Revista Ibérica de Aracnología, nº **33** (31/12/2018): 55–62.
Grupo Ibérico de Aracnología (S.E.A.). ISSN: 1576 - 9518.

UN POSIBLE CASO DE DEPREDACIÓN PRESERVADO EN ÁMBAR DE CHIAPAS, MÉXICO: UNA ARAÑA (ARANEAE, THERIDIIDAE) Y SU PRESA, UNA MOSCA (DIPTERA, DOLICHOPODIDAE)

Miguel Ángel García-Villafuerte

Museo de Paleontología "Eliseo Palacios Aguilera". Dirección de Paleontología. Secretaría de Medio Ambiente e Historia Natural. Calzada de los Hombres Ilustres s/n. C.P. 29000. Antiguo Parque Madero. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas; México.
mgarciavillafuerte@yahoo.com.mx

Resumen: Theridiidae es probablemente la familia de arañas más comúnmente encontrada en ámbar, y ha quedado registrada en el ámbar del Báltico y la República Dominicana. En el caso del ámbar mexicano se habían registrado cinco especies; se agrega aquí el género *Theridion* Walckenaer, 1805 (Theridiidae), como parte del registro fósil de Chiapas, con una edad de 23 Ma. Se reportan, por primera vez, evidencia de telaraña fosilizada en ámbar de Chiapas y un posible caso de depredación. La presencia de *Theridion* en el ámbar mexicano podría indicar que muchos de los géneros de arañas reportados como parte del registro fósil de Chiapas aún forman parte de la araneofauna actual de esta región; futuras investigaciones que analicen la riqueza y diversidad de arañas, incluyendo taxones fósiles, en Simojovel de Allende y municipios aledaños, podrían confirmar o rechazar esta posibilidad.
Palabras clave: Araneae, Theridiidae, ámbar, telaraña fosilizada, Chiapas, México.

A possible case of predation in amber from Chiapas, Mexico: a spider (Araneae, Theridiidae) and its prey, a fly (Diptera, Dolichopodidae)

Abstract: Theridiidae is probably the most common spider family encountered in amber and has been recorded from Baltic and Dominican ambers. In the case of Mexican amber, five species have been recorded; the genus *Theridion* Walckenaer, 1805 (Theridiidae) is added here as part of the fossil record of Chiapas, with an age of 23 My. Evidence of a fossilised cobweb, and a possible case of predation, are reported for the first time from Chiapas amber. The presence of *Theridion* in Mexican amber could indicate that many of the genera of spiders reported from Chiapas amber are still part of the extant spider fauna of the region; future research into the richness and diversity of spiders, including fossil taxa, in Simojovel de Allende and nearby municipalities, could confirm or reject this possibility.
Key words: Araneae, Theridiidae, amber, fossilised cobweb, Chiapas, Mexico.

Introducción

Las arañas son notablemente diversas y han ocupado los ecosistemas terrestres con excepción de la actual Antártida; la diversificación evolutiva se atribuye, en parte, a las innovaciones en la seda que producen; ya que estos organismos son únicos respecto a sintetizar diferentes tipos de seda, utilizándola para una variedad de funciones a lo largo de sus vidas y particularmente para construir redes de captura para la depredación (Blackledge *et al.,* 2009).

Dentro del Orden Araneae se encuentran los araneoideos, los cuales se caracterizan por la presencia de glándulas especializadas para producir seda y el característico comportamiento de construir telarañas (Griswold *et al.*, 1998). Algunas arañas construyen redes con geometría orbicular, mientras que la mayoría doblan las hojas para construir redes sobre el sustrato (Blackledge *et al.,* 2009). Respecto a las especies tejedoras, son los miembros de la familia Theridiidae los que presentan una mayor diversidad en la elaboración de telarañas (Eberhard *et al*., 2008).

La primera descripción de un terídido fue hecha por Clerck (1757) en su Aranei sueciici, donde describe cuatro especies: *Enoplognatha ovata* (Clerck, 1757), *Steatoda castanea* (Clerck, 1757), *Theridion sisyphium* (Clerck, 1757) y *Achaearanea lunata* (Clerck, 1757). La familia Theridiidae fue establecida por Sundevall (1833); de acuerdo con Levi & Levi (1962) la ortografía original no válida de 'teríddidos' fue corregida por autores posteriores y Theridiidae es ahora un nombre oficial derivado de *Theridion* Walckenaer, 1805 con la especie tipo *Aranea picta* Walckenaer, 1802 (= *Theridion pictum*) (Agnarsson, 2004).

A nivel mundial, Theridiidae se compone de 2504 especies actuales dentro de 124 géneros válidos (World Spider Catalog, 2018). Para México se han registrado 223 especies, de tal manera que se corresponde con una de las familias más diversas, ocupando el segundo puesto después de Salticidae (Jiménez & Ibarra, 2008). En Chiapas se han reportado 101 especies actuales de terídidos (Ibarra-Núñez, 2013). En lo que respecta al registro fósil, la familia ha sido reportada para el ámbar del Báltico y la República Dominicana (Dunlop *et al*., 2018) y en el caso del ámbar de Chiapas Petrunkevitch (1963, 1971) describió cinco especies. En el presente estudio se reporta al género *Theridion* Walckenaer, 1805 como un nuevo registro para el ámbar mexicano, datado en 23 millones de años (Vega *et al*., 2009; Perrilliat *et al.,* 2010). Se discuten puntos importantes como la taxonomía, registro fósil y origen de Theridiidae. Se reporta, por primera vez, evidencia de telaraña fosilizada en ámbar de Chiapas y un posible caso de depredación.

Material y métodos

La pieza de ámbar proviene de la mina "Los pocitos", ubicada en el municipio de Simojovel de Allende. Fue adquirida directamente de un artesano de la localidad. Simojovel está ubicado a 60 km de Tuxtla Gutiérrez, al norte del estado de Chiapas y al sur de México (fig. 1). La pieza está resguardada en la Colección Paleontológica del Museo de Paleontología "Eliseo Palacios Aguilera", Secretaría de Medio Ambiente e Historia Natural (SEMAHN) con número de catálogo: IHNFG-5338.

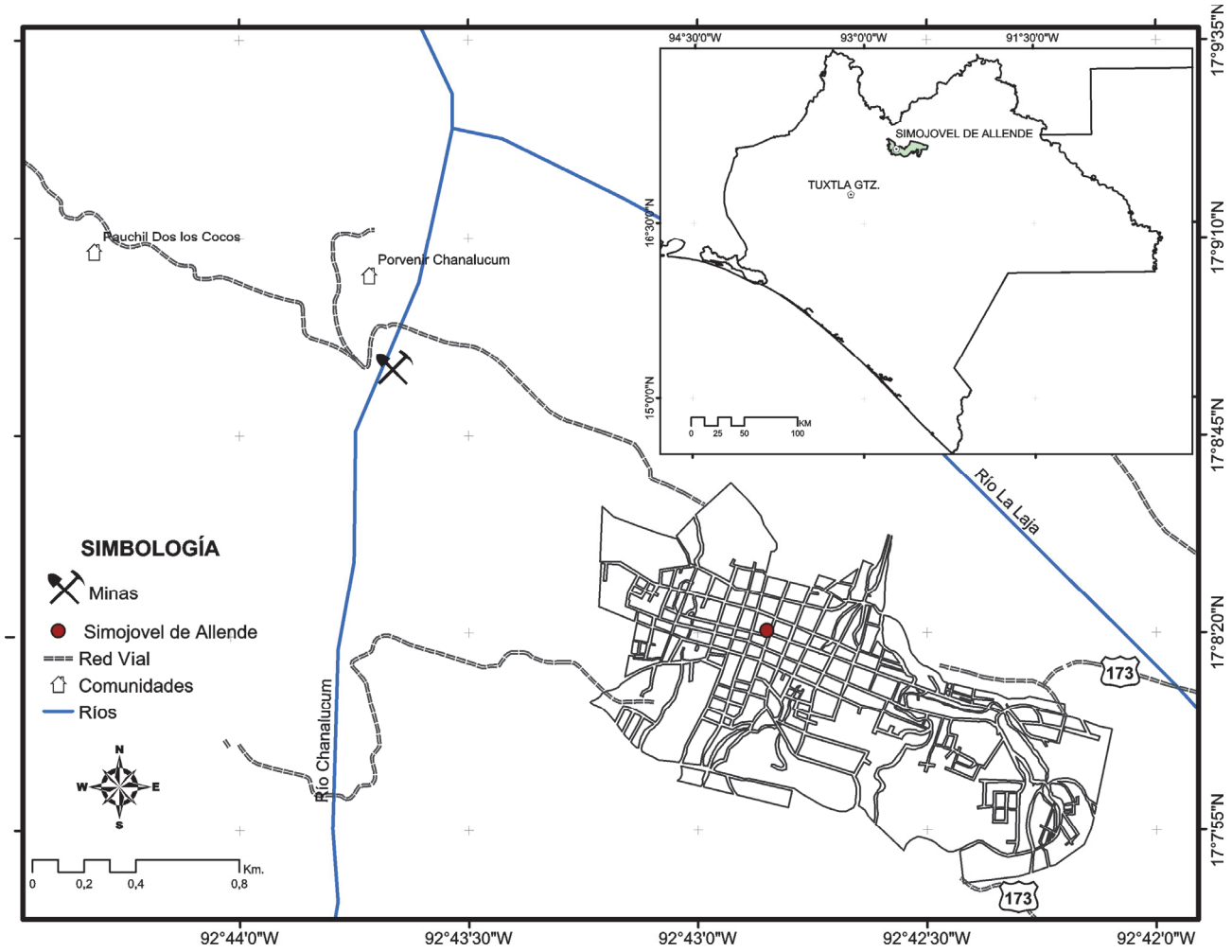


Fig. 1. Mapa de ubicación de la mina de ámbar "Los pocitos" en Simojovel de Allende, Chiapas, México.

Para obtener una mejor visualización del espécimen, se cortó la pieza utilizando un arco y segueta de joyero; se utilizaron lijas de diferentes medidas, con el fin de aminorar el tamaño de la pieza, finalmente se utilizó un abrasivo de la marca Brasso®, para pulir la pieza; el uso de este material en el ámbar ha demostrado eliminar las ralladuras que deja la lija más fina. Las fotografías fueron realizadas con una cámara Cannon XS conectada a un Estereoscopio Zeiss Stemi 2000. Utilizando la técnica de apilado fotográfico, se realizaron una serie de tomas de las estructuras bajando el enfoque gradualmente y, posteriormente, se usó el software Helicon Focus 6. Las fotografías se sobrepusieron para lograr una composición con amplia profundidad de campo y enfoque; las imágenes se importaron a Ligth room 5.5, un software para editar fotografías. Para la descripción de la telaraña se designaron dos secciones; la sección A (SA) corresponde a la vista dorsal de la mosca (fig. 3 a, b) y la sección B (SB) se indica en la figura 2b. Los dibujos de la telaraña fueron calcados de las fotografías originales utilizando el programa Adobe Illustrator. La descripción de la araña se basa en lo propuesto por Hans-Georg y Heimer (1989). Las medidas son dadas en milímetros.

Abreviaturas: Ep= epiginio, Fe = fémur, fr = fracturas en la pieza de ámbar, Hip = hilos con gotas de pegamento, Mt = metatarso, OLP = ojos laterales posteriores, OMP = ojos medios posteriores, Pt = patela, Sp= espermatecas, T= tarso, Te = telaraña, Ti = tibia.

Taxonomía

Araneae Clerck, 1757

Theridiidae Sundevall, 1833

Theridion Walckenaer, 1805

cf. *Theridion hispidum* O. Pickard-Cambridge, 1898

MATERIAL EXAMINADO: IHNFG-5338 ♀ (fig. 2a-b, 3a-c, 4a-b). En ámbar de Chiapas, México. Mioceno (Aquitaniense), espécimen único. Colección Paleontológica del Museo de Paleontología "Eliseo Palacios Aguilera". Secretaría de Medio Ambiente e Historia Natural (SEMAHN).

DESCRIPCIÓN:

Coloración en ámbar: Prosoma amarillo oscuro, patas de color café, abdomen amarillento claro. Se observa una clara pigmentación en los ojos que es visible al colocar la pieza en una posición derecho-lateral.

Medidas: 1,79 mm de largo. Prosoma 0,81 largo; por la disposición de las patas es difícil observar todos los ojos, pero en una posición derecho-lateral se logra observar los OMP 0,09 y OLP 0,08. Patas I y II:

	Fe	Pt	Ti	Mt	T	Total
I	0,79	0,24	0,61	0,72	0,51	2,87
II	0,66	0,19	0,48	0,53	0,37	2,23

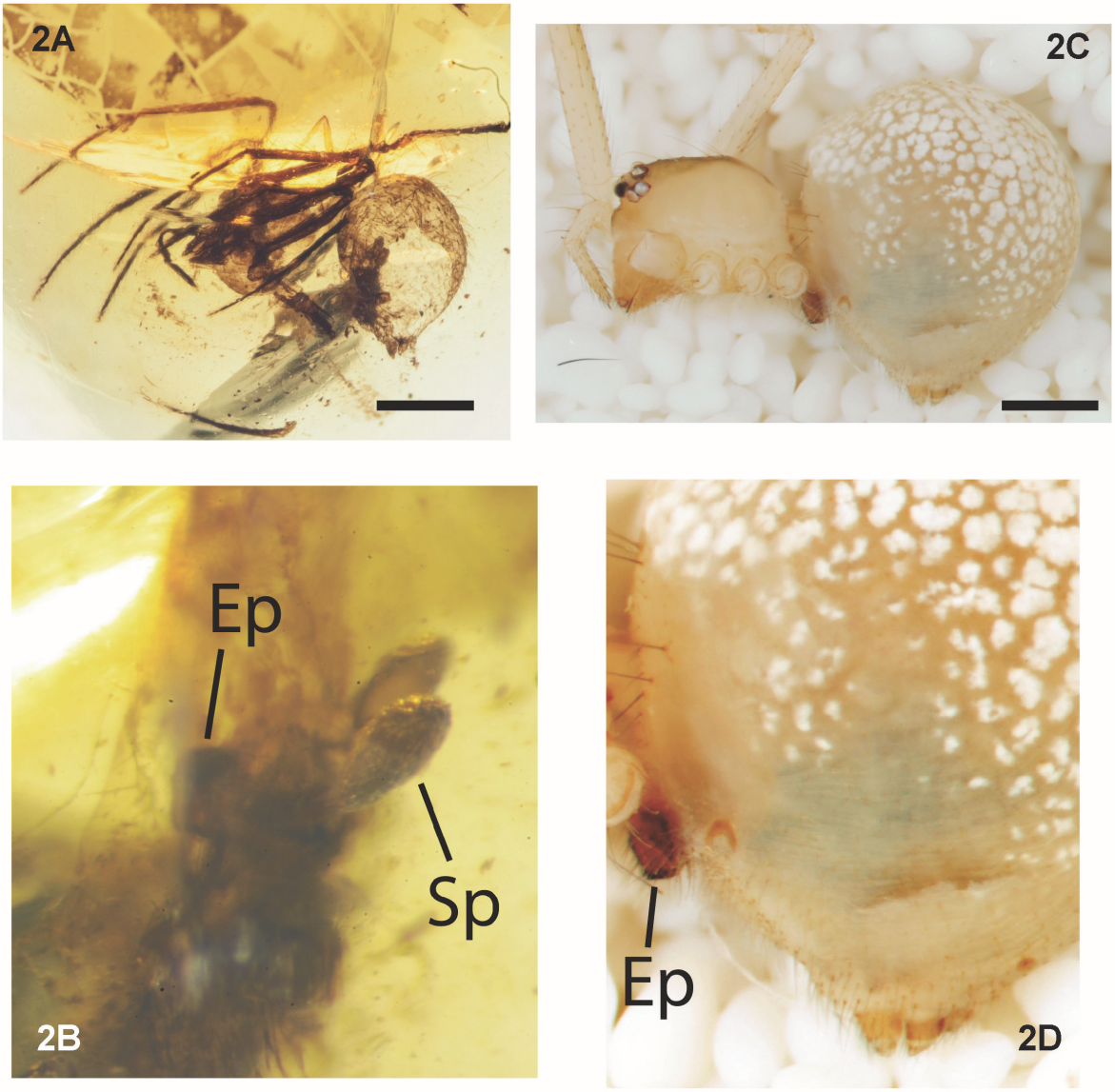


Fig. 2. a) Vista lateral de cf. *Theridion hispidum* (fósil), escala: 0,5 mm; **b)** Vista lateral de epiginio y espermatecas (fósil); **c)** Vista lateral de *Theridion hispidum* (actual), escala: 0,5 mm; **d)** Vista lateral de epiginio (actual).

Morfología genital (fig. 2b): el epiginio es una pequeña proyección esclerosada, en vista ventral tiene una forma subovalada, aunque es difícil apreciarlo debido a la fractura en el ámbar que atraviesa el opistosoma. Lateralmente el epiginio parece un pequeño cubo. La inclusión de la araña en el ámbar permite que se observe la genitalia interna; un par de espermatecas piriformes.

OBSERVACIÓN: en la misma pieza se encuentra una mosca, por el tipo de venación en las alas, en donde la vena transversa está en la parte basal del ala y la M1 se observa curvada, el espécimen se ubica dentro de la familia Dolichopodidae; las antenas y las patas son características de los dolicopódidos (Solórzano-Kraemer [com. person.], 2018).

Se observa un fragmento de telaraña fosilizada (fig. 3a-c, 4a-b). Algunos hilos están en contacto con el díptero (fig. 3b-c, 4a-b). Hay por lo menos 68 trazos de hilos en SA (fig. 3c); algunos de ellos son rectilíneos, otros ligeramente curvados, otros muy curvados, y hay hilos que se unen de forma triangular y ovalada. En esta vista se observan 8 hilos con gotas de pegamento. En SB (fig. 4a-b) se observan 35 trazos de hilos; los hilos también se unen para formar figuras triangulares, ovaladas y trapezoidales. En cuatro de estos hilos se observan gotas de pegamento; los diámetros de las gotas de pegamento van desde 0,04 mm a los 0.08 mm, mientras que cuatro de ellas tienen un diámetro mayor de 0,11 a 0,14 mm. El hilo más largo tiene una longitud de 5,9 mm.

Discusión

Taxonomía de Theridiidae

Los terídidos se diferencian del resto de los Araneoidea porque la mayoría carece de un cólulo prominente o carnoso; aunque hay géneros donde se observa dicha estructura (*Steatoda, Latrodectus, Argyrodes, Robertus* y *Crustulina*), la presencia de un 'peine' en la cuarta pata los ubica dentro de Theriididae (Levi & Randolph, 1975). Por lo general, los terídidos son reconocidos por ésta última estructura (Ubick *et al*., 2005; Jocqué & Dippenaar-Schoeman, 2006), pero dicho 'peine' también está presente en especies de la familia Nesticidae y Synotaxidae. Levi & Randolph (1975) mencionan que para el caso de terídidos que tienen un cólulo prominente o

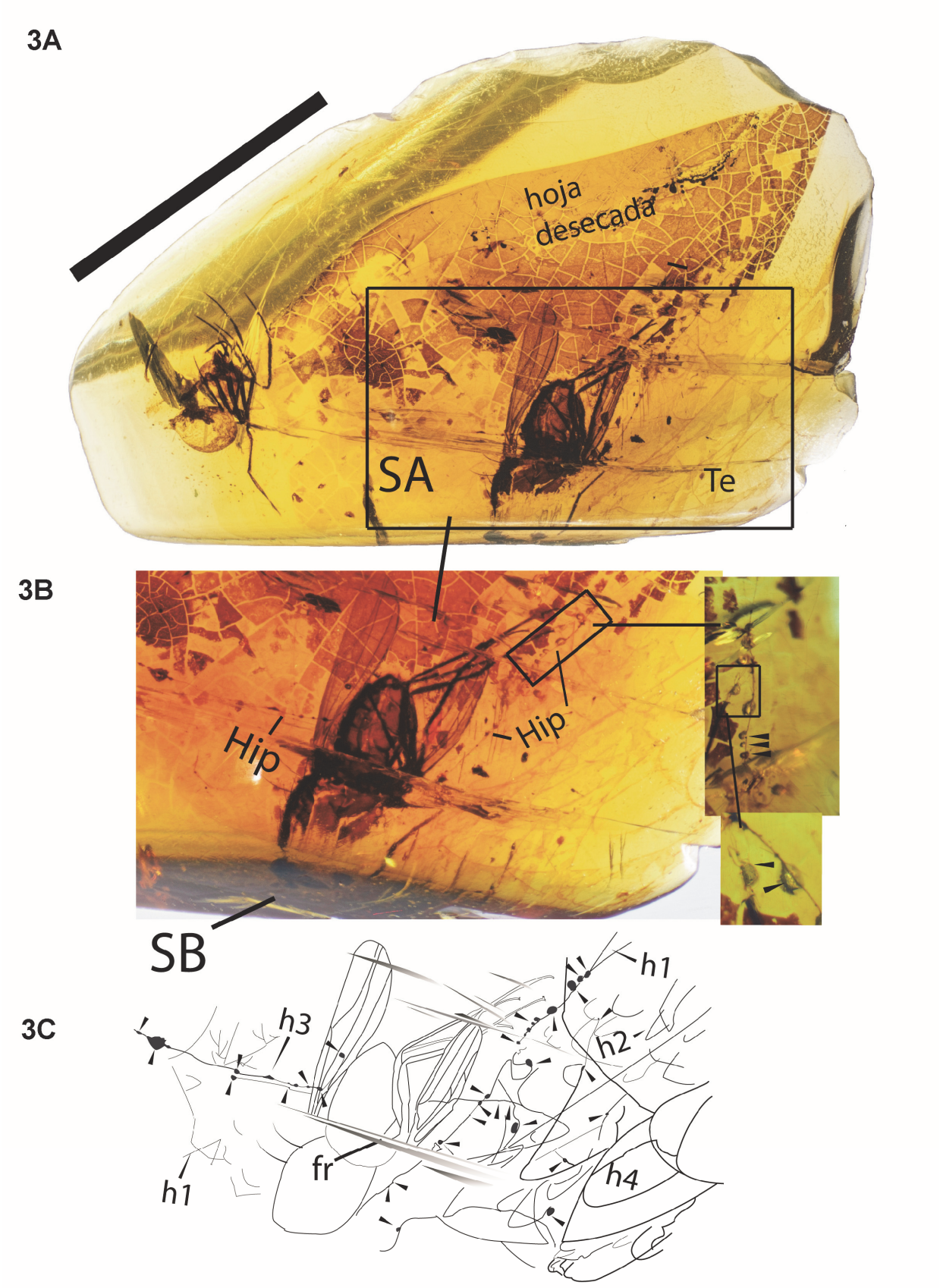


Fig. 3. a) Un posible caso de depredación entre una araña (Theridiidae) y una mosca (Dolichopodidae), escala: 50 mm; **b)** Microfotografía de la sección A, con acercamiento a uno de los hilos de la telaraña y las gotas de pegamento, se observa como una de las patas del díptero está en contacto con hilos enmarañados; **c)** dibujo calcado de la sección A, las flechas indican las gotas de pegamento; debido a que muchos de los hilos nos son visibles en la microfotografía, se calcaron aquí. Hilos que se unen en formas triangulares (h1), curvadas (h2), rectilíneas (h3), ovaladas (h4), trapezoidal (h5).

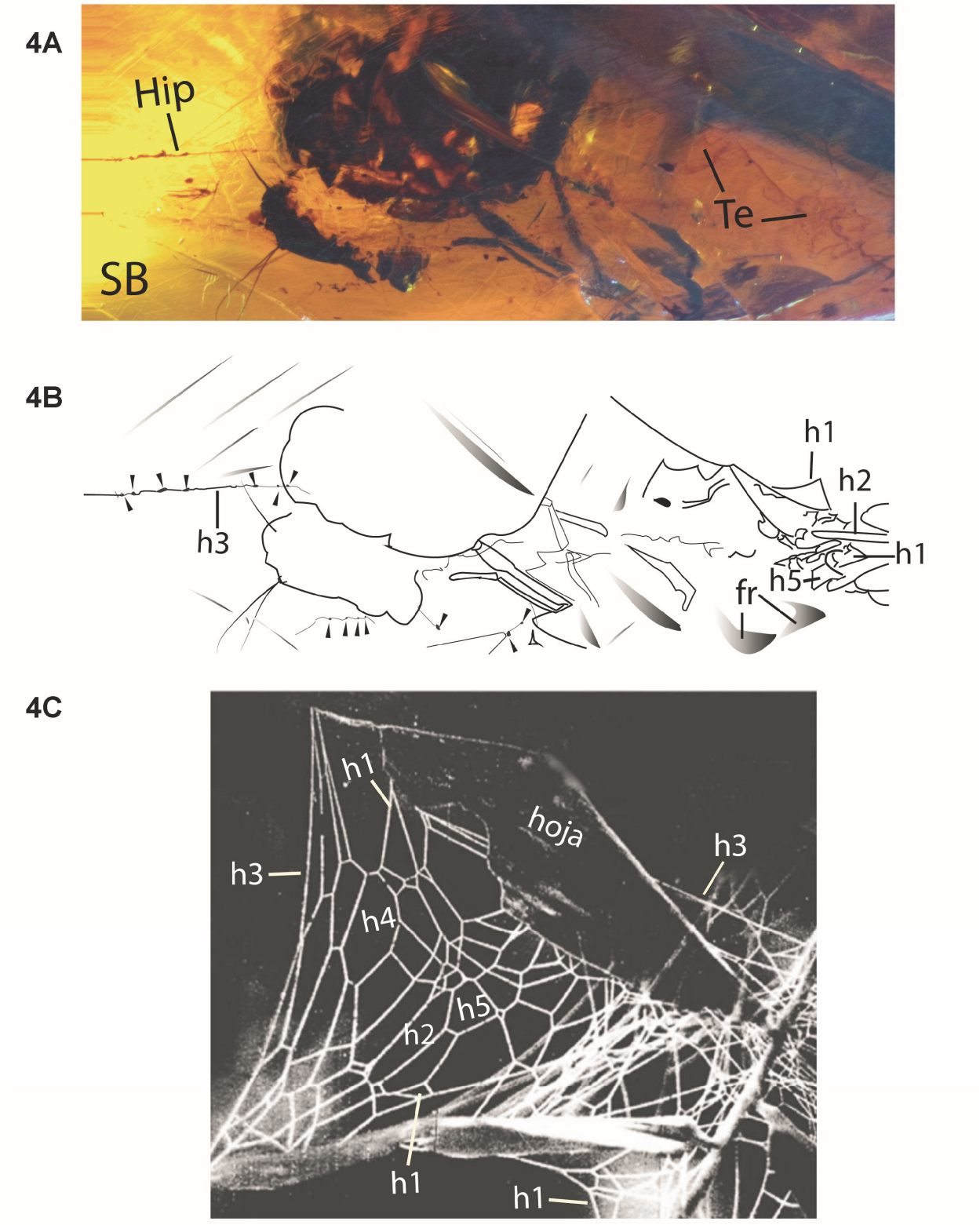


Fig. 4. a) Microfotografía de la sección B; **b)** dibujo calcado de la sección B, las flechas pequeñas indican las gotas de pegamento; debido a que muchos de los hilos no son visibles en la microfotografía se calcaron aquí, las flechas indican las gotas de pegamento; **c)** Fotografía tomada y modificada de Eberhard *et al.* (2008). Hilos que se unen en formas triangulares (h1), curvadas (h2), rectilíneas (h3), ovaladas (h4), trapezoidal (h5).

carnoso y el característico 'peine' en la cuarta pata, se diferencian de Nesticidae por poseer una coloración oscura, ya que los nestícidos son generalmente blanquecinos; además, en el caso de los machos de Theridiidae, no se observa el paracimbio unido a la base del cimbio, mientras que en Nesticidae éste está en la base del cimbio y se amplía de diversas maneras, y se distinguen de Sinotaxidae por la forma de la telaraña (Agnarsson, 2004) y por la presencia de una apófisis rotuliana en el palpo de los machos (Santos & Rheims, 2005).

El espécimen estudiado se ha ubicado dentro de la familia Theridiidae por poseer una coloración más oscura que blanquecina (aunque la coloración pudo cambiar durante el

proceso de fosilización), cólulo ausente, quelíceros pequeños y el característico 'peine' en el tarso IV.

Muchas familias del Orden Araneae, incluyendo a Theridiidae, han representado para los taxónomos un gran reto respecto a su clasificación y sus relaciones con otros grupos; el tema se magnifica en ejemplares fósiles debido a las dificultades que se presentan al estudiar arañas incluidas en ámbar, de manera que los paleoaracnólogos se enfrentan, muy a menudo, con ejemplares únicos, en los cuales es difícil apreciar características taxonómicas y sistemáticas claves para su determinación (García-Villafuerte, 2018). Es importante describirlos lo más acertadamente posible, no obstante, a fin de enriquecer nuestro conocimiento sobre la araneofauna en el registro fósil.

Por lo anterior, tomando en cuenta la morfología somática, los caracteres genitales, las claves taxonómicas de Levi & Randolph (1975) y Levi (1957), y comparando el espécimen con fotografías de varias especies publicadas en la página http://www.unamfcaracnolab.com, en la sección *Collection search*, se ubicó el espécimen dentro del actual género *Theridion*, debido a la ausencia de cólulo, abdomen ovalado más largo que alto, epiginio esclerosado, un par de espermatecas y la ausencia de escuta sobre el abdomen.

De acuerdo con la descripción de Levi (1959) y Levi (1963), se considera que tiene afinidades con *Theridion hispidum* O. Pickard-Cambridge, 1898, debido a la forma del epiginio y las espermatecas (fig. 2b, d). La coloración de la araña en general, y particularmente las patas, puede estar alterada debido a la coloración del ámbar; sin embargo, Levi (1959) menciona que *T. hispidum* puede presentar colores oscuros. En la actualidad, la especie tiene una amplia distribución desde México a Colombia (Müller & Heimer, 1990). En Chiapas se ha reportado para los municipios de Ocosingo, Tónala, Cacahotán y Río de las Flores (ver mapa 3 en Levi, 1959).

Arnedo *et al*. (2007) mencionan que el género *Theridion* se encuentra en un estado taxonómico particularmente pobre, y resolver adecuadamente la taxonomía del género es una tarea bastante desalentadora, la cual requeriría de revisiones a nivel de especie y análisis filogenéticos de cientos de estas especies actuales. Hasta el momento, el género *Theridion* se compone de 586 especies válidas (World Spider Catalog, 2018).

Registro fósil y origen de Theridiidae

A nivel mundial se ha reportado un total de 193 especies fósiles válidas de Theridiidae de diferentes yacimientos; la mayor abundancia de éstas ha sido registrada para el ámbar del Báltico (135 especies, datado en alrededor de 44 Ma) y la República Dominicana (47 especies, datado en 20 – 17 Ma) (Dunlop *et al*., 2018). En el caso del ámbar mexicano se conocían cinco registros: *Eomysmena asta* Petrunkevitch, 1963, *Episinus chiapasanus* Petrunkevitch, 1971, *Pronepos exilis* Petrunkevitch, 1963, *P. fossilis* Petrunkevitch, 1963 y *Episinus penneyi* García-Villafuerte, 2006; con el actual registro, se aumentan a seis los terídidos reportados.

Penney & Selden (2002) sugieren, a partir del registro fósil actual, que familias como Theridiidae y otros aranoideos irradiaron y diversificaron durante el Cenozoico, después del evento de extinción en masa del final del Cretácico. Los autores antes mencionados sugieren que dicha observación es el resultado del escaso material con el cual se cuenta, pero que muy probablemente podrían encontrarse en el registro fósil del Mesozoico.

Sin embargo, Penney & Ortuño (2006) argumentan que, durante sus años como investigadores, han estudiado más de 100 arañas fósiles provenientes del ámbar Cretácico y aproximadamente 200 arañas del Mesozoico, preservadas en varios tipos de roca, y hasta el momento familias como Theridiidae están ausentes en depósitos anteriores al Cenozoico. Por lo tanto, es posible que Theridiidae derive de las radiaciones que ocurrieron después del evento de extinción al final del Cretácico, que parece que no tuvo efectos importantes para las arañas en términos de extinción a nivel de familia (Penney *et al*., 2003). Fortaleciendo la idea anterior, Marusik & Penney (2004), basándose en una evaluación de las subfamilias de Theridiidae preservadas en el ámbar del Báltico y dominicano, mencionan que las radiaciones de las principales subfamilias de Theridiidae fueron relativamente recientes, ocurriendo entre el Mioceno Medio y el Mioceno Temprano, hace unos 20-40 Ma; esta idea es apoyada por Agnarsson (2006) quien realiza un análisis sobre especies actuales de Theridiidae.

Telaraña fosilizada

No es algo común encontrar telarañas fosilizadas en ámbar; los únicos registros a nivel mundial y los más antiguos, provienen del Cretácico temprano del ámbar del Líbano (Zschokke, 2003), con una edad de 129,4 – 125 Ma (Maksoud *et al*., 2017) y del ámbar de España (Peñalver *et al*., 2006), datado en 105 Ma; sin embargo, se desconoce qué familias de arañas originaron dichas telarañas. Aquí se reporta, por primera vez, la evidencia de una telaraña en ámbar de Chiapas (fig. 3a-c, 4a-b) y ésta sería la evidencia más antigua que se tiene respecto a la telaraña de un terídido, específicamente del género *Theridion*. Respecto al uso de la telaraña por parte de especies tejedoras, Selden (1989) propone que esto pudo haber ocurrido en el Jurásico o antes. Penney & Ortuño (2006) mencionan que dada la complejidad y los movimientos estereotipados que exhiben las especies tejedoras para construir sus telarañas, no hay duda alguna sobre su origen común (Griswold *et al*., 1998), y están de acuerdo con lo que Selden (1989) sugiere.

En las figuras 3b-c y 4a-b se observan varios hilos de la telaraña con gotas de pegamento; algunos hilos están en contacto con el díptero (fig. 3 b-c, 4a-b), lo cual sugiere que éste es un posible caso de depredación preservado en la pieza aquí estudiada, en donde un díptero, de la familia Dolichopodidae, quedó atrapado por la red de su depredador (fig. 3a). Eberhard *et al.* (2008) discuten que la distribución de material pegajoso, a lo largo de los hilos, probablemente tengan un gran impacto en la capacidad de retención de la presa; hilos con pequeñas gotas de pegamento, como en *Synotaxus* sp. y *Theridion hispidum*, son apenas escasamente adhesivos, y presumiblemente funcionan con presas de vuelo débil y tal vez con insectos de patas largas, como ocurre en algunos grupos de dípteros.

En la actualidad, las telarañas construidas por *T. hispidum* se componen de hilos largos con gotas de pegamento relativamente espaciadas, y la unión entre ellos tiende a crear formas triangulares, trapezoidales, curvadas, romboidales, ovaladas, incluso pentagonales (ver fig. 25 A-D y 26 A-B en Eberhard *et al*., 2008). Aquí se hace una comparación, a partir de las fotografías publicadas por Eberhard *et al.* (2008) de la telaraña actual de *T. hispidum* (fig. 4c), con la telaraña fosilizada en la pieza de estudio, y los restos de ésta última conserva esas formas triangulares (h1), curvadas (h2), rectilíneas

(h3), ovaladas (h4), e incluso se observa una figura casi trapezoidal (h5) (figuras 3c, 4 b-c).

A la fecha, no se había registrado una araña fósil con afinidad a una especie actual para el ámbar mexicano, con una edad geológica tan amplia (23 Ma), como es el caso del espécimen en este estudio. Se tienen registros de especies de arañas fósiles halladas en Inglaterra, Madagascar y Colombia, que corresponden al período Cuaternario (2,59 – 0,01 Ma), que viven en la actualidad (Dunlopt *et*. *al*., 2018). ¿Qué tan antigua puede ser una especie? y ¿cómo deberían los fósiles que son morfológicamente muy similares a las especies actuales, o de hecho indistinguibles de ellas, ser tratados taxonómicamente? El tema es polémico y, paleoentomólogos y paleoaracnólogos dependen de los caracteres morfológicos, en un intento por diferenciar entre miembros de diferentes especies, y un factor muy importante es la variabilidad de las especies actuales.

Como ya se mencionó, *Theridion* está reportado para la actual fauna chiapaneca; el espécimen fósil descripto en este estudio demuestra que el género ha tenido una supervivencia en Chiapas desde el Mioceno-Aquitaniense (23 Ma). Esto hace suponer, que las condiciones ambientales y la evolución geológica de América Central (James, 2007), no afectaron su permanencia en esta región del Mundo. Este caso sucede con distintos géneros de arañas reportados para el ámbar mexicano (*Episinus* de Theridiidae [García-Villafuerte, 2006a], *Hemirrhagus* de Teraphosidae [García-Villafuerte, 2008], *Selenops* de Selenopidae [García-Villafuerte, 2006b]). Derivado de lo anterior, se predice que géneros de arañas encontrados en el registro fósil chiapaneco (p.e. *Galianora* de Salticidae [García-Villafuerte, 2018], pero no reportados en el Catálogo de especies actuales de arañas para Chiapas (Ibarra-Núñez, 2011), aún permanecen en la región.

Agradecimiento

A Marco A. Coutiño José, Director del Museo de Paleontología "Eliseo Palacios Aguilera", por su importante labor en la adquisición de piezas de ámbar con inclusiones fósiles de gran valor, las cuales ha donado a la Colección Científica Paleontológica del Museo de Paleontología; sus contribuciones han sido muy importantes en el fortalecimiento del conocimiento de la artrópofauna fósil en Chiapas. A Mónica Solórzano-Kraemer (Instituto de Investigación y Museo de Historia Natural Senckenberg**)** por su ayuda con la identificación de la mosca fósil. A Luis Enrique Gómez-Pérez, por su apoyo con las fotografías y la elaboración del mapa. A Fernando Álvarez Padilla (Laboratorio de Aracnología, Facultad de Ciencias UNAM) por la confirmación de la identificación del género, por las observaciones realizadas al manuscrito y por las fotografías de *Theridion hispidum* que hospeda en la página http://www.unamfcaracnolab.com, Sección: Collection search. A Gerardo Carbot-Chanona (Museo de Paleontología "Eliseo Palacios Aguilera") por las ideas sugeridas. Gracias a David Penney por la revisión y corrección del 'Abstract'. Esta investigación se llevó a cabo como parte del proyecto "Prospección y Resguardo del Patrimonio Paleontológico de Chiapas", financiado por el Gobierno del Estado de Chiapas. BH'.

Bibliografía

AGNARSSON, I. 2004. Morphological phylogeny of cobweb spiders and their relatives (Araneae, Araneoidea, Theridiidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, **141**: 447-626.

AGNARSSON, I. 2006. A revision of the new world eximius lineage of Anelosimus (Araneae, Theridiidae) and aphylogenetic analysis using worldwide exemplars. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **146**: 453-593.

ARNEDO, M. A., I. AGNARSSON & R. G. GILLESPIE 2007. Molecular insights into the phylogenetic structure of the spider genus Theridion (Araneae, Theridiidae) and the origin of the Hawaiian Theridion-like fauna. *Zoologica Scripta*, **36**: 337-352.

BLACKLEDGE, T., N. SCHARFF, J. CODDINGTON, T. SZÜTS, WENZEL, J. C. HAYASHI & I. AGNARSSON 2009. Reconstructing web evolution and spider diversification in the molecular era. *PNAS*, **13**: 5229-5234.

CLERCK, C. 1757. *Aranei suecici, descriptionibus et figuris oeneis illustrati, ad genera subalterna redacti speciebus ultra LX determinati.* Svenska spindlar, uti sina hufvud-slagter indelte samt. Stockholmiae.

DUNLOP, J. A., D. PENNEY & D. JEKEL 2018. A summary list of fossil spiders and their relatives: World Spider Catalog. Natural History Museum Bern. Disponible en: http://wsc.nmbe.ch, version 18.5, acceso en 03/08/2017.

EBERHARD, W. G., I. AGNARSSON & H. W. LEVI 2008. Web forms and phylogeny of theridiid spider (Araneae: Theridiidae): chaos from order. *Systematics and Biodiversity*, **6**: 415-475.

GARCÍA-VILLAFUERTE, M. A. 2006a. A new fossil *Episinus* (Araneae, Theridiidae) from Tertiary Chiapas amber, Mexico. *Revista Ibérica de Aracnología*, **13**: 120-125. Disponible en www.sea-entomologia.org

GARCÍA-VILLAFUERTE, M. A. 2006b. Selenopidae y Thomisidae (Arachnida: Araneae) en ámbar de Chiapas, México. *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa*, **38**: 209-212. Disponible en www.sea-entomologia.org

GARCÍA-VILLAFUERTE, M. A. 2008. Primer registro del género *Hemirrhagus* (Araneae, Theraphosidae) en ámbar del Terciario, Chiapas, México. *Revista Ibérica de Aracnología*, **16**: 43-47. Disponible en www.sea-entomologia.org

GARCÍA-VILLAFUERTE, M. A. 2018. Primer registro fósil de un lapsino (Araneae, Salticidae) en el ámbar de Chiapas, México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, **70**: 689-708.

GRISWOLD, C. E., J. A. CODDINGTON, G. HORMIGA & N. SCHARFF 1998. Phylogeny of the orb-web building spiders (Araneae, Orbiculariae: Deinopoidea, Araneoidea). *Zoological Journal of the Linnean Society*, **123**: 1-99.

HANS-GEORG, M. & S. HEIME 1989. Spiders from Colombia XII. The genera *Theridion* and *Thymoites*. With description of five new species (Araneida:Theridiidae). *Medio Ambiene*, **10**: 136-144.

IBARRA-NÚÑEZ, G. 20013. Diversidad de las arañas (Arachnida: Araneae), p. 191-196, en: *La biodiversidad en Chiapas*. Andrea Cruz Angón, Erika Daniela Melgarejo, Fernando Camacho Rico, Karla Carolina Nájera Cordero (eds): Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad: Gobierno del Estado de Chiapas. Vol. 2.

JAMES, K. H. 2007, Structural geology: From local elements to regional synthesis, p. 277-321, in Bundschuh J., Alvarado, G. (eds.): *Central America: Geology, Resources, and Hazards*: Taylor and Francis.

JIMÉNEZ, M. L. & G. IBARRA-NÚÑEZ 2008. *Arañas (Arácnidos).* Ocegueda, S. y Llorente-Bousquets, J. (coords.). *Catálogo taxonómico de especies de México* en: Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. CONABIO. México, CD1.

JOCQUÉ, R. & A. DIPPENAAR- SCHOEMAN 2006. *Spider Families of the World.* Royal Museum for Central Africa, Bélgica. 336pp.

LEVI, H. W. 1957. The spider genera *Enoplognatha*, *Theridion* and *Paidisca* in America north of Mexico (Araneae, Theridiidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **112**: 1-124.

LEVI, H. W. 1959. The spider genera Achaearanea, Theridion and Sphyrotinus from Mexico, Central America and the West Indies (Araneae, Theridiidae). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College*, **121**: 57-163.

LEVI, H.W. & L.R. LEVI 1962. The genera of the spider family Theridiidae. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College*, **127**: 1-71.

LEVI, H .W & D .E. RANDOLPH 1975. A key and checklist of American spiders of the family Theridiidae north of Mexico (Araneae). *Journal of Arachnology*, **3**: 31-51.

MAKSOUD, S., D. AZAR, B. GRANIER, R. GÈZE 2017. New data on the age of the Lower Cretaceous amber outcrops of Lebanon. *Palaeoworld*, **26**: 1-20.

MARUSIK, Y. M. & D. PENNEY 2004. A survey of Baltic amber Theridiidae (Araneae) inclusions, with descriptions of six new species. *Arthropoda Selecta*, **1**:201-218, en Logunov, D.V. & D. Penney (eds). European Arachnology 2003 (Proceedings of the 21st European Colloquium of Arachnology, St. Petersburg, Russia, August 2003). *Arthropoda Selecta*, Special Issue, **1**: 201-218.

MÜLLER, H. G. & S. HEIMER 1990. Spiders from Colombia XII. The genera *Theridion* and *Thymoites*, with descriptions of five new species (Araneida: Theridiidae). *Medio Ambiente*, **10**: 136-144.

PENNEY, D. & P. A. SELDEN 2002. The oldest linyphiid spider, in Lower Cretaceous Lebanese amber (Araneae, Linyphiidae, Linyphiinae). *Journal of Arachnology*, **30**: 487–493.

PENNEY, D., C. P. WHEATER & P. A. SELDEN 2003. Resistance of spiders to Cretaceous—tertiary extinction events. *Evolution*, **57**: 2599-2607.

PENNEY, D. & V. M. ORTUÑO 2006. Oldest true orb-weaving spider (Araneae: Araneidae). Biology *Letters*, **2**: 447-450.

PEÑALVER, E., D. GRIMALDI & X. DELCLÒS 2006. Early Cretaceous spider web withs its prey. *Science*, **312**:1761.

PERRILLIAT, M., F. J. VEGA & M. A. COUTIÑO 2010. Miocene mollusks from the Simojovel área in Chiapas, southwestern Mexico. *Journal of South America Earth Sciences*, **30**: 111-119.

PICKARD-CAMBRIDGE, O. 1898. Arachnida. Araneida, en: *Biologia Centrali-Americana*, Zoology London, **1:** 233-288.

SANTOS, A.L. & C. A. RHEIMS 2005. Four new species and new records for the spider genus *Synataxus* Simon, 1895 (Araneae: Synotaxidae) from Brazill. *Zootaxa*, **937**: 1-12.

SELDEN, P. A. 1989. Orb-web weaving spiders in the early Cretaceous. *Nature,* **340**: 711-713.

SUNDEVALL, C. J. 1833. *Conspectus Arachnidum*. Londini Gothorum, pp. 1-39.

UBICK, D., P. PAQUIN, P. CUSHING & N. DUPÉRRÉ 2005. *Spiders of North America: an identification manual*. American Arachnological Society, EUA. 377 pp.

VEGA., F. J., T. NYBORG, M. A. COUTIÑO, J. SOLÉ & O. HERNÁNDEZ-MONZÓN 2009. Neogene Crustacea from Southeastern Mexico. *Bulletin of the Mizunami Fossil Museum*, **35**: 51-69.

WALCKENAER, C. A. 1805. *Tableau des aranéides ou caractères essentiels des tribus, genres, familles et races que renferme le genre Aranea de Linné, avec la désignation des espèces comprises dans chacune de ces divisions*. Paris, 88 pp.

WORLD SPIDER CATALOG 2018. *World Spider Catalog. Naural History Museum Bern*. http://wsc.nmbe.ch, version 18.5, acceso en 04/04/2018.

ZSCHOKKE, S. 2003. Spider-web silk from the Early Cretaceous. *Nature*, **424**: 636-637.