

**COMPOSICIÓN DE TARDÍGRADOS EN EL MUSGO *Calymperes palisotii*  
Schwaegrichen SOBRE SEIS FOROFITOS (ÁRBOLES) EN LA  
UNIVERSIDAD DE PUERTO RICO, RECINTO DE MAYAGÜEZ**

Por

Javier H. Jerez Jaimes

Tesis sometida en cumplimiento parcial  
de los requisitos para el grado de

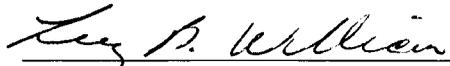
MAESTRO EN CIENCIAS

en

Biología

UNIVERSIDAD DE PUERTO RICO  
RECINTO UNIVERSITARIO DE MAYAGÜEZ  
2003

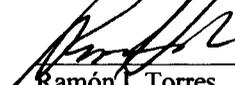
Aprobado por:

  
\_\_\_\_\_  
Lucy Bunkley Williams, Ph. D.  
Presidente, Comité Graduado

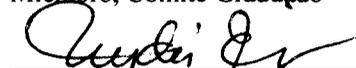
8 Dec 2003  
Fecha

  
\_\_\_\_\_  
Allen Lewis, Ph. D.  
Miembro, Comité Graduado

8 XII 03  
Fecha

  
\_\_\_\_\_  
Ramón I. Torres, Ph. D.  
Miembro, Comité Graduado

8 de diciembre 2003  
Fecha

  
\_\_\_\_\_  
Nydia E. Vicente, M. S.  
Representante de Estudios Graduados

8 día. 2003  
Fecha

  
\_\_\_\_\_  
Lucy Bunkley Williams, Ph. D.  
Directora del Departamento de Biología

9 Dec 2003  
Fecha

## ABSTRACT

The influence of the phorophytes (trees) *Bucida buceras* (ucar), *Calophyllum brasiliense* (Maria tree), *Hymenaea courbaril* (locust), *Mangifera indica* (Mango), *Veitchia merrillii* (palma Manila) , and *Swietenia macrophylla* (Caoba) on the composition of the tardigrade communities on the corticolous moss *Calymperes palisotii* was studied at the University of Puerto Rico, Mayagüez Campus from February to March (dry season) and April to May (rainy season) of 2003. Two trees of each phorophyte species were selected, from each of which five, 4 cm<sup>2</sup> samples were taken in each period. Seven species of tardigrades were found; three of these, *Doryphoribius bertolanii* (on moss *Hyopilla involuta* on soil), *Doryphoribius citrinus* and *Pseudechiniscus juanita*, are new for Puerto Rico. The ecology of these tardigrades was studied including analysis of density, distribution, species richness, diversity. Statistical analysis was carried out using anova, principal components, similarity analysis, and mean dispersion distance (MDD). Bark pH was the most important variable in the composition of the tardigrade communities. Tardigrade communities from *Mangifera indica* and *S. macrophylla* presented the highest species richness and diversity.

## RESUMEN

Se estudió la influencia de los forofitos (árboles) *Bucida buceras* (ucar), *Calophyllum brasiliense* (árbol de María), *Hymenaea courbaril* (algarrobo), *Mangifera indica* (mango), *Veitchia merrillii* (palma Manila) y *Swietenia macrophylla* (caoba) en la composición de las comunidades de tardígrados en el musgo corticícola *Calymperes palisotii*, en la Universidad de Puerto Rico, Recinto Universitario de Mayagüez, de febrero a marzo (periodo seco) y de abril a mayo (periodo lluvioso) de 2003. Dos árboles de cada especie de forofito fueron seleccionados, tomando de cada uno cinco muestras de 4 cm<sup>2</sup> en cada periodo. Se encontraron siete especies de tardígrados, tres de éstas, *Doryphoribius bertolanii* (sobre el musgo *Hyophilla involuta* sobre suelo), *Doryphoribius citrinus* y *Pseudechiniscus juanitae* son nuevas para Puerto Rico. La ecología de estas especies de tardígrados fue estudiada incluyendo análisis de densidad, distribución, riqueza, diversidad, anova, componentes principales, análisis de similitud y distancia media de dispersión. El pH de las cortezas fue la variable más importante en la composición de las comunidades de tardígrados. Las comunidades de tardígrados en *Mangifera indica* y *S. macrophylla* presentaron riqueza y diversidad de especies altas.

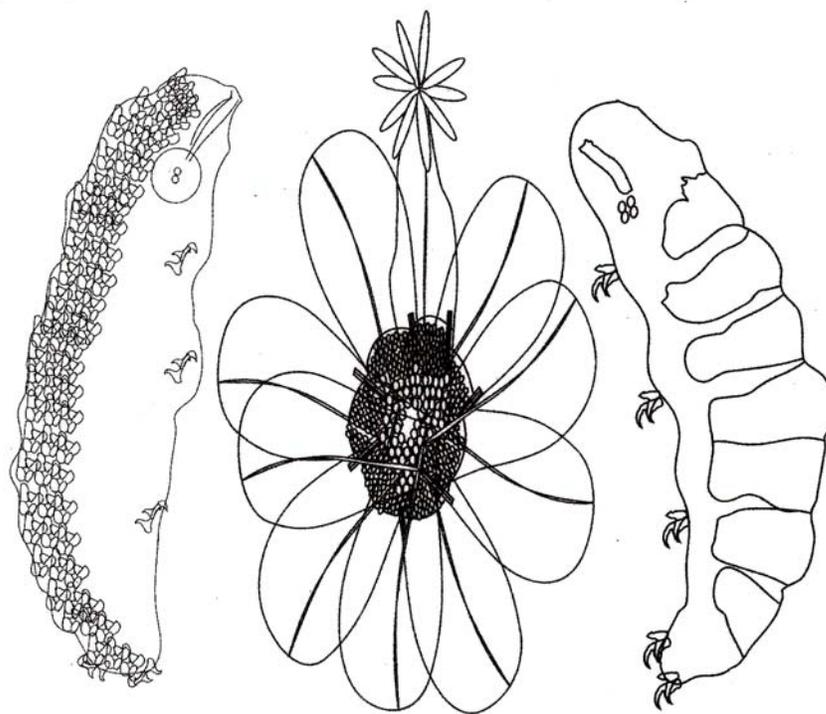
## **DEDICATORIA**

A mi madre

A la flaquita

A Carmen

A todos aquellos que han sido discriminados de alguna forma.



JEREZ, 2003

## **AGRADECIMIENTOS**

Expreso mis más sinceros agradecimientos a la Dra. Lucy Bunkley Williams por aceptar la dirección de esta investigación, por sus consejos y recomendaciones, al igual que al Dr. Allen Lewis y al Dr. Ramón Torres miembros de mi comité graduado por la colaboración para la realización de esta investigación.

Al Dr. Clark Beasley del departamento de Biología de la Universidad de McMurry (Texas) y al Dr. Nigel Marley de la Escuela de Ciencias Biológicas de la Universidad de Plymouth (UK) por la confirmación de los especímenes y obsequio de material bibliográfico.

A la Dra. Inés Sastre por el préstamo del GPS y los sensores de temperatura, a Magaly Zapata, José Almodóvar, Juan y Héctor, técnicos del Departamento de Biología. Al Centro de Investigaciones Atmosféricas del Caribe de la Universidad de Puerto Rico, Recinto Universitario de Mayagüez por el suministro de los datos pluviométricos. Igualmente agradezco al personal del Instituto Internacional de Dasonomía Tropical, Departamento de Agricultura de los Estados Unidos, Servicio Forestal, por el obsequio de material bibliográfico.

Igualmente agradezco al Dr. Byers por sus consejos en el manejo del software MEAN-DD y al Dr. Charles J. Krebs por el obsequio del software Ecological Methodology Programs versión 6.1.

Agradezco al Dr. Roberto Bertolani de la Universidad de Modena por sus comentarios e información suministrada, al igual que a la Dra. Diane Nelson por la información sobre *Doryphoribius citrinus*.

A mis compañeros y amigos del Noveno Simposio Internacional Sobre Tardígrados realizado en Tampa, Dr. Roberto Guidetti (Italia), Alejandra Rocha (Argentina), Jonnathan Herrera (Costa Rica), Dr. Reinhardt Kristensen (Dinamarca) y Dr. Mark Blaxter (UK).

## TABLA DE CONTENIDO

LISTA DE TABLAS.....	x
LISTA DE FIGURAS.....	xii
INTRODUCCIÓN.....	1
OBJETIVOS.....	3
LITERATURA REVISADA.....	4
Tardígrados en Puerto Rico.....	7
Sobre el microhábitat.....	7
MATERIALES Y MÉTODOS.....	9
Área de estudio.....	9
Por qué dentro de la Universidad de Puerto Rico, Recinto de Mayagüez?.....	9
Inventario preliminar de tardígrados.....	9
Por qué <i>Calymperes palisotii</i> ?.....	10
Estaciones de muestreo.....	10
Toma de muestras de <i>Calymperes palisotii</i> .....	11
Densidad de tardígrados.....	12
Índices de riqueza y diversidad.....	12
Distribución de las especies de tardígrados.....	12
Variables consideradas para cada forofito.....	13
Intensidad lumínica.....	13
Determinación del pH de las cortezas de los forofitos.....	14
Pluviosidad.....	14
Similitud de las comunidades de tardígrados entre e intra	

macrohábitat.....	14
Predicción de la dispersión de los tardígrados (Distancia Media de Dispersión MDD) mediante marcha al azar correlacionada.....	15
RESULTADOS.....	17
Descripción de especies.....	17
Frecuencia de tardígrados en cada forofito.....	20
Densidad de tardígrados en cada forofito.....	21
Riqueza y diversidad en cada forofito.....	21
Distribución de las especies de tardígrados.....	22
Variables consideradas para cada forofito.....	23
Similitud en composición de tardígrados entre e intra macrohábitats.....	24
Predicción de la dispersión de los tardígrados (Distancia Media de Dispersión MDD) mediante marcha al azar correlacionada.....	26
DISCUSIÓN .....	27
CONCLUSIONES.....	36
RECOMENDACIONES.....	38
LITERATURA CITADA.....	39
TABLAS.....	44
FIGURAS.....	77

## LISTA DE TABLAS

<b>Tabla 1.</b> Posición geográfica de cada forofito dentro del Recinto de Mayagüez.....	45
<b>Tabla 2.</b> Frecuencia de tardígrados en cada periodo de muestreo en <i>Calophyllum calaba</i> No. 772.....	46
<b>Tabla 3.</b> Frecuencia de tardígrados en cada periodo de muestreo en <i>Swietenia macrophylla</i> No. 1.....	47
<b>Tabla 4.</b> Frecuencia de tardígrados en cada periodo de muestreo en <i>Swietenia macrophylla</i> No. 2.....	48
<b>Tabla 5.</b> Frecuencia de tardígrados en cada periodo de muestreo en <i>Mangifera indica</i> No. 1.....	49
<b>Tabla 6.</b> Frecuencia de tardígrados en cada periodo de muestreo en <i>Mangifera indica</i> No. 2.....	50
<b>Tabla 7.</b> Frecuencia de tardígrados en cada periodo de muestreo en <i>Bucida buceras</i> No. 618.....	51
<b>Tabla 8.</b> Frecuencia de tardígrados en cada periodo de muestreo en <i>Bucida buceras</i> No. 604.....	52
<b>Tabla 9.</b> Valores de densidad para cada especie de tardígrado. La densidad estimada es para un área de 400 cm <sup>2</sup> .....	53
<b>Tabla 10.</b> Índice de dispersión de Relación Varianza – Media para <i>Macrobiotus hufelandi</i> .....	56
<b>Tabla 11.</b> Índice de dispersión de Morisita para <i>Macrobiotus hufelandi</i> .....	57
<b>Tabla 12.</b> Índice de dispersión Morisita estandarizado para <i>Macrobiotus hufelandi</i> .....	58
<b>Tabla 13.</b> Índice de dispersión de Relación Varianza – Media para <i>Macrobiotus richtersi</i> .....	59
<b>Tabla 14.</b> Índice de dispersión de Morisita para <i>Macrobiotus richtersi</i> .....	60
<b>Tabla 15.</b> Índice de dispersión Morisita estandarizado para <i>Macrobiotus richtersi</i> .....	61

<b>Tabla 16.</b> Índice de dispersión de Relación Varianza – Media para <i>Macrobiotus cf. harmsworthi</i> .....	62
<b>Tabla 17.</b> Índice de dispersión de Morisita para <i>Macrobiotus cf. harmsworthi</i> .....	63
<b>Tabla 18.</b> Índice de dispersión de Morisita estandarizado para <i>Macrobiotus cf. harmsworthi</i> .....	64
<b>Tabla 19.</b> Índice de dispersión de Relación Varianza – Media para <i>Doryphoribius citrinus</i> .....	65
<b>Tabla 20.</b> Índice de dispersión de Morisita para <i>Doryphoribius citrinus</i> .....	66
<b>Tabla 21.</b> Índice de dispersión de Morisita estandarizado para <i>Doryphoribius citrinus</i> .....	67
<b>Tabla 22.</b> Índice de dispersión de Relación Varianza – Media para <i>Milnesium tardigradum</i> .....	68
<b>Tabla 23.</b> Índice de dispersión de Morisita para <i>Milnesium tardigradum</i> .....	69
<b>Tabla 24.</b> Índice de dispersión de Morisita estandarizado para <i>Milnesium tardigradum</i> .....	70
<b>Tabla 25.</b> Índice de dispersión de Relación Varianza – Media para <i>Pseudechiniscus juanita</i> .....	71
<b>Tabla 26.</b> Índice de dispersión de Morisita para <i>Pseudechiniscus juanita</i> .....	72
<b>Tabla 27.</b> Índice de dispersión de Morisita estandarizado para <i>Pseudechiniscus juanita</i> .....	73
<b>Tabla 28.</b> Resumen de datos de temperatura tomados al medio día debajo del dosel de cada forofito.....	74
<b>Tabla 29.</b> Variables tomadas a cada forofito.....	75
<b>Tabla 30.</b> Predicción de la distancia media de dispersión (DMD) para tres horas de simulación, basada en la longitud media del paso (LMP) y la desviación estándar del ángulo de giro (DEAG) para cinco especies de tardígrados.....	76

## LISTA DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Ubicación de los forofitos dentro de la Universidad de Puerto Rico, Recinto de Mayagüez. (Fotografía suministrada por el Dr. Jose Danilo China)	78
<b>Figura 2.</b> <i>Calymperes palisotii</i> . A, musgo deshidratado. B, musgo hidratado	79
<b>Figura 3.</b> <i>Calymperes palisotii</i> . A, hoja. B, detalle de la base de la hoja, las células hialinas forman el cancelino; las células delgadas y alargadas forman la teniola	80
<b>Figura 4.</b> <i>Calymperes palisotii</i> . A, ápice de hoja gomífera con gemas. B, distribución de <i>Calymperes palisotii</i>	81
<b>Figura 5.</b> Ángulo de giro AG en <i>Milnesium tardigradum</i>	82
<b>Figura 6.</b> <i>Pseudechiniscus juanita</i> . A, detalle de la granulación dorsal gruesa. B, huevos dentro de la muda	83
<b>Figura 7.</b> <i>Macrobiotus cf. harmsworthi</i> , aparato bucal. Nomarsky	84
<b>Figura 8.</b> <i>Macrobiotus hufelandi</i> . A, aparato bucal. B, huevo. Nomarsky	85
<b>Figura 9.</b> <i>Macrobiotus richtersi</i> , aparato bucal. Escala de la barra 20 µm. Nomarsky	86
<b>Figura 10.</b> <i>Doryphoribius bertolanii</i> . A, aparato bucal. B, uñas del cuarto par de patas. Nomarsky	87
<b>Figura 11.</b> <i>Doryphoribius citrinus</i> . A, cutícula dorsal reticulada. B, huevos dentro de la muda	88
<b>Figura 12.</b> <i>Milnesium tardigradum</i> . Individuo completo. Nomarsky	89
<b>Figura 13.</b> Variación de la frecuencia relativa de las especies de tardígrados en cada forofito y en cada periodo de muestreo	90
<b>Figura 14.</b> Valores de riqueza de especies de tardígrados para cada forofito	91
<b>Figura 15.</b> Valores de diversidad de especies de tardígrados en cada forofito	92

<b>Figura 16.</b> Pluviometria del área de Mayagüez para los dos periodos de muestreo.....	93
<b>Figura 17.</b> Análisis de Componentes Principales. En círculos continuos se indican las componentes más importantes. En círculos punteados se indican especies con asociación.....	94
<b>Figura 18.</b> Agrupamiento de forofitos de acuerdo a la composición de tardígrados con base en los valores de similitud del índice de Morisita. ....	95
<b>Figura 19.</b> Tamaño del paso para cinco especies de tardígrados.....	96
<b>Figura 20.</b> Distancia recorrida para cinco especies de tardígrados durante 24 horas.....	97
<b>Figura 21.</b> Caminos recorridos por los tardígrados en 24 horas. A, <i>Milnesium tardigradum</i> . B, <i>Macrobiotus richtersi</i> . C, <i>Pseudechiniscus juanita</i> . D, <i>Doryphoribius citrinus</i> . E, <i>Macrobiotus hufelandi</i> .....	98
<b>Figura 22.</b> Comunidad de tardígrados en el musgo <i>Calymperes palisotii</i> . Depredadores: A, <i>Milnesium tardigradum</i> , B, <i>Macrobiotus richtersi</i> , C, <i>Macrobiotus cf. harmsworthi</i> . Fitofagos: D, <i>Macrobiotus hufelandi</i> y E, <i>Doryphoribius citrinus</i> . Detritivoros: F, <i>Pseudechiniscus juanita</i> .....	99

## INTRODUCCIÓN

El propósito de esta investigación fue conocer la variación de las comunidades de tardígrados en el musgo corticícola *Calymperes palisotii* en seis especies de árboles en la Universidad de Puerto Rico, Recinto Universitario de Mayagüez. Se seleccionaron dos árboles de cada especie y se tomaron muestras de *C. palisotii* en dos periodos de tiempo que fueron definidos como estación seca y estación lluviosa. El inventario de los tardígrados del Recinto de Mayagüez fue uno de los primeros objetivos a desarrollarse ya que no se habían reportado tardígrados para Mayagüez, ésto permitió el conocimiento de tres registros nuevos para Puerto Rico *Doryphoribius bertolanii*, *Doryphoribius citrinus* y *Pseudechiniscus juanita*. En esta investigación los forofitos son considerados macrohábitats que de acuerdo a su arquitectura afectan las variables ambientales del microhábitat (*C. palisotii*) y por lo tanto afectan la composición de las comunidades de tardígrados. Los objetivos específicos de esta investigación fueron evaluar la similitud de los forofitos según la composición de tardígrados, con base en densidades poblacionales, valores de riqueza y diversidad; determinar los patrones de distribución de cada especie de tardígrado; relacionar algunas variables como reguladoras en la distribución de los tardígrados y calcular las distancias medias de dispersión con base en la teoría de la caminata al azar.

A diferencia de la mayoría de las investigaciones sobre ecología de tardígrados, en esta investigación se consideró como una variable “controlada” al musgo *Calymperes palisotti*, permitiendo relacionar la composición de comunidades de tardígrados con las

características del macrohábitat (forofito), aunque se debe aclarar que este estudio se relaciona con ecología urbana de tardígrados. El conocimiento de las comunidades de tardígrados en el musgo *C. palisotii* puede presentar aplicabilidad como bioindicador de contaminación o diversidad, debido a la amplia distribución que este musgo presenta en la Región Caribe, Centro América y Sur América.

## OBJETIVOS

El objetivo principal de este estudio fue determinar la influencia de los macrohábitats (forofitos) en la composición de la comunidad de tardígrados en el musgo *Calymperes palisotti* en la Universidad de Puerto Rico, Recinto Universitario de Mayagüez. Los siguientes objetivos específicos fueron propuestos:

- Encontrar los forofitos para *Calymperes palisotti*.
- Realizar un inventario de la fauna de tardígrados en el musgo *C. palisotti*.
- Determinar la densidad poblacional para las especies de tardígrados en cada forofito.
- Comparar la riqueza y diversidad de tardígrados entre los forofitos.
- Medir la similitud de las comunidades de tardígrados entre los forofitos.
- Determinar la distancia media de dispersión para las especies de tardígrados.

## LITERATURA REVISADA

Los tardígrados son micrometazoos hidrófilos comúnmente llamados osos de agua (water bears), considerados como un phylum. Los tardígrados presentan simetría bilateral con cuatro pares de lobopodios que normalmente terminan en uñas. El tamaño promedio de los adultos maduros es de 250-500  $\mu\text{m}$ , aunque se han reportado casos de 50  $\mu\text{m}$  (juveniles) y más de 1200  $\mu\text{m}$ . Los tardígrados tienen un sistema digestivo completo y una cavidad del cuerpo llena de fluido (hemocele) que funciona en los procesos de circulación y respiración. El sistema nervioso consiste de un cerebro lobulado dorsal y un cordón nervioso ventral con ganglios pareados fusionados (Nelson y McInnes, 2002). Los modos de reproducción incluyen reproducción sexual y partenogénesis (Bertolani, 1987; Bertolani y Rebecchi, 1999).

La posición filogenética de los tardígrados ha sido debatida por años. Recientes estudios moleculares con ARNr 18s, han mostrado que los tardígrados son el grupo hermano de los artrópodos (Garey et al., 1996; Giribet et al., 1996; Garey et al., 1999). Aguinaldo et al. (1997) basado en análisis de ADNr 18S que apoyan la hipótesis de que todos los animales que mudan (artrópodos, onicóforos, nemátodos, nematomorfos, kinorinchos y priapulidos), incluyendo los tardígrados presentan un ancestro común por lo que el grupo se designó como ecdisozoa.

Los tardígrados constituyen un elemento frecuente en las comunidades de invertebrados asociados a musgos, se conocen alrededor de 800 especies (Nelson y Marley, 2000) y poco se sabe sobre sus preferencias y composición en este tipo de

sustratos. Los tardígrados no muestran especificidad por el sustrato, pero ciertos hábitats contienen más animales que otros (Gerson, 1982 citado de Smith, 1982). Hofmann (1987) demostró que existe un patrón de preferencia de los tardígrados respecto a la forma del musgo, en general los cojines son preferidos a los tapetes. Se ha propuesto que los musgos erectos (acrocárpicos) albergan más tardígrados que aquellos de crecimiento postrado (pleurocárpicos) (Morgan y King, 1976 citado de Smith, 1982), aunque Jerez et al. (2002) encontraron mayor número de especies de tardígrados en los musgos pleurocárpicos *Sematophyllum insularum* y *Lepyrodon tomentosus* en un bosque subandino en Colombia. Bertrand (1975, citado de Smith, 1982) encontró que la abundancia relativa de varias especies de tardígrados difiere entre briofitos saxícolas y epífitos. Estos invertebrados son más abundantes en zonas templadas en comparación con las regiones tropicales (Mehlen, 1972, citado de Smith, 1982).

La regulación ambiental de la distribución de tardígrados se encuentra dirigida por la humedad, considerado el factor más importante. Sin agua los tardígrados entran en criptobiosis o mueren, por lo que una constante película de agua o al menos gotas deben estar soportadas por la estructura interna de tallos y hojas de los musgos. Las condiciones de humedad son afectadas por otros factores como la precipitación, la humedad relativa, evaporación, transpiración, viento, cobertura del suelo, temperatura, radiación solar y altitud. El oxígeno es un factor vital en la distribución de tardígrados. La fotosíntesis y el movimiento del aire afectan significativamente la cantidad de oxígeno disuelto. La acción del viento favorece el intercambio de gases afectando el suplemento de oxígeno como también la desecación del musgo y su microfauna. La insolación, la luz, la disponibilidad de nutrientes, los hábitos alimenticios y la asociación

entre especies, no pueden ser excluidos como reguladores ambientales de la distribución de varias especies de tardígrados (Nelson, 1975).

En cuanto a la respuesta a la luz, se conoce que individuos pequeños menores de 120  $\mu\text{m}$  de *Macrobotus hufelandi* tienen una respuesta negativa, muy probablemente en función a la conservación de humedad del cuerpo (Beasley, 2001).

Los tardígrados usan el aparato bucal para alimentarse de detritos o una variedad de organismos que incluyen bacterias, algas, protozoos y otros componentes de la meiofauna (Nelson, 2002). La mayoría de los tardígrados se alimentan de células vegetales, por lo que a menudo se observa en el contenido intestinal cloroplastos u otros componentes de células de algas, musgos o líquenes. Las especies más grandes de *Macrobotus* y *Milnesium* pueden depredar rotíferos, nemátodos, protozoos y otras especies más pequeñas de tardígrados como *Diphascion* e *Hypsibius*. *Milnesium tardigradum* es considerado la única especie carnívora; los miembros terrestres de la familia Echiniscidae se nutren exclusivamente de células de musgos (Ramazzotti y Maucci, 1983). Poco se conoce sobre los requerimientos alimenticios específicos de los tardígrados (Nelson y Marley, 2000). *Milnesium cf. tardigradum* se ha considerado como el principal depredador de microfauna que ingiere presas enteras, esta estrategia en comparación con la ingestión de fluidos de macrobióticos, lo convierte en un monitor esencial de las comunidades de microinvertebrados (McInnes et al., 2000).

Las densidades de las poblaciones de tardígrados son muy variables y no se conoce ninguna condición mínima u óptima para el crecimiento de las mismas. Cambios en las densidades poblacionales han sido correlacionados con una variedad de condiciones ambientales que incluyen temperatura, humedad, contaminación del aire y

disponibilidad de alimento. Factores como competencia, depredación y parasitismo pueden jugar un papel importante. Entre los depredadores de tardígrados se incluyen nemátodos, otros tardígrados, ácaros, arañas, colémbolas y larvas de insectos; hongos y protozoos parásitos pueden disminuir las poblaciones. Los organismos herbívoros de estos ecosistemas, como crustáceos, lombrices y artrópodos también afectan las poblaciones de tardígrados. Variaciones considerables en las densidades de las poblaciones y diversidad de especies ocurren en microhábitats adyacentes y aparentemente idénticos (Nelson y Marley, 2000).

### **Tardígrados en Puerto Rico**

Para Puerto Rico se registraban nueve especies de tardígrados, Fox y García-Moll (1962) reportaron a *Echiniscus molluscorum*, Fox (1966) reportó a *Macrobotus hufelandi* y *Milnesium tardigradum* y Beasley (1981) a *Doryphoribius zappalai*, *Haplomacrobotus castrii*, *Macrobotus areolatus*, *Macrobotus harmsworthi*, *Macrobotus hufelandi*, *Macrobotus richtersi*, *Milnesium tardigradum* y *Pseudechiniscus suillus*.

### **Sobre el microhábitat**

El género *Calymperes* corresponde a un musgo ampliamente distribuido en los trópicos y subtropicos, encontrándose frecuentemente en los bosques cálidos y húmedos. Estos musgos están especializados en la captura y retención de agua debido a que presentan hojas con base envainadora y a células porosas y amplias que conforman el cancelino (Reese, 1993,1999). Estas características favorecen el desarrollo de

comunidades de invertebrados. *Calymperes palisotii* es un musgo común dentro del Recinto Universitario de Mayagüez sobre la corteza de los árboles. La coloración varía de verde oliva en seco a verde-amarillo en húmedo (Figura 2 A y B). Las hojas mantienen casi el mismo ancho de la base a todo lo largo, con el ápice redondeado, el cancelino no forma ángulo de 45° con las células de la lámina (Figura 3, B). Las bases de las hojas forma una roseta a manera de copa muy similar a la morfología de las bromelias, que acumula agua y favorece el desarrollo de comunidades de microinvertebrados.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

### **Área de estudio**

El estudio se realizó dentro de los predios de la Universidad de Puerto Rico Recinto Universitario de Mayagüez (Figura 1), ubicada en el área oeste de la isla y en la ciudad de Mayagüez a una altura de 30 m.

### **¿Por qué dentro de la Universidad de Puerto Rico, Recinto de Mayagüez?**

La mayoría de las investigaciones en ecología de campo utilizan los bosques nativos como área de estudio y es excelente si se quiere estudiar las especies en su hábitat natural. Las ciudades han perdido esa naturaleza, pero han adquirido otra, modelada por el hombre. Este estudio hace parte de la ecología urbana, y los predios de la universidad son un modelo excelente, con mas de 10000 personas y unos 5000 vehículos circulando diariamente, la convierten en una ciudadela. La composición de la vegetación superior ha sido moldeada al gusto de los diseñadores. Los musgos, líquenes y demás plantas inferiores se han adaptado y colonizado este nuevo ambiente, de igual forma lo han hecho los invertebrados asociados a éstas.

### **Inventario preliminar de tardígrados**

En el periodo comprendido de febrero a noviembre de 2002 se colectaron muestras de diferentes especies de musgos de varios sustratos para determinar las

especies que conformaban la comunidad de tardígrados en la Universidad de Puerto Rico, Recinto de Mayagüez.

### **¿Por qué *Calymperes palisotii*?**

Se seleccionó el musgo *C. palisotii* debido a las características que presenta la especie en la morfología de las hojas como son: una base amplexante, la presencia de un cancelino y una teniola que favorecen la acumulación y retención de agua (Figura 3, A y B). *Calymperes palisotii* es un musgo que tolera intervalos de hidratación y desecación (Figura 2, A y B), carácter muy importante para el desarrollo de comunidades de tardígrados. La reproducción asexual por gémulas (Figura 4, A) es constante y garantiza una amplia distribución en áreas urbanas, además de la amplia distribución de la especie en el trópico (Figura 4, B) y la fácil identificación.

### **Estaciones de Muestreo**

Para encontrar los forofitos de *Calymperes palisotii* dentro del Recinto Universitario de Mayagüez se colectaron muestras de musgos corticícolas. Las muestras fueron identificadas siguiendo la clave taxonómica y las descripciones para la familia Calymperaceae de Reese (1993) y por comparación con especímenes del Herbario MAPR, encontrándose que *C. palisotii* crecía sobre seis especies de árboles (forofitos) en el Recinto: úcar (*Bucida buceras*), árbol de María (*Calophyllum calaba*), algarrobo (*Hymenaea courbaril*), mango (*Mangifera indica*), caoba hondureña (*Swietenia macrophylla*) y palma Manila (*Veitchia merrillii*). Algunos de estos árboles tenían una marca metálica cuyo número fue utilizado para diferenciar las muestras. De cada forofito

se estudiaron dos árboles con poblaciones de *Calymperes palisotti*, excepto para *Hymenaea courbaril* donde se estudió un árbol. La posición geográfica de cada forofito aparece en la Tabla 1 y la ubicación dentro del recinto puede verse en la Figura 1.

### **Toma de Muestras de *Calymperes palisotti***

Se realizaron dos muestreos del material vegetal, el primero durante los meses de febrero a marzo (estación seca) y el segundo de abril a mayo de 2003 (estación lluviosa). Las muestras de *C. palisotti* se tomaron al azar empleando una cuadrícula de 20 cm de lado dividida en 100 cuadros de 4 cm<sup>2</sup>, mediante el uso de números aleatorios de una calculadora se determinaron los cuadros a colectar. De cada población de *C. palisotti* se obtuvieron cinco muestras, para reunir 20 cm<sup>2</sup> en cada periodo de muestreo. Cada muestra de 4 cm<sup>2</sup> se guardó en un frasco de vidrio que fue rotulado y tapado para ser transportado al laboratorio; se hidrataron con agua destilada por un periodo de 24 horas durante las cuales se exprimieron y se examinó el sobrenadante bajo el microscopio de disección para la colección de tardígrados.

Los tardígrados colectados se montaron vivos en medio de Hoyer (Nelson, 1982), se observaron al microscopio compuesto y Nomarsky, se tomaron las medidas diagnósticas y se identificaron usando las claves taxonómicas de Ramazzotti y Maucci (1983), Bertolani y Rebecchi (1993) y Kristensen (1987). Algunos especímenes fueron enviados al Dr. Clark Beasley del Departamento de Biología de la Universidad de McMurry (Texas) y al Dr. Nigel Marley de la Escuela de Ciencias Biológicas de la Universidad de Plymouth (UK) para la confirmación de las especies.

### **Densidad de tardígrados**

La densidad de cada especie de tardígrado se calculó con el método del cuadrante (Krebs, 1985). Se utilizaron los valores de los diez subcuadrantes por forofito y se aplicó la siguiente fórmula :

Densidad media por especie: abundancia por especie/ 10 subcuadrantes

Densidad estimada por especie: Densidad media para cada especie X área total (400 cm<sup>2</sup>) / Área de un subcuadrante (4 cm<sup>2</sup>).

### **Índices de Riqueza y Diversidad**

Las siguientes medidas de diversidad fueron estimadas: Riqueza de especies (R), Índice de Riqueza de Margalef (D<sub>Mg</sub>) y Menhinick (D<sub>Mn</sub>) Índice de Dominancia de Simpson (D), Índice de diversidad de Shannon (H') según las ecuaciones en Magurran (1989).

### **Distribución de las especies de tardígrados**

Para determinar el tipo de distribución de las especies de tardígrados se calcularon los índices de dispersión de Relación Varianza – Media cuya hipótesis nula es una distribución Poisson, índice de Morisita en donde la hipótesis nula es una distribución al azar e índice estandarizado de Morisita para confirmar cual de los tres tipos de distribución es característica de cada especie de tardígrado en cada forofito, para ésto se siguió la metodología de Krebs (1999).

### **Variables consideradas para cada forofito**

Se instaló un sensor HOBO H8 Pro series a una altura de 1.5 m sobre el tronco de un árbol de cada especie de forofito. El sensor fue programado para medir la temperatura cada 15 minutos. Las temperaturas se midieron con el fin de determinar si existían diferencias significativas entre las temperaturas tomadas de cada forofito y entre los forofitos y la temperatura control para el Recinto de Mayagüez, estos últimos datos suministrados por el Centro de Investigaciones Atmosféricas del Caribe. Las diferencias se determinaron mediante un análisis de varianza ANOVA y una prueba de Tukey siguiendo la metodología de Zar (1996).

### **Intensidad Lumínica**

Se utilizaron como medidas indirectas de intensidad lumínica para cada forofito, el tamaño del dosel y el área de las hojas.

#### Tamaño del dosel

Se calculó midiendo desde el tronco a cada 45 grados la longitud máxima del dosel. Estos valores se graficaron a escala (1 cm: 1 m) en una hoja de 20 cm de lado, se unieron los puntos extremos de cada ángulo. El peso de la hoja de papel fue registrado, la figura se recortó con un bisturí y fue pesada. El área del dosel se calculó mediante una regla de tres:

Peso hoja papel ----- 400 m<sup>2</sup>

Peso figura ----- X

$X$  (área del dosel) = (400 m<sup>2</sup>) (peso figura) / peso de la hoja de papel

### Área de la hoja

Se tomaron 10 hojas al azar de cada forofito. Se calcaron en una hoja de papel de 20 cm de lado. La hoja de papel fue pesada. Se recortó la figura y se pesó. Para calcular el área de la hoja se utilizó una regla de tres similar a la del cálculo del área del dosel.

### **Determinación del pH de las cortezas de los forofitos**

En este procedimiento se utiliza el termino “corteza” para referirnos a los tejidos externos que conforman el peridermo (corcho, cambium del corcho y felodermo) que recubren el tallo de los árboles.

Se siguió el procedimiento de Martin y Gray (1971). Se colectaron muestras de corteza de cada uno de los forofitos. Cada muestra fue macerada en un mortero de porcelana hasta formar un polvo fino que fue tamizado en un tamiz de 40 mesh (380  $\mu\text{m}$ ) hasta obtener 4 g. Los 4 g de polvo de corteza fueron suspendidos en 25 g de agua destilada, agitados con una varilla de vidrio. Se dejó reposar por cinco minutos y luego se procedió a medir el pH de la solución con un potenciómetro.

### **Pluviosidad**

Los datos de pluviosidad se obtuvieron del Centro de Investigaciones Atmosféricas del Caribe en la Universidad de Puerto Rico, Recinto de Mayagüez.

### **Similitud de las comunidades de tardígrados entre e intra macrohábitats**

La similitud en las comunidades de tardígrados se calculó utilizando el índice de Morisita (Krebs, 1999). También se realizaron análisis de agrupamiento utilizando el programa Statistica 4.0.

Para determinar alguna variable importante en la composición de las comunidades de tardígrados se realizó un Análisis de Componentes Principales (PCA) con las siguientes variables: temperatura promedio, pH de la corteza, altura del parche de musgo, área del dosel, área foliar, además de los valores de frecuencia de cada una las seis especies de tardígrados.

### **Predicción de la dispersión de los tardígrados ( Distancia Media de Dispersión MDD) mediante Marcha al Azar Correlacionada**

El movimiento del animal y la dispersión pueden ser descritos como una marcha al azar correlacionada dependiente de tres parámetros: número de pasos, tamaño del paso y la distribución al azar de los ángulos de giro. Se utilizaron las especies de tardígrados: *Milnesium tardigradum* (tres individuos), *Macrobotus hufelandi* (cuatro individuos), *M. richtersi* (dos individuos), *Doryphoribius citrinus* (dos individuos) y *Pseudechiniscus juanitae* (un individuo).

#### Cálculo del tamaño del paso

El tamaño del paso o distancia recorrida en un segundo se calculó utilizando cajas de Petri con agar al 10 %, a las que se les trazó una cuadrícula de 0.5 cm de unidad en la base de la caja. Se colocó un tardígrado activo en el centro de la caja y se tomó el tiempo en que recorría 0.5 cm. Este procedimiento se repitió con cada uno de los especímenes.

#### Cálculo de los ángulos de giro

Un individuo de cada especie se depositó en el centro de la caja de Petri con agar al 10 %. La caja se tapó y se dejó por 24 horas a 27 °C. Los caminos dejados por el tardígrado fueron calcados en la base de la caja con un marcador de tinta indeleble. La base de la caja se colocó sobre la pantalla de un digitalizador de imagen y se rastreó. La distancia recorrida y los ángulos de giro (Figura 5) se calcularon utilizando el programa Sigmascan® Pro versión gratuita de prueba.

La simulación y el cálculo de la distancia media de dispersión se realizó en el programa MEAN-DD versión de uso público de Byers (2001), utilizando los promedios de la longitud media del paso y de la desviación estándar del ángulo de giro de cada especie de tardígrado. El tiempo de la simulación se determinó calculando el tiempo de deshidratación del musgo *Calymperes palisotii*. Para ésto, se seleccionaron tres parches de 4 cm<sup>2</sup> de *C. palisotii* sobre caoba (*Swietenia macrophylla*) que se humedecieron con agua destilada hasta saturación y se tomó el tiempo de deshidratación in toto. El tiempo de reanimación de las especies de tardígrados se estimó en 30 minutos, con base en experiencia personal y de acuerdo a lo expresado por Ramazzotti y Maucci (1983). La simulación se realizó con una población de 20 individuos que parten del centro de un área de 40000 mm<sup>2</sup>.

## RESULTADOS

Se encontraron siete especies de tardígrados en la Universidad de Puerto Rico, Recinto de Mayagüez. En el inventario preliminar de tardígrados sobre diferentes especies de musgos y sustratos se encontraron seis especies: *Milnesium tardigradum*, *Macrobiotus cf. harmsworthi*, *Macrobiotus hufelandi*, *Macrobiotus richtersi*, *Doryphoribius bertolanii*, *Doryphoribius citrinus*.

En el análisis de la composición de tardígrados en el musgo *Calymperes palisotii* tema central de esta investigación, se encontraron seis especies: *Milnesium tardigradum*, *Macrobiotus cf. harmsworthi*, *Macrobiotus hufelandi*, *Macrobiotus richtersi*, *Doryphoribius citrinus* y *Pseudechiniscus juanita*. Se recolectaron 350 especímenes pertenecientes a dos clases, tres ordenes, cuatro familias y seis especies.

Las especies *Doryphoribius bertolanii*, *Doryphoribius citrinus* y *Pseudechiniscus juanita* son nuevos registros para Puerto Rico.

### Descripción de especies

Clase Heterotardigrada

Orden Echiniscoidea

Familia Echiniscidae

*Pseudechiniscus juanita* Barros, 1939

Coloración naranja, cuerpo cubierto por placas con una granulación gruesa (Figura 6, A). Longitud hasta 150  $\mu\text{m}$ . Huevos lisos con un diámetro de 52  $\mu\text{m}$ ,

depositados en la exuvia (Figura 6, B). Esta especie fue descrita de Brasil y reportada en las Islas Galápagos, Austria e Italia. Se colectaron 23 especímenes.

Clase Eutardigrada

Orden Parachela

Familia Macrobiotidae

*Macrobiotus cf. harmsworthi*

Translúcidos, cutícula lisa. Aparato bucal con tres macroplacoides, microplacoides presentes. Se colectaron nueve especímenes (Figura 7). Las especies que cumplen con estas características se agrupan dentro del Grupo Harmsworthi que contiene 15 especies con características morfológicas similares, pero que se diferencian en la morfología externa de los huevos. Para la especie de este estudio no se encontraron huevos por lo que la identificación no se pudo completar.

*Macrobiotus hufelandi* Schultze, 1883

Translúcidos, cutícula lisa. Aparato bucal con dos macroplacoides y microplacoides (Figura 8, A). Huevos libres, ornamentados, con el disco terminal fuertemente dentado (Figura 8, B). Cosmopolita. Se colectaron 130 especímenes.

*Macrobiotus richtersi* J. Murr. 1911

Translúcidos, cutícula lisa. Aparato bucal con tres macroplacoides, el tercero más largo, microplacoides presentes. Cosmopolita. Se colectaron 42 especímenes (Figura 9).

Familia Hypsibiidae

*Doryphoribius bertolanii* Beasley y Pilato, 1987

Longitud 376  $\mu\text{m}$ . Tubo bucal con barra de refuerzo. Faringe con tres macroplacoides, el primero más corto, el segundo y tercero son casi iguales en longitud (Figura 10, A). Microplacoides ausentes. Uñas tipo Isohypsibius sin lúnula (Figura 10, B). Se colectó un espécimen sobre *Hyophila involuta*. Esta especie ha sido descrita de especímenes en musgos sobre suelo de Oklahoma (USA).

*Doryphoribius citrinus* Maucci, 1972

Coloración naranja. Cutícula reticulada (Figura 11, A). Aparato bucal con barra de refuerzo, dos macroplacoides. Huevos lisos con un diámetro de 80  $\mu\text{m}$ , depositados en la exuvia (Figura 11, B). Esta especie fue descrita de Austria y ha sido reportada en Turquía, China y España. Se colectaron 78 especímenes.

Orden Apochela

Familia Milnesiidae

*Milnesium tardigradum* Doy. 1840

Translúcidos. Cutícula lisa. Aparato bucal sin placoides, tubo bucal ancho (Figura 12). Cosmopolita. Se colectaron 68 especímenes.

### Frecuencia de tardígrados en cada forofito

Las tablas dos a la ocho muestran las frecuencias observadas de las especies de tardígrados presentes en los forofitos *Calophyllum calaba* No. 772, *Swietenia macrophylla* No. 1 y No. 2, *Mangifera indica* No. 1 y No. 2, *Bucida buceras* No. 618 y No. 604. En *Calophyllum calaba* No. 78 se colectaron ocho especímenes de *Macrobiotus richtersi* en las muestras dos, seis, siete y nueve con uno, cuatro, dos y un espécimen respectivamente. En las muestras tomadas del forofito *Hymenaea courbaril* se colectó un espécimen de *Macrobiotus richtersi* en la muestra siete en el segundo muestreo (lluvioso). En el forofito *Veitchia merrillii* se colectó la especie *Macrobiotus cf. harmsworthi* con frecuencias muy bajas, esta especie no se encontró en los demás forofitos. En *Veitchia merrillii* No.1 fueron colectados siete especímenes, distribuidos en las muestras uno, tres, cinco y siete con dos, tres, uno y un espécimen respectivamente. En *Veitchia merrillii* No. 2 se colectaron dos especímenes de *M. cf. harmsworthi* en las muestras uno y siete.

Las frecuencias relativas de las especies de tardígrados (Figura 13), muestran variación en cada uno de los forofitos, *Macrobiotus hufelandi* fue abundante en *Bucida buceras* No.618, *Macrobiotus richtersi* en *Swietenia macrophylla* No. 2. *Macrobiotus cf. harmsworthi* sólo estuvo presente en *Veitchia merrillii* No. 1 y No. 2. *Doryphoribius citrinus* fue abundante en *Bucida buceras* No. 604, *Milnesium tardigradum* en *Mangifera indica* No. 1 y *Pseudechiniscus juanita* en *Mangifera indica* No. 2. No se apreciaron diferencias significativas en las frecuencias relativas en los dos periodos de muestreo en las especies de tardígrados *Doryphoribius citrinus* ( $t = 0.3$ ,  $p > 0.5$ ), *Macrobiotus hufelandi* ( $t = 0.02$ ,  $p > 0.5$ ), *Macrobiotus cf. harmsworthi* ( $t = 1.08$ ,  $p >$

0.2), *Milnesium tardigradum* ( $t = 0.3$ ,  $p > 0.5$ ) y *Pseudechiniscus juanita* ( $t = 0.72$ ,  $p >> 0.2$ ) excepto en *Macrobotus richtersi* ( $t = 62.4$ ,  $p < 0.001$ ).

### **Densidad de tardígrados en cada forofito**

Las especies *Macrobotus hufelandi*, *Doryphoribius citrinus* y *Milnesium tardigradum* presentaron los valores más altos de densidad en los forofitos *Bucida buceras* No. 618, *B. buceras* No. 604 y *Mangifera indica* No. 1 respectivamente (Tabla 9). *Macrobotus hufelandi*, *Doryphoribius citrinus* y *M. richtersi* alcanzaron valores máximos en densidad en ausencia de *Milnesium tardigradum*, a su vez, *M. tardigradum* alcanzó la densidad máxima cuando están presentes *M. hufelandi* y *D. citrinus* con densidades medias. *Pseudechiniscus juanita* alcanzó una máxima densidad cuando el número de depredadores (*Milnesium tardigradum* y *Macrobotus richtersi*) fue bajo, como en *Mangifera indica* No. 2 (Tabla 9). *Macrobotus cf. harmsworthi* mostró densidades muy bajas y fue única en *Veitchia merrillii*.

### **Riqueza y diversidad en cada forofito**

Los valores de riqueza (Figura 14) mostraron que en ningún forofito se encontraron las seis especies reportadas en este estudio. El forofito *Mangifera indica* No.1 mostró el número mayor de especies (5) y los forofitos *Hymenaea courbaril*, *Veitchia merrillii* No. 1 y No. 2 y *Calophyllum calaba* No. 78, presentaron los valores más altos de dominancia y valores de diversidad bajos (Figura 15), pues sólo poseen una especie cada uno. Los índices de riqueza fueron afectados por el número de individuos de la muestra, siendo inversamente proporcionales, a mayor abundancia de individuos,

menor fue el valor de riqueza, *Mangifera indica* No. 1 con cinco especies (76 especímenes) mostró valores de riqueza menores que *Swietenia macrophylla* No. 1 con cuatro especies (12 especímenes). El número de especies (R) fue más descriptivo. Los forofitos con mayor diversidad fueron *Swietenia macrophylla* No. 1 ( $H'$ : 1.19; D: 0.2) y *Mangifera indica* No. 2 ( $H'$ :1.14; D: 0.34) ambos con cuatro especies. En los forofitos *Bucida buceras* se presentaron valores elevados de dominancia y de diversidad bajos (Figura 15), debido a la elevada abundancia de *Macrobotus hufelandi* en *B. Bucerás* No. 618 y de *Doryphoribius citrinus* en *B. buceras* No. 604.

### **Distribución de las especies de tardígrados**

Los índices de dispersión mostraron diferencias en los tipos de distribución de tardígrados entre los forofitos. Los índices utilizados permitieron discernir entre los tres tipos de distribución (al azar, agrupada y uniforme), el índice de la relación varianza – media permitió discernir entre distribuciones al azar y uniformes, el índice de Morisita entre distribuciones al azar o agrupadas y el de Morisita estandarizado, entre los tres tipos de distribución. Los tres índices permitieron llegar a un consenso para la distribución de cada especie de tardígrado.

*Macrobotus hufelandi* presentó dos tipos de distribución, distribución al azar en los forofitos *Calophyllum calaba* No. 772 y *Swietenia macrophylla* No. 2, y distribución agrupada en *Bucida buceras* No. 618 y *Mangifera indica* No. 1 y No. 2. El índice de la relación varianza – media mostró que *M. hufelandi* no presentó una distribución agrupada en *C. calaba* No. 772 y *S. macrophylla* No. 2 (Tabla 10). Los índices de Morisita y Morisita estandarizado (Tablas 11 y 12) permitieron establecer una

distribución al azar para *M. hufelandi* en *C. calaba* No. 772 y *S. macrophylla* No.2. *Macrobotus richtersi* presentó los tres tipos de distribución, agrupada en *C. calaba* No. 78 y en *S. Macrophylla* No. 1 y No. 2, distribución al azar en *B. buceras* No. 604 y distribución uniforme en *M. indica* No. 1 (Tablas 13,14 y 15). *Macrobotus cf. harmsworthi* presentó dos tipos de distribución en *Veitchia merrillii*, distribución al azar en *Veitchia merrillii* No. 1 y distribución uniforme en *Veitchia merrillii* No. 2 (Tablas 16, 17 y 18) ambas distribuciones están acorde con el bajo número de especímenes colectados. *Doryphoribius citrinus* presentó una distribución agrupada en los forofitos donde se encontró. Los tres índices mostraron el mismo resultado (Tablas 19, 20 y 21). *Milnesium tardigradum* fue abundante en *M. indica* No. 1 y presentó una distribución agrupada al igual que en *M. indica* No. 2; en *C. calaba* No. 772 la distribución fue al azar y en *S. macrophylla* No.1 fue uniforme (Tablas 22, 23 y 24). *Pseudechiniscus juanita* presentó una distribución agrupada en *S. macrophylla* No. 2 y *M. indica* No. 2 (Tablas 25, 26 y 27).

### **Variables consideradas para cada forofito**

El análisis de varianza de las temperaturas promedio no mostró diferencias significativas ( $F= 0.9609$  y  $p = 0.45$ ; gl: 6) entre los forofitos, ni con la temperatura general del Recinto de Mayagüez. Se realizó un análisis de varianza con el valor de las temperaturas de cada forofito tomadas al medio día (12:00 m) donde se encontraron diferencias significativas entre los forofitos ( $F= 3.55$  y  $p = 0.004$ ; gl: 5), la prueba de Tukey ( $q_{(0,05, k 6, 157)} = 4$ ) permitió establecer que *Mangifera indica* No. 1 presentó diferencias en la temperatura debajo del dosel con *Bucida buceras* No. 604 ( $q = 5.56$ ),

*Calophyllum calaba* No. 772 ( $q = 4.44$ ) y *Veitchia merrillii* No. 2 ( $q = 4$ ) y temperaturas similares con *Hymenaea courbaril* y *Swietenia macrophylla* No. 2. La tabla 28 resume los valores de las temperaturas tomadas al medio día y utilizados en el análisis de varianza y la prueba de Tukey.

*Hymenaea courbaril* y *Mangifera indica* No. 1 presentaron las áreas de dosel más grandes y *Veitchia merrillii* No. 1 y No. 2 las áreas más pequeñas. Los valores del área foliar (hoja simple o foliolos en hojas compuestas) mostraron que *Mangifera indica* posee las hojas con un área mayor y *Bucida buceras* las hojas más pequeñas. Los valores más bajos de pH de la corteza se encontraron en *Hymenaea courbaril* y *Veitchia merrillii* No. 1 y No. 2 (5.09, 4.52 y 4.33 respectivamente). La tabla 29 muestra los valores de cada una de estas variables para cada forofito. La gráfica de pluviosidad (Figura 16) muestra el contraste en los dos periodos en los que se llevó a cabo la toma de muestras, el periodo seco (febrero – marzo) y de lluvias (abril – mayo).

El Análisis de Componentes Principales (PCA) (Figura 17) mostró que las componentes más importantes para el primer factor fueron la temperatura debajo del dosel y el área foliar (-0.917 y 0.933) y para el segundo factor el pH de la corteza (0.882). El PCA también mostró la asociación entre *Milnesium tardigradum* - *Pseudechiniscus juanita*, *Macrobiotus richtersi* - *Doryphoribius citrinus*.

### **Similitud en composición de tardígrados entre e intra macrohábitats**

El análisis de agrupamiento permitió establecer tres grupos de forofitos de acuerdo a la composición de las comunidades de tardígrados (Figura 18). El primer grupo conformado por *Calophyllum calaba* No. 78, *Hymenaea courbaril* y *Swietenia macrophylla* No. 1 y No. 2. *Calophyllum calaba* No. 78 e *H. courbaril* son similares

porque presentaron una única especie, *Macrobiotus richtersi*. *Swietenia macrophylla* No. 1 y No. 2 son similares porque presentaron tres especies en común, *M. hufelandi*, *M. richtersi* y *Doryphoribius citrinus* y se diferenciaron en una especie cada una, *Pseudechiniscus juanita* que estuvo presente en *S. macrophylla* No. 1 y *Milnesium tardigradum* en *S. macrophylla* No. 2.

El segundo grupo conformado por *C. calaba* No. 772, *Bucida buceras* No. 618, *Mangifera indica* No. 2, *B. buceras* No. 604 y *M. indica* No. 1, por presentar en común la especie *M. hufelandi*. *Calophyllum calaba* No. 772 y *B. buceras* No. 618 presentaron dos especies cada una y se diferenciaron en la presencia de las especies *Mi. tardigradum* y *D. citrinus* respectivamente. *Mangifera indica* No. 2, se unió al subgrupo anterior porque presentó además de *M. hufelandi* a *D. citrinus*, *Mi. tardigradum* y *P. juanita*. *Bucida buceras* No. 604 y *M. indica* No. 1 se unieron al grupo anterior porque compartieron las especies *M. hufelandi* y *D. citrinus*. *Bucida buceras* No. 604 y *M. indica* No. 1 formaron un subgrupo porque presentaron en común a *M. richtersi* y *D. citrinus* y se diferenciaron en que *M. indica* No. 1 presentó a *Mi. tardigradum* y *P. juanita*.

El tercer grupo conformado por *Veitchia merrillii* No. 1 y No. 2 presentaron la especie *M. cf. harmsworthi* única en estos forofitos.

### **Predicción de la dispersión de los tardígrados (Distancia Media de Dispersión MDD) mediante Marcha al Azar Correlacionada**

El tamaño del paso fue mayor en *Milnesium tardigradum*, seguido por *Macrobiotus richtersi*, *M. hufelandi*, *Doryphoribius citrinus* y *Pseudechiniscus juanita*

(Figura 19). *Macrobiotus richtersi* y *Mi. tardigradum* recorrieron una distancia mayor durante las 24 horas de experimentación (Figura 20).

El tiempo de deshidratación de *Calymperes palisotii* fue de cuatro horas a una temperatura ambiente de 32 °C. Para determinar el tiempo de simulación para la dispersión de los tardígrados se consideraron 30 minutos iniciales para la rehidratación de los tardígrados y 30 minutos para la anhidrobiosis por lo que el tiempo de actividad de los tardígrados se estimó en tres horas.

La simulación de la dispersión permitió establecer que *Mi. tardigradum* y *M. richtersi* presentaron el mayor rango de dispersión, *M. hufelandi* y *D. citrinus* presentaron valores medios y *P. juanita* el valor más bajo de dispersión (Tabla 30). La Figura 21 muestra los caminos recorridos por los tardígrados sobre el agar en 24 horas. Es interesante observar la cantidad de giros en espiral que realizan en el desplazamiento. La simulación de tres horas de actividad resultante es muy similar a los resultados de laboratorio.

## DISCUSIÓN

El conocimiento de la fauna de tardígrados limnoterrestres en la región Caribe es escaso, Bois-Reymond Marcus en 1960, reportó seis especies para todo el Caribe (Beasley, 1981). Schuster y Toftner (1982) reportaron 16 especies de tardígrados para República Dominicana, de musgos y líquenes de diferentes condiciones ecológicas que abarcaron la Península húmeda de Samaná hasta los desiertos cerca de Monte Christe y desde el nivel del mar a las montañas cerca de Constanza. Puerto Rico y República Dominicana presentan seis especies en común: *Macrobotus areolatus*, *M. harmsworthi*, *M. hufelandi*, *M. richtersi*, *Milnesium tardigradum* y *Pseudechiniscus suillus*. A partir de esta discusión encontré que la especie *Doryphoribius flavus* reportada en República Dominicana es muy similar al *D. citrinus* reportado para Puerto Rico, de hecho Ramazzotti y Maucci (1983) aclaran la diferencia entre *Isohypsibius flavus* y *D. citrinus* principalmente en la presencia de la barra de refuerzo en el tubo bucal, caracter propio del género *Doryphoribius*, por lo que la combinación *D. flavus* no es apropiada y debe ser considerado como *D. citrinus*. Con este análisis son siete las especies en común entre Puerto Rico y República Dominicana. La ausencia de investigaciones sistemáticas y de inventarios de tardígrados principalmente en la región montañosa de Puerto Rico, mantienen en el desconocimiento un gran número de especies, basados en el hecho de que las otras nueve especies que se encuentran en República Dominicana fueron halladas en musgos y líquenes de este hábitat, siendo éste el reporte más cercano para comparación.

En este estudio se encontraron 7 de las 12 especies de tardígrados reportadas para Puerto Rico. Las especies *Doryphoribius bertolanii*, *Doryphoribius citrinus* y *Pseudechiniscus juanita* constituyen tres nuevos registros, para un total de 12 especies de tardígrados en la isla. *Doryphoribius bertolanii* ha sido reportada de Oklahoma (USA) sobre musgo en suelo arenoso y sobre una especie de hepática. El espécimen colectado en el Recinto de Mayagüez se encontró sobre el musgo *Hyophila involuta* que crecía sobre suelo en la entrada del edificio del Departamento de Biología. El espécimen se diferencia de *D. zappalai* porque el primer macrolacoide es más corto y los otros dos son casi iguales en longitud, la ausencia de lúnula en las uñas, y por el tipo de hábitat en que se recolectó, *D. zappalai* se clasificaba como una especie acuática (Ramazzotti y Maucci, 1983) pero Beasley (1981) reportó para Puerto Rico un espécimen como *D. zappalai* colectado de una muestra del musgo *Neckera sp.* (probablemente *Neckeropsis sp.*) al oeste de Bayamón, estas especies de musgos crecen principalmente epífitos sobre troncos en ambientes sombreados y húmedos, lo que permitió conocer un rango ecológico más amplio para *D. zappalai*. Con base en fotografías del espécimen de *D. bertolanii*, individuo completo, aparato bucal y uñas del cuarto par de patas el Dr. Beasley considera que el espécimen corresponde a la especie *D. bertolanii*, pero resalta que el espécimen de Puerto Rico presenta el primer macrolacoide corto, mientras que en *D. bertolanii* el más corto es el segundo. Bajo mi criterio los caracteres, ecológico (musgos sobre suelo) y morfológico (ausencia de lúnula) permiten identificar el espécimen como *D. bertolanii*.

El registro de *D. citrinus* en Puerto Rico y en los Estados Unidos (D. Nelson, com. pers.) establece un nuevo rango para esta especie que había sido reportada para

Europa y Asia; la especie que la Dra. Nelson encontró en las montañas humeantes fue colectada en muestras de suelo de una cueva, a diferencia de la especie de Puerto Rico que fue colectada sobre musgo. Esta diferencia ecológica hace pensar a la Dra. Nelson que es posible que sean especies diferentes. *Pseudechiniscus juanita* se reporta por primera vez para la región Caribe.

En los dos periodos de muestreo se observó una marcada diferencia en el nivel de lluvias (Figura 16), sin embargo no se detectaron diferencias significativas en las frecuencias relativas de las especies de tardígrados (Figura 13), ni en la composición de las comunidades en cada uno de los forofitos. La ausencia de algunas especies en el primer periodo y la presencia de éstas en el segundo periodo no se relaciona con la intensidad de lluvias, si no que está relacionada con la distribución de las especies y la distancia media de dispersión. Musgos expuestos sobre paredes pierden gran parte de las comunidades de invertebrados en época de lluvias, Ricci et al. (1989) establecieron este fenómeno para comunidades de rotíferos bdelloideos, otros invertebrados comunes en musgos. Para musgos corticícolas, el dosel de los árboles y la posición lateral de los musgos sobre la corteza impiden el lavado de los individuos.

Con base en las frecuencias observadas de las especies de tardígrados en los forofitos con más de una especie (Tablas 2 a la 8) y los forofitos monoespecíficos, *Calophyllum calaba* No. 78 con 8 especímenes de *Macrobiotus richtersi*, *Hymenaea courbaril* con un espécimen de *M. richtersi* y *Veitchia merrillii* No. 1 y No. 2 con 7 y 2 especímenes de *M. cf. harmsworthi* respectivamente, se determinó que existen diferencias en las densidades poblacionales de las especies de tardígrados entre e intra forofitos (Tabla 9). Esta diferencia se debe a la composición de la comunidad.

La densidad de *Pseudechiniscus juanita* disminuyó cuando las densidades de *Milnesium tardigradum* y *Macrobotus richtersi* fueron altas. *Macrobotus hufelandi* y *Doryphoribius citrinus* no presentaron un patrón definido en las densidades, pero alcanzaron la densidad máxima cuando *Milnesium tardigradum* no estuvo presente. *Milnesium tardigradum* y *M. richtersi* son considerados la cúspide de esta comunidad trófica, pues son los depredadores que regulan las demás poblaciones de tardígrados y otras especies de invertebrados. *Macrobotus cf. harmsworthi* presentó densidades muy bajas y especificidad por ambientes con mayor radiación solar y pH bajos como en *Veitchia merrillii*.

En los forofitos *Mangifera indica* y *Swietenia macrophylla* se encontraron cinco de las seis especies registradas, en *Bucida buceras* y *Calophyllum calaba* tres y en *Hymenaea courbaril* y *Veitchia merrillii* una especie. Los valores de riqueza y diversidad variaron entre e intra forofitos (Figuras 14 y 15), encontrándose casos de dominancia en *Bucida buceras* No. 618 y No. 604 y en los forofitos con una especie de tardígrado. Las comunidades más equilibradas y con valores altos de diversidad se encontraron en *Mangifera indica* No. 1 y No. 2 y *Swietenia macrophylla* No. 1 y No. 2.

Las variaciones encontradas en este estudio en lo referente a riqueza, diversidad y densidad de tardígrados en *Calymperes palisotii* en los diferentes forofitos, se ajustan a lo propuesto por Nelson y McInnes (2002) para estos aspectos en microhábitats similares y adyacentes.

La composición de la comunidad de tardígrados en *Calymperes palisotii* (Figura 22) se puede resumir de la siguiente manera: en la parte superior de la red trófica se puede encontrar a *Milnesium tardigradum* o *Macrobotus richtersi* o ambos. Estas dos

especies pueden consumir otros invertebrados como rotíferos bdelloideos, nemátodos y protozoos; aunque el método de alimentación es diferente. *Milnesium tardigradum* traga presas enteras ya que posee un tubo bucal ancho, mientras que *M. richtersi* succiona los fluidos perforando la cutícula de las presas. En el siguiente nivel encontramos a *M. hufelandi*, generalmente de hábitos herbívoros y a *Doryphoribius citrinus* que se alimenta principalmente de diatomeas y detritos, la coloración naranja de *D. citrinus* se debe al consumo de diatomeas (R. Bertolani, com. pers.). En la base de esta red se encuentra *Pseudechiniscus juanita* que se alimenta de diatomeas y detritos que le dan el color naranja característico de la especie. *Macrobotus cf. harmsworthi* probablemente es la cúspide de la meiofauna en *Veitchia merrillii*, ya que presenta un comportamiento alimenticio similar a *M. richtersi*.

Se calcularon tres índices de distribución (Tablas 10 a la 27) para llegar a un consenso en el tipo de distribución de cada especie de tardígrado. La distribución de las especies de tardígrados en cada forofito está relacionada con los hábitos alimenticios y la distancia media de dispersión (Tabla 30), siendo en la mayoría de los casos una distribución agrupada, independiente del número de especies de la comunidad en cada forofito. Especies con velocidades de desplazamiento (tamaño del paso) bajas como *Pseudechiniscus juanita* y *Doryphoribius citrinus* (Figura 19) presentaron distribuciones agrupadas, ya que las distancias medias de dispersión son más cortas (Figura 20, Tabla 30). Depredadores como *Milnesium tardigradum* y *Macrobotus richtersi* que deben recorrer distancias mayores para conseguir presas, presentaron velocidades altas de desplazamiento y distancias medias de dispersión más largas.

*Macrobiotus hufelandi* mostró valores medios de velocidad y dispersión que se correlacionan con sus hábitos alimenticios omnívoros.

El pH de la corteza, la temperatura debajo del dosel y el área foliar fueron las características de mayor importancia para la presencia de tardígrados (Figura 17). El pH, el oxígeno disuelto y la temperatura son los factores más importantes para que los tardígrados salgan de la anhidrobiosis (Crowe y Higgins, 1967), cortezas con pH muy ácidos no son favorables para el desarrollo de comunidades de tardígrados, ya que acidifican la película de agua que recubre al musgo. Hofmann (1987) determinó que *Macrobiotus hufelandi* y *Milnesium tardigradum* preferían pH alcalinos en musgos que experimentaban intervalos de deshidratación. El forofito *Veitchia merrillii* presentó cortezas con pH muy ácidos y temperaturas altas debajo del dosel (Tabla 28 y 29), variables que influyeron para que sólo *Macrobiotus cf. harmsworthi* se desarrollara en *Calymperes palisotii*. La temperatura debajo del dosel y el área foliar son variables que están relacionadas, forofitos con hojas y doseles grandes presentaron temperaturas un poco más bajas, por lo tanto filtran más radiación solar (luz). Beasley (2001) reportó que individuos pequeños (120 µm) de *Macrobiotus hufelandi* evitaban la luz, como un mecanismo de protección contra la deshidratación. Las poblaciones más grandes de *M. hufelandi* se encontraron en *Bucida buceras*, contrario a lo que se podría esperar ya que presentó un dosel amplio con hojas pequeñas que permiten la entrada de más radiación solar, en comparación con *Mangifera indica*, por lo que el pH de la corteza fue la variable que determinó este resultado, mostrando que las poblaciones de *M. hufelandi* se encuentran reguladas por el pH y no por la luminosidad y la temperatura del forofito, pudiéndose también establecer esta regulación para las poblaciones de *Doryphoribius*

*citrinus* y *M. richtersi*. Desde este punto de vista las variables que regularon la distribución de *Milnesium tardigradum* y *Pseudechinscus juanita* fueron el pH y la temperatura.

El agrupamiento de forofitos de acuerdo al índice de similitud de Morisita (Figura 18) permitió establecer tres grupos: el primer grupo está determinado por la presencia de *Macrobotus richtersi*, el segundo grupo por la presencia de *M. hufelandi* y el tercer grupo por la presencia de *M. cf. harmsworthi*. Los forofitos *Swietenia macrophylla* y *Veitchia merrillii* presentaron pocas diferencias intraforofitos en cuanto a la composición de la comunidad de tardígrados.

Antes de 1950 la dispersión de los animales era atribuida a un constante flujo de individuos de un área a otra, a un éxodo forzado debido al sobrepoblamiento o al transporte accidental. Se enfatizó más en los riesgos de la dispersión que en los beneficios. Normalmente la ecología de poblaciones ha ignorado la dispersión debido a las dificultades en la observación (Byers, 2001). El papel de la dispersión de los animales en la ecología de poblaciones se ha investigado en dos líneas: análisis teóricos usando modelos de difusión y estudios empíricos que emplean simulaciones en computador (Turchin, 1991). La ventaja de las ecuaciones como modelo es que pueden aplicarse fácilmente y proporcionan respuestas rápidas. La desventaja es que las ecuaciones no son a menudo intuitivas y normalmente difíciles de verificar. A menudo las simulaciones son la única vía para comenzar a entender los procesos que parecen difíciles de modelar mediante ecuaciones (Byers, 2001). En este estudio se evaluó la aplicabilidad del programa MEAN-DD diseñado por Byers (2001) para calcular la dispersión de organismos. Este programa de simulación fue eficaz en predecir la

distancia de dispersión de las especies de tardígrados. *Milnesium tardigradum* y *Macrobotus richtersi* presentaron los valores más altos de la distancia media de dispersión (Tabla 30), lo que permite establecer un amplio rango para estas especies. Dieckmann et al. (1999) sugieren que el incremento en la fragmentación del hábitat puede aumentar el riesgo de la tasa de mortalidad de aquellos genes asociados con la dispersión; por lo que en este estudio los valores de abundancia bajos de *Mi. tardigradum* en *Swietenia macrophylla*, se deben probablemente a la fragmentación de los parches de musgo por la caída de la corteza (ritidoma), produciendo un efecto de borde que limita la distribución de las especies de mayor rango y a su vez establece distribuciones agrupadas. *Macrobotus hufelandi* presentó un valor intermedio de la distancia media de dispersión explicado por sus hábitos herbívoros, lo que implica un rango de dispersión medio dentro de los parches de musgo. Para *Doryphoribius citrinus* y *Pseudechiniscus juanita* se estimó un rango de dispersión corto.

El desplazamiento en espiral de las especies de tardígrados (Figura 21) puede ser explicado por su comportamiento sobre el microhábitat. Los tardígrados que habitan musgos deben moverse sobre el tallo y las hojas (Figura 22). En estos movimientos tienen dos opciones: moverse de frente ( $0^\circ$ ) o hacia los lados ( $>0^\circ$ ). La mayor proporción de movimientos a los lados es la marca de su movimiento natural, rodeando los tallos y las hojas en busca de alimento o humedad.

La capacidad de anhidrobiosis y la reproducción partenogénica son una ventaja para invadir nuevos hábitats (Bertolani, 1994), lo que explica las densidades altas y la distribución amplia observadas en especies como *Doryphoribius citrinus*, *Milnesium tardigradum* y *Macrobotus hufelandi*.

El uso de los tardígrados como bioindicadores fue rechazado según Luepke (1979) debido a la biomasa pequeña y la información básica inadecuada de estos organismos. Este estudio ha suministrado la información básica sobre la composición de tardígrados en el musgo *Calymperes palisotii* sobre diferentes forofitos, por lo que el diseño de un índice de calidad ambiental con base en comunidades de tardígrados es una alternativa para la evaluación de la calidad del aire de una ciudad. La amplia distribución en la región Caribe del musgo *Calymperes palisotii* facilita la replicación de esta investigación y la creación de una base de datos para establecer los valores del índice.

## CONCLUSIONES

- Se reportaron siete especies de tardígrados para la Universidad de Puerto Rico, Recinto de Mayagüez.
- Se encontraron seis especies de tardígrados en el musgo *Calymperes palisotii*.
- Puerto Rico registra 12 especies de tardígrados con la inclusión de *Doryphoribius bertolanii*, *Doryphoribius citrinus* y *Pseudechiniscus juanita*.
- *Doryphoribius citrinus*, *Macrobiotus hufelandi* y *Milnesium tardigradum* presentaron los valores más altos de densidad.
- *Mangifera indica* y *Swietenia macrophylla* presentaron los valores más altos de riqueza y diversidad.
- Se establecieron tres grupos de forofitos de acuerdo a la similitud en composición de las comunidades de tardígrados, organizados por la presencia de *Macrobiotus richtersi*, *M. hufelandi* y *M. cf. harmsworthi*.
- *Swietenia macrophylla* y *Veitchia merrillii* presentaron valores altos de similitud intra forofito.
- El pH de la corteza, la temperatura debajo del dosel y el área foliar de los forofitos fueron las variables más importantes que influyeron en la composición de las comunidades de tardígrados.
- El programa MEAN-DD fue efectivo en la predicción de las distancias medias de dispersión y en el patrón de dispersión de las especies de tardígrados.
- El desplazamiento en espiral de los tardígrados se debe a la búsqueda de humedad y alimento sobre el musgo.

- *Macrobiotus richtersi* y *Milnesium tardigradum* presentaron los valores más largos en la distancia media de dispersión.
- *Pseudechiniscus juanita* presentó el valor más corto en la distancia media de dispersión.

## RECOMENDACIONES

Puerto Rico presenta un gran número de bosques y reservas que albergan gran diversidad de microinvertebrados aún desconocidos. Por lo que se recomienda la ejecución de proyectos encaminados en la búsqueda de estas especies, así como estudios ecológicos de las comunidades de microinvertebrados en ambientes urbanos. Debido a la amplia distribución del musgo *Calymperes palisotii* se recomienda replicar esta investigación en otras ciudades de Puerto Rico, para poder estandarizar un índice de contaminación basado en las comunidades de tardígrados. También se deben considerar otros hábitats como otros tipos de plantas (bromelias, hepáticas, líquenes), suelo, fuentes de agua dulce y ambientes marinos.

## LITERATURA CITADA

- Aguinaldo, A., J. Turbeville., L. Linford., M. Rivera., J. Garey., R. Raff y J. Lake. 1997.  
Evidence for a clade of nematodes, arthropods and other moulting animals.  
Nature 387: 489-493.
- Beasley, C. W. 1981. Some Tardigrada From Puerto Rico. Texas Jour. Sci. 33(1): 9-12.
- Beasley, C. W. 2001. Photokinesis of *Macrobotus hufelandi* (Tardigrada, Eutardigrada)  
Zool. Anz. 240: 233-236.
- Bertolani, R. 1987. Sexuality, reproduction, and propagation in tardigrades. In R.  
Bertolani (ed.), Biology of tardigrades. Proceedings of the fourth International  
Symposium on the Tardigrada, September 1985, Modena, Italy. Selected  
Symposia and Monographs 1: 93-101. Mucci, Modena, Italy.
- Bertolani, R. 1994. Tardigrada. En: K. G. Adiyodi & R. G. Adiyodi (eds.) Reproductive  
Biology of Invertebrates, Vol. VI: Asexual propagation and reproductive  
strategies, pp 25-37. Oxford & IBH Publishers, New Delhi
- Bertolani, R y L. Rebecchi. 1993. A Revision of the *Macrobotus hufelandi* Group  
(Tardigrada, Macrobiotidae), with some observations on the taxonomic  
characters of Eutardigrades. Zoologica Scripta Vol 22 (2): 127-152.
- Bertolani, R y L. Rebecchi. 1999. Tardigrada. In E. Knobil and J. D. Neill (eds.),  
Encyclopedia of reproduction, Vol. 4, pp, 703-718. Academic Press, San Diego.
- Bertrand, M. 1975. Vie Milieu, Vol 25:299-314. En: Gerson, U. 1982. Bryophytes and  
Invertebrates. Chapter 9, pp 291-332. En: Smith, A.J.E.(ed).Bryophyte Ecology.  
Chapman and Hall. New York.

- Byers, J. A. 2001. Correlated random walk equations of animal dispersal resolved by simulation. *Ecology* 82: 1680-1690.
- Crowe, J. H., y R. P. Higgins. 1967. The revival of *Macrobotus areolatus* Murray (Tardigrada) from the cryptobiotic state. *Trans. Amer. Microsc. Soc.*, 86(3):286-294.
- Dieckmann, U., O'Hara, B. & Weisser, W. 1999. The evolutionary ecology of dispersal. *Trends in Ecology and Evolution*, 14: 88-90.
- Fox, I. 1966. On the significance of tardigrades in the digestive tract of snails. *Proc. First Int. Congr. Parasitol.*, 2: 1064.
- Fox, I. y I. Garcia-Moll. 1962. *Echiniscus molluscorum*, new tardigrade from the feces of the land snail, *Bulimulus exilis* (Gmelin) in Puerto Rico (Tardigrada: Scutechiniscidae). *Journal of Parasitology* 48(2):177-181.
- Garey, J., M. Krotec., D. Nelson y J. Brooks. 1996. Molecular Analysis Supports a Tardigrade – Arthropod Association. *Invert. Biol.* 115: 79-88.
- Garey, J., D. Nelson., L. Mackey y J. Li. 1999. Tardigrade Phylogeny: Congruencing of morphological and molecular evidence. En: Greven, H (ed.), *Proceedings of the Seventh International Symposium on the Tardigrada, August 1997, Düsseldorf, Germany*. *Zool. Anz.* 238: 205-210.
- Gerson, U. 1982. Bryophytes and Invertebrates. Chapter 9, pp 291-332. En: Smith, A.J.E.(ed). *Bryophyte Ecology*. Chapman and Hall. New York.
- Giribet, G., S. Carranza., J. Baguña., M. Riutort y C. Ribera. 1996. First molecular evidence for the existence of a Tardigrada + Arthropoda clade. *Mol. Biol. Evol.* 13: 76-84.

- Hofman, I. 1987. Habitat preference of the most frequent moss-living Tardigrada in the area of Giessen (Hessen). En: Bertolani, R. (ed.). Biology of Tardigrades. Selected Symposia and Monographs U.Z.I, pp 211-216. Mucchi, Modena Italia.
- Jerez, J. J., E. X. Narváez., y R. Restrepo. 2002. Tardígrados en musgos de la Reserva el Diviso (Santander, Colombia). Revista Colombiana de Entomología 28(2): 199-206.
- Krebs, C. J. 1985. Ecología. Estudio de la Distribución y la Abundancia. Segunda edición. Harla. México. 752 pp.
- Krebs, C. J. 1999. Ecological Methodology. 2<sup>nd</sup> ed., Addison Wesley Longman. California. 620 pp.
- Kristensen, R. M. 1987. Generic Revision of the Echiniscidae (Heterotardigrada), with a Discussion of the Origin of the Family. En: Bertolani, R. (ed.). Biology of Tardigrades. Selected Symposia and Monographs U.Z.I, pp 261-335. Mucchi, Modena Italia.
- Luepke, N. P. 1979. Monitoring environmental materials and specimen banking. Martinus Nijhoff, The Hague.
- Magurran, A. E. 1989. Diversidad Ecológica y su Medición. Ediciones Vedra. Barcelona. 200 pp.
- Martin, R. E., y G. Gray. 1971. pH of Southern Pine Barks. Forest Products Journal 21(3): 49-52.
- McInnes, S., S. Chown., y H. Dartnall. 2000. Milnesium cfr tardigradum a monitor of high altitude micro-invertebrates on Sub-Antarctic Marion Island. En:Guldberg,

- H. J (ed.) Programme and Abstracts. The 8<sup>th</sup> International Symposium on Tardigrada. Zoological Museum, University of Copenhagen, Denmark.
- Mehlen, R. H. 1972. Pac. Sci. Vol 26:223-225. En: Gerson, U. 1982. Bryophytes and Invertebrates. Chapter 9, pp 291-332. En: Smith, A.J.E.(ed). Bryophyte Ecology. Chapman and Hall. New York.
- Morgan, C y P.E. King. 1976. British Tardigrades. Academic Press. En: Gerson, U. 1982. Bryophytes and Invertebrates. Chapter 9, pp 291-332. En: Smith, A.J.E.(ed). Bryophyte Ecology. Chapman and Hall. New York.
- Nelson, D. 1975. Ecological Distribution of Tardigrades on Roan Mountain, Tennessee- North Carolina. Mem. Ist. Ital. Idrobiol., 32 Supple: 225-276.
- Nelson, D. 1982. Tardigrada. En: Hulbert, S. H., y A. Villalobos-Figueroa (eds.). Aquatic Biota of Mexico, Central America, and the West Indies. San Diego State University Press.
- Nelson, D. 2002. Current Status of the Tardigrada: Evolution and Ecology. INTEG. AND COMP. BIOL., 42: 652-659.
- Nelson, D. y J. N. Marley. 2000. The Biology and Ecology of Lotic Tardigrada. Freshwater Biology 44: 93-108.
- Nelson, D., y S. McInnes. 2002. Tardigrada. In Rundle, S. D., A. L. Robertson., y J. M. Schmid-Araya (eds.). Freshwater Meiofauna: Biology and Ecology, pp 177-215. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands.

- Ramazzotti, G. y W. Maucci. 1983. Il Phylum Tardigrada (III Edizione). *Memorie dell'Istituto Italiano di Idrobiologia* Dott. Marco De Marchi, Vol 41.
- Reese, W. D. 1993. Calymperaceae. *Flora Neotropica Monographs*. 58: 1-102. The New York Botanical Garden.
- Reese, W. D. 1999. Calymperaceae. *Bryophyte Flora of North America*, Provisional Publication. Buffalo Museum of Science.
- <http://www.sciencebuff.org/bfna/v1/CalyCalymperaceae.htm>
- Ricci, C., M. Pagani y A. Bolzern. 1989. Temporal analysis of clonal structure in a moss bdelloid population. *Hydrobiologia* 186/187: 145-152.
- Schuster, R. O., y E. C. Toftner. 1982. Dominican Republic Tardigrada. En: Nelson, D. R. (ed.) *Proceedings of the third international symposium on the tardigrada*, pp 221-235. East Tennessee State University Press. Johnson City.
- Smith, A. J. E. 1982. *Bryophyte Ecology*. Chapman y Hall. 511 pp.
- Turchin, P. 1991. Translating foraging movements in heterogeneous environments into the spatial distribution of foragers. *Ecology* 72: 1253-1266.
- Zar, H. J. 1996. *Biostatistical Analysis*. Tercera edición. Prentice Hall, inc. 662 pp.

## **TABLAS**

**Tabla 1.** Posición geográfica de cada forofito dentro del Recinto de Mayagüez.

Forofito	Coordenadas	
<i>Calophyllum calaba</i> No. 78	N18°12.899	W067°08.582
<i>Calophyllum calaba</i> No. 772	N18°12.971	W067°08.570
<i>Swietenia macrophylla</i> No. 1	N18°12.599	W067°08.555
<i>Swietenia macrophylla</i> No. 2	N18°12.582	W067°08.525
<i>Bucida buceras</i> No. 618	N18°12.775	W067°08.590
<i>Bucida buceras</i> No. 604	N18°12.761	W067°08.599
<i>Hymenaea courbaril</i>	N18°12.616	W067°08.510
<i>Mangifera indica</i> No. 1	N18°12.590	W067°08.550
<i>Mangifera indica</i> No. 2	N18°12.457	W067°08.425
<i>Ptychosperma elegans</i> No. 1	N18°12.457	W067°08.455
<i>Ptychosperma elegans</i> No. 2	N18°12.503	W067°08.429

**Tabla 2.** Frecuencia de tardígrados en cada periodo de muestreo en *Calophyllum calaba* No. 772

	Seco					Lluvioso					Total
	M1	M2	M3	M4	M5	M6	M7	M8	M9	M10	
<i>Macrobiotus hufelandi</i>	3	2	1	2	6	1	2	3	3	0	23
<i>Milnesium tardigradum</i>	1	0	0	0	1	0	2	0	0	3	7
<b>Total</b>	<b>4</b>	<b>2</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>7</b>	<b>1</b>	<b>4</b>	<b>3</b>	<b>3</b>	<b>3</b>	<b>30</b>

**Tabla 3.** Frecuencia de tardígrados en cada periodo de muestreo en *Swietenia macrophylla* No. 1.

	Seco					Lluvioso					Total
	M1	M2	M3	M4	M5	M6	M7	M8	M9	M10	
<i>Macrobiotus hufelandi</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Macrobiotus richtersi</i>	0	0	3	0	0	2	1	0	0	0	6
<i>Doryphoribius citrinus</i>	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3
<i>Milnesium tardigradum</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	2
Total	0	0	3	0	0	6	1	1	0	1	12

**Tabla 4.** Frecuencia de tardígrados en cada periodo de muestreo en *Swietenia macrophylla* No. 2.

	Seco										Lluvioso										Total
	M1	M2	M3	M4	M5	M6	M7	M8	M9	M10	M1	M2	M3	M4	M5	M6	M7	M8	M9	M10	
<i>Macrobiotus hufelandi</i>	0	0	0	0	1	3	1	2	0	0	0	0	0	0	1	3	1	2	0	0	7
<i>Macrobiotus richtersi</i>	0	2	0	0	3	7	0	1	0	4	0	0	0	0	3	7	0	1	0	4	17
<i>Doryphoribius citrinus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Pseudechiniscus juanitae</i>	0	0	0	0	0	0	4	1	0	0	0	0	0	0	0	0	4	1	0	0	5
Total	0	2	0	0	4	11	5	4	0	4	0	2	0	0	4	11	5	4	0	4	30

**Tabla 5.** Frecuencia de tardígrados en cada periodo de muestreo en *Mangifera indica* No. 1.

	Seco										Lluvioso										Total
	M1	M2	M3	M4	M5	M6	M7	M8	M9	M10	M1	M2	M3	M4	M5	M6	M7	M8	M9	M10	
<i>Macrobiotus hufelandi</i>	2	2	2	0	0	0	0	0	2	8	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	16
<i>Macrobiotus richtersi</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Doryphoribius citrinus</i>	0	0	0	0	0	0	3	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6
<i>Pseudechiniscus juanitae</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Milnesium tardigradum</i>	6	10	6	1	12	2	0	5	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	51
Total	8	12	8	1	12	3	3	10	17	2	76	8	12	8	1	12	3	3	10	17	76

**Tabla 6.** Frecuencia de tardígrados en cada periodo de muestreo en *Mangifera indica* No. 2.

	Seco										Lluvioso										Total
	M1	M2	M3	M4	M5	M6	M7	M8	M9	M10	M1	M2	M3	M4	M5	M6	M7	M8	M9	M10	
<i>Macrobiotus hufelandi</i>	6	1	1	2	0	4	7	1	0	1	6	8	5	2	0	8	14	6	0	1	23
<i>Doryphoribius citrinus</i>	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Pseudechiniscus juanitae</i>	0	6	0	0	0	4	3	4	0	0	0	0	0	0	0	4	3	4	0	0	17
<i>Milnesium tardigradum</i>	0	1	2	0	0	0	4	1	0	0	0	1	2	0	0	0	4	1	0	0	8
Total	6	8	5	2	0	8	14	6	0	1	6	8	5	2	0	8	14	6	0	1	50

**Tabla 7.** Frecuencia de tardígrados en cada periodo de muestreo en *Bucida buceras* No. 618.

	Seco										Lluvioso										Total
	M1	M2	M3	M4	M5	M6	M7	M8	M9	M10	M1	M2	M3	M4	M5	M6	M7	M8	M9	M10	
<i>Macrobiotus hufelandi</i>	17	4	4	3	1	7	4	5	6	8	17	5	4	3	1	7	4	5	6	8	59
<i>Doryphoribius citrinus</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Total	17	5	4	3	1	7	4	5	6	8	17	5	4	3	1	7	4	5	6	8	60

**Tabla 8.** Frecuencia de tardigrados en cada periodo de muestreo en *Bucida buceras* No. 604.

	Seco										Lluvioso										Total
	M1	M2	M3	M4	M5	M6	M7	M8	M9	M10	M1	M2	M3	M4	M5	M6	M7	M8	M9	M10	
<i>Macrobiotus hufelandi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Macrobiotus richtersi</i>	0	0	2	0	1	0	3	1	1	0	3	1	1	0	0	0	3	1	1	0	8
<i>Doryphoribius citrinus</i>	12	16	4	2	10	4	9	1	1	6	1	6	1	1	6	1	12	3	7	1	65
Total	12	16	6	2	11	4	12	3	3	7	1	1	1	1	4	12	3	7	1	1	74

**Tabla 9.** Valores de densidad para cada especie de tardigrado. La densidad estimada es para un área de 400 cm<sup>2</sup>.

		Calophyllum calaba No. 772				Calophyllum calaba No. 78			
X <sup>-</sup>	S <sup>2</sup>	Límites de confianza al 95 %	D. estimada	X <sup>-</sup>	S <sup>2</sup>	Límites de confianza al 95 %	D. estimada		
<i>Pseudechiniscus juanitae</i>	*	*	*	*	*	*	*		
<i>Macrobotius hufelandi</i>	2.3	1.31 - 3.29	230	*	*	*	*		
<i>Macrobotius richtersi</i>	*	*	*	0.8	1.73	0 - 1.72	80		
<i>Macrobotius cf. harmsworthi</i>	*	*	*	*	*	*	*		
<i>Doryphoribius citrinus</i>	*	*	*	*	*	*	*		
<i>Milnesium tardigradum</i>	0.7	0 - 1.33	70	*	*	*	*		

		Swietenia macrophylla No. 1				Swietenia macrophylla No. 2			
X <sup>-</sup>	S <sup>2</sup>	Límites de Confianza al 95 %	D. estimada	X <sup>-</sup>	S <sup>2</sup>	Límites de confianza al 95 %	D. estimada		
<i>Pseudechiniscus juanitae</i>	*	*	*	0.5	1.61	0 - 1.4	50		
<i>Macrobotius hufelandi</i>	0.1	0 - 0.32	10	0.7	1.12	0 - 1.44	70		
<i>Macrobotius richtersi</i>	0.6	0 - 1.34	60	1.7	5.6	0.64 - 3.3	170		
<i>Macrobotius cf. harmsworthi</i>	*	*	*	*	*	*	*		
<i>Doryphoribius citrinus</i>	0.3	0 - 0.97	30	0.1	0.1	0 - 0.32	10		
<i>Milnesium tardigradum</i>	0.2	0 - 0.49	20	*	*	*	*		

\* Ausencia de la especie.

Tabla 9. Continuación

		Mangifera indica No. 1			Mangifera indica No. 2		
X <sup>-</sup>	S <sup>2</sup>	Límites de confianza al 95 %	D. estimada	X <sup>-</sup>	S <sup>2</sup>	Límites de confianza al 95 %	D. estimada
<i>Pseudechiniscus juanitae</i>	0.1	0 - 0.32	10	1.7	5.34	0.66 - 2.74	170
<i>Macrobotus hufelandi</i>	1.6	0.6 - 2.64	160	2.3	6.23	1 - 3.61	230
<i>Macrobotus richtersi</i>	0.2	0 - 0.5	20	*	*	*	*
<i>Macrobotus cf. harmsworthi</i>	*	*	*	*	*	*	*
<i>Doryphoribius citrinus</i>	0.6	0 - 1.34	60	0.2	0.4	0 - 0.65	20
<i>Milnesium tardigradum</i>	5.1	2.4 - 8	510	0.8	1.7	0 - 1.7	80

		Bucida buceras No. 604			Bucida buceras No. 618		
X <sup>-</sup>	S <sup>2</sup>	Límites de confianza al 95 %	D. estimada	X <sup>-</sup>	S <sup>2</sup>	Límites de confianza al 95 %	D. estimada
<i>Pseudechiniscus juanitae</i>	*	*	*	*	*	*	*
<i>Macrobotus hufelandi</i>	0.1	0 - 0.32	10	5.9	18	3.15 - 8.65	590
<i>Macrobotus richtersi</i>	0.8	0 - 1.5	80	*	*	*	*
<i>Macrobotus cf. harmsworthi</i>	*	*	*	*	*	*	*
<i>Doryphoribius citrinus</i>	6.5	3.18 - 9.82	650	0.1	0.1	0 - 0.32	10
<i>Milnesium tardigradum</i>	*	*	*	*	*	*	*

Tabla 9. Continuación

		Veitchia merrillii No. 1		Veitchia merrillii No. 2			
X <sup>-</sup>	S <sup>2</sup>	Límites de confianza al 95 %	D. estimada	X <sup>-</sup>	S <sup>2</sup>	Límites de confianza al 95 %	D. estimada
	*	*	*	*	*	*	*
<i>Pseudechiniscus juanitae</i>							*
<i>Macrobototus hufelandi</i>		*	*	*	*	*	*
<i>Macrobototus richtersi</i>		*	*	*	*	*	*
<i>Macrobototus cf. harmsworthi</i>	0.7	1.1	0 - 1.4	70	0.2	0.2	0 - 0.5
<i>Doryphoribius citrinus</i>	*	*	*	*	*	*	*
<i>Milnesium tardigradum</i>	*	*	*	*	*	*	*

<i>Hymenaea courbaril</i>			
X <sup>-</sup>	S <sup>2</sup>	Límites de confianza al 95 %	D. estimada
	*	*	*
<i>Pseudechiniscus juanitae</i>		*	*
<i>Macrobototus hufelandi</i>		*	*
<i>Macrobototus richtersi</i>	0.1	0.1	0 - 0.3
<i>Macrobototus cf. harmsworthi</i>	*	*	*
<i>Doryphoribius citrinus</i>	*	*	*
<i>Milnesium tardigradum</i>	*	*	*

**Tabla 10.** Índice de dispersión de Relación Varianza – Media para *Macrobiotus hufelandi*.

	$s^2/x$	$X^2$	p	Distribución
<i>Calophyllum calaba</i> No. 772	1.16	10.48	0.31	Azar
<i>Swietenia macrophylla</i> No. 2	1.19	14.43	0.1	Azar
<i>Bucida buceras</i> No. 618	3.26	29.31	0	Agrupada
<i>Mangifera indica</i> No. 1	3.78	34	0	Agrupada
<i>Mangifera indica</i> No. 2	2.71	24.39	0	Agrupada

**Tabla 11.** Índice de dispersión de Morisita para *Macrobiotus hufelandi*.

	Morisita	$X^2$	p	Distribución
<i>Calophyllum calaba</i> No. 772	1.067	10.47	p > 0.25	Azar
<i>Swietenia macrophylla</i> No. 2	1.905	9.57	P > 0.25	Azar
<i>Bucida buceras</i> No. 618	1.35	29.65	p < 0.001	Agrupada
<i>Mangifera indica</i> No. 1	2.66	33.9	p < 0.001	Agrupada
<i>Mangifera indica</i> No. 2	1.7	24.4	0.005 > p < 0.001	Agrupada

**Tabla 12.** Índice de dispersión Morisita estandarizado para *Macrobotus hufelandi*.

	Morisita Estandarizado	Distribución
<i>Calophyllum calaba</i> No. 772	0.07	Azar
<i>Swietenia macrophylla</i> No. 2	0.27	Azar
<i>Bucida buceras</i> No. 618	0.51	Agrupada
<i>Mangifera indica</i> No. 1	0.55	Agrupada
<i>Mangifera indica</i> No. 2	0.51	Agrupada

**Tabla 13.** Índice de dispersión de Relación Varianza – Media para *Macrobiotus richtersi*.

	$s^2/x$	$X^2$	p	Distribución
<i>Calophyllum calaba</i> No. 78	2.17	19.5	0.02	Agrupada
<i>Swietenia macrophylla</i> No. 1	1.93	17.33	0.04	Agrupada
<i>Swietenia macrophylla</i> No. 2	3.28	29.47	0	Agrupada
<i>Bucida buceras</i> No. 604	1.33	12	0.21	Azar
<i>Mangifera indica</i> No. 1	0.89	8	0.54	Azar

**Tabla 14.** Índice de dispersión de Morisita para *Macrobiotus richtersi*.

	Morisita	$X^2$	p	Distribución
<i>Calophyllum calaba</i> No. 78	2.5	18.5	0.05 > p > 0.025	Agrupada
<i>Swietenia macrophylla</i> No. 1	2.66	17.3	0.05 > p > 0.025	Agrupada
<i>Swietenia macrophylla</i> No. 2	2.27	29.32	p < 0.001	Agrupada
<i>Bucida buceras</i> No. 604	1.42	12.94	0.25 > p > 0.10	Azar
<i>Mangifera indica</i> No. 1	0	8	p > 0.5	Azar

**Tabla 15.** Índice de dispersión Morisita estandarizado para *Macrobotus richtersi*.

	Morisita Estandarizado	Distribución
<i>Calophyllum calaba</i> No. 78	0.5	Agrupada
<i>Swietenia macrophylla</i> No. 1	0.41	Agrupada
<i>Swietenia macrophylla</i> No. 2	0.53	Agrupada
<i>Bucida buceras</i> No. 604	0.14	Azar
<i>Mangifera indica</i> No. 1	-0.07	Uniforme

**Tabla 16.** Índice de dispersión de Relación Varianza – Media para *Macrobiotus cf. harmsworthi*.

	$s^2/x$	$X^2$	p	Distribución
<i>Veitchia merrillii</i> No. 1	1.6	14.43	0.11	Azar
<i>Veitchia merrillii</i> No. 2	0.89	8	0.53	Azar

**Tabla 17.** Índice de dispersión de Morisita para *Macrobiotus cf. harmsworthi*.

	Morisita	$X^2$	p	Distribución
<i>Veitchia merrillii</i> No. 1	1.9	14.4	p > 0.1	Azar
<i>Veitchia merrillii</i> No. 2	0	8	p > 0.5	Azar

**Tabla 18.** Índice de dispersión de Morisita estandarizado para *Macrobiotus cf. harmsworthi*.

	Morisita Estandarizado	Distribución
<i>Veitchia merrillii</i> No. 1	0.27	Azar
<i>Veitchia merrillii</i> No. 2	-0.07	Uniforme

**Tabla 19.** Índice de dispersión de Relación Varianza – Media para *Doryphoribius citrinus*.

	$s^2/x$	$X^2$	p	Distribución
<i>Switenia macrophylla</i> No. 1	3	27	0	Agrupada
<i>Bucida buceras</i> No. 604	3.97	35.77	0	Agrupada
<i>Mangifera indica</i> No. 1	1.93	17.33	0.04	Agrupada
<i>Mangifera indica</i> No. 2	2	18	0.04	Agrupada

**Tabla 20.** Índice de dispersión de Morisita para *Doryphoribius citrinus*.

	Morisita	$X^2$	P	Distribución
<i>Swietenia macrophylla</i> No. 1	10	27	0.005 > p > 0.001	Agrupada
<i>Bucida buceras</i> No. 604	1.41	35.24	p < 0.001	Agrupada
<i>Mangifera indica</i> No. 1	2.66	17.3	0.05 > p > 0.025	Agrupada
<i>Mangifera indica</i> No. 2	10	18	0.05 > p > 0.025	Agrupada

**Tabla 21.** Índice de dispersión de Morisita estandarizado para *Doryphoribius citrinus*.

	Morisita Estandarizado	Distribución
<i>Swietenia macrophylla</i> No. 1	1	Agrupada
<i>Bucida buceras</i> No. 604	0.51	Agrupada
<i>Mangifera indica</i> No. 1	0.41	Agrupada
<i>Mangifera indica</i> No. 2	0.44	Agrupada

**Tabla 22.** Índice de dispersión de Relación Varianza – Media para *Milnesium tardigradum*.

	$s^2/x$	$X^2$	p	Distribución
<i>Calophyllum calaba</i> No. 772	1.6	14.43	0.11	Azar
<i>Swietenia macrophylla</i> No. 1	0.89	8	0.53	Azar
<i>Mangifera indica</i> No. 1	3.64	32.72	0	Agrupada
<i>Mangifera indica</i> No. 2	2.17	19.5	0.02	Agrupada

**Tabla 23.** Índice de dispersión de Morisita para *Milnesium tardigradum*.

	Morisita	$X^2$	p	Distribución
<i>Calophyllum calaba</i> No. 772	1.905	14.4	$p > 0.1$	Azar
<i>Swietenia macrophylla</i> No. 1	0	8	$p > 0.5$	Azar
<i>Mangifera indica</i> No. 1	1.475	84	$p < 0.001$	Agrupada
<i>Mangifera indica</i> No. 2	2.5	19.5	$0.05 > p > 0.025$	Agrupada

**Tabla 24.** Índice de dispersión de Morisita estandarizado para *Milnesium tardigradum*.

	Morisita Estandarizado	Distribución
<i>Calophyllum calaba</i> No. 772	0.27	Azar
<i>Swietenia macrophylla</i> No. 1	-0.07	Uniforme
<i>Mangifera indica</i> No. 1	0.51	Agrupada
<i>Mangifera indica</i> No. 2	0.5	Agrupada

**Tabla 25.** Índice de dispersión de Relación Varianza – Media para *Pseudechiniscus juanita*.

	$s^2/x$	$X^2$	p	Distribución
<i>Swietenia macrophylla</i> No. 2	3.22	29	0	Agrupada
<i>Mangifera indica</i> No. 2	3.14	28.2	0	Agrupada

**Tabla 26.** Índice de dispersión de Morisita para *Pseudechiniscus juanitae*.

	Morisita	$X^2$	p	Distribución
<i>Swietenia macrophylla</i> No. 2	6	34	p < 0.001	Agrupada
<i>Mangifera indica</i> No. 2	2.2	28.2	p < 0.001	Agrupada

**Tabla 27.** Índice de dispersión de Morisita estandarizado para *Pseudechiniscus juanita*.

	Morisita Estandarizado	Distribución
<i>Swietenia macrophylla</i> No. 2	0.69	Agrupada
<i>Mangifera indica</i> No. 2	0.53	Agrupada

**Tabla 28.** Resumen de datos de temperatura tomados al medio día debajo del dosel de cada forofito.

<i>Grupos</i>	<i>Cuenta</i>	<i>Suma</i>	<i>Promedio</i>	<i>Varianza</i>
<i>Hymenaea courbaril</i>	27	797.96	29.55	1.85
<i>Calophyllum calaba</i> No. 772	27	804.33	29.79	1.52
<i>Veitchia merrillii</i> No. 2	28	831.09	29.68	1.70
<i>Bucida buceras</i> No. 618	27	811.96	30.07	1.45
<i>Swietenia macrophylla</i> No. 2	27	799.16	29.59	1.67
<i>Mangifera indica</i> No. 1	27	774.42	28.68	1.82

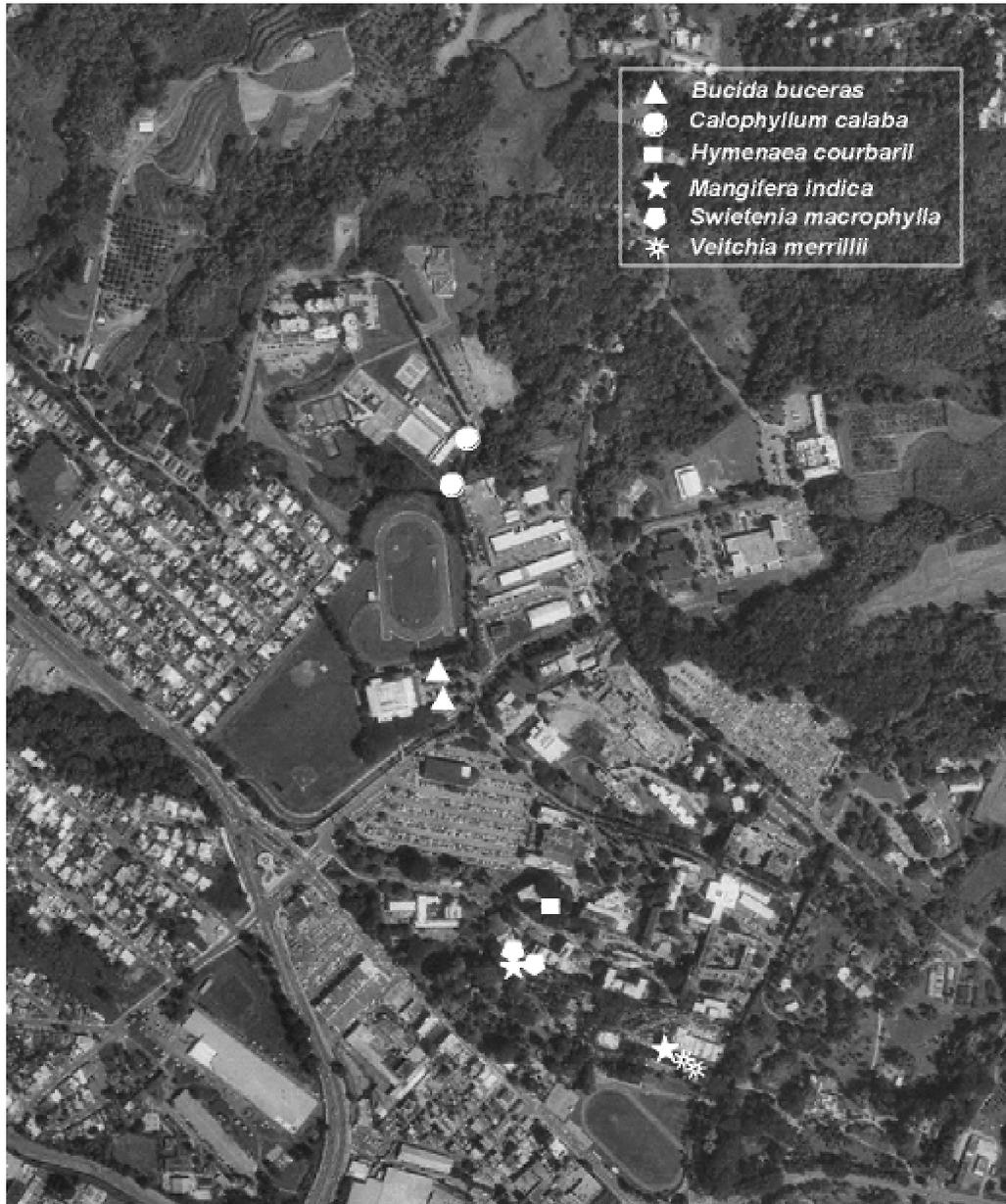
**Tabla 29.** Variables medidas a cada forofito.

	Dosel m <sup>2</sup>	Area hoja cm <sup>2</sup>	pH corteza	Altura del parche cm
<i>Calophyllum calaba</i> No. 78	20.4	72.19	5.48	20
<i>Calophyllum calaba</i> No. 772	25.5	72.19	5.98	20
<i>Swietenia macrophylla</i> No. 1	119	45.57	5.92	150
<i>Swietenia macrophylla</i> No. 2	52.7	45.57	5.46	150
<i>Bucida buceras</i> No. 618	151.3	9.83	6.2	150
<i>Bucida buceras</i> No. 604	115.6	9.83	6.15	150
<i>Hymenaea courbaril</i>	448.8	16.53	5.09	90
<i>Mangifera indica</i> No. 1	222.7	167.7	5.84	20
<i>Mangifera indica</i> No. 2	115.6	167.7	5.65	20
<i>Veitchia merrillii</i> No. 1	5.1	85	4.52	150
<i>Veitchia merrillii</i> No. 2	11.9	85	4.33	150

**Tabla 30.** Predicción de la distancia media de dispersión (DMD) para tres horas de simulación, basada en la longitud media del paso (LMP) y la desviación estándar del ángulo de giro (DEAG) para cinco especies de tardígrados.

Especies	LMP mm	DEAG (°)	DMD mm
<i>Doryphoribius citrinus</i>	0.013	23.66	4.62
<i>Macrobotus hufelandi</i>	0.0238	27.55	9.82
<i>Macrobotus richtersi</i>	0.037	22.048	19.43
<i>Milnesium tardigradum</i>	0.136	24.68	39.96
<i>Pseudechiniscus juanitae</i>	0.003	22.791	1.49

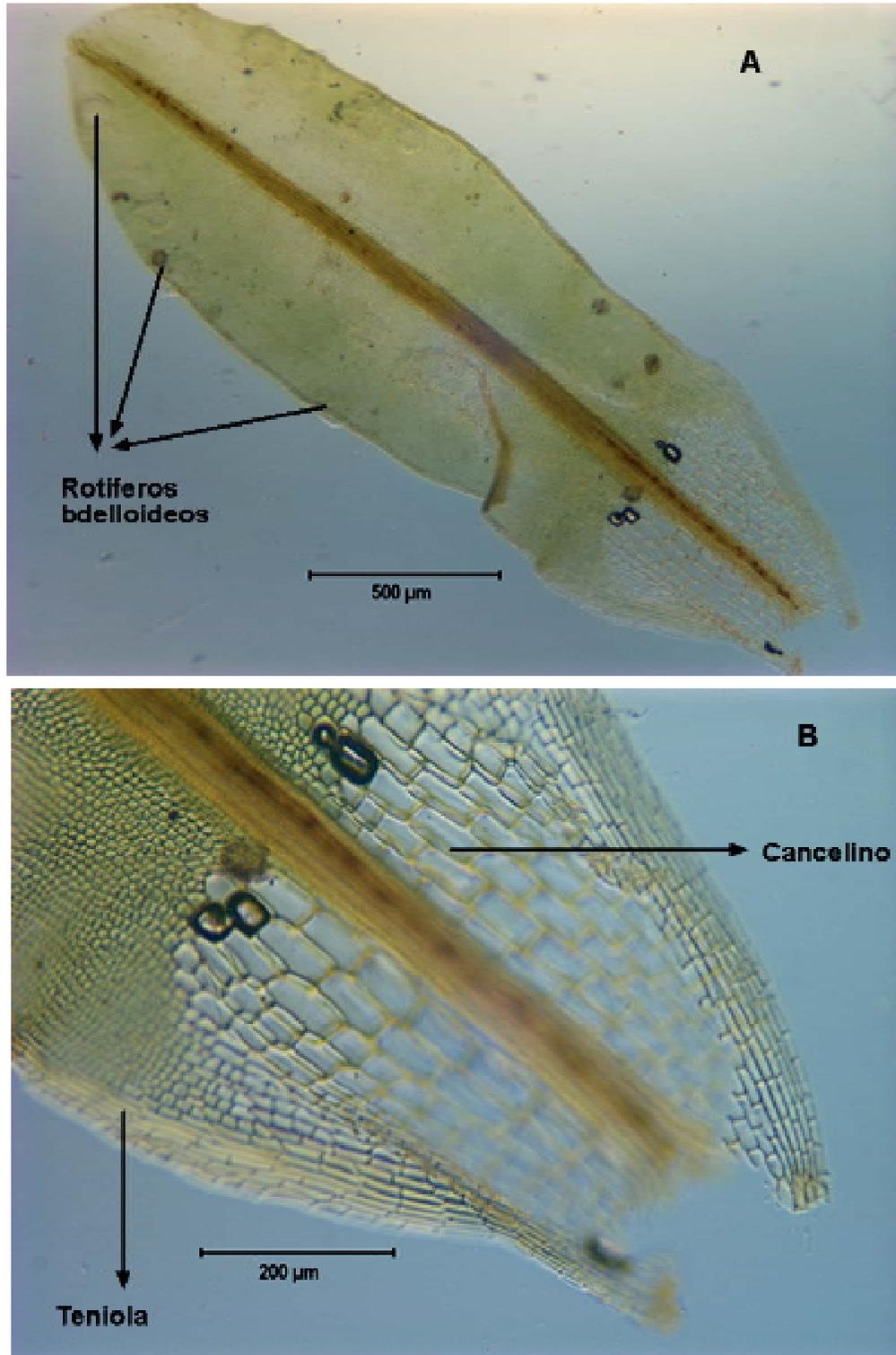
## **FIGURAS**



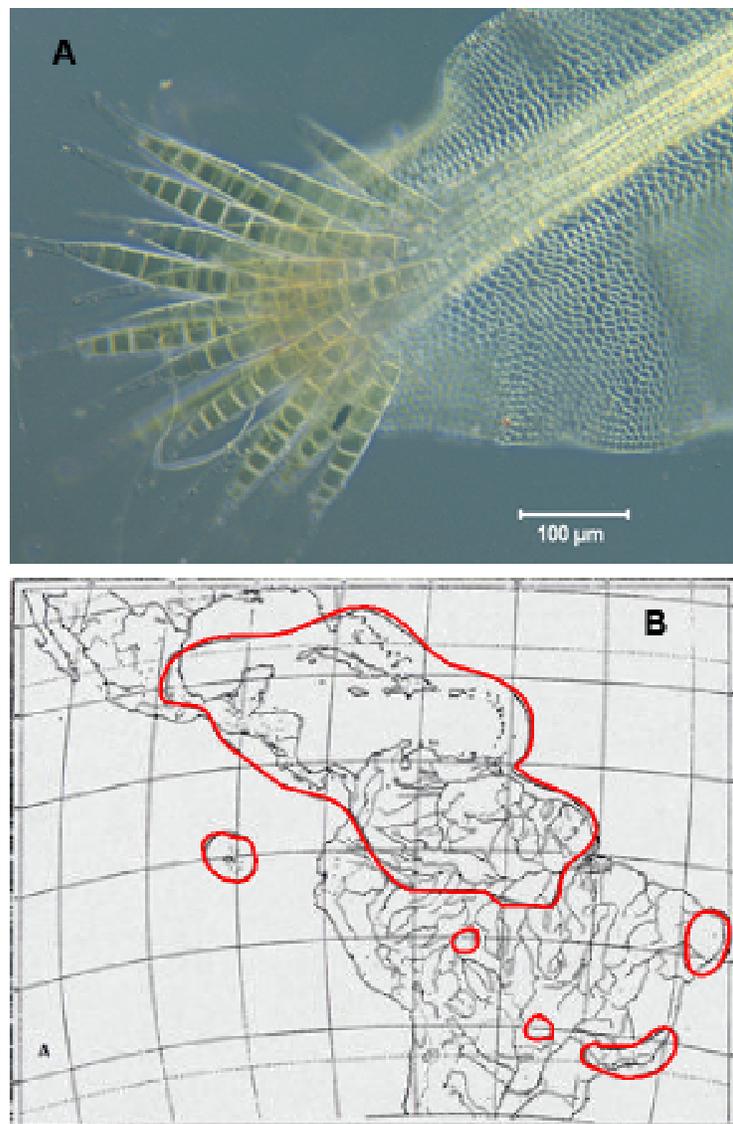
**Figura 1.** Ubicación de los forofitos dentro de la Universidad de Puerto Rico, Recinto de Mayagüez. (Fotografía suministrada por el Dr. Jose Danilo Chinaea)



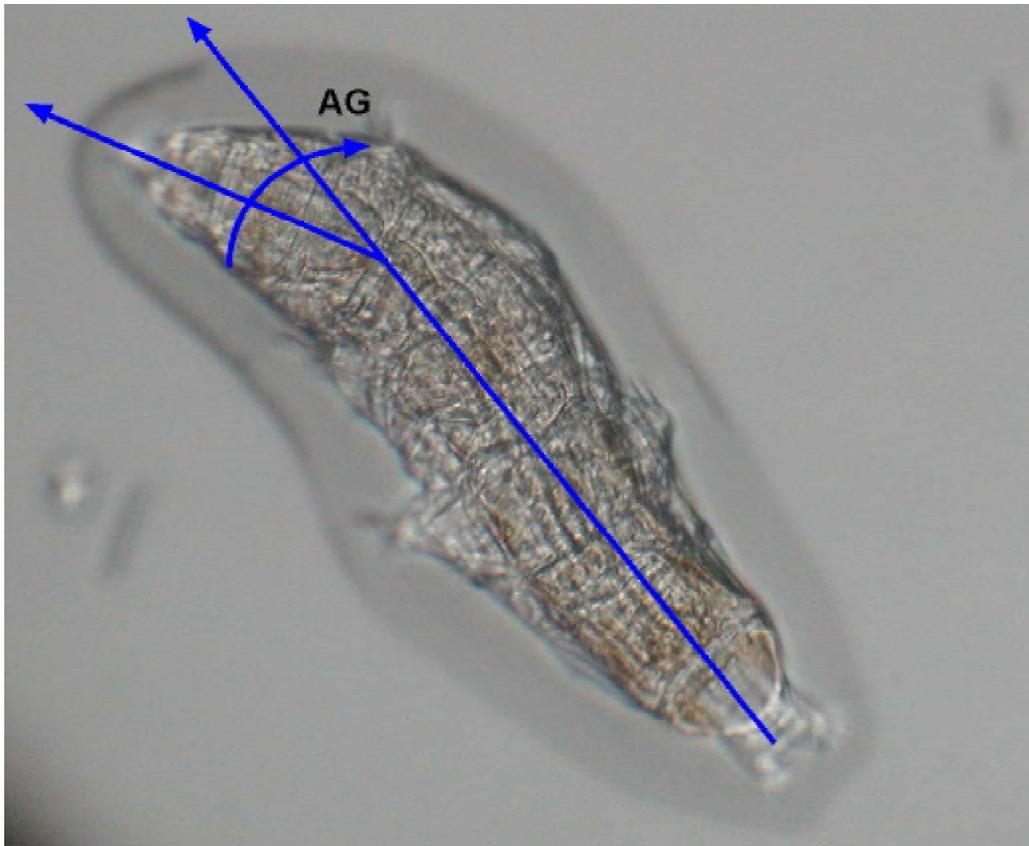
**Figura 2.** *Calymperes palisotii*. A, musgo deshidratado. B, musgo hidratado.



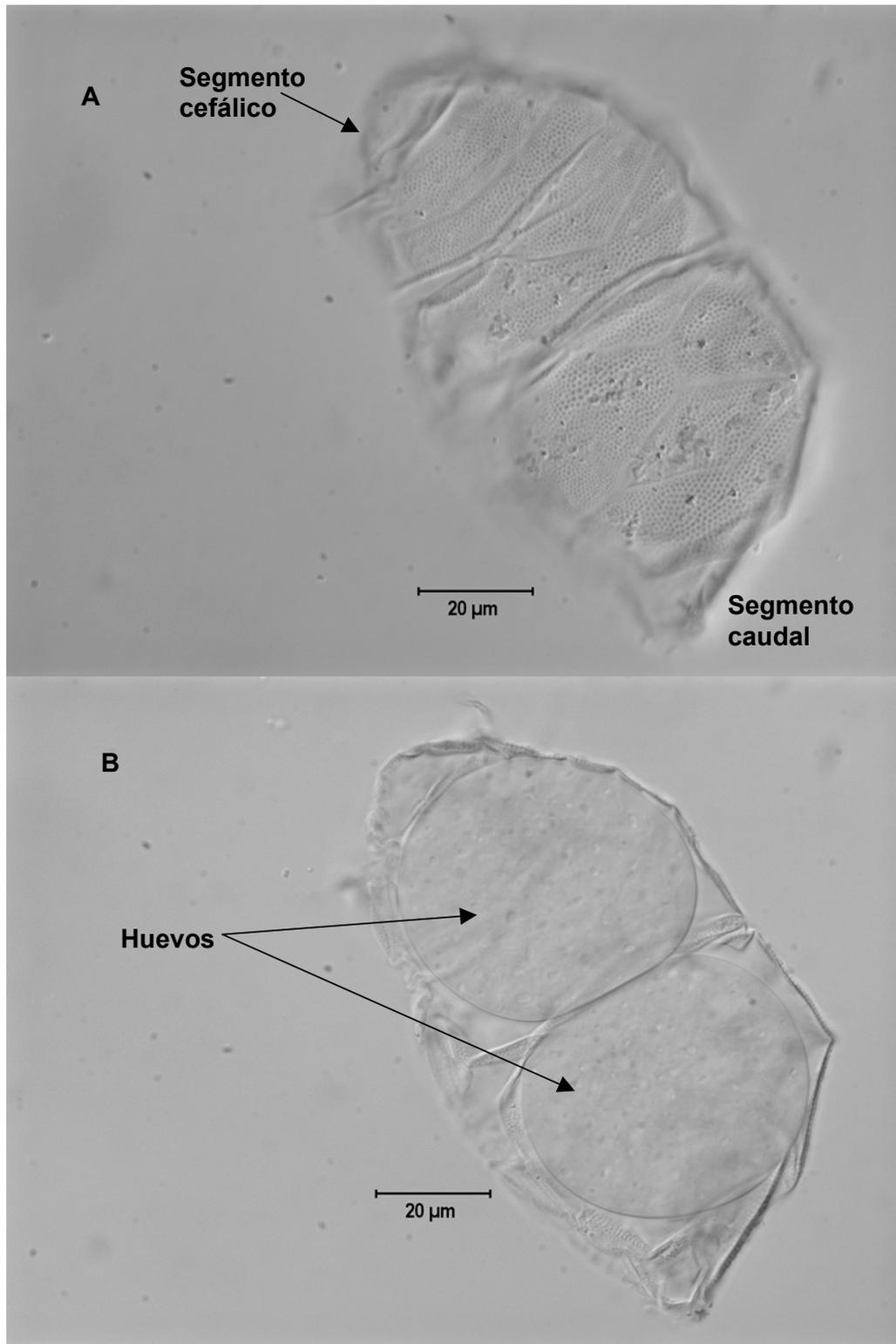
**Figura 3.** *Calymperes palisotii*. A, hoja. B, detalle de la base de la hoja, las células hialinas forman el cancelino; las células delgadas y alargadas forman la teniola.



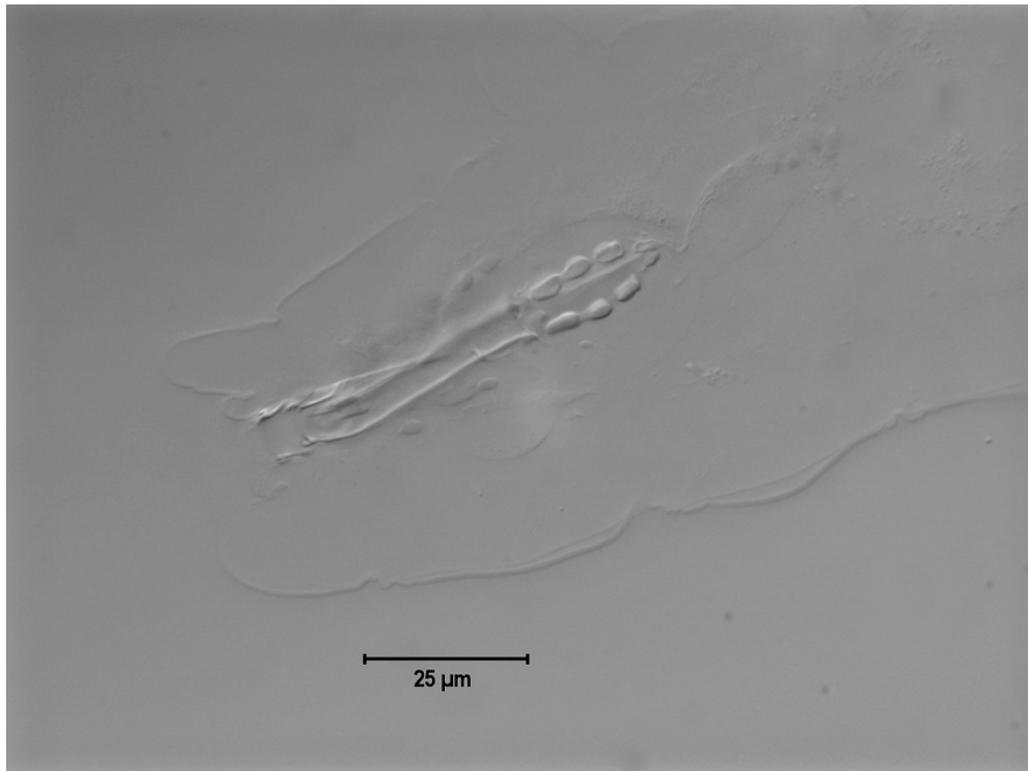
**Figura 4.** *Calymperes palisotii*. A, ápice de hoja gemífera con gemas. B, distribución de *Calymperes palisotii*.



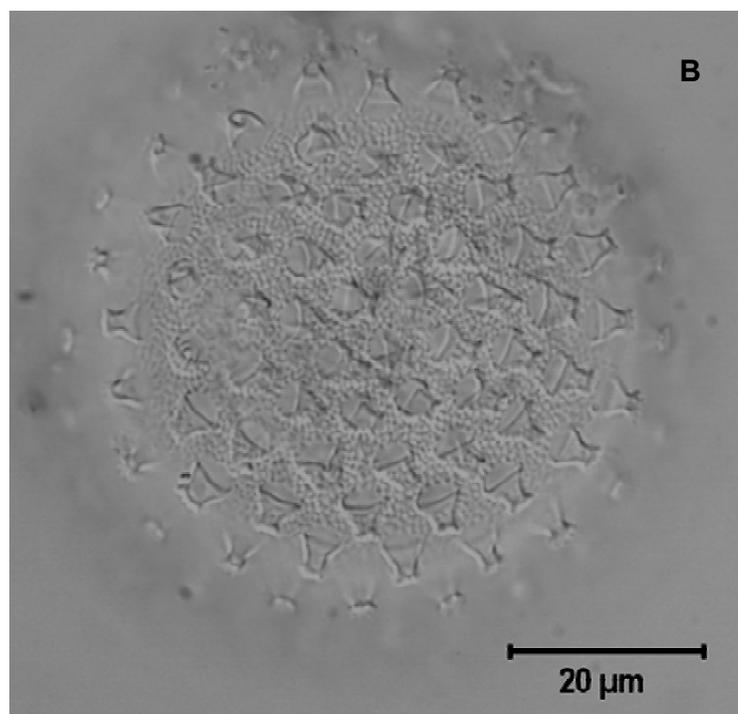
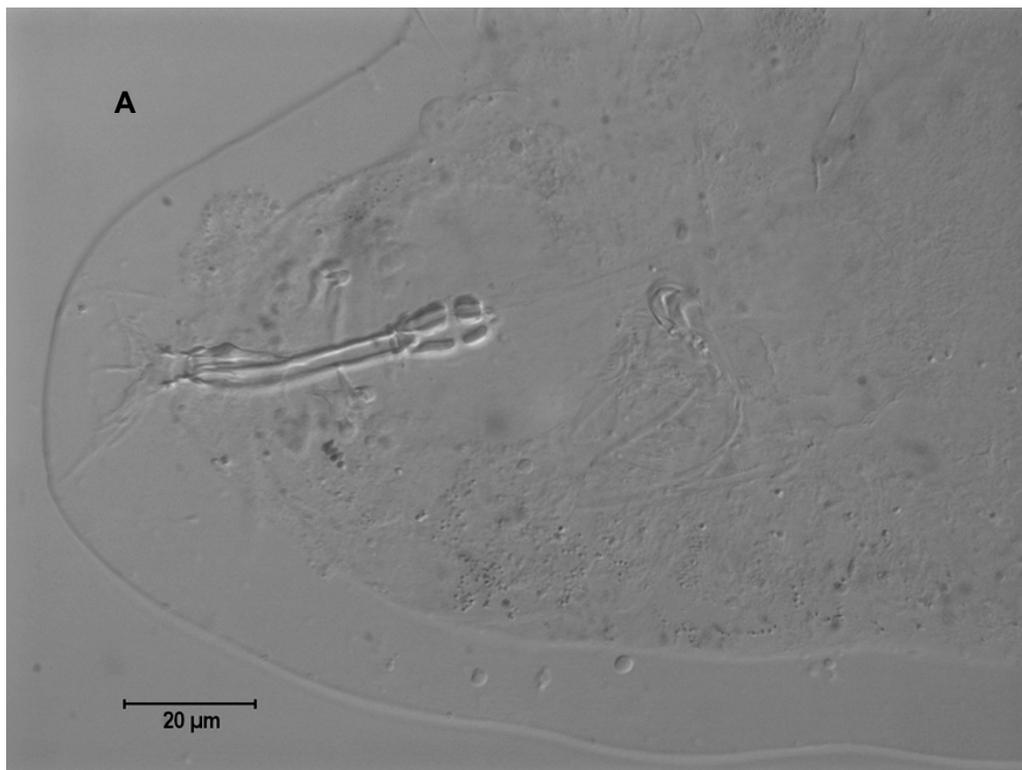
**Figura 5.** Ángulo de giro AG en *Milnesium tardigradum*.



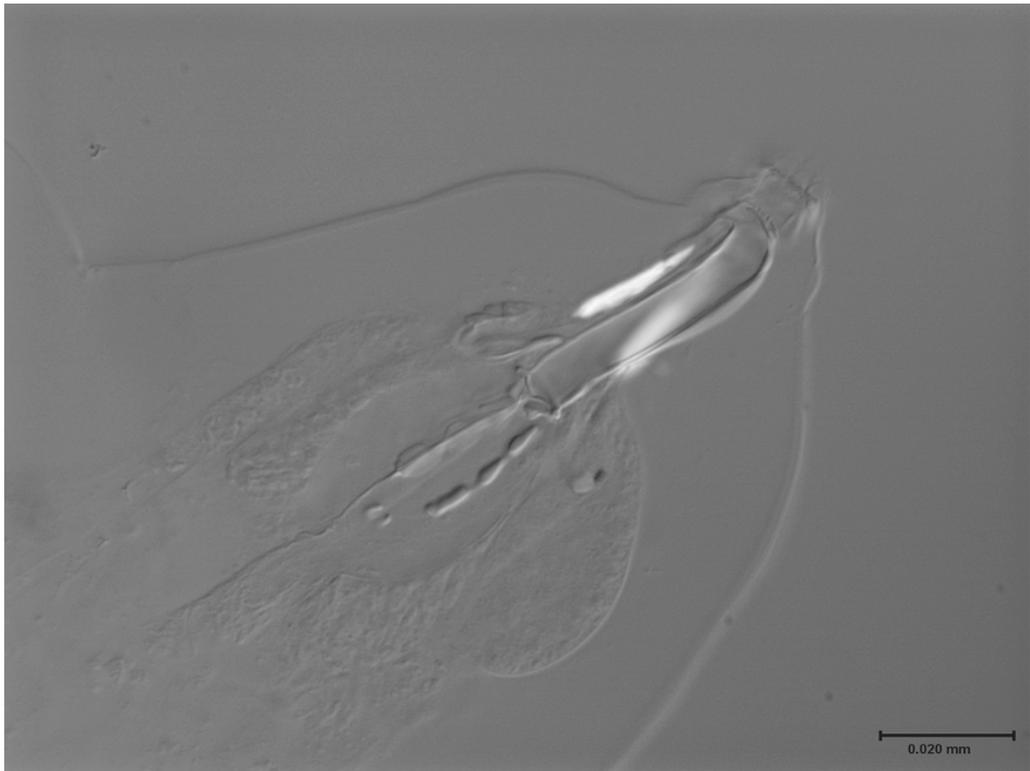
**Figura 6.** *Pseudechiniscus juanitae*. A, detalle de la granulación dorsal gruesa. B, huevos dentro de la muda.



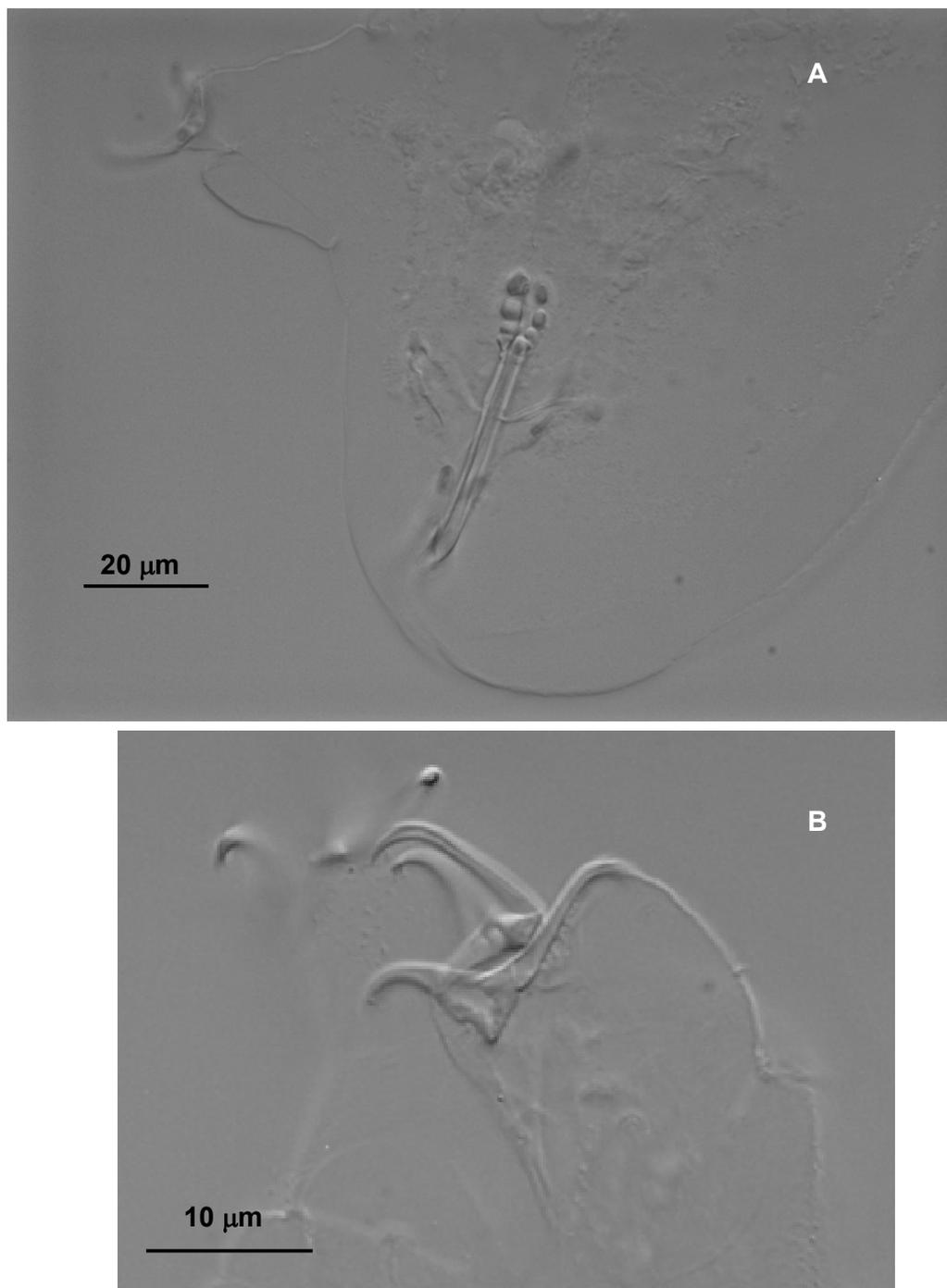
**Figura 7.** *Macrobotus cf. harmsworthi*, aparato bucal. Nomarsky.



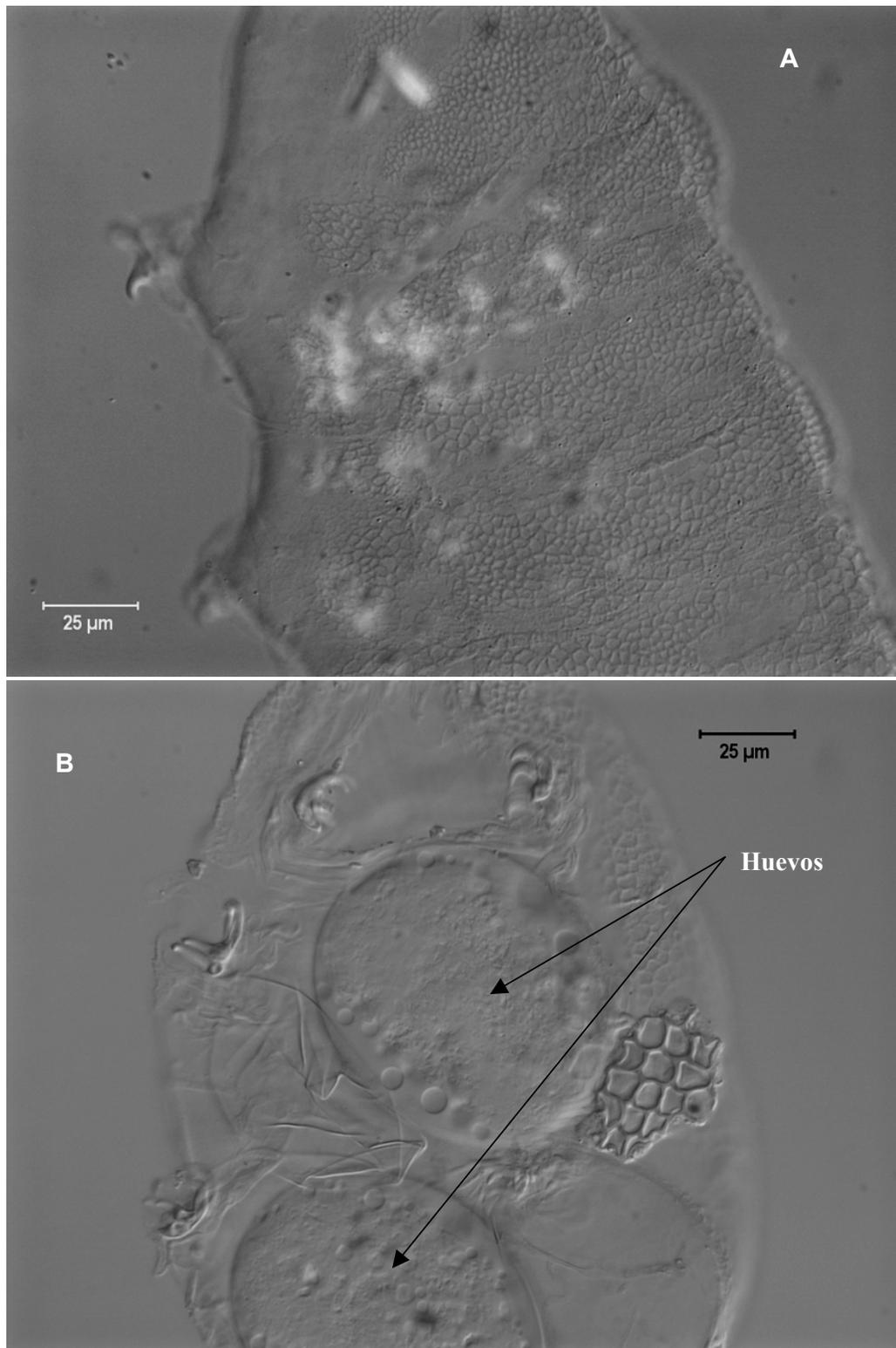
**Figura 8.** *Macrobiotus hufelandi*. A, aparato bucal. B, huevo. Nomarsky.



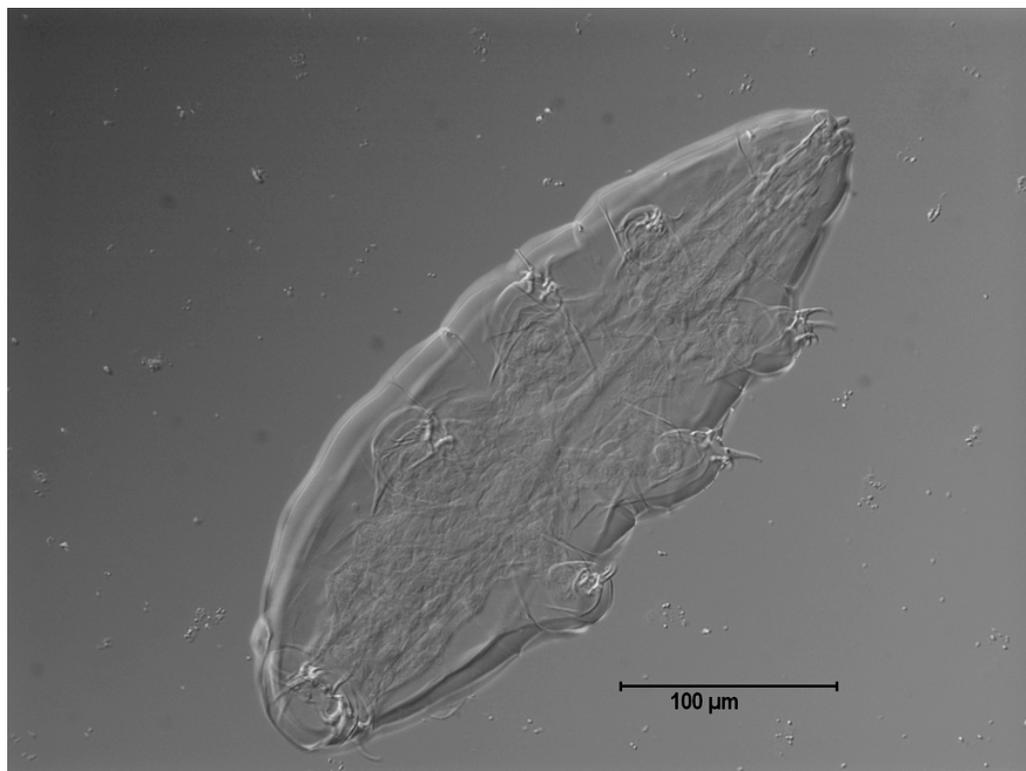
**Figura 9.** *Macrobiotus richtersi*, aparato bucal. Escala de la barra 20  $\mu$ m. Nomarsky.



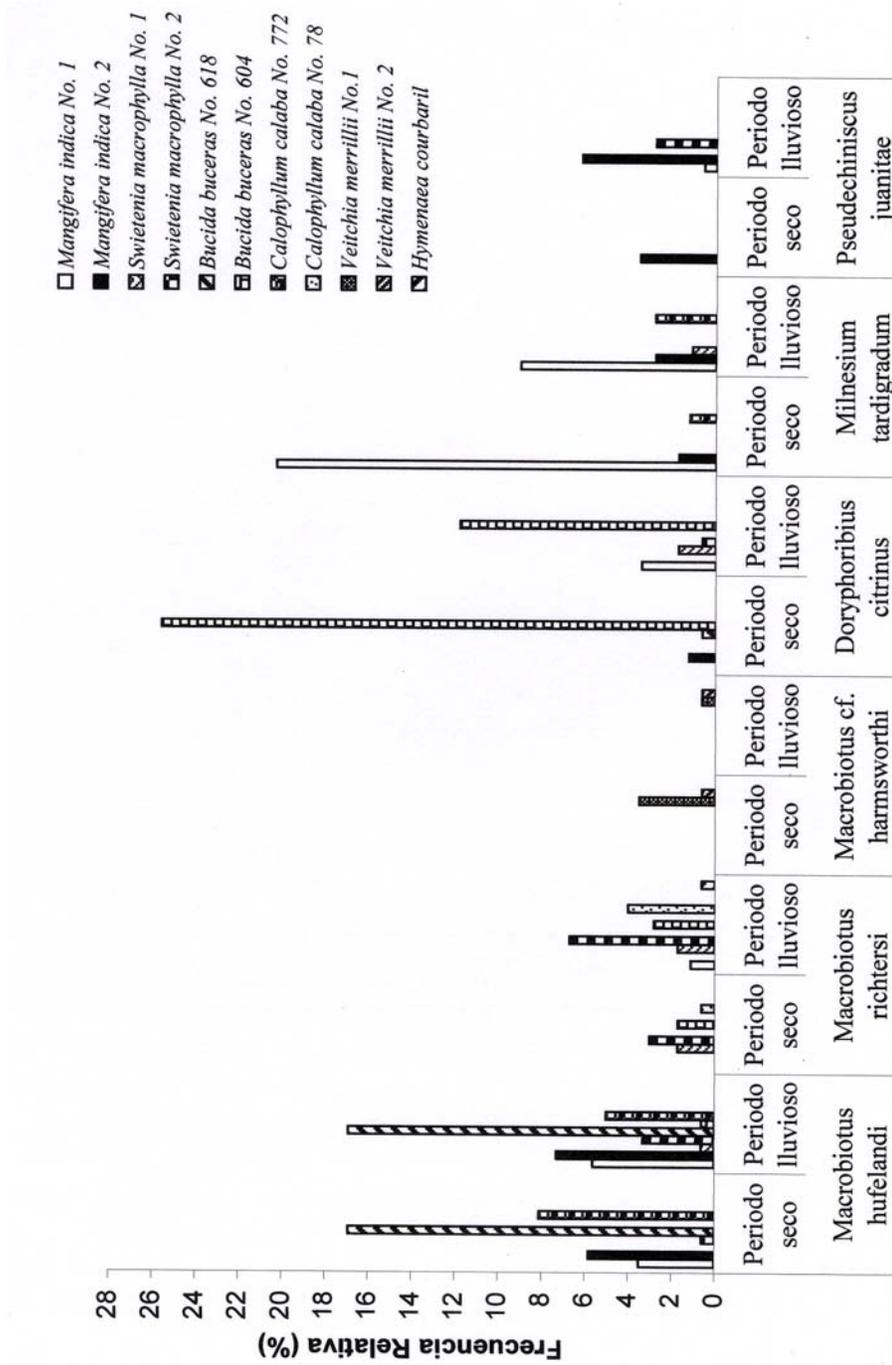
**Figura 10.** *Doryphoribius bertolanii*. A, aparato bucal. B, uñas del cuarto par de patas. Nomarsky.



**Figura 11.** *Doryphoribius citrinus*. A, cutícula dorsal reticulada. B, huevos dentro de la muda.



**Figura 12.** *Milnesium tardigradum*. Individuo completo. Nomarsky.



**Figura 13.** Variación de la frecuencia relativa de las especies de tardígrados en cada forofito y en cada periodo de muestreo.

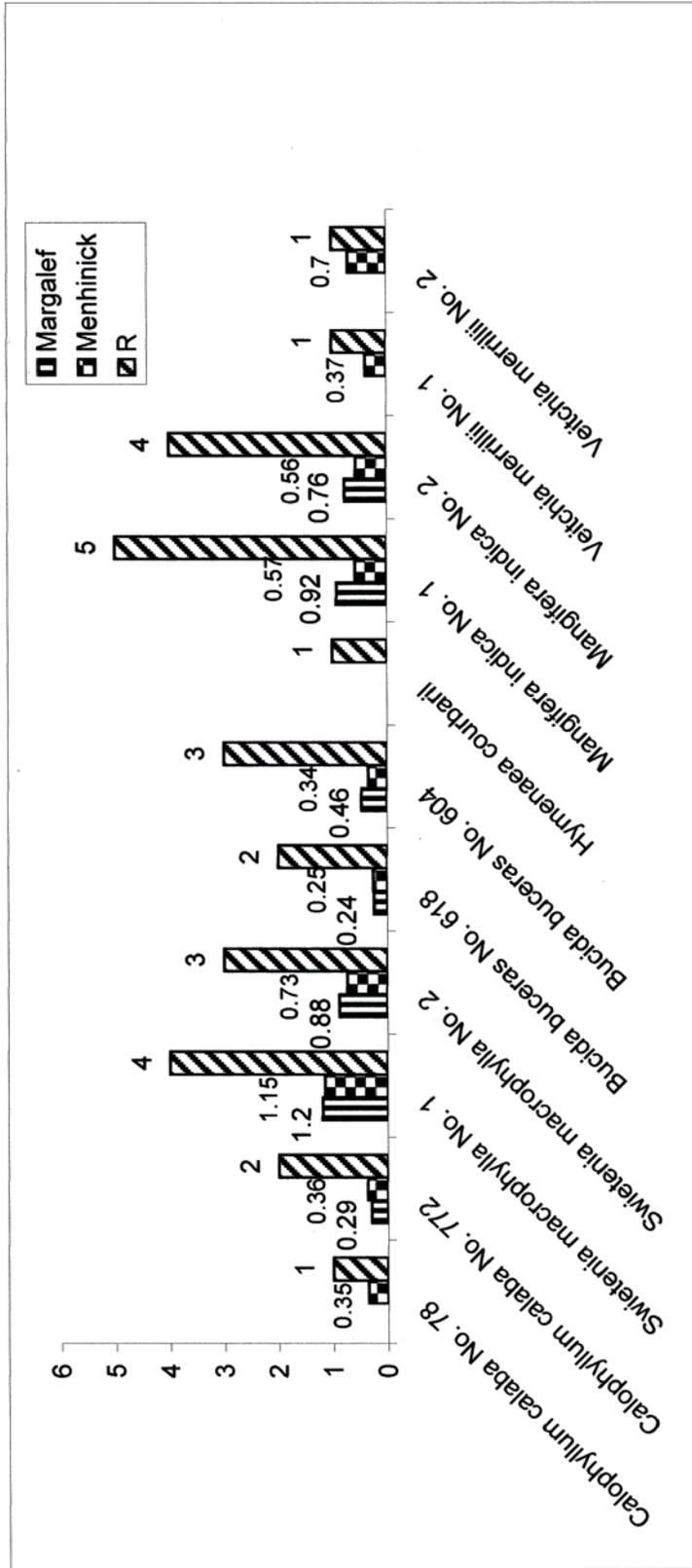


Figura 14. Valores de riqueza de especies de tardígrados para cada forofito.

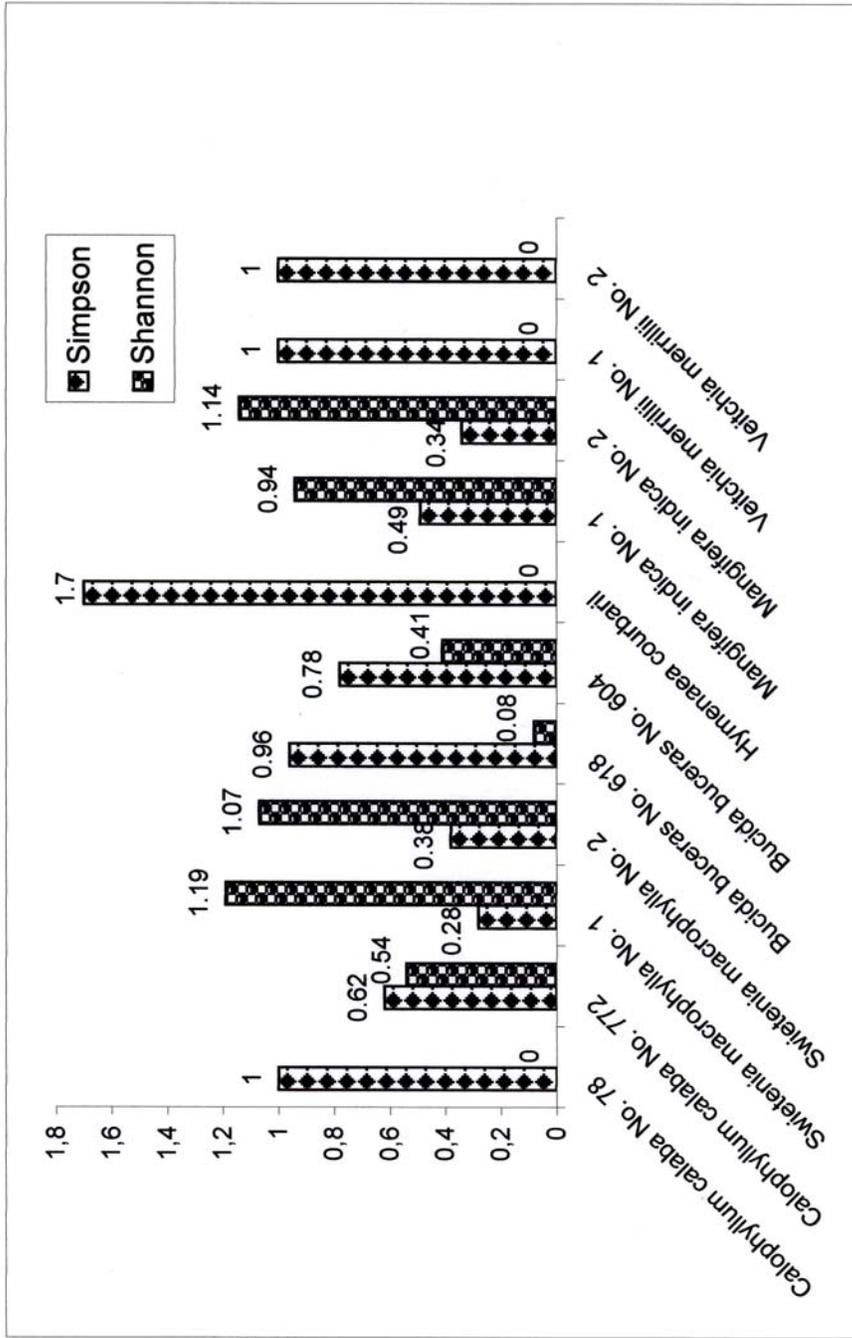
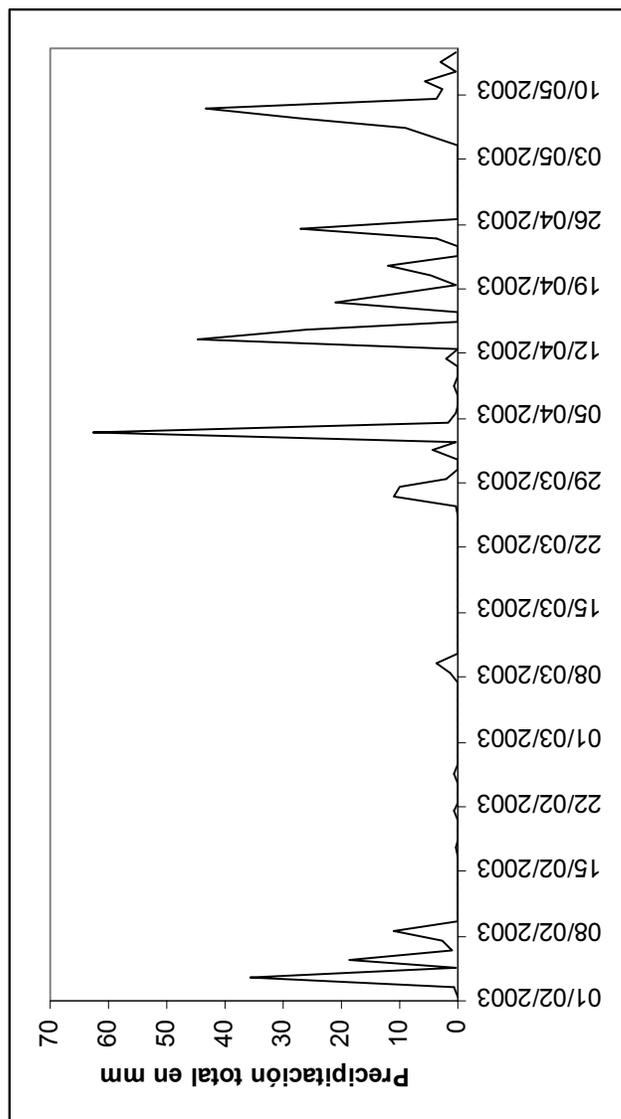
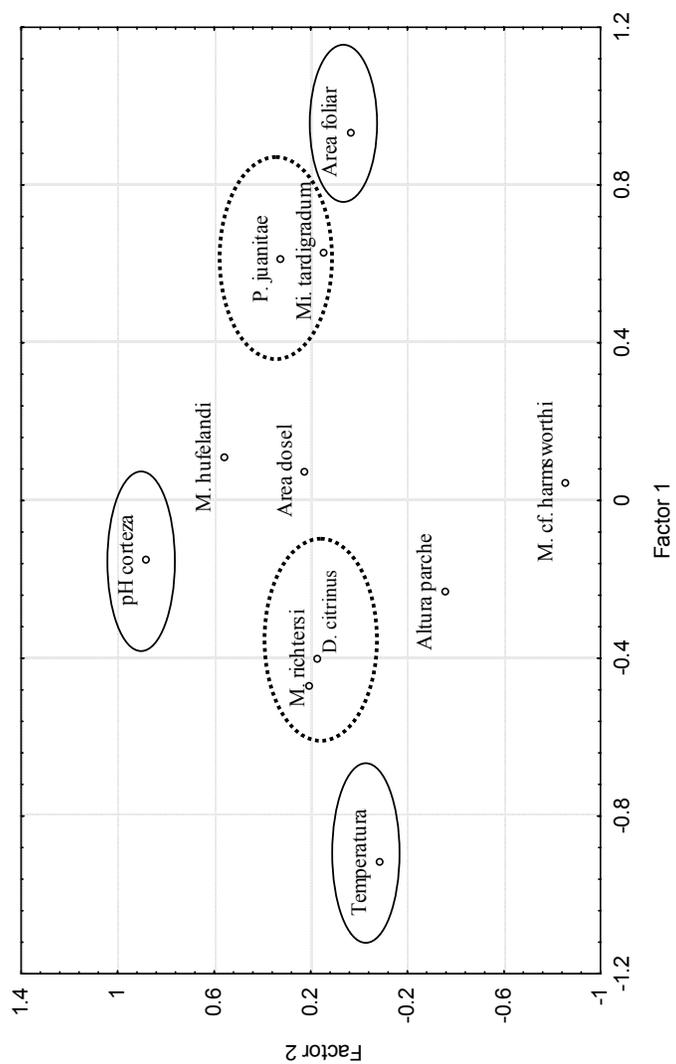


Figura 15. Valores de diversidad de especies de tardígrados en cada forofito.

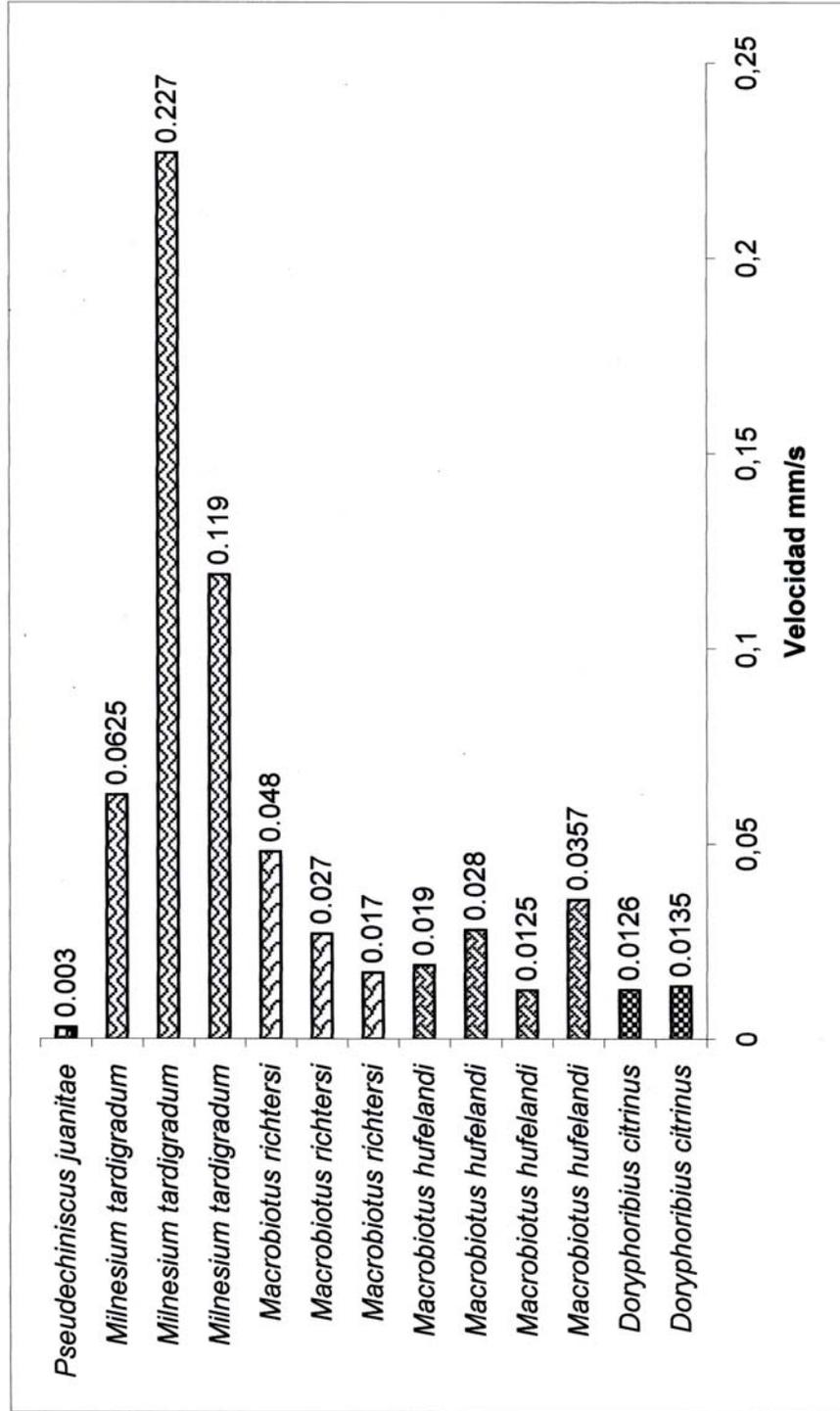


**Figura 16.** Pluviometría del área de Mayagüez para los dos periodos de muestreo.

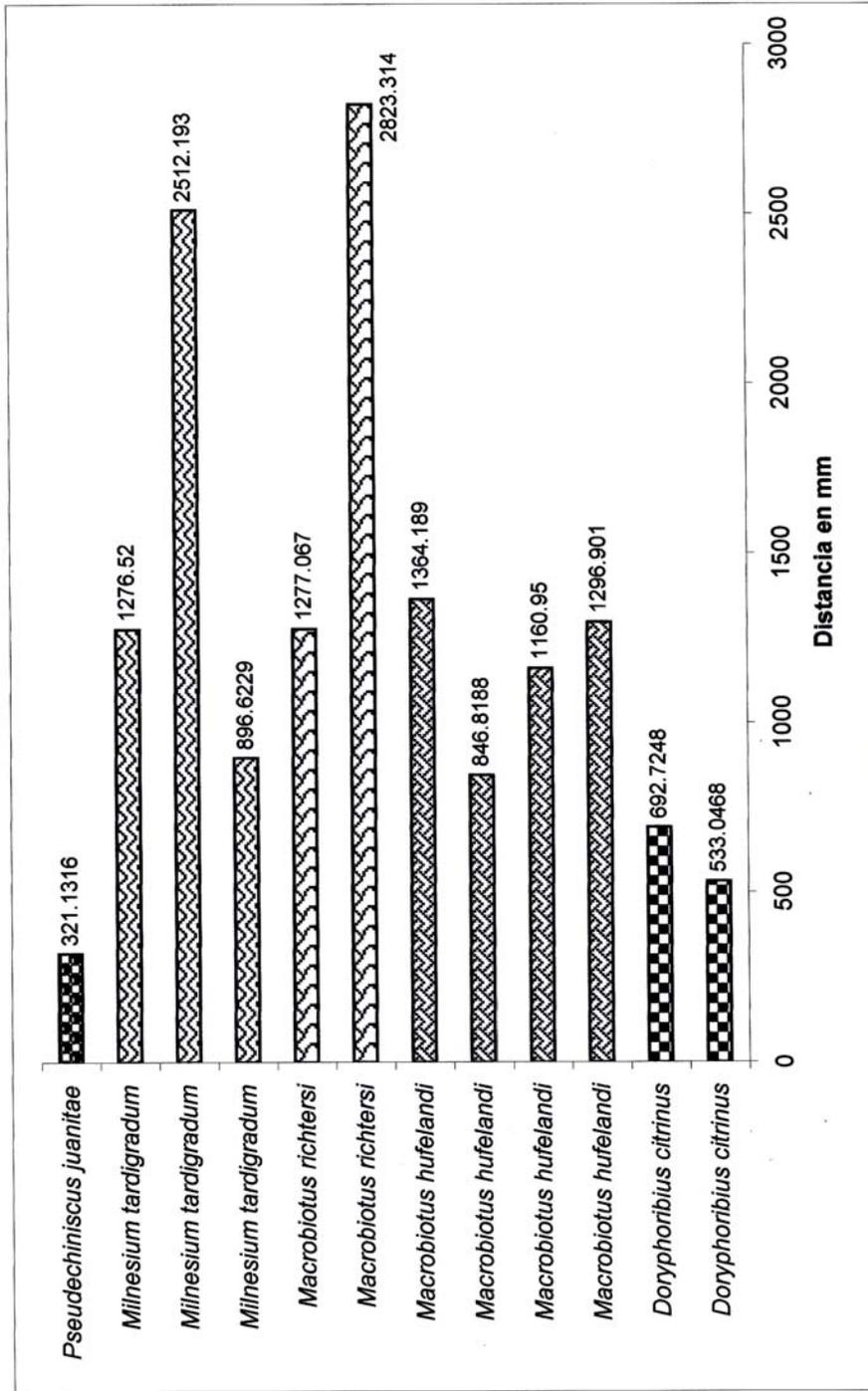


**Figura 17.** Análisis de Componentes Principales. En círculos continuos se indican los componentes más importantes. En círculos puntuados se indican especies con asociación.

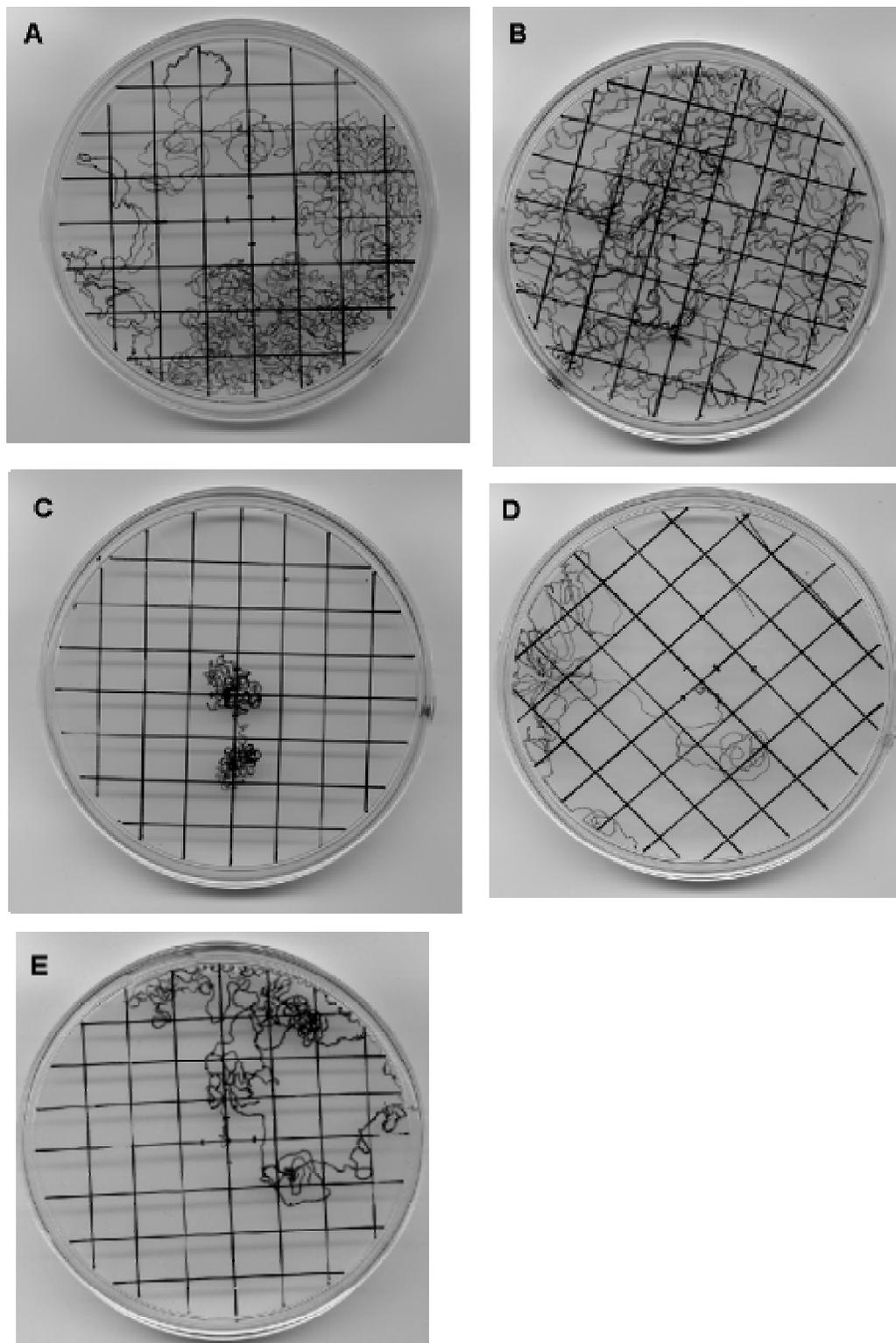




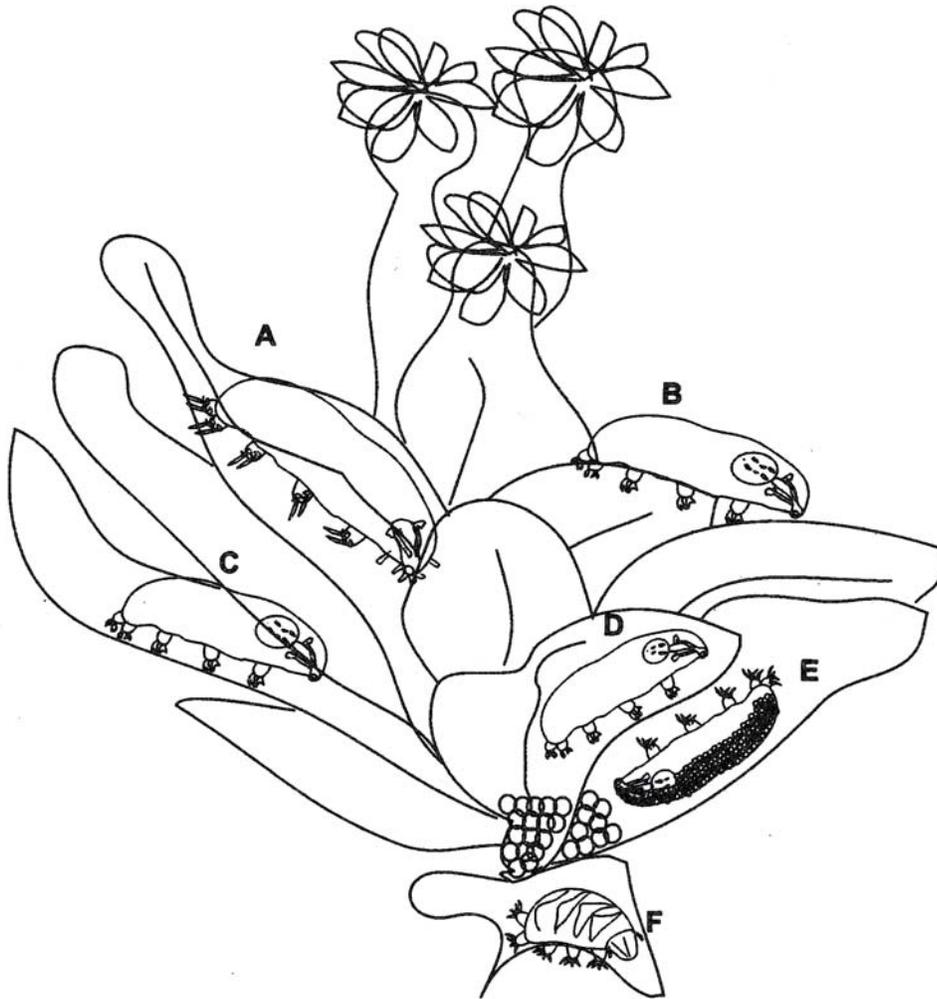
**Figura 19.** Tamaño del paso para cinco especies de tardígrados.



**Figura 20.** Distancia recorrida para cinco especies de tardígrados durante 24 horas.



**Figura 21.** Caminos recorridos por los tardígrados en 24 horas. A, *Milnesium tardigradum*. B, *Macrobiotus richtersi*. C, *Pseudechiniscus juanita*. D, *Doryphoribius citrinus*. E, *Macrobiotus hufelandi*.



**Figura 22.** Comunidad de tardígrados en el musgo *Calymperes palisotii*.  
 Depredadores: A, *Milnesium tardigradum*, B, *Macrobiotus richtersi*, C, *Macrobiotus cf. harmsworthi*. Fitófagos: D, *Macrobiotus hufelandi* y E, *Doryphoribius citrinus*.  
 Detritívoros: F, *Pseudechiniscus juanita*.