

MAŁGORZATA KŁOC

[HTTPS://ORCID.ORG/0000-0002-5192-8584](https://orcid.org/0000-0002-5192-8584)

The Houston Methodist Research Institute, Transplant Immunology, Houston, TX, USA.

The Houston Methodist Hospital, Department of Surgery, Houston, TX, USA.

The University of Texas, MD Anderson Cancer Center, Department of Genetics, Houston, TX, USA

The Houston Methodist Hospital Research Institute, 6670 Bertner Ave., Houston, TX 77030, MS: R7-203

E-mail: mkloc@houstonmethodist.org

Cudowne niesporczaki i inne organizmy wysyłane w kosmos

Marvelous tardigrades and other organisms sent to space

https://doi.org/10.36921/kos.2023_2927

Abstrakt

Wysyłanie żywych organizmów (zwierząt i roślin) w kosmos ma kilkudziesięcioletnią historię. Przed wysłaniem w kosmos ludzi, wysyłano najpierw psy, małpy i koty, żeby sprawdzić, jak ssaki tolerują stan nieważkości i przeciążenia związane ze startem rakiety i lądowaniem kapsuły. W miarę jak loty kosmiczne stały się częstsze a na orbicie zainstalowano stałe stacje kosmiczne, różne żywe organizmy wysyła się w kosmos w celach badawczych, czasem na długi okres. Jednymi z takich organizmów są niesporczaki (łacińska nazwa Tardigrada). W poniższym artykule podaję krótką historię wysyłania organizmów w kosmos i opisuję zadziwiające właściwości niesporczaków oraz ich przydatność nie tylko dla rozwoju wiedzy o przystosowaniu ludzi do długich lotów kosmicznych, słonecznego/galaktycznego promieniowania, próżni, nieważkości, życia w warunkach ekstremalnych i na egzoplanetach, ale także do rozwoju nowych metod przechowywania żywności, leków, biomateriałów oraz tkanek i narządów.

Słowa kluczowe: Tardigrada, niesporczaki, ekstremalne warunki, loty kosmiczne

Abstract

Sending live organisms (animals and plants) to space has decades-long history. Before first human flight, the dogs, primates, and cats were sent to the orbit to see how mammals could tolerate weightlessness and extreme forces created during start of the rocket and capsule landing. When flights became more common and earth-orbiting stations were built, many other animals and plants were sent to space, sometimes for a long period, for research purposes. One such animal is the Tardigrade (water bear, moss piglet). This article describes the short history of sending live organisms to space, focuses on the marvelous features of Tardigrades, and how they can expand our understanding not only of human survival and adaptation to long cosmic flights, sun/galactic radiation, vacuum, and life under extreme

conditions and on the exoplanets, but also allow the development of novel methods for preservation of desiccated food, medications, biomaterials, tissues, and organs for transplantation.

Keywords: Tradigrade, space flights, extreme conditions, dehydration

WSTĘP

Przestrzeń kosmiczna jest niesłychanie wrogim środowiskiem dla żywych organizmów nie tylko z powodu próżni, ale także bardzo silnego promieniowania, ekstremalnych temperatur, niskiego ciśnienia atmosferycznego i braku pola magnetycznego, które jest niezbędne do prawidłowego funkcjonowania komórek i całych organizmów oraz chroni naszą planetę przed promieniowaniem kosmicznym i wiatrem słonecznym (https://www.nasa.gov/sites/default/files/files/NP-2015-03-015-JSC_Space_Environment-ISS-Mini-Book-2015-508.pdf). Dlatego poznanie wpływu różnych parametrów przestrzeni kosmicznej na żywe organizmy jest niezbędne nie tylko dla dalszego rozwoju lotów kosmicznych i potencjalnego zasiedlania innych planet czy księżyca, ale także dla poznania mechanizmów chroniących organizmy przed ekstremalnymi warunkami otoczenia.

KRÓTKA HISTORIA WYSYŁANIA ORGANIZMÓW W KOSMOS

Przyjmuje się, że przestrzeń kosmiczna zaczyna się na wysokości około 100 km od powierzchni ziemi (<https://science.nasa.gov/edge-space>). Pierwszymi organizmami wysłanymi na wysokość 110 km były muszki owocowe (wywilżna, *Drosophila melanogaster*) wysłane przez Amerykanów w 1947 roku w zdobycznych niemieckich rakietach V-2 w celu zbadania efektu promieniowania. W 1949 roku wysłano małpę rezus (*Macaca mulatta*) na wysokość 134 km. Pierwszym zwierzęciem, które dotarło na orbitę ziemską, był pies Łajka wysłany w 1957 roku przez ZSRR, który jednak tego lotu nie przeżył. Pierwszymi zwierzętami, które przeżyły okrażenie ziemi i lądowanie, były psy wysłane w rosyjskim Sputniku-5 w 1960 roku. W 1968 roku żółwie okrążyły księżyc w rosyjskim sputniku Zond-5. Miał to być według Rosjan eksperyment testujący wpływ lotu kosmicznego, ale ponieważ żółwie głodzone przez 12 dni przed lotem, zaobserwowane po wylądowaniu wycieńczenie zwierząt było, według raportu NASA, spowodowane głodem, a nie lotem. Wysyłano potem wielokrotnie w przestrzeń kosmiczną różne gatunki małp, psy, a Francja wysłała w 1963 roku kota, który przeżył lądowanie ze spadochronem. W miarę postępu technologii zaczę-

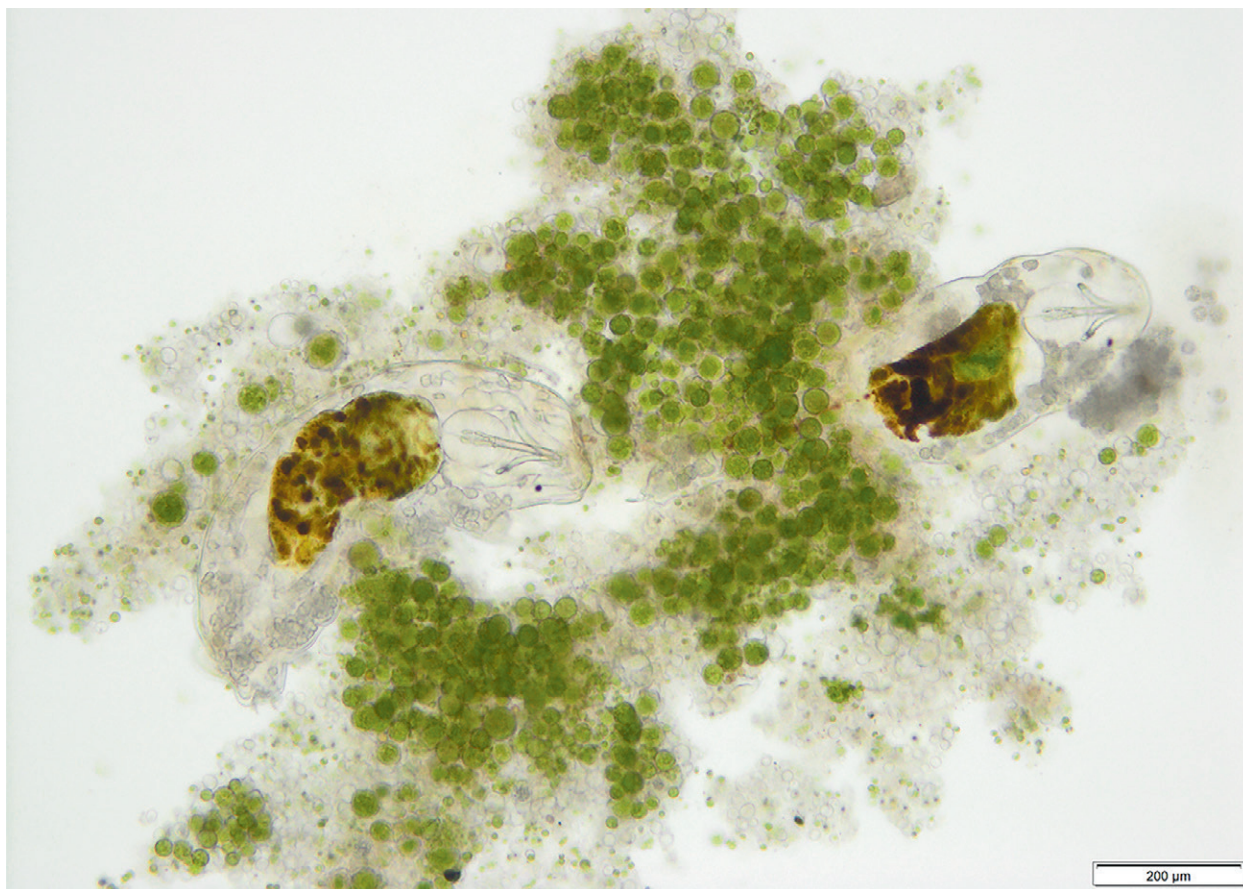
to wysyłać w kosmos organizmy jednokomórkowe oraz różne zwierzęta i rośliny w celach badawczych, do analizowania efektów stanu nieważkości i innych ekstremalnych czynników występujących w przestrzeni kosmicznej. Począwszy od roku 1978, wysłano w przestrzeń żaby (badano chorobę morską, rozród i rozwój zarodkowy), pająki (badano wicie pajęczyny), aksolotle (badano regenerację), a w 1998 roku na pokładzie statku kosmicznego Kolumbia wysłano dwa tysiące różnych zwierząt (ślimaki, myszy, szczury, ryby i świerszcze) na 16-dniowy lot w celu zbadania efektów neurologicznych. W latach 2000 wysyłano mrówki (badano ich ruch i budowanie gniazda), myszy (badano zmiany w DNA). Mysie plemniki, które przechowywano na pokładzie międzynarodowej stacji kosmicznej (ISS) przez 300 dni, były po powrocie na Ziemię w pełni funkcjonalne i z zapłodnionych nimi komórek jajowych urodziło się zdrowe mysie potomstwo. Wysyłano też kałamarnice i badano wpływ warunków kosmicznych na zachowanie ich bakteryjnych symbiontów. Nie sposób tu wymienić wszystkie rodzaje jednokomórkowych i wielokomórkowych organizmów, które badano w kosmosie (a były ich tysiące) i wszystkich eksperymentów, jakie na nich wykonywano. Zainteresowane osoby odsyłamy do informacji internetowych o zwierzętach w kosmosie, takich jak np. artykuł E. Dohrer z 2022, na stronie <https://www.space.com/animals-in-space>

ZADZIWIAJĄCE NIESPORCZAKI

Wśród zwierząt wysyłanych w kosmos na szczególną uwagę zasługują Niesporczaki (Tardigrada). Niesporczaki to organizmy o długości 0.05 mm–1.5 mm, czyli najmniejsze z nich są niewiele większe od pyłku roślin czy przecinka w tym tekście. Niesporczaki opisał w 1773 roku niemiecki zoolog Goeze i nadał im nazwę „wodne niedźwiadki” (po niemiecku Kleiner Wasserbär). Cztery lata później, włoski biolog Spallanzani nadał im nazwę Tardigrada (z łacińskiego tardigradus, czyli „powolny spacerowicz”). Niesporczaki są organizmami bardzo starymi ewolucyjnie. Pojawiły się około 530 mln lat temu, a więc około 300 mln lat przed dinozaurami (Babaian i Kumar, 2019). Obecnie znanych jest ponad 1400 gatunków niesporczaków zamieszkujących różne środowiska wodne na całej kuli ziemskiej łącznie z Antarktyką, a jeden z nich żyje nawet we wnętrzu morskich

skorupiaków (pąkli). Na lądzie niesporczaki żyją w kroplach wody pokrywających rośliny. Ponieważ są one często spotykane w wilgotnym mchu, nazywa się je czasem „prosiaczkami żyjącymi w mchu” (ang. moss piglets). Niesporczaki są prawie całkowicie przezroczyste (Ryc. 1) i mają baryłkowate ciało z wyraźną głową i czterema segmentami. Każdy segment ciała zaopatrzony jest w parę odnóży zakończonych przyssawkami w kształcie pazurów (Ryc. 2) (Smith i Goldstein, 2017). Ostatnia para odnóży skierowana jest do tyłu i nie służy do chodzenia, ale do zaczepiania się o podłoże. Odnóża, tak jak reszta ciała, zaopatrzone są w mięśnie zbudowane z jednojądrowych komórek (Gross i Mayer, 2019; Walz, 1974). Rurkowaty otwór gębowy uzbrojony jest w ostre „sztylety” służące do nakłuwania roślin, glonów i małych bezkręgowców i uwalniania płynów, które niesporczak wysysa. Niesporczaki, w zależności od gatunku, zbudowane są z około 500–40000 komórek. I co jest niezwykle, na ogół wszystkie dorosłe osobniki tego samego gatunku mają taką samą liczbę komórek (tzw. zjawisko eutelii) (Azevedo i Leroi, 2001). Ciało niesporczaka pokryte jest kutikulą (naskórkiem) zawierającą chitynę. Ponieważ kutikula

nie rośnie, niesporczak, w miarę wzrostu, zrzuca ją i zastępuje nową. Odbywa się to czasem nawet 12 razy w ciągu życia zwierzęcia. Niektóre gatunki niesporczaków rozwijają się z niezapłodnionego jaja (partenogenetycznie), ale u większości gatunków występują samice i samce. Żeńskie i męskie gonady są pojedyncze i umieszczone powyżej jelita. W zależności od gatunku zapłodnienie jest zewnętrznie albo wewnętrzne. Niesporczaki są jajorodne, a jaja (Ryc. 3) składane są do zrzuczonej kutikuli lub przyczepiane do podłoża. Młode wylęgają się po około 4–14 dniach z mniej więcej taką samą liczbą komórek jak u osobnika dorosłego. W związku z tym, wzrost niesporczaków po wylęgu odbywa się głównie poprzez zwiększanie wielkości komórek (hipertrofię), a nie przez ich podziały. Niesporczaki mają układ pokarmowy złożony z umięśnionej gardzieli, jelita środkowego i jelita tylnego. Ich układ nerwowy składa się z mózgu umieszczonego w przedniej grzbietowej części ciała oraz czterech brzusznych zwojów nerwowych. Posiadają też proste, bezsoczewkowe oczy (oceli), reagujące na światło i jego natężenie (Gabriel i współaut. 2007; Gabriel i Goldstein 2007; Greven 2007; Heikes i Goldstein 2018; Martin i współaut.



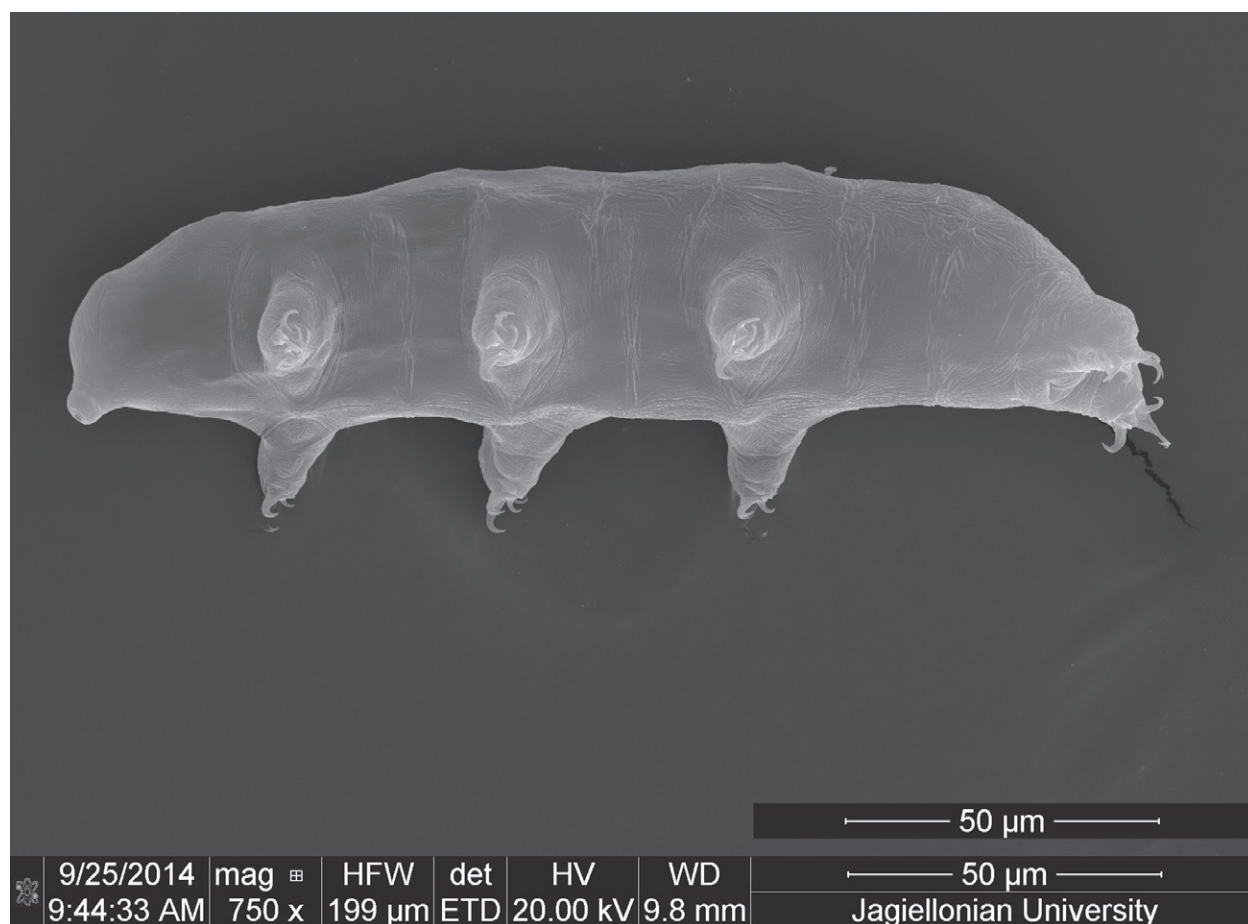
Ryc. 1. Dwa przezroczyste niesporczaki *Dactylobiotus dispar*. Zdjęcie z mikroskopu świetlnego udostępnione przez dr Izabelę Poprawę z Uniwersytetu Śląskiego w Katowicach.

2017). Mózg niesporczaków jest złożony z niewielkiej liczby komórek. Na przykład, mózg niesporczaka o wielkości około 0.3–0.4 mm zawiera tylko około 200 komórek (Martin i współaut. 2017), podczas gdy mózg owada o porównywalnej wielkości składa się z kilku tysięcy komórek. Niesporczaki nie mają układu krążenia (jama ciała wypełniona jest hemolimfą) czy oddechowego, więc wymiana gazów odbywa się całą powierzchnią ciała.

Niesporczaki są bardzo odporne na odwodnienie i promieniowanie takie jak ultrafiolet o wysokiej energii oraz promieniowanie gamma i rentgenowskie (X-ray) (Jönsson 2019; Jönsson i współaut. 2008; Boothby i współaut. 2017; Horikawa i współaut. 2008). W ekstremalnych warunkach niesporczaki prawie całkowicie zatrzymują swój metabolizm i funkcje życiowe. Wchodzą wówczas w odwracalny stan spoczynkowy zwany kryptobiozą. Kryptobioza spowodowana prawie całkowitym odwodnieniem organizmu nosi nazwę anhydrobiozy. W takim stanie bliskim śmierci, który może trwać nawet kilkanaście lat, niesporczaki odporne są na różne warunki ekstremalne. Te cechy sprawiają, że są one

niesłychanie cenne do badania wpływu próżni (która powoduje ekstremalne odwodnienie) i kosmicznego promieniowania słonecznego/galaktycznego.

W 2008 roku, podczas misji kosmicznej FOTON-M3, na terenie platformy eksperymentalnej Bio-pan-6 należącej do Europejskiej Agencji Kosmicznej, dwa gatunki odwodnionych niesporczaków i ich jaja poddano wpływowi próżni kosmicznej, galaktycznemu promieniowaniu ultrafioletowemu o zakresie 280–400 nm i 116.5–400 nm., oraz kombinacji tych czynników. Po zakończeniu misji, niesporczaki nawodniono i badano ich przeżywalność, zdolność rozrodczą i wylęganie się z jaj. Okazało się, że sama próżnia nie miała negatywnego wpływu na ich przeżywalność, składanie jaj i wylęganie. Pomimo, że poddanie niesporczaków wpływowi próżni w połączeniu z promieniowaniem spowodowało obniżenie przeżywalności, zadziwiające jest, że część z nich przeżyła a wśród niesporczaków poddanych najbardziej zagrażającemu życiu promieniowaniu (116.5–400 nm) przeżyły trzy osobniki jednego gatunku. Badania te stanowią pierwszą obserwację naukową wykazującą, że wielokomórkowe organi-



Ryc. 2A. Niesporczak *Hypsibius cf. pallidus*. Widok z boku. Zdjęcie z mikroskopu skaningowego udostępnione przez dr. Łukasza Michalczyka z Uniwersytetu Jagiellońskiego w Krakowie.

zmy są w stanie przeżyć wpływ próżni w połączeniu z kosmicznym promieniowaniem słonecznym/galaktycznym (Jönsson i współaut. 2008). Z badań na innych organizmach wiadomo, że ekstremalne odwodnienie i promieniowanie kosmiczne powodują zmiany w strukturze DNA, które z kolei prowadzą do śmierci komórek. Tak więc niesporczaki muszą posiadać jakieś specjalne mechanizmy reperujące DNA i pozwalające im przeżyć w warunkach zabójczych dla innych organizmów.

OPORNOŚĆ NA ODWODNIENIE

Badania naukowe kilku ostatnich lat dostarczyły częściowych wyjaśnień, w jaki sposób niesporczaki mogą przeżyć prawie kompletne odwodnienie i naprawiać uszkodzony DNA.

Jak wspomniano wcześniej, niesporczaki są odporne na prawie całkowite odwodnienie dzięki wchodzeniu w odwracalny stan spoczynkowy (anhydrobiozę). W tym stanie mogą przetrwać wiele lat i po nawodnieniu wracają do normalnego życia (Roszkowska i współaut. 2023). Ponieważ w czasie procesu odwadniania komórki organizmu tracą sztywność i zapadają się, niesporczaki muszą mieć jakiś mechanizm zabezpieczający je przed śmiercią. U wielu roślin i zwierząt oporność na wysychanie zależy od wewnątrzkomórkowych cukrów, które w czasie odwodnienia ulegają zeszkleniu (ang. vitrification) zamieniając się w tzw. szkło biologiczne (ang. bioglass), usztywniające komórki i chroniące organelle komórkowe i białka przed zniszczeniem (Potts 2001). Badania z 2022 roku wykazały, że niesporczaki mają bardzo mało cukrów, natomiast posiadają specjalne białka o nazwie CAHS (ang.

cytoplasmic-abundant heatsoluble proteins), które zastępują cukry w procesie zeszklenia. Białka CAHS tworzą włókna (filamenty) w cytoplazmie i nadają komórkom sztywność. Podczas odwadniania włókna te ulegają zeszkleniu zamieniając się w gęsty żel o minimalnej zawartości cząsteczek wody, który usztywnia komórki i zapobiega ich deformacji. Ta przemiana włókien w żel jest odwracalna i po ponownym nawodnieniu żel stopniowo zamienia się we włókna (Tanaka i współaut. 2022 oraz komentarz na stronie internetowej: <https://phys.org/news/2022-09-tardigrades-survive-dehydration.ht>). Autorzy tych badań stwierdzili, że niesporczaki mają ponad 300 rodzajów takich ochronnych białek. Będą oni starali się je scharakteryzować i znaleźć ich odpowiedniki u innych organizmów. Przykładami takich białek ochronnych są białka LEA (ang. late embryogenesis abundant proteins) obecne u bakterii, bezkręgowców i w nasionach roślin (Chakrabortee i współaut. 2007; Hand i współaut. 2011; Hinch i współaut. 2021), oraz białko szoku termicznego (ang. small heat shock protein) HSP24.6 niesporczaków, które zapobiegają agregacji innych białek, indukowanej przez odwodnienie (Hibshman i współaut. 2023). Nowe badania wykazały, że białka LEA również stabilizują szkło biologiczne i wspomagają oporność na wysychanie (Hinch i współaut. 2021).

Niezmiernie interesujące jest również to, że białka CAHS niesporczaków należą do większej grupy tzw. wewnątrznie nieuporządkowanych białek (ang. intrinsically disordered proteins, IDPs) występujących u wielu organizmów. W odróżnieniu od innych białek mających ustabilizowaną formę, IDPs nie mają ustalonej struktury trzeciorzędowej, co pozwala im na przyjmowanie różnych kształtów oraz gwałtowną zmianę funkcji i możliwość interakcji z wieloma innymi białkami, w zależności od potrzeby środowiska wewnętrznego i pozakomórkowego (Tomba 2012; Wright and Dyson 2015). Ostatnio, zaczęto wykorzystywać te właściwości zdeorganizowanych białek do syntezy polimerów potrzebnych do rozwoju tzw. miękkich robotów (ang. soft robotics), czyli robotów o cechach naśladujących żywe organizmy (Coskuner-Weber i współaut. 2023).

OPORNOŚĆ NA USZKODZENIA DNA

Ekstremalne warunki, odwodnienie oraz silne promieniowanie powodują uszkodzenia DNA, takie jak pękanie jednego lub obu łańcuchów DNA. W 2016 roku stwierdzono, że niesporczaki posiadają specjalne białka, które chronią DNA przed pękaniem. Białka te o nazwie DSUP (ang. damage suppressor) przylaczają się albo do samego DNA, albo do nukle-



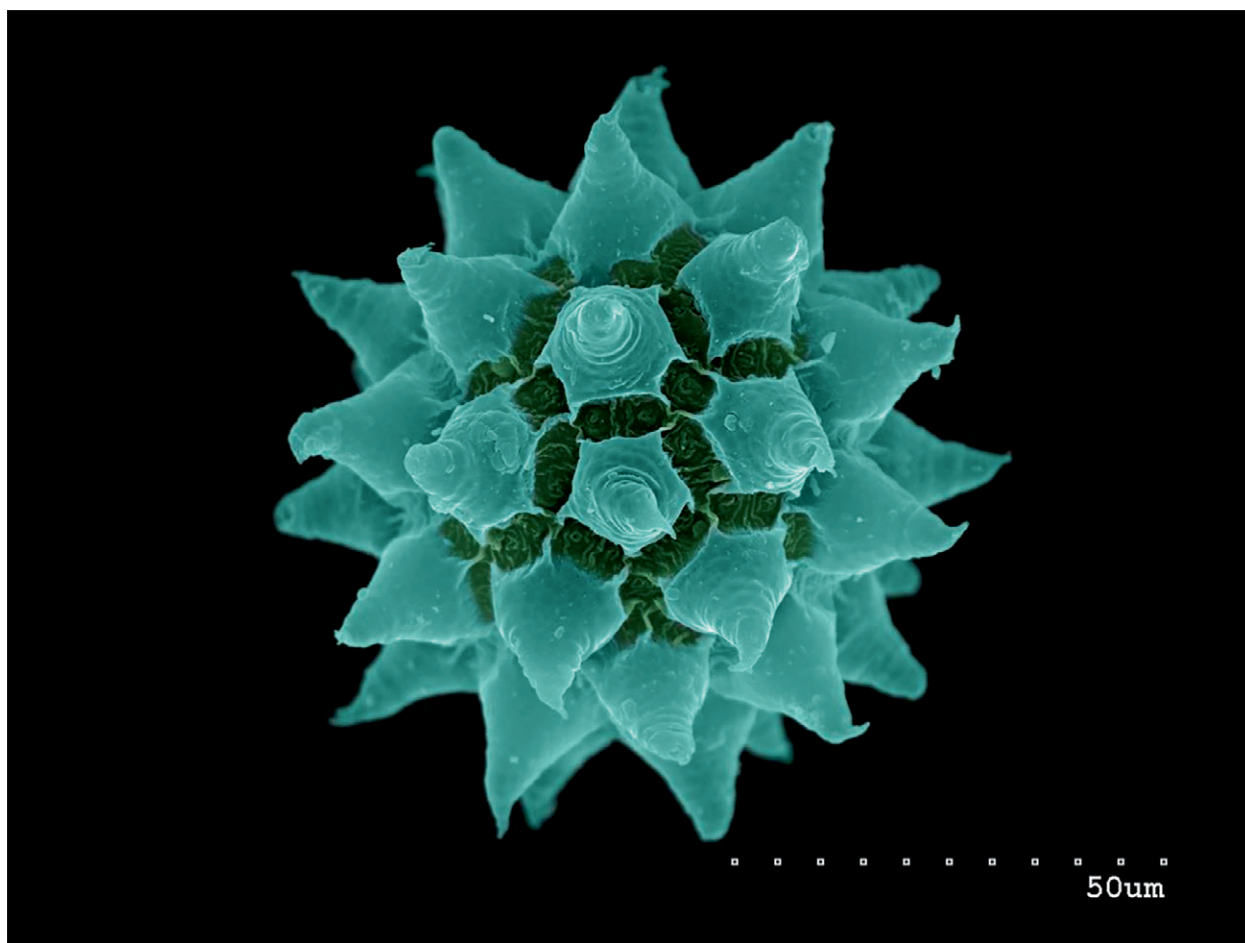
Ryc. 2B. Niesporczak *Echiniscus merokensis*. Widok z przodu. Zdjęcie z mikroskopu skaningowego udostępnione przez dr. Łukasza Kaczmarka z Uniwersytetu Adama Mickiewicza w Poznaniu.

osomów (podjednostek, na które nawinięty jest łańcuch DNA) i chronią DNA przed promieniowaniem rentgenowskim i reaktywnymi formami tlenu (ang. reactive oxygen species, ROS) (Chavez i współaut. 2019). Okazało się też, że eksperymentalne wprowadzenie białek DSUP do hodowanych ludzkich komórek nowotworowych, komórek rośliny tytoniu czy bakterii, chroni także te komórki przed promieniowaniem rentgenowskim i ultrafioletowym (Hashimoto i współaut. 2016; Ricci i współaut., 2021; Puig i współaut. 2021; Kirke i współaut. 2020). Fascynujące jest, że eksperymentalne wprowadzenie białka DSUP do ludzkich komórek nerwowych ma zupełnie przeciwny skutek. Nie tylko nie chroni ono DNA, ale wręcz powoduje pękanie łańcuchów DNA i w efekcie jest neurotoksyczne (Escarcega i współaut. 2023). Badania te sugerują, że w odróżnieniu od ludzkich komórek nerwowych, niesporczaki oraz ludzkie komórki nowotworowe i komórki niektórych roślin i bakterii muszą mieć jeszcze jakieś dodatkowe białka umożliwiające działanie ochronne DSUP.

Analiza genomu niesporczaków wykazała obecność genów kodujących takie potencjalne białka i odpowiednich ścieżek sygnałowych (szczegóły można znaleźć w pracy przeglądowej Jönsson (2019).

W 2022 roku odkryto nowy, dotąd nieznany gatunek japońskiego niesporczaka *Macrobiotus kyoukenus*, który jest jeszcze bardziej niż inne niesporczaki odporny na odwadnianie, gwałtowne zamrażanie, oraz bardzo wysokie natężenie promieniowania ultrafioletowego [165.12 kJ m^{-2} (UVB) i 35.00 kJ m^{-2} (UVC)] (Cesari i współaut. 2022). Gatunek ten może być w najbliższej przyszłości świetnym modelem do badania oporności organizmów na ekstremalne warunki.

Bliższe poznanie mechanizmów ochronnych niesporczaków może nie tylko wskazać nowe metody ochrony ludzi i zwierząt podczas przyszłych długotrwałych lotów kosmicznych i potencjalnego zasiedlania nowych planet, ale także rozwinąć nowe sposoby przechowywania odwodnionej żywności, biomateriałów, leków oraz tkanek i narządów do przeszczepu.



Ryc. 3. Jajo niesporczaka *Mesobiotus harmsworthi*. Ornamentacja (wypustki) powierzchni jaja jest gatunkowo-specyficzna i często używana do rozróżniania gatunków, których osobniki dorosłe są identyczne. Zdjęcie z mikroskopu skaningowego udostępnione przez dr. Łukasza Kaczmarka z Uniwersytetu Adama Mickiewicza w Poznaniu.

INDEKS PRZEŻYWALNOŚCI NIESPORCZAKÓW JAKO KRYTERIUM POSZUKIWANIA PLANET NADAJĄCYCH SIĘ DO ŻYCIA

Obecnie skatalogowano ponad 3800 planet (egzoplanet) istniejących poza układem słonecznym i ich liczba stale przybywa. W poszukiwaniu egzoplanet, które mogą podtrzymać życie i potencjalnie mogą zostać zasiedlone, od roku 2011 zaczęto klasyfikować odkryte egzoplanety według tzw. indeksu podobieństwa do Ziemi (Earth Similarity Index, ESI) i indeksu możliwości podtrzymania życia na danej planecie (Planetary Habitability Index, PHI) (Schulze-Makuch i współaut. 2011). Indeks ESI ocenia parametry fizyczne, takie jak średnica planety, gęstość, temperatura powierzchni i prędkość ucieczki planety (escape velocity), czyli minimalnej prędkości potrzebnej do uwolnienia się planety od pola grawitacyjnego najbliższego obiektu kosmicznego. Natomiast indeks PHI bierze pod uwagę obecność stałego gruntu o odpowiednim składzie chemicznym i zdolnego do utrzymania wody czy innej substancji płynnej, która mogłaby podtrzymać życie. W roku 2018 wprowadzono też dodatkowe kryteria klasyfikacji egzoplanet, oparte na przeżywalności niesporczaków: Index niesporczaków w stanie aktywnym (Active Tardigrade Index, ATI) i Index niesporczaków w stanie kryptobiozy (Cryptobiotic Tardigrade Index, CTI), które określają numerycznie (w skali od 0 do 1) możliwość przeżycia niesporczaków w warunkach panujących na danej egzoplanecie (Jagadeesh i współaut. 2018). Jeżeli wartość tych dwóch indeksów wynosi 0 oznacza to, że żadna forma niesporczaka nie może przeżyć, a wartość 1 oznacza przeżycie danej formy niesporczaka. Porównanie ATI i CTI różnych egzoplanet wykazało, że jak dotąd, jedyną badaną pod tym kątem planetą zdolną do podtrzymania życia jest Mars.

Można zatem przypuszczać, że dalsze badania niesporczaków i poznanie ich niezwykłych mechanizmów ochronnych przed ekstremalnymi czynnikami środowiskowymi, pozwolą na odkrycie zupełnie nowych, dotąd nieznanych nauce molekuł i mechanizmów komórkowych, które będą miały szerokie zastosowanie w różnych dziedzinach życia.

PODZIĘKOWANIE

Serdecznie dziękuje pani dr Izabeli Poprawie z Uniwersytetu Śląskiego, panu dr. Łukaszowi Michalczykowi z Uniwersytetu Jagiellońskiego oraz panu dr. Łukaszowi Kaczmarkowi z Uniwersytetu im.

Adama Mickiewicza w Poznaniu za udostępnienie zdjęć niesporczaków.

BIBLIOGRAFIA

- Azevedo R. B., Leroi A. M., 2001. *A power law for cells*. Proc Natl Acad Sci U S A. 98, 5699-704. doi: 10.1073/pnas.091485998.
- Boothby T. C., Tapia H., Brozena A. H., Piskiewicz S., Smith A. E. i współaut., 2017. *Tardigrades Use Intrinsically Disordered Proteins to Survive Desiccation*. Mol Cell. 65, 975-984.e5. doi: 10.1016/j.molcel.2017.02.018.
- Cesari M., Giovannini I., Altiero T., Guidetti R., Cornette R. i współaut., 2022. *Resistance to Extreme Stresses by a Newly Discovered Japanese Tardigrade Species, Macrobiotus kyoukenus (Eutardigrada, Macrobiotidae)*. Insects. 13, 634. doi: 10.3390/insects13070634.
- Chakrabortee S., Boschetti C., Walton L. J., Sarkar S., Rubinshtein D. C. i współaut., 2007. *Hydrophilic protein associated with desiccation tolerance exhibits broad protein stabilization function*. Proc Natl Acad Sci U S A. 104, 18073-8. doi: 10.1073/pnas.0706964104.
- Chavez C., Cruz-Becerra G., Fei J., Kassavetis G. A., Kadonaga J. T., 2019. *The tardigrade damage suppressor protein binds to nucleosomes and protects DNA from hydroxyl radicals*. Elife. 8:e47682. doi: 10.7554/eLife.47682.
- Coskuner-Weber O., Yuce-Erarslan E., Uversky V. N., 2023. *Paving the Way for Synthetic Intrinsically Disordered Polymers for Soft Robotics*. Polymers (Basel). 15, 763. doi: 10.3390/polym15030763.
- Dohrer E., 2022, na stronie <https://www.space.com/animals-in-space>
- Escarcega R. D., Patil A. A., Meyer M. D., Moruno-Manchon J. F., Silvagnoli A. D. i współaut., 2023. *The Tardigrade damage suppressor protein Dsup promotes DNA damage in neurons*. Mol Cell Neurosci. 125, 103826. doi: 10.1016/j.mcn.2023.103826.
- Gabriel W. N., McNuff R., Patel S. K., Gregory T. R., Jeck W. R. i współaut., 2007. *The tardigrade Hypsibius dujardini, a new model for studying the evolution of development*. Dev Biol. 312, 545-59. doi: 10.1016/j.ydbio.2007.09.055.
- Gabriel W. N., Goldstein B., 2007. *Segmental expression of Pax3/7 and engrailed homologs in tardigrade development*. Dev Genes Evol. 217, 421-33. doi: 10.1007/s00427-007-0152-5.
- Gabriel W. N., McNuff R., Patel S. K., Gregory T. R., Jeck W. R. i współaut., 2007. *The tardigrade Hypsibius dujardini, a new model for studying the evolution of development*. Dev Biol. 312, 545-59. doi: 10.1016/j.ydbio.2007.09.055.

- Greven H., 2007. *Comments on the eyes of tardigrades*. Arthropod Struct Dev. 36, 401-7. doi: 10.1016/j.asd.2007.06.003.
- Gross V., Mayer G., 2019. *Cellular morphology of leg musculature in the water bear Hypsibius exemplaris (Tardigrada) unravels serial homologies*. R. Soc. open sci. 6: 191159. <http://dx.doi.org/10.1098/rsos.191159>
- Hand S.C., Menze M.A., Toner M., Boswell L., Moore D., 2011. *LEA proteins during water stress: not just for plants anymore*. Annu Rev Physiol. 73, 115-34. doi: 10.1146/annurev-physiol-012110-142203.
- Hashimoto T., Horikawa D.D., Saito Y., Kuwahara H., Kozuka-Hata H. i współaut., 2016. *Extremotolerant tardigrade genome and improved radio-tolerance of human cultured cells by tardigrade-unique protein*. Nat Commun. 7, 12808. doi: 10.1038/ncomms12808.
- Heikes K.L., Goldstein B., 2018. *Live Imaging of Tardigrade Embryonic Development by Differential Interference Contrast Microscopy*. Cold Spring Harb Protoc. 2018(11). doi: 10.1101/pdb.prot102335.
- Hibshman J.D., Carra S., Goldstein B., 2023. *Tardigrade small heat shock proteins can limit desiccation-induced protein aggregation*. Commun Biol. 6, 121. doi: 10.1038/s42003-023-04512-y.
- Hincha D.K., Zuther E., Popova A.V., 2021. *Stabilization of Dry Sucrose Glasses by Four LEA₄ Proteins from Arabidopsis thaliana*. Biomolecules. 11, 615. doi: 10.3390/biom11050615.
- Horikawa D.D., Kunieda T., Abe W., Watanabe M., Nakahara Y. i współaut., 2008. *Establishment of a rearing system of the extremotolerant tardigrade Ramazzottius varieornatus: a new model animal for astrobiology*. Astrobiology. 8, 549-56. doi: 10.1089/ast.2007.0139.
- How tardigrades survive dehydration* (2022, September 6) retrieved 8 March 2023 from <https://phys.org/news/2022-09-tardigrades-survive-dehydration.ht>
- Jagadeesh M.K., Roszkowska M., Kaczmarek Ł., 2018. *Tardigrade indexing approach on exoplanets*. Life Sci Space Res (Amst). 19, 13-16. doi: 10.1016/j.lssr.2018.08.001.
- Jönsson K.I., 2019. *Radiation Tolerance in Tardigrades: Current Knowledge and Potential Applications in Medicine*. Cancers (Basel). 11, 1333. doi: 10.3390/cancers11091333.
- Jönsson K.I., Rabbow E., Schill R.O., Harms-Ringdahl M., Rettberg P., 2008. *Tardigrades survive exposure to space in low Earth orbit*. Cur Biol. 18, R729-R731. doi: 10.1016/j.cub.2008.06.048.
- Kirke J., Jin X.L., Zhang X.H., 2020. *Expression of a Tardigrade Dsup Gene Enhances Genome Protection in Plants*. Mol Biotechnol. 62, 563-571. doi: 10.1007/s12033-020-00273-9.
- Martin C., Gross V., Hering L. i współaut., 2017. *The nervous and visual systems of onychophorans and tardigrades: learning about arthropod evolution from their closest relatives*. J Comp Physiol A. 203, 565-590. <https://doi.org/10.1007/s00359-017-1186-4>
- Potts M., 2001. *Desiccation tolerance: a simple process?* Trends Microbiol. 9, 553-9. doi: 10.1016/s0966-842x(01)02231-4.
- Puig J., Knödseder N., Quera J., Algara M., Güell M., 2021. *DNA Damage Protection for Enhanced Bacterial Survival Under Simulated Low Earth Orbit Environmental Conditions in Escherichia coli*. Front Microbiol. 12, 789668. doi: 10.3389/fmicb.2021.789668.
- Ricci C., Riolo G., Marzocchi C., Brunetti J., Pini A. i współaut., 2021. *The Tardigrade Damage Suppressor Protein Modulates Transcription Factor and DNA Repair Genes in Human Cells Treated with Hydroxyl Radicals and UV-C*. Biology (Basel). 2021 Sep 27;10(10):970. doi: 10.3390/biology10100970.
- Roszkowska M., Goldyn B., Wojciechowska D., Książkiewicz Z., Fiałkowska E. i współaut., 2023. *How long can tardigrades survive in the anhydrobiotic state? A search for tardigrade anhydrobiosis patterns*. PLoS One. 18, e0270386. doi: 10.1371/journal.pone.0270386.
- Schulze-Makuch D., Méndez A., Fairén A.G., von Paris P., Turse C. i współaut., 2011. *A two-tiered approach to assessing the habitability of exoplanets*. Astrobiology. 11, 1041-52. doi: 10.1089/ast.2010.0592.
- Smith F.W., Goldstein B., 2017. *Segmentation in Tardigrada and diversification of segmental patterns in Panarthropoda*. Arthropod Struct Dev. 46, 328-340. doi: 10.1016/j.asd.2016.10.005.
- Tanaka A., Nakano T., Watanabe K., Masuda K., Honda G. i współaut., 2022. *Stress-dependent cell stiffening by tardigrade tolerance proteins that reversibly form a filamentous network and gel*. PLoS Biol. 20:e3001780. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.20e3001780>
- Tomba P., 2012. *Intrinsically disordered proteins: a 10-year recap*. Trends Biochem Sci. 37, 509-16. Doi: 10.1016/j.tibs.2012.08.004.
- Walz B., 1974. *The fine structure of somatic muscles of Tardigrada*. Cell Tissue Res. 1974;149(1):81-9. Doi: 10.1007/BF00209051.
- Wright P., Dyson H., 2015. *Intrinsically disordered proteins in cellular signalling and regulation*. Nat Rev Mol Cell Biol 16, 18-29 (2015). <https://doi.org/10.1038/nrm3920>