

Trabajo final de la Licenciatura en Ciencias Biológicas

**Setas urticantes tipo IV en ootecas de tarántulas:  
evidencias de defensa pasiva en *Grammostola  
anthracina* (Araneae, Theraphosidae)**

**Esteban Russi Ferraro**

**Tutor:** Dr. Fernando Pérez-Miles

Montevideo, Uruguay, 2021

## **Agradecimientos**

Agradezco especialmente al Dr. Fernando Pérez-Miles por permitirme formar parte de su equipo de investigación, por su enseñanza, consejos y ayuda en todo momento. Igual para los compañeros de laboratorio que siempre mostraron disponibilidad e interés en ayudar.

A mi madre por ser la responsable primera de que pueda realizar esta carrera. Por su esfuerzo constante y dedicación absoluta por sus hijos. A mis hermanos, ejemplos y guías en mi vida, pero particularmente en el mundo académico. A mi padre, que estará muy contento por este logro.

A lalelé, gran grupo amigo que acompaña, motiva y quiere a la vez que distrae. Fundamental en estos momentos.

A Noe, Lu, Pao, Joaco, Agu, Diego y Mai, amigos y amigas, piezas clave a la hora de avanzar y superar obstáculos curriculares. Hicieron de la facultad un lugar mejor.

A Romi, gran compañera de vida durante prácticamente toda la carrera. Por su paciencia, amor y apoyo incondicional.

A Miguel Simó y Álvaro Laborda, por aceptar participar en el tribunal de este trabajo. A Walter Norbis, por su ayuda en la estadística de la tesina. A Dami, por su disponibilidad ante mis consultas. A compañeros de carrera y trabajo que han participado de una forma u otra en este trabajo final, compartiendo bibliografía, puntos de vista o consejos.

Finalmente, agradezco a la Universidad de la República, por permitirme el privilegio y el orgullo de ser licenciado en Ciencias Biológicas.

# Contenido

Resumen.....	4
Introducción.....	5
Materiales y métodos .....	8
Reconocimiento de las setas urticantes.....	8
Resultados .....	10
Discusión.....	13
Bibliografía .....	16

## Resumen

Las tarántulas de América presentan un mecanismo defensivo único y conspicuo; la liberación de setas urticantes. La diferenciación morfológica de los tipos de setas urticantes sugiere su uso diferenciado, habiéndose propuesto dos mecanismos defensivos; defensa activa contra potenciales depredadores y defensa pasiva contra otros artrópodos mediante la incorporación de setas a las telas de mudas u ootecas. Las especies de tarántulas que habitan Uruguay presentan tres tipos de setas urticantes con morfologías diferentes (tipos I, III y IV). Se ha propuesto que el tipo I se utiliza en defensa pasiva y que el tipo III en la defensa activa, sin embargo, el uso del tipo IV permanece enigmático. En este estudio se pretende dilucidar el uso de la seta urticante tipo IV. Para ello hemos analizado ootecas de *Grammostola anthracina*, especie que presenta setas tipo III y IV, cuantificándolas y comparando las dotaciones entre cada tipo. Se encontraron diferencias en las dotaciones incorporadas a las ootecas: las setas urticantes tipo IV están presentes en mayor proporción respecto a las setas tipo III, lo que sugiere su uso principalmente en defensa pasiva.

## Abstract

New World tarantulas present a unique and conspicuous defensive mechanism; the release of urticating setae. The morphological differentiation of the types of setae suggests their differentiated use, having proposed two defensive mechanisms: active defense against potential predators and passive defense against other arthropods through the incorporation of setae to the molting mat and/or ooteca. Tarantulas from Uruguay present three types of urticating setae with different morphologies (types I, III and IV). It has been proposed that type I is used in passive defense and that type III in active defense, however the use of type IV remains enigmatic. This study aims to elucidate the use of the type IV urticating setae. For this, we have analyzed cocoons of *Grammostola anthracina*, a species that presents type III and IV setae, quantifying them and comparing the proportions between each type. Differences were found in the number of setae incorporated into the ooteca: type IV urticating setae are present in a higher proportion compared to type III, which suggests their use mainly in passive defense.

## Introducción

Theraphosidae es una familia de arañas migalomorfas conocidas como tarántulas o arañas pollito, generalmente de gran tamaño y que presentan el cuerpo densamente cubierto por setas. Comprende 153 géneros y más de 1000 especies distribuidas en África, América, Asia, Australia y con unas pocas especies en el sur de Europa (World Spider Catalog, 2021). Su origen se estima que es Gondwánico, durante el período Cretácico (Foley *et al.*, 2019). La mayoría de las tarántulas viven en cuevas o grietas en el suelo, aunque otras especies son arbóreas y todas son depredadoras que suelen utilizar la estrategia sit-and-wait para alimentarse teniendo hábitos mayormente nocturnos (Costa & Pérez-Miles, 2002). Más de la mitad de las especies de tarántulas están representadas en América, agrupadas en cinco subfamilias: Aviculariinae, Ischnocolinae, Psalmopoeinae, Schismatothelinae y Theraphosinae (Pérez-Miles, 2020).

Las tarántulas presentan variados mecanismos defensivos que incluyen comportamientos como elevar las patas anteriores, elevar el abdomen o exhibir los quelíceros abiertos (Pérez-Miles *et al.*, 2005). Sin embargo, las tarántulas de América muestran un comportamiento defensivo exclusivo: utilizan setas especializadas que se encuentran en el dorso del abdomen, las cuales pueden lanzar por frotación con las patas y colocar o transferir por contacto en un blanco, cuando son perturbadas (Cooke *et al.*, 1972; Marshall & Uetz, 1990; Bertani & Marques, 1996; Pérez-Miles & Loch, 2003; Bertani & Guadanucci, 2013; Perafán *et al.*, 2016; Kaderka, 2020). Estas setas se encuentran en la región dorsal del abdomen en las Aviculariinae y Theraphosinae o en la cara prolateral del palpo del fémur (*Epebopus*). Cuando dichas setas entran en contacto con la piel o mucosas de los animales producen irritación, se denominan setas urticantes (SU) (Cooke *et al.*, 1972). El efecto de las setas sobre los artrópodos parece ser mecánico y actuaría limitando o impidiendo la locomoción (Bertani & Guadanucci 2013).

Las setas urticantes están presentes en el 90% de las especies de América (Bertani & Guadanucci, 2013) y se han descrito siete tipos con diferentes morfologías y mecanismos de liberación (Kaderka, 2020). Durante la ontogenia las setas urticantes aparecen en el desarrollo temprano de las arañas (Pérez-Miles, 2002), más precisamente en el cuarto o quinto estadio (Galiano, 1969).

Las setas urticantes difieren en forma, tamaño y orientación del eje, así como también en el número de barbas o en el mecanismo de liberación (Bertani & Marques, 1996). Están conectadas a la superficie del cuerpo de la araña a través de un frágil tallo de apoyo que se rompe en su zona basal para finalmente ser liberadas. La presencia de estas setas especializadas está restringida a tres subfamilias; Aviculariinae, Psalmopoeinae y Theraphosinae (Kaderka, 2020).

Las setas tipo II presentes únicamente en Aviculariinae pueden ser transferidas por contacto o lanzadas por frotación con las patas posteriores (Bertani & Marques, 1996; Bertani & Guadanucci, 2013; Foelix *et al.*, 2009) mientras que la mayoría de los otros tipos de setas (I, III y IV) son lanzados por frotación de las patas posteriores contra el abdomen. Los tipos I, III y IV están presentes exclusivamente en la subfamilia Theraphosinae (Bertani & Guadanucci, 2013; Pérez-Miles & Perafán, 2015) y están representados en especies de Uruguay.

La presencia de setas urticantes en ciertos grupos de tarántulas ha sido usada como carácter taxonómico y para realizar análisis filogenéticos (Pérez-Miles 1992, Pérez-Miles *et al.*, 1996, Turner *et al.*, 2018, Foley *et al.*, 2019). Turner *et al.*, (2018) han propuesto tribus dentro de Theraphosinae que se agrupan en función de la presencia de los diferentes tipos de setas. La tribu Hapalopini presenta setas urticantes tipo III, pero carece de tipo I. Theraphosini presenta setas urticantes tipo I o III, pero no presenta setas tipo IV. Grammostolini presenta setas tipo III y IV, pero no presenta setas tipo I. En una reciente filogenia de tarántulas usando datos filogenómicos, Foley *et al.*, (2019) propusieron el "bombardier clade", o el grupo bombardero, incluyendo los representantes con setas urticantes.

Se han propuesto dos mecanismos de defensa para las setas urticantes; i) defensa activa donde las setas son lanzadas contra potenciales depredadores vertebrados o animales que pretenden invadir el refugio de la araña (Cooke *et al.*, 1972; Pérez-Miles & Prandi 1991; Bertani & Guadanucci 2013) y ii) defensa pasiva que consiste en la incorporación de setas urticantes a la muda, así como también a la superficie exterior de las ootecas (Marshall & Uetz, 1990; Pérez-Miles & Costa 1994; Bertani & Guadanucci 2013; Foley, 2019). La defensa pasiva estaría dirigida principalmente contra otros artrópodos como hormigas y dípteros fóridos. Bertani y Guadanucci (2013) proponen que la seta

urticante tipo III está principalmente involucrada en defensa activa mientras que el tipo I está involucrada en defensa pasiva. Kaderka *et al.*, (2019) encontró que no hay coocurrencia de setas tipo I y III, en realidad en los géneros que presentan tipo I, los supuestos tipo III son una variación del tipo I que llamó Ic, lo que lleva a reinterpretar sus papeles en defensa activa y pasiva.

Los machos adultos de terafósidas tienen estrategias de vida radicalmente diferentes de juveniles y hembras. Luego de su muda de maduración los machos abandonan sus cuevas y se desplazan en busca de hembras mientras que juveniles y hembras permanecen en sus cuevas y sólo salen cortas distancias y por breves períodos de tiempo para alimentarse, sacar desechos y copular (Stoltey & Shillington, 2009; Álvarez *et al.*, 2016). Por esos motivos es esperable que los machos, más expuestos, utilicen más la defensa activa y las hembras principalmente usen defensa pasiva. Ortiz-Villatoro *et al.*, (2020) compararon la dotación de setas I (discriminando Ic), III y IV en machos y hembras de algunas especies de Uruguay y encontraron una mayor proporción de tipos I (excepto Ic) y IV en hembras, lo que sugiere el uso de setas IV en la defensa pasiva. Más allá de estos indicios, no hay evidencias directas que permitan confirmar la participación de las setas IV en la defensa pasiva. El presente estudio toma como modelo una especie representante de Grammostolini: *Grammostola anthracina* (Koch, 1842). Esta especie está presente en Argentina, Brasil, Paraguay y Uruguay (World Spider Catalog, 2021) y como otras del género tiene gran tamaño y longevidad (Criscuolo *et al.*, 2010). En Uruguay, está distribuida principalmente al sur del Río Negro, sobre todo en zonas pedregosas, refugiándose en cuevas debajo de grandes rocas (Montes de Oca *et al.*, 2015).

El objetivo de este estudio es dilucidar el posible uso de setas urticantes tipo IV en la defensa pasiva. Para ello se analiza y se compara la incorporación de setas urticantes tipo III y tipo IV en ootecas de *G. anthracina*. Se discuten los posibles mecanismos de defensa pasiva y los potenciales objetivos a quienes iría dirigida.

## **Materiales y métodos**

Se examinaron restos de cinco ootecas de *G. anthracina*, recolectadas manualmente en el Sureste de Uruguay (Maldonado, Arroyo Pan de Azúcar, -34.740, -55.080 y Piedras de Afilar, Canelones, -34.761, -55.553, el 27/01/2021 y 20/02/2021 respectivamente) en un ambiente serrano pedregoso. Los restos de ootecas fueron recolectados en campo, junto con la hembra, luego de la emergencia de las crías con el fin de no perturbar el desarrollo natural de las mismas.

De cada ooteca se extrajo una muestra de 1 cm<sup>2</sup>. Estas muestras fueron preparadas con alcohol para su posterior observación bajo microscopio óptico Nikon YS100 con portaobjeto cuadrículado (cuadrículas = 1 mm<sup>2</sup>). Se utilizó un portaobjeto milimetrado como referencia y para facilitar el conteo de las setas. Para los conteos cada muestra se dividió en ocho submuestras de 1 mm<sup>2</sup> que fueron elegidas azarosamente, totalizando 40 mm<sup>2</sup>. Una vez determinados los tipos de setas presentes en la muestra, se contabilizaron con un contador manual. Adicionalmente, muestras representativas fueron fotografiadas con microscopía electrónica de barrido (Modelo: Jeol JSM-5900LV).

Se compararon los números de setas tipos III y IV entre ootecas y entre puntos de conteo, así como también el índice de actividad (IA) propuesto por Ortíz *et al.*, (2020) (número de SU tipo III +1 / número de SU tipo IV + 1). En las comparaciones se realizaron test para la homogeneidad de las varianzas (Test de Levene) y para la normalidad de la distribución (Test de Shapiro–Wilk). Cuando los datos no cumplieron con los supuestos de normalidad ni homocedasticidad, se aplicaron las pruebas no paramétricas Mann-Whitney para comparar tipos de setas y Kruskal-Wallis para comparar entre ootecas.

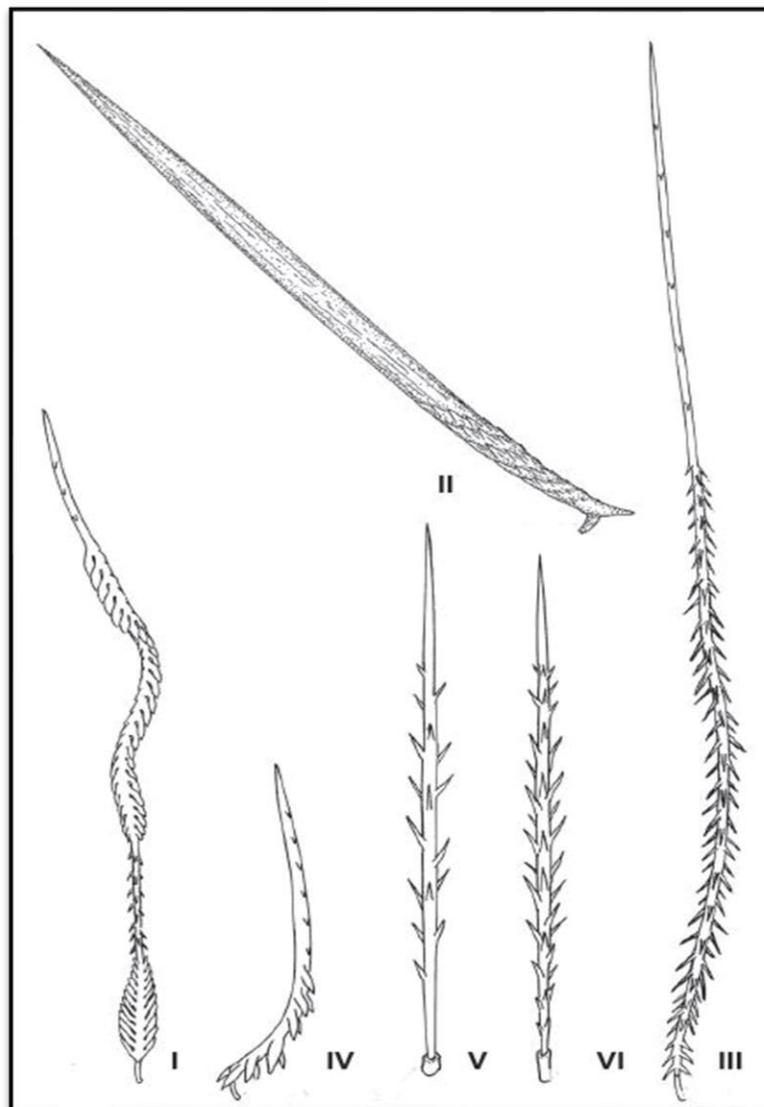
El límite de significancia para todas las pruebas fue  $p = \alpha = 0.05$ . Las pruebas estadísticas fueron realizadas en el paquete Past (Hammer *et al.*, 2013).

### **Reconocimiento de las setas urticantes**

Para el reconocimiento de los tipos de setas se utilizó la caracterización morfológica y nomenclatura propuesta por Kaderka *et al.* (2019) (Fig. 1).

Las setas tipo III se caracterizan por un eje casi recto y por dos secciones axiales: la sección basal larga tiene barbas orientadas hacia el cuerpo de la araña. Las barbas suelen estar dispuestas en 4-5 hileras longitudinales. El extremo basal del eje es ligeramente ahusado. La seta está unida al tegumento por un tallo frágil que facilita su desprendimiento. Longitud de las setas: desde 0.5 a 1.8 mm, longitud de las barbas: 0.003–0.013.

Las setas tipo IV se caracterizan por un tamaño pequeño y un eje fuertemente curvado. La sección basal tiene gruesas barbas cónicas transversales. La sección apical de la seta tiene dos filas opuestas de barbas pequeñas. La conexión de la seta con un tallo similar a lo indicado en la seta III. Longitud de las setas: 0,08 a 0,21 mm, longitud de las barbas: 0,004–0,009.



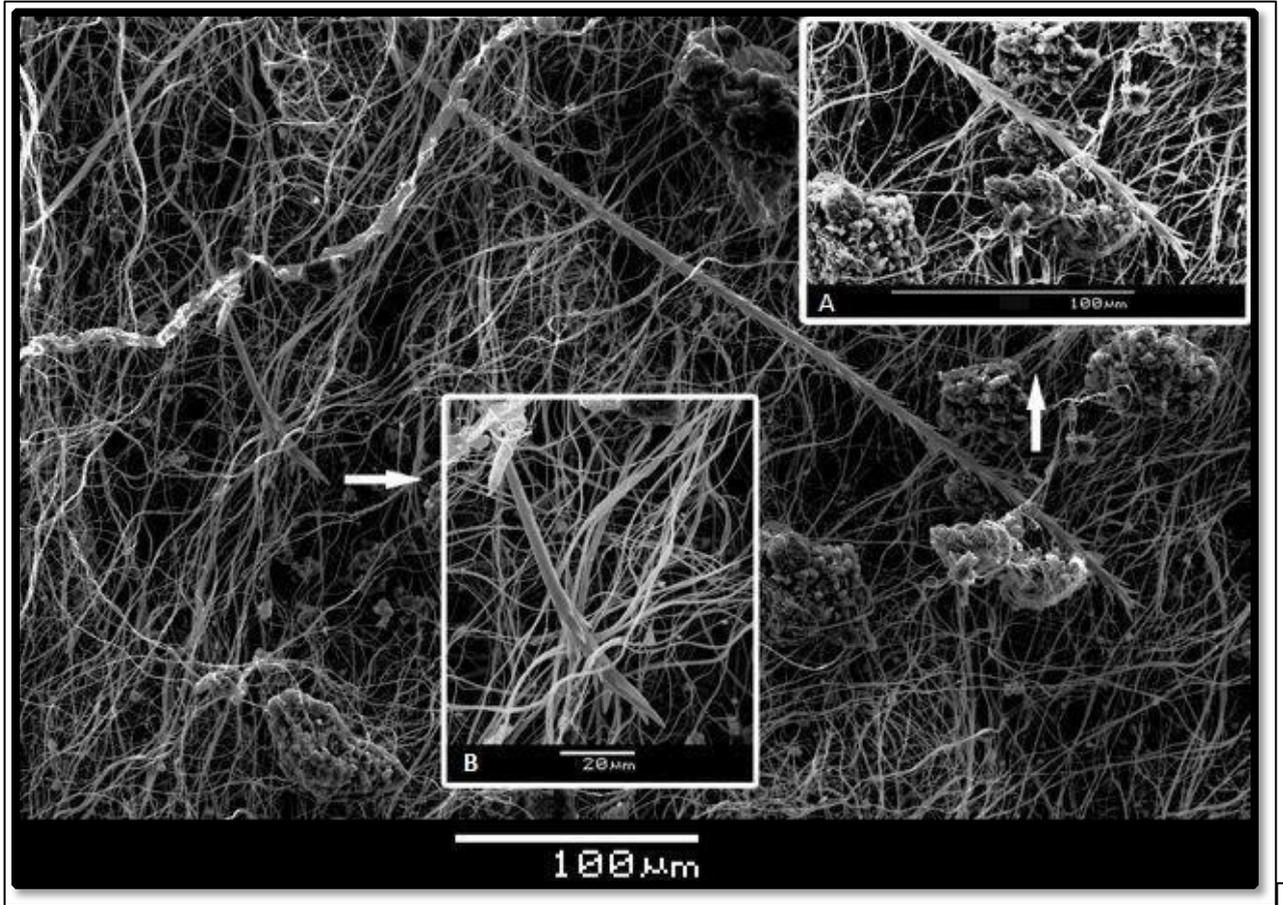
**Figura 1.** Tipos de setas urticantes (SU). (Modificada de Bertani y Guadanucci, 2013)

## Resultados

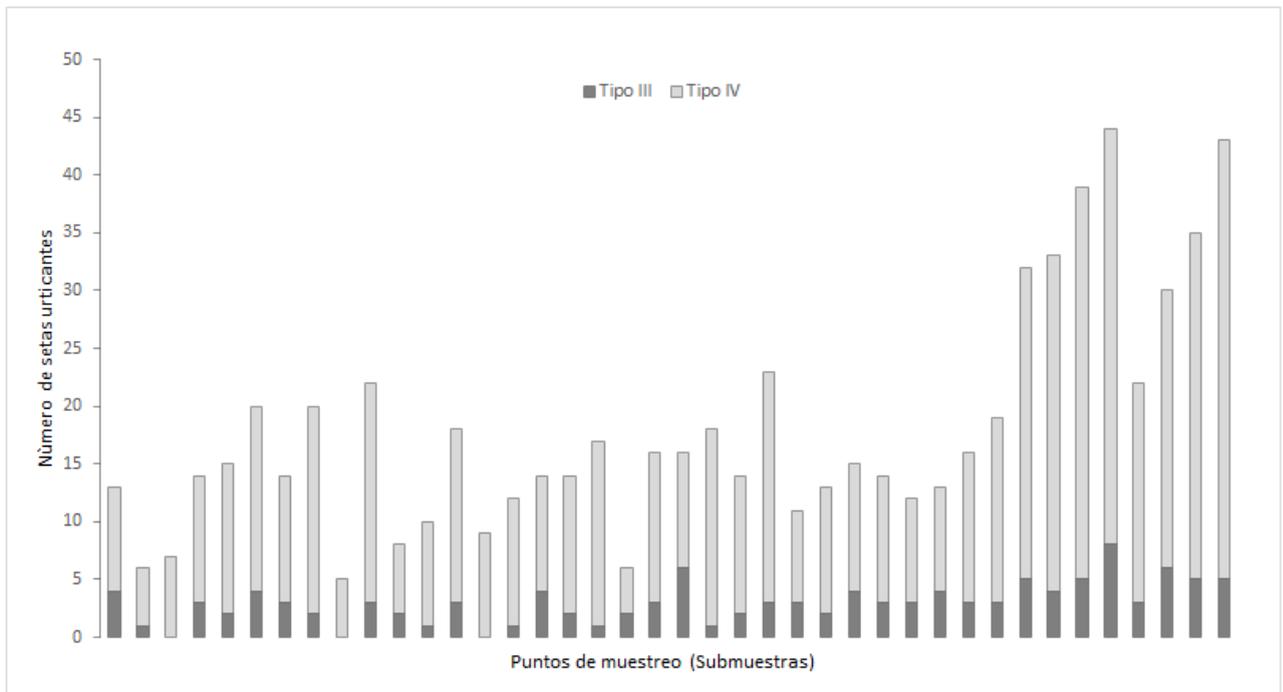
En todas las ootecas se encontraron setas urticantes incluidas en las capas superficiales (Fig. 2). A partir de las cinco muestras estudiadas se analizó un área de  $40 \text{ mm}^2$ , donde se contabilizaron en total 709 setas urticantes; 106 (15 %) setas tipo III y 603 (85 %) setas tipo IV distribuidas en las cinco muestras. En todos los puntos de muestreo (40), las setas tipo IV fueron más numerosas que las setas tipo III (Fig. 3).

En las cinco ootecas examinadas, se hallaron diferencias en la densidad entre los diferentes tipos de setas. Mientras que las setas tipo III, con un valor medio de  $2.65 \pm 0.68 \text{ mm}^2$ , presentaron valores homogéneos en diferentes ootecas ( $F = 2.1$ ,  $p > \alpha = 0.05$ ), las setas tipo IV, con un valor medio de  $15.075 \pm 8.18 \text{ mm}^2$ , resultaron heterogéneas ( $F = 24.2$ ,  $p < \alpha = 0.05$ ) (Kruskal-Wallis,  $p < 0.05$ ); la ooteca 5 difirió significativamente del resto de ootecas (Fig. 4). La mayor diferencia entre tipos de seta por ooteca se observó en la ooteca 5 con un IA = 0.14, mientras que la menor diferencia se observó en la ooteca 1 con un IA = 0.219.

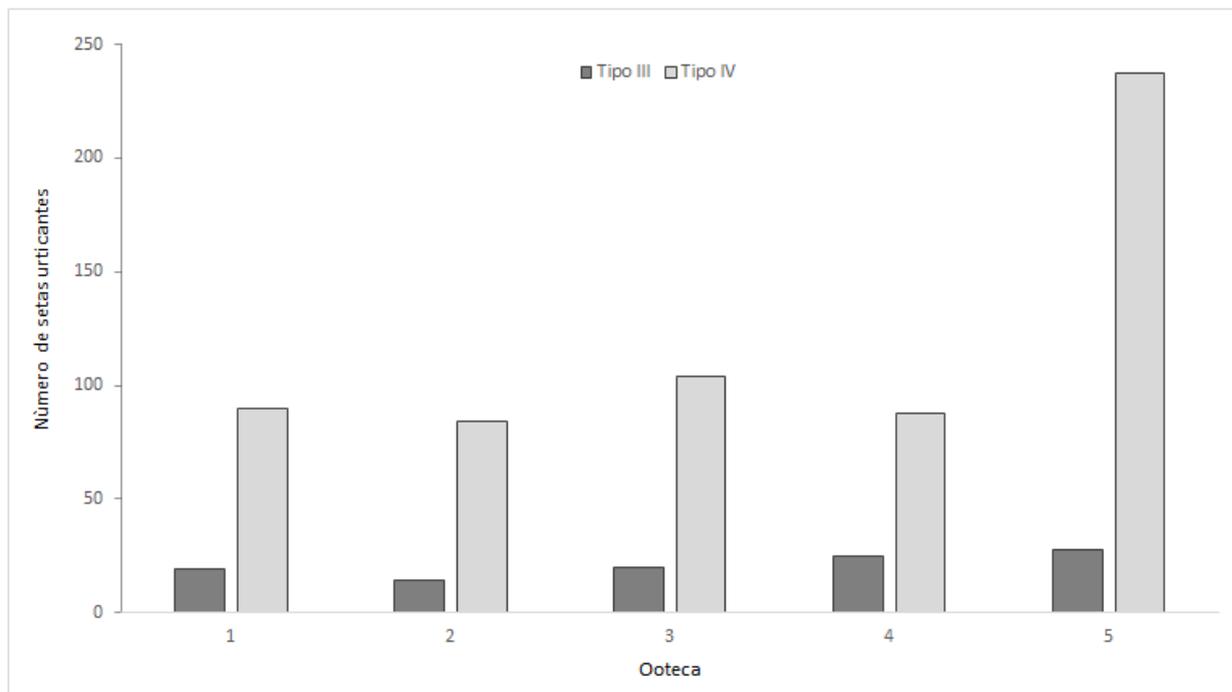
Considerando el total de setas urticantes por cada tipo, las setas tipo IV fueron significativamente más numerosas que las setas tipo III ( $Z = 7.6$ ,  $U = 10$ ,  $p < 0.05$ ) (Fig. 5). Ambos tipos de setas presentaron un coeficiente de variación moderado, similar entre tipos de setas (0.52 tipo III y 0.57 tipo IV).



**Figura 2.** Fotografía electrónica de barrido que muestra setas urticantes de *G. anthracina* incorporadas en la ooteca. (A) Vista de la parte basal de una seta urticante tipo III. (B) Vista total de una seta urticante tipo IV.

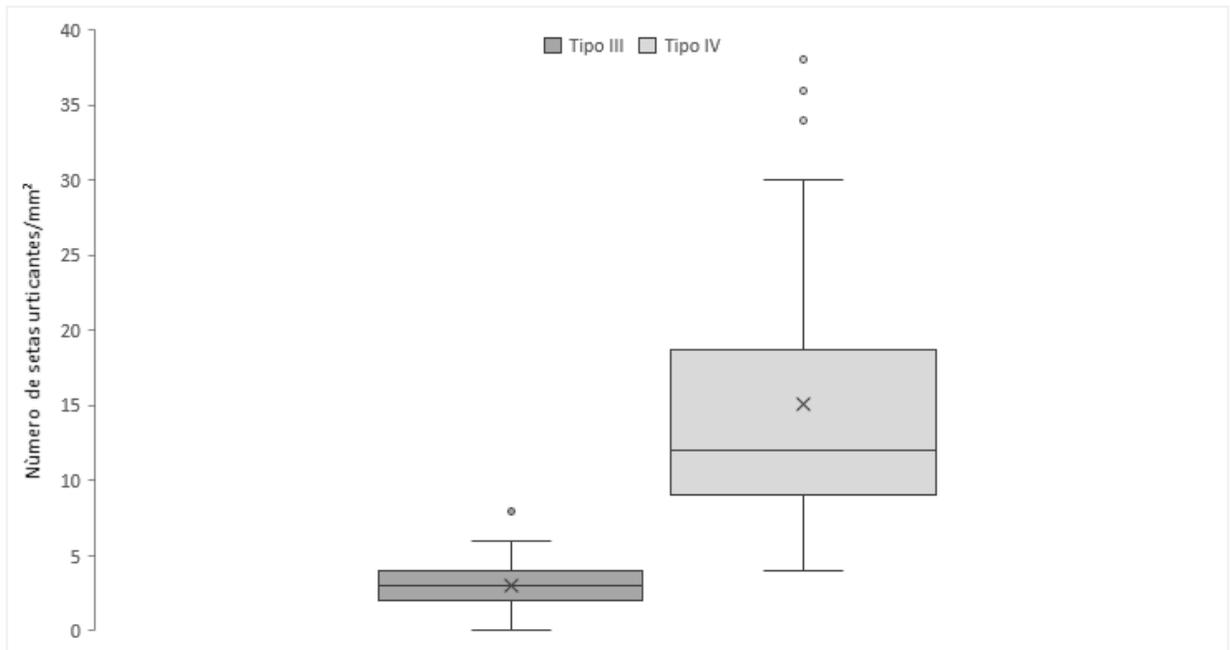


**Figura 3.** Número de setas urticantes tipos III y IV, en cada punto de muestreo.



**Figura 4.** Número de setas urticantes tipos III y IV en cada ooteca.

De acuerdo con la comparación entre submuestras, la densidad de setas urticantes resultó poco variable (Coeficiente de variación < 60). Considerando el promedio de setas por muestra, se puede estimar la cantidad de setas presentes en la superficie de una ooteca completa. La densidad promedio de setas fue de 1500/cm<sup>2</sup> para tipo IV y 260/cm<sup>2</sup> para el tipo III, por lo tanto, se estiman 112.500 setas tipo IV y 19.500 setas tipo III por ooteca (cada ooteca tiene un área de 75 cm<sup>2</sup>, aproximadamente). Las setas tipo IV presentaron mayor densidad (15/mm<sup>2</sup>) que las setas tipo III (2.8/mm<sup>2</sup>).



**Figura 5.** Estadísticos de las setas urticantes contabilizadas; mediana (línea horizontal), media (cruz) desvío standard (caja), rango (bigotes) y valores atípicos (puntos).

## Discusión

El uso de setas urticantes como mecanismo defensivo en tarántulas ha sido indicado desde el siglo XIX [Langsdorff, 1812; Bates, 1863 (citados por Cooke *et al.*, 1972), Bücherl 1951]. Cooke *et al.* (1972) por primera vez describen detalladamente la morfología de cuatro tipos de setas urticantes y su presencia en varios géneros de Theraphosidae. La producción de información sobre setas urticantes ha sido significativa, sobre todo considerando su participación en la defensa activa (Marshall & Uetz, 1990; Pérez-Miles & Prandi, 1991; Bertani & Marques, 1996; Pérez-Miles, 2002; Bertani & Guadanucci, 2013). Sin embargo, el conocimiento sobre la participación de setas urticantes en defensa pasiva es más limitado (Marshall & Uetz, 1990; Pérez-Miles & Costa, 1994, Ortiz-Villatoro *et al.* 2020). Marshall y Uetz (1990) observaron la incorporación de setas urticantes en ootecas como mecanismo defensivo de dos especies de tarántulas del neotrópico (*Theraphosa blondi* (Latreille, 1804) y *Megaphobema* sp.) principalmente ante larvas fóridos parásitas; Pérez-Miles y Costa (1994) indicaron la incorporación de setas urticantes en telas de muda de *Acanthoscurria atrox* (Vellard, 1924) y sugirieron su papel en la defensa pasiva contra moscas parásitas.

La variación morfológica de las setas urticantes (Kaderka *et al.*, 2019) sugiere una función diferenciada en distintos tipos de setas. En este sentido, Bertani y Guadanucci (2013) sugieren que, aunque todas las setas pueden usarse en defensa pasiva y activa, algunos tipos serían más eficaces en una forma de defensa. Dichos autores proponen que el tipo III estaría principalmente involucrado en defensa activa y el tipo I en defensa pasiva mientras que la función del tipo IV permanecía desconocida. Según Bertani y Marques (1996), solo las setas urticantes suficientemente largas y delgadas, con una relación de longitud a diámetro de 100: 1 o 200: 1, flotan a través del aire. Las setas tipo IV presentan otras características morfológicas y aerodinámicas, lo que sugiere poca flotabilidad en el aire. Esto sería congruente con su incorporación a las ootecas para la defensa pasiva.

Nuestros resultados, especialmente la presencia predominante del tipo IV en ootecas sugiere fuertemente su participación en defensa pasiva. Estos resultados son congruentes con lo observado por Ortíz-Villatoro *et al.*, (2020) quienes encontraron mayor proporción de setas IV que III en el abdomen de hembras en comparación con machos en dos especies de Grammostolini (*Homoeomma uruguayense* (Mello-Leitão, 1946) y *Plesiopelma longisternale* (Schiapelli & Gerschman, 1942)). Adicionalmente, comparado con otras arañas Grammostolini, *Bumba cabocla* (Pérez-Miles, 2010) y *Homoeomma uruguayense* presentan una singular seta urticante tipo IV; presenta sétulas sobre su eje que se han interpretado como mecanismo para mejorar la adhesión. La defensa pasiva con setas urticantes IV podría estar dirigida a hormigas o larvas de dípteros de la familia Phoridae como sugirieron Cocroft & Hambler (1989) y Bertani & Guadanucci (2013), tales setas impedirían el movimiento de los insectos intrusos sobre la ooteca.

Adicionalmente, Pérez-Miles (2002) encontró en varias tarántulas de Uruguay, que los tipos I y IV surgen más temprano en el desarrollo que el tipo III. A la luz de nuestros resultados esto podría interpretarse debido a que en las etapas tempranas de la vida de las arañas resultaría más oportuno disponer de setas implicadas en defensa pasiva debido a que los individuos juveniles raramente salen de la cueva (Álvarez *et al.*, 2016).

Teniendo en cuenta la estimación que hacen Cooke *et al.*, (1972) de la cantidad de setas urticantes presentes en el abdomen de *Aphonopelma chalcodes* (Chamberlin, 1940) (10.000 setas/mm<sup>2</sup>) y que podría ser similar a otras terafósidas, la proporción de setas urticantes que encontramos en las ootecas de *G. anthracina* sería muy baja. En tal sentido podríamos concluir que las tarántulas utilizan una mínima fracción de setas urticantes disponibles para la defensa pasiva. Minimizar el gasto de setas urticantes sería valioso para las arañas considerando que las setas sólo se reponen en cada nueva muda.

## Bibliografía

- Álvarez, L., Perafán, C., & Pérez-Miles, F. 2016: At what time, for what distance, and for how long does the tarantula *Eupalaestrus weijenberghi* (Araneae, Theraphosidae) leave its burrow during the mating season? *Arachnology* 17:152-154.
- Bertani, R. & Marques, O.A.V. 1996: Defensive behaviors in mygalomorph spiders: release of urticating setae by some Aviculariinae (Araneae, Theraphosidae). *Zoologischer Anzeiger*, 234:161-165.
- Bertani, R. & Guadanucci, J.P.L. 2013: Morphology, evolution and usage of urticating setae by tarantulas (Araneae: Theraphosidae). *Zoología*, 30: 403-418.
- Cocroft, R. B. & Hambler, K. 1989. Observations on a commensal relationship of the microhylid frog *Chiasmocleis ventrimaculata* and the burrowing theraphosid spider *Xenesthis immanis* in southeastern Peru. *Biotropica*, 2-8.
- Cooke, J.A.L., Roth, V.D. & F.H. Miller. 1972: The urticating hairs of theraphosidae spiders. *American Museum Novitates*, 2498:1-43.
- Criscuolo, F., Font-Sala, C., Bouillaud, F., Poulin, N., & Trabalon, M. 2010: Increased ROS production: a component of the longevity equation in the male mygalomorph, *Brachypelma albopilosa*. *PloS one*, 5:e13104.
- Costa, F. & Pérez-Miles, F. 2002: Reproductive biology of uruguayan theraphosids (Araneae, Mygalomorphae). *Journal of Arachnology*. 30:571–587
- Foley, S., Lüddecke, T., Cheng, D., Krehenwinkel, H., Künzel, S., Longhorn, S., Wendt I., Von, Wirth V., Tanzler, R., Vences, M., & Piel, W. 2019: Tarantula phylogenomics: A robust phylogeny of deep theraphosid clades inferred from transcriptome data sheds

light on the prickly issue of urticating setae evolution. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 140: doi.org/10.1016/j.ympev.2019.106573

- Foelix, R., Rast, B & Erb, B. 2009: Palpal urticating hairs in the tarantula *Epebopus*: Fine structure and mechanism of release. *The journal of Arachnology* 37:292-298.
- Galiano, M.E. 1969: El desarrollo post-embrionario larval de *Grammostola pulchripes* (Simon, 1891) (Araneae, Theraphosidae). *Physis*, 29:73-90
- Hammer Ø., Harper D.A.T. & P.D. Ryan. 2013. PAST v4.08: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9pp. [http://palaeo-electronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm)
- Kaderka, R., Bulantová, J., Heneberg, P., & Řezáč, M. 2019: Urticating setae of tarantulas (Araneae: Theraphosidae): morphology, revision of typology and terminology and implications for taxonomy. *PLoS one*, 14, e0224384.
- Kaderka, R. 2020: Enemies and Defences: Urticating Setae of Theraphosidae. In Pérez-Miles (ed.) *New World Tarantulas, Taxonomy, Biogeography and Evolutionary Biology of Theraphosidae* Cham, Springer: 271-296.
- Montes de Oca, L., D'Elía, G., & Pérez.Miles, F. 2015: An integrative approach for species delimitation in the spider genus *Grammostola* (Theraphosidae, Mygalomorphae). *Zoologica Scripta*, 45: 322-333.
- Marshall, S.D. & G.W. Uetz. 1990: The pedipalps brush of *Epebopus* sp. (Araneae: Theraphosidae): evidence of a new site for urticating hairs. *Bulletin of the British Arachnological Society*, 8:122-124.

- Ortiz-Villatoro, D., Gonzalez-Barboza, M., Hilario M., Russi, E., Perafan, C., Pérez-Miles, F., 2020: Urticating setae in uruguayan tarántulas: Active or Passive defense? *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay* 29:66-72.
- Perafán, C., & Pérez-Miles, F. 2010: An unusual setule on type IV urticating setae of *Homoeomma uruguayense* (Araneae: Theraphosidae). *The Journal of Arachnology*, 38(1), 153-154.
- Pérez-Miles, F. & Prandi, L. 1991: El comportamiento de emisión de pelos urticantes en *Grammostola mollicoma* (Araneae, Theraphosidae): un análisis experimental. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay* 6:47-53.
- Pérez-Miles, F. 1992: Análisis cladístico preliminar de la subfamilia Theraphosinae (Araneae; Theraphosidae). *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay* 7: 11-12.
- Pérez-Miles, F. & F.G. Costa. 1994. *Acanthoscurria atrox* incorporates urticating hairs in the shedding mat. *Forum of The American Tarantula Society*, 3: 63-64.
- Pérez-Miles, F., Lucas, S. M., da Silva Jr, P. I., & Bertani, R. 1996: Systematic revision and cladistic analysis of Theraphosinae (Araneae: Theraphosidae). *Mygalomorph* 1: 33-68.
- Pérez-Miles, F. 2002: The occurrence of abdominal urticating hairs during development in Theraphosinae (Araneae: Theraphosidae): Phylogenetic implications. *Journal of Arachnology* 30:316-320.
- Pérez-Miles, F., & Locht, A. 2003: Revision and cladistic analysis of the genus *Heminhagus* Simon, 1903 (Araneae, Theraphosidae, Theraphosinae). *Bulletin British Arachnological Society* 12:365-375..

- Pérez-Miles, F. Costa, F. G., Toscano-Gadea, C. & Mignone, A. 2005: Ecology and behaviour of the 'road tarantulas' *Eupalaestrus weijenberghi* and *Acanthoscurria suina* (Araneae, Theraphosidae) from Uruguay. *Journal of Natural History* 39: 483-498.
- Pérez-Miles, F. & Perafán, C. 2015: Geographic patterns of abdominal urticating setae types in Neotropical Tarantulas (Araneae, Theraphosidae). *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay* 22:103-116
- Stoltey, T., & Shillington, C. 2009. Metabolic rates and movements of the male tarantula *Aphonopelma anax* during the mating season. *Canadian journal of zoology*, 87:1210-1220.
- Turner, S., Longhorn, S., Hamilton, C., Gabriel, R., Pérez-Miles, F. & Vogler, A. 2018: Re-evaluating conservation priorities of New World tarántulas (Araneae: Theraphosidae) in a molecular framework indicates non monophyly of the genera, *Aphonopelma* and *Brachypelma*. *Systematics and Biodiversity*, 16: 89–107.
- World Spider Catalog. 2021: World Spider Catalog. Version 22.0. Natural History Museum Bern, online at <http://wsc.nmbe.ch>, accessed on Jun 7.