Universidad de la República, Facultad de Ciencias.

Tesina de grado
Licenciatura en Ciencias Biológicas
Profundización Entomología

Una nueva especie de *Plesiopelma* oculta en *Plesiopelma longisternale* de Uruguay (Araneae, Theraphosidae), evidencias morfológicas y moleculares

Maria Victoria Arias Rosano

Orientador: Dr. Fernando Pérez-Miles

Montevideo, Uruguay
2024

Índice

Agradecimientos 1
Resumen 2
Introducción 3
Materiales y Métodos 5
Reconocimiento del material de colección 5
Determinación de caracteres morfológicos 5
Abreviaturas 5
Estudio molecular 6
Resultados 8
Filogenia y delimitación de especies 8
Diagnosis. 11
Descripción 12
Distribución 18
Historia Natural 18
Discusión 19
Bibliografía 21

Agradecimientos

A mi tutor Dr. Fernando Pérez- Miles por su constante apoyo y orientación, que hicieron posible la realización de este proyecto.

AL Dr. Nelson Ferretti por su disposición para compartir información de las especies argentinas.

A Maite Hilario por sus grandes aportes en los aspectos moleculares de este proyecto.

Al tribunal Dr. Miguel Simó y Dr. Álvaro Laborda por el tiempo dedicad a la revisión de este proyecto y por sus sugerencias y consejos para la mejora del mismo.

A mis compañeros de la Sección de Entomología por su ayuda y buena energía.

Por sobre todo y muy especialmente un gran agradecimiento a mi familia y amigos por su apoyo incondicional durante toda la carrera.

Resumen

Actualmente Mygalomorphae comprende más de 3000 especies en 31 familias. Theraphosidae representa la familia más numerosa del infraorden con 1098 especies; más de la mitad están incluidas en la subfamilia Theraphosinae, que se encuentra restringida al continente americano. Debido a la complejidad de su taxonomía por su homogeneidad y por la morfología conservadora que presentan, el estudio taxonómico de la Familia Theraphosidae puede ser desconcertante y desordenado. Pero gracias a la incorporación de caracteres moleculares se han propuesto filogenias más detalladas y mejor sustentadas. El género *Plesiopelma,* Pocock, 1901 comprende trece especies registradas válidas. Para Uruguay están registradas la especie tipo *P. myodes*, Pocock, 1901 recolectada en Soriano y *P. longisternale,* Schiapelli y Gerschman 1970. Sin embargo, algunas recolecciones ocasionales e indicios morfológicos sugieren la posible existencia de otras especies. A partir de la hipótesis de la existencia de especies aún no descriptas o no registradas para Uruguay se planteó como objetivo, realizar relevamiento y discriminación de las especies de *Plesiopelma* presentes en el territorio nacional. Para ello se examinaron morfológicamente los individuos de la colección entomológica de la Facultad de Ciencias (FCE-My)**,** considerando los caracteres usualmente utilizados en la sistemática de Theraphosidae y especialmente los utilizados en el mismo género De acuerdo a los resultados de este estudio morfológico y estudios moleculares complementarios se propone la presencia de una nueva especie del género *Plesiopelma* en Lavalleja y Maldonado, la cual se describe e ilustra.

Introducción

Araneae es el séptimo orden en diversidad del mundo, con más de 52.000 especies descriptas (World Spider Catalog 2024) y una estimación total de 170.000 especies (Coddington & Levi 1991). Araneae se divide en dos subórdenes Mesothelae y Opistothelae. A su vez Opistothelae se divide en dos infraórdenes y grupos hermanos Araneomorphae, que incluye las arañas más frecuentes y Mygalomorphae, el linaje que incluye las tarántulas en sentido amplio (Platnick & Gerstch 1976, Coddington 2005). Recientemente Opatova et al. 2020 y Montes de Oca et al. (2022) realizaron considerables aportes a la filogenia de Mygalomorphae que en la actualidad comprende 31 familias y más de 3000 especies (World Spider Catalog, 2024).

Las arañas Mygalomorphae se caracterizan por, posición de los quelíceros de forma paralela, poseen cuatro pulmones e hileras posteriores triarticuladas, no cuentan con láminas maxilares (Raven 1985, Coddington 2005). Normalmente presentan solo dos pares de hileras, aunque hay familias que cuentan con tres pares. Otro carácter distintivo es la presencia de cúspulas tanto en el labio como en las maxilas y la presencia de “sigillae” (placas en el esternón ofician de apodemas de inserción muscular) (Raven 1985).

Dentro de las arañas pertenecientes al infraorden Mygalomorphae se encuentran las Theraphosidae comúnmente denominadas en distintas partes de América como tarántulas, arañas pollito, arañas pica-caballo o carangejeiras Theraphosidae Thorell, 1869, es la familia más especiosa de arañas Mygalomorphae comprende 162 géneros y 1073 especies (World Spider Catalog, 2024. En su mayoría son arañas grandes y setosas que viven en madrigueras, debajo de piedras, en retiros de seda en el suelo o en los árboles (Pérez-Miles 2020). Algunas de sus especies pueden vivir entre 15 y 30 años y tardar entre 5 y 7 años en alcanzar la madurez sexual (Main 1978). Esta familia se encuentra principalmente en regiones tropicales y subtropicales y ocupan hábitats desde cuevas profundas hasta 4000 m de elevación (Mendoza y Francke 2018, Ferretti et al. 2018). Más de la mitad de las especies de la familia están incluidas en la subfamilia Theraphosinae, que se encuentra restringida al continente americano. Esta subfamilia se caracteriza por la presencia de setas urticantes abdominales de tipo I, III y IV y machos que presentan órganos palpares con subtégulum extendido y por la presencia de quillas (Raven 1985, Pérez-Miles et al. 1996).

Debido a su homogeneidad y morfología conservadora, la taxonomía de Theraphosidae se encontraba en un estado caótico (Raven 1990, Pérez-Miles et al. 1996, Bertani 2000, Ferretti y Barneche 2013, Hamilton et al. 2013, Ortíz y Francke

2017). En las últimas dos décadas la sistemática ha progresado y la reciente incorporación de caracteres moleculares llevó a varios autores a proponer filogenias más detalladas y mejor sustentadas, así como nuevas hipótesis sobre el origen y distribución geográfica del grupo (Turner et al. (2018), Luddecke et al. (2018), Foley et al. (2019, 2021), Biswas et al. (2023, 2024)).

El género *Plesiopelma,* Pocock, 1901 comprende trece especies presentes en Argentina, Bolivia, Brasil, Paraguay, Uruguay y Venezuela (World Spider Catalog, 2024). Este género fue descrito a partir de un macho de *Plesiopelma myodes* Pocock, 1901 de Uruguay. Mello-Leitao (1923) describe el género *Ceropelma*, basado en *Ceropelma insulare* Mello-Leitao 1923 de Brasil. Posteriormente fueron descriptas *Ceropelma longisternale* Schiapelli y Gerschmann 1942 y *Ceropelma gertschi* Caporiacco 1955; asimismo *Cyclosternum semiauranticum* Simon 1897 fue transferido a *Ceropelma* por Schiapelli y Gerschman (1970). Por otra parte, *Tmesiphantes minense* Mello-Leitao 1943 y *Tmesiphantes physopus* Mello-Leitao 1926 fueron transferidos a *Plesiopelma* por Yamamoto et al. (2007) así como *Hapalopus rectimanus* Mello-Leitao 1923 fue transferido al género *Plesiopelma* por Pérez-Miles et al. 1996. Posteriormente se describió *Plesiopelma imperatrix* Pizza, 1976, basándose en un hembra de Brasil. Pérez- Miles et al. (1996) consideraron *Plesiopelma* como sinónimo senior de *Ceropelma* Mello-Leitão, 1923 y más recientemente, se han descripto tres especies de Argentina: *Plesiopelma paganoi* Ferretti y Barneche 2013, *Plesiopelma aspidosperma* Ferretti y Barneche 2013 y *Plesiopelma absconditum* Ferretti, Nicoletta & Soresi, 2024 y una de Bolivia *Plesiopelma manni* Gabriel, Sherwood & Pérez-Miles, 2023.

Para Uruguay están registradas la especie tipo *P. myodes* recolectada en Soriano, cuyo tipo está dañado y nunca fue vuelta a recolectar en el país, y *P. longisternale* (Schiapelli & Gerschman 1970) que también está ampliamente distribuida en Argentina (Ferretti et al. 2024). A partir de ejemplares recolectados en Uruguay, se detectaron variaciones morfológicas relevantes. Estas diferencias morfológicas sumadas a variaciones en las temporadas reproductoras, reveladas por la presencia de machos adultos caminando, sugieren la posible existencia de otras especies distintas a las y conocidas para el país.

A partir de la hipótesis de la existencia de especies aún no descriptas o no registradas para Uruguay se planteó como objetivo, realizar relevamiento y discriminación de las especies de *Plesiopelma* presentes en Uruguay.

Materiales y Métodos

Reconocimiento del material de colección

Se procedió relevar el material del género *Plesiopelma* depositado en la colección aracnológica de Facultad de Ciencias, identificando las procedencias donde se recolectó un número representativo de individuos, con un mínimo de 6 ejemplares por localidad. Se seleccionaron los ejemplares de cuatro departamentos de Uruguay: Lavalleja, Maldonado, Montevideo y Tacuarembó. Se revisaron en total 36 ejemplares.

Determinación de caracteres morfológicos

Se examinaron los caracteres usualmente utilizados en la sistemática de Theraphosidae (Pérez-Miles 2020), y especialmente los utilizados por Ferretti y Barneche (2013) en el mismo género. Las fotografías de las estructuras somáticas y genitales relevantes para la identificación taxonómica se realizaron con microscopio estereoscópico Leica M 205 A. El bulbo copulador fue retirado del palpo y fotografiado en dos vistas, prolateral y retrolateral. Las espermatecas fueron disecadas y posteriormente aclaradas con aceite de clavo para finalmente ser fotografiadas. Para la identificación de los tipos de setas urticantes se realizó extracción con pinza de punta fina, se tomaron muestras de distintos puntos del abdomen, se colocaron sobre portaobjeto y se observó mediante microscopio óptico, se realizó la clasificación según Kaderka et al (2019). Para la descripción de la espinación se siguió a Petrunkevitch (1925).

Se tomaron las medidas de cuerpo y apéndices con calibre digital. Los ojos y las distancias interoculares fueron medidos con micrómetro ocular. Todas las medidas se detallan en milímetros. Para el protocolo general de descripción se siguió a Ferretti & Barneche (2013).

Abreviaturas

OLA = ojos laterales anteriores; OMA = ojos medios anteriores; NB= nódulo basal; D = dorsal; P = prolateral; PI = quilla inferior prolateral; OLP= ojos laterales posteriores; HLP = hilera lateral posterior OMP = ojos medios posteriores; HMP = hilera media posterior; PS = quilla superior prolateral; R = retrolateral.

Estudio molecular

Obtención de secuencias

Para la extracción de ADN el tejido fue digerido con proteinasa K y buffer de lisis, a continuación, las proteínas se precipitaron con cloruro de sodio mientras que el ADN con isopropanol, el cual fue resuspendido en agua (Protocolo modificado de Miller et al. 1988).

Se utilizó el marcador mitocondrial citocromo oxidasa subunidad 1 (COI). Para la amplificación por PCR se utilizaron los cebadores universales LCO-1490 y HCO-2198 (Folmer et al., 1994).

Las cantidades utilizadas para la PCR fueron las siguientes: 5.84µL de agua, 2µL de buffer 10 NZYtech, 0.8µL de MgCl, 0.4µL de dNTPs, 0.4µL de cada cebador, 0.16uL de polimerasa NZYTaq II de NZYtech y 10µL de dilución 1:50 de la extracción total, alcanzando un volumen final de 20µL. La PCR se realizó en el termociclador SimpliAmp (appliedbio systems by thermo fisher scientific) y las condiciones de ciclado fueron las siguientes: 94°C de desnaturalización durante 9 minutos, seguido por 34 ciclos de 45 segundos de desnaturalización, 45 segundos de asociación a 48°C y 60 segundos de extensión a 72°C, terminando con una extensión final de 6 minutos a 72°C .

Se realizó una electroforesis en gel de agarosa 1%, durante 15 minutos a 150 voltios en TBE 1X, utilizando 1µL del marcador de peso molecular NZYDNA Ladder V, de 100-1000 pares de bases y 2µL de cada producto de PCR, para verificar la obtención de producto. Se realizó la tinción con Bromuro de Etidio y se visualizó con luz UV. Los productos de PCR sin bandas secundarias, se enviaron para su purificación y posterior secuenciación a la empresa Macrogen (Corea del Sur). Los productos fueron secuenciados con ambos cebadores.

Se observaron los cromatogramas y las secuencias fueron editadas utilizando MEGA11 (Koichiro et al. 2021), obteniéndose un fragmento de 595 pares de bases.

Análisis

Se agregaron 16 secuencias pertenecientes a Argentina, del género Plesiopelma. Y 5 secuencias del género *Grammostola* como grupo externo, Tab. 1. Se hizo un alineamiento utilizando el algoritmo ClustalW de MEGA1,

Se calculó la matriz de distancia genéticas pareadas p con MEGA11.

TABLA 1. Muestras utilizadas para análisis moleculares y código de acceso NCBI

	Nombre en el árbol	Código de acceso NCBI
Plesiopelma absconditus	El Singüil 29	PP028752.1
	El Singüil N3	PP028762.1
	El Singüil N4	PP028763.1
Plesiopelma longisternale	Cumbrecita 30	PP028753.1
	Cumbrecita 31	PP028754.1
	Cumbrecita 34	PP028757.1
	Balcarce 36	PP028759.1
	Tandil N5	PP028764.1
	Tandil N6	PP028765.1
	Villa Ojo de Agua 43	PP028760.1
	Villa Ojo de Agua 44	PP028761.1
	Achiras 33	PP028756.1
	Alpa Corral 35	PP028758.1
	FUNKE 27	PP028750.1
	Lihu Calel 32	PP028755.1
	PPET 28	PP028751.1
Grupo externo	*Grammostola andreleetzi*	KT965218.1
	Grammostola anthracina	KT965202.1
	Grammostola burzaquensis	KT965249.1
	Grammostola pulchra	KT965206.1
	Grammostola quirogai	KT965275.1

Se realizaron tres inferencias filogenéticas con los programas MEGA11, IQ-TREE (Nguyen et al., 2015) y BEAST2 (Bouckaert et al., 2014).

1. Filogenia en MEGA11: Método máxima verosimilitud. 1000 pseudoréplicas de bootstrap. Modelo Tamura-Nei.
2. Filogenia en IQ-TREE: máxima verosimilitud. Se realizó en el servidor online (http://iqtree.cibiv.univie.ac.at/). 1000 pseudoreplicas de “ultrafast bootstrap”. Elección automática de modelo mediante ModelFinder según el criterio BIC: TIM3+F+G4. Los de más parámetros por defecto.
3. Filogenia en BEAST2: método bayesiano. Se armó el archivo XML en BEAUti 2, y se corrió en BEAST2, con los parámetros por defecto. Las cadenas de Markov Monte-Carlo tuvieron un largo de 100 millones de generaciones, guardándose cada 10 mil iteraciones, por lo que se guardaron 10 mil árboles. Se anotaron los árboles con TreeAnotator con un burnin del 10%. En TRACER (Rambaut et al. 2018) se comprobaron las convergencias de las corridas independientes y que

dicha convergencia no coincidiera con la del prior. Además, se corroboró que los ESS (estimated sample sizes) para cada parámetro fueran mayor a 200, como indicador de la independencia entre las muestras de la corrida.

TABLA 2: Matriz de distancia genéticas pareadas p.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
1. FUNKE 27																						
2. PPET 28	0,01																					
3. Cumbrecita 30	0,02	0,01																				
4. Cumbrecita 31	0,02	0,01	0,00																			
5. Lihu Calel 32	0,01	0,00	0,01	0,01																		
6. Achiras 33	0,01	0,00	0,01	0,01	0,00																	
7. Cumbrecita 34	0,02	0,01	0,00	0,00	0,01	0,01																
8. Alpa Corral 35	0,01	0,00	0,01	0,01	0,00	0,00	0,01															
9. Balcarce 36	0,02	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01														
10. Villa Ojo de Agua 43	0,02	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01													
11. Villa Ojo de Agua 44	0,02	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,00												
12. El Singüil 29	0,08	0,08	0,08	0,08	0,08	0,08	0,08	0,08	0,08	0,08	0,08											
13. El Singüil N3	0,08	0,08	0,08	0,08	0,08	0,08	0,08	0,08	0,08	0,08	0,08	0,00										
14. El Singüil N4	0,08	0,08	0,08	0,08	0,08	0,08	0,08	0,08	0,08	0,08	0,08	0,00	0,00									
15. Tandil N6	0,03	0,02	0,01	0,01	0,02	0,01	0,01	0,01	0,00	0,02	0,02	0,08	0,08	0,08								
16. Tandil N5	0,03	0,02	0,01	0,02	0,02	0,01	0,01	0,01	0,01	0,02	0,02	0,08	0,08	0,08	0,00							
17. Aguas Blancas 1441	0,12	0,11	0,11	0,11	0,11	0,11	0,11	0,11	0,10	0,11	0,11	0,12	0,12	0,12	0,10	0,10						
18. Arroyo Pan de Azucar 1440	0,11	0,10	0,11	0,11	0,10	0,10	0,11	0,10	0,10	0,11	0,11	0,11	0,11	0,11	0,10	0,10	0,02					
19. Grammostola anthracina GE KT965202.1	0,17	0,16	0,16	0,16	0,16	0,16	0,16	0,16	0,16	0,16	0,16	0,17	0,17	0,17	0,16	0,16	0,16	0,15				
20. Grammostola pulchra GE KT965206.1	0,17	0,16	0,16	0,16	0,16	0,16	0,16	0,16	0,16	0,16	0,16	0,16	0,16	0,16	0,15	0,15	0,17	0,17	0,11			
21. Grammostola andreleetzi GE KT965218.1	0,16	0,16	0,16	0,16	0,16	0,16	0,16	0,16	0,16	0,16	0,16	0,16	0,16	0,16	0,16	0,16	0,15	0,15	0,14	0,14		
22. Grammostola burzaquensis GE KT965249.1	0,18	0,18	0,18	0,18	0,18	0,18	0,18	0,18	0,18	0,18	0,18	0,17	0,17	0,17	0,18	0,18	0,18	0,18	0,10	0,09	0,13	
23. Grammostola quirogai KT965275.1	0,18	0,17	0,17	0,17	0,17	0,17	0,17	0,17	0,17	0,17	0,17	0,18	0,17	0,17	0,17	0,17	0,17	0,16	0,11	0,10	0,14	0,11

Se visualizaron los árboles en FigTree software versión 1.4.4.

Resultados

Filogenia y delimitación de especies

Los resultados de las tres inferencias filogenéticas fueron compatibles. El análisis mostró una mayor diversidad en las poblaciones de *P. longisternale* en comparación con las otras poblaciones consideradas. Las muestras de *Plesiopelma* de Argentina se resolvieron en dos clados separados correspondientes a *P. longisternale* y *P. absconditus*. Los individuos de Lavalleja y Maldonado (Uruguay), se agruparon monofiléticamente en un clado separado, teniendo como grupo hermano a los individuos de Argentina, con un alto apoyo estadístico en las tres inferencias (bootstrap = 100, ultrafast bootstrap = 100, probabilidad posterior = 1) Figs.1 y 2. Asimismo, las distancias genéticas de las muestras de *Plesiopelma* sp. procedentes de Uruguay resultaron siempre mayores del 10% en su comparación con todas las otras poblaciones consideradas, Tab 2.

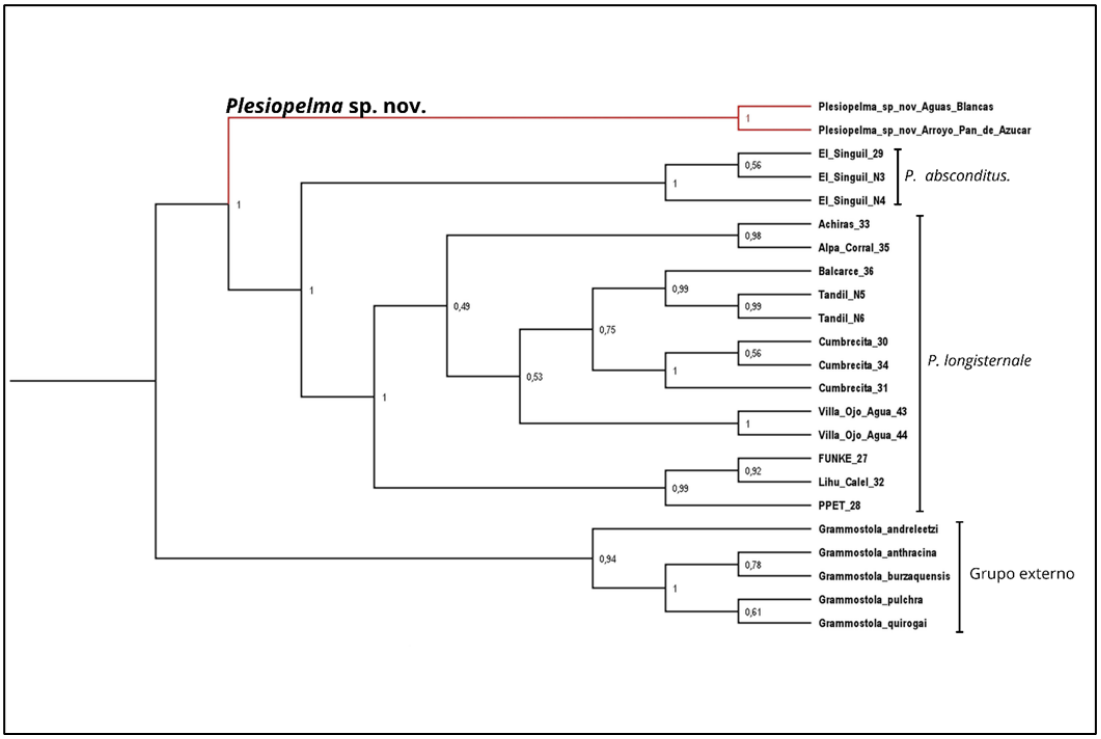


Fig. 1: Cladograma que resume las relaciones filogenéticas (BI) entre especies argentinas de Plesiopelma y los individuos de Lavalleja y Maldonado,(Uruguay), mostrando los valores soporte de probabilidad posterior.

Las evidencias moleculares se correspondieron con las diferencias morfológicas encontradas, particularmente en el número de cúspulas labiales y maxilares, la morfología de bulbo copulador en machos, morfología de espermatecas en hembras y el tamaño corporal.

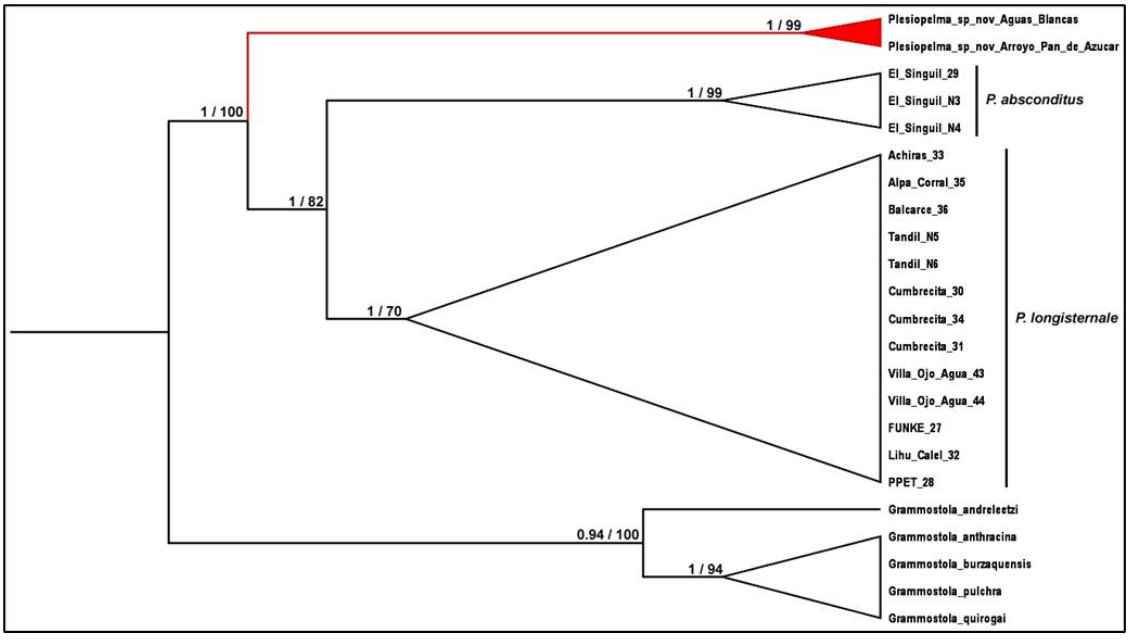


Fig. 2: Resumen de árboles ML y BI obtenidos, mostrando los valores de soporte probabilidad posterior / Bootstrapping.

TAXONOMIA

Familia Theraphosidae Thorell, 1869

Subfamilia Theraphosinae Thorell, 1870

Género *Plesiopelma* Pocock 1901

Plesiopelma Pocock**,** 1901:553; Petrunkevich, 1911:85 (catalogo); Pérez-Miles et al., 1996:55 (retirado de la sinonimia de *Citharacanthus*).
Citharacanthus Pocock, 1901:551; Pérez-Miles et al., 1996:46 (en parte). *Dryptopelma* Simon, 1889:402 (en parte).
Eurypelma C. L. Koch, 1850:70 (en parte); Roewer, 1942:240 (en parte); Brignoli, 1983:137 (en parte).
Ceropelma Mello-Leitão, 1923b:175; Pérez-Miles et al., 1996:55 (sinonimizado con *Plesiopelma*).

Especie tipo: *P. myodes* Pocock, 1901, por monotipia.

Diagnosis. Difiere de otros Theraphosidae, excepto de algunas especies de *Homoeomma*, por la presencia de largas setas convergentes en el abdomen dorsal central (Ferretti & Barneche 2013). Los machos difieren de los otros géneros de Theraphosinae por la presencia de un pequeño diente subapical en el bulbo, ausente en *P. paganoi* y *P. aspidosperma* en combinación con la presencia de un nódulo basal retrolateral en metatarso I. Bulbo palpal piriforme, quillas prolaterales superior e inferior bien desarrolladas, paralelas, próximas o separadas entre sí. Las hembras se diferencian por las espermatecas en forma de espiral con presencia de gránulos (Pérez-Miles y Perafán 2020).

***Plesiopelma* sp. nov. (Fig. 3)**

Material Típico. Holotipo ♂, Uruguay, Lavalleja, Aguas Blancas (54º32'S, 55º 24'W), 15 May 2008, C. Perafán, L Baruffaldi, F. Pérez-Miles (FCEMy-0773). Paratipos ♀, de la misma localidad, 7 Jul 2000, F.G. Costa, F. Pérez-Miles, M. Pérez, (FCEMy-1415). (34º32'S, 55°24'W): 15 de mayo de 2008, 1♂, L. Baruffaldi, C. Perafán, L. Montes de Oca, F. Pérez-Miles (FCE-My 0773). Aguas Blancas (34º32'S, 55°24'W): 15 de mayo de 2008, 1♂, L. Baruffaldi, C. Perafán, L. Montes de Oca, F. Pérez-Miles

(FCE-My 0772). Aguas Blancas (34º32'S, 55°24'W): 15 de mayo de 2008, 1♂, L. Baruffaldi, C. Perafán, L. Montes de Oca, F. Pérez-Miles (FCE-My 0777). Aguas Blancas (34º32'S, 55°24'W): 15 de mayo de 2008, 2 ♂, L. Baruffaldi, C. Perafán, L. Montes de Oca, F. Pérez-Miles (FCE-My 0783). Aguas Blancas (34º32'S, 55°24'W): 15 de mayo de 2008, 1♂, L. Baruffaldi, C. Perafán, L. Montes de Oca, F. Pérez-Miles (FCE-My 0776). Aguas Blancas (34º32'S, 55°24'W), 2 ♀, (FCE-My 1415).

Diagnosis.

Fig.3: *Plesiopelma* sp. nov. habitus, hembra.

Plesiopelma sp. nov. Difiere de la mayoría de las especies de *Plesiopelma*, excepto por *P. insulare y P.paganoi*, por el alto número de cúspulas labiales y maxilares: más de 125-138 labiales (m/h) y 251-188 maxilares (m/h). Los machos difieren de *P. insulare* por la morfología del bulbo palpar, con PS y PI más estrechas y por la posición más proximal del diente del émbolo. Difiere de *P. paganoi* por la presencia del diente en el émbolo y por el tamaño corporal más pequeño. Además, se diferencia del macho *P. longisternale* por la ausencia de un grupo de espinas cortas y gruesas en el nódulo metatarsal. Adicionalmente difiere del macho de *P. myodes* en el menor tamaño corporal. Las hembras de la nueva especie difieren de otras especies en la morfología de las espermatecas, cortas, sinusoidales, con tres curvaturas y sin lóbulos adicionales.

Descripción

Macho (holotipo macho FCEMy-0773): Color en etanol cefalotórax y patas dorsalmente marrón oscuro con setas blanquecinas en el borde del cefalotórax, coxas y trocánteres. Abdomen dorsalmente negro con setas rojizas (Figs. 4-7). Longitud total (sin incluir quelíceros ni hileras) 16.1. Cefalotórax 8.2 largo, 7.2 ancho. Abdomen 6.3 largo, 4.2 ancho Ojos: longitud del tubérculo 0.9, ancho 1.2. Clípeo estrecho, 0.2. fila de ojos

TABLA 3: *Plesiopelma sp*. nov. Holotipo macho, longitud de patas y palpos.

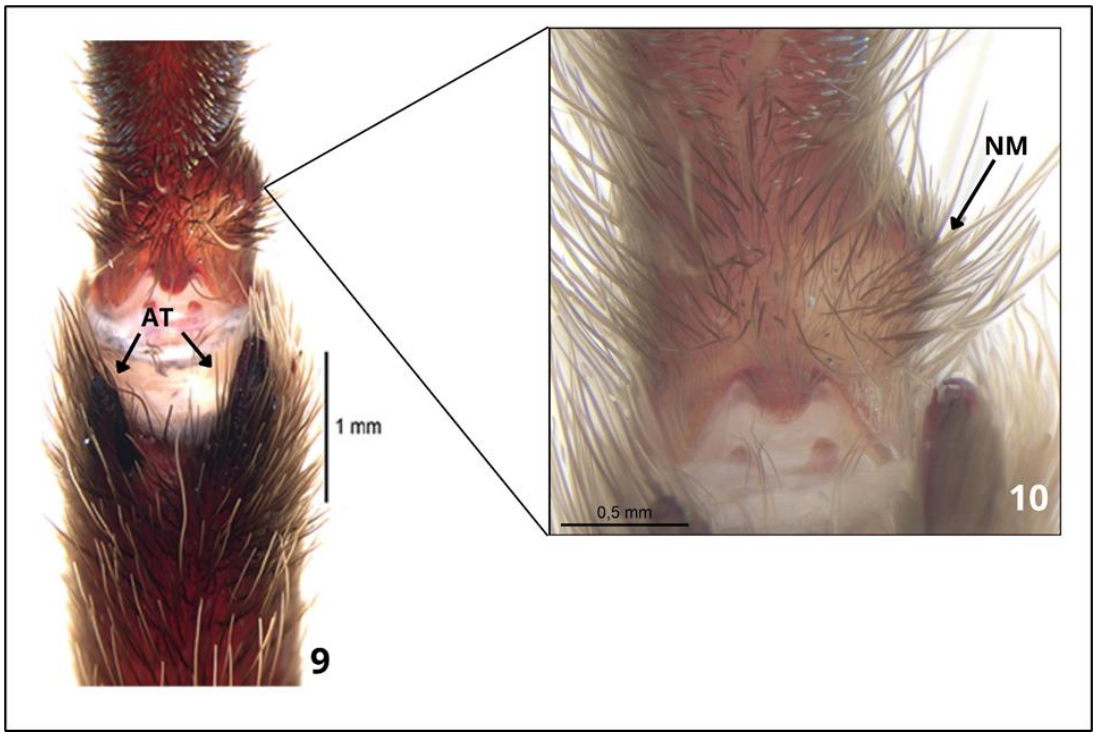
	I	II	III	IV	Palpo
Femur	7.7	6.5	5.7	7.2	4.2
Patela	4.1	3.4	3.2	3.3	2.4
Tibia	5.4	4.3	3.6	5.6	3.8
Metatarso	4.3	3.8	3.8	6.0	---
Tarso	3.2	2.7	3.2	3.8	1.8

anterior procurva, fila posterior recurva. Tamaño de ojos e interdistancias: OMA 0.18, OLA 0.28, OMP 0.15, OLP 0.23, OMA – OMA 0.25, OMA – OLA 0.13, OMP – OMP 0.55, OMP – OLP 0.08, OLA – OLP 0.13. Fóvea transversal, profunda, procurva, 1.4 ancho.

Fig. 8: *Plesiopelma* sp. nov., Palpo izquierdo del macho, vista retrolateral. SE = campo de setas espiniformes.

Longitud de labio 1.5, ancho 1.4, con 125 cúspulas. Maxila con 251 cúspulas distribuidas en la cara interna. Esternón: longitud 3.8, ancho 2.4. Quelíceros con 10 dientes grandes

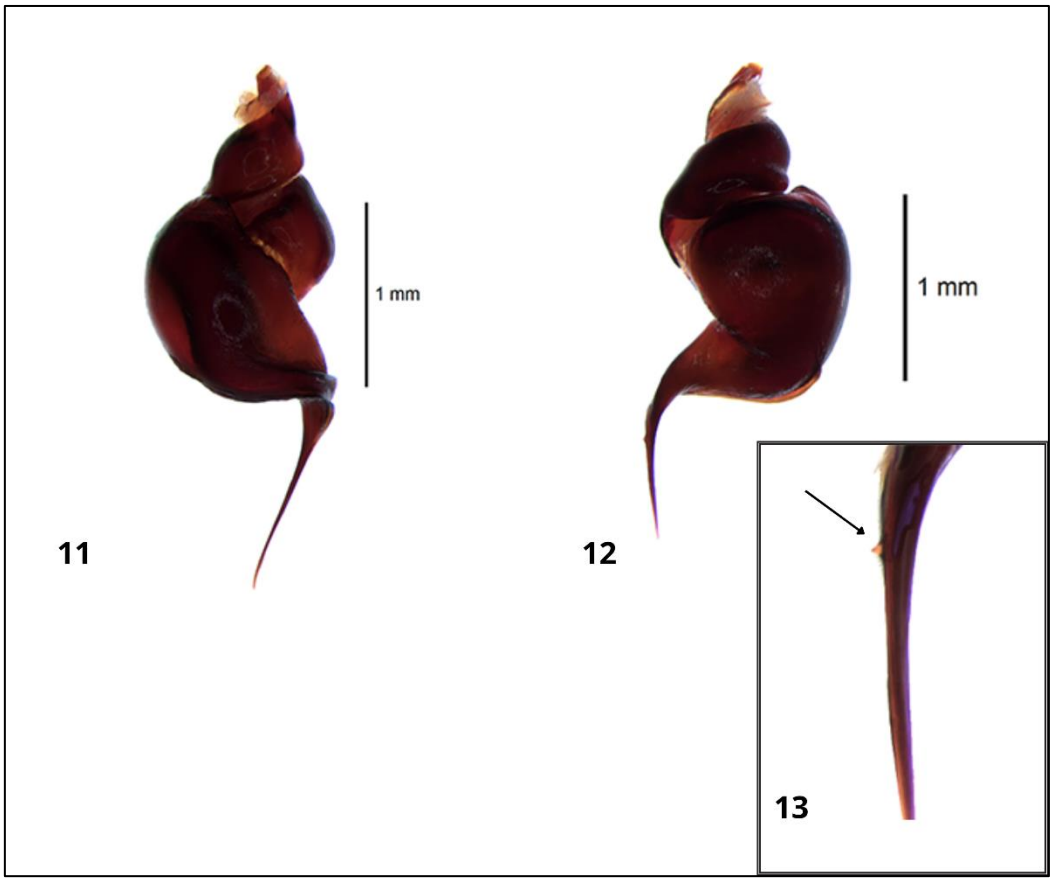
en el promargen, 6 dientes basales más pequeños detrás de la línea promarginal. Longitud de patas y segmentos palpales en Tab. 3, Tarso I – IV densamente escopulados, escópula I entera, II-IV dividida por una línea de setas, aumentando su ancho hacia las patas posteriores. Extensión de las escópulas metatarsales: I hasta la base, II-III 1/2 apical, IV 1/3 apical. Espinación: fémur del palpo 1D; I 1P; II 1D; III; 1D, IV 0. Tibia del palpo 1D; I 2D, 3V; II 1P, 5V; III 2P, 2R, 5V; IV 2P, 2R, 5V. Metatarso: I 1 V; II 1D, 2V; III 3P, 1R, 6V; IV 2P,3D, 2R, 5V. Tarso I – IV, palpo 0. Presencia de setas espiniformes en la cara retrolateral de la tibia palpal (Fig. 8). Apófisis tibial formada por dos ramas (Fig 9): la prolateral más pequeña, con una megaespina basal y ausencia de espinas en la cara interna; la retrolateral más grande con una megaespina subapical y cinco espinas cortas en la cara interna. Metatarso de la pata I con nódulo redondeado basal poco desarrollado (Fig. 10). El metatarso se flexiona entre ambas ramas de la apófisis tibial, tocando su porción media. Bulbo palpal piriforme, que se estrecha abruptamente, con PI y PS bien desarrolladas, próximas y casi paralelas entre sí (Fig. 11). Émbolo delgado, tan largo como la mitad de la longitud total del bulbo (Fig. 12).



Figs. 9-10: *Plesiopelma* sp. nov. Holotipo macho, 9 Pata I izquierda del macho, vista ventral, AT apófisis tibiales, 10 Nódulo metatarsal.

Diente subapical presente en la mitad de la longitud del émbolo (Fig. 13). Abdomen con hileras digitiformes, HMP monoarticuladas, largo1.0, ancho 0.15; HLP triarticuladas, artejo basal 1.7, artejo medio 0.95, artejo distal 1.35 . Setas urticantes tipos III y IV presentes.

Figs. 4-7: *Plesiopelma* sp. nov., paratipo macho (783), 4 cefalotórax dorsal, 5 esternón ventral, 6 abdomen dorsal, 7 abdomen ventral.



Figs. 11-13: *Plesiopelma* sp. nov., holotipo macho, bulbo copulador izquierdo, 11 vista prolateral, 12 vista retrolateral, 13 ampliación del estilo, la flecha indica el diente.

Paratipo hembra (FCEMy-1415). Color en etanol: cefalotórax y patas dorsalmente marrones con setas blanquecinas en el borde del cefalotórax, coxas y trocánteres (Figs. 14-17). Abdomen dorsalmente negro con setas rojizas. Longitud total (sin incluir quelíceros ni hileras) 18.8. Cefalotórax 7.4 largo, 6.3 ancho. Abdomen 11.7 largo, 7.9 ancho. Ojos: longitud del tubérculo 0.7, ancho 1.10. Clípeo estrecho, 0.3. Fila de ojos anterior procurva, fila posterior recurva. Tamaño de ojos e interdistancias: OMA 0.13, OLA 0.28, OMP 0.13, OLP 0.24, OMA – OMA 0.28, OMA – OLA 0.10, OMP – OMP 0.55, OMP – OLP 0.05, OLA – OLP 0.08. Fóvea transversal, profunda, procurva, 0.8 ancho. Longitud de labio 1.05, ancho 1.50, con 138 cúspulas. Cada maxila con 188 cúspulas repartidas en la cara interna. Esternón: largo 3.45, ancho 3.55. Quelíceros con

TABLA 4: *Plesiopelma* sp. nov. Paratipo hembra, longitud de patas y palpos.

	I	II	III	IV	Palpo
Femur	5.2	4.8	3.9	5.6	4.0
Patela	3.4	2.9	2.3	3.0	2.4
Tibia	3.9	3.0	2.5	3.9	2.5
Metatarso	2.6	2.4	2.8	4.0	----
Tarso	2.3	2.2	2.2	2.7	2.7

10 dientes grandes en el promargen, 9 dientes basales más pequeños detrás de la línea promarginal. Longitud de patas y segmentos palpales en Tab.4, Tarso I – IV densamente escopulado, escópulas I entera II-IV dividida por una línea de setas, aumentando su ancho hacia las patas posteriores. Metatarso I 2/3 escopulado apical, II-III 1/2 escopulado apical, IV 1/3 escopulado apical. Espinación: Fémur del palpo 0; I 0; II 1D; III and IV 0. Tibia de palpo 3V; I 0; II 0; III 2P, 1R, 1V; IV 2R, 5V. Metatarso I 1 V; II 2V; III 3P, 1C, 6V; IV 1P, 2R, 6V. Tarso I – IV, palpos 0.

Fig. 18: *Plesiopelma* sp. nov., paratipo hembra, espermatecas, vista ventral.

Espermatecas constituidas por dos receptáculos sinusoidales tubulares separados con el fondo subgloboso (Fig. 18). Abdomen con hileras digitiformes, Hileras: HMP monoarticuladas, largo 0.9, ancho 0.14; HLP triarticuladas, artejo basal 1.6, artejo medio 1.15, artejo distal 1.05. Otros caracteres como en el macho.

Figs. 14-17: *Plesiopelma sp*. nov., paratipo hembra, 14 caparazón dorsal, 15 esternón ventral, 16 abdomen dorsal, 17 abdomen ventral.

Distribución (Fig. 19).

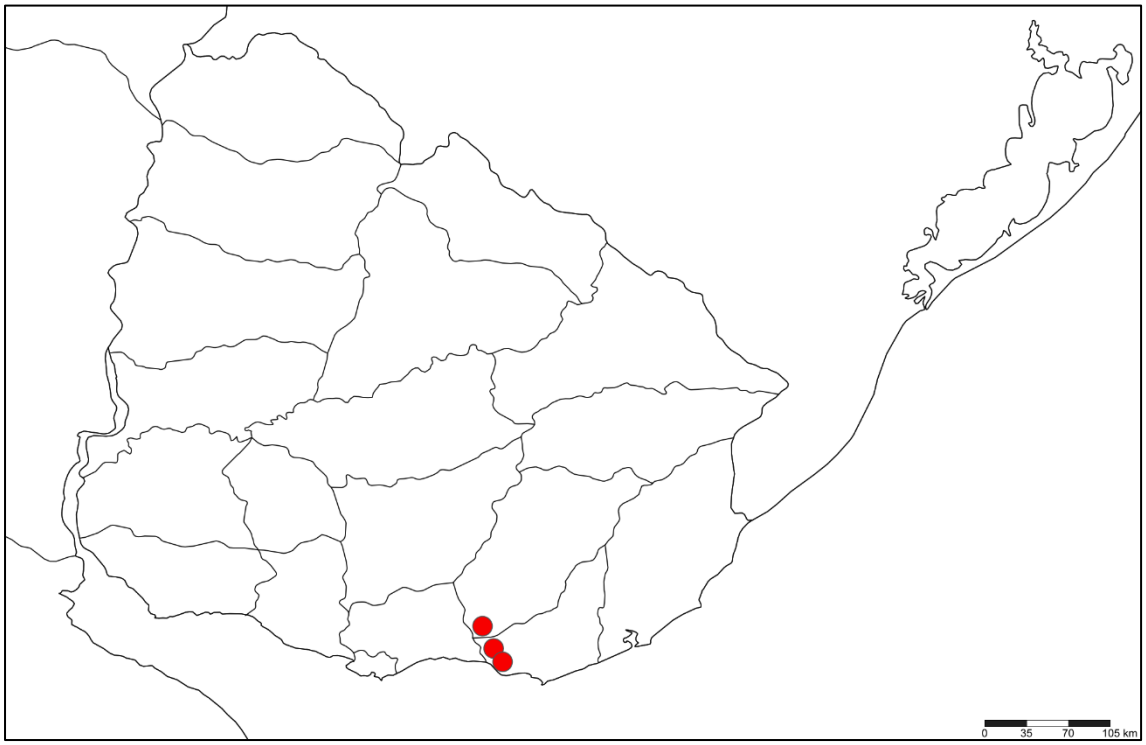


Fig. 19: Registros de *Plesiopelma sp nov.* en Uruguay.

Historia Natural

Plesiopelma sp. nov. fue encontrada en la eco-región Sierras del Este (Brazeiro et al. 2015), particularmente en serranías pedregosas de los departamentos de Maldonado y Lavalleja donde se extiende la Cuchilla Grande. En dichas sierras las alturas varían entre los 200 y 500 msnm, la temperatura promedio anual es de 17ºC y las precipitaciones entre 1000 a 1200 mm anuales (Evia y Gudynas, 2000).

Suelen encontrarse bajo rocas, en refugios que revisten con seda abundante y densa; los refugios son similares a los de *P. longisternale* (Pérez-Miles y Ferretti 2014). La región contiene un nivel de riqueza específica intermedia de vertebrados y leñosas con escasas especies endémicas pero un considerable número de especies indicadoras (Brazeiro et al. 2015)). Predomina la vegetación de pastizales y bosque serrano.

Otro material estudiado

De la colección aracnológica de Facultad de Ciencias, Uruguay, **Maldonado**: Sierra de las Animas (34º42'S, 55°19'W): 19 de abril de 1953, 1♂, P.R. San Martín, L.C Zolessi (FCE-My 0659). Sierra de las Animas (34º42'S, 55°19'W): 19 de abril de 1953, 1♂, P.R. San Martín, L.C Zolessi (FCE-My 0660). Sierra de las Animas (34º42'S, 55°19'W): 19 de abril de 1953, 1♂, P.R. San Martín, L.C Zolessi (FCE-My 0450). Sierra de las Animas (34º42'S, 55°19'W): 19 de abril de 1953, 1♂, P.R. San Martín, L.C Zolessi (FCE-My 0520). Sierra de las Animas (34º42'S, 55°19'W): 01 de octubre de 1962, 1 ♀, P.R. San Martín (FCE-My 0481). Sierra de las Animas (34º42'S, 55°19'W): 13 de abril de 1987, 1 ♀, (FCE-My 0528). Sierra de las Animas (34º42'S, 55°19'W): 08 de diciembre de 1984, 1 ♀, M. Menenghel. (FCE-My 0499). Sierra de las Animas (34º42'S, 55°19'W): 13 de abril de 1987, 1 ♀, De Leon, E Gudynas, F. Pérez-Miles (FCE-My 0504). Sierra de las Animas (34º42'S, 55°19'W): 19 de abril de 1953, 1 ♀, P.R. San Martín, L.C Zolessi (FCE-My 0481). Maldonado, Arroyo Pan de Azúcar (34º38'S, 55º14'"W):10 de junio 2023, 1 ♀, F. Pérez-Miles.

Del Museo Argentino de Ciencias Naturales (MACN), **Maldonado**: Sierra de las Animas [34º42'S, 55°19'W] May. 1956, P. San Martín, 1♂, 2♀♀, (MACN 6319); [34º42'S, 55°19'W] May. 1958, P. San Martin 1♂, (MACN 6320); [34º42'S, 55°19'W] Oct. 1959, C. Carbonell - P. San Martín, 4 ♀♀ (MACN 6321); [34º42'S, 55°19'W], Abr. 1964, P. San Martín 1♂, 1♀, (MACN 6323); Cerro del Toro [34°43′49″S 55°20′40″W], Dic. 1954, P. San Martín, 1♀, (MACN 6324); Cerro San Antonio [34°52′42″S 55°16′26″O], Nov. 1952, P. San Martín, 1♀, (MACN 6325).

Discusión

Las arañas Theraphosidae históricamente han presentado dificultades en su taxonomía debido a su homogeneidad morfológica (Raven 1990, Pérez-Miles 1996, 2020, Bertani 2000, Ferretti y Barneche 2013, Hamilton et al. 2014, Ortíz y Francke 2017). Particularmente la delimitación de especies ha sido un desafío importante. El uso de aproximaciones moleculares ha contribuido con estrategias adicionales a la delimitación de especies en el grupo (Longhorn & Hamilton, 2020). La especie tipo del género, *P. myodes* fue descrita a partir de un macho de Uruguay, cuyo tipo (examinado) está dañado y no fue vuelta a recolectar. Mello-Leitao (1923) se refirió a una hembra proveniente de Río Grande del Sur (Brasil) aunque no la describió detalladamente y ese material seguramente se destruyó en el incendio del Museo Nacional de Río de Janeiro.

El tipo de *P. myodes* y otra hembra probablemente co-específica depositada conjuntamente en el Natural History Museum of London, también examinada, se distinguen claramente de la nueva especie por los caracteres indicados en la diagnosis. Los individuos recolectados en Uruguay fueron históricamente determinados a través de su morfología como *P. longisternale,* especie descripta originalmente a partir de ejemplares colectados en Santiago del Estero, Argentina (Schiapelli y Gerschmann 1942). Dicha especie tiene una amplia distribución en Argentina y Uruguay. Recientemente Ferretti et al. (2024) estudió varias poblaciones de Argentina utilizando caracteres morfológicos y moleculares y encontrando una sensible variación intraespecífica; incluso en una población las diferencias eran tales que justificaron la descripción de una nueva especie. La morfología de individuos encontrados en Lavalleja y Maldonado, Uruguay, era similar a la descripta para *P. longisternale,* pero con sutiles diferencias. Al realizar el estudio molecular junto con poblaciones de Argentina, incluyendo de la localidad típica de *P. longisternale*, se encontró una distancia genética importante con todas las especies conocidas y particularmente con *P. longisternale,* lo que resultó congruente con las diferencias morfológicas. Consecuentemente estas evidencias justificaron proponer una especie nueva. Estos resultados son congruentes con otros estudios de Mygalomorphae que señalan una subestimación de la diversidad específica en estas arañas (Bond et al. 2001, Hamilton et al. 2011, 2014, Ortíz & Francke 2016, 2017, Ferretti et al. 2018, Candia- Ramírez & Francke 2020, Korba et al. 2023; Galleti-Lima etal. 2023).

Usualmente las Theraphosidae y en general las Mygalomorphae presentan una limitada capacidad de dispersión, por lo que no presentan amplias áreas de distribución (Perafán y Ferretti 2020). Las localidades donde se encontró la nueva especie están a una distancia mayor a 1000 km, de la localidad típica de *P. longisternale* (Santiago del Estero, Argentina). Estas consideraciones biogeográficas fueron elementos adicionales para considerar que los individuos recolectados constituían una especie diferente de *Plesiopelma longisternale.* En realidad, este argumento también cuestionaría en general la presencia de *P. longisternale* en Uruguay, pero aún no tenemos evidencias que apoyen esta hipótesis.

La homogeneidad morfológica de las Theraphosidae ha sido reiteradamente indicada en la literatura como un elemento que dificulta los estudios taxonómicos y filogenéticos y subestima la riqueza específica (Raven 1990, Pérez-Miles 1996, 2020, Bertani 2000, Ferretti y Barneche 2013, Hamilton et al. 2014, Ortíz y Francke 2017). Las aproximaciones integrativas con estudios morfológicos y moleculares parecen una herramienta poderosa para los estudios sistemáticos en el grupo y gracias a ese

enfoque en el presente estudio revelaron la existencia de una nueva especie. La profundización de este tipo de estudios en Theraphosidae de Uruguay seguramente podrá permitir conocer con más profundidad la diversidad de este género, probablemente subestimada.

Bibliografía

Bertani, R. (2000). Revision, cladistic analysis, and zoogeography of Vitalius, Nhandu, and Proshapalopus; with notes on other Theraphosine Genera (Araneae, Theraphosidae). Arquivos de Zoologia. 36. 265-356.

Biswas, A. & Chaitanya, R. & Karanth, P. (2023). The tangled biogeographic history of tarantulas An African centre of origin. Journal of Biogeography. 50. 10.1111/jbi.14678.

Biswas, Aritra & Karanth, K. (2024). Thinking small: miniaturization might have facilitated adaptation to new niches in tarantulas. Zoological Journal of the Linnean Society. 10.1093/zoolinnean/zlae069.

Bond, J. & Hedin, M. & Ramirez, M. & Opell, B. (2001). Deep molecular divergence in the absence of morphological and ecological change in the Californian coastal dune endemic trapdoor spider Aptostichus simus. Molecular ecology. 10. 899-910. 10.1046/j.1365-294X.2001.01233.x.

Bouckaert, R. & Heled, J. & Kühnert, D. & Vaughan, T. & Wu, C-H. & Xie, D., Suchard, MA. & Rambaut, A., & Drummond, A. J. (2014). BEAST 2: A Software Platform for Bayesian Evolutionary Analysis. PLoS Computational Biology, 10(4), e1003537. doi:10.1371/journal.pcbi.1003537

Brazeiro, A. (2015). Eco-Regiones de Uruguay: Biodiversidad, Presiones y Conservación. Aportes a la Estrategia Nacional de Biodiversidad. Facultad de Ciencias, Ciedur, VS-Uruguay, SZU, 122.

Candia-Ramírez, D. & Francke, O. (2020). Another stripe on the tiger makes no difference? Unexpected diversity in the widespread tiger tarantula Davus pentaloris (Araneae: Theraphosidae: Theraphosinae). Zoological Journal of the Linnean Society. 192. 10.1093/zoolinnean/zlaa107.

Coddington, J. & Levi, H.W. (1991). Systematics And Evolution Of Spiders (Araneae). Annual Review of Ecology and Systematics. 22. 565-592. 10.1146/annurev.ecolsys.22.1.565.

Coddington, J. A. (2005). Phylogeny and Classification of Spiders. In: Ubick, D., Cushing, P.E. and Paquin, P., Spiders of North America: an Identification Manual. American Arachnology Society.18-24.

Evia G. & E. Gudynas. (2000). Ecologia del paisaje del Uruguay. Aportes para la conservacion de la diversidad biologica. MVOTMA, AECI. 173 pp.

Ferretti, N. & Barneche, J. (2013). Description of two new species of Plesiopelma (Araneae, Theraphosidae, Theraphosinae) from Argentina. Iheringia Série Zoologia. 103. 374-380. 10.1590/S0073-47212013000400007.

Ferretti, N. & Cavallo, P. & Chaparro, J. C. & Ríos Tamayo, D. & Seimon, T. & West, R. (2018). The Neotropical genus Hapalotremus Simon, 1903 (Araneae: Theraphosidae), with the description of seven new species and the highest altitude record for the family. Journal of Natural History. 52. 1927-1984. 10.1080/00222933.2018.1506521.

Ferretti, N. & Nicoletta, M. & Soresi, D. (2024). An integrative taxonomy approach evaluates the limits of the widespread tarantula *Plesiopelma longisternale* (Araneae: Mygalomorphae: Theraphosidae) and reveals a new species from Argentina. Zoologischer Anzeiger. 308. 10.1016/j.jcz.2023.12.003.

FigTree software v. 1.4.4 (http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/)

Foley, S. & Lüddecke, T. & Cheng, D. & Krehenwinkel, H. & Künzel, S. & Longhorn, S. & Wendt, I. & Wirth, V. & Tänzler, 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. 106573. 10.1016/j.ympev.2019.106573.

Foley, S. & Krehenwinkel, H. & Cheng, D. & Piel, W. (2021). Phylogenomic analyses reveal a Gondwanan origin and repeated out of India colonizations into Asia by tarantulas (Araneae: Theraphosidae). PeerJ. 9. e11162. 10.7717/peerj.11162.

Folmer, O. & Black, M. & Hoeh, W. & Lutz, R. & Vrijenhoek, R. 1994 DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse

metazoan invertebrates. Molecular Marine Biology and Biotechnology, 3(5), 294-299.

Galleti-Lima, A. & Hamilton, C. & Borges, L. & Guadanucci, J. P. (2023). Phylogenomics of Lasiodoriforms: reclassification of the South American genus Vitalius Lucas, Silva and Bertani and allied genera (Araneae: Theraphosidae). Frontiers in Ecology and Evolution. 11. 10.3389/fevo.2023.1177627.

Hamilton, C. A. & Formanowicz, D. & Bond, J. (2011). Species Delimitation and Phylogeography of Aphonopelma hentzi (Araneae, Mygalomorphae, Theraphosidae): Cryptic Diversity in North American Tarantulas. PloS one. 6. e26207. 10.1371/journal.pone.0026207.

Hamilton, C. A. & Hendrixson, B. E. & Brewer, M. S. & Bond, J. E. (2013). An evaluation of sampling effects on multiple DNA barcoding methods leads to an integrative approach for delimiting species: A case study of the North American tarantula genus Aphonopelma (Araneae, Mygalomorphae, Theraphosidae). Molecular Phylogenetics and Evolution, 71. 79–93. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2013.11.007

Kaderka, R. (2019). The genus Cyriocosmus Simon 1903 and two new species from Peru (Araneae: Theraphosidae: Theraphosinae). Revista Peruana de Biología 26 4: 543-550. doi:10.15381/rpb.v26i4.17215

Koch, C. L. (1850). Übersicht des Arachnidensystems. Nürnberg, Heft 5. 77.

Koichiro, T. & Glen S. & Sudhir K. (2021). MEGA11: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 11. Molecular Biology and Evolution 38:3022-3027.

Korba, J. & Opatova, V. & Calatayud-Mascarell, A. & Enguídanos, A. & Bellvert, A. & Adrian, S. & Sanchez-Vialas, A. & Arnedo, M. (2023). Systematics and phylogeography of western mediterranean tarantulas (araneae: Theraphosidae). Zool. J. Linn. Soc. 196 2: 845–884.

Longhorn, S. A., & Hamilton, C. A. (2020). A molecular approach to the phylogeny of Theraphosidae and their kin. In F. Pérez-miles (Ed.), New World Tarantulas. Springer. http://www.sprin ger.com/serie s/15188

Luddecke T. & Krehenwinkel H. & Canning G. & Glaw F. & Longhorn S.J. & Taenzler R. & Wendt I. & Vences M. (2018). Discovering the silk road: Nuclear and mitochondrial sequence data resolve the phylogenetic relationships among theraphosid spider subfamilies. Mol. Phylogenet. Evol. 119: 63–70.

Main, B.Y. (1978). Biology of the arid-adapted Australian trap door spider Anidiops villosus (rainbow). Bulletin of the British Arachnological Society 4: 161–175.

Mello-leitão, C. F. (1923a). Aracnídeos da Ilha dos Alcatrazes. Revista do Museu Paulista 13:515-520.

Mendoza, J. & Francke, O. (2018). Five new cave-dwelling species of Hemirrhagus Simon 1903 (Araneae, Theraphosidae, Theraphosinae), with notes on the generic distribution and novel morphological features. Zootaxa. 4407. 451. 10.11646/zootaxa.4407.4.1.

Miller, S. A. & Dykes, D. D. & Polesky, H. F. (1988). A simple salting out procedure for extracting DNA from human nucleated cells. *Nucleic acids research*, *16*(3), 1215. https://doi.org/10.1093/nar/16.3.1215

Montes de Oca, L. & Indicatti, R. & Opatova, V. & Almeida, M. & Pérez-Miles, F. & Bond, J. (2021). Phylogenomic analysis, reclassification, and evolution of South American nemesioid burrowing mygalomorph spiders. Molecular Phylogenetics and Evolution. 168. 107377. 10.1016/j.ympev.2021.107377.

Nguyen, L.T. & Schmidt, H.A. & Von Haeseler, A. & Minh, B.Q., 2015. IQTREE: a fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum-likelihood phylogenies. Mol. Biol. Evol. 32, 268–274.

Opatova, V. & Hamilton, C. A. & Hedin, M. & Montes de Oca, L. Král, J. & Bond, J. E. (2020). Phylogenetic systematics and evolution of the spider infraorder Mygalomorphae using genomic scale data. Systematic Biology, 69(4): 671-707.

Ortiz, D. & Francke, O. (2016). Two DNA barcodes and morphology for multi-method species delimitation in Bonnetina tarantulas (Araneae: Theraphosidae). Molecular Phylogenetics and Evolution. 101. 176-193. 10.1016/j.ympev.2016.05.003.

Ortiz, D. & Francke, O. (2017). Reconciling morphological and molecular systematics in tarantulas (Araneae: Theraphosidae): Revision of the Mexican endemic genus Bonnetina. Zoological Journal of the Linnean Society. 180. 10.1093/zoolinnean/zlw013.

Pérez-Miles, F. & Lucas, S. M. & Silva Jr., P. I. & Bertani, R. (1996). Systematic Revision and cladistic analysis of Theraphosinae Mygalomorph. (Araneae: Theraphosidae). 1: 33-62.

Pérez-Miles, Fernando & Ferretti, Nelson. (2014). Theraphosidae. In: Biodiversidad de Artrópodos Argentinos vol. 3 (pp.119-124).

Pérez-Miles, Fernando. (2020). New World Tarantulas: Taxonomy, Biogeography and Evolutionary Biology of Theraphosidae. 101007. /978-3-030-48644-0.

Pérez-Miles, F. & Perafán, C. (2020). Theraphosinae. In: Pérez-Miles, F. (ed.) New World Tarantulas. Zoological Monographs, 6, pp. 121-151.

Platnick, N. & Gertsch, W.J. (1976). The suborders of spiders: A cladistic analysis (Arachnida, Araneae). American Museum Novitates. 2607: 1-15.

Petrunkevitch, A. (1911). A synonymic index-catalogue of spiders of North, Central and South America with all adjacent islands, Greenland, Bermuda, West Indies, Terra del Fuego, Galapagos, etc. Bulletin of the American Museum of Natural History 29:1- 791.

Petrunkevitch, A. I. (1925). Arachnida from Panamá. Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences. 27: 51-248

Pocock, R. I. (1901). Some new and old genera of South American Avicularidae. Annals and Magazine of Natural History 7(8):540-555.

Rambaut A, Drummond AJ, Xie D, Baele G and Suchard MA (2018) Posterior summarisation in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. *Systematic Biology*. **syy032**. doi:10.1093/sysbio/syy032

Raven, R. J. (1985). The Spider Infraorder Mygalomorphae (Araneae): Cladistics and systematics. Bulletin of the American Museum of Natural History. 182: 1-180.

Raven, R. J. 1990. Comments on the proposed precedence of Aphonopelma Pocock 1901 (Arachnida, Araneae) over Rechostica Simon 1892. Bull. Zool. Nom., 47 (2): 126.

Roewer, C. F. (1942). Katalog der Araneae von 1758 bis 1940. Bremen 1:1-1040.

Schiapelli, R. D. & Gerschman, B. S. (1942). Arañas argentinas (Ia parte). Anales del Museo Argentino de Ciencias Naturales 40: 317-332.

Schiapelli, R & Gerschman de Pikelin, B. (1970). El género Ceropelma Mello-Leitao, 1923 (Araneae, Theraphisdae). Physis, 30 80: 225-239.

Simon, E. (1889). Arachnides. In: Voyage de M. E. Simon au Venezuela (décembre 1887-avril 1888). 4e Mémoire. Annales de la Société Entomologique de France 6 9:169-220.

Turner S.P. & Longhorn S.J. & Hamilton C.A. & Gabriel R. & Pérez-Miles F. & Vogler A.P. (2018). Re-evaluating conservation priorities of New World tarantulas (Araneae: Theraphosidae) in a molecular framework indicates non-monophyly of the genera, Aphonopelma and Brachypelma. Syst. Biodivers. 16:89–107.

World Spider Catalog (2024). World Spider Catalog. Version 25.0. Natural History Museum Bern, online at http://wsc.nmbe.ch, accedido el 28 de febrero de 2024 doi: 10.24436/2

Yamamoto, F. U. & Lucas, S. M. & Guadanucci, J. P. L. & Indicatti, R. P. (2007). Revision of the genus Tmesiphantes Simon (Araneae, Mygalomorphae, Theraphosidae). Revista Brasileira de Zoologia 24: 971-980.