

Taxonomía y sistemática

## ***Metagonia esquincacanoi* sp. nov.: el primer registro fósil de la familia Pholcidae (Arachnida: Araneae) en el ámbar de Chiapas, México**

### ***Metagonia esquincacanoi* sp. nov.: the first fossil record of the family Pholcidae (Arachnida: Araneae) in Chiapas amber, Mexico**

Miguel Ángel García-Villafuerte

*Museo de Paleontología "Eliseo Palacios Aguilera", Dirección de Paleontología, Subsecretaría de Biodiversidad y Desarrollo Sustentable, Secretaría de Medio Ambiente e Historia Natural, Calzada de los Hombres Ilustres s/n, Antiguo Parque Madero, 29000 Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México*

\*Autor para correspondencia: mgarciavillafuerte@yahoo.com.mx (M.A. García-Villafuerte)

Recibido: 29 enero 2019; aceptado: 4 junio 2019

#### **Resumen**

En busca de contribuir al conocimiento de la araneofauna fósil de México, se incluye por primera vez en el registro fósil del ámbar mexicano a la familia de arañas Pholcidae, a través de la descripción de *Metagonia esquincacanoi* sp. nov., hallado en una pieza de ámbar proveniente del municipio de Simojovel de Allende, Chiapas. La nueva especie es descrita a través de un único ejemplar, macho adulto, perfectamente bien preservado en la resina fosilizada. Este es el registro más antiguo de *Metagonia* y la edad geológica del género se extiende en 22.8 Ma, en el Mioceno Temprano.

*Palabras clave:* Fósidos; Nueva especie; Mesoamérica; Mioceno-Aquitaniense; Pholcinae

#### **Abstract**

To contribute to the knowledge of the fossil spiderfauna from Mexican amber, the spider family Pholcidae is included, for the first time, through the description of *Metagonia esquincacanoi* sp. nov., found in a piece of amber from the municipality of Simojovel de Allende, Chiapas, Mexico. The new species is described through a single specimen, an adult male, perfectly well preserved in the fossilized resin. This is the oldest recorded fossil of *Metagonia* and it extends the known geological range of the genus in 22.8 My, in the Early Miocene.

*Keywords:* Pholcids; New species; Mesoamerica; Miocene-Aquitatian; Pholcinae

#### **Introducción**

Los miembros de la familia Pholcidae son arañas que pueden medir de 1 a 15 mm de longitud. La monofilia de

la familia no se ha cuestionado y posee varios caracteres que son sinapomórficos y útiles para una fácil diagnosis (Huber, 2000): 1) el pedipalpo de los machos suele estar modificado, incluso los segmentos proximales, 2)

un proceso del tarso en el pedipalpo (el procurso) está presente en casi todas las especies, y 3) los queliceros de los machos suelen estar modificados (Huber, 1998a, 2002). Otras sinapomorfias putativas son, el cípeo alto; la disposición de los ojos en 2 triadas, separadas de los ojos medios anteriores, los cuales pueden estar ausentes, y pseudosegmentos tarsales (Huber, 2011b).

La familia Pholcidae se divide en 5 subfamilias, una de ellas es Pholcinae (Huber et al., 2018). Esta subfamilia es la más diversa en el mundo con 922 especies actuales distribuidas en 26 géneros y registra su más alta diversidad en ambientes tropicales y subtropicales, incluye una gran variedad de formas corporales que reflejan adaptaciones a diferentes microhábitats (Huber et al., 2018). El género *Metagonia* es uno de los más ricos de esta subfamilia, con 85 especies actuales (World Spider Catalog, 2019), tiene presencia en las regiones neotropicales del Nuevo Mundo (Huber et al., 2005). Su distribución va principalmente desde México a Argentina (Huber et al., 2018). Pickard-Cambridge (1895) reportó por primera vez el género *Metagonia* para México (*Meagonia caudata*). Posteriormente, Chamberlin e Ivie (1938), Brignoli (1972) y Gertsch (1971, 1973, 1977, 1986) realizaron importantes contribuciones, de tal manera que en México se encuentra la mayor diversidad de especies para el género, registrándose hasta el momento, 34 de 85 especies nominales actuales. Seis de ellas (*M. asintal* Huber, 1998; *M. caudata* O. Pickard-Cambridge, 1895; *M. goodnighti* Gertsch, 1977; *M. mcNatti* Gertsch, 1971; *M. serena* Gertsch, 1971 y *M. yucatanana* Chamberlin e Ivie, 1938) se han registrado en Chiapas (Gertsch 1971, 1973, 1977). Huber (2000) menciona que para América del Sur aún existen docenas de especies por describir en diferentes colecciones y muchas más, probablemente, permanecen sin haber sido colectadas.

En el presente trabajo se describe por primera vez para el ámbar mexicano, a la familia de arañas Pholcidae, representada por una nueva especie del género *Metagonia* Simon, 1893.

## Materiales y métodos

El espécimen inmerso en ámbar proviene de la mina “Campo la Granja”, ubicada a unos 800 m al noreste ( $17^{\circ}80'48.35''$  N,  $92^{\circ}42'30.50''$  O) del municipio de Simojovel de Allende (fig. 1). Estratigráficamente, la mina se ubica en el Miembro Finca Carmito, que corresponde al límite superior de la Formación La Quinta y ha sido datada en 22.8 Ma (Serrano-Sánchez et al., 2015).

La pieza fue donada por Jorge Alberto Mijangos Robledo al Museo de Paleontología “Eliseo Palacios Aguilera”, Secretaría de Medio Ambiente e Historia Natural, Chiapas, México. En la Colección Paleontológica del Museo se le

asignó el número de catálogo IHNFG-5814. La pieza mide 1.7cm de largo, 0.6 cm de ancho y 0.3 cm de espesor. Se utilizaron lijas de agua de diferentes grados (500 SIC a 1,500 SIC) y un abrasivo en crema, para lijar y pulir la pieza, todo con el objetivo de tener una mejor vista del espécimen. Las fotografías se obtuvieron con una cámara Cannon Eos Rebel T5i conectada a un estereoscopio Zeiss Stemi 2000-C. Se realizó una serie de fotografías con diferente profundidad de campo. Posteriormente, las fotografías se superpusieron para lograr una composición con amplia profundidad de campo usando el software Helicon Focus 6. Los dibujos fueron realizados con el programa Adobe Illustrator a partir de las fotografías. Los detalles no observados en las fotografías fueron agregados a partir de la observación directa con el estereoscopio. Todas las medidas son dadas en milímetros (mm) y fueron tomadas con un micrómetro ocular adaptado al estereoscopio ya mencionado.

Para la determinación taxonómica a categoría de familia, se utilizó el manual de identificación de Ubick et al. (2005). La determinación del género fue basada en lo propuesto por Huber (2000, 2011b). Se comparó

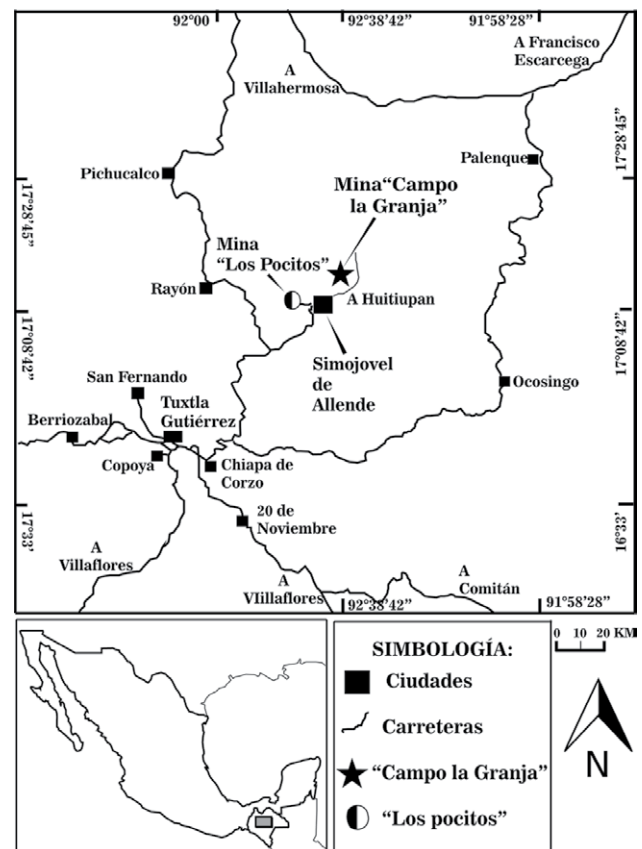


Figura 1. Mapa del sureste de México, indicando la ubicación de las minas Los Pocitos y Campo la Granja, en el municipio de Simojovel de Allende, Chiapas.

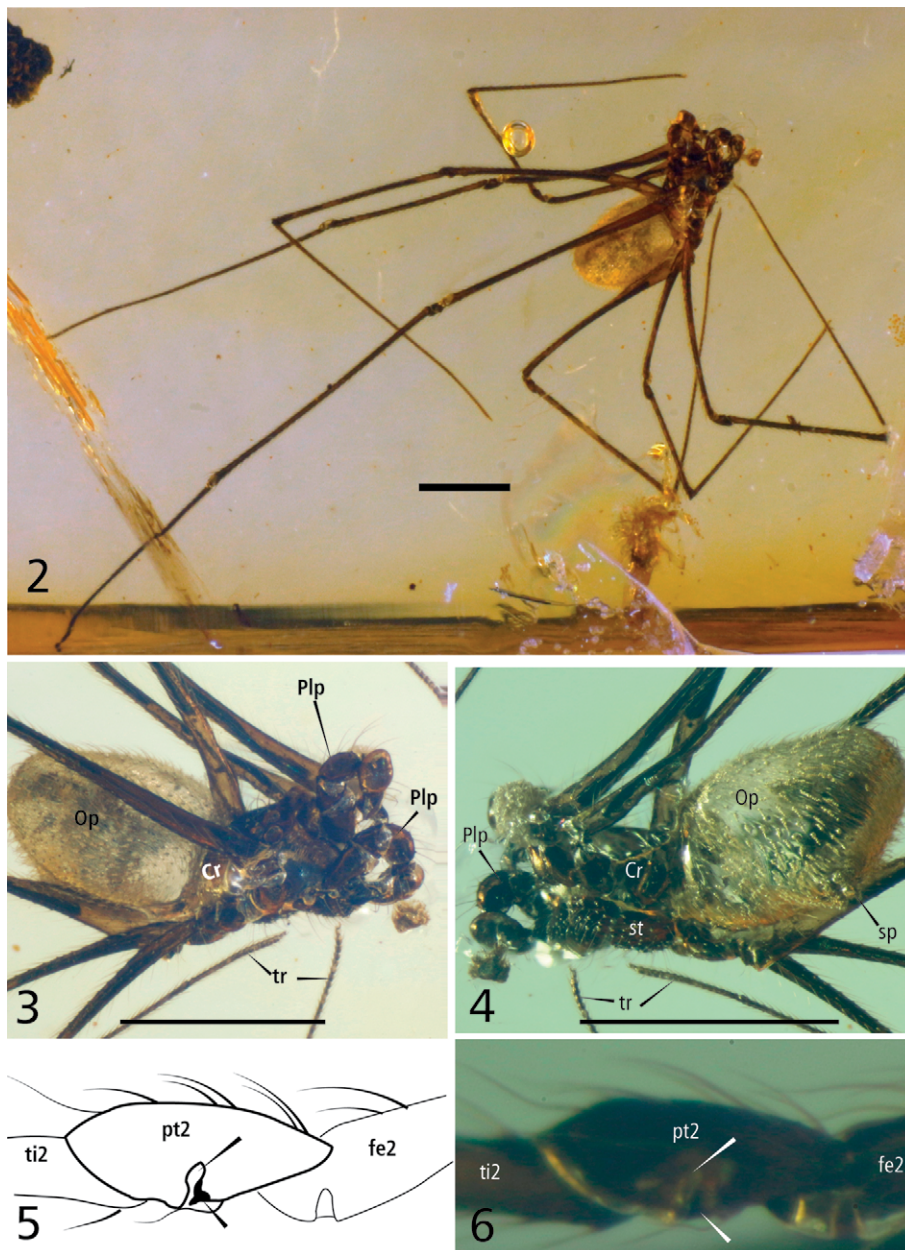
el ejemplar estudiado con las descripciones de las 64 especies actuales de machos de *Metagonia*, debido a que en las 21 restantes los machos son desconocidos (World Spider Catalog, 2019). La descripción y las abreviaturas, se dan con base en lo propuesto por Gertsch (1977) y Huber (2000). Abreviaturas morfológicas: Bl, bulbo; bur, burbuja; Cl, clipeo; Cr, caparazón; cx, coxa; E, émbolo; end, énditos; fe, fémur; fePlp, fémur del palpo; lab, labio; OLA, ojos laterales anteriores; OMA, ojos medios anteriores; OMP, ojos medios posteriores; Op, opistosoma;

m, membrana; pa, apófisis ventral articulada; Pr, procurso; Plp, palpo; pt, patela; ptPlp, ptela del palpo; qe, quelíceros; sp, espineretas; st, esternón; ti, tibia; tr, tarso.

### Descripción

*Metagonia esquincacanoi* sp. nov. (figs. 2-13)

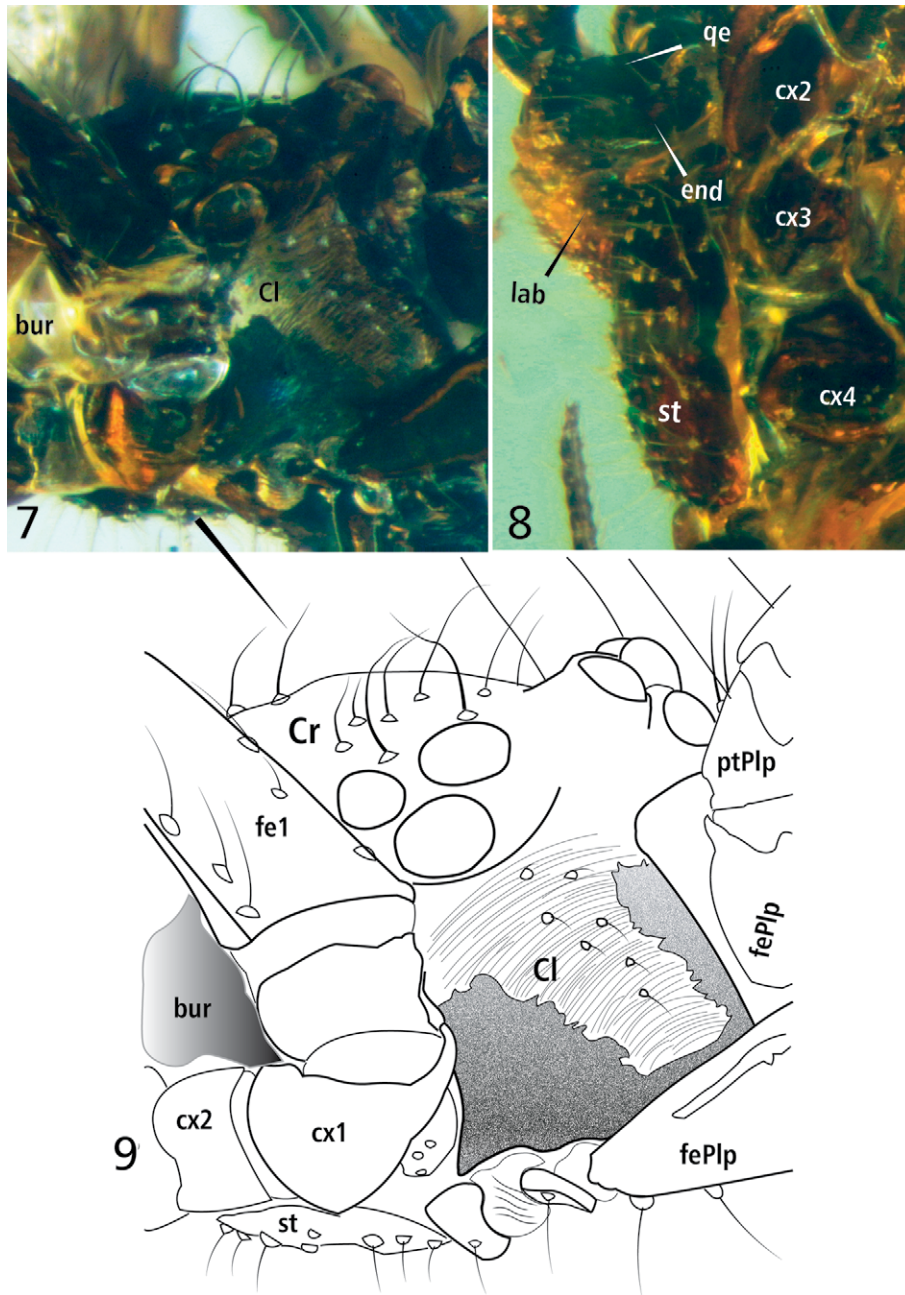
*Material examinado.* Holotipo. Macho adulto. Longitud total 1.5 aproximadamente; ancho del prosoma 0.70 aproximadamente. Pata 1: 6.65 (2.1+0.2+2.5+0.65+1.2),



Figuras 2-6. *Metagonia esquincacanoi* sp. nov. 2) Habitus laterodorsal; 3) acercamiento laterodorsal; 4) acercamiento lateroventral; 5) dibujo de la patela de la pata 2; 6) microfotografía de la patela de la pata 2, se señala la hendidura prolateral. Escala: 1mm.

tibia 2: 1.4, tibia 3: 0.95, tibia 4: 1.4. Tibia 1 largo/diámetro: 56. Color en ámbar: prosoma, enditos, esternón, labio, pedipalpos y patas color ocre; opistosoma y espinetas color amarillento. No se observan modificaciones sobre el prosoma. Fóvea ausente. Seis ojos, área ocular ligeramente elevada (figs. 7, 9), distancia entre OMP-OMP 0.07, diámetro OMP 0.04; distancia OMP-OLA 0.01; OMA

ausente. Clípeo estriado, sin modificaciones; la altura del clípeo es mayor que la longitud de los quelíceros. Esternón aparentemente más largo que ancho (0.4 largo, ancho?), sin modificaciones, se observan setas delgadas y cortas irregularmente distribuidas sobre su superficie. Quelíceros difícilmente visibles, pero se observan fuertes puntuaciones retrolaterales en la parte distal. Pedipalpos



Figuras 7-9. Microfotografías del caparazón y esternón. 7) Área ocular y clípeo; 8) esternón y sus componentes; 9) dibujo del área ocular y clípeo.

(figs. 10-13); coxa difícil de observar, aparentemente sin modificaciones; trocánter sin apófisis; fémures claviformes, sin modificaciones; el procurso consiste de una extensión, con la forma de un remo en vista retrolateral, que termina en una sola espina delgada; se observa una larga membrana retrolateral (m) que aparentemente sostiene tanto al procurso como al proceso ventral articulado; bulbo simple, con un embolo tubular que termina con una espina. Patas sin espinas, con setas delgadas, cortas y curvadas; patela I-IV con una marcada hendidura prolateral (figs. 5, 6); tarso 1 con 19 pseudo segmentos; tarso 4 con un peine de setas que abarca la mitad de su longitud total. Opistosoma cónico, cubierto de delgadas y cortas setas (fig. 4).

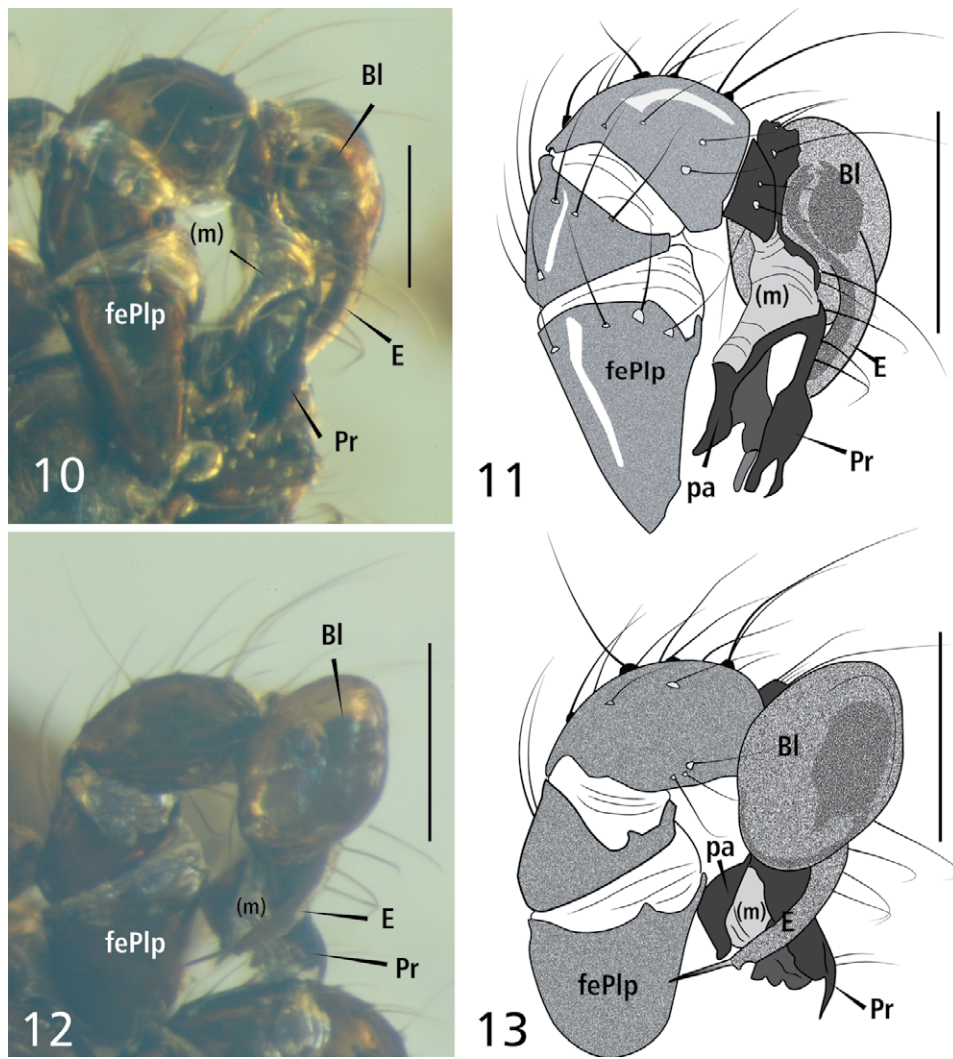
Hembra: desconocida.

Familia Pholcidae C. L. Koch, 1850  
Género *Metagonia* Simon, 1893

*Resumen taxonómico*

*Especie tipo:* *Metagonia bifida* Simon, 1893. Descrita por medio de una hembra adulta, macho desconocido (World Spider Catalog, 2019).

*Descripción del género:* *Metagonia* es fácilmente distinguido, de otros géneros del Nuevo Mundo, porque en los pedipalpos de los machos se observa un bulbo simple, dorsalmente adjunto que consiste de una porción globular y un embolo tubular que termina en una espina, y por el procurso, que generalmente está provisto con un proceso ventral articulado (figs. 10-13) (Huber, 2000; 2011b).



Figuras 10-13. Pedipalpos del macho. 10) Microfotografía del pedipalpo derecho, vista retrolateral; 11) dibujo del pedipalpo derecho, vista retrolateral; 12) microfotografía del pedipalpo izquierdo, vista prolateral; 13) dibujo del pedipalpo izquierdo, vista prolateral. Escala: 0.2 mm.

**Composición:** *Metagonia* registra un total de 85 especies nominales actuales (World Spider Catalog, 2019).

*Metagonia esquincacanoi* sp. nov.

**Localidad tipo:** municipio de Simojovel de Allende, Chiapas. Mina “Campo La Granja”, en ámbar del Mioceno Temprano (Aquitaniense), 17°80'48.35" N, 92°42'30.50" O.

**Material depositado:** Colección Paleontológica del Museo de Paleontología “Eliseo Palacios Aguilera”, Secretaría de Medio Ambiente e Historia Natural. Holotipo macho IHNE-5814.

**Etimología:** patronímico dedicado al Dr. Froilán Esquinca Cano, en reconocimiento a la valiosa labor para impulsar las investigaciones paleontológicas en el estado de Chiapas y gestor para la creación del Museo de Paleontología “Eliseo Palacios Aguilera”.

#### Comentarios taxonómicos

*Metagonia esquincacanoi* sp. nov. se distingue de los machos de las especies actuales dentro del género, a excepción de *M. capilla* Gertsch, 1971, *M. asintal* Huber, 1998, *M. belize* Gertsch, 1986, *M. beni* Huber, 2000, *M. delicata* (O. Pickard-Cambridge, 1895), *M. hondura* Huber, 1997 y *M. lancetilla* Huber, 1998, por no poseer modificaciones en el clípeo (figs. 7, 9) y de las anteriores, por poseer un procurso con forma de remo en vista retrolateral y una distintiva membrana retrolateral entre el procurso y el proceso ventral articulado (figs. 10-13).

#### Discusión

El ámbar mexicano encontrado en el estado de Chiapas, es el producto de la polimerización de la resina producida por 2 especies del género *Hymenaea* (Leguminosae), *H. mexicana* (Poinar y Brown, 2002) y *H. allendis* (Calvillo-Canadell et al., 2010). En lo que concierne a su edad geológica, está datado en 23-22.8 Ma (Serrano-Sánchez et al., 2015; Vega et al., 2009). Por otro lado, con relación al registro fósil de arañas, se han registrado para el estado 20 especies, incluidas en 16 familias (García-Villafuerte, en prensa).

En esta investigación, la familia Pholcidae es registrada por primera vez para el ámbar mexicano, extendiendo el registro fósil de la familia hacia la región neotropical de Centroamérica. De la misma manera, se conoce el rango geológico de *Metagonia*, debido a que el ejemplar estudiado proviene de la mima “Campo La Granja”, datada con una edad geológica de 22.8 Ma (Mioceno temprano - Aquitaniense) (Serrano-Sánchez et al., 2015). La familia Pholcidae tiene representantes en el ámbar de República Dominicana (Penney y Pérez-Gelabert, 2002; Wunderlich, 2004a), el Báltico (Wunderlich, 2004b),

China (Wunderlich, 2004b) y el ámbar de Francia (Penney, 2007).

*Metagonia* forma parte de la subfamilia Pholcinae, la cual está restringida actualmente al Viejo Mundo, con la notable excepción de *Metagonia*, un género endémico del Nuevo Mundo (Huber et al., 2014), y algunas especies relictas de los géneros *Pholcus* Walckenaer, 1805 y *Micropholcus* Deeleman-Reinhold y Prinsen, 1987 (Huber, 2011a; Huber et al., 2014), que también forman parte de Pholcinae. Aunque la filogenia de Pholcinae está bien respaldada, las relaciones dentro de la subfamilia continúan siendo problemáticas (Huber et al., 2018). Para efectos operacionales, Huber et al. (2018) dividen a Pholcinae en 3 grupos, el “grupo 2” es notable ya que en éste se ubica el género *Metagonia*, pues a diferencia de otros fólcidos neotropicales del Nuevo Mundo, está más estrechamente relacionado con los taxones de fólcidos de África y Madagascar. De esta manera, el género es interesante desde el punto vista biogeográfico (Huber, 2000). La monofilia del género *Metagonia* no ha sido puesta a prueba y su ubicación entre los fólcidos del Viejo Mundo, como parte de uno de los clados del “grupo 2”, está apoyada tanto por análisis morfológicos (Huber, 2000) como moleculares (Bruvo-Madarić et al., 2005; Dimitrov et al., 2013; Eberle et al., 2018). La presencia de *Metagonia esquincacanoi* sp. nov. en el ámbar mexicano del Mioceno temprano, plantea la idea de que el género probablemente se originó en América, donde se estableció de forma exclusiva, contrariamente a otros géneros dentro de Pholcinae presentes en el Viejo Mundo (Penney, 2007).

Aunque en México las especies actuales de *Metagonia* fueron relativamente bien estudiadas por Gertsch (1971, 1973, 1977, 1986), es muy probable que el número de nuevas especies, así como nuevos registros de este género para Chiapas puedan incrementarse, ya que gran parte de la araneofauna presente en la región es aún desconocida (García-Villafuerte, 2009). El mismo efecto se podría esperar con fólcidos fósiles y arañas fósiles en general, ya que aún queda mucho material en ámbar por revisar. Por otro lado, a pesar del gran número de especies actuales descritas, el conocimiento de la biología de las especies de *Metagonia* es insuficiente (Gertsch, 1986; Huber, 1997; Huber y Schütte, 2009). Algunas especies que componen el género son habitantes de hojas, sin embargo, algunas viven en cuevas (Gertsch, 1971, 1977, 1986; Huber, 1998, 2018) y muy pocas son las que viven en los suelos, entre la hojarasca (Gertsch, 1986; Huber, 2005). De manera general, se reconocen 3 tipos de microhábitats en los fólcidos: a) de suelo, son aquellos que viven en la hojarasca y debajo de objetos en el suelo; b) de espacio, los que habitan en espacios protegidos, por ejemplo, entre los arbustos de árboles, rocas y troncos; c) habitantes de

hojas, es decir, las que habitan en la superficie inferior de las hojas vivas (Eberle et al., 2018).

Durante el Mioceno Temprano, el área de Simojovel de Allende estaba ubicada en la costa del golfo de México (Serrano-Sánchez et al., 2015: fig. 11). La evidencia sugiere que durante esa época prevalecía, hacia el noreste de lo que hoy es Simojovel, un ambiente estuarino, muy similar a las comunidades actuales de manglares (Serrano-Sánchez et al., 2015). Las especies de *Metagonia*, aparentemente tienen una fuerte preferencia por los hábitats húmedos (Pérez y Huber, 1999). Eberle et al. (2018) sugieren que el microhábitat es un factor importante que ha influenciado en la tasa de diversificación de los fólcidos. Un estilo de vida relacionado a hojas vivas o al modo de vida denominado de espacio, refleja una coloración diferente en el cuerpo, así como la longitud de las patas. Aquellos fólcidos que habitan en las hojas son de color blanquecino, pálido a verde, con patas muy largas; mientras que los que viven en los suelos tienden a ser de color marrón y patas más cortas. Por las características morfológicas que se observan en *Metagonia esquincacanoi* sp. nov., patas largas y delgadas, abdomen elongado de color amarillento, se especula que el microhábitat que ocupaba era entre las hojas de la vegetación arbustiva.

## Agradecimientos

En especial a Jorge Alberto Mijangos Robledo, quien amablemente ha donado piezas importantísimas de ámbar, con inclusiones de arañas, a la Colección Paleontológica del Museo de Paleontología “Eliseo Palacios Aguilera”. A Roberto Vidal López, quien cortesmente me brindó acceso a su equipo fotográfico. A Bernhard A. Huber (Alexander Koenig Zoological Research Museum), por haber corroborado la identificación del género, así como por los importantes comentarios y correcciones vertidas al manuscrito. A mi colega Gerardo Carbot-Chanona, por las sugerencias que ayudaron a mejorar el texto. A los revisores anónimos, por los acertados comentarios, sugerencias y correcciones. 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. Este artículo está dedicado a la memoria de Sinar Corzo Esquinca.

## Referencias

Brignoli, P. M. (1972). Some cavernicolous spiders from Mexico (Araneae). *Quaderno, Accademia Nazionale dei Lincei*, 171, 129–155.

Bruvo-Madarić, B., Huber, B. A., Steinacher, A. y Pass, G. (2005). Phylogeny of pholcid spiders (Araneae: Pholcidae):

combined analysis using morphology and molecules. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 37, 661–673. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2005.08.016>

Calvillo-Canadell, L., Cevallos-Ferriz, S. R. S. y Rico-Arce, L. (2010). Legume flowers preserved in amber from Simojovel de Allende Chiapas, Mexico. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 160, 126–134. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2010.02.007>

Chamberlin, R. V. e Ivie, W. (1938). Araneida from Yucatan. *Publications, Carnegie Institution of Washington*, 491, 123–136.

Dimitrov, D., Astrin, J. J. y Huber, B. A. (2013). Pholcid spider molecular systematics revisited, with new insights into the biogeography and the evolution of the group. *Cladistics*, 29, 132–146. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2012.00419.x>

Eberle, J., Dimitrov, D., Valdez-Mondragón, A. y Huber, B. A. (2018). Microhabitat change drives diversification in pholcid spiders. *BMC Evolutionary Biology*, 18, 141. <https://doi.org/10.1186/s12862-018-1244-8>

García-Villafuerte, M. A. (2009). La araneofauna (Araneae) reciente y fósil de Chiapas, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 80, 633–646.

García-Villafuerte, M. A. (en prensa). Una “araña pirata” (Araneae: Mimetidae) en el ámbar del Mioceno Temprano, y actualización del listado de arañas fósiles para Chiapas, México. *Acta Biológica Colombiana*, 25.

Gertsch, W. J. (1971). A report on some Mexican cave spiders. *Association for Mexican Cave Studies Bulletin*, 4, 47–111.

Gertsch, W. J. (1973). A report on cave spiders from Mexico and Central America. *Association for Mexican Cave Studies Bulletin*, 5, 141–163.

Gertsch, W. J. (1977). Report on cavernicole and epigeal spiders from the Yucatan peninsula. *Association for Mexican Cave Studies Bulletin*, 6, 103–131.

Gertsch, W. J. (1986). The spider genus *Metagonia* (Araneae: Pholcidae) in North America, Central America, and the West Indies. *Texas Memorial Museum Speleological Monographs*, 1, 39–62.

Huber, B. A. (1997). On American ‘*Micromerys*’ and *Metagonia* (Araneae, Pholcidae), with notes on natural history and genital mechanics. *Zoologica Scripta*, 25, 341–363. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.1996.tb00170.x>

Huber, B. A. (1998). Report of some pholcid spiders collected in Guatemala and Honduras (Araneae, Pholcidae). *Revue suisse de Zoologie*, 105, 49–80. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.80031>

Huber, B. A. (2000). New World pholcid spiders (Araneae: Pholcidae): a revision at generic level. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 254, 1–348. [https://doi.org/10.1206/0003-0090\(2000\)254<0001:nwpsap>2.0.co;2](https://doi.org/10.1206/0003-0090(2000)254<0001:nwpsap>2.0.co;2)

Huber, B. A. (2002). Functional morphology of the genitalia in the spider *Spermophora senoculata* (Pholcidae, Araneae). *Zoologischer Anzeiger*, 241, 105–116. <https://doi.org/10.1078/0044-5231-00024>

Huber, B. A. (2005). High species diversity, male-female coevolution, and metaphyly in Southeast Asian pholcid

- spiders: the case of *Belisana* Thorell, 1898 (Araneae, Pholcidae). *Zoologica*, 155, 1–126.
- Huber, B. A. (2011a). Revision and cladistic analysis of Pholcus and closely related taxa (Araneae, Pholcidae). *Bonner Zoologische Monographien*, 58, 1–509.
- Huber, B. A. (2011b). Phylogeny and classification of Pholcidae (Araneae): an update. *Journal of Arachnology*, 39, 211–222. <https://doi.org/10.1636/ca10-57.1>
- Huber, B. A. (2018). Cave-dwelling pholcid spiders (Araneae, Pholcidae): a review. *Subterranean Biology*, 26, 1–18. <https://doi.org/10.3897/subtbiol.26.26430>
- Huber, B. A., Carvalho, L. S. y Benjamin, S. P. (2014). On the New World spiders previously misplaced in *Leptopholcus*: molecular and morphological analyses and descriptions of four new species (Araneae, Pholcidae). *Invertebrate Systematics*, 28, 432–450. <https://doi.org/10.1071/IS13050>
- Huber, B. A., Eberle, J. y Dimitrov, D. (2018). The phylogeny of pholcid spiders: a critical evaluation of relationships suggested by molecular data (Araneae, Pholcidae). *Zookeys*, 789, 51–101. <https://doi.org/10.3897/zookeys.789.22781>
- Huber, B. A., Rheims, C. A. y Brescovit, A. D. (2005). Two new species of litter-dwelling spiders (Araneae, Pholcidae) document both rapid and slow genital evolution. *Acta Zoologica, Stockholm*, 86, 33–40. <https://doi.org/10.1111/j.0001-7272.2005.00184.x>
- Huber, B. A. y Schütte, A. (2009). Preliminary notes on leaf-dwelling *Metagonia* spiders (Araneae: Pholcidae) in the Esquinas Rainforest near La Gamba, Costa Rica: leaf preference, mimesis, and web structure. *Contribution Natural History*, 12, 681–697.
- Penney, D. (2007). The oldest fossil pholcid and selenopid spiders (Araneae) in lowermost Eocene amber from the Paris Basin France. *The Journal of Arachnology*, 34, 592–598. <https://doi.org/10.1636/h05-61.1>
- Penney, D. y Pérez-Gelabert, D. E. (2002). Comparison of the Recent and Miocene Hispaniolan spider faunas. *Revista Ibérica de Aracnología*, 6, 203–223.
- Pérez, G. A. y Huber, B. A. (1999). *Metagonia debrasi* n. sp. the first species of the genus *Metagonia* Simon in Cuba (Pholcidae, Araneae). *Revue Arachnologique*, 13, 69–73.
- Pickard-Cambridge, O. (1895). Arachnida. Araneida. En *Biologia Centrali-Americana* (Ed.), *Zoology* (pp. 145–160). London: Bernard Quaritch Ltd. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.730>
- Poinar, G., Jr. y Brown, A. E. (2002). *Hymenaea mexicana* sp. nov. (Leguminosae: Caesalpinioideae) from Mexican amber indicates Old World connections. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 139, 125–132. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8339.2002.00053.x>
- Serrano-Sánchez, M. L., Hegna, T. A., Schaaf, P., Pérez, L., Centeno-García, E. y Vega, F. J. (2015). The aquatic and semiaquatic biota in Miocene amber from the Campo La Granja mine (Chiapas, Mexico): paleoenvironmental implications. *Journal of South American Earth Sciences*, 62, 243–256. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2015.06.007>
- Ubick, D., Paquin, P., Cushing, P. E. y Roth, V. (2005). *Spiders of North America: an identification manual*. Keene, New Hampshire, USA: American Arachnological Society.
- Vega, F. J., Nyborg, T., Coutiño, M. A., Solé, J. y Hernández-Monzón, O. (2009). Neogene Crustacea from Southeastern Mexico. *Bulletin of the Mizunami Fossil Museum*, 35, 51–69.
- World Spider Catalog. (2019). World Spider Catalog, Natural History Museum Bern. Recuperado el 10 de enero de 2019 de: <https://wsc.nmbe.ch/family/76/Pholcidae>
- Wunderlich, J. (2004a). *Fossil spiders in amber and copal. Volume 1 y 2. Beiträge zur Araneologie*. Leutershausen, Alemania: Publishing House Joerg Wunderlich.
- Wunderlich, J. (2004b). Description of two fossil taxa of spiders (Araneae: Oonopidae, Pholcidae) in Chinese amber. En J. Wunderlich (Ed.), *Beiträge zur Araneologie* (pp. 1860–1863). Leutershausen, Alemania: Publishing House Joerg Wunderlich.