



HONGOS LIQUENIZADOS DEL GÉNERO *PSEUDOCYPHELLARIA* (ASCOMYCOTA LIQUENIZADOS: LOBARIACEAE) COMO MICROHÁBITATS DE TARDÍGRADOS EN BOSQUES TEMPLADO-FRÍOS DEL NOROESTE PATAGÓNICO (ARGENTINA)

LICHENIZED FUNGI OF THE GENUS *PSEUDOCYPHELLARIA* (LICHENIZED ASCOMYCOTA: LOBARIACEAE) AS MICROHABITATS FOR TARDIGRADES IN TEMPERATE-COLD FORESTS OF NORTHWESTERN PATAGONIA (ARGENTINA)

María F. Meier^{1*}, Alejandra M. Rocha², Andrea X. González-Réyes³ & Mariana Solans¹

1. Instituto de Investigaciones en Biodiversidad y Medioambiente (INIBIOMA); Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET- Universidad Nacional del Comahue), San Carlos de Bariloche, Argentina

2. Universidad Nacional de La Pampa, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Santa Rosa Argentina

3. Instituto para el Estudio de la Biodiversidad de Invertebrados (IEBI), Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Salta, Salta, Argentina

*m.meier.florencia@gmail.com

Citar este artículo

MEIER, M. F., A. M. ROCHA, A. X. GONZÁLEZ-RÉYES & M. SOLANS. 2025. Hongos liquenizados del género *Pseudocypbellaria* (Ascomycota liquenizados: Lobariaceae) como microhábitats de tardígrados en bosques templado-fríos del noroeste patagónico (Argentina). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 60: 193-204.

DOI: <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v60.n3.48802>

Recibido: 7 May 2025

Aceptado: 8 Sep 2025

Publicado en línea: 30 Sep 2025

Publicado impreso: 30 Sep 2025

Editora: María Victoria Vignale¹

ISSN versión impresa 0373-580X

ISSN versión on-line 1851-2372

SUMMARY

Background and aims: Lichenized fungi are key components of Andean-Patagonian forests due to their role in nutrient cycling and their high epiphytic diversity. Among them, *Pseudocypbellaria*—one of the largest genera in Lobariaceae—is characterized by foliose thalli with pseudocypbellae, which generate microhabitats suitable for tardigrades. These microinvertebrates contribute to humification, decomposition, and food web dynamics. This study examined six *Pseudocypbellaria* species in northwestern Patagonian forests as potential tardigrade habitats.

M&M: Specimens were collected from bark and rock and stored in paper envelopes. In the lab, fragments of each species were soaked in mineral water for tardigrade extraction

Results: Ten of eighteen samples were positive, yielding 26 tardigrades from seven species: *Antechiniscus jermani*, *Barbaria bigranulata*, *Pseudechiniscus* (*Meridioniscus*) cf. *spinerectus*, *Macrobiotus kazmierskii*, *Minibiotus* sp., *Mesobiotus* sp., and *Milnesium brachyungue*.

Conclusion: This is the first study in northwestern Patagonia to address the association between *Pseudocypbellaria* and tardigrades at the species level. It also provides an inventory of common *Pseudocypbellaria* from Puerto Blest and Nahuel Huapi National Park, highlighting their role as reservoirs of microinvertebrate biodiversity relevant for conservation.

KEY WORDS

Microhabitat, lichen, protection, water bears.

RESUMEN

Introducción y objetivos: Los hongos liquenizados son componentes clave de los bosques andino-patagónicos por su rol en el ciclado de nutrientes y su alta diversidad epífita. Entre ellos se encuentra *Pseudocypbellaria*, uno de los géneros más grandes dentro de Lobariaceae, con talos foliosos y pseudocifelas que generan microespacios ideales para tardígrados. Estos microinvertebrados son importantes en la humificación, descomposición y en las tramas tróficas. En este trabajo se examinaron seis especies de *Pseudocypbellaria* en bosques del noroeste patagónico como hábitats de tardígrados.

M&M: Se coleccionaron ejemplares de *Pseudocypbellaria* sobre corteza y roca, guardándose en sobres de papel. En laboratorio se remojaron fragmentos de cada especie en agua mineral para la extracción de tardígrados.

Resultados: Diez de las dieciocho muestras fueron positivas para tardígrados, obteniéndose 26 individuos de siete especies: *Antechiniscus jermani*, *Barbaria bigranulata*, *Pseudechiniscus* (*Meridioniscus*) cf. *spinerectus*, *Macrobiotus kazmierskii*, *Minibiotus* sp., *Mesobiotus* sp. y *Milnesium brachyungue*.

Conclusión: Este trabajo representa el primer estudio en bosques del noroeste patagónico en abordar la relación entre especies de *Pseudocypbellaria* y ensambles de tardígrados, incluyendo su identificación. Además, aporta un inventario de algunas *Pseudocypbellaria* frecuentes en Puerto Blest y en el Parque Nacional Nahuel Huapi, y resalta el valor de estos como reservorios de biodiversidad de microinvertebrados y su importancia para la conservación.

PALABRAS CLAVE

Microhábitat, líquen, osos de agua, protección.

INTRODUCCIÓN

Los hongos liquenizados representan un componente importante dentro de la flora epífita de los ecosistemas terrestres, no sólo por su diversidad, sino también por su relevancia en el ciclado de nutrientes, aportando grandes cantidades de carbono y nitrógeno al ecosistema (Galloway, 1996; Lücking *et al.*, 2009). En particular *Pseudocyphellaria* Vain., representa el género más numeroso dentro de la familia *Lobariaceae* Chevall., seguido por *Sticta* (Schreb.). *Pseudocyphellaria* cuenta con unas 170 especies distribuidas mayormente en zonas templado-frías del hemisferio Sur, alrededor de 53 especies para la zona austral de Sudamérica y unas 24 especies en lo que respecta a Parques Nacionales Patagónicos. Los integrantes de este género pueden presentar dos tipos de fotobiontes, clorofitas (algas verdes) o cianobacterias (bacterias fotoautótrofas) (Lamb, 1958; Vidal-Russell & Messuti, 2017; Passo *et al.*, 2018). Sus talos foliosos prominentes con superficie inferior tomentosa y presencia de pseudocifelas, promueven una buena aireación y variación en la humedad, generando un microecosistema ideal para el desarrollo, alimentación, reproducción y protección contra depredadores de ciertos microinvertebrados (Ramazzotti & Maucci, 1983; Galloway 1992; Messuti & Kun, 2007; Nelson *et al.*, 2018). Si bien en las últimas décadas se han desarrollado numerosos estudios sobre *Pseudocyphellaria* dentro de los bosques andino-patagónicos, estos se han centrado en diversidad fúngica, filogenia, aspectos químicos, rangos de crecimiento y descomposición, detección de contaminantes o en asociaciones con organismos como actinobacterias o colémbolos (*e.g.*, Galloway, 1992; Czezugza & Calvelo, 1994; Galloway, 1996; Caldiz, 2004; Caldiz & Brunet, 2007; Messuti *et al.*, 2016; Vidal-Russell & Messuti, 2017; Passo *et al.*, 2018; Catán *et al.*, 2019; Vobis *et al.*, 2019), pero ninguno ha abordado su relación con microinvertebrados como por ejemplo, nematodos, rotíferos o tardígrados.

Entre los microinvertebrados que utilizan como nicho los hongos liquenizados, los tardígrados son de gran interés, dada su capacidad para soportar condiciones adversas

(criptobiosis) y su potencial uso como bioindicadores (Jakubowska-Krepska *et al.*, 2018). Estos organismos higrófilos, de 50 a 1200 µm de longitud, con cuerpos acorazados (heterotardígrados) o desnudos (eutardígrados), son un eslabón importante en las tramas tróficas de microhábitats como las criptógamas epífitas (*e.g.* hongos liquenizados y briofitas) (Nelson *et al.*, 2018). La dieta de estos organismos es muy variada, algunos tardígrados son depredadores alimentándose de protistas, nematodos, rotíferos e inclusive, de otros tardígrados. Mientras que otros pueden ser herbívoros, (alimentándose de clorófitas, cianobacterias y briofitas), omnívoros (consumen algas, cianobacterias, hongos y otros animales) o detritívoros (detritos). Asimismo, los tardígrados también son depredados por otros microinvertebrados como nematodos, colémbolos, ácaros, arañas y larvas de insectos (Nelson *et al.*, 2018; Bryndová *et al.*, 2020; Potapov *et al.*, 2022). En cuanto a su estado de conocimiento, hasta la fecha se han registrado 121 especies para la Argentina, sin embargo, las citas disponibles son fragmentarias, con registros confirmados en sólo 16 de las 23 provincias (Rocha *et al.*, 2023; Rocha *et al.*, 2024a, b). Esta distribución irregular de la información evidencia la necesidad de continuar investigando su diversidad y ecología en distintas regiones, especialmente en hábitats como los líquenes, y así poder comprender mejor la estructura y dinámica de estas comunidades microfaunísticas.

Teniendo todo esto en cuenta, el objetivo del presente trabajo fue evaluar el rol de diferentes especies de *Pseudocyphellaria* como microhábitat para ensambles de tardígrados en bosques andino-patagónicos y analizar la relación entre las características del talo y la presencia de estos microinvertebrados. Este estudio es el primero en aportar un inventario con algunas de las especies de *Pseudocyphellaria* más frecuentes no sólo de Puerto Blest, sino también del Parque Nacional Nahuel Huapi. Asimismo, es el primer estudio en bosques del noroeste patagónico, en abordar la relación entre líquenes y las comunidades de tardígrados que en ellos se desarrollan, teniendo en consideración la especie del mismo (*Pseudocyphellaria*). Por otro lado, también se describe e ilustra la morfología de caracteres de relevancia para las especies de

Pseudocyphellaria analizadas, así como también se nombran los huéspedes encontrados en las mismas y sus cantidades.

MATERIALES Y MÉTODOS

En el presente estudio, se utilizaron un total de 18 muestras, correspondientes a 6 especies de *Pseudocyphellaria* frecuentes dentro del área de estudio: *P. berberina* (G. Forst.) D. J. Galloway & P. James, *P. faveolata* (Delise) Malme, *P. flavicans* (Hook & Taylor) Vain., *P. coriifolia* (Müll. Arg.) Malme, *P. gilva* (Ach.) Malme y *P. intricata* (Delise) Vain.; incluyendo tres muestras por especie. Las mismas fueron tomadas a través del método de caminata al azar,

en Puerto Blest (41° 01' S, 71° 48' O), situado en la zona occidental del Parque Nacional Nahuel Huapi (Río Negro, Argentina) (Fig. 1A), dominado por bosques de *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst. (Fig. 1B). Desde el punto de vista fitogeográfico, esta zona pertenece a la Provincia Subantártica, Distrito Valdiviano y representa uno de los sitios más lluviosos del país, registrando precipitaciones que alcanzan alrededor de los 3000-4000 mm anuales y una temperatura promedio de 9 °C (Cabrera & Willink, 1973). Estas características climáticas particulares, sitúan a Puerto Blest como una de las pocas selvas frías del planeta, constituyendo la zona de mayor diversidad de flora y fauna dentro de los bosques templados (Ferreira & Puntieri, 2018).

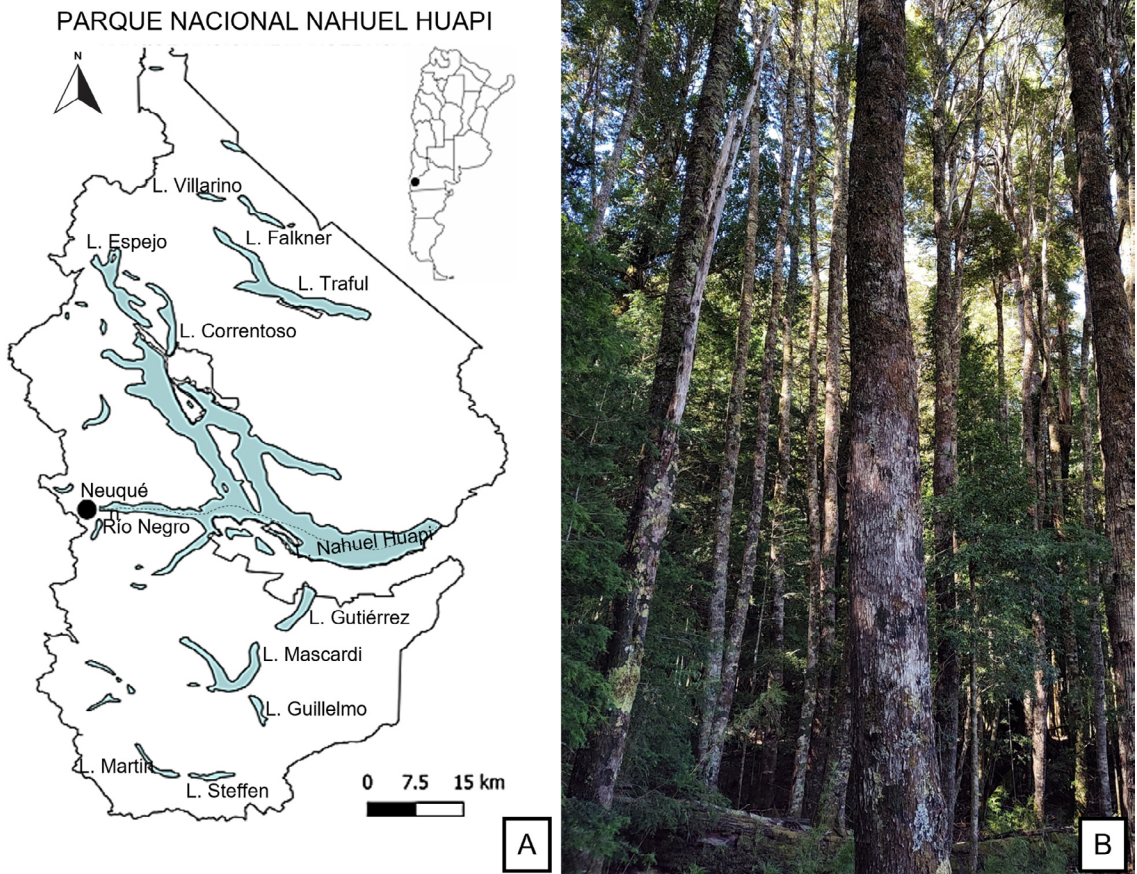


Fig. 1. Sitio de muestreo. **A:** Ubicación (punto negro) de Puerto Blest dentro del Parque Nacional Nahuel Huapi (Río Negro - Neuquén, Argentina). **B:** Fotografía del bosque dominado por *Nothofagus dombeyi*.

Los ejemplares recolectados fueron colocados en bolsas de papel, debidamente rotulados, para su posterior traslado al laboratorio donde fueron analizados e identificados utilizando técnicas estándares para líquenes (Nash III *et al.*, 2002). Posteriormente, de los especímenes coleccionados, se seleccionaron tres especies con algas verdes como simbiontes *P. berberina*, *P. faveolata* y *P. flavicans* y otras tres con cianobacterias *P. coriifolia*, *P. gilva* y *P. intricata*.

Para la extracción de los tardígrados, con la ayuda de un sacabocado, se tomaron fragmentos de las diferentes especies de *Pseudocyphellaria* y se colocaron en tamices de 5 cm y 1,5 mm de abertura dentro de cajas de Petri de vidrio, siendo embebidas con agua mineral, asegurándose que la muestra quedara completamente sumergida. Luego de 48 h bajo luz constante, con la ayuda de una micropipeta de vidrio y bajo microscopio estereoscópico Olympus SZ30, se procedió a extraer los huevos y especímenes encontrados. Estos últimos, fueron colocados en una estufa a 60 °C por 35 minutos, para su posterior montaje en polivinil-lactofenol (Rocha *et al.*, 2016). Para la identificación de los tardígrados y sus huevos hasta el menor nivel taxonómico posible, se utilizó un microscopio binocular Leitz Laborlux 11 y se siguió el esquema propuesto por Ramazzotti & Maucci (1983) y trabajos actualizados y/o específicos, basados en caracteres morfoanatómicos (Schuster, 1980; Rossi & Claps, 1989; Binda & Pilato, 1990; Pilato *et al.*, 2012; Michalczyk & Kaczmarek, 2006; Kaczmarek & Michalczyk, 2009; Vecchi *et al.*, 2016).

RESULTADOS

A continuación, se presenta una breve descripción morfológica de las seis especies de *Pseudocyphellaria* estudiadas. Para una descripción más completa sobre caracteres morfoanatómicos ver Galloway (1992). Además, se mencionan los tardígrados encontrados (H: Heterotardígrados, E: Eutardígrados) y el material examinado. Los datos taxonómicos sobre los tardígrados se presentan en la Tabla 1.

Pseudocyphellaria berberina (G .Forst.) D. J. Galloway & P. James, *Lichenologist* 9: 95. 1977

Talo folioso, irregular, 10-15 cm de diámetro, adherido al sustrato de forma floja y central. Lóbulos elongados y redondeados (Fig. 2A). Márgenes enteros. Superficie superior lisa a levemente faveolada, de color verde brillante en su estado hidratado a amarillenta cuando se seca. Algas verdes del género *Dictyochloropsis* como fotobiontes. Médula amarilla. Apotecios marrones oscuro a rojizos, disco claro e irregular, frecuentemente presentes (Fig. 2B). Superficie inferior tomentosa de color amarillo pálido, pseudocifelas amarillas (Fig. 2C).

Hábitat: Típica de bosque húmedos de Patagonia, sobre corteza, suelo y roca, en sitios sombríos.

Tardígrados encontrados: 1 *Antechiniscus jermani* (H) (Tabla 1).

Material estudiado: ARGENTINA. Prov. Río Negro: Dpto.. San Carlos de Bariloche, Puerto Blest, Picada los

Tabla 1. Registro de riqueza y abundancia de especies de tardígrados encontrados en diferentes especies de *Pseudocyphellaria* dentro de Puerto Blest, Río Negro, Argentina. Los tardígrados pertenecen a los géneros *Antechiniscus* Kristensen, 1987; *Barbaria* Michalczyk et al., 2019; *Pseudechiniscus* Thulin, 1911; *Macrobiotus* Schultze, 1834; *Mesobiotus* Vecchi et al., 2016; *Minibiotus* Schuster, 1980; y *Milnesium* Doyère, 1840.

Clase	Familia	Especie de tardígrado	N	Especies de líquenes
Heterotardigrada	Echiniscidae	<i>Antechiniscus jermani</i>	1	<i>P. berberina</i>
		<i>Barbaria bigranulata</i>	1	<i>P. gilva</i>
		<i>Pseudechiniscus (Meridioniscus) cf. spinerectus</i>	2	<i>P. coriifolia</i>
Eutardigrada	Macrobiotidae	<i>Macrobiotus kazmierskii</i>	8	<i>P. coriifolia</i> , <i>P. gilva</i> y <i>P. faveolata</i>
		<i>Mesobiotus</i> sp.	2	<i>P. intricata</i>
		<i>Minibiotus</i> sp.	3	<i>P. coriifolia</i> y <i>P. faveolata</i>
	Milnesiidae	<i>Milnesium brachyungue</i>	8	<i>P. coriifolia</i>

Cántaros, sobre *Saxegothaea conspicua* 27-III-2014. *Messuti* 5754 (BCRU); *ibid.* sobre *Nothofagus dombeyi*, 27-III-2014. *Messuti* 5755 (BCRU), 5756 (BCRU)

Pseudocyphellaria faveolata (Delise) Malme, *Bih. K. svenska Vetensk. Mad. Handl.* 25: 233. 1899.

Talo folioso, irregular, de 6-10 cm de diámetro, débilmente adherido al sustrato. Lóbulos estrechos y elongados, con ramificaciones irregulares (Fig. 2D). Márgenes enteros con pseudocifelas. Superficie superior verde y faveolada (Fig. 2E). Algas verdes como fotobiontes. Médula de color

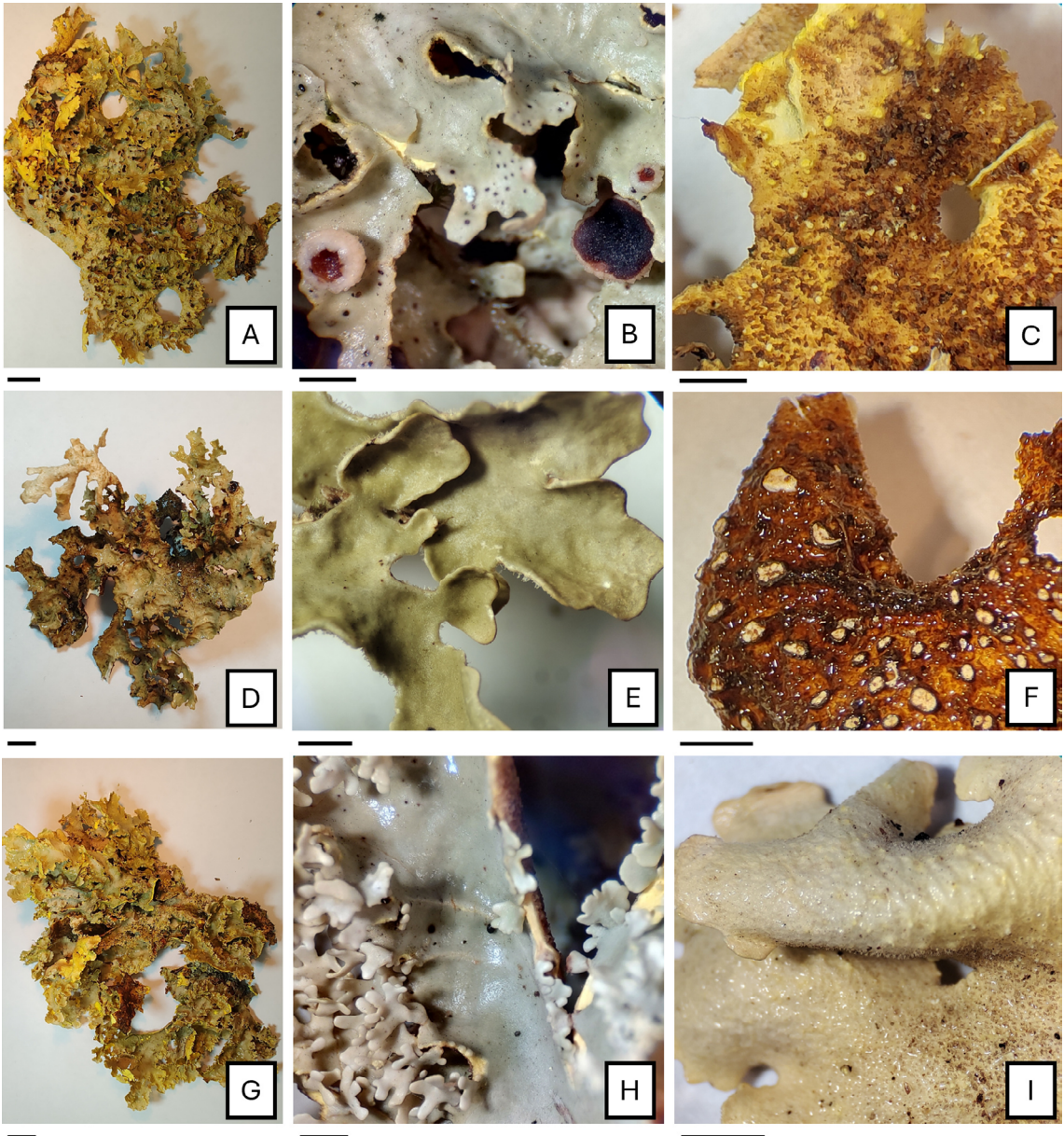


Fig. 2. Especies del género *Pseudocyphellaria* con algas clorofitas como fotobionte. **A-C:** *P. berberina*. **A:** Aspecto general. **B:** Superficie superior. **C:** Superficie inferior. **D-F:** *P. faveolata*. **D:** Aspecto general. **E:** Superficie superior. **F:** Superficie inferior. **G-I:** *P. flavicans*. **G:** Aspecto general. **H:** Superficie superior. **I:** Superficie inferior. Escalas= A, D, G: 1,5 cm; B, I: 0,2 cm; C, F: 0,25 cm; E: 0,5 cm; H: 0,15 cm.

blanco. Apotecios no observados. Superficie inferior castaña clara a oscura, tomentosa, con pseudocifelas blancas (Fig. 2F).

Hábitat: Especie epífita usualmente encontrada en bosques sombrío de *N. dombeyi*.

Tardígrados encontrados: 1 *Macrobiotus kazmierskii* (E), 1 *Milnesium brachyungue* con 4 huevos (E), 1 *Minibiotus* sp. (E) (Tabla 1).

Material estudiado: ARGENTINA. Prov. Río Negro, Dpto., San Carlos de Bariloche, Puerto Blest, camino a Laguna los Cántaros, sobre *N. dombeyi*, 27-III-2014. *Messuti* 5760 (BCRU), 5761 (BCRU), *ibid.* sobre *S. conspicua* 27-III-2014. *Messuti* 5762 (BCRU).

Pseudocyphellaria flavicans (Hook.f. & Taylor) Vain., *Philipp. J. Sci., C, Bot.* 8: 115. 1913

Talo folioso, irregular, 12-18 cm de diámetro, con adhesión central al sustrato. Lóbulos redondeados, irregulares y divididos profundamente (Fig. 2G). Margen sinuoso y con numerosos isidios coralinos (Fig. 2H). Superficie superior verde pálida en estado hidratado y amarillenta cuando está seca, faveolada. Clorófitas como fotobiontes. Médula de color amarillo. Apotecios no observados. Superficie inferior amarillo pálido, sin tomento en los márgenes, pseudocifelas amarillas (Fig. 2I).

Hábitat: Especie epífita de árboles y arbustos, en bosques con luminosidad moderada y con mucha humedad.

Tardígrados encontrados: No se encontraron.

Material estudiado: ARGENTINA. Prov. Río Negro, Dpto., San Carlos de Bariloche, Puerto Blest, camino a Laguna los Cántaros, sobre *N. dombeyi*, 27-III-2014. *Messuti* 5763 (BCRU), 5764 (BCRU), *ibid.* sobre roca 27-III-2014. *Messuti* 5765 (BCRU).

Pseudocyphellaria coriifolia (Müll. Arg.) Malme, *Bih. Kongl. Svenska Vetensk.-Akad. Handl.* 25: 25. 1899.

Talo folioso, 8-13 cm de diámetro, adherido al sustrato de forma floja y central. Lóbulos redondeados (Fig. 3A). Márgenes incisos y sinuosos, levemente ascendentes, con soralias glomerulosos (Fig. 3B). Superficie superior gris oscura en estado húmedo a marrón cuando seca. Cianobacterias del género *Nostoc* como fotobiontes. Médula de color blanco. Apotecios desconocidos. Superficie inferior marrón oscura a negra y tomentosa, pseudocifelas blancas (Fig. 3C).

Hábitat: Especie epífita de árboles y arbustos, presente en ambientes con variado régimen de precipitación, desde sitios muy húmedos a secos. Es un componente habitual en bosques de *N. dombeyi*, así como también bosques de transición.

Tardígrados encontrados: 4 *Macrobiotus kazmierskii* (E), 4 *Milnesium brachyungue* (E), 2 *Minibiotus* sp. (E), 2 *Pseudechiniscus (Meridioniscus)* cf. *spinerectus* (H) (Tabla 1).

Material estudiado: ARGENTINA. Prov. Río Negro, Dpto., San Carlos de Bariloche, Puerto Blest, camino a Laguna los Cántaros, sobre *S. conspicua*, 19-VI-2012. *Passo* 5757 (BCRU), *ibid.* 27-III-2014. *Messuti* 5758 (BCRU), 5759 (BCRU).

Pseudocyphellaria gilva (Ach.) Malme, *Bih. K. Svenska Vetensk. Akad. Handl., Afd.* 3 25: 32. 1899.

Talo folioso, irregular, 10-15 cm de diámetro, adherido al sustrato en el centro y en los márgenes. Lóbulos redondeados, ramificados dicotómicamente e imbricados (Fig. 3D). Margen inciso. Superficie superior marrón-rojiza, levemente faveolada. Cianobacterias del género *Nostoc* como fotobiontes. Médula blanca. Apotecios marrones oscuro, con disco marrón pálido (Fig. 3E). Superficie inferior castaño pálido, levemente arrugada, con tomento castaño oscuro, pseudocifelas amarillas (Fig. 3F).

Hábitat: Especie comúnmente presente sobre roca, corteza o suelo, en sitios abiertos de bosques de *N. dombeyi* y *N. pumillio* (Poepp. & Endl.) Krasser.

Tardígrados encontrados: 2 *Macrobiotus kazmierskii* (E), 1 *Barbaria bigranulata* (H) (Tabla 1).

Material estudiado: ARGENTINA. Prov. Río Negro, Dpto., San Carlos de Bariloche, Puerto Blest, Camino a Laguna los Cántaros, sobre *Prunus* sp., 27-III-2014. *Messuti* 5768 (BCRU), *ibid.* sobre raíz de *N. dombeyi* 25-IX-2014. *Passo* 5767 (BCRU), *ibid.* Comedor, B° de los Huillines, 25-VIII-2015. *Messuti* 5766 (BCRU).

Pseudocyphellaria intricata (Delise) Vain., *Hedwigia* 37 (Beibl.): 35. 1898.

Talo folioso, de 10-15 cm de diámetro, con adhesión central al sustrato. Lóbulos redondeados, sinuosos. Margen inciso (Fig. 3G). Superficie superior gris azulada, en estado hidratado, y castaño pálido a beige, en estado seco, brillante y lisa, usualmente con soredios laminares (Fig. 3H). Cianobacterias como

fotobiontes. Médula blanca. Apotecios no observados. Superficie inferior castaño clara, tomentosa. Pseudocifelas blancas (Fig. 3I).

Hábitat: Especie epífita de árboles y arbustos en bosques húmedos y de transición.

Tardígrados encontrados: 2 *Mesobiotus* sp. y un huevo (E), 3 *Milnesium brachyungue* (E) (Tabla 1).

Material estudiado: ARGENTINA. Prov. Río Negro, Dpto., San Carlos de Bariloche, Puerto Blest, sobre *S. conspicua*, 25-IX-2014. Messuti 5769 (BCRU), sobre roca, *ibid.* 25-IX-2014. Passo 5770 (BCRU); sobre *S. conspicua*, 27-III-2014. Messuti 5771 (BCRU).

Diez de las dieciocho muestras de *Pseudocyphellaria* resultaron positivas para la

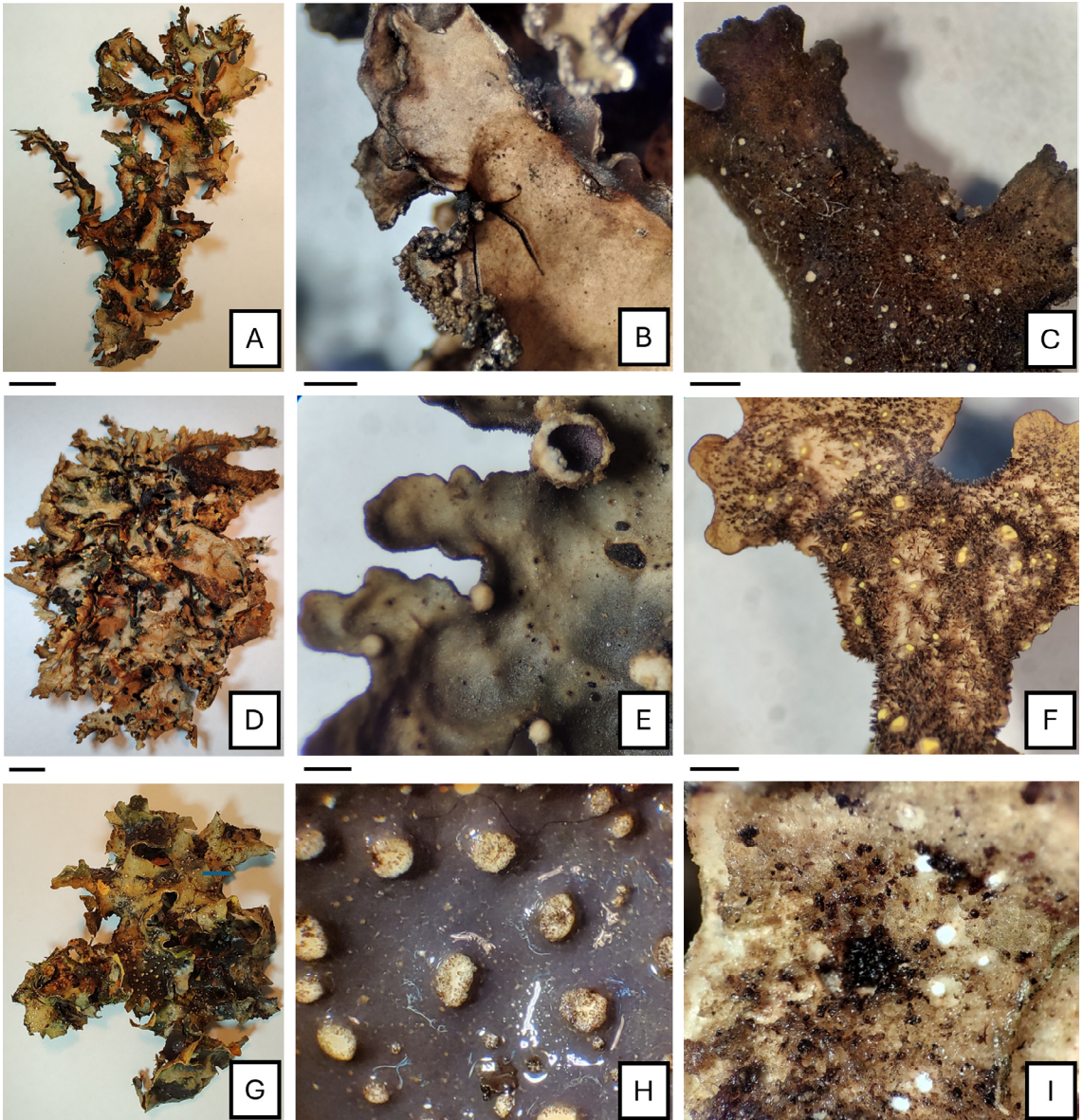


Fig. 3. Especies del género *Pseudocyphellaria* con cianobacterias como fotobionte. **A-C:** *P. corifolia*. **A:** Aspecto general. **B:** Superficie superior. **C:** Superficie inferior. **D-F:** *P. gilva*. **D:** Aspecto general. **E:** Superficie superior. **F:** Superficie inferior. **G-I:** *P. intricata*. **G:** Aspecto general. **H:** Superficie superior. **I:** Superficie inferior. Escalas= A, D, G: 1,5 cm; B: 0,2 cm; C, F, H, I: 0,1 cm; E: 0,15 cm.

presencia de tardígrados, obteniéndose un total de 26 individuos correspondientes a 7 especies diferentes. El 15,4 % de ellos, están representados por especies de heterotardígrados (*Antechiniscus jermani* [3,85 %], *Barbaria bigranulata* [3,85 %] y *Pseudechiniscus* (*Meridioniscus*) cf. *spinirectus* [7,70 %]), mientras que el 84,6 % restantes corresponden a eutardígrados (*Macrobiotus kazmierskii* [31,71 %], *Mesobiotus* sp. [8,60 %], *Milnesium brachyungue* [31,71 %], *Minibiotus* sp. [12,5 %]). La mayoría de estos organismos (22 individuos: 19 eutardígrados y tres heterotardígrados), fueron encontrados en hongos liquenizados con cianobacterias como fotobiontes, siendo *P. coriifolia* el microhábitat con mayor abundancia, seguido por *P. intricata* y *P. gilva*, con 12, 6 y 4 individuos, respectivamente (Fig. 4). Por otro lado, en aquellos líquenes cuyos fotobiontes eran algas verdes, se obtuvieron un total de 4 tardígrados (tres eutardígrados y un heterotardígrado), tres para *P. faveolata* y uno para *P. berberina*, mientras que *P. flavicans* no registró huéspedes (Fig. 4).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Los ejemplares de *Pseudocyphellaria* estudiados lograron albergar un variado ensamble de tardígrados, a excepción de *P. flavicans* que no registró huéspedes. Esto tal vez, podría estar relacionado con la falta de tomento en los márgenes de *P. flavicans* (Galloway, 1992), reduciendo posibles espacios para el establecimiento y permanencia de estos microinvertebrados. Si bien las abundancias de tardígrados obtenidas en el presente estudio son menores a las registradas para otras regiones de Argentina, como Salta o La Pampa (González-Reyes *et al.*, 2016; Ostertag *et al.*, 2023), son consistentes con las encontradas en Roszkowska *et al.* (2016). Estos investigadores muestrearon criptógamas sobre corteza de árboles y sobre roca en distintos sitios del Parque Nacional Nahuel Huapi, encontrando de 1 a 13 tardígrados por muestra, en el caso de sustratos corticícolas. Por otra parte, nuestros resultados también concuerdan con Rocha *et al.* (2016), donde se observó que los ambientes nativos resultan ser menos

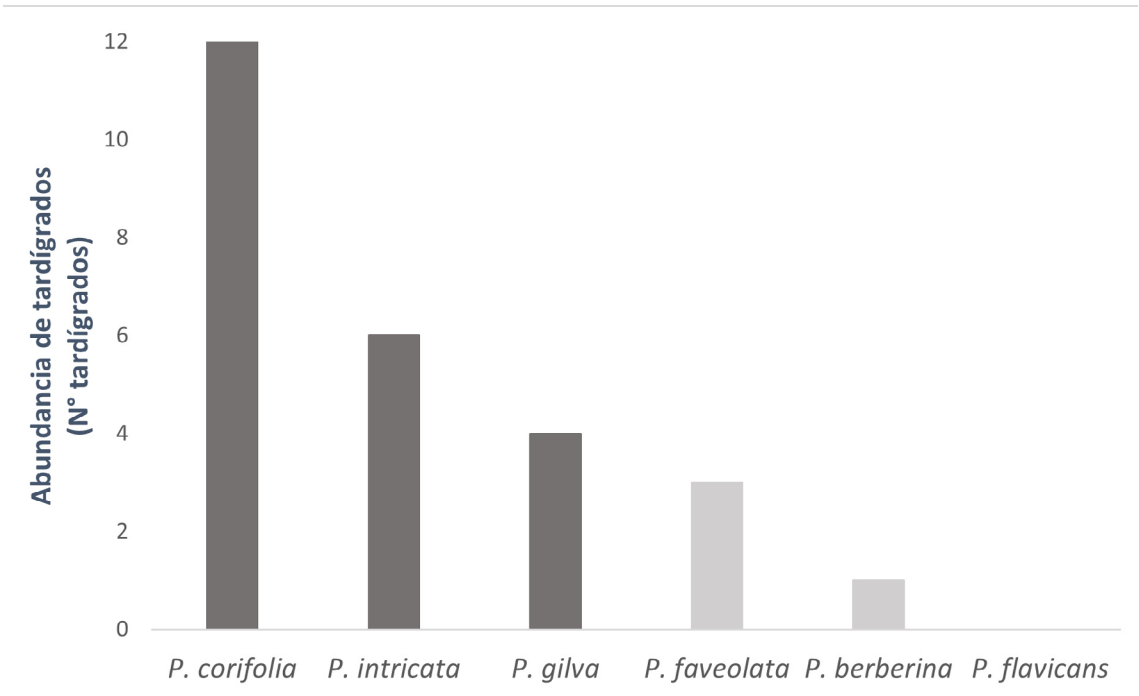


Fig. 4. Abundancia de tardígrados en diferentes especies de *Pseudocyphellaria*. La coloración de las barras gris oscuro o gris claro, se corresponden con la presencia de cianobacterias o clorófitas como fotobiontes, respectivamente.

abundantes en términos de riqueza de especies de tardígrados, en comparación con ambientes rurales y urbanos. Del total de tardígrados encontrados, la proporción de eutardígrados fue cinco veces mayor a la de heterotardígrados. Estos resultados pueden explicarse por el hecho de que los heterotardígrados limnoterrestres suelen tener una gran tolerancia a la sequía, encontrándose habitualmente en briofitas y líquenes expuestos al sol (Momeni *et al.*, 2023; Ostertag *et al.*, 2023). Mientras que los eutardígrados son más frecuentes en hábitats de ambientes húmedos y sombríos (Nelson *et al.*, 2018). Estos resultados concuerdan con los encontrados en Nelson *et al.* (2019) para el Parque Nacional Great Smoky Mountains en EE. UU., donde los autores obtuvieron 30 especies de tardígrados en líquenes sobre árboles y rocas, de los cuales el 76 % correspondían a eutardígrados. Cabe mencionar que dicho ambiente suele registrar hasta 2100 mm anuales de precipitación.

La compleja estructura de las briofitas y líquenes, dada por la presencia de numerosas hojas y prominentes talos, respectivamente, permite albergar una amplia diversidad de organismos como algas, hongos, bacterias, rotíferos y nematodos, que sirven como alimento para los tardígrados. Sin embargo, existen tardígrados que se alimentan directamente del sustrato en el que habitan (líquenes y briofitas) (Guidetti *et al.*, 2024). De hecho, se ha registrado molecularmente que especímenes de Macrobiotidae consumen musgos (Schill *et al.*, 2011), así como también se han encontrado carotenoides de musgos dentro de la cavidad corporal de *Echiniscus blumi* (Bonifacio *et al.*, 2012). Asimismo, los cianolíquenes al establecer asociaciones simbióticas con fijadores de nitrógeno atmosférico, representan un alimento de alto valor nutricional siendo rico en proteínas (Galloway, 1992). Por todo esto, teniendo en cuenta los precedentes de los tardígrados en el aprovechamiento del sustrato, sumado al aporte de nutrientes que sugiere el mismo, podría ser un posible justificativo de por qué se obtuvo un mayor número de tardígrados en las especies de *Pseudocyphellaria* que presentan cianobacterias como fotobiontes. Otra posible explicación podría radicar en la relación de los tardígrados con la humedad. Está bien documentado que las especies de cianolíquenes suelen estar asociados a ambientes húmedos y sombríos, ya que requieren de agua líquida para la fotosíntesis (Tuero Septién, 2020), lo

que representa un ambiente óptimo para el desarrollo de eutardígrados (Nelson *et al.*, 2018).

De los tardígrados encontrados, la mayoría son herbívoros, como los pertenecientes a la familia Echiniscidae (*Antechiniscus*, *Barbaria* y *Pseudechiniscus*) y *Minibiotus*, u omnívoros como *Macrobiotus*, siendo *Milnesium* el único representante depredador (Ramazzotti & Maucci, 1983, Nelson *et al.*, 2015). Por lo tanto, los herbívoros y *Macrobiotus* podrían estar incorporando este nutritivo alimento dentro de su alimentación, mientras que *Milnesium* se alimentaría de rotíferos, nematodos o inclusive otros tardígrados (Roszkowska *et al.*, 2016).

Los resultados obtenidos en este estudio aportan indicios valiosos, y si bien se trata de un trabajo exploratorio, permiten sentar las bases para futuras investigaciones. En este sentido, sería interesante tener en cuenta ciertas consideraciones para fortalecer y seguir ampliando los hallazgos presentados: 1. aumentar el número de muestras, ya que es posible que algunas especies no hayan sido detectadas en esta primera aproximación, 2. repetir el ensayo con otros géneros de líquenes, 3. comparar los ensambles de tardígrados en base al hábito de los líquenes, 4. probar con otros grupos de criptógamas como ser las briofitas, que al igual que los líquenes son muy diversas en este ambiente y poseen una alta capacidad para retener agua.

Por último, cabe mencionar que este trabajo representa el primer estudio en Argentina, y el segundo a nivel mundial en seleccionar, *a priori*, un género específico de líquenes y estudiar los ensambles de tardígrados que en ellos se desarrollan. Hasta el momento sólo se podía mencionar el trabajo Pérez-Pech *et al.* (2025) para Quintana Roo, México, donde los autores coleccionaron representantes liquénicos del género *Parmotrema*. Además, este estudio resalta la importancia de los líquenes en el mantenimiento de la biodiversidad de microinvertebrados, como los tardígrados, en ambientes boscosos, un aspecto aún poco explorado en la Patagonia. Asimismo, resulta imperioso continuar con la confección de inventarios y estudios de carácter ecológico que permitan comprender mejor la dinámica y el comportamiento de las comunidades de tardígrados en los bosques andino-patagónicos, así como su relación con su sustrato. Esta información es particularmente relevante en el ámbito de la biología de conservación de áreas naturales.

CONTRIBUCIÓN DE AUTORES

MFM procesó las muestras para extracción de los tardígrados. MFM, AMR, AGR y MS participaron de la preparación del manuscrito.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Dra. Messuti y al Dr. Passo, por sus aportes en este trabajo, así como a la Secretaría de Investigación de la Universidad Nacional del Comahue (UNComahue), al Proyecto de Investigación (PIN1-04/B256) y al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET).

BIBLIOGRAFÍA

- BINDA, M. G. & G. PILATO. 1990. Tardigradi di Terra del Fuoco e Magallanes. I. *Milnesium brachyungue*, nuova specie di tardigrado Milnesidae. *Animalia* 17: 105-110.
- BONIFACIO, A., R. GUIDETTI, T. ALTIERO, V. SERGO & L. REBECCHI. 2012. Nature, source and function of pigments in tardigrades: *in vivo* Raman imaging of carotenoids in *Echiniscus blumi*. *PLoS ONE* 7: e50162. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0050162>
- BRYNDOVA, M., D. STEC, R. O. SCHILL, Ł. MICHALCZYK & M. DEVETTER. 2020. Dietary preferences and diet effects on life-history traits of tardigrades. *Zool. J. Linn. Soc.* 20: 1-13.
- CABRERA, A. L. & A. WILLINK. 1973. *Biogeografía de América Latina*. Monografía 13. Serie de Biología. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Washington DC.
- CALDIZ, M. S. 2004. Seasonal growth pattern in the lichen *Pseudocyphellaria berberina* in north-western Patagonia. *Lichenologist* 36: 435-444. <https://doi.org/10.1017/S0024282904014422>
- CALDIZ, M. S. & J. BRUNET. 2007. Lichen litter decomposition in *Nothofagus* forest of northern Patagonia: biomass and chemical changes over time. *Bryologist* 110: 266-273. [https://doi.org/10.1639/0007-2745\(2007\)110\[266:LLDINF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1639/0007-2745(2007)110[266:LLDINF]2.0.CO;2)
- CATÁN, S. P., D. BUBACH & M. I. MESSUTI. 2019. A new measurement tool to consider for airborne pollutants evaluations using lichens. *ESPR* 26: 14689-14692. <https://doi.org/10.1007/s11356-019-04926-4>
- CZECZUGA, B. & S. CALVELO. 1994. Investigations on carotenoids in lichens from *Nothofagus* forest along the precipitation gradient (North-Western Patagonia, Argentina). *Feddes Repert.* 105: 201-206. <https://doi.org/10.1002/fedr.19941050314>
- FERREYRA, M. & J. G. PUNTIERI. 2018. *Flora de Puerto Blest – Selva Valdiviana – Patagonia*. Editorial Artemisa, Buenos Aires.
- GALLOWAY, D. J. 1992. Studies in *Pseudocyphellaria* (lichens) III. The South American species. *Bibliotheca Lichenologica* 46: 1-275.
- GALLOWAY, D. J. 1996. Los líquenes del bosque templado de Chile. En: ARMESTO, J. J., C. VILLAGRÁN & M. K. ARROYO (eds.), *Ecología de los bosques nativos de Chile*, pp. 101-110. Editorial Universitaria, Santiago de Chile.
- GONZÁLEZ-REYES, A., X. ACOSTA, J. CORRONCA, M. ROCHA, ... & E. Y. REPP. 2016. Evaluación de la diversidad en comunidades de tardígrados (Ecdysozoa: Tardigrada) en hábitats urbano y rural de la ciudad de Salta (Argentina). *Iheringia. Serie Zoológica* 106. <https://doi.org/10.1590/1678-4766e2016026>
- GUIDETTI, R., K. INGEMAR JÖNSSON, Ł. KACZMAREK, T. MEIER, ... & T. EKREM. 2024. Tardigrade diversity and community composition across Norwegian boreal forests. *Zoo. J. Linn. Soc.* 200: 156-171. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlad136>
- JAKUBOWSKA-KREPSKA, N., B. GOLDDYN, P. KRZEMINSKA-WOWK & L. KACZMAREK. 2018. Tardigrades as potential bioindicators in biological wastewater treatment plants. *Eur. J. Ecol.* 4: 124-130. <https://doi.org/10.2478/eje-2018-0019>
- KACZMAREK, L. & L. MICHALCZYK. 2009. Two new species of Macrobiotidae, *Macrobiotus szeptyckii* (harmsworthi group) and *Macrobiotus kazmierskii* (hufelandi group) from Argentina. *Acta zool. Cracov.* 52: 87-99.
- LAMB, I. M. 1958. La vegetación líquénica de los Parques Nacionales patagónicos. *Anales de Parques Nacionales* 7: 1-188.
- MICHALCZYK, L. M. & L. KACZMAREK. 2006. Revision of the *Echiniscus bigranulatus* group with a description of a new species *Echiniscus madonnae* (Tardigrada: Heterotardigrada: Echiniscidae) from South America. *Zootaxa* 1154: 1-26.

- LÜCKING, R., J. D. LAWREY, M. SIKAROODI, M. GILLEVET P, ... & F. BUNGARTZ. 2009. Do lichens domesticate photobionts like farmers domesticate crops? Evidence from a previously unrecognized lineage of filamentous cyanobacteria. *Am. J. Bot.* 96: 1409-1418.
<https://doi.org/10.3732/ajb.0800258>
- MESSUTI, M. I. & M. KUN. 2007. The occurrence of *Pachytullbergia scabra* (Collembola: Pachytullbergiidae) on *Pseudocyphellaria granulata* (lichenized Ascomycota). *Rev. Soc. Entomol. Arg.* 66: 177-179.
- MESSUTI, M. I., A. PASSO, J. M. SCERVINO & R. VIDAL-RUSSELL. 2016. The species pair *Pseudocyphellaria pilosella-piloselloides* (lichenized Ascomycota: Lobariaceae) is a single species. *Lichenologist* 48: 141-146.
<https://doi.org/10.1017/S0024282915000511>
- MOMENI, S. 2023. *Biology of interaction between limno-terrestrial heterotardigrades and their cryptogam habitats*. Tesis doctoral, The University of Alabama.
<https://doi.org/10.1111/ivb.12360>
- NASH III, T. H., B. D. RYAN, C. GRIES & F. BUNGARTZ. 2002. *Lichen Flora of the greater Sonoran Desert Region, vol. 1*. Lichens Unlimited, Arizona State University, Tempe.
- NELSON, D. R., R. GUIDETTI & L. REBECCHI. 2015. Phylum Tardigrada. En: THORP, J. & D. C. ROGERS (eds.), *Ecology and General Biology: Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates*, pp. 347-380. Boston, MA, Academic Press.
- NELSON, D. R., P. J. BARTELS & N. GUIL. 2018. Tardigrade Ecology. *Handb. Environ. Chem.* 163-210. https://doi.org/10.1007/978-3-319-95702-9_7
- NELSON, D. R., P. J. BARTELS & S. R. FEGLEY. 2019. Environmental correlates of tardigrades community structure in mosses and lichens in the Great Smoky Mountains National Park (Tennessee and North Carolina, USA). *Zool. J. Linn. Soc.* 20: 1-12. <https://www.researchgate.net/publication/344771037>
- OSTERTAG, B. R., A. X. GONZÁLEZ-REYES, A. GRABOSKY, F. MEIER, ... & A. M. ROCHA. 2023. Native fauna of tardigrades from two natural areas of the Argentina Republic. *Zool. Stud.* 62: 57.
- PASSO, A., R. VIDAL-RUSSELL, J. M. SCERVINO & M. I. MESSUTI. 2018. Two new records of the family Lobariaceae (Lichenized Ascomycota: Peltigerales) from Argentina. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 53: 5-8.
<https://doi.org/10.31055/1851.2372.v53.n1.19857>
- PÉREZ-PECH, W. A., R. GUIDETTI, A. ANGUAS-ESCALANTE, J. I. CRISANTO-RODRÍGUEZ & L. Q. CUTZ-POOL. 2025. Diversity and updated checklist of limno-terrestrial tardigrade species in Quintana Roo, Mexico. *Rev. Chapingo ser. for. ambient* 31: 1-21.
- PILATO, G., M. G. BINDA, A. NAPOLITANO & E. MONCADA. 2012. Notes on South American tardigrades with the description of two new species: *Pseudechiniscus spinerectus* and *Macrobiotus danielae*. *Tropical Zoology* 14: 223-231.
- POTAPOV, A. M., F. BEAULIEU, K. BIRKHOFFER, S. L. BLUHM, ... & S. SCHEU. 2022. Feeding habits and multifunctional classification of soil-associated consumers from protists to vertebrates. *Biol. Rev.* 97: 1057-1117. <https://doi.org/10.1111/brv.12832>
- RAMAZZOTTI, G. & W. MAUCCI. 1983. II *Phylum Tardigrada*. *Memorie dell'Istituto Italiano di Idrobiologia Dott. Marco di Marchi*, vol. 41. Istituto Italiano di Idrobiologia, Verbania Pallanza.
- ROCHA, A. M., A. GONZÁLEZ-REYES, J. CORRONCA, S. RODRIGUEZ-ARTIGAS, ... & X. ACOSTA. 2016. Tardigrade diversity: an evaluation of natural and disturbed environments of the province of Salta (Argentina). *Zool. J.* 178: 755-764. <https://doi.org/10.1111/zoj.12476>
- ROCHA, A. M., D. CAMARDA, B. OSTERTAG, I. DOMA, ... & O. LISI. 2023. Actual state of knowledge of the limno-terrestrial tardigrades fauna of the Republic of Argentina and new genus assignment for *Viridiscus rufoviridis* (du Bois-Reymond Marcus, 1994). *Diversity* 15: 222.
<https://doi.org/10.3390/d15020222>
- ROCHA, A., I. DOMA, D. CAMARDA, B. OSTERTAG, ... & O. LISI. 2024. Integrative description of a new species of Minibiotus (Tardigrada: Macrobiotidae) from Salta city (Argentina). *Eur. J. Taxon.* 958: 77-113. <https://doi.org/10.5852/ejt.2024.958.2663>
- ROCHA, A., D. CAMARDA, I. DOMA, B. OSTERTAG, ... & O. LISI. 2024. *Macrobiotus olgae* sp. nov.: a new urban, limno-terrestrial eutardigrade (Tardigrada, Macrobiotidae) from Argentina. *Org. Divers. Evol.* 1-19.
<https://doi.org/10.1007/s13127-024-00663-w>
- ROSSI, G. R. & M. C. CLAPS. 1989. Tardígrados de la Argentina V. *Rev. Soc. Entomo. Argent.* 47: 133-142.
- ROSZKOWSKA, M., D. STEC, D. A. CIOBANU & Ł. KACZMAREK. 2016. Tardigrades from Nahuel Huapi National Park (Argentina, South America) with descriptions of two new Macrobiotidae species.

- Zootaxa* 4105: 243-260.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4105.3.2>
- SCHILL, R. K. JONSSON, M. PFANNKUCHEN, F. BRUMMER. 2011. Food of tardigrades: a case study to understand food choice, intake and digestion. *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 49 (Suppl.1): 66–70.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.2010.00601.x>
- SCHUSTER, R. O., D. R. NELSON, A. A. GRIGARICK & D. CHRISTENBERRY. 1980. Systematic criteria of the Eutardigrada. *Trans. Am. Microsc. Soc.* 99: 284-303.
- TUERO SEPTIÉN, J. 2020. *Cianolíquenes: Una revisión bibliográfica*. Tesis de Grado. Universidad de La Laguna, España.
- VECCHI, M., M. CESARI, R. BERTOLANI, K. I. JÖNSSON, ... & R. GUIDETTI. 2016. Integrative systematic studies on tardigrades from Antarctica identify new genera and new species within Macrobiotidea and Echiniscoidea. *Invertebr. Syst.* 30: 303-322.
- VIDAL-RUSSELL, R. & M. I. MESSUTI. 2017. Phylogenetic signal of photobiont switches in the lichen genus *Pseudocyphellaria* s. l. follows a Brownian motion model. *Symbiosis* 72 : 215-223.
<https://doi.org/10.1007/s13199-016-0458-z>
- VOBIS, G., M. SOLANS, J. M. SCERVINO, P. SCHUMANN, ... & M. I. MESSUTI. 2019. Isolation and characterization of an endolichenic actinobacterium from the lichen thallus of *Pseudocyphellaria berberina*. *Symbiosis* 80: 43-51.
<https://doi.org/10.1007/s13199-019-00653-z>