

Artículo original

Morfología exocoriónica en *Pyrrhogyra otolais otolais* (Nymphalidae: Biblidinae: Epiphilini): adiciones a la descripción de estados inmaduros

Exochorionic morphology in *Pyrrhogyra otolais otolais* (Nymphalidae: Biblidinae: Epiphilini): additions to the description of immature stages

✉ Sandra Nieves-Urbe, ✉ Jorge Llorente-Bousquets*, ✉ Adrián Flores-Gallardo

Museo de Zoología (Entomología), Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México

Resumen

Se examinó la estructura exocoriónica de *Pyrrhogyra otolais otolais* y se la comparó con los datos recogidos en la literatura sobre esta especie y género, así como sobre otros géneros clasificados dentro de las tribus Epiphilini y Callicorini de la subfamilia Biblidinae. Su exocorion se caracteriza por crestas, diferenciadas en largas y cortas, rasgo reconocido en *P. nearea hypsenor*, que lo asemejan más al corion de Callicorini que al de otros Epiphilini. La descripción del exocorion de *P. otolais* en la literatura es insuficiente para dar cuenta de algunos rasgos importantes y, quizá por la escala en la que se trabaja, se describen como costillas las celdas entre las crestas, rasgo que hasta ahora solo se ha registrado en esta especie. Se requiere una mayor exploración del exocorion en otras especies dentro del género *Pyrrhogyra* y de la tribu Epiphilini para comparar la diferenciación del exocorion del género dentro de la tribu, así como para contrastar los resultados con propuestas filogenéticas en ambos grupos.

Palabras clave: exocorion; Epiphilini; *Pyrrhogyra*; Callicorini; morfología.

Abstract

We examined the exochorion structure of *Pyrrhogyra otolais otolais* and compared it with literature data for this species and genus, and with other genera within Epiphilini and Callicorini, tribes of the Biblidinae subfamily. Its exochorion is characterized by long and short ridges, a feature recognized in *P. nearea hypsenor*, which is more similar to the exochorion of Callicorini than to that of other Epiphilini. The exochorionic description of *P. otolais* in the literature is insufficient to account for some important features and, probably due to the scale used, the cells between the ridges have been described as ribs. So far, this character is unique for this species. We suggest further exploration of the exochorion in other species within the genus *Pyrrhogyra* and the tribe Epiphilini to compare differences in the genus exochorion within the tribe and to test its potential use for contrasting with phylogenetic proposals in both groups.

Keywords: exochorion; Epiphilini; *Pyrrhogyra*; Callicorini; morphology

Citación: Nieves-Urbe S, et al.
Morfología exocoriónica en *Pyrrhogyra otolais otolais* (Nymphalidae: Biblidinae: Epiphilini): adiciones a la descripción de estados inmaduros. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 2026 Sep 22. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.4147>

Editor: Jesus Orlando Rangel

***Correspondencia:**

Jorge Llorente-Bousquets;
llorentebousquets@gmail.com

Recibido: 29 de junio de 2026

Aceptado: 30 de julio de 2026

Publicado en línea: 22 de septiembre de 2026



Este artículo está bajo una licencia de Creative Commons Reconocimiento-NoComercial-Compartir Igual 4.0 Internacional

Introducción

La subfamilia Biblidinae es una de las doce subfamilias de Nymphalidae cuya clasificación interna continúa inestable (Salik, 2018). En esta subfamilia se reconocen hasta hoy ocho tribus: Biblidini, Ageroniini, Eunicini, Cybdelini, Epicalini, Epiphilini, Callicorini y Eubagini (Dias et al., 2019). En clasificaciones previas, en cambio, solo se reconocía a dos tribus (Lamas, 2004): Biblidini y Cyrestini, y siete subtribus dentro de una de ellas (Biblidini): Biblidina, Eurytelina, Ageroniina, Epicalina, Epiphilina, Callicorina y

Eubagina. La distribución de la mayoría de las especies de Biblidinae se concentra en el Neotrópico, aunque unos pocos géneros de Biblidini y Eunicini son de distribución etiópica. La sinapomorfia principal de esta subfamilia es la presencia del hypandrium, modificación del octavo esternito en el macho (Jenkins, 1987; Leite *et al.*, 2017).

Epiphilini es una de las tribus estrictamente neotropical; incluye los géneros *Asterope* Hübner, [1819], *Bolboneura* Godman & Salvin, 1877, *Callicorina* Smart, 1975, *Nica* Hübner, [1826], *Peria* W. F. Kirby, 1871, *Pyrrhogyra* Hübner, [1819], *Temenis* Hübner, [1819], *Epiphile* E. Doubleday, [1845] y *Lucinia* Hübner, [1823]. Algunas clasificaciones excluyen este último género y lo consideran parte de Callicorini (Wahlberg *et al.*, 2009; Salik, 2018; Zhang *et al.*, 2021); esta tribu incluye cerca de 35 especies (Salik, 2018), cuyos aspectos morfológicos y filogenéticos, especialmente en los estados inmaduros, han sido objeto de pocos estudios detallados. La escasa consideración que han recibido los caracteres de huevos, larvas y pupas en los semaforontes contrasta con la importancia que, según algunos autores, tendrían (Muyschondt, 1974; Barbosa *et al.*, 2010). Sobre todo son pocas las publicaciones sobre el exocorion que recuperan descripciones detalladas y con posible aplicación en su sistemática (Nieves-Uribe *et al.*, 2016).

El género *Pyrrhogyra* de Epiphilini está integrado por seis especies: *P. amphiro* H. Bates, 1865, *P. crameri* Aurivillius, 1882, *P. edocla* (E. Doubleday, [1848]), *P. nearea* (Linnaeus, 1758), *P. otolais* H. Bates, 1864 y *P. stratonicus* Fruhstorfer, 1908, cuya distribución va desde México hasta Centro y Suramérica (Greeney & Gerardo, 2001). La descripción del exocorion se ha hecho solamente para la especie *P. otolais otolais* (Greeney & Gerardo, 2001) y la subespecie *P. h. hypsenor* Godman & Salvin, 1884 de *P. nearea* (Muyschondt, 1974; Nieves-Uribe *et al.*, 2015). La información, sin embargo, es heterogénea: algunas descripciones se han centrado en aspectos de color y forma; algunas otras, someras, en otras estructuras (Muyschondt, 1974; Greeney & Gerardo, 2001), y otras se han enfocado con gran detalle en la ornamentación presente en las distintas regiones y zonas exocoriónicas (Nieves-Uribe *et al.*, 2015).

Aquí presentamos la descripción detallada del exocorion de *Pyrrhogyra otolais otolais* H. Bates, 1864, subespecie que se distribuye desde México hasta Panamá. Los caracteres recuperados se comparan con los descritos e ilustrados en el trabajo de Greeney y Gerardo (2001) sobre esta misma especie, posiblemente la subespecie *P. otolais nasica* Staudinger, 1886, por sus registros provenientes de Ecuador.

Materiales y métodos

Muestras estudiadas

Los exocoriones examinados fueron recuperados de una hembra de *Pyrrhogyra o. otolais* recolectada en Los Tuxtlas, Veracruz, México, en 2022. El ejemplar se sacrificó y su abdomen fue seccionado con tijeras de puntas finas y luego almacenado en viales con 2 ml de etanol al 70 %. Como parte de la Colección de Abdómenes de Lepidoptera del Museo de Zoología ‘Alfonso L. Herrera’ de la Facultad de Ciencias (MZFC) de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), a la bolsa con el imago y al tubo se les asignó una clave y un número (ABD-#). Se anotaron los datos de su recolección y se almacenaron en recipientes de plástico para su protección durante el transporte. El imago se preparó con las técnicas de Howe (1975) para su conservación permanente y se tomaron fotografías de las vistas dorsal y ventral (Figura 1A).

Ejemplar examinado: México: Veracruz: Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (18°35'05.64" N, 95°04'26.16" W), 148 m s.n.m., 21/VI/2022, Col. Arturo Arellano (ABD-2289 = MZFC-440410).

Disección del abdomen y tinción coriónica

La disección se realizó bajo un microscopio estereoscópico Olympus SZX9, empleando un objetivo planar 1x y un intervalo de aumentos naturales de 7 a 90x. Se usaron alfileres entomológicos de distintos tamaños y grosores, pinzas de puntas finas (RUBIS 5-SA),

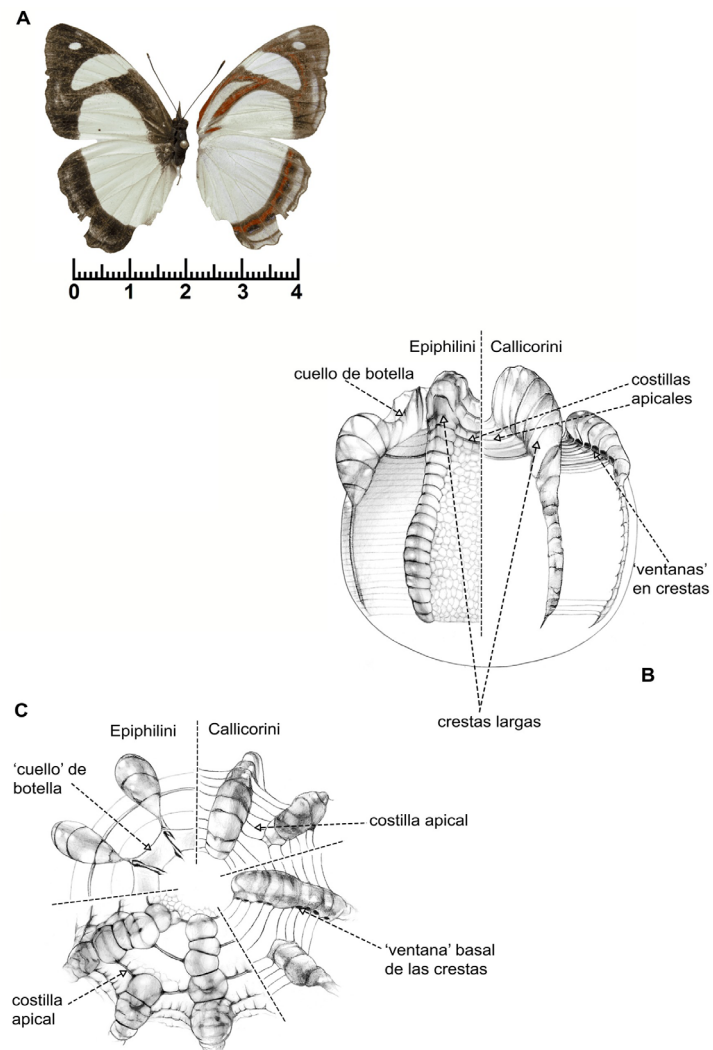


Figura 1. Imago y esquemas del exocorion. **A.** Vista dorsal y ventral del imago de *Pyrrhogyra otolais otolais*. **B.** Esquema comparativo en vista lateral de las crestas y el exocorion en Epiphilini y Callicorini. **C.** Esquema comparativo en vista apical de las crestas en Epiphilini y Callicorini

así como cajas de Petri de vidrio con etanol al 70 % y agua destilada. Los genitales fueron aislados de los ovarios y se limpiaron de las reservas de grasa, tejidos, órganos o adherencias. La bursa copulatrix y las estructuras asociadas se almacenaron en etanol al 70 % para su descripción y comparación en estudios posteriores. Las ovariolas limpias se colocaron en una caja de Petri con agua destilada y a continuación se extrajeron los huevos maduros de cada ovariola. El color de los huevos se comparó con los del catálogo de colores de Küppers (1996) utilizando el microscopio estereoscópico y en condiciones de iluminación iguales en todos los casos para no introducir variables adicionales en las comparaciones cromáticas. El estándar de iluminación consistió en emplear únicamente luz reflejada proveniente de lámparas externas Olympus Highlight 3100 con focos modelo DDL de baja intensidad (1). Todos los matices de color se mantuvieron en el campo del naranja.

Durante la disección abdominal y la observación coriónica se siguió la técnica de Llorente-Bousquets y Castro-Gerardino (2007, 2008), así como las adiciones a esta técnica hechas por Nieves-Urbe *et al.* (2016) específicamente para Biblidinae. Cada huevo se aisló y se tiñó con azul de metileno, con lo que se resaltó la arquitectura exocoriónica

(estructura y ornamentaciones): el número de crestas y su caracterización (cortas y largas, formación o presencia de otras estructuras), así como el número de costillas totales desde el área basal a la apical.

Descripción del exocorion

Se midieron la longitud y el ancho de los exocoriones (escala en micras) utilizando un ocular micrométrico, y se calculó su proporción en relación con el ancho y el largo máximos del huevo. La forma, la amplitud de la base y el ápice, así como su proporción y la presencia de estructuras características, siguió las descritas en el género por **Nieves-Urbe et al.** (2015). Para la elaboración de la quirografía del exocorion, se tomaron fotografías de los huevos con una cámara Olympus DP12 integrada a un microscopio SZX12 según el protocolo descrito por **Flores-Gallardo et al.** (2021). Además, se hicieron esquemas comparativos de las crestas en Epiphilini y Callicorini para resaltar las similitudes y diferencias en ambas tribus (**Figura 1B, C**).

Resultados

El exocorion fue, en promedio, de 748 μm de largo y 649 de ancho ($n = 9$), 1,2 veces más largo que el diámetro máximo, con una proporción de 0,9 en la relación ancho y largo. El corion coniforme aparecía truncado con crestas conspicuas (**Figura 2A**). El ápice era poco convexo, con una depresión en su centro donde posiblemente se alojaba el micrópilo. La base lisa aparecía endeble y convexa, con la posibilidad de aplanarse al ser manipulada, y equivalía a 1/8 de la longitud del huevo y casi al doble de amplitud del ápice. Se observaron 13 o 14 ‘ejes’ o crestas alargadas (**Figura 2A**) en forma de teja,

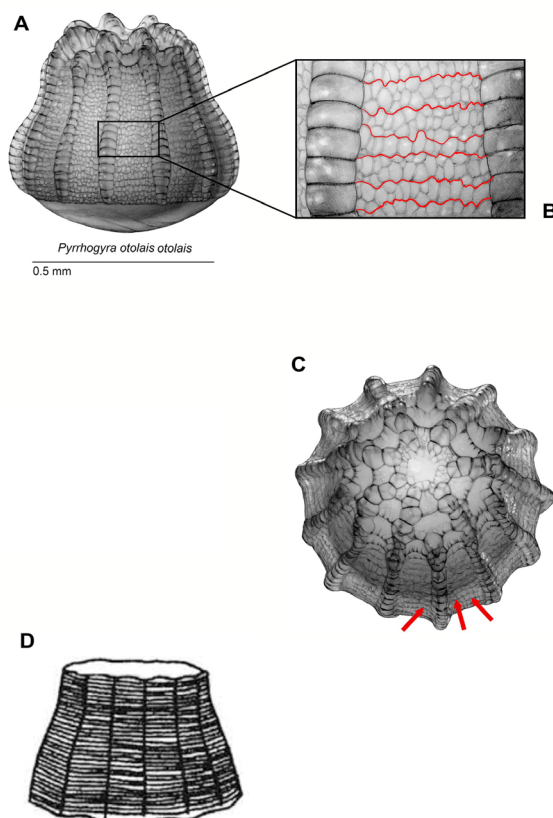


Figura 2. Representaciones del exocorion de *Pyrrhogyra otolais otolais*. **A.** Quirografía de vista lateral. **B.** Retícula entre crestas. **C.** Quirografía de vista apical. **D.** Representación del exocorion en el trabajo de **Greeney y Gerardo** (2001). Las líneas y flechas rojas señalan las ‘costillas’ entre crestas.

como las descritas por **Nieves-Uribe et al.** (2015), rectas desde la base hasta el cuarto apical, donde se hacían sinuosas. Las crestas se alternaban en cortas y largas, con fórmulas 6L7C, 7L7C y 7L6C. Las crestas cortas se dividían por 19 a 21 costillas (**Figura 2A**); las largas contenían dos o tres más en su parte superior, la cual sobresalía apicalmente. Entre las crestas se visualizaron celdas diminutas, similares a las descritas en el exocorion de *Hamadryas* (**Nieves-Uribe et al.**, 2015, 2016, 2019), cuyos espacios aparentaban entre 19 y 21 costillas sutiles (**Figura 2A, B**), dispuestas desde la base hasta la zona apical (**Figura 2A**), donde culminaban las crestas cortas (**Figura 2A, C**). A partir de aquí se observaron otras dos a tres costillas conspicuas que iban hasta la región perimicropilar. La primera de ellas unía las crestas cortas y largas en la zona periapical; otra más unía la parte más proximal al micrópilo de las crestas cortas con las largas, y la tercera (más tenue que la anterior) unía solamente las largas (**Figura 2C**). Tal arreglo generaba un patrón rectangular irregular que rodeaba las zonas micropilar y perimicropilar. Estas tres costillas aparecían conspicuas y sobresalían ligeramente de la pared exocoriónica (**Figura 2C**). El color correspondió al $A_{20}M_{00}N_{00}$.

Discusión

Si se comparan los caracteres recuperados con la técnica empleada y aquellos descritos e ilustrados en las observaciones de campo de **Greeney y Gerardo** (2001), podemos resaltar que la tinción permitió la recuperación y clarificación de varios caracteres inéditos para estos autores. La descripción del exocorion en el trabajo mencionado incluye el color, la forma, la presencia de crestas con numerosas costillas entre ellas y una constricción en la cúspide (**Greeney & Gerardo**, 2001), pero sin mayor detalle sobre cómo son dichas estructuras. Tanto en esta descripción, como en nuestros resultados, la forma del exocorion es cónica truncada, aunque con ligeras diferencias con respecto a la constricción apical, la cual se comenta más adelante. El color referido a la oviposición (amarillo pálido) concuerda con el registrado en nuestra disección abdominal, por lo cual se descarta la pérdida de color por la fijación con etanol.

En el caso del resto de las estructuras, la descripción de las crestas es limitada y no se señala ni en la descripción ni en la figura su diferenciación en cortas (que solo llegan al ápice) y largas (que alcanzan la zona micropilar). Este arreglo particular es el que resalta la constricción en la cúspide, ya que solo las crestas largas sobresalen y aparentan una zona más estrecha en el polo apical del exocorion (**Figura 2A**). En la figura del artículo de **Greeney y Gerardo** (2001) (**Figura 2D**), dicha constricción se muestra de manera sutil y como si ocurriera en todas las crestas, lo cual no es el caso en los exocoriones examinados en este trabajo, ni en aquellos de *Pyrrhogyra nearea hypsenor* descritos y fotografiados o ilustrados en **Muyshondt** (1974) y **Nieves-Uribe et al.** (2015).

En el caso de las costillas, el que se les refiera como numerosas refleja que la técnica empleada por **Greeney y Gerardo** (2001) es insuficiente para distinguir las celdas entre las crestas. El arreglo de estas celdas da la apariencia de costillas, como se nota en la descripción y en las **Figura 2A y B**. Además, se ha mencionado que en *Hamadryas* Hübner, [1806], género de Ageroniini con una retícula exocoriónica similar (**Nieves-Uribe et al.**, 2019), la impresión es la misma, es decir, de costillas entre estructuras longitudinales (lomos en *Hamadryas*: **Nieves-Uribe et al.**, 2016, 2019; crestas en *Pyrrhogyra o. otolais*: **Figura 2B**). La distinción es pertinente, pues *Pyrrhogyra nearea hypsenor* y algunas especies de otros géneros de Epiphilini (v.gr. *Temenis laothoe quilapayunia*), sí exhiben costillas tenues sobre la pared exocoriónica lisa (**Nieves-Uribe et al.**, 2015) (**Figura 1B**). Cabe mencionar que, aunque no se menciona en su descripción, en la ilustración se evidencia la ausencia de retícula en la base (**Figura 2A, D**), así como de los anillos prebasales presentes en *Temenis*.

La región exocoriónica apical exhibe la mayor recuperación de caracteres frente a los del trabajo de **Greeney y Gerardo** (2001). En el caso de Epiphilini, esta región es relevante pues es la única tribu de Biblidinae que muestra diferenciación subregional, ya

sea como un ‘cuello de botella’ que rodea la región perimicropilar (géneros *Temenis*, *Nica*, *Asterope*) (Nieves-Uribe *et al.*, 2015, 2016) (Figura 1B, C), o bien con el alcance de las crestas largas y su unión con unas pocas costillas en tal región (género *Pyrrhogyra*) (Nieves-Uribe *et al.*, 2015) (Figura 1B, C).

Así como ocurre con *P. nearea hypsenor* (Nieves-Uribe *et al.*, 2015), en el caso del exocorion de *P. otolais otolais* las crestas largas se unen en una a tres costillas que forman el patrón poligonal que rodea la zona micropilar (Figuras 1C, 2C). Esta presencia de crestas largas y cortas, con las primeras alcanzando la zona perimicropilar y las segundas solo la apical, distingue a *Pyrrhogyra* de otros géneros dentro de la tribu Epiphilini y lo acerca morfológicamente a *Cyclogramma* Doubleday, [1847] u *Orophila* Staudinger, [1886], ambas de la tribu Callicorini. Este subtipo de crestas se ha clasificado como “ejes con crestas alargadas, diferenciadas en ejes largos y cortos, y con costillas conspicuas que ‘segmentan’ a los ejes” (Nieves-Uribe *et al.*, 2015).

No obstante, a diferencia de las crestas en los géneros de Callicorini mencionados, las crestas en *Pyrrhogyra* carecen de ‘ventanas’ en la base, exhiben una amplitud semejante en todo el corion y muestran un menor número de costillas entre las crestas en la zona apical (Figura 1B, C). En Callicorini, por lo general, la mayor amplitud de las crestas se registra en su sección más apical, con más de tres costillas entre ellas (Figura 1B, C). Cabe mencionar que tanto en Epiphilini como en Callicorini se observan dos subtipos exocoriónicos: uno con crestas apicales continuadas de ejes más delgados y otro con crestas alargadas (Nieves-Uribe *et al.*, 2017) (Figura 1B). Sin embargo, se debe subrayar que la diferenciación apical y perimicropilar es conspicua en Epiphilini: un cuello de botella en el que convergen todas las crestas, o bien, pocas costillas que sobresalen del relieve coriónico y se hallan entre las crestas largas (Figura 1B, C). Además, las costillas en Epiphilini, si se encuentran presentes, son pocas y conspicuas en los polos y sutiles en el resto del corion, en tanto que en Callicorini son conspicuas y solo presentes en los polos (Figura 1B).

Las estructuras exocoriónicas en Epiphilini han demostrado ser útiles para distinguir a los géneros de la tribu, en concordancia con la forma de las crestas, las uniones entre ellas para formar el cuello o, incluso, la carencia de alguna o varias de estas estructuras que son específicas de cada uno. Esto difiere de la propuesta de Zhang *et al.* (2021), quienes consideran que *Asterope*, *Nica*, *Peria* y *Callicorina* son subgéneros de *Temenis*, hipótesis improbable por diversas razones. En particular, las descripciones del exocorion en *Asterope*, *Nica* y *Temenis* no respaldan esta propuesta, ya que la morfología es muy distintiva en cada uno de ellos (Nieves-Uribe *et al.*, 2015, 2016). Sería interesante conocer cómo es en los casos de *Peria* y *Callicorina*, así como en *Bolboneura*, básicamente mexicano, géneros todos ellos monotípicos.

Conclusiones

Enfatizamos la necesidad de ampliar taxonómicamente los estudios exocoriónicos, y de cuidar la calidad y la cantidad de la información recuperada con las técnicas representacionales empleadas. Es relevante continuar la investigación de otras especies del género *Pyrrhogyra*, así como de otros taxones de las tribus de Epiphilini y Callicorini. La información exocoriónica podría ayudar a precisar y dilucidar las afinidades entre estas tribus, así como confirmar o refutar la condición de las crestas largas como una posible sinapomorfia de *Pyrrhogyra* en la tribu. Dicha información, además, puede conjugarse en un nuevo sistema de caracteres que se incorpore en la propuesta y la discusión de hipótesis filogenéticas en las que hay géneros que incluso se han clasificado en las dos tribus citadas (*Lucinia*).

Agradecimientos

El trabajo de gabinete fue financiado por DGAPA-UNAM-PAPIIT (IN212925) y CONACyT 224347. Agradecemos al grupo del Museo de Zoología Alfonso L. Herrera, en especial a Armando Luis y Arturo Arellano, por su apoyo durante la recolección del ejemplar

estudiado. Agradecemos a los dos revisores anónimos por las sugerencias que ayudaron a mejorar el texto original. La Facultad de Ciencias de la UNAM, Departamento de Biología Evolutiva, nos ha apoyado durante muchos años con las gestiones administrativas, el tiempo académico y el transporte.

Contribución de los autores

SNU: desarrollo de la idea principal del artículo, implementación de los métodos, fotografía del exocorion e imago, redacción del manuscrito y elaboración de las láminas. JLB: desarrollo de la idea principal, diseño y planificación de los métodos, financiamiento, curación de los datos y revisión del contenido y alcances del manuscrito. AFG: elaboración de la quirografía del exocorion a partir de fotografías, elaboración de esquemas, revisión del manuscrito, antecedentes del proyecto.

Conflicto de intereses

Los autores declaran que no existe ningún interés financiero conocido ni relaciones personales que pudieran haber influido en el trabajo que se presenta en este artículo.

Referencias

- Barbosa, E. P., Kaminski, L. A., Freitas, A. V. (2010). Immature stages of the butterfly *Diaethria clymena janeira* (Lepidoptera: Nymphalidae: Biblidinae). *Zoologia (Curitiba)*, 27(5), 696-702. <https://doi.org/10.1590/S1984-46702010000500005>
- Dias, F. M., Siewert, R. R., Freitas, A. V., Lamas, G., Magaldi, L. M., Mielke, O. H., Casagrande, M. M. (2019). An integrative approach elucidates the systematics of *Sea haywardi* and *Cybdelis* Boisduval (Lepidoptera: Nymphalidae: Biblidinae). *Systematic Entomology*, 44(1), 226-250. <https://doi.org/10.1111/syen.12327>
- Flores-Gallardo, A., Nieves-Urbe, S., Llorente-Bousquets, J. (2021). Caracteres exocoriónicos en sistemática de Papilionoidea (Insecta: Lepidoptera): importancia de las técnicas de producción de imágenes. *Dugesiana*, 28(2), 147-173. <https://doi.org/10.32870/dugesiana.v28i2.7162>
- Greeney, H. F. & Gerardo, N. M. (2001). Descriptions of the immature stages and oviposition behavior of *Pyrrhogyra otolais* (Nymphalidae). *Journal of the Lepidopterists' Society*, 54(3), 88-90.
- Howe, W. H. (1975). *The butterflies of North America*. Doubleday and Company.
- Jenkins, D. W. (1987). Neotropical Nymphalidae VI. Revision of *Asterope*. *Bulletin of the Allyn Museum*, 114, 1-66.
- Küppers, H. (1996). *Atlas de los colores, más de 5500 matices con su caracterización y las instrucciones para su mezcla*. Blume.
- Lamas, G. (2004). *Atlas of Neotropical Lepidoptera. Checklist: Part 4A. Hesperioidea-Papilionoidea*. Association for Tropical Lepidoptera.
- Leite, L. A. R., Bonfanti, D., Lidke, A. L., Casagrande, M. M., Mielke, O. H. H. (2017). Comparative study on the hypandrium of the Neotropical Biblidinae (Lepidoptera: Nymphalidae). *SHILAP Revista de Lepidopterología*, 45(178), 263-282. <https://doi.org/10.57065/shilap.1001>
- Llorente-Bousquets, J. & Castro-Gerardino, J. (2007). Estudios en sistemática de Dismorhiini (Lepidoptera: Pieridae) I. Morfología de huevos y su importancia taxonómica. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 31(118), 145-164. [https://doi.org/10.18257/raccefyn.31\(118\).2007.2323](https://doi.org/10.18257/raccefyn.31(118).2007.2323)
- Llorente-Bousquets, J. & Castro-Gerardino, J. (2008). Morfología del corion en Dismorhiini (Lepidoptera: Pieridae). En J. Llorente-Bousquets & A. Lanteri (Eds.), *Contribuciones taxonómicas en órdenes de insectos hiperdiversos* (pp. 71-90). Las Prensas de Ciencias, UNAM.
- Muyshondt, A. (1974). Notes on the life cycle and natural history of butterflies of El Salvador. VA *Pyrrhogyra hypsenor* (Nymphalidae-Catonephelinae). *Journal of the New York Entomological Society*, 82(3), 163-172. <https://www.jstor.org/stable/25008922>
- Nieves-Urbe, S., Flores-Gallardo, A., Hernández-Mejía, B. C., Llorente-Bousquets, J. (2015). Exploración morfológica del corion en Biblidinae (Lepidoptera: Nymphalidae): Aspectos filogenéticos y clasificatorios. *Southwestern Entomologist*, 40(3), 590-648. <https://doi.org/10.3958/059.040.0318>

-
- Nieves-Urbe, S., Flores-Gallardo, A., Llorente-Bousquets, J.** (2016). Morfología coriónica de once especies de Biblidinae de México y Colombia: Un examen de predicciones. *Southwestern Entomologist*, 41(2), 505-532. <https://doi.org/10.3958/059.041.0219>
- Nieves-Urbe, S., Flores-Gallardo, A., Llorente-Bousquets, J.** (2017). Corion de *Orophila cardases campaspe* (Hewitson, 1869) y caracterización coriónica de la subtribu Callicorina. *Southwestern Entomologist*, 42(3), 865-878.
- Nieves-Urbe, S., Flores-Gallardo, A., Llorente-Bousquets, J., Luis-Martínez, A., Pozo, C.** (2019). Exochorion in *Hamadryas* and its comparison with *Ectima* (Nymphalidae: Biblidinae: Ageroniini). *Zootaxa*, 4619(1), 77-108. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4619.1.3>
- Salik, L. M. G.** (2018). *Filogenia morfológica de Epiphilini Jenkins, 1987 (Lepidoptera, Nymphalidae, Biblidinae)* Tesis de doctorado, Universidade Federal do Paraná. Curitiba.
- Wahlberg, N., Leneveu, J., Kodandaramaiah, U., Peña, C., Nylin, S., Freitas, A. V. L., Brower, A. V. Z.** (2009). Nymphalid butterflies diversity following near demise at the Cretaceous/Tertiary boundary. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1677), 4295-4302. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1303>
- Zhang, J., Cong, Q., Shen, J., Opler, P. A., Grishin, N. V.** (2021). Genomics-guided refinement of butterfly taxonomy. *The Taxonomic Report of the International Lepidoptera Survey*, 9(3), 1-54.