

NEUROSYMPLOCA? OLIGOCENICA A NEW FOSSIL SPECIES OF LEPIDOPTERA ZYGAENOIDEA OF THE OLIGOCENE OF CÉRESTE (LUBÉRON, FRANCE)

**NEUROSYMPLOCA? OLIGOCENICA, UNA NUEVA ESPECIE FÓSIL DE LEPIDOPTERA
ZYGAENOIDEA DEL OLIGOCENO DE CÉRESTE (LÚBERON, FRANCIA)**

Fidel FERNÁNDEZ-RUBIO¹ & André NEL²

¹ Castellana, 138; E-28046 Madrid, España.

² Laboratoire d'Entomologie, Museum National d'Histoire Naturelle, 54. Rue Buffon F-75005 Paris, France.

Summary: A new fossil of Zygaenidae, proceeding of the Oligocene of Céreste (Lubéron, France) is described. After the preserved characters and the phylogeny of the tribe the authors establish its diagnosis concluding that the specimen can be assigned to the present african genus *Neurosymploca* (despite its preservation state and the archaism of some of its characters - as the rhomboidal section of its antennae -) or to the stem-group that gave origin to *Neurosymploca* + *Zutulba* and also to *Praezygaena* + *Reissita* + *Epizygaenella* + *Zygaena*. A comparative study with the other described fossils of Zygaenini is proposed, underlining the suggested evolution. This specimen is the oldest fossil of Zygaenini described until now, because the others are Lower Miocene (*Zygaena?* *turoensis*) or to the Upper Miocene (Sarmatian) ("*Zygaena*" *mioecaenica* and *Zygaenitis* *controversus*).

Key words: *Neurosymploca*, Zygaenini, Fossil, Oligocene, Céreste, Luberon, France.

Resumen: Los autores describen un nuevo fósil de Zygaenidae, procedente del Oligoceno de Céreste (Lubéron, Francia). En base a los caracteres conservados y a la filogenia de la tribu, establecen su diagnóstico concluyendo que el ejemplar pudiera adscribirse al actual género africano *Neurosymploca* (pese a su deficiente estado de conservación y al arcaísmo de algún carácter -como la sección romboidal de sus antenas-) o al tronco que dio origen, de una parte a *Neurosymploca* + *Zutulba* y de otra a *Praezygaena* + *Reissita* + *Epizygaenella* + *Zygaena*. A través de un estudio comparativo con los otros Zygaenini fósiles descritos, se indica la evolución hipotética. Este ejemplar es el más antiguo fósil de Zygaenini descrito hasta la fecha, ya que los otros corresponden al Mioceno Inicial (*Zygaena?* *turoensis*) o al Mioceno Tardío ("*Zygaena*" *mioecaenica* y *Zygaenitis* *controversus*).

Palabras clave: *Neurosymploca*, Zygaenini, Fósil, Oligoceno, Céreste, Luberon, Francia.

Introduction

The phylogenetic and biogeographical analysis of the various genera of the family Zygaenidae Latreille, 1809 have been established on the sole basis of the available data concerning the recent genera.

The fossil record of Zygaenidae is very incompletely, but it has provided numerous data of great importance on the antiquity of some genera but also on the paleobiogeography and the evolution on this family. Fossil Zygaenidae are only known from lacustrine sediments.

We have recently discovered a new fossil species of Zygaenidae in the outcrop of Céreste (Alpes-de-Haute-Provence, France), which is of great interest for the paleobiography of this family.

SCHMIDT-KITTER & STORCH (1985) have proposed the age of Lower Stampian for the paleolake of Céreste on the basis of the study of small fossil mammal (Rodentia), but this hypothesis remains uncertain because of the lack of recent study of the paleoflora of this outcrop. Even the entomofauna has appeared in rather few publications, except for the general thesis of THÉOBALD (1937) concerning the insects of the Oligocene of France, a general overview of LUTZ (1984), and some partial works on Odonata of one of us (A.N.). The entomofauna is very rich (more than 20000 specimens have been found) and very diverse, with about 1000 different species, almost all of them being still undescribed. Nearly all the recent orders have been discovered but the Coleoptera and Diptera are the more abundant in specimens if not in species.

The Lepidoptera are rare, with less than five known species, representing the following families: Nymphalidae (three species and about ten specimens), Zygaenidae (two specimens), Noctuidae (?) (one species with one specimen). This lepidopteran fauna, although very scarce, remains one of the best diverse of the Cenozoic of Western Europe. Only the outcrop of the Upper Oligocene of Aix-en-Provence has given more species, but comparatively fewer specimens.

The sediments of Céreste are fine-laminated calcareous and "oilshale". The preservation of insects is very nice and, very frequently, traces of original colouration are visible. The few available data suggest that the paleoclimate was warm and humid, maybe with an alternance of dry and wet periods (THÉOBALD, 1937). The discoveries of a crocodile and of a parrot, still undescribed as the great majority of the known fossil animals and plants, would confirm this hypothesis.

Methodology

The following techniques have been used for the description and illustration:

- Macro-photographies in white/black, with tangential visible light.
- Idem with ultraviolet light.
- Idem infrared (of forged colour) with and without red filter.
- Computerized treatment of the obtained images.

Material of comparation

We have compared the new taxa with the following fossils species:

- "*Zygaena*" *miocaenica* Reiss, 1936 and *Zygaenitis controversus* Burgeff, 1931, after the redescription and schemes of NAUMANN (1987), both from the laminated oil-shale dysodile beds of Randecker Maar, an Upper Miocene (Sarmantian) outcrop situated in Schwäbische Alb (Wurtemberg, South-West of Germany).
- *Zygaena?* *turoensis* Fernández-Rubio, Peñalver & Martínez-Delclòs, 1991, two known specimens from the meromictic Lower Miocene paleolake of Rubielos de Mora (Teruel, South-East of Spain).

Among the recent taxa we have compared the new fossil to species of the genera *Orna* Kirby, 1892, *Epiorna* Alberti, 1954, *Neurosyploca* Wallengren, 1858, *Zutulba* Kirby, 1892, *Praezygaena* Alberti, 1954, *Reissita*, Tremewan, 1959, *Zygaena* Fabricius, 1775 and *Epyzygaenella* Tremewan & Povolny, 1968, all from the collection of the first author.

Neurosyploca (?) oligocenica n. sp. (Fig.1-5)

SYSTEMATIC

Order: LEPIDOPTERA Linnaeus, 1758
Suborder: DITRYSIA Börner, 1925
Family: Zygaenidae Latreille, 1809
Subfamily: Zygaeninae Latreille, 1809
Tribe: Zygaenini Latreille, 1809
Genus: *Neurosyploca* Wallengren, 1858
Species-Type: *Neurosyploca concina* (Dalman, 1823).

PRESENT DISTRIBUTION: Strictly african: Republic of South Africa (Cape Province, Natal, Transvaal).

ETHYMOLOGY: After the age of the species.

HOLOTYPE: The following study is only based on the adult specimen n° MNHN-LP-R. 55185 (n° 3754, coll. Nel.), Laboratory of Paleontology, National Museum of Natural History, Paris, France. Another specimen has been recently discovered in the same outcrop and is located in the collection Francine Papier, near Strasbourg, but, unfortunately, it was not available for this study.

AGE AND LOCALITY: Upper Oligocene, Lower Stampian, Céreste, Alpes-de-Hautes-Provence, France.

DESCRIPTION: The specimen (Fig. 1-5) is a part and counterpart of a butterfly, preserved as a tiny carbonized pellicle. It is in dorso-ventral position, with the forewings disposed like a delta (they make a less acute angle than those of the recent species in their rest position and the others fossils known of Zygaenini), the hindwings are covered by the forewings, disposed like a tiled roof, that is the normal rest position of the recent species of Zygaeninae. The ground-colour of the wings is clear brown.

The part (A) shows the dorsal view, almost complete, except for distal parts of the forewings and parts of the hindwings. The counterpart (B) shows the ventral view, it is incomplete and broken into three pieces: a small fragment with the head and the thorax; the left antenna is preserved together with the distal part of left forewing on another fragment; the third fragment shows the distal segments of the abdomen, the major part of the right forewing and the posterior part of the left hindwing. The whole length, from head to the apex of the abdomen, is 14.22 mm.

Head (Fig. 2): it is slightly flexioned downward. The presence or absence of chaesotoma cannot be determined. The antennae are clavate, with tip acute, the left one is better preserved. The general aspect of antenna is similar to that of the recent *Neurosyploca*; it resembles most closely to that of the fossil "*Zygaena*" *miocaenica* with antennal club less differentiated than those of the others more "advanced" genera of this family (*Praezygaena*, *Epizygaeella*, *Reissita*, *Zygaena*), whose initial and middle portions are thinner. The observation under high amplification suggests that the antenna had a rhomboidal section, unlikely the rounded section of the recent species. This rhomboidal aspect cannot be attributed to the post-mortem taphonomic processes, because of its uniformity. There is no trace of antennal pectination. The estimated number antennal of segments is 38-46.

The eyes, not very well preserved, are elliptical, until a maximal length of 0.6 mm. They show traces of the ommatidia. The poor preservation does not permit to observe the aspect of the rostrum.

Thorax (Fig. 3): It is 5.56 mm long and 4.0 mm wide. The dorsal region is elliptical and seems to have been originally covered of modified hair-like scales, more densely in the anterior and lateral parts. The ventral view does not show significant details because of its poor preservation.

Abdomen (Fig. 4): Its ventral part is better preserved than the dorsal one, its left lateral part is partly destroyed. It is about 7.78 mm long and 4.0 mm wide. Four darker transverse stripes are dorsally visible, they could correspond to tergites or to lightly colored rings (cingulum), but the preservation does not allow the choice between the two possibilities. A nearly apical darker cingulum is clearly visible on the ventral part of the abdomen, it is very similar to the coloured cingulum of the recent more "primitive" species of the most advanced genera. Genital valves seem to be visible at the apex of the abdomen, thus it could be a male.

Legs: They are poorly preserved and partly desarticulated. There are not visible tibial spurs in the hind legs, but this could be an artefact of preservation. The following structures are visible: Right fore leg: Femur and tibia; left fore leg: Coxa, femur and tibia, but not tarsus; right medial leg: The tibia is visible on the obverse and the tarsus on the reverse; posterior right leg: On the reverse, poorly preserved parts of the tarsus. The dimensions of these preserved structures are almost identical to those of the recent taxa.

Forewings: The detailed structures of the wing scales cannot be elucidated. In (A) the two wings show two destroyed areas, that cannot be confused with wing spots. In (B) such three areas are visible. The apex of the wings are lacking, but they were about 15.7 mm long, and 4.22 mm wide, thus the ratio length/width is 3.71 (this ratio is 3.93 in *Zygaena?* *turoensis*; 3.82 in "*Zygaena*" *miocaenica* and 3.80 in *Zygaenitis controversus*). Thus this ratio is distinctly lower in *Neurosyploca (?) oligocenica* n. sp than in the other fossils Zygaenidae. This result confirms the opinion of ALBERTI (1954: 184) who asserts that the recent species of *Neurosyploca* have narrower wings than in the other genera of Zygaenini.

By the other hand, as already indicated in FERNÁNDEZ-RUBIO *et al.* (1993) the wings of the known fossils Zygaenidae are narrower than those of the recent species, even if these taxa appear well aligned with a regression line of the recent taxa (in the linear adjustment of the wings ratios) (Fig. 6).

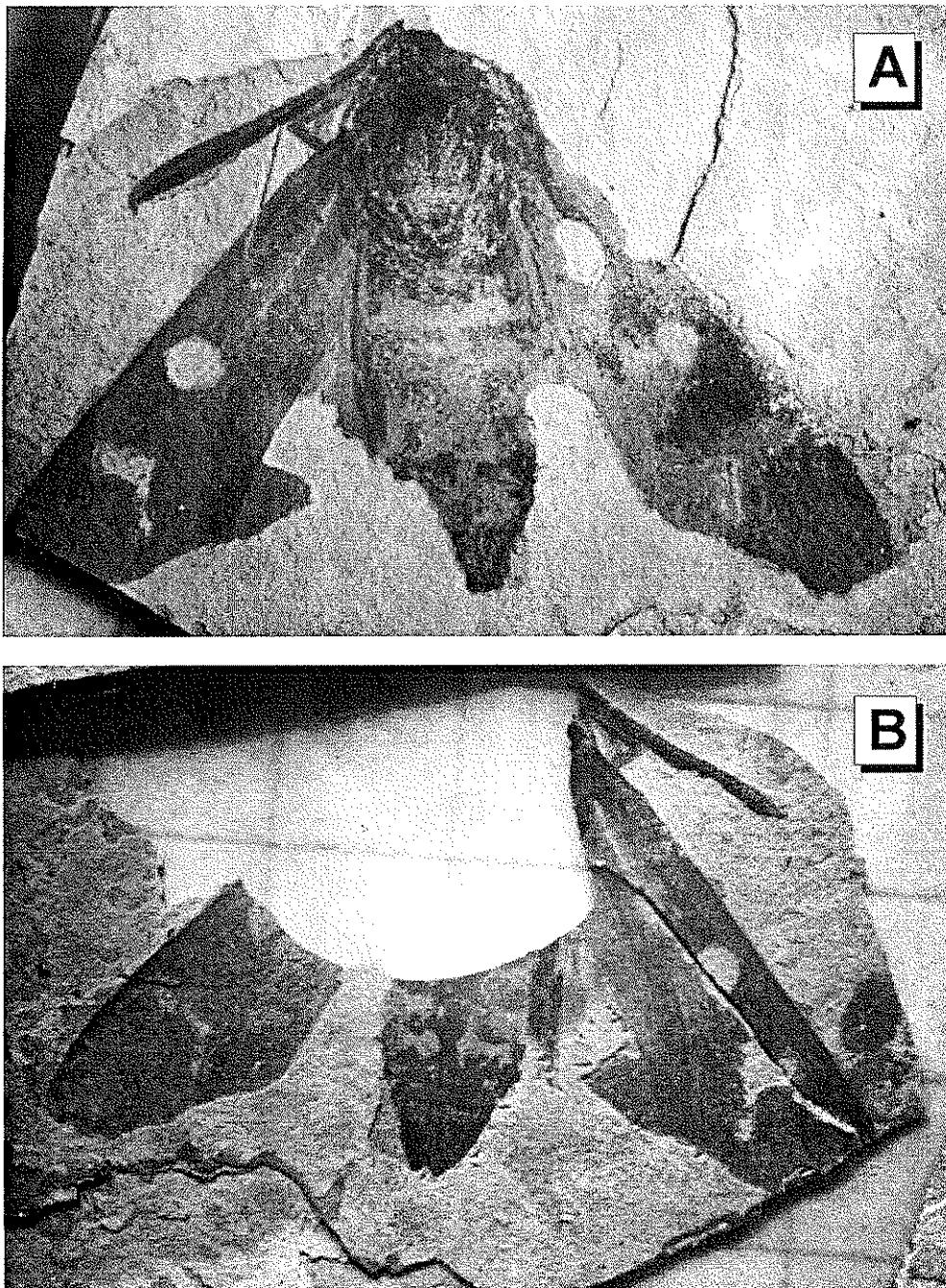


Fig. 1.- *Neurosymploca (?) oligocenica*, n. sp. A) Dorsal view / Vista dorsal. B) Ventral view / Vista ventral.

The wings venation is not preserved, except the cubital vein in right forewing, in (A).

In relation to the typic six-spoted pattern of forewings of Zygaenini, only are visible: the spot 1 in both the part and counterpart and it is longer than broad and light amber coloured. The spot 2 is almost vestigial, very scarcely visible in left forewing (A) and lacks in (B), because of the partial destruction of this corresponding area. A vestigial spot 5 is more or less visible in (B). Due to the transformation process of the pigments that took place during the fossilisation these spots -that are now light amber coloured- must have been red or yellow (NAUMANN, 1987).

Hindwings: Only the left one is visible in both part and counterpart. It is incomplete and partly covered by the

forewing. It is 7.90 mm long and 2.67 mm wide, ratio length/width 2.96 (somewhat lower than that of *Zygaena?* *turoensis* that is 3.03, but distinctly greater than those of the recent paleartic species -from 1.70 to 2.0- [FERNÁNDEZ-RUBIO *et al.* 1993]).

Because of the poor preservation it is impossible to determine if there were darker inner margin and apex. Nevertheless, the rectangular spot that arises from the internal border near the middle of its length and extends into the upper fourth of the hindwing area is visible (as occurs in the other Zygaenini fossils and in the species considered as more primitive of the present "evolved" genera).

The venation of the hindwing is not preserved, but all the recent species of Zygaenini have a similar venation.



Fig. 2.- Left antenna of *Neurosymploca (?) oligocenica*, n. sp. (in dorsal view).
/ Antena izquierda de *Neurosymploca (?) oligocenica*, n. sp. (en visión dorsal).

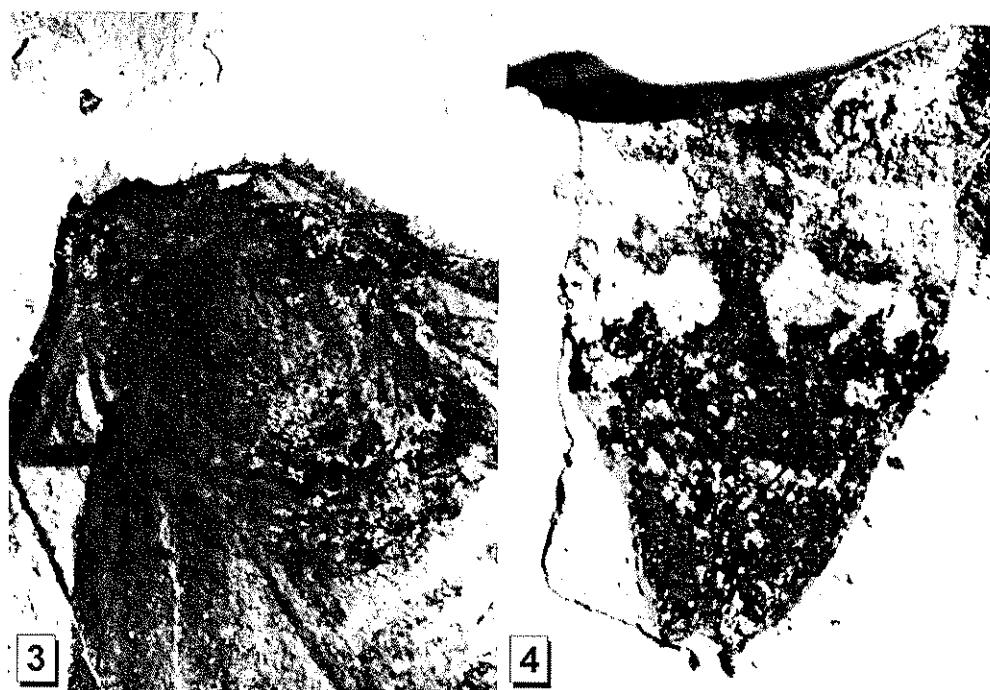


Fig. 3.- Thorax of *Neurosymploca (?) oligocenica*, n. sp. (in dorsal view)
/ Tórax de *Neurosymploca (?) oligocenica*, n. sp. (en visión dorsal).
Fig. 4.- Abdomen of *Neurosymploca (?) oligocenica*, n. sp. (in ventral view).
/ Abdomen de *Neurosymploca (?) oligocenica*, n. sp. (en visión ventral).

Diagnosis:

The general aspect of the clavate antenna, with the antennal tip acute, but not very broadened in its basal and median thirds, the incomplete six-spotted pattern in the forewing but with the presence of a well-developed and expanded spot 1, together with the narrow wings, allow us to assign this fossil to the recent african genus *Neurosymploca*, or to the stem group of the genera (*Neurosymploca* + *Zutulba*) and (*Praezygaena* + *Reissita* + *Zygaena* + *Epizygaenella*).

The rhomboidal section of the antenna seems to be unique within the Zygaenidae and could justify the creation of a new genus, but it is likely to be a plesiomorphic condition. Also, after NAUMANN (1987) and FERNÁNDEZ-RUBIO *et al.* (1991) the creation of new genus would not clarify the phylogenetic position of this taxon and will just add confusion to the nomenclature. For this reasons we include it provisionally in the genus *Neurosymploca*, with some doubt.

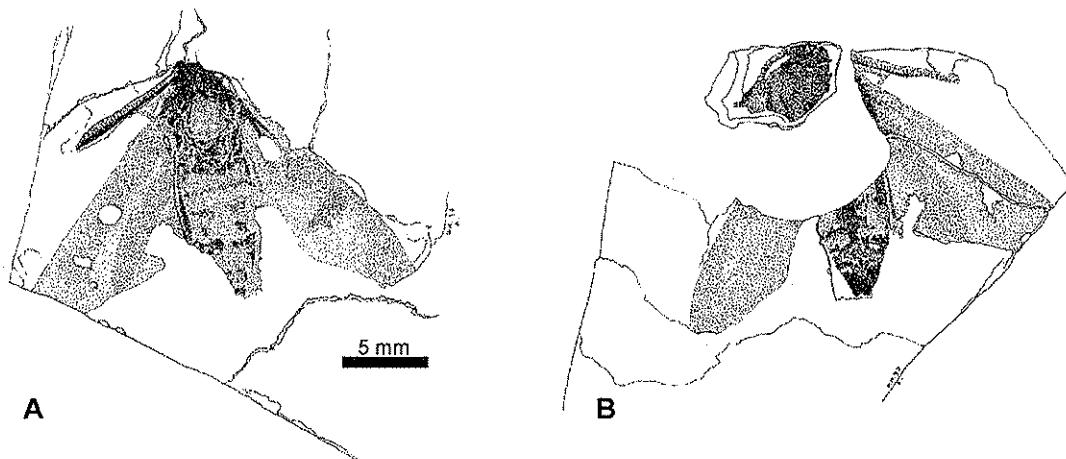


Fig. 5.- Drawing of *Neurosymploca* (?) *oligocenica*, n. sp. A) dorsal view and B) ventral view / Esquema de *Neurosymploca* (?) *oligocenica*, n. sp. (A) en visión dorsal y (B) en visión ventral.

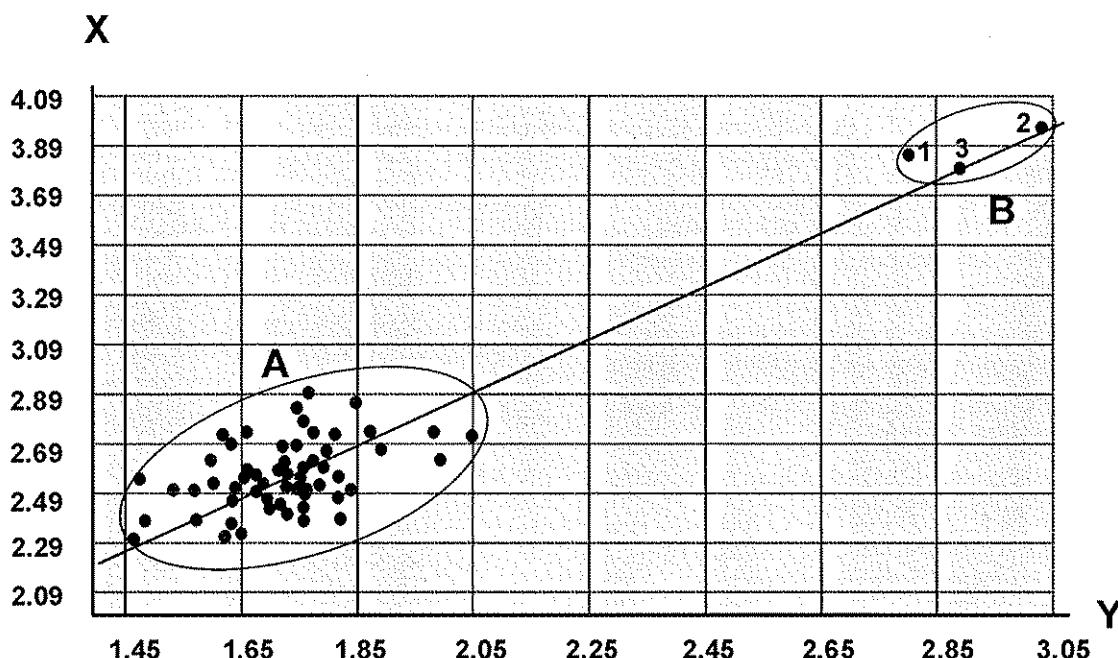


Fig. 6.- Linear ajustament of the wing ratios. X = ratio length/width of the forewings. Y = ratio length/width of the hindwings. A = recent species of *Zygaena* and *Epizygaenella*. B = fossil species of *Zygaenini*. 1 = "*Zygaena*" *miocaenica*. 2 = *Zygaena*? *turoensis*. 3 = *Neurosymploca* (?) *oligocenica* n. sp.

/ Ajuste lineal de los cocientes alares. X = Cociente largo/ancho del ala anterior. Y = Cociente largo/ancho del ala posterior. A = Especies actuales de *Zygaena* y *Epizygaenella*. B = Especies fósiles de *Zygaenini*. 1 = "*Zygaena*" *miocaenica*. 2 = *Zygaena*? *turoensis*. 3 = *Neurosymploca* (?) *oligocenica* n. sp.

Discussion

The taxonomic position of this new species will be more comprehensive if we take into account: the phylogeny of *Zygaeninae* and the diagnostic characters of the genera of this subfamily.

Phylogeny of *Zygaeninae*:

After the works of ALBERTI (1954, 1955 and 1958-1959), supported in this aspect by NAUMANN (1977, 1985 and 1987), the subfamily *Zygaeninae* clearly appears as monophyletic.

We here proposed a phylogenetic tree, after NAUMANN (1987): Fig. 7.

The ancestors of the recent genera *Zygaena* and *Epizygaenella* must have been present in Africa and Europe before the Miocene, as suggested in ALBERTI (*loc. cit.*), NAUMANN (*loc. cit.*) and FERNÁNDEZ-RUBIO *et al.* (1991, 1994) and is confirmed by the present discovery.

Diagnostical characters of the recent genera:

A great part of the generic characters of the *Zygaenini* are not preserved in the available fossils, neither we can expect to find them in the future (for example, genital structures or biological data). Nevertheless, some other features are observable, as for example:

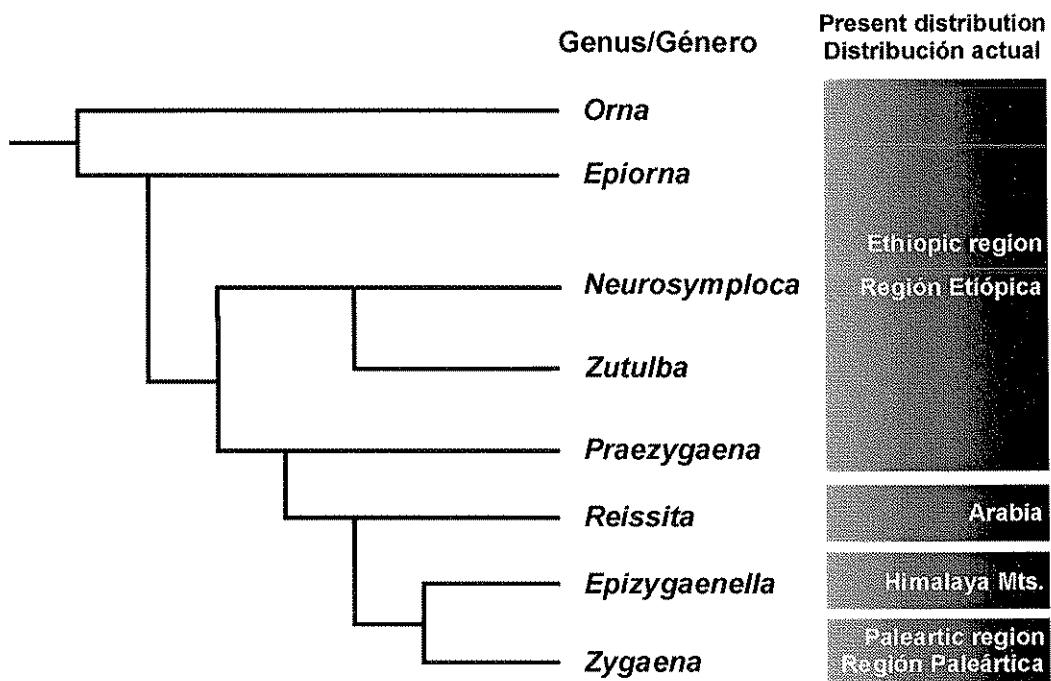


Fig. 7.- Phylogenetic tree of Zygaeninae, after NAUMANN (1987). /
Árbol genealógico de Zygaeninae, inspirado en NAUMANN (1987).

1. Proboscis: Only reduced in *Orna* and *Epiorna*. After NAUMANN (1977), this reduction is a derived condition that could be related to the decrease or absence of the food-plants where the imagos could sip.
2. Tibial spur in the hind legs: Present in *Neurosymploca*, variable in *Zygaena*, absent in the other recent genera.
3. Antenna: Clavate and pectinated in *Orna*. Clavate but not pectinated in the other genera.
4. Wing scales: Hair-like in *Orna*. Almost rectangular and elongated in all the other genera.
5. Basal hyaline area of the hindwing: Absent in *Orna* and *Epiorna*, but present in the other genera.
6. Six-spotted pattern in forewing: Absent in *Orna* and *Epiorna*, reduced in *Neurosymploca* and present in the other genera.
7. Second basal spot in the forewing: Absent in *Orna*, *Epiorna*, *Neurosymploca* and *Zutulba*, but present in *Praezygaena*, *Epizygaenellya*, *Reissita* and *Zygaena*.
8. Veins R_2 and R_4 of the forewing: Not basally fused in all the cited genera, except in *Epizygaenellya* where R_2 - R_4 are stalking (R_2 proceeding from R_4).
9. Origins of the veins R_2 , R_4 and R_5 of the forewing: They are strongly approximate, nearly basally fused, in *Neurosymploca*. They are separated in the other genera (except in *Epizygaenellya*, where R_2 and R_3 are stalking and arising from R_4).

Neurosymploca (?) oligocenica n. sp. and the recent *Neurosymploca fulfil*, at least, the conditions 3, 6 and 7 listed above. It is not possible to assign it to genus *Zutulba* with is a more recently evolved afrotropical genus, derivative of *Neurosymploca*. It is more probably a representative of the stem-group of recent (*Neurosymploca*+*Zutulba*) and (*Praezygaena*+*Reissita*+*Epizygaenellya*+*Reissita*).

Comparison with the other described fossils Zygaenidae:
The six-spotted pattern is incomplete in *Neurosymploca (?) oligocenica* n. sp (Upper Oligocene). This pattern is faintly visible (but already existed) in *Zygaena?* *turoensis* (Lower Miocene). It is more developed in "Zygaena" *miocaenica* and in *Zygaenitis controversus* (Late Miocene).

In *Neurosymploca (?) oligocenica* n. sp. the antenna is clavate (though it seem to have a rhomboidal section), with its basal and median two thirds slightly broader than that of *Zygaena?* *turoensis*, "Zygaena" *miocaenica* (whose whitish apex suggest some relationships with *Epizygaenellya*) and *Zygaenitis controversus*.

In the forewing, the stalking of the veins R_2 and R_3 , with origin in R_4 is only present in *Zygaenitis controversus* and, as indicated in NAUMANN (1987), is only shared, among recent genera by *Epizygaenellya*. In "Zygaena" *miocaenica* and *Zygaena?* *turoensis*, R_2 is basally independent of $R_3 + R_4$, this character is sufficient to separate them from *Zygaenitis* and *Epizygaenellya*, and would correspond to *Zygaena*. These veins are not preserved in *Neurosymploca (?) oligocenica* n. sp., but R_2 was probably basally separated from $R_3 + R_4$, as occurs in all the other recent genera of Zygaeninae, except *Epizygaenellya*.

Taphonomy:

The taphonomic process can be separated into two phases:

1. The biostratinomic phase which includes the phenomena that happen from the death of the animal to its final burrowing.

After some experiments in ponds and aquarium (MARTINELL and MARTÍNEZ-DELCLÓS, 1990; NEL, 1991; FERNÁNDEZ-RUBIO *et al.*, 1991), the recent Lepidoptera shows a high capacity of buoyancy at the water surface. It produces a tardy submersion. Due to this long period of floating in the oxygenated zone, where the processes of physical and biological degradations are very active, the animal are frequently partly or completely destroyed at

this stage (this could be a cause of the relative rarity of the Lepidoptera in the insect fossil record in the lacustrine paleoenvironments). Nevertheless, we have observed that the *Zygaena* sink more quickly, due to the fact that their wings are maintained together close to the body. Thus, they seem to have a lower buoyancy and a higher trend to sedimentate. All the fossil *Zygaenini* (6 known specimens) are fossilized with the wings along the body. The relative abundance of the *Zygaenini* fossil could be related to this phenomenon.

The insect should remain in an anoxic bottom where the activity of the necrophagous organisms is as low as possible.

2. The diagenetic phase of the fossilisation includes all the transformations that happen after the burrowing, during a long period, even if the main diagenetic processes have not acted continuously during this time.

These processes implies important alterations of the morphology of the insect, because of the decay, the compression and the chemical transformations.

The preservation of delicate structures like the antennae or traces of colouration in the holotype of *Neurosyploca* (?) *oligocenica* n. sp., suggests a early and rapid diagenetic mineralization (ALLISON, 1980; MARTÍNEZ-DELCLÓS, 1991).

Conclusions:

1. The oligocene *Neurosyploca* (?) *oligocenica* n. sp. is the oldest known fossil of Zygaeninae. The other Zygaenidae are known from the Lower Miocene (*Zygaena*? *turoensis*) or from the Upper Miocene (Sarmatian) ("*Zygaena*" *miocaenica* and *Zygaenitis* *controversus*).
2. It seems to confirm the hypothesis of NAUMANN (1987) and FERNÁNDEZ-RUBIO *et al.* (1991, 1994) that the ancestors of the recent palearctic genera *Zygaena* and *Epizygaeella* were present in Europe before the Miocene.
3. The exact phylogenetic position of *Neurosyploca* (?) *oligocenica* n. sp. remains uncertain within the stem-group of (*Neurosyploca* + *Zutulba*) and (*Praezygaena* + *Reissita* + *Epizygaeella* + *Zygaena*).
4. According to NAUMANN (1987) the clavate antenna and the elongate wing shape were probably developed in relation to the change from the crepuscular to diurnal activity. Thus, the presence of those characters in *Neurosyploca* (?) *oligocenica* n. sp. suggests that it was a diurnal insect, as the more recent *Zygaenini*.

NEUROSYMPLOCA? OLIGOCENICA, UNA NUEVA ESPECIE FÓSIL DE LEPIDOPTERA ZYGAENOIDEA DEL OLIGOCENO DE CÉRESTE (LÚBERON, FRANCIA)

Introducción:

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.

El registro fósil de Zygaenidae es muy escaso, pero ha proporcionado datos de gran importancia sobre la antigüedad de algunos géneros, su paleobiogeografía y su evolución.

El escaso registro fósil publicado hasta la fecha se restringe a sedimentos laminados de origen lacustre.

El nuevo fósil que describimos es de gran interés para la paleobiogeografía de la familia. Procede del paleolago de Céreste (Alpes-de Haute-Provence, Francia.) SCHMIDT-KILLER & STOCK (1995) lo han datado como Oligoceno (Estampido Inicial), basados en los micromamíferos encontrados, pero esta hipótesis permanece incierta por la falta de estudios recientes sobre la paleoflora del yacimiento.

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 uno de nosotros (NEL, 1991), sobre Odonata. Su entomofauna es muy rica (se han encontrado más de 20000 ejemplares) y muy diversa (más de 1000 especies diferentes). Como más abundante en ejemplares, no en especies, figuran Coleoptera y Diptera. Los Lepidoptera son raros, con sólo 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 las más diversificadas del Cenozoico de Francia y sólo el Oligoceno Tardío de Aix-en-Provence ha proporcionado más especies, aunque, comparativamente, menos ejemplares.

Los sedimentos de Céreste son finas laminaciones calcáreas y "oilshale". La preservación de los insectos es bastante buena, incluso conservando algunas trazas de su coloración original.

Los datos disponibles sugieren la existencia entonces de un paleoclimate cálido y húmedo, con alternancia de períodos secos y lluviosos (THEOBALD, 1937). El hallazgo de un cocodrilo y de un loro, así como la mayoría de fósiles de plantas y animales descubiertos parecen confirmar esta hipótesis.

Metodología:

Para la realización de la descripción y dibujos se han utilizado los siguientes métodos:

- Macrofotografías en blanco/negro, con luz visible tangencial.
- Idem con luz ultravioleta.
- Idem infrarrojas (de color falseado) con y sin filtro rojo.
- Tratamiento computorizado de las imágenes obtenidas.

Material de comparación:

Como material fósil de comparación se han tenido en cuenta:

- "*Zygaena*" *miocaenica* Reiss, 1936 y *Zygaenitis* *controversus* Burgeff, 1931, ambas según la re-descripción y esquemas de NAUMANN (1987) y que proceden de lechos de pizarra de Randecker Maar, un cráter volcánico llenado con depósitos bituminosos del Mioceno Tardío (Sarmantino) situado en Schwäbische Alb, Wurtemberg (Sur-Oeste de Alemania).
- *Zygaena*? *turoensis* Fernández-Rubio, Peñalver & Martínez-Delclòs, 1991, dos ejemplares procedentes del

lago meromictico del Mioceno Inicial, situado en Rubielos de Mora (Teruel) en el Sur-Este de España.

Como material actual de comparación se han tenido también en cuenta especies de los géneros *Orna* Kirby, 1892, *Epiorna* Alberti, 1954, *Neurosyploca* Wallengren, 1858, *Zutulba* Kirby, 1892, *Praezygaena* Alberti, 1954, *Reissita*, Tremewan, 1959, *Zygaena* Fabricius, 1775 y *Epyzygaenella* Tremewan & Povolny, 1968 procedentes de la colección del primero de los autores.

***Neurosyploca (?) oligocenica* n. sp. (Fig. 1-5)**

Sistemática:

Orden: LEPIDOPTERA Linnaeus, 1758

Suborden: DITRYSIA Börner, 1925

Familia: Zygaenidae Latreille, 1809

Subfamilia: Zygaeninae Latreille, 1809

Tribu: Zygaenini Latreille, 1809

Género: *Neurosyploca* Wallengren, 1858

Especie-Tipo: *Neurosyploca concinna* (Dalman, 1823)

Distribución actual: Exclusivamente en Sudáfrica (Provincia del Cabo, Natal y Transvaal).

Derivatio nominis: En referencia al período geológico en el cual vivió.

Holotipo: El establecimiento de esta nueva especie se hace en base a un único ejemplar imago, que se encuentra depositado en el Laboratorio de Paleontología del Museo Nacional de Historia Natural de París (Francia), bajo las siglas MNHN-LP-R. 55185 (nº 2754 coll. Nel). Otro ejemplar ha sido recientemente descubierto en el mismo yacimiento, y se encuentra en la colección Fracine Papier, cerca de Estrasburgo, pero, infelizmente, no hemos podido estudiarlo.

Estrato y localidad típica: Oligoceno tardío (Estampiano Inicial) de Céreste, Alpes-de-Haute-Provence, Francia.

Descripción: El fósil (Fig. 1-5) está conservado 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 de fondo es marrón claro. Consta de impresión y contraimpresión. La impresión (A) presenta el dorso, casi completo, con excepción de las partes distales de las alas anteriores y parte de las posteriores. La contraimpresión (B) muestra la parte ventral del animal, es incompleta y está fracturada en tres porciones: un trozo pequeño que engloba la cabeza y tórax; otro con la antena izquierda y la parte externa del ala anterior izquierda; el tercero con los dos tercios finales del abdomen, gran parte del ala anterior derecha y la parte posterior del ala anterior izquierda. La longitud del ejemplar, desde cabeza a final del abdomen es de 14,2 mm.

Cabeza (Fig. 2): Está ligeramente flexionada hacia abajo. No es discernible la presencia o ausencia de *chaesotoma*. Antenas clavuliformes de final aguzado, mejor conservada la izquierda. El aspecto de la antena es compatible con el de las actuales *Neurosyploca*, con la maza antenaria menos marcada que en los otros géneros más evolucionados de esa familia (*Praezygaena*, *Epyzygaenella*, *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. No hay indicios de pectinaciones. El número estimado de segmentos es de 38-46.

Los ojos, no muy bien conservados tienen forma elíptica, con una longitud máxima de 0,6 mm. y muestran vestigios de sus omatídos. El estado de conservación del fósil no permite dilucidar el aspecto del rostrum.

Tórax (Fig. 3): Su longitud es de 5,56 mm con una anchura máxima de 4,0 mm. La zona dorsal se presenta con aspecto ovoide y tiene un aspecto que sugiere haber estado cubierta por escamas pilosas modificadas, más densas en las partes anterior y laterales. En la parte ventral no se aprecian detalles significativos, por el deficiente estado de conservación del ejemplar.

Abdomen (Fig. 4): Mejor conservado en reverso que en anverso, donde falta la parte lateral izquierda. La longitud estimada es de 7,78 mm con una anchura máxima de 4,0 mm. 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) y el final del abdomen sugiere la presencia de valvas, lo que permitiría afirmar que se trata de un ejemplar macho.

Patas: Están mal conservadas y con desarticulación parcial. No se aprecian espolones tibiales en pata posterior, pero el estado del ejemplar no permite asegurarla con certeza. Sólo se observan los siguientes detalles: pata anterior derecha: fémur y tibia; pata anterior izquierda: coxa, fémur y tibia, pero no tarso; pata media derecha: se insinúa tibia en el anverso y restos de tarso en el reverso; pata posterior derecha: en el reverso, restos de tarso, mal conservados.

Las dimensiones de estas partes conservadas concuerdan con las de las especies actuales de los géneros actuales.

Ala anterior: No es posible dilucidar el aspecto de las escamas alares. En (A) ambas alas presentan dos zonas con pérdidas de materia, que no pueden ser confundidas con manchas alares. En (B) hay también tres zonas con pérdida de materia. Falta el apex alar. La longitud estimada es de 15,67 mm, con anchura máxima de 4,22 mm, lo que arroja un cociente largo/ancho 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 *Zygaenitis controversus*). Este cociente es algo menor en *Neurosyploca (?) oligocenica*, n. sp. lo que está de acuerdo con la opinión de ALBERTI (1954:184) quien afirma que las especies de *Neurosyploca* tienen las alas más estrechas que las de los otros géneros. Por otra parte, como ya señaló FERNÁNDEZ-RUBIO *et al.* (1993) las alas de las Zygaenini fósiles son más estrechas que las de las especies actuales, aunque todas están en la misma línea de "ajuste polinómico de los valores alares" (Fig. 6). No se conserva venación alar, excepto la vena cubital en ala anterior derecha, en (A).

Con respecto al patrón de seis puntos en ala anterior, típico de los géneros más evolucionados de Zygaenini, sólo es visible la mancha 1 (en ambas impresiones), de color ámbar claro y de aspecto alargado. La mancha 2 es casi vestigial y muy poco visible en ala izquierda (A) y falta en (B), quizás debido a la pérdida de materia que ocurre en la impresión y en este lugar. Una vestigial mancha 5 parece insinuarse en (B). Dado el proceso de transformación de los pigmentos que ocurre durante la fosilización, las manchas -que aquí se muestran de color ámbar- debieron ser rojas o amarillas (NAUMANN, 1987).

Ala posterior: Solamente es visible en el lado izquierdo, en ambas impresiones (aunque incompleta y cubierta en parte por la ala anterior). Su longitud es de 7,90 mm y su anchura

máxima de 2,67 mm con un cociente largo/ancho de 2,96 mm [algo menor que en *Zygaena? turolensis* donde es de 3,03 mm, pero mucho mayor que en las especies actuales paleárticas, que tienen las alas más anchas -de 1,70 a 2,0 mm (FERNÁNDEZ-RUBIO *et al.*, 1993)].

No es posible, por el estado de conservación del ejemplar, dilucidar si este ala tuvo o no un margen interno y un apex más oscuro, como ocurre en las especies actuales más primitivas de los géneros evolucionados. Tampoco es visible la presencia de trazo medial que salga del borde interno (como ocurre en los otros fósiles de Zygaenini citados y en las especies consideradas como más primitivas de los actuales géneros evolucionados). No existen vestigios de venación en el ala posterior, que en las especies actuales de todos los géneros evolucionados de Zygaenini mantienen un patrón similar.

Diagnosis:

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, permiten adscribir a este ejemplar como perteneciente, o muy relacionado, con el actual género africano *Neurosyploca* o a su inmediata vecindad, en el tronco que originó, de una parte (*Neurosyploca* + *Zutulba*) y de otra (*Praezygaena* + *Reissita* + *Zygaena* + *Epizygaeella*).

El aspecto de la antena, con sección romboidal (no redondeada) indicaría un gran primitivismo y quizás justificaría la creación de un nuevo género, lo que, de acuerdo con NAUMANN (1987) y FERNÁNDEZ-RUBIO *et al.* (1991), no aclararía nada y crearía confusión. Por ello la englobamos provisionalmente en el género *Neurosyploca*, aunque con algún interrogante.

Discusión:

La situación taxonómica de esta nueva especie se muestra aun más clara si tenemos en cuenta la filogenia de Zygaeninae y las características actuales de los géneros que engloba esta subfamilia.

Filogenia de Zygaeninae:

Desde los trabajos de ALBERTI (1954, 1955 y 1958-1959), confirmados en este aspecto por NAUMANN (1977, 1985 y 1987), la subfamilia Zygaeninae se considera claramente monofilética.

El árbol genealógico, inspirado en NAUMANN (1987), sería el de la Fig.7.

Antecedentes de los actuales géneros *Zygaena* y *Epizygaeella* debieron llegar desde África a Europa antes del Mioceno, como señalaron ALBERTI (*loc. cit.*), NAUMANN (*loc. cit.*) y FERNÁNDEZ-RUBIO *et al.* (1991 y 1994) y lo confirma la n. sp. que aquí describimos.

Características de los géneros actuales:

Gran parte de las características típicas de los distintos géneros de Zygaenini no han sido encontradas en el registro fósil, ni es de esperar que se puedan hallar en el futuro (por ejemplo, estructura de las genitales, tipo de diapausia, plantas nutricias, tipo de capullo en fase de crisálida, etc.). Pero hay otras que sí pueden encontrarse y, de hecho, han sido descritas. Entre ellas, cabe destacar:

1. Proboscis: Reducida solamente en *Orna* y *Epiorna*. (Según NAUMANN [1977] 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 imágos).

2. Espolones en tibia de la pata posterior: presentes en *Neurosyploca*. 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 *Neurosyploca*. Presente en los demás géneros.
7. Segunda mancha basal en ala anterior: ausente en *Orna*, *Epiorna*, *Neurosyploca* y *Zutulba*. Presente en *Praezygaena*, *Epizygaeella*, *Reissita* y *Zygaena*.
8. Venas R_2 y R_4 del ala anterior: tienen origen diferente en todos los géneros citados, excepto el *Epizygaeella* donde R_2 está horquillada, naciendo de R_4 .
9. Origen de las venas R_2 , R_4 y R_5 del ala anterior: con un origen muy próximo; en *Neurosyploca* lo es aún más, casi común; en otros géneros están separados (excepto, como ya hemos dicho, en *Epizygaeella*, donde R_2 y R_3 son horquilladas, naciendo, a diversas distancias, de R_4).

Por cuanto antecede, *Neurosyploca (?) oligocenica* n. sp. cumple, al menos, las condiciones 3^a, 6^a y 7^a antes indicadas, y esto en la forma en que lo hace el actual género *Neurosyploca*. No puede adscribirse a *Zutulba*, que es un género más tardío, derivado de *Neurosyploca*. Muy probablemente es un representante del nexo de unión entre las ramas actuales (*Neurosyploca* + *Zutulba*), de una parte, y (*Praezygaena* + *Reissita* + *Epizygaeella* + *Reissita*), de otra. Pero como antes señalamos, crear un nuevo género no aclararía nada y añadiría confusión.

Comparación con los otros ejemplares del registro fósil:

El patrón alar de seis manchas está incompleto en *Neurosyploca (?) oligocenica* n.sp. (del Oligoceno). Este patrón es poco destacado (pero ya existe) en *Zygaena? turolensis* (del Mioceno Inicial) y está notablemente desarrollado en "*Zygaena*" *miocaenica* y en *Zygaenitis controversus* (Mioceno Tardío), lo que sugiere un desarrollo claramente evolutivo.

En *Neurosyploca (?) oligocenica* las antenas son clavuliformes (aunque parecen tener una sección romboidal), con sus tercios inicial y medio más gruesos que en *Zygaena? turolensis*, "*Zygaena*" *miocaenica* (cuyo ápice blanquecino indica un nexo evolutivo de unión con *Epizygaeella*) y *Zygaenitis controversus*.

En ala anterior, el horquillamiento de las venas R_2 y R_3 , con origen en R_4 solamente está presente en *Zygaenitis controversus* y, como ya fue señalado por NAUMANN (1987), corresponde al actual género *Epizygaeella* o a su tronco de origen, mientras que en "*Zygaena*" *miocaenica* y *Zygaena? turolensis* R_2 nace independiente de R_3 + R_4 , lo que la separa de ese género y -por sus demás características- corresponde a *Zygaena*. En *Neurosyploca (?) oligocenica* n.sp. no es posible visualizar estas venas, pero R_2 debe nacer separada, como ocurre en todos los géneros actuales de Zygaeninae, con excepción de *Epizygaeella*.

Tafonomía: Debemos distinguir dos fases tafónómicas:

1. La fase bioestratinómica (que incluye los procesos pre-enteramiento, desde que comienza la muerte del insecto hasta que es enterrado definitivamente).

En experiencias en balsas y acuarios (MARTINELL Y MARTÍNEZ-DELCLÓS, 1990; FERNÁNDEZ-RUBIO *et al.*, 1991), los lepidópteros actuales presentan una elevada capacidad de flotabilidad sobre la superficie del agua, lo que determina su tardío hundimiento. El largo tiempo transcurrido en la zona oxigenada hace aumentar, en gran medida, los procesos tafónómicos degradativos físicos y biológicos (este podría ser uno de los factores que explica el escaso registro de lepidópteros existente en sedimentos lacustres, en comparación con el resto de órdenes de insectos). Sin embargo, hemos observado que las *Zygaena* se hunden más rápidamente, puesto que mantienen, en todo momento, sus alas recogidas junto al cuerpo, lo que conlleva una menor flotabilidad y, por ello, una mayor tendencia a la sedimentación. Todos los ejemplares del registro fósil de Zygaenini (6 en total) se presentan fosilizados con las alas en esta posición de alas "en tejadillo". Pensamos que este fenómeno ha sido importante para la relativa "abundancia" de Zygaenini en el registro de lepidópteros paleárticos.

El insecto debe quedar después depositado en un fondo anóxico que disminuiría la actividad de organismos necrófagos causantes de la desarticulación.

2. La fase fosildiagenética (que incluye los procesos que acaecen desde que el organismo queda enterrado hasta que es hallado) es la etapa más larga, aunque los procesos diagenéticos no tienen porque 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 y la transformación química de la materia orgánica.

La preservación de estructuras delicadas como antenas, trazas de coloración, etc. en *Neurosymploca (?) oligocenica* n. sp. indicaría una mineralización diagenética temprana (ALLISON, 1980; MARTÍNEZ-DELCLÓS, 1991).

Conclusiones:

1. *Neurosymploca (?) oligocenica* n. sp. representa 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 -Sarmatiano- ("*Zygaena*" *miocaenica* y *Zygaenitis controversus*).
2. Confirma la hipótesis de NAUMANN (1987) 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.
3. Las antenas clavuliformes y el alargamiento de las alas son, probablemente, consecuencia del cambio de las costumbres crepusculares a diurnas (NAUMANN, 1987). Consecuentemente la presencia de estos caracteres en *Neurosymploca (?) oligocenica* n. sp. indicaría que se trataba ya de un insecto diurno, como los actuales géneros evolucionados de Zygaenini.

References / Bibliografía

- ALBERTI, B., 1954. Über die stammesgeschichtliche Gliederung der Zygaenidae nebst Revision einiger Gruppen (Insecta, Lepidoptera). *Mitteilungen der Zoologische Museum*. Berlin, 30: 115-480.
- ALBERTI, B., 1955. Zur Stammesgeschichte und Systematik der Zygaenini (Lep., Zygaenidae). *Deutsches Entomologische Zeitschrift*, (N.F.), 2: 301-321.
- ALBERTI, B., 1958-1959. Über den stammesgeschichtlichen Aufbau der Gattung *Zygaena* F. und ihren Vorstufen. *Mitteilungen der Zoologische Museum*, Berlin, 34: 204-296; 35: 203-242.
- ALLISON, P. A., 1988. Konservat-Lagerstätten: Cause and classification. *Paleobiology*, 22: 115-126.
- 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.
- FERNÁNDEZ-RUBIO, F., DE OLANO, I. & CUÑARRO, J., 1993. Contribución al conocimiento de algunos parámetros mensurables de Zygaenini (Zygaenidae, Lepidoptera) paleárticos. *Estudios Museo Ciencias Naturales Alava*, 8: 103-136.
- FERNÁNDEZ-RUBIO, F., PEÑALVER, E. & MARTÍNEZ-DELCLÓS, X., 1991. *Zygaena? turolensis*, una nueva especie de Lepidoptera Zygaenidae del Mioceno Inferior de Rubielos de Mora (Teruel). Descripción y filogenia. *Estudios Museo Ciencias Naturales Alava*, 6: 77-93.
- FERNÁNDEZ-RUBIO, F. & PEÑALVER, E., 1994. Un nuevo ejemplar fósil de *Zygaena? turolensis* Fernández-Rubio, Peñalver y Martínez-Delclós, 1991 (Lepidoptera; Zygaenidae). *Estudios Museo Ciencias Naturales Alava*, 9: 39-48.
- HOFMANN, A & TREMEWAN W. G., 1996. *A systematic Catalogue of Zygaeninae*. Ed. Harley Books. Essex.
- LUTZ, H., 1984. Beitrag zur Kenntnis der Unteriglozänen Insektenfauna von Céreste (Süd-Frankreich). *Documenta Naturae*, München, 21:1-26.
- MARTINELL, J. & MARTÍNEZ-DELCLÓS, X., 1990. Observaciones sobre la flotabilidad de los insectos. Com. Reunión de Tafonomía y Fossilización. 201-209. Madrid.
- MARTÍNEZ-DELCLÓS, 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* N° extraordinario: 125-137.
- MARTÍNEZ-DELCLÓS X. & MARTINELL, J., 1993. Insect taphonomy experiments. Their application to the Cretaceous outcrops of lithographic limestones from Spain. *Kaupia. Darmstädter Beiträge zur Naturgeschichte*, 2: 133-144.
- NAUMANN, C. M., 1977. Stammesgeschichte und tiergeographische Beziehungen der Zygaenini (Insecta, Lepidoptera, Zygaenidae). *Mitteilungen Münchener Entomologische Gesellschaft*, 67: 1-25.
- NAUMANN, C. M., 1985. Phylogenetische Sistematik und klassisch-typologische Systematik- mit einigen Anmerkungen zu stammesgeschichtlichen Fragen bei den Zygaenidae. *Mitteilungen Münchener Entomologische Gesellschaft*, 74: 1-35.
- NAUMANN, C. M., 1987. On the phylogenetic significance of two Miocene zygaenid moths (Insecta, Lepidoptera). *Paläontologische Zeitschrift*, 61: 299-308.
- NEL, A., 1991. Analyse d'Entomofaunes cénozoïques. *Intérêt de la Paléontologie pour les Sciences de la Terre et de la Vie*. Doctoral Thesis, University of Reims-Champagne-Ardenne: 1-882.
- REISS, H., 1936. Ein Zygaenenfund aus der Tertiärzeit. *Entomologische Rundschau*, 53: 554-556.