

Evoluzione e biodiversità dei Tardigradi, animali microscopici sconosciuti ai più, ma numero uno degli adattamenti ad ambienti estremi

ROBERTO BERTOLANI

Università di Modena e Reggio Emilia
Museo Civico di Storia Naturale di Verona

I Tardigradi sono animali sconosciuti ai più e per motivi molto semplici: sono microscopici e pertanto non distinguibili a occhio nudo e nemmeno con una piccola lente; non portano malattie direttamente, o indirettamente, all'uomo e agli animali domestici, né, ovviamente, date le loro dimensioni, costituiscono per questi un alimento; non provocano danni alle coltivazioni. A qualche profano verrebbe quindi da porre l'imbarazzante (per un biologo) domanda: "Ma a cosa servono?" Cercherò di rispondere a questo quesito alla fine.

I Tardigradi (Fig. 1) sono organismi pluricellulari, appartenenti quindi al Regno dei Metazoi dei quali rappresentano un phylum a se stante; come detto, sono microscopici (molto raramente raggiungono il millimetro di lunghezza e spesso oscillano tra i 200 e i 600 μm) e sono formati rigorosamente da cinque metameri. Quasi sempre sono interstiziali e popolano, ovviamente con specie diverse, l'ambiente marino, quello d'acqua dolce e soprattutto quello terrestre. Il loro corpo è sempre più o meno allungato, talvolta a forma di sigaro, talvolta più tozzo. Il primo segmento è il ca-

po, privo di zampe, seguito da altri quattro segmenti ciascuno con un paio di zampe non articolate, in genere ventro-laterali. Il tutto fa assumere ai tardigradi l'aspetto di orsetto, o maialino, tant'è che il primo nome a loro attribuito è stato Wasser Bär (orsetto d'acqua, in tedesco) e attualmente vengono ancora chiamati con termine volgare in lingua inglese "water bears", o "piglets".

Il primo descrittore di un Tardigrado fu il pastore Johann August Ephraim Goeze (1773) che lo definì, come detto, "Kleiner Wasser Bär" (Fig. 2). Bonaventura Corti, abate, pro-

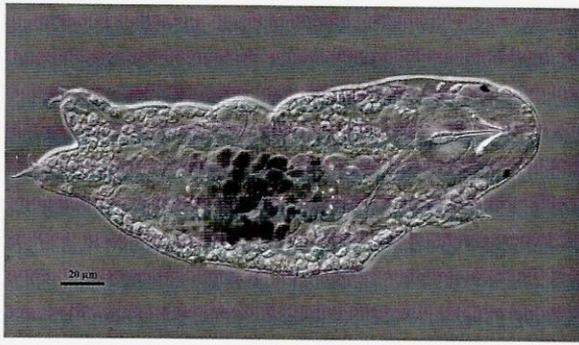


Fig. 1 – Tardigrado (*Hypsibius*). Microscopio ottico a contrasto interferenziale (DIC).

fessore di fisica presso il Collegio di Reggio Emilia, pubblicò nel 1774 in Lucca l'operetta «*Osservazioni microscopiche sulla Tremella e sulla circolazione del fluido in una pianta acquaiola*», dalla quale risultava che l'Autore conosceva i Tardigradi, da lui chiamati *Brucolini*. Due anni dopo Lazzaro Spallanzani, nei suoi «*Opuscoli di Fisica animale et vegetabile*» (1776) [Opuscolo quarto – Sezione seconda – Il tardigrado, le anguilline delle tegole e quelle del grano rachitico; pp. 524-525] descriveva «un animaluccio pendente al giallognolo», che aveva spesso «veduto muoversi a sghembo, e stentatamente nel fondo dell'acqua, quasi non sapesse andare, e tante volte rivolto con le gambe all'insù, e cercante del continuo per via di replicati sforzi di mettersi nella naturale positura, ma per lo più inutilmente ...» «...»... Ma un esame più seguito, e più riflessivo me lo fece conoscere per Animale veramente acquatico, il quale in tanto andava dirò così di brutto garbo, e a bistento, in quanto che non poteva tenersi in piè ritto per la liscezza della picciola lastra di cristallo, su cui lo poneva per contemplarlo. Ma quando immediatamente riposava sopra l'arena aveva moto regolare, e progressivo, lento però a segno, che a riscontro del Rotifero sembrava una testuggine, che si trascinasse, onde per segnarlo con qualche nome io non avrò difficoltà di chiamarlo il *tardigrado*». Questo nome è rimasto tutt'ora, anche se la paternità del nome del phylum è attribuita a Doyère (1840) che per primo lo utilizzò a fini tassonomici.

La prima specie formale risale però a qualche anno prima; essa fu descritta in latino nel 1834 da Karl August Sigismund Schultze con il no-

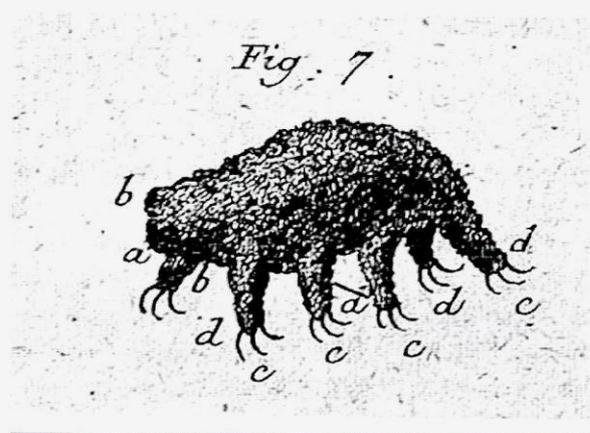


Fig. 2 – «Kleiner Wasser Bär», prima rappresentazione grafica di un Tardigrado.

me di *Macrobiotus Hufelandii* in quanto dedicata a Christoph Wilhelm Hufeland, che conìò il termine «*macrobiotico*» per indicare le capacità di prolungare la vita umana (la sua opera più famosa *Die Kunst, das menschliche Leben zu verlängern* è del 1796). La specie è ritenuta ancora valida e il suo nome attuale corretto è *Macrobiotus hufelandi* C.A.S. Schultze 1834. Per quanto riguarda l'origine dei Tardigradi, il fossile più antico sicuramente attribuibile a questo phylum (Fig. 3) è stato rinvenuto in un'ambra del cretaceo raccolta nel New Jersey e risalente a circa 91 milioni di anni fa. Si deve notare che l'esemplare appare estremamente simile a specie attualmente presenti. Un fossile molto più antico, caratterizzato dalla presenza di sole tre paia di zampe fornite di unghie e possibile antenato o capostipite del gruppo, è stato rinvenuto in un calcare siberiano del Cambriano medio (515 milioni di anni fa). I più recenti dati molecolari supportano fortemente l'ipotesi che i Tardigradi abbiano avuto origine nel Cambriano, o più probabilmente ancor prima, dalla stessa linea evolutiva che ha portato agli Artropodi e che costituiscono assieme a questi e agli Onicofori il superphylum dei Panartropoda, a sua volta compreso nel più ampio gruppo di Protostomi denominato Ecdysozoa (animali caratterizzati da muta dell'esoscheletro; Fig. 4). Studi sui geni *Hox* hanno portato a ipotizzare che i Tardigradi durante la loro evoluzione abbiano completamente perso i geni che negli Insetti sono responsabili della formazione del torace e dell'addome. È stata quindi un'evo-

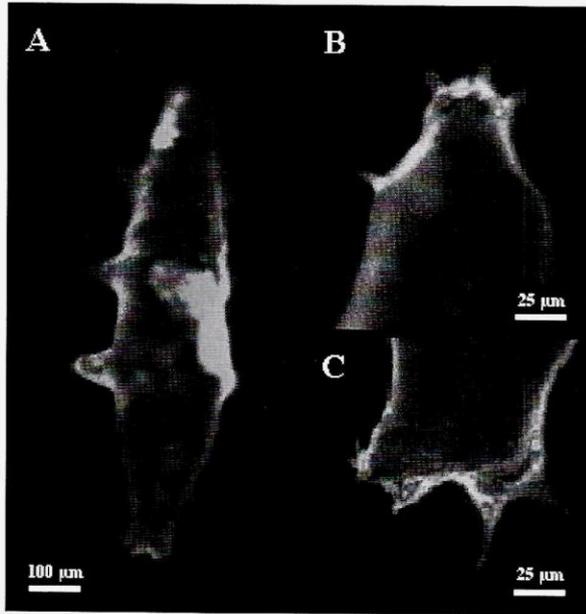


Fig. 3 – *Milnesium swolenskyi*, il più antico fossile certamente di tardigrado attualmente noto. A: esemplare *in toto*; B: capo; C: unghie del quarto paio di zampe. Autofluorescenza al microscopio laser confocale.

luzione verso il piccolo che ha favorito la (o è stato favorito dalla) colonizzazione dell'ambiente interstiziale.

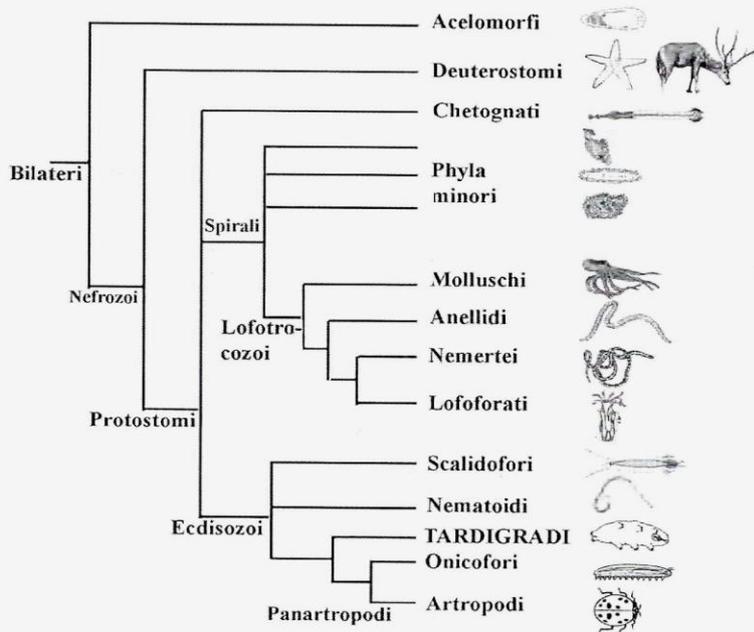


Fig. 4 – Albero filogenetico dei Metazoi Bilateri, con evidenziata la posizione dei Tardigradi.

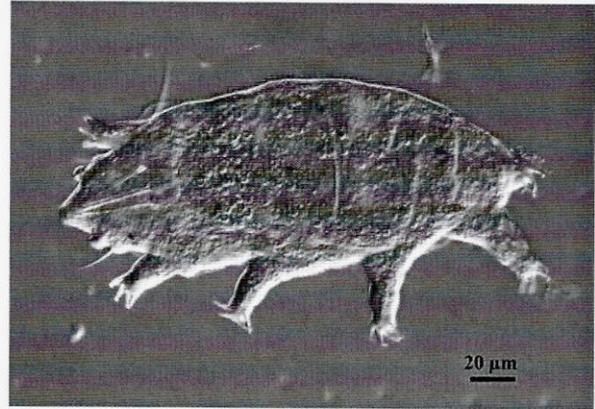


Fig. 5 – Eterotardigrado terrestre (*Pseudechiniscus*; DIC).

L'origine, come per tutti i phyla animali, sarebbe stata marina, ambiente in cui i Tardigradi sono ancora presenti, ed è da qui che questi animali sarebbero poi passati a colonizzare le acque interne e l'ambiente terrestre, soprattutto muschi, licheni, lettiere di foglie e terreni prativi.

Attualmente il Phylum Tardigrada conta oltre 1200 specie ed è suddiviso in due classi: Heterotardigrada (Fig. 5; marini e terrestri) ed Eutardigrada (Fig. 6; terrestri, o d'acqua dolce; una sola specie marina).

Il corpo dell'animale (Fig. 7) è rivestito da una cuticola chitinosa rinnovata attraverso mute. Su ogni zampa sono presenti unghie, oppure meno frequentemente dita il cui aspetto e numero sono importanti a livello tassonomico. Immediatamente al di sotto della cuticola si trova un'epidermide, responsabile della secrezione di una nuova cuticola ad ogni muta e sotto a questa vi è una cavità di origine pseudocelomatica (emocele), ampia ed estesa per tutto il corpo, contenente un liquido e singole cellule rotondeggianti con funzione di riserva e liberamente fluttuanti, dette globuli cavitari. La cavità è inoltre attraversata da fibre muscolari longitudinali. Esistono anche fibre muscolari tra-

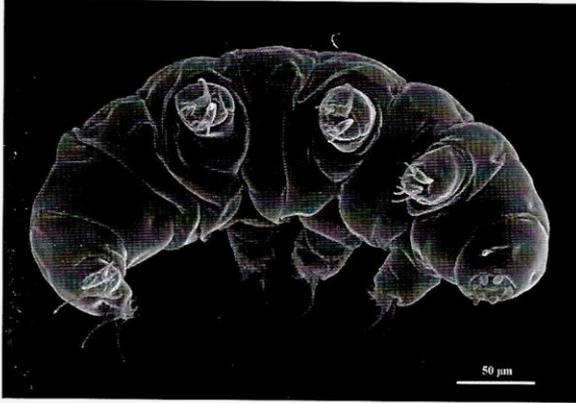


Fig. 6 – Eutardigrado terrestre (*Milnesium*). Microscopio elettronico a scansione (SEM).

sversali connesse alla cuticola delle zampe, ma manca totalmente una muscolatura circolare. L'apparato digerente si sviluppa lungo l'asse longitudinale dell'animale ed è formato da una bocca, seguita in tutte le specie da un tubo boccale di natura cuticolare, affiancato da una coppia di stilette calcarei, da due grosse ghiandole salivari e terminante in un bulbo faringeo mio-epiteliale e cuticolare. I due stilette (Figg. 8 e 9) si muovono avanti e indietro grazie a specifici muscoli protrattori e retrattori, gli unici muscoli antagonisti presenti in questi animali. Vi è quindi un apparato pungente-succhiante che è comune ad ogni tardigrado ed è utilizzato per perforare pareti cellulari vegetali o ife e/o cuticole animali per poi succhiarne il contenuto. L'apparato dige-

rente prosegue con un sottile esofago e quindi con un ampio intestino medio, di aspetto sacciforme, seguito da un breve retto che sbocca ventralmente, un po' prima del termine caudale dell'animale, o in un ano, oppure in una cloaca che riceve anche i gonodotti e i dotti escretori connessi a tre ghiandole escretori, dette organi malpighiani. Il sistema nervoso consiste di un cervello anteriore dorsale trilobato, collegato a quattro gangli ventrali, uno per ogni metamero provvisto di zampe, a loro volta collegati tra loro da una coppia di nervi. Come organi di senso possono essere presenti con funzione di fotocettori macchie oculari pigmentate (prive di lente), nonché filamenti e clave cefaliche, oppure aree sensoriali con funzione di meccanocettori e chemiocettori. I sessi possono essere separati, oppure possono essere presenti solamente femmine. Esistono anche alcune specie ermafrodite. Solamente in un numero esiguo di specie si individua dimorfismo nei caratteri sessuali secondari. In ambiente marino le specie sono gonocoriche (a sessi separati); è nota una sola specie ermafrodita, mentre mancano totalmente specie partenogenetiche, come di consueto tra gli animali marini. In ambiente non marino (terrestre, o d'acqua dolce) le specie partenogenetiche costituite da sole femmine sono molto rappresentate, ma è abbastanza frequente la presenza di specie con entrambi i sessi. La partenogenesi può essere automitica (con almeno alcuni momenti della meio-

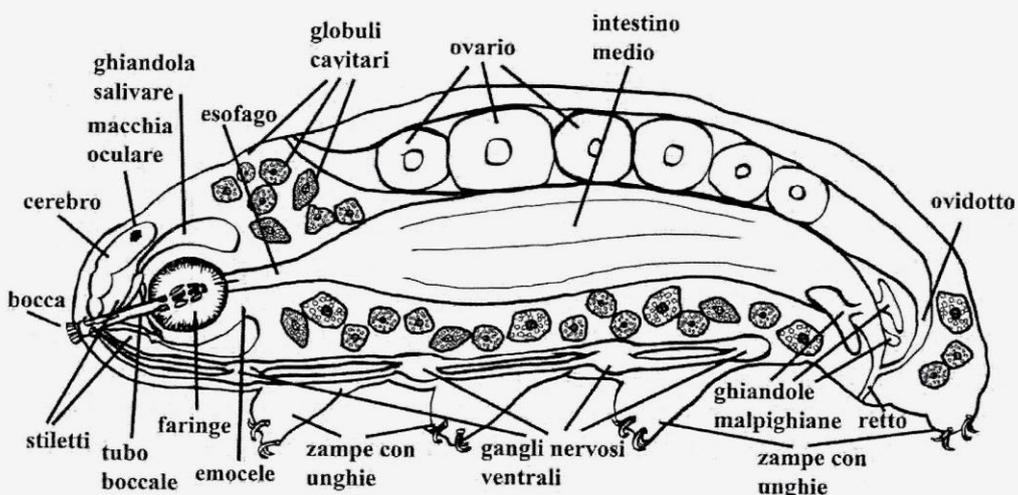


Fig. 7 – Schema di Tardigrado (disegno di Michele Cesari).

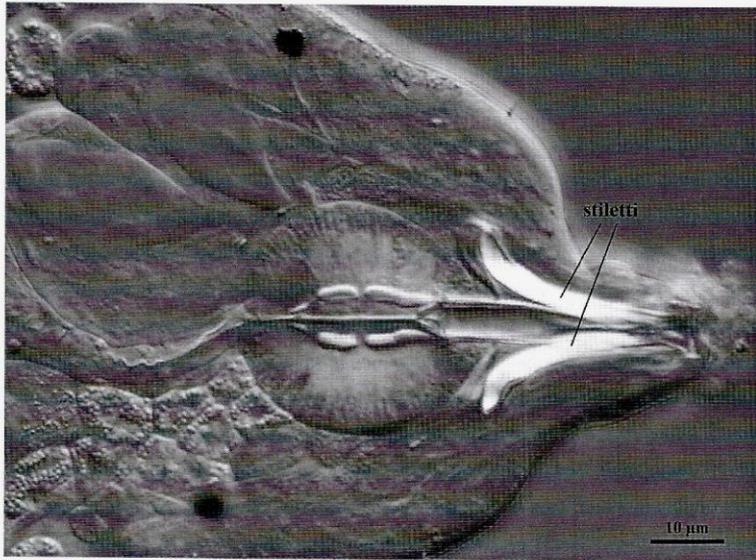


Fig. 8 – Apparato bucco-faringeo dell'eutardigrado *Macrobiotus* (DIC).

si durante la maturazione dell'ovocita, quindi con possibile ricombinazione tra i cromosomi omologhi), o apomittica (con ovocita caratterizzato da una sola divisione di tipo mitotico, quindi senza ricombinazione); nell'ultimo caso la partenogenesi è spesso legata a poliploidia (triploidia, o talvolta tetraploidia). L'ermafroditismo non è molto frequente, ma si manifesta in taxa appartenenti a generi e famiglie diversi. Per quel che se ne sa, si tratta di ermafroditismo sufficiente.

L'apparato riproduttore dei Tardigradi è rappresentato per la maggior parte da un unico organo sacciforme posizionato al di sopra dell'intestino medio, che si continua caudalmente nei maschi con due gonodotti e nelle

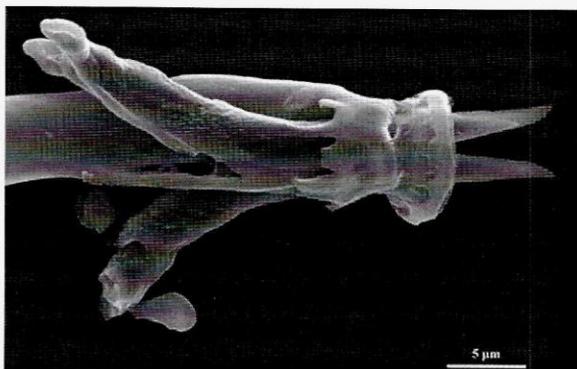


Fig. 9 – Apparato bucco-faringeo isolato di *Macrobiotus* (SEM).

femmine e negli ermafroditi con uno. Nei maschi possono essere presenti due vescicole seminali (dilatazioni dei deferenti), nelle femmine due spermateche cuticolari esterne, o un ricettacolo seminale cellulare interno connesso all'ovidotto.

La riproduzione avviene esclusivamente tramite uova, che possono essere fecondate, oppure svilupparsi partenogeneticamente. Le uova sono in molti casi deposte durante la muta all'interno della vecchia cuticola (esuvia) e in questo caso sono solitamente rivestite da un guscio liscio (Fig. 10). In molti altri casi le uova sono deposte "libere" e provviste di un corion riccamente e finemente ornato

in modo specie-specifico (Figg. 11 e 12). Il numero di uova deposte ad ogni covata varia da 1 ad oltre 30, a seconda delle specie, dell'età e del momento funzionale dell'animale. Gli spermatozoi sono sempre flagellati e caratterizzati da un sistema "9+2", ma con aspetto del nucleo e dei mitocondri che può variare molto. La fecondazione può essere esterna, o interna. Durante lo sviluppo embrionale si formano cinque paia di sacchetti celomatici, quattro dei quali regrediscono, mentre quelli dell'ultimo paio si fondono e vanno a costituire la gonade. Rimane comunque un'ampia cavità piena di liquido che però è di origine pseudocelomatica.

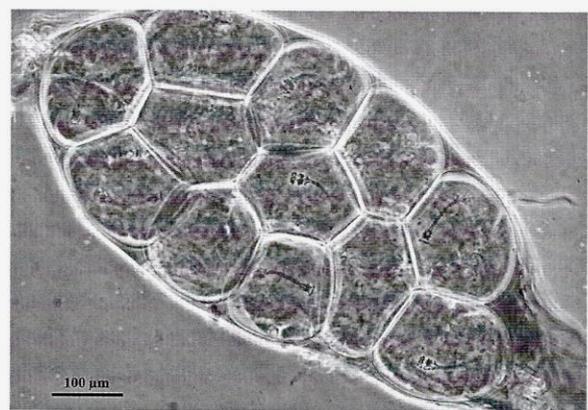


Fig. 10 – Esuvia dell'eutardigrado *Borealibius* con uova a guscio liscio al termine dello sviluppo (contrasto di fase; PHC).

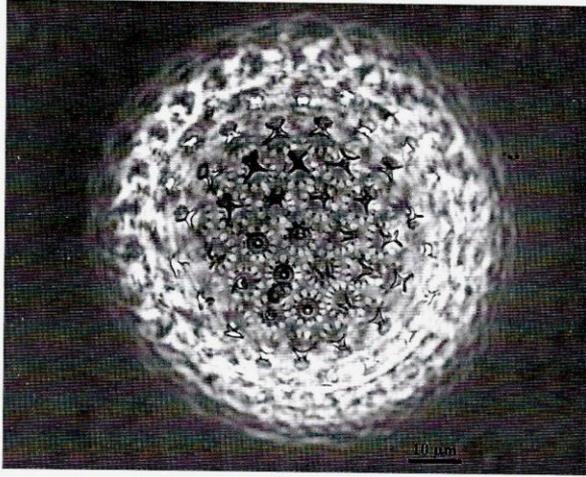


Fig. 11 – Uovo ornato di *Macrobiotus macrocalyx* (PHC).

Gli Eutardigradi sono caratterizzati da uno sviluppo postembrionale diretto (Fig. 13), mentre gli Eterotardigradi presentano un primo stadio giovanile privo di ano e gonoporo e con un paio di unghie (o dita) in meno rispetto all'adulto. Come tutti gli Ecdisozozi, i Tardigradi, si accrescono per mute che in questo phylum sono in numero non definito. L'accrescimento è solamente volumetrico, perché conteggi effettuati sulle cellule epidermiche e su quelle dei gangli nervosi hanno verificato che il numero di cellule non aumenta con l'età. Tuttavia, non si può parlare di vera eutelia, come avviene

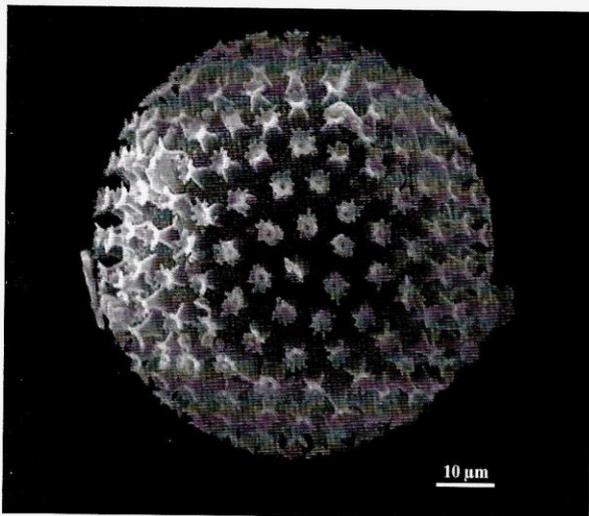


Fig. 12 – Uovo ornato di *Macrobiotus sapiens* (SEM).

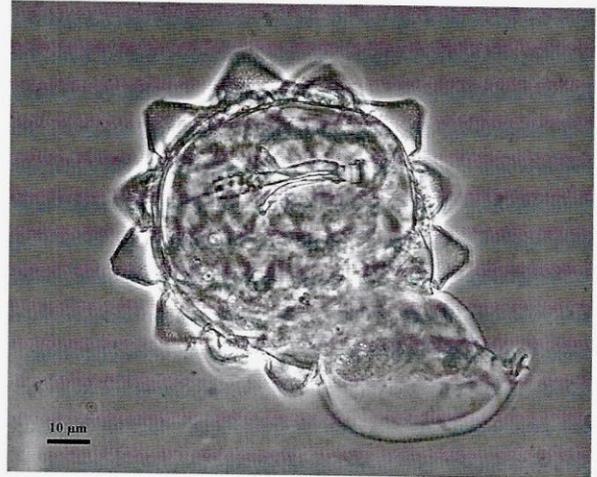


Fig. 13 – Uovo di *Paramacrobiotus richtersi* al termine dello sviluppo, con neonato nell'atto di uscire dal guscio.

nei Nematodi e nei Rotiferi, perché si possono verificare numerose divisioni cellulari, oltre che nella gonade, nei globuli cavitari e nelle cellule della parte anteriore dell'intestino medio. Le femmine attuano diverse deposizioni e sono pertanto iteropare, mentre i maschi possono avere una maturazione dei gameti continua, o ciclica, oppure essere semelpari, quindi caratterizzati da un solo periodo riproduttivo. La durata della vita può variare molto. In laboratorio è stato verificato che, se si escludono i periodi in cui l'animale è in stato di anidrobiosi, o criobiosi, si può andare da qualche settimana (*Milnesium*) ad oltre due anni (*Paramacrobiotus*).

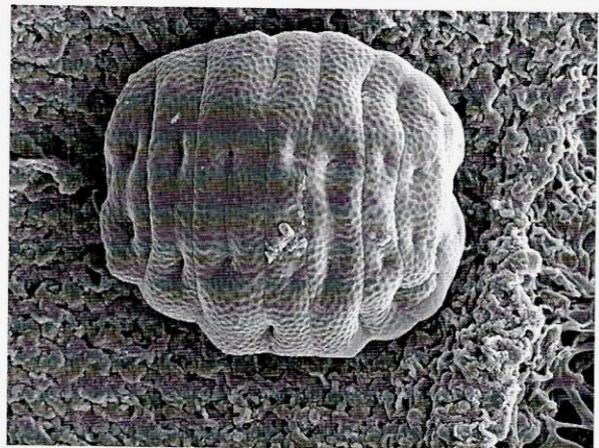


Fig. 14 – Botticella ("tun") dell'Eutardigrado *Ramazzottius* durante l'anidrobiosi (SEM).

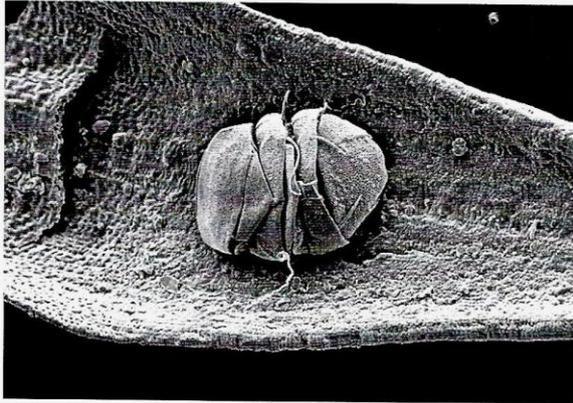


Fig. 15 – Botticella (“tun”) dell’Eterotardigrado *Echiniscus* durante l’anidrobiosi su una fogliolina di muschio (SEM).

Anidrobiosi e criobiosi sono i due principali aspetti della criptobiosi (vita nascosta), fenomeno legato alla quiescenza (ovvero dovuto a cause esogene, senza formazione di strutture particolari per la sua realizzazione). La criptobiosi è una novità evolutiva che caratterizza le specie di ambiente terrestre e qualche specie marina della zona di marea, ovvero quegli organismi in cui può venir meno la disponibilità d’acqua anche in modo consistente e talvolta durevole. Si può attuare nei Tardigradi in qualsiasi momento del ciclo vitale (uovo compreso) e consiste nella capacità di perdere la disponibilità della maggior parte dell’acqua, o a seguito di congelamento della stessa (criobiosi), o di essiccamento (anidrobiosi). L’acqua persa per essiccamento può superare il 95% del tota-

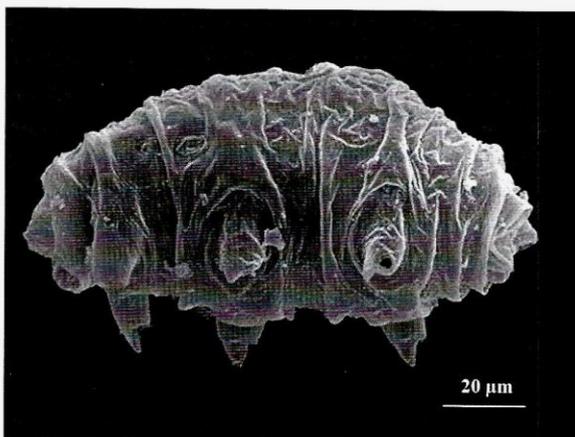


Fig. 16 – Cisti dell’Eutardigrado d’acqua dolce *Isohypsibius granulifer* (SEM).

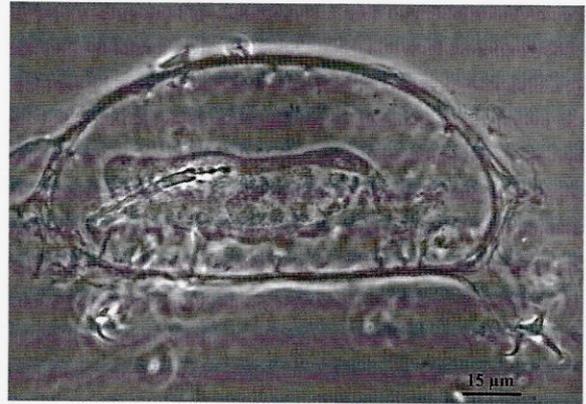


Fig. 17 – Cisti di *Isohypsibius granulifer* (PHC).

le. L’animale si chiude a fisarmonica (stadio di botticella, o “tun”; Figg. 14 e 15) e sospende in pratica totalmente il proprio metabolismo. Quando l’acqua torna ad essere disponibile, a seguito di scongelamento, o di pioggia, l’animale riprende in tempi relativamente brevi, spesso non più di una mezz’ora, la propria vita attiva. È questo un modo alternativo da parte di animali di colonizzare l’ambiente terrestre, modo che si è evoluto non già producendo nuove strutture *ad hoc*, ma acquisendo la sorprendente capacità di sospendere le attività metaboliche in mancanza d’acqua. I Tardigradi di ambiente terrestre, come i Rotiferi e i Nematodi dello stesso ambiente, sono quindi organismi che restano acquatici anche quando colonizzano habitat terrestri. Solamente, non sono attivi quando l’acqua non è disponibile. La capacità di resistere all’essiccamento e al congelamento ha sicuramente offerto un notevole vantaggio a questi animali, consentendo loro di colonizzare habitat ostili ai più e di conseguenza riducendo la competizione e in particolare la predazione. È da ricercare in questo adattamento la spiegazione del fatto che le specie e gli individui di Tardigradi sono assai più numerosi in ambiente terrestre che in quello d’acqua dolce, o marino. Lo stato di criptobiosi può certamente durare anche per anni, almeno per alcune specie, ma ci sono a tutt’oggi poche informazioni al riguardo. Non sono ancora molto chiari i meccanismi che consentono questo fenomeno; in ogni caso l’acqua deve essere sostituita in tempi brevi da altre molecole protettive delle citomembrane, cosa che può avvenire solamente in organismi molto piccoli. Studiando l’ani-

drobiosi, inizialmente si è supposto che fosse coinvolto il disaccaride trealosio, ma questo non sempre è risultato presente. Successivamente si è pensato ad altre molecole, quali le proteine da stress termico (Hsps: *Heat shock proteins*) e le proteine LEA (*Late Embryogenesis Abundant*), così come ai meccanismi di riparo del DNA e agli enzimi antiossidanti che sembrano svolgere un ruolo molto importante nella tolleranza all'essiccamento. Recentemente è stato evidenziato che per tollerare l'essiccamento i Tardigradi necessitano di proteine intrinsecamente disordinate (TDPs), peculiari di questo gruppo animale, che formano solidi amorfi non cristallini a seguito dell'essiccamento. Queste proteine, una volta essiccate, formano strutture vetrificate la cui integrità è correlata alle loro capacità protettive. È stato verificato che Tardigradi in anidrobiosi sono in grado di tollerare più di altri animali numerosi stress, anche estremi. Sono in grado di resistere a stress quali temperature prossime allo zero assoluto, o sopra i 150 °C, esposizione a CO₂ e H₂S, immersione in vari solventi organici, pressioni idrostatiche estremamente alte e basse, radiazioni UV e ionizzanti. La tolleranza dei Tardigradi in stato essiccato (ma in alcune specie anche non) a radiazioni UV e ionizzanti è risultata molto maggiore rispetto agli altri gruppi animali. La loro resistenza al vuoto cosmico è stata verificata ponendoli, parzialmente o totalmente schermati dall'irraggiamento solare (non pretendiamo troppo!), all'esterno della navicella spaziale durante la missione FOTON-M3. I Tardigradi sottoposti solamente al vuoto cosmico hanno rivelato una sopravvivenza simile a quella dei controlli a terra, mentre quelli sottoposti anche a radiazioni solari e cosmiche hanno sì dimostrato sopravvivenza, ma molto modesta. In relazione alla resistenza a radiazioni, ricercatori giapponesi, sequenziando il genoma della specie *Ramazzottius varieornatus*, hanno evidenziato una proteina in grado di portare ad una elevata radiotolleranza; questa proteina, denominata Dsup (Damage suppressor) è stata inserita in cellule umane in coltura, provocando in queste una maggior resistenza ai raggi X dovuta ad una netta diminuzione delle rotture del DNA e al calo delle ROS (reactive oxygen species) che normalmente si generano dalle molecole

d'acqua attivate dall'energia dei raggi X. Un'altra forma di quiescenza presente nei Tardigradi è l'anossibiosi, o stato asfittico, che si realizza quando l'ossigeno sciolto nell'acqua è troppo scarso. In questo caso l'animale si distende completamente e resta immobile. Lo stato asfittico può però durare solamente poche ore e fino a pochi giorni. Analogamente, si attua una completa distensione dell'animale quando questo è posto in un mezzo ipotonico, attuando in questo modo un quarto tipo di criptobiosi: l'osmobiosi. Anche questo fenomeno può durare solamente per breve tempo, ovvero fino a pochissimi giorni. Nei Tardigradi sono riconoscibili anche fenomeni di diapausa, che diversifica dalla quiescenza in quanto è dovuta a stimoli endogeni. Una forma di diapausa è l'incistamento (Figg. 16 e 17), osservato in alcune specie d'acqua dolce e terrestri e caratterizzato da un forte ispessimento della cuticola e modificazione dell'apparato bucco-faringeo. Non si conoscono le cause dell'insorgenza di questo processo, né la durata del fenomeno. La diapausa è stata recentemente dimostrata anche per le uova, con il riconoscimento delle cosiddette "resting eggs" (uova dormienti), simili alle altre, ma in grado di ritardare notevolmente la schiusa, come può avvenire per la germinazione dei semi di molte piante. Attualmente quali sono gli studi e gli approcci più frequenti su questi animali? Molti studi riguardano ancora la tassonomia (il numero di specie descritte in 40 anni è raddoppiato), ora affrontata con un approccio integrato, che prevede indagini su base morfologica, anche fine, affiancata dall'approccio molecolare (DNA barcoding) e ad altre informazioni, ad esempio sulla biologia riproduttiva. Su base soprattutto molecolare vengono affrontati problemi di filogenesi, sia riguardanti i Protostomi e gli Ecdisozi, sia interne al phylum. Diverse indagini riguardano la genomica e la metabolomica, soprattutto al fine di comprendere quali geni e quali molecole consentono una così marcata resistenza agli ambienti estremi e quando avviene la loro attivazione. Il genoma di un paio di specie è stato completamente sequenziato. Alcune recenti indagini hanno riguardato il trasferimento orizzontale di geni (HGT) tra specie diverse. I dati sono

discordanti; alcuni autori sostengono che i geni provenienti da altri organismi oscillino tra il 3,8 e il 7,1%, mentre altri autori suggeriscono una stima assai più bassa, tra l'1,3 e l'1,8%. Il fenomeno, comunque, esiste.

Soprattutto la possibilità di decifrare il meccanismo molecolare della criptobiosi ha portato un numero sempre maggiore di studiosi a occuparsi di Tardigradi e ha fatto sì che questi animali suscitassero un interesse più generale verso chi non li aveva mai conosciuti, principalmente a causa della loro innocuità. Diverse riviste divulgative e media quali la televisione si stanno occupando di loro presentandoli al grande pubblico, che spesso rimane sorpreso nel conoscere le potenzialità di questi animali.

Le prospettive di ricerca sono quindi notevoli e l'uomo potrebbe trarne vantaggio. Dimentichiamo la possibilità che organismi così grandi come i Mammiferi, topo incluso, possano entrare in criptobiosi, ma pensiamo a possibili applicazioni nella medicina e nella conservazione di organi, tessuti e colture cellulari.

E ora veniamo alla domanda "A cosa servono i Tardigradi?" Un organismo (animale, pianta, fungo, batterio), se è arrivato fino a noi partendo da un capostipite che viveva un miliardo di anni fa e oltre, significa che ha avuto una lunghissima linea di ascendenti caratterizzati da un ruolo che ha loro permesso un successo riproduttivo. Trattandosi poi di animale, ovvero di un organismo eterotrofo, il Tardigrado e i suoi ascendenti avranno dovuto necessariamente utilizzare risorse prodotte da altri organismi, giocando un ruolo positivo o negativo, difficilmente indifferente, nell'ecosistema. Modificherei quindi la domanda in "A cosa possono servire i Tardigradi oggi per l'interesse dell'uomo?" La risposta è nelle righe qui sopra.

Lecture consigliate

ALTIERO T., BERTOLANI R. (2010) – *I Tardigradi, questi sconosciuti... e questi fenomeni!* Le Scienze Naturali nella Scuola, 41, 52-62.

BERTOLANI R. (1982) – *Tardigradi (Tardigrada). Guide per il riconoscimento delle specie animali delle acque interne italiane*, 15. CNR, Verona.

BERTOLANI R. (2001) – *Evolution of the Reproductive*

Mechanisms in Tardigrades - A Review. Zoologischer Anzeiger, 240, 247-252.

BOOTHBY T.C., TAPIA H., BROZENA A.H., PISZKIEWICZ S., SMITH A.E., GIOVANNINI I., REBECCHI L., PIELAK G.J., KOSHLAND D., GOLDSTEIN B. (2017) – *Tardigrades Use Intrinsically Disordered Proteins to Survive Desiccation*. Molecular Cell, 65, 975-984.

CESARI M., BERTOLANI R., REBECCHI L., GUIDETTI R., (2009) – *DNA barcoding in Tardigrada: the first case study on Macrobiotus macrocalix* Bertolani & Rebecchi 1993 (Eutardigrada, Macrobiotidae). Mol. Ecol. Resources, 9, 699-706.

FERRARI M. (2016) – *Il segreto degli immortali*. Focus, 289, 109-112.

GOLDSTEIN B., KING N. (2016) – *The Future of Cell Biology: Emerging Model organisms*. Trends in Cell Biology, 11, 818-824, doi: 10.1016/j.tcb.2016.08.005

HASHIMOTO T., KUNIEDA H. (2017) – *DNA Protection Protein, a Novel Mechanism of Radiation Tolerance: Lessons from Tardigrades*. Life (Basel), 7 (2) 26.

MAUCCI W. (1986) – *Tardigrada*. Fauna d'Italia, Vol. XXIV, Edizioni Calderini, Bologna.

RAMAZZOTTI G., MAUCCI W. (1983) – *Il Phylum Tardigrada*. Memorie dell'Istituto Italiano di Idrobiologia Dott. Marco De Marchi. 41, 1-1002.

REBECCHI L., ALTIERO T., GUIDETTI R. (2007) – *Anhydrobiosis: the extreme limit of desiccation tolerance*. Invertebrate Survival Journal, 4, 65-81.

REBECCHI L., ALTIERO T., GUIDETTI R., CESARI M., BERTOLANI R., NEGRONI M., RIZZO A.M. (2009) – *Tardigrade Resistance to Space Effects: First Results of Experiments on the LIFE-TARSE Mission on FOTON-M3* (September 2007). Astrobiology, 9, 581-591.

REBECCHI L., GUIDETTI R., ALTIERO T. (2010) – *I tardigradi, gli ambienti estremi e i viaggi nello spazio*. Atti Società Naturalisti e Matematici di Modena, 141, 114-128.

SMITH F.W., BOOTHBY T.C., GIOVANNINI I., REBECCHI L., JOCKUSCH E.L., GOLDSTEIN B. (2016) – *The Compact Body Plan of Tardigrades Evolved by the Loss of a Large Body Region*. Current Biology, 26, 224-229.

Le Scienze on line (2008) – *Come vivere nello spazio aperto*:

http://www.lescienze.it/news/2008/09/10/news/come_vivere_nello_spazio_aperto-578408/

Le Scienze on line (2016) – *Il segreto dei tardigradi per sopravvivere negli ambienti estremi*:

http://www.lescienze.it/news/2016/09/21/news/tardigradi_genoma_resistenza_condizioni_estreme-3242354/

Contatto Autore: roberto.bertolani@unimore.it