

**UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO USFQ**

**Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales**

**Revisión preliminar de los caracteres diagnósticos del género  
*Oroperipatus* (Onychophora: Peripatidae) y descripción de una  
nueva especie del Ecuador**

**Jorge Luis Montalvo Salazar**

**Biología**

Trabajo de fin de carrera presentado como requisito  
para la obtención del título de  
Biólogo

Quito, 19 de diciembre de 2021

**UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO USFQ**

**Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales**

**HOJA DE CALIFICACIÓN  
DE TRABAJO DE FIN DE CARRERA**

**Revisión preliminar de los caracteres diagnósticos del género  
*Oroperipatus* (Onychophora: Peripatidae) y descripción de una  
nueva especie del Ecuador**

**Jorge Luis Montalvo Salazar**

**Nombre del profesor, Título académico**

**Diego F. Cisneros-Heredia, Ph.D**

Quito, 19 de diciembre de 2021

## © DERECHOS DE AUTOR

Por medio del presente documento certifico que he leído todas las Políticas y Manuales de la Universidad San Francisco de Quito USFQ, incluyendo la Política de Propiedad Intelectual USFQ, y estoy de acuerdo con su contenido, por lo que los derechos de propiedad intelectual del presente trabajo quedan sujetos a lo dispuesto en esas Políticas.

Asimismo, autorizo a la USFQ para que realice la digitalización y publicación de este trabajo en el repositorio virtual, de conformidad a lo dispuesto en la Ley Orgánica de Educación Superior del Ecuador.

Nombres y apellidos: Jorge Luis Montalvo Salazar

Código: 00202578

Cédula de identidad: 2100797469

Lugar y fecha: Quito, 19 de diciembre de 2021

## **ACLARACIÓN PARA PUBLICACIÓN**

**Nota:** El presente trabajo, en su totalidad o cualquiera de sus partes, no debe ser considerado como una publicación, incluso a pesar de estar disponible sin restricciones a través de un repositorio institucional. Esta declaración se alinea con las prácticas y recomendaciones presentadas por el Committee on Publication Ethics COPE descritas por Barbour et al. (2017) Discussion document on best practice for issues around theses publishing, disponible en <http://bit.ly/COPETHeses>.

## **UNPUBLISHED DOCUMENT**

**Note:** The following capstone project is available through Universidad San Francisco de Quito USFQ institutional repository. Nonetheless, this project – in whole or in part – should not be considered a publication. This statement follows the recommendations presented by the Committee on Publication Ethics COPE described by Barbour et al. (2017) Discussion document on best practice for issues around theses publishing available on <http://bit.ly/COPETHeses>.

**DECLARACIÓN TAXONÓMICA:** El presente trabajo, a pesar de estar disponible públicamente y sin restricciones, no pretende realizar ningún acto nomenclatural, según lo establecido por el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica.

## RESUMEN

Los onicóforos son un grupo de invertebrados terrestres carismáticos que han sido marginados de la investigación científica, en especial, los peripatos andinos que habitan en el Neotrópico. La taxonomía de este grupo es confusa lo que ha desmotivado su estudio, siendo la última especie de peripato andino descrita hace más de medio siglo. En este estudio se planteó revisar y estandarizar los caracteres diagnósticos del género *Oroperipatus*, determinar caracteres válidos que en conjunto permitan distinguir especies y con estos caracteres describir una nueva especie. Para ello, se estructuró una matriz que agrupe todos los caracteres diagnósticos externos de Peripatidae que puedan ser determinados por microscopía de luz y fueron examinados en múltiples especímenes de onicóforos depositados en la colección científica de ZUSF. Aquellos caracteres que mostraron ser confusos o arbitrarios fueron redefinidos. Luego, se evaluó la variación intraespecífica de estos caracteres en ocho individuos de dos distintas especies. Finalmente, se describió una nueva especie de la Amazonía norte del Ecuador utilizando caracteres que hayan demostrado ser conservados. Se examinaron un total de 66 caracteres de los cuales 23 demostraron ser relevantes taxonómicamente. Se rescataron caracteres antes no considerados diagnóstico y se propone un nuevo carácter. *Oroperipatus* sp. nov., que será nombrada en honor a la Estación de Biodiversidad Tiputini, se distingue de la especie morfológicamente más cercana —*O. lankesteri*— por la pigmentación soluble en alcohol, tercera almohadilla estar dividida en dos fragmentos desiguales, cuatro papilas de pie, órgano frontal de 4 a 5 papilas, cuatro papilas supra oculares y una a tres papilas accesorias intercaladas entre papilas primarias. Esta investigación provee una referencia preliminar para futuros estudios que impliquen explorar la riqueza de especies y establecer relaciones filogenéticas de los peripatos andinos.

**Palabras clave:** *Oroperipatus*, peripatos andinos, Peripatidae, Ecuador, Tiputini

## ABSTRACT

The velvet worms are a group of charismatic terrestrial invertebrates that have been marginalized from scientific research, especially the Andean peripatids that inhabit the Neotropics. The taxonomy of this group is confusing, which has discouraged its study, being the last Andean peripatid species described more than half a century ago. In this study, it was proposed to review and standardize the diagnostic characters of the genus *Oroperipatus*, to determine valid characters that together allow to distinguish species and with these characters to describe a new species. For this, a matrix was structured that groups all the external diagnostic characters of Peripatidae that can be determined by light microscopy and were examined in multiple specimens of onychophorans deposited in the scientific collection of ZUSF. Those characters that proved to be confusing or arbitrary were redefined. Then, the intraspecific variation of these characters was evaluated in eight individuals of two different species. Finally, a new species from the northern Amazon of Ecuador was described using characters that have been demonstrated to be conserved. A total of 66 characters were examined of which 23 were shown to be taxonomically relevant. Characters previously not considered diagnostic were rescued and a new character is proposed. *Oroperipatus* sp. nov., which will be named in honor of the Tiputini Biodiversity Station, is distinguished from the morphologically closest species —*O. lankesteri*— by ethanol soluble pigmentation, third pad to be divided into two unequal fragments, four-foot papillae, frontal organ of 4 to 5 papillae, four supra-ocular papillae, and one to three accessory papillae inserted between primary papillae. This research provides a preliminary reference for future studies that involve exploring the richness of species and establishing phylogenetic relationships of the Andean peripatids.

**Key words:** *Oroperipatus*, Andean peripatids, Peripatidae, Ecuador, Tiputini

**TABLA DE CONTENIDO**

Introducción.....	9
Metodología.....	12
Revisión y estandarización de los caracteres diagnósticos.....	12
Evaluación de la variación de los caracteres diagnósticos .....	15
Descripción de la especie .....	15
Material examinado y área de estudio .....	15
Análisis taxonómico .....	16
Resultados.....	16
Revisión de los caracteres diagnósticos .....	16
Descripción preliminar de una nueva especie .....	29
Discusión .....	37
Conclusiones.....	44
Referencias bibliográficas .....	46
Anexo A: Especímenes examinados en la revisión de caracteres .....	55

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Peripatos andinos en su hábitat natural .....	31
<b>Figura 2.</b> Campo sensorial de la antena en <i>Oroperipatus</i> sp.nov. y <i>Oroperipatus</i> sp. cf. <i>quitensis</i> .....	31
<b>Figura 3.</b> Papilas supra oculares, arco intraocular y órgano frontal en <i>Oroperipatus</i> sp.nov. y <i>Oroperipatus</i> sp. cf. <i>quitensis</i> .....	32
<b>Figura 4.</b> Mandíbula externa e interna en <i>Oroperipatus</i> sp.nov. y <i>Oroperipatus</i> sp. cf. <i>quitensis</i> .....	33
<b>Figura 5.</b> Pliegues dorsales en <i>Oroperipatus</i> sp.nov. y <i>Oroperipatus</i> sp. cf. <i>quitensis</i> .....	34
<b>Figura 6.</b> Pie, almohadillas y región posterior en <i>Oroperipatus</i> sp.nov. y <i>Oroperipatus</i> sp. cf. <i>quitensis</i> .....	35
<b>Figura 7.</b> Apertura del gonoporo en <i>Oroperipatus</i> sp.nov. y <i>Oroperipatus</i> sp. cf. <i>quitensis</i> .	36



## INTRODUCCIÓN

El filo Onychophora—cuya traducción del griego es “portadores de garras”— constituye un clado muy poco diverso con alrededor de 200 especies, en contraste de su taxón hermano — los artrópodos— con más de 1.2 millones de especies descritas (Oliveira et al., 2012; Stork, 2018). Estas criaturas también son conocidas como “gusanos aterciopelados” o “gusanos terciopelo” por su tegumento repleto de papilas que asemeja a esa textura. Los onicóforos se caracterizan por poseer una cutícula muy poca esclerotizada, múltiples extremidades locomotoras y un par de papilas o glándulas orales anteriores que expulsan una sustancia pegajosa utilizada para inmovilizar a sus presas (Mayer et al., 2015). Dentro de Onychophora se reconocen dos familias que por su distribución exhiben el legado del supercontinente Gondwana: Peripatopsidae residiendo en la zona templada austral —Chile, Sudáfrica, Nueva Guinea, Australia, Tasmania y Nueva Zelanda— y Peripatidae en la región pantropical —América tropical continental e insular, Gabón y el sudeste asiático (Monge-Najera, 1995).

Históricamente, ubicar los onicóforos en el árbol de la vida ha sido un complejo problema para los zoólogos. Inicialmente, fueron catalogados como moluscos (Guilding, 1826) y después como anélidos (Audouin & Milne-Edwards, 1833). En 1853, Adolf Eduard Grube (1853) propuso por primera vez que Onychophora sea designado a su propio filo. Sin embargo, en la década de 1970 Sidney Manton (1973) postula la controvertida hipótesis polifilética de Arthropoda, en la cual junta a Onychophora con Hexapoda y Myriapoda en el subfilo Unirramia. Para finales del siglo XX la hipótesis Unirramia es refutada (Wägele, 1993) y Onychophora es ampliamente asumido como un taxón independiente, en especial, con la introducción del término Panarthropoda (Nielsen, 2012) —superfilo que agrupa a Tardigrada, Onychophora y Arthropoda (Ortega-Hernández, 2016).

La primera clasificación de Onychophora fue dada por Adam Sedgwick (1888) la cual agrupaba todos los miembros conocidos en un mismo género —*Peripatus* Guilding, 1826— y reconocía tres grupos: los peripatos neotropicales, africanos y australianos. Pocock (1894) siguiendo el planteamiento de Sedgwick planteó un sistema de tres géneros: *Peripatus*, *Peripatoides* Pocock, 1894 y *Peripatopsis* Pocock, 1894. A raíz del descubrimiento de especies no neotropicales —África ecuatorial y Sumatra— que mostraban características

morfológicas más semejantes a *Peripatus* que a los otros géneros, Evans (1901) propuso la creación de dos nuevos géneros —*Mesoperipatus* Evans, 1901 y *Eoperipatus* Evans, 1901— agrupados con *Peripatus* en la subfamilia Peripatinae dentro de, para ese entonces la única familia, Peripatidae Evans, 1901.

El zoólogo francés Eugène Louis Bouvier, considerado el padre de la onicoforología moderna (Monge-Najera, 2020), en su extenso manuscrito (Bouvier, 1905)—*Monographie des Onychophores*— sentó el esquema de clasificación de dos familias con el establecimiento de una nueva familia: Peripatopsidae Bouvier, 1905. Diferenció las familias por una serie de caracteres morfológicos externos e internos, que van desde la pigmentación, ubicación del gonoporo, número de pliegues dorsales, ubicación del tubérculo urinario de las patas IV y V, presencia de diastema en las mandíbulas, entre otros. Aunque la utilidad taxonómica de ciertos caracteres diagnósticos han sido refutados, múltiples estudios genéticos y de biogeografía han reforzado este sistema bipartito (Giribet et al., 2018; Monge-Najera, 1995; Vachon, 1954).

Bouvier (1905) dividió a *Peripatus* en tres grandes grupos basado en la distribución y anatomía: Peripatos andinos, Peripatos caribeños y Peripatos africanos —no reconoció el género *Mesoperipatus* que actualmente se mantiene. Posteriormente, de los peripatos caribeños se reconocieron múltiples géneros —e.g. *Epiperipatus* Clarck, 1913, *Macroperipatus* Clarck, 1913, *Plicatoperipatus* Clarck, 1913, *Heteroperipatus* Zilch, 1954, *Speleoperipatus* Peck, 1975, *Principapillatus* Oliveira, Franke, Hering, Schaffer, Rowell, Monge-Najera, Morera-Brenes & Mayer, 2012, *Cerradopatus* Oliveira, Lacorte, Weck-Heiman, Cordeiro, Wieloch & Mayer, 2015 y *Mongeperipatus* Barquero-González, Sánchez-Vargas & Morera-Brenes, 2020. Sin embargo, estudios moleculares recientes cuestionan la monofilia de los géneros *Peripatus*, *Epiperipatus*, y *Macroperipatus* (Barquero-González et al., 2020; Costa & Giribet, 2021; Giribet et al., 2018).

En cambio, los peripatos andinos pasaron al subgénero *Oroperipatus* Cockerell, 1908, grupo después elevado a género por Clark (1913). Al momento, el género *Oroperipatus* comprende un total de 19 especies y se distribuyen por Bolivia, Perú, Brasil, Ecuador, Colombia y México. Además, este género abarca un amplio rango altitudinal, desde la costa del Pacífico atravesando la Cordillera de los Andes y extendiéndose hasta la Amazonía

occidental (Clark & Zetek, 1946; Fuhrmann, 1915; Sampaio-Costa et al., 2009). Bouvier (1905) distinguía los peripatos andinos del resto de peripatidos por presentar cuatro o más papilas de pie y el tubérculo urinario de la pata IV y V estar insertado en la tercera almohadilla.

En Ecuador continental se han registrado seis especies de onicóforos. En 1871, Ludwig Karl Schmarda (1871) publica la descripción del primer peripato ecuatoriano atribuido con el nombre de *Oroperipatus quitensis* Schmarda, 1871. La ubicación donde el espécimen fue colectado es bastante general, pues solo dice “*Acquatorial-Hochland*” — traducido: “tierras altas del Ecuador”. En 1897, Lorenzo Camerano (1897b) reporta el hallazgo de varios individuos de peripatos en Cuenca y Sígsig, y que, sin comparar al espécimen tipo, son identificados como *O. quitensis*. Bouvier (1905) lo ratifica y designa una nueva especie con el nombre científico de *O. cameranoi* Bouvier, 1905. Asimismo, Camerano (1898) describe a la especie *Oroperipatus corradoi* Camerano, 1898 con especímenes hallados cerca de Quito.

Las restantes especies fueron descritas por Bouvier. La primera mención de *Oroperipatus lankesteri* Bouvier, 1899a fue en 1899 alegando únicamente el número de papilas del pie y la posición del tubérculo urinario de especímenes hallados en la frontera de Imbabura y Pichincha. *Oroperipatus ecuadoriensis* Bouvier, 1902 es descrita a partir de un individuo hembra colectado al noroeste del Ecuador. Finalmente, Bouvier describe a *Oroperipatus belli* Bouvier, 1904 cuyo holotipo es a una hembra conseguido en Durán a orillas del río Guayas, de la provincia homónima.

Por último, se ha registrado la presencia de onicóforos en las Islas Galápagos (Correoso, 2011). En el listado de la Fundación Charles Darwin se menciona la especie *Peripatus capensis* Grube, 1866 —ahora *Peripatopsis capensis*—, y una especie de *Oroperipatus* no identificada como introducida (Herrera, 2013).

En las dos últimas décadas ha resucitado un interés por la sistemática de los peripatos caribeños, donde se ha incrementado significativamente el número de especies, en particular de Brasil, y varias especies han sido redescritas (e.g. Barquero-González et al., 2020; Chagas-Júnior & Sampaio Costa, 2014; Costa et al., 2018; Costa & Giribet, 2021; Morera-Brenes &

Monge-Nájera, 2010; Oliveira et al., 2012; Oliveira & Wieloch, 2005; Oliveira et al., 2011). Por lo contrario, los peripatos andinos han sido relegados, salvo por puntuales excepciones de especies mexicanas (Contreras-Félix et al., 2018; Toledo-Matus et al., 2018). Por tal motivo, es urgente la necesidad de retomar el estudio taxonómico y filogenético de los onicóforos andinos y del Ecuador, con el apoyo de metodologías modernas, que permitan dilucidar el esquema confuso actual.

Ciertos museos zoológicos ecuatorianos han acumulado decenas de especímenes de onicóforos en diversas localidades, lo que demuestra la inmensa diversidad inexplorada de este grupo. En consiguiente, los objetivos que se plantea en esta investigación son: 1) revisar y estandarizar los caracteres diagnósticos de *Oroperipatus*, 2) analizar las variaciones de estos caracteres en especímenes depositados en el Museo de Zoología de la Universidad San Francisco de Quito ZSFQ y, 3) la descripción de una nueva especie de la Amazonía norte del Ecuador. Este estudio pretende contribuir en la tarea de catalogar la biodiversidad de invertebrados en una región megadiversa como lo es los Andes y asentar nuevas bases en la taxonomía de los peripatos andinos.

## METODOLOGÍA

### **Revisión y estandarización de los caracteres diagnósticos**

Con el objeto de identificar los potenciales caracteres diagnósticos del género *Oroperipatus* se planteó la construcción de una matriz de los caracteres externos utilizados en la diagnosis de Peripatidae y procurando mantener la terminología estandarizada propuesta por Oliviera et al. (2010; 2012). La anatomía externa de los peripatos neotropicales comprende múltiples caracteres que incluye la pigmentación, el número de extremidades locomotoras, el integumento completo del animal —referente a los pliegues, escamas, las papilas de distintos tipos y las almohadillas—, las mandíbulas, y órganos claramente definidos como el tubérculo urinario, el órgano frontal, entre otros.

El estudio de Read (1988) introdujo por primera vez la microscopía electrónica en la taxonomía de Peripatidae. Este nuevo enfoque facilita la revisión en detalle de ciertos caracteres del tegumento dorsal que históricamente han sido difícil de interpretar. Actualmente, la microscopía electrónica es una herramienta fundamental para estudios de

taxonomía de Peripatidae y se ha ampliado su uso en otros caracteres —e.g. glándulas anales, papilas del pie, quimiorreceptores y sensilios antenales— (Oliveira et al., 2010; Oliveira, et al., 2012). Sin embargo, en la presente revisión se excluyeron todos aquellos caracteres que necesiten ser examinados por medio de microscopía electrónica, esto incluye caracteres que autores clásicos —sin la utilización de microscopía electrónica— incluyeron en sus descripciones pero que al presente son revisados empelando esta metodología, en especial, la morfología de las papilas.

Caracteres de anatomía interna también han sido ocupados para la taxonomía de los onicóforos —con mayor profundidad en la familia Peripatopsidae—, aunque con menor frecuencia, como la morfología de los genitales y conductos de las papilas orales, además de la morfología de embriones tal como las proyecciones de las patas de los embriones tardíos (Bouvier, 1905; Ruhberg, 1984). No obstante, para esta investigación no fueron tomados en cuenta debido que para algunos morfotipos o localidades se posee un solo espécimen.

Los estudios de Oliviera et al. (2010; 2012) sirvieron como referencia para establecer los términos morfológicos de la que la matriz se cimenta. Y después, en la búsqueda bibliográfica de los rasgos o variaciones de los caracteres ya definidos. Afortunadamente, los autores mencionaron los sinónimos para cada término facilitando la búsqueda, en especial, de la bibliografía de autores clásicos donde se presenta una extensa sinonimia.

La matriz obtenida se apoya a partir de la matriz propuesta por Costa et al. (2020) enfocada para la familia Peripatidae y la cual presenta un total de 32 caracteres morfológicos. Se complementó con caracteres utilizados para distinguir entre ambas familias que Costa et al. (2020) no incluyó (Reid, 1996). Asimismo, se añadieron las autoapomorfias de los géneros de Peripatidae (Barquero-González et al., 2020; Peck, 1975).

A la matriz se sumaron todos los caracteres diagnósticos que han sido mencionados en las descripciones de las especies del género *Oroperiptus* que corresponden a 17 especies en total —*O. koepckei* Zilch, 1954a fue excluido debido a que no se logró rastrear su descripción y *O. peruanus* Grube, 1876 que su descripción solo consta de la coloración y número de par de datar. En varias especies —*Oroperipatus balzani* Camerano, 1897a, *O. belli*, *O. cameranoi*, *O. corradoi*, *O. ecuadoriensis*, *O. intermedius* Bouvier, 1901, *O.*

*lankesteri*, *O. soratanus* Bouvier, 1901, *O. tuberculatus* Bouvier, 1899b, *O. goudoti* Bouvier, 1899b— sus descripciones originales no proveen de una diagnosis clara, por tanto, se ocuparon las diagnosis incluidas en las descripciones dadas por Bouvier (1905). Y en específico para *Oroperipatus eisenii* Wheeler, 1898 se ocupó tanto la descripción de Bouvier (1905) y su reciente redescrición (Contreras-Félix et al., 2018). Para las restantes especies — *Oroperipatus bimbergi* Fuhrmann, 1913 *O. multipodes* Fuhrmann, 1913, *O. bluntschlii* Fuhrmann, 1915, *O. peruvianus* Brues, 1917, *O. weyrauchi* du Bois-Reymond, 1952 y *O. omeyrus* du Bois-Reymond, 1952—se utilizaron sus respectivas descripciones originales.

Adicionalmente, se recopilaron caracteres diagnósticos de varios artículos publicados posterior a la revisión de Peck (1975)—por facilidad de acceso— de descripción o redescrición de especies de Peripatidae (e.g. Barquero-González et al., 2020; Brito et al., 2010; Chagas-Júnior & Costa, 2014; Costa et al., 2018, 2020; Costa & Giribet, 2016; Lacorte et al., 2011; Morera-Brenes & León, 1986; Morera-Brenes & Monge-Nájera, 1990, 2010; Oliveira et al., 2010; Oliveira et al., 2013, 2015; Oliveira et al., 2012; Oliveira & Wieloch, 2005; Oliveira et al., 2011). Estos estudios aportaron con caracteres que no habían sido explorados por los autores clásicos puesto que las descripciones de las especies de peripatos andinos en su mayoría fueron publicadas hace más de un siglo. Finalmente, se estableció un orden en la matriz que agilice la revisión de los caracteres.

Una vez recopilados los caracteres, estos fueron examinados individualmente en múltiples especímenes de onicóforos (**Anexo A**) —todos identificados pertenecer al género *Oroperipatus*— depositados en el Museo de Zoología de la Universidad San Francisco de Quito ZSFQ con un estereomicroscopio Olympus SZX16. Se excluyeron aquellos caracteres que no fueron posibles de determinar bajo 115X, que corresponde al enfoque total máximo del microscopio de luz utilizado en el estudio. Durante esta revisión se percataron de caracteres poco explorados y potencialmente diagnósticos a los que fueron incluidos en la matriz.

Se propusieron definiciones tentativas en aquellos caracteres que fueron confusos o arbitrarios al momento de ser evaluados en los especímenes. En general, esta estandarización propuesta busca asemejarse al criterio original manejado por los autores, no obstante, las definiciones de los caracteres fueron ampliadas o rectificadas de tal manera que sean los más

objetivo e inteligible posible. De esta manera se espera facilitar la revisión de estos caracteres en futuros estudios.

### **Evaluación de la variación de los caracteres diagnósticos**

Se revisaron un total de ocho especímenes —tres correspondientes a *Oroperipatus* sp. cf. *quitensis* y cinco a *Oroperipatus* sp. nov.— depositados en el Museo de Zoología de la Universidad San Francisco de Quito ZSFQ y conservados en alcohol al 75%. Se incluyen individuos de ambos sexos, adultos y un juvenil para evaluar la variación intraespecífica e interespecífica de cada carácter diagnósticos codificado en la matriz. En algunos especímenes debido a su condición no fue posible una revisión completa de los caracteres y para la mayoría se desconoce de su coloración *in-vivo*.

Asimismo, es importante considerar la variación intersexual puesto que el dimorfismo sexual está presente en los onicóforos. Las hembras son de mayor tamaño y poseen mayor número de pares de patas, y los machos exclusivamente presentan los tubérculos crurales y las glándulas anales (Bouvier, 1905; Oliveira, et al., 2012). Además, la forma del gonoporo varía según el sexo (Oliveira et al., 2015).

Las microfotografías presentadas en este manuscrito fueron obtenidas por medio del mismo estereomicroscopio Olympus SZX16 con cámara a color digital Olympus DP73. Se utilizó el software CombineZP 1.0 para el apilamiento de fotografías y posteriormente las imágenes resultantes fueron editadas con Photoshop CC 2020. Se modificó únicamente el brillo y contraste de las imágenes para resaltar las estructuras de interés puesto que el tegumento de los especímenes de *Oroperipatus* sp. cf. *quitensis* es bastante oscuro mientras que el tegumento de *Oroperipatus* sp. nov. descolorido.

### **Descripción de la especie**

#### **Material examinado y área de estudio**

Se examinaron cinco individuos correspondientes a dos machos adultos, dos hembras adultas y una hembra juvenil. Los especímenes fueron colectados por Cisneros, D. y Velázquez, F. en la Estación de Biodiversidad Tiputini (TBS - 00°37'05" S, 76°10'19" W, 190 – 270 m.s.n.m.) entre los años 2010 y 2019, y depositados en el Museo de Zoología de la Universidad San Francisco de Quito ZSFQ. Estos especímenes fueron sacrificados en alcohol

70% y solo se fotografió a un ejemplar previo a su preservación. Los especímenes fueron examinados en un estereomicroscopio Olympus SZX16 y se tomaron medidas del cuerpo completo usando una regla común.

TBS es una estación de investigación establecida por la Universidad San Francisco de Quito en colaboración con *Boston University* en 1995 a ribera del río Tiputini en la provincia de Orellana, Ecuador. TBS se encuentra adyacente al Parque Nacional Yasuní y forma parte de la Reserva de Biosfera Yasuní. La estación consta de 650 hectáreas primordialmente de bosque de tierra firme —Bosque siempreverde de tierras bajas— más parches de bosque de varzea —Bosque siempreverde de tierras bajas inundado por aguas blancas— e igapó —Bosque siempreverde de tierras bajas inundado por aguas negras.

### **Análisis taxonómico**

La nueva especie fue comparada con todas las especies de *Oroperipatus* hasta el momento descritas salvo por *O. koepckei* que no se logró rastrear su descripción. Para facilitar este proceso se utilizó la matriz la cual fue completada en base a las descripciones de las especies. Similar a lo realizado en la revisión de los caracteres diagnósticos, para las especies —*O. balzani*, *O. belli*, *O. cameranoi*, *O. corradoi*, *O. ecuadoriensis*, *O. intermedius*, *O. lankesteri*, *O. soratanus*, *O. tuberculatus* y *O. goudoti*— cuyas descripciones originales son breves y no aportan con muchos rasgos se priorizó las descripciones ampliadas de Bouvier (1905). Para *O. eisenii* se ocupó tanto la descripción de Bouvier (1905) y su redescipción (Contreras-Félix et al., 2018). Para las demás especies —*O. peruanus*, *O. bimbergi*, *O. multipodes*, *O. bluntschlii*, *O. peruvianus*, *O. weyrauchi* y *O. omeyrus* — se utilizaron sus respectivas descripciones originales. Cabe mencionar que ciertos caracteres fueron determinados en base a los dibujos adjuntos en las descripciones.

## **RESULTADOS**

### **Revisión de los caracteres diagnósticos**

A la matriz se incorporaron un total de 66 caracteres:

Carácter 0. Gigantismo: (0) ausente, (1) presente. Si bien el tamaño no es utilizado como un carácter diagnóstico en onicóforos por su bajo valor taxonómico, adultos de las



especies del género *Mongeperipatus* muestran un evidente gigantismo: *in-vivo* superan los 15 centímetros incluyendo las antenas, y preservados sobre los 7cm (Barquero-González et al., 2020; Morera-Brenes & Monge-Nájera, 2010). Si bien, para la mayoría de las especies de *Oroperipatus* solo se conoce el tamaño de especímenes preservados, ninguno supera tales dimensiones.

Carácter 1. Pigmentación *in-vivo*: (0) ausente, (1) presente. Se han descubierto especies de onicóforos adaptadas a la vida hipogea que carecen completamente de pigmentación. En Peripatidae se conoce de un género monotípico troglodita con esta característica (Peck, 1975).

Carácter 2. Solubilidad de la pigmentación: (0) alto, (1) bajo (Costa & Giribet, 2021). Históricamente se ha reconocido que en Peripatopsidae la solubilidad de la pigmentación en alcohol es baja conservando su coloración original hasta 10 años. Mientras que en Peripatidae los pigmentos, en especial, rojo y marrón se diluyen al momento de la preservación (Reid, 1996). No obstante, varias especies de *Oroperipatus* conservan perfectamente su coloración.

Carácter 3. Patrones del dorso: (0) ausente (

**Figura 1B/D)**, (1) presente (Costa & Giribet, 2021). Los onicóforos exhiben un gran espectro de coloración y en ocasiones acompañado de patrones en el dorso. En

Peripatopsidae se ha reportado más ampliamente la diversidad de tales patrones (Reid, 1996). Sin embargo, observaciones de especies no descritas de Neopatida dan la sospecha que este carácter no se ha explorado a fondo. De las especies descritas de peripatos andinas mayormente se reporta ausencia de algún patrón aparente. Este carácter es más evidente *in-vivo*.

Carácter 4. Forma de los patrones del dorso: (0) diamantes o rombos (

**Figura 1A/C)**, (1) dos líneas longitudinales (modificado de Costa & Giribet, 2021). Estos patrones se presentan a lo largo del dorso del cuerpo bordeando la línea dorsomedial, sin embargo, en algunas especies estos patrones desaparecen con el contacto del alcohol. Los diamantes —estado (0) — son un patrón frecuente en especies del género *Epiperipatus*, aunque también se reporta para algunas especies de *Oroperipatus*, en especial, aquellas que habitan al oriente de la Cordillera de los Andes. Bouvier (1905) comenta que *Oroperipatus lankesteri* presenta un característico patrón en el dorso formado por dos longitudinales paralelas al surco dorsomedial —estado (1).

Carácter 5. Tonos de los patrones: (0) brillante, (1) oscuro (Costa & Giribet, 2021). Los patrones muestran distintas tonalidades que pueden ser clasificadas en más claro u oscuro que el tegumento predominante.

Carácter 6. Banda cefálica: (0) ausente, (1) blanca (

**Figura 1A-D**), (2) amarilla (modificado de Costa & Giribet, 2021). La banda cefálica aparece ocasionalmente en ambas familias y dentro de Peripatidae en varios géneros. Esta banda usualmente es blanca, aunque en algunas especies de peripatos caribeños es amarilla al igual que en *O. peruvianus*. La forma predominante es una banda de bordes paralelos, aunque observaciones revelan que no es la única. Además, la especie *O. cameranoi* sugiere que hay variaciones intraespecíficas en este carácter.

Carácter 7. Órganos hialinos: (0) conspicuo, (1) inconspicuo. Este órgano es seriado y se exhibe a ambos lados del surco dorsomedial. En ciertas especies de *Oroperipatus* son difíciles de identificar debido al recubrimiento de la pigmentación (Bouvier, 1905).

Carácter 8. Órganos ventrales: (0) conspicuo, (1) inconspicuo. Los órganos ventrales son estructuras repetitivas ubicadas en el vientre entre cada par de patas y se muestran como aberturas ligeramente profundas (Oliveira et al., 2010). Asimismo, estos órganos son ocasionalmente complicados de observar.

Carácter 9. Número de anillos de la antena. Las antenas se componen de número variable de anillos. Se hallan anillos incompletos —carecen de papilas y cerdas sensoriales—

intercaladas, sin embargo, no son relevantes en este carácter (Bouvier, 1905). En *Oroperipatus* varía entre 30 a 56 anillos.

Carácter 10. Número de anillos de la punta de la antena, según Bouvier (1905). El segmento más distal de la antena se conoce como punta de la antena. Bajo el concepto de Bouvier (1905) la punta de la antena se diferencia del cuerpo de la antena por anillos no intercalados y claramente compactados entre sí mismo, sin incluir al botón terminal. En cambio, Oliveira et al. (2012) redefine el carácter de tal manera que la punta de la antena inicia con el primer anillo que presente quimiorreceptores.

Carácter 11. Espacio entre papilas del campo sensorial de la antena: (0) ausente (**Figura 2B**), (1) presente (**Figura 2A**). El campo sensorial de la antena se localiza en la región proximal ventral de la antena (Oliveira et al., 2012). Este órgano exclusivo de Peripatidae está compuesto por papilas fusiformes que, como en *Oroperipatus* sp. nov., pueden estar separadas transversalmente por un espacio equivalente al mitad o mayor del diámetro de una papila. En este estudio se reporta por primera vez variaciones de este carácter.

Carácter 12. Sensilios tipo I: (0) ausente, (1) presente. Las antenas presentan dos tipos de sensilios. Los sensilios tipo I se caracterizan por ser robustas y hallarse en el cuerpo de la antena y los primeros anillos de la punta antenal. Los sensilios tipo I están exclusivamente presentes en Peripatidae (Oliveira et al., 2012).

Carácter 13. Ojos: (0) ausente, (1) presente. Peck (1975) describió una especie de onicóforo troglodita carente de ojos —*Speleoperipatus spelaeus*. Hasta el momento es la única especie de Peripatidae con tal condición.

Carácter 14. Órgano frontal: (0) ausente, (1) presente (**Figura 3D**). El órgano frontal se forma de papilas fusionadas y se localiza posterior al anillo de la antena más proximal (Bouvier, 1905). De los peripatos andinos, solo se conoce que *O. soratanus* carece de este órgano.

Carácter 15. Tamaño del órgano frontal. El tamaño del órgano frontal es determinado con respecto al número de papilas primarias. Bouvier (1905) no especifica las papilas referentes por lo que se propone emplear las papilas anteriores al órgano frontal.

Carácter 16. Papilas supra oculares: (0) ausente, (1) presente (**Figura 3A-C**). Las papilas supra oculares son papilas primarias pegadas al margen interno del ojo, algunas pueden ser reducidas. Bouvier (1905) no considera las papilas supra oculares como un carácter diagnóstico, no obstante, en las descripciones de los peripatos andinos no menciona variaciones intraespecíficas. Y el presente estudio demuestra que es un carácter conservado.

Carácter 17. Número de papilas supra oculares. En los onicóforos andinos el número de papilas supra oculares varía interspecíficamente. Bouvier (1905) reporta dos conjugaciones —dos y tres papilas supra oculares— y se agregan dos estados nuevos: cuatro (**Figura 3A/B**) y cinco papilas supra oculares (**Figura 3C**).

Carácter 18. Arco intraocular: (0) completo (**Figura 3C**), (1) interrumpido (**Figura 3A/B**). El arco intraocular inicia posterior al órgano frontal (Bouvier, 1905). En algunas especies el arco es interrumpido a nivel del ojo, es decir, sin presentar papilas dermales y, en cambio, se exhibe una extensión delgada quitinosa. Este carácter es descrito por Bouvier (1905), no obstante, no se ha explorado ampliamente. Se propone como un carácter diagnóstico.

Carácter 19. Patrón papíífero en la cabeza: (0) ausente, (1) presente. Se define este carácter como cualquier clase de arreglo evidente formado por papilas primarias en la región dorsal de la cabeza, entre los arcos proximales de las antenas. Este carácter ha sido solo reportado en dos especies de peripatidos neotropicales: *Principapillatus hitoyensis* (Oliveira, 2012) y *Mongeperipatus keköldi* (Barquero-González et al., 2020).

Carácter 20. Labio impar: (0) ausente, (1) presente. El labio impar se ubica en la zona anterior de la boca y está solo presente en especies neotropicales de Peripatidae (Oliveira et al., 2011).

Carácter 21. Número de dientes accesorios de la mandíbula exterior (modificado de Costa et al., 2020) (**Figura 4**). Los onicóforos presentan un par de mandíbulas externas e internas. La mandíbula externa está formada por un diente principal, cual es notoriamente el más grande, y número variable de dientes accesorios que subyacen al diente principal (Bouvier, 1905).

Carácter 22. Número de dientes accesorios de la mandíbula interior (**Figura 4**)(modificado de Costa & Giribet, 2021). Asimismo, la mandíbula interior posee número variable de dientes accesorios (Bouvier, 1905).

Carácter 23. Forma de los dientes accesorios: (0) afilado, (1) romo. Normalmente, los dientes accesorios exhiben una forma similar al diente principal, es decir, la cara anterior es convexa, la cara posterior cóncava y termina en una punta —estado (0). Sin embargo, *Mongeperipatus salarzoni* se caracteriza por poseer dientes accesorios romos —estado (1) — en ambas mandíbulas (Morera-Brenes & Monge-Nájera, 2010). En *Oroperipatus* todos presentan dientes accesorios afilados.

Carácter 24. Diastema: (0) ausente, (1) presente (**Figura 4**)(Costa & Giribet, 2021). En Peripatidae la mandíbula interior posee un diastema subyacente a los dientes accesorios que divide la mandíbula en otra sección con dientes diminutos denominados dentículos. En cambio en Peripatopsidae se carece de esta estructura (Reid, 1996).

Carácter 25. Desarrollo del diastema: (0) poco profunda (**Figura 4**), (1) muy profunda. El desarrollo o profundidad del diastema se determina en referencia al diente accesorio adyacente al diente principal, es decir, si la profundidad del diastema es mayor o igual/menor al diámetro del diente accesorio más anterior (Bouvier, 1905).

Carácter 26. Número de dentículos (**Figura 4**). Los dentículos son pequeñas proyecciones de dientes que se ubican posterior al diastema de la mandíbula interior. El número de dentículos es bastante variable intraespecíficamente (Bouvier, 1905) y se presume que guarda relación con la edad del individuo.

Carácter 27. Dentículos di-lobados: (0) ausente, (1) presente. En la redescrición de *O. eisenii* se reporta la presencia de un dentículo di-lobado siendo la única especie con tal característica (Contreras-Félix et al., 2018). No obstante, tanto Wheeler (1898) y Bouvier (1905) no registraron tal rasgo.

Carácter 28. Alternancia de los pliegues dorsales: (0) ausente (**Figura 5B**), (1) presente (**Figura 5A**). Se ha documentado dos configuraciones de los pliegues: 1) pliegues del mismo tamaño y 2) alternancia entre pliegues anchos y estrechos. No obstante, Bouvier (1905) comenta que este carácter cambia ontogénicamente, es decir, los juveniles carecen de alternancia de los pliegues —estado (0)— cuando los adultos la presentan.

Carácter 29. Surcos transversales evidentes en los pliegues dorsales: (0) ausente (B), (1) presente (A). *O. belli* se distingue de los demás peripatos andinos por la presencia de surcos transversales profundos en los pliegues dorsales que separan las papilas (Bouvier, 1905).

Carácter 30. Surco dorsomedial: (0) continuo, (1) discontinuo (Costa & Giribet, 2021). El surco dorsomedial es una estructura que divide longitudinalmente el dorso del onicóforo. En Peripatidae frecuentemente es continuo, mientras que en Peripatopsidae suele ser interrumpido por papilas (Reid, 1996).

Carácter 31. Número de pliegues dorsales por segmento (modificado de Costa & Giribet, 2021; Oliveira et al., 2011 ver Figura 3). En Peripatidae —incluyendo *Oroperipatus*— mayoritariamente se presentan 12 pliegues por segmento, salvo excepción del género *Heteroperipatus* que posee 24 pliegues (Costa & Giribet, 2021).

Carácter 32. Pliegues incompletos: (0) ausente, (1) dos pliegues incompletos, (2) más de dos pliegues incompletos (modificado de Costa & Giribet, 2021). En varias especies se presentan pliegues dorsales cortos que no atraviesan hacia la región ventral y se conocen como pliegues incompletos. Bouvier (1905) también se refería a ellos como bifurcaciones. En *Oroperipatus* si están presentes los pliegues incompletos el estado más común es el estado (1). Sin embargo, Bouvier (1905) distingue a *O. soratanus* por presentar irregularmente —no

en todos los segmentos— más de dos pliegues incompletos —estado (2). En *O. corradoi* aparentemente puede como no presentarse pliegues incompletos (Bouvier, 1905).

Carácter 33. Locación de pliegues incompletos: (0) sobre las patas, (1) cualquier sección del segmento. Cuando presente, los pliegues incompletos en la mayoría de las especies de *Oroperipatus* se localizan únicamente sobre las bases de patas —estado (0). Salvo excepción de *O. soratanus* cuyos pliegues incompletos también suelen presentarse, sin un patrón deducible, en medio del segmento (Bouvier, 1905).

Carácter 34. Distribución dorsal de las papilas primarias: (0) sobre todos los pliegues (**Figura 5**), (1) sobre pliegues alternos (Costa & Giribet, 2021). Normalmente en Peripatidae las papilas primarias se ubican en todos los pliegues —estado (0)—, pero en varias especies andinas las papilas primarias se presentan en pliegues alternados —estado (1).

Carácter 35. Papilas primarias uní- seriadas: (0) ausente, (1) presente. Bouvier (1905) describe este carácter a papilas primarias que están alineadas longitudinalmente en varias filas. Es bastante frecuente en *Oroperipatus*.

Carácter 36. Número de variaciones de tamaño de las papilas primarias: (0) uniformes, (1) dos variaciones (**Figura 5**), (2) tres variaciones. Frecuentemente, las papilas primarias presentan variaciones de tamaño en un mismo individuo —Bouvier (1905) denominaba a las papilas primarias de menor tamaño como papilas secundarias. En *Oroperipatus* se reporta especies con papilas uniformes, es decir, todas presente el mismo tamaño —estado (0)—, con dos y tres variaciones. Bouvier (1905) expone que en los juveniles de *O. corradoi* las papilas primarias son de diversos tamaños —sin especificar— mientras que los adultos las papilas primarias son uniformes —estado (0).

Carácter 37. Más de una variación de papilas en el mismo pliegue: (0) ausente (**Figura 5B**), (1) presente (**Figura 5A**). Este carácter fue descrito por primera vez por Oliveira, et al. (2012) en la descripción de *Principapillatus hitoyensis* donde menciona que las papilas primarias de dos variaciones se alternan por cada pliegue. En *Oroperipatus* se desconoce la variación de este carácter.



Carácter 38. Alternancia de papilas primarias de distinto tamaño: (0) ausente (**Figura 5B**), (1) presente (**Figura 5A**). En caso de presentar el estado (1) del carácter 37, las papilas primarias pueden exhibir una configuración caracterizada por la alternancia de las papilas primarias de distinto tamaño sobre los pliegues dorsales —estado (1), tal como en *P. hitoyensis* (Oliveira et al., 2012) o *Oroperipatus lankesteri* y *Oroperipatus* sp. nov.

Carácter 39. Número de papilas accesorias entre papilas primarias. Las papilas accesorias se diferencian de las papilas primarias por ser más pequeñas y carecer de una cerda sensorial (Oliveira et al., 2010). Este carácter es ampliamente ocupado en Peripatidae (Barquero-González et al., 2020; Bouvier, 1905; Costa et al., 2018). Cabe destacar que puede tomar varios estados en un mismo individuo y a partir de los especímenes examinados muestra ser un carácter bastante variable intraspecíficamente.

Carácter 40. Abundancia de las papilas accesorias: (0) raras, (1) numerosas. Bouvier (1905) destaca la abundancia de las papilas accesorias en sus descripciones. Se determina este carácter en referencia a las papilas primarias, es decir, si las papilas accesorias son menos o más numerosas que las papilas primarias. Las especies que presentan la condición del estado (0) suelen presentar las papilas accesorias a los flancos de los pliegues (Bouvier, 1905).

Carácter 41. Surco dorsomedial flanqueado por: (0) solo papilas accesorias, (1) papilas accesorias y papilas primarias, (2) solo papilas primarias. Este carácter no ha sido examinado ampliamente, no obstante, en *Oroperipatus* usualmente se presenta el estado (0), mientras que en algunas especies de “peripatos caribeños” exhiben el estado (1) y (2) (Read, 1988).

Carácter 42. Número de papilas accesorias flanqueando el pliegue dorsomedial: (0) dos o tres papilas accesorias, (1) una papila accesorias, (2) ninguna, (3) una a tres papilas accesorias, (4) una o dos papilas accesorias. El surco dorsomedial está flanqueado por un número variable de papilas accesorias. Se enumera hasta el punto de que se presente una papila primaria (Oliveira et al., 2011 ver Figura S2).

Carácter 43. Papilas accesorias con piezas apicales rudimentarias: (0) ausente, (1) presente. Ciertas papilas accesorias presentan piezas apicales rudimentarias que se proyectan lateralmente. Es un carácter poco explorado y previo a este estudio solo ha sido reportado en *Mongeperipatus keköldi* (Barquero-González et al., 2020). A partir de los especímenes revisados se registra la presencia de estas estructuras en *Oroperipatus*.

Carácter 44. Número de par de patas. El número de patas varía intraespecíficamente. Usualmente en las hembras presentan mayor número de par de patas que los machos salvo excepción de *O. ecuadoriensis* que es indistinto entre sexos (Bouvier, 1905).

Carácter 45. Número de anillos de las patas. Las patas están cubiertas por anillos transversales de papilas y está relacionado con el tamaño de la pata (Bouvier, 1905). Si bien no se ha utilizado como un carácter diagnóstico, he evidenciado poca variación intraespecífica.

Carácter 46. Número de almohadilla de las patas IV y V (**Figura 6B/D**)(Costa & Giribet, 2021). Este carácter, en conjunto con otros, se ocupa para diferenciar géneros en Peripatidae (Peck, 1975). En el género *Oroperipatus* el estado más común son de cinco almohadillas (**Figura 3**), aunque ciertas especies presentan cuatro o seis. Se incluyen a las almohadillas vestigiales.

Carácter 47. Decrecimiento del tamaño de almohadillas de las patas IV y V: (0) ausente, (1) presente. Bouvier (1905) reconoce que *O. corradoi* se distingue de las demás especies por presentar un arreglo característico de las almohadillas de las patas IV y V — estado (0) —, en el cual progresivamente el tamaño de las almohadillas decrece en el sentido distal a proximal.

Carácter 48. Forma de la segunda almohadilla de las patas IV y V: (0) igual tamaño que las demás almohadillas, (1) doble de ancho. Este carácter distingue a *O. bluntschlii* de los demás peripatos andinos, pues la segunda almohadilla de las patas IV y V tiene un ancho equivalente a dos almohadillas —estado (0) (Fuhrmann, 1915).

Carácter 49. Forma de la tercera almohadilla de las patas IV y V: (0) completa, (1) dividida en dos fragmentos similares, (2) dividida en dos fragmentos desiguales (**Figura 6B/D**), (3) no completamente dividida (modificado de Costa & Giribet, 2021). En las patas IV y V se sitúa el tubérculo urinario que dependiendo de su ubicación específica modifica la morfología de las almohadillas. Costa & Giribet (2021) erróneamente reportan que el género *O. corradoi* presentan el estado (1); Bouvier (1905) describe que la almohadilla en esta especie está dividida en dos fragmentos desiguales, es decir, el estado (2). A su vez es el estado más común en el género, aunque *O. cameranoi* presenta el estado (1), mientras que en *O. lankesteri*, *O. balzani* y *O. peruvianus* la tercera almohadilla no está completamente dividida —estado (3)—, variación que no fue incluida por Costa & Giribet (2021).

Carácter 50. Forma de la cuarta almohadilla de las patas IV y V: (0) completa, (1) reducida, (2) dividida en dos fragmentos o fisurada (modificado de Costa & Giribet, 2021). Mayoritariamente las especies de *Oroperipatus* exhiben la cuarta almohadilla completa —estado (0) y en unas pocas especies —usualmente aquellas especies que solo presentan cuatro almohadillas— la cuarta almohadilla es la mitad o menor al diámetro de una almohadilla completa —estado (3)—.

Carácter 51. Forma de la quinta almohadilla de las patas IV y V: (0) completa (**Figura 6D**), (1) reducida (**Figura 6B**), (2) vestigial, (3) fraccionada (modificado de Costa & Giribet, 2021). Se considera como almohadilla vestigial cuando se presenta remanentes de la presencia de una almohadilla. Una almohadilla fraccionada presenta múltiples fragmentos. En *Oroperipatus* se hallan los cuatro estados.

Carácter 52. Forma de la sexta almohadilla de las patas IV y V: (0) completa, (1) vestigial. Dos especies de *Oroperiptaus* poseen seis almohadillas, no obstante, entre ellas se diferencia por el estado: *O. tuberculatus* presenta una sexta almohadilla completa —estado (0)—, mientras que en *O. bluntschlii* la almohadilla es vestigial —estado (1).

Carácter 53. Posición del tubérculo urinario: (0) en la mitad de la tercera almohadilla, (1) posición retrolateral y completamente inmerso en la tercera almohadilla (**Figura 6D**), (2) posición retrolateral y margen proximal de la tercera almohadilla (**Figura 6B**), (3) posición retrolateral de la cuarta almohadilla (modificado de Costa & Giribet, 2021). El tubérculo

urinario se localiza exclusivamente en las patas IV y V. Su ubicación distingue a ambos grupos de Neopatida: en los peripatos andinos el tubérculo urinario se ubica en distintas locaciones pero siempre unido a la tercera almohadilla—estados (0), (1) y (2)— y peripatos caribeños—estado (4) (Bouvier, 1905).

Carácter 54. Número de cerdas de las crestas setiformes proximales. En la región ventral de se hallan cuatro crestas setiformes: dos proximales y dos distales. Cada cresta consta de un número de cerdas y usualmente es el mismo en su par respectivo. Bouvier (1905) considera que es variable incluso dentro del mismo individuo.

Carácter 55. Número de cerdas de las crestas setiformes distales.

Carácter 56. Número de papilas anteriores de pie (**Figura 6A**)(modificado de Costa & Giribet, 2021). El pie presenta papilas localizadas alrededor de la garra y según el número y distribución de estas permite distinguir entre géneros de Peripatidae (Peck, 1975). En *Oroperipatus* se hallan dos o tres papilas anteriores de pie, aunque el estado más común es de dos.

Carácter 57. Número de papilas posteriores de pie (**Figura 6A**)(Costa & Giribet, 2021). En los peripatos andinos el estado más común es de dos papilas posteriores de pie, no obstante, en *Oroperipatus lankesteri* y *O. ecuadoriensis* ocasionalmente se exhiben tres papilas.

Carácter 58. Número de papilas distales de pie (Costa & Giribet, 2021). Las papilas de pie distales no son comunes y aparecen en algunos individuos de *O. corradoi*, *O. eisenii*, *O. peruvianus* y *O. weyrauchi* (Bouvier, 1905; Brues, 1917; du Bois-Reymond, 1952).

Carácter 59. Glándulas anales en machos: (0) ausente, (1) presente (**Figura 6C**)(Costa & Giribet, 2021). Las glándulas anales son estructuras pareadas anteriores a la abertura anal y son exclusivas de los machos, aunque, en ciertas especies de Peripatidae no están presentes (Oliveira et al., 2012).

Carácter 60. Tubérculos crurales: (0) ausente, (1) presente (**Figura 6C**)(Costa & Giribet, 2021). Los tubérculos crurales son estructuras similares a las papilas localizadas en la zona ventral de las patas pregenitales y son órganos exclusivos en los machos (Oliveira et al., 2010).

Carácter 61. Número de par de patas que poseen tubérculos crurales: (0) uno, (1) dos, (2) tres (modificado de Costa & Giribet, 2021). Si bien en muchas especies se desconoce, aparentemente en *Oroperipatus* siempre se presenta dos pares de patas pregenitales con tubérculos crurales —estado (1)—. Los dos restantes estados han sido reportados en peripatos caribeños (Costa & Giribet, 2021; Oliveira et al., 2015).

Carácter 62. Distribución de los tubérculos crurales: (0) 1, (1) 2, (2) 2+1. Este carácter es modificado de la matriz de Costa & Giribet (2021) donde solo presentan los dos primeros estados. Durante la revisión de las especies de *Oroperipatus* se halló un tercer estado —correspondiente a *O. quitensis* así como a *Oroperipatus* sp. nov.— que no fue mencionado; donde el primer par de patas pregenitales presenta dos tubérculos crurales por pata y el subsiguiente par de patas exhibe solo un tubérculo por pata.

Carácter 63. Conexión de los tubérculos crurales: (0) separadas, (1) conectadas. El complejo crural consiste en dos tubérculos crurales conectados por un prominente pliegue dorsal cubierto por escamas, solo ha sido hallado en especies del género asiático *Eoperipatus* (Oliveira et al., 2012). En los demás peripatidos los tubérculos crurales se hallan separados.

Carácter 64. Posición de la almohadilla genital: (0) último par de patas, (1) penúltimo par de patas (**Figura 6C**). Este carácter distingue a ambas familias: en Peripatidae la almohadilla genital se ubica en penúltimo par de patas (1) —estado (1)—, en cambio, en Peripatopsidae en el último par de patas —estado 0 (Bouvier, 1905).

Carácter 65. Forma de la abertura del gonoporo: (0) Cruciforme tipo I (**Figura 7A**), (1) cruciforme tipo II, (2) transversal, (3) cruciforme tipo III (**Figura 7C**), (4) triangular invertido (**Figura 7B**), (5) estrella de cuatro puntos (**Figura 7D**). En Peripatidae la forma de la abertura del gonoporo varía intersexualmente (Oliveira et al., 2015) pero a su vez interspecíficamente. En *Oroperipatus* se desconoce para la mayoría de las especies puesto

que solo se ha reportado tres configuraciones correspondientes a dos especies: cruciforme tipo I —estado (0)— en macho de *O. quitensis*, surco transversal —estado (1)— en hembra de *O. eisenii* y cruciforme tipo II —estado (2)— en *O. eisenii* en desconocido sexo — Contreras-Félix et al. (2018) incluyen una fotografía de microscopía electrónica sin mencionar el sexo del individuo a que pertenece y considero que la morfología es distinta a la cruciforme tipo I por el surco transversal ser evidentemente más ancho al surco longitudinal. Aquí se presentan tres nuevos estados: cruciforme tipo III —estado (3)—, triangular invertido —estado (4)— y estrella de cuatro puntos —estado (5).

### Descripción preliminar de una nueva especie

#### *Oroperipatus* sp. nov.

**Holotipo:** Un macho preservado en alcohol 70% depositado en el Museo de Zoología de Universidad San Francisco de Quito (ZSFQ-i5151), Quito, Ecuador, 10 de julio 2018, D. Cisneros col. Paratipos (ZSFQ-i5143, ZSFQ-i5149, ZSFQ-i8004) un total de dos hembras, un macho adulto y una hembra juvenil.

**Localidad tipo:** ECUADOR, Orellana, Estación de Biodiversidad Tiputini, Reserva de Biosfera Yasuní, Bosque Húmedo Tropical, 221m.

**Diagnosis:** Papilas supra oculares cuatro, ocasionalmente la papila anterior es reducida (**Figura 3A/B**). Papilas del campo sensorial de las antenas separadas longitudinalmente por espacios equivalentes a la mitad o mayor del diámetro de una papila (**Figura 2A**). Hembras con 37 par de patas y machos de 34 a 36 par de patas.

**Medidas:** Solo se tienen medidas de los individuos preservados. Máximo tamaño correspondiente a un paratipo hembra de 4.8 cm incluyendo las antenas. El rango en los machos es de 3.3–4.8 cm. El juvenil es de 4.1 cm.

#### *Descripción*

**Cabeza.** Anillos de la antena 40 a 52. Seis anillos más el botón final conforman la punta antenal. Ventralmente, desde el anillo 17 hasta la base de la antena se hallan papilas fusiformes que forman el campo sensorial de la antena. Los ojos ligeramente arrugados se ubican lateralmente detrás de la base de las antenas. Boca formada por siete pares de lóbulos o labios internos, a veces difícil de distinguir el par más posterior, y labio impar presente. Uno o dos dientes accesorios en la mandíbula externa y dos o tres dientes accesorios en la

mandíbula interna con diastema muy desarrollada seguido siete a ocho dentículos (**Figura 4A**). Arco ocular e infra-ocular con papilas primarias grandes y arco frontal formado por papilas primarias pequeñas y papilas accesorias. Arco intraocular es interrumpido presentando una extensión quitinosa bajo el ojo (**Figura 3A/B**). Órgano frontal ubicado ventralmente detrás de la base de las antenas y de tamaño equivalente de cuatro a cinco papilas dermales (**Figura 3D**).

*Integumento dorsal.* Pliegues por segmento 12 alternados entre grandes y estrechos (**Figura 5A**), diez pliegues completos y dos pliegues incompletos o bifurcaciones encima de base de las patas. Ausencia de evidentes surcos transversales en los pliegues dorsales. Surco dorsomedial continuo y flanqueado por uno a tres papilas accesorias a ambos lados. Dos variaciones de tamaño de las papilas primarias que se alternan entre los pliegues (**Figura 5A**). Papilas primarias separadas por una a tres papilas accesorias, más frecuentemente por tres. Papilas accesorias abundantes.

*Integumento ventral.* Órganos ventrales visibles. Órganos pre-ventrales aparentemente ausentes.

*Patatas.* Anillos transversales 17 a 18. Cuatro primeras almohadillas espinosas del mismo tamaño y quinta reducida (**Figura 6B**). Tercera almohadilla dividida en dos segmentos desiguales (**Figura 6B**). Tubérculo urinario ubicado en el margen proximal de la tercera almohadilla (**Figura 6B**). Tres almohadillas espinosas en el último par de patas más una vestigial, cuatro almohadillas espinosas en el penúltimo par de patas y cuatro almohadillas espinosas en el primer par de patas. Último par de patas no rotado y utilizado para caminar. Vesículas coxales ausentes o presentes y usualmente vesículas profundamente invaginadas. Dos papilas de pie anteriores y dos papilas de pie posteriores (**Figura 6A**). Dos cerdas en todas las crestas setiformes.

*Región posterior.* En el macho la apertura del gonoporo es cruciforme tipo III (**Figura 7C**), en las hembras la apertura es de forma de estrellas de cuatro puntos (**Figura 7D**) y en el juvenil no está definido. Los tubérculos crurales están presentes en cuatro patas pregenitales del macho: en el primer par pregenital se presentan dos tubérculos crurales por pata, y en el siguiente par un solo tubérculo crural por pata. Glándulas anales presentes en el macho.

*Pigmentación.* La especie presenta coloración variable (

**Figura 1A-C):** amarillentos con patrones dorsales en forma de diamantes, marrones con diamantes anaranjados o completamente llanos de color naranja oscuro. Cabeza y antenas de un marrón más oscuro que la pigmentación dorsal, banda cefálica blanca siempre presente y patas anaranjadas o marrones.

Los especímenes preservados muestran alta despigmentación y los patrones dorsales se pierden.

*Comportamiento y hábitat.* Todos los individuos fueron hallados en bosque maduro de tierra firme, usualmente sobre hojas y máximo a 50 cm por encima del suelo. Son solitarios, no obstante, se encontró a una hembra juvenil a una distancia no mayor de 10 cm de una hembra adulta lo que podría sugerir de presencia de cuidado parental.

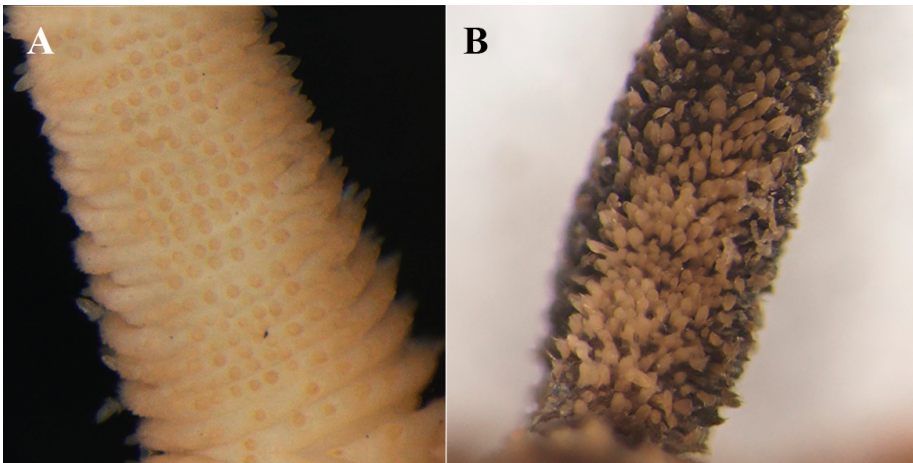
Etimología de la especie. La especie es nombrada por la localidad tipo: Tiputini, específicamente la Estación de Biodiversidad Tiputini de la Universidad San Francisco de Quito.





**Figura 1.** Peripatos andinos en su hábitat natural

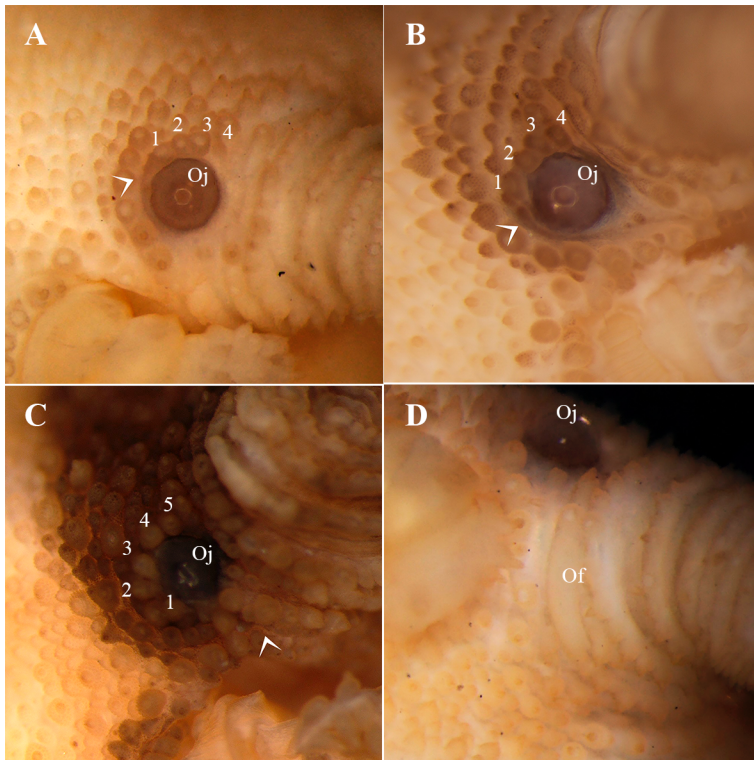
A-C) *Oroperipatus* sp. nov. en la Estación de Biodiversidad Tiputini, provincia de Orellana, Ecuador. D) *Oroperipatus* sp. cf. *quitensis* en Parque La Armenia, provincia de Pichincha, Ecuador. Fotografías: (A–B) Kelly Swing ©, usada con permiso del autor; (C) Diego F. Cisneros-Heredia ©, usada con permiso del autor; (D) David Torres (CC BY-NC), usada con permiso del autor.



**Figura 2.** Campo sensorial de la antena en *Oroperipatus* sp.nov. y *Oroperipatus* sp. cf. *quitensis*

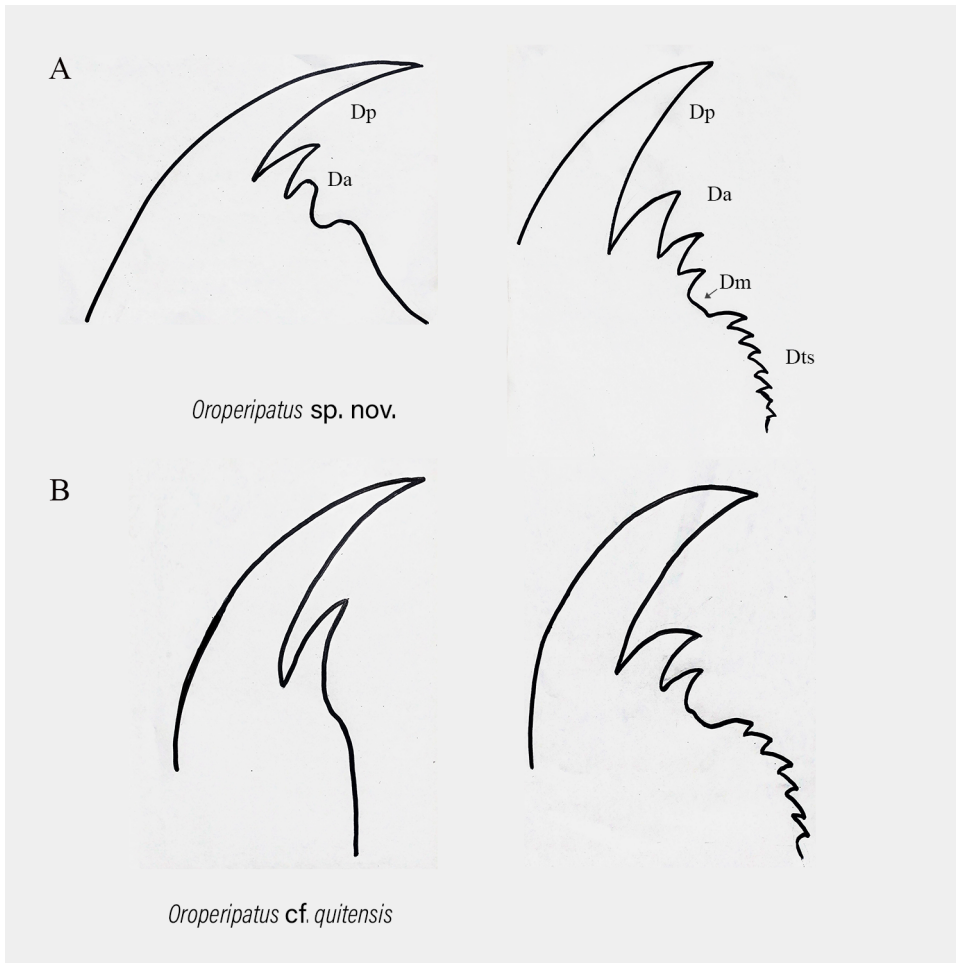
A) Campo sensorial de la antena de *Oroperipatus* sp. nov., nótese que las papilas que forman este órgano están separadas longitudinalmente entre ella por un espacio equivalente a la

mitad o más del diámetro de una papila. B) Campo sensorial de la antena de *Oroperipatus* sp. cf. *quitensis*, las papilas se encuentran pegadas entre ellas.



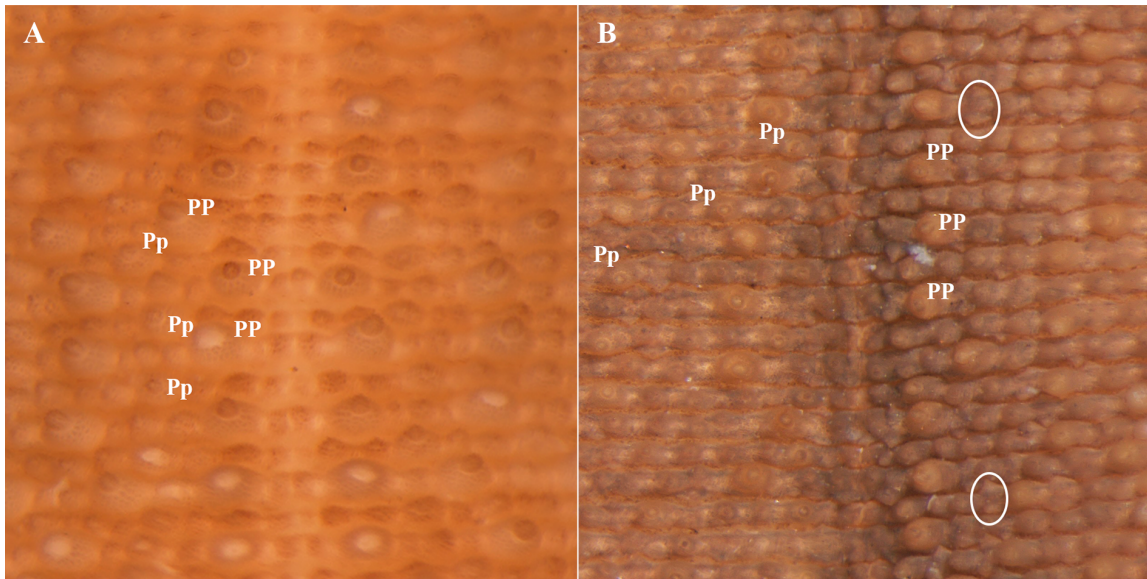
**Figura 3.** Papilas supra oculares, arco intraocular y órgano frontal en *Oroperipatus* sp.nov. y *Oroperipatus* sp. cf. *quitensis*

A) *Oroperipatus* sp. nov. nótese las cuatro papilas supra oculares y la papila anterior reducida, la flecha apunta la extensión quitinosa del arco intraocular. B) *Oroperipatus* sp. nov. nótese las cuatro papilas supra oculares, la flecha apunta la extensión quitinosa del arco intraocular. C) *Oroperipatus* sp. cf. *quitensis* nótese las cinco papilas supra oculares, la flecha indica la continuación del arco intraocular con la presencia de papilas dermales. D) *Oroperipatus* sp. nov órgano frontal. Oj: ojo, Of: órgano frontal.



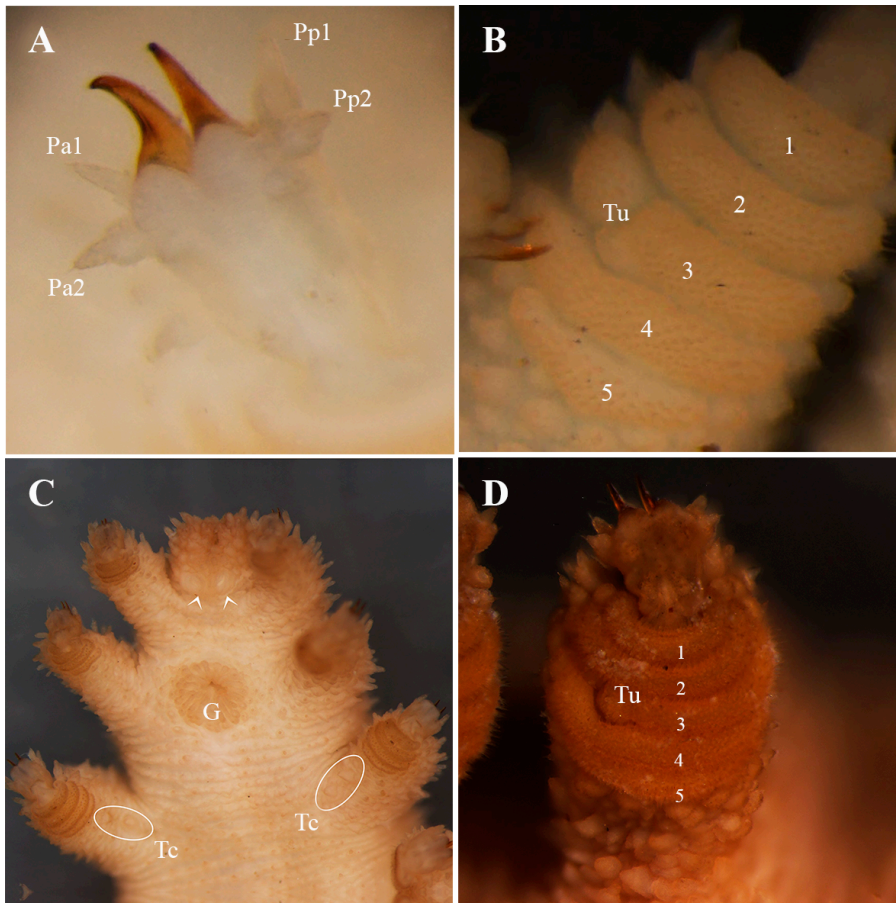
**Figura 4.** Mandíbula externa e interna en *Oroperipatus* sp. nov. y *Oroperipatus* sp. cf. *quitensis*

A) Mandíbula externa (izquierda) e interna (derecha) de *Oroperipatus* sp. nov., nótese la presencia de dos dientes accesorios en la mandíbula externa, y tres dientes accesorios, siete denticulos y diastema poco desarrollado en la mandíbula interna. B) Mandíbula externa (izquierda) e interna (derecha) de *Oroperipatus* sp. cf. *quitensis* nótese la presencia de un diente accesorios en la mandíbula externa, y dos dientes accesorios, seis denticulos y diastema poco desarrollado en la mandíbula interna. Dp: diente principal, Da: dientes accesorios, Dm: diastema, Dts: denticulos.



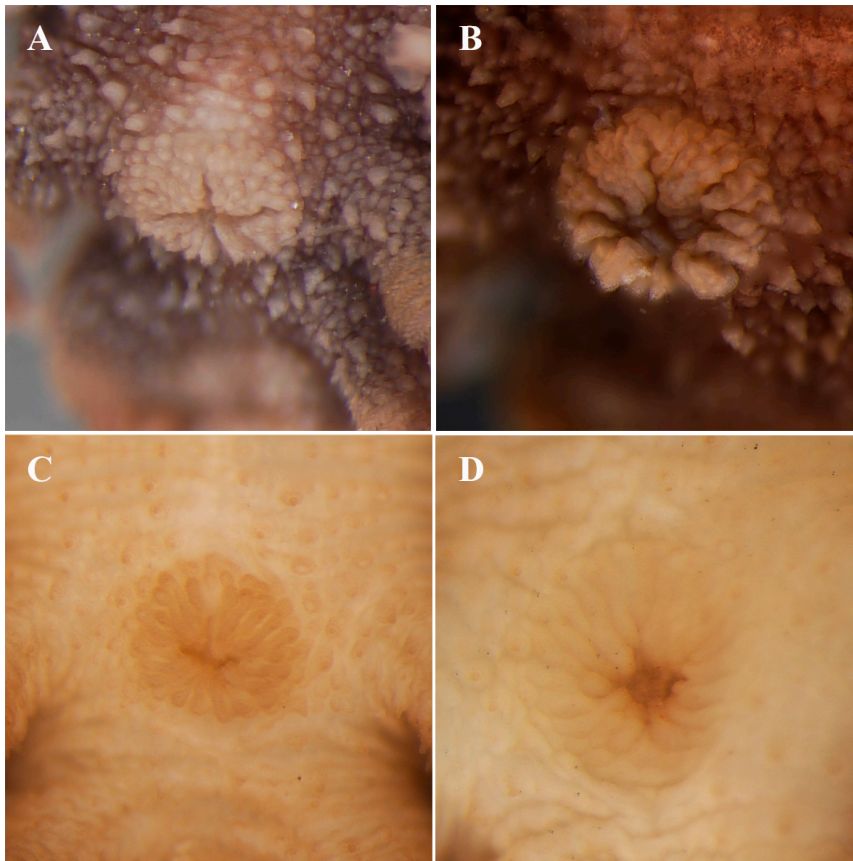
**Figura 5.** Pliegues dorsales en *Oroperipatus* sp.nov. y *Oroperipatus* sp. cf. *quitensis*

A) Pliegues dorsales de *Oroperipatus* sp. nov., nótese la alternancia de los pliegues y la presencia de dos tipos de papilas primaras que se alternan en cada pliegue. B) Pliegues dorsales de *Oroperipatus* sp. cf. *quitensis*, nótese que todos los pliegues son del mismo ancho, la presencia de dos tipos de papilas primarias que se alternan y la presencia de papilas accesorias con piezas apicales rudimentarias. PP: papilas primarias de mayor tamaño, Pp: papilas primarias de menor tamaño.



**Figura 6.** Pie, almohadillas y región posterior en *Oroperipatus* sp.nov. y *Oroperipatus* sp. cf. *quitensis*

A) Pie de *Oroperipatus* sp. nov. con dos papilas anteriores y dos papilas posteriores. B) Región ventral de la pata V de *Oroperipatus* sp. nov con cinco almohadillas, la quinta reducida, y el tubérculo urinario ubicado en el margen proximal de la tercera almohadilla C) Región posterior de macho de *Oroperipatus* sp. nov., nótese la presencia de glándulas anales apuntadas con las flechas y los tubérculos urinarios del primer par de patas pregenitales encerrados. D) Región ventral de la pata V de *Oroperipatus* sp. cf. *quitensis* con dos papilas anteriores y dos papilas posteriores, cinco almohadillas y tubérculo urinario en el margen proximal de la tercera almohadilla. Pa: papila anterior de pie, Pp: papila posterior de pie, Tu: tubérculo urinario, G: gonoporo, Tc: tubérculos crurales.



**Figura 7.** Apertura del gonoporo en *Oroperipatus* sp.nov. y *Oroperipatus* sp. cf. *quitensis*

A) Gonoporo de macho de *Oroperipatus* sp. cf. *quitensis* con apertura cruciforme tipo I. B)

Gonoporo de hembra de *Oroperipatus* sp. cf. *quitensis* con apertura triangular invertido. C)

Gonoporo de macho de *Oroperipatus* sp. nov. con apertura cruciforme tipo III. D) Gonoporo

de hembra de *Oroperipatus* sp. nov. con apertura en forma de estrella de cuatro puntos.

## DISCUSIÓN

Este estudio representa la primera revisión del género *Oroperipatus* después de la realizada por Bouvier (1905) para Peripatidae. Bouvier (1905) contó con doce especies de peripatos andinos, la mayoría descritas por él, y actualmente se catalogan un total 20 especies incluyendo la recientemente descrita *Oroperipatus* sp. nov. Bouvier (1905) fue quien primero distinguió este grupo —en ese entonces dentro del género *Peripatus*— por presentar al menos cuatro papilas de pie y el tubérculo urinario ubicarse en la tercera almohadilla de las patas IV y V. Estudios de filogenética molecular han demostrado la monofilia del grupo y posicionan a *Oroperipatus* como el grupo hermano de los demás peripatidos neotropicales (Baker et al., 2021; Costa & Giribet, 2021; Giribet et al., 2018), o en un escenario menos plausible como un grupo parafilético (Giribet et al., 2018).

Las descripciones de los peripatos andinos fueron realizadas hace más de medio siglo y se utilizaron una serie limitada de caracteres para diferenciar entre especies: número de dientes accesorios —mandíbula externa e interna—, número de denticulos, número de par de patas, número y forma de las almohadillas, posición del tubérculo urinario, número y distribución de las papilas de pie, ausencia/presencia de pliegues dorsales incompletos, ausencia/presencia de alternancia de los pliegues dorsales, forma, variación y distribución de las papilas primarias y accesorias (Bouvier, 1905; Brues, 1917; du Bois-Reymond, 1952; Fuhrmann, 1913, 1915), y en menor medida, el tamaño del órgano frontal, ausencia/presencia de órganos hialinos y órganos ventrales, continuidad de la línea dorsomedial y caracteres internos (Bouvier, 1905). Varios de estos caracteres han mostrado cierta variación intraespecífica que cuestiona su validez diagnóstica (**Tabla S1**).

Se ha sugerido que el número de denticulos guarda relación con la edad, aunque esto aún no se ha comprobado. En este estudio se logró examinar la dentición del individuo juvenil por lo que se desconoce la veracidad de tal planteamiento. Aun así, se evidenció variación en los adultos, en *Oroperiptus* sp. nov. siete y ocho denticulos, y en *Oroperipatus* sp. cf. *quitensis* seis y siete denticulos. En otras especies se ha reportado una variación mucho más amplia —*O. lankesteri*, *O. eisenii*, *O. omeyrus* y *O. bimbergi* (Bouvier, 1905; du Bois-Reymond, 1952; Fuhrmann, 1913). Similar ocurre en los dientes accesorios tanto de la mandíbula exterior e interior, en algunas especies —*O. lankesteri*, *O. soratanus* y *O.*

*eisenii*— así como en *Oroperipatus* sp. nov. se ha registrado variación de una diferencia de un diente. Probablemente, esta variación es común en Peripatidae (Oliveira et al., 2010), sin embargo, debido a que varias especies fueron descritas con tan solo un espécimen se desconoce a profundidad. Considero que la diferencia del número de dientes accesorios podría tratarse de un carácter más relevante y conservado. En *Oroperipatus* sp. nov. siempre se mantiene que la mandíbula exterior presenta un diente accesorio más que la mandíbula interior, al igual que ocurre en *O. lankesteri* (Bouvier, 1905). Otras especies presentan el mismo número de dientes en ambas mandíbulas —*O. ecuadoriensis*, *O. belli*, *O. goudoti*, *O. peruvianus*, *O. werrauchi* y *O. bluntschlii* (Bouvier, 1905; Brues, 1917; du Bois-Reymond, 1952; Fuhrmann, 1915). La profundidad o desarrollo del diastema de la mandíbula interior es un carácter diagnóstico planteado por Bouvier (1905), a pesar de que no estableció una definición muy clara. En la revisión, este carácter ha demostrado ser más conservado que los demás caracteres referentes a las mandíbulas.

El número de par de patas es un carácter bastante variable a nivel intraespecífico y esto es conocido para todo Peripatidae (Bouvier, 1905; Oliveira et al., 2010). Sin embargo, es un carácter valioso para diferenciar entre grupo de especies considerando que la variación interespecífica de *Oroperipatus* es de 24 a 40 par de patas. Normalmente en los onicóforos las hembras poseen mayor número de patas que los machos salvo por *O. ecuadoriensis* que aparentemente no existe distinción intersexual, ambos sexos poseen 39 par patas (Bouvier, 1905). En algunas especies de *Epiperipatus* (Oliveira et al., 2010) el número de par de patas de hembras y machos se solapan, lo que considero que puede estar ocurriendo en *O. ecuadoriensis*. Las papilas de los pies son utilizadas para distinguir entre géneros de Peripatidae (Peck, 1975) y dentro del género *Oroperipatus* el estado más común es de dos anteriores y dos posteriores, aunque, en *O. lankesteri* y *O. ecuadoriensis* en el mismo individuo puede variar de dos a tres papilas anteriores y posteriores (Bouvier, 1905). La presencia de una papila de pie distal solo ocurre en algunas especies género *Oroperipatus* —*O. lankesteri*, *O. eisenii*, *O. peruvianus* y *O. werrauchi*—, no obstante, en todas estas especies se ha reportado que no siempre está presente (Bouvier, 1905; Brues, 1917; Contreras-Félix et al., 2018; du Bois-Reymond, 1952).

*Oroperipatus* se diferencia del resto de géneros de Neopatida por la presencia común de cinco almohadillas espinosas en las patas IV y V (Peck, 1975), pero hay especies con



cuatro o seis almohadillas. La morfología de las almohadillas también muestra ser importante taxonómicamente para distinguir especies y en esta revisión no se ha evidenciado de variación intraespecífica. Por otro lado, Bouvier (1905) menciona que en *O. lankesteri* la tercera almohadilla se puede presentar en dos estados: dividida en dos segmentos desiguales o completa, este último estado se debe a que el tubérculo urinario se ubica al extremo posterior. Si bien en los peripatos andinos el tubérculo urinario se ubica en la tercera almohadilla (Bouvier, 1905) se han identificado tres estados relacionados a la posición que son relevantes para diferenciar especies, y en base a la revisión demuestra ser un carácter sin variación intraespecífica. el número de anillos transversales de las patas ha sido un carácter relegado. Bouvier (1905) incluye en las descripciones de unas pocas especies por lo que se desconoce para la mayoría de los peripatos andinos. En este estudio este carácter exhibe una variación intraespecífica muy restringida —con la diferencia de un arco—, por tanto, muestra ser un carácter potencialmente diagnóstico. En cambio, el número de cerdas en las crestas setiformes varía dentro del mismo individuo, algo que Bouvier (1905) ya lo había registrado.

Los pliegues dorsales muestran ser bien distintivos en las especies de *Oroperipatus*, así como, la configuración de las papilas (Bouvier, 1905). Si bien no se conoce de todas las especies, se sugiere que la presencia de 12 pliegues dorsales por segmento es un carácter ancestral, incluso para Peripatidae —Contreras-Félix et al. (2018), contrariamente de lo que reporta Bouvier (1905), comenta que *O. eisenii* posee diez pliegues por segmentos, posiblemente se deba a que no fueron tomados en cuenta los pliegues incompletos. La revisión apunta que muchos de estos caracteres no presentan variabilidad intraespecífica, sin embargo, la alternancia de los pliegues puede variar ontogénicamente. Bouvier (1905) comenta que los juveniles de *O. corradoi* ostentan de pliegues dorsales alternados y todas las papilas primarias aparentan ser del mismo tamaño, cuando los adultos presentan pliegues del mismo ancho y papilas primarias de varios tamaños —sin especificar. Algo similar se halló en el juvenil de *Oroperipatus* sp. nov. que se examinó, donde no se percibió de alternancia de los pliegues dorsales, mientras que en los demás especímenes adultos la alternancia siempre está presente.

Por contrario, la alta variación intraespecífica del número de papilas accesorias que flanquean el pliegue dorsomedial sugiere que es un carácter de poca relevancia taxonómica, al menos para el género *Oroperipatus*. Considero que la abundancia de las papilas accesorias

podría ser un carácter más valioso. En este estudio se reporta por primera vez la presencia de papilas accesorias con piezas apicales rudimentarias en una especie de *Oroperipatus* —previamente solo se conocía en *Mongeperipatus* (Barquero-González et al., 2020) — y muestra ser un carácter potencialmente diagnóstico.

Bouvier (1905) describió varios caracteres relacionados a los arcos papilíferos que rodean los ojos y a pesar de que no fueron considerados como caracteres diagnósticos, en sus descripciones no reporta variación intraespecífica en el clado de los peripatos andinos. Después de la monografía de Bouvier (1905) no se ha vuelto a explorar estos caracteres en Peripatidae. En este estudio se han rescatado tres caracteres —Carácter 16 a 18— que guardan relación con las papilas supra oculares y el arco intraocular. Estos caracteres, con los especímenes examinados, han demostrado ser conservados por lo que se propone una evaluación con un número mayor de individuos y especies.

Los anillos de la antena son un carácter sumamente variable intraespecíficamente, a contrario, el número de anillos de la punta de la antena no muestra tal variación. No obstante, tampoco existe una amplia variación interespecífica en el número de anillos de la punta de la antena en los peripatos andinos —seis o siete—, aunque se desconoce para varias especies. El espacio inter-papilar del campo sensorial de la antena es un nuevo carácter que en este estudio se propone por primera vez, en base de que se diferencia claramente entre *Oroperipatus* sp. cf. *quitensis* y *Oroperipatus* sp. nov. Explorar a fondo este órgano —campo sensorial de la antena— en varias especies podría develar mayor variación.

Algunas especies de peripatos andinos —e.g. *Oroperipatus lankesteri*, *O. cameranoi*, *O. intermedius*, *O. bimbergi*—, en especial, aquellas que habitan en altas elevaciones y presentan una pigmentación oscura entre marrón y negro, aparentemente no sufren de despigmentación al momento de ser preservados en alcohol. Eso se evidenció en especímenes de *Oroperipatus* sp. cf. *quitensis* que fueron colectados en el Valle Interandino de Quito a 2524 m.s.n.m. Esta característica que solo se conoce en algunas especies de peripatos andinos probablemente es dada por una elevada concentración de melanina que surge como una ventaja evolutiva en protección de los rayos UV, tendencia observada en otros grupos de animales (de Souza et al., 2020; Reguera et al., 2014).

La banda cefálica es un carácter cuestionable, que si bien no se halló variación intraespecífica posiblemente por la limitante de examinar especímenes de una misma localidad, en *Oroperipatus cameranoi* se registra tanto ausencia y presencia de la banda cefálica blanca (Camerano, 1897b), al igual que en otras especies de onicóforos (Reid, 1996). Por otro lado, los patrones dorsales que en Peripatopsidae son un carácter importante para distinguir especies (Reid, 1996) no demuestran ser un carácter relevante en los peripatos andinos. *Oroperipatus* sp. nov. posee una amplia gama de coloración que incluye ausencia y presencia de patrones dorsales en forma de diamante. Similar, se conoce de una gran variabilidad de pigmentación en una especie de peripato caribeño *Principallipatus hitoyensis* (Oliveira et al., 2012).

En este estudio se halló que ciertos caracteres relacionados a los órganos sexuales son potencialmente diagnósticos. La forma de la abertura del gonoporo varía intersexualmente, pero a su vez se diferencia interspecíficamente. Del mismo modo, la distribución de los tubérculos crurales, presente solo en machos, se mantiene sin variación intraespecífica. En ambos caracteres se desconoce para la mayoría de las especies de peripatos andinos, aunque se han reportado varios estados por lo que se debe explorar a más fondo. Además, tanto la apertura genital y los tubérculos crurales son importantes rasgos que distinguen entre especies de peripatos caribeños (Oliveira et al., 2015; Oliveira et al., 2012).

En varios caracteres no se evidenció de variación interespecífica, es decir, que tanto los especímenes examinados de *Oroperipatus* sp. cf. *quitensis* y *Oroperipatus* sp. nov. comparten el mismo estado —e.g. desarrollo del diastema, distribución de los tubérculos crurales, ausencia de papilas uniseriadas, entre otros. De esta manera, excluyendo tales caracteres se encontraron 18 caracteres que no mostraron variación intraespecífica —2, 10, 11, 17, 18, 25, 28, 34, 37, 38, 43, 46, 49, 51, 53, 56, 57 y 65— y cinco caracteres adicionales con una variación intraespecífica notablemente restringida —15, 21, 22, 39, 45— que en este estudio resultan ser caracteres potencialmente diagnósticos de *Oroperipatus*.

Sin embargo, se reconoce que las varias limitaciones de esta investigación introducen sesgo y, por tanto, no es pertinente considerar a estos 23 caracteres como efectivamente válidos sin realizar un análisis más completo. En primer lugar, el examinar ejemplares de tan solo dos especies —que además son localmente cercanas— no permitió evaluar varios estados de

múltiples caracteres reportados en la literatura, y subestima la diversidad morfológica tomando en cuenta que las descripciones de *Oroperipatus* son poco exhaustivas. Asimismo, el ocupar una muestra reducida para cada especie desprecia la factible variabilidad intraespecífica. Estas limitantes son los principales obstáculos que enfrenta la taxonomía de Peripatidae y que ha dificultado la catalogación de nuevas especies. Inclusive, a raíz de esto se han documentado cuestionables registros de especies —*Oroperipatus corradoi* y *O. eisenii*— muy distantes a su localidad tipo (Clark & Zetek, 1946; Sampaio-Costa et al., 2009), cuando es conocido que los onicóforos exhiben un alto endemismo (Oliveira et al., 2011; Sato et al., 2018).

La microscopía electrónica se planteó como una plausible solución a la búsqueda de caracteres menos confusos y estructuras con mayor diversidad morfológica que sean taxonómicamente válidos (Oliveira et al., 2012; Read, 1988). La taxonomía moderna de Onychophora depende de esta herramienta, sin embargo, conlleva altos costos que desalienta su estudio. Y si bien se recomienda ampliar este estudio incorporando caracteres que se determinan por medio de microscopía electrónica, esta investigación devela caracteres potencialmente útiles que incluso permitieron la distinción de una nueva especie.

Bouvier (1905) reconoció dos subgrupos dentro de los peripatos andinos: los arcaicos y los derivados, que a su vez se diferencian geográficamente. El primero se caracteriza por la alternancia de los pliegues, ausencia de pliegues incompletos, entre 32 y 39 par de patas, la presencia de papilas de pie distales y en total alcanzar siete papilas de pie, y la frecuente presencia de cinco almohadillas. Por otro lado, los peripatos andinos derivados se identifican por la presencia de pliegues incompletos, todos los pliegues son del mismo ancho, menor número de par de patas, ausencia de papilas distales, atrofia de la quinta almohadilla y el tubérculo urinario ubicarse en el borde proximal de la tercera almohadilla. Ecuador es reconocido por Bouvier (1905) como el centro de origen de los peripatos andinos por concentrar mayor número de especies y porque se hallan especies de ambos subgrupos. El grupo arcaico habita desde el norte de Ecuador hacia el sur hasta Bolivia, mientras que el grupo derivado presenta una distribución más extendida, de Centroamérica a Bolivia. El reciente estudio de Giribet et al. (2018) —aunque con una muestra muy limitada de especímenes de *Oroperipatus*— exhibe un escenario similar al que propone Bouvier (1905) en base al número de par de patas, y en el cual una especie no descrita de las Galápagos formaría parte de un clado junto a las especies mexicanas.

Bouvier (1905) agrupaba dentro de los peripatos andinos derivados a *Oroperipatus eisenii*, *O. peruanus*, *O. goudoti*, *O. corradoi*, *O. belli*, *O. balzani*, *O. intermedius* y *O. soratanus*. Posterior, Eveline du Bois-Reymond (1952) agregó a *O. bimbergi* y *O. omeyrus* a este grupo. Las especies del sur se diferencian claramente por presentar una quinta almohadilla, aunque esta es vestigial o reducida; mientras que las especies del norte poseen solo cuatro almohadillas. Fuhrmann (1913) considera a *O. multipodes* como especie emparentada a *O. goudoti* —en especial por la presencia de cuatro almohadillas— por lo que se infiere que pertenecería al grupo de peripatos andinos derivados, no obstante, por la multiplicidad en el número de par de patas —33— y la alternancia de los pliegues dorsales, que son caracteres compartidos por los peripatos andinos arcaicos, su posición filogenética es confusa.

Por otro lado, en base al criterio de Bouvier los peripatos arcaicos se componen por *Oroperipatus tuberculatus*, *O. lankesteri*, *O. ecuadoriensis*, *O. quitensis*, *O. cameranoi*, *O. weyrauchi*, *O. bluntschlii* y *O. peruvianus*. En este grupo ingresaría *Oroperipatus* sp. nov. por presentar entre 34 a 37 par de patas, alternancia de los pliegues y cinco almohadillas en las patas IV y V. Ciertas sinapomorfias planteadas por Bouvier (1905) para este subgrupo no muestran ser del todo congruentes. Primero, no todas las especies presentan papilas de pie distales —*Oroperipatus cameranoi*, *O. quitensis*, *O. tuberculatus*, *O. ecuadoriensis*, *O. multipodes* y *Oroperipatus* sp. nov.— además que Contreras-Félix et al. (2018) reportan la presencia de este carácter en *O. eisenii* que forma parte de los peripatos andinos derivados. Y, la alternancia de los pliegues no siempre está presente, las especies *Oroperipatus weyrauchi*, y *Oroperipatus* sp. cf. *quitensis* carecen de esta característica.

*Oroperipatus lankesteri* es la especie morfológicamente más parecida a *Oroperipatus* sp. nov. (**Tabla S2**) por las siguientes características compartidas entre ambas especies: alternancia de los pliegues, dos variaciones de tamaño de las papilas primarias que se alternan entre los pliegues, dos a tres dientes accesorios de la mandíbula externa, uno a dos dientes accesorios de la mandíbula interna, diastema poco desarrollado, quinta almohadilla reducida de las patas IV y V, siete anillos de la punta de la antena y rango similar de par de patas. Sin embargo, *Oroperipatus* sp. nov. se distingue de *O. lankesteri* por la alta solubilidad de la pigmentación, ausencia de la papila distal de pie y siempre presentar dos papilas anteriores y

posteriores de pie; la tercera almohadilla está dividida en dos fragmentos desiguales por el tubérculo urinario cuando en *O. lankesteri*, si bien puede variar, el tubérculo urinario se localiza al extremo posterior de la tercera almohadilla sin dividirla; el órgano frontal de menor tamaño —en *O. lankesteri* de cinco a seis papilas y en *Oroperipatus* sp. nov. cuatro a cinco papilas—; mayor número de papilas supra oculares —*O. lankesteri*: dos papilas, *Oroperipatus* sp. nov.: cuatro papilas—, y uno a tres papilas accesorias entre papilas primarias que a diferencia en *O. lankesteri* es uniforme de tres papilas accesorias. La localidad tipo de *O. lankesteri* es en Ecuador, en específico, en “Paramba, alrededor de Quito” (Bouvier, 1905), presumiblemente la Quinta Parambas en la provincia de Imbabura a 700 metros sobre el nivel del mar en las estribaciones occidentales de los Andes. En contraste, *Oroperipatus* sp. nov. habita en la Amazonía norte del Ecuador, provincia de Orellana, a 200 metros sobre el nivel de mar.

## CONCLUSIONES

Se revisaron un total de 66 caracteres externos diagnósticos del género *Oroperipatus*. Ciertos caracteres mostraron ser confusos o arbitrarios al momento de ser examinados por lo que fueron redefinidos —caracteres 15, 16, 17, 18, 25 y 40— tratando de mantener un criterio similar al planteado por primera vez. Además, que se rescataron a varios caracteres que han sido poco inspeccionados en *Oroperipatus* —caracteres 10, 15, 16, 17, 18, 25, 43, 45, 61, 62 y 65. Se establecieron 23 caracteres potencialmente diagnósticos, de los cuales 18 caracteres demostraron ser intraspecíficamente conservados —caracteres 2, 10, 11, 17, 18, 25, 28, 34, 37, 38, 43, 46, 49, 51, 53, 56, 57 y 65—, entre ellos, la solubilidad de la pigmentación, número de papilas supra oculares, configuración del arco intraocular, desarrollo del diastema, el número de anillos de la punta antenal, número de almohadillas de las patas IV y V, posición del tubérculo urinario, morfología de la tercera y quinta almohadilla, número de las papilas de pie anteriores y posteriores, alternancia de los pliegues dorsales, número de variantes de tamaño de las papilas primarias, alternancia de papilas primarias de distinto tamaño, presencia de papilas accesorias con piezas apicales rudimentarias, forma de la apertura del gonoporo y el espacio inter- papilar del campo sensorial de la antena, este último carácter se propone como un nuevo carácter diagnóstico. Otros —caracteres 15, 21, 22, 39, 45—, tales como el tamaño del órgano frontal, el número

de dientes accesorios de la mandíbula externa e interna, número de anillos transversales de las patas y el número de papilas accesorias intercaladas en papilas primarias exhibieron poca variabilidad intraespecífica, no obstante, preservan funcionalidad para diferenciar entre especies.

Estos caracteres permitieron describir una nueva especie de peripato andino que habita en la Amazonía norte del Ecuador, siendo la octava especie registrada dentro del territorio ecuatoriano. *Oroperipatus* sp. nov., que será nombrada en honor a la Estación de Biodiversidad Tiputini, forma parte del grupo de los peripatos andinos arcaicos, y la especie morfológicamente más similar es *O. lankesteri*, de la que se puede diferenciar por la solubilidad de la pigmentación, la forma de la tercera almohadilla, configuración de las papilas de pie, tamaño del órgano frontal, número de papilas supra oculares y el número de papilas accesorias intercaladas en papilas primarias.

Si bien varios caracteres aquí revisados poseen la capacidad de en conjunto distinguir especies, es necesario incorporar caracteres morfológicos determinados por microscopía electrónica que han sido ampliamente utilizados en la taxonomía moderna de Onychophora. Asimismo, se debe considerar que en este estudio se ocupó un número limitado de especímenes y tan solo dos especies localmente cercanas, por tanto, se debe ampliar el estudio con especies provenientes de toda la región en que se distribuye el género *Oroperipatus* y mayor número de especímenes de cada especie que permitan evaluar con mayor robustez los 66 caracteres. Esta investigación provee una referencia preliminar para futuros estudios que impliquen explorar la riqueza de especies y establecer relaciones filogenéticas de los peripatos andinos.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Audouin, M., & Milne-Edwards, H. (1833). *Classification des Annélides, et description de celles qui habitent les cotes de la France—Sixième Famille: Péripatiens*. 30, 411-414.
- Baker, C. M., Buckman-Young, R. S., Costa, C. S., & Giribet, G. (2021). Phylogenomic Analysis of Velvet Worms (Onychophora) Uncovers an Evolutionary Radiation in the Neotropics. *Molecular Biology and Evolution*, *msab251*.  
<https://doi.org/10.1093/molbev/msab251>
- Barquero-González, J. P., Sánchez-Vargas, S., Morera-Brenes, B., Barquero-González, J. P., Sánchez-Vargas, S., & Morera-Brenes, B. (2020). A new giant velvet worm from Costa Rica suggests absence of the genus *Peripatus* (Onychophora: Peripatidae) in Central America. *Revista de Biología Tropical*, *68*(1), 300-320.  
<https://doi.org/10.15517/rbt.v68i1.37675>
- Bouvier, E. L. (1899a). Nouvelles observations sur les Péripates américains. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Seances de l'Academie des Sciences*, *129*, 1029-1031.
- Bouvier, E. L. (1899b). Sur les variations et les groupements spécifiques des Péripates américains. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Seances de l'Academie des Sciences*, *128*, 1344-1346.
- Bouvier, E. L. (1901). Nouveaux Péripates de la Bolivie. *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle*, *7*, 168-169.
- Bouvier, E. L. (1902). Le *Peripatus ecuadorensis*. *Bulletin de la Société Philomathique de Paris*, *4*, 53-62.
- Bouvier, E. L. (1904). *Peripatus belli* (espèce nouvelle de l'Equateur). *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle*, *10*, 56-57.



- Bouvier, E. L. (1905). Monographie des Onychophores. *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie et Biologie Animale*, 2, 1-383.
- Brito, S. V., Pereira, J. C., Ferreira, F. S., Vasconcellos, A., & Almeida, W. O. (2010). *Epiperipatus cratensis* sp. nov. (Onychophora: Peripatidae) from northeastern Brazil. *Neotropical Biology and Conservation*, 5(1), 47-52. <https://doi.org/10.4013/4746>
- Brues, C. T. (1917). A new species of *Peripatus* from the mountains of northern Peru. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 61, 383-387.
- Camerano, L. (1897a). Nuova specie di *Peripatus* raccolta dal Prof. L. Balzan in Bolivia. *Annali del Museo Civico di Storia Naturale di Genova*, 38, 12-15.
- Camerano, L. (1897b). Sul *Peripatus quitensis* Schmarda. *Atti della Reale Accademia delle scienze di Torino*, 32, 385-398.
- Camerano, L. (1898). Nuova specie di *Peripatus* dell'Ecuador. *Atti Accademia delle Scienze di Torino*, 33, 308-310.
- Chagas-Júnior, A., & Sampaio Costa, C. (2014). *Macroperipatus ohausi*: Redescription and taxonomic notes on its status (Onychophora: Peripatidae). *Revista de Biologia Tropical*, 62(3), 977-985. <http://dx.doi.org/10.15517/rbt.v62i3.11643>
- Clarck, A. H. (1913). A revision of the American species of *Peripatus*. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 26, 15-19.
- Clark, A. H., & Zetek, J. (1946). The onychophores of Panama and the Canal Zone. *Proceedings of the United States National Museum*, 96(3197), 205-213. <https://doi.org/10.5479/si.00963801.96-3197.205>
- Cockerell, T. D. A. (1908). Monographie des Onychophores. By E. L. Bouvier. Extracted from *Annales de Sciences Naturelles, Zoologie* (1907), pp. 383 + 318, Pls. XIII. *Science*, 27(694), 619-621. <https://doi.org/10.1126/science.27.694.619>

- Contreras-Félix, G. A., Montiel-Parra, G., Cupul-Magaña, F. G., & Pérez, T. M. (2018). Redescription of the velvet worm *Oroperipatus eisenii* (Onychophora: Peripatidae), through DNA sequencing, scanning electron microscopy and new collection records from Western Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 89(4).  
<https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2018.4.2586>
- Correoso, M. R. (2011). Nueva localidad de *Oroperipatus quitensis* (Peripatidae-Onychophora) en el Ecuador. Consideraciones biogeográficas. *Revista Geoespacial*, 8, 23-33.
- Costa, C. S., Chagas-Junior, A., & Pinto-da-Rocha, R. (2018). Redescription of *Epiperipatus edwardsii*, and descriptions of five new species of *Epiperipatus* from Brazil (Onychophora: Peripatidae). *Zoologia (Curitiba)*, 35.  
<https://doi.org/10.3897/zoologia.35.e23366>
- Costa, C. S., Giribet FLS, G., & Pinto-Da-Rocha, R. (2020). Morphological and molecular phylogeny of *Epiperipatus* (Onychophora: Peripatidae): a combined approach. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 192(3), 763-793.  
<https://doi.org/10.1093/zoolinnea/zlaa100>
- Costa, C. S., & Giribet, G. (2016). Taxonomic Notes on *Mesoperipatus tholloni* (Onychophora: Peripatidae), an Elusive Velvet Worm from Gabon. *Breviora*, 552(1), 1-10. <https://doi.org/10.3099/MCZ30.1>
- Costa, C. S., & Giribet, G. (2021). Panamanian velvet worms in the genus *Epiperipatus*, with notes on their taxonomy and distribution and the description of a new species (Onychophora, Peripatidae). *Invertebrate Biology*, e12336.  
<https://doi.org/10.1111/ivb.12336>

- de Souza, A. R., Mayorquin, A. Z., & Sarmiento, C. E. (2020). Paper wasps are darker at high elevation. *Journal of Thermal Biology*, 89, 102535.  
<https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2020.102535>
- du Bois-Reymond, M. (1952). On South American Malacopoda. *Boletins da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, Universidade de São Paulo*, 17, 189-209.
- Evans, R. (1901). On Two New Species of Onychophora from the Siamese Malay States. *Journal of Cell Science*, 2, 473-538.
- Fuhrmann, O. (1913). Über einige neue neotropische *Peripatus*-Arten. *Zoologischer Anzeiger*, 42, 241-248.
- Fuhrmann, O. (1915). Über eine neue *Peripatus*-Art vom Oberlauf des Amazonas. *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft*, 36, 275-283.
- Giribet, G., Buckman-Young, R. S., Costa, C. S., Baker, C. M., Benavides, L. R., Branstetter, M. G., Daniels, S. R., & Pinto-da-Rocha, R. (2018). The ‘Peripatos’ in Eurogondwana?—Lack of evidence that south-east Asian onychophorans walked through Europe. *Invertebrate Systematics*, 32(4), 842-865.  
<https://doi.org/10.1071/IS18007>
- Grube, E. (1853). Über den Bau von *Peripatus edwardsii*. *Müller's Archives of Anatomy and Physiology*, 322-360.
- Grube, E. (1876). Über die systematische Stellung von *Peripatus*. *Jahresbericht der Schlesischen Gesellschaft für Vaterländische Cultur*, 53, 72-73.
- Guilding, L. (1826). Mollusca Caribbaeana. *Zoological Journal*, 2, 437-449.
- Herrera, H. W. (2013). *CDF Checklist of Galapagos Onychophorans; Velvet worms*.
- Lacorte, G. A., Oliveira, I. de S., Graça, C., & Mayer, G. (2011). *Delimiting the boundaries of onychophoran species: Solving the species complex within the threatened species*

*Epiperipatus acacioi* (Marcus & Marcus, 1955)(Peripatidae, Onychophora).

Universidade Federal de Minas Gerais.

Manton, S. M. (1973). Arthropod phylogeny—A modern synthesis. *Journal of Zoology*, 171(1), 111-130. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1973.tb07519.x>

Mayer, G., Franke, F., Treffkorn, S., Gross, V., & Oliveira, I. S. (2015). Onychophora. En *Evolutionary Developmental Biology of Invertebrates 3* (pp. 53-98).

[https://doi.org/10.1007/978-3-7091-1865-8\\_4](https://doi.org/10.1007/978-3-7091-1865-8_4)

Monge-Najera, J. (1995). Phylogeny, biogeography and reproductive trends in the Onychophora. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 114(1), 21-60.

<https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1995.tb00111.x>

Monge-Najera, J. (2020). History of Onychophorology, 1826-2020. *arXiv preprint arXiv:2004.00579*.

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.

<https://revistas.ucr.ac.cr/index.php/rbt/article/view/24315>

Morera-Brenes, B., & Monge-Nájera, J. (1990). *Epiperipatus hilkae*, n. Sp. From Costa Rica (Onychophora: Peripatidae). *Revista de Biología Tropical*, 449-455.

<https://revistas.ucr.ac.cr/index.php/rbt/article/view/25444>

Morera-Brenes, B., & Monge-Nájera, J. (2010). A new giant species of placented worm and the mechanism by which onychophorans weave their nets (Onychophora:

Peripatidae). *Revista de Biología Tropical*, 58(4), 1127-1142.

<http://dx.doi.org/10.15517/rbt.v58i4.5398>

Nielsen, C. (2012). *Animal Evolution: Interrelationships of the Living Phyla*. OUP Oxford.

- Oliveira, I. S., Franke, F. A., Hering, L., Schaffer, S., Rowell, D. M., Weck-Heimann, A., Monge-Nájera, J., Morera-Brenes, B., & Mayer, G. (2012). Unexplored Character Diversity in Onychophora (Velvet Worms): A Comparative Study of Three Peripatid Species. *PLOS ONE*, 7(12), e51220. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0051220>
- Oliveira, I. S., Lacorte, G. A., Fonseca, C. G., Wieloch, A. H., & Mayer, G. (2011). Cryptic speciation in Brazilian *Epiperipatus* (Onychophora: Peripatidae) reveals an underestimated diversity among the peripatid velvet worms. *Plos one*, 6(6), e19973. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0019973>
- Oliveira, I. S., Lacorte, G. A., Weck-Heimann, A., Cordeiro, L. M., Wieloch, A. H., & Mayer, G. (2015). A new and critically endangered species and genus of Onychophora (Peripatidae) from the Brazilian savannah – a vulnerable biodiversity hotspot. *Systematics and Biodiversity*, 13(3), 211-233. <https://doi.org/10.1080/14772000.2014.985621>
- Oliveira, I. S., Read, V. M. St. J., & Mayer, G. (2012). A world checklist of Onychophora (velvet worms), with notes on nomenclature and status of names. *ZooKeys*, 211, 1-70. <https://doi.org/10.3897/zookeys.211.3463>
- Oliveira, I. S., Schaffer, S., Kwartalnov, P. V., Galoyan, E. A., Palko, I. V., Weck-Heimann, A., Geissler, P., Ruhberg, H., & Mayer, G. (2013). A new species of *Eoperipatus* (Onychophora) from Vietnam reveals novel morphological characters for the South-East Asian Peripatidae. *Zoologischer Anzeiger - A Journal of Comparative Zoology*, 252(4), 495-510. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2013.01.001>
- Oliveira, I. S., & Wieloch, A. H. (2005). *Macropерipatus machadoi* sp. n. (Onychophora: Peripatidae) da Floresta Atlântica de Minas Gerais, Brasil. *Lundiana: International Journal of Biodiversity*, 6(sup.), 61-66. <https://doi.org/10.35699/2675-5327.2005.22120>

- Oliveira, I. S., Wieloch, A., & Mayer, G. (2010). Revised Taxonomy And Redescription Of Two Species Of The Peripatidae (Onychophora) From Brazil: A Step Towards Consistent Terminology Of Morphological Characters. *Zootaxa*, 2493, 16-34.  
<https://doi.org/10.5281/zenodo.195686>
- Ortega-Hernández, J. (2016). Making sense of ‘lower’ and ‘upper’ stem-group Euarthropoda, with comments on the strict use of the name Arthropoda von Siebold, 1848: Upper and lower stem-Euarthropoda. *Biological Reviews*, 91(1), 255-273.  
<https://doi.org/10.1111/brv.12168>
- Peck, S. B. (1975). A Review of the New World Onychophora, with the Description of a New Cavernicolous Genus and Species from Jamaica. *Psyche*, 82(3-4), 341-358.  
<https://doi.org/10.1155/1975/98614>
- Pocock, R. I. (1894). Contributions to our Knowledge of the Arthropod fauna of the West Indies. Part II. Malocopoda and Protracheata. *Journal of the Linnean Society – Zoology*, 24, 518-526.
- Read, V. M. ST. J. (1988). The application of scanning electron microscopy to the systematics of the neotropical Peripatidae (Onychophora). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 93(3), 187-223. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1988.tb01361.x>
- Reguera, S., Zamora-Camacho, F. J., & Moreno-Rueda, G. (2014). The lizard *Psammodromus algirus* (Squamata: Lacertidae) is darker at high altitudes. *Biological Journal of the Linnean Society*, 112(1), 132-141. <https://doi.org/10.1111/bij.12250>
- Reid, A. L. (1996). Review of the Peripatopsidae (Onychophora) in Australia, with comments on peripatopsid relationships. *Invertebrate Systematics*, 10(4), 663-936.  
<https://doi.org/10.1071/it9960663>
- Ruhberg, H. (1984). *Die Peripatopsidae (Onychophora): Systematik, Oekologie, Chorologie u. phylogenet. Aspekte* [PhD Thesis]. Verlag nicht ermittelbar.

- Sampaio-Costa, C., Chagas-Junior, A., & Baptista, R. L. C. (2009). Brazilian species of Onychophora with notes on their taxonomy and distribution. *Zoologia (Curitiba)*, 26, 553-561. <https://doi.org/10.1590/S1984-46702009005000004>
- Sato, S., Buckman-Young, R. S., Harvey, M. S., Giribet, G., Sato, S., Buckman-Young, R. S., Harvey, M. S., & Giribet, G. (2018). Cryptic speciation in a biodiversity hotspot: Multilocus molecular data reveal new velvet worm species from Western Australia (Onychophora : Peripatopsidae : Kumbadjena). *Invertebrate Systematics*, 32(6), 1249-1264. <https://doi.org/10.1071/IS18024>
- Schmarda, L. K. (1871). I. Ordnung. Malacopoda Blainville. Onychophora. Grube. *Zoologie*, 1(2), 74-76.
- Sedgwick, A. (1888). A Monograph on the Species and Distribution of the genus *Peripatus*, Guilding. *Quarterly Journal of Microscopical Science*, 28, 431-493.
- Stork, N. E. (2018). How many species of insects and other terrestrial arthropods are there on Earth? *Annual review of entomology*, 63, 31-45. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-020117-043348>
- Toledo-Matus, X., Rivera-Velázquez, G., Monge-Nájera, J., & Morera-Brenes, B. (2018). An undescribed species of velvet worm from Chiapas, Mexico (Onychophora: Peripatidae). *Cuadernos de Investigación UNED*, 10(1), 190-191. <https://doi.org/10.22458/urj.v10i1.2025>
- Vachon, M. (1954). Répartition actuelle et ancienne des Onychophores ou Peripates. *Revue Générale des Sciences, Pures et Appliquées*, 61, 300-308.
- Wägele, J. W. (1993). Rejection of the “Uniramia” hypothesis and implications of the Mandibulata concept. *Zool. Jb. Syst*, 120(3), 253-288.
- Wheeler, W. M. (1898). A new *Peripatus* from Mexico. *Journal of Morphology*, 15, 2-9.

Zilch, A. (1954a). Ein neuer *Oroperipatus* aus Peru. *Senckenbergiana Biologica*, 35, 151-154.

Zilch, A. (1954b). *Onychophoren aus El Salvador*. 35, 151-154.



## ANEXO A: ESPECIMENES EXAMINADOS EN LA REVISIÓN DE CARACTERES

*Oroperipatus* sp. ZSFQ-i5138 Omaere, Pastaza, Ecuador 939 m.s.n.m. Colectado por Dávila, M. diciembre, 2015.

*Oroperipatus* sp. ZSFQ-i5140 Chiriboga, Santo Domingo, Ecuador 1789 m.s.n.m. Colectado por Vasco, E. 14 enero, 2015.

*Oroperipatus* sp. ZSFQ-i5141 Jatun Sacha, Napo, Ecuador 430 m.s.n.m. Colectado por Cisneros, D. 10 octubre, 2015.

*Oroperipatus* sp. ZSFQ-i5142 La Joya, Pichincha, Ecuador 3092 m.s.n.m. Colectado por Cisneros, D. ¿1995-1998?

*Oroperipatus* sp. ZSFQ-i5146 Curaray, Napo, Ecuador 275 m.s.n.m. Colectado por Domínguez M. y Ramón G. 19 octubre, 2019.

*Oroperipatus* sp. ZSFQ-i5147 Curaray, Napo, Ecuador 275 m.s.n.m. Colectado por Domínguez M. y Ramón G. 19 octubre, 2019.

*Oroperipatus* sp. ZSFQ-i5152 Río Cuyabeno, Sucumbíos, Ecuador 240 m.s.n.m. Colectado por Vieira, J. 02 julio, 2019.

*Oroperipatus* sp. ZSFQ-i5272 Mashpi Lodge, Pichincha, Ecuador 914 m.s.n.m. Colectado por Better, A. 12 agosto, 2019.

*Oroperipatus* sp. ZSFQ-i5273 Bosque Protector Los Cedros, Imbabura, Ecuador 1452 m.s.n.m. Colectado por Ramón, G. Domínguez, M. y Uquillas, S. 24 agosto 2019.

*Oroperipatus* sp. cf. *quitensis* ZSFQ-i5139 La Armenia, Pichincha, Ecuador 2524 m.s.n.m. Colectado por Montalvo, J. 16 junio, 2019.

*Oroperipatus* sp. cf. *quitensis* ZSFQ-i5144 La Armenia, Pichincha, Ecuador 2524 m.s.n.m. Colectado por Torres, D. 19 mayo, 2019.

*Oroperipatus* sp. cf. *quitensis* ZSFQ-i5145 La Armenia, Pichincha, Ecuador 2524 m.s.n.m. Colectado por Torres, D. 19 mayo, 2019.

*Oroperipatus* sp. nov ZSFQ-i5143 Tiputini, Orellana, Ecuador 221 m.s.n.m. Colectado por Cisneros, D. 22 mayo, 2010 dos individuos.

*Oroperipatus* sp. nov ZSFQ-i5149 Tiputini, Orellana, Ecuador 221 m.s.n.m. Colectado por Cisneros, D. 2018.

*Oroperipatus* sp. nov ZSFQ-i5151 Tiputini, Orellana, Ecuador 221 m.s.n.m. Colectado por Cisneros, D. 2018.

*Oroperipatus* sp. nov. ZSFQ-i8004 Tiputini, Orellana, Ecuador 221 m.s.n.m. Colectado por Velázquez, F. 21 mayo, 2019.