

Evolución y Filogenia de Arthropoda

Sección II: Los artrópodos en el Árbol de la Vida

500 MILLONES DE AÑOS DE EVOLUCIÓN: ONICÓFOROS, LOS PRIMEROS ANIMALES QUE CAMINARON (ONYCHOPHORA)

Julián Monge-Nájera¹ y Hou Xianguang²

¹ Biología Tropical, Universidad de Costa Rica, 2060 San José, Costa Rica.

Correo electrónico: julianm@cariari.ucr.ac.cr

² Nanjing Institute of Geology and Palaeontology,
Academia Sinica, Chi-Ming-Ssu, Nanjing 210008 China.

Resumen

Los onicóforos son considerados "fósiles vivientes" porque durante 500 millones de años han mantenido un estadio evolutivo intermedio entre un poliqueto (gusano marino con patas) y un miriápodo (grupo de artrópodos terrestres que incluye a ciempiés y milpiés). Aquí se analiza su biología, basada en la vida en microhábitats estables, siguiendo la historia evolutiva del grupo desde el Cámbrico y usando datos de investigaciones aún en desarrollo.

Palabras clave: Evolución, Onychophora, Revisión.

500 million years of evolution: Onychophorans, first animals who walked (Onychophora)

Abstract

Onychophorans are considered "living fossils" because they have retained an evolutionary stage intermediate between a polychaete (legged marine worm) and a myriapod (group of terrestrial arthropods that includes centipedes) for 500 million years. This review analyzes their biology, based on life in stable microhabitats, by following their evolutionary history from the Cambrian with data from ongoing research.

Keywords: Evolution, Onychophora, Review.

INTRODUCCIÓN

Aunque todos los biólogos estudiamos los gusanos onicóforos durante nuestros años de formación, muy pocos hemos tenido la experiencia de ver uno vivo, por no mencionar la de observarlos en su hábitat natural. Con la enorme cantidad de filós que aprendemos en el recargado programa de zoología de los invertebrados, lo poco que puede quedarnos en la mente es que los onicóforos son el "eslabón perdido entre los anélidos y los artrópodos", o algo así. Posiblemente, el caso del primer autor no habría diferido del común si no hubiera sido por la visión de un estudiante costarricense, Bernal Morera Brenes (hoy estudiante doctoral en la Universidad de Barcelona) quien hace casi dos décadas le dijo que era increíble que teniendo en América Central un animal tan extraordinario, no nos preocupáramos por su estudio. Comenzó así una larga amistad que llevó a varios estudios y publicaciones en conjunto. En el caso del segundo coautor, el estudio de los onicóforos surgió del descubrimiento de varios fósiles de estos animales tropicales (y originalmente marinos) en una colina del sur de la República Popular China.

Aquí resumiremos la gran cantidad de avances en el conocimiento de estos animales que no aparecen en los libros de texto usados en las universidades iberoamericanas, textos que lamentablemente suelen ser desactualizadas traducciones de desactualizados libros en inglés. Seguimos básicamente la estructura y material de presentaciones que hicimos en la Universidad de Leicester y que fueron publicadas por la Sociedad Linneana de Londres (Hou & Bergström, 1995; Monge-Nájera, 1995 b), pero actualizando lo que cabe con información de un estudio que tenemos en proceso de desarrollo, dando en ello prioridad a los lectores del Boletín S.E.A. Información frecuentemente actualizada aparece en Tropiweb (www.ots.ac.cr) (Fig. 1).

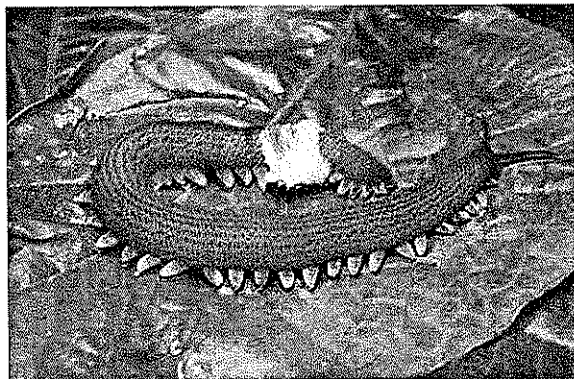


Fig. 1.- Un onicóforo vivo, como éste de una especie nueva descubierta por el herpetólogo costarricense Alejandro Solórzano, es visto muy pocas veces por el ser humano. Además de su bajísima densidad poblacional, sus hábitos nocturnos y ocultos hacen muy difícil su estudio, pero el esfuerzo vale la pena pues con 500 millones de años con el mismo diseño corporal son el "fósil viviente" por excelencia. Esta hembra se encuentra en proceso de muda, pocas veces fotografiado (basado en una fotografía tomada por Alejandro Solórzano).

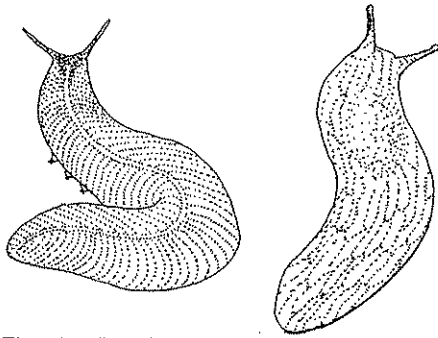


Fig. 2.- La similar apariencia de onicóforos (izquierda) y babosas (derecha) explica su antigua clasificación como Malacopoda: "moluscos con patas" (dibujo basado en fotografías publicadas por Ruhberg y Cendrero).



Fig. 3. - Los onicóforos arborícolas fueron descubiertos en 1911 por el biólogo costarricense Clodomiro Picado, quien publicó el hallazgo en una revista parisina. Desde entonces, los anglosajones se refieren al importante descubrimiento del "biólogo francés Picadó" (Jorge León, 1998, com. pers.) (fotografía de la colección de L.D. Gómez).

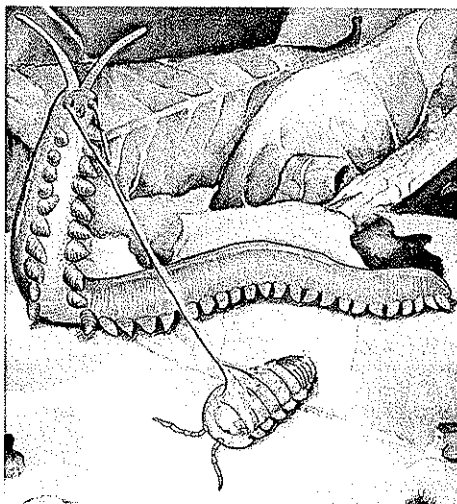


Fig. 4.- En la oscuridad de la noche, la presa del onicóforo solamente siente la caída de una especie de lluvia, que instantáneamente se convierte en una red pegajosa que la inmoviliza. El onicóforo abre una herida en su víctima, libera sustancias digestivas y finalmente bebe las entrañas licuadas. En cambio, si la presa es muy pequeña, la traga entera (pintura de G. Avalos).

Los onicóforos reciben en los textos el nombre de "gusanos aterciope-lados" (traducción de *velvet worms*) y en la vida real el de gusanos o babosas. Los campesinos costarricenses conocen estas "babosas con patas" que aún sobreviven en los cafetales (Monge-Nájera, 1996 a) y los matan siempre que surge la oportunidad, lo cual es casi nunca pues son animales extremadamente escasos. Al considerarlos como moluscos con patas, los campesinos actuales no difieren de los antiguos naturalistas europeos, quienes a inicios del siglo XIX los clasificaron en un grupo propio, Malacopoda (de las palabras griegas correspondientes a *suave-molusco*, y *patas*) (Bouvier, 1905) (Fig. 2).

Conocemos cerca de 130 especies agrupadas en dos familias, la "su-reña" Peripatopsidae (Chile, África del Sur y Australasia) y la tropical Peripatidae (Antillas, México, América Central, región norte de América del Sur, África ecuatorial occidental y sureste de Asia) (Bouvier, 1905, 1907; Monge-Nájera, 1994).

Viven en lugares húmedos y oscuros, principalmente bajo hojarasca, dentro de microcavernas del suelo y bajo piedras, troncos podridos y bromelias, a menudo a pocos metros de algún cauce de agua (Picado, 1911, Endrody-Younga & Peck, 1983; Monge-Nájera & Alfaro, 1995) (ver Fig. 3). Pueden cambiar de madriguera cada 30 horas y se ocultan del sol en 3 minutos y evitan la luz de 470 a 600 nanómetros (Monge-Nájera et al., 1993, 1996).

Se alimentan de pequeños invertebrados que capturan mediante una extraordinaria secreción gomosa que sale a presión de la parte cefálica y que sirve también para defenderse de sus depredadores invertebrados y vertebrados, que incluyen reptiles, aves y serpientes (Monge-Nájera et al., 1993). En un solo ataque un individuo puede perder una media del 7,4 % de su peso corporal solo por la expulsión de la sustancia adhesiva (Monge-Nájera et al., 1993; Monge-Nájera & Morera, 1994) (Fig. 4).

Sus características comunes con anélidos y con artrópodos (frecuente tema de pregunta en el examen de zoología) han sido causa de muchas dudas sobre su ubicación filogenética (Sawyer, 1984; Ballard et al., 1992) pero ya casi nadie duda de su condición de filo (e.g. Brusca & Brusca, 1990). Por muchos años no hubo un árbol filogenético para el grupo, ni se le aplicaron modernas técnicas cladísticas o paleobiogeográficas, y sus sistemas de apareamiento casi no habían sido analizados (Vachon, 1953, 1954; Ghiselin, 1985; Ruhberg, 1985a) pero todos estos temas fueron analizados, a menudo con evidencia experimental, en años recientes (Elliot et al., 1993; Monge-Nájera, 1994, Monge-Nájera, 1995 b), a lo que se agregó detallados análisis bioquímicos para las especies australianas (Briscoe & Tait, 1995), muy superiores a lo normal en este grupo, que es una coherente producción de resultados contradictorios por parte de los biólogos moleculares que usan muestras mínimas, métodos controversiales y un organismo con el que no tienen ninguna experiencia.

El trabajo cladístico ha permitido rechazar el viejo concepto del grupo Uniramia propuesto por la famosa investigadora británica Sidney Manton (1973) y ha dado -como resultado colateral- evidencia de que los tardígrados están más relacionados con los nematodos que con los artrópodos (Monge-Nájera, 1995 b).

Aunque los dos coautores de este artículo hemos producido cladogramas ligeramente diferentes para las especies fósiles (ver Fig. 5), básicamente coincidimos en reconstruir como sigue la historia del grupo, según indican los fósiles de China, Canadá, Alemania, Francia y Estados Unidos (hay un fósil español, sin describir en detalle: Liñán et al., 1996). Hemos creído que para el Boletín, el mejor enfoque es ubicar lo que se sabe dentro de un contexto histórico-evolutivo, para superar la aridez de la simple descripción tradicional de "anatomía", "fisiología", "comportamiento", etc.

Los primeros onicóforos fueron marinos (al contrario de todas las especies vivientes) y habitaron comunidades ecológicamente diferentes de las actuales (la descripción que sigue se basa en un manuscrito en desarrollo de Monge-Nájera y Hou).

En el Cámbrico, los lodazales someros donde había onicóforos eran dominados taxonómicamente por los artrópodos y las esponjas. La de

biodiversidad comunitaria era de $H'=2,09$, dentro del ámbito estacional de los lodazales costeros actuales del trópico. En contraste con lo que ocurre en la comunidad actual, los onicóforos cámbricos eran acompañados principalmente por especies que se desplazaban sobre el lodo, en lugar de vivir dentro de éste. Los modernos hábitos alimentarios de la omnivoría y la herbivoría estaban aparentemente ausentes de las comunidades cámbricas. Probablemente los primeros onicóforos debían enfrentarse mucho más frecuentemente a presas armadas con peligrosas características de depredador. En la comunidad cámbrica los onicóforos representaban el 0,042 % de los individuos, contra un 0,83 % en las comunidades modernas (que además de tener menos animales de cuerpo grande que las cámbricas, son terrestres en lugar de marinas, como ya dijimos).

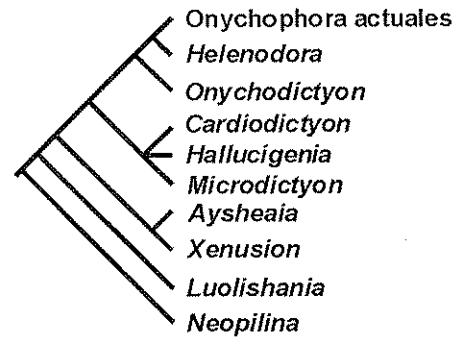
Los onicóforos primitivos estuvieron cercanamente emparentados con los gusanos poliquetos, todavía tan comunes en el mar. Nuestro argumento es simple: un onicóforo es fundamentalmente un poliqueto con patas más duras y móviles que el resto de los poliquetos; solo requiere mayor quitinización para producir el prototipo de un miriápodo terrestre (Hou & Bergström, 1995; Monge-Nájera, 1995 b). Cuando hemos tenido la oportunidad de ver vivos y desplazándose en su medio a los tres grupos, esa es la explicación que viene inmediatamente a la mente. De hecho, no somos los primeros en pensar así, como se podrá consultar en la famosa *Zoologie* de P. Grassé.

Los primeros onicóforos habitaban las costas tropicales de Canadá, China y otros lugares (recordemos que en aquella época eran otros el clima y la ubicación geográfica de tales regiones: Monge-Nájera, 1996 b) (Fig. 6). Sus patas eran anilladas y mucho más largas que las de las especies actuales. Tenían una armadura de placas frecuentemente espinosas, para protegerse de los tempranos depredadores del mar cámbrico. Estaban destinados a desarrollar características novedosas, como una placenta similar a la de los mamíferos y un genoma rico en adenina y timina (ver por ejemplo Hebert et al., 1991; Mora, 1992), así como la goma de naturaleza proteica ya mencionada (Monge-Nájera, 1995 a; Mora et al., 1996 a, b). Los onicóforos comedores de esponjas popularizados por *Scientific American* y exhibiciones en museos de Estados Unidos y Canadá parecen existir solo en la imaginación (ver el curioso caso del fraude relacionado con las siguientes referencias: Sundara Rajulu & Gouri, 1988 a, b, 1990; Jayaraman, 1989).

Si los primeros onicóforos tenían una cola o pigidio, pronto se redujo (Anderson, 1973; Boudreaux, 1979; Robison, 1985) y la presencia de las características papilas táctiles que originaron el adjetivo de "aterciopelados" es al menos previo a la evolución de *Onychodictyon* (Robson, 1964; Hou, Ramsköld & Bergström, 1991), género en el cual las patas estaban acortadas y podían mover al animal, como máximo, a unos 37-69 cm/min (Monge-Nájera y Hou, 1999: en preparación). La boca de los onicóforos cámbricos probablemente era radial y parte de ella se cambiaba con cada muda, junto con los escudos, que paulatinamente se redujeron (*Xenusion*) hasta desaparecer junto con las espinas (*Aysheaia*) (las especies actuales mudan cada dos semanas: Monge-Nájera et al., 1993).

El género posterior pero también extinto *Helenodora*, tenía ya la apariencia de un onicóforo moderno, pero se desconoce si era marino o terrestre. El único modelo disponible para explicar la tendencia al desarme es que los onicóforos se adaptaron a vivir en pequeños túneles dentro del fondo marino, por lo que placas y espinas pasaron de ser una necesidad a ser una inconveniencia (Monge-Nájera, 1995 b). Más aún, pareciera que las especies que mantuvieron tales defensas se extinguieron, mientras que los suaves y flexibles onicóforos sin armadura lograron dar el salto a la vida en tierra firme (Manton, 1958; Boudreaux, 1979). Este modelo no solo es apoyado por la evidencia fósil, sino también por el desarrollo de fertilización interna, tan propio de la vida en la zona intramareal y por una serie impresionante de adaptaciones fisiológicas (Manton & Ramsay, 1937; Campiglia & Maddrell, 1986; Campiglia & Lavallard, 1978; Barrington, 1979; Ruhberg & Nutting, 1980) y recuerda en muchos detalles el caso de los moluscos terrestres que han perdido su concha para convertirse en babosas, lo que simultáneamente ha implicado impresionantes diferencias en cuanto al aparato enzimático, con graves consecuencias para la agricultura (Monge-Nájera, 1997) (Fig. 7).

HOU & BERGSTRÖM (1995)



MONGE-NAJERA (1995)

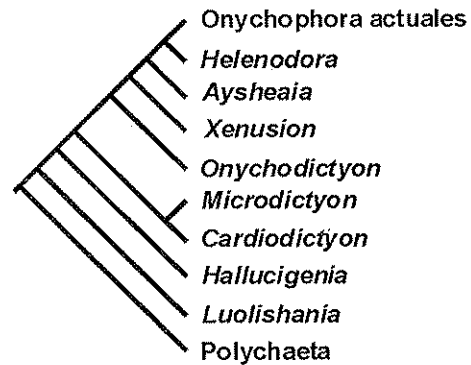


Fig. 5.- Dos posibles filogenias de los onicóforos, que enfatizan las especies fósiles. Aunque los dos autores tienen opiniones diferentes, ello no evitó que se unieran para producir este artículo (original de los autores).

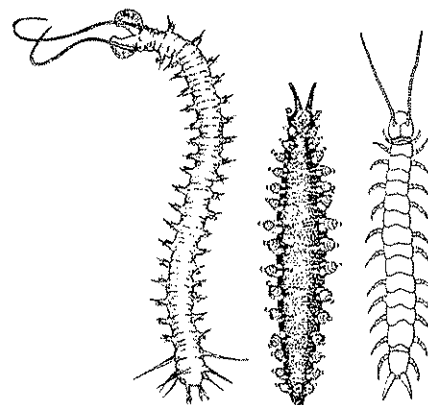


Fig. 6.- Creemos que un onicóforo (al centro) representa la etapa intermedia entre el poliqueto marino (izquierda) y el miriápodo terrestre (derecha) que dio origen a los insectos. Aunque los onicóforos no son insectos, siempre han encontrado un espacio en las obras de los entomólogos, quienes de alguna manera reconocen el parentesco (figura basada en ilustraciones publicadas por Barnes, Ruhberg y Ross).

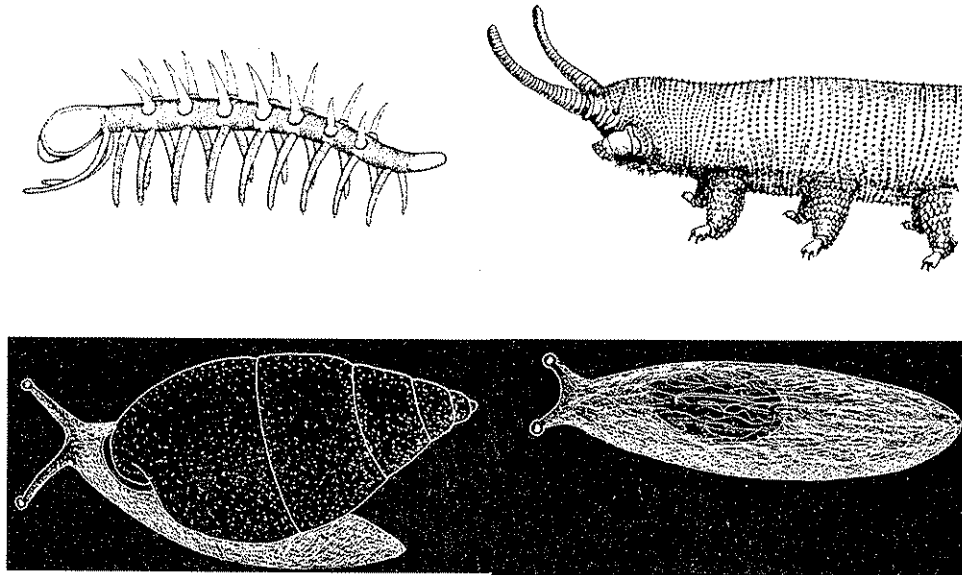


Fig. 7.- Hace 500 millones de años, los onicóforos eran marinos y estaban armados con placas y espinas (arriba a la izquierda). La pérdida del armamento, asociada con el cambio a la vida en túneles (excepto por las excursiones de caza y otras salidas infrecuentes), permitió la colonización del medio terrestre (arriba a la derecha). Una secuencia parecida se dio en la evolución desde el caracol (abajo a la izquierda), protegido por su concha, hacia la babosa (abajo a la derecha), que se oculta en túneles pero tiene la ventaja de vivir donde la falta de calcio es una barrera para los caracoles (figura basada en ilustraciones publicadas por Barnes y Ross, y en fonografías del primer autor).

En tierra, el intercambio gaseoso se realiza mediante unas tráqueas sin válvula, por lo que estos animales solo se activan cuando la humedad atmosférica no favorece la desecación que les causa la muerte en pocos minutos (Manton & Ramsay, 1937; Holliday, 1942; Morrison, 1946b; Lavallard, Campiglia, Parisi Alvares & Valle, 1975; van der Lande, 1978; Endrödy-Young & Peck, 1983; Morera-Brenes & Monge-Nájera, 1990; Mesibov & Ruhberg, 1991) (Fig. 8). Al 66 % de humedad relativa, la desecación media es del 2 % del peso corporal por minuto (Monge-Nájera & Morera, 1994).

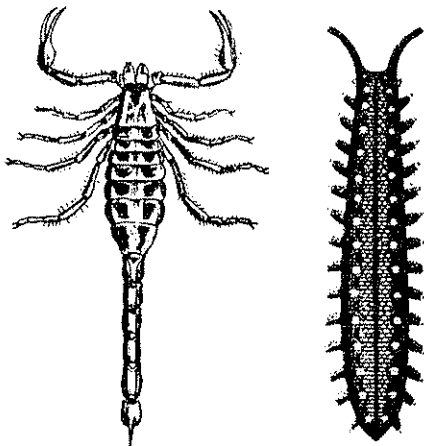


Fig. 8.- Escorpiones y onicóforos tienen mucho en común, además de ser depredadores invertebrados antiguos de origen acuático. Sin embargo, a diferencia de los escorpiones, los onicóforos no desarrollaron válvulas en sus tráqueas respiratorias. Ello les cerró las puertas de la vida en el desierto y de la producción de mayor biodiversidad que sí lograron los escorpiones (figura basada en ilustraciones publicadas por Bouvier y Ross).

Precisamente la estructura de las tráqueas definió todo el futuro del grupo y se ha usado para explicar desde su escasa biodiversidad (Monge-Nájera y Lourenço, 1995; Monge-Nájera et al., 1996) hasta su modo de reproducción (Monge-Nájera, 1991, 1995 b). Los organismos de microclimas estables suelen tener poca variabilidad genética y alta tolerancia al entrecruzamiento (Hamilton, 1967; Ramírez, 1987; Brusca & Brusca, 1990), lo cual parece ser el caso también de los onicóforos, especialmente de las especies latinoamericanas (Lavallard, Campiglia, Parisi Alvares & Valle, 1975; Endrödy-Young & Peck, 1983, Morera & Monge-Nájera, 1990). El descubrimiento de un alto contenido de ADN y poca variación alozimica en su genoma apoya tal interpretación (Hebert, Billington, Finston, Boileau, Beaton & Barrette, 1991; Mora, 1992). *Epiperipatus imthurni* (Sclater) ha eliminado del todo a los machos y se reproduce por partenogénesis (Read, 1985).

Las hembras son 47-63 % más pesadas que los machos de la misma especie y cuando la lluvia es escasa tardan más en alcanzar la edad reproductiva, son más fecundas y presentan "diapausa" reproductiva cuando la precipitación no alcanza los 200 cm por año (Monge-Nájera, 1994) (Fig. 9).

La distribución geográfica mundial de los onicóforos refleja su gran antigüedad y ha sido detalladamente estudiada en lo que concierne a los patrones resultantes de la tectónica de placas y los derivados de factores climáticos (Monge-Nájera, 1996 b). La distribución ecológica actual del conjunto de las especies del mundo solo se asocia estadísticamente con la vegetación que cubrió los continentes durante el periodo Pleistoceno (Monge-Nájera, 1994).

Deseamos acabar este artículo con un llamado a los investigadores latinoamericanos: las generalizaciones de este artículo, y de los libros de texto, son engañosas: más del 90 % de las especies de onicóforos jamás han sido estudiadas en vida. Aquí hay un campo en el que cualquier investigador latinoamericano, con los pobres recursos disponibles en la región, se puede labrar un renombre mundial estudiando lo que algunos investigadores de países ricos desean pero no tienen: un fósil viviente disponible a pocos kilómetros de su oficina (Fig. 10).

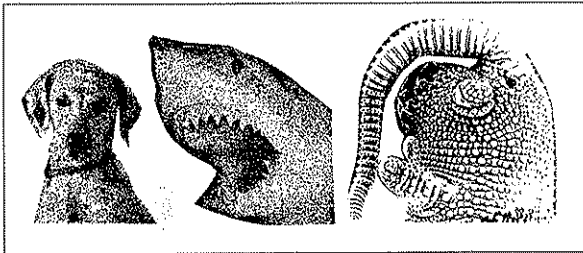


Fig. 10.- La placenta, un tejido de intercambio entre madre e hijo, es un logro que solamente comparten, hasta donde sabemos, los mamíferos, algunos tiburones y los onicóforos neotropicales (ilustración basada en una publicación de Ruhberg).

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos la invitación y el apoyo del Sr. Antonio Melic, así como la ayuda de muchos colegas y estudiantes de la Universidad de Costa Rica, el Real Museo de Historia Natural de Estocolmo y el Instituto de Geología y Paleontología de Nanying. Adriana Herrera Morice nos ayudó con la preparación final de texto y figuras. Alejandro Solórzano autorizó la reproducción de una fotografía suya

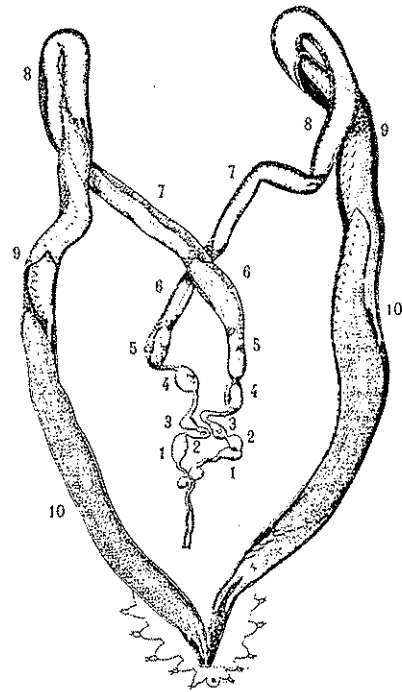


Fig. 9.- Los onicóforos latinoamericanos representan un buen ejemplo de sexualidad en familia. Aunque nunca se ha visto un apareamiento, la evidencia anatómica sugiere que apenas nacen, muchas hembras son fecundadas por sus hermanos, y que guardan el semen para usarlo toda la vida, ya que sus vaginas quedan bloqueadas por una auténtica cadena de producción en serie de descendientes. Aquí, un útero de *Epiperipatus isthmicola* Bouvier abierto para mostrar 20 embriones (marcados del 1 al 10 según su estado de desarrollo en cada ramal) (reproducido de Bouvier 1905).

BIBLIOGRAFÍA

- ANDERSON, D.T., 1973. *Embryology and Phylogeny in Annelids and Arthropods*. Oxford, Pergamon Press.
- BALLARD, J.W.O., OLSEN, G.J., FAITH, D.P., ODGERS, W.A., ROWELL, D.M. & ATKINSON, P.W., 1992. Evidence from 12S Ribosomal RNA Sequences That Onychophorans Are Modified Arthropods. *Science*, **258**: 1345-1348.
- BARRINGTON, E.J.W., 1979. *Invertebrate Structure and Function*, 2nd edition. Nueva York, Wiley.
- BOUDREAUX, H.B., 1979. *Arthropod Phylogeny, with Special Reference to Insects*. Nueva York, Wiley.
- BOUVIER, E.L., 1905. Monographie des Onychophores. *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie*, **9**: 1-383.
- BOUVIER, E.L., 1907. Monographie des Onychophores. II. Peripatopsidae E.L. Bouvier. *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie*, **9**: 61-318.
- BRISCOE, D.A., & TAIT, N.N., 1995. Allozyme evidence for extensive and ancient radiations in *Australian Onychophora*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **114**: 91-102.
- BRUSCA, R.C. & BRUSCA, G.J., 1990. *Invertebrates*. Massachusetts, Sinauer.
- CAMPIGLIA, S. S. & LAVALLARD, R., 1978. Pression hydrostatique de l'hémolymphe chez *Peripatus acacioi* Marcus et Marcus (Onychophore). *Boletim de Fisiologia Animal, Universidade de Sao Paulo*, **2**: 9-22.
- CAMPIGLIA, S. S. & MADDRELL, S.H.P., 1986. Ion absorption by the distal tubules of onychophoran nephridia. *Journal of experimental Biology*, **121**: 43-54.
- ELIOTT, S., TAIT, N. N., & BRISCOE, D. A., 1993. A pheromonal function for the crural glands of the onychophoran *Cephalofovea tomahmontis* (Onychophora: Peripatopsidae). *Journal of Zoology (London)*, **231**: 1-9.
- ENDRODY-YOUNGA, S. & PECK, S.B., 1983. Onychophora from mesic grassveld in South Africa (Onychophora: Peripatopsidae). *Annals of the Transvaal Museum*, **33**: 347-352.
- GHISELIN, M.T., 1985. A movable feaster. *Natural History*, **94**: 54-61.
- HEBERT, P.D.N., BILLINGTON, N., FINSTON, T.L., BOILEAU, M.G., BEATON, M.J. & BARRETTE, R.J., 1991. Genetic variation in the onychophoran *Plicatoperipatus jamaicensis*. *Heredity*, **67**: 221-229.
- HOLLIDAY, R.A., 1942. Some observations on Natal Onychophora. *Annals of the Natal Museum*, **10**: 237-244.
- HOU, X. & J. BERGSTRÖM, 1995. Cambrian lobopodans - ancestors of extant onychophorans? *Zoological Journal of the Linnean Society*, **114**: 3-19.
- HOU, X.G., RAMSKOLD, L. & BERGSTRÖM, J. 1991. Composition and preservation of the Chengjiang fauna - a Lower Cambrian soft-bodied biota. *Zoologica Scripta*, **20**: 395-411.
- JAYARAMAN, K.S., 1989. Indian zoologist suspected. *Nature*, **342**: 333.
- LAVALLARD, R., CAMPIGLIA, S., PARISI ALVARES, E. & VALLE, C.M.C., 1975. Contribution à la Biologie de *Peripatus acacioi* Marcus et Marcus (Onychophore). III. Etude descriptive de l'habitat. *Vie et Milieu, serie C*, **25**: 87-118.

- LIÑÁN, E., GÁMEZ-VINTANED, J. A. & GOZALO, R., 1996. Hallazgo de una biota tipo Burgess Shale en el Cámbrico Inferior tardío de Murero (Zaragoza). PALACIOS, Y. & GOZALO, R. Edts. *Comunicaciones de las XII Jornadas de Paleontología. Universidad de Extremadura*, Cáceres, España.
- MANTON, S.M. & RAMSAY, J.A. 1937. Studies on the Onychophora. III. The control of water loss in Peripatopsis. *Journal of experimental Biology*, **14**: 470-472.
- MANTON, S.M., 1958. Habits of life and evolution of body design in Arthropoda. *Journal of the Linnean Society (Zoology)*, **44**: 58-72.
- 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.
- MONGE-NÁJERA, J. & MORERA, B., 1994. Morphological and physiological characteristics of two species of *Epiperipatus* from Costa Rica (Onychophora: Peripatidae). *Revista de Biología Tropical*, **42** (1/2): 181-188.
- 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. & LOURENÇO, W., 1995. Biogeographic implications of evolutionary trends in onychophorans and scorpions. *Biogeographica*, **71**(4): 179-185.
- 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., BARRIENTOS, Z. & AGUILAR, F., 1996. Experimental Behaviour of a Tropical Invertebrate: *Epiperipatus biolleyi* (Onychophora: Peripatidae). *Mémoires du Musée national d'Histoire naturelle* (Paris), **169**: 439-434.
- MONGE-NÁJERA, J., 1991. An evolutionary interpretation of fertilization patterns in the Onychophora. *Onychophora Newsletter*, **3**: 2-4.
- MONGE-NÁJERA, J., 1994. Ecological Biogeography in the Phylum Onychophora. *Biogeographica*, **70** (3): 111-123.
- MONGE-NÁJERA, J., 1994. Reproductive trends, habitat type and body characteristics in velvet worms (Onychophora). *Revista de Biología Tropical*, **42** (3): 611-622.
- MONGE-NÁJERA, J., 1995. *ABC de la evolución*. Editorial de la Universidad Estatal a Distancia, San José, Costa Rica. 150 pp.
- MONGE-NÁJERA, J., 1995. Phylogeny, biogeography and reproductive trends in the Onychophora. *Zoological Journal of the Linnean Society* (London), **114**: 21-60.
- MONGE-NÁJERA, J., 1996. *Ecología: Una introducción práctica*. Editorial de la Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica. 245 pp.
- MONGE-NÁJERA, J., 1996. Jurassic-Pliocene biogeography: testing a model with velvet worm (Onychophora) vicariance. *Revista de Biología Tropical*, **44**(1): 159-175.
- MORAL, M.A., 1992. *Análisis de la organización genómica del onicóforo Epiperipatus biolleyi (Onychophora)*. M.Sc. thesis, University of Costa Rica. s.p.
- MORA, M., HERRERA, A., & LEÓN, P., 1996 a. Electrophoretic analysis of adhesive secretions in onychophorans of the genus *Epiperipatus* (Onychophora: Peripatidae). *Revista de Biología Tropical*, **4**: 147-152.
- MORA, M., HERRERA, A. & LEÓN, P., 1996 b. The genome of *Epiperipatus biolleyi* (Peripatidae), a Costa Rican onychophoran. *Revista de Biología Tropical*, **4**: 153-157.
- MORERA, B. & MONGE-NÁJERA, J., 1990. *Epiperipatus hilkae*, n. sp. from Costa Rica (Onychophora: Peripatidae). *Revista de Biología Tropical*, **38**(2B): 449-455.
- MORERA-BRENES, B. & MONGE-NÁJERA, J., 1990. *Epiperipatus hilkae*, n. sp. from Costa Rica (Onychophora: Peripatidae). *Revista de Biología Tropical*, **38**: 449-455.
- MORRISON, P.R., 1946b. Physiological observations on water loss and oxygen consumption in Peripatus. *Biological Bulletin*, **91**: 181-188.
- PICADO, C., 1911. Sur un habitat nouveau des Peripatus. *Bulletin du Musée National d'Histoire Naturelle*, Paris, **17**: 415-416.
- READ, M., 1985. Stalking the Collared Peripatus. *Natural History*, **9**: 56.
- ROBISON, R.A., 1985. Affinities of *Aysheaia* (Onychophora) with description of a new Cambrian species. *Journal of Paleontology*, **59**: 226-235.
- ROBSON, E.A., 1964. The cuticle of *Peripatopsis moseleyi*. *Quarterly Journal of Microscopical Science*, **105**: 281-299.
- RUHBERG, H. & NUTTING, W.B., 1980. Onychophora: feeding, structure, function, behaviour and maintenance (Pararthropoda). *Verh. naturwiss. Ver. Hamburg*, **24**: 79-87.
- RUHBERG, H., 1985a. Die Peripatopsidae (Onychophora). Systematik, Ökologie, Chorologie und phylogenetische Aspekte. *Zoologica*, **137**: 1-184.
- SAWYER, R.T., 1984. Arthropodization in the Hirudinea: evidence for a phylogenetic link with insects and other Uniramia? *Zoological Journal of the Linnean Society*, **80**: 303-322.
- SUNDARA RAJULU, G. & GOURI, N., 1988a. Discovery of Pro-Onychophoran marine worms: Description of the Holotype. *Indian Zoologist*, **12**: 61-64.
- SUNDARA RAJULU, G. & GOURI, N., 1988b. Remarkable resemblance of the anal segment of the Lobopod worms from the Bay of Bengal to that of Peripatus. *Indian Zoologist*, **14**: 183-185.
- SUNDARA RAJULU, G. & GOURI, N., 1990. Some observations on the structure of the Oral end of the Lobopod worms. *Indian Zoologist*, **14**: 179-182.
- VACHON, M., 1953. Quelques réflexions sur la répartition actuelle et passée des Onychophores ou Pérípates. *Comptes Rendus et Sommaires de Scéances, Société de Biogéographie de Paris*, **262**: 139-142.
- VACHON, M., 1954. Répartition actuelle et ancienne des Onychophores ou Pérípates. *Revue Général de Sciences, Pures et Appliquées*, Paris, **61**: 300-308.
- VAN DER LANDE, V.M., 1978. The occurrence, culture and reproduction of *Peripatoides gilesii* Spencer (Onychophora) on the Swan coastal plain. *The Western Australian Naturalist*, **14**: 29-36.