

LA HISTORIA GEOLOGICA DE LAS ARAÑAS (ARANEAE)

Paul A. Selden¹

¹ Department of Earth Sciences, University of Manchester, Manchester M13 9PL. Paul.Selden@man.ac.uk

Introducción

Los arácnidos son raros en el registro fósil debido a la naturaleza terrestre de sus hábitats, alejados de los lugares donde se depositaron sedimentos para formar rocas, y a sus esqueletos blandos, biodegradables. Sin embargo, entre los arácnidos fósiles (Dunlop, en este volumen) las arañas son relativamente frecuentes, y se conocen de todos los períodos geológicos a partir del Devónico, con excepción del Pérmico. En este capítulo se revisa en orden cronológico el registro fósil de arañas de cada período geológico.

Visión de conjunto de la clasificación de las arañas

Las arañas (orden Araneae) se distinguen de otros órdenes de arácnidos por algunos caracteres derivados exclusivos (autapomorfías), entre los que se incluyen glándulas sericígenas opistosómicas, glándulas venenosas quelicerales, uñas o ganchos quelicerales lampiños y una articulación especializada de la patella y la tibia (Selden *et al.*, 1991). En su aspecto externo, las arañas son conservadoras en cuanto que carecen de los rasgos morfológicos distintivos de otros órdenes de arácnidos, como los pedipalpos quelados de escorpiones, pseudoscorpiones y ricinúlidos, los grandes pedipalpos espinosos de amblipígididos y uropígididos, y las patas alargadas de muchos opiliónidos.

El orden Araneae se divide en dos subórdenes: Mesothelae y Opisthothelae, subdividiéndose estos últimos en los infraórdenes Mygalomorphae y Araneomorphae. Las mesotélidas son las arañas actuales más primitivas que se conocen, y entre ellas se encuentra el género *Liphistius*, del sureste de Asia. *Liphistius* se distingue fácilmente de otras arañas actuales por conservar caracteres primitivos (plesiomorfías) tales como los terguitos opistosómicos, cuatro pares de hileras en posición anterior en la cara ventral del opistosoma, y uñas quelicerales en posición paralela al eje del cuerpo que se cierran sobre el eje longitudinal de los quelíceros (ortognatos). Entre las autapomorfías de los Mesothelae están: tricobotrias modificadas, coxas del cuarto par invaginadas, hileras laterales seudosegmentadas, espolones tibiales y un esternón (*sternum*) profundo y estrecho. Dentro de los

Opisthothelae, los migalomorfos (las llamadas tarántulas y arañas de trampilla, de embudo y ornitófagas) presentan algunas plesiomorfías, como quelíceros ortognatos, pero también autapomorfías, como la pérdida completa de las hileras anterocentrales. Los migalomorfos son un grupo de mucho más éxito que los mesotélidos, y se encuentran en todos los continentes (en general de clima cálido) salvo en la Antártida. Los araneomorfos son el grupo de mayor éxito, y los más ampliamente distribuidos. Mientras la mayoría de los migalomorfos y de mesotélidos viven escondidos en madrigueras o escondites de hilos de seda, muchos araneomorfos son diurnos, cazando y construyendo telas muy visibles. Los araneomorfos evolucionaron de forma paralela a los insectos voladores, y han desarrollado una gran variedad de ingeniosas tácticas para la captura de una amplia diversidad de insectos. Los araneomorfos se pueden distinguir de los migalomorfos por sus uñas quelicerales, que en general están en ángulo recto al eje mayor del cuerpo del animal (labidognatos), entre otros rasgos. Teniendo en cuenta esta breve panorámica, es lógico pensar que los mesotélidos se encontrarán en estratos más antiguos que los migalomorfos, que a su vez aparecerán antes que los primeros araneomorfos. En general esto es cierto, pero el registro fósil es incompleto, y una araña fósil (*Attercopus*) presenta rasgos más primitivos, incluso, que los Mesothelae.

La Era Paleozoica.

Desde los orígenes del planeta Tierra, hace unos 4.600 millones de años (Ma), buena parte del tiempo transcurrido hasta nuestros días se caracteriza por unas condiciones en la superficie del planeta inhóspitas para la vida o sólo adecuadas para la existencia de microbios. Únicamente las rocas que se remontan a aproximadamente la última décima parte de este período (los últimos 570 Ma —el Fanerozoico) muestran señales abundantes de vida animal, en forma de fósiles. La vida terrestre permanente emergió de los mares a tierra firme en el Silúrico (≈ 414 Ma; ver Dunlop, en este volumen). Entre estos primeros fósiles conocidos de animales terrestres figuran arácnidos trigonotárbidos, que están estrechamente emparentados con las arañas. De hecho, es posible que las arañas coexistieran con los trigonotárbidos incluso desde el Silúrico tardío. Sin embargo, la araña fósil más antigua que se conoce se remonta a los inicios del Devónico, hace unos 380 Ma.

Los paleobotánicos Doug Grierson y Pat Bonamo fueron los primeros en descubrir diminutos fragmentos de animales en sus muestras, en el transcurso de sus estudios de las plantas fósiles de un depósito de finales del Devónico en Gilboa, en las montañas Catskill de Nueva York. Las cutículas orgánicas de las plantas y animales fósiles se aislaron de la matriz rocosa silíceas mediante el uso de ácido hidrófluorhídrico (HF); los diminutos fragmentos, están montados en portaobjetos y se estudian con grandes aumentos y luz transmitida. Entre los trozos de cutícula animal se descubrió una hilera de araña: la prueba más antigua del uso de seda por arañas y por cualquier animal (Shear *et al.*, 1989). La hilera se correspondía con otros fragmentos de cutícula de la muestra que previamente habían sido atribuidos, provisionalmente, a Trigonotarvida (Shear *et al.*, 1987). Así, la araña más antigua conocida fue descrita por Selden *et al.* (1991) como *Attercopus fimbriunguis* (Shear, Selden & Rolfe, 1987). Aunque es, indudablemente, una araña, como lo demuestra la presencia de glándulas sericígenas (evidentes gracias a las fúsculas), uñas quelicerales lampiñas y la articulación patelotibial especializada, *Attercopus* presenta caracteres más primitivos que todos los demás miembros del orden. Es, por tanto, el grupo hermano de todas las demás arañas incluidas las mesotélidas. *Attercopus* es la única araña que conocemos del Devónico; *Palaeocteniza crassipes* Hirst, 1923, del yacimiento escocés de Rhynie Chert, del Devónico medio, y *Archaeometa? devonica*, de Alken-an-der-Mosel, Alemania, que se habían descrito como posibles arañas, son casi con certeza un trigonotárbido joven (Selden *et al.*, 1991) y un fósil desconocido, respectivamente. Todas las demás arañas paleozoicas proceden de estratos carboníferos del Carbonífero superior de Europa y Estados Unidos.

Un número relativamente importante de arácnidos fósiles procedentes de estratos del Carbonífero superior de Europa y Estados Unidos han sido atribuidos a Araneae. Muchos de ellos se describieron en la segunda mitad del siglo pasado, y Fric (1904) ilustraba muchos de Europa oriental. Entre ellos se encuentra uno de Silesia (Polonia) que aparentemente posee largas hileras. Desgraciadamente, este espécimen, *Protolycosa anthracophila*, se perdió durante la Segunda Guerra Mundial, y han fracasado todos los intentos realizados posteriormente para encontrarlo. *Protolycosa* también tenía terguitos opistosómicos que, aun siendo un carácter plesiomórfico, sugieren que se trataba de un Mesothelae. Igualmente, un puñado de especímenes de la localidad checa de Rakovnik presentan terguitos opistosómicos, pero las supuestas hileras descritas de algunos de ellos son poco convincentes cuando se estudian en detalle los ejemplares.

Entre las arañas mejor conservadas del Carbonífero se cuentan las de la afamada localidad de Mazon Creek, en Illinois, Estados Unidos. Sus fósiles aparecen en concreciones de mineral de hierro, que conservan los animales con algo de relieve. *Arthrolycosa antiqua* y *Arthrolycosa danielsi* proceden de esta localidad; se encuentran actualmente en estudio

por el autor con vistas a una monografía sobre las arañas del Carbonífero. Los primeros estudios indican que los fósiles de Mazon Creek presentan más detalle de lo que se suponía hasta ahora; presentan terguitos opistosómicos y puede que presenten hileras. Sin embargo, la única araña del Carbonífero descrita hasta la fecha que presenta sin ninguna duda hileras (y es claramente una araña, por tanto) procede de la localidad de Montceau-les-Mines, Francia. Las arañas fósiles de esta localidad se han descubierto y descrito hace muy poco tiempo (Selden, 1996a, b). Se conocen dos especímenes, que se suponen de la misma especie; fueron descritos con el nombre de *Eothele montceauensis* Selden, 1996b. La presencia de hileras (y por consiguiente, presumiblemente, de glándulas productoras de seda), de un pedicelo y un opistosoma flexible con terguitos patentes, la morfología del cefalotórax y del esternón, así como la ausencia de la autapomorfías de otros grupos de arácnidos indican que realmente son arañas. Se puede distinguir una autapomorfía de los mesotélidos, el esternón profundo y estrecho; además, los terguitos opistosómicos dorsales, los dos opérculos ventrales (que cubren los dos pares de filotráqueas), los queliceros ortognatos y las hileras anteromedias plenamente desarrolladas, apuntan a los Mesothelae. La araña de Montceau es por tanto el registro más antiguo de un Mesothelae fósil.

Se conocen algunas arañas más del Carbonífero de otras localidades, como Coseley (Worcestershire), Writhlington (Somerset) y la cuenca carbonífera de Kent, todas en Gran Bretaña, y las Cévennes, en Francia. Un espécimen gigante, *Megarachne*, se describió, como araña migalomorfa fósil, de Argentina (Hünicken, 1980). Este animal se calcula que tenía, en vida, 50 cm con las patas extendidas, y tiene una enorme estructura en forma de pala delante del cefalotórax, que se interpreta como queliceros cavadores. El opistosoma lleva un único terguito dorsal anterior, siendo por lo demás blando. Algunos autores han sugerido que es bastante diferente de una araña, pero no está claro qué otra cosa podría ser. Al carecer de apomorfías de araña, su identidad seguirá siendo discutible hasta que se disponga de más información.

Algunos especímenes de arácnidos del Carbonífero se han encuadrado en el infraorden Araneomorphae en atención a que su aspecto se parece al de ciertas familias de araneomorfos actuales. Entre ellos están dos géneros con formas de largas patas procedentes de la localidad británica de Coseley, *Archaeometa* y *Arachnometa*, y los géneros *Eopholcus*, *Pyritaranea* y *Pleurolycosa*, de la localidad checa de Nyrany. Los especímenes británicos se han conservado como moldes externos en nódulos de mineral de hierro, pero los especímenes checos se presentan como películas plateadas sobre una pizarra negra. Como consecuencia de esto, los especímenes checos son muy bonitos de aspecto, pero presentan poco detalle morfológico. Mi estudio sobre estos especímenes con vistas a una monografía de próxima aparición ha demostrado, en primer lugar, que los especímenes británicos no son arañas y pueden ser

algún otro arácnido; en segundo lugar, los especímenes checos ciertamente tienen un aspecto muy semejante al de las arañas, pero no se aprecian en ellos apomorfías de los araneomorfos.

Para acabar esta sección, digamos que sólo hay pruebas de la existencia de arañas del suborden Mesothelae en el Paleozoico (Selden, 1996a, b), pero no se puede descartar la presencia de arañas araneomorfos y migalomorfos; cuando menos, el antepasado común de estos grupos debe haber estado presente en el Carbonífero.

La Era Mesozoica.

No se conocen arañas del Pérmico, con lo que los siguientes fósiles de Araneae, por antigüedad, después del Carbonífero, son del Triásico. La primera especie de araña del Triásico que se describió fue *Rosamygale grauvogeli* Selden & Gall, 1992, de la parte norte de los Vosgos, en el noreste de Francia. Este animal, del que se conocen diez ejemplares, es el migalomorfo más antiguo conocido. Pertenece a la familia Hexathelidae, presente en la actualidad, que incluye las célebres arañas de embudo de Sydney (*Atrax* spp.), de Australia, muchos otros géneros australianos y neozelandeses y las grandes *Macrothele* mediterráneas. *Rosamygale* se conserva en roca sedimentaria fina, y el fósil contiene abundante fosfato. Las características de los sedimentos indican que estas arañas vivían en un lugar costero semiárido. La interpretación es que las arañas se vieron envueltas en inundaciones marinas ocasionales que mezclaron animales marinos y terrestres. Al retirarse las aguas los animales muertos quedaron recubiertos, en las charcas estancadas, por finas capas microbianas que impidieron la descomposición y la pérdida del fosfato. El hecho de que en el Triásico estén presentes en esta zona los hexatélicos, una familia a la que generalmente se atribuye una distribución gondwánica, indica una amplia distribución de la familia en esta época.

El año pasado salieron a la luz otros dos casos de arañas triásicas, en Sudáfrica y Virginia. En ambos casos aparecen las arañas como películas plateadas sobre roca sedimentaria pizarrosa de color negro. Como las formas del Carbonífero encontradas en Nyrany, estas arañas tienen aspecto de araneomorfos, pero carecen de las apomorfías que definen a este infraorden. En estos casos, sin embargo, hay suficiente detalle morfológico como para indicar que es probable un parentesco con los araneomorfos, y por consiguiente constituyen los representantes más antiguos del infraorden. Por su aspecto recuerdan a los actuales araneidos constructores de telas.

Se han documentado muy pocas arañas jurásicas. Hasta el descubrimiento de los araneomorfos triásicos, el miembro más antiguo conocido del grupo era *Juraraneus rasnitsyni* Eskov, 1984, que fue incluido en la familia monotípica de los Juraraneidae, en Araneoidea. *Juraraneus* está bien conservado pero poco documentado, y es difícil estar seguro de su posición sistemática está justificada. Eskov (1987) ha

descrito también especímenes de la antigua familia Archaeidae del Jurásico de Kazakstán, y está describiendo miembros de la enigmática familia Filistatidae de la misma zona (Eskov, 1990).

Se conocen más arañas fósiles del Cretácico que del Jurásico. Eskov & Zonshtein, 1990 describen una serie de migalomorfos de estratos del Cretácico medio de Transbaikalia y Mongolia central. Los encuadran en las actuales familias Mecicobothriidae, Antrodiaetidae y Atypidae. Como *Juraraneus*, estos fósiles de arañas están bien conservados pero escasamente documentados, así que sus relaciones filogenéticas son provisionales.

El material de araneomorfos de origen Cretácico ha puesto de relieve la diversidad que presentaba la fauna de arañas de aspecto moderno en este período. Algunos especímenes ofrecen demasiado poco detalle morfológico y no tienen por ello mucho valor (Jell & Duncan, 1986), pero Selden (1990) describe algunos especímenes del Cretácico inferior de Montsec, noreste de España, conservados en un estado excelente en caliza de grano fino. Entre los especímenes hay dos tipos de arañas araneomorfos: cribeladas, que llevan un cribelo (hileras anteromedias modificadas) y un calamistro (fila de cerdas en los tarsos del cuarto par de patas), que juntos producen seda lanosa, muy adecuada para que se enreden los pelos de las presas; y escribeladas, que carecen de esas estructuras pero usan gotitas de sustancia pegajosa para cazar las presas. Hay familias de arañas tejedoras de telas entre los araneomorfos cribelados y entre los escribelados, y los aracnólogos llevan muchos años discutiendo si la telaraña es consecuencia de una evolución paralela en estos dos grupos o bien ha aparecido sólo una vez (en los cribelados), con la pérdida del cribelo y el calamistro en algunas familias de escribelados, que habrían conservado la capacidad de tejer telarañas y usan sustancias pegajosas para atrapar a las presas. La segunda hipótesis parece ser la correcta. Es interesante comprobar que en el depósito de Montsec aparecen tanto arañas tejedoras de telarañas cribeladas (probablemente un ulobórido) como escribeladas (tetragnátidos y otros araneidos).

Se están descubriendo muchos fósiles nuevos en rocas cretácicas, especialmente del ámbar canadiense y las calizas de la Formación Crato del noreste de Brasil. Los de esta última están exquisitamente conservados hasta los más finos detalles a causa de infiltración por goetita marrón (hidróxido de hierro), que contrasta magníficamente con la caliza, de color ocre pálido. Las arañas de esta localidad son en estos momentos objeto de estudio por el autor, y entre ellas hay araneomorfos y migalomorfos. Evidentemente, el Mesozoico contempló el desarrollo de una fauna de arañas muy semejante a la de hoy, y muchos fósiles de arañas del Mesozoico se pueden encuadrar en familias actuales. Es posible que se produjeran pocos cambios en la fauna de Araneae en el período de extinciones de finales del Cretácico que afectó a los dinosaurios, ammonites y algunos otros grupos.

La Era Cenozoica.

Las arañas del Cenozoico (períodos Paleógeno, Neógeno y Cuaternario) son las más parecidas a las actuales. Se han documentado gran cantidad de especies, sobre todo de depósitos de ámbar del Báltico y de la República Dominicana. Se conocen otras arañas conservadas en ámbar, y hay localidades con fósiles de arañas conservados en ambientes sedimentarios más convencionales. Aparte de las familias con representantes vivos, se han descrito familias fósiles a partir de arañas conservadas en ámbar, especialmente a cargo de Petrunkevitch (1922, 1942, 1958). La familia Archaeidae Koch & Berendt, 1854, se describió por primera vez a partir de un fósil en ámbar, antes de que se encontrasen representantes vivos en el hemisferio sur, y ahora es conocida también del Jurásico (Eskov, 1987). Un problema de los especímenes conservados en ámbar es que es posible que algunos procedan de falsos trozos de ámbar; en ocasiones, vendedores de piedras preciosas poco escrupulosos venden copal reciente como ámbar antiguo, o deliberadamente meten arañas muertas en ámbar auténtico para aumentar el valor de las piezas. Se han puesto de manifiesto falsificaciones como éstas en el caso de insectos del ámbar, y no cabe duda de que algunas arañas del ámbar "fósil" resultarán no ser auténticas.

El principal interés del estudio de las arañas cenozoicas reside en la información biogeográfica que proporcionan. Por ejemplo, muchas de las familias de arañas presentes en el ámbar báltico están actualmente restringidas a zonas tropicales y subtropicales y hoy no se encontrarían en la región del Báltico. Durante el Paleógeno, la región del ámbar Báltico era claramente más cálida que en la actualidad, como demuestran los tipos de plantas y animales encontrados en el ámbar. El final del Neógeno estuvo marcado por el principio de un enfriamiento global y el crecimiento, en ocasiones, de los casquetes polares más allá de sus límites actuales. Las distribuciones cuaternarias y recientes de las familias de arañas son probablemente más bien atípicas en comparación con su distribución a lo largo de la mayor parte de su historia geológica.

El futuro.

Se han documentado nuevos hallazgos en muchos lugares durante este capítulo, y hay un suministro casi constante de material nuevo y excitante que sale a la luz y va aumentando progresivamente nuestros conocimientos sobre la historia geológica de las arañas. Los datos sobre la historia geológica de las arañas es útil para la reconstrucción de los ecosistemas terrestres del pasado y por el importante papel que las arañas deben haber tenido en el pasado (como en el presente), pero también porque proporciona fechas mínimas para los momentos en que se han producido divergencias en la historia filogenética de este fascinante grupo de animales.

Bibliografía.

- ESKOV, K.Y., 1984.- A new fossil spider family from the Jurassic of Transbaikalia (Araneae: Chelicerata). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, 1984: 645-653.
- ESKOV, K.Y., 1987.- A new archaetid spider (Chelicerata: Araneae) from the Jurassic of Kazakhstan, with notes on the so-called 'Gondwanan' ranges of recent taxa. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 175: 81-106.
- ESKOV, K.Y., 1990.- Spider paleontology: present trends and future expectations. *Acta Zoologica Fennica*, 190: 123-127.
- ESKOV, K.Y. y ZONSHTEIN, S., 1990.- First Mesozoic mygalomorph spiders from the Lower Cretaceous of Siberia and Mongolia, with notes on the system and evolution of the infraorder Mygalomorphae (Chelicerata: Araneae). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 178: 325-368.
- FRIC, A., 1904.- *Palaeozoische Arachniden*. A. FRIC, Prague, 86 pp., 15 pl.
- HIRST, S., 1923.- On some arachnid remains from the Old Red Sandstone (Rhynie Chert Bed, Aberdeenshire). *Annals and Magazine of Natural History, Series 9*, 12: 455-474.
- HÜNICKEN, M.A., 1980.- A giant fossil spider (*Megarachne servinei*) from Bajo de Véliz, Upper Carboniferous, Argentina. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias, Córdoba, Argentina*, 53: 317-341.
- JELL, P.A. y DUNCAN, P.M., 1986.- Invertebrates, mainly insects, from the freshwater, Lower Cretaceous, Koonwarra Fossil Bed (Korumburra Group), South Gippsland, Victoria. *Memoirs of the Association of Australasian Palaeontologists*, 3: 111-205.
- KOCH, C.L. y BERENDT, G.C., 1854.- *Die im Bernstein befindlichen Crustaceen, Myriapoden, Arachniden und Aptereren Vorwelt*. Berlín, 124 pp. [Publicado póstumamente con anotaciones por A. Menge].
- PETRUNKEVITCH, A., 1922.- Tertiary spiders and opilionids of North America. *Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences*, 25: 211-279.
- PETRUNKEVITCH, A., 1942.- A study of amber spiders. *Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences*, 34: 199-464.
- PETRUNKEVITCH, A., 1958.- Amber spiders in European collections. *Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences*, 41: 97-400.
- SELDEN, P.A., 1990.- Lower Cretaceous spiders from the Sierra de Montsech, north-east Spain. *Palaeontology*, 33: 257-285.
- SELDEN, P.A., 1993.- Arthropoda (Aglaspida, Pycnogonida and Chelicerata). En: BENTON, M.J. (ed.): *The Fossil Record 2*. Chapman & Hall: London, New York, Tokyo, Melbourne, Madras, xvii + 845 pp.: 297-320.
- SELDEN, P.A., 1996a.- Fossil mesothele spiders. *Nature*, 379: 498-499.
- SELDEN, P.A., 1996b.- First fossil mesothele spider, from the Carboniferous of France. *Revue Suisse de Zoologie, volume hors série*, 2: 585-596.
- SELDEN, P.A. y GALL, J.- C., 1992.- A Triassic mygalomorph spider from the northern Vosges, France. *Palaeontology*, 35: 211-235.
- 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.
- SHEAR, W.A., PALMER, J.M., CODDINGTON, J.A. y BONAMO, P.M., 1989.- A Devonian spinneret: Early evidence of spiders and silk use. *Science (N.Y.)*, 246: 479-481.
- 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, Trigonotarbida). *American Museum Novitates*, 2901: 1-74.

The Geological History of Spiders (Araneae)

Introduction

Arachnids are rare in the fossil record, due to their mainly terrestrial habitats, far from the sites of deposition of rock-forming sediments, and their soft, biodegradable skeletons. Amongst fossil arachnids however (Dunlop, this volume), spiders are relatively common and, with the exception of the Permian, are known from all geological periods since the Devonian. In this chapter, the fossil record of spiders in each geological period is reviewed in chronological order.

Overview of spider classification

Spiders (order Araneae) are distinguished from other arachnid orders by some unique derived characters (autapomorphies) which include: opisthosomal silk glands, cheliceral poison glands, naked cheliceral fangs and a specialized patella-tibia joint (Selden *et al.* 1991). In outward appearance, spiders are conservative in that they lack the distinct morphological features of other arachnid orders, such as the chelate pedipalps of scorpions, pseudoscorpions, and ricinuleids, the enlarged spinose pedipalps of amblypygids and uropygids, and the elongate legs of many opilionids.

The order Araneae is divided into two suborders: Mesothelae and Opisthothelae, the latter being further subdivided into infraorders Mygalomorphae and Araneomorphae. Mesothelae are the most primitive living spiders known, and include the south-east Asian genus *Liphistius*. *Liphistius* can be easily distinguished from other living spiders by its retention of primitive characters (plesiomorphies) such as opisthosomal tergites, four pairs of spinnerets in a forward position on the ventral surface of the opisthosoma, and cheliceral fangs which lie parallel to the axis of the body and operate against the body of the chelicera (orthognathous). Autapomorphies of Mesothelae include: modified trichobothria, invaginated fourth coxae, pseudosegmented lateral spinnerets, tibial spurs, and deep and narrow sternum. Within Opisthothelae, the mygalomorphs (the so-called tarantulas and trap-door, funnel-web and bird-eating spiders) show some plesiomorphies, such as orthognathous chelicerae, but have autapomorphies such as the complete loss of anterior median spinnerets. Mygalomorphs are a much more successful group than mesothelae, being found on all continents except Antarctica, generally in warm climates. Most successful and widespread of all, however, are the araneomorphs. Whilst most mygalomorphs and mesothelae live hidden away in burrows of silk-line retreats, many araneomorphs are daytime hunters or weavers of conspicuous orb-webs. Araneomorphs evolved in parallel with flying insects and have developed a great variety of ingenious devices for capturing a wide diversity of insect prey. Araneomorphs can be distinguished from mygalomorphs by their cheliceral fangs which generally lie at right angles to the long axis of the animal's body (labidognathous) amongst other features. From this brief survey, it should be obvious that one would expect to find mesothelae in older strata than mygalomorphs which, in turn, should pre-date the first araneomorph occurrence. In general, this is true, but the fossil record is patchy, and one fossil spider (*Atercopus*) shows more primitive features even than mesothelae.

The Palaeozoic Era.

Following the origin of planet Earth, about 4,600 million years (Ma) ago, much of the time to the present day was occupied by surface conditions which were inhospitable to life or suitable only for the existence of microbes. Only rocks dating from approximately the last one-tenth of this time (the last 570 Ma-the Phanerozoic) show abundant signs of animal life in the form of fossils, and permanent terrestrial life had emerged from the seas onto land by the Silurian period (c. 414 Ma; see Dunlop, this volume). These earliest known terrestrial animal fossils include trigonotarbid arachnids which are quite closely related to spiders. Indeed, it is possible that spiders lived together with trigonotarbids

as long ago as the late Silurian period. However, the oldest fossil spider known dated from the younger Devonian period, about 380 Ma ago.

Palaeobotanists Doug Grierson and Pat Bonamo, studying fossil plants from the late Devonian deposit at Gilboa in the Catskill Mountains of New York, first discovered minute fragments of animals in their samples. The organic cuticles of the fossil plants and animals were isolated from the siliceous rock matrix using hydrofluoric acid (HF); the tiny pieces are mounted on microscope slides and viewed with high magnification in transmitted light. Among the pieces of animal cuticle, a spider spinneret was discovered: the oldest evidence for spiders and for silk use by any animal (Shear *et al.* 1989). The spinneret matched up with other pieces of cuticle in the samples which had previously been tentatively assigned to Trigonotarbida (Shear *et al.* 1987). Thus, the oldest known spider was described by Selden *et al.* (1991) as *Atercopus fimbriunguis* (Shear, Selden & Rolfe, 1987). Though undoubtedly a spider because of the presence of silk glands (as evidenced by the spinning spigots), naked fangs, and the specialized patella-tibia joint, *Atercopus* shows more primitive spider characters than all other members of the order. Thus is it the sister to all other spiders, including mesothelae. *Atercopus* is the only Devonian spider known; *Palaeocteniza crassipes* Hirst, 1923, from the mid-Devonian Rhyndie Chert of Scotland, and *Archaeometa? devonica* from Alken-an-der-Mosel, Germany, which had been described as possible spiders, are almost certainly a young trigonotarbid (Selden *et al.* 1991) and an unknown fossil, respectively. All other Palaeozoic spiders come from Upper Carboniferous Coal Measures of Europe and the USA.

A relatively large number of fossil arachnids from the Upper Carboniferous strata of Europe and the USA have been referred to Araneae. A number of these were described in the latter half of the last century, and Fric (1904) figured many from Eastern Europe. Among these was one from Silesia (Poland) apparently bearing long spinnerets. Unfortunately, this specimen, *Protolycosa anthracophila*, was lost during the Second World War and all attempts to find it since then have been unsuccessful. *Protolycosa* also bore opisthosomal tergites which, though a symplesiomorphic character, suggest it was a mesothele. Similarly, a handful of specimens from the locality of Rakovnik in the Czech Republic show opisthosomal tergites, but supposed spinnerets described on some of these are unconvincing when the specimens are studied in detail.

Some of the best preserved Carboniferous spiders come from the famed locality of Mazon Creek in Illinois. The fossils here occur in ironstone concretions, which preserve the animals with some relief. *Arthrolycosa antiqua* and *Arthrolycosa danielsi* come from this locality; they are presently under study by the author for a monograph on Carboniferous spiders. Preliminary studies indicate that the Mazon Creek fossils show more detail than has previously been described; they show opisthosomal tergites and may show spinnerets. However, the only Carboniferous spider yet described which shows undoubted spinnerets (and hence is definitely a spider) comes from the locality of Montceau-les Mines, France. Fossil spiders from this locality have only recently been found and described (Selden 1996a, b). Two specimens are known, which are assumed to be conspecific; they were named as *Eothele montceauensis* Selden, 1996b. The presence of spinnerets (and therefore, presumably, silk glands), a pedicel, a flexible opisthosoma with discrete tergites, carapace and sternum morphology, and lack of autapomorphies of other arachnid groups indicate they really are spiders. One autapomorphy of mesothelae, deep and narrow sternum, can be seen; in addition, dorsal opisthosomal tergites, two ventral opercula (covering the two pairs of book-lungs), orthognath chelicerae, and fully developed anterior median spinnerets, are indicative of Mesothelae. The Montceau spider is thus the earliest record of a fossil mesothele.

A few Carboniferous spiders are known from other localities, such as Coseley (Worcestershire), Writhlington (Somerset) and the Kent Coalfield, all in Britain, and the Cévennes in France. A giant specimen, *Megarachne*, was described as a fossil mygalomorph spider from Argentina (Hünicken 1980). This animal was reckoned to be about 50 cm in leg span in life, and has a huge, spade-like feature in front of the carapace which is interpreted as digging chelicerae. The opisthosoma bears a single anterior dorsal tergite, the remainder being soft. Some authors have commented that it is quite unlike a spider, but what other animal it might be is uncertain. Since it lacks spider apomorphies, its identity must remain moot pending further information.

Some Carboniferous arachnid specimens have been referred to the spider infraorder Araneomorphae, on account of their habitus resembling certain extant araneomorph families. These include two genera of long-legged forms from the British locality of Coseley, *Archaeometa* and *Arachnometa*, and the genera *Eopholcus*, *Pyritaranea* and *Pleurohycosa* from the Czech locality. The British specimens are preserved as external moulds in ironstone nodules, but the specimens from Nyrany occur as silvery films on a black shale. As a result, the Czech specimens are very beautiful to look at but show little morphological detail. My study of all of these specimens for a forthcoming monograph has shown, first, that the British specimens are not spiders but may be some other arachnid; second, the Czech specimens certainly appear very spider-like, but no araneomorph apomorphies can be seen.

To conclude this section, only members of the spider suborder Mesothelae can be proved to have existed in the Palaeozoic era (Selden 1996a, b), but the presence of araneomorphs and mygalomorph spiders cannot be ruled out; at least the common ancestor of these groups must have been present in the Carboniferous.

The Mesozoic Era.

No Permian spiders are known, so the next youngest fossil Araneae after the Carboniferous are Triassic in age. The first Triassic spider species to be described was *Rosamygale grauvogeli* Selden & Gall, 1992, from the northern Vosges region of north-east France. This animal, of which 10 specimens are known, is the oldest mygalomorph. It belongs to the extant family Hexathelidae, which includes the notorious Sydney Funnel-web (*Atrax* spp.) of Australia, many other Australian and new Zealand genera, and the large Mediterranean *Macrothele*. *Rosamygale* is preserved in fine siltstone with an abundance of phosphate in the fossil. Sedimentary features indicate that the spiders were living in a semi-arid coastal situation. The preservational interpretation is that the spiders were caught up in occasional marine flood episodes which mixed marine animals with terrestrial. During flood abatement, thin microbial veils lightly covered the dead animals in the stagnant pools, preventing decay and loss of phosphate. The presence of Hexathelidae, a family which is generally supposed to be Gondwanan in distribution, in this area during the Triassic indicates a widespread distribution for the family at this time.

In the last year, two more Triassic spider occurrences have come to light: in South Africa and Virginia. In both of these cases, the spiders occur as silvery films on black shaly siltstones. Like the Carboniferous forms from Nyrany, these spiders show the habitus of araneomorphs but they lack the definitive apomorphies of this infraorder. In these cases, however, sufficient morphological detail is present to indicate that their araneomorph affinities are likely. Thus they represent the oldest known representatives of the infraorder. In habitus, they resemble the modern orb-weaving araneoids.

Very few Jurassic spiders have been documented. Until the discovery of the Triassic araneomorphs, the previous oldest member of the group was *Juraneus rasnitsyni* Eskov, 1984, which was placed in the monotypic family Juraneidae, in the Araneoidea. *Juraneus* is well preserved but rather briefly documented, so it is difficult to be sure whether this placement is justified. Eskov (1987) has also described specimens of the ancient family Archaeidae from the Jurassic of Kazakhstan, and is describing members of the enigmatic family Filistatidae from the same area (Eskov 1990).

More fossil spiders are known from the Cretaceous than the Jurassic period. Eskov and Zonshteyn (1990) described a number of mygalomorphs from strata of mid-Cretaceous age of Transbaikalia and central Mongolia. They placed these into the modern families Mecicobothriidae, Antrodiaetidae and Atypidae. Like *Juraneus*, these spider fossils are well preserved but rather briefly documented, so these familial placements are tentative.

Finds of Cretaceous araneomorphs have emphasized the diversity of a spider fauna of modern aspect during this period. Some show too little morphological detail to be of value (Jell & Duncan 1986), but Selden (1990) described some specimens from the Lower Cretaceous of Montsec, north-east Spain, beautifully preserved in the fine-grained limestone. The specimens included two kinds of araneomorph spider: cribellates which bear a cribellum (modified anterior median spinnerets) and calamistrum (row of bristles on leg 4 tarsus) which together produce fine, woolly silk for

entangling the hairs of prey; and ecribellates which lack these structures but use glue droplets to catch prey. Orb-web weaving families occur among both cribellate and ecribellate araneomorphs, and arachnologists have debated for many years whether the orb web evolved in parallel in these two groups or only once (in cribellates), some families of ecribellates having lost the cribellum and calamistrum but retained orb-web weaving, using glue to trap prey. The latter hypothesis appears to be correct. It is interesting that both cribellate (a probable uloborid), and ecribellate (tetragnathid and other araneoid) orb-web weavers occur in the Montsec deposit.

Many new fossils are being discovered in Cretaceous rocks, especially from Canadian amber and the Crato Formation limestones of north-east Brazil. The latter are exquisitely preserved in the finest detail by replacement with brow goethite (iron hydroxide) which contrasts beautifully with the pale buff limestone. The spiders are currently under study by the author, and include both araneomorphs and mygalomorphs. Clearly, the Mesozoic saw the development of a spider fauna very similar to that living today, and many Mesozoic spider fossils can be placed in living families. It is possible that there was little faunal turnover among the Araneae at the end-Cretaceous extinction which affected the dinosaurs, ammonites and some other groups.

The Cenozoic Era.

Spiders of the Cenozoic era (Palaeogene, Neogene and Quaternary periods) are most like those living today. A great many species have been documented, mostly from amber deposits of the Baltic region and the Dominican Republic. Other amber spiders are known, and there are some localities with fossil spiders preserved in more normal sedimentary environments. In addition to extant families, a number of fossil families were described from amber spiders, especially by Petrunkevitch (1922, 1942, 1958). The family Archaeidae Koch & Berendt, 1854 was first described from an amber fossil and only later were living representatives found in the southern hemisphere, and they are now also known from the Jurassic period Eskov (1987). A particular problem with amber specimens is that some may well have been described from fake amber pieces; sometimes, unscrupulous gem dealers sell younger copals as ancient amber, or deliberately place dead spiders inside real amber to increase the value of the pieces. Such faking has been recognised with amber insects and no doubt some 'fossil' amber spiders will turn out not to be genuine.

The main interest in studying Cenozoic spiders is in the information which is provided for biogeography. For example, many of the spider families present in the Baltic amber are presently restricted to tropical and subtropical climatic zones and would not be found in the Baltic region today. During the Palaeogene, the Baltic amber region was clearly warmer than today, as evidenced by the plant and animal types found in the amber. The end of the Neogene period was marked by the onset of colder conditions globally and the growth of polar ice caps to beyond their present extent, at times. The Quaternary and Recent geographical distribution of spider families are probably quite atypical of their distributions over most of their geological histories.

The Future.

New finds have been reported in many places throughout this chapter, and there is an almost constant supply of new and exciting material coming to light which is steadily increasing our knowledge of the geological history of the spiders. Information on the geological history of spiders is useful not only for the reconstruction of the past terrestrial ecosystems because of the important part spiders must have played in the past as now, but also because it provides minimum dates for divergence events in the phylogenetic history of this fascinating group of animals.

TABLA 1

Orden ARANEAE	Devónico (Givetiense) - Actual
Suborden MESOTHELAE	Carbonífero (Westfaliense) - Actual
ARTHROLYCOSIDAE	Carbonífero (Westfaliense)
ARTHROMYGALIDAE	Carbonífero (Westfaliense - Estefaniense)
Suborden OPISTHOTHELAE	Triásico (Anisiense) - Actual
Infraorden MYGALOMORPHAE	Triásico (Anisiense) - Actual
ATYPIDAE	Cretácico (?Albiense) - Actual
ANTRODIAETIDAE	Cretácico (?Albiense) - Actual
CTENIZIDAE	Paleógeno (Chattiense) - Actual
MECICOBOTHRIDAE	Cretácico (?Albiense) - Actual
HEXATHELIDAE	Triásico (Anisiense) - Actual
DIPLURIDAE	Paleógeno (Estampiense) - Actual
NEMESIIDAE	Paleógeno (Chattiense) - Actual
BARYCHELIDAE	Paleógeno (Chattiense) - Actual
THERAPHOSIDAE	Paleógeno (Chattiense) - Actual
Infraorden ARANEOMORPHAE	Jurásico (Aalenense/Bajociense) - Actual
SICARIIDAE	Paleógeno (Chattiense) - Actual
SCYTODIDAE	Paleógeno (Chattiense) - Actual
LEPTONETIDAE	Paleógeno (Estampiense) - Actual
OCHYROCRATIDAE	Paleógeno (Chattiense) - Actual
PHOLCIDAE	Paleógeno (Estampiense) - Actual
CAPONIIDAE	Paleógeno (Chattiense) - Actual
TETRABLEMMIDAE	Paleógeno (Chattiense) - Actual
SEGESTRIIDAE	Paleógeno (Estampiense) - Actual
DYSDERIDAE	Paleógeno (Estampiense) - Actual
OONOPIDAE	Paleógeno (Estampiense) - Actual
ARCHAEIDAE	Jurásico (Calloviense/Kimmeridgiense) - Actual
PALPIMANIDAE	Paleógeno (Ypresiense) - Actual
MIMETIDAE	Paleógeno (Estampiense) - Actual
+ARTHRODICTYNIDAE	Paleógeno (Estampiense)
+SPATIATORIDAE	Paleógeno (Estampiense)
ERESIDAE	Paleógeno (Estampiense) - Actual
OECOBIIDAE	Paleógeno (Estampiense) - Actual
HERSILIIDAE	Paleógeno (Estampiense) - Actual
ULOBORIDAE	Paleógeno (Chattiense) - Actual
CYATHOLIPIDAE	Paleógeno (Estampiense) - Actual
NESTICIDAE	Paleógeno (Estampiense) - Actual
THERIDIIDAE	Paleógeno (Estampiense) - Actual
THERIDIOSOMATIDAE	Paleógeno (Estampiense) - Actual
SYMPHYTOGNATHIDAE	Paleógeno (Chattiense) - Actual
ANAPIDAE	Paleógeno (Chattiense) - Actual
LINYPHIIDAE	Paleógeno (Estampiense) - Actual
TETRAGNATHIDAE	Cretácico (Berriasiense/Valanginiense) - Actual
ARANEIDAE	Paleógeno (Luteciense) - Actual
+ADJUTORIDAE	Paleógeno (Estampiense)
+JURARANEIDAE	Jurásico (Aalenense/Bajociense)
LYCOSIDAE	Paleógeno (Estampiense) - Actual
PISAUROIDAE	Paleógeno (Estampiense) - Actual
AGELENIDAE	Paleógeno (Estampiense) - Actual
ARGYRONETIDAE	Neógeno (Burdigaliense) - Actual
HAHNIIDAE	Paleógeno (Estampiense) - Actual
DICTYNIDAE	Paleógeno (Ypresiense) - Actual
AMAUROBIIDAE	Paleógeno (Estampiense) - Actual
+INSECUTORIDAE	Paleógeno (Estampiense)
PSECHRIDAE	Paleógeno (Estampiense) - Actual
ZOROPSIDAE	Paleógeno (Estampiense) - Actual
OXYOPIDAE	Paleógeno (Estampiense) - Actual
ANYPHAENIDAE	Paleógeno (Estampiense) - Actual

TABLA 1 (Cont.)

CLUBIONIDAE	Paleógeno (Estampiense) - Actual
ZODARIIDAE	Paleógeno (Estampiense) - Actual
GNAPHOSIDAE	Paleógeno (Estampiense) - Actual
CTENIDAE	Paleógeno (Chattiense) - Actual
+INCEPTORIDAE	Paleógeno (Estampiense)
+PARATTIDAE	Paleógeno (Estampiense)
SELENOPODIDAE	Paleógeno (Chattiense) - Actual
HETEROPODIDAE	Paleógeno (Estampiense) - Actual
PHILODROMIDAE	Paleógeno (Estampiense) - Actual
THOMISIDAE	Paleógeno (Estampiense) - Actual
SALTICIDAE	Paleógeno (Ypresiense) - Actual
+EPHALMATORIDAE	Paleógeno (Estampiense)

Tabla 1: Rangos geológicos publicados de las familias de arañas, adaptadas de Selden (1993). Los nombres entre paréntesis se refieren a épocas y fases generalmente aceptadas; ver la Fig. 1 en Dunlop (en este volumen) para más detalles. Nota: no se incluyen aquí algunas citas recientes (inéditas) que se mencionan en el texto.

Table 1: Published geological ranges of spider families, adapted from Selden (1993). Names in parentheses refer to standard epochs and stages; see Fig. 1 in Dunlop (this volume) for details. Note: some more recent (unpublished) records mentioned in the text are not included here.

Note: Estampiense \approx Rupelian.