

ENTOMOLOGIA DEL CUATERNARIO

Robert Angus¹ e Ignacio Ribera²

¹ Department of Biology, Royal Holloway, University of London, Egham Hill, Englefield Green, Surrey TW20 0EX, UK

² Environmental Sciences Department, The Scottish Agricultural College, Auchincruive, Ayr KA6 5HW, UK.

Quaternary Entomology-Summary. - During the last century and the early part of this one, fossil insects were usually considered to be extinct species - often as a result of influence of work on mammals. With the start of Professor Russell Coope's programme of research in the 1950's the true picture began to emerge: Quaternary fossil insects combine a high degree of evolutionary stability (there is almost no evidence of speciation or extinction) with vast changes in the distribution of the species in response to climatic fluctuations. The species sorting took place in the late Tertiary, with the first glaciation: the species that survived the initial changes, manage to survive the whole Quaternary.

In general, Quaternary deposits are unconsolidated, and the insect fossil (mainly beetles) are not mineralised. They are biodegradable, which means that for adequate preservation the fossil material has to be buried in damp anaerobic conditions. Fossils are not found in old soil horizons.

Quaternary deposits with fossil insects are often found in isolated pockets, which makes dating the material difficult. Moreover, due to the rapid rate of climatic change, a narrow layer of detritus may contain fossils representing very different faunas. The fossils are extracted through a process of sieving, washing with warm water and detergent, and sorting either manually or with the aid of kerosene. Fossils are preserved mounted dry (taking special care due to their fragility) or in alcohol.

The identification of fossil material is, in principle, the same as that of modern: fragments are compared with reference material until a match is found (keys only provide a tabulation of the comparisons to be made).

The apparent lack of significant evolutionary change, and in particular of speciation, during at least the second half of the Quaternary is one of the most striking and surprising observations in the study of insect fossils. The initial basis for this view is the quality of identification which is possible with the fossil material, often based on details of surface sculpture or even fossil genitalia. Such was the surprise caused by this apparent absence of evolution that the suggestion was put forward that even if the climatic fluctuations of the Quaternary had not caused morphological evolution, they must have caused extensive physiological evolution. However, this appears not to be the case, because most fossil assemblages make perfect sense in terms of the present ecology of the species, and the same associations of species occur over and over again both in time and in space.

An alternative approach to this problem is to study species with disjunct modern distributions, especially if the age of the disjunction can be ascertained from study of fossil material. Thus, *Helophorus lapponicus* has disjunct populations in Iberia and Scandinavia which have been isolated for at least 10,000 years, but are still able to interbreed successfully. Ten thousand generations have not been enough to produce a complete reproductive isolation. Many climatic changes during the Quaternary occurred at shorted intervals, and the continuous displacement of populations chasing suitable climatic conditions could have had the consequence of a continuous genetic mixing which prevented the evolutionary change. Exceptions to this general framework could be isolated small populations in caves, islands, or mountain tops.

This view is supported by the habitual presence of exotic species in fossil deposits in England. During cold periods species now living only in the eastern Palaearctic region (e.g. in Siberia or in the Tibetan plateau) were common in Western Europe, and during the interglacials some species now considered to be 'endemics' of the Iberian Peninsula or some Mediterranean islands were also found in England. With only the information of the present distribution of the species is not possible to distinguish between local endemics or species with relict, restricted distribution, but which could have originated in very distant areas. Response to changing climates is seen to be changing distribution - not a determined 'long march' but rather a constant tendency for any species to colonise areas which are (or become) suitable, and to die out in unsuitable areas.

Because of its geographical situation, the effect of the glaciations in the Iberian Peninsula was less intense than in north and central Europe, the ice caps being restricted to the high altitudes in some mountains. The abundance of mountain ranges could also offer altitudinal refugia: species could find more favourable conditions with a reduced horizontal displacement, favouring the persistence of local or regional faunas and increasing the global diversity both in number of species and in the genetic intraspecific variability. The virtual absence of any information on Quaternary insects from the Iberian Peninsula leaves open all the possibilities.

El período Cuaternario, que incluye el Pleistoceno y el Holoceno, abarca aproximadamente los dos últimos millones de años de la historia de la Tierra. Es el período de las famosas Edades del Hielo (aunque hubo otros períodos glaciares muy anteriores en la escala geológica), cuando gran parte de Europa era tundra habitada por espectaculares mamíferos ya extintos, como el mamut y los rinocerontes lanudos. Aunque todavía se está progresando mucho en el conocimiento de los mamíferos del Cuaternario, los esquemas básicos de su estudio se establecieron a principios de siglo, algo muy distinto a lo que sucede con la entomología.

Durante el siglo pasado y a principios de este se realizaron algunos estudios de insectos fósiles del

Cuaternario (ver Elias, 1994 para una relación detallada), pero en ellos se tendía a considerar a los insectos como especies extintas - seguramente como resultado de la influencia de los trabajos con mamíferos. Con el inicio del programa de investigación del Profesor Russell Coope en los años cincuenta se empezó a perfilar una imagen más adecuada a la realidad. Al iniciarse una revisión más exhaustiva de las especies descritas como fósiles extintos se descubrió que muchas de ellas se correspondían perfectamente con especies actuales. El de Angus (1973) fue uno de los primeros trabajos en los que se sinonimizaron especies "fósiles" con modernas (en este caso, cinco especies de *Helophorus*, un coleóptero acuático, descritas por A. M. Lomnicki

de depósitos del Pleistoceno en Ucrania). La principal conclusión de estos trabajos fue que en los insectos fósiles del Cuaternario se combinaba un elevado grado de estabilidad evolutiva (prácticamente no hay evidencia de aparición de especies nuevas) con enormes cambios en su distribución, como respuesta a las fluctuaciones climáticas.

Durante el Cuaternario tampoco se produjeron muchas extinciones de especies de insectos, a pesar de los grandes cambios climáticos y de la defaunación de amplias zonas del norte Europeo, que durante buena parte del Pleistoceno estuvieron totalmente cubiertas por glaciares. Las únicas extinciones probables son las de especies muy asociadas a mamíferos que sí se extinguieron, como algunos escarabajos coprófagos, o una pulga encontrada en una carcasa de mamut en Siberia (Elias, 1994). Se conocen especies extintas de fines del terciario, al iniciarse los períodos glaciares: aparentemente, la selección se produjo con los primeros cambios climáticos de inicios del Pleistoceno, y las especies que sobrevivieron a las primeras glaciaciones lograron también sobrevivir a todas las restantes, hasta la actualidad (Coope, 1995).

Materiales y depósitos cuaternarios

Los depósitos sedimentarios del Cuaternario suelen estar poco consolidados, y se componen de turba (en su mayoría formada *in situ* por turberas de la época), arcillas, arenas y gravas (a menudo acumuladas por el agua), y loeses (arcillas finas transportadas por el viento). También hay depósitos originados por el hielo (tanto arcillas como gravas), pero pocas veces son fosilíferos.

Los insectos fósiles (principalmente coleópteros) no están mineralizados, sino que consisten en piezas fragmentadas y desarticuladas del exoesqueleto quitinizado. Por lo general, los lípidos de la quitina se han degradado, y los fragmentos se deforman y resquebrajan si se dejan secar. Los fósiles son biodegradables, y en un ambiente húmedo enseguida se infectan con hongos, que pueden llegar a destruirlos por completo. Una consecuencia de esta susceptibilidad al ataque por hongos es que los insectos fósiles no se encuentran en horizontes de suelo antiguos. Para una adecuada conservación, es preciso que el material fósil se deposite en condiciones anaerobias y húmedas.

Muestreo

La recogida de muestras para la extracción de los fósiles es uno de los mayores problemas que plantea el estudio de los insectos del Cuaternario. De entrada, los depósitos a menudo son pequeños y están aislados - lentes orgánicas en el seno de terrazas fluviales, depósitos de turba de antiguos pequeños lagos, etc. Esto hace que la datación del material por correlación estratigráfica con otros depósitos sea muy difícil. Además, el ritmo del cambio climático fue en ocasiones tan rápido que una muestra voluminosa de detrito orgánico obtenida de un modo poco cuidadoso puede contener fósiles que representen faunas muy distintas. Esto significa que el muestreo debe controlarse estratigráficamente, por lo habitual en

capas de 5 cm. Si el depósito es básicamente orgánico, una muestra de unos 5 kg. por cada 5 cm de horizonte es en general suficiente, pero si se muestrea un loes puede que sea necesario procesar cantidades de material superiores a la tonelada - en algunos trabajos rusos se da cuenta de semejante heroicidad.

Es tentador considerar que los horizontes orgánicos, sobre todo si se encuentran en depósitos de arcilla por lo demás uniformes, representan episodios de una mejora climática durante los que las condiciones fueron más favorables para la vida. Es una presunción desafortunada. Así, a Russell Coope y al primero de los autores, hace ya algunos años, se les mostró en una localidad en Holanda una banda orgánica en una facies de arcilla que se creía representaba una mejora climática de este tipo. Russell muestreó debidamente la capa orgánica, pero después tomó muestras similares de la arcilla adyacente. Los fósiles de la capa orgánica y los de la arcilla eran idénticos - solo que en la capa orgánica había más.

Cualquier entomólogo que desee embarcarse en la recolección de material del Cuaternario debe intentar trabajar conjuntamente con un geólogo (o geógrafo) que sepa cómo tratar problemas estratigráficos, y que, en caso de ser necesario, pueda hacerse cargo de tareas más específicamente geológicas, como la datación por radiocarbono.

El método usual de extraer los fósiles es lavar el material recogido en un cedazo de unos 300 micrómetros de luz de malla. En muchos depósitos la aplicación de un chorro de agua caliente es suficiente para disgregar y lavar la matriz de grano más fino. Sin embargo, hay algunas variaciones que pueden ser útiles, y a veces necesarias. Si el depósito tiene arcillas calcáreas, y en especial si se espera recuperar abdómenes intactos para extraer las genitales, la aplicación de ácido acético puede disgregar el material perturbando menos a los fósiles que el chorro de agua. Yéndonos al otro extremo, puede que antes de disgregar una turba muy densa sea necesario calentarla en agua, o incluso en carbonato sódico diluido.

Sea cual sea el método que se emplee para disgregar y lavar la muestra, el siguiente paso es separar los restos de insectos del material vegetal que, inevitablemente, constituye la mayor parte del residuo orgánico. Para esto, el residuo orgánico se escurre muy suavemente en el cedazo, y se vierte en un recipiente de plástico. Después se le añade parafina (queroseno), y se remueve con la mano para mezclarlo bien. Se recomienda utilizar guantes protectores. Se decanta el exceso de queroseno, y se vierte agua fría en el recipiente. Esto hace que el queroseno forme una capa en la superficie del agua, y los restos de insectos tienden a quedar atrapados en esta capa, mientras que el material vegetal queda sumergido (debido a la diferente porosidad y textura de la superficie). La capa de queroseno con el material fósil se decanta en el cedazo, y se lava con detergente líquido primero (sin diluir en agua) y con agua caliente después. Los fósiles así recuperados se guardan en un frasco con alcohol, en el que pueden ser almacenados. El material sobrante puede volver a mezclarse con queroseno, repitiendo todo el proceso para recuperar la mayor parte de los restos de insectos (habitualmente cada muestra se trata de este modo tres veces).

Algunos restos son demasiado densos para flotar (por ejemplo las cápsulas cefálicas de coleópteros, que además pueden estar rellenas de otro tipo de restos), y a veces se hace necesario examinar directamente el residuo.

Hay algunas modificaciones a este procedimiento general. Por ejemplo, si el material se disgregó con ácido acético, añadiendo una pequeña cantidad de queroseno se atrapan algunos restos de insectos que pueden ser decantados directamente, antes de lavar todo el residuo en el cedazo. Los restos que se quiera datar con radiocarbono no pueden lavarse con queroseno.

Ocasionalmente puede ser necesario disgregar algún fragmento de turba con la mano, seleccionando los restos de insectos con pinzas bajo una lupa binocular. Este método se debe emplear sólo como último recurso, ya que se tiende a seleccionar los fragmentos mayores y con colores más brillantes, sesgando los resultados.

La mayoría de restos de insectos corresponden a coleópteros, pero hay partes de otros grupos que también se preservan con regularidad. Así, es frecuente encontrar cápsulas cefálicas de hormigas, larvas de tricópteros y quironómidos, algunas partes muy esclerificadas de heterópteros, e incluso fragmentos de ácaros oribátidos o del cefalotórax de arácnidos (Elias, 1994).

Procesado de los fósiles

Los restos fósiles se guardan, por lo menos inicialmente, en alcohol absoluto, al que se añade un poco de glicerina si se prevé que el material pueda secarse. Los fragmentos así recuperados tienen un aspecto muy similar al de los insectos frescos, manteniendo muy bien las formas. Los colores estructurales a menudo se ven realzados, ya que al reemplazarse con alcohol los lípidos de la cutícula se producen alteraciones en las interferencias de luz, que son las que originan la coloración. Así, muchos coleópteros que en vivo tienen un color negro intenso (como los *Hydrobius*, un género acuático de coleópteros hidrofílicos), pueden tener un reflejo opalescente que llega a la iridiscencia. Otros tipos de pigmentación pueden perderse, como por ejemplo los colores rojos o naranjas de coccinélidos o crisomélidos.

El almacenamiento por tiempo prolongado en alcohol causa una pérdida del color (como en el material moderno, pero todavía peor, por estar los fósiles parcialmente desnaturalizados), de modo que siempre es conveniente alguna forma de montaje en seco. Antes que nada, las genitalias se deben separar de los abdómenes, disecar en alcohol y montar en preparaciones microscópicas con un medio acuoso (por ejemplo D.M.H.F., dimetil hidantoin formaldehído). A veces las disecciones son sorprendentemente fáciles, ¡pero en otras ocasiones, especialmente cuando hay hifas de algún hongo de por medio, no lo son tanto! Siempre hay que tener presente que en el material fósil los escleritos son, en el mejor de los casos, apenas más resistentes que el tejido blando que los une.

Otros tipos de restos fósiles se pueden montar en etiquetas de cartón, pero es necesario utilizar una

goma adhesiva mucho más diluida que la que habitualmente se utiliza con los insectos modernos - si es muy espesa, al secarse puede literalmente llegar a desgarrar los fragmentos. Es posible comprar (o hacerse) etiquetas de montaje en las que los fósiles están protegidos por un cubreobjetos de vidrio, de los utilizados en preparaciones microscópicas. Consisten en una pieza de cartulina blanca del mismo tamaño que un portaobjetos, al que se pega en cada extremo un trozo de cartón grueso (unos 2.5 mm) de la misma anchura que la cartulina, pero de sólo un centímetro de largo. Esto deja la mayor parte del centro del porta libre para colocar los fósiles, y el cubre se puede poner por encima, apoyado en las piezas laterales de cartón. Los portas así contruidos se pueden almacenar en cajas o en bandejas de las utilizadas habitualmente en microscopía.

Debido a la extrema fragilidad de los fósiles este modo de montar el material es mejor que el utilizado habitualmente con insectos modernos, con el que quedarían expuestos y resultarían dañados con más facilidad.

Identificación

La identificación del material fósil se hace, en principio, como la de los insectos modernos. Esto significa que se comparan con material de referencia hasta que se encuentra algo semejante. Puede parecer un modo poco habitual de identificar material moderno, pero hay que tener en cuenta que una clave dicotómica es simplemente una tabulación de las comparaciones que hay que hacer, de modo que, con suerte, sólo será necesario hacer las comparaciones que la clave requiere. Con los fósiles normalmente no es posible utilizar claves -aunque las claves siguen siendo útiles para decidir qué especies comparar con más detalle. Es necesario aprender a descubrir qué fragmentos fósiles muestran características distintivas - a menudo una guía a lo que debe montarse y lo que es mejor dejar en alcohol.

Al principio puede parecer imposible seleccionar los fragmentos de material que se podrán utilizar en la clasificación, pero enseguida se hace evidente qué es útil y qué no. Así, las genitalias son siempre útiles (¡aunque ayuda saber antes por lo menos el género!), los pronotos del género *Helophorus* son útiles (muchas especies pueden identificarse con el pronoto, que es muy característico), ¡pero los segmentos intermedios del abdomen de estafilínidos no! Desde el punto de vista de la reconstrucción de la fauna, se debe tener presente que la dificultad taxonómica y la importancia ecológica no están correlacionadas, de modo que unas pocas especies muy características y fáciles de identificar pueden ser una buena muestra aleatoria representativa de toda una fauna. De todas formas, siempre es importante tratar de identificar el mayor número posible de especies.

Tafonomía

La tafonomía se refiere a los procesos por los que el material fósil se acumula, y por tanto a la naturaleza de las agregaciones de fósiles. Esto tiene su

importancia para las reconstrucciones ecológicas. Por ejemplo, una muestra de un depósito puede consistir en los restos de un árbol descompuesto y los insectos que lo habitaban en vida. En este caso, el conjunto de especies de la muestra fósil representa una comunidad ecológica. Por el contrario, una capa orgánica en un depósito formado en condiciones de tundra puede representar el detrito barrido por el viento y acumulado al resguardo de una roca o entre vegetación rala. Una acumulación de este tipo puede resultar de un área de muchos kilómetros cuadrados, y sus fósiles pueden representar una gran variedad de comunidades ecológicas. Pero en nuestro caso, y puesto que los fósiles son biodegradables, hay poco potencial para la translocación del material - esto es, fósiles que se depositan en un lugar, pero que son posteriormente arrastrados por el agua a otro sitio, algo que sucede con frecuencia con fósiles mineralizados de períodos geológicos anteriores. Existe una posible fuente de error: la bioturbación. Así, en períodos de cambio climático muy rápido, en distancias verticales muy cortas en el sedimento se pueden acumular faunas correspondientes a comunidades muy diferentes. Si el depósito era fango blando, que fuese pisoteado por un mamut (por poner un ejemplo) puede confundir la estratigrafía.

El cuadro emergente - estabilidad evolutiva

La aparente ausencia de cambio evolutivo significativo -y en particular de procesos de especiación- durante al menos la segunda mitad del Cuaternario es una de las conclusiones más llamativas e inesperadas del estudio de los fósiles. El argumento básico que apoya esta conclusión es la calidad que es posible alcanzar en las identificaciones del material fósil. La mayoría se basan en detalles referentes a la forma, el tamaño, y la microescultura de la superficie de los fragmentos del exoesqueleto, apoyados por el color. Sin embargo, hay casos en los que el descubrimiento de la genitalia masculina, o incluso de las espermatecas en las hembras, ha confirmado y suplementado estas clasificaciones (ver p. ej. Coope & Angus, 1975 para la reproducción de algunas fotografías de edeagos fósiles). ¿Puede haber algo más sorprendente que la similitud entre el edeago fósil y el moderno de *Ochthebius figuroi* Garrido, Valladares y Régil (Fig. 1) (un coleóptero hidrénido), señalada por Angus (1993)?

Se conocen fósiles morfológicamente indistinguibles de especies actuales de *Micropeplus*, un género de estafilínidos, de unos seis millones de años de antigüedad. Las especies se describieron como extintas de depósitos de Alaska (Matthews, 1970), pero posteriormente se encontró una de ellas en restos de mediados del Pleistoceno en el Reino Unido (*M. hoogendorni* Matthews), y parece que se corresponden perfectamente con una especie siberiana actual (Elias, 1994). Uno de los ejemplos más espectaculares es sin duda el de *Plateumaris nitida* (Germar), un crisomélido que es morfológicamente indistinguible de los restos descritos como *Donacia primaeva* por Wickham de unos depósitos en Colorado -¿de hace 30 millones de años! (Askevold, 1990). Aunque los restos fósiles no están lo suficientemente bien

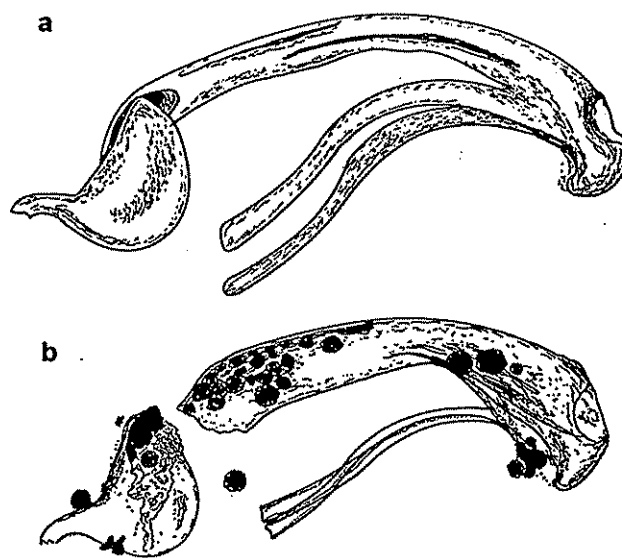


Figura 1: Edeago de *Ochthebius figuroi*. a, Edeago de un ejemplar actual (el holotipo), redibujado de Garrido *et al.* (1991); b, edeago de un ejemplar fósil de Lincolnshire (Inglaterra), de unos 43.000 años de antigüedad, calcado de una fotografía y orientado de acuerdo al dibujo del edeago moderno. Los puntos negros en el fósil son esporas de hongos. Ambos dibujos fueron realizados por Zygmunt Podhorodecki.

Figure 1: *Ochthebius figuroi*, aedeagophores. a, modern specimen (holotype), redrawn from Garrido *et al.* (1991); b, fossil from Lincolnshire (England), aged about 43,000 years, traced from a photograph and checked against the original. The black spots on the fossil are fungal spores. Both drawings by Zygmunt Podhorodecki.

conservados para garantizar totalmente la identidad específica, su similitud sugiere una extraordinaria estabilidad evolutiva. Los insectos incluidos en ámbar se preservan con todo detalle, conociéndose especies del ámbar mejicano del Terciario (de hace más de 20 millones de años) que son indistinguibles de las actuales -incluso en las genitalias (ver Martínez-Delclòs, 1996 para algunos ejemplos). Aunque la persistencia sin cambios desde fines del Terciario de algunas especies actuales es claramente posible, muchas de las especies de esta época se han extinguido (como es el caso de otras especies del ámbar sin representantes actuales conocidos). Por el contrario, y como ya se ha comentado, apenas se conocen casos de extinciones durante el Cuaternario.

La aparente falta de evolución durante el Cuaternario es tan sorprendente que al principio se alegó que aunque las fluctuaciones climáticas no hubiesen causado evolución morfológica, sí debieron haber producido una evolución fisiológica generalizada. Sin embargo, parece que tampoco es este el caso, aunque aquí la evidencia es indirecta. Los fósiles no conservan la fisiología, pero las comunidades fósiles, a pesar de las complicaciones de la tafonomía, sí preservan la ecología. De haberse producido un cambio fisiológico generalizado, éste habría afectado a los requerimientos ambientales de las especies, y por tanto a su autoecología. Como es muy improbable que especies que no estén relacionadas experimenten cambios fisiológicos sincronizados, el efecto neto sería que, al retroceder en el tiempo, las asociaciones de especies que encontramos en la actualidad irían desapareciendo, de modo que, aunque las especies pudiesen seguir siendo identificadas por su morfología externa, las asociaciones de especies que apareciesen en los depósitos fósiles serían

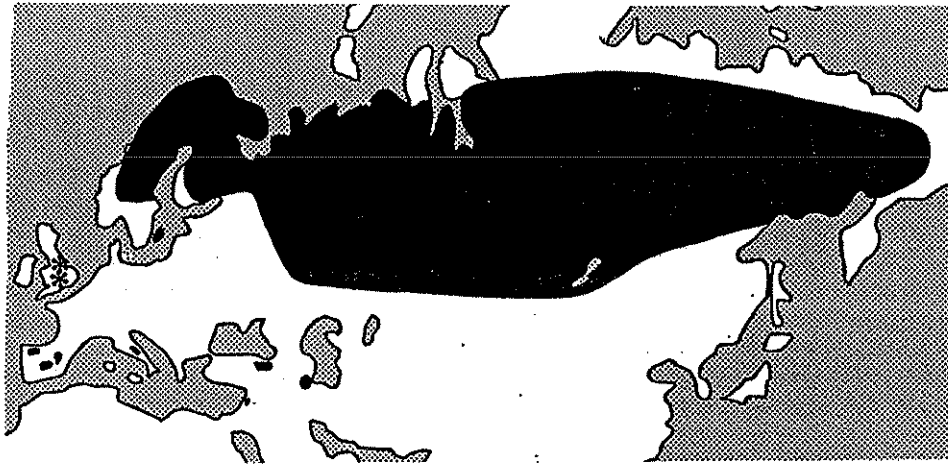


Figura 2: Distribución actual y localidades fósiles en Inglaterra (estrellas) de *Helophorus lapponicus*. Las localidades ibéricas son de los Montes Cantábricos, la Sierra de Guadarrama, y el Sistema Ibérico (datos estos últimos de F. Hebauer, Alemania). La localidad italiana se refiere a material recolectado por F. Pederzani. Otras localidades en el sur son el monte Harmon y las estribaciones del Cáucaso. La distribución en Escandinavia (más la isla de Öland en el Báltico) se ha tomado de HANSEN (1987), y la de Rusia y Siberia se basa fundamentalmente en datos de Robert Angus. Los fósiles ingleses son de Tattershall, en Lincolnshire (hace unos 40.000 años, en el máximo glacial) y de Farmoor (Oxford), de hace unos 10.500 años (el período frío de la última glaciación) (datos de ANGUS, 1983).

Figure 2: Present distribution and fossil English localities (stars) of *Helophorus lapponicus*. Iberian localities are from the Cantabrian mountains, Sierra de Guadarrama, and Sistema Ibérico (the later from F. Hebauer, Germany). Material in the Italian locality was collected by F. Pederzani. Other southern localities are mount Harmon and both ends of the Caucasus. Scandinavian distribution (plus the island of Öland in the Baltic) is based on Hansen (1987), and Russian and Siberian distributions on data from Robert Angus. English fossils are from Tattershall, in Lincolnshire (aged about 40,000 years, in the glacial maximum) and Farmoor (Oxford), aged about 10,500 years (Late-Glacial) (data from Angus 1983).

ininterpretables. Este no es el caso, y todas las comunidades fósiles de por lo menos el último medio millón de años estudiadas hasta la fecha tienen perfecto sentido en términos de la ecología actual de las especies que las componen (aunque en ocasiones el ambiente que se reconstruya no tenga un equivalente actual). No hay lugar para un cambio ecológico generalizado, y en consecuencia tampoco para una generalizada evolución de la fisiología. En el registro fósil se observan de modo recurrente las mismas asociaciones de especies, separadas a veces por decenas o centenares de miles de años. Por el contrario, algunas asociaciones de insectos fósiles del Terciario, en las que hay especies que sí se han extinguido, reúnen especies cuyos descendientes actuales nunca conviven, por tener tanto ecologías como distribuciones totalmente dispares (Coope, 1987). Algunos casos en los que en un mismo estrato fósil se encuentran especies con requerimientos ecológicos muy distintos se explican por la rapidez de los cambios climáticos, que producen cambios en la fauna a una escala menor que la mínima resolución de algunos depósitos (Roy *et al.*, 1996).

Una aproximación alternativa al problema que plantea la estabilidad morfológica de los insectos durante el Cuaternario es estudiar especies con distribuciones actuales disjuntas, especialmente si la época de la separación se puede datar a partir del material fósil. Un caso claro es el de *Helophorus lapponicus* Thompson, un coleóptero acuático. Su área principal de distribución se extiende en la actualidad desde la mitad norte de Escandinavia por el norte de Rusia hasta el estrecho de Bering, pero tiene poblaciones aisladas más al sur, incluyendo regiones montañosas del centro y el norte de España (Fig. 2). Hay fósiles de *H. lapponicus* en la zona central de Inglaterra de poco antes de la última glaciación, pero las comunidades fósiles de poco después ya indican un ambiente en el que *H. lapponicus* no puede vivir. Los rasgos generales de la distribución de *H. lapponicus* en Europa occidental tendrían así unos 10.000 años de antigüedad. Esto hace que las poblaciones de España

y las de Escandinavia hayan estado aisladas unos 10.000 años, es decir, 10.000 generaciones. En Angus (1983) se estudia el efecto de esta separación mediante el cruzamiento de ejemplares españoles y escandinavos de *H. lapponicus*. La primera generación mostraba el efecto del vigor híbrido, y aunque las siguientes tuvieron algunas dificultades para reproducirse, fue posible mantenerlos por lo menos tres generaciones, incluyendo cruzamientos retrógrados entre ellas. A pesar de algunas diferencias morfológicas mínimas entre los ejemplares españoles y escandinavos, en 10.000 generaciones no se ha producido una barrera reproductora que aisle las poblaciones de las dos zonas. Aunque 10.000 años es una pequeña fracción de la extensión del Cuaternario, los cambios climáticos se produjeron muchas veces en períodos de duración inferior (Roy *et al.*, 1996), lo que significa que probablemente no hubo tiempo suficiente para que poblaciones aisladas evolucionasen suficientemente como para que al reunirse de nuevo no pudiesen volver a reproducirse y formar una única población. El efecto de esta dinámica de dispersión rápida en épocas favorables y contracción a zonas de refugio cuando las condiciones se tornan adversas es un aumento de la diversidad genética en las zonas de refugio, y la posible creación de subespecies con zonas de contacto que pueden variar de acuerdo al clima (Hewitt, 1996) - pero la identidad específica se mantiene. La historia del Cuaternario parece pues ser un continuo devenir de poblaciones persiguiendo las condiciones favorables a medida que el clima cambiaba, produciéndose continuas mezclas genéticas entre ellas que impidieron períodos prolongados de aislamiento y de cambio evolutivo (Coope, 1995).

Existen algunas posibles excepciones a esta generalizada estabilidad evolutiva durante el Cuaternario. En casos de poblaciones muy pequeñas, en ambientes aislados, la evolución pudo ser la única forma de sobrevivir -es lo que pudo haber sucedido en islas, cuevas, o en las cimas de montañas aisladas (Coope, 1979, 1987). Aun así, hay que tener en cuenta que se conocen casos de cambios en la

distribución de especies que *a priori* podría pensarse que tienen una capacidad de dispersión muy limitada, como es el caso de algunas especies de carábidos cavernícolas que en la actualidad sólo se conocen de algunas cuevas de Oklahoma y el centro de Texas, pero de las que se han encontrado fósiles del Pleistoceno en el desierto de Chihuahua (Elias, 1994). Existe también evidencia indirecta de la posibilidad de una gran estabilidad evolutiva en islas, como puede ser la relativa escasez de especies endémicas en islas que han estado aisladas durante millones de años. Sería el caso de, por ejemplo, muchos grupos de insectos en las islas Galápagos, en los que las radiaciones adaptativas son muy escasas y los endémicos son morfológicamente muy próximos a las especies del continente (p. ej. la fauna invertebrada de agua dulce, Gerecke *et al.*, 1995). En las islas, sin embargo, la ausencia de pruebas fósiles deja abierta otras posibilidades (colonizaciones más recientes, extinciones de especies endémicas, etc.). Sería el caso de algunas islas del Atlántico norte, en las que apenas hay endémicos debido a la defaunación que sufrieron en las últimas glaciaciones, en contraste con lo que sucede en islas más meridionales (Coope, 1986).

El cuadro emergente - los cambios en las distribuciones

La iniciación en la paleoentomología del primer autor se produjo en 1967, siendo un estudiante de postgrado trabajando con *Helophorus* en Oxford. Russell Coope llegó un día al departamento con un pronoto de *Helophorus* muy característico que le era desconocido - y que tampoco pudo entonces ser identificado. Al cabo de pocos días, en un paquete procedente de Helsinki, y entre una muestra de material siberiano actual, apareció el mismo pronoto - esta vez junto al resto del escarabajo. No fue entonces difícil identificarlo como *H. jacutus* Poppius, una especie moderna distribuida por el norte y el este de la región Paleártica.

Por aquel entonces en Inglaterra se estaba reconociendo a toda una galaxia de especies del Paleártico oriental en depósitos que databan desde mediados de la última glaciación. Quizá el ejemplo más conocido es el del coleóptero coprófago tibetano *Aphodius holdereri* Reitter (Coope, 1973). Se trata de una especie muy abundante en el Reino Unido hacia mediados de la última glaciación, pero que no había podido ser identificada. Curioseando entre el material no clasificado de una expedición de 1924 al Everest, Coope encontró ejemplares de una especie morfológicamente idéntica, que posteriormente identificó como un supuesto endémico del altiplano del Tíbet, por encima de los 3.000 metros (un magnífico ejemplo, además, de lo arriesgado de considerar a la altura una característica autoecológica de las especies).

Otros ejemplos de especies con distribución actual en el Este Paleártico que se encuentran en depósitos fósiles británicos son el estafilínido de Mongolia y Siberia oriental *Tachinus jacuticus* Poppius (Ullrich & Coope, 1974); el supuestamente extinto *Helophorus wandereri* d'Orchymont, recuperado de entre los muertos como el actualmente septentrional y oriental *H. obscurellus* Poppius (Angus, 1970); *H.*

mongoliensis Angus, un habitante moderno de las estepas centroasiáticas que aparece en depósitos ingleses de hace 40.000 años (Angus, 1973); o *Anotylus gibbulus* Epp., otro estafilínido actualmente distribuido en el Cáucaso y desde Siberia oriental al norte de Vladivostok, pero que se conoce fósil de los alrededores de Toronto y de las islas Británicas (Elias, 1994) (para una lista más completa de ejemplos, ver Coope, 1979 y 1995; y Elias, 1994).

Casos más cercanos a nuestra fauna son los de especies actualmente consideradas "endémicas" de algunas zonas del Mediterráneo, pero que en períodos interglaciares con clima favorable se extendían por buena parte de Europa. Así, además del caso ya comentado de *Ochthebius figueroi*, del que sólo se conoce la población actual que sirvió de base a su descripción (en la cabecera del Ebro) y la población fósil de Inglaterra (Angus, 1993), se conocen fósiles del Reino Unido de una especie de carábido que se corresponde con *Bembidion (Nepha) ibericum* La Brûlerie o *B. (N.) grisvardi* Dewailly, ambos "endémicos" ibero-provenzales (Coope & Brophy, 1972), al igual que de *Aphodius bonvouloiri* Har., un "endémico" ibérico (Coope & Angus, 1975), u *Onthophagus massai* Barr., otro "endémico", en este caso de Sicilia (Coope, 1990) (otros ejemplos de cambios en las distribuciones pueden encontrarse en los trabajos citados y en Elias, 1994). La distribución actual de estas especies puede o no corresponderse con el área en la que se originaron: con sólo esta información, no es posible diferenciar entre endémicos auténticos, desarrollados *in situ*, y especies con una distribución restringida, pero que pudieron haberse originado en zonas muy alejadas de su área de distribución actual. Casos como estos debieran servir de nota precautoria a cualquier trabajo biogeográfico o filogenético basado exclusivamente en la distribución actual de las especies estudiadas.

La presencia en Europa occidental de especies exóticas como las del Este paleártico mencionadas anteriormente, y los cambios que indican en las distribuciones, son seguramente el aspecto más excitante de la paleoentomología.

La estabilidad de los requerimientos ecológicos de las especies de insectos durante todo el Cuaternario permite que se puedan utilizar para reconstruir las condiciones ambientales de la época y la zona en la que vivieron. Conocidas las características climáticas generales de las regiones en las que las especies se distribuyen en la actualidad (en particular, la temperatura del mes más cálido y el rango total de temperaturas), si se comparan los valores máximos y mínimos que pueden soportar todas las especies que forman la comunidad fósil se obtiene una zona común a todas ellas, un rango común de condiciones en las que todas ellas pueden encontrarse en la actualidad. Este rango es el que define las condiciones más probables del ambiente original de la comunidad fósil (es el método del Rango Climático Mutuo, o "Mutual Climatic Range", M.C.R., Atkinson *et al.*, 1986). Las reconstrucciones ambientales obtenidas de esta forma han sido confirmadas por evidencia independiente de cambios en la temperatura (por medios geofísicos) y de las condiciones climáticas y ecológicas generales (por estudios del polen y de otros restos fósiles).

La capacidad de reflejar cambios rápidos en el

clima es superior en los insectos que en las plantas, y en especial que en los árboles: un bosque puede tardar cientos de años en formarse, aún cuando las condiciones de temperatura sean adecuadas, y a la inversa, puede tardar cientos de años en desaparecer, aún cuando las condiciones climáticas impidan la regeneración. Si los cambios climáticos se producen a escalas de decenas de años, como parece que sucedió en ocasiones, los insectos se muestran superiores a las plantas en el poder de resolución de los cambios del registro fósil.

Para sacar el máximo provecho de la información paleoambiental que los insectos fósiles pueden aportar es necesario datar las faunas lo más precisamente que se pueda. Así se demuestra no sólo el alcance de alguno de los cambios, sino además la rapidez con los que en ocasiones se producen. Los ejemplos más ilustrativos provienen de las oscilaciones climáticas de las glaciaciones tardías, hace entre 10.000 y 13.000 años. Así, Coope & Brophy (1972), trabajando en el norte de Gales, encontraron que alrededor del 13.000 a.C. una fauna típicamente septentrional se vio reemplazada de modo súbito por otra con especies meridionales, fauna que a su vez cambió gradualmente a una nuevamente adaptada a condiciones más frías, restableciéndose de nuevo la fauna predominantemente septentrional justo poco antes de hace unos 10.000 años. Osborne (1972) demostró un cambio igualmente abrupto al final de la última glaciación en faunas próximas a Church Stretton, hace unos 10.000 años. Parece que en épocas anteriores del Cuaternario ocurrieron cambios en la fauna (y por inferencia en el clima) de rapidez semejante (por ejemplo, el complejo interglacial de Upton Warren de hace unos 44.000 años, Coope, 1975), pero al ser posible una datación por radiocarbono más precisa, las fluctuaciones más recientes cobran una importancia mayor, ya que se puede demostrar la rapidez de estos cambios con pequeños márgenes de error.

Aunque, por lo menos en principio, la estabilidad evolutiva y los cambios en la distribución deban ser tratados por separado, ambos están íntimamente relacionados. Así, la respuesta a un cambio climático parece ser la de un cambio en la distribución -no una "larga marcha" con un objetivo claro, sino una constante tendencia de cualquier especie a colonizar las áreas que son (o pasan a ser) adecuadas, y a desaparecer en las áreas que no lo son. Esto significa que una especie que intentase "seguir en el tajo" adaptándose a las condiciones cambiantes de un determinado lugar tendría que ser capaz de hacer frente no sólo a un nuevo ambiente, sino a las especies ya adaptadas a ese ambiente que lo colonizarían a medida que se produjesen los cambios. Esta situación contrasta con la de las especies que se enfrentan a un nuevo ambiente "desocupado" de condiciones estables, como es el caso de las especies colonizadoras de archipiélagos oceánicos, en los que pueden producirse radiaciones adaptativas con una evolución rápida -por ejemplo los centenares de especies de drosófilos de las islas Hawai. Como ya hemos comentado, parece que lo que impidió el cambio evolutivo en el Cuaternario fue la respuesta inmediata a los cambios climáticos mediante cambios en la distribución.

Lo que queda por hacer - ¿la contribución ibérica?

En términos del movimiento de la fauna en el Paleártico durante el Cuaternario, la península Ibérica, como las islas Británicas, está al final del camino. Las faunas pueden ir al este o venir del este, pero no hay otras posibilidades (a menos que crucen el estrecho). Por su situación geográfica, las glaciaciones tuvieron un efecto menor al del Centro y Norte de Europa, y sólo algunas cadenas montañosas sufrieron la acción directa de los hielos. El frente polar en el océano Atlántico en la época de máxima glaciación (hace unos 18.000 años) estaba a 42° de latitud N, aproximadamente a la altura de Lisboa, y el golfo de Vizcaya tuvo otra vez condiciones polares hace entre 10 y 11.000 años (Coope, 1986; Turner & Hannon, 1988). Sin duda esto produjo cambios climáticos importantes en la Península, especialmente en el norte, pero la existencia de zonas refugio libres de hielo, unido a la heterogeneidad del relieve, hace que esté generalmente aceptado que la Península pudo ser refugio de especies adaptadas a climas más benignos durante los períodos glaciales (ver p. ej. Turner & Hammond, 1988). Éste parece ser el caso del nogal (*Juglans regia*), que se creía extinto y reintroducido en época romana, pero del que se ha encontrado polen de la época de las últimas glaciaciones en Granada (Carrion & Sánchez Gómez, 1992). Una consecuencia directa de esto es que la fauna ibérica es más diversa tanto en su composición específica como en la variabilidad genética de sus poblaciones (p. ej. Turner & Hannon, 1988; Hewitt, 1996). No conocemos estudios de los insectos del Cuaternario en España o Portugal en ambientes naturales, y no hay que olvidar que la imagen que en este artículo se refleja es la obtenida de los estudios principalmente en el Reino Unido y otras zonas de Europa y América del Norte, en donde las alteraciones en la fauna producidas por los períodos glaciares fueron sin duda mucho más generalizadas e intensas. En muchas zonas del norte y centro europeo la defaunación en los períodos de máxima intensidad glacial pudo haber sido prácticamente total, produciéndose una *tabula rasa* a partir de la que las comunidades tuvieron que reconstruirse por la migración de especies del Sur y del Este (Coope, 1986).

En un país montañoso los cambios climáticos pueden hacer que las especies cambien su distribución altitudinal. Esto es difícil de detectar, ya que los insectos pueden ser arrastrados aguas abajo antes de depositarse como fósiles - y como las distancias geográficas pueden ser pequeñas, los resultados son difíciles de cartografiar. España es un país montañoso (¡hasta el llano está a una altura considerable!), de modo que los movimientos faunísticos puede que hayan sido principalmente verticales, y la persistencia de la fauna a escala regional mucho mayor que en otras zonas de Europa occidental. La abundancia de sistemas montañosos y de cuevas pudo ser también un factor que en la Península favoreciese una mayor diversificación de la morfología de algunas especies durante el Cuaternario, aunque no es posible obtener conclusiones sin estudios detallados de cada caso. Los patrones de distribución y endemismos pueden no coincidir en grupos taxonómicamente próximos, por lo

que es necesario un análisis individual de cada uno de ellos. Así, y dentro del mismo suborden Adephaga de coleópteros, la familia Carabidae tiene en la Península muchas especies y subespecies de distribución muy restringida, confinadas a cimas de montañas en sistemas afectados por las glaciaciones, como los Pirineos o Sierra Nevada. Por el contrario, en la familia Dytiscidae no existe apenas ningún endémico de alta montaña, y prácticamente todas las especies de distribución restringida se encuentran en la actualidad en zonas de media y baja montaña. Sin un análisis detallado de la biología y filogeografía de cada grupo, es imposible determinar si son endémicos desarrollados *in situ* o especies con antiguas distribuciones mucho más amplias, que se encuentran en la actualidad sólo en algunos refugios como poblaciones relictas. Aunque la historia fósil de *Ochthebius figueroi*, y otros casos similares, demuestra que no todas las especies con distribuciones actuales restringidas son endémicos primarios, existe la posibilidad de que algunos de los muchos "endémicos" ibéricos sí sean genuinas reliquias del terciario, que hayan sobrevivido a todas las vicisitudes de las épocas glaciares gracias a refugios altitudinales en un área geográfica limitada, o especies o subespecies de origen más reciente, originadas gracias al aislamiento de poblaciones reducidas en sistemas montañosos. Otro grupo de especies que han podido persistir en la península de modo continuado desde antes del Pleistoceno son algunas de las que muestran distribuciones disjuntas, presentes en zonas áridas del centro y en estepas del Asia Central (en Ribera y Aguilera, 1995, se dan algunos ejemplos). Las posibilidades son muchas, ¡y está todo por hacer!

Bibliografía básica

Este sucinto trabajo pretende ser una introducción básica a la paleoentomología del Cuaternario, con sus desafíos y sus compensaciones. Para ir más allá es necesario acudir a trabajos en inglés, entre los que hay dos recomendaciones obvias. El libro de Scott Elias (1994) es una muy accesible relación de ámbito mundial, con una bibliografía muy exhaustiva, y en Buckland & Coope (1991) se da una virtualmente completa (y reseñada) lista bibliográfica sobre el tema.

Referencias

- ANGUS, R. B. 1970.- A revision of the beetles of the genus *Helophorus* F. (Coleoptera: Hydrophilidae) subgenera *Orphelophorus* d'Orchymont, *Gephelophorus* Sharp and *Meghelophorus* Kuwert. *Acta Zoologica Fennica*, 129: 1-62.
- ANGUS, R. B. 1973.- Pleistocene *Helophorus* (Coleoptera: Hydrophilidae) from Borislav and Starunia in the western Ukraine, with a reinterpretation of M. Lomnicki's species, description of a new Siberian species, and comparison with British Weichselian faunas. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 265: 299-326.
- ANGUS, R. B. 1983.- Evolutionary stability since the Pleistocene illustrated by reproductive compatibility between Swedish and Spanish *Helophorus lapponicus* Thomson (Coleoptera, Hydrophilidae). *Biol. J. Linn. Soc.*, 19: 17-25.
- ANGUS, R. B. 1993.- Spanish "endemic" *Ochthebius* as a British Pleistocene fossil. *Latissimus*, 2: 24-25.
- ASKEVOLD, I. S. 1990.- Classification of Tertiary fossil Donaciinae of North America and their implications about evolution of Donaciinae (Coleoptera: Chrysomelidae). *Can. J. Zool.*, 68: 2135-2145.
- ATKINSON, T. C., BRIFFA, K. R., COOPE, G. R., JOACHIM, M. & PERRY, D. W. 1986.- Climatic calibration of coleopteran data. En BERGLUND, B. (ed.), *Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology*. Wiley & Sons, New York, pp 851-858.
- BUCKLAND, P. C. & COOPE, G. R. 1991.- *A bibliography and literature review of Quaternary entomology*. J. R. Collis Publications, University of Sheffield.
- CARRIÓN, J. S. & SÁNCHEZ GÓMEZ, P. 1992.- Palynological data in support of the survival of walut (*Juglans regia* L.) in the western Mediterranean area during last glacial times. *J. Biogeogr.*, 19: 623-630.
- COOPE, G. R. 1973.- Tibetan species of dung beetle from Late Pleistocene deposits in England. *Nature*, 245: 335-336.
- COOPE, G. R. 1975.- Mid-Weichselian climatic changes in western Europe, re-interpreted from coleopteran assemblages. En SUGGATE, R. P. & CRESSWELL, M. M. (eds), *Quaternary Studies*. Royal Society of New Zealand, Wellington, pp 101-108.
- COOPE, G. R. 1979.- Late cenozoic fossil coleoptera: evolution, biogeography, and ecology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 10: 247-267.
- COOPE, G. R. 1986.- The invasion and colonization of the North Atlantic islands: a palaeoecological solution to a biogeographic problem. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 314: 619-635.
- COOPE, G. R. 1987.- The response of late Quaternary insect communities to sudden climatic changes. En GEE, J. H. R. & GILLER, P. S. (eds), *Organization of communities*. British Ecological Society, Aberystwyth (U.K.), pp 421-438.
- COOPE, G. R. 1990.- The invasion of Northern Europe during the Pleistocene by Mediterranean species of Coleoptera. En CASTRI, F. di, HANSEN, A. J. & DEBUSSCHE, M. (eds), *Biological invasions in Europe and the Mediterranean basin*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht (The Netherlands), pp 203-215.
- COOPE, G. R. 1995.- Insect faunas in ice environments: why so little extinction? En LAWTON, J. H. & MAY, R. M. (eds), *Extinction Rates*. Oxford University Press, Oxford, pp 55-74.
- COOPE, G. R. & ANGUS, R. B. 1975.- An ecological study of a temperate interlude in the middle of the last glaciation, based on fossil coleoptera from Isleworth, Middlesex. *J. Anim. Ecol.*, 44: 365-391.
- COOPE, G. R. & BROPHY, J. A. 1972.- Late Glacial environmental changes indicated by a coleopteran succession from North Wales. *Boreas*, 1: 97-142.
- ELIAS, S. A. 1994.- *Quaternary insects and their environments*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- GARRIDO, J., VALLADARES, L. F. y RÉGIL, J. A. 1991.- *Ochthebius (Asiobates) figueroi* n.sp. in the north of Spain (Col., Hydraenidae). *Entomol. Basil.*, 14: 93-99.
- GERECKE, R., PECK, S. B. & PEHOFER, H. E. 1995.- The invertebrate fauna of the inland waters of the Galápagos Archipiélago (Ecuador) - a limnological and zoogeographical summary. *Arch. Hydrobiol./Suppl.*, 107:113-147.
- HANSEN, M. 1987.- *The Hydrophiloidea (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark*. Fauna entomologica scandinavica, Vol. 18, Leiden.
- HEWITT, G. M. 1996.- Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biol. J. Linn. Soc.*, 58: 247-276.
- MARTÍNEZ-DELCLÓS, X. 1996.- El registro fósil de los insectos. *Boln. Asoc. esp. Ent.*, 20(1-2): 9-30.
- MATTHEWS, J. W. Jr. 1970.- Two new species of *Micropeplus* from the Pliocene of western Alaska with remarks on the evolution of Micropeplinae (Coleoptera: Staphilinidae). *Can. J. Zool.*, 48: 779-788.
- OSBORNE, P. J. 1972.- Insect faunas of Late Devensian and Flandrian age from Church Stretton, Shropshire. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 263: 327-367.
- RIBERA, I. y AGUILERA, P. 1995.- Coleópteros acuáticos de la provincia de Huesca (Aragón, España). *ZAPATERI Rvta. aragon. ent.*, 5: 7-34.
- ROY, K., VALENTINE, J. M., JABLONSKI, D. & KIDWELL, S. M. 1996.- Scales of climatic variability and time averaging in Pleistocene biotas: implications for ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, 11: 458-463.
- TURNER, C. & HANNON, G. E. 1988.- Vegetational evidence for late Quaternary climatic changes in southwest Europe in relation to the influence of the North Atlantic Ocean. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, B, 318: 451-485.
- ULLRICH, W. G. & COOPE, G. R. 1974.- Occurrence of the east palaeartic beetle *Tachinus jacuticus* Poppius (Col., Staphylinidae) in deposits of the last glacial period in England. *J. Ent. B*, 42: 207-212.