

Insectos del Mioceno Inferior de Ribesalbes (Castellón, España). Hymenoptera

Enrique PEÑALVER* y Xavier MARTÍNEZ-DELCLÒS**

ABSTRACT

PEÑALVER, E. and MARTÍNEZ-DELCLÒS, X. Insects from Lower Miocene of Ribesalbes (Castellón, Spain). Hymenoptera.

This paper studies a significant part of the fossil hymenopterous of the Lower Miocene locality of "La Rinconada", near Ribesalbes (Province of Castellón, Spain), housed in several collections. Formicidae studied by other authors in the early eighties are reviewed. New additions to the study of hymenopterans are new specimens assigned to the following taxa: Tiphidae indet., *Ammophila* aff. *sabulosa* (Sphecidae), *Bombus* sp. (Apidae), Helconinae (Braconidae), cf. Eucerotinae (Ichneumonidae) and Pteromalidae indet., together with several undetermined forms of Braconidae and Ichneumonidae. Except for Formicidae, all these taxa are uncommon in the fossil record. At Ribesalbes, they are represented by single specimens, except for the two specimens of the genus *Bombus*. Taphonomic observations are included and two useful methods for the study of compressed fossil insects affected by tectonic deformation are proposed.

Key words: Insecta, Hymenoptera, Lacustrine environment, Lower Miocene, Spain.

RESUMEN

En el presente trabajo se realiza el estudio de una parte importante de los himenópteros fósiles del yacimiento del Mioceno Inferior de "La Rinconada", en Ribesalbes (Castellón), presentes en varias colecciones. Se realiza una revisión de los Formicidae estudiados por otros autores a principios de los 80. Se añaden al estudio de los himenópteros nuevos ejemplares que han sido incluidos en los siguientes taxones: Tiphidae indet., *Ammophila* aff. *sabulosa* (Sphecidae), *Bombus* sp. (Apidae), Helconinae (Braconidae), cf. Eucerotinae (Ichneumonidae) y Pteromalidae indet., así como varias formas indeterminadas de las familias

* Institut Cavanilles de Biodiversitat i Biologia Evolutiva, Universitat de València, Apartado 2085, E-46071, Valencia. E-mail: penalver@uv.es

** Dept. Estratigrafia, Paleontologia i Geociències Marines, Fac. Geologia, Univ. Barcelona, E-08071 Barcelona, España. E-mail: delclos@geo.ub.es

Braconidae e Ichneumonidae. Todos estos taxa, a excepción de los Formicidae, son poco comunes en el registro fósil. En Ribesalbes estos taxa están representados por un único ejemplar, a excepción de los dos especímenes del género *Bombus*. Se incluyen observaciones de tipo tafonómico y se proponen dos métodos útiles para el estudio de insectos fósiles en compresión que han experimentado deformaciones tectónicas, como es el caso de los insectos de Ribesalbes.

Palabras clave: Insecta, Hymenoptera, Medio lacustre, Mioceno Inferior, España.

INTRODUCCIÓN

Peñalver *et al.* (1996) publicaron un primer trabajo en esta revista sobre varios grupos de insectos que se encuentran fosilizados en el yacimiento de Ribesalbes (Castellón), un *Konservat-Lagerstätte* del Mioceno Inferior constituido por ritmitas bituminosas con origen en un lago meromítico. Era una primera entrega del estudio de los insectos fósiles de dicho enclave y se trataban en él los órdenes Odonata, Isoptera, Grylloptera, Orthoptera, Psocoptera, Homoptera, Heteroptera y Thysanoptera. Otros órdenes representados implican un extenso registro fósil, son los órdenes Diptera e Hymenoptera. El primero será tratado en la Tesis Doctoral de uno de nosotros (E.P.), y el estudio del segundo constituye la presente entrega. Los antecedentes, el contexto geológico y la paleofauna y paleofloras asociadas de este yacimiento pueden ser consultados en Peñalver *et al.* (1996). Desde entonces no se han abordado nuevos estudios geológicos ni paleobotánicos en Ribesalbes, por lo que estos apartados continúan siendo válidos y no se repiten aquí. Únicamente se ha avanzado en el conocimiento de la paleoentomofauna: se ha descrito un nuevo género y especie de neuróptero, *Pro-notochrysa vivesi*; se ha citado la presencia de los géneros de dípteros *Odontomyia* (Stratiomyidae), concretamente estadios larvales, y adultos de *Penthetria* (Bibionidae); se ha realizado el análisis tafonómico de los niveles de concentración de dípteros chironómidos; se han estudiado numerosas hojas con ovoposiciones endofíticas y unas pocas hojas con galerías realizadas por larvas minadoras (Peñalver *et al.*, 1995; Peñalver 1996a y 1996b; Peñalver y Martínez-Delclòs, 1996 y 1997, respectivamente).

El orden Hymenoptera es actualmente un grupo muy diverso y que muestra una enorme variedad de adaptaciones, incluyendo la eusociabilidad. Se estima en 150.000 el número de especies descritas de himenópteros actuales, aunque éste debe ser un pequeño porcentaje de las distintas formas vivientes en el planeta. La sistemática de los himenópteros se encuentra todavía con muchos matices en discusión (Nieves-Aldrey y Fontal-Cazalla, 1999), pero los estudios de los fósiles de este grupo, principalmente mesozoicos, está aportando claves muy valiosas. Los himenópteros del Cenozoico no dilucidarán estas cuestiones mayores, pero aportan importantes datos de paleobiogeografía y paleodiversidad; en este contexto se encuadra el presente trabajo. Dos características destacadas del yacimiento de Ribesalbes son su localización meridional en el conjunto de los yacimientos paleoentomológicos de Europa y la edad atribuida, concretamente Mioceno Inferior, una etapa escasamente representada en dicho conjunto de yacimientos. Desde antiguo, han sido estudiados de forma

preferente los himenópteros cenozoicos presentes en el ámbar, dada su buena conservación, no obstante esta visión debe completarse con los himenópteros en yacimientos de compresión, como es este el caso, ya que se pueden localizar en otras latitudes, pueden corresponder a edades sin representación en ámbar, y contienen fosilizados himenópteros de otros paleoambientes.

En España el registro fósil de Hymenoptera es abundante pero ha sido escasamente estudiado. La primera cita en nuestro país se remonta a 1903 cuando Meunier estudió un ejemplar de avispa parásita de las calizas litográficas del Cretácico Inferior del Montsec (Lleida) que denominó *Ephialtites jurassicus*; posteriormente, basándose en este registro, Handlirsch (1906) creó la familia Ephialtitidae. En el mismo yacimiento del Montsec se ha encontrado un coprolito que muestra perfectamente los restos a medio digerir de la dieta del anfibio productor y, entre ellos, se observa un ala aislada de una avispa de la familia Sphecidae; esta ala ha sido descrita como nueva especie y denominada *Archisphex catalunicus* (Ansorge, 1993; Rasnitsyn & Martínez-Delclòs, 2000). Otro esfécido del mismo yacimiento es la especie *Cretobestiola hispanica* (Rasnitsyn *et al.*, 1999; Pulawski & Rasnitsyn, 2000). También se han hallado himenópteros del Cretácico Inferior en Las Hoyas (Cuenca), y en los ámbares de Peñacerrada I (Burgos) y II (Álava), El Caleyú (Asturias), Arroyo de la Pascueta y San Just (ambos de Teruel), pero todavía está por desarrollarse el estudio detallado de todo este registro (*e.g.* Rasnitsyn & Martínez-Delclòs, 1999; Alonso *et al.*, 2000; Arbizu *et al.*, 1999; y Peñalver y Martínez-Delclòs, en prensa, respectivamente). En los últimos años se han publicado varios trabajos sobre los himenópteros mesozoicos de España (Rasnitsyn, 2000; Rasnitsyn & Ansorge, 2000; Rasnitsyn & Martínez-Delclòs, 1999 y 2000; Rasnitsyn *et al.*, 1999). Estos estudios han dado a conocer una diversidad de 30 especies de himenópteros, muchas de ellas nuevas.

Del Cenozoico se han citado ejemplares de Apoidea en el Mioceno Inferior de Izarra, en la provincia de Álava (Arillo *et al.*, 1996); uno de ellos pertenece a la especie de abeja *Apis aquisextana*, descrita recientemente en el yacimiento francés de Aix-en-Provence. También del Mioceno son abundantes los himenópteros de los depósitos de origen lacustre de Rubielos de Mora (Teruel), Mioceno Inferior, y La Cerdanya (Lleida), Mioceno Superior. Rubielos de Mora es el yacimiento de España con más analogías con el de Ribesalbes y en el que se han hallado representantes de las siguientes familias de himenópteros: Apidae, Halictidae, Bethyidae, Formicidae, Megaspilidae, Torymidae, Trichogrammatidae, Figitidae, Braconidae, Ichneumonidae, Diapriidae y Proctotrupidae, todos del grupo Apocrita (Montoya *et al.*, 1996; Peñalver, 1998a; Peñalver *et al.*, 1999). En el Mioceno Superior de La Cerdanya han sido hallados ejemplares de icneumonidos del género *Pigmaeolus*, avispas del género *Vespula*, así como algunos Scolidae, pero sobre todo hormigas -*Messor* sp., *Liomotopum* sp., *Camponotus* sp., etc.- (Arillo y Bremond, 1992) y recientemente se han estudiado dos ejemplares de la familia Pompilidae determinados como *Dipogon (Deuteragenia)* sp. (Arillo, en prensa); últimamente también ha proporcionado impresiones de agallas en hojas que han sido atribuidas al género *Neuroterus* de la familia Cynipidae (Diéguez *et al.*, 1996). En el Mioceno lacustre de Terrer (Zaragoza) se han citado celdas de nidificación por abejas de la familia Halictidae, dentro del icnogénero *Celliforma*, que han sido determinadas como *Celliforma?* aff. *habari*, y otras celdas de nidificación posiblemente atribuibles a la misma familia determinadas como *Rosellichnus* cf. *arabicus* (Uchman & Álvaro, 2000). Para finalizar, del Pleistoceno se

han estudiado celdas de nidificación de abejas solitarias posiblemente de la familia Anthophoridae o Apidae en las islas Canarias (Ellis & Ellis-Adams, 1993, Edwards & Meco, 2000).

Los antecedentes de restos fósiles de himenópteros en Ribesalbes son muy escasos. Gil (1926) cita un posible bracónido, quizá un icneumonido según el mismo autor, muy mal conservado y un formícido peor conservado si cabe. Muy posteriormente Vigón (1980 y 1981) cita la especie *Probombus hirsutus* de la familia Apidae y varias especies de formícidos, no obstante dichas determinaciones son incorrectas. El supuesto ejemplar de *Probombus* es objeto de revisión en otro artículo, en preparación por uno de los autores (E.P.) y por el Dr. Antonio Arillo, y los formícidos son revisados en el presente trabajo. Peñalver y Martínez-Delclòs (1993) presentaron una breve reseña de algunos de los himenópteros de Ribesalbes aquí tratados en extenso.

MATERIAL ESTUDIADO

Para la realización del presente estudio se han consultado las colecciones siguientes: “colección Peñalver” y “colección IVEI” del Museo de Ciencias Naturales de Valencia, antes Museo Paleontológico Municipal de Valencia, [MPV RIB-nº y RIBES-nº respectivamente]; “colección Arillo-Barrón” del Museo de Geología de la Universitat de València [MGUV-nº]; Colección del Museo del Colegio “La Salle” de Paterna en Valencia [nº (MLSPV)]; colección del Grupo Cultural Paleontológico de Elche - Museo Paleontológico de Elche [GCP/CI nº] (Alicante); colección de autor perteneciente al Dr. Sixto Fernández [RS nº], presente en el Departamento de Paleontología de la Universidad Complutense (Madrid); y las colecciones privadas de los señores Manuel Saura Vilar [MSV nº] y Juan Antonio García [JAG nº], ambas localizadas en Onda (Castellón).

SISTEMÁTICA

En el estudio y determinación de todos los taxones se ha utilizado la guía Goulet y Huber (1993). En cada caso concreto se han utilizado otras guías que se especifican. La nomenclatura de la venación alar corresponde a la de Goulet y Huber (*op. cit.*) si no se indica otra fuente.

Orden HYMENOPTERA Linnaeus, 1758
Suborden APOCRITA Gerstaecker, 1867
Superfamilia VESPOIDEA Latreille, 1802

Familia FORMICIDAE Latreille, 1802

Figs. 1.2 - 1.5 y 2-4

Lám. 1, figs. 2-5 y Lám. 2

Material

Material hallado perteneciente a varias formas adultas y aladas de Formicidae: MPV RIB-11, MPV RIB-13, MPV RIB-22, MPV RIB-35, MPV RIB-41, MPV RIB-50, MPV RIB-75 (huella y contrahuella), MPV RIB-105, MPV RIB-141, MPV RIB-153, MPV RIB-155, MPV RIB-225 (3 ejemplares), RIBES-045, RIBES-062 (huella y contrahuella), RIBES-073 (ala anterior), RIBES-089, RIBES-090, MGUV-7165, MGUV-7177 (huella y contrahuella; la contrahuella es MGUV-7178), MGUV-7189, n° 978 (MLSPV), n° 1005 (MLSPV), n° 1166 (MLSPV), RS 4, RS 6, RS 21, MSV 16 (huella y contrahuella; la contrahuella es JAG 22), MSV 17, MSV 34, MSV 45 (huella y contrahuella), MSV 83 (huella y contrahuella), MSV 97 (huella y contrahuella), MSV 101 (huella y contrahuella), MSV 107, MSV 110 (huella y contrahuella), MSV 138, MSV 147 (Lám. 2, fig. 2), MSV 193, MSV 194 (Lám. 2, fig. 3), MSV 195, JAG 12, JAG 16, JAG 20, JAG 21, JAG 53, JAG 57, JAG 62, JAG 64 y JAG 109. Ejemplares asignados a Formicidae con duda: MPV RIB-27, MPV RIB-78 (1 ejemplar de 2), RIBES-071, MGUV-7205 (2 ejemplares), RS 15 y MSV 116.

Material estudiado por otros autores (Vigón, 1980 y 1981) y revisado en el presente trabajo: RS 4, RS 6, RS 15 y RS 21.

Material estudiado: MPV RIB-22, MSV 138 y JAG 109.

Revisión de los ejemplares estudiados en Vigón (1980 y 1981)

Para la descripción de todos los ejemplares se ha utilizado la clave de De La Fuente *et al.* (1978).

Todos los ejemplares presentan una mala conservación que no permite un adecuado estudio de nerviación, antenas, etc. Han perdido gran parte de la película carbonosa que constituye el insecto fósil, en la exfoliación de la roca o por degradación posterior durante el almacenaje y manipulación. Si se comparan las figuras de Vigón (1980) con los ejemplares actuales puede concluirse que el estado de conservación se ha mantenido sin un empeoramiento apreciable. Algunos de ellos están cubiertos por un barniz para su protección-consolidación, aplicado a finales de la década de los 60, que imposibilita el estudio de la venación mediante el uso de luz rasante. Los especímenes RS 10 y RS 15 se muestran muy degradados, conservando únicamente el contorno de las estructuras principales. El espécimen RS 10, que no puede ser determinado como perteneciente a la familia Formicidae, se estudia al final del artículo.

RS 4 (Fig. 1.3 y Lám. 1, fig. 3). Ejemplar figurado, figura 20 de la lámina 8, y determinado como *Camponotus vehemens* por Vigón (1980), aunque sin una justificación mínima. En el ejemplar se observa una cabeza pequeña con una antena izquierda casi completa, que cuenta con 13 artejos, de los cuales los del funículo son uniformes de tamaño y el escapo es corto. El tórax es alargado y está separado del gáster por un peciolo de unos 0,2 mm de largo, de un solo artejo, en apariencia cilíndrico y quizá provisto de escama. Se conservan los dos pares de alas con parte de su nerviación. El ala anterior muestra un pterostigma ancho y de morfología triangular, no muestra celda discoidal, y la celda cubital parece abierta mientras que la celda radial es cerrada. El gáster es alargado, sin estrangulamiento, y muestra 5 segmentos

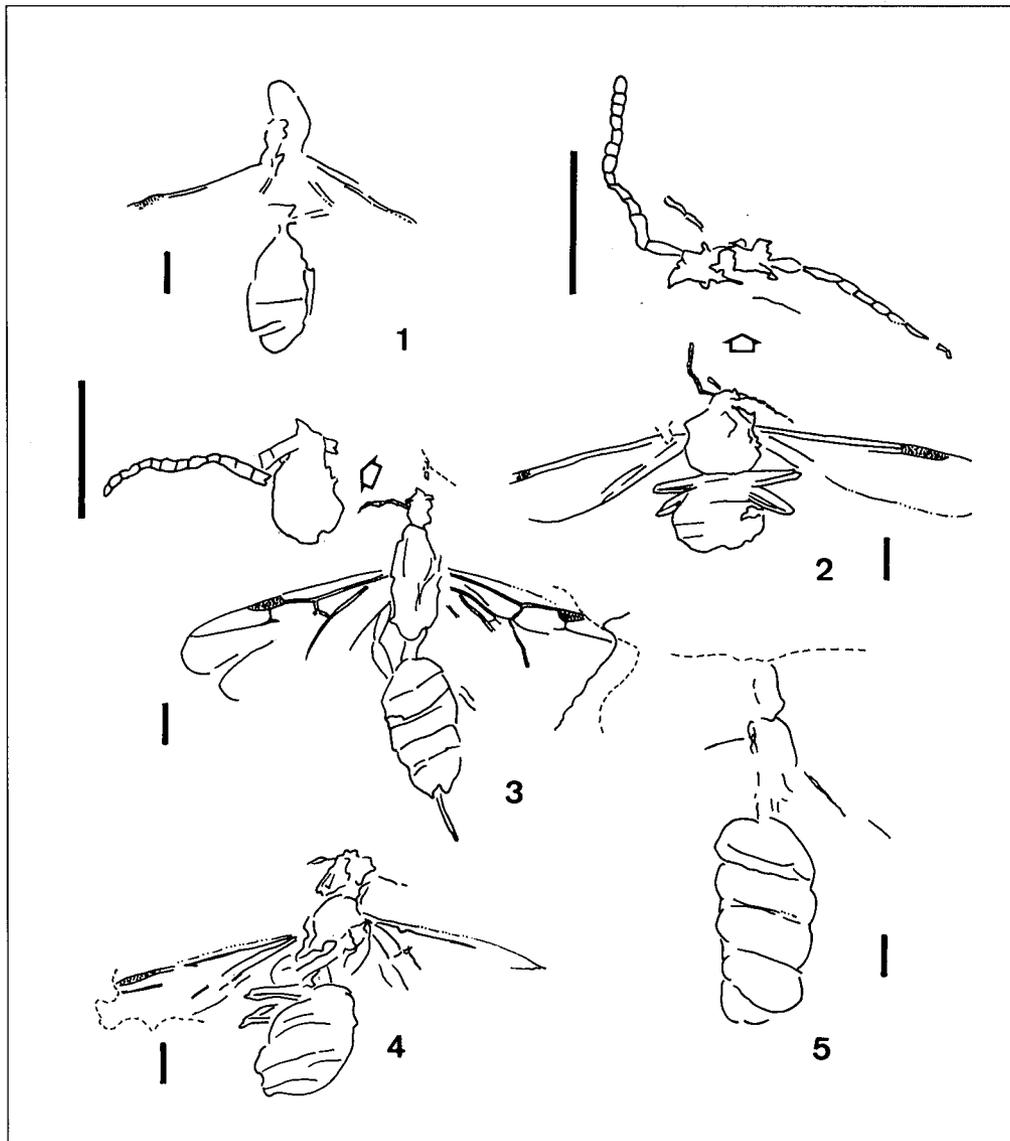


Fig. 1. Conjunto de los ejemplares, supuestamente de varias especies de la familia Formicidae, estudiados por otros autores a principios de los años ochenta. 1) RS 10, Hymenoptera indet.; 2) RS 21, Formicidae indet.; 3) RS 4, Formicidae indet.; 4) RS 6, Formicidae indet. y 5) RS 15, Formicidae? Barras = 1 mm.

Fig. 1. Complete collection of presumed Formicidae specimens studied by other authors at the beginning of the eightys. 1) RS 10, Hymenoptera indet.; 2) RS 21, Formicidae indet.; 3) RS 4, Formicidae indet.; 4) RS 6, Formicidae indet. and 5) RS 15, Formicidae? Scale bars = 1 mm.

similares y una estructura distal que podría corresponder a un ovopositor o a un resto extraño al himenóptero. Los caracteres conservados indican que este ejemplar debe determinarse como un Formicidae indet.

RS 6 (Fig. 1.4 y Lám. 1, fig. 4). Ejemplar figurado, figura 24 de la lámina 8, y determinado como *Dolichoderus explicans* por Vigón (1980). También en este caso se realiza una descripción con errores y no se justifica la clasificación del ejemplar en la especie *D. explicans*, únicamente se indica que “La nerviación alar se aprecia con dificultad. Aunque lo que se aprecia coincide con lo dado para esta especie.” De las antenas no se conservan más que tenues vestigios y la venación del ala anterior únicamente muestra un pterostigma alargado y restos de la venación basal que no aporta claves para una determinación ni a nivel de subfamilia. Se clasifica como un Formicidae indet. por las mismas razones indicadas para RS 21.

RS 15 (Fig. 1.5 y Lám. 1, fig. 5). Ejemplar figurado, figura 21 de la lámina 8, y determinado como *Camponotus vehemens* por Vigón (1980), pero sin justificación. El ejemplar no conserva las antenas, alas o patas, únicamente el contorno del cuerpo y la segmentación del gáster que es muy voluminoso. Las pocas características que se conservan se asemejan a las de una hembra grávida de Formicidae, pero sin ser definitivas, por lo que se considera un ejemplar hembra de Formicidae?

RS 21 (Fig. 1.2 y Lám. 1, fig. 2). Ejemplar figurado, figura 19 de la lámina 8, y determinado como *Iridomyrmex geinitzi* por Vigón (1980). En dicho estudio se realiza una descripción con errores y no se justifica la clasificación del ejemplar en la especie *I. geinitzi*. Las alas anteriores no conservan detalles a excepción de la presencia de un pterostigma. Los caracteres conservados no permiten la clasificación por debajo del nivel familia. Este ejemplar puede asignarse a la familia Formicidae por la morfología de las antenas y del contorno del cuerpo, principalmente por coincidencia morfológica y de tamaño con ejemplares bien conservados de Formicidae en el yacimiento.

FORMICIDAE gen. et sp. indet. forma I
Fig. 2

Material

Un ejemplar: MPV RIB-22. Adulto alado.

Consideraciones sobre la conservación

El espécimen muestra una acusada deformación. Se conserva principalmente en forma de película carbonosa, aunque dicha película en gran parte se ha perdido en la exfoliación de la roca, siendo esta la razón de que la venación alar se muestre incompleta.

Descripción

El ejemplar está fosilizado en posición dorso-ventral y se presenta muy deformado, siendo ésto especialmente visible en las alas. La longitud corporal es de 6,45 mm.

La cabeza se encuentra fosilizada en posición lateral y sólo conserva una de las antenas. En la antena se diferencian el escapo y el funículo, en el cual no se ha podido determinar el número de artejos.

El tórax es alargado y conserva las seis patas y los dos pares de alas. En las seis patas son claramente visibles el fémur y tibia; no se observan espolones en las tibias. La venación alar es bien visible y se conservan tanto las alas anteriores como las posteriores: la venación del ala anterior está muy completa y en ella se presentan una celda discoidal mal conservada, quizá originalmente cerrada, una celda cubital cerrada y el pterostigma. La celda radial es cerrada. También pueden observarse la celda medial y la submediana. La venación de las dos alas posteriores es completa y bien visible. El peciolo, de un único artejo, se observa corto y sin ningún detalle conservado.

En el gáster se diferencian algunos segmentos, poseería 4 o quizá 5, y no se aprecia estrangulamiento en su base.

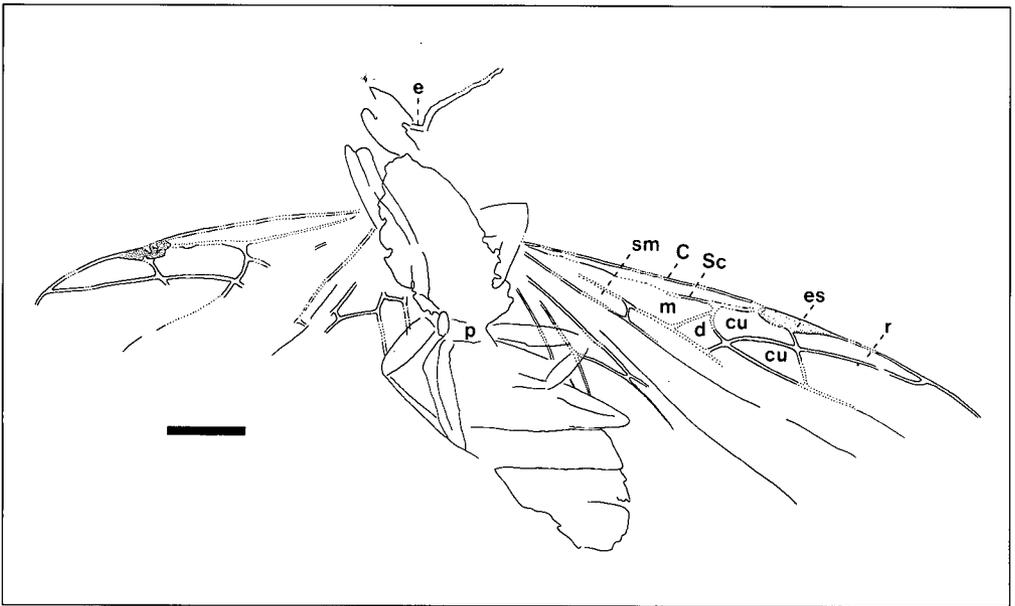


Fig. 2. MPV RIB-22. Formicidae gen. et sp. indet. forma I. Abreviaturas: C - vena costal; cu - celda cubital; d - celda discoidal; es - estigma; m - celda medial; pe - peciolo; c.r. - celda radial; Sc - vena subcostal; sm - celda submediana. Barra = 1 mm.

Fig. 2. MPV RIB-22. Formicidae gen. et sp. indet. form I. Abbreviations: C - costal vein; cu - cubital cell; d - discoidal cell; es - pterostigma; m - medial cell; pe - petiole; c.r. - radial cell; Sc - subcostal vein; sm - submediana cell. Scale bar = 1mm.

FORMICIDAE gen. et sp. indet. forma II

Fig. 3

Lám. 2, fig. 1

Material

Un ejemplar: MSV 138. Adulto alado.

Consideraciones sobre la conservación

Este ejemplar muestra una buena conservación, principalmente en forma de película carbonosa. No parece mostrarse deformado. La descomposición preenterramiento habría actuado con cierta intensidad a juzgar por el principio de desarticulación de los segmentos del gáster.

Descripción

Ejemplar en posición dorso-ventral con 7,14 mm de longitud.

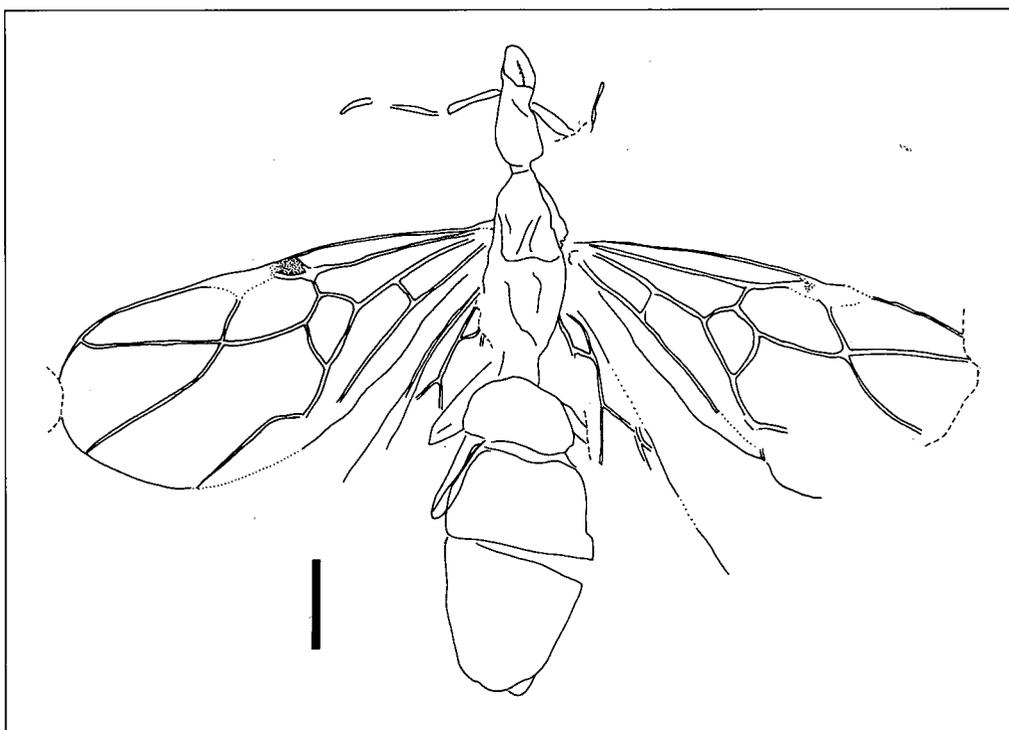


Fig. 3. MSV 138. Formicidae gen. et sp. indet. forma II. Barra = 1 mm.

Fig. 3. MSV 138. Formicidae gen. et sp. indet. form II. Scale bar = 1 mm.

Cabeza estilizada con fuertes mandíbulas. Antenas con escapo largo (el funículo está incompleto y no se distinguen los artejos).

Tórax estrecho, conserva los dos pares de alas, las cuales muestran una fina pilosidad en la venación y la membrana. El ala anterior presenta una venación muy completa, con pterostigma, una celda discoidal amplia y típicamente rómbica, y una única celda cubital; la venación longitudinal alcanza el margen del ala, siendo por tanto cerrada la celda radial. La morfología del ala anterior es redondeada. Patas recogidas y poco visibles, por lo que no se pueden observar posibles espolones tibiales. Pecíolo corto, en apariencia cilíndrico, y constituido por un artejo.

Gáster sin un estrangulamiento entre el 1° y 2° segmento cómo es típico de *Ponerinae*, y con tres segmentos diferenciados en visión dorsal (quizá con un número mayor originalmente).

FORMICIDAE gen. et sp. indet. forma III
Fig. 4

Material

Un ejemplar: JAG 109. Adulto alado.

Consideraciones sobre la conservación

El espécimen muestra una acusada deformación. Se conserva principalmente en forma de película carbonosa, aunque dicha película en gran parte se ha perdido en la exfoliación de la roca, siendo ésta la razón de que la venación alar se muestre incompleta.

Descripción

Ejemplar de pequeño tamaño, su longitud corporal es de 3,05 mm y muy deformado.

La cabeza es subtriangular y conserva las dos antenas acodadas que poseen un funículo largo y un número indeterminado de artejos.

Venación completa: celda radial cerrada, una celda cubital cerrada y celda discoidal pentagonal; se conserva una fina pilosidad en la membrana, venas y margen alar. El pecíolo sería corto.

Gáster con 5 segmentos similares.

Discusión

Los caracteres conservados en hormigas de yacimientos de compresión no permiten una determinación a nivel de género o especie, salvo en muy raras ocasiones. En hormigas fosilizadas en ámbar la situación es distinta ya que generalmente conservan

todos los caracteres externos del cuerpo hasta el más mínimo detalle. En efecto, para una determinación de los Formicidae a niveles taxonómicos bajos, la venación alar, carácter casi siempre bien conservado y extensamente utilizado en otros grupos de insectos en el registro fósil, no aporta mucha información. Es por tanto preciso conocer ciertas estructuras externas del cuerpo de los formícidos que en la gran mayoría de las ocasiones quedan destruidas por la deformación debida a la compresión. La determinación a nivel de subfamilia sí es posible en ocasiones.

El número de formícidos de Ribesalbes presentes en las distintas colecciones ha aumentado considerablemente en la última década. En el presente estudio se ha puesto en evidencia que existen varias formas de hormigas aladas en el yacimiento, pese a que se ha estudiado un número pequeño de los ejemplares disponibles. Queda por realizar un estudio completo, aunque consideramos que no proporcionará importantes aportaciones de tipo taxonómico, por lo ya indicado respecto a la imposibilidad de alcanzar una determinación segura a nivel de género de los formícidos en sedimentos lacustres.

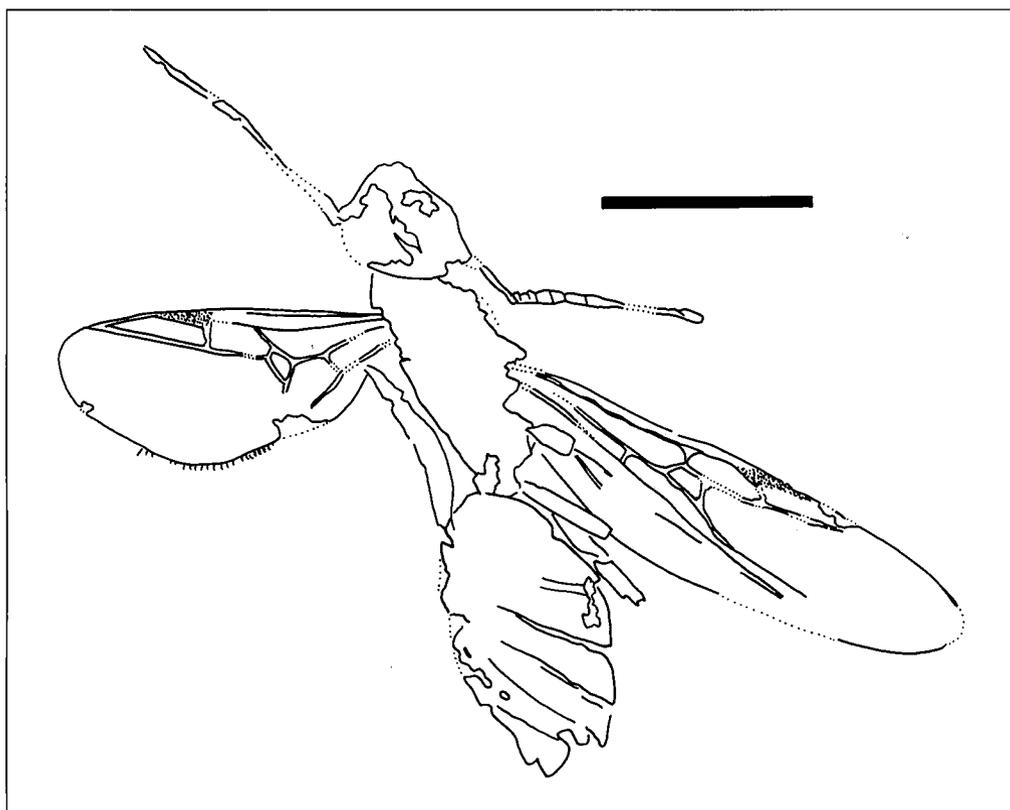


Fig. 4. JAG 109. Formicidae gen. et sp. indet. forma III. Barra = 1 mm.

Fig. 4. JAG 109. Formicidae gen. et sp. indet. form III. Scale bar = 1 mm.

Las tres formas estudiadas se diferencian entre sí por lo siguiente: las formas I y II son de tamaño mucho mayor que la forma III. La forma I presenta dos celdas cubitales, mientras que la forma II presenta sólo una. La forma III también presenta sólo una celda cubital, pero la forma II difiere de las otras dos formas por presentar una venación longitudinal que alcanza en mayor número el margen del ala, y por presentar un número menor de segmentos en el gáster.

El numeroso conjunto de ejemplares de hormigas halladas hasta la fecha en Ribesalbes está formado exclusivamente por formas aladas, es decir individuos alados en periodo de reproducción y fundación de nuevas colonias. La explicación de la ausencia de obreras ápteras obedece a una razón tafonómica; dichas obreras, por su actividad, en raras ocasiones llegan a contactar y ahogarse en las aguas de los lagos, al menos de manera proporcional respecto a las formas aladas. Una explicación para la llegada de muchos ejemplares ápteros a la masa lacustre señalaría a las tormentas y aguaceros que barrerían el suelo con el agua, no obstante estas circunstancias catastróficas deben considerarse muy poco comunes. Las formas aladas sexuadas fácilmente son arrastradas por el viento hacia las aguas del lago durante el vuelo, además en los periodos de reproducción forman elevadas concentraciones al emerger de las diferentes colonias de manera sincronizada en un mismo día.

Registro

Gil (1926) citó un formícido en Ribesalbes de forma dudosa. Este ejemplar está perdido. Posteriormente Vigón (1980 y 1981) cita en la cuenca de Ribesalbes la presencia de varias especies de los géneros *Camponotus*, *Dolichoderus* e *Iridomyrmex*, que han sido aquí revisadas y clasificadas como himenópteros indeterminados o formícidos indeterminados.

En el yacimiento análogo de Rubielos de Mora (Teruel), también del Mioceno Inferior, han sido citados por Martínez-Delclòs *et al.* (1991) formas pertenecientes a los mirmícidos y a los formícidos. En este mismo yacimiento (Peñalver, 1998a) cita dos formas aladas pertenecientes a la subfamilia Dolichoderinae y dos formas de obreras que clasifica como Formicidae gen. et sp. indet. En el Mioceno superior de Bellver de Cerdanya (Lleida) han sido citadas las siguientes subfamilias de Formicidae: Myrmicinae con el género *Messor* Forel, 1890; Dolichoderinae con el género *Liometopum* Mayr, 1861 y Formicinae con los géneros *Lasius* Fabricius, 1905 y *Camponotus* Mayr, 1861 (Arillo y Bremond, 1992).

Familia TIPHIIDAE Leach, 1815

TIPHIIDAE gen. et sp. indet.

Fig. 5

Lám. 3, fig. 1

Material

Un ejemplar: MGUV-7197 (huella) y MGUV-7166 (contrahuella). Adulto alado.

Consideraciones sobre la conservación

Ejemplar en posición dorso-ventral y completo (huella y contrahuella), no desarticulado; se observan restos de las 4 alas y de las 6 patas (Fig. 5). Conserva un ala anterior y posterior muy completas que permiten su determinación. Principalmente se encuentra fosilizado como impresión carbonosa. El cuerpo, del que se aprecian muy pocos detalles, está conservado como una gruesa capa carbonosa cuarteada. El ejemplar está atravesado por la izquierda por una diaclasa rellena de yeso. No parece estar deformado por tectónica.

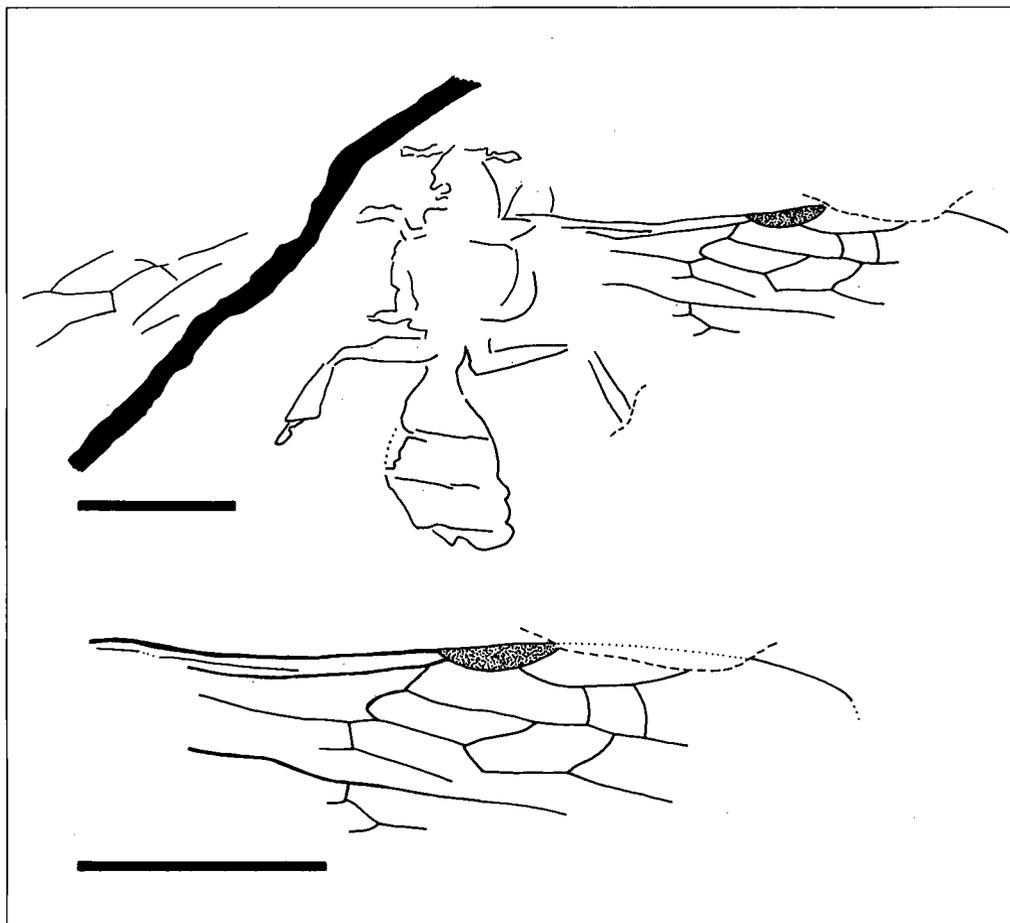


Fig. 5. Ejemplar MGVU-7197 (huella), perteneciente a la familia Tiphidae; dibujo del ejemplar completo y detalle de las alas anterior y posterior. Barras = 1 mm.

Fig. 5. Specimen MGVU-7197 (part) belonging to the family Tiphidae; drawing of the complete fossil and detail of the fore and hind wings. Scale bars = 1 mm.

Descripción

Cuerpo de al menos 2,55 mm de longitud. Cabeza de 0,43 mm de largo por 0,42 mm de ancho, no conserva las antenas completas.

Tórax con 0,66 mm de longitud por 0,81 mm de anchura. Ejemplar macróptero (Fig. 5). Ala anterior con pterostigma bien desarrollado, completamente esclerotizado, y de morfología semicircular. Venación completa que no alcanza el margen distal del ala. La vena R nace del pterostigma en posición muy distal. El ala presenta 2 celdas submarginales (SM), cerradas por venas tubulares. La 1ª celda submarginal (1SM) no presenta ningún arranque interrumpido o vestigio de vena 1r-rs y es de morfología rectangular, y unas tres veces y media más larga que ancha. La 2ª celda submarginal (2SM) es cuadrada y de pequeño tamaño. Celda discal 1D rectangular no excesivamente alargada, claramente más corta que la celda subbasal (SB), y más de 4 veces más larga que ancha. Celda 2D con el lado distal muy inclinado.

Gáster con 0,81 mm de anchura máxima; se observa parte de la segmentación y su porción distal es desconocida ya que no se ha conservado.

Discusión

La venación alar descrita se engloba en la familia Tiphidae, diferenciándose de las familias relacionadas por la presencia de sólo 2 celdas submarginales, con una 1ª celda submarginal que presenta la morfología descrita arriba, y una celda 1D no excesivamente alargada.

En conjunto la venación recuerda a la subfamilia Methocinae, de Tiphidae; así, por ejemplo, la venación es en muchos aspectos similar a la de un macho del género actual *Methocha*. La falta de otros caracteres diferentes a la venación alar no permiten una determinación más precisa que la de familia.

Registro

Se trata del primer Tiphidae en el registro fósil español. A nivel mundial esta familia está escasamente registrada y son muy pocos los géneros de los que se tiene registro fósil.

Ecología actual del grupo

La familia Tiphidae es cosmopolita, pero principalmente tropical, con 1500 especies actuales descritas en 7 subfamilias. Son himenópteros solitarios y sus larvas son generalmente ectoparasitoides de larvas de coleópteros con morada en el suelo (Brothers & Finnamore, 1993).

Superfamilia APOIDEA Latreille, 1802
 Familia SPHECIDAE Latreille, 1802
 Subfamilia AMMOPHILINAE André, 1886 (AMMOPHILINI *sensu* Menke, 1997)
 Género *Ammophila* Kirby, 1798
 Especie *Ammophila sabulosa* (Linnaeus, 1758)

Ammophila aff. *sabulosa* (Linnaeus, 1758)

Figs. 6 y 7

Lám. 3, fig. 2

Material

Un ejemplar: MSV 40. Adulto.

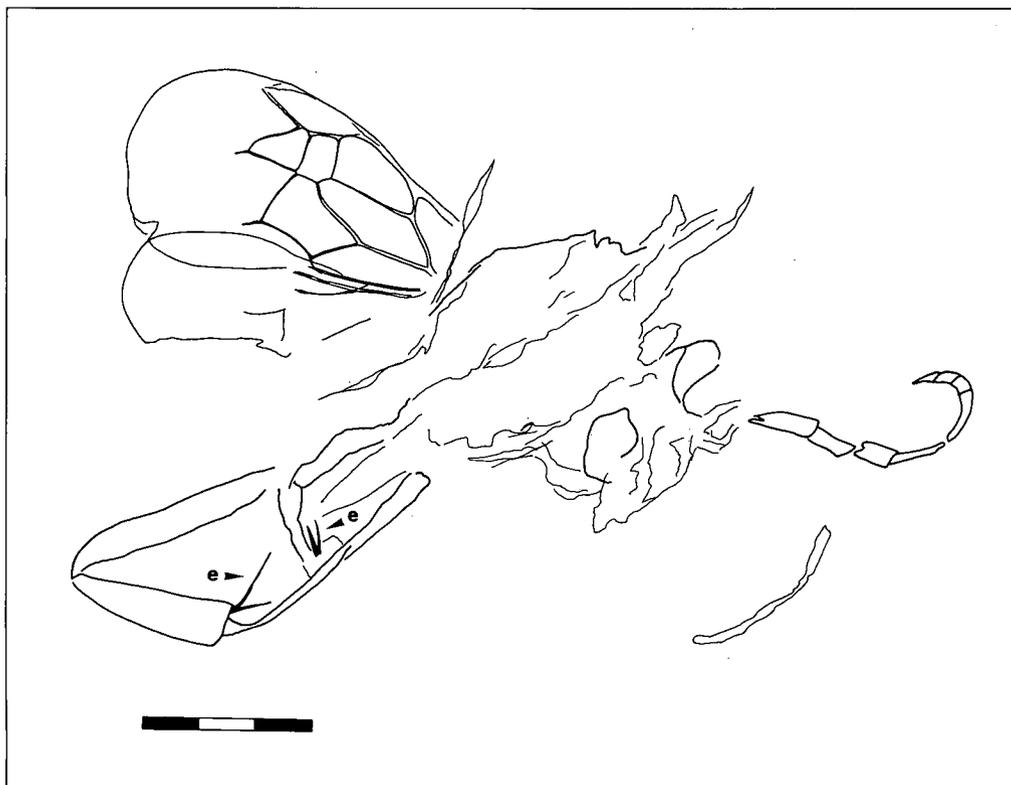


Fig. 6. MSV 40. Ejemplar de *Ammophila* aff. *sabulosa* (Sphecidae: Ammophilinae). e = espolones apicales. Barra = 3 mm.

Fig. 6. MSV 40. Specimen of *Ammophila* aff. *sabulosa* (Sphecidae: Ammophilinae). e = apical spurs. Scale bar = 3 mm.

Consideraciones sobre la conservación

Ejemplar fosilizado en posición lateral y con una fuerte deformación tectónica antero-posterior que produjo un acortamiento del ala anterior. Si bien la conservación de las diferentes estructuras es muy buena, el ejemplar está incompleto por desarticulación y, así, falta todo el gáster y las patas pro y mesotorácicas.

Descripción

En la cabeza se aprecian los dos ojos, de tamaño grande, y restos de las dos antenas con separación de algunos de sus artejos (sin posibilidad de establecer siquiera una estimación del número de artejos antenales).

El tórax conserva un ala anterior, un ala posterior y dos patas. La nerviación del ala anterior (Fig. 6) es completa y no alcanza el borde distal, quedando bastante alejada. Presenta un pterostigma (pt) muy reducido. La célula radial es corta (R); la vena radial alcanza la costal sin describir una curvatura abrupta y lejos del margen distal del ala. Existen tres células submarginales cerradas; la 3ª celda submarginal (3SM) es

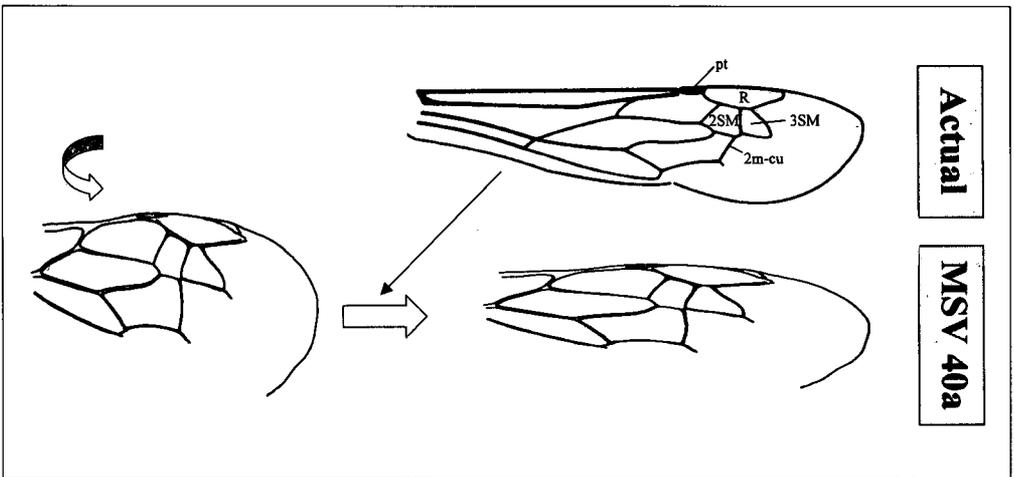


Fig. 7. En esta figura se muestra el ala anterior fósil de *Ammophila* aff. *sabulosa* y su retrodeformación partiendo de la morfología del ala anterior de un *Ammophila* actual, *sensu* Finnamore y Michener (1993), con indicación de las venas y celdas mencionadas en el apartado de Descripción. Las dos alas de la derecha no guardan una misma escala. Abreviaturas: 2m-cu - vena transversal; R, 2SM, 3SM - celdas; pt - pterostigma.

Fig. 7. This figure shows the fore wing of fossil *Ammophila* aff. *sabulosa* and its retrogressive deformation beginning with the fore wing morphology of an extant *Ammophila*, *sensu* Finnamore & Michener (1993), with indication of the veins and cells mentioned in Description section. The two wings located on the right part do not have the same scale. Abbreviations: 2m-cu - crossvein; R, 2SM, 3SM - cells; pt - pterostigma.

de morfología casi triangular. La vena 2m-cu parte de la 2ª celda submarginal (2SM) pero muy cerca de la 3ª celda submarginal. La venación del ala posterior no se distingue con claridad. Se conservan los microtriquios de las membranas alares. Las metatibias y los metafémures son algo engrosados y dichas metatibias poseen dos grandes espolones apicales.

Discusión

La venación observada en el ala anterior es típica de la subfamilia Ammophilinae (familia Sphecidae); algunos de los caracteres principales son la presencia de tres celdas submarginales (1-3SM), la morfología de éstas, la vena 2m-cu partiendo de 2SM, pero muy cerca de 3SM, y el pterostigma de tamaño muy reducido. Esta nerviación al retrodeformarse por ordenador es coincidente con la presente en el género actual *Ammophila* (Fig. 7); de hecho se asemeja a la especie actual *Ammophila sabulosa* (Asís y Gayubo, com. escrita, 1997).

Registro

La familia Sphecidae se conoce desde el Cretácico (Ross & Jarzembowski, 1993). Ha sido hallada en las calizas litográficas del Cretácico inferior del Montsec en Lleida con 8 especies y 6 géneros (*Cretobestiola*, *Ilerdosphex*, *Montsecosphex*, *Angarosphex*, *Archisphex* y *Pompilopterus*), además de dos ejemplares indeterminados (Rasnitsyn y Martínez-Delclòs, 2000).

El género *Ammophila* está pobremente representado en el registro fósil, y se han descrito unas pocas especies fósiles que requieren revisión: *Ammophila annosa* Heer, 1865, *A. antiquella* Cockerell, 1906, *A. gigantea* Schöberlin, 1888, *A. inferna* Heer, 1865 y *A. minima* Schöberlin, 1888 (Heer, 1865; Cockerell, 1906 y Schöberlin, 1888).

Familia APIDAE Latreille, 1802
Subfamilia BOMBINAE Dalla, Torre y Friese, 1895
Género *Bombus* Latreille, 1802

Bombus sp.
Figs. 8-10
Lám. 4, fig. 1

Material

Dos ejemplares: JAG 132; GCP/CI 277a (huella) y GCP/CI 278b (contrahuella).
Adultos.

Consideraciones sobre la conservación

El ejemplar JAG 132 muestra una intensa deformación tectónica que ha aumentado su longitud y una intensa desarticulación con pérdida de dos alas, el gáster y posiblemente la cabeza. Una de las patas metatorácicas ha experimentado un desplazamiento postdeposicional. La pilosidad se ha conservado muy bien.

El ejemplar GCP/CI 277a (huella), en una placa rota y pegada, está fosilizado en forma de una combinación de impresión y compresión, es decir, con cierto relieve y como película carbonosa. Se corresponde con la huella, conservando casi toda la película carbonosa en la que ha quedado reducido el ápido. Esta película se muestra muy oscura, dado su alto contenido en carbono, y en algunas partes es posible observar las dos capas que corresponderían a las dos láminas del exoesqueleto cuticular que quedó aplastado por la presión litostática. Conserva todo el cuerpo excepto una antena, y la parte distal de la otra, la terminación del gáster, y parte de las patas; además, otras patas han quedado enmascaradas por el cuerpo.

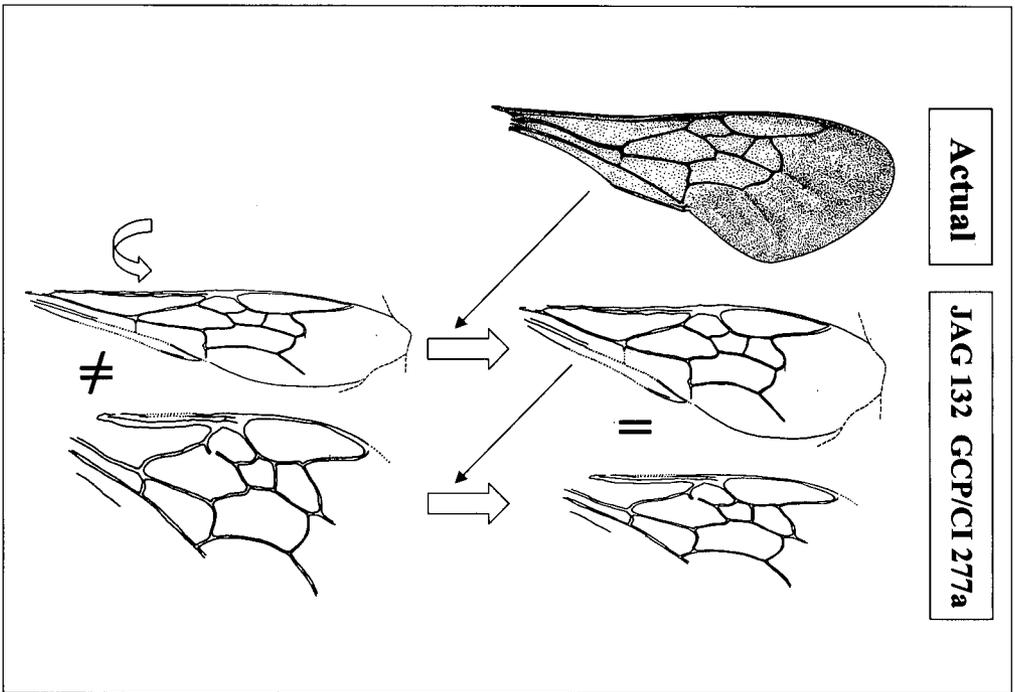


Fig. 8. En esta figura se muestran las dos alas anteriores fósiles a la misma escala y su retrodeformación partiendo de la morfología del ala anterior de un *Bombus* actual, *sensu* Finnamore y Michener (1993). Las tres alas de la derecha no guardan una misma escala.

Fig. 8. This figure shows the two fossil fore wings at the same scale and its retrogressive deformation beginning with the fore wing morphology of an extant *Bombus*, *sensu* Finnamore & Michener (1993). The three wings on the right part do not have the same scale.

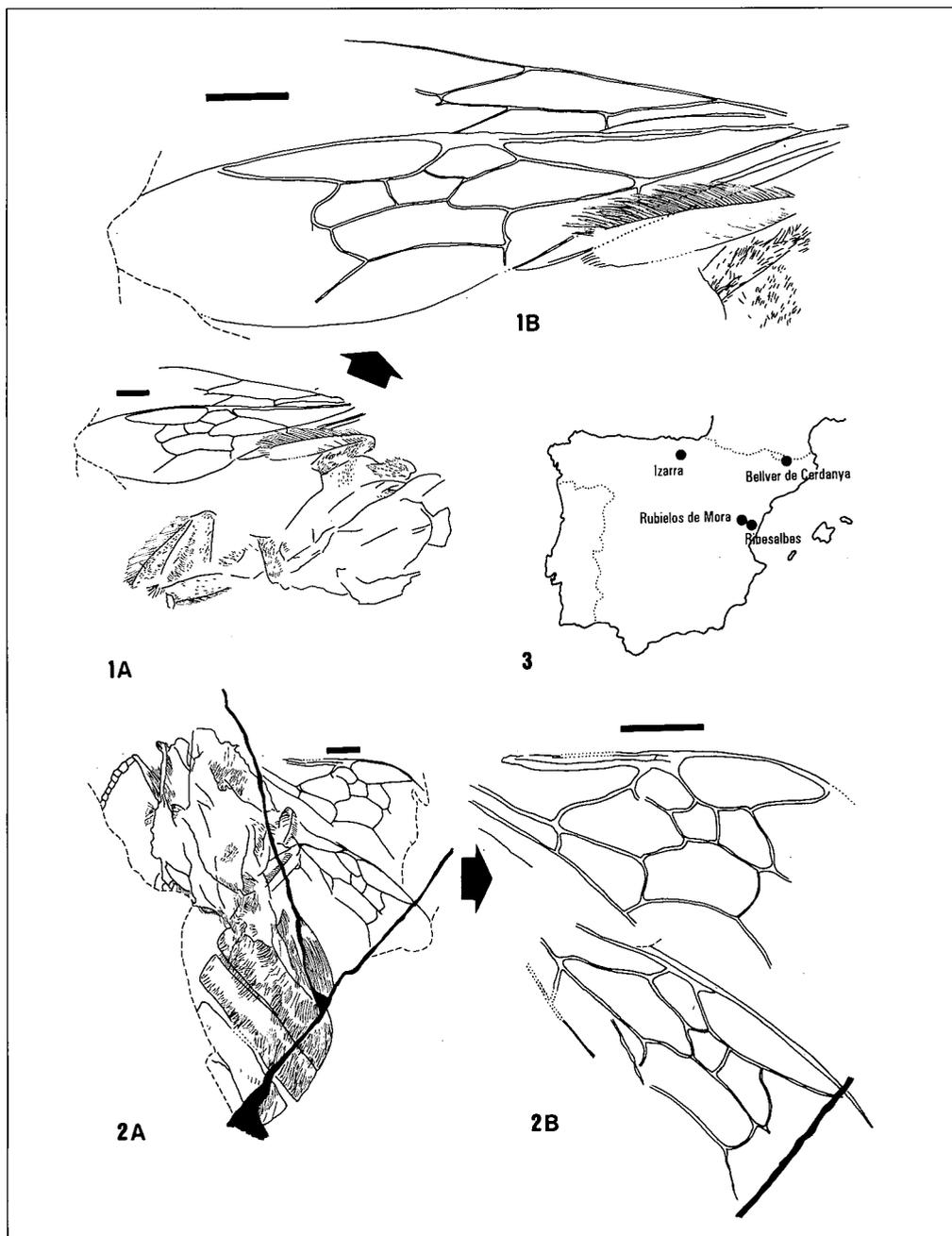


Fig. 9. Ejemplares de *Bombus* sp. (Apidae: Bombinae). 1) ejemplar JAG 132; 2) ejemplar GCP/CI 277a (huella) y 3) yacimientos españoles con registro fósil de la familia Apidae. Barras = 1 mm.

Fig. 9. Specimens of the genus *Bombus* (Apidae: Bombinae). 1) specimen JAG 132; 2) specimen GCP/CI 277a (part) and 3) Spanish outcrops with fossil record of the family Apidae. Scale bars = 1 mm.

La cabeza no es visible por la postura, de forma que queda prácticamente oculta por el tórax. Dicho tórax se muestra como una zona muy oscura y fuertemente carbonizada, por lo que no es posible distinguir las distintas partes. Muestra bien conservada la pilosidad heterogénea del gáster y patas, pero no la de las alas (igualmente ocurre en la contrahuella). Se observa la distinta deformación que han sufrido las dos alas anteriores, originalmente idénticas, al disponerse con diferente orientación frente a la deformación tectónica. La celda 1R tiene rota la vena basal que la delimita. En paleontología de insectos no es rara la desarticulación pero sí la fragmentación; en el caso que nos ocupa la rotura del ala quizá se produjo en el animal muerto antes de contactar con las aguas del lago, ya que los insectos muertos, al deshidratarse, son frágiles y un golpe en las alas puede provocar roturas como la observada en el ejemplar. GCP/CI 278b (contrahuella), en una placa sin fracturas, se muestra más como una impresión, conservando menor cantidad de materia orgánica, y está menos completa debido a que la exfoliación se ha producido a favor de la huella.

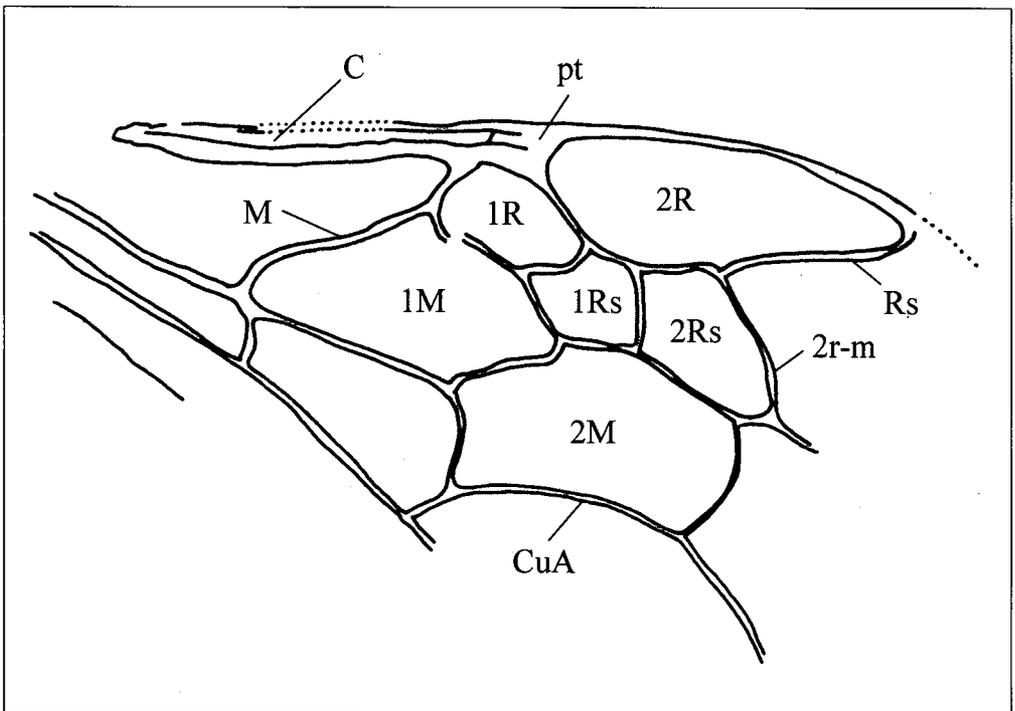


Fig. 10. Ala anterior del ejemplar de *Bombus* sp. (Apidae: Bombinae), cuya sigla es GCP/CI 277a, con indicación de las venas y celdas mencionadas en el apartado de Descripción. Abreviaturas: Rs, M, CuA - venas longitudinales; r-rs, 2r-m - venas transversales; C, 1-2R, 1-2Rs, 1-2M - celdas; pt - pterostigma.

Fig. 10. Fore wing of an specimen of the genus *Bombus* (Apidae: Bombinae), GCP/CI 277a, with indication of the veins and cells mentioned in the Description section. Abbreviations: Rs, M, CuA - longitudinal veins; r-rs, 2r-m - crossveins; C, 1-2R, 1-2Rs, 1-2M - cells; pt - pterostigma.

Metodología

Para las alas se ha seguido la nomenclatura de Nel *et al.* (1999). Para las descripciones han sido utilizadas las claves neontológicas Pérez-Iñigo (1982) y Ormosa (1986).

Dada la acusada deformación de origen tectónico de los dos ejemplares no es posible proporcionar medidas del cuerpo y las alas que se supongan similares a las originales. Si bien el patrón de venación alar es similar en ambos ejemplares no es posible, por la deformación, asegurar directamente que ambos ejemplares correspondan a una misma forma de Apidae. Se ha procedido a utilizar dos métodos para poner de manifiesto que ambos ejemplares corresponden a una misma forma, en este caso del género *Bombus*, tal y como se indica más adelante a partir del patrón de venación de las alas.

– *método 1*: se ha procedido a la medición de las áreas de las celdas cerradas (y conservadas completas) del ala anterior de ambos ejemplares, utilizando un equipo de análisis de imagen. Se ha presupuesto que la deformación tectónica, que alteró las medidas de longitud y anchura de las estructuras, conservó una proporcionalidad de forma que se mantienen las áreas prácticamente inalteradas (deformación homogénea). Así, una deformación que hace aumentar la longitud del ala se traduce en un estrechamiento proporcional (el caso de JAG 132), y si es del tipo que hace disminuir la longitud se produce un ensanchamiento concomitante (el caso de GCP/CI 277a-278b). Este fenómeno es también así cuando la deformación es oblicua. Los datos obtenidos de las áreas de las celdas, dadas en mm², se ofrece en la siguiente tabla.

Celda del ala anterior	JAG 132	GCP/CI 277a-278b
(2R)	0,83	0,82
(1R)	0,27	0,23
(1Rs)	0,23	0,17
(2Rs)	0,31	0,31
(1M)	0,77	0,70
(2M)	0,91	0,85
TOTAL	3,32	3,08

Tabla 1. Medidas en mm² del área de las celdas cerradas, y bien conservadas, del ala anterior de los dos ejemplares fósiles de *Bombus* sp.

Table 1. Measures in mm² of the closed and well preserved cell areas of the fore wing of the two fossil *Bombus* specimens.

Puede observarse en los datos anteriores que existe una estrecha coincidencia en las áreas de las celdas de las alas anteriores, coincidiendo en algunos casos.

– *método 2*: se ha querido probar con este segundo método si la morfología de la venación es coincidente en ambos fósiles, de la misma manera que lo sería en dos ejemplares de una misma especie actual. Se advierte fácilmente que el patrón de venación es el mismo en ambos fósiles, sin embargo un mismo patrón, pero con proporciones diferentes entre las distintas celdas, puede corresponder en la actualidad a especies distintas, o incluso a géneros distintos. También está claro que esto no puede dilucidarse directamente con la comparación de ambas alas, dada la intensa y distinta deformación tectónica que muestran. Para esta comprobación se ha procedido a la retrodeformación de ambas alas utilizando la posibilidad de los ordenadores, en múltiples de sus programas, de deformar una imagen a lo largo y a lo ancho. Se ha comenzado con el ala GCP/CI 277a (huella) que muestra una deformación por aumento de su longitud. Se ha girado el dibujo de este ala para facilitar la comparación y se ha ajustado por retrodeformación al patrón de un ala actual de *Bombus* (Fig. 8). De este modo a quedado más patente cómo la venación de GCP/CI 277a-278b corresponde a dicho género. Posteriormente se ha utilizado esta ala retrodeformada para permitir el mismo proceso con el ala JAG 132. El resultado, únicamente con deformaciones en longitud y anchura de todo el conjunto, ha sido que ambas alas fósiles muestran una venación idéntica, de manera que pueden ser solapadas de forma casi perfecta.

Las conclusiones que obtenemos con la utilización de estas metodologías son claras. Ambos ejemplares de *Bombus* corresponden a un único morfotipo original. Hay que indicar que, tradicionalmente en paleoentomología, pequeñas diferencias en las alas de los fósiles han supuesto el establecimiento de nuevas especies. Se debe recordar que las alas, al ser estructuras planas, no se ven alteradas por la presión litostática que deforma intensamente otras estructuras no planas, excepto en los raros casos en los que las alas quedaron enterradas en posiciones no paralelas al plano de estratificación, pero sí pueden haber sufrido, y este es el caso de Ribesalbes y algunos otros yacimientos paleoentomológicos, una deformación tectónica posterior. Por este motivo se ha de prestar atención a estos fenómenos y aplicar los dos métodos que aquí se proponen para dilucidar si los ejemplares corresponden o no a un mismo morfotipo.

El método 1 puede ser una buena herramienta para la descripción de alas que han sufrido deformación tectónica ya que el área de las celdas, y no sus longitudes y anchuras o incluso las relaciones morfológicas y de posición entre ellas, pueden ser comparadas con mayor seguridad con alas de otros fósiles o de ejemplares actuales. Para esto es preciso la elaboración de dibujos a cámara clara de los ejemplares sobre los que medir las áreas. Es desaconsejable la medición de las áreas directamente en los fósiles pues no suelen quedar muy bien delimitadas las celdas, por tanto se requiere previamente la interpretación que supone la realización de un dibujo a cámara clara. El método 2 permite separar o agrupar morfos.

No obstante, puede caerse en el error de describir las figuras retrodeformadas, o indicar las medidas de éstas, en la descripción general de los ejemplares o en la diagnosis de nuevas especies. Es evidente que las alas retrodeformadas de la figura 8 tendrán una mayor semejanza con la morfología original que no el estado actual en los fósiles, pero no es posible conocer dicha morfología original exacta con este método y por ello deben tomarse estas retrodeformaciones como artefactos y los fósiles como los objetos naturales legítimos de estudio. Otros métodos propuestos, con placas que

muestran diferentes ejemplares con deformación tectónica, clásicamente trilobites o braquiópodos, sí permiten conocer la morfología de los fósiles con anterioridad a dicha deformación. La descripción de las alas de los fósiles se realizará en la medida que pueda ser utilizada en la justificación de la determinación taxonómica propuesta o pueda ser utilizada para la comparación.

Descripción

El tamaño corporal es pequeño, unos 12,5 mm de longitud por 4,5 mm de anchura medido en GCP/CI 277a (huella) (Fig. 9.2A), aunque se debe tener presente la deformación. Cuerpo cubierto de densa pilosidad, especialmente en el gáster y patas. En el ejemplar GCP/CI 277a se puede apreciar una pilosidad larga y densa regionalizada y una pilosidad más corta y gruesa. Antena con un largo escapo, un pedicelo del tamaño de los flagelómeros, y un flagelo con 7 flagelómeros conservados.

Se observa una fuerte pilosidad en la parte anterior del tórax. El tamaño de las alas es muy pequeño en comparación con las dimensiones del cuerpo. Las venas costales, dada la fosilización y tonalidad, presentarían una fuerte esclerotización respecto al resto de la venación. Alas anteriores con membrana hialina no papilosa (ver en adelante la Figura 10). Pterostigma (pt) poco desarrollado. La celda costal (C) es estrecha. La alas anteriores presentan dos celdas Rs cerradas en vez de una sola (1Rs y 2Rs), y de un tamaño parecido entre ellas y respecto a la celda 1R. Estas tres celdas son cuadrangulares, ninguna alargada o trapezoide. La celda 2R no sería originalmente más de cinco veces más larga que ancha. Celda 1M romboidal y celda 2M rectangular y paralela respecto al margen costal. La vena Rs contacta con C ligeramente acodada, no de forma abrupta. Vena 2r-m con forma de S poco pronunciada. Vena M recta o muy escasamente curvada. La vena CuA se prolonga hasta cerca del margen posterior. No se aportan medidas de la venación y alas por presentarse en los dos ejemplares muy deformadas, sin embargo en la Tabla 1 se indican las áreas de algunas de las celdas. Corbícula en las metatibias; se observa una densa hilera de largos pelos en las metatibias conservadas en JAG 132 (Fig. 9.1B); en este mismo ejemplar puede observarse que no existe pilosidad en la parte dorsal de la metatibia, en éstas no se observan espolones distales.

Gáster voluminoso.

Discusión

La subfamilia Bombinae cuenta en la actualidad con dos géneros: *Bombus* y *Psithyrus* (este segundo es parásito en los nidos del primero). *Psithyrus* no presenta corbícula y la metatibia está cubierta totalmente de pelos cortos en las hembras, al contrario de lo que puede verse en JAG 132. En los machos la metatibia también está intensamente cubierta de pelo, aunque más corto o con una distribución distinta a la de una corbícula verdadera. Estas características nos indican que el ejemplar JAG 132 no puede corresponder al género *Psithyrus*, y dada la elevada coincidencia de la venación alar en los fósiles, se descarta también este género para el otro ejemplar.

Por el conjunto de caracteres indicados, principalmente de la venación alar, se considera que los ejemplares corresponden a una misma forma de *Bombus*, y que no se observan espolones en las metatibias por un problema de conservación y no por una ausencia original (el ejemplar JAG 132 muestra las metatibias, pero incompletas). La venación del ala posterior, conservada en el ejemplar JAG 132, corresponde también al patrón típico de la familia Apidae. El ejemplar JAG 132 correspondería a una hembra o a una obrera (hembra estéril) dado que presenta corbícula en la metatibia. No obstante, se ha descrito un ejemplar fósil supuestamente macho de *Bombus* en el Mioceno de Rusia (Rasnitsyn & Michener, 1991), el cual presenta largos pelos en las metatibias similares a los de una corbícula; se trata de *Bombus vetustus*, pero se diferencia de nuestros ejemplares de forma apreciable en el tamaño. El tamaño de los ejemplares españoles de *Bombus* es muy pequeño en comparación con las formas actuales. El tamaño de una especie actual varía según la casta que se considere y algunas obreras de principios de primavera son de tamaño muy reducido, pero las obreras de meses posteriores disponen de una más elevada cantidad de alimento y por ello su tamaño es mayor.

No se ha podido determinar el subgénero ya que en los *Bombus* actuales la colocación del cuerpo, las características del aparato bucal y la genitalia (con la descripción de la estructura asociada al aguijón en las hembras) son características muy importantes para la separación de subgéneros y especies, las cuales no se conservan generalmente en los fósiles.

Registro

Esta es la primera cita del género *Bombus* en el registro fósil español. En la cuenca miocena de Rubielos de Mora se ha encontrado también un ejemplar de *Bombus* sp., MPV-627- RM (huella y contrahuella), que será estudiado próximamente. Por otra parte, existe la cita de Vigón (1980 y 1981) del género *Probombus* en el yacimiento de Ribesalbes; este ejemplar ha resultado pertenecer, tras su estudio, al género *Acantholyda*. En la Figura 9.3 se muestran los yacimientos españoles en los que ha sido citada la presencia de fósiles de la familia Apidae.

El género *Bombus* no es muy abundante en el registro fósil mundial (ver Figura 11) y han sido muy pocas las especies fósiles descritas. En Rasnitsyn & Michener (1991) se incluye un listado de las especies descritas, muchas de ellas dudosas dada la mala conservación de los ejemplares (concretamente las 3 primeras del listado siguiente): *Bombus crassipes*, *B. abavus*, *B. florissantensis*, *B. proavus* (♀?), *B. luianus* (♀?), *B. pristinus* (ala aislada) y *B. vetustus* (♂). A este listado deben añadirse la determinación de un ejemplar de *Bombus proavus?* en el Mioceno de Juliaetta, en el estado americano de Idaho (Lewis *et al.*, 1990) y las especies *Bombus anacolus* y *B. dilectus* del Mioceno de Shanwang en China (Zhang Junfeng *et al.*, 1994). Puede concluirse que las especies fósiles descritas de *Bombus* hasta la fecha, y que no presentan una determinación dudosa, corresponden todas al Mioceno. *Bombus conservatus* Cockerell, 1931, del Jurásico de Solenhofen (Alemania), está descrita a partir de material tan mal conservado que ni siquiera puede conocerse si corresponde a un himenóptero (Kelner-Pillault, 1971), además es ya

de por sí muy dudosa la presencia del género actual *Bombus* en el Jurásico, máxime si se tiene en cuenta el resto del registro fósil del género y de la familia. Otras especies fósiles de *Bombus* han sido desestimadas tras su estudio como *Bombus carbonarius*, *B. pusillus* (incluyendo un *Bombus* sp.) del ámbar báltico (ver Kelner-Pillault, 1971 y Zeuner & Manning, 1976 in Rasnitsyn & Michener, 1991), así como *B. grandaevus* Heer, 1849 de Oeningen o *B. antiquus* Heyden, 1859 de Rott, ambas de Alemania. En Francia se conocen ejemplares atribuibles al género *Bombus*, y parte de este registro corresponde al Eoceno Superior de Monteils, cerca de Ales (Nel, com. escrita, 2001). El registro fósil francés está pendiente de revisión y estudio, y de confirmarse que los ejemplares pertenecen al género *Bombus*, entonces corresponderían a los más antiguos conocidos.

Además de la coincidencia de que todo el registro fósil determinado con seguridad del género *Bombus* corresponde al Mioceno, hay que destacar que todo este registro se ha hallado en yacimientos de compresión, es decir en sedimentos lacustres laminados. Esta última circunstancia es sorprendente dado el extenso registro fósil de insectos que existe en yacimientos de ámbar. No se encuentra una explicación de tipo tafonómico para esta discriminación ya que en ámbar son muy comunes los himenópteros, desde los que muestran un tamaño muy pequeño hasta aquellos que tienen un tamaño mayor que el del género *Bombus*. Si no se trata de una cuestión de mero azar, y dada la extensa distribución geográfica actual del género, entonces es posible que *Bombus*, por sus hábitos vitales o por algún tipo de aversión activa a la resina, quedase atrapado en proporción muy baja por los fluidos resinosos. Por otra parte, el registro en yacimientos de compresión es también notoriamente escaso en comparación con el de otros himenópteros similares como es el caso del género *Apis* (ver Nel *et al.* 1999). Se han indicado algunos de los factores bioestratigráficos de importancia implicados en la mayor o menor representatividad de los diferentes grupos de insectos en yacimientos de origen lacustre (ver Martínez-Delclòs & Martinell, 1993). Dos de ellos son que una gran superficie alar o una elevada pilosidad favorecen la flotabilidad y por ello disminuyen la representatividad en el registro fósil. En *Bombus* la superficie alar es muy pequeña tanto en términos absolutos como relativos respecto al tamaño corporal (siendo muy parecida a la que encontramos en el género *Apis*) y por ello éste no ha podido ser un factor limitante. Una característica de *Bombus*, en general respecto a otros grupos de insectos incluyendo a *Apis* y al resto de himenópteros, es la elevada pilosidad que muestra en todo el cuerpo, característica ésta bien documentada también en los ejemplares fósiles, y dicha pilosidad es seguro que implicó una elevada flotabilidad al dificultar la superación de la tensión superficial del agua, tal y como ha sido puesto de manifiesto en experimentos y observaciones actualísticas con otros grupos de insectos (Martínez-Delclòs & Martinell, *op. cit.*)

Respecto a la distribución de los yacimientos con presencia del género *Bombus*, se localizan todos ellos en una estrecha franja de latitudes en el Hemisferio Norte (Fig. 11), aun teniendo en cuenta la paleogeografía del Mioceno ligeramente diferente a la actual. Quizá esta circunstancia cambie cuando se conozcan nuevos ejemplares en otros yacimientos paleontológicos, pero cabe plantearse la posibilidad de que durante el Mioceno el género *Bombus*, el cual, al parecer, se habría originado poco antes, estuviese restringido a ciertas latitudes, al contrario que en la actualidad, ya que presenta una distribución casi cosmopolita (Fig. 11).

Paleoautoecología

La familia Apidae cuenta con alrededor de 1000 especies actuales que incluyen a abejas altamente sociales, pero también abejas solitarias o formas primitivamente sociales (Finnamore y Michener, 1993). En Ribesalbes la presencia de insectos sociales está constituida por fósiles de hormigas, por un ejemplar alado de termita *Hodotermitidae* del género *Ulmeriella* (Peñalver *et al.*, 1996) y por estos ejemplares de *Bombus*.

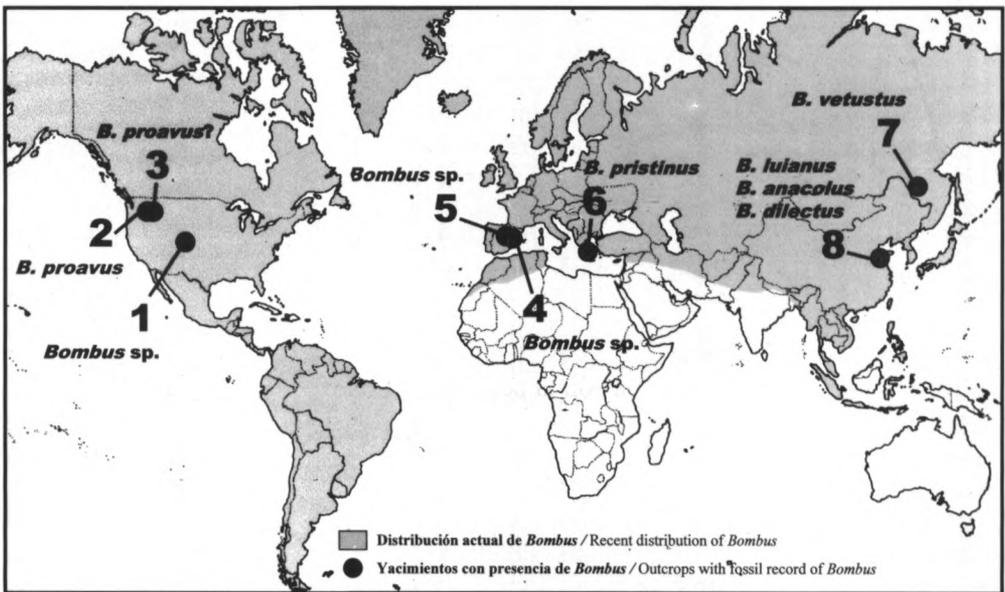


Fig. 11. Mapa con la localización de los yacimientos con presencia no dudosa del género *Bombus* (todos ellos son del Mioceno; 4 y 5 son del Mioceno Inferior), en oscuro se muestra la distribución actual del género: 1) Florissant, Condado de Teller en Colorado, USA (Scudder, 1881 in Kelner-Pillault, 1971), 2) Brick Yard, en Spokane, Condado de Spokane en Washington, USA, 3) Juliaetta, Condado de Nez Perce en Idaho, USA (Lewis *et al.*, 1990), 4) Ribesalbes, provincia de Castellón, España, 5) Rubielos de Mora, provincia de Teruel, España, 6) Isla Euboea, Grecia, 7) Grossevitchi, región de Khabarovsk en Rusia y 8) Shanwang en Linqu, provincia de Shandong, China.

Fig. 11. Map with the location of the outcrops with not doubtful presence of the genus *Bombus* (all of them are from the Miocene; 4 and 5 are from the Lower Miocene); the recent distribution of the genus is shown in dark: 1) Florissant, Teller County in Colorado, USA (Scudder, 1881 in Kelner-Pillault, 1971), 2) Brick Yard, near Spokane, Spokane County in Washington, USA, 3) Juliaetta, Nez Perce County in Idaho, USA (Lewis *et al.*, 1990), 4) Ribesalbes, province of Castellón, Spain, 5) Rubielos de Mora, province of Teruel, Spain, 6) Euboea Island, Greece, 7) Grossevitchi, Khabarovsk Region in Russia and 8) Shanwang near Linqu, province of Shandong, China.

Superfamilia ICHNEUMONOIDEA (Latreille, 1802)
Familia BRACONIDAE Latreille, 1829
Subfamilia HELCONINAE

HELCONINAE gen. et sp. indet.

Fig. 12

Lám. 4, fig. 2

Material

Un ejemplar: JAG 59a (huella) y JAG 59b (contrahuella). Adulto.

Consideraciones sobre la conservación

El ejemplar presenta una marcada deformación tectónica, por lo que no se especifican las dimensiones alares que pueden tomarse, con reservas, de la Figura 12. La conservación es un claro ejemplo de dos tipos de procesos fosildiagenéticos. Por una parte, la cabeza-tórax-gáster se conservan como una fina película carbonosa que se ha repartido de forma desigual en la huella y contrahuella durante la exfoliación de la roca. Por otra parte, todo el conjunto se ha conservado en forma de una impresión con cierto relieve en la roca. Así, las alas y antenas son meras impresiones que sólo pueden estudiarse con luz rasante, también el conjunto cabeza-tórax-gáster se presenta como una impresión, combinada con la película carbonosa. En alas y antenas la débil esclerotización original llevó a que no se conservase la materia orgánica en forma de película carbonosa. La fosilización como impresión en la roca indica que se produjo un proceso muy temprano de mineralización carbonática. Para la descripción se ha estudiado preferentemente la venación del ala anterior derecha en el fósil, por ser la que se ha conservado con mayor detalle, no obstante la porción posterior del ala no muestra la venación con claridad y por ello se ha dibujado punteada.

Metodología

Para la determinación se han utilizado las claves neontológicas de Wahl & Sharkey (1993) y, principalmente, de Achterberg (1993). La nomenclatura alar utilizada corresponde a la de Wahl & Sharkey (*op. cit.*)

Descripción

Ejemplar en posición dorso-ventral (Fig. 12). La longitud del cuerpo es de 9 mm.

De la cabeza se conservan las dos antenas y en una de ellas se observan sólo 6 artejos individualizados.

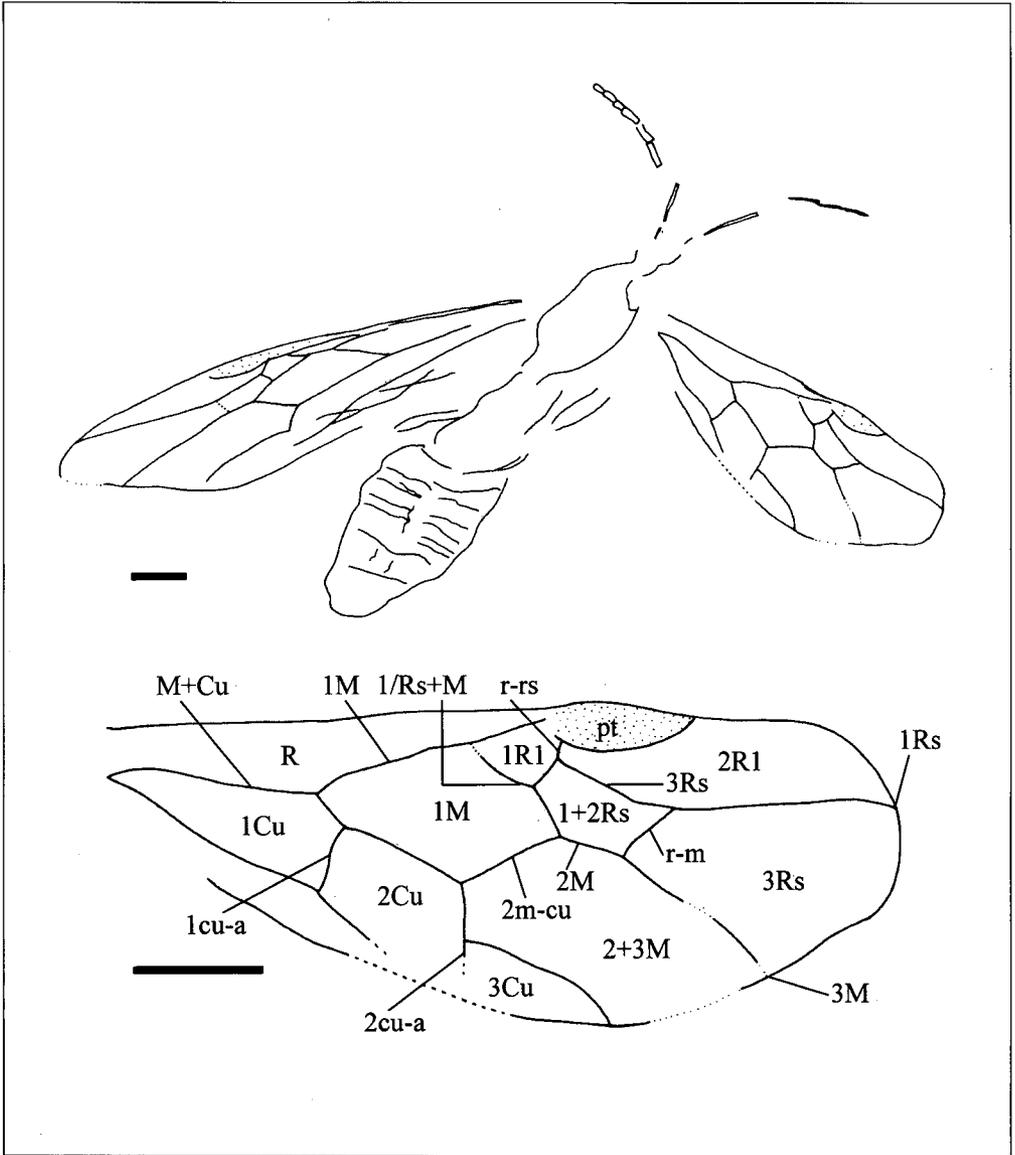


Fig. 12. JAG 59a (huella), ejemplar de la subfamilia Helconinae (Braconidae); arriba se muestra el ejemplar completo, abajo se muestra en detalle la venación del ala anterior derecha con indicación de las venas y celdas mencionadas en el apartado de Descripción. Abreviaturas: 1-3Rs, 1/Rs+M, 1-3M, M+Cu - venas longitudinales; r-rs, r-m, 2m-cu, 1-2cu-a - venas transversales; R, 1-2R1, 3Rs, 1-2+3M, 1-3Cu - celdas; pt - pterostigma. Barras = 1 mm.

Fig. 12. JAG 59a (part), specimen of the subfamily Helconinae (Braconidae); complete fossil and detail of the fore wing venation, with indication of the veins and cells mentioned in the Description section. Abbreviations: 1-3Rs, 1/Rs+M, 1-3M, M+Cu - longitudinal veins; r-rs, r-m, 2m-cu, 1-2cu-a - crossveins; R, 1-2R1, 3Rs, 1-2+3M, 1-3Cu - cells; pt - pterostigma. Scale bars = 1 mm.

Del tórax se conservan el par de alas anteriores y vestigios de un ala posterior y de dos patas. Las características de la venación del ala anterior son que dicha venación es muy completa, tubular y presenta numerosas celdas cerradas. La celda costal se muestra obliterada. Presenta un pequeño pterostigma. La vena 1Rs es tubular, larga, recta y contacta con el margen cerca del ápex del ala. La celda 1R1 es pequeña, siendo 1+2Rs dos veces más grande. Celda 2R1 cerrada, ancha y alargada, distalmente es aguda (ver en el ala izquierda). La vena r-rs es corta y contacta en la parte proximal del pterostigma. Vena 2Rs presente y conecta con r-rs relativamente cerca del pterostigma. Vena 3Rs 6 veces y media más larga que r-rs con la que contacta cerca del pterostigma; esta vena 3Rs es completamente tubular. Existe una celda 1+2Rs, grande y de morfología pentagonal (es pentagonal y no cuadrada ya que la vena 2Rs se une a Rs+M y no a 2M). Vena 1/Rs+M larga e inclinal. La vena r-m es tubular y reclinal. La vena M+Cu es tubular en todo su recorrido. La vena 1M es recta y la 3M es tubular en todo su recorrido, hasta alcanzar el margen del ala. Existe una vena 2m-cu que diverge posteriormente respecto de la vena 1M, dicha vena 2m-cu es reclinal, formando un ángulo agudo con el eje longitudinal del ala. Parece existir la vena 2 cu-a, tal y como parece verse en el ala derecha.

El gáster se presenta completo y en él se aprecia parte de la segmentación.

Discusión

La venación alar indica la pertenencia de este ejemplar a la familia Braconidae, principalmente por presentar una vena 1/Rs+M que separa las celdas 1M y 1R1 y por presentar una vena 2m-cu. Se incluye este espécimen dentro de la subfamilia Helconinae (familia Helconidae para algunos autores) ya que el conjunto de características del ala anterior expuestas en la descripción son coincidentes con el patrón de dicha subfamilia. Además, la venación presenta mucha semejanza con la del género actual *Dyscoletes* (Blacini), sin embargo en este género la vena 2cu-a no existe y en el ejemplar fósil sí parece que esté conservada dicha vena en el ala derecha, pero puede tratarse de un error de interpretación ya que parece ausente en el ala izquierda.

Paleoautoecología

La mayoría de los representantes actuales de la subfamilia Helconinae son endoparasitoides koinobiontes de larvas de Coleoptera (Wahl & Sharkey, 1993), orden éste hallado de manera ocasional en el yacimiento.

BRACONIDAE gen. et sp. indet.

Fig. 13

Lám. 5, fig. 1

Material

Un ejemplar: MSV 28. Adulto.

Consideraciones sobre la conservación

El ejemplar presenta una acusada deformación que es, muy patente en la cabeza y tórax, los cuales se muestran muy comprimidos dorsoventralmente (Fig. 13), además de la compresión tectónica. La película carbonosa del gáster, junto a las antenas, alas, patas y ovopositor, se muestran de tonalidad más clara, debido a una esclerotización original más débil. El gáster no muestra bien sus límites, dando la apariencia de ser muy estilizado con un largo y fino pedicelo y una parte distal globulosa, sin embargo, de forma muy tenue, se conservan los esternitos en la base, los cuales indican un gáster no estilizado.

Descripción

Ejemplar en posición lateral (Fig. 13). Su longitud corporal es de unos 3,4 mm.

De la cabeza sólo pueden observarse las antenas que presentan gran número de artejos (se estima un número mayor de 16).

Se aprecia parte del ala anterior en la que se observa un pterostigma bien desarrollado, celda costal obliterada, una vena $1/Rs+M$ que separa las celdas $1M$ y $1R1$ (aunque no se ha conservado completamente delimitada la celda $1M$). Se conserva parcialmente la vena $2m-cu$, aunque se desconoce si sería completamente tubular.

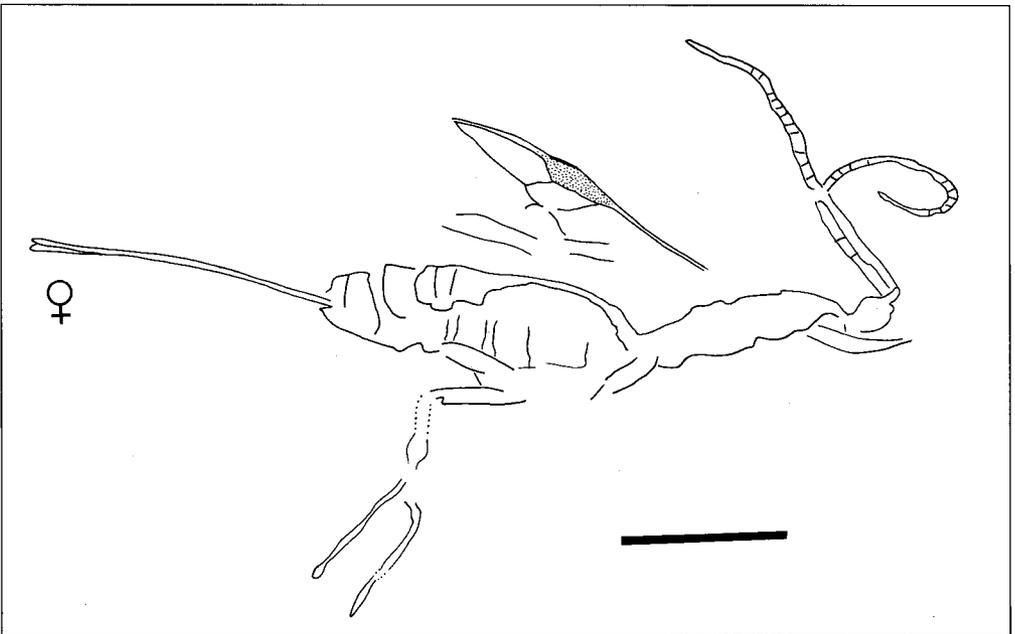


Fig. 13. Ejemplar MSV 28, hembra de Braconidae gen. et sp. indet. Barra = 1 mm.

Fig. 13. Specimen MSV 28, female of Braconidae gen. et sp. indet. Scale bar = 1 mm.

El gáster no es estilizado y se une al tórax mediante un pedicelo no largo, en aquel se aprecian algunas divisiones y termina en un largo ovopositor externo (1,8 mm) en el que se pueden apreciar, en su parte distal, la separación entre dos válvulas.

Discusión

Pese a la deficiente conservación de la venación ésta es suficiente para determinar que el ejemplar pertenece a la familia Braconidae, principalmente por presentar una vena $1/Rs+M$ que separa las celdas $1M$ y $1R1$ y una vena $2m-cu$.

Registro de Braconidae en España

Gil (1926) cita la presencia de un espécimen de himenóptero en Ribesalbes que podría pertenecer a las familias Braconidae o Ichneumonidae. La descripción, que hace el autor de este ejemplar, es insuficiente (*e. g.*, “la venación no es descrita por deficiente conservación del ejemplar”). No se ha podido estudiar por estar perdido.

Estas son las primeras citas seguras de la familia Braconidae en el yacimiento de Ribesalbes y la segunda en el registro fósil de España, ya que también ha sido hallada en el yacimiento análogo de Rubielos de Mora (Teruel).

Familia ICHNEUMONIDAE Latreille, 1802
Subfamilia EUCEROTINAE Seyrig, 1934

cf. EUCEROTINAE gen. et sp. indet.

Fig. 14
Lám. 5, fig. 2

Material

Un ejemplar: MSV 64 (huella) y JAG 60 (contrahuella). Adulto.

Consideraciones sobre la conservación

Ejemplar fosilizado en posición dorso-ventral (Fig. 14). La película carbonosa de la huella se ha perdido en gran parte. Dicha película carbonosa es más gruesa y oscura en cabeza-tórax-gáster, en consonancia con un mayor grosor y esclerotización original, a diferencia de la venación alar y antenas que muestran una tonalidad clara y una menor pérdida en la exfoliación. Se observa una intensa deformación tectónica en las alas y antenas.

Metodología

Para las alas se ha seguido la nomenclatura de Goulet y Huber (1993).

Descripción

La cabeza está bien delimitada (Fig. 14); en ella se conservan el par de antenas y uno de los ojos que parece conservar la estructura compuesta. Las antenas son largas (al menos su longitud es de 8,7 mm) y presentan 35 artejos como mínimo.

La separación tórax-gáster no es clara. Este conjunto presenta una longitud de unos 3,7 mm. Del tórax sólo se han conservado el par de alas anteriores. La longitud original de las alas anteriores superaría los 8 mm. La celda costal está prácticamente obliterada y se presenta un gran pterostigma que no es excesivamente ancho, es estilizado, de forma rectangular. La vena Rs alcanza el margen alar lejos del pterostigma y como vena tubular, siendo la celda 2R1 triangular. La vena r-rs parte del pterostigma en posición central. No existe vena 1/Rs+M ni celda 1Rs. La vena 1/M contacta con la base del pterostigma describiendo una ligera curvatura y al separarse de M+Cu prácticamente coincide con 1cu-a. La vena M+Cu es tubular en su base. La vena 2/Rs se continúa recta con 2m-cu, por lo que la sección de M entre 2/Rs y 2m-cu es prácticamente inexistente, ésta 2m-cu es recta y parece que únicamente es tubular en su parte central, aunque esto podría deberse a una deficiente conservación. No existe aréola, ni siquiera se observa una estructura de aréola abierta dado que la vena 2/Rs se continúa recta con 2m-cu. La vena anal (A) se muestra muy incompleta y no puede observarse si presentaría vena transversal anal (a'). La vena 2cu-a es corta y tubular. Los microtricos se han conservado, especialmente en las venas costal-subcostal-radial y el pterostigma.

Discusión

La venación de este ejemplar se corresponde con la que presenta la familia Ichneumonidae. Dicho patrón de venación es similar al que se puede encontrar en las subfamilias Eucerotinae, Cyloceiriinae, Diplazontinae, Acaenitinae, Lycoriniinae y Xoridinae. Dado que lo único que se conserva en el ejemplar es la venación alar, y muy deterioradas las antenas, no es fácil la determinación de la subfamilia a la que pertenece. Se descartan las subfamilias: Acaenitinae presenta casi siempre aréola, Cyloceiriinae y Lycoriniinae presentan alas de menor longitud, Cyloceiriinae, Diplazontinae y Xoridinae presentan una 2/Rs más corta que la sección de M entre 2/Rs y 2m-cu. Las mayores similitudes de este ejemplar las presenta con la subfamilia Eucerotinae, pero al ser incierta esta determinación, por falta de otros caracteres diagnósticos, se considera como cf. Eucerotinae gen. et sp. indet.

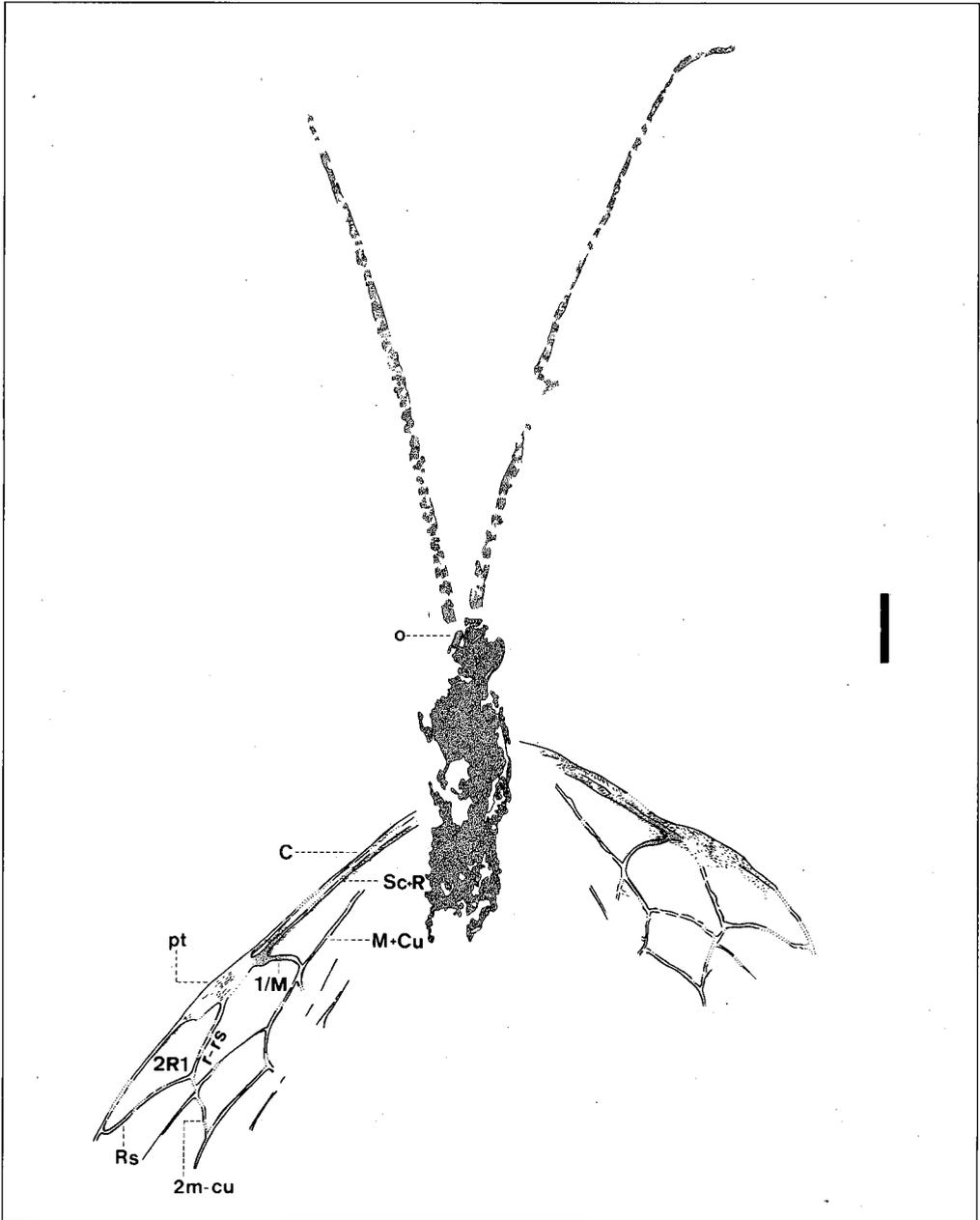


Fig. 14. Ejemplar MSV 64 (huella) determinado como cf. Eucerotinae (Ichneumonidae). Abreviaturas: o - ojo; C, Sc+R, Rs, 1/M, M+Cu - venas longitudinales; r-rs, 2m-cu - venas transversales; 2R1 - celda; pt - pterostigma. Barra = 1 mm.

Fig. 14. Specimen MSV 64 (part) of cf. Eucerotinae (Ichneumonidae); Abbreviations: o - eye; C, Sc+R, Rs, 1/M, M+Cu - longitudinal veins; r-rs, 2m-cu - crossveins; 2R1 - cell; pt - pterostigma. Scale bar = 1 mm.

ICHNEUMONIDAE gen. et sp. indet. forma I
Fig. 15

Material

Un ejemplar: JAG 97a (huella) y JAG 97b (contrahuella). Adulto.

Consideraciones sobre la conservación

Ejemplar fosilizado en posición lateral, y en el que los procesos de descomposición preenterramiento fueron muy acusados ya que perdió el gáster y dos patas por desarticulación.

Descripción

La cabeza presenta antenas muy largas con gran número de segmentos (Fig. 15.A).

El tórax conserva restos de 2 pares de patas; las patas metatorácicas son muy largas (9,3 mm de longitud aproximadamente). Se conserva el par de alas anterior bien desarrolladas y un ala posterior, todas ellas solapadas. La longitud de las alas anteriores es de unos 8,2 mm. La venación del par de alas anterior (Fig. 15.B) es tubular y completa, presenta una celda costal obliterada, el pterostigma no se observa bien pero sería poco ancho, la vena 1/M es recta, presencia de una celda 1M+1R1, la vena R se une al margen costal en la parte distal del ala y delimita una celda 2R1 grande, la vena M es completamente tubular y no alcanza a contactar con el margen distal del ala, presencia de una aréola cerrada rectangular de lados desiguales y no peciolada, una 2m-cu completa y tubular. El ala posterior conserva las venas Sc+R, Rs, 1r-m, M, M+Cu y 1/Cu. La vena 1/Rs es más larga que 1r-m, la vena M es muy larga, la vena 1r-m es distal respecto a la separación de las venas R1 y Rs, M+Cu se desconoce si sería completa y si sería recta, vena 2/Cu seguramente espectral.

Discusión

La venación de JAG 97 corresponde a la de la familia Ichneumonidae, principalmente por la presencia de una celda 1M+1R1 en el ala anterior y una vena 1r-m distal respecto a la separación de las venas R1 y Rs en el ala posterior.

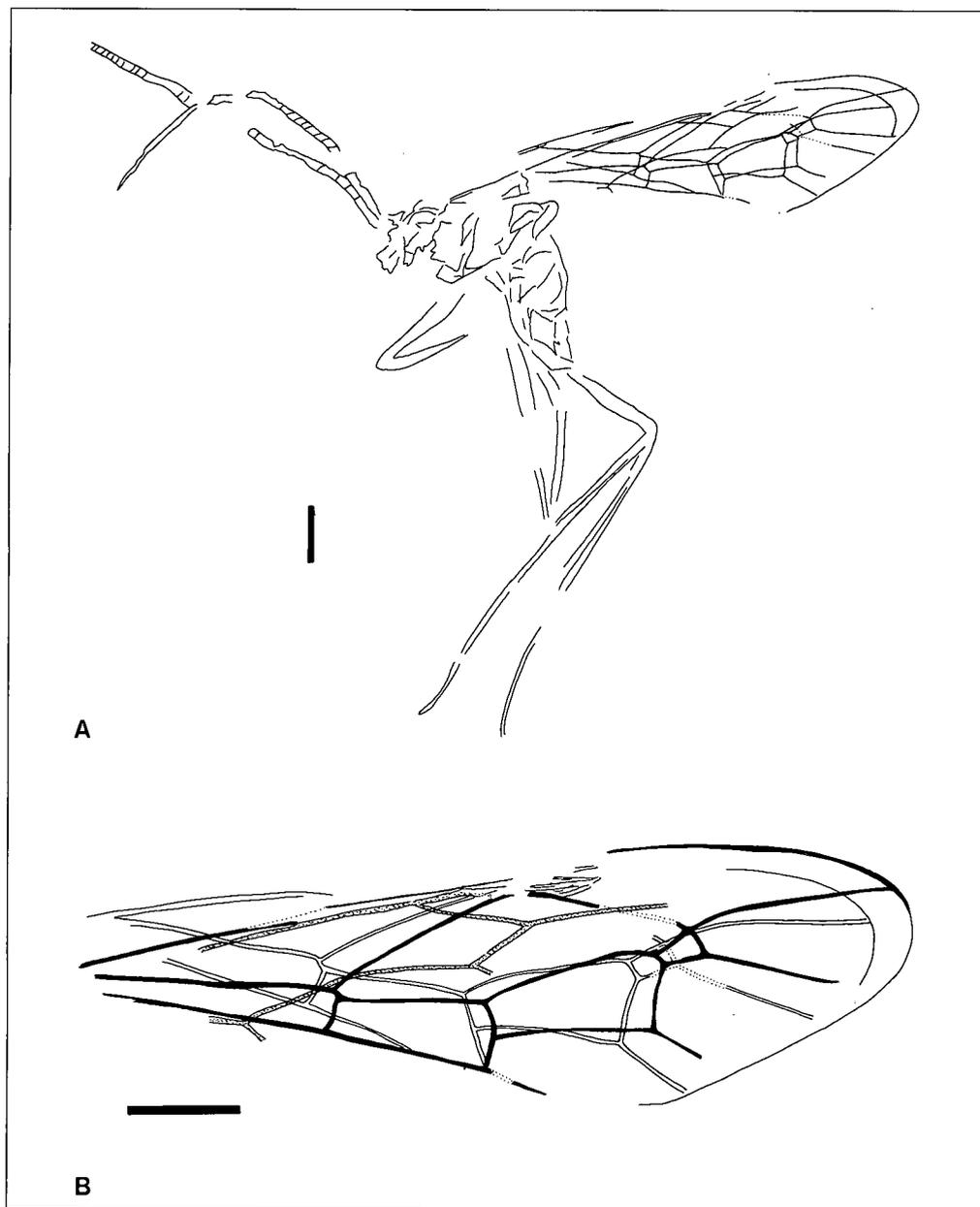


Fig. 15. JAG 97a. Ejemplar de Ichneumonidae (forma I). A) espécimen completo, B) detalle de las alas, en blanco y negro se han dibujado las alas anteriores y en punteado la venación del ala posterior. Barras = 1 mm.

Fig. 15. JAG 97a. Specimen of the family Ichneumonidae (form I). A) complete specimen, B) detail of wings, the fore wings have been drawn in white and black and the hind wing venation is represented by the dotted areas. Scale bars = 1 mm.

ICHNEUMONIDAE gen. et sp. indet. forma II
Fig. 16

Material

Un ejemplar: MPV RIB-43. Adulto.

Consideraciones sobre la conservación

Ejemplar fosilizado lateralmente y muy deformado, razón por la que no se indican medidas. La fosilización no permite apreciar detalles de estructuras a excepción de las alas. Esta circunstancia es común dado que las alas son las únicas estructuras planas de los insectos, y esta característica aumenta su potencial de conservación. No obstante no se observan restos de las alas posteriores. Las patas no se han conservado, quizá por desarticulación.

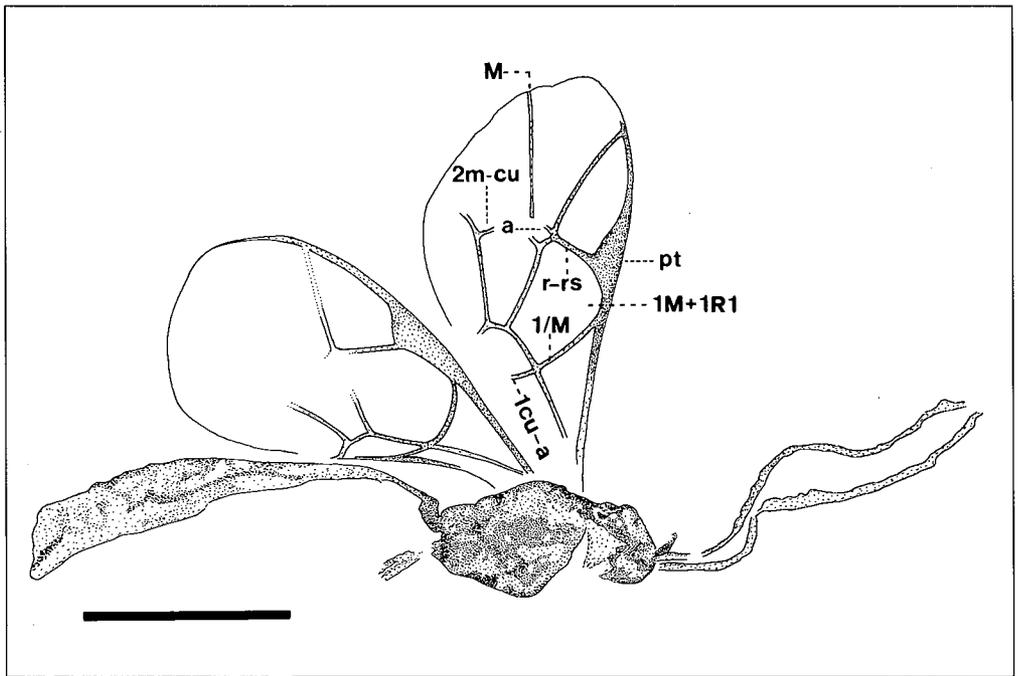


Fig. 16. MPV RIB-43. Ejemplar de Ichneumonidae (forma II), con indicación de las venas y celdas mencionadas en el apartado de Descripción. Abreviaturas: a - aréola; M, 1/M - venas longitudinales; r-rs, 2m-cu, 1cu-a - venas transversales; 1M+1R1 - celda; pt - pterostigma. Barra = 1 mm.

Fig. 16. MPV RIB-43. Specimen of the family Ichneumonidae (form II), with indication of the veins and cells mentioned in the Description section. Abbreviaturas: a - areolet; M, 1/M - longitudinal veins; r-rs, 2m-cu, 1cu-a - crossveins; 1M+1R1 - cell; pt - pterostigma. Scale bar = 1 mm.

Descripción

La cabeza esta bien delimitada, pero sólo se presentan, como estructuras diferenciadas, las antenas que no conservan su segmentación (Fig. 16).

El tórax está bien delimitado y sólo se conservan el par de alas anteriores. La nerviación está en su mayor parte poco contrastada, no obstante, corresponde al patrón de la familia Ichneumonidae. Sus características son: venación completa, celda costal obliterada, pterostigma bien desarrollado y alargado, no triangular ni excesivamente ancho, vena r-rs se origina en la parte media del pterostigma, vena M tubular hasta contactar con el margen distal del ala, no presenta una vena 1/Rs+M que separe las celdas 1M y 1R1 por lo que se presenta una celda 1M+1R1, presencia de una vena 2m-cu (no se conserva completa, quizá no era completamente tubular en el original), aréola (a) abierta y no peciolada, vena 1cu-a ligeramente basal respecto a la vena 1/M.

El gáster es largo y estrecho y se inicia con un estrecho pedicelo, sin embargo, hay que tener en cuenta que el ejemplar se encuentra muy deformado. No conserva la segmentación en el gáster. No se observa ovopositor.

Discusión

La venación se corresponde con la de la familia Ichneumonidae por la conjunción de los siguientes caracteres: 1) pterostigma no triangular y alargado, 2) ausencia de una vena 1/Rs+M que separe las celdas 1M y 1R1 y 3) presencia de una aréola.

La forma I es de un tamaño similar al del ejemplar de cf. Eucerotinae (MSV 64), pero se diferencian en que el primero muestra una aréola en las alas anteriores. La forma II se diferencia de la forma I y de MSV 64 en su tamaño mucho menor. Además, la forma II muestra la venación evanescente a nivel de la aréola, que por ello se insinúa, no es completa.

Registro de la familia Ichneumonidae en España

La presencia de la familia Ichneumonidae en el yacimiento era desconocida. Ha sido hallada en Rubielos de Mora en Teruel (Martínez-Delclòs *et al.*, 1991; Peñalver, 1998a y 1998b) y en el Mioceno Superior de Bellver de Cerdanya, representada en este último yacimiento por el género *Pigmaeolus* Hellén, 1958 de la subfamilia Phrudinae (Arillo y Bremond, 1992).

Superfamilia CHALCIDOIDEA Ashmead, 1904
Familia PTEROMALIDAE Haliday, 1833

PTEROMALIDAE gen. et sp. indet.

Fig. 17

Lám. 5, fig. 3

Material

Un ejemplar: RIBES 58. Adulto.

Consideraciones sobre la conservación

El ejemplar se conserva parcialmente como una tenue impresión de película carbonosa. Así, se ha perdido gran parte de esta película del tórax y del gáster, y esta es la razón principal, además de la distorsión observada en el fósil, de que no se puedan apreciar detalles de la estructura de ambos. Se han conservado las dos antenas que evidencian una vez más una intensa deformación tectónica, estando la cabeza muy

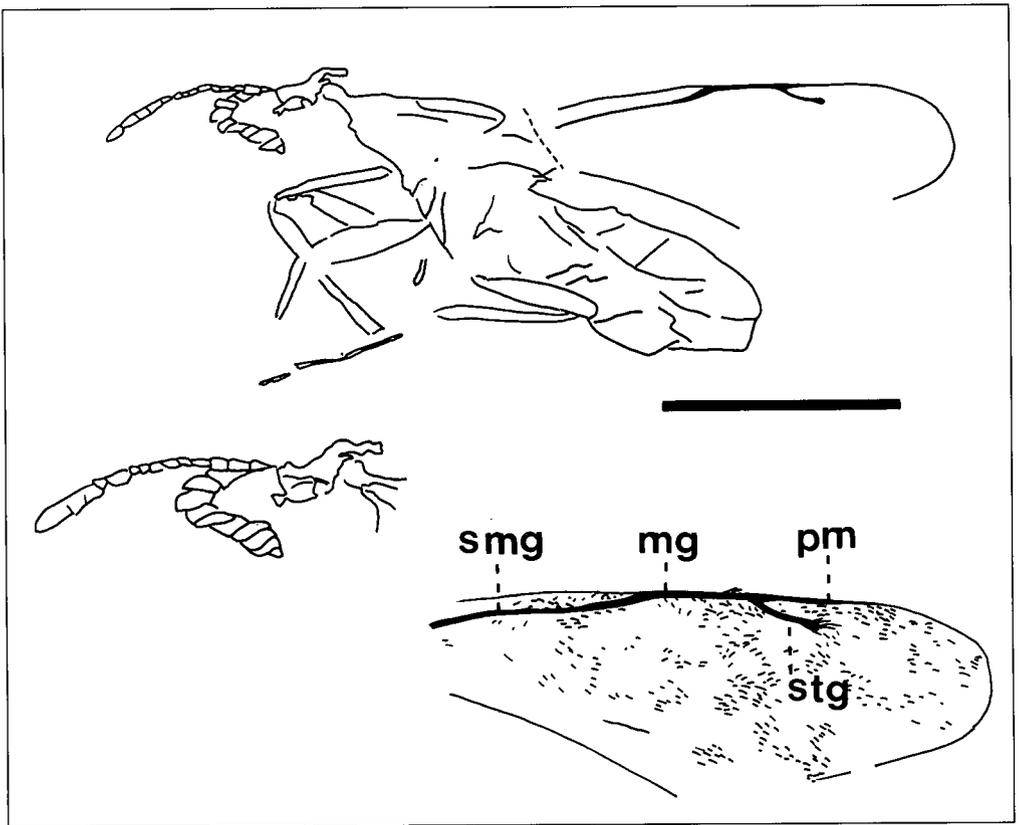


Fig. 17. RIBES 58. Ejemplar de la familia Pteromalidae. mg - vena marginal, pm - vena postmarginal, smg - vena submarginal, stg - vena estigmal. Barra = 1 mm.

Fig. 17. RIBES 58. Specimen of the family Pteromalidae. mg - marginal vein, pm - postmarginal vein, smg - submarginal vein, stg - stigmatal vein. Scale bar = 1 mm.

reducida. Se puede deducir una deformación que ha implicado un acortamiento de la longitud y un ensanchamiento del cuerpo, según su eje longitudinal. No se observan indicios de desarticulación por lo que se considera que el ejemplar quedó enterrado completo, la ausencia de restos de un ala anterior y un ala posterior se suponen por falta de conservación.

Descripción

Cuerpo estilizado (Fig. 17), aunque lo sería aún más originalmente, y de tamaño pequeño (2,28 mm de longitud).

Cabeza pequeña, conserva las dos antenas con un número indeterminado de artejos subiguales; la conservación de las antenas es tal que induce a considerar un número mayor de flagelómeros de los reales, que se han calculado en torno a 9. No se observa un escape diferenciado, quizá por una escasa longitud original o porque quedó conservado muy pegado a la cabeza. Las antenas mantienen el grosor en su parte distal (no son mazudas) y no conservan pilosidad.

Ala anterior ni muy estilizada ni muy redondeada, de morfología no peculiar, no plegada longitudinalmente, y con una venación muy reducida. La porción proximal de la costal es visible. El ala anterior presenta venas submarginal (R), marginal (C+R), estigmal (r-rs) y postmarginal (R1) (Fig. 17). La vena marginal, tiene una longitud (0,34 mm) de una vez y media aproximadamente la longitud de la postmarginal. La vena estigmal (stg) más bien larga, forma un ángulo obtuso de 160 grados con la vena marginal, y presenta un estigma en forma de círculo y carente, al menos en apariencia, de uncus. No se observan pelos aparentes en el margen del ala; venación y membrana alar con microtricos en abundancia, los microtricos de la membrana no se disponen de ninguna forma regular. Las patas están mal conservadas y en la protibia no se observa espolón, todas las patas son estilizadas. El metafémur no está engrosado ni aserrado, y carece de un diente o lóbulo. La metatibia no está engrosada y presenta una longitud similar a la del metafémur, que tampoco es engrosado. No se puede contar el número de tarsómeros.

El gáster es alargado, carece de peciolo. No se observa un ovopositor.

Discusión

El tamaño del cuerpo y la venación tan reducida, y las características de ella que han sido descritas, permiten asignar el ejemplar dentro de la superfamilia Chalcidoidea. Algunos Scelionidae (Superfamilia Platygastroidea) presentan una venación del ala anterior similar, pero sus antenas, con un número parecido de artejos al de este ejemplar, presentan un largo escape.

Pese a no conservarse los tarsos con detalle, por el conjunto de características descritas, el ejemplar puede determinarse en la familia Pteromalidae. Los Pteromalidae presentan 5 tarsómeros, pero no son los únicos Chalcidoidea con esta característica. Esta familia no está definida por un único atributo o combinación de atributos por lo

que su clasificación suele realizarse por eliminación del resto de familias del grupo (Gibson, 1993). De hecho, ha sido por eliminación del resto de familias que se adscribe el ejemplar RIBES 58 en la familia Pteromalidae, y ello justifica las abundantes referencias a características ausentes en el ejemplar durante su descripción. La ausencia de espolón en la protibia puede explicarse por una falta de conservación. La ausencia de otros caracteres diagnósticos, la venación alar en este grupo es reducida y poco variable, imposibilita su clasificación en alguna de las numerosísimas subfamilias en las que se divide.

Registro

Se trata de la primera cita de la familia Pteromalidae en el registro fósil español. De esta familia se conocen varios géneros representados en el registro fósil, principalmente en sedimentos lacustres (Carpenter, 1992). El registro fósil más antiguo de esta familia data del Santoniense (Labandeira, 1994).

Ecología actual del grupo

Esta familia es la más diversa dentro de la superfamilia Chalcidoidea y está integrada por parásitos o hiperparásitos de un gran número de órdenes de insectos (Richards y Davies, 1984). Se encuentran actualmente en gran número en el campo y dadas sus características uniformes, y la simplicidad en la venación alar, es muy difícil la determinación de las numerosas especies (Berland, 1976).

HYMENOPTERA fam. indet.

Fig. 1.1

Lám. 1, fig. 1

Material

Ejemplar RS 10. Adulto alado.

Descripción

Ejemplar en posición dorso-ventral en el que sólo se reconocen el contorno del cuerpo y vestigios de las venas costal y subcostal (Fig. 1.1; Lám. 1, fig. 1).

Presenta un corto peciolo y un gáster poco voluminoso, de contorno ovalado, en el que se marcan unos pocos segmentos.

Discusión

Este ejemplar fue figurado por Vigón (1980), figura 23 de la lámina 8, pero no descrito; no obstante, dicha autora lo determina en el pie de figura como *Camponotus* aff. *vehemens*, especie fósil clásica del Oligoceno europeo. Sin embargo, este ejemplar únicamente muestra el contorno difuso de las distintas estructuras, y de la venación sólo pueden reconocerse vestigios de las venas costal y subcostal. Las ilustraciones originales muestran un espécimen tan poco definido como se observa en la actualidad, y por ello no puede explicarse la determinación original tan precisa por una acusada degradación del espécimen desde principios de los años 80. Si bien el contorno recuerda a un Formicidae, no existen criterios para su determinación en esta familia, por lo que se considera un Hymenoptera indet.

CONCLUSIONES

El estudio de los insectos fósiles de Ribesalbes requiere el análisis de la deformación tectónica que muestra la mayoría de ellos. Para ello se han presentado dos métodos: el primero, permite comparar venaciones con diferente orientación de su deformación, y el segundo, realizar una retrodeformación que facilite la determinación de los ejemplares por comparación de patrones de venación.

El grupo de los himenópteros en Ribesalbes, el más abundante después de los dípteros, presenta una diversidad que, sin ser muy elevada, es mayor de lo que se estimaba en un principio. Existe una descompensación entre las hormigas (Formicidae) y otros grupos de himenópteros representados. De los formícidos se encuentran numerosos ejemplares, todos ellos formas aladas, lo cual puede ser vinculado a los periodos de reproducción y a la mayor probabilidad de que las formas aladas, y no las ápteras, contactasen con las aguas del paleolago. Además de los formícidos se han constado varias formas diferentes. Los otros grupos de himenópteros están representados por muy pocos individuos, y ello nos indica que el conocimiento de la paleoentomofauna de Ribesalbes está lejos de ser suficiente; por ello se deberán abordar futuras excavaciones que proporcionen nuevos ejemplares, y de esta forma obtener una visión mínimamente apropiada de la paleodiversidad de insectos que encierra.

Se amplía el espectro de grupos representados en Ribesalbes que actualmente muestran comportamiento social, ya que al abundante registro de hormigas, y a un ejemplar alado de termita Hodotermitidae del género *Ulmeriella*, debe añadirse ahora el género *Bombus* (familia Apidae).

Desde un punto de vista trófico, y utilizando datos actualísticos, se han hallado grupos de himenópteros que mostrarían hábitos carnívoros y polívoros, sin que se conozca el tipo de alimentación que pudieron tener las hormigas, que en la actualidad es muy variado. Aparte de las hormigas, este conjunto de fósiles de himenópteros está caracterizado por formas que parasitarían huevos y larvas de otros insectos.

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer a Manuel Saura y Juan Antonio García la amabilidad al facilitarnos el estudio de sus colecciones. Asimismo agradecer al Museo de Ciencias Naturales de Valencia y al Grupo Cultural Paleontológico de Elche, este último por mediación de Marín Ferrer, el préstamo de los ejemplares para su estudio. Al Dr. José D. Asís Pardo y al Dr. Severiano Gayubo agradecemos sus comentarios sobre el ejemplar de *Ammophila*. El Dr. Alexander Rasnitsyn, del Instituto de Paleontología de Moscú, y el Dr. André Nel, del Muséum National d'Histoire Naturelle, nos proporcionaron información de interés. Agradecemos a Robert Gunner y a Jordi M^a Gibert las correcciones realizadas del inglés y a Juanjo Bezares su inestimable ayuda. El presente estudio se nutre de los datos obtenidos en un proyecto de investigación que fue financiado por la ya desaparecida Institució Valenciana d'Estudis i Investigació (I.V.E.I.) en 1993 (CPE/070).

BIBLIOGRAFÍA

- Achterberg, C. van 1993. Illustrated key to the subfamilies of the Braconidae (Hymenoptera: Ichneumonoidea). *Zool. Verh. Leiden*, **283**: 189 pp.
- Alonso, J.; Arillo, A.; Barrón, E.; Corral, J.C.; Grimalt, J.; López, J.F.; López, R.; Martínez-Delclòs, X.; Ortuño, V.; Peñalver, E. and Trincão, P.R. 2000. A new fossil resin with biological inclusions in Lower Cretaceous deposits from Álava (Northern Spain, Basque-Cantabrian Basin). *J. Paleont.*, **74** (1): 158-178.
- Ansorge, J. 1993. Bemerkenswerte Lebensspuren und ?*Cretosphex catalunicus* n.sp. (Insecta, Hymenoptera) aus den unterkretazischen Plattenkalken der Sierra del Montsec (Provinz Lérida, NE-Spanie). *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **190** (1): 19-35.
- Arbizu, M.; Bernárdez, E.; Peñalver, E. y Prieto, M.A. 1999. El ámbar de Asturias. *Est. Mus. Cienc. Nat. de Álava*, **14** (núm. esp. 2): 245-254.
- Arillo, A. (en prensa). Presencia de la familia Pompilidae (Insecta, Hymenoptera) en el Mioceno Superior de la depresión Ceretana (Lleida, NE de España). *COL-PA*.
- Arillo, A. y Bremond, C.S. 1992. La entomofauna fósil del Mioceno superior de la depresión ceretana. Himenópteros. *Graellsia*, **48**: 99-107.
- Arillo, A.; Nel, A. and Ortuño, V.M. 1996. Two fossil bees from the Oligocene of Izarra (Álava, Spain) (Hymenoptera, Apoidea). *Bull. Soc. ent. France*, **101** (1): 59-64.

-
- Berland, L. 1976. Tenthredines, Parasites porte-aiguillon (Béthylides), tome I, In: *Atlas des hyménoptères de France, Belgique, Suisse*, Société Nouvelle des Éditions Boubée: 157 pp. Paris.
- Brothers, D.J. and Finnamore, A.T. 1993. Superfamily Vespoidea, Chapter 8. 161-278 pp. In: (Eds. H. Goulet & J.T. Huber), *Hymenoptera of the world: An identification guide to families*. Agriculture Canada. Research Branch. IV: 668 pp. Canadá.
- Carpenter, F.M. 1992. *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Roger L. Kaesler (Ed.). Arthropoda 4, Superclass Hexapoda, **3-4** (R): 655 pp. Kansas.
- Cockerell, T. D. A. 1906. Fossil Hymenoptera from Florissant, Colorado. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard*, **50** (2): 33-58.
- De La Fuente, J.A.; Martínez, L. y Acosta, F.J. 1978. *Claves preliminares para la identificación de los géneros de Hymenoptera españoles. Parte III. Familia Formicidae*. Universidad Complutense. Dpto. de Zoología, Cátedra de Entomología, trabajo nº 29: 64 pp. Madrid.
- Diéguez, C.; Nieves-Aldrey, J.L. and Barrón, E. 1996. Fossil galls (zoocecid) from the Upper Miocene of La Cerdaña (Lérida, Spain). *Review of Palaeobotany and Palynology*, **94**: 329-343.
- Edwards, N. and Meco, J. 2000. Morphology and palaeoenvironment of brood cells of Quaternary ground-nesting bees (Hymenoptera, Apidae) from Fuerteventura, Canary Islands, Spain. *Proceedings of Geologist's Association*, **111**: 173-183.
- Ellis, W.N. and Ellis-Adams, A. 1993. Fossil brood cells of solitary bees on Fuerteventura and Lanzarote, Canary Islands (Hymenoptera: Apoidea). *Entomol. Berichten*, **53** (12): 161-173.
- Finnamore, A.T. and Michener, Ch.D. 1993. Superfamily Apoidea, Chapter 9. 279-357 pp. In: (Eds. H. Goulet & J.T. Huber), *Hymenoptera of the world: An identification guide to families*. Agriculture Canada. Research Branch. IV: 668 pp. Canadá.
- Gibson, G.A.P. 1993. Superfamilies Mymarommatoidae and Chalcidoidea, Chapter 16. 570-655 pp. In: (Eds. H. Goulet & J.T. Huber), *Hymenoptera of the world: An identification guide to families*. Agriculture Canada. Research Branch. IV: 668 pp. Canadá.
- Gil, J. 1926. Nota sobre algunos insectos fósiles de Ribesalbes (Castellón). *Bol. Inst. geol. España*, (3) **6**: 89-107.

- Goulet, H. and Huber, J.T. 1993. *Hymenoptera of the world: An identification guide to families*. Agriculture Canada. Research Branch. IV: 668 pp. Canadá.
- Handlirsch, A. 1906. *Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Ein Handbuch für Paläontologen und Zoologen*. Engelmann. p. IX + 640 pp, 36 láms. Leipzig.
- Heer, O. 1865. Die Urwelt der Schweiz. Friedrich Schulthess Verl. **30**: 628 pp. Zürich.
- Kelner-Pillault, S. 1971. Les abeilles fossiles. *Mem. Soc. Ent. Ital.* **48** (3): 519-534.
- Labandeira, C.C. 1994. A Compendium of Fossil Insect Families. *Milwaukee Public Museum Contributions in Biology and Geology*, **88**: 71 pp.
- Lewis, S.E.; Heikes, P.M. and Lewis, K.L. 1990. Entomofauna from Miocene deposits near Juliaetta, Idaho. *Occas. Pap. Paleobiol.*, **4** (9): 1-22.
- Martínez-Delclòs, X. and Martinell, J. 1993. Insect taphonomy experiments. Their application to the Cretaceous outcrops of lithographic limestones from Spain. *Kaupia. Darmstädter Beiträge zur Naturgeschichte*. **2**: 133-144.
- Martínez-Delclòs, X.; Peñalver, E. y Belinchón, M. 1991. Primeras aportaciones al estudio de los insectos del Mioceno de Rubielos de Mora, Teruel (España). *Rev. Esp. Paleont.*, **nº extra.**: 125-137.
- Montoya, P.; Peñalver, E.; Ruiz-Sánchez, F.J.; Santisteban, C.; Alcalá, L.; Belinchón, M. y Lacomba, J.I. 1996. Los yacimientos paleontológicos de la cuenca terciaria continental de Rubielos de Mora (Aragón). *Rev. Esp. Paleont.*, **nº extra.**: 215-224.
- Nel, A., Martínez-Delclòs, X., Arillo, A. and Peñalver, E. 1999. A review of the eurasian fossil species of the bee *Apis*. *Palaeont.*, **42** (2): 243-285.
- Nieves-Aldrey, J.L. y Fontal-Cazalla, F.M. 1999. Filogenia y Evolución del Orden Hymenoptera. 459-474 pp. In: (Eds. A. Melic, J.J. De Haro, M. Méndez e I. Ribera), *Evolución y Filogenia de Arthropoda*. Bol. S.E.A., **26**: 806 pp. Zaragoza.
- Ornosa, C. 1986. *Los abejorros de España*. Claves para la identificación de la fauna española. Universidad Complutense, **8**: 60 pp. Madrid.
- Peñalver, E. 1996a. Larvas de Stratiomyidae (Insecta: Diptera) en el Mioceno lacustre de Ribesalbes (Castellón). *Com. XII Jorn. Paleont.*: 95-97. Badajoz.

-
- Peñalver, E. 1996b. Presencia del género *Penthetria* (Insecta: Diptera: Bibionidae) en el Mioceno lacustre de Rubielos de Mora y Ribesalbes. *Com. XII Jorn. Paleont.*: 97-99. Badajoz.
- Peñalver, E. 1998a. *Estudio tafonómico y paleoecológico de los insectos del Mioceno de Rubielos de Mora (Teruel)*. Instituto de Estudios Turolenses Ed.: 179 pp. Teruel.
- Peñalver, E. 1998b. Rubielos de Mora y Ribesalbes: dos yacimientos españoles del Neógeno con insectos fósiles. *Cidaris*, **13-14**: 17-29.
- Peñalver, E. y Martínez-Delclòs, X. 1993. Aportaciones a la Paleontofauna del Mioceno inferior de Ribesalbes (Castellón, España). *Com. IX Jorn. Paleont.*: 85-90. Málaga.
- Peñalver, E. y Martínez-Delclòs, X. 1996. Niveles con concentraciones de insectos chironómidos en el Mioceno de Rubielos de Mora (Teruel) y Ribesalbes (Castellón): consideraciones tafonómicas y paleoecológicas. *II Reunión Tafonomía y Fosilización*: 305-310. Zaragoza.
- Peñalver, E. y Martínez-Delclòs, X. 1997. Evidencias de interacción entre insectos y plantas durante el Mioceno (cuencas lacustres de Rubielos de Mora, Teruel y Ribesalbes-Alcora, Castellón), 149-152 pp. *In*: (Eds. J.P. Calvo y J. Morales), *Avances en el conocimiento del Terciario Ibérico*: 228 pp. Madrid.
- Peñalver, E. y Martínez-Delclòs, X. (en prensa). Importancia patrimonial de Arroyo de la Pascueta, un yacimiento de ámbar cretácico con insectos fósiles en Rubielos de Mora (Teruel). *In*: (Eds. G. Meléndez y E. Peñalver), *El Patrimonio Paleontológico de la provincia de Teruel*. Instituto de Estudios Turolenses (2001).
- Peñalver, E.; Martínez-Delclòs, X. y Arillo, A. 1999. Yacimientos con insectos fósiles en España. *Rev. Esp. Paleont.*, **14** (2): 231-245.
- Peñalver, E.; Nel, A. and Martínez-Delclòs, X. 1995. New Nothochrysinæ from the Spanish Miocene (Neuroptera, Chrysopidae). *Bull. Soc. ent. France*, **100** (5): 481-487.
- Peñalver, E.; Nel, A. y Martínez-Delclòs, X. 1996. Insectos del Mioceno inferior de Ribesalbes (Castellón, España). *Paleoptera y Neoptera poli- y paraneoptera. Treb. Mus. Geol. Barcelona*, **5**: 15-95.
- Pérez-Iñigo, C. 1982. *Las familias y géneros de las abejas en España*. Claves para la identificación de la fauna española. Universidad Complutense, **1**: 24 pp. Madrid.

- Pulawski, W.J. and Rasnitsyn, A.P. 2000. *Cretobestiola*, a replacement name for *Bestiola* Pulawski and Rasnitsyn, 1999 (Hymenoptera: Sphecidae). *Acta Geológica Hispánica*, **35** (2000), nº 1-2: p. 53.
- Rasnitsyn, A.P. 2000. New genus and two new species of the Lower Cretaceous Digger Wasp from Spain (Hymenoptera: Sphecidae, Angarosphecinae). *Acta Geológica Hispánica*, **35** (2000), nº 1-2: 55-58.
- Rasnitsyn, A.P. and Ansoerge, J. 2000. Two new Lower Cretaceous hymenopterous insects (Insecta: Hymenoptera) from Sierra del Montsec, Spain. *Acta Geológica Hispánica*, **35** (2000), nº 1-2: 59-64.
- Rasnitsyn, A.P. and Martínez-Delclòs, X. 1999. New Cretaceous Scoliidae (Vespida=Hymenoptera) from the Lower Cretaceous of Spain and Brazil. *Cretaceous Research*, **20**: 767-772.
- Rasnitsyn, A.P. and Martínez-Delclòs, X. 2000. Wasp (Insecta: Vespida = Hymenoptera) from the Early Cretaceous of Spain. *Acta Geológica Hispánica*, **35** (2000), nº 1-2: 65-95.
- Rasnitsyn, A.P. and Michener, C.D. 1991. Miocene Fossil Bumble Bee from the Soviet Far East with Comments on the Chronology and Distribution of Fossil Bees (Hymenoptera: Apidae). *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **84** (6): 583-589.
- Rasnitsyn, A.; Pulawski, W.J. and Martínez-Delclòs, X. 1999. Cretaceous Digger Wasps of the New Genus *Bestiola* Pulawski and Rasnitsyn (Hymenoptera: Sphecidae: Angarosphecinae). *J. Hym. Res.*, **8** (1): 23-34.
- Richards, O.W. y Davies, R.G. 1984. *Tratado de Entomología Imms, 2. Clasificación y Biología*, Ed. Omega: 998 pp. Barcelona.
- Ross, A.J. and Jarzembowski, E.A. 1993. Arthropoda (Hexapoda; Insecta). *In: The fossil record 2* (M.J. Benton Ed.), Chapman & Hall: 363-426. London.
- Schöberlin E. 1888. Der Oeninger Stinkschiefer und seine Insektenreste. *Societas Entomologica*, **3**: 42-60.
- Uchman, A. and Álvaro, J.J. 2000. Non-marine invertebrate trace fossils from the Tertiary Calatayud-Teruel Basin, NE Spain. *Rev. Esp. Paleont.*, **15** (2): 203-218.
- Vigón, M.A. 1980. *Nuevas aportaciones al estudio paleoecológico del yacimiento mioceno de Ribesalbes*. Tesis de Licenciatura, Fac. Ciencias Biológicas. Universidad Complutense: 67 pp., 9 láms. Madrid.

-
- Vigón, M.A. 1981. Aportación al conocimiento de la paleoecología del yacimiento mioceno de Ribesalbes. *COL-PA*, **36**: 61-66.
- Wahl, D.B. and Sharkey, M.J. 1993. Superfamily Ichneumonoidea, Chapter 10. 358-509 pp. *In*: (Eds. H. Goulet & J.T. Huber), *Hymenoptera of the world: An identification guide to families*. Agriculture Canada. Research Branch. IV: 668 pp. Canadá.
- Zeuner, F.E. and Manning, F.J. 1976. A monograph on fossil bees (Hymenoptera: Apoidea). *Bull. British Mus. (Nat. Hist.) Geol.*, **27**: 149-268.
- Zhang Junfeng, Sun Bo and Zhang Xiyu. 1994. *Miocene insects and spiders from Shanwang, Shandong*. Science Press: 298 pp. Beijing, (en chino con resumen en inglés).

Lámina 1

Conjunto de los ejemplares, supuestamente de la familia Formicidae, estudiados por otros autores a principios de los años ochenta. Barras = 1 mm.

Fig. 1. RS 10, Hymenoptera fam. indet.

Fig. 2. RS 21, Formicidae gen. et sp. indet.

Fig. 3. RS 4, Formicidae gen. et sp. indet.

Fig. 4. RS 6, Formicidae gen. et sp. indet.

Fig. 5. RS 15, Formicidae?

Plate 1

Complete collection of presumed Formicidae specimens studied by other authors at the beginning of the eightys. Scale bars = 1 mm.

Fig. 1. RS 10, Hymenoptera fam. indet.

Fig. 2. RS 21, Formicidae gen. et sp. indet.

Fig. 3. RS 4, Formicidae gen. et sp. indet.

Fig. 4. RS 6, Formicidae gen. et sp. indet.

Fig. 5. RS 15, Formicidae?

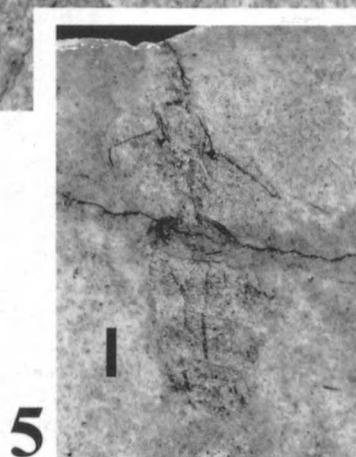
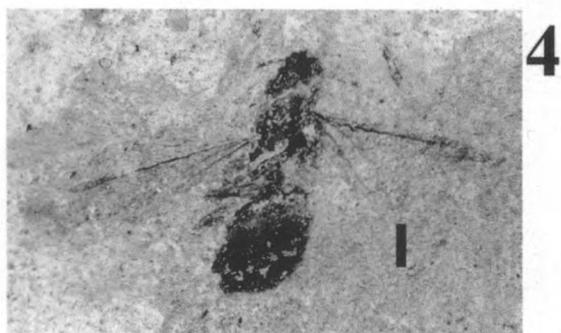
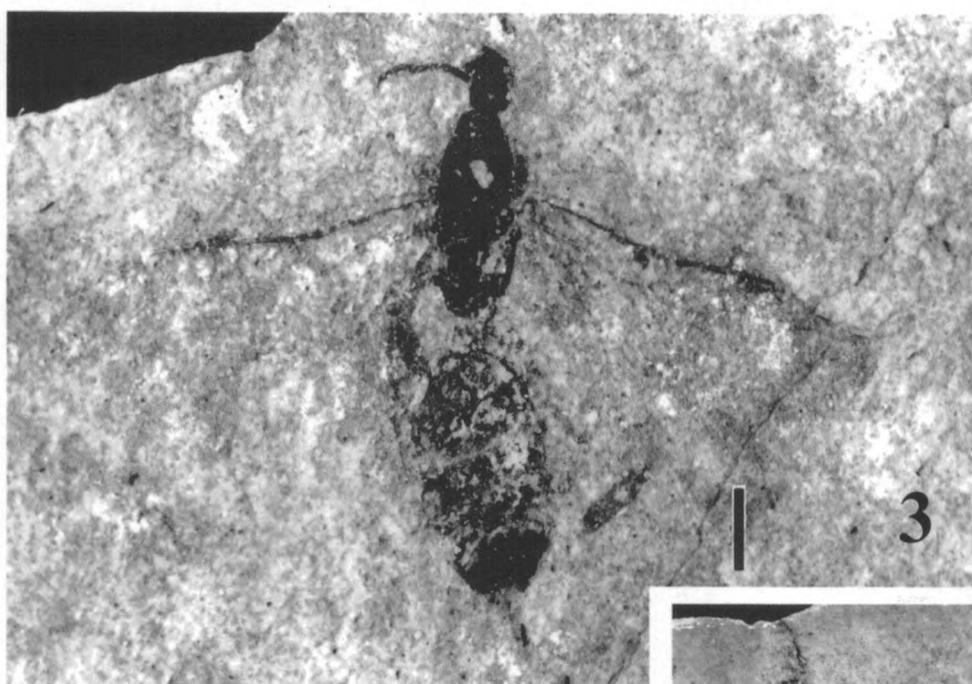
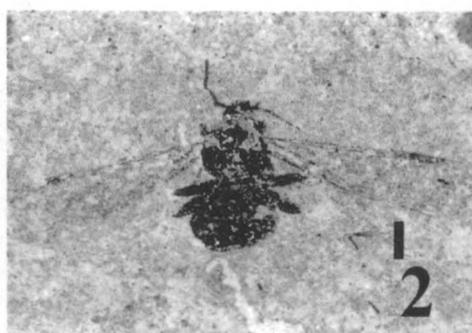
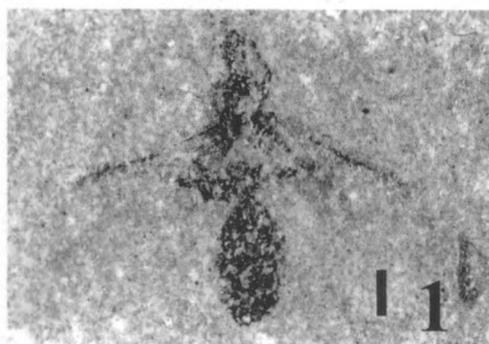


Lámina 2

Ejemplares de la familia Formicidae. Barras = 1 mm.

Fig. 1. MSV 138, Formicidae gen. et sp. indet. forma II.

Fig. 2. MSV 147, Formicidae gen. et sp. indet.

Fig. 3. MSV 194, Formicidae gen. et sp. indet.

Plate 2

Specimens of the family Formicidae. Scale bars = 1 mm.

Fig. 1. MSV 138, Formicidae gen. et sp. indet. form II.

Fig. 2. MSV 147, Formicidae gen. et sp. indet.

Fig. 3. MSV 194, Formicidae gen. et sp. indet.

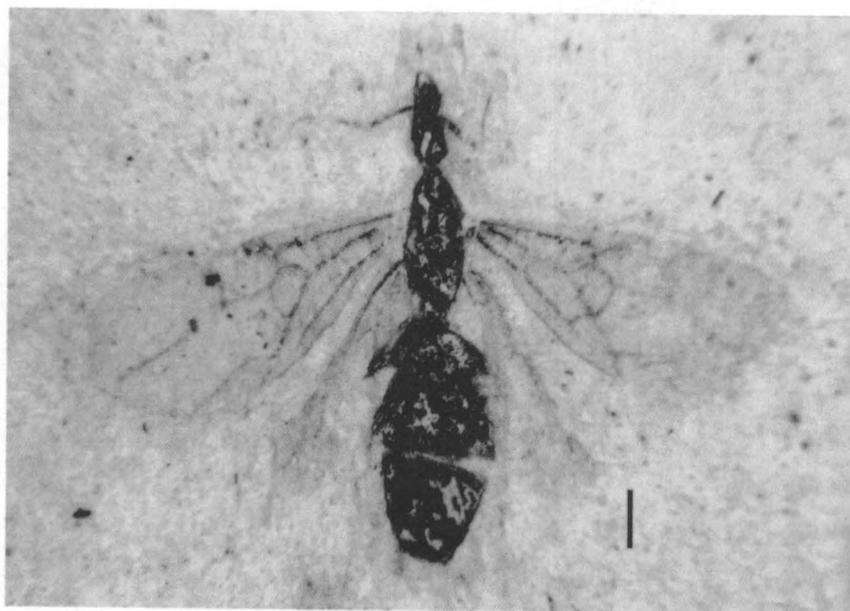
**1****2****3**

Lámina 3

Ejemplares de las familias Tiphiidae y Sphecidae. Barras = 1 mm.

Fig. 1. MGVU-7197 (huella), Tiphiidae gen. et sp. indet.

Fig. 2. MSV 40, ejemplar de *Ammophila* aff. *sabulosa* (Sphecidae: Ammophilinae).

Plate 3

Specimens of the families Tiphiidae and Sphecidae. Scale bars = 1 mm.

Fig. 1. MGVU-7197 (part), Tiphiidae gen. et sp. indet.

Fig. 2. MSV 40, specimen of *Ammophila* aff. *sabulosa* (Sphecidae: Ammophilinae).

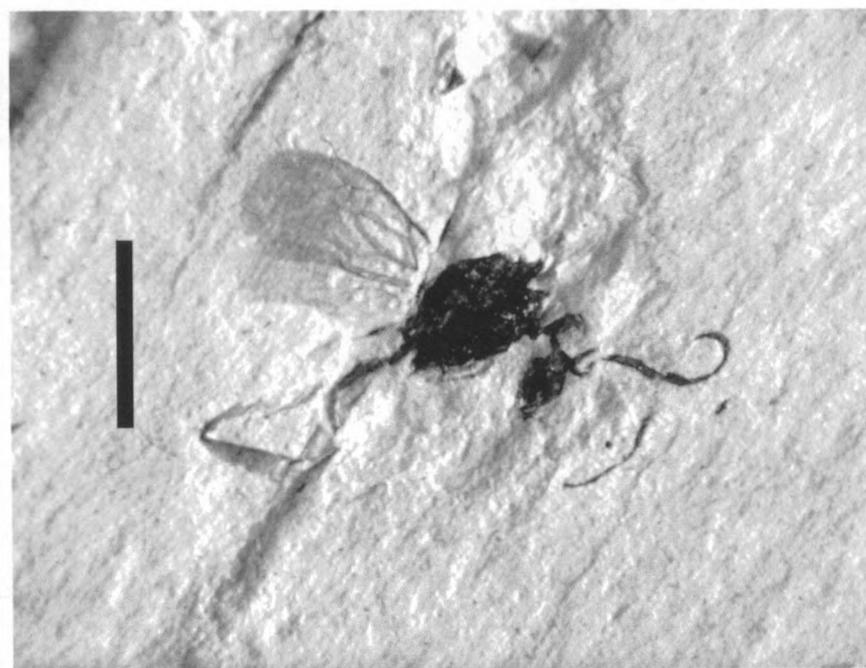


Lámina 4

Ejemplares de las familias Apidae y Braconidae. Barras = 1 mm.

Fig. 1. GCP/CI 277a, ejemplar del género *Bombus* (Apidae: Bombinae).

Fig. 2. JAG 59a (huella), Helconinae gen. et sp. indet. (Braconidae).

Plate 4

Specimens of the families Apidae and Braconidae. Scale bars = 1 mm.

Fig. 1. GCP/CI 277a, specimen of the genus *Bombus* (Apidae: Bombinae).

Fig. 2. JAG 59a (part), Helconinae gen. et sp. indet. (Braconidae).

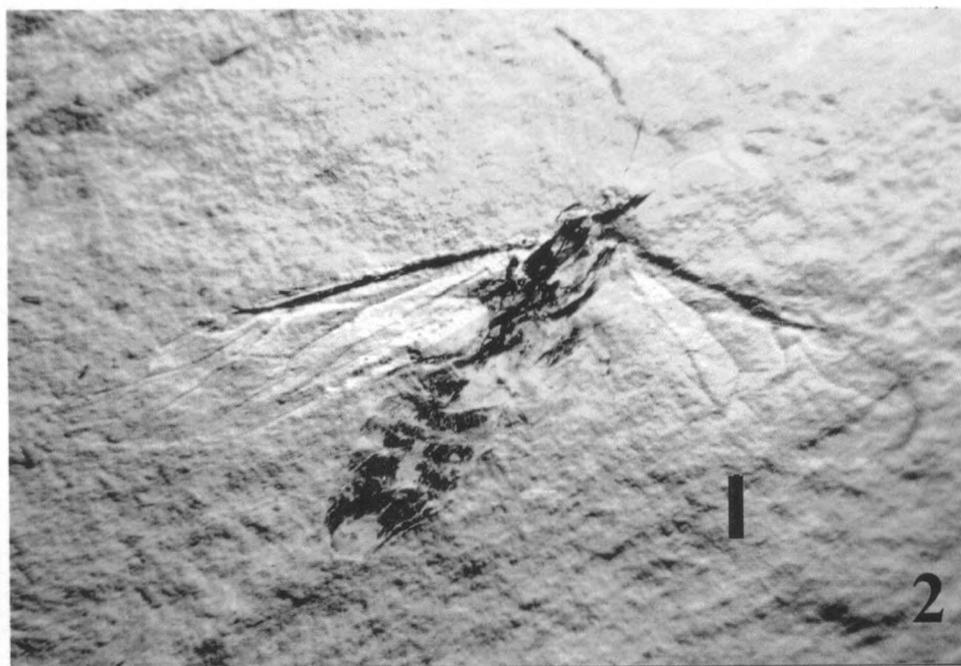


Lámina 5

Ejemplares de las familias Braconidae, Ichneumonidae y Pteromalidae. Barras = 1 mm.

Fig. 1. MSV 28, hembra de Braconidae gen. et sp. indet.

Fig. 2. MSV 64 (huella), ejemplar de cf. Eucerotinae (Ichneumonidae).

Fig. 3. RIBES 58, Pteromalidae gen. et sp. indet.

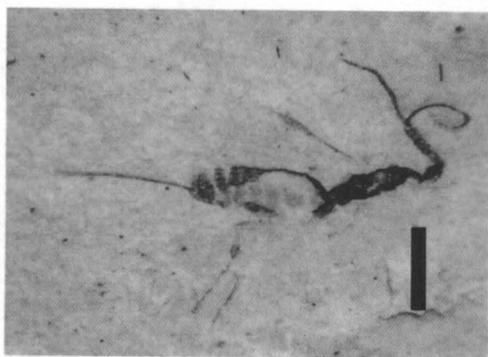
Plate 5

Specimens of the families Braconidae, Ichneumonidae and Pteromalidae. Scale bars = 1 mm.

Fig. 1. MSV 28, female of Braconidae gen. et sp. indet.

Fig. 2. MSV 64 (part), specimen of cf. Eucerotinae (Ichneumonidae).

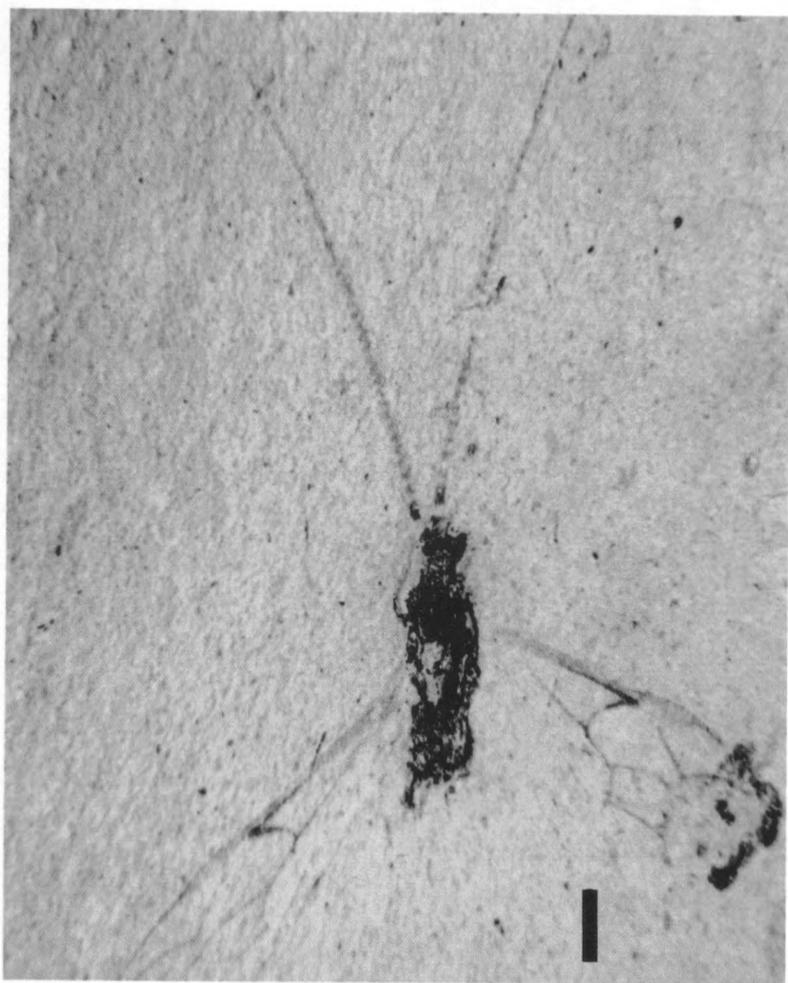
Fig. 3. RIBES 58, Pteromalidae gen. et sp. indet.



1



3



2