

Evidencia fotográfica de especies desconocidas de onicóforos (Onychophora: Peripatidae) de Costa Rica

José Pablo Barquero-González¹, Víctor J. Acosta-Chaves², María Laura Sotela¹, Federico Villalobos Brenes¹ & Bernal Morera-Brenes¹

1. Laboratorio de Sistemática, Genética y Evolución (LabSGE), Escuela de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica; jopbgon@gmail.com; fedvilbr@gmail.com; laura28sotela@gmail.com ; bernal.morera@gmail.com
2. Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, San Pedro, Costa Rica; victor.acosta@ucr.ac.cr

Recibido 28-II-2016 • Corregido 10-V-2016 • Aceptado 11-V-2016

ABSTRACT: Photographic evidence of undescribed species of velvet worms (Onychophora: Peripatidae) from Costa Rica.

Onychophorans are hard to find and identify to species under field conditions. Currently, there are seven species described from Costa Rica, and an appropriate taxonomic revision is necessary. However, technology allows the documentation of rare and even undescribed species. Here we compile donated photographs and online images to identify 18 new Costa Rican species (based on taxonomic characteristics or geographical distribution). In addition we present relevant scientific information for each. Although it is not possible to make a formal description of species from photographs, this compilation shows where they can be searched for future research. Our goal is to preserve this information and to raise awareness among biology students and nature photographers about the importance of finding an onychophoran. These findings frequently result in new species discoveries.

Key words: Citizen Science, Neotropic, Undescribed species, Onychophorans, Peripatus.

RESUMEN: Los onicóforos son animales difíciles de encontrar e identificar a nivel de especie en condiciones de campo. En la actualidad hay siete especies descritas en Costa Rica, y existe la necesidad de una adecuada revisión taxonómica. Sin embargo la tecnología permite la documentación de especies raras e incluso no descritas. Compilamos fotografías donadas e imágenes que se encuentran en línea y logramos identificar 18 especies nuevas para Costa Rica (basados en las características taxonómicas y distribución geográfica). Adicionalmente presentamos información de relevancia científica sobre las mismas. A pesar de que no se puede hacer una descripción formal de la especie solo con las fotografías, la información que nos brinda permite conocer nuevas localidades para investigaciones futuras. Nuestro objetivo es preservar esta información y sensibilizar a los estudiantes de biología y fotógrafos de la naturaleza, sobre la trascendencia de cada hallazgo de un onicóforo. Estos hallazgos con frecuencia dan lugar a descubrimientos de nuevas especies.

Palabras clave: Ciencia ciudadana, Neotrópico, Especies no descritas, Onicóforos, Peripatus.

La presencia de onicóforos (Phylum Onychophora) en Costa Rica es conocida desde los pioneros esfuerzos de recolecta encabezados por Paul Biolley, que culminaron con la descripción de las tres primeras especies del país por parte de taxónomos europeos. El legado de Biolley fue incentivar a jóvenes naturalistas locales, como José Fidel Tristán y Anastasio Alfaro a recolectar más especímenes y estudiarlos (Tristán Fernández, 1926). Lamentablemente sus observaciones no fueron sistematizadas, por lo que no llegaron hasta nosotros. Es en esa época en que Clodomiro Picado (1911, 1913) publica sus trabajos ecológicos sobre las bromelias, en el que encontró que estas constituían un hábitat para los

onicóforos. Después de estas investigaciones, tuvieron que transcurrir más de 70 años para que otros científicos nacionales se interesaran nuevamente en este grupo (Morera-Brenes & León, 1986; Morera-Brenes, Monge-Nájera & Sáenz, 1988). Actualmente se han descrito siete especies para el país: *Epiperipatus biolleyi* (Bouvier, 1902a), *Epiperipatus hilkae* (Morera-Brenes & Monge-Nájera, 1990), *Epiperipatus isthmicola* (Bouvier, 1902b), *Macroperipatus valerioi* (Morera-Brenes, 1986), *Peripatus ruber* (Fuhrmann, 1913), *Peripatus solorzanoi* (Morera-Brenes & Monge-Nájera, 2010), y *Principapillatus hitoyensis* (Oliveira et al., 2012a).

Estos invertebrados son altamente propensos a la desecación por lo que se encuentran en ambientes tropicales y subtropicales, donde habitan madera en descomposición, hojarasca o viven enterrados en el suelo (Ruhberg, 1985; Mesibov & Ruhberg, 1991). A pesar de encontrarse distribuidos en diversas áreas del mundo, las especies de Costa Rica están entre las más estudiadas, no solo taxonómicamente si no en varios otros campos (Morera-Brenes, 2012; Barquero-González et al., 2016). Por ejemplo, existen investigaciones básicas en fisiología (Monge-Nájera & Morera, 1994; Bartolomaeus & Ruhberg, 1999; Brockmann et al., 1999; Mayer, 2006; Mayer & Harzsch, 2007), ecología (Picado, 1911; 1913; Young, 1980; Monge-Nájera & Alfaro, 1995; McGlynn & Kelley, 1999), comportamiento (Monge-Nájera, Barrientos & Aguilar, 1993, 1996), anatomía y biofísica (Concha et al., 2015), bioquímica (Mora et al., 1996a; Baer et al., 2014), genética y genómica (Morera-Brenes et al., 1992; Mora et al., 1996b; Altincicek & Vilcinskas, 2008; Podsiadlowski et al., 2008; Rota-Stabelli et al., 2010; Jeffery et al., 2012; Oliveira et al., 2012b), filogeografía (Giribet et al., 2001; Morera-Brenes & Monge-Nájera, 2010; Muriene et al., 2014), tafonomía (Monge-Nájera & Hou, 1999), y zooantropología (Monge-Nájera & Morera-Brenes, 2015). Consecuentemente, el estudio sistemático y pormenorizado de los onicóforos costarricenses ha servido para dinamizar a nivel mundial el conocimiento de este filo animal. La biología y taxonomía de los onicóforos del nuevo mundo es poco conocida, debido a la dificultad tanto de encontrarlos como de identificarlos (Read, 1988); no es de sorprender que pocos naturalistas hayan tenido la experiencia de verlos vivos u observarlos en su hábitat natural (Morera-Brenes, 2012).

Los peripatos como grupo de estudio presentan un conocimiento taxonómico limitado, así como escasos expertos en comparación con otros taxa. Esta es una de las razones por las que pocas personas están conscientes de la relevancia de encontrar dichos organismos en el campo, o de la complejidad que conlleva la identificación y descripción de las especies (e.g. microscopía electrónica y análisis moleculares). Actualmente un gran número de aficionados, científicos o naturalistas salen al campo con sus aparatos electrónicos, los cuales les permiten registrar mediante fotografías, audio o video, sus encuentros fortuitos con seres vivos usualmente difíciles de detectar. A esto se le suma el creciente número de amantes de la naturaleza, fotógrafos profesionales o amateur, que visitan destinos populares de turismo ecológico (Valerio, 1991; Monge-Nájera, 1994; Budowski, 1997; Reyes & Herrero, 2002).

Debido a las razones anteriores podemos encontrar algunas fotografías de onicóforos de Costa Rica disponibles en la red, las cuales podrían representar nuevas localidades, morfoespecies o especies raras, poco recolectadas o aun no descritas. El objetivo de este estudio es localizar y analizar las fotos de onicóforos de Costa Rica almacenadas en internet, rescatar información de valor científico respecto a cada una de ellas y concientizar a los estudiantes de biología y fotógrafos de la naturaleza, sobre la trascendencia de cada hallazgo fortuito de un onicóforo. Lo cual en la mayoría de los casos conlleva al descubrimiento de nuevas especies.

MATERIALES Y MÉTODOS

Hicimos una revisión exhaustiva de fotografías de onicóforos en la internet mediante el motor de búsqueda de Google.com y la subrutina "Google Imágenes", en la versión americana de Google (octubre de 2014). Se utilizaron los términos de búsqueda en idiomas español e inglés: "peripato", "peripatus", "onicóforo", "Onychophora", "onychophoran", "velvet worm" y "Costa Rica". Se comprobaron todas las páginas de resultados hasta que no aparecieran ítems pertinentes. Luego se enviaron consultas personalizadas por correo electrónico a todas las personas que habían fotografiado estos gusanos costarricenses, para obtener información adicional de ellas y el debido permiso de usar sus fotos en este manuscrito. Finalmente buscamos específicamente en los sitios deviantART, Flickr e Instagram, que albergan fotografías de la naturaleza, además de sitios en las redes sociales (Facebook, Twitter, Youtube, INaturalist).

Describimos las características externas observables en las fotografías y videos, que tuviesen valor taxonómico: número de patas y coloración (Daniels & Ruhberg, 2010), apoyándonos en la paleta de colores propuesta por Kohler (2012), seguidamente comparamos tales características con las de las especies descritas. Además incluimos la localidad de hallazgo por ser útil para separar especies (Garrick et al., 2008; Daniels & Ruhberg, 2010). Esta metodología nunca había sido utilizada para investigaciones científicas de peripatos hasta la fecha. Consideramos que se trata de una especie potencialmente nueva si no coincide biogeográfica ni morfológicamente con las previamente descritas. Los detalles de cada fotografía como autor, fecha, lugar y otros se pueden consultar en el apéndice digital.

RESULTADOS

Encontramos en la red fotografías de algunas de las especies descritas para Costa Rica, específicamente de *Epiperipatus biolleyi*, *Macroperipatus valerioi*, *Peripatus solorzanoi* en ambos morfotipos (rojo y pardo claro) y *Principapillatus hitoyensis*, fuera de estas especies el material visual registrado no está asociado a especímenes depositados o recolectados. Exceptuando estas, encontramos 18 fotografías de onicóforos cuyas características morfológicas (coloración y número de patas) y procedencia geográfica no coinciden con ninguna de las siete especies actualmente descritas en Costa Rica (Figura 1, Figura 2 y Figura 3). Señalamos en un mapa la localización geográfica exacta de las especies descritas y la aproximada (debido a la ausencia de coordenadas geográficas en la mayoría de ellas) de las nuevas que se presentan en este artículo (Figura 4). Los datos taxonómicos

relevantes asociados a las fotografías son enlistadas en un cuadro comparativo (Cuadro 1).

DISCUSIÓN

Justificamos nuestra decisión de presentar los 18 onicóforos encontrados como potenciales nuevas especies basado en dos argumentos principales: especiación por aislamiento debido a barreras biogeográficas y la coloración de los organismos. Es poco probable que las especies descritas en el país se encuentren muy lejos de su localidad tipo, esto al tratarse de organismos altamente sedentarios y dependientes de su microhábitat, consecuentemente exhiben poca capacidad de dispersión, lo que ocasiona que presenten estructuras filogenéticas marcadas en pequeñas escalas espaciales (Garrick et al., 2008). Un ejemplo de esto es el género africano



Fig. 1. Especies de onicóforos potencialmente nuevas para Costa Rica (primera parte).



Fig. 2. Especies de onicóforos potencialmente nuevas para Costa Rica (segunda parte).

Peripatopsis, donde mayoría de linajes encontrados poseen distribuciones geográficas estrechas y presentan endemismos localizados, esto sugiere que se necesitan muestreos minuciosos para determinar la diversidad taxonómica y los verdaderos límites de distribución geográfica de las especies. Además los análisis moleculares han evidenciado la presencia de especiación críptica en la especie *P. moseleyi* (Daniels & Ruhberg, 2010). Podemos predecir una alta tasa especiación en los onicóforos de Costa Rica, pues el país presenta una rica topografía y barreras biogeográficas considerables para la fauna, que incluso limitaron la dispersión de animales con muchísima más movilidad, y explican su alta diversidad o endemismo (e.g. aves, anfibios o reptiles) (Stiles and Skutch 1989, Savage 2002).

La coloración en estas potenciales nuevas especies, resultó en algunos casos bastante distinta, según Daniels & Ruhberg (2010) el color resulta ser una herramienta de diagnóstico que presenta un éxito moderado al diferenciar entre especies del género *Peripatopsis*, por lo que es

de esperarse que también sea de utilidad con las especies de Costa Rica, que presentan una gama de colores más amplia. A pesar que esta misma investigación demostró que el número de patas es de limitada utilidad al discriminar entre especies, no podemos omitir este rasgo, al tratarse de una de las características clásicas para la descripción de las especies actuales. Futuros análisis deben realizarse para verificar la robustez de la utilidad taxonómica de estos caracteres.

Para Costa Rica, estos registros fotográficos presentados tienen una singular relevancia, principalmente por lo difícil que ha sido reencontrar una especie cualquiera de onicóforo en un sitio particular. Por ejemplo, entre la primera y la segunda captura en la localidad tipo del *P. ruber* transcurrieron 124 años (1890-2014), del *E. biolleyi* 119 años (1895-2014), y del *E. isthmicola* 112 años (1900-2012). No se han reencontrado en sus localidades tipo *M. valerioi* después de 50 años (1965- ...), *E. hilkae* en 30 años (1985- ...) y *P. hitoyensis* en 10 años (2005- ...); solamente el *P. solorzanoi* fue reencontrado en su localidad



Fig. 3. Especies de onicóforos potencialmente nuevas para Costa Rica (tercera parte).

original cuatro años después de su primer hallazgo (1996-2000). Así que encontrar y recolectar una misma especie de onicóforo es un evento fortuito, debido a su bajísima probabilidad de detección en el campo, haciendo bastante improbable las recolectas excesivas de estos animales (New 1995).

Por ejemplo, nunca hemos encontrado más de tres especímenes durante una sesión de muestreo, a excepción del *E. biolleyi* que vive en ocasiones agrupado. Por ende, los datos presentados brindan un valioso conocimiento sobre nuevas localidades en las cuales enfocar futuros esfuerzos de recolecta o conservación. Las características morfológicas observables en los organismos de las fotos podrían ser de utilidad para los investigadores a la hora de buscar estas especies para su descripción formal. Este tipo de información digital organizada puede ser de mucha utilidad al asociarse a colecciones científicas o herramientas informáticas (Minteer et al., 2014), aunque no es

sustituto para la recolecta científica (Rocha et al., 2014), mucho menos de un grupo tan desconocido como este.

Además de evidenciar la necesidad de trabajar la taxonomía de los onicóforos en el país, invitamos a los lectores a comprender la relevancia que implica observar, documentar e incluso recolectar, si fuese posible, estos animales en el campo. Lastimosamente muchos naturalistas consideran negativa e innecesaria la recolecta científica de organismos pequeños, desde perspectivas filosóficas, como lo explica Haberman (2015). Así que, probablemente el registro fotográfico de la mayoría de los especímenes presentados fue con fines artísticos o de educación ambiental, siendo estas las razones por las cuales en la mayoría de casos mencionados no hay especímenes asociados con las fotografías depositados en colecciones zoológicas. También la decisión de no recolectarlos en el momento pudo deberse a la carencia de permisos necesarios o a situaciones adversas para preservarlos.

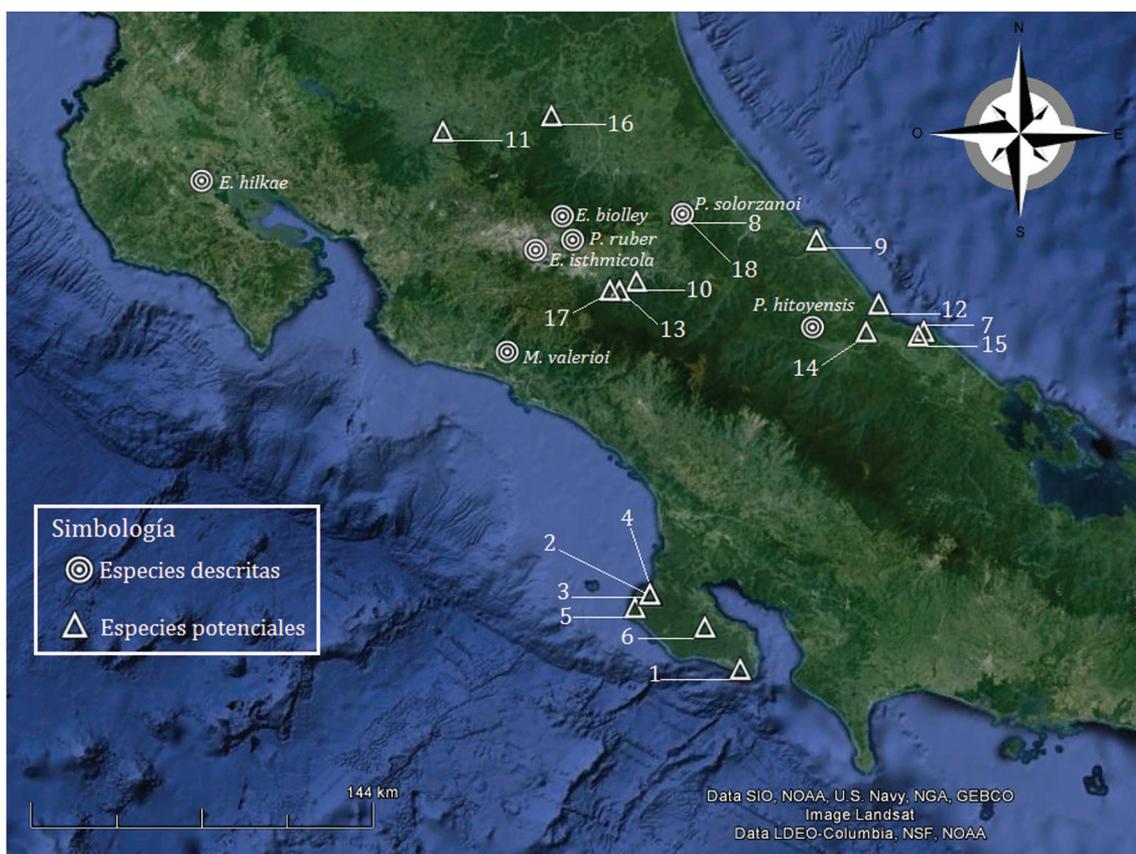


Fig. 4. Localidades de las especies descritas, y potencialmente nuevas, de onicóforos en Costa Rica.

CUADRO 1
Comparación de características taxonómicas y localidad de las especies descritas, y no descritas, de onicóforos de Costa Rica.

Especie	Pares de patas	Localidad	Coloración
<i>Epiperipatus biolleyi</i>	28	Provincia de San José, Alto de la Palma, cantón de Vázquez de Coronado.	Rojo ladrillo.
<i>Epiperipatus hilkae</i>	25 a 29	Provincia de Guanacaste, cantón de Nicoya, Parque Nacional Barra Honda, Bosque de las Cascadas.	Café/pardo oscuro con un patrón hexagonal en el dorso.
<i>Epiperipatus isthmicola</i>	29	Provincia de San José, cantón San José, distrito Hospital, Barrio Cristo Rey.	Morado oscuro.
<i>Macroperipatus valerioi</i>	34	Provincia de Puntarenas, cantón de Parrita, San Antonio.	Café/pardo.
<i>Peripatus ruber</i>	30	Provincia de San José, cantón de Goicoechea, distrito Rancho Redondo.	Rojo brillante.
<i>Peripatus solorzanoi</i>	34 en machos y 39-41 en hembras.	Provincia de Limón, cantón de Siquirres, Guayacán de Siquirres.	Existen 2 morfotipos uno café claro y otro color vino.
<i>Principipillatus hitoyensis</i>	26-29 en machos y 30-32 en hembras.	Provincia de Limón, Reserva Biológica Hitoy Cerere.	De café/pardo oscuro a anaranjado rojizo.
Espécimen 001	26-27	Río Piro, Península de Osa, Provincia de Puntarenas.	Cuerpo rubí gema con patrón dorsal carmín y patas rosa oscuro.
Espécimen 002	28-30	Orilla del Río Agujas, Bahía Drake.	Azul violáceo opaco con puntos pequeños amarillos, sin línea media visible, patas azul lavanda.

CUADRO 1 (Continuación)

Especie	Pares de patas	Localidad	Coloración
Espécimen 003	26-29	Orilla del Río Agujas, Bahía Drake.	Morado azulado oscuro sin línea media visible.
Espécimen 004	Desconocido	Orilla del Río Agujas, Bahía Drake.	Campánula claro con banda sagital y puntos blancos al borde del cuerpo, línea media blanca, patas color lavanda.
Espécimen 005	Desconocido.	Corcovado.	Canela apagado, patas y franja sagital rosa rosado con línea media amarillenta.
Espécimen 006	31	Península de Osa.	Vináceo profundo con leve patrón dorsal vináceo.
Espécimen 007	27	Manzanillo, Limón.	Cuerpo vináceo profundo con tono de gris claro neutral con papilas color carne al lado de la línea media café pardo rojiza.
Espécimen 008	33	Guayacán de Siquirres, Limón.	Morado azulado oscuro con patrón triangular vináceo.
Espécimen 009	29	Limón.	Cuerpo rosa rosado y malva profundo.
Espécimen 010	27	Pejibaye, Turrialba.	Tonalidad malva y vinácea con línea media poco visible.
Espécimen 011	30	Ciudad Quesada, San Carlos, Alajuela.	Cuerpo morado pálido y sobre puesto un tono vináceo profundo.
Espécimen 012	Desconocido	Cauhita, Manzanillo, Limón.	Cuerpo salmón con motas sepia y pinceladas de oliva grisáceo, patas azul verdadero, con línea media visible.
Espécimen 013	38	Tausito, cerca del río Tuis, Tapantí, Orosí de Cartago	Cuerpo con tonalidades naranja cromado medio, escarlata flama con pintas morado azulado oscuro.
Espécimen 014	30	Volio, Limón.	Color morado azulado claro, patas azul espectral.
Espécimen 015	36	Gandoca Manzanillo, Limón.	Azul ultramarino con puntos claros.
Espécimen 016	30	Sarapiquí, Heredia.	Cuerpo amarillo naranja claro y vináceo con patrón romboidal más claro, patas rosadas.
Espécimen 017	28	Tapantí, Orosí, Cartago.	Cuerpo rojo espectral con franjas sagitales carmín oscuro.
Espécimen 018	35	Guayacán de Siquirres, Limón.	Cuerpo rosado vináceo con patrón romboidal dorsal rosado y rosado vináceo.

De acuerdo a nuestras observaciones recomendamos que el número máximo de especímenes que se extraiga del campo sea de tres, pues son los necesarios para las descripciones taxonómica y genética. Muchas veces los especímenes que se recolectan poseen fetos en distintos estados de desarrollo en su interior, algunos de los cuales también pueden ser de utilidad en la descripción (Morera-Brenes observ. pers). Es muy importante asociar información básica de espacio y tiempo a la recolecta, factores como la descripción del hábitat, fauna asociada, y de ser posible las características físicas del entorno (humedad ambiental y temperatura), pues son útiles para caracterizar sus hábitats. Describir el color original del espécimen es importante, puesto que a veces las coloraciones en las fotografías presentan distorsión con respecto al color original (Kohler 2012). Luego de recolectarse el espécimen, este debe ser inmediatamente puesto en un frasco de vidrio o plástico bien cerrado (para evitar que escape), y tras un proceso ético de eutanasia, debe preservarse con alcohol (70 o 90%) para evitar la degradación de su ADN.

Actualizar y mejorar la información disponible sobre la taxonomía, ecología y distribución de los onicóforos en el país es fundamental para lograr comprender el estatus

de conservación de estas especies y proteger sus hábitats. Desconocemos las implicaciones que puedan tener estos organismos en la medicina, industria o tecnología pues hasta hace poco se están comenzando a llevar a cabo estudios más complejos, como el de la física de la goma que utilizan para cazar (Concha et al., 2015), por ejemplo. A la vez el presente enfoque puede resultar de utilidad para motivar el estudio formal de los onicóforos en otros países de América Latina. De hecho, este es un grupo basto que requiere mayor atención por parte de la comunidad científica.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos profundamente a Costa Rican Amphibian Research Center, Brian Kubicki, Jimmy Barrantes, Carlos Aguilar, Alejandra Rojas, Carolina Esquivel, José Pablo Molina, Federico Granados, Cristian Herrera, Allan Solano, Angie Suárez Monestel, Cristian Porras, Mariángela, Javier Tenorio, James Wolfe, Troy Bartlett, Cornell University, Vide Ohlin y Gianfranco Gómez por permitirnos utilizar sus fotografías para la realización de este manuscrito. La definición de las coloraciones se hizo con la colaboración de Ana C. Montoya.

B.M.B. y F.V.B. fueron apoyados por el proyecto 0095-14 Universidad Nacional de Costa Rica." Créditos: 001 Víctor Acosta Chaves; 002-004 Gianfranco Gómez; 005 Vide Ohlin; 006 Cornell University; 007 Troy Bartlett; 008, 018 Bryan Kubicki; 009 James Wolfe; 010, 017 Carlos Aguilar Avendaño; 011, 016 José Pablo Barquero-González; 012 Jimmy Barrantes Madrigal; 013 Carolina Esquivel Dobles; 014 Javier Tenorio Brenes; 015 Alejandra Rojas Barrantes.

REFERENCIAS

- Altincicek, B., & Vilcinskas, A. (2008). Identification of immune inducible genes from the velvet worm *Epiperipatus biolleyi* (Onychophora). *Developmental & Comparative Immunology*, 32(12), 1416-1421.
- Baer, A., Oliveira, I., Steinhagen, M., Beck-Sickinger, A. G., & Mayer, G. (2014). Slime protein profiling: a non-invasive tool for species identification in Onychophora (velvet worms). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 52(4), 265-272.
- Barquero-González, J.P., Cabrera Alvarado, A.A., Valle-Cubero, S., Monge-Nájera, J., & Morera-Brenes, B. (2016). The geographic distribution of Costa Rican velvet worms (Onychophora: Peripatidae). *Revista de Biología Tropical*, 64 (4): in press.
- Bartolomaeus, T., & Ruhberg, H. (1999). Ultrastructure of the body cavity lining in embryos of *Epiperipatus biolleyi* (Onychophora, Peripatidae): a comparison with annelid larvae. *Invertebrate Biology*, 118(2), 165-174.
- Bouvier, E. L. (1902a). Un péripate de Costa Rica. *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 239-240.
- Bouvier, E. L. (1902b). *Peripatus biolleyi*, Onychophore nouveau de Costa Rica. *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 16, 258-259.
- Brockmann, C., Mummert, R., Ruhberg, H., & Storch, V. (1999). Ultrastructural investigations of the female genital system of *Epiperipatus biolleyi* (Bouvier 1902) (Onychophora: Peripatidae). *Acta Zoologica*, 80(4), 339-349.
- Budowski, G. (1997). El turismo y la conservación del ambiente ¿Conflicto, coexistencia o simbiosis?. *Biocenosis* (Costa Rica), 12(1), 36-41.
- Concha, A., Mellado, P., Morera-Brenes, B., Sampaio Costa, C., Mahadevan, L., & Monge-Nájera, J. (2015). Oscillation of the velvet worm slime jet by passive hydrodynamic instability. *Nature Communications*, 6, 6292.
- Daniels, S. R., & Ruhberg, H. (2010). Molecular and morphological variation in a South African velvet worm *Peripatopsis moseleyi* (Onychophora, Peripatopsidae): Evidence for cryptic speciation. *Journal of Zoology*, 282(3), 171-179.
- Fuhrmann, O. (1913). Über einige neue neotropische Peripatus-Arten. *Zoologischer Anzeiger*, 42, 241-248.
- Garrick, R. C., Rowell, D. M., Simmons, C. S., Hillis, D. M., & Sunnucks, P. (2008). Fine-scale phylogeographic congruence despite demographic incongruence in two low-mobility saproxylic springtails. *Evolution*, 62(5), 1103-1118.
- Giribet, G., Edgecombe, G. D., & Wheeler, W. C. (2001). Arthropod phylogeny based on eight molecular loci and morphology. *Nature*, 413(6852), 157-161.
- Haberman, K. L. (2015). On the significance of small dead things. *Journal of Natural History Education and Experience*, 9, 8-12.
- Hering, L., Henze, M. J., Kohler, M., Kelber, A., Bleidorn, C., Leschke, M., & Mayer, G. (2012). Opsins in Onychophora (velvet worms) suggest a single origin and subsequent diversification of visual pigments in arthropods. *Molecular Biology and Evolution*, 29(11), 3451-3458.
- Jeffery, N.W., Oliveira, I. S., Gregory, T.R., Rowell, D.M., & Mayer, G. (2012). Genome size and chromosome number in velvet worms (Onychophora). *Genetica*, 140(10-12), 497-504.
- Köhler, G. (2012). *Color catalogue for field biologists*. Herpeton. Offenbach, Germany.
- Mayer, G. (2006). Structure and development of onychophoran eyes: What is the ancestral visual organ in arthropods? *Arthropod Structure & Development*, 35(4), 231-245.
- Mayer, G., & Harzsch, S. (2007). Immunolocalization of serotonin in Onychophora argues against segmental ganglia being an ancestral feature of arthropods. *BMC Evolutionary Biology*, 7(1), 118.
- McGlynn, T. P., & Kelley, C. D. (1999). Distribution of a Costa Rican wet forest velvet worm (Onychophora: Peripatidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 92(1), 53-55.
- Mesibov, R., & Ruhberg, H. (1991). Ecology and conservation of *Tasmanipatus barretti* and *T. anophthalmus*, parapatric onychophorans (Onychophora: Peripatopsidae) from northeastern Tasmania. *Papers and Proceedings of the Royal Society of Tasmania*, 125, 11-16.
- Minteer, B. A., Collins, J. P., Love, K. E., & Puschendorf, R. (2014). Avoiding (re) extinction. *Science*, 344(6181), 260-261.
- Monge-Nájera, J., Barrientos, Z., & Aguilar, F. (1993). Behavior of *Epiperipatus biolleyi* (Onychophora: Peripatidae) under laboratory conditions. *Revista de Biología Tropical*, 41(3), 689-696.
- Monge-Nájera, J. (1994). Desarrollo sostenible; la visión desde los países menos industrializados. En *Desarrollo sostenible; la visión desde los países menos industrializados*. UNED.
- Monge-Nájera, J., & Morera-Brenes, B. (1994). Morphological and physiological characteristics of two species of *Epiperipatus* from Costa Rica (Onychophora: Peripatidae). *Revista de Biología Tropical*, 42(1/2), 181-181.
- Monge-Nájera, J., & Alfaro, J. P. (1995). Geographic variation of habitats in Costa Rican velvet worms (Onychophora: Peripatidae). *Biogeographica*, 71(3), 97-108.

- Monge-Nájera, J., Barrientos, Z., & Aguilar, F. (1996). Experimental behaviour of a tropical invertebrate: *Epiperipatus biolleyi* (Onychophora: Peripatidae). *Museo Nacional Historia Natural*, 169, 434-439.
- Monge-Nájera, J., & Hou, X. (1999). 500 Millones de años de evolución: onicóforos, los primeros animales que caminaron (Onychophora). *Boletín SEA*, 26, 171-178.
- Monge-Nájera, J., & Morera-Brenes, B. (2015). Velvet Worms (Onychophora) in Folklore and Art: Geographic Pattern, Types of Cultural Reference and Public Perception. *British Journal of Education, Society & Behavioural Science*, 10(3): 1-9.
- Mora, M., Herrera, A., & León, P. (1996a). Análisis electroforético de las secreciones adhesivas de onicóforos del género *Epiperipatus* (Onychophora: Peripatidae). *Revista de Biología Tropical*, 44(1), 147-152.
- Mora, M., Herrera, A., & León, P. (1996b). The genome of *Epiperipatus biolleyi* (Peripatidae), a Costa Rican onychophoran. *Revista de Biología Tropical*, 44 (1), 153-157.
- Morera-Brenes, B., & León, M. D. (1986). Description of *Macroperipatus valerioi* n. sp. from Costa Rica, and comments on the genus *Macroperipatus* (Onychophora: Peripatidae). *Revista de Biología Tropical*, 34(2), 277-282.
- Morera-Brenes, B., Monge Nájera, J., & Sáenz, R. (1988). Parturition in Onychophorans: New Record and a Review. *Brenesia*, 29, 15-20.
- Morera-Brenes, B., & Monge-Nájera, J. (1990). *Epiperipatus hilkae*, n. sp. from Costa Rica (Onychophora: Peripatidae). *Revista de Biología Tropical*, 38(2B), 449-456.
- Morera-Brenes, B., Herrera, A., Mora, M. & León, P. (1992). Estudios genómicos de *Epiperipatus biolleyi* (Peripatidae, Onychophora). *Revista Brasileira de Genética / Brazilian Journal of Genetics*, 15(1, Suppl. 2):91.
- Morera-Brenes, B., & Monge-Nájera, J. (2010). A new giant species of placentated worm and the mechanism by which onychophorans weave their nets (Onychophora: Peripatidae). *Revista de Biología Tropical*, 58(4), 1127-1142.
- Morera-Brenes, B. (2012). Los onicóforos, fósiles caminantes. *El Salvador Ciencia & Tecnología*, 17(23), 8-13.
- Murienne, J., Daniels, S. R., Buckley, T. R., Mayer, G., & Giribet, G. (2014). A living fossil tale of Pangaeian biogeography. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 281(1775), 1-9.
- New, T. R. (1995). Onychophora in invertebrate conservation: priorities, practice and prospects. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 114(1), 77-89.
- Oliveira, I. S., Franke, F. A., Hering, L., Schaffer, S., Rowell, D. M., Weck-Heimann, A... & Mayer, G. (2012a). Unexplored character diversity in Onychophora (velvet worms): a comparative study of three peripatid species. *PLoS ONE*, 7(12), 1-20.
- Oliveira, I. S., Read, V. M. S. J., & Mayer, G. (2012b). A world checklist of Onychophora (velvet worms), with notes on nomenclature and status of names. *ZooKeys*, 211, 1-70.
- Picado, C. (1911). Sur un habitat nouveau des *Peripatus*. *Bulletin du Musée National d'Histoire Naturelle, Paris*, 17, 415-416.
- Picado-Twight, C. (1913). Les broméliacées épiphytes considérées comme milieu biologique. Las bromeliáceas epífitas consideradas como medio biológico. *Bulletin Scientifique de la France et de la Belgique*, 47(3), 215-360.
- Podsiadlowski, L., Braband, A., & Mayer, G. (2008). The complete mitochondrial genome of the onychophoran *Epiperipatus biolleyi* reveals a unique transfer RNA set and provides further support for the Ecdysozoa hypothesis. *Molecular Biology and Evolution*, 25(1), 42-51.
- Read, V. S. J. (1988). The Onychophora of Trinidad, Tobago and the Lesser Antilles. *Zoological journal of the Linnean Society*, 93(3), 225-257.
- Reyes, A., & Herrero, D. (2002). *Turismo sostenible*. España: IEPALA Editorial.
- Rocha, L.A., Aleixo, G. Allen, F. Almeda, C.C. Baldwin, M.V.L. Barclay, J. M. Bates, A. M. Bauer, F. Benzon, C.M. Berns et al. (2014). Specimen collection: An essential tool. *Science*, 344: 814-815.
- Rota-Stabelli, O., Kayal, E., Gleeson, D., Daub, J., Boore, J. L., Telford, M. J., Pisani, D., Blaxter, M. & Lavrov, D.V. (2010). Ecdysozoan mitogenomics: evidence for a common origin of the legged invertebrates, the Panarthropoda. *Genome, Biology and Evolution*, 2, 425-440.
- Ruhberg, H. (1985). Die *Peripatopsidae* (Onychophora): *Systematik, Ökologie, Chorologie und phylogenetische Aspekte*. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nägele u. Obermiller).
- Savage, J. M. (2002). *The amphibians and reptiles of Costa Rica: a herpetofauna between two continents, between two seas*. U. Chicago, USA.
- Stiles, F. G., & Skutch, A. F. (1989). *Guide to the birds of Costa Rica*. Cornell, Itaca, New York, USA.
- Tristán Fernández, J. F. (1926). Pablo Biolley. pp. 38. pp. 34-46. Available online: <http://www.ots.ac.cr/rdmcnfs/datasets/biblioteca/pdfs/nbina-12782.pdf>. Consultada el 26 de mayo del 2015.
- Valerio, C. E. (1991). La diversidad biológica de Costa Rica. In 2. *Congreso Forestal Nacional 25-27 Nov 1992 San José (Costa Rica)* (No. 333.95097286 V164). Heliconia; Fundación Neotrópica.
- Young, A. M. (1980). On the patchy distribution of onychophorans in two cocoa plantations in northeastern Costa Rica. *Brenesia*, 17, 43-48.

