

ARÁCNIDOS FÓSILES (CON EXCLUSIÓN DE ARAÑAS Y ESCORPIONES)

Jason A. Dunlop¹

¹ Department of Earth Sciences, University of Manchester, MANCHESTER M13 9PL, GRAN BRETAÑA.

Resumen: El origen de los arácnidos durante el Paleozoico inferior sigue siendo incierto, pero se conocen arácnidos fósiles desde el Silúrico. Aparte de arañas y escorpiones se conoce una serie de órdenes de arácnidos desde el Devónico (ácaros, pseudoescorpiones y los ya extinguidos trigonotárbidos). La existencia de la mayor parte de los órdenes de arácnidos existentes en la actualidad nos consta ya desde el Carbonífero superior, junto con tres órdenes fósiles (Trigonotarbida, Phalangiotarbida, Haptopoda) que estaban extinguidos en el Pérmico. El material aracnológico fósil del Mesozoico es escaso, pero va aumentando. Los arácnidos mesozoicos que conocemos presentan ya un aspecto moderno y pueden situarse frecuentemente en familias actuales. El material fósil del Cenozoico consiste sobre todo en especímenes conservados en ámbar, material en el que, después de las arañas, los hallazgos más comunes son los opiliones, ácaros y pseudoescorpiones. La mayoría de estos fósiles en ámbar pueden encuadrarse en géneros actuales. También se han encontrado abundantes ácaros subfósiles en sedimentos del Cuaternario. La comparación del material aracnológico fósil con los modelos de filogenia nos permite predecir el tiempo mínimo de divergencia para los clados de arácnidos que se reconocen.

Abstract: *Fossil arachnids (excluding spiders and scorpions).* The origins of the arachnids during the Lower Palaeozoic remain uncertain, but fossil arachnids are known from the Silurian. In addition to spiders and scorpions, a number of arachnid orders are known from the Devonian (i.e. mites, pseudoscorpions, and the extinct trigonotarbids). Most living arachnid orders have been recorded by the Upper Carboniferous, plus three fossil orders (Trigonotarbida, Phalangiotarbida, Haptopoda), all of which became extinct by the Permian. The Mesozoic arachnid fossil record is poor, but improving. The known Mesozoic arachnids are already modern-looking and can often be placed in living families. The Cenozoic fossil record is dominated by amber specimens where, after spiders, opilionids, mites and pseudoscorpions are the most common finds. Most of these amber fossils can be referred to living genera. A large number of subfossil mites have also been recorded from Quaternary sediments. Comparing the arachnid fossil record to models of arachnid phylogeny allows us to predict the minimum divergence time for the arachnid clades recognised.

Introducción

Los arácnidos son uno de los grupos de artrópodos actuales más importantes. Los fósiles de arácnidos son escasos en comparación con los de otros grupos animales, pero los conocidos pueden ser muy importantes en la determinación de las relaciones evolutivas entre los grupos de arácnidos. El registro fósil incluye órdenes ahora extinguidos, es decir, "dinosaurios" del mundo de las arañas. Entre los resúmenes recientes de arácnidos fósiles y su importancia están Shear & Kukalova-Peck (1990) y Selden (1993a). Los arácnidos pertenecen a Chelicerata (quelicérados), clase de la que Selden (1993a, b) presenta una panorámica del material fósil. El material fósil de arañas y escorpiones se revisa en otro lugar de este mismo volumen. En el presente trabajo se hace una revisión cronológica del material fósil de los otros órdenes de arácnidos, y se comentan el momento de aparición y la presencia en diversos períodos geológicos de estos órdenes (resumidos en la Fig. 1), así como la aplicación del registro fósil a la filogenia de los arácnidos.

Períodos geológicos

El tiempo geológico se clasifica en una serie de divisiones reconocidas a nivel global. El Fanerozoico -

que comprende aproximadamente los seiscientos millones de años en los que los animales multicelulares son el grupo dominante-, se divide en tres eras, el Paleozoico (vida antigua), Mesozoico (vida media) y Cenozoico (vida reciente). Cada una de estas eras se subdivide además en sistemas. En este capítulo vamos a seguir la pista del registro fósil y evolución de los arácnidos y grupos relacionados a través de estos sistemas geológicos. Las edades geológicas se dan en millones de años antes de la actualidad (Ma), y siguen la división estratigráfica global de Cowie & Bassett (1989).

EL PALEOZOICO

El Paleozoico es quizás la época más interesante para la evolución de los arácnidos. Durante el Paleozoico evolucionaron los quelicérados, a partir de un antepasado aún desconocido, y además evolucionaron los Arachnida a partir de los Chelicerata. Ahora parece probable que al menos dos grupos de arácnidos, por un lado los escorpiones y por otro lado el resto de los arácnidos, llegasen a tierra firme de forma independiente. Durante el Paleozoico parecen haber quedado definidos todos los órdenes de arácnidos actuales (no hay fósiles paleozoicos de Palpigradi ni Schizomida, pero puede que hayan estado presentes, aunque no tienen facilidad

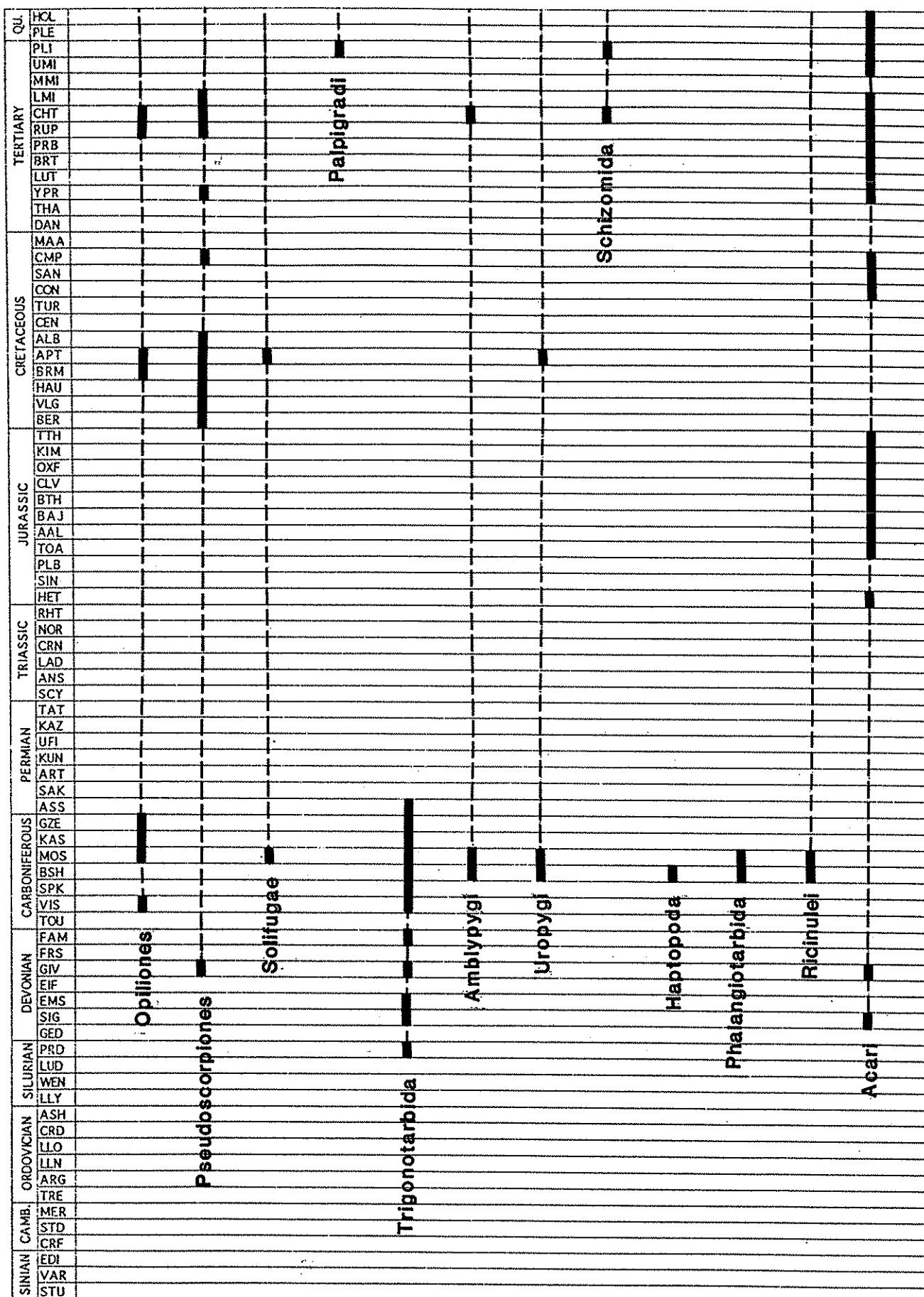


Figura 1: Amplitud estratigráfica de los órdenes de arácnidos. Adaptado de Selden (1993a, b) y actualizado para incluir información inédita. Las barras gruesas indican que se conoce la existencia de fósiles, las líneas finas son lagunas en el registro fósil.

Figure 1: The stratigraphic range of the arachnid orders. Adapted from Selden (1993a, b) and updated to include unpublished information. Heavy bars indicate known occurrence of fossils. Narrow bars are gaps in the fossil record.

para conservarse en estado fósil). En el Paleozoico estaban presentes también tres órdenes ahora desaparecidos, Trigonotarbida, Phalangiotarbida y Haptopoda. Hay un cambio claro en la fauna de arácnidos al final del Paleozoico, con la extinción de estos tres órdenes y a continuación una posible radiación de las arañas.

Cámbrico (570-510 Ma)

No se conocen arácnidos del Cámbrico ni del Ordovícico, pero el origen de los Chelicerata, el grupo al que pertenecen los arácnidos, puede seguirse hasta el Cámbrico. Los quelicerados evolucionaron probablemente en el Cámbrico como parte de la llamada "explosión cámbrica" (Gould, 1989), en la que aparecieron muchos artrópodos nuevos. Se suele aceptar que los Chelicerata pertenecen a un amplio grupo de artrópodos llamados los Arachnomorpha (o Arachnata), grupo que incluye a quelicerados, trilobites y una serie de fósiles "problemáticos". Algunos de estos fósiles problemáticos, sobre todo del famoso yacimiento de Burgess Shale, en Canadá (≈ 530 Ma), se parecen a los xifosuros (cacerolas de las Molucas) y en principio se pensó que eran quelicerados (Walcott, 1912; Stöhrmer, 1944). Estos fósiles, denominados "merostomoides", fueron revisados por Harry Whittington y sus colegas (e.g. Bruton & Whittington, 1983), quienes sugirieron que los merostomoides no eran quelicerados, ni siquiera antepasados de los quelicerados, sino parte de un amplio grupo de artrópodos no emparentados (ideas resumidas por Gould (1989)). Recientes análisis cladísticos de estos artrópodos problemáticos (e.g. Wills *et al.*, 1995) sugieren que estos grupos difíciles tienen algún parentesco. Estos autores proponen que los Arachnomorpha forman un clado de artrópodos que contarían con los Chelicerata como representantes vivos. De todas formas, las relaciones de los quelicerados con otros fósiles aracnomorfos siguen estando poco claras.

Hay una serie de fósiles cámbricos a los que se ha clasificado como quelicerados. Un grupo de fósiles parecidos a los xifosuros, los aglaspidios, ha estado incluido en los Chelicerata durante muchos años (e.g. Raasch, 1939). Los aglaspidios fueron excluidos de los Chelicerata por Briggs *et al.* (1979), pero algunos autores (e.g. Weygoldt & Paulus, 1979) los consideran grupo hermano de los otros quelicerados. *Sanctacaris*, descrito de Burgess Shale por Briggs & Collins (1988) se ha considerado en general como quelicerado, pero en estudios recientes no aparece como grupo hermano de otros quelicerados y parece ser otro fósil problemático en lugar de un antepasado de las arañas, como a veces se le ha considerado. Como respuesta al problema de la identificación de los quelicerados primitivos, Dunlop & Selden (en prensa) redefinen los Chelicerata como artrópodos con un tubérculo ocular medio bien definido y un opistosoma más o menos diferenciado. Estos autores, por consiguiente, limitan los Chelicerata a los Xiphosura, Chasmataspida, Eurypterida y Arachnida. Ninguno de estos grupos se conoce todavía del Cámbrico, y por tanto los quelicerados claros más antiguos son del siguiente sistema geológico, el Ordovícico.

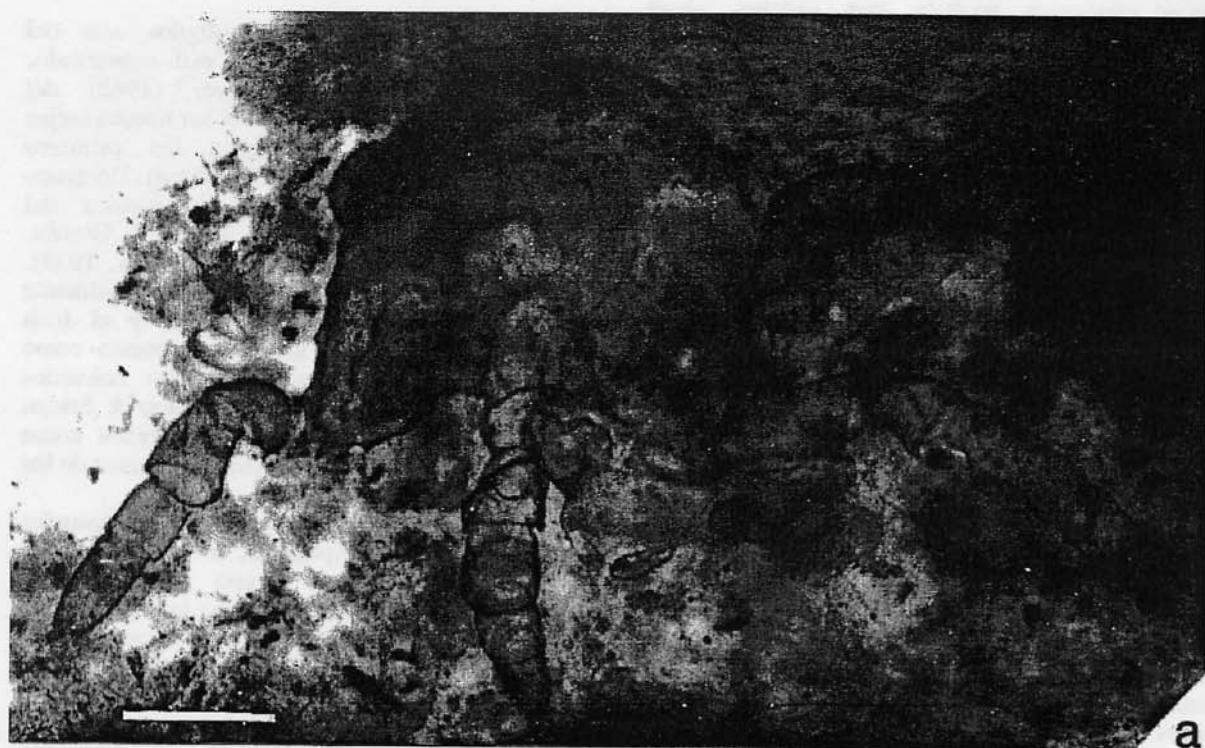
Ordovícico (510-438 Ma)

Los quelicerados más antiguos son del Ordovícico. Un fósil diminuto y mal conservado, *Lemoneites*, descrito por Flower (1968) del Ordovícico de Nuevo Méjico, parece ser nuestra mejor imagen del aspecto que tenían los primeros quelicerados (Dunlop & Selden, en prensa). Un grupo extinguido, los casmatáspidos, se conoce del Ordovícico inferior (≈ 470 Ma) (Caster & Brooks, 1956) y del Devónico (≈ 400 Ma) (Stöhrmer, 1973). Los fósiles de casmatáspidos fueron originalmente considerados como xifosuros atípicos, y el fósil devónico *Diploaspis* fue, incluso, propuesto como pariente próximo del antepasado de los arácnidos (Bergström, 1979). Sin embargo, Dunlop & Selden (en prensa) consideran a los casmatáspidos como simple grupo, aunque bien diferenciado, dentro de los Chelicerata.

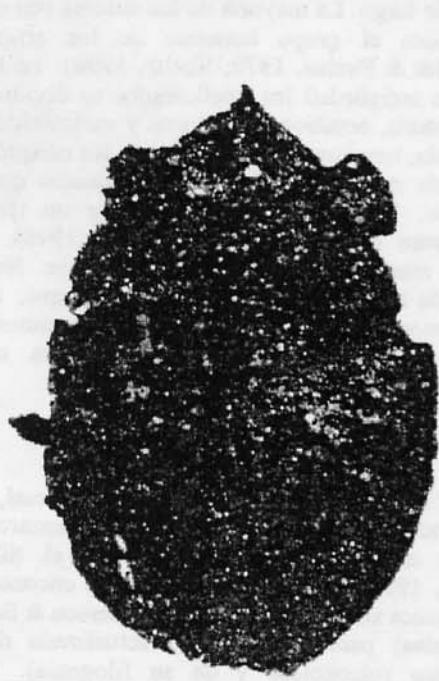
Un grupo mejor conocido de quelicerados extinguidos son los euriptéridos, o "escorpiones de mar". Este diversificado grupo de artrópodos predadores aparece en el Ordovícico inferior (≈ 470 Ma), y se encuentra en todo el Paleozoico (Selden, 1984). Algunos, como *Baltoeurypterus*, se han conservado con gran detalle (Holm, 1898). Los euriptéridos incluyen algunos de los artrópodos más grandes que se conocen, como el *Pterygotus*, de dos metros de largo. La mayoría de los autores ven en los euriptéridos el grupo hermano de los arácnidos (Weygoldt & Paulus, 1979; Shultz, 1990). En libros de cierta antigüedad los quelicerados se dividían en Merostomata, acuáticos (xifosuros y euriptéridos), y Arachnida, terrestres. Sin embargo, si los euriptéridos están más emparentados con los arácnidos que los xifosuros, "Merostomata" deja de ser un término válido para estos dos grupos (Kraus, 1976), y el término merostoma debería dejar de usarse. No hay fósiles de arácnidos del Ordovícico, aunque, si los arácnidos y los euriptéridos son grupos hermanos cabe esperar que los arácnidos evolucionasen en el Ordovícico.

Silúrico (438-410 Ma)

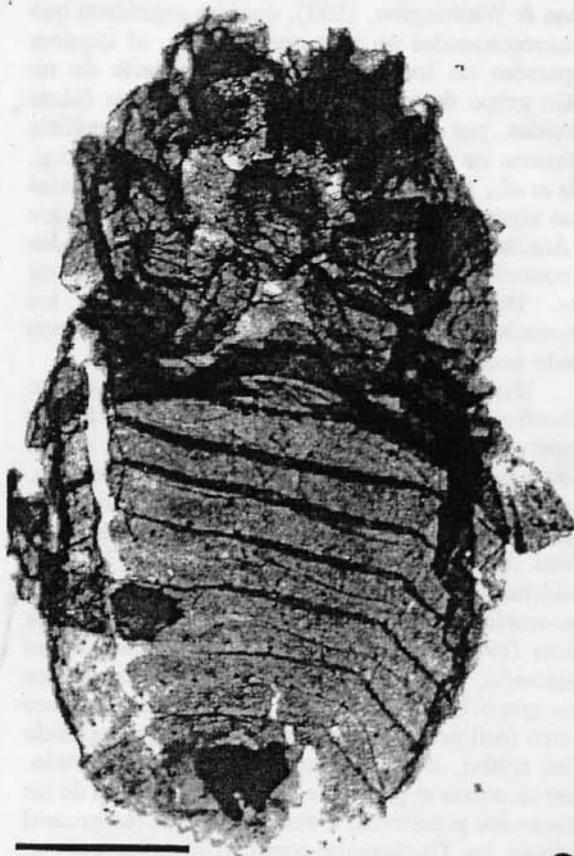
Entre los quelicerados en general, los euriptéridos (escorpiones de mar) alcanzaron su máxima diversidad y abundancia en el Silúrico (Selden, 1984). En el Silúrico también encontramos los primeros xifosuros claros (ver Anderson & Selden, en prensa) para una revisión actualizada de los Xiphosura paleozoicos y de su filogenia. Tanto xifosuros como euriptéridos se interpretan como acuáticos, y presumiblemente los primeros arácnidos eran también acuáticos. Los arácnidos más antiguos conocidos son escorpiones acuáticos del Silúrico medio (≈ 425 Ma). El arácnido terrestre más antiguo que se conoce pertenece al desaparecido orden de los Trigonotarbida, de aspecto de araña. Este fósil (Fig. 2b), notable pese a su tamaño diminuto (1'5 mm) y su mal estado de conservación, es del Silúrico superior (≈ 414 Ma), y proviene de Shropshire, en Inglaterra. El espécimen fue citado por Jeram *et al.* (1990), y ha sido descrito recientemente como *Eotarbus* por Dunlop (1996b). Este fósil se ha conservado como un



a



b



c

Figura 2: Arácnidos fósiles del Silúrico y Devónico. a) *Palaeocharinus*, trigonotárbido del Devónico inferior (≈ 398 Ma) escocés. b) *Eotarbus*, trigonotárbido del Silúrico superior (≈ 414 Ma) de Shropshire, Inglaterra. c) *Gilboarachne*, trigonotárbido del Devónico medio (≈ 380 Ma) de Gilboa, Nueva York. Las rayas de escala representan 0'5 mm.

Figure 2: Silurian and Devonian fossil arachnids. a) *Palaeocharinus*, a trigonotarbid from the Lower Devonian (≈ 398 Ma) of Scotland. b) *Eotarbus*, a trigonotarbid from the Upper Silurian (≈ 414 Ma) of Shropshire, England. c) *Gilboarachne*, a trigonotarbid from the Middle Devonian (≈ 380 Ma) of Gilboa, New York. Scale bars equals 0.5 mm.

trozo oscuro, carbonizado, de la cutícula originaria. Fue extraído de la roca por disolución de roca, rica en cutícula, en ácido hidrofluorídrico, que destruye la matriz rocosa y deja sólo los fragmentos de artrópodos y plantas. Los mismos métodos se usaron para preparar los fósiles de la localidad devónica de Gilboa (ver más adelante).

Los trigonotárbidos son un grupo significativo en el Paleozoico. Tienen el aspecto de arañas, pero carecen de hileras productoras de seda, y se caracterizan por tener en el opistoma tergitos divididos en placas medianas y laterales. Los trigonotárbidos llegaban a 5 cm de longitud, y muchas formas tardías tenían cuerpos muy tuberculados, que han llevado a algunos autores a llamarlos "arañas acorazadas". Durante el Paleozoico los fósiles de trigonotárbidos son más abundantes que los de arañas y que la mayoría de los otros arácnidos (quizás con excepción de los escorpiones). Aunque sabemos muy poco de los primeros ácaros y pseudoescorpiones, sí podemos decir que entre los grandes arácnidos los trigonotárbidos eran evidentemente un grupo dominante. El trigonotárbido *Eotarbus* es uno de los primeros animales terrestres que se conocen. Pertenece a la fauna más antigua conocida de artrópodos terrestres (Jeram *et al.*, 1990). El registro fósil de los primeros artrópodos terrestres, y los ecosistemas en que vivían, se revisan en Shear & Kukalová-Peck (1990) y Shear (1991).

Devónico (410-355 Ma)

Los fósiles de arácnidos del Devónico incluyen nuevos ejemplos de los primeros ecosistemas terrestres. Los mejor conservados son del Devónico inferior (≈ 398 Ma) de Rhynie Chert, en Escocia. Estos fósiles fueron descritos originalmente por Hirst (1923), y en su mayor parte contienen el trigonotárbido *Palaeocharinus* (Fig. 2a). También se describió un ácaro, *Protacarus*, aunque Dubinin (1962) reconoce una mayor diversidad de ácaros en Rhynie Chert. Los fósiles de Rhynie son tridimensionales, y están tan bien conservados porque quedaron atrapados en agua rica en silicio, que se endureció formando un chert. Se ha conservado bien cualquier parte del cuerpo que estuviera cubierta por cutícula. En los trigonotárbidos de Rhynie se encuentran los ejemplos más antiguos conocidos de filotráqueas (Claridge & Lyon, 1961). También presentan un sistema de filtración preoral (Dunlop, 1994a), lo que sugiere que ingerían comida líquida como las arañas modernas. En estos fósiles se pueden apreciar, igualmente, tendones musculares.

También se han encontrado fósiles de arácnidos en la localidad alemana de Alken an der Mosel, del Devónico inferior (≈ 400 Ma). Estos fósiles se han conservado de una forma más típica. Son moldes del animal vivo, depositados en pizarras formadas en el lecho de una albufera. Los fósiles de Alken fueron descritos por Stöhrmer (1970), y entre ellos está el trigonotárbido *Alkenia*. Schultka (1991) describe otro trigonotárbido de un yacimiento alemán de similar antigüedad, *Rheinischen Schiefergebirges*.

Otra localidad importante, del Devónico medio (≈ 380 Ma), es Gilboa, en Nueva York. Gilboa tiene

más órdenes de arácnidos fósiles que ningún otro yacimiento devónico. Entre sus fósiles hay trigonotárbidos como *Gilboarachne* (Fig. 2c), descrito por Shear *et al.* (1987). De Gilboa procede el pseudoescorpión más antiguo que se conoce, *Drachochela* (Shear *et al.*, 1989; Schwaller *et al.*, 1991). También se han encontrado en Gilboa ácaros, tanto oribátidos (Norton *et al.*, 1988) como alicorrágidos (Kethley *et al.*, 1989). La araña más antigua, *Attercopus*, se recogió en Gilboa (Selden *et al.*, 1991) (P. Selden, en este volumen). Selden *et al.* (1991) sugieren que algunos de los fragmentos que originalmente describieron como trigonotárbidos pueden pertenecer a otros órdenes, y así un fósil incompleto que llamaron *Echosis* podría ser un amblipigido (araña látigo) primitivo. Dunlop (en prensa) comenta que algunos caparazones descritos como trigonotárbidos se parecen a los de arañas y amblipigidos, aunque es difícil asociar con seguridad un caparazón aislado con un orden concreto. Por otra parte, Selden *et al.* (1991) sugieren que puede haber fósiles de arácnidos primitivos que no pertenezcan a ningún orden de los actualmente reconocidos, vivo o extinguido. El "trigonotárbido" *Gelasinotarbus bonamoae*, descrito por Shear *et al.* (1987) es un ejemplo de tales fósiles problemáticos.

Se conoce un escorpión del Devónico superior (≈ 370 Ma), *Hubeiscorpio*, de China (Walossek *et al.*, 1990). No se han descrito otros arácnidos del Devónico superior, aunque hay citas de trigonotárbidos de esta época (W. Shear, comm. pers.) que están a la espera de ser descritos.

Carbonífero (355-290 Ma)

El Carbonífero se puede dividir, a grandes rasgos, en Carbonífero inferior ($\approx 355-325$ Ma) y Carbonífero superior ($\approx 325-290$ Ma), equivalentes aproximadamente a los sistemas americanos Misissípico y Pensilvánico. Como el Devónico superior, el Carbonífero inferior presenta muy pocos fósiles de arácnidos. Se conoce el trigonotárbido *Pocononia*, del Carbonífero inferior (≈ 350 Ma) de Virginia, Estados Unidos (Ewing, 1930; Dunlop, 1996a) y una serie de trigonotárbidos, aún sin describir, del Carbonífero inferior de Alemania (R. Rößler, comm. pers.). Se ha descrito un opiliónido del Carbonífero inferior (≈ 335 Ma) de East Kirkton (Wood *et al.*, 1985). Este es el opiliónido más antiguo conocido, y aunque está mal conservado puede apreciarse que tiene un aspecto moderno y patas largas, pareciendo un falangioide.

Las primeras investigaciones sobre los arácnidos del Carbonífero superior se reflejan sobre todo en las monografías de Frie (1904), Pocock (1911) y Petrunkevitch (1913, 1945a, 1949, 1953, 1955). Una revisión exhaustiva de la bibliografía existente sobre los arácnidos del Carbonífero se saldría de los objetivos del presente trabajo, por lo que remitimos a Shear & Kukalová-Peck (1990), Selden (1993a) y Dunlop (1996c). La mayoría de los fósiles de arácnidos del Carbonífero superior se encuentran en asociación con depósitos de carbón, y normalmente aparecen en las pizarras que cubren las vetas de carbón o en los nódulos redondeados de siderita que se formaron alrededor del animal cuando murió. Estos

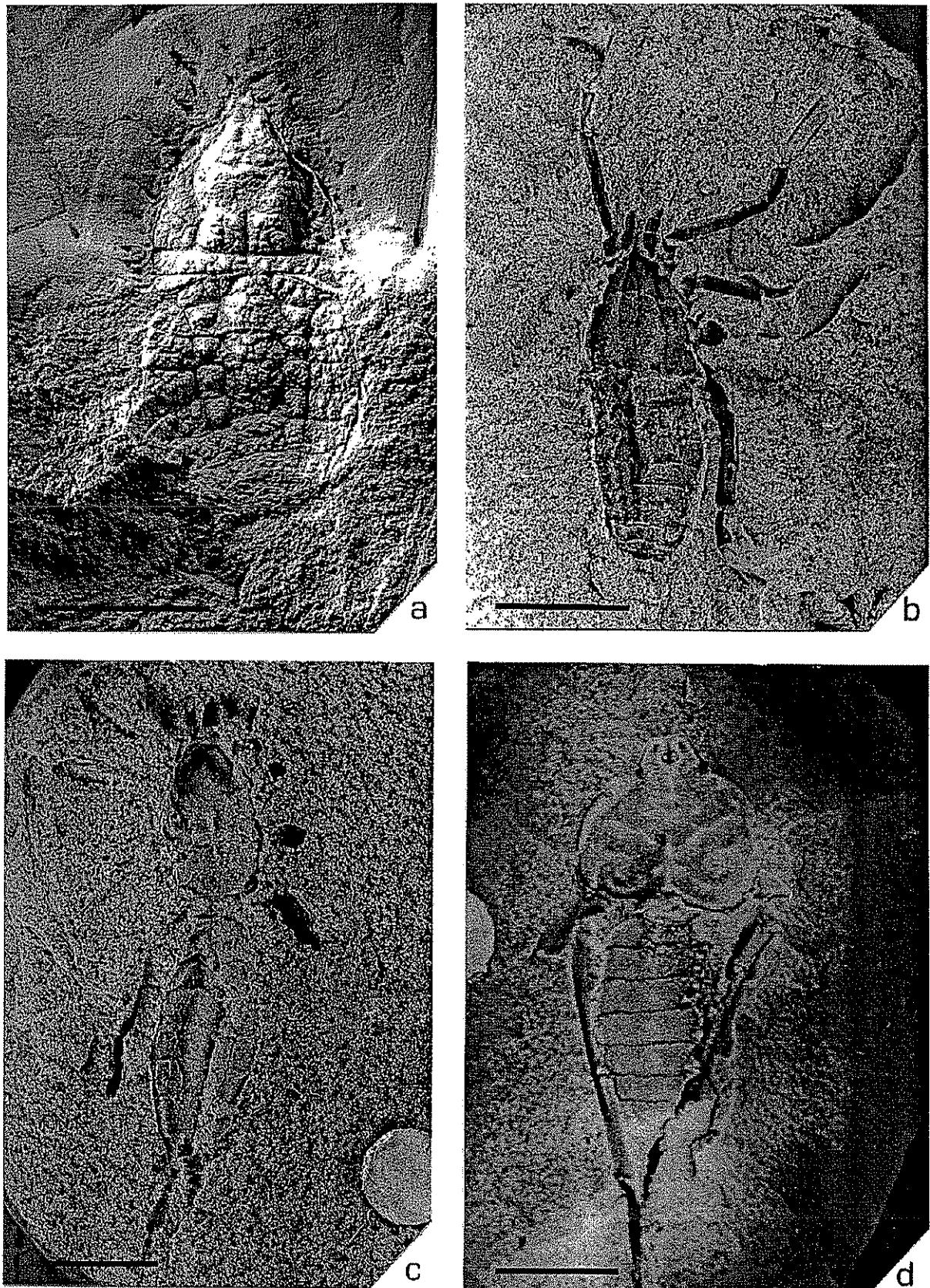


Figura 3: Arácnidos fósiles del Carbonífero. a) *Aphantomartus*, trigonotárbido del Carbonífero superior (≈ 300 Ma) de la provincia de León, España. b) *Plesiosiro*, haptopódido del Carbonífero superior (≈ 305 Ma) de Coseley, Inglaterra. c) *Proschizomus*, uropigido del Carbonífero superior (≈ 305 Ma) de Coseley, Inglaterra. d) *Graeophonous*, amblypígido del Carbonífero superior (≈ 305 Ma) de Coseley, Inglaterra. Las rayas de escala representan 5 mm.

Figure 3: Carboniferous fossil arachnids. a) *Aphantomartus*, a trigonotarbid from the Upper Carboniferous (≈ 300 Ma) of León province, N.W. Spain. b) *Plesiosiro*, a haptopodid from the Upper Carboniferous (≈ 305 Ma) of Coseley, England. c) *Proschizomus*, a uropygid from the Upper Carboniferous (≈ 305 Ma) of Coseley, England. d) *Graeophonous*, an amblypygid from the Upper Carboniferous (≈ 305 Ma) of Coseley, England. Scale bars equals 5 mm.

fósiles proceden esencialmente de lo que parecen haber sido ciénagas. El registro fósil de arácnidos de este período es el mejor hasta la llegada de las faunas del ámbar del Cenozoico.

Los arácnidos del Carbonífero superior consisten en arañas y escorpiones (descritos en otros trabajos), y una abundante fauna de trigonotárbidos. Estos son un grupo diversificado, en el que se han reconocido al menos cinco familias y se incluyen géneros como *Anthracomartus*, *Anthracosiro*, *Trigonotarbus*, *Aphantomartus* y *Eophrynus*. Entre ellos hay un ejemplar español (Fig. 3a) de *Aphantomartus*, descrito por Selden & Romano (1983) de la provincia de León (≈ 300 Ma). Dunlop (1996c) propone que el viejo orden fósil de los Anthracomartida se considere como sinónimo de los Trigonotarbida. Además de los Trigonotarbida hay otros dos órdenes extinguidos (revisados por Dunlop, 1996c), ambos conocidos sólo del Carbonífero superior. Los Phalangiotarbida son un extraño grupo de arácnidos aplanados (Fig. 4b) con una morfología muy distintiva. Tienen segmentos opistosómicos reducidos, piezas bucales muy pequeñas, un tubérculo ocular con seis ojos y, aparentemente, un anó dorsal. Beall (1991) da un resumen reciente de la biología del grupo. Se ha sugerido que los falangiotárbidos pueden ser parientes de los opiliónidos (Petrunkewitch, 1949), aunque Dunlop (1995) ha señalado semejanzas entre los falangiotárbidos y los ácaros opilioacáridos. El otro orden extinguido es el de los Haptopoda (Fig. 3b). Este orden monotípico está representado por el género *Plesiosiro*, con sólo nueve fósiles, todos de un yacimiento inglés. Se ha sugerido que estos fósiles podrían estar emparentados con los opiliónidos (Shear & Kukalová-Peck, 1990), aunque también se parecen a los uropígidos (Dunlop, 1996c). El autor prepara en estos momentos una revisión de *Plesiosiro*.

El Carbonífero superior también ofrece las primeras apariciones en el registro fósil de muchos de los órdenes actuales de arácnidos. Están presentes Uropygi (escorpiones látigo), como *Geralinura*, con revisiones recientes a cargo de Brauckmann & Koch (1983) y Dunlop & Horrocks (1996), y Amblypygi (arañas látigo) (Fig. 3d), como *Protophrynus*, revisados por Dunlop (1994b). Los fósiles de estos dos grupos son casi idénticos a sus representantes actuales. Dunlop & Horrocks (1996) han identificado un nuevo género, *Proschizomus* (Fig. 3c) como posible grupo hermano de los Schizomida entre los Uropygi del Carbonífero. Los Ricinulei del Carbonífero fueron revisados por Selden (1992). Estos ricinuleidos fueron divididos en dos grandes bloques, los Poliocheridae, como *Poliocheria*, que se parecen a las formas actuales, con tres grandes tergitos opistosómicos, y los Curculioididae, como *Curculioides* (Fig. 4a), que no presentan tergitos visibles y tienen un surco central a lo largo del opistosoma que les da el aspecto de escarabajos. Los Opiliones del Carbonífero (Fig. 4c), como *Nematostomoides*, son escasos, y ha habido pocos estudios sobre ellos desde las monografías de Petrunkewitch (1953, 1955). Los fósiles descritos como *Kustarachne* en un orden aparte (Kustarachnida) por Petrunkewitch (1913) son probablemente opiliónidos (Beall, 1986; Dunlop, 1996c). Igualmente,

algunos de los fósiles del Carbonífero descritos como arañas pueden ser también opiliónidos. Hay un único ejemplar de solífugo del Carbonífero, *Protosolpuga*, descrito por Petrunkewitch (1913) de Norteamérica. El ejemplar fue redescrito por Selden & Shear (1996), quienes llegan a la conclusión de que se trata de un solífugo, aunque en un estado de conservación demasiado malo como para decir nada sobre la evolución del grupo.

Pérmino (290-250 Ma)

El material fósil de arácnidos del Pérmino es muy escaso. Esto puede deberse a una falta de yacimientos productivos, en comparación con el Carbonífero. El Pérmino inferior de Rotliegen, en Alemania (≈ 280 Ma) es una excepción, y de él tenemos los trigonotárbidos más tardíos conocidos (Müller, 1957). Estos fósiles se han conservado en pizarras de manera muy semejante a la de muchos arácnidos del Carbonífero. También los euriptéridos se extinguieron durante el Pérmino, y abundan más los xifosuros de aspecto moderno. Una hipótesis es que se produce un cambio claro en las faunas de arácnidos entre el Paleozoico y el Mesozoico. Los arácnidos mesozoicos parecen incluir muchos más grupos de aspecto moderno, especialmente entre las arañas. No está claro si las arañas llevaron a los trigonotárbidos a la extinción, o si cambios ambientales como la desaparición de ciénagas carboníferas y la expansión de los reptiles causaron la extinción de los trigonotárbidos, radiando entonces las arañas para ocupar los nichos que dejaron vacíos. Una expansión de los insectos voladores también habría favorecido la radiación de las arañas constructoras de redes.

EL MESOZOICO

Hasta hace algunos años se conocían muy pocos fósiles de arácnidos del Mesozoico, con lo que había una gran laguna en el registro fósil del grupo. Los sistemas Triásico y Jurásico siguen contando con pocos fósiles de arácnidos. Los del Cretácico son ligeramente más abundantes, y recientemente ha habido más descubrimientos, por ejemplo en ámbar mesozoico (sobre todo del Cretáceo) y los fósiles de la formación Crato, en la provincia de Ceará, en Brasil, y de Montsec, en España. Los fósiles de arácnidos mesozoicos consisten principalmente en arañas (e.g. Selden, 1990; Selden, en este volumen) y escorpiones del Triásico (Wills, 1947), aunque hay algunos representantes, escasos, de otros órdenes de arácnidos. Los ácaros, especialmente oribátidos, que son corrientes actualmente en el suelo (Krivolutsky & Druk, 1986), son quizás el grupo más común entre los fósiles del Mesozoico.

Triásico (250-205 Ma)

Se conocen arañas y escorpiones del Triásico, pero no fósiles de otros órdenes de arácnidos.

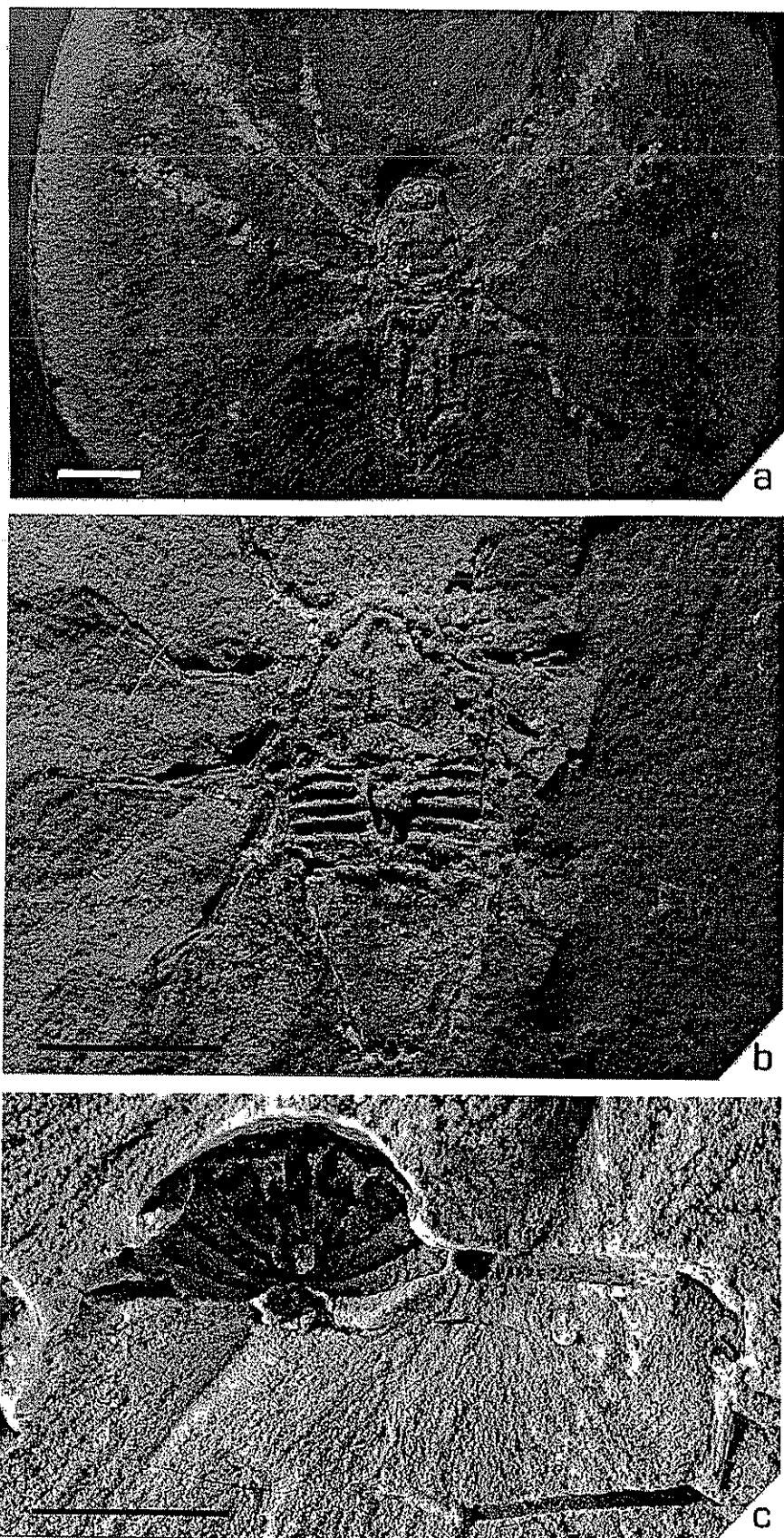


Figura 4: Arácnidos fósiles del Carbonífero. a) *Curculioïdes*, rincinuleido del Carbonífero superior (≈ 305 Ma) de Coalbrookdale, Inglaterra. b) *Mesotarbus*, falangiotárbido del Carbonífero superior (≈ 305 Ma) de Westhoughton, Inglaterra. c) Opiliónido sin determinar del Carbonífero superior (≈ 300 Ma) de Montceau-les-Mines, Francia. Las rayas de escala representan 5 mm.
Figure 4: Carboniferous fossil arachnids. a) *Curculioïdes*, a rincinuleid from the Upper Carboniferous (≈ 305 Ma) of Coalbrookdale, England. b) *Mesotarbus*, a phalangiotarbid from the Upper Carboniferous (≈ 305 Ma) of Westhoughton, England. c) An unnamed opilionid from the Upper Carboniferous (≈ 300 Ma) of Montceau-les-Mines, France. Scale bars equals 5 mm.

Jurásico (205-135 Ma)

Krivolutsky & Krasilov (1977) citan cinco especies de ácaros oribátidos, tres descritas en nuevos géneros (extinguidos), del Jurásico superior (≈ 140 Ma) del Este de la antigua Unión Soviética. Estos autores sugieren que en esta fauna estaban presentes oribátidos primitivos y especializados, y que los oribátidos deben haber radiado antes del Jurásico. Se ha citado otro ácaro oribátilo del Jurásico inferior (≈ 201 Ma) de Suecia (Sivhed & Wallwork, 1978). Estos autores consiguieron encuadrarlo en un género actual, *Hydrozetes*, género que ahora vive en agua dulce, aunque el fósil se encontró en un ambiente marino y puede haber llegado a él por arrastre. Los fósiles de ácaros oribátidos los han revisado Krivolutsky & Druk (1986). Un ejemplar de artrópodo del Jurásico procedente de la famosa cantera de Solnhofen, en Alemania, denominado *Sternarthron* y descrito como palpígrado por Hasse (1890) ha resultado ser un insecto y no un arácnido.

Cretácico (135-65 Ma)

Uno de los fósiles de arácnidos más notables del Cretácico, descrito recientemente, es *Cratosolpuga*, un solífugo descrito por Selden & Shear (1996) del Cretácico inferior (≈ 114 Ma) de la formación Crato, en Brasil. Este fósil, en un excelente estado de conservación, se podría encuadrar en la familia actual de los Ceromidae. También hay ejemplares de un uropírido y un opiliónido, aún inéditos, de la formación Crato (A. Jeram, comm. pers.). Se conoce un pseudoescorpión quernétido del ámbar cretácico canadiense (Schwaller, 1991), y del Cretácico de Australia conocemos un opiliónido de patas largas, con aspecto moderno (Jell & Duncan, 1986). Se conocen ácaros oribátidos del Cretácico superior de Taimyr, Rusia (Bulanova-Zachvatinka, 1974) y del ámbar cretácico canadiense (McAlpine & Martin, 1963).

EL CENOZOICO

El Cenozoico es conocido sobre todo por sus arañas en ámbar, especialmente las faunas del ámbar de la República Dominicana y del Báltico. Hay otras fuentes de ámbar cenozoico. Hay además material en ámbar de la mayoría de los otros órdenes de arácnidos, incluidos escorpiones, pseudoescorpiones, ácaros, opiliones, amblipágidos y esquizómidos. Aparte del ámbar cenozoico hay una serie de fósiles que se han conservado en pizarras, en condiciones más típicas. La mayoría de ellos son arañas, aunque los ácaros oribátidos son también relativamente comunes, especialmente en sedimentos más recientes, en los que se suele encontrar el animal entero. Estos ácaros no son verdaderos fósiles, y a menudo se les llama subfósiles. La mayor parte de los arácnidos fósiles del Cenozoico se parecen a representantes actuales del grupo, y pueden encuadrarse en familias y/o géneros actuales. Los fósiles cenozoicos nos dicen poco sobre la evolución de los taxones superiores, pero a menudo representan los registros más antiguos conocidos de

familias o géneros actuales de los arácnidos.

Paleógeno (65-23 Ma)

La mayoría de los fósiles paleógenos de arácnidos se han conservado en ámbar, especialmente ámbar báltico y dominicano. Aunque las arañas son sin duda los arácnidos más corrientes en ámbar; se conoce una amplia fauna de pseudoescorpiones, y Schwaller (1982) enumera diez familias para el conjunto del ámbar cenozoico. Existe un ejemplo de foresia en un pseudoescorpión encontrado en ámbar (A. Ross, comm. pers.) en el que pseudoescorpión se aferra a la pata de una mosca que se ha posado en el ámbar. También son corrientes los ácaros oribátidos en el ámbar báltico (e.g. Koch & Berendt, 1854; Sellnick, 1918), y se han descrito igualmente del ámbar mejicano (Woolley, 1971) y siciliano (Pampaloni, 1902) (ambos ≈ 25 Ma). Norton & Poinar (1993) re-evalúan los ácaros del ámbar mejicano y dominicano.

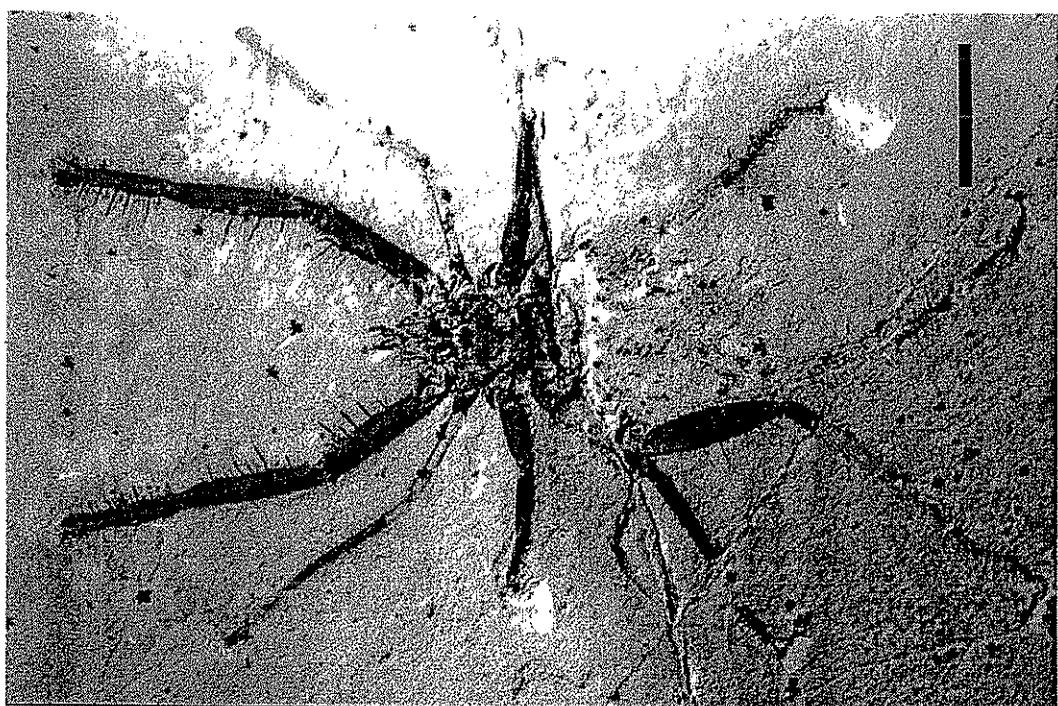
Los opiliónidos son muy corrientes en ámbar, y en el ámbar báltico se han encontrado unas 15 especies (Scudder, 1891; Roewer, 1939; Petrunkevitch, 1955; Starega, 1976). También han sido citados del ámbar dominicano (Schlee & Glockne, 1978); Cokendolpher, 1986). La fauna de Florissant, Colorado, Estados Unidos (esta vez no encontrada en ámbar), fue descrita por Cockerell (1907) y redescrita por Petrunkevitch (1922) y Cokendolpher & Cokendolpher (1982), quienes interpretan todos estos fósiles como palpadores. Poinar & Santiago-Blay (1989) describen un solífugo, *Happlodontus*, del ámbar dominicano. Un género actual de amblipágidos, *Tarantula*, se conoce también del ámbar dominicano (Schwaller, 1979). El esquizómido más antiguo que se conoce se ha descrito del Oligoceno (≈ 30 Ma) de China (Lin et al., 1988), y hay un esquizómido, aún sin describir, encontrado en el ámbar dominicano (A. Ross, comm. pers.).

Neógeno (23- 1'6 Ma)

Entre los arácnidos fósiles del Neógeno se encuentran el esquizómido *Calcitro* (Petrunkevitch, 1945; Pierce, 1950, 1951) y *Paleokoenia*, el palpígrado más antiguo conocido (Rowland & Sissom 1980). Ambos provienen del mármol de Onyx, Arizona, Estados Unidos. Estos dos grupos puede que hayan existido mucho antes, y probablemente se remontan al Carbonífero, pero la débil esclerotización de sus cuerpos hace difícil su conservación fósil. También se han descrito ácaros oribátidos de este periodo (Krivolutsky & Druk, 1986).

Cuaternario (1'6-0 Ma)

Se han descrito gran cantidad de ácaros oribátidos de yacimientos cuaternarios (revisados por Krivolutsky & Druk, 1986), y estos arácnidos parecen ser relativamente corrientes en prospecciones y hasta en restos arqueológicos. Se han encontrado en sedimentos glaciares (e.g. Nordenskiöld, 1901). A menudo aparecen ácaros subfósiles en turberas, incluso asociados con los lugares en que se han encontrado



5



6

Figura 5: *Cratosolpuga*, solífugo del Cretácico inferior (≈ 110 Ma) de la Formación Crato, en Brasil. Las rayas de escala representan 5 mm. Fotografía cortesía del Dr. Paul Selden.

Figure 5: *Cratosolpuga*, a solifuge from the Lower Cretaceous (≈ 110 Ma) of the Crato Formation, Brazil. Scale bar equals 5 mm. Photograph courtesy of Dr. Paul Selden.

Figura 6: Esquizórido no descrito del ámbar dominicano (≈ 20 Ma). Las rayas de escala representan 1 mm.

Figure 6: An undescribed schizomid from Dominican amber (≈ 20 Ma). Scale bar equals 1 mm.

mamuts (e.g. Coop *et al.*, 1961), tanto en Europa como en Norteamérica. Los ácaros descritos tienen normalmente sólo algunos miles de años de antigüedad, y la mayoría de ellos pertenecen a géneros y/o especies actuales. Se podría esperar encontrar pseudoscorpiones conservados en circunstancias similares a las de estos ácaros cuaternarios, pero hasta ahora no se han localizado. Es posible que hayan aparecido pero hayan sido pasados por alto. Entre otros fósiles cuaternarios de arácnidos tenemos un opiliónido de Italia (Mastorill, 1965), escorpiones bútidos y garrapatas ixódidas de Utah y Arizona (Elias *et al.*, 1992) y ácaros de cuevas de Nuevo Méjico (Blaszak *et al.*, 1995). Es más difícil encontrar otros órdenes de arácnidos de distribución más tropical en el Cuaternario de Europa, que estuvo dominado por las glaciaciones.

Discusión

El registro fósil de arácnidos nos puede decir una serie de cosas importantes sobre la historia y evolución del grupo. El material fósil no puede validar o invalidar un modelo evolutivo concreto, pero proporciona datos sobre el momento de aparición, y por consiguiente de divergencia entre los órdenes de arácnidos, ofreciéndonos una serie de grupos extinguidos y fósiles problemáticos que no parecen encajar en ningún orden conocido, por lo que pueden resultar cruciales para la comprensión de la evolución de los arácnidos. Combinando nuestros conocimientos sobre el material fósil y las teorías vigentes sobre la evolución del grupo (Weygoldt & Paulus, 1979; Shultz, 1990) podemos proponer las siguientes hipótesis:

1. Los arácnidos aparecieron, probablemente, a finales del Cámbrico o principios del Ordovícico. Parecen tener sus parientes más cercanos en los Eurypterida (escorpiones de mar), aunque no tenemos fósiles de arácnidos del Ordovícico y por tanto no sabemos cómo eran sus primeros representantes (Dunlop (*en prensa*) ofrece una posible reconstrucción).
2. Los arácnidos probablemente llegaron a tierra firme durante el Silúrico; al menos dos grupos lo hicieron de forma independiente, los escorpiones por un lado y el resto de los arácnidos por otro. Sabemos de escorpiones acuáticos, pero no sabemos si existían ejemplos acuáticos de otros órdenes identificables de arácnidos, o si éstos evolucionaron una vez que los arácnidos no-escorpiones llegaron a tierra firme.
3. En el Devónico ya disponemos de ejemplos identificables de arañas (Araneae), escorpiones (Scorpiones), ácaros (Acari), pseudoscorpiones (Pseudoscorpiones) y del extinto orden Trigonotarbida. Quizás también de una araña látigo devónica (Amblypygi), y de algunos otros fósiles enigmáticos que no parecen pertenecer a ninguno de los órdenes actualmente reconocidos.
4. Todos los órdenes actuales de arácnidos se han encontrado en el Carbonífero, con la excepción de los microescorpiones látigo (Schizomida) y los

palpígrados (Palpigradi), que pueden haber estado presentes, pero no haber sido hallados aún. Del Carbonífero conocemos otros dos órdenes extinguidos, Phalangiotarbida y Haptopoda.

5. Gracias a la minería de carbón los arácnidos de las ciénagas carboníferas del período Carbonífero son los fósiles de arácnidos más corrientes del Paleozoico. De los fósiles encontrados, los trigonotárbidos son los más abundantes, aparte de los escorpiones, y es posible que fueran uno de los grupos dominantes de artrópodos predadores terrestres.

6. La fauna de arácnidos cambia en la transición del Carbonífero al Pérmico. Los Haptopoda, los Phalangiotarbida y luego los Trigonotarbida desaparecen del registro fósil y aparentemente se extinguieron. Las arañas, y quizás los opiliones, parecen haber radiado para ocupar su lugar.

7. El registro fósil de arácnidos mesozoicos sigue siendo escaso. Además de arañas y escorpiones, hay escasos ejemplares de ácaros, opiliones, solífugos y escorpiones látigo. La mayoría de ellos son formas de aspecto moderno y nos iluminan poco sobre la evolución de los arácnidos durante el Mesozoico.

8. Asimismo, las faunas cenozoicas, principalmente fósiles encontrados en ámbar y ácaros subfósiles, pertenecen en su mayoría a grupos actuales. Su interés principal reside en evidenciar la primera aparición de géneros e incluso especies actuales. La mayoría de las familias de los arácnidos estaban ya establecidas, probablemente, para finales del Mesozoico, aunque hacen falta nuevos fósiles para confirmar estas hipótesis.

Agradecimientos

Agradezco al Dr Paul Selden, al Prof. Bill Shear, al Dr Lyall Anderson, al Dr Simon Braddy, a Andrew Ross y al Dr Ronny Rößler sus útiles comentarios. Mi investigación sobre los orígenes y radiación de los Chelicerata se ha visto apoyada por una beca postdoctoral del UK NERC.

Bibliografía

- ANDERSON, L.I. y SELDEN, P.A., (*en prensa*).-Opisthosomal fusion and phylogeny of Palaeozoic Xiphosura. *Lethaia*.
- BEALL, B.S., 1986.-Reinterpretation of the Kustarachnida (Abstract). *Am. Arachnol.*, 34: 4.
- BEALL, B.S., 1991.-The Writhlington phalangiotarbids: their palaeobiological significance. *Proc. Geol. Ass.*, 102: 161-168.
- BERSTRÖM, J., 1979.-Morphology of fossil arthropods as a guide to phylogenetic relationships. En: GUPTA, A.P. (ed.): *Arthropod Phylogeny*. Van Nostrand Reinhold Co., New York, pp. 3-56.
- BLASZAK, C., COKENDOLPHER, J.C. y POLYAK, V.J., 1995.-*Paleozerocon caverniculus*, N. gen., n. sp., fossil mite from a cave in the southwestern U.S.A. (Acari, Gamasida: Zeconidae), with a key to Nearctic Genera of Zerconidae. *Inst. J. Acarol.*, 21: 253-259.
- BRAUCKMANN, C. y KOCH, L., 1983.-*Prothelyphonus naufragus* n. sp., ein neuer Gießelskorpion (Arachnida: Thelyphonida: Thelyphonidae) aus dem Namurium (unterer Ober-Karbon) von West-Deutschland. *Entomologia Gen.*, 9: 63-73.

- BRIGGS, D.E.G. y COLLINS, D.A., 1988.-A Middle Cambrian chelicerate from Mount Stephen, British Columbia. *Palaeontology*, 31: 779-798.
- BRIGGS, D.E.G., BRUTON, D.L. y WHITTINGTON, H.B., 1979.-Appendages of the arthropod *Aglapis spinifer* (Upper Cambrian, Wisconsin) and their significance. *Palaeontology*, 22: 167-180.
- BRUTON, D.L. y WHITTINGTON, H.B., 1983.-*Emeraldella* and *Leancholia*, two arthropods from the Burgess Shale, British Columbia. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 300: 553-585.
- BULANOVA-ZACHVATINKA, E.M., 1974.-New genera of oribatid mites from the Upper Cretaceous of Taimyr. *Paleont. Zh.*, 2: 141-144 [En ruso].
- CASTER, K.E. y BROOKS, H.K., 1956.-New fossils from the Canadian-Chazyan (Ordovician) hiatus in Tennessee. *Bull. Am. Paleont.*, 36: 153-199.
- CLARIDGE, M.F. y LYON, A.G., 1961.-Lung-books in the Devonian Palaeocharinidae (Arachnida). *Nature* (London), 191: 1190-1191.
- COKENDOLPHER, J.C., 1986.-A new species of fossil *Pellobunus* from Dominican Republic Amber (Arachnida: Opiliones: Phalangodidae). *Carib. J. Sci.*, 22: 205-211.
- COKENDOLPHER, J.C. y COKENDOLPHER, J.E., 1982.-Reexamination of the Tertiary harvestmen from the Florissant Formation, Colorado (Arachnida: Opiliones: Palpatores). *J. Paleont.*, 56: 1213-1217.
- COCKERELL, D.T.A., 1907.-Some fossil arthropods from Florissant, Colorado. *Amer. Mus. Nat. Hist. Bull.*, 23: 605-616.
- COOP, G.P., SHOTTON, F.W. y STRACHAN, I., 1961.-A late Pleistocene fauna and flora from Upper Warren, Worcestershire. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, 244: 379-421.
- COWIE, J.W. y BASSETT, M.G., 1989.-*International Union of Geological Sciences 1989 Global Stratigraphic Chart with Geochronometric and Magnetostratigraphic calibration*. Bureau of International Commission on Stratigraphy.
- DUNLOP, J.A., 1994a.-Filtration mechanisms in the mouthparts of tetrapulmonate arachnids (Trigonotarbiida, Araneae, Amblypygi, Uropygi, Schizomida). *Bull. Br. arachnol. Soc.*, 9: 267-273.
- DUNLOP, J.A., 1994b.-An Upper Carboniferous amblypygid from the Writlington Geological Nature Reserve. *Proc. Geol. Ass.*, 105: 245-250.
- DUNLOP, J.A., 1995.-Are the fossil phalangiotarbids just big opilioacard mites? *Newsl. Br. arachnol. Soc.*, 74: 8-9.
- DUNLOP, J.A., 1996a.-A redescription of the trigonotarbid arachnid *Pocononia whitei* (Ewing 1930). *Palaont. Z.*, 70: 145-151.
- DUNLOP, J.A., 1996b.-A trigonotarbid arachnid from the Silurian of Shropshire. *Palaeontology*, 39: 605-614.
- DUNLOP, J.A., 1996c.-Systematics of the fossil arachnids. *Revue suisse Zool.*, hors serie: 173-184.
- DUNLOP, J.A. (en prensa)-Palaeozoic arachnids and their significance for arachnid phylogeny. *Proc. 16th Euro. Colloq. Arachnol.*
- DUNLOP, J.A. y HORROCKS, C.A., 1996.-A New Upper Carboniferous whip scorpion (Arachnida: Uropygi: Thelyphonida) with a revision of the British Carboniferous Uropygi. *Zool. Anz.*, 243: 293-306.
- DUNLOP, J.A. y SELDEN, P.A. (en prensa).-The Early History and Phylogeny of the Chelicerales. En: FORTEY, R.A. y THOMAS, R.H. (eds.): *Proceedings of the International Symposium on the Relationships of the Major Arthropod Groups*. Chapman & Hall, Londres.
- ELIAS, S.A., MEAD, J.I. y AGENBROAD, L.D., 1992.-Late Quaternary arthropods from the Colorado Plateau, Arizona and Utah. *Geol. Basin Nat.*, 52: 59-67.
- EWING, H.E., 1930.-A fossil arachnid from the Lower Carboniferous shales (Pocono formation) of Virginia. *Ann. ent. Soc. Am.*, 23: 641-643.
- FLOWER, R., 1968.-Merostomes from a Cotter horizon of the El Paso group. *Mem. Inst. Min. Tech.*, New Mex., 22(4): 35-44.
- FRIC, A., 1904.-*Palaeozoische Arachniden*. Publicado de forma privada por el autor, Praga.
- GOULD, S.J., 1989.-*Wonderful Life*. Penguin Books, Londres.
- HAASE, E., 1890.-Beiträge zur Kenntnis der fossilen Arachniden. *Z. dt. geol. Ges.*, 42: 629-657.
- HIRST, S., 1923.-On some arachnid remains from the Old Red Sandstone (Rhynie Chert Bed, Aberdeenshire). *Ann. Mag. nat. Hist.*, 9: 455-474.
- HOLM, G., 1898.-Über die organisation des *Eurypterus fischeri* Eichw. *Mém. Acad. Sci. St. Petersb.*, 8(2): 1-57.
- JELL, P.A. y DUNCAN, P.M., 1986.-Invertebrates, mainly insects, from the freshwater, Lower Cretaceous, Koonwarra Fossil Bed (Korumburra Group), South Gippsland, Victoria. *Mem. Ass. Aust. Palaeo.*, 3: 111-205.
- JERAM, A.J., SELDEN, P.A. y EDWARDS, D., 1990.-Land animals from the Silurian: arachnids and myriapods from Shropshire. *Science*, 250: 658-661.
- KETHLEY, J.B., NORTON, R.A., BONAMO, P.M. y SHEAR, W.A., 1989.-A terrestrial alchoragiid mite (Acaria: Acariformes) from the Devonian of New York. *Micropaleontology*, 35: 367-373.
- KOCH, C.L. y BERENDT, G.C., 1854.-*Die im Bernstein befindlichen Crustaceen, Myriapoden, Arachniden und Apteriden der Vorwelt*. Publicado por A. MENGE, Berlin, 124 pp.
- KRAUS, O., 1976.-Zur phylogenetischen Stellung und Evolution der Chelicerata. *Ent. Germ.*, 3: 1-12.
- KRIVOLUTSKY, D.A. y DRUK, A.Y., 1986.-Fossil oribatid mites. *Ann. Rev. Entomol.*, 31: 533-545.
- KRIVOLUTSKY, D.A. y KRASILOV, B.A., 1977.-Oribatid mites from Upper Jura deposits of USSR. En: SKARLATO, O.A. y BALASHOV, Y.S. (eds.): *Morphology and Diagnostics of Mites*. Zoological Institute, Leningrado, pp. 16-24.
- LIN QI-BIN, YAO YI-MIN, XIANG WEI-DA y XIA YU-RONG, 1988.-An Oligocene micropalaeoentomofauna from Gubei District of Shandong and its ecological environment. *Acta Micropal. Sinica*, 5: 331-345.
- MASTORILLI, V.I., 1965.-I fossili Quaternari del Bacino diatomitico di Riano (Roma) nella collezione del Museo Civico di Scienze naturali 'D. Doria' in Genova. *Atti Inst. Geol. Univ. Genova*, 3: 1-245.
- MCALPINE, J.F. y MARTIN, J.E.H., 1963.-Canadian amber-a palaeontological treasure chest. *Can. Entomol.*, 101: 819-838.
- MÜLLER, A.H., 1957.-Ein Arachnidenrest (*Brachylycosa ? manebachensis* n.sp.) aus dem Unteren Rotliegenden (Manebacher Schichten) von Thüringen. *Geologie*, 6: 95-98.
- NORDENSKIÖLD, E., 1901.-Zur Kenntnis der Oribatidenfauna Finlands. *Acta Soc. Fauna Flora Fenn.*, 21(2): 1-35.
- NORTON, R.A. y POINAR, G.O., 1993.-Reassessment and new records of oribatid mite fossils from Tertiary Neotropical amber. *carologica*, 34: 57-67.
- NORTON, R.A., BONAMO, P.M., GRIERSON, J.D. y SHEAR, W.A., 1988.-Oribatid mite fossils from a terrestrial Devonian deposit near Gilboa, New York. *J. Paleont.*, 62: 259-269.
- PAMPALONI, L., 1902.-Microflora e microfauna nel dosodile di Melilli. *Rend. Accad. Lincei. Ser 5*, 11: 1-252.
- PETRUNKEVITCH, A.I., 1913.-A monograph of the terrestrial Palaeozoic Arachnida of North America. *Trans. Conn. Acad. Arts Sci.*, 18: 1-137.
- PETRUNKEVITCH, A.I., 1922.-Tertiary spiders and opilionids of North America. *Trans. Conn. Acad. Arts Sci.*, 25: 211-279.
- PETRUNKEVITCH, A.I., 1945a.-Palaeozoic Arachnida of Illinois. An inquiry into their evolutionary trends. *Scient. Pap. Illinois St. Mus.*, 3: 1-72.
- PETRUNKEVITCH, A.I., 1945b.-*Calcitro fisheri*. A new fossil arachnid. *Am. J. Sci.*, 243: 320-329.
- PETRUNKEVITCH, A.I., 1949.-A study of Palaeozoic Arachnida. *Trans. Conn. Acad. Arts. Sci.*, 37: 69-315.
- PETRUNKEVITCH, A.I., 1953.-Palaeozoic and Mesozoic Arachnida of Europe. *Mem. geol. Soc. Am.*, 53: 1-122.
- PETRUNKEVITCH, A.I., 1955.-Arachnida. En: MOORE, R.C. (ed.): *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part P, Arthropoda 2*. Geological Society of America and University of Kansas Press, Boulder, Colorado y Lawrence, Kansas, pp. 42-162.
- PIERCE, W.D., 1950.-Fossil arthropods from the onyx marble. *Bull. Sth. Calif. Acad. Sci.*, 49: 101-104.
- PIERCE, W.D., 1951.-A fossil pedipalpi from Bonner Quarry. *Bull. Sth. Calif. Acad. Sci.*, 50: 38-41.
- RAASCH, G.O., 1939.-Cambrian Merostomata. *Spec. pap. geol. Soc. Am.*, n° 19.
- ROEWER, C.F., 1939.-Opilioniden im Bernstein. *Palaeobiologia*, 7: 1-5.
- ROWLAND, J.M. y SISSOM, W.D., 1980.-Report on a fossil palpigrade from the Tertiary of Arizona, and a review of the morphology and systematics of the order (Arachnida: Palpigradi). *J. Arachnol.*, 8: 69-86.

- POCOCK, R.I., 1911.-A monograph of the terrestrial Carboniferous Arachnida of Great Britain. *Monographs of the Palaeontographical Society*, pp. 1-84.
- POINAR, G.O. y SANTIAGO-BLAY, J.A., 1989.-A fossil solpugid, *Haplodontus proterus*, new genus, new species (Arachnida: Solifugae) from Dominican amber. *Jl. N. Y. ent. Soc.*, 97: 125-132.
- SCHLEE, D. y GLÖCKNER, W., 1978.-Bernstein. *Stuttgarter Beitr. Naturk.*, Ser. C, № 8, 72 pp.
- SCHULITKA, S., 1991.-*Trigonotarbus stoermeri* n.sp.- ein Spinnentier aus den Bensberger Schichten (Ems/Unter-Devon) des Rheinischen Schiefergebirges. *Neues Jb. Geol. Paläont. Abh.*, 183: 375-390.
- SCHWALLER, W., 1979.-Erstnachweis der Ordnung Geißelspinnen in Dominicanischem Bernstein (Stuttgarter Bernsteinsammlung: Arachnida Amblypygi). *Stuttg. Beitr. Naturk. B*, 50: 1-12.
- SCHWALLER, W., 1982.-Der erste Pseudoskorpion (Chernetidae) aus Mexikanischem Bernstein. *Stuttg. Beitr. Naturk. B*, 85: 1-19.
- SCHWALLER, W., 1991.-The first Mesozoic pseudoscorpion, from Cretaceous Canadian amber. *Palaeontology*, 34: 971-976.
- SCHWALLER, W., SHEAR, W.A. y BONAMO, P.M., 1991.-The first Palaeozoic pseudoscorpions (Arachnida, Pseudoscorpionida). *Am. Mus. Novit.*, 3009: 1-17.
- SCUDDER, S.H., 1891.-Index to known fossil insects of the world including myriapods and arachnids. *Rep. U. S. Geol. Surv.*, 71: 1-744.
- SELDEN, P.A., 1984.-Autoecology of Silurian eurypterids. *Spec. Pap. Palaeont.*, 32: 39-54.
- SELDEN, P.A., 1990.-Lower Cretaceous spiders from the Sierra de Montsec, North-East Spain. *Palaeontology*, 33: 257-285.
- SELDEN, P.A., 1992.-Revision of the fossil ricinuleids. *Trans. R. Soc. Edinburgh: Earth Sci.*, 83: 595-643.
- SELDEN, P.A., 1993a.-Fossil arachnids-recent advances and future prospects. *Mem. Qd. Mus.*, 33: 389-400.
- SELDEN, P.A., 1993b.-Arthropoda (Aglaspida, Pycnogonida and Chelicera). En: BENTON, M.J. (ed.): *The Fossil Record 2*. Chapman & Hall, Londres, pp. 297-320.
- SELDEN, P.A. y JERAM, A.J., 1989.-Palaeophysiology of terrestrial arachnid life in the Chelicera. *Trans. R. Soc. Edinburgh: Earth Sci.*, 80: 303-310.
- SELDEN, P.A. y ROMANO, M., 1983.-First Palaeozoic arachnid from Iberia: *Aphantomartus areolatus* Pocock (basal Stephanian; prov. León, N.W. Spain), with remarks on aphantomartid taxonomy. *Boln. geol. Min.*, 94: 106-112.
- SELDEN, P.A. y SHEAR, W.A., 1996.-The first Mesozoic Solifugae (Arachnida), from the Cretaceous of Brazil and a redescription of the Palaeozoic Solifugae. *Palaeontology*, 39: 583-604.
- SELDEN, P.A., SHEAR, W.A. y BONAMO, P.M., 1991.-A spider and other arachnids from the Devonian of New York, and reinterpretations of Devonian Araneae. *Palaeontology*, 34: 241-281.
- SELLNICK, M., 1918.-Die Orbaten der Bernsteinsammlung der Universität Königsberg. *Schr. phys.-ökonom. Ges. Königsb.*, 59: 21-42.
- SHEAR, W.A., 1991.-The early development of terrestrial ecosystems. *Nature* (Londres), 351: 283-289.
- SHEAR, W.A. y KUKALOVA-PECK, J., 1990.-The ecology of Palaeozoic terrestrial arthropods: the fossil evidence. *Can. J. Zool.*, 68: 1807-1834.
- SHEAR, W.A., SCHWALLER, W. y BONAMO, P.M., 1989.-Record of Palaeozoic pseudoscorpions. *Nature* (Londres), 341: 527-529.
- SHEAR, W.A., SELDEN, P.A., ROLFE, W.D.I., BONAMO, P.M. y GRIERSON, J.D., 1987.-New terrestrial arachnids from the Devonian of Gilboa, New York (Arachnida, Trigonotarbiida). *Am. Mus. Novit.*, 2901: 1-74.
- SHULTZ, J.W., 1990.-Evolutionary morphology and phylogeny of Arachnida. *Cladistics*, 6: 1-38.
- SIVHED, U. y WALLWORK, J.A., 1978.-An early Jurassic orbidan mite from Southern Sweden. *Geol. För. Stockh. Förh.*, 100: 65-70.
- STAREGA, W., 1976.-Opiliones kosarze (Arachnoidea). Fauna Polski. *Polska Akad. Nauk Instytut Zool. Warszawa*, 5: 1-197.
- STÖRMER, L., 1944.-On the relationships and phylogeny of fossil and Recent Arachnomorpha. *Skr. norske Vidensk-Akad, mat.-nat. Kl.*, 5: 1-158.
- STÖRMER, L., 1970.-Arthropods from the Lower Devonian (Lower Emsian) of Alken an der Mosel, Germany, Part 1, Arachnida. *Senckenberg. leth.*, 51: 335-369.
- STÖRMER, L., 1972.-Arthropods from the Lower Devonian (Lower Emsian) of Alken an der Mosel, Germany, Part 2, Xiphosura. *Senckenberg. leth.*, 53: 1-29.
- WALCOTT, C.D., 1912.-Middle Cambrian Branchiopoda, Malacostraca, Trilobita and Merostomata. *Cambrian Geology and Palaeontology*, II. *Smithson. misc. Collns.*, 57: 145-288.
- WALOSSEK, D., LI, C.-S. y BRAUCKMANN, C., 1990.-A scorpion from the Upper Devonian of Hubei Province, China (Arachnida, Scorpionida). *Neues Jb. Geol. Paläont. Mh.*, 1990: 169-180.
- WEYGOLDT, P. y PAULUS, H.F., 1979.-Unterzuchungen zur Morphologie, Taxonomie und Phylogenie der Chelicerata. *Z. Zool. Sys. EvolForsch.*, 17: 85-116, 177-200.
- WILLS, L.J., 1947.-A Monograph of the British Triassic scorpions. *Monographs of the Palaeontographical Society*, pp. 1-137.
- WILLS, M.A., BRIGGS, D.E.G., FORTEY, R.A. y WILKINSON, M., 1995.-The significance of fossils in understanding arthropod evolution. *Verh. dt. zool. Ges.*, 88: 203-215.
- WOOLLEY, T.A., 1971.-Fossil oribatid mites in amber from Chiapas, Mexico. *Univ. Calif. Publ. Entomol.*, 63(2): 91-99.
- WOOD, S.P., PANCHEN, A.L. y SMITHSON, T.R., 1985.-A terrestrial fauna from the Scottish Lower Carboniferous. *Nature* (Londres), 314: 355-356.

Fossil arachnids (excluding spiders and scorpions).

Introduction

Arachnids are one of the most important living arthropods groups. Fossil arachnids are rare compared to other animal groups, but fossils are known and can be very important in determining evolutionary relationship between arachnid groups. The fossil record includes arachnid orders which are extinct, i.e. 'dinosaurs' of the spider world. Recent summaries of fossil arachnids and their significance include Shear & Kukalová-Peck (1990) and Selden (1993a). Arachnids belong in Chelicera and a range chart of the chelicera fossil record was produced by Selden (1993a, b). The fossil record of spider and scorpions are covered elsewhere in this volume. My contribution chronologically reviews the fossil record of the other arachnid orders. The first occurrence and geological time range of these orders (summarised in Fig. 1) and the application of fossil evidence to arachnid phylogeny are discussed.

Geological Time

Geological time is classified into a number of globally recognised divisions. The Phanerozoic, approximately the last six hundred million years where multicellular animals have come to dominate, is divided into three eras, the Palaeozoic (ancient life), Mesozoic (middle life) and Cenozoic (recent life). Each of these eras is further subdivided into systems. This chapter will trace the fossil record and evolution of arachnids and related groups through these geological systems. Geological ages are given as millions of years ago (Ma) and are taken from the global stratigraphic chart of Cowie & Bassett (1989).

THE PALAEZOIC

The Palaeozoic is perhaps the most interesting time for arachnid evolution. During the Palaeozoic the chelicerae evolved, from an as yet unknown ancestor, and the Arachnida likewise evolved from the Chelicera. It now seems likely that at least two groups of arachnids, scorpions and non-scorpion arachnids, came onto land independent of each other. During the Palaeozoic all the living arachnid orders appear to have become established (there are no Palaeozoic fossils of Palpigradi or Schizomida, through they may

have been present, but would not have easily been preserved). Three extinct arachnid orders, Trigonotarbitida, Phalangiotarbitida and Haptopoda were also present in the Palaeozoic. There is a distinct change in the arachnid faunas at the end of the Palaeozoic, with the three orders noted above going extinct, possibly followed by a radiation of the spiders.

Cambrian (570-510 Ma)

Arachnids are unknown from the Cambrian and Ordovician systems, but the origins of the Chelicerata, the group to which arachnids belong, can be traced back to the Cambrian. Chelicerates probably evolved in the Cambrian as part of the so called 'Cambrian explosion' (Gould 1989) when many new arthropods appeared. It is generally accepted that Chelicerata belong to a broad group of arthropods called the Arachnomorpha (or Arachnata), a group which includes chelicerates, trilobites and a variety of 'problematic' fossils. A number of these problematic fossils, mostly from the famous Burgess Shale locality in Canada (≈ 530 Ma), resemble xiphosurans (horseshoe crabs) and were originally believed to be chelicerates (Walcott 1912; Störmer 1944). These, so called, merostomoid fossils were revised by Harry Whittington and his colleagues (e.g. Bruton & Whittington 1983). These authors suggested that the merostomoids were not chelicerates or even chelicerate ancestors, but part of a broad group of unrelated arthropods (ideas summarised by Gould (1989)). Recent cladistic analysis of these problematic arthropods (e.g. Wills *et al.* 1995) suggest that these problematic groups are not completely unrelated. These authors proposed that Arachnomorpha forms a distinct arthropod clade, with Chelicerata as their crown group, i.e. a clade containing living representatives. However relationships of the chelicerates to others arachnomorph fossils remain uncertain.

A number of Cambrian fossils have been called chelicerates. A group of xiphosuran-like fossils called aglaspidids were included in Chelicerata for many years (e.g. Raash 1939). Aglaspidids were removed from Chelicerata by Briggs *et al.* (1979), but were interpreted as a sister group to other chelicerates by some authors (e.g. Weygoldt & Paulus 1979). *Sanctacaris* described from the Burgess Shale by Briggs & Collins (1988) was widely regarded as a chelicerate, but in recent studies it does not emerge as sister group to other chelicerates and seems to be yet another problematic fossil rather than an ancestor of spiders, as it has sometimes been regarded. In response to the problem of identifying an early chelicerate, Dunlop & Selden (in press) rediagnosed Chelicerata as arthropods with a distinct median eye tubercle and some degree of differentiation of the opisthosoma. These authors therefore restricted Chelicerata to Xiphosura, Chasmataspida, Eurypterida and Arachnida. None of these groups have yet been recorded in the Cambrian and so the oldest definite chelicerates are from the next geological system, the Ordovician.

Ordovician (510-438 Ma)

The oldest chelicerates are Ordovician in age. A tiny, poorly preserved fossil, *Lemoneites*, described by Flower (1968) from the Ordovician of New Mexico, may be our best picture of what the earliest chelicerates looked like (Dunlop & Selden in press). An extinct group called chasmataspids are known from the Lower Ordovician (≈ 470 Ma) (Caster & Brooks 1956) and the Devonian (≈ 400 Ma) (Störmer 1973). The chasmataspid fossils were originally believed to be unusual xiphosurans and the Devonian fossil, *Diploaspis*, was even proposed as being a close relative of the ancestor of arachnids (Bergström 1979). However, Dunlop & Selden (in press) regarded chasmataspids as an unusual, but distinct, group within Chelicerata.

A better known group of extinct chelicerates are the eurypterids or 'sea scorpions'. This diverse group of predatory arthropods appear in the Lower Ordovician (≈ 470 Ma) and are found throughout the Palaeozoic (Selden 1984). Some, such as *Baltioeurypterus*, are preserved in great detail (Holm 1898). Eurypterids include some of the largest arthropods ever known, e.g. the 2 m long *Pterygotus*. The eurypterids are regarded by most authors as the sister group of the arachnids (Weygoldt & Paulus 1979; Shultz 1990). In older books the chelicerates were divided into the aquatic Merostomata (xiphosurans and eurypterids) and terrestrial Arachnida. However, if eurypterids are more closely related to arachnids than xiphosurans, then 'Merostomata' is no longer a valid term for these two groups (Kraus 1976) and the term merostome should not be used. There are no Ordovician arachnids

fossils, although if arachnids and eurypterids are sister groups then this predicts that arachnids should have evolved by the Ordovician.

Silurian (438-410 Ma)

Among chelicerates in general the eurypterids (sea scorpions) reached their greatest diversity and abundance in the Silurian (Selden 1984). The Silurian is also when the first definitive xiphosurans occur (see Anderson & Selden (in press) for an up to date revision of the Palaeozoic Xiphosura and their phylogeny). Both xiphosurans and eurypterids are interpreted as aquatic and presumably the earliest arachnids were aquatic too. The oldest known arachnids are aquatic Middle Silurian scorpions (≈ 425 Ma). The oldest known terrestrial arachnid belongs to the extinct, spider-like order Trigonotarbitida. This tiny (1.5 mm), poorly preserved, but remarkable, fossil (Fig. 2b) is Upper Silurian in age (≈ 414 Ma) and comes from Shropshire in England. This specimen was recorded by Jeram *et al.* (1990) and was recently described as *Eotarbus* by Dunlop (1996b). This fossil is preserved as a dark, carbonised piece of original cuticle. The fossil was removed from the rock by digesting cuticle-rich rock in hydrofluoric acid which destroys the rock matrix and leaves only arthropod and plant fragments. The same methods were used to prepare the fossil found at the Devonian locality of Gilboa (see below).

Trigonotarbitida are a significant arachnid group in the Palaeozoic. Trigonotarbitida resemble spiders, but lack silk-producing spinnerets and are characterised by tergites on the opisthosoma divided into median and lateral plates. Trigonotarbitida grew up to 5 cm in length and many later forms had highly tuberculated bodies, leading some workers to call them 'armoured spiders'. During the Palaeozoic, fossils of trigonotarbitids are more abundant than those of spiders and most other arachnids (perhaps with the exception of scorpions). Though we know very little about the early occurrences of mites and pseudoscorpions, among larger arachnids, trigonotarbitids were evidently a dominant group. The trigonotarbitid *Eotarbus* is one of the earliest land animals we know. It belongs to the oldest known fauna of terrestrial arthropods (Jeram *et al.* 1990). The fossil record of early terrestrial arthropods, and the ecosystems in which they lived, were reviewed by Shear & Kukalová-Peck (1990) and Shear (1991).

Devonian (410-355 Ma)

The Devonian arachnid fossils include more examples from the early terrestrial ecosystems. The best preserved fossils are from the Lower Devonian (≈ 398 Ma) of the Rhynie chert, Scotland. These fossils were originally described by Hirst (1923) and most consist of the trigonotarbitid *Palaeocharinus* (Fig. 2a). A mite, *Protacarus*, was also described, although Dubinin (1962) recognised a greater diversity of mites within the Rhynie chert. The Rhynie chert fossils are three dimensional and are so well preserved because they have become entrapped in silicic acid water which has hardened to form a chert. Any part of the body covered by cuticle has been preserved. The Rhynie chert trigonotarbitids include the oldest known examples of book-lungs (Claridge & Lyon 1961). They also show a preoral filtering system (Dunlop 1994a) suggesting that they ingested liquid food like modern spiders. Muscle tendons are also visible in these fossils.

Arachnid fossils have also been found at the Lower Devonian (≈ 400 Ma) locality of Alken an der Mosel in Germany. These fossils are preserved in more typical way. The fossils are casts of the animal when alive, lain down in shales formed in the bed of a lagoon. These Alken fossils were described by Störmer (1970) and include the trigonotarbitid *Akenia*. Another trigonotarbitid was described from the similarly aged German locality of Rheinischen Schiefergebirges by Shultz (1991).

Another important locality is the Middle Devonian (≈ 380 Ma) of Gilboa, New York. Gilboa has more fossil arachnid orders than any other Devonian locality. The fossils include trigonotarbitids such as *Gilboarachne* (Fig. 2c), described by Shear *et al.* (1987). The oldest known pseudoscorpion, *Drachochela*, comes from Gilboa (Shear *et al.* 1989; Schwaller *et al.* 1991). Also known from Gilboa are both oribatid mites (Norton *et al.* 1988) and alichorhagiid mites (Keithley *et al.* 1989). The oldest spider, *Attercopus*, comes from Gilboa (Selden *et al.* 1991) (P. Selden, this volume). Selden *et al.* (1991) suggested that some of the fragments they originally described as trigonotarbitids may belong to other orders, e.g. an incomplete fossil they called *Echosis* might be an early amblypygid (whip spider). Dunlop (in press) noted that some Gilboa caparaces

described as trigonotarbids resemble those of spiders and amphygypids, though it is difficult to assign an isolated caparace to a particular order with any confidence. Alternatively, Selden *et al.* (1991) suggested that there may be fossils of early arachnids which do not belong to any currently recognised order, living or extinct. The 'trigonotarbid' *Gelasinotarbus bonamoae* described by Shear *et al.* (1987) is an example of such a problematic fossil.

An Upper Devonian (≈ 370 Ma) scorpion, *Hubeiscorpio*, is known from China (Walossek *et al.* 1990). Other arachnids have been described from the Upper Devonian, although trigonotarbids of this age have been recorded (W. Shear, pers. comm.) and await description.

Carboniferous (355-290 Ma)

The Carboniferous can be broadly divided into the Lower Carboniferous (≈ 355 - 325 Ma) and Upper Carboniferous (≈ 325 - 290 Ma), approximately equivalent to the American Mississippian and Pennsylvanian systems. Like the Upper Devonian, the Lower Carboniferous has very few arachnid fossils. The trigonotarbid *Pocononia* is known from the Lower Carboniferous (≈ 350 Ma) of Virginia, USA (Ewing 1930; Dunlop 1996a) and a number of undescribed Lower Carboniferous trigonotarbids await description from Germany (R. Rößler, pers. comm.). An opilionid was described from the Lower Carboniferous (≈ 335 Ma) of East Kirkton (Wood *et al.* 1985). This is the oldest known opilionoid and is poorly preserved, but is rather modern-looking and has long legs, resembling a phalangiid.

Early work on Upper Carboniferous arachnids was mostly carried out in the monographs of Fric (1904), Pocock (1911) and Petrunkevitch (1913, 1945a, 1949, 1953, 1955). A review of all the literature on Carboniferous arachnids is beyond the scope of this paper, but see Shear & Kukalová-Peck (1990), Selden (1993a) and Dunlop (1996c) for additional references. Most Upper Carboniferous arachnids fossils are found associated with coal deposits. They usually occur either in shales from above coal seams, or in rounded nodules of siderite which formed around the animal when it died. These fossils come primarily from what would have been swamps and the Upper Carboniferous arachnid fossil record is not bettered until the amber faunas of the Cenozoic.

The Upper Carboniferous arachnids include spiders and scorpions (described elsewhere) and an abundant fauna of trigonotarbids. These Carboniferous trigonotarbids are a diverse group with at least five families recognised and include genera such as *Anthracomartus*, *Anthracosiro*, *Trigonotarbus*, *Aphantomartus* and *Eophrynus*. These include a Spanish specimen (Fig. 3a) of *Aphantomartus* described by Selden & Romano (1983) from León province (≈ 300 Ma). Dunlop (1996c) proposed that the old fossil order Anthracomartida was a synonym of Trigonotarbida. In addition to Trigonotarbida there are two other extinct orders (reviewed by Dunlop 1996c), both of which are only known from the Upper Carboniferous. The Phalangiotarbida are an unusual group of flattened arachnids (Fig. 4b) with a very distinctive morphology. They have abbreviated opisthosomal segments, tiny mouthparts, an eye tubercle with six eyes and, apparently, a dorsal anus. Beall (1991) gave a recent summary of phalangiotarbid biology. Phalangiotarbids have been suggested as relatives of opilionids (Petrunkevitch 1949), though Dunlop (1995) pointed out similarities between phalangiotarbids and opilioacarid mites. The remaining extinct order is the Haptopoda (Fig. 3b). This monotypic order is represented by the genus *Plesiosiro*, with only nine fossils, all from one locality in England. These fossils have been suggested as relatives of opilionids (Shear & Kukalová-Peck 1990) though they also resemble uropygids (Dunlop 1996c). A revision of *Plesiosiro* is currently in preparation by the author.

The Upper Carboniferous also includes the first occurrences in the fossil record of many of the living arachnid orders. These include Uropygi (whip scorpions) such as *Geralinura*, with recent revision by Brauckmann & Koch (1983) and Dunlop & Horrocks (1996), and Amblypygi (whip spiders) (Fig. 3d) such as *Protophrynus* (whip spiders) reviewed by Dunlop (1994b). The fossils of both these groups are almost identical to living representatives. Dunlop & Horrocks (1996) identified a new genus, *Proschezomus* (Fig. 3c), as a possible sister group to the Schizomida among the Carboniferous Uropygi. The Carboniferous Ricinulei were revised by Selden (1992). These ricinuleids were broadly divided into the Poliocheridae, e.g. *Poliochera*, which resemble living forms with three large opisthosomal tergites, and the Circulioiidae, e.g. *Circulioidea* (Fig. 4a), which no visible

tergites but a median sulcus down the opisthosoma making them resemble beetles. Carboniferous Opiliones (Fig. 4c) such as *Nematostomoides* are rare and there has been little work on them since the monographs of Petrunkevitch (1953, 1955). The fossils described as *Kustarachne* in separate order, Kustarachnida, by Petrunkevitch (1913) are probably opilionids (Beall 1986; Dunlop 1996c). Also, some of the Carboniferous fossils described as spiders may be opilionids too. There is a single specimen of a Carboniferous solifuge, *Protosolpuga*, described by Petrunkevitch (1913) from North America. This specimen was redescribed by Selden & Shear (1996), who concluded that it is a large solifuge, but that it is too poorly preserved to tell us anything about solifuge evolution.

Permian (290-250 Ma)

The arachnid fossil record from the Permian is very poor. This may be due to a lack of productive fossil localities compared to the Carboniferous. The Lower Permian of Rotliegen in Germany (≈ 280 Ma) is one exception and includes the last recorded trigonotarbids (Müller 1957). These fossils are preserved in shales in a similar way to many Carboniferous arachnids. The eurypterids also became extinct during the Permian and modern-looking Xiphosurans become more widespread. One hypothesis is that there is a distinct change in the arachnid faunas between the Palaeozoic and the Mesozoic. The Mesozoic arachnids seem to include many more modern-looking groups, especially among the spiders. It is not clear whether spiders drove the trigonotarbids extinct, or whether changes in the environment such as the loss of the coal swamps and the rise of the reptiles caused the extinction of the trigonotarbids and the spiders radiated to fill their vacant niches. An increase in numbers of flying insects would also have favoured a radiation among web-building spiders.

THE MESOZOIC

Until a few years ago there were very few arachnid fossils known from the Mesozoic, which represented a large gap in the arachnid fossil record. The Triassic and Jurassic systems still have few arachnid fossils. Cretaceous arachnid fossils are slightly more common and new discoveries have recently been made including Mesozoic amber (mostly Cretaceous) and fossils from the Crato Formation, Ceará province, Brazil and Montsec, Spain. Mesozoic arachnid fossils consist mostly of spiders (e.g. Selden 1990; Selden, this volume) and Triassic scorpions (Wills 1947), though there are rare representatives of other arachnid orders. Mites, especially oribatids which are common soil mites today (Krivolutsky & Druk 1986), are perhaps the most common group to be found as Mesozoic fossils.

Triassic (250-205 Ma)

Spiders and scorpions are known from the Triassic, but Triassic fossils of other arachnid orders are currently unknown.

Jurassic (205-135 Ma)

Five species of oribatid mites, three described in new (extinct) genera, were recorded from the Upper Jurassic (≈ 140 Ma) of what was the Eastern Soviet Union by Krivolutsky & Krasilov (1977). These authors suggested that both primitive and specialised oribatids were present in this fauna and that oribatids must have radiated prior to the Jurassic. Another oribatid mite was recorded from the Lower Jurassic (≈ 201 Ma) of Sweden (Sivhed & Wallwork 1978). These authors were able to place it in the living genus *Hydrozetes*. This mite genus inhabits fresh water today, though the fossil was found in a marine environment and may have been washed in. Fossil oribatid mites were reviewed by Krivolutsky & Druk (1986). *Sternarthron*, a Jurassic arthropod from the famous Solnhofen quarry in Germany was described as a palpigrade by Hasse (1890). This specimen has turned out to be an insect rather than an arachnid.

Cretaceous (135-65 Ma)

One of the most remarkable Cretaceous arachnid fossils described recently is *Cratosolpuga*, a solifuge described by Selden and Shear (1996) from the Lower Cretaceous (≈ 114 Ma) Crato Formation of Brazil. This beautifully preserved fossil could be placed in the living solifuge family Ceromidae. There is also an

unpublished specimens of a uropygid and opilionid from the Crato Formation (A. Jeram, pers. comm.). A chernetid pseudoscorpion is known from Cretaceous Canadian amber (Schwaller 1991) and a long-legged, modern-looking opilionid is known from the Cretaceous of Australia (Jell & Duncan 1986). Oribatid mites are known from the Upper Cretaceous of Taimyr, Russia (Bulanova-Zachvatkina 1974) and from Cretaceous Canadian amber (McAlpine & Martin 1963).

THE CENOZOIC

The Cenozoic is best known for amber spiders, in particular the Dominican and Baltic amber faunas. Other sources for Cenozoic amber are known. Most other arachnid orders have also been recorded from amber, including scorpions, pseudoscorpions, mites, opilionids, amblypygids and schizomids. In addition to Cenozoic ambers there are a number of fossils preserved in shales under more typical conditions. Most of these are spiders. Oribatid mites are also relatively common, especially in more Recent sediments where the whole animal is usually found. These mites are not true fossils and are often called subfossils. Most Cenozoic arachnid fossils resemble living representatives and can be placed in living families and/or genera. As such Cenozoic fossils tell us little about the evolution of higher taxa. However they often represent the oldest records for living families or genera of arachnids.

Paleogene (65-23 Ma)

Most Paleogene arachnid fossils are known from amber, in particular Baltic and Dominican amber. While spiders are undoubtedly the most common amber arachnids, an extensive fauna of pseudoscorpions is known, with ten families recorded by Schwaller (1982) across all Cenozoic ambers. There is an example of phoresy in an amber pseudoscorpion (A. Ross, pers. comm.) where the pseudoscorpion is attached to the leg of a fly that has landed in the amber. Oribatid mites are also common in Baltic amber (e.g. Koch & Berendt 1854; Sellnick 1918) and have also been described from Mexican amber (Woolley 1971) and Sicilian amber (Pampaloni 1902) (both ≈ 25 Ma). Mexican and Dominican amber mites were reassessed by Norton & Poinar (1993).

Opilionids are quite common in amber with some 15 species in Baltic amber (Scudder 1891; Roewer 1939; Petrunkevitch 1955; Starega 1976). Opilionids have also been recorded from Dominican amber (Schlee & Glockne 1978; Cokendolpher 1986). A non-amber opilionid fauna from Florissant, Colorado was described by Cockerell (1907) and redescribed by Petrunkevitch (1922) and Cokendolpher & Cokendolpher (1982) who interpreted all these fossils as palpatores. Poinar and Santiago-Blay (1989) described a solifuge, *Happelodontus*, from Dominican amber. The living amblypygid genus *Tarantula* is also known from Dominican amber (Schwaller 1979). The oldest known schizomid was described from the Oligocene (≈ 30 Ma) of China (Lin *et al.* 1988) and there is an undescribed schizomid from Dominican amber (A. Ross, pers. comm.).

Neogene (23-1.6 Ma)

Arachnid fossils from the Neogene include the schizomid *Calcitro* (Petrunkevitch 1945; Pierce 1950, 1951) and *Paleokoenia*, the oldest known palpigrade (Rowland & Sissom 1980). Both are from the Onyx marble, Arizona, USA. Both these groups may have existed much earlier, and probably go as far back as the Carboniferous. However, their weakly sclerotised bodies are unlikely to have been preserved. Neogene oribatid mites have also been described (Krivolutsky & Druk 1986).

Quaternary (1.6-0 Ma)

A significant number of oribatid mites have been described from Quaternary localities (reviewed by Krivolutsky & Druk 1986) and appear to relatively common in Quaternary boreholes and even archaeological remains. These include mites found in glacial sediment (e.g. Nordenskiöld 1901). These subfossil mites often occur in peat bogs. There are even mites associated with mammoth sites (e.g. Coop. *et al.* 1961), both in Europe and North America. The mites which have been described are usually only thousands of years old and most belong to living genera and/or species. Pseudoscorpions might be expected to be preserved in similar circumstances to these Quaternary mites, though have not been

recorded so far. It is possible that they are present, but have been overlooked. Other Quaternary arachnid fossils include an opilionid from Italy (Mastororill 1965), buthid scorpions and ixodid ticks from the Utah and Arizona (Elias *et al.* 1992) and mites from caves in New Mexico (Blaszak *et al.* 1995). Other arachnid orders with a more tropical distribution are less likely to be found in the Quaternary of Europe which was dominated by the ice ages.

Discussion

The arachnid fossil record can tell us a number of important things about the history and evolution of arachnids. The fossil record cannot prove or disprove a particular evolutionary model, but it does provide evidence for the earliest occurrence, and hence divergence times between arachnid orders, and they include a number of extinct groups and problematic fossils which do not seem to fit into any known order, and which may be crucial to our understanding of arachnid evolution. Combining our knowledge of the fossil record and current theories of arachnid evolution (Weygoldt & Paulus 1979; Shultz 1990) we can propose the following hypotheses:

1. Arachnids probably first appeared during the late Cambrian or early Ordovician. They seem to be most closely related to the Eurypterida (sea scorpions), but we have no Ordovician arachnid fossils and so we do not know what the earliest arachnids were like (see Dunlop (in press) for a possible reconstruction).
2. Arachnids probably came onto land during the Silurian, with at least two separate groups coming onto land independently, scorpions and non-scorpion arachnids. We have aquatic scorpions, but we do not know whether there were aquatic examples of other recognisable arachnid orders, or whether these evolved once the non-scorpion arachnids had come onto land.
3. By the Devonian we have recognisable examples of spiders (Araneae), scorpions (Scorpiones), mites (Acari), pseudoscorpions (Pseudoscorpiones) and the extinct order Trigonotarbida. There may be a Devonian whip spider (Amblypygi) and a few enigmatic fossils which do not appear to belong to any currently recognised order.
4. All living arachnid orders are known by the Carboniferous, with the exception of micro-whip scorpions (Schizomida) and palpigrades (Palpigradi) which may have been present, but are unrecorded. Two other extinct orders are recognised from the Carboniferous: Phalangiotarbida and Haptopoda.
5. Because of the coal mining industries, Carboniferous arachnids from the coal swamps are the most common Palaeozoic arachnid fossils. Of the fossils found, trigonotarbids are the most abundant of the non-scorpion arachnids and may have been among the dominant arthropod predators on land.
6. The arachnid fauna changes at the end of the Carboniferous going into the Permian. Haptopoda, Phalangiotarbida and eventually Trigonotarbida disappear from the fossil record and presumably became extinct. Spiders, and perhaps opilionids, seem to have radiated in their place.
7. The Mesozoic arachnid fossil record remains poor. In addition to spiders and scorpions, there are rare occurrences of mites, opilionids, solifuges and whip scorpions. Most of these are modern-looking forms and tell us little about the evolution of the arachnids during the Mesozoic.
8. Similarly, Cenozoic faunas, mostly amber fossils and subfossil mites, mostly belong to living groups. They are of primary interest in showing the oldest occurrences of living genera and even species of arachnids. Most families of arachnids had probably become established by the end of the Mesozoic, though further fossils are required to confirm this hypothesis.

Acknowledgements:

I thank Dr. Paul Selden, Prof. Bill Shear, Dr. Lyall Anderson, Dr. Simon Braddy, Andrew Ross and Dr Ronny Rößler for helpful discussions. I acknowledge a UK NERC postdoctoral fellowship into the origins and radiation of the Chelicerae.