Bol. S.E.A., nº **26**, 1999 : 521—532.

LAS MARIPOSAS FÓSILES. RAZONES DE SU ESCASEZ Y SU INFLUENCIA SOBRE EL CONOCIMIENTO DE LA FILOGENIA Y DISTRIBUCIÓN DE ZYGAENINI (LEPIDOPTERA: ZYGAENIDAE)

Fidel Fernández-Rubio

Castellana, 138
28046-Madrid (España)

Resumen
A diferencia del registro fósil de otros artrópodos, el de Lepidoptera es muy pobre. Sin embargo, la tribu Zygaenini constituye un caso relativamente especial. Se revisa la información disponible respecto a los tres yacimientos conocidos de Zygaenini así como de sus especies fósiles. A partir de esta información se efectúan algunas consideraciones sobre los géneros de la tribu, con especial atención a los procesos de especiación y su paleobiogeografía.

Palabras clave: Zygaenini, Zygaenidae, Lepidoptera, Fósiles, Paleobiogeografía.

Fossil butterflies. Causes of their rarity and how they influence our knowledge of phylogeny and distribution of Zygaenini (Lepidoptera: Zygaenidae)

Abstract
In contrast to other arthropods, lepidoptera fossil record is very fragmentary. Tribe Zygaenini, however, is a relatively special case. In this paper the information is reviewed concerning the three deposits of Zygaenini currently know, as well as their fossil species. From these data, speciation processes and paleobiogeography of the different geni of this tribe are discussed.

Key words: Zygaenini, Zygaenidae, Lepidoptera, Fossils, Paleobiogeography.

INTRODUCCIÓN

El número de especies y de ejemplares fósiles de Lepidoptera es muy reducido en comparación con otras taxa de artrópodos. Como veremos más adelante, ello se debe a que su tamaño y hábitos dificultan su inclusión en ámbar y asimismo su estructura impide que se hundan rápidamente en aguas calmas, proceso previo e imprescindible para su fosilización en estratos sedimentarios. Pero, por sus especiales características, las especies de la tribu Zygaenini Latreille, 1809 tienen cierta facilidad para su fosilización, ya que se hunden más rápidamente. La presencia de fósiles de Zygaenini en Europa ha tenido una gran repercusión en el conocimiento de la filogenia y dispersión de esta tribu y aunque el registro fósil de Zygaenini es muy escaso, ha proporcionado datos de gran importancia sobre la antigüedad de algunos géneros, su paleobiogeografía y su evolución.

En el proceso de fosilización de artrópodos en pizarras han de considerarse dos etapas tafonómicas distintas:

—La etapa bioestratinómica, que incluye los procesos pre-enterramiento, desde que comienza la muerte del organismo hasta que es enterrado definitivamente. El insecto debe quedar después depositado en un fondo anóxico que disminuya la actividad de organismos necrófagos, causantes de la desarticulación (la presencia de ritmitas indica un fondo sin oxígeno ya que no existe bioturbación).

—La etapa fosildiagenética incluye los procesos desde que el organismo queda enterrado hasta que es hallado, siendo la etapa más larga, aunque los procesos diagenéticos no tienen por qué haber actuado continuamente durante este tiempo.

Estos procesos suponen importantes alteraciones de las características morfológicas, debido a la continuación de la descomposición, la compresión por el peso de los sedimentos, la transformación química de la materia orgánica (en este caso en kerógeno y bitumen), etc. La preservación de estructuras delicadas como antenas, escamas de las alas, trazas de coloración, etc. indicarían una mineralización diagenética temprana (Allison, 1988; Martínez-Delclòs, 1991). En las Zygaenini estudiadas observamos una importante desarticulación que afecta, sobre todo, a tarsos y a veces al abdomen (parte, esta última, que más pronto y en mayor grado es afectada por la descomposición), siendo este fenómeno raro en el resto de los insectos fósiles de estos yacimientos, a excepción de los Ortópteros.

Lepidópteros actuales observados en experiencias en balsas y acuarios (Martinell & Martínez-Delclòs, 1990), presentan una elevada capacidad de flotabilidad sobre la superficie del agua, en la que permanecen mucho tiempo con sus alas extendidas, lo que determinaba un bajo índice de hundimiento y deposición en el fondo. De este modo, el

elevado tiempo transcurrido en la zona oxigenada, al que se ven expuestos los lepidópteros en general, hace aumentar en gran medida los procesos tafonómicos degradativos, físicos y biológicos. Sin embargo las especies del género *Zygaena* Fabricius, 1775, con sus alas "en tejadillo" como posición normal de reposo, se hunden mucho antes. Este podría ser uno de los factores que explicase el escaso registro existente de lepidópteros en sedimentos lacustres, en comparación con el resto de los órdenes de insectos, y la relativa presencia de Zygaenini en ellos.

Los lepidópteros conservados en ámbar suelen ser de pequeño tamaño, ya que su fosilización depende de su inclusión en la resina de coníferas, lo que es difícil que ocurra con ejemplares mayores. Una vez dentro de la masa resinosa, procesos de deshidratación y transformación química tornan en ámbar la resina.

Listas de los lepidópteros fósileshan sido elaboradas por Whalley (1988), Shields (1988) y Spahr (1989). De esta última lista convendría eliminar aquellas que Kozlov (1988) estimó como *incertae sedis* o inconsistentes. Según la revisión de la Palaentological Association, Royal Society y Linnean Society publicada como *The fossil record 2* (Benton, 1993), los primeros especímenes conocidos de cada familia de Lepidoptera (situada en orden alfabético) serían los siguientes:

Familia Adelidae
Adela kuznetetzovi, del Eoceno superior (Terciario), en el ámbar del báltico.
Familia Archaeolepidae
Archaelopis mane, del Lías inicial (Jurásico), en Dorset, Inglaterra.
Familia Bucculatricidae
Bucculatrix platani, del Cretáceo superior, en Karatau, Kazakhstan, antigua URSS.
Familia Castiniidae
Dominickus castinoides, del Oligoceno inferior (Terciario), en Colorado, USA.
Familia Copromorphidae
Copromorpha fossilis, del Oligoceno inferior (Terciario), en isla de Wight, Inglaterra.
Familia Cossidae
Gurnetia durranti, del Oligoceno inferior (Terciario), isla de Wight, Inglaterra.
Familia Elachistidae
Elachistites inclusus, del Eoceno superior (Terciario), en ámbar báltico.
Familia Eolepidopterygidae
Eolepidopterix jurassica, del Jurásico superior, en Transbaikalia, antigua URSS.
Familia Geometridae
Geometridites larentiiformis, del Oligoceno inferior (Terciario), en Wight, Inglaterra.
Familia Gracillariidae
Gracillariites lithuanicus, del Eoceno superior (Terciario), en ámbar báltico.
Familia Heliodinidae
Baltonides roeselliformis, del Eoceno superior (Terciario), en ámbar báltico.
Familia Hepialidae
Prohepialus incertus, del Paleoceno inicial (Terciario), en Menat, Francia.
Familia Hesperiidae
Pamphilites abdita, del Oligoceno inferior (Terciario), en Aix-en-Provence, Francia.
Familia Libytheidae
Prolibythea vagabunda, del Oligoceno inferior (Terciario), en Colorado, USA.
Familia Lycaenidae
Rhiodinella nympha, del Eoceno medio/superior (Terciario), en Colorado, USA.
Familia Lymantriidae
Gypsiferous marls, del Mioceno superior (Terciario), en Alba, Italia.
Familia Lyonetiidae
Prolyonetia cockerlli, del Eoceno superior (Terciario), en ámbar báltico.
Familia Micropterigidae
Auliepterix mirabilis, del Jurásico superior, en Kazakhstan, antigua URSS.
Familia Noctuidae
Noctuites sp., del Cretáceo superior, en ámbar de USA (cita dudosa).
Familia Notodontidae
Ceruritis wagneri, del Mioceno superior (Terciario), en Willershausen, Alemania.
Familia Nymphalidae
Neorinopsis sepulta, del Eoceno superior (Terciario), en Aix-en-Provence, Francia.
Familia Oecophoridae
Borkhausenites bachofeni, del Eoceno superior (Terciario), en ámbar báltico.
Familia Papilionidae
Praepapilio colorado, del Eoceno medio/superior (Terciario), en Colorado USA.
Familia Pieridae
Coliates proserpina, del Oligoceno inferior (Terciario), en Aix-en-Provence, Francia.
Familia Plutelidae
Epinomeuta truncatipennella, del Eoceno superior (Terciario), en ámbar báltico.
Familia Psychidae
Psychites pristinella, del Eoceno superior (Terciario), en ámbar báltico.
Familia Pterophoridae
Pterophorus oligocenicus, del Oligoceno inferior (Terciario), en Aix-en-Provence, Francia.
Familia Pyralidae
Gledotrichia olgae, del Eoceno superior (Terciario), en ámbar báltico.
Familia Satyridae
Lethites renbeseii, del Oligoceno inferior (Terciario), en Aix-en-Provence, Francia.
Familia Sphingidae
Especie y género no precisado, del Mioceno inferior (Terciario), en Shandong, China.
Familia Syntomidae
Oligamatites martynovi, del Oligoceno inferior (Terciario), en Kazakhstan, antigua URSS.
Familia Tineidae
Monopibaltia ignitella, del Eoceno superior (Terciario), en ámbar báltico.
Familia Tortricidae
Electresia zalesskii, del Eoceno superior (Terciario), en ámbar báltico.
Familia Undopterigidae
Undopterix sukatshevae, del Cretáceo inferior, en Transbaikalia, antigua URSS.
Familia Xyloryctidae
Oegocniites borisjaki, del Oligoceno inferior (Terciario), en ámbar báltico.
Familia Zygaenidae
Zygaena? turolensis, del Mioceno inferior (Terciario), en Rubielos de Mora, España.

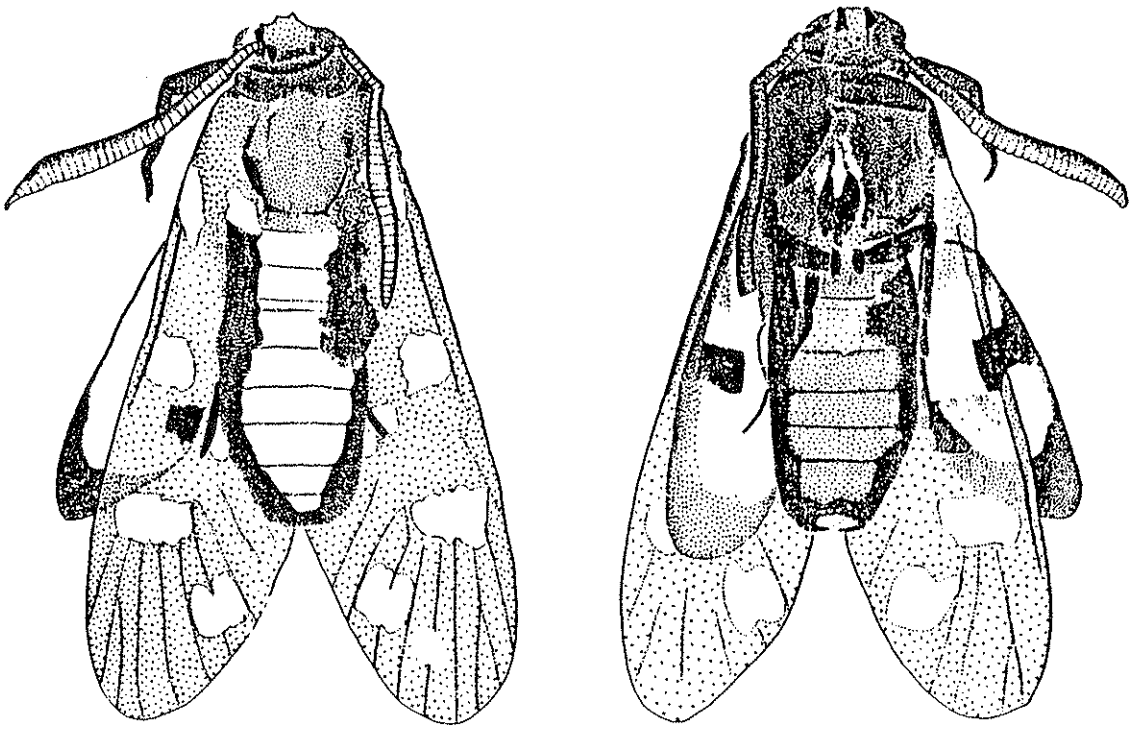

Fig. 1.- *"Zygaena" miocaenica* Reiss, 1936, según Naumann, 1987b

Aunque los más primitivos lepidópteros se han encontrado en las primeras etapas de Jurásico y pocos más en el Cretácico, la mayor densidad de hallazgos se concentran en el Terciario, quizá propiciado por la expansión y diversificación de las plantas con flor, que favoreció su coevolución y abundancia. En muchas familias es muy difícil poder seguir su línea evolutiva, por la escasez de registros fósiles. Ocuparnos aquí de todos ellos sería imposible y fuera de nuestro campo temático.

Sin embargo, en la tribu Zygaenini, los escasos hallazgos fosilizados, que se conocen sí tienen gran importancia, pues permiten aclarar muchos puntos de su filogenia y evolución, y confirmar teorías sobre su desarrollo y dispersión. Por otra parte, el más arcaico de los representantes de género *Zygaena* se encontró en España, con dos ejemplares, precisamente en el Sur-Este de Aragón. Y a los representantes fósiles de esta tribu vamos a dedicar aquí nuestra atención.

YACIMIENTOS FÓSILES DE ZYGAENINI

Solamente de tres yacimientos se han descrito, hasta hoy, especies fósiles de Zygaenini. Y los tres están situados en el Sur-Oeste de Eurasia. Por orden cronológico de descripción de sus registros (que es inverso al de su edad geológica) son los siguientes:

A) Yacimiento alemán

Se encuentra en lechos de pizarras de Randeker Maar, un antiguo cráter volcánico situado en Schäbische Alb (Alpes de Suavia), cerca de Wurttemberg, en el Sur-Oeste de Alemania. Está rellenado, principalmente, con depósitos bituminosos del Mioceno tardío (Sarmentiano). En este depósito se ha encontrado una rica fauna subtropical conteniendo Odonata, Isoptera (Armbruster, 1938, 1941), Coleoptera (Schawaller, 1979), Arachnida (Wunderlich 1985) y varios anfibios, reptiles, pájaros y mamíferos (Geyer & Gwinner, 1979). La flora acompañante fue descrita por Gregor (1981) y después Jankoski (1981) relató la historia sedimentaria de la localidad.

En este yacimiento se han encontrado dos ejemplares de Zygaenini pertenecientes a géneros diferentes, en cuya descripción y valoración seguimos a Naumann (1987b):

"Zygaena" miocaenica Reiss, 1936 (Fig. 1)

Se presenta en dos moldes, que están bien conservados. Antenas clavuliformes con su extremo agudo, como en las más recientes Zygaeninae Latreille, 1809. La antena es más clavuliforme que en la mayor parte de las especies recientes de *Zygaena* y se parece muchísimo a los machos actuales de *Neurosymploca concinna* (Dalman, 1823). Los tres o cuatro segmentos distales de la antena son mucho más delgados que el resto, como en muchas de las especies actuales de Zygaenini, tales como *Epizygaenella caschmirensis* (Kollar, 1844) e incluso lo mismo que en el actual grupo *ephialtes-transalpina*. Pueden identificarse parcialmente los elementos de las patas. El abdomen consta de ocho segmentos libres y es algo más grueso en comparación con las *Zygaena* actuales. Puede deducirse que el abdomen en el ejemplar fresco estaría totalmente coloreado (no sería negro) en la superficie dorsal, pero solo parcialmente en la parte ventral. Esas diferencias no son excepcionales en algunas especies de *Zygaena* actuales, especialmente las del subgénero *Agrumenia* Hübner [1819]. El final del abdomen es algo obtuso, como en las actuales *Prezygaena* y *Reissita* Tremewan, 1959. La venación del ala anterior es casi idéntica a la de numerosos géneros de Zygaenini, p.e., *Epiorna* Alberti, 1954, *Neurosymploca*, Wallengren, 1858, *Praezygaena* Alberti, 1954 y *Zygaena*, pero difiere considerablemente de la que presenta *Epizygaenella*, Tremewan & Povolny 1968, pues r3 y r4 están horquilladas (unidas por su base) en la mitad de su trayecto y r5 es libre. (Fig. 4). Los dibujos del ala anterior son los típicos de seis puntos. No

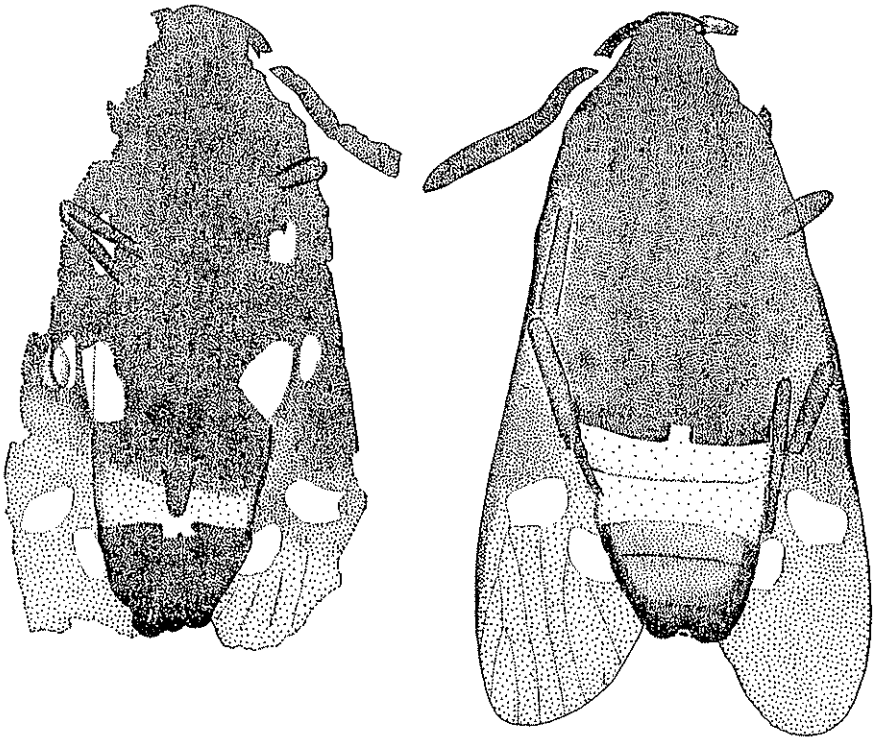

Fig. 2.- *Zygaenites controversus* Burgeff, 1951, según Naumann, 1987b.

se conserva la venación del ala posterior, pero no hay razones para pensar que difiriera considerablemente de la que tienen las actuales Zygaenini, que son similares en este aspecto. El margen de este ala es ancho y especialmente bien desarrollado en el apex. Un punto rectangular asciende desde la vena costal hasta la mitad de su longitud y se expande dentro del cuarto superior del área del ala posterior. Como certeramente estableció Reiss nada podemos saber con certeza sobre la coloración del ala anterior y del ala posterior, abdomen y patagia. De conformidad con lo que ocurre en las actuales Zygaenini la coloración pudo haber sido roja o amarilla. Como en *Epizygaenella caschmirensis* y en algunas especies de *Praezygaena* p.e., *P. conjunta* (Hampson, 1920), pudo haber diferencias entre el ala anterior y el ala posterior, p.e., el ala anterior amarilla y la posterior roja. Debido a la supuesta estructura de los químicamente próximos pigmentos rojos y amarillos de las *Zygaena* no deben esperarse diferencias en los pigmentos conservados. Las escamas se han conservado solo en algunas áreas y tienen la típica forma de las *Zygaena*, casi rectangulares, alargadas. No se han detectado detalles de ultraestructura.

Su situación taxonómica sería:

Orden: LEPIDOPTERA Linnaeus, 1758
Suborden: DITRYPSIA Börner, 1925
Superfamilia: Zygaenoidea Latreille 100
Familia: Zygaenidae, Latreille, 1809
Subfamilia: Zygaeninae, Latreille, 1809
Tribu: Zygaenini, Latreille, 1809
Género: *Zygaena* Fabricius, 1775
Especie tipo: *Sphinx filipendulae* Linnaeus, 1758, descrita con ejemplares Uppsala (Suecia) (= *Zygaena filipendulae*, como subsiguiente designación de Latreille, 1810).

Distribución: El área de dispersión de la especie-tipo abarca toda Europa y Asia menor, llegando hasta el mar Caspio. Es una especie muy evolucionada, perteneciente al subgénero más moderno. Las *Zygaena* tienen una distribución exclusivamente paleártica.

El segundo ejemplar corresponde a otra especie de distinto género:

Zygaenites controversus Burgeff, 1951 (Fig. 2)

Su conservación es peor que la del anterior, pero se visualizan algunos caracteres importantes. Antena clavuliforme, pero más alargada que en "*Zygaena*" *miocaenica,* con la punta de la antena rota. Tórax: Excepto ligeros indicios de patas no hay en él detalles reconocibles. Abdomen: Se desconoce el número de segmentos pero se visualiza un débil cíngulo. En muchas especies primitivas de *Zygaena* y en algunos otros Zygaenini los machos tienen un cíngulo rojo o amarillo en tres segmentos mientras que en las hembras solo dos segmentos están coloreados, p.e. especies de *Neurosymploca, Zutulba namaqua* (Boisduval, 1847), *E. caschmirensis*, *Z. tamara*, Christoph, 1889. Se puede , pues, pensar que este ejemplar es hembra. El final del abdomen es obtuso. Ala anterior: Con las venas r2-r4 unidas por su base y m2 y m3 con origen común. Hasta aquí idéntico a los representantes del actual género *Epizygaenella*. Solamente los puntos 3-4 y 5-6 son bien visibles. Hay vestigios del punto 1 en cada ala. Caben ciertas dudas sobre si esta especie (como *"Zygaena" miocaenica*) ha tenido completo el dibujo de seis puntos característico de las taxa más evolucionadas. Coloración: Como la especie anterior, *Zygaenites controversus* puede haber tenido manchas de coloración roja o amarilla en ala anterior y posterior. Lo mismo puede decirse sobre el cíngulo abdominal. En relación con el patrón de dibujo de las alas puede concluirse que el punto 1 es muy largo y que su extensión discal abarca al punto 3, lo que no ocurre en los ejemplares actuales. El punto 1 no es infrecuentemente alargado cuando se compara con Zygaenini recientes, tales como *Praezygaena*, *Epizygaenella* o *Zygaena*. Sólo un carácter apomórfico se ha conservado en

Zygaenites controversus, pero permite una más exacta interpretación de la situación taxonómica de esta especie: la venación del ala anterior, con el característico horquillamiento de las venas r2 y r4 (unidas por su base) y hasta ahora conocido sólo en el género *Epizygaenella*. El horquillamiento de las venas r2-r4 en el ala anterior (Fig. 4) (ausente en los otros géneros de Zygaenini), consiguientemente, no puede representar una situación de estado primitivo y fue una única ocurrencia durante la evolución de Zygaenini. La presunción de que *Zygaenites controversus* y las actuales *Epizygaenella* forman parte de una entidad monofilética establecida en las tierras de Eurasia durante el Mioceno incluye la suposición de que los grupos hermanos *Epizygaenella* y *Zygaena* existieron al mismo tiempo.

Su situación taxonómica sería:

Orden: LEPIDOPTERA Linnaeus, 1758
Suborden: DITRYPSIA Börner, 1925
Superfamilia: Zygaenoidea Latreille 1809
Familia: Zygaenidae Latreille, 1809
Subfamilia: Zygaeninae, Latreille, 1809
Tribu: Zygaenini, Latreille, 1809
Género: *Epizygaenella* Tremewan & Povolny, 1968
Especie tipo: *E. caschmirensis* (Kollar, 1844)
Distribución: Afganistán, India, Nepal, Pakistán.

B) Yacimiento español

El yacimiento español se localiza en Aragón, al SE de Teruel, en el paraje denominado Alto de Ballester, a 1 km. al NE de Rubielos de Mora y pertenece al Sector S.E. de la cordillera Ibérica. Esta cuenca es un pequeño "graben" limitado por fracturas normales en dirección E.N.E-O.S.O (Anadón, 1983) que fue activa durante el Mioceno inferior. Los procesos distensivos afectaron los materiales mesozoicos originando la fosa de Rubielos de Mora en la que se depositaron, durante el Mioceno inferior-medio, materiales de origen aluvial y lacustre. La cuenca presenta una forma alargada, es asimétrica y abarca unos 10 Km. de longitud y 3 Km. de anchura como máximo (Anadón & Moissenet, 1990). La secuencia del Mioceno inferior-medio ha sido dividida por Anadón et al. (1988b) en tres unidades denominadas A, B y C que corresponden a tres etapas deposicionales sucesivas. La unidad C, en la cual han sido hallados *Zygaena*, corresponde a depósitos de ambiente aluvial y lacustre. El lago instalado en la cuenca sería de tipo meromíctico. En este tipo de lagos existe un incremento permanente de densidad a partir de una quimioclina (o picnoclina) que separa una capa profunda estable, denominada monimolimnion, del resto de masa de agua. Es característico la existencia de un fondo anóxico, debido a la no aireación del monimolimnion, que supone la preservación de finas laminaciones no bioturbadas (Anadón, 1989). Los niveles de ritmitas bituminosas ("*oil shales*") corresponderían a estos ambientes profundos y permanentemente anóxicos. La condición anóxica del fondo ha favorecido la conservación de la flora y fauna produciendo la génesis de este yacimiento del tipo Konservat-Lagerstätten (Seilacher, 1970).

Tres yacimientos de mamíferos fósiles indican una edad Mioceno inferior-medio para los depósitos de la cuenca (Crusafont et al., 1966; De Bruijn & Molzer, 1974).

En el periodo Mioceno inferior medio, esta zona tenía un clima cálido, de tipo subtropical-tropical [Bessiedik (1985) en Anadón et al. (1988a)]

En este depósito la macroflora cuenta con representantes de los géneros *Salix*, *Populus*, *Acer*, *Sequoia*, *Ulmus*, *Celtis*, *Pinus* etc. tratándose principalmente de restos foliares. La fauna asociada presenta especies de invertebrados tanto acuáticas como terrestres, donde los moluscos están representados por escasos ejemplares pertenecientes a dos formas de gasterópodos dulceacuícolas. El resto de los invertebrados son artrópodos, entre los que destacan los insectos tanto por su diversidad específica como por su abundancia. Hasta este momento los artrópodos asociados comprenden el grupo de los quelicerados, representados por varias especies de arácnidos araneidos, el de los crustáceos, con grandes acumulaciones de ostrácodos y el grupo de hexápodos representado por nueve órdenes de insectos (Odonata, Dermáptera, Ortóptera, Homóptera, Heteróptera, Tisanóptera, Coleóptera, Himenóptera y Diptera). Los únicos restos de Lepidoptera hallados en el yacimiento son dos ejemplares de Zygaenini. Entre los vertebrados son frecuentes los plumones de ave y los estados larvales del anfibio urodelo *Chelotriton paradoxus* siendo muy escaso el estado adulto. Un ejemplar inmaduro e incompleto perteneciente al género *Rana* ha sido identificado también en el yacimiento.

En la cuenca de Rubielos de Mora han sido citados otros yacimientos, no pertenecientes a las facies de ritmitas bituminosas, con restos de macro y micromamíferos, aves, anfibios, lagartos y peces, así como flora variada (Crusafont et al.,1966; De Bruijn y Molzer, 1974).

En este yacimiento se encontraron dos ejemplares de:

Zygaena? turolensis Fernández-Rubio, Peñalver & Martínez-Delclòs, 1991 (Fig. 3)

El holotipo se encuentra depositado en el Museo Nacional de Ciencias Naturales en Madrid, con las siglas MNCN: I-16888. El segundo ejemplar consta de huella y contrahuella y se halla depositado en el Museo Paleontológico Municipal de Valencia bajo las siglas: MPV-1295a-RM y MPV-1295b-RM.

El primer ejemplar está conservado en forma de fina película carbonosa (kerógeno) en las ritmitas bituminosas, constituidas por la alternancia láminas de arcilla y aragonito (Anadón et al., 1988b), faltando la contraimpresión. El ejemplar se presenta en posición ventral, con el tórax y alas izquierdas ligeramente escorzados en oblicuo, por lo que no puede visualizarse el anverso. Las alas se encuentran dispuestas en tejadillo, al ser esta su posición de relajamiento. Antenas clavuliformes, con extremo aguzado (como en el género *Zygaena* actual). El tercio medio es más grueso que el resto. Tórax: En el extremo lateral izquierdo, en su parte anterior (ligeramente virada hacia la derecha) aparecen escamas pilosas modificadas, de aspecto similar a las de las especies actuales. Ala anterior reverso: Ligeramente coloreada, predominando el tono marrón-rojizo con manchas ámbar-oscuro. La izquierda aparece algo abarquillada, lo que es habitual en *Zygaena* actuales muertas (posición de relajamiento), con independencia de estar algo virada hacia la cara superior del fósil. En los extremos apicales de las alas son visibles las venas r2 y r4 en el ala izquierda y la r1 en el ala derecha, que nacen independientes y no son horquilladas (Fig. 4) No se conservan otras venas. El dibujo alar sugiere el típico patrón de seis manchas común a *Zygaena* y *Epizygaenella* actuales. La mancha 1 es alargada (lo que no es infrecuente en especies actuales de *Praezygaena, Zygaena* y *Epizygaenella*). La 5 y la 6 parecen unidas y amplias, de forma que el extremo alar estaría casi ocupado por ellas (lo que también ocurre en algunas *Zygaena* actuales (p.ej. *Z. tamara*, Christoph, 1889). Las escamas, claramente visibles en muchos sitios, tienen un aspecto, vistas al microscopio, comparable a las de las especies actuales de *Zygaena*. Dado el proceso de transforma-

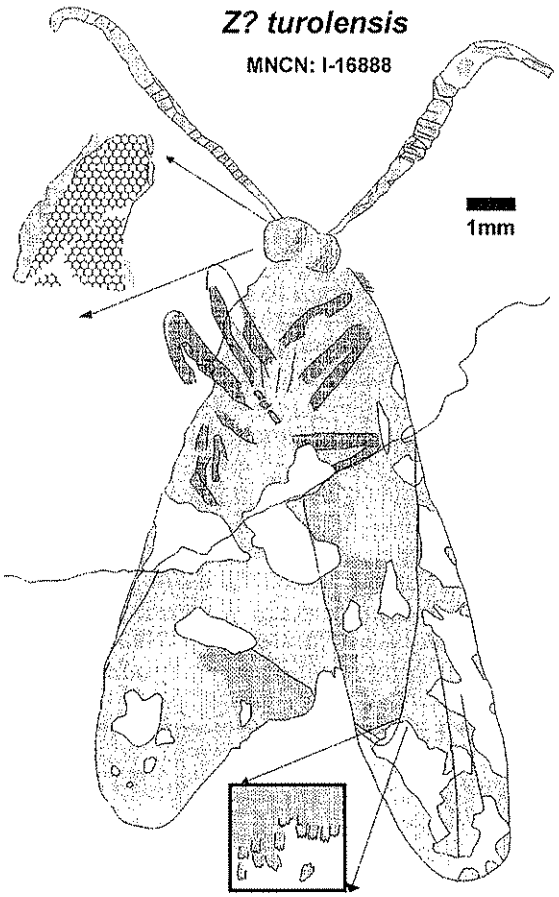

Fig. 3.- Esquema computorizado de *Zygaena? turolensis* Fernández-Rubio, Peñalver & Martínez-Delclòs, 1991.

ción de los pigmentos que ocurre durante la fosildiagénesis esas manchas -que ahora se muestran de tono ambarino- debieron ser rojas o amarillas. Se conserva la casi totalidad del ala posterior izquierda y el apex de la derecha, que está desplazado de lugar. Este ala presenta un margen interno y apex muy oscuro (posiblemente debió ser negro en vida) e indicios de un trazo medial que alcanza, casi, el borde anterior (como ocurre en *Epizygaenella* y muchas *Zygaena* actuales arcaicas). No se conserva su venación, que en las especies actuales de Zygaenini no ofrece diferencias significativas. Abdomen: Falta en el ejemplar.

El segundo ejemplar consta de dos impresiones. Se presenta fosilizado dorsoventralmente y ligeramente ladeado. El sedimento laminado en el que fue hallado se encontraba en superficie y ello ha supuesto un importante deterioro del ejemplar por meteorización que, a diferencia del holotipo, no conserva trazas de color. Las antenas son clavuliformes y se conservan completas. El tercio medio presenta mayor anchura que la porción proximal y distal. La porción distal es aguzada y se encuentra fuertemente curvada. Se observan vestigios del rostrum que se muestra curvado y es también visible en las dos impresiones. Las dos impresiones de las que consta el ejemplar no exhiben la misma visión a nivel de tórax. En una puede observarse el molde de la superficie dorsal del tórax, donde se distinguen perfectamente el mesotórax y el metatórax, este último de menor tamaño. En la otra impresión, y al mismo nivel, se observan los vestigios de las patas. No se ha podido estimar si se conservan los 6 patas o se produjo desarticulación. Las alas se presentan conservadas en tejadillo y parcialmente tapadas por el abdomen y tórax. En ellas no se visualiza ningún patrón de coloración a luz visible (probablemente debido al indicado deterioro del ejemplar, por meteorización), pero con película infrarroja de color falseado se aprecian cambios cromáticos que pudieran corresponder a una mancha 1 (alargada) y a la 4 (redondeada) similares a las claramente visibles del holotipo. Se encuentran conservadas la vena costal, subcostal, las 5 venas radiales y las mediales m1 y m2. La vena r2 es independiente de r3 y de r4. Se observa una r3+4 que se bifurca en r3 y r4. La venación es coincidente, por tanto, con la del género *Zygaena*. El abdomen se presenta completo y se visualizan al menos cinco de sus segmentos. Su conservación no permite conocer si poseería cíngulo.

Pese a la ausencia de conservación del patrón de coloración alar en este ejemplar, que es sólo muy vestigial a la luz infrarroja tangencial y a las diferencias aparentes de las antenas, lo clasificamos como perteneciente a la especie *Zygaena? turolensis*. Pensar que pudiera tratarse de otra especie distinta no parece justificado. Hay demasiadas coincidencias entre ambos ejemplares y sus diferencias están dentro del rango de las variaciones individuales. Además, el nuevo ejemplar procede de la localidad tipo. El holotipo de *Z.? turolensis* fue adscrito al género *Zygaena* (Fernández-Rubio et al., 1991) en base a su patrón de dibujo y nerviación del ala anterior. El nuevo espécimen hallado clarifica este punto al preservar una mayor parte de su venación, coincidente con la del género *Zygaena* y difiere de la del género *Epizygaenella*, presente actualmente en el Paleártico.

Su situación taxonómica sería:

Orden: LEPIDOPTERA Linnaeus, 1758
Suborden: DITRYPSIA Börner, 1925
Superfamilia: Zygaenoidea Latreille 1809
Familia: Zygaenidae Latreille, 1809
Subfamilia: Zygaeninae, Latreille, 1809
Tribu: Zygaenini, Latreille, 1809
Género: *Zygaena* Fabricius, 1775
Especie tipo: *Sphinx filipendulae* Linnaeus, 1758, descrita con ejemplares Uppsala (Suecia) (= *Zygaena filipendulae*, como subsiguiente designación de Latreille, 1810)
Distribución: El área de dispersión de la especie-tipo abarca toda Europa y Asia menor, llegando hasta el mar Caspio. Es una especie muy evolucionada, perteneciente al subgénero más moderno. Las *Zygaena* tienen una distribución exclusivamente paleártica.

C) Yacimiento francés

Se localiza en el paleolago de Céreste (Alpes de Haute-Provence, Francia). Los sedimentos son finas laminaciones calcáreas y "*oil shales*". La preservación de los insectos es bastante buena, incluso conservando algunas trazas de coloración.

Su entomofauna es muy rica (se han encontrado más de 20.000 ejemplares) y muy diversa (más de 1.000 especies diferentes). Como más abundante en ejemplares, no en especies, figuran Coleoptera y Diptera. Los Lepidoptera son raros, con solo cinco especies, que pueden adscribirse a las actuales familias: Nymphalidae (tres especies y cinco ejemplares), Noctuidae (una especie con un ejemplar) y Zygaenidae (dos ejemplares con, al menos, una especie). Por tanto, su fauna de Lepidoptera, aunque escasa, es una de la mas diversificada del Cenozoico de Francia y sólo el Oligoceno tardío de Aix-en-Provence ha proporcionado más especies, pero -comparativamente- menos ejemplares. A pesar de su

abundante fauna se han publicado pocos trabajos sobre este yacimiento, excepto la tesis general de Théobald (1937), relativa a los insectos del Oligoceno de Francia, además de algunos otros trabajos parciales de Lutz (1984) y de Nel (1991), sobre Odonata.

Schmidt-Kittler & Stoch (1995) lo han datado como Oligoceno (Stampiano inicial), basándose en los micromamíferos encontrados.

Los datos disponibles sugieren la existencia entonces de un paleoclima cálido y húmedo, con alternancia de períodos secos y lluviosos (Theobald, 1937).

En este yacimiento se encontraron dos Zygaenini, que estamos estudiando (con la colaboración de André Nel). Una de ellas está incompleta y en tan mal estado que puede quedar en *incertae sedis*. La otra, en relativamente mejor estado, conserva el fósil en forma de fina película carbonosa. Se presenta en posición dorso-ventral, con las alas anteriores en forma de delta (de ángulo algo menos agudo que la posición de reposo de las especies actuales) y las posteriores cubiertas por las anteriores, en forma de tejadillo (posición normal de reposo de las especies actuales de Zygaeninae). Su color es marrón claro. Consta de impresión y contraimpresión. El aspecto de la antena es compatible con el de las actuales *Neurosymploca* con la maza antenaria menos marcada que en los otros géneros más evolucionados de esa familia (*Praezygaena*, *Epizygaenella*, *Reissita*, *Zygaena*), cuyas porciones inicial y media están más adelgazadas. La observación a gran aumento sugiere una sección romboidal, no redondeada como en las especies actuales. Este aspecto romboidal no puede ser atribuido a compresión post-morten, por su uniformidad y no existe en ninguno de los otros géneros actuales. No hay indicios de pectinaciones. La zona dorsal del tórax se presenta con aspecto ovoide y parece haber estado cubierta por escamas pilosas modificadas, más densas en las partes anterior y laterales. Abdomen: En su dorso se insinúan cuatro bandas transversales más oscuras, que pudieran corresponder a restos de tergitos o a anillos de color más oscuro, sin que el estado de conservación permita discernirlo con certeza. En reverso parece más clara la existencia de un anillo más oscuro, casi terminal (lo que ocurre en las especies actuales, consideradas como más primitivas, pertenecientes a los géneros más evolucionados, que tienen en esta zona un anillo cromático). Ala anterior: Su cociente largo/ancho es de 3'71 (en las otras tres especies fósiles descritas este cociente es de 3'93 en *Zygaena? turolensis*; 3'82 en *"Zygaena" miocaenica* y 3'80 en *Zygaenites controversus*). Este cociente algo menor está de acuerdo con la opinión de Alberti (1954: 184) quien afirma que las especies de *Neurosymploca* tienen las alas más estrechas que las de los otros géneros. No se conserva venación alar, excepto la vena cubital en ala anterior derecha. Con respecto al patrón de seis puntos en ala anterior, típico de los géneros mas evolucionas de Zygaenini sólo es ligeramente visible la mancha 1 (en ambas impresiones), de color ámbar-claro y de aspecto alargado. Una vestigial mancha 5 parece insinuarse. Sus alas están más en forma de delta que en los otros ejemplares fósiles, lo que achacamos a primitivismo. El ala posterior solamente es visible en el lado izquierdo, en ambas impresiones, con un cociente largo/ancho de 2'96 [algo menor que en *Zygaena? turolensis* donde es de 3'03, pero mucho mayor que en las especies actuales paleárticas, que tienen las alas más anchas -de 1'70 a 2'0- (Fernández-Rubio et al. 1993)]. No se encuentran vestigios de venación en el ala posterior, que en las especies actuales de todos los géneros evolucionados de Zygaenini mantienen un patrón similar.

El aspecto de la antena clavuliforme, con final aguzado, pero no muy adelgazada en sus tercios medio e inicial, el incompleto patrón de dibujo de seis manchas alares, junto a la forma estrecha de las alas, sugieren adscribir, provisionalmente, este ejemplar como perteneciente -o muy relacionado- con el actual género africano *Neurosymploca* o a su inmediata vecindad, en el tronco que originó, de una parte (*Neurosymploca* + *Zutulba* Kirby, 1892) y de otra (*Praezygaena* + *Reissita* + *Zygaena* + *Epizygaenella*). La sección romboidal de las antenas (no redondeadas), que no se encuentra en los actuales especies de la tribu, indicaría un gran primitivismo o una extinta rama de ese género, y quizá justificaría la creación de un nuevo género, lo que, de acuerdo con Naumann (1987b) y Fernández-Rubio et al. (1991), no aclararía nada y crearía confusión. Por ello puede englobarse, provisionalmente, hasta la conclusión de los estudios que tenemos en curso, en el género *Neurosymploca*, aunque con interrogante, ya que pudo pertenecer a algún nivel del tronco antes citado.

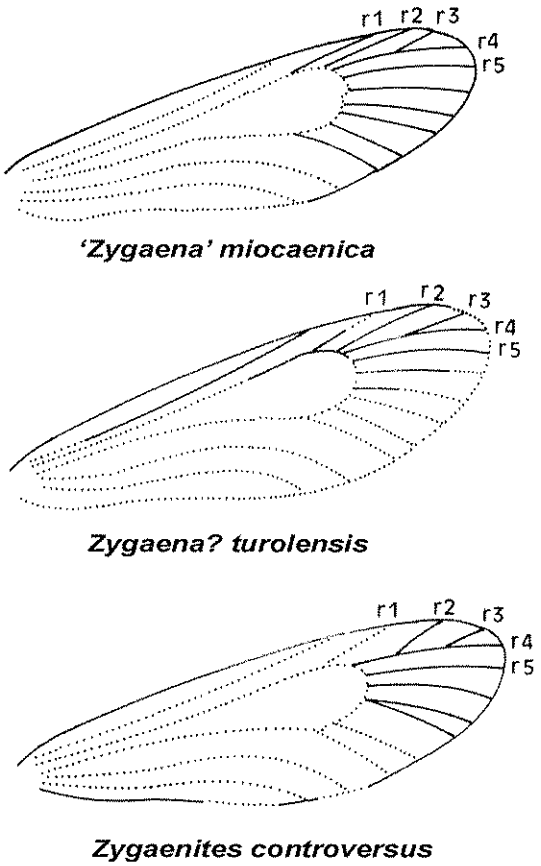

Fig. 4.- Esquema de la venación del ala anterior de *"Zygaena" miocenica*, *Zygaena? turolensis* y *Zygaenites controversus*.

De confirmarse esta fundada opinión, su situación taxonómica sería:

Orden: LEPIDOPTERA Linnaeus, 1758
Suborden: DITRYPSIA Börner, 1925
Superfamilia: Zygaenoidea Latreille, 1809
Familia: Zygaenidae Latreille, 1809
Subfamilia: Zygaeninae Latreille, 1809
Tribu: Zygaenini Latreille, 1809
Género: *Neurosymploca* Wallengren, 1858
Especie-Tipo: *Neurosymploca conncina* (Dalman, 1823)
Distribución actual: Exclusivamente etiópica: Eritrea, Sur de Sudán, Etiopía (donde es muy abundante y expandida) Kenia y también, escaso en Tanzania, Uganda, Zimbabwe (raro en Zimbabwe). Hay citas antiguas de Zaire, Camerún y Nigeria.

CONSIDERACIONES SOBRE LOS GÉNEROS DE ZYGAENINI

Una parte importante de los caracteres diferenciales de los distintos géneros de Zygaenini se encuentran en la estructura de su genitalia, plantas nutricias, tipos de capullo y forma de su diapausa. Estos no han sido encontradas en el registro fósil, ni es de esperar que se puedan hallar en el futuro. Pero hay otras que sí se pueden encontrar y entre ellas cabe destacar:

1° Rostrum: Reducido solamente en *Orna* Kirby, 1892 y *Epiorna*. Según Naumann (1977b) esta reducción es secundaria y no una característica primitiva y podría ser debida a la disminución o ausencia de las plantas nutricias donde pudieran libar los imagos).
2° Espolones en tibia de la pata posterior: Presentes en *Neurosymploca*. Ausentes o no en *Zygaena* (según especies). Ausentes en los demás géneros actuales.
3° Antenas: En maza y pectinadas en *Orna*. En maza, no pectinadas, en los demás géneros.
4° Escamas alares: Pilosas en *Orna*. En abanico en los demás géneros.
5° Área hialina en ala posterior: Ausente en *Orna* y *Epiorna*. Presente en los otros géneros.
6° Patrón de dibujo con seis puntos en ala anterior: Ausente en *Orna* y *Epiorna*. Reducido en *Neurosymploca*. Presente en los demás géneros.
7° Segunda mancha basal en ala anterior: Ausente en *Orna*, *Epiorna*, *Neurosymploca* y *Zutulba*. Presente en *Praezygaena*, *Epizygaenella*, *Reissita* y *Zygaena*.
8° Venas r2y r4 del ala anterior: Tienen origen diferente en todos los géneros citados, excepto el *Epyzygaenella* donde r2 está horquillada, naciendo de r4.
9° Origen de las venas r2, r4 y r5 del ala anterior: Con un origen muy próximo, casi común, en *Neurosymploca* nacen más separadas en los otros géneros (excepto, como ya hemos dicho, en *Epizygaenella*, donde r2 y r3 son horquilladas, naciendo, a diversas distancias, de r4).

Por cuanto antecede, el ejemplar del yacimiento francés cumple, al menos, las condiciones 3ª, 6ª y 7ª en la forma en que lo hace el actual género *Neurosymploca*. Su arcaísmo está bien reflejado en el aspecto del dorso de su tórax, en la posición algo en delta de sus alas y en la sección de sus antenas, pero estas mismas estructuras aconsejan cierta cautela hasta la finalización de los estudios en curso. No puede adscribirse a *Zutulba*, que es un género más tardío, derivado de *Neurosymploca*. Muy probablemente es un representante del nexo de unión entre las ramas actuales (*Neurosymploca* + *Zutulba*), de una parte, y (*Praezygaena* + *Reissita* + *Epizygaenella* + *Zygaena*), de otra. Pero como antes señalamos, crear un nuevo género no aclararía nada y añadiría confusión.

Zygaenites controversus, por su venación alar debe ser incluida en *Epizygaenella*, en su tronco de origen por el arcaísmo que demuestran muchas de sus estructuras, mientras que *Zygaena? turolensis* debe serlo en *Zygaena*, ya que cumple las condiciones indicadas para este género en 1°, 3°, 4°, 5°, 6°, 7°, 8° y 9°, siendo -entre otras- señal de primitivismo el escaso desarrollo de su patrón de dibujo alar en ala anterior, el aspecto de sus manchas en este ala y el muy oscuro margen interno, apex e indicios de trazo medial en el ala posterior.

Las dimensiones comparadas de las cuatro especies fósiles son los de la Tabla 1. Valores éstos que no discrepan de los obtenidos en las especies actuales (Fernández-Rubio et al., 1993). Por otra parte, en dicho trabajo se demostró que las especies actuales y las fósiles se agrupaban en dos conjuntos situados en la misma línea evolutiva, donde las alas de los Zygaenini fósiles son proporcionalmente más estrechas que las de las especies actuales.

Comparación entre los ejemplares del registro fósil

En la posible *Neurosymploca* (del Oligoceno francés) el patrón alar de seis manchas casi no es visible. Ya existe, aunque poco desarrollado, en *Zygaena? turolensis* (del Mioceno inicial) y está notablemente desarrollado en *"Zygaena" miocaenica* y en *Zygaenites controversus* (Mioceno tardío), lo que sugiere un desarrollo claramente evolutivo de este típico patrón de las Zygaenini evolucionadas, hecho concordante con la aceptada filogenia de los géneros de la tribu Zygaenini.

En la citada *Neurosymploca* (?) las antenas ya son clavuliformes -aunque parecen tener una sección romboidal-, con sus tercios inicial y medio más gruesos que en *Zygaena? turolensis*. En *"Zygaena" miocaenica* el ápice blanquecino de su antena indica un nexo evolutivo de unión con *Epizygaenella* y *Zygaenites controversus*.

El horquillamiento de las venas r2 y r3, con origen en r4 solamente está presente en *Zygaenites controversus* y, como ya fue señalado por Naumann (1987b), corresponde al actual género *Epizygaenella* o a su tronco de origen, mientras que en *"Zygaena" miocaenica* y *Zygaena? turolensis* la vena r2 nace independiente de r3 + r4, lo que la separa de ese género y -por sus demás características- estas especies corresponden a *Zygaena*. En la probable *Neurosymploca* no es posible visualizar estas venas, pero r2 debe nacer separada, como ocurre en todos los géneros actuales de Zygaeninae, con excepción de *Epizygaenella*.

Por otra parte la posible *Neurosymploca* -si los estudios en marcha confirmasen esta fundada opinión- representaría el registro fósil de Zygaeninae más arcaico de los descritos hasta la fecha, ya que procede del Oligoceno mientras que los otros fósiles corresponden o al Mioceno inicial (*Zygaena? turolensis*) o al Mioceno tardío -Sarmentiano- (*"Zygaena" miocaenica* y *Zygaenites controversus*), lo que confirma la hipótesis de Naumann (1987b) y Fernández-Rubio et al. (1991, 1994) de que antecesores de los actuales géneros paleárticos *Zygaena* y *Epizygaenella* debieron llegar a Europa antes del Mioceno.

Tabla 1
Dimensiones de las cuatro especies fósiles de Zygaenini

DIMENSIONES	*Neurosymploca* (?) (Francia)	*Z. turolensis* MNCN: I-16888	*Z?. turolensis* MPV-1295-RM	*"Zygaena" miocaenica*	*Zygaenites controversus*
Tamaño	14'2 mm	13'5 mm	13'3 mm	15 mm	23 mm
Longitud ala anterior	15'7 mm	12'5 mm	11'3 mm	13 mm	19 mm
Anchura máx. ala anterior	4'2 mm	4'0 mm	?	3'4 mm	5
Longitud ala posterior	7'9 mm	8'5 mm	?	9'5 mm	?
Anchura máx. ala posterior	2'7 mm	2'8 mm	?	3'4 mm	?

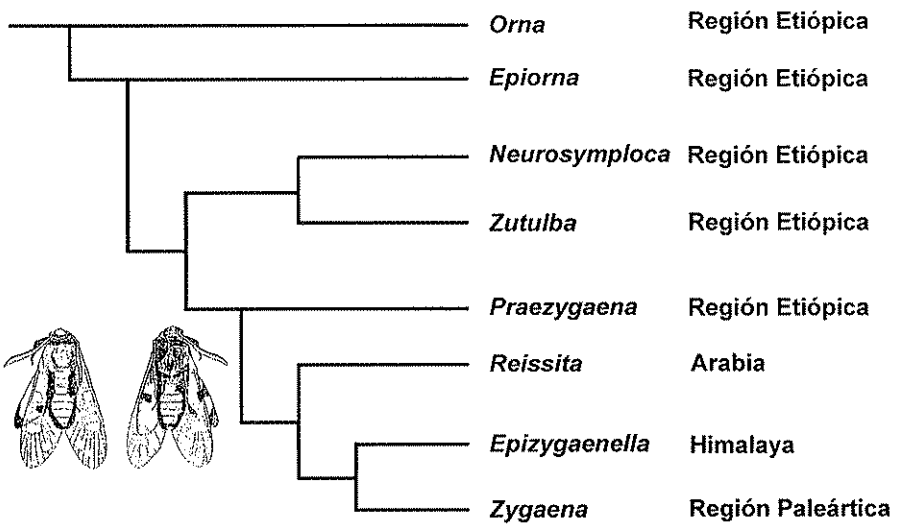

Fig. 5.- Filogenia de la tribu Zygaenini y actuales áreas de vuelo de los géneros.

Las antenas clavuliformes y el alargamiento de las alas son, probablemente, consecuencia del cambio de las costumbres crepusculares a diurnas (Naumann, 1987b). Consecuentemente la presencia de estos caracteres ya en todos los Zygaenini fósiles indicaría que se trataba de insectos diurnos como los actuales géneros evolucionados de Zygaenini.

Filogenia del grupo

Las hipótesis sobre la filogenia, centros de origen y rutas de dispersión de los distintos géneros de la familia Zygaenidae Latreille, 1809 han sido establecidos en base a estudios sobre las especies vivientes y la distribución de los géneros actuales.

Desde los trabajos de Alberti (1954, 1955 y 1958/59), confirmados en este aspecto por Naumann (1977b, 1985 y 1987), la tribu Zygaenini se considera claramente monofilética. Su filogenia y sus actuales áreas de vuelo serían los citados en la figura 5.

Sobre si *Pryeria* Moore, 1877, género con una sola especie (*P. sinica* Moore, 1877), es o no un género hermano del resto del árbol antes señalado, con un origen común, caben profundas dudas. Su área de distribución está confinada al Extremo Oriente (Oeste de China, Japón, Oeste de la antigua URSS, Sur de Corea, Taiwan). Su plantas nutricias son Celastraceae. Sin embargo, esta especie no presenta el aspecto "zygaenoideo" común a los otros géneros y mientras su biología no esté completamente dilucidada no podrá aseverarse que su adscripción a Zygaenoidea se deba o no a convergencia. Por otra parte su inclusión en esta familia tan claramente monofilética (al menos en Zygaenini) plantea profundos problemas sobre las rutas de dispersión, por lo que estimamos prudente posponer la decisión definitiva en este aspecto.

Especiación y rutas de dispersión

Usando datos del cladograma de Henning (1969), Naumann (1977b, 1985) pensaba que la primitiva diferenciación de Zygaenini tuvo lugar, probablemente, en el África tropical, apareciendo allí los primeros géneros (*Orna*, *Epiorna*, *Neurosymploca*, *Zutulba*, *Praezygaena* y *Reissita*) que ahora están restringidos a esa zona. Estos taxa representan una serie de subordinados grupos-hermanos relacionados. Solamente una línea-tronco debió salir del África tropical hacia las regiones Oriental y Paleártica. Naumann (1977b, 1989) pensó que esa migración pudo haber acaecido en el Mioceno, a causa de los dos Zygaenini encontrados en los depósitos miocénicos de Randecker Maar. El hallazgo de Teruel lo adelanta al Mioceno inicial. Sin embargo, de confirmarse la existencia de *Neurosymploca* en suelo francés obliga a llevar esa fecha al Oligoceno.

En el estado actual de nuestros conocimientos, y en base a los ejemplares fósiles descritos, puede admitirse que la separación entre *Zyagaena* y *Epizygaenella* ocurrió en el Paleártico después de que el último antecesor común de esos géneros apareciera en las masas terrestres de Eurasia. Cuando se pensaba que los géneros *Praezygaena* y *Epizygaenella* estaban muy emparentados esa tesis era difícil de admitir, pues el primero se encuentra en África tropical y el segundo en el Himalaya. Alberti (1954), incluso, engloba sus especies en un único género: *Epizygaena* Jordan, 1907, fundamentándolo en la presencia de una espina en la valva del andropigio, tanto en *Epizygaenella caschmirensis* como en el resto de *Praezygaena* etiópicas, y ello a pesar del diferente aspecto de dicha valva. Pero los estudios de Naumann (1987a) sobre *Epizygaenella erythrosoma* (Hampson, [1893]) señalaron la ausencia en esta especie de espolón de cualquier tipo, y con ello la citada opinión de Alberti (1954) quedaba sin argumentos, a lo que cabe que añadir la especial venación de *Epizygaenella*, ya señalada. La presencia en Alemania de *Zygaenites controversus* hace pensar que el área arcaica de *Epizygaenella* era mucho más extensa que en la actualidad, donde este género ha quedado confinado al Himalaya.

La separación de los géneros *Praezygaena* y *Reissita* debió ocurrir en África a partir del tronco común a *Neurosymploca* + *Zytulba* y *Praezygaena* + *Reissita*. Y lo mismo con *Zutulba*, derivada de *Neurosymploca*.

Se pensaba que el género *Zygaena* se originó en el Terciario. El hallazgo de Teruel lo confirma, situándolo en el Mioceno inferior. Los subgéneros en que se dividió después se estiman más tardíos, como es lógico: *Mesembrynus* Hübner [1818] a mitad del Mioceno, *Agrumenia* Hübner [1818] a final de ese periodo y *Zygaena* Fabricius 1775 a mitad del Plioceno (Reiss & Tremewan, 1967; Fernández-Rubio, 1990)

En cuanto a las rutas de dispersión la ausencia de suficiente número de registros fósiles no permite tener datos fehacientes. Alberti (1958: 217) afirmaba:

> "*En su día (1954) consideré como posible centro importante de evolución secundaria de Zygaenidae el espacio-puente comprendido entre India y Etiopía, es decir, las hoy conocidas como más desérticas regiones de los alrededores del Mar Rojo*".

Pero Hennig (1953), De Bruin (1974) e Illies (1965) demostraron que conclusiones biogeográficas que se basen en clasificaciones tipológicas no se sostienen frente a exámenes críticos.

Si se piensa que Pryerini y Zygaenini tienen un antecesor común, entonces hay que admitir también una primera emigración muy antigua, dando la rama etiópica origen a antecesores de *Orna* y la oriental a formas que luego originaron *Pryeria*. Si se piensa, como hacemos nosotros, que esas dos tribus no tienen un común antecesor, sino que su inclusión en Zygaenoidea es solo por convergencia, entonces esta emigración primitiva está fuera de lugar. Por otra parte, la separación entre la placa africana y Eurasia era muy acusada en la época geológica en que pudo haber ocurrido dicha emigración, por la existencia del mar de Tethys (Dercourt et al., 1985; Rögl et al., 1983).

Episodios de intercambio biótico entre África y Eurasia se han confirmado en el Cretáceo superior, Eoceno superior, Mioceno inferior y Mioceno superior. Entre Iberia y Asia Menor en el Mioceno.

En el Mioceno inferior y medio el macizo Penibético entró en colisión con la plataforma peninsular. En el Mioceno superior el Atlántico y Mediterráneo pierden poco a poco su conexión. La euxanización del Mediterráneo occidental indica que sus conexiones por el Sur (Alborán, estrecho Sud-Rifeño) estaban también muy restringidas. Al final de este periodo numerosos inmigrantes testimonian un activo intercambio faunístico entre Asia, África y Europa, durante la regresión mediterránea (López Martínez, 1989; Montenat, 1977, etc.). Las conexiones bióticas entre la Península Ibérica y África han debido existir en el Cretáceo superior, Eoceno superior, Mioceno inferior y Mioceno superior, y la vía gibraltareña ha sido invocada, en ocasiones, como la más probable (Cappeta et al., 1978, 1987; de Broin, 1980, etc), por lo que el espacio-puente señalado por Alberti no debe considerarse como único ni, quizá, como el más probable en este caso. Hay datos que avalan que ha habido inmigrantes africanos en Íbero-Occitanica antes que en el resto de Europa (caso de los mastodontes, los Giraffoidea, *Hipparium*, etc). Cuando un área tan fuertemente diferenciada como la provincia Íbero-Occitania registra inmigrantes orientales y meridionales antes que otras áreas mayores, como Europa, que tiene, a priori, más amplios contactos con las fuentes de procedencia, hay razones para sospechar que además del clima, diferente del Norte, existía una mayor facilidad de conexión terrestre entre el Este y el Oeste mediterráneo. La gran cantidad de disyunciones Íbero-Balcánicas que se conocen (disyunción de Kiermack), taxones que existen en ambas regiones extremas, sin estar en las áreas intermedias, hablan asimismo de una paleografía muy diferente a la concepción usual de un amplio océano Tethys separando Eurasia y África. La frecuencia de migraciones terrestre Asia-Iberia y sobre todo Afro-Iberia indican que existían numerosos jalones terrestres entre las tres regiones, que serían practicables en épocas de regresión de las plataformas (Bismurth et al., 1981; Aguilar et al., 1984), como bien señaló López Martínez (1989).

Estudios actuales sobre la posibilidad de un túnel entre España y Marruecos, señalan que una continuación terrestre continua no debió nunca existir (Esteras, 1998). Pero, pese a que los Zygaenini no son voladores de largas distancias, no sería imprescindible una continuidad terrestre para su paso a Eurasia. Incluso en los últimos años hemos asistido al paso desde África a España de ropalóceros tales como *Colotis evagore* (Klug, 1829). E incluso otras especies poco voladoras han atravesado, arrastradas por vientos, distancias más largas, como es el caso del antecesor de *Pararge xiphia* Fabricius 1775 de Madeira y *P. xiphioides* Staudinger, 1871 de Canarias (Fernández-Rubio et al., 1995).

Sólo el hallazgo de más fósiles, incluso de otros taxones, podrá aclarar estos puntos donde los datos paleobiológicos y la paleogeografía conocida no parecen ser concordantes.

BIBLIOGRAFÍA

ALBERTI, B., 1954. Über die stammesgeschichliche Gliederung der Zygaenidae nebst Revision einiger Gruppen (Insecta, Lepidoptera). *Mitt. Zoologische Museum.* Berlin, **30**: 115-480

ALBERTI, B., 1955. Zur Stammesgeschichte und Systematik der Zygaenini (Lep., Zygaenidae). *Deutschest Entomologische Zeitschrift (N.F.),* **2**: 301-321

ALBERTI, B., 1958-1959. Über den stammesgeschichlichen Aufbau der Gattung *Zygaena* F. und ihrer Vorstufen. *Mitt. zool. Mus. Berl.*, **34**: 204-396; **35**: 203-242.

ALBERTI, B., 1981. Über Wesen und Aussagegrenzen der Phylogenetischen Systematik von Henning, untersucht am Beispiel der Zygaenidae. *Mitt. münch. ent. Ges.,* **71**: 1-31.

ALLISON, P. A., 1988. Konservat-Lagerstätten: Cause and classification. *Paleobiology,* **22**: 115-126

ANADÓN, P., 1983. Características generales de diversas cuencas lacustres terciarias con pizarras bituminosas del NE de la Península Ibérica. *Comunicaciones del X Congreso Nacional de Sedimentología* 1.9-1.12. Menorca

ANADÓN, P., 1989. Lagos. in: *Sedimentología*. Nuevas tendencias. C.S.I.C. vol **I**: 219-270

ANADÓN, P., CABRERA, L., INGLÈS, M., JULIÀ, R., & MARZO, M., 1988a. The Miocene lacustrine basin of Rubielos de Mora. *Excursion Guidebook, Internacional workshop-field seminar on lacustrine facies models in rift systems and related natural resources*. 1.32, Barcelona-Rubielos de Mora.

ANADÓN, P., CABRERA, R. & JULIÀ, R., 1988b. Anoxic-oxic cyclical lacustrine sedimentation in the Miocene Rubielos de Mora bassin, Spain. *In: Lacustrine petroleum source rocks*. Ed. por A.J. FLEET, K. KELTS Y M.R. TALBOT. Geol. Soc. London Spc. Publ., **40**: 219-367

ANADÓN, P. & MOISESSENET, X., 1990. The neogene grabens of the eastern iberian chain (eastern Spain). Part II. *Paleontologia i evolució. Mem. Especial,* nº **2**; 103-130

AGUILAR, J. P, BRANDY, L. D. & THALER, L., 1984. Les rongeurs de Salobreña (Sud de l'Espagne) et le pròblema de la migration Messienne. *Paleobiol. Cont. Montpellier,* **14**: 3-17

ARMBRUSTER, L., 1938. Versteinerte Honigbienen aus dem miozänen Randeker Maar. *Archa. Bienenkde.*, **19**: 1-48, 73-93, 73-133.

ARMBRUSTER, L., 1941. Über Insektenstaaten der Vorwelt. II. Miocäne Randerer Ameisen. *Arch. Bienenkde.*, **22**: 115-126

BENTON, M. J., 1993. *The fossil record 2*. Ed. Chapman & Hall, Londres

BISTMUTH, H & BONNEFOUS, J., 1981. The biotratigraphy of carbonate deposits of the Middel and Uper Eocene in Notheasstn off shore Tunisia. *Paleogeogr. Paleoclimat. Paleoecol.,* **36**: 191-211

BURGEFF, H., 1951. Die Meeralpengrenze Zygaenen (Lep.), eine mit Hilfe der Populationanalyse der Arten der Gattung *Zygaena* durchgeführte Untersuchung über die Lokalisationm und die Beudeutung geographischer Rassen in ihrem Zusammenhang mit der Eiszeit. *Biol. Zentralbl.*, **70**: 1-23.

BURGEFF, H., 1951. Die Meeralpengrenze der Zygaenen (Lep.) eine mit Hilfe der Populationsanalyse der Arten der Gattung *Zygaena* (Lepidoptera) durchgeführte Untersuchung über die Lokalisation und Bedeutung geographischer Rassen in ihrem Zusammenhang mit der Eiszeit. *Biologische Zentralblatt*, **70**: 1-23.

CAPPETA, H., JAEGER, J., SABARTIER, M. *et al.*, 1978. Découverte dans le Paléocene du Maroc des plus anciens Mamiféres éutheriens d'Afrique. *Geobios,* **11**(2):257-263

CAPPETA, H., JAEGER.,J., *et al.*, 1987. Compléments et précisions biostatigrafiphiques sur la faune Paléocène á Mammiferes et Sélaciens du bassins d'Ouarzarzate. Maroc. *Tertiary Res.*, **8(4)**: 147-157

CRUSAFONT, M., GAUTIER F. & GINSBURG, L., 1966. Mise en évidence du Vindobonien inférieur continental dans l'Est de la province de Teruel (Espagne). *Compts Redues Sommaire des Séances de la Société Géologique de France*., 30-32

DE BRUIJN, H. & MOLTZER, J. G., 1974. The rodents of Rubielos de Mora; the first evidence of the existence of different biotopes in the Early Miocene of East Spain. Koninkl. *Nederland Akademie van Wetenschappen*, *Proceding B*. **77**: 129-145

DERCOURT, J. *et al.*, 1985. *Geological evolution of the Tethys belt from the Atlantis to the Pamir since the Lias.* Ed. Elsevier. Paris

ESTERAS, M., 1998. Comunicación personal.

FERNÁNDEZ-RUBIO, F., 1990. Origen y distribución del género *Zygaena* Fabricius, 1775, en la Península Ibérica. *Bol. San. Veg. Plagas*., **16**: 445-447.

FERNÁNDEZ-RUBIO, F., DE OLANO, I. & CUÑARRO, J., 1993. Contribución al conocimiento de algunos parámetros mensurables de Zygaenini (Zygaenidae, Lepidoptera) paleárticos. *Est. Mus. Cienc. Nat. Alava,* **8**: 103-136

FERNÁNDEZ-RUBIO, F., PEÑALVER, E. & MARTÍNEZ-DELCLÒS, X., 1991. *Zygaena? turolensis*, una nueva especie de Lepidoptera Zygaenidae del Mioceno de Rubielos de Mora (Teruel). Descripción y filogenia. *Est. Mus. Cienc. Nat. de Alava*, **6**: 77-93.

FERNÁNDEZ-RUBIO, F. & PEÑALVER, E., 1994. Un nuevo ejemplar fósil de *Zygaena? turolensis* Fernández-Rubio, Peñalver y Martínez-Delclòs, 1991 (Lepidoptera; Zygaenidae). *Est. Mus. Cienc. Nat.. Alava,* **9**: 39-48

FERNÁNDEZ-RUBIO, F & GARCÍA-BAROS, E., 1995. Taxonomic sitiation of the species of the genus *Parage* Hübner, 1819 -*P. aegeria, P. xiphia* and *P. xiphioides*- (Lepidoptera: Satyridae) in the macaronesian islands. *Bol. Mus. Mun. Funchal,* **47** (260): 39-50

GEYER, O. F. & GWINNER, M. P., 1979. *Die Schwäbische Alb und ihr Vorland. Sammlung geologischer Führer.* Sttutgart.

GREGOR, H-J., 1986. Zur flora des Randecker Maar (Miozän, Badn-Württemberg. *Sttutgarter Beitr. Naturk.*, **122**: 1-29

HENNING, W., 1953. Kritische Bemerkungen zur phylogenetische System der Insekten. *Beitr. Ent,*. **3** (Sonderheft):1-58

HENNING, W., 1969. *Die Stammesgeschichte der Insekten*. Kramer, Frankfurt.

HOFMANN, A. & TREMEWAN, W.G., 1996. *A Systematic Catalogue of the Zygaeninae*. Ed. Harley. Essex.

ILLIES, J., 1965. Die Wegenersche Kontinentalverschiebungstheorie in Luichte der modernen Biogreographie. *Naturwissenschaften*, **52**: 505-511

JANKOSKI, B., 1981. Die Geschiche der Sedimentation im Nördlinger Ries und Randecker Maar. *Bochumer geol. geotechn. Arb.,* **6**: 1-315

KAMES, 1980. Das abdominale duftorgan der Zygaenen-Mänchen. *Ent. Abh. Mus. Tierk.*, **43**:1-28

KOZLOV, M. A., 1988. Palentologiya cheshuerkrulikh i voprosy filogenii otryada Papilionida. In *Melovoi Biotsenoticheskii Krizis i evolyutsiya nasekomykh*. Ed. Ponomarenko. Moscu.

LEESTMANS, R., 1983. Les Lépidotères fossiles trouves en France. *Linneana Belgica*, **9**: 64-88.

LÓPEZ MARTINEZ, N., 1989. Tendencias en Palobiografía. El futuro de la biogeografía del pasado. En *Paleontología. Nuevas tendencias* (CSIC). 271-296. Madrid

LORENZEN, S., 1976. Zur Theorie der phylogenetischen Systematik. *Verh. Dt. zool. Ges.*, 1-229

LUTZ, H., 1984. Beitrag zur Kenntnis der Unterologozänen Insektenfauna von Céreze (Süd-Frankreich). *Documenta Naturae*, München **21**:1-26

MARTINELL, J. & MARTÍNEZ-DELCLÒS X., 1990. Observaciones de laboratorio sobre la flotabilidad de los insectos. *Com. Reunión de Tafonomía y Fosilización*. 201-209. Madrid

MARTÍNEZ-DELCLÒS, X. & MARTINELL, J., 1993. Insect taphonomy experiments. Their aplication to the Cretaceous outcrops of litographic limestrones from Spain. *Kaupia. Darmstädter Beiträge zur Naturgeschichte.,* **2**: 133-144

MARTÍNEZ-DELCLÒS, X., PEÑALVER, E. & BELINCHÓN, M., 1991. Primeras aportaciones al estudio de los insectos del Mioceno de Rubielos de Mora, Teruel (España). *Revista de la Soc. Española de Paleontología*. Nº extraordinario: 125-137.

MONTENAT, C., 1977. Les bassins Neogènes du levant d'Alicante et de Murcia (Codilléres Bétiques orientales. Espagne). Statrigraphie, Palèongeographie et Evolution dynamique. *Doc. Lab. Geol. Fac. Sc. Lyon,* **69**: 1-345

MORSE, J. C. & WHITE, D. F., 1979. A technique for analysis of historial biogeography and other characters in comparative biology. *Syst. Zool.*, **28**: 356-365

NAUMANN, C. M., 1977a. Biologie, Verbreitung und Morphologie von *Praezygaena (Epizygaenella) caschmirensis* (Kollar, 1848). *Spixiana*, **1**: 45-84

NAUMANN, C. M., 1977b. Stammesgeschichte und tiergeographische Beziehungen der Zygaenini. *Mitt. Münch. Ent. Ges.*, **67**: 1-25.

NAUMANN, C. M., 1985. Phylogenetische Sistematik und klassic-typologische Systematik- mit einingen Anmerkungen zu stammegeschichitlichen Fragen bei den Zygaenidae. *Mitt. Münch. Ent. Gesselchaft.*, **74**: 1-35

NAUMANN, C. M., 1987a. *Epyzygaena erythrosoma* with notes on the taxanomic treatment of the genus *Epyzygaena*. *Mitt. Münch. Ent. Ges.*, **77**: 139-147

NAUMANN, C. M., 1987b. On the phylogenetic significance of two Miocene zygaenid moths (Insecta, Lepidoptera). *Paläontologische Zeitschrift*, **61**: 299-308.

NAUMANN, C. M., FEIST, R, RICHTER, G. & WEBER, U., (1984): *Verbreitungsatlas der Gattung Zygaena F.* Ed. Cramer. Braunschweig.

NEL, A., 1991. *Analyse d'Entomofaunes cénozoïques. Intérêt de la Paléontologie pour les Sciencies de la Terre et de la Vie.* Thesis doctorale. Universite de Reims-Champagne-Ardenne. 1-882

REISS, H., 1936. Ein Zygaenenfund aus der Tertiärzeit. *Entomologische Rundschau.*, **53**: 554-556.

REISS, H. & TREMEWAN, W. G., 1967. *A systematic catalogue of the genus Zygaena Fabricius (Lepidoptera:Zygaenidae)* Ed. W.Junk. La Haya

RÖLG, F. & STEININGER, F., 1983. Vom Zerfall del Tethys zu Mediterranean und Paratethys. Die neogene Paläographie und Palinskspastik des zirkum-mediterranen Reus. *Ann. Matirhist. Mus. Wien.*, **85**: 135-163

SCHAWALLER, W. & ONO, H., 1979. Fossilen Spinnen aus miozänen Sedimenten des Randecker Maar in SW-Deuschland (Arachnida:Araneae). *Jh. Ges. Naturde. Württemberg.*, **134**: 131-141

SHEILACHER, A., 1970. Begriff und Bedeutung der Fossil-Lagertätten. *Neues Jarhburg für Geologie und Palälogie Abhandlungen*, 34-39

SHIELDS, O., 1988. Mesozoic history and neotology of Lepidoptera in relation to Tricoptera, Mecoptera and angiosperm. *Journal of Paleontology*, **62**: 8-241

SCHMIDT-KITTLER, N. & STOCH, G., 1985. Ein vollständiges Theridomyden-Skelett (Mammalia: Rodentia) mit Rennmaus-Anpassungen aus dem Oligozän von Céreste, S-Frankreich. *Senckenbergiana Lethaea*, Frankfurt-am-Main, **66**: 89 -109

SEILACHER, A., 1970. Begriff und Bedeutung der Fossil-Lagertätten. *Neues Jarhburg für Geologie und Paläleogie Abhandlungen.*, 34-39

SPAHR, U., 1989. Ergänzungen und Berichtigundugen zo R. Keilbachs Bibliographie und liste del Bersteinfossilien - Überrordnung Mecopteroidea. *Sttutgarte Beiträge zur Naturkunde B.*, **157**: 1-87

TREMEWAN, W. G. & POVOLNY, D., 1968. Beiträge zur Kenntnis der Fauna Afghanistans: Zygaenidae, Lepidoptera. *Cas. morav. Mus. Brne* (Act. Mus. Morav.), **53** Supplementum 161-172. Brno.

TREMEWAN, W. G., 1960. A list of foodplant of some species of the lepidoptereous family Zygaenidae. *The entomologist*, **93**: 108-111

VAN SCHEPDAEL, J., 1974. Macrolépidoptères fossiles du domaine paleártique. *Naturaliste Belges*, **55 (1)**: 3-37.

WHALLEY, P. E. S., 1988. A review of current fossil evidence of Lepidoptera in the Mesozoic. *Biological Journal of the Linnean Society*, **28**:71-235

WUNDERLICH, J., 1985. Eine bisher unberanknne fossile Krabbenspinne aus Randecker Maar in Süd-west-Deuschland (Arachnida: Araneae: Thomisidae). *Neue ent. Nachr.*, **14**: 4-13.