

## *Supplementary Material*

### **What does the history of Theraphosidae systematics tell us about the future of tarantula taxonomy?**

### **¿Qué nos dice la historia de la sistemática de Theraphosidae sobre el futuro de la taxonomía de las tarántulas?**

**Ethan J Briggs<sup>1\*</sup>, Chris A Hamilton<sup>1\*</sup>**

<sup>1</sup>Department of Entomology, Plant Pathology and Nematology, University of Idaho, Moscow, Idaho, USA

**\* Correspondence:**

Corresponding Authors

ebriggs@uidaho.edu, [hamiltonlab@uidaho.edu](mailto:hamiltonlab@uidaho.edu)

#### **Abstracto**

La sistemática proporciona el conocimiento fundamental sobre las unidades de biodiversidad, es decir, las especies, y cómo las clasificamos. Los resultados de esta disciplina se extienden a toda la biología y pueden tener impactos importantes en conservación. Aquí revisamos las prácticas sistemáticas y taxonómicas de Theraphosidae durante los últimos 260 años. Examinamos la tasa de especies recientemente descritas e investigamos las prácticas contemporáneas que se utilizan en la descripción de nuevos géneros y especies. Ha habido dos grandes oleadas de taxonomía de terafósidos, con un crecimiento explosivo de especies recientemente descritas y combinaciones de autores en los últimos 60 años. Mirando atrás, encontramos que durante el período de 2010-2024, las prácticas contemporáneas en sistemática y taxonomía de los terafósidos se han mantenido en gran medida estáticas, dominadas por enfoques basados en morfología. Durante este período, sólo el 10% de las especies recientemente descritas incorporaron datos de ADN o declararon explícitamente el concepto de especie utilizado. De manera similar, para los géneros, sólo cinco de los 37 géneros recientemente descritos durante ese tiempo fueron respaldados como distintos y monofiléticos por el ADN. Destacamos el movimiento taxonómico de especies entre Theraphosidae, Barychelidae y Paratropididae, sin embargo, dado el muestreo molecular limitado para las dos últimas familias, los límites de estas familias siguen siendo un área importante de investigación necesaria. Para promover la inclusión, proporcionamos una copia de este documento en español como material complementario.

Keywords:

Barychelidae, Paratropididae, spider, review, Mygalomorphae, species concept

## 1. Introducción

Los campos de la taxonomía y la sistemática forman la base de toda investigación en biología. Debido a esto, las implicaciones de comprender con precisión la clasificación y definir los límites de las especies se extienden más allá de estas dos disciplinas (Dayrat 2005). Estos campos entrelazados comparten objetivos y metodologías, con la taxonomía centrada en la identificación, delimitación y descripción de nuevas especies y en la comprensión de cómo se clasifican jerárquicamente los organismos (es decir, taxonomía alfa y beta), mientras que la sistemática se esfuerza por refinar nuestra comprensión de las relaciones entre especies, así como niveles taxonómicos más altos. Los investigadores de otras disciplinas científicas y los responsables de la formulación de políticas dependen de una comprensión precisa de las especies, ya que las identificaciones incorrectas pueden afectar a la interpretación de la investigación (por ejemplo: evolutiva, ecológica, bioquímica) (Bortolus 2008, Bennett & Balick 2014). Además, la división excesiva o la agrupación de especies puede tener un gran impacto en la conservación si se pasan por alto las especies o si los enfoques de conservación se aplican de manera inapropiada a especies o poblaciones donde no es necesario (Ely et al. 2017).

Organizar la biodiversidad de la Tierra en rangos taxonómicos inequívocos (por ejemplo: especies, géneros, tribus, familias, subfamilias) desafía a los biólogos, incluso con datos y técnicas modernas. Dentro de Araneae Clerck, 1757, hay más de 52.000 especies de arañas descritas y válidas (World Spider Catalog WSC, consultado el 16 de abril de 2024). El infraorden Mygalomorphae Pocock, 1892 comprende aproximadamente 3000 especies válidas en 31 familias (WSC 2024). Estas arañas (las tarántulas, las arañas trampilla y las arañas de tela en embudo) plantean varios desafíos para los taxónomos debido a que la homoplasia morfológica y la estasis morfológica son comunes (Wilson et al. 2023). Estas morfologías conservadas a menudo han impedido la clasificación precisa y la delimitación de especies, además de enmascarar las relaciones evolutivas (Opatova et al. 2020), probablemente porque linajes relacionados lejanamente tienen ecologías y preferencias de nicho similares (Wilson et al. 2023). Por ejemplo, se descubrió que las antiguas familias Ctenizidae Thorell, 1887, Dipluridae Simon, 1889 y Nemesiidae Simon, 1889 no eran monofiléticas y constituían múltiples linajes independientes que se elevaron al estatus de familia una vez que se investigaron los datos genómicos (Opatova et al. 2020). Debido a estos problemas morfológicos, se ha hecho referencia a Theraphosidae como una pesadilla taxonómica y nomenclatural, "...nomenclature and taxonomic nightmare" (Raven 1990a).

De todas las arañas, las tarántulas o arañas pollito (Theraphosidae Thorell, 1869), pueden ser las más conocidas por el público en general (o al menos las más reconocidas) debido a su gran tamaño, apariencia peluda y presencia carismática en la cultura popular (Figura 1A-K).. Esta familia comprende más de un tercio de la diversidad de micalomorfos descrita, con más de 1100 especies válidas (al 16 de abril de 2024; WSC 2024). Sin embargo, esto no incluye los muchos epítetos específicos que ahora se consideran sinónimos menores o que han sido clasificados como *nomina dubia*. Curiosamente, debido a su tamaño y carisma, es probable que haya un número significativo de especies no descritas en colecciones de historia natural esperando ser "descubiertas" (Paknia et al. 2015, Hilton et al. 2021). En comparación con la mayoría de las familias de micalomorfos, la diversidad de terafósidos está muy extendida con una distribución casi global, en gran medida pantropical. Como tal, la sistemática y taxonomía de las tarántulas es un esfuerzo global en el que se realizan investigaciones sobre especies de todos los continentes (excepto la Antártida): América del

Norte (Hendrixson et al. 2015, Ortiz & Francke 2015, 2016, Hamilton et al. 2016, Turner et al. 2018, Graham et al. 2020, Mendoza & Francke 2020); América del Sur (Pérez-Miles & Loch 2003, Bertani & Fukushima 2009, Guadalucci 2011, 2014 Perafán et al. 2015 Cifuentes et al. 2016, Ferretti et al. 2018, Hüsser 2018, Nicoletta et al. 2020, Candia- Ramírez and Francke 2021, Cifuentes & Bertani 2022, Gabriel et al. 2023, Ferretti et al. 2024, Peñaherrera et al. 2024); Europa (Korba et al. 2022); África (Gallon 2003, 2005, Midgley & Engelbrecht 2019); Asia (Schmidt & von Wirth 1996, West et al. 2012, Sanap & Mirza 2014, Prasanth & Jose 2014, Nunn et al. 2016, Montemor et al. 2020, Sivayyapram et al. 2020, Yu et al. 2021, Songsangchote et 2022, Chomphuphuang et al. 2023); y Australia (Raven 2005, Briggs et al. 2023).

Nuestra comprensión actual del Árbol de la Vida de Theraphosidae se desarrolla en gran medida a partir de unas pocas filogenias moleculares (Lüddecke et al. 2018, Hüsser 2018, Turner et al. 2018, Foley et al. 2019, 2021, Korba et al. 2022, Ortiz 2023). Estas filogenias desafiaron los resultados del pasado (es decir, aquellos que solo usaban morfología) y comenzaron a proporcionar una mejor comprensión y estabilidad de las relaciones a través del muestreo entre subfamilias (Tabla 1, Figura 2). El rango de subfamilia se ha utilizado durante mucho tiempo para dar cabida a la diversidad de terafósidos (Simon 1892, Pocock 1895) y, con el tiempo, muchas subfamilias se han modificado para ampliar su definición o se han erigido nuevas subfamilias para dar cabida a especies recientemente descritas o "difíciles de ubicar" (Smith 1990, 1995, Schmidt 1993, Samm & Schmidt 2008, 2010, Guadalucci 2014) (Tabla 1). En 2024, se aceptan en gran medida 13 subfamilias existentes. Estas incluyen Aviculariinae Simon, 1892, Eumenophorinae Pocock, 1897, Harpactirinae Pocock, 1897, Ischnocolinae Simon, 1892, Ornithoctoninae Pocock, 1895a, Poecilotheriinae Simon, 1892, Psalmopoeinae Samm & Schmidt, 2010, Schismatothelinae Guadalucci, 2014, Selenocosmiinae Simon, 1889, Selenogyrinae Smith, 1990, Stromatopelminae Schmidt, 1993, Theraphosinae Thorell, 1870 y Thrigmopoeinae Pocock, 1900. Además, hay una subfamilia extinta, Prototheraphosinae Wunderlich & Muller, 2020, conocida solo por un único fósil del Cretácico medio en Myanmar (Wunderlich & Müller 2020) que se cree que está estrechamente relacionado con Selenocosmiinae. Las filogenias de secuenciación de Sanger que utilizaron unos pocos loci proporcionaron un amplio muestreo de taxones y estuvieron entre las primeras en rechazar varias hipótesis morfológicas; sin embargo, la señal filogenética limitada en esos datos dejó muchas relaciones sin resolver (Lüddecke et al. 2018, Hüsser 2018, Korba et al. 2022). El uso de filogenias basadas en transcriptomas con cientos de loci, aunque con menos muestras, conduce por primera vez a relaciones altamente soportadas dentro de las subfamilias, al tiempo que confirma la monofilia de la mayoría de las subfamilias encontradas en Lüddecke et al (2018). Desde entonces, varios estudios se han basado en la filogenia de Foley et al. (2019), añadiendo el bariquélido *Rhianodes atratus* (Thorell, 1890) (Foley et al. 2021), y el terafósido *Bonnetina* Vol, 2000 (Ortiz 2023). Todas estas filogenias recuperan en gran medida las mismas relaciones, reconociendo que el mismo nodo basal era inestable y sensible a los datos utilizados. No obstante, es importante destacar que todas estas filogenias padecen el mismo problema, el muestreo limitado de taxones. Así pues, con menos del 5% de la diversidad conocida de tarántulas muestreada, hay un espacio significativo para explorar y probar hipótesis en la sistemática de Theraphosidae.

En esta revisión, destacamos el aumento de la investigación sistemática de Theraphosidae en las últimas seis décadas, ofrecemos información sobre el panorama actual de diversidad y clasificación, y resumimos las tendencias y metodologías contemporáneas empleadas hasta este momento. Extendiéndonos más allá de Theraphosidae, exploramos los límites taxonómicos entre Theraphosidae y Barychelidae Simon, 1889, así como la inclusión más reciente de algunas especies de Paratropididae Simon, 1889 en Theraphosidae. Finalmente, mostraremos cómo este importante

avance en el reciente trabajo taxonómico de los terafósidos ha proporcionado la base para que los investigadores globales colaboren y avancen en nuestra comprensión del árbol de la vida de Theraphosidae.

## 2 Métodos

### 2.1 Adquisición y análisis de datos

La sistemática de Theraphosidae se ha construido acumulativamente sobre la base de muchos investigadores, eruditos, naturalistas y entusiastas por igual. Si bien no todos los trabajos pueden ser reconocidos aquí, este esfuerzo no debe considerarse pasado por alto o no reconocido. Para investigar las tendencias generales y las estadísticas de la diversidad de Theraphosidae a lo largo del tiempo, descargamos datos de especies del World Spider Catalog ([WSC, consultado el 16 de abril de 2024](#)). El WSC está considerado como una de las mejores bases de datos taxonómicas públicas en línea, con decisiones actualizadas y acceso a todos los artículos taxonómicos de Araneae. Sólo los géneros y especies que se consideran válidos tienen datos disponibles para exportación; por lo tanto, las estadísticas fácilmente descargables no incluyen datos de especies nominales consideradas sinónimos menores, *nomina dubia* o *nomina nuda*. Para dar cabida al uso común de subfamilias en Theraphosidae ([Thorell 1870](#), [Raven 1985](#), [Lüddecke et al. 2018](#), [Foley et al. 2021](#), [Biswas et al. 2023](#)), agregamos estos datos a nuestra matriz (Hoja de datos complementaria 1) siguiendo Tarantupedia ([Kambas 2024](#)) y la literatura. Debido a que existen algunas diferencias, nos desviamos varias veces de la clasificación proporcionada por Kambas (2024). Clasificamos seis géneros como *incertae sedis* debido a su ubicación incierta (p. ej., muchos han sido ubicados en Barychelidae en algún momento de su pasado taxonómico); estos incluyen *Acanthopelma* F.O. Pickard-Cambridge 1897, *Cyrtogrammomma* Pocock, 1895b, *Melloina* Brignoli, 1985, *Psalistops* Simon, 1889, *Reichlingia* Rudloff, 2001 y *Thalerommata* Ausserer, 1875. La mayoría de ellos residen actualmente en Ischnocolinae, una subfamilia que se ha utilizado históricamente como familia 'basura' o 'vertedero' para colocar especies que no encajan en las otras subfamilias ([Guadanucci 2014](#)). Además, encontramos que *Neoheterophriectus* Siliwal & Raven, 2012 y *Heterophriectus* Pocock, 1900 deberían incluirse en Eumenophorinae en lugar de Ischnocolinae, según Guadanucci (2011), Siliwal et al. (2012) y Mirza et al. (2014). Por último, encontramos que *Yanomamius* Bertani & Almeida, 2021 debería incluirse en Schismatothelinae en lugar de Psalmopoeinae, según las autoridades del género ([Bertani & Almeida 2021](#)).

Para investigar las tendencias contemporáneas en la taxonomía y sistemática de los terafósidos, registramos el enfoque y el tipo de datos utilizados para los géneros y especies recientemente descritos y actualmente válidos desde el 1 de enero de 2010 hasta el 16 de abril de 2024. Los géneros recién descritos se clasificaron como uno de los siguientes: 1) Morfología – Descriptiva; 2) Morfología – Cladística; o 3) ADN+Morfología. Los géneros se clasificaron como Morfología – Descriptivo si el estudio no describía explícitamente su marco de prueba para establecer nuevos géneros. Los géneros se categorizaron como Morfología – Cladística si se incluía un análisis cladístico morfológico, apoyando la monofilia de los nuevos géneros. Los géneros se clasificaron como ADN+Morfología si se utilizaban tanto el ADN como la morfología para confirmar la monofilia del nuevo género. Para los datos de especies, seguimos a Bond et al. (2022), registrando también si un concepto de especie se declaró explícitamente al probar los límites de las especies y, de ser así, qué concepto de especie. El enfoque utilizado para delimitar las especies fue nuevamente categorizado de tres maneras: 1) Morfológica – Descriptiva; 2) Morfológico – Cladística; y 3) ADN+Morfología. Las especies se registraron como Morfológicas - Descriptivas si no se indicó

ningún marco de prueba. Las especies se registraron como Morfológica – Cladística si se utilizó una filogenia morfológica para delimitar las especies. Finalmente, las especies se registraron mediante ADN+Morfolología si el ADN se utilizó de alguna manera que condujera a la descripción de una nueva especie; esto incluye estudios que produjeron un código de barras de ADN sin contexto filogenético y estudios que utilizaron cientos de loci. Para ADN+Morfolología, también notamos cómo se usó la morfolología (p. ej., cladística, morfometría o descriptiva), así como si se usó información ecológica. Dada la importancia de preservar todos los aspectos de los holotipos, también registramos si el holotipo fue secuenciado y si los datos de la secuencia están disponibles públicamente. Para examinar la proporción de nombres y sinónimos válidos para géneros y especies, contamos manualmente el número de sinónimos genéricos y de especies para cada género válido, así como el número de *nomina dubia* de WSC. Además, examinamos qué sexo o sexos se describieron en el momento de la descripción de la especie. Los datos se analizaron y representaron utilizando Rstudio (R Core Team, 2024) y los siguientes paquetes R: tidyverse (Wickham et al. 2019), RColorBrewer (Neuwirth 2014), Patchwork (Pedersen 2019) y ape (Paradis et al. 2004).

### 3 Resultados y discusión

#### 3.1 Las olas explosivas de la taxonomía de Theraphosidae

La taxonomía de Theraphosidae tiene más de 260 años, y la mayoría de las especies de terafósidos se describieron durante dos grandes “olas” (Figura 3). A partir de 1758, el trabajo taxonómico de los terafósidos aumentó lentamente hasta la década de 1870, cuando se produjo la primera y gran explosión de descripciones que alcanzó su punto máximo en 1897 con 38 especies. Después de este pico, el número de especies descritas cada año disminuyó hasta las décadas de 1950 y 1960. En la década de 1980 comenzó un segundo estallido de actividad más explosivo, que continúa hasta el día de hoy (Figura 3). Durante la primera ola, período que abarca poco más de 200 años (1758-1960), 57 combinaciones de autores describieron 508 especies que todavía son válidas en la actualidad, representando casi la mitad de la diversidad formalmente reconocida en la actualidad, con un 46,1% (508/1110). Esta ola de taxonomía de terafósidos fue más prolífica en Europa y América del Norte, con 20 de los 21 principales taxónomos de terafósidos (medidos en especies descritas y actualmente reconocidas) provenientes de esas dos regiones, las cuales describieron al menos seis especies actualmente reconocidas. Sin embargo, hay que reconocer que el aracnólogo brasileño Cândido Firmino de Mello-Leitão describió 36 especies de tarántulas durante este tiempo. Sólo dos taxónomos de terafósidos predominantes describieron más, Reginald Pocock y Eugène Simon con 96 y 90 especies actualmente válidas, respectivamente.

Actualmente, nos encontramos en medio de un gran resurgimiento o “segunda ola” en la taxonomía de los terafósidos (Figura 3). Desde 1961 hasta el 16 de abril de 2024 (un lapso de 62 años), los aracnólogos han descrito 592 especies actualmente válidas, más del 50% de la diversidad de tarántulas descrita. Sólo en 2023 se describieron 58 especies nuevas de terafósidos. Curiosamente, esta segunda ola está ocurriendo no sólo en la diversidad de especies, sino también en la diversidad de taxónomos que describen estas especies: aproximadamente la mitad de las especies descritas en los últimos 60 años fueron realizadas por 204 combinaciones de autores, un aumento de casi el 400% en comparación a los 57 en los 200 años anteriores. Esto es importante porque estos autores viven y trabajan en los continentes donde viven las tarántulas que describen. Aunque la taxonomía es un campo en crisis, donde cada vez se emplean menos taxónomos debido a la falta de financiación (Bacher 2012, Sluys 2013, Bond et al. 2022), el número de artículos y autores sobre taxonomía de terafósidos ha tenido una tendencia ascendente.



La diversidad de tarántulas, aunque está distribuida casi globalmente, está lejos de ser uniforme. A escala continental, vemos grandes disparidades en el número de especies. Regiones como Australia y Europa son relativamente pobres: Australia tiene sólo seis especies descritas, mientras que las especies de Europa/Eurasia sólo se encuentran en los márgenes del Mediterráneo. África y Asia tienen comparativamente mucha más diversidad, con ~150 y ~200 especies respectivamente, pero todas estas regiones quedan eclipsadas por las Américas, donde residen ~650 especies descritas. Cuando comparamos la diversidad utilizando límites geopolíticos, encontramos que varios países contienen una proporción relativamente grande de diversidad. Los tres países con las especies más reconocidas actualmente son Brasil, México y Perú, que poseen ~210, ~100 y ~80 especies descritas respectivamente (así como una gran cantidad de diversidad no descrita), lo que representa ~35,4% (390/1100) de toda la diversidad descrita de Theraphosidae. Es probable que exista una combinación de factores que contribuyen a la disparidad en la diversidad de terafósidos entre subfamilias y regiones, por ejemplo, sesgo taxonómico, geología e innovación evolutiva. Un posible sesgo taxonómico es que las Américas han contribuido con mucha más investigación taxonómica en los últimos 60 años que otras regiones. ¿Se debe esto a que aquí se haya examinado una mayor diversidad no descrita en comparación con otras partes del mundo?, ¿hay más taxónomos de terafósidos trabajando en estos continentes?, o es que ¿las Américas realmente albergan más diversidad? Estas preguntas no pueden responderse en este momento, pero sí sabemos que Brasil, México y Perú son puntos críticos de biodiversidad bien conocidos, donde factores como la estabilidad a largo plazo (Marin et al. 2018) y la complejidad topográfica (Moeslund et al. 2013) puede facilitar la acumulación y generación de nuevas especies. Además, la innovación evolutiva a menudo conduce a diferencias en la diversidad, y el desarrollo de pelos urticantes (un mecanismo antidepredador eficaz que se encuentra en dos subfamilias americanas) probablemente ha contribuido a un aumento de la diversidad, ya sea a través de una mayor diversificación o a través de una reducción de la extinción dentro de la subfamilia Theraphosinae. (Biswas y Karanth 2024).

También investigamos el desglose de la clasificación de Theraphosidae a niveles taxonómicos, es decir, género y subfamilia. Aquí reconocemos que los rangos de diversidad por encima del nivel de especie pueden no ser significativos, ya que la división entre rangos por encima de las especies (particularmente géneros y subfamilias) puede ser arbitraria (Avisé & Mitchell 2007, Stork et al. 2015), pero, sin embargo, interesante. Por ejemplo, así como un taxónomo podría determinar que un clado grande es un género, otro podría reconocer múltiples géneros más pequeños (véanse los cambios propuestos para los lagartos *Anolis*: Nicholson et al. 2012, 2014, Poe 2013, Poe et al. 2017). Actualmente, Theraphosidae incluye 167 géneros reconocidos. De ellos, ¡un sorprendente 25,1% (42/167) son monotípicos! La mayoría de estos géneros monotípicos residen dentro de la subfamilia Theraphosinae, el linaje dominante en América del Norte, Central y del Sur. Por el contrario, hay 11 géneros con al menos 20 especies, que comprenden el 28,9% (318/1100) de la diversidad de tarántulas descrita. Cuando observamos la clasificación de subfamilias surge un patrón notable (Figura 4). Dentro de la mayoría de las subfamilias, uno o dos géneros contienen más diversidad que los otros géneros de la misma subfamilia (Figura 4). Este resultado plantea la pregunta: ¿es este un resultado biológico real o un sesgo taxonómico? En algunos casos, los géneros más diversos podrían quizás ser un "vertedero" (como *Ichnocolinae*), donde nuevas especies con ubicación incierta se colocan en estos géneros. Otra respuesta es que haya más taxónomos trabajando en estos géneros. Otra posible respuesta reside en nuestro deseo de responder a una de las preguntas más interesantes de la biología evolutiva: ¿qué mecanismos permitieron que algunos linajes del Árbol de la Vida se volvieran más diversos que otros? Si bien emplazar especies en algunos géneros ayuda a reducir la inflación de los géneros monotípicos, es posible que no siempre reflejen linajes monofiléticos

naturales. Por ejemplo, los dos géneros más diversos, *Aphonopelma* Pocock, 1901 (54 especies) y *Selenocosmia* Ausserer, 1871 (40) (Figura 4), probablemente no sean monofiléticos (Schmidt 1995, Raven 2000, Hamilton et al. 2016, Turner et al. 2018), y probablemente, estos se dividirán en varios géneros después de futuras revisiones. Preguntas como éstas sólo serán respondidas mediante futuras investigaciones colaborativas.

### 3.2 Prácticas contemporáneas en la sistemática de Theraphosidae

Es bien sabido que los límites de los diferentes rangos taxonómicos son objeto de acalorados debates (Mahner 1993, Mallet 1995, Wheeler & Meier 2000, De Quieroz 2005, 2007, Turk et al. 2020, Kallal et al. 2020, Hormiga et al. 2023, Kuntner y cols. 2023, Maddison y Whitton 2023). Debido a esto, muchos investigadores coinciden en que la taxonomía y la sistemática deben ser rigurosas y emplear “mejores prácticas” y teoría actual, como en cualquier otra disciplina científica (Dayrat 2005, Cook et al. 2010, Kaiser et al. 2013, Wheeler 2018, 2020, Bond et al 2022, Valdecases et al. 2022). En nuestro campo, las “mejores prácticas” son sinónimo de taxonomía integrativa, es decir, el uso de múltiples tipos de datos (morfología, ADN, ecología, etc.) para probar límites taxonómicos hipotéticos. En toda la sistemática de Theraphosidae, hemos visto una variedad de prácticas y métodos, que van desde descriptivos sin mencionar un marco de prueba de hipótesis de especies, hasta las "mejores prácticas" que utilizan la morfología, el ADN y la ecología.

Los datos morfológicos dominan la clasificación de los terafósidos, particularmente a nivel de género y especie. Desde 2010, varios años después del desarrollo de herramientas moleculares que podrían usarse para la taxonomía (Hebert et al. 2003, 2004), se han descrito 38 géneros de terafósidos (excluyendo a *Bumba* Pérez-Miles, Bonaldo & Miglio, 2014, que es un nombre de reemplazo de *Maraca* Pérez-Miles, 2006, que también fue un reemplazo de *Iracema* Pérez-Miles, 2000). Sorprendentemente, solo cinco géneros (*Lasiocyano*, *Parvicarina*, *Tekoapora* Galleti-Lima, Hamilton, Borges, Guadanucci, 2023, *Tliltocatl* Mendoza & Francke, 2020, y *Urupelma* Kaderka, Lüddecke, Rezac, Rezacova, Hüsser, 2023) utilizaron datos genéticos para respaldarlos como linajes monofiléticos distintos, cuatro de ellos se publicaron en 2023 (Galleti-Lima et al. 2023, Kaderka et al. 2023). Los otros 33 géneros pueden considerarse como hipótesis no comprobadas. Aunque nueve de estos 33 géneros fueron respaldados como monofiléticos por una filogenia morfológica, nuestra comprensión de estos géneros podría cambiar mucho con investigaciones moleculares.

Los datos moleculares pueden proporcionar información significativa sobre la sistemática de los terafósidos al reconstruir la historia evolutiva e inferir el alcance del flujo genético, una medida que no se puede probar mediante la morfología. Por ejemplo, los datos moleculares revelaron una división excesiva significativa en *Aphonopelma* de América del Norte, asistiendo en 33 sinonimias y destacando dónde la morfología no logró delimitar con precisión las especies como linajes distintos independientemente evolutivos. Una revisión reciente de las prácticas taxonómicas en Araneae entre 2008 y 2018 reveló que el uso de datos moleculares fue sorprendentemente bajo: ~6% (ver Bond et al. 2022). Cuando observamos a Theraphosidae, solo el 10,8% (40/369) de las especies recientemente descritas durante 2010-2024 estaban delimitadas con ADN (Figura 5); curiosamente, esto está sesgado en 2016 y 2017, donde casi la mitad de todas las especies recientemente descritas incluían ADN. Esta tendencia de incorporar ADN disminuye rápidamente, y no se describen nuevas especies utilizando ADN entre 2020 y 2022. Solo hay unos pocos estudios que han incorporado datos moleculares en sus investigaciones de delimitación de especies y revisiones genéricas, entre ellos: *Aphonopelma* (Hendrixson et al. 2013, Hamilton et al. 2011, 2014, 2016), las especies australianas (Briggs et al. 2023), *Bonnetina* (Ortiz & Francke 2015, 2016, 2017), *Brachypelma* Simon, 1891 (Mendoza & Francke 2017), *Davus* O.Pickard- Cambridge, 1892 (Candia-Ramírez and Francke 2021),

*Grammostola* Simon, 1892 (Montes de Oca et al. 2016), *Ischnocolus* Ausserer, 1871 (Korba et al. 2022), *Pamphobeteus* Pocock, 1901 (Cifuentes et al. 2016), *Plesiopelma* Pocock, 1901 (Ferretti et al. 2024), *Tliltocatl* Mendoza & Franckce, 2020 (Mendoza & Frankce 2020), *Lasiocyano*, *Parvicarina*, *Tekoapora* (Galleti-Lima et al. 2023) y *Urupelma* (Kaderka et al. 2023) .

De las 40 especies de las cuales se ha utilizado el ADN para ayudar en su delimitación, sólo 29 secuenciaron el holotipo. Sin embargo, en varios estudios no estaba claro si el holotipo fue secuenciado; es decir, las filogenias publicadas no proporcionaban identificadores de especímenes ni números de acceso, sino que solo proporcionaban el nombre de la especie, por lo que no se podía inferir con seguridad si el holotipo se utilizó en la filogenia molecular. En otros estudios, se encontró que los especímenes tenían múltiples códigos, por ejemplo, a un espécimen holotipo se le dio un código en la descripción de la especie (presumiblemente un número de acceso al museo), pero otro código en la filogenia molecular y las tablas (presumiblemente identificadores de colección/colector). Además, algunos códigos de muestras solo se pudieron vincular según los datos del material complementario. Para la mayoría de los holotipos, los datos de secuencia estaban disponibles públicamente en el momento de esta publicación; solo hubo dos casos en los que los datos del holotipo no estaban disponibles públicamente (Hüsser 2018, Galleti-Lima et al. 2023).

Otro componente importante de la taxonomía moderna y las “mejores prácticas” sería establecer explícitamente el concepto de especie que se utilizó. Los conceptos de especie proporcionan un marco para probar hipótesis de especies, sin embargo, su uso en la taxonomía de terafósidos ha sido muy bajo, con solo el 10% (37/369) de las nuevas especies (2010-2024) descritas bajo un concepto de especie definido. De estas 37 especies, se han utilizado tres conceptos de especie: el Concepto de Especie Filogenética (inferido como Cracraft 1983), el Concepto de Especie Unificada (sensu De Quieroz 2007), o el Concepto de Especie Morfológica (MSC – generalmente usando un punto de vista tipológico). Históricamente, la taxonomía de los terafósidos se ha basado en el MSC, aunque no se indica explícitamente.

Al 1 de abril de 2024, había 98 sinónimos genéricos y 291 especies dentro de la historia taxonómica de Theraphosidae, y otros dos géneros y 141 especies consideradas *nomina dubia* (Figura 6). Para poner esto en perspectiva, el 36,9% de todos los nombres genéricos disponibles (98/265) y el 20,9% (291/1391) de todos los nombres de especies disponibles son sinónimos menores, comparables con exámenes anteriores de estadísticas similares a nivel de especie (ver Platnick y Raven 2013). Sabemos que el “problema de las especies crípticas” (es decir, morfológicamente indistinguibles usando enfoques tradicionales) es común entre los migalomorfos. Cuando se utiliza únicamente la morfología para la delimitación y clasificación, los investigadores deben intentar encontrar con precisión el límite entre la variación intra e interespecífica. Dado el número de sinónimos menores, tanto a nivel de especie como de género en terafósidos, esto es claramente difícil de hacer con precisión. Esto debería hacer que los taxónomos sean cautelosos a la hora de inferir límites cuando sólo investigan la morfología.

Cuando buscamos posibles sesgos en el sexo de las especies descritas, encontramos que para la mayoría de las especies de terafósidos descritas desde 2010, se describieron ambos sexos (ambos: 226, solo hembras: 61, solo machos: 82). En los años siguientes, desde su descripción, se describieron seis hembras adicionales para especies que solo se conocían del macho (Ambos: 232, Hembra: 55 y Macho: 82). Es importante señalar esto porque los taxónomos de Theraphosidae han descrito solo un sexo en el 38,7% (143/369) de las especies examinadas (de 2010 a 2024), comparable al 35,6% de todas las especies de arañas examinadas en Bond et al. (2022) de 2008 a



2018. Si bien, por supuesto, poder describir machos y hembras es una buena práctica, reconocemos la dificultad de poder recolectar especímenes maduros de ambos sexos, según nuestras propias experiencias. En muchos casos, las hembras pueden seguir siendo esquivas con madrigueras crípticas y es posible que no sea posible recolectar machos maduros en la temporada de reproducción debido a la ubicación y los desafíos climáticos. Además, los rasgos o estados de carácter a veces pueden ser difíciles de cuantificar objetivamente, particularmente en el continuo de la variación morfológica. Como tal, diferentes puntuaciones de caracteres pueden llevar a diferentes filogenias inferidas (ver [Mori & Bertani 2020](#), [Goloboff-Szumik & Rios-Tamayo 2022](#)), así como a diferentes opiniones sobre qué caracteres deberían definir diferentes géneros y especies (ver [Nunn et al. 2016](#), [Sivayyapram et al. 2020](#)). Por ejemplo, los terafósidos (y los migalomorfos, en general) tienen órganos copuladores "simples" que no proporcionan muchos caracteres efectivos para compararlos con otras especies. Debido a esto, muchos taxónomos pueden percibir pequeñas variaciones intraespecíficas en estas estructuras simples como interespecíficas.

Uno de los mejores ejemplos de evolución morfológica convergente que engaña a los taxónomos de los terafósidos es el de los géneros arbóreos africanos *Stromatopelma* Thorell, 1869 y *Heteroscodra* Pocock, 1900. Schmidt los ubicó en su propia subfamilia (Stromatopelminae) en 1993, aunque anteriormente habían sido ubicados en Eumenophorinae por Raven (1985), después de ser transferidos de Aviculariinae. En 2003, Gallon incluyó ambos géneros en Stromatopelminae y también incluyó a *Encyocratella olivacea* Strand, 1907, una de las dos únicas especies de tarántulas que se sabe que carecen de espermatecas ([Bertani & da Silvia Jr. 2002](#), [Gallon 2003](#)), proponiendo otra subfamilia africana, Harpactirinae, como el linaje hermano. Años después, filogenias posteriores basadas en morfología infirieron que las Stromatopelminae residían dentro de Aviculariinae una vez más ([West et al. 2008](#), [Fukushima y Bertani 2017](#)). Con el tiempo, los datos moleculares refutarían la ubicación en Aviculariinae o Eumenophorinae, confirmando las suposiciones de Schmidt (1993) y Gallon (2003, 2005) de que Stromatopelminae era un linaje independiente, hermano de Harpactirinae ([Lüddecke et al. 2018](#), [Foley et al. 2019](#)). Esta no es una crítica al uso de la morfología. El deseo de utilizar datos moleculares prevalece, pero no la financiación. Estas desigualdades en la financiación de la investigación son importantes porque la gran mayoría de la nueva diversidad que se describe proviene de regiones con la mayor biodiversidad, pero estos investigadores no reciben apoyo económico.

Habrán ocasiones en las que el ADN será inaccesible y los datos morfológicos pueden ser la única opción. Muchas especies supuestamente no descritas residen en colecciones biológicas de todo el mundo, pero debido a su antigüedad o almacenamiento pueden no ser adecuadas para la secuenciación de ADN debido a su técnica de preservación o a la renuencia a tomar muestras destructivas de especímenes pequeños o muy raros. En estos casos, los investigadores tienen pocas opciones. Pueden esperar para volver a tomar muestras de material nuevo, lo que, por supuesto, requiere tiempo y recursos adicionales, o proceder utilizando un enfoque únicamente morfológico. Esto es problemático debido al cambio antropomórfico significativo donde las especies se extinguen antes de ser descritas ([Bond 2012](#)). En última instancia, cuanto más información puedan utilizar los investigadores, más sólidas serán nuestras hipótesis de especie y clasificación. Si bien las especies pueden delimitarse y describirse únicamente a partir de datos de secuencia de ADN siguiendo un marco de prueba de hipótesis ([Cook et al. 2010](#), [Jörger & Schrödl 2013](#), [Renner 2016](#), [Briggs et al. 2023](#)), la sistemática y la taxonomía realizadas únicamente utilizando ADN no proporcionan contexto sobre los organismos o su evolución, lo que potencialmente deja atrás muchas historias evolutivas interesantes ([Wheeler 2018](#)). Como dice Wheeler (2020): Pero no hay una sola fuente de evidencia que pueda eclipsar las otras sin sacrificar conocimiento importante, "But no single source of evidence

can eclipse the others without sacrificing valuable knowledge”. Sólo un enfoque integrador que utilice morfología, ecología y datos moleculares proporcionará una clasificación sólida e informativa.

### 3.3 Theraphosidae, Barychelidae, Paratropididae: ¿Dónde trazar la línea?

La filogenómica ha proporcionado la información estabilizadora que tanto se necesita para el árbol de la vida de las migalomorfas (Bond et al. 2014, Garrison et al. 2016, Starrett et al. 2017, Hedin et al. 2019, Kulkarni et al. 2020, Opatova et al. 2020, Kulkarni et al. 2023), sin embargo, lograr un muestreo generalizado de taxones para filogenómica es difícil dada la gran diversidad del grupo y los costos involucrados. Muchos géneros y especies taxonómicamente importantes aún no han sido muestreados en este contexto, lo que deja muchas hipótesis sin probar en la sistemática de migalomorfas. En el caso de las familias Theraphosidae, Barychelidae y Paratropididae, la frecuente transferencia de géneros y especies de un lado a otro ha desdibujado los límites taxonómicos entre estos grupos.

Los Barychelidae (a veces llamados arañas tramperas) son un grupo muy extendido de migalomorfos, que actualmente comprende 39 géneros y 285 especies válidas. Los bariquélicos son el linaje hermano de Theraphosidae, y ambas familias comparten muchas características, como penachos en las garras, escópula tarsal densa y apariencia hirsuta (Opatova et al. 2020); sin embargo, la filogenética reciente sugiere que la familia puede no ser monofilética (Kulkarni et al. 2023).. Los bariquélicos tienen una amplia distribución y se pueden encontrar en América Central y del Sur, África, Asia y Australia. Curiosamente, también se encuentran en toda Oceanía, en muchas de las islas del Pacífico, como Hawái, Nueva Caledonia y Fiji, zonas donde no se han registrado tarántulas. En comparación con Theraphosidae, Barychelidae ha recibido una atención taxonómica muy limitada, y la mayoría de los estudios se centran en Oceanía y Asia (Raven 1986, 1988, 1990b, 1994, 2008, Churchill y Raven 1992, Yu et al. 2023), así como un puñado de estudios en América del Sur (Guadanucci 2012, Mori y Bertani 2016, Rios-Tamayo 2023), África (Benoit 1965, 1966, González-Filho et al. 2023) e India (José y Sebastián 2008, Siliwal et al. 2009, Siliwal y Molur 2009). Por ejemplo, mientras que desde 2010 se han erigido 38 nuevos géneros de terafósidos, no se ha erigido ningún género nuevo de Barychelidae desde 1995.

El límite entre Theraphosidae y Barychelidae ha sido difuso durante mucho tiempo. Esto se puede atribuir a su morfología similar y a la falta de muestreo genético de taxones. Se cree que Barychelidae se distingue de Theraphosidae según el número de cúspulas y la forma del lóbulo anterior maxilar (Raven 1985). Sin embargo, esta distinción no representa un límite claro, ya que varios géneros de bariquélicos (*Brachionopus* Pocock, 1897, *Cyrtogrammomma*, *Dolichothele* Mello-Leitão, 1923, *Euthycaelus* Simon, 1889, *Harpactirella* Purcell, 1902, *Idiothele* Hewitt 1919, *Psalistops*, *Reichlingia*, *Thalerommata* y *Trichopelma* Simon, 1888) han sido transferidos a Theraphosidae durante la década de 1970 hasta 2023 (Bücherl et al. 1971, Raven 1985, Mori & Bertani 2020, Bertani & Raven 2023) – y en ocasiones yendo y viniendo entre las dos familias. La mayoría de estas decisiones se basaron en la morfología, aunque a veces en la cladística. De estos géneros, solo un pequeño número de especies de *Brachionopus*, *Euthycaelus*, *Harpactirella* y *Trichopelma* han sido confirmadas como terafósidos mediante datos moleculares (Bond et al. 2012, Wheeler et al. 2017, Opatova et al. 2020, Foley et al. 2021, Yu et al. 2023, Kulkarni et al. 2023). Como tal, los bariquélicos están mal representados en repositorios en línea como GenBank, SRA o Dryad y, como sostienen Mori y Bertani (2020), una muestra más amplia de Barychelidae debería ser una prioridad. Una mejor comprensión de los límites de Barychelidae, a su vez, impactaría

dramáticamente nuestra comprensión de la clasificación de Theraphosidae, además de proporcionar más información sobre su evolución y biogeografía.

Los Paratropididae son un grupo enigmático de arañas migalomorfas debido a que son raras, solitarias y difíciles de encontrar (Perafán et al. 2019), características que han provocado que sean difíciles de ubicar en el Árbol de la Vida de las migalomorfas. Aunque Raven (1985) sugirió que eran hermanos de Theraphosidae, los primeros datos moleculares tenían dificultades para ubicar a los paratrópidos en filogenias, a menudo con un apoyo débil (Hedin & Bond 2006, Bond et al. 2012). Una vez que se utilizó la filogenómica, la familia fue recuperada como una ramificación temprana y un linaje pobre en especies de Bipectina o hermana de Domiothelina (Opatova et al. 2020, Kulkarni et al. 2023), aunque solo han estado representadas por *Paratropis* Simon, 1889. Trabajos recientes han cuestionado la ubicación de ciertos linajes, con *Melloina* trasladándose a Theraphosidae (Mori & Bertani 2020, Goloboff-Szumik & Ríos-Tamayo 2022) y análisis cladísticos morfológicos ubicando a *Melloina* y *Paratropis* dentro de Theraphosidae (Mori & Bertani 2020, Goloboff-Szumik & Ríos-Tamayo 2022). Además, Glabropelmatinae Raven, 1985 (y en particular *Melloina*) fue ubicado en Theraphosidae (Echeverri et al. 2023). Los análisis cladísticos que ubicaron a *Melloina* en Theraphosidae (Mori & Bertani 2020, Goloboff-Szumik & Ríos-Tamayo 2022) entran en conflicto con filogenias moleculares recientes con respecto a las relaciones de las subfamilias de terafósidos (Foley et al. 2019, Foley et al. 2021, Ortiz 2023). Las filogenias morfológicas que propusieron a Eumenophorinae como grupo hermano de Selenocosmiinae, Theraphosinae a Ornithoctinae + Poecilotheriinae y Psalmopoeinae a Stromatopelminae, todas han sido rechazadas en estudios filogenómicos (Foley et al. 2019, 2021, Ortiz 2023). Al igual que con Barychelidae, aumentar el muestreo molecular de géneros de paratrópidos, como *Melloina*, será clave para probar la ubicación y composición correctas de esta familia.

### 3.4 El futuro de la sistemática y taxonomía de Theraphosidae

Con esta revisión se entiende claramente que las prácticas taxonómicas a lo largo de la historia de Theraphosidae han permanecido en gran medida estáticas. Los sistemáticos de terafósidos han tardado en adoptar técnicas modernas y aplicar las mejores prácticas, algunas de las cuales atribuimos a desigualdades en los recursos, algo que la colaboración global puede ayudar a mitigar. Si los campos de la taxonomía y sistemática de Theraphosidae quieren ser más rigurosos, entonces debemos avanzar hacia un enfoque más integrador, probando explícitamente los límites de las especies (es decir, pruebas de hipótesis). Tener un marco claro y reproducible para probar límites de especies o géneros, incluso sin ADN, ayudará a aumentar el rigor y la solidez de la taxonomía. Sin embargo, en los casos en los que se puede utilizar el ADN, la secuenciación de holotipos (ya sean especies recientemente descritas o especímenes históricos, más factible ahora que nunca, debido al alto rendimiento de las metodologías de secuenciación) será fundamental para el futuro de la taxonomía de terafósidos y bariquélidos, ya que agregará estabilidad, claridad y proporcionará la capacidad de identificar especies correctamente independientemente de su estadio o sexo.

La sistemática y taxonomía de Theraphosidae y sus parientes cercanos sigue siendo un área fructífera para el descubrimiento. Si bien el número de especies recientemente descritas continúa aumentando exponencialmente, es probable que aún queden muchas más por nombrar. Como se mencionó anteriormente, el muestreo amplio de taxones para la filogenética molecular sigue siendo un problema, lo que deja muchas partes del Árbol de la Vida de Theraphosidae (y Barychelidae) desconocidas y sin probar. Dado que estas arañas se encuentran en varios continentes, esta es una oportunidad para la colaboración internacional frente a la disparidad de recursos. La colaboración global ayudará a equilibrar ciertas desigualdades en recursos y reconocimiento, elevando

colectivamente el estándar de la sistemática y la evolución de Theraphosidae. Investigadores de terafósidos, sigan con el gran trabajo, colaboren y continúen con esta segunda ola de investigación taxonómica que estamos experimentando actualmente.

#### 4 Conflicto de intereses

Los autores declaran que la investigación se realizó en ausencia de relaciones comerciales o financieras que pudieran interpretarse como un potencial conflicto de intereses.

#### 5 contribuciones del autor

EJB & CAH: Conceptualización, investigación, metodología, redacción. EJB: Curación de datos, análisis formal, visualización. CAH: Adquisición de financiación y recursos.

#### 6 Financiamiento

La financiación para este trabajo fue proporcionada parcialmente por el Premio CAREER de la Fundación Nacional de Ciencias de EE.UU. (NSF) a CAH (DEB-2144339); EJB fue financiado por un premio P3R1 de la Universidad de Idaho otorgado a CAH.

#### 7 Agradecimientos

Queremos agradecer a los maravillosos miembros del Laboratorio de Sistemática Molecular de Artrópodos de la Universidad de Idaho que ayudaron brindando comentarios sobre borradores anteriores de este trabajo: Andrea Noble-Stuen, Arnau Calatayud-Mascarell, Erik Ciaccio, Karina Silvestre-Bringas, y Michelle Woolley. También nos gustaría agradecer a los editores de la colección "Horizontes en la ciencia arácnida" por la invitación.

#### 8 Referencias

- Ausserer, A. 1871. Beiträge zur Kenntniss der Arachniden-Familie der Territelariae Thorell (Mygalidae Autor). *Verhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien* 21: 117-224, pl. 1
- Ausserer, A. 1875. Zweiter Beitrag zur Kenntniss der Arachniden-Familie der Territelariae Thorell (Mygalidae Autor). *Verhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien* 25: 125-206, pl. 5-7.
- Avisé, J.C. and Mitchell, D., 2007. Time to standardize taxonomies. *Systematic Biology*, 56(1), pp.130-133.
- Bacher, S., 2012. Still not enough taxonomists: reply to Joppa et al. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(2), pp.65-66.
- Bennett, B.C. and Balick, M.J., 2014. Does the name really matter? The importance of botanical nomenclature and plant taxonomy in biomedical research. *Journal of Ethnopharmacology*, 152(3), pp.387-392.

- Benoit, P.L.G., 1965. Les genres des Barychelidae-Leptopelmatinae africains (Araneae–*Orthognatha*). *Revue de Zoologie et de Botanique africaines*, 72, pp.72-78.
- Benoit, P. L. G. 1966. Les Barychelidae-Barychelinae africains et malgaches (Aran.-Orthogn.). *Revue de Zoologie et de Botanique Africaines* 74(3-4): 209-241
- Bertani, R. and da Silva Junior, P.I., 2002. The first mygalomorph spider without spermathecae: *Sickius longibulbi*, with a revalidation of *Sickius* (Araneae, Theraphosidae, Ischnocolinae). *The Journal of Arachnology*, 30(3), pp.519-526.
- Bertani, R. and Fukushima, C.S., 2009. Description of two new species of *Avicularia* Lamarck 1818 and redescription of *Avicularia diversipes* (CL Koch 1842) (Araneae, Theraphosidae, Aviculariinae)—three possibly threatened Brazilian species. *Zootaxa*, 2223(1), pp.25-47.
- Bertani, R. and Almeida, M.Q., 2021. *Yanomamius* n. gen., a new genus of tarantula from Brazilian and Venezuelan Amazon (Araneae, Theraphosidae), with description of three new species. *Zootaxa*, 4933(3), pp. Zootaxa-4933.
- Bertani, R. and Raven, R.J., 2023. On the genus *Thalerommata* Ausserer, 1875 (Araneae, Theraphosidae), with the description of six new species. *Zootaxa*, 5271(2), pp.201-230.
- Biswas, A., Chaitanya, R. and Karanth, K.P., 2023. The tangled biogeographic history of tarantulas: An African centre of origin rules out the centrifugal model of speciation. *Journal of Biogeography*, 50(8), pp.1341-1351.
- Biswas, A. and Karanth, K.P., 2024. All about being old and shooting hairs: clade age and urticating hair explain the patterns of diversification in tarantulas. *Evolution*, 78(1), pp.146-159.
- Bond, J.E., 2012. Phylogenetic treatment and taxonomic revision of the trapdoor spider genus *Aptostichus* Simon (Araneae, Mygalomorphae, Euctenizidae). *ZooKeys*, (252), p.1.
- Bond, J.E., Hendrixson, B.E., Hamilton, C.A. and Hedin, M., 2012. A reconsideration of the classification of the spider infraorder Mygalomorphae (Arachnida: Araneae) based on three nuclear genes and morphology. *PloS One*, 7(6), p.e38753.
- Bond, J.E., Garrison, N.L., Hamilton, C.A., Godwin, R.L., Hedin, M. and Agnarsson, I., 2014. Phylogenomics resolves a spider backbone phylogeny and rejects a prevailing paradigm for orb web evolution. *Current Biology*, 24(15), pp.1765-1771.
- Bond, J.E., Godwin, R.L., Colby, J.D., Newton, L.G., Zahnle, X.J., Agnarsson, I., Hamilton, C.A. and Kuntner, M., 2021. Improving taxonomic practices and enhancing its extensibility—an example from araneology. *Diversity*, 14(1), p.5.
- Bortolus, A., 2008. Error cascades in the biological sciences: the unwanted consequences of using bad taxonomy in ecology. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 37(2), pp.114-118.
- Briggs, E.J., Santana, R.C., Raven, R.J. and Cook, L.G., 2023. Assessing the diversity of Australian tarantulas (Araneae: Theraphosidae) using DNA barcoding and iterative species delimitation. *Austral Entomology*, 62(4), pp.464-478.



- Brignoli, P. M. 1985a. On some generic homonymies in spiders (Araneae). *Bulletin of the British Arachnological Society* 6: 380.
- Bücherl, W., Timotheo-da-Costa, A. and Lucas, S., 1971. Revisão de alguns tipos de aranhas caranguejeiras (*Orthognatha*) estabelecidos por Candido de Mello-Leitão e depositados no Museu Nacional do Rio. *Memórias do Instituto Butantan*, 35, pp.117-138.
- Candia-Ramírez, D.T. and Francke, O.F., 2021. 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(1), pp.75-104.
- Chomphuphuang, N., Sippawat, Z., Sriranan, P., Piyatrakulchai, P. and Songsangchote, C., 2023. A new electric-blue tarantula species of the genus *Chilobrachys* Karsh, 1892 from Thailand (Araneae, Mygalomorphae, Theraphosidae). *ZooKeys*, 1180, p.105.
- Churchill, T.B. and Raven, R.J., 1992. Systematics of the intertidal trapdoor spider genus *Idioctis* (Mygalomorphae: Barychelidae) in the western Pacific with a new genus from the northeast. *Memoirs of the Queensland Museum*, 32, pp.9-30.
- Cifuentes, Y., Estrada-Gomez, S., Vargas-Muñoz, L.J. and Perafán, C., 2016. Description and molecular characterization of a new species of tarantula, *Pamphobeteus verdolaga*, from Colombia (Araneae: Mygalomorphae: Theraphosidae). *Zoologia (Curitiba)*, 33, p.e20160113.
- Cifuentes, Y. and Bertani, R., 2022. Taxonomic revision and cladistic analysis of the tarantula genera *Tapinauchenius* Ausserer, 1871, *Psalmopoeus* Pocock, 1885, and *Amazonius* n. gen. (Theraphosidae, Psalmopoeinae). *Zootaxa*, 5101(1), pp.1-123.
- Clerck, C., 1757. *Svenska Spindlar: uti sina hufvud-slågter indelte samt under några och sextio särskildte arter; beskrefne och med illuminerade figurer uplyste*. Salvius.
- Cook, L.G., Edwards, R.D., Crisp, M.D. and Hardy, N.B., 2010. Need morphology always be required for new species descriptions?. *Invertebrate Systematics*, 24(3), pp.322-326.
- Cracraft, J., 1983. Species concepts and speciation analysis. *Current Ornithology*, pp.159-187.
- Dayrat, B., 2005. Towards integrative taxonomy. *Biological Journal of the Linnean Society*, 85(3), pp.407-417.
- De Queiroz, K., 2005. A unified concept of species and its consequences for the future of taxonomy. *Proceedings of the California Academy of Sciences*.
- De Queiroz, K., 2007. Species concepts and species delimitation. *Systematic Biology*, 56(6), pp.879-886.
- Echeverri, M., Torres, S.G., Pinel, N. and Perafán, C., 2023. Four new species of mygalomorph spiders (Araneae, Halonoproctidae and Theraphosidae) from the Colombian Pacific region (Bahía Solano, Chocó). *ZooKeys*, 1166, p.49.

- Ely, C.V., de Loreto Bordignon, S.A., Trevisan, R. and Boldrini, I.I., 2017. Implications of poor taxonomy in conservation. *Journal for Nature Conservation*, 36, pp.10-13.
- Ferretti, N., Cavallo, P., Chaparro, J.C., Ríos-Tamayo, D., Seimon, T.A. and West, R., 2018. The Neotropical genus *Haplotremus* Simon, 1903 (Araneae: Theraphosidae), with the description of seven new species and the highest altitude record for the family. *Journal of Natural History*, 52(29-30), pp.1927-1984.
- Ferretti, N.E., Nicoletta, M.M. and Soresi, D.S., 2024. An integrative taxonomy approach evaluates the limits of the widespread tarantula *Plesiopelma longisternale* (Araneae: Mygalomorphae: Theraphosidae) and reveals a new species from Argentina.
- Gabriel, R., Sherwood, D. and Pérez-Miles, F., 2023. Four new species and two new genera of theraphosid spider from Bolivia (Araneae: Theraphosidae). *Arachnology*, 19(6), pp.944-951.
- Foley, S., Lüddecke, T., Cheng, D.Q., Krehenwinkel, H., Künzel, S., Longhorn, S.J., Wendt, I., von Wirth, V., Tänzler, R., Vences, M. and Piel, W.H., 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, p.106573.
- Foley, S., Krehenwinkel, H., Cheng, D.Q. and Piel, W.H., 2021. Phylogenomic analyses reveal a Gondwanan origin and repeated out of India colonizations into Asia by tarantulas (Araneae: Theraphosidae). *PeerJ*, 9, p.e11162.
- Fukushima, C.S. and Bertani, R., 2017. Taxonomic revision and cladistic analysis of *Avicularia* Lamarck, 1818 (Araneae, Theraphosidae, Aviculariinae) with description of three new aviculariine genera. *ZooKeys*, (659), p.1.
- Galleti-Lima, A., Hamilton, C.A., Borges, L.M. and Guadanucci, J.P.L., 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, p.1177627.
- Gallon, R.C., 2003. A new African arboreal genus and species of theraphosid spider (Araneae, Theraphosidae, Stromatopelminae) which lacks spermathecae. *Bulletin-British Arachnological Society*, 12(9), pp.405-411.
- Gallon, R.C., 2005. *Encyocratella olivacea* Strand, 1907, a senior synonym of *Xenodendrophila gabrieli* Gallon, 2003 (Araneae: Theraphosidae: Stromatopelminae) with a description of the male. *Zootaxa*, 1003(1), pp.45-56.
- Garrison, N.L., Rodriguez, J., Agnarsson, I., Coddington, J.A., Griswold, C.E., Hamilton, C.A., Hedin, M., Kocot, K.M., Ledford, J.M. and Bond, J.E., 2016. Spider phylogenomics: untangling the Spider Tree of Life. *PeerJ*, 4, p.e1719.
- Goloboff-Szumik, V.E. and Ríos-Tamayo, D., 2022. Description of the female of *Melloina gracilis* (Schenkel, 1953) (Mygalomorphae: Theraphosidae) with comments on the familial placement of *Melloina*. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 24(2), pp.249-255.

- Gonzalez-Filho, H.M., Guadanucci, J.P.L. and Brescovit, A.D., 2023. On the genus *Ammonius* Thorell, 1899 (Mygalomorphae, Barychelidae): description of the female of *A. pupulus*, a new species and new distribution records. *European Journal of Taxonomy*, 861, pp.113-131.
- Graham, M.R., Santibáñez-López, C.E., Derkarabetian, S. and Hendrixson, B.E., 2020. Pleistocene persistence and expansion in tarantulas on the Colorado Plateau and the effects of missing data on phylogeographical inferences from RADseq. *Molecular Ecology*, 29(19), pp.3684-3701.
- Guadanucci, J.P.L., 2011. Cladistic analysis and biogeography of the genus *Oligoxystre* Vellard 1924 (Araneae: Mygalomorphae: Theraphosidae). *The Journal of Arachnology*, 39(2), pp.320-326.
- Guadanucci, J.P.L., 2012. Trichobothrial morphology of Theraphosidae and Barychelidae spiders (Araneae, Mygalomorphae). *Zootaxa*, 3439(1), pp.1-42.
- Guadanucci, J.P.L., 2014. Theraphosidae phylogeny: relationships of the ‘Ischnocolinae’ genera (Araneae, Mygalomorphae). *Zoologica Scripta*, 43(5), pp.508-518.
- Hamilton, C.A., Formanowicz, D.R. and Bond, J.E., 2011. Species delimitation and phylogeography of *Aphonopelma hentzi* (Araneae, Mygalomorphae, Theraphosidae): cryptic diversity in North American tarantulas. *PloS one*, 6(10), p.e26207.
- Hamilton, C.A., Hendrixson, B.E., Brewer, M.S. and Bond, J.E., 2014. 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, pp.79-93.
- Hamilton, C.A., Hendrixson, B.E. and Bond, J.E., 2016. Taxonomic revision of the tarantula genus *Aphonopelma* Pocock, 1901 (Araneae, Mygalomorphae, Theraphosidae) within the United States. *ZooKeys*, (560), p.1.
- Hedin, M. and Bond, J.E., 2006. 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), pp.454-471.
- Hendrixson, B.E., DeRussy, B.M., Hamilton, C.A. and Bond, J.E., 2013. An exploration of species boundaries in turret-building tarantulas of the Mojave Desert (Araneae, Mygalomorphae, Theraphosidae, *Aphonopelma*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 66(1), pp.327-340. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2012.10.004>
- Hendrixson, B.E., Guice, A.V. and Bond, J.E., 2015. Integrative species delimitation and conservation of tarantulas (Araneae, Mygalomorphae, Theraphosidae) from a North American biodiversity hotspot. *Insect Conservation and Diversity*, 8(2), pp.120-131.
- Hebert, P.D., Cywinska, A., Ball, S.L. and DeWaard, J.R., 2003. Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(1512), pp.313-321.

- Hebert, P.D., Penton, E.H., Burns, J.M., Janzen, D.H. and Hallwachs, W., 2004. Ten species in one: DNA barcoding reveals cryptic species in the neotropical skipper butterfly *Astraptes fulgerator*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(41), pp.14812-14817.
- Hedin, M., Derkarabetian, S., Alfaro, A., Ramírez, M.J. and Bond, J.E., 2019. Phylogenomic analysis and revised classification of atypoid mygalomorph spiders (Araneae, Mygalomorphae), with notes on arachnid ultraconserved element loci. *PeerJ*, 7, p.e6864.
- Hewitt, J. 1919b. Descriptions of new South African Araneae and Solifugae. *Annals of the Transvaal Museum* 6: 63-111.
- Hilton, E.J., Watkins-Colwell, G.J. and Huber, S.K., 2021. The expanding role of natural history collections. *Ichthyology & Herpetology*, 109(2), pp.379-391.
- Hormiga, G., Kulkarni, S., Arnedo, M., Dimitrov, D., Giribet, G., Kallal, R.J. and Scharff, N., 2023. Genitalic morphology and phylogenomic placement of the Australian spider *Paraplectanoides crassipes* Keyserling, 1886 (Araneae, Araneidae) with a discussion on the classification of the family Araneidae. *Invertebrate Systematics*, 37(12), pp.797-818.
- Hüsser, M., 2018. A first phylogenetic analysis reveals a new arboreal tarantula genus from South America with description of a new species and two new species of *Tapinauchenius* Ausserer, 1871 (Araneae, Mygalomorphae, Theraphosidae). *ZooKeys*, (784), p.59.
- Jörger, K.M. and Schrödl, M., 2013. How to describe a cryptic species? Practical challenges of molecular taxonomy. *Frontiers in zoology*, 10, pp.1-27.
- Jose, K.S. and Sebastian, P.A., 2008. Description of two mygalomorph spiders from south India (Araneae: Barychelidae, Theraphosidae). *Revista ibérica de arcnología*, 15, pp.29-34.
- Kaderka, R., Lüddecke, T., Řezáč, M., Řezáčová, V. and Hüsser, M., 2023. Revision of the Peruvian tarantula *Homoeomma peruvianum* (Chamberlin, 1916): description of a new genus with eleven new species and insights to the evolution of montane tarantulas (Araneae: Theraphosidae: Theraphosinae). *Journal of Natural History*, 57(41-44), pp.1710-1824.
- Kaiser, H., Crother, B.I., Kelly, C.M., Luiselli, L., O'Shea, M., Ota, H., Passos, P., Schleip, W.D. and Wüster, W., 2013. Best practices: in the 21st century, taxonomic decisions in herpetology are acceptable only when supported by a body of evidence and published via peer-review. *Herpetological Reviews*, 44(1), pp.8-23.
- Kallal, R.J., Dimitrov, D., Arnedo, M.A., Giribet, G. and Hormiga, G., 2020. Monophyly, taxon sampling, and the nature of ranks in the classification of orb-weaving spiders (Araneae: Araneoidea). *Systematic Biology*, 69(2), pp.401-411.
- Kambas, D., 2024. Tarantupedia: an online taxonomic database for the world's largest spiders.
- Korba, J., Opatova, V., Calatayud-Mascarell, A., Enguádanos, A., Bellvert, A., Adrián, S., Sánchez-Vialas, A. and Arnedo, M.A., 2022. Systematics and phylogeography of western Mediterranean tarantulas (Araneae: Theraphosidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 196(2), pp.845-884.

- Kulkarni, S., Wood, H., Lloyd, M. and Hormiga, G., 2020. Spider-specific probe set for ultraconserved elements offers new perspectives on the evolutionary history of spiders (Arachnida, Araneae). *Molecular Ecology Resources*, 20(1), pp.185-203.
- Kulkarni, S., Wood, H.M. and Hormiga, G., 2023. Advances in the reconstruction of the Spider Tree of Life: a roadmap for spider systematics and comparative studies. *Cladistics*, 39(6), pp.479-532.
- Kuntner, M., Čandek, K., Gregorič, M., Turk, E., Hamilton, C.A., Chamberland, L., Starrett, J., Cheng, R.C., Coddington, J.A., Agnarsson, I. and Bond, J.E., 2023. Increasing information content and diagnosability in family-level classifications. *Systematic Biology*, 72(4), pp.964-971.
- Lüddecke, T., Krehenwinkel, H., Canning, G., Glaw, F., Longhorn, S.J., Tänzler, R., Wendt, I. and Vences, M., 2018. Discovering the silk road: Nuclear and mitochondrial sequence data resolve the phylogenetic relationships among theraphosid spider subfamilies. *Molecular phylogenetics and evolution*, 119, pp.63-70.
- Maddison, W.P. and Whitton, J., 2023. The Species as a Reproductive Community Emerging From the Past. *Bulletin of the Society of Systematic Biologists*, 2(1), pp.1-35.
- Mahner, M., 1993. What is a species? A contribution to the never ending species debate in biology. *Journal for general philosophy of science*, 24(1), pp.103-126.
- Mallet, J., 1995. A species definition for the modern synthesis. *Trends in Ecology & Evolution*, 10(7), pp.294-299.
- Marin, J., Rapacciuolo, G., Costa, G.C., Graham, C.H., Brooks, T.M., Young, B.E., Radeloff, V.C., Behm, J.E., Helmus, M.R. and Hedges, S.B., 2018. Evolutionary time drives global tetrapod diversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1872), p.20172378.
- Mello-Leitão, C. F. de 1923a. Theraphosideas do Brasil. *Revista do Museu Paulista* **13**: 1-438.
- Mendoza, J. and Francke, O., 2017. Systematic revision of *Brachypelma* red-kneed tarantulas (Araneae: Theraphosidae), and the use of DNA barcodes to assist in the identification and conservation of CITES-listed species. *Invertebrate Systematics*, 31(2), pp.157-179.  
<https://doi.org/10.1071/IS16023>
- Mendoza, J. and Francke, O., 2020. Systematic revision of Mexican threatened tarantulas *Brachypelma* (Araneae: Theraphosidae: Theraphosinae), with a description of a new genus, and implications on the conservation. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 188(1), pp.82-147.
- Midgley, J.M. and Engelbrecht, I., 2019. New collection records for Theraphosidae (Araneae, Mygalomorphae) in Angola, with the description of a remarkable new species of *Ceratogyrus*. *African Invertebrates*, 60(1), pp.1-13.
- Mirza, Z.A., Sanap, R.V. and Bhosale, H., 2014. Preliminary review of Indian Eumenophorinae (Araneae: Theraphosidae) with description of a new genus and five new species from the Western Ghats. *PloS one*, 9(2), p.e87928.



Moeslund, J.E., Arge, L., Bøcher, P.K., Dalgaard, T. and Svenning, J.C., 2013. Topography as a driver of local terrestrial vascular plant diversity patterns. *Nordic Journal of Botany*, 31(2), pp.129-144.

Montemor, V.M., West, R.C., Zamani, A., Moradmand, M., Wirth, V.V., Wendt, I., Huber, S. and Guadanucci, J.P.L., 2020. Taxonomy of the genus *Ischnocolus* in the Middle East, with description of a new species from Oman and Iran (Araneae: Theraphosidae). *Zoology in the Middle East*, 66(1), pp.76-90.

Montes de Oca, L., D'Elía, G. and Pérez-Miles, F., 2016. An integrative approach for species delimitation in the spider genus *Grammostola* (Theraphosidae, Mygalomorphae). *Zoologica Scripta*, 45(3), pp.322-333.

Mori, A. and Bertani, R., 2016. On the genus *Cosmopelma* Simon, 1889 (Araneae, Barychelidae). *Zootaxa*, 4137(4), pp.520-534.

Mori, A. and Bertani, R., 2020. Revision and cladistic analysis of *Psalistops* Simon, 1889, *Trichopelma* Simon, 1888 and *Cyrtogrammomma* Pocock, 1895 (Araneae: Theraphosidae) based on a cladistic analysis of relationships of Theraphosidae, Barychelidae and Paratropididae. *Zootaxa*, 4873(1), pp.1-132.

Neuwirth, E. 2014. Package 'RColorBrewer'. *ColorBrewer Palettes*, 991.

Nicholson, Kirsten E., et al. "It is time for a new classification of anoles (Squamata: Dactyloidae)." *Zootaxa* 3477.1 (2012): 1-108.

Nicholson, K.E., Crother, B.I., Guyer, C. and Savage, J.M., 2014. Anole classification: a response to Poe. *Zootaxa*, 3814(1), pp.109-120.

Nicoletta, M., Chaparro, J.C., Mamani, L., Ochoa, J.A., West, R.C. and Ferretti, N.E., 2020. Two new endemic species of *Bistriopelma* (Araneae: Theraphosidae) from Peru, including a new remarkable horned tarantula. *European Journal of Taxonomy*, (644).

Nunn, S.C., West, R.C. and Von Wirth, V., 2016. A revision of the selenocosmiine tarantula genus *Phlogiellus* Pocock 1897 (Araneae: Theraphosidae), with description of 4 new species. *International Journal of Zoology*, 2016.

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

Ortiz, D. and Francke, O.F., 2015. Two new species of *Bonnetina* tarantulas (Theraphosidae: Theraphosinae) from Mexico: contributions to morphological nomenclature and molecular characterization of types. *Journal of Natural History*, 49(11-12), pp.685-707.

Ortiz, D. and Francke, O.F., 2016. Two DNA barcodes and morphology for multi-method species delimitation in *Bonnetina* tarantulas (Araneae: Theraphosidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 101, pp.176-193.

- Ortiz, D. and Francke, O.F., 2017. Reconciling morphological and molecular systematics in tarantulas (Araneae: Theraphosidae): revision of the Mexican endemic genus *Bonnetina*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 180(4), pp.819-886.
- Ortiz, D., 2023. High utility of Ultraconserved Elements (UCE) for disentangling the elusive relationships of tarantulas. *Zoologica Scripta*, 52(6), pp.645-653.
- Paknia, O., Rajaei Sh, H. and Koch, A., 2015. Lack of well-maintained natural history collections and taxonomists in megadiverse developing countries hampers global biodiversity exploration. *Organisms Diversity & Evolution*, 15, pp.619-629.
- Paradis, E., Claude, J. and Strimmer, K., 2004. APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, 20(2), pp.289-290.
- Pedersen, T.L., 2019. Package ‘patchwork’. *R package <http://CRAN.R-project.org/package=patchwork>*. *Cran*.
- Peñaherrera-R, P., Ghia, T., Sherwood, D. and Gabriel, R., 2024. New insights on male palpal bulb morphology in *Cymbiapophysa* Gabriel & Sherwood, 2020, with four new species from Ecuador (Araneae: Theraphosidae). *Arachnology*, 19(7), pp.1003-1017.
- Perafán, C., Cifuentes, Y. and Estrada-Gomez, S., 2015. *Aguapanela*, a new tarantula genus from the Colombian Andes (Araneae, Theraphosidae). *Zootaxa*, 4033(4), pp.529-542.
- Perafán, C., Galvis, W. and Pérez-Miles, F., 2019. The first Paratropididae (Araneae, Mygalomorphae) from Colombia: new genus, species and records. *ZooKeys*, 830, p.1.
- Pérez-Miles, F. and Loch, A., 2003. Revision and cladistic analysis of the genus *Hemirrhagus* Simon, 1903 (Araneae, Theraphosidae, Theraphosinae). *Bulletin-British Arachnological Society*, 12(8), pp.365-375.
- Pérez-Miles, F. 2000. *Iracema* cabocla new genus and species of a theraphosid spider from Amazonic Brazil (Araneae, Theraphosinae). *Journal of Arachnology* 28: 141-148.
- Pérez-Miles, F. 2006. A replacement name for *Iracema* Pérez-Miles 2000 (Araneae, Theraphosidae). *Journal of Arachnology* 34(1): 247. doi:10.1636/H04-15.1
- Pérez-Miles, F., Bonaldo, A. B. & Miglio, L. T. 2014. *Bumba*, a replacement name for *Maraca* Pérez-Miles, 2005 and *Bumba lennoni*, a new tarantula species from western Amazonia (Araneae, Theraphosidae, Theraphosinae). *ZooKeys* 448: 1-8.
- Pickard-Cambridge, O. 1892b. Arachnida. Araneida. In: *Biologia Centrali-Americana, Zoology*. London 1, 89-104, pl. 11-14.
- Pickard-Cambridge, F. O. 1897a. Arachnida - Araneida and Opiliones. In: *Biologia Centrali-Americana, Zoology*. London 2, 1-40, pl. 1-3.
- Platnick, N.I. and Raven, R.J., 2013. Spider systematics: past and future. *Zootaxa*, 3683(5), pp.595-600.

- Pocock, R.I., 1892. XXXVIII.—*Liphistius* and its bearing upon the classification of spiders. *Journal of Natural History*, 10(58), pp.306-314.
- Pocock, R.I., 1895a. XIX.—On a new and natural grouping of some of the Oriental genera of Mygalomorphae, with descriptions of new genera and species. *Journal of Natural History*, 15(86), pp.165-184.
- Pocock, R. I. 1895b. Description of two new spiders obtained by Messrs. J. J. Quelch and F. McConnell on the summit of Mount Roraima, in Demerara; with a note upon the systematic position of the genus *Desis*. *Annals and Magazine of Natural History* (6) 16(92): 139-143
- Pocock, R. I. 1897b. On the spiders of the suborder Mygalomorphae from the Ethiopian Region, contained in the collection of the British Museum. *Proceedings of the Zoological Society of London* 65(3): 724-774, pl. 46-48.
- Pocock, R. I. 1900a. *The fauna of British India, including Ceylon and Burma. Arachnida*. Taylor and Francis, London, 279 pp
- Pocock, R. I. 1901c. Some new and old genera of S.-American Avicularidae. *Annals and Magazine of Natural History* (7) 8(48): 540-555.
- Poe, S., 2013. 1986 Redux: New genera of anoles (Squamata: Dactyloidae) are unwarranted. *Zootaxa*, 3626(2), pp.295-299.
- Poe, S., Nieto-Montes de Oca, A., Torres-Carvajal, O., De Queiroz, K., Velasco, J.A., Truett, B., Gray, L.N., Ryan, M.J., Köhler, G., Ayala-Varela, F. and Latella, I., 2017. A phylogenetic, biogeographic, and taxonomic study of all extant species of *Anolis* (Squamata; Iguanidae). *Systematic biology*, 66(5), pp.663-697.
- Prasanth, M.T. and Jose, K.S., 2014. A new species of the genus *Haploclastus* from Western Ghats, India (Araneae: Theraphosidae). *Munis Entomology and Zoology*, 9(1), pp.494-500.
- Purcell, W. F. 1902a. On the South African Theraphosidae or "Baviaan" spiders, in the collection of the South African Museum. *Transactions of the South African Philosophical Society* 11: 319-347.
- R Core Team, R., 2024. R: A language and environment for statistical computing.
- Raven, R.J., 1985. The spider infraorder Mygalomorphae (Araneae): cladistics and systematics. *Bulletin of the AMNH*; v. 182, article 1.
- Raven, R.J., 1986. A revision of the spider genus *Sason* Simon (Sasoninae, Barychelidae, Mygalomorphae) and its historical biogeography. *Journal of Arachnology*, pp.47-70.
- Raven, R.J., 1988. A revision of the mygalomorph spider genus *Idioctis* (Araneae, Barychelidae). *American Museum Novitates*; no. 2929. pp. -14
- Raven, R.J., 1990a. Comments on the proposed precedence of *Aphonopelma* Pocock, 1901 (Arachnida, Araneae) over *Rhechostica* Simon, 1892. *Bulletin of Zoological Nomenclature*, 47(2), pp.126-127.

- Raven, R.J., 1990b. A revision of the Australian spider genus *Trittame* Koch (Mygalomorphae: Barychelidae) and a new related genus. *Invertebrate Systematics*, 4(1), pp.21-54.
- Raven, R.J., 1994. Mygalomorph spiders of the Barychelidae in Australia and the western Pacific. *Memoirs of the Queensland Museum*, 35 pp. 291-706
- Raven, R.J., 2000. Taxonomica Araneae I: Barychelidae, Theraphosidae, Nemesiidae and Dipluridae (Araneae). *Memoirs of the Queensland Museum*, 45(2)pp. 569-575
- Raven, R.J., 2005. A new tarantula species from northern Australia (Araneae, Theraphosidae). *Zootaxa*, 1004(1), pp.15-28.
- Raven, R.J., 2008. A revision of the mygalomorph spider genus *Monodontium* Kulczynski (Barychelidae: Araneae). *Raffles B Zool*, 56, pp.29-44.
- Renner, S.S., 2016. A return to Linnaeus's focus on diagnosis, not description: the use of DNA characters in the formal naming of species. *Systematic biology*, 65(6), pp.1085-1095.
- Ríos-Tamayo, D., 2023. A new species of the mygalomorph genus *Strophaeus* Ausserer, 1875 (Araneae: Barychelidae) from Colombia. *Arachnology*, 19(6), pp.881-884.
- Rudloff, J.-P. 2001. Anmerkungen zur systematischen Stellung von *Acanthopelma rufescens* F.O.P.-Cambridge, 1897 und *Acanthopelma annae* Reichling, 1997 (Ischnocolinae: Theraphosidae: Mygalomorphae), sowie die Einrichtung einer neuen Gattung *Reichlingia* gen. nov. (Mygalomorphae: Barychelidae: Trichopelmatinae). *Arthropoda* 9(3): 14-20.
- Samm, R. and Schmidt, G., 2008. Sinurticantinae subfamilia nov.—eine neue Unterfamilie der Theraphosidae (Araneae). *Tarantulas of the World*, 141, pp.3-14.
- Samm, R. and Schmidt, G., 2010. Psalmopoeinae subfamilia nov.—eine neue Unterfamilie der Theraphosidae (Araneae). *Tarantulas of the World*, 142, pp.35-41.
- Sanap, R.V. and Mirza, Z.A., 2014. A new iridescent tarantula of the genus *Thrigmopoeus* Pocock, 1899 from Western Ghats, India. *Comptes Rendus Biologies*, 337(7-8), pp.480-486.  
<https://doi.org/10.1016/j.crv.2014.06.003>
- Schmidt, G., 1993. Vogelspinnen: Vorkommen, Lebensweise, Haltung und Zucht.
- Schmidt, G.E.W., 1995. Gehören "*Selenocosmia*" *crassipes* (L. Koch, 1873) und "*Selenocosmia*" *stirlingi* Hogg, 1901 (Araneida: Theraphosidae: Selenocosmiinae) wirklich zu *Selenocosmia* Ausserer, 1871. *Arachnologisches Magazin*, 3(11), pp.1-12.
- Schmidt, G. and von Wirth, V., 1996. *Haplocosmia nepalensis* gen. et sp. n., die erste Vogelspinne aus Nepal (Araneida: Theraphosidae: Selenocosmiinae). *Arthropoda*, 4(1), pp.12-15.
- Sherwood, D., Gabriel, R., Peñaherrera-R, P., Brescovit, A.D. and Lucas, S.M., 2023. On the Tarantula Genus *Xenesthis* Simon, 1891, with description of a new species from Venezuela (Araneae: Theraphosidae). *Taxonomy*, 3(4), pp.509-527.

- Siliwal, M. and Molur, S., 2009. A new species of the genus *Sason* (Araneae: Barychelidae) from Rameshwaram Island, Tamil Nadu, India. *Zootaxa*, 2283(1), pp.60-68.
- Siliwal, M., Molur, S. and Raven, R., 2009. Two new species of the genus *Diplothele* (Araneae, Barychelidae) from Orissa, India with notes on *D. walshi*. *The Journal of Arachnology*, 37(2), pp.178-187.
- Siliwal, M., Gupta, N. and Raven, R., 2012. A new genus of the family Theraphosidae (Araneae: Mygalomorphae) with description of three new species from the Western Ghats of Karnataka, India. *Journal of Threatened Taxa*, 4(14), pp.3233-3254.
- Simon, E. 1888b. Etudes arachnologiques. 21e Mémoire. XXIX. Descriptions d'espèces et de genres nouveaux de l'Amérique centrale et des Antilles. *Annales de la Société Entomologique de France* (6) 8: 203-216
- Simon, E., 1889. Voyage de ME Simon au Venezuela (Décembre 1887–Avril 1888). 4e Mémoire. Arachnides. In *Annales de la Société entomologique de France* (Vol. 6, No. 9, pp. 169-220).
- Simon, E., 1892. Histoire naturelle des araignées 1 (1): 1–256. Paris, Librairie Encyclopedique de Roret.
- Sivayyapram, V., Kunsete, C., Songsangchote, C., Thanosing, C., Traiyasut, P. and Warrit, N., 2020. Two new species of the Southeast Asian dwarf tarantula genus *Phlogiellus* Pocock, 1887 (Theraphosidae, Selenocosmiinae) and a discussion on the taxonomic problem of the genus. *Zootaxa*, 4859(4), pp.487-506.
- Sluys, R., 2013. The unappreciated, fundamentally analytical nature of taxonomy and the implications for the inventory of biodiversity. *Biodiversity and Conservation*, 22, pp.1095-1105.
- Smith, A.M., 1990. *Baboon spiders: tarantulas of Africa and the Middle East* (Vol. 1). Fitzgerald Pub.
- Smith, A. M., 1995. *Tarantula Spiders: Tarantulas of the U.S.A. and Mexico*. Fitzgerald Publishing London, 196 pp
- Songsangchote, C., Sippawat, Z., Khaikaew, W. and Chomphuphuang, N., 2022. A new genus of bamboo culm tarantula from Thailand (Araneae, Mygalomorphae, Theraphosidae). *ZooKeys*, 1080, p.1.
- Starrett, J., Derkarabetian, S., Hedin, M., Bryson Jr, R.W., McCormack, J.E. and Faircloth, B.C., 2017. High phylogenetic utility of an ultraconserved element probe set designed for Arachnida. *Molecular ecology resources*, 17(4), pp.812-823.
- Stork, N.E., McBroom, J., Gely, C. and Hamilton, A.J., 2015. New approaches narrow global species estimates for beetles, insects, and terrestrial arthropods. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(24), pp.7519-7523.
- Strand, E., 1907a. Vorläufige Diagnosen afrikanischer und südamerikanischer Spinnen. *Zoologischer Anzeiger* 31: 525-558.



- Thorell, T., 1869. On European spiders. Review of the European genera of spiders, preceded by some observations on zoological nomenclature [first part]. *Nova Acta Regiae Societatis Scientiarum Upsaliensis* (3) 7(I, 5): 1-108.
- Thorell, T. (1870b). On European spiders. Review of the European genera of spiders, preceded by some observations on zoological nomenclature [second part]. *Nova Acta Regiae Societatis Scientiarum Upsaliensis* (3) 7(II, 1): 109-242.
- Thorell, T. 1887. Viaggio di L. Fea in Birmania e regioni vicine. II. Primo saggio sui ragni birmani. *Annali del Museo Civico di Storia Naturale di Genova* 25: 5-417.
- Thorell, T., 1890. *Aracnidi di Pinang raccolti nel 1889 dai Signori L. Loria e L. Fea*.
- Turk, E., Čandek, K., Kralj-Fišer, S. and Kuntner, M., 2020. Biogeographical history of golden orbweavers: Chronology of a global conquest. *Journal of Biogeography*, 47(6), pp.1333-1344.
- Turner, S.P., Longhorn, S.J., Hamilton, C.A., Gabriel, R., Pérez-Miles, F. and 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*. *Systematics and Biodiversity*, 16(1), pp.89-107.
- West, R.C., Marshall, S.D., Fukushima, C.S. and Bertani, R., 2008. Review and cladistic analysis of the Neotropical tarantula genus *Epebopus* Simon 1892 (Araneae: Theraphosidae) with notes on the Aviculariinae. *Zootaxa*, (1849), pp.35-58.
- West, R.C., Nunn, S.C. and Hogg, S., 2012. A new tarantula genus, *Pseudocnemis*, from West Malaysia (Araneae: Theraphosidae), with cladistic analyses and biogeography of Selenocosmiinae Simon 1889. *Zootaxa*, 3299(1), pp.1-43.
- Wheeler, Q.D. and Meier, R. eds., 2000. *Species concepts and phylogenetic theory: a debate*. Columbia University Press.
- 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. and Almeida-Silva, L., 2017. The spider tree of life: phylogeny of Araneae based on target-gene analyses from an extensive taxon sampling. *Cladistics*, 33(6), pp.574-616.
- Wheeler, Q., 2018. Blank canvas: The case for descriptive taxonomy. *Integrative and Comparative Biology*, 58(6), pp.1118-1121.
- Wheeler, Q., 2020. A taxonomic renaissance in three acts. *Megataxa*, 1(1), pp.4-8.
- Wickham, H., Averick, M., Bryan, J., Chang, W., McGowan, L.D.A., François, R., Golemund, G., Hayes, A., Henry, L., Hester, J. and Kuhn, M., 2019. Welcome to the Tidyverse. *Journal of open source software*, 4(43), p.1686.
- Wilson, J.D., Bond, J.E., Harvey, M.S., Ramírez, M.J. and Rix, M.G., 2023. Correlation with a limited set of behavioral niches explains the convergence of somatic morphology in mygalomorph spiders. *Ecology and evolution*, 13(1), p.e9706.

World Spider Catalog (2024). World Spider Catalog. Version 25.0. Natural History Museum Bern, online at <http://wsc.nmbe.ch>,

Wunderlich, J. and Müller, P. 2020. New and already described fossil spiders (Araneae) of 20 families in mid cretaceous Burmese amber with notes on spider phylogeny, evolution and classification. *Beiträge zur Araneologie*, 13, 22164.

Valdecasas, A.G., Pelaéz, M.L., Wheeler, Q.D. and de Carvalho, M.R., 2022. Evidence-Based Taxonomy: Labels as Illocutionary Acts. *Taxonomy*, 2(3), pp.339-346.

Vol, F., 2000. Description de *Bonnetina cyaneifemur*, gen. n. & sp. n. Araneae, Theraphosidae, Theraphosinae) du Mexique. *Arachnides*, 44, pp.2-9.

Yu, K., Zhang, S., Zhang, F., Li, Z. and Yang, Z., 2021. Taxonomic studies on five species of Selenocosmiinae from China (Araneae, Theraphosidae). *Faunitaxys*, 9(33), pp.1-13.

Yu, K.P., Lo, Y.Y., Cheng, R.C., Raven, R.J. and Kuntner, M., 2023. Discovery of a new intertidal trapdoor spider of the genus *Idioctis* (Araneae: Barychelidae), with a generic range extension to Taiwan. *The Journal of Arachnology*, 51(2), pp.238-248.

## 9 Material complementario

**Hoja de datos complementaria 1:** THERAPHOSIDAE\_species\_export\_20240416.csv, datos descargados del World Spider Catalog, 16 de abril de 2014 con la columna de subfamilia agregada.

**Hoja de datos complementaria 2:** Theraphosidae\_2010\_2024\_FINAL.csv, conjunto de datos reducido para especies válidas descritas entre 2010 y 2024 con registros del concepto de especie, tipo de datos, enfoque, secuencias de holotipos y disponibilidad.

**Hoja de datos complementaria 3:** synonyms\_nomina\_dubia.xlsx, recuento simple del número de sinónimos y de géneros y especies para cada género válido, así como registros de *nomina dubia*

**Hoja de datos complementaria 4:** genera\_described\_post\_2010.csv, conjunto de datos utilizado para registrar géneros válidos descritos entre 2010 y 2024.

**Ficha técnica complementaria 5:** español\_MS\_Briggs&Hamilton.docx

## Leyendas de figuras

**Figura 1.** Diversidad de Theraphosidae. A) Theraphosinae, *Aphonopelma* sp. B) Aviculariinae, *Typhochlaena seladonia*. C) Psalmopoeinae, *Psalmopoeus irminia*. D) Eumenophorinae, *Hysterocrates* sp. E) Harpactirinae, *Augacephalus* sp. F) Stromatopelminae, *Stromatopelma* sp. G) Selenocosmiinae, *Selenocosmia crassipes*. H) Poecilotheriinae, *Poecilotheria* sp. I) Ischnocolinae, *Ischnocolus* sp. J) Ornithoconinae, *Cyriopagopus lividus*. K) Thrigmopoeinae, *Thrigmopoeus* sp. L) Barychelidae, *Rhianodes atratus*. Las fotografías utilizadas de iNaturalist se recortaron al tamaño adecuado. Créditos de la fotos en el mismo orden: Chris Hamilton, Joao Mendes y Dimenor Santos (joaomendes/ iNaturalist), Allan Hopkins (hoppy\_1951/ iNaturalist), Eric (Toganim/ iNaturalist), Joubert Heymans (joubertth/ iNaturalist), Nael Ajm (naelajm/ iNaturalist), Michelle Woolley,

Sanjaya Kanishka (Sanjaya\_kanishka/iNaturalist), Vojtěch Vít (vojtechvita/iNaturalist), Wich'yanan L (plains-wanderer/iNaturalist), P. S. Sivaprasad (sivabirds/iNaturalist), Tan Kok Hui (kokhuitan/iNaturalist)

**Figura 2.** Cladogramas simplificados de estudios clave que tienen un muestreo amplio de taxones en la sistemática de Theraphosidae.

**Figura 3.** Número de especies válidas descritas por año. Datos recopilados del World Spider Catalog el 16 de abril de 2024.

**Figura 4.** Número de especies válidas por género. Los géneros están coloreados según la clasificación de subfamilias. Datos recopilados del World Spider Catalog el 16 de abril de 2024.

**Figura 5.** Enfoques y tipos de datos utilizados para especies recientemente descritas entre 2010 y 2014. Los enfoques se clasificaron de las siguientes maneras: ADN+Morfología – cladístico si se utilizó ADN y cladística morfológica para describir nuevas especies, ADN+Morfología – morfometría si se utilizó ADN y morfometría, ADN+Morfología – morfometría, ecología si ADN, morfometría y se utilizó ecología, ADN+Morfología – descriptiva si se utilizó ADN y morfología descriptiva, Morfología – cladística si se utilizó cladística morfológica, Morfología – descriptiva si se utilizó un enfoque taxonómico descriptivo. Nombre de reemplazo para los casos en los que una especie tuvo que ser renombrada para evitar confusiones taxonómicas debido a que la especie era homónima

**Figura 6.** Proporción de sinónimos de especies y *nomina dubia* para géneros y especies de Theraphosidae, al 16 de abril de 2024.

**Tabla 1.** Cambios en el número de subfamilias de Theraphosidae reconocidas entre 1985 y 2019. \*= Subfamilia recién descrita, + = subfamilia derivada de sinonimia, ~ = subfamilia trasladada a Theraphosidae desde otra familia.

Raven 1985	Smith 1990	Schmidt 1993	Raven 1994	Smith 1995
8	9	11	12	13
Aviculariinae	Aviculariinae	Aviculariinae	Aviculariinae	Acanthopelminae*
Eumenophorinae	Eumenophorinae	Eumenophorinae	Eumenophorinae	Aviculariinae
Harpactirinae	Harpactirinae	Harpactirinae	Harpactirinae	Eumenophorinae
Ischnocolinae	Ischnocolinae	Ischnocolinae	Ischnocolinae	Harpactirinae
Ornithoconinae	Ornithoconinae	Ornithoconinae	Ornithoconinae	Ischnocolinae
Selenocosmiinae	Selenocosmiinae	Poecilotheriinae+	Poecilotheriinae	Ornithoconinae
Theraphosinae	Selenogyrinae*	Selenocosmiinae	Selenocosmiinae	Poecilotheriinae
Thrigmopoeinae	Theraphosinae	Selenogyrinae	Selenogyrinae	Selenocosmiinae

	Thrigmopoeinae	Stromatopelminae* Theraphosinae Thrigmopoeinae	Stromatopelminae Theraphosinae Thrigmopoeinae Trichopelmatinae~	Selenogyrinae Spelopelminae* Theraphosinae Thrigmopoeinae Trichopelmatinae
<b>Rudloff 2001</b>	<b>Perez-miles &amp; Locht 2003</b>	<b>Gallon 2003</b>	<b>West et al. 2008</b>	<b>Guadanucci 2012</b>
11	10	11	10	10
Aviculariinae	Aviculariinae	Aviculariinae	Aviculariinae	Aviculariinae
Eumenophorinae	Eumenophorinae	Eumenophorinae	Eumenophorinae	Eumenophorinae
Harpactirinae	Harpactirinae	Harpactirinae	Harpactirinae	Harpactirinae
Ischnocolinae	Ischnocolinae	Ischnocolinae	Ischnocolinae	Ischnocolinae
Ornithoconinae	Ornithoconinae	Ornithoconinae	Ornithoconinae	Ornithoconinae
Poecilotheriinae	Poecilotheriinae	Poecilotheriinae	Poecilotheriinae	Selenocosmiinae
Selenocosmiinae	Selenocosmiinae	Selenocosmiinae	Selenocosmiinae	Selenogyrinae
Selenogyrinae	Selenogyrinae	Selenogyrinae	Selenogyrinae	Stromatopelminae
Spelopelminae	Theraphosinae	Stromatopelminae+	Theraphosinae	Theraphosinae
Theraphosinae	Thrigmopoeinae	Theraphosinae	Thrigmopoeinae	Thrigmopoeinae
Thrigmopoeinae		Thrigmopoeinae		
<b>West et al. 2012</b>	<b>Guadanucci 2012</b>	<b>Fukushima &amp; Bertani 2017</b>	<b>Luddecke et al. 2018</b>	<b>Foley et al. 2019</b>
10	11	10	13	13
Aviculariinae	Aviculariinae	Aviculariinae	Aviculariinae	Aviculariinae
Eumenophorinae	Eumenophorinae	Eumenophorinae	Eumenophorinae	Eumenophorinae
Harpactirinae	Harpactirinae	Harpactirinae	Harpactirinae	Harpactirinae
Ischnocolinae	Ischnocolinae	Ischnocolinae	Ischnocolinae	Ischnocolinae
Ornithoconinae	Ornithoconinae	Ornithoconinae	Ornithoconinae	Ornithoconinae
Selenocosmiinae	Schismatotherlinae*	Schismatotherlinae	Poecilotheriinae+	Poecilotheriinae
Selenogyrinae	Selenocosmiinae	Selenocosmiinae	Psalmopoeinae+	Psalmopoeinae
Stromatopelminae	Selenogyrinae	Selenogyrinae	Schismatotherlinae	Schismatotherlinae
Theraphosinae	Stromatopelminae	Theraphosinae	Selenocosmiinae	Selenocosmiinae
Thrigmopoeinae	Theraphosinae	Thrigmopoeinae	Selenogyrinae	Selenogyrinae
	Thrigmopoeinae		Stromatopelminae+	Stromatopelminae
			Theraphosinae	Theraphosinae
			Thrigmopoeinae	Thrigmopoeinae