

Nidos de avispas minadoras en el Mioceno de Tegucigalpa (Honduras, América Central)

Digger wasps nest from the Miocene of Tegucigalpa (Honduras, Central America)

Patricio DOMÍNGUEZ ALONSO¹ y M.^a Milagro COCA ABIA²

¹ Depto. y U.E.I. de Paleontología, Fac. de Ciencias Geológicas e Instituto de Geología Económica (CSIC-UCM). Ciudad Universitaria. 28040 Madrid.

² Depto. de Biodiversidad y Biología Evolutiva (Entomología); Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC). José Gutiérrez Abascal 2. 28006 Madrid.

RESUMEN

Se describe el primer icnofósil para Honduras, *Celliforma gomezi* ichnosp. nov., y se interpreta como el tramo distal de un nido de Himenópteros solitarios (esfécidos). Las porciones descritas de los nidos comprenden una celdilla de incubación y el tramo distal de la galería de acceso a la celdilla. La galería principal del nido no ha sido identificada en su totalidad, siendo posible que un mismo nido estuviera formado por varias celdillas. Para construir sus nidos, estos insectos requieren suelos descubiertos, compactos y fácilmente desmenuzables, tales como lo fueron los arenales de los depósitos fluviales de edad Mioceno existentes al Suroeste de la ciudad de Tegucigalpa (Honduras).

Palabras clave: *Celliforma*, Hymenoptera, Insecta, Icnofósil, Mioceno, Honduras, América Central.

ABSTRACT

A continental trace fossil is described as *Celliforma gomezi* ichnosp. nov., a solitary hymenopteran nest which comprehend a distal brood cell and a horizontal tunnel. The chimney has not been observed. Usually, the solitary digger wasps build the nest in open, compact and crumbly soils such as the sandy fluvial deposits described previously in South-Western Tegucigalpa (Honduras C A) as Miocene age. This discovery is the first ichnofossil described for Honduras C A.

Key words: *Celliforma*, Hymenoptera, Insecta, Ichnofossil, Miocene, Honduras, Central America.

INTRODUCCIÓN

En el SO de la ciudad de Tegucigalpa, existen afloramientos vulcano-sedimentarios de edad miocena. Dentro de estos materiales, en los niveles superiores se han identificado unos extensos niveles detríticos en las colonias cercanas al Aeropuerto Internacional de Toncontín (Figs. 1 y 2). Las recientes obras de urbanización en el área estudiada, han permitido la exposición en amplias extensiones horizontales de unos niveles con unas estructuras en forma de casquillos cilíndricos o pequeñas ánforas que resultan ser especialmente abundantes en niveles estratigráficos concretos. Estas estructuras cilíndricas eran localmente conocidas desde hace años (P. R. GÓMEZ com. per.; septiembre 1996), aunque su origen y naturaleza eran inciertos. En este trabajo describiremos estas estructuras y las interpretaremos como el tramo distal de nidos de hi-

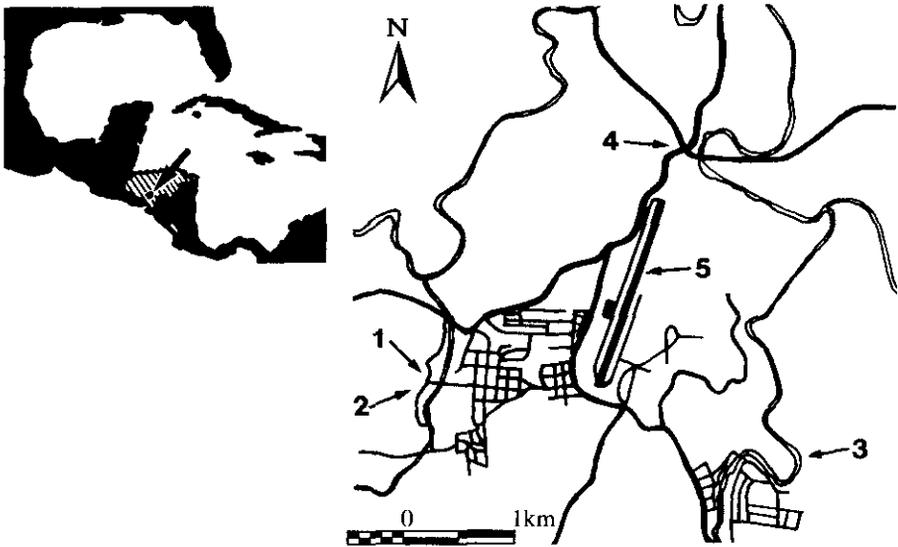


Fig. 1.—Localización del los afloramientos estudiados en el SW de Tegucigalpa, Honduras; se indican algunas de las calles cercanas a los afloramientos para facilitar su localización. La ciudad se extiende varios kilómetros al Norte y al Este. 1.-Afloramiento 1; 2.-Afloramiento 2; 3.- tercer afloramiento no estudiado en este trabajo; 4.- cruce del Boulevard de la Comunidad Económica Europea (N-SW) con el Boulevard de las Fuerzas Armadas (NW-E); 5.- pista del Aeropuerto Internacional de Toncontín.

Fig. 1.—Location of the studied outcrops in the SW of Tegucigalpa, Honduras; some streets close to the localities are noted. 1.- outcrop 1; 2.-outcrop 2; 3.-no visited outcrop; 4.- Boulevard de la Comunidad Económica Europea (N-SW)-Boulevard de las Fuerzas Armadas (NW-E) crossway; 5.- Toncontín International Airport runway.

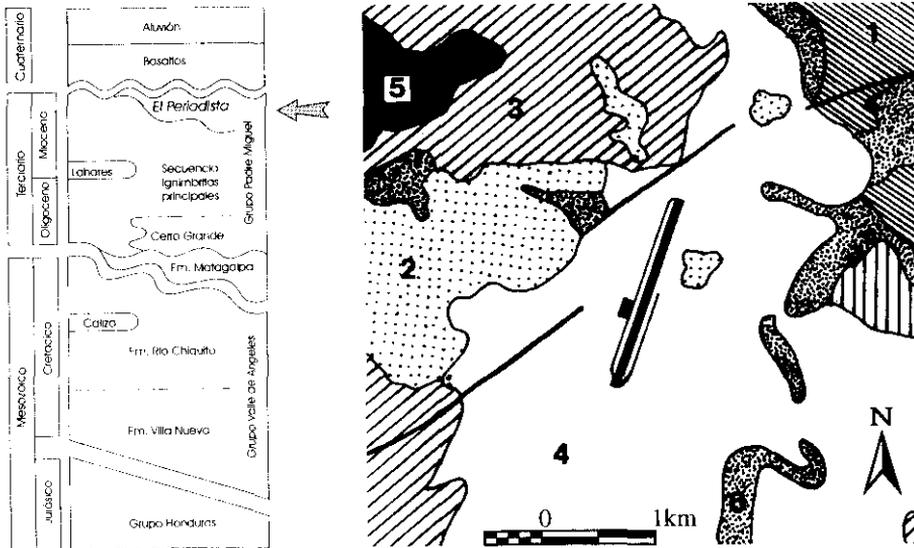


Fig. 2. --Izquierda: serie estratigráfica del área de Tegucigalpa, modificado de ROGERS & O'CONNOR, 1993. Se indica la posición estratigráfica de los afloramientos estudiados. Derecha: situación de los afloramientos dentro del contexto geológico del SW de la ciudad de Tegucigalpa; topográficamente coincide con la Fig. 1. 1.- Grupo Valle de Angeles. 2.- Formación Matagalpa. 3.- Secuencia Principal de Ignimbritas. 4.- Miembro El Periodista. 5.- Basaltos 6.- Aluvión.

Fig. 2.—Left: stratigraphic column of Tegucigalpa area, after ROGERS & O'CONNOR, 1993; modified. The arrow shows the stratigraphic position of the studied outcrops. Right: geological map of SW Tegucigalpa showing the location of the outcrops; topography as Fig. 1.- Valle de Angeles Group. 2.- Matagalpa Formation. 3.- Main Ignimbrites Secuence. 4.- El Periodista Member. 5.- Basalts 6.- Alluvium.

menópteros solitarios. En estos nidos se identifica una celdilla o cámara de incubación y cria, así como el tramo distal de la galería de acceso. Separando ambos tramos encontramos, en algunos ejemplares, un tapón o sello que aislaba la celdilla del exterior.

MARCO GEOLÓGICO

En el área de Tegucigalpa afloran unidades estratigráficas con edades comprendidas entre el Jurásico Superior, para el Grupo Honduras (antiguamente denominado Formación el Plan; CARPENTER, 1954; FINCH & RITCHIE, 1990 y ROGERS & O'CONNOR, 1993), y el Cuaternario (basaltos y aluviones, ROGERS & O'CONNOR, 1993) (Fig. 2). Una gran parte de la ciudad está asentada sobre las

capas rojas siliciclásticas de edad Cretácico del Grupo Valle de Ángeles. Por encima de ellas se disponen los materiales del Terciario (Grupo Padre Miguel). El contacto entre ambas unidades es una disconformidad que representa un paleorrelieve con grandes superficies de erosión.

Durante el Terciario se inició el depósito local de los materiales máficos de la Formación Matagalpa (coladas andesíticas y basálticas, WILLIAMS & MCBIRNEY, 1969) probablemente de edad Oligocena (ROGERS & O'CONNOR, 1993) sobre la que se depositaron las ignimbritas del Grupo Padre Miguel de edad Oligoceno-Mioceno en dos ambientes de depósito bien diferenciados que darían lugar al Miembro Cerro Grande y a la Secuencia Principal de Ignimbritas. El Miembro Cerro Grande consiste en una gruesa secuencia de ignimbritas muy endurecidas de color violáceo que localmente resultan muy similares a las coladas de la Formación Matagalpa. La Secuencia Principal de Ignimbritas presenta un contacto inferior concordante con el Miembro Cerro Grande y consiste en una secuencia de tobas andesíticas y riolíticas, así como clastos procedentes del Grupo Valle de Ángeles y de los depósitos volcánicos de la Formación Matagalpa.

Tras el depósito de la Secuencia Principal de Ignimbritas hubo un episodio de erosión que permitió el afloramiento local de los materiales del Miembro Cerro Grande, seguido de un periodo de depósito de sedimentos aluviales de volcanoclásticos sobre el paleorrelieve existente. Esta secuencia de sedimentos aluviales representa un periodo sin depósito de tobas dentro del Grupo Padre Miguel que O'CONNOR (1986) denominó Miembro El Periodista y al que se le atribuye una edad miocena. El Miembro El Periodista tiene una potencia estimada de unos cien metros y consiste en una serie de limolitas, areniscas y gravas de colores muy claros con cantos rodados tobácicos; estos últimos resultan especialmente visibles en los taludes existentes en el cruce del Boulevard de la Comunidad Económica Europea con el Boulevard de las Fuerzas Armadas (Fig. 1.4). En algunos puntos se encuentran troncos fósiles enraizados (Colonia de los Periodistas). Los espesores de las capas de esta unidad oscilan entre ocho y sesenta centímetros y existen canalizaciones y rellenos de grava, estratificación cruzada y planar con gradaciones granulométricas. Las características sedimentarias indican la existencia de un depósito aluvial con cauces trenzados y terrazas (ROGERS & O'CONNOR, 1993). Los materiales suprayacentes tienen contacto discordante con el Miembro El Periodista y corresponden a coladas basálticas atribuidas al cuaternario, que si bien no han sido datadas radiométricamente, resultan ser similares a las descritas por ANDERSON (1987) para la Hoja geológica de Lepaterique (la localidad de Lepaterique se encuentra situada a unos 27 km al oeste de Tegucigalpa).

DESCRIPCIÓN DE LOS AFLORAMIENTOS ESTUDIADOS

El ambiente sedimentario que desarrolló el «Miembro El Periodista» ha sido interpretado como una llanura aluvial con cauces anastomosados y terra-

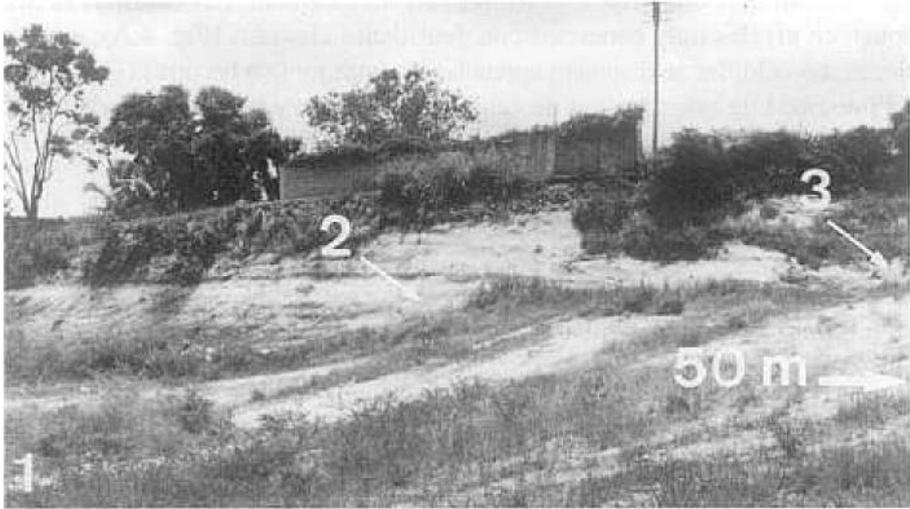


Fig. 3.—Afloramiento 1. 1.- vista general, se indican las posiciones de las Figs. 3.2 y 3.3. Los ejemplares figurados en este trabajo fueron colectados 50 m al Este de este punto. 2.- Detalle del talud anterior, la persona (E. Romero) indica la posición del horizonte con *Celliforma gomezi* ichnosp. nov. 3.- tronco fósil enraizado (Fotografía P. Domínguez).

Fig. 3.—Outcrop 1. 1.- general view, the location of the Figs. 3.2. and 3.3. are noted. The figured specimens in this paper were collected 50 m East from this point. 2.- Detail of the slope, the person (E. Romero) shows the horizon with *Celliforma gomezi* ichnosp. nov. (Photo by P. Domínguez).

zas fluviales (ROGERS & O'CONNOR, 1993). En estos niveles son relativamente frecuentes los restos de madera fósil y rizolitos, habiéndose encontrado algunos tocones enraizados de unos 20 cm de diámetro situados a un par de metros por encima del nivel de los nidos de himenópteros (Fig. 3.3). No han sido encontrados otros tipos de fósiles en esta localidad. Las celdillas se disponen en niveles muy concretos con densidades elevadas (Fig. 4.A); en ocasiones, las celdillas se disponen apretadas las unas junto a las otras (Fig. 5 y 6). La presencia de estos tapices de celdillas es frecuente en las zonas de anidamiento de este tipo de avispas que, como se indica en el apartado «Considera-

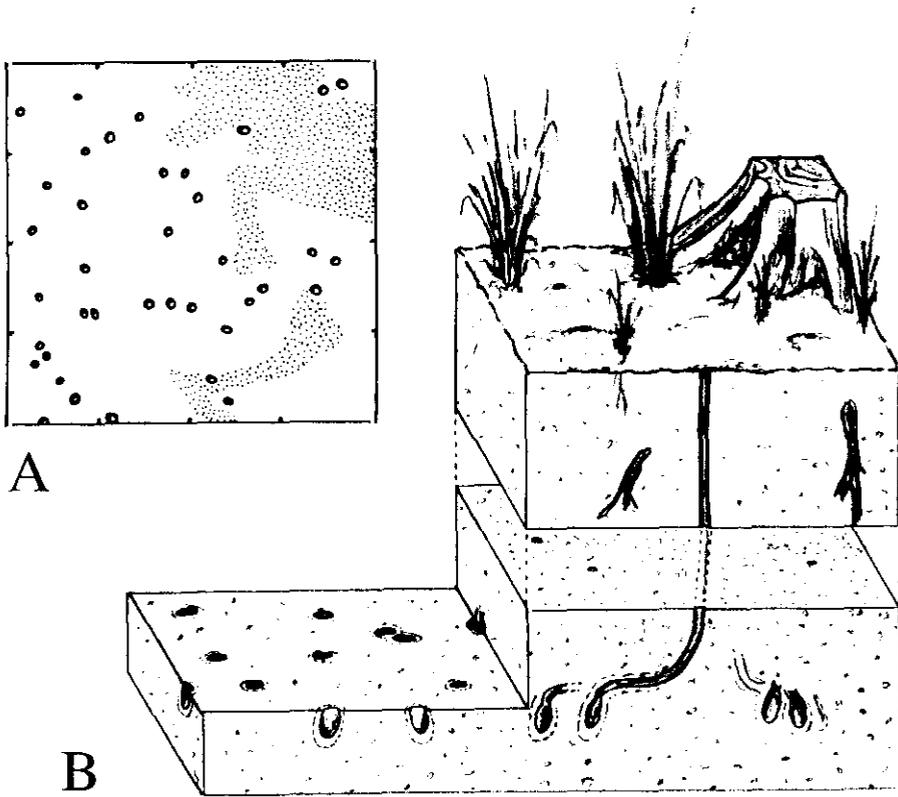


Fig. 4.—A.- Distribución de *Celliforma gomezi* ichnosp. nov. sobre la horizontal en el afloramiento 1, marco de 40x40 cm. B.- Bloque diagrama con la reconstrucción de *Celliforma gomezi* ichnosp. nov. con la galería de acceso hipotetizada. En superficie se sitúa el fuste de un árbol similar al de la Fig. 3.3. A la izquierda del bloque se muestra el aspecto actual del horizonte con *Celliforma gomezi* ichnosp. nov.
 Fig. 4.—A.- Horizontal distribution of *Celliforma gomezi* ichnosp. nov. in the outcrop 1, in a 40x40 cm box. B.- Diagram block with the construction of *Celliforma gomezi* ichnosp. nov. with access gallery hypotetized. In surface, a tree trunk similar to the Fig. 3.3. is placed. On the left of the diagram block are showed the *Celliforma gomezi* ichnosp. nov. horizon.

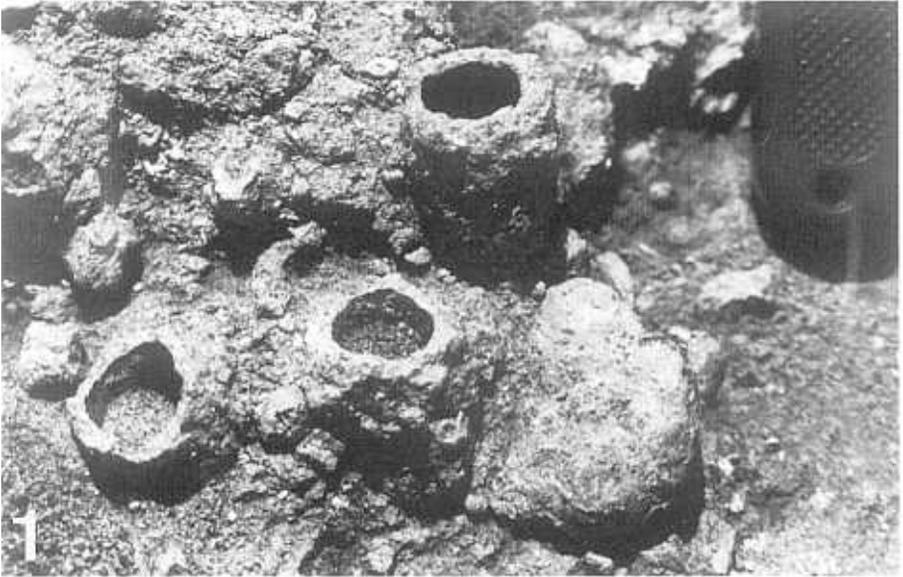


Fig. 5.—*Celliforma gomezi* ichnosp. nov. *in situ*; 1.- vista oblicua 40°; 2.- vista cenital, las flechas blancas indican la posición de varias celdillas de *Celliforma*. La navaja de escala tiene una longitud de 11cm. (Fotografía P. Domínguez).

Fig. 5.—*Celliforma gomezi* ichnosp. nov. *in situ*; 1.- 40° oblicue view; 2.- zenital view, white arrows show *Celliforma* cells. The pocke-knife has a lenthg of 11cm. (Photo by P. Domínguez).

ciones etológicas sobre los esfécidos actuales», ocupan lugares abiertos, libres de vegetación y bien soleados, con suelos compactos y fácilmente deleznable donde la actividad de minado del terreno se ve especialmente favorecida por la facilidad de extracción de partículas y el mantenimiento de las galerías por la dificultad de colapso de los suelos compactos. Por otro lado, estos terrenos son bien permeables a los gases permitiendo la transpiración de las celdillas. En estos terrenos se forman agregados pseudocoloniales donde las áreas de nidificación son ocupadas en años sucesivos, aunque en raras ocasiones las celdillas son reutilizadas, por lo que las celdillas de un mismo tapíz no corresponden necesariamente al mismo año.

Se han estudiado dos afloramientos, el primero (Figs. 1.1, 3, 4.A, 5 y 6) se encuentra a unos cien metros de la margen derecha de la Quebrada Agua Dulce y a la derecha del camino que procede del Aeropuerto Internacional de Toncontín, muy cerca del contacto discordante con las unidades infrayacentes del Miembro Cerro Grande y de la Secuencia Principal de Igninbritas, ambas también de edad Mioceno. El segundo afloramiento estudiado (Fig. 1.2) se sitúa unos doscientos metros al sur del primer afloramiento, en unos niveles equivalentes aunque situados topográfica y estratigráficamente unos metros por encima de la primera localidad. En este lugar, la matriz es una arenisca endurecida, lo que dificulta la extracción de los ejemplares. Por otro lado, PASTOR R. GÓMEZ (comunicación personal Octubre, 1996) ha encontrado *Celliforma gomezi* ichnosp. nov. en otras localidades cercanas, una de las cuales se sitúa en las cercanías del río Choluteca a su paso por la Colonia Loarque, también en Tegucigalpa, a 3,2 km al ESE de la localidad tipo (Fig. 1.3).

SISTEMÁTICA

Clase INSECTA

Orden HYMENOPTERA

Observaciones: Se ha considerado la jerarquía taxonómica empleada en el *Zoological Record Animal Names Database*, 1997 para *Celliforma* BROWN, 1934; si bien empleamos tan sólo los niveles de Clase y Orden; ya que este ichnogénero pudo ser construido por diversas familias de abejas (Superfam. Apoidea (Fam. Anthophoridae, Fam. Halictidae, Fam. Stenotritidae)) y avispas (Fam. Megachilidae? y Fam. Sphecidae).

Celliforma BROWN, 1934

- 1915 *Lithophaga* DALL, fig. 7, pág. 129; Pl 26; fig. 7, pl. 26.
- * 1934 *Celliforma* BROWN, 1934, pág. 532-539.
- 1935 *Celliforma* BROWN, 1934; BROWN, pág. 527.
- non 1941 *Celliforma* BROWN, 1934; (*C. favosites*) BROWN, pág. 54.
- 1976 *Celliforma* BROWN, 1934; ZEUER & MAINING, pág. 203.
- 1984 *Celliforma* BROWN, 1934; RETALLACK, pág. 585
- 1987 *Celliforma* BROWN, 1934; HOUSTON, pág. 93-97
- non 1990 *Celliforma* BROWN, 1934; (*C. favosites*) WENZEL, pág. 21-29.
- 1988 *Celliforma*.BROWN, 1934; DUCREUX, BILLAUD & TRUC, pág. 172.
- 1994 *Celliforma* BROWN, 1934; THACKRAY, pág. 795-800.
- 1994 *Celliforma* BROWN, 1934; GENISE & BOWN, pág. 107-117.
- 1994 *Celliforma* BROWN, 1934; HASIOTIS, BOWN & ABSTON, sin pág. (CD-ROM).

Ichnoespecie tipo: *Celliforma spirifer* BROWN, 1934, por monotípia (ZEUER & MAINING, 1976, pág. 203).

Diagnosis: Celdillas ovales huecas o rellenas de sedimento, elongadas, con paredes internas lisas, con el extremo distal hemisférico y el proximal abierto a un canal o galería, que en ocasiones, presenta un tapón terrígeno plano o cónico, con surcos espirales o concéntricos en su cara interna. Las celdillas se disponen con una inclinación variable, desde subverticales a subhorizontales, siempre en sedimentos de ambientes continentales (enmendada).

Distribución: Oligoceno-Actual, cosmopolita. non Cretácico.

Categoría etológica: Calichnia (GENISE & BOWN, 1994).

Ichnofacies: *Scoyenia* (PEMBERTON, MACEachern & FREY, 1992).

Ichnoespecies descritas: *C. spirifer* BROWN, 1934, Eoceno de Wyoming (EE.UU.); *C. nuda* (Dall) BROWN, 1935, Mioceno inferior, Florida (EE.UU.); *C. habari* THACKRAY, 1994, Mioceno, Kenia; *C. germanica* BROWN, 1935, Oligoceno, Alemania; *C. septata* ZEUER & MAINING, 1976, Pleistoceno o subactual, Australia; *C. bedfordi* ZEUER & MAINING, 1976, Pleistoceno o subactual, Australia; *C. ficoides* RETALLACK, 1984, Oligoceno, Dakota (EE.UU.); *C. arvernensis* DUCREUX, BILLAUD & TRUC, 1988, Eoceno superior, Francia; *C. roselli* GENISE & BOWN, 1994, Mioceno inferior, Patagonia (Argentina); *C. pinturensis* GENISE & BOWN, 1994 Mioceno inferior, Patagonia (Argentina); *C. gomezi* ichnosp. nov. Mioceno, Honduras. non *C. favosites* BROWN, 1941 Cretácico, Utah (EE.UU.).

Comentarios: GENISE & BOWN (1994) proponen Calichnia como una nueva categoría etológica para los nidos de himenópteros y coleópteros construidos

por adultos, e incluyen *Celliforma* en esta categoría. Por otra parte, *Celliforma* es un ichnogénero característico de la ichnofacies de *Scoyenia*: construcciones de invertebrados en ambiente continental terrestre (PEMBERTON, MACÉACHERM & FREY, 1992).

Otros nidos de himenopteros atribuibles a este ichnogénero, procedentes del Mioceno superior del Sur de Alemania, han sido descritos en SAUER (1969) («Bautentyp 1»). También hay otros procedentes del Plioceno de Laetoli, Tanzania (RITCHIE, 1987; BOUCOT, 1990). ZEUEER & MAINING (1976) citan la presencia de *Celliforma* en un yacimiento arqueológico en Meggido, Palestina, posiblemente de la Edad del Bronce, aunque en cualquier caso, es anterior al reinado de Salomón. PETIT-MAIRE *et al.* (1986) citan la presencia de nidos de *Anthophora* (Hymenoptera Apoidea) en Fuerteventura (Canarias) en sedimentos con edades comprendidas entre los 26000 y 9800 B. P. Otro material de *Celliforma* ichnosp. es figurado por HASIOTIS, BOWN & ABSTON (1994).

En la página Web de ichnología de la Universidad de Emory, Atlanta, A. J. MARTIN (<http://www.emory.edu/GEOSCIENCE/HTML/Celliforma.htm>) figura y describe *Celliforma* ichnosp. de edad Triásico Superior; este material fue recolectado por S. HASIOTIS en la formación Chinle en Arizona (EE.UU), se trata de celdillas subverticales con paredes finas que en ocasiones, forman agregados arracimados. Consideramos que la asignación de este ichnofósil a *Celliforma* es dudosa y la similitud es tan sólo aparente. Lo más interesante de este ichnofósil es su antigüedad que resulta ser muy superior a la aparición de las plantas con flores y abejas.

Por otra parte, BROWN (1941) describe un panal como *C. favosites*; sin embargo, el propio autor tiene dudas a la hora de asignar la nueva ichnoespecie al género *Celliforma* anteriormente descrito por él mismo (BROWN, 1934); finalmente justifica su decisión argumentando que *Celliforma* es el único ichnogénero de nidos de himenopteros disponible. Por nuestra parte, estamos de acuerdo con la opinión de RETALLACK (1984) según la cual *C. favosites* BROWN, 1941 debería ser descrito como un ichnogénero diferente ya que no se trata de celdillas aisladas como en el caso de *Celliforma*, sino de un panal de más de 180 celdillas. WENZEL (1990) redescubre *C. favosites* BROWN, 1941 como un panal de avispas (Polistinae o Vespinae), sin embargo, mantiene su adscripción a *Celliforma*.

La construcción de *Celliforma* es atribuida a himenópteros solitarios de diferentes familias, tanto de avispas (Sphecidae, Megachilidae, Pompilidae?), como de abejas (varias familias de Apoidea, entre otras Apidae, Anthophoridae, Andrenidae, Stenotrididae y Halictidae). En opinión de SCHLÜTER, 1984, diferentes nidos de himenópteros solitarios atribuidos originariamente a antofóridos

(*C. spirifer*, *C. nuda* y *C. germanica*; BROWN, 1934 y 1935) son atribuibles más apropiadamente a esfécidos; mientras que los icnofósiles descritos en SAUER (1969) como «Bautentyp 1» parecen ser atribuibles a Apidae (*Anthophora*). *C. ficoides* RETALLACK, 1984 es atribuido a abejas Halictidae; de manera similar *C. habari* THACKRAY, 1994, que muestra una compleja estructura de celdillas arrosariadas, ha sido interpretada como nidos de abejas Halictinae (THACKRAY, 1994). *C. septata* ZEUER & MAINING, 1976 y *C. bedfordi* ZEUER & MAINING, 1976 han sido atribuidas a Stenotrididae (HOUSTON, 1987). Para una descripción de los diferentes tipos de construcciones de insectos ver RATCLIFFE & FARGERSTROM (1980).

Celliforma gomezi ichnosp. nov.

Figs. 6-8

Derivación del nombre: Epíteto específico dedicado a Pastor Rodolfo Gómez, Arqueólogo del Instituto Hondureño de Antropología e Historia, descubridor de los icnofósiles aquí descritos.

Diagnosís: Una ichnoespecie de *Celliforma* de gran tamaño, con celdillas aisladas, ovales, de paredes gruesas con una superficie interna muy lisa. La celdilla se encuentra separada de una galería de acceso subhorizontal por una constricción bien marcada donde puede situarse un tapón terrígeno cónico con tres espiras cordiformes. El eje axial de las celdillas presenta una inclinación de 18° a 30° respecto a la vertical con un marcado punto de inflexión a la altura de la angostura. [A very large ichnospecie of *Celliforma* with isolated, oval-shaped cells, thick external wall with inner smooth surface. Cell with narrow entrance, with or without conic spiraled seal, which has three whorls. Axis of the cell subvertical (18°-30°) and with an inflection point just before the entrance of the cell]

Holotipo: MNCNI-30853, una celdilla hueca con un tapón terrígeno espiralado recogida *in situ* (Figs. 7.5 y 8.2). Col. P. Domínguez, Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid (MNCN).

Paratipos: Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid (MNCN) del MNCNI-30854 al MNCNI-30893, ambos inclusive. Col. P. Domínguez, Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid (MNCN). MNCNI-30854 (Fig. 8.1). MNCNI-30855 (Fig. 7.1). MNCNI-30857 (Fig. 7.2). British Museum (Natural History) del II.1840 al II.1849. BMNH II.1840 (Figs. 7.3, 7.4, 7.6, 7.7).

Localidad tipo: Área comprendida entre la Colonia América, la Colonia El Periodista y Aldeas S.O.S. en las cercanías del camino que procede del Areo-

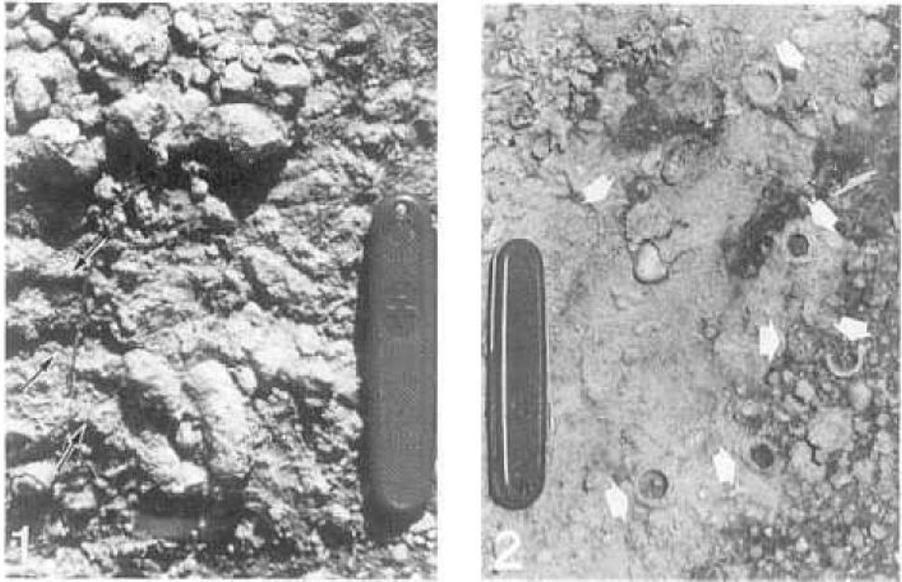


Fig. 6.—*Celliforma gomezi* ichnosp. nov. *in situ*. 1.- vista horizontal. Las flechas indican posibles galerías del grupo de tres celdillas. 2.- vista cenital, las flechas blancas indican la posición de varias celdillas de *Celliforma*. La navaja de escala tiene una longitud de 11cm. Fotografía P. Domínguez.

Fig. 6.—*Celliforma* ichnosp. nov. *in situ* 1.- horizontal view. Arrows show possible galleries of the trio of cells of *Celliforma gomezi* ichnosp. nov. 2.-zenital view, white arrows show *Celliforma* cells. The pocket-knife has a length of 11cm. (Photo by P. Domínguez).

Fig. 7.—*Celliforma* ichnosp. nov. 1.- ejemplar MNCNI-30855; se observa el relleno de sedimento con una distribución laxa en el extremo inferior, observese la angostura que separa la celdilla y el tramo distal de la galería de acceso. 2.- ejemplar MNCNI-30857; se trata de un posible tramo horizontal de *Celliforma*; se figura en su posición original y se ha situado proxima a la Figura 9.1 para mostrar la posición hipotética de una celdilla en el ejemplar MNCNI-30857. 3, 4, 6 y 7 ejemplar BMNH II.1840; 3.- con el relleno sedimentario, 4.- contraparte del anterior, el relleno de sedimento ha sido eliminado para mostrar la textura de la celdilla y la galería distal. 6 y 7 vistas laterales externas de 3 y 4; 5.- Holotipo, ejemplar MNCNI-30853, contraparte de la Fig. 8.2; observese el brillo diferencial de la pátina alquitranosa que recubre el interior de la celdilla, la masa alquitranosa inferior se interpretará como los restos de la larva o huevo y su alimento. Fotografía Uly Martín.

Fig. 7.—*Celliforma* ichnosp. nov. 1.- specimen MNCNI-30855; the sediment fill has a loose distribution in the lower apex, see the narrow diameter between the cell and distal part of the gallery. 2.- specimen MNCNI-30857; possible horizontal gallery of *Celliforma* with the *in situ* original orientation and placed near to Fig. 7.1 in order to show the hypothetical posición of the cell in MNCNI-30857. 3, 4, 6 and 7 specimen BMNH II.1840; 3.- with sedimentary filling, 4.- counterpart of 3, the filling has been removed to show the inner cell texture and the distal gallery. 6 y 7 lateral external view of 3 and 4; 5.- Holotype, specimen MNCNI-30853, counterpart of Figura 8.2; see the differential shine of the coal coat at the inner surface of the cell, the lower tarred mass is interpreted as the larvae or egg and his food rests. Photo by Uly Martín.

puerto Internacional de Toncontín, en el suroeste de la ciudad de Tegucigalpa, República de Honduras (Figs.1 y 3).

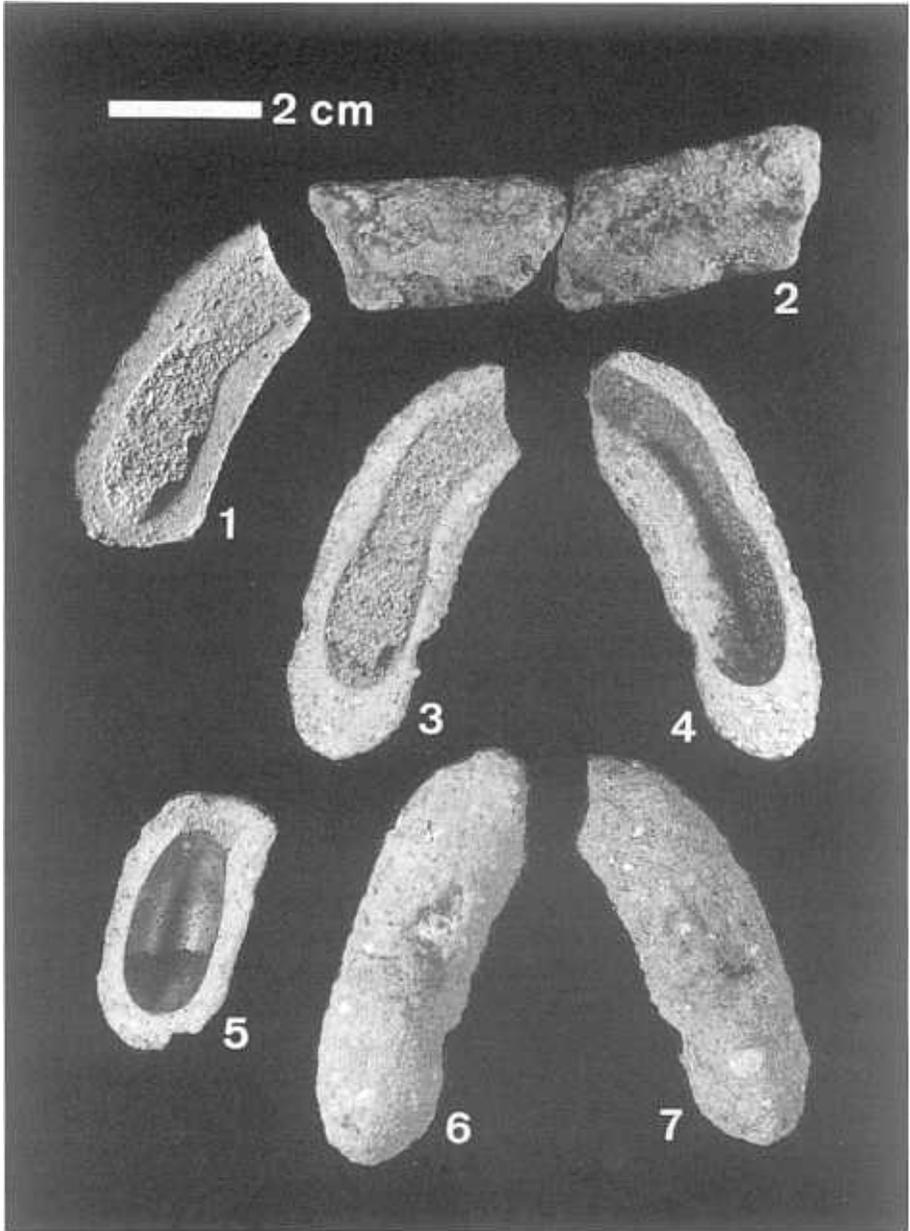


Fig. 7.

Estrato tipo: Niveles arenosos superiores del Miembro El Periodista, correspondiente a los tramos más altos de edad Mioceno descritos en el área de Tegucigalpa (Figs. 2 y 4).

Material estudiado: Se han recolectado un total de 55 ejemplares y fragmentos, que forman la serie tipo. El ejemplar MNCNI-30857 es interpretado como un posible tramo horizontal de la galería de acceso. La mayor parte de los especímenes se encontraron *in situ* y los consideramos euautoctonos, si bien algunos se encontraron aislados sobre el terreno. Los ejemplares rodados proceden de distancias probablemente no superiores a un metro. Adicionalmente se han observado *in situ* numerosos ejemplares en los dos afloramientos estudiados (Figs. 5 y 6).

Descripción: El aspecto general de los ejemplares estudiados de *Celliforma gomezi* ichnosp. nov. recuerda, por su geometría a pequeñas ánforas de unos 20 mm de diámetro y una altura de 30 a 50 mm. Tienen una forma externa cilíndrica, con el eje algo arqueado, y un extremo distal o inferior redondeado. La superficie externa tiene una textura terrosa que se diferencia a simple vista de la matriz rocosa donde se encuentra tan sólo por su mayor competencia; presentan una cavidad que, en ocasiones, se encuentra rellena por sedimentos. Estas estructuras en forma de ánfora pueden ser interpretadas como elementos propios de la construcción de los nidos (consolidación del sedimento mediante saliva, SCHREMMER *in* SAUER, 1969).

La cavidad interna de *Celliforma gomezi* ichnosp. nov. presenta dos áreas bien definidas a lo largo del eje axial. La zona distal es interpretada como la celdilla distal del nido y conforma un área ovalada de superficies muy lisas, en ocasiones con depósitos oscuros y láminas de material carbonoso recubriéndolas (Figs. 7.5 y 8.2); en otras ocasiones se encuentra una película calcítica que se desprende con facilidad por descamación, muy similar a la descrita en SAUER, 1969. En el extremo superior o proximal de la celdilla, se abre un canal o galería de diámetro ligeramente inferior al diámetro máximo de la celdilla; la zona de unión entre ambas cavidades forma un cuello de botella o angostura bien definida (Fig. 7.1). En el extremo distal de esta angostura se dispone, en algunos ejemplares no rellenos de sedimento, un tapón o sello terroso (Fig. 8). El tapón en su extremo proximal apenas se diferencia del sedimento que rellena la galería (Fig. 7.5); sin embargo, en su extremo distal (el ofrecido hacia la celdilla) presenta una depresión cónica con superficies formadas por un cordón espiral dextrógiro (observado desde su extremo proximal, Fig. 8.1). La presencia o ausencia de este tapón terroso define dos morfotipos de *Celliforma gomezi* ichnosp. nov. bien diferenciados, atendiendo a la presencia (Fig. 7.5) o ausencia (Figs. 7.1 y 7.3) de este tapón o sello que separa la celdilla de las galerías y al relleno de sedimento de las segundas (Figs. 7.1 y 7.3).

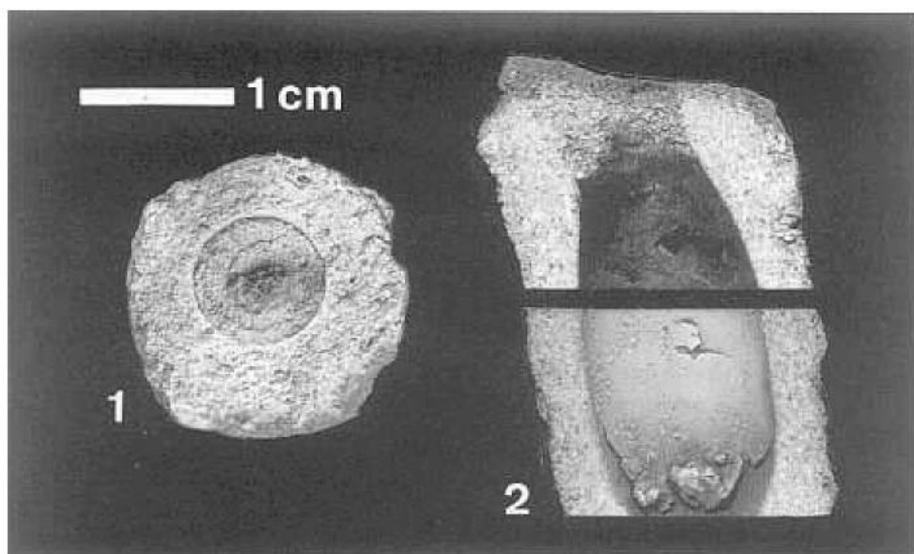


Fig. 8.—*Celliforma* ichnosp. nov. 1.- tapón espiralado, visto desde la celdilla (ejemplar MNCNI-30854) 2.- sección vertical de una celdilla con tapón (Holotipo, ejemplar MNCNI-30853); la mitad inferior ha sido blanqueada con cloruro amónico para resaltar los depósitos alquitranosos interpretados como los restos de la larva o huevo y su alimento, compárese con la Figura 9.5. Fotografía Uly Martín.

Fig. 8.—*Celliforma* ichnosp. nov. 1.- spiraled seal, view from cell (specimen MNCNI-30854) 2.- vertical section of a cell with seal (specimen MNCNI-30853); the lower half has been whitened with ammonium chloride to show the tarred deposits interpreted as larvae or egg and food rests, compare with Figure 9.5. Photo by Uly Martín.

El eje axial de las celdillas presenta una inclinación de 18° a 30° respecto a la vertical con un marcado punto de inflexión a la altura de la angostura (Fig. 7). En algunos ejemplares este canal continúa curvándose hasta alcanzar una orientación subhorizontal (Figs. 6.1, 7.3, 7.4, 7.6 y 7.7). Las galerías principales no han podido ser observadas más que en los centímetros distales; la probable causa de esta falta de registro es discutida al final del epígrafe «Consideraciones etológicas sobre los esfécidos actuales». *Celliforma gomezi* ichnosp. nov. tiene un tamaño relativamente grande, con unas dimensiones de 36-58 mm de longitud; las celdillas tienen unas dimensiones de 22-25 mm de longitud y 11-12 mm de diámetro; la galería de acceso tiene 5-25 mm de longitud, 6-10 mm de diámetro y se encuentra con inclinaciones de 18° a 30° respecto a la vertical. Adicionalmente existe un posible tramo de galería subhorizontal de 72 mm de longitud (ejemplar MNCNI-30857; fig 7.2), pero no incluye el tramo distal acodado que lo relacionaría inequívocamente con *Celliforma gomezi* ichnosp. nov.

Observaciones: *Celliforma gomezi* ichnosp. nov. tiene un tamaño, estructura, orientación y agrupamiento similar al que encontramos en los nidos de muchos esfécidos actuales y aparentemente diferenciable de las construcciones de Apoidea.

Comparación con otras ichnoespecies: *C. nuda* (Dall) BROWN, 1935 y *C. spirifer* BROWN, 1934 son dos ichnoespecies muy parecidas, la primera tiene un contorno subcilíndrico y la segunda algo más abombado, aunque menos que *C. gomezi* ichnosp. nov.; ambas ichnoespecies tienen tapones con cuatro vueltas que giran en sentido contrario al de *C. gomezi* ichnosp. nov. *C. germanica* BROWN, 1935 tiene una constricción ancha justo a la entrada de la celdilla. *C. septata* ZEUER & MAINING, 1976 tiene celdillas cerradas mediante un tapón formado por cuatro septos transversales, el más interno de ellos, es convexo y no espiral. *C. bedfordi* ZEUER & MAINING, 1976 tiene un tamaño similar a *C. gomezi* ichnosp. nov., pero el tapón tiene al menos, cinco vueltas espirales, las paredes son algo más delgadas y la entrada a la celdilla carece de inflexión. *C. ficoides* RETALLACK, 1984 tiene celdillas con paredes muy finas (0,5 mm), subhorizontales y agrupadas alrededor de una galería de acceso vertical. *C. habari* THACKRAY, 1994 tiene un tamaño muy pequeño y las celdillas se asocian en grupos numerosos formando una estructura biserial arrosariada a los lados de la galería de acceso. *C. arvernensis* DUCREUX, BILLAUD & TRUC, 1988 es una ichnoespecie relativamente grande, tiene una forma general cilíndrica, con un diámetro similar al de *C. gomezi* pero más larga; cerca de la entrada, la celdilla presenta una leve constricción; la pared es menor de 2 mm. El tapón tiene un ángulo de apertura mucho mayor que el de *C. gomezi* ichnosp. nov., presenta al menos cuatro vueltas y deja un espacio central de 3 mm; todo ello muy diferente de la estructura del tapón de *C. gomezi* ichnosp. nov.

INTERPRETACIÓN PALEOECOLÓGICA

El área objeto de este estudio la entendemos como un arenal correspondiente a la llanura de inundación de un valle con un cauce múltiple que dejaba pequeñas islas; se encontraban algunas especies arbóreas y probablemente grandes extensiones cubiertas de herbáceas que dejaban entre sí áreas de suelo desnudo donde se establecerían las pseudocolonias de himenópteros. La abundancia de estos nidos indicaría un elevado número de insectos presa (presumiblemente ortópteros, abejas y moscas), ya que una celdilla de lobos de abejas actuales (*Sphecidae*) debe albergar el alimento necesario para abastecer durante todo su desarrollo a una larva de avispa, lo que supone entre tres y quince in-

sectos-presa por celdilla. Por otro lado, la agregación de nidos en estructuras pseudocoloniales en los lobos de abeja actuales es interpretada como una estrategia antiparasitaria (WCISLO, *in* ROGERS & O'CONNOR, 1993) al reducir las posibilidades de que un individuo concreto sea parasitado.

CONSIDERACIONES ETOLÓGICAS SOBRE LOS ESFÉCIDOS ACTUALES

Los esfécidos son unos himenópteros robustos, con libreas vistosas, antenas cortas, patas fuertes y un aguijón bien desarrollado que inocula tóxicos paralizantes; algunos alcanzan gran tamaño, si bien las dimensiones más frecuentes oscilan entre los 10 y 12 mm. Los adultos de éstas avispas son insectos ágiles, libadores y cazan todo tipo de insectos para alimentar a sus larvas, ya que tan sólo estas consumen las presas. Cada especie se ha especializado en la captura de un único tipo de insectos (CEBALLOS, 1974) y debido a este comportamiento cazador Konrad Lorenz las denominó lobos de abejas (EVANS & O'NEILL, 1991). Las hembras presentan en el primer tarso un peine de fuertes sedas para excavar el suelo; preparan nidos subterráneos con un canal principal subvertical que conduce a una serie de celdillas aisladas, cuyo número oscila entre una y veinte según la especie. Por otro lado, existen especies alfareras que en lugar de minar preparan los nidos con barro sobre superficies resguardadas. Los lobos de abejas abundan en áreas donde el suelo es desnudo y soleado, fácilmente desmenuzable por la acción excavadora de estos insectos, pero lo suficientemente consolidado como para que no se produzca el colapso de las galerías. Este tipo de suelos se encuentra frecuentemente en claros de bosque, laderas erosionadas, canales fluviales abandonados, pozos y barras de arena. Los himenópteros excavadores suelen preferir para establecer los nidos zonas bien soleadas y secas, aunque cerca de zonas húmedas con vegetación que permita obtener recursos alimenticios. Con cierta frecuencia estos suelos pueden ocultar un tapiz de nidos de avispas (EVANS & O'NEILL, 1988 y 1991). Ya que estas avispas tienen tendencia a agregarse en densas poblaciones, los lugares de anidamiento pueden ser ocupados durante años e incluso, en algunas especies, los nidos pueden ser reutilizados por generaciones sucesivas.

Las hembras tras emerger, salen a la superficie y copulan, después construyen un nido con una entrada y un tunel principal. Una vez excavado, la avispa inicia la caza de insectos que una vez paralizados por el veneno son conducidos al fondo del tunel. Cuando el número de presas es suficiente comienza la excavación de una celdilla. Una vez terminada su construcción, introduce las presas en ella, inocula un huevo en la última presa introducida y clausura la cel-

dilla mediante un tapón de tierra o barro evitando la entrada de intrusos. Esta operación es repetida hasta construir el número de celdillas adecuado por nido. En estas actividades no participan los machos, para los que hasta tiempos muy recientes se les había atribuido un papel meramente copulador; sin embargo la etología de los machos es compleja y actúan, entre otras cosas, demarcando territorio (EVANS & O'NEILL, 1991).

A pesar de que no se han conservado más que los centímetros distales de las galerías principales podemos suponer, por comparación con las especies actuales, la presencia de galerías ramificadas de varios decímetros que conectarían varias celdillas (Figs. 4.B y 6). Estas celdillas habrían sido excavadas presumiblemente una a una según se hubiera producido el aporte de presas necesario para alimentar una larva. El sellado de las celdillas se efectuaría tras el aprovisionamiento de la cámara con las presas aportadas y la inoculación de un huevo en la última presa introducida. El tapón se efectuó mediante el depósito en las paredes de la angostura de un cordón de barro (Fig. 8.1). El animal depositaría el cordón presumiblemente mediante un movimiento dextrógiro de la cabeza o del cuerpo, mientras se alejaba poco a poco a medida que la celdilla era sellada, produciéndose de esta manera el sello cónico observado. En este punto hay que indicar que los tapones espirales no son muy conocidos entre las abejas solitarias; de hecho la mayoría de ellas no construyen tapones terrígenos, sino que la larva los construye de seda (SCHREMMER *in* SAUER, 1969). SAUER (1969) añade incluso que este tipo de tapones son difíciles de explicar si los hace la abeja constructora y atribuyen construcción a la larva (SCHREMMER y SAUER *in* Sauer, 1969 atribuyen «Bauentyp I» a abejas solitarias Apidae). SCHREMMER (*in* SAUER, 1969) cita el caso de *Anthophora* (Apidae) que desarrolla unos tapones con anillos concéntricos y una excavación u ombligo central (FRIESE, 1923 *in* SAUER, 1969). Por otro lado, diferentes avispas alfareras (Sphecidae) desarrollan diferentes tipos de tapones terrosos.

Tras crecer la larva y pupar, emergía un imago que rompía el tapón y alcanzaba el exterior. Después del abandono del nido podía irrumpir sedimento en los canales y celdillas ya desocupadas (Figs. 7.1 y 7.3); este relleno podría haberse producido también con las celdillas aún ocupadas; en este caso los imagos emergentes penetrarían a través del sedimento impeliéndolo tras de ellos, produciéndose un relleno semiactivo de las celdillas. En ocasiones, la larva moriría y el sello quedaría intacto; en estas condiciones el canal se llenaría de sedimento, pero no así la celdilla que permanecería hueca (Fig. 8.2). La materia orgánica de las presas y de la larva se pudriría después de su muerte quedando la celdilla finalmente tapizada por una pátina carbonosa. Esta materia orgánica podría acumularse y formar las masas alquitranosas observadas en el holotipo.

La cementación del sedimento arenoso en las cercanías de la celdilla podría ser interpretada en un principio como un halo diagenético (BROMLEY, 1990); sin embargo, la mineralización no dejaría una cavidad y por lo tanto, no podríamos atribuir estos halos a procesos diagenéticos. La presencia de estos halos (Figs. 5 y 6.2) podría explicarse por el desarrollo de procesos singulares debido a la compactación local durante la excavación y habitación de la celdilla, a la exposición aérea y a la presencia e impregnación de las paredes de la celdilla con los exudados producidos durante el desarrollo de la larva y mantenimiento en vida de las presas paralizadas. Por otro lado, también podrían haber sido consecuencia de la consolidación y compactación mediante saliva de la avispa durante la excavación, evitando el colapso. La compactación sería selectiva en aquellas zonas de máxima importancia: la cámara de incubación y las porciones aledañas de la galería. La galería principal no se habría endurecido, sus paredes no se diferenciarían significativamente de la matriz arenosa y no se habrían consolidado por lo que podrían haber colapsado o rellenado pasivamente de sedimento y no se habrían conservado; no obstante en algunos ejemplares parece existir una continuidad algo difusa de la galería principal en un tramo de unos decímetros (Fig. 7.1) y un ejemplar (MNCNI-30857; Fig. 7.2) podría representar un tramo horizontal de esta galería.

CONCLUSIONES

Se describe e interpreta *Celliforma gomezi* ichnosp. nov. como nidos de avispas minadoras; estos nidos tienen gran similitud con los producidos por algunos esfécidos actuales (Hymenoptera Sphecidae) por lo que atribuimos a representantes de esta familia la formación de este ichnofósil en sedimentos miocenos. Los esfécidos actuales requieren suelos desnudos, fácilmente deleznable, pero lo suficientemente compactos como para evitar el colapso de las galerías. En estos suelos se desarrollan densas poblaciones de insectos que generan tapices de celdillas en niveles concretos del subsuelo. El hallazgo de estos ichnofósiles corrobora y complementa las hipótesis que sobre el medio sedimentario habían sido propuestas previamente y que lo interpretaban como una llanura de inundación fluvial con cauces múltiples.

Se han encontrado dos morfotipos de *Celliforma gomezi* ichnosp. nov. bien diferenciados atendiendo a la presencia o ausencia de un tapón o sello que separa la celdilla de las galerías y al relleno de sedimento de las primeras. Estos dos morfotipos corresponden al desarrollo de imagos sanos que emergían rompiendo el sello y en el caso de los sellos intactos, a un desarrollo malogrado de-

bido bien a la inoculación en las presas de huevos no fértiles, o bien a la muerte de la larva o pupa.

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, deseamos expresar nuestro agradecimiento a Pastor R. Gómez arqueólogo del Instituto Hondureño de Antropología e Historia (IHAH) en reconocimiento a la amistad y apoyo ofrecidos durante la estancia de P. Domínguez en el IHAH.; reconocimiento que se hace extensivo a la Dra. Olga Joya, Directora Gerente del IHAH y a la Dra. Carmen Julia Fajardo, Jefe del Departamento de Investigaciones Antropológicas del IHAH, por las facilidades ofrecidas en dicho Instituto. También manifestamos nuestra gratitud a la Dra. Mirna Marín, al Prof. Héctor O. Martínez, al Prof. Gerardo Borjas, a la Prof. Isabela Hernández y a Emilia del C. Urrea del Depto. de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de Honduras, por las atenciones y apoyo prestados durante el desarrollo de la estancia del mismo autor en la UNAH. A Eduardo Romero Alcaráz, entomólogo de la Universidad de Granada, quien compartió el trabajo de campo correspondiente a este estudio (Fig. 3.2). A Felix Fontal, himenopterólogo del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid que colaboró en la preparación de este texto. A la Dra. M^a Dolores Gil Cid y a Margarita Escribano Ródenas del Depto. de Paleontología de la Universidad Complutense de Madrid por el apoyo ofrecido, así como por las sugerencias y aportaciones al borrador inicial. Agradecemos al Dr. Eduardo Mayoral la revisión del manuscrito y a la Dra. María José Comas por las sugerencias ofrecidas a este trabajo. Finalmente, nuestro agradecimiento a la Dra. Nieves López Martínez, revisora del manuscrito, por las aportaciones a este trabajo desde su inicio, que han hecho posible una mejora sustancial del texto final.

Este trabajo forma parte del Proyecto «*Catalogación e Inventario de la Colección de Paleontología del IHAH*»; cuyo investigador principal es P. Domínguez, y que ha sido supervisado por el Departamento de Investigaciones Antropológicas y coordinado con el Departamento de Protección del IHAH, cuyo desarrollo fue posible gracias al programa INTERCAMPUS E./AL. 96 del Instituto de Cooperación Iberoamericana, Agencia Española de Cooperación Internacional del Ministerio de Asuntos Exteriores y que se desarrolló en el Departamento de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de Honduras en Tegucigalpa, Honduras con el aval del Depto. de Paleontología de la Universidad Complutense de Madrid.

Este trabajo es una contribución de M. Coca Abia al programa de Becas FPI extranjero del MEC, España desarrollada en el Dep. of Entomology, Smithsonian Institution, Washington D. C., USA.

Recibido el día 28 de Octubre de 1997

Aceptado el día 26 de Marzo de 1998

BIBLIOGRAFÍA

- ANDERSON, D. M. 1987: *Mapa Geológico de Honduras: Hoja de Lepaterique*. Instituto Geográfico Nacional, Tegucigalpa, Honduras, escala 1:50.000.
- BOUCOT, A. J. 1990: *Evolutionary paleobiology of behaviour and coevolution*. Elsevier Science Publisher B. V. Amsterdam. 725 pp.
- BROMLEY, G. B. 1990: *Trace Fossils, biology and taphonomy*. Special topics in palaeontology: 3. Unwin Hyman Ltd. London. 280 pp.
- BROWN, R. W. 1934: «*Celliforma spirifer*, the fossil larval chambers of mining bees». *Journal of the Washington Academy of Sciences*, **24**(12): 532-539.
- BROWN, R. W. 1935: «Further notes on fossil larval chambers of mining bees». *Journal of the Washington Academy of Sciences*, **25**(12): 526-528.
- BROWN, R. W. 1941: «The comb of a wasp nest from the Upper Cretaceous of Utah». *American Journal of Science*, **239**(1): 54-56.
- CARPENTER, R. H. 1954: «Geology and ore deposits of the Rosario Mining District and the San Juancito Mountains, Honduras, Central America». *Bulletin Geological Society of America* **65**: 23-38.
- CEBALLOS, G. 1974: *Elementos de Entomología, con especial referencia a los insectos de interés forestal*. 3ª Ed. Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes. Sección de Publicaciones. Madrid. 329 pp.
- DUCREUX, J. L., BILLAUD, Y. & TRUC, G. 1988: «Traces fossiles d'insectes dans les paleosols rouges de l'Éocène supérieur du nord-est du Massif central français; *Celliforma arvernensis* ichnosp. nov.» *Bulletin de la Société Géologique de France, Huitième Série*, **4**(1): 167-175.
- EVANS H. E. & O'NEILL, K. M. 1988: *The natural history and behaviour of north american beewolves*. Cornell University Press.
- EVANS H. E. & O'NEILL, K. M. 1991: «Lobos de abejas». *Investigación y Ciencia*, **181**: 58-65.
- FINCH, R. C. & RITCHIE, A. R. 1990: *Mapa Geológico de Honduras: Hoja de Danlí*. Instituto Geográfico Nacional, Tegucigalpa, Honduras, escala 1:50.000.
- GENISE, J. F. & BOWN, T. M. 1994: New Miocene scarabid and hymenopterous nests and Early Miocene (Santacrucian) paleoenvironments, Patagonian Argentina. *Ichnos* **3** (2): 107-117.

- HASLOTIS, S.T., BOWN, T. M. & ABSTON, C. 1994: *Photoglossary of marine and continental ichnofossils; Metadata for Ichnofossils*. U.S. Geological Survey. CD-ROM DDS23. Denver (<http://nsdi.usgs.gov/nsdi/wais/geology/ichnofossils.html>).
- HOUSTON, T. F. 1987: Fossil brood cells of Stenotritid bees (Hymenoptera, Apoidea) from the Pleistocene of South Australia. *Transactions of the Royal Society of South Australia*, **111** (1-2): 93-97
- MARTIN, A. J. 1997 *Trace fossil image database* <http://www.emory.edu/GEOSCIENCE/HTML/images.htm>. *Celliforma ichnosp.* <http://www.emory.edu/GEOSCIENCE/HTML/Celliforma.htm>.
- O'CONNOR, E.A. 1986: *Report on a visit to Tegucigalpa, Honduras. Technical Report MP/86/19/R* British Geological Survey, Keyworth, Nottingham. 16 pp.
- PEMBERTON, S.G., MACEACHERN, J.A. & FREY, R.W. 1992: Trace fossil facies models: Environmental and allostratigraphic significance. In: WALKER, R. G. & JAMES, N. P. (eds.), *Facies Models: Response to Sea Level Change*, Geological society of Canada, 47-72.
- PETIT-MAIRE, N., DELIBRIAS, G., MECO, J, POMEL, S. & ROSSO, J.-C. 1986: «Paléoclimatologie des Canaries orientales (Fuerteventura)». *Comptes Rendus. Academie des Sciences*. **303**: 1241-1246.
- RESTALLACK, G. J. 1984: «Trace fossils of burrowing beetles and bees in an Oligocene Paleosol, Badlands National Park, South Dakota» In: G. J., MILLER, M. F., EKDALE, A. A. & PICARD, M. D. *Trace fossils and paleoenvironments; marine carbonate, marginal marine terrigenous and continental terrigenous settings. Journal of Paleontology*. **58** (2): 571-592.
- RITCHIE, J.M. 1987: «Trace fossils of Burrowing Hymenoptera from Laetoli». In: M. D. LEAKEY & J. M. HARRIS (ed.) *Laetoli, a Pliocene Site in Northern Tanzania*. Oxford University Press. London. 433-438.
- ROGERS, R.D. & O'CONNOR, E.A. 1993: *Geología del Cuadrángulo de Tegucigalpa, Francisco Morazan. Mapa Geológico de Honduras: Hoja de Tegucigalpa*. Instituto Geográfico Nacional, Tegucigalpa, Honduras, escala 1:50.000.
- SAUER, E. 1969: «Fossile Insekten-Bauten aus dem Tertiär der hegaus (S-Deutschland)». (Con una contribución de F. SCHREMMER: p. 7-13). *Seckenbergiana Lethaea* **50** (1): 1-19.
- SCHLÜTER, T. 1984: Kretazische lebensspuren von solitären Hymenopteren und ihre Nomenclatur. *Aufschluss* **35**: 423-430.
- THACKRAY, G. D. 1994: «Fossil nest of sweat bees (Halictinae) from a Miocene Paleosol, Rusinga Island, western Kenya.» *Journal of Paleontology*, **68**(4): 795-800.
- WENZEL, J. W. 1990: A social wasp's nest from the Cretaceous period. Utah, USA, and its biogeographical significance. *Psyche*, **97**(1-2): 21-29.
- WILLIAMS, H. & MCBIRNEY, A.R. 1969: «Volcanic history of Honduras» *University of California, Publications of Geological Sciences*, **85**: 1-101.
- ZEUNER, F. E., MANNING, F. J., & MORRIS, S. F. 1976: «A monograph on fossil bees (Hymenoptera; Apoidea)» *Bulletin of the British Museum, Natural History*, **27**: 149-268.