

**Universidade de São Paulo**  
Instituto de Biociências  
Programa de Pós-Graduação em Zoologia



**Análise cladística e revisão de *Heliura* Butler, com notas sobre *Delphyre* Walker e *Eucereon* Hübner (Lepidoptera, Erebidae, Arctiinae, Arctiini, Ctenuchina)**

**Cladistic analysis and revision of *Heliura* Butler, with notes on *Delphyre* Walker and *Eucereon* Hübner (Lepidoptera, Erebidae, Arctiinae, Arctiini, Ctenuchina)**

**Aluna:** Livia Rodrigues Pinheiro

**Orientador:** Prof. Dr. Marcelo Duarte da Silva

São Paulo, 09 de dezembro de 2013

Lívia Rodrigues Pinheiro

---

**Análise cladística e revisão de *Heliura* Butler, com notas sobre *Delphyre* Walker e *Eucereon* Hübner (Lepidoptera, Erebidae, Arctiinae, Arctiini, Ctenuchina)**

**Cladistic analysis and revision of *Heliura* Butler, with notes on *Delphyre* Walker and *Eucereon* Hübner (Lepidoptera, Erebidae, Arctiinae, Arctiini, Ctenuchina)**

Tese apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, para obtenção de título de Doutor em Ciências, área de concentração: Zoologia.

Orientador: Marcelo Duarte da Silva

São Paulo

**2013**

# Ficha Catalográfica

---

	<p>Pinheiro, Livia Rodrigues Análise cladística e revisão de <i>Heliura</i> Butler, com notas sobre <i>Delphyre</i> Walker e <i>Eucereon</i> Hübner (Lepidoptera, Erebidae, Arctiinae, Arctiini, Ctenuchina) 465 pp.</p> <p>Tese (Doutorado) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Zoologia.</p> <p>1. Taxonomia 2. Análise filogenética 3. Mariposas. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Zoologia.</p>
--	--

Comissão Julgadora:

_____	Prof(a) Dr.(a)
Prof. Dr. (orientador)	
_____	Prof(a) Dr.(a)
Prof(a) Dr.(a)	
_____	Prof(a) Dr.(a)
	Prof(a) Dr.(a)

## Nota taxonômica

Esta tese é parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor no programa de pós-graduação em Zoologia do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Como tal, não é considerada uma publicação de acordo com os requisitos do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica. Por isso, **os novos nomes e atos nomenclaturais aqui propostos** são provisórios, e **não devem em hipótese alguma ser citados**, porque são indisponíveis na literatura zoológica. Os interessados no conteúdo desta dissertação podem utilizá-lo com autorização prévia da autora.

## **Taxonomic note**

**This thesis is part of the requisites to obtain a PhD degree in the graduation program in Zoology of Instituto de Biociências of Universidade de São Paulo. As such, it is not considered a publication according to International Code of Zoological Nomenclature (ICZN). Therefore the new names and nomenclatural acts herein proposed are provisory and unavailable in the zoological literature, and must not be cited. Those interested in the contents of this thesis can use it after previous authorization of the author.**

## Resumo geral

O gênero *Heliura* Butler contava, no início deste trabalho, com 53 nomes e 40 espécies válidas. Foi realizada uma análise cladística com o intuito de testar o monofilétismo do gênero e construir uma hipótese de relações filogenéticas entre suas espécies. A análise mostrou que o conceito prévio de *Heliura* era polifilético, o que também se revelou verdadeiro para todos os gêneros estudados que tiveram mais de uma espécie incluída nas análises. Este gênero, como aqui redefinido, é composto por 66 espécies no *sensu stricto*, dentre as quais 16 são **espécies novas**, e 76 no *sensu lato* (incluindo as espécies *incertae sedis*). Tal rearranjo conta com dois novos sinônimos para *Heliura*, *Ptychotricos* Schaus, **sin. nov.** e *Mesocerea* Hampson, **sin. nov.** Todas as espécies que pertencem a *Heliura* no senso revisado foram redescritas e ilustradas, e tiveram sua distribuição geográfica mapeada. As demais foram realocadas de acordo com o que foi possível apurar a respeito de suas relações filogenéticas. Dentre as que foram realocadas com sucesso, estão *Eucereon baleris* Dyar, **comb. nov.** e *Pseudaethria cosmosomodes* Dognin, **comb. nov.** Dois gêneros novos são criados para realocar outras espécies que não pertencem a *Heliura*: *Bus*, **gen. nov.** e *Dus*, **gen. nov.** Entretanto, não foi possível realocar todas elas, de modo que as demais receberam o status de *incertae sedis*. Onze **novos sinônimos** foram descobertos: *Heliura cadroe* Schaus (= *Acridopsis lucis* Butler), *Pseudaethria cessogae* Schaus (= *Heliura cosmosomodes* Dognin), *Pseudohyaleucerea manicorensis* Rego Barros & Machado (= *Heliura quadriflavata* Kaye), *Delphyre nilammon* Schaus (= *Eucereon inconspicua* Kaye), *Heliura klagesi meridionalis* Rothschild, *Delphyre lemoulti* Draudt (= *Neacerea rhodocrypta* Druce), *Automolis oviplaga* Rothschild (= *Delphyre subapicalis* Dukinfield-Jones), *Theages quadricolor* Walker, *Eucereon quadricolor boreale* Rothschild e *E. quadricolor meridionale* Rothschild (estes três = *Chelonia punctata* Guérin-Meneville) e *Eucereon tigrisoma* Rothschild (= *Galethalea pica* Walker). Outras duas espécies também tratadas aqui em *Heliura*, *H. pierus* Cramer e *H. dares* Cramer, são declaradas *species inquirendae*. *Heliura distincta* Rothschild passa a ser conhecida como *Heliura rothschildi*, **nom. nov.**, uma vez que *Teucer distincta* Rothschild, um ano mais antiga, também passa a fazer parte de *Heliura*. A combinação nova *Heliura elongata* (Schaus), **comb. nov.** é mais antiga que *H. elongata* Rothschild, e, portanto, este último nome passa a ser conhecido como *H. umbrimaculodes* **nom. nov.** São apresentadas notas sobre *Delphyre* Walker e *Eucereon* Hübner, com a revalidação de alguns de seus sinônimos (*Neacerea* Druce, **gen. revalid.** e *Erithales* Poey, **gen. revalid.**), além da criação de um gênero novo, *Aus*, **gen. nov.**, para algumas espécies previamente alocadas em *Delphyre*. As identidades de *Eucereon archias* e *E. punctatum* são discutidas à luz de novas descobertas. **Novas combinações** são propostas em *Galethalea* Butler, *Pseudohyaleucerea* Rego Barros & Machado, *Diabaena* Felder, *Pseudopharus* Hampson, *Eucereon* Hübner e *Rhipha* Walker. Outras duas **espécies novas**

são descritas, em *Delphyre* e *Erithales*. **Lectótipos** foram designados quando apropriado para todos os nomes descritos ou presumivelmente descritos a partir de mais de um espécime.

**Palavras-chave:** análise filogenética, filogenia, taxonomia, sinônimo novo, combinação nova.

## Abstract

The genus *Heliura* Butler had 53 names and 40 valid species at the beginning of this study. A cladistic analysis was performed to test its monophyly, which results showed that it is polyphyletic, as well as all other genera included in the analysis and represented by more than one taxon. *Heliura*, as defined here, comprises 66 species in its *sensu stricto*, 16 of which are new, and 76 in its *sensu lato* (which includes *incertae sedis* species). This arrangement counts with two new synonyms for *Heliura*, *Ptychotricos* Schaus, **sin. nov.** e *Mesocerea* Hampson, **sin. nov.** All the species belonging to *Heliura* in the sense here defended were redescribed, illustrated and mapped. The other ones were rearranged according to the results obtained at the analysis. Among those successfully placed in genera already described are *Eucereon baleris* Dyar, **comb. nov.** and *Pseudaethria cosmosomodes* Dognin, **comb. nov.** Two new genera were created to place other species that do not belong in *Heliura*: *Bus*, **gen. nov.** and *Dus*, **gen. nov.** However, it was not possible to place confidently all the species that do not belong in *Heliura*, and those which phylogenetic positions remain a mystery were given the status of *incertae sedis*. Eleven **new synonyms** were discovered: *Heliura cadroe* Schaus (= *Acridopsis lucis* Butler), *Pseudohyaleucerea manicorensis* Rego Barros & Machado (= *Heliura quadriflavata* Kaye), *Delphyre nilammon* Schaus (= *Eucereon inconspicua* Kaye), *Heliura klagesi meridionalis* Rothschild, *Delphyre lemoulti* Draudt (= *Neacerea rhodocrypta* Druce), *Automolis oviplaga* Rothschild (= *Delphyre subapicalis* Dukinfield-Jones), *Theages quadricolor* Walker, *Eucereon quadricolor boreale* Rothschild e *E. quadricolor meridionale* Rothschild (these three = *Chelonia punctata* Guérin-Meneville), and *Eucereon tigrisoma* Rothschild (= *Galethalea pica* Walker). Two other species here treated in *Heliura* were declared *species inquirendae*: *H. pierus* Cramer and *H. dares* Cramer. *Heliura distincta* Rothschild received a new name, *Heliura rothschildi*, **nom. nov.**, because *Teucer distincta* Rothschild, which is one year older, is now also part of *Heliura*. At last, notes on *Delphyre* Walker and *Eucereon* Hübner are provided, with the revalidation of some of its synonyms (*Neacerea* Druce, **gen. revalid.** and *Erithales* Poey, **gen. revalid.**), plus the creation of a new genus, *Aus*, **gen. nov.**, for some species previously placed in *Delphyre*. The identities of *Eucereon archias* and *E. punctatum* are discussed based on new evidence. **New combinations** are proposed in *Galethalea* Butler, *Pseudohyaleucerea* Rego Barros & Machado, *Diabaena* Felder, *Pseudopharus* Hampson, *Eucereon* Hübner, and *Rhipha* Walker. Two other **new species** are described, in *Delphyre* and *Erithales*. **Lectotypes** were designated when appropriated for all names described or supposedly described from more than one specimen.

**Keywords:** phylogenetic analysis, phylogeny, taxonomy, new synonym, new combination.

# Introdução Geral

## Contexto taxonômico

Este estudo trata do gênero *Heliura* Butler, 1876 que compõe 40 espécies válidas de mariposas relativamente pequenas, predominantemente de hábito noturno. O gênero se distribui por todo o Neotrópico, com exceção do oeste dos Andes, sendo que a maioria das espécies é encontrada no bioma amazônico.

A classificação vigente do gênero é dada abaixo, seguida de algumas considerações acerca de cada grande grupo do qual *Heliura* faz parte:

Ordem Lepidoptera

Superfamília Noctuoidea

Família Erebidae

Subfamília Arctiinae

Tribo Arctiini

Subtribo Ctenuchina

## Ordem Lepidoptera

É uma das cinco ordens megadiversas de Insecta (as demais são, em ordem de riqueza de espécies, Coleoptera, Hymenoptera, Diptera e Hemiptera), contando com aproximadamente 160.000 espécies descritas, distribuídas em 47 superfamílias e 124 famílias (Kristensen *et al.*, 2007). As estimativas de número de espécies ainda a serem descritas gira entre 150.000 e 500.000 (Powell, 2003; Aguiar *et al.*, 2009).

O monofiletismo dos lepidópteros é muito bem sustentado – um único trabalho (Kristensen, 1984) encontrou 27 autapomorfias, sendo as mais evidentes a perda do ocelo mediano, presença do órgão de vom Rath no último palpômero labial e tíbias anteriores portando uma epífise em sua face interior. O mesmo é verdadeiro para sua posição dentro de Insecta, como grupo-irmão de Trichoptera em um clado denominado Amphiesmenoptera, que é sustentado por pelo menos 20 autapomorfias (Kristensen, 1975, 1991; Wheeler *et al.*, 2001; Whiting, 2002). Amphiesmenoptera, por sua vez, constitui, juntamente com os Antliophora (Mecoptera, Siphonaptera e Diptera) o clado panorpóide (também chamado mecopteróide) dentro de Holometabola (Kristensen, 1991).

A fácil caracterização dos lepidópteros contrasta com seu registro fóssil pobre e curto. A evidência mais antiga da existência do grupo data do Jurássico Inferior (199 a 175 m.a.) (Whalley, 1985). Há evidências de que a maior irradiação de Lepidoptera ocorreu no início do

Cretáceo, juntamente com as angiospermas (Powell *et al.*, 1998). Portanto, não é coincidência que Lepidoptera constitua a maior linhagem de insetos fitófagos, rivalizada apenas pelos coleópteros Phytophaga (Chrysomeloidea e Curculionoidea) (Crowson, 1981). A maioria das larvas de borboletas e mariposas alimenta-se de plantas, sendo que virtualmente todas as famílias vegetais, de hepáticas e musgos a angiospermas, são utilizadas por esses insetos.

### **Superfamília Noctuoidea**

Noctuoidea é a maior superfamília de Lepidoptera, compreendendo aproximadamente metade de todas as espécies de lepidópteros descritos, e perfazendo um total de cerca de 7.200 gêneros e 70.000 espécies (Kitching & Rawlins, 1998). Talvez haja mais de 10.000 novas espécies a serem descritas (Miller, 1991). Os gêneros de todas as famílias de Noctuoidea foram catalogados por Nye (1975) e Watson *et al.* (1980).

O grupo ocorre em todas as regiões biogeográficas e seu registro fóssil é jovem, indo do Terciário Médio ao Superior; infelizmente, é pobre demais para ser filogeneticamente informativo (Kristensen & Skalski, 1998). A maioria das famílias de Noctuoidea é conhecida somente do Eoceno ao Pleistoceno (Kristensen & Skalski, 1998).

O conceito primordial do grupo data dos grupos *Noctua*, *Phalaena* e *Sphinx* de Linnaeus (1758). No entanto, o conceito atual de Noctuoidea foi estabelecido somente após Eggers (1917), que notou a presença do órgão timpânico metatorácico também em Notodontidae, que até então era arrolada em uma superfamília à parte, Notodontoidea. Apesar de a constituição e a delimitação de Noctuoidea com base neste caráter serem aparentemente robustas (Kitching & Rawlins, 1998; Mitchell *et al.*, 2006), e não terem sido contestadas desde então, as opiniões sobre a classificação interna do grupo sempre foram divergentes.

O histórico da classificação de Noctuoidea foi sumarizado por Speidel & Naumann (2004), mas ele sofreu drásticas alterações nos últimos anos. Depois de Linnaeus, Hübner (1816-1826) foi o primeiro autor a tratar de grande parte dos Noctuoidea atuais, com uma nova proposta de classificação, na qual foram criados os grupos (denominados “falanges”) Sphinges, Phalaenae e Noctuae, que continham, entre outros, os atuais Noctuoidea, exceto Notodontidae.

A próxima grande contribuição à classificação da superfamília foi de Herrich-Schäffer (1845), que reorganizou toda a classificação de Lepidoptera com base principalmente em caracteres de venação alar. Uma das grandes contribuições deste autor foi a separação de Syntomidae (os atuais Ctenuchina, Euchromiina e Syntomini, todos vigentemente classificados dentro de Arctiinae) dos Zygaenidae. Entretanto, seu trabalho foi ignorado pelos autores britânicos contemporâneos, gerando uma mistura de classificações usada na mesma época. As principais divergências da classificação proposta por Herrich-Schäffer em relação à atual é a não separação, por aquele autor, de Noctuoidea e Bombycoidea, e o tratamento de Syntomidae fora deste grande grupo. O reconhecimento de Syntomidae como noctuóideos veio com

Hampson (1898). A última grande alteração na composição de Noctuoidea foi a inclusão de Notodontidae por Eggers (1917).

De acordo com Richards (1932), Noctuoidea tem sido tradicionalmente dividida em dois grupos: trífida (trifid), cujo tronco da veia cubital aparenta possuir três ramos (com a veia M2 reduzida, ausente, ou se ramificando a igual distância de M1 e M3), e quadrfida (quadrid), cujo tronco da cubital aparenta ter quatro ramos (com a veia M2 se bifurcando próximo a M3). Os trifídeos tradicionalmente incluem Doidae, Oenosandridae e Notodontidae, e os quadrfídeos, os demais Noctuoidea. Esta terminologia não deve ser confundida à aplicada a subfamílias de Noctuidae em relação às asas posteriores (Kitching, 1984). Para tratar das características das asas posteriores dos Noctuidae, são usados os termos trifíneos (trifine) e quadrfíneos (quadrfine) (Lafontaine & Fibiger, 2006).

O primeiros diagramas tentando mostrar as relações filogenéticas entre os Noctuoidea datam de tempos pré-cladísticos. O primeiro é o de Hampson (1898), que mostra Sphingidae mais próximo de Noctuidae do que Notodontidae. Forbes (1923) e Richards (1932) incorporaram a descoberta de Eggers (1917) e incluíram Notodontidae em Noctuoidea, embora em configurações diferentes.

Na sequência vieram as duas classificações de Kiriakoff (1956a, b), baseadas na estrutura timpânica e que têm como estrutura comum a subdivisão dos atuais Noctuoidea em dois grandes grupos, os Notodontoidea e os Noctuoidea *sensu stricto*, englobando os demais grupos.

A estrutura geral das duas propostas de Kiriakoff (1956a, b) foi em grande parte seguida ao longo do século XX, embora o número de famílias e as hipóteses de relações filogenéticas entre elas não fossem os mesmos entre os autores (e.g., Brock, 1971; Watson *et al.*, 1980; Franclemont & Todd, 1983; Minet, 1983, 1986; Kristensen, 1985; Scoble, 1992). A maior parte dos pesquisadores modernos antes de Fibiger & Lafontaine (2005) – primeiro marco contemporâneo na classificação de Noctuoidea – tratava esses lepidópteros como um grupo composto por pelo menos cinco famílias – Noctuidae, Arctiidae, Lymantriidae, Notodontidae e Doidae. O número exato de famílias reconhecidas era muito variável segundo o autor devido a variações na classificação de alguns grupos, ora tratados como família, ora como subfamília (e.g., Nolidae/Nolinae, Pericopidae/Pericopinae, Ctenuchidae/Ctenuchinae, etc.). As únicas vozes dissonantes (Pinhey, 1975; Tikhomirov, 1981; Barlow, 1982 *apud* Miller, 1991) que ainda incluíam Notodontidae e Doidae em uma superfamília separada, Notodontoidea, o faziam devido a diferenças estruturais na morfologia dos tímpanos. Entretanto, a simples presença destas estruturas é atualmente aceita como sinapomorfia de Noctuoidea, a despeito de mudanças estruturais que possam ter havido na evolução de seus grupos (Nielsen, 1989; Miller, 1991; Kitching & Rawlins, 1998).

Estudos moleculares começaram a aparecer e questionar antigos consensos na filogenia e classificação de Noctuoidea. O primeiro, de Weller *et al.* (1994), é atualmente

desacreditado, uma vez que obteve resultados considerados espúrios presumivelmente em razão dos genes utilizados.

Os primeiros marcos modernos na classificação dos Noctuoidea foram os trabalhos de Fibiger & Lafontaine (2005), Lafontaine & Fibiger (2006) e Mitchell *et al.* (2006). A classificação dos dois primeiros foi proposta sem o suporte de análises formais (com base em sinapomorfias putativas propostas na literatura, *e.g.*, Kitching & Rawlins, 1998), enquanto o segundo apresentou sua proposta de classificação baseada em uma filogenia molecular. Fibiger & Lafontaine (2005) consideraram dez famílias: Oenosandridae, Doidae, Notodontidae, Noctuidae, Micronoctuidae, Strepsimanidae, Nolidae, Lymantriidae, Arctiidae e Erebidae. Este número foi rebaixado a cinco por Lafontaine & Fibiger (2006), que preferiram incluir as cinco últimas famílias supracitadas como subfamílias de Noctuidae baseado na venação quadrífida das asas anteriores (grupo que teve um suporte robusto no estudo de Mitchell *et al.*, 2006) e na presença de um esclerito timpânico. A proposta de Lafontaine & Fibiger (2006) foi prontamente aceita por alguns autores (Kristensen *et al.*, 2007; Schmidt & Opler, 2008, mas rejeitada por outros (Weller *et al.*, 2008).

Apesar de o clado dos quadrífideos ter sido bem suportado pelo estudo de Lafontaine & Fibiger (2006), as relações de parentesco dentro do grupo permaneceram extremamente problemáticas, havendo consenso apenas quanto ao não monofiletismo dos noctuóideos trifídeos e o monofiletismo dos quadrífideos. Este problema foi endereçado por Zahiri *et al.* (2011), que no estudo mais amplo já realizado para os Noctuoidea, recuperaram um forte sinal filogenético para seis ramos, aos quais deram status de família: Oenosandridae, Notodontidae, Erebidae, Nolidae, Euteliidae e Noctuidae. Os conceitos de Erebidae e Noctuidae destes últimos autores são particularmente distintos dos conceitos antigos, uma vez que Erebidae *sensu* Zahiri *et al.* (2011) engloba Erebiniae, Herminiinae, Aganainae, Catocalinae, Calpinae, entre outras, tradicionalmente tratadas como Noctuidae, além de Arctiinae, tradicionalmente tratada como família (exceto após Lafontaine & Fibiger, 2006).

Apesar de ainda haver muito a esclarecer acerca das relações filogenéticas dos Noctuoidea, especialmente dentro de Erebidae, o suporte obtido para este e os demais clados obtidos por Zahiri *et al.* (2011) tem sido considerado robustos o suficiente para a adoção geral desta nova proposta de classificação. Tal proposta foi aceita por van Nieuwerkerken *et al.* (2011).

### **Família Erebidae**

Erebida Leach, [1815] foi erigida como família em Noctuides Leach, [1815] para acomodar somente *Erebus* Latreille, 1810. É uma família de Noctuoidea de histórico atribulado que se enquadra no grupo dos quadrífideos, e, dentro deste, no dos quadrífideos. Além das alterações usuais devido ao acréscimo de gêneros, a família sofreu tratamentos bastante diferentes ao longo de sua história devido a discordâncias quanto à sua composição, fruto da ausência de qualquer definição baseada em caracteres exclusivos. Na metade do século XIX o

grupo já era composto por diversos outros gêneros e declaradamente não passível de caracterização por meio de caracteres exclusivos (Guenée, 1852). As diferentes visões por diferentes autores acerca de quais caracteres deveriam ser priorizados em relação a outros na construção da classificação e determinação dos grupos fez com que inúmeras configurações coexistissem (ver Kitching, 1984). Este problema era comum a todos os grupos da época, não somente a Lepidoptera. Por isso, o prosseguimento do tratamento de Erebidae na literatura foi mais ou menos difuso, por vezes não havendo o reconhecimento do grupo como tal, neste caso sendo tratados juntamente com o que hoje é reconhecido como Catocalinae.

A série de catálogos de George Hampson (*Catalogue of the Lepidoptera Phalaenae in the British Museum*) constrói a base para a classificação de grande parte dos Noctuoidea que perdurou até recentemente. Neles, Hampson (1913) desconsiderou Erebidae. Coube a Forbes (1954) reinstaurar a subfamília Erebinae, utilizando os estudos de Richards (1932) sobre a morfologia timpânica. Forbes (1954) inclusive propôs tribos para Erebinae (Erebini, Panopodini, Synedini, Anomiini e Scoliopterygini), embora não tenha conseguido apresentar caracteres exclusivos para o grupo, ou mesmo alocar todos os gêneros que estudou em alguma destas tribos. É provável que isto, mais a influência da classificação de Hampson (1913), e o fato de este trabalho ser restrito à fauna neártica, ter levado vários autores subsequentes a desconsiderarem a subfamília Erebinae, tratando seus gêneros *senso* Forbes (1954) em Catocalinae (conforme sumarizado em Nye, 1975).

O primeiro tratamento próximo ao conceito moderno de Erebidae foi o de Fibiger & Lafontaine (2005), que elevaram o táxon à família, incluindo nele vários grupos por eles considerados subfamílias (Herminiinae, Hypenodinae, Hypeninae, Catocalinae, Calpinae, Hypeninae, Stictopterinae, Euteliinae e Araeopteroninae). Além disso, várias reconfigurações foram propostas para grupos dentro de Erebidae, principalmente dentro de Catocalinae, Calpinae e Erebinae. O monofiletismo de Erebidae, conforme proposto por estes autores, foi presumido – e não testado em uma reconstrução filogenética formal – com base em dois caracteres morfológicos: escáfio esclerotizado dorsalmente e presença de abas laterais na fiandeira larval. As famílias Nolidae, Lymantriidae e Arctiidae foram consideradas próximas de Erebidae por compartilharem com grande parte dos grupos desta última a venação inteiramente quadrífnea e a fusão do esclerito pleural com a margem posterior do tegume.

Lafontaine & Fibiger (2006) revisaram a classificação de Fibiger & Lafontaine (2005), propondo o rebaixamento de Arctiidae, Lymantriidae e Erebidae, dentre outras, a subfamílias de Noctuidae, ainda baseando-se em caracteres morfológicos presumivelmente sinapomórficos, conforme discutido na literatura anterior a eles (*e.g.*, Kitching & Rawlins, 1998). Zahir *et al.* (2011), a partir de uma filogenia molecular baseada em oito genes e mais de 150 terminais, refutaram tal proposta, reestabelecendo Erebidae como família, e alocando neste grupo as subfamílias Aganainae, Herminiinae, Lymantriinae, Arctiinae, Catocalinae, Calpinae, Erebinae e Phytometrinae (as quatro últimas recuperadas como polifiléticas). Entretanto, apesar do bom suporte obtido para Erebidae como um grupo monofilético, as relações entre

seus grupos não foram bem suportadas neste estudo. Esta questão específica foi tratada posteriormente por Zahiri *et al.* (2012). Os autores se basearam em oito genes e 237 terminais, dentre eles vários representantes dos gêneros-tipo de quase todas as subfamílias previamente propostas, e conseguiram bom suporte para 18 subfamílias. Embora uma caracterização morfológica de Erebiidae *sensu* Zahiri *et al.* (2012) não tenha sido obtida, o suporte para boa parte destas 18 subfamílias é robusto, particularmente de Lymantriinae e Arctiinae.

### **Subfamília Arctiinae**

Arctides Leach, [1815] foi descrita contendo somente dois gêneros, *Arctia* Schrank, 1802 e *Callimorpha* Latreille, 1809. O grupo compreende atualmente cerca de 11.000 espécies (Jacobson & Weller, 2002), 2.000 das quais ocorrem no Brasil (Brown & Freitas, 1999). Tradicionalmente tratado como família, ele foi primeiramente considerado como subfamília por Kiriakoff (1963), que atribuiu ao grupo status de subfamília de Noctuidae devido à posição do capuz timpânico.

Vários grupos foram historicamente considerados grupo-irmão de Arctiinae, sendo Lymantriinae (Holloway, 1988), Nolinae (Kitching & Rawlins, 1998), Herminiinae (Jacobson & Weller, 2002) e Aganainae (Kitching, 1984) os mais frequentes. Mesmo após Zahiri *et al.* (2011) não há consenso sobre qual o seu grupo-irmão, uma vez que as relações entre Erebiidae permaneceram obscuras neste estudo. Entretanto, o monofiletismo de Arctiinae não está em questão, pois tem bom suporte em todas as filogenias moleculares publicadas até o momento (com exceção de Weller *et al.*, 1994, ver acima) e é suportado pelas seguintes sinapomorfias (Jacobson & Weller, 2002):

- (i) glândulas dorsais de feromônio com abertura horizontal, associadas às papilas anais das fêmeas;
- (ii) mandíbulas das larvas com uma reentrância triangular no dente dorsal;
- (iii) perda da glândula eversível látero-ventral nas larvas;
- (iv) tímбалos nos metaepisternos (eles ocorrem em ambos os sexos, embora em muitos Ctenuchina, Euchromiina e Syntomini sejam reduzidos, ou os tenham perdido por completo);
- (v) bolso IV do tímpano aberto.

Alguns destes caracteres (i e iv) já haviam sido considerados potenciais sinapomorfias de Arctiinae por Kitching & Rawlins (1998), que também sugeriram outros, oriundos de estágios larvais: (vi) cerdas D1 e D2 do meso e metatórax fundidas em uma única verruga, e (vii) cerda L3 bissetosa do terceiro ao sexto segmento abdominal. Estes autores apontam que o segundo caráter é encontrado apenas em larvas desprovidas de cerdas secundárias, e que ambos evoluíram independentemente em dois gêneros fora de Arctiinae: *Acronicta* Ochsenheimer, 1816 (Acronictinae) e *Diloba* Boisduval, 1837 (Dilobinae). O caráter (vi) não foi encontrado por Jacobson & Weller (2002) como sinapomorfia do grupo; o (vii) não foi tratado por elas.

A classificação de Arctiinae tem um histórico relativamente atribulado. Embora Nolinae, Aganainae e Cocytiinae tenham sido várias vezes incluídas em “Arctiidae”, a maioria das classificações considerava a então família contendo quatro subfamílias – Lithosiinae, Arctiinae, Ctenuchinae e Pericopinae (e.g., Franclemont & Todd, 1983; Common & Nielsen, 1991) – ou cinco, as anteriores mais Thyretinae (e.g., Holloway, 1988; Scoble, 1992). Estas subfamílias foram tratadas, juntamente com Callimorphinae e Nyctemerinae, em diferentes categorias taxonômicas, variando de autor para autor, sem grande preocupação com seu monofiletismo (Jacobson & Weller, 2002). No entanto, em vários momentos houve a retirada de algumas destas subfamílias de Arctiidae para famílias próprias. Assim, para muitos autores havia, além da família Arctiidae, as famílias Lithosiidae, Pericopidae e Ctenuchidae, por exemplo (e.g., Kirby, 1892). A Tabela 1, modificada de Watson *et al.* (1980) e de Jacobson & Weller (2002), dá uma ideia das propostas de classificação de Arctiinae ao longo do tempo.

A classificação atual é baseada principalmente no estudo de Jacobson & Weller (2002), com os *rankings* adaptados segundo a proposta de Zahiri *et al.* (2011). Ela inclui, ainda, as subtribos Callimorphina, delimitada por DaCosta & Weller (2005), e Amerilina, proposta como tribo e aqui adaptada para subtribo, para adaptar-se à proposta de Zahiri *et al.* (2011), por Dubatolov & de Vos (2010), e apresenta a seguinte configuração:

Família Erebidae

Subfamília Arctiinae

Tribo Lithosiini

Tribo Syntomini

Tribo Arctiini

Subtribo Arctiina

Subtribo Phaegopterina

Subtribo Callimorphina

Subtribo Pericopina

Subtribo Ctenuchina

Subtribo Euchromiina

Subtribo Ameriliina

Sua principal diferença em relação à maioria das classificações anteriores é o posicionamento de Syntomini, considerada por muitos autores (de Herrich-Schäffer, 1845 até Minet, 1991) como proximamente relacionada à Ctenuchina e Euchromiina.

Outras subtribos propostas na literatura, como Belemnini e Nyctemerini, carecem de evidências que atestem sua validade, e seus gêneros têm sido tratados em alguma das subtribos acima reconhecidas.

### **Tribo Arctiini**

O conceito de Arctiini englobando Arctiina, Callimorphina, Pericopina, Phaegopterina, Ctenuchina e Euchromiina deriva do estudo de Jacobson & Weller (2002), uma vez que anteriormente inexistia estudo cladístico para Arctiinae e havia praticamente tantas propostas de classificação quanto autores (*e.g.*, Hampson, 1898, 1901, 1914, 1920; Forbes, 1939, 1960; Ferguson, 1985; Kôda, 1987, 1988 *apud* Miller, 1991; Kitching & Rawlins, 1998). Entretanto, a maioria dos grupos obtidos por aquelas autoras já eram reconhecidos na literatura, embora com configurações e relações filogenéticas diferentes.

As tentativas de caracterizar larvas e pupas das subtribos de Arctiini, no passado, foram infrutíferas devido à ausência de material do neotrópico, região de maior representatividade dos grupos, e, portanto, crucial para o estabelecimento de generalizações sobre a morfologia das subtribos (Kitching & Rawlins, 1998). O trabalho de Ferguson (1985) contou com número muito reduzido de espécies, e o de Kôda (1987, 1988 *apud* Miller, 1991) foi restrito à fauna neártica. Kitching & Rawlins (1998) sugeriram que a presença de um retináculo alongado nos machos e de ganchos heteróideos pudessem ser sinapomorfias para Arctiini. O estudo de Jacobson & Weller (2002) mostrou o grupo sustentado por cinco sinapomorfias, sendo reconhecida somente uma das anteriormente citadas:

- (i) Larvópodos com ganchos heteróideos;
- (ii) Glândulas de feromônio dorsais das fêmeas divididas e digitiformes;
- (iii) Ocelos com um anel melanizado ao redor da lente;
- (iv) Espirotromba não alcançando a região posterior do tórax, mas mais longa que a cabeça;
- (v) Apódemas esternais do segmento abdominal II fortemente unidos ao esterno.

Somente as duas primeiras características tiveram origem única em Arctiini.

A configuração obtida por estas autoras para as relações filogenéticas de Arctiini é a seguinte: Arctiina (Callimorphina (“Grupo *Euchaetes*”<sup>1</sup> (Pericopina (Phaegopterina (Ctenuchina + Euchromiina))))).

### **Subtribo Ctenuchina**

---

<sup>1</sup> Grupo não monofilético, composto pelos gêneros *Euchaetes* (incertae sedis) e o clado *Cycnia* + *Ectypia*.

O primeiro conceito do grupo que compunha as espécies já descritas dos atuais Ctenuchina incluía, também, os atuais Syntomini e os Zygaenidae (e.g., Hübner, 1816). Foi Herrich-Schäffer (1845) quem separou o que ele chamou de Syntomidae (Ctenuchina e Euchromiina, mais os Syntomini) dos Zygaenidae. Embora a separação destes dois grupos seja hoje considerada correta, o autor alocou o que chamou de Syntomidae fora do que hoje chamamos de Noctuoidea, uma configuração que foi reinterpretada por Hampson (1898), que os posicionou próximos do que chamava de Arctiidae (na verdade este autor acreditava que eles eram o grupo mais derivado dentro de Lepidoptera e que seus ancestrais teriam sido muito próximos aos Arctiidae).

A subtribo foi considerada por muitos autores como família, ora chamada de Syntomidae, ou Ctenuchidae, Euchromiidae, ou, ainda, Amatidae (e.g., Hampson, 1898; Hampson, 1914; Forbes, 1939; Watson *et al.*, 1980). Sua composição só foi moldada nos termos hoje aceitos após Jacobson & Weller (2002), com a exclusão dos Syntomini africanos. Ctenuchina tornou-se, pois, um grupo predominantemente neotropical, com alguns poucos representantes neárticos.

Segundo Jacobson & Weller (2002), Ctenuchina é monofilético e grupo-irmão de Euchromiina. Entretanto, esta hipótese é baseada em dados insuficientes (tanto em autapomorfias quanto número de terminais), e já foi questionada inclusive por uma de suas autoras (Weller *et al.*, 2008). Inexiste no momento proposta mais recente de estabelecimento do monofiletismo de Ctenuchina, e é provável que o grupo não seja monofilético em sua configuração atual (Weller *et al.*, 2008).

A incerteza da classificação tribal se reflete também na pobre delimitação dos gêneros de Ctenuchina. Poucos foram revisados de acordo com conceitos modernos de delimitação de táxons (com base em autapomorfias) (Dietz & Duckworth 1976; Field 1975; Dietz 1994; Simmons & Weller 2006; Simmons, 2006; Pinheiro & Duarte, 2010), e a insatisfação com a delimitação de muitos dos gêneros vem de longa data (Forbes, 1939).

Esta tese se propõe a contribuir para uma melhor classificação de Ctenuchina, revisando detalhadamente um de seus grandes gêneros, *Heliura* Butler, 1876, propondo alterações taxonômicas em outros, e discutindo possíveis pontos de partida para investigações posteriores.

## Conclusões

- *Heliura* passa a contar com 76 espécies *sensu lato* e 66 *sensu stricto* (sendo 16 destas últimas espécies novas) e dois sinônimos genéricos: *Ptychotricos* Schaus, **sin. nov.** e *Mesocerea* Hampson, **sin. nov.**
- Algumas das espécies que não pertencem ao conceito monofilético de *Heliura* aqui defendido foram realocadas para gêneros já descritos: *Eucereon baleris* Dyar, **comb. rest.** e *Pseudaethria cosmosomodes* Dognin, **comb. nov.**
- Dois gêneros novos foram criados para realocar outras espécies que não pertencem a *Heliura*: *Bus*, **gen. nov.** e *Dus*, **gen. nov.**
- Onze **sinônimos novos** foram descobertos: *Heliura cadroe* Schaus (= *Acridopsis lucis* Butler), *Pseudaethria cessogae* Schaus (= *Heliura cosmosomodes* Dognin), *Pseudohyaleucerea manicorensis* Rego Barros & Machado (= *Heliura quadriflavata* Kaye), *Delphyre nilammon* Schaus (= *Eucereon inconspicua* Kaye), *Heliura klagesi meridionalis* Rothschild, *Delphyre lemoulti* Draudt (= *Neacerea rhodocrypta* Druce), *Automolis oviplaga* Rothschild (= *Delphyre subapicalis* Dukinfield-Jones), *Theages quadricolor* Walker, *Eucereon quadricolor boreale* Rothschild e *E. quadricolor meridionale* Rothschild (estes três = *Chelonia punctata* Guérin-Meneville) e *Eucereon tigrisoma* Rothschild (= *Galethalea pica* Walker).
- *Heliura pierus* Cramer e *H. dares* Cramer foram declaradas *species inquirendae*.
- *Heliura distincta* Rothschild passa a ser conhecida como *Heliura rothschildi*, **nom. nov.**, uma vez que *Teucer distincta* Rothschild, um ano mais antiga, também passa a fazer parte de *Heliura*.
- A combinação nova *Heliura elongata* (Schaus), **comb. nov.** é mais antiga que *H. elongata* Rothschild, e, portanto, este último nome passa a ser conhecido como *H. umbrimaculodes* **nom. nov.**
- Os gêneros *Neacerea* Druce e *Erithales* Poey, previamente sinônimos de *Delphyre* Walker e *Eucereon* Hübner, respectivamente, são **revalidados**.
- *Aus*, **gen. nov.** é erigido para algumas espécies previamente alocadas em *Delphyre*.
- As identidades de *Eucereon archias* e *E. punctatum* são discutidas à luz de novas descobertas.
- **Novas combinações** são propostas em *Galethalea* Butler, *Pseudohyaleucerea* Rego Barros & Machado, *Diabaena* Felder, *Eucereon* Hübner, *Pseudopharus* Hampson e *Rhipha* Walker.
- Além das espécies novas de *Heliura*, outras duas foram descritas, uma em *Delphyre* e outra em *Erithales*: *D. venezuelana* **sp. nov.** e *Erithales leticiae* **sp. nov.**
- **Lectótipos** foram designados quando apropriado para todos os nomes descritos ou presumivelmente descritos a partir de mais de um espécime.

## Referências Bibliográficas

- AGUIAR, A. P.; SANTOS, B. F.; COURI, M. S.; RAFAEL, J. A.; COSTA, C.; IDE, S.; DUARTE, M.; GRAZIA, J.; SCHWERTNER, C. F.; FREITAS, A. V. L. & AZEVEDO, C. O. 2009. Insecta, p. 131-155. *In*: (R. M. Rocha & W. A. Boeger, orgs.). **Estado da arte e perspectivas para a Zoologia no Brasil**. Ed. UFPR, Curitiba, 296 pp.
- BOISDUVAL, J. B. A. D. [1837] 1834. **Icones historique des Lépidoptères d'Europe nouveaux ou peu connus. Collection, avec figures coloriées, des papillons d'Europe nouvellement découverts; ouvrage formant le complément de tous les auteurs iconographes. Tome Second**. Paris, 192 pp. + 84 pl.
- BROCK, J. P. 1971. A contribution towards an understanding of the morphology and phylogeny of the ditrysian Lepidoptera. *Journal of Natural History* 5: 29-102.
- BROWN JR., K.S. & FREITAS, A.V.L. 1999. Lepidoptera, pp.225-243. *In*: Brandão, C.R.F. & Cancellato, E.M. (Eds) **Biodiversidade do Estado de São Paulo, Brasil: síntese do conhecimento ao final do século XX. V. 5 – Invertebrados terrestres**. FAPESP, São Paulo, 279 pp.
- BUTLER, A. G. 1876. On the subfamilies Antichlorinae and Charideinae of the Lepidopterous families Zygaenidae and Arctiidae. *Journal of the Linnean Society of London (Zoology)* 12 (63): 408-433.
- COMMON, I. F. B. & NIELSEN, E. S. 1991. Lepidoptera (Butterflies and moths), pp. 817-915. *In*: CSIRO, Division of Entomology. **The Insects of Australia vol. II**, 2<sup>a</sup> ed. Cornell University Press, Ithaca, NY.
- CROWSON, R. A. 1981. **The biology of the Coleoptera**. Academic Press, London, xii + 802 pp.
- DACOSTA, M. A. & WELLER, S. J. 2005. Phylogeny and classification of Callimorphini (Lepidoptera: Arctiidae: Arctiinae). *Zootaxa* 1025: 1-94.
- DIETZ, R. E., IV & DUCKWORTH, W. D. 1976. A review of the genus *Horama* Hübner and reestablishment of the genus *Poliopastea* Hampson (Lepidoptera: Ctenuchidae). *Smithsonian Contributions to Zoology* 215: 1-53.
- DIETZ, R. E., IV. (1994) Systematics and biology of the genus *Macrocneme* Hübner (Lepidoptera: Ctenuchidae). *University of California Publications in Entomology* 113: 1-121.
- DUBATOLOV, V. V. & DE VOS, R. 2010. Tiger-moths of Eurasia (Lepidoptera, Arctiidae). *Neue Entomologische Nachrichten* 65: 1–106.
- EGGERS, F. 1917. Notes supplémentaires sur l'organe tympanal thoracal des Noctuides et de quelques autres familles de Lépidoptères. *Revue Russe d'Entomologie (Russkoe entomologicheskoe obozrenie)* 16: 249-265.

- FERGUSON, 1985. Contribution toward classification of the world genera of the tribe Arctiini, Part 1 – Introduction and a revision of the Neoarctia-Grammia group (Lepidoptera: Arctiidae, Arctiinae). *Entomography* 3: 181-275.
- FIBIGER, M. & LAFONTAINE, L. D. 2005. A review of the higher classification of the Noctuoidea (Lepidoptera) with special reference to the Holarctic fauna. *Esperiana, Buchreihe zur Entomologie* 11: 1–205.
- FIELD, W. D. 1975. Ctenuchid moths of *Ceramidia* Butler, *Ceramidiodes* Hampson, and the *caca* species group of *Antichloris* Hübner. *Smithsonian Contributions to Zoology* 198: 1-44.
- FORBES, W. T. M. 1923. Lepidoptera of New York and neighboring states. Primitive forms, Microlepidoptera, Pyraloids and Bombyces. *Cornell University Agricultural Experiment Station Memoir* 68: 1-729.
- \_\_\_\_\_. 1939. The Lepidoptera of Barro Colorado island, Panama. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 85(4): 97-322.
- \_\_\_\_\_. 1954. Lepidoptera of New York and Neighboring States. Part iii. Noctuidae. New York: *Memoirs of the Cornell University Agricultural Experiment Station* 329: 1-433.
- \_\_\_\_\_. 1960. Lepidoptera of New York and neighboring states. Part IV. Agaristidae through Nymphalidae including butterflies. *Memoirs of the Cornell University Agriculture Experimental station*, 371: 1-188.
- FRANCLEMONT, J. G. & TODD, E. L. 1983. Noctuidae, pp. 120–159. *In*: Hodges *et al.* (eds.) **Check List of the Lepidoptera of America North of Mexico**. The Wedge Entomological Research Foundation, Washington. 284 pp.
- GUENÉE, A. 1852. Noctuélites, 3. *In*: Boisduval, J. B. A. D. & Guenée, A., Ed., **Histoire Naturelle des Insectes. Species Général des Lépidoptères**. 7. Paris, 442 pp., 24 pl.
- HAMPSON, G. F. 1898. **Catalogue of the Lepidoptera Phalaenae in the British Museum, vol. 1: Catalogue of the Syntomidae in the collection of the British Museum (Natural History)**. London 559 pp.
- \_\_\_\_\_. 1901. **Catalogue of the Lepidoptera Phalaenae in the British Museum, vol. III. Catalogue of the Arctiidae (Arctiinae) in the collection of the British Museum (Natural History)**. London, 690 pp.
- \_\_\_\_\_. 1913. **Catalogue of the Lepidoptera Phalaenae in the British Museum, vol. XIII. Catalogue of the Noctuidae in the collection of the British Museum (Natural History)**. London, 609 pp.
- \_\_\_\_\_. 1914. **Catalogue of the Lepidoptera Phalaenae in the British Museum, Supplement, vol. I. Catalogue of the Amatidae and Arctiidae (Nolinae and Lithosianae) in the collection of the British Museum (Natural History)**. London, 858 pp.

- \_\_\_\_\_. 1920. **Catalogue of the Lepidoptera Phalaenae in the British Museum, vol. III. Catalogue of the Lithosiadae (Arctiinae) and Phalaenoididae in the collection of the British Museum (Natural History)**. London, 619 pp.
- 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. 2. Die Schwärmer, Spinner und Eulen**. Regensburg, 450 pp.
- HOLLOWAY, J. D. 1988. **Moths of Borneo: family Arctiidae, subfamilies Syntominiinae, Euchromiinae, Arctiinae; Noctuidae misplaced in Arctiidae (Camptoloma, Aganainae)**. Malayan Nature Society, Kuala Lumpur, 101 pp.
- HÜBNER, J. [1816–1826] 1816. **Verzeichniß bekannter Schmettlinge**. Augsburg, 432 pp.
- JACOBSON, N. L & WELLER, S. J. 2002. A cladistic study of the Arctiidae (Lepidoptera) by using characters of immatures and adults. *Thomas Say Publications in Entomology: monographs*. Entomological Society of America. Lanham, 97 pp.
- KIRBY, W. F. 1892. **A synonymic catalogue of Lepidoptera-Heterocera**. Gurney & Jackson, London. 951 pp.
- KIRIAKOFF, S. G. 1956a. Recherches sur les organes tympaniques des Lépidoptères en rapport avec la classification. xii. Lymantriidae. *Bulletin et Annales de la Société Royale Entomologique de Belgique* 92: 168–199.
- KIRIAKOFF, S. G. 1956b. Sur l'origine et l'évolution des organes tympanaux phalénoides. *Bulletin et Annales de la Société Royale Entomologique de Belgique* 92: 289–300.
- KIRIAKOFF, S. G. 1963. The tympanic structures of the Lepidoptera and the taxonomy of the Order. *Journal of the Lepidopterists' Society* 17: 1-6.
- 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: 153-234.
- KITCHING, I. J. & RAWLINGS, J. E. 1998. The Noctuoidea, pp. 389-394. In: Kristensen, N. P. (ed.). Band/ Volume IV Arthropoda: Insecta. Lepidoptera, Moths and Butterflies: evolution, systematic and biogeography. Vol. 1. In: Fischer, M. (ed.), **Handbuch der Zoologie/Handbook of Zoology**. Walter de Gruyter, Berlin, 491 p.
- KRISTENSEN, N. P. 1975. The phylogeny of hexapod "orders". A critical review of recent accounts. *Zeitschrift für Zoologische Systematik und evolutionforschung* 13: 1-44.
- \_\_\_\_\_. 1984. Studies on the morphology and systematics of primitive Lepidoptera (Insecta). *Steenstrupia* 10: 141-191.
- \_\_\_\_\_. 1985. Catalogue of the Lepidoptera of Denmark. The higher classification of the Lepidoptera. *Entomologiske Meddelelser* 52(2-3): 6-20.

- \_\_\_\_\_. 1991. Phylogeny of extant hexapods. pp. 125-140. *In*: CSIRO Entomology Division (ed.). **The insects of Australia**, 2<sup>a</sup> ed., Melbourne University Press, Melbourne, Australia, 1137 pp.
- KRISTENSEN, N. P. & SKALSKI, A. W. 1998. Phylogeny and Palaeontology, pp. 5-25. *In*: Kristensen, N. P. (ed.). Band/ Volume IV Arthropoda: Insecta. Lepidoptera, Moths and Butterflies: evolution, systematic and biogeography. Vol. 1. *In*: Fischer, M. (ed.), **Handbuch der Zoologie/Handbook of Zoology**. Walter de Gruyter, Berlin, 491 p.
- KRISTENSEN, N. P.; SCOBLE, M. J. & KARSHOLT, O. 2007. Lepidoptera phylogeny and systematics: the state of inventorying moth and butterfly diversity. *Zootaxa* 1668: 699-747.
- LAFONTAINE, J. D. & FIBIGER, M. 2006. Revised higher classification of the Noctuoidea (Lepidoptera). *Canadian Entomologist* 138: 610-635.
- LATREILLE, P. A. [1809-1810] 1810. **Considérations générales sur l'ordre naturel des animaux, composant les classes des Crustacés, des Arachnides et des Insectes; avec un tableau méthodique de leurs genres, disposés en familles**. Paris, 444 pp.
- LEACH, W. E. [1815] 1830. Entomology, pp. 55–172. *In*: Brewster, D. (ed.). **The Edinburgh Encyclopedia, vol. 9 (part 1)**, 1<sup>a</sup> Ed., William Blackwood et al., Edinburgo.
- LINNAEUS, C. 1758. **Systema Naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Volume 1**, Holmiae, 824 pp.
- 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.
- MINET, J. 1983. Étude morphologique et phylogénétique des organes tympaniques des Pyraloidea. 1. Généralités et homologies. (Lepidoptera: Glossata). *Annales de la Société Entomologique de France* 19(1983): 175–207.
- \_\_\_\_\_. 1986. Ébauche d'une classification moderne de l'ordre des Lépidoptères. *Alexandria* 14: 291–313.
- \_\_\_\_\_. 1991. Tentative reconstruction of the ditrysian phylogeny (Lepidoptera: Glossata). *Entomologica Scandinavica* 22: 69-95.
- MITCHELL, A.; MITTER, C. & REGIER, J. C. 2006. Systematics and evolution of the cutworm moths (Lepidoptera: Noctuidae): evidence from two protein-coding nuclear genes. *Systematic Entomology* 31: 21-46.
- NIELSEN, E. S. 1989. Phylogeny of major lepidopteran groups, pp. 281-294. *In*: B. Fernholm, K. Bremer and H. Jörmvall (eds.). **The Hierarchy of Life. Molecules and morphology in phylogenetic analysis**. Amsterdam, Elsevier, 499 pp.

- NYE, I. W. B. 1975. Noctuoidea (parte). In: I. W. B. Nye (ed.). **The generic names of moths of the world. Volume 1: Noctuidae, Agaristidae e Nolidae.** British Museum (Natural History), London, 568 pp.
- OCHSENHEIMER, F. 1816. **Die Schmetterlinge von Europa. Vol. 4.** Gerhard Fleischer, Leipzig, 224 pp.
- PINHEIRO, L. R. & DUARTE, M. 2010. Revision of the Neotropical moth genera *Mallodeta* Butler and *Erruca* Walker, revalidated (Noctuidae, Arctiinae, Arctiini, Euchromiina). *Zootaxa* 2573: 1-34.
- PINHEY, E. C. G. 1975. **Moths of Southern Africa.** Tafelberg Publishers, Cidade do Cabo. 273 pp.
- POWELL, J. A. 2003. Lepidoptera (moths, butterflies), pp. 631–664. In: Resh V.H. and Carde' R.T. (eds), **Encyclopedia of Insects.** Academic Press, San Diego, 1266 pp.
- POWELL, J. A.; MITTER, C. & FARRELL, B. 1998. Evolution of food preferences in Lepidoptera, pp. 403-422. In: Kristensen, N. P. (ed.). Band/ Volume IV Arthropoda: Insecta. Lepidoptera, Moths and Butterflies: evolution, systematic and biogeography. Vol. 1. In: Fischer, M. (ed.), **Handbuch der Zoologie/Handbook of Zoology.** Walter de Gruyter, Berlin, 491 p.
- RICHARDS, A. G. [1932] 1933. Comparative skeletal morphology of the noctuid tympanum. *Entomologica Americana* 13: 1-43, 20 pl.
- SCHMIDT, B. C. & OPLER, P. A. 2008. Revised checklist of tiger moths of continental United States and Canada. *Zootaxa* 1677: 1-23.
- SCHRANK, F. P. 1802. **Fauna Boica. Durchgedachte Geschichte der in Baiern einheimischen und zahmen Thiere.** Zweyter Band, zweyte Abtheilung. Ingolstadt, 412 pp.
- SCOBLE, M. J. 1992. **The Lepidoptera Form, Function and Diversity.** Oxford University Press, Oxford. 440 pp.
- SIMMONS, R. B. 2006. A revision of *Psoloptera* Butler, including a redescription of its known species (Arctiidae: Arctiinae: Euchromiini). *Journal of the Lepidopterists' Society* 60(3): 149-155
- SIMMONS, R. B. & WELLER, S. J. 2006. Review of the *Sphecosoma* genus group using adult morphology (Lepidoptera: Arctiidae). *Thomas Say publications in entomology: monographs*, published by the Entomological Society of America, Lanham, Maryland, 108 pp.
- SPEIDEL, W. & NAUMANN, C. M. 2004. A survey of family-group names in noctuoid moths (Insecta: Lepidoptera). *Systematics and Biodiversity* 2(2): 191–221.
- TIKHOMIROV, A. M. 1981. Taxonomic structure of the family Notodontidae and its position in the system of Lepidoptera with regard of functional morphology of genitalia of species from the Far East. *Trudy Zoologicheskogo Instituta* 103: 62-72.

- VAN NIEUKERKEN, E. J.; KAILA, L.; KITCHING, I. J.; KRISTENSEN, N. P.; LEES, D. P.; MINET, J.; MITTER, C.; MUTANEN, M.; REGIER, J. C.; SIMONSEN, T. J.; WAHLBERG, N.; YEN, S.; ZAHIRI, R.; ADAMSKI, D.; BAIXERAS, J.; BARTSCH, D.; BENGTSSON, B. Å.; BROWN, J. W.; BUCHELI, S. R.; DAVIS, D. R.; DE PRINS, J.; DE PRINS, W.; EPSTEIN, M. E.; GENTILI-POOLE, P.; GIELIS, C.; HÄTTENSCHWILER, P.; HAUSMANN, A.; HOLLOWAY, J.; KALLIES, A.; KARSHOLT, O.; KAWAHARA, A. Y.; KOSTER, S.; KOZLOV, M. V.; LAFONTAINE, J. D.; LAMAS, G.; LANDRY, J.-F.; LEE, S.; NUSS, M.; PARK, K.-T.; PENZ, C.; ROTA, J.; SCHINTLMEISTER, A.; SCHMIDT, B. C.; SOHN, J.-C.; SOLIS, M. A.; TARMANN, G. M.; WARREN, A. D.; WELLER, S.; YAKOVLEV, R. V.; ZOLOTUHN, V. V.; ZWICK, A. 2011. Order Lepidoptera Linnaeus, 1758. *In*: Zhang, Z.-Q. (Ed.) Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. *Zootaxa* 3148: 212-221.
- WATSON, A.; FLETCHER, D. S. & NYE, I. W. B. 1980. Noctuoidea (parte). *In*: I. W. B. Nye (ed.), **The generic names of moths of the world. Volume 2: Arctiidae, Cicytiidae, Ctenuchidae, Dilobidae, Diopitidae, Lymantriidae, Notodontidae, Strepsimanidae, Thaumetopoeidae, Thyretidae.** British Museum (Natural History), London. 396 pp.
- 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(2): 194-211.
- WELLER, S.; DACOSTA, M.; SIMMONS, R.; DITTMAR, K. & WHITING, M. 2008. Evolution and taxonomic confusion in Arctiidae. *In*: Conner, W. E. (Ed.). **Tiger moths and woolly bears. Behavior, ecology, and evolution of the Arctiidae.** Oxford University Press, 328 pp.
- WHALLEY, P. E. S. 1985. The systematics and palaeogeography of the Lower Jurassic insects of Dorset, England. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology* 29(3): 107-189.
- WHEELER, W. C.; WHITING, M.; WHEELER, Q. D. & CARPENTER, J. M. 2001. The phylogeny of the extant hexapod orders. *Cladistics* 17: 113-69, 403-4.
- WHITING, M. F. 2002. Phylogeny of the holometabolous insect orders: molecular evidence. *Zoologica Scripta* 31: 3-15.
- ZAHIRI, R.; KITCHING, I. J.; LAFONTAINE, J. D.; MUTANEN, M.; KAILA, L. HOLLOWAY, J. D. & WAHLBERG, N. 2011. A new molecular phylogeny offers hope for a stable family level classification of the Noctuoidea (Lepidoptera). *Zoologica Scripta* 40 (2): 158-173.
- ZAHIRI, R.; HOLLOWAY, J. D.; KITCHING, I. J.; LAFONTAINE, J. D.; MUTANEN, M. & WAHLBERG, N. 2012. Molecular phylogenetics of Erebidae (Lepidoptera, Noctuoidea). *Systematic Entomology* 37: 102-124.