

NOCTUIDOS DEL ÁREA IBEROBALEAR: ADICIONES Y CORRECCIONES A LA LISTA SISTEMÁTICA, CON CONSIDERACIONES MICRO Y MACROEVOLUTIVAS Y UNA PROPUESTA FILOGENÉTICA GLOBAL (INSECTA: LEPIDOPTERA: NOCTUIDAE)*

José Luis Yela

ABSTRACT

Noctuids of the Ibero-balearic area: additions and corrections to the systematic list, micro- and macroevolutionary considerations and a global phylogenetic proposal (Insecta: Lepidoptera: Noctuidae).

This article is intended to satisfy three main goals: (1) to bring together, and if necessary comment critically up on, all of the faunistic records referring to previously (up to 1992) unknown Noctuid species for the Ibero-balearic area, emphasizing the relevance of faunistic, α -taxonomic and autecological data (particularly centered on Ibero-balearic Noctuids) in the context of biodiversity and phylogenetic studies; (2) to discuss, and eventually correct on the basis of the most recent data, taxonomic and nomenclatural issues affecting Ibero-balearic Noctuids; and (3) to put all this information in an adequate conceptual frame, addressing microevolutionary questions and arguments on the phylogenetic relationships of certain species or species groups (mainly subfamilies), and to discuss how microevolutionary and phylogenetic events reflect on a well documented classification.

Twelve Noctuid species were mentioned, for one or another reason, as new to the Ibero-balearic area during the last five years, when the last Noctuid catalogue was published (YELA, 1992a). One species has been removed since its status as a geographic form of another one has been proved. The two species of Aganainae, previously regarded as a family on its own (Aganaidae), have been added. Thus, the number of Noctuid species recorded in the Iberian Peninsula and Balearic Islands rises to 720, so that the census has been enlarged by 1.7 % in five years (excluding Aganainae). From the faunistical viewpoint, this is a remarkable increase for a supposedly well-known group.

Several pairs of taxa, usually regarded as different species, have been critically assessed, with the aim of contributing data supporting or rejecting that taxonomic status. As an outstanding example, the hypothesis that *Hadena orihuela* Hacker, 1996 is a different species from *Hadena wehrlii* (Draudt, 1934) has been tested. Measures of four genital attributes have been checked by univariate and multivariate analyses. In that case, results provisionally support the initial hypothesis.

Two synonyms are proposed, one at the species level, *Odice arcuinna* (Hübner, 1790) = *Odice blandula* (Rambur, 1858), *syn. n.*, and a further one at the subgeneric level, *Paranoctua* Beck, Kobes & Ahola, 1993 = *Latanoctua* Beck, Kobes & Ahola, 1993, *syn. n.*

Comparative examination of several morphological features of all the four life cycle stages of *Brithys crini* (Fabricius, 1775) leads to maintain that species within the subfamily Hadeninae, with which it shares a number of (supposedly) apomorphic character states. Glottulini is thus considered as a tribe within the mentioned subfamily.

*Recibido: 7-XII-95; revisado: 15-II-97; aceptado: 14-IV-97.

The main putative evolutionary Noctuid lineages are described. For that purpose, previously reported information is discussed, confirming or refuting arguments on the basis of the authors observations (based both on larval and on adult features). As a result, and emphasizing the present scarcity of relevant data regarding several groups, a tentative dendrogram is proposed. The dendrogram supports the classification used in the systematic list (Appendix). According to updated and most parsimonious criteria, it includes 28 subfamilial rank units, 26 of which are present in the Ibero-balearic area. The rank of all subfamilies is not equivalent; some may be paraphyletic or polyphyletic (for instance Hypeninae, Gonopterinae, Calpinae, Catocalinae, Eustrotiinae, Bryophilinae, Acontiinae, Striinae or Hadeninae). It is by no mean irrefutable that several other (Acontiinae, Plusiinae, Dilobinae) are the «sister groups» of those tentatively considered in this paper. Given the present state of the art regarding Noctuid phylogeny, it is expected that ongoing studies (e.g., KITCHING & RAWLINS, SPEIDEL *et al.*, WHEELER *et al.*) will propose further changes, intended to make Noctuid classification reflect more and more accurately the phylogenetic relationships among the different subordinated groups.

The Appendix includes an updated systematic list of the Ibero-balearic Noctuids (1.II.1997).

Key words: Lepidoptera, Noctuidae, diversity, faunistics, macroevolution, microevolution, phylogeny, systematic list, taxonomy, updating, Ibero-balearic area.

J. L. Yela. Estación Biológica de Doñana, CSIC, Apartado 1056, 41080 Sevilla (España)

Dirección actual: Laboratorio de Entomología, Departamento de Protección Vegetal, Subdirección General de Investigación y Tecnología, INIA, Ctra. de La Coruña km 7, 28040 Madrid (España). Correo-e: yela@inia.es

RESUMEN

Este artículo persigue tres objetivos básicos: (1) reunir en una sola publicación, y en su caso comentar críticamente, todas aquellas menciones que desde 1992 constituyen novedades faunísticas para el área ibero-balear en materia de Noctuidos, aportando argumentos sobre la importancia del conocimiento faunístico, α -taxonómico y autoecológico (con especial énfasis en los Noctuidos ibero-balears) en el contexto de los estudios de diversidad biológica y de filogenia; (2) discutir, en función de los datos más recientes, todas aquellas cuestiones de tipo taxonómico o nomenclatorial que exigen algún tipo de puesta al día, clarificación o corrección; y (3) situar toda esta información en un marco conceptual adecuado, discutiendo datos sobre cuestiones microevolutivas, sobre relaciones filogenéticas entre especies y grupos de especies (principalmente subfamilias) y sobre el reflejo que estos datos tienen en una clasificación bien fundamentada.

Doce especies de Noctuidos representan, por una u otra razón, novedades para el área ibero-balear en relación con el catálogo de YELA (1992a). Una especie se elimina al haberse comprobado que no es sino una forma geográfica de otra ya conocida del área ibero-balear. Al haberse añadido las dos especies de Aganainae (antes considerados una familia propia, Aganaidae), el número de las inventariadas de la Península Ibérica y Baleares se eleva a 720. El censo ha aumentado en cinco años un 1.7 % (excluyendo del cálculo a los Aganainos), lo que representa un incremento notable para un grupo que se supone ya relativamente bien conocido a nivel faunístico.

Se han examinado críticamente varios pares de táxones generalmente considerados especies diferentes, con objeto de aportar argumentos que apoyen o refuten dicho rango. Como ejemplo más reseñable, se ha sometido a prueba la hipótesis según la cual *Hadena orihuela* Hacker, 1996 es una especie diferente de *Hadena wehrlii* (Draudt, 1934), examinando mediante análisis univariante y multivariante cuatro atributos genitales. En este caso, los resultados apoyan provisionalmente la hipótesis de partida.

Se proponen dos sinonimias, una a nivel específico, *Odice arcuinna* (Hübner, 1790) = *Odice blandula* (Rambur, 1858), **syn. n.**, y otra a nivel subgenérico, *Paranoctua* Beck, Kobes & Ahola, 1993 = *Latanoctua* Beck, Kobes & Ahola, 1993, **syn. n.**

El análisis comparado de varias características morfológicas de las cuatro fases del ciclo vital de *Brithys crini* (Fabricius, 1775) lleva a mantener esta especie dentro de la subfamilia Hadeninae, con la que comparte numerosos estados de carácter supuestamente apomórficos. Glottuini se considera, pues, con rango de tribu dentro de la mencionada subfamilia.

Se exponen cuáles pueden haber sido las principales líneas de evolución de los Noctuidos, para lo que se discute información publicada previamente confirmándola o rebatiéndola en función de observaciones pro-

pias. Dichas observaciones hacen referencia tanto a caracteres de los adultos como de las larvas. Con los datos que actualmente se poseen, que se reconoce son insuficientes con respecto a ciertos grupos subfamiliares, se propone un dendrograma tentativo que sustenta la clasificación empleada en la lista sistemática (Apéndice). El dendrograma comprende, de acuerdo con las últimas investigaciones y siguiendo un criterio parsimonioso, 28 unidades de nivel subfamiliar. De ellas, 26 están presentes en el área iberoibalear. El rango de todas ellas no es equivalente, y algunas pueden seguir siendo grupos parafiléticos o polifiléticos (por ejemplo Hypeninae, Gonopterinae, Calpinae, Catocalinae, Eustroinae, Bryophilinae, Acontiinae, Striinae o Hadeninae). Otras (Acontiinae, Plusiinae, Dilobinae) no es del todo seguro que sean los «grupos hermanos» de aquellos de los que se les ha considerado tentativamente en este trabajo. Dado el estado actual de conocimientos sobre filogenia de Noctuidos, es esperable que estudios en marcha (por ejemplo, KITCHING & RAWLINS, SPEIDEL *et al.* o WHEELER *et al.*) propongan nuevos cambios, con objeto de intentar que su clasificación vaya reflejando con mayor precisión las relaciones filogenéticas entre los distintos grupos integrantes.

El apéndice incluido contiene una lista sistemática de los Noctuidos iberoibaleares puesta al día (1.II.1997).

INTRODUCCIÓN

La importancia de los estudios de diversidad, a cualquiera de los niveles en que se la ha categorizado (BOURLIÈRE, 1983; BLONDEL & ARONSON, 1995), ha sido repetidamente puesta de manifiesto en multitud de publicaciones, desde diferentes perspectivas (WILSON, 1985a, b, 1988, 1992; MAY, 1990a, b, 1992; GROOMBRIDGE, 1992; JIMÉNEZ-PEYDRÓ & MARCOS-GARCÍA, 1994; NAEEM *et al.*, 1994, 1995; CALEY & SCHLUTER, 1997; BENGTTSSON *et al.*, 1997). Entre la comunidad científica existe una honda preocupación e interés acerca de la actual crisis de extinciones producida por la acción humana (SOULÉ, 1987; WILSON, 1988, 1992; EHRLICH & WILSON, 1991; BRUSSARD & EHRLICH, 1992; ULFSTRAND, 1992; REID *et al.*, 1993; EHRLICH, 1994; MANGEL & TIER, 1994; LAWTON & MAY, 1995, entre otros). Por esta razón, con urgencia y antes de que llegue a ser demasiado tarde (EHRLICH, 1992; GROOMBRIDGE, 1992; MAY, 1992, 1994), se está poniendo especial énfasis en el estudio de diferentes aspectos relacionados con la diversidad biológica. Entre éstos destacan los métodos y estrategias para describirla y evaluarla, a la vez con rapidez y solvencia, sobre todo en cuanto a grupos taxonómicos numerosos y mal conocidos, y en especial de aquellas áreas más amenazadas y peor estudiadas (REID *et al.*, 1993; BEATTIE & OLIVER, 1994). El conocimiento detallado de la biodiversidad de un área geográfica (= número e identidad de especies y complejidad genética y a nivel de comunidades) es una herramienta de gran valor para su conservación; difícilmente puede protegerse con criterios razonables algo que no se conoce, al menos en lo esencial (WILSON, 1985a). El inventario de las especies de una localidad o área geográfica dada supone la herramienta básica con la cual discriminar qué táxones son indicadores de cambios en los ecosistemas producidos de manera natural o por la acción humana (KREMEN, 1992; KREMEN *et al.*, 1993). El presente trabajo puede enmarcarse dentro de esta última línea. Evidentemente, las regiones templadas se conocen mucho mejor desde un punto de vista entomofaunístico que las tropicales y árticas (GASTON & HUDSON, 1994), aunque la cuenca mediterránea, muy rica en especies y endemismos (BALLETO & CASALE, 1990; BLONDEL & ARONSON, 1995), es quizá la peor estudiada de todas las que integran la zona templada del paleártico. Además, al proponer un esquema filogenético del grupo estudiado, este trabajo permite identificar subgrupos taxonómicamente singulares, cuya conservación es prioritaria (VANE-WRIGHT *et al.*, 1991).

Estudios de diversidad tomando los Noctuidos (Noctuidae Latreille, 1809) como modelo tienen al menos un cuádruple interés: (1) son la familia más rica en especies del orden Lepidoptera, a cualquier escala geográfica o ecológica que se considere (FIBIGER, 1990; GASTON, 1991; HEPPNER, 1991; SCOBLE, 1992); (2) en conexión con esto, son por lo general comparativamente más abundantes que el resto de las familias en cuanto a número de ejemplares (al menos, por lo que se sabe por muestreos con trampas de luz; JANZEN, 1988; BARLOW & WOJWOD, 1989; YELA & HERRERA, 1993; HOLLOWAY, 1992), lo que facilita estimaciones de parámetros sinecológicos (una vez corregidas las muestras para los factores ambientales que

distorsionan las tomas; YELA & HOLYOAK, 1997); (3) si bien la tendencia general de sus larvas es hacia la polifagia (YELA, 1992a), hay un buen número de especies monófagas sobre plantas vinculadas a condiciones ambientales muy concretas que cumplen bien el papel de «especies indicadoras» (HOLLOWAY, 1992), a lo que hay que sumar que poblaciones locales de especies polífagas pueden mostrar un grado relativamente alto de selectividad alimentaria (FOX & MORROW, 1981; BERNAYS & GRAHAM, 1988; JAENIKE, 1989; BERNAYS & CHAPMAN, 1994), las cuales también pueden cumplir este papel; y (4) su grado de endemismo es notable en algunas áreas, como por ejemplo en la iberobaleár.

De la composición faunística en Noctuidos de la Península Ibérica se tienen ya abundantes datos (CALLE, 1983; YELA & SARTO I MONTEYS, 1990; YELA, 1992a), si bien siguen descubriéndose especies inéditas de éste área y un porcentaje relativamente alto de las ya mencionadas están sujetas a cambios recurrentes de rango taxonómico y nomenclatorial. Esto es debido, en parte, a que el conocimiento que se tiene de ellas, consideradas individualmente, es todavía relativamente superficial. Por ello, a medida que el cuerpo de datos aumenta (lo que ocurre con cierta rapidez actualmente), se hacen necesarias revisiones puestas al día. En la medida en que se vayan teniendo suficientes datos de análoga fiabilidad sobre otros grupos taxonómicos, principalmente nocturnos, se podrán intentar análisis comparados de los patrones de diversidad en Lepidópteros de la Península Ibérica, e intentar desvelar los mecanismos subyacentes.

La última lista sistemática de los Noctuidos iberobaleares (YELA, 1992a) se basó principalmente en la de YELA & SARTO I MONTEYS (1990; véase dicho trabajo para justificación y relación de antecedentes) y en las investigaciones subsiguientes del autor. Desde aquella fecha han aparecido numerosos artículos dando a conocer primeras citas de Noctuidos para nuestra área o revisando la nomenclatura, la identidad o las relaciones filogenéticas de ciertas especies o grupos de especies. Además, más o menos sincrónicamente o con alguna posterioridad han visto la luz algunas obras de recopilación y revisión importantes, cuya documentación es necesario tener en cuenta y en su caso discutir (LAFONTAINE & POOLE, 1991; MATTHEWS, 1991; FIBIGER, 1993; POOLE, 1995; RONKAY & RONKAY, 1994, 1995; NOWACKI & FIBIGER, 1996). Dicha documentación hace referencia a todos los niveles taxonómicos, desde subfamilia hasta especie. También ha sido publicado un catálogo sistemático cuyo propósito es recoger los nombres de todos los Lepidópteros que habitan el área iberobaleár, cuya información respecto a Noctuidos exige algunos comentarios (véase VIVES MORENO, 1994; 1995; 1996).

Por la especial naturaleza de este artículo, a la vez que se presentan los resultados del trabajo faunístico-taxonómico se discuten las cuestiones particulares relativas a cada taxón, junto a argumentos de índole filogenética, añadiéndose a continuación varios apartados, a modo de discusión general, que complementan aspectos de nomenclatura, faunística, sistemática, filogenia y evolución.

Es conveniente señalar que representaciones filogenéticas de cualquier grupo de seres vivos son herramientas eficaces no sólo para describir las relaciones de parentesco evolutivo entre los elementos (táxones) que los componen (revisión en MARTIN PIERA, 1995). Durante la última década se han revelado muy útiles también para (1) examinar la base adaptativa de caracteres y (2) someter a prueba, mediante métodos comparativos (PAGEL & HARVEY, 1988; HARVEY & PAGEL, 1991), hipótesis que pronostican una asociación adaptativa entre dos o más caracteres o entre caracteres y variables ambientales (HARVEY & PAGEL, 1991; HERRERA, 1992; MILES & DUNHAM, 1993; FRUMHOFF & REEVE, 1994; LEROI *et al.*, 1994; MILLER & WENZEL, 1995). Así, la idea de que los análisis comparativos deben ser realizados en un contexto filogenético se ha afianzado fuertemente entre los biólogos evolutivos (LOSOS, 1994, 1996; MADDISON, 1994; FUTUYMA *et al.*, 1995; MARTINS & HANSEN, 1996). El estudio de la base adaptativa de ciertos atributos biológicos de los Noctuidos hace recomendable la verificación de la componente filogenética inherente a dichos atributos (YELA & HERRERA, 1993). Obviamente, se pueden llevar a cabo análisis comparativos en ausencia de filogenias (LOSOS, 1994), aunque pueden resultar poco precisos o erróneos (FELSENSTEIN, 1985; MARTINS & GARLAND, 1991). Resulta más ventajoso disponer de al menos una propuesta filogenética,

por incompleta que sea (MILES & DUNHAM, 1993; LOSOS, 1994). Por eso, aun cuando se esté todavía relativamente lejos de haber desvelado con un grado de confianza aceptable el parentesco entre ciertos grupos de nivel subfamiliar, se intenta en este trabajo una representación filogenética de los Noctuidos del globo, recogiendo el reto de ZILLI (1995): «decididos a establecer un sistema más natural para los Noctuidos, cualquier pieza adicional de información sobre las relaciones filogenéticas intrafamiliares será bienvenida». Así pues, tras examinar con criterios de parsimonia cladista todos los caracteres morfológicos disponibles (tanto de la bibliografía como resultantes de mis propias investigaciones), se ha construido un cladograma (véase apartado 4.9., fig. 9) que se propone como alternativa a los de KITCHING (1984) y POOLE (1995). El objetivo es triple: (1) sintetizar de alguna forma los conocimientos actuales, (2) dar contenido expícito a puntos de vista alternativos a los ya publicados y (3) servir de estímulo e hipótesis de partida para estudios subsiguientes.

MATERIAL Y MÉTODOS

La bibliografía contenida en revistas de faunística y taxonomía referente al periodo 1992-1996 ha sido examinada detenidamente, así como aquella otra sobre filogenia y evolución de Noctuidos.

Para la verificación de observaciones morfológicas y las subsiguientes proposiciones filogenéticas se ha examinado, bajo una lupa binocular de 6 a 40 aumentos, abundante material de adultos procedente de diversas colecciones particulares, de la del autor (JLY) (Sevilla), de la del Departamento de Biodiversidad (Entomología) del Museo Nacional de Ciencias Naturales (MNCN) (Madrid) y de la Unidad de Ecología Evolutiva de la Estación Biológica de Doñana (EBD) (Sevilla). Se realizaron también diferentes estudios comparativos sobre ejemplares de las colecciones del Department of Biodiversity (Entomology), Natural History Museum (NHM) (Londres), del Naturhistorisches Museum (NM) (Viena) y del Természettudományi Múzeum (TM) (Budapest), lo que se menciona en cada caso en el texto.

El estudio de la biología y la morfología comparada de las larvas de ciertas especies ha proporcionado o confirmado un buen número de datos acerca de su identidad y de sus relaciones de parentesco. Tras la recolección de orugas en el campo (tanto diurna como nocturna, y tanto por el procedimiento de búsqueda directa como de vareo), la cría se llevó a cabo bien en bolsas de plástico o en placas de Petri, sustituyéndose las hojas por otras frescas cada 2 o 3 días (según las circunstancias). La nomenclatura de las diferentes partes larvianas y de la quetotaxia sigue fundamentalmente a HINTON (1946), con modificaciones de BECK (1960) y KITCHING (1984, 1987; los segmentos torácicos se designan por T, los abdominales por A). La colección de larvas, infladas mediante aire caliente (FORSTER & WOHLFARHRT, 1954), liofilizadas (ALBRECHT, 1994, con modificaciones) o conservadas en una mezcla de alcohol y glicerina (BECK, 1960), queda depositada en Unidad de Ecología Evolutiva de la EBD (parte del material procedente de los muestreos en la Sierra de Cazorla) y en la colección particular del autor (JLY) (resto del material). La morfología externa de huevos y pupas también ha proporcionado en algunos casos argumentos importantes para la discusión de relaciones filogenéticas; todos los huevos y pupas estudiados, preparados en seco, quedan depositados en la colección JLY.

La identificación y estudio taxonómico de ejemplares adultos ha requerido, en la generalidad de los casos, estudio genital, habiéndose prestado especial atención a la correspondencia morfológica de las genitalias internas de machos y hembras (véanse detalles en MIKKOLA, 1992 y YELA, 1992a). Escleritos de diferentes partes del cuerpo (antenas, palpos, patas, alas, órganos timpánicos, etc.), importantes en la discriminación de relaciones de parentesco, se han preparado de manera análoga a las genitalias, por cocción en potasa, deshidratación en alcohol e inclusión en Bálsamo de Canadá o Euparal (véanse detalles en YELA, 1992a: 82).

El material imaginal estudiado, siempre que no se indique lo contrario, queda depositado en las siguientes colecciones (junto a las preparaciones microscópicas correspondientes): Unidad de Ecología Evolutiva, EBD (la mayor parte del material procedente de los muestreos en la Sierra de Cazorla); Centro de Recepción «El Acebuche», Parque Nacional de Doñana (material recolectado en dicho entorno); JLY (Sevilla) (resto del material recolectado). El material examinado de otras entidades públicas está depositado en dichas instituciones, como se menciona en cada caso.

Hay que indicar que en el texto no se enumeran detalladamente todos los ejemplares examinados, salvo en ocasiones concretas en las que resulta indispensable. Los resultados específicos de ciertos estudios parciales están siendo publicados separadamente (por ejemplo, YELA *et al.*, 1997); es allí donde se ofrecen dichos detalles.

Para describir la variabilidad de determinadas unidades morfológicas se han examinado algunos descriptores estadísticos generales mediante los procedimientos *FREQ* y *MEANS* del paquete estadístico *SAS* (1995). Con objeto de detectar discontinuidades en la distribución de frecuencias de caracteres genitales se han utilizado los procedimientos *NPARIWAY* (para análisis de características no paramétricas) y *GLM* (para *MANOVA* sobre variables continuas) del mismo paquete estadístico.

De acuerdo con la generalidad de los autores (HENNING, 1966; ELDRIDGE & CRACRAFT, 1980; KRISTENSEN, 1985; MINET, 1986), autapomorfía es cualquier condición derivada exclusiva de un clado, sea éste del nivel taxonómico que sea, definición que se ha adoptado aquí. Por sinapomorfía se entiende el estado de carácter derivado compartido por varios táxones. SÆTHER (1983, 1986) distingue tres tipos principales de sinapomorfías: (1) aquellas que han aparecido una única vez en el curso de la evolución de un grupo y que no muestran modificaciones secundarias (sinapomorfías objetivas), (2) aquellas otras que han aparecido varias veces o que han sufrido modificaciones secundarias (sinapomorfías subjetivas, que son las más difíciles de distinguir de las analogías) y (3) aquellas que están potencialmente presentes en un grupo determinado pero que no se manifiestan en todos sus miembros (sinapomorfías subyacentes u homoiologías) (véase también MINET, 1991). Plesiomorfía es la condición ancestral de un carácter dado. De acuerdo con HENNING (1965, 1966) y NELSON (1971), cuyas definiciones parecen las más ampliamente aceptadas, se considera grupo parafilético aquel grupo monofilético que no contiene todos los grupos monofiléticos subordinados, y polifilético aquel que contiene grupos no directamente relacionados por una relación de descendencia (es decir, agrupados en función de analogías). Para otras equivalencias, véase resumen en MINET (1986: 313).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1. Tratamiento individual de táxones de rango especie o superior.

La numeración de cada párrafo se corresponde con la que aparece en el apéndice entre corchetes tras ciertos nombres subfamiliares, tribales y específicos. Argumentos adicionales a los aportados aquí sobre cuestiones faunísticas, taxonómicas o nomenclatoriales relativas a Noctuidos iberobaleares pueden encontrarse en YELA & SARTO I MONTEYS (1990) y en YELA (1992a) (por ejemplo, acerca de *Thalpophila matura* Hufnagel y sus «subespecies»). En todos aquellos casos en que no se han producido novedades reseñables desde la última mención en dichos dos trabajos no se han añadido más comentarios, con objeto de evitar repeticiones.

1. **Subfamilia Aganainae Saalmüller, 1884.** De acuerdo con MINET (1986: 305) existen dos posibles autapomorfías que pueden definir a los Noctuidos. Una de ellas, en concreto la situación y proximidad de las cavidades contratimpánicas (= cavidades timpánicas internas o sacos timpánicos IV, según los autores; véase GÓMEZ BUSTILLO *et al.*, 1986: 54 y YELA,

1992a: 178, fig. 53) es puesta en duda por el propio autor, ya que es compartida por muchos Arctidos, Limántridos e incluso Notodóntidos. El estado de carácter exclusivo de los Noctuidos y compartido por todos sus grupos integrantes estriba en la presencia, en las zonas pleurales del segmento A1 de los adultos, de un par de bandas esclerosadas postespiraculares (una a cada lado), característicamente alargadas en su parte dorsal (en la parte ventral pueden estar reducidas), que relacionan las prolongaciones ántero-laterales del uroesternito II con los escleritos laterotergales correspondientes del uroesternito I (véase la misma figura en YELA, 1992a). Estas bandas postespiraculares faltan en todas las demás familias de Noctuoideos, excepto en algunos Arctidos «superiores» (de acuerdo con el término usado por MINET, 1986). Sin embargo, en éstos la forma de las bandas es diferente, lo que debe indicar un origen distinto y asincrónico (no homologable). Los Aganainae (= Hypsinae *sensu auct.*; = Callimorphinae), cuya estrecha relación con los Noctuidae ha sido señalada por diferentes autores (ZERNY & BEIER, 1936; GARDNER, 1941; FRANCLEMONT & TODD, 1983; KITCHING, 1984; HOLLOWAY, 1988), comparten con éstos la mencionada apomorffia, por lo que en función de criterios cladísticos han de ser considerados como integrantes, más o menos singulares o primitivos, de esta familia (MINET, 1986; SCOBLE, 1992).

Respecto a las cavidades contratimpánicas, y al órgano timpánico en general, el patrón aganaino es a grandes rasgos asimilable al de los Noctuidos (falta el timbal, que proporciona el carácter autapomórfico por excelencia de los Arctidos; KITCHING, 1984; MINET, 1986; COMMON, 1990; SCOBLE, 1992). El opérculo, muy reducido, tiene posición preespiracular, lo que indujo a KITCHING (1984) a excluir a los Aganainos de los Noctuidos (puesto que dicho autor consideraba la posición postespiracular como la autapomorffia definitoria de los Noctuidos, lo que en principio no parece sostenible; véase punto 8). La posición preespiracular en Aganainos puede interpretarse como un mantenimiento del estado plesiomórfico propio de la inmensa mayoría del resto de los Noctuoideos (MINET, 1986; SCOBLE, 1992), aunque pudiera ser una modificación secundaria o vuelta al estado original preespiracular. En este último supuesto, este tipo de reversión habría ocurrido al menos dos veces a lo largo de la evolución de los Noctuidos (en concreto en Aganainae y en Herminiinae; véase punto 8).

Las larvas de los Noctuidos, como norma general, tienen a cada lado 2 setas subventrales (SV) en el protórax (T1), 1 en el mesotórax (T2) y 1 en el metatórax (T3) (estado «2+1+1»), salvo contadas excepciones (los Eariinae y las *Brithys* y *Xanthopastis*; véanse puntos 3 y 70). El estado de carácter «2+1+1» es general para el orden Lepidoptera (STEHR, 1987), y por tanto plesiomórfico; los Aganainos comparten esta condición (GARDNER, 1941; KITCHING, 1984). Dentro de la superfamilia Noctuoidea la poseen además algunos Notodontidae (GODFREY & APPLEBY, 1987). El resto de las familias de Noctuoideos muestra patrones «2+2+2» (2 setas subventrales en cada uno de los segmentos torácicos) (Arctiidae, Doidae y el resto de Notodontidae), «2+3+2» o «2+3+3» (Oenosandridae) o poseen en posición SV verrugas de setas secundarias que hasta el momento han dificultado una caracterización precisa de la condición quetotáctica primaria (Lymantriidae) (véase KITCHING, 1984; STEHR, 1987; COMMON, 1990; MILLER, 1991; SCOBLE, 1992). Los patrones «2+2+2», «2+3+2» y «2+3+3» han surgido independientemente en varias ocasiones a lo largo de la evolución de los Lepidópteros (COMMON, 1990), lo que dificulta una interpretación filogenética del estado «2+2+2»; en todo caso, los Arctidos (que incluyen las líneas filogenéticas ctenuchinas y sintominas; SCOBLE, 1992) se diferencian de los Aganainos en esta condición, que sin embargo éstos últimos comparten con Noctuidos. El estado «2+2+2» de algunos Noctuidos (arriba mencionados) se interpreta en este contexto como una convergencia.

La presencia de setas secundarias sobre verrugas en las larvas de los Aganainos, que las asemejan superficialmente a las de algunos Arctidos (véase GÓMEZ DE AIZPURUA, 1988), ha contribuido decisivamente a que durante mucho tiempo la mayoría de los autores consideraran a los primeros como subfamilia de los segundos, o al menos tuvieran a ambos por dos grupos muy estrechamente relacionados. Sin embargo, algunos otros grupos de Noctuidos poseen, al menos en algún estadio larvario, setas supranumerarias en mayor o menor número, agrupadas o no en verrugas (Pantheinae, Nolinae, muchos Acronictinae, Raphiinae,

Bryophilinae, *Diloba caeruleocephala* (Linnaeus, 1758), algunas *Conistra* Hübner, 1821 del subgénero *Dasycampa* Guenée, 1837), por lo que este carácter por sí solo no es útil como discriminante a este nivel (véase interpretación filogenética en la fig. 9, en la que la condición de pilosidad secundaria se considera una analogía en todos los casos mencionados excepto en Aganainae y Pantheinae, en que se considera un estado de carácter plesiomórfico). Las orugas de muchos Noctuidos, por otro lado, poseen una glándula protorácica cervical ventral de disposición vertical (*adenosma*), de la que carecen los Arctidos (véase clado 3 en la fig. 9); también carecen de ella los Aganainos, bien por no haberla adquirido en el curso de su diferenciación (lo que en principio parece más probable), bien por haberla perdido por reducción secundaria.

El aspecto externo de los Aganainos adultos recuerda mucho más al de ciertos Arctidos que al de los Noctuidos «típicos»; sin embargo, esta semejanza debe ser convergente, debida a determinados hábitos ecológicos. Los Aganainos tienen vuelo fundamentalmente diurno y los mencionados Arctidos tienden a permanecer posados por el día en lugares relativamente expuestos, lo que les haría presas accesibles a los depredadores si no fuera por su coloración y diseño aposemático, con puntos y bandas sobre fondo de color brillante. Muchas de las modificaciones de los Aganainos adultos sobre el patrón general de los Noctuidos pueden ser debidas a su particular forma de vida. En cualquier caso, parece evidente que, de ser realmente Noctuidos, se trata de un grupo situado en la base de la evolución de esta familia.

2. Subfamilia Pantheinae Smith & Dyar, 1898. Se trata de otro grupo basal en la evolución de los Noctuidos (LAFONTAINE & POOLE, 1991), cuyas peculiares características morfológicas han sido descritas numerosas veces (véase, por ejemplo, BECK, 1960; KITCHING, 1984). En bastantes ocasiones (SPULER, 1910; CRUMB, 1956; BECK, 1960; MERZHEEVSKAYA, 1989; DUFAY, 1976b) se ha relacionado con los Acronictinae, probablemente por poseer lo que aquí se interpreta como una llamativa analogía larvaria surgida independientemente (el cuerpo recubierto de numerosas setas secundarias, generalmente dispuestas sobre el tronco en verrugas características; véase BECK, 1960 o MERZHEEVSKAYA, 1989). Sin embargo, los Pantheinae no poseen esclerito libre que articule con *vinculum* y *tegumen* en el andropigio (observaciones propias), lo que es característico para los «cuadrifinoides» (LAFONTAINE & POOLE, 1991), esclerito que sí está presente en Acronictinae. Por otra parte, los ojos de los adultos están recubiertos de sedas interfacetales relativamente largas (HAMPSON, 1903; HOLLOWAY, 1985), cosa que no ocurre en los Acronictinos. Aquí se considera provisionalmente a los Pantheinae como un grupo «primitivo», puesto que muestra numerosos estados de carácter poco diferenciados (Lafontaine, com. pers., 1989; LAFONTAINE & POOLE, 1991). Entre ellos pueden resaltarse (1) la estructura del corion del huevo, relativamente simple y de tipo «cuadrifinoide» (observaciones propias) y (2) la morfología timpánica, sin esclerito nodular timpánico «en hombrera», con las cavidades contratimpánicas separadas y el opérculo muy simple (RICHARDS, 1932: 28; KITCHING, 1984: 219-220; obs. pers.). SCOBLE (1992) advierte de la posibilidad de que los Panteinos sean excluidos de los Noctuidos en un futuro próximo, pero no indica en virtud de qué caracteres; Kristensen (NOWACKI & FIBIGER, 1996) de hecho los excluye. Aunque como observó MOSHER (1916) la pupa de algunos Panteinos tiene más en común con la de los Arctidos que con la de Noctuidos, otra numerosa serie de estados de carácter los vinculan indudablemente con los Noctuidos: la presencia en A1 de los adultos de las bandas esclerosadas postspiraculares que caracterizan a la familia (véase punto 1), de glándula protorácica cervical ventral en las larvas y de opérculo timpánico postspiracular. Debe mencionarse que POOLE (1995) y SPEIDEL & NAUMANN (1995), recogiendo ideas de BÖRNER (1949), sugieren de nuevo 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 espiritrompa; sin embargo, la validez filogenética de este estado de carácter ha de ser constatada (SPEIDEL & NAUMANN, 1995: 134), puesto que puede ser convergente.

3. Subfamilia Eariinae Beck, 1996. BECK (1960, 1996) indica algunas diferencias larvarias importantes respecto de Chloephorinae: (1) piel del tronco densamente recubierta de finas

espículas; (2) setas D_2 y L_2 situadas sobre pequeñas elevaciones cónicas, especialmente apreciables en T2 y T3; (3) presencia de una seda simple en el grupo L_3 en los segmentos A3 a A6. El *retinaculum* de los machos está transformado en un mechón de pelo (HAMPSON, 1903, 1912; KITCHING, 1984), lo que se considera autapomórfico para la subfamilia. BECK (1996) propone considerar este grupo dentro de Chloephorinae, a nivel de tribu. Posteriormente, Kristensen (en KARSHOLT & RAZOWSKI, 1996) segrega Eariinae de Chloephorinae y opta por excluir ambas subfamilias de los Noctuidos, incluyéndolos en Nolidae (argumentos en contra de esta opinión son expuestos más adelante; véase apartado 4.9.). Todos los restantes grupos del mismo complejo (Chloephorinae, Sarrothripinae y Nolinae) presentan un *retinaculum* no en forma pilosa, pero sí del mismo tipo general (en forma de barra; véase SPEIDEL & NAUMANN, 1995), lo que es interpretado por Kristensen como estado plesiomórfico (los Arctidos lo comparten). En mi opinión, de acuerdo con los datos manejados hasta ahora, los Eariinae pueden considerarse Noctuidos bien diferenciados, tanto en estado larvario (algunas de las diferencias encontradas por BECK, 1960 y 1996, podrían ser también autapomórficas) como en su morfología genital. En el andropigio, la *costa* está muy esclerosada, y por lo general presenta procesos digitiformes; en el ginopigio, la *bursa* tiende a ovoide y la *bulla seminalis* es globosa y está muy desarrollada (véase, por ejemplo, GÓMEZ BUSTILLO *et al.*, 1986: 170). El patrón quetotáctico torácico subventral «2+2+2» de las larvas de los Eariinae (ya mencionado en el punto 1) se interpreta como una convergencia.

4. *Earias vernana* (Fabricius, 1787). En YELA (1992a) se indicó esta especie como ausente de la fauna ibérica. Sin embargo, existen al menos tres citas fidedignas de España (SARTO I MONTEYS, 1985; TRAUOGOTT-OLSEN, 1985; CIFUENTES, 1989), de Gerona, Granada y Navarra, respectivamente. De acuerdo con SARTO I MONTEYS (1985; com. pers.), existen además algunas menciones antiguas de Portugal que podrían ser correctas, así como una comunicación personal de Passos de Carvalho, quien recolectó *E. vernana* en Gerês y Vila Real.

5. Subfamilia Chloephorinae Stainton, 1859. Tras la exclusión de las *Earias* Hübner, [1825] (véase punto 3) y de los Bagisarinae (véase punto 24), esta subfamilia queda reducida a dos especies en el área iberobaleár, *Bena bicolorana* (Fuessly, 1775) y *Pseudoips prasinana* (Linnaeus, 1758), especies con la piel del tronco larvario sin recubrir de finas espículas, con las setas D_2 y L_2 de T2 y T3 situadas directamente sobre la piel (BECK, 1960) y, en el andropigio, con la *costa* apenas esclerosada y sin procesos (obs. pers.).

6. *Bena bicolorana* (Fuessly, 1775) y *Pseudoips prasinana* (Linnaeus, 1758). La correspondencia de estas dos especies con sus combinaciones binomiales respectivas ha sufrido multitud de vicisitudes a lo largo de los últimos años. Cabía esperar que NYE (1975) hubiera resuelto definitivamente la cuestión. Sin embargo, MIKKOLA & HONEY (1993) la reabren, y tras examinar los tipos de Linnaeus, establecen las siguientes combinaciones y sinonimias:

- Bena bicolorana* (Fuessly, 1775)
 (=quercana [Denis & Schiffermüller], 1775)
 (=prasinana auct., nec Linnaeus)
Pseudoips prasinana (Linnaeus, 1758)
 (=faganus Fabricius, 1781)

B. bicolorana es la especie de alas anteriores verdes cruzadas por sendas líneas blancas (*P. fagana* en CALLE, 1983: fig. 571h); *P. prasinana*, por contra, es aquella algo menor y con escamaciones rosáceas sobre las líneas transversales blancas de las alas anteriores, fimbrias, termen, antenas y patas (*B. prasinana* en CALLE, 1983: figs. 570m, 570h y 570f).

Por otro lado, la cuestión de la terminación de los nombres específicos en función del género gramatical de los nombres genéricos correspondientes ha sido muy debatida. VARIS *et al.* (1987) y MIKKOLA & HONEY (1993) son partidarios de usar la congruencia gramatical, y denominan *Bena prasinana* y *Pseudoips faganus*, y *B. bicolorana* y *P. prasinanus*, respecti-

vamente, a estas especies, criterio nomenclatorial adoptado por YELA & SARTO I MONTEYS (1990). Por su parte, FIBIGER & HACKER (1991) prefieren seguir utilizando los nombres tal y como lo han sido tradicionalmente, fundamentalmente por razones de estabilidad nomenclatorial, y de acuerdo con NYE (1975) y KARSHOLT (1985) las denominan *B. prasinana* y *P. fagana*. Sin entrar a discutir el asunto, que en mi opinión carece de mayor trascendencia, me adhiero provisionalmente a la postura que actualmente está más extendida (véase FIBIGER & HACKER, 1991: 20). El mismo argumento sirve para los casos de *Polypogon tentacularia*, *Tathorhynchus exsiccata*, *Sideridis reticulata*, *Eurois occulta*, *Eugnorisma depuncta*, etc.

7. *Nycteola degenerana* (Hübner, [1799]). En YELA & SARTO I MONTEYS (1990) se propone su exclusión del catálogo faunístico ibérico al suponerse razonadamente que las menciones publicadas, antiguas, correspondían a *N. siculana* (Fuchs, 1899). La cita de FASSNIDGE (1934) es, sin embargo, recogida por REDONDO (1990), quien incluye *N. degenerana* entre los Noctuidos de Aragón. El material que sirvió a Fassnidge para su cita, depositado en el NHM (Londres), ha sido examinado, y como era de suponer es referible a *N. siculana* (fig. 1). Procede la eliminación de *N. degenerana* del catálogo ibérico.

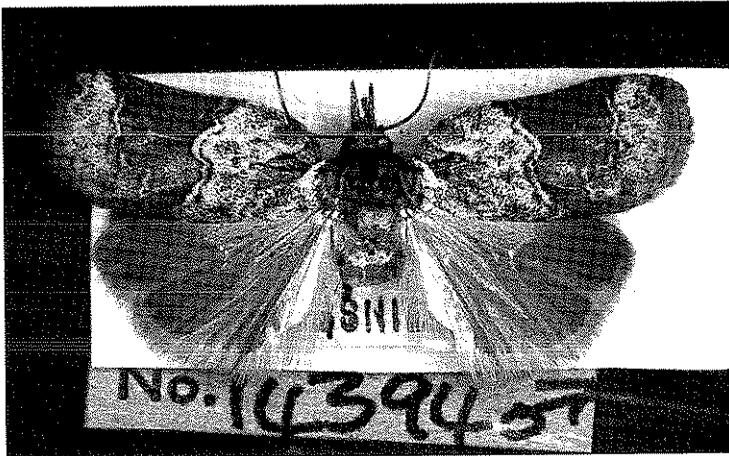


Figura 1. Uno de los 14 ejemplares de *Nycteola siculana* (Fuchs) recolectados en Jaca, citados como *N. degenerana* (Hb.) por FASSNIDGE (1934). Coll. NHM, Londres. Fotografía: M. R. Honey. Véase punto 7.
One of the 14 specimens of *Nycteola siculana* (Fuchs) collected in Jaca, mentioned as *N. degenerana* (Hb.) by FASSNIDGE (1934). Coll. NHM, London. Photograph: M. R. Honey. See point 7.

8. Subfamilia **Herminiinae** Leach, [1815]. Durante algunos años o bien se separó este grupo de los Noctuidos (KITCHING, 1984; KRISTENSEN, 1985; COMMON, 1990; véase también HERRICH-SCHÄFFER, 1845), o bien se relacionó como su primera subfamilia (SUGI, 1982; FRANCLEMONT & TODD, 1983; BELLAVISTA, 1985; FIBIGER & HACKER, 1991; YELA, 1992a). La posición preespiracular de su opérculo timpánico (FORBES, 1918; KITCHING, 1984; OWADA, 1987) dió lugar a diferentes interpretaciones, incluida, como se ha dicho, su exclusión de los Noctuidos, ya que se interpretó que la principal autopomorfía de éstos podía estribar en la posición postespiracular del opérculo (KITCHING, 1984; KRISTENSEN, 1985). LAFONTAINE & POOLE (1991), BECK (1992a) y POOLE (1995) indican que a lo largo de la filogenia de los Noctuidos se han producido numerosos casos de revés del estado de un carácter a su estado original. En palabras de POOLE (1995), «[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» (véase también FUTUYMA, 1986, para una discusión general del fenómeno). Éste bien pudo haber sido uno de estos casos (véase argumentos en RICHARDS, 1932 y OWADA, 1987). Una prueba indirecta es la cantidad de características comunes que Herminiinae comparte con otros grupos supuestamente cercanos (Strepsimaninae, Hypeninae) (véase BERIO, 1991, para una relación detallada). Kristensen (en KARSHOLT & RAZOWSKI, 1996) admite por fin (implícitamente) que la posición preespiracular en herminiinos representa una vuelta al estado plesiomórfico. Cabe, pues, considerar a los herminiinos como un clado avanzado de la evolución de la línea «deltoide-catocalinoide» (véase apartado 4.9. y fig. 9), cuya principal autapomorfia estriba en las tibias protorácicas modificadas de los machos, en general con una expansión esclerosada que da cobijo a mechones de pelos muy desarrollados de función olorosa (SMITH, 1895; KITCHING, 1984; OWADA, 1987). Otra característica importante es que poseen el metepímero abultado, situado en posición ventral a la cavidad contratimpánica (KITCHING, 1984); pero se duda que este estado de carácter represente una apomorfia, pues una condición similar aparece también en Plusiinae.

La posición postespiracular del opérculo timpánico en Noctuidos debe desecharse como autapomórfica de la familia en conjunto. Su utilidad como carácter en la filogenia de Noctuidos incluso ha sido puesta en duda por algunos autores, no sólo porque existan grupos subfamiliares que muestren la condición plesiomórfica preespiracular (Aganainae, Herminiinae), sino sobre todo porque algunas especies de otras familias de Noctuoideos poseen opérculo postespiracular (MINET, 1986).

9. *Polypogon plumigeralis* (Hübner, [1825]) y *Pechipogo simplicicornis* (Zerny, 1935). Estas dos especies de Noctuidos herminiinos habían sido reconocidas como diferentes y mencionadas como *Pechipogo plumigeralis* (Hübner, [1825]) y *Polypogon crinalis* Treitschke, 1829 por AGENJO (1977a, b), GÓMEZ BUSTILLO *et al.* (1981, 1986), CALLE (1983), YELA (1990, 1992a) y YELA & SARTO I MONTEYS (1990). Sin embargo, los nombres *plumigeralis* y *crinalis* son sinónimos, y referibles a la especie usualmente conocida como *P. plumigeralis* Hb. (de acuerdo con el examen de los dos sintipos de *crinalis* efectuado por L. Ronkay; YELA *et al.*, 1997). Quedaba, pues, abierta la cuestión sobre la identidad de la segunda especie, que ha resultado ser *P. simplicicornis* Zy. (descrita de Marruecos). Designación de neotipos, caracterización morfológica de las dos especies, atribución genérica y cuestiones de nomenclatura son ofrecidas en YELA *et al.* (1997). La especie denominada *Polypogon crinalis* en YELA (1992a) (fig. 1, lámina 1, páginas 110-111) es referible a *Polypogon plumigeralis*. Aquella otra denominada *Polypogon crinalis* en CALLE (1983) (fig. 657, lámina 50, páginas 372-373) y *Pechipogo plumigeralis* en YELA (1992a) (fig. 2, lámina 1, páginas 110-111) es referible a *Pechipogo simplicicornis*.

BERIO (1989, 1991) propone el género *Microphtha*, con *plumigeralis* como especie tipo. La diferencia fundamental con respecto a *Polypogon* estriba en la longitud de los palpos, mayor en *Polypogon*; hay otras diferencias en patas protorácicas, genitalia, etc., pero todas ellas parecen menores en un grupo tan protéico como los Herminiinos (véase OWADA, 1987). En mi opinión, *Microphtha* es subsumible en *Polypogon* (YELA *et al.*, 1997), opcionalmente a nivel de subgénero.

10. *Polypogon gryphalis* (Zerny, 1935). Esta especie fue eliminada del catálogo iberobaleare por YELA & SARTO I MONTEYS (1990), puesto que la cita original era errónea. Posteriormente ha sido recolectada en Cataluña (STEFANESCU, 1995).

11. Subfamilia Strepsimaninae Meyrick, 1933. MINET (1986) propuso incluir el género *Strepsimanus* Meyrick, 1933 en Noctuidae, en función de su similitud morfológica (especialmente la forma de sus palpos) con las especies de *Hypenodes* Doubleday, 1850. De acuerdo con Kitching & Rawlins (en prensa; en KARSHOLT & RAZOWSKI, 1996), Hypenodinae Forbes,

1954 es un sinónimo posterior de *Strepsimaninae* Meyrick, 1933. Ello equivale a admitir que los adultos de *Strepsimanes* carecen de ocelos en la cápsula cefálica, y en definitiva que son estructuralmente asimilables a los *Hypenodinae*. Me adhiero provisionalmente a este parecer, si bien no he podido examinar material personalmente.

12. **Tribu Boletobini Grote, 1895.** Al quedar incluidas las *Parascotia* Hübner, [1825], el nombre utilizable para este grupo es el de *Boletobiini* Grote, 1895. *Rivulini* Tutt, 1902 deviene un sinónimo subsiguiente. De acuerdo con MILLER (1991) y SPEIDEL *et al.* (1996), las especies de este grupo se caracterizan por la morfología de la espiritrompa, cuya superficie muestra una estructura especializada (sin sensilas estilocónicas). Se discute si este estado de carácter representa una autapomorfia; de hecho, algunos *Notodóntidos* poseen una estructura similar (MILLER, 1991) (compárese con punto 2). Por otro lado, la distribución de los estados de carácter relativos a la morfología de la espiritrompa a lo largo y ancho del árbol filogenético de los noctuidos es muy desigual entre grupos, lo que dificulta grandemente una interpretación filogenética bien fundamentada (véase un intento en SPEIDEL *et al.*, 1996). Por lo demás, los *Boletobinos* son asimilables al patrón general de los *Hipeninos*, por lo que aquí se les incluye en *Hypeninae* Herrich-Schäffer, 1845 (NOWACKI & FIBIGER, 1996; Kitching & Rawlins en KARSHOLT & RAZOWSKI, 1996; Kristensen en KARSHOLT & RAZOWSKI, 1996).

13. *Zebeeba falsalis* (Herrich-Schäffer, 1839). En virtud de la morfología de la espiritrompa, Kristensen (en NOWACKI & FIBIGER, 1996) y SPEIDEL *et al.* (1996) sitúan esta especie entre los *Hypeninae* *Boletobiini* (= *Rivulini*) (véase punto 12), de los que por otro lado no difiere significativamente en otros caracteres (obs. pers.).

14. *Phytometra luna* (Zerny, 1927). La especie fue descrita como *Porthymia luna*, por lo que al pasar a otro género el nombre del descriptor y el año deben ir incluidos entre paréntesis (que se omitió en YELA, 1992a). El mismo comentario vale para *Cryphia ochsi* (Boursin, 1941), descrita como *Bryophila ochsi*, y para *Pseudaporophyla haasi* (Staudinger, 1892), descrita como *Aporophyla haasi*.

15. **Tribu Tytini Beck, 1996.** BECK (1996) ha propuesto la subtribu *Tytina* Beck, 1996 (dentro de la tribu *Acontiini* de la subfamilia *Cuculliinae*, según su particular forma de entender las relaciones entre los diferentes grupos de *Noctuidos*) para *Tyta luctuosa* ([Denis & Schiffermüller], 1775), especie peculiar cuya posición sistemática ha sido muy debatida (compárese, por ejemplo, AGENJO, 1947 y DUFAY, 1976b). En mi opinión, se hace necesario estudiar más en detalle su anatomía para asegurar su posición. Aquí se mantiene en *Catocalinae*, con rango de tribu, pero se admite que puede no ser su lugar natural.

16. **Tribu Aediini Beck, 1960.** Fue propuesta, con rango de subfamilia, por BECK (1960). Su posición sistemática no está aclarada. Como en el caso anterior, se mantiene dentro de *Catocalinae* con rango de tribu hasta que todas las especies implicadas hayan sido estudiadas en detalle y sus relaciones filogenéticas puedan discutirse con mayor base.

17. *Apopstes spectrum* (Esper, 1787). Su adscripción subfamiliar ha sido muy debatida (véase resumen en BECK, 1992a). Esta especie representa un mosaico de caracteres larvarios cuculinos y catocalinos y adultos catocalinos (BECK, 1992a, 1996; Ronkay, com. pers.; Yela, obs. pers.). Se sitúa provisionalmente en *Catocalinae* *Toxocampini* junto a *Lygephila* Billberg, 1820, *Tathorhynchus* Hampson, 1894 y *Autophila* Hübner, [1823], géneros con cuyas especies está aparentemente emparentada de cerca: su complicada morfología genital es análoga (Ronkay, com. pers., Yela, obs. pers.), carece de esclerito articulador entre *vinculum* y *tegumen* (obs. pers.) y la larva posee 3 setas en el grupo SV en A1 (BECK, 1996).

18. **Subfamilias Eustrotiinae Grote, 1882 y Acontiinae Boisduval, 1840.** *Acontiinae sensu lato* es una subfamilia que, tal como había sido considerada clásicamente, es claramente un grupo polifilético, que no puede ser caracterizado en conjunto por ninguna autapomorfia (véase discusión y referencias en KITCHING, 1984 y en ZILLI, 1995), tal como ocurre con algunas otras subfamilias dentro de los *Noctuidos* (KITCHING, 1984; LAFONTAINE & POOLE 1991; BECK, 1992a; SCOBLE, 1992; YELA, 1992a; POOLE, 1995; SPEIDEL & NAUMANN, 1995).

BECK (1992a), basándose en caracteres larvarios, propone la disgregación de los Acontiinae (s. l.) en dos grupos, uno subsumible en Cuculliinae y otro que denomina Eublemiinae Forbes, 1954 (véase FRANCLEMONT & TODD, 1983 y KITCHING, 1984, donde ya se justificaba la separación de los Acontinos en al menos dos grupos). Asumiendo en parte esta hipótesis, VIVES MORENO (1994) considera una subfamilia Acontiinae que incluye aquellos géneros que Beck sitúa en Cuculliinae, más otra (Eublemiinae) que abarca todos los restantes; sin embargo, no ofrece ninguna justificación a su postura. POOLE (1995) sitúa la cuestión en su contexto, y considera las dos subfamilias paleárticas Eustrotiinae y Acontiinae (sólo en parte asimilables a Eublemiinae y Acontiinae *sensu* Vives Moreno). Eustrotiinae queda, por los datos que se tienen hasta el momento, bien caracterizado como grupo monofilético; la principal autapomorfía hace referencia a la peculiar posición de MD₁ en los segmentos A1 hasta A8 (detalles en BECK, 1992a: 26, donde se les denomina Eublemiinae). De acuerdo con los argumentos de POOLE (1995), en Eustrotiinae quedan englobados los géneros *Protodeltote* Ueda, 1984 y *Deltote* [Reichenbach], 1817, aparentemente considerados Cuculliinae por BECK (1992a) (véase BECK, 1996, donde ya quedan incluidos en Eustrotiinae) y Acontiinae por VIVES MORENO (1994). De esta forma, Acontiinae *sensu* VIVES MORENO (1994) deviene un grupo polifilético y parafilético, y Eublemiinae *sensu* VIVES MORENO (1994) un grupo parafilético (Cuculliinae *sensu* BECK, 1992a y 1996, es también al menos polifilético). Los Acontiinae *sensu* POOLE (1995) pueden ser también un grupo artificial, como dicho autor advierte, aunque la presencia de un pleurito libre en A8 en los machos adultos y la presencia de un *alula* esclerosada y relativamente grande sobre el órgano timpánico (RICHARDS, 1932; KITCHING, 1984) pueden ser autapomórficas para el grupo (véase fig. 9). Además de estas características, existe otra serie de particularidades morfológicas que permite tratarlos provisionalmente como un grupo compacto: vena M2 de las alas traseras bien desarrollada, cierta reducción del opérculo timpánico, de *coremata* dobles y evaginables en el octavo uroesternito de los machos adultos, de esclerito articulador entre *vinculum* y *tegumen* (fuertemente soldado a ambos) y, en las larvas, de dos setas SV en A1 (véase KITCHING, 1984 y POOLE, 1995) (los dos últimos estados de carácter son típicamente «trifinoides»). La inclusión de los Acontiinae (*sensu stricto*) en Cuculliinae, como propone BECK (1992a, 1996), no parece justificada en función de los dos primeros estados de carácter que se acaban de mencionar y de otras características de los adultos (venación alar, morfología genital, estructura de los palpos, etc.; véase LAFONTAINE & POOLE, 1991); las peculiaridades larvarias que comparten Acontiinae y Cuculliinae (reseñadas en BECK, 1992a) son plesiomórficas. De manera provisional, en función de los argumentos aportados por KITCHING (1984), BECK (1992a) y POOLE (1995), me adhiero a la postura de considerar dos «subfamilias», Eustrotiinae (de afinidades «cuadrefinoides») y Acontiinae (de afinidades «trifinoides»), si bien estos grupos siguen necesitados de un examen cladístico mucho más riguroso e intenso. La separación de Eustrotiinae y Eublemiinae (BECK, 1996), aunque posible, no está sustentada por datos explícitamente razonados, y necesita ser demostrada.

19. *Odice arcuinna* (Hübner, 1790). DUFAY (1980) postuló el rango de especie para *Odice blandula* (Rambur, 1858), pero no especificó suficientemente las diferencias con respecto a *O. arcuinna*. La semejanza genital entre ambas es resaltada por YELA (1992a). Posteriormente, se ha procedido al examen comparado de numeroso material de diferentes procedencias (España, Austria, Hungría, Grecia, Turquía y Mongolia; coll. Barry Goater, Gábor Ronkay, JLY, MNCN, NH, NHM y TM). Se concluye que es imposible distinguir genitualmente ambos táxones, por lo que representan una única morfoespecie, es decir, no tenemos argumento alguno que nos permita tratarlas como más de una morfoespecie. Ciertas poblaciones de Mongolia y Turquía son además prácticamente indistinguibles en su aspecto externo de las ibéricas. Se establece, pues, la sinonimia *Odice arcuinna* (Hübner, 1790) = *Odice blandula* (Rambur, 1858), *syn. n.* Un examen más detallado de la distribución geográfica permitirá decidir si *O. blandula* representa un aislado geográfico (subespecie) o si es simplemente una forma infrasubespécífica.

20. *Eublemma rosina* (Hübner, [1803]). Mencionada como nueva para la fauna de España por PÉREZ-LÓPEZ & MORENTE-BENÍTEZ (1995), según tres ejemplares recolectados en Baza (Granada).

21. *Eublemma pallidula* (Herrich-Schäffer, 1856). Fue eliminada del censo ibérico por YELA & SARTO I MONTEYS (1990), donde se decía textualmente (pág. 48): «Especie propia de la Europa más oriental y del Asia anterior y media, incluida la Península Arábiga y algunas áreas de Africa oriental». No existe ni en la Península Ibérica, ni en toda Europa occidental, ni en el Magreb. Ecológicamente, es especie vinculada a biotopos secos, desde esteparios a semidesérticos («erémica»; véase YELA & SARTO I MONTEYS, 1990). VIVES MORENO (1994) la incluye en su catálogo de la fauna ibérica, si bien más adelante (VIVES MORENO, 1995) rectifica y vuelve a eliminarla. No aclara en virtud de qué criterio considera que las citas portuguesas, de localidades de mayor o menor influencia atlántica, deberían revisarse. Teniendo en cuenta la cantidad y calidad de los errores de identificación publicados por M^a Amélia da Silva Cruz (que fue quien citó de Portugal esta especie; véanse referencias en YELA & SARTO I MONTEYS, 1990), procede eliminarla sin más comentario.

22. *Eublemma amoena* (Hübner, [1803]). *Phalaena Noctua respersa* Hübner, 1790 es un homónimo primario posterior de *Noctua respersa* [Denis & Schiffermüller], 1775. Sin embargo, éste último nombre se refiere a otra especie, la que hoy se conoce como *Hoplodrina respersa* ([Denis & Schiffermüller], 1775). El sinónimo utilizable más antiguo es *Eublemma amoena* (Hübner, [1803]) (véase Honey en KARSHOLT & RAZOWSKI, 1996).

23. *Eublemma albida* (Duponchel, 1843). De acuerdo con Fibiger (com. pers.), quien ha examinado un material muy numeroso (incluidos los tipos), se trata de una sinonimia de *E. albicans* (Guenée, 1852), por lo que lo es también de *E. gueneei* (Spuler, 1907) (FIBIGER & HACKER, 1991; NOWACKI & FIBIGER, 1996; KARSHOLT & RAZOWSKI, 1996). Examinado algún material norteafricano, asiático y español (*coll.* MNCN, TM y JLY), la hipótesis de Fibiger parece correcta.

24. *Eublemma candicans* (Rambur, 1858). FIBIGER & HACKER (1991) expresan sus dudas de que *E. candicans* (Rambur, 1858) fuera coespecífica de *E. albida* (= *E. albicans*), como ya habían hecho antes otros autores (CULOT, 1914-1917; YELA & SARTO I MONTEYS, 1990, y bibliografía allí citada). Sin embargo, NOWACKI & FIBIGER (1996) la tratan como especie independiente. Un ejemplar de Túnez depositado en el TM ha sido examinado, confirmándose esta última opinión.

25. **Subfamilia Bagisarinae Crumb, 1956.** CRUMB (1956) reconoce algunos caracteres larvarios que le llevan a separar este grupo de Chloephorinae (véase también HEINRICH, 1926; GARDNER, 1948). De manera sorprendente, estos datos se han tenido poco en cuenta posteriormente, aunque Kristensen (en NOWACKI & FIBIGER, 1996) los considera en su examen filogenético de los Lepidópteros, y mantiene Bagisarinae como subfamilia asociada a Eustrotiinae. Las larvas de Bagisarinae se caracterizan, de acuerdo con CRUMB (1956), por tener dientes grandes y fuertemente esclerosados en las uñas de las falsas patas, en posición subapical; además, si bien presentan tres setas SV en A1 (condición «cuadrifina»), tienen la SV2 visiblemente más pequeña que las otras dos. Por otro lado, al menos *Xanthodes albago* (Fabricius, 1794) posee macrotrícas en las posiciones MD₁ y SD₂ de los segmentos A1 a A8 (obs. pers.), lo que puede ser la sinapomorfía común a esta subfamilia y a Eustrotiinae. Los adultos de Bagisarinae muestran (1) las cavidades contratimpánicas fusionadas (obs. pers.), (2) una morfología genital característica (*uncus* esclerosado y alargado, *sacculus* bien desarrollado) y (3) *retinaculum* semejante a los de las especies de Noctuidos «avanzados» (es decir, no en forma de barra como en Chloephorinae), lo cual los separa claramente de Eariinae y Chloephorinae. NOWACKI & FIBIGER (1996) incluyen en Bagisarinae a *Xanthodes albago* pero no a *Pardoxia graellsii* (Feisthamel, 1837), lo que puede deberse simplemente a un error al confeccionar la lista.

26. *Abrostola triplasia* (Linnaeus, 1758) y *Abrostola tripartita* (Hufnagel, 1766). La identidad de estos dos nombres ha sufrido múltiples vicisitudes (véase resumen en SARTO I

MONTEYS, 1985a) hasta que recientemente MIKKOLA & HONEY (1993) han examinado los tipos lineanos. La siguiente lista de combinaciones y sinonimias ha sido propuesta:

- Abrostola triplasia* (Linnaeus, 1758)
(=*trigemina* Werneburg, 1864)
Abrostola tripartita (Hufnagel, 1766)
(=*triplasia* auct., nec Linnaeus)

27. *Chrysodeixis acuta* (Walker, [1858]). No ha sido mencionada del área iberoibérica; por ello no se incluye en el apéndice de este trabajo. De tiempo en tiempo se registra en Gran Bretaña la llegada de ejemplares migrantes procedentes del trópico africano (LORIMER, 1983; SKINNER, 1984; FIBIGER & HACKER, 1991), por lo que podrían existir poblaciones asentadas en Andalucía occidental; también ha sido encontrada recientemente en Francia (RIVIERE, 1997). Externamente es bastante parecida a *C. chalcites* (Esper, 1789). Una larga serie de ejemplares, recolectados como larvas y adultos en Andalucía, está pendiente de identificación definitiva. Se informará en su momento de los resultados del examen genital.

28. *Diachrysia tutti* (Kostrowicki, 1961). No existe unanimidad entre los autores en cuanto a considerarla una especie diferente de *D. chrysitis* (Linnaeus, 1758) (véase NOWACKI & FIBIGER, 1996).

29. *Euchalcia cuprea* (Esper, 1787). De acuerdo con Ronkay (com. pers.), esta especie fue descrita por Esper como *Phalaena Noctua cuprea* (véase también POOLE, 1989) en virtud de un macho y una hembra. El diagnóstico original del macho, e incluso su dibujo en la lámina correspondiente, figura antes que el de la hembra, por lo que de acuerdo con el Código de Nomenclatura Zoológica (INTERNATIONAL TRUST FOR ZOOLOGICAL NOMENCLATURE, 1985) este macho puede ser formalmente designado como lectotipo de *cuprea*. La hembra original es adscribible a otra especie, *Euchalcia variabilis* (Piller, 1783). Por esta última razón, DUFAY (1968) y POOLE (1989) estiman que *cuprea* Esper es sinónimo objetivo posterior de *variabilis* Piller (véase YELA, 1992a: 559), lo que no es correcto (LUQUET, 1983). De esta forma, *Phalaena Noctua cuprea* se convierte en el primer sinónimo subjetivo posterior de *Phalaena Noctua modesta* Hübner, 1786, nombre que como se sabe representa un homónimo primario posterior de *Phalaena modesta* Cramer, 1777 (POOLE, 1989). *Phalaena Noctua cuprea* es el sinónimo posterior más antiguo de *Phalaena Noctua modesta*, y por lo tanto el nombre utilizable para esta especie; *modestoides* Poole, 1989 es un nombre de reemplazo innecesario.

30. *Panchrysia deaurata* (Esper, 1787). *Panchrysia deaurata* (Esper, 1787) no es un homónimo de *P. deaurata* (Goeze, 1781) (KARSHOLT & RAZOWSKI, 1996), como se ha malinterpretado en algunas ocasiones (KOÇAK, 1983; YELA & SARTO I MONTEYS, 1990; YELA & PÉREZ LÓPEZ, 1989; YELA, 1992a), puesto que Esper describió su especie como *Bombyx* y Goeze la suya como *Phalaena*. *Panchrysia aurea* (Hübner, 1803) es, pues, un sinónimo subjetivo posterior de *Panchrysia deaurata* (Esper, 1787).

31. **Subfamilia Raphiinae Beck, 1996.** La singularidad del género *Raphia* Hübner, [1821] ha sido reconocida desde hace tiempo (FORBES, 1954; KITCHING, 1984, y referencias allí citadas). En el órgano timpánico, *Raphia* se asemeja al patrón panteino (FORBES, 1954), con el opérculo simplificado (obs. pers.). Además, los adultos poseen pilosidad en los ojos, aunque mucho más corta que en los Panteinos (obs. pers.). Estos estados de carácter pueden interpretarse como analogías, puesto que *Raphia* posee otros que la relacionan con los Noctuidos «avanzados»: (1) cavidades contratimpánicas grandes, que se tocan en su parte interna; (2) presencia de esclerito nodular timpánico «en hombrera» (obs. pers.); y (2) presencia de esclerito articulador entre *tegumen* y *vinculum* en el andropigio (que es semejante, en cuanto a su estructura general, al patrón acronictino). Respecto a Acronictinae, *Raphia* se distingue fundamentalmente en que (1) sus larvas tienen la pilosidad secundaria muy reducida (obs. pers.), con sendas verrugas en posición D₁ en T1 y T2 (la primera, desplazada anterior y

lateralmente) (Yela, obs. pers.; BECK, 1996); (2) las orugas tienen falsas patas totalmente desarrolladas y funcionales desde el primer estadio, cuya planta es muy amplia (BECK, 1996), su disposición es lateral y su forma achaparrada (Yela, obs. pers.; BECK, 1996), y justo por encima de ellas, en posición pleural, se sitúan unas protuberancias características y bastante aparentes (Yela, obs. pers.; BECK, 1996); (3) los ojos de los adultos tienen recubrimiento piloso, y (4) el esclerito nodular timpánico, aunque del tipo «en hombrera», está bastante reducido. Los dos primeros estados de carácter se consideran apomórficos (fig. 9). Kristensen (en NOWACKI & FIBIGER, 1996) también considera Raphiinae a nivel subfamiliar.

32. **Género *Cryphia* Hübner, 1818.** *Euthales* Hübner, [1820] se considera sinónimo de *Cryphia* Hübner, 1818 (FIBIGER & HACKER, 1991: 32, y referencias allí contenidas; Fibiger, com. pers.). KARSHOLT & RAZOWSKI (1996) tratan además como sinónimos a *Bryophila* Treitschke, 1825, *Bryopsis* Boursin, 1970 y *Bryonycta* Boursin, 1955. Sin embargo, los dos primeros táxones pueden ser considerados subgéneros de *Cryphia* (puesto que sus especies, aun compartiendo los mismos estados de carácter que *Cryphia*, poseen algunas peculiaridades comunes, básicamente en el andropigio) y la tercera representa un género completamente diferente (YELA, 1992a; BECK, 1996), que quizá pudiera ser integrado en una tribu propia (asunto que, en mi opinión y con los datos que se poseen, es prematuro juzgar; compárese con BECK, 1996).

Cabe preguntarse, llegado este punto, qué son subgéneros. ¿Representan subterfugios taxonómicos para agrupar conjuntos de especies parecidas entre sí, pero que se consideran congenéricas? ¿O representan en realidad grupos «naturales», líneas filéticas reconocibles morfológicamente dentro grupos homogéneos en lo fundamental (= géneros)? El asunto es difícil de abordar en pocas líneas, pero en mi opinión se trata de ambas cosas, que además no tienen sentido la una sin la otra. En determinados contextos hace falta reconocer grupos de especies que supuestamente son congenéricas, pero el reconocimiento debe estar basado en caracteres que se suponga han divergido evolutivamente entre ellas.

33. ***Cryphia gea* (Boursin, 1954).** Fue BOURSIN (1954) quien primero consideró este taxón, descrito como «ab(?)» (posible forma infrasub específica) por SCHAWERDA (1934), como una especie. De acuerdo con los artículos 10c y 50c(i) del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (INTERNATIONAL TRUST FOR ZOOLOGICAL NOMENCLATURE, 1985), debe figurar con tal autor y año (véase VIVES MORENO, 1994: 467). Análogo argumento vale para el caso de *Discestra deserticola* (Rothschild, 1920), descrita por Hampson en 1905 como forma de *D. sociabilis* (de Graslin, 1850) y considerada a nivel específico por ROTHSCHILD (1920) (VIVES MORENO, 1994: 516).

34. **Subfamilia *Heliiothinae* Boisduval, 1828.** La reordenación de las especies y su adscripción genérica se ha efectuado de acuerdo con los argumentos aportados por MATTHEWS (1991). Dicho autor discute datos propios y de otros autores (principalmente HARDWICK, 1965 y 1970), caracterizando la subfamilia y definiéndola por sus correspondientes autapomorfías (piel larvaria recubierta de espículas características; posición transversa de las setas laterales en el T1 de las larvas en último estadio, es decir, L₂ por delante de L₁) y haciendo lo propio con los diferentes géneros, entre ellos *Heliiothis* Ochsenheimer, 1816 y *Helicoverpa* Hardwick, 1965. A la luz del análisis cladístico, el antiguo género *Rhodocleptria* Hampson, 1903 queda subsumido en *Heliiothis*, al no encontrarse caracteres autapomórficos que lo peculiaricen. MATTHEWS (1991) propone también reunir en un solo género a las especies de *Schinia* Hübner, [1818] y *Protoschinia* Hardwick, 1970. Sin embargo, posteriormente vuelve a tratar estas dos unidades taxonómicas separadamente (véase MITTER *et al.*, 1993), aceptando como buenas las diferencias que HARDWICK (1970) había encontrado entre ambas, parecer que se sigue en este trabajo.

35. **Subfamilia *Stiriinae* Grote, 1882.** La fusión de la mayoría de los antiguos Amphipyriinae y parte de los antiguos Cuculliinae en una sola subfamilia (véase FIBIGER & HACKER, 1991, donde se les denomina Ipimorphinae, y NOWACKI & FIBIGER, 1996, donde se les denomina

Hadeninae), suponía un paso adelante al reconocerse explícitamente la estrecha relación entre grupos como, por ejemplo, *Aporophyla* Guenée, 1841 o *Apamea* Ochsenheimer, 1816. Sin embargo, la subfamilia resultante era claramente polifilética (YELA, 1992b; véase punto 46). Uno de los grupos integrados en «Ipimorphinae» por FIBIGER & HACKER (1991), los Stiriinae, había sido definido con claridad por MATTHEWS (1991) poco antes (véase también HOGUE, 1963 y HARDWICK, 1970), aportando documentación que los sitúa fuera de los Ipimorphinae *sensu* Fibiger & Hacker y relacionándolo, a nivel de «grupo hermano», con los Heliothinae, y algo más lejanamente con los Cuculliinae (véase discusión en MITTER *et al.*, 1993). Heliothinae y Stiriinae comparten la sinapomorfía consistente en poseer una uña más o menos desarrollada en la base de las tibias protorácicas de los adultos (MATTHEWS, 1991; SCOBLE, 1992); además, sus orugas tienen la cápsula cefálica recubierta de espículas (HARDWICK, 1970; MATTHEWS, 1991) y, como norma general, utilizan flores y frutos como alimento (KITCHING, 1984; véase también SCOBLE, 1992). Con los Cuculliinae, sobre todo con grupos como *Cucullia* Schrank, 1802 y *Oncocnemis* Lederer, 1853, los Stiriinae comparten una morfología característica del uroesternito octavo, cuyo borde anterior carece de prolongaciones laterales (lo que pudiera ser la sinapomorfía común a toda la «sección cuculinoide» *sensu* Lafontaine & Poole, 1991, que incluye desde Heliothinae hasta Cuculliinae; véase fig. 9). La autapomorfía que peculiariza a Stiriinae consiste en que las larvas tienen hileras reducidas, con forma de escama aplanada, aplastadas sobre el labio inferior (MATTHEWS, 1991). En los adultos, la vena M_2 de las alas traseras está ligeramente desarrollada, confiriéndoles un aspecto más bien «cuadrifino», a diferencia de lo que ocurre en Hadeninae (en el sentido que se les da en este trabajo) y en Heliothinae (cuyos patrones alares posteriores son claramente «trifinos»). Las especies ibéricas que se ajustan al modelo stiriino son las que se relacionaron en YELA (1992a) entre *Elaphria venustula* (Hübner) y *Synthymia fixa* (Fabricius), excepción hecha de las *Stilbia* Stephens, 1829 y *Epimecia ustula* (Freyer) (Cuculliinae, Oncocnemidini) y *Acosmetia caliginosa* (Hübner) (Hadeninae, Apameini). Sin embargo, hay que señalar que la adscripción subfamiliar de *E. venustula* y de *A. caliginosa* no está todavía suficientemente aclarada. Tampoco lo está la de *Phyllophila obliterata* (Rambur) y *Alvaradoia numerica* (Boisduval), que se sitúan provisionalmente en Stiriinae en función de (1) su esclerito nodular timpánico «en hombrera» (obs. pers.) y (2) su hilera larvaria «en escama» (sólo observado en la segunda especie; obs. pers.). Provisionalmente se sitúa también en Stiriinae a la especie *Pseudeustrotia candidula* ([Denis & Schiffermüller]), que aparte de presentar una venación de las alas posteriores de tipo «cuadrifino», como otros Stiriinae, muestra coremata basales en A2 (KOBAYASHI, 1977; ZILLI, 1995), esclerito nodular timpánico «en hombrera» (obs. pers.) y una *corona* vestigial en la *valva* del andropigio (obs. pers.). Sería interesante examinar la hilera larvaria para comprobar si se ajusta al patrón stiriino. *P. candidula* fue mencionada por primera vez para el área ibero-baleares por BELLAVISTA & STEFANESCU (1993).

36. Subfamilia Dilobinae Aurivillius, 1889. KITCHING (1987) sugiere que *Diloba caeruleocephala* (Linnaeus) podría estar vinculada con los Psaphidini (Cuculliinae), en parte coincidiendo con MINET (1983) (quien la considera un cuculino emparentado con *Episema* Ochsenheimer, 1816). La afiliación taxonómica de esta especie ha sufrido múltiples reconsideraciones (resumen en BELLAVISTA, 1985), y su adscripción a Cuculliinae no parece adecuada. Como se sabe, posee bastantes singularidades morfológicas (quetotaxia larvaria, MERZHEEVSKAYA, 1989; morfología timpánica, KIRIAKOFF, 1970; estructura genital, PIERCE & BEIRNE, 1941; morfología de la espiritrompa, SPEIDEL *et al.*, 1996), que llevaron finalmente a incluirla en una subfamilia propia (BELLAVISTA, 1985; YELA, 1990a, 1992a; FIBIGER & HACKER, 1991). Tentativamente, aquí se considera la subfamilia Dilobinae como «grupo hermano» de Cuculliinae. Muchas de sus singularidades podrían interpretarse en términos de adaptaciones a condiciones particulares; los Dilobinae efectivamente comparten con Cuculliinae bastantes estados de carácter (sobre todo en fase adulta; véase fig. 9). Su autapomorfía principal estriba en la posesión, en fase larvaria, de setas secundarias en la base de las falsas patas de los segmentos A3 a A6 (MERZHEEVSKAYA, 1989). Sus relaciones filogenéticas han de ser evaluadas con mayor acopio de datos, si bien su inclusión en Noctuidos «trifinoides» parece

clara (corion del huevo con costillas radiales conspicuas partiendo del micropilo; glándula protorácica cervical ventral de las orugas en posición vertical; pupa con *cremaster* bien diferenciado, de tipo «trifinoide»; vena M_2 de las alas posteriores más próxima a M_3 que a M_1 ; cavidades contratimpánicas fusionadas; presencia de un esclerito libre que articula con el *vinculum* y el *tegumen* en el andropigio, lo que es característico para los «trifinoides», de acuerdo con LAFONTAINE & POOLE, 1991 y POOLE, 1995; esclerito nodular timpánico «en hombrera» (aunque ciertamente reducido); etc.).

37. Subfamilia Cuculliinae Herrich-Schäffer, 1845. La subfamilia Cuculliinae queda bien definida por una autapomorffia larvaria (BECK, 1960, 1992a; LAFONTAINE & POOLE, 1991): la hilera es tubular, pero a diferencia de Dilobinae y otros grupos que presentan el estado de carácter plesiomórfico, el labio inferior está hendido longitudinalmente y el borde del superior no está nunca entrecortado (véase BECK, 1992a: fig. 5a). Además, las líneas laterales (espiraculares) acaban en los alrededores del escudete anal (Cuculliini + Oncocnemidini + algunos Amphipyriini) o, en todo caso, hacia la posición de las setas L_1 y L_2 (Episemini + algunos Amphipyriini + Psaphidini), y la seta SD_1 en A9 es gruesa (coniforme). Estos estados son característicos para el grupo y lo separan de Dilobinae, Hadeninae y Noctuinae, pero no son autapomórficos al ser compartidos por especies de otros grupos de Noctuidos (probablemente representen condiciones plesiomórficas). La segregación de Oncocnemidini y Psaphidini (tribus de Cuculliinae), de tal forma que representaran subfamilias propias (POOLE, 1995), parece difícilmente sostenible de acuerdo con los datos aportados por RONKAY & RONKAY (1994, 1995) y en el punto 43 de este trabajo. En Cuculliinae pueden incluirse tentativamente, además de *Amphipyra* Ochsenheimer, 1816 y géneros afines (punto 43) (tribu Amphipyriini) y *Asteroscopus* Boisduval, 1829 (tribu Psaphidini), las *Stilbia* Stephens, 1829 y *Epimecia ustula* (Freyer) (tribu Oncocnemidini) (véase BECK, 1992a y RONKAY & RONKAY, 1995). Además deben incluirse *Xylocampa* Guenée, 1837, *Meganephria* Hübner, [1821], *Allophytes* Tams, 1942 y *Valeria* Stephens, 1829, cuyas especies integrantes presentan caracteres (hilera, seta SD_1 de A9) que las refieren a esta subfamilia (RONKAY & RONKAY, 1995; véase también BECK, 1991, 1992a), en concreto a la tribu Psaphidini (caracterizada por la presencia de una pequeña uña terminal en la cara interna de la tibia protorácica, que puede llevar asociada una placa oblícua y plana; FORBES, 1954; KITCHING, 1984). La adscripción subfamiliar de *Evisa schawerdae* Reisser, 1930 es incierta, puesto que no se conoce la larva; sin embargo, genítalmente es asimilable al patrón general de los Hadeninae Xylenini y carece de la mencionada uña (obs. pers.), y por tanto se incluye aquí en Hadeninae de manera provisional. Véase YELA (1993) para cuestiones de nomenclatura sobre dicha especie.

38. Subgénero *Shargacucullia* Ronkay & Ronkay, 1992. *Shargacucullia* Ronkay & Ronkay, 1992 fue descrito como subgénero de *Cucullia* Schrank, 1802 (véase RONKAY & RONKAY, 1992). Este taxón reúne las «Cuculias amarillas» (*lychnitis*, *scrophulariae*, *verbasci*, etc.). Posteriormente, RONKAY & RONKAY (1994) lo elevan a categoría de género, en virtud de un exhaustivo examen genítal que les permitió delimitar autapomorffias precisas (véase YELA, 1996). Sin embargo, POOLE (1995) estima que, a pesar de ser *Shargacucullia* una entidad natural, géneros como *Cucullia* no deberían subdividirse al representar ya de hecho una unidad monofilética. El desmembramiento de géneros más o menos homogéneos y aceptados como tales desde hace tiempo sólo debería producirse si se llegara a demostrar que son en realidad polifiléticos (POOLE, 1995). En definitiva, la subdivisión cada vez más fina de géneros que algunos autores europeos está proponiendo (véase BECK, 1991, 1992b, 1996; BERIO, 1985, 1991, como ejemplos paradigmáticos) causa, por un lado, inestabilidad nomenclatorial, y por otro llega a conducir en determinados casos extremos a la proposición de múltiples géneros muy estrechamente emparentados cada uno con una sola o muy pocas especies (véanse comentarios en YELA, 1986b o POOLE, 1995). Considerando, además, que el rango absoluto de los táxones es en parte arbitrario (MAYR, 1963; FUTUYMA, 1986), parece aconsejable con-

siderar *Shargacucullia* como subgénero dentro de *Cucullia*. Véanse comentarios sobre el sentido de la categoría sugenérica en el punto 32.

La ordenación de las especies de Noctuidos en sus géneros correspondientes se rige en la actualidad fundamentalmente por criterios fenéticos, es decir, se basa en semejanzas y diferencias de las que en general no se conoce bien (1) el valor adaptativo, (2) la velocidad de evolución diferencial, y (3) su carácter de analogía u homología. Además, el cuerpo de datos de tipo citogenético y molecular es muy limitado. Muchas veces, por tanto, queda la duda de que la ordenación resultante sea más el reflejo de la expresión fenotípica actual de las especies (ya sea externa o genital), independientemente de sus causas y de su base genética, que de sus relaciones filogenéticas. La ordenación de las *Shargacucullia* ibéricas propuesta por YELA (1990, 1992a), si bien de corte fenético, se fundamenta no sólo en la morfología andropigial, como en otras clasificaciones al uso (incluida la de RONKAY & RONKAY, 1994), sino también en: (1) la morfología ginopigial; (2) caracteres externos de los adultos; y (3) caracteres externos larvarios. De ahí que siga utilizándose aquí.

39. *Cucullia reisseri* Boursin, 1933. RONKAY & RONKAY (1994) proporcionan numerosos datos morfológicos sobre las poblaciones norteafricanas e ibérico-francesas. Unidos a los aportados en YELA (1992a), se aprecia que: (1) los grupos norteafricano y sureuropeo son muy parecidos en cuanto a su aspecto externo y a su morfología genital, si bien manifiestan diferencias constantes (coloración general; grado de desarrollo de las máculas orbicular y reniforme; grado de pigmentación de la *costa* anteroalar; grado de desarrollo del lóbulo lateral del *ductus bursae*; anchura de la porción basal de la *vesica penis*; longitud del *harpa*); (2) dichas diferencias pueden significar que ambos grupos representen aislados geográficos (subespecies) de una misma especie, sometidos a un grado moderado de selección natural en direcciones diferentes, conducentes a frecuencias genéticas distintas; o bien que representan dos especies diferentes. En ambos casos, el taxón ibérico estaría sin nombrar. Para contribuir a aclarar sus relaciones de parentesco sería deseable intentar hibridaciones entre ejemplares de ambas procedencias, así como estudios genéticos y enzimáticos comparados.

40. *Cucullia scrophulariphila velate* Petit & Petit, 1993. PETIT & PETIT (1993) identificaron una forma larvaria de *C. scrophulariphila* Staudinger que, a su juicio, constituye un aislado geográfico lo suficientemente característico como para atribuirle rango de subespecie. En efecto, a tenor de los datos aportados en la descripción y de las fotos enviadas por dichos autores, *C. scrophulariphila velate* es una forma bien caracterizada. La cuestión estriba en aclarar si realmente constituye un aislado geográfico. Formas semejantes se encuentran, en diferentes proporciones respecto a otras, en poblaciones del centro y sur de la Península Ibérica. En mi opinión, *velate* parece ser una forma infrasub específica (en cuyo caso, el nombre no tendría valor alguno), pero no puede descartarse a priori la posibilidad de que incluso pueda constituir una especie propia, diferente de *C. scrophulariphila*.

41. *Brachygalea albolineata* (Blachier, 1905). Cabe considerar a *Brachygalea* Hampson, 1906 y *Criophasia* Hampson, 1906 como sinónimos, puesto que ambos tienen como especie-tipo a lo que parecen ser dos formas coespecíficas (*albolineata* Blachier, 1905 = *leucorhabda* Hampson, 1906; véase RONKAY & RONKAY, 1995). Puesto que *Brachygalea* fue publicado 14 páginas antes que *Criophasia*, el primero tiene prioridad sobre éste último.

42. *Omia cymbalariae* (Hübner, [1809]) y *Omia banghaasi* Stauder, 1930). El rango taxonómico de *Omia banghaasi* ha sido materia de amplio debate (DANTART & PÉREZ DE GREGORIO, 1989; YELA & SARTO I MONTEYS, 1990; YELA, 1992a; ZILLI, 1992c). El tipo fue descrito de Castellammare di Stabia, en Nápoles (Italia) (STAUDER, 1930), y se dieron a conocer cinco ejemplares más recolectados en Albarracín por Predota (DRAUDT, 1935; SCHWINGENSCHUSS, 1962), de los que al parecer sólo se conservan tres (RONKAY & RONKAY, 1995: lámina 2, figs. 46 a 48). RONKAY & RONKAY (1995) han examinado el tipo, depositado en el Museo de Zoología de la Universidad de Berlín. Además han examinado diverso material español que estiman coespecífico. Tras compararlo con material de *Omia cymbalariae*

llegan a la conclusión de que son dos especies diferentes. Sin embargo, como se puede apreciar en la propia lámina 2 de la mencionada obra, apenas existen diferencias en el aspecto externo entre ambos táxones. Las diferencias genitales son mínimas, y entran dentro del rango de variabilidad que se describe para *O. cymbalariae* (figs. 89 a 92 y 168-169; parte de las diferencias estriban en el distinto grado de tensión de las *vesicae* evaginadas y en la distinta posición de las *bursae*). De acuerdo con el material ibérico, francés y suizo examinado (8 ejemplares, *coll.* JLY, MNCN y TM) y con datos de Víctor Redondo (com. pers.), el tamaño de la placa de la *vesica*, el de su lóbulo basal, el de las harpas y la longitud y anchura de las valvas del andropigio varían bastante entre ejemplares, así como la anchura y robustez de las apófisis anteriores del ginopigio y la longitud de la pectinación de las antenas de los machos. Por otro lado, el área de distribución de *O. cymbalariae* incluye los dos puntos de donde ha sido citada *O. banghaasi*. Discutidos estos argumentos con L. Ronkay, dicho autor piensa que no puede descartarse que *O. banghaasi* sea coespecífica de *O. cymbalariae*. En mi opinión, ha de estudiarse si *O. banghaasi* no es simplemente una forma clara y con dibujos contrastados de *O. cymbalariae*, propia de biótotos especialmente secos. De momento, ambas se consideran provisionalmente con rango específico. Ejemplares de ambas «especies» figuran en CALLE (1983: 313): el 262m es adscribible a *O. banghaasi*, mientras que el 262h es una *O. cymbalariae* típica.

43. Géneros *Pyrois* Hübner, [1820], *Pyramidcampa* Beck, 1991, *Amphipyra* Ochsenheimer, 1816 y *Tetrapyra* Beck, 1991. Su adscripción subfamiliar ha sufrido diversas vicisitudes. Ultimamente, y en función de caracteres larvarios, se han incluido dentro de Cuculliinae (BECK, 1960, 1992a, 1996; MERZHEEVSKAYA, 1989; FIBIGER & HACKER, 1991; YELA, 1992a; véase también LAFONTAINE & POOLE, 1991). Sin embargo, POOLE (1995) señala una supuesta autapomorfía que podría delimitar una subfamilia propia (Amphipyrinae): la ausencia de *corona* en la genitalia masculina (la presencia de *corona* es carácter derivado común a todos los «trifinoides» avanzados; LAFONTAINE & POOLE, 1991; VARGA & RONKAY, 1991). RONKAY & RONKAY (1995), de hecho, no consideran estos géneros verdaderos Cuculinos; NOWACKI & FIBIGER (1996) tampoco. El asunto deberá ser estudiado más en detalle, pues en mi opinión es dudoso que un carácter evaluado por su ausencia pueda tener valor para tipificar por sí solo una subfamilia, cuyos componentes comparten tantos otros caracteres con los Cuculliinae (cf. MERZHEEVSKAYA, 1989; BECK, 1992a). De igual modo, la ausencia de *corona* en Oncocnemidini no justifica tratarlos como una subfamilia aparte de Cuculliinae (RONKAY & RONKAY, 1994, 1995). Con los datos morfológicos que hasta el momento se manejan, parece más aconsejable situar *Amphipyra* y géneros afines en Cuculliinae, como tribu Amphipyriini.

Pyramidcampa, *Amphipyra* y *Tetrapyra* parecen tres unidades bien caracterizadas y suficientemente distintas (en los estados larvario y adulto) como para otorgarles categoría genérica (detalles en BECK, 1991), al menos de manera tentativa.

44. *Asteroscopus sphinx* (Hufnagel, 1766). Las diferencias morfológicas (antenas, estructura genital, espiritrompa, diseño larvario) entre *Asteroscopus sphinx* (Hufnagel) y *Brachionycha nubeculosa* (Esper, [1785]) (ésta, ausente de nuestra fauna) hacen que no sea posible tratarlas como congénicas (YELA & SARTO I MONTEYS, 1990; BECK, 1992a; RONKAY & RONKAY, 1995). La especie ibérica, *A. sphinx*, es adscribible al género *Asteroscopus* Boisduval, 1829.

45. *Allophyes alfaroi* Agenjo, 1951. MAZEL (1991), en un estudio sobre las poblaciones de *Allophyes* Tams, 1942 de Europa suroccidental, propone la consideración de *A. alfaroi* como subespecie de *A. oxyacanthae* (Linnaeus, 1758). Sin embargo, dicho estudio se basa exclusivamente en el examen de armaduras genitales externas masculinas. Como ha sido señalado reiteradamente en los últimos años (HARDWICK, 1970; LAFONTAINE, 1981, 1987; LAFONTAINE & MIKKOLA, 1987; FIBIGER, 1990; MIKKOLA, 1992; YELA, 1992a), las especies de Noctuidos examinadas existe una correspondencia morfológica entre la arquitectura tridimensional de las partes internas no esclerosadas de la genitalia de machos y hembras de la misma especie. La arquitectura de la genitalia interna de especies cercanas suele ser significativamente dife-

rente, no dándose por lo general dicha correspondencia estructural (véanse ejemplos en los trabajos que se acaban de citar, así como en HARDWICK, 1950, 1958, 1965; HACKER & MOBERG, 1989; LAFONTAINE *et al.*, 1986; LAFONTAINE & POOLE, 1991; MATTHEWS, 1991; VARGA *et al.*, 1991; RONKAY & RONKAY, 1994, 1995, y en otros por éstos mencionados). Se revitaliza así la hipótesis de la «llave y la cerradura», propuesta inicialmente por DUFOUR (1844) para Dípteros y generalizada más tarde para otros insectos. Dicha hipótesis cayó en descrédito (véase EBERHARD, 1985; SHAPIRO & PORTER, 1989; y resumen en MIKKOLA, 1992), fundamentalmente porque se había intentado aplicar a la genitalia externa o armadura esclerosada. Se interpreta ahora de nuevo, pues, que la genitalia interna (*vesica penis* en los machos, *cervix bursae* en las hembras) proporciona un sistema de «llave y cerradura» que actúa como mecanismo de aislamiento postcopulatorio y prezigótico (MIKKOLA, 1992). MAZEL (1991) no examina ni los ginopigios ni las vesicas masculinas, ni aporta otros datos (genéticos, cromosómicos, enzimáticos) que avalen su razonamiento. El examen de algunas genitalias internas llevado a cabo por el autor del presente trabajo revela, sin embargo, diferencias notables entre el taxón centroeuropeo (*A. oxyacanthae*) y el ibérico (*A. alfaroi*) (Yela, datos inéditos), que no son de tipo clinal como ocurre en parte con las genitalias externas masculinas. Ya AGENJO (1951), en la descripción original de *A. alfaroi*, había observado dichas diferencias en el ginopigio. Procede, por tanto, seguir tratando a *A. alfaroi* como especie independiente de *A. oxyacanthae*, al menos mientras no estén disponibles datos sobre la estructura genética de las poblaciones europeas.

MIKKOLA & HONEY (1993) señalan que, en la colección original de Linnaeus, existe un ejemplar de Portugal etiquetado como *Phalaena (Noctua) triptera*. Su identidad no se ha establecido con certeza al tratarse de un ejemplar viejo y decolorado y no haberse examinado la genitalia, pero dichos autores suponen que se trata de *Allophytes oxyacanthae*. Por ello indican que *triptera* debe ser un sinónimo subjetivo posterior de *oxyacanthae*. A la luz de lo expuesto anteriormente, y dado que en Portugal sólo existe *A. alfaroi*, si se demostrara que *triptera* es realmente adscribible a *Allohytes*, la especie ibérica debería ser denominada *Allophytes triptera* (Linnaeus, 1767) por razones de prioridad, pasando *alfaroi* a sinonimia.

46. Subfamilia Hadeninae Hübner, [1821]. La clásica división de los Noctuidos en subfamilias propuesta por HAMPSON (1898-1920), basada en parte en la de GUENÉE (1837-1841) y sobre todo en la de GROTE (1882), ha sido utilizada subsiguientemente, con diversas variaciones, hasta nuestros días (STAUDINGER & REBEL, 1901; WARREN, 1907-1914; BOURSIN, 1964; FORSTER & WOHLFAHRT, 1971; NYE, 1975; AGENJO, 1977b; FRANCLEMONT & TODD, 1983; CALLE, 1983; KAABER & SKULE, 1985; POOLE, 1989). De acuerdo con ella, los Noctuidos «trifinos» quedaban divididos en una serie de «subfamilias» que, si bien podían ser delimitadas en función de combinaciones de caracteres, o más bien de ausencias de caracteres (la mayoría imaginales), no podían considerarse estados derivados propios o autapomorfías (KITCHING, 1984; LAFONTAINE, 1987; LAFONTAINE & POOLE, 1991; BECK, 1992a; POOLE, 1995; SPEIDEL & NAUMANN, 1995). Tal como los concibió Hampson, la mayoría de los grupos no eran naturales (monofiléticos), si bien los caracteres que reconoció (o que ya habían reconocido otros autores anteriores) se revelaron de gran utilidad práctica en tareas clasificatorias. Esta es una de las razones de la persistencia de su sistema subfamiliar; otra es la enorme diversidad de los Noctuidos, lo que por razones prácticas dificulta su estudio taxonómico global.

BECK (1960, 1992a, 1996), basándose en parte en los estudios pioneros de FORBES (1910), FRACKER (1915), RIPLEY (1923), GARDNER (1946), HINTON (1946), CRUMB (1956) y otros, lleva a cabo un primer intento de proponer una clasificación filogenética en función de caracteres larvarios, si bien teñida de una cierta heterodoxia. Los datos del trabajo original de Beck son recogidos y discutidos por KITCHING (1984) en su revisión de las «altas categorías» de los Noctuidos. Por su parte, LAFONTAINE & POOLE (1991), siguiendo la tradición de la escuela norteamericana, intentan otra aproximación en función de caracteres tanto larvarios como imaginales (que, es digno de ser resaltado, se corresponden en lo fundamental). WELLER *et al.* (1994) intentan un acercamiento molecular preliminar al problema. De todos estos

trabajos emergen dos ideas fundamentales: (1) las condiciones de «cuadrifinoides» y «trifinoides» representan efectivamente tendencias diferenciadas en la evolución de los Noctuidos (aunque no definidas por caracteres de la venación alar), y al menos la segunda de ellas parece un grupo natural; y (2) los Noctuidos «trifinoides» son mucho más homogéneos estructural y molecularmente, y de acuerdo con mi interpretación personal de los datos, pueden segregarse en dos grupos: los «trifinoides inferiores» (desde Acontinos hasta Briofilinos; véase fig. 9) y los «trifinoides superiores» o verdaderos «trifinos». Estos últimos pueden agruparse en dos secciones («Cuculliinae *sensu lato*» - o clado 42 en la fig. 9 - y «Noctuinae *sensu lato*» - o clado 43 en la misma figura - según LAFONTAINE & POOLE, 1991). Debido a su gran uniformidad morfológica, BECK (1960, 1992a, 1996) reúne todos los «trifinos» no cuculioides (los Amphipyrrinae, Hadeninae y Noctuinae de los trabajos clásicos) en una única unidad de rango subfamiliar (Noctuinae), como por otra parte también insinúan FRANCLEMONT & TODD (1983). POOLE (1995), de manera análoga a BECK (1960, 1992a, 1996), considera todos los «trifinos» no cuculioides en una sola subfamilia, Noctuinae. LAFONTAINE & POOLE (1991), reconociendo el valor de la clasificación de Beck, mantienen una postura algo menos audaz y siguen admitiendo cuatro grupos en su sección «Noctuinae *sensu lato*»: Cuculliinae *partim* (tribu Xylenini), Amphipyrrinae *partim* (tribu Apameini), Hadeninae *partim* (exceptuando Glottulini) y Noctuinae. Por su parte, FIBIGER & HACKER (1991) adoptan una estrategia similar; comprendiendo la imposibilidad de encontrar autapomorfías que tipifiquen a Cuculliinae-Xylenini y Amphipyrrinae-Apameini, ambos grupos claramente parafiléticos, los reúnen en una sola subfamilia, Ipimorphinae (los Zenobiini de BECK, 1960), y consideran además separadamente a Hadeninae y Noctuinae. Este criterio es seguido, de manera provisional, por YELA (1992a). Por último, NOWACKI & FIBIGER (1996) (siguiendo los criterios de Kitching y Rawlins; véase KARSHOLT & RAZOWSKI, 1996: 334) reúnen Ipimorphinae y Hadeninae en una sola subfamilia, pero mantienen Noctuinae como subfamilia independiente y bien caracterizada. A mi parecer, esta última opción está mucho más sólidamente respaldada con los datos morfológicos que se tienen hoy día, y de no ser que análisis moleculares lleguen a proponer alternativas distintas, es previsible que tienda a ser aceptada entre la comunidad entomológica con mayor o menor rapidez. De esta forma, Ipimorphinae *sensu* Fibiger & Hacker, 1991 deviene sinónimo posterior de Hadeninae Guenée, 1837 (Hadapameini Beck, 1992 se refiere también a este grupo), de tal forma que, por prioridad, debe utilizarse Hadeninae. La atribución del nombre subfamiliar Ipimorphinae a Hübner, como hace VIVES MORENO (1994), es incorrecta. Al menos dos autapomorfías larvarias caracterizan al conjunto Hadeninae-Noctuinae o clado 43 de la fig. 9 (compárese con el punto 37): la hilera está aplanada dorsoventralmente, con el borde del labio superior entrecortado (véase BECK, 1992a: fig. 5b), y en el andropigio el *harpa* es (salvo reducciones) sencilla, tiene forma de V invertida, está situada hacia la parte central de la *valva* y su extremo basal está apoyado en el margen ventral de ésta (LAFONTAINE & POOLE, 1991). Además, las líneas laterales (espiraculares) discurren por la parte externa del último par de falsas patas hasta alcanzar sus bases, por debajo de las setas L_2 , y la seta SD_1 en A_9 es fina, a modo de pelo; ambos son estados de carácter diagnósticos frente a Cuculliinae, pero no autapomorfías (los comparten miembros de otras subfamilias). Por otro lado, con los datos que se tienen actualmente, Ipimorphinae y Hadeninae (ambos *sensu* FIBIGER & HACKER, 1991) no pueden tipificarse más que como lo había hecho Hampson, es decir, en función de la presencia/ausencia de caracteres de valor filogenético dudoso (espinas tibiales; superficie ocular pilosa/no pilosa; etc.). Ya que Ipimorphinae y Hadeninae *sensu* Fibiger & Hacker comparten su patrón estructural básico, han de ser considerados en un solo grupo de nivel subfamiliar. Los adultos de Hadeninae (en el sentido que se les da en este trabajo) se caracterizan, de manera general, por poseer (1) en el andropigio, el *harpa* muy esclerosada y situada hacia los dos tercios del recorrido de la *valva*, en general con el ápice redondeado, y (2) *coremata* basales (en la parte ventral de A_2), presentes en muchas de las especies (pero no todas) (véase HOLLOWAY, 1989; LAFONTAINE & POOLE, 1991). No hay que olvidar, en cualquier caso, que la subfamilia Hadeninae así entendida contiene especies o grupos de especies de afinidades inciertas, y que persisten dudas sobre su relación de parentesco evolutivo con respecto a Noctuinae; por

ello, Kitching & Rawlins (en KARSHOLT & RAZOWSKI, 1996) advierten que la consideran, provisionalmente, un taxón parafilético.

La división de Hadeninae en tribus, es decir, el reconocimiento en su seno de líneas filéticas en función de estados de carácter derivados, no es tarea sencilla, y se hace necesario un mayor acopio de datos y análisis cladísticos en profundidad. Sin embargo, de manera tentativa, en función de los datos aportados por LAFONTAINE & POOLE (1991) y POOLE (1995), confirmados por observaciones propias, se puede considerar, por lo que a la fauna europea se refiere, compuesta por seis tribus:

1. Condicini Poole, 1995;
2. Eriopini Poole, 1995;
3. Apameini Guenée, 1837, que incluye las especies relacionadas en el apéndice de este trabajo entre *Caradrina* Ochseneimer, 1816 y *Mesapamea* Heinicke, 1959;
4. Xylenini Guenée, 1837, que incluye desde *Aethmia* Hübner, [1821] a *Evisa* Reisser, 1930;
5. Glottulini Guenée, 1852;
6. Hadenini Guenée, 1837, que incluye desde *Discestra* Hampson, 1905 a *Lasionycta* Aurivillius, 1892.

El rango taxonómico y la posición de Condicini y Eriopini son muy dudosos. POOLE (1995) las propone, sin poder delimitar autapomorfías precisas, para grupos que se caracterizan por lo que pueden ser modificaciones de escaso valor filogenético y supuestos estados revertidos (carencia de esclerito libre articular con *tegumen* y *vinculum* y carencia de *corona* en el andropigio en Condicini; modificaciones en las antenas y en la genitalia masculina en Eriopini). POOLE (1995) postula rango de subfamilias relativamente primitivas (Condicini bastante más que Eriopini) para lo que él denomina Condicinae y Eriopinae. NOWACKI & FIBIGER (1996) aceptan la opinión de POOLE (1995) en cuanto a considerar Condicinae con rango de subfamilia, pero no en cuanto a Eriopinae. En la fauna iberobaleár, Condicini incluye solamente *Platysenta viscosa* (Freyer), mientras que Eriopini comprende *Callopietria juventina* (Stoll) y *Methorasa latreillei* (Duponchel). Tentativamente las he relacionado al principio de Hadeninae, si bien su rango y posición habrán de ser examinados cuidadosamente. Es posible que no sean más que Apameini modificados (como reconoce implícitamente POOLE, 1995).

Apameini y Xylenini se pueden tipificar fundamentalmente en función de tendencias en la armadura genital masculina (grado de desarrollo y forma del *harpa*, de la *corona* y del *sacculus*; Lafontaine, com. pers., 1989; Varga, com. pers., 1989). Será necesario reexaminar la secuencia de especies dentro de Apameini, que probablemente sea un grupo parafilético. Se espera arrojar luz sobre estas cuestiones en el marco del proyecto Noctuidae Europaeae, cuando todas y cada una de las especies europeas hayan sido estudiadas en detalle. A su vez, Xylenini podría ser una tribu polifilética, aunque de momento no se han reconocido autapomorfías que puedan definir subgrupos con claridad. Glottulini es un grupo peculiar, vinculado a Hadenini (véase punto 70). Los adultos de Hadenini se caracterizan por (1) tendencias en la armadura genital masculina (Lafontaine, com. pers., 1989) y (2) la presencia de sedas cortas sobre la superficie de los ojos compuestos (HAMPSON, 1903, 1905).

La subfamilia Hadeninae como aquí ha sido definida, y en particular la tribu Apameini, devienen grupos extraordinariamente diversos. De las 720 especies incluidas en el catálogo iberobaleár, 312 (el 43.33 %) son Hadeninae, de las cuales 159 son Apameini (el 22.08 % del total, es decir, algo más de la quinta parte del total). Para una comparación gráfica del número de especies por subfamilia en el área iberobaleár véase la fig. 2.

47. **Género *Platysenta* Grote, 1874.** POOLE (1989) estima que es sinónimo de *Condica* Walker, 1856. Aquí se siguen las opiniones de AGENJO (1984) y Honey (com. pers.), en el sentido de considerarlos dos géneros distintos en virtud de diferencias genitales notables (fundamen-

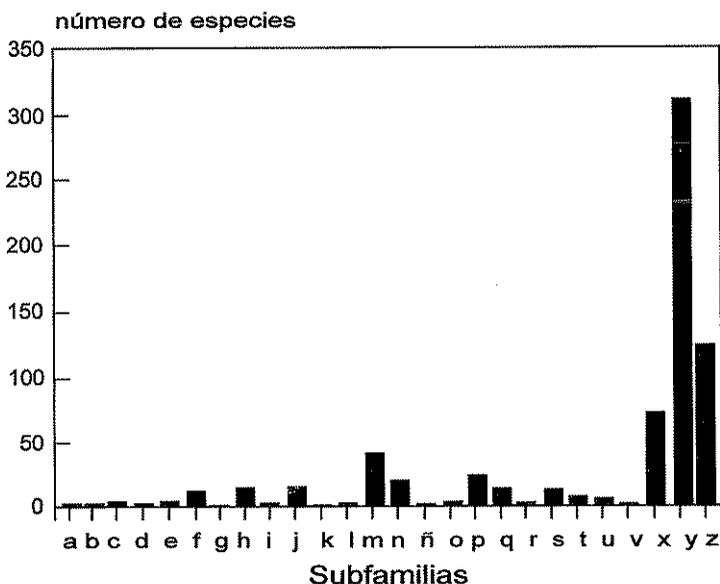


Figura 2. Número de especies de Noctuidae censadas del área iberobalear por subfamilia. a = Aganainae (2); b = Pantheinae (2); c = Eariinae (3); d = Chloephorinae (2); e = Sarrothripinae (4); f = Nolinae (13); g = Euteliinae (1); h = Herminiinae (16); i = Strepssimaninae (1); j = Hypeninae (16); k = Gonopterinae (1); l = Calpinae (1); m = Catocalinae (43); n = Eustrotiinae (23); o = Bagisarinae (2); p = Acontiinae (3); q = Plusiinae (25); r = Acronictinae (16); s = Raphiinae (1); t = Bryophilinae (14); u = Heliiothinae (10); v = Stiriinae (9); w = Dilobinae (1); x = Cuculliinae (74); y = Hadeninae (312); z = Noctuinae (125). Total = 720 especies.

Number of Noctuid species recorded in the Ibero-balearic area, sorted into subfamilies. a = Aganainae (2); b = Pantheinae (2); c = Eariinae (3); d = Chloephorinae (2); e = Sarrothripinae (4); f = Nolinae (13); g = Euteliinae (1); h = Herminiinae (16); i = Strepssimaninae (1); j = Hypeninae (16); k = Gonopterinae (1); l = Calpinae (1); m = Catocalinae (43); n = Eustrotiinae (23); o = Bagisarinae (2); p = Acontiinae (3); q = Plusiinae (25); r = Acronictinae (16); s = Raphiinae (1); t = Bryophilinae (14); u = Heliiothinae (10); v = Stiriinae (9); w = Dilobinae (1); x = Cuculliinae (74); y = Hadeninae (312); z = Noctuinae (125). Total = 720 species.

talmente, presencia/ausencia de extensión sacular ventral en el andropigio). La especie ibérica debe denominarse, pues, *Platysenta viscosa* (Freyer).

48. *Caradrina (Eremodrina) distigma* Chrétien, 1913. La tendencia mayoritaria entre los autores es a considerar como géneros independientes a *Caradrina* Ochsenheimer, 1816, *Platyperigea* Smith, 1894, *Paradrina* Boursin, 1937 y *Eremodrina* Boursin, 1937 (cf. FIBIGER & HACKER, 1991), en función de caracteres genitales. Sin embargo, existen especies de morfología intermedia, por lo que en mi opinión (YELA, 1987, 1992a; véase también POOLE, 1989) cabe mejor considerarlos subgéneros (tendencias dentro de una unidad filogenética común). *C. (E.) distigma* es un claro ejemplo de ello; considerada *Paradrina* por Boursin debido a su estructura andropigial (BOURSIN, 1937; véase también YELA & SARTO I MONTEYS, 1990 y YELA, 1992a), otros autores la incluyen en *Eremodrina* (FIBIGER & HACKER, 1991). Simplemente por adoptar la misma nomenclatura que los demás autores europeos, se incluye aquí en *Eremodrina*.

49. *Caradrina (Eremodrina) armeniaca* Boursin, 1936. *Caradrina (Eremodrina) clara* Schawerda, 1928, como esta especie había sido denominada antes (YELA, 1987, 1992a), es un homónimo primario subsiguiente de *Caradrina clara* Harvey, 1878 (POOLE, 1989). El

nombre específico más antiguo disponible debería ser, en buena lógica, *barbarica* Boursin, publicado una página antes que *armeniaca* (véase BOURSIN, 1936). Por alguna razón, POOLE (1989) ignoró esta prioridad (lo que, según el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, puede hacerse) y eligió *armeniaca* (Honey, com. pers.).

50. *Caradrina (Eremodrina) oberthuri* (Rothschild, 1913). De acuerdo con POOLE (1989), NOWACKI & FIBIGER (1996) y KARSHOLT & RAZOWSKI (1996), *Caradrina (Eremodrina) ibeasi* (Fernández, [1918]) es un sinónimo posterior de *Caradrina (Eremodrina) oberthuri*. Sin embargo, Honey (com. pers.) piensa que se trata de dos especies diferentes, en cuyo caso la ibérica debería seguir denominándose como venía haciéndose. No he podido examinar personalmente material norteafricano de *C. (E.) oberthuri*, y por ello me adhiero provisionalmente a la opinión reflejada en la lista de los Lepidópteros europeos (NOWACKI & FIBIGER, 1996). El asunto debe examinarse con más detalle.

51. *Rusina ferruginea* (Esper, [1785]). El nombre *tristis*, propuesto por Retzius en 1783, es aplicable a esta especie. Por prioridad, pues, debería denominarse *Rusina tristis* (Retzius, 1783). Sin embargo, son bien conocidos los problemas que han planteado los nombres de Retzius, puesto que su nomenclatura parece no ser estrictamente binomial (en el sentido lineano). Mientras el asunto no fuera examinado por la Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica, el acuerdo tácito entre al menos los estudiosos europeos de Noctuidos era no proponer cambios con respecto a los nombres tradicionalmente usados, con objeto de evitar complicaciones innecesarias. Aun así, VIVES MORENO (1994) propone la sinonimia *Rusina tristis* (Retzius) = *R. ferruginea* (Esper). En mi opinión, dicho cambio nomenclatorial no está suficientemente justificado, y desde aquí se apela a un mayor eclecticismo como medio de conseguir mayor claridad, estabilidad y universalidad de los nombres (EHRlich & MURPHY, 1983; LAFONTAINE, 1992; KRAUS & RIDE, 1995). En tanto que la Comisión no se pronuncie sobre la validez de los nombres de Retzius, opto por seguir denominando la especie que se comenta *Rusina ferruginea*, como se había conocido hasta ahora. Para otras homonimias y sinonimias, véase KARSHOLT & RAZOWSKI (1996).

52. *Polyphaenis sericata* (Esper, 1787). No parece haber ninguna razón para utilizar uno de sus sinónimos posteriores, *P. viridis* (Villers, 1789), como propone VIVES MORENO (1994) sin razonamiento alguno que lo justifique, puesto que *Noctua sericata* Esper, 1787 no es un homónimo de *Phalaena sericata* Goeze, 1781 (Honey en KARSHOLT & RAZOWSKI, 1996).

53. *Luperina (Eremobastis) maribelae* Pérez-López & Morente-Benítez, 1996. En la descripción original (PÉREZ-LÓPEZ & MORENTE-BENÍTEZ, 1996), efectuada sobre ejemplares recolectados en Baza (Granada), se propone también un subgénero nuevo, *Eremobastis* Pérez-López & Morente-Benítez, 1996, que engloba al menos a *L. (E.) judaica* (Staudinger, 1897), de Palestina, y a *L. (E.) hackeri* (Freina & Behounek, 1996), de Marruecos. El género *Luperina* Boisduval, 1829, realmente complejo, está pendiente de una revisión profunda, y no se descarta que algunos consideren *Eremobastis* lo suficientemente diferenciado como para merecer categoría genérica. Por otro lado, de acuerdo con Honey (com. pers., noviembre 1996) es posible que *L. maribelae* sea un sinónimo posterior de *fulva* Rothschild, 1914, de Marruecos (descrita como *Meganephria oxyacanthae* ssp. *fulva*). El tipo, una hembra depositada en el NHM, Londres, está siendo examinado por Honey para aclarar la cuestión.

54. Género *Chortodes* Tutt, 1897. *Chortodes* (especie tipo: *C. morrisii* Dale, 1837) no puede considerarse sinónimo de *Petilampa* Aurivillius, 1891 (especie tipo: *P. minima* Haworth 1809) (Lafontaine, com. pers., 1989; Fibiger, com. pers., 1995), como apunta POOLE (1995) y transcribe VIVES MORENO (1994). Todas las especies iberobaleares, excepto *Photodes captiuncula* (Treitschke), son adscribibles a *Chortodes*.

55. *Chortodes morrisii* (Dale, 1837). El descriptor original de *Ch. morrisii* es Dale, y no Morris (Honey en KARSHOLT & RAZOWSKI, 1996).

56. *Polymixis (Eumichtis) lichenea* (Hübner, [1813]). *Eumichtis* Hübner, [1821] ha sido considerado un género independiente de *Polymixis* Hübner, [1820] hasta que HACKER & RONKAY (1992) han propuesto tratar al primero como subgénero del segundo, ya que comparan una serie de supuestas apomorfías (relativas a la genitalia). En mi opinión, una caracterización morfológica satisfactoria y una clarificación de las relaciones filogenéticas de los géneros *Polymixis* y similares está lejos de haberse logrado, al no haberse podido definir con claridad las autapomorfías propias de cada uno, delimitándose sólo en función de tendencias no muy claras ni constantes en la genitalia. Dichos «géneros» son, en Europa, los que se relacionan en el apéndice de este trabajo dentro de Hadeninae Apameini entre *Dryobota* Lederer, 1857 y *Mesapamea* Heinicke, 1959, entre los que quizá haya que incluir algún otro. Este complejo de «géneros» sufrirá una reordenación más o menos profunda cuando sean revisados en conjunto desde una perspectiva biosistemática y filogenética (véase comentarios en HACKER & RONKAY, 1992: 476), si bien ya no son esperables cambios drásticos con respecto a su adscripción subfamiliar y tribal. Respecto a la adscripción de especies a géneros, de manera provisional se aceptan los criterios de FIBIGER & HACKER (1991), HACKER & RONKAY (1992) y NOWACKI & FIBIGER (1996), por ser los más ampliamente reconocidos entre los autores europeos.

57. *Polymixis dubia* (Duponchel, 1836). Se estudia por el autor si bajo lo que hoy día se conoce como *P. dubia* se agrupa más de una especie, dado el marcado polimorfismo que presentan los ejemplares ibéricos.

58. Género *Pseudohadena* Alpheraky, 1889. El género *Pseudohadena* es un «cajón de sastre» muy complejo donde hasta ahora se habían agrupado especies muy distintas (compárese con punto 56). Algunos grupos de especies ya han sido sometidos a revisión (RONKAY & VARGA, 1989, 1993; RONKAY *et al.*, 1995). De la última parte de ésta se desprende que, en opinión de los mencionados autores, sólo tres especies iberobaleares pueden ser mantenidas en *Pseudohadena*, probablemente en subgéneros no propuestos todavía (Ronkay, com. pers.): *P. halimi* (Millière, 1877), *P. chenopodiphaga* (Rambur, 1832) y *P. mariana* E. de Lajonquière, 1964. Las diferencias en cuanto a *habitus* y caracteres genitales entre las tres son notables (LAJONQUIERE, 1964; CALLE, 1983).

59. *Eremohadena roseonitens* (Oberthür, 1887). RONKAY *et al.* (1995) proponen el género *Eremohadena* para varias especies antes incluidas en *Pseudohadena*, entre las que se encuentra *E. roseonitens* (Oberthür).

60. *Graphanta commoda* (Staudinger, 1889). De igual forma que en el punto anterior, *Graphanta* es propuesto por RONKAY *et al.* (1995). En él incluyen a *G. commoda*, única especie europea del grupo (YELA & SÁNCHEZ EGUIALDE, 1988; YELA & RONKAY, 1992). Solamente una evaluación ponderada de los diferentes caracteres somáticos de todas las especies de *Pseudohadena* (y «géneros» relacionados) permitirá dilucidar si resulta más conveniente tratar *Eremohadena* y *Graphanta* como géneros o como subgéneros, cuestión en la que no se ha alcanzado un consenso. En este trabajo se adopta, de manera provisional, la nomenclatura propuesta por RONKAY *et al.* (1995), que se basa principalmente en diferencias genitales y en la espiculación del basitarso. Desde mi punto de vista, tales diferencias no indican sino tendencias dentro de una misma unidad genérica, por lo que habrá de someterse a prueba si la propuesta nomenclatorial que se relaciona a continuación no es la que mejor refleja las relaciones filogenéticas entre las especies iberobaleares del grupo:

Pseudohadena (subgénero no descrito 1) *mariana* E. de Lajonquière, 1964

Pseudohadena (subgénero no descrito 2) *halimi* (Millière, 1877)

Pseudohadena (subgénero no descrito 3) *chenopodiphaga* (Rambur, 1832)

Pseudohadena (*Eremohadena*) *roseonitens* (Oberthür, 1887)

Pseudohadena (*Graphanta*) *commoda* (Staudinger, 1889)

61. *Apamea polyodon* (Linnaeus, 1761). De acuerdo con el examen de los tipos de Linnaeus llevado a cabo por MIKKOLA & HONEY (1993), éste es el nombre válido para la hasta ahora conocida como *Apamea monoglypha* (Hufnagel, 1766), que deviene sinónimo subjetivo subsiguiente.

62. *Apamea sicula* (Turati, 1909). Esta especie, externamente muy parecida a *A. polyodon* (Linnaeus) (= *monoglypha* Hufnagel), fue mencionada como nueva para la Península Ibérica por YELA (1994). Repasando la bibliografía se ha encontrado otra cita anterior, correspondiente a dos ejemplares recolectados en Moscardón y Frías de Albarracín (Teruel, Aragón), en un trabajo de ZILLI (1992b) sobre el valor taxonómico de los *coremata* (tomando como ejemplo las especies del grupo *polyodon*).

63. *Apamea epomidion* (Haworth, 1809). La especie en cuestión ha sido denominada tanto *A. epomidion* como *A. caracterea* ([Denis & Schiffermüller], 1775). SARTO I MONTEYS (1984) la denomina *A. epomidion* en la primera cita para la Península Ibérica. De igual forma proceden otros autores más o menos sincrónicamente (por ejemplo, HACKER, 1989), hasta que POOLE (1989) restablece, por cuestiones de prioridad, el nombre *caracterea* al suponer que, bajo ese nombre, Denis & Schiffermüller se referían a esta especie. Subsiguientemente, HACKER (1990) y FIBIGER & HACKER (1991) utilizan el nombre *caracterea*. Sin embargo, FIBIGER (1993: 106-107) aclara que *caracterea sensu* Denis & Schiffermüller es referible a *Eugraphe sigma* ([Denis & Schiffermüller], 1775). El nombre válido para esta especie es, pues, *Apamea epomidion* (Haworth, 1809) (véase también NOWACKI & FIBIGER, 1996 y KARSHOLT & RAZOWSKI, 1996).

64. *Mesapamea remmi* (Rezbanyai-Reser, 1985). Se sigue especulando con la posibilidad de que los ejemplares referidos a esta «especie» sean híbridos de *Mesapamea secalis* (Linnaeus) y *M. didyma* (Esper) (YELA, 1992a; NOWACKI & FIBIGER, 1996).

65. *Agrochola pistacinoides* (d'Aubuisson, 1867). *Agrochola nitida* ([Denis & Schiffermüller], 1775) y *Agrochola pistacinoides* (= *A. dujardini* Dufay, 1976) son muy semejantes, y se las ha considerado dos especies parapáticas vicariantes (DUFAY, 1976a; FIBIGER & HACKER, 1991). Aspecto externo, andropigio y ginopigio muestran en ambas una cierta variabilidad, y tienden además a converger hacia las zonas de Europa central donde ambas coinciden. En virtud de ello, REZBANYAI (1983), tras un estudio en profundidad, postula su coespecificidad. Por los datos que tengo, ciertas diferencias genitales claras e importantes apoyan la hipótesis de que son especies distintas. Estriban en la mayor longitud del *aedeagus* en *A. pistacinoides*, que es muy ligeramente convexo; como corresponde, *A. pistacinoides* muestra en el ginopigio un *ductus bursae* más largo y casi recto. Por contra, el *aedeagus* de *A. nitida* es visiblemente más corto y curvo, igual que su *ductus bursae*. Otras diferencias, algunas probablemente de orden menor, son indicadas por REZBANYAI (1983). Dicho autor presenta fotografías de genitalias de forma supuestamente intermedia; sin embargo, en mi opinión las figuras 3 y 4 de las fotos 4 y 5 son referibles a *A. nitida* y la 5 a *A. pistacinoides*. Análogamente, las figuras 3 y 4 de la foto 6 son referibles a *A. pistacinoides* (véase REZBANYAI, 1983: 158, 159 y 163). Las poblaciones ibero baleares son referibles a *A. pistacinoides*.

66. *Conistra veronicae intricata* (Boisduval, 1829). BERIO (1983) propuso la consideración de *Conistra intricata* (Boisduval) como un taxón de rango especie. Sin embargo, en trabajos anteriores a éste (YELA *et al.*, 1988; YELA, 1990a, 1992a; YELA & SARTO I MONTEYS, 1990) el presente autor había defendido, explícita o implícitamente, la tesis de considerar las poblaciones ibéricas como pertenecientes a *Conistra veronicae intricata*, que sería la subespecie europea suroccidental de la más ampliamente distribuida *C. veronicae* (Hübner, [1813]). Ello se basaba en que (1) los rangos de variabilidad de las medidas de los *cornuti* de la *vesica* eran ampliamente solapables (en contra de lo defendido por BERIO, 1983, probablemente debido a la diferente procedencia del material examinado por ambos), (2) en la ausencia de diferencias claras y constantes en la genitalia interna y (3) en su apariencia externa, prácticamente idéntica. HREBLAY (1992), en una revisión sobre las *Conistra* Hübner, [1821] de

Europa y Asia Menor, vuelve a tratarlas como especies diferentes, indicando que *veronicae* posee la *fultura* algo más estrecha, el *cornutus* proximal algo más largo, el *ostium bursae* algo más estrecho y que la lamela esclerosada del *ductus bursae* se sitúa en una posición algo inclinada. Encuentro dos razones para dudar de la separación específica postulada por HREBLAY (1992): (1) que su muestra de *intricata* se reduce a tres ejemplares, 2 hembras y 1 macho, con lo cual las diferencias detectadas carecen de validez estadística (de hecho, no da cifras sobre medidas); y (2), que las ligerísimas diferencias genitales observadas por él pueden deberse simplemente a diferentes frecuencias genéticas en poblaciones alopátricas coespecíficas, resultantes de selección o de deriva genética. Sin que el punto (2) quede aquí demostrado, sino sólo indicado como hipótesis de trabajo, en mi opinión parece más razonable seguir considerando a *veronicae* e *intricata* como dos «subespecies».

67. **Subgénero *Peperina* Hreblay, 1992.** La especie *Conistra torrida* (Lederer, 1857) se diferencia claramente, tanto en aspecto externo como en morfología genital, del resto de las adscribibles al subgénero *Conistra* (véase YELA *et al.*, 1988: figs. 1-8, 12-19). En función de ello, HREBLAY (1992) describe para ella (y para otra muy estrechamente emparentada) el subgénero *Peperina*. Las autapomorfías definitorias, no explicitadas como tales por HREBLAY (1992), son: parte distal del *ductus bursae* (o *antrum*) alargada y estrecha; *vesica* y *cervix bursae* arrollados en espiral (2 vueltas).

68. ***Lithophane socia* (Hufnagel, 1766).** Algunos autores denominan a esta especie *Lithophane hepatica* (Clerck, 1759). MIKKOLA (1985) cree reconocerla en la figura original de Clerck, y designa lectotipo de *Phalaena hepatica* Clerck a un ejemplar de *Lithophane socia* (Hufnagel). Esta designación es considerada inválida por otros autores (FIBIGER & HACKER, 1991; NOWACKI & FIBIGER, 1996), que reconocen a la aquí denominada *Polia hepatica* (Clerck) en la mencionada figura; por ello, siguen utilizando el nombre clásicamente usado para esta especie (véase también MIKKOLA, 1993, y punto 86). La decisión final sobre el nombre a utilizar debe corresponder a la Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica (KARSHOLT & RAZOWSKI, 1996).

69. ***Xylena exsoleta* (Linnaeus, 1758).** De los dos ejemplares originales que se conservan, uno está depositado en la colección de Linnaeus y el otro en la de Clerck (MIKKOLA & HONEY, 1993). El ejemplar lineano es referible a la especie actualmente conocida como *Xylena vetusta* (Hübner, 1813), mientras que el otro es referible a la conocida como *X. exsoleta*. Por ello, MIKKOLA & HONEY (1993) seleccionan como lectotipo de *X. exsoleta* a este segundo, para evitar mayores confusiones. El caso, de cualquier forma, será sometido al dictamen de la Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica.

70. ***Brithys crini* (Fabricius, 1775).** Las especies de los géneros *Brithys* Hübner, [1821] y *Xanthopastis* Hübner, [1821], de las cuales en el área iberobaleár sólo vive *Brithys crini*, presentan algunas particularidades morfológicas que han planteado dudas sobre sus relaciones de parentesco filogenético (LAFONTAINE & POOLE, 1991). Por lo que se sabe hasta ahora, la más llamativa de todas consiste en que poseen 2 setas SV a cada lado en cada uno de los segmentos torácicos (estado «2+2+2») (GARDNER, 1946; CRUMB, 1956), cuando lo característico de los Noctuidos es mostrar el patrón «2+1+1» (KITCHING, 1984; LAFONTAINE & POOLE, 1991). Dentro de Noctuoidea, poseen el estado «2+2+2» Arctidos, Dóidos y algunos Notodóntidos (véase punto 1), pero éste aparece también, supuestamente por convergencia, en los Eariinae, que parece ser un grupo basal en la evolución de los Noctuidos (LAFONTAINE & POOLE, 1991; POOLE, 1995) (véase punto 3).

Se ha llevado a cabo una evaluación parsimoniosa del estado de carácter «2+2+2» en *Brithys* en el contexto de otras de sus características morfológicas, para decidir (al menos provisionalmente) si se trata de una homología o de una analogía (homoplasia por convergencia). Siguiendo criterios cladísticos, en el primer caso las especies de *Brithys* y *Xanthopastis* podrían ser incluibles en otra familia (bien en Arctiidae, Doidae o Notodontidae o bien en una propia); en el segundo caso habría que considerar el estado «2+2+2» de estas especies como resultado de un fenómeno convergente, y se podría aceptar que son Noctuidos

(bien pertenecientes a un grupo basal o bien emparentados con la subfamilia Hadeninae, tribu Hadenini, como la mayoría de los autores venían pensando hasta ahora).

Se han examinado en detalle huevos, larvas, pupas y adultos de *Brithys crini* (coll. J.L.Y.), con los siguientes resultados: (1) Huevo: el corion presenta una roseta micropilar muy reducida, y sus costillas, radiales y bien marcadas, tienen una morfología particular, alternando concavidades con convexidades (véase BAIXERAS I ALMELA *et al.*, 1985). Aunque algo singular, su diseño general es a grandes rasgos asimilable al de los Noctuidos «trifinos», y bien distinto al de «cuadrifinoides» (con costillas menos marcadas) y al de Arctidos (cuya superficie es reticulada). (2) Larva: en el segmento A1 sólo existen 2 setas SV (como ocurre en todos los «trifinoides» excepto en ciertos Plusiinae; LAFONTAINE & POOLE, 1991), mientras que todos los «cuadrifinoides» examinados hasta el momento poseen 3 setas SV en dicho segmento. (3) Pupa: posee un *cremaster* análogo al de otros hadeninos, y es claramente de tipo Noctuido «trifino». (4) Adulto: en el abdomen existe la banda postespiracular esclerosada, de forma característica, que relaciona las prolongaciones ántero-laterales del esternito II con los escleritos laterotergales correspondientes del uroesternito I (aunque falta la parte ventral, como en otros Noctuidos). Como ya se ha dicho (punto 1) y se comentará en detalle más

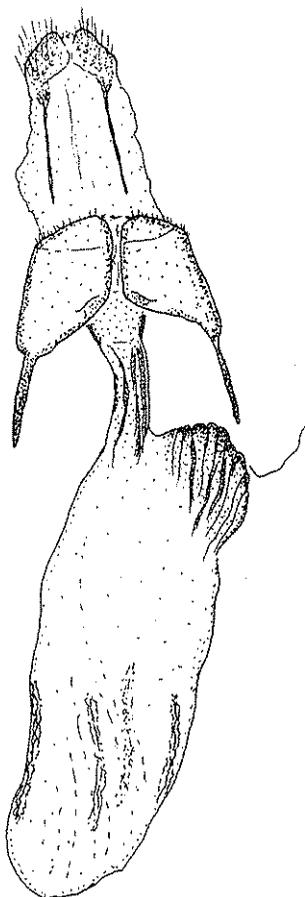


Figura 3. Ginopigio de *Brithys crini* (F.). Francia, HERAULT, alrededores de Adge-Sete, e.l. 27-VII-1989, leg. B. Goater, coll. JLY. Véase punto 70.
Female genitalia of *Brithys crini* (F.). France, HERAULT, surroundings of Adge-Sete, e.l. 27-VII-1989, leg. B. Goater, coll. JLY. See point 70.

adelante, esta peculiar banda postspiracular, que falta en otras familias de Noctuoideos, parece representar la autapomorfía que singulariza a los Noctuidos (MINET, 1986). Los órganos timpánicos muestran las cavidades contratimpánicas fusionadas por su cara interna y poseen esclerito nodular timpánico «en hombrera», como es característico para los grupos de Noctuidos más «avanzados» (véase apartado 4.9. y fig. 9). La venación alar es asimilable al esquema de los Hadeninae, con la vena M_2 de las alas traseras reducida. En el andropigio, existe el esclerito pleural libre que se articula a *tegumen* y *vinculum* y que es característico de los «trifinoides»; por otro lado, aunque el *uncus* es muy peculiar (véase BERIO, 1985; ZILLI & ROMANO, 1992), la arquitectura del andropigio casa en lo fundamental con el patrón general hadeninino. El ginopigio, que al parecer no se había estudiado antes, es similar al de ciertos Hadeninos, sobre todo del género *Discestra* Hampson, 1905 (forma de las placas posteriores y de las apófisis, esclerotización del *ductus*, *signa* alargados y en número de cuatro, morfología y disposición del *cervix*, etc.) (fig. 3). Por último, la superficie ocular posee un recubrimiento piloso análogo al que se encuentra en las especies de Hadenini (si bien los pelos son bastante cortos).

Así pues, en *Brithys crini* se combinan unos pocos caracteres peculiares con muchos otros que son compartidos por los Noctuidos «trifinos» Hadeninos. Es mucho más improbable que estos segundos caracteres hayan surgido, todos ellos, por convergencia. Además, tanto *B. crini* como las otras especies estrechamente emparentadas (incluidas las *Xanthopastis*) tienen unos hábitos ecológicos particulares, puesto que sus larvas son semihoradoras y están asociadas a especies de Amarillydaceae costeras; esto puede haber dado lugar a adaptaciones especiales tanto en el corion del huevo como en la quetotaxia larvaria. POOLE (1995) propone considerar a estas especies con categoría de tribu dentro de Noctuinae (Glottulini), lo que equivale a admitir que la peculiar quetotaxia torácica larvaria es una vuelta al estado original (homoplasia). En función de los datos aportados aquí me adhiero provisionalmente a esta opinión, considerando a *Brithys crini* como un Hadeninae Glottulini. Sin embargo, son necesarios estudios más detallados. Lafontaine (com. pers., 1989; véase también LAFONTAINE & POOLE, 1991: 20) estima que los caracteres larvarios de los Glottulinos sugieren afinidades con otras familias de Noctuoideos, y especula con un origen filogenético muy temprano, quizá anterior a la aparición de la disparidad (*sensu* GOULD, 1989) inicial de los Noctuidos que condujo a sus líneas principales de evolución (véase apartado 4.9).

71. *Discestra stigmosa* (Christoph, 1887). En YELA & SARTO I MONTEYS (1990) se propone su eliminación de los inventarios de la fauna ibérica, razonándola con argumentos corológicos y ecológicos. Sin duda, la cita de CRUZ & GONZALVES (1977) es errónea y referible a *D. sodae* (Rambur), especie extremadamente parecida. VIVES MORENO (1994), de nuevo, vuelve a incluirla en un catálogo ibérico. De manera análoga al punto 21, procede su eliminación sin más comentario.

72. *Coranarta* sp. YELA & ORTIZ (1990), examinando la distribución geográfica y las preferencias ecológicas de la supuesta «*Anarta*» *cordigera* (Thunberg, 1788) ibérica, encuentran diferencias en la genitalia interna con respecto a la especie del resto de Europa que suponen podrían ser de clase, más que de grado. En efecto, el estudio de algunos ejemplares ibéricos adicionales ha demostrado que las poblaciones ibéricas no son adscribibles a *cordigera*, sino a otra especie inédita cuya descripción original está en preparación. BERIO (1985) y BECK (1991) ponen de relieve diferencias notables entre las especies tipo de *Anarta* Ochsenheimer, 1816 (*A. myrtilli* Linnaeus) y *Coranarta* Beck, 1991 (*C. cordigera* Thunberg), tanto a nivel larvario como imaginal, por lo que aquí se consideran en géneros distintos. Las afinidades filogenéticas de *Coranarta* ha de ser establecidas con mayor precisión.

73. Género *Lacanobia* Billberg, 1820. BEHOUNEK (1992) realiza una revisión de las especies holárticas de este género y, en función de caracteres genitales, propone una adscripción subgenérica análoga a la contenida en FIBIGER & HACKER (1991) y YELA (1992a) (basada en parte en comunicaciones personales de Behounek). La única diferencia estriba en la consideración por parte de BEHOUNEK (1992) de la especie *L. aliena* (Hübner, 1807) como pertene-

ciente al subgénero *Diataraxia* Hübner, 1816, si bien FIBIGER & HACKER (1991) y YELA (1992a) la incluyen en *Lacanobia* (junto a *L. w-latinum* Hufnagel). Estudiado algún material de nuevo, y teniendo en cuenta únicamente la morfología genital, en mi opinión las razones para incluir *L. aliena* en *Diataraxia* no son convincentes. *Lacanobia* quedaría, según BEHOUNEK (1992), caracterizado únicamente por la ausencia del grupo distal de *cornuti* en la vesica. Sin embargo, una ausencia es difícilmente esgrimible como argumento para caracterizar, como autapomorfía, un taxón de rango subgenérico, máxime cuando éste sólo contiene una especie (o a lo sumo dos; véase BEHOUNEK, 1992: 36). Si han de inferirse relaciones evolutivas a partir de caracteres genitales, éstas no deberían basarse solamente en similitudes y diferencias en la genitalia interna, que parece ser la parte genital más intensamente sometida a selección sexual (como se deduce de la existencia de mecanismos de «llave y cerradura»; MIKKOLA, 1992). En el caso concreto que nos ocupa cabría más bien apelar a la morfología de la armadura genital externa, del mismo tipo en *L. w-latinum* y en *L. aliena* (forma del *sacculus*, del *harpa* o *clasper*, del proceso costal, del *cucullus* y del *uncus* en los machos, y del *antrum bursae* en las hembras), y bastante diferente de la de las especies adscribibles tanto a *Diataraxia* (con proceso inferior en el *harpa*, con *corona* en el *cucullus*) como a *Dianobia* Behounek (con proceso inferior en el *harpa*, con *cucullus* en pico y sin *corona*) (véanse figuras en CALLE, 1983; BERIO, 1985; y BEHOUNEK, 1992). En definitiva, en este trabajo se sigue manteniendo la misma adscripción subgenérica que en YELA (1992a), incluyendo a *L. aliena* en el subgénero *Lacanobia*.

74. *Hada plebeja* (Linnaeus, 1761). Se trata de un sinónimo subjetivo anterior de *Hada nana* (Hufnagel, 1799) (MIKKOLA & HONEY, 1993), según revela el examen de los tipos lineanos.

75. Género *Aethria* Hübner, [1821]. *Hecatera* Guenée, 1852 (especie tipo: *Noctua dysodea* [Denis & Schiffermüller], 1775) es sinónimo de *Aethria* Hb. (especie tipo: *Noctua serena* [Denis & Schiffermüller], 1775) (NYE, 1975; POOLE, 1989; NOWACKI & FIBIGER, 1996). NOWACKI & FIBIGER (1996) escriben *Aetheria* por error.

76. Género *Hadena* Schrank, 1802. Manifiesta una gran homogeneidad estructural (véase HACKER, 1992b, 1996). Las larvas de la mayoría de las especies se desarrollan en flores y frutos de especies de *Dianthus* y afines (FORSTER & WOHLFAHRT, 1971); las hembras efectúan la puesta en el cáliz o la corola (PETTERSSON, 1992; Yela, datos inéditos). Esta particular forma de vida ha conducido a la aparición de diferentes adaptaciones larvarias en cuanto al color y al diseño (en relación con lo ocultas que las orugas viven en las estructuras florales y capsulares; Yela, datos inéditos) e imaginales en cuanto a la longitud del oviscapto (en función de la longitud de la corola donde los huevos son depositados o de los hábitos de puesta; Yela, datos inéditos). Especies íntimamente emparentadas, pero de biología diferente, muestran adaptaciones muy distintas (véase plancha 16 en BECK, 1992b). Así, *H. andalusica* (Staudinger), que como excepción al patrón general es radicícola, muestra una librea larvaria homogéneamente ocrácea y un oviscapto relativamente corto (véase YELA, 1992a, fig. 57). En el caso de las *Hadena*, la morfología general del andropigio parece ilustrar bien sobre las relaciones de parentesco entre las diferentes especies, puesto que supuestamente no ha estado sometida a tan intensa presión selectiva en relación con las condiciones ambientales como la librea larvaria o el oviscapto (HACKER, 1992b; Yela, datos inéditos). La división subgenérica de *Hadena* propuesta por HACKER (1987), con las modificaciones añadidas en FIBIGER & HACKER (1991) y en HACKER (1992b, 1996), parece en principio la más coherente, y es seguida en este trabajo (con la salvedad de que *Enterpia* Guenée, 1850 se considera subgénero, y no género independiente; véanse comentarios en los puntos 32 y 38). En mi opinión, la proposición de los supuestos géneros y subgéneros *Caeshadena*, *Luteohadena*, *Maghadena*, *Paraperplexia* y *Perplexhadena*, todos de Beck, 1991, y establecidos sobre caracteres del diseño larvario, no está suficientemente fundamentada. Al no haberse explicado convenientemente el papel adaptativo de los atributos analizados, que parece muy importante, dicha proposición no contribuye a aclarar las relaciones filogenéticas entre especies y grupos de

especies, sino más bien al contrario. La consideración de *H. silenes* (Hübner, [1822]) en un género (*Paraperplexia*) y *H. sancta* (Staudinger, 1859) en otro (*Anepia* o *Perplexhadena*, según el autor de que se trate; véase VIVES MORENO, 1994: 521 y BECK, 1996: 75) no tiene ningún sentido, puesto que ambas son tan similares que a menudo se duda que sean especies distintas (YELA, 1990a, 1992a; HACKER, 1992b) (véase punto 83). La ordenación sistemática de las especies de *Hadena* seguida en este trabajo es básicamente la de HACKER (1996), con la salvedad de que *H. andalusica* se considera aquí integrable en el subgénero *Hadena*.

77. *Hadena vulcanica* (Turati, 1907). Citada por primera vez para el área iberoibérica por HACKER (1996) en función de diez ejemplares recolectados en Albarracín (Teruel); la valva izquierda del andropigio de uno de ellos fue figurada por BERIO (1985: 238) como *H. consparcatoides* (Schawerda, 1928). HACKER (1996) considera que los ejemplares españoles son adscribibles a una subespecie diferente de la nominal, y los describe como *Hadena vulcanica expectata* Hacker, 1996. Las diferencias andropigiales con otras subespecies de *H. vulcanica* son bastante claras: en *expectata* (1) el grupo de *cornuti* es más denso, con las espículas más alargadas, y (2) la *vesica* presenta un abombamiento basal (sobre el que descansa el grupo de *cornuti*) bastante menos abultado, pero apreciablemente más alargado. Esto lleva a pensar en la posibilidad de que *expectata* pueda ser una especie propia. *H. vulcanica expectata* es externamente muy parecida a *Hadena luteocincta*, pero sin tintes verdosos. La mancha orbicular de *H. vulcanica expectata* presenta un ennegrecimiento más o menos circular en su centro, lo que es característico también para *H. consparcatoides*; sin embargo, en ésta última existe una mancha blanca muy conspicua debajo de la orbicular, mancha que falta en *H. vulcanica expectata*.

78. *Hadena archaica* Hacker, 1996. Descrita por HACKER (1996) sobre la base de una sola hembra recolectada en Sierra Nevada (Granada). El ejemplar está bastante deteriorado, pero recuerda externamente a cualquiera de las otras especies del grupo *luteocincta*. Aunque el ginopigio es bastante característico, no puede descartarse que esta hembra sea adscribible en realidad a *H. vulcanica expectata* (cuya genitalia femenina no se conoce, o al menos no ha sido publicada por el momento). Con relación a los ginopigios de otras subespecies de *H. vulcanica*, el de *H. archaica* presenta las apófisis posteriores bastante más cortas, las apófisis anteriores y las placas anteriores un poco más cortas y el *ductus bursae* algo más largo. Pero no debe olvidarse que *H. vulcanica expectata* es, en el andropigio, relativamente diferente de las demás subespecies de *H. vulcanica*, y que podría ser una especie propia (punto 77). Tampoco puede descartarse *a priori* ninguna de las siguientes tres posibilidades:

- 1) que *H. archaica* represente la subespecie occidental de *Hadena tristis* (Draudt, 1934), como el propio HACKER (1996) apunta (si bien el *ductus bursae* es más ancho y largo en el ejemplar de *H. archaica*);
- 2) que represente una subespecie septentrional de la magrebí *Hadena duercki* (Draudt, 1934) (aunque en el caso de ésta última las apófisis, sobre todo las anteriores, son algo más largas, así como el *ductus bursae*);
- 3) que sea la hembra de otra especie considerada hasta ahora endémica del Magreb, como es *Hadena rolleti* Lajonquière, 1969, de la que sólo se conocen dos machos.

79. *Hadena luteocincta* (Rambur, 1834). Es una especie bastante variable, por lo que HACKER (1996) sugiere que todas las poblaciones ibéricas son adscribibles a la subespecie nominal. Por consiguiente, *Hadena azarai* (Agenjo, 1940) deviene una simple forma, y como tal dicho nombre carece de validez nomenclatorial. A *H. luteocincta* son referibles los ejemplares figurados en CALLE (1983) con los números 176 (láminas 14 y 53) y 179m (lámina 14).

80. *Hadena wehrlii* (Draudt, 1934). De acuerdo con los numerosos y precisos datos aportados por HACKER (1996), se trata de una especie externamente muy parecida a *H. luteocincta*, que no tiene nada que ver con *H. consparcatoides* (compárese con YELA & SARTO I MONTEYS, 1990 y con YELA, 1990a). El ejemplar que figura en CALLE (1983: 379, fig. 178) identificado

como *H. wehrlii*, que es el mismo que apareció en DERRA & HACKER (1981: 135, fig. 8, y 136, fig. 20; véase también DERRA & HACKER, 1982: 23), y que es en realidad adscribible a *H. consparcatoides*, originó la confusión. Los adultos de *H. wehrlii* son de menor tamaño y sus alas son en general más estrechas y más oscuras (de un tinte oliváceo) que en *H. luteocincta*. Los andropigios de ambas especies son extraordinariamente parecidos, si bien la base del proceso apical del *sacculus* de *H. luteocincta* tiende a ser ligeramente más ancha que la del de *H. wehrlii* y su edeago más robusto y grueso, con el divertículo principal de la *vesica* más corto y ancho en su base. La *vesica* forma en *H. luteocincta* un abombamiento basal sobre el que descansa el grupo de *cornuti*, abombamiento que no se aprecia en *H. wehrlii*. Los ginopigios se distinguen fundamentalmente por la longitud de las apófisis, bastante más largas en *H. wehrlii*, especie en la que las apófisis anteriores alcanzan o sobrepasan el límite anterior de la parte esclerosada del *ductus bursae* (una vez preparado el ginopigio). En *H. luteocincta* alcanzan aproximadamente el punto medio de dicha estructura. El conjunto oviscapto-placas anteriores representa en *H. wehrlii* alrededor de los 2/3 de la longitud total del ginopigio, mientras que en *H. luteocincta* representa aproximadamente la mitad (véanse razonamientos sobre la base adaptativa de la longitud del oviscapto en el género *Hadena* el punto 76). A diferencia de *H. luteocincta*, que es una especie rara en el área iberoibaleár, *H. wehrlii* es relativamente frecuente, sobre todo en zonas de media montaña de Sierra Nevada y del Sistema Ibérico. Esta especie pertenece al círculo faunístico asiático-mediterráneo.

H. luteocincta altamira Boursin, 1962 (descrita de Sierra Nevada, Granada) es un sinónimo de *H. wehrlii* (HACKER, 1996). Así pues, los ejemplares figurados en CALLE (1983: 300-301, figs. 179a y 179h) son adscribibles a *H. wehrlii*.

81. ***Hadena orihuela* HACKER, 1996.** Descrita también por HACKER (1996) sobre la base de abundante material recolectado enteramente en España (casi todo él en la zona de Albarracín y Montes Universales, Teruel/Cuenca, pero un par de ejemplares también de Sierra Nevada, Granada). Los adultos son externamente casi indistinguibles de los de *H. wehrlii*, si bien algo mayores en promedio (25-28 mm de envergadura alar en *H. wehrlii*, 26-30 mm en *H. orihuela*; HACKER, 1996) y con sus alas anteriores levemente más anchas. Los andropigios son aparentemente idénticos, de acuerdo con HACKER (1996). Por mi parte, no he sido capaz de encontrar diferencias. En los ginopigios, las diferencias señaladas en la descripción original afectan exclusivamente a la dimensión de las apófisis, ligeramente más largas y anchas en *H. orihuela* (especialmente las anteriores, según indica el descriptor). En principio, la caracterización de esta supuesta especie puede parecer insuficiente y subjetiva; la diferente magnitud de las apófisis podría ser simplemente expresión de variabilidad intraespecífica (a pesar de las indicaciones en contra del descriptor). Afortunadamente, HACKER (1996) ofrece abundantes figuras de ginopigios de ambos táxones. Por ello, con objeto de aportar algunos datos suplementarios, se han medido diferentes unidades estructurales ginopigiales sobre las figuras que ofrece HACKER (1996), y se han comparado estas medidas mediante las pruebas estadísticas pertinentes. Tras ello, se han comparado los resultados con las preparaciones microscópicas de los ejemplares hembra de la colección JLY. Las cuatro variables cuyas medidas fueron lo suficientemente fiables como para ser sometidas a análisis estadístico fueron: longitud de las apófisis posteriores, longitud de las placas anteriores, longitud de las apófisis posteriores y longitud de la parte esclerosada del *ductus bursae* (por el lado contrario al *cervix*). El oviscapto no se ha podido medir con garantías, pues en algunas fotografías está parcialmente replegado.

Primero se midieron estas cuatro variables sobre la muestra de los 7 ginopigios de ejemplares ibéricos de *H. wehrlii* fotografiados en la página 314 (a-g) de HACKER (1996) y sobre la muestra de los 7 ginopigios de *H. orihuela* de la página 315 (que están a la misma escala). Para examinar el efecto conjunto de las variables morfológicas sobre la variable especie, se aplicó un análisis multivariante de la varianza (MANOVA) mediante el procedimiento GLM de SAS (1995). Las diferencias de las medidas entre táxones resultaron significativas (Lambda de Wilkinson; $F_{4,9} = 9.49, p = 0.0027$). Debido al bajo número de observaciones por especie,

se examinó también el efecto de cada una de las variables por separado mediante una prueba no paramétrica, un análisis de la varianza (ANOVA) llevado a cabo con el procedimiento NPARIWAY de SAS (1995). Entre los dos táxones, y para cada una de las variables, las diferencias resultaron significativas por encima del nivel de confianza del 99 %, excepto para la longitud de la parte esclerosada del *ductus bursae* (para la cual resultaron no significativas; tabla 1). Diferencias significativas en cuanto a la longitud de las apófisis y a la de la placa anterior, que por extensión informan sobre diferencias en la longitud total del oviscapto, indican una distribución de frecuencias bimodal de los valores de dichos atributos morfológicos (valores que, dicho sea de paso, apenas se solapan para los tres primeros atributos; véase tabla 2). Esto apunta a la posibilidad de que *H. wehrlii* y *H. orihuela* sean efectivamente dos entidades independientes biológicamente. Diferencias intraespecíficas en el tamaño del oviscapto pueden ser debidas a diferenciación genética entre poblaciones o pueden ser reflejo de plasticidad fenotípica inducida por circunstancias ambientales (MASAKI, 1979; MOUSSEAU & ROFF, 1995); pero en ese caso o bien existe una gradación continua de tamaños, en función de los diversos ambientes donde viven las poblaciones (MASAKI, 1986), o bien, si las diferencias son discretas, hay algún tipo de segregación estacional entre las formas (MOUSSEAU & ROFF, 1995), lo que no es el caso examinado aquí.

A continuación, se midieron las mismas variables sobre todos los ginopigios de *H. wehrlii* dibujados y fotografiados por HACKER (1996) ($n = 14$), tanto españoles como asiáticos (los dibujos de la página 339 se redujeron convenientemente, mediante fotocopia) y sobre la misma muestra de 7 ginopigios de *H. orihuela*. Los datos se presentan en la tabla 2; medias, desviaciones típicas y rangos de variabilidad se presentan en la tabla 3. Estas tablas incluyen los valores del análisis efectuado previamente, que por ello no se han presentado por separado. Se llevaron a cabo los mismos análisis que en el caso anterior. Los resultados se incluyen en la tabla 4. Como se ve, el análisis conjunto de todas las variables (MANOVA) arrojó también diferencias significativas entre los dos táxones (Lambda de Wilkinson; $F_{4,16} = 13.42$, $p = 0.0001$). Para cada variable por separado, en este caso, todos los valores del estadístico resultaron significativos por encima del nivel de confianza del 99 %, excepto el que hace referencia a la longitud de la parte esclerosada del *ductus bursae*, que lo fue por encima del nivel del 95 %. Es decir, al aumentar el tamaño muestral incluyendo ejemplares que previamente se habían dejado fuera del análisis para evitar posibles distorsiones debidas a efectos de escala y a efectos geográficos, las diferencias entre especies en cuanto a las variables examinadas se hicieron más patentes.

En resumen, la hipótesis de HACKER (1996) que considera a *H. wehrlii* y a *H. orihuela* como especies distintas queda reafirmada en función del material representado por dicho autor. Sin embargo, en el texto de HACKER (1996) no queda claro si seleccionó para sus dibujos y fotografías aquellos ejemplares que mejor concuerdan con los modelos ideales que describe, establecidos en función de percepciones subjetivas (como es frecuente entre taxónomos), o si la muestra representada es por el contrario aleatoria y la descripción de los modelos es una consecuencia directa del examen comparado riguroso de los ginopigios. El número total de ginopigios figurados en su trabajo apunta más bien hacia la segunda opción.

Para tratar de verificarlo, se examinaron los ginopigios de la colección JLY a la luz de los análisis anteriores. La muestra comprende 8 hembras recolectadas en diferentes puntos del centro de la Península Ibérica, Sierra Nevada, Sierra de Cazorla y un ejemplar de Portilla (Alava). La variabilidad encontrada es bastante mayor que la registrada por HACKER (1996), pero es posible adscribir los ejemplares con relativa facilidad a un patrón o al otro. En la tabla 5 se relacionan los ejemplares de la colección JLY (hembras y machos, éstos últimos identificados por morfología externa) junto a sus datos. En definitiva, en este trabajo se incluyen *H. wehrlii* y *H. orihuela* como dos especies separadas; pero se necesita examinar críticamente una serie más larga de ejemplares, sobre todo machos, con objeto de comparar cuantitativamente sus medidas genitales y caracterizarlas mejor morfológicamente.

Tabla 1. Resultados del ANOVA que examina una a una las diferencias entre los dos táxones *Hadena wehrlii* (Draudt) y *H. orihuela* Hacker en cuanto a las cuatro variables ginopigiales «apófisis posterior» (APPOST), «placa anterior» (PLACANT), «apófisis anterior» (APANT) y «parte esclerosada del ductus bursae» (DUCTUS), para el conjunto de datos que considera sólo siete ejemplares de cada taxón (véase punto 81, apartado 4.1.). H = estadístico correspondiente a la aproximación χ^2 de Kruskal-Wallis.

ANOVA results for differences in the four variables «posterior apophysis» (APPOST), «anterior plate» (PLACANT), «anterior apophysis» (APANT) and «sclerotised part of the ductus bursae» (DUCTUS) among the taxa *Hadena wehrlii* (Draudt) and *H. orihuela* Hacker, for the data base including measures from just seven genitalic illustrations of each taxon (see point 81 in paragraph 4.1.). Each variable was examined separately. H = Kruskal-Wallis χ^2 approximation.

| Variable | H | p | g.l. |
|----------|------|--------|------|
| APPOST | 9.8 | 0.0017 | 1 |
| PLACANT | 7.97 | 0.0048 | 1 |
| APANT | 9.82 | 0.0017 | 1 |
| DUCTUS | 2.56 | 0.1098 | 1 |

Tabla 2. Datos de las medidas relativas a las cuatro variables ginopigiales «apófisis posterior» (APPOST), «placa anterior» (PLACANT), «apófisis anterior» (APANT) y «parte esclerosada del ductus bursae» (DUCTUS) en los dos táxones *Hadena wehrlii* (Draudt) y *H. orihuela* Hacker para el conjunto de datos completo (véase punto 81, apartado 4.1.). Dado que las medidas se tomaron sobre figuras aumentadas, los valores son sólo comparativos y no reflejan unidades métricas concretas.

Data for the four variables «posterior apophysis» (APPOST), «anterior plate» (PLACANT), «anterior apophysis» (APANT) and «sclerotised part of the ductus bursae» (DUCTUS) measured in both taxa *Hadena wehrlii* (Draudt) and *H. orihuela* Hacker, for the data base including all available genitalic illustrations of each taxon (see point 81 in paragraph 4.1.). Since measures were made on enlarged figures, values are just comparative and do not reflect specific metric units.

| OBS | ESPECIE | APPOST | PLACANT | APANT | DUCTUS |
|-----|--------------------|--------|---------|-------|--------|
| 1 | <i>H. orihuela</i> | 4.98 | 2.26 | 1.86 | 1.09 |
| 2 | <i>H. orihuela</i> | 5.18 | 2.41 | 2.08 | 1.07 |
| 3 | <i>H. orihuela</i> | 5.31 | 2.06 | 2.07 | 1.29 |
| 4 | <i>H. orihuela</i> | 5.34 | 2.08 | 2.04 | 1.20 |
| 5 | <i>H. orihuela</i> | 5.63 | 2.06 | 2.23 | 1.46 |
| 6 | <i>H. orihuela</i> | 5.82 | 2.41 | 2.10 | 1.16 |
| 7 | <i>H. orihuela</i> | 6.17 | 2.51 | 2.41 | 1.44 |
| 8 | <i>H. wehrlii</i> | 3.69 | 2.08 | 1.80 | 1.10 |
| 9 | <i>H. wehrlii</i> | 4.15 | 2.00 | 1.50 | 0.92 |
| 10 | <i>H. wehrlii</i> | 4.16 | 1.92 | 1.55 | 1.08 |
| 11 | <i>H. wehrlii</i> | 4.32 | 2.27 | 1.91 | 1.09 |
| 12 | <i>H. wehrlii</i> | 4.34 | 2.02 | 1.58 | 1.01 |
| 13 | <i>H. wehrlii</i> | 4.41 | 2.01 | 1.81 | 1.37 |
| 14 | <i>H. wehrlii</i> | 4.49 | 2.08 | 1.63 | 1.09 |
| 15 | <i>H. wehrlii</i> | 4.52 | 1.84 | 1.61 | 1.04 |
| 16 | <i>H. wehrlii</i> | 4.55 | 2.08 | 1.74 | 1.11 |
| 17 | <i>H. wehrlii</i> | 4.72 | 1.98 | 1.78 | 1.08 |
| 18 | <i>H. wehrlii</i> | 4.72 | 2.07 | 1.67 | 1.24 |
| 19 | <i>H. wehrlii</i> | 4.76 | 1.88 | 1.74 | 1.18 |
| 20 | <i>H. wehrlii</i> | 4.79 | 2.03 | 1.86 | 1.08 |
| 21 | <i>H. wehrlii</i> | 4.90 | 2.00 | 1.58 | 0.99 |

Tabla 3. Estadísticos descriptivos (medias, desviaciones típicas y valores mínimos y máximos) de las cuatro variables ginopigiales «apófisis posterior» (APPOST), «placa anterior» (PLACANT), «apófisis anterior» (APANT) y «parte esclerosada del ductus bursae» (DUCTUS) en los dos táxones *Hadena wehrlii* (Draudt) y *H. orihuela* Hacker para el conjunto de datos completo (véase punto 81, apartado 4.1.).

Descriptive statistic parameters (means, standard deviations and minimum and maximum values) for the four variables «posterior apophysis» (APPOST), «anterior plate» (PLACANT), «anterior apophysis» (APANT) and «sclerotised part of the ductus bursae» (DUCTUS) for both taxa *Hadena wehrlii* (Draudt) and *H. orihuela* Hacker, for the data base including measures from all available genitalic illustrations of each taxon (see point 81 in paragraph 4.1.).

Hadena wehrlii

| VARIABLE | N | MEDIA | DESVIACION TÍPICA | VALOR MÍNIMO | VALOR MÁXIMO |
|----------|----|-----------|----------------------|-----------------|-----------------|
| APPOST | 14 | 4.4657143 | 0.3228887 | 3.69 | 4.90 |
| PLACANT | 14 | 2.0185714 | 0.1039125 | 1.84 | 2.27 |
| APANT | 14 | 1.6971429 | 0.1260298 | 1.50 | 1.91 |
| DUCTUS | 14 | 1.0985714 | 0.1097450 | 0.92 | 1.37 |

Hadena orihuela

| VARIABLE | N | MEDIA | DESVIACION TÍPICA | VALOR MÍNIMO | VALOR MÁXIMO |
|----------|---|-----------|----------------------|-----------------|-----------------|
| APPOST | 7 | 5.4900000 | 0.4086563 | 4.98 | 6.17 |
| PLACANT | 7 | 2.2557143 | 0.1913859 | 2.06 | 2.51 |
| APANT | 7 | 2.1128571 | 0.1704616 | 1.86 | 2.41 |
| DUCTUS | 7 | 1.2442857 | 0.1582042 | 1.07 | 1.46 |

Como queda expresado en la tabla 5, el ejemplar recolectado en Portilla, Alava, encaja bien en el modelo de *H. orihuela* que proporciona HACKER (1996). Luego *H. orihuela* debe tener una distribución ibérica mucho más amplia de lo que HACKER (1996) indica. El ejemplar figurado en YELA (1992a: 125, fig. 230) es adscribible a *H. orihuela*.

82. *Hadena filigrama* (Esper, 1788). HACKER (1990, 1996), siguiendo a POOLE (1989), estima que el nombre utilizable es *Hadena filograna* (Esper, 1788), nombre que figura en la lámina que contiene el dibujo original de la especie. Sobre este mismo ejemplar (véase HACKER, 1996: 375) Esper publicó en 1796 la descripción original con el nombre de *filigrama*. De acuerdo con Honey (en KARSHOLT & RAZOWSKI, 1996), se trata de una corrección justificada, por lo que el nombre corregido es el utilizable y debe figurar con la fecha primitiva (INTERNATIONAL TRUST FOR ZOOLOGICAL NOMENCLATURE, 1985: artículo 33b).

83. *Hadena (Anepia) silenes* (Hübner, [1822]) y *Hadena (Anepia) sancta* (Staudinger, 1859). HACKER (1992b, 1996) proporciona abundantes datos sobre la morfología genital y la distribución de lo que tienden a considerarse dos especies distintas (FIBIGER & HACKER, 1991;

Tabla 4. Resultados del ANOVA que examina una a una las diferencias entre los dos táxones *Hadena wehrlii* (Draudt) y *H. orihuela* Hacker en cuanto a las cuatro variables ginopigiales «apófisis posterior» (APPOST), «placa anterior» (PLACANT), «apófisis anterior» (APANT) y «parte esclerosada del ductus bursae» (DUCTUS), para el conjunto de datos completo (véase punto 81, apartado 4.1.). H = estadístico correspondiente a la aproximación χ^2 de Kruskal-Wallis.

ANOVA results for differences in the four variables «posterior apophysis» (APPOST), «anterior plate» (PLACANT), «anterior apophysis» (APANT) and «sclerotised part of the ductus bursae» (DUCTUS) among the taxa *Hadena wehrlii* (Draudt) and *H. orihuela* Hacker, for the data base including measures from all available genitalic illustrations of each taxon (see point 81 in paragraph 4.1.). Each variable was examined separately. H = Kruskal-Wallis χ^2 approximation.

| Variable | H | p | g.l. |
|----------|-------|--------|------|
| APPOST | 13.37 | 0.0003 | 1 |
| PLACANT | 7.07 | 0.0078 | 1 |
| APANT | 12.58 | 0.0004 | 1 |
| DUCTUS | 4.08 | 0.043 | 1 |

Tabla 5. Ejemplares de los táxones *Hadena wehrlii* (Draudt) y *H. orihuela* Hacker de la colección JLY (véase punto 81, apartado 4.1.).

Specimens of the taxa *Hadena wehrlii* (Draudt) and *H. orihuela* Hacker in the JLY collection (see point 81).

Hadena wehrlii

| Provincia, localidad | nº ejemplares, sexo | fecha de recolecta | recolector |
|--|---------------------|--------------------|------------|
| GRANADA, Sª Nevada (Ruta del Veleta, Peñones S. Francisco) | 1 m, 2 h | 24-VII-1986 | J. L. Yela |
| GUADALAJARA, Gárgoles de Arriba | 1 m | 16-VI-1985 | J. L. Yela |
| GUADALAJARA, Trillo | 1 m | 10-VI-1981 | J. L. Yela |

Hadena orihuela

| Provincia, localidad | nº ejemplares, sexo | fecha de recolecta | recolector |
|---|---------------------|--------------------|----------------|
| ALAVA, Portilla | 1 h | 1ª dec-VI-1981 | C. G. Aizpúrua |
| CUENCA, El Rincón de la Rambla, Nacimiento del Río Tajo | 1 h | 25-VI-1990 | J. L. Yela |
| GUADALAJARA, Trillo | 2 m | 6-VI-1981 | J. L. Yela |
| | 2 h | 25-VI-1984 | |
| JAEN, Sª de Cazorla (Vadillo-Castril) | 1 h | 7-VI-1987 | C. M. Herrera |
| TERUEL, Albarracín | 1 h | 20-VI-1985 | J. L. Yela |

YELA, 1992a). Por lo que se sabía hasta ahora, en el área iberobaleares *H. silenes* sólo vivía en Cataluña. Hacker identifica algunos ejemplares de Toledo, por lo que su patrón de distribución ibérica conocida pasa a ser septentrional. Parece que ambos táxones pueden ser simpátricos; habría que probar si además son sintópicos, y cual es su nivel de hibridación (si es que lo hay). Una «zona híbrida» (BARTON, 1993; BUTLIN & NEEMS, 1994) que ocupara gran parte de la mitad norte ibérica podría explicar en buena medida la enorme dificultad en atribuir los ejemplares recolectados allí a uno u otro taxón, cuando se trata de hacer por morfología externa y genital; ello abundaría además en la hipótesis de la coespecificidad. Si bien resulta relativamente sencillo diferenciar las genitalias internas de ejemplares típicos una vez que se ha adquirido una cierta práctica, resulta muchas veces poco menos que imposible con ejemplares de la supuesta «zona híbrida». Esta puede ser una de las causas de la confusión que refleja la bibliografía sobre el rango taxonómico de *silenes* y *sancta*.

La fig. 4 ilustra ejemplares de estas dos «especies». Además se ha incluido una pareja recolectada en Es Caló, Formentera (Baleares) (*leg. L. Dantart*) cuya identidad taxonómica está en estudio; puede representar una subespecie inédita de *H. sancta* (con la que coincide

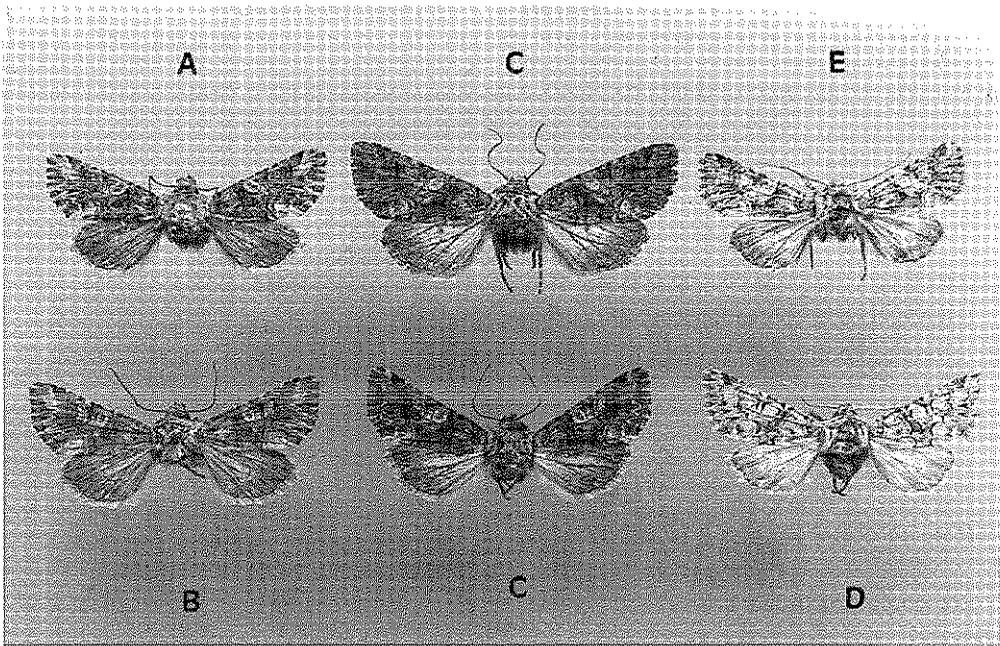


Figura 4. Ejemplares de *Hadena* sp. **A:** *H. silenes*, BULGARIA, Kressa Dezile, h, 16-IV-1984 (*leg. J. Ganey*); **B:** *H. silenes*, HERAULT (Francia), Sant André de Sangonis, m, 26-IV-1971 (*leg. Trokay*); **C:** *H. sancta*, JAEN, Cruz de Quique-S^a de Cazorla, h, 26-IV-1987 (*leg. C. M. Herrera*); **D:** *H. sancta*, GUADALAJARA, Trillo, m, 31-V-1985 (*leg. J. L. YELA*); **E:** *H. sancta* ssp.?, BALEARES, Formentera-Es Caló, h, 14-III-1989 (*leg. L. Dantart*); **F:** *H. sancta* ssp.?, BALEARES, Formentera-Es Caló, m, 14-III-1989 (*leg. L. Dantart*). **A-D** en coll. J. L. YELA (Sevilla); **E-F** en coll. J. Dantart, Barcelona. h = hembra; m = macho. Fotografía: J. L. YELA. Véase punto 83.

Specimens of *Hadena* sp. **A:** *H. silenes*, BULGARIA, Kressa Dezile, f, 16-IV-1984 (*leg. J. Ganey*); **B:** *H. silenes*, HERAULT (France), Sant André de Sangonis, m, 26-IV-1971 (*leg. Trokay*); **C:** *H. sancta*, JAEN, Cruz de Quique-S^a de Cazorla, f, 26-IV-1987 (*leg. C. M. Herrera*); **D:** *H. sancta*, GUADALAJARA, Trillo, m, 31-V-1985 (*leg. J. L. YELA*); **E:** *H. sancta* ssp.?, BALEARIC ISLES, Formentera-Es Caló, f, 14-III-1989 (*leg. L. Dantart*); **F:** *H. sancta* ssp.?, BALEARIC ISLES, Formentera-Es Caló, m, 14-III-1989 (*leg. L. Dantart*). **A-D** in coll. J. L. YELA (Sevilla); **E-F** in coll. J. Dantart, Barcelona. f = female; m = male. Photograph: J. L. YELA. See point 83.

aceptablemente bien en cuanto a morfología genital masculina y femenina) o bien una especie no descrita endémica de Baleares (véase DANTART *et al.*, 1993).

84. **Género *Aneda* Sukhareva, 1973.** De acuerdo con HACKER (1996), *Aneda* Sukhareva, 1973 es subsumible en *Sideridis* Hübner, 1821 en función de su morfología genital. Sin embargo, las especies integrables en *Aneda* difieren claramente de *Sideridis* y son geníticamente bastante más próximas a *Hadena* (aunque significativamente diferentes de éstas también) (véanse figuras en SUKHAREVA, 1973, BERIO, 1985, VARGA & RONKAY, 1991 y HACKER, 1996; nótese la forma del *cucullus* y *clavus* y el desarrollo del *cervix bursae*). Parece, pues, razonable otorgar a *Aneda* categoría genérica (al igual que SUKHAREVA, 1973 y BERIO, 1985), y situar esta unidad taxonómica entre *Hadena* y *Sideridis*.

85. **Géneros *Sideridis* Hübner, 1821, *Saragossa* Staudinger, 1900 y *Conisania* Hampson, 1905.** De acuerdo con la revisión más reciente (VARGA & RONKAY, 1991), las especies ibéricas se pueden adscribir genéricamente y ordenar sistemáticamente de la siguiente forma:

Sideridis (Colonsideridis) albicolon (Hübner, [1813])

Sideridis (Heliophobus) reticulata (Goeze, 1781)

Saragossa (Dianthivora) implexa (Hübner, [1809])

Saragossa (Saragossa) seeboldi Staudinger, 1900

Conisania renati (Oberthür, 1890)

Estos tres géneros están íntimamente relacionados entre sí (SUKHAREVA, 1973; BERIO, 1985; VARGA & RONKAY, 1991) y también con *Hadena* Schrank y *Aneda* Sukhareva (HACKER, 1996), de tal forma que la inclusión de ciertas especies en unos u otros ha sido efectuada por distintos autores con arreglo a diferentes criterios. VARGA & RONKAY (1991) sitúan en el mismo subgénero, *Sideridis*, a especies tales como *S. lampra* Schawerda, 1913, *S. satanella* Alpheraky, 1892, *S. rosea* Harvey, 1874, *S. egena* Lederer, 1853 y *S. albicolon* Hübner, [1813]. Sin embargo, como BECK (1991) apunta, en función de la presencia o ausencia de extensión del *sacculus* en el andropigio se pueden delimitar bien dos subgrupos, a los que en mi opinión puede atribuírseles categoría de subgénero: el primero (subgénero *Sideridis*) que incluiría a *S. lampra*, *S. satanella* y similares, y el segundo (subgénero *Colonsideridis* Beck, 1991) que agruparía a *S. rosea*, *S. egena*, *S. albicolon* y similares.

86. ***Polia hepatica* (Clerck, 1759).** El nombre de esta especie ha sufrido numerosos cambios (véase, fundamentalmente, MIKKOLA, 1985 y 1993, y FIBIGER & HACKER, 1991, 1992). De acuerdo con Fibiger (com. pers., 19-VII-1995), la figura original de Clerck es clara y referible a esta especie, y no a la clásicamente conocida como *Lithophane socia* (Hufnagel) (véase punto 68). Así pues, los nombres *Polia hepatica* (Clerck, 1759) y *Lithophane socia* (Hufnagel, 1766) deberían prevalecer, aunque el asunto debe ser sometido a la opinión de la Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica (KARSHOLT & RAZOWSKI, 1996).

87. **Género *Mythimna* Ochsenheimer, 1816.** Se trata de una unidad genérica muy homogénea, como se había indicado en ocasiones anteriores (YELA & SARTO I MONTEYS, 1990; YELA, 1992a), y como tienden a reconocer la generalidad de los autores (YOSHIMATSU, 1994; NOWACKI & FIBIGER, 1996; KARSHOLT & RAZOWSKI, 1996; Hreblay, com. pers.). La adscripción subgenérica y la ordenación de las especies propuesta en este trabajo sigue los criterios de HREBLAY (1993; com. pers.), con las siguientes modificaciones propias dignas de mención (véase también YELA & SARTO I MONTEYS, 1990): (1) *Hyphilare* Hübner, [1821] (especie tipo: *Noctua albipuncta* [Denis & Schiffermüller], 1775) y *Aletia* Hübner, [1821] (especie tipo: *Noctua vitellina* Hübner, [1808]) se consideran sinónimos de *Mythimna* (especie tipo: *Phalaena turca* Linnaeus, 1761), en función de sus semejanzas morfológicas; (2) la especie *M. umbriger* (Saalmüller) queda provisionalmente integrada en el subgénero *Mythimna*, aunque sus diferencias genitales quizá aconsejen incluirla en un subgénero distinto; (3) *M. prominens* (Walker) se sitúa de manera provisional en *Sablia* Sukhareva, 1973, con cuyas especies integrantes posee algunas semejanzas genitales (proceso sacular muy alargado);

también muestra algunas diferencias notables (*vesica* y *ductus bursae* muy cortos), por lo que es posible que deba ser adscrita a otro subgénero aún no descrito (HREBLAY, 1993). Las proposiciones de los puntos (2) y (3) sólo podrán comprobarse en el marco de una revisión de todas las especies conocidas del género. Por otro lado, el subgénero *Anapoma* Berio, 1980 (en el que se incluye *M. riparia* Rambur) puede considerarse un sinónimo posterior de *Analetia* Calora, 1966 (véase CALORA, 1966).

88. **Subfamilia Noctuidae Latreille, 1809.** Como se ha indicado en el punto 46, BECK (1960, 1992a) y POOLE (1995) consideran todos los Noctuidos «trifinos» no cuculioides (Amphipyridae, Hadeninae y Noctuidae *sensu* Hampson) en una única unidad de rango subfamiliar (Noctuidae). Otros autores reconocen varias subfamilias, que sin embargo no pueden caracterizar por autapomorfías. NOWACKI & FIBIGER (1996) y FIBIGER (1997), por su parte, mantienen Noctuidae como subfamilia independiente de Hadeninae. HOLLOWAY *et al.* (1987) encontraron cierto atributo morfológico que puede caracterizar, como autapomorfía, a los Noctuidos: las alas se repliegan sobre el abdomen de manera aproximadamente horizontal, quedando las de un lado sobre las del otro (véase también HOLLOWAY, 1989, SCOBLE, 1992 y FIBIGER, 1997). Ello implica que los alinotos o escleritos del pterotórax en los cuales se articulan los escleritos basales de las alas están modificados. Otras dos características diferenciales (que no autapomorfías) del grupo estriban en la presencia de filas de espinas en las tibias metatorácicas, como es bien conocido, y en la reducción secundaria de los *coremata* basales (excepto en *Peridroma* Hübner, [1821]). Noctuidae, así definida, está integrada por dos tribus (LAFONTAINE, 1987):

1. Noctuidini Latreille, 1809, que comprende desde *Axyliia* Hübner, 1821 hasta *Protolampra* McDunnough, [1929] (LAFONTAINE *in* FIBIGER & HACKER, 1991); y
2. Agrotini Grote, 1895, que incluye desde *Peridroma* Hübner, [1821] hasta *Agrotis* Ochsenheimer, 1816 (LAFONTAINE *in* FIBIGER & HACKER, 1991).

LAFONTAINE (1987) caracteriza morfológicamente estas dos tribus. Se sintetizan a continuación aquellos caracteres que, de acuerdo con dicho autor y con mis propias observaciones, pueden representar autapomorfías. En Noctuidini, la longitud de la sutura epicraneal de la cápsula cefálica de las larvas es de 2 a 3 veces mayor que la de la sutura adfrontal; el *harpa* está muy esclerosada, es más o menos central y se sitúa perpendicularmente al eje longitudinal de la *valva*, y en general es puntiaguda; y el *sacculus* está bien desarrollado y esclerosado. En Agrotini, la sutura epicraneal larvaria es igual de larga o más corta que la sutura adfrontal; la seta G_1 en la cápsula cefálica larvaria está comparativamente adelantada, de tal forma que la distancia entre G_a y G_1 es alrededor de $2/3$ la existente entre G_1 y SO_3 ; el *harpa* está poco esclerosada y desplazada hacia la parte basal, respecto a su posición en Noctuidini, y dispuesta en una concavidad sobre la superficie interna de la *valva*, y es más o menos paralela al eje de ésta; y el *uncus* es aplanado.

89. **Género *Noctua* Linnaeus, 1758.** BECK *et al.* (1993) llevan a cabo una detallada revisión de *Noctua*, que dividen en varios géneros. Es evidente que existen diferencias entre las distintas especies en cuanto a *habitus*, ornamentación larvaria, morfología del aparato bucal larvario, estructura genital de los adultos, etc., que pueden ser resultado de distintos tipos de presiones selectivas y distintas velocidades de evolución en cada una de las unidades morfológicas mencionadas, y que permiten reunir las especies en distintos grupos. Sin embargo, está también claro que todos estos grupos mantienen una base morfológica general común. Estimo más conveniente, por tanto, tratarlos como subgéneros (véanse comentarios en los puntos 32 y 38). *Noctua orbona* (Hufnagel) es perfectamente integrable en el subgénero *Paranoctua* (obs. pers.; Fibiger, com. pers.), por lo que se propone la sinonimia *Paranoctua* Beck, Kobes & Ahola, 1993 = *Latanoctua* Beck, Kobes & Ahola, 1993, *syn. n.* (véase también FIBIGER, 1997, publicado cuando este artículo estaba en prensa).

90. ***Graphiphora augur* (Fabricius, 1775).** Citada por primera vez de España por MAGRO ENRIQUEZ (1993a, b), según tres ejemplares recolectados en Portilla de la Reina (León).

91. *Eugnorisma arenoflavida* Gómez Bustillo et Arroyo Varela, 1984. SCHAWERDA (1934) describió este taxón como «ab (var?)», es decir, como forma infrasubespecífica. Fueron GÓMEZ BUSTILLO & ARROYO VALERA (1984) quienes por primera vez la consideraron una subespecie (es decir, una categoría del nivel específico). Análogamente al caso comentado en el punto 33, debe figurar con tales autores y año.

92. *Xestia sexstrigata* (Haworth, 1809). Existe un sinónimo subjetivo anterior, *Xestia umbrosa* (Hübner, 1790) (POOLE, 1989). Sin embargo, *Phalaena Noctua umbrosa* Hübner, 1790 es homónimo primario de *Phalaena Noctua umbrosa* Esper, 1788. No está claro a qué especie se refiere el nombre de Esper; por ello, en tanto la Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica no emita su opinión, parece recomendable seguir utilizando el nombre propuesto por Haworth, en aras de la estabilidad nomenclatorial (FIBIGER, 1993), y no el de Hübner (como propone POOLE, 1989).

93. *Euxoa continentalis* Reisser, 1935. Que se trata de una especie diferente de *Euxoa haverkampfi* (Standfuss, 1893) es algo que ya se había propuesto como hipótesis de trabajo en YELA & SARTO I MONTEYS (1990) y que se confirmó en YELA (1992a). Por lo tanto, las conclusiones no son «nuevas» ni hay que quitar «ahora» a *E. haverkampfi* de los catálogos ibéricos, como afirma VIVES MORENO (1995: 336). Véase también FIBIGER (1997).

94. *Euxoa conspicua* Hübner, [1823]. De acuerdo con ZILLI (1992a), se trata de un sinónimo anterior de *Euxoa agricola* (Boisduval, 1829) (véase también FIBIGER, 1993: 190), y no de *Agrotis crassa* (Hübner) (como recoge POOLE, 1989).

95. *Euxoa tritici* (Linnaeus, 1761), *Euxoa crypta* (Dadd, 1927) y *Euxoa eruta* (Hübner, [1817]). Hasta bien recientemente se reconocía una única especie, *E. tritici* (FIBIGER, 1990; YELA, 1990a, 1992a). En función de diferencias en el *habitus*, la pectinación antenal de los machos, la morfología genital externa e interna y la fenología se pudieron delimitar dos morfoespecies (FIBIGER, 1990; YELA, 1990a, 1992a), *E. tritici* y *E. crypta* (= *brunnea* sensu auct.), que se supone deben estar genéticamente aisladas (serían, pues, dos bioespecies). FIBIGER (com. pers., 1989; 1990) señaló la posibilidad de que *E. tritici* y su forma *eruta* representasen también dos especies; sin embargo, un estudio morfométrico realizado sobre diferentes estructuras de la genitalia externa masculina no resolvió, en un primer intento, el problema. Dos posibilidades quedaron apuntadas entonces (FIBIGER, 1990): que la muestra estudiada hubiese incluido (1) varias especies crípticas (*tritici* representaría un grupo de especies, o unidades biológico-morfológicas discretas, morfológicamente muy similares y con atributos cuya variabilidad se solaparía parcialmente), o (2) un porcentaje alto de ejemplares híbridos (fundamentalmente con *E. crypta*, aunque potencialmente también con otras especies). Posteriormente, Fibiger (com. pers., 1993) encuentra diferencias genitales entre *E. tritici* y *E. eruta* que permiten separarlas con cierta facilidad, y las considera especies distintas; SARTO I MONTEYS (1993), por su parte, identifica ejemplares españoles. Hay que señalar que: (1) las diferencias encontradas por Fibiger (véase también FIBIGER, 1997), que se refieren al oviscapto femenino, con setas mucho más largas en *E. eruta*, y a la mayor angulación basal de la vesica en esta especie respecto de *E. tritici* e incluso *E. crypta*, son constantes, y por lo tanto posibilitan el reconocimiento de dos grupos que también son identificables *de visu*. (2) La gran mayoría de los ejemplares ibéricos estudiados se corresponde con *E. tritici*, cuya distribución ibérica es amplia, siendo al parecer *E. eruta* una especie septentrional y bastante rara (al menos en las colecciones y en las muestras recogidas con trampas de luz). Así pues, se considera a *E. eruta* con rango de especie.

Un problema nomenclatorial ha sido puesto en evidencia a raíz del examen del tipo (designado lectotipo) de *tritici* de la colección de Linnaeus (MIKKOLA & HONEY, 1993). Al parecer, dicho ejemplar es adscribible a *E. crypta* sensu Fibiger, 1990 (de acuerdo con la opinión del propio Fibiger y de Moberg). De ser esto cierto, *E. crypta* devendría un sinónimo subjetivo posterior de *E. tritici*. A la especie denominada *E. tritici* por FIBIGER (1990) y YELA (1992a) habría que darle nombre.

96. *Euxoa oranaria* Bang-Haas, 1906. De acuerdo con Fibiger (com. pers.), se trata de una sinonimia subjetiva anterior de *Euxoa psimmythiosa* Boursin, 1958 (véase también FIBIGER, 1997).

97. *Euxoa hastifera* (Donzel, 1847). El rango taxonómico de *Euxoa hastifera* y *Euxoa abdallah* (Oberthür, 1918) ha estado sujeto a múltiples reconsideraciones. FIBIGER (1990) y FIBIGER & HACKER (1991) las consideran especies diferentes. En aproximaciones previas, el autor de este trabajo no encontró rasgos diferenciales que permitieran calificarlas como tales (YELA, 1986a; 1990), pero el estudio comparado de las genitalias internas reveló posteriormente algunas diferencias, que se interpretaron como de orden específico (YELA, 1992a). Estas diferencias coincidían en lo esencial con las encontradas por Fibiger y Moberg (FIBIGER, 1990). Posteriormente, Fibiger (com. pers.) ha seguido prestando atención al problema, y tras estudiar series de diversas procedencias encuentra que la variabilidad morfológica es tal que no es posible tipificar dos morfoespecies diferentes, por lo que tiende a considerar los dos táxones como coespecíficos (véase FIBIGER in VIVES MORENO, 1994: 568 y FIBIGER, 1997). Está en preparación un estudio morfométrico de las genitalias internas con material de diferentes partes de Europa (Magro y Yela); el análisis estadístico comparado de las medidas de las distintas partes de vesicas y bursas permitirá un acercamiento más preciso al problema, y contribuirá a esclarecer si pueden o no delimitarse dos morfotipos con un grado suficiente de confianza. Mientras tanto considero más oportuno mantener la opinión reflejada en la Lista europea de Lepidópteros (NOWACKI & FIBIGER en KARSHOLT & RAZOWSKI, 1996), pues personalmente he hallado algunos ejemplares de morfología genital aparentemente intermedia que es difícil adscribir a cualquiera de los dos patrones descritos en YELA (1992a). De acuerdo con Fibiger (com. pers.), *E. hastifera* es tan variable en su aspecto externo que *E. abdallah* no puede considerarse ni siquiera un aislado geográfico o subespecie. En cualquier caso, si la hipótesis de la coespecificidad es cierta, los nombres *suffusa* Boursin, 1927 (véase YELA, 1986a: 67-68; 1992a: 194) y *ambrosiana* Boursin, 1927 devienen infrasubespecíficos, y por tanto sin valor nomenclatorial.

98. Géneros *Basistriga* Fibiger & Lafontaine, 1997, *Albocosta* Fibiger & Lafontaine, 1997 y *Dichagyris* Lederer, 1857. Las relaciones filogenéticas entre estos «géneros» no están suficientemente aclaradas. «*Pseudochropleura*» Beck, 1991 (es decir, *Basistriga* + *Albocosta*) se incluía hasta hace poco en Noctuidi, junto a *Ochropleura* Hübner, 1821 (LAFONTAINE in FIBIGER & HACKER, 1991, donde se menciona como «genus undescribed»; YELA, 1992a). Estudios en marcha han puesto de relieve lo que parece un estrecho parentesco con *Dichagyris* y *Yigoga* Nye, 1975, lo que equivale a adscribir las a Agrotini (Fibiger, com. pers.; NOWACKI & FIBIGER, 1996 no recogen esta información; FIBIGER, 1997). Estudios subsiguientes pueden llevar a una reconsideración del rango de estas unidades taxonómicas, a medida que un mayor número de especies es examinado en detalle.

99. *Agrotis lata* Treitschke, 1835. De acuerdo con ZILLI (1992a), se trata de un sinónimo subjetivo anterior de *Agrotis dirempta* Staudinger, 1859 (véase también FIBIGER, 1993: 192), y no de una forma de *Agrotis crassa* (Hübner). El asunto merece más atención, puesto que en mi opinión *A. lata* y *A. dirempta* podrían no ser coespecíficas.

100. *Agrotis alexandriensis* Bethune-Baker, 1894. Considerada hasta hace poco una forma infrasubespecífica de *Agrotis ripae* (Hübner, [1823]), Fibiger (com. pers.) encuentra diferencias significativas entre ambas tanto en las antenas de los machos como en la morfología genital, por lo que las considera especies independientes (véase NOWACKI & FIBIGER, 1996; FIBIGER, 1997). Las menciones de *A. ripae* de las dunas costeras onubenses son referibles a *A. alexandriensis*, que debe vivir en análogos biótopos de al menos Sevilla y Cádiz (como ocurre con la sintópica *Euxoa oranaria*).

101. *Agrotis spinifera* (Hübner, [1808]). *Noctua spinifera* Hübner, [1808] no es homónimo secundario posterior de *Phalaena spinifera* de Villers, 1789 (KARSHOLT & RAZOWSKI, 1996), como había sido indicado por algunos autores (POOLE, 1989; YELA & SARTO I MONTEYS,

1990; FIBIGER & HACKER, 1991). No hay, pues, razón para utilizar el nombre *Agrotis biconica* Kollar, 1844, que es un sinónimo subjetivo posterior.

4.2. Aspectos taxonómicos y faunísticos en catálogos generales recientes de la fauna iberobaleár: comentarios críticos.

Como ya se ha señalado, con posterioridad a la publicación de la última lista faunística de Noctuidos del área iberobaleár (YELA, 1992a) ha aparecido otro catálogo general que contiene información sobre Noctuidos (VIVES MORENO, 1994). Se trata de un trabajo que intenta dar una idea comprehensiva de los nombres de todos los Lepidópteros iberobaleáres. Esta tarea es probablemente excesiva para un solo autor, en el estado actual de los conocimientos taxonómicos y faunísticos sobre nuestros Lepidópteros. Siendo un trabajo muy meritorio y necesario, y que supone un avance considerable en algunos aspectos, refleja sin embargo una tendencia general a reducir problemas biológicos a problemas de nomenclatura y contiene algunos errores e imprecisiones en lo que a Noctuidos se refiere que conviene aclarar (lo que se intenta aquí sin desmerecer el valor global de dicha publicación). La sucinta lista de comentarios y correcciones que sigue complementa otros aspectos ya tratados en líneas anteriores.

—pág. 455: *Lygephila astragali* Herrich-Schäffer, [1852] no es un sinónimo de *L. pastinum* (Treitschke, 1826). La descripción original es ambigua y referible a cualquiera de las especies del grupo (véase HENRRICH-SCHÄFFER, [1852]), y no existen tipos ni hay otras referencias fiables sobre su identidad (YELA, 1992a: 556). Por ello debe considerarse un *nomen oblitum*.

—pág. 464: *Acronicta radoti* Le Cerf, 1924 es una especie completamente distinta de *A. tridens* ([Denis & Schiffermüller]) y no una sinonimia, como se recaló en YELA & SARTO I MONTEYS (1990: 50).

—pág. 467: No es seguro que *Cryphia trilinea* (Bethune-Baker, 1894) sea un sinónimo de *C. vandalusiae* (Duponchel), como propone POOLE (1989). Es necesario un cotejo de los tipos.

—pág. 470: La identidad taxonómica de *Odice suava atlantica* Schawerda & Steter-Stättmayer, 1934 debe ser examinada. Como se ha repetido varias veces (cf. YELA & SARTO I MONTEYS, 1990), y por los datos que se tienen, en España *O. suava* es exclusiva de Cataluña nororiental. El resto del material que se ha citado como *O. suava* es referible a *O. pergrata* (Rambur). Así, la identidad más probable del taxón en cuestión es *O. pergrata atlantica* (que, dicho sea de paso, y a tenor del material topotípico examinado, en mi opinión personal no es posible distinguir morfológicamente del resto de poblaciones ibéricas, con lo que el nombre subspecífico devendría una simple sinonimia).

—pág. 474: El denominado género «*Tetrargentina*» debe denominarse *Tetrargentia* Beck, 1991. Se podría añadir así un nuevo sinónimo tipo *lapsus calami* a la lista (en mi opinión innecesaria) de errores de este tipo.

—pág. 475: Respecto a *Plusia festucae* (Linnaeus), la sinonimia con al menos *P. maroccana* Rungs, 1937 ha de ser examinada críticamente. No está descartado que *maroccana* deba ser adscrita a *P. putnami* (Grote, 1873), o que se trate de una especie propia (lo que, en función de criterios biogeográficos, parece en principio más probable).

—págs. 485 y 486: Las especies y «subespecies» *Caradrina proxima* Rambur, *C. aspersa* Rambur, *C. ingrata* Staudinger, *C. wullschlegeli wullschlegeli* Püngeler, *C. wullschlegelli hispanica* Mabilie, *C. noctivaga* Bellier, *C. selini* Boisduval, *C. flavirena* Guenée, *C. fuscicornis* Rambur, *C. flava* Oberthür y *C. distigma* Chrétien fueron originalmente descritas como *Caradrina*, por lo que no deben llevar paréntesis incluyendo autor y año de descripción (YELA, 1987).

Es digno de mención lo que un error puede extenderse en forma de citas copiadas de autor en autor. FIBIGER & HACKER (1991), interpretando mal un párrafo de YELA (1987), me atribuyen la sinonimia *C. flavirena* = *C. jacobsi* Rothschild, 1914 (que sólo se dijo que había que com-

probar, y que de ningún modo es cierta como después ha demostrado el examen de material de los Museos de Viena y Londres; Yela, datos inéditos). Dicha pretendida sinonimia se ha difundido rápidamente, y aparece también en la obra que se está comentando (a pesar de mi insistencia en aclararla; véase YELA, 1992b; véase también FIBIGER & HACKER, 1992: 508).

Por otro lado, el nombre «*mediterranea*» que se relaciona como sinonimia de *C. (E.) armeniaca* (Boursin) nunca fue publicado (véanse comentarios detallados en YELA, 1986a; véase también CALLE, 1983: 76). No debería figurar, por tanto, en obra alguna, puesto que no es que sea *nomen nudum*: es simplemente inexistente. Lo mismo cabe decir para «*segoviae*» (en su acepción de 1979; pág. 493 de VIVES MORENO, 1994), «*pseudosenex-guadarramensis*» (y no *pseudoxenes-guadarramensis*, como consta en la pág. 505 de VIVES MORENO, 1994), «*pseudocongrua*» (pág. 525), «*espunensis*» (en su acepción de 1979; pág. 535), y «*alcarriensis*» (en su acepción de 1979; pág. 547).

—pág. 488: El año de descripción de *Hadjina wichti* (Hirschke) es 1904 (y no 1903), que es cuando apareció publicado el número correspondiente del tomo 14 del *Jahrebericht des Wiener Entomologischer Verein* (que la contiene entre sus páginas 41 y 42) (Fibiger, com. pers.; Honey, com. pers.; véase AGENJO, 1984).

—pág. 488: Las especies *Athetis furvula* (Hübner, [1808]) y *A. pallustris* (Hübner, [1808]) son tan parecidas morfológicamente que, en ausencia de argumentos en contra, parece razonable considerarlas congénicas. Como son respectivamente las especies-tipo de *Athetis* Hübner, [1821] e *Hydrillula* Tams, 1938, ambos géneros se pueden tratar como sinónimos (como recoge POOLE, 1989). No parece existir razón para considerarlos subgéneros diferentes, como propone VIVES MORENO (1994).

—pág. 495: La sinonimia *Xanthia gilvago* ([Denis & Schiffermüller]), 1775) = *X. algerica* (Bang-Haas, 1912) es dudosa. La sinonimia *X. ocellaris* (Borkhausen, 1792) = *X. austauti* (Oberthür, 1881) es errónea, puesto que *austauti* es o bien referible a *X. gilvago* o bien una especie diferente (YELA, 1992a: 175).

—pág. 498: *Conistra intricata* (Boisduval) no es una simple sinonimia de *C. veronicae* (Hübner), sino probablemente su «subespecie» suroccidental (más detalles en el punto 66, más arriba).

—pág. 499: Las sinonimias de *Leucochlaena oditis* (Hübner) están por probar (YELA & SARTO I MONTEYS, 1990; YELA, 1992a). Compárese con BERIO (1985).

—pág. 500: El año de descripción de *Aporophyla australis* (Boisduval) es 1829, así como el de *Lithophane leautieri* (Boisduval) (pág. 502). Véase BOISDUVAL (1829), donde se incluyen ambas.

—pág. 504: El nombre válido de *Dryobotodes cerris* (Boisduval, 1840) es, por prioridad, *D. roboris* (Boisduval, [1828]) (véase BOISDUVAL, [1828]), como se ha repetido numerosas veces (LERAUT, 1984; YELA & SARTO I MONTEYS, 1990; YELA, 1990a, 1992a; Honey en KARSHOLT & RAZOWSKI, 1996).

—pág. 511: Las sinonimias de *Luperina testacea* ([Denis & Schiffermüller]), o al menos algunas de ellas, no pueden darse por aseguradas; se trata o bien de una especie extremadamente protéica o bien de un grupo de especies crípticas, asunto que no está resuelto. Una eventual solución vendrá no del campo de la nomenclatura, sino de la biología evolutiva y de poblaciones y de sus técnicas asociadas.

—pág. 513: La sinonimia relacionada en segundo lugar en *Brithys crini* (Fabricius) debe escribirse *pancratii* Cyrillo, 1787 (no «*pancreatii*»).

—pág. 517: «*Anarta*» *luteola* Grote & Robinson, 1865 y «*A.*» *carbonaria* Christoph, 1893 son especies independientes, y no sinonimias de «*A.*» *cordigera* (Thunberg, 1788) (LAFONTAINE et al., 1987).

—pág. 517: *Lacanobia thalassina* (Hufnagel), *L. contigua* ([Denis & Schiffermüller]) y *L. suasa* ([Denis & Schiffermüller]) pueden adscribirse aceptablemente bien al subgénero

Dianobia Behounek, 1992, y no a *Diataraxia* Hübner, [1821] (YELA, 1992a; véase punto 73 de este trabajo).

-pág. 518: *Aethria* (= *Hecatera*) *corsica weissii* (Boursin, 1952) fue descrita como forma infrasubespecífica por DRAUDT (1934). Fue BOURSIN (1952) quien la consideró por primera vez como subespecie, por lo que de acuerdo con el CINZ (INTERNATIONAL TRUST FOR ZOOLOGICAL NOMENCLATURE, 1985) debe figurar con tal autor y año (véase punto 33).

-pág. 526: La consideración de varios subgéneros dentro de *Orthosia* Ochseneimer, 1816 se basa en diferencias andropigiales (BERIO, 1985). Algunos (*Microrthosia* Berio, 1980; *Anorthoa* Berio, 1980; *Semiophora* Stephens, 1829) parecen justificables en función del grado de desarrollo y morfología de *cucullus*, *corona*, proceso sacular, «clasper» (proceso costal), etc.; otros, sin embargo, no se distinguen en cuanto a su patrón general. No encuentro razón alguna para separar *Monima* Hübner, [1821] de *Orthosia* (véase YELA, 1992a), que en mi opinión no pasan de ser sinónimos (a pesar de la opinión contraria de FIBIGER & HACKER, 1991). Por múltiples semejanzas, *O. (O.) incerta* (Hufnagel) puede situarse tras *O. (O.) gracilis* ([Denis & Schiffermüller]).

-pág. 528: No se conoce razón de peso para separar como dos géneros distintos *Tholera* Hübner, [1821] (especie tipo: *cespitis* [Denis & Schiffermüller]) y *Neuronia* Hübner, [1821] (especie tipo: *decimalis* Poda) (POOLE, 1989; YELA & SARTO I MONTEYS, 1990; YELA, 1992a; FIBIGER & HACKER, 1991). En todo caso, podrían considerarse subgéneros diferentes.

Aparte de lo indicado, quedan por comprobarse un buen número de sinonimias que en el texto comentado parecen darse por bien establecidas. En algún caso, por contra, faltan sinonimias bien conocidas; así, la especie *Cucullia calendulae* (Treitschke) (pág. 476) se ha denominado durante muchos años *C. wredowi* Costa, 1836 (RONKAY & RONKAY, 1987; YELA & SARTO I MONTEYS, 1990: 35), siendo *C. dellabrunai* Berio, 1980 otro sinónimo suyo (RONKAY & RONKAY, 1994). Seguramente convendría también haber citado, con interrogante, algunas de las sinonimias probables, como por ejemplo la que afecta a *Caradrina psammopsis* Boursin, 1967, probable sinónimo de *C. germanii* (Duponchel) (YELA, 1987, 1990b; YELA & SARTO I MONTEYS, 1990).

Posteriormente, VIVES MORENO (1995, 1996) ha publicado dos trabajos que contienen adiciones y correcciones a su lista. En el segundo de ellos se refiere a *Calliergis ramosa* (Esper, [1786]) como si de una especie de la fauna ibérica se tratara, probablemente tomando como base el mapa de esta especie que aparece en RONKAY & RONKAY (1995: 59). Esta especie había sido suprimida de los catálogos de la fauna iberobaleár por YELA & SARTO I MONTEYS (1990: 46), debido a que las dos menciones catalanas publicadas son muy antiguas (CUNÍ, 1874; 1888) y no han podido confirmarse, no encontrándose el material correspondiente en la colección de Cuní, quien muy probablemente erró en la identificación; y la mención andaluza, un poco más reciente (RIBBE, 1912), es errónea con toda seguridad (véanse comentarios sobre las citas de RIBBE en YELA *et al.*, 1989).

4.3. Subespecies y formas infrasubespecíficas.

Conviene resaltar que, al igual que en ocasiones anteriores, ni en el texto ni en el apéndice del presente trabajo se hace referencia a formas infraespecíficas, fundamentalmente por dos razones:

(1) el estudio de la variabilidad interpoblacional es tarea que la genética de poblaciones y la biología evolutiva abordan con mucha mayor precisión y capacidad descriptiva y de pronóstico en un contexto dinámico como es la evolución, y nombrar subespecies apenas aporta ventajas prácticas ni teóricas (exceptuando algunos casos en que se reconocen claramente aislados geográficos o se estudian «zonas híbridas», o con finalidad de tipo conservacionista; O'BRIEN & MAYR, 1991). A este respecto, ya desde hace varias décadas y por distintos autores de renombrado prestigio se ha insistido en las inconsistencias biológicas y filosóficas -y en las desventajas prácticas- de la nomenclatura trinomial y del concepto

de subespecie, cuyo mantenimiento se justifica casi exclusivamente como medio para preservar nombres latinos (y por consiguiente los de las autoridades que los propusieron). MAYR (1951) es terminante: «En lugar de utilizar su energía describiendo y nombrando subespecies insignificantes, los taxónomos deberían prestar más atención a la evaluación de tendencias de variación». WILSON & BROWN (1954) no son menos concluyentes: «En la función que se le supone como herramienta formal para registrar variación geográfica intraespecífica, [la nomenclatura trinomial] tiende a ser a la vez ilusoria y superflua». Se podrían citar muchas otras frases análogas de diferentes biólogos evolutivos, algunas mucho más recientes;

(2) las formas infrasubespecíficas no tienen valor alguno, ni siquiera nomenclatorial (INTERNATIONAL TRUST FOR ZOOLOGICAL NOMENCLATURE, 1985), y en mi opinión darles cabida en un catálogo es otorgarles una dignidad que empezaron a perder cuando, a raíz de la obra de Darwin, las ideas fijistas y creacionistas comenzaron a perder crédito por el peso de la evidencia evolucionista.

4.4. Las categorías genérica y subgenérica: examen crítico de algunos táxones de este nivel propuestos recientemente.

Es innegable que la sistemática de la familia Noctuidae, en lo que al nivel subfamiliar se refiere, se sustenta hoy día en buena parte en las investigaciones sobre larvas del Dr. Beck (BECK, 1960, 1992a, 1996; véase también POOLE, 1995). Al nivel de género, sin embargo, el estado de la cuestión es completamente diferente. Dicho autor propuso en 1991 (BECK, 1991) una serie de géneros y subgéneros que, en general, no han sido aceptados por el resto de los autores. La crítica fundamental se centra en que (1) en función de criterios fundamentalmente fenéticos, divide géneros que se tenían por muy compactos (véase FIBIGER & HACKER, 1992; HACKER, 1992a, b); y (2) aunque los caracteres aducidos para la división se pudieran interpretar como apomorfias, no parece razonable dividir géneros que se tenían por monofiléticos (POOLE, 1995). Entre larvas de especies supuestamente congénicas puede existir una variabilidad grande en cuanto a coloración y diseño (véase, por ejemplo, el punto 76; véanse las larvas de *Noctua* en BECK *et al.*, 1993). Esta variabilidad puede tener un significado filogenético reducido, puesto que en general está estrechamente relacionada con aspectos ecológicos de la historia natural concreta de cada especie (o, en determinados casos, población); no representa más que un «disfraz» que adoptan algunas especies sobre un «traje» original común. En palabras brillantes de HARDWICK (1958), recogidas por MATTHEWS (1991), esta variabilidad interespecífica es simplemente «un corolario de la estrategia vital». Cuando se examina la validez de un atributo para proponer segregaciones genéricas y específicas es, pues, tarea básica discriminar entre el componente filogenético (impuesto sobre ese atributo por sus antecedentes históricos, y que es común a todo el linaje de organismos en cuestión) del componente adaptativo (ELDRIDGE, 1986; FUTUYMA, 1986; FUNK & BROOKS, 1990; HARVEY & PAGEL, 1991; LAUDER *et al.*, 1993; FRUMHOFF & REEVE, 1994). Dicho con las no menos brillantes palabras de GARCÍA-BARROS & MUNGUIRA (1997): dado que el proceso evolutivo es el resultado de la combinación de factores genealógicos (históricos) y ecológicos (actuales), la interpretación del patrón morfológico que observamos requiere la estimación de la contribución relativa de las restricciones filogenéticas y de la radiación adaptativa del (los) carácter(es) a lo largo la historia del organismo estudiado. Cuando en un grupo taxonómico supuestamente homogéneo un carácter manifiesta una variabilidad grande, que a su vez está correlacionada con aspectos de su ecología, el componente adaptativo de ese atributo (por ejemplo, la librea larvaria) tiene un peso fundamental, de tal forma que un parentesco filogenético potencialmente estrecho con el resto de las especies del grupo estudiado puede quedar enmascarado si sólo se examina dicho atributo (HARVEY & PAGEL, 1991; FRUMHOFF & REEVE, 1994). Si bien en el caso de las larvas de Noctuidos no se ha efectuado un análisis formal, entre otros motivos por carencia de suficientes datos, en principio todo parece apuntar a que bastantes de los táxones genéricos propuestos por BECK (1991) carecen de coherencia interna, y no debe otorgárseles validez taxonómica. Por lo

general, la distancia del atributo de la especie que él examina respecto del patrón normal -en sentido estadístico- en el género en cuestión parece relacionarse estrechamente con aspectos de la historia natural. En general se trata de variaciones cromáticas o de diseño notables que se dan en especies de costumbres particulares; su particular librea puede haber sido seleccionada con relativa rapidez por acción de factores externos como enemigos naturales y factores ambientales. Sobre el papel, Beck intentaría discriminar el papel adaptativo del debido a la inercia filogenética en los caracteres que estudia (véase BECK, 1989, o BECK *et al.*, 1993); en la práctica, sin embargo, no lo hace. En realidad, está disgregando géneros aparentemente monofiléticos. Esta práctica es ociosa y poco recomendable (POOLE, 1995; véase punto 38, más arriba).

Algunos de los géneros y subgéneros propuestos por Beck fueron tenidos en cuenta en YELA (1992a), si bien entonces ya se procedió con criterio muy restrictivo. Ahora, tras haber reexaminado la situación en función de los argumentos anteriores y de otros datos de la bibliografía y tras haber estudiado las larvas de un cierto número de especies (material in coll. EBD y JLY, Sevilla), mi opción es la de no considerar como válido, al menos mientras no se respalde su validez con datos analizados cuantitativamente, uno de los táxones de Beck mencionados en YELA (1992a: 546-556): el «género» *Daubeplusia* Beck, 1991 (sinónimo de *Thysanoplusia* Ichinosé, 1973; véase también KITCHING, 1987). Respecto a la fauna ibérica, me inclino a pensar que tres subgéneros y nueve géneros de Beck pueden estar suficientemente caracterizados (dentro de la subjetividad que una postura de este tipo implica), y por eso se mantienen en el apéndice de este trabajo: subgéneros *Adpyramidcampa*, *Adamphipyra*, «*Fissipunctia*» y géneros *Tetrargentia*, *Pyramidcampa*, *Tetrapyra*, *Pseudaporophyla*, *Coranarta*, *Violaphotia*, *Paucgraphia*, *Facastis* y *Pseudochroleura* (todos de BECK, 1991; véase caracterización morfológica en dicho trabajo. Véanse también comentarios en la nota «Adiciones y correcciones», al final de este artículo). En algunos casos soy incapaz de discernir, con los datos que se manejan y a falta de un análisis formal, si lo que en YELA (1992a) se consideraron subgéneros representan en realidad tendencias evolutivas dentro de géneros o no, y en función de la poca consistencia de los argumentos aportados por BECK (1991) he optado por prescindir de dichos nombres en espera de revisiones taxonómicas más amplias y detalladas. Se trata de los «subgéneros» incluidos en *Abrostola* Ochsenheimer, 1816 (*Trigeminostola* Beck, 1991 y *Aselepistola* Beck, 1991), *Euchalcia* Hübner, [1821] (*Pareuchalcia* Beck, 1991), *Apamea* Ochsenheimer, 1816 (*Abromias* Billberg, 1820; *Apaconjunctonta* Beck, 1991; *Agroperina* Hampson, 1908; *Crymodes* Guenée, 1841; *Furvabromias* Beck, 1991; *Loscopia* Beck, 1991 y *Leucapamea* Sugi, 1982) y *Chersotis* Bosiduval, 1840 (*Alpsotis*, *Multsotis*, *Eleosotis*, *Cupreosotis*, *Fimbriosotis* y *Margasotis*, todos de Beck, 1991).

Por otro lado VIVES MORENO (1994), sin añadir ninguna justificación y sin haber examinado material larvario, acepta la mayoría de los nombres de Beck que hacen referencia a la fauna ibérica, si bien en general otorgándoles rango subgenérico (con lo que, sin mencionarlo, está haciendo uso de algunos de los criterios de YELA, 1992a). En mi opinión, la proposición por BECK (1991) de los siguientes nombres usados por VIVES MORENO (1994) (y no discutidos ya) carece de argumentación consistente que la soporte (es decir, dichos nombres no parecen representar tendencias evolutivas asimilables a géneros o subgéneros, por lo que habría que pasarlos a sinonimia): *Rufachola*, *Monobotodes*, *Roborbotodes*, *Pseudomniotype*, *Caloestra*, los señalados en el punto 76 (con relación a *Hadena*), *Larixsotis*, *Antirhyacia*, *Grisyigoga* y *Crassagrotis*.

Mención aparte merece una lista de los Noctuidos europeos (BECK, 1996), publicada como alternativa a la de FIBIGER & HACKER (1991). Si bien incluye la definición de algún grupo hasta ahora poco estudiado (en concreto, los que aquí se denominan Earinae, Tytini y Raphiinae; véanse puntos 3, 15 y 31), y numerosos y valiosos datos para la caracterización larvaria de muchos grupos de especies, contiene nuevamente descripciones de numerosos géneros y subgéneros (y también tribus y subtribus) que son escasamente operativos y de uso probablemente poco recomendable, y cuya validez es sumamente dudosa. Desde un pun-

to de vista nomenclatorial, la información contenida en dichas descripciones es claramente insuficiente; desde un punto de vista biológico tampoco parecen consistentes al basarse exclusivamente en unas pocas especies europeas. No se ofrecen datos comparativos con otros táxones emparentados, y muchos de dichos supuestos géneros contienen numerosas especies paleárticas orientales, neárticas o tropicales cuyo examen conjunto puede proporcionar resultados muy diferentes. Por ello, con objeto de no contribuir a una inestabilidad nomenclatorial innecesaria, y de acuerdo con otros especialistas en Noctuidos paleárticos (véase razonamientos en, por ejemplo, LÖDL, 1994: 381; VARGA & RONKAY, 1994: 89; NOWACKI & FIBIGER en KARSHOLT & RAZOWSKI, 1996: 332, núm. 8763), he preferido no entrar en discusiones más detalladas sobre los nombres genéricos y tribales propuestos por BECK (1996) y posponer su evaluación para cuando se posea mayor acúmulo de datos comparativos. Véase «Adiciones y correcciones», al final de este artículo.

4.5. Diversidad de Noctuidos en el área iberobaleare.

Una cuestión inmediata, acorde con los objetivos de este trabajo, es preguntarse cuántas especies de Noctuidos habitan el área iberobaleare, y si dicha pregunta puede tener una respuesta aceptablemente válida (véase MAY, 1990a, 1992). Al menos cuatro factores contribuyen a hacer compleja la respuesta:

(1) La naturaleza temporalmente dinámica de lo que llamamos «especie», que si bien representa una categoría hasta cierto punto discreta, no llega a serlo del todo (especialmente durante periodos en que determinadas poblaciones están adquiriendo los mecanismos de aislamiento reproductivo; véase MAYR, 1976; WILSON, 1992; BUSH, 1994). En palabras de O'HARA (1994), «la naturaleza histórica del proceso evolutivo tiñe de un inevitable indeterminismo a la noción de especie». Existen diferentes conceptos de especie (revisiones recientes, detalles y discusión en FUTUYMA, 1986; TEMPLETON, 1989; MAYR & ASHLOCK, 1991; DOMÍNGUEZ, 1992; COYNE, 1994; GRANT, 1994; O'HARA, 1994; BLACKMAN, 1995; CLARIDGE, 1995; GRAYBEAL, 1995; DAVIS, 1995, 1996; MALLET, 1995; VRBA, 1995; y bibliografía por ellos citada), de la que el de «especie biológica» (JORDAN, 1905; DOBZHANSKY, 1937; MAYR, 1940, 1963, 1976; EHRlich, 1961) es el más ampliamente manejado, al menos con finalidades prácticas y al menos entre biólogos que no trabajan con el registro fósil. Una «especie biológica», sin embargo, se concibe interactuando de manera constante (aunque con intensidad potencialmente variable) con su medio, el cual ejerce determinados tipos de influjo sobre ella (que pueden ser profundos) (véase OTTE & ENDLER, 1989; WILSON, 1992). La respuesta de la especie en cuestión, o de ciertas de sus poblaciones, puede ser intensa, y conllevar fuertes cambios en las frecuencias génicas (consecuencia de presión de selección o de deriva genética) o incluso conducir a un rápido proceso de especiación (cuando la selección de ruptura, o «disruptiva», dificulta o interrumpe el flujo génico entre dos o más poblaciones). O, en determinados casos, puede ser todo lo contrario, de tal forma que a ojos del observador no experimentado la especie pueda aparecer como un ente estático. Al atribuir un nombre a unos pocos ejemplares tomados como muestras en el campo, ¿hasta dónde es posible discriminar qué estado de este proceso dinámico estamos observando? ¿Cómo tipificar, distinguir y delimitar, con las técnicas morfotaxonomías (α -taxonomías) tradicionales, especies genéticamente bien aisladas y relativamente estables, en supuesta estasis evolutiva, de aquellas otras que están experimentando un proceso de cambio evolutivo más o menos rápido (véase OTTE & ENDLER, 1989; HEARD, 1996), ya sea en el marco del proceso denominado «revolución genética» por MAYR (1954) o «equilibrio interrumpido» por ELDREDGE & GOULD (1972) y GOULD & ELDREDGE (1993) o en el marco del gradualismo filético? En definitiva, no es posible. El proceso evolutivo, a nivel de las unidades en que opera (individuos, poblaciones y especies), se puede caracterizar únicamente examinando cuantitativamente (es decir, midiendo) la variabilidad de determinados rasgos, y desentrañando su base adaptativa por medio de métodos comparativos (HERRERA, 1990a, b, 1992; HARVEY & PAGEL, 1991; FRUMHOFF & REEVE, 1994), lo cual es tarea de la biología evolutiva (MAYR, 1976; ELDREDGE & CRACRAFT,

1980). No se pueden, pues, reconocer diferencias de grado, con las herramientas morfotaxonomías clásicas, entre por ejemplo *Hadena sancta* Staudinger (una «especie» probablemente muy «joven» y difícilmente distinguible en su aspecto externo de *H. silenes* Hübner) y *Hadena perplexa* [Denis & Schiffermüller] (una especie supuestamente más «vieja», de amplia distribución y bien caracterizada fenotípicamente respecto a otras). En un catálogo o lista faunística ambas representan lo mismo: una unidad. El corolario es que, a falta de estudios genéticos o microevolutivos, el número de unidades (supuestas especies) puede depender, en cierto modo, del criterio del taxónomo que elabora la lista. Autores con tendencia a reconocer como especie cualquier morfotipo que observen (ya sea morfotipo del diseño alar, genital o de la librea larvaria, y ya sea por un método u otro) tenderán a incluir mayor número de especies en sus catálogos que autores con criterios más restrictivos. Como se ha comentado a lo largo del texto, mi criterio es en principio restrictivo, y sólo cuando existen datos de alguna fiabilidad que indican que los táxones tratados deben funcionar de hecho en la naturaleza como especies independientes (es decir, cuando se han detectado discontinuidades en la distribución de frecuencias de la expresión fenotípica de ciertos atributos genitales considerados clave en el aislamiento reproductivo) se han considerado como tales en el apéndice de este trabajo (*Hadena sancta* Staudinger; *Euxoa continentalis* Reisser; *Euxoa eruta* Hübner; *Agrotis alexandriensis* Bang-Haas). El criterio no deja de tener un trasfondo de subjetividad, hay que reconocerlo, pues aunque poseemos una «evidencia» indirecta en realidad no se sabe con certeza cómo funcionan en la naturaleza algunos de estos táxones con respecto a sus supuestos táxones «hermanos». Con arreglo a otros criterios se pueden proponer otras tantas categorizaciones, más o menos diferentes (por ejemplo, VIVES MORENO, 1994: 445-552). Esto puede conducir a un determinado nivel de confusión, sobre todo para el no especialista. Quien ha de utilizar catálogos como base para otros estudios difícilmente tiene manera de discriminar cuál puede ser el más conveniente. De ahí la necesidad, entre quienes elaboran listas faunísticas, de (1) proceder con máximo rigor y espíritu crítico, documentando las proposiciones hipotéticas lo mejor posible, y (2) intentar al menos un cierto consenso con el resto de los autores que trabajan sobre el mismo tema.

(2) Relacionado con lo anterior está la dificultad para decidir, en función de las técnicas más utilizadas en entomotaxonomía, si determinadas «especies» lo son en realidad o son más bien un conjunto de especies crípticas (por ejemplo *Heliothis virescens* Hufnagel, *Luperina testacea* [Denis & Schiffermüller]), *Euxoa mendelii* Fernández, etc.). La taxonomía clásica utiliza para el reconocimiento de especies (PATERSON, 1985) fundamentalmente caracteres morfológicos, de tal forma que cuando se detecta la mencionada discontinuidad en la distribución de frecuencias de ciertos caracteres críticos, generalmente relacionados con la genitalia, y por tanto supuestamente con la transmisión del acervo genético, se postula que se trata de dos especies. Más modernamente, sin embargo, se han empezado a usar técnicas tanto de genética de poblaciones como citogenéticas y moleculares (principalmente forma y número cromosómicos y secuenciación de proteínas, de ADN mitocondrial y de ARN ribosómico; véase, por ejemplo, WHITTEN, 1989), que, cuando se realizan sobre muestras suficientemente grandes, son potencialmente mucho más informativas (aunque no siempre lo son, especialmente a nivel macroevolutivo; PATTERSON *et al.*, 1993). Pero son mucho más laboriosas y costosas (véase WELLER *et al.*, 1994, para el caso de los Noctuidos), y por lo tanto todavía no se han utilizado de manera generalizada en relación a insectos. La «nueva sistemática» o «nueva taxonomía» (véase CROWE, 1994), que combina estudios morfológicos y biológicos sobre las cuatro fases de la metamorfosis («biosistemática») con estudios bioquímicos, inmunológicos y genéticos (HUDSON, 1973; ARNOLD & HINCKS, 1975; BYERS *et al.*, 1975, 1981; HUDSON & JUI, 1976; SALKELD, 1976, 1977; BYERS, 1978; LAFONTAINE, 1981; BYERS & LAFONTAINE, 1982; MITTER *et al.*, 1993), puede proporcionar resultados mucho más sólidos con los cuales poder discutir tanto cuestiones microevolutivas como macroevolutivas, entre ellas una caracterización mucho más precisa de determinadas especies o grupos de especies. En el reconocimiento de determinadas poblaciones como especies o subespecies está siendo de gran ayuda el estudio de «zonas híbridas» (véase BARTON &

HEWITT, 1985, 1989; HEWITT, 1988, 1989; BARTON, 1993; FUTUYMA & SHAPIRO, 1995); en insectos se han llevado a cabo por ejemplo con saltamontes (GOSÁLVEZ *et al.*, 1988; VIRDEE & HEWITT, 1995; ORR, 1996). Casos como los referentes a *Conistra veronicae*/*C. veronicae intricata* (punto 66), *Hadena wehrlii*/*H. orihuela* (puntos 80/81), *Hadena silenes*/*H. sancta* (punto 83) o *Euxoa tritici*/*E. crypta*/*E. eruta* (punto 95) no podrán resolverse con cierto grado de confianza hasta que estudios como los mencionados no hayan sido realizados. Mientras tanto han de seguirse utilizando los criterios clásicos, si bien teniendo presente que con los datos aportados exclusivamente por el análisis morfológico no conviene, en mi opinión, dogmatizar demasiado, sino adoptar posturas moderadas y eclécticas y, cuando se tienen argumentos para ello, plantear hipótesis a ser comprobadas más adelante.

(3) La reconocida movilidad de muchos Noctuidos (FITT, 1989; SHOWERS *et al.*, 1993; RAULSTON & LINGREN, 1995; SHOWERS, 1997). Existen muchas especies divagantes o migradoras que, en el contexto de una dinámica metapoblacional (HANSKI, 1991; HANSKI & SIMBERLOFF, 1997), pueden acceder dentro de los límites de la Península Ibérica en un momento dado y asentarse por un cierto tiempo en biótotos temporalmente favorables (o hasta que la subpoblación, por cualquier condición intrínseca, se extinga; HARRISON, 1991; HANSKI & THOMAS, 1994; THOMAS & HANSKI, 1997). No existe documentación que pruebe fehacientemente ningún caso de este tipo entre los Noctuidos ibéricos, aunque se ha sugerido que algo semejante podría ocurrir con *Cucullia argentea* Hufnagel (MASÓ & PÉREZ DE GREGORIO, 1985), cuyas poblaciones ibéricas pueden proceder de más allá de los Pirineos (Masó, com. pers.). Parece, por otro lado, que especies de Noctuidos de afinidades xerófilas y probable origen norteafricano están expandiendo sus áreas de distribución en la Península Ibérica a medida que las condiciones ambientales se van volviendo más secas, a juzgar por el aumento de citas de tales especies en localidades meridionales. Sería interesante documentar el proceso en detalle, y comprobar qué ocurre con estas especies si eventualmente se vuelve a un ciclo meteorológico de varios años lluviosos y frescos.

Cabe preguntarse si del nutrido grupo de especies ($n = 71$) que se eliminaron del censo ibérico en YELA & SARTO I MONTEYS (1990) y YELA (1992a) alguna podría pertenecer a esta categoría. En principio no parece probable, puesto que (1) la mayoría de las menciones originales se debían a errores de identificación (como se pudo constatar en casi todos los casos) o a la consideración, por parte de los autores que las citaron, de formas infraespecíficas como si fueran especies, y (2) ni uno solo de tales táxones se ha vuelto a citar posteriormente del área iberobaleares. Solamente *Cornutiplusia circumflexa* (Linnaeus, 1767), migradora parcial, podría presentarse algunos años por la depresión del Guadalquivir procedente del norte de Africa; no existe, sin embargo, prueba empírica de ello.

(4) La concentración de los muestreos en ciertas zonas concretas. Aunque en los últimos años el número de interesados en Noctuidos ha aumentado bastante en España, sigue reconociéndose una tendencia al muestreo continuado de determinadas áreas en detrimento de otras. Esto es sobre todo cierto para aquellas áreas más cercanas a los puntos de residencia de los recolectores (MARGALEF, 1977) o para aquellas otras por las que los recolectores van de paso o visita (GOMÁRIZ CEREZO, 1995). Es de suponer que muestreos más intensivos en zonas supuestamente ricas en especies y con fuerte influjo faunístico centroeuropeo y norteafricano (Pirineos y alrededores, sierras costeras penibéticas y sus depresiones asociadas) harán aumentar algo el número de especies censadas.

A pesar de todas estas limitaciones conceptuales y metodológicas, en el apéndice de este trabajo se han incluido 720 «especies» iberobaleares de Noctuidos (es decir, 720 unidades biológicas que, al menos durante ciertos periodos de tiempo y en determinados lugares, se supone que tienen categoría discreta, es decir, que están reproductivamente aisladas de todas las demás). Puede convenirse, pues, que una estimación parsimoniosa del número total de Noctuidos del área iberobaleares debe rondar las 740 o, si se demuestra mediante técnicas biométricas, citogenéticas, bioquímicas o ecológicas que lo que ahora consideramos especies unitarias son realmente grupos de especies, quizá habría que aumentar algo dicha cifra.

De las 720 especies, 12 representan novedades para el área iberoibalear en relación al catálogo de YELA (1992a). Diez han sido recolectadas o reconocidas como nuevas para esta área durante este tiempo, ocho por haberse encontrado por primera vez: *Polypogon gryphalis* (Herrich-Schäffer) (punto 10 de Resultados), *Eublemma rosina* (Hübner) (punto 20), *Pseudeustrotia candidula* ([Denis & Schiffermüller]) (punto 35), *Luperina maribelae* Pérez-López & Morente-Benítez (punto 53), *Apamea sicula* (Turati) (punto 62), *Hadena vulcanica* (Turati) (punto 77), *Hadena archaica* Hacker (punto 78), *Hadena orihuela* Hacker (punto 81) y *Graphiphora augur* (Fabricius) (punto 90); y dos más por haber sido reconocidas como especies independientes, y no como formas de otras: *Euxoa eruta* (Hübner) (punto 95) y *Agrotis alexandriensis* Bethune-Baker (punto 100). Tres de estas especies, *Luperina maribelae*, *Hadena archaica* y *Hadena orihuela*, han sido descritas como nuevas para la Ciencia sobre material ibérico. La presencia de *Earias vernana* (Fabricius) se da por asegurada en el área iberoibalear (punto 4). Además, al haberse reconocido a los Aganainos como subfamilia de los Noctuidos (punto 1), se han añadido sus dos especies integrantes (*Euplagia quadripunctaria* Poda y *Callimorpha dominula* Linnaeus). Debe indicarse también que dos nombres han desaparecido del censo iberoibalear respecto de la anterior versión (YELA, 1992a); se trata de *Euxoa abdallah* (Oberthür), que parece ser una simple forma infrasub-específica de *Euxoa hastifera* (Donzel) (punto 97), y de *Polypogon crinalis* (Treitschke, 1829). Como se ha explicado en el punto 9, *P. crinalis* es sinónimo de *P. plumigeralis*; este nombre se ha suprimido, pero su falta queda compensada por la adscripción a *Pechipogo simplicicornis* Zy. de los ejemplares anteriormente referidos a «*Polypogon*» *crinalis*. *Pechipogo simplicicornis* sí resulta un nombre nuevo en la lista.

En resumen, en cinco años el censo ha aumentado un 1.67 % (sin incluir en este cálculo a los Aganainos), lo que representa un incremento notable para un grupo que se supone ya relativamente bien conocido. Ello da idea de la importancia relativa que los estudios faunístico-taxonómicos sobre Noctuidos siguen teniendo en el área iberoibalear.

4.6. Estabilidad en la clasificación y la nomenclatura.

En relación al reconocimiento de especies (y eventualmente de «subespecies») se ha mencionado la necesidad de un determinado consenso entre quienes elaboran listas faunísticas. Cierta consenso debería extenderse también a los dominios de (1) la clasificación (y la concomitante consideración de subfamilias, tribus y otras categorías) y (2) la nomenclatura. El fin es conseguir que inventarios y catálogos sean herramientas de una cierta estabilidad que permitan un uso más o menos universal (EHRlich & MURPHY, 1983; LAFONTAINE, 1992; KRAUS & RIDE, 1995).

No es necesario insistir en que cualquier clasificación escrita, además de ser provisional, es un intento de reflejar en el papel (es decir, a escala bidimensional) un fenómeno que en realidad es, cuando menos, tridimensional: el parentesco filogenético entre las especies. De ahí una de las grandes dificultades de elaborar sistemas con cierta coherencia interna que sean ampliamente aceptados por la comunidad científica (véase revisión en RASNITSYN, 1996). Otra es, obviamente, identificar el grado de homoplasia (semejanza originada independientemente en diferentes táxones) y controlarlo en los análisis tendentes a la proposición de representaciones filogenéticas (para una discusión en español de éste y otros argumentos concomitantes, véase MARTÍN PIERA, 1995). Asimismo, no pueden obviarse las dificultades que plantean a los estudios filogenéticos los mismos principios subyacentes a la nomenclatura binomial, cuyo origen predarwiniano está enraizado en la filosofía fijista (QUEIROZ & GAUTHIER, 1994). Así pues, cualquier clasificación, por puesta al día que esté y por más caracteres que considere, no deja de llevar implícito un cierto grado de subjetividad (MAYR, 1942; FUTUYMA, 1986). Por eso el sistemático ha de proceder con cautela (LAFONTAINE, 1992). Proponer no como hipótesis de trabajo, sino como tesis, más cambios de rango entre subfamilias, tribus o géneros que los estrictamente necesarios (es decir, aquellos bien docu-

mentados), a pesar de que se sepa que algunos de ellos puedan ser artificiales, conduce a aumentar la farragosidad de las clasificaciones, ya de por sí enormemente complejas en el caso de los insectos. Ello genera una inestabilidad innecesaria, puesto que dichos cambios habrán de ser reconsiderados con relativa rapidez. Las novedades propuestas en este trabajo son fruto de años de observaciones y discusión con otros especialistas; por otro lado, en muchos casos se sustentan sobre datos o hipótesis previamente publicados por otros investigadores. En Europa, Norteamérica, Australia, Rusia y Japón hay un nutrido grupo de entomólogos trabajando con Noctuidos (véase YELA, 1989a), dedicados a revisar, con criterios modernos, grupos taxonómicamente complejos (véase, por ejemplo, LAFONTAINE, 1981, 1987; HOLLOWAY, 1985, 1988, 1989; OWADA, 1987; FIBIGER, 1990, 1993; LAFONTAINE & POOLE, 1991; MATTHEWS, 1991; VARGA *et al.*, 1991; BECK, 1992a; MIKKOLA, 1992; RONKAY & RONKAY, 1994, 1995; POOLE, 1995; RONKAY *et al.*, en preparación). La caracterización morfológica de especies y géneros es utilizada para elaborar cladogramas y fenogramas que, teóricamente, reflejan cada vez con mayor fidelidad (al menos en el caso de los cladogramas) sus relaciones de parentesco. Las clasificaciones formales deben ser propuestas sólo en función de los mencionados análisis y de todos aquellos otros datos derivados de estudios genéticos y enzimáticos, si es posible haciendo uso de métodos de consenso o de congruencia (MICKEVICH, 1978; LANYON, 1983; MEACHAM & ESTABROOK, 1985; MIYAMOTO, 1985). A veces, como se sabe, se proponen clasificaciones alternativas sin una base documental mínimamente sólida o se elaboran catálogos faunísticos basados en criterios emitidos como simples opiniones subjetivas («criterio de autoridad»). Esto tiene, además de las ya mencionadas consecuencias negativas (inestabilidad, no universalidad), la de contribuir al descrédito de los taxónomos, colectivo ya de por sí suficientemente denostado (COTTERILL, 1995; WHEELER, 1995a, b), a pesar del relativo auge que la «nueva taxonomía» está poco a poco tomando (WILSON, 1985a, b; MAY, 1990b; BARBOSA & GALDEAN, 1997). MARTÍN PIERA (1995), entre otros muchos, argumenta una línea de razonamiento análoga.

4.7. La ordenación de las especies.

Como corolario de lo anterior, cabe añadir que el orden en el que se disponen las especies dentro de sus subfamilias correspondientes es también una cuestión parcialmente subjetiva. Sobre todo lo es en aquellos grupos de los que se carece de información básica precisa sobre un número más o menos elevado de especies (como son los Noctuidos). Ya se ha comentado, además, que la ordenación se basa fundamentalmente en criterios de tipo fenético, y por lo tanto no refleja necesariamente tendencias evolutivas. En el caso concreto de los Noctuidos iberoibaleares se ha tendido a relacionar las especies en función de las revisiones más documentadas de entre las más recientes (otros detalles en YELA & SARTO I MONTEYS, 1990 y en YELA, 1992a), sin que ello quiera decir que no puedan proponerse otras ordenaciones que reflejen mejor las relaciones de parentesco entre las especies. La tabla 6 ofrece una lista de las subfamilias consideradas en el apéndice de este trabajo junto a los autores a los que se ha seguido para la ordenación de géneros y especies.

4.8. Importancia de los estudios α -taxonómicos y autoecológicos en relación con los filogenéticos.

Una representación filogenética estará tanto mejor fundamentada cuanto más precisos sean los datos que se posean acerca de las especies o grupos de especies implicados (discusión en WILEY, 1981, WELLER *et al.*, 1994 o RASNITSYN, 1996). La comprensión de la diferenciación filogenética de los Noctuidos, a pesar de estar en una fase inicial, ha sufrido numerosos y drásticos reajustes durante los últimos años, debido a tres causas fundamentales: (1) la introducción de la filosofía cladista entre los taxónomos ocupados con Noctuidos (KITCHING, 1984, 1987; LAFONTAINE & POOLE, 1991; VARGA *et al.*, 1991), (2) la incipiente aplicación de técnicas moleculares, que empiezan a proporcionar nuevas y excitantes alternativas (WELLER

Tabla 6. Relación de subfamilias consideradas en este trabajo, junto a autores a los que se ha seguido para la ordenación de géneros y especies (en los casos en que contienen más de dos unidades).

List of subfamilies dealt with in this paper, together with authors followed for the sequence of genera and species (if including more than two units).

| Subfamilias | Autores seguidos |
|----------------|---|
| Aganainae | |
| Pantheinae | FIBIGER & HACKER (1991) |
| Eariinae | FIBIGER & HACKER (1991) |
| Chloephorinae | |
| Sarrothripinae | DUFAY (1976) |
| Nolinae | LERAUT (1980) |
| Euteliinae | |
| Herminiinae | OWADA (1987), con modificaciones propias |
| Strepsimaninae | |
| Hypeninae | FIBIGER & HACKER (1991) |
| Gonopterinae | |
| Calpinae | |
| Catocalinae | FIBIGER & HACKER (1991), con modificaciones propias |
| Eustrotiinae | FIBIGER & HACKER (1991), con modificaciones propias |
| Bagisarinae | |
| Acontiinae | FIBIGER & HACKER (1991) |
| Plusiinae | KITCHING (1987); LAFONTAINE & POOLE (1991) |
| Acronictinae | FIBIGER & HACKER (1991), con modificaciones propias |
| Raphiinae | |
| Bryophilinae | FIBIGER & HACKER (1991), con modificaciones propias |
| Heliiothinae | MATTHEWS (1991) |
| Stiriinae | MATTHEWS (1991), con modificaciones propias |
| Dilobinae | |
| Cuculliinae | subgen. <i>Cucullia</i> : RONKAY & RONKAY (1994); subgen. <i>Shargacucullia</i> : YELA (1990, 1992a); <i>Oncocnemidini</i> : RONKAY & RONKAY (1995); <i>Episemini</i> y <i>Amphipyryni</i> : YELA (1992a) |
| Hadeninae | FIBIGER & HACKER (1991), con numerosas modificaciones propias; gen. <i>Caradrina</i> : YELA (1987, 1992a); gen. <i>Hadena</i> : HACKER, (1996) |
| Noctuinae | LAFONTAINE <i>in</i> FIBIGER & HACKER (1991), con alguna modificación propia |

et al., 1994), y (3), por último, pero no por ello menos importante, el enorme acúmulo de datos básicos sobre morfología y biología de bastantes especies, sobre todo en el marco de varios proyectos de largo alcance (por ejemplo, Noctuidae Europaeae; véase FIBIGER, 1990, 1993 y RONKAY & RONKAY, 1994, 1995). Estos datos se refieren a todas las fases de la metamorfosis, habiéndose producido un reconocimiento explícito general de la importancia de los caracteres larvarios en la identificación de grupos supuestamente naturales (monofiléticos) y en la reconstrucción de la filogenia (BECK, 1960, 1992a; KITCHING, 1984; POOLE, 1995). El conocimiento detallado de aspectos morfológicos y biológicos (autoecológicos) de un número creciente, si bien todavía no mayoritario, de especies está empezando a facilitar la comprensión de las relaciones de parentesco entre éstas, así como entre grupos de especies de diferente rango (MARTINS, 1995). Se empiezan a tener argumentos para (1) explicar la base adaptativa de los diferentes atributos fenotípicos de las especies (línea de trabajo que

está empezando a desarrollarse, y que previsiblemente florecerá a finales de esta década) y (2) examinar comparativa y simultáneamente un número elevado de atributos en un número elevado de táxones (línea que cuenta ya con una cierta madurez). Este minucioso acopio de datos es especialmente importante en relación con grupos singulares y/o muy pobres en especies, que muchas veces resultan claves para la interpretación del patrón filogenético general (por ejemplo Aganainae, Pantheinae, Herminiinae, Calpinae, Stiriinae). A este respecto, el nivel de conocimiento básico que sobre Noctuidos iberobaleares se ha alcanzado durante las pasadas dos décadas puede considerarse ya aceptable (véase CALLE, 1983; GÓMEZ BUSTILLO *et al.*, 1986; YELA, 1992a).

4.9. Hipótesis sobre filogenia de Noctuidos.

El apéndice de este trabajo lleva implícitas una serie de asunciones filogenéticas, bastantes de las cuales han sido comentadas ya. Algunos otros argumentos generales, que justifican el esquema filogenético seguido en este trabajo, se presentan a continuación. Se exponen también, de manera resumida, cuáles pueden haber sido las principales líneas de evolución de los Noctuidos y, haciendo una refundición e interpretación personal de los datos que se poseen actualmente en función de mis propias observaciones y datos, se propone un dendrograma tentativo que sustenta la clasificación empleada en el inventario de los Noctuidos iberobaleares (fig. 9).

Por sus características morfológicas, los Noctuidos son incluibles en la superfamilia Noctuoidea Latreille, 1809 (BOURGOGNE, 1951; KRISTENSEN, 1985, en prensa; COMMON, 1990; SCOBLE, 1992). Se trata de una superfamilia muy homogénea, compuesta de grupos estrechamente relacionados; su monofiletismo no es discutido hoy en día, y su sinapomorfía característica es la presencia de órganos timpánicos en el metatórax, de estructura y posición únicas (EGGERS, 1925; RICHARDS, 1932; BROCK, 1971; SCOBLE, 1992), que son sensibles a sonidos de frecuencias e intensidades que se corresponden con los gritos de ecolocación de los murciélagos insectívoros (FULLARD, 1988) y que les ayudan a evitarlos (ROEDER, 1967). De acuerdo con recientes revisiones sobre sistemática cladística de Lepidópteros, se supone que es la superfamilia más «avanzada» (KRISTENSEN, 1985; MINET, 1986, 1991; NIELSEN, 1989). SCOBLE (1992) recoge y discute los argumentos de autores anteriores, y considera seis familias dentro de Noctuoidea: Oenosandridae, Doidae, Notodontidae (incluyendo Thaumetopoeinae y Dioprinae), Lymantriidae, Arctiidae (incluyendo Thyretinae y Ctenuchinae *sensu lato*; véase SCOBLE, 1992) y Noctuidae (de las cuales sólo las cuatro últimas tienen representantes en la fauna paleártica).

Algunas familias de Noctuoideos están mal caracterizadas (puesto que de momento sólo han podido ser definidas por combinaciones de caracteres, que uno a uno son compartidos por otras familias). La secuencia en que aquellos caracteres que son exclusivos de determinadas familias han ido surgiendo a lo largo del proceso evolutivo es también materia de viva polémica (MINET, 1986; MILLER, 1991; SCOBLE, 1992). Como consecuencia, la manera en la que los Noctuoideos pueden dividirse, de tal forma que todos los grupos integrantes tengan rango taxonómico análogo y sean «naturales», está sin resolverse totalmente (KRISTENSEN, 1985; COMMON, 1990; SCOBLE, 1992). Diferentes atributos morfológicos han sido barajados por los autores para intentar tipificar las distintas líneas filogenéticas dentro de Noctuoideos. Entre ellos destacan cuatro:

- (1) las glándulas externas larvianas (posición, número y anatomía);
- (2) la pilosidad secundaria de las larvas;
- (3) la fórmula quetotáctica torácica subventral de las larvas;
- (4) en los adultos, los escleritos metatorácicos directa o indirectamente relacionados con la audición o con las modificaciones del exoesqueleto producidas en el metatórax o el primer somito abdominal por el desarrollo de los órganos timpánicos, como son:

- a) las bandas esternales esclerosadas postespiraculares de la zona pleural de A1, que relacionan las prolongaciones ántero-laterales del uroesternito II con los escleritos laterotergales del uroesternito I (presencia/ausencia y forma);
- b) el opérculo timpánico (posición y grado de desarrollo);
- c) las cavidades contratimpánicas (tamaño y separación);
- d) otras unidades estructurales internas del órgano timpánico (modificaciones y peculiaridades); y

(5) la anatomía genital, tanto en lo que se refiere a sus escleritos como a sus músculos asociados.

Respecto a (3) y (4b), ya se han indicado las dificultades que existen para usarlos como autapomorfías de las distintas familias (puntos 1, 3 y 8 del apartado 4.1.). KITCHING (1984) sugiere que el estado quetotáctico «2+2+2» (véase definición en el mencionado punto 1) puede ser autapomórfico para los Arctidos; sin embargo, no sólo se encuentra también en unos pocos Noctuidos (puntos 3 y 70), sino también en ciertos Notodóntidos (GODFREY & APPLEBY, 1987) y en los Dóidos (DONAHUE & BROWN, 1987). Más bien parece que, a partir del estado «2+1+1», general para Lepidópteros, en diferentes ocasiones a lo largo de su evolución se han producido «saltos» al estado «2+2+2» (o incluso a otros estados con mayor número de setas en meso y metatórax). La posición preespiracular del opérculo timpánico es la condición plesiomórfica en Noctuoideos, pero la postespiracular no es exclusiva de Noctuidos y ha debido surgir, de manera independiente, en al menos algunos Notodóntidos (MINET, 1986). Las bandas esclerosadas postespiraculares de la zona pleural de A1 en los adultos (carácter 4a) son al parecer exclusivas de los Noctuidos (al menos aquellas en forma de estrecha barra paralela al eje longitudinal del cuerpo) (MINET, 1986), y pueden utilizarse para tipificar el grupo. Por último, el órgano timpánico metatorácico presenta una gran uniformidad, en cuanto a su estructura general, en todos los grupos que lo poseen (es decir, en todos los que no lo han perdido por reducción secundaria, como en los Arctiidae Ctenuchinae Syntomini), si bien diferentes grupos muestran algunas particularidades. Los Arctiidae, por ejemplo, poseen los metaepisternos hipertrofiados, formando una estructura denominada «timbal» (FORBES & FRANCLEMONT, 1957; KITCHING, 1984; MINET, 1986), que los peculiariza. El resto de los Noctuoideos carece de timbal (al menos, asimilable al de los Arctidos; véase DALL'ASTA, 1998).

A pesar de lo indicado, existe un cierto acuerdo en considerar como el supuesto «grupo hermano» de los Noctuidos o bien al conjunto Limántridos + Arctidos (véase SCOBLE, 1992 y WELLER *et al.*, 1994: fig. 1, y referencias allí citadas), o bien a los Arctidos (MINET, 1986; WELLER *et al.*, 1994). En cualquier caso, una interpretación parsimoniosa del conjunto de los datos e hipótesis ya publicados y de los datos propios podría ser la que sigue. En un momento dado de la evolución del tronco de los Noctuoideos una rama cuyas orugas debían poseer la condición quetotáctica «2+1+1» y pilosidad secundaria, y cuyos adultos debían carecer de bandas esclerosadas postespiraculares en la zona pleural de A1 pero poseer órganos timpánicos torácicos –con opérculo preespiracular– poco diferenciados (con las cavidades contratimpánicas separadas), debió dar lugar, sucesivamente, a tres grupos diferentes (fig. 5):

- (1) una rama menos diferenciada cuyas larvas adquirieron glándulas sencillas, carnosas, situadas sobre la línea media del dorso, en los segmentos A6 y A7 (GODFREY, 1987; COMMON, 1990; SCOBLE, 1992), y cuyos adultos experimentaron (o mantuvieron) una notable simplificación en la genitalia (Lymantriidae);
- (2) una segunda que adquirió la condición quetotáctica «2+2+2» y que diferenció un timbal en los órganos timpánicos (Arctiidae); y
- (3) una tercera rama más modificada respecto del patrón inicial (Noctuidae), cuyas larvas mantuvieron la condición quetotáctica «2+1+1» (excepto en algunos grupos concre-

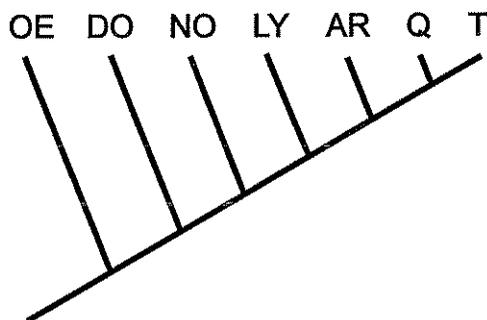


Figura 5. Representación hipotética de las relaciones filogenéticas entre las diferentes líneas («familias») que integran los Noctuoideos, simplificada al máximo. OE = Oenosandridae; DO = Doidae; NO = Notodontidae; LY = Lymantriidae; AR = Arctiidae; Q = Noctuidae «cuadrifinoides»; T = Noctuidae «trifinoides». Basado en KITCHING (1984), STEHR (1987), COMMON (1990), MILLER (1991), SCOBLE (1992) y WELLER *et al.* (1994). Probablemente la simplificación es extrema, y nuevos datos sobre las relaciones entre los grupos menos diferenciados podrían hacer variar este esquema de una manera drástica.

Hypothetical representation of the phylogenetic relationships among the different lines («families») included in Noctuoidea, simplified at its maximum. OE = Oenosandridae; DO = Doidae; NO = Notodontidae; LY = Lymantriidae; AR = Arctiidae; Q = «quadrifinoid» Noctuidae; T = «trifinoid» Noctuidae. Based on KITCHING (1984), STEHR (1987), COMMON (1990), MILLER (1991), SCOBLE (1992) and WELLER *et al.* (1994). The simplification of this figure is likely to be extreme, so that further data on the relationships among the less differentiated groups could lead to a more or less drastic modification.

tos, que adquirieron la condición «2+2+2» supuestamente por evolución convergente; puntos 3 y 70 de Resultados) y cuyos adultos diferenciaron las bandas esternales esclerosadas postspiraculares, en forma de estrecha barra, en la zona pleural de A1. En el órgano timpánico, las cavidades contratimpánicas fueron agrandándose progresivamente y acercándose mutuamente por su parte interna. Parece plausible suponer que la condición postspiracular del opérculo timpánico y el *adenosma* larvario no se adquirirían en un momento inicial, sino una vez diferenciadas las bandas esclerosadas pleurales de A1 (y por tanto después de la aparición de la condición de «noctuido» por excelencia), es decir, una vez surgidos los Aganainae. De esta forma, éstos habrían conservado los estados plesiomórficos de carácter.

Incipientes estudios de taxonomía molecular parecen arrojar resultados que difieren en cierto grado de los morfológicos, y pueden hacer que al menos parte de los anteriores supuestos tengan que modificarse. La secuenciación de genes independientes del ADN mitocondrial y del ARN ribosómico llevada a cabo por WELLER *et al.* (1994), y la combinación de los resultados en estimaciones filogenéticas (produciendo árboles de consenso estricto tras someter los datos a pruebas de aleatorización muestral o «bootstrap»), revela dos cuestiones interesantes:

(1) que los Noctuidos, a pesar de su uniformidad morfológica general, quizá no deban ser considerados un clado apical en la evolución de los Noctuoideos, sino un grado. Los mencionados análisis, discutidos en función de procedimientos cladísticos, desvelan la presencia de dos posibles clados. Sorprendentemente, son a grandes rasgos asimilables a «cuadrifinoides» y «trifinoides». Los «cuadrifinoides» quedan asociados a los Arctidos cuando el cladograma se construye en función de una raíz «trifina». Es decir, los Noctuidos podrían ser polifiléticos, y constituir en realidad dos familias distintas. Una sola familia (monofilética) no quedó de manifiesto en ninguno de los árboles resultantes de las pruebas de aleatorización muestral efectuadas por WELLER *et al.* (1994); y

(2) que efectivamente los Noctuidos (tengan el rango que tengan) parecen más estrechamente asociados a los Arctidos que a otros grupos de Noctuoideos (si bien cuando se analizaron los datos mediante aproximaciones sucesivas de ponderación de caracteres los Limántridos aparecían como el «grupo hermano» del conjunto Arctidos + «cuadrifinoides», quedando los «trifinoides» como el «grupo hermano» del conjunto Limántridos + Arctidos + «cuadrifinoides»; véase WELLER *et al.*, 1994: fig. 9).

WELLER *et al.* (1994) advierten de la provisionalidad de sus interpretaciones, puesto que sus 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). De hecho, es bien conocida la trascendencia que pueden tener en las reconstrucciones filogenéticas tanto el efecto de la corrección proporcional para los caracteres examinados («weighting»; NEFF, 1986) como el de la elección, en calidad (adscripción a los diferentes subgrupos) y cantidad, de las especies seleccionadas (GAUTHIER *et al.*, 1988; MILINKOVITCH *et al.*, 1996, y referencias allí citadas). Además, como también es bien sabido, diferentes análisis filogenéticos efectuados sobre el mismo cuerpo de datos pueden dar lugar a resultados distintos e incluso parcialmente contradictorios (MICKEVICH, 1978; MEACHAM & ESTABROOK, 1985; TEHLER, 1995; MORRISON, 1996). Que esto ocurra es más probable cuando los organismos examinados muestran un alto grado de homoplasia (lo que contribuye a enmascarar el patrón filogenético subyacente). Este es, de hecho, el caso de los Noctuidos. Una raíz «trifina» del cladograma (lo que equivale a admitir que el prototipo «cuadrifinoide» sería más «avanzado») es, de hecho, altamente improbable; por lo tanto, la asociación de los «cuadrifinoides» con los Arctidos debe ser argumentada más sólidamente. A pesar de todo ello, dichos autores afirman que no pueden asumir que los Noctuidos sean monofiléticos.

Teniendo en cuenta los datos morfológicos y los moleculares reunidos hasta hoy día, pueden hacerse con una cierta base algunas especulaciones para explicar a grandes rasgos las relaciones filogenéticas entre Limántridos, Arctidos, «cuadrifinoides» y «trifinoides». Suponiendo que los Limántridos hubieran sido los primeros en diferenciarse (lo que parece en principio más plausible, dadas sus características morfológicas y su diferenciación relativamente escasa respecto del patrón noctuoideo básico), existen tres alternativas principales:

(1) que los «cuadrifinoides» se hubiesen diferenciado del mismo grupo que condujo a los Arctidos (fig. 6). Este supuesto parece, en principio, bastante improbable, puesto que las bandas esclerosadas postespiraculares de la zona pleural de A1 tendrían o bien que haberse reducido secundariamente en todos los Arctidos o bien que haber surgido independientemente en «cuadrifinoides» y «trifinoides». Lo mismo cabría decir para el *adenosma* larvario. La posición preespiracular del opérculo de Arctidos tendría que representar un estado restituido (como en Hermininos), o bien que la postespiracular hubiera aparecido independientemente en las líneas «cuadrifinoides» y en la «trifinoide». En cualquier caso, este esquema implica que los «cuadrifinoides» serían el «grupo hermano» de los Arctidos, y que los Noctuidos serían efectivamente un grupo polifilético. O bien habría que considerar a los Arctidos como Noctuidos muy modificados, lo que no concuerda con otras interpretaciones en función de datos morfológicos (véase KITCHING, 1984 y MINET, 1986, y bibliografía por ellos citada). En realidad, esta primera es la opción que mejor casa con los resultados de WELLER *et al.* (1994) (que, no se olvide, son preliminares).

(2) que parte de las líneas «cuadrifinoides» (líneas filéticas 1, 2 y 3 de la fig. 9) se diferenciaron a partir de la que condujo a los Arctidos, adquiriendo las bandas esclerosadas postespiraculares de la zona pleural de A1 (líneas 1, 2 y 3), el *adenosma* larvario (líneas 2 y 3) y la condición postespiracular del opérculo timpánico (líneas 2 y 3) independientemente del resto de los Noctuidos. El resto de las líneas «cuadrifinoides» se habría diferenciado más tarde de la misma línea que llevó a los «trifinoides» (fig. 7). Este modelo general, al que pueden encontrarse distintas variantes en función de las líneas «cuadrifinoides» que se pretendan asociar a los Arctidos, también es parcialmente compa-

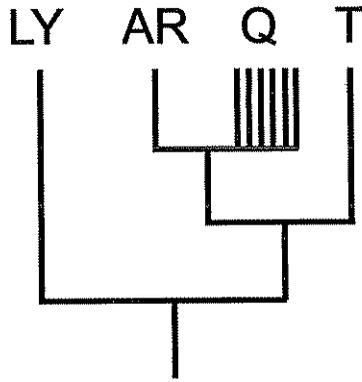


Figura 6. Dendrograma tentativo representando las hipotéticas relaciones filogenéticas entre Arctiidae (AR), Noctuidae «cuadrifinoides» (Q) y Noctuidae «trifinoides» (T), en el supuesto (posibilidad 1) de que los «cuadrifinoides» se hubiesen diferenciado como una rama lateral de los Arctiidae. La «familia» Noctuidae sería polifilética.

Tentative dendrogram showing the hypothetic phylogenetic relationships among Arctiidae (AR), «quadrifinoid» Noctuidae (Q) and «trifinoid» Noctuidae (T), under the assumption (possibility 1) that «quadrifinoids» were differentiated as a lateral branch of Arctiidae. The «family» Noctuidae would be polyphyletic.

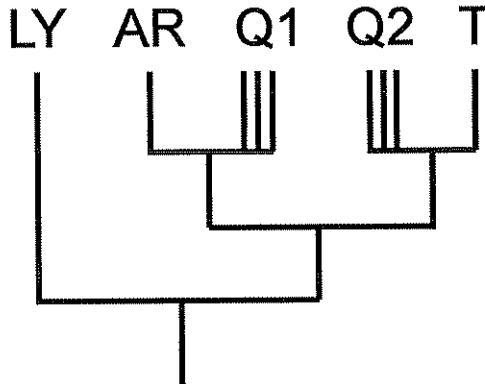


Figura 7. Dendrograma tentativo representando las hipotéticas relaciones filogenéticas entre Arctiidae (AR), Noctuidae «cuadrifinoides» (Q) y Noctuidae «trifinoides» (T), en el supuesto (posibilidad 2) de que parte de las líneas «cuadrifinoides» (Q1) se diferenciaron a partir de la que condujo a los Arctiidae, mientras que el resto (Q2) se diferenciaron más tarde de la misma línea que llevó a los «trifinoides». La «familia» Noctuidae sería polifilética.

Tentative dendrogram showing the hypothetic phylogenetic relationships among Arctiidae (AR), «quadrifinoid» Noctuidae (Q) and «trifinoid» Noctuidae (T), under the assumption (possibility 2) that part of the «quadrifinoid» lines (Q1) were differentiated as lateral branches of that leading to Arctiidae and the rest (Q2) were differentiated later from the phyletic line leading to «trifinoids». The «family» Noctuidae would be polyphyletic.

tible con los resultados de WELLER *et al.* (1994), y también implica que los Noctuidos son polifiléticos. Pero deja en el aire la cuestión de porqué sólo los Arctidos adquirieron o conservaron varias de sus peculiaridades morfológicas (opérculo preespiracular, presencia de timbal) mientras que los «cuadrifinoides» asociados con ellos no, y sin embargo éstos presentan muchas más similitudes (¿analogías u homologías?) con el resto de los «cuadrifinoides» (y, dicho sea de paso, también con los «trifinoides»).

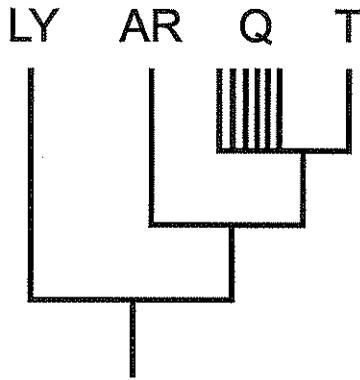


Figura 8. Dendrograma tentativo representando las hipotéticas relaciones filogenéticas entre Arctiidae (AR), Noctuidae «cuadrifinoides» (Q) y Noctuidae «trifinoides» (T), en el supuesto (posibilidad 3) de que los Arctiidae se hubiesen diferenciado a partir de un antecesor común justo antes que los «cuadrifinoides». La «familia» Noctuidae sería monofilética.

Tentative dendrogram showing the hypothetic phylogenetic relationships among Arctiidae (AR), «quadrifinoid» Noctuidae (Q) and «trifinoid» Noctuidae (T), under the assumption (possibility 3) that Arctiidae were differentiated from a common ancestor just before the «quadrifinoids». The «family» Noctuidae would be monophyletic.

(3) que los Arctidos se hubiesen diferenciado poco antes de la línea que condujo a los Noctuidos (fig. 8). Inmediatamente, con la adquisición de las bandas esclerosadas postspiraculares de la zona pleural de A1 y, posteriormente, del *adenosma* larvario y del estado postspiracular del opérculo timpánico, se pudieron haber diferenciado las distintas líneas filogenéticas de Noctuidos en un evento de disparidad (= diversidad en la organización morfológica) inicial conceptualmente análogo al descrito por GOULD (1989), y de ahí la estrecha relación de los Arctidos con algunos «cuadrifinoides» a nivel molecular. Este último argumento no deja de ser especulativo y ha de someterse a comprobación y crítica. En este tercer caso hipotético los Noctuidos representarían un grupo monofilético (clado), pues derivarían todos de un «punto» común. Este es el modelo que subyace a la clasificación del apéndice de este trabajo y a la propuesta filogenética (fig. 9). A pesar de ser aparentemente el menos coherente con los resultados moleculares, es el más robusto a tenor de los datos morfológicos (que, de momento, son mucho más completos). No debe olvidarse que los datos morfológicos y los moleculares no tienen por qué coincidir necesariamente (por ejemplo, PATTERSON *et al.*, 1993), y que pueden estar poniendo en evidencia manifestaciones diferentes del ritmo evolutivo a niveles biológicos distintos.

Ninguno de los tres esquemas se puede rechazar *a priori*, en el estado actual de los conocimientos, y son necesarios nuevos y más completos análisis con que someterlos a prueba (que están en marcha tanto por los equipos moleculares de Weller y de Mitter y Regier como por los de los morfólogos Lafontaine, Kitching, Matthews, Naumann, Poole, Rawlins y Ronkay, fundamentalmente). En cualquiera de los supuestos enunciados, que los Noctuidos estén integrados por dos o más unidades de rango familiar («trifinoides» + diversas líneas de «cuadrifinoides», incluyendo o no a los Arctidos o a parte de ellos) es asunto que todavía no puede asegurarse. De momento, los Noctuidos se mantienen tentativamente como una sola familia. Lo que sí parece ya relativamente fuera de duda es que los «trifinoides» representan una sola línea de evolución, siendo un grupo muy homogéneo a cualquier nivel que se examine, mientras que los «cuadrifinoides» representan varias líneas filéticas. La propuesta filogenética de la fig. 9 implica el reconocimiento de siete líneas principales de evolución

dentro de los Noctuidos, seis de ellas «cuadrifinoides». De acuerdo con los argumentos expuestos a lo largo de este trabajo, y tomando como base fundamental los esquemas de KITCHING (1984), LAFONTAINE & POOLE (1991) y POOLE (1995), más los resultados de WELLER *et al.* (1994), una interpretación posible de la cronología que condujo a dichas líneas sería la siguiente (compárese con BECK, 1992a, para una propuesta alternativa):

(1) una primera (y presumiblemente más «primitiva») dirección de evolución (la denominada aquí «aganainoide») se pudo diferenciar a poco de adquirirse la autapomorfía propia de Noctuidos (bandas esclerosadas postespiraculares de la zona pleural de A1). Esta línea conservó pilosidad secundaria en las larvas. Estas o bien no habrían adquirido todavía la glándula protorácica «vertical» (*adenosma*) o bien la perdieron por reducción secundaria (lo que en principio parece más improbable). Del mismo modo, los adultos pudieron haber conservado la condición plesiomórfica del opérculo timpánico (preespiracular), o bien haber vuelto a ella secundariamente (lo que también parece más improbable). La línea «aganainoide» comprende únicamente los Aganainae, en apariencia semejantes a ciertos Arctidos.

(2) una segunda línea, «panteinoide», todavía basal (las larvas conservan setas secundarias y tienen aspecto «limantrioide»), habría adquirido ya opérculo timpánico postespiracular y *adenosma* «vertical». El opérculo, además, habría comenzado en esta línea un proceso de reducción secundaria y modificación. Comprende únicamente los Pantheinae.

(3) la tercera de las líneas, supuestamente también en la base de la evolución de los Noctuidos, es la denominada en este trabajo «cloeforinoide». Se trata de Noctuidos más o menos «típicos», con bandas esclerosadas postespiraculares en la zona pleural de A1, *adenosma* «vertical», opérculo timpánico preespiracular y patrón quietotáctico larvario noctuoides, sin setas secundarias (a excepción de los Nolinae, en los que se supone que este estado de carácter representa una convergencia). Se peculiarizan, fundamentalmente, por modificaciones en el extremo caudal de la pupa, por su capullo en forma de «barca», por modificaciones en el órgano timpánico (opérculo en forma de pequeño lóbulo dorsal) y porque tienen el músculo extensor 4 del andropigio inserto en una posición anterior. Comprende, por un lado, el grupo Eariinae + Chloephorinae + Sarrothripinae (cuya pupa presenta el extremo caudal romo y con protuberancias características), y por otro los Nolinae. Los Eariinae muestran la peculiaridad de haber adquirido la condición quietotáctica subventral «2+2+2» convergentemente con Arctidos.

(4) la cuarta línea, «eutelinoide», forma ya parte del grueso de los Noctuidos (clado 7 de la fig. 9) en que el terguito X abdominal de los machos (*uncus*) se convirtió en un gancho fuertemente esclerosado y alargado (aunque en ciertas especies se haya modificado secundariamente), que se articula con el *tegumen* de manera característica. Es típicamente «cuadrifina», pero no comparte ya estados de carácter que permitan deducir que se trata de un grupo basal. Una novedad importante, que afecta también al andropigio, es la presencia de un músculo extensor m_3 (FORBES, 1939) apenas marcado (TIKHOMIROV, 1979); este estado de carácter lo comparte esta línea filogenética con la siguiente. Las hembras presentan un *frenulum* con una o dos setas únicamente (HOLLOWAY, 1985). Esta dirección de evolución la integran dos subfamilias, Euteliinae y Stictopterinae (ésta última, no presente en la fauna iberobaleár).

(5) una quinta línea de «cuadrifinoides», la denominada aquí «deltoide-catocalinoide», pudo originarse de la misma raíz que la anterior, compartiendo con ella la morfología del músculo extensor m_3 del andropigio. Sin embargo, en esta línea se produjo un considerable alargamiento de los artejos medio y distal de los palpos en los adultos. Es probable que esta línea se escindiera ya tempranamente en dos ramas: la «deltoide» (clado 22, en cuyos representantes la vena M_2 de las alas posteriores pasa a situarse en un punto de la parte superior de la celda, siendo paralela a la vena M_3), con Herminiinae (en los que se produjo el comentado revés de estado de carácter en el opérculo timpánico) +

Strepsimaninae + Hypheninae, y la «catocalinoide» (clado 23, caracterizado por la fusión, en sus especies integrantes, del esclerito pleural X al andropigio), rama enormemente diversa, con Gonopterinae + Calpinae + Catocalinae (cuya delimitación y relaciones no están todavía bien aclaradas).

(6) la línea denominada «eustrotinoide», probablemente la última de las «cuadrifinoides» en diferenciarse, pudo haber surgido a continuación, a poco de producirse la fusión por su cara interna de ambas cavidades contratimpánicas (estado de carácter que ya es común al resto de los Noctuidos). Las larvas carecen de setas secundarias y su patrón subventral es «2+1+1». Sus integrantes, incluibles en las subfamilias Eustrotiinae y Bagisarinae, adquirieron una particular morfología de las setas larvarias MD₁ y SD₂ en los segmentos A1 hasta A8 (puntos 18 y 25 de Resultados).

(7) la última de las líneas de evolución reconocible en Noctuidos, con los datos que se tienen hoy día, es la «trifinoide». En esta línea se produjeron dos reducciones y dos adquisiciones significativas. Las primeras afectan a la vena M₂ de las alas traseras, cuya tendencia es a ir desapareciendo (pero con numerosas y notables excepciones, y al número de setas SV de A1, una apomorfía subjetiva del clado 17 (que pasaron de 3 en los «cuadrifinoides» a 2 en el patrón general trifino, con la excepción de algunos Plusiinae y algunos otros géneros dispersos, véase BECK, 1992a: 20). Las adquisiciones consisten en la diferenciación, en el andropigio, de un esclerito pleural que se articula al *vinculum* y al *tegumen* y de apodemas basales en los lados del esterno A8 en los machos (ambas son apomorfías subjetivas, puesto que existen algunas modificaciones). Es digno de ser resaltado que uno de los clados integrantes de esta línea, el 38, adquirió algún tipo de pilosidad secundaria en las larvas, que supuestamente nada tiene que ver con el patrón de pilosidad secundaria de otros Noctuoideos y con los grupos basales de Noctuidos (aunque resulte aparentemente semejante). Por otro lado, un pequeño grupo de Hadeninae, los Glottulini (punto 70 de Resultados), adquirió la condición quetotáctica subventral «2+2+2», supuestamente por convergencia. La línea «trifinoide» (clado 17) comprende 12 subfamilias: Acontiinae, Plusiinae, Acronictinae + Raphiinae + Bryophilinae y los verdaderos «trifinos» (clado 39 en la fig. 9, caracterizado por dos apomorfías subyacentes u homoiologías en los machos: (1) presencia de mechones de pelo (*coremata*) en la base del abdomen, partiendo del uroesternito II, sujetos por medio de pedúnculos y que en reposo quedan recogidos en sendos sacos, y asociados a glándulas odoríferas de tipo feromonal, llamadas glándulas de Stobbe; BIRCH, 1970, 1972; véase YELA, 1992a: 178; y (2) presencia de *corona* y setas robustas (macrotricas) en el ápice de las valvas andropigiales; LAFONTAINE & POOLE, 1991; VARGA & RONKAY, 1991). Los verdaderos «trifinos» son Heliiothinae, Stiriinae, Agaristinae (no presente en la fauna iberoblear), Dilobinae, Cuculliinae, Hadeninae y Noctuinae.

En el pie de la fig. 9 se detallan las autapomorfías (o supuestas apomorfías) que caracterizan cada uno de los clados de dicha figura, con las referencias bibliográficas pertinentes. El cladograma ofrece una idea precisa sobre lo que se conoce de las relaciones entre los diferentes grupos de Noctuidos (incluidas las aportaciones propias).

Cabe recordar que, como ha quedado patente, las líneas «cuadrifinoides» muestran mucha más heterogeneidad en cuanto a su organización morfológica que la «trifinoide», mucho más homogénea. Todas las líneas «cuadrifinoides» tienen en común frente a los «trifinoides» dos características: (1) poseen 3 setas SV en A1, y (2) en el andropigio carecen de esclerito pleural que articule con *tegumen* y *vinculum*. Como se ha comentado, la presencia o ausencia, y la posición relativa, de la vena M₂ en las alas traseras no se considera hoy en día un buen carácter diagnóstico, puesto que es muy variable entre grupos. Su reducción gradual representa también una tendencia de polaridad «cuadrifinoides» -> «trifinoides» (Limántridos y Arctidos poseen M₂ bien desarrollada, por lo que se estima que es un carácter de estado plesiomórfico), pero se piensa que su reducción ha debido ocurrir varias veces a lo largo de la diferenciación de los Noctuidos (LAFONTAINE & POOLE, 1991).

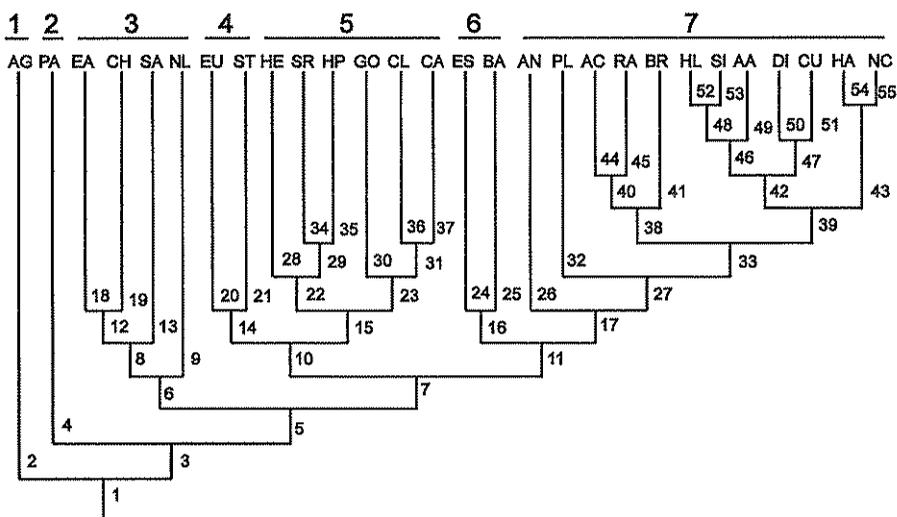


Figura 9. Dendrograma tentativo que representa las hipotéticas relaciones filogenéticas entre las diferentes subfamilias de Noctuidae, en el que se sustenta el apéndice de este trabajo. AG = Aganainae; PA = Pantheinae; EA = Eariinae; CH = Chloephorinae; SA = Sarrothripinae; NL = Nolinae; EU = Eutelinae; ST = Stictopterinae; HE = Herminiinae; SR = Strepsimaninae; HP = Hypeininae; GO = Gonopterinae; CL = Calpinae; CA = Catocalinae; ES = Eustrotiinae; BA = Bagisarinae; AN = Acontinae; PL = Plusiinae; AC = Acronictinae; RA = Raphiinae; BR = Bryophilinae; HL = Heliolithinae; SI = Stiriinae; AA = Agaristinae; DI = Dilobinae; CU = Cucullinae; HA = Hadeninae; NC = Noctuinae. En función del reconocimiento de la condición de homología o analogía de ciertos estados de carácter, la posición relativa de algunos grupos puede verse modificada. Las distintas tendencias filogenéticas en la evolución del grupo quedan representadas con cifras entre 1 y 7 sobre las iniciales de las subfamilias, de acuerdo con la siguiente clave:

1. línea «aganainoide»
2. línea «panteinoide»
3. línea «cloeforinoide»
4. línea «eutelinoide»
5. línea «deltoide-catocalinoide»
6. línea «eustrotinoide»
7. línea «trifinoide»

Las apomorfías (o supuestas apomorfías) de cada clado se representan por medio de números (1-55), cuya equivalencia es la siguiente:

1. bandas esclerosadas postespiraculares (una a cada lado) en las zonas pleurales del segmento A1 de los adultos, característicamente alargadas en su parte dorsal, que relacionan las prolongaciones ántero-laterales del uroesternito II con los escleritos laterotergales correspondientes del uroesternito I (MINET, 1986)
2. estructura cuticular elipsoidal en las alas anteriores (HOLLOWAY, 1988)
3. glándula protorácica cervical ventral en posición vertical (*adenosma*) en las larvas (GARDNER, 1941); opérculo timpánico postespiracular (FORBES, 1918) (?)
4. opérculo timpánico simple y peculiar (RICHARDS, 1932)
5. cutícula larvaria «lisa», sin pilosidad secundaria distribuida por el tronco, con patrón quetotático primario característico (GARDNER, 1946; BECK, 1960)
6. capullo con forma de «barca» (GARDNER, 1948); opérculo timpánico en forma de pequeño lóbulo dorsal (RICHARDS, 1932); músculo extensor 4 del andropigio (m_4) inserto en una posición anterior, hacia el centro del *vinculum* (TIKHOMIROV, 1979)
7. *uncus* (terguito A10 modificado) del andropigio esclerosado y alargado (*)
8. pupa con el extremo caudal de forma roma y característica (GARDNER, 1948)
9. andropigio con *uncus* tubuliforme y *valva* dividida en dos longitudinalmente (*); músculo extensor 3 del andropigio (m_3) falta (TIKHOMIROV, 1979) (?)
10. músculo extensor 3 del andropigio (m_3) apenas desarrollado y visible (TIKHOMIROV, 1979) (?)
11. cavidades contratimpánicas fusionadas entre sí por su cara interna (MINET, 1986; *)

12. *transtilla* del andropigio característicamente alargada, tubular (?; *)
13. *valva* fuertemente transformada, con lóbulos y mechones de pelo y con el *uncus* romo (?; *); setas primarias larvarias muy largas (varias veces la anchura del tronco) (*)
14. *frenulum* de las hembras con una o dos setas (HOLLOWAY, 1985)
15. palpos labiales con los artejos medio y distal característicamente alargados (HAMPSON, 1903)
16. setas larvarias MD₁ y SD₂ de los segmentos A1 a A8 de tipo macrotrica (BECK, 1992a)
17. dos setas SV en cada lado de A1 (es decir, falta el grupo SV₂) (STERH, 1987); esclerito articulador entre *tegumen* y *vinculum* en el andropigio (LAFONTAINE & POOLE, 1991); apodemas basales en los lados del esterno A8 en los machos (LAFONTAINE & POOLE, 1991)
18. *retinaculum* de los machos transformado en un mechón de pelo (HAMPSON, 1903, 1912; KITCHING, 1984); *costa* andropigial muy esclerosada, por lo general con procesos digitiformes (*)
19. *costa* andropigial apenas esclerosada y sin procesos digitiformes (*)
20. alinotos modificados, de tal forma que las alas se pliegan longitudinalmente, inclinadas hacia atrás y hacia abajo (HOLLOWAY, 1985); abdomen en reposo curvado hacia arriba (HOLLOWAY, 1985); esternito basal (A2) con un par de rebordes lenticulares (HOLLOWAY, 1985)
21. *cremaster* de la pupa en Y (GARDNER, 1948)
22. M₂ de las alas posteriores nace bastante más arriba del ángulo inferior de la celda y es paralela a M₁ (HAMPSON, 1903)
23. fusión del esclerito pleural al andropigio (LAFONTAINE & POOLE, 1991); dicho esclerito pleural es muy aparente y está fuertemente esclerosado (YELA, 1989b; *)
24. posición peculiar de la seta larvaria MD1 (BECK, 1992a)
25. en cada uña de las falsas patas larvarias, y en posición subapical, un apéndice largo y fuertemente esclerosado (CRUMB, 1956); SV₂ en A1 visiblemente más pequeña que SV₁ y SV₃ (CRUMB, 1956)
26. un pleurito libre en A8 en los machos (POOLE, 1995); *alula* muy esclerosada y agrandada (RICHARDS, 1932); en el andropigio, esclerito articulador entre *tegumen* y *vinculum* característicamente soldado a ambos (*)
27. esclerito articulador entre *tegumen* y *vinculum* en el andropigio independiente de *tegumen* y *vinculum* (*)
28. tibias protorácicas modificadas en los machos, con una expansión esclerosada que encierra mechones de pelo de función olorosa (SMITH, 1895); escisión en dos fascias del músculo extensor del andropigio m₄ (TIKHOMIROV, 1979)
29. modificaciones en el tímpano, parcialmente reducido (RICHARDS, 1932) (?)
30. MD₁ de T1 desplazada a una posición muy posterior, en el margen caudal de dicho segmento (BECK, 1960); en los segmentos A1 a A6, seta supranumeraria (L_{1a} o *spuria poststigmatis*) entre D₂ y L₁ (BECK, 1960); uñas de las falsas patas de tamaño heterogéneo (BECK, 1960)
31. pupa con recubrimiento blanquecino (MOSHER, 1916) (?)
32. pocas sensilas en el *haustellum* de la espiritrompa (KITCHING, 1987); por cada lado de la hipofaringe larvaria sobresale un raduloide (modificación lateral del *prementum*) (LAFONTAINE & POOLE, 1991)
33. esclerito nodular timpánico «en hombrera» (EGGERS, 1919)
34. artejo distal de los palpos labiales muy largo, más de tres veces la longitud de la cabeza (?; *)
35. setas larvarias sobre protuberancias características (GARDNER, 1946); esclerito a modo de lóbulo subcircular en el andropigio, concretamente en el epifalo (LÖDL, 1994)
36. estructuras fuertemente esclerosadas en la superficie de la espiritrompa, diferentes de las sensilas, más numerosas hacia el *haustellum* (BÜTTIKER *et al.*, 1996; *)
37. tibias mesotorácicas con mechones de pelos olorosos (BARTH, 1957) (?)
38. larvas con alguna pilosidad supranumeraria (de tipo secundario) al menos en algún estadio (?; *)
39. *coremata* basales (en la parte ventral de A2) en los machos (BIRCH, 1970, 1972); *corona* en el ápice de la *valva* andropigial
40. presencia de pilosidad secundaria en las larvas, dispuesta en verrugas características
41. setas primarias larvarias largas (entre una y dos veces la anchura del tronco) (?; *); orugas sobre líquenes
42. borde anterior del urosternito 8 en los adultos característicamente recto, sin prolongaciones laterales (?; LAFONTAINE & POOLE, 1991)
43. hilera larvaria aplanada dorsoventralmente, con el borde del labio superior entrecortado (BECK, 1960); *harpa* del andropigio sencilla, en forma de V invertida y hacia la parte central de la *valva*, estando uno de sus extremos insertos en el margen ventral de la *valva* (LAFONTAINE & POOLE, 1991)
44. *harpa* bifurcada, situada hacia el centro de la *valva* del andropigio (*)
45. larvas con pilosidad secundaria reducida a sendas verrugas en posición D₁ en T1 y T2 (la primera, desplazada anterior y lateralmente) (BECK, 1996; *); protuberancias aparentes justo por encima de las falsas patas, en posición pleural (BECK, 1996; *)

46. cápsula cefálica larvaria recubierta de espículas (?)
47. *harpa* del andropigio relativamente poco esclerosada, digitiforme y situada hacia el centro geométrico de la *valva*, en general con el ápice puntiagudo (*)
48. una uña en la base de las tibiae protorácicas de los adultos (KITCHING, 1984)
49. cavidades contratimpánicas muy agrandadas, con el contratímpano varias veces mayor que la membrana timpánica (RICHARDS, 1932); *vesica* corta (RAWLINS, 1992) que se corresponde funcionalmente con *cervix bursae* corto y poco diferenciado (SPEIDEL & NAUMANN, 1995)
50. setas secundarias en las bases de las falsas patas larvarias, en los segmentos A3 a A6 (MERZHEEVSKAYA, 1989)
51. hilera larvaria tubular con el labio inferior hendido longitudinalmente y el borde del superior no entrecortado (BECK, 1960; *)
52. piel larvaria recubierta de espículas de base gruesa y terminadas en ápice cónico (HARDWICK, 1970; MATTHEWS, 1991); posición transversa de las setas laterales en T1 de las larvas L6, es decir, L₂ por delante de L₁ (HARDWICK, 1970; MATTHEWS, 1991)
53. hilera larvaria en forma de escama aplanada, aplastada sobre el labio inferior (MATTHEWS, 1991)
54. *harpa* del andropigio muy esclerosada y situada hacia los dos tercios del recorrido de la *valva*, en general con el ápice redondeado (LAFONTAINE & POOLE, 1991)
55. alinotos modificados, de tal forma que las alas se pliegan sobre el abdomen de manera aproximadamente horizontal, quedando las de un lado sobre las del otro (HOLLOWAY *et al.*, 1987; *)
- Para cada estado de carácter se mencionan aquellos autores que lo reconocieron explícitamente, independientemente de que lo consideraran apomórfico o no. Cuando no se cita ningún autor, o bien no está claro quién describió por primera vez el carácter o bien ha sido reiteradamente estudiado por sucesivos autores. Aquellos estados de carácter reconocidos o confirmados como apomórficos (o supuestamente apomórficos) en este trabajo se marcan con (*). Aquellos otros de los que se duda de su validez como apomorfías, bien por no haberse establecido sobre una muestra suficientemente amplia de especies del grupo en cuestión, por existir especies que no las satisfacen por supuesta reversión a su estado anterior («sinapomorfías subjetivas») o por reducción secundaria («sinapomorfías subyacentes») u «homoiologías»), o bien por no haber sido constatada su relevancia, se marcan con (?). De esta forma, al menos los cladogramas 10, 12, 15, 29, 31, 34, 37, 38, 41, 42 y 46 no están caracterizados de manera totalmente satisfactoria.

Figure 9. Tentative dendrogram showing the hypothetic phylogenetic relationships among the different subfamilies of Noctuidae, on which the Appendix of this paper is based. AG = Aganainae; PA = Pantheinae; EA = Eariinae; CH = Chloephorinae; SA = Sarrothripinae; NL = Nolinae; EU = Euteliinae; ST = Stictopterinae; HE = Herminiinae; SR = Strepsimaninae; HP = Hypeninae; GO = Gonopterinae; CL = Calpinae; CA = Catocalinae; ES = Eustrotiinae; BA = Bagisarinae; AN = Acontiinae; PL = Plusiinae; AC = Acronictinae; RA = Raphiinae; BR = Bryophiliinae; HL = Heliolithinae; SI = Stiriinae; AA = Agaristinae; DI = Dilobinae; CU = Cucullinae; HA = Hadeninae; NC = Noctuinae. As the recognition of the homology or analogy of certain character states progresses, the relative position of some groups may change. Different phylogenetic trends within Noctuids are indicated with arabic numbers (1-7) at the top of the subfamilies' initials, according to the following key:

1. «aganainoid» line
2. «panteinoid» line
3. «cloeoforinoid» line
4. «eutelinoid» line
5. «deltoid-catocalinoid» line
6. «eustrotinoid» line
7. «trifinoid» line

Apomorphies (or supposed apomorphies) of each clade are represented by numbers (1-55), with the following equivalence:

1. sclerotised postspiracular bands (one at each side) on the pleural zones of adult segment A1, typically enlarged towards their dorsal part, and relating the antero-lateral extension of urosternite II with the corresponding laterotergal sclerites of urosternite I (MINET, 1986)
2. ellipsoidal cuticular structure in the forewings (HOLLOWAY, 1988)
3. in the larvae, prothoracic cervical gland (*adenosma*) positioned «vertically» (GARDNER, 1941); postspiracular counter tympanal hood (FORBES, 1918) (?)
4. counter tympanal hood simple and peculiar (RICHARDS, 1932)

5. larval cuticle «smooth», without secondary hairs distributed throughout the trunk; the primary chaetotactic pattern is characteristic (GARDNER, 1946; BECK, 1960)
6. boat-shaped cocoon (GARDNER, 1948); counter tympanal hood resembling a small dorsal lobe (RICHARDS, 1932); male genitalic extensor muscle 4 (m_4) inserted anteriorly, towards the center of the *vinculum* (TIKHOMIROV, 1979)
7. *uncus* (modified tergite A10) of the male genitalia sclerotised and elongated (*)
8. caudal end of the pupa blunt and typically arranged (GARDNER, 1948)
9. male genitalia with tube-like *uncus* and longitudinally divided *valva* (*); male genitalic extensor muscle 3 (m_3) missing (TIKHOMIROV, 1979) (?)
10. male genitalic extensor muscle 3 (m_3) poorly developed and hardly visible (TIKHOMIROV, 1979) (?)
11. counter-tympanal cavities fused along their internal surface (MINET, 1986; *)
12. in the male genitalia, *transtilla* typically elongated, tube-like (?; *)
13. *valva* heavily transformed, bearing lobules and hairy tufts; blunted *uncus* (?; *); larval primary setae markedly elongated (several times the trunk's width) (*)
14. *frenulum* of the adult female with one or two setae (HOLLOWAY, 1985)
15. central and distal segments of the labial palpi typically elongated (HAMPSON, 1903)
16. larval setae MD₁ and SD₂ on segments A1 to A8 enlarged («macrotrichae») (BECK, 1992a)
17. two SV setae on each side of A1 (group SV₂ missing) (STEHR, 1987); in the male genitalia, articulating pleural sclerite between *tegumen* and *vinculum* present (LAFONTAINE & POOLE, 1991); in the adult males, basal apodemes on each side of sternum A8 (LAFONTAINE & POOLE, 1991)
18. male *retinaculum* transformed into a hairy brush (HAMPSON, 1903, 1912; KITCHING, 1984); in the male genitalia, *costa* strongly sclerotised and usually displaying digitiform appendages (*)
19. in the male genitalia, *costa* very weakly sclerotised and without digitiform appendages (*)
20. modified alinotes, so that in resting position wings are folded lengthwise (HOLLOWAY, 1985); also in resting position, abdomen strongly curved upwards (HOLLOWAY, 1985); basal sternal sclerite (A2) with a pair of lenticular flanges (HOLLOWAY, 1985)
21. pupal *cremaster* resembling a Y (GARDNER, 1948)
22. vein M₂ on the hindwings starts from an upper position regarding the lower angle of the discal cell and runs parallel to M₃ (HAMPSON, 1903)
23. pleural sclerite fused to the male genitalia (LAFONTAINE & POOLE, 1991); pleural sclerite enlarged and heavily sclerotised (YELA, 1989b; *)
24. particular position of larval seta MD1 (BECK, 1992a)
25. in the larval prolegs, a long and heavily sclerotised appendage on each claw, in a subapical position (CRUMB, 1956); larval seta SV₂ in A1 conspicuously smaller than SV₁ and SV₃ (CRUMB, 1956)
26. in the adult males, a free pleurite on A8 (POOLE, 1995); *alula* heavily sclerotised and enlarged (RICHARDS, 1932); in the male genitalia, articulating pleural sclerite between *tegumen* and *vinculum* characteristically fused to the mentioned sclerites (*)
27. in the male genitalia, free articulating pleural sclerite between *tegumen* and *vinculum* (LAFONTAINE & POOLE, 1991)
28. in the adult males, modified prothoracic tibiae with a sclerotised expansion displaying hairy tufts of odorous function (SMITH, 1895); male genitalic extensor muscle m_4 split in two fasciae (TIKHOMIROV, 1979)
29. modifications in the tympanic area, which is partially reduced (RICHARDS, 1932) (?)
30. larval seta MD₁ on T1 moved back, to the caudal rim of the mentioned segment (BECK, 1960); on segments A1 to A6, supranumerary seta (L_{1a} or *spuria poststigmalis*) present between D₂ and L₁ (BECK, 1960); proleg claws of heterogeneous sizes (BECK, 1960)
31. whitish powder-like substance covering the pupa (MOSHER, 1916) (?)
32. few sensillae on the proboscis» *haustellum* (KITCHING, 1987); a raduloid (lateral modification of the *prementum*) projects bothsides of the hypopharynx (LAFONTAINE & POOLE, 1991)
33. tympanal nodular sclerite «epaulette»-like (EGGERS, 1919)
34. distal segment of the labial palpi very long, more than three times the cephalic length (?; *)
35. larval setae on characteristic protuberances (GARDNER, 1946); lobe-like subcircular sclerite on the epiphallus of the male genitalia (LÖDL, 1994)
36. heavily sclerotised structures on the proboscis» surface, distinct from sensillae, more numerous towards the *haustellum* (BÜTTIKER *et al.*, 1996; *)
37. mesothoracic tibiae with odorous hair brushes (BARTH, 1957) (?)
38. larvae with some kind of distinct supranumerary secondary hairy cover, at least at some instar (?; *)

39. in the adult males, basal *coremata* on the ventral side of A2 (BIRCH, 1970, 1972); male genitalia with a *corona* of stout setae at the apex of the valve
40. larval secondary hairy cover arranged in characteristic warts
41. larval primary setae long, between one and two times the trunk's width (?; *); larvae on lichens
42. anterior edge of adult urosternite 8 typically straight, without lateral prolongations (?; LAFONTAINE & POOLE, 1991)
43. larval spinneret dorsoventrally flattened, the rim of its upper edge fringed (BECK, 1960); in the male genitalia, *harpa* simple, shaped like an inverted V and located towards the center of the valve, with one arm of the V anchored to the ventral margin of the valve (LAFONTAINE & POOLE, 1991)
44. bifurcated *harpa*, located towards the center of the valve (*)
45. larval secondary hairy cover reduced to a wart on T1 and another one on T2, both at position D1 (the first one moved frontally and laterally) (BECK, 1996; *); presence of apparent pleural protuberances just above the prolegs (BECK, 1996; *)
46. larval cephalic capsule covered with spicules (?)
47. in the male genitalia, *harpa* relatively less sclerotised, finger-like and located towards the geometric center of the valve, generally with sharpened apex (*)
48. a basal claw on the adult prothoracic tibiae (KITCHING, 1984)
49. counter-tympanal cavities very much enlarged, with counter-tympanum several times larger than the tympanal membrane (RICHARDS, 1932); short male *vesica* (RAWLINS, 1992), functionally corresponding with short and less differentiated female *cervix bursae* (SPEIDEL & NAUMANN, 1995)
50. secondary setae on the basal part of the larval prolegs on segments A3 to A6 (MERZHEEVSKAYA, 1989)
51. larval spinneret tube-like with its lower edge longitudinally cleft (BECK, 1960; *)
52. larval skin covered with coarse-based spicules with a conical apex (HARDWICK, 1970; MATTHEWS, 1991); transversal position of larval instar L6 setae on T1, that is, L₂ in front of L₁ (HARDWICK, 1970; MATTHEWS, 1991)
53. larval spinneret scale-like and flattened against the lower edge (MATTHEWS, 1991)
54. in the male genitalia, *harpa* heavily sclerotised and located towards 2/3 of the length of the valve, generally with a smooth apex (LAFONTAINE & POOLE, 1991)
55. modified alinotes, so that in resting position wings are held horizontally, those of one side over those of the other side (HOLLOWAY *et al.*, 1987; *)

For each character state, authors who recognised them explicitly are mentioned, regardless of whether they considered them apomorphic or not. In some instances no author is cited; it is then not clear who was the first describer or, alternatively, those characters have been recurrently studied by successive authors. Character states recognised or confirmed as apomorphic (or supposedly apomorphic) in this paper are marked with (*). Those whose validity as apomorphic is disputed, either because many species of that group remain unexplored, because some species do not satisfy them on the basis of supposed reversions to the original states («subjective synapomorphies») or by secondary reduction («underlying synapomorphies» or «homologies»), or because their relevance has not been checked, are marked with (?). Thereupon, at least clades 10, 12, 15, 29, 31, 34, 37, 38, 41, 42 and 46 are not completely well characterised.

El monofilietismo de los «trifinoides» (clado 17, desde Acontiinae hasta Noctuidae) parece muy probable (WELLER *et al.*, 1994). El de los verdaderos «trifinos» (clado 39) está bien sustentado a nivel morfológico. Con alguna excepción concreta, los «trifinoides» poseen (1) 2 setas SV en A1, y (2) en el andropigio, un esclerito pleural que articula con el *tegumen* y con el *vinculum*.

Como queda en evidencia a lo largo de las líneas anteriores, el mayor problema subyacente a la aclaración de las relaciones de parentesco filogenético entre los grupos basales de Noctuidos y a la misma naturaleza monofilética o polifilética del grupo estriba, al menos a nivel morfológico, en la dificultad para delimitar autapomorfias con un buen nivel de confianza. En definitiva, pues, es una consecuencia de la dificultad para discriminar analogías (ya sean vueltas al estado original o convergencias) de homologías. Esta cuestión está en una fase de análisis relativamente preliminar, y es esencial para avanzar en la comprensión de la filogenia de cualquier grupo de seres vivos (FRUMHOFF & REEVE, 1994; SLUYS, 1996), en

este caso particular de los Noctuidos. La profundización en la discriminación, con objeto de poder justificar con una base más sólida las relaciones entre «subfamilias», es un reto para los próximos años. No se olvide que el esquema de relaciones entre grupos y líneas filogenéticas expuesto en este artículo asume ciertos estados de homología y analogía que todavía no han sido demostrados taxativamente, y por lo tanto no pasa de ser tentativo. Nuevos y más comprensivos análisis pueden hacer variar el esquema filogenético aquí presentado en un sentido u otro. Dichos análisis deberían ser llevados a cabo sobre el conjunto de todos los caracteres (morfológicos y moleculares) que se ha comprobado que pueden ser relevantes en la reconstrucción de la filogenia, y seleccionando para su estudio un número suficientemente elevado de especies de todas las subfamilias (incluidas las especies *incertae sedis*). Dada la variabilidad entre grupos que exhibe la zona timpánica (dentro de la homogeneidad general del patrón Noctuido), cabría dedicar a su estudio una atención particular, así como a los alinotos (que presentan variaciones notables entre subfamilias, pero que apenas han sido examinados). La morfología de la espiritrompa puede proporcionar también bastante información, y a su estudio están empezando a dedicar bastante atención algunos autores (SPEIDEL *et al.*, 1996; SPEIDEL & NAUMANN, 1995).

ADICIONES Y CORRECCIONES

Estando este artículo en su última fase de evaluación, SPEIDEL, NAUMANN & FÄNGER (1996; *Systematic Entomology*, 21: 219-251) han publicado otro (del que el presente autor no tenía noticia antes de verlo publicado, y cuya información no ha podido ser discutida aquí en detalle, pues habría que haber rehecho el manuscrito completamente). En él se propone un sistema filogenético de los Noctuidos que (1) confirma el monofiletismo de éstos, al menos usando caracteres morfológicos, y (2) caracteriza con precisión determinados grupos, aunque de nuevo deja otros sin delimitar por autapomorfías. Afortunadamente, las propuestas filogenéticas de dicho trabajo y de éste son, a grandes rasgos, notablemente convergentes. Aun así, la secuencia en que SPEIDEL *et al.* (1996) ordenan las subfamilias y el número de éstas difieren algo respecto de los propuestos aquí. Esto es consecuencia de (1) que en ambos trabajos no se tienen en cuenta exactamente los mismos caracteres, y (2) que a estados de carácter dados se les otorga un valor filogenético distinto, en función de su interpretación como homología o analogía. Aquel se trata, como dichos autores indican, de un esquema provisional (lo mismo que el que aquí se presenta); es un intento de progresar más allá de la taxonomía tradicional de los Noctuidos, basada casi siempre en semejanzas superficiales más que en una evaluación rigurosa de caracteres y en un posterior análisis cladístico. El sistema de SPEIDEL *et al.* (1996) y el propuesto en este trabajo, aunque con sus diferencias, no deben entenderse como antagónicos, sino simplemente como algunos de los primeros pasos, todavía inciertos pero complementarios, del camino que conduce a una mejor comprensión de la evolución de los Noctuidos. Interesa resaltar aquí que SPEIDEL *et al.* (1996) proponen la consideración de Tytinae, Aediinae y Pseudeustrotiinae como subfamilias propias (véanse puntos 15, 16 y 35 de este trabajo); dichos autores han comprobado que sus especies integrantes poseen esclerito nodular timpánico (o «barra timpánica», en expresión de SPEIDEL *et al.*, 1996) en forma de «hombreira». Además, sus cavidades contratimpánicas están muy dilatadas y fusionadas por su cara interna, lo que las sitúa fuera de la línea catocalinoide y cerca de Stiriinae. Así las cosas, en mi opinión habría que considerar ahora si *Tyta lucutosa* ([Denis & Schiffermüller]), las *Aedia* Hübner, [1823] y *Pseudeustrotia candidula* ([Denis & Schiffermüller]) pudieran ser Stiriinae modificados (con *corona*, y en su caso *coremata*, más o menos reducidos secundariamente); es necesario volver a evaluar en conjunto todos sus caracteres larvarios y adultos. Por otro lado, SPEIDEL *et al.* (1996) consideran a diversos géneros hasta ahora situados en Catocalinae y Cuculliinae (*Armada* Staudinger, 1884 y similares; *Metopoceras* Guenée, 1850, *Metalopha* Staudinger, 1891 y *Calliocloa* Draudt, 1950) como Eustrotiinae, ya que todos ellos tienen las cavidades

contratimpánicas fusionadas y el esclerito nodular timpánico sencillo (no «en hombrera»). Sin embargo, en el caso de los aquí considerados cuculinos habría que demostrar que su esclerito nodular timpánico sencillo no se ha originado por simple reducción secundaria, lo que es posible dada la cantidad de otros caracteres que dichos géneros comparten con el resto de Cuculliinae.

Por otro lado, dos días después de haberse enviado la copia final del manuscrito para su procesamiento, el autor de este trabajo ha recibido el tomo 3º de la obra *Noctuidae Europaeae* (FIBIGER, 1997), que contiene algunos datos interesantes de reflejar aquí. Por ello, independientemente de los comentarios al respecto que se realizan en otra publicación (YELA, en prensa), se han redactado estas líneas. FIBIGER (1997) argumenta sobre la inconsistencia de los nombres genéricos y subgenéricos propuestos por BECK (1991, 1996), y los considera *nomina nuda* en bloque. Se ha revisado la cuestión en detalle, y en efecto bastantes de tales nombres carecen de validez, de acuerdo con el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, pues sus «descripciones» originales son muy deficientes y no están avaladas por un número mínimo de datos que permitan caracterizar los táxones correspondientes. Uno de los nombres utilizados en el Apéndice de este trabajo es, desde este punto de vista, inválido, y por ello se ha escrito entre comillas: «*Fissipunctia*». Eso no quiere decir que la especie incluida en él, *Parastichtis* («*Fissipunctia*») *ypsillon* ([Denis et Schiffermüller], 1775), no sea lo suficientemente diferente de otras *Parastichtis* como para ser considerada dentro de un subgénero propio, como se argumenta líneas más arriba. Este subgénero no tendría todavía un nombre válido. Por otro lado, el «género» *Pseudochropleura* Beck, 1991 contiene (de acuerdo con YELA, 1992a) dos especies ibéricas que, a tenor de los estudios de Lafontaine y Fibiger, no son congénicas. Dado que el nombre *Pseudochropleura* es también inválido (*nomen nudum*), FIBIGER (1997) propone las siguientes combinaciones: *Basistriga flammata* ([Denis et Schiffermüller], 1775) y *Albocosta musiva* (Hübner, [1803]) (véase punto 98, que ha sido modificado consecuentemente). Repasado el asunto de la validez de los nombres de Beck con detenimiento, en mi opinión hay otra serie de nombres genéricos que, a pesar del punto de vista de FIBIGER (1997), pueden considerarse válidos, puesto que la caracterización hecha por Beck, aunque pobre, no es insuficiente. Es decir, no son estrictamente hablando *nomina nuda* (de acuerdo con el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica). Aquellos que tienen representantes en la fauna iberobaleares son: *Violaphotia*, *Paucgraphia*, *Facastis*, *Coranarta*, *Pseudaporophyla*, *Pyramidcampa* y *Tetrapyra*, **stat. rev.**

AGRADECIMIENTOS

A lo largo de estos últimos años, diferentes personas han aportado datos, me han comentado errores o puntos de discrepancia en anteriores versiones de la lista de Noctuidos, han discutido conmigo aspectos de evolución y filogenia o han corregido el manuscrito original: Michael Fibiger, Barry Goater, Hermann Hacker, Martin R. Honey, Pedro Jordano (quien además discutió conmigo sobre la idoneidad de determinados análisis estadísticos), J. Donald Lafontaine, Kauri Mikkola, Javier Pérez López, José Passos de Carvalho, László Ronkay, Víctor Sarto i Monteys y Zoltán Varga. A través de Martin Honey, Martin Lödl y László Ronkay tuve acceso a las colecciones del NHM (Londres), del NHMV (Viena) y del TM (Budapest), que pude visitar personalmente. Isabel Izquierdo y Carolina Martín facilitaron al máximo la consulta de ejemplares del MNCN (Madrid). José R. Esteban, Marton Hreblay, Stephan C. Passoa, Gábor Ronkay y Peter Gyulay proporcionaron numerosos ejemplares de grupos muy diversificados en zonas tropicales, indispensables para obtener una idea más completa acerca de sus relaciones filogenéticas (Calpinae, Euteliinae, Stictopterinae, Agaristinae, etc.). Luis Domínguez llevó a cabo muestreos en el área de Doñana y puso el material a mi disposición. César F. González, Daniel Grustán, Víctor Redondo y Tomás Yélamos brindaron todo tipo de facilidades con respecto a la edición. Agradezco comentarios concretos y cesión de material de numerosos colegas, cuya relación es demasiado extensa para

ser incluida aquí. Parte del material estudiado ha sido recogido en la Sierra de Cazorla en el marco de los proyectos de la DGICYT PB87-0452 y PB91-0114; se agradece a la Consejería de Medio Ambiente de Andalucía las facilidades dadas para la realización de dicho trabajo. Durante la preparación de este artículo estuve subvencionado por un contrato del Ministerio de Educación y Ciencia (asociado al proyecto de la DGICYT PB 91-0114). Este trabajo está especialmente dedicado al Dr. Herbert Beck, pionero en sistemática larvaria de Noctuidos.

REFERENCIAS

- AGENJO, R. 1947. Quincuagésimo novena familia: Agrotidae (2ª edición). Catálogo Ordenador de los Lepidópteros de España. *Graellsia*, 4 (6) y 5 (1) (1946-1947): sin paginación.
- AGENJO, R. 1951. Dos Cuculliinae españoles descubiertos en Burgos (Lep. Agrot.). *Eos*, 27: 409-424.
- AGENJO, R. 1977a. Sobre la tesis doctoral de D. José Amador de la Calle: «Los Noctuidae españoles. Fenología de los Noctuidae del sur de Madrid y norte de Toledo». *Graellsia*, 31 (1975): 49-59.
- AGENJO, R. 1977b. Quincuagésimo novena familia: Noctuidae (2ª edición). Catálogo Ordenador de los Lepidópteros de España. *Graellsia*, 32 (1976): sin paginación.
- AGENJO, R. 1984. Sobre *Oncocnemis nigricula* (Ev., 1847), *Esteparia agenjoi* (Fdz., 1931), *Hadjina wichti* (Hirsk., 1904), *Platisenta viscosa* (Frr., 1835) y *Alvaradoia numerica* (B., 1840). *Eos*, 59 (1983): 7-15.
- ALBRECHT, A. 1994. Freeze-drying techniques for preserving aphids (Homoptera, Aphidoidea). *Entomologica Fennica*, 5 (2): 105-113.
- ARNOLD, J. W. & HINKS, C. F. 1975. Biosystematics of the genus *Euxoa* (Lepidoptera: Noctuidae). III. Hemocytological distinctions between two closely related species, *E. campestris* and *E. declarata*. *Canadian Entomologist*, 107: 1095-1100.
- BAIXERAS I ALMELA, J.; MASÓ I PLANAS, A. & RIBES I MORA, E. 1985. Estudi morfològic i biogeogràfic de *Brithys crini pancratii* (Noctuidae, Hadeninae). *Treballs de la Societat Catalana de Lepidopterologia*, 7: 27-38.
- BALLETTO, E. & CASALE, A. 1990. Mediterranean insect conservation. *The conservation of insects and their habitats* (ed. N. M. Collins & J. A. Thomas), pp. 121-142. Academic Press. London.
- BARBOSA, F. & GALDEAN, N. 1997. Ecological taxonomy: a basic tool for biodiversity conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 12: 359-360.
- BARLOW, H. S. & WOIWOD, I. P. 1989. Moth diversity of a tropical forest in Peninsular Malaysia. *Journal of Tropical Ecology*, 5: 37-50.
- BARTH, R. 1957. O orgao odorifero do macho de *Athysania hesione* Dry. (Lepidoptera, Noctuidae). *Memoorias do Instituto Oswaldo Cruz*, 58: 129-134.
- BARTON, N. H. 1993. Hybrid zones. Why species and subspecies? *Current Biology*, 3: 797-799.
- BARTON, N. H. & HEWITT, G. M. 1985. Analysis of hybrid zones. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16: 113-148.
- BARTON, N. H. & HEWITT, G. M. 1989. Adaptation, speciation and hybrid zones. *Nature*, 341: 497-503.
- BEATTIE, A. J. & OLIVER, I. 1994. Taxonomic minimalism. *Trends in Ecology and Evolution*, 9: 488-490.
- 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 ornamentaler) Untersuchungen für die Systematik der Noctuiden (Lep.). *Verhandlungen des IX. Symposium Internationalis Entomofaunistica Europaeae Centralis, Gotha, (1986)*: 164-172.
- BECK, H. 1991. Taxonomische Änderungen bei den Noctuinae, Cuculliinae und Plusiinae (Noctuidae, Lepidoptera). *Atalanta*, 22: 175-232.
- BECK, H. 1992a. New view of the higher classification of the Noctuidae (Lepidoptera). *Nota lepidopterologica*, 15 (1): 3-28.
- BECK, H. 1992b. Entgegnung auf Hackers «Einige kritische Anmerkungen zu den jüngst von Dr. Beck (1991) vorgenommenen taxonomischen Änderungen bei verschiedenen Noctuiden-Unterfamilien (Lepidoptera, Noctuidae)». *Atalanta*, 23: 599-611.

- BECK, H. 1996. Systematische Liste der Noctuidae Europas (Lepidoptera, Noctuidae). *Neue entomologische Nachrichten*, 36: 1-122.
- BECK, H.; KOBES, L. & AHOLA, M. 1993. Die generische Aufgliederung von *Noctua* Linnaeus, 1758 (Lepidoptera, Noctuidae, Noctuinae). *Atalanta*, 24: 207-264.
- BEHOUNEK, G. 1992. Die holarktischen Arten der Gattung *Lacanobia* Billberg, 1820 (Lepidoptera: Noctuidae, Hadeninae). *Esperiana*, 3: 33-65.
- BELLAVISTA, J. 1985. *Contribució a l'estudi dels Noctuoidea (Lepidoptera) del Puigsacalm i d'altres indrets del pre-pirineu oriental*. Tesis de Licenciatura. Departamento de Zoología, Facultad de Biología, Universidad de Barcelona. Barcelona.
- BELLAVISTA, J. & STEFANESCU, C. 1993. Contribució a l'estudi dels Noctuidae de Catalunya (Lepidoptera) (II). *Treballs de la Societat Catalana de Lepidopterologia*, 12 (1992): 115-131.
- BENGTSSON, J., JONES, H. & SETÄLÄ, H. 1997. The value of biodiversity. *Trends in Ecology and Evolution*, 12: 334-336.
- BERIO, E. 1983. Riabilitazione di *Conistra intricata* (Bdv.) e suoi rapporti morfologici e sistematici con *C. veronicae* (Hbn.). *Annali del Museo Civico di Storia Naturale di Genova*, 84: 349-372.
- BERIO, E. 1985. Lepidoptera. Noctuidae I. Generalità, Hadeninae, Cuculliinae. *Fauna d'Italia*, vol. 22. Edizioni Calderini. Bologna.
- BERIO, E. 1989. Novità in tema di Quadrifine paleartiche (Lepidoptera Noctuidae). *Bollettino della Società entomologica Italiana*, 120 (3): 216-222.
- BERIO, E. 1991. Lepidoptera. Noctuidae II. Sezione Quadrifide. *Fauna d'Italia*, vol. 27. Edizioni Calderini. Bologna.
- BERNAYS, E. A. & CHAPMAN, R. F. 1994. *Host-plant selection by phytophagous insects*. Chapman & Hall. New York.
- BERNAYS, E. A. & GRAHAM, M. 1988. On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. *Ecology*, 69: 886-892.
- BIRCH, M. C. 1970. Pre-courtship use of abdominal brushes by the nocturnal moth *Phlogophora meticulosa* (L.) (Lepidoptera, Noctuidae). *Animal Behaviour*, 18: 310-316.
- BIRCH, M. C. 1972. Male abdominal brush organs in British noctuid moths and their value as a taxonomic character. *The Entomologist*, 105: 185-205; 233-244.
- BLACKMAN, R. L. 1995. Whats in a name? Species concepts and realities. *Bulletin of Entomological Research*, 85: 1-4.
- BLONDEL, J. & ARONSON, J. 1995. Biodiversity and ecosystem function in the Mediterranean Basin: human and non-human determinants. *Ecological Studies*, vol. 109 (ed. G. W. Davis & D. M. Richardson), pp. 43-119. Springer-Verlag, Berlin.
- BOISDUVAL, J. B. A. D. de [1828]. *Europaeorum Lepidopterorum Index Methodicus*. Plassan. Paris.
- BOISDUVAL, J. B. A. D. de 1829. *Europaeorum Lepidopterorum Index Methodicus. Addenda*. Plassan. Paris.
- BÖRNER, C. 1949. 22 Ordn. Lepidoptera, Schmetterlinge. *Fauna von Deutschland* (ed. P. Brohmer), vol. 6: 1-584. Heidelberg.
- BOURGOGNE, J. 1951. Lepidoptera. *Traité de Zoologie* (ed. P. P. Grassé), vol. 10 (1): 174-448. Masson. Paris.
- BOURLIÈRE, F. 1983. Animal species diversity in tropical forests. *Tropical rain forest ecosystems. Structure and function* (Ecosystems of the world, vol. 14A) (ed. H. Lieth & M. J. A. Werger), pp. 77-91. Elsevier. Amsterdam.
- BOURSIN, C. 1936. Nouvelle *Athetis* (*Caradrina* auct.) paléartiques. *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 41: 87-95.
- BOURSIN, C. 1937. Morphologische und systematische Studie über die Gattung *Athetis* (Hb.) (*Caradrina* auct.). *Entomologische Rundschau*, 54: 419-425.
- BOURSIN, C. 1952. Synonymie-Notizen nebst verschiedenen Bemerkungen, III. *Zeitschrift für Lepidopterologie*, 2 (1): 49-68.
- BOURSIN, C. 1954. Eine neue paläarktische (und europäische) *Cryphia* Hb. (*Bryophila*)-Art. *Zeitschrift der Wiener Entomologischen Gesellschaft*, 39: 78-85.

- BOURSIN, C. 1964. Les Noctuidae Trifinae de France et de Belgique. *Bulletin mensuel de la Société Linnéenne de Lyon*, 33: 204-240.
- 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.
- BRUSSARD, P. F. & EHRlich, P. R. 1992. The challenges of conservation biology. *Ecological Applications*, 2: 1-2.
- BUSH, G. L. 1994. Sympatric speciation in animals: new wine in old bottles. *Trends in Ecology and Evolution*, 9: 285-288.
- BUTLIN, R. & NEEMS, R. M. 1994. Hybrid zones and sexual selection. *Science*, 265: 122-123.
- BÜTTIKER, W., KRENN, H. W. & PUTTERILL, J. F. 1996. The proboscis of eye-frequenting and piercing Lepidoptera (Insecta). *Zoomorphology*, 116: 77-83.
- BYERS, J. R. 1978. Biosystematics of the genus *Euxoa* (Lepidoptera: Noctuidae). X. Incidence and level of multiple mating in natural and laboratory populations. *Canadian Entomologist*, 110: 193-200.
- BYERS, J. R.; HINKS, C. F. & LAFONTAINE, J. D. 1975. Biosystematics of the genus *Euxoa* (Lepidoptera: Noctuidae). II. A description of the immature stages of *Euxoa basalis* and a redescription of the adult. *Canadian Entomologist*, 107: 1083-1094.
- BYERS, J. R. & LAFONTAINE, J. D. 1982. Biosystematics of the genus *Euxoa* (Lepidoptera: Noctuidae). XVI. Comparative biology and experimental taxonomy of four subspecies of *Euxoa comosa*. *Canadian Entomologist*, 114: 551-565.
- BYERS, J. R.; UNDERHILL, E. W.; STECK, W. F.; CHISHOLM, M. D. & TEAL, A. 1981. Biosystematics of the genus *Euxoa* (Lepidoptera: Noctuidae). XV. Sex pheromone cross attractancy among the three closely related species of the *declarata* group. *Canadian Entomologist*, 113: 235-243.
- CALEY, M. J. & SCHLUTER, D. 1997. The relationship between local and regional diversity. *Ecology*, 78: 70-80.
- CALLE, J. A. 1983. Noctuidos españoles. *Boletín de Sanidad Vegetal y Plagas*, supl. 1: 1-430.
- CALORA, F. B. 1966. A revision of the species of the *Leucania*-complex occurring in the Philippines (Lepidoptera, Noctuidae, Hadeninae). *Philippine Agriculturist*, 50: 633-723.
- CIFUENTES, J. 1989. Contribución al conocimiento de la distribución de los Noctuidos del Norte de España (Lepidoptera: Noctuidae). *SHILAP Revista de lepidopterología*, 17 (68): 367-371.
- CLARIDGE, M. F. 1995. Species concepts and speciation in insect herbivores: planthopper case studies. *Bollettino di Zoologia*, 62: 53-58.
- COMMON, I. F. B. 1990. *Moths of Australia*. E. J. Brill. Leiden.
- COTTERILL, F. P. D. 1995. Systematics, biological knowledge and environmental conservation. *Biodiversity and Conservation*, 4: 183-205.
- COYNE, J. A. 1994. Ernst Mayr and the origin of species. *Evolution*, 48: 19-30.
- CROWE, T. M. 1994. Morphometrics, phylogenetic models and cladistics: means to an end or much to do about nothing? *Cladistics*, 10: 77-84.
- CRUMB, S. E. 1956. The larvae of the Phalaenidae. *United States Department of Agriculture Technical Bulletin*, 1135: 1-356.
- CRUZ, M. A. da S. & GONÇALVES, T. 1977. Noctuidae. Catálogo Sistemático dos macrolepidópteros de Portugal. *Publicações do Instituto de Zoologia Dr. Augusto Nobre*, 133: 28-41.
- CULOT, J. 1914-1917. *Noctuelles et Géometres d'Europe*, 1. *Noctuelles*, vol. 2 (reimpresión, 1986). Apollo Books. Svendborg.
- CUNI, M. 1874. Noctuae. *Catálogo metódico y razonado de los Lepidópteros que se encuentran en los alrededores de Barcelona*: 79-125. Imprenta Tomàs Gorch. Barcelona.
- CUNI, M. 1888. Insectos observados en los alrededores de Barcelona. *Anales de la Sociedad Española de Historia Natural*, 17: 133-191.
- DALL'ASTA, U. 1988. The tymbal organs of the Lymantriidae (Lepidoptera). *Nota lepidopterologica*, 11(3): 169-176.
- DANTART, J. & PÉREZ DE GREGORIO, J. J. 1989. El gènere *Omia* Hübner, 1821, a la Península Ibèrica: distribució, fenologia i ecologia. *Treballs de la Societat Catalana de Lepidopterologia*, 9 (1988): 7-22.

- DANTART, J., PÉREZ DE GREGORIO, J. J. & VALLHONRAT, F. 1993. Contribució a la fauna de Macroheteròcers de les Illes Balears (Lepidoptera: Macroheterocera). *Treballs de la Societat Catalana de Lepidopterologia*, 12 (1992): 95-114.
- DAVIS, J. I. 1995. Species concepts and phylogenetic analysis - Introduction. *Systematic Botany*, 20: 555-559.
- DAVIS, J. I. 1996. Phylogenetics, molecular variation, and species concepts. *BioScience*, 46: 502-511.
- DERRA, G. & HACKER, H. 1981. Contribution to the Lepidoptera-fauna of Spain. Heterocera of a three-week visit in summer 1980. *SHILAP Revista de Lepidopterologia*, 9 (34): 127-138.
- DERRA, G. & HACKER, H. 1982. Contribution to the Lepidoptera-fauna of Spain. Heterocera of a three-week visit in summer 1980 (II). *SHILAP Revista de Lepidopterologia*, 10 (37): 23-31.
- DOMÍNGUEZ, M. 1992. El concepte d'espècie: un anàlisi des de la Zoologia. *Treballs de la Societat Catalana de Biologia*, 43: 109-116.
- DOBZHANSKY, T. 1937. *Genetics and the origin of species*. Columbia University Press. New York.
- DONAHUE, J. P. & BROWN, J. W. 1987. Doidae (Noctuoidea). *Immature insects*. (ed. F. W. Stehr), pp. 534-536. Kendall/Hunt. Dubuque.
- DRAUDT, M. 1931-1938. Die paläarktischen eulenartigen Nachtfalter, Supplement. *Die Gross-Schmetterlinge der Erde* (ed. A. Seitz), vol. 3. Alfred Kernen-Verlag. Stuttgart.
- DUFAY, C. 1968. Revision des Plusiinae paléarctiques. I. Monographie du genre *Euchalcia* Hübner. *Veröffentlichungen der Zoologischen Staatssammlung München*, 12: 21-154.
- DUFAY, C. 1976a. *Agrochola dujardini* Dufay, espèce française méconnue (Lep. Noctuidae Cuculliinae). *Entomops*, 38: 211-218.
- DUFAY, C. 1976b. Liste systématique des Lépidoptères Noctuidae de France et de Belgique. *Bulletin du Cercle des lépidoptéristes de Belgique*, 5 (6, suppl.): 1-44.
- DUFAY, C. 1980. Découverte de deux Noctuidae nouveaux pour la faune française continentale (Lépidoptères Noctuidae Acronictinae et Acontiinae). *Alexandria*, 11 (5): 235-238.
- DUFOUR, L. 1844. Anatomie générale des Diptères. *Annales des Sciences Naturelles*, 1: 244-264.
- EBERHARD, W. G. 1985. *Sexual selection and animal genitalia*. Harvard University Press. Cambridge, Mass.
- EGGERS, F. 1925. Versuche über das Gehör der Noctuiden. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, 2: 297-314.
- EHRlich, P. R. 1961. Has the biological species concept outlived its usefulness? *Systematic Zoology*, 10: 167-176.
- EHRlich, P. R. 1992. Population biology of the checkerspot butterflies and the preservation of global biodiversity. *Oikos*, 63: 6-12.
- EHRlich, P. R. 1994. Energy use and biodiversity loss. *Philosophical Transactions of the Royal Society, B*, 344: 99-104.
- EHRlich, P. R. & MURPHY, D. D. 1983. Butterfly nomenclature, stability, and the rule of obligatory categories. *Systematic Zoology*, 32: 451-453.
- EHRlich, P. R. & WILSON, E. O. 1991. Biodiversity studies: science and policy. *Science*, 253: 758-762.
- ELDREDGE, N. 1986. Information, economics, and evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17: 351-369.
- ELDREDGE, N. & CRACRAFT, J. 1980. *Phylogenetic patterns and the evolutionary process*. Columbia University Press. New York.
- ELDREDGE, N. & GOULD, S. J. 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. *Models in Paleobiology* (ed. T. J. M. Schopf), pp. 82-115. Freeman, Cooper & Co. San Francisco.
- FASSNIDIGE, M. 1934. Lepidoptera at Jaca, Alto Aragón, Spain, in August, 1931 and 1933. *Entomologist's Record and Journal of Variation*, 15(12): 126-129.
- FELSENSTEIN, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist*, 125: 1-15.
- FIBIGER, M. 1990. Noctuidae I. *Noctuidae Europaeae* (ed. M. Fibiger), vol. 1. Entomological Press, Sorø.
- FIBIGER, M. 1993. Noctuidae II. *Noctuidae Europaeae* (ed. M. Fibiger), vol. 2. Entomological Press, Sorø.
- FIBIGER, M. 1997. Noctuidae III. *Noctuidae Europaeae* (ed. M. Fibiger), vol. 3. Entomological Press, Sorø.

- FIBIGER, M. & HACKER, H. 1991. Systematic list of the Noctuidae of Europe. *Esperiana*, 2 (1990): 1-109.
- FIBIGER, M. & HACKER, H. 1992. Systematic list of the Noctuidae of Europe. Corrigenda et addenda I. *Esperiana*, 3: 507-511.
- FITT, G. P. 1989. The ecology of *Heliothis* species in relation to agroecosystems. *Annual Review of Entomology*, 34: 17-52.
- FORBES, W. T. M. 1910. A structural study of some caterpillars. *Annals of the Entomological Society of America*, 3: 94-143.
- FORBES, W. T. M. 1918. Guenée's Herminidae revived. *Journal of the New York Entomological Society*, 26: 224-225.
- 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.
- FORBES, W. T. M. & FRANCLEMONT, J. G. 1957. The striated band (Lepidoptera, chiefly Arctiidae). *Lepidopterists' News*, 11: 147-150.
- FORSTER, W. & WOHLFAHRT, T. A. 1954. *Die Schmetterlinge Mitteleuropas*, vol. 1 (Biologie der Schmetterlinge). Franckh'sche Verlagshandlung Stuttgart. Stuttgart.
- FORSTER, W. & WOHLFAHRT, T. A. 1971. *Die Schmetterlinge Mitteleuropas*, vol. 4 (Eulen, Noctuidae). Franckh'sche Verlagshandlung Stuttgart. Stuttgart.
- FOX, L. R. & MORROW, P. A. 1981. Specialization: species property or local phenomenon? *Science*, 211: 887-893.
- FRACKER, S. B. 1915. The classification of lepidopterous larvae. *Illinois Biological Monographs*, 2: 1-170.
- FRANCLEMONT, 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.
- FRUMHOFF, P. C. & REEVE, H. K. 1994. Using phylogenies to test hypotheses of adaptation: a critique of some current proposals. *Evolution*, 48: 172-180.
- FULLARD, J. H. 1988. The tuning of moth ears. *Experientia*, 44: 423-428.
- FUNK, V. A. & BROOKS, D. R. 1990. *Phylogenetic systematics as the basis of comparative biology*. Smithsonian Institution Press. Washington.
- FUTUYMA, D. J. 1986. *Evolutionary biology* (2^a edición). Sinauer Associates. Sunderland, Mass.
- FUTUYMA, D. J.; KEESE, 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.
- FUTUYMA, D. J. & SHAPIRO, L. H. 1995. Hybrid zones. *Evolution*, 49: 222-226.
- GARCÍA-BARROS, E. & MUNGUIRA, M. L. 1997. Uncertain branch lengths, taxonomic sampling error, and the egg to body size allometry in temperate butterflies (Lepidoptera). *Biological Journal of the Linnean Society*, 61: 201-221.
- GARDNER, 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.
- GASTON, K. J. & HUDSON, E. 1994. Regional patterns of diversity and estimates of global insect species richness. *Biodiversity and Conservation*, 3: 493-500.
- GAUTHIER, J., KLUGE, A. G. & ROWE, T. 1988. Amniote phylogeny and the importance of fossils. *Cladistics*, 4: 105-210.
- GODFREY, G. L. 1987. Lymantriidae (Noctuoidea). *Immature insects*. (ed. F. W. Stehr), pp. 544-549. Kendall/Hunt. Dubuque.
- GODFREY, G. L. & APPLEBY, J. E. 1987. Notodontidae (Noctuoidea). *Immature insects*. (ed. F. W. Stehr), pp. 524-533. Kendall/Hunt. Dubuque.
- GOMÁRIZ CEREZO, G. 1995. Intercambio de datos de Ropalóceros. *SHILAP Revista de lepidopterología*, 23 (90): 184-185.

- 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. & 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. 1984. Apéndice al catálogo sistemático de los Lepidópteros ibéricos (vol. 1) *Macrolepidoptera*. *SHILAP Revista de lepidopterología*, 12 (48) (supl.): 1-83.
- 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.
- GOSÁLVEZ, J., LÓPEZ-FERNÁNDEZ, C., BELLA, J. L., BUTLIN, R. K. & HEWITT, G. M. 1988. A hybrid zone between *Chorthippus paralellus paralellus* and *C. p. erythropus* (Orthoptera: Acrididae): chromosomal differentiation. *Genome*, 30: 656-663.
- GOULD, S. J. 1989. *Wonderful life*. Penguin Books. London.
- GOULD, S. J. & ELDREDGE, N. 1993. Punctuated equilibrium comes of age. *Nature*, 366: 223-415.
- GRANT, V. 1994. Evolution of the species concept. *Biologisches Zentralblatt*, 113: 401-415.
- GRAYBEAL, A. 1995. Naming species. *Systematic Biology*, 44: 237-250.
- GROOMBRIDGE, B. (ed.) 1992. *Global biodiversity. Status of the Earth's living resources: a report compiled by the World Conservation Monitoring Centre*. Chapman & Hall. London.
- GROTE, A. R. 1882. *New check list of North American moths*. New York.
- GUENÉE, A. 1837. Essai pour servir a la classification des Noctuéliides. *Annales de la Societé entomologique de France*, 6: 311-367.
- GUENÉE, A. 1838. Matériaux pour servir a la classification des Noctuéliides. *Annales de la Societé entomologique de France*, 7: 107-125.
- GUENÉE, A. 1839. Essai sur la classification des Noctuéliides. *Annales de la Societé entomologique de France*, 8: 473-522.
- GUENÉE, A. 1841. Essai sur la classification des Noctuéliides. *Annales de la Societé entomologique de France*, 10: 217-250.
- HACKER, H. 1987. *Hadena cappadocia* spec. n. aus der Turkey und ein neues Subgenus der Gattung *Hadena* Schrank, 1802 (Lepidoptera, Noctuidae, Hadeninae). *Atalanta*, 18: 169-177.
- HACKER, H. 1989. Die Noctuidae Griechenlands. Mit einer Übersicht über die Fauna des Balkanraumes. *Herbipoliana*, 2: 1-589.
- HACKER, H. 1990. Die Noctuidae Vorderasiens (Lepidoptera). *Neue entomologische Nachrichten*, 27: 1-706.
- HACKER, H. 1992a. Einige kritische Anmerkungen zu den jüngst von Dr. Beck (1991) vorgenommenen taxonomischen Änderungen bei verschiedenen Noctuiden-Unterfamilien. *Atalanta*, 23: 283-285.
- HACKER, H. 1992b. Revision der Gattung *Hadena* Schrank, 1802 (Lepidoptera). Teil I. *Esperiana*, 3: 243-361.
- HACKER, H. 1996. Revision der Gattung *Hadena* Schrank, 1802 (Lepidoptera: Noctuidae). *Esperiana*, 5: 7-696.
- HACKER, H. & MOBERG, A. 1989. Zwei neue *Agrochola* Hübner, [1821]-Arten (Lepidoptera, Noctuidae, Cucullinae) aus der Turkey und aus Griechenland. *Nota lepidopterologica*, 12 (2): 121-132.
- HACKER, H. & RONKAY, L. 1992. Das genus *Polymixis* Hübner, [1820] mit Beschreibung neuer Taxa und Festlegung neuer Stati (Lepidoptera: Noctuidae). *Esperiana*, 3: 473-496.
- HAMPSON, G. F. 1898-1920. *Catalogue of the Lepidoptera Phalaenae in the collection of the British Museum*. Trustees of the British Museum. London.
- HAMPSON, G. F. 1903. *Catalogue of the Lepidoptera Phalaenae in the collection of the British Museum*, vol. 4 (Agrotinae). Trustees of the British Museum. London.
- HAMPSON, G. F. 1905. *Catalogue of the Lepidoptera Phalaenae in the collection of the British Museum*, vol. 5 (Hadeninae). Trustees of the British Museum. London.
- HAMPSON, G. F. 1912. *Catalogue of the Lepidoptera Phalaenae in the collection of the British Museum*, vol. 11 (Euteliae). Trustees of the British Museum. London.

- HANSKI, I. 1991. Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42: 17 - 38.
- HANSKI, I. & SIMBERLOFF, D. 1997. The metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation. *Metapopulation biology* (ed. I. Hanski & M. E. Gilpin): 5-26. Academic Press. San Diego.
- HANSKI, I. & THOMAS, C. D. 1994. Metapopulation dynamics and conservation: a spatially explicit model applied to butterflies. *Biological Conservation*, 68: 167-180.
- HARDWICK, D. F. 1950. Preparation of slide mounts of lepidopterous genitalia. *Canadian Entomologist*, 82: 231-235.
- HARDWICK, D. F. 1958. Taxonomy, life history, and habits of the elliptoid-eyed species of *Schinia* (Lepidoptera: Noctuidae), with notes on the Heliiothidinae. *Canadian Entomologist*, 90 (supl. 6): 1-116.
- HARDWICK, D. F. 1965. The corn earworm complex. *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 40: 1-247.
- HARDWICK, D. F. 1970. A generic revision of the North American Heliiothidinae. *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.
- HARRISON, S. 1991. Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42: 73-88.
- HEARD, S. B. 1996. Patterns in phylogenetic tree balance with variable evolving speciation rates. *Evolution*, 50: 2141-2148.
- HENNIG, W. 1965. Phylogenetic systematics. *Annual Review of Entomology*, 10: 97-116.
- HENNIG, W. 1966. *Phylogenetic systematics*. University of Illinois Press. Urbana.
- HEPPNER, J. B. 1991. Faunal regions and the diversity of Lepidoptera. *Tropical Lepidoptera*, 2 (suppl. 1): 1-85.
- HERRERA, C. M. 1990a. The adaptedness of the floral phenotype in a relict, hawkmoth-pollinated violet. 1. Reproductive correlates of floral variation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 40: 263-274.
- HERRERA, C. M. 1990b. The adaptedness of the floral phenotype in a relict, hawkmoth-pollinated violet. 2. Patterns of variation among disjunct populations. *Biological Journal of the Linnean Society*, 40: 275-291.
- HERRERA, C. M. 1992. Historical effects and sorting processes as explanations for contemporary ecological patterns: character syndromes in Mediterranean woody plants. *American Naturalist*, 140: 421-446.
- HERRERA, C. M. 1993. Selection on floral morphology and environmental determinants of fecundity in a hawk moth-pollinated violet. *Ecological Monographs*, 63: 251-275.
- HERRICH-SCHÄFFER, G. A. W. 1845. *Systematische Bearbeitung der Schmetterlinge von Europa, zugleich als Text, Revision und Supplement zu Jakob Hübner's Sammlung europäischer Schmetterlinge*, vol. 2. Regensburg.
- HEWITT, G. M. 1988. Hybrid zones: natural laboratories for evolutionary studies. *Trends in Ecology and Evolution*, 7: 158-167.
- HEWITT, G. M. 1989. The subdivision of species by hybrid zones. *Speciation and its consequences* (ed. D. Otte & J. A. Endler), pp. 85-110. Sinauer. Sunderland, Mass.
- HINTON, H. E. 1946. On the homology and nomenclature of the setae of lepidopterous larvae, with some notes on the phylogeny of the Lepidoptera. *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 97: 1-37.
- HOGUE, C. L. 1963. A definition and classification of the tribe Stirini (Lepidoptera: Noctuidae). *Contributions in Science, Los Angeles County Museum*, 64: 1-129.
- HOLLOWAY, J. D. 1985. The moths of Borneo, part 14: Family Noctuidae: subfamilies Euteliinae, Stictopterinae, Plusiinae, Pantheinae. *The Malayan Nature Journal*, 38: 157-317.
- HOLLOWAY, J. D. 1988. *The moths of Borneo*, part 6: Family Arctiidae, subfamilies Syntominiinae, Euchromiinae, Arctiinae; Noctuidae misplaced in Arctiidae (Camptoloma, Aganainae). Southdene. Kuala Lumpur.
- HOLLOWAY, J. D. 1989. The moths of Borneo, part 12: Family Noctuidae, triline subfamilies: Noctuinae, Heliiothinae, Hadeninae, Acronictinae, Amphipyryinae, 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., 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.
- HREBLAY, M. 1992. Neue Taxa und Synonymie der Gattung *Conistra* Hübner, [1821] (Lepidoptera: Noctuidae). *Esperiana*, 3: 531-544.
- HREBLAY, M. 1993. A *Myitima-Leucania* komplex (Lepidoptera, Noctuidae). *Taxonómiaja és az Európai fajok határozókulcsa*. Tesis doctoral. Természettudományi Múzeum. Budapest.
- HUDSON, A. 1973. Biosystematics of the genus *Euxoa* (Lepidoptera: Noctuidae). *Canadian Entomologist*, 105: 1199-1209.
- HUDSON, A. & JUI, P. Y. 1976. Biosystematics of the genus *Euxoa* (Lepidoptera: Noctuidae). VI. Esterase isozymes of natural populations of *Euxoa declarata* and *Euxoa campestris*. *Canadian Entomologist*, 108: 1359-1370.
- INTERNATIONAL TRUST FOR ZOOLOGICAL NOMENCLATURE 1985. International Code of Zoological Nomenclature. University of California Press. Berkeley.
- JAENIKE, J. 1990. Host specialization in phytophagous insects. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21: 243-273.
- JANZEN, D. H. 1988. Ecological characterization of a Costa Rican dry forest caterpillar fauna. *Biotropica*, 20: 120-135.
- JIMÉNEZ-PEYDRÓ, R. & MARCOS-GARCÍA, M. A. (eds.) 1994. *Environmental management and arthropod conservation*. Asociación española de Entomología. Valencia.
- JORDAN, K. 1905. Der Gegensatz zwischen geographischer und nichtgeographischer Variation. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, 83: 151-210.
- KAABER, S. & SKULE, B. 1985. Herminiidae, Noctuidae. Katalog over de danske sommerfugle (ed. K. Schnack). *Entomologiske Meddelelser*, 52 (2-3): 102-114.
- KARSHOLT, O. 1985. Nomenclature. Katalog over de danske sommerfugle (ed. K. Schnack). *Entomologiske Meddelelser*, 52 (2-3): 21-41.
- KIRIAKOFF, S. G. 1970. Die Stellung von *Diloba caeruleocephala* (L.) im Lepidopteren-System. *Nachrichtenblatt der Bayerischen Entomologen*, 19: 101-104.
- 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.
- KOBAYASHI, Y. 1977. Male abdominal brush-organs in Japanese noctuid moths (Lepidoptera, Noctuidae). *Kontyû*, 45 (4): 510-525.
- KOÇAK, A. Ö. 1983. Additions and corrections to the names published in "Systematic and synonymic List of the Lepidoptera of France, Belgium and Corsica" by Leraut, 1980. *Priamus*, 2 (4): 137-172.
- KRAUS, O. & RIDE, W. D. L. 1995. International Code of Zoological Nomenclature: discussion draft of the proposed fourth edition. *Systematic Entomology*, 20 (4): 375-377.
- KREMEN, C. 1992. Assessing the indicator properties of species assemblages for natural areas monitoring. *Ecological Applications*, 2, 203-217.
- KREMEN, C.; COLWELL, R. K.; ERWIN, T. L.; MURPHY, D. D.; NOSS, R. F. & SANJAYAN, M. A. 1993. Terrestrial arthropod assemblages: their use in conservation planning. *Conservation Biology*, 7, 796-808.
- KRISTENSEN, N. P. 1985. The higher classification of Lepidoptera. Katalog over de danske sommerfugle (ed. K. Schnack). *Entomologiske Meddelelser*, 52 (2-3): 6-20.
- LAFONTAINE, J. D. 1981. Classification and phylogeny of the *Euxoa detersa* group (Lepidoptera: Noctuidae). *Quaestiones Entomologicae*, 17: 1-120.
- LAFONTAINE, J. D. 1987. Noctuoidea, Noctuidae (part). Noctuinae (part-*Euxoa*). *The moths of America North of Mexico* (ed. R. B. Dominick et al.), vol. 27.2. The Wedge Entomological Research Foundation. Washington.
- LAFONTAINE, J. D. 1992. Classification of Lepidoptera: stability through cooperation. *VIII European Congress of Lepidopterology, Helsinki*.

- LAFONTAINE, J. D.; KONONENKO, V. S. & McCABE, T. L. 1986. A review of the *Lasionycta leucocycla* complex (Lepidoptera, Noctuidae) with descriptions of three new subspecies. *Canadian Entomologist*, 118: 255-279.
- LAFONTAINE, J. D. & MIKKOLA, K. 1987. Lås-och-nyckel systemen i de inre genitalierna av Noctuidae (Lepidoptera) som taxonomiska kännetecken. *Entomologiske Meddelelser*, 55: 161-167.
- LAFONTAINE, J. D.; MIKKOLA, K. & KONONENKO, V. S. 1987. *Anarta cordigera* (Thunberg) (Lepidoptera: Noctuidae: Hadeninae), a species complex. *Canadian Entomologist*, 119: 931-940.
- 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.
- LAJONQUIERE, Y. de 1964. Découverte en Espagne d'une espèce et d'une sous-espèce nouvelle du genre *Pseudohadena* Alpheraky (Note complémentaire) (Noctuidae). *Alexanor*, 3 (6): 289-292.
- LANYON, S. M. 1983. Phylogenetic frameworks: towards a firmer foundation for the comparative approach. *Biological Journal of the Linnean Society*, 49: 45-61.
- LAUDER, G. V.; LEROI, A. M. & ROSE, M. R. 1993. Adaptations and history. *Trends in Ecology and Evolution*, 8: 294-297.
- LAWTON, J. H. & MAY, R. M. (eds.) 1995. *Extinction rates*. Oxford University Press. Oxford.
- LERAUT, P. 1984. Quelques changements dans la nomenclature de les Lépidoptères de France (Lep. Geometridae; Noctuidae). *Entomologica gallica*, 1(3): 163-164.
- LEROI, A. M.; ROSE, M. R. & LAUDER, G. V. 1994. What does the comparative method reveal about adaptation? *American Naturalist*, 143: 381-402.
- LÖDL, M. 1994. Revision der Gattung *Hypena* Schrank, 1802 s. l., der äthiopischen und madagassischen Region, Teil 1 (Insecta: Lepidoptera: Noctuidae: Hypeninae). *Annalen des Naturhistorischen Museum Wien*, 96 (B): 373-590.
- LORIMER, R. I. 1983. Plusiinae. *The moths and butterflies of Great Britain and Ireland* (ed. J. Heath & A. M. Emmet), vol. 10, pp. 324-351. Harley Books. Essex.
- LOSOS, J. B. 1994. An approach to the analysis of comparative data when a phylogeny is unavailable or incomplete. *Systematic Biology*, 43: 117-123.
- LOSOS, J. B. 1996. Phylogenetic perspectives on community ecology. *Ecology*, 77: 1344-1354.
- LUQUET, G. C. 1983. Capture de quatre Plusies interessantes a La Berarde-en-Oisans (Lep., Noct., Plus.). *Alexanor*, 13 (1): 32-34.
- MAGRO ENRÍQUEZ, R. 1993a. *Graphiphora augur* (Fabricius, 1775) nueva especie para la fauna de España. *SHILAP Revista de lepidopterología*, 21 (82): 132.
- MAGRO ENRÍQUEZ, R. 1993b. *Graphiphora augur* (Fabricius, 1775) nueva especie para España (Lepidoptera: Noctuidae). *SHILAP Revista de lepidopterología*, 21 (84): 241-244
- 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.
- MALLET, J. 1995. A species definition for the modern synthesis. *Trends in Ecology and Evolution*, 10: 294-299.
- MANGEL, M. & TIER, C. 1994. Four facts every conservation biologist should know about persistence. *Ecology*, 75: 607-614.
- MARGALEF, R. 1977. *Ecología*. Omega. Barcelona.
- MARTÍN PIERA, F. 1995. Congruencia taxonómica y clasificaciones. *Boletín de la Asociación española de Entomología*, 19: 69-79.
- MARTINS, E. P. 1995. Phylogenies and comparative data, a microevolutionary perspective. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 349: 85-91.
- MARTINS, E. P. & GARLAND, T. 1991. Phylogenetic analyses of the correlated evolution of continuous characters: a simulation study. *Evolution*, 45: 534-557.
- MARTINS, E. P. & HANSEN, T. F. 1996. The statistical analysis of interspecific data: a review and evaluation of phylogenetic comparative methods. *Phylogenies and the comparative method in animal behavior* (ed. E. P. Martins), pp. 22-75. Oxford University Press. Oxford.
- MASAKI, S. 1979. Climatic adaptation and species status in the lawn ground cricket. III. Ovipositor length. *Oecologia*, 43: 207-219.

- MASAKI, S. 1986. Significance of ovipositor length in life cycle adaptations of crickets. *The evolution of insect life cycles* (ed. F. Taylor & R. Karban), pp. 20-34. Springer-Verlag, New York.
- MASÓ I PLANAS, A. & PÉREZ DE GREGORIO, J. J. 1985. *Cucullia argentea* Hfn., 1766, espècie nova per a la Península Ibèrica (Noctuidae Cuculliinae). *Treballs de la Societat Catalana de Lepidopterologia*, 7: 55-58.
- MATTHEWS, M. 1991. Classification of the Heliiothinae. *Natural Resources Institute Bulletin*, 44: 1-198.
- MAY, R. M. 1990a. How many species?. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 330: 293-304.
- MAY, R. M. 1990b. Taxonomy as destiny. *Nature*, 347: 129-130.
- MAY, R. M. 1992. How many species inhabit the earth? *Scientific American*, 1407: 18-24.
- MAY, R. M. 1994. Ecological science and the management of protected areas. *Biodiversity and Conservation*, 3: 437-448.
- MAYR, R. 1940. Speciation phenomena in birds. *American Naturalist*, 74: 249-278.
- MAYR, E. 1942. *Systematics and the origin of species*. Columbia University Press. New York.
- MAYR, E. 1951. Speciation in birds. Progress report on the years 1938-50. *Proceedings of the Xth International Ornithological Congress*: 91-131.
- MAYR, E. 1954. Change of genetic environment and evolution. *Evolution as a process* (ed. J. Huxley & A. C. Hardy), pp. 157-180. Allen and Unwin. London.
- MAYR, E. 1963. *Animal species and evolution*. Columbia University Press. New York.
- MAYR, E. 1976. *Evolution and the diversity of life: selected essays*. Harvard University Press. Cambridge, Mass.
- MAYR, E. & ASHLOCK, P. D. 1991. *Principles of Systematic Zoology* (2^a edició). McGraw-Hill. New York.
- MAZEL, R. 1991. Éléments pour une étude de la spéciation dans le genre *Allophytes* Tams (Noctuidae). *Nota lepidopterologica*, 14 (3): 279-287.
- MEACHAM, C. A. & ESTABROOK, G. F. 1985. Compatibility methods in systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16: 431-446.
- MERZHEEVSKAYA, O. I. 1989. *Larvae of owlet moths (Noctuidae)*. E. J. Brill. Leiden.
- MICKEVICH, M. F. 1978. Taxonomic congruence. *Systematic Zoology*, 27: 143-158.
- MIKKOLA, K. 1985. The Geometroidea and Noctuoidea described by Carl Clerck (Lepidoptera). *Entomologica scandinavica*, 16 (2): 121-129.
- MIKKOLA, K. 1992. Evidence for lock-and-key mechanisms in the internal genitalia of the *Apamea* moths (Lepidoptera, Noctuidae). *Systematic Entomology*, 17: 145-153.
- MIKKOLA, K. 1993. *Lithophane hepatica* (Clerck, 1759) - a valid combination (Lepidoptera: Noctuidae). *Nota lepidopterologica*, 16 (2): 139-144.
- MIKKOLA, K. & HONEY, M. R. 1993. The Noctuoidea (Lepidoptera) described by Linnaeus. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 108: 103-169.
- MILINKOVITCH, M. C., LEDUC, R. G., ADACHI, J., FARNIR, F., GEORGES, M. & HASEGAWA, M. 1996. Effects of character weighting and species sampling on phylogeny reconstruction: A case study based on DNA sequence data in cetaceans. *Genetics*, 144 (4): 1817-1833.
- 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. 1983. Éléments sur la systématique des Notodontidae et nouvelles données concernant leur étude faunistique à Madagascar (Lep. Noctuoidea). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 87(1982): 354-369.
- MINET, J. 1986. Ebauche d'une classification moderne de l'ordre des Lépidoptères. *Alexandria*, 14 (7): 291-313.

- MINET, J. 1991. Tentative reconstruction of the ditrysian phylogeny (Lepidoptera: Glossata). *Entomologica scandinavica*, 22: 69-95.
- MITTER, C., POOLE, R. W. & MATTHEWS, M. 1993. Biosystematics of the Heliothinae (Lepidoptera: Noctuidae). *Annual Review of Entomology*, 38: 207-225.
- MIYAMOTO, M. M. 1985. Consensus cladograms and general classifications. *Cladistics*, 1: 186-189.
- 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.
- MOUSSEAU, T. A. & ROFF, D. A. 1995. Genetic and environmental contributions to geographic variation in the ovipositor length of a cricket. *Ecology*, 76: 1473-1482.
- NAEEM, S.; THOMPSON, L.; LAWLER, S.; LAWTON, J. H. & WOODFIN, R. 1994. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature*, 368: 734-737.
- NAEEM, S.; THOMPSON, L.; LAWLER, S.; LAWTON, J. H. & WOODFIN, R. 1995. Empirical evidence that declining species diversity may alter the performance of terrestrial ecosystems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 347: 249-262.
- NEFF, N. A. 1986. A rational basis for a priori character weighting. *Systematic Zoology*, 35: 110-123.
- NELSON, G. 1971. Paraphyly and polyphyly: redefinitions. *Systematic Zoology*, 20: 471-472.
- NIELSEN, E. S. 1989. Phylogeny of major lepidopteran groups. *The hierarchy of life* (ed. B. Ferholm, K. Bremer & H. Jörnvall), pp. 281-294. Elsevier. Amsterdam.
- 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.
- O'BRIEN, S. J. & MAYR, E. 1991. Bureaucratic mischief: recognizing endangered species and subspecies. *Science*, 251: 1187-1188.
- O'HARA, R. 1994. Evolutionary history and the species problem. *American Zoologist*, 34: 12-22.
- ORR, M. R. 1996. Life-history adaptation and reproductive isolation in a grasshopper hybrid zone. *Evolution*, 50: 704-716.
- OTTE, D. & ENDLER, J. A. 1989. *Speciation and its consequences*. Sinauer Associates. Sunderland.
- OWADA, M. 1987. *A taxonomic study on the subfamily Herminiinae of Japan*. National Science Museum. Tokio.
- PAGEL, M. & HARVEY, P. H. 1988. Recent developments in the analysis of comparative data. *Quarterly Review of Biology*, 63: 413-440.
- PATERSON, H. 1985. The recognition concept of species. *Species and speciation* (ed. E. S. Vrba), pp. 21-34. Transvaal Museum Monograph, 4. Pretoria.
- PATTERSON, C.; WILLIAMS, D. M. & HUMPHRIES, C. J. 1993. Congruence between molecular and morphological phylogenies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24: 153-188.
- PÉREZ-LÓPEZ, F. J. & MORENTE-BENÍTEZ, F. J. 1995. *Eublemma rosina* (Hübner, [1803]) nueva especie para la fauna de España (Lepidoptera: Noctuidae, Acontiinae). *SHILAP Revista de lepidopterología*, 23 (91): 251-255.
- PÉREZ-LÓPEZ, F. J. & MORENTE-BENÍTEZ, F. J. 1996. Nuevo subgénero y nueva especie de *Luperina* Boisduval, 1829: *Luperina (Eremobastis) maribelae* subgen. n., sp. n. de Granada (sureste de la Península Ibérica) (Lepidoptera: Noctuidae, Ipimorphinae). *Nouvelle Revue d'Entomologie* (N.S.), 13 (2): 123-129.
- PETIT, M. C. & PETIT, J. C. 1993. *Cucullia scrophulariphila velate* n. ssp., espèce nouvelle pour la faune française (Lep. Noctuidae). *Entomologica gallica*, 4 (2-3): 50.
- PETTERSSON, M. W. 1992. *Pollination, oviposition and seed predation by flower visiting insects in bladder champions (Silene vulgaris S. L., Caryophyllaceae)*. Comprehensive Summaries of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science. Uppsala.
- PIERCE, F. N. & BEIRNE, B. P. 1941. *The genitalia of the British Rhopalocera and the larger moths*. Oundie.
- 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.

- QUEIROZ, K. de & GAUTHIER, J. 1994. Toward a phylogenetic system of biological nomenclature. *Trends in Ecology and Evolution*, 9: 27-31.
- RASNITSYN, A. P. 1996. Conceptual issues in phylogeny, taxonomy, and nomenclature. *Contributions to Zoology*, 66: 3-41.
- RAULSTON, J. R. & LINGREN, P. D. 1995. Introduction: implications of noctuid migration. *Southwestern Entomologist*, 18 (supl.): 1-3.
- REID, W. V.; LAIRD, S. A.; MEYER, C. A.; GÁMEZ, R.; SITTENFELD, A.; JANZEN, D. H.; GOLLIN, M. A. & JUMA, C. 1993. *Biodiversity prospecting: using genetic resources for sustainable development*. World Resources Institute. Washington.
- REDONDO, V. M. 1990. *Las mariposas y falenas en Aragón*. Diputación General de Aragón. Zaragoza.
- REZBANYAI, L. 1983. *Agrochola dujardini* Dufay 1976 bona species oder nur subspecies von *nitida* D. & Sch. 1775? Wissenswertes über die beiden Taxa sowie ihre Verbreitung in der Schweiz (Lep., Noctuidae). *Nota lepidopterologica*, 6: 137-174.
- RIBBE, C. 1912. Noctuidae. En: Beiträge zu einer Lepidopteren-Fauna von Andalusien (Süd-Spanien). *Deutsche entomologische Zeitschrift Iris*, 23: 229-299.
- RIVIERE, M. 1997. Une Plusiine nouvelle pour la France: *Chrysodeixis acuta* Wlkr (Lepidoptera Noctuidae Plusiinae). *Alexandria*, 19 (8): 460.
- RICHARDS, A. G. 1932. Comparative skeletal morphology of the noctuid tympanum. *Entomologica Americana*, 13: 1-43.
- RIPLEY, L. B. 1932. The external morphology and postembryology of Noctuid larvae. *Illinois Biological Monographs*, 8: 243-344.
- ROEDER, K. D. 1967. *Nerve cells and insect behavior*. Harvard University Press. Cambridge.
- RONKAY, G. & RONKAY, L. 1987. Taxonomic studies on the Palaearctic Cuculliae (Lepidoptera, Noctuidae). Part III: the *chamomillae*-group. *Bolletino del Museo regionale di Scienze naturali di Torino*, 5 (2): 631-666.
- RONKAY, G. & RONKAY, L. 1992. Taxonomic studies on the Palaearctic Cuculliae, part V. The *stigmatophora*-group (Lepidoptera, Noctuidae). *Acta zoologica hungarica*, 38: 345-358.
- RONKAY, G. & RONKAY, L. 1994. Cuculliinae I. *Noctuidae Europaeae* (ed. M. Fibiger), vol. 6. Entomological Press. Sorø.
- RONKAY, G. & RONKAY, L. 1995. Cuculliinae II. *Noctuidae Europaeae* (ed. M. Fibiger), vol. 7. Entomological Press. Sorø.
- RONKAY, G., HREBLAY, M. & YELA, J. L. en preparación. Cuculliinae III, Hadeninae I. *Noctuidae Europaeae* (ed. M. Fibiger), vol. 8. Entomological Press. Sorø.
- RONKAY, L. & VARGA, Z. 1989. Studies on the Palaearctic Noctuidae. Sect. Amphipyryinae, I. The genus *Pseudohadena* Alpheraky, 1889. The *laciniosa* group. *Acta zoologica hungarica*, 35: 339-353.
- RONKAY, L. & VARGA, Z. 1993. Taxonomic studies on the genera *Pseudohadena* Alpheraky, 1889 and *Auchmis* Hübner, [1821] (Lepidoptera, Noctuidae), part IV. *Acta zoologica hungarica*, 39: 211-248.
- RONKAY, L.; VARGA, Z. & FABIAN, G. 1995. Taxonomic studies on the genera *Pseudohadena* Alpheraky, 1889. Part V. The revision of the genus *Pseudohadena* s. str. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 41: 251-282.
- ROTHSCHILD, W. 1920. Supplemental notes to Mr. Charles Oberthür's Faune de Lépidoptères de la Barbarie, with lists of the specimens in the Tring Museum. *Novitates Zoologicae*, 27: 1-127.
- SÆTHER, O. A. 1983. The canalized evolutionary potential: inconsistencies in phylogenetic reasoning. *Systematic Zoology*, 32: 343-359.
- SÆTHER, O. A. 1986. The myth of objectivity - post-hennigian deviations. *Cladistics*, 2: 1-13.
- SALKELD, E. H. 1976. Biosystematics of the genus *Euxoa* (Lepidoptera: Noctuidae). VII. Eggs of the subgenera *Chorizagrotis*, *Crassivesica*, *Longivesica*, *Orosagrotis*, and *Pleonectopoda*. *Canadian Entomologist*, 108: 1371-1385.
- SALKELD, E. H. 1977. Biosystematics of the genus *Euxoa* (Lepidoptera: Noctuidae). IX. Morphological and electrophoretic characteristics of the eggs of the «*declarata* group». *Canadian Entomologist*, 109: 1137-1144.
- SARTO I MONTEYS, V. 1984. *Apamea epomidion* (Haworth, 1809) nuevo Noctuidae-Amphipyryinae para la Península Ibérica. *SHILAP Revista de lepidopterología*, 11 (44): 313-314.

- SARTO I MONTEYS, V. 1985a. *Estudio de los Lepidópteros Noctuidae del Macizo del Montseny (Barcelona)*. Fenología y distribución de las especies halladas en el encinar montano mediterráneo. Universidad Autónoma de Barcelona. Bellaterra.
- SARTO I MONTEYS, V. 1985b. Confirmación de la presencia en la Península Ibérica de *Earias vernana* (Hübner, 1799). *SHILAP Revista de lepidopterología*, 13 (49): 39-40.
- SARTO I MONTEYS, V. 1993. *Euxoa eruta* (Hübner, [1817]) (Lepidoptera: Noctuidae) nueva especie para la fauna ibérica. *SHILAP Revista de lepidopterología*, 21 (83): 199.
- SAS INSTITUTE 1995. *SAS/STAT User's Guide, Release 6.11 Edition (for Windows 95)*. SAS Institute. Cary, N.C.
- SCHAWERDA, K. 1934. Miscellanea lepidopterologica. Neubeschreibungen und Berichtigungen. *Internationale entomologische Zeitschrift*, 28 (33): 413-418.
- SCHWINGENSCHÜSS, L. 1962. Nachträge, Ergänzungen und Berichtigungen zur "Lepidopterenfauna von Albarracin in Aragonien" von H. Zerny. *Zeitschrift der Wiener Entomologischen Gesellschaft*, 47: 4-11.
- SCOBLE, M. J. 1992. *The Lepidoptera. Form, function and diversity*. Oxford University Press. Oxford.
- SHAPIRO, A. M. & PORTER, A. H. 1989. The lock-and-key hypothesis: evolutionary and biosystematic interpretation of insect genitalia. *Annual Review of Entomology*, 34: 231-245.
- SHOWERS, W. B.; KEASTER, A. J.; RAULSTON, J. R.; HENDRIX, W. H.; DERRICK, M. E.; McCORCLE, M. D.; ROBINSON, J. F.; WAY, M. O.; WALLENDORF, M. J. & GOODENOUGH, J. L. 1993. Mechanism of southward migration of a noctuid moth [*Agrotis ipsilon* (Hufnagel)]: a complete migrant. *Ecology*, 74: 2303-2314.
- SHOWERS, W. B. 1993. Migratory ecology of the black cutworm. *Annual Review of Entomology*, 42: 393-425.
- SKINNER, B. 1984. *Color identification guide to moths of the British Isles*. Viking. London.
- SLUYS, R. 1996. The notion of homology in current comparative biology. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 34: 145-152.
- SMITH, J. B. 1895. Contribution toward a monograph of the insects of the lepidopterous family Noctuidae of boreal North America. A revision of the deltoid moths. *Bulletin of the United States national Museum*, 48: 1-129.
- SOULÉ, M. E. (ed.) 1987. *Viable populations for conservation*. Cambridge University Press. Cambridge.
- SPEIDEL, W., FÄNGER, H. & NAUMANN, C. M. 1996. The surface microstructure of the noctuid proboscis (Lepidoptera: Noctuidae). *Zoologischer Anzeiger*, 234: 307-315.
- SPEIDEL, W. & NAUMANN, C. M. 1995. Further morphological characters for a phylogenetic classification of the Noctuidae (Lepidoptera). *Beiträge zur Entomologie*, 45 (1): 119-135.
- STAUDER, H. 1930. *Omia banghaasi* Stauder - nova species. *Entomologische Zeitschrift*, 44 (2): 22-9.
- SPULER, A. 1910. *Die Raupen der Schmetterlinge Europas*. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung Stuttgart. Stuttgart.
- STAUDINGER, O. & REBEL, H. 1901. *Catalog der Lepidopteren des paläarktischen Faunengebietes*, vol. 1 (Macrolepidoptera). Friedländer. Berlin.
- STEFANESCU, C. 1995. Aproximació al coneixement dels macroheteròcers de les zones humides del Parc Natural de la Zona Volcànica de la Garrotxa (Lepidoptera: Macroheterocera). *Treballs de la Societat Catalana de Lepidopterologia*, 13(1993/1994): 31-56.
- STEHR, F. W. 1987. *Immature insects*. Kendall/Hunt. Dubuque.
- SUGI, S. 1982. Noctuidae. *Moths of Japan* (ed. H. Inoue *et al.*), vol. 2. Kodansha. Tokio.
- SUKHAREVA, I. L. 1973. The systematics of the subfamily Hadeninae Guenée, 1837 (Lepidoptera, Noctuidae). *Entomologicheskoe Obozrenije*, 52: 400-415.
- TEMPLETON, A. R. 1989. The meaning of species and speciation: a genetic perspective. *Speciation and its consequences* (ed. D. Otte & J. A. Endler): 3-27. Sinauer Associates. Sunderland.
- THOMAS, C. D. & HANSKI, I. 1997. Butterfly metapopulations. *Metapopulation biology* (ed. I. Hanski & M. E. Gilpin): 359-386. Academic Press. San Diego.
- 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.

- TRAUGOTT-OLSEN, E. 1985. Una nueva cita de *Earias vernana* (Hübner, 1799) para la Península Ibérica. *SHILAP Revista de lepidopterología*, 13 (51): 231.
- ULFSTRAND, S. 1992. Biodiversity - how to reduce its decline. *Oikos*, 63: 3-5.
- VANE-WRIGHT, R. I.; HUMPHRIES, C. J. & WILLIAMS, P. H. 1991. What to protect? Systematics and the agony of choice. *Biological Conservation*, 55: 235-254.
- VARGA, Z. & RONKAY, L. 1991. Taxonomic studies on the genera *Sideridis* Hübner, *Saragossa* Staudinger and *Conisania* Hampson (Lepidoptera, Noctuidae: Hadeninae). *Acta zoologica hungarica*, 37 (1-2): 145-172.
- VARGA, Z. & RONKAY, L. 1994. Additional notes with the description of a new species and redescription of two misidentified species (Lepidoptera, Noctuidae). *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 40 (1): 87-97.
- VARGA, Z.; RONKAY, L. & YELA, J. L. 1991. Revision of the genus *Eugnorisma* Boursin, 1946, part II. Taxonomic news, biogeographical and phlogenetic considerations with descriptions of two new genera (Lepidoptera: Noctuidae). *Acta zoologica hungarica*, 36 (3-4)(1990): 331-360.
- VARIS, V.; JALAVA, J. & KYRKI, J. 1987. Check-list of Finnish Lepidoptera. *Notulae entomologicae*, 67: 49-118.
- VIRDEE, S. R. & HEWITT, G. M. 1995. Clines for hybrid dysfunction in a grasshopper hybrid zone. *Evolution*, 48: 392-407.
- VIVES MORENO, A. 1994. *Catálogo sistemático y sinonímico de los Lepidópteros de la Península Ibérica y Baleares (Insecta: Lepidoptera) (Segunda parte)*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Madrid.
- VIVES MORENO, A. 1995. Primera addenda et corrigenda al «Catálogo sistemático y sinonímico de los Lepidópteros de la Península Ibérica y Baleares (Segunda parte)». *SHILAP Revista de lepidopterología*, 23 (91): 307-341.
- VIVES MORENO, A. 1996. Segunda addenda et corrigenda al «Catálogo sistemático y sinonímico de los Lepidópteros de la Península Ibérica y Baleares (Segunda parte)». *SHILAP Revista de lepidopterología*, 24 (95): 275-315.
- VRBA, E. S. 1995. Species as habitat-specific, complex systems. *Speciation and the recognition concept* (ed. D. M. Lambert & H. G. Spencer), pp. 3-44. Johns Hopkins University Press. Baltimore.
- WARREN, E. 1907-1914. Noctuides incl. Agaristides. *Macrolépidoptères du globe* (1ère partie: Les Macrolépidoptères de la region Paléarctique, 3. Hétérocères Noctuiiformes) (ed. A. Seitz). Alfred Kern. 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.
- WHEELER, Q. D. 1995a. Systematics, the scientific basis for inventories of biodiversity. *Biodiversity and Conservation*, 4: 476-489.
- WHEELER, Q. D. 1995b. Systematics and biodiversity. *BioScience*, 45 (supl.): 21-28.
- WHITTEN, M. J. 1989. The relevance of molecular biology to pure and applied entomology. *Entomologia experimentalis et applicata*, 53: 1-15.
- WILEY, E. O. 1981. *Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematics*. John Wiley & Sons. New York.
- WILSON, E. O. 1985a. The biological diversity crisis: a challenge to science. *Issues in Science and Technology*, 1985 (fall), 20-29.
- WILSON, E. O. 1985b. Time to revive systematics. *Science*, 230: 1227.
- WILSON, E. O. (ed.) 1988. *Biodiversity*. National Academy Press. Washington.
- WILSON, E. O. 1992. *The diversity of life*. Belknap Press. Harvard, Mass.
- WILSON, E. O. & BROWN jr., W. L. 1954. The subspecies concept and its taxonomic application. *Systematic Zoology*, 2: 97-111.

- YELA, J. L. 1986a. Comentarios sobre el tomo V de la obra «Mariposas de la Península Ibérica». *SHILAP Revista de lepidopterología*, 14 (55): 53-80.
- YELA, J. L. 1986b. Revisión de publicaciones. I. Berio, E.: Noctuidae, 1; Generalità, Hadeninae, Cucullinae. *SHILAP Revista de lepidopterología*, 14 (56): 27-30.
- YELA, J. L. 1987. Contribución al conocimiento del género *Caradrina* Ochseneimer, 1816: primera aproximación al estudio de los imagos de las especies ibéricas del subgénero *Paradrina* Boursin, 1937 (Lepidoptera, Noctuidae). *SHILAP Revista de lepidopterología*, 15 (59): 189-256.
- YELA, J. L. 1989a. 7as Charlas Lepidopterológicas de Innsbruck (Austria). *Cerambyx*, 2 (1): 39-43.
- YELA, J. L. 1989b. Contribución al conocimiento de los Catocalinae de la región de Madrid (Lepidoptera, Noctuidae). *Eos*, 64 (2) (1988): 217-248.
- YELA, J. L. 1990a. *Los Noctuidos de la Alcarria y su relación con las formaciones vegetales* (Lepidoptera, Noctuidae). Tesis doctoral. Facultad de Biología, Universidad Complutense de Madrid. Madrid.
- YELA, J. L. 1990b. Las *Platyperigea* Smith, 1894 catalanas: algunas puntualizaciones. *Bullett de la Societat Catalana de Lepidopterologia*, 65: 26-27.
- YELA, J. L. 1992a. *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. 1992b. Revisión de publicaciones. Fibiger, M. y Hacker, H.: Systematic list of the Noctuidae of Europe; Esperiana, 2. *SHILAP Revista de lepidopterología*, 20 (77): 92-94.
- YELA, J. L. 1993. Einige Gedanken über die Interpretation der Namensregeln der Internationalen Regeln der Zoologischen Nomenklatur. *Nachrichten des entomologischen Vereines Apollo*, N. F., 13 (4) (1992): 505-506.
- YELA, J. L. 1994. Primera cita ibérica de *Apamea sicula* (Turati, 1909) (Lepidoptera: Noctuidae, Ipimorphinae). *Boletín de la Asociación española de Entomología*, 18 (1-2): 203.
- YELA, J. L. 1996. Revisión de publicaciones. Ronkay, G. y Ronkay, L.: Noctuidae Europaeae, vol. 6; Cucullinae I. *SHILAP Revista de lepidopterología*, 24 (94): 165-166.
- YELA, J. L. en prensa. Revisión de publicaciones. Fibiger, M.: Noctuidae Europaeae, vol. 3; Noctuinae III. *SHILAP Revista de lepidopterología*.
- 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.
- YELA, J. L.; HONEY, M. R. & RONKAY, L. 1997. The identity and systematic placement of *Pechipogo plumigeralis* Hübner, [1825], *Herminia crinalis* Treitschke, 1829 and *H. simplicicornis* Zerny, 1935 (Lepidoptera, Noctuidae, Herminiinae). *Entomologica scandinavica*, 28 (2): 189-197.
- YELA, J. L. & HOLYOAK, M. 1997. Effects of moonlight and meteorological factors on light and bait trap catches of noctuid moths (Lepidoptera: Noctuidae). *Environmental Entomology*, 26 (6): 1283-1290.
- YELA, J. L., OLANO, I. & MARCOS, J. M. 1988. El género *Conistra* Hübner, [1821] (Lepidoptera, Noctuidae) en el País Vasco y alrededores, con especial atención a la caracterización genital de sus especies. *Estudios del Instituto Alavés de la Naturaleza*, 3: 257-280.
- YELA, J. L., OLANO, I. & MASÓ, A. 1989. Correcciones y ampliación de datos de la lista sistemática de Noctuidae Latreille, 1809 (Lepidoptera) de Alava. *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Alava*, 4: 151-172.
- YELA, J. L. & ORTIZ, M. 1990. Acerca de las preferencias ecológicas y de la distribución de *Anarta cordigera* (Thunberg, 1788) en la Península Ibérica (Lepidoptera, Noctuidae, Hadeninae). *Ecología*, 4: 339-342.
- YELA, J. L. & PÉREZ LÓPEZ, F. J. 1990. Ampliación de datos sobre *Panchrysia aurea* (Hübner, [1803]) (= *Panchrysia deaurata* Esper, 1787) (Lepidoptera, Noctuidae, Plusiinae). *SHILAP Revista de lepidopterología*, 17 (68): 420-421.
- YELA, J. L. & RONKAY, L. 1992. On the identity of *Pseudohadena indigna* (Christoph, 1887) and on the presence of *Pseudohadena commoda* (Staudinger, 1889) in the Iberian Peninsula (Lepidoptera, Noctuidae, Amphipyriinae). *Alexanor*, 17 (5): 303-307.
- YELA, J. L. & SÁNCHEZ EGUIALDE, D. 1988. Noctuidos de Tudela y de la rivera sur de Navarra (2ª parte). *Pseudohadena indigna* (Christoph, 1887), especie nueva para la Península Ibérica y para Europa (Lepidoptera: Noctuidae). *SHILAP Revista de lepidopterología*, 16 (62): 105-114.

- YELA, J. L. & SARTO I MONTEYS, V. 1990. Lista sistemática de los Noctuidos del área iberoibalear: revisión crítica y puesta al día (Insecta: Lepidoptera: Noctuidae). *SHILAP Revista de lepidopterología*, 18 (69): 13-71.
- YOSHIMATSU, S. 1994. A revision of the genus *Mythimna* (Lepidoptera, Noctuidae) from Japan and Taiwan. *Bulletin of the National Institute of Agro-Environmental Sciences*, 11: 81-323.
- ZERNY, H. & BEIER, M. 1936. 25. Ordnung der Pterygogenea: Lepidoptera = Schmetterlinge. *Handbuch der Zoologie*, vol. 4 (Insecta, 2) (ed. T. Krumbach). Alfred Kern. Stuttgart.
- ZILLI, A. 1992a. *Agrotis lata* Treitschke, 1835, a senior synonym of *A. dirempta* Staudinger, 1859 (Noctuidae). *Nota lepidopterologica*, 15 (1): 70-83.
- ZILLI, A. 1992b. Remarks on the taxonomic value of male abdominal brush-organs: the case of *Apamea maroccana* (Zerny, 1934), *bona* sp. (Lepidoptera, Noctuidae). *Esperiana*, 3: 19-32.
- ZILLI, A. 1992c. Un giallo entomologico: che fine ha fatto *Omia banghaasi* Stauder, 1930? (Lepidoptera, Noctuidae). *Bollettino dell'Associazione di Entomologia*, 46: 33.
- ZILLI, A. 1995. On the systematic position of *Pseudeustrotia candidula* ([Denis & Schiffermüller, 1775]) (Lepidoptera Noctuidae). *Bollettino della Società entomologica italiana*, 127 (2): 142-146.
- ZILLI, A. & ROMANO, F. P. 1992. The moth that contravened the Gause's principle: a solution to the «*Brithys encausta/pancratii*» dilemma (Lepidoptera, Noctuidae, Ipimorphinae). *Atalanta*, 23 (1/2): 275-282.

Apéndice. Lista sistemática de los Noctuidos del área iberobaleár, puesta al día (1.II.1997).

Appendix. Updated systematic list of the Ibero-baleáric Noctuids (1.II.1997).

Familia **Noctuidae** Latreille, 1809

I. Aganainae Saalmüller, 1884 [1]

- 1– *Euplagia quadripunctaria* (Poda, 1761)
- 2– *Callimorpha dominula* (Linnaeus, 1758)

II. Pantheinae Smith & Dyar, 1898 [2]

- 3– *Trichosea ludifica* (Linnaeus, 1758)
- 4– *Colocasia coryli* (Linnaeus, 1758)

III. Eariinae Beck, 1996 [3]

- 5– *Earias clorana* (Linnaeus, 1761)
- 6– *Earias vernana* (Fabricius, 1787) [4]
- 7– *Earias insulana* (Boisduval, 1833)

IV. Cloephorinae Stainton, 1859 [5]

- 8– *Bena bicolorana* (Fuessly, 1775) [6]
- 9– *Pseudoips prasinana* (Linnaeus, 1758) [6]

V. Sarrothripinae Hampson, 1893

- 10– *Nycteola revayana* (Scopoli, 1772)
- 11– *Nycteola columbana* (Turner, 1925)
- 12– *Nycteola siculana* (Fuchs, 1899) [7]
- 13– *Nycteola asiatica* (Krulikowski, 1904)

VI. Nolinae Stainton, 1859

- 14– *Meganola togatulalis* (Hübner, 1796)
- 15– *Meganola strigula* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
- 16– *Meganola albula* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
- 17– *Nola cucullatella* (Linnaeus, 1758)
- 18– *Nola tutulella* Zerny, 1927
- 19– *Nola confusalis* (Herrich-Schäffer, 1847)
- 20– *Nola aerugula* (Hübner, 1793)
- 21– *Nola squalida* Staudinger, 1871
- 22– *Nola cicatricalis* (Treitschke, 1835)
- 23– *Nola cristatula* (Hübner, 1793)
- 24– *Nola subchlamydula* Staudinger, 1871
- 25– *Nola chlamitulalis* (Hübner, [1813])
- 26– *Nola thymula* Millière, 1867

VII. Euteliinae Guenée, 1837

- 27– *Eutelia adulatrix* (Hübner, [1813])

VIII. Herminiinae Leach, [1815] [8]

- 28– *Trisateles emortualis* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
- 29– *Paracolax tristalis* (Fabricius, 1794)
- 30– *Idia calvaria* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
- 31– *Nodaria nodosalis* (Herrich-Schäffer, 1851)

- 32- *Macrochilo cribrumalis* (Hübner, 1793)
- 33- *Zanclognatha (Zanclognatha) lunalis* (Scopoli, 1763)
- 34- *Zanclognatha (Zanclognatha) zelleralis* (Wocke, 1850)
- 35- *Zanclognatha (Treitschkendia) tarsipennalis* (Treitschke, 1835)
- 36- *Pechipogo strigilata* (Linnaeus, 1758)
- 37- *Pechipogo simplicicornis* (Zerny, 1935) [9]
- 38- *Polypogon (Microphta) plumigeralis* Hübner, [1825] [9]
- 39- *Polypogon (Microphta) flavicrinalis* (Andreas, 1910)
- 40- *Polypogon (Polypogon) gryphalis* (Herrich-Schäffer, 1851) [10]
- 41- *Polypogon (Polypogon) tentacularia* (Linnaeus, 1758)
- 42- *Herminia (Quaramia) grisealis* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
- 43- *Herminia (Herminia) tarsicrinalis* (Knoch, 1782)

IX. Strepsimaninae Meyrick, 1933 [11]

- 44- *Schrankia costaestrigalis* (Stephens, 1834)

X. Hypeninae Herrich-Schäffer, 1845

Hypenini Herrich-Schäffer, 1845

- 45- *Hypena (Hypena) proboscidalis* (Linnaeus, 1758)
- 46- *Hypena (Hypena) rostralis* (Linnaeus, 1758)
- 47- *Hypena (Hypena) obesalis* Treitschke, 1829
- 48- *Hypena (Hypena) obsitalis* (Hübner, [1813])
- 49- *Hypena (Hypena) lividalis* (Hübner, 1790)
- 50- *Hypena (Bomolocha) crassalis* (Fabricius, 1787)

Boletobiini Grote, 1895 [12]

- 51- *Rivula sericealis* (Scopoli, 1763)
- 52- *Raparna conicephala* (Staudinger, 1870)
- 53- *Parascotia nissenii* Turati, 1905
- 54- *Parascotia lorai* Agenjo, 1967
- 55- *Parascotia fuliginaria* (Linnaeus, 1761)
- 56- *Colobochyla salicalis* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
- 57- *Zebeeba falsalis* (Herrich-Schäffer, 1839) [13]

Phytometrini Guenée, 1837

- 58- *Phytometra luna* (Zerny, 1927) [14]
- 59- *Phytometra sanctiflorentis* (Boisduval, 1834)
- 60- *Phytometra viridaria* (Clerk, 1759)

XI. Gonopterinae Herrich-Schäffer, 1845

- 61- *Scoliopteryx libatrix* (Linnaeus, 1758)

XII. Calpinae Guenée, 1841

- 62- *Calyptra thalictri* (Borkhausen, 1790)

XIII. Catocalinae Boisduval, [1828]

Catocalini Boisduval, [1828]

- 63- *Catocala (Mormonia) sponsa* (Linnaeus, 1767)
- 64- *Catocala (Mormonia) dilecta* (Hübner, [1808])
- 65- *Catocala (Catocala) fraxini* (Linnaeus, 1758)
- 66- *Catocala (Catocala) nupta* (Linnaeus, 1767)

- 67– *Catocala (Catocala) elocata* (Esper, 1787)
- 68– *Catocala (Catocala) oberthueri* Austaut, 1879
- 69– *Catocala (Catocala) puerpera* (Giorna, 1791)
- 70– *Catocala (Catocala) optata* (Godart, 1824)
- 71– *Catocala (Catocala) promissa* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
- 72– *Catocala (Catocala) electa* (Vieweg, 1790)
- 73– *Catocala (Catocala) conjuncta* (Esper, 1787)
- 74– *Catocala (Catocala) conversa* (Esper, 1787)
- 75– *Catocala (Catocala) nymphagoga* (Esper, 1787)
- 76– *Catocala (Ephesia) fulminea* (Scopoli, 1763)
- 77– *Catocala (Ephesia) nymphaea* (Esper, 1787)
- 78– *Catocala (Ephesia) mariana* Rambur, 1858
- 79– *Catocala (Ephesia) diversa* (Geyer in Hübner, [1828])
- 80– *Minucia lunaris* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
- 81– *Clytie illunaris* (Hübner, [1813])
- 82– *Ophiusa tirhaca* (Cramer, 1777)
- 83– *Zethes insularis* Rambur, 1833
- 84– *Dysgonia algira* (Linnaeus, 1767)
- 85– *Dysgonia torrida* (Guenée, 1852)
- 86– *Grammodes bifasciata* (Petagna, 1787)
- 87– *Prodotis stolidia* (Fabricius, 1775)

Euclidiini Guenée, 1852

- 88– *Cerocala scapulosa* (Hübner, [1808])
- 89– *Drasteria cailino* (Lefebvre, 1827)
- 90– *Callistege mi* (Clerk, 1759)
- 91– *Euclidia glyphica* (Linnaeus, 1758)

Catephiini Guenée, 1852

- 92– *Catephia alchymista* ([Denis et Schiffermüller], 1775)

Tytini Beck, 1996 [15]

- 93– *Tyta luctuosa* ([Denis et Schiffermüller], 1775)

Aediini Beck, 1960 [16]

- 94– *Aedia leucomelas* (Linnaeus, 1758)

Toxocampini Guenée, 1852

- 95– *Lygephila glycyrrhizae* (Rambur, 1866)
- 96– *Lygephila fonti* Yela et Calle, 1990
- 97– *Lygephila pastinum* (Treitschke, 1826)
- 98– *Lygephila craccae* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
- 99– *Lygephila herrerae* Yela, 1990
- 100– *Tathorhynchus exsiccata* (Lederer, 1855)
- 101– *Apopestes spectrum* (Esper, 1787) [17]
- 102– *Autophila (Autophila) dilucida* (Hübner, [1808])
- 103– *Autophila (Cheirophanes) cataphanes* (Hübner, [1813])

Pandesmini Wiltshire, 1976

- 104– *Pandesma robusta* (Walker, [1858])

Aventiini Tutt, 1902

- 105– *Laspeyria flexula* ([Denis et Schiffermüller], 1775)

XIV. Eustrotiinae Grote, 1882 [18]

Eustrotiini Grote, 1882

- 106– *Protodeltote pygarga* (Hufnagel, 1766)
- 107– *Deltote bankiana* (Fabricius, 1775)
- 108– *Pseudozarba bipartita* (Herrich-Schäffer, 1850)

Eublemmini Forbes, 1954

- 109– *Rhypagla lacernaria* (Hübner, [1813])
- 110– *Metachrostis velox* (Hübner, [1813])
- 111– *Metachrostis dardouini* (Boisduval, 1840)
- 112– *Coccidiphaga scitula* (Rambur, 1833)
- 113– *Odice arcuinna* (Hübner, 1790) [19]
- 114– *Odice pergrata* (Rambur, 1858)
- 115– *Odice suava* (Hübner, [1813])
- 116– *Odice jucunda* (Hübner, [1813])
- 117– *Eublemma candidana* (Fabricius, 1794)
- 118– *Eublemma cochylioides* (Guenée, 1852)
- 119– *Eublemma ostrina* (Hübner, [1808])
- 120– *Eublemma parva* (Hübner, [1808])
- 121– *Eublemma rosina* (Hübner, [1803]) [20]
- 122– *Eublemma amoena* (Hübner, [1803]) [21][22]
- 123– *Eublemma purpurina* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
- 124– *Eublemma pura* (Hübner, [1813])
- 125– *Eublemma himmighoffeni* (Millière, 1867)
- 126– *Eublemma albida* (Duponchel, 1843) [23]
- 127– *Eublemma candicans* (Rambur, 1858) [24]
- 128– *Glossodice polygramma* (Duponchel, [1842])

XV. Bagisarinae Crumb, 1956 [25]

- 129– *Xanthodes albago* (Fabricius, 1794)
- 130– *Pardoxia graellsii* (Feisthamel, 1837)

XVI. Acontinae Boisduval, 1840 [18]

- 131– *Emmelia trabealis* (Scopoli, 1763)
- 132– *Emmelia viridisquama* (Guenée, 1852)
- 133– *Acontia lucida* (Hufnagel, 1766)

XVII. Plusiinae Boisduval, [1828]

Abrostolini Eichlin & Cunningham, 1978

- 134– *Abrostola triplasia* (Linnaeus, 1758) [26]
- 135– *Abrostola asclepiadis* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
- 136– *Abrostola tripartita* (Hufnagel, 1766) [26]

Argyrogrammatini Eichlin & Cunningham, 1978

- 137– *Chrysodeixis chalcites* (Esper, 1789) [27]
- 138– *Trichoptusia ni* (Hübner, [1803])
- 139– *Thysanoplusia daubei* (Boisduval, 1840)
- 140– *Thysanoplusia orichalcea* (Fabricius, 1775)
- 141– *Ctenoplusia accentifera* (Lefebvre, 1827)
- 142– *Ctenoplusia limbirena* (Guenée, 1852)

Plusiini Boisduval, [1828]

- 143- *Diachrysia chrysitis* (Linnaeus, 1758)
- 144- *Diachrysia tutti* (Kostrowicki, 1961) [28]
- 145- *Diachrysia chryson* (Esper, 1789)
- 146- *Euchalcia variabilis* (Piller, 1783)
- 147- *Euchalcia cuprea* (Esper, 1787) [29]
- 148- *Polychrysia moneta* (Fabricius, 1787)
- 149- *Panchrysia deaurata* (Esper, 1787) [30]
- 150- *Tetrargentina v-argenteum* (Esper, 1798)
- 151- *Macdunnoughia confusa* (Stephens, 1850)
- 152- *Autographa gamma* (Linnaeus, 1758)
- 153- *Autographa pulchrina* (Haworth, 1809)
- 154- *Autographa jota* (Linnaeus, 1758)
- 155- *Autographa aemula* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
- 156- *Autographa bractea* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
- 157- *Syngrapha interrogationis* (Linnaeus, 1758)
- 158- *Plusia festucae* (Linnaeus, 1758)

XVIII. *Acronictinae* Stephens, 1829

- 159- *Moma alpium* (Osbeck, 1778)
- 160- *Oxicesta serratae* Zerny, 1927
- 161- *Acronicta (Subacronicta) megacephala* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
- 162- *Acronicta (Acronicta) aceris* (Linnaeus, 1758)
- 163- *Acronicta (Acronicta) leporina* (Linnaeus, 1758)
- 164- *Acronicta (Triaena) alni* (Linnaeus, 1767)
- 165- *Acronicta (Triaena) cuspis* (Hübner, [1813])
- 166- *Acronicta (Triaena) tridens* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
- 167- *Acronicta (Triaena) psi* (Linnaeus, 1758)
- 168- *Acronicta (Hyboma) strigosa* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
- 169- *Acronicta (Viminia) auricoma* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
- 170- *Acronicta (Viminia) euphorbiae* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
- 171- *Acronicta (Viminia) rumicis* (Linnaeus, 1758)
- 172- *Simyra albovenosa* (Goeze, 1781)
- 173- *Craniophora ligustri* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
- 174- *Craniophora pontica* (Staudinger, 1879)

XIV. *Raphiinae* Beck, 1996 [31]

- 175- *Raphia hybris* (Hübner, [1813])

XX. *Bryophilinae* Guenée, 1854

- 176- *Bryonycta pineti* (Staudinger, 1859)
- 177- *Cryphia (Cryphia) simulatricula* (Guenée, 1852) [32]
- 178- *Cryphia (Cryphia) algae* (Fabricius, 1775)
- 179- *Cryphia (Cryphia) pallida* (Bethune-Baker, 1894)
- 180- *Cryphia (Cryphia) ochsi* (Boursin, 1941) [14]
- 181- *Cryphia (Bryoleuca) ravula* (Hübner, [1813])
- 182- *Cryphia (Bryoleuca) vandalusiae* (Duponchel, 1842)
- 183- *Cryphia (Bryoleuca) raptricula* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
- 184- *Cryphia (Bryoleuca) gea* (Boursin, 1954) [33]
- 185- *Cryphia (Bryoleuca) petrea* (Guenée, 1852)
- 186- *Cryphia (Bryophila) domestica* (Hufnagel, 1766)
- 187- *Cryphia (Bryopsis) muralis* (Forster, 1771)

- 188– *Victrix (Victrix) agenjoi* (Fernández, 1931)
189– *Victrix (Moureia) microglossa* (Rambur, 1858)

XXI. Heliothinae Boisduval, [1828] [34]

- 190– *Periphanes delphinii* (Linnaeus, 1758)
191– *Pyrrhia umbra* (Hufnagel, 1766)
192– *Schinia cardui* (Hübner, 1790)
193– *Protoschinia scutosa* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
194– *Heliothis viriplaca* (Hufnagel, 1766)
195– *Heliothis maritima* de Graslin, 1855
196– *Heliothis peltigera* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
197– *Heliothis nubigera* Herrich-Schäffer, 1851
198– *Heliothis incarnata* (Freyer, 1838)
199– *Helicoverpa armigera* (Hübner, [1808])

XXII. Stiriinae Grote, 1882 [35]

- 200– *Phyllophila obliterateda* (Rambur, 1833)
201– *Alyaradoia numerica* (Boisduval, 1840)
202– *Elaphria venustula* (Hübner, 1790)
203– *Haemerosia renalis* (Hübner, [1813])
204– *Galgula parvita* Guenée, 1852
205– *Panemeria tenebrata* (Scopoli, 1763)
206– *Aegle vespertinalis* (Rambur, 1866)
207– *Synthymia fixa* (Fabricius, 1787)
208– *Pseudeustrotia candidula* ([Denis et Schiffermüller], 1775)

XXIII. Dilobinae Aurivillius, 1889 [36]

- 209– *Diloba caeruleocephala* (Linnaeus, 1758)

XXIV. Cuculliinae Herrich-Schäffer, 1845 [37]

Cuculliini Herrich-Schäffer, 1845

- 210– *Cucullia (Cucullia) bubaceki* Kitt, 1925
211– *Cucullia (Cucullia) absinthii* (Linnaeus, 1761)
212– *Cucullia (Cucullia) argentea* (Hufnagel, 1766)
213– *Cucullia (Cucullia) artemisiae* (Hufnagel, 1766)
214– *Cucullia (Cucullia) cemenelensis* Boursin, 1923
215– *Cucullia (Cucullia) xeranthemi* Boisduval, 1840
216– *Cucullia (Cucullia) lactucae* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
217– *Cucullia (Cucullia) lucifuga* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
218– *Cucullia (Cucullia) umbratica* (Linnaeus, 1758)
219– *Cucullia (Cucullia) campanulae* Freyer, 1831
220– *Cucullia (Cucullia) santolinae* Rambur, 1834
221– *Cucullia (Cucullia) calendulae* (Treitschke, 1835)
222– *Cucullia (Cucullia) chamomillae* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
223– *Cucullia (Cucullia) achilleae* Guenée, 1852
224– *Cucullia (Cucullia) gnaphalii* (Hübner, [1813])
225– *Cucullia (Cucullia) tanacetii* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
226– *Cucullia (Cucullia) dracunculi* (Hübner, [1813])
227– *Cucullia (Cucullia) asteris* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
228– *Cucullia (Shargacucullia) reisseri* Boursin, 1933 [38, 39]
229– *Cucullia (Shargacucullia) thapsiphaga* Treitschke, 1826
230– *Cucullia (Shargacucullia) erythrocephala* Wagner, 1914
231– *Cucullia (Shargacucullia) caninae* Rambur, 1833

- 232– *Cucullia (Shargacucullia) scrophulariphila* Staudinger, 1859 [40]
 233– *Cucullia (Shargacucullia) scrophulariae* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 234– *Cucullia (Shargacucullia) lychnitis* Rambur, 1833
 235– *Cucullia (Shargacucullia) verbasci* (Linnaeus, 1758)

Oncocnemidini Forbes, 1954

- 236– *Brachygalea albolineata* (Blachier, 1905) [41]
 237– *Calophasia lunula* (Hufnagel, 1766)
 238– *Calophasia hamifera* Staudinger, 1863
 239– *Calophasia platyptera* (Esper, 1788)
 240– *Calophasia almoravida* de Graslin, 1863
 241– *Calophasia opalina* (Esper, 1794)
 242– *Omphalophana antirrhini* (Hübner, [1803])
 243– *Omphalophana serrata* (Treitschke, 1835)
 244– *Copiphana olivina* (Herrich-Schäffer, 1852)
 245– *Cleonymia (Cleonymia) baetica* (Rambur, [1837])
 246– *Cleonymia (Serryvania) yvanii* (Duponchel, 1833)
 247– *Cleonymia (Serryvania) diffluens* (Staudinger, 1870)
 248– *Cleonymia (Serryvania) pectinicornis* (Staudinger, 1859)
 249– *Amephana (Amephana) anarrhini* (Duponchel, 1840)
 250– *Amephana (Trigonephra) aurita* (Fabricius, 1787)
 251– *Omia cymbalariae* (Hübner, [1809]) [42]
 252– *Omia banghaasi* Stauder, 1930 [42]
 253– *Omia cyclopea* (de Graslin, 1837)
 254– *Oncocnemis nigricula* (von Eversmann, 1847)
 255– *Lophoterges millierei* (Staudinger, 1870)
 256– *Stilbia anomala* (Haworth, 1812)
 257– *Stilbia andalusiaca* Staudinger, 1892
 258– *Stilbia philopalidis* de Graslin, 1852
 259– *Epimecia ustula* (Freyer, 1835)
 260– *Harpagophana hilaris* (Staudinger, 1895)
 261– *Metopoceras (Metopoceras) felicina* (Donzel, 1844)
 262– *Metopoceras (Tritomoceras) albarracina* Hampson, 1918
 263– *Metopoceras (Tritomoceras) khalildja* Oberthür, 1884
 264– *Recoropha canteneri* (Duponchel, 1833)
 265– *Lamprosticta culta* ([Denis et Schiffermüller], 1775)

Episemini Guenée, 1852

- 266– *Episema glaucina* (Esper, 1789)
 267– *Episema grueneri* Boisduval, [1837]
 268– *Cleoceris scoriacea* (Esper, 1789)
 269– *Leucochlaena oditis* (Hübner, [1822])
 270– *Eremopola lenis* (Staudinger, 1892)
 271– *Eremochlaena orana* (Lucas, 1894)

Amphipyriini Guenée, 1838

- 272– *Pyrois (Pyrois) cinnamomea* (Goeze, 1781) [43]
 273– *Pyrois (Adpyramidcampa) effusa* (Boisduval, [1828])
 274– *Pyramidcampa (Pyramidcampa) pyramidea* (Linnaeus, 1758)
 275– *Pyramidcampa (Pyramidcampa) berbera* Rungs, 1949
 276– *Pyramidcampa (Adamhipyra) livida* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 277– *Amphipyra tragopoginis* (Clerk, 1759)
 278– *Tetrapyra tetra* (Fabricius, 1787)

Psaphidini Grote, 1895

- 279- *Asteroscopus sphinx* (Hufnagel, 1766) [44]
- 280- *Xylocampa areola* (Esper, 1789)
- 281- *Meganephria bimaculosa* (Linnaeus, 1767)
- 282- *Allophyes alfaroi* Agenjo, 1951 [45]
- 283- *Valeria jaspidea* (de Villers, 1789)

XV. Hadeninae Hübner, [1821] [46]

Condicini Poole, 1995

- 284- *Platysenta viscosa* (Freyer, 1831) [47]

Eriopini Poole, 1995

- 285- *Callopietria juvenina* (Stoll in Cramer, 1782)
- 286- *Methorasa latreillei* (Duponchel, 1827)

Apameini Guenée, 1837

- 287- *Caradrina* (*Caradrina*) *morpheus* (Hufnagel, 1766)
- 288- *Caradrina* (*Platyperigea*) *proxima* Rambur, [1837]
- 289- *Caradrina* (*Platyperigea*) *aspersa* Rambur, 1834
- 290- *Caradrina* (*Platyperigea*) *germainii* (Duponchel, 1835)
- 291- *Caradrina* (*Platyperigea*) *kadenii* (Freyer, 1836)
- 292- *Caradrina* (*Platyperigea*) *ingrata* Staudinger, 1897
- 293- *Caradrina* (*Paradrina*) *wulschlegeli* Püngeler, 1903
- 294- *Caradrina* (*Paradrina*) *noctivaga* Bellier de la Chavignerie, 1863
- 295- *Caradrina* (*Paradrina*) *selini* Boisduval, 1840
- 296- *Caradrina* (*Paradrina*) *clavipalpis* (Scopoli, 1763)
- 297- *Caradrina* (*Paradrina*) *flavirena* Guenée, 1852
- 298- *Caradrina* (*Paradrina*) *fuscicornis* Rambur, 1832
- 299- *Caradrina* (*Paradrina*) *flava* Oberthür, 1876
- 300- *Caradrina* (*Eremodrina*) *distigma* Chrétien, 1913 [48]
- 301- *Caradrina* (*Eremodrina*) *armeniaca* Boursin, 1936 [49]
- 302- *Caradrina* (*Eremodrina*) *oberthuri* (Rothschild, 1913) [50]
- 303- *Hoplodrina octogenaria* (Goeze, 1781)
- 304- *Hoplodrina blanda* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
- 305- *Hoplodrina superstes* (Ochsenheimer, 1816)
- 306- *Hoplodrina hesperica* Dufay et Boursin, 1960
- 307- *Hoplodrina respersa* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
- 308- *Hoplodrina ambigua* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
- 309- *Charanyca trigrammica* (Hufnagel, 1766)
- 310- *Coenobia rufa* (Haworth, 1809)
- 311- *Atypha pulmonaris* (Esper, 1790)
- 312- *Spodoptera exigua* (Hübner, [1808])
- 313- *Spodoptera cilium* (Guenée, 1852)
- 314- *Spodoptera littoralis* (Boisduval, 1833)
- 315- *Sesamia nonagrioides* (Lefebvre, 1827)
- 316- *Sesamia cretica* Lederer, 1857
- 317- *Hadjina wichti* (Hirschke, 1904)
- 318- *Chilodes maritima* (Tauscher, 1806)
- 319- *Athetis pallustris* (Hübner, [1808])
- 320- *Proxenus hospes* (Freyer, 1831)
- 321- *Dypterygia scabriuscula* (Linnaeus, 1758)
- 322- *Rusina ferruginea* (Esper, [1785]) [51]

- 323– *Anthracia ephialtes* (Hübner, [1822])
 324– *Acosmetia caliginosa* (Hübner, [1813])
 325– *Heterophysa dumetorum* (Geyer in Hübner, [1834])
 326– *Mormo maura* (Linnaeus, 1758)
 327– *Polyphaenis sericata* (Esper, 1787) [52]
 328– *Polyphaenis xanthochloris* Boisduval, 1840
 329– *Thalpophila matura* (Hufnagel, 1766)
 330– *Photedes captiuncula* (Treitschke, 1825)
 331– *Eremobia ochroleuca* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 332– *Luperina (Luperina) testacea* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 333– *Luperina (Luperina) nickerlii* (Freyer, 1845)
 334– *Luperina (Luperina) dumerilii* (Duponchel, 1827)
 335– *Luperina (Eremobastis) maribelae* Pérez-López et Morente-Benítez (1996) [53]
 336– *Rhizedra lutosa* (Hübner, [1803])
 337– *Amphipoea oculea* (Linnaeus, 1761)
 338– *Hydraecia micacea* (Esper, 1789)
 339– *Hydraecia osseola* (Staudinger, 1882)
 340– *Gortyna flavago* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 341– *Gortyna xanthenes* (Germar, [1842])
 342– *Gortyna puengeleri* (Turati, 1909)
 343– *Gortyna borelii* (Pierret, 1837)
 344– *Calamia tridens* (Hufnagel, 1766)
 345– *Celaena leucostigma* (Hübner, [1808])
 346– *Nonagria typhae* (Thunberg, 1784)
 347– *Archanara geminipuncta* (Haworth, 1809)
 348– *Archanara dissoluta* (Treitschke, 1825)
 349– *Archanara sparganii* (Esper, 1790)
 350– *Archanara algae* (Esper, 1789)
 351– *Chortodes minima* (Haworth, 1809) [54]
 352– *Chortodes dulcis* (Oberthür, 1918)
 353– *Chortodes morrisii* (Dale, 1837) [55]
 354– *Chortodes pygmina* (Haworth, 1809)
 355– *Oria musculosa* (Hübner, [1808])
 356– *Oria myodea* (Rambur, 1858)
 357– *Oxytripia orbiculosa* (Esper, [1799])
 358– *Trachea atriplicis* (Linnaeus, 1758)
 359– *Euplexia lucipara* (Linnaeus, 1758)
 360– *Phlogophora meticulosa* (Linnaeus, 1758)
 361– *Hyppa rectilinea* (Esper, 1788)
 362– *Actinotia polyodon* (Clerck, 1759)
 363– *Actinotia radiosa* (Esper, 1804)
 364– *Chloantha hyperici* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 365– *Eucarta amethystina* (Hübner, [1803])
 366– *Ipimorpha retusa* (Linnaeus, 1761)
 367– *Ipimorpha subtusa* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 368– *Enargia paleacea* (Esper, 1788)
 369– *Enargia abluta* (Hübner, [1808])
 370– *Pseudenargia ulicis* (Staudinger, 1859)
 371– *Parastichtis (Parastichtis) suspecta* (Hübner, [1817])
 372– *Parastichtis («Fissipunctia») ypsilon* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 373– *Mesogona acetosellae* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 374– *Mesogona oxalina* (Hübner, [1803])
 375– *Dicycla oo* (Linnaeus, 1758)
 376– *Cosmia (Cosmia) diffinis* (Linnaeus, 1767)

- 377- *Cosmia (Cosmia) affinis* (Linnaeus, 1767)
 378- *Cosmia (Cosmia) pyralina* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 379- *Cosmia (Calymnia) trapezina* (Linnaeus, 1758)
 380- *Dasypolia templi* (Thunberg, 1792)
 381- *Brachylomia viminalis* (Fabricius, 1777)
 382- *Dryobota labecula* (Esper, 1788)
 383- *Dichonia (Gripesia) aprilina* (Linnaeus, 1758)
 384- *Dichonia (Dichonia) aeruginea* (Hübner, [1808])
 385- *Dryobotodes (Dryobotodes) eremita* (Fabricius, 1775)
 386- *Dryobotodes (Dryobotodes) monochroma* (Esper, 1790)
 387- *Dryobotodes (Dryobotodes) roboris* (Boisduval, [1828])
 388- *Dryobotodes (Dichonioxa) tenebrosa* (Esper, 1789)
 389- *Antitype chi* (Linnaeus, 1758)
 390- *Ammoconia caecimacula* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 391- *Ammoconia senex* (Geyer in Hübner, [1828])
 392- *Ammopolia witzemanni* (Standfuss, 1890)
 393- *Aporophyla (Aporophyla) australis* (Boisduval, 1829)
 394- *Aporophyla (Phylapora) chioleuca* (Herrich-Schäffer, 1845)
 395- *Aporophyla (Phylapora) lutulenta* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 396- *Aporophyla (Phylapora) nigra* (Haworth, 1809)
 397- *Aporophyla (Phylapora) canescens* (Duponchel, 1826)
 398- *Pseudaporophyla haasi* (Staudinger, 1892) [14]
 399- *Trigonophora flammea* (Esper, 1785)
 400- *Trigonophora crassicornis* (Oberthür, 1918)
 401- *Trigonophora jodea* (Herrich-Schäffer, [1850])
 402- *Polymixis (Polymixis) xanthomista* (Hübner, [1819])
 403- *Polymixis (Propolymixis) argillaceago* (Hübner, [1822])
 404- *Polymixis (Eumichtis) lichenea* (Hübner, [1813]) [56]
 405- *Polymixis (Myxinia) flavicincta* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 406- *Polymixis (Simplitype) dubia* (Duponchel, 1836) [57]
 407- *Blepharita (Ablephica) satura* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 408- *Blepharita (Mniotype) adusta* (Esper, 1790)
 409- *Blepharita (Mniotype) spinosa* (Chrétien, 1910)
 410- *Pseudohadena halimi* (Millière, 1877) [58]
 411- *Pseudohadena chenopodiphaga* (Rambur, 1832)
 412- *Pseudohadena mariana* E. de Lajonquière, 1964
 413- *Eremohadena roseonitens* (Oberthür, 1887) [59]
 414- *Graphanta commoda* (Staudinger, 1889) [60]
 415- *Auchmis detersa* (Esper, 1787)
 416- *Apamea polyodon* (Linnaeus, 1761) [61]
 417- *Apamea sicula* (Turati, 1909) [62]
 418- *Apamea lithoxylaea* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 419- *Apamea arabs* (Oberthür, 1881)
 420- *Apamea sublustris* (Esper, 1788)
 421- *Apamea crenata* (Hufnagel, 1766)
 422- *Apamea epomidion* (Haworth, 1809) [63]
 423- *Apamea aquila* Donzel, 1837
 424- *Apamea alpigena* (Boisduval, [1837])
 425- *Apamea anceps* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 426- *Apamea sordens* (Hufnagel, 1766)
 427- *Apamea remissa* (Hübner, [1809])
 428- *Apamea unanimitis* (Hübner, [1813])
 429- *Apamea illyria* Freyer, 1846
 430- *Apamea lateritia* (Hufnagel, 1766)

- 431– *Apamea zeta* (Treitschke, 1825)
 432– *Apamea maillardi* (Geyer in Hübner, [1834])
 433– *Apamea furva* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 434– *Apamea platinea* (Treitschke, 1825)
 435– *Apamea scolopacina* (Esper, 1788)
 436– *Apamea ophiogramma* (Esper, 1794)
 437– *Oligia strigilis* (Linnaeus, 1758)
 438– *Oligia versicolor* (Borkhausen, 1792)
 439– *Oligia latruncula* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 440– *Oligia fasciuncula* (Haworth, 1809)
 441– *Mesoligia furuncula* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 442– *Mesoligia literosa* (Haworth, 1809)
 443– *Mesapamea secalis* (Linnaeus, 1758)
 444– *Mesapamea didyma* (Esper, 1788)
 445– *Mesapamea remmi* Rezbanyai-Reser, 1985 [64]

Xylenini Guenée, 1837

- 446– *Atethmia centrigo* (Haworth, 1809)
 447– *Atethmia algerica* (Culot, 1917)
 448– *Xanthia (Aurxanthia) aurago* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 449– *Xanthia (Tiliacea) citrigo* (Linnaeus, 1758)
 450– *Xanthia (Tiliacea) sulphurago* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 451– *Xanthia (Cirrhia) icteritia* (Hufnagel, 1766)
 452– *Xanthia (Cirrhia) gilvago* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 453– *Xanthia (Cirrhia) ocellaris* (Borkhausen, 1792)
 454– *Xanthia (Xanthia) togata* (Esper, 1788)
 455– *Agrochola (Sunira) circellaris* (Hufnagel, 1766)
 456– *Agrochola (Leptologia) lota* (Clerck, 1759)
 457– *Agrochola (Leptologia) blidaensis* (Stertz, 1915)
 458– *Agrochola (Leptologia) macilenta* (Hübner, [1809])
 459– *Agrochola (Haemachola) haematidea* (Duponchel, 1827)
 460– *Agrochola (Anchoscelis) helvola* (Linnaeus, 1758)
 461– *Agrochola (Anchoscelis) orejoni* Agenjo, 1951
 462– *Agrochola (Anchoscelis) pistacinoides* (d»Aubuisson, 1867) [65]
 463– *Agrochola (Agrolitha) litura* (Linnaeus, 1761)
 464– *Agrochola (Agrolitha) meridionalis* (Staudinger, 1871)
 465– *Agrochola (Agrochola) lychnidis* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 466– *Omphaloscelis lunosa* (Haworth, 1809)
 467– *Spudaea ruticilla* (Esper, 1791)
 468– *Eupsilia transversa* (Hufnagel, 1766)
 469– *Jodia croceago* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 470– *Conistra (Conistra) vaccinii* (Linnaeus, 1761)
 471– *Conistra (Conistra) ligula* (Esper, 1791)
 472– *Conistra (Conistra) alicia* Y. de Lajonquière, 1939
 473– *Conistra (Conistra) veronicae* (Hübner, [1813]) [66]
 474– *Conistra (Conistra) rubiginosa* (Scopoli, 1763)
 475– *Conistra (Conistra) gallica* (Lederer, 1857)
 476– *Conistra (Conistra) daubei* (Duponchel, 1838)
 477– *Conistra (Peperina) torrida* (Lederer, 1857) [67]
 478– *Conistra (Dasyampa) rubiginea* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 479– *Conistra (Dasyampa) staudingeri* (de Graslin, 1863)
 480– *Conistra (Dasyampa) erythrocephala* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 481– *Lithophane (Lithophane) semibrunnea* (Haworth, 1809)
 482– *Lithophane (Lithophane) socia* (Hufnagel, 1766) [68]

- 483- *Lithophane (Lithophane) ornitopus* (Hufnagel, 1766)
 484- *Lithophane (Lithophane) furcifera* (Hufnagel, 1766)
 485- *Lithophane (Lithophane) merckii* (Rambur, 1832)
 486- *Lithophane (Prolitha) leautieri* (Boisduval, 1829)
 487- *Scotochrosta pulla* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 488- *Xylena vetusta* (Hübner, [1813])
 489- *Xylena exsoleta* (Linnaeus, 1758) [69]
 490- *Xylena lunifera* (Warren, 1910)
 491- *Evisa schawerdae* Reisser, 1930

Glottulini Guenée, 1852

- 492- *Brithys crini* (Fabricius, 1775) [70]

Hadenini Guenée, 1837

- 493- *Discestra (Discestra) microdon* (Guenée, 1852)
 494- *Discestra (Discestra) pugnax* (Hübner, [1824])
 495- *Discestra (Discestra) trifolii* (Hufnagel, 1766)
 496- *Discestra (Discestra) gredosi* de Laever, 1977
 497- *Discestra (Discestra) dianthi* (Tauscher, 1809)
 498- *Discestra (Discestra) sodae* (Rambur, 1829)
 499- *Discestra (Cardepia) sociabilis* (de Graslin, 1850)
 500- *Discestra (Cardepia) deserticola* (Rothschild, 1920) [33]
 501- *Anarta myrtilli* (Linnaeus, 1761)
 502- *Coranarta sp* [72]
 503- *Lacanobia (Lacanobia) w-latinum* (Hufnagel, 1766) [73]
 504- *Lacanobia (Lacanobia) aliena* (Hübner, [1809])
 505- *Lacanobia (Diataraxia) splendens* (Hübner, [1808])
 506- *Lacanobia (Diataraxia) oleracea* (Linnaeus, 1758)
 507- *Lacanobia (Diataraxia) blenna* (Hübner, [1824])
 508- *Lacanobia (Dianobia) thalassina* (Hufnagel, 1766)
 509- *Lacanobia (Dianobia) contigua* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 510- *Lacanobia (Dianobia) suasa* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 511- *Hada plebeja* (Linnaeus, 1761) [74]
 512- *Aethria dysodea* ([Denis et Schiffermüller], 1775) [75]
 513- *Aethria bicolorata* (Hufnagel, 1766)
 514- *Aethria corsica* (Rambur, 1832)
 515- *Aethria cappa* (Hübner, [1809])
 516- *Hadena (Hadena) andalusica* (Staudinger, 1859) [76]
 517- *Hadena (Hadena) bicruris* (Hufnagel, 1766)
 518- *Hadena (Hadena) magnolii* (Boisduval, [1828])
 519- *Hadena (Hadena) compta* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 520- *Hadena (Hadena) confusa* (Hufnagel, 1766)
 521- *Hadena (Hadena) albimacula* (Borkhausen, 1792)
 522- *Hadena (Hadena) vulcanica* (Turati, 1907) [77]
 523- *Hadena (Hadena) archaica* (Hacker, 1996) [78]
 524- *Hadena (Hadena) luteocincta* (Rambur, 1834) [79]
 525- *Hadena (Hadena) wehrlii* (Draudt, 1934) [80]
 526- *Hadena (Hadena) orihuela* (Hacker, 1996) [81]
 527- *Hadena (Hadena) filigrama* (Esper, 1788) [82]
 528- *Hadena (Hadena) consparcatoides* (Schawerda, 1928)
 529- *Hadena (Hadena) caesia* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 530- *Hadena (Hadena) clara* (Staudinger, 1901)
 531- *Hadena (Anepia) irregularis* (Hufnagel, 1766)
 532- *Hadena (Anepia) ruetimeyeri* Boursin, 1951

- 533- *Hadena (Anepia) perplexa* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 534- *Hadena (Anepia) nevadae* (Draudt, 1933)
 535- *Hadena (Anepia) silenae* (Hübner, [1822]) [83]
 536- *Hadena (Anepia) sancta* (Staudinger, 1859) [83]
 537- *Hadena (Pinkericola) tephroleuca* (Boisduval, 1833)
 538- *Hadena (Pronotestra) silenides* (Staudinger, 1895)
 539- *Hadena (Enterpia) laudeti* (Boisduval, 1840)
 540- *Aneda rivularis* (Fabricius, 1775) [84]
 541- *Sideridis (Colonsideridis) albicolon* (Hübner, [1813]) [85]
 542- *Sideridis (Heliophobus) reticulata* (Goeze, 1781) [85]
 543- *Saragossa (Dianthivora) implexa* (Hübner, [1809]) [85]
 544- *Saragossa (Saragossa) seeboldi* Staudinger, 1900 [85]
 545- *Conisania renati* (Oberthür, 1890) [85]
 546- *Melanchra persicariae* (Linnaeus, 1761)
 547- *Melanchra pisi* (Linnaeus, 1758)
 548- *Mamestra brassicae* (Linnaeus, 1758)
 549- *Papestra biren* (Goeze, 1781)
 550- *Polia bombycina* (Hufnagel, 1766)
 551- *Polia hepatica* (Clerck, 1759) [86]
 552- *Polia nebulosa* (Hufnagel, 1766)
 553- *Mythimna (Mythimna) turca* (Linnaeus, 1761) [87]
 554- *Mythimna (Mythimna) pudorina* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 555- *Mythimna (Mythimna) conigera* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 556- *Mythimna (Mythimna) pallens* (Linnaeus, 1758)
 557- *Mythimna (Mythimna) impura* (Hübner, [1808])
 558- *Mythimna (Mythimna) straminea* (Treitschke, 1825)
 559- *Mythimna (Mythimna) vitellina* (Hübner, [1808])
 560- *Mythimna (Mythimna) albipuncta* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 561- *Mythimna (Mythimna) ferrago* (Fabricius, 1787)
 562- *Mythimna (Mythimna) litoralis* (Curtis, 1827)
 563- *Mythimna (Mythimna) congrua* (Hübner, [1817])
 564- *Mythimna (Mythimna) algerica* (Oberthür, 1918)
 565- *Mythimna (Mythimna) l-album* (Linnaeus, 1767)
 566- *Mythimna (Mythimna) umbriger* (Saalmüller, 1891)
 567- *Mythimna (Pseudaletia) unipuncta* (Haworth, 1809)
 568- *Mythimna (Sablia) andereggii* (Boisduval, 1840)
 569- *Mythimna (Sablia) sicula* (Treitschke, 1835)
 570- *Mythimna (Sablia) prominens* (Walker, 1856)
 571- *Mythimna (Analetia) riparia* (Boisduval, 1829)
 572- *Mythimna (Leucania) comma* (Linnaeus, 1761)
 573- *Mythimna (Leucania) obsoleta* (Hübner, [1803])
 574- *Mythimna (Leucania) zae* (Duponchel, 1827)
 575- *Mythimna (Leucania) putrescens* (Hübner, [1824])
 576- *Mythimna (Leucania) punctosa* (Treitschke, 1825)
 577- *Mythimna (Leucania) joannisi* (Boursin et Rungs, 1952)
 578- *Mythimna (Acantholeucania) loreyi* (Duponchel, 1827)
 579- *Orthosia (Microrthosia) cruda* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 580- *Orthosia (Orthosia) miniosa* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 581- *Orthosia (Orthosia) opima* (Hübner, [1809])
 582- *Orthosia (Orthosia) populeti* (Fabricius, 1781)
 583- *Orthosia (Orthosia) cerasi* (Fabricius, 1775)
 584- *Orthosia (Orthosia) gracilis* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 585- *Orthosia (Orthosia) incerta* (Hufnagel, 1766)
 586- *Orthosia (Anorthoa) munda* ([Denis et Schiffermüller], 1775)

- 587– *Orthosia (Semioophora) gothica* (Linnaeus, 1758)
 588– *Panolis flammea* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 589– *Egira conspicillaris* (Linnaeus, 1758)
 590– *Cerapteryx graminis* (Linnaeus, 1758)
 591– *Tholera cespitis* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 592– *Tholera decimalis* (Poda, 1761)
 593– *Pachetra sagittigera* (Hufnagel, 1766)
 594– *Eriopygodes imbecilla* (Fabricius, 1794)
 595– *Lasionycta proxima* (Hübner, [1809])

XXVI. **Noctuinae** Latreille, 1809 [88]

Noctuini Latreille, 1809

- 596– *Axylia putris* (Linnaeus, 1761)
 597– *Ochropleura plecta* (Linnaeus, 1761)
 598– *Ochropleura leucogaster* (Freyer, 1831)
 599– *Diarsia mendica* (Fabricius, 1775)
 600– *Diarsia gadarramensis* (Boursin, 1928)
 601– *Diarsia brunnea* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 602– *Diarsia rubi* (Vieweg, 1790)
 603– *Diarsia florida* (Schmidt, 1859)
 604– *Noctua (Noctua) pronuba* (Linnaeus, 1758) [89]
 605– *Noctua (Paranoctua) comes* Hübner, [1813]
 606– *Noctua (Paranoctua) interposita* (Hübner, 1790)
 607– *Noctua (Paranoctua) orbona* (Hufnagel, 1766)
 608– *Noctua (Lampra) fimbriata* (Schreber, 1759)
 609– *Noctua (Lampra) tirrenica* Biebinger, Speidel et Hanigk, 1983
 610– *Noctua (Euschesis) janthina* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 611– *Noctua (Euschesis) janthe* (Borkhausen, 1792)
 612– *Noctua (Internoctua) interjecta* Hübner, [1803]
 613– *Epilecta linogrisea* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 614– *Violaphotia molothina* (Esper, [1789])
 615– *Paucgraphia erythrina* (Herrich-Schäffer, [1852])
 616– *Lycophotia porphyrea* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 617– *Chersotis ocellina* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 618– *Chersotis oreina* Dufay, 1984
 619– *Chersotis alpestris* (Boisduval, [1837])
 620– *Chersotis multangula* (Hübner, [1803])
 621– *Chersotis elegans* (von Eversmann, 1837)
 622– *Chersotis anatolica* (Draudt, 1936)
 623– *Chersotis larixia* (Guenée, 1852)
 624– *Chersotis cuprea* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 625– *Chersotis fimbriola* (Esper, [1803])
 626– *Chersotis margaritacea* (de Villers, 1789)
 627– *Rhyacia simulans* (Hufnagel, 1766)
 628– *Rhyacia lucipeta* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 629– *Rhyacia helvetina* (Boisduval, 1833)
 630– *Epipsilia latens* (Hübner, [1809])
 631– *Epipsilia cervantes* (Reisser, 1935)
 632– *Epipsilia griseescens* (Fabricius, 1794)
 633– *Standfussiana dalmata* (Staudinger, 1901)
 634– *Standfussiana lucernea* (Linnaeus, 1758)
 635– *Eurois occulta* (Linnaeus, 1758)
 636– *Spaelotis ravida* ([Denis et Schiffermüller], 1775)

- 637– *Spaelotis senna* (Freyer, 1829)
 638– *Opigena polygona* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 639– *Graphiphora augur* (Fabricius, 1775) [90]
 640– *Eugnorisma glareosa* (Esper, 1788)
 641– *Eugnorisma depuncta* (Linnaeus, 1761)
 642– *Eugnorisma arenoflavida* Gómez Bustillo et Arroyo Varela, 1984 [91]
 643– *Xestia (Megasema) c-nigrum* (Linnaeus, 1758)
 644– *Xestia (Megasema) ditrapezium* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 645– *Xestia (Megasema) triangulum* (Hufnagel, 1766)
 646– *Xestia (Megasema) ashworthii* (Doubleday, 1855)
 647– *Xestia (Xestia) baja* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 648– *Xestia (Xestia) rhomboidea* (Esper, 1790)
 649– *Xestia (Xestia) castanea* (Esper, 1798)
 650– *Xestia (Xestia) trifida* (Fischer von Waldheim, 1820)
 651– *Xestia (Xestia) ochreago* (Hübner, [1809])
 652– *Xestia (Xestia) sexstrigata* (Haworth, 1809) [92]
 653– *Xestia (Xestia) xanthographa* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 654– *Xestia (Xestia) kermesina* (Mabille, 1869)
 655– *Xestia (Xestia) agathina* (Duponchel, 1827)
 656– *Cerastis rubricosa* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 657– *Facastis faceta* (Treitschke, 1835)
 658– *Naenia typica* (Linnaeus, 1758)
 659– *Anaplectoides prasina* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 660– *Protolampra sobrina* (Duponchel, 1843)

Agrotini Grote, 1895

- 661– *Peridroma saucia* (Hübner, [1808])
 662– *Parexarnis fugax* (Treitschke, 1825)
 663– *Euxoa (Pleonectopoda) continentalis* Reisser, 1935 [93]
 664– *Euxoa (Pleonectopoda) nevadensis* Corti, 1928
 665– *Euxoa (Euxoa) culminicola* (Staudinger, 1870)
 666– *Euxoa (Euxoa) decora* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 667– *Euxoa (Euxoa) conspicua* (Hübner, [1823]) [94]
 668– *Euxoa (Euxoa) temera* (Hübner, [1808])
 669– *Euxoa (Euxoa) vitta* (Esper, 1789)
 670– *Euxoa (Euxoa) obelisca* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 671– *Euxoa (Euxoa) crypta* (Dadd, 1927) [95]
 672– *Euxoa (Euxoa) tritici* (Linnaeus, 1761) [95]
 673– *Euxoa (Euxoa) eruta* (Hübner, [1817]) [95]
 674– *Euxoa (Euxoa) oranaria* Bang-Haas, 1906 [96]
 675– *Euxoa (Euxoa) nigricans* (Linnaeus, 1761)
 676– *Euxoa (Euxoa) aquilina* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 677– *Euxoa (Euxoa) wagneri* Corti, 1926
 678– *Euxoa (Euxoa) mendelis* Fernández, 1915
 679– *Euxoa (Euxoa) hastifera* (Donzel, 1847) [97]
 680– *Euxoa (Euxoa) cos* (Hübner, [1824])
 681– *Euxoa (Euxoa) powelli* (Oberthür, 1912)
 682– *Euxoa (Euxoa) recussa* (Hübner, [1817])
 683– *Basistriga flammatra* ([Denis et Schiffermüller], 1775) [98]
 684– *Albocosta musiva* (Hübner, [1803]) [98]
 685– *Dichagyris candelisequa* ([Denis et Schiffermüller], 1775) [98]
 686– *Dichagyris imperator* (Bang-Haas, 1912)
 687– *Dichagyris renigera* (Hübner, [1808])
 688– *Dichagyris constanti* (Millière, 1860)

- 689- *Yigoga signifera* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 690- *Yigoga serraticornis* (Staudinger, 1898)
 691- *Yigoga nigrescens* (Höfner, 1888)
 692- *Yigoga forcipula* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 693- *Yigoga fidelis* (de Joannis, 1903)
 694- *Stenosomides mansoura* (Chrétien, 1911)
 695- *Cladocerotis optabilis* (Boisduval, [1837])
 696- *Powellinia lasserrei* (Oberthür, 1881)
 697- *Powellinia pierreti* (Bugnion, 1837)
 698- *Powellinia boetica* (Rambur, [1837])
 699- *Agrotis obesa* (Boisduval, 1829)
 700- *Agrotis lata* Treitschke, 1835 [99]
 701- *Agrotis crassa* (Hübner, [1803])
 702- *Agrotis ripae* (Hübner, [1823])
 703- *Agrotis alexandriensis* Bethune-Baker, 1894 [100]
 704- *Agrotis puta* (Hübner, [1803])
 705- *Agrotis schawerdai* Bytinsky-Salz, 1937
 706- *Agrotis ipsilon* (Hufnagel, 1766)
 707- *Agrotis trux* (Hübner, [1824])
 708- *Agrotis exclamationis* (Linnaeus, 1758)
 709- *Agrotis clavis* (Hufnagel, 1766)
 710- *Agrotis segetum* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 711- *Agrotis spinifera* (Hübner, [1808]) [101]
 712- *Agrotis sabulosa* Rambur, [1837]
 713- *Agrotis yelai* Fibiger, 1990
 714- *Agrotis vestigialis* (Hufnagel, 1766)
 715- *Agrotis graslini* Rambur, 1848
 716- *Agrotis simplonia* (Geyer in Hübner, [1832])
 717- *Agrotis turatii* Standfuss, 1888
 718- *Agrotis cinerea* ([Denis et Schiffermüller], 1775)
 719- *Agrotis chretieni* (Dumont, 1903)
 720- *Agrotis fatidica* (Hübner, [1824])

NOCTUIDOS DEL ÁREA IBEROBALEAR: ADICIONES Y CORRECCIONES A LA LISTA SISTEMÁTICA, CON CONSIDERACIONES MICRO Y MACROEVOLUTIVAS Y UNA PROPUESTA FILOGENÉTICA GLOBAL (INSECTA: LEPIDOPTERA: NOCTUIDAE)

Noctuids of the Ibero-balearic area: additions and corrections to the systematic list, micro and macroevolutionary considerations and a global phylogenetic proposal (Insecta: Lepidoptera: Noctuidae).

José Luis Yela

| <u>Página (línea)/page (line)</u> | <u>Dice/reads</u> | <u>Debe decir/should read</u> |
|-----------------------------------|---|---|
| Resumen/Abstract: | | |
| 91 (2) | up on | upon |
| 91 (2-3) | referring to previously (up to 1992) unknown Noctuid species for authors | referring to Noctuid species previously (up to 1992) unknown from author's |
| 92 (2) | tomake | to make |
| 92 (19) | Epaña | España |
| 109 (24) y/and 118 (8) | frecuencias genéticas | frecuencias génicas |
| 110 (49) | las especies de Noctuidos | en las especies de Noctuidos |
| 133 (19) | HENRRICH-SCHÄFFER | HERRICH-SCHÄFFER |
| 145 (31) | DALL'ASTA, 1998 | DALL'ASTA, 1988 |
| 158 (33) | Agradecimientos | Agradecimiento |
| 158 (44) | Stephan C. Passoa | Stephen C. Passoa |
| 185 (33) | d»Aubuisson | d'Aubuisson |

UN NUEVO TRECHUS CLAIRVILLE, 1806 DE CANTABRIA, NORTE DE ESPAÑA (COLEOPTERA: CARABIDAE: TRECHINAE)

A new *Trechus* Clairville, 1806, from Cantabria, North Spain (Coleoptera: Carabidae: Trechinae)

Marcos Toribio & Fabriciano Rodríguez

| <u>Página (línea)/page (line)</u> | <u>Dice/reads</u> | <u>Debe decir/should read</u> |
|-----------------------------------|--------------------|-------------------------------|
| 281 (Título) | TRECHUS | <i>TRECHUS</i> |
| 285 (3-4) | según las especies | según los ejemplares |