

Diversidad taxonómica de Thomisidae (Araneae) en ambientes heterogéneos del sitio Ramsar Humedales Chaco, Argentina

Taxonomic diversity of Thomisidae (Araneae) in heterogeneous environments of the Ramsar site Chaco Wetlands, Argentina

Helga Cecilia Achitte-Schmutzler¹, Gilberto Avalos¹, Elena Beatríz Oscherov¹

- Recibido: 27/Nov/2019
- Aceptado: 23/Mar/2021
- Publicación en línea: 08/Abr/2021

Citación: Achitte-Schmutzler HC, Avalos G, Oscherov EB. 2022. Diversidad taxonómica de Thomisidae (Araneae) en ambientes heterogéneos del sitio Ramsar Humedales Chaco, Argentina. *Caldasia* 44(1):119-129. doi: <https://doi.org/10.15446/caldasia.v44n1.83581>

ABSTRACT

The Ramsar site Chaco Wetlands is characterized by its environmental heterogeneity and high diversity of flora and fauna. However, fragmentation and homogenization of environments tend to negatively affect taxa with low abundance or richness like the Thomisidae spiders. In this work, taxonomic diversity is analyzed for Thomisidae assemblages in those environments with varying degrees of plant complexity. The samples were carried out in grasslands, palm groves, open forests, and gallery forests of seven localities, during the years 2013 to 2016, by the techniques of foliage beating, vacuum sampling, and direct observation. A total of 464 individuals and 34 species/morphospecies were obtained. These samples belong to five subfamilies, seven tribes, and ten genera. Forested environments showed low taxonomic diversity ($\Delta +$) and high values of taxonomic variation ($\Lambda +$), this reflects a phylogenetic tree of Thomisidae non-uniform due to an overrepresentation of species of the genus *Tmarus*. The high species richness of this genus in forests suggests that environmental filters possibly mediate the mechanism of assembly, where biotic conditions favor the coexistence of species, which allow them to survive in certain habitats. In the grasslands and palm groves, the species were uniformly represented in the phylogenetic tree. The degraded forests presented a specific and taxonomic structure closer to the grassland and palm grove environments. The inclusion of phylogenetic relationships in diversity analyzes could be key in implementing management and conservation plans.

Keywords. Crab spiders, vegetation complexity, priority conservation area, taxonomic dissimilarity.

¹ Laboratorio de Biología de los Artrópodos, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, Universidad Nacional del Nordeste, Avda. Libertad 5470 (3400), Corrientes, Argentina. ceciliaachitte@hotmail.com*, etin_99@yahoo.com, eboscherov@yahoo.com.ar

* Autor para correspondencia



RESUMEN

El sitio Ramsar Humedales Chaco se caracteriza por su heterogeneidad ambiental y elevada diversidad de flora y fauna. Sin embargo, la fragmentación y homogeneización en estos ambientes tiende a afectar negativamente a taxones con baja abundancia o riqueza como los Thomisidae. En este trabajo se analiza la diversidad taxonómica de los ensambles de Thomisidae en ambientes con distintos grados de complejidad vegetal. Los muestreos se efectuaron durante los años 2013 a 2016 en pastizales, palmares, bosques abiertos y selvas de galería de siete localidades, mediante las técnicas de golpeteo de follaje, aspirado y observación directa. Se obtuvieron en total 464 individuos y 34 especies/morfoespecies pertenecientes a cinco subfamilias, siete tribus y diez géneros. Los ambientes boscosos mostraron baja diversidad taxonómica ($\Delta+$) y altos valores de variación taxonómica ($\Lambda+$), ello refleja un árbol filogenético de Thomisidae poco uniforme debido a una sobrerrepresentación de *Tmarus*. La elevada riqueza de este género en los bosques sugiere que el mecanismo de ensamblaje del género posiblemente esté mediado por filtros ambientales, donde las condiciones bióticas favorecen la coexistencia de especies, los cuales les permiten sobrevivir en determinados hábitats. En los pastizales y palmares las especies estuvieron uniformemente representadas en el árbol filogenético. Los bosques degradados presentaron una estructura específica y taxonómica más cercana a los ambientes de pastizal y palmar. La inclusión de las relaciones filogenéticas en los análisis de diversidad podría ser clave a la hora de implementar planes de manejo y conservación.

Palabras claves. Arañas cangrejo, complejidad vegetal, área prioritaria de conservación, disimilitud taxonómica.

INTRODUCCIÓN

Los Humedales del Chaco argentino, declarados Sitio Ramsar (denominado de ese modo porque en Ramsar, Irán, fue firmada por primera vez la Convención Relativa a los humedales de Importancia Internacional), presentan un ambiente muy heterogéneo. El área corresponde a la planicie de inundación de los ríos Paraná, Paraguay, Bermejo, Negro, Salado y numerosos tributarios que conforman una extensa red hidrográfica que le confiere al paisaje rasgos singulares, tanto en su alta biodiversidad como en su dinámica dentro del ecosistema (Humedales Chaco [c2019](#); (Chaco, www.argentina.gob.ar).

En la actualidad el avance de las actividades antrópicas en dicho sitio incrementa la reducción de bosques nativos, ello conduce a la homogeneización del ambiente e influye tanto en la disminución de la cantidad de especies que pueden coexistir como en la diversidad de gremios tróficos (Uetz [1991](#), Tews *et al.* [2004](#), Avalos *et al.* [2009](#)). A nivel de familia taxonómica, como sucede con Thomisidae, en general se ven afectadas aquellas que son menos abun-

dantes o que se encuentran representadas por unas pocas especies y que mayormente son reportadas con baja riqueza en los trabajos de diversidad de arañas en Argentina (Avalos *et al.* [2007](#), Rubio *et al.* [2008](#), Avalos *et al.* [2009](#), Avalos *et al.* [2013](#), Achitte-Schmutzler *et al.* [2016](#), Nadal *et al.* [2018](#)).

Las Thomisidae, llamadas arañas cangrejo, no fabrican telas para cazar, viven casi exclusivamente en ramas, sobre hojas o flores y se encuentran dentro del gremio cazadoras por emboscada (Cardoso *et al.* [2011](#)). Existen diversos trabajos orientados a redescubrir y escribir diferentes especies de tomísidos y a resolver las relaciones filogenéticas intra-grupo. Al respecto se puede citar a Benjamin *et al.* ([2008](#)); Benjamin ([2011](#), [2013](#), [2015](#), [2017](#)); Sirvid *et al.* ([2013](#)); Silva-Moreira y Machado ([2016](#)); Machado *et al.* ([2019a](#), [2019b](#), [2019c](#)); Grismado y Achitte-Schmutzler ([2020](#)) y Machado y Texeira ([2021](#)) entre otros. Los conocimientos acerca de su ecología, taxonomía y diversidad aún son incipientes en Argentina, actualmente se conocen 60 especies (CAA [c2018](#)) mientras que a nivel mundial se registran 2160 especies de Thomisidae (WSC [c2018](#)).

La transformación y fragmentación de bosques representan las principales causas de la pérdida de diversidad biológica a nivel mundial (Myers *et al.* 2000, Silva-Matos *et al.* 2005). Consecuentemente, los estudios de la biodiversidad pasaron a ser fundamentales en muchas investigaciones enfocadas a la ecología o en la búsqueda de estrategias para la conservación de especies.

Clarke y Warwick (1998, 2001) proponen varios índices basados en las relaciones taxonómicas entre las especies, dichos índices cuantifican y promedian el grado de relación de un ensamble respecto a otro. Para estos autores es importante la estructura filogenética y sostienen que un ensamble compuesto por un grupo de especies cercanamente emparentadas debe ser considerado como menos diverso que un ensamble de igual riqueza específica, pero con relaciones filogenéticas más distantes entre sus especies.

El índice de diversidad taxonómica es utilizado para analizar y comparar las comunidades de diversos organismos entre distintos hábitats, localidades y ecorregiones (Moreno *et al.* 2009, Cruz-Elizalde *et al.* 2014, Capetillo-Piñar *et al.* 2015, Hidalgo *et al.* 2015, García-de Jesús *et al.* 2016, Kong *et al.* 2018). Con respecto a la fauna de arañas se citan los trabajos de Rubio y Moreno (2010) quienes utilizan este índice para evaluar los ensamblajes de Araneidae en diferentes localidades y hábitats de la reserva Iberá (humedales Ramsar); y el de Rubio (2016) quien evalúa los ensamblajes de Salticidae en las ecorregiones de la provincia de Misiones, Argentina.

La estructura de la vegetación es un factor importante que influye en la diversidad de arañas (Jiménez-Valverde y Lobo 2006), esto es, a mayor complejidad estructural vegetal, mayor riqueza específica, debido a la biomasa del follaje y la disponibilidad de presas (Hore y Uniyal 2008). En este sentido, ello podría influir en la fauna de Thomisidae que comúnmente abundan en áreas naturales (Podgaiski *et al.* 2007, Ricetti y Bonaldo 2008, Rubio *et al.* 2008) con varias especies típicas del follaje.

En este trabajo se analiza por primera vez la estructura taxonómica de los ensamblajes de tomisidos en ambientes con distintos grados de complejidad vegetal como pastizales, palmares y bosques, del sitio Ramsar Humedales Chaco, se espera que los ambientes con mayor complejidad vegetal presenten una estructura taxonómica balanceada, es decir, con mayor grado de representantes en los niveles taxonómicos superiores.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El área de estudio integra la lista Ramsar, desde febrero de 2004, con el nombre Humedales Chaco, y se encuentra situada en la provincia del Chaco, Argentina. El sitio tiene una superficie de 508 000 ha (Humedales Chaco 2019; (Chaco, www.argentina.gob.ar), abarca la franja oriental de la Provincia del Chaco e incluye los Departamentos San Fernando, Primero de Mayo y Bermejo. Limita al Norte por el cauce del Río Bermejo, al Sur el paralelo 28°, al Este por los cauces de los ríos Paraná y Paraguay y al Oeste por el trazado de la Ruta Nacional N°11. Biogeográficamente el área está incluida en la Región Neotropical, Subregión Chaqueña, que corresponde el Centro y Norte de Argentina, Sur de Bolivia, Oeste de Paraguay y Sureste de Brasil (Morrone 2001).

Trabajo de campo

Los muestreos se efectuaron en siete localidades del sitio Ramsar Humedales Chaco (Fig. 1), en las unidades ambientales Selva en galería (SG), Bosque bajo abierto (BA), Pastizal (Pz) y Palmar (Pr) en los meses de noviembre a marzo durante los años 2013 a 2016. En cada localidad se efectuaron dos muestreos: en bosques, pastizales y palmares se realizaron en noviembre de 2013, y en marzo de 2015; en las selvas en galerías, pastizales y palmares en noviembre de 2014 y en marzo de 2016.

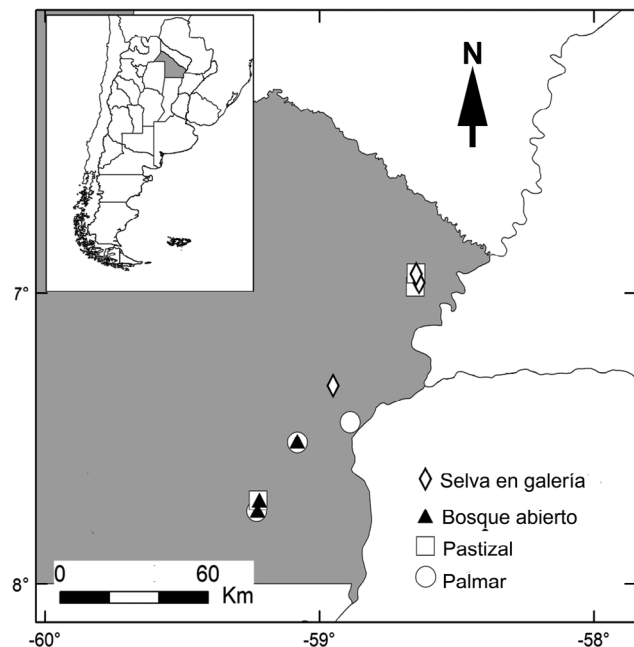


Figura 1. Localización de los sitios de muestreo en el sitio Ramsar Humedales Chaco, provincia del Chaco, Argentina.

En todos los sitios se trazaron tres transectos de 200 m de longitud por 2 m de ancho, separados entre sí por 500 m; dentro de los mismos se seleccionaron cinco puntos distanciados entre sí por 50 m. En cada uno de esos puntos se recolectaron arañas aplicando las siguientes técnicas de captura: en bosques y selvas: golpeteo de follaje y captura directa diurna; en pastizales y palmares, aspirado y captura directa diurna. De este modo se buscó obtener una mejor representación de la comunidad de arañas (Hodge *et al.* 2007).

Golpeteo de follaje

Consistió en quince golpes sobre la vegetación arbustiva y en la porción baja del estrato arbóreo, el material se recolectó sobre un lienzo blanco cuadrado de 2,50 m de lado.

Captura directa diurna

Ocurrió durante diez minutos de observación por cada punto de muestreo por transecto. Tanto en bosques como en pastizales. A fin de agilizar los muestreos, cinco personas participaron, ubicadas en los transectos y una persona por punto de muestreo; al cabo de diez minutos nos trasladábamos al segundo transecto y así al tercero.

Captura por aspiración

Se efectuó mediante una aspiradora de jardín G-vac (Mod. 220 V-AR) sobre la vegetación. El aspirador posee un tubo de 1,10 m de longitud y 12 cm de diámetro (caudal 710 m³/h), cada muestra de succión de la vegetación se tomó en 4 m² durante un minuto.

Se obtuvieron quince muestras por cada técnica de captura, es decir 30 muestras en cada unidad ambiental y 720 muestras en el total del muestreo (cuatro ambientes por tres localidades, dos técnicas (por ambiente), quince muestras, dos repeticiones).

Cada muestra fue considerada independiente y se rotularon indicando la técnica utilizada, fecha y el ambiente de muestreo. Todos los ejemplares fueron colocados en frascos con etanol 70 % y depositados en la colección CAR-TROUNNE del Laboratorio de Biología de los Artrópodos, Universidad Nacional del Nordeste (UNNE), Corrientes Argentina.

Análisis de datos

La diversidad taxonómica se analizó mediante los índices propuestos por Warwick y Clark (1995), los cuales calculan la distancia taxonómica promedio (Δ^+), es decir mide la separación taxonómica promedio entre dos especies seleccionadas al azar en una comunidad; y la variación taxonómica promedio (Λ^+). Ambos índices incluyen en su cálculo las distancias entre los linajes filogenéticos, son independientes del tamaño de la muestra y se pueden relacionar con la diversidad funcional y posibles impactos antropogénicos en el ecosistema (Warwick y Light 2002, Sathianandan *et al.* 2011).

Las categorías taxonómicas utilizadas para el análisis de diversidad taxonómica fueron las siguientes: Subfamilia, Tribu, Género y Especie/morfoespecie. Las morfoespecies fueron individuos adultos que se diferenciaron por las estructuras de sus genitales. Debido a que hasta el momento las relaciones filogenéticas del grupo no están debidamente establecidas y no se elaboraron nuevas propuestas taxonómicas formales (Benjamin *et al.* 2008, Benjamin 2011, Ramírez 2014, Wheeler *et al.* 2016, Machado *et al.* 2019b), se optó por la clasificación de subfamilias y tribus de Thomisidae con base en los trabajos de Ono (1988) y Lehtinen (2003). Este criterio se ve respaldado, además, en el análisis del árbol filogenético propuesto por Wheeler *et al.* (2016), en el mismo se puede observar que los agrupamientos obtenidos se corresponden con las tribus, así los autores citados conservan la subfamilia Aphantochilinae; en una rama como hermanos están los géneros *Tmarus* y *Titidius* (Tamarini), *Thomisus* (Thomisini), por fuera del grupo que incluye a *Misumenoides*, *Misumenops* y *Runcinioide* (Misumenini). En otra rama separada se ubica *Diaea* (Diaenini), y por último, los Stephanopinae quedan claramente separados del resto, las especies de *Epicadus* forman el grupo bien definido "Epicadus" (Silva-Moreira y Machado 2016, Machado y Texeira 2021).

La diversidad taxonómica utiliza la clasificación jerárquica de Linneo como un sustituto de las filogenias (Pérez-Hernández 2019) sin desconocer que estas se modifican constantemente en función de la filogenia (Ellingsen *et al.* 2005). Sin embargo, son una aproximación simple y discreta a una filogenia completa, inclusive aun cuando la taxonomía es la única información disponible, esta puede interpretarse como representativa de las relaciones filogenéticas (Moreno *et al.* 2009).

Para el cálculo de estos índices se utilizó el software PRIMER-E versión 5, a partir de 1000 aleatorizaciones (Clarke y Gorley 2001).

Se evaluó la disimilitud de especies ($1-\beta J$) con base en el índice de similitud de Jaccard (J) (Moreno 2001), donde βJ es la proporción que representan las especies compartidas de la riqueza total de las dos comunidades. A partir del valor de similitud se calcula el de disimilitud aplicando $1-\beta J$; este índice varía de cero, cuando la composición de especies es idéntica, hasta uno, cuando la composición de especies es totalmente diferente (García-de Jesús *et al.* 2016).

También se evaluó la disimilitud taxonómica ($1-\Delta T$), donde ΔT es el índice de similitud taxonómica propuesta por Izsák y Price (2001) y modificada por Bacaro *et al.* (2007). Este índice mide la proporción que representan los taxones compartidos del número total de taxones en dos sitios. Los valores de disimilitud taxonómica ($1-\Delta T$) van de cero, cuando la estructura taxonómica del conjunto de especies de ambas comunidades es idéntica, a uno cuando la estructura taxonómica de las especies de ambas comunidades es totalmente diferente (Bacaro *et al.* 2007, García-de Jesús *et al.* 2016).

Además, como complemento, se realizó un análisis de ordenación no paramétrica NMDS (Nonmetric Multidimensional Scaling) con los valores obtenidos de $1-\beta J$ y $1-\Delta T$ a fin de ubicar y comparar la posición relativa de los ensamblajes de Thomisidae (García-de Jesús *et al.* 2016). De acuerdo con estos autores, el NMDS jerarquiza los valores

de disimilitud entre pares de comunidades en un procedimiento iterativo para ubicar a cada comunidad en un espacio de dos dimensiones que mantiene las distancias entre comunidades, como un reflejo de su disimilitud. Para el análisis del NMDS se utilizó el índice de Bray-Curtis.

Por último, para calcular el efecto de las distancias geográficas respecto a la variación de la composición de los ensamblajes, se aplicó el test de Mantel el cual evalúa la correlación entre matrices de distancia (Sokal y Rohlf 1995).

Los análisis de correlación, de similitud de Jaccard, el NMDS y el test de Mantel se realizaron mediante el software PAST versión 2.16 (Hammer *et al.* 2001).

RESULTADOS

En total se registraron 464 ejemplares, de los cuales fueron utilizados para el análisis 288 individuos, por ser adultos y juveniles identificables taxonómicamente. Se identificaron 34 especies/morfoespecies pertenecientes a cinco subfamilias, siete tribus y diez géneros (Tabla 1). Cada una de dichas categorías taxonómicas estuvo mayormente representada en la selva en galería.

En cuanto a la distancia taxonómica promedio (Δ^+) los pastizales (Pz) y palmares (Pr) estuvieron por encima del promedio esperado ($\Delta^+=49$), mientras que la selva en galería (SG) y el bosque bajo abierto (BA) mostraron una diversidad taxonómica menor a la esperada (Fig. 2). El mayor valor de este índice se obtuvo en el pastizal (Pz $\Delta^+=56$) pese

Tabla 1. Subfamilias, tribus, géneros y riqueza de Thomisidae recolectados en cada unidad ambiental del sitio Ramsar Humedales Chaco, Argentina.

Subfamilia	Tribu	Género	Riqueza de especies			
			SG	BA	Pz	Pr
Aphantochilinae	Aphantochilini	<i>Bucranium</i>	1	1	0	0
Stephanopinae	Stephanopini	<i>Epicadus</i>	2	0	0	0
Thomisinae	Tamarini	<i>Titidius</i>	1	1	0	0
		<i>Tmarus</i>	18	13	1	3
	Misumenini	<i>Misumenoides</i>	0	0	0	1
		<i>Misumenops</i>	2	3	3	3
Thomisini	<i>Runcinioide</i>	1	0	0	0	
	<i>Thomisus</i>	1	0	0	0	
Diaeeae	Diaenini	<i>Synaemops</i>	0	1	0	0
Platyrachneae	Platyrachnini	<i>Platyrachne</i>	0	0	1	1
			26	19	5	8

SG= selva en galería, BA= bosque bajo abierto Pz= pastizal y Pr= Palmar.

a la menor riqueza específica registrada en este ambiente; sin embargo, estas diferencias no fueron significativas ya que todos estos valores cayeron dentro del contorno probabilístico (Fig. 2).

Respecto a la variación taxonómica promedio (Λ^+), la Selva en galería presentó el mayor valor lambda (SG, $\Lambda^+=689,44$) seguido por el pastizal (PZ, $\Lambda^+=624$), ambos estuvieron por encima del promedio esperado por azar ($\Lambda^+ = 449$). Nuevamente, estos valores estuvieron dentro de los contornos probabilísticos de la distribución esperada (Fig. 3).

Pese a que el pastizal y el palmar (Pr) presentaron la menor riqueza específica respecto a los otros ambientes, sus valores de Δ^+ fueron elevados.

Los resultados de la disimilitud de especies ($1-\beta J$) y de la disimilitud taxonómica ($1-\Delta T$) entre las localidades se muestran en la Tabla 2. En la misma se observa que la mayor disimilitud tanto en la composición de especies como en la estructura taxonómica se obtuvo entre la selva en galería y el pastizal, mientras que los ambientes más similares fueron ambos bosques entre sí y el pastizal con el palmar.

En general los análisis de NMDS agruparon a los ambientes boscosos por un lado y por el otro los pastizales con los palmares, con valores óptimos de estrés para la disimilitud

de especies (estrés = 0,05) y para la disimilitud taxonómica (estrés=0,07) (Figs. 4a y b).

En cuanto a la composición específica en los ambientes boscosos, el NMDS mostró dos agrupamientos, la selva en galería de General Vedia y Colonia Benítez (GV-SG, CB-SG) se agruparon con el bosque abierto de María Zaida (MZ-BA) y el bosque abierto de San Francisco con la selva en galería de San Carlos (SF-BA, SC-SG) (Fig. 4a), no obstante, en cuanto a su estructura taxonómica no se observaron agrupamientos, y hubieron cambios en la similitudes entre los sitios por ejemplo CB-SG mostró mayor similitud a las selvas en galería de Antequeras (AN-SG) (Fig. 4b).

Por su parte, el bosque abierto de La Querencia (LQ-BA) fue similar a los pastizales y a los palmares tanto a nivel de especies como a nivel de estructura taxonómica.

Mediante el test de Mantel se obtuvo que la distancia geográfica entre los sitios no difiere en forma significativa ($R= 0,27, P = 0,06$).

DISCUSIÓN

La riqueza de Thomisidae registrada en los ambientes boscosos del Sitio Ramsar Humedales Chaco fue alta en

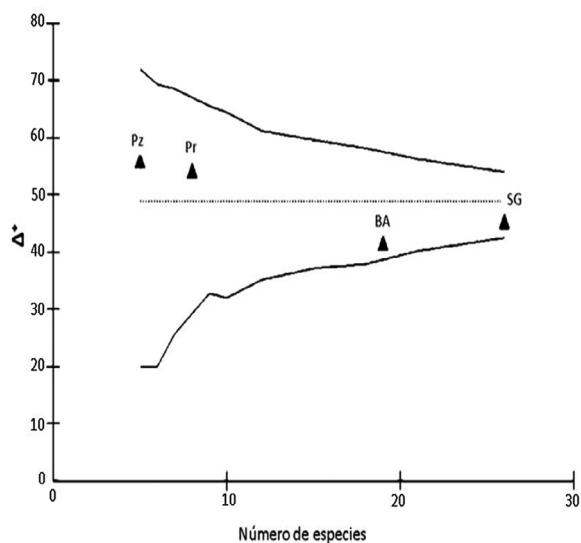


Figura 2. Distancia taxonómica promedio (Δ^+) de los ensambles de Thomisidae en los ambientes muestreados del Sitio Ramsar Humedales Chaco, con límites de confianza del 95 %. SG= selva en galería, BA= bosque bajo abierto, Pz= pastizal y Pr= Palmar.

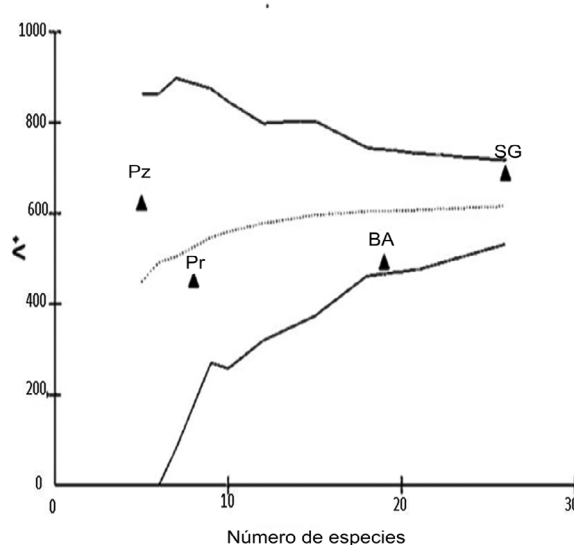


Figura 3. Variación Taxonómica Promedio (Λ^+) de los ensambles de Thomisidae en los ambientes muestreados del Sitio Ramsar Humedales Chaco, con límites de confianza del 95%. SG= selva en galería, BA= bosque bajo abierto, Pz= pastizal y Pr= Palmar

Tabla 2. Diversidad beta basada en los valores de disimilitud de especies ($1-\beta J$) y en los de disimilitud taxonómica ($1-\Delta T$) entre los ensambles de Thomisidae de cada unidad ambiental del sitio Ramsar Humedales Chaco, Argentina.

	SG		BA		Pz		Pr	
	$1-\beta J$	$1-\Delta T$	$1-\beta J$	$1-\Delta T$	$1-\beta J$	$1-\Delta T$	$1-\beta J$	$1-\Delta T$
SG	-	-	0,5	0,5	0,89	0,81	0,87	0,8
BA			-	-	0,8	0,73	0,88	0,77
Pz					-	-	0,56	0,3
Pr							-	-

comparación con otros estudios (Avalos *et al.* 2007, Rubio *et al.* 2008); sin embargo, se obtuvo una baja diversidad taxonómica (Δ^+) en dichos ambientes a diferencia de lo reportado por Rubio y Moreno (2010). Al respecto, Moreno *et al.* (2009) afirman que valores bajos de Δ^+ implican que las relaciones filogenéticas de las especies son más cercanas a bajo nivel taxonómico. De este modo, nuestros resultados se correspondieron con el hallazgo de varias especies de *Tmarus*, llegando a representar más de la mitad del total de las especies en la selva en galería.

Asimismo, estos autores sostienen que los valores altos de variación taxonómica (Δ^+) se relacionan con una sobre o subrepresentación de algunos grupos taxonómicos, de allí que el alto valor de Δ^+ implica un árbol filogenético poco uniforme, esto también se correspondería con los valores observados en las selvas en galerías en este estudio.

En concordancia con Clarke y Warwick (2001) quienes sostienen que cuantas más especies pertenecientes a diferentes géneros y familias haya en un lugar, mayor será el valor de Δ^+ y por lo tanto mayor será la diversidad taxonómica, en los ambientes de pastizales y palmares se observaron mayor Δ^+ y, a pesar de que se obtuvo baja riqueza en estos ambientes, las especies estuvieron uniformemente representadas en el árbol filogenético.

Asimismo, Moreno *et al.* (2009) aseveran que una alta diversidad taxonómica se esperaría para una comunidad con una distribución uniforme de las especies entre los niveles taxonómicos y unidades, situación que daría lugar a un bajo valor de Δ^+ ; en este sentido y de acuerdo con los resultados obtenidos, el palmar sería el ambiente de mayor diversidad taxonómica.

A menudo surgen discrepancias entre los valores de riqueza y los índices de diversidad taxonómica, por ejemplo, Argañaraz *et al.* (2017) obtuvieron mayor riqueza de especies

de saltícidos en uno de los hábitats muestreados, pero tanto la Δ^+ como la Δ^+ mostraron valores bajos. Al respecto, en este trabajo no se obtuvo una correlación entre la riqueza y la diversidad taxonómica en coincidencia con los resultados de García-de Jesús *et al.* (2016), quienes evaluaron las comunidades de escarabajos en México. Esto reivindica la importancia del análisis de diversidad taxonómica como un enfoque diferente y que además integra la historia evolutiva y biogeográfica del taxón (Webb *et al.* 2002).

Por otra parte, la elevada diferencia tanto taxonómica ($1-\Delta T$), como a nivel de especies ($1-\beta J$), entre los bosques y entre pastizales-palmares indican que los ensambles son distintos entre estos ambientes. Resultados similares fueron reportados por Rubio y Moreno (2010) quienes analizaron los ensambles de arañas orbiculares en la Reserva Iberá, en dicho trabajo se obtuvo valores elevados de complementariedad entre los bosques y pastizales. Además, estos autores, con técnicas multivariadas obtuvieron agrupamientos más cerrados de los pastizales mientras que los bosques presentaron una ordenación más dispersa; esta tendencia no se observó en este estudio en el análisis de NMDS con base en la disimilitud de especies.

Excepcionalmente el bosque de La Querencia mostró mayor similitud a los pastizales y palmares, lo que podría ser debido al deterioro de dicho bosque por el constante ingreso del ganado, en comparación con los demás bosques, éste fue el más degradado (observación personal). La estructura de la vegetación es un componente clave para las arañas que habitan en estratos arbóreos no degradados particularmente para las cazadoras por emboscada (Rodrigues y Mendonça Jr 2012); no obstante, Schirmel *et al.* (2016) sostienen que los tomísidos presentan elevada tolerancia en los ambientes perturbados o con una estructura vegetal simple. Al respecto en este trabajo el bosque de la Querencia presentó pocas especies y pocos

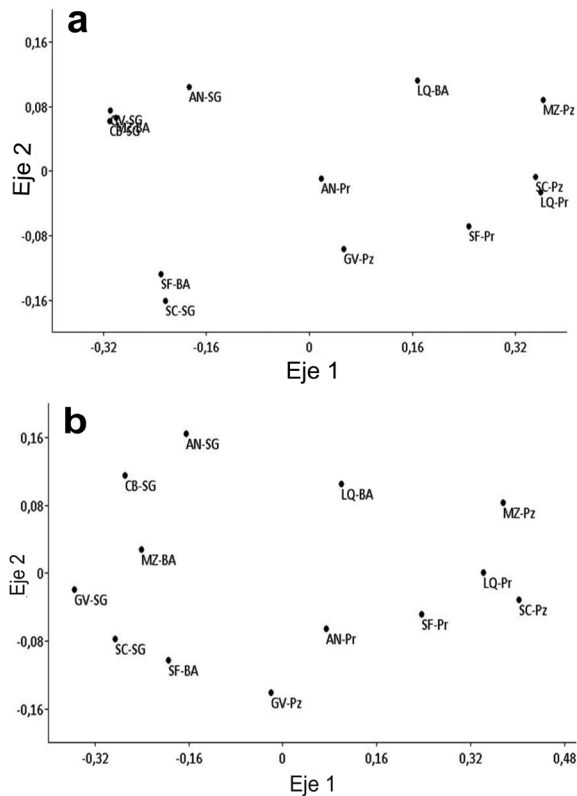


Figura 4. Ordenación no paramétrica multidimensional (NMSD) de los ensambles de Thomisidae en distintas unidades ambientales del sitio Ramsar Humedales Chaco, a con base en la disimilitud de especies ($1-\beta_j$) y b con base en la disimilitud taxonómica ($1-\Delta T$). SC= Estancia San Carlos, GV= General Vedia, CB= Colonia Benitez, AN= Antequeras, SF= Estancia San Francisco, LQ= Estancia La Querencia, MZ= Estancia María Zaida. Ambientes: SG= selva en galería, BA= bosque abierto, Pz= pastizal, Pr= palmar.

representantes de niveles taxonómicos superiores, con una estructura específica y taxonómica similar al de los ambientes con menor complejidad estructural, como los pastizales y los palmares.

Los análisis taxonómicos pueden ser representativos de las relaciones filogenéticas (Pérez-Hernández 2019) las cuales han sido de gran utilidad en el estudio de comunidades para establecer los procesos que determinan los ensambles de comunidades en escalas espaciales y temporales distintas (Webb *et al.* 2002, Cavender-Bares *et al.* 2009). Asimismo, Webb *et al.* (2002) propusieron que el patrón de las relaciones filogenéticas entre especies puede reflejar los mecanismos que hacen posible su coexistencia dentro de una comunidad.

En este sentido, entre las especies más emparentadas dentro de una comunidad, como las numerosas especies de *Tmarus* obtenidos en los ambientes boscosos, el mecanis-

mo de ensamblaje posiblemente esté mediado por filtros ambientales en donde las condiciones bióticas favorecen la coexistencia de especies con requerimientos y características similares, las cuales les permiten sobrevivir en determinados tipos de hábitats (Velásquez-Puentes y Bacon 2016). Así las especies cercanamente emparentadas son más similares en cuanto a sus requerimientos ecológicos que las especies lejanamente emparentadas (Peterson *et al.* 1999). Asimismo, un patrón filogenético en donde las especies de una comunidad están lejanamente relacionadas resaltaría el papel de la competencia entre especies como mecanismo principal del ensamblaje, ya que sólo especies con requerimientos ecológicos distintos podrían coexistir (Velásquez-Puentes y Bacon 2016).

La falta de correlación entre la distancia geográfica y la similitud de los ensambles de tomisidos de cada unidad ambiental coincide con lo reportado en otras investigaciones referidas a las arañas (Bonaldo *et al.* 2007) y otros organismos (Bacaro *et al.* 2012, García-de Jesús *et al.* 2016). Por su parte Rodríguez-Artigas *et al.* (2016) sostienen que las distancias geográficas no son un factor relevante en la estructura de los ensambles de Thomisidae. Al respecto, en este trabajo la distancia geográfica no estaría afectando la similitud entre los sitios muestreados.

Así, las diferencias entre los ensambles podrían ser el resultado de otros factores microambientales, como así también la estructura de la vegetación, la competencia y la disponibilidad de alimentos y refugio; que a lo largo del tiempo evolutivo posiblemente influyeron en la estructura taxonómica de los ensambles de tomisidos.

En general, en este trabajo se mostró que los ensambles de tomisidos son diferentes en las unidades ambientales muestreadas, con una estructura taxonómica en mayor o menor grado distinta entre sí. La inclusión de las relaciones entre los taxones en los análisis de diversidad podría ser clave a la hora de implementar planes de manejo y conservación. La franja occidental de la Provincia del Chaco fue declarada de interés para la conservación, sin embargo, continúa el incremento de la degradación de los hábitats naturales, lo que ha fortalecido la necesidad de conocer y evaluar los patrones de biodiversidad.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos la financiación otorgada por la Secretaría General de Ciencia y Técnica (SGCYT) de la Universidad Na-

cional del Nordeste y al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET).

CONFLICTO DE INTERESES

Los autores declaran que no existe conflicto de intereses.

LITERATURA CITADA

- Achitte-Schmutzler HC, Avalos G, Oscherov EB. 2016. Comunidades de arañas en dos localidades del sitio Ramsar Humedales Chaco, Argentina. *Cuad. Inv. UNED* 8(2):115-121.
- Argañaraz CI, Rubio GD, Gleiser RM. 2017. Jumping spider (Araneae: Salticidae) diversity in the understory of the Argentinian Atlantic Forest. *Caldasia* 39(1):157-168. doi: <https://doi.org/10.15446/caldasia.v39n1.60527>
- Avalos G, Rubio GD, Bar ME, González A. 2007. Arañas (Arachnida, Araneae) asociadas a dos bosques degradados del Chaco húmedo en Corrientes, Argentina. *Rev. Biol. Trop.* 55(3-4):899-909. doi: <https://doi.org/10.15517/rbt.v55i3-4.5965>
- Avalos G, Damborsky MP, Bar ME, Oscherov EB, Porcel E. 2009. Composición de la fauna de Araneae (Arachnida) de la Reserva Provincial Iberá, Corrientes, Argentina. *Rev. Biol. Trop.* 57(1-2):339-351. doi: <https://doi.org/10.15517/rbt.v57i1-2.11325>
- Avalos G, Bar ME, Oscherov EB, González A. 2013. Diversidad de Araneae en cultivos de *Citrus sinensis* (Rutaceae) de la Provincia de Corrientes, Argentina. *Rev. Biol. Trop.* 61(3):1243-1260. doi: <https://doi.org/10.15517/rbt.v61i3.11938>
- Bacaro G, Ricotta C, Mazzoleni S. 2007. Measuring beta-diversity from taxonomic similarity. *J. Veg. Sci.* 18(6):793-798. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2007.tb02595.x>
- Bacaro G, Rocchini D, Duprè C, Diekmann M, Carneseccchi F, Gori V, Chiarucci A. 2012. Absence of distance decay in the similarity of plots at small extent in an urban brownfield. *Community Ecol.* 13(1):36-44. doi: <https://doi.org/10.1556/comec.13.2012.1.5>
- Benjamin SP. 2011. Phylogenetics and comparative morphology of crab spiders (Araneae: Dionycha, Thomisidae). *Zootaxa*. 3080(1): 1-108. doi: <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3080.1.1>
- Benjamin SP. 2013. On the crab spider genus *Angaeus* Thorell, 1881 and its junior synonym *Paraborboropactus* Tang and Li, 2009 (Araneae: Thomisidae). *Zootaxa* 3636(1): 71-80. doi: <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3635.1.7>
- Benjamin SP. 2015. On the African crab spider genus *Geraesta* Simon, 1889 (Araneae: Thomisidae). *Afr. Invertebr.* 56(2): 309-318. doi: <https://doi.org/10.5733/afin.056.0205>
- Benjamin SP. 2017. A new species of *Angaeus* from Malaysia with possible affinity to related genera within Stephanopinae (Araneae: Thomisidae). *Zootaxa* 4337(2): 297-300. doi: <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4337.2.10>
- Benjamin SP, Dimitrov D, Gillespie RG, Hormiga G. 2008. Family ties: molecular phylogeny of crab spiders (Araneae: Thomisidae). *Cladistics* 24(5): 708-722. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2008.00202.x>
- Bonaldo AB, Marques MAL, Pinto-da-Rocha R, Gardner T. 2007. Species richness and community structure of arboreal spider assemblages in fragments of three vegetational types at Banhado Grande wet plain, Gravataí river, Rio Grande do Sul, Brazil. *Iheringia, Ser. Zool.* 97(2):143-151. doi: <https://doi.org/10.1590/S0073-47212007000200003>
- [CAA] Catálogo de Arañas de Argentina. c2018. Catálogo de Arañas de Argentina. Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", en línea. [Revisada en: 7 Dic 2020]. <http://sites.google.com/site/catalogodearanasdeargentina/>
- Capetillo-Piñar N, Villalejo Fuerte MT, Tripp-Quezada A. 2015. Distinción taxonómica de los moluscos de fondos blandos del Golfo de Batabanó, Cuba. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 43(5):845-855.
- Cardoso P, Pekár S, Jocqué R, Coddington JA. 2011. Global Patterns of Guild Composition and Functional Diversity of Spiders. *PLoS ONE* 6(6): e21710. doi: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0021710>
- Cavender-Bares J, Kozak KH, Fine PVA, Kembel SW. 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecol. Lett.* 12(7):693-715. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01314.x>
- Clarke KR, Gorley RN. 2001. *PRIMER v5: User manual/tutorial*. Plymouth: Plymouth Marine Laboratory.
- Clarke KR, Warwick RM. 1998. A taxonomic distinctness and its statistical properties. *J. Appl. Ecol.* 35(4):523-531. doi: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.1998.3540523.x>
- Clarke KR, Warwick RM. 2001. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. Second edition, *PRIMER-E*. United Kingdom: Plymouth Marine Laboratory Ltd.
- Cruz-Elizalde R, Ramirez-Bautista A, Johnson JD, Moreno CE. 2014. Community structure of reptiles from the southern portion of the Chihuahuan Desert Region, Mexico. *North-West. J. Zool.* 10(1):173-182.
- Ellingsen KE, Clarke KR, Somerfield PJ, Warwick RM. 2005. Taxonomic distinctness as a measure of diversity applied over a large scale: the benthos of the Norwegian continental shelf. *J. Anim. Ecol.* 74(6): 1069-1079. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2005.01004.x>
- García-de Jesús S, Moreno-Ortega CE, Morón MA, Castellanos I, Pavón NP. 2016. Integrando la estructura taxonómica en el análisis de la diversidad alfa y beta de los escarabajos Melolonthidae en la Faja Volcánica Transmexicana. *Rev. Mex. Biodiver.* 87(3):1033-1044. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.rmb.2016.06.003>
- Grismado CJ, Achitte-Schmutzler HC. 2020. The crab spider genus *Uraarachne* Keyserling (Araneae: Thomisidae) in Argentina, Uruguay and Paraguay: a proposal of its senior synonymy

- over *Plancinus* Simon, and description of four new species. *Rev. Mus. Argent. Cienc. Nat.* 22(1): 91-130. doi: <http://dx.doi.org/10.22179/REVMACN.22.665>
- Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontol. Electron.* 4(1):1-9.
- Hidalgo G, Toledo W, Granados-Barba A. 2015. Diversidad y distinción taxonómica de la macrofauna en fondos blandos de la plataforma norte y suroccidental cubana. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 43(5):845-855.
- Hodge S, Vink CJ, Banks CJ, Bowie MH. 2007. The use of tree-mounted artificial shelters to investigate arboreal spider communities in New Zealand nature reserves. *J. Arachnol.* 35(1):129-136. doi: <https://doi.org/10.1636/ST-06-19.1>
- Hore U, Uniyal VP. 2008. Effect of prescribed fire on spider assemblages in Terai grasslands, India. *Turk. J. Arachnol.* 1(1):15-36.
- Humedales Chaco. c2019. Secretaría General de la Nación. Ambiente y Desarrollo Sustentable. [Revisada en: 27 May 2019]. <https://www.argentina.gob.ar/ambiente/agua/humedales/sitiosramsar/chaco>
- Izsák C, Price ARG. 2001. Measuring b-diversity using a taxonomic similarity index, and its relation to spatial scale. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 215:69-77. doi: <https://doi.org/10.3354/meps215069>
- Jiménez-Valverde A, Lobo JM. 2006. Establishing reliable spider (Araneae: Araneidae and Thomisidae) assemblage sampling protocols: estimatio of species richness, seasonal coverage and contribution of juvenile data to species richness and composition. *Acta Oecol.* 30(1): 21-32. doi: <https://doi.org/10.1016/j.actao.2006.01.001>
- Kong A, Thorleifsson G, Frigge ML, Vilhjalmsón BJ, Young AL, Thorgeirsson TE, Benonisdóttir S, Oddsson A, Halldórsson BV, Masson G, Gudbjartsson DF, Helgason A, Bjornsdóttir G, Thorsteinsdóttir U, Stefansson K. 2018. The nature of nurture: Effects of parental genotypes. *Science.* 359(6374):424-428. doi: <https://doi.org/10.1126/science.aan6877>
- Lehtinen PT. 2003. Taxonomic notes on the Misumenini (Araneae: Thomisidae: Thomisinae), primarily from the Palaearctic and Oriental regions. En: Logunov DV y Penney D, editores. 2003 European Arachnology 2003 (Proceedings of the 21st European Colloquium of Arachnology, St.-Petersburg, 4-9 August 2003). Moscow: Arthropoda Selecta. p. 147-184.
- Machado M, Guzati C, Viecelli R, Molina-Gómez D, Teixeira RA. 2019a. A taxonomic review of the crab spider genus *Sidymella* (Araneae, Thomisidae) in the Neotropics. *Zoosyst. Evol.* 95(2): 319-344. doi: <https://doi.org/10.3897/zse.95.34958>
- Machado M, Teixeira RA, Milledge GA. 2019b. On the Australian bark crab spiders genus *Stephanopis*: taxonomic review and description of seven new species (Araneae: Thomisidae: Stephanopinae). *Rec. Aust. Mus.* 71: 217-276. doi: <https://doi.org/10.3853/j.2201-4349.71.2019.1698>
- Machado M, Guzati C, Viecelli R, Molina-Gómez D, Teixeira RA. 2019c. A taxonomic review of the crab spider genus *Sidymella* (Araneae, Thomisidae) in the Neotropics. *Zoosyst. Evol.* 95(2): 319-344. doi: <https://doi.org/10.3897/zse.95.34958>
- Machado M, Texeira RA. 2021. Phylogenetic relationships in Stephanopinae: systematics of *Stephanopis* and *Sidymella* based on morphological characters (Araneae: Thomisidae). *Org. Divers. Evol.* doi: <https://doi.org/10.1007/s13127-020-00472-x>
- Moreno CE. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. Zaragoza: Manuales y Tesis, Sociedad Entomológica Aragonesa.
- Moreno CE, Castillo-Campos G, Verdú JR. 2009. Taxonomic diversity as complementary information to assess plant species diversity in secondary vegetation and primary tropical deciduous forest. *J. Veg. Sci.* 20(5):935-943. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01094.x>.
- Morrone JJ. 2001. Biogeografía de América Latina y el Caribe. Zaragoza: Manuales y Tesis, Sociedad Entomológica Aragonesa.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GAB, Kent J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403(6772):853-858. doi: <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Nadal MF, Achitte-Schmutzler HC, Zanone I, González PY, Avalos G. 2018. Diversidad estacional de arañas en una reserva natural del Espinal en Corrientes, Argentina. *Caldasia* 40(1):129-143. doi: <http://dx.doi.org/10.15446/caldasia.v40n1.67362>
- Ono H. 1988. A revisional study of the spider family Thomisidae (Arachnida, Araneae) of Japan. [Tesis]. [Tokyo]: Kyoto University.
- Pérez-Hernández CX. 2019. Distintividad taxonómica: Evaluación de la diversidad en la estructura taxonómica en los ensamblajes. En: Moreno CE, editora. La biodiversidad en un mundo cambiante: Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio. México: Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo/Libermex. p. 285-306.
- Peterson AT, Soberón J, Sánchez-Cordero V. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science* 285(5431):1265-1267. doi: <https://doi.org/10.1126/science.285.5431.1265>
- Podgaiski LR, Ott R, Rodrigues ENL, Backup EH, Marques MAL. 2007. Araneofauna (Arachnida, Araneae) do Parque Estadual do Turvo, Rio Grande do Sul, Brasil. *Biota Neotrop.* 7(2):197-212. doi: <https://doi.org/10.1590/S1676-06032007000200023>
- Ramírez MJ. 2014. The morphology and Phylogeny of Dionychan Spiders (Araneae: Araneomorphae). *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 390: 1-374. doi: <https://doi.org/10.5531/sd.sp.5>
- Ricetti J, Bonaldo AB. 2008. Spiders diversity and richness estimates in four vegetations types of Serra do Cachimbo, Para, Brazil. *Iheringia Ser. Zool.* 98(1): 88-99. doi: <https://doi.org/10.1590/S0073-47212008000100013>
- Rodríguez-Artigas SM, Ballester R, Corronca JA. 2016. Factors that influence the beta-diversity of spider communities in northwestern Argentinean Grasslands. *Peer J* 4:e1946. doi: <https://doi.org/10.7717/peerj.1946>

- Rodrigues ENL, Mendonça Jr MS. 2012. Spider guilds in the tree-shrub strata of riparian forests in southern Brazil. *J. Arachnol.* 40(1):39-47. doi: <https://doi.org/10.1636/P10-105.1>
- Rubio GD, Corronca JA, Damborsky MP. 2008. Do spider diversity and assemblages change in different contiguous habitats? A case study in the protected habitats of the Humid Chaco ecoregion, north-east Argentina. *Environ. Entomol.* 37(2):419-430. doi: <https://doi.org/10.1093/ee/37.2.419>
- Rubio GD, Moreno CE. 2010. Orb-weaving spider diversity in the Iberá marshlands (Argentina). *Neotrop. Entomol.* 39(4):496-505. doi: <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2010000400006>
- Rubio GD. 2016. Using a jumping spider fauna inventory (Araneae: Salticidae) as an indicator of their taxonomic diversity in Misiones, Argentina. *Rev. Biol. Trop.* 64(2):875-883. doi: <https://doi.org/10.15517/rbt.v64i2.19722>
- Sathianandan TV, Mohamed KS, Vivekanandan E. 2011. Species diversity in fished taxa along the southeast coast of India and the effect of the Asian Tsunami of 2004. *Mar. Biodiver.* 42(2):179-187. doi: <https://doi.org/10.1007/s12526-011-0103-2>
- Schirmel J, Thiele J, Entling MH, Buchholz S. 2016. Trait composition and functional diversity of spiders and carabids in linear landscape elements Agriculture. *Ecosys. Environ.* 235:318-328. doi: <https://doi.org/10.1016/j.jagee.2016.10.028>
- Silva-Matos DM, Fonseca GD, Silva-Lima L. 2005. Differences on post-fire regeneration of the pioneer trees *Cecropia glaziovii* and *Trema micrantha* in a lowland Brazilian Atlantic Forest. *Rev. Biol. Trop.* 53(1-2):1-4.
- Silva-Moreira T, Machado M. 2016. Taxonomic revision of the crab spider genus *Epicadus* Simon, 1895 (Arachnida: Araneae: Thomisidae) with notes on related genera of Stephanopinae Simon, 1895. *Zootaxa* 4147(3): 281–310. doi: <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4147.3.4>
- Sirvid PJ, Moore NE, Chambers GK, Prendergast K. 2013. A preliminary molecular analysis of phylogenetic and biogeographic relationships of New Zealand Thomisidae (Araneae) using a multi-locus approach. *Invertebr. Syst.* 27(6): 655-672. doi: <https://doi.org/10.1071/IS13025>
- Sokal RR, Rohlf FJ. 1995. *Biometry: The principles and practice of statistics in biological research.* *J. Royal Stat. Soc.* 133(1):102. doi: <https://doi.org/10.2307/2343822>
- Tews J, Brose U, Grimm V, Tielborger K, Wichmann MC, Schwager M, Jeltsch F. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *J. Biogeogr.* 31(1):79-92. doi: <https://doi.org/10.1046/j.0305-0270.2003.00994.x>
- Uetz GW. 1991. Habitat structure and spider foraging. En: Bell SS, McCoy ED, Mushinsky HR, editores. *Habitat Structure: The Physical Arrangement of Objects in Space.* London: Chapman & Hall. p. 325-348.
- Velásquez-Puentes FJ, Bacon CD. 2016. Una introducción a la estructura filogenética de comunidades: Un caso de estudio en palmas de Bolivia. *Ecol. Bol.* 51(2):126-140.
- Warwick RM, Clarke KR. 1995. New ‘ biodiversity ‘ measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress. *Mar. Ecol.* 129:301-305. doi: <https://doi.org/10.3354/meps129301>
- Warwick RM, Light J. 2002. Death assemblages of mollusks on St. Martin’s Flats, Isles of Scilly: a surrogate for regional biodiversity? *Biodiver. Conser.* 11(1):99-112. doi: <https://doi.org/10.1023/A:1014094829984>
- Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, Donoghue MJ. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33: 475-505. doi: <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448>
- Wheeler WC, Coddingtonb JA, Crowleya LM, Dimitrov D, Goloboffe PA, Griswoldf CE, Hormiga G, Prendinia L, Ramírez MJ, Sierwald P, Almeida-Silva, Alvarez-Padilla F, Arnedok MA, Benavides Silva LR, Benjamin SP, Bond JE, Grismado CJ, Hasand E, Hedin M, Izquierdo MA, Labarque FM, Ledford J, Lopardo L, Maddison WP, Miller JA, Piacentini LN, Platnick NI, Polotow D, Silva-Davila D, Scharff N, Szuts T, Ubick D, Vink CJ, Wood HM, Zhang J. 2016. The spider tree of life: phylogeny of Araneae based on target-gene analyses from an extensive taxon sampling. *Cladistics* 33(6):1-43. doi: <https://doi.org/10.1111/cla.12182>
- [WSC] Word Spider Catalog. c2018. The world spider catalog. Natural History Museum Bern, on line. [Revisada en: 7 Dic 2020]. <http://www.wsc.nmbe.ch/>