

## A modo de Introducción: PALEOENTOMOLOGIA PARA NEOENTOMOLOGOS

Antonio Melic<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Avda. Radio Juventud, 6; 50012 ZARAGOZA (ESPAÑA)

A primera vista podría pensarse que la principal diferencia entre un paleontólogo y un neontólogo es que los primeros se ocupan de especies extintas y los segundos de especies vivientes. Un anglosajón las denominaría 'extinct' (extinta, extinguida) y 'extant' (existente), pero esta distinción, amén de propensa a confusión fonética, contiene una cierta ambigüedad pues hace aparecer a las especies extintas (lo antagónico de extant sería 'inexistente') como algo irreal, imaginado o fantasioso. Y nada más lejos de la realidad. Las especies extintas son tan reales como las vivientes, con la única diferencia de que las segundas todavía no se han extinguido (Schmidt-Kittler y Willman, 1989), del mismo modo que Charles Darwin es tan real como cualquier persona viviente, aunque haya desaparecido (físicamente) hace más de un siglo.

'Extant', aplicado a una ley, tiene otro sentido: el de vigente o actual. Sin embargo, tampoco parece muy acertada esta concepción: lo contrario de una ley en vigor es una ley derogada, sin efecto y ello, trasladado al caso de las especies, no es exacto. Todos los organismos vivientes (pasados o actuales) tienen una característica común: derivan o descienden de un ancestro, es decir, son el resultado de la filogenia, de un árbol evolutivo que puede ser simple o complejo, breve o extenso, bien conocido o un misterio impenetrable. Así que cada una de las especies actuales representa la última, sólo la última, etapa de una auténtica construcción genealógica. El piso más alto de un rascacielos puede ser considerado como 'entidad' independiente desde diversos puntos de vista, pero un análisis mínimamente serio es imposible que no considere su íntima interrelación con el resto del inmueble. Así que del mismo modo que no puede declararse la 'ruina' o riesgo de derrumbamiento para todos los pisos de un edificio 'excepto el ático', tampoco pueden, realmente, considerarse derogados o sin efecto a los ancestros de una especie viviente. Más aún: ni siquiera podemos hacerlo para los grupos totalmente extintos (trilobites, ammonites o dinosaurios, por ejemplo) por cuanto se encuentran íntimamente conectados con el devenir histórico de las especies antecesoras en cuya evolución se basamenta la riqueza biológica actual. Por decirlo de alguna forma, el pasado, todo el pasado biológico del Planeta, explica el presente independientemente de que el proceso de cambio de uno a otro sea un fenómeno gradual, estable y continuo más o menos predecible u

otro complejo, azaroso, sometido a turbulencias y efectos 'mariposa'.

La diferencia, pues, entre paleo y neontólogo no puede establecerse en base al 'objeto de estudio' (especies fósiles o actuales), sino más bien en la variable *t*, que los matemáticos y físicos utilizan para representar el tiempo. Una *t* que debe ser mayúscula: *T*, pues se trata de un tiempo geológico sólo mensurable en miles o millones de años. El neontólogo, que en ocasiones sí considera el tiempo *t*, lo utiliza en fragmentos infinitesimales, microscópicos. Su visión, podríamos decir, es espacial, horizontal. Prima lo físico sobre lo histórico: la ubicación actual de los taxones en el plano geográfico (su naturaleza, composición, distribución e interrelaciones). El paleontólogo, por contra, se mueve en otro plano; éste, a semejanza de los estratos, vertical, en el que el tiempo *T* es la incógnita principal. Uno y otro tienden a expandir su ámbito mediante acreción de espacios que terminan componiendo formas topográficas invasoras. El neontólogo pretende sistematizar los organismos vivientes y conocer las relaciones entre ellos para lo cual precisa conocer su filogenia (inevitablemente temporal), o intenta comprender los motivos de la distribución actual de las especies, para lo cual necesita comprender causas que se originan en las profundidades de *T*. En definitiva, precisa del registro fósil para localizar el lugar que corresponde a un organismo en el árbol genealógico de lo vivo y para ubicarlo razonadamente en el mapa. El paleontólogo, por su parte, pretende recomponer las formas y condiciones de vida del pasado a través del registro fósil. Esa reconstrucción -laboriosa y complicada con frecuencia- utiliza cuando es posible el análisis comparativo con las estructuras, tipos y relaciones de lo actual y tiene por objeto rescatar de la tierra (y de ahí el origen etimológico de fósil) la imagen del plano horizontal de cada una de las fracciones de *T*. Así que el corte entre los planos vertical (del paleontólogo) y horizontal (del neontólogo) define el espacio tridimensional del encuentro, es decir, el espacio de la Vida.

La Entomología se ocupa del estudio de los artrópodos. Esta disciplina comprende, pues, tanto la neoentomología como la paleoentomología, es decir, tanto las formas artrópodas vivientes como las ya extinguidas. No existen razones que justifiquen una

separación de ambas áreas del conocimiento entomológico. Más aún: intentarlo sería como destruir una parte del puzle en cuya construcción estamos todos comprometidos renunciando, gratuitamente, a formar la imagen completa.

Es evidente que la Entomología, dentro del estudio de la biodiversidad general, es una disciplina que tiene planteados algunos problemas específicos en cuanto a sus aspectos paleontológicos. El en ocasiones rico registro fósil es con frecuencia poco fértil en artrópodos. Es un problema común a muchos otros phyla invertebrados sin 'partes duras' (caparazones, esqueletos calcáreos, etc.) y, por tanto, difícilmente conservables. Los estudiosos de estos grupos - incluidos los neoentomólogos - han tendido a ignorar el registro fósil en base a su 'inconsistencia', de tal modo que, en cierta forma, puede decirse que la sistemática cladística justifica una parte no desdeñable de su éxito o aceptación en el hecho de que permite la reconstrucción de filogenias a partir de especies vivientes, sin depender de especies extintas (a las que viene a declarar especies *nom gratas*, Ribera y Melic, 1996). A pesar de estas afirmaciones, se conoce un buen número de artrópodos fósiles (especialmente trilobites, pero también crustáceos, arácnidos e insectos) que, no obstante, plantean serios interrogantes y grandes lagunas. Por ejemplo, no hay forma de saber si los 1500 géneros conocidos hasta la fecha de trilobites (Pardo, 1996) son sólo una mínima parte de los que han existido, una cifra representativa o prácticamente el total. Con los insectos el problema es todavía mayor. Son conocidos unas 30.000 especies (Martínez-Delclòs, 1996), pero la distribución cronológica de innumerables familias y órdenes es fragmentaria y dudosa (ver Ross y Jarzembowski, 1993; o varios de los trabajos contenidos en este volumen). No es de extrañar. Los artrópodos, a pesar de su 'coraza', no se conservan bien, especialmente si son especies de vida aérea (y el grupo mayor, Insecta, lo es). Además, una parte significativa de esa cifra se concentra en yacimientos y períodos muy concretos, faltando una distribución más o menos homogénea a lo largo del tiempo que permita fácilmente descubrir secuencias filogenéticas. Pero todo esto no obsta en modo alguno a la tesis fundamental: la necesidad de integrar todo el conocimiento entomológico, incluso, en la medida en que esté disponible, en la reconstrucción filogenética, pues no puede justificarse la 'disgregación' de una teoría (y de una clasificación) a causa de dificultades prácticas (Willman, 1989). Otra cosa sería como no aceptar la Astronomía por no disponer de telescopio. Todas las piezas corresponden al mismo rompecabezas y cada una confirma o desmiente la posición relativa de las otras. A veces con seguridad; a veces, con dudas, pero ¿quién quiere retos pequeños?

Nuestra intención en este número Monográfico del *Boletín de la S.E.A.* queda suficientemente justificada: colaborar modestamente en un proceso de fusión interdisciplinar que resulta a todas luces necesario, acercando al lector neontólogo las coordenadas *T* de las formas vivas de lo entomológico.

Hace más o menos un año, cuando surgió la idea de preparar este volumen, tomamos consciencia de algunos de los problemas que planteaba la empresa. En primer lugar, la inexcusable necesidad de contar con especialistas que, precisamente por ello (dedicarse a la paleontología), fueran ajenos a la propia S.E.A. (fundamental o exclusivamente compuesta por neontólogos); en segundo lugar, la aridez y dureza del tema a consecuencia de su especialidad. Conceptos de geología, bioestratigrafía, tafonomía y paleontología no son de uso frecuente entre los neoentomólogos. Por último (eso creíamos entonces), existía el problema de cómo tratar el tema: cronológicamente por eras o períodos, por clases taxonómicas, recopilando artículos paleoentomológicos de todo tipo... El primer problema no fue tal. Tan pronto como entramos en contacto con algunos de los especialistas nacionales (Eladio Liñán, Enrique Peñalver) descubrimos una disposición a colaborar y un entusiasmo por el proyecto que despejó todas nuestras inquietudes y que desde estas líneas agradecemos sin límite. Los contactos posteriores con los restantes especialistas resultaron igualmente fáciles y fructíferos, incluido muy especialmente el colectivo de colaboradores extranjeros (Robert Angus, Jason Dunlop, Paul A. Selden, Alfonso Pardo, Antonio Arillo, Xavier Martínez-Delclòs, Octavio Martínez), tal y como ha ocurrido con las colaboraciones de socios (Ignacio Ribera, Pierre Moret, Daniel Grustán, José A. Domínguez, Luis Bolea, Pedro Fernández o José García Carrillo). A todos ellos hacemos extensiva nuestra sincera gratitud.

Varios de los colaboradores citados son autoridades de prestigio internacional. A pesar de ello, todos los firmantes, han aceptado redactar sus trabajos respectivos 'suavizando' los aspectos más duros de la disciplina y elaborando una síntesis que permita al lector neontólogo una aproximación a la misma. Ello ha supuesto, sin duda alguna, un esfuerzo suplementario para los autores que, sin reducir el rigor del texto, aumenta su valor por cuanto lo hace accesible a un lector no especializado. A pesar de lo que mucha gente piensa, suele ser más difícil escribir un artículo divulgativo que uno científico. Además, como complemento o apoyo figuran en las páginas siguientes una serie de cuadros que resumen, para cada uno de los períodos geológicos, los datos que consideramos más importantes, así como otras informaciones relacionadas con la cronología de cada grupo (órdenes y familias) de artrópodos. Con ello, creemos que queda solucionado el segundo problema. Para terminar, respecto a la última cuestión (cómo y qué temas desarrollar), decidimos un camino intermedio entre la sistemática y la cronología. Por un lado, hemos dedicado uno o varios artículos a cada una de las grandes Clases de Arthropoda (queda claro así que entendemos 'Entomología' en sentido lato, como la ciencia que se ocupa de los artrópodos y no la simple Hexapología o Insectología): Trilobita [2], Chelicerata o Arachnida [3], Crustacea [1], 'Myriapoda' [1] e Insecta [3]; por otro, hemos intentado destacar algunos 'momentos' especialmente importantes o significativos desde el punto de vista cronológico: el límite Precámbrico/Cámbrico, momento de aparición del Phylum, o la fauna fósil del

Cuaternario, que tanta importancia tiene actualmente desde un punto de vista biogeográfico y la todavía más reciente Arqueontología y los llamados subfósiles. Junto a estos temas, se tratan otros de carácter técnico y práctico: el proceso de fosilización, el estudio de fósiles o los artrópodos fósiles del ámbar, así como algunos comentarios a propósito del número de especies que han vivido -o viven- sobre la Tierra.

No nos queda sino reiterar nuestro agradecimiento a todos los colaboradores por su receptividad, esfuerzo y paciencia para atender nuestras solicitudes y urgencias o resolver nuestros problemas.

Otras personas han colaborado significativamente en este volumen y es de justicia reconocerles su dedicación y apoyo. Valga como pequeña compensación nuestro agradecimiento público: Leopoldo Castro Torres por la traducción de varios artículos; Antonio Martínez Lozano y Daniel Grustán Isabela por sus dibujos; Pedro Fernández Aznar por su colaboración en materia de revisión y edición; José Miguel Calvo y Enrique Gil por el material gráfico para una de las notas; a César González Peña, Presidente de la S.E.A., por su apoyo al proyecto.

Debemos, por último, hacer un breve comentario a propósito de las discrepancias que pueden surgir entre diversos artículos. La Paleontología no es una ciencia exacta, en el sentido de que tiene abiertos varios frentes de debate en cuestiones importantes. Por ejemplo, la datación de cada una de las eras y períodos del Fanerozoico. Así, es posible que los autores señalen fechas de inicio o final que varíen ligeramente ('ligeramente' puede querer decir varias decenas de millones de años, como es el caso del inicio del Cámbrico). Pero esto no es nada extraño. En Geología, nos encontramos con un problema similar en cuanto a la posición concreta que ocupaban los cratones en cada período a consecuencia de la deriva continental, o la definición de las zonas sumergidas y emergidas en cada momento. En estas cuestiones los datos deben entenderse como aproximados o 'sujetos a discusión'. Otro tanto puede decirse a propósito de la propia Sistemática entomológica. Los taxones y clasificaciones que aparecen en las páginas siguientes son también materia de controversia en muchos de sus puntos y no será difícil encontrar filogenias y clasificaciones alternativas. Por nuestra parte, hemos respetado las opiniones de los autores y ello justifica las posibles divergencias entre los diferentes trabajos.

## PAGINAS SIGUIENTES:

### I.-Relaciones entre Paleodiversidad y registro fósil (Pág. 8)

A través de diversos gráficos se facilitan datos sobre el registro fósil de los invertebrados (especialmente artrópodos) durante el Fanerozoico.

### II.Períodos Geológicos (Pág. 9 a 19):

En las páginas siguientes figuran algunas informaciones de apoyo a modo de resúmenes para cada uno de los períodos geológicos. En su confección se han utilizado diferentes textos. Entre ellos cabe destacar algunos capítulos de *El libro de la Vida* (1993) de S. J. Gould (ed.), especialmente los de M. J. Benton (1993a, 1993b, 1993c) y J. J. Sepkoski (1993); también: Gould (1991), Paturi (ed., 1992), Piveteau (dir., 1953), Jeannel (1979), Kukalová-Peck (1991), Gámez y Liñán (eds., 1995), Martín (1985, para la situación de zonas emergidas de la Península Ibérica en cada uno de los períodos) y otros que se mencionan expresamente. Para cada períodos geológico hemos indicado su duración y pertenencia a una u otra Era, el origen de su denominación y una breve nota sobre la configuración geográfica y clima, los hitos biológicos más importantes y la situación de los artrópodos según el registro fósil. Figura además un cuadro aproximado de la situación de los cratones continentales y de la Península Ibérica y una representación gráfica de los principales grupos de artrópodos. Varios dibujos han sido confeccionado expresamente por Antonio Martínez Lozano (AML) y Daniel Grustán Isabela (DGI).

### III. Paleodiversidad a nivel de Clases, Ordenes y Familias en cada período (pág 20-23).

Los cuadros en que se resumen la riqueza biológica para cada uno de los órdenes de artrópodos (pág.20-21), así como la cronología de algunas familias (pág. 22-23) están calculadas a partir de los datos de *The Fossil Record*, 2, M. J. Benton (ed., 1993d); en concreto, de Romano *et al.* (1993): Trilobita; Selden (1993): Pugnognonida y Chelicerata; Briggs *et al.* (1993) y Whatley *et al.* (1993): Crustacea; Ross y Briggs (1993): Myriapoda; y Ross y Jarzembowski (1993): Hexapoda.

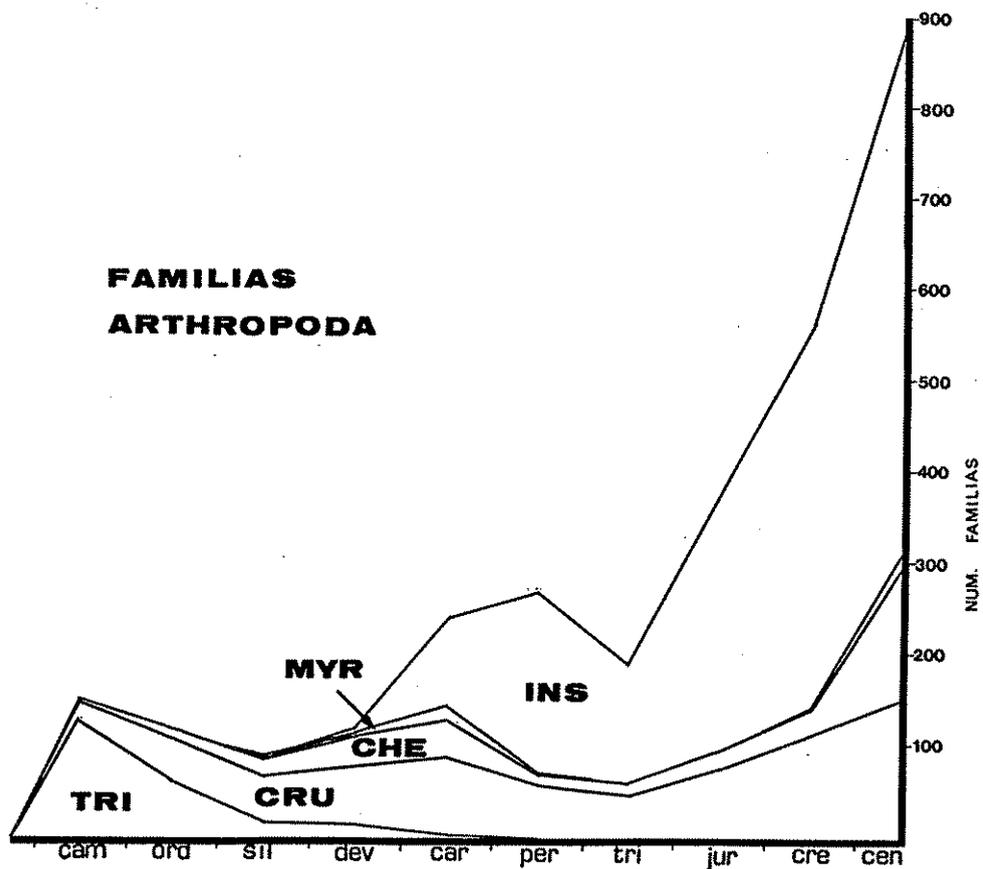
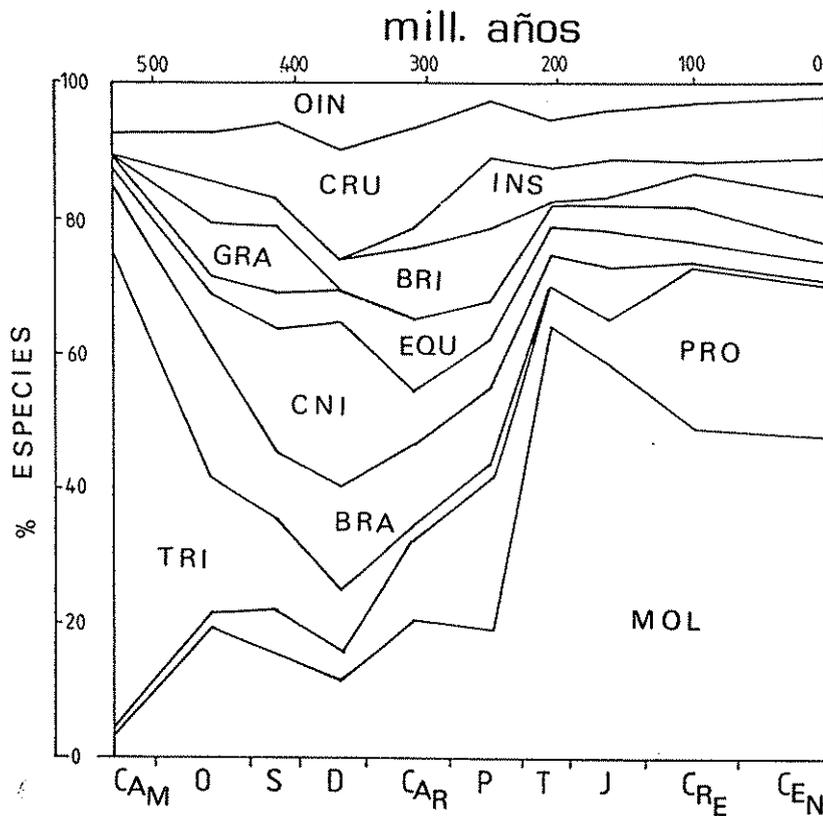
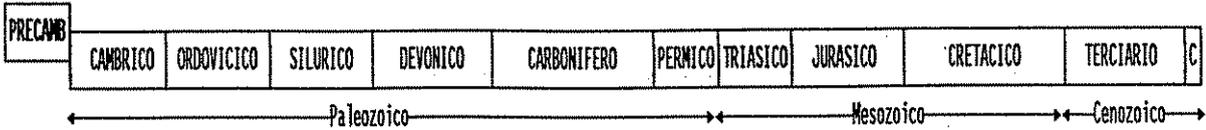


Figura 1 (arriba): Contribución proporcional de los invertebrados al registro fósil durante el Fanerozoico (de Willmer, 1990, modificado). BRA: Braquiópodos. BRI: Briozoos. CNI: Cnidarios. CRU: Crustáceos. EQU: Equinodermos. GRA: Graptolitos. INS: Insectos. MOL: Moluscos. OIN: Otros invertebrados. PRO: Protozoos. TRI: Trilobites.

Figura 2 (abajo): Evolución del número de familias de las principales clases de Arthropoda durante el Fanerozoico (datos a partir de Benton, 1993). CHE: Chelicerata. CRU: Crustacea. INS: Insecta. MYR: Myriapoda. TRI: Trilobita.

# PRECAMBRICO (hasta ≈ 550 mill.a.)

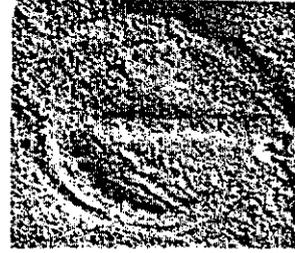


Hace unos 1.700 millones de años, durante el Proterozoico medio concluye la formación de los grandes bloques rígidos de la corteza terrestre (cratones) que más adelante, a lo largo de 900 millones de años de deriva continental que se inicia en el Proterozoico superior, darán lugar a la actual arquitectura terrestre. El contenido en oxígeno de la atmósfera representa apenas un 0,1%. Fueron necesarios 1.100 millones de años (hasta el Cámbrico) para alcanzar el 2% y 300 millones de años más para alcanzar el 21% actual.

Hasta el proterozoico medio sólo eran conocidos organismos procariotas (seres unicelulares sin núcleo) gracias a las cuales pudo producirse esta transformación de la atmósfera. En este período aparecen los primeros organismos eucariotas (células con núcleo) y la procreación sexual.

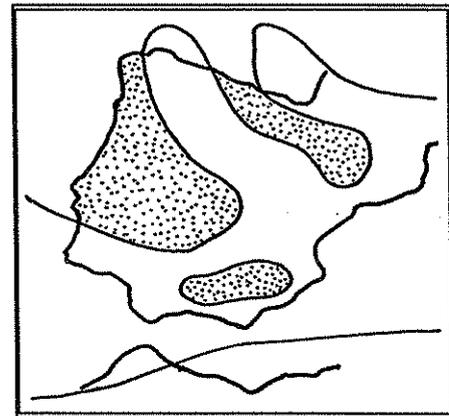
Los restos fósiles anteriores al Cámbrico son escasos. Ello se debe a que las rocas precámbricas son de carácter metamórfico y no los conservan. Otra causa, señalada por Meléndez (1995), es la ausencia, con una sola excepción, de esqueletos calcáreos, 'invento' que aparece en el Cámbrico en diversos grupos. Consisten fundamentalmente en estromatolitos (restos de la actividad de algas cianofíceas). En cuanto a restos animales, provienen en su gran mayoría de las Montañas de Ediacara (en Australia), con una antigüedad de ≈ 610 millones de años y los forman protistas, celentéreos (impresiones de la umbrela de medusas), huellas de gusanos, braquiópodos (aunque con dudas) y el que quizás sea el primer artrópodo fósil conocido. Se trata de *Parvancorina minchami*, una forma larvaria de crustáceo o de trilobites.

FIG.-Algunos artrópodos, protoartrópodos o pseudoartrópodos inclasificables del Cámbrico medio (Burges Shale): ¿Dónde están los ancestros de estos animales? 1.- *Aysheala pedunculata* (¿el primer onicóforo?). 2.- *Marrella splendens*, artrópodo único según Whittington (1971). 3.- *Opabinia regalis*, parecido a un artrópodo pero nuevo filum (Whittington, 1975). 4 (arriba) - *Parvancorina minchami* (Ediacara): ¿Primer artrópodo fósil? [1, 3: Dibujos de Gould, 1991; 2: AML]

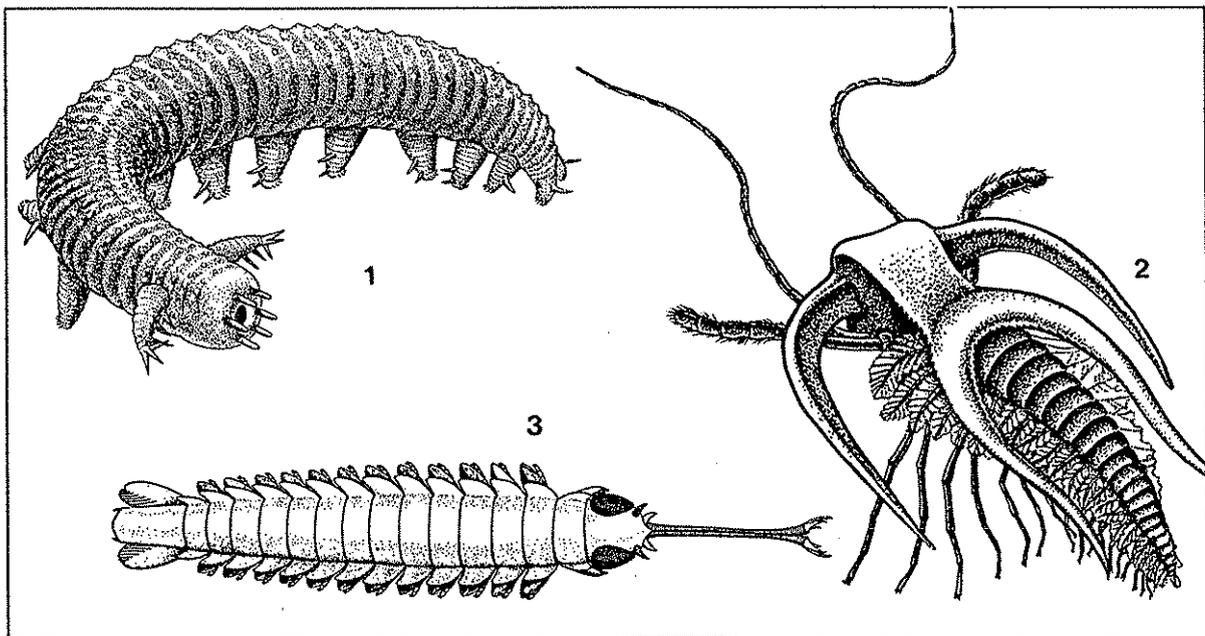


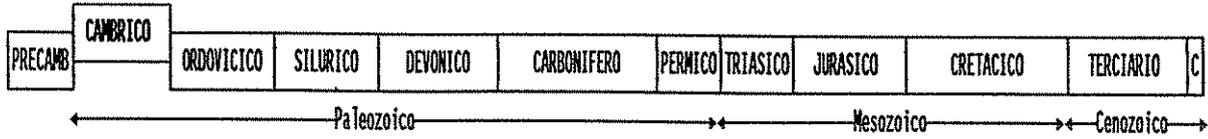
4

Deriva continental ▶ En las páginas que siguen se representa la posición aproximada de los diferentes continentes (o partes de los mismos) en cada período geológico. Tanto la línea de costa, como la parte sumergida o emergida en cada caso están muy simplificadas. El gráfico debe entenderse como una simple esquematización.



▲ Península Ibérica: ■ Zonas emergidas.





Su nombre deriva de la denominación romana del Norte de Gales, de donde son conocidos los primeros estratos.

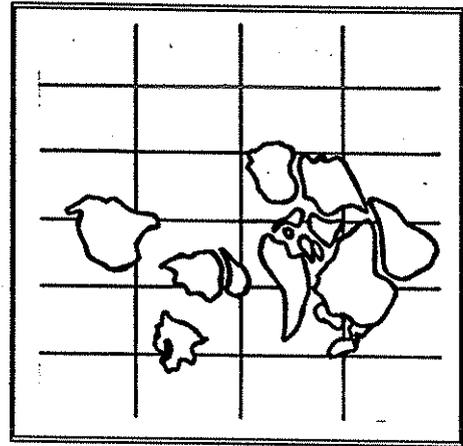
Configuración: grandes mares someros sobre los cratones (Norteamérica, Europa, Siberia, Este de Asia y Gondwana) ofrecen nuevos espacios vitales para la vida marina, en rápida expansión. Durante casi todo el Paleozoico el clima es cálido en comparación al Precámbrico. A lo largo del período se producen grandes cambios tectónicos, ceanográficos y climáticos.

Los animales (todos marinos) desarrollan partes duras formadas por minerales, especialmente carbonato de calcio a partir del uso de la enzima Anhidrasa carbónica.

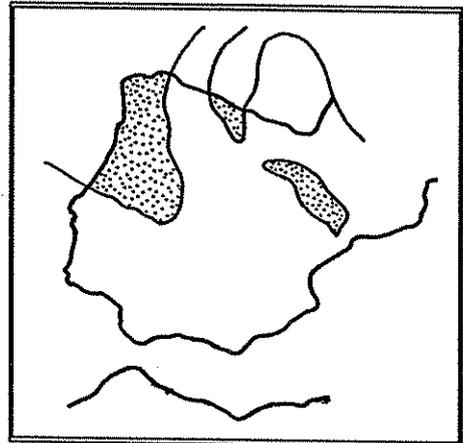
Se produce la radiación de los animales eucelomados que trajo consigo la aparición de la mayoría de los *fila* pluricelulares actuales, conocida como *la explosión de la vida en el Cámbrico*, 'lo que no sólo supuso un fuerte incremento en el número de especies de animales, plantas y protistas, sino también un cierto grado de provincialidad de estas especies que contrasta con la distribución más cosmopolita de las especies precámbricas... fenómeno esencial para comprender la alta diversidad del Eón Fanerozoico' (Liñán, 1995).

Aparecen, además de Onychophora, los primeros Chelicerata y Crustacea y alcanzan su máximo esplendor los trilobites.

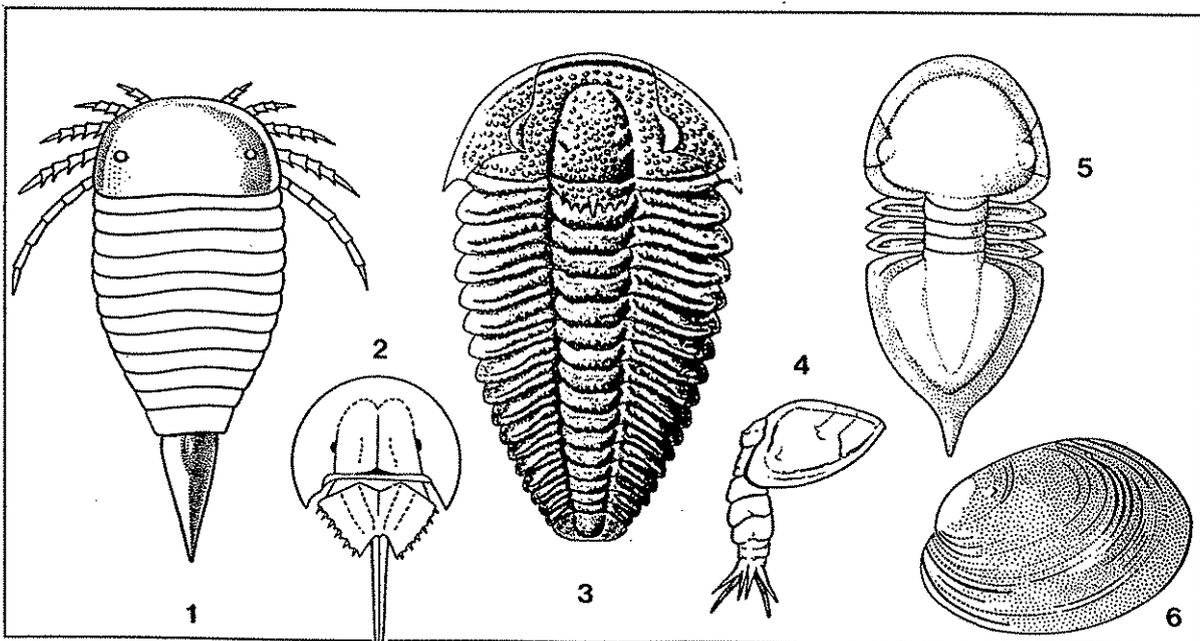
FIG.-Los artrópodos ya dominaban los mares del Cámbrico. 1.-*Strabops thacheri* Beecher (USA) perteneciente a la clase Aglaspidida extinta en el Paleozoico y previamente clasificada en Chelicerata [de Waterlot, 1953a]. 2.-*Limulus walchi* Desmarest (Alemania), quelicerado de la clase Xiphosura, que todavía cuenta con representantes actuales [de Waterlot, 1953a]. 3.-*Solenopleuropsis thoralii* Szudy (Murero, Teruel), trilobite del orden Ptychopariidae [de Sequeiros et al., 1995] 4.-*Hymenocaris vermicauda* Salter (Gales), crustáceo [de Roger, 1953]. 5.-*Delgadota caudata* Delgado (Portugal), trilobite agnóstido [de Hupe, 1953]. 6.-*Fordilla troyensis* Barrande (USA), crustáceo conchostráceo [de Dechaseaux, 1953].



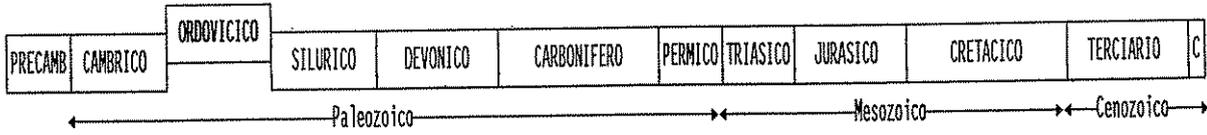
▲ Deriva continental



▲ Península Ibérica: ■■■■ Zonas emergidas.



# ORDOVICICO (≈ 500 / ≈ 450 mill.a.) ≈ 50 m.a.

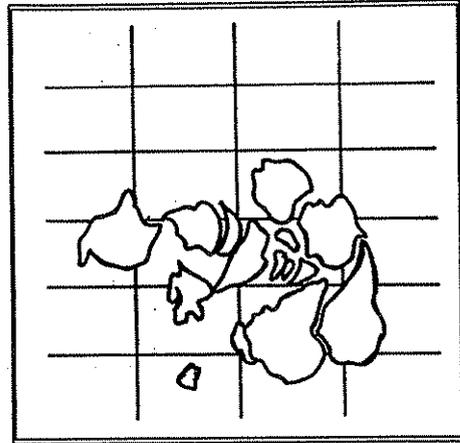


La denominación proviene de un antiguo pueblo celta habitante de Gales.

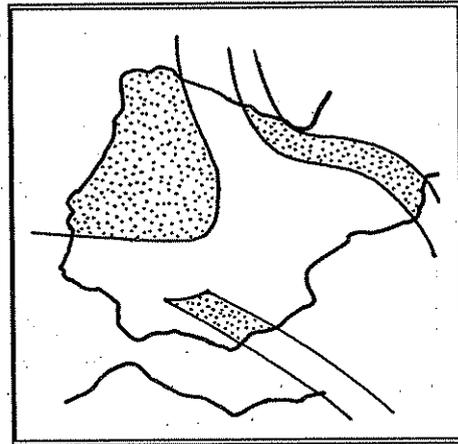
**Configuración:** Se producen importantes trastornos tectónicos (incluso superiores a los del Cámbrico) y violentos procesos volcánicos, así como sucesivas invasiones y retiradas del mar. Los cratones forman dos grandes masas continentales (Laurasia en el norte y Gondwana en el sur). El clima es en general cálido y seco salvo en el sur de Gondwana (Africa y Sudamérica).

La vida sigue siendo exclusivamente marina y dominada por los invertebrados, quienes aumentan considerablemente tanto en especies como en individuos. Los primeros vertebrados (peces agnatos) aparecen a finales del Cámbrico. Los trilobites siguen evolucionando aunque reducen su diversidad. Otros artrópodos como los crustáceos ostrácodos extienden su presencia junto a los graptolites, moluscos, braquiópodos, esponjas, briozoos y equinodermos.

El Ordovícico termina con una de las cinco extinciones en masa que se conocen. Ordenes y subclases enteras desaparecen (por ejemplo, varios órdenes de moluscos cefalópodos). Entre los artrópodos, los trilobites continúan su declive (por ejemplo, los agnóstidos desaparecen), mientras que crustáceos y Chelicerata mantienen su número de familias.

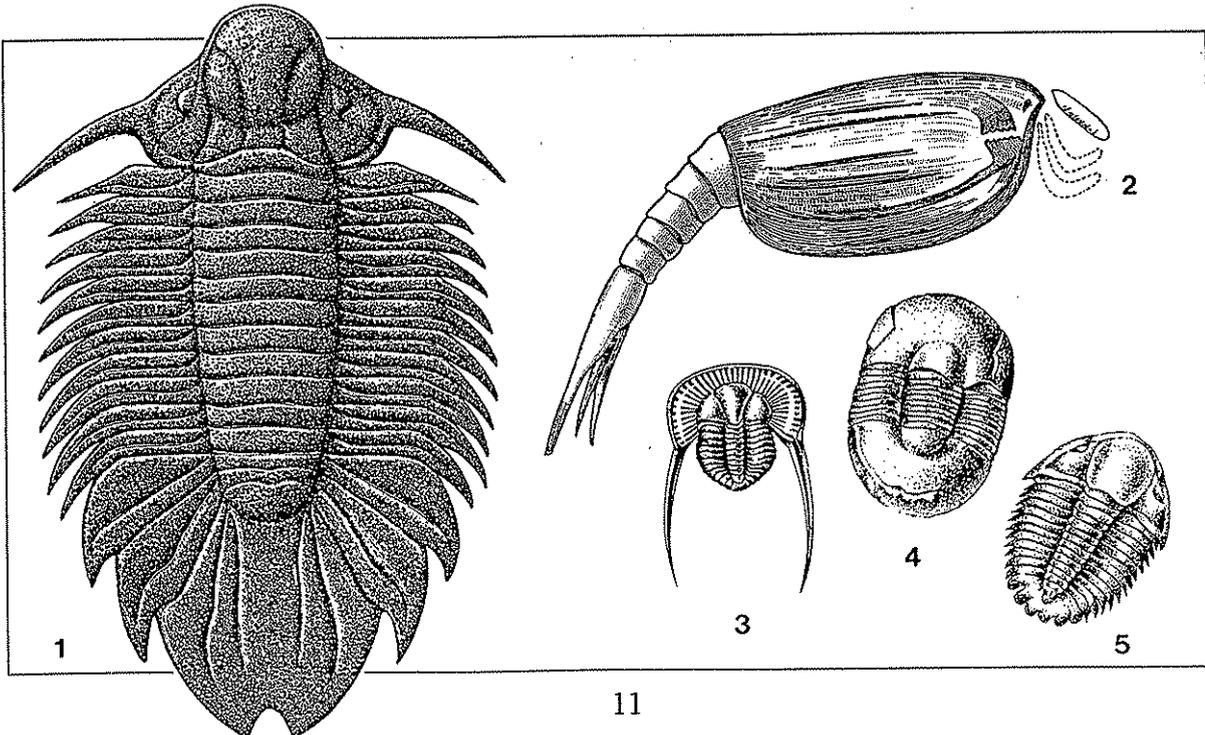


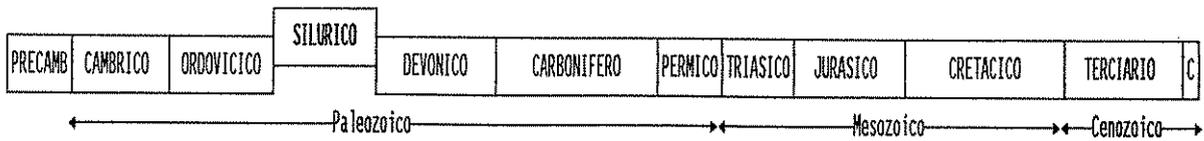
▲ Deriva continental



▲ Península Ibérica:  Zonas emergidas.

FIG.-Continúa el dominio artrópodo de los mares. 1.-Trilobite del orden Lichida *Dicranopeltis scabra* Beyrich (Bohemia) presente en Europa y América del Norte [de Hupe, 1953]. 2.-*Ceratiocaris papillo* Saiter (Inglaterra), crustáceo malacostráceo de la familia Ceratiocarididae que sería muy abundante en el Silúrico y que alcanzaría hasta el Pérmico superior [de Roger, 1953]. 3.-*Trinucleus goldfussi* [de Martín, 1985], trilobite Trinucleidae. 4.-*Iliaenus giganteus* [de Martín, 1985], trilobite cosmopolita. 5.-*Cheirurus marianus* [de Martín, 1985], otro género de trilobites con amplia distribución: Europa, Africa del Norte, Norteamérica, Himalaya, Australia (Hupe, 1953).



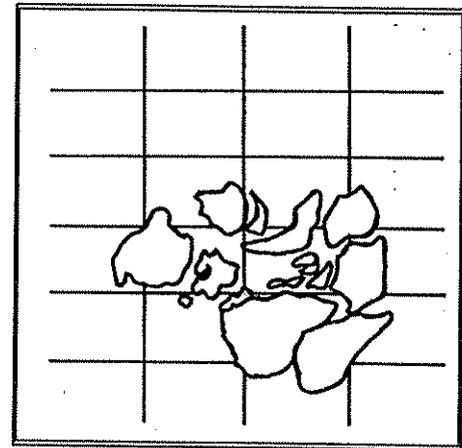


La denominación también tiene como origen un pueblo celta de Gran Bretaña.

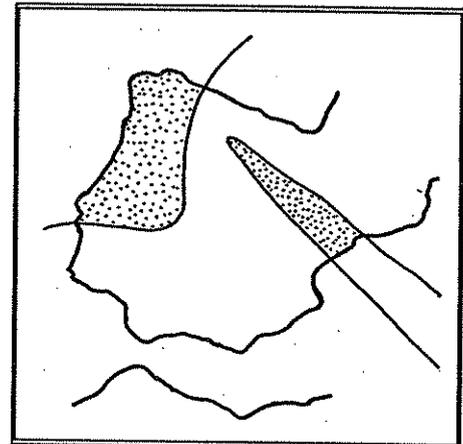
Configuración: similar al Ordovícico con dos grandes masas, la septentrional (Laurasia) y la meridional (Gondwana). El vulcanismo sólo aparece al final del período. Se forman grandes arrecifes en los mares europeos. El clima es similar al Cámbrico y Ordovícico: cálido en Laurasia y templado en el resto, con excepción del Sahara donde continúa una gran glaciación. Al final del período el clima se vuelve más seco, acompañado de una cierta retirada de los mares.

La vida es exclusivamente acuática hasta finales del período. En los mares dominan los braquiópodos, moluscos, corales y trilobites. Entre los artrópodos aparecen casos de gigantismo en algunos crustáceos (Gigantostreos) y arácnidos (*Eurypterus*).

En el Silúrico superior, los mares presentan ya todas las clases de peces verdaderos (además de los agnatos) y se inicia la conquista del medio terrestre. Primero lo hacen algunas gimnospermas (Psilofitales) antecesoras de las plantas actuales. Entre los animales, los artrópodos constituyen la 'punta de lanza': miriápodos diplópodos, 'arañas' trigonotárbidas...

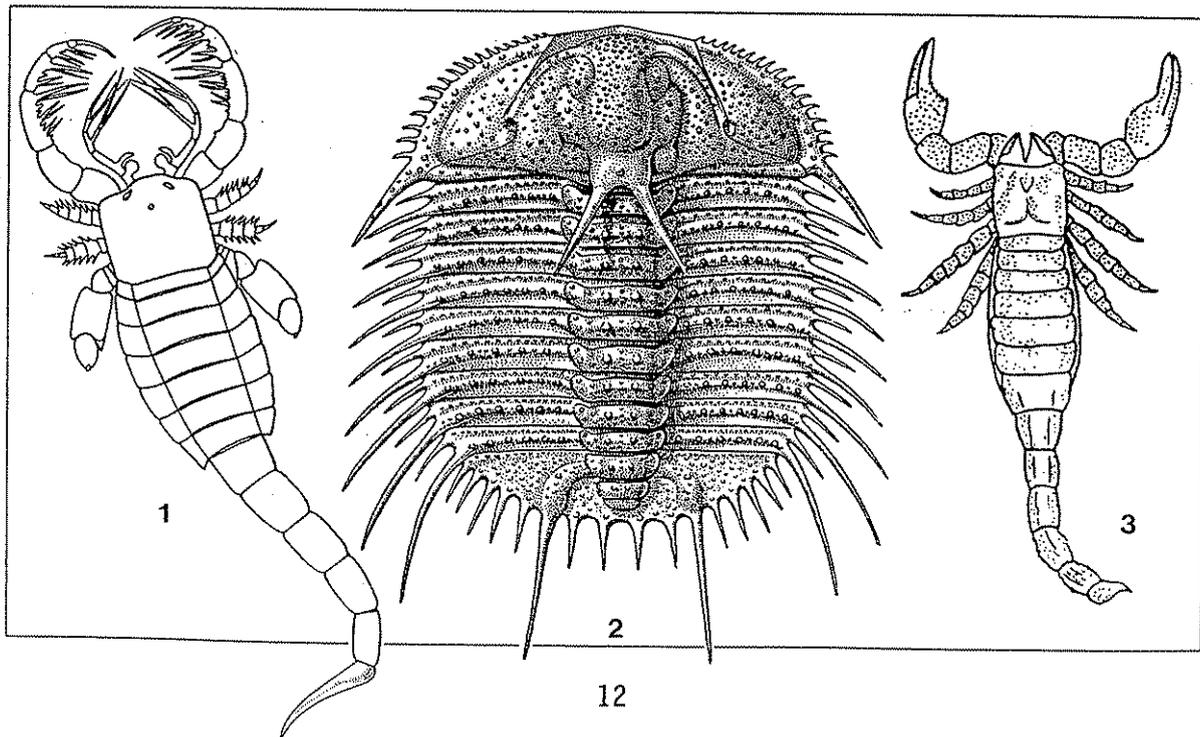


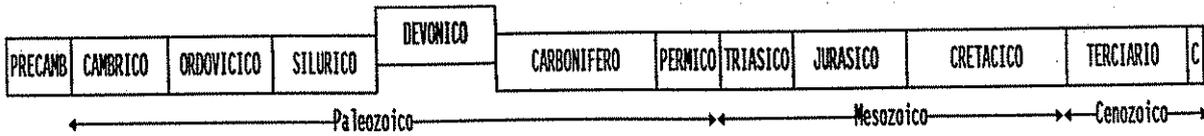
▲ Deriva continental



▲ Península Ibérica: ■ Zonas emergidas.

FIG.-La Edad de los Arácnidos: 'escorpiones' marinos y escorpiones (terrestres?). 1.-*Mixopterus kiaeri* Störmer (Noruega), representante de la clase Eurypterida (Chelicerata) y conocidos vulgarmente como escorpiones marinos. Algunas especies alcanzaron los dos metros de longitud. La especie *M.kiaeri* sólo es conocida del Silúrico y presenta algunos caracteres considerados arcaicos [de Störmer, 1933]. 2.-*Odontopleura ovata* Emrich (Bohemia), un representante de los todavía numerosos trilobites de Gondwana y Europa [de Hupe, 1953]. 3.-*Palaeophonus nuntius* Thor. & Lindst. (Suecia), escorpión que durante muchos años ha sido considerado erróneamente uno de los primeros artrópodos terrestres y cuya forma de vida era marina a pesar de su similitud con las especies actuales [de Waterlot, 1953b].





La denominación está relacionada con el condado de Devon (Inglaterra).

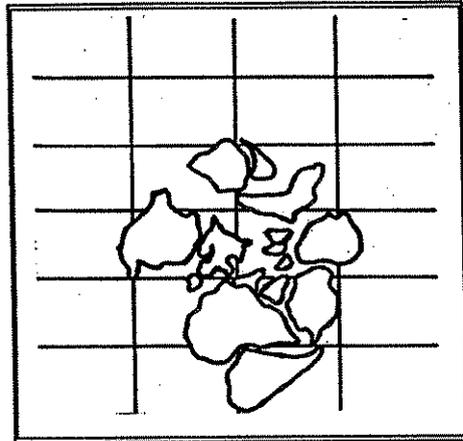
Configuración: la principal novedad consiste en la aproximación de las masas continentales. Gondwana comienza a desmembrarse en los continentes actuales. El clima es templado o cálido.

En el mar los trilobites están bien representados hasta el Devónico superior en el que desaparecen varios órdenes completos, junto a varias clases de peces agnatos, braquiópodos, moluscos, equinodermos, etc. Aparecen los pignogónidos.

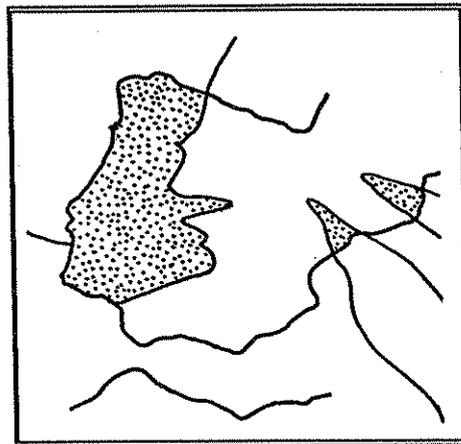
En tierra, las plantas y animales se extienden rápidamente. Aparecen también los hongos verdaderos (Fungi). Entre los quelicerados, además de los escorpiones, surgen los primeros pseudoscorpiones (p.e., *Drachochela*), ácaros (representantes de 5 familias, 3 de las cuales todavía tienen especies actuales) y 'arañas'. Son también novedades el primer chilópodo (*Devonobius delta*) y el primer hexápodo: un colémbolo de la familia Isotomidae (actual) denominado muy oportunamente *Rhyniella praecursor* (aunque recientemente han sido descubiertos otros posibles representantes del grupo ligeramente más antiguos).

Aparecen también a mediados del Devónico los primeros anfibios terrestres.

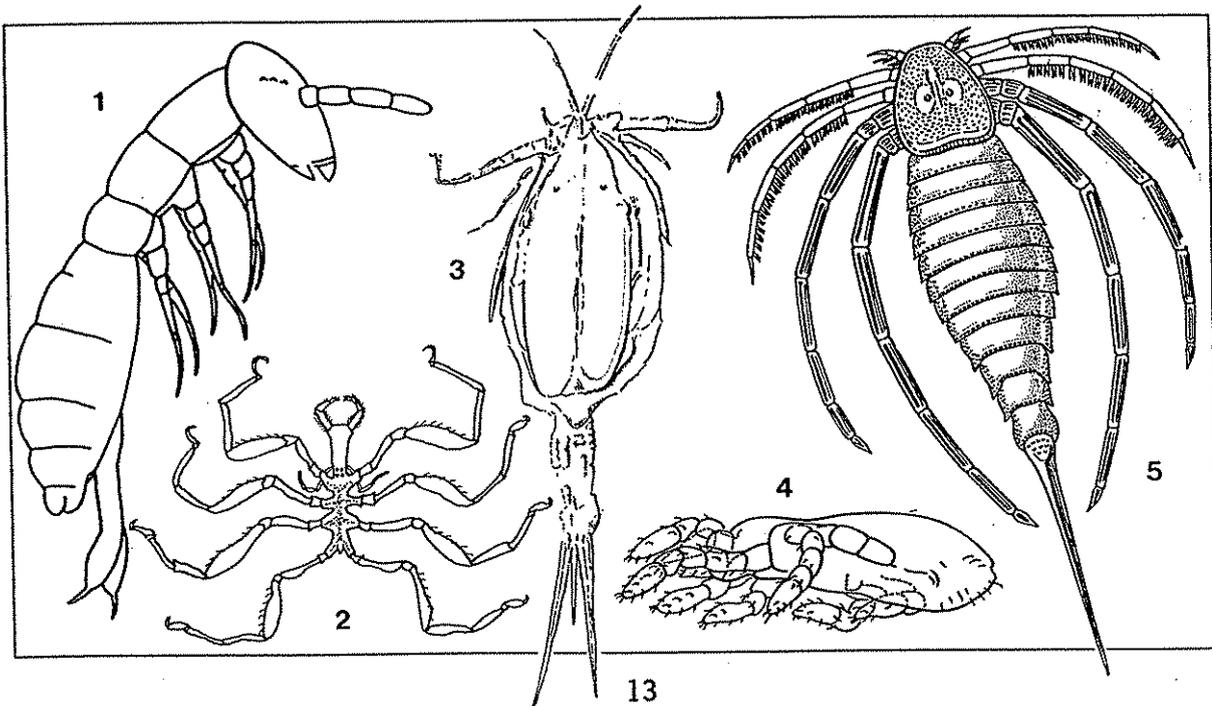
FIG.-El primer insecto. 1.- *Rhyniella praecursor* Hirst & Maulick, un colémbolo de la familia Isotomidas proveniente de Escocia, el primero (o uno de los primeros) hexápodos fósiles [dibujo de Jarzembowski]. 2.-Una especie de Pynogonida actual [de Willmer, 1990]. 3.-*Nahecaris stürzi* Jaekel (Alemania), crustáceo malacostráceo [de Roger, 1953]. 4.-*Protacarus crani* Hirst, uno de los primeros ácaros [de Hirst, 1923]. 5.-*Stylonurus excelsior* Hall (USA); los escorpiones marinos siguen siendo los arácnidos más diversificados (16 familias) del Devónico [de Clarke y Ruedemann, 1912].



▲ Deriva continental



▲ Península Ibérica: ■ Zonas emergidas.



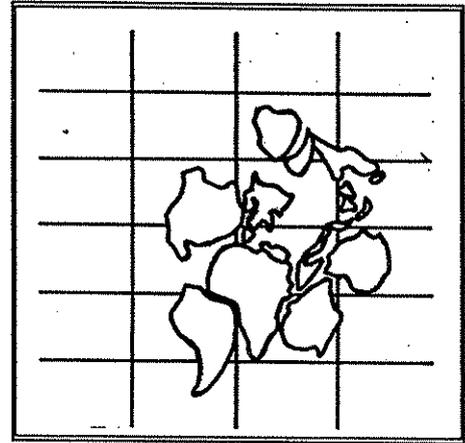
# CARBONIFERO (≈ 340 / ≈ 260 mill.a.) ≈ 80 m.a.



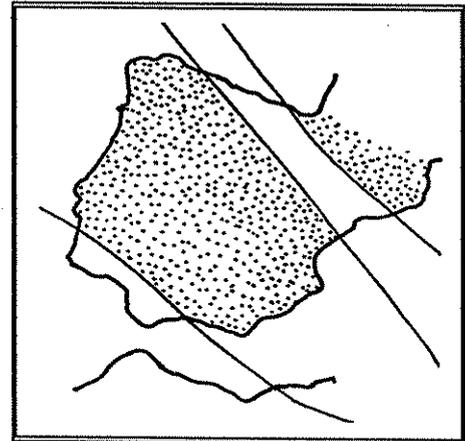
La denominación de Carbonífero proviene de los depósitos de carbón mineral que se formaron en esta época a consecuencia del clima cálido y lluvioso (tropical) que se dió en el hemisferio norte. Gondwana tiende a unirse a los restantes continentes. La atmósfera presenta ya su actual composición.

En el mar quedan pocos representantes de Trilobita, Pugnogonida y Eurypterida. Aparecen numerosas familias de crustáceos no ostrácodos.

En tierra firme, las plantas continúan su diversificación. Aparecen las primeras plantas con semillas (fanerógamas) y, al final del período, las coníferas. Entre los animales vertebrados, hacen su aparición los primeros reptiles al tiempo que los anfibios prosiguen con su expansión. En cuanto a los artrópodos, los insectos irrumpen de forma explosiva (se conocen 14 órdenes nuevos que suman cien familias). Entre ellos: Paleodictyoptera, Protorthoptera, Protodonata (que cuenta entre sus miembros a la libélula gigante *Meganeura monyi*, de 70 cm. de envergadura) o los actuales Ephemeroptera, Blattodea, Orthoptera o Raphidioptera. Respecto a los quelicerados (Arachnida) aparecen representantes de las restantes clases (Solifugae, Opiliones) y varias familias de arañas y escorpiones. Los miriápodos conocen también un momento de gran expansión.

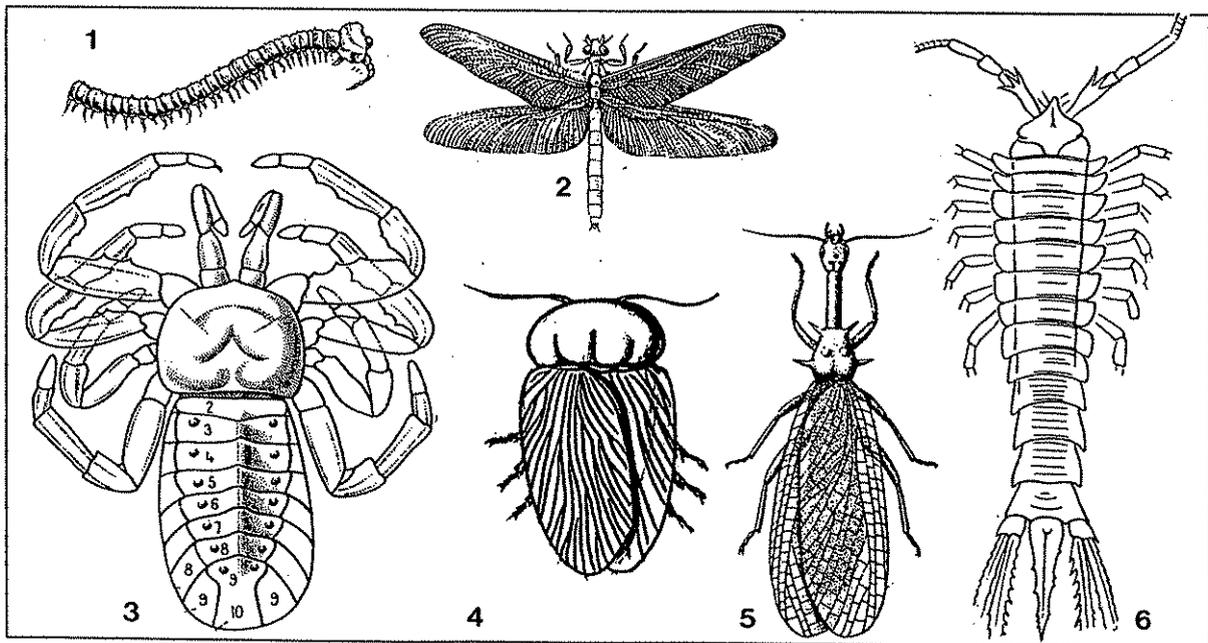


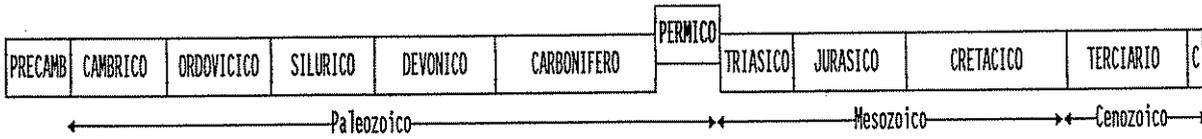
▲ Deriva continental



▲ Península Ibérica: ■ Zonas emergidas.

FIG.-La era de los Insectos. 1.-*Euphoberia llarena* Meléndez (León, España), un diplópodo arcaico [de Meléndez, 1948]. 2.-*Meganeura monyi* Brongniart, protodonato gigante [de Martín, 1985]. 3.-*Anthracoastro woodwardi* Pocock, arácnido primitivo [de Waterlot, 1953b]. 4.-*Paramylacris rounda* Scudder (USA), insecto paleodictióptero emparentado con las actuales cucarachas [dib.: AML]. 5.-*Gerarus danieli* Handl. (USA), insecto protortóptero [de Jeannel, 1979]. 6.-*Pleurocaris annularis* Calmann (los crustáceos fueron muy abundantes en el Carbonífero) [de Roger, 1953].



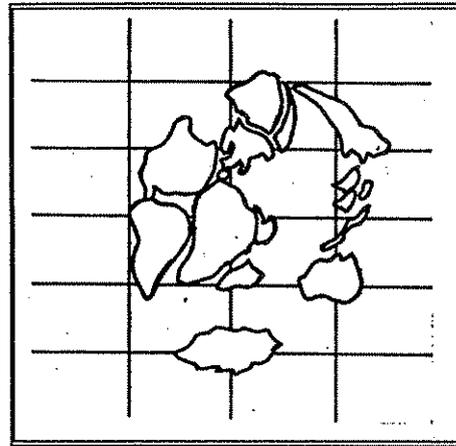


Denominación: provincia rusa de Perm (en los Urales).  
 Con el Pérmico concluye el amplio Paleozoico.

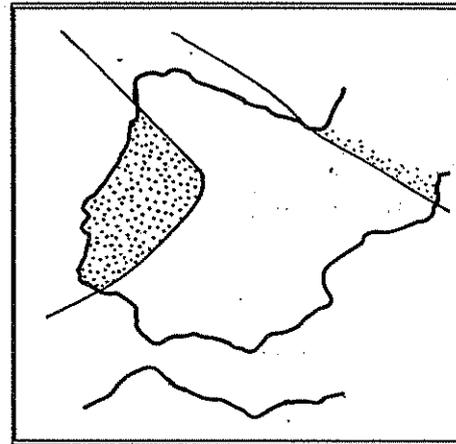
Configuración: se produce un reagrupamiento de los continentes. El Ecuador atraviesa un ancho mar de Tetis (o Mediterráneo primigenio). La actividad volcánica es importante. El clima pasa a ser cálido y seco. Estos factores originan importantes yacimientos de hidrocarburos.

En el medio marino aparecen los ammonites que dominarán todo el Mesozoico posterior. La extinción de finales del Pérmico acaba definitivamente con los trilobites, los euryptéridos y según datos de Raup (1988) el 54 % de las familias marinas (lo que representa tal vez más del 85% de las especies). A pesar de ello, crustáceos decápodos y conchostraca se expanden.

En tierra firme las nuevas condiciones climáticas afectan a muchos organismos que no pueden sobrevivir. La flora carbonífera es sustituida por las gimnospermas. Desaparecen gran número de arácnidos y miriápodos. Sin embargo, los insectos elevan a 200 el número de familias en que se diversifican. Plecópteros, mecópteros, odonatos, neurópteros, dípteros, hemípteros y las primeras seis familias de coleópteros aparecen por primera vez (entre ellas, una actual: Tenebrionidae, aunque con dudas Ross y Jarzembowski, 1993). Al mismo tiempo, casi todos los órdenes de insectos del Carbonífero se extinguen.

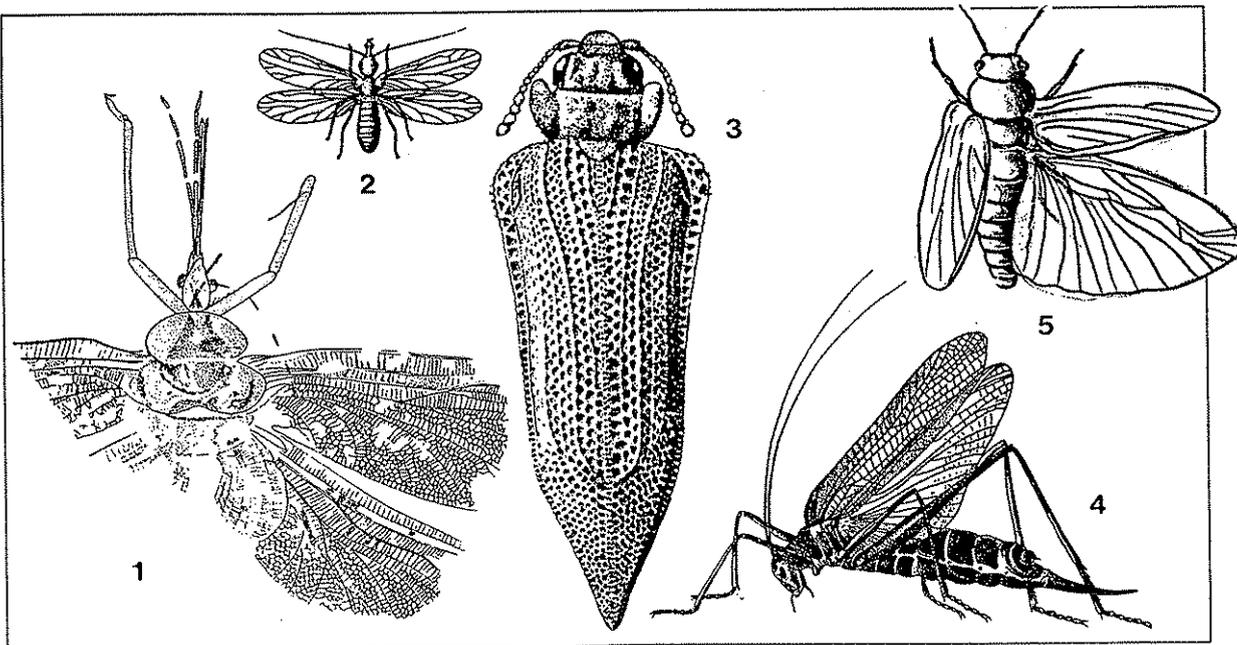


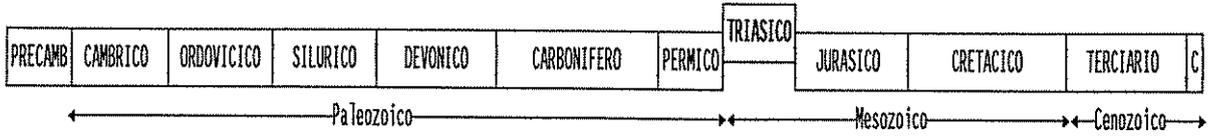
▲ Deriva continental



▲ Península Ibérica: Zonas emergidas.

FIG.-Desaparecen los trilobites y se multiplican los insectos. 1.-*Eugereon böckingi* Dornh. (Europa central), restos de un hemíptero fósil [de Laurentiaux, 1953b]. 2.-*Dichentomum finctum* Till. (USA), psocóptero [de Jeannel, 1979]. 3.-*Sylvacoleus sharovi*, coleóptero de la familia Tschekardocoleidae (Urales) [de Kukulová-Peck, 1991]. 4.-*Meioedischia* sp. Martynov (Rusia), ortóptero tetigonoideo [de Laurentiaux, 1953b]. 5.-*Protelytron permianum* Carp. (USA), protelitroptero emparentado con coleóptera [dib. AML].



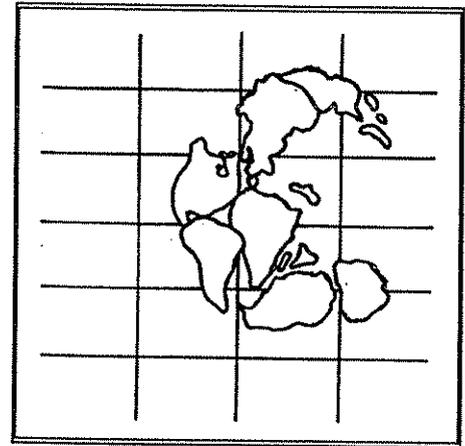


La denominación hace referencia a 'triple' por abarcar tres escalas estratigráficas. Con este período se inicia el Mesozoico.

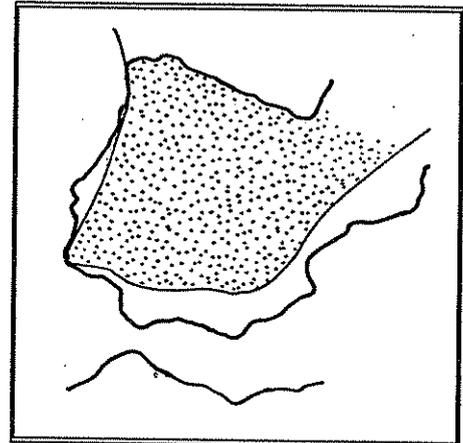
Configuración: Se forma un único gran continente (Pangea) que poco después comienza a resquebrajarse. El clima es cálido y seco, incluso en el sur (ni siquiera los polos están helados).

Los animales marinos más abundantes son moluscos bivalvos y branquiópodos. Aparecen entre los crustáceos las primeras formas decápodos del tipo langosta.

En tierra, la flora continental se empobrece, aunque aparecen las primeras especies 'de transición' entre gimnospermas y angiospermas. Los dinosaurios presentan abundantes especies y aparecen los primeros 'reptiles voladores' y 'mamiferoides' (así como los primeros vivíparos). Ni arácnidos ni 'miriápodos' recuperan la diversidad previa a la extinción de finales del Pérmico. No obstante, aparece la primera familia 'de arañas verdaderas' con representantes actuales: se trata de Hexathelidae (Mygalomorpha). El número de familias de insectos se reduce a 129. Aparecen los primeros himenópteros, archaeognatos y fásmidos. Ortópteros, dípteros, neurópteros y especialmente hemípteros y coleópteros se diversifican ampliamente. Aparecen las típulas, algunas de las familias acuáticas de chinches (Belostomidae, Notonectidae) y los escarabajos estafilínidos.

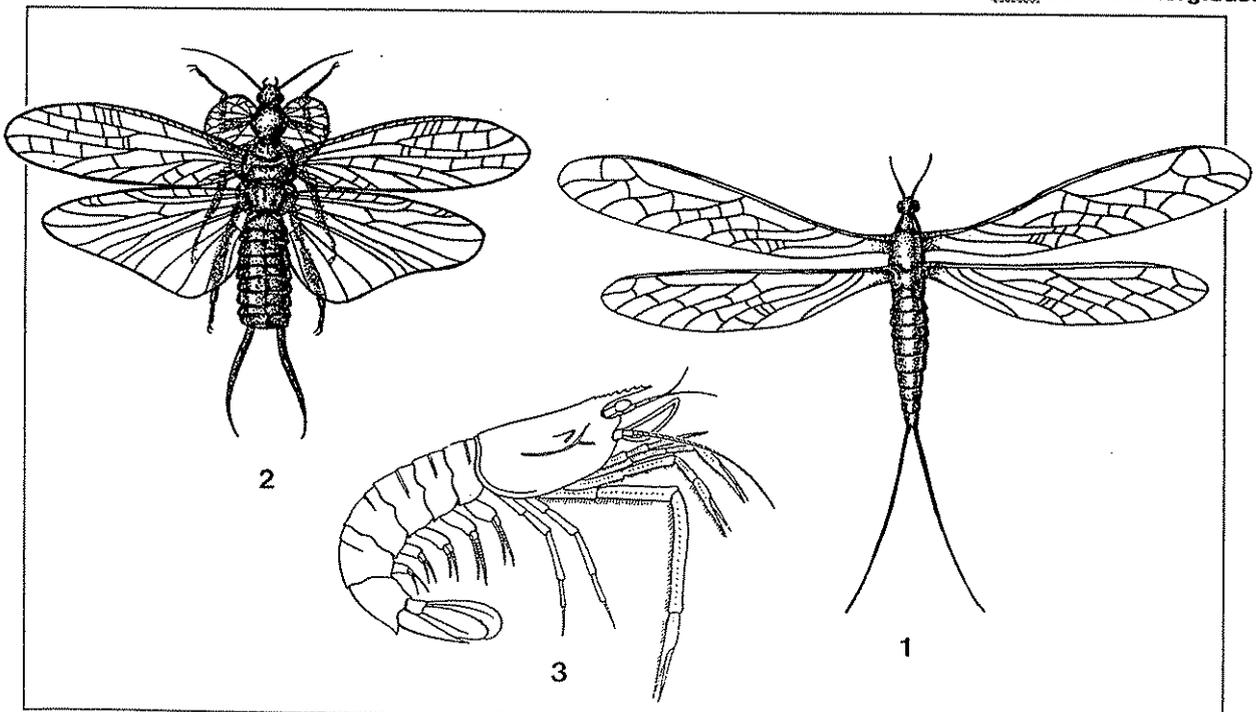


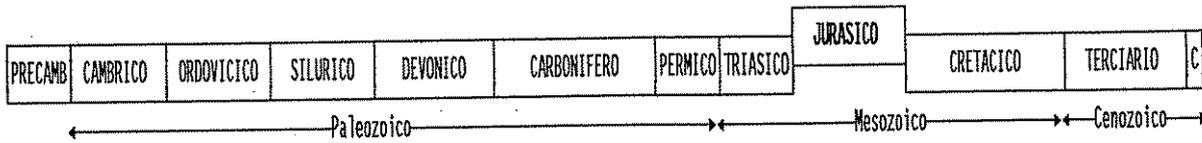
▲ Deriva continental



▲ Península Ibérica: Zonas emergidas.

FIG.-Renovación de la fauna de artrópodos en el Mesozoico. 1.-*Pseudohymen angustipennis* Mart. (Rusia), insecto megasecóptero emparentado con Hymenoptera [dib. DGI]. 2.-*Lemmatophora typica* Sell., plecóptero primitivo de USA [dib. DGI]. 3.-*Antrimpos* sp., crustáceo de aspecto 'moderno' del Pérmico-Triásico [de Roger, 1953].

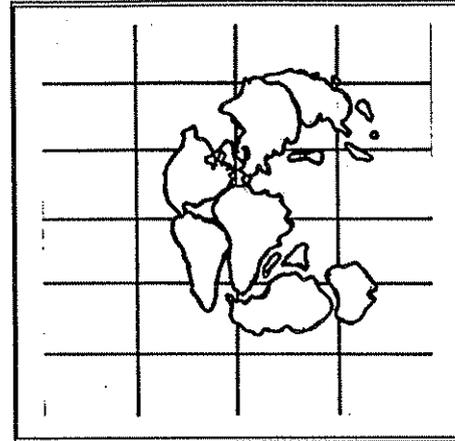




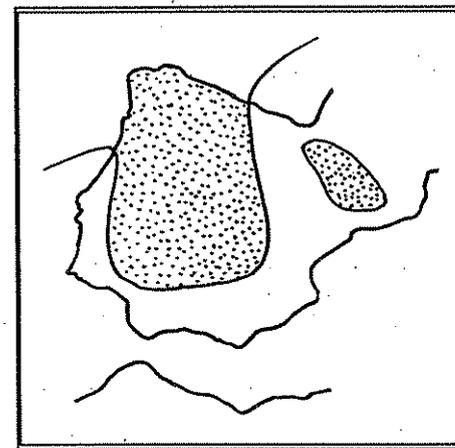
Jurásico = proviene de las montañas del Jura suizo.  
 Configuración: Similar al Triásico. Grandes zonas de Europa se encuentran bajo mares someros. El clima es cálido, seco al principio del período y progresivamente más húmedo.

Las algas son las plantas marinas más extendidas. Esponjas, corales, briozoos y especialmente ammonites y belemnites están bien representados en el medio marino.

En tierra dominan las gimnospermas y pteridófitas superiores (helechos, coníferas, ginkgos) y aparecen las primeras angiospermas. Los dinosaurios continúan su expansión y aparecen los primeros mamíferos, así como *Archaeopteryx* la primera ave. Los moluscos gasterópodos saltan a tierra firme. En cuanto a los artrópodos, los arácnidos inician una nueva diversificación (aparecen nuevas familias de ácaros y arañas, además de los palpígrados); entre los crustáceos (que casi duplican su número de familias), aparece la familia Astacidae (a la que pertenece nuestro cangrejo de río). Los miriápodos desaparecen misteriosamente del registro fósil. Aparecen por primera vez los dermápteros (Labiidae) y cuatro familias de Lepidoptera, de las que dos son actuales (Micropterigidae y Nepticulidae). La mariposa más antigua conocida (inicialmente incluida en Papilionida) es *Archaeolepis mane*. Los órdenes que mayor expansión conocen en este período son los odonatos, hemípteros, neurópteros, himenópteros, las familias más conocidas de coleópteros y dípteros (con la aparición de las primeras moscas).

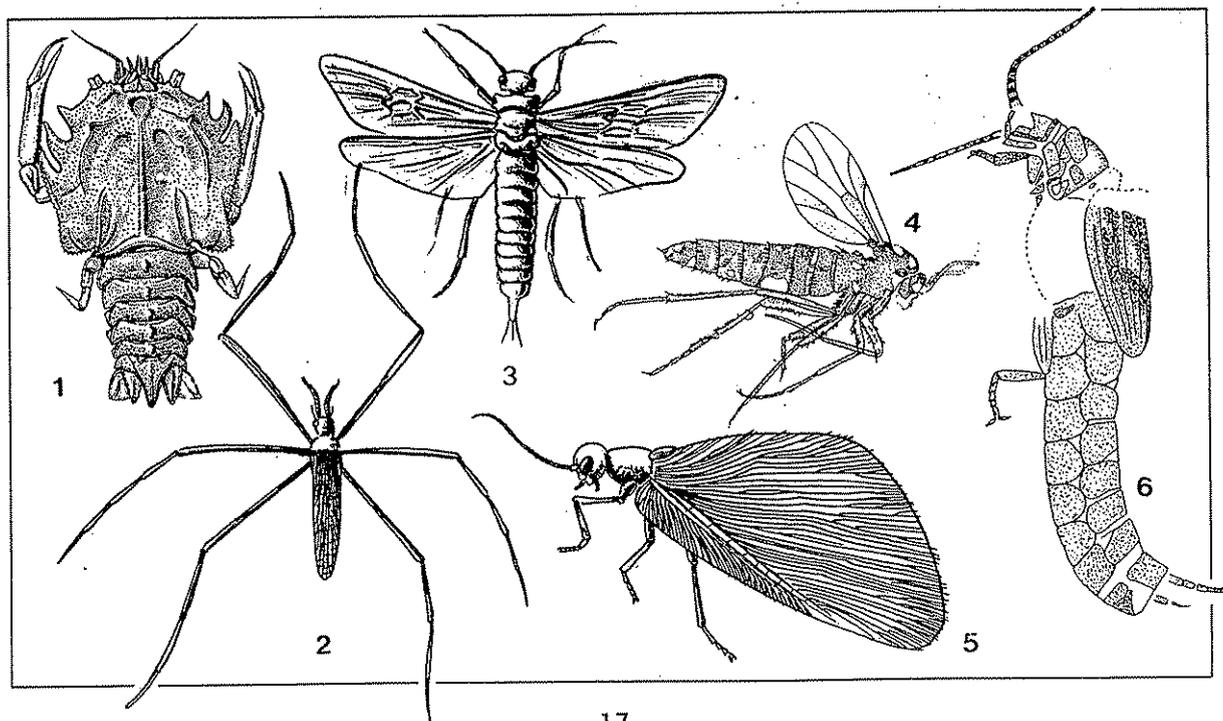


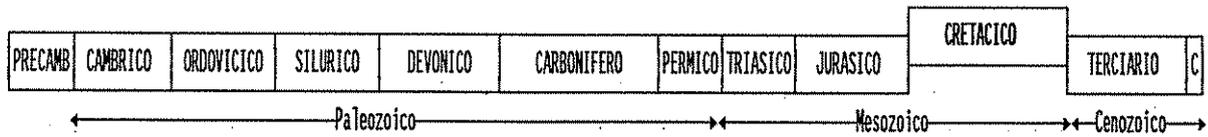
▲ Deriva continental



▲ Península Ibérica: ■■ Zonas emergidas.

FIG.-La era de los dinosaurios, pero también de los insectos. 1.-*Eryon arctiformis* (Schloth.), uno de los muchos ejemplares de crustáceos del yacimiento de Solnhofen [de Barthel et al., 1990]. 2.-*Chresmoda obscura* Germ. (Baviera), un fasmotoideo primitivo [dib. AML]. 3.- *Pseudosirex* sp. (Baviera), un himenóptero ancestral [dib. AML]. 4.- *Lyrioplecta elongata* Rohdendorf (Turquestán), restos de un díptero nematocero [de Laurentiaux, 1953b]. 5.-*Mesopsychopsis hospes* Germar (Solnhofen), insecto neuróptero [dib. AML]. 6.-*Prodidiplatys fortis* Martynov. (Turquestán), uno de los primeros insectos dermápteros [de Laurentiaux, 1953b].

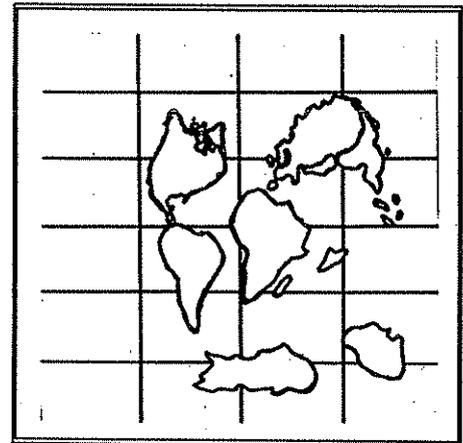




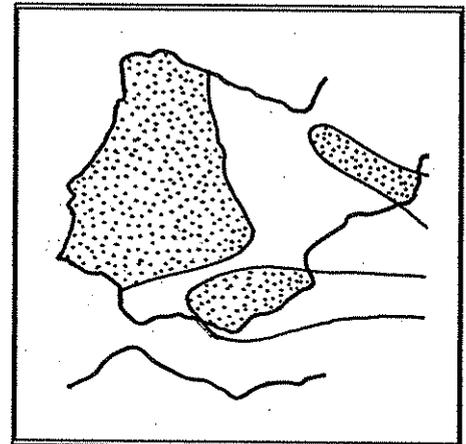
Denominación: proviene de la palabra 'cretas' (calizas de origen orgánico, blandas, de color blanco).

Configuración: Pangea, el supercontinente, comienza a desmembrarse y los continentes se desplazan lentamente hacia su ubicación actual. El clima es fresco y lluvioso, aunque se vuelve más cálido al final del período que concluye con una extinción masiva en la que desaparecieron numerosos grupos animales (entre ellos, los dinosaurios, los ammonites y los belemnites).

El cambio climático favorece una rápida expansión de las angiospermas y los bosques comienzan a parecerse a los actuales. Entre los vertebrados se conocen a mamíferos marsupiales e insectívoros. Los hongos superiores están ampliamente distribuidos. En general todos los grupos de artrópodos continúan su expansión. Entre las arañas aparece la familia Atypidae, varias de ácaros y reaparecen los pseudoscorpiones. Los crustáceos (especialmente los decápodos) continúan su diversificación. Se extinguen dos órdenes de insectos, pero aparecen cuatro: Zygentoma, Isoptera (termitas), Mantodea y Siphonaptera (pulgas). Aunque existen dudas (Labandeira y Sepkoski, 1993), algunos órdenes de insectos florícolas se expanden notablemente con la ascensión de las angiospermas (hemípteros, coleópteros y sobre todo himenópteros: las primeras abejas, avispas... y formícidos).

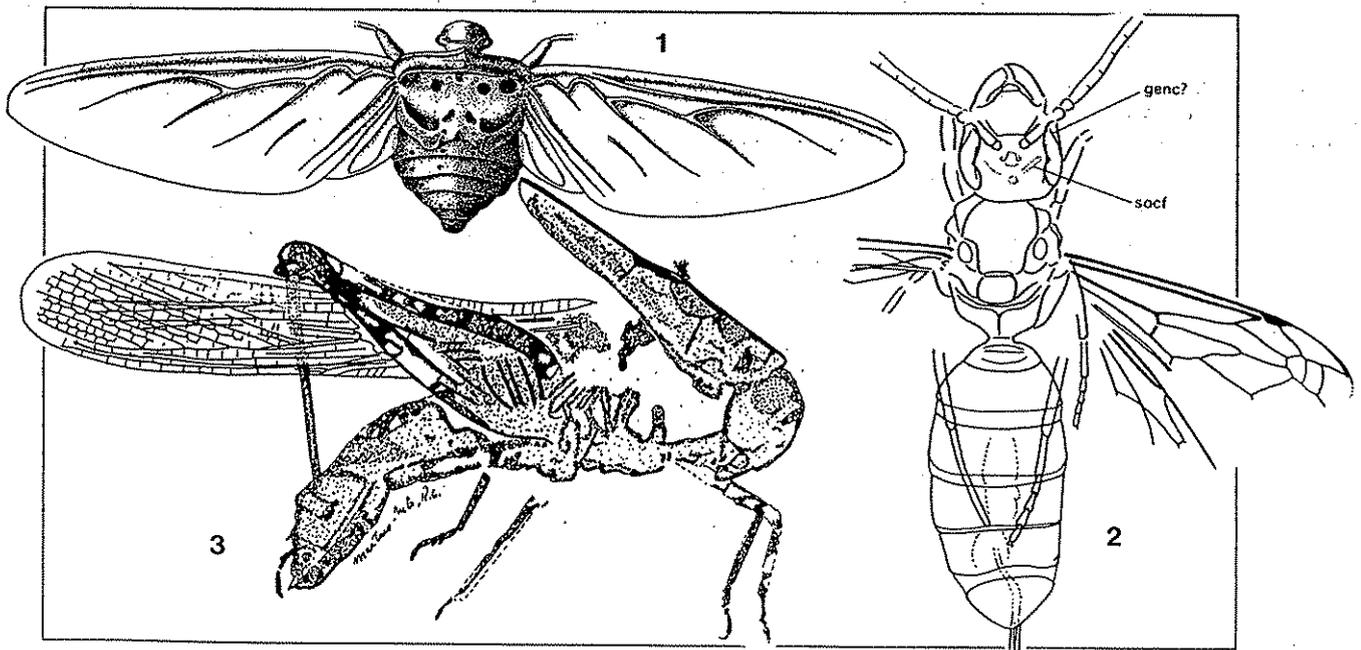


▲ Deriva continental

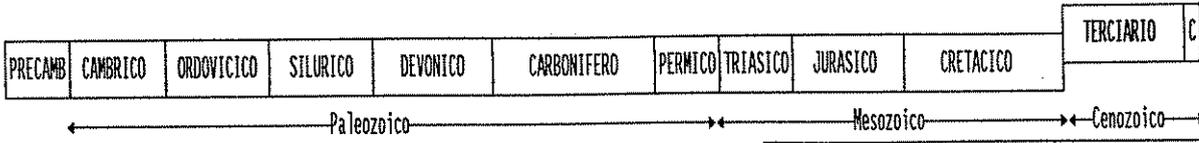


▲ Península Ibérica: [stippled] Zonas emergidas.

FIG.-Expansión de las angiospermas... y de la fauna florícola. 1.- *Eocicada microcephala* Oppenheimer, insecto homóptero de la familia Palaeontinidae que desapareció en el límite entre el Jurásico y el Cretácico [de Laurentiaux, 1953b]. 2.- *Curiosivespa orapa* Brothers, el primer véspido mesozoico conocido del hemisferio sur [de Brothers, 1992]. 3.- *Araripelocusta longinota* Martins-Neto, especie tipo de una nueva familia de ortópteros cretácicos de la formación Santana, en Brasil [de Martins-Neto, 1995].



# CENOZOICO: TERCIARIO + CUATERNARIO (≈ 65 mill.a.)



Denominación: sedimentos más recientes que los del Mesozoico (también llamado Secundario).

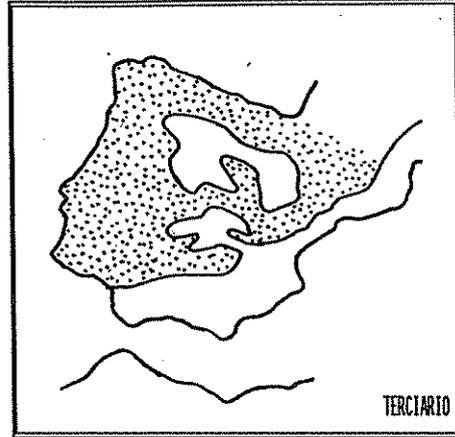
El Terciario (65-2 millones de años) se subdivide a su vez en: **Paleoceno**: 65-55 mill.a., **Eoceno**: 55-36 mill.a.; **Oligoceno**: 36-24 mill.a.; **Mioceno**: 24-5 mill.a. y **Plioceno**: 5-2 mill.a. El Cuaternario, a su vez, comprende el **Pleistoceno** y el **Holoceno**.

Configuración: los continentes completan su recorrido hasta su posición actual. El clima es más cálido que en la actualidad (Terciario), pero paulatinamente se va enfriando. Todos estos fenómenos (deriva continental y climatología) no se producen uniformemente, sino con notables variaciones.

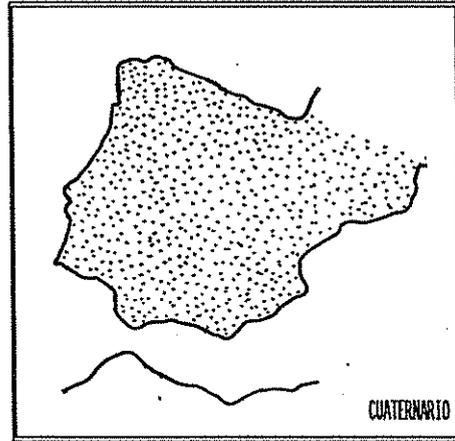
La flora del Terciario es ya muy parecida a la actual. De hecho, son las especies animales las que parece que se adaptan a ésta. El Terciario es la 'época de los mamíferos', que se expanden una vez desaparecidos los dinosaurios y que culmina, en el Cuaternario, con la aparición del hombre.

Durante el Cenozoico los artrópodos continúan su expansión. Los crustáceos alcanzan las 150 familias. Aparecen la mayor parte de las familias de arañas y ácaros (que crecen vertiginosamente), así como los opiliones y pseudoscorpiones. Otro tanto ocurre con los miriápodos (con 10 órdenes y 20 familias). Entre los insectos aparecen nuevos órdenes: embióptera, zoráptera, strepsíptera o phtiraptera. Asociado, tal vez, a la expansión de las angiospermas, los órdenes florícolas conocen una amplia diversificación: lepidóptera, coleóptera, díptera...

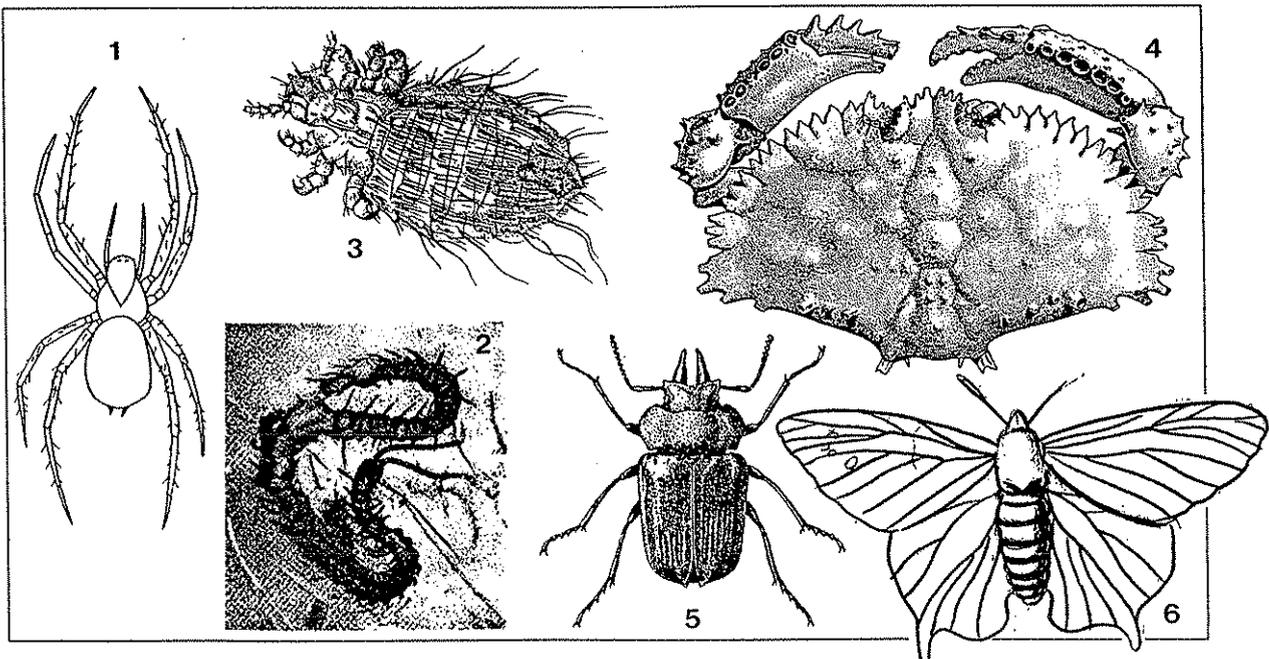
FIG.-Aparecen los restantes órdenes de artrópodos. 1.-*Eucryphoea distincta* Petrunkevitch, araña del Terciario norteamericano [de Petrunkevitch, 1922]. 2.-*Geophilus* sp. conservado en ámbar báltico [de Laurentiaux, 1953a]. 3.-*Neohaematopinus relictus* Doubinine (Siberia), Anoplura [de Laurentiaux, 1953b]. 4.-*Lobacarcinus paulinowuttembergensis* Meyer, cangrejo del Eoceno [de Roger, 1953]. 5.-*Palaeognathus succini* Waga., coleóptero del ámbar báltico [de Jeannel, 1979]. 6.-*Prodryas persephone* Scudder, Mioceno (USA), lepidóptero ninfálico [dib. AML].



▲ Península Ibérica: Zonas emergidas.



▲ Península Ibérica: Zonas emergidas.



	PALEOZOICO						MESOZOICO			CENOZ.	
	CAM	ORD	SIL	DEV	CAR	PER	TRI	JUR	CRE	TER	CUA
O. Reldlichiiida	27	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
O. Agnostida	10	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-
O. Naraoiida	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
O. Corynexochida	19	5	2	1	-	-	-	-	-	-	-
O. Lichida	4	3	2	2	-	-	-	-	-	-	-
O. Phacopida	1	12	10	8	-	-	-	-	-	-	-
O. Ptychopariida	36	11	1	1	-	-	-	-	-	-	-
O. Asaphida	20	17	2	1	1	1	-	-	-	-	-
O. Proetida	3	11	4	4	2	1	-	-	-	-	-
Incert. sedis	6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Total FAMILIAS TRILOBITA</b>	<b>127</b>	<b>64</b>	<b>21</b>	<b>17</b>	<b>3</b>	<b>2</b>	-	-	-	-	-
<b>AGLASPIDIDA:</b>	<b>3</b>	<b>1</b>	-	-	-	<b>1</b>	-	-	-	-	-
<b>PYGNOGONIDA:</b>	-	-	-	<b>3</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>
C. Xiphosura	2	1	2	5	6	2	4	2	1	1	1
C. Eurypterida	-	11	17	16	6	3	-	-	-	-	-
C. Scorpionida	-	-	2	3	5	2	2	2	2	3	3
C. Pseudoescorpionida	-	-	-	1	-	-	-	-	1	10	10
C. Solifugae	-	-	-	-	1	1	1	1	1	1	1
C. Opiliones	-	-	-	-	4	-	-	-	-	5	5
C. Phalangiotarbida	-	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-
C. Ricinulei	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-
C. Acari	-	-	-	5	3	3	3	8	13	51	55
C. Palpigradi	-	-	-	-	-	-	-	1	1	2	2
C. Haptopodida	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
C. Anthracomartida	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
C. Pulmonata (Arañas)	-	-	1	4	9	-	1	3	7	67	66
<b>Total FAMILIAS CHELICERATA</b>	<b>2</b>	<b>12</b>	<b>22</b>	<b>34</b>	<b>41</b>	<b>11</b>	<b>11</b>	<b>17</b>	<b>26</b>	<b>140</b>	<b>143</b>
<b>CRUSTACEA:</b>											
Todas excepto Ostracoda	8	5	7	17	45	29	32	53	82	115	115
Ostracoda	12	39	38	44	39	27	16	20	29	34	34
<b>Total FAMILIAS CRUSTACEA</b>	<b>20</b>	<b>44</b>	<b>45</b>	<b>61</b>	<b>84</b>	<b>56</b>	<b>48</b>	<b>73</b>	<b>111</b>	<b>149</b>	<b>149</b>
<b>EUTHYCARCINOIDEA:</b>	-	-	-	-	<b>2</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	-	-	-	-
O. Kampecarida	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-
O. Diplopoda	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-
O. Archypol.+Amynil.+Sphaer.	-	-	-	1	4	-	-	-	-	-	-
O. Polixenida	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	2
O. Glomerida	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
O. Polydesmida	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	2
O. Spirobolida	-	-	-	-	7	1	1	-	1	2	2
O. Poliyzoniida	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	2
O. Julida	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	3
O. Symphyla	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
O. Chilopoda	-	-	1	1	2	-	-	-	-	5	5
Otros órdenes	-	-	-	1	3	-	-	-	-	2	2
<b>Total FAMILIAS 'MYRIAPODA'</b>	-	-	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>16</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	-	<b>1</b>	<b>20</b>	<b>20</b>

	PALEOZOICO						MESOZOICO			CENOZ.	
	CAM	ORD	SIL	DEV	CAR	PER	TRI	JUR	CRE	TER	CUA
Collembola	-	-	-	1	1	2	2	2	3	7	7
O. Diplura	-	-	-	-	1	-	-	-	-	2	2
O. Archaeognatha	-	-	-	-	-	-	1	-	1	1	1
O. Monura	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-
O. Zygentoma	-	-	-	-	-	-	-	-	2	3	3
O. Diaphanopteroidea	-	-	-	-	5	7	-	-	-	-	-
O. Ephemeroptera	-	-	-	-	3	6	3	9	13	14	14
O. Megarecoptera	-	-	-	-	15	12	-	-	-	-	-
O. Odonata	-	-	-	-	-	10	12	22	21	20	19
O. Paleodictyoptera	-	-	-	-	19	8	-	-	-	-	-
O. Protodonata	-	-	-	-	4	3	-	-	-	-	-
O. Blattodea	-	-	-	-	9	9	6	8	6	4	4
O. Caloneuridae	-	-	-	-	4	7	-	-	-	-	-
O. Dermaptera	-	-	-	-	-	-	-	3	3	5	5
O. Embioptera	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	3
O. Grylloblattodea	-	-	-	-	-	1	2	2	2	-	-
O. Isoptera	-	-	-	-	-	-	-	-	3	5	5
O. Mantodea	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	2
O. Miomoptera	-	-	-	-	3	5	1	1	-	-	-
O. Orthoptera	-	-	-	-	1	7	17	11	17	13	11
O. Phasmatodea	-	-	-	-	-	-	3	4	3	2	2
O. Plecoptera	-	-	-	-	-	6	5	7	11	9	9
O. Proteolytroptera	-	-	-	-	-	11	-	-	-	-	-
O. Protorthoptera	-	-	-	-	34	35	2	-	-	-	-
O. Hemiptera	-	-	-	-	-	19	27	47	75	84	81
O. Phthiraptera	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
O. Psocoptera	-	-	-	-	-	7	2	2	9	23	22
O. Thysanoptera	-	-	-	-	-	1	-	3	3	6	5
O. Zoraptera	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
O. Coleoptera	-	-	-	-	-	6	10	39	65	109	109
O. Diptera	-	-	-	-	-	2	7	59	60	94	92
O. Glosselytroidea	-	-	-	-	-	5	2	2	-	-	-
O. Hymenoptera	-	-	-	-	-	-	1	21	65	68	67
O. Lepidoptera	-	-	-	-	-	-	-	4	7	35	35
O. Mecoptera	-	-	-	-	-	20	13	13	10	10	6
O. Megaloptera	-	-	-	-	-	1	1	-	2	2	2
O. Neuroptera	-	-	-	-	-	3	7	18	22	16	14
O. Raphidioptera	-	-	-	-	1	2	-	3	4	2	2
O. Siphonaptera	-	-	-	-	-	-	-	-	2	3	3
O. Strepsiptera	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	3
O. Trichoptera	-	-	-	-	-	2	5	7	17	23	23
<b>Total FAMILIAS 'INSECTA'</b>	-	-	-	1	101	198	129	287	427	572	553
<b>TOTAL FAMILIAS ARTHROPODA</b>	152	121	91	120	248	271	191	378	566	882	866

**TABLA (Páginas 20-21): Familias de Arthropoda según el registro fósil de los diferentes períodos geológicos (datos a partir de BENTON, 1993d)**

Nº	PALEOZOICO			MESOZOICO			CEMOZOICO		FAMILIAS DE ARTHROPODA
	SILURICO	DEVONICO	CARBONIFERO	PERMI	TRIAS	JURASICO	CRETACICO	TERCIARIO	
1									1. Scorpionida: Buthidae, Scorpionidae.
2									2. Pseudoscorpiones: Chernetidae.
3									3. Pseudoscorpiones: Neobisidae.
4									4. Solifugae: Solifugae.
5									5. Opiliones: Phalangidae.
6									6. Acari: Nanorchestidae.
7									7. Acari: Ixodidae.
8									8. Araneae: Hexathelidae.
9									9. Araneae: Atypidae.
10									10. Araneae: Palpimanidae.
11									11. Araneae: Dysderidae, Gnaphosidae, Eresidae.
12									12. Araneae: Dytinidae, Salticidae.
13									13. Araneae: Tetragnathidae.
14									14. Araneae: Theridiidae, Araneidae, Linyphiidae.
15									15. 'Myriapoda': Scutigerae, Scolopendridae.
16									16. Crustacea: Decapoda: Astacidae.
17									17. Crustacea: Oniscidae, Armadillidiidae.
18									18. Crustacea: Pedunculata: Heterolepididae.
19									19. Crustacea: Cumacea.
20									20. Collembolla: Isotomidae.
21									21. Insecta: Archaeognatha: Machilidae.
22									22. Insecta: Zygentoma: Lepismatidae.
23									23. Insecta: Odonata: Aeshnidae.
24									24. Insecta: Odonata: Coenagrionidae.
25									25. Insecta: Odonata: Corduliidae.
26									26. Insecta: Odonata: Libellulidae.
27									27. Insecta: Blattodea: Blattidae.
28									28. Insecta: Dermaptera: Forficulidae.
29									29. Insecta: Dermaptera: Labiidae.
30									30. Insecta: Mantodea: Mantidae.
31									31. Insecta: Orthoptera: Acridiidae.
32									32. Insecta: Orthoptera: Grillotalpidae.
33									33. Insecta: Orthoptera: Grillidae.
34									34. Insecta: Orthoptera: Tetrigridae.
35									35. Insecta: Orthoptera: Tettigoniidae.
36									36. Insecta: Orthoptera: Prophalangopsidae.
37									37. Insecta: Phasmatodea: Phasmatidae.
38									38. Insecta: Plecoptera: Eustheniidae.
39									39. Insecta: Plecoptera: Perlidae.
40									40. Insecta: Hemiptera: Belostomidae.
41									41. Insecta: Hemiptera: Corixidae.
42									42. Insecta: Hemiptera: Cicadidae.
43									43. Insecta: Hemiptera: Fulgoridae.
44									44. Insecta: Hemiptera: Lygaeidae.
45									45. Insecta: Hemiptera: Miridae.
46									46. Insecta: Hemiptera: Notonectidae.
47									47. Insecta: Hemiptera: Pentatomidae.
48									48. Insecta: Hemiptera: Reduviidae.
49									49. Insecta: Hemiptera: Scutelleridae.
50									50. Insecta: Psocoptera: Psocidae.
51									51. Insecta: Coleoptera: Anobiidae.
52									52. Insecta: Coleoptera: Apionidae.
53									53. Insecta: Coleoptera: Buprestidae.
54									54. Insecta: Coleoptera: Byrrhidae.

Nº	PALEOZOICO				MESOZOICO			CENOZOICO	FAMILIAS DE ARTHROPODA
	SILURICO	DEVONICO	CARBONIFERO	PERMI	TRIAS	JURASICO	CRETACICO	TERCIARIO	
55									55. Insecta: Coleoptera: Carabidae.
56									56. Insecta: Coleoptera: Cerambycidae.
57									57. Insecta: Coleoptera: Chrysomelidae.
58									58. Insecta: Coleoptera: Cicindelidae.
59									59. Insecta: Coleoptera: Coccinellidae.
60									60. Insecta: Coleoptera: Cupedidae.
61									61. Insecta: Coleoptera: Curculionidae.
62									62. Insecta: Coleoptera: Elateridae.
63									63. Insecta: Coleoptera: Geotrupidae.
64									64. Insecta: Coleoptera: Girinidae.
65									65. Insecta: Coleoptera: Histeridae.
66									66. Insecta: Coleoptera: Hydrophilidae.
67									67. Insecta: Coleoptera: Lucanidae.
68									68. Insecta: Coleoptera: Scarabaeidae.
69									69. Insecta: Coleoptera: Staphylinidae.
70									70. Insecta: Coleoptera: Tenebrionidae.
71									71. Insecta: Coleoptera: Trogidae.
72									72. Insecta: Diptera: Chironomidae.
73									73. Insecta: Diptera: Calliphoridae.
74									74. Insecta: Diptera: Culicidae.
75									75. Insecta: Diptera: Empididae.
76									76. Insecta: Diptera: Tipulidae.
77									77. Insecta: Hymenoptera: Apidae.
78									78. Insecta: Hymenoptera: Braconidae.
79									79. Insecta: Hymenoptera: Formicidae.
80									80. Insecta: Hymenoptera: Vespidae.
81									81. Insecta: Hymenoptera: Xylocopidae.
82									82. Insecta: Lepidoptera: Geometridae.
83									83. Insecta: Lepidoptera: Lycaenidae.
84									84. Insecta: Lepidoptera: Lymantriidae.
85									85. Insecta: Lepidoptera: Micropterigidae.
86									86. Insecta: Lepidoptera: Noctuidae.
87									87. Insecta: Lepidoptera: Nymphalidae.
88									88. Insecta: Lepidoptera: Papilionidae.
89									89. Insecta: Lepidoptera: Pieridae.
90									90. Insecta: Lepidoptera: Satyridae.
91									91. Insecta: Lepidoptera: Sphingidae.
92									92. Insecta: Lepidoptera: Zygaenidae.
93									93. Insecta: Mecoptera: Nannochoristidae.
94									94. Insecta: Mecoptera: Panorpidae.
95									95. Insecta: Neuroptera: Chrysopidae.
96									96. Insecta: Neuroptera: Hemerobiidae.
97									97. Insecta: Neuroptera: Mantispidae.
98									98. Insecta: Neuroptera: Myrmeleontidae.
99									99. Insecta: Neuroptera: Nemopteridae.
100									100. Insecta: Neuroptera: Psychopsidae.
101									101. Insecta: Raphidioptera: Raphidiidae.
102									102. Insecta: Siphonaptera: Pulicidae.
103									103. Insecta: Trichoptera: Philopotamidae.

**TABLA (Páginas 22-23):** Rango geológico o cronología de algunas familias/grupos de Arthropoda actuales en base al registro fósil disponible. Cada columna representa aproximadamente ≈ 10 millones de años, excepto para el Cuaternario (C), que representa ≈ 2 millones de años.

## BIBLIOGRAFIA

- BARTHEL, K. W., SWINBURNE, N. H. M. & CONWAY MORRIS, S., 1990.-*Solnhofen. A study in Mesozoic palaeontology*. Cambridge Univ. Press., Cambridge.
- BENTON, M.J., 1993a.-Vida y Tiempo. En: GOULD, S.J. (ed.): *El Libro de la Vida*. (Ed.). Crítica, Barcelona: 22-36.
- BENTON, M.J., 1993b.-La aparición de los peces. En: GOULD, S.J. (ed.): *El Libro de la Vida*. (Ed.). Crítica, Barcelona: 65-78.
- BENTON, M.J., 1993c.-Cuatro pies en el suelo. En: GOULD, S.J. (ed.): *El Libro de la Vida*. (Ed.). Crítica, Barcelona: 79-126.
- BENTON, M.J., 1993d.-*The Fossil Record 2* (ed.). Chapman & Hall, Londres.
- BRIGGS, D.E.G., WEEDON, M.J. & WHYTE, M.A., 1993.-Arthropoda (Crustacea, excluding Ostracoda). En: BENTON, M.J.: *The Fossil Record 2*, Chapman & Hall, Londres: 321-342.
- BROTHERS, D.J., 1992.-The First Mesozoic Vespidae (Hymenoptera) from the Southern Hemisphere, Bostwana. *J. Hym. Res.* 1(1): 119-124.
- CLARCKE, J.M. & RUEDEMANN, R., 1912.-*The Eurypterida of New York*. N.Y. State Museum, mém. 14, 2 vol.
- DECHASEAUX, C., 1953.-Sous-classe des Branchiopodes. *Traité de Paléontologie, III*. Masson et Cie., Paris: 255-268.
- GAMEZ, J.A. y LIÑAN, E., 1995.-*La explosión de la vida en el Cámbrico*. (Eds.). Inst. Fernando El Católico, Zaragoza.
- GOULD, S.J., 1991.-*La vida maravillosa. Burgess Shale y la naturaleza de la historia*. Ed. Crítica, Barcelona.
- GOULD, S.J. (Ed.), 1993.-*El Libro de la Vida*. Ed. Crítica, Barcelona.
- HIRST, S., 1923.-On some Arachnid remain from the Old Red Sandstones. *Ann. Mag. Nat. Hist.* (9), 12.
- HUPE, P., 1953.-Classe des Trilobites. *Traité de Paléontologie, III*. Masson et Cie., Paris: 44-246.
- JEANNEL, R., 1979.-*Paléontologie et peuplement de la Terre*. Soc. nouv. édit. Boubee & Cie, Paris.
- KUKALOVA-PECK, J., 1991.-Fossil History and the Evolution of Hexapod Structures. En: *The Insects of Australia*, vol. I, CSIRO: 141-179.
- LABANDEIRA, C.C. & SEPKOSKI Jr., J.J., 1993.-Insect Diversity in the Fossil Record. *Science*, 261: 310-315.
- LAURENTIAUX, D., 1953a.-Classe des Myriapodes. En: *Traité de Paléontologie, III*. Masson et Cie, Paris: 385-396.
- LAURENTIAUX, D., 1953b.-Classe des Insectes. En: *Traité de Paléontologie, III*. Masson et Cie, Paris: 397-527.
- LIÑAN, E., 1995.-La Expansión de la vida en el Cámbrico: una introducción. En: GAMEZ, J.A. y LIÑAN, E. (eds.): *La Expansión de la vida en el Cámbrico*. Inst. Fernando El Católico, Zaragoza: 13-18.
- MARTIN DE LA SIERRA, J.F., 1985.-*Los Tiempos Geológicos* (poster). Iberduero, sec. de mineralogía y paleontología. 2ª ed.
- MARTINEZ-DEL CLOS, X., 1996.-El registro fósil de los insectos. *Boln. Asoc. esp. Ent.*, 20(1-2): 9-30.
- MARTINS-NETO, R.G., 1995.-Araripelocustidae, fam. n. uma nova família de gafanhotos (Insecta, Caelifera) da formação Santana, Cretáceo Inferior do Nordeste do Brasil. *Revta. bras. Ent.*, 39(2): 311-319.
- MELLENDEZ, B., 1949.-Un Miriápodo fósil en el Estefaniense de Llombera (León). *Bol. R. Soc. esp. Hist. Nat.*, 46: 737-741.
- MELLENDEZ, B., 1995.-El Significado de la escasez de fósiles anteriores al Cámbrico. En: GAMEZ, J.A. y LIÑAN, E. (eds.): *La Expansión de la vida en el Cámbrico*. Inst. Fernando El Católico, Zaragoza: 19-25.
- PARDO, A., 1996.-Trilobites: cuando los artrópodos dominaban la Tierra. *Bol. SEA*, 14: 31-33.
- PATURI, F.R., 1992.-*Crónica de la Tierra* (ed.). Plaza & Janés, Barcelona.
- PETRUNKEVITCH, A., 1922.-Tertiary Spiders and Opilionids of North America. *Trans. Conn. Acad. Sc.*, XXV: 211-279.
- PIVETEAU, J., 1953.-*Traité de Paléontologie, III*. (Director). Masson & Cie, Paris.
- RAUP, D.M., 1988.-Diversity crises in the Geological Past. En: WILSON, E.O. (ed.): *Biodiversity*. National Academy Press, Washintong: 51-57.
- RIBERA, I. y MELIC, A., 1996.-Introducción a la metodología y la sistemática cladística. *Bol. SEA*, 15: 27-45.
- ROGER, J., 1953.-Sous-Classe des Malacostracés. *Traité de Paléontologie, III*. Masson et Cie., Paris: 307-378.
- ROMANO, M. et al., 1993.-Arthropoda (Trilobita). En: BENTON, M.J. (ed.): *The Fossil Record 2*, Chapman & Hall, Londres: 279-296.
- ROSS, J.A. & BRIGGS, D.E.G., 1993a.-Arthropoda (Euthycarcinoidea and Myriapoda). En: BENTON, M.J. (ed.): *The Fossil Record 2*, Chapman & Hall, Londres: 357-363.
- ROSS, A. J. & JARZEMBOWSKI, E.A., 1993b.-Arthropoda (Hexapoda: Insecta). En: BENTON, M.J. (ed.): *The Fossil Record, 2*. Chapman & Hall, Londres: 363-426.
- SELDEN, P.A., 1993.-Arthropoda (Aglaspídida, Pycnogonida and Chelicerata). En: BENTON, M.J. (ed.): *The Fossil Record 2*, Chapman & Hall, Londres: 297-320.
- SEPKOSKI, J.J., 1993.-Fundamentos: la vida en los océanos. En: GOULD, S.J. (ed.): *El Libro de la Vida*. (Ed.). Crítica, Barcelona: 37-64.
- SEQUEIROS, L., LIÑAN, E. y GOZALO, R., 1995.-Guía didáctica del Cámbrico de Murero. En: GAMEZ, J.A. y LIÑAN, E. (eds.): *La Expansión de la vida en el Cámbrico*. Inst. Fernando El Católico, Zaragoza: 169-193.
- SCHMIDT-KITTLER, N. & WILLMANN, R., 1989.-Preface. En: *Phylogeny and the Classification of Fossil and Recent Organisms. Abh. naturwiss. Ver. Hamburg (NF)* 28: 5-8.
- STØRMER, L., 1933.-Merostomata from the Downtonian sandstone of Ringerike, Norway. *Vid.-Akad. Skr. I. Mat.-Nat. Kl.*, 10.
- WATERLOT, G., 1953a.-Classe des Mérostomes. *Traité de Paléontologie, III*. Masson et Cie., Paris: 529-554.
- WATERLOT, G., 1953b.-Classe des Arachnides. *Traité de Paléontologie, III*. Masson et Cie, Paris: 555-584.
- WHATLEY, R.C., SILVETER, D.J. & BOOMER, I.D., 1993.-Arthropoda (Crustacea: Ostracoda). En: BENTON, M.J. (ed.): *The Fossil Record 2*, Chapman & Hall, Londres: 343-356.
- WHITTINGTON, H.B., 1971.-Redescription of *Marrella splendens* (Trilobitoidea) from the Burgess Shale, Middle Cambrian, British Columbia. *Geological Survey of Canada Bulletin*, 209: 1-24.
- WHITTINGTON, H.B., 1975.-The enigmatic animal *Opabinia regalis*, Middle Cambrian, Burgess Shale, British Columbia. *Philosophical Transactions of the Royal Society, London B*, 271: 1-43.
- WILLMAN, R., 1989.-Palaeontology and the systematization of natural taxa. En: *Phylogeny and the Classification of Fossil and Recent Organisms. Abh. naturwiss. Ver. Hamburg (NF)* 28: 267-291.
- WILLMER, P., 1990.-*Invertebrate Relationships. Patterns in animal evolution*. Cambridge Univ. Press., Cambridge.