

LA FILOGENIA DE NOCTUIDOS, REVISADA (INSECTA: LEPIDOPTERA: NOCTUIDAE)

José L. Yela¹ & Ian J. Kitching²

¹ Área de Biología Animal, Facultad de Ciencias Experimentales
Universidad Pablo de Olavide. Ctra. de Utrera, km 1, 41013 Sevilla, España — jlyelgar@dex.upo.es

² Department of Entomology, The Natural History Museum
Cromwell Road, London SW7 5BD, Great Britain — I.Kitching@nhm.ac.uk

Resumen

La caracterización morfológica precisa de los noctuidos (Insecta: Lepidoptera: Noctuidae) al nivel familiar, la delimitación de subfamilias y las relaciones de parentesco entre éstas están todavía sin aclarar. Los datos son fragmentarios y las interpretaciones parcialmente contradictorias. Los principales obstáculos que dificultan alcanzar una filogenia supragénérica satisfactoria se identifican con (1) la enorme diversidad global de los noctuidos (sobre 35.000 especies descritas, la mayoría conocidas muy superficialmente), (2) su elevada disparidad morfológica (entre 18 y 39 subfamilias reconocidas actualmente, incluido el complejo nolinoido y Pantheinae), y (3) su gran homogeneidad en cuanto a su patrón estructural básico (que a su vez está sujeto a un grado de homoplásia alto). Con objeto de llegar a una propuesta filogenética de los noctuidos que sea estable en lo fundamental son necesarios datos morfológicos, biológicos y moleculares tanto de un número suficientemente elevado de especies de las distintas subfamilias como de aquellas especies que hasta el momento no han podido ser adscritas a ninguna subfamilia con suficiente fiabilidad. Al nivel morfológico, es necesario reunir datos tanto de los adultos como de los estados inmaduros. En este artículo se revisa la taxonomía subfamiliar de los noctuidos en función de la información filogenética publicada durante los últimos 15 años. Para ello se recopilan los datos disponibles con objeto de caracterizar en lo posible cada una de las subfamilias que los diferentes autores han reconocido, y se repasan críticamente las propuestas filogenéticas, resaltándose aquellos segmentos de la filogenia en los que los distintos autores muestran actualmente cierto consenso e identificándose los puntos de desacuerdo más importantes. Sobre estos últimos se discuten diversas alternativas posibles. Se expone la interpretación personal de los autores del presente trabajo sobre las relaciones de parentesco entre las subfamilias de noctuidos, basada en esquemas publicados previamente. Estos esquemas son criticados en función de nuevos datos, tanto propios como bibliográficos. Ya que los noctuidos no han podido ser caracterizados todavía por autapomorfías de una manera aceptable, se incluyen Nolidae y Pantheidae (*sensu* Kitching & Rawlins) provisionalmente en la familia. De manera tentativa, se reconocen 41 subfamilias: Nolinae, Chloephorinae (incluidos Sarrothripini y Camptolomini), Westermanniinae, Eariadiinae, Bleninae, Risobinae, Collomeninae, Afridinae, Elgminae, Pantheinae, Aganainae, Herminiiinae, Strepsimaniinae, Hyperiniae, Rivulinae, Catocalinae, Calpinae, Gonopterinae, Euteliinae, Stictopterinae, Eustrotiinae, Eublemmiinae, Bagisarinae, Acronictinae, Raphiinae, Bryophilinae, Eucocytinae, Plusiinae, Acontiinae, Aediinae (incluidos Tytini, tentativamente), Condicinae, Stiriinae (incluidos Pseudeustrotini, tentativamente), Heliothinae, Agaristinae, Amphipyrinae, Dilobinae, Psaphidinae, Cuculliinae, Hadeninae (incluidos Eriopini y Glottulini), Ufeinae y Noctuinae. Por último, se relacionan algunas líneas de investigación sobre filogenia de noctuidos que se consideran prioritarias para el futuro inmediato.

Palabras clave: Evolución, Lepidoptera, Noctuidae, Filogenia, Nivel subfamiliar, Revisión.

Noctuid phylogeny revisited (Insecta: Lepidoptera: Noctuidae)

Abstract

Accurate morphological characterisation of noctuid moths (Insecta: Lepidoptera: Noctuidae) at the family level, delimitation of subfamilies and their phylogenetic interrelationships have yet to be clarified. Data are fragmentary and interpretations partially contradictory. The main obstacles hindering a satisfactory morphological, suprageneric, noctuid phylogeny are identified as follows: (1) the huge global diversity (around 35,000 already described species, most very superficially known); (2) the remarkable morphological disparity of noctuids (between 18 and 39 recognised subfamilies, including the nolinoid complex and Pantheinae) and; (3) the great homogeneity of their basic structure (which in turn is subject to a high degree of homoplasy). In order to reach a more robust phylogenetic hypothesis that can be considered stable at least in its fundamentals, it is necessary to analyse morphological, biological and molecular data on both a large set of species, including both those that have been ascribed to subfamilies and those that have not. On a morphological level, data should be derived from both adults and immature stages. In this paper, noctuid subfamily taxonomy is reviewed on the basis of the phylogenetic information published during the past 15 years. Available data are compiled in order to characterise, as far as possible, the different recognised subfamilies, and previously proposed phylogenies are critically examined, highlighting those segments of the phylogeny where there is some consensus and identifying the most relevant disagreements. Several alternatives to the main disagreements are discussed. The authors' personal interpretation of the phylogenetic relationships among noctuid subfamilies is given, based on previously published schemes. These schemes are criticised on the basis of new published and previously unpublished data. The family Noctuidae remains uncharacterised by autapomorphies, and thus Nolidae and Pantheidae (*sensu* Kitching & Rawlins) are provisionally included within it. Forty-one subfamilies are tentatively recognised: Nolinae, Chloephorinae (including Sarrothripini

and Camptolomini), Westermanniinae, Eariadinae, Bleninae, Risobinae, Collomeninae, Afridinae, Eligminae, Pantheinae, Aganainae, Herminiiinae, Strepsimaninae, Hypeninae, Rivulinae, Catocalinae, Calpinae, Gonopterinae, Euteliinae, Stictopterinae, Eustrotiinae, Eublemminae, Bagisarinae, Acroneictinae, Raphiinae, Bryophilinae, Eucocytinae, Plusiinae, Acontinae, Aediinae (tentatively including Tytini), Condicinae, Stirinae (tentatively including Pseudeustrotiini), Heliothinae, Agaristinae, Amphipyrinae, Dilobinae, Psaphidinae, Cuculliinae, Hadeninae (including Eriopini and Glottulini), Ufeinae and Noctuinae. Further priority research lines on noctuid phylogeny are outlined.

Key words: Evolution, Lepidoptera, Noctuidae, Phylogeny, Review, Subfamily level.

CONTENIDO

INTRODUCCIÓN: DEFINIENDO EL PROBLEMA

CONTRIBUCIONES A LA FILOGENIA DE NOCTUIDOS

LA TAXONOMÍA SUBFAMILIAR DE NOCTUIDOS : EL GRAN ROMPECABEZAS

La delimitación de la familia

Delimitación y relaciones de parentesco entre subfamilias

LA FILOGENIA DE NOCTUIDOS : DÓNDE ESTAMOS Y HACIA DÓNDE CAMINAMOS

Comparación de las filogenias propuestas: consenso, conflicto e interpretación

Qué queda por hacer

AGRADECIMIENTO

BIBLIOGRAFÍA

INTRODUCCIÓN: DEFINIENDO EL PROBLEMA

“Uno de los problemas más intratables de la clasificación de los lepidópteros ha sido la filogenia de las ramas cuadrifidas de Noctuoidea”. “Caracterizar la familia Noctuidae ha sido [siempre] particularmente difícil”. Estas frases, de entre tantas en la misma línea, están contenidas en uno de los trabajos más recientes en que se aborda la cuestión (Kitching & Rawlins, 1998). Aclaremos, para empezar, que las ramas cuadrifidas de Noctuoidea, tal como las definen Kitching & Rawlins (1998), comprenden básicamente Arctiidae, Lymantriidae y Noctuidae (más Pantheidae y Nolidae, consideradas familias aparte por estos autores). Kitching (1984), en la publicación que supuso el punto de inflexión hacia el cladismo en los estudios sobre filogenia de noctuidos, recoge algunas frases similares que después han sido citadas repetidamente. Entre ellas: “Es excepcional encontrar dos autores que usen la misma combinación de nombres subfamiliares en Noctuidae” (Nye, 1975); “La clasificación [de la familia Noctuidae] permanece en un estado de gran confusión, y pocos autores parecen mantener puntos de vista similares respecto a la taxonomía supragenérica. He concluido, después de haber dedicado mucho tiempo (quizá debería decir perdido mucho tiempo) a este problema, que es imposible en el momento presente ...[obtener] una clasificación supragenérica correcta” (Zimmerman, 1958). Por su parte, Poole (1995) añade: “... la familia es tan grande y la interpretación de los caracteres tan difícil que nadie ha intentado construir una clasificación natural que refleje su filogenia”. Y Speidel et al. (1996b): “... nuestra comprensión de las afinidades filogenéticas de los Noctuidae con otras familias noctuoides, así como de las interrelaciones entre las diferentes subfamilias de noctuidos, está todavía en su infancia”. Puede entenderse fácilmente, pues, que una revisión como la presente no es tarea sencilla. Pero, como todo lo difícil, es a la vez un reto estimulante.

Lo primero que cabe preguntarse es por qué la filogenia de los noctuidos es un problema tan intratable. La respuesta se puede entrever en parte en las citas anteriores, y en parte se va a ir desgranando a lo largo del texto: porque son un grupo **extraordinariamente diverso** y del que hablando en términos generales (y a escala mundial) tenemos un **conocimiento muy superficial**. Además, dentro de una marcada **homogeneidad morfológica general**, son un grupo **muy dispar**; esta disparidad de modelos tan parecidos entre sí es muy difícil de

interpretar, en parte debido a un alto grado de **homoplásia**. Veamos brevemente y por partes qué quiere decir todo esto, a la par que se razona la utilidad del estudio de la filogenia de los noctuidos.

Se ha comentado repetidamente en trabajos anteriores (Yela & Herrera, 1993; Yela, 1998) que los noctuidos son la familia más rica en especies del orden Lepidoptera, a cualquier escala geográfica o ecológica que se considere (Common, 1990; Fibiger, 1990; Gaston, 1991; Heppner, 1991; Scoble, 1992; Kitching & Rawlins, 1998), y una de las cinco más diversas de todo el conjunto (conocido) de seres vivos (véase, por ejemplo, Wilson, 1992; o Maddison, 1996), si dejamos aparte del cálculo a los microorganismos (véase, por ejemplo, Embley et al., 1995). Se han descrito ya aproximadamente 35.000 especies a nivel global (Poole, 1989; Kitching & Rawlins, 1998). Esta enorme diversidad justifica ya de por sí el interés de conocer lo más detalladamente posible la filogenia (véase Hammond, 1995 y, en general, Hawksworth, 1995), puesto que simplemente por razones numéricas los noctuidos son sujetos más o menos directos de muchos estudios de tipo ecológico o de conservación (en cuyo progreso los análisis de tipo filogenético son cada día más necesarios; véase, entre otros, Harvey & Pagel, 1991; Miles & Dunham, 1993; Maddison, 1994; Miller & Wenzel, 1995; Losos, 1996; o Futuyma et al., 1995). En conexión con esto, los noctuidos son por lo general comparativamente más numerosos que el resto de las familias de lepidópteros en cuanto a número de especies y de individuos que integran los agregados o comunidades (al menos, por lo que se sabe por muestreos con trampas de luz; véase, por ejemplo, Janzen, 1988; Barlow & Woiwod, 1989 o Holloway, 1992). Existe, por otro lado, una razón de tipo más práctico: un cierto número de especies, precisamente las más estudiadas desde puntos de vista ecológicos, tienen un gran impacto agroforestal puesto que sus larvas producen plagas de enorme trascendencia (Bourgogne, 1951; Cayrol, 1972; Gómez Bustillo et al., 1986; Holloway et al., 1987; Baragaño et al., 1998), presentando muchas de ellas determinadas particularidades biológicas (multivoltinismo, gran capacidad dispersiva, polifagia, número elevado de huevos) que en general están correlacionadas entre sí (Rémmanek & Spitzer, 1982; Yela, 1999). Conocer la filogenia de los noctuidos es importante, y

en ocasiones crucial, para resolver múltiples problemas relacionados con estas tres de sus propiedades, es decir, su diversidad, su abundancia y su importancia agroforestal (véase, por ejemplo, Danks, 1988, o Mitter et al., 1993).

¿Qué datos fehacientes tenemos sobre esta cantidad ingente de especies que nos puedan permitir hacer inferencias sobre su filogenia? Si repasamos la bibliografía especializada, comprobamos que sólo se conocen con cierto detalle aspectos de la α -taxonomía de bastantes especies holárticas (que no llegan al 12 % del total de las descritas, y que probablemente representen menos de 1/10 de las existentes). Pero incluso a este respecto nos quedan todavía numerosos interrogantes que resolver, como revelan algunas revisiones recientes (véase, por ejemplo, Yela, 1992; Ronkay & Ronkay, 1994; o Hacker, 1996). Como se acaba de decir, se conoce también con bastante exactitud la biología de unas cuantas especies de interés agroforestal, como por ejemplo *Earias insulana* (Boisduval, 1833), *Catocala nymphagoga* (Esper, 1787), *Helicoverpa armigera* (Hübner, [1808]), *Spodoptera littoralis* (Boisduval, 1833), *Sesamia nonagrioides* (Lefebvre, 1827), *Mamestra brassicae* (Linnaeus, 1758), *Panolis flammea* ([Denis & Schiffermüller], 1775), *Agrotis ipsilon* (Hufnagel, 1766) o *Agrotis segetum* ([Denis & Schiffermüller], 1775), y lo más elemental de la biología de buena parte de las especies holárticas. Pero esto es prácticamente todo. Nuestras lagunas de conocimiento son, por tanto, enormes.

El patrón de construcción morfológica general de los noctuidos es bastante constante entre subfamilias (Kitching, 1984; Scoble, 1992; Kitching & Rawlins, 1998; Yela, 1998). Esto es, aunque distintas especies puedan diferir bastante en apariencia externa, todas ellas son relativamente parecidas en cuanto a su modelo básico de construcción corporal. A pesar de esto, desde antiguo se ha reconocido un número relativamente elevado de subfamilias (véase Guenée, 1837-1841; Grote, 1882; Hampson, 1898-1920; Staudinger & Rebel, 1901; Warren, 1907-1914; Boursin, 1964; Forster & Wohlfahrt, 1971; Nye, 1975; Franclemont & Todd, 1983). Esto quiere decir que, aun dentro del patrón general común, los noctuidos muestran una disparidad morfológica notable. Esta aparente contradicción se explica porque cada una de las líneas filéticas reconocidas difiere muy poco de las demás. O dicho de otro modo, de momento sólo se ha reconocido que difieren en uno o muy pocos caracteres. Por otro lado, la interpretación de las diferencias es en muchos casos difícil debido al elevado grado de homoplásia que presentan la mayoría de los sistemas de caracteres morfológicos que se han examinado (Kitching, 1984; Scoble, 1992; Kitching & Rawlins, 1998; Yela, 1998). Al hablar de homoplásia nos referimos a la distribución heterogénea de determinados estados de carácter a lo largo de la filogenia, es decir, a la cualidad de ciertos estados de carácter de aparecer en diferentes lugares de la filogenia, ya sea por convergencia o reversión (por ejemplo, la pilosidad secundaria larvaria sobre verrugas, la condición quetotáctica torácica subventral 2+2+2 de las larvas o la posición preespiracular del opérculo timpánico de los adultos; para otros detalles, véase Yela, 1998). Esto ocurre con frecuencia en noctuidos. Lafontaine & Poole (1991), Beck (1992), Poole (1995) y Kitching & Rawlins (1988), entre otros, comentan cómo a lo largo de la filogenia de los noctuidos se han producido numerosos casos de revés del estado de un carácter a un estado más primitivo. Más en concreto, Poole (1995) indica que “[a lo largo de la evolución de] Noctuidae [ciertos] caracteres se pierden y vuelven a recuperarse con facilidad, ya que la pérdida de un carácter representa comúnmente la pérdida de su expresión génica, no la de la información genética necesaria

para producir dicho carácter. Creo que es habitual en los Noctuidos que [determinados] caracteres se pierdan y subsiguientemente se recuperen, en ocasiones repetidamente a lo largo de la evolución de la familia” (una discusión general del fenómeno puede encontrarse en Futuyma, 1986). Que la manera de explicar la distribución de los estados de carácter sea variable entre autores y que la importancia relativa que se otorga a cada uno no sea ni mucho menos unánime conduce a interpretaciones diversas de la disparidad morfológica de los noctuidos. Así, actualmente se reconocen entre 18 y 30 subfamilias (Tabla 1) (39 si se incluyen los grupos nolinoides *sensu* Kitching & Rawlins, 1998).

La diversidad, la disparidad de los noctuidos dentro de su patrón general común y su elevado grado de homoplásia pueden apuntar a un origen evolutivo reciente. De acuerdo con Holloway (1989) y Mitter et al. (1993), los noctuidos más primitivos, que incluyen la mayoría de los cuadrifinoídes, tienen larvas asociadas primariamente a plantas de porte arbóreo y son especialmente diversos en los bosques tropicales (compárense cifras y figuras en Holloway, 1992, Speidel & Naumann, 1995 y Yela, 1998). Por contra, la mayoría de los trifinoídes avanzados son primariamente consumidores de herbáceas y en general (con excepción de Xylenini) están asociados a hábitat abiertos, y son predominantes en las faunas de noctuidos de las zonas templadas y de las regiones áridas. Su espectacular radiación debe haber sido paralela a la de las formas herbáceas, la cual está vinculada con el enfriamiento global y la tendencia a la xericidad que comenzó en el Terciario inferior y que originó las grandes áreas actuales de clima estacional y seco (Farrell & Mitter, 1993). La radiación principal de los cuadrifinoídes debió ser anterior, pero en todo caso no existen indicios de que se remontara más allá del Cretácico medio (véase Kuznetzov, 1941; Whalley, 1970; Gall & Tiffney, 1983; Farrell & Mitter, 1993; y referencias allí contenidas).

CONTRIBUCIONES A LA FILOGENIA DE NOCTUIDOS

Dada la diversidad de los noctuidos, su disparidad, el grado de homoplásia que afecta a los caracteres examinados y nuestro grado de desconocimiento sobre ellos no es de extrañar que durante mucho tiempo no fuera publicado trabajo alguno sobre su filogenia, y que se admitiera sin mucha discusión la división subfamiliar propuesta por Hampson (1898-1920), basada en la de Grote (1882) y en parte también en la de Guenée (1837-1841). Sin embargo, la clasificación de Hampson está fundamentada en caracteres (o estados de carácter) superfluos (Kitching, 1984; Speidel et al., 1996b; Kitching & Rawlins, 1988; Yela, 1988), de poca capacidad informativa bien por ser plesiomórficos (estados de carácter ancestrales o “primitivos” respecto al origen o raíz de la filogenia de los noctuidos), bien porque muestran una variación continua a través de la filogenia, bien porque aparecen independientemente en diferentes líneas filéticas (la homoplásia que se acaba de comentar) o bien porque representan simplemente ausencias de determinados atributos (que en un contexto filogenético suelen no indicar nada o casi nada). Por eso, aunque la información de base de que disponemos actualmente sea escasa, se hacen necesarias aproximaciones algo más realistas, que asumieran los fundamentos de la filosofía cladista. Durante los últimos 15 años se han producido 6 contribuciones que tratan la filogenia de noctuidos de una manera comprehensiva (véase Kitching, 1984; Beck, 1992; Poole, 1995; Speidel et al., 1996b; Kitching & Rawlins, 1998; y Yela, 1998), más una contribución sobre filogenia molecular de noctuidos (Weller et al., 1994).

Tabla 1. Familias de Noctuoidea y subfamilias de Noctuidae reconocidas por diferentes autores
Table 1. Families of Noctuoidea and subfamilies of Noctuidae recognised by different authors

¹ Autores que se refieren sólo a la fauna europea — Authors who deal only with European fauna
² Autores que relacionan sólo los nocturnos tritomídeos — Authors who list tritomid noctuids only

² Autores que relacionan sólo los noctuidos trífidoideos Authors who list trifidoid noctuids only

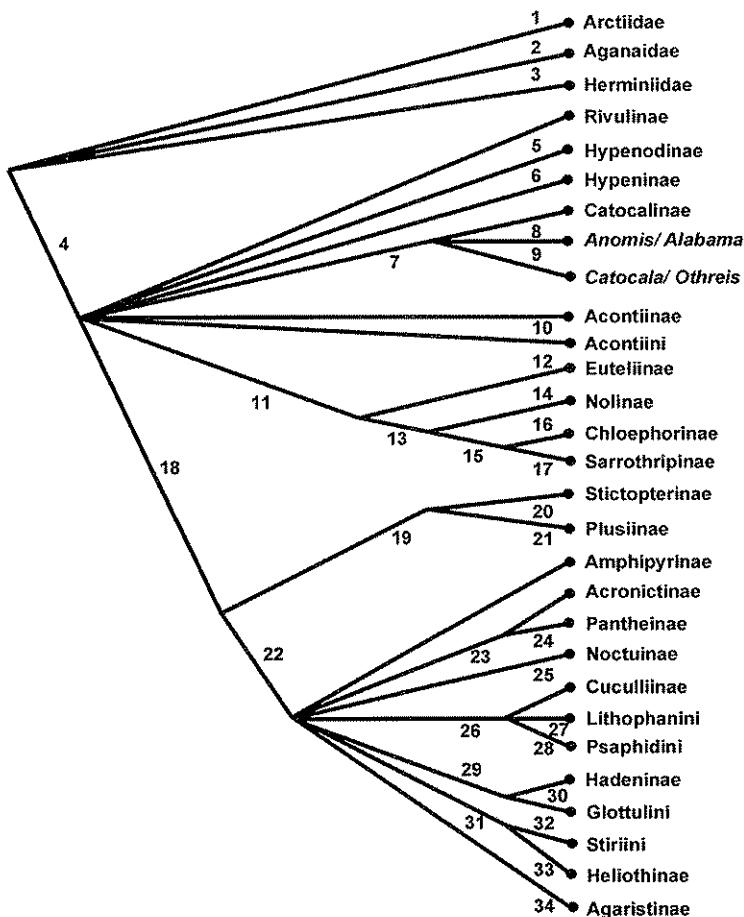


Fig. 1.- Primera representación formal de las relaciones filogenéticas entre las subfamilias de Noctuidae en forma de cladograma. Tomado de Kitching (1984).

Fig. 1.- First formal cladogram showing the phylogenetic relationships among noctuid subfamilies. Taken from Kitching (1984).

“An historical review of the higher classification of the Noctuidae (Lepidoptera)” (Kitching, 1984) es la primera publicación en que se propone un esquema filogenético crítico y riguroso, además de resumir la información publicada hasta entonces. Este trabajo supuso un punto de inflexión en el avance de nuestra comprensión de la filogenia de los noctuidos. Ha recibido críticas por parte de algunos autores, ya que el cladograma que presenta (Fig. 1) difiere relativamente poco del sistema tradicional de Hampson. Sin embargo, el de Kitching (1984) es el primer análisis cladista del conjunto de los noctuidos e incorpora dicha filosofía al estudio macroevolutivo de la familia (véase también Kitching, 1987), aparte de dotar de contenido razonado a cada una de las líneas filéticas que reconoce dentro de noctuidos. Acepta, como no podía ser de otra manera, que su visión de la filogenia de los Noctuidos es provisional, y que ha de seguirse investigando en múltiples aspectos. Pero dado el nivel de confusión reinante hasta aquel momento y las interpretaciones intuitivas o simplistas que tendían a hacerse, es ampliamente admitido que esta publicación puso un cierto orden en el asunto. No puede dejar de resaltarse la cantidad de documentación crítica y razonada que contiene sobre la historia de la clasificación de los noctuidos; nunca antes se había contado con una exposición razonada tan completa. El trabajo de Kitching utiliza no sólo datos referentes a los adultos, sino que incorpora la información previamente publicada sobre larvas y pupas. Su esquema filogenético incluye 19 subfamilias (Tabla 1), aunque reconoce que no puede caracterizarlas todas por autapomorfias (o caracteres especializados).

Beck ha dedicado toda su trayectoria investigadora al estudio de las larvas de los noctuidos (véase, por ejemplo, Beck, 1960, 1989, 1999). Algunos años después de la publicación de Kitching saca a la luz un trabajo en el que

propone un árbol filogenético de los noctuidos (Fig. 2) basado fundamentalmente en caracteres larvarios (Beck, 1992). Esta filogenia difiere bastante de la de Kitching, lo que refleja tanto las discordancias entre la morfología adulta y la larvaria como, sobre todo, el punto de vista particular del autor (su interpretación no es cladista en el sentido estricto). El esquema de Beck pone de nuevo en evidencia la necesidad de considerar la anatomía larvaria y la de seguir reuniendo datos; supone un avance por cuanto que presenta un esquema alternativo que verificar frente al de Kitching y porque incluye gran cantidad de información sobre las larvas que estaba inédita. Incluye 18 subfamilias (Tabla 1), tres de las cuales no había considerado Kitching (1984) (Aediinae, Bryophilinae y Eublemminae), y trata Herminiiinae dentro de los noctuidos (que habían sido excluidos por dicho autor si se consideraban los Aganainae como familia aparte).

Poole (1995), en uno de los tomos dedicados a la fauna de noctúidos de Norteamérica, es el siguiente autor en proponer explícitamente una filogenia subfamiliar (Fig. 3), en este caso sólo de los noctuidos trifinoides (tal como se definen clásicamente, es decir, los noctuidos “superiores” o supuestamente más “avanzados”). Reconoce que no es una propuesta formal, puesto que bastantes grupos están sin caracterizar satisfactoriamente. Justifica su propuesta como hipótesis preliminar explícita a ser comprobada en futuros estudios sobre filogenia de noctuidos (como en esencia hacen otros autores subsiguientes; véase Speidel et al., 1996b, Kitching & Rawlins, 1998 y Yela, 1998). Incluye 16 subfamilias, es decir, 7 más que Kitching (1984) para el mismo grupo (Eustrotiinae, Condicinae, Stiriinae, Eriopinae, Psaphidinae, Bryophilinae y Oncocnemidinae; Tabla 1).

Speidel et al. (1996b) proporcionan un análisis cladístico exhaustivo y minuciosamente fundamentado, aunque

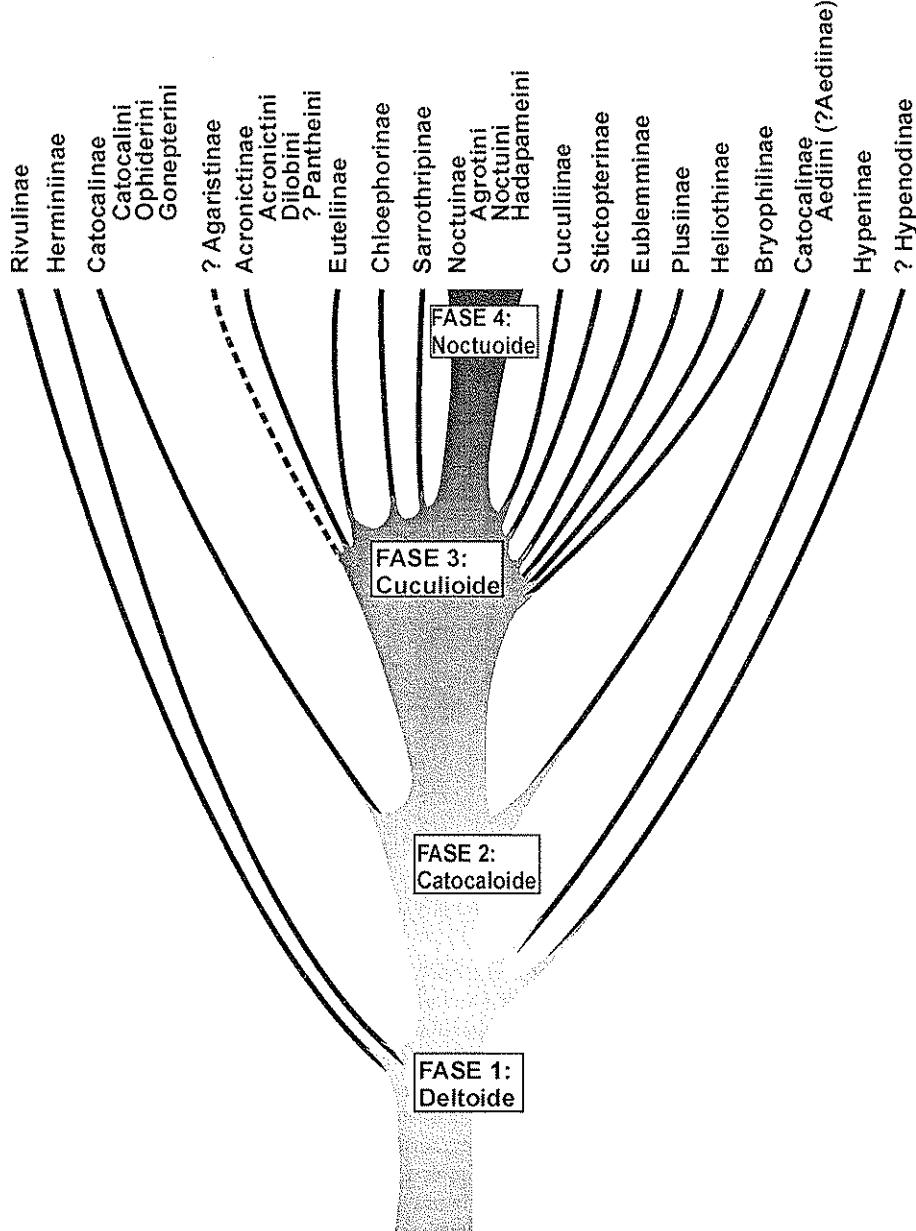


Fig. 2 . - Representación de las relaciones filogenéticas entre las subfamilias de Noctuidae de acuerdo con Beck (1992).

Fig. 2.- Sketch of the phylogenetic relationships among noctuid subfamilies according to Beck (1992).

siguen reconociendo que la escasez de datos dificulta las interpretaciones. Incluyen 30 subfamilias (Tabla 1), entre ellas Herminiinae (pero no Aganainae); aparte de ésta, Camptolominae, Eustrotiinae, Bagisarinae, Aediinae, Tytinae, Stiriinae, Bryophilinae, Sinochariniae, Lophonyctinae y Pseudeustrotiinae son adiciones respecto del esquema de Kitching (1984). Su filogenia (Fig. 4) incluye numerosas policotomías.

Kitching & Rawlins (1998) hacen un repaso detallado de lo que se conoce acerca de la evolución y relaciones de parentesco de los noctuoideos en el volumen correspondiente de la célebre serie "Handbuch der Zoologie", sin proponer nuevos cladogramas. De nuevo, y a pesar de la ingente cantidad de información discutida, uno de los argumentos recurrentes es el grado de desconocimiento que tenemos acerca de muchos grupos de noctuidos: "La composición y el monofiletismo de la mayoría de las [subfamilias] son todavía sujetos de discusión, como lo es su número. La morfología de los estados inmaduros y de los adultos está sorprendentemente mal conocida, y una información tal es crítica con objeto de proponer una filogenia defendible". Discuten datos de 29 subfamilias (Tabla 1), incluidos los Herminiinae. Nombres que no aparecían en Kitching (1984) son Bryophilinae,

Raphiinae, Calpinae, Aganainae, Cocytinae, Eucocytinae, Eustrotiinae, Bagisarinae, Psaphidinae, Dilobinae, Condicinae, Stiriinae, Glottulinae y Ufeinae. Excluyen de Noctuidae toda la línea nolinoide o cloeforinoide, según el término utilizado en Yela (1998) (Nolidae *sensu* Kitching & Rawlins, 1998, con 9 subfamilias) y Pantheinae (Pantheidae *sensu* Kitching & Rawlins, 1998). Debe hacerse notar que el manuscrito fue terminado en 1992 y representa el estado de los conocimientos y las ideas de los autores en aquel momento.

Simultáneamente se publica la última de las contribuciones a la filogenia de los noctuidos basada en datos morfológicos (Yela, 1998) (Fig. 5), cuyos objetivos son discutir y sintetizar toda la información publicada previamente (tanto referente a adultos como a larvas), dar contenido explícito a puntos de vista alternativos a los ya publicados y servir de estímulo e hipótesis de partida para estudios subsiguientes. Dado que el manuscrito fue entregado a finales de 1995 y que del trabajo de Kitching & Rawlins (1998) sólo se dispuso de información previa enviada por algunos colegas, los argumentos de Speidel et al. (1996b) no se pudieron tener en cuenta más que en un breve apéndice añadido posteriormente y los proporcionados por Kitching & Rawlins (1998) se

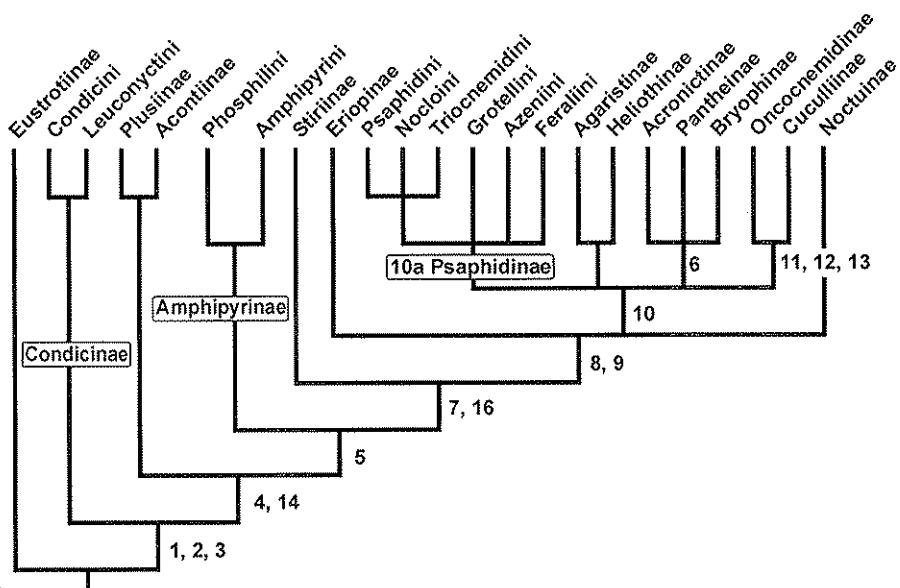


Fig. 3

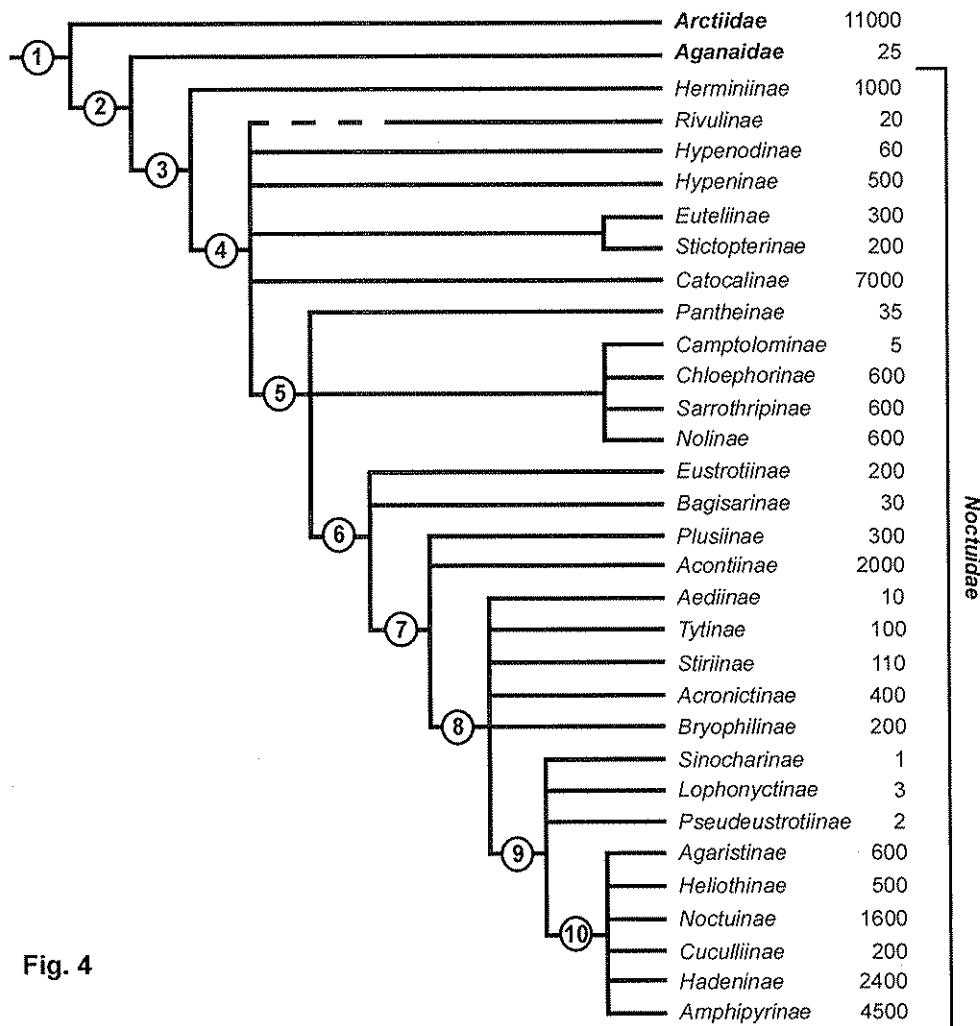


Fig. 4

Fig. 3.- Cladograma tentativo de las relaciones filogenéticas entre las subfamilias de noctuidos trifinoides propuesto por Poole (1995).

Fig. 3.- Tentative cladogram of the phylogenetic relationships among trifinoid noctuid subfamilies proposed by Poole (1995).

Fig. 4.- Cladograma de las relaciones filogenéticas entre las subfamilias de Noctuidae y sus grupos hermanos propuesto por Speidel et al. (1996b).

Fig. 4.- Cladogram showing the phylogenetic relationships among noctuid subfamilies and their sister groups proposed by Speidel et al. (1996b).

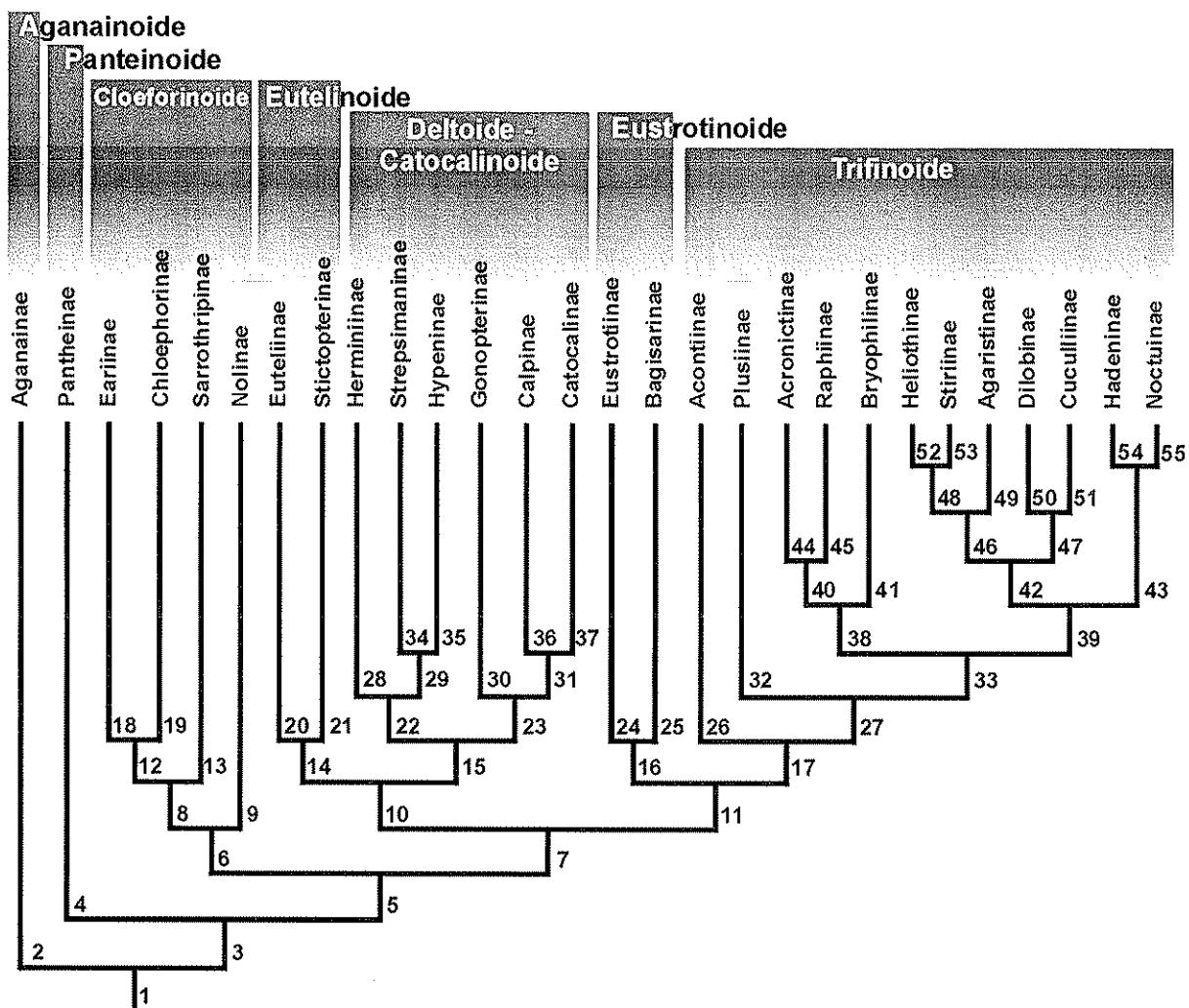


Fig. 5.- Cladograma tentativo de las relaciones filogenéticas entre las subfamilias de Noctuidae propuesto por Yela (1998).

Fig. 5.- Tentative cladogram of the phylogenetic relationships among noctuid subfamilies proposed by Yela (1998).

discutieron muy por encima. En Yela (1998) se consideran 28 unidades de nivel subfamiliar (Tabla 1), de las que se reconoce que algunas pueden seguir siendo grupos parafiléticos o polifiléticos. Aun así, y admitiendo de nuevo la parquedad de conocimientos y su difícil interpretación, se propone un esquema filogenético que aparentemente resuelve todos los nodos (no presenta policotomías al nivel subfamiliar; véase crítica más abajo). Yela (1998) insiste en que algunos de los caracteres tenidos en cuenta en la elaboración de la filogenia pueden ser espúreos y que la interpretación de los estados de carácter es en ocasiones reflejo más del conocimiento personal que el autor tiene de especies concretas que de un análisis estadístico formal de la distribución entre grupos de un número suficientemente elevado de caracteres. Respecto de Kitching (1984), el esquema varía en que los *Herminiinae* y los *Aganainae* se consideran noctuidos, y se reconocen además las siguientes subfamilias: *Eariinae* (denominada *Eariinae*), *Gonopterinae*, *Calpinae*, *Eustrotiinae*, *Bagisarinae*, *Raphiinae*, *Bryophilinae*, *Stiriinae*, *Agaristinae*, *Dilobinae*, *Cuculliinae*, *Hadeninae* y *Noctuinae*.

Por su parte, Weller et al. (1994) publican los primeros resultados sobre filogenia molecular de noctuidos (que se discuten con cierto detalle en Yela, 1998). Secuencian genes independientes del ADN mitocondrial y del ARN ribosómico nuclear y combinan los resultados en estimaciones filogenéticas.

cas (produciendo árboles de consenso estricto tras someter los datos a pruebas de aleatorización muestral o "bootstrap"). Las conclusiones fundamentales tienen que ver con las relaciones de parentesco evolutivo de los noctuidos con otros grupos de noctuoideos de supuestamente el mismo rango, pero además adelantan que los noctuidos no deben ser considerados un clado, sino un grado (es decir, serían un grupo parafilético). Los resultados, discutidos en función de procedimientos cladísticos, desvelan la presencia de dos posibles clados. Sorprendentemente, son a grandes rasgos asimilables a los cuadrifinoides y trifinoides de la literatura clásica (para una definición más precisa, véase Yela, 1998). Los cuadrifinoides quedan asociados a los Arctiidae cuando el cladograma se construye en función de una raíz trifina. Una sola familia (monofilética) no queda de manifiesto en ninguno de los árboles resultantes de las pruebas de aleatorización muestral efectuadas por dichos autores. Como Weller et al. (1994) advierten, y como se discute en Yela (1988), esta interpretación es provisional, puesto que los análisis se basan en una serie muy corta de especies seleccionadas ($n = 26$, de las cuales sólo 10 son noctuidos). Como reconocen, la adición de otras especies puede tener una influencia profunda en la topología del árbol que proponen (véase también Weller et al., 1992) y, por lo tanto, en las conclusiones.

LA TAXONOMÍA SUBFAMILIAR DE NOCTUIDOS: EL GRAN ROMPECABEZAS

La delimitación de la familia

El monofiletismo de los noctuoideos, el grupo (superfamilia) que incluye los noctuidos, no se discute hoy día (Kristensen, 1985; Minet, 1986; Holloway et al., 1987; Common, 1990; Miller, 1991; Scoble, 1992; Kitching & Rawlins, 1998). La autapomorfía característica de Noctuoidea es la presencia de órganos timpánicos metatorácicos, de estructura y posición únicas (Eggers, 1925; Richards, 1932; Brock, 1971; Scoble, 1992; Kitching & Rawlins, 1998), que recogen ultrasonidos de frecuencias e intensidades que se corresponden con los gritos de ecolocación de los murciélagos insectívoros (Fenton & Fullard, 1981; Fullard, 1988) y que les ayudan a evitarlos (Roeder, 1967). Los noctuoideos forman una superfamilia muy homogénea, de origen evolutivo relativamente reciente (véase García-Barros, este volumen), y compuesta de grupos estrechamente relacionados. Dado que algunos de estos grupos (o familias) están mal caracterizados (puesto que de momento sólo han podido ser definidos por combinaciones de caracteres, que uno a uno son compartidos por otras familias), el número de las familias consideradas varía entre autores (Tabla 1). Tampoco hay acuerdo sobre sus relaciones de parentesco, a pesar de los evidentes avances de los últimos años (para más detalles véase Holloway et al., 1987; Scoble, 1992 o Kitching & Rawlins, 1998).

Obviamente, este estado de cosas no favorece la delimitación de la posición taxonómica de los noctuidos. Es más, hasta bien recientemente no se había conseguido ni siquiera caracterizar el grupo por autapomorfía alguna. Kitching (1984) propone la consideración de la posición postespiracular del opérculo timpánico como autapomorfía de los noctuidos; pero Minet (1986) critica dicho punto de vista señalando que tal estado de carácter no es exclusivo de noctuidos. Recientemente, Kitching & Rawlins (1998), discutiendo información de Richards (1932), indican que la posición del opérculo es variable y su interpretación filogenética problemática. Por esta razón, actualmente no se suele utilizar la variación de este carácter para tipificar familias dentro de noctuoideos (pero véase Speidel et al., 1996b).

Minet (1986) sugiere que el ensanchamiento dorsal característico de las bandas esclerosadas postespiraculares de la zona pleural del urosomito I (A1) de los adultos puede ser sinapomórfico para todos los grupos de noctuidos. Este mismo estado de carácter es utilizado por Yela (1998) para tipificar el grupo. Sin embargo, el propio Minet reconoce que algunos ártidos "superiores" poseen unas bandas parecidas. Asimismo, Kitching & Rawlins (1998) ponen en duda la validez de esta peculiaridad por cuanto que aparece al menos en algunos Arctiinae y no se observa en muchos noctuidos. Minet (1986) y Yela (1998) interpretan que la forma de las mencionadas bandas no es homologable en Arctiinae y Noctuidae, y por eso utilizan este carácter. Pero el examen de abdómenes de un número mucho mayor de especies de ambos grupos (especialmente de origen tropical) nos lleva actualmente a compartir las dudas sobre dicho carácter y a desecharlo como verdaderamente informativo.

La situación y proximidad de las cavidades contratimpánicas (= cavidades timpánicas internas, cavidades antitimpánicas o sacos timpánicos IV, según los autores), esgrimida como posible autapomorfía por Minet (1986), es considerada dudosa por el propio autor, ya que es compartida por muchos ártidos, limátridos e incluso notodóntidos. Además, los grupos basales de noctuidos presentan dichas cavidades netamente separadas (Speidel et al., 1996b; Yela, 1998).

Speidel et al. (1996b) sugieren que el tamaño de las espinas tibiales, alargadas en los noctuidos con relación a las tibias, puede ser el estado de carácter que tipifique la familia; pero la validez de este atributo ha de constatarse, puesto que ciertas especies de noctuidos (en particular ciertos Aganainae, los Pantheinae, los Raphiinae, algunos Acronictinae, algunos Amphipyrinae y algunos Hadeninae) tienen espinas tibiales más cortas que otras adscribibles a otras familias noctuoideas. Sería interesante comprobar si existe alguna relación entre la proporción longitud de la tibia/longitud de la espina tibial y el tamaño (envergadura, anchura del tórax) de los individuos de una muestra suficientemente grande de especies noctuoideas, puesto que un efecto puramente alométrico, independiente por completo de las relaciones filogenéticas, no puede descartarse.

Como es bien conocido, las larvas de noctuidos poseen una glándula "cervical" ventral o *adenosma* de disposición "vertical" (Godfrey, 1987). Dicha estructura no se encuentra en ártidos, pero sí en notodóntidos (en los que es "horizontal" o comprimida dorsoventralmente, y probablemente no homologable a la de noctuidos; Miller, 1991). Si esto es cierto, la presencia de *adenosma* vertical podría argüirse como autapomórfica para Noctuidae, y su ausencia en Aganainae, Rivulinae y algunos Hypeninae habría de interpretarse como una reducción secundaria (o, en el caso de Aganainae, como estado plesiomórfico que excluiría el grupo de Noctuidae; véase Speidel et al., 1996b, y comentarios más abajo). Sin embargo, Gardner (1941) y Speidel et al. (1996b) hacen notar que algunos Lymantriidae presentan una estructura parecida, quizás homóloga. Por esta razón, y mientras el asunto no sea estudiado más en detalle, la presencia de *adenosma* vertical no puede utilizarse para caracterizar los noctuidos con garantías.

Kitching & Rawlins (1998) sugieren otras cuatro posibles autapomorfías de los noctuidos: (1) la posesión de un lóbulo cilíndrico interno en la galea del complejo maxilar larvario (reseñado por primera vez por Grimes & Neunzig, 1986); (2) la condición quetotáctica del tórax larvario, dotado en posición subventral (SV) de 2 setas en el protórax (T1), 1 en el mesotórax (T2) y 1 en el metatórax (T3) (estado 2+1+1); (3) la presencia de la mancha orbicular en el ala anterior (puesta de relieve por Holloway, 1988); y (4) el anclaje de los músculos retractores de las apófisis posteriores (urosomito IX o A9) del ginopigio, que tiene lugar en el urosomito VII (A7) en vez de en el VIII (A8) (Stekol'nikov, 1967). Sin embargo, ninguno de estos estados de carácter puede ser esgrimido como apomórfico para noctuidos de una manera fiable en el estado actual de los conocimientos:

1. Lóbulos en las galeas sólo aparecen, además de en noctuidos, en ninfálidos y en ártidos, pero tienen una estructura diferente, no homologable. Podrían ser una buena autapomorfía para el grupo si no fuera porque los Pantheinae, todos los grupos de la línea nolinoide (Nolidae *sensu* Kitching & Rawlins, 1998) y Acronictinae carecen de ellos (Kitching & Rawlins, 1998). Si se considera que los Pantheinae son noctuidos basales, que el complejo nolinoide es incluyente en Noctuidae y que los Acronictinae (o al menos parte de ellos) son verdaderos trifinoides que por reversión o reducción secundaria presentan algunas analogías con ciertos grupos de noctuidos basales (como se mantiene en Yela, 1998), este carácter podría defenderse como la autapomorfía por excelencia de los noctuidos, perdida secundariamente en los mencionados grupos. Si se considera que los panteinos y el complejo nolinoide son excluyentes de Noctuidae pero que los acronictinos pertenecen a la rama trifinoide de la familia, el supuesto sería el mismo; los lóbulos se habrían

- reducido en Acronictinae solamente. Si se interpreta que los panteinos y el complejo nolinoide son excluyibles de Noctuidae y que los Acronictinae son los noctuidos más basales, como proponen Kitching & Rawlins (1998), la cuestión no es ya tan clara; o bien este último grupo ha de excluirse también de los noctuidos o bien la presencia de lóbulos en las galeas no es propia de la familia, sino del clado que comprende el resto de los noctuidos excepto los acronictinos.
2. El significado filogenético de la condición quetotáctica 2+1+1 fue discutido en detalle en Yela (1988). Resumiendo, es el estado general para Lepidópteros (Stehr, 1987), y parece razonable pensar que, a partir de esta configuración original, en la línea noctuoide se hubieran producido modificaciones hacia el estado 2+2+2 en diferentes ocasiones, en concreto en algunos Notodontidae (Godfrey & Appleby, 1987), en los Doidae (Donahue & Brown, 1987), en los Arctiidae (Kitching, 1984; Habeck, 1987) y, dentro de los noctuidos, en los Eariadinae y Eligminae (considerados Nolidae por Kitching & Rawlins, 1998), en los Hadeninae Glottulini y al menos en algunos Catocalinae y Plusiinae (Kitching, 1984; Poole, 1995; Speidel et al., 1996b; Kitching & Rawlins, 1998; Yela, 1998). Incluso se han producido cambios hacia otros estados con mayor número de setas en meso y metatórax (estados 2+3+2 y 2+3+3 de los Oenosandridae) (véase también Common, 1990). Por otro lado, dentro de los noctuoideos la condición 2+1+1 no es exclusiva de noctuidos, puesto que la comparten algunos notodóntidos (Godfrey & Appleby, 1987).
 3. La mácula en la celda del ala anterior no es común a todos los grupos de noctuidos (falta, incluso en la cara ventral de las alas anteriores, al menos en todo el complejo nolinoide, en Bagisarinae y en muchos géneros de otras subfamilias, pero no en todos los Herminiinae, como mencionan Kitching & Rawlins, 1998; véase, por ejemplo, el género *Idia* Hübner [1813]). Además, está presente en al menos algunos Notodontidae y Lymantriidae (por ejemplo, en la bien conocida *Lymantria dispar* Linnaeus, 1758).
 4. Como comentan Kitching & Rawlins (1998), los Noctuidae (excluidos los panteinos) difieren de los Lymantriidae y de los propios Pantheinae en la posición de anclaje de las apófisis posteriores del ginopigio, pero el estado apomórfico y la distribución taxonómica no han sido determinados todavía, por lo que dicho carácter no puede esgrimirse de momento como filogenéticamente informativo.
- ¿Cómo caracterizar los noctuidos, pues? En el estado actual de los conocimientos volvemos más o menos al punto en que estábamos en 1984, cuando Kitching buscaba afanosamente al menos una apomorfía para no dejar sin caracterizar un grupo tan diverso. Tras los esfuerzos por aclarar la cuestión de los últimos años, tenemos que reconocer que aunque el nivel de información es mayor, no podemos tipificar adecuadamente los noctuidos ya tratemos los panteinos y las líneas nolinoides (Nolidae *sensu* Kitching & Rawlins, 1998) dentro o fuera, y que el grupo, tal como se considera aquí, no es monofilético (lo que defienden asimismo Weller et al., 1994 y Kitching & Rawlins, 1998). La imagen de relativa uniformidad y de aparente claridad que dejan traslucir los cladogramas propuestos por Speidel et al. (1996b) y sobre todo por Yela (1998) es parcialmente ilusoria (véase más abajo).

Delimitación y relaciones de parentesco entre subfamilias

Al examinar la tabla 1, comprobamos que no sólo el número de subfamilias varía entre autores (sucesivamente, $n = 19, 19, 21, 18, 20, 30, 29$ y 28), sino que se aprecia un aumento claro y progresivo. Desde 1984 hasta 1992 se tendían a reconocer alrededor de 20 subfamilias y entre 1996 y 1998 alrededor de 30. Hay que tener en cuenta que, como ya se ha dicho, Kitching & Rawlins (1998) no incluyen entre los noctuidos ni los panteinos (fam. Pantheidae) ni los grupos nolinoides (fam. Nolidae), y que si se incluyen el número total de subfamilias consideradas en su trabajo asciende a 39. Este aumento es sin duda reflejo del esfuerzo dedicado al esclarecimiento de las relaciones de parentesco de los noctuidos durante la última década y media, examinando adultos y estados inmaduros de numerosas especies de zonas templadas, tropicales y ecuatoriales. Este esfuerzo ha conducido a desvelar numerosos sistemas de caracteres morfológicos que pueden ser potencialmente informativos en relación con la filogenia, aunque la interpretación es diferente entre autores por las razones varias veces mencionadas. A continuación se relacionan todos los nombres subfamiliares publicados desde 1984 siguiendo aproximadamente el orden en que, de acuerdo con nuestra concepción actual de la filogenia de los noctuidos, pueden haberse ido diferenciando, junto a una breve discusión sobre su caracterización y posibles relaciones de parentesco filogenético. Los estados de carácter considerados apomórficos para cada grupo se señalan mediante una (A), pero no se han anotado muchos de los de aquellas subfamilias bien caracterizadas en la literatura (a la que se refiere en cada caso particular).

Línea nolinoide. Comprende varios grupos, a los cuales se ha asignado distinta categoría según los autores. En ocasiones se han tratado dentro de los noctuidos, aunque no siempre en una posición basal (véase Kitching, 1984, Fig. 1 de este trabajo; o Speidel et al., 1996b, fig. 4), y en otras fuera (véase Kitching, 1984, para más detalles). Kitching (1984) reconoce 3 subfamilias, que incluye dentro de noctuidos (Chloephorinae, Sarrothripinae y Nolinae); Beck, 2 subfamilias (Chloephorinae y Sarrothripinae; sitúa Nolidae fuera de Noctuidae); Speidel et al. (1996b), 4 (Camptolominae, Chloephorinae, Sarrothripinae y Nolinae); y Yela (1998) otras 4 (Eariadinae, Chloephorinae, Sarrothripinae y Nolinae). Kitching & Rawlins (1998) dan un vuelco a la cuestión, de acuerdo con información compartida por J. D. Holloway, y segregan estos grupos de Noctuidae, considerándolos todos dentro de Nolidae (véase Holloway, 1998). En el seno de esta familia sitúan, de manera provisional, 9 subfamilias: Nolinae, Chloephorinae (donde incluyen Sarrothripini y Camptolomini), Westermanninae, Eariadinae, Bleninae, Risobinae, Collomeninae, Afridinae y Eligminae. A pesar de que históricamente ha habido acuerdo entre los diferentes autores sobre la estrecha relación entre todos estos grupos, pocos han sufrido tantas reconsideraciones de rango y posición. Característicos de la línea nolinoide son: (1) el capullo en forma de barca, cuya pared es doble (A); (2) la presencia de timbales en el esternito de A2 (A) (que por lo tanto no pueden ser homólogos de los que poseen los ártidos, en los metepisternos, ni los limántridos, en el esternito de A3); (3) el músculo andropigial M4 dividido, como en los panteinos y en los noctuidos "superiores", pero con el extremo basal de la rama superior inserto en una posición más ventral, hacia el centro del *vinculum* (Speidel & Naumann, 1995) (la manera de inserción puede ser (A), pero la división del músculo en dos haces debe ser convergente con el estado análogo que presentan Pantheinae y las líneas trifinoides); y (4) la presencia de rebordes internos en los márgenes dorsales de los

sacculi, que se fusionan a la *fultura o juxta*, en el andropigio, que adquiere una forma especial (A?) (Holloway in Kitching & Rawlins, 1998). El retináculo de los machos es alargado (en forma de barra) excepto en Eariadinae, donde falta secundariamente o está transformado en un mechón de pelo (Kitching, 1984; Yela, 1998); pero este estado de carácter es plesiomórfico (está presente en Arctiidae y también en Aganainae), y en todo caso indica una posición basal de esta línea en la filogenia de Noctuidae (si es que son noctuidos en definitiva). Hacia una tal posición basal, o incluso externa a noctuidos, apuntan los siguientes estados de carácter: (1) ausencia de lóbulos en las galeas larvarias (Kitching & Rawlins, 1998); (2) ausencia de mácula en la celda del ala anterior; (3) ausencia del músculos extensores de las valvas (M3 de Forbes, 1939 = M2 de Tikhomirov, 1979) en el andropigio, lo que representa el estado de carácter plesiomórfico, como en Notodontidae, Lymantriidae, Arctiidae y en otros noctuidos cuadrifinoides (Kuznetsov & Stekol'nikov, 1989; Speidel et al., 1996b; Kitching & Rawlins, 1998); (4) *uncus* del andropigio no alargado (Speidel et al., 1996b; Yela, 1998); y (5) cavidades contratimpánicas relativamente pequeñas y no fusionadas por su cara interna (Speidel et al., 1996b; Yela, 1998). Por el contrario, los siguientes estados de carácter revelan parentesco con los noctuidos: (1) presencia de *adenosoma* vertical en las larvas de muchas especies; (2) presencia en A1 de los adultos de las bandas esclerosadas postespiraculares característicamente engrosadas (Kitching & Rawlins, 1998; Yela, 1998); (3) condición quetotáctica torácica SV de las larvas 2+1+1 (como en la mayoría de los noctuidos), pero con la excepción de Eariadinae y Eligminae (que tienen un patrón 2+2+2, como en ártidos y algunos géneros de noctuidos); y (4) en la mayoría de las especies, presencia de 2 setas SV en A1 (al contrario que en los cuadrifinoides, que tienen 3, y análogamente a lo que ocurre en la gran mayoría de los trifinoides; esto puede ser el estado plesiomórfico o una convergencia). Las posibles apomorfías de cada subfamilia están detalladas en Kitching & Rawlins (1998) y en Holloway (1998), asunto en el que no se va a insistir aquí.

Pantheinae. Kitching (1984), Beck (1992), Poole (1995), Speidel et al. (1996b) y Yela (1998) incluyen este grupo entre los noctuidos, pero Kitching & Rawlins (1998) lo excluyen, otorgándole categoría familiar. Los tres primeros autores relacionan los Pantheinae con los Acronictinae (entre los trifinoides), incluyéndoles Beck (1992) incluso dentro de éstos últimos. Pero Speidel et al. (1996b) les asignan una posición algo más basal, completamente fuera de la líneas trifinoides. Yela (1998) les asigna una posición totalmente basal (como proponen también Lafontaine & Poole, 1991). Este grupo se distingue por la modificación extrema del órgano auditivo (A) (Richards, 1932; Kitching, 1984; Yela, 1998), con el opérculo timpánico casi totalmente o totalmente reducido (no siempre está ausente, según Speidel et al., 1996b). Por esta razón, por carecer las larvas de lóbulo cilíndrico en las galeas pero poseer setas secundarias incluso en la cápsula cefálica en todos los estadios (como ocurre en Lymantriidae), por mostrar las pupas tres atributos que comparten con limántridos y ártidos (ausencia externa de sutura epicranial, fémures protorácticos ocultos y presencia de pilosidad secundaria que parte generalmente de regiones homólogas de las verrugas larvarias; Mosher, 1916) y por estar situado el anclaje de los músculos retractores de las apófisis posteriores del ginopigio en el urosomito VIII (como en Lymantriidae), Kitching & Rawlins (1998) proponen tratar el grupo a nivel familiar (Pantheidae). Sin embargo, la ausencia de lóbulos en las galeas podría representar una

reducción secundaria, que en noctuidos ocurre al menos también en Acronictinae. La presencia de setas larvarias secundarias en los primeros estadios podría ser convergente. Los tres atributos de las pupas aparecen también en algunos grupos de noctuidos (Kitching & Rawlins, 1998). Y el significado filogenético del anclaje de las apófisis ginopigiales no está suficientemente aclarado. Por todo ello, el punto de vista de dichos autores es discutible, máxime cuando los panteinos muestran bastantes caracteres, apomórficos o no, propios de los noctuidos (véase Yela, 1998): (1) patrón quetotáctico subventral larvario 2+1+1, (2) presencia de *adenosma* vertical (aunque ya se ha comentado que algunos Lymantriidae presentan una estructura parecida), (3) mácula en la celda del ala anterior y (4), en A1 de los adultos, presencia de las bandas esclerosadas postespiraculares característicamente engrosadas. Poole (1995), Speidel & Naumann (1995) y Speidel et al. (1996b), recogiendo ideas de Börner (1949), sugieren que los panteinos podrían estar vinculados con acronictinos y briofilinos (dentro de los trifinoides), fundamentalmente en virtud de la estructura microscópica de la superficie de la espirátroma; sin embargo, la validez filogenética de este carácter ha de ser constatada (Speidel & Naumann, 1995: 134). Otro estado de carácter supuestamente avanzado de los panteinos es la división en dos haces del músculo M4 del andropigio (excepto en *Panthea* Hübner, [1820], donde se ha podido reducir secundariamente; Speidel et al., 1996b), división presente en los noctuidos "superiores" (líneas trifinoides); sin embargo, la distribución de este estado de carácter a lo largo de la filogenia de los noctuidos no está bien comprendida y merece mayor atención (Kitching & Rawlins, 1998), y su aparición en Pantheinae puede ser también convergente. De hecho, los panteinos muestran algunos estados de carácter típicamente cuadrifinoides: (1) la estructura del corion del huevo, relativamente simple, con costillas coriáticas escasas y poco marcadas (obs. pers.); (2) la fusión del esclerito paratergal o pleurito que articula *vinculum* y *tegumen* en el andropigio (obs. pers.), lo que es característico para los cuadrifinoides (Lafontaine & Poole, 1991; Kitching & Rawlins, 1998); (3) la morfología timpánica, sin esclerito nodular timpánico (o "barra timpánica", en expresión de Speidel et al., 1996b) "en hombro" ("epaulette"; véase Eggers, 1919), con las cavidades contratimpánicas separadas y el opérculo timpánico apenas visible o no visible en absoluto (Richards, 1932: 28; Kitching, 1984: 219-220; obs. pers.) y (4) la ausencia de músculos M3 en el andropigio, como en otros noctuidos cuadrifinoides (y otros Noctuoidea).

Aganainae (= Hypsinae). Fueron excluidos de los noctuidos por Kitching (1984), Beck (1992) y Speidel et al. (1996b) en virtud de la posición preespiracular del opérculo timpánico y de la ausencia de *adenosoma* vertical en las larvas. Como se ha visto, el primero de los estados de carácter no es filogenéticamente informativo (aparte de que en realidad el espiráculo está oculto en este grupo entre dos estructuras débilmente esclerosadas, y su posición es ambigua; Holloway, 1988). El segundo tiene también una interpretación dudosa (véase más arriba), y su reducción en Aganainae puede significar que conservan el estado plesiomórfico, en cuyo caso se puede especular con su exclusión de Noctuidae, o bien una reducción secundaria (véase Rivulinae, más abajo). Minet (1986), Holloway (1988), Kitching & Rawlins (1998) y Yela (1998), entre otros, los incluyen entre los noctuidos. Las larvas poseen setas primarias muy largas, que a veces son plumosas, y que parten de pequeñas elevaciones de la cutícula o chalazas; pero nunca hay setas secundarias (Holloway, 1988; la afirmación en sentido contra-

rio en Yela, 1998, se debe a un error de interpretación, como se explica más abajo). Su fórmula quetotáctica subventral es 2+1+1, condición que presentan la mayoría de los demás noctuidos (pero no los ártidos). En las pupas, las tibias protorácticas están ocultas (como en noctuidos cuadrifinoídes, ártidos y limántridos) y las mesotorácticas son contiguas a los ojos (como ocurre en la mayoría de los noctuidos cuadrifinoídes; Kitching & Rawlins, 1998), y poseen una fila transversal de cortas pero profundas impresiones en la zona posterior del metatórax (A) (Kitching & Rawlins, 1998). Los adultos presentan (1) el par de bandas esclerosadas postespiraculares engrosadas dorsalmente que relacionan las prolongaciones anterolaterales de A2 con los escleritos laterotergales correspondientes de A1 (Minet, 1986; Yela, 1998), aunque como se ha visto la interpretación de este carácter es dudosa (puesto que es compartido por muchos Arctiinae); (2) los palpos labiales son largos y están dirigidos hacia arriba, como en muchos noctuidos cuadrifinoídes; (3) en el complejo auditivo torácico falta el timbal, que proporciona uno de los caracteres autapomórficos por excelencia de los ártidos (Kitching, 1984; Minet, 1986; Common, 1990; Seoble, 1992; Kitching & Rawlins, 1998); (4) las cavidades contratimpánicas son relativamente pequeñas y están separadas entre sí (pers. obs.), como ocurre en los noctuidos "inferiores" (Speidel et al., 1996b; Yela, 1998); (5) en las papillas anales falta el otro carácter autapomórfico de los ártidos, las glándulas feromonales (Holloway, 1988; Kitching & Rawlins, 1998), por lo que una posible asociación con dicha familia, si aquella no es redefinida, queda descartada (y, de esta manera, la ausencia de *adenosma* puede argüirse como una reducción secundaria, aunque podría ser una sinapomorfía de Aganainae + Arctiidae); (6) en las alas, el retináculo de los machos tiene forma alargada o de barra (esto sí ocurre entre los ártidos y en toda la línea nolinoide), lo que se interpreta aquí como estado plesiomórfico y contribuye a atribuir a los aganainos una posición basal dentro de los noctuidos; (7) existe una mácula en la celda del ala anterior, al menos en posición ventral (Holloway, 1988); y (8) presentan una estructura cuticular elipsoidal en las alas anteriores, única en toda la superfamilia (A?) (Holloway, 1988). El patrón general de morfología genital es asimilable al de los noctuidos, con el *uncus* esclerosado y alargado (Speidel et al., 1996b; Yela, 1998), relativamente parecido al de Herminiinae, y una arquitectura tridimensional de *vesica* y *cervix bursae* relativamente compleja (Holloway, 1988; Yela, pers. obs.), aunque faltan los músculos M3 (situación plesiomórfica; véase más arriba, línea nolinoide).

Herminiinae. En función de la posición preespiracular de su opérculo timpánico en la mayoría de las especies (Forbes, 1918; Owada, 1987; pero véase Owada, 1998), durante algunos años este grupo fue segregado de los noctuidos por bastantes autores (Kitching, 1984; Kristensen, 1985; Common, 1990). Ya se ha comentado la dificultad de la interpretación de dicho estado de carácter. Herminiinae comparte con los cuadrifinoídes los estados de carácter básicos (véase Berio, 1991 y Kitching & Rawlins, 1998), por lo que hoy día existe unanimidad en cuanto a considerarlos noctuidos relacionados con las líneas hipenoídes y catocalinoides (Beck, 1992; Speidel et al., 1996b; Kitching & Rawlins, 1998; Yela, 1998). Las autapomorfías de este grupo son comentadas por Speidel et al. (1996b), Kitching & Rawlins (1998) y Yela (1998).

Strepsimaninae (= Hypenodinae). La composición y el monofiletismo de este grupo están sujetos a debate. Es un grupo mal caracterizado, que comparte la mayoría de sus estados de carácter con Hypeninae. Como se resalta en Yela

(1998), el artejo distal de los palpos labiales es muy largo, pero lo mismo ocurre con algunas especies de hipenoínes. Por lo tanto, no se puede utilizar como autapomorfía. La ausencia de ocelos, esgrimida por algunos autores (Forbes, 1954; véanse comentarios en Kitching, 1984), no es general para todas las especies. Kitching & Rawlins (1998) hipotetizan que puede tratarse de uno o más linajes de hipenoínes o catocalinos modificados. El grupo es considerado por todos los autores, con uno u otro nombre.

Hypeninae. Los Hypeninae pueden ser un grupo monofilético (Yela, 1998), pero en todo caso la caracterización es hoy día pobre. Kitching & Rawlins (1998) y Yela (1998) incluyen en este grupo a los Rivulinae (Boletobiinae si se adhieren las *Parascotia* Hübner, [1825]), pero Speidel et al. (1996b), en virtud de la espiritrompa modificada de *Rivula* Guénée, [1845] y *Zebeeba* Kirby, 1829, los excluyen y siguen manteniendo Rivulinae como subfamilia aparte (al igual que propone Beck, 1992). La subfamilia Hypeninae, cuadrifinoide, es unánimemente aceptada.

Rivulinae. Por lo que se sabe, la estructura de la espiritrompa (A) es única en este grupo de noctuidos, y en función de ello Speidel et al. (1996a) definen la subfamilia Rivulinae (que estaba sin caracterizar; Kitching, 1984). La base funcional y la importancia filogenética de esta modificación de la espiritrompa deben ser examinadas en detalle, puesto que apenas se conoce la distribución de los diferentes estados de carácter. La ausencia de *adenosma* vertical en Rivulinae (Speidel et al., 1996b; Kitching & Rawlins, 1998) se interpreta como una reducción, tal como debe haber ocurrido en algunos Hypeninae.

Cocytinae. Comprende una sola especie, cuya adscripción taxonómica ha sufrido diferentes vicisitudes (Kitching, 1984; Speidel et al., 1997; Kitching & Rawlins, 1998). Algunos caracteres del adulto (especialmente el órgano timpánico metatorácico y el opérculo postespiracular) indican claramente que se trata de un noctuino. Speidel et al. (1997) y Kitching & Rawlins (1998) indican varios atributos que lo relacionan con catocalinos: (1) venación de las alas posteriores de tipo cuadrifino (con la vena M2 de las alas traseras bien desarrollada), (2) clipeo-frente sin escamas, (3) palpos labiales finos, largos y apuntando hacia arriba, (4) ápice de la espiritrompa liso, con todas las sensillas estilocónicas situadas sobre la cara dorsal (situación común en ciertos catocalinos) y (5) esclerito nodular timpánico "en pseudohombro" (como ocurre en algún catocalino; Speidel et al., 1996b). No se conocen los estados inmaduros. Speidel et al. (1997) sitúan esta especie en Catocalinae, punto de vista compartido por los autores de este trabajo.

Catocalinae. Este grupo incluye los Catocalinae y la mayoría de los Ophiderinae de Hampson (1898-1920) y Boursin (1964), puesto que la propiedad de mostrar las tibias mesotorácticas con espinas o sin ellas es gradual y apenas tiene importancia filogenética (Berio, 1959), y de hecho hay otras subfamilias que contienen especies con espinas en las tibias y especies sin ellas (véase, por ejemplo, Matthews, 1991: figs. 491-611). Es un grupo extraordinariamente diverso, especialmente hacia latitudes tropicales, y sin duda polifilético (Kitching, 1984; Kitching & Rawlins, 1998; Yela, 1998). La caracterización es relativamente imprecisa (véase Speidel et al., 1996b; Kitching & Rawlins, 1998; y Yela, 1989, 1998, y referencias allí citadas), pero son claramente noctuidos cuadrifinoídes. El grupo es aceptado unánimemente.

Calpinae (= Ophiderinae auct., = Othreinae auct.). Este grupo está vinculado al anterior, pero se estima que la armadura apical de la espiritrompa, modificada para perforar frutos o incluso la piel de mamíferos (Bänziger, 1982; Büttiker et al., 1996), es la apomorfía que lo sustenta (Kitching & Rawlins, 1998; Yela, 1988). No es considerado a nivel subfamiliar por Kitching (1984), Beck (1992) ni Speidel et al. (1996b) (si bien Beck, 1996, relaciona esta subfamilia como Ophiderinae).

Gonopterinae (= Scoliopteryginae, = Anomiinae auct.). De acuerdo con Beck (1960), dos autapomorfías pueden aportarse para justificar este grupo, por otro lado también estrechamente vinculado a Catocalinae y, especialmente, a Calpinae: (1) seta larvaria MD1 de T1 desplazada a una posición muy posterior, en el margen caudal de dicho segmento; y (2) en los segmentos A1 a A6 larvarios, presencia de una seta supranumeraria (L1a o *spuria poststigmatis*) entre D2 y L1. Tanto el propio Beck (1960, 1992) como el resto de los autores contemporáneos (excepto Merzheevskaya, 1989 y subsiguentemente Fibiger & Hacker, 1991) consideran que estas modificaciones son de orden menor y mantienen Gonopterini en Catocalinae (Beck, 1992; Speidel et al., 1996b) o en Calpinae (Kitching & Rawlins, 1998). Beck (1996) reconsidera la cuestión y relaciona el grupo a nivel subfamiliar (como Scoliopteryginae).

Euteliinae y Stictopterinae. El monofiletismo y el estrecho parentesco entre estas dos subfamilias de noctuidos cuadrifinoides (cuya integración en dicha familia no se ha discutido) están bien documentados. Una caracterización precisa de ambos puede encontrarse en Kitching & Rawlins (1998).

Eustrotiinae. Tras la disagregación de los Acontiinae *sensu* Hampson (1898-1920), un grupo claramente artificial (Franclemont & Todd, 1983; Kitching, 1984; Zilli, 1995), Eustrotiinae queda restringido a noctuidos de (1) venación alar posterior cuadrifina, (2) con lóbulos cilíndricos internos en las galeas larvarias, (3) con mácula en la celda del ala anterior (perdida en ocasiones secundariamente), (4) con el *uncus* del andropigio alargado, (5) con el músculo M3 (*sensu* Forbes, 1939) del andropigio presente, (6) con el M4 (*sensu* Forbes, 1939) dividido en dos haces, (7) con 2 o 3 setas SV en A1, (8) con las cavidades contratimpánicas grandes y fusionadas por su cara interna y (9), al menos en una de las dos tribus (Eublemmiini; Eublemminae según otros autores, véase la siguiente sección), con alargamiento de las setas larvarias MD y MSD en los segmentos A1 a A8 y la posición peculiar de las setas MD en los mismos segmentos (A para la tribu o eventualmente subfamilia; en Yela, 1998, se interpretó este estado de carácter como general para el conjunto Eustrotiinae + Bagisarinae, lo que es erróneo). En la otra tribu, Eustrotiini (= Erastriini), dichas setas tienen la misma longitud que el resto y ocupan la posición "normal", lo que lleva a Beck (1992) a asociarla con Cuculliinae. De momento no se han encontrado sinapomorfías para Eublemmiini + Eustrotiini, por lo que no se puede considerar que este grupo sea monofilético (Kitching & Rawlins, 1998). Eustrotiini queda sin caracterizar adecuadamente, y consecuentemente también la subfamilia. A pesar de ello, de manera provisional hasta que los Eustrotiini se hayan estudiado mejor, la subfamilia es casi unánimemente aceptada en función de las semejanzas mostradas por los componentes de las dos tribus (Kitching, 1984, quien la cita como Acontiinae; Poole, 1995; Speidel et al., 1996b; Kitching & Rawlins, 1998; Yela, 1998).

Eublemminae. Beck (1992), como se acaba de comentar, asocia Eustrotiini a Cuculliinae y eleva Eublemminae a la

categoría de subfamilia en función de los estados de carácter que acaban de citarse. El resto de los autores, aun reconociendo el monofiletismo del grupo, lo siguen manteniendo a nivel tribu dentro de Eustrotiinae. El asunto merece mayor atención.

Bagisarinae. Crumb (1956) reconoce algunos caracteres larvarios que le llevan a separar este grupo de Chloephorinae (véase también Gardner, 1948). Como se comenta en Yela (1998), de manera sorprendente estos datos se han tenido poco en cuenta posteriormente. Sólo Speidel et al. (1996b), Kitching & Rawlins (1998) y Yela (1998) aportan información sobre su caracterización y discuten sus relaciones filogenéticas. Los Bagisarinae comparten con los Eustrotiinae todas las características morfológicas reseñadas en éstos hasta las cavidades contratimpánicas, que en este caso son relativamente pequeñas aunque fusionadas por su cara interna; sin embargo, todas las especies examinadas carecen de mácula en la celda del ala anterior. De acuerdo con Crumb (1956), las larvas de Bagisarinae se caracterizan por tener unos dientes subapicales bien visibles y fuertemente esclerosados en las uñas de las falsas patas (A?). Según Kitching & Rawlins (1998), otras especies probablemente adscrribibles a otros grupos no relacionados presentan esta misma peculiaridad, que ellos interpretan como una posible adaptación derivada convergentemente al uso por las larvas de plantas del mismo orden (Malvales). Yela (1998) observa que, si bien las larvas presentan 3 setas SV en A1 (condición esencialmente cuadrifina), tienen la SV2 visiblemente más pequeña que las otras dos (véase también Speidel et al., 1996b). La observación de que al menos *Xanthodes albago* (Fabricius, 1794) posee macrotricinas en las posiciones MD₁ y SD₂ de los segmentos A1 a A8 (Yela, 1998) debe corroborarse con el estudio de más material, puesto que el tamaño de las mencionadas setas en las 2 larvas examinadas, sólo algo mayor que las adyacentes, deja lugar a dudas de interpretación. La generalización sobre la supuesta condición de sinapomorfía de este estado de carácter para Bagisarinae y Eustrotiinae es, pues, prematura. La supuesta relación de Bagisarinae con la línea nolinoide queda descartada por cuanto se acaba de exponer y porque el *retinaculum* es semejante a los de las especies de noctuidos avanzados (es decir, no tiene forma alargada, de barra, como en dicha línea) (Yela, 1998).

Acronictinae. Los Acronictinae son un grupo sujeto a opiniones diversas y cambios drásticos de situación en la filogenia, en función de los datos manejados por cada autor y de la interpretación que se haga de esos datos. Clásicamente, en función de la morfología larvaria externa (con pilosidad secundaria), se les había situado en una posición basal, junto a los Pantheinae o cerca de éstos (véase desarrollo histórico en Kitching, 1984). Hampson (1898-1920) les otorga una posición basal entre los trifinos (aunque el concepto de Acronictinae de Hampson era mucho más amplio que el discutido aquí), aproximadamente igual que Boursin (1964). Kitching (1984) les sitúa también entre los noctuidos trifinos, junto a Pantheinae y cerca de Amphipyrinae (Nye, 1975, siguiendo a Hampson, trató Acronictinae y Amphipyrinae conjuntamente). En una posición avanzada, junto a otros trifinos, es situado también el grupo por Beck (1992), Poole (1995), Speidel et al. (1996b) y Yela (1998). Sin embargo, Kitching & Rawlins (1998) relacionan (tentativamente) Acronictinae como la subfamilia en posición más basal, en función de la carencia de lóbulos cilíndricos internos en las galeas larvarias y de la heterogeneidad y compleja distribución de la pilosidad secundaria de aquellas larvas y pupas que la poseen (que les lleva también a sugerir

que el grupo puede ser parafilético a nivel de familia). Sin embargo, las especies de acronictinos examinadas por el primero de nosotros muestran bastantes estados de carácter avanzados, como son: (1) *uncus* del andropigio alargado; (2) músculo M3 del andropigio presente (Speidel et al., 1996b; Kitching & Rawlins, 1998 interpretan esta presencia como convergente); (3) músculo M4 dividido en dos haces; (4) en general, 2 setas SV en A1; (5) cavidades contratimpánicas grandes y fusionadas por su cara interna; (6) presencia de apodemas basales en los lados del esterno A8 de los machos (Lafontaine & Poole, 1998; Yela, 1998); (7) en la zona timpánica, esclerito nodular “en hombrera” (con diferentes grados de modificación según las especies; véase Speidel et al., 1996b); y (8) el esclerito paratergal que une *vinculum* y *tegumen* está presente y es articulado (Poole, 1995; Yela, 1998), aunque está muy reducido en algunas especies (*Acronicta*) en las que una interpretación correcta se hace difícil (por lo que este carácter ha de ser estudiado más en detalle; esta es también una razón por la que Kitching & Rawlins, 1998, excluyen Acronictinae de la línea trifinoide). Dos características que podrían indicar una posición basal, aunque son muy homoplásicas a lo largo de la filogenia y hay que interpretarlas con precaución, son (1) la venación alar posterior, que aunque en la mayoría de las especies es básicamente de tipo trifino, en algunas es más bien cuadrifino (con la vena M2 algo engrosada), y (2) el desarrollo completo de todas las falsas patas larvarias en todos los estadios, que de acuerdo con Kitching & Rawlins (1998) es el estado plesiomórfico, encontrado en otros grupos de Noctuoidea; este estado de carácter es compartido dentro de noctuidos por Raphiinae, Dilobinae y Psaphidinae, por lo que puede considerarse una reversión al estado primitivo. Aparentemente, no se conocen especies de Acronictinae cuyos machos posean *coremata* abdominales basales en A2 ni *corona* en el andropigio; pero si *Lophonycta* Sugi, 1970 y *Elydnodes* Hampson, 1913, que presenta *coremata*, son en realidad acronictinos (como sugieren Sugi, 1982 y Holloway, 1989, respectivamente), entonces habría que reconsiderar la situación y la posición del conjunto acronictinoide (o al menos de un subconjunto suyo) entre los trifinoideos avanzados se vería respaldada (puesto que la ausencia en el resto de las especies habría que considerarla una reducción secundaria). Argumentos en contra son aportados por Speidel et al. (1996b), quienes sitúan a *Lophonycta* en una subfamilia propia (véase más abajo), pero no mencionan a *Elydnodes*. La posesión de pilosidad en el clípeo-frente de los adultos de Acronictinae les relaciona en principio también con los trifinoideos (la ausencia es típica de los cuadrifinoideos, de acuerdo con Kitching & Rawlins, 1998); sin embargo, este estado de carácter puede considerarse también plesiomórfico en Acronictinae (aparece en los otros grupos de Noctuoidea). Casi sin ninguna duda, Acronictinae es un grupo artificial; el grupo en torno a *Craniophora* muestra características bastante diferentes, incluso en la morfología genital, y habría que considerar si no son adscribibles a otra subfamilia.

Raphiinae. El género *Raphia* Hübner, [1821] es el único integrante de este peculiar grupo, que ha sufrido múltiples cambios de posición taxonómica a lo largo del tiempo (véase Kitching, 1984). Beck (1996) propone esta subfamilia, cuyas especies integrantes llevan al menos la seta D1 del segmento T2 sobre una verruga cónica (A) (otras características y su discusión pueden encontrarse en Beck, 1996, en Kitching & Rawlins, 1998 y en Yela, 1998). El opérculo timpánico y el esclerito nodular, “en hombrera”, están bastante simplificados

(Yela, 1998); pero por lo demás, las 8 características avanzadas que cumplen los Acronictinae son satisfechas también por los Raphiinae, y se supone que ambos grupos están estrechamente relacionados. En función de su adscripción al grupo acronictinoide (Acronictinae + Raphiinae + Bryophilinae), Kitching & Rawlins (1998) conceden también a los Raphiinae una posición basal dentro de los Noctuidae, pero Yela (1998) los sitúa en la línea trifinoide.

Bryophilinae. Se trata de otro grupo en cierta disputa. Kitching (1984) y Beck (1992) no lo relacionan, incluyéndolo en Acronictinae. Poole (1995), Speidel et al. (1996b) y Yela (1998) lo sitúan junto a Acronictinae en la línea trifinoide. Kitching & Rawlins (1998) reconocen categoría subfamiliar al grupo, y lo sitúan en una posición basal junto a Acronictinae y Raphiinae. Respecto de Acronictinae, se diferencia porque el segmento A7 de las larvas de primer estadio no está modificado (en Acronictinae es más delgado y pálido) y las larvas carecen de pilosidad secundaria (igual que Raphiinae; en Yela, 1998, hay una interpretación errónea a este respecto). La forma y composición del *cremaster* pupal, muy particular, puede ser apomórfica (véase Kitching & Rawlins, 1998, y referencias allí citadas). Por lo demás, cumple los mismos 8 estados de carácter que se han relacionado en Acronictinae (y que satisfacen también Raphiinae).

Eucocytiinae. De momento, este grupo propuesto por Hampson en 1918 y considerado subfamiliar por Kitching & Rawlins (1998) incluye una sola especie. La morfología timpánica es claramente de noctuido (Kitching & Rawlins, 1998). La venación es cuadrifina, pero el clípeo y la frente están recubiertos de pilosidad (lo que excluye el grupo de las líneas aganainas y catocalinas). La genitalia recuerda a la de los agaristinos, lo que no necesariamente implica una relación filogenética estrecha. No se conocen los estados preimanales, pero Kitching & Rawlins (1998) hipotetizan una posición entre los trifinoideos menos avanzados.

Plusiinae. Se trata de trifinoideos bien caracterizados (Kitching, 1987; Lafontaine & Poole, 1991; véase dichos dos trabajos para una relación de apomorfias, así como Kitching & Rawlins, 1998), reconocidos unánimemente y cuya situación en la filogenia no presenta especiales dificultades (aunque sus relaciones de grupo hermano son discutidas).

Acontiinae. Una vez eliminados los Eustrotiinae, los Acontiinae incluyen sólo aquellas especies de noctuidos con afinidades trifinoideas de (1) venación alar posterior de tipo cuadrifino, (2) con lóbulos en las galeas larvarias, (3) con mácula en la celda del ala anterior (perdida secundariamente en algunas especies), (4) con el *uncus* del andropigio alargado, (5) con el músculo M3 del andropigio presente, (6) con el M4 (supuestamente) dividido en dos haces, (7) en general con 2 setas SV en A1 (por pérdida del grupo SV2, lo que ocurre casi sin excepción en toda la línea trifinoide de Yela, 1998; véase Stehr, 1987 y Poole, 1995), (8) con las cavidades contratimpánicas relativamente pequeñas pero fusionadas por su cara interna, (9) con esclerito paratergal o pleurito libre que articula *vinculum* y *tegumen* en el andropigio (probablemente A para todos los trifinoideos; véase Lafontaine & Poole, 1991 y Yela, 1998) y (10) con apodemas basales en los lados del esterno A8 de los machos (Lafontaine & Poole, 1998). Las posibles autapomorfias de esta subfamilia, unánimemente considerada por los autores (excepto por Beck, 1992), pueden encontrarse en Kitching (1984, como Acontiini), Poole (1995), Kitching & Rawlins (1998) y Yela (1998), aunque ha

de hacerse notar que se coincide en que el grupo puede ser parafilético y que exige de un examen cladístico mucho más riguroso e intenso.

Aediinae. Este grupo fue considerado a nivel de subfamilia por primera vez por Beck (1960), quien encuentra algunos caracteres larvarios que así se lo aconsejan (parte anterior de la hipofaringe con espículas y sin fila de "dientes"; artejo basal del palpo labial 1'5 a 2 veces más largo que ancho; hilera ventralmente algo hendida; y variaciones menores en la morfología de la cápsula cefálica y de la quetotaxia troncal). Sin embargo, estas peculiaridades aparecen también en múltiples otros grupos, por lo que pueden no ser apomórficas. Speidel et al. (1996b) constatan que las cavidades contratimpánicas de *Aedia leucomelas* (Linnaeus, 1758) son grandes y están fusionadas por su cara interna, y que en esta especie existe esclerito nodular timpánico "en hombrera". Indudablemente, estas observaciones sitúan la especie fuera de los noctuidos cuadrifinoides y la relacionan con los Stiriinae, siempre y cuando se admite que la *corona* valval (y eventualmente los *coremata* basales; véase bajo Stiriinae) se han reducido secundariamente, lo que ocurre frecuentemente entre los trifinoides. O, alternativamente, estas observaciones la relacionan más aún con los Tytini (véase el siguiente capítulo). Sólo Beck (en 1992 con dudas, y en 1996) y Speidel et al. (1996b) mantienen esta subfamilia como tal, que no se relaciona en Kitching (1984), en Poole (1995), en Kitching & Rawlins (1998) ni en Yela (1998).

Tytinae. Análogamente al caso anterior, Beck (1996) propone la subtribu Tytina en función de una serie de características larvarias no apomórficas para acoger a *Tyta luctuosa* ([Denis et Schiffermüller], 1775), una especie singular cuya posición taxonómica ha sufrido diferentes cambios (véase Speidel et al., 1996b y Yela, 1998). Speidel et al. (1996b) constatan que también esta especie, y otras que ellos asocian en virtud de semejanzas andropigiales (probablemente superficiales), tienen cavidades contratimpánicas grandes y fusionadas por su cara interna y esclerito nodular timpánico "en hombrera", por lo que vinculan el grupo a Aediinae y postulan un rango subfamiliar para él. Kitching & Rawlins (1998) no mencionan este grupo, que en Yela (1998) es tratado de manera provisional como tribu dentro de Catocalinae (parecer que no puede seguirse manteniendo).

Condicinae. Subfamilia propuesta por Poole (1995) (véase tipificación del género *Condica* Walker, 1856 en Berio, 1981), aunque los estados de carácter que refiere no son apomórficos (Kitching & Rawlins, 1998; Yela, 1998). Probablemente el grupo no es monofilético (Kitching & Rawlins, 1998). Aunque los condicinos son trifinoides avanzados, en el andropigio falta supuestamente el pleurito que articula *vinculum* y *tegumen* (Poole, 1995) y las larvas poseen 3 setas SV en A1, ambos estados de carácter netamente cuadrifinoides. Tampoco hay *coremata* basales (que por otro lado faltan también en muchas especies de trifinios avanzados). Las relaciones de parentesco y el rango taxonómico son inciertos. El pleurito articular puede haberse perdido secundariamente (si en realidad se ha perdido) y, de acuerdo con Kitching & Rawlins (1998), la seta SV3 de A1 tiene estructura diferente, probablemente no homologable, a la de las setas correspondientes en cuadrifinoides. La seta SD1 en A9 es piliforme (tonosensila). La morfología del área timpánica está por estudiar en detalle. Esta subfamilia sólo se trata como tal en Poole (1995) y Kitching & Rawlins (1998).

Sinocharinae. Speidel et al. (1996b) proponen esta subfamilia para acoger al género *Sinocharis* Püngeler, 1912, que aparentemente es un mosaico de estados de carácter poco y muy avanzados (entre los primeros: cavidades contratimpánicas de pequeño tamaño y ausencia de *corona* en el andropigio; entre los segundos: venación alar posterior trifinoide, *coremata* basales presentes y *costa* y *sacculus* del andropigio fuertemente esclerosados). Speidel et al. (1996b) consideran que el tamaño de las cavidades contratimpánicas puede deberse a una reducción secundaria, y asocian el grupo a los trifinoides con *coremata*. De momento ningún otro autor ha tratado este grupo, ni con rango de subfamilia ni con ningún otro.

Lophonyctinae. Son también Speidel et al. (1996b) quienes proponen esta subfamilia, en este caso para el género *Lophonycta* Sugi, 1970. En él, las cavidades contratimpánicas son grandes y existen *coremata* basales; pero el andropigio carece de *corona*. La proposición de Speidel et al. (1996b) al asociar este grupo a los trifinoides con *coremata* puede implicar que la *corona* se ha reducido secundariamente. Tampoco este grupo ha sido citado de momento por autor alguno (véase Acronictinae, más arriba).

Pseudeustrotiinae. Pseudeustrotiini Beck, 1996 es elevado al nivel subfamiliar por Speidel et al. (1996b) para acoger al singular género *Pseudeustrotia* Warren, 1913. De acuerdo con estos autores, las dos especies adscribibles presentan cavidades contratimpánicas grandes y contiguas, esclerito nodular timpánico "en hombrera" (Yela, 1998) y *coremata* basales (Zilli, 1995), pero no *corona* en el andropigio. En opinión de uno de los autores (J.L.Y.), la *corona* existe aunque es vestigial (Yela, 1998), de tal forma que el género podría integrarse en Stiriinae si la hilera larvaria tuviera forma de escama y la *vesica* deledeago fuera de tipo stiriino (lo que está por comprobarse), y si el concepto de Stiriinae se expandiera para acoger especies con *coremata* basales en A2 (lo que en principio no debe ser impedimento, dada la plasticidad de este carácter para aparecer y desaparecer en líneas filogenéticas enteras; véase Holloway, 1989). La venación posterior de *Pseudeustrotia* es de tipo cuadrifino, como en los verdaderos Stiriinae. Ningún autor posterior a Speidel et al. (1996b) menciona esta subfamilia.

Stiriinae. A partir de Matthews (1991), esta subfamilia es aceptada unánimemente (Poole, 1995; Speidel et al., 1996b; Yela, 1998), excepto por Beck (1992) (quien incluye el grupo en Cuculliinae; Beck, 1996). Hogue (1963) agrupó aquí únicamente aquellas especies de trifinoides "coronados" (= trifinoides más avanzados, con *corona* en el ápice de las valvas andropigiales) con una uña apical roma en la tibia protoráctica de los adultos y una protuberancia central rodeada de un anillo esclerosado en la frente. Pero Hardwick (1970) y Matthews (1991) han expandido considerablemente la acepción para incluir todos los trifinoides "coronados" (aunque la *corona* sea vestigial o se haya perdido secundariamente) que, además de mostrar las mencionadas características, presentan la hilera larvaria roma y corta, en forma de escama. Poole (1995) duda que esta última característica sea apomórfica, pues la hilera es semejante en Condicinae, y propone reducir la subfamilia para acoger sólo a aquellas especies que, mostrando los anteriores atributos, presenten en el andropigio una *vesica* ovalada y ligeramente alargada con dos grupos de *cornuti*, uno basal de *cornuti* cortos y otro más apical y difuso de *cornuti* más largos. La larva muestra una seta piliforme o tonosensila en posición SD1 en A9, lo que es también propio de algunos Plusiinae y de todos los Condicinae, Hadeninae, Noctuinae y Ufeinae (Kit-

ching & Rawlins, 1998). Se ha postulado una relación de grupo hermano con Heliothinae (Matthews, 1991), pero no se han podido encontrar sinapomorfías convincentes. La uña en la base de las tibias protorácticas de los adultos, señalada por Kitching (1984) y recogida por Yela (1998) como posible autapomorfía para Stiriinae (Fig. 5, clado 48), puede no serlo por cuanto que también está presente en otros grupos (por ejemplo, en Psaphidinae). Holloway (1989: 59-60) señala la presencia de *coremata* basales en Stiriinae, lo que expande aún más su concepto y permite especular con la inclusión de especies *incertae sedis* (o de otras como las *Pseudeustrotia*; véase punto anterior).

Heliothinae. Grupo homogéneo y relativamente bien caracterizado. La autapomorfía más robusta se refiere a la disposición transversal de las setas L1 y L2 en el protórax larvario, donde las L2 quedan algo por delante de las L1 (A) (Hardwick, 1970; Matthews, 1991; Mitter et al., 1993). El grupo se sitúa inequívocamente entre los Noctuidos trifinos avanzados (Matthews, 1991; Mitter et al., 1993; Kitching & Rawlins, 1998).

Agaristinae. Es un grupo bien caracterizado, que en la actualidad se acepta unánimemente entre los noctuidos "coronados". Véase Speidel et al. (1996b) y Kitching & Rawlins (1998) para una tipificación precisa.

Amphipyrinae. Este grupo, probablemente parafilético y sin caracterizar adecuadamente, es reconocido por Kitching (1984), Poole (1995), Speidel et al. (1996b) y Kitching & Rawlins (1998) (véase también Ronkay & Ronkay, 1995). Beck (1992) lo considera subsumible en Cuculliinae, parecer en que concuerda tentativamente Yela (1998). Las líneas laterales (espiraculares) de las larvas acaban en los alrededores del escudete anal, como en Cuculliinae; pero este estado de carácter es compartido por especies de otros grupos (Kitching & Rawlins, 1998; Yela, 1998). De Cuculliinae se diferencia en que las pupas carecen de las extensiones alares y de la espiritrompa propias de aquella subfamilia, las larvas poseen uñas uniordinales y la estructura de la genitalia masculina es simple (con la *corona* bastante reducida) (Kitching & Rawlins, 1998). Hay que resaltar que la concepción de esta subfamilia de Speidel et al. (1996b), adscribiendo a ella la mayoría de los Cuculliinae *sensu* Hampson (con excepción de Cuculliini), es peculiar, y convierte Amphipyrinae *sensu* Speidel et al. en un grupo claramente parafilético (similar a Ipmorphinae *sensu* Fibiger & Hacker, 1991 y, conceptualmente, a Amphipyrinae *sensu* Boursin, 1964).

Dilobinae. Grupo propuesto para acomodar a *Diloba caeruleocephala* (Linnaeus, 1758), que es uno de los lepidópteros cuya posición más ha variado (véase Kitching, 1984, Bellavista, 1985 y Kitching & Rawlins, 1998; dichos autores proporcionan también datos para su caracterización morfológica). Su morfología timpánica y el resto de caracteres somáticos dejan poca duda de su adscripción a los noctuidos trifinoides (Yela, 1998). Una posible apomorfía ha sido puesta en evidencia por Speidel et al. (1996a): las sensillas basicónicas, único tipo de sensillas que presenta esta especie, están muy modificadas y toda la superficie de la espiritrompa está densamente recubierta de dientes cuticulares irregulares. Este grupo sólo es considerado por Kitching & Rawlins (1998) y Yela (1998).

Psaphidinae. Generalmente se ha considerado explícita o implícitamente una tribu de Cuculliinae (Kitching, 1984; Beck, 1992; Speidel et al., 1996b; Yela, 1998), pero Poole (1995) y Kitching & Rawlins (1998) mantienen este grupo a

nivel subfamiliar. Las especies integrantes son parecidas a los Cuculliinae, pero las pupas presentan una fila transversal dorsal de pequeños hoyuelos en el margen anterior de A10 (A) (Kitching & Rawlins, 1998), aparte de mostrar los adultos una uña en la cara interna de la tibia protoráctica, que puede llevar asociada una placa oblícua y plana (Forbes, 1954) (véase Stiriinae, más arriba).

Cuculliinae. Como ocurre con Amphipyrinae, este grupo está sin caracterizar adecuadamente, aunque es probablemente monofilético. La supuesta autapomorfía indicada por Yela (1998) para Cuculliinae (hilera larvaria tubular con el labio inferior hendido longitudinalmente y el borde superior nunca entrecortado) es común a otros grupos (Ahola, com. pers.). El tamaño de las cavidades contratimpánicas es pequeño en los representantes de la tribu Cuculliini, así como su barra timpánica (probablemente por reducción secundaria; Speidel et al., 1996b), mientras que los de la tribu Oncocnemidini presentan dichas cavidades mucho mayores. Algunos de estos últimos, al poseer un esclerito timpánico nodular muy simple y reducido, interpretado como ausencia de barra timpánica ("epaulette") por Speidel et al. (1996b), son considerados Eustrotiinae por dichos autores (puesto que carecen también de *corona* y de *coremata* basales). Las pupas de Cuculliinae muestran extensiones alares y de la espiritrompa que alcanzan el segmento A4 (Lafontaine & Poole, 1991), pero este carácter no es seguro que sea apomórfico pues lo muestran también otros grupos (Plusiinae).

Oncocnemidinae. Este grupo es situado por todos los autores, excepto por Poole (1995), dentro de Cuculliinae, con rango de tribu. En general se admite que la ausencia de *corona* (Poole, 1995) y la reducción del esclerito timpánico nodular (Speidel et al., 1996b) en Oncocnemidini no justifica tratarlos como una subfamilia aparte, dadas sus semejanzas (Ronkay & Ronkay, 1995; Yela, 1998).

Eriopinae. Solamente Poole (1995) considera este grupo de trifinos avanzados a nivel subfamiliar, en función de ligeras modificaciones en las antenas y en el andropigio y de la adscripción de las larvas al grupo "larvae confluentae" de Crumb (1956), todas ellas variaciones de dudosa interpretación filogenética. El resto de los autores los adscribe a Hadeninae (tal como aquí se considera).

Hadeninae. Comprende los trifinoides avanzados (con *corona* en el andropigio y *coremata* basales) cuyas larvas muestran una seta filiforme SD1 en A9 (Kitching & Rawlins, 1998) y una hilera más de dos veces más larga que ancha (Beck, 1960, 1992; Kitching & Rawlins, 1998), y en cuyo andropigio el *harpa* está muy esclerosada y situada en una posición desde central hasta ligeramente distal sobre la valva (Lafontaine & Poole, 1991), todos ellos estados de carácter diagnósticos pero no necesariamente apomórficos. Es decir, tal como aquí se interpreta, esta subfamilia incluye básicamente los Hadeninae *sensu* Hampson más Xylenini y Apameini (junto a Eriopini y Glottulini y los grupos *Hoplodrina-Caradrina-Spodoptera*, *Elaphria*, *Athetis*, etc.). Kitching (1984) y Speidel et al. (1996b) mantienen una concepción clásica de Hadeninae (aquellas especies de adultos con los ojos cubiertos de cortos pelos interfaciales, carácter poco informativo porque es bastante general en todo el orden Lepidoptera, incluidos los Noctuoidea). Beck (1992) no relaciona el grupo, y une en Noctuinae *sensu* Beck a los Hadeninae *sensu* Hampson junto con Xylenini y Apameini y algunos otros géneros (que denomina Hadapameini) y con los Noctuinae *sensu* Boursin

(Agrotini + Noctuini), análogamente a lo que hace Poole (1995) (quien excluye Eriopini). Kitching & Rawlins (1998) y Yela (1998) consideran Hadeninae tal como aquí se ha señalado (si bien Kitching & Rawlins excluyen Glottulini).

Glottulinae. Como se reconoce desde antigamente, las especies de los géneros *Brithys* Hübner, [1821], *Xanthopastis* Hübner, [1821] y algunos otros presentan algunas particularidades morfológicas que han planteado dudas sobre sus relaciones de parentesco filogenético (véase Kitching, 1984; Lafontaine & Poole, 1991; Kitching & Rawlins, 1998; y Yela, 1998). La fórmula quetotáctica torácica SV larvaria es 2+2+2 en casi todas las especies (Gardner, 1946; Crumb, 1956), estado de carácter compartido con otros noctuoides (básicamente Doidae y Arctiidae, pero también algunos Notodontidae), con Eariadinae y Eligminae y con ciertas especies de Catocalinae y Plusiinae, lo que indica que ha aparecido independientemente en numerosas ocasiones a lo largo de la filogenia (Yela, 1998). Por lo demás, la seta SD1 en A9 tiene forma filiforme (tonosensila), como en Hadeninae y Noctuinae (Kitching & Rawlins, 1998), y una evaluación de otros caracteres de huevo, larva, pupa y adulto llevada a cabo por Yela (1998) sobre *Brithys crini* (Fabricius, 1775) no revela diferencias significativas con respecto al patrón hadenino, por lo que Glottulini se considera a nivel de tribu dentro de Hadeninae. Kitching & Rawlins (1998) indican que la pupa es fuertemente convergente con la de los ártidos, puesto que sus estuches alares se unen ventralmente y el fémur protoráctico está oculto. Sólo dichos autores consideran este grupo a nivel subfamiliar.

Ufeinae. De acuerdo con Kitching & Rawlins (1998), únicos autores que consideran esta subfamilia siguiendo a Crumb (1956), el género *Ufeus* Grote, 1873 está compuesto por unas pocas especies americanas que son trifinoides avanzados cuyas larvas presentan 2 setas L en A9 (A) (cuando lo usual es una sola). Las plantas de las falsas patas son muy anchas, estado de carácter convergente con al menos Raphiinae y Gonopterinae (que utilizan las mismas plantas hospedadoras, Salicaceae).

Noctuinae. Esta subfamilia es admitida por todos los autores, pero su concepto varía de unos a otros (véase bajo Hadeninae). Se trata de trifinoides avanzados, con idénticas características que Hadeninae (como se han definido aquí) pero singularizados por la manera de plegar las alas en reposo sobre el abdomen, de manera aproximadamente horizontal, quedando las de un lado sobre las del otro (A) (véase Holloway et al., 1987 y Holloway, 1989). Esto implica que los alinotos o escleritos del pterotoráx en los cuales se articulan los escleritos basales de las alas están modificados. Otras características diferenciales pueden encontrarse en Lafontaine & Poole (1991) y Kitching & Rawlins (1998).

LA FILOGENIA DE NOCTUIDOS: DÓNDE ESTAMOS Y HACIA DÓNDE CAMINAMOS

Comparación de las filogenias propuestas: consenso, conflicto e interpretación

Las hipótesis filogenéticas contenidas en las publicaciones que se discuten en este artículo han supuesto un esfuerzo considerable de síntesis y un avance notable para entender

las relaciones de parentesco de los noctuidos con el resto de las familias noctuoides y de las diferentes subfamilias de noctuidos. Sin embargo, como ha quedado patente en el párrafo anterior, son numerosos los puntos oscuros, y nos encontramos todavía en una fase inicial de la resolución del problema. Los diferentes autores muestran un cierto grado de consenso en cuanto al rango de determinados grupos y sus relaciones; pero es evidente que también hay discrepancias notables.

En el esquema de Kitching (1984) (Fig. 1), comprendidamente influido todavía por el lastre hampsoniano, podemos reconocer tres líneas: (1) una primera que abarca tres subgrupos de cuadrifinos, uno integrado por Rivulinae, Hypenodinae (= Strepsimaninae), Hypeninae y los noctuidos catocalinoideos, un segundo integrado por Acontiinae (Eustrotiinae) y Acontiini (Acontiinae) y un tercero integrado por Eutelinae, Nolinae, Chloephorinae y Sarrothripinae; (2) una segunda línea que comprende un grupo cuadrifinoide (Stictopterinae) y otro trifinoide (Plusiinae); y (3), una tercera línea donde quedan encuadrados todos los restantes trifinoides. Llama la atención la posición no basal de los nolinoideos, así como que con ellos sean asociados los eutelinos.

El árbol de Beck (1992) (Fig. 2) es ciertamente heterodoxo, pero ilustra bien sobre las ideas del autor. Reconoce cuatro líneas o "fases evolutivas": (1) la deltoide, que incluye Rivulinae, Herminiinae, Hypenodinae (= Strepsimaninae) y Hypeninae; (2) la catocalinoide, con Catocalinae y, con dudas, Aediinae (descrita por él en un trabajo anterior); (3) la cuculioide, vasto y heterogéneo complejo de todo lo demás excepto sus Noctuinae; y (4) la noctuina, que reserva para el conjunto Agrotini + Noctuini + Hadapameini (es decir, Hadeninae + Noctuinae, como aquí se han definido). La segregación de las líneas (1) y (2) no queda justificada en el texto, donde sin embargo sí se discuten en detalle las características y posibles relaciones de los integrantes de la línea (3). El esquema de Beck ha sido criticado porque fundamenta parte de sus argumentos en plesiomorfías; pero contiene multitud de proposiciones para ser discutidas y gran cantidad de información sobre larvas.

El cladograma de Poole (1995) (Fig. 3), referido únicamente a los trifinoides, difiere drásticamente de otros (e incluso de la filogenia esbozada en Lafontaine & Poole, 1991). En dicho cladograma pueden reconocerse ocho líneas, que son de más a menos basal: (1) Eustrotiinae; (2) Condicinae; (3) Plusiinae + Acontiinae; (4) Amphipyrinae; (5) Stiriinae; (6) Eriopinae; (7) Psaphidinae + (Agaristinae + Heliothinae) + (Acronictinae + Pantheinae + Bryophilinae) + (Oncocnemidinae + Cuculliinae); (8) Noctuinae (que incluye los Hadeninae hampsonianos, Xylenini, Apameini y otros). Muchos de estos emplazamientos son discutibles, puesto que no se han documentado suficientemente. En particular, llama la atención el lugar tan alejado que ocupa Amphipyrinae respecto de Cuculliinae (dos grupos mal caracterizados y que recientemente se han considerado uno solo), así como la inclusión del complejo acronictino en una posición tan apical (véase bajo Acronictinae). Eriopinae y Oncocnemidinae no están tampoco lo suficientemente bien caracterizadas, y es probable que su lugar más natural esté en Hadeninae y Cuculliinae, respectivamente (Kitching & Rawlins, 1998; Yela, 1998). El concepto de Acontiinae de Poole parece incluir parte de las especies que otros autores sitúan en Stiriinae (Matthews, 1991; Kitching & Rawlins, 1998; Yela, 1998), puesto que afirma que Acontiinae presentan *corona* en la valva del andropigio; por contra, su concepción de Stiriinae es claramente restrictiva. Por otro lado, Poole trata los Noctuinae hampsonianos y Hadeninae *sensu* Kitching &

Rawlins (1998) conjuntamente (como hace Beck, 1992), cuando los Noctuinae *sensu stricto* sí están bien caracterizados (véase más arriba).

La secuencia filogenética de Speidel et al. (1996b) (Fig. 4) está elegantemente fundamentada, pero adolece de algunas inconsistencias debidas, en parte, a la elección de los caracteres con que tipifican los táxones más basales y en parte a que no incluyen en el análisis un grupo externo apropiado. Separar Aganainae de Noctuidae en función de la longitud de las espinas tibiales es posiblemente prematuro, teniendo en cuenta los estados de carácter que ambos grupos comparten (véase bajo Aganainae). Asimismo, caracterizar la familia Noctuidae por la longitud de las espinas tibiales en ausencia de un análisis alométrico comparado más completo es cuestionable, aunque como se ha visto no existen otros caracteres que permitan hacerlo ahora mismo de una manera fiable (y, dicho sea de paso, la caracterización puede ser correcta y Speidel et al. haber encontrado un carácter clave). La posición del opérculo timpánico, tan difícil de interpretar, es usada para separar Herminiinae del resto de los noctuidos, dejándolos en una posición basal; esta opinión ha sido abandonada hoy día por la mayoría de los autores (véase también más arriba). Se puede criticar también la inclusión de Pantheinae y el complejo nolinoide en una posición tan avanzada, teniendo en cuenta que presentan muchos estados de carácter indiferenciados que parecen aconsejar una posición más basal (o incluso externa a los noctuidos), y la proposición o elevación a nivel subfamiliar de varios grupos monoespecíficos o con pocas especies de los que se posee escasa información, y que podrían ser subsumibles en otros. En particular, habría que verificar si Sinocharinae, Lophonyctinae y Pseudeustrotiinae no representan grupos de Acronictinae, Psaphidinae o Cuculliinae (o incluso Stiriinae; véase más abajo) modificados. Sería interesante volver a evaluar en conjunto todos los caracteres larvarios y adultos de estas especies, cuando estuvieran a mano. La inclusión de las líneas acronictinas entre los trifinoides contrasta con el esquema de Kitching & Rawlins (1998) (aunque no con nuestra concepción actual). A grandes rasgos, se pueden reconocer cinco líneas dentro de noctuidos en el trabajo de Speidel et al. (1996b), que son de más a menos basal: (1) Herminiinae; (2) Rivulinae + Hypenodinae (= Strepsimaniinae) + Hypeninae + (Euteliinae + Stictopterinae) + Catocalinae; (3) Pantheinae + (Camptolominae + Chloephorinae + Sarrothripinae + Nolinae); (4) Eustrotiinae + Bagisarinae; y (5) los trifinoides *sensu lato* (Plusiinae + Acontiinae + Aediinae + Tytinae + Stiriinae + Acronictinae + Bryophilinae + Sinocharinae + Lophonyctinae + Pseudeustrotiinae + Agaristinae + Heliothinae + Noctuinae + Cuculliinae + Hadeninae + Amphipyrinae, ordenados en 4 clados policotómicos).

Kitching & Rawlins (1998) excluyen de Noctuidae a Pantheidae y Nolidae (incluidos todos los grupos cloeforinos) y asignan tentativamente las subfamilias de noctuidos que reconocen a tres líneas: (1) la primera, compuesta de tres grupos basales supuestamente parafiléticos, Acronictinae, Bryophilinae y Raphiinae; (2) la segunda, integrada por las subfamilias cuadrifinas, separadas en dos subgrupos, uno parafilético que contiene Herminiinae, Strepsimaniinae, Catocalinae, Calpinae, Aganainae, Cocytiinae y Hypeninae, y otro monofilético integrado por Euteliinae y Stictopterinae; y (3) la tercera, integrada por las subfamilias trifinoides: Plusiinae, Agaristinae, Eucocytinae, Acontiinae, Eustrotiinae, Bagisarinae, Cuculliinae, Psaphidinae, Dilobinae, Condicinae, Stiriinae, Heliothinae, Glottulinae, Hadeninae, Ufeinae y Noctuinae.

La filogenia propuesta por Yela (1998) (Fig. 5), que en lo posible trata de conciliar todo lo publicado hasta esa fecha con los datos propios, adolece también de algunas inconsistencias, unas obvias y otras no tanto, unas debidas a la interpretación errónea de los datos propios y otras a la de datos bibliográficos. Como ya se ha comentado, aparentemente resuelve todas las policotomías; pero en realidad esto es un artefacto puesto que algunos de los estados de carácter aportados son plesiomórficos o supuestos (cuando no incorrectos). Por lo que sabemos, este esquema filogenético no ha recibido aún críticas, probablemente por haber sido publicado en una revista de ámbito restringido y en español. La interpretación de Aganainae es incorrecta por cuanto que se confunden los Aganainae Saalmüller, 1884 (= Hypsinac Waterhouse, 1882) con los Callimorphinae Hampson, 1918 (= Euplagiinae auct.; fam. Arctiidae), como ha ocurrido anteriormente en diferentes ocasiones (Bourgogne, 1951; Gómez Bustillo, 1979; Gómez Bustillo & Arroyo Varela, 1981; Bellavista, 1985; Gómez de Aizpúrrua, 1988). Aunque se examinaron algunas especies tropicales (*coll. J. R. Esteban Durán, INIA, Madrid*), los caracteres diagnósticos de la subfamilia están basados también en las dos especies ibéricas de Callimorphinae (*Euplagia quadripunctaria* (Poda, 1761) y *Callimorpha dominula* (Linnaeus, 1758); véase Apéndice en Yela, 1998). El clado 5 (véase Fig. 5) está mal fundamentado, puesto que la adquisición o pérdida de las setas secundarias es homoplástico (Kitching & Rawlins, 1998; Ahola, com. pers.). La interpretación de la presencia o ausencia del esclerito articular libre entre *vinculum* y *tegumen* en el andropigio es parcialmente incorrecta, y está mal utilizada a lo largo del texto y en el cladograma: todos los grupos desde Aganainae hasta Catocalinae, con la excepción de la línea nolinoide (Nolidae *sensu* Kitching & Rawlins, 1998), presentan dicho esclerito fusionado en diferentes grados y de diferentes maneras con el *tegumen*, mientras que los comprendidos entre Eustrotiinae y Noctuinae lo presentan libre, es decir, articulado (excepto posiblemente Condicinae y quizás algunos Acronictinae, cuyo caso merece mayor atención; véase más arriba). Los grupos de la línea nolinoide carecen del esclerito. La longitud de los palpos (clados 15, 34; Fig. 5) no puede utilizarse como estado de carácter distintivo, puesto que aunque la tendencia es la indicada, dentro de una misma subfamilia e incluso un mismo género la longitud puede variar mucho. Las relaciones entre Bagisarinae y Eustrotiinae han de ser documentadas mejor (véase más arriba), puesto que no está claro que comparten el estado de carácter 16 (Fig. 5). La posesión de raduloide en la hipofaringe larvaria no es exclusiva de Plusiinae (y por lo tanto no caracteriza sólo al clado 32), sino que es común a Eublemminae y Plusiinae (Ahola, com. pers.). El clado de los acronictinoides (38 en la Fig. 5; Acronictinae, Raphiinae y Bryophilinae) no está bien caracterizado, puesto que por un lado la presencia de setas secundarias es muy variable (homoplástica) y por otro Bryophilinae carecen de ellas. Y, por último, el clado 39 tal como está organizado, implica reconocer que (1) los Stiriinae conocidos carecen de *coremata* basales en A2 por reducción secundaria (pero véase Holloway, 1989), o (2) que algunas de las especies con *coremata* basales que ahora están situadas en otros grupos sean en realidad Stiriinae (por ejemplo, *Pseudeustrotia candidula* ([Denis et Schiffermüller], 1775)). Esta segunda posibilidad es la que, de manera provisional (y arbitraria), se reconoce en Yela (1998), y equivale a aceptar un concepto de Stiriinae todavía más amplio que el de Matthews (1991), criticado por Poole (1995). Este último autor reconoce que los *coremata* basales se ganan y pierden con facilidad, incluso dentro de un mismo grupo, y que aquellas especies que potencialmente pueden tenerlos

muestran tendencia a poseer un esterno A1 + A2 bastante más estrecho que ancho. Este es de hecho el caso de las especies que en Yela (1998) se relacionan en Stiriinae (aunque una cuantificación precisa del tamaño del esterno a lo largo de la filogenia es necesaria). El rango y la amplitud de Stiriinae merecen, en todo caso, una investigación más detenida. Otras posibles inconsistencias o críticas al cladograma se han hecho ya más arriba. El esquema de Yela (1998) presenta semejanzas notables (pero también discrepancias notables) con respecto a los de Speidel et al. (1996b) y Kitching & Rawlins (1998). Yela (1998) reconoce siete líneas dentro de noctuidos (seis de ellas cuadrifinoides), que identifica con nombres: (1) aganainoide (Aganainae); (2) panteinoide (Pantheinae); (3) cloeforinoide (Eariadinae + Chloephoriinae + Sarothripinae + Nolinae); (4) eutelinoide (Euteliinae + Stictopterinae); (5) deltoide-catocalinoide ((Hermiiniinae + Strepsimaninae + Hypeninae) + (Gonopterinae + Calpinae + Catocalinae)); (6) eustrotinoide (Eustrotiinae + Bagisarinae); y (7) trifinioide (Acontiinae + Plusiinae + Acronictinae + Raphiinae + Bryophilinae + Heliothinae + Stiriinae + Agaristinae + Dilobinae + Cuculliinae + Hadeninae + Noctuinae, ordenados en 4 grandes clados dicotómicos).

Con la excepción de Beck (1992), quien concibe la evolución de los noctuidos en cuatro fases bien diferenciadas, y dejando de lado el trabajo de Kitching (1984) (puesto que en Kitching & Rawlins, 1998, se recogen sus puntos de vista hasta 1992), en general hay un cierto acuerdo en reconocer un grupo heterogéneo de líneas basales cuadrifinoides para o polifiléticas y un grupo avanzado, probablemente monofilético, de trifinoides. Este mismo punto de vista es compartido por muchos otros estudiosos de los noctuidos. Llegado este punto, es conveniente señalar que la denominación de cuadrifinoides y trifinoides dentro de noctuidos ha devenido artificial: antiguamente se utilizaba para designar a grupos con características cuadrifinas y trifinas en el sistema de venación de las alas posteriores, pero hoy día carece de sentido. Se ha reconocido una tendencia a la reducción gradual de la vena M2 de las alas posteriores con polaridad cuadrifinoides → trifinoides (limántridos y ártidos tienen dicha vena bien desarrollada, lo que se considera el estado de carácter plesiomórfico en noctuidos). Pero la reducción ha debido ocurrir varias veces a lo largo de la filogenia de los noctuidos (Lafontaine & Poole, 1991; Kitching & Rawlins, 1998). Así, hay especies con la vena M2 medianamente desarrollada, que no son fáciles de incluir en un grupo u otro; y por otro lado los denominados trifinoides incluyen varias subfamilias con venación más o menos claramente cuadrifina (Eustrotiinae, Bagisarinae, Eucocytinae, Acontiinae, Plusiinae, Aediinae, Condicinae, Stiriinae y Dilobinae, y también algunos acronictinoides). De momento la denominación se sigue utilizando por conveniencia, pero debería abandonarse.

Además de los dos mencionados grupos, cuadrifinoides y trifinoides, como se ha visto Kitching & Rawlins (1998) consideran otro gran grupo basal, parafilético, compuesto de las subfamilias acronictinoides (situadas por el resto de los autores entre los trifinoides). Esta discrepancia con el resto de los autores es interesante y digna de comentarse algo más detenidamente. La subfamilia Acronictinae es especialmente peculiar (véase Acronictinae, más arriba), y combina estados de carácter supuestamente plesiomórficos con otros supuestamente avanzados. Además, algunos de los rasgos de la quetotaxia primaria y de la pilosidad secundaria varían incluso entre especies congenéricas (véase Kitching & Rawlins, 1998, para otros detalles), y algunas características de otras especies se salen bastante de la norma. La interpretación no es fácil. Una posibilidad es que Acronictinae sea, tal como la concebi-

mos ahora, una mezcla parafilética de dos o más grupos sin mucha relación, *Acronicta* Ochsenheimer, 1816 y algunos otros géneros allegados por un lado, las *Simyra* Ochsenheimer, 1816 con sus particulares pupas por otro y el resto, básicamente aquellos sin pilosidad secundaria (por ejemplo las *Craniophora* Snellen, 1867), por otro. En dicho caso, quizá hubiera que plantearse si alguno de estos grupos no pertenece en realidad a otra familia (como Lymantriidae, por ejemplo), si algún otro grupo no es realmente basal (o incluso externo a noctuidos), relacionado con Pantheinae, y si alguno no está realmente relacionado con los trifinoides (como las mencionadas *Craniophora*). Otra posibilidad es que la subfamilia sea filogenéticamente homogénea y que por alguna causa no explicada, este grupo de supuestos trifinoides avanzados hubiera sufrido una "convulsión" genética, de tal forma que sus especies integrantes hubieran modificado fuertemente y en sentido reverso algunos de sus atributos morfológicos. Obviamente, esta última hipótesis no descarta que algunas de las especies que hoy consideramos acronictinos estén mal colocadas aquí; es una hipótesis altamente especulativa y requiere de algún tipo de comprobación, pero en principio no debería descartarse. En este caso, los Acronictinae que fueran noctuidos (si no lo son todos) podrían aceptarse como trifinoides modificados secundariamente. El caso de Raphiinae y Bryophilinae es diferente, y las dudas sobre su adscripción a los trifinoides son pocas (sólo puestas de manifiesto por Kitching & Rawlins, 1998).

Sobre la composición y relaciones de parentesco dentro del mencionado grupo heterogéneo de cuadrifinoides, los puntos de vista son bien diferentes entre los autores. El clado nolinoide, reconocido como tal por todos los autores, es otro mosaico de (muchos) caracteres plesiomórficos con relación a noctuidos y (pocos) avanzados, y su adscripción y posición es el segundo de los grandes puntos de discordia: Beck (1992) lo sitúa entre los trifinoides basales, con los que verdaderamente no tiene relación; Speidel et al. (1996b) postulan una posición avanzada entre los cuadrifinoides; Yela (1998), una posición basal entre los cuadrifinoides; y Kitching & Rawlins (1998) los sacan fuera de noctuidos, como familia Nolidae. El problema de las relaciones y la posición de Pantheinae es el tercero de los grandes rompecabezas, pues varía entre quienes sitúan el grupo entre los trifinoides más avanzados (Poole, 1995), entre los trifinoides basales (Beck, 1992), en una posición intermedia entre los cuadrifinoides (Speidel et al., 1996b), en una posición totalmente basal (Yela, 1998) e incluso fuera de noctuidos (Pantheidae; Kitching & Rawlins, 1998). Respecto a Aganainae, Kitching & Rawlins (1998) los colocan en una posición intermedia entre los cuadrifinoides (entre los catocalinoides y Cocytiinae), Yela (1998) los sitúa en una posición totalmente basal y Speidel et al. (1996b) fuera de los noctuidos. El posible clado deltoide-catocalinoide (Hermiiniinae, Strepsimaninae, Hypeninae, Rivulinae y los grupos asociados a Catocalinae) es reconocido como tal por Yela (1998) y, tentativamente, por Kitching & Rawlins (1998), quienes recogen la información de Arn et al. (1986) y Renou et al. (1988) que indica una estructura química básica común de sus feromonas sexuales femeninas. Beck (1992) disgrega los deltoídes de los catocalinoides, y Speidel et al. (1996b) sitúan Hermiiniinae fuera de los demás deltoídes por su opérculo timpánico preespiracular y colocan a la línea eutelinoide entre los deltoídes postespiraculares y los catocalinoides (lo que no deja de ser sorprendente). Sobre el clado Euteliinae + Stictopterinae el consenso entre autores es probablemente el mayor: se sitúa en varias posiciones entre los cuadrifinoides, ambas subfamilias siempre juntas.

Eustrotiinae y Bagisarinae son considerados trifinoides por Beck (1992), Speidel et al. (1996b) y Kitching & Rawlins (1998) y cuadrifinoides por Yela (1998); Poole (1995) sólo relaciona Eustrotiinae entre los trifinoides. Si denominamos cuadrifinoides a aquellas subfamilias en que las cavidades contratimpánicas están separadas por su parte interna y cuyo esclerito articular entre *vinculum* y *tegumen* está fusionado a éste último, entonces Eustrotiinae y Bagisarinae son indudablemente trifinoides. La estrecha relación entre ambas subfamilias es reconocida casi unánimemente (Speidel et al., 1996b; Kitching & Rawlins, 1998; Yela, 1998; pero véase bajo Bagisarinae, en el capítulo anterior). En cuanto al resto de los trifinoides, mejor conocidos, los esquemas de Speidel et al. (1996b), Kitching & Rawlins (1998) y Yela (1998) son relativamente concordantes, con diferencias menores, pero destaca la radical diferencia en la posición de los acronictinoides, ya comentada anteriormente. El cladograma de Poole (1995) se distingue algo más en ciertos detalles de los de Speidel et al. (1996b) y Yela (1998) y bastante del esquema de Kitching & Rawlins (1998); hay que tener en cuenta que el mismo Poole reconoce que no ha podido caracterizar algunos grupos adecuadamente, y que se trata de una propuesta hipotética.

Examinados los puntos de vista de los diferentes autores, se impone una reinterpretación de lo que se conoce sobre filogenia de noctuidos. A la luz de los resultados y argumentos de Speidel et al. (1996b) y, sobre todo, de Kitching & Rawlins (1998), durante los últimos años el primer autor ha estado reexaminando el material utilizado en publicaciones previas y ha estudiado material adicional de larvas, pupas y adultos de la mayoría de los grupos (coll. J. L. Yela, Sevilla; coll. J. R. Esteban Durán, INIA, Madrid; coll. MNCN, Madrid; y otro material de otras colecciones; una lista detallada será publicada en otro trabajo). Dado el estado preliminar de los conocimientos, no se propone un nuevo dendrograma. Siguiendo los ejemplos de Weller et al. (1994) y Kitching & Rawlins (1998), se trata de no contribuir a la bibliografía con una nueva representación hipotética, puesto que ya hay varias, sino únicamente exponer razonadamente nuestra interpretación personal de la organización filogenética de los distintos grupos, o en otras palabras, la cronología que puede haber conducido a la diferenciación de las distintas líneas de noctuidos.

En primer lugar, cabe resaltar de nuevo que no se encuentra ningún carácter que permita tipificar los noctuidos como grupo monofilético con un grado de confianza suficiente. Se conocen varias posibles autapomorfías, detalladas más arriba; pero ninguna de ellas es suficientemente robusta. Kitching & Rawlins (1998) reconocen explícitamente que sus Nolidae y Pantheidae tampoco son monofiléticos. A la luz del análisis de los caracteres expuesto más arriba y mientras no se examine la cuestión más en detalle, nos parece más parsimonioso seguir considerando ambos grupos dentro de unos noctuidos básicamente sin caracterizar, en posición basal. Kitching & Rawlins (1988) proponen una relación de grupos hermanos entre Pantheidae y Lymantriidae sobre la base de la presencia de setas secundarias en las primeras edades larvarias. Del mismo modo, sugieren que la presencia de setas secundarias en el tórax y abdomen de las larvas, restringidas a verrugas situadas en las localizaciones de las setas primarias, puede ser indicio de monofiletismo del grupo que incluye Nolidae, Arctiidae, Pantheidae y Lymantriidae. Sin embargo, la pilosidad larvaria secundaria es un carácter altamente homoplástico, y su distribución y homologación a lo largo de la filogenia de los noctuoides ha de ser estudiada con mayor detalle.

De todas las subfamilias consideradas por los diferentes autores (véase relación más arriba), con los datos manejados y discutidos hay en nuestra opinión al menos indicios fundamentados para aceptar tentativamente las siguientes (algunas de las cuales son, como ya se ha dicho, parafiléticas): Nolinae, Chloephorinae (incluidos Sarrothripini y Camptolomini), Westermanniinae, Eariadinae, Bleninae, Risobinae, Collomeninae, Afridinae, Eligminae, Pantheinae, Aganainae, Hermanniinae, Strepismaninae, Hypeninae, Rivulinae, Catocalinae, Calpinae, Gonopterinae (el reconocimiento de esta subfamilia se basa en los mismos argumentos que el de Ufeinae; véase Kitching & Rawlins, 1998), Euteliinae, Stictopterinae, Eustrotiinae, Eublemminae, Bagisarinae, Acronictinae, Raphiinae, Bryophilinae, Eucocytinae, Plusiinae, Acontiinae, Aediinae (incluidos Tytini, tentativamente), Condicinae, Stiriinae (incluidos Pseudeustrotiini, tentativamente), Heliotrinae, Agaristinae, Amphipyrinae (*sensu* Kitching & Rawlins, 1998), Dilobinae, Psaphidinae (*sensu* Kitching & Rawlins, 1998), Cuculliinae (incluidos Oncocnemidini), Hadeninae (*sensu* Kitching & Rawlins, 1998, pero incluidos Eriopini y Glottulini), Ufeinae y Noctuinae (*sensu* Kitching & Rawlins, 1998). Sinocharinae y Lophonyctinae se consideran grupos poco caracterizados y de afinidades inciertas, probablemente subsumibles en otros. La concepción de la organización de estos grupos es la siguiente:

1. un conjunto heterogéneo de tres líneas basales cuadrifinoides, dos parafiléticas (línea nolinoide, denominada cloeforinoide en Yela, 1998, que incluye todas las subfamilias que se acaban de enumerar entre Nolinae y Eligminae; y línea panteinoide, sin una afinidad demasiado estrecha con la anterior, que incluye la subfamilia Pantheinae) y otra línea quizás también parafilética (línea aganainoide; subfamilia Aganainae);
2. un segundo conjunto algo más homogéneo de las dos restantes líneas cuadrifinoides, una parafilética (línea deltoide-catocalinoide, que incluye las subfamilias mencionadas entre Hermanniinae y Gonopterinae en la relación anterior) y otra monofilética (línea eutelinoide; subfamilias Euteliinae y Stictopterinae);
3. y un tercer conjunto aún más homogéneo, aunque quizás todavía no natural, que incluye siete líneas trifinoides (con cavidades contratimpánicas unidas por su parte interna, exceptuando los casos de reducción secundaria, y con esclerito articular entre *vinculum* y *tegumen* libre): (1) la línea eustrotinoide, probablemente parafilética (Eustrotiinae + Eublemminae + Bagisarinae); (2) la línea acronictinoide, tan discutida, y parafilética con toda seguridad (Acronictinae + Raphiinae + Bryophilinae); (3) la subfamilia Eucocytinae, de afinidades inciertas; (4) la línea plusioide (Plusiinae); (5) la línea acontiinoide, probablemente parafilética (Acontiinae + Aediinae); (6) la línea condicinoide (Condicinae); y (7) la línea trifina en sentido estricto, o trifinoides avanzados, que de acuerdo con la mayoría de los autores (Holloway, 1989; Lafontaine & Poole, 1991; Weller et al., 1994), son probablemente monofiléticos (con *corona* y *coremata* basales, muchas veces reducidos incluso en grupos enteros, y que incluyen desde Stiriinae, tal como aquí se definen, hasta Noctuinae).

Qué queda por hacer

Como queda en parte claro a lo largo de los párrafos anteriores, las interpretaciones discordantes de la filogenia de noctuidos a la luz de la información de que se dispone hoy día

se deben fundamentalmente a dos razones: (1) que los distintos autores no tienen en cuenta exactamente los mismos sistemas de caracteres, y (2) que a estados de carácter dados se les otorga un valor filogenético distinto, en función de su interpretación como apomórficos o plesiomórficos (o, dicho de otra manera, como análogos u homólogos). Indudablemente, es mucho lo que queda por hacer. Y no sólo en cuanto a la interpretación de los datos: también, y sobre todo, en cuanto a su obtención. Es obvio que, si queremos llegar a disponer de una propuesta filogenética que refleje realmente la relación entre las subfamilias y que sea estable en lo fundamental, se hace necesario reunir datos morfológicos, biológicos y moleculares de un número suficientemente elevado de especies de las distintas subfamilias. Sólo así podremos examinar adecuadamente la distribución de los estados de carácter (ya sean morfológicos o biológicos) mediante los métodos cladísticos hoy existentes o podremos llevar a cabo análisis comparativos bien fundamentados. Es conveniente, asimismo, reunir datos sobre aquellas especies que hasta el momento no han podido ser adscritas a ninguna subfamilia con suficiente fiabilidad (*Synthymia fixa* (Fabricius, 1787) o *Pseudeustrotia candidula* ([Denis et Schiffermüller], 1775), por poner sólo dos ejemplos relativos a la fauna paleártica). La atención debe estar dirigida tanto hacia los adultos como hacia los estados inmaduros, puesto que como se ha señalado en diferentes ocasiones, el estudio de la biología y la morfología comparada de éstos puede proporcionar datos muy importantes acerca de su identidad y de sus relaciones de parentesco (Beck, 1960, 1992; Merzheevskaya, 1989; Kitching & Rawlins, 1998). Recuérdese, además, que la morfología de las larvas suele ser mucho más conservadora que la de los adultos, por lo que pueden proporcionar datos mucho más sólidos con que fundamentar las filogenias (Beck, 1992). En otras palabras: es indispensable dedicar tiempo, esfuerzo y recursos a aspectos básicos de la taxonomía y biología de los noctuidos, lo que no siempre es posible dadas las actuales tendencias en el reparto de los recursos de investigación.

Más específicamente, podemos reconocer tres niveles en los que centrar nuestro esfuerzo, si trabajamos con datos morfológicos:

1. a nivel familiar, interesa resolver el problema de la caracterización de la familia (si es que se trata de una sola familia, en definitiva, lo que está lejos de haberse demostrado), o desvelar en su caso su naturaleza polifilética. Para ello es necesario reexaminar con detalle todos los sistemas de caracteres que se han considerado hasta ahora en Noctuoidea, y si es posible identificar un cierto número más de ellos. Es indispensable que la muestra de especies examinada contenga ejemplares adscribibles a todas las familias noctuoideas y a todas las subfamilias de noctuidos, incluyendo los grupos que se cuestionan;
2. a nivel subfamiliar, los "puntos calientes" han sido reiteradamente señalados a lo largo del texto. El rango y

amplitud de Acronictinae es quizá uno de los más excitantes. La caracterización mediante apomorfías sólidas y las relaciones del complejo nolinoide y de Pantheinae son otros dos temas candentes. Otras cuestiones a resolver incluyen: la relación precisa de Aganainae con Noctuidae y su situación respecto a los catocalinoides; la caracterización de Strepsimaninae, Hypeninae y Rivulinae y sus interrelaciones, así como la posición de Herminiinae; la situación de Eucocytinae; la delimitación clara de las líneas comprendidas en Catocalinae y su relación con Calpinae y Gonopterinae; la caracterización de Eustrotiinae y sus relaciones con Eublemininae; la amplitud y caracterización precisa de Acontiinae y Stirinae respecto de *Aedia*, *Tyta*, *Pseudeustrotia*, *Panemeria* y los Condicinae; el rango de Psaphidinae, Amphipyrinae y Cucullinae, y sus interrelaciones y tipificación; el rango y adscripción precisa de Eriopini y Glottulini; y, en general, la resolución de los grupos parafiléticos;

3. a niveles inferiores, es importante seguir estudiando en detalle las relaciones entre los géneros y grupos de géneros, como se está haciendo en el marco del proyecto Noctuidae Europaea, porque en definitiva se basan en una información muy precisa sobre los adultos de las distintas especies. Obviamente, el conocimiento detallado de las especies es fundamental, y sin él no puede progresar ningún otro tipo de estudio. Es asimismo fundamental seguir reuniendo datos sobre las larvas, en la línea de Beck (1960, 1999).

AGRADECIMIENTO

J.L.Y. desea agradecer a László Ronkay, Michael Fibiger y Herbert Beck las fructíferas discusiones sobre filogenia de noctuidos y a Matti Ahola los comentarios críticos a sus propuestas filogenéticas. Muchos colegas e instituciones han cedido material para su estudio. J.L.Y. está especialmente agradecido a las conservadoras de la sección de Entomología del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid (CSIC), Isabel Izquierdo y Carolina Martín, por su ayuda y comprensión ante sus reiterados incumplimientos de plazos de devolución, y a José R. Esteban Durán (INIA) por el permiso para estudiar su material tropical y ecuatorial. Antonio Melic ha colaborado con inusitado entusiasmo en todo lo referido a tareas editoriales, y le debemos especial reconocimiento por habernos invitado a participar en este volumen y por su paciencia ("el trabajo quita tanto tiempo..."). J.L.Y. ha llevado a cabo el presente trabajo a pesar de no contar con apoyo ni subvención oficial alguna, aunque se ha beneficiado indirectamente de su participación en los proyectos INIA SC97-0117 y Noctuidae Europaea. I.J.K. agradece sus aportaciones a sus muchos colegas en sistemática de noctuoideos, pero particularmente a John Rawlins del Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh, por compartir sus extensos conocimientos de morfología y clasificación de noctuoideos.

BIBLIOGRAFÍA

- ARN, H., TÓTH, M. & PRIESNER, E., 1986. *List of sex pheromones of Lepidoptera and related attractants*. Organisation Internationale de Lutte Biologique, Section Régionale Ouest Paléarctique. Paris.
- BÄNZIGER, H., 1982. Fruit-piercing moths (Lep., Noctuidae) in Thailand: a general survey and some new perspectives. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, 55: 213-240.
- BARAGAÑO, J., BEITIA, F., BIELZA, P., CASTRESANA, L., CONTRERAS, J., ESTAL, P. DEL, ESTEBAN, J. R., GARRIDO, A., JACAS, J., JIMÉNEZ, A., LACASA, A., LINÁN, C. DE, NOTARIO, A., SÁNCHEZ, J. A., VIÑUELA, E. & YELA, J. L., 1998. *Entomología agroforestal. Plagas de insectos y ácaros de los cultivos, montes y jardines*. Ediciones Agrotécnicas. Madrid.
- BARLOW, H. S. & WOIWOD, I. P., 1989. Moth diversity of a tropical forest in Peninsular Malaysia. *Journal of Tropical Ecology*, 5: 37-50.
- BECK, H., 1960. *Die Larvalsystematik der Eulen (Noctuidae)*. Handlungen zur Larvalsystematik der Insekten, vol. 4. Akademie-Verlag. Berlin.
- BECK, H., 1989. Die Bedeutung larvaler (morphologischer und ornamentals) Untersuchungen für die Systematik der Noctuiden (Lep.). *Verhandlungen des IX. Symposium Internationalis Entomofaunistica Europaea Centralis, Gotha*, (1986): 164-172.
- BECK, H., 1992. New view of the higher classification of the Noctuidae (Lepidoptera). *Nota lepidopterologica*, 15 (1): 3-28.
- BECK, H., 1996. Systematische Liste der Noctuidae Europas (Lepidoptera, Noctuidae). *Neue entomologische Nachrichten*, 36: 1-122.
- BECK, H., 1999. Die Larven der Europäischen Noctuidae. Revision der Systematik der Noctuidae (Lepidoptera: Noctuidae). *Heriboliana*, 5.
- BELLAVISTA, J., 1985. *Contribució a l'estudi dels Noctuoidea (Lepidoptera) del Puigsacalm i d'altres indrets del prepirineu oriental*. Tesis de Licenciatura. Departamento de Zoología, Facultad de Biología, Universidad de Barcelona. Barcelona.
- BERIO, E., 1959. Studi sulla sistematica della cosiddette "Catocalinae" e "Othreinae" (Lepidoptera, Noctuidae). *Annali del Museo Civico di Storia Naturale di Genova*, 71: 276-327.
- BERIO, E., 1981. Considerazioni sistematiche e corologiche sul gen. *Condica* Wlk. 1856 (= *Platysenta* Grote, 1874), (Lepid.-Noctuidae) con riferimento alla nuova specie *C. europaea* Parenzan, prima del genere rinvenuta nell'Europa continentale. *Entomologica*, 16: 89-95.
- BERIO, E., 1991. Lepidoptera. Noctuidae II. Sezione Quadrifide. *Fauna d'Italia*, vol. 27. Edizioni Calderini. Bologna.
- BÖRNER, C., 1949. 22 Ordn. Lepidoptera, Schmetterlinge. *Fauna von Deutschland* (ed. P. Brohmer), vol. 6: 1-584. Heidelberg.
- BOURSIN, C., 1964. Les Noctuidae Trifiniae de France et de Belgique. *Bulletin mensuel de la Société Linnaéenne de Lyon*, 33: 204-240.
- BOURGOGNE, J., 1951. Lepidoptera. *Traité de Zoologie* (ed. P. P. Grassé), vol. 10 (1), pp. 174-448. Masson. Paris.
- BROCK, J. P., 1971. A contribution towards the understanding of the morphology and phylogeny of the ditrysian Lepidoptera. *Journal of Natural History*, 5: 29-102.
- BÜTTIKER, W., KRENN, H. W. & PUTTERILL, J. F., 1996. The proboscis of eye-frequenting and piercing Lepidoptera (Insecta). *Zoology*, 116: 77-83.
- CAYROL, R. A., 1972. Famille des Noctuidae. *Entomologie appliquée à l'Agriculture*, vol. 2: *Lépidoptères* 2 (ed. A. J. BALACHOWSKY), pp. 1255-1471. Masson. Paris.
- COMMON, I. F. B., 1990. *Moths of Australia*. E. J. Brill. Leiden.
- CRUMB, S. E., 1956. The larvae of the Phalaenidae. *United States Department of Agriculture Technical Bulletin*, 1135: 1-356.
- DANKS, H. V., 1988. Systematics in support of entomology. *Annual Review of Entomology*, 33: 271-296.
- DONAHUE, J. P. & BROWN, J. W., 1987. Doidae (Noctuoidea). *Immature insects* (ed. F. W. STEHR), pp. 534-536. Kendall/Hunt. Dubuque.
- EGGERS, F., 1919. Das thoracale bitympanale Organ einer Gruppe der Lepidoptera Heterocera. *Zoologische Jahrbücher, Anatomie und Ontogenie der Tiere*, 41: 273-376.
- EGGERS, F., 1925. Versuche über das Gehör der Noctuiden. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, 2: 297-314.
- EMBLEY, T. M., HIRT, R. P. & WILLIAMS, D. M., 1995. Biodiversity at the molecular level: the domains, kingdoms and phyla of life. *Biodiversity. Measurement and estimation* (ed. D. L. Hawksworth), pp. 21-33. The Royal Society-Chapman & Hall. London.
- FARRELL, B. D. & MITTER, C., 1993. Phylogenetic determinants of insect/plant community diversity. *Species diversity in ecological communities* (ed. R. E. RICKLEFS & D. SCHLUTER), pp. 253-266. University of Chicago Press. Chicago.
- FENTON, M. B. & FULLARD, J. H., 1981. Moth hearing and the feeding strategies of bats. *American Scientist*, 69: 266-275.
- FIBIGER, M., 1990. Noctuinae I. *Noctuidae Europaea* (ed. M. Fibiger), vol. 1. Entomological Press, Sorø.
- FORSTER, W. & WOHLFAHRT, T. A., 1971. *Die Schmetterlinge Mitteleuropas*, vol. 4 (Eulen, Noctuidae). Franckh'sche Verlagshandlung Stuttgart. Stuttgart.
- FORBES, W. T. M., 1918. Guenée's Herminidae revived. *Journal of the New York Entomological Society*, 26: 224-225.
- FORBES, W. T. M., 1939. The muscles of the lepidopterous genitalia. *Annals of the Entomological Society of America*, 32: 1-10.
- FORBES, W. T. M., 1954. Lepidoptera of New York and neighboring states. Part 3. Noctuidae. *Memoirs of the Cornell University Agricultural Experimental Station*, 329: 1-433.
- FRANCLEMENT, J. G. & TODD, E. L., 1983. Noctuidae. *Check list of the Lepidoptera of America North of Mexico* (ed. R. W. Hodges et al.), pp. 120-159. Classey. London.
- FULLARD, J. H., 1988. The tuning of moth ears. *Experientia*, 44: 423-428.
- FUTUYMA, D. J., 1986. *Evolutionary biology* (2^a edición). Sinauer Associates. Sunderland, Mass.
- FUTUYMA, D. J., KEENE, M. C. & FUNK, D. J., 1995. Genetic constraints on macroevolution: the evolution of host affiliation in the leaf beetle genus *Ophraella*. *Evolution*, 49: 797-809.
- GALL, L. F. & TIFFNEY, B. H., 1983. A fossil noctuid moth egg from late Cretaceous of Eastern North America. *Science*, 219: 507-509.
- GARCÍA-BARROS, E., 1999. Filogenia y evolución de Lepidoptera. En: A. MELIC et al., 'Evolución y Filogenia de Arthropoda' *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, n° 26: 475-483. Zaragoza.
- GARNER, J. C. M., 1941. Immature stages of Indian Lepidoptera (2). *Indian Forest Records, Entomology* (new series), 6: 253-298.
- GARDNER, J. C. M., 1946. On larvae of the Noctuidae. *Transactions of the Royal entomological Society of London*, 96: 61-72.
- GARDNER, J. C. M., 1948. Notes on the pupae of the Noctuidae. *Proceedings of the Royal entomological Society of London B*, 17: 84-92.
- GASTON, K. J., 1991. The magnitude of global insect species richness. *Conservation Biology*, 5: 283-296.
- GODFREY, G. L., 1987. Noctuidae (Noctuoidea). *Immature insects*. (ed. F. W. Stehr), pp. 549-578. Kendall/Hunt. Dubuque.
- GODFREY, G. L. & APPLEY, J. E., 1987. Notodontidae (Noctuoidea). *Immature insects*. (ed. F. W. STEHR), pp. 524-533. Kendall/Hunt. Dubuque.
- GRIMES, L. R. & NEUNZIG, H. H., 1986. Morphological survey of the maxillae in last-stage larvae of the suborder Ditrysia (Lepidoptera): mesal lobes (lacinigaleae). *Annals of the Entomological Society of America*, 79: 510-526.
- GROTE, A. R., 1882. *New check list of North American moths*. New York.
- GÓMEZ DE AIZPÚRUA, C., 1988. Biología y morfología de las orugas, vol. 6. *Boletín de Sanidad Vegetal y Plagas*, supl. 12: 1-248.
- GÓMEZ BUSTILLO, M. R., 1979. *Mariposas de la Península Ibérica*, vol. 4. Ministerio de Agricultura. Madrid.
- GÓMEZ BUSTILLO, M. R. & ARROYO VARELA, M., 1981. *Catálogo sistemático de los Lepidópteros ibéricos*, vol. 1 (Macrolepidoptera). Monografías del INIA, 30. Madrid.
- GÓMEZ BUSTILLO, M. R., ARROYO VARELA, M. & YELA, J. L., 1986. *Mariposas de la Península Ibérica*, vol. 5 (Heteróceros III, Noctuidae I). Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Madrid.
- GUENÉE, A., 1837. Essai pour servir à la classification des Noctuélides. *Annales de la Société entomologique de France*, 6: 311-367.
- GUENÉE, A., 1838. Matériaux pour servir à la classification des Noctuélides. *Annales de la Société entomologique de France*, 7: 107-125.

- GUENÉE, A., 1839. Essai sur la classification des Noctuélides. *Annales de la Société entomologique de France*, 8: 473-522.
- GUENÉE, A., 1841. Essai sur la classification des Noctuélides. *Annales de la Société entomologique de France*, 10: 217-250.
- HABECK, D. H., 1987. Arctiidae (Noctuoidea). *Immature insects*. (ed. F. W. STEHR), pp. 538-542. Kendall/Hunt. Dubuque.
- HACKER, H., 1996. Revision der Gattung *Hadena* Schrank, 1802 (Lepidoptera: Noctuidae). *Esperiana*, 5: 7-696.
- HAMMOND, P. M., 1995. Practical approaches to the estimation of the extent of biodiversity in speciose groups. *Biodiversity. Measurement and estimation* (ed. D. L. HAWKSWORTH), pp. 119-136. The Royal Society-Chapman & Hall. London.
- HAMPSON, G. F., 1898-1920. *Catalogue of the Lepidoptera Phalaenae in the collection of the British Museum*. Trustees of the British Museum. London.
- HARDWICK, D. F., 1970. A generic revision of the North American Heliothidinae. *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 73: 1-59.
- HARVEY, P. H. & PAGEL, M. D., 1991. *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford University Press. Oxford.
- HAWKSWORTH, D. L. (ed.) 1995. *Biodiversity. Measurement and estimation*. The Royal Society-Chapman & Hall. London.
- HEPPNER, J. B., 1991. Faunal regions and the diversity of Lepidoptera. *Tropical Lepidoptera*, 2 (supl. 1): 1 - 85.
- HOGUE, C. L., 1963. A definition and classification of the tribe Sitiini (Lepidoptera: Noctuidae). *Contributions in Science, Los Angeles County Museum*, 64: 1-129.
- HOLLOWAY, J. D., 1988. The moths of Borneo, part 6: Family Arctiidae, subfamilies Syntominae, Euchromiinae, Arctiinae; Noctuidae misplaced in Arctiidae (Campylooma, Aganainae). Southdene. Kuala Lumpur.
- HOLLOWAY, J. D., 1989. The moths of Borneo, part 12: Family Noctuidae, trifine subfamilies: Noctuinae, Heliothinae, Hadeninae, Aeronictinae, Amphipyrinae, Agaristinae. *The Malayan Nature Journal*, 42: 57-226.
- HOLLOWAY, J. D., 1992. Moths. *Ecosystems of the world*, vol. 14B: Tropical rain forest ecosystems (ed. H. LIETH & M. J. A. WERGER), pp. 437-453. Elsevier. Amsterdam.
- HOLLOWAY, J. D., 1998. The classification of the Sarrothripinae, Chloephorinae, Campylominae and Nolinae as the Nolidae (Lepidoptera: Noctuoidea). *Quadrifina*, 1: 247-276.
- HOLLOWAY, J. D., BRADLEY, J. D. & CARTER, D. J., 1987. Lepidoptera. *CIE guides to insects of importance to man*, vol. 1 (ed. C. R. Betts). CAB International. Wallingford.
- JANZEN, D. H., 1988. Ecological characterization of a Costa Rican dry forest caterpillar fauna. *Biotropica*, 20: 120-135.
- KITCHING, I. J., 1984. An historical review of the higher classification of the Noctuidae (Lepidoptera). *Bulletin of the British Museum (Natural History), Entomology Series*, 49 (3): 153-234.
- KITCHING, I. J., 1987. Spectacles and Silver Ys: a synthesis of systematics, cladistics and biology of the Plusiinae (Lepidoptera: Noctuidae). *Bulletin of the British Museum (Natural History), Entomology Series*, 54 (2): 75-261.
- KITCHING, I. J. & RAWLINS, J. E., 1998. 19. The Noctuoidea. *Handbuch der Zoologie*, vol. 4 (Arthropoda), (2) Insecta, (35) Lepidoptera. Moths and butterflies, 1 (Evolution, systematics and biogeography) (ed. N. P. Kristensen), pp. 355-401. Walter de Gruyter. Berlin.
- KRISTENSEN, N. P., 1985. The higher classification of Lepidoptera. *Katalog over de danske sommerfugle* (ed. K. Schnack). *Entomologiske Meddelelser*, 52 (2-3): 6-20.
- KUZNETZOV, V. I., 1941. *A revision of the amber Lepidoptera*. Academy of Science USSR Press. Moscow.
- KUZNETZOV, V. I. & STEKOL' NIKOV, A. A., 1989. Position of the tropical family Aganaidae in the system of the Noctuoidea (Lepidoptera) according to the results of a study of functional morphology of the male genitalia. *Proceedings of the Academy of Science USSR, Zoological Institute*, 202: 200-210.
- LAFONTAINE, J. D. & POOLE, R. W., 1991. Noctuoidea, Noctuidae (part). Plusiinae. *The moths of America North of Mexico* (ed. R. B. DOMINICK et al.), vol. 25.1. The Wedge Entomological Research Foundation. Washington.
- LOSOS, J. B., 1996. Phylogenetic perspectives on community ecology. *Ecology*, 77: 1344-1354.
- MADDISON, D. R., 1994. Phylogenetic methods for inferring the evolutionary history and processes of change in discretely valued characters. *Annual Review of Entomology*, 39: 267-292.
- MADDISON, D. R., (ed.) 1996. *The tree of life*. <http://phylogeny.arizona.edu/tree/>
- MATTHEWS, M., 1991. Classification of the Heliothinae. *Natural Resources Institute Bulletin*, 44: 1-198.
- MERZHEEVSKAYA, O. I., 1989. *Larvae of owl moths (Noctuidae)*. E. J. Brill. Leiden.
- MILES, D. B. & DUNHAM, A. E., 1993. Historical perspectives in ecology and evolutionary biology: the use of phylogenetic comparative analyses. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24: 587-619.
- MILLER, J. S., 1991. Cladistics and classification of the Notodontidae (Lepidoptera: Noctuoidea) based on larval and adult morphology. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 204: 1-230.
- MILLER, J. S. & WENZEL, J. W., 1995. Ecological characters and phylogeny. *Annual Review of Entomology*, 40: 389-415.
- MINET, J., 1986. Ebauche d'une classification moderne de l'ordre des Lépidoptères. *Alexanor*, 14 (7): 291-313.
- MITTER, C., POOLE, R. W. & MATTHEWS, M., 1993. Biosystematics of the Heliothinae (Lepidoptera: Noctuidae). *Annual Review of Entomology*, 38: 207-225.
- MOSHER, E., 1916. A classification of the Lepidoptera based on characters of the pupa. *Bulletin of the Illinois State Laboratory of Natural History*, 12: 17-159.
- NYE, I. W. B., 1975. Noctuoidea (part): Noctuidae, Agaristidae and Nolidae. *The generic names of moths of the world*, vol. 1. British Museum (N. H.). London.
- OWADA, M., 1987. *A taxonomic study on the subfamily Herminiinae of Japan*. National Science Museum. Tokio.
- OWADA, M., 1998. The genus *Ochrotrigona* (Lepidoptera, Noctuidae), a herminiine moth with a postspiracular tympanal hood. *Tinea*, 15: 183-190.
- POOLE, R. W., 1989. Noctuidae. *Lepidopterorum Catalogus* (new series) (ed. J. B. HEPPNER), vol. 118. E. J. Brill. Leiden.
- POOLE, R. W., 1995. Noctuoidea, Noctuidae (part). Cuculliinae, Stirinae, Psaphidinae (part). *The moths of America North of Mexico* (ed. R. B. Dominick et al.), vol. 26.1. The Wedge Entomological Research Foundation. Washington.
- RENOU, M., LALANNE-CASSOU, B., MICHELOT, D., GORDON, G. & DORÉ, J. C., 1988. Multivariate analysis of the correlation between Noctuidae subfamilies and the chemical structure of their sex pheromones. *Journal of Chemical Ecology*, 14: 1187-1215.
- RÉJMANEK, M. & SPITZER, K., 1982. Bionomic strategies and long-term fluctuations in abundance of Noctuidae (Lepidoptera). *Acta entomologica bohemoslovaca*, 79: 81-96.
- RICHARDS, A. G., 1932. Comparative skeletal morphology of the noctuid tympanum. *Entomologica Americana*, 13: 1-43.
- ROEDER, K. D., 1967. *Nerve cells and insect behavior*. Harvard University Press. Cambridge.
- RONKAY, G. & RONKAY, L., 1994. Cuculliinae I. *Noctuidae Europaea* (ed. M. FIBIGER), vol. 6. Entomological Press. Sorø.
- RONKAY, G. & RONKAY, L., 1995. Cuculliinae II. *Noctuidae Europaea* (ed. M. FIBIGER), vol. 7. Entomological Press. Sorø.
- SCOBLE, M. J., 1992. *The Lepidoptera. Form, function and diversity*. Oxford University Press. Oxford.
- SPEIDEL, W. & NAUMANN, C. M., 1995. Further morphological characters for a phylogenetic classification of the Noctuidae (Lepidoptera). *Beiträge zur Entomologie*, 45: 119-135.
- SPEIDEL, W., FÄNGER, H. & NAUMANN, C. M., 1996a. The surface microstructure of the noctuid proboscis (Lepidoptera: Noctuidae). *Zoologischer Anzeiger*, 234: 307-315.
- SPEIDEL, W., FÄNGER, H. & NAUMANN, C. M., 1996b. The phylogeny of the Noctuidae (Lepidoptera). *Systematic Entomology*, 21: 219-251.
- SPEIDEL, W., FÄNGER, H. & NAUMANN, C. M., 1997. On the systematic position of *Cocytia Boisduval*, 1828 (Lepidoptera: Noctuidae). *Deutsche entomologische Zeitschrift*, 44: 27-31.
- STAUDINGER, O. & REBEL, H., 1901. *Catalog der Lepidopteren des paläarktischen Faunengebietes*, vol. 1 (Macrolepidoptera). Friedländer. Berlin.
- STEHR, F. W., (ed.) 1987. *Immature insects*. Kendall/Hunt. Dubuque.
- STEKOL' NIKOV, A. A., 1967. Functional morphology of the copulatory apparatus in the primitive Lepidoptera and general evolutionary trends in the genitalia of the Lepidoptera. *Entomologicheskoe Obozrenije*, 46: 670-689.
- SUGI, S., 1982. Noctuidae. *Moths of Japan* (ed. H. INOUE, S. SUGI, H. KUROKO, S. MORIUTI & A. KAWABE). Kodansha. Tokio.
- TIKHOMIROV, A. M., 1979. System and phylogeny of the Palaearctic Noctuidae (Lepidoptera) treated on the base of the functional morphology of the male genitalia. *Entomologicheskoe Obozrenije*, 58: 373-387.

- WARREN, E., 1907-1914. Noctuides incl. Agaristides. *Macrolépidoptères du globe* (1ère partie: Les Macrolépidoptères de la région Paléarctique, 3. Hétérocères Noctuiformes) (ed. A. SEITZ). Alfred Kernen. Stuttgart.
- WELLER, S. J., FRIEDLANDER, T. P., MARTIN, J. A. & PASHLEY, D. P., 1992. Phylogenetic studies of ribosomal RNA variation in higher moths and butterflies (Lepidoptera: Ditrysia). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **1**: 312-337.
- WELLER, S. J., PASHLEY, D. P., MARTIN, J. A. & CONSTABLE, J. L., 1994. Phylogeny of noctuid moths and the utility of combining independent nuclear and mitochondrial genes. *Systematic Biology*, **43**: 194-211.
- WHALLEY, P., 1977. Lower Cretaceous Lepidoptera. *Nature*, **266**: 526.
- WILSON, E. O., 1992. *The diversity of life*. Belknap Press. Harvard, Mass.
- YELA, J. L., 1989. Contribución al conocimiento de los Catocalinae de la región de Madrid (Lepidoptera, Noctuidae). *Eos*, **64** (1988): 217-248.
- YELA, J. L., 1992. *Los Noctuidos (Lepidoptera) de la Alcarria (España Central) y su relación con las principales formaciones vegetales de porte arbóreo*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Madrid.
- YELA, J. L., 1998. Noctuidos del área iberobalear: adiciones y correcciones a la lista sistemática, con consideraciones micro y macroevolutivas y una propuesta filogenética global (Insecta: Lepidoptera: Noctuidae). *Zapateri*, **7** (1997): 91-190.
- YELA, J. L., 1999. *Los noctuidos: forma, diversidad y función, y su papel en los ecosistemas naturales y agroforestales (Insecta: Lepidoptera: Noctuidae)*. Manuscrito inédito. Conferencia pronunciada en la Universidad de Vigo, Mayo de 1999. Vigo.
- YELA, J. L. & HERRERA, C. M., 1993. Seasonality and life cycles of woody plant-feeding noctuid moths (Lepidoptera: Noctuidae) in Mediterranean habitats. *Ecological Entomology*, **18** (3): 259-269.
- ZILLI, A., 1995. On the systematic position of *Pseudeustrotia candidula* ([Denis & Schiffermüller, 1775]) (Lepidoptera Noctuidae). *Bulletino della Società entomologica italiana*, **127** (2): 142-146.
- ZIMMERMAN, E. C., 1958. Macrolepidoptera. *Insects of Hawaii*, vol. 7. Honolulu.

Evolution and Phylogeny of Arthropoda

NOCTUID PHYLOGENY REVISITED (INSECTA: LEPIDOPTERA: NOCTUIDAE)

José L. Yela and Ian J. Kitching

CONTENTS

INTRODUCTION: DEFINING THE PROBLEM

CONTRIBUTIONS TO NOCTUID PHYLOGENY

NOCTUID SUBFAMILY TAXONOMY: THE BIG PUZZLE

Delimitation of the family

Delimitation and phylogenetic relationships among subfamilies

NOCTUID PHYLOGENY: WHERE ARE WE AND WHERE ARE WE GOING TO?

Comparison of already proposed phylogenies: consensus, conflicts and interpretation

What is still to be done

ACKNOWLEDGEMENT

Introduction: defining the problem

"One of the most intractable problems in Lepidoptera classification has been the phylogeny of the quadrifid lineages of Noctuoidea". "The family Noctuidae has been notoriously difficult to characterise". These sentences, among others along similar lines, are contained in one of the most recent papers dealing with that topic (Kitching & Rawlins, 1998). Assume that the quadrifid lineages of Noctuoidea, as defined by Kitching & Rawlins (1998), comprise Arctiidae, Lymantriidae and Noctuidae (plus Pantheidae and Nolidae, considered as families by these authors). Kitching (1984), in the publication that represents the inflexion point towards a cladistic approach to studies on noctuid phylogeny, picked up similar sentences that have been repeatedly cited later. For example, "It is exceptional to find any two authors who use the same combination of subfamily names within the Noctuidae" (Nye, 1975); "The classification [of the family Noctuidae] rests in a state of great confusion, and few authors appear to hold similar views regarding the suprageneric taxonomy. I have concluded after spending much time (perhaps I should say wasting time) on the problem, that it is impossible to present ... a correct suprageneric classification" (Zimmerman, 1958). Moreover, Poole (1995) added: "... the family is so large and the interpretation of characters so difficult that no one has tried to construct a natural classification reflecting the phylogeny of the family". Finally, Speidel et al. (1996b) stated that "... our understanding of the phylogenetic affinities of the Noctuidae to other noctuid families, as well as interrelations among the various noctuid subfamilies, is still in its infancy". Thus, it can be easily understood that a review is not a simple task. But, as everything with difficult, it is at the same time a stimulating challenge.

One may ask why noctuid phylogeny is such an intractable problem. The answer can be glimpsed in the aforementioned citations, and in part will be spelled out below. Noctuids are an **outstandingly diverse group**, of which we have, as a general rule and at a global scale, a **very superficial knowledge**. Furthermore, within a general framework of **remarkable morphological homogeneity**, they show a **noteworthy disparity**. The interpretation of this disparity is very difficult, mainly due to a high degree of homoplasy. The next sections will briefly address all these topics and also the utility of the study of noctuid phylogeny.

As stated in previous papers (Yela & Herrera, 1993; Yela, 1998), noctuid moths make up the most species-rich family in the order Lepidoptera, at any geographic or ecological scale (Common, 1990; Fibiger, 1990; Gaston, 1991; Heppner, 1991; Scoble, 1992; Kitching & Rawlins, 1998). They are also one of the five most diverse families of all living organisms (see e.g. Wilson, 1992; Maddison, 1996), if microorganisms are excluded (see e.g. Embley et al., 1995). Approximately, 35,000 species have been described (Poole, 1989; Kitching & Rawlins, 1998). By itself, this outstandingly high diversity justifies interest in understanding their phylogeny in as much detail as possible (see Hammond, 1995, and in general Hawksworth, 1995). For numerical reasons alone, noctuids are, in one way or another, the direct subjects of many ecological studies and conservation biology programmes, to which phylogenies are increasingly relevant (see, among others,

Harvey & Pagel, 1991; Miles & Dunham, 1993; Maddison, 1994; Miller & Wenzel, 1995; Losos, 1996; Futuyma et al., 1995). In addition to their world-wide diversity, noctuid moths are also characterised by their remarkable abundance and species richness in most terrestrial ecosystems, and they usually comprise a major proportion of captures at light traps (see e.g. Janzen, 1988; Barlow & Woiwod, 1989; Holloway, 1992). There are, on the other hand, more practical reasons. A number of species, the best known from an ecological viewpoint, produce major agricultural and silvicultural impact because their larvae are pests of huge significance (Bourgogne, 1951; Cayrol, 1972; Gómez Bustillo et al., 1986; Holloway et al., 1987; Baragafio et al., 1998). Many are characterised by certain biological features (multivoltinism, high vagility, polyphagy, high egg numbers) that are usually correlated (Réjmanek & Spitzer, 1982; Yela, 1999). To understand the phylogeny of noctuids is important, and sometimes crucial, to solve multiple problems related with these three of their attributes, namely diversity, abundance and agricultural and silvicultural impact (see e.g. Danks, 1988; Mitter et al., 1993).

What reliable data do we have on this huge number of species that will allow us to make inferences about subfamily phylogeny? If the specialised literature is reviewed, it can be verified that only aspects of the a-taxonomy of most holarctic species are thoroughly known. Holarctic species account for less than 12 % of described species and probably represent less than one in ten of those extant. But even here there are numerous questions yet to be solved, as revealed by several recent revisions (see e.g. Yela, 1992; Ronkay & Ronkay, 1994; Hacker, 1996). As mentioned above, the biology of a number of agriculturally and silviculturally relevant species is also accurately known. For example, *Earias insulana* (Boisduval, 1833), *Catocala nymphogaea* (Esper, 1787), *Helicoverpa armigera* (Hübner, [1808]), *Spodoptera littoralis* (Boisduval, 1833), *Sesamia nonagrioides* (Lefebvre, 1827), *Mamestra brassicae* (Linnaeus, 1758), *Panolis flammea* ([Denis & Schiffermüller], 1775), *Agrotis ipsilon* (Hufnagel, 1766) and *Agrotis segetum* ([Denis & Schiffermüller], 1775), can all act as biological surrogates for a good proportion of the holarctic species. But this is all. Our knowledge gaps are, thus, immense.

Noctuid general morphological construction pattern is quite constant among subfamilies (Kitching, 1984; Scoble, 1992; Kitching & Rawlins, 1998; Yela, 1998). That is, although different species might diverge substantially in external aspect, all of them are relatively similar regarding their basic body construction. Despite this, a relatively high number of subfamilies have long been recognised (Guenée, 1837-1841; Grote, 1882; Hampson, 1898-1920; Staudinger & Rebel, 1901; Warren, 1907-1914; Boursin, 1964; Forster & Wohlfahrt, 1971; Nye, 1975; Franclemont & Todd, 1983). This implies that, even within the general common pattern, noctuid moths display a remarkable morphological disparity. This apparent contradiction is explained by each of the recognised phyletic lines differing only very slightly from the rest. In other words, they differ in one or very few characters. On the other hand, interpretation of the differences is usually difficult

due to the high degree of homoplasy affecting most character systems (Kitching, 1984; Scoble, 1992; Kitching & Rawlins, 1998; Yela, 1998). Homoplasy refers to the heterogeneous distribution of character states on a phylogeny. In other words, certain character states appear at different points of the phylogeny, either by convergence or reversal (for example, the secondary hairiness on verrucae, the larval 2+2+2 chaetotactic condition of the thoracic subventral group of setae or the prespiracular position of the adult counter-tympanal hood; for other details, see Yela, 1998). Lafontaine & Poole (1991), Beck (1992), Poole (1995) and Kitching & Rawlins (1988), among others, pointed out that many reversals have occurred in noctuid phylogeny from one character state to one more primitive. In particular, Poole (1995) indicated that “[throughout the evolutionary history of] Noctuidae [certain] characters are easily lost and as easily regained because the loss of a character commonly represents a loss of gene expression, not the loss of the genetic information necessary to produce the character. I believe it is common in the Noctuidae for characters to be lost and subsequently regained, sometimes repeatedly throughout the evolution of the family” (for a general discussion of the phenomenon, see Futuyma, 1986). That different authors explain character states distributions variously and that the relative importance given to the different character states is far from being unanimous leads to contrasting interpretations of noctuid morphological disparity. Thus, between 18 and 30 subfamilies are recognised at present (table 1) (39 if the nolid groups *sensu* Kitching & Rawlins, 1998 are included).

Noctuid diversity, their disparity within their general common pattern and their high degree of homoplasy may hint at a recent evolutionary origin. According to Holloway (1989) and Mitter et al. (1993), the most primitive noctuids, including most quadrifinoids, have larvae primarily associated with arboreal plants and are most diverse in tropical forests (compare numbers and figures in Holloway, 1992, Speidel & Naumann, 1995 and Yela, 1998). On the other hand, most of the advanced trifinoids are primarily herb feeders (with the exception of Xylenini) and in general are associated with open habitats. They predominate in noctuid faunas of temperate areas and arid regions. The dramatic radiation of this group might have paralleled that of herbaceous-plant growth forms, which is in turn associated with the global cooling and drying trend beginning in the early Tertiary that gave rise to today's extensive regions of harshly seasonal climate (Farrell & Mitter, 1993). The main quadrifinoid radiation should have occurred earlier, but in any case there are no indications that occurred earlier than the middle Cretaceous (see Kuznetsov, 1941; Whalley, 1970; Gall & Tiffney, 1983; Farrell & Mitter, 1993; and references therein).

Contributions to noctuid phylogeny

Given the diversity of noctuids, their disparity, the high degree of homoplasy displayed by many characters, and our level of ignorance, it is not surprising that there have been no publications on their phylogeny until recently, and that the subfamily divisions proposed by Hampson (1898–1920), based on those of Grote (1882) and partly also on those of Guenée (1837–1841), have been accepted without much discussion. However, Hampson's classification was based on superficial characters (or character states) (Kitching, 1984; Speidel et al., 1996b; Kitching & Rawlins, 1988; Yela, 1988), of little informative power. Some are plesiomorphic (ancestral or “primitive” character states with regard to the origin or root of the noctuid phylogeny), others show continuous variation, yet others appear in different phyletic lines (the above-mentioned homoplasy), and others simply represent absence of certain attributes (which is generally meaningless in a phylogenetic context). For these reasons, a cladistic approach was badly needed. During the last 15 years, six comprehensive contributions to noctuid phylogeny have been produced (see Kitching, 1984; Beck, 1992; Poole, 1995; Speidel et al., 1996b; Kitching & Rawlins, 1998; and Yela, 1998), together with a paper on noctuid molecular phylogeny (Weller et al., 1994).

“An historical review of the higher classification of the Noctuidae (Lepidoptera)” (Kitching, 1984) was the first publication in which a rigorous phylogenetic scheme was proposed, and at the same time summarised the previously published information. This paper was an inflection point in our understanding of noctuid phylogeny. It has been criticised by certain authors, because the proposed cladogram (fig. 1) differed only little from the traditional hampsonian system. Nevertheless, Kitching's

analysis was the first cladistic examination of noctuids as a whole, and embodied that philosophy into the macroevolutionary study of the family (see also Kitching, 1987). It also endowed, with reasoned content, each one of the phyletic lines recognised by him within noctuids. He accepted, as could not be otherwise, that his conception of noctuid phylogeny was provisional and that research had to continue on multiple aspects of the topic. However, given the level of confusion prevailing at that time and the intuitive or simplistic interpretations that tended to be made, it is generally agreed that this publication brought some order to the matter. The amount of precise and detailed documentation that it contains on the history of noctuid classification should also not be forgotten. So complete an exposition had never before been available. The paper of Kitching discussed not only data from adults, but also incorporated available information on larvae and pupae. The phylogenetic scheme included 19 subfamilies (table 1), although he acknowledged that not all are characterised by apomorphies (or specialised characters).

Beck devoted his research career to the study of noctuid larvae (see e.g. Beck, 1960, 1989, 1999). Several years after Kitching's publication, Beck produced a paper containing a phylogenetic tree of noctuid moths (fig. 2) based mainly in larval characters (Beck, 1992). His phylogeny differed from that of Kitching, reflecting the discordance between adult and larval morphology but chiefly the author's particular viewpoint. In fact, his interpretation is not cladistic in a strict sense. Beck's scheme reiterates the necessity of considering larval morphology and the need for further research. It represented an advance because Beck's scheme was an alternative against which that of Kitching could be compared and because the paper contained a great deal of previously unpublished information on larvae. It included 18 subfamilies (table 1), three of them not treated by Kitching (1984) (Aediinae, Bryophilinae and Eublemininae), and considered Herminiae to be noctuids (the former author suggested that that subfamily might be removed from Noctuidae if Aganainae were considered a separate family).

In one of the series of volumes devoted to the North American noctuid fauna, Poole (1995) was next to propose an explicit subfamily phylogeny (fig. 3), although only the trifinoid noctuids (as they are classically defined, that is, the “high” or supposedly more “advanced” noctuids) were addressed. He conceded that it was not a formal proposal because a number of groups remained unsatisfactorily characterised. He justified his cladogram as providing an explicit preliminary phylogeny to serve as a target for future studies on noctuid phylogeny. Poole included 16 subfamilies, that is, seven more than Kitching (1984) for the same group (Eustrotiinae, Condicinae, Stiriinae, Eriopinae, Psaphidinae, Bryophilinae and Oncocnemidinae; table 1).

Speidel et al. (1996b) undertook an exhaustive and meticulously based cladistic analysis, but again recognised that the scarcity of data made it difficult to give sound interpretations. They listed 30 subfamilies (table 1), among which were Herminiae (but not Aganainae). Camptolominae, Eustrotiinae, Bagisarinae, Aediinae, Tytinae, Stiriinae, Bryophilinae, Sinocharinae, Lophonyctinae and Pseudeustrotiinae were added to the scheme of Kitching (1984). Their phylogeny (fig. 4) showed a number of polytomies.

Kitching & Rawlins (1998) reviewed in detail what was known about evolutionary and phylogenetic relationships in Noctuoidea in a volume of the series “Handbuch der Zoologie”, without proposing new cladograms. Again, and in spite of the vast amount of information discussed, one of the recurrent arguments is our poor knowledge of many noctuid groups: “The composition and monophyly of most [subfamilies] is still open to question, as is their number. The morphology of immature stages, as well as the adults, is astonishingly poorly known and such information will be critical to a defensible noctuid phylogeny”. They discussed 29 subfamilies (table 1), including Herminiae. Names not listed in Kitching (1984) are Bryophilinae, Raphiinae, Calpinae, Aganainae, Cocytiinae, Eucoctytiinae, Eustrotiinae, Bagisarinae, Psaphidinae, Dilobinae, Condicinae, Stiriinae, Glottulinae and Ufeinae. They excluded from Noctuidae the entire nolinoid line (or chloephorioid line, following the term used by Yela, 1998) (Nolidae *sensu* Kitching & Rawlins, 1998, with nine subfamilies) and also Pantheinae (Pantheidae *sensu* Kitching & Rawlins, 1998). It should be noted that the manuscript was finished in 1992 and represented the state of knowledge and the authors' ideas at that time.

The latest contribution to noctuid phylogeny, based on morphological data, was published by Yela (1998) (fig. 5). He aimed to synthesise and discuss that information already published (both on adults and on larvae) and to provide an explicit presentation of the previous alternative viewpoints in order to serve as stimulus and comparative hypothesis for subsequent studies. The manuscript was submitted at the end of 1995, and so the conclusions of Speidel et al. (1996b) could not be taken into account (other than in a brief appendix added later), while the arguments of Kitching & Rawlins (1998), which were only known through previous information sent by some colleagues, were discussed only very hastily. In Yela (1998), 28 subfamily units were considered (table 1) and it was acknowledged that some could be paraphyletic or polyphyletic. Nevertheless, and admitting again the paucity of data and their difficult interpretation, a phylogenetic scheme was proposed that resolved all nodes (it does not show any polytomy at subfamily level; see discussion below). Yela (1998) again pointed out that some characters might be spurious and that interpretation of character states was, in some instances, more a reflection of personal knowledge about particular species than of a more generalised knowledge of the distribution of characters among groups. With reference to Kitching (1984), the scheme differs in that Herminiinae and Aganainae are considered noctuids, and the following subfamilies were listed in addition: Eariadinae (termed Eariinae), Gonopterinae, Calpinae, Eustrotinae, Bagisarinae, Raphiinae, Bryophilinae, Stirinae and Dilobinae.

In contrast, Weller et al. (1994) offered the first results on noctuid phylogeny based on molecular data (discussed with some detail in Yela, 1998). They sequenced genes from mitochondrial DNA and nuclear ribosomal RNA and combined their results in a phylogenetic estimation (producing strict consensus trees after submitting their data to bootstrap tests). They mainly addressed the phylogenetic relationship of noctuids with other noctuoid groups of the same taxonomic rank, but also suggested that noctuids are a grade rather than a clade (that is, they are a paraphyletic group). The results, discussed on the basis of cladistic procedures, revealed two possible clades. Surprisingly, they broadly agree with the quadrifinoids and trifinoids of the classical literature (for a more precise definition, see Yela, 1998). Quadrifinoids are associated with arctiids when the cladogram has a trifine root. A monophyletic family Noctuidae is not recovered in any bootstrap tree. As Weller et al. (1994) observed, and as discussed in Yela (1988), that interpretation should be regarded as preliminary because the analyses were based on a very small number of selected species ($n = 26$, of which only 10 were noctuids). As they conceded, additional species can have a profound influence on the tree topology (see also Weller et al., 1992) and, thus, on the conclusions.

Noctuid subfamily taxonomy: the big puzzle

Delimitation of the family

The monophyly of the Noctuoidea, the superfamily that includes noctuids, is not in dispute (Kristensen, 1985; Minet, 1986; Holloway et al., 1987; Common, 1990; Miller, 1991; Scoble, 1992; Kitching & Rawlins, 1998). The primary autapomorphy of Noctuoidea is the presence of paired metathoracic tympanal organs, the structure and position of which are unique (Eggers, 1925; Richards, 1932; Brock, 1971; Scoble, 1992; Kitching & Rawlins, 1998). The tympanal organs perceive ultrasound of frequencies and intensities corresponding to the echolocation signals of insectivorous bats (Fenton & Fullard, 1981; Fullard, 1988) and help the moths to avoid these predators (Roeder, 1967). Noctuoids are a very homogeneous superfamily, of relatively recent evolutionary origin (see García-Barros, this volume), and is comprised of closely related groups. Some of these groups (families) are poorly characterised, because they have only been defined using character combinations that individually are shared with other families. Therefore, the number of families varies among authors (table 1). Neither is there any consensus regarding their phylogenetic relationships, despite evident progress in the last decade (for details see Holloway et al., 1987; Scoble, 1992; Kitching & Rawlins, 1998).

This state of affairs does not favour the taxonomic delimitation of noctuids. Until recently, it has not even been possible to characterise the group using any autapomorphy. Kitching (1984)

proposed the postspiracular position of the counter-tympanal hood as apomorphy; but Minet (1986) criticised that viewpoint indicating that this character state is not restricted to noctuids. More recently, Kitching & Rawlins (1998) reconsidered information from Richards (1932) and pointed out that the position of the hood is variable and its phylogenetic interpretation problematic. For that reason, variation in this character is rarely used to diagnose families within noctuoids (but see Speidel et al., 1996b).

Minet (1986) suggested that the distinctive dorsal enlargement of the sclerotised postspiracular bands in the pleural zone of adult urosomite I (A1), linking the anterotergal elongations of sternite II with the corresponding laterotergal sclerites, may be synapomorphic for all noctuid groups. The same character state was used by Yela (1998) to typify the group. However, Minet himself recognised that some advanced arctiids show similar enlarged bands. Likewise, Kitching & Rawlins (1998) cast some doubts on the validity of that peculiarity because it is present in at least some Arctiinae and it can not be observed in several noctuids. Minet (1986) and Yela (1998) considered that the form of the mentioned bands is not homologous in Arctiinae and Noctuidae, and thus used it. But examination of abdomina of a larger number of species ascribed to both groups, especially tropical ones, leads us to share the doubts over that character and to reject it as informative.

The position and proximity of the counter-tympanal cavities (= internal tympanal cavities, antetympanal cavities or tympanal sacs IV, according to different authors), argued as possible autapomorphy by Minet (1986), was considered dubious by himself because it is shared by many arctiids, lymnatriids and even notodontids. Furthermore, the basal noctuid groups show these cavities clearly separated (Speidel et al., 1996b; Yela, 1998).

Speidel et al. (1996b) proposed that the size of the tibial spurs, elongated in noctuids in relation to the tibiae, may be the character state typifying the family; but the validity of that attribute has yet to be confirmed. Several noctuids (in particular, certain Aganainae, Pantheinae, Raphiinae, some Acronictinae, some Amphipyrae and some Hadeninae) show shorter tibial spurs than other species placed in other noctuoid families. It would be interesting to check whether there is any relation between the ratio tibial length/spur length and the size (wingspan, thoracic width) of specimens representing a large enough sample of noctuid species, since a purely allometric effect, independent of the phylogenetic relationships, can not be ruled out.

It is well known that noctuid larvae exhibit a ventral "cervical" gland or *adenosma* arranged "vertically" (Godfrey, 1987). This structure is absent in arctiids, but present in notodontids (where it is "horizontal" or dorsoventrally compressed, a condition that is probably not homologous to that of noctuids; Miller, 1991). If this is correct, then the presence of a vertical *adenosma* might be autapomorphic for Noctuidae, and its absence in Aganainae, Rivulinae and some Hypeninae would be interpreted as a secondary reduction (or, in the case of Aganainae, even as plesiomorphic state allowing their exclusion from Noctuidae; but see Speidel et al., 1996b, and comments later on). However, Gardner (1941) and Speidel et al. (1996b) pointed out that some Lymnatriidae show a similar (homologous?) structure. For that reason, the presence of a vertical *adenosma* cannot yet be used to characterise noctuids with certainty.

Kitching & Rawlins (1998) suggested four additional putative autapomorphies for noctuids: (1) the possession of a cylindrical galeal lobe on the larval maxillary complex (interpreted for the first time by Grimes & Neunzig, 1986); (2) the chaetotactic condition of larval thorax, endowed at subventral (SV) position with 2 setae on the prothorax (T1), 1 on the mesothorax (T2) and 1 on the metathorax (T3) (state 2+1+1); (3) the presence of an orbicular stigma on the forewing cells (firstly suggested by Holloway, 1988); and (4) the origin of the retractor muscles for the posterior apophyses of the female genitalia (corresponding to urosomite IX or A9), that anchorage in urosomite VII (A7) rather than urosomite VIII (A8) (Stekol'nikov, 1967). Nevertheless, none of these character states could be argued with absolute certainty as apomorphic for noctuids given the state of our knowledge:

1. In addition to noctuids, galeal lobes are present only in Nymphalidae and Arctiidae, but show a different, non-homologous, structure. They might be a good autapomorphy for

the group, but Pantheinae, all nolinoid groups (Nolidae *sensu* Kitching & Rawlins, 1998) and Acronictinae lack galeal lobes (Kitching & Rawlins, 1998). If Pantheinae were considered basal noctuids, nolinoids were included within the quadrifinoids and Acronictinae (or at least part of them) were treated as true trifinoids showing several analogous character states with certain basal noctuids by reversal or secondary reduction (as maintained in Yela, 1998), then galeal lobes could be defensible as the main autapomorphy for noctuids, secondarily lost in the mentioned groups. If pantheines and nolinoids were excluded from noctuids but acronictines were considered highly secondarily modified trifinoids, the assumption would be the same; lobes would have been reduced only once, in Acronictinae. If the hypothesis of excluding pantheines and nolinoids from Noctuidae is accepted and Acronictinae were considered basal noctuids, as proposed by Kitching & Rawlins (1998), the subject becomes more enigmatic. Either acronictines would also have to be removed from noctuids or the presence of galeal lobes is not a character of the family but of the clade comprising the rest of the noctuids except Acronictinae.

2. The phylogenetic meaning of the SV 2+1+1 chaetotactic condition was thoroughly discussed by Yela (1988). To summarize, it is the general state in Lepidoptera (Stehr, 1987). It is reasonable to think that, from this original configuration, there have been several modifications to the 2+2+2 state in the noctuid line, namely, in some Notodontidae (Godfrey & Appleby, 1987), Doidae (Donahue & Brown, 1987), Arctiidae (Kitching, 1984; Habeck, 1987) and, within noctuids, in the Eriadiinae and Eligminae (considered Nolidae by Kitching & Rawlins, 1998), Hadeninae Glottulini and in at least some Catocalinae and Plusiinae (Kitching, 1984; Poole, 1995; Speidel et al., 1996b; Kitching & Rawlins, 1998; Yela, 1998). There have also been gains of setae on the meso- and metathorax (states 2+3+2 and 2+3+3 in Oenosandridae) (see also Common, 1990). In addition, within Noctuoidea the 2+1+1 condition is not exclusive for noctuids, as it is shared by at least some notodontids (Godfrey & Appleby, 1987).
3. The orbicular stigma on the forewing cell is not common to all noctuid groups. It is absent, even on the ventral surface of the wings, in at least the nolinoid complex, in Bagisarinae and in many genera scattered throughout other subfamilies. In addition, it is not absent in all the herminiines (as stated by Kitching & Rawlins, 1998; see, for example, genus *Idia* Hübner [1813]). Furthermore, it also occurs in at least some Notodontidae and Lymantriidae (for instance, in *Lymantria dispar* Linnaeus, 1758).
4. As discussed by Kitching & Rawlins (1998), Noctuidae (except pantheines) differ from Lymantriidae (and Pantheinae) in that, as a general rule, the retractor muscles for the posterior apophyses originate on A7 rather than on A8. However, the apomorphic state and the taxonomic distribution have yet to be determined.

How, then, can Noctuidae be characterised? At present, we must return to the situation of around 1984, when Kitching laboriously sought at least one apomorphy that did not leave such a diverse group as noctuids uncharacterised. Despite intensive efforts during the last decade, and recognising that progress has been made at some levels, noctuids remain unsatisfactorily characterised, irrespective of whether pantheines and nolinoids are considered part of the family or not. Therefore, the group should be regarded as most probably polyphyletic (the position also adopted by Weller et al., 1994 and Kitching & Rawlins, 1998). The picture of relative uniformity and apparent clarity suggested by the cladograms of Speidel et al. (1996b) and especially of Yela (1998) is somewhat illusory (see further on).

Delimitation and phylogenetic relationships among subfamilies

Examining Table 1, it is clear that the number of subfamilies varies non-randomly among authors (successively, $n=19, 19, 21, 18, 20, 30, 29$ and 28): a clear-cut and gradual increase is apparent. From 1984 to 1992, some 20 subfamilies tended to be recognised, compared to the 30 or so between 1996 and 1998. It should be recalled that Kitching & Rawlins (1998) included neither pantheines (fam. Pantheidae) nor the nolinoid groups

(fam. Nolidae) within Noctuidae. If they were included, then the number of subfamilies would rise to 39. The increase undoubtedly reflects the effort devoted to the elucidation of noctuid phylogeny during the past 15 years, examining adults and immature stages of a large number of species inhabiting temperate, tropical and equatorial zones. Efforts have led to the determination of numerous morphological character systems that could be potentially informative in relation to phylogeny, although there is much conflicting interpretation among authors for the repeatedly mentioned reasons. In the following sections, we present each of the subfamily names mentioned in the six papers reviewed here, following - as far as possible - their presumed phylogenetic sequence (according to our present concept of noctuid phylogeny), and give a brief discussion of their characterisation and putative phylogenetic relationships. Character states considered apomorphic for each group are marked with (A), but most that typify well-characterised subfamilies are not recorded. Rather, the reader is referred to the pertinent literature.

Nolinoid line. This group embraces various taxa that have been assigned different taxonomic ranks. Sometimes, they have been treated as noctuids, although not always in a basal position (see Kitching, 1984, fig. 1 of the present work; or Speidel et al., 1996b, fig. 4), and sometimes not (see Kitching, 1984, for further details). Kitching (1984) recognised three noctuid subfamilies (Chloephoriinae, Sarrothripinae and Nolinae); Beck, two (Chloephoriinae and Sarrothripinae; he placed Nolidae outside Noctuidae); Speidel et al. (1996b) four (Camptolominae, Chloephoriinae, Sarrothripinae and Nolinae); and Yela (1998) also four (Eriadiinae, Chloephoriinae, Sarrothripinae and Nolinae). Kitching & Rawlins (1998) overturned this interpretation, based on information provided by J.D. Holloway (see Holloway, 1998), and segregated these groups from Noctuidae, considering them within a paraphyletic Nolidae. They provisionally referred nine subfamilies to this family: Nolinae, Chloephoriinae (including Sarrothripini and Camptolomini), Westermanninae, Eriadiinae, Bleninae, Risobinae, Collomeninae, Afridinae and Eligminae. Despite the general historical agreement on the close relationship among all these groups, few have suffered such dramatic reconsideration of taxonomic rank. Characteristics of the nolinoid line are: (1) the two-walled, boat-shaped cocoon (A); (2) the presence of tymbal organs in the A2 sternite (A) (and thus not homologous to those of arctiids, located on the metepisterna, or those of lymantriids, on the A3 sternite); (3) muscle M4 on the male genitalia divided, as in pantheines and advanced noctuids, but with the basal end of the upper branch inserted in a more ventral position, towards the centre of the *vinculum* (Speidel & Naumann, 1995) (the point of insertion may suggest (A), but the division of the muscle in two fascia should be convergent with the analogous state found in Pantheinae and the trifinoid lines); and (4) the presence of internal extensions of the dorsal margins of the *sacculi* fusing with the *fultura* or *juxta* in the male genitalia, that acquires a particular shape (A?) (Holloway in Kitching & Rawlins, 1998). The male retinaculum is elongated (bar-shaped) except in Eriadiinae, where it is secondarily reduced or remodelled to a hairy tuft (Kitching, 1984; Yela, 1998). However this character state is plesiomorphic (it is also present in Arctiidae and in Aganainae), and in any case points to a basal position of the group in the noctuid phylogeny (if it is a noctuid group at all). A basal position within Noctuidae, or even one outside the family, is suggested by the following character states: (1) lack of larval galeal lobes (Kitching & Rawlins, 1998); (2) lack of orbicular spot on the forewing cell; (3) absence of valval extensor muscles (M3 of Forbes, 1939 = M2 of Tikhomirov, 1979) in the male genitalia, which represents the plesiomorphic state, as seen in Notodontidae, Lymantriidae, Arctiidae and other quadrifinoid noctuids (Kuznetsov & Stekol'nikov, 1989; Speidel et al., 1996b; Kitching & Rawlins, 1998); (4) non-elongated *uncus* (Speidel et al., 1996b; Yela, 1998); and (5) counter-tympanal cavities relatively small and not fused on their internal side (Speidel et al., 1996b; Yela, 1998). In contrast, the following character states reveal some kinship with noctuids: (1) presence of larval vertical *adenosma* in many species; (2) presence in adult A1 of the distinctive enlarged sclerotised bands (Kitching & Rawlins, 1998; Yela, 1998); (3) 2+1+1 larval SV chaetotactic condition (as in most noctuids), but with the exception of Eriadiinae and, as far as known, Eligminae (which display the 2+2+2 pattern, as in arctiids and some noctuid genera); and (4) in most species, presence of 2 SV setae on larval A1 (in contrast to the quadrifinoids who show 3, and similarly to

the rule in trifinoids; this could be the plesiomorphic state or a convergence). The putative apomorphies for each subfamily are discussed in Kitching & Rawlins (1998) and Holloway (1998).

Pantheinae. Kitching (1984), Beck (1992), Poole (1995), Speidel et al. (1996b) and Yela (1998) included this group within noctuids, but Kitching & Rawlins (1998) excluded it (as a paraphyletic family). The three former authors associated Pantheinae with Acronictinae (among the trifinoids), and Beck (1992) even incorporated it into the last. However, Speidel et al. (1996b) assigned it to a more basal position, entirely outside the trifinoid lineage. Yela (1998) considered the group in a totally basal position (as proposed also by Lafontaine & Poole, 1991). The group is characterised as a whole by the extreme modification of the tympanal organ (A) (Richards, 1932; Kitching, 1984; Yela, 1998), with the counter-tympanal hood almost or completely reduced (it is not always absent; see Speidel et al., 1996b). In addition, the larval maxillary complex lacks a galeal lobe, larval secondary setae are present on the cephalic capsule in all instars (as in Lymantriidae), the pupae show three attributes shared with lymantriids and arctiids (lack of visible external epicranial suture, concealed prothoracic femora and presence of secondary hairiness generally located at the periphery of regions homologous with the larval verrucae; Mosher, 1916), and the insertion of the retractor muscles for the posterior apophyses in the female genitalia on A7 rather than on A8 (as in Lymantriidae). On this basis, Kitching & Rawlins (1998) proposed to treat the group at family level (Pantheidae). Nevertheless, absence of galeal lobes might be a secondary loss, occurring in noctuids at least also in Acronictinae. The presence of larval secondary setae in the first instars might be convergent. The three pupal attributes appear also in some noctuid groups (Kitching & Rawlins, 1998). The phylogenetic value of the insertion of the gynopygial apophyses is not well understood. Therefore, the view of these authors is debatable, all the more as pantheines show several character states, apomorphic or not, displayed by noctuids (see Yela, 1998): (1) 2+1+1 larval SV chaetotactic pattern, (2) vertical *adenosoma* (although it has been already mentioned that some Lymantriidae possess a similar structure), (3) orbicular spot on the forewing cell and (4), in adult A1, distinctive enlarged sclerotised bands. Poole (1995), Speidel & Naumann (1995) and Speidel et al. (1996b), taking into account the ideas of Börner (1949), suggested that pantheines might be related to acronictines and bryophilines (within trifinoids), based on the microscopic structure of the proboscis surface. However, the phylogenetic value of this character has yet to be validated (Speidel & Naumann, 1995: 134). Another possible advanced character state in pantheines is the split of the M4 male genital muscle in two fascia (except in *Panthea* Hübner, [1820], where it could be secondarily reduced; Speidel et al., 1996b), which is also found in advanced noctuids (trifinoid lines). Nevertheless, the distribution of this character state is not well known and deserves more attention (Kitching & Rawlins, 1998), while its presence in Pantheinae might be also convergent. In fact, pantheines show several character states typical for the quadrifinoid noctuids: (1) the structure of the chorion is relatively simple, with few, unpronounced ribs (J.L. Yela, pers. obs.); (2) the paratergal sclerite or pleurite articulating *vinculum* and *tegumen* in the male genitalia is fused (J.L. Yela, pers. obs.), which is characteristic for quadrifinoids (Lafontaine & Poole, 1991; Kitching & Rawlins, 1998); (3) the tympanal morphology lacks an epaulette-like (see Eggers, 1919) tympanal nodular sclerite (or "tympanal bar"; Speidel et al., 1996b); the counter-tympanal cavities are far from each other and the counter-tympanal hood is hardly visible or not visible at all (Richards, 1932: 28; Kitching, 1984: 219–220; J.L. Yela, pers. obs.) and (4) the M3 muscles associated with the male genitalia are absent, as in other quadrifinoids (and also other Noctuoidea).

Aganainae (= Hypsinae). Aganaines were excluded from noctuids by Kitching (1984), Beck (1992) and Speidel et al. (1996b) on the basis of their prespiracular counter-tympanal hood and their lack of a vertical *adenosoma* in the larva. As explained above, the first character state is not phylogenetically informative (leaving aside that in this group the spiracle is hidden between two weakly sclerotised structures, and its position is equivocal; Holloway, 1988). The second is also open to interpretation (see above), and its reduction in Aganainae may indicate the retention of the plesiomorphic state, whence they could arguably be excluded from the Noctuidae, or it could be due to secondary

reduction (see below, under Rivulinae). Minet (1986), Holloway (1988), Kitching & Rawlins (1998) and Yela (1998), among others, included aganaines within noctuids. Larvae bear long primary setae, sometimes plumose, on chalazae, but secondary setae are always absent (Holloway, 1988; cf. the opposite assertion by Yela, 1998, which was due to a misinterpretation, see below). Their SV chaetotactic formula is 2+1+1, as in most noctuids (but not arctiids). In the pupae, prothoracic tibiae are concealed (as in the rest of quadrifinoid noctuids, arctiids and lymantriids); the metathoracic tibiae are contiguous with the eyes (as in most quadrifinoids; Kitching & Rawlins, 1998); and there is a transverse row of short but deep impressions in the posterior metathoracic zone (A) (Kitching & Rawlins, 1998). The adults show (1) the dorsally distinctly enlarged sclerotised bands relating the anterolateral A2 elongations with the corresponding A1 lateroterginal sclerites (Minet, 1986; Yela, 1998), although interpretation of this character is dubious (it is shared by most Arctiinae); (2) the labial palpi are long and upright, as in many quadrifinoid noctuids; (3) in the tympanal complex, a tymbal organ is lacking, which is one of the main autapomorphic character states for arctiids (Kitching, 1984; Minet, 1986; Common, 1990; Scoble, 1992; Kitching & Rawlins, 1998); (4) the counter-tympanal cavities are relatively small and are separated from each other (J.L. Yela, pers. obs.), as in "inferior" noctuids (Speidel et al., 1996b; Yela, 1998); (5) on the anal papillae, another autapomorphic character for arctiids is lacking, namely the pheromonal glands (Holloway, 1988; Kitching & Rawlins, 1998), and thus inclusion within Arctiidae, if Arctiidae are not redefined, can be discounted (and, thereby, the absence of vertical *adenosoma* could be argued as a secondary reduction, although it may yet be a synapomorphy of Aganainae + Arctiidae); (6) on the wings, the male retinaculum is elongated (bar-shaped; this character state does occur in arctiids and in the nolinoid line), what is interpreted here as plesiomorphic state and supports a basal placing of aganaines within noctuids; (7) an orbicular stigma is present (although not always visible) in the forewing cell, at least on the underside (Holloway, 1988); and (8) a slight elliptical pucker is present on the upperside of the forewing (not yet observed in other noctuids) (A?) (Holloway, 1988). The general morphological genital pattern is similar to that of noctuids, with a slender and elongate *uncus* (Speidel et al., 1996b; Yela, 1998), relatively similar to that of Herminiinae, and a rather complex three-dimensional architecture of *vesica* and *cervix bursae* (Holloway, 1988; J.L. Yela, pers. obs.), although M3 muscles are lacking (plesiomorphic condition; see above, under nolinoid line).

Herminiinae. Due to the prespiracular placing of the counter-tympanal hood in most species (Forbes, 1918; Owada, 1987; but see Owada, 1998), the group was segregated from noctuids for a number of years (Kitching, 1984; Kristensen, 1985; Common, 1990). The difficulties regarding the interpretation of this character state have been already mentioned. Herminiinae shares the basic character states (see Berio, 1991 and Kitching & Rawlins, 1998) with quadrifinoids, thus unanimity exists at present about the noctuid condition of herminiines and about their relations with other hypenoid and catocaloid groups (Beck, 1992; Speidel et al., 1996b; Kitching & Rawlins, 1998; Yela, 1998). Autapomorphies are listed by Speidel et al. (1996b), Kitching & Rawlins (1998) and Yela (1998).

Strepsimaninae (= Hypnodinae). Composition and monophyly of this group are open to question. It is poorly characterised and shares most of its character states with Hypeninae. As outlined in Yela (1998), the distal segment of the labial palpi is very long; but the same occurs in many hypenine species. Thus, it can not be used as an autapomorphy. The absence of ocelli, argued by other authors (Forbes, 1954; see comments in Kitching, 1984), is not general for all species. Kitching & Rawlins (1998) hypothesised that they might constitute one or more lineages of reduced hypenines or catocalines.

Habeninae. Hypeninae may be a monophyletic group (Yela, 1998), but in any case its characterisation is poor at present. Kitching & Rawlins (1998) and Yela (1998) included Rivulinae within hypenines (Boletobiinae, if *Parascotia* Hübner, [1825] is included), but Speidel et al. (1996b), on the basis of the modified proboscis of *Rivula* Guenée, [1845] and *Zebebra* Kirby, 1829, excluded it and treated Rivulinae as a separate subfamily (as did Beck, 1992). All authors accept Hypeninae as a noctuid subfamily.

Rivulinae. As far as is known, the microscopic structure of the proboscis (A) is unique to this group, which Speidel et al. (1996a) used to define the subfamily Rivulinae (which was previously uncharacterised; Kitching, 1984). The functional basis and the phylogenetic importance of that proboscis modification needs to be verified in detail, because the distribution of the different character states within Noctuoidea is barely known. The absence of vertical *adenosoma* in Rivulinae (Speidel et al., 1996b; Kitching & Rawlins, 1998) is regarded as a secondary reduction, as in some Hypeninae.

Cocytiinae. This subfamily comprises a single species, the taxonomic affiliation of which has undergone several changes (Kitching, 1984; Speidel et al., 1997; Kitching & Rawlins, 1998). A number of adult characters (especially the metathoracic tympanal organ and the postspiracular hood) clearly indicate that it is a noctuid. Speidel et al. (1997) and Kitching & Rawlins (1998) commented on some attributes relating it to catocalines: (1) quadrifine hindwing venation (with well developed M2 vein), (2) naked clypeo-frons, (3) fine, long and upright labial palpi, (4) smooth proboscis tip, with all the styloconic sensillae on the dorsal surface (a common situation in certain catocalines) and (5) tympanal nodular sclerite pseudopauvette-like (as in some other catocalines; Speidel et al., 1996b). The immature stages are unknown. Speidel et al. (1997) put the species in Catocalinae, viewpoint shared by the authors of the present paper.

Catocalinae. This group includes the Catocalinae and most of the Ophiderinae of Hampson (1898-1920) and Boursin (1964). The presence or absence of spined or unspined midtibiae is very variable and has little phylogenetic significance (Berio, 1959). In fact, there are other subfamilies that include species showing both states (see, for example, Matthews, 1991: figs. 491-611). It is an extraordinarily diverse assemblage, especially towards tropical latitudes, and doubtless polyphyletic (Kitching, 1984; Kitching & Rawlins, 1998; Yela, 1998). Characterisation is imprecise (see Speidel et al., 1996b; Kitching & Rawlins, 1998; Yela, 1989, 1998; and references therein), but catocalines are clearly quadrifine noctuids. This subfamily has been universally accepted by all authors.

Calpinae (= Ophiderinae auct., = Othreinae auct.). Calpinae are closely related to Catocalinae, but the apical structure of the proboscis, modified to pierce fruits or even mammalian skin (Bänziger, 1982; Büttiker et al., 1996), is regarded as the specialised character state typifying it (Kitching & Rawlins, 1998; Yela, 1988). It was not treated at subfamily level by Kitching (1984), Beck (1992) or Speidel et al. (1996b) (Beck, 1996, lists this subfamily as Ophiderinae).

Gonopterinae (= Scoliopteryginae, = Anomiinae auct.). According to Beck (1960), two autapomorphies support this group, which is also closely related to Catocalinae and, especially, to Calpinae: (1) larval seta MD1 on T1 moved to a very posterior position, on the caudal margin of the segment; and (2) on larval segments A1 to A6, presence of a supernumerary seta (L1a or *spuria poststigmatis*) between D2 and L1. Beck (1960, 1992) himself, as well as the rest of contemporary authors (except Merzheevskaya, 1989 and subsequently Fibiger & Hacker, 1991) considered these to be minor modifications and maintained Gonopterini as a tribe within Catocalinae (Beck, 1992; Speidel et al., 1996b) or within Calpinae (Kitching & Rawlins, 1998). Beck (1996) reconsidered the question and listed the group at subfamily level (as Scoliopteryginae).

Euteliinae and Stictopterinae. The monophyly and close phylogenetic relationship of these two noctuid quadrifinoid subfamilies has been widely documented. A detailed characterisation can be found in Kitching & Rawlins (1998).

Eustrotiinae. Following the division of Acontiinae *sensu* Hampson (1898-1920), a clearly artificial group (Franclemont & Todd, 1983; Kitching, 1984; Zilli, 1995), Eustrotiinae is restricted to noctuids with (1) quadrifine hindwing venation; (2) cylindrical galeal lobes on the larval maxillary complex; (3) orbicular stigma on the forewing cell (secondarily lost in some species); (4) elongated *uncus* in the male genitalia; (5) M3 muscle (*sensu* Forbes, 1939) associated to the male genitalia present; (6) M4 (*sensu* Forbes, 1939) divided in two fascia; (7) 2 or 3 SV setae on larval A1; (8) large and medially-fused counter-tympanal cavities;

and (9), in at least one tribe (Eublemmini; Eublemminae after some authors, see next section), larval setae MD and MSD on A1 to A8 elongated and MD setae on the same segments located at an unusual position (A for the tribe, or, perhaps, subfamily). Yela (1998) incorrectly interpreted this last character state as general for Eustrotiinae + Bagisarinae. In the other included tribe, Eustrotiini (= Eastrini), these setae are the same length as the others and are located in the "normal" position, which led Beck (1992) to associate it with Cuculliinae. No synapomorphies are yet recognised for Eublemmini + Eustrotiini, thus the group cannot be regarded as monophyletic (Kitching & Rawlins, 1998). Eustrotiini also remains uncharacterised. Nevertheless, they are provisionally regarded as closely related by almost all the authors, on the basis of the similarities shown by the components of both tribes (Kitching, 1984, who cites it as Acontiinae; Poole, 1995; Speidel et al., 1996b; Kitching & Rawlins, 1998; Yela, 1998).

Eublemminae. As mentioned in the previous section, Beck (1992) associated Eustrotiini with Cuculliinae and upgraded Eublemminae to subfamily level on the basis of the character states that have been listed under Eustrotiinae: Eublemmini. The other authors recognised the monophyly of the group but still maintained it as a tribe of Eustrotiinae. The matter deserves more attention.

Bagisarinae. Crumb (1956) recognised some characters that led him to remove this group from Chloephoriinae (see also Gardner, 1948). As observed in Yela (1998), these data have generally been overlooked subsequently. Only Speidel et al. (1996b), Kitching & Rawlins (1998) and Yela (1998) brought information on the characterisation of this group and discussed its phylogenetic relationships. Bagisarinae shares with Eustrotiinae all the morphological features listed above under that name, up to the counter-tympanal cavities, which are relatively small but fused medially in Bagisarinae. However, all the examined species lack the orbicular stigma on the forewing cell. According to Crumb (1956), larvae of Bagisarinae are characterised by the presence of a large and heavily sclerotised subapical tooth on each proleg crochet (A?). Kitching & Rawlins (1998) noted other species, which are probably referable to other unrelated groups, that show this same peculiarity, which they interpreted as a possible convergent derived adaptation to the use of larval host plants belonging to the same order (Malvales). Yela (1998) noted that although the larvae display 3 SV on A1 (an essentially quadrifine condition), SV2 is visibly smaller than the rest (see also Speidel et al., 1996b). The observation that *Xanthodes albago* (Fabricius, 1794) possesses macrotrichia in positions MD₁ and SD₂ on segments A1 to A8 (Yela, 1998) requires confirmation from further material, as these setae are only slightly larger than the adjacent ones in the two examined larvae and there are reasonable doubts regarding their interpretation. The generalisation on the supposed synapomorphic condition of that character state in Bagisarinae and Eustrotiinae is, thus, premature. The previously assumed relationship of Bagisarinae with the nolinoid line can be discounted; the form of the *retinaculum* is similar to that found in the advanced noctuid groups (that is, it is not enlarged or bar-shaped, as in the nolinoids) (Yela, 1998).

Acronictinae. Acronictinae are a disputed group, subject of divergent opinions and drastic translocations in the phylogeny, depending on the data examined by each author and on their interpretation. Classically, they have been given a basal position close to Pantheinae, based on the secondary setae larval covering (see historical development in Kitching, 1984). Hampson (1898-1920) placed them at a basal position within trifines (although Hampson's concept of Acronictinae was much broader than that discussed here), as did Boursin (1964). Kitching (1984) placed them within trifines also, close to Pantheinae and Amphipyriinae (Nye, 1975, following Hampson, treated Acronictinae and Amphipyriinae together). The group was also placed in an advanced position, beneath other trifines, by Beck (1992), Poole (1995), Speidel et al. (1996b) and Yela (1998). However, Kitching & Rawlins (1998) disagreed and (tentatively) listed Acronictinae as the basalmost subfamily, on the basis of the absence of cylindrical galeal lobes on the larval maxillary complex and the intricate distribution of attributes related to secondary hairiness in those larvae and pupae that display them (leading these authors to suggest that the group might be paraphyletic at the family level). Nevertheless, the species of acronicti-

nes that the first co-author of the present paper examined show many advanced characters, including: (1) elongated *uncus*; (2) andropygial M3 muscles present (Speidel et al., 1996b; Kitching & Rawlins, 1998, interpreted the presence as convergent); (3) M4 muscle divided in two fasciae; (4) in general, 2 SV setae in A1; (5) large and medially-fused counter-tympanal cavities; (6) presence of basal apodemes on each side of male sternite A8 (Lafontaine & Poole, 1998; Yela, 1998); (7) on the tympanal area, epaulette-like nodular sclerite or tympanal bar (with different modifications according to species; see Speidel et al., 1996b); and (8) paratergal sclerite relating *vinculum* and *tegumen* articulated (Poole, 1995; Yela, 1998), although rather reduced at least in several *Acronicta* species in which a correct interpretation seems difficult (therefore this character needs further study; this was also a reason for removing Acronictinae from the trifinoid line by Kitching & Rawlins, 1998). Two character states, albeit very homoplastic throughout the phylogeny and thus only interpretable with care, point to a basal position: (1) the hindwing venation, basically trifine in most species, but with a trend to the quadriphine state (with thickened M2 vein) in others, and (2) the complete development of all the larval prolegs in all instars, which according to Kitching & Rawlins (1998) is the plesiomorphic state, found in other noctuid groups. This latter character state is shared with Raphiinae, Dilobinae and Psaphidinae among the noctuids, and could thus be regarded as a reversal to the primitive condition. Seemingly, no Acronictinae species are known with male *coremata* on A2, or with a *corona* on the male genitalia. However if *Lophonycta* Sugi, 1970 and *Elydnodes* Hampson, 1913, which do have these structures, are actually acronictines (as stated by Sugi, 1982 and Holloway, 1989, respectively), then the situation will have to be reconsidered. The position of the acronictines (or at least part of them) within the advanced trifinoids might be supported (since the absence in the rest would have to be interpreted as a secondary loss). Counter arguments were reported by Speidel et al. (1996b), who put *Lophonycta* in its own subfamily (see further on); but they did not mention *Elydnodes*. The possession of hairy clypeo-frons in the adult acronictines relates them in principle with trifinoids (absence is typical for quadriphinoiids, according to Kitching & Rawlins, 1998). However, that character state could also be regarded as plesiomorphic in Acronictinae (since it appears also in other Noctuoidea). Even taking all of the above into account, Acronictinae is still doubtless an artificial group, because the assemblage of species around *Craniophora* shows very different features, including the genital morphology.

Raphiinae. *Raphia* Hübner, [1821] is the only member of this peculiar group, the taxonomic position of which has undergone many changes (see Kitching, 1984). Beck (1996) proposed the subfamily Raphiinae for species that bear at least seta D1 on T2 on a conical process (A) (other features and discussion can be found in Beck, 1996, Kitching & Rawlins, 1998 and Yela, 1998). The counter-tympanal hood and tympanal bar (epaulette-like) are rather simplified (Yela, 1998), but otherwise the eight advanced features listed above for Acronictinae are also present in Raphiinae, and it is supposed that the two groups are closely related. On the basis of its association with the acronictinoid group (Acronictinae + Raphiinae + Bryophilinae), Kitching & Rawlins (1998) placed Raphiinae also in a basal position within Noctuidae, whereas Yela (1998) put it in the trifinoid line.

Bryophilinae. This is another disputed group. Kitching (1984) and Beck (1992) did not mention it as a subfamily, but included it within Acronictinae. Poole (1995), Speidel et al. (1996b) and Yela (1998) placed it next to Acronictinae in the trifinoid line. Kitching & Rawlins (1998) recognised the group as a subfamily, but translocated it to a basal position next to Acronictinae and Raphiinae. Compared to Acronictinae, Bryophilinae differs in that segment A7 in the first instar larva is not modified (in Acronictinae it is thinner and paler) and the larvae do not have secondary setae (similar to Raphiinae; in Yela, 1998, there is an erroneous interpretation on that score). The very peculiar form and composition of the pupal *cremaster* may be apomorphic (see Kitching & Rawlins, 1998, and references therein). Otherwise, the group satisfies the eight advanced character states listed under Acronictinae (and also met by Raphiinae).

Eucoecytinae. This group was proposed by Hampson in 1918 and is considered at the subfamily level only by Kitching & Rawlins

(1998). For the moment, it contains a single species. The tympanal morphology is unequivocally noctuid (Kitching & Rawlins, 1998). Venation is quadriphine, but the clypeo-frons is fully scaled (which excludes this group from the aganaine and catocaline lines). The genitalia are agaristine-like, but this does not necessarily imply a close phylogenetic relationship. The immature stages are unknown, but Kitching & Rawlins (1998) hypothesise a position among the less advanced trifinoids.

Plusiinae. This group are well-characterised trifinoids (Kitching, 1987; Lafontaine & Poole, 1991; see these works for an account of apomorphies, as well as Kitching & Rawlins, 1998). Their monophyly is widely recognised and their position in the phylogeny does not pose particular problems (although their sister group relations are disputed).

Acontiinae. Once Eustrotiinae have been removed, Acontiinae includes only those noctuid species displaying (1) quadriphine hindwing venation, (2) internal cylindrical galeal lobes on the larval maxillary complex, (3) orbicular stigma on the forewing cell (secondarily lost in some species), (4) elongated *uncus* in the male genitalia, (5) M3 muscle (*sensu* Forbes, 1939) associated to the male genitalia present, (6) M4 (*sensu* Forbes, 1939) (supposedly) divided in two fasciae, (7) in general 2 SV setae on larval A1 (as a result of the loss of the SV2 group, which is the condition occurring in the whole trifinoid line as defined by Yela, 1998; see Stehr, 1987 and Poole, 1995), (8) relatively small but medially-fused counter-tympanal cavities, (9) free paratergal sclerite relating *vinculum* and *tegumen* (which is likely to be A for all the trifinoids; see Lafontaine & Poole, 1991 and Yela, 1998) and (10) basal apodemes on each side of male sternite A8 (Lafontaine & Poole, 1998). The putative autapomorphies for this subfamily, considered as such without exception (except by Beck, 1992), may be found in Kitching (1984, as Acontiini), Poole (1995), Kitching & Rawlins (1998) and Yela (1998), although different authors concur that the group could be paraphyletic and needs a more rigorous and intense cladistic examination.

Aediinae. This group was proposed for the first time at the subfamily level by Beck (1960), who found several distinctive larval features (anterior part of the hypopharynx spined and without "teeth" row; basal segment of the labial palpi 1.5 to 2 x as long as wide; ventrally slightly cleft spinneret; and minor variations in the morphology of the head and of the chaetotactic arrangement of the trunk). Nevertheless, these features also occur in several other groups and are thus not uniquely apomorphic. Speidel et al. (1996b) verified that the counter-tympanal cavities are large and medially fused in *Aedia leucomelas* (Linnaeus, 1758) and that an epaulette-like nodular sclerite is present. These observations definitively place the species outside the quadriphine noctuids and relate it to Tytini (see next section). Alternatively, these observations could relate *Aedia* to the stirinoid complex, once it is admitted that the valval *corona* and possibly the basal *coremata* (see under Stirinae) have been secondarily reduced in this group, which is frequently the case in trifinoids. Only Beck (in 1992 with doubts, and in 1996) and Speidel et al. (1996b) maintained this subfamily as such; it was not listed by Kitching (1984), Poole (1995), Kitching & Rawlins (1998) or in Yela (1998).

Tytinae. Beck (1996) proposed the subtribe Tytina on the basis of a series of non-apomorphic larval features, in order to accommodate *Tyta luctuosa* ([Denis et Schiffermüller], 1775), a singular species the taxonomic position of which has changed several times (see Speidel et al., 1996b and Yela, 1998). Speidel et al. (1996b) again observed that this species, together with others they associated on the basis of (probably superficial) genitalic similarities, had large and medially-fused counter-tympanal cavities and an epaulette-like nodular sclerite, thus relating this group to Aediinae and postulated subfamily rank for it. Kitching & Rawlins (1998) did not mention the group, while Yela (1998) provisionally treated it as a tribe within Catocalinae (a position that cannot now be upheld).

Condicinae. This subfamily was proposed by Poole (1995) (see typification of genus *Condica* Walker, 1856 in Berio, 1981), although the diagnostic character states used are not apomorphic (Kitching & Rawlins, 1998; Yela, 1998). The group is probably not monophyletic (Kitching & Rawlins, 1998). Although condici-

nes are evidently advanced trifinoids, their male genitalia apparently lack the pleurite (paratergal sclerite) articulating the *vinculum* and the *tegumen* (Poole, 1995) and the larvae have 3 SV setae on A1, both quadrifinoid character states. Neither do Condicinae have basal abdominal *coremata* (which are, however, absent from many advanced trifines too). Their phylogenetic relationships and taxonomic rank are doubtful. The articulating pleurite might have been secondarily lost (if lost at all) and, according to Kitching & Rawlins (1998), the SV3 seta on larval A1 has a different structure, likely non-homologous, to that of the corresponding setae in quadrifinoids. Seta SD1 on A9 is piliform (tonosensillum). The morphology of the tympanal area has yet to be studied in detail. Condicinae are only treated as such in Poole (1995) and Kitching & Rawlins (1998).

Sinocharinae. Speidel et al. (1996b) introduced this subfamily for *Sinocharis* Püngeler, 1912, which displays an apparent mosaic of primitive and advanced character states. Among the former are small counter-tympanal cavities and the absence of *corona* in the male genitalia. Among the latter are a trifine hindwing venation, presence of basal abdominal *coremata* and, in the male genitalia, a heavily sclerotised *costa* and *sacculus*. Speidel et al. (1996b) suggested that the size of the counter-tympanal cavities could be due to secondary reduction, and associated the group with the "brush-organ Noctuidae". For the moment, no authors other than Speidel et al. (1996b) have mentioned this group, either at subfamily level or any other.

Lophonyctinae. This group was also proposed by Speidel et al. (1996b), for *Lophonycta* Sugi, 1970. The counter-tympanal cavities are large and fused medially, and basal *coremata* are present, but the male genitalia lack a *corona*. The proposition of Speidel et al. (1996b) associating this group to the "brush-organ Noctuidae" may imply that the *corona* has been secondarily reduced. Lophonyctinae has not been mentioned by any other author (see also Acronictinae above).

Pseudeustrotiinae. The tribe Pseudeustrotiini Beck, 1996 was upgraded to subfamily level by Speidel et al. (1996b) for the odd genus *Pseudeustrotia* Warren, 1913. According to these authors, the two included species show large and medially fused counter-tympanal cavities, an epaulette-like nodular sclerite (Yela, 1998) and basal *coremata* (Zilli, 1995), but lack a *corona* in the male genitalia. In the opinion of J.L.Y., the *corona* exists, albeit in a vestigial form (Yela, 1998). Thus, the genus might be included in Stiriinae if the larval spinneret is scale-like and the *vesica* (in the aedeagus of the male genitalia) is stiriinoid-like (which has yet to be ascertained). The concept of Stiriinae would have to be expanded to embrace species with A2 basal *coremata* (this is not necessarily a problem, given the propensity of the character for appearing and disappearing in entire phylogenetic lines; see Holloway, 1989). Hindwing venation is quadrifine in *Pseudeustrotia*, as in true Stiriinae. No authors but Speidel et al. (1996b) mention this subfamily.

Stiriinae. From Matthews onwards (1991), this subfamily has been universally accepted (Poole, 1995; Speidel et al., 1996b; Yela, 1998) except for Beck (1992) (who included it in Cuculliinae; Beck, 1996). Hogue (1963) retained here only those "corona noctuids" (=more advanced trifinoids, with a corona on the apex of the male genital valvae) showing a stout apical foretibial claw and a sclerotised process on the frons with a central protuberance surrounded by a raised ring. But Hardwick (1970) and Matthews (1991) expanded the concept substantially to include all "corona noctuids" (even if the *corona* is vestigial or has been secondarily lost) that, in addition to the mentioned features, display a scale-like spinneret. Poole (1995) cast doubts about the last character since it may be not apomorphic. In fact, the spinneret is rather similar in Condicinae. Therefore, he proposed restricting the subfamily to those species that satisfy both the above mentioned features and also have a rather ovate and slightly elongated *vesica* in the male genitalia, furnished with two major patches of *cornuti*, a basal one of short and stubby *cornuti* and a more apical and diffuse one of larger *cornuti*. The larva shows a piliform seta or tonosensillum in position SD1 on A9, which is also a feature of some Plusiinae and all Condicinae, Hadeninae, Noctuinae and Ufeinae (Kitching & Rawlins, 1998). A sister group relationship with Heliothinae has been postulated (Matthews, 1991), but no convincing synapomorphies have been found. The claw at the

base of the adult prothoracic tibiae, pointed out by Kitching (1984) and mentioned subsequently by Yela (1998) as putative autapomorphy for Stiriinae (fig. 5, clade 48), is not uniquely apomorphic as it is also present in other groups (e.g. Psaphidiinae). Holloway (1989: 59-60) reported the presence of basal *coremata* in Stiriinae and expanded the concept further to allow the speculative inclusion of some *incertae sedis* species (or of others like *Pseudeustrotia*; see previous paragraph).

Heliothinae. This is a homogeneous and rather well-characterised group. The most robust autapomorphy is the transverse arrangement of setae L1 and L2 on the larval prothorax, in which L2 is slightly anterior to L1 (A) (Hardwick, 1970; Matthews, 1991; Mitter et al., 1993). The group is unequivocally placed within the advanced trifines (Matthews, 1991; Mitter et al., 1993; Kitching & Rawlins, 1998).

Agaristinae. Agaristines are well characterised and at present are generally regarded as "corona noctuids". See Speidel et al. (1996b) and Kitching & Rawlins (1998) for an accurate typification.

Amphipyrinae. This is a poorly characterised, likely paraphyletic group. It is recognised at the subfamily level by Kitching (1984), Poole (1995), Speidel et al. (1996b) and Kitching & Rawlins (1998) (see also Ronkay & Ronkay, 1995). Beck (1992) considered it within Cuculliinae, an opinion tentatively shared by Yela (1998). Larval lateral (spiracular) lines end towards the anal shield, as in Cuculliinae; but this character state is also shown by species affiliated to other groups (Kitching & Rawlins, 1998; Yela, 1998). It differs in that the pupae do not have the distinctive wing and proboscis extensions of the cuculliines, larvae possess uniordinal crotchetts and the male genital structure is simple (with rather reduced or even absent *corona*) (Kitching & Rawlins, 1998). It has to be pointed out that the concept of Amphipyrinae of Speidel et al. (1996b), who ascribed herein most Cuculliinae *sensu* Hampson (with the exception of Cuculliini), is singular and clearly a paraphyletic group (similar to Ipimorphinae *sensu* Fibiger & Hacker, 1991 and, conceptually, to Amphipyrinae *sensu* Boursin, 1964).

Dilobinae. Dilobinae was proposed for another odd noctuid, *Diloba caeruleocephala* (Linnaeus, 1758), one of the lepidopterans historically most affected by higher taxonomic instability (see Kitching, 1984, Bellavista, 1985 and Kitching & Rawlins, 1998; these authors also offer data for its morphological characterisation). The tympanal morphology and other somatic characters leave little doubt regarding its assignment to the trifine noctuids (Yela, 1998). A putative apomorphy has been proposed by Speidel et al. (1996a): the adult proboscis has only highly modified basicornic sensillae and the whole surface of the proboscis is densely covered with irregular cuticular dents. Dilobinae was only considered by Kitching & Rawlins (1998) and Yela (1998).

Psaphidinae. Explicitly or implicitly, this group has generally been considered as a tribe of Cuculliinae (Kitching, 1984; Beck, 1992; Speidel et al., 1996b; Yela, 1998), but Poole (1995) and Kitching & Rawlins (1998) maintained it at subfamily level. The included species are similar to Cuculliinae, but the pupae have a transverse row of pits on the anterior margin of A10 (A) (Kitching & Rawlins, 1998) and the adults have a strong apical claw on the inner side of the foretibia, which is sometimes with an associated oblique and flat plate (Forbes, 1954) (see Stiriinae, above).

Cuculliinae. This subfamily, like Amphipyrinae, is not adequately characterised but is probably monophyletic. The supposed apomorphy pointed out by Yela (1998) for Cuculliinae (larval spinneret tube-like, with its lower edge longitudinally cleft) is also shared by other groups (M. Ahola, pers. comm.). The counter-tympanal cavities are small in the tribe Cuculliini, as is the tympanal bar (probably due to secondary reduction; Speidel et al., 1996b), whereas species of the tribe Oncocnemidini display much larger cavities. Some of the latter display a very simple and reduced tympanal bar (= epaulette), which was interpreted as absence of an epaulette-like tympanal nodular sclerite by Speidel et al. (1996b), and were considered as Eustrotiinae by these authors (since they lack also *corona* and basal *coremata*). Cuculliine pupae show wing and proboscis

extensions reaching segment A4 (Lafontaine & Poole, 1991), but this is not unique to this subfamily as it is also found in other groups (Plusiinae).

Oncocnemidinae. This group was placed as a tribe within Cuculliinae by all the authors but Poole (1995). It is generally admitted that the absence of *corona* (Poole, 1995) and the reduction of the tympanal nodular sclerite (Speidel et al., 1996b) in Oncocnemidini do not justify its treatment as a subfamily. Other similarities were listed by Ronkay & Ronkay (1995) and Yela (1998).

Eriopinae. Only Poole (1995) considered this group of advanced trifines at subfamily level, on the basis of subtle antennal and male genital modifications and the assignment of the larvae to the "larvae confluentae" group of Crumb (1956). All these features are of doubtful phylogenetic interpretation. All other authors assign this group to Hadeninae (as here defined).

Hadeninae. This subfamily comprises all those advanced trifines (with male genital *corona* and basal *coremata*) in which the larvae have a piliform SD1 seta or tonosensillum on A9 (Kitching & Rawlins, 1998) and a spinneret twice as long as wide (Beck, 1960, 1992; Kitching & Rawlins, 1998), and in which the harpe of the male genitalia is rather heavily sclerotised and located towards a central or slightly distally position on the valva (Lafontaine & Poole, 1991). These are all diagnostic character states but not uniquely apomorphic. As here interpreted, this subfamily includes the classical Hadeninae *sensu* Hampson, together with the tribes Xylenini, Apameini, Eriopini and Glottulini, as well as *Hoplodrina-Caradrina-Spodoptera*, *Elaphria*, *Athetis*, etc. Kitching (1984) and Speidel et al. (1996b) maintained a classical concept of Hadeninae (those species which adults show their eyes covered by short interfacial hairs, a character of little informative value as it is rather general for the whole Lepidoptera). Beck (1992) did not mention the group, but merged within Noctuinae *sensu* Beck, the Hadeninae *sensu* Hampson, Xylenini and Apameini, plus some additional genera (which he termed "Hadarapameini"), and also Noctuinae *sensu* Boursin (*Agrotini* + *Noctuini*). A similar concept was adopted by Poole (1995) (who, however, excluded Eriopini). Kitching & Rawlins (1998) and Yela (1998) employed the concept of Hadeninae adopted here (although Kitching & Rawlins excluded Glottulini).

Glottulinae. As historically recognised, species ascribed to *Brithys* Hübner, [1821], *Xanthopastis* Hübner, [1821] and some other genera show a number of morphological particularities that pose doubts regarding their phylogenetic relations (see Kitching, 1984; Lafontaine & Poole, 1991; Kitching & Rawlins, 1998; Yela, 1998). Their larval SV thoracic chaetotactic formula is 2+2+2 in most (but not all) species (Gardner, 1946; Crumb, 1956). This character state is also found in other families of noctuids (Doidae, Arctiidae and some Notodontidae), in Eariadinae and Eligminalinae and in certain Catocalinae and Plusiinae, suggesting that it is a feature that has appeared (and/or disappeared) independently several times within the superfamily (Yela, 1998). In contrast, seta SD1 on A9 is piliform (tonosensillum), as in Hadeninae and Noctuinae (Kitching & Rawlins, 1998). A preliminary assessment of several other characters of egg, larva, pupa and adult of *Brithys crini* (Fabricius, 1775) (Yela, 1998) did not reveal significant differences from the hadenine pattern, and thus Glottulini is here considered as a tribe within Hadeninae. Kitching & Rawlins (1998) pointed out that the pupa is strongly convergent on that of Arctiidae, in that the wings meet ventrally and the prothoracic femora are concealed. Only Kitching & Rawlins (1998) treated this group at subfamily level.

Ufeinae. According to Kitching & Rawlins (1998), the only authors to treat this group as a subfamily (following Crumb, 1956), *Ufeus* Grote, 1873 comprises only a small number of American species. They are advanced trifines, in which the larvae have 2 L setae on A9 (A) (the usual condition is a single seta). The proleg plantae are very wide, a character state that is convergent on at least that found in Raphiinae and Gonopterinae (using the same host plants, Salicaceae).

Noctuinae. This subfamily is generally accepted, but its composition varies from author to author (see under Hadeninae). Noctui-

nes are advanced trifines that show the same features as Hadeninae (as delimited here). However, they are characterised by holding their wings flat over the abdomen at rest in an approximately horizontal plane, so that the forewing costae are almost parallel with the midline of the body (A) (see Holloway et al., 1987 and Holloway, 1989). This implies that the alinoti or pterothoracic basal sclerites, where the wings articulate, are modified in some way. Other features can be found in Lafontaine & Poole (1991) and Kitching & Rawlins (1998).

Noctuid phylogeny: where are we and where are we going to?

Comparison of already proposed phylogenies: consensus, conflicts and interpretation

The phylogenetic hypotheses proposed in the publications discussed here represent a considerable synthesis, as well as a significant advance, in deciphering the relationships of noctuids to the other noctuid families, and among the different noctuid subfamilies. Nevertheless, as evidenced in the previous chapter, there are still a large number of unclear issues, and the problem is still at an early phase of its resolution. The different authors express some consensus over the taxonomic rank of several subfamily groups and their relations, but there are also manifest discrepancies.

In the scheme of Kitching (1984) (fig. 1), still understandably influenced by the hampsonian burden, three main phyletic lines were recognised. The first comprises three quadrifinoid subgroups: (1) Rivulinae, Hypenodinae (= Strepsimaninae), Hypeninae and the catocalinoid noctuids; (2) Acontiinae (Eustrotiinae) and Acontiini (Acontiinae); and (3) Euteliinae, Nolinae, Chloephoriinae and Sarrothripinae. The second line comprises a quadrifinoid group (Stictopterinae) and a trifinoid one (Plusiinae), as defined today; while the third includes the rest of the trifinoids. The position of the nolinoids, far from being basal, catches the eye, as well as the association among nolinoids and Euteliinae.

The tree proposed by Beck (1992) (fig. 2) is certainly heterodox, but illustrates well that author's ideas. He recognised four lines or "evolutionary phases": (1) the deltoid, including Rivulinae, Herminiae, Hypenodinae (= Strepsimaninae) and Hypeninae; (2) the catocaloid, with Catocalinae and, tentatively, Aediinae (described by Beck in a previous work); (3) the cucullioid, vast and heterogeneous complex of everything else but his Noctuinae; and (4) the noctuid, which he reserved for Agrotini + Noctuini + Hadapameini set (that is, Hadeninae + Noctuinae as defined here). The segregation of line (1) and (2) is not justified in the text, where the characteristics and putative relations of the members of line (3) are discussed in detail. Beck's scheme has been criticised for basing part of its propositions on plesiomorphies; but it contains numerous arguments to be addressed and a great quantity of information on larvae.

The cladogram in Poole (1995) (fig. 3), including trifinoids only, differs drastically from others (and even from the phylogeny outlined in Lafontaine & Poole, 1991). In that cladogram eight phyletic lines can be recognised, which, from more to less basal, are: (1) Eustrotiinae; (2) Condicinae; (3) Plusiinae + Acontiinae; (4) Amphipyriinae; (5) Stiriinae; (6) Eriopinae; (7) Psaphidinae + (Agaristinae + Heliothinae) + (Acronictinae + Pantheinae + Bryophilinae) + (Oncocnemidinae + Cuculliinae); and (8) Noctuinae (including the hampsonian Hadeninae, Xylenini, Apameini and others). Many of the locations and sister relations are disputable because they are insufficiently documented. In particular, the location of Amphipyriinae relative to Cuculliinae is worth noting, given that they are two ill-characterised groups that have recently been treated as one and the same. Also, the inclusion of the acronictinoid complex in such an apical position (see under Acronictinae) is noteworthy. Eriopinae and Oncocnemidinae are not well enough characterised, and it is likely that their natural position lies within Hadeninae and Cuculliinae, respectively (Kitching & Rawlins, 1998; Yela, 1998). Poole's concept of Acontiinae seems to embrace part of other authors' Stiriinae (Matthews, 1991; Kitching & Rawlins, 1998; Yela, 1998), because he stated that Acontiinae bear a *corona* in the male genitalia. In contrast, his concept of Stiriinae is more restrictive. Furthermore, Poole treated the hampsonian Noctuinae and the Hadeninae *sensu* Kitching & Rawlins (1998) together (as did Beck, 1992), even though Noctuinae *sensu stricto* are well characterised (see above).

The phylogenetic sequence of Speidel et al. (1996b) (fig. 4) is in general smartly based, but it suffers from some weaknesses due, in part, to the election of the characters with which they typify the more basal taxa and in part because it did not include an appropriate outgroup. To segregate Aganainae from Noctuidae on the basis of the length of the tibial spurs is possibly premature, bearing in mind all their shared character states (see under Aganainae). Likewise, to characterise the family Noctuidae using the length of the tibial spurs in the absence of a thorough allometric analysis, is questionable. However, as mentioned, there are no other characters allowing a sure typification at present (and, of course, their characterisation may be correct and Speidel et al. may have found a key character). The position of the counter-tympanal hood is used for separate Herminiinae from the other noctuids, leaving them in a basal position. However, this opinion has now been rejected by most authors (see previous chapter). The inclusion of Pantheinae and the nolinoid clade in such a high position might also be disputed, given that they show many undifferentiated character states that seem to point to a more basal location (or even outside noctuids). Also doubtful is the proposition or upgrading to subfamily level of several monospecific or less speciose groups for which information is relatively scarce. Some of these small subfamilies may be subsumable into others. In particular, it has yet to be demonstrated that Sinochariniae, Lophonyctinae and Pseudeustrotiinae are not, in fact, simply modified groups of Acronictinae, Psaphidinae or Cuculliinae, or even Stiriniinae (see below). It would be interesting to re-evaluate the whole ensemble of larval and adult characters. The inclusion of the acronictine clades within the trifinoids contrasts with the scheme in Kitching & Rawlins (1998) (although not with our current thinking). Broadly speaking, the following five phyletic lines could be recognised in the work of Speidel et al. (1996b), from more to less basal: (1) Herminiinae; (2) Rivulinae + Hyperdiniae (= Strepsimaninae) + Hypeninae + (Euteliinae + Stictopterinae) + Catocalinae; (3) Pantheinae + (Camptolominae + Chloephoriinae + Sarrothripinae + Nolinae); (4) Eustrotiinae + Bagisarinae; and (5) the trifinoids *sensu lato* (Plusiinae + Acontiinae + Aediinae + Tytinae + Stiriniinae + Acronictinae + Bryophilinae + Sinochariniae + Lophonyctinae + Pseudeustrotiinae + Agaristinae + Heliothinae + Noctuinae + Cuculliinae + Hadeninae + Amphipyriinae, arranged in 4 polytomous clades).

Kitching & Rawlins (1998) excluded Pantheidae and Nolidae (including all the chloephoriine groups) from the noctuids and tentatively assigned those noctuid subfamilies that they recognised to three lines: (1) the three basal and supposedly paraphyletic subfamilies, Acronictinae, Bryophilinae and Raphiinae; (2) the quadridrine subfamilies, consisting of two subgroups, one paraphyletic containing Herminiinae, Strepsimaninae, Catocalinae, Calpinae, Aganainae, Cocytiinae and Hypeninae, and the other monophyletic including Euteliinae and Stictopterinae; and (3) the trifinoid subfamilies: Plusiinae, Agaristinae, Eucocytinae, Acontiinae, Eustrotiinae, Bagisarinae, Cuculliinae, Psaphidinae, Dilobinae, Condicinae, Stiriniinae, Heliothinae, Glottuliniae, Hadeninae, Ufeinae and Noctuinae.

The phylogeny proposed by Yela (1998) (fig. 5), trying to harmonise as far as possible the previously published information with his own data, also suffered from several weaknesses, some obvious and some not so obvious, some due to erroneous interpretation of his own data and some of bibliographical data. As already noted, his results apparently resolve every polytomy, but this is actually an artefact because (as explicitly stated) some of the character states used are plesiomorphic or supposed (or even incorrect). As far as we know, that phylogenetic scheme has not received any criticism, probably for having been published in a journal of restricted distribution and in Spanish. The interpretation of Aganainae is incorrect because Aganainae Saalmüller, 1884 (= Hypsinae Waterhouse, 1882) is conflated up with Callimorphinae Hampson, 1918 (= Euplagiinae auct.; fam. Arctiidae), as has previously occurred on several other occasions (Bourgogne, 1951; Gómez Bustillo, 1979; Gómez Bustillo & Arroyo Varela, 1981; Bellavista, 1985; Gómez de Aizpúrua, 1988). Although some tropical species were examined (*coll.* J. R. Esteban Durán, INIA, Madrid), the diagnostic characters of the subfamily were also based on the two Iberian species of Callimorphinae (*Euplagia quadripunctaria* (Poda, 1761) and *Callimorpha dominula* (Linnaeus, 1758); see Appendix in Yela, 1998). Clade 5 (see Fig. 5) is not well founded, because the gain or loss of secondary setae is homoplastic (Kitching & Rawlins, 1998; M. Ahola, pers. comm.). The interpretation of the presence

or absence of free pleural sclerite articulating *vinculum* and *tegumen* in the male genitalia is partially incorrect, and is poorly employed, both in the text and in the cladogram. All groups from Aganainae to Catocalinae, with the exception of the nolinoid line (*Nolidae sensu* Rawlins & Kitching, 1998), show a pleurite that is fused with the *tegumen*, in different ways and to different degrees. In contrast, those between Eustrotiinae and Noctuinae have a free, articulating sclerite (except possibly Condicinae and may be some Acronictinae, which cases merit more attention; see under Acronictinae). The nolinoid groups lack this sclerite. The length of the labial palpi (clades 15, 34; fig. 5) cannot be used as differential feature, because although the trend is as indicated, length may vary dramatically within the same subfamily or even within the same genus. The relationships among Bagisarinae and Eustrotiinae should be re-addressed (see under Bagisarinae), because it is by no means clear that they share character state 16 (Fig. 5). The presence of raduloid on the larval hypopharynx is not exclusive to Plusiinae (and thus does not characterise clade 32 only), but it is common to Eublemininae and Plusiinae (M. Ahola, pers. comm.). The acronictinoid clade (38 in fig. 5; Acronictinae, Raphiinae and Bryophilinae) is not well characterised, for on the one hand the presence of secondary setae on the larva is very variable (homoplastic) and on the other Bryophilinae lacks them. Finally, clade 39 as it is organised in the cladogram (fig. 5) implies either that (1) known Stiriniinae lack basal A2 *coremata* by secondary reduction (but see Holloway, 1989), or (2) that some species with basal *coremata* currently placed in other groups are actually Stiriniinae (for instance, *Pseudeustrotia candidula* ([Denis et Schiffermüller], 1775)). This latter possibility is that provisionally (and arbitrarily) accepted in Yela (1998), and is equivalent to an even broader concept of Stiriniinae than that of Matthews (1991), criticised by Poole (1995). This last author recalled that basal *coremata* are apparently very easily lost and gained, even within the same taxonomic group, and those species that potentially may display them also show a tendency to possess the *sternum* A1 + A2 that is markedly narrower proximo-distally and wider side to side than the norm. This is true of the species listed under Stiriniinae by Yela (1998), although an accurate quantification of the size of the *sternum* across the phylogeny is needed. The taxonomic rank and the extent of Stiriniinae merits, in any case, more thorough research. Other possible inconsistencies or challenges to the cladogram have already been highlighted in the previous chapter. The scheme of Yela (1998) shows remarkable similarities (but also remarkable discrepancies) to those of Speidel et al. (1996b) and Kitching & Rawlins (1998). Yela (1998) recognised seven main phyletic lines within noctuids (six of them quadridrinfoids), that were identified as: (1) aganainoid (Aganainae); (2) pantheinoid (Pantheinae); (3) chloephorioid (Eariadinae + Chloephoriinae + Sarrothripinae + Nolinae); (4) eutelinoid (Euteliinae + Stictopterinae); (5) deltoid-catocalinoid ((Herminiinae + Strepsimaninae + Hypeninae) + (Gonopterinae + Calpinae + Catocalinae)); (6) eustrotinoid (Eustrotiinae + Bagisarinae); and (7) trifinoid (Acontiinae + Plusiinae + Acronictinae + Raphiinae + Bryophilinae + Heliothinae + Stiriniinae + Agaristinae + Dilobinae + Cuculliinae + Hadeninae + Noctuinae, arranged in four large dichotomous clades).

With the exception of Beck (1992), who conceived noctuid evolution in four clear-cut phases, and leaving aside the work of Kitching (1984) (since his viewpoints up to 1992 are set forth in Kitching & Rawlins, 1998), in general there is some agreement as to recognise an heterogeneous group of basal para- or polyphyletic quadridrinfoid lines and an advanced, probably monophyletic, trifinoid group. This viewpoint is shared by most other noctuid researchers. At this point, it is worth mentioning that the quadridrinfoid and trifinoid naming within noctuids has become artificial. Historically, it was used for designate groups with quadridrid and trifid hindwing features, but currently it makes no sense. A trend of quadridrinfoid → trifinoid polarity has been recognised in the gradual reduction of the M2 hindwing vein (lymantriids and arctiids have a well-developed vein with a quadridrid birth position, which is considered the plesiomorphic state in noctuids). But the reduction has probably taken place several times during noctuid differentiation (Lafontaine & Poole, 1991; Kitching & Rawlins, 1998). Hence, there are species with the M2 vein fairly developed that are not easily included in any group, while the "trifinoid noctuids" include several subfamilies displaying a more or less clear quadridrid hindwing venation (Eustrotiinae, Bagisarinae, Eucocytinae, Acontiinae, Plusiinae, Aediinae, Condicinae, Stiriniinae and Dilobinae, and also some acronictinoids). For the

moment the terms are being used for convenience, but they should be eventually dropped.

As already stated, in addition to quadrifinoids and trifinoids, Kitching & Rawlins (1998) considered a third large basal paraphyletic group, made up of the acronictinoid subfamilies (placed by the other authors within the trifinoids). That discrepancy is interesting and worth commenting on with a closer detail. The subfamily Acronictinae is particularly singular (see Acronictinae, above), and combines supposedly plesiomorphic character states with others that are supposedly advanced. Furthermore, some primary and secondary chaetotactic features vary even among congeneric species (see Kitching & Rawlins, 1998, for other details), and some features of other species lie beyond the limits of the characters as discussed. Interpretation is not easy. One possibility is that Acronictinae, as it is currently conceived, might be a paraphyletic combination of two or more essentially unrelated groups: *Acronicta* Ochsenheimer, 1816 and several allied genera, *Sinyla* Ochsenheimer, 1816, with their particular pupae, and the rest, basically those genera without secondary larval setae (for instance the *Craniophora* Snellen, 1867). In that case, it may be confirmed that some of these groups should actually be assigned to another family (e.g. Lymantriidae); or that some other group is to be regarded as basal (or even as external to noctuids), related to Pantheinae; or that some are actually related with trifinoids (e.g. *Craniophora*). Another possibility is that the subfamily is actually phylogenetically homogeneous and for some yet unexplained reason, this supposedly advanced trifine group suffered a sort of genetic "convulsion", so that its constituent species have strongly modified some of their morphological attributes in a reverse direction. Obviously, this last hypothesis does not disallow that some of the currently considered acronictines are not correctly placed; but it is a highly speculative hypothesis that requires verification. However, in principle, it should not be ruled out. In that case, those Acronictinae that are actually noctuids (if not all are) could be accepted as secondarily modified trifinoids. The case of Raphiinae and Bryophilinae is different, and their assignment to trifinoids is less doubtful (only expressed by Kitching & Rawlins, 1998).

With regard to the composition of and phylogenetic relations among the aforementioned heterogeneous group of quadrifinoids, viewpoints differ radically among authors. The nolinoid clade, recognised as such by all authors, is another mosaic of (numerous) plesiomorphic and (scarce) advanced character states relative to noctuids, and its assignment and placement is the second of the noticeable disagreements: Beck (1992) located it among basal trifinoids, with which it has no connection at all. Speidel et al. (1996b) postulated an advanced position within quadrifinoids; Yela (1998) suggested a basal position among quadrifinoids; and Kitching & Rawlins (1998) put them outside noctuids, as family Nolidae. The (unsolved) problem regarding the relations and position of Pantheinae is the third big puzzle. Authors vary in their opinions, putting the group within the more advanced trifinoids (Poole, 1995), among the basal trifinoids (Beck, 1992), in a median position within quadrifinoids (Speidel et al., 1996b), in a basalmost position (Yela, 1998), and even outside noctuids (Pantheidae; Kitching & Rawlins, 1998). With regard to Aganainae, they were placed by Kitching & Rawlins (1998) in a median position within quadrifinoids (between the catocalinoids and Cocytiinae), by Yela (1998) as a basal clade and by Speidel et al. (1996b) outside noctuids. The putative deltoid-catocalinoid clade (Herminiinae, Strepsimaninae, Hypeninae, Rivulinae and the groups around Catocalinae) was recognised by Yela (1998) and, tentatively, Kitching & Rawlins (1998), who cited the information of Arn et al. (1986) and Renou et al. (1988) of a common basic chemical structure of the female sex pheromones. Beck (1992) split deltoids from catocalinoids, and Speidel et al. (1996b) put Herminiinae outside the rest of deltoids due to its prespiracular counter-tympanal hood and placed the eutelinoid line between postspiracular deltoids and catocalinoids (which is unusual). For the Euteliinae + Stictopterinae clade, consensus among authors is probably highest: it is placed in various positions among the quadrifinoids, both subfamilies always next to each other.

Eustrotiinae and Bagisarinae were considered to be trifinoids by Beck (1992), Speidel et al. (1996b) and Kitching & Rawlins (1998) and quadrifinoids by Yela (1998). Poole (1995) listed only Eustrotiinae among the trifinoids. If those subfamilies displaying separate counter-tympanal cavities and a fused sclerite between *vinculum* and *tegumen* are termed quadrifinoids, then

Eustrotiinae and Bagisarinae are undoubtedly trifinoids. The close relationship between both subfamilies is widely recognised (Speidel et al., 1996b; Kitching & Rawlins, 1998; Yela, 1998; but see under Bagisarinae, in the previous chapter). As for the rest of the trifinoids, which are better known, the schemes in Speidel et al. (1996b), Kitching & Rawlins (1998) and Yela (1998) are relatively concordant, with minor differences, although the previously noted radical departure regarding acronictinoids should again be highlighted. The cladogram in Poole (1995) diverges in several details from those of Speidel et al. (1996b) and Yela (1998) and is rather different from the scheme discussed by Kitching & Rawlins (1998). It has to be noted that Poole himself recognises that he could not characterise some groups suitably, and that his proposition is a hypothetical one.

Once the viewpoints of the different authors have been examined, a reinterpretation of noctuid phylogeny is inescapable. In the light of the results and arguments of Speidel et al. (1996b) and, particularly, of Kitching & Rawlins (1998), over the last years the first author re-examined most of the material used in previous publications. He has also studied additional larval and adult material from most subfamilies (coll. J. L. Yela, Sevilla; coll. J. R. Esteban Durán, INIA, Madrid; coll. MNCN, Madrid; and further material from other collections; a detailed list will be presented elsewhere). Due to the preliminary state of this knowledge, we do not propose a new dendrogram. Following Weller et al. (1994) and Kitching & Rawlins (1998), we do not wish contribute another hypothetical representation to the literature, but only to reasonably expose our personal interpretation of the phylogenetic organisation of the subfamilies, that is, the chronology leading to the differentiation of the noctuid phyletic lines.

First, it has to be recalled that no character state has been found allowing an undisputed and confident characterisation of noctuids as a monophyletic group. Several putative autapomorphies are known, as detailed in the text, but none is robust. Kitching & Rawlins (1998) explicitly recognised that their Nolidae and Pantheidae were not monophyletic either. In the light of the results of the character analysis discussed in this paper, and until the matter is examined further, it seems to us better to retain both groups within a basically uncharacterised noctuid family, in a basal position. Kitching & Rawlins (1988) proposed a sister group relation between Pantheidae and Lymantriidae on the basis of the presence of secondary setae in the first larval instars. Likewise, they suggested that the presence on larvae of thoracic and abdominal secondary setae restricted to verrucae at primary setal locations may be indication of monophyly for a group comprising Nolidae, Arctiidae, Pantheidae and Lymantriidae. However, larval secondary setae seem to be a highly homoplastic character, and their distribution and homology in noctuids must be assessed in greater detail.

In our view, according to the data addressed and discussed here, there is at least some sound evidence to accept tentatively the following of the numerous subfamilies (some are, as noted already, paraphyletic): Nolinae, Chloephorinae (including Sarrothripini and Camptolomini), Westermanninae, Eariadinae, Bleninae, Risobinae, Collomeninae, Afridinae, Eligminae, Pantheinae, Aganainae, Herminiinae, Strepsimaninae, Hypeninae, Rivulinae, Catocalinae, Calpinae, Gonopterinae (the recognition of this subfamily is based on the same criteria as Ufeinae; see Kitching & Rawlins, 1998), Euteliinae, Stictopterinae, Eustrotiinae, Eublemminae, Bagisarinae, Acronictinae, Raphiinae, Bryophilinae, Eucocytinae, Plusiinae, Acontiinae, Aediinae (tentatively including Tytini), Condicinae, Stirinae (tentatively including Pseudeustrotini), Heliothinae, Agaristinae, Amphyrrinae (*sensu* Kitching & Rawlins, 1998), Dilobinae, Psaphidinae (*sensu* Kitching & Rawlins, 1998), Cucullinae (including Oncconemidini), Hadeninae (*sensu* Kitching & Rawlins, 1998, but including Eriopini and Glottulini), Ufeinae and Noctuinae (*sensu* Kitching & Rawlins, 1998). Sinocharinae and Lophonyctinae are considered weakly characterised groups with uncertain affinities, probably subsumable into others. These groups may be organised as follows.

1. A heterogeneous set of three basal quadrifinoid lines, two paraphyletic (nolinoid line, termed chloephorinoid in Yela, 1998, embracing all the just mentioned subfamilies between Nolinae and Eligminae; and pantheinoid line, without close affinities to the previous one, embracing the subfamily Pantheinae) and another, also perhaps paraphyletic (aganainoid line; subfamily Aganainae);
2. A more homogeneous second set including the two remaining quadrifinoid lines, one paraphyletic (deltoid-catocalinoid line,

embracing the subfamilies listed between Herminiiinae and Gonopterinae) and the other monophyletic (eutelinoid line; subfamilies Euteliinae and Stictopterinae);

3. A third set, even more homogeneous but perhaps still artificial, including seven trifinoid lines (with medially-fused counter-tympanal cavities, except for cases of secondary reduction, and a free pleurite between *vinculum* and *tegumen* in the male genitalia) comprising: (1) eustrotinoid line, probably paraphyletic (Eustrotiinae + Eublemminae + Bagisarinae); (2) acronictinoid line, very disputed, and certainly paraphyletic (Acronictinae + Raphiinae + Bryophilinae); (3) subfamily Eucoccytiinae, of uncertain affinities; (4) plusioid line (Plusiinae); (6) acontiinoid line, probably paraphyletic (Acontiinae + Aediinae); (6) condicinoid line (Condicinae); and (7) the trifine line in a strictest sense, or advanced trifinoids, which according to most authors (Holloway, 1989; Lafontaine & Poole, 1991; Weller et al., 1994), are probably monophyletic (with *corona* and basal *coremata*, sometimes lost even in entire groups, and including from Stiriinae, as delimited here, to Noctuinae).

What is still to be done

As discussed throughout this paper, continued discordant interpretations of noctuid phylogeny in the light of updated information are due mainly to: (1) different authors do not consider the same character systems, and (2) given character states are assigned different phylogenetic value, depending upon their interpretation as apomorphic or plesiomorphic (or, to say it the other way round, as homologous or analogous). Doubtless, there is much yet to be done, not only in data interpretation but also, and probably above all, in the acquisition of new data. It is clear that if we are to achieve a reasonably stable phylogenetic proposal that reflects the relationships among the different subfamilies, it will be necessary to gather morphological, biological and molecular data on a large set of species that covers all current subfamilies. Only in that way will it be possible to analyse properly the distribution of the relevant character states (be they morphological or biological) using cladistic methods (see Kitching, 1987) or carry out sound comparative analyses. It will also be necessary to gather data from those species that have yet to be adequately ascribed to any subfamily (e.g., *Synthymia fixa* (Fabricius, 1787) or *Pseudeustrotia candidula* ([Denis et Schiffermüller], 1775, to mention but two Palaearctic species). Attention should be paid both adults and immature stages, as it has been repeatedly demonstrated that study of the biology and comparative morphology of the immatures yields much more robust phylogenies (Beck, 1992). In other words, it is essential to devote time, effort and resources to basic studies of noctuid taxonomy and biology, which is not always possible given current trends in the distribution of research resources.

More specifically, with respect to morphological data, efforts should be concentrated at the following three levels.

1. At the family level, it is paramount to solve the problem regarding the characterisation of the family (if it is a single family at all, and this is by no means a foregone conclusion) or, be that the case, to disentangle its polyphyletic nature. To do so, it is necessary to re-examine in detail all those charac-

ter systems previously analysed in Noctuoidea, and if possible to identify additional ones. It is essential that the species sampled include specimens assignable to all noctuid families and all noctuid subfamilies, including especially the controversial groups.

2. At the subfamily level, "hotspots" have been repeatedly pointed out along the text. The rank and extent of Acronictinae is perhaps one of the most exciting. The characterisation using carefully argued apomorphies and the relationships of the nolinoid clade and the Pantheinae are further critical subjects. Other points at issue include the relationship of Aganainae with Noctuidae and its taxonomic situation regarding the catocalinoids; the accurate characterisation of Strepsimaninae, Hypeninae and Rivulinae and their links, together with the position of Herminiiinae; the position of Eucoccytiinae; the delimitation of phyletic lineages in Catocalinae and their relationship to Calpinae and Gonopterinae; the characterisation of Eustrotiinae and its connections with Eublemminae; the extent and accurate characterisation of Acontiinae and Stiriinae, and the relative positions of *Aedia*, *Tyta*, *Pseudeustrotia*, *Panemera* and Condicinae; the taxonomic rank of Psaphidinae, Amphyrrinae and Cucullinae, and their interrelationships and typification; the rank and precise circumscription of Eriopini and Glottulini; and, in general, the resolution of the paraphyletic groups.
3. At lower taxonomic levels, it is important to continue detailed studies of the relationships among genera and groups of genera, as is being undertaken, for instance, within the framework of the Noctuidae Europaea project. This is important because these are the studies that produce the basic, accurate information on the adults of the different species. It is beyond question that detailed knowledge of individual species is fundamental and that progress in all other studies would barely take place in its absence. It is also cardinal to keep paying attention to larvae, as was done by Beck (1960, 1999).

Acknowledgement

J.L.Y. thanks László Ronkay, Michael Fibiger and Herbert Beck for fruitful discussions on noctuid phylogeny and Matti Ahola for critical comments on his phylogenetic proposals. Many colleagues and institutions sent material for study. J.L.Y. is particularly indebted to the curators of the Entomology section of the National Museum of Natural History (CSIC) in Madrid, Isabel Izquierdo and Carolina Martín, for their help and understanding regarding his repeated breach of return deadlines, and to José R. Esteban Durán (INIA) for his loan of tropical and equatorial material. Antonio Melic participated with unusual encouragement in every editorially related task, and we owe him special gratitude for inviting us to take part in this volume and for his forbearance ("working takes up so much time..."). J.L.Y. undertook the present work despite lacking of official financial support, although he benefited indirectly from his participation in projects INIA SC97-0117 and Noctuidae Europaea. I.J.K. thanks his many colleagues in noctuid systematics for their input, but particularly John Rawlins of the Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh, for sharing his extensive knowledge of noctuid morphology and classification.