

RESSALVA

Atendendo solicitação do autor,
o texto completo desta dissertação
será disponibilizado somente a partir
de 17/05/2024.

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

**VARIAÇÕES GENÉTICAS E MORFOMÉTRICAS ENTRE AS ARANHAS
PTERINOPELMA LONGISTERNALIS (BERTANI 2001) E *PTERINOPELMA ROSEUS*
(MELLO-LEITÃO, 1923) (MYGALOMORPHAE, THERAPHOSIDAE)**

WOLF J MOELLER

**Rio Claro – SP
2023**

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

**VARIAÇÕES GENÉTICAS E MORFOMÉTRICAS ENTRE AS ARANHAS
PTERINOPELMA LONGISTERNALIS (BERTANI 2001) E *PTERINOPELMA ROSEUS*
(MELLO-LEITÃO, 1923) (MYGALOMORPHAE, THERAPHOSIDAE)**

WOLF J MOELLER

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Zoologia

Orientador: Dr. José Paulo Leite Guadanucci

**Rio Claro – SP
2023**

M693v Moeller, Wolf J
 Variações genéticas e morfométricas entre as aranhas
 Pterinopelma longisternalis (Bertani 2001) e Pterinopelma
 roseus (Mello-Leitão, 1923) (Mygalomorphae,
 Theraphosidae) / Wolf J Moeller. -- Rio Claro, 2023
 49 p. : tabs., fotos, mapas

 Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista
 (Unesp), Instituto de Biociências, Rio Claro
 Orientador: José Paulo Leite Guadanucci

 1. Theraphosidae. 2. Mygalomorphae. 3. Morfometria.
 4. Genética. 5. Sistemática Filogenética. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do
Instituto de Biociências, Rio Claro. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA DISSERTAÇÃO: ANÁLISE FILOGEOGRÁFICA DAS ARANHAS *VITALIUS LONGISTERNALIS* BERTANI 2001 E *VITALIUS ROSEUS* (MELLO-LEITÃO, 1923) (MYGALOMORPHAE, THERAPHOSIDAE)

AUTOR: WOLF J MOELLER

ORIENTADOR: JOSE PAULO LEITE GUADANUCCI

Aprovado como parte das exigências para obtenção do Título de Mestre em Ciências Biológicas (Zoologia), pela Comissão Examinadora:

Prof. Dr. JOSE PAULO LEITE GUADANUCCI (Participação Virtual)
Departamento de Biodiversidade / Unesp - IB Rio Claro

Profa. Dra. MILLKE JASMINE ARMININI MORALES (Participação Virtual)
Instituto de Biologia / UNICAMP - Universidade Estadual de Campinas

Prof. Dr. RAFAEL PREZZI INDICATTI (Participação Virtual)
Coleções Especiais / Instituto Butantan

Rio Claro, 17 de maio de 2023

Título alterado para: "Variações genéticas e morfométricas entre as aranhas *Pterinopelma longisternalis* (Bertani 2001) e *Pterinopelma roseus* (Mello-Leitão, 1923) (Mygalomorphae, Theraphosidae)"

Agradecimentos

Agradeço ao meu orientador, o Professor Dr. José Paulo Leite Guadanucci pela orientação ao longo de toda a trajetória de desenvolvimento desta dissertação. Muito mais que um orientador, o considero um exemplo profissional e pessoal.

Agradeço a todos os amigos e colegas do Laboratório de Aracnologia de Rio Claro (LARC): Arthur, Hector, Rafael e Heloísa. Obrigado pela parceria no desenvolvimento deste projeto e pela amizade formada nestes últimos 3 anos. Também agradeço aos colegas do Departamento de Biodiversidade da UNESP de Rio Claro, pelo apoio e companheirismo nesta jornada.

Agradeço aos doutores Millke Jasmine Arminini Morales e Rafael Prezzi Indicatti por todos os ensinamentos ao longo do desenvolvimento desta dissertação, sem a ajuda e a orientação de vocês esse trabalho não teria sido realizado.

Agradeço aos amigos Leandro Malta Borges, Nelson Porfirio e Eric Hideki Yabiku pela coleta e doação de materiais utilizados nos trabalhos e por todo o suporte ao longo do desenvolvimento do projeto.

Agradeço aos companheiros que moraram comigo nestes três últimos anos: Juliano e Hector, vocês me ensinaram que família também é formada e transcende laços sanguíneos. Agradeço por tudo e por todos os momentos!

Agradeço à minha mãe, Josiane, que com muito esforço me ensinou os valores da vida e me apoiou de forma incondicional durante esta trajetória. Amo você!

Agradeço a minha companheira, Mariane, que diariamente me ensina o que é amor e companheirismo. Você é o Sol que ilumina os meus dias, te amo!

Agradeço a todos que me auxiliaram nas expedições de campo e a todas as pessoas que conheci ao longo de cada viagem, com certeza a parte mais divertida de todo este trabalho. Também agradeço a todos que conheci e de alguma forma me ajudaram no desenvolvimento deste trabalho.

Por fim, peço desculpas a todos que ao longo desta convivência foram capazes de aguentar meus momentos de mau humor, chatice, teimosia, impaciência etc. É uma característica quase que genética, juro que me esforço para melhorar.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001

RESUMO

Aranhas da infraordem Mygalomorphae, conhecidas como caranguejeiras, se caracterizam pela alta homogeneidade morfológica e hábitos de vida sedentários, que refletem em baixa vagilidade e capacidade de dispersão. Estas características normalmente ocasionam forte estruturação na genética populacional. Desta forma, tornam-se excelentes organismos modelos em estudos integrativos pautados pela filogeografia e a morfometria geométrica. As espécies irmãs *Pterinopelma longisternalis* e *Pterinopelma roseus* (Theraphosidae), possuem ampla distribuição na região sul do Brasil, com possível co-ocorrência no oeste do Estado de Santa Catarina. Dada suas relações filogenéticas e suas semelhanças morfológicas, é proposta uma análise integrativa usando métodos morfométricos, para testar se existem diferenças morfológicas, e genéticas, para recuperar a história evolutiva, entre as duas espécies. Os resultados das análises morfométricas conseguiram diferenciar com sucesso *P. longisternalis* de *P. roseus*, pela forma do esterno (apesar do aspecto contínuo desse caráter) e pela morfologia dos bulbos copulatórios dos machos. Além disso, foi proposta uma análise genética para explorar as possíveis variações intra e interespecíficas das duas espécies. Os resultados moleculares apontaram a existência de uma terceira linhagem genética, com morfologia críptica a *P. longisternalis*.

Palavras chaves: Theraphosidae, Mygalomorphae, Morfometria, Sistemática Filogenética

ABSTRACT

Mygalomorphae spiders compound an infraorder, known as tarantula. They are characterized by high morphological homogeneity and sedentary lifestyle habits, which reflect in low vagility and dispersal capacity. These characteristics normally cause strong structuring in population genetics. In this way, they become excellent model organisms in integrative studies guided by phylogeography and geometric morphometry. The sister species *Pterinopelma longisternalis* and *Pterinopelma roseus* (Theraphosidae), have a wide distribution in southern Brazil, with possible co-occurrence in western Santa Catarina State. Given their phylogenetic relationships and their morphological similarities, an integrative analysis is proposed using morphometric methods, to test whether there are morphological and genetic differences, to recover the evolutionary history, between the two species. The results of the morphometric analyzes were able to successfully differentiate *P. longisternalis* from *P. roseus*, by the shape of the sternum (despite the continuous appearance of this character) and by the morphology of the male copulatory bulbs. In addition, a genetic analysis was proposed to explore the possible intra and interspecific variations of the two species. Molecular results pointed to the existence of a third genetic lineage, with cryptic morphology to *P. longisternalis*.

Keywords: Theraphosidae, Mygalomorphae, Morphometry, Phylogenetic Systematics

Sumário

INTRODUÇÃO	1
MATERIAIS E MÉTODOS	5
Coleções analisadas	5
Obtenção e preservação de espécimes	6
Definição dos terminais utilizados	6
Análises morfométricas	7
Extração, sequenciamento e amplificação de DNA	7
DESENVOLVIMENTO	9
Capítulo 1	9
Abstract	9
INTRODUCTION	10
METHODS	12
Material	12
Species identification	12
Analysis and Procedures for Morphometric Analysis	14
Image Processing for Analysis	14
Geometric Morphometric and Elliptic Fourier Analysis (EFA)	15
RESULTS	16
Morphometric results	16
Elliptic Fourier Analysis Results	21
DISCUSSION	24
CONCLUSION	25
REFERENCES	25
Capítulo 2	28
Abstract	28
INTRODUCTION	29
METHODS	30
Dna extraction and sequencing	31
Phylogenetic analysis	31
RESULTS	32
Neighbor Joining and Haplotype Network results	33
Maximum Likelihood results	36
Bayesian Inference results	37
DISCUSSION	38
CONCLUSIONS	40
REFERENCES	40
CONCLUSÕES FINAIS	44
REFERÊNCIAS	44

INTRODUÇÃO

As aranhas compõem a ordem Araneae sendo este o quinto táxon animal mais diversificado, representado por mais de 50 mil espécies descritas e com distribuição global (WORLD SPIDER CATALOG, 2023; ZHANG, 2013). As principais sinapomorfias do grupo são a produção de seda por meio de órgãos especializados, denominados fiandeiras, e a presença de um bulbo copulatório nos tarsos dos pedipalpos dos machos, uma estrutura especializada para a transferência de esperma (WHEELER *et al.*, 2017). Possuem hábito predatório e apresentam estratégias de forrageamento diversificadas entre os diferentes grupos (FOELIX, 2011).

Segundo a hipótese filogenética de Platnick & Gertsch (1976), a ordem Araneae é subdividida em duas subordens: Mesothelae, representada pela infraordem Liphistiomorphae, com distribuição exclusiva na região Indo-Malaia e caracterizadas por reterem caracteres considerados primitivos, como segmentação externa do abdômen, dois pares de pulmões foliáceos e quatro pares de fiandeiras dispostas na face ventral, inseridas medialmente no abdômen; Opisthothelae, com ampla distribuição mundial e caracterizadas pela posição posterior das fiandeiras no abdômen, representada pelas infraordens Mygalomorphae e Araneomorphae (FOELIX, 2011).

As aranhas da infraordem Mygalomorphae são popularmente conhecidas como caranguejeiras, tarântulas, aranhas teia de funil ou aranhas de alçapão. O grupo é composto por cerca de 3.000 espécies, distribuídas em 30 famílias, representando cerca de 6% da diversidade total das aranhas (OPATOVA *et al.*, 2019; MONTES DE OCA *et al.*, 2022; WORLD SPIDER CATALOG, 2023). De modo geral, a morfologia das aranhas Mygalomorphae é conservada, marcada pela retenção de caracteres plesiomórficos em relação à Araneomorphae (OPATOVA *et al.*, 2019). Ainda, alguns dos caracteres morfológicos do grupo apresentam pouca variação, especialmente entre

espécies próximas, o que pode dificultar a sua codificação (RAVEN 1985, BERTANI 2000). Por isso, é comum que em resultados filogenéticos, ocorram recuperações homoplástica de alguns estados, podendo repercutir em relacionamentos com suportes baixos e/ou divergentes (RAVEN 1985; GOLOBOFF, 1993; BOND & OPELL, 2002; PÉREZ-MILES & PERAFÁN, 2017).

A codificação de caracteres genéticos pode ser uma alternativa ou um complemento ao uso dos caracteres morfológicos em análises filogenéticas. As hipóteses de relacionamento moleculares se baseiam na variação genética e no acúmulo de mutações. Com os avanços nas tecnologias de biologia molecular, bioinformática e o subsequente barateamento dessas técnicas, aumentaram a popularização desses métodos (HEDIN & BOND, 2006; BOND *et al.*, 2012; HEDIN *et al.*, 2018, OPATOVA *et al.*, 2019, MONTES DE OCA *et al.*, 2022).

A família Theraphosidae é a mais diversificada das aranhas Mygalomorphae, com 1055 espécies descritas distribuídas em 13 subfamílias encontradas principalmente em regiões tropicais e subtropicais (WORLD SPIDER CATALOG, 2023). A subfamília Theraphosinae é a mais diversa de Theraphosidae com espécies distribuídas pelas zonas temperadas e tropicais das Américas. A característica mais notável desta subfamília é a presença de diferentes tipos de cerdas urticantes no opisthosoma (BERTANI, 2000; BERTANI & GUADANUCCI, 2013).

O gênero *Vitalius* é um dos gêneros mais representativos da subfamília Theraphosinae no Brasil, distribuído por toda a região sul e Sudeste do país. Foi originalmente proposto por Lucas, Silva & Bertani (1993) durante a revisão do gênero *Pamphobeteus*, e posteriormente revisado por Bertani (2001), que propôs a monofilia do grupo pautada nos seguintes caracteres taxonômicos: êmbolo com uma quilha subapical triangular nos machos, ausência de cerdas estridulatórias, espermateca com dois

receptáculos separados por uma base fortemente esclerotizada, e presença de cerdas urticantes tipo III nas fêmeas. Em contraste ao relacionamento cladístico proposto por Bertani (2001), a monofilia do gênero *Vitalius* não é suportada nas análises filogenômicas (UCEs) de Galleti-Lima *et al.* (2023). Os dados filogenômicos apontam que as espécies *Vitalius longisternalis* e *Vitalius roseus* são irmãs e formam um clado a parte com *Pterinopelma vitiosum* (Keyserling, 1891), e sugere a transferências destas espécies de *Vitalius* para *Pterinopelma*. Além disso, os resultados deste trabalho recuperam *Pterinopelma* como grupo irmão de *Vitalius*, sendo estes gêneros diferenciados apenas por caracteres morfológicos sexuais sutis.

Dentre as espécies de *Pterinopelma*, a espécie *P. vitiosum* é a que possui os caracteres morfológicos mais destoantes, apresentando esterno mais largo do que longo e quilha sub-apical reduzida e não pronunciada nos machos (BERTANI *et al.*, 2011, fig. 1-5). Para *Pterinopelma longisternalis* o único caráter diagnóstico citado é “esterno muito mais longo do que largo” (BERTANI, 2001), característica que também é observada em alguns espécimes de *Pterinopelma roseus*. Além disso, o aspecto geral dos bulbos copulatórios de *P. longisternalis* e *P. roseus* é parecido, ambas as espécies possuem quilha sub-apical pronunciada, dificultando a diferenciação por este caráter. Nas fêmeas, a ausência de caracteres diagnósticos é a mais evidente devido a alta semelhança do formato das espermatecas.

Uma forma de discriminar esses caracteres morfológicos é através de técnicas de morfometria geométrica. Tais métodos visam recuperar a forma geométrica das estruturas morfológicas através de coordenadas obtidas por pontos anatômicos homólogos (*landmarks*) (WEBSTER *et al.*, 2010). Com base nessas coordenadas, é possível recuperar a forma e testar a diferenciação por meio de análises multivariadas com suporte estatístico (ROHLF & MARCUS, 1993). Em estruturas morfológicas onde pontos

anatômicos homólogos não exibem fácil localização (como bulbos e espermatecas), uma alternativa viável é o uso de análises por contornos fechados (ROHLF, 1990). Um dos principais métodos é a análise elíptica de Fourier, que tem sido constantemente abordada em estruturas de contornos complexos, como de crustáceos e insetos (KUHL & GIARDINA, 1982; ROHLF & ARCHIE, 1984; FERSON *et al.* 1985; TORT, 2003; ZAHN & WANG, 2012; WEN *et al.* 2015). Este método recupera informações da forma da estrutura, independentemente do tamanho, posição e rotação do contorno, utilizando os coeficientes de harmônicos (CRAMPTON, 1995).

Além da similaridade morfológica entre *P. longisternalis* e *P. roseus*, as duas espécies apresentam distribuição aparentemente parapátrica, com uma estreita área em simpatria. *P. longisternalis* se distribui pelos estados do Paraná e Santa Catarina, majoritariamente em fragmentos de Floresta Ombrófila Mista, enquanto *P. roseus* se distribui desde o centro-oeste do Rio Grande do Sul até o Oeste de Santa Catarina. Ambas as espécies compartilham distribuição em regiões de contato entre a Floresta Ombrófila Mista e a Floresta Estacional Semidecidual. O relevo dessas áreas é marcado pela presença de discontinuidades geológicas, como serras e escarpas e rios de grande porte como os rios Iguaçu e Uruguai. (VITTE & GUERRA, 2004).

Não se sabe qual a influência dessas características geográficas sobre a diversidade populacional e a distribuição de ambas as espécies. A influência de barreiras biogeográficas na delimitação de espécies é um dos temas estudados pela filogeografia (TURCHETTO & ZOLET *et al.*, 2013). Proposto por Avise *et al.* (1987), os métodos filogeográficos utilizam as variações no DNA mitocondrial para recuperar os relacionamentos filogenéticos. Além disso, esses dados podem ser utilizados para unir resultados de processos macroevolutivos, como a sistemática filogenética e a geografia

histórica, a processos microevolutivos, como a genética de populações (AVISE *et al.*, 1987; BEHEREGARAY, 2008; AVISE, 2009).

A diferenciação morfológica entre *P. longisternalis* e *P. roseus* ainda não é clara, devido aos seus caracteres diagnósticos apresentarem estados similares. Também não são conhecidas variações morfológicas e/ou genéticas entre as populações de ambas as espécies. Diante disso, é apresentada uma investigação com base em análises integrativas, que unem métodos morfométricos para testar a existência de variações morfológicas com métodos genéticos para testar a existência de linhagens populacionais e o seu histórico de diversificação. Essas análises propõem um método menos especulativo sobre a evolução do grupo, além de contribuir no conhecimento de processos de diferenciação morfológica e genética de aranhas Theraphosidae.

A presente dissertação está coma sua discussão dividida em dois capítulos. O primeiro aborda os resultados morfométricos obtidos por meio de análises de de morfometria geométrica e análises de contorno. O segundo capítulo apresenta os resultados preliminares das análises filogenéticas e discute as topologias recuperadas.

CONCLUSÕES FINAIS

Os resultados morfométricos indicaram que as variações de estado morfológico dos principais caracteres diagnósticos entre machos e fêmeas de *P. longisternalis* e *P. roseus* são de caráter contínuo. Contudo, esse método foi capaz de recuperar ambas as espécies nas análises discriminantes. Além disso, a utilização dos valores médios da razão entre o comprimento e a largura do esterno é útil para discriminar as espécies.

Ainda, os resultados moleculares evidenciaram a existência de uma nova linhagem entre *P. longisternalis* e *P. roseus*. Cujo os caracteres morfológicos são crípticos aos de *P. longisternalis*. Contudo, foi decidido não realizar a descrição desta linhagem como uma nova espécie visto a falta de material disponível. Ainda, linhagens intrapopulacionais foram identificadas nas duas espécies analisadas, indicando que a diversidade do grupo é maior do que a vista por meio de caracterização morfológica.

Esses resultados reforçam a hipótese que os processos de diferenciação morfológica não acompanham a diferenciação genética em aranhas em Mygalomorphae e que análises integrativas compõe um método menos especulativo e mais preciso para estudar os processos de evolução do grupo.

REFERÊNCIAS

- ADAMS, D. C. & OTÁROLA-CASTILLO, E. Geomorph: an R package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data. *Methods in ecology and evolution*, P. 4, n. 4, p. 393-399, 2013.
- AUSSERER, A. Beiträge zur Kenntniss der Arachniden-Familie der Territelariae Thorell (Mygalidae Autor). *Verhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien* 21: 117-224, pl. I. 1871.
- AVISE, J. C., ARNOLD, J., BALL, R. M., BERMINGHAM, E., LAMB, T., NEIGEL, J. E., REEB, C. A., & SAUNDERS, N. C. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18(1), 489-522. 1987.
- BEHEREGARAY, L. B. Twenty years of phylogeography: the state of the field and the challenges for the Southern Hemisphere. *Molecular Ecology*, 17(17), 3754-3774. 2008.

BERTANI, R. Male palpal bulbs and homologous features in Theraphosinae (Araneae, Theraphosidae). *Journal of Arachnology* 28: 29-42. 2000.

BERTANI, R. Revision, cladistic analysis, and zoogeography of *Vitalius*, *Nhandu*, and *Proshapalopus*; with notes on other theraphosine genera (Araneae, Theraphosidae). *Arquivos de Zoologia* 36: 265-356. 2001.

BERTANI, R., & GUADANUCCI, J. P. L. Morphology, evolution and usage of urticating setae by tarantulas (Araneae: Theraphosidae). *Zoologia (Curitiba)*, 30(4), 403-418. 2013.

BERTANI, R., & LEAL, F. A new species of *Pterinopelma* (Araneae: Theraphosidae) from the highlands of the state of Minas Gerais, Brazil and description of the male of *P. sazimai* *Zoologia (Curitiba)*, 33. 2016.

BONHOMME, PICQ, S., GAUCHEREL, C., & CLAUDE, J. Momocs: outline analysis using R. *Journal of Statistical Software*, P. 56, n. 13, p. 24 p. 2014.

BOND, J. E., HENDRIXSON, B. E., HAMILTON, C. A., & HEDIN, M.A reconsideration of the classification of the spider infraorder Mygalomorphae (Arachnida: Araneae) based on three nuclear genes and morphology. *PLoS One*, 7(6), e38753. 2012.

BOND, J. E., & OPELL, B. D. Phylogeny and taxonomy of the genera of south-western North American Euctenizinae trapdoor spiders and their relatives (Araneae: Mygalomorphae, Cyrtachaeniidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 136(3), 487-534. 2002.

CRAMPTON, J. S. Elliptic Fourier shape analysis of fossil bivalves: some practical considerations. *Lethaia*, P. 28, n. 2, p. 179–186, 1995.

FERSON, S., ROHLF, F. J., & KOEHN, R. K. Measuring shape variation of two-dimensional outlines. *Systematic Biology*, P. 34,(1),p. 59-68, 1985.

FOELIX, R.F. *Biology of spiders*. Thord Edition. Oxford University Press, Oxford. 428p.

FOLMER O.; BLACK M, HOEH W.; LUTZ R.; VRIJENHOEK R. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, 3, 294– 299. 1994.

GALLETI-LIMA, A.; HAMILTON, C. A.; BORGES, L. M.; GUADANUCCI, J. P. L. Phylogenomics of Lasiodoriforms: reclassification of the South American genus *Vitalius* Lucas, Silva and Bertani and allied genera (Araneae: Theraphosidae). *Frontiers in Ecology and Evolution*, v. 11, p. 1177627, 2023.

GOLOBOFF, P. A. A reanalysis of mygalomorph spider families (Araneae). *American Museum Novitates*, 3056. 1993.

GUADANUCCI, J. P. L. Theraphosidae phylogeny: relationships of Ischnocolinae genera (Mygalomorphae). *Zoologica Scripta*, 43: 508–518, 2014. HEDIN, M., & BOND, J. E. Molecular phylogenetics of the spider infraorder Mygalomorphae using nuclear rRNA genes (18S and 28S): conflict and agreement with the current system of classification. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 41(2): 454-471. 2006.

HEDIN, M., DERKARABETIAN, S., RAMÍREZ, M. J., VINK, C., & BOND, J. E. Phylogenomic reclassification of the world's most venomous spiders (Mygalomorphae, Atracinae), with implications for venom evolution. *Scientific Reports*, 8(1): 1636. 2018.

HEDIN, M. C., & MADDISON, W. P. A combined molecular approach to phylogeny of the jumping spider subfamily Dendryphantinae (Araneae: Salticidae). *Molecular phylogenetics and evolution*, 18(3), 386-403. 2001.

KEYSERLING, E. Die Spinnen Amerikas. Brasilianische Spinnen. Bauer & Raspe, Nürnberg 3, 1-278. 1891.

KLINGENBERG, C. P. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*, 11: 353-357. 2011.

KOCH, C. L. Übersicht des Arachnidensystems. Nürnberg, Heft 5, pp. 1-77. 1850.

KUHL, F. P.; GIARDINA, C. R. Elliptic Fourier features of a closed contour. *Computer graphics and image processing*, P. 18, n. 3, p. 236–258, 1982.

LUCAS, S.; SILVA, J. P. I.; BERTANI, R. *Vitalius* a new genus of the Subfamily Theraphosinae Thorell, 1870 from Brazil. *Spixiana*, P. 16, p. 241, 1993.

LÜDDECKE, T., KREHENWINKEL, H., CANNING, G., GLAW, F., LONGHORN, S. J., TÄNZLER, R., VENCES, M. Discovering the silk road: Nuclear and mitochondrial

sequence data resolve the phylogenetic relationships among theraphosid spider subfamilies. *Molecular phylogenetics and evolution*, 119, 63-70. 2018

MELLO-LEITÃO, C. F. DE. Theraphosideas do Brasil. *Revista do Museu Paulista* 13: 1-438. 1923.

MONTES DE OCA, L., INDICATTI, R. P., OPATOVA, P., ALMEIDA, M., PÉREZ-MILES, F., & BOND, J. E. Phylogenomic analysis, reclassification, and evolution of South American nemesioid burrowing mygalomorph spiders. *Molecular phylogenetics and evolution*, 168, 107377. 2022.

NATIONAL CENTER FOR BIOTECHNOLOGY INFORMATION (NCBI). Bethesda (MD): National Library of Medicine (US), National Center for Biotechnology Information. online at <https://www.ncbi.nlm.nih.gov>, accessed on 10.II.2023.

OPATOVA, P., HAMILTON, C. A., HEDIN, MONTES DE OCA, L. M., KRAL, J., & BOND, J. E. . Phylogenetic systematics and evolution of the spider infraorder Mygalomorphae using genomic scale data. *BioRxiv*, p. 531756, 2019. PÉREZ-MILES, F., & PERAFÁN, C. Behavior and Biology of Mygalomorphae. In *Behaviour and Ecology of Spiders* (pp. 29-54). Springer, Cham. 2017.

PLATNICK, I.; GERTSCH, W. J. The suborders of spiders: a cladistic analysis (Arachnida, Araneae). *American Museum novitates*; no. 2607. 1976. POCOCK, R. I. Some new and old genera of South American Avicularidae. *Annals and Magazine of Natural History* (7) 8: 540-555. 1901.

RAVEN, R. J. The spider infraorder Mygalomorphae (Araneae): cladistics and systematics. *Bulletin of the American Museum of Natural History*; P. 182, 1-180. 1985.

RIX, M. G., COOPER, S. J., MEUSEMANN, K., KLOPFSTEIN, S., HARRISON, S. E., HARVEY, M. S., & AUSTIN, A. D. Post-Eocene climate change across continental Australia and the diversification of Australasian spiny trapdoor spiders (Idiopidae: Arbanitinae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 109, 302-320. 2017.

ROHLF, F. J. Morphometrics. *Annual Review of Ecology and systematics*, p. 299–316, 1990.

ROHLF, F. J.; ARCHIE, W. A comparison of Fourier methods for the description of wing shape in mosquitoes (Diptera: Culicidae). *Systematic Zoology*, P. 33, n. 3, p. 302-317, 1984.

ROHLF, F. J.; MARCUS, L. F. A revolution morphometrics. *Trends in ecology & evolution*, P. 8, n. 4, p. 129–132, 1993.

ROHLF, F. J. ‘tpsDig.’. Available online at: <http://life.bio.sunysb.edu/morph>. 2001.

SCHLAGER, S. Morpho and Rvcg–Shape Analysis in R: R-Packages for geometric morphometrics, shape analysis and surface manipulations. In: *Statistical shape and deformation analysis*. Academic Press. p. 217-256. 2017.

TORT, A. Morphological plasticity of the outline and the internal structures of the shell of the recent *Terebratella tenuis* sp. noP. (Brachiopoda, Terebratulida). *Zoomorphology*, P. 122, n. 1, p. 47-54, 2003.

TURCHETTO-ZOLET, A. C., PINHEIRO, F., SALGUEIRO, F., & PALMA-SILVA, C. Phylogeographical patterns shed light on evolutionary process in South America. *Molecular Ecology*, 22(5), 1193-1213. 2013.

VITTE, A. C., GUERRA, A. J. T. Reflexões sobre a geografia física no Brasil. Bertrand Brasil, 2004.

WEN, H.; YANG, H.; WANG, X. A quantitative analysis of the wing outlines of owlflies (Insecta: Neuroptera: Ascalaphidae). *Animal Cells and Systems*, P. 19, n. 2, p. 149-155, 2015.

WEBSTER, M. A. R. K.; SHEETS, H. David. A practical introduction to landmark-based geometric morphometrics. *The paleontological society papers*, P. 16, p. 163-188, 2010.

WHEELER, W. C., CODDINGTON, J. A., CROWLEY, L. M., DIMITROV, D., GOLOBOFF, P. A., GRISWOLD, C. E., HORMIGA, G., PRENDINI, L., RAMÍREZ, M. J., SIERWALD, P., ALMEIDA-SILVA, L., ALVAREZ-PADILLA, F., ARNEDO, M. A., BENAVIDES SILVA, L. R., BENJAMIN, S. P., BOND, J. E., GRISMADO, C. J., HASAN, E., HEDIN, M., IZQUIERDO, M. A., LABARQUE, F. M., LEDFORD, J., LOPARDO, L., MADDISON, W. P., MILLER, J. A., PIACENTINI, L. N., PLATNICK,

N. I., POLOTOW, D., SILVA-DÁVILA, D., SCHARFF, N., SZÚTS, T., UBICK, D., VINK, C. J., WOOD, H. M. & ZHANG, J. The spider tree of life: phylogeny of Araneae based on target-gene analyses from an extensive taxon sampling. *Cladistics*, 33: 574–616. 2017.

WHITE, T. J., BRUNS, T., LEE, S. J. W. T., TAYLOR, J., INNIS, M. A., GELFAND, D. H., & SNINSKY, J. J. PCR protocols: a guide to methods and applications. *Academic Press*, Inc., New York, pp. 315–322. 1990.

WORLD SPIDER CATALOG. Natural History Museum Bern, online at <http://wsc.nmbe.ch>, version 23, accessed on 12.IP.2023. 2022.

ZHANG, Z. Q. Animal biodiversity: An update of classification and diversity in 2013. In: ZHANG, Z. Q. (ed.) animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness (addenda 2013). *Zootaxa*, 3703(1), 5-11. 2013.

ZHAN, Q. B. & WANG, X. L. Elliptic Fourier analysis of the wing outline shape of five species of antlion (Neuroptera: Myrmeleontidae: Myrmeleontini). *Zoological Studies*, P. 51, n. 3, p. 399-405, 2012.