**)..... 27.
- Microplacoide o séptulo ausentes (Gén. *Guidettion*; **Figura 26B**)..... 28.
- 27** Microplacoide y séptulo granulares presentes; barras cuticulares presentes únicamente en la cara interna de las patas I-III..... *Adropion aff. onorei* (Pilato, Binda, Napolitano & Moncada, 2002), **Figura 24**.
- Solo un microplacoide alargado presente; barras cuticulares presentes en medio de todos los pares de diplogarras..... *Adropion scoticum* (Murray, 1905), **Figura 25**.
- 28** Aparato bucofaríngeo más corto: valor de *pt* de la longitud del tubo faríngeo de 140 a 160; *pt* de la longitud del bulbo faríngeo de 145 a 155; *pt* de la hilera de macroplacoides de 73 a 81; tubo bucofaríngeo más ancho..... *Guidettion prorsirostre* (Thulin, 1928), **Figura 27**.
- Aparato bucofaríngeo más alargado: valor de *pt* de la longitud del tubo faríngeo >200; *pt* de la longitud del bulbo faríngeo en torno a 200; *pt* de la hilera de macroplacoides >100; tubo bucofaríngeo más estrecho..... *Guidettion carolae* (Binda & Pilato, 1969), **Figura 26**.
- 29** Tres macroplacoides presentes..... 30.
- Dos macroplacoides presentes..... 31.
- 30** Microplacoide presente; garras de tipo *Calohypsibius* de tamaño muy reducido; puntas accesorias ausentes..... *Microhypsibius cf. japonicus* Ito, 1991, **Figura 33**.
- Microplacoide ausente; garras de tipo *Doryphoribius*; puntas accesorias presentes..... *Grevenius sp.*, **Figura 34**.
- 31** Cutícula dorsal lisa..... 32.
- Cutícula dorsal ornamentada..... 34.
- 32** Séptulo presente claramente; macroplacoides en forma de bastón; barra cuticular con forma de virgulilla entre las garras IV..... *Hypsibius cf. exemplaris* Gąsiorek, Stec, Morek & Michalczyk, 2018, **Figura 23**.
- Séptulo ausente o muy reducido; macroplacoides en forma de barril; barras cuticulares ausentes..... 33.
- 33** Ojos presentes; pseudolúnulas bajo garras anteriores, constricción central en el primer macroplacoide ausente o muy tenue..... *Notahypsibius cf. scaber* (Maucci, 1987), **Figura 28**.
- Ojos y pseudolúnulas ausentes; constricción central en el primer macroplacoide presente y bien marcada..... *Hypsibius convergens* (Urbanowicz, 1925).

34 Gibosidades presentes en todo el dorso..... *Ursulinus sp. nov.*,
Figura 36 y Figura 37.

- Otro tipo de ornamentación..... **35**

35 Ocho crestas transversales con hileras de espinas en el dorso; papilas redondeadas con forma de perillas, más grandes y marcadas entre las hileras de espinas..... *Calohypsibius cf. ornatus* (Richters, 1900), **Figura 21.**

- Crestas o espinas completamente ausentes; papilas angulosas con forma de prisma distribuidas sin arreglo aparente*Calohypsibius sp.*

7. DISCUSIÓN

7.1. Musgos

Las briofitas a nivel mundial comprenden alrededor de 20,000 especies distribuidas en todos los continentes (Patiño y Vanderpoorten, 2018). De estas, más del 70% pertenecen a la División Bryophyta, es decir, son musgos (Glime, 2017a). México cuenta con casi 1,000 especies y variedades oficialmente registradas, sin embargo, la superficie del territorio nacional ha sido insuficientemente explorada, principalmente en el norte del país, y puede albergar un número importante de nuevos registros y especies. Otro ambiente de gran relevancia por su potencial, son las zonas alpinas que, a pesar de que cubre una superficie menor al 0.0001% del territorio nacional (Steinmann *et al.*, 2017) y que los musgos ocupan un rango altitudinal menor, aproximadamente de 3,900 a 4,500 m s.n.m. (Ero *et al.*, 2004), es en estos sitios donde hay un porcentaje mayor de especies endémicas de musgos (Delgadillo-Moya, 1987). Así mismo, el Herbario Nacional de México (MEXU) del Instituto de Biología cuenta con registros adicionales no publicados y es probable que haya otros en colecciones locales de otras entidades (Delgadillo-Moya, 2014; com. pers.).

La zona alpina del Nevado de Toluca ha sido la mejor estudiada y comprende 67 especies de musgos; el género *Bartramia* es el de mayor riqueza con seis especies. En La Malinche se conocían 32 especies y los géneros *Bryum*, *Hypnum* y *Mironia* son los más diversos, con dos especies cada uno (Delgadillo-Moya, 1987, 2015). En este trabajo se incrementó la riqueza conocida de musgos alpinos en ambos volcanes: en el Nevado de Toluca aumentó a 78 especies, siendo *Campylopus* el género con mayor riqueza (nueve especies); mientras que en La Malinche suman 51 especies y *Grimmia* es el género con la riqueza más alta, cuatro especies.

En el caso de *Aligrimmia peruviana*, encontrada a una altitud de 4,150 m s.n.m. en el Nevado de Toluca constituye un nuevo registro para México (Delgadillo-Moya, 2020). Con el hallazgo se amplió su distribución conocida, ya que solo había sido reportada en Perú y Argentina; incluso ha sido considerada rara en esas zonas (Cano y Alonso, 2017).

Se sabe que las comunidades alpinas corren mayor riesgo ante el cambio climático dado su aislamiento geográfico y a las adaptaciones únicas de sus especies (Foster 2001; La Sorte y Jetz, 2010). Otros factores de riesgo son la degradación resultado del turismo, la ganadería en alta montaña (contaminación por basura, extracciones ilegales, deforestación, quema de pastos, pastoreo, entre otros) y el desarrollo urbano (Leñero *et al.*, 2007). Por lo anterior, el Nevado de Toluca se encuentra más afectado que La Malinche, al estar más próximo a núcleos urbanos, tener un mayor impacto por ganadería y una actividad turística más recurrente con acceso para una mayor cantidad de vehículos (SEMARNAT, 2016). En múltiples estudios se ha comprobado el efecto negativo que tiene el tránsito de automóviles en los musgos, principalmente por la deposición de metales pesados (Ashenden *et al.*, 2003; Hu *et al.*, 2018; Radziemska *et al.*, 2019). Esto no solo impactaría a los musgos, sino también

a los tardígrados que los habitan, dificultando su supervivencia, modificando la dinámica de sus comunidades, reduciendo su diversidad y su abundancia (Vargha *et al.*, 2002; McCarthy y delBarco-Trillo, 2020), por lo que es urgente continuar estudiando este ecosistema, así como las interacciones entre musgos y tardígrados.

7.2. Tardígrados

La diversidad de tardígrados en las zonas alpinas mexicanas ha sido muy poco explorada. De las 72 especies reportadas en el país, solo *Minibiotus sidereus* y especies indeterminadas del género *Macrobotus* se han registrado en pastizales alpinos, en el volcán Iztaccíhuatl (Dueñas-Cedillo *et al.*, 2020). Con este trabajo se incrementa a 26 las especies de tardígrados alpinos.

Estudios similares se han llevado a cabo en otras partes del mundo. Manicardi y Bertolani (1987) exploraron ocho muestras de suelo de cinco a 10 cm de profundidad en pastizales alpinos de Los Alpes italianos (1,860 a 2,500 m s.n.m.) y obtuvieron 12 especies del orden Parachela, la mayoría con densidades bajas. Los autores resaltan que las especies en este microambiente son raras y casi nunca se encuentran en musgos de la misma área, solo en el suelo. En las zonas alpinas de La Malinche y el Nevado de Toluca, donde se estudiaron los tardígrados que estaban asociados a musgos y que fueron recolectados en roca, suelo, pastos y corteza, también fue dominante el orden Parachela, con 28 especies. Aunque se encontraron tardígrados de los órdenes Echiniscoidea y APOCHELA, la riqueza de estos fue menor con 5 y 3 especies, respectivamente.

Con los resultados obtenidos en este trabajo y la contribución de López-Sandoval (2019), La Malinche es ahora el volcán mejor estudiado en cuanto a riqueza de tardígrados en el país, abarcando un rango altitudinal desde los 2,937 hasta 4,109 m s.n.m. Así mismo, Tlaxcala se convierte en el estado con más registros de tardígrados en México (46 especies). Destaca en ambas contribuciones la identificación de las especies de musgos hospederas, un aporte que en muy pocos trabajos a nivel mundial se ha llevado a cabo. Además, se encontró que las especies de tardígrados *Adropion* aff. *onorei*, *Claxtonia* sp. nov. y *Macrobotus* cf. *hufelandi* se distribuyeron a lo largo de todo el gradiente altitudinal.

En contraste, para el Nevado de Toluca con el trabajo de Romero-Mendoza (2018) y este estudio se registran únicamente 18 especies de tardígrados, con lo cual suman 34 especies para el Estado de México. Las especies *Milnesium* sp. nov., *Pilatobius oculatus*, *Mesobotus* aff. *pseudoblocki* y *Minibiotus constellatus* se distribuyen tanto en el bosque como en la zona alpina.

Es necesario completar las descripciones de los tardígrados registrados en este trabajo utilizando al menos microscopía óptica, microscopía electrónica de barrido, morfometría, marcadores moleculares y seguimiento ontogénico, debido a que varios registros como *Adropion scoticum*, *Diphascion pingue*, *Macrobotus hufelandi*, *Pilatobius bullatus*, entre

otros, pertenecen a complejos de especies que demandan este rigor para ser resueltos (Kaczmarek *et al.*, 2016).

Orden Echiniscoidea

En la zona alpina de La Malinche la abundancia de heterotardígrados fue reducida en comparación con los eutardígrados, pues solo se hallaron tres individuos en la época seca a 4,109 m s.n.m., en un musgo recolectado sobre la corteza de un individuo aislado de *Pinus hartwegii* y otro ejemplar en un musgo que se encontraban en la base de los pastos; en ambos casos estuvieron protegidos contra la radiación solar directa, lo que puede preservar mejor la humedad, un factor importante para los tardígrados (Hofmann y Eichelberg, 1987; Collins y Bateman, 2001). En la zona alpina del Nevado de Toluca la abundancia fue superior (61 ejemplares), pero únicamente se halló una especie en la época de lluvias a 4,051 m s.n.m. en un musgo expuesto a radiación solar directa. Sin embargo, el heterotardígrado no presentó pigmentación. Esta ausencia es habitual en el género (*Hypechiniscus*), pero infrecuente en la familia Echiniscidae (Gąsiorek *et al.*, 2020).

Los heterotardígrados han sido registrados en mayor número en estos mismos volcanes por debajo de la línea de bosque (López-Sandoval, 2019; Romero-Mendoza, 2018) y por encima de los 4,000 m s.n.m. en otros países como Bolivia, Ecuador, Chile, Estados Unidos, Kenia y Tanzania (Kaczmarek *et al.*, 2015, 2016; McInnes *et al.*, 2017). Romero-Mendoza (2018) menciona que los heterotardígrados a lo largo de la Faja Volcánica Trans-Mexicana (incluyendo al Nevado de Toluca), solo estuvieron presentes en localidades húmedas, ausentándose en las localidades con menores regímenes de precipitación y con mayor temperatura y evaporación. En contraste, Guil y Sánchez-Moreno (2013) consideran que están bien adaptados a espacios abiertos y xéricos.

Beasley y Miller (2007) encontraron en musgos de China que los Heterotardígrados estuvieron mejor representados que los Eutardígrados. Los autores lo atribuyen a que los musgos eran xerófilos, dado que la localidad tiene condiciones secas (cálidas en verano y frías en invierno), escasa lluvia en verano y fuertes vientos. Beasley y Miller encontraron poca preferencia de los tardígrados por la especie de briofita, sin embargo, la mayoría de los musgos exhibieron requerimientos de humedad similares.

El orden Echiniscoidea estuvo representado en el presente estudio por cinco especies de cinco géneros pertenecientes a la familia Echiniscidae:

El género *Barbaria*, recientemente establecido (Gąsiorek *et al.*, 2019a), tiene una distribución Neotropical y en la Antártida (Kaczmarek *et al.*, 2015). La especie *Barbaria cf. madonnae* ha sido registrada en musgos sobre rocas a 4,000 m s.n.m. en Chile, aunque en la publicación original (Michalczyk y Kaczmarek, 2006b) parece haber un error, pues se señala Perú en lugar de Chile, así como en líquenes sobre pino a 2,284 m s.n.m. en Colombia (Kaczmarek *et al.*, 2015). En el presente trabajo *Barbaria* se halló en la asociación de musgos *Brachythecium occidentale* + *Leptodontium* sp., recolectada sobre suelo del estrato herbáceo

a 3,892 m s.n.m. en el volcán La Malinche, pero no ha sido registrada por debajo de los 3,600 m s.n.m. (López-Sandoval, 2019). Sin embargo, su distribución parece afín a bosques de pino y a climas templados.

Las especies del género *Claxtonia* habitan principalmente regiones holárticas frías (en especial montañas altas) y en el Antártico (Bartoš, 1935; Ramazzotti, 1945; Dastyh, 1980, 1988; McInnes, 1994, 2010). *Claxtonia* sp. nov. se recolectó en múltiples muestras de La Malinche, en musgos pertenecientes a una sola especie y en asociación con otras (**Tabla 5**) desde los 3,892 m s.n.m. hasta 4,109 m s.n.m.

El género *Hypechiniscus* está registrado en todos los continentes a excepción de África y la Antártida (Ramazzotti y Maucci, 1983; Kaczmarek *et al.*, 2014, 2015, 2016; McInnes *et al.*, 2017). Las especies *H. fengi*, *H. gladiator* y *H. papillifer* están mejor representados en la región holártica; en Norteamérica *H. gladiator* se distribuye desde el nivel del mar en Alaska hasta 1,650 m s.n.m. en Tennessee (Kaczmarek *et al.*, 2016). *H. exarmatus* está registrada en los trópicos a mayores altitudes, que van desde 2,000 m s.n.m. (Venezuela) hasta 2,500 m s.n.m. (Costa Rica), ambos en bosques templados (Kaczmarek *et al.*, 2014, 2015). *Hypechiniscus* sp. nov. fue hallada en el musgo *Racomitrium subsecundum* sobre una roca en el Nevado de Toluca a una mayor altitud (4,051 m s.n.m.), en un clima típico del holártico, pero localizado en la región neotropical.

La especie del grupo *blumi-canadensis* del género *Echiniscus* fue encontrada en la asociación de musgos *Brachythecium occidentale* + *Leptodontium* sp. sobre suelo del estrato herbáceo a 3,892 m s.n.m. en el volcán La Malinche y no hay registros en América de alguna especie del grupo en zonas alpinas. No obstante, *E. blumi* es la especie de este grupo que se ha registrado a una mayor altitud (3,963 m s.n.m.) en musgos de Colorado, E. U. A. (Kaczmarek *et al.*, 2016).

El grupo *suillus* del género *Pseudechiniscus* se distribuye hasta los 3,200 m s.n.m. en musgos sobre concreto en Costa Rica. No obstante, con el presente estudio el rango se amplía hasta los 3,982 m s.n.m. y se registra en la asociación de musgos *Brachythecium occidentale* + *Leptodontium* sp. en el volcán La Malinche. Este grupo está distribuido ampliamente en el planeta (Kaczmarek *et al.*, 2014, 2015, 2016; McInnes *et al.*, 2017), por lo que son necesarios estudios integrativos para distinguir las posibles especies crípticas de distribución más restringida.

Orden Apochela

Representado por tres especies del género *Milnesium*. Se registraron primordialmente por encima de los 4,000 m s.n.m. en la época de secas en ambos volcanes, aunque solo *Milnesium* sp. nov. fue abundante (**Tabla 4**).

Milnesium sp. nov. comparte el peculiar rasgo de presentar una configuración de espuelas [4-4]-[4-4] con *Milnesium quadrifidum* y dicha especie se distribuye únicamente en Finlandia, a menos de 650 m s.n.m. Fue encontrada en musgo (*Andreaea* sp.) y hepática (*Jungermannnia minuta*) sobre roca (Nederström, 1919). Morek *et al.* (2016a) afirman que han encontrado ejemplares de *Milnesium* con cuatro espuelas por rama secundaria provenientes de otros países, sin poder separar entidades distintas hasta que no haya una descripción más detallada de *M. quadrifidum*. En este estudio se encontró únicamente en la zona alpina en La Malinche (4,016 m s.n.m.) y en el Nevado de Toluca (4,150-4,210 m s.n.m.); su abundancia fue mayor en musgos sobre sustratos rocosos expuestos y frecuentemente presentó una pigmentación intensa, lo que sugiere una capacidad para aclimatarse y resistir radiación ultravioleta (Zawierucha *et al.*, 2015a; Suma *et al.*, 2020). No obstante, no se puede considerar exclusiva de la zona alpina, pues también se ha encontrado por debajo de la línea de bosque (Romero-Mendoza, 2018) y se requiere de sustento estadístico adicional.

Milnesium granulatum sensu lato se ha registrado en Chile, Colombia, Italia, Rumania y Estados Unidos, lo que sugiere un complejo de especies, por lo cual, Kaczmarek *et al.* (2015) solo consideran válida su presencia en la localidad tipo en musgos y líquenes sobre arbustos a 600-620 m s.n.m. en Chile. En el presente estudio se halló en un musgo del género *Leptodontium* en el Volcán La Malinche a 4,109 m s.n.m.

Milnesium reductum solo se ha reportado en Asia (Kirguistán) en muestras de musgo y líquen desde los 726 hasta casi 2,000 m s.n.m. (Tumanov, 2006; Morek *et al.*, 2020). El único ejemplar obtenido fue recolectado en el Nevado de Toluca a 4,210 m s.n.m.

Orden Parachela

Este orden fue el mejor representado en ambos volcanes, tanto por su riqueza como por su abundancia, en ambas temporadas (lluvias y secas). Dominaron en todos los puntos altitudinales a excepción del Nevado de Toluca a 4,210 m s.n.m. Se registraron 15 géneros y 28 especies (**Tabla 4**).

Adropion onorei solo ha sido registrada en Ecuador desde 1,100 y hasta 4,000 m s.n.m. Este último caso fue reportado en el musgo *Leptodontium viticulosoides*, mientras que en La Malinche se presentó una especie afín en una gran variedad de musgos desde 2,937 hasta 4,109 m s.n.m.

Adropion scoticum presenta el mayor rango altitudinal en este trabajo y en toda América (Kaczmarek *et al.*, 2014, 2015, 2016), pues se encontró en 6 de los 8 sitios de muestreo, a partir de los 3,892 hasta 4,109 m s.n.m. en La Malinche y en torno a los 4,150 m s.n.m. en el Nevado de Toluca. Al no exhibir preferencias ambientales tan estrictas, esta especie puede considerarse generalista.

Calohypsibius ornatus sensu lato se ha registrado por encima de los 4,000 m s.n.m. en musgos de Bolivia (Kaczmarek *et al.*, 2015) y recientemente en el volcán Iztaccihuatl a 4,126 m s.n.m., dentro del bosque (Dueñas-Cedillo *et al.*, 2020). En el presente trabajo se encontró en musgos rupícolas, predominantemente *Andreaea rupestris* en el Nevado de Toluca a 4,210 m s.n.m.

Crenubiotus crenulatus tiene una distribución disyunta con registros en Noruega, Polonia, Italia, Norteamérica, Costa Rica, Colombia y con este trabajo se incluye México. En Costa Rica, se reporta a 3,300 m s.n.m. en musgos rupícolas dentro de un páramo, mientras que en Colombia se recuperaron individuos a 2,200 m s.n.m. en musgo rupícolas de la Familia Calymperaceae dentro de un bosque subandino. En estos dos países su identificación se basó en individuos solamente, ya que no se hallaron huevos, por lo que podría tratarse de una especie distinta (Kaczmarek *et al.*, 2015). *C. crenulatus* tiene un rango altitudinal especialmente amplio desde 0 m s.n.m. en musgos o líquenes de Groenlandia (Kaczmarek *et al.*, 2016), hasta 4,150 m s.n.m. en musgos sobre roca y suelo en México. En cualquier caso, su distribución parece restringirse a regiones con climas fríos a templados. Sin embargo, con la reciente descripción de una especie nueva en el género (Lisi *et al.*, 2020), los autores mencionan que los registros a nivel mundial fuera de la localidad tipo deberían reevaluarse.

Diphascon pingue se ha encontrado a 4,000 m s.n.m. o más en Bolivia y Estados Unidos en muestras de musgo no identificadas (Kaczmarek *et al.*, 2015, 2016). Pertenece a un grupo de especies con distribución cosmopolita, no obstante, se sugiere que *Diphascon pingue sensu stricto* está restringido a zonas Holárticas (Kaczmarek *et al.*, 2014, 2015, 2016; McInnes *et al.*, 2017). En el presente estudio se halló tanto en la zona alpina como subalpina de La Malinche (3,892 a 4,109 m s.n.m.) con abundancias considerables lo cual podría señalarla como una especie eurioica, pues puede permanecer activa o en diapausa tanto en condiciones expuestas, típicas de la zona alpina, así como bajo la protección de la cubierta forestal. Resultaría interesante analizar si habita en las partes bajas de los musgos para evitar la radiación UV más intensa de las partes más superficiales, pues jamás se observaron especímenes pigmentados. Esta capacidad para vivir en condiciones contrastantes podría conferirle potencial como modelo en estudios astrobiológicos de organismos extremófilos y extremotolerantes.

Guidettion carolae es considerada rara y con una distribución peculiarmente disyunta, pues se ha registrado únicamente en Italia, Japón, E.U.A. (Kaczmarek *et al.*, 2016) y recientemente en musgos de Nuevo León a 2,181 m s.n.m. en el norte de México (Moreno-Talamantes *et al.*, 2019). En la Malinche se presentó en los musgos *Racomitrium subsecundum* y *Bartramia brevifolia* de 4,005 a 4,016 m s.n.m.

Guidettion prorsirostre se considera una especie holártica, por lo que los reportes en otras regiones geográficas sugieren un complejo de especies (McInnes *et al.*, 2017). En América del Norte se reporta en múltiples sustratos desde Canadá y ahora hasta México,

siendo este el registro a mayor altitud (3,892 a 4,005 m s.n.m.) dentro del continente (Kaczmarek *et al.*, 2015, 2016).

Hypsibius cf. exemplaris fue separada recientemente de *H. dujardini*, por lo que todos los registros de esta última especie fuera de Francia o Europa deberían reexaminarse (Gąsiorek *et al.*, 2018). *Hypsibius dujardini sensu lato* se ha encontrado por encima de 4,000 m s.n.m. en Bolivia (musgos) y en Ecuador (suelo) en América (Kaczmarek *et al.*, 2015), así como en Camerún (musgo) y Tanzania (sedimento de un arroyo) en África (McInnes *et al.*, 2017). La especie del presente estudio se halló únicamente en La Malinche bajo la cubierta forestal (3,892 m s.n.m.) y requerirá una descripción integrativa, pues es probable que sea una entidad distinta.

Notahypsibius scaber se ha registrado únicamente en Estados Unidos, a 2,000 m s.n.m. en musgo sobre corteza (Maucci, 1987). En este trabajo se registró a 4,131 m s.n.m. en varias especies de musgo del Nevado de Toluca.

La presencia de *Macrobotus hufelandi sensu lato* a una altitud de 4,000 m s.n.m. o mayor, se ha registrado en Estados Unidos, Kenia, Camerún, Bolivia, Chile y México (Kaczmarek *et al.*, 2014, 2015, 2016; McInnes *et al.*, 2017); todos los ejemplares se obtuvieron en muestras de musgo sin identificar, con excepción de Kenia donde provienen de sedimentos de un estanque. En México sólo se ha registrado en un líquen cortícola (Beasley, 1972).

Mesobotus montanus tiene una distribución cosmopolita, por lo que los registros en el continente americano deben reevaluarse. Se ha encontrado en muestras de suelo a 800 m s.n.m. en Argentina y hasta 1,771 m s.n.m. en Canadá. El presente registro en el musgo *Racomitrium subsecundum* sobre roca a 4,150 m s.n.m. en el Nevado de Toluca es el de mayor altitud conocido. Sin embargo, las condiciones climáticas de esta altitud en México pueden tener análogos de menor altitud en otras latitudes.

Mesobotus pseudoblocki únicamente ha sido registrado en un musgo sobre corteza a 1,000 m s.n.m. aproximadamente en Argentina (Roszkowska *et al.*, 2016); en el presente estudio se registró a 4,001 m s.n.m. en el musgo *Grimmia trichophylla* del Nevado de Toluca, a una latitud y altitud muy distintas de la localidad tipo.

Microhypsibius japonicus es un nuevo registro para el continente americano. Otras especies del género se han encontrado únicamente en Norteamérica, pero nunca sobrepasando los 1,700 m s.n.m. (Kaczmarek *et al.*, 2016), por lo que el ejemplar encontrado en el musgo *Andreaea rupestris* sobre roca a 4,150 m s.n.m. en el Nevado de Toluca es el de mayor altitud conocida en América.

El registro de *Minibiotus constellatus* en el Nevado de Toluca a 4,150 m s.n.m. amplía su distribución en América, pues hasta ahora era endémica de Perú, en donde se encontró en

musgos rupícolas a 4,000 m s.n.m. (Michalczyk y Kaczmarek, 2003). Cabe destacar que todos sus registros hasta la fecha se han dado en musgos rupícolas.

La especie *Parhexapodibius* cf. *bactrianus* tiene adaptaciones (reducción de las garras) para el movimiento entre los intersticios edáficos (Gąsiorek *et al.*, 2019b). Por ello, es posible que su presencia se deba al suelo que acompañaba al musgo (*Ceratodon purpureus*). En otras muestras provenientes de La Malinche no se hallaron tardígrados de esta especie, por lo que se podría considerar a este como el primer registro de un tardígrado edáfico en el país y de esta especie en el Continente Americano.

El género *Pilatobius* está representado en México únicamente por la especie *P. nodulosus* registrada a 4,000 m s.n.m. en el volcán Popocatepetl (Beasley, 1972), en musgos de Nuevo León a 1,684 y 2,006 m s.n.m. (Moreno-Talamantes *et al.*, 2019) y en musgos del Volcán Iztaccíhuatl a 3,498, 3,700 y 4,007 m s.n.m. (Dueñas-Cedillo *et al.*, 2020). Dado que *P. nodulosus* guarda una estrecha similitud con *P. oculatus*, sería adecuado evaluar a las poblaciones mexicanas mediante análisis taxonómicos integrativos (ultraestructura, seguimiento ontogénico y análisis molecular) e incluso filogeográficos.

Pilatobius bullatus sensu lato está registrada desde los 100 m s.n.m. en el musgo *Pleurozium schreberi* en un sitio húmedo y sombreado de Canadá, hasta 1,200 m s.n.m. en musgos parcialmente expuestos sobre corteza y roca en Chile; por ello requiere reexaminación como un posible complejo (Kaczmarek *et al.*, 2015, 2016). Su presencia en La Malinche a 4,005 m s.n.m. es el registro a mayor altitud de esta especie en América.

Las especies *Mesobiotus occultatus* y *M. skorackii*, recientemente descritas y señaladas como estrechamente cercanas a *Mesobiotus harmsworthi* (Kaczmarek *et al.*, 2018) que ya ha sido registrada en el país (11. ANEXO), sugieren que es necesario hacer una revisión de los ejemplares de *M. harmsworthi* reportados en México, pues se puede tratar de un taxón distinto.

7.3. Asociaciones

Tanto en el Nevado de Toluca como en La Malinche no se encontraron asociaciones especie-específicas entre musgos y tardígrados; algunas de las muestras de musgo examinadas son asociaciones que incluyen dos o más especies, lo cual dificulta enormemente el reconocer la especie con la cual pudiera asociarse un tardígrado. Las muestras monoespecíficas albergaron frecuentemente más de una especie de tardígrado y en la mayoría de los casos estos tardígrados también se hallaron en distintas especies de musgos. Esto también fue observado por López-Sandoval (2019) bajo la línea de bosque en La Malinche.

Pilatobius bullatus se ha recolectado también en un líquen y *P. oculatus* en un musgo del género *Leptodontium* en el Nevado de Toluca (Romero-Mendoza, 2018). Por otro lado, *Platicrista* que fue recolectado en el musgo *Hypnum cupressiforme*, también fue encontrado

a una menor altitud en los musgos *Campylopus* cf. *fragilis*, *Hypnum amabile* y *Leptodontium flexifolium* en La Malinche (López-Sandoval, 2019).

Lo anterior parece indicar que la especie de briofita no es determinante para la mayoría de los tardígrados. El estudio de Hofmann y Eichelberg (1987) apoya esto, pues encontraron una correlación entre las especies de tardígrados y el grado de humedad en los musgos, pero no una especificidad taxonómica.

Con respecto a la mayor riqueza y abundancia de tardígrados en la época de secas en La Malinche, esta dependió de las muestras recolectadas a 3,892 m s.n.m. bajo la línea de bosque, donde la cubierta arbórea ofrecía una mayor protección contra la desecación parcial o total. En tanto que en la zona alpina (>4,000 m s.n.m.), *Racomitrium subsecundum* (TARDIS-281) e *Hypnum revolutum* (TARDIS-282) fueron las muestras que presentaron mayor número de especies de tardígrados. En cambio, en el Nevado de Toluca la abundancia de la época de lluvias (4,150 m s.n.m.) se debió principalmente a la muestra de *Racomitrium subsecundum* (TARDIS-224), que presentó la mayor riqueza y abundancia. Por lo cual, el que una temporada o altitud fuera más abundante y diversa en el presente estudio podría estar influenciado por las muestras de musgo más representativas.

Horning *et al.* (1978) examinaron los tardígrados asociados con 21 especies de musgos en Nueva Zelanda y encontraron diferencias marcadas en la riqueza que van desde solamente una especie de tardígrado en *Syntrichia rubra* hasta 17 en *Hypnum cupressiforme*. Esta última especie también presentó una abundancia (hasta 35 individuos por muestra) y riqueza (hasta cuatro especies) considerables en comparación con la mayoría de musgos del presente estudio. Sin embargo, Degma *et al.* (2005) encontraron que la distribución de las especies de tardígrados en *H. cupressiforme* en Eslovaquia era aleatoria.

Al parecer, un cambio potencial en la composición o la dominancia de algunas especies de musgos en el Nevado de Toluca fue el factor por el cual se obtuvo una menor riqueza de tardígrados ya que musgos del género *Campylopus* estuvieron ampliamente distribuidos en los sitios de muestreo, mientras que el género *Hypnum* no se encontró. *Hypnum* es conocido por albergar tardígrados de forma diversa y abundante (Horning *et al.*, 1978; Glime, 2017b). A diferencia de *Campylopus* que frecuentemente tiene poca o no muestra presencia de tardígrados, careciendo en algunos casos de cualquier clase de microfauna asociada. Al aumentar la predominancia de *Campylopus*, disminuye la presencia de los tardígrados ya que al parecer el microambiente que ofrece no es el óptimo para su desarrollo. Por lo tanto, su incremento de cubierta en las zonas alpinas podría traducirse en una pérdida de hábitat potencial para los tardígrados y otros microinvertebrados. Por ello, valdría la pena evaluar a profundidad estos musgos en el futuro.

Sayre y Brunson (1971) compararon la fauna de tardígrados en musgos de 26 eventos de recolecta en Norteamérica, provenientes de hábitats y sustratos variados. Encontraron que los musgos de baja estatura de las familias Thuidiaceae e Hypnaceae tuvieron la frecuencia

más alta de tardígrados. Esto coincide con lo reportado en el volcán La Malinche, ya que las especies de musgos de dichas familias, solas o en asociación, albergaron una importante riqueza específica de tardígrados, tanto por debajo (López-Sandoval, 2019) como por encima de la línea de bosque.

Kathman y Cross (1991) descubrieron que los tardígrados de la Isla de Vancouver fueron más comunes en musgos de formas entramadas que de forma cespitosa, sugiriendo que las gruesas carpetas que formaban las tramas son hábitats más favorables que los céspedes finamente agrupados. Jönsson (2003) en los bosques de Suecia, encontró que los musgos entramados tuvieron más tardígrados. Ya que los hábitos de crecimiento aplanados y los brotes verticales de naturaleza extendida proveen pocos espacios de protección contra la desecación, los tardígrados podrían preferir hábitats más voluminosos y cerrados en espacios expuestos como las zonas alpinas.

Lo anterior coincide con lo encontrado en el presente estudio, ya que la mayor parte de los musgos que presentaron la mayor riqueza y abundancia de tardígrados presenta una arquitectura entramada, con múltiples clases modulares, patrones de ramificación regulares y modos de repetición modular que mantenían proximidad física (Coudert *et al.*, 2017), conformando más espacios capilares para retener humedad. Estos rasgos se han reconocido como indispensables durante la evolución de las plantas para tener una mejor eficiencia hídrica y minimizar la pérdida de agua (Niklas, 2004).

En casos como *Leptodontium* spp. y *Andreaea rupestris*, si bien las clases modales o la forma de crecimiento no son tan complejas o cerradas, la presencia de estructuras morfológicas conectadas con el transporte ectohídrico del agua, tales como papilas (Huttunen *et al.*, 2018), podrían ser un factor adicional para crear condiciones propicias para los tardígrados.

La eficiencia hídrica se puede traducir en patrones contrastantes de diversidad de tardígrados. Por ejemplo, Collins y Bateman (2001), reportan que en Newfoundland, Canadá, la tasa de desecación de los musgos afectó la distribución de tardígrados, lo que también sugiere que las especies y formas de vida de las briofitas que se deshidratan rápidamente tendrían pocos individuos y menos especies de tardígrados, en comparación con aquellos que retienen el agua por más tiempo. Sin embargo, en regímenes climáticos diferentes, esta tasa puede variar, por lo que se requieren aún más datos acerca de la correlación entre la densidad de tardígrados y la humedad al interior de distintas formas de vida de briofitas para tratar de explicar por qué algunas parecen ser preferidas en ciertas localidades y en otras no (Glime, 2017b).

Los musgos de arquitectura compleja podrían ofrecer refugio a los tardígrados no solo de la desecación, sino también de la radiación solar directa. Esto puede explicar por qué en *Brachythecium occidentale*, *Racomitrium subsecundum*, *Leptodontium pungens*, *Hypnum*

revolutum, *Andreaea rupestris* y *Grimmia* spp. la abundancia de tardígrados fue mayor que en el resto de las muestras.

Además, el nivel de exposición a radiación solar (principalmente ultravioleta) a la que estén sometidos los musgos podría verse reflejado en una mayor pigmentación en ciertas especies de tardígrados, mientras que aquellas que estén más protegidas pueden ser transparentes o blanquecinas. Sin embargo, se requieren otros estudios en ambientes expuestos para evaluar la adaptabilidad de dicha pigmentación, ya que también se ha reportado la presencia de tardígrados y rotíferos sin pigmentación en ambientes extremos, como agujeros de crioconita (Zawierucha *et al.*, 2015a).

En los tardígrados limnoterrestres la coloración se origina principalmente en tres partes diferentes del cuerpo: el intestino; células y gránulos de la cavidad corporal; epidermis y cutícula (Ramazzotti y Maucci, 1983). En el presente estudio se hallaron ejemplos de los tres tipos:

En el Nevado de Toluca, ejemplares de *Crenubiotus crenulatus*, *Macrobiotus* aff. *hufelandi* y *Minibiotus constellatus* encontrados en musgos expuestos sobre rocas (*Andreaea rupestris*, *Hymenolomopsis tolucensis* y *Grimmia* spp., principalmente) presentaron una mancha o gotitas naranjas dentro del intestino, que en todos los casos se apreciaban estáticas entre las patas II y III. Solo un par de individuos de *Mesobiotus* fueron encontrados con una mancha pálida verde limón igualmente estática.

Tardígrados de los géneros *Adropion* y *Pilatobius* presentaron la cavidad corporal de color marrón claro a oscuro (algunas veces después de ser fijados con etanol), pero no de un color vivo y brillante (gotitas lipídicas), sino uniformemente opaco. Esto difiere de otras especies, por ejemplo, de la familia Ramazzottidae, registradas con coloración marrón oscura en glaciares, pues en dichos casos la coloración se expresa en la epidermis (Zawierucha *et al.*, 2018).

En Heterotardígrados, la coloración normalmente luce distinta, pues proviene de pequeños cuerpos lipídicos dispersos dentro del líquido de la cavidad corporal, de forma esférica y que contienen carotenoides (Massonneau y May, 1950). Bonifacio *et al.* (2012) comprobaron que estos carotenoides (más probablemente β -caroteno) son acumulados por los adultos de *Echiniscus blumi* en la cavidad corporal y los puntos oculares más que en el tracto digestivo, sirviendo como fotoprotectores y antioxidantes; además identificaron al musgo *Grimmia orbicularis* como su fuente de carotenoides mediante ingesta.

La fuerte pigmentación naranja de los ejemplares de *Milnesium* spp. se localizaba en la epidermis de los mismos, pero no en la cutícula; se observaron múltiples exuvias sin coloración, mientras que la yema de los huevos dentro de ellas ostentaba un color naranja. Las muestras de musgo frecuentemente albergaron rotíferos y nemátodos con pigmentación naranja interna, por lo que la coloración de los tardígrados depredadores de este género podría provenir en parte de la ingesta de estos. Se puede sugerir, por tanto, que los tardígrados

pigmentados que se encontraron en este estudio deban dicha coloración directa o indirectamente a los musgos que habitan.

8. CONCLUSIONES

Se reconocieron en las zonas alpinas del Nevado de Toluca y La Malinche 36 especies de tardígrados pertenecientes a 21 géneros y 10 familias, así como 42 especies y dos variedades de musgos, incluyendo un nuevo registro para México.

La Malinche tuvo mayor riqueza con 11 especies de tardígrados durante la temporada de lluvias y 18 durante la época de secas. En el Nevado de Toluca la riqueza alcanzó 11 y cuatro especies en las respectivas temporadas.

Las especies *Adropion scoticum*, *Adropion* aff. *onorei*, *Calohypsibius* cf. *ornatus*, *Crenubiotus* cf. *crenulatus*, *Milnesium* sp. nov. y *Pilatobius oculatus* se presentaron en ambos volcanes.

Se hallaron 20 nuevos registros de tardígrados para México: *Adropion* aff. *onorei*, *Barbaria* cf. *madonnae*, *Calohypsibius* sp., *Crenubiotus* cf. *crenulatus*, *Echiniscus* grupo *blumi-canadensis*, *Guidettion prorsirostre*, *Grevenius* sp., *Hypsibius* cf. *exemplaris*, *Mesobiotus* aff. *pseudoblocki*, *M. montanus*, *Microhypsibius japonicus*, *Milnesium granulatum*, *M.* cf. *reductum*, *Minibiotus constellatus*, *Notahypsibius* cf. *scaber*, *Parhexapodibius* cf. *bactrianus*, *Pilatobius bullatus*, *P. oculatus*, *P.* sp. y *Platicrista* sp.

Se encontraron siete especies nuevas para la ciencia de los géneros *Claxtonia*, *Hypechiniscus*, *Mesobiotus*, *Milnesium*, *Minibiotus* (dos especies) y *Ursulinius*.

La Malinche es el sitio mejor estudiado en cuanto tardígrados, abarcando un rango altitudinal que va desde 2,937 hasta los 4,109 m s.n.m. y Tlaxcala es el estado con mayor número de registros hasta el momento.

No se encontraron asociaciones especie-específicas entre tardígrados y musgos en los volcanes Nevado de Toluca y La Malinche. La mayoría de las muestras albergaron menos de 10 tardígrados.

Los hábitats con mayor riqueza y abundancia de tardígrados fueron los géneros *Racomitrium*, *Andreaea* y *Grimmia* dentro de la zona alpina del Nevado de Toluca, mientras que *Brachythecium*, *Hypnum* y *Racomitrium* lo fueron en las zonas alpina y subalpina de La Malinche.

Los musgos con mayor abundancia y riqueza de tardígrados tienen una arquitectura entramada y compleja, lo que favorece la retención de humedad en espacios capilares, la protección contra radiación solar directa y la desecación gradual. Por otro lado, también presentan una costa delgada o reducida y hojas mayormente uniestratificadas, rasgos que podrían repercutir en la alimentación de los tardígrados.

En futuros estudios se requerirá establecer una metodología más estructurada, muestrear e identificar una mayor variedad de microambientes y procurar realizar descripciones integrativas de las especies encontradas.

Es importante continuar los estudios científicos en zonas alpinas para lograr un mejor conocimiento y conservación de la aún escasamente explorada biota de estas áreas bajo creciente amenaza.

9. PERSPECTIVAS A FUTURO

Aunque los estudios a la fecha han mostrado poca relación específica entre musgos y tardígrados, Glime (2017b) opina que las briofitas son las que definen las condiciones para los tardígrados y que la falta de preferencia especie-específica en muchos estudios puede deberse a que los métodos utilizados para su estudio son inadecuados para detectar diferencias sutiles.

En este sentido, si bien los objetivos de la investigación se cumplieron, el estudio fue primordialmente exploratorio, por lo que en futuras investigaciones se requerirá de una metodología más estructurada y rigurosa para confirmar los aparentes patrones encontrados. Muestras adecuadas permitirán recabar datos más precisos y de gran utilidad para investigaciones en áreas como ecología, biogeografía, conservación, entre otras. Además, es importante acercar a nuestro país a los estándares internacionales en el área de sistemática por medio de descripciones integrativas de las especies mexicanas, es decir, descripciones que incluyan morfología, morfometría, desarrollo ontogénico, secuencias de ADN y análisis filogenético.

Indudablemente la investigación en México también debe diversificarse, pues aún se exploran fundamentalmente musgos, desatendiendo una amplia variedad de hábitats en los que también se ha reportado la presencia de tardígrados. Beasley (1990), por ejemplo, encontró que en muestras de licopodios el 75% albergaron tardígrados, los musgos el 46%, los líquenes el 43% y las hepáticas el 0% en el condado de Gunnison, Colorado.

Horning *et al.* (1978) indican que en varias especies de los géneros de hepáticas *Lophocolea*, *Metzgeria*, *Plagiochilla* y *Porella* en Nueva Zelanda, la especie *Porella elegantula* presenta la mayor riqueza de tardígrados con 16 especies. Glime (2017b) explica que los pliegues y los anfigastos en plantas de este género forman pequeñas áreas capilares donde el agua se retiene, pudiendo ser este el factor del mayor número de especies. También se han encontrado tardígrados en hepáticas de Estados Unidos (Christenberry, 1979; Hinton y Meyer, 2009) y Costa Rica (Michalczyk y Kaczmarek, 2006a).

Se puede explorar la zonación vertical de los tardígrados sobre árboles, tal como lo abordan Bartels y Nelson (2006) en el Parque Nacional Great Smoky Mountains, donde el número de especies en las epífitas a la altura del pecho es mayor que en la base del árbol.

Es de vital importancia recabar estos datos y ejemplares de cuantos microambientes sea posible en acervos nacionales (así como publicar la información de los ya existentes), pues antes de 2015 ningún mexicano había publicado nuevos registros de tardígrados. Por ende, todas las especies reportadas antes de ese año se encuentran en colecciones extranjeras o inclusive se desconoce su paradero.

Quizá el mayor riesgo al que se enfrenta la diversidad de musgos y tardígrados en las zonas alpinas es la contaminación y fragmentación del ambiente. En La Malinche la pérdida de

uso de suelo, reflejada en un 53.7% del área de influencia del volcán dedicada a uso agrícola, puede impactar negativamente un área mucho más reducida y vulnerable como el pastizal alpino (1.66% del área) debido a sus emisiones, desechos y a la introducción de animales y plantas domesticadas a la zona (SEMARNAT, 2014). Es fundamental, por tanto, que los estudios científicos en dichas áreas continúen e incluso redoblen esfuerzos para conocerlas y conservarlas adecuadamente.

10. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Anguas-Escalante, A., de Jesús-Navarrete, A., DeMilio, E., Pérez-Pech, W. A. y Hansen, J. G. 2020. A new species of Tardigrada from a Caribbean reef lagoon, *Florarctus yucatanensis* sp. nov. (Halechiniscidae: Florarctinae). Cahiers de Biologie Marine, 61: 377-385.
- Arakawa, K. 2020. Simultaneous metabarcoding of eukaryotes and prokaryotes to elucidate the community structures within tardigrade microhabitats. Diversity, 12: 110.
- Arce, J. L., Macías, J. L. y Vázquez-Selem, L. 2003. The 10.5 ka Plinian eruption of Nevado de Toluca volcano, Mexico: Stratigraphy and hazard implications. Geological Society of America Bulletin, 115: 230-248.
- Arriaga, L., Espinoza, J. M., Aguilar, C., Martínez, E., Gómez, L. y Loa, E. (Coordinadores). 2000. Regiones terrestres prioritarias de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México. 611 pp.
- Ashenden, T. W., Ashmore, M., Bell, J. N. B., Bignal, K., Binnie, J., Cape, J. N., Caporn, S. J. M., Carrol, J., Davison, A., Hadfield, P., Honour, S., Lawton, K., Moore, S., Power, S. y Shields, C. 2003. Impacts of vehicle emissions on vegetation. WIT Transactions on The Built Environment, 64.
- Bartels, P. J. y Nelson, D. R. 2006. A large-scale, multihabitat inventory of the phylum Tardigrada in the Great Smoky Mountains National Park, USA: A preliminary report. Hydrobiologia, 558: 111-118.
- Bartoš, E. 1935. Neue Echiniscus-Arten der nördlichen Slowakei. Zoologischer Anzeiger, 111: 139-143.
- Bartoš, E. 1940. Über die Variation der Art *Hypsibius ornatus* Richt. (Tardigrada). Zoologische Jahrbücher abteilung für Systematik Ökologie und Geographie der Tiere, 73: 369-384.
- Beaman, J. H. 1962. The timberlines of Iztaccihuatl and Popocatepetl, Mexico. Ecology, 43: 377-385.
- Beasley, C. W. 1990. Tardigrada from Gunnison Co., Colorado, with the description of a new species of *Diphascos*. The Southwestern Naturalist, 35: 302-304.
- Beasley, C. W. 1995. The Phylum Tardigrada. Abilene, TX. 1014 pp. Translation of: Ramazzotti, G. y W. Maucci 1983. Il Phylum Tardigrada. Memorie dell'Istituto Italiano di Idrobiologia, 41:1-1012.

- Beasley, C. W. y Miller, W. R. 2007. Tardigrada of Xinjiang Uygur Autonomous Region, China. Proceedings of the Tenth International Symposium on Tardigrada. *Journal of Limnology*, 66: 49-55.
- Beasley, C. W., Kaczmarek, Ł. y Michalczyk, Ł. 2008. *Doryphoribius mexicanus*, a new species of Tardigrada (Eutardigrada, Hypsibiidae) from Mexico (North America). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 121: 34-40.
- Bertolani, R. y Rebecchi, L. 1993. A revision of the *Macrobiotus hufelandi* group (Tardigrada, Macrobiotidae), with some observations on the taxonomic characters of eutardigrades. *Zoologica Scripta*, 22: 127-152.
- Bertolani, R., Guidetti, R., Marchioro, T., Altiero, T., Rebecchi, L. y Cesari, M. 2014. Phylogeny of Eutardigrada: New molecular data and their morphological support lead to the identification of new evolutionary lineages. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 76: 110-126.
- Bonifacio, A., Guidetti, R., Altiero, T., Sergio, V. y Rebecchi, L. 2012. Nature, Source and Function of Pigments in Tardigrades: In Vivo Raman Imaging of Carotenoids in *Echiniscus blumi*. *PLoS ONE*, 7: e50162.
- Borner, J., Rehm, P., Schill, R. O., Ebersberger, I. y Burmester, T. 2014. A transcriptome approach to ecdysozoan phylogeny. *Molecular phylogenetics and evolution*, 80: 79-87.
- Calzada, J. M. y Carrillo-Chávez, J. A. 2007. Mapas geoquímicos de metales pesados de suelos del Estado de Tlaxcala, México. Tesis de Maestría en Ciencias de la Tierra. Centro de Geociencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Querétaro, México. 129 pp.
- Campbell, L. I., Rota-Stabelli, O., Edgecombe, G. D., Marchioro, T., Longhorn, S. J., Telford, M. J., Philippe, H., Rebecchi, L., Peterson, J. K. y Pisani, D. 2011. MicroRNAs and phylogenomics resolve the relationships of Tardigrada and suggest that velvet worms are the sister group of Arthropoda. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108: 15920-15924.
- Cano, M. J. y Alonso, M. 2017. Three new mosses records from the Andes of northwestern Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 52: 261-263.
- Castro-Govea, R. y Siebe, C. 2007. Late Pleistocene–Holocene stratigraphy and radiocarbon dating of La Malinche volcano, central Mexico. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 162: 20-42.
- Cesari, M., Montanari, M., Kristensen, R. M., Bertolani, R., Guidetti, R. y Rebecchi, L. 2020. An integrated study of the biodiversity within the *Pseudechiniscus suillus-facettalis* group (Heterotardigrada: Echiniscidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 188: 717-732.

- Coleman, D. C. 1996. Energetics of Detritivory and Microbivory in Soil in Theory and Practice. Pp. 39-50. *En*: Polis, G. A. y Winemiller, K. O. (eds). Food Webs: integration of patterns and dynamics. Springer, Boston, MA
- Colín, S. A. y Nuncio, Q. A. K. 2006. El abatimiento del manto freático en el municipio de San Mateo Atenco en el periodo 1970–2000. Tesis de Licenciatura, Facultad de Geografía. Universidad Autónoma del Estado de México. 120 pp.
- Collins, M. y Bateman, L. 2001. The ecological distribution of tardigrades in Newfoundland. *Zoologischer Anzeiger*, 240: 291-297
- Coudert, Y., Bell, N. E., Edelin, C. y Harrison, C. J. 2017. Multiple innovations underpinned branching form diversification in mosses. *New Phytologist*, 215: 840-850.
- Christenberry, D. 1979. On the distribution of *Echiniscus kofordia* and *E. cavagnaroi* (Tardigrada). *Transactions of the American Microscopical Society*, 98: 469-471.
- D'Antonio, M., Capra, L., Sarocchi, D. y Bellotti, F. 2008. Reconstrucción del evento eruptivo asociado al emplazamiento del flujo piroclástico El Refugio hace 13 ka, volcán Nevado de Toluca (México). *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 25: 115-134.
- Dastyh, H. 1980. Niesporczaki (Tardigrada) Tatrzańskiego Parku Narodowego. *Monografie Fauny Polski*, 9: 1-232
- Dastyh, H. 1987. Altitudinal distribution of Tardigrada in Poland. Pp. 169-176. *En*: R. Bertolani (ed.) *Biology of tardigrades. Selected Symposia and Monographs U. Z. I. Vol. 1.* Modena: Mucchi Editore.
- Dastyh, H. 1988. The Tardigrada of Poland. *Monografie Fauny Polski*, 16: 1-255
- Degma, P., Simurka, M. y Gulanova, S. 2005. Community structure and ecological macrodistribution of moss-dwelling water bears (Tardigrada) in Central European oak-hornbeam forests (SW Slovakia). *Ekologia (Bratislava)*, 24: 59-75
- Degma, P., Bertolani, R. y Guidetti, R. Actual checklist of Tardigrada species. DOI: 10.25431/11380_1178608. Accessed 09-19-2020.
- Degma, P. y Guidetti, R. 2007. Notes to the current checklist of Tardigrada. *Zootaxa*, 1579: 41-53.
- Delgadillo-Moya, C. 1987. Moss distribution and the phytogeographical significance of the Neovolcanic Belt of Mexico. *Journal of Biogeography*, 14: 69-78.
- Delgadillo-Moya, C. 2014. Biodiversidad de Bryophyta (musgos) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85: S100-S105.

- Delgadillo-Moya, C. 2015. *Grimmia* (Grimmiaceae, Bryophyta) in the Neotropics. Universidad Nacional Autónoma de México. (e-book únicamente: www.ibiologia.unam.mx/barra/publicaciones/Grimmia-web3-fin.pdf).
- Delgadillo-Moya, C. 2020. Two disjunct moss species new to Mexico. *Cryptogamie, Bryologie*, 41: 83-87.
- Delgadillo-Moya, C. y Cárdenas S., A. 1990. Manual de briofitas. 2a ed., Cuadernos 8, Instituto de Biología, UNAM. México D. F. 135 pp.
- Díaz-Roldán, A. V. 2013. Diagnósis de la vegetación y Flora del Parque Nacional Nevado de Toluca (Estado de México, México) y propuesta para su gestoría. Tesis de Licenciatura, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, Los Reyes, Iztacala, 71 pp.
- Dimas-Flores, N., Alcocer, J. y Ciro-Pérez, J. 2008. The structure of the zooplankton assemblages from two neighboring tropical high mountain lakes. *Journal of Freshwater Ecology*, 23: 21-31
- Dueñas-Cedillo, A., Martínez-Méndez, E., García-Román, J., Armendáriz-Toledano, F. y Ruiz, E. A. 2020. Tardigrades from Iztaccíhuatl Volcano (Trans-Mexican Volcanic Belt), with the Description of *Minibiotus citlalium* sp. nov. (Eutardigrada: Macrobiotidae). *Diversity*, 12: 271.
- Ero, L. A. L., Azcárate, D., Giménez, J., Cleef, A. M. y González-Trápaga, A. 2004. Las comunidades vegetales del zacatonal alpino de los volcanes Popocatepetl y Nevado de Toluca, Región Central de México. *Phytocoenologia*, 34: 91-132.
- Fernández, J. A. y López-Domínguez, J. C. 2005. Biodiversidad del Parque Nacional Malinche: Tlaxcala, México. Gobierno del Estado de Tlaxcala. 234 pp.
- Fontoura, P. y Pilato, G. 2007. *Diphascon* (*Diphascon*) *faialense* sp. nov. a new species of tardigrada (Eutardigrada, Hypsibiidae) from Azores and a key to the species of the *D. pingue* group. *Zootaxa*, 1589: 47-55.
- Fontoura, P. y Morais, P. 2011. Assessment of traditional and geometric morphometrics for discriminating cryptic species of the *Pseudechiniscus suillus* complex (Tardigrada, Echiniscidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 49: 26-33.
- Foster, P. 2001. The potential negative impacts of global climate change on tropical montane cloud forests. *Earth Science Reviews*, 55:73-106.
- Fransén, S. 1995. A taxonomic revision of Neotropical *Bartramia* section *Vaginella* C. Mull. *Lindbergia*, 20: 147-179.

- García, E. 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. 5ª ed., Serie Libros, 6: 1-90.
- García-Palomo A, Macías, J. L., Arce, J. L., Capra, L., Garduño, V. H. y Espíndola, J. M. 2002. Geology of Nevado de Toluca volcano and surrounding areas central México. Geological Society of America Map and Chart Series, MCH089: 26 p.
- Gąsiorek, P., Stec, D., Morek, W. y Michalczyk, Ł. 2018a. An integrative redescription of *Hypsibius dujardini* (Doyère, 1840), the nominal taxon for Hypsibioidea (Tardigrada: Eutardigrada). *Zootaxa*, 4415: 45-75.
- Gąsiorek, P., Suzuki, A. C., Kristensen, R. M., Lachowska-Cierlik, D., & Michalczyk, Ł. 2018b. Untangling the Echiniscus Gordian knot: *Stellariscus* gen. nov. (Heterotardigrada: Echiniscidae) from Far East Asia. *Invertebrate Systematics*, 32: 1234-1247.
- Gąsiorek, P., Morek, W., Stec, D. y Michalczyk, Ł. 2019a. Untangling the Echiniscus Gordian knot: paraphyly of the “*arctomys* group” (Heterotardigrada: Echiniscidae). *Cladistics*, 0: 1-21.
- Gąsiorek, P., Stec, D., Morek, W. y Michalczyk, Ł. 2019b. Deceptive conservatism of claws: distinct phyletic lineages concealed within Isohypsibioidea (Eutardigrada) revealed by molecular and morphological evidence. *Contributions to Zoology*, 88: 78-132.
- Gąsiorek, P., Morek, W., Stec, D., Blagden, B. y Michalczyk, Ł. 2019c. Revisiting Calohypsibiidae and Microhypsibiidae: *Fractonotus* Pilato, 1998 and its phylogenetic position within Isohypsibiidae (Eutardigrada: Parachela). *Zoosystema*, 41, 71-89.
- Gąsiorek, P., Oczkowski, A., Blagden, B., Kristensen, R. M., Bartels, P. J., Nelson, D. R., Suzuki, A. C. y Michalczyk, Ł. 2020. New Asian and Nearctic *Hypechiniscus* species (Heterotardigrada: Echiniscidae) signalize a pseudocryptic horn of plenty. *Zoological Journal of the Linnean Society*, XX: 1-59.
- Giribet, G., y Edgecombe, G. D. 2017. Current understanding of Ecdysozoa and its internal phylogenetic relationships. *Integrative and Comparative Biology* 57: 455-466
- Glime, J. M. 2017a. Introduction. Chapt. 1. *En*: Glime, J. M. Bryophyte Ecology. Volume 1. Physiological Ecology. Ebook sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. Last updated 25 March 2017 and available at <<http://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology/>>.
- Glime, J. M. 2017b. Tardigrades: Species Relationships. Chapt. 5-4. *En*: Glime, J. M. Bryophyte Ecology. Volume 2. Bryological Interaction. Ebook sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. Last updated 18 July 2020 and available at <<http://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology2/>>.

- Greven, H. y Greven, W. 1987. Observations on the permeability of tardigrade cuticle using lead as an ionic tracer. *En: R. Bertolani (ed.), Biology of the Tardigrades, Selected Symposia and Monographs. U.Z.I., 1: 35-43.*
- Grobys, D., Roszkowska, M., Gawlak, M., Kmita, H., Kepel, A., Kepel, M., Parnikoza, I., Bartylak, T. y Kaczmarek, Ł. 2020. High diversity in the *Pseudechiniscus suillus*–*facettalis* complex (Heterotardigrada: Echiniscidae) with remarks on the morphology of the genus *Pseudechiniscus*. *Zoological Journal of the Linnean Society, 188: 733-752.*
- Grothman, G. T., Johansson, C., Chilton, G., Kagoshima, H., Tsujimoto, M., y Suzuki, A. C. 2017. Gilbert Rahm and the status of Mesotardigrada Rahm, 1937. *Zoological science, 34: 5-10.*
- Guidetti, R. y Bertolani, R. 2005. Tardigrade taxonomy: an updated checklist of the taxa and a list of characters for their identification. *Zootaxa, 845: 1-46.*
- Guil, N., Sánchez-Moreno, S. y Machordom, A. 2009. Local biodiversity patterns in micrometazoans: Are tardigrades everywhere? *Systematics and Biodiversity, 7: 259-268.*
- Guil, N. y Sanchez-Moreno, S. 2013. Fine-scale patterns in micrometazoans: tardigrade diversity, community composition and trophic dynamics in leaf litter. *Systematics and Biodiversity, 11: 181-193.*
- Guil, N., Jørgensen, A. y Kristensen, R. 2019. An upgraded comprehensive multilocus phylogeny of the Tardigrada tree of life. *Zoologica Scripta, 48: 120-137.*
- Heine, K. y Heide-Weise, Y. H. 1973. Estratigrafía del pleistoceno reciente y del holoceno en el volcán de La Malinche y región circunvecina. México, Puebla. CFAIC, Comunicaciones, 7: 3-8.
- Heinis, F. 1911. Beitrag zur Kenntnis der zentralamerikanischen Moosfauna. *Revue Suisse de Zoologie, 19: 253-266.*
- Hejnol, A., Obst, M., Stamatakis, A., Ott, M., Rouse, G. W., Edgecombe, G. D., Martínez, P., Baguña, J., Bailly, X., Jondelius, U., Wiens, M., Müller, W. E. G., Seaver, E., Wheeler, W. C., Martindale, M. Q., Giribet, G. y Dunn, C. W. 2009. Assessing the root of bilaterian animals with scalable phylogenomic methods. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 276: 4261-4270.*
- Hinton, J. G. y Meyer, H. A. 2009. Tardigrades from Fayette County, Georgia. *Georgia Journal of Science, 67: 30-32.*
- Hofmann, I. y Eichelberg, D. 1987. Faunistisch-oekologische Untersuchungen zur Habitat-präferenz moosbewohnender Tardigraden. *Zoologische Beiträge, 31: 61-76.*

- Horning, D. S., Schuster, R. O. y Grigarick, A. A. 1978. Tardigrada of New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology*, 5: 185-280.
- Hoschitz, M. 2003. Moss-living nematodes from an Alpine summit (Dachstein, Austria). *Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Österreich*, 140: 93-98.
- Hu, R., Yan, Y., Zhou, X., Wang, Y. y Fang, Y. 2018. Monitoring heavy metal contents with *Sphagnum junghuhnianum* moss bags in relation to traffic volume in Wuxi, China. *International journal of environmental research and public health*, 15: 374.
- Hunter, M. A. 1977. A study of Tardigrada from a farm in Montgomery County, Tennessee. M.S. Thesis, Austin Peay State University, Clarksville, TN, 61 pp.
- Huttunen, S., Bell, N. y Hedenäs, L. 2018. The Evolutionary Diversity of Mosses—Taxonomic Heterogeneity and its Ecological Drivers. *Critical reviews in plant sciences*, 37: 128-174.
- Iharos, G. 1969. Tardigraden aus Mittelwestafrika. *Opuscula Zoologica Budapest*, IX: 115-120.
- Ito, M. 1991. Taxonomic study on the Eutardigrada from the northern slope of Mt. Fuji, Central Japan. I. Families Calohypsibiidae and Eohypsibiidae. *Proceedings of the Japanese Society of Systematic Zoology*, 45: 30-43.
- Jackson, K. J. A. y Meyer, H. A. 2019. Morphological and genetic analysis of *Milnesium* cf. *granulatum* (Tardigrada: Milnesiidae) from Northeastern North America‡. *Zootaxa*, 4604: 497-510.
- Jácome-Paz, M. P., Valdés, N. L., De la Fuente Rivera, J. R., Vásquez, G. I. A., Guzmán-Sánchez, J., Ríos-Vázquez, A. y García, L. C. 2018. Cartografía Temática del Área de Protección de Flora y Fauna Nevado de Toluca y Propuesta de Senderos Geoturísticos. *Terra digitalis*. Consultado en: http://terradigitalis.igg.unam.mx/html/ojs3/index.php/terra_digitalis/article/view/37/86
- Janelt, K. y Poprawa, I. 2020. Analysis of encystment, excystment, and cyst structure in freshwater eutardigrade *Thulinus ruffoi* (Tardigrada, Isohypsibioidae: Doryphoribiidae). *Diversity*, 12: 62.
- Johansson, C., Calloway, S., Miller, W. R. y Linder, E. T. 2011. Are urban and rural tardigrade (Tardigrada) communities distinct and determined by pH: a case study from Fresno County, California. *The Pan-Pacific Entomologist*, 87: 86-97.
- Jönsson, K. I. 2003. Population density and species composition of moss-living tardigrades in a boreo-nemoral forest. *Ecography*, 26: 356-364.

- Jørgensen, A., Kristensen, R.M., Møbjerg, N. 2018. Phylogeny and integrative taxonomy of Tardigrada. *En: Schill, R. O. (Ed.). Water Bears: The Biology of Tardigrades. Zoological Monographs, Vol. 2, Springer, New York, pp. 95-114.*
- Kaczmarek, Ł., Gołdyn, B., Welnicz, W. y Michalczyk, Ł. 2011a. Ecological factors determining Tardigrada distribution in Costa Rica. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research, 49: 78-83.*
- Kaczmarek, Ł., y Michalczyk, Ł. 2017. The *Macrobiotus hufelandi* group (Tardigrada) revisited. *Zootaxa, 4363: 101-123.*
- Kaczmarek, Ł., Michalczyk, Ł. y McInnes, S. J. 2014. Annotated zoogeography of non-marine Tardigrada. Part I: Central America. *Zootaxa, 3763: 1-62.*
- Kaczmarek, Ł., Michalczyk, Ł. y McInnes, S. J. 2015. Annotated zoogeography of non-marine Tardigrada. Part II: South America. *Zootaxa, 3923: 1-107.*
- Kaczmarek, Ł., Michalczyk, Ł. y McInnes, S. J. 2016. Annotated zoogeography of non-marine Tardigrada. Part III: North America and Greenland. *Zootaxa, 4203: 1-249.*
- Kaczmarek, Ł., Zawierucha, K., Buda, J., Stec, D., Gawlak, M., Michalczyk, Ł., y Roszkowska, M. 2018. An integrative redescription of the nominal taxon for the *Mesobiotus harmsworthi* group (Tardigrada: Macrobiotidae) leads to descriptions of two new *Mesobiotus* species from Arctic. *PLoS one, 13: e0204756.*
- Kaczmarek, Ł., Grobys, D., Kulpa, A., Bartylak, T., Kmita, H., Kepel, M., Kepel, A. y Roszkowska, M. 2019. Two new species of the genus *Milnesium* Doyère, 1840 (Tardigrada, Apochela, Milnesiidae) from Madagascar. *ZooKeys, 884: 1-22.*
- Kathman, R. D. y Cross, S. F. 1991. Ecological distribution of moss-dwelling tardigrades on Vancouver Island, British Columbia, Canada. *Canadian Journal of Zoology, 69: 122-129.*
- Kinchin, I. M. 1994. *The biology of tardigrades.* Portland Press. 185 pp.
- Körner, C. H. 2003. *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems, 2nd ed.* Springer Science & Business Media. New York, USA, p. 349.
- Kuzdrowska, K. A., Mioduchowska, M., Gawlak, M., Bartylak, T., Kepel, A., Kepel, M. y Kaczmarek, Ł. 2021. Integrative description of *Macrobiotus porifini* sp. nov. (Macrobiotidae) from Madagascar and its phylogenetic position within the *hufelandi* group. *The European Zoological Journal, 88: 375-389.*
- La Sorte, F. A. y Jetz, W. 2010. Projected range contractions of montane biodiversity under global warming. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences, 277: 3401-3410.*

- Laumer, C. E., Bekkouche, N., Kerbl, A., Goetz, F., Neves, R. C., Sørensen, M. V., Kristensen, R. M., Hejnol, A., Dunn, C. W., Giribet, G. y Worsaae, K. 2015. Spiralian phylogeny informs the evolution of microscopic lineages. *Current Biology*, 25: 2000-2006.
- Laumer, C. E., Fernández, R., Lemer, S., Combosch, D., Kocot, K. M., Riesgo, A., Andrade, S. C. S., Sterrer, W., Sørensen, M. V. y Giribet, G. 2019. Revisiting metazoan phylogeny with genomic sampling of all phyla. *Proceedings of the royal society B*, 286: 20190831.
- Leñero, L. A., Escamilla, M., de Azcarate, J. G., González-Trápaga, A., y Cleef, A. M. 2007. Vegetación alpina de los volcanes Popocatepetl, Iztaccíhuatl y Nevado de Toluca. Pp. 179-198. *En* Luna, I., Morrone, J. J. y Espinosa D. (eds). Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana. UNAM, México, FES-Zaragoza-CONABIO.
- Lindquist, E. E., Bruin, J. y Sabelis, M. W. (Eds.). 1996. Eriophyoid mites: their biology, natural enemies and control, Vol. 6. Elsevier.
- Lisi, O., Londoño, R., y Quiroga, S. 2020. Description of a new genus and species (Eutardigrada: Richtersiidae) from Colombia, with comments on the family Richtersiidae. *Zootaxa*, 4822: 531-550.
- López-Domínguez, J. C. y Acosta, P. R. 2005. Descripción del Parque Nacional Malinche. Pp. 3-24. *En* Fernández, JA y López, JC (Compiladores). Biodiversidad del Parque Nacional La Malinche. Coordinación General de Ecología, Gobierno del Estado de Tlaxcala, México.
- López-Sandoval, B. D. 2019. Diversidad y taxonomía del Phylum Tardigrada en musgos del Parque Nacional La Malinche, en el municipio de Ixtenco, Tlaxcala. Tesis de Maestría, Instituto de Biología, UNAM. Ciudad de México, México. 140 pp.
- Manicardi, G. C. y Bertolani, R. 1987. First contribution to the knowledge of alpine grassland tardigrades. Pp. 177-185. *En* Bertolani, R. (ed). *Biology of Tardigrades. Selected Symposia and Monographs U. Z. I.*, 1, Mucchi, Modena.
- Mapalo, M. A., Arakawa, K., Baker, C. M., Persson, D. K., Mirano-Bascos, D. y Giribet, G. 2020. The unique antimicrobial recognition and signaling pathways in tardigrades with a comparison across Ecdysozoa. *G3: Genes, Genomes, Genetics*, 10: 1137-1148.
- Massonneau, J. y May, R. M. 1950. Le pigment des echinisciens. *Bull Soc Zool France*, 75: 187-195.
- Maucci, W. 1987. A contribution to the knowledge of the North American Tardigrada with emphasis on the fauna of Yellowstone National Park (Wyoming), Vol. 1, pp. 187-210. *En* *Biology of Tardigrades. Selected Symposia and Monographs UZI*.

- Mayer, G., Martin, C., Rüdiger, J., Kauschke, S., Stevenson, P. A., Poprawa, I., Hohberg, K., Schill, R. O., Pflüger, H. J. y Schlegel, M. 2013. Selective neuronal staining in tardigrades and onychophorans provides insights into the evolution of segmental ganglia in panarthropods. *BMC Evolutionary Biology*, 13: 1-16
- McCarthy, T. y delBarco-Trillo, J. 2020. Tardigrade abundance in relation to urbanisation and highly anthropogenic substrates. *Journal of Urban Ecology*, 6: juaa008.
- McDonald, J. A. 2013. Alpine flora of Cerro Quiexobra, Oaxaca, Mexico. *Journal of the Botanical Research Institute of Texas*, 7: 765-769.
- McInnes, S. J. 1994. Zoogeographic distribution of terrestrial/freshwater tardigrades from current literature. *J. Nat. Hist.* 28: 257-352.
- McInnes, S. J. 2010. *Echiniscus corrugicaudatus* (Heterotardigrada: Echiniscidae) a new species from Ellsworth Land, Antarctica. *Pol. Biol.* 33: 59-70.
- McInnes, S. J., Michalczyk, Ł. y Kaczmarek, Ł. 2017. Annotated zoogeography of non-marine Tardigrada: part IV: Africa. *Zootaxa*, 4284: 1-74.
- Meyer, H. A. 2006. Interspecific association and substrate specificity in tardigrades from Florida, southeastern United States. *Hydrobiologia*, 558: 129-13
- Meyer, H. A. y Hinton, J. G. 2007. Limno-terrestrial Tardigrada of the Nearctic realm. *Journal of Limnology*. 66: 97-103
- Meyer, H. A., Hinton, J. G. y Samletzka, C. A. 2013. Water bears in the Anthropocene: a comparison of urban and woodland tardigrade (Phylum Tardigrada) communities in Southwestern Louisiana, USA. *Journal of Limnology*, 72: e15.
- Michalczyk, Ł. 2012. Tardigrada. Pp. 174-178. *En: McGraw-Hill Encyclopedia of science and technology*, 11th ed., vol. 18.
- Michalczyk, Ł., Welnicz, W., Frohme, M. y Kaczmarek, Ł. 2012. Corrigenda of *Zootaxa* 3154: 1-20. Redescriptions of three *Milnesium* Doyère, 1840 taxa (Tardigrada: Eutardigrada: Milnesiidae), including the nominal species for the genus. *Zootaxa*, 3393: 66-68.
- Michalczyk, Ł. y Kaczmarek, Ł. 2003. *Minibiotus constellatus*, a new species of Tardigrada from Peru (Eutardigrada: Macrobiotidae). *Genus*, 14: 295-305.
- Michalczyk, L. y Kaczmarek, L. 2006a. A new species *Macrobiotus magdalenae* (Tardigrada: Eutardigrada: Macrobiotidae, *richtersi* group) from Costa Rican rain forest (Central America). *New Zealand Journal of Zoology*, 33: 189-196.

- Michalczyk, Ł. y Kaczmarek, Ł. 2006b. Revision of the *Echiniscus bigranulatus* group with a description of a new species *Echiniscus madonnae* (Tardigrada: Heterotardigrada: Echiniscidae) from South America. *Zootaxa*, 1154: 1-26.
- Michalczyk, Ł. y Kaczmarek, Ł. 2013. The Tardigrada Register: a comprehensive online data repository for tardigrade taxonomy. *Journal of Limnology*, 72: 175-181.
- Michalik, P. y Michalczyk, Ł. 2021. Taxonomy, systematics and evolution of Tardigrada. *Zoologischer Anzeiger*, 292: 29.
- Morek, W., Gąsiorek, P., Stec, D., Blagden, B. y Michalczyk, Ł. 2016a. Experimental taxonomy exposes ontogenetic variability and elucidates the taxonomic value of claw configuration in *Milnesium Doyère*, 1840 (Tardigrada: Eutardigrada: Apochela). *Contributions to Zoology*, 85: 173-200.
- Morek, W., Stec, D., Gąsiorek, P., Schill, R. O., Kaczmarek, Ł. y Michalczyk, Ł. 2016b. An experimental test of eutardigrade preparation methods for light microscopy. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 178: 785-793.
- Morek, W. y Michalczyk, Ł. 2020. First extensive multilocus phylogeny of the genus *Milnesium* (Tardigrada) reveals no congruence between genetic markers and morphological traits. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 188: 681-693.
- Morek, W., Surmacz, B. y Michalczyk, Ł. 2020. Novel integrative data for two *Milnesium Doyère*, 1840 (Tardigrada: Apochela) species from Central Asia. *Zoosystematics and Evolution*, 96: 499-514.
- Moreno-Talamantes, A., Roszkowska, M., Ríos, G. P., Flores, M. J. J. y Kaczmarek, Ł. 2015. First record of *Dactylobiotus parthenogeneticus* Bertolani, 1982 (Eutardigrada: Murrayidae) in Mexico. *Check List*, 11: 17-23.
- Morrone, J. J. 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 76: 207-252.
- Morrone, J. J. 2020. *The Mexican Transition Zone: A Natural Biogeographic Laboratory to Study Biotic Assembly*. Springer Nature Switzerland AG. 191 pp.
- Nagy, L. y Grabherr, G. 2009. *The biology of alpine habitats*. Oxford University Press on Demand. New York, USA. 376 pp.
- Nederström P. 1919. Die bis jetzt aus Finnland bekannten Tardigraden. *Acta Societatis pro Fauna et Flora Fennica* 46 (8).
- Nelson, D. R. 1973. Ecological distribution of tardigrades on Roan Mountain, Tennessee - North Carolina. Ph. D. dissertation, University of Tennessee, Knoxville.

- Nelson, D. R. 1975. Ecological distribution of Tardigrada on Roan Mountain, Tennessee - North Carolina. *En: Higgins, R. P. (ed.). Proceedings of the First International Symposium on Tardigrades. Memoire dell'Istituto Italiano di Idrobiologia. Suppl. 32: 225-276.*
- Nelson, D. R. y Marley, N. J. 2000. The biology and ecology of lotic Tardigrada. *Freshwater Biology, 44: 93-108.*
- Nelson, D. R., Guidetti, R. y Rebecchi, L. 2009. Chapter 14. Tardigrada. Pp. 443-455. *En: J.H. Thorp y D.C. Rogers (eds.), Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates, 3rd ed.*
- Nelson, D. R., Guidetti, R., y Rebecchi, L. 2015. Chapter 15. Phylum Tardigrada. Pp. 347-380. *En Thorp and Covich's freshwater invertebrates. Academic Press.*
- Newsham, K. K., Maslen, N. R., y McInnes, S. J. 2006. Survival of Antarctic soil metazoans at -80°C for six years. *CryoLetters, 27: 269-280.*
- Nichols, P. B., Romano, F. A. y Nelson, D. R. 2001. Seasonal and altitudinal variation in the distribution and abundance of Tardigrada on Dugger Mountain, Alabama. *Zoologischer Anzeiger, 240: 501-504.*
- Niklas, K. J. 2004. Computer models of early land plant evolution. *Annual Review of Earth and Planetary Science, 32:47-66.*
- Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección ambiental - Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación.
- Patiño, J. y Vanderpoorten, A. 2018. Bryophyte biogeography. *Critical Reviews in Plant Sciences, 37: 175-209.*
- Pérez-Pech, W. A., Hansen, J. G., DeMilio, E., de Jesús-Navarrete, A., Mendoza, I. M., Olivares, A. R., y Espositos, A. V. 2020a. First records of marine tardigrades of the genus *Coronarctus* (Tardigrada, Heterotardigrada, Arthrotardigrada) from Mexico. *Check List, 16: 1-7.*
- Pérez-Pech, W. A., De Jesús-Navarrate, A., Demilio, E., Anguas-Escalante, A. y Hansen, J. G. 2020b. Marine Tardigrada from the Mexican Caribbean with the description of *Styraconyx robertoi* sp. nov. (Arthrotardigrada: Styraconyxidae). *Zootaxa, 4731: 492-508.*
- Pilato, G. 1981. Analisi di nuovi caratteri nello studio degli Eutardigradi. *Animalia, 8: 51-57.*
- Pilato, G. 1998. Microhypsibiidae, new family of eutardigrades, and description of the new genus *Fractonotus*. *Spixiana, 21: 129-134.*

- Pilato, G. y Binda, M. G. 1998. A comparison of *Diphascion (D.) alpinum* Murray, 1906, *D. (D.) chilense* Plate, 1889 and *D. (D.) pingue* Marcus, 1936 (Tardigrada), and description of a new species. *Zoolgisher Anzeiger*, 236: 181-185.
- Pilato, G. y Binda, M. G. 1999. Three new species of *Diphascion* of the *pingue* group (Eutardigrada, Hypsibiidae) from Antarctica. *Polar Biology*, 21: 335-342.
- Pilato, G. y Binda, M. G. 2010. Definition of families, subfamilies, genera and subgenera of the Eutardigrada, and keys to their identification. *Zootaxa*, 2404: 1-54
- Pilato, G., Binda, M. G., Napolitano, A. y Moncada, E. 2000. The specific value of *Macrobotus coronatus* DeBarros 1942, and description of two new species of the *harmsworthi* group (Eutardigrada). *Bollettino delle sedute della Accademia Gioenia di Scienze Naturali in Catania*, 33: 103-120.
- Pilato, G., Binda, M. G., Napolitano, A. y Moncada, E. 2002. Tardigrades from Ecuador, with the description of two new species: *Mixibius ornatus* n. sp. and *Diphascion (Adropion) onorei* n. sp. (Eutardigrada, Hypsibiidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 37: 175-179.
- Radziemska, M., Mazur, Z., Bes, A., Majewski, G., Gusiatin, Z. M. y Brtnicky, M. 2019. Using mosses as bioindicators of potentially toxic element contamination in ecologically valuable areas located in the vicinity of a road: a case study. *International journal of environmental research and public health*, 16: 3963.
- Ramazzotti, G. 1945. I Tardigradi d'Italia. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 2: 31-166.
- Ramazzotti, G. y Maucci, W. 1983. Il Phylum Tardigrada. *Memoire dell'Istituto Italiano di Idrobiologia Dott. Marco de Marchi*, 41: 1-1012.
- Rojas-Merced, E. E., Valdez-Pérez, M. E., Mireles-Lezama, P., Reyes-Enríquez, A. y Pastor-Medrano, J. 2007. Estimación de la producción de agua superficial del parque nacional Nevado de Toluca, para el año 2006. *Quivera*, 9: 159-176.
- Romano, F. A. III, Barreras-Borrero, B. y Nelson, D. R. 2001. Ecological distribution and community analysis of Tardigrada from Choccolocco Creek, Alabama. *Zoologischer Anzeiger*, 240: 535-541.
- Romero-Mendoza, J. J. 2018. Diversidad de Tardígrados Semiterrestres en la Faja Volcánica Trans-Mexicana. Tesis de Licenciatura, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM. Ciudad de México, México. 47pp.
- Roszkowska, M., Stec, D., Ciobanu, D. A., y Kaczmarek, Ł. 2016. Tardigrades from Nahuel Huapi National Park (Argentina, South America) with descriptions of two new Macrobiotidae species. *Zootaxa*, 4105: 243-260.

- Rota-Stabelli, O., Daley, A. C. y Pisani, D. 2013. Molecular timetrees reveal a Cambrian colonization of land and a new scenario for ecdysozoan evolution. *Current Biology*, 23: 392-398.
- Ruiz-Soberanes, J. A. y Gómez-Álvarez, G. 2010. Estudio mastofaunístico del Parque Nacional Malinche, Tlaxcala, México. *Therya*, 1: 97-110.
- Sayre, R. M., y Brunson, L. K. 1971. Microfauna of moss habitats. *The American Biology Teacher*, 33: 100-105.
- SEMARNAT. 2014. Programa de Manejo Parque Nacional La Montaña Malinche o Matlalcuéyatl. SEMARNAT (Ed.). 208 pp.
- SEMARNAT. 2016. Programa de Manejo del Área Natural Protegida con categoría de Área de Protección de Flora y Fauna Nevado de Toluca. SEMARNAT (Ed.). 320 pp.
- Sharp, A. J., Crum, H. A. y Eckel, P. M. 1994. The moss flora of Mexico. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 69: 1-1113.
- Smith, F. W., Bartels, P. J. y Goldstein, B. 2017. A hypothesis for the composition of the tardigrade brain and its implications for panarthropod brain evolution. *Integrative and comparative biology*, 57: 546-559.
- Stec, D., Smolak, R., Kaczmarek, Ł. y Michalczyk, Ł. 2015. An integrative description of *Macrobotus paulinae* sp. nov. (Tardigrada: Eutardigrada: Macrobiotidae: hufelandi group) from Kenya. *Zootaxa*, 4052: 501-526.
- Stec, D., Vecchi, M., Maciejowski, W. y Michalczyk, Ł. 2020. Resolving the systematics of Richtersiidae by multilocus phylogeny and an integrative redescription of the nominal species for the genus *Crenubiotus* (Tardigrada). *Scientific reports*, 10: 1-20.
- Steinmann, V. W., Ramírez-Amezcuca, Y., Arredondo-Amezcuca, L. y R. A., Hernández-Cárdenas. 2017. Flora Alpina del Centro de México. Instituto de Ecología, A. C. Centro Regional del Bajío. Informe final-SNIB-CONABIO proyecto JF076. Ciudad de México.
- Steinmann, V. W., Arredondo-Amezcuca, L., Hernández-Cárdenas, R. A. y Ramírez-Amezcuca, Y. 2021. Diversity and Origin of the Central Mexican Alpine Flora. *Diversity*, 13: 31.
- Suma, H. R., Prakash, S. y Eswarappa, S. M. 2020. Naturally occurring fluorescence protects the eutardigrade *Paramacrobotus* sp. from ultraviolet radiation. *Biology Letters*, 16: 20200391.
- Surmacz, B., Morek, W. y Michalczyk, Ł. 2019. What if multiple claw configurations are present in a sample? A case study with the description of *Milnesium*

- pseudotardigradum* sp. nov. (Tardigrada) with unique developmental variability. *Zoological Studies*, 58.
- Surmacz, B., Morek, W. y Michalczyk, Ł. 2020. What to do when ontogenetic tracking is unavailable: a morphometric method to classify instars in *Milnesium* (Tardigrada). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 188: 797-808.
- Suzuki, A. C., Kagoshima, H., Chilton, G., Grothman, G. T., Johansson, C. y Tsujimoto, M. 2017. Meiofaunal richness in highly acidic hot springs in Unzen-Amakusa National Park, Japan, including the first rediscovery attempt for Mesotardigrada. *Zoological science*, 34: 11-17.
- Topstad, L., Guidetti, R., Majaneva, M. y Ekrem, T. 2021. Multi-marker DNA metabarcoding reflects tardigrade diversity in different habitats. *Genome*, 64: 217-231.
- Tsujimoto, M., Imura, S. y Kanda, H. 2016. Recovery and reproduction of an Antarctic tardigrade retrieved from a moss sample frozen for over 30 years. *Cryobiology*, 72: 78-81.
- Tumanov, D. V. 2006. Five new species of the genus *Milnesium* (Tardigrada, Eutardigrada, Milnesiidae). *Zootaxa*, 1122: 1-23.
- Tumanov, D. V. 2020. Integrative redescription of *Hypsibius pallidoides* Pilato *et al.*, 2011 (Eutardigrada: Hypsibiodea) with the erection of a new genus and discussion on the phylogeny of Hypsibiidae. *European Journal of Taxonomy*, 681: 1-37.
- Vargha, B., Ötvös, E. y Tuba, Z. 2002. Investigations on ecological effects of heavy metal pollution in Hungary by moss-dwelling water bears (Tardigrada), as bioindicators. *Annals of agricultural and environmental medicine*, 9: 141-146.
- Villaseñor, J. L., Ortiz, E., Delgadillo-Moya, C., y Juárez, D. 2020. The breadth of the Mexican Transition Zone as defined by its flowering plant generic flora. *PLoS one*, 15: e0235267.
- Villers-Ruiz, L., García, F. R. y Lezama, P. 2006. *Guía Botánica Del Parque Nacional Malinche*. Tlaxcala-Puebla. UNAM. 201 pp.
- Wong-González, J. C. y Villers-Ruiz, M. D. L. 2007. Evaluación de combustibles y su disponibilidad en incendios forestales: un estudio en el Parque Nacional La Malinche. *Investigaciones Geográficas*, 62: 87-103.
- Yoshida, Y., Koutsovoulos, G., Laetsch, D. R., Stevens, L., Kumar, S., Horikawa, D. D., Ishino, K., Komine S., Kunieda, T., Tomita, M., Blaxter, M. y Arakawa, K. 2017. Comparative genomics of the tardigrades *Hypsibius dujardini* and *Ramazzottius varieornatus*. *PLoS biology*, 15: e2002266.

- Zawierucha, K., Kolicka, M., Takeuchi, N. y Kaczmarek, Ł. 2015a. What animals can live in cryoconite holes? A faunal review. *Journal of Zoology*, 295:159-169
- Zawierucha, K., Smykla, J., Michalczyk, Ł., Gołdyn, B. y Kaczmarek, Ł. 2015b. Distribution and diversity of Tardigrada along altitudinal gradients in the Hornsund, Spitsbergen (Arctic). *Polar Research*, 34: 24168.
- Zawierucha, K., Ostrowska, M. y Kolicka, M. 2017. Applicability of cryoconite consortia of microorganisms and glacier-dwelling animals in astrobiological studies. *Contemporary Trends in Geoscience*, 6: 1-10.
- Zawierucha, K., Stec, D., Lachowska-Cierlik, D., Takeuchi, N., Li, Z. y Michalczyk, Ł. 2018. High Mitochondrial Diversity in a New Water Bear Species (Tardigrada: Eutardigrada) From Mountain Glaciers in Central Asia, with the Erection of a New Genus *Cryoconicus*. *Annales Zoologici (Warszawa)*, 68: 179-201.

11. ANEXO I: REGISTROS MEXICANOS

Tabla 45. Lista actualizada de las especies de tardígrados en México y los documentos en que se registran. 1. Heinis (1911); 2. May (1948); 3. Schuster (1971); 4. Beasley (1972); 5. Ramazzotti y Maucci (1983); 6. Pilato (2006); 7. Pilato y Lisi (2006); 8. Beasley *et al.* (2008); 9. Kaczmarek *et al.* (2011b); 10. Moreno-Talamantes *et al.* (2015); 11. Pérez-Pech *et al.* (2017); 12. Moreno-Talamantes y León-Espinosa (2019); 13. Moreno-Talamantes *et al.* (2019); 14. Pérez-Pech *et al.* (2020a); 15. Pérez-Pech *et al.* (2020b); 16. Dueñas-Cedillo *et al.* (2020); 17. Anguas-Escalante *et al.* (2020); 18. Moreno-Talamantes *et al.* (2020).

	Especie	Estados	Fuente
1	<i>Adropion scoticum</i> (Murray, 1905)	Méx.	16
2	<i>Archechiniscus bahamanensis</i> Bartels, Fontoura & Nelson, 2018	Q.R.	15
3	<i>Astatumen trinacriae</i> Pilato, Sabella, D'Urso & Lisi, 2017	N.L., Coah.	13
4	<i>Calohypsibius cf. ornatus</i> (Richters, 1900)	Méx.	16
5	<i>Cornechiniscus lobatus</i> (Ramazzotti, 1943)	Sin., N.L.	4, 13
6	<i>Coronarctus mexicus</i> Romano, Gallo, D'Addabbo, Accogli, Baguley & Montagna, 2011	Golfo de México	14
7	<i>Dactylobiotus parthenogeneticus</i> Bertolani, 1982	N.L.	10
8	<i>Diaforobiotus islandicus islandicus</i> (Richters, 1904)	N.L.	12
9	<i>Dianeia sattleri</i> (Richters, 1902)	Chis.	7
10	<i>Diphascon chilense</i> Plate, 1888*	Chi.	3
11	<i>D. mitrense</i> Pilato, Binda & Qualtieri, 1999	Méx.	16
12	<i>D. pingue pingue</i> (Marcus, 1936)	N.L., Coah, Méx.	13, 16
13	<i>Dipodarctus cf. subterraneus</i> (Renaud-Debyser, 1959)	Q.R.	15
14	<i>Doryphoribius chetumalensis</i> Pérez-Pech, Anguas-Escalante, Cutz-Pool & Guidetti, 2017	Q.R.	11
15	<i>D. dawkinsi</i> Michalczyk & Kaczmarek, 2010	N.L.	13
16	<i>D. evelinae</i> (Marcus, 1928)	Chih.	3
17	<i>D. flavus</i> (Iharos, 1966)*	Chis.	7
18	<i>D. gibber</i> Beasley y Pilato, 1987	Chis.	7
19	<i>D. mexicanus</i> Beasley, Kaczmarek & Michalczyk, 2008	Oax.	8
20	<i>D. quadrituberculatus</i> Kaczmarek & Michalczyk, 2004	N.L.	13

Continuación Tabla 45

	Especie	Estados	Fuente
21	<i>Echiniscus kerguelensis</i> Richters, 1904*	Méx., Mor.	4
22	<i>E. manuelae</i> da Cunha & du Nascimento Ribeiro, 1962	N.L.	13
23	<i>E. siegristi</i> Heinis, 1911	Oax.	1
24	<i>E. tamus</i> Mehlen, 1969*	Chih., N.L.	3, 13
25	<i>Florarctus yucatanensis</i> Anguas-Escalante, De Jesús Navarrete, De Milio, Pérez-Pech & Hansen, 2020	Q.R.	17
26	<i>Guidettion carolae</i> (Binda & Pilato, 1969)	N.L.	13
27	<i>Halechiniscus cf. perfectus</i> Schulz, 1955	Q.R.	15
28	<i>Haplomacrobotus hermosillensis</i> May, 1948	Son.	2
29	<i>Hypsibius convergens</i> (Urbanowicz, 1925)*	Chih., N.L., Coah	3, 13
30	<i>H. cf. dujardini</i> (Doyère, 1840)	Méx.	16
31	<i>H. cf. exemplaris</i> Gąsiorek, Stec, Morek & Michalczyk, 2018	Méx.	16
32	<i>H. cf. microps</i> Thulin, 1928	Méx.	16
33	<i>H. cf. pallidus</i> Thulin, 1911*	S/R, Méx.	5, 16
34	<i>Isohypsibius sculptus</i> (Ramazzotti, 1962)	Mor.	4
35	<i>Itaquascon umbellinae</i> de Barros, 1939	Chih.	3
36	<i>Kristenseniscus kofordi</i> (Schuster & Grigarick, 1966)	Chis.	7
37	<i>Macrobotus cf. acadianus</i> (Meyer & Domingue, 2011)	N.L.	13
38	<i>M. alvaroi</i> Pilato & Kaczmarek, 2007	Chis.	9
39	<i>M. anemone</i> Meyer, Domingue & Hinton, 2014	Tamps.	13
40	<i>M. ascensionis</i> Richters, 1908*	S/R	5
41	<i>M. echinogenitus</i> Richters, 1904*	Méx.	4
42	<i>M. furcatus</i> (Ehrenberg, 1859)	Méx., Mor.	4
43	<i>M. hufelandi</i> C.A.S. Schultze, 1833*	Chih., Méx., Oax.	1, 3, 4
44	<i>M. kazmierskii</i> Kaczmarek & Michalczyk, 2009	N.L.	13

Continuación Tabla 45

	Especie	Estados	Fuente
45	<i>M. ocotensis</i> Pilato, 2006	Chis.	6
46	<i>M. persimilis</i> Binda & Pilato, 1972*	Chis.	9
47	<i>M. rubens</i> Murray, 1907*	Oax.	1
48	<i>M. terminalis</i> Bertolani & Rebecchi, 1993	Chis.	9
49	<i>Mesobiotus contii</i> Pilato & Lisi, 2006	Chis.	7
50	<i>M. coronatus</i> de Barros, 1942	Chih., Oax.	3, 9
51	<i>M. harmsworthi</i> Murray, 1907*	Sin., Oax.	1, 4
52	<i>Milnesium barbadosense</i> Meyer & Hinton, 2012	N.L., Tams.	13, 18
53	<i>M. cassandrae</i> Moreno-Talamantes, Roszkowska, García-Aranda, Flores-Maldonado & Kaczmarek, 2019	N.L., Tams., Coah.	13, 18
54	<i>M. fridae</i> Moreno-Talamantes, León-Espinosa, García-Aranda, Flores-Maldonado & Kaczmarek, 2020	N.L.	18
55	<i>M. cf. tardigradum</i> Doyère, 1840*	Chih., Méx., Mor.	3, 4, 9
56	<i>Minibiotus citlalium</i> Dueñas-Cedillo, Martínez-Méndez, García-Román, Armendáriz-Toledano & Ruiz, 2020	Méx.	16
57	<i>M. continuus</i> Pilato & Lisi, 2006	Chis., N.L.	7, 13
58	<i>M. intermedius</i> (Plate, 1888)*	Chih., N.L.	3, 13
59	<i>M. sidereus</i> Pilato, Binda & Lisi, 2003	Méx.	16
60	<i>Paramacrobiotus areolatus</i> (Murray, 1907)*	Chih.	3
61	<i>P. richtersi</i> (Murray, 1911)*	Chih.	3
62	<i>Pilatobius nodulosus</i> (Ramazzotti, 1957)	Méx., N.L.	4,13, 16
63	<i>Pseudechiniscus facettalis</i> Petersen, 1951	Chih.	3
64	<i>P. gullii</i> Pilato & Lisi, 2006	Chis.	7
65	<i>P. juanita</i> de Barros, 1939	Chis., N.L.	7, 13
66	<i>P. suillus</i> (Ehrenberg, 1853)*	Oax.	1

Continuación Tabla 45

	Especie	Estados	Fuente
67	<i>Ramazzottius baumanni</i> (Ramazzotti, 1962)	Méx., Mich., Mor.	4
68	<i>R. oberhaeuseri</i> (Doyère, 1840)*	Méx., Mich., N.L.	4, 13
69	<i>Styraconyx robertoi</i> Pérez-Pech, De Jesús-Navarrete, DeMilio, Anguas-Escalante & Hansen, 2020	Q.R.	15
70	<i>Viridiscus viridis</i> Murray, 1910	Chih.	3
71	<i>V. viridissimus</i> Péterfi, 1956	Oax.	9
72	<i>Wingstrandarctus corallinus</i> Kristensen, 1984	Q.R.	15

* Registros dudosos.

Chis = Chiapas, **Chih** = Chihuahua, **Coah** = Coahuila, **Méx** = Estado de México, **Mich** = Michoacán, **Mor** = Morelos, **N.L.** = Nuevo León, **Oax** = Oaxaca, **Sin** = Sinaloa, **Son** = Sonora, **Q.R.** = Quintana Roo, **S/R** = Sin Registro, **Tamps** = Tamaulipas.

12. ANEXO II: BIBLIOGRAFÍA

- Beasley, C. W. 1972. Some tardigrades from Mexico. *Southwestern Naturalist*, 17: 21-29.
- Kaczmarek, Ł., Diduszko, D. y Michalczyk, Ł. 2011b. New records of Mexican Tardigrada. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82: 1324-1327.
- May, R. M. 1948. Nouveau genre et espèce de Tardigrade du Mexique: *Haplomacrobotus hermosillensis*. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 73: 95-97.
- Moreno-Talamantes, A. y León-Espinosa, G. A. 2019. Nuevo Registro de *Diaphorobotus islandicus* (Richters, 1904) (Eutardigrada: Richtersiidae) para México. *Árido-Ciencia* 6: 5-12.
- Moreno-Talamantes, A., Roszkowska, M., García-Aranda, M. A., Flores-Maldonado, J. J. y Kaczmarek, Ł. 2019. Current knowledge on Mexican tardigrades with a description of *Milnesium cassandrae* sp. nov. (Eutardigrada: Milnesiidae) and discussion on the taxonomic value of dorsal pseudoplates in the genus *Milnesium* Doyère, 1840. *Zootaxa*, 4691: 501-524.
- Moreno-Talamantes, A., León-Espinosa, G. A., García-Aranda, M. A., Flores-Maldonado, J. J. y Kaczmarek, Ł. 2020. The Genus *Milnesium* Doyère, 1840 in Mexico with Description of a New Species. *Annales Zoologici*, 70: 467-486.
- Pérez-Pech, W. A., Anguas-Escalante, A., Cutz-Pool, L. Q. y Guidetti, R. 2017. *Doryphoribius chetumalensis* sp. nov. (Eutardigrada: Isohypsibiidae) a new tardigrade species discovered in an unusual habitat of urban areas of Mexico. *Zootaxa*, 4344: 345-356.
- Pilato, G. 2006. Remarks on the *Macrobotus polyopus* group, with the description of two new species (Eutardigrada, Macrobiotidae). *Zootaxa*, 1298: 43-46.
- Pilato, G. y Lisi, O. 2006. Notes on some tardigrades from southern Mexico with description of three new species. *Zootaxa*, 1236: 53-68.
- Schuster, R. O. 1971. Tardigrada from Barranca del Cobre, Sinaloa and Chihuahua, Mexico. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 84: 213-224.